



1

# 神経生理学の基礎





## 神経組織の構成と機能



### 神経系の構成



### 神経系とは



### 神経組織と神経系

**神経組織**は**神経細胞(ニューロン)**とこれを支持・栄養する細胞群(**非ニューロン性細胞**)からなる。

神経細胞はニューロン(神経元)ともよばれ、神経組織をつくる形態的・機能的単位となっている。またニューロンは多くの場合、その細胞体からは数本の突起をだしており、その突起の末端部は他のニューロンや細胞に接合している。このニューロン間またはニューロンが接する他の細胞との間にある部位を**シナプス**という。

これらニューロンとシナプスによって形成されるネットワークを**神経系**といい、これは身体のすみずみにまで分布している。

注) 組織: 組織とは、多細胞生物において一定の構造と機能をもった一種または数種の細胞の集まりをいう。

注) ニューロン(neuron): かつて神経組織は、網目状の構造物と考えられていた。しかしその後、これに形態的単位が発見(1891)され、神経元(ニューロン)と命名された。これは現在でいう神経細胞そのものであることから、神経細胞をニューロンと呼んでいる。



### 神経系の機能

神経系の機能は、生体の外界からくわえられた刺激や身体内部でおこった刺激を受容し、これに応じて筋細胞や腺細胞の活動をコントロールして適切な反応をおこすことにある。また多数の器官からなる身体において神経系は、各器官の協調をたもち、統制する役割をもになっている。

## 🔗 中枢神経系・末梢神経系とは

### 🔗 感覚受容器と感覚器

神経系を構成するもののうち、外部環境や内部環境からの刺激を感受するために特化したニューロンを**感覚受容器**という。神経系への刺激は感覚受容器を興奮させ、その情報はシナプスを介して多くのニューロンへ伝えられ、様々な情報処理がなされたうえで、目的にかなった反応がおこる。このため感覚受容器は身体のおよそすべての部位に分布して内外の変化をとらえている。

また刺激を受けとるために発達した器官をとくに**感覚器**<sup>\*</sup>と総称する。感覚器は通常、視覚器(眼)、平衡聴覚器(耳)、嗅覚器(鼻)、味覚器(舌)、皮膚の5種をいう。

注) 感覚器： 感覚器の特徴は、刺激のエネルギーをできるだけ損失少なく受けとるような構造をもっていること、感覚細胞をもつことにある。

### 🔗 効果器と効果器細胞

神経系の活動に応じて、その指令を実行する器官を**効果器**という。さらに効果器においてニューロンからあたえられた情報を直接受けとる細胞を**効果器細胞**という。

身体において効果器となるものには、以下のように運動器官と分泌器官とがある。

- ・ 運動器官 ----- 骨格筋および平滑筋・心筋。
- ・ 分泌器官 ----- 外分泌腺および内分泌腺。

注) 分泌： 細胞が細胞質内で物質を産生し、これを細胞外に放出することを分泌という。内分泌は腺細胞によってつくられた物質が循環血液中に放出されるものをいい、この場合の分泌器官を内分泌腺と総称し、その分泌物をホルモンという。たとえば下垂体前葉が分泌する成長ホルモン、甲状腺が分泌するサイロキシン、女性生殖器が分泌するエストロゲンなどがこれにあたる。いっぽう外分泌とは、腺細胞によってつくられた物質が個体の外(消化管内をふくむ)に放出されるものをいい、この場合の分泌器官を外分泌腺と総称する。たとえば汗腺が分泌する汗、皮脂腺が分泌する皮脂、消化器にある腺が分泌する唾液、胃液、腸液などがこれに相当する。これら内分泌腺と外分泌腺は、神経系のコントロールを受け、その命令により分泌が亢進したり、抑制されたりする。

## 🌀 ニューロンの機能的分業

神経系がこなす機能は、さまざまなニューロンの分業によっておこなわれている。個々のニューロンは、機能的に以下のいずれかに分類することができる。

- ・ 求心性神経 ----- 外部環境や内部環境からの刺激を受けとり、その情報を他のニューロン(中枢神経)に伝えるニューロン群。
- ・ 中枢神経 ちゅうすう ----- 他のニューロンからの情報を受けて、情報処理をおこなうニューロン群。
- ・ 遠心性神経 ----- (中枢神経による)情報処理の結果を効果器に伝えるニューロン群。

## 🌀 中枢神経系と末梢神経系

さまざまなニューロン群は、その機能によって以下のように存在部位がことなっている。

### 1. 中枢神経系

情報処理をおこなうニューロン群は、末梢から集められた情報を処理・統合し、その結果から効果器の反応を決定するという機能になる。各器官を協調させ、整合性のある情報処理をおこなうために、これらのニューロン群は脳と脊髄をかたちづいている。このことから脳と脊髄からなるニューロンのネットワークを ちゅうすう 中枢神経系 という。

### 2. 末梢神経系

刺激情報を中枢神経に伝えるニューロン群(求心性神経)と、中枢神経による情報処理結果を効果器に伝えるニューロン群(遠心性神経)は、脳・脊髄(中枢神経系)と身体各所にちらばっている受容器・効果器との間をつなぐ役割をこなす。これらは実際、末梢組織の間をぬうように糸状に走行し、各器官に分布している。これら脳と

脊髄以外にあるすべてのニューロン群を末梢<sup>まっしょう</sup>神経系という。

## 神経系を構成する細胞群

### ニューロン

#### ニューロンの基本的構造

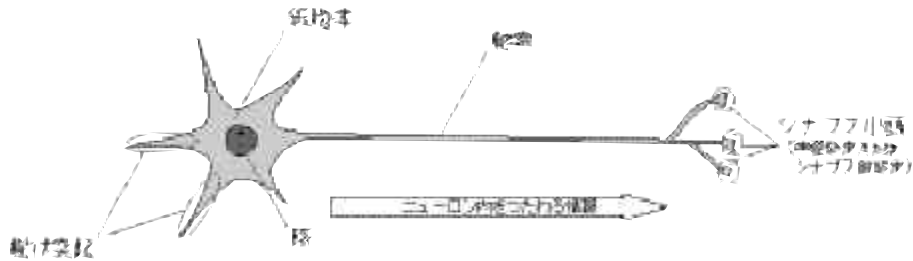
ニューロンは、その存在部位や機能により多様な形態・大きさをもつが、基本的に核をふくむ細胞体と、そこから出る突起とからなりたっている。さらに典型的な形をしているニューロンの突起には、一本の軸索<sup>じくさく</sup>と数本の樹状突起<sup>じゅじょうとつき</sup>とがある。なお軸索の末端には他の細胞とシナプスを形成するシナプス小頭(神経終末)がある。

神経系の機能的単位であるニューロンは興奮性細胞の一種であり、電気的に活動することによって情報交換をおこなっている。このためニューロンを構成する各部分は、基本的に以下のような機能をになっている。

- ・ 樹状突起<sup>じゅじょうとつき</sup> ----- 他のニューロンからのシナプスが接合し、情報の受容の場となる。
- ・ 細胞体 ----- 他のニューロンからの情報を統合する場となる。なおニューロンの細胞体には、他の細胞ではみられないニッスル小体<sup>ニッスル小体</sup>が存在する。
- ・ 軸索<sup>じくさく</sup> ----- 細胞体でおこった信号をその末端までつたえ、その末端にあるシナプス小頭(神経終末)から他の細胞に情報を伝達する場となる。

# 1. 神経生理学の基礎

## 典型的形状のニューロン



- 注) 典型的形状のニューロン: 運動ニューロン, 自律神経系の遠心性ニューロン, 下垂体ニューロンなどがこれにあたる.
- 注) 興奮性細胞: 興奮性細胞とは, 細胞膜内外のイオン交換によって膜電位を変化させ, 電氣的に興奮する細胞をいう. 代表的な興奮性細胞には神経細胞と筋細胞とがある.
- 注) ニッスル小体(Nissl body): ニッスル小体はタンパク質合成をつかさどる粗面小胞体とその周辺のリボソームからなる.

## 軸索輸送

ニューロンの一部をなす軸索は,長いものでは数十センチにおよび,他の細胞にはない非常に細くかつ長い構造物である. また軸索およびその末端にあるシナプス小頭(神経終末)では,その機能をはたすためさまざまな物質が必要であり,かつ多くの代謝産物が発生する.

軸索やシナプス小頭で必要とされる物質の多くはニューロンの細胞体でつくられ,ここから軸索内を運ばれて供給されている. いっぽう代謝産物は軸索末端から細胞体へと送りがえされている. このような機能を軸索輸送(軸索流)といい,これは軸索内にあるチューブ状の構造物(微小管)によっておこなわれている.

- 注) 長いものでは数十センチにおよぶ: たとえば足底の筋群を支配するニューロン(運動ニューロン)の細胞体は,腰髄や仙髄の前角(高さからいうと上位腰椎のあたり)にあり,その軸索は途中シナプスを介することなく足底にまで分布する.
- 注) 軸索輸送(軸索流): 物質を細胞体からシナプス小頭側に向かって輸送するシステムを順行性軸索輸送といい,物質をシナプス小頭側より細胞体に向かって輸送するシステムを逆行性軸索輸送という. また軸索輸送においては物質によって輸送速度が違ふ. このうち神経伝達物質の合成酵素は,もっとも速い速度(50~500mm/日)で輸送される.

