

# AMCoR

Asahikawa Medical University Repository <http://amcor.asahikawa-med.ac.jp/>

脊髄外科 (2013.12) 27巻3号:208～215.

認定医-指導医のためのレビュー・オピニオン  
大脳皮質・脳幹-脊髄による姿勢と歩行の制御機構

高草木 薫

大脳皮質・脳幹-脊髄による姿勢と歩行の制御機構

高草木 薫

旭川医科大学・脳機能医工学研究センター  
東京大学大学院・工学系研究科・特定研究客員大講座

連絡先

078-8511

旭川市緑ヶ丘東2条1丁目1番1号

旭川医科大学・脳機能医工学研究センター

TEL; 0166-68-2884

FAX; 0166-68-2887

E-mail; [kusaki@asahikawa-med.ac.jp](mailto:kusaki@asahikawa-med.ac.jp)

Abstract 329 words

Text 6616 字

図の説明 775 字

引用文献 39 (1095 words)

Keywords

1. Anticipatory postural control
2. Central pattern generator
3. Locomotor regions
4. Motor programing
5. Body schema

## **Abstract**

This review argues neuronal mechanisms of controlling posture and locomotion. Volitional gait behaviors are composed of “automatic control of posture and rhythmic limb movements” that operate in conjunction with “intentional control of precise movements of trunk, limbs and feet”. The automatic control of posture and rhythmic limb movements are mediated by the ventromedial descending motor system from the brainstem structures. Descending signals in this system activate spinal interneuronal circuits, which are termed as central pattern generator (CPG), automatically generate locomotor rhythm and pattern in conjunction with sensory afferents from muscles, joints and skins. On the other hand, when locomoting subject requires intentional gait modification, an activation of the dorsolateral descending motor system, or the lateral corticospinal tract, arising from the motor cortical areas is critically involved. An intentional gait control is always preceded by appropriate postural adjustments which are achieved by the motor programs in motor cortical areas including the supplementary motor area and premotor area. Information of bodily function such as body schema, which is always updated at the temporoparietal cortex on the basis of proprioceptive, visual, vestibular and auditory sensations, can be critically required to generate and develop the motor programs. The motor programs of postural control may be propagated to the brainstem, via the cortico-reticular projection, so that anticipatory postural adjustment can be performed by the activation of the ventromedial systems immediately before the onset of the intentional gait modification. On the other hand, motor programs of intentional gait control are transmitted to the primary motor cortex so that precise limb trajectory is generated, and accurate foot placement is achieved by the activation of the corticospinal tract. Signals from the basal ganglia and the cerebellum regulate “automatic process” by acting on the brainstem and “intentional process” by acting on the cerebral cortex. Operation of the basal ganglia largely affected by dopamine, and cerebellar function depends on feed-forward and feedback signals acting on the cerebellum. Dysfunction of either mechanism of the above processes may result in postural disturbance and/or gait failure.

## はじめに

ヒトは、生後、約1年の時間を経て直立姿勢と2足歩行を獲得する。歩行は、眼球運動や咀嚼・嚥下などと同様に、生得的な運動機能である。歩行と姿勢を制御する基本的な神経機構は脳幹と脊髄に存在する。また、ヒトの2足歩行と多くの哺乳類の4足歩行の基盤となる脳幹と脊髄の神経機構には多くの共通点がある<sup>1)</sup>。随意運動には、無意識のうちに遂行される自動的な運動が随伴する。例えば、歩行の開始や停止、障害物の回避などの動作は、注意や正確な制御を必要とする随意的な動作であるが、歩行時のリズムカルな手足の動きや姿勢の調節など、自動的に遂行される定型的動作に我々が注意を払うことはない。また、全ての歩行動作には、これに最適な姿勢制御が先行しており、これにより、我々は転倒から免れる。この先行性姿勢制御は、目的とする行動の計画と運動プログラムで実現される「予測的な過程」であり、動物が未知の時空間に働きかける最初の能動的プロセスである<sup>2)</sup>。ゆえに、最適な姿勢制御の仕組みによって、我々の運動が適切に遂行される。多くの神経疾患においては、随意的な運動だけで無く、このような姿勢制御が障害される。

そこで本稿では、姿勢と歩行運動の制御に関与する神経機構の基本的枠組み、脳幹と脊髄における歩行と姿勢制御の統合機構、運動プログラムの生成に寄与する大脳皮質の神経機構、の3点について概説する。

## 1. 運動制御に関与する神経機構の基本的枠組み

### 1-1. 運動制御の基本的神経機構

運動のカテゴリーは3つに分けられる(図1)<sup>3,4)</sup>。第1のカテゴリーは、「定型的・自動的運動パターン」である。例えば、リズムカルな手足の動作や姿勢筋緊張の調節など意識に上らない自動的過程に関与する神経機構は脳幹と脊髄に存在する。脳幹と脊髄には、これらの運動パターンと連動して働く自律神経機能が備わっている。第2のカテゴリーは“闘争か逃走か”で表現される「情動行動」である。逃避行動や防御姿勢、探索行動や摂食行動、そして、性行動も情動行動である。これらは「快-不快」の情報に基づいて、辺縁系からの信号が、視床下部を經由して、脳幹に伝達されることによって誘発される(辺縁系-脳幹投射)。従って、情動行動は、自律神経系活動と定型的な運動パターンの組み合わせで構成される。第3のカテゴリーは大脳皮質に由来する随意的過程である。例えば、歩行の開始や障害物の回避など、注意を要する正確な動作などがこれに含まれる。随意的な運動機能の発現には、大脳皮質における認知機能と大脳皮質から脳幹(主に皮質-網様体投射)および脊髄への下行路(皮質脊髄路)が重要な役割を担う。

大脳基底核(以下、基底核)と小脳は、“脳幹への投射系を介して自動的過程”を、“視床-大脳皮質投射系を介して随意的過程”の調節に関与する。また、基底核は辺縁系への投射を介して情動行動の発現を調節する<sup>5,6)</sup>。小脳の機能には、大脳皮質からの efference copy (フィードフォワード信号)と脊髄小脳路を上行する運動感覚のフィードバック信号が<sup>7)</sup>、そして、基底核の機能にはドーパミン作動系が重要な役割を担う。従って、ドーパミン作動系の機能が低下するパーキンソン病では、自動的過程、随意的過程、情動行動の全てが障害される<sup>8)</sup>。

