カラー図解

神経解剖学講義ノート

著 寺島俊雄
神戸大学教授

1 神経組織学
2 神経系の発生，変性，再生
3 脊髄
4 延髄
5 橋
6 中脳
7 小脳
8 間脳
9 大脳基底核
10 大脳皮質
11 神経回路（1）運動路
12 神経回路（2）感覚路
13 髄膜と脳脊髄液
14 脳の血管
15 化学的神経解剖学
16 中枢神経系の肉眼解剖学
Appendix 脳の断面・脳切片

Kinpodo

序

医学教育や看護学教育等で，おそらく一番難解な教科の一つとして「神経解剖学」を挙げることができるだろう．脳や脊髄の解剖学は，構造が複雑なため，三次元的に理解することが難しいし，しかも異なる領域のニューロン同士が軸索を介して神経回路網を形成するため，いっそう理解を難しくしている．そして苦労して覚えた神経解剖学の知識が，実際の臨床神経学の勉強をする頃には，すっかり忘却の彼方に消えてしまい，役に立たない．この難解な神経解剖学の学習には，多くの医療系学生が苦慮していることだろう．神経解剖学の学習に苦労しているのは医療系学生に限らない．理学部や工学部等で神経科学の先端的な研究を志す学生が多いが，彼らにとって最初の障害となるのは神経解剖学で，このハードルを低くすることが求められている．

私は，平成 9 年に東京都神経科学総合研究所（現 東京都医学総合研究所）から神戸大学医学部に赴任し，医学部医学科の 2 年生を対象として神経解剖学の講義を担当することになった．以来，神経解剖学の講義に際して一番配慮したことは，できるだけ枝葉を削ぎ落とし，ぎりぎりまで簡略化した講義内容にすることである．そのために可能な限り単純化した脳や神経回路の模式図を作り，ごく簡単な説明を添えて講義資料とし，これを「神経解剖学講義ノート」として学生に配布してきた．このテキストは，その配布資料を元に，内容および図版を充実させ，カラー化したものである．

本書では内容を簡略化する一方で，ブラウン・セカール症候群やワレンベルク症候群などの神経症状について詳しく説明したつもりである．神経解剖学がいかに臨床神経学に有用かを示すためである．それからできるだけ反射の神経回路についても説明するようにした．外部から刺激を与え，その反射を調べることにより，反射に関わる神経回路の異常を見つけることができれば，病巣診断に役に立つ．このように医療系学生にとって臨床に役に立つ神経解剖学を常に念頭に置いて本書を作成したが，医療系学生に限らず神経科学を志す学生にとって難解な神経解剖学用語の理解に本書が役立つならば，望外の喜びである．

本書を作成するにあたっては，私が所属する神経発生学分野（旧第一解剖）の同僚や学生の援助を受けた．ことに吉川知志講師，勝山裕助教（現東北大講師），薛 富義技官，崎浜吉昭技官の力添えが無ければ，出版には至らなかっただろう．

本書の源流は，著者がかつて在籍した慶応大学の嶋井和世教授と北海道大学の井上芳郎教授の著した講義資料にある．ことに井上教授の著した北大の講義資料「統合神経解剖学」には，有形・無形の恩恵を受けている．また中尾泰右教授（秋田大学）の厳しくかつ温情あふれた解剖学教育を受けなければ，私は解剖学の分野に進まず，路頭にさまよっていただろう．感謝しても言い尽くすことはできない．

最後であるが，本書の出版に際して尽力を賜った金芳堂の関係者各位に対して敬意と感謝を捧げたい．ことに本書の編集を担当した黒澤健氏には，図版の作成など格別な苦労をかけ，感謝の言葉もない．

2011 年 11 月

寺 島 俊 雄

本書の構成

- 本書は全 16 章と付録から構成されている．

- 神経解剖学の講義では脳の肉眼解剖学から講義を始めることが多いと思うが，実際に人脳に触れるチャンスが得られない学生にとって脳の肉眼的理解は難しい．そこで本書では「**脳の肉眼解剖学**」の章はあえて最終章の**第 16 章**とした．学習が進んだ時点で余裕があれば，本章を読めば良い．そのかわりに神経系の構成要素つまりニューロンとグリアの理解が最も重要と考え，「**神経組織学**」を**第 1 章**として冒頭に置くことにした．ついで神経系の理解には発生学的なバックグランドが不可欠であること，また現在，神経系の変性や再生の研究が進み神経疾患の治療が夢でなくなったことを受けて，「**神経系の発生・再生・変性**」を**第 2 章**とした．以下，脊髄から大脳皮質に向かって順に脳の各部位についての章を設けたが，どこから読み始めても良いように，重複は厭わず説明したので，興味のある章から順に読み進めるのが良いだろう．

- 本書では脳の各部位の章の後に，総復習として**第 11 章「神経回路（運動路）」**と**第 12 章「神経回路（感覚路）」**を置いた．実はこの神経回路に関する 2 章さえ勉強すれば，**第 3 章**の「**脊髄**」から**第 10 章**の「**大脳皮質**」を読んだことになるから，時間を惜しむ学生にはこの 2 つの章の学習を勧めたい．

- 髄膜の解剖学は，とかくおろそかにされがちであるが，脳の境界や区画を定めている髄膜が破綻すると，福山型筋ジストロフィーなど重要な脳の障害が生じることから臨床的には極めて重要である．また髄液の産生と吸収のメカニズムはまだ不明なことが多く，脳脊髄液減少症など最近では社会問題となっている．そこで**第 13 章**として「**髄膜と脳脊髄液**」の章を設けた．臨床医学の側面からみると脳の血管障害がもっとも頻度の高い神経系の疾患であることから，**第 14 章**として「**脳の血管**」の章を設けた．統合失調症や躁うつ病など精神機能の疾患をはじめとして，私たちの「こころ」や「感情」などについて，モノアミンなどの神経伝達物質から神経系を眺めることは重要であるため，**第 15 章**として「**化学的神経解剖学**」の章を設けた．しかし本章はアミノ酸やペプチドについて言及していないので不十分であり，今後，改訂の機会があれば，充実しなければならない章である．最後に，脳の水平断面と前額断面，脳幹の組織切片からなる付録を置いた．MRI や CT など脳の断面像の理解が必須であるからだ．

- 通常のテキストでは，図版の重複はしないのが普通であるが，本書では同じ図が何度も出現する．読者の利便性を考えできるだけ本文の説明の近くに置きたかったからである．

> ***Memo***
> Memo は，本文中で重要と思われる事項について，喚起を促すために作成した．

小ポイントで記載した事項は，重要であるがとりあえず読み飛ばしても良い内容である．

練習問題

- 各章の章末には，学習内容を振り返るための練習問題を設け，解答は巻末（p.233）に載せた．単に○と×を回答するのではなく，×の場合，誤っている箇所に下線を引いて正しい語句で訂正してほしい．

序文でも述べたように，本書の図は黒板に板書するために作成した模式図が元になっている．黒板に書く絵はよほど簡略化しないと描けないし，また理解を深めるために簡略化・模式化することは意味があると思う．しかし，そのために位置関係などが現実と合わない部分も生じてくるが，上記を考慮したうえでのこととご了承いただきたい．

目次

1 神経組織学 2

1 神経系の区分 2
2 神経系の構成成分 2
3 ニューロンの基本的要素 4
4 形態から見たニューロンの分類 4
5 細胞体 6
6 樹状突起 8
7 軸索 8
8 シナプス 9
9 グリア細胞 12
10 髄鞘 14

2 神経系の発生, 変性, 再生 18

A 初期発生 18
1 配偶子形成と受精 18
2 卵割 18
3 胞胚(胚盤胞)の形成 18
4 2 層性胚盤の形成 19
5 3 層性胚盤の形成 20
6 脊索の形成 21
B 神経管の発生 22
1 神経管の発生 22
2 3 脳胞期と 5 脳胞期 23
3 一次脳胞とニューロメア 24
4 オーガナイザーとしての峡 24
5 ロンボメア 24
6 末梢神経系の分化 27
7 神経管の構造 27
C 神経回路形成 29
1 経路形成と終末形成 29
2 パイオニア軸索とパイオニアニューロン 29
3 軸索の伸長と細胞外マトリックス 30
4 カハールのニューロトロピズム仮説 30
5 化学反発と神経回路形成 31
6 化学的親和性仮説 32
D 細胞死 32
1 プログラム細胞死 32
2 細胞の死に方 32
3 アポトーシスの分子機構 33
4 神経栄養因子 33
5 プログラム細胞死の意義 34
E 変　性 35
F 再　生 36
G 軸索輸送 38

