

1章

神経系の用語紹介

練習では全て外すことなくシュートを50本全部決めることができるバスケットボール選手が、試合になると全く入らなくなるのはどうしてでしょうか。個人の署名（サイン）は、マイクロチップのような小さなものに書かれた時であっても、掲示板に大きく書かれた場合であっても、大きさに関わらず同じように見えるのはどうしてでしょうか。競技選手が軟部組織を損傷すると、比較的軽傷でも「感覚」を無くすはどうしてでしょうか。消防士達はどうやって自分のやるべき仕事を遂行するのでしょうか。また、モーツアルトを聞くことが、なぜ記憶力や運動パフォーマンス向上につながるのでしょうか。

多少の努力をはらって、神経系の区分・初步的な専門用語・語彙・基本的な体軸方向の表し方（図1-1）を基本的に理解すれば、先ほどの疑問や他の神経科学的な神祕を探索していくことができます。基礎的なことは、本書の1章に全て書かれています。次の章から、人間の動作や運動の基礎をなす神經の複雑性について書かれており、神經系に関する知識を高いレベルで確実に習得できるようになっています。そのため、「corticospinal」とか「cerebroreticulocerebellar」といった用語や、介在ニューロンと感覚ニューロンとの違いをすでに知っているようであれば、1章から始める必要はないでしょう。もしこういった知識が身についていないようであれば、1章から学んで頂ければ、残りの章を理解していくのに非常に役立つと考えられます。

1. 用語入門

専門家には専門用語があり、専門家が専門用語を発展させていく。例えば、鉛管工は「継ぎ目（joint：解剖学では関節のこと）」を溶接する。大工は枠を組み立てるに「8ペニー釘（長さ数cmの小さな釘。昔100本で8ペニーの値段だった：訳者注）」を使う。ダンサーはフランス語で「jambe：ジャンブ（足の意味）・plie：プリエ（膝を曲げる動作）」という用語を使う。神経学や

運動制御の専門家も、専門用語を用いることは同様である。しかしながら専門用語は多音節的になる傾向がある。「cerebroreticulocerebellar」や「fastigioreticulovestibular」といった用語、さらにそれより古い「septopreopticohypothalamoparamedian」といった用語は、日常会話で実際には使われていないし、また神経科学の大学院課程で3~4年研究をした者でも、そういう用語を使うのはなかなか難しいものである。そのように極端な用語を使うのにうんざりしてしまうかもしれないが、やる気をなくさないでいただきたい。

2

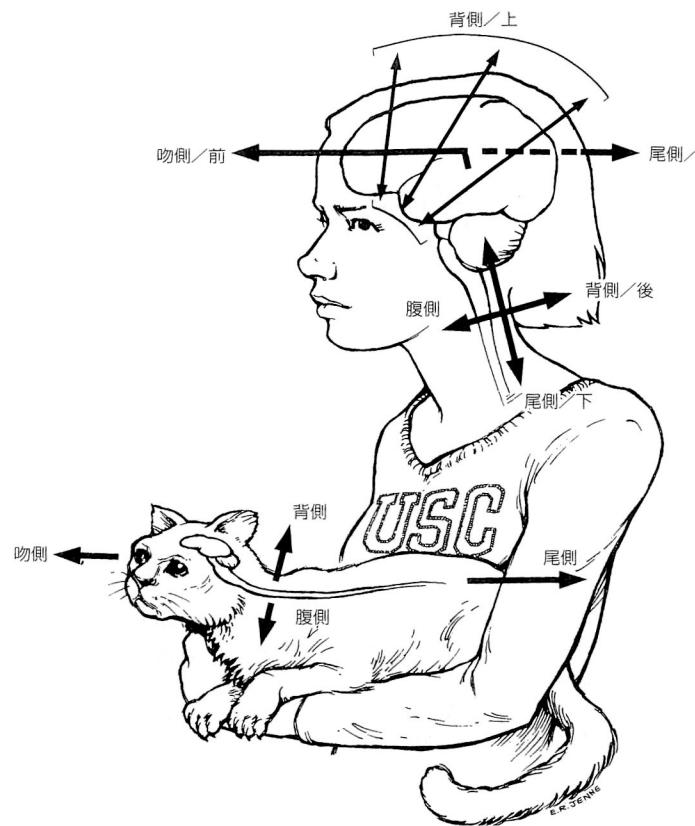


図 1-1 中枢神経系の方向性を示す用語は、ヒト（2本足）と他の動物（4本足）とでは異なる。

解剖学的構造の名称や位置を知ることによって、臆病な学生でも神経科学用語にある程度慣れてくる。なぜなら、これは神経科学用語の99%が論理的連鎖によって成り立っているからである。事実、それらの用語の多くは道路地図のようなものである。例えば上記の用語は、神経細胞が位置する場所や神経細胞が信号を送る場所を示している。したがって、これらの名前は発生源と投射部位を指しているにすぎない。中枢神経系の区分を知れば、神経学的音節の発音しにくい長い語句の