### 1-2. 姿勢と運動

適切な運動の発現には、姿勢制御が必須である。姿勢制御の多くが無意識のうちに遂行される。姿勢制御には、**代償性姿勢調節**(Compensatory postural adjustment)と**予期的姿勢調節**(Anticipatory postural adjustment; APC)がある<sup>9,10)</sup>。前者は、外乱に対して身体バランスを補償する姿勢反応であり、リアルタイムの感覚信号と脳幹・脊髄の姿勢反射系が重要な役割を担う。一方、後者は、運動の開始や運動中の動作変更に先行して、これに最適な姿勢を提供するための「予測的過程」であり、目的とする動作と連動する運動プログラムで実現される<sup>2)</sup>。この予期的姿勢調節は、目的とする随意運動よりも約0.1秒先行する。従って、“巧緻運動”と、これを支える“姿勢制御”とは、異なる神経機構によって実現される<sup>10)</sup>。

### 1-3. 内側運動制御系と外側運動制御系

“体幹や上下肢の近位筋による歩行や姿勢制御”と”手指の遠位筋を用いる巧緻運動“には異なる神経機構が関与する。これを理解する上で Kuypers が提唱した内側運動制御系と外側運動制御系の概念が有用である(図2)<sup>11)</sup>。各々のシステムを構成する下行路は脊髄の前索・前側索(内側)、および、背側索(外側)を下行するため、このように呼ばれる。

内側運動制御系を構成する神経機構は、網様体脊髄路、前庭脊髄路、視蓋脊髄路など、起始核が脳幹に存在する脳幹-脊髄下行路と、大脳皮質に起始する前皮質脊髄路である(図2A)。前皮質脊髄路は皮質脊髄路の5-10%である。故に、この系の主力は脳幹-脊髄下行路である。大脳皮質の主に6野(補足運動野と運動前野)の出力が脳幹への投射(主に皮質-網様体投射)を介して、内側運動制御系を駆動する。特に、網様体脊髄路は脊髄全長に渡って両側の神経細胞に作用して、体幹と両上下肢近位筋の協調的な運動を司ることにより、歩行や姿勢を制御する。前庭脊髄路も脊髄全長に渡り神経線維を投射し、主に同側近位筋の抗重力筋活動を亢進させる。視蓋脊髄路は頸髄に投射し、眼球運動と頭・頸部の協調的な運動を調節する。これらの下行路は伸張反射や屈曲反射(脊髄)、緊張性頸反射(延髄)、迷路反射や前庭動眼反射(延髄~橋)、そして、立ち直り反射(中脳)などの姿勢反射に深く関わっている。

外側運動制御系の主力は外側皮質脊髄路である(図2B)。4野と6野に起始する皮質脊髄路の90-95%が錐体交叉を通過して対側の背側索を下行する。一部の軸索側枝は中脳レベルにおいて赤核に投射し、赤核脊髄路を駆動する。ネコの赤核脊髄路は主に対側屈筋群を活動させる。一次運動野から下行する外側皮質脊髄路は体部位再現性に対応した対側の体幹・上下肢の運動を制御する。霊長類では皮質脊髄路が運動細胞に単シナプス接続をするが、運動細胞よりも遙かに多数の介在細胞に作用し、その作用は強力である。即ち、外側皮質脊髄路は標的とする屈筋運動細胞を直接興奮させると共に、脊髄反射経路の介在細胞群を動員して、巧緻運動時の拮抗抑制や手指筋の筋張力の調節、さらには、手指の屈曲動作などを円滑に遂行させる。

一次感覚野(3,1,2野)から下行する外側皮質脊髄路は、対側の後索核(触覚や固有感覚の中継核)や脊髄後角(温・痛覚)に作用して、運動時における運動感覚の取舍選択に寄与する。一次感覚野は6野から運動プログラムを受容すると共に、絶えず感覚情報を6野と4野に提供し、運動プログラムの生成や運動指令の発動に寄与する。一次感覚野の損傷によって運動が稚拙になる(肢節運動失行)。体性感覚野が運動制御に果たす役割は重要である<sup>12)</sup>。

大脳基底核、辺縁系、そして、小脳からの出力は、それぞれ、大脳皮質と脳幹への投射系を介して外側運動制御系と内側運動制御系に作用する。

## 2. 脳幹と脊髄における歩行と姿勢の統合機構

### 2-1. 歩行誘発野と筋緊張制御系

脳幹には歩行や姿勢の調節に関与する神経機構が存在する。動物実験によって、中脳歩行誘発野(Midbrain locomotor region; MLR)、視床下部歩行誘発野(Subthalamic locomotor region; SLR)、そして、小脳歩行誘発野(Cerebellar locomotor region; CLR)が同定されている(図3A)<sup>15,13)</sup>。近年、歩行想起による脳機能画像研究によって、これらの神経機構が、ヒトの脳においても存在することが確認された<sup>14)</sup>(図3C)。特に、臨床的側面において、中脳歩行誘発野が存在することも確かめられている。例えば、パーキンソン病の歩行障害に対する脳深部刺激の標的の一つとして中脳歩行誘発野が挙げられている<sup>15)</sup>。また、この部の微小脳梗塞によって、運動麻痺を伴わない失立や歩行障害を呈した症例なども報告されている<sup>16)</sup>。

中脳歩行誘発野の大部分は楔状核に相当し、脚橋被蓋核(Pedunculopontine tegmental nucleus; PPN)の一部を含む<sup>17)</sup>。中脳歩行誘発野の信号は、脳幹・脊髄の“歩行リズム生成系”と“筋緊張促進系”を活動させて歩行を誘発する(図3A)。歩行リズム生成系は網様体脊髄路と脊髄のリズム生成器(CPG)で構成される<sup>5,13,18)</sup>。また、筋緊張促進系には、網様体脊髄路、前庭脊髄路(図

には示していない),そして,モノアミン作動性下行路(青斑核背髄路・縫線核背髄路)が含まれる<sup>21)</sup>.視床下部歩行誘発野は外側視床下部に相当し,情動行動の発現に関与する.外側視床下部にはオレキシンニューロンが存在し,視床下部歩行誘発野は摂食行動に関連する<sup>19-20)</sup>.小脳歩行誘発野は小脳白質の中央で左右の室頂核由来の神経束が交差する領域である<sup>21)</sup>.視床下部歩行誘発野や小脳歩行誘発野の信号は,歩行リズム生成系に作用すると考えられる.

