

Schmidt (1975)²⁾は、FB 機構による修正に依存した閉ループ理論に対して、過去の経験によって形成された運動パターンである一般化運動プログラム (generalized motor programs : GMP) が運動のタイミングや強度を制御する開ループ制御機構を想定したスキーマ理論を提唱した。開ループ制御とは、出力を帰還させる (ループを形成する) ことなく、期待する出力を予測して入力信号 (運動指令) を制御するシステムである。運動指令やその運動による感覚的結果 (SC) はスキーマとして貯蔵され、再生スキーマ (recall schema) が、要求されている運動に類似した GMP を発動し、再認スキーマ (recognition schema) は、実際に行われた運動の結果を評価する (図 2)。スキーマとは運動の経験に基づいて変容する記憶のコンポーネントである。このスキーマ理論の発表を契機として、階層型理論に基づく運動学習理論は、運動指令の書き換えをモデル化する手続きによって発展し、感覚情報処理や運動記憶保持に関与する脳機能の役割を明らかにする試みが様々な分野で続けられている。

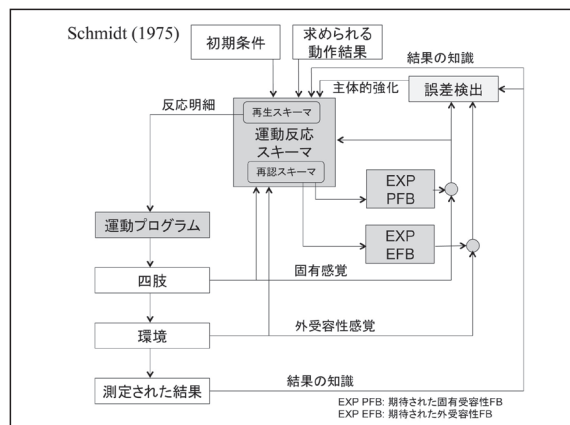


図2. スキーマ理論 (Schmidt's schema theory)

再認スキーマは、実際の運動に伴って生じる感覚 FB を評価し、練習の反復によってエラー同定能力を高める機能をつかさどる。再認スキーマによるエラー同定は、GMP-再生スキーマに基づいて実施された早い運動に対して機能する。一方、FB を利用しながら調整できる遅い運動については、再生スキーマ-再認スキーマによって管理される。

2) 運動学習における脳機能

運動制御・学習には、随意運動の司令塔である運動皮質 (一次運動野と連合運動領野と呼ばれる運動前野、補足運動野、帯状運動野) (図 3)³⁾ および 2 つの重要な大脳皮質—皮質下回路、すなわち、運動皮質からの情報と

運動に関する末梢からの感覚情報を統合して、運動を適正化する役割を果たす小脳回路と、運動を遂行するうえでの順序や運動の組み合わせを制御する基底核回路が機能している。

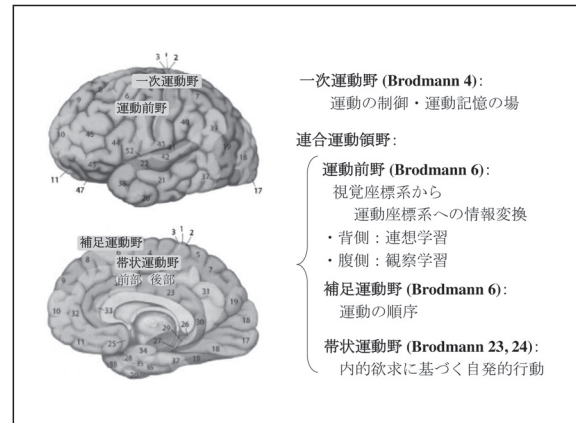


図3. 運動皮質と運動学習におけるその役割³⁾ より引用

a. 小脳における誤差学習

小脳は、ある運動指令によって実行された運動の軌道や結果に関する様々な感覚的結果 (SC) を受けて、それが意図していたパフォーマンスと異なる場合に、その誤差を修正して運動指令を書き換えるシステムとして機能する。小脳は、課題を繰り返す間に、SC における誤差を検出してその誤差を減少させる「誤差学習」を行う場である (図 4)。