意味を理解することができる（図1-2）。

中枢神経系（central nervous system）は、脳（brain）と脊髄（spinal cord）に分けられる。中枢神経系はさらに7つの解剖学的領域に分けることができる。

1. 大脳半球（cerebral hemisphere）
2. 間脳（diencephalon）（さらに視床・視床下部に区分される）
3. 中脳（midbrain）
4. 小脳（cerebellum）

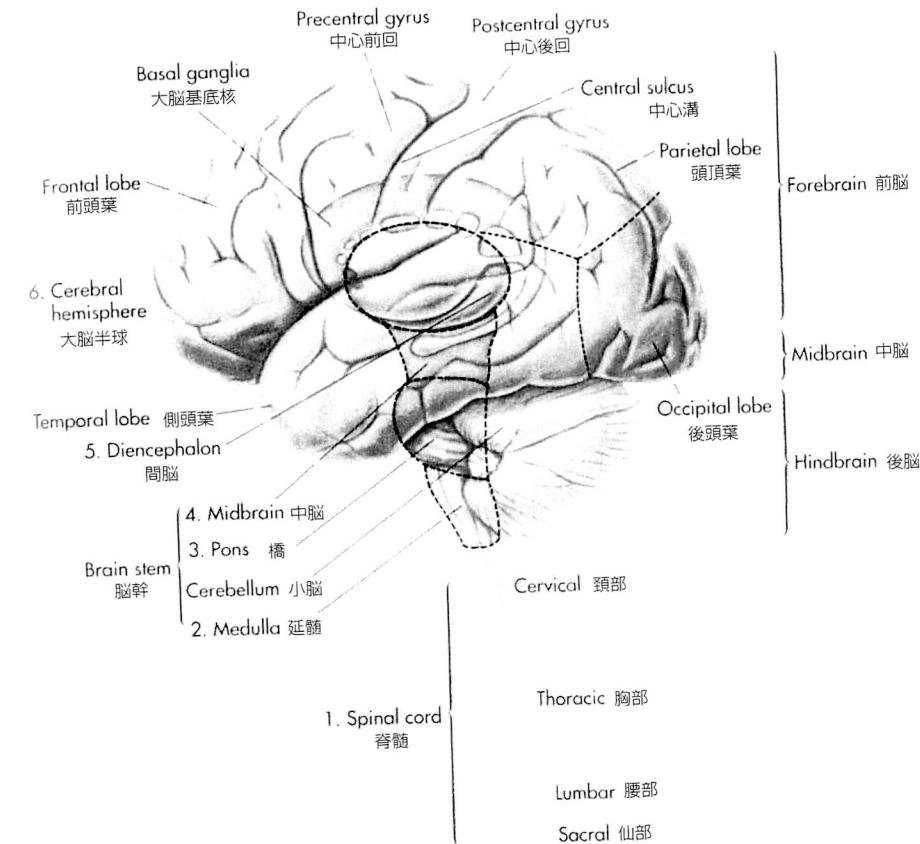


図 1-2 ヒト中枢神経系の主要な構成成分。（Kandel et al. Principles of Neural Science, 3rd ed. Appleton & Lange, 1991 より）

5. 橋（pons）
6. 延髄（medulla）
7. 脊髄（spinal cord）

延髄・橋・中脳は、合わせて**脳幹**（brain stem）とも呼ばれている。これらの分類を念頭に置けば、複雑な用語を非常に容易に説明することができる。脊髄に位置し小脳に投射する神経群を名づける。脊髄に位置し小脳に投射する神経群を名づける。脊髄に位置し小脳に投射する神経群を名づける。

にその投射部位を抜粋してくる。それゆえ、脊髄から小脳に投射するニューロン（neuron：神経細胞）は、脊髄小脳路となるのである。皮質脊髄路は、**大脳皮質**（cortico-：皮質）から脊髄に出力する投射である（図1-3）。このような簡単な体系を使えば、多音節的な発音しにくい長い語句でも簡単に説明できる。また中枢神経系は、多くの**神経核**（nucleus）から構成されている。神経

