

研究雑話(98)

障害児教育・動作学誌上実習(16)

藤井力夫

姿勢の保持と歩行運動の神経機序 (11)

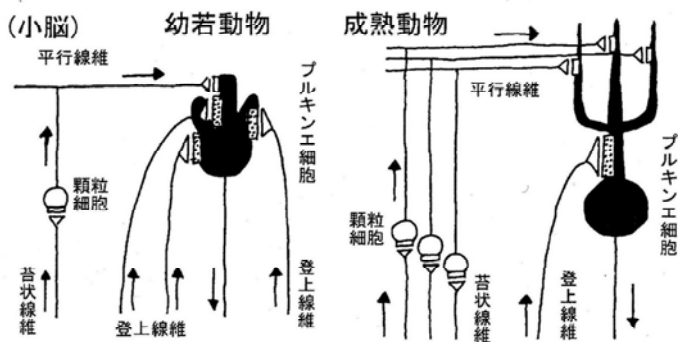
外乱のなかでのリズム駆動、歩行運動の適応制御

前回は、8ヶ月から10ヶ月の乳児が座位から膝這い位に移るときの姿勢反射の利用と増強についてお話しました。頸性立ち直り、保護伸展、傾斜反応など姿勢反射を利用するほどに、膝這い動作が開始されます。

このことは、共同運動が姿勢反射の利用を前提として形成されることを意味しています。歩行の開始はその最たるものでしょう。不安定や外乱のなかでの共同運動の習熟。今回は、この問題をめぐってお話したい。左右相反的なリズムパターンの発生自体は脊髄にあります。たえず変化する状況に対応して、どのように駆動するか、この学習が重要です。

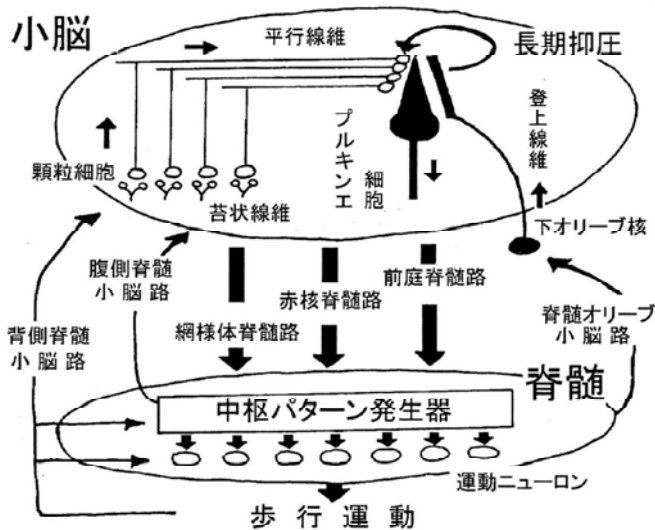
小脳皮質神経回路に関する生後発達の知見は、生後2週から3週にかけてのマウスで確認されています。プルキンエ細胞をめぐる神経接合の変化で、それまでたくさんあった登上線維が排除され、プルキンエ細胞1個につき、特定の1本に限定されていきます。それは顆粒細胞の内顆粒層への移動にともなった、苔状線維-顆粒細胞-平行線維の成熟と対応しています。15万本もの平行線維が、プルキンエ細胞1個にシナプスを形成することです。平行線維の信号は、脊髄末梢からのそれで、これらを受け取るほどに、プルキンエ細胞は特定の登上線維との結合を強めていくと考えられます。

A. 平行線維の成熟と登上線維の排除・増強



幼若動物では、プルキンエ細胞は複数の登上線維の支配を受けている。多くの顆粒細胞が外顆粒層から内顆粒層に移動中で、その軸索の平行線維は、プルキンエ細胞の樹状突起にさかんにシナプスを形成しつつある。内顆粒層に移動した顆粒細胞は、苔状線維とシナプスを形成する。成熟動物では、1個のプルキンエ細胞は1本の登上線維によって支配される。15万本もの平行線維が1個のプルキンエ細胞樹状突起スパインにシナプスを作る(狩野方伸, 1999)。

B. 歩行運動のパターン形成、最適化機構



脊髄における抑制性介在ニューロンを含む神経回路網は、中枢パターン発生器(CPG)とされ、歩行運動の基本となる左右肢の交代性運動パターンを運動ニューロンに与える。小脳は、脊髄の中枢パターン発生器における協調情報及び末梢の各種感覚器からの情報をたえず受け、同時に脳幹の諸核のニューロンを介して脊髄内の介在ニューロン及び運動ニューロンの活動を修飾している。歩行運動中の肢間協調の誤差信号は、脊髄オリーブ小脳路・登上線維を介してプルキンエ細胞に届けられ、平行線維からの無数の信号と一致して長期抑圧される。この仕組みにより、多様に変化する外部環境に従って肢間協調が自律的に修正されていると考えられている(柳原大 et al. 1999)。

脊髄にあるリズム・パターン駆動装置：左右相反的な手足の共同運動は、抑制性介在ニューロンを含む脊髄における神経回路でなされます。伸張反射の自動調節や相反性神経支配の機構がこの基礎を形成しています(雑話92、93)。

脊髄にあるリズム・パターン駆動装置：左右相反的な手足の共同運動は、抑制性介在ニューロンを含む脊髄における神経回路でなされます。伸張反射の自動調節や相反性神経支配の機構がこの基礎を形成しています(雑話92、93)。

平行線維シナプスと登上線維シナプスの関係(図A)：

登上線維からは四肢間協調の誤差信号が届く(図B)：登上線維からは運動遂行の誤差信号を受け取ることを、雑話91で、前庭動眼反射を例にお話しました。この場合は、対象を正中で捉える「逆モデル」回路が前庭・小脳片葉路に形成されるのでした。同様にして、脊髄・小脳虫部路や、脊髄・小脳中間部路に、姿勢や歩行運動の「逆モデル」形成回路が想定されています。筋緊張や相反性リズムの駆動が、脊髄で反射的に調節されつつも、共同運動の最適な遂行のためには、四肢間協調の修正が必要です。路面のたえざる変化に対応して歩くためには、合理的で自然な最適リズムを自己のものとしながらも、遂行誤差を予測できる自律的な自動回路の仮定が重要となります。(北海道教育大学教授)