3 脊髄 40

1 脊髄の外景 40
2 脊髄の内景 43
3 レキシード氏の細胞構築による層区分 45
4 脊髄を上・下行する伝導路(神経回路) 45
5 脊髄の動脈 47
5-1 脊髄を栄養する動脈 47
5-2 脊髄枝の分枝の仕方 47
5-3 脊髄内の動脈分布 49
6 脊髄と脊柱の静脈 49
7 脊髄膜 50

4 延髄 52

1 錐体 52
2 後索核 52
3 下オリーブ核(群) 54
4 弓状核 56
5 副楔状束核 57
6 延髄網様体 57
7 縫線核 58
8 脳幹における脳神経核のカラム構造 60
9 延髄における脳神経核 61
10 内臓反射の神経回路 64
10-1 消化に関する反射 65
10-2 呼吸に関する反射 66
10-3 循環に関する反射 66

5 橋 68

A 橋腹側部 68
1 縦橋線維 68
2 橋核 68

B 橋背部 71
1 脳神経核 71
1-1 運動性脳神経核 71
1-2 知覚性脳神経核 75
2 橋網様体 79
3 青斑核 79
4 橋背部を通る主な線維系 80

6 中脳 82

1 下丘 82
2 上丘 82
3 視蓋前域(視蓋前部) 85
4 大脳脚(狭義) 87
5 黒質 88
6 赤核 89
7 脳神経核 90
7-1 運動性(遠心性)脳神経核 90
7-2 知覚性(求心性)脳神経核 93

7 小脳 94

1 小脳の区分 94
2 小脳の内景 96
3 小脳皮質の細胞構築 98
4 小脳核の出力線維 103
5 小脳脚 103
6 小脳を中心とする神経回路 103
7 小脳の機能とその障害 105
8 小脳の組織発生 107

8 間脳 108

1 間脳の発生と区分 108
2 視床 108
2-1 背側視床 108
2-2 腹側視床 112
3 視床上部 112
3-1 松果体 112
3-2 手綱核 114
4 視床下部 114
4-1 視床下部下垂体系の神経核 117
4-2 非視床下部下垂体系の神経核 118
5 内包 122

9 大脳基底核 126

1 分類 126
2 線条体 128
3 淡蒼球 129
4 大脳基底核の線維連絡 129
5 小脳と大脳基底核は視床に投射する 129
6 大脳基底核の機能は何か? 129
7 大脳基底核の障害による異常運動 131
8 扁桃体 131
9 マイネルト基底核 133

10 大脳皮質 136

1 新皮質 136
2 古皮質 144
3 原皮質 146
4 大脳辺縁系 150
5 大脳新皮質の発生 150

11 神経回路(1) 運動路 152

A 脊髄反射の神経回路 152
1 伸張反射と拮抗抑制(筋紡錘の反射) 152
2 自原抑制(ゴルジ腱器官の反射) 154
3 屈曲反射 154

B 脊髄下行路(運動路) 155
1 皮質脊髄路 155
2 赤核脊髄路 159
3 網様体脊髄路 160
4 前庭脊髄路 160
5 視蓋脊髄路 160
6 間質核脊髄路 161

C 運動を調節する神経回路 161
1 小脳を中心とする神経回路 161
2 大脳基底核を中心とする神経回路 161

12 神経回路(2)　感覚路 162

A 感覚路の構成 162
B 体性感覚を伝える神経回路 165
頭部を除く体部の体性感覚を伝える伝導路 165
1 後索・内側毛帯系 165
2 脊髄視床路系 167
3 (意識にのぼらない)深部感覚を伝える神経回路 168
頭部の体性感覚系(三叉神経毛帯系) 170
1 頭部の温痛覚と粗大な触圧覚を伝える伝導路 170
2 頭部の識別性触圧覚を伝える伝導路 171
C 視覚の伝導路 173
D 聴覚の伝導路 174
E 前庭感覚(平衡感覚)の伝導路 175
F 味覚の伝導路 176
G 嗅覚の伝導路 178

13 髄膜と脳脊髄液 180

1 脳髄膜 180
2 脳髄膜の間のスペース 182
3 脳硬膜の特殊な形態 182
4 脊髄髄膜 183
5 脳室 183
6 脈絡叢と脳脊髄液の産生 184
7 クモ膜顆粒と脳脊髄液の吸収 184
8 脳脊髄液の循環と排出障害 184

14 脳の血管 186

A 脊髄の動脈 186
B 脳の動脈 186
1 内頚動脈 186
2 椎骨動脈 187
3 脳底動脈 187
4 大脳動脈輪(ウイリス) 188
5 硬膜に分布する動脈 190
C 大脳の静脈 190
1 表在大脳静脈 190
2 深部大脳静脈 190
3 小脳の静脈 191
4 硬膜静脈洞 192
5 導出静脈 192

15 化学的神経解剖学 194

1 コリン作動系 194
2 モノアミン作動系 196
2-1 カテコールアミン作動系 196
2-2 セロトニン作動系 200
2-3 ヒスタミン作動系 201

16 中枢神経系の肉眼解剖学 202

1 中枢神経系の構成 202
2 脳の区分 202
3 終脳(=大脳半球)の外観 202
3-1 大脳皮質の外観 203
3-2 大脳半球外側面の脳溝と脳回 204
3-3 大脳半球内側面の脳溝と脳回 205
3-4 側頭葉と後頭葉の下面の脳溝と脳回 206
3-5 前頭葉の底面(眼窩面)の脳溝と脳回 207
3-6 島の脳溝と脳回 207
3-7 大脳髄質(白質)の構成 208
3-8 大脳基底核 209
4 間脳の外観 210
4-1 視床 210
4-2 視床上部 210
4-3 視床下部 210
5 中脳の外観 210
6 橋と延髄の外観 212
6-1 橋と延髄上半部の背側面 212
6-2 延髄下部の背側面 214
6-3 橋と延髄の腹側面 214
7 小脳の外観 215
7-1 小脳皮質 215
7-2 小脳髄質 216
7-3 小脳脚 216
7-4 小脳核 216
8 髄膜 216
9 脳室 217
10 脳の血管 218
10-1 脳の動脈 218
10-2 脳の静脈 221
10-3 硬膜に分布する動脈 222
10-4 硬膜静脈洞 222
10-5 導出静脈 223

付録
付録 1 脳の断面 224
付録 2 脳切片 229
練習問題の解答 233
索引 235

1

神経組織学

Histology of Nervous System

1　神経系の区分　（図1-1）

- 神経系は中枢神経系と末梢神経系の 2 部からなる．前者は脳と脊髄からなり，後者は脳脊髄神経系と自律神経系からなる（表1-1）．
- その他，注意すべき用語として前脳，大脳，脳幹がある．
  - ❶前脳 forebrain：前脳胞（☞ p.23, 2 3 脳胞期と 5 脳胞期）に由来する領域で，大脳半球（終脳）と間脳を意味する．
  - ❷大脳 cerebrum：前脳（大脳半球と間脳）とほぼ同様の意味で用いられる．ただし，元来は，前脳と中脳をあわせた広い区分を意味する用語であったことは，中脳水道のことを英語で cerebral aqueduct（大脳水道）ということからも明らかである．
  - ❸脳幹 brain stem or brainstem：中脳，橋，延髄をあわせた区分であるが，間脳を含める場合もある．小脳は脳幹には含まれない．
- 末梢神経系を，感覚器（受容器）receptor で得た感覚入力を中枢神経系へ伝える知覚性神経 sensory nerves（求心性神経 afferent nerves）と，中枢神経系から出て効果器（筋，分泌腺など）を支配する運動性神経 motor nerves（遠心性神経 efferent nerves）に分ける分類もある（図1-3）．