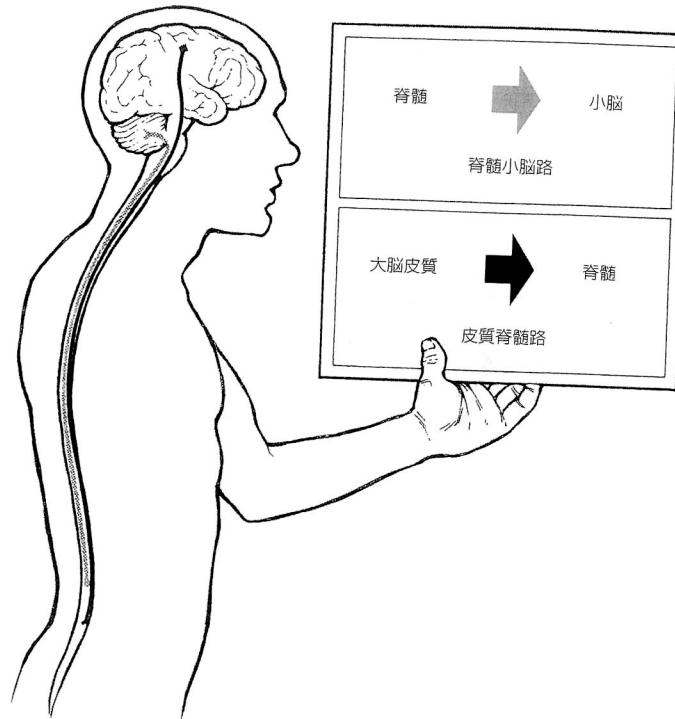


図1-3 この灰色で示された軸索の起始点（つまり細胞体）は脊髄に位置しており、投射する先（軸索終末）は小脳にあるので、「脊髄小脳路」と名づけられている。黒色の「皮質脊髄路」は、大脳皮質を発生源とし脊髄に投射している。

核は解剖学的あるいは組織分布的に関連したニューロン集団であり、しばしば高密度に集合している。このように組織分布的に関連したニューロンは、機能的にも関係していることが多い。残念なことに、中枢神経系に存在する無数の神経核、それ全ての名称は違っている。例えば「fastigiate nucleus」と「reticular nucleus」は小脳の室頂核から、脳幹にある網様体核に投射し、その後延髄にある前庭神経核に投射する。

神経系の無限個の分類や構成を覚えようとする、名称は明らかに複雑になってくる。しかしながら、卷末の索引を使ってやっかいな単語の一部

を解体すれば、地道な苦労や頭の体操なくして、中枢神経系をそこそこ理解することができるようになるだろう。

2. 末梢神経系 (peripheral nervous system)

中枢神経系だけが神経系の唯一の構成要素ではない。末梢神経系もまた、もう1つの脊椎動物の神経系を構成する要素である。末梢神経系とは、**神経節** (ganglia: 中枢神経系の外側に位置する機能的に関連したニューロンの集団) と、脳や脊

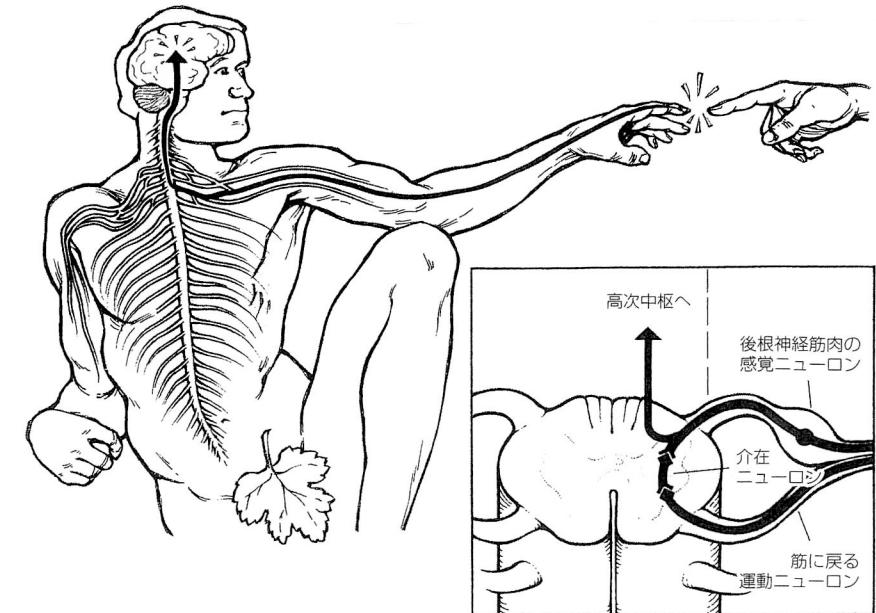


図1-4 後根神経節に存在する感覚ニューロンは末梢にまで達し、そこから指の先端にある受容器の情報を脊髄に戻すことになる。この投射は末梢神経系の一部である。後根神経節のニューロンは、受容器の求心性情報を脊髄に伝達している。この情報は脊髄反射弓の一部として利用され、運動ニューロンを賦活して動作を誘発する。この受容器の感覚情報はまた、中枢神経系の上位中枢にも伝達されることになる。

髄の中に含まれない末梢神経のことをいう。感覚ニューロン (sensory neuron) の末梢部分は、感覚情報を中枢神経系に伝達する。それゆえ、感覚ニューロンは主として末梢神経系に存在するが、その脊髄と高次脳中枢への投射は中枢神経系の一部でもある (図1-4)。中枢神経系の内部にある運動ニューロン (motor neuron) は、末梢神経を介して末梢に投射している。例えば、脊髄にある運動ニューロン (spinal motoneuron) は筋 (muscle) に投射している。これらの細胞体は中枢に位置するが、その軸索投射は末梢神経系の一部と見なされている。また**自律神経系** (autonomic system) も末梢神経系の一部と考えられている。自律神経系の働きや相互作用は複雑であ