Schmidt のスキーマ理論における再生スキーマは、要求されている運動反応へと導く運動指令のパターンを構築するフォワードモデルの役割を果たし、また、再認スキーマは、運動指令によって期待される SC に基づいてエラーを同定する機構に相当する。フォワードモデルに基づく「意図された運動に関する SC」と「実行された運動に関する SC」は、下オリーブ核において照合されて、両者間に誤差が同定されれば、非常に強力な「複合電位」と呼ばれる誤差信号が登上線維 (climbing fiber) を介して送られて、小脳の出力細胞であるプルキンエ細胞に様々な感覚信号を供給している平行線維 (parallel fiber) のシナプス伝達効率を持続的に抑制する (LTD; long term depression)。その結果、フォワードモデルは書き換えられて、視床を介して運動皮質にフィードバックされるとともに、赤核脊髓路を介して運動出力に関与しうる。

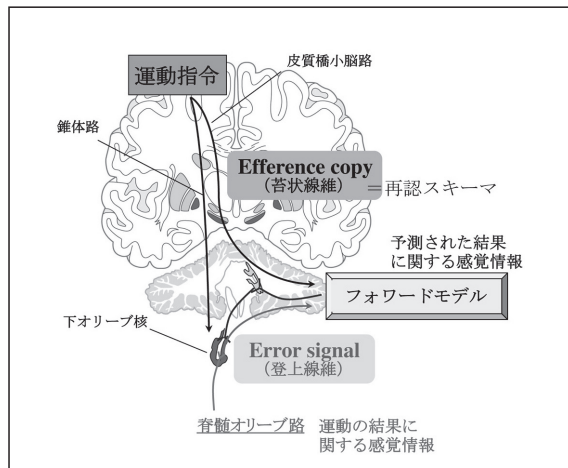


図4. 小脳における運動学習³⁾より改変引用

運動皮質からの運動指令は錐体路を介して出力されると同時に、その運動指令の信号が皮質橋小脳路を介して小脳半球にコピーされて（efference copy）、運動モデルが記憶される（フォワードモデル：forward model）。この運動モデルの実現によって得られるであろう感覚的結果（predicted-SC）は、小脳核から下オリブ核に送られる。一方、実際に出力された運動に由来する感覚的結果（SC）は、脊髄オリブ小脳路によって下オリブ核に伝達され、ここで意図した運動の感覚（predicted-SC）と実際の運動による感覚的結果（SC）が照合される。照合によって検出された誤差信号（error signal）が登り線維を介して小脳にフィードバックされると、苔状線維を経由した平行線維－プルキンエ細胞シナプスの伝達効率が長期抑圧を受けて、コピーされた運動のモデルが書き換えられる。

b. 大脳基底核における強化学習

大脳基底核は、大脳皮質の全域ならびに視床、辺縁系、扁桃体から興奮性入力を受ける線条体（尾状核と被殻）、視床や脚橋被蓋核、上丘に抑制性出力を送る淡蒼球内節／黒質網様部、および線条体にドーパミン出力を送る黒質緻密部と間接経路を形成する淡蒼球、視床下核で構成される（図5）。大脳基底核は、運動の速度や力などの運動学的パラメータの設定には関与せず、大脳皮質で計画された運動プログラムに基づいて、必要な運動を促進し、不要な運動を抑制する意思決定（decision making）の役割を担っており、運動順序の学習、運動プログラムの抽出・切り換えを行う。

大脳基底核は大脳皮質と複数のループ回路を形成し、それらが運動関連情報を並列的に処理することで運動学習に関与している。例えば、はじめての相手に電話をかける際には番号を視覚的に確かめながら押すが、何度

も電話をかけているうちに空間座標が運動順序の座標として記憶され、番号を見なくても押せるようになる。このように、学習初期には、前頭前野／頭頂葉連合野から尾状核を介して前頭前野に投射する前頭前野ループ（視覚ループ）が視覚情報を処理して運動を出力するが、その運動順序が運動座標でコードされ、リハーサルが繰り返されると、補足運動野から被殻を介して補足運動野へ投射する運動ループによる運動出力へ置換される。

基底核回路の大きな特徴は、快／不快という情動信号をもたらすドーパミン入力による修飾作用を受けることである。線条体の投射ニューロンである中型有棘細胞におけるシナプス可塑性は、ドーパミン受容体の活性化によって発現する。中脳ドーパミン細胞の神経活動は、予期しない時に報酬が与えられると増加し、報酬が与えられることが予測できる場合には持続的に活動し、予測された報酬が得られなければ減少する。これらはドーパミン細胞が、強化信号として報酬をコードするだけでなく、報酬の予測誤差情報を伝達する機能も担っていることを示している。すなわち、大脳基底核は、ある行動を行うことによってどのような成果が得られるかを予測し、その成果と予測とが一致するようになるまで運動を変化させ、習得した運動を記憶・再現する強化学習に基づいて運動学習に関与する。