## 非ニューロン性細胞

### 非ニューロン性細胞とは

神経組織におけるニューロン以外の細胞群を**非ニューロン性細胞**といい、これはおもに以下のような機能をなす。

- ・ ニューロンの周囲の<sup>すきま</sup>隙間をうめ、これらを**保護・支持**する。
- ・ ニューロンと血液の間でおこなわれる**栄養供給**や**代謝**を**仲介**する。

注) 栄養供給や代謝を仲介: 脳においては、血管とニューロンの間に選択的に物質を移動する機能(血液脳関門)がみられるが、これには毛細血管壁とニューロンとの間に介在する星状膠細胞が重要な役割を演じている。

### おもな非ニューロン性細胞

代表的な非ニューロン性細胞には以下のようなものがある。

- ・ **中枢神経系**にあるもの ----- 星状膠細胞(アストログリア細胞)、希突起膠細胞(希突起神経膠細胞)、小膠細胞、<sup>しんけいこう</sup>上衣細胞など、これらは**神経膠細胞(グリア細胞)**と総称される。
- ・ **末梢神経系**にあるもの ----- 外套細胞、**シュワン細胞**など。

注) 中枢神経系にあるもの: 中枢神経系にある神経膠細胞は、正常な脳において生理的な機能を営んでいるほか、脳実質の障害に対する修復に際して重要な役割をはたす。

## 神経線維

### 神経線維とは

ニューロンの一部をなす軸索は、一般に非常に細くかつ長い。このため軸索のほとんどの部分では、非ニューロン性細胞が管状の<sup>ひまく</sup>被膜をつくって軸索を取りかこみ、これを**保護・支持**している。また非ニューロン性細胞がつくる被膜はニューロン内の情報の伝わり方に大きな影響をあたえ、軸索とその被膜は機能的に密接な関係

## 1. 神経生理学の基礎

をもつ。このことから軸索と非ニューロン性細胞がつくる管状の被膜とをあわせて神経線維<sup>せんい</sup>という。

軸索をかこむ被膜を形成する非ニューロン性細胞は、中枢神経系においては希突起膠細胞であり、末梢神経系においてはシュワン細胞<sup>せん</sup>である。

注) シュワン細胞(Schwann's cell): 末梢神経系に固有の神経支持細胞であり、中枢神経系には存在しない。

### ニューロンの活動

### ニューロンの興奮

### 静止状態のニューロン

### ニューロンの基本的機能

神経系における情報処理は、個々のニューロンの電氣的活動が基本となっている。個々のニューロンは、その細胞膜内外の電位差を變動させることにより興奮し、その情報を他の細胞に伝えている。

### 静止膜電位

ニューロンをふくむすべての細胞において、その膜内は膜外にくらべ電氣的に負の電荷<sup>でんか</sup>をたもっている。この状態を分極<sup>ぶんきょく</sup>という。この細胞膜内と膜外にある電位差を膜電位<sup>まくでんい</sup>という。



細胞膜内は膜外に対し負の電荷をたもっているのは、細胞内にタンパク質が多くあることによる。すなわちタンパク質分子は電気的には負の電荷をもつイオン(陰イオン)であり、分子量が大きいため細胞膜から外にでることができず、つねに細胞内を負に電荷している。

ニューロンもその膜電位に変動がない状態、すなわち興奮していない状態(静止状態)では、一般の細胞と同じように膜内は膜外に対し一定の負の電荷をたもっている。この電位差を**静止膜電位**といい、膜内は膜外に対し $-70\text{mV}$ の負の膜電位をもつ。

注) 一般の細胞: 一般的な細胞では、膜内は膜外とくらべて負の電荷をたもち、この電位差は一定で変化することはない。しかし神経細胞や筋細胞では、膜内外の電位差が変動することによってその機能が実現されている。このため神経細胞や筋細胞を興奮性細胞という。

注) 細胞膜電位: 細胞膜電位とは、細胞膜でへだてられた溶液間の電位差をいう。これは細胞外の電位を基準( $\pm 0$ )にして、細胞内の電位をあらわす。

## ニューロンが興奮するメカニズム

### インパルスと閾値

ニューロンの静止膜電位は、他からの電氣的・化学的・機械的刺激によって変動する。細胞膜上のある部分に、一定の強さ以上の刺激がくわわると、この部位の細胞膜内外に $40\sim 50\text{ms}$ の間、一定のパターンをもった電位変化があらわれる。この細胞膜でおこる電氣的な興奮を活動性インパルスまたは**活動電位**という。

ただしニューロンに活動性インパルスを引きおこすためには、刺激の強さが一定以上である必要がある。このインパルスを引きおこすために必要となる最低限の刺激の強さを**閾値**<sup>いきち</sup>という。

ニューロンに閾値以上の刺激がくわわるとインパルスがおこり、その電位変化は細胞膜にそって細胞全体に波及し、ニューロンは興奮する。

注) インパルス (impulse) または活動電位: インパルスまたは活動電位は、神経・筋などの興

## 1. 神経生理学の基礎

興奮細胞の膜でおこる電位変化をいう。

### 🌀 インパルスの発生

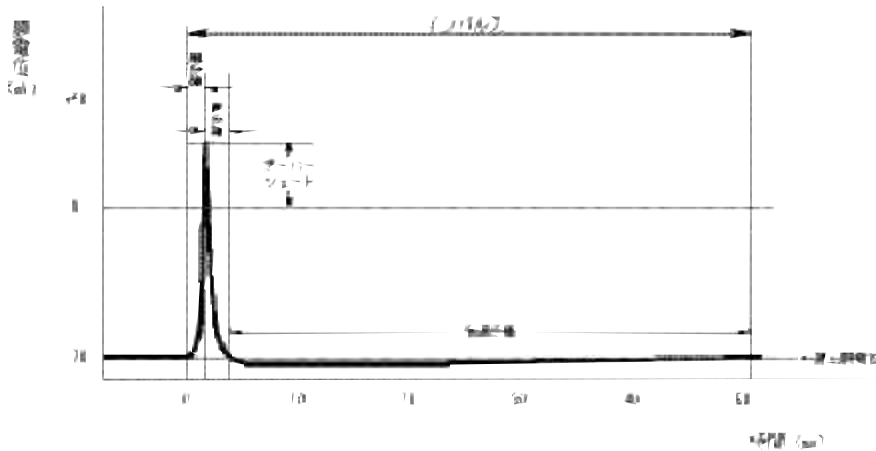
一般にニューロンの細胞膜に刺激がくわわると、細胞膜にあるナトリウムチャンネルが開き、ここからナトリウムイオン( $\text{Na}^+$ )が急速に細胞膜内に流れこむ。ナトリウムイオンは正の電荷をもつイオン(陽イオン)であるため、静止膜電位は正方向に変化する。この刺激が閾値以上のものであるときに、以下のように活動性インパルスが発生する。

- ・ インパルスは-70mVの静止膜電位が正方向、すなわち膜内外の電位差がなくなる方向に急速に変化することによって始まる。この膜内外の分極状態が失われていく過程を脱分極だつぶんきょく。という。
- ・ さらに脱分極がすすむと、ついには膜電位の正負の関係は逆転する。このように膜内が膜外に対して正の電荷となることをオーバーシュートといい、これは最大で+30 ~ 50mVに達する。
- ・ 最大値に達した膜電位は、その後急速に負の方向にむかう。これを再分極という。
- ・ 負の方向にむかった膜電位は静止膜電位をこえ、これよりも少し負の状態がつづく。これを後過分極こうかぶんきょくという。
- ・ 膜電位は静止膜電位のレベルにもどり、インパルスは終息する。
- ・ なおインパルスが終息し静止膜電位にもどる過程において、細胞膜内に流入したナトリウムイオンは能動輸送をおこなうナトリウムポンプによって細胞外に排出される。

注) ナトリウムチャンネル(ion channel): 細胞膜や細胞内器官の膜に分布する無機イオンの通路をイオンチャンネルという。ナトリウムイオンは静止状態では細胞外に多く、細胞内にはほとんどない。ニューロンの脱分極時にナトリウムチャンネルが開くと、膜内外の濃度勾配にしたがってナトリウムは急速にニューロン内に流入する。

注) 脱分極: これは細胞膜上にあるナトリウムポンプが開かれることによって、膜外の $\text{Na}^+$ が急速に膜内に流入することによっていると考えられている。またオーバーシュート後に、インパルスが負の方向に変化するのには、ナトリウムポンプが閉じられ、能動輸送によって $\text{Na}^+$ が膜外に排出されるためであると考えられている。

## インパルス(活動電位)



### ❖ 全か無の法則

ニューロンの細胞膜に刺激がくわわったとき、これが閾値以下の場合、刺激部位にわずかな電位変化がみられるのみで、これがインパルスとして膜全体に波及することはなく、細胞全体としての興奮はおこらない。このようにインパルスは、刺激が閾値以上である場合にのみおこって膜全体に波及し、細胞全体を興奮させている。

しかし、ニューロンに対する刺激の強さを閾値以上にいくら大きくしても、引きおこされるインパルスの電位変化の大きさや時間的な長さは不変である。

このようにニューロンのインパルスが、閾値下の刺激ではまったくおこらず、かつ閾値以上の刺激ではつねに応答の大きさが一定で変わらないことを“全か無の法則”にしたがうという。このことはニューロン内をつたわるインパルスがデジタル情報であることを意味する。

注) 全か無の法則(all or none law): 神経・筋などの興奮性細胞は、単一細胞として全か無の法則にしたがう。この法則は摘出したカエルの心臓をもちいた実験で発見された。ただしこの法則は、心筋では細胞間に電気的連絡があって単一細胞と見なせるためあてはまるが、神経束・骨格筋など多細胞の組織には適用できない。