一方,筋緊張抑制系は脚橋被蓋核のコリン作動性細胞に始まり,橋網様体ならびに延髄網様体から下行する網様体背髄路を興奮させる(図3B).これが背髄内の抑制性介在細胞を介して, $\alpha$ -運動細胞, $\gamma$ -運動細胞,そして,背髄反射を媒介する介在細胞群(一部はCPG)を抑制する.従って,筋緊張抑制系は筋緊張を減少させると共に,背髄反射や歩行運動(リズム)も抑制する<sup>22-23)</sup>.また,この系はレム睡眠時の筋緊張消失にも関与する<sup>20,24-25)</sup>.脳幹内において,筋緊張抑制系と促通系の間には相互抑制作用が働く.この仕組みにより,適切な筋緊張レベルが維持される.

網様体背髄路は,速い(90-120m/s)伝導速度と遅い(20-40m/s)伝導速度の下行性線維で構成される<sup>26)</sup>.前者は姿勢(身体アラインメント)の変更や<sup>27)</sup>,歩行リズム生成系として背髄の歩行CPGを活動させて,歩行時の肢運動に寄与する<sup>28)</sup>.一方,後者は,筋緊張抑制系として,筋緊張の制御に関与すると考えられる<sup>26)</sup>.

## 2-2. 背髄における筋緊張と歩行の制御機構

図4は,背髄における歩行と筋緊張の調節機構の模式図である.背髄には,「歩行リズム」を生成する介在細胞群の神経回路が存在し, Central pattern generator (CPG) と呼ばれる.骨格筋,皮膚,そして関節からの信号によって屈曲反射を誘発する介在細胞群の神経回路がCPGとして機能する<sup>14,18)</sup>.CPGで生成されるリズムを基に,骨格筋からの群(Ia, Ib)線維や群線維からの入力を受ける介在細胞が「歩行パターン」を生成すると考えられる,これらは運動細胞に神経線維を投射して,歩行運動を誘発する.歩行リズムやパターンを生成する介在細胞群は灰白質の中間層~腹側部(Rexed V-VII層)に存在する.一方,灰白質内側部(VIII層)の交連性介在細胞は左右肢の交互運動に関与する<sup>29)</sup>.背髄内の神経回路の活動は,大脳皮質や脳幹からの下行性信号や末梢からの感覚性フィードバックにより調節される<sup>14,19)</sup>.

MLRからの信号は前側索を下行する興奮性網様体背髄路を介して背髄歩行ネットワークに作用する.一方,筋緊張抑制系である抑制性網様体背髄路は,前索を下行し,背髄反射を媒介する介在細胞群や運動細胞の活動を抑制することにより,筋緊張と歩行の調節に関与する.また,側索を下行する縫線核背髄路(セロトニン作動性)や青斑核背髄路(ノルアドレナリン作動性)などの筋緊張促通系も,介在細胞群や運動細胞に作用する.即ち,筋緊張促通系と筋緊張抑制系は並列的に背髄の歩行ネットワークに作用することにより,歩行と筋緊張を調節する<sup>5,14)</sup>.従って,アセチルコリン作動系やモノアミン作動系など神経伝達物質の障害は,筋緊張や歩行リズムの異常を誘発する可能性がある.

大脳皮質,脳幹,そして,小脳は,各々,背髄視床路,背髄網様体路,そして,背髄小脳路を經由して背髄の介在細胞群で生成される信号を常にモニターしている.このfeedback情報は巧緻運動や身体図式の生成(大脳皮質),筋緊張の維持(脳幹),運動の補正(小脳)などに用いられる.

## 3. 大脳皮質による姿勢と運動の制御

### 3-1. 運動プログラムと予期的姿勢制御

姿勢制御は目的とする動作に先行する(予期的姿勢制御)<sup>10-11)</sup>.従って,運動プログラムは「巧緻運動のプログラム」と「これを最適に遂行するための姿勢制御のプログラム」の双方から構成される(図5A).運動プログラムは補足運動野と運動前野(共に6野)で生成される<sup>30)</sup>.では,これらの運動プログラムは,どのように,運動機能に反映されるのであろう?

大脳皮質の一次運動野(4野),運動前野(6野),そして,補足運動野(6野)は,頭部・

体幹や上下肢の運動に關与する。4野と6野からは、共に、脳幹と脊髄への投射が起始するが、4野からは脊髄への投射が、そして、6野からは脳幹への投射が優位である(図5A)<sup>31-32</sup>。故に、6野で生成される姿勢制御のプログラムは皮質-網様体投射を介して脳幹に、そして、巧緻運動のプログラムは4野に伝達されると考えられる(図5A)。さらに、6野に起始する皮質-網様体投射は網様体脊髄路(内側運動制御系)を動員し、目的とする巧緻運動を遂行するための予期的姿勢制御を実現するであろう。そして、皮質-網様体投射と網様体脊髄路による姿勢のセットが完了した後に、4野からの運動指令が外側皮質脊髄路(外側運動制御系)を下行して脊髄の神経回路を駆動することにより巧緻運動が実現されると考えられる<sup>5</sup>。また、これら運動プログラムのコピーは後頭頂皮質や一次感覚野にも伝達され、運動により生じる feedback 情報と照合される。

### 3-2. 側頭-頭頂皮質における自己身体の認知

自己の身体を認知する仕組みは、我行動を発現するための基盤である。我々が特定の環境下で運動を発現するためには、その空間内における自身の身体位置や体幹・手足の姿勢をリアルタイムに認知していなければならない。平衡感覚、体性感覚系、視覚、聴覚などの信号は体幹や上下肢の位置情報を時々刻々と脳に刻んでおり、脳の中では、身体が体表モデルと連携した内的姿勢モデルとして構成される。これを、身体図式(Body schema)と呼ぶ(図5B)<sup>10, 11, 33</sup>。身体図式は、全ての感覚情報が収束する側頭-頭頂皮質で生成され、このリアルタイムの身体情報は、前頭葉の6野に伝達され、この領域における「運動プログラムを生成するための初期条件(身体の傾き、身体各部位のアラインメントや空間内位置情報)」を提供していると考えられる。また、身体図式は、身体の持ち主が自分であること(身体保持感; sense of ownership)や、運動の主体が自分であること(運動主体感; sense of agency)を認知するためにも必須である。故に、側頭-頭頂皮質から6野への投射系は、自己身体の認知情報に基づいて運動を発現するために必須のシステムである。従って、このシステムの障害によって、自身の運動を認知することが困難となるばかりでなく、様々な運動や行為の異常(失行症を含む)や、自身の identity や見当識の消失などを誘発する<sup>34</sup>。

