

歩行に関わる神経生理

Neurophysiology concerned with walking

山口裕子, 太田裕治

Yuko YAMAGUCHI, Yuji OHTA

(お茶の水女子大学大学院 ライフサイエンス専攻)

1. 運動系

歩行などのリズム運動は、末梢運動器・中枢性運動・高次脳機能による反射と随意運動の中間に位置している。最初は意識して練習を行い感覚野・連合野・運動野から錐体路を通り脊髄運動中枢へ指令が行き、そこから筋へ信号が伝わり運動が行われる。これらを繰り返し行ううちに、刺激や意思によって活動を開始した後、脊髄や脳幹に存在するパターン発生機構によって発現する動作が無意識に出来るようになる。練習後の調節回路である小脳に動きのプログラムが形成(記憶・経験)され、錐体外路を通り脊髄運動中から指令が行き、動作の進行中は反射化・自動化が起こる。さらに、予測(フィードフォワード)がきくようになる。

不随意運動(反射: reflex)とは、主として脳幹以下(小脳・脊髄など)の中枢により、無意識に行う運動のことである。皮膚や筋、関節、深部組織、内臓などにある感覚器および眼や耳などで、求心性インパルスの原因である刺激を受容し、求心性神経を通じて中枢神経に送り込まれる。その結果中枢神経から遠心性神経を通じてインパルスが末梢に送られて、骨格筋や内臓、腺などの効果器に作用する。反射は短潜時間で生じ、脳幹・小脳から下行する遠心性脊髄路が主として関与している。

随意運動(voluntary movement)とは、大脳皮質の働きにより、意識して行う運動のことである。意思によって生ずる運動は複雑で多数の筋の協調によることが多く、潜時が長い。随意運動では概念、動機づけの過程、運動のプログラム過程、運動の実行過程、支持組織およびフィードバック過程に分けられる。認知機能はフィードバック過程や概念・動機づけの過程と深く関与し、また記憶や注意は辺縁系や脳幹網様体と関連している。連合野は高次脳機能に関連するが最近小脳や基底核も高次脳機能に関与するこ

とが知られるようになった。また大脳での中枢は必ずしも固定したものではなく、障害や訓練によって変化し、神経系の柔軟性が存在する。これは運動系だけではなく、高次脳機能でも同様である。大脳皮質の運動野から下行する遠心性脊髄路が関与している。

ヒトや動物が姿勢や位置を変え、あるいは外界に力を及ぼすのは骨格筋の収縮による。骨格筋を支配するのは脳神経の運動核および脊髄前角に存在する運動ニューロンであり、運動ニューロンの発火は必ず対応する筋線維群の収縮を起こす。これはすなわち脳と脊髄全体のニューロン活動が、最終的には運動ニューロンの発火パターンに集約され、その結果発現する運動の型と大きさが決まる。

2. 中枢神経系における歩行運動制御

運動制御を行う中枢神経系は脊髄、脳幹・小脳、大脳皮質と基底核などからなり、それぞれの階層的レベルで処理される。

1) 脊髄

脊髄では α 運動神経が筋に接続し、体性感覚神経の入力が接続する最小運動-感覚回路を構成する。上位中枢を除いた脊髄動物実験で、各種反射や脊髄内のリズム発生器による歩行様運動が証明されている。上位中枢の機能が失われても、脊髄自身が体性感覚(筋、関節、皮膚刺激)からの情報で運動制御を行う。錐体路と錐体外路(大脳基底核錐体外路、小脳、脳幹網様体)が並列に、運動細胞を支配する。

①筋紡錘による伸張反射

歩行に関係する脊髄反射を起こす感覚受容体の主体は筋紡錘である。筋が伸張されると活性化されるIa求心性ニューロンは脊髄の α 運動神経に作用し、即座に筋収縮反射(伸張反射)が起こる。 α 運動線維以外の遠心路として筋紡錘に至る γ 線維は、筋紡錘を収縮させ筋緊張性の調整を行う。ゴルジ腱器官