## ❁ 不応期

ニューロンでは一個のインパルスがおこると、これが完全に終わるまで新たな刺激に対する興奮性は、低下または消失している。この期間を<sup>ふおうき</sup>不応期といい、これは以下のようにわけることができる。

- ・ **絶対不応期**<sup>\*</sup> ----- インパルスの脱分極と再分極の過程で、新たな刺激に対する興奮性がまったく失われている時期をいう。
- ・ **相対不応期**<sup>\*</sup> ----- インパルスの後過分極の過程で、新たな刺激に対する興奮性が低下している時期をいう。

注) 絶対不応期: インパルスの発生中、スパイク状の脱分極と再分極の過程では、電位は閾値をこえているため、全か無の法則にしたがうニューロンでは、絶対不応期となる。

注) 相対不応期: スパイク状の電位変化につづく後過分極の状態では、膜電位が静止状態より先負にある。このときにインパルスを引きおこすためにはより大きな刺激が必要であるしたがってこの時期、ニューロンの閾値は高くなっており、ニューロンの相対不応期となる。

## ❁ 不減衰伝導

ニューロン内をつたわるインパルスは「**全か無の法則**」にしたがう。またニューロンには一定の長さの<sup>ふおうき</sup>不応期がある。このため、神経突起が非常に長い場合や途中で分枝<sup>\*</sup>している場合でも、インパルスは途中で大きさや速度をかえることなく、確実につたえられる。興奮伝導におけるこのような特徴を<sup>ふげんすいでんどう</sup>不減衰伝導という。

注) 分枝: ニューロンの軸索は、末端部で分枝し複数の神経終末をつくることもある。これらの分枝においても、興奮伝導は全か無の法則にしたがい、分枝部で電気的な興奮のレベルが下がることはない。

## ニューロン内の興奮伝導

### 興奮伝導とは

一個のニューロン内では、インパルスが細胞膜にそって波及することによって情報がつたえられる。このように細胞の一部でおこったインパルスが細胞内から軸索末端につたわっていく現象を**興奮伝導**という。

### 絶縁性伝導

ニューロンの軸索のほとんどの部分は、非ニューロン性細胞がつくる被膜におおわれており、軸索と被膜によって**神経線維**が形づくられている。

非ニューロン性細胞がつくる被膜は電気をとおさないため、ニューロンの軸索は被膜におおわれることにより電氣的にも保護される。このため神経線維の束の中で、**一本の軸索を伝わるインパルスが隣接する軸索に興奮を引きおこすことはない**。このような特徴を**絶縁性伝導**という。

## 神経線維における興奮伝導

### 無髄線維と有髄線維

神経線維の被膜には、**髄鞘** または**ミエリン鞘** とよばれる特殊な構造物がみられることがある。髄鞘(ミエリン鞘)は非ニューロン性細胞のつくる被膜が発達したものである。神経線維は、この髄鞘の有無によって以下のように**有髄神経線維**と**無髄神経線維**とに分けられる。なお有髄線維と無髄線維の構造の差は、神経線維におけるインパルスの伝わり方の違いとなっており、さらに神経線

## 1. 神経生理学の基礎

維における伝導速度を決めている。

### 1. 有髄神経線維(有髄線維)

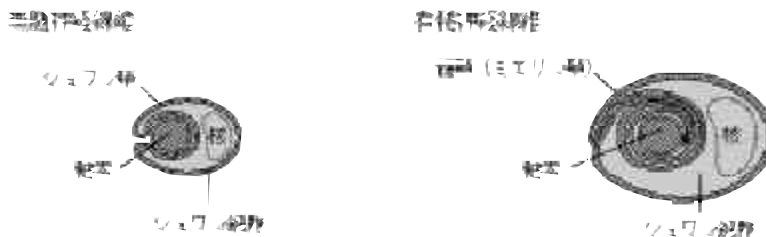
**髄鞘(ミエリン鞘)をもつ神経線維を有髄神経線維(有髄線維)**という。髄鞘(ミエリン鞘)は非ニューロン性細胞の細胞膜が発達し、軸索の周囲にロールペーパー状に巻きついた多層の被膜構造物である。末梢神経系における髄鞘(ミエリン鞘)はシュワン細胞がつくっている。

### 2. 無髄神経線維(無髄線維)

**髄鞘(ミエリン鞘)をもたない神経線維を無髄神経線維(無髄線維)**という。ただし無髄神経線維であっても、非ニューロン性細胞がつくる(ロールペーパー状の構造をもたない)一層の被膜にゆるやかにおおわれている。末梢神経系における無髄神経線維の被膜はシュワン細胞がつくっており、これをシュワン<sup>しょう</sup>鞘という。

注) 末梢神経系： 中枢神経系においては希突起膠細胞が髄鞘を形成する。

末梢神経系の無髄神経線維と有髄神経線維の断面



## ❁ 無髄線維における興奮伝導

無髄神経線維において軸索の膜上に達したインパルスは、その部分のイオンチャネルで膜電位を逆転させる。このとき局所的に発生する電流は、すぐとなりのイオンチャネルを脱分極させる。これが膜上で規則的に繰り返されるため、インパルスは神経線維の末端にむかって順次移動していく。

注) イオンチャネル： ニューロンの膜での電位変化がおこるイオンチャネルは、膜上にほぼ一定間隔にならんでいる。

注) 膜上で規則的に繰り返しおこる: 無髄神経線維は、一層の被膜にゆるやかに包まれるのみである。このため軸索周囲にまで細胞外液が入りこんでおり、軸索の膜上にならばイオンチャンネルからナトリウムイオンが流れこむことができる。このため無髄神経線維では、有髄神経線維のような跳躍伝導はおこらない。

## 有髄線維における興奮伝導

有髄神経線維の軸索は、その長軸方向に一定間隔(0.08 ~ 0.6mm)でならば**髄鞘(ミエリン鞘)**に取りかこまれている。この**髄鞘**の切れめ(継ぎめ)を**ランヴィエの絞輪**という。

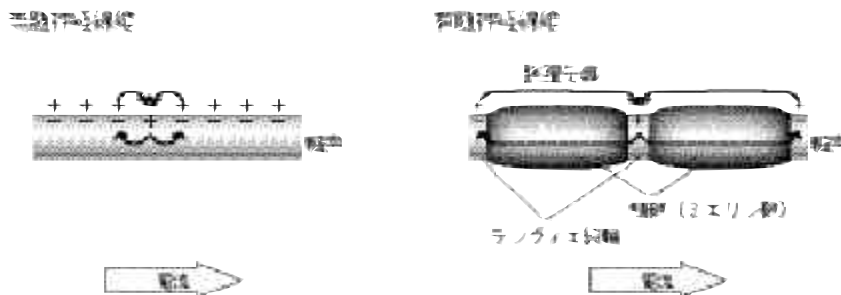
有髄神経線維において**髄鞘**は軸索にきつく巻きつき、電気的に**絶縁体**であるため、軸索が細胞外液と接しているのはランヴィエの絞輪の部位のみである。軸索における電氣的興奮もイオンチャンネルにおけるナトリウムの流入によっておこるため、**有髄線維を伝えるインパルスは、ランヴィエの絞輪でのみおこる。**

ひとつの絞輪で脱分極がおきると、この部位の局所電流は隣接する絞輪に達して次の脱分極をおこす。このようにインパルスは一つの絞輪から次の絞輪へとみかけ上、跳躍して伝わることから、有髄神経線維における興奮伝導を**跳躍伝導**という。このため**有髄神経線維の伝導速度はきわめて速い。**

注) ランヴィエの絞輪(Ranvier's node): 有髄神経線維において軸索表面が露出している部分であるともいえる。

注) 跳躍伝導: 有髄神経線維の髄鞘が何らかの原因によってうしなわれ、軸索のみになる疾患がある。これらを脱髄疾患といい、これには多発性硬化症・急性播種性脳脊髄炎・視神経脊髄炎などがある。脱髄疾患において髄鞘崩壊がみられるのは中枢神経系の白質であり、インパルスはその部分で伝導しなくなり、さまざまな症状を引きおこす。その原因は不明であるが、ウイルス感染または自己免疫疾患ではないかと考えられている。

### 無髄神経線維と有髄神経線維の興奮伝導



1. 神経生理学の基礎

🌀 神経線維の分類

すべての神経線維は、その太さと伝導速度のちがいによりA・B・C線維に分類され、A線維はさらに あるふあ ベーた がんま である に細分される。なお神経線維の太さは、軸索をかこむ被膜の厚さによってきまる。

このうちA線維がもっとも太く、これにB線維がつく。これらが有髄神経線維であり、もっとも細いC線維は無髄神経線維である。

神経線維の太さと伝導速度との間には比例関係が成りたち、神経線維が太いほど伝導速度は速い。すなわち神経線維のうちA線維(Ⅰ群線維)がもっとも太く、かつ伝導速度が速い。いっぽうC線維(Ⅳ群線維)がもっとも細く、かつ伝導速度が遅い。

なお各種の神経線維への電気刺激や圧迫刺激に対してもっとも感受性が高いのはA線維であるが、ますい局所麻酔剤に対しては無髄神経線維にのほうが感受性が高い。

神経線維の太さと伝導速度

神経の分類	群	神経線維の直径 (μm)	伝導速度 (m/s)
有髄	α	15 - 20	70 - 120
	β	5 - 15	20 - 70
	γ	2 - 4	15 - 20
	δ	2 - 5	15 - 30
	θ	-	2 - 15
無髄	Ⅳ	0.2 - 1.2	0.2 - 2