2　神経系の構成成分　（図1-2）

- 中枢神経系は，神経細胞 neuron（ニューロン，神経

表 1-1　神経系 Nervous System の区分

中枢神経系 Central Nervous System（CNS）	脳 brain	大脳半球 cerebral hemispheres（終脳 telencephalon）	大脳皮質 cerebral cortex
			大脳基底核 basal ganglia
		間脳 diencephalon	視床 thalamus
			視床下部 hypothalamus
		中脳 midbrain	
		橋 pons	
		小脳 cerebellum	
		延髄 medulla oblongata	
	脊髄 spinal cord		
末梢神経系 Peripheral Nervous System（PNS）	脳脊髄神経系 craniospinal nervous system	脳神経 cranial nerves （12 対）	
		脊髄神経 spinal nerves （31 対）	
	自律神経系 autonomic nervous system	交感神経系 sympathetic nervous system	
		副交感神経系 parasympathetic nervous system	

図 1-1　中枢神経系と末梢神経系

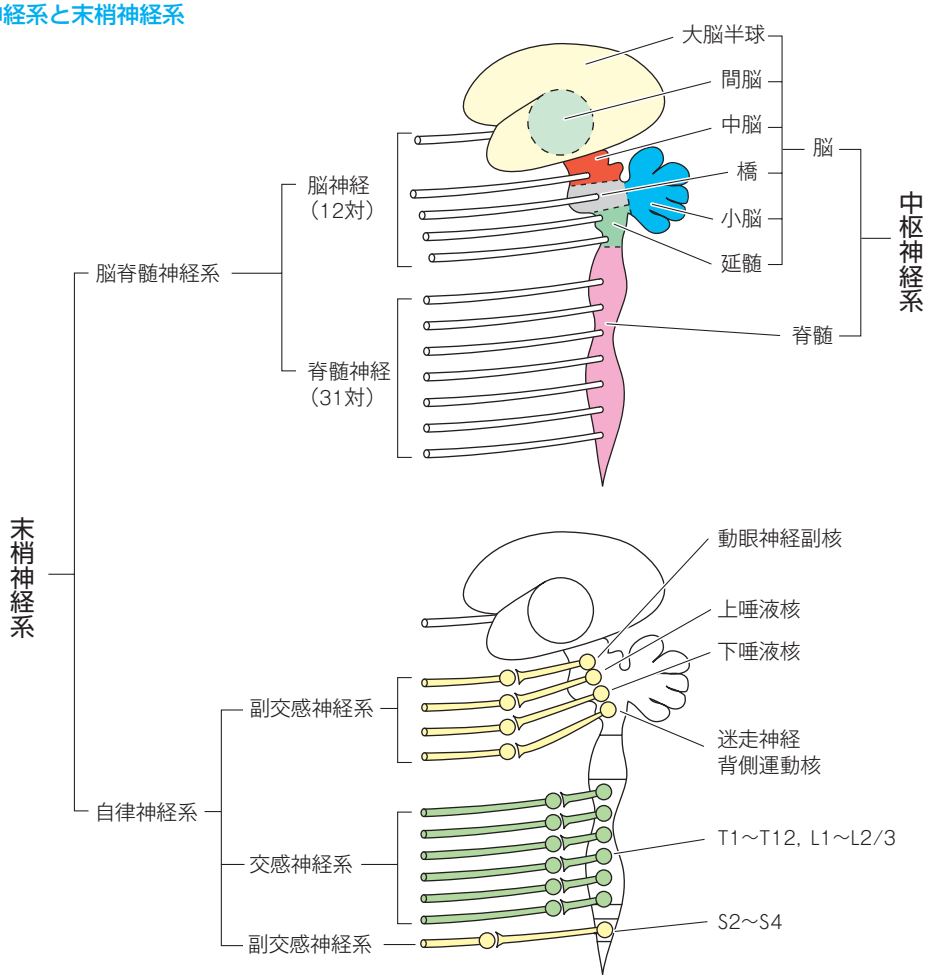


図 1-2　中枢神経系の細胞構築

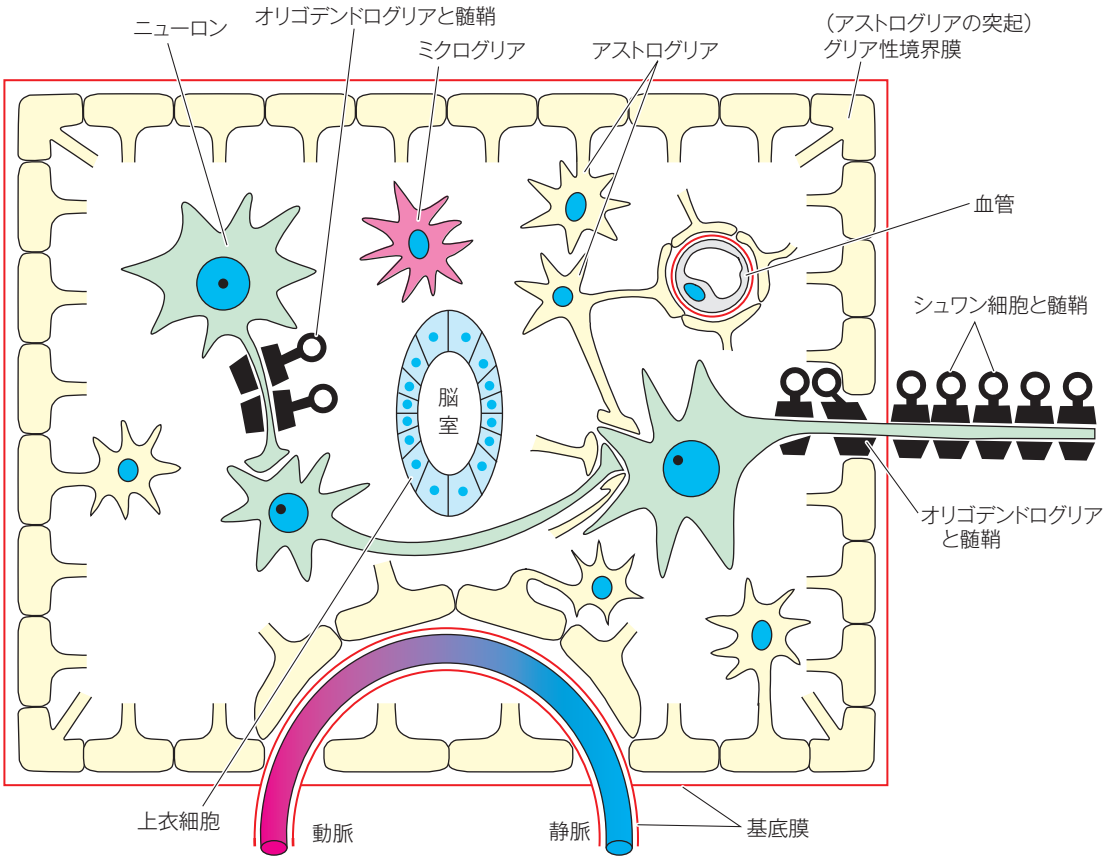
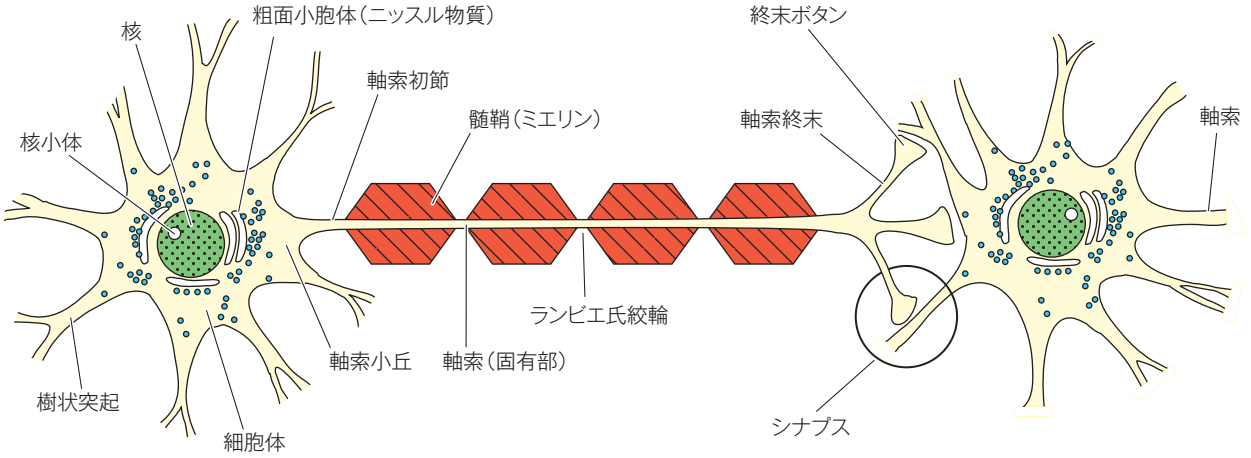