る。自律神経系は、筋収縮や動作の感覚フィードバックに直接関係してはいないので、運動制御の神経科学に関する書物では、主題としては敬遠されがちなようだ。しかしながら、自律神経系は交感神経系 (sympathetic) と副交感神経系 (parasympathetic) の2つから構成されており、この両者は本質的には運動制御のメカニズムに関係している。自律神経系をさらに細分化してみて、その1つである腸管神経系は腸管運動に関係しているが、本書ではこれについては触れないでおく。「fight (闘争) か flight (逃避) か」という言葉が、自律神経系ではしばしば使用される。その理由は、交感神経系は主に体をストレスに備えさせる働きに関係が深いからである。副交感神経系は

もっとゆっくりとしたものであり、主として生体のホメオスタシス（恒常性）、つまり生体機能の維持に関係している。だからといって、交感神経系と副交感神経系が互いに対立した存在だと考えるべきではない。それら両方が一緒に機能することで、われわれはその時の環境の要求に見合った必要な興奮が持てる。広範囲に及ぶ自律神経系の相互作用は、運動を含めた生体の機能や行動すべてに影響を与えていた。交感神経反応である神経過敏症は、運動選手や音楽家たちのパフォーマンスをだめにしてしまう。また、自律神経系は免疫系とも密接に関係している。損傷や機能異常は、ストレス・けが・疾病に対処する個人の反応を劇的に変化させる。結合性と相互依存性は、ヒトの神経系の中で広範囲に見られるものである。

3. 中枢神経系の細胞

神経学や運動制御の研究には、神経線維連絡の研究が含まれている。線維連絡は1つのニューロンから始まる。ニューロンはメッセージを送る神経系の1単位である。ニューロンは、細胞体(soma)から伸びている樹状突起(dendrite)と軸索(axon)と呼ばれる突起とから成り立っている。軸索は細胞体からのメッセージを送っている。樹状突起はメッセージを受け入れる部分であり、軸索よりも多く存在している。運動制御は神経線維連絡が密であればうまくいくのである。ニューロンはその中の主役である。脇役の細胞または膠細胞(グリア)と呼ばれる細胞の数はニューロンより多いが、神経伝達とは直接関与しないので注目を集めることはない。

(1) 膠細胞(neuroglia)

膠細胞はニューロンの役割を整える。発育時のグリアはニューロンが最終的な部位に移動するのを手助けしているし、通常のグリアはニューロンに対する栄養物を産出したり、脳を守るために壁(閻門)を作ったり、ニューロンを防御する物質を分泌したりしている。文字通りにかわのよう

働きをして、神経系の骨組みを保つ役割も果たしている。脊髄損傷によって起こる筋萎縮やパーキンソン病のような病気に対して、胎児の組織を移植していく治療は、ニューロン自体ではなく、主としてグリアの機能と関連している。

話を簡単にするために、本書ではヒトの神経系を構成している千億個のニューロンだけを扱うこととする。雪の結晶と同じように、全てのニューロンの形態と機能は異なってくる。ありがたいことに、ニューロンは感覚ニューロン・運動ニューロン・介在ニューロン(interneuron)に分類できる。この分類によって、1,000億ものニューロンを逐一記述しなくとも、全体を概略できるのである。

(2) 感覚ニューロン

体性感覚ニューロンの細胞体は脊髄の外部にあり、そのままの後根神経節(dorsal root ganglion)とよばれる構造の内部に位置している(図1-4)。顔や頭の感覚ニューロンや、内臓調節にかかわる副交感神経の感覚ニューロンは、脳幹内部かすぐ近くの神経節内に含まれている。感覚ニューロンは軽く撫でた時の感覚から顔を叩かれた時の痛みにまで、幅広い刺激に対して反応している。これらのニューロンによって、私たちは現実と結ばれているのである。感覚ニューロンの片方の端は受容器官である。このニューロンのもう一方の端は脊髄に投射している。感覚受容器には、運動変化の検出器・嗅覚・聴覚・触覚・冷覚・温覚・痛覚などがある。様々な感覚受容器からメッセージを伝達している神経線維を、感覚求心性線維(sensory afferent fiber)と呼んでいる。ある種の感覚ニューロンは、脊髄の運動ニューロンや脳幹の神経核と結合して反射弓(reflex arc)を形成している。脊髄反射については、次の章で詳しく述べることにする。今の段階では、反射とは感覚刺激に対して迅速かつ予測可能な反応することであるといっておけば十分であろう。釘を踏めば痛いし、足をそこからとっさに引っ込めるのが最もよいのは、考えるまでもないことである。