注) 圧迫刺激に対してもっとも感受性が高いのはA線維: この現象は臨床においてもしばしばみられる。たとえば、ある種の絞扼性神経障害(末梢神経線維がその走行中に骨や軟部組織に圧迫されておこる末梢神経障害)では痛みを感じないにもかかわらず、運動麻痺があらわれることがある。これは、痛みをつたえるC線維より、運動をつかさどるA線維のほうが圧迫刺激に弱いからである。

注) 局所麻酔剤に対しては無髄神経線維にのほうが感受性が高い: たとえば歯科治療で一般的におこなわれる局所麻酔では、痛覚は消失するが、触圧覚は残存する。これは痛覚をつたえるC線維のほうが、触圧覚をつたえるA線維より局所麻酔剤に弱いからである。



## ❶ 求心性神経線維の分類

前記のアルファベット分類とは別に、末梢神経系における**求心性神経線維**は、I～IV群線維に分類される。これらはそれぞれのアルファベット分類に対応関係をもっている。

神経線維のアルファベット分類と数字分類

アルファベット分類の神経線維	数字分類の神経線維	神経線維の種類	神経線維の直径(μm)
Aα	Ⅰ	骨格筋からの神経線維	10
Aβ	Ⅱ	皮膚感覚受容器からの神経線維	16
Aγ	Ⅲ	一般感覚受容器からの神経線維	11
B	Ⅳ	皮膚感覚受容器・痛覚受容器・蝸牛からの神経線維	11H
C	Ⅴ	痛覚受容器・温度覚受容器・蝸牛からの神経線維	14

## ❷ 両方向性伝導

生理的な状態でのインパルスは、感覚受容器や樹状突起におこる。しかし、ときに神経線維の途中でインパルスが発生することがある。これを**異所性インパルス**という。

このように神経線維の途中でインパルスが発生した場合、これは軸索末端方向と細胞体方向の両方に伝わる。これを**両側性伝導**という。なおこのときの軸索末端方向への興奮伝導を**順行性伝導**（じゅんこうせい）といい、逆方向への興奮伝導を**逆行性伝導**という。

## ❸ 興奮伝導の特徴

### ❶ 興奮伝導の特徴

ニューロンにおける興奮伝導の特徴をまとめると、以下のようになる。

## 1. 神経生理学の基礎

- 個々のニューロンは**絶縁性伝導**をおこなう。
- ニューロンの興奮は**全か無の法則**にしたがう。
- インパルスには**不応期**がある。
- インパルスは**不減衰伝導**をおこなう。
- インパルスは**両側性伝導**することがある。
- 神経線維における**伝導速度**は、**太いものほど速い**。



### シナプスにおける興奮伝達



### シナプスにおける情報伝達のメカニズム



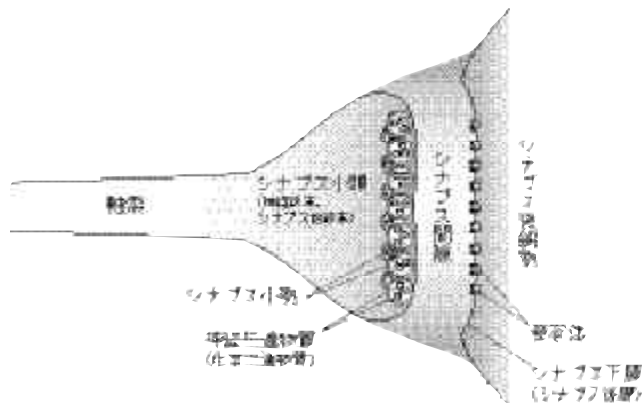
#### シナプスとは

一個のニューロンが他のニューロンまたは筋・腺細胞に接合し、その情報を伝える部分を**シナプス**という。シナプスは以下のようなものから構成される。

- ニューロンと接合細胞の間にある**隙間** ---- ニューロンとこれが接合する他の細胞の間には、**わずかな隙間**がある。これを**シナプス隙間**という。
- ニューロンの**軸索末端部** ----- ここは**シナプス小頭**または**神経終末**とよばれる。またこれはシナプス隙間の前段に位置することから、**シナプス前終末**ともよばれる。
- 神経終末が接合する細胞の膜 ----- 神経終末が接合する細胞を**シナプス後細胞**という。またシナプス後細胞のうち、シナプスが接合している部位を**シナプス下膜**(**シナプス後膜**)という。

注) シナプス隙間: 化学シナプスにおいてシナプス隙間に20~50nm程度の隙間がいている。なお1nmは $10^{-9}$ (10億分の1)メートル。

## シナプスの構造



### ❁ 興奮伝達とは

一個のニューロン内を電氣的に情報がつたわることを**興奮伝導**というのに対し、細胞間にあるシナプスにおいて情報がつたわることを**興奮伝達**という。

### ❁ 興奮伝達のしくみ

ほとんどのニューロンの場合、細胞内を伝導してきた電氣的信号であるインパルスは、シナプス前終末(神経終末)からシナプス間隙に化学物質を放出させることにはたらく。このように化学物質によって興奮伝達をおこなっているシナプスを**化学シナプス**といい、興奮伝達にもちいられる物質を**神経伝達物質**(化学伝達物質)という。

化学シナプスにおける興奮伝達は以下のようにおこなわれる。

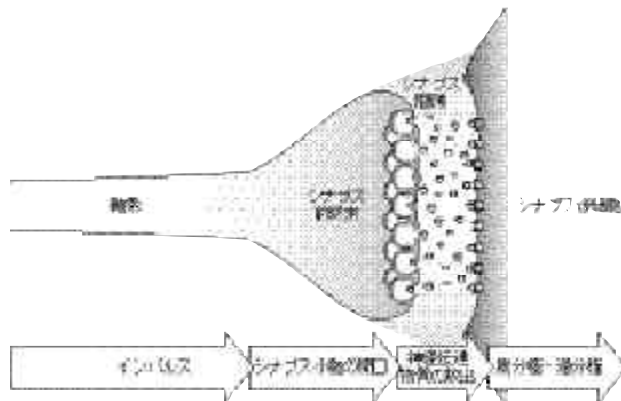
- ・ シナプス前終末には**シナプス小胞**と呼ばれる小胞がある。この内部には多量の**神経伝達物質**(化学伝達物質)が**貯蔵**されている。
- ・ 軸索内を伝導してきたインパルスがシナプス前終末にいたると、**カルシウムチャンネル**が開く。ここから膜内に流入した**カルシウム**

## 1. 神経生理学の基礎

**μイオン**の作用により、シナプス小胞の膜はシナプス前終末の膜に密着する。ついでシナプス小胞からシナプス間隙にむかって**神経伝達物質**が**開口放出**(開口分泌)される。

- シナプス下膜の膜上には、放出された神経伝達物質と特異的に反応する**受容体**がある。シナプス間隙に放出された神経伝達物質はこの受容体に結合し、シナプス下膜に興奮性または抑制性の膜電位の変化を引き起こす。このシナプス下膜におこる電位変化を**シナプス後電位**という。
- シナプス下膜の受容体に結合した神経伝達物質は、シナプス間隙にふくまれる**分解酵素**の作用を受け、すみやかに分解されその作用を失う。分解された神経伝達物質はシナプス前終末に取りこまれ、ふたたび神経伝達物質としてリサイクルされる。

### シナプス伝達



注) 化学シナプス: ごく一部のシナプスでは、化学的な信号によらず電気的な信号の受けわたりによりシナプス伝達がおこなわれている。これを電気シナプスという。

注) 神経伝達物質(化学伝達物質)が貯蔵: 大部分の神経伝達物質は、細胞体から軸索輸送によって供給された物質や、一度シナプス間隙に放出され、分解を受けたものを原料にしてシナプス前終末の細胞質で合成される。

注) 開口放出(開口分泌): 開口放出(開口分泌)とは、分泌顆粒の限界膜と細胞膜が融合し、ついで融合点が開いて顆粒内容物だけが細胞外へ出るメカニズムをいう。膜の融合にはカルシウムイオンが重要な役割を果たしている。これはニューロンにおける神経伝達物質の放出以外にも、腺細胞における分泌でみられる。

注) 分解酵素: アセチルコリン分解酵素であるアセチルコリンエステラーゼはこの代表例である。猛毒の有機リン酸系化合物であるサリンは、アセチルコリンエステラーゼの作用を強力に阻害し、シナプス間隙にあるアセチルコリンを蓄積させる。この結果アセチルコリン受容体の興奮が終息せず、その支配下にある器官の異常興奮をきたし、呼吸困難・倦怠感・多量の発汗・吐き気・嘔吐・筋肉の痙攣・無意識の排便・放尿・ひきつ

け・よるめき・頭痛・錯乱・眠気・昏睡・縮瞳・視力低下などがみられ、重症になると呼吸停止、ついで死に至る。

- 注) すみやかに分解：シナプス間隙には分解酵素があるため、放出された神経伝達物質が受容体と結合する能力を保持している時間は、わずか数ミリ秒間といわれている。
- 注) その作用を失う：神経伝達物質の分解と再取り込みは、シナプス下膜に対する効力を失わせることを意味する。したがって、その分解と再取り込みが抑制されると、シナプス後細胞への効果は長く持続する。ある種の抗うつ剤はアミン伝達物質の再取り込みを抑制するものである。

## 神経伝達物質

### 神経伝達物質とは

神経伝達物質(化学伝達物質)とは、化学シナプスにおいて、シナプス前終末のシナプス小胞からシナプス間隙に放出され、シナプス下膜の受容体に結合しシナプス後電位を引きおこす化学物質である。

なお個々のニューロンは固有の神経伝達物質をもっており、これをあらわすために、たとえばアセチルコリンを神経伝達物質とするニューロンをコリン作動性ニューロン、ノルアドレナリンを神経伝達物質とするニューロンをアドレナリン作動性ニューロンなどという。

### 神経伝達物質の分類

#### 1. シナプスの部位による分類

シナプスが中枢神経系内にあるか、末梢神経系内にあるかによって、神経伝達物質は以下のように分類される。

##### 1. 末梢神経系

末梢神経に属するシナプスで分泌される神経伝達物質には、以下のようなものがある。

- ・ **アセチルコリン** ----- **運動ニューロン末端(骨格筋終板または神経筋接合部)**、**自律神経節前ニューロン末端**

## 1. 神経生理学の基礎

(自律神経節), 副交感神経節後ニューロン末端など.