パーキンソン病における歩行障害のメカニズムには、このシステムの異常が關与する。歩行時において、同疾患では、健常人に比べて、一次運動野、感覚野、頭頂葉、そして、小脳内側部(小脳歩行誘発野)や脳幹背側部(中脳歩行誘発野)の血流が低下している<sup>35</sup>。一方、同疾患で觀察される逆説性歩行(Paradoxical gait)によって右運動前野の血流が増加する。これは、視覚情報が、運動前野で生成される運動プログラムを改善させたためであると解釈されている<sup>35</sup>。また、同疾患における予期的姿勢制御の障害には、補足運動野の機能低下が關与する<sup>36</sup>。従って、パーキンソン病における姿勢制御や歩行運動の障害の背景には、「運動前野・補足運動野による運動プログラム生成機能の低下」と「身体図式を生成する側頭-頭頂皮質の機能障害」の双方が存在すると推定される。ネコにおける歩行の研究において、後頭頂皮質に保持される身体図式が“作業記憶”として運動プログラムの生成に寄与することが証明されている<sup>37</sup>。

高齢化に伴う高次脳機能の障害は、側頭-頭頂皮質における認知機能や前頭連合野における運動プログラム生成機能の障害を誘発する。近年、海馬領域が、視覚情報や平衡感覚情報に基づくナビゲーション機能に重要な役割を果たすことも解明された<sup>38</sup>。即ち、適応的な歩行運動には、脳幹-脊髄の姿勢-歩行統合機構のみならず、大脳皮質における高次脳機能が重要な役割を担う<sup>39</sup>。これらの連合野領域が、アルツハイマー型認知症において強く障害を受けることを考慮すると、高齢化にともなう歩行障害を克服するためには、筋骨格系の機能の改善に加えて、高次脳機能を改善させるための施策が必須である。

## 引用文献

- 1) Grillner S: Human Locomotor Circuits Conform. *Science* **334**: 912-913, 2011.
- 2) Brooks VB: III Posture and locomotion. in: The neural basis of motor control. Oxford University Press, 1986, pp140-150.
- 3) Grillner S, Georgopoulos AP, Jordan LM: Selection and initiation of motor behavior. in Stein PSG Stein et al. (ed) : Neurons, Networks, and Motor Behavior, Cambridge MA, MIT Press, 1997: pp3-19.
- 4) Takakusaki K, Saitoh K, Harada H, et al: Role of basal ganglia - brainstem pathways in the control of motor behaviors. *Neurosci Res* **50**: 137-151, 2004.
- 5) Takakusaki K: Neurophysiology of gait; From the spinal cord to the forebrain. *Mov Disord* (in press) 2013.
- 6) Middleton FA, Strick PL: Basal ganglia and cerebellar loops: motor and cognitive circuits. *Brain Res Rev* **31**: 236-250, 2000.
- 7) Morton SM, Bastian AJ: Relative contributions of balance and voluntary leg-coordination deficits to cerebellar gait ataxia. *J Neurophysiol* **89**:1844-1856, 2003.
- 8) Takakusaki K, Tomita N, Yano M: Substrates for normal gait and pathophysiology of gait disturbances with respect to the basal ganglia dysfunction. *J Neurol* **255**: 19-29, 2008.
- 9) Massion J: Movement, posture and equilibrium: interaction and coordination. *Prog Neurobiol* **38**: 35-36, 1992.
- 10) Jones GM: Posture. in Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM. (eds) : Principle of Neural Science 4<sup>th</sup> edition, McGraw-Hill, Co., 2000, pp816-831.
- 11) Kuypers HGJM: Anatomy of the descending pathways. in Brooks VB (ed) : Motor control. Sect.1, vol.2, Handbook of physiology. Bethesda MD, American Physiological Society, 1981, pp597-666.
- 12) 大木紫 , 渋谷賢 : 感覚野からの制御. *Clinical Neuroscience* **27**: 777-781, 2009
- 13) Takakusaki K, Okumura T: Neurobiological Basis of Controlling Posture and Locomotion. *Advanced Robotics* **22**: 1629-1663, 2008.
- 14) Zwergala A, Linnb J, Xiong G et al: Aging of human supraspinal locomotor and postural control in fMRI. *Neurobiology of Aging* **33**:1073-1084, 2012.
- 15) Stefani A, Lozano AM, Peppe A et al: Bilateral deep brain stimulation of the pedunculopontine and subthalamic nuclei in severe Parkinson's disease. *Brain* **130**:1596-1607, 2007.
- 16) Masdeu JC, Alampur U, Cavaliere R et al: Astasia and gait failure with damage of the pontomesencephalic locomotor region. *Ann Neurol* **35**: 619-621, 1994.
- 17) Takakusaki K, Habaguchi T, Ohinata-Sugimoto J, et al: Basal ganglia efferents to the brainstem centers controlling postural muscle tone and locomotion: a new concept for understanding motor disorders in basal ganglia dysfunction. *Neuroscience* **119**: 293-308, 2003.
- 18) Rossignol S, Dubuc R, Gossard J-P: Dynamic Sensorimotor Interactions in Locomotion. *Physiol Rev* **86**: 89-154, 2006.
- 19) Okumura T, Takakusaki K: Role of orexin in central regulation of gastrointestinal functions. *J Gastroenterol* **43**: 652-660, 2008.