図 1-3 知覚神経と運動神経

図 1-4 ニューロン



元）とグリア細胞（神経膠細胞）glial cells，neuroglia からなる．これに血管 blood vessels が加わる．末梢神経系は，ニューロンとシュワン細胞からなる．

3 ニューロンの基本的要素 (図1-4)

- ニューロンは極性 polarity がある細胞で，細胞体，樹状突起，軸索の 3 部からなる．
  1. **細胞体 cell body or soma**：核がある部位．核とその周囲の細胞質（核周囲部 perikaryon）からなる．
  2. **樹状突起 dendrites**：入力を受け取る部分．通常，複数の突起からなる．樹状突起は分岐を繰り返し，次第に細くなる．樹状突起部における膜電位変化は，刺激の大きさにより加算されていくアナログ信号である（樹状突起電位 dendritic potential）．
  3. **軸索 axon**：1 本の長い突起．通常，2 本以上あることはない．稀に軸索のないニューロンがある（網膜のアマクリン細胞）．興奮を細胞体より終末側に伝える．活動電位の大きさは一定で，全か無の法則 all-or-none law に従うディジタル信号である．

4 形態から見たニューロンの分類 (図1-5)

- 突起（樹状突起，軸索）の有無や数からニューロンは下記のように分類される．
  1. **無極性ニューロン apolar neuron**：突起をもたないニューロン．例）発生期の幼若ニューロン．
  2. **単極性ニューロン unipolar neuron**：突起（軸索）が 1 本．例）三叉神経中脳路核ニューロン．
  3. **偽単極性ニューロン pseudounipolar neuron**：細胞体より軸索が 1 本出て，直ちに T 字形に分岐する．一方を末梢性突起 peripheral process といい，他方を中枢性突起 central process という．末梢性突起の遠位端が樹状突起である．例）脊髄神経節ニューロン，三叉神経節ニューロン等の知覚性ニューロン．
  4. **双極性ニューロン bipolar neuron**：細胞体より軸索が 2 本出る（中枢性突起と末梢性突起）が，機能的には 1 本とみなす．例）網膜双極細胞やラセン神経節ニューロン・前庭神経節ニューロン等の知覚性ニューロン．

図 1-5　ニューロンの形態による分類　矢印：興奮の伝わる方向，▼：樹状突起(赤)と軸索(黒)の境界

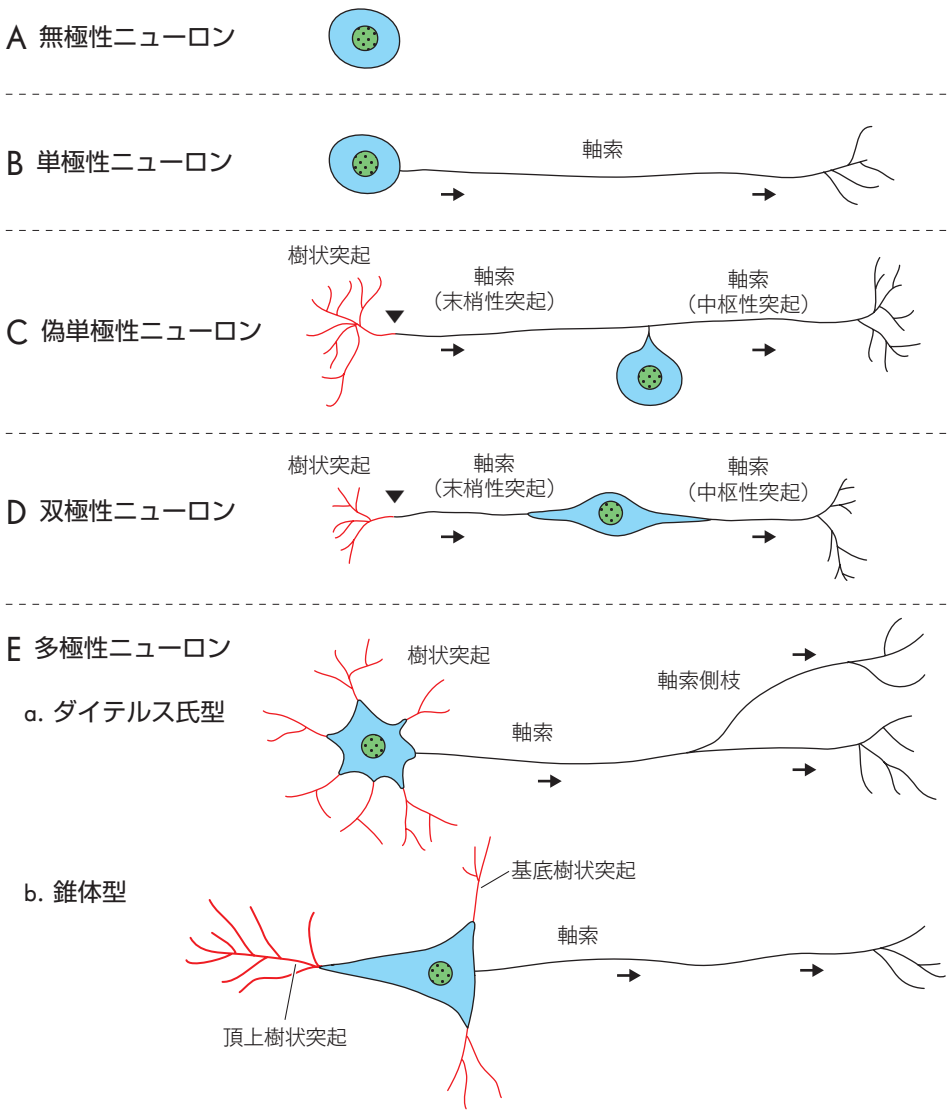


図 1-6　ダイテルス氏型ニューロン

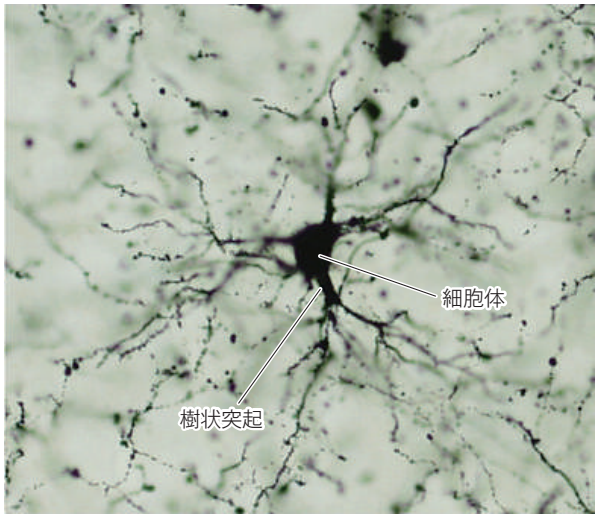
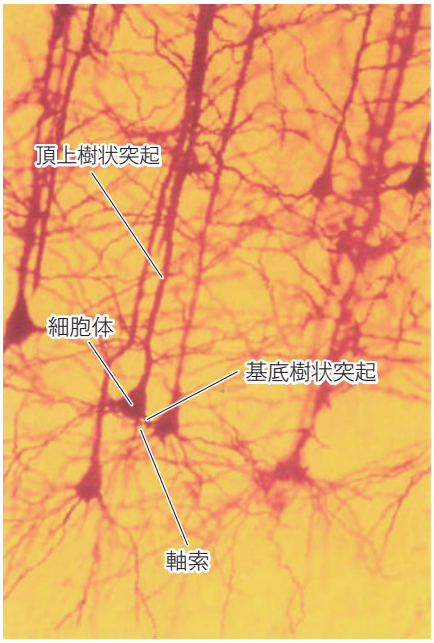


図 1-7　錐体型ニューロン(大脳皮質)



(北海道大学井上芳郎名誉教授恵与)

❺多極性ニューロン multipolar neuron：細胞体より樹状突起が多数出るニューロン．ダイテルス氏型と錐体型がある．

1）ダイテルス氏型ニューロン Deiters-type neuron（図1-6）：一次樹状突起があらゆる方向に伸びる大型ニューロン．例）前庭神経外側核ニューロン，脊髄前角運動ニューロン．