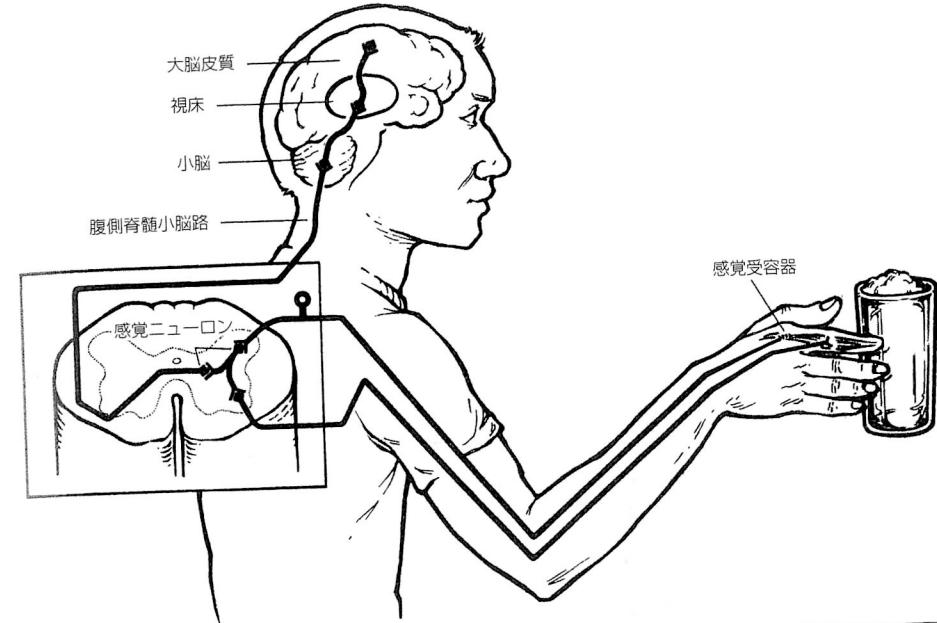


図1-5 脊髄の灰白質にある感覚ニューロンは、典型的な神経回路として脊髄反射弓に含まれているだけでなく、高次中枢、たとえば小脳(脊髄小脳路経由)や視床・大脳皮質へ、直接的・間接的に感覚情報を伝達する。

感覚ニューロンは脊髄反射弓を構成しているだけでなく、大脳皮質や視床のような高次中枢にも投射している(図1-5)。感覚刺激に意味が付加されるのは、これらの高次中枢内である。感覚に対する解釈と知覚は、私たちの日常生活の中でいつも起こっているのである。

(3) 運動ニューロン

運動ニューロンの細胞体は、脊髄や脳幹に存在していて、その軸索を通じて筋や筋筋錐にメッセージを送っている。運動ニューロンの主な機能は、筋収縮を制御することである。運動ニューロンは感覚ニューロン・介在ニューロン・大脳皮質やその他の神経構造からメッセージを受け取っている。運動ニューロンは中枢神経系のコマンドを実行する第一線の兵士であり、筋を収縮させて実際に

運動を起こさせている。感覚ニューロンと運動ニューロンの間には、直接的・間接的に豊富な線維連結がある。線維連結が直接的であれば、より早く刺激に対して反応できるようになる。

感覚刺激の入力と動作との密接な関係がいかに重要であるか、理解の一助として次の例をあげてみよう。砂浜で散歩しているあなたは、健康そうで満ち足りている。周囲からの羨望の眼差しを感じるので、あなたは散歩をやめてジョギングを始めた。走り始めていくらもたたないうちに、とがった貝が柔らかい足の裏に刺さってしまった(図1-6)。ジョギングはたちまち片足跳びに変わってしまう。痛みの感覚は直ちに動作に影響を与えるし、この動作の切り換えには自分の思考などまったく必要ない。痛みの感覚は、鋭い刺激から足をあげて離そうとする反射反応を引き