- 20) Takakusaki K, Takahashi K, Saitoh K, et al: Orexinergic projections to the cat midbrain mediate alternation of emotional behavioural states from locomotion to cataplexy. *J Physiol* **568**: 1003-1020, 2005.
- 21) Mori S, Matsui T, Kuze B, et al: Stimulation of a restricted region in the midline cerebellar white matter evokes coordinated quadrupedal locomotion in the decerebrate cat. *J Neurophysiol* **82**: 290-300, 1999.
- 22) Takakusaki K, Kohyama J, Matsuyama, et al: Medullary reticulospinal tract mediating the generalized motor inhibition in cats: parallel inhibitory mechanisms acting on motoneurons and on interneuronal transmission in reflex pathways. *Neuroscience* **103**: 511-527, 2001.
- 23) Takakusaki K, Kohyama J, Matsuyama K: Medullary reticulospinal tract mediating a generalized motor inhibition in cats: III. Functional organization of spinal interneurons in the lower lumbar segments. *Neuroscience* **121**: 731-746, 2003
- 24) Takakusaki K, Obara K, Nozu T et al: Modulatory effects of the GABAergic basal ganglia neurons on the PPN and the muscle tone inhibitory system in cats. *Arch Ital Biol* **149**: 385-405, 2011.
- 25) Takakusaki K, Saitoh K, Nonaka S et al: Neurobiological basis of state-dependent control of motor behavior. *Sleep Biol Rhyth* **4**: 87-104, 2006.
- 26) Habaguchi T, Takakusaki K, Saitoh K, et al: Medullary reticulospinal tract mediating the generalized motor inhibition in cats: II. Functional organization within the medullary reticular formation with respect to postsynaptic inhibition of forelimb and hindlimb motoneurons. *Neuroscience* **113**: 65-77, 2002.
- 27) Drew T, Rossignol S: Functional organization within the medullary reticular formation of the intact unanesthetized cat. II. Electromyographic activity evoked by microstimulation. *J Neurophysiol* **64**: 782-795, 1990.
- 28) Iwakiri H, Oka T, Takakusaki K et al: Stimulus effects of the medial pontine reticular formation and the mesencephalic locomotor region upon medullary reticulospinal neurons in acute decerebrate cats. *Neurosci Res* **23**: 47-53, 1995
- 29) Matsuyama K, Takakusaki K: Chapter XVIII. Organizing principles of axonal projections of the long descending reticulospinal pathway and its target spinal lamina VIII commissural neurons: with special reference to the locomotor function. in Westland TB, Calton RN (ed) : *Handbook on White Matter: Structure, Function and Changes*, Nova Science Publishing Co. New York, USA, 2009, pp335-356.
- 30) Tanji J: Sequential organization of multiple movements: involvement of cortical motor areas. *Ann Rev Neurosci* **24**: 631-651, 2001.
- 31) Keizer K, Kuypers HGJM: Distribution of corticospinal neurons with collaterals to the lower brain stem reticular formation in Monkey (*Macaca fascicularis*). *Exp Brain Res* **74**: 311-318, 1989.
- 32) Matsuyama K, Drew T: The organization of the projection from the pericruciate cortex to the pontomedullary brainstem of the cat: a study using the anterograde tracer. Phaseolus vulgaris leucoagglutinin. *J Comp Neurol* **389**: 617-641, 1997.
- 33) Blakeslee S, Blakeslee M. Chapter 3. Dueling body maps. in *The body has a mind of its own*, New York, Random House Trade Paperbacks, 2007, pp28-53.
- 34) Damasio A: *The Feeling of What Happens – Body and Emotion in the Making of consciousness*. A Harvest Book, Harcourt, inc. San Diego, New York, London, 1999.

- 35) 井関一海, 花川隆: 脳機能イメージングによるヒト歩行制御メカニズムの解明 *Brain and Nerve* **62**: 1157-1164, 2010.
- 36) Jacobs JV, Lou JS, Kraakevik JA et al: The supplementary motor area contributes to the timing of the anticipatory postural adjustment during step initiation in participants with and without Parkinson's disease. *Neuroscience* **166**: 877-885, 2009.
- 37) Marigold DS, Andujar JE, Lajoie K et al: Motor planning of locomotor adaptations on the basis of vision: the role of the posterior parietal cortex. *Prog Brain Res* **188**: 83-100, 2011.
- 38) Hüfner K, Strupp M, Smith P et al: Spatial separation of visual and vestibular processing in the human hippocampal formation. in Rucker J, Zee DS (eds): Basic and Clinical Ocular Motor and Vestibular Research. *Ann NY Acad Sci* **1233**: 177-186, 2011.
- 39) Snijders AH, van de Warrenburg BP, Giladi N et al. Neurological gait disorders in elderly people: clinical approach and classification. *Lancet Neurol* **6**: 63-74, 2007.

## 図の説明

### 図 1 運動のカテゴリー

脳幹と脊髄の働きによる生得的な運動パターン、大脳辺縁系・視床下部から脳幹への投射系によって誘発される情動行動、そして、大脳皮質の活動を必要とする随意的な運動や行動という3つのカテゴリーに分類することができる。詳細な説明は本文を参照。

### 図 2 内側運動制御系 (A) と外側運動制御系 (B)

各々の制御系が支配する身体の領域を青および赤で示した。内側運動制御系は両側の体幹と近位の伸筋群 (抗重力筋) を外側運動制御系は反対側の上下肢遠位筋の屈筋群の運動を制御する。詳しい説明は本文を参照

### 図 3 歩行誘発野と筋緊張制御系

説明は本文参照。ACh; アセチルコリン, 5-HT/NA; セロトニン/ノルアドレナリン, CLR; 小脳歩行誘発野, CPG; リズム発生器, GABA;  $\gamma$  アミノ酪酸, MLR; 中脳歩行誘発野, PPN; 脚橋被蓋核の筋緊張抑制野, SLR; 視床下部歩行誘発野