2）錐体型ニューロン pyramidal neuron（図1-7）：細胞体が錐体型（ピラミッド型）で，頂上より1本の強大な樹状突起（頂上樹状突起）が上方に伸び，側方や下方に多数の基底樹状突起が伸びる．例）大脳皮質の錐体型ニューロン．

●下記のようなニューロンの分類もあるので注意されたい（図1-8）．

❶投射ニューロン projection neuron：自分が属している神経核（☞ ***Memo 1-1***）の外へ軸索を出す．ゴルジⅠ型ニューロン Golgi type Ⅰ neuron ともいう．通常は興奮性ニューロンである．

❷介在ニューロン interneuron（局所回路ニューロン local circuit neuron）：自分が属している神経核の内部へ軸索を出す．ゴルジⅡ型ニューロン Golgi type Ⅱ neuron ともいう．通常は抑制性ニューロンである．

Memo 1-1 神経核と神経節
中枢神経系におけるニューロンの集団を神経核 nucleus という（例：顔面神経核，赤核）．一方，末梢神経系におけるニューロンの集団を神経節 ganglion という．神経節には知覚性神経節 sensory ganglion と自律性神経節（交感性，副交感性）autonomic ganglion の2種がある．

Memo 1-2 投射・連合・交連ニューロン （図 10-4）
他にも投射ニューロン projection neuron，連合ニューロン association neuron，交連ニューロン commissure neuron という分類もある．投射ニューロンとはその軸索を遠隔の領域に伸ばすニューロンである．連合ニューロンとは同じ側の領域に軸索を出すニューロンであり，交連ニューロンとは反対側の同一の領域に軸索を出すニューロンである．投射ニューロン，連合ニューロン，交連ニューロンの軸索をそれぞれ投射線維 projection fiber，連合線維 association fiber，交連線維 commissure fiber という．

5 細胞体 soma or cell body

核 nucleus

●ニューロンの核は大きく明るい．また大きい明瞭な核小体 nucleolus を1つもつ（図1-9, 10）．

Memo 1-3 Barr 氏小体 Barr body
女性の XX 染色体の一方は凝集してニューロンの核膜に付着して大きな染色質顆粒として認められる（図 1-10, 11）．これを Barr 氏小体という．ライオン M. Lyon は，哺乳類のメスの体細胞では2個の X 染色体の一方がランダムに不活化を受けて凝縮しヘテロクロマチンとなることを主張した（ライオンの仮説 Lyon hypothesis）．2個の X 染色体をもつ個体（つまりメス）の体細胞において，活性化される X 染色体は1本のみで他は不活化され凝集することをライオニゼーション Lyonization という．

ニッスル物質（ニッスル小体）Nissl substance or Nissl bodies

●ニューロンの細胞体や樹状突起には豊富なニッスル物質がある（図1-9）．ニッスル物質はニッスル小体または虎斑 tigroid ともいう．光学顕微鏡レベル light microscopic level（LM）の用語で，塩基性アニリン色素に好染する顆粒状の物質である（図1-10, 11）．電子顕微鏡レベル electron microscopic level（EM）では，ニッスル物質は粗面小胞体 rough endoplasmic reticulum（ER）と自由（遊離）リボソーム free ribosome のことである．

図 1-8 投射ニューロンと介在ニューロン

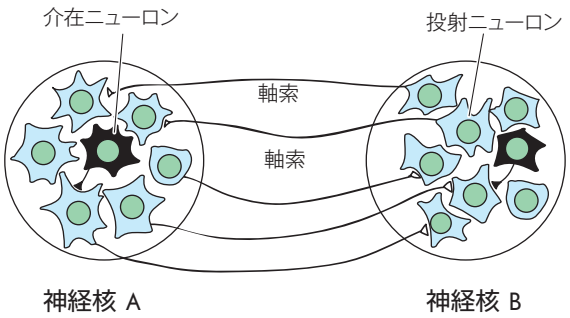


図 1-9 ニューロン

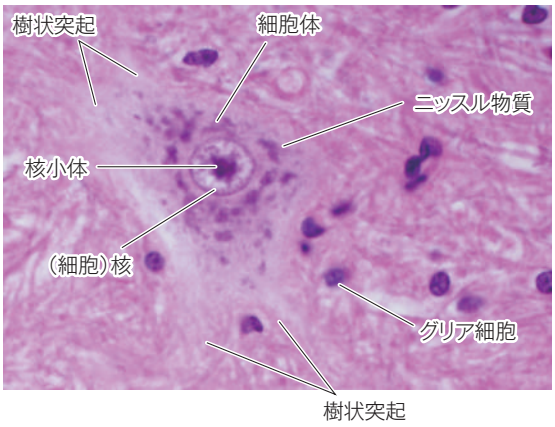


図 1-10　ニューロンの微細構造

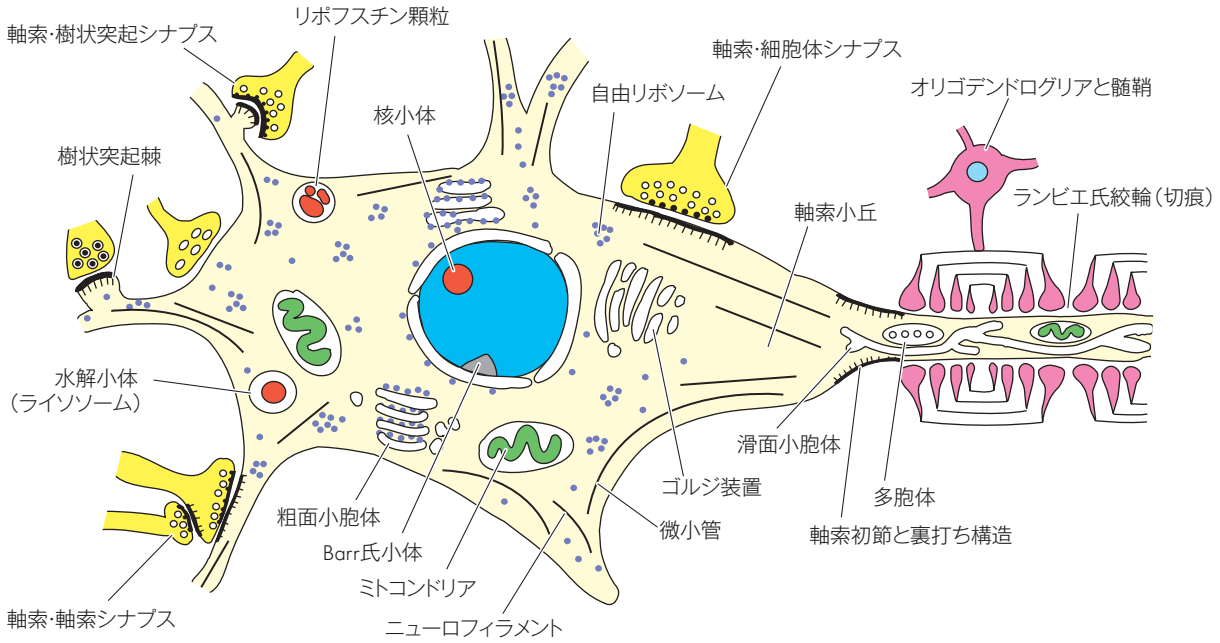
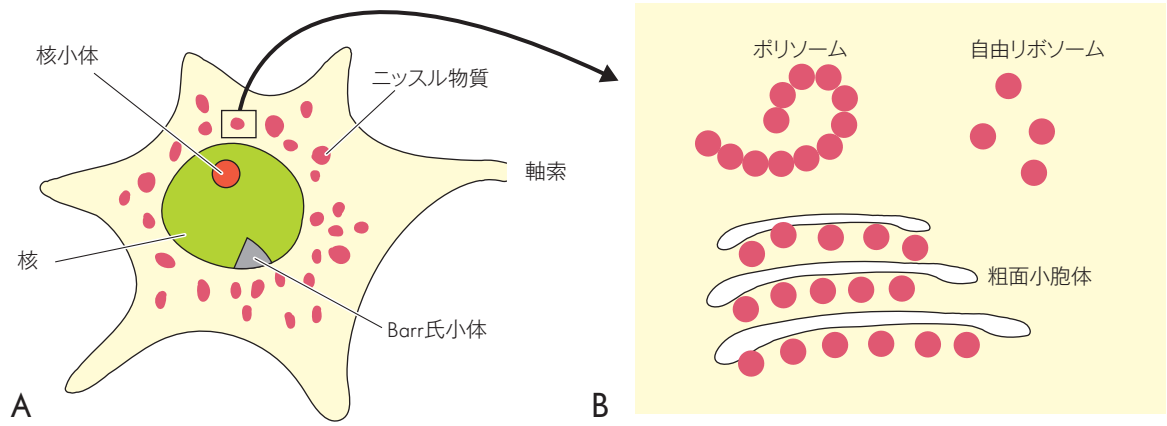