は、自身の筋収縮を安静時に抑制する一方、拮抗筋を興奮させ、筋運動を調整する。歩行時に活性化し、歩行の立脚期から遊脚期へ変化する歩行周期に関与する。

②体性感覚による屈曲反射

関節受容器、靭帯受容器、皮膚受容器は、上位中枢に位置認識に関する情報を供給する。これら種々の感覚受容器の侵害刺激の屈曲反射は、興奮性の介在神経を介し同側屈曲筋を収縮させ、一方抑制性の介在神経を介しその拮抗筋の伸筋の活動を抑える。屈曲反射は多数の関節で屈曲が起き、他方、反対側の脊髄では交叉性伸展反射にて侵害刺激から遠ざかるようにする。歩行中、無意識に認める多関節運動はこの屈曲反射に似ている。

③脊髄歩行リズム生成回路

1895年、Sherrington や Mott は上位中枢を除去した脊髄動物において電気刺激による左右交代性歩行様運動が生成されることを示した。ヒトの痙性対麻痺患者の足底刺激でも、ときに足の交互運動を認め、脊髄レベルで歩行パターン生成回路が証明されている。これは、胎生期（出生前）から存在し、左右脊髄を分断すると交代性の感性は消失するが、下肢筋運動リズムはなお認められ、左右の脊髄に独立して脊髄運動リズム回路が存在する。脊髄内在ニューロン神経回路網がリズム生成回路と考えられる。

2) 脳幹・小脳

脊髄はその上位神経レベルの脳幹（延髄、橋、中脳）につながる。脳幹（特に延髄）での運動制御が感覚情報の統合による運動調節、姿勢反射や立ち直り反射、筋緊張の制御、歩行発生中脳中枢といった生命維持に重要な役割を果たす。歩行制御においては、前庭神経核、赤核、網様体などが関与する。脳幹は、頭部の皮膚や筋からの直接の体性感覚入力や、前庭系と視覚系からの姿勢に関する入力を統合する。また脳幹は頸部筋や眼筋による姿勢・歩行コントロールを行う。皮質脊髄路以外の下行路は脳幹から出力され錐体外路系として体幹、四肢の運動制御に関与する。

小脳は、脊髄、大脳皮質から入力を受け運動制御

や運動学習を行う。視覚系と前庭系の入力を受け体幹筋の制御に関係する部分と、視覚、前庭からの信号と脊髄からの固有感覚を脊髄小脳路経由で受ける部分がある。出力として、前庭脊髄路は立脚相で活動し、同側の伸筋に対し促通的に機能する。網様体脊髄路は主に遊脚期の同側屈筋を活性化し、赤核脊髄路は反対側屈筋を活性化する。脊髄からのフィードバックと運動命令を比較して運動を修正する。

小脳半球は大脳皮質の情報を受け、大脳皮質運動野へ出力し、運動の準備（タイミング）、プランニング、運動学習に関係する。

3) 大脳

脊髄、脳幹レベル以下の歩行運動は、リズム中枢や反射により制御させる。しかし、生体の歩行運動の開始は、欲求、逃避などの行動に関わる大脳辺縁系や、外界の認識に基づき行動を開始する大脳連合野は感覚情報を統合し、高次の運動機能のプログラミングに重要である。頭頂野と運動前野は空間の識別や連続動作などに関係する。運動野からの出力は錐体路（皮質脊髄路）を下降し、大脳基底核、小脳、脳幹の出力はいわゆる錐体外路系として並列に作用する。錐体路障害は痙性、麻痺など、錐体路系障害では不随意運動や固縮などの運動障害を起こす。脳幹（中脳歩行中枢）の歩行駆動系と接続する。

参考文献

- 1) Shumway-Cook, A, Woollacott, M.H., Motor control. Physiology of motor control. Williams&Wilkins, Baltimore, 45-83, 1995.
- 2) Berne, R.M., Genuth, S.H., 生理学. 第3版, 西村書店, 161-200, 1996.
- 3) 中村隆一, 齊藤宏, 基礎運動学. 第4版, 医歯薬出版, 77-137. 1992.
- 4) Kojima N, Nakazawa K, Yano H. Effects of limb loading on the lower-limb electromyographic activity during orthotic locomotion in a paraplegic patient. *Neurosci Lett*, 274(3), 211-213, 1999.
- 5) 窪田俊夫, 大橋正洋, 歩行障害の診断・評価入門, 医歯薬出版, 2(1), 41-54, 2002.
- 6) 山本長三郎, 岩間吉也, 標準生理学 I. 第3版, 金原出版, 6(1), 71-147, 2001.