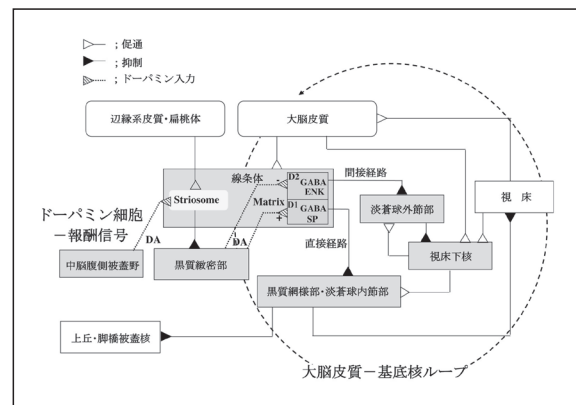


図5. 大脳基底核への主要な入力と出力

2. フィードバック

フィードバック（以下、FB）は、運動学習を推し進めるために課題を通じて供給される情報である。課題実行時の運動スキルに関する情報が学習者自身の視覚や深部感覚などを通じて入力される内在的FB（intrinsic feedback）と、課題におけるパフォーマンスやその結果

が外部から教示される外在的 FB (extrinsic feedback) に分類される(図6)³⁾。

1) 内在的 FB

内在的 FB には、運動課題の最中に得られる感覚情報(同時フィードバック; concurrent feedback)と、課題終了後に抽出された運動の記憶、すなわち、運動の結果(例: 前回より2秒はやく歩けた)およびパフォーマンスの状況(例: バランスを崩さずに歩けた)についての感覚情報(最終フィードバック; terminal feedback)が含まれる。課題におけるパフォーマンスを学習者自身がどのように感じたかによって、報酬にもなり、エラーにもなるという性質を有し、情報の内容は運動課題の難易度や外在的 FB の教示法によって変化する。

2) 外在的 FB

外在的 FB は、学習対象を焦点化することで学習課題の目的を変える力を有する。運動課題の試行中に同時 FB として付与される外在的 FB には、運動制御にかかわる筋電信号、力学的信号、運動学的信号や、療法士の評価に基づく言語的 FB、ハンドリングなどがある。一方、運動課題の試行後に与えられる最終 FB には、課題を行った結果がどのようなものであったかを伝える「結果の知識」(knowledge of result; KR)と、実行されたパフォーマンスにどのような特徴があったかを伝える「パフォーマンスの知識」(knowledge of performance; KP)がある。前者は、課題における運動制御に強く係わるのに対して、後者は課題を行うための運動計画に関与する。

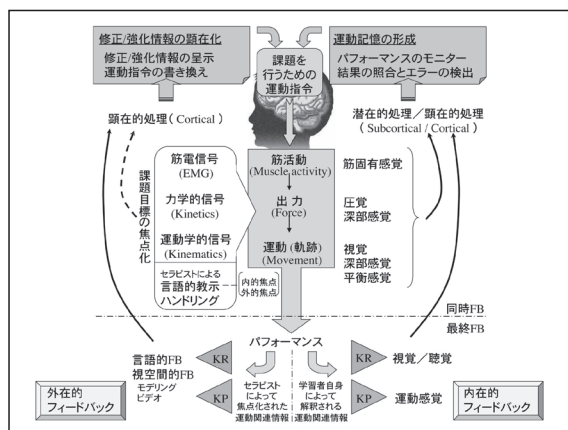


図6. フィードバックの種類³⁾より改変引用

3. 運動学習の段階と学習法

Fitts と Posner (1967) は、運動学習の過程を、学習すべき課題を認知する段階(認知段階: cognitive stage)、運動スキルを磨く段階(連合段階: associative stage)、意識せずに運動スキルを再現する段階(自動化段階: autonomous stage)に区分した。練習量と課題の達成度との関係を表す学習曲線(learning curve)は運動学習の過程を表現し、運動学習成果の指標の一つである(図7)³⁾。