- ・ ノルアドレナリン ----- 交感神経節後ニューロン末端など.

## 2. 中枢神経系

中枢神経系に属するシナプスで分泌される神経伝達物質としては、カテコラミン(アドレナリン, ノルアドレナリン, ドパミン), アセチルコリン, グリシン, <sup>がんま</sup>アミノ酪酸(GABA), <sup>らくさん</sup>グルタミン酸, セロトニン, ヒスタミン, オピオイドペプチド, サブスタンスP(物質), カルシトニン遺伝子関連ペプチド(CGRP) などがある.

## II. 神経伝達物質の作用による分類

神経伝達物質が受容体に作用したとき、シナプス下膜では興奮性または抑制性のシナプス後電位がおこる. 一般にこれは受容体の性質によって決まるが、以下の神経伝達物質はつねに興奮性または抑制性にのみ作用する.

- ・ 興奮性神経伝達物質 ----- グルタミン酸
- ・ 抑制性神経伝達物質 ----- グリシン, アミノ酪酸 (GABA)

注) 神経伝達物質(化学伝達物質) 神経伝達物質とは、ニューロンから分泌されシナプス下膜の受容体に対して作用する物質をいうが、これらはシナプス間隙だけに放出されるのではない. あるものは細胞外液に拡散し、またあるものは血液中に放出(神経分泌)されて標的細胞に効果をおよぼしている. たとえば視床下部ホルモンや下垂体後葉ホルモンは、ニューロンによって神経分泌されている.

注) アセチルコリン(acetylcholine; ACh) アセチルコリンは生体内で合成され、コリン作動性神経内に貯蔵され、神経伝達物質としてはたらく. 神経・筋接合部および腸管など一部の平滑筋では興奮性にはたらくが、心房筋膜では抑制性にはたらく.

注) 骨格筋終板または神経筋接合部: 運動ニューロン(脊髄前角細胞)は中枢神経系(脊髄前角など)に細胞体があり、その軸索は末梢神経の一部として、筋線維(骨格筋細胞)にシナプスをつくる. このシナプス部位を神経筋接合部といい、筋線維にあるシナプス下膜を骨格筋終板という.

注) ノルアドレナリン(norepinephrine, ノルエピネフリン; norepinephrine): ノルアドレナリンはフェニルアラニンからチロシン、ドパ、ドパミンを経て生合成される. アドレナリン作動性神経の神経伝達物質であるとともに、副腎髄質からもアドレナリン(エピネフリン)とともに分泌される. 末梢血管抵抗の増大させ血圧を上昇させるなど、多彩な作用をもつ.

注) カテコラミン(catecholamine): カテコラミンはカテコール核をもつ生理活性アミンの総称であり、これにはドパミン、ノルアドレナリン(ノルエピネフリン)、アドレナリン(エピネフリン)がふくまれる. 三者とも脳内神経伝達物質(ドパミンは黒質や線状体に多く、ノル

アドレナリンは青斑核にとくに多いとして存在する以外に、末梢においてもノルアドレナリンは交感神経節後ニューロンの神経伝達物質として、またアドレナリンは副腎髄質ホルモンとして重要である。

おもな神経伝達物質

物質名	分泌部位	
	中枢神経系	末梢神経系
アセチルコリン	大脳など	神経節細胞部(α運動ニューロンの終末) 交感神経節前線維終末 副交感神経節前線維終末 副交感神経節後線維終末 コリン作動性交感神経線維(腎臓系神経節末 汗腺支配の交感神経節後線維終末など)
ドーパミン	線状体 視床下部 大脳皮質系など	
ノルアドレナリン	大脳皮質 視床下部 脳幹	(大部分の)交感神経節前線維終末など
アドレナリン	視床下部 中脳水通門辺り白質 腎臓など	
セロトニン	視床下部 大脳皮質系 小脳 腎臓など	
ヒスタミン	視床下部など	
γ-アミノ酪酸 (GABA)	大脳皮質 小脳など	
サブスタンスP		感覚受容性一次ニューロン終末など
シマトスタチン		腎臓副球腎(感受性一次ニューロンの終末)など
エンケファリン	腎臓副球腎など	
β-エンドルフィン	視床下部 脳幹など	
カルシトニン遺伝子関連物質 (CGRP)		感受性一次ニューロン終末など

- 注) グリシン (glycine): もっとも単純な天然アミノ酸である。
- 注) アミノ酪酸 (aminobutyric acid; GABA): アミノ酪酸は、おもに中枢神経系内にあって抑制性神経伝達物質としてはたらくアミノ酸である。とくに黒質、線状体、四丘体(中脳蓋)、視床下部などに高濃度に分布し、小脳、海馬、脊髄などにも存在している。
- 注) グルタミン酸 (glutamic acid): グルタミン酸はアミノ酸の一種で、脳に多量にふくまれる。神経伝達物質としてはたらくとともに、アミノ酪酸の前駆体として重要である。
- 注) セロトニン (serotonin): セロトニン作動性神経は、中枢神経系では視床下部、線状体、松果体などにある。セロトニンは錐体外路系に対する作用や体温調節のほか、睡眠、摂食抑制、催吐、攻撃行動、幻覚などに関与して考えられている。またセロトニンは末梢組織においては腸管、気管支などの平滑筋を収縮させ、腸管運動に重要である。
- 注) ヒスタミン (histamine): ヒスタミンは生体内でL-ヒスチジンから産生される生理活性アミンのひとつである。ヒスタミンは中枢神経系内では、視床下部などに存在する。また末梢組織では抗原刺激により肥満細胞などから遊離し、炎症反応に関与する。また、胃粘膜においては、壁細胞から遊離し、胃酸分泌を促進する。
- 注) オピオイドペプチド (opioid peptides): オピオイドペプチドとしては、エンケファリン類、エンドルフィン類およびダイノルフィン類が確認されている。中枢神経系内ではこれらは神経伝達物質としてはたらく。鎮痛、情動、ホルモン分泌に関与するほか、消化管運動などにも影響をあたえる。内因性モルヒネ様物質(内因性鎮痛物質)ともよばれる。

## 1. 神経生理学の基礎

- 注) サブスタンスP(P物質; substance P): サブスタンスPはポリペプチドの一種であり、血管拡張、平滑筋収縮などの作用をしめす。また脊髄後角における侵害受容ニューロンの神経伝達物質であり、痛覚伝達に關与している。
- 注) カルシトニン遺伝子関連ペプチド(calcitonin gene-related peptide; CGRP): カルシトニン遺伝子関連ペプチドはサブスタンスPとともに侵害受容ニューロンにふくまれ、末梢では血管拡張などにはたらく。



## 受容体とその拮抗薬



### 受容体

神経伝達物質の受容体は、シナプス後細胞の細胞膜上、すなわちシナプス下膜(シナプス後膜)にあって、神経伝達物質を特異的に認識するタンパク質である。

おもな神経伝達物質の受容体には以下のようなものがある。

- ・ アセチルコリン受容体 ----- ムスカリン受容体、ニコチン受容体
- ・ ノルアドレナリン受容体 ----- 受容体、受容体
- ・ オピオイドペプチド受容体 ----- オピオイド受容体

注) 特異的に認識: ほとんどの場合、ある受容体は一種類の神経伝達物質に対してのみ反応する。

注) ムスカリン受容体(muscarinic receptor): ムスカリン受容体はアセチルコリン受容体のサブタイプのひとつである。これは中枢神経、消化管、心臓などに多く分布する。

注) ニコチン受容体(nicotinic receptor): ニコチン受容体はアセチルコリン受容体のサブタイプのひとつである。これは中枢神経、自律神経節、神経筋接合部に分布する。

注) 受容体(receptor): 交感神経節後線維より遊離されるノルアドレナリン(ノルエピネフリン)、アドレナリン(エピネフリン)の受容体のサブタイプのひとつである。

注) 受容体(receptor): 交感神経節後線維より遊離されるノルアドレナリン(ノルエピネフリン)、アドレナリン(エピネフリン)の受容体のサブタイプのひとつである。

注) オピオイド受容体(opioid receptor): エンケファリン類、エンドルフィン類およびダイアルフィン類などのオピオイドペプチド(内因性モルヒネ様物質)の受容体のひとつである。