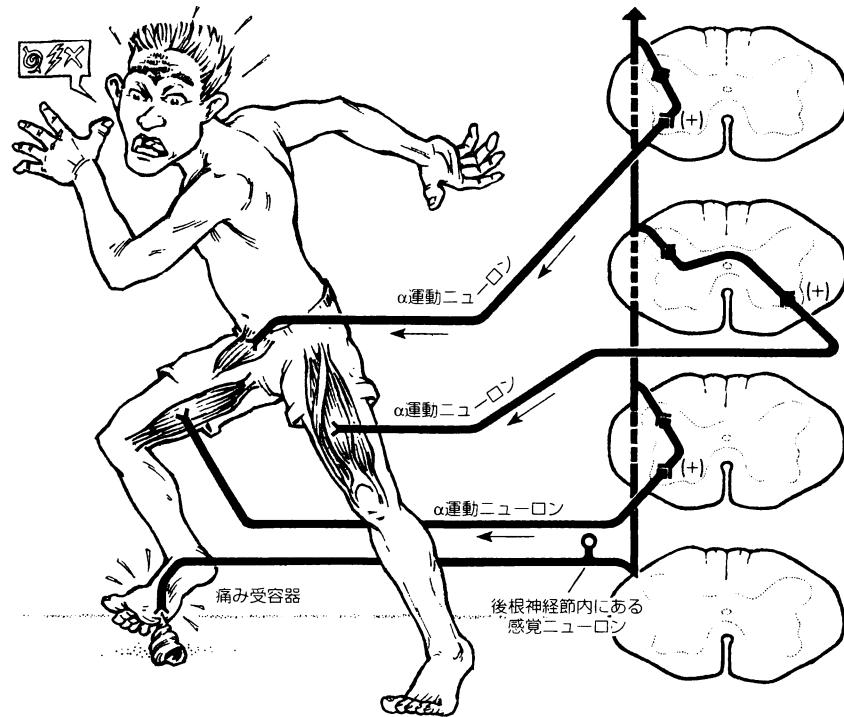


図1-6 交叉性伸展反射。とがった貝（あるいは何か痛みを生じるもの）を踏むと、その足は引っ込められて末端部を刺激から遠ざけようとし、同時に反対側の足が伸びるような反射が生じる。この反対側肢の伸展によって、他側を屈曲させている間に、しばらく姿勢を保つことができるのである。

起こす。ここでもう少しこのことを考えてみよう。反対側の足をつっぱってしばらく片足で立っているように筋肉を収縮させておかないと、足をあげて痛みから遠ざかることができないのである。このどちらかというと複雑な動作も、脊髄反射の一部なのである。今まで一身に浴びていたスポットライトが突然消えてしまったので、恥ずかしさのあまり赤面してしまうことになるだろう。この場合の恥ずかしいという感覚に対する知覚は、それ自身の生理学的な帰結なのである。しかし、高次脳中枢を扱う4章に辿り着くまで、この議論はおあずけにしておこう。

(4) 介在ニューロン

介在ニューロンは、脊髄や中枢神経系の奥深くに存在し、運動ニューロンと感覚ニューロン、それと高次中枢から下行してくる入力を結びつけています。介在ニューロンを単に反射弓の一部と考えるのは間違いであろう。むしろ、介在ニューロンは多様な入力を集めて統合し、固有の信号処理をしながら、介在ニューロン独特の出力を様々な場所に送っているのである。ヒトの神経系には1,000億以上のニューロンがあるが、その内の500万は感覚ニューロンであり、数10万は運動ニューロンである。残りが介在ニューロンであるから、

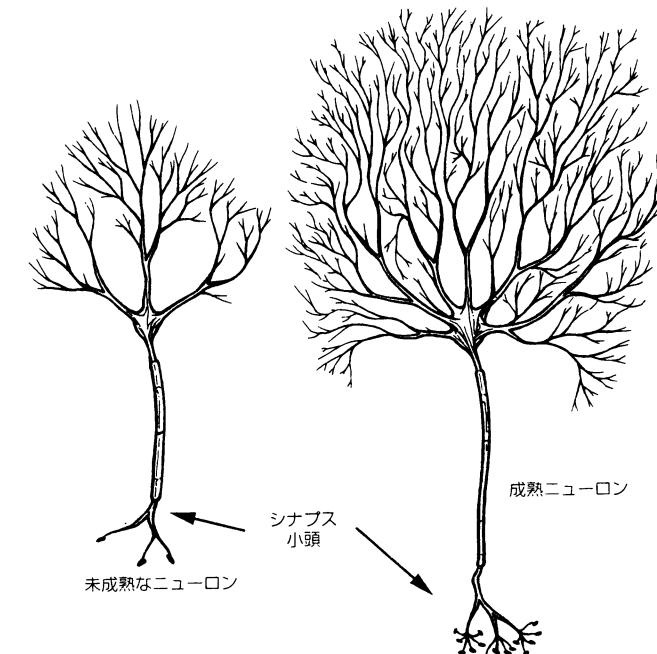


図1-7 神経成熟には樹状突起の分枝と軸索のシナプス小頭の増加が含まれる

神経系の99.9%以上にもなるのに、これらのニューロンのことは他のものよりもさらに分かっていない。したがって、私達は、神経系を構成している細胞について知っておくべきことの10分の1以下のことしか知らないのである。動作を制御している複雑な神経機構について、今でも未知のままであるのは不思議なことでも何でもない。

4. 神経投射と神経組織

(1) 樹状突起と軸索

ニューロンは電気化学的信号を受け取ったり送ったりしている。ニューロンのメッセージを送っている部分は軸索と呼ばれており、メッセージを受け取るところは樹状突起と呼ばれている。樹状

突起はまるで動物の毛でできた毛干のように見える。ニューロンは情報を待ちわびているので、できるだけ多くの入力が得られるように、樹状突起の枝分かれを何度も繰り返すのである。1つのニューロンは、樹状突起が枝分かれしているおかげで、数千もの入力を受け入れることができる。より多くの樹状突起があれば、ニューロンはもっと多くの情報を処理できる。1個のニューロンは樹のような形に見えるので、樹上突起の分枝(dendritic arborization)という用語ができた。ヒトが生まれる時には、大半のニューロンは未熟で数少ない樹状突起を持っている。私達が成長し、自分達の世界を学習し探索するようになるにつれて、豊かに発達していくのである(図1-7)。この過程は、より制限されながらも、成人期を通じ