初期段階においては、顕在化された運動課題に対して、

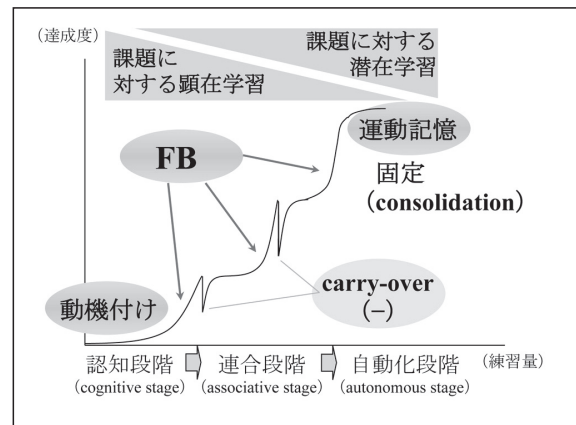


図7. 運動スキルの習得過程³⁾より改変引用

様々なフィードバック(FB)を処理しながらスキルの統合を図る。スキルの習得過程では、前日の学習効果が持ち越されて(carry-over)の段階へ進む。学習が進むと、運動課題における内在的 FB に基づく潜在学習が重要となる。

1) 認知段階

運動課題を認知する段階では、運動スキルの習得に向けた動機付けが重要である。運動課題が呈示され、その課題に取り組みながら、学習者は自らの経験による記憶と内的環境(学習前の運動スキルや麻痺などの身体的状況の変化など)ならびに外的環境(動作環境や扱う道具)に関する情報を処理して、課題の目的や難度、運動戦略の方法などを意識的・言語的に思考する。情報収集・処理には、宣言的記憶やワーキングメモリ(working memory)が動員されて、顕在学習(explicit learning)が行われる。学習の初期段階において、動機付けは重要な手続きであり、Singer ら⁴⁾は、'General strategy' として、5ステップアプローチを紹介している。

第1段階：Readying－課題をポジティブに思考し、最もよいパフォーマンスが行えるように準備する。

第2段階：Imaging－課題を正確かつ素早く行うイメージをして実際に運動しているように感じる。

第3段階：Focusing attention－課題に関連した事象に注意を向けて他の思考を遮断する。

第4段階：Executing－求められる成果を出すように実行する。

第5段階：Evaluating－利用できるFBを駆使して結果を分析し、次の試行に備える。

認知段階においては、基準課題(criterion task)に必要な運動課題を、70%程度の成功体験が得られる難度に設定し、課題に集中しやすい環境のもとで反復する一定練習(constant practice)から導入するのが一般的である。難度を下げるには、基準課題の運動スキルを要素に分けて部分的に練習する方法や、実行しやすい類似課題を用いて練習し、基準課題への転移(transfer)を図る方法を適用する。疲労や注意の持続に応じて、休憩や練習時間を短縮して行う(分散練習)。課題終了後には、学習者が自身の運動スキルをどのようにとらえているかを確認し、強化因子としての報酬、焦点を当てるべき運動制御に関するFBを与える。

2) 連合段階

連合段階では、学習者の注意は課題の内容ではなく、自らのパフォーマンスに向けられる。運動における身体の各部位間の協調、タイミングの調節や力量の制御によって、運動スキルに修正を加えながら、正確性やスピードを向上させる段階である。これらの達成には、課題を行うことで学習者自身が得る内在的FBに基づいた手続き学習が重要な役割を果たす。学習効果を確認しながら、外在的FBを調整して視覚FBへの依存度を減らし、固有感覚FBを増やす手続きを踏む。習得した運動スキルが様々な条件下で出力できるようにするために、多様練習(variable practice；速度や方向、距離などのパラメータをランダムに変えて課題を行わせることで、様々な条件下で特定の運動スキルを出力することができるようにする練習方法)を展開する。

3) 自動化段階

リハビリテーション医療において求められる運動学習の成果は、習得させた運動スキルを日常生活環境にお

いて実用化させることにある。日常生活に必要な運動スキルの自動化とは、標的動作を何も考えずに行うことができるような安定性が得られてはじめて完結する。したがって、運動スキルの実用化の手続きでは、様々な状況下で必要なパフォーマンスが楽に再現できるように、生活場面の設定、代償手段の適用などの検討も重要になる。

4. 運動学習に基づくリハビリテーション治療

スキル習得(skill acquisition)は、パフォーマンス再現の安定性(consistency)、環境・条件への適応能力(transferability)、心肺系、筋骨格系の機能的条件に応じた効率性(efficiency)によって達成される。医療現場における運動療法では、運動・認知機能等に様々な障害を抱える患者に、それぞれの目標に対応した運動スキルの習得を誘導する必要がある。したがって、習得を目指す運動スキルをより明確に示したうえで、患者に処理させるべき内在的FBを課題設定に基づいて規定することが重要になる。