### 図 4 脊髄における歩行リズムと筋緊張の統合機構

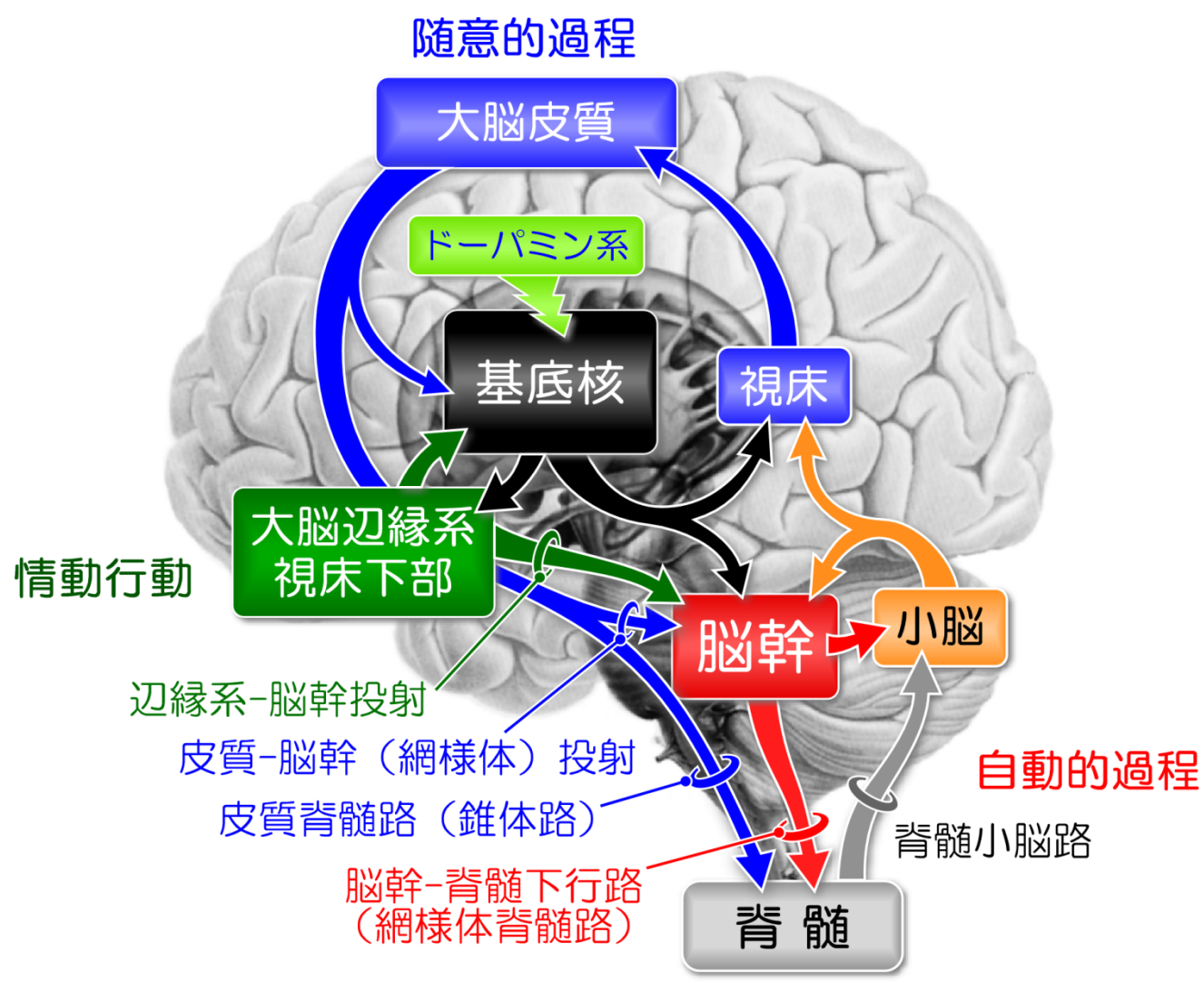
説明は本文参照。CPG; リズム発生器, F; 屈筋支配  $\alpha$  運動細胞, E; 伸筋支配  $\alpha$  運動細胞, Ia; Ia 群線維, Ib; Ib 群線維, II; II 群線維。

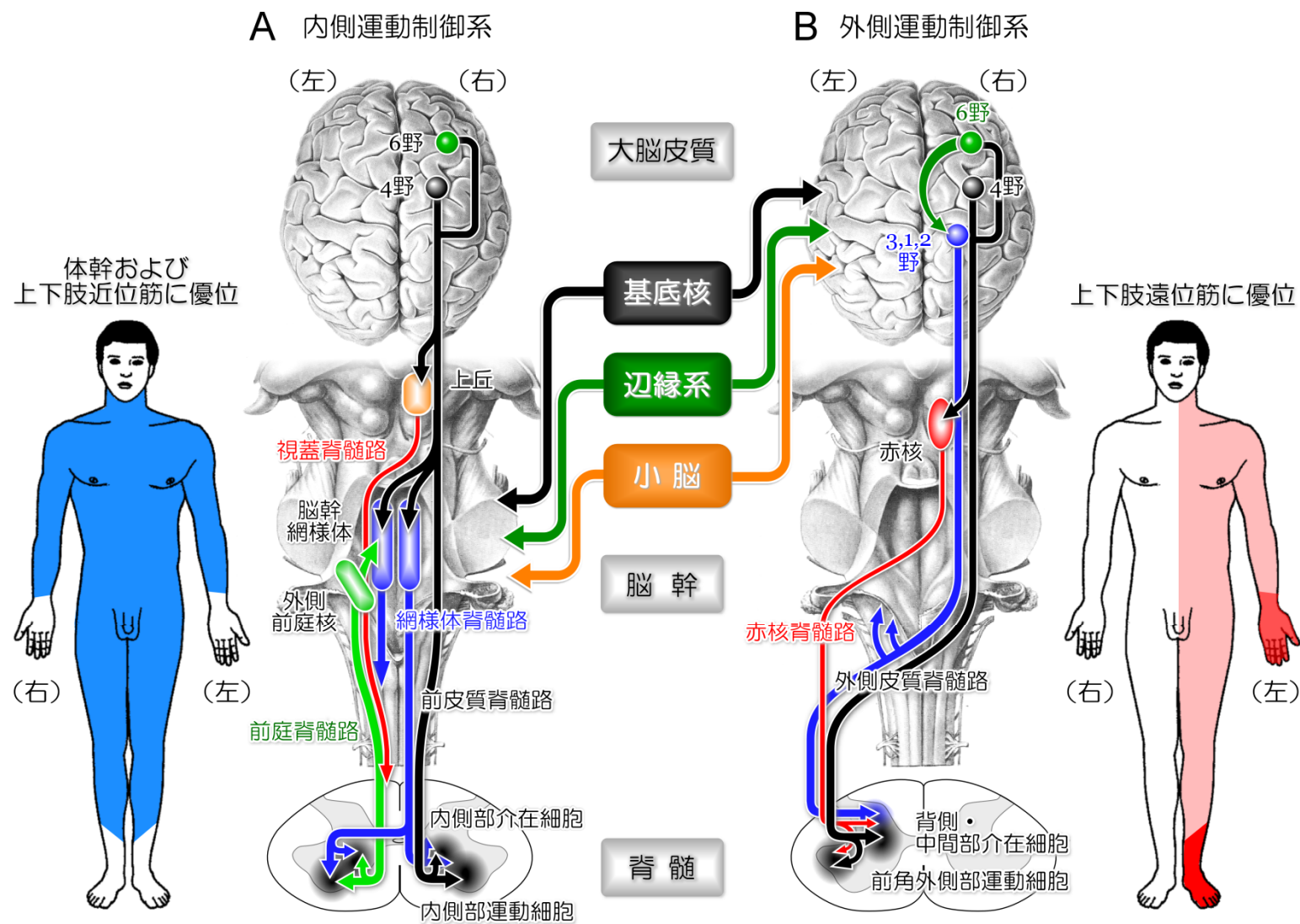
### 図 5 大脳皮質における姿勢と歩行の制御

A. 補足運動野と運動前野で生成される運動プログラムには姿勢制御のプログラムと随意的な巧緻運動のプログラムの双方が含まれる。前者は皮質-網様体投射と網様体脊髄路 (内側運動制御系) を活動させて、予期的姿勢制御を誘発する。巧緻運動のプログラムと一次感覚野 (3,1,2 野) からの感覚情報をもとに、一次運動野 (4 野) で運動指令が生成される。これが (外側) 皮質脊髄路を介して巧緻運動が遂行される。運動プログラムのコピーは頭頂葉にも送られ、運動によって生じる感覚情報と照合される。