### 拮抗薬

ある種の化学物質をシナプス間隙に投与することにより、神経伝

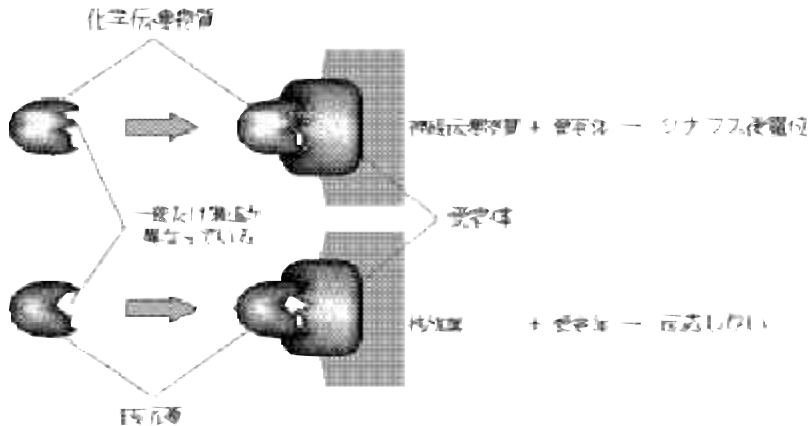


達物質がシナプス下膜の受容体に結合することを妨害し、シナプス下膜にシナプス後電位をおこさないようにすることができる。

このように神経伝達物質のシナプス下膜に対するはたらきを妨害し、受容体細胞に反応をおこさせないようにはたらく化学物質を拮抗薬きつこうやく、拮抗薬は阻害薬そがいまたは遮断薬しゃだんともいわれ、さまざまな病気の治療薬や生理学・生化学の実験などにもちいられている。

- 注) 結合することを妨害: シナプス前終末から分泌される神経伝達物質は、シナプス下膜の受容体に結合し、シナプス後電位を引きおこす。このとき、その受容体は神経伝達物質のある部分の立体構造を識別している。このため神経伝達物質と非常に似かよった構造をもつ拮抗薬は、その受容体と結合することができる。しかしこの場合は受容体と結合してもシナプス下膜に膜電位をおこすことはない。このような拮抗薬がシナプス間隙中に存在すると、シナプス下膜の受容体はこれらに占有されてしまう。このためシナプス前終末から神経伝達物質が放出されても、受容体と結合することができずシナプス後電位は発生しない。
- 注) 拮抗薬: 神経系の細胞のみならず、神経伝達物質によって情報を受け取る細胞には、その受容体に対する拮抗薬が存在することが多い。
- 注) さまざまな症候の治療薬: たとえば、受容体の拮抗薬である遮断薬は、抗不整脈薬・血圧下降薬や狭心症予防薬として用いられる。また神経系以外ではたらくものとしては、ヒスタミンのH<sub>2</sub>受容体の拮抗薬であるH<sub>2</sub>ブロッカーがある。ヒスタミンがH<sub>2</sub>受容体に結合すると、胃の塩酸・ペプシン分泌を促すが、H<sub>2</sub>ブロッカーはこれを抑制する。

神経伝達物質と拮抗薬



おもな拮抗薬

神経系に作用するおもな拮抗薬としては、以下のようなものがある。

1. 神経生理学の基礎

- ・ **アトロピン** ----- **アセチルコリン** が **ムスカリン受容体** に結合することを阻害する .
- ・ **クラール** ----- **アセチルコリン** が **骨格筋終板(神経筋接合部)** の **ニコチン受容体** に結合することを阻害する .
- ・ **遮断薬** ----- **ノルアドレナリン** と **アドレナリン** が **受容体** に結合することを阻害する .
- ・ **遮断薬** ----- **ノルアドレナリン** と **アドレナリン** が **受容体** に結合することを阻害する .
- ・ **ナロキソン** ----- **エンケファリン** , **エンドルフィン** , **ダイノルフィン** などの **オピオイド受容体** への結合を阻害する .

注) **アトロピン(atropine)**: アトロピンは、ペラドンナなどのナス科植物の根や葉にふくまれるアルカロイドからつくられる薬剤である。その投与により、副交感神経節後線維支配器官に対するアセチルコリンの作用を競合的に遮断し、散瞳、遠視性調節障害、眼内圧上昇、消化管の運動と消化液分泌の抑制、心機能の抑制と末梢血管の抵抗を低下させる。

注) **クラール(curare)**: クラールはChondodendron tomentosumという植物の根から抽出される薬物で、南米インディアンが矢毒として動物の捕獲に使用していた。

注) **遮断薬(adrenergic blocking agent, blocker)**: 遮断薬はカテコラミンの作用(血管収縮作用など)を阻害するため、その投与により血管を拡張し、血圧を低下させ末梢の血流量を増加させる。このため、遮断薬は、薬剤として高血圧症、褐色細胞腫、ショック、心不全、レイノー病、パージャール病の治療にもちいられることがある。

注) **遮断薬(adrenergic blocking agent, blocker)**: Blocker遮断薬はカテコラミンの作用(心収縮力増大、心拍数の増加など)を阻害する。このため抗不整脈薬、血圧降薬、狭心症に対する予防薬としてもちいられる。

おもな拮抗薬

神経伝達物質	受容体	拮抗薬 (遮断薬)
アセチルコリン	ムスカリン受容体	アトロピン
	骨格筋終板のニコチン受容体	クラール
ノルアドレナリン アドレナリン	α受容体	α遮断薬
	β受容体	β遮断薬
エンケファリン δ-エンケルフィン ダイノルフィン	オピオイド受容体	ナロキソン

## シナプス後電位

### シナプス後電位

神経伝達物質の受容体の多くはイオンチャネルとしてはたらく。受容体の細胞膜外にむいた部分は、特定の神経伝達物質に高い親和性で結合する。ここに神経伝達物質が結合すると、イオンチャネルが開き、ここから特定のイオンを透過させる。

このときに膜内外を移動するイオンの電荷により、シナプス下膜では局所的な膜電位の変化がおこる。これを**シナプス後電位**という。シナプス後電位には、受容体にあるイオンチャネルの種類によって以下の二種類のものがある。

- ・ **興奮性シナプス後電位 (EPSP)** ----- 受容体のイオンチャネルにおいて細胞外からナトリウムイオン ( $\text{Na}^+$ ) やカルシウムイオン ( $\text{Ca}^{2+}$ ) などの陽イオンが流入する。これによっておこる電位変化は**脱分極性**であり、**シナプス後細胞の興奮性を高める**。
- ・ **抑制性シナプス後電位 (IPSP)** ----- 受容体のイオンチャネルにおいて細胞外から塩素イオン ( $\text{Cl}^-$ ) などの陰イオンが流入する。これによっておこる電位変化は**過分極性**であり、**シナプス後細胞の興奮性を抑制する**。

注) 興奮性シナプス後電位 (excitatory post-synaptic potential; EPSP)

注) 抑制性シナプス後電位 (inhibitory postsynaptic potential; IPSP)

### 加重

興奮性細胞に複数個の刺激をあたえたときに、刺激効果が重なりあってあらわれることを**加重**という。

注) 加重：複数のニューロンが一個のニューロンにシナプス(収束)する場合に、複数のニューロンからのシナプス後電位によっておこるものを空間的加重という。また一個のシナプスにおいて短時間の間にくりかえしもたらされるシナプス後電位によっておこるものを時間的加重という。

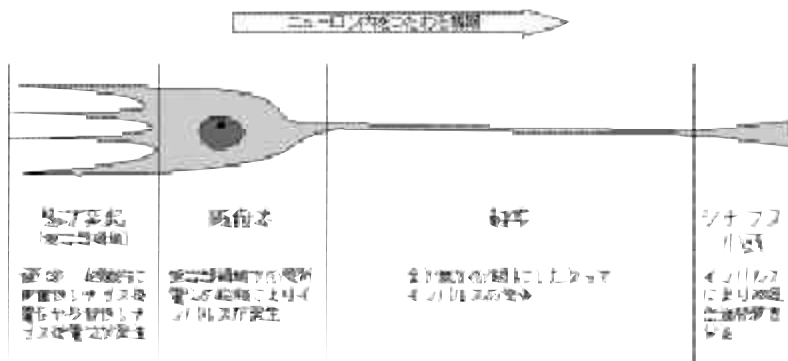
# 1. 神経生理学の基礎

## シナプス後電位とインパルスの発生

一個のニューロンは、その樹状突起に多数のニューロンからシナプスを受けている。これらのシナプスにより樹状突起に発生する電位変化には、興奮性シナプス後電位と抑制性シナプス後電位とがあり、これら局所電位の変化は加重される。

これらシナプス後電位は細胞体部分につたえられ、ここに集まった電位変化の総和が閾値以上である場合に一定の活動性インパルスが発生する。ただし加重がおこった場合でも、その和が閾値に達しなければ活動性インパルスはおこらず、インパルス自体が加重されることもない（全か無の法則）。

ニューロン各部の機能



## 興奮伝達の特徴

### 興奮伝達の特徴

シナプスにおける興奮伝達には以下のような特徴がある。

#### 1. 一方向伝達

興奮伝達において、情報はシナプス前終末からシナプス後細胞への一方向にのみ伝わる。シナプスにおけるこのような特性を一方向伝達という。

## 2. シナプス遅延

電気的におこなわれる興奮伝導にくらべ、興奮伝達における化学物質の分泌には時間を要する。このため**神経系をつたわる情報の速度は、シナプスの部位で落ちる**。シナプスにおけるこのような特性を**シナプス遅延<sup>ちえん</sup>**という。

## 3. シナプス可塑性

シナプス伝達効率は、シナプスの活動やさまざまな化学物質の作用により大きく変化する。その効果は、変化をもたらした作用の消失もしばらくつづく性質がある。このようにシナプス伝達の機能が変化することを**シナプス可塑性<sup>かそせい</sup>**という。シナプスの可塑性は、神経系によっていとなまれる学習、記憶、運動などに、大きな役割をはたしている。