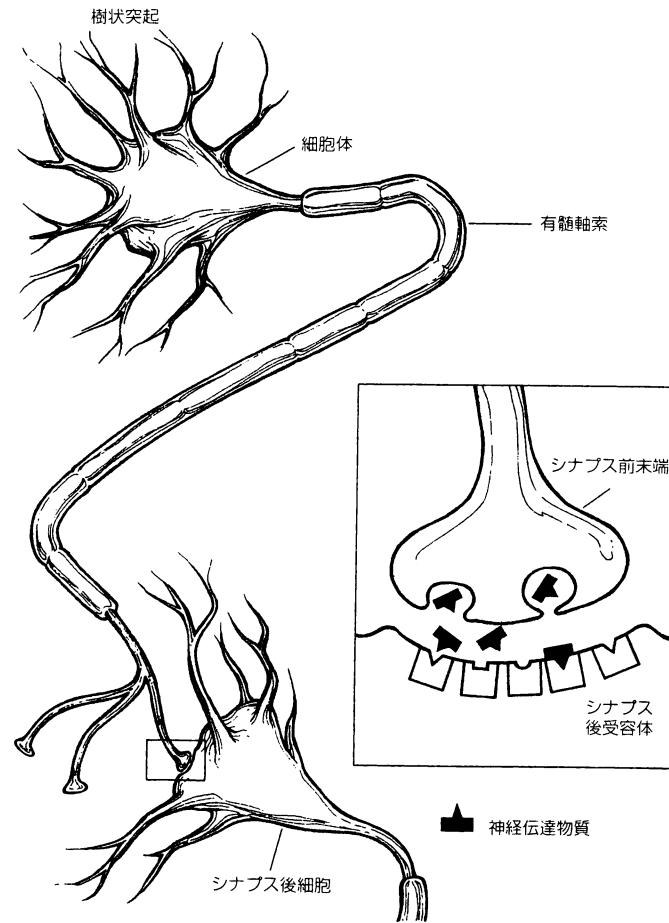


図1-8 軸索-細胞体間シナップスの図示。有髓軸索内に活動電位が発生すると、シナップス小胞内部の神経伝達物質はシナップス間隙に放出される。神経伝達物質はシナップス後膜の受容体と結合し、内向きのイオン流とシナップス電位の発生を引き起こす。(J. Carey. Soc for Neurosci. Abstr. 1990)

で継続されていく。学習を継続していくには、文字どおり脳をふくらませ続けていくことになる。

脳の成熟過程は個体発生の間に変化しうる。例えば、若い動物でもヒトでも、アルコールは樹状突起の成長と神経の成熟に対して強い影響を及ぼしている。これは胎児アルコール症候群の一要

因である。この障害は、妊娠時に過剰なアルコールを摂取した女性から生まれた胎児に起こる。

明るい話題として、ラット・マウス・ネコを使った動物実験によると、動物の新生児を車輪や傾斜面、はしごなどを設置して豊かな身体の環境に入れておくと、同時にこの豊かな環境を経験し

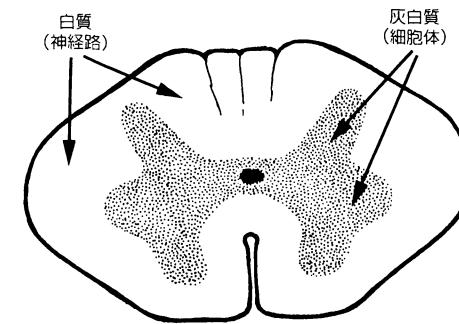


図1-9 脊髄の断面図。灰白質は細胞体の位置を示している。白質は脊髄を通して下行したり上行したりする経路を示している。(J. Carey. Soc for Neurosci. Abstr. 1990)

なかつた動物に比べて、運動に関係した脳領域の樹状突起がより発達していることが分かった。中枢の活動依存性変化は、明らかに毛玉の同類のような樹状突起にだけ限定されているわけではない。音楽家や職人、それに高度な教育を受けた人たちでは、それぞれの専門分野のために働いている大脳皮質が肥大化している。より早くから訓練を受けると、皮質再現性が強まるのである。放任か育成かという問題を考えた場合、それらの相対的な効果は複雑であり、ヒトの神経系に関するこの簡潔な入門書の範囲を越えている。しかしながら、神経系、中でも特に運動に関係している領域は、適切な感覚入力なしではうまく発育しないことが、ますます明確になってきている。活動依存性の変化は、樹状突起の形成だけに限定されていないのである。シナップス (Synapse) は活動に伴って強化され、不活動に伴って弱まっていく。

(2) シナップス

軸索と樹状突起が会ってメッセージを伝達する場所をシナップスと呼ぶ(図1-8)。シナップスはニューロン同士の結合部位であり、神経系の各所がお互いに連絡しあい影響を与え合うところである。あるタイプのシナップスは純粋に電気的なものであるが、ほとんどは信号を伝達するための神経