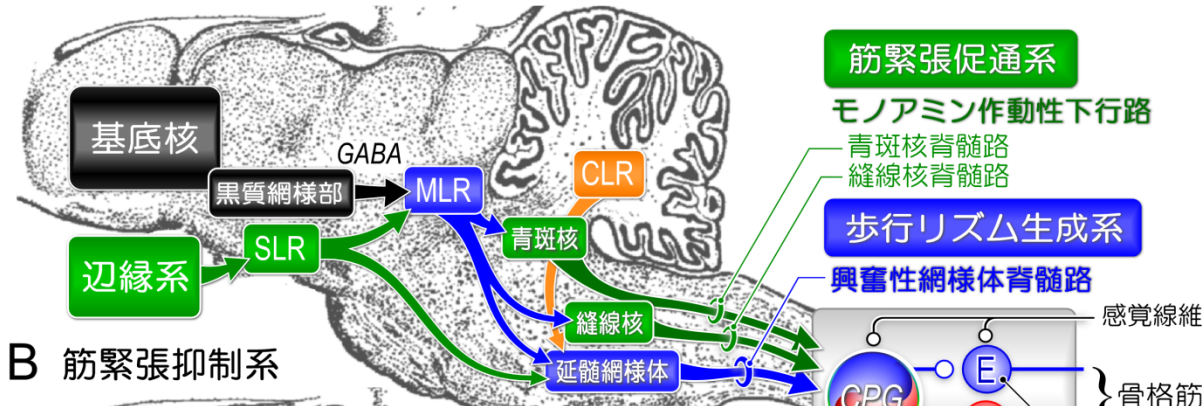
B. リアルタイムの体性感覚, 視覚, 前庭感覚が, 側頭-頭頂皮質で統合されて, 身体図式が生成される。この身体情報は, 補足運動野と運動前野に転送されて運動プログラムを生成する情報として用いられる。