- ・ 短期的なシナプス可塑性 ----- 一個のニューロンに**短時間の刺激を反復してくわえ**ると、そのシナプス前終末からの**神経伝達物質の放出効率が数秒から数分のあいだ上昇**する。この現象を**反復刺激後増強<sup>ぼく</sup>**という。
- ・ 抑制性のシナプス可塑性 ----- シナプスにおける刺激が短時間のうちに繰り返しかえしおこると、**神経伝達物質の再合成が間にあわなくなる**ことがある。このような場合、神経伝達物質が十分に供給されるようになるまで興奮伝達は抑制される。シナプスにおけるこのような特性を**易疲労<sup>いひろう</sup>**という。
- ・ 長期のシナプス可塑性 ----- 一個のニューロンに**高頻度に連続刺激をあたえ**ると、短期的には易疲労がおこるが、その後、**神経伝達物質が十分に供給されるようになり、数時間から数日にわたってシナプス後細胞にそれまでよりも大きなシナプス後電位がおこる**ようになる。この現象を**長期増強<sup>ぼく</sup>**という。

# 1. 神経生理学の基礎

## 4. その他

### シナプス伝達は**酸素不足**や**薬物の影響**を受けやすい。

- 注) 一方伝導: 同一ニューロン内での興奮伝導は、両方向性である。しかし逆行性伝導はニューロンの末端にシナプス小胞と神経伝達物質が存在しなければ、その部位で消滅し他の細胞には何の影響もおよぼさない。
- 注) シナプス遅延: ニューロンが静止状態にあるとき、シナプス前終末のシナプス小胞には特殊なタンパク質による開口分泌抑制機構がはたらいており、その開口部分は閉じられている。ここにインパルスが伝導されると細胞外液中の $Ca^{2+}$ が瞬間的に流入し、これにより開口分泌抑制機構がとれてシナプス小胞の開口が起こる。シナプス伝達がおこなわれるとき、シナプス前終末ではこの一連の過程を経るため、シナプス遅延がおこる。またボツリヌス毒などの神経毒は、この開口放出を阻害する作用をもつ。
- 注) 反復刺激後増強: インパルスによりシナプス前終末の膜内に流入した $Ca^{2+}$ の一部が、次のインパルスまでに膜外に排出されずに残存し、これに次のインパルスにより流入する $Ca^{2+}$ を加えて伝達物質の開口分泌にはたらくことによる。
- 注) 長期増強: 長期増強は中枢神経系での学習や記憶の機序の基礎過程と考えられており、海馬や大脳皮質のシナプスのほか、末梢交感神経節シナプスなどでみられる。これはシナプス後細胞の細胞内情報伝達系が関与する一連の機序が活性化されることによりおこる。
- 注) 薬物の影響: たとえばボツリヌスが産生する毒素(ボツリヌス毒素)は、コリン作動性ニューロンの末端に作用し、アセチルコリンの開口放出を阻害する。

### 興奮伝導と興奮伝達の特徴

興奮伝導 (ニューロンの膜沿いの伝導)	興奮伝達 (化学シナプスにおける伝達物質の伝達)
両方向伝導	一方伝導
不連続伝導	シナプス遅延
絶縁伝導	可塑性(学習や記憶)
	伝達物質の増減
	興奮性
	薬物の影響
	酸素や薬物の影響を受けやすい

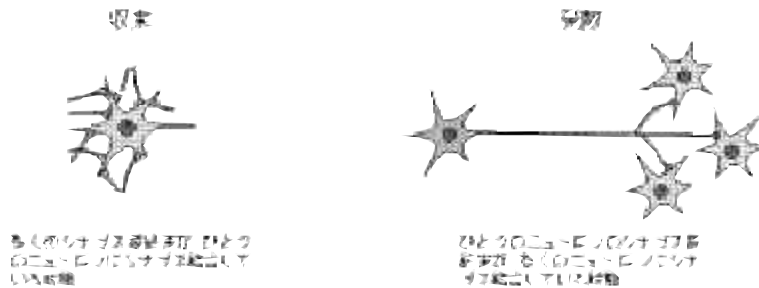
## ニューロン回路の基本様式

### 収束と発散

一個のニューロンは複数のニューロンとシナプスを形成している。このとき、一個のニューロンが多くのニューロンからのシナプス結合をうけている状態を**収束**という。また一個のニューロンが軸索末端部を分枝し、複数のニューロンにシナプスしている状態を**発散**という。このように神経系は収束と発散により、複雑なニューロン

回路を形成し、高度な機能を実現している。

収束と発散



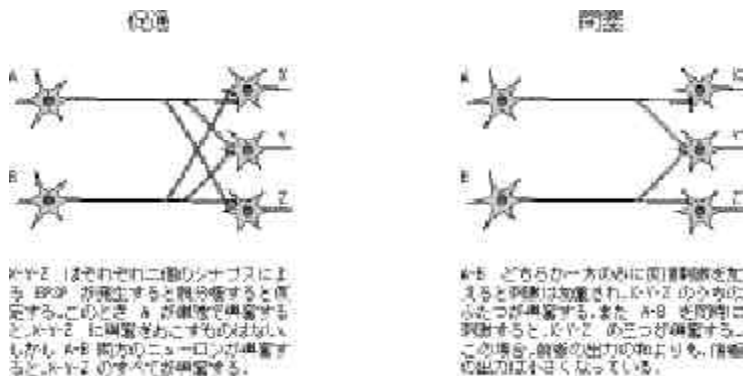
- 注) 収束: ひとつのニューロンは、多数のニューロンからシナプスをうけ、その樹状突起領域では、多くの興奮性シナプス後電位や抑制性シナプス後電位がおこる。これらは空間的、時間的に加重されることによって統合され、全か無の法則にしたがって、インパルスがおこるか否かが決まる。たとえば、ひとつの脊髄運動神経細胞には、平均6,000個のシナプスが収束し、またひとつの小脳プルキンエ細胞には18万個のシナプスが収束するといわれている。
- 注) 発散: たとえば、ひとつの脊髄運動神経細胞は、その軸索末端で分枝し、数本から100本程度の骨格筋線維(骨格筋細胞)にシナプス結合をつくり、これらを支配している。

促通と閉塞

複数のニューロンが、あるひとまとまりのニューロン群へシナプス結合をしている回路においては、<sup>そくつう</sup>促通や<sup>へいそく</sup>閉塞と呼ばれる現象がみられる。促通とは、興奮しているシナプス前ニューロンの数の和より、シナプスをうけるニューロン群でおこる興奮の和の方が大きくなる現象をいう。また前者よりも、後者の方が小さくなることもあり、これを閉塞という。

# 1. 神経生理学の基礎

## 促通と閉塞



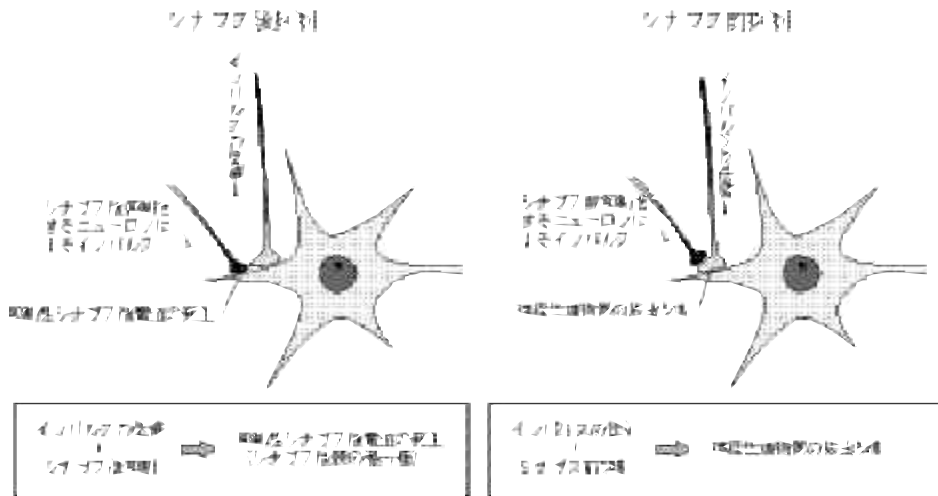
### シナプス前抑制とシナプス後抑制

あるニューロンおよびシナプスが興奮性の活動をしているとき、他のニューロンからのシナプスがこの興奮性シナプスに対して抑制をかけることがある。この抑制に関わるメカニズムは、神経系において重要な役割をはたしている。この抑制性の入力には、シナプス後抑制とシナプス前抑制とが知られている。

- 注) 抑制に関わるメカニズム: たとえば伸張反射(腱反射)において、伸張刺激をうけた骨格筋は、Ia群線維からの求心性情報により収縮するが、同時にその拮抗筋群は弛緩する。この拮抗筋群の弛緩は、Ia群線維からのシナプスをうけた脊髄の介在ニューロンが、拮抗筋群の運動ニューロンに対し抑制をおこなっていることによる。四肢の屈曲・伸展における拮抗運動は、このようなメカニズムにより円滑におこなうことができる。
- 注) シナプス後抑制: 他からのシナプスをうけるニューロンの場合、これが閾値に達し活動性インパルスを発するか否かは、そのニューロンに収束する複数のシナプスからの入力の加重によって決まる。入力の加重は、シナプス下膜におこる興奮性シナプス後電位と抑制性シナプス後電位の総和である。たとえばシナプス後細胞に他からの興奮性シナプス後電位がおきておき、シナプス下膜で過分極性の膜電位(抑制性シナプス後電位)が発生すると、その細胞体におこる電位変化の大きさは抑制される。この抑制メカニズムをシナプス後抑制という。
- 注) シナプス前抑制: シナプス前終末からの神経伝達物質の分泌を阻止することによる抑制メカニズムをシナプス前抑制という。シナプス前終末からの神経伝達物質の分泌を抑制するものとしては、他のニューロンからのシナプスのほかに、ホルモンなどの液性因子などがあることも明らかとなっている。