例えば片麻痺歩行に必要な運動スキルを習得させるための運動学習は、麻痺肢の機能再建に重きをおいた方法と、残存機能による代償的運動制御に依存したパフォーマンス向上を目指す方法では、歩行練習のゴールとなる運動スキルは異なるものとなる。その方向付けを行うセラピストには、麻痺肢機能に応じた目標設定と、その機能的目標に向けた練習法の組み立てを、歩行運動に関する運動学的ならびに神経生理学的知識に基づいて提供する責務がある。

歩行リズムは、立脚後期の股関節伸展に伴う股関節屈筋群からのI a入力および立脚期の足部荷重による荷重受容器(Load receptor；以下、LR)からの感覚入力によって制御されることが動物実験で示されている⁵⁾。前者は、中枢パターン生成器(Central pattern generator)に対して屈筋群を促通し、遊脚期への移行を促すのに対して、後者は屈筋群を抑制して、立脚期の支持性を高める(図7)。これらの内在的FBは、ヒトの歩行制御においてもリズム形成に重要な役割を果たす。したがって、片麻痺患者では、麻痺側下肢を振り出すために、非麻痺側下肢による支持を早めて麻痺側下肢への荷重を解除('unloading')し、LRからの内在的FBを抑制することで屈曲パターンを促通する適応が図られると考えられる。その結果、麻痺が重度であるほど立脚期後期に麻痺

側下肢を身体の重心より後方に保持することが困難となり、麻痺側の推進力は小さくなる。麻痺肢の立脚期における荷重と立脚後期の股関節伸展運動による SC を歩行練習のなかでいかに処理させるかが、歩行機能再建に向けた課題設定において考慮すべき重要事項となる。

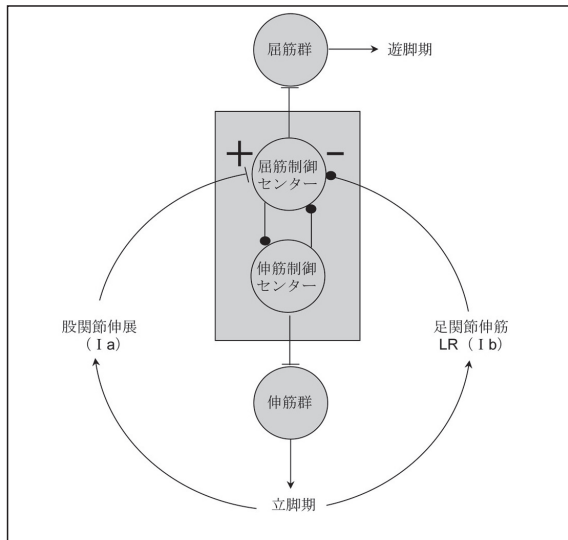


図8. 四足歩行動物における CPG への感覚入力 ⁵⁾より改変引用

歩行における立脚期制御は伸筋群によって管理される。屈筋群は、股関節伸展によって促進され、足関節伸筋（下腿三頭筋）の LR（主にゴルジ腱器官からの I b 群求心性活動）によって抑制される。

終わりに

神経障害を有する患者に対する運動学習では、運動課題で処理させる FB を選定する際に、SC の処理機構を含む運動学習機構が正常に機能しているかを評価する必要がある。患者は、特定の SC へ依存しやすい特性を有しており、例えば視覚に依存した運動スキルが習得されると、視覚情報遮断時の転倒事故が極めて起こりやすくなる。患者の学習能力を適正に判断し、効果的な運動課題を設定することが大切であり、そのスキルを高めるためには運動学習に関与する脳機能について理解を深めることが大切である。

文献

- 1) Schmidt RA: A Schema Theory of Discrete Motor Skill Learning. *Psycholog Rev* 82: 225-260, 1975
- 2) Adams JA: A closed-loop theory of motor learning. *J Mot Behav* 3: 111-149, 1971
- 3) 長谷公隆：運動学習理論に基づくリハビリテーション

ンの実践, 医歯薬出版, 東京, 2-58, 2008

- 4) Singer RN, Lidor R, Cauraugh JH: Focus of attention during motor skill performance. *J Sports Sci* 12: 335-340, 1994
- 5) Pearson KG: Role of sensory feedback in the control of stance duration in walking cats. *Brain Res Rev* 57: 222-227, 2008