図 1-11　ニッスル物質　A：光顕レベル，B：電顕レベル



色素 pigments

● メラニン顆粒とリポフスチン顆粒がある．

❶ **メラニン顆粒 melanin granules**：メラニン顆粒はメラニンを含有する細胞内小器官のことでメラノソーム melanosome ともいう．ゴルジ装置が関与してできる．黒質や青斑核のニューロンはメラニン顆粒を含むために，これらの神経核は青黒く見える．

❷ **リポフスチン顆粒 lipofuscin granules**（図1-10）：加齢とともにニューロンに蓄積される黄色い顆粒．消耗色素ともいう．電子顕微鏡的には水解小体（ライソソーム）lysosome である．

細胞骨格 cytoskelton

● ニューロンに限らず，一般的に細胞の中には①アクチンフィラメント，②中間径フィラメント，③微小管の 3 種の線維状構造物がある．これらを総称して細胞骨格という（図1-12）．細胞骨格の機能は細胞の形を決定したり，細胞内小器官の細胞内における配置を決めたり，分泌顆粒を輸送したり，鞭毛や繊毛を動かしたり，細胞質突起や細胞自体の運動を司る役割がある．

❶ **アクチンフィラメント actin filament**：直径 7 nm の細い線維．ニューロンのアクチンフィラメントは発生時期の幼若なニューロンのアメーバ様移動 ameboid movement（細胞移動 cell migration）や，

図 1-12　細胞骨格を構成する 3 種の線維
A：アクチンフィラメント，B：中間径フィラメント，C：微小管

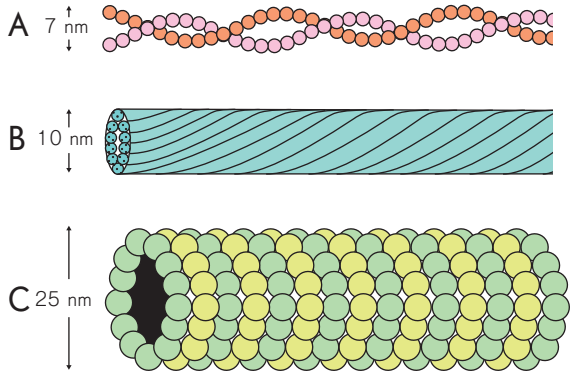
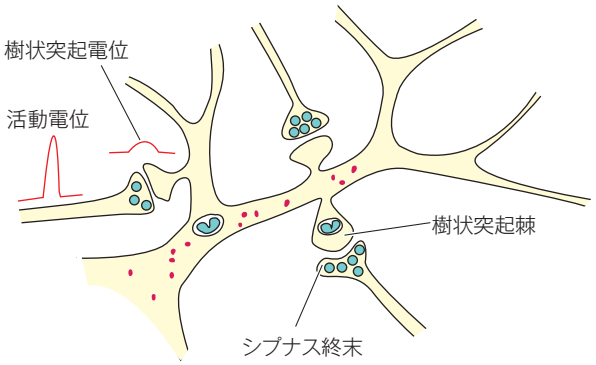


図 1-13　樹状突起



軸索先端にある成長円錐 growth cone から突き出る葉状仮足 lamellipodia や糸状仮足 filopodia を激しく動かして標的探査をする働きがある．

❷中間径フィラメント intermediate filament：直径 10 nm の線維．アクチンフィラメントと微小管の中間の太さであることより中間径フィラメントという．組織により中間径フィラメントの分子構成は異なるので，各組織に特有な名称が与えられている（皮膚のケラチンフィラメント，間葉系のビメンチン，筋細胞のデスミン，グリア細胞のグリアフィラメントなど）．ニューロンに見られる中間径フィラメントのことを特にニューロフィラメント neurofilament ともいう．中間径フィラメントは化学的に不活性であるが，物理的に細胞を丈夫にする機能があり，引っ張り（張力）に対して抵抗する．ニューロフィラメントは鍍銀法（銀メッキ法）により線維状に染色される構造であることより，以前は神経原線維 neurofibrils といった．

❸微小管 microtubules：チューブリン分子のポリマーからなる直径 25 nm の細管である．微小管はゴルジ体や小胞体の細胞内の配置を決めたり，軸索輸送に関係する．以前は神経細管 neurotubules ともいった．

6　樹状突起 dendrites

● 通常複数の樹状突起がニューロンの細胞体より出る（図1-4, 10, 13）．二分岐を繰り返して，次第に細くなる．樹状突起棘 dendritic spine という小突起が樹状突起より突出し（図1-14），ここにシナプス終末が接続してシナプスを形成する．樹状突起は基本的には細胞体の構造に類似し，ニッスル物質（小体），ゴルジ装置，ミトコンドリアなどが認められる．

7　軸索 axon

● 通常 1 本の軸索（突起）が細胞体より出る（図1-4, 10, 14）．樹状突起に比較して径は細いが一定であり，樹状突起のように分岐を繰り返して次第に細くなることはない．ときに軸索側枝を途中より出す．樹状突起は髄鞘に覆われることはないが，有髄線維の軸索は髄鞘に覆われる．軸索はニッスル物質を欠くため，リボソームによるタンパク質合成ができない．樹状突起の膜電位は，刺激の大きさにより変化する可変的な加算量つまりアナログ信号であるが，軸索の膜電位は，全か無の法則に従うディジタル信号である．樹状突起と軸索の違いについて表1-2 にまとめた．

表 1-2　樹状突起と軸索

	数	太さ	髄鞘	電位
樹状突起	複数	二分岐を繰り返し，次第に細くなる	無	アナログ信号（可変的）
軸索	1 本	一定の太さ	有	ディジタル信号（全か無か）

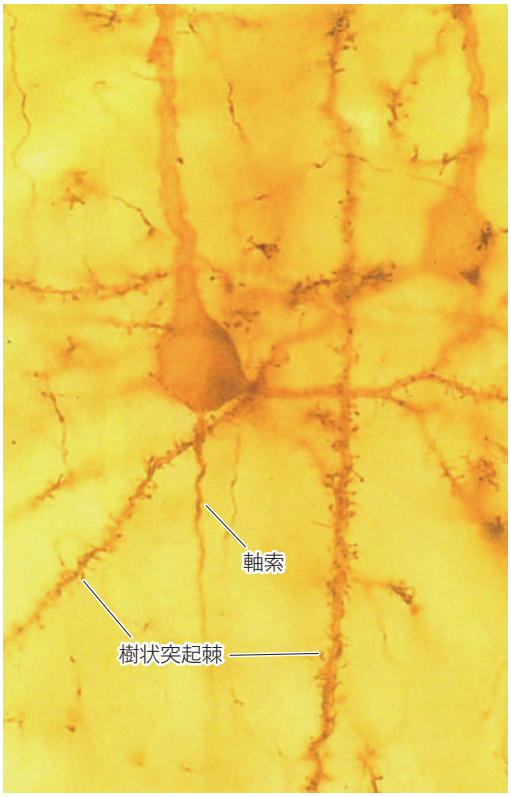
区分

● 以下の 4 部に分ける（図1-4）．

❶軸索小丘 axon hillock：軸索というよりむしろ細胞体の一部で，軸索が細胞体より出ていく部分を指す．この領域はニッスル物質を欠く．

❷軸索初節 initial segment of axon：軸索小丘と最初の髄鞘が現れる間の領域．軸索の興奮が始まる部位で，細胞膜の裏側に電気的興奮性の高い裏打ち構造 undercoating がある．

図 1-14　樹状突起棘



（北海道大学 井上芳郎名誉教授 恵与）

❸軸索（軸索固有部）axon proper：活動電位を伝える長い神経突起．有髄線維では髄鞘に覆われる．

❹軸索終末 axon terminals：軸索は標的の近くで分岐して軸索終末となり，その末端の瘤（こぶ）状の終末ボタン terminal bouton を介して，他のニューロンの細胞体または樹状突起にシナプス接続する．

8　シナプス synapse

●電子顕微鏡の発明以前の光学顕微鏡の時代には，ニューロン間の連絡部位の細胞膜は互いに融合するという網状説（提唱者ゴルジ C. Golgi（1843～1926））と，隣接する細胞膜の間に狭い隙間があるというニューロン説（提唱者カハール S. Ramón y Cajal（1852～1934））が対立していた（図1-15, 16）．網状説によれば，脳は多数のニューロンが互いに細胞質を連絡した合胞体 syncitium ということになる．しかし電子顕微鏡により隣接するニューロン間の接続部位にシナプスという狭い間隙があることが証明され，ニューロン説が勝利をおさめた．なおシナプス synapse の語義はギリシャ語で syn-（ともに）＋haptein（びょうで留める，握手する）であり，英国の著明な生理学者シェリントン C. S. Sherrington（1857～1952）による命名である．

図 1-15　ゴルジの網状説(A)とカハールのニューロン説(B)

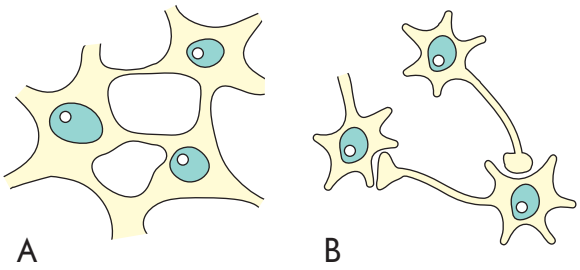
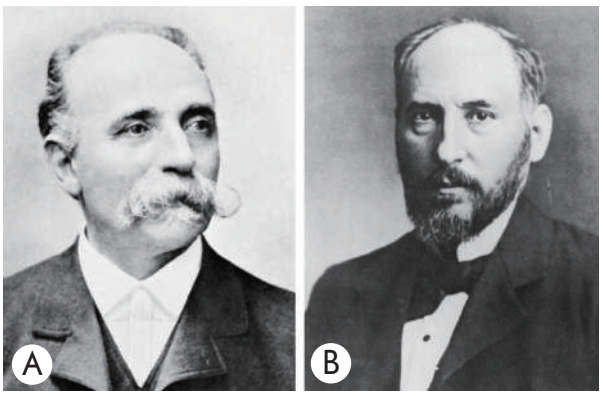


図 1-16　ゴルジ(A)とカハール(B)

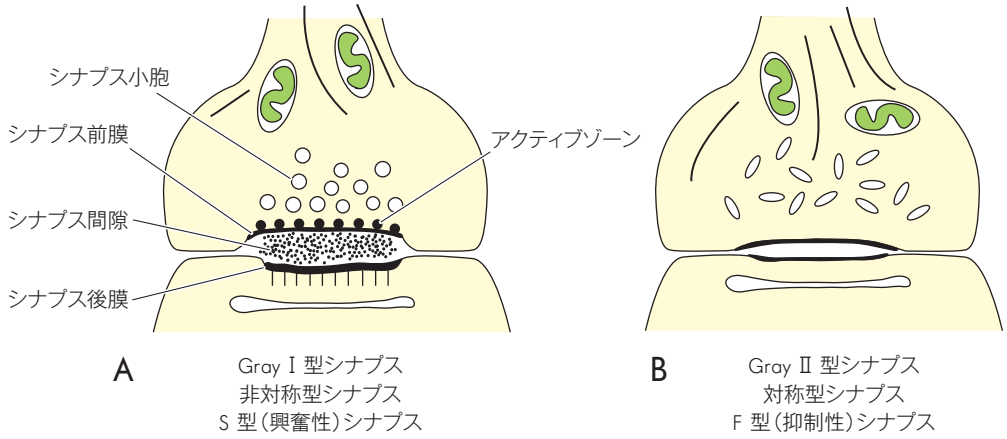


シナプスの構造　（図1-17）

❶シナプス前要素 presynaptic element：神経終末部のシナプス前要素には，神経伝達物質 neurotransmitter を貯蔵したシナプス小胞 synaptic vesicle がある．神経伝達物質としては，アセチルコリン，アミノ酸（ガンマアミノ酪酸，グルタミン酸，アスパラギン酸），モノアミン（ドーパミン，セロトニン，ヒスタミンなど），神経ペプチド，アデノシンなどがある．活動電位が神経終末に到来すると，神経終末部におけるカルシウムイオン Ca^{2+} 濃度が上昇し，開口分泌により神経終末部より神経伝達物質が細胞間隙（シナプス間隙）に放出される．シナプス前膜には，電子密度の高い構造がある．これをアクティブゾーン active zone という．ここでシナプス小胞がシナプス前膜に融合し，神経伝達物質をシナプス間隙に放出する．シナプス小胞の形態からシナプスを興奮性シナプスと抑制性シナプスに分けることができる（図1-17）．

1）Gray I 型シナプス Gray's type I synapse：非対称型シナプスともいう．球形のシナプス小胞（球形小胞，S 型小胞 spherical vesicle）をもつ．著

図 1-17 シナプスの形態



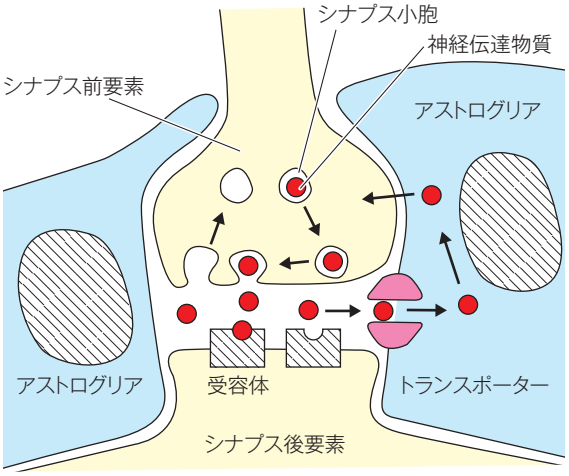
明なアクティブゾーンをもち，シナプス後膜肥厚が顕著で，シナプス間隙が広い（30 nm）．興奮性シナプスといわれている．

2）Gray Ⅱ型シナプス Gray's type Ⅱ synapse：対称性シナプスともいう．扁平のシナプス小胞（扁平小胞，F 型小胞 flattened vesicle）をもつ．アクティブゾーン，シナプス後膜肥厚ともに顕著ではなく，シナプス間隙が狭い（20 nm）．抑制性シナプスといわれている．

❷ **シナプス間隙 synaptic cleft**：シナプス前膜とシナプス後膜の間には 20〜40 nm ほどの間隙があり，これをシナプス間隙という．シナプス前要素側よりシナプス間隙に神経伝達物質が放出される．シナプス間隙はアストログリア（星状膠細胞）の細胞膜シートにより完全に遮蔽されており，閉じられた空間である（図1-18）．シナプス間隙が閉鎖されていることは，神経伝達物質の拡散を防ぎ，濃度を上げる利点がある．しかし，神経伝達物質が細胞間隙中に長く残ることより，シナプス後要素を過度に興奮あるいは抑制したり，次に到来する活動電位に対する応答性を失わせる結果を招くことになる．それを防ぐために，アストログリアの細胞膜やシナプス前要素にはトランスポーター transporter 分子が存在し，シナプス間隙中の神経伝達物質を特異的に汲み出す作用がある．

❸ **シナプス後要素 postsynaptic element**：シナプス後膜は電子密度が高く，肥厚しているように見える．これをシナプス後膜肥厚 postsynaptic density と呼ぶ．ここには，神経伝達物質と特異的に結合する受容体（レセプター receptor）や，受容体に共役（きょうやく）する酵素やタンパク分子が存在する．受容体にはイオンチャネル型と G タンパク共役型の 2 型がある．

図 1-18 アストログリアとトランスポーター



1）イオンチャネル型受容体 ionotropic receptor（図1-19）：数個のサブユニットが会合してできる受容体．中心部に孔があり，ふだんは閉鎖しているが（図1-19A），受容体に神経伝達物質が結合すると，孔の中心の活性化ゲート activation gate が開き，イオン（Na^+，Ca^{2+}，Cl^-）が通過する（図1-19B）．イオン濃度が変わると，細胞内に脱分極電位 depolarization potential あるいは過分極電位 hyperpolarization potential が生じる．反応速度が速く（ミリ秒），またその持続は短い．