シナプス前抑制とシナプス後抑制



ニューロンの変性と再生

ニューロンの再生能力

ニューロンは生後しばらくは神経幹細胞からの分裂・増殖をみる  
が、早い段階でその分化を終え、その後二度と分裂することなく個  
体が死ぬまで生きつづける非常に寿命が長い細胞である。

またニューロンの細胞体部分が強く障害されるとニューロンは  
死滅し、ふたたびこれが再生することはほとんどない。したがっ  
て個体におけるニューロンの数は、成人以降では減少の一途をた  
どる。

しかしニューロンの軸索部分には、つよい再生能力がある。す  
なわち軸索は終生活発に伸長し、また枝分かれして適切な細胞  
にシナプスを形成する能力をもちつづける。このため、ニューロン  
の軸索部分は損傷をうけても再生することがある。

注) ニューロン： ヒトの脳にあるニューロンの個数は1000億とも2000億ともいわれるが、ニュー  
ロンは他の種類の細胞とことなり、老化して新しい細胞におきかわることがなく、その  
寿命は他の細胞とくらべてはるかに長い。

注) 再生することはほとんどない： 近年、実験的には未分化の神経幹細胞からニューロンに  
分化・増殖させることができることが明らかとなっている。

## ニューロンの変性

ニューロンの細胞体や軸索が障害されると、ニューロンは以下のように変性する。

- ・ 順行性変性 ----- ニューロンの軸索が切断された場合、細胞体からの軸索輸送が絶たれるため、**軸索は障害部位からシナプス小頭側にむかって変性が生ずる**。これを**ウォーラー変性**という。
- ・ 逆行性変性 ----- 細胞体そのもの、あるいは細胞体に近い軸索の損傷では、細胞体が障害され、細胞死をおこすことが多い。

注) 変性: 細胞の変性は、何らかの原因により細胞の代謝が異常をきたし、これにより細胞が形態学的な変化をしめた状態をいう。

注) ウォーラー変性(Wallerian degeneration): ウォーラー変性においては、時間経過とともに非ニューロン性細胞のつくる被膜にも変性がおこる。

## 軸索の再生

ニューロンの軸索が損傷された場合は、損傷部位よりシナプス小頭側の軸索には**ウォーラー変性**がおこる。このとき末梢神経系では、損傷部位の細胞体側の軸索末端が、その豊富な再生能力にもとづき活発に伸長(軸索発芽)をはじめ、このときシュワン細胞がつくる管状の被膜が残っていれば、その管内にそって**軸索が再生される**。さらにこれが適当な細胞に新たなシナプスをつくると、他の再生された軸索は消滅する。こうして末梢神経系では、損傷前とまったく同じ神経結合ができることがある。ただし軸索の再生が**中枢神経系でおこることはない**。

注) 軸索が再生される: 再生する経過中にある軸索の先端部は、機械的刺激に対して過敏となる。このため四肢の体表面の浅層をとる末梢神経に再生がおこりつつあるときには、皮膚の表面を軽くたたいたときに放散するような激しい痛みが感じられることがある。これが日時の経過とともに末梢へ移行していく現象をティネル徴候(Tinel sign)という。

注) 中枢神経系でおこることはない: 軸索の再生が中枢神経系におこらないメカニズムは明らかではない。しかし中枢神経系には、軸索の再生を阻害する何らかの構造あるいは物質があると考えられている。なお最近では中枢神経系においても、不十分なが広義の再生がおこることが明らかとなっている。つまり、損傷をうけた軸索が再生するこ

とはないが、損傷をうけなかった健全な軸索から側枝の発芽がおこり、これが新たなシナプス結合をつくることもある。このような現象は再構成とよばれ、神経系の可塑性によっておこると考えられている。

## 神経系の分類

### 末梢神経系の機能的分類

#### 求心性神経と遠心性神経

末梢神経系の機能は末梢組織でおこる刺激を感受し、それを中枢神経系へ送り届けることと、中枢神経系で発せられた命令を効果器へ伝えることである。このように末梢神経系は、情報の向きによって以下のように分類することができる。

- ・ **求心性神経** ----- 末梢組織でおこる刺激を感受し、それによっておこったインパルスを中枢神経系に送る末梢神経である。
- ・ **遠心性神経** ----- 中枢神経系で発せられた命令をインパルスとして効果器につたえる末梢神経である。

中枢神経系と末梢神経系

分類	種類	機能
感覚	中枢神経系	求心性神経によって集められた情報を処理し、遠心性神経の指令を決定する
運動制御のため	末梢神経系	求心性神経 末梢組織でおこる刺激を感受し、中枢神経系へ送り届ける
		遠心性神経 中枢神経系で発せられた命令を効果器へ伝える

## 🔗 体性神経と自律神経

末梢神経系は、これが分布する組織の種類によって、以下のよ  
うに**体性神経**と**自律神経**とに分類することができる。

- ・ **体性神経** ----- 体性組織に分布する末梢神経をいう。す  
なわち体性組織におこる感覚をつかさどり、また体性組織にぞ  
くする効果器を支配する神経である。体性組織とは、内臓(平滑  
筋・心筋・腺およびその表面にある粘膜)以外のもの、すなわち  
**皮膚・骨・骨格筋**とそれらに關与する**結合織**、およびこれらの  
表面にある**粘膜**などである。
- ・ **自律神経** ----- 体性組織以外に分布する末梢神経をい  
う。すなわち**平滑筋・心筋・腺**およびその表面にある**粘膜**(内臓  
粘膜)の感覚をつかさどり、これらに属する効果器を支配する末  
梢神経である。自律神経系が分布する組織は、胸腔・腹腔内の  
臓器ばかりでなく、体性組織に散在する平滑筋または腺からな  
る組織・器官にもおよぶ。すなわち甲状腺や副腎などの内分泌  
腺、汗腺や涙腺などの外分泌腺、瞳孔散大・縮小筋、立毛筋、末  
梢組織の血管平滑筋などは体性組織の間に存在するが、これ  
らにも自律神経は分布し支配している。

注) 体性神経(somatic nerve): 体性という語は本来「身体に関する」という意味である。

注) 自律神経(autonomic nerve): 自律神経の名は、平滑筋・心筋・腺が意識的(随意的)  
な制御をうけないこと、すなわち自律的(autonomic)に制御されることからきている。

## 🔗 末梢神経系の分類

末梢神経系における体性神経と自律神経という分類法と、求心  
性・遠心性神経という分類法を組みあわせると、末梢神経系は以下  
の四種類に分類することができる。

### 1. 体性神経系

- ・ 求心性のもの ----- **体性感覚神経(感覚神経)**という。体性  
感覚神経のニューロンは、感覚受容器から中枢神経系にいたる

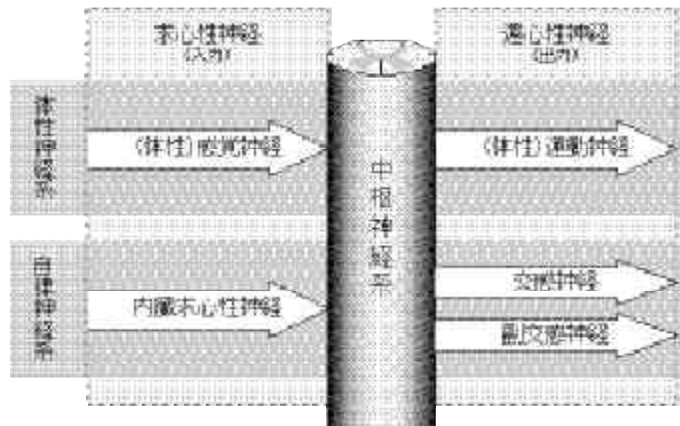
まで原則的に**一個のニューロン**で構成される。

- ・ 遠心性のもの ----- **体性運動神経(運動神経)**という.体性運動神経のニューロンは ,中枢神経系から効果器細胞にいたるまで原則的に**一個のニューロン**で構成される。

2. 自律神経系

- ・ 求心性のもの ----- **内臓求心性神経**という.内臓求心性神経のニューロンは ,感覚受容器から中枢神経系にいたるまで原則的に**一個のニューロン**で構成される。
- ・ 遠心性のもの ----- **自律神経遠心路**というこれはさらにふたつに分けられ ,**交感神経**および**副交感神経**とからなる .**交感神経**および**副交感神経**のニューロンは ,中枢神経系 から効果器細胞にいたるまで原則的に**二個のニューロン**で構成される。




末梢神経系の分類



## ニューロンの局在

### ニューロンの細胞体と軸索の分布

ニューロンの細胞体部分と軸索部分は、神経組織内でそれぞれが特定部位に集まって分布している。とくに中枢神経系において、ニューロンの細胞体が存在する部位は、灰白質・神経核・網様体ようたいのいずれかであり、末梢神経系においては神経節しんけいそうまたは神経叢のいずれかである。

このようにニューロンの細胞体は、特定部位にのみ局在し、ここから、、、を出して他のニューロンにシナプスをつくり、これらがネットワークを形づくることによって、神経系は構成されている。

注) 長い軸索: 軸索の長さは、ヒトの場合1m前後におよぶものもある。