伝達物質 (neurotransmitter) を使っている。20世紀初期に医学教育者転じて神経科学者となったスペインのRamon y Cajalは、シナップスのことを「原形質のキス—恋愛叙事詩の最後の歓喜」と呼んだ。神経科学の先駆者として貢献したことから、今日彼は神経解剖学の父として知られている。

(3) 灰白質と白質

ニューロンは中枢神経中にはばらばらに分布しているわけではなく、特定の領域に集約されている。つまりニューロンは、中枢神経系のどこ（例えば脊髄内）においても集団を形成しているのである。軸索投射が集約されている領域と細胞体がたくさんある領域とを、神経科学者たちは色で分けている。灰白質 (gray matter) は細胞体と樹状突起がたくさん存在している領域である（図1-9と1-10）。生きている標本ではピンク色に近い灰色をしているので、灰白質と呼ばれている。灰白質内には機能的・解剖学的に関連しているニューロンの集団があり、神経核と呼ばれている。白質 (white matter) は大部分が軸索から成り立っており、ご存知のように神経系のある場所から別の場所へ情報を送っている。そして、もちろん白質は白く見える。

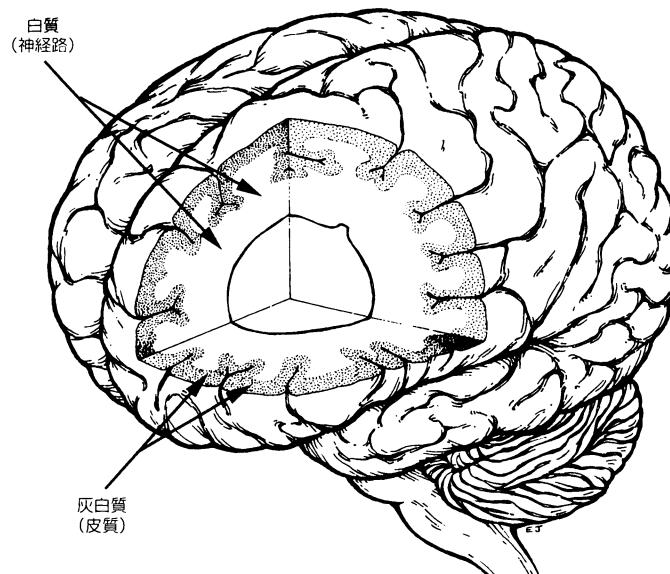


図1-10 大脳皮質内の灰白質と白質を示す断面図。皮質表面数mmの灰白質は、脊髄と同様に細胞体を含んでいる。大脳の残りは白質（軸索投射）から構成されている。大脳基底核や視床のような大脳内の構造（図には示されていない）には、細胞体がたくさん存在している。

5. 氷山の一角

分子生物学者・遺伝学者・コンピュータモデル研究者・バイオメカニクス研究者・神経科学者・工学エンジニア達は共同で研究を進め、科学の歴史にすばらしい時期を創成しようとしている。しかし残念ながら、ヒトの脳や神経系の理解が飛躍的に進んでいふことはまだいいがたい。合衆国連邦会議は（そこは科学的洞察力で有名な所ではないが）、1990年代を「脳の10年」とする宣言をした。そのうち2000年から始まる10年のことを、きっ

と「氷山の一角」と呼ぶようになると、私は予想しているのだが…。今日の神経科学研究の進展は、歴史的にも前例のないものである。感覺・運動・介在ニューロンの解剖学・生理学・生化学・遺伝学に基づく知見は、日々更新されているのである。これらの研究によって、各々の神経細胞1つ1つの個性が明らかになってきている。もちろん、神経細胞の個性は単独で生まれるのではなく、係わり合いの中から生まれる。遺伝子情報だけではなく、今までの経験と私達をとりまく周囲の影響によって、私達の現在あるがままの状態となり得たのである。

推薦図書・文献

- Ghatal signalling: special issue. *Trends Neurosci* 1996;19(8):305-69.
- Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM. *Principles of neural science*. 3rd ed. Norwalk, Conn: Appleton & Lange, 1991.
- Nolte J. *The human brain*, third edition. St Louis: Mosby-Year Book, 1993.
- Roland PE. Cortical organization of voluntary behavior in man. *Human Neurobiol* 1985;4:155-67.

参考文献

1. Elbert T, Pantev C, Wienbruch C, Rockstroh B, Taub E. Increased cortical representation of the fingers of the left hand in string players. *Science* 1995;270:305-7.
2. Pysh JJ, Weiss GM. Exercise during development induces an increase in Purkinje cell dendritic tree size. *Science* 1979;206:230-2.
3. Radetsky P. Experience and the brain. *Brainwork* 1992;2:3-4.
4. Schlaug G, Jancke L, Huang Y, Steinmetz H. In vivo evidence of structural brain asymmetry in musicians. *Science* 1995;267:699-701.
5. Singer W. Development and plasticity of cortical processing architectures. *Science* 1995;270:758-64.
6. Westerga J, Gramsbergen A. The effect of early movement restriction: an EMG study in the rat. *Behav Brain Res* 1993;59:205-9.