2）G タンパク共役型受容体 G protein-coupled receptor（図1-20）：代謝型受容体（メタボトロピックレセプター）metabotropic receptor ともいう．受容体に神経伝達物質が結合する（図1-20A）と，受容体に共役している GTP-binding protein（G タンパク）の構造変化を招き，これがセカンドメッセンジャー産生酵素（例えばアデ

図 1-19　イオンチャネル型受容体

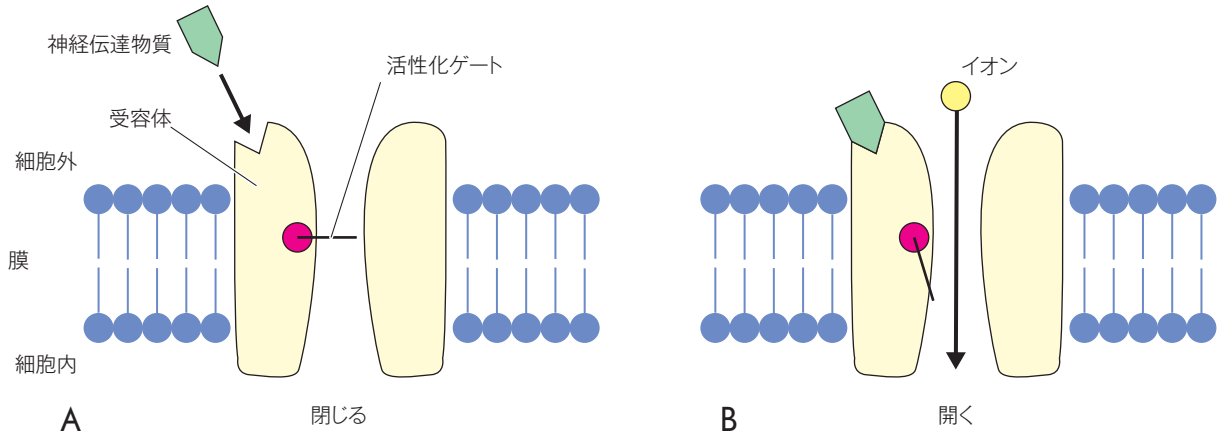
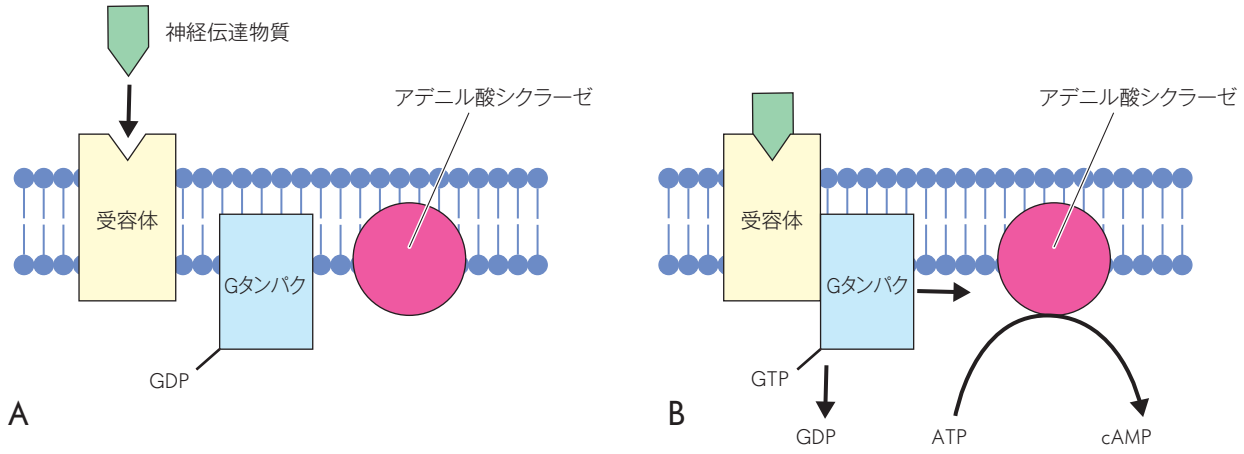


図 1-20　G タンパク共役型受容体



ニル酸シクラーゼ）を活性化する（図1-20B）．すると細胞内のセカンドメッセンジャー second messenger（cAMP，Ca^{2+}，inositol triphosphate）の濃度変化をもたらす．これらのセカンドメッセンジャーの濃度変化が酵素や機能タンパクの活性状態を変化させる．反応速度は遅く（秒単位），またその持続は長い．

- 上記のシナプスを化学シナプス chemical synapse というが，化学シナプスにおいて情報（信号）はシナプス前要素側からシナプス後要素側に伝達され，その逆方向の信号の伝達は起こらない（情報伝達の一方向性 unidirection of transmission）．

Memo 1-4　逆行性シグナル伝達

しかし 2001 年，さまざまな神経作用をもつマリファナ marijuana（大麻（たいま））の成分（カンナビノイド cannabinoid）がシナプス後側よりシナプス前側に逆行性シグナル伝達 retrograde transmission することが東京大学狩野方伸教授のグループにより明らかにされた．（Kano M, et al.: Physiol. Rev. 89: 309-380, 2009）

- 同じ神経伝達物質であっても受容体のタイプが異なれば，その効果は異なる．つまり神経伝達の多様性は神経伝達物質の種類 N と受容体のタイプ M の積 N×M により作り出される．
- ニューロンの軸索終末は他のニューロンにシナプス接続するばかりではなく，さまざまな効果器 effector（筋，消化腺など）に接続し，筋を収縮させたり，消化液を分泌させたりする．この接続もシナプスである．例）神経筋結合部 neuromuscular junction，神経腺結合部 neuroglandular junction．

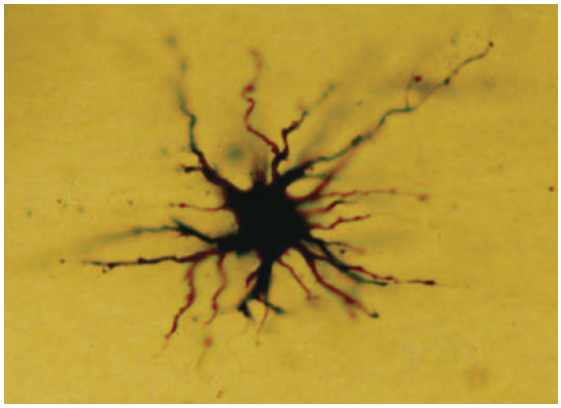
9 グリア細胞 glial cells
（神経膠細胞 neuroglial cells, neuroglia）

- 中枢神経系はニューロン（神経細胞）neuron とグリア細胞 glial cell（神経膠細胞，ニューログリア neuroglial cells）の 2 種からなる（図1-2）．グリア細胞はニューロンを栄養したり，支持したり，電気的に遮蔽したり，外部環境から隔絶したりして，ニューロンの機能を補助する重要な細胞である．
- グリア細胞は次の 4 種からなる．
  1. **星状膠細胞（アストログリア，アストロサイト）astroglia, astrocyte**（図1-21, 25）：突起を出して血管や軟膜を裏打ちすることにより（図1-22），グリア性境界膜 glial limiting membrane を形成する．これにより脳は血液やクモ膜下腔内の脳脊髄液と完全に遮蔽されることになる（血液脳関門 blood brain barrier（BBB）と脳脊髄液脳関門 cerebrospinal fluid brain barrier（CSFBB））．またグルコースなどの血液中の栄養物質をニューロンに輸送して，ニューロンを栄養する．さらにシナプスを包むことにより電気的に周囲からシナプスを遮蔽し，シナプスにおける電気的興奮の伝達を安全にする．
  2. **稀突起膠細胞（オリゴデンドログリア，オリゴデンドロサイト）oligodendroglia, oligodendrocyte**（図1-23）：中枢性髄鞘 central myelin sheath を形成する（☞ p.14, 10 髄鞘）．
  3. **上衣細胞 ependymal cell**：脳室と脊髄中心管を覆う 1 層の上皮性細胞（図1-24）．脳を脳脊髄液から遮蔽する（脳脊髄液