図 1

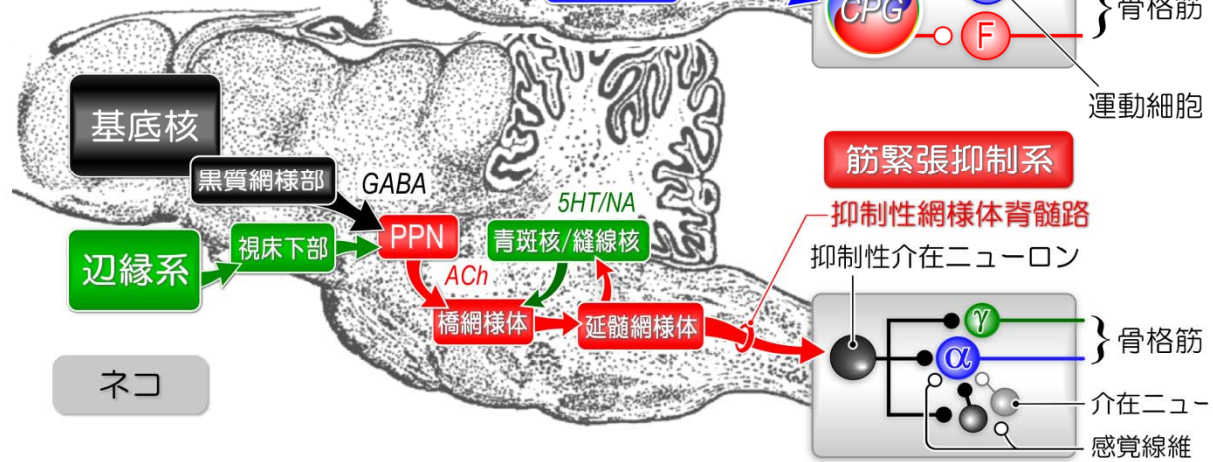




A 歩行リズム生成系と筋緊張促通系

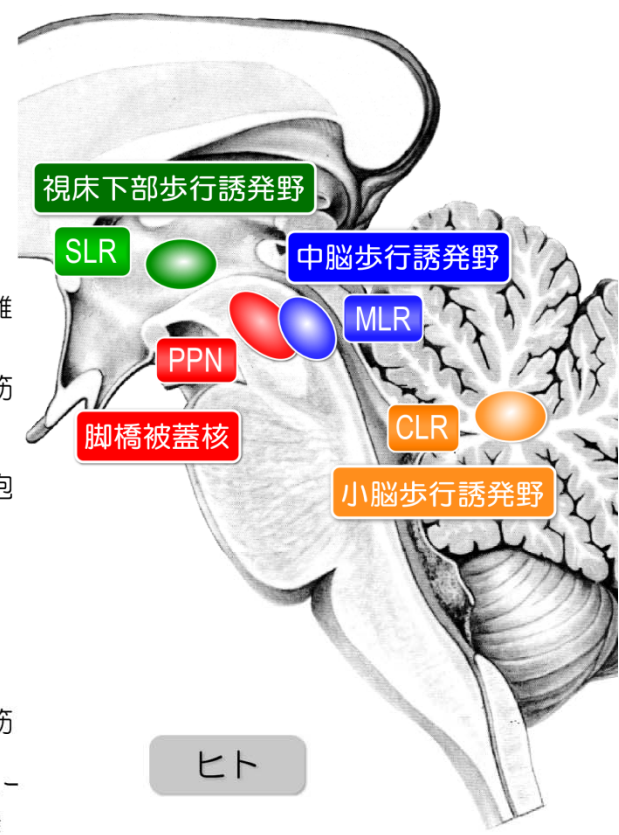


B 筋緊張抑制系

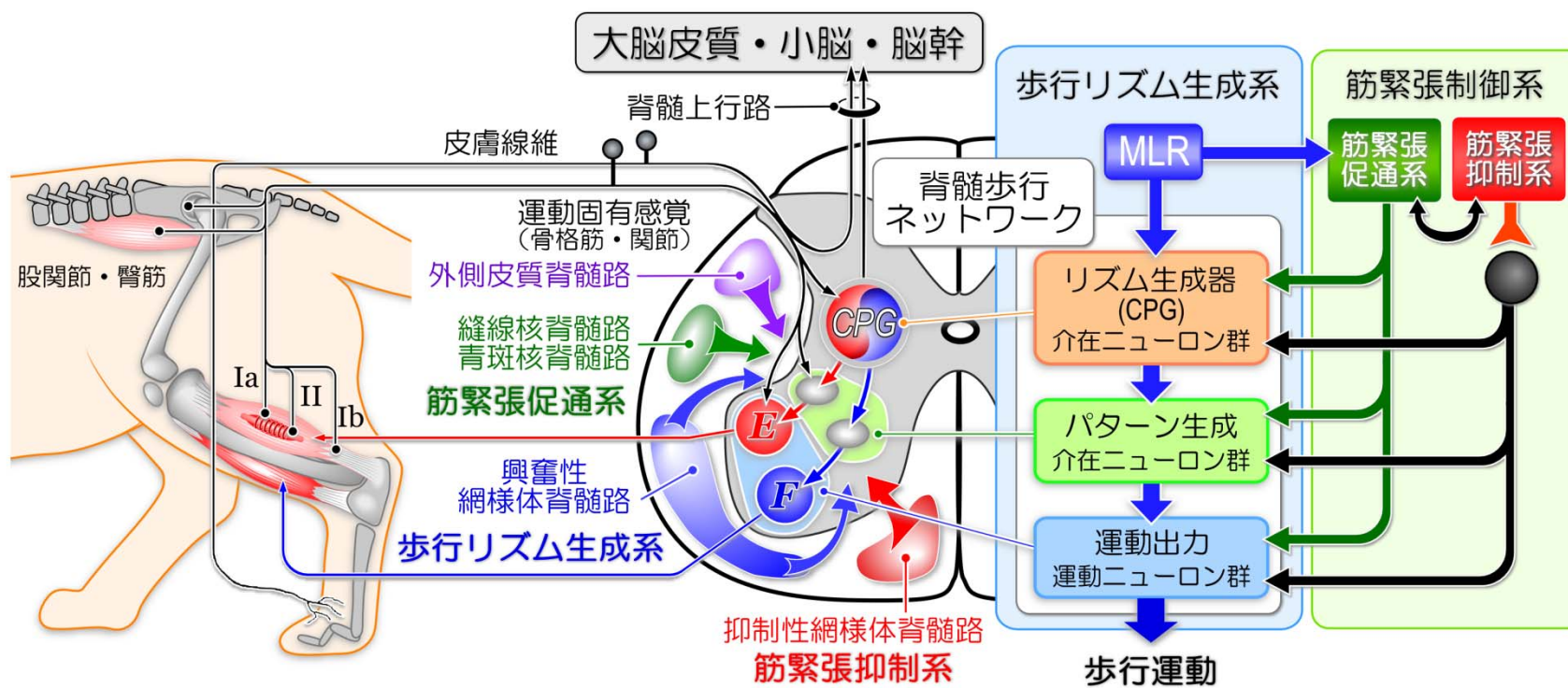


ネコ

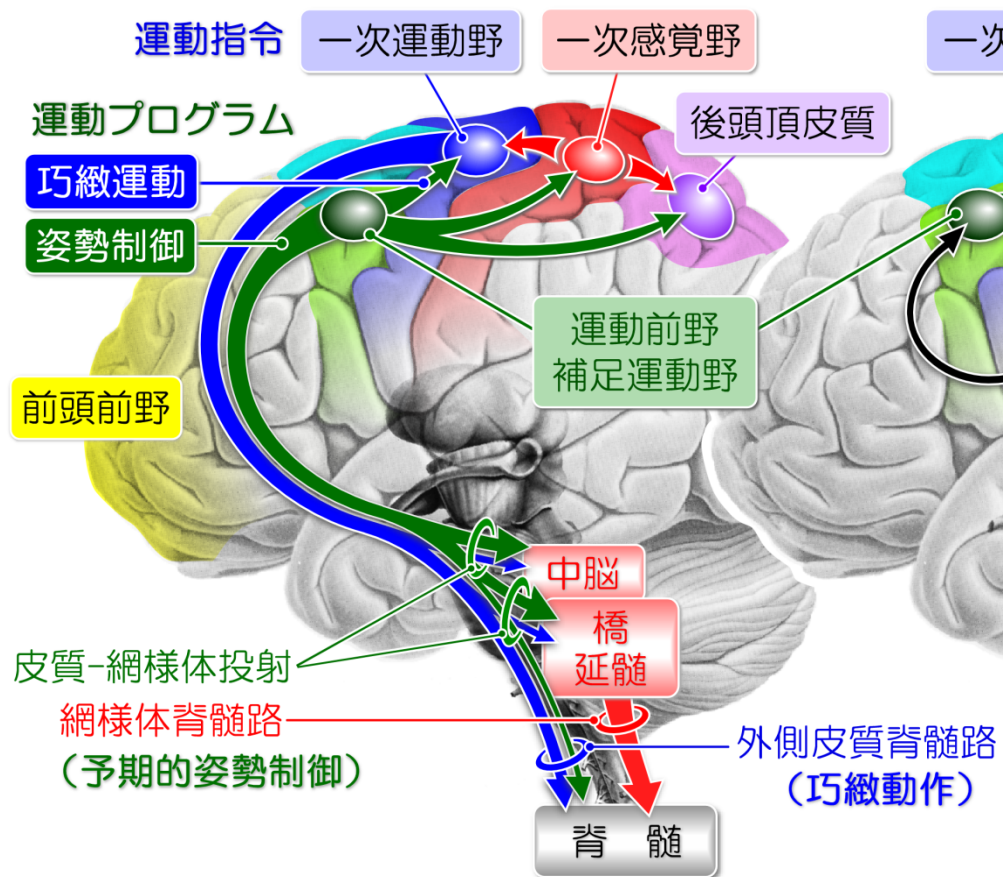
C 脳幹・小脳の歩行関連領域







### A 巧緻動作と予期的姿勢制御



### B 身体図式と運動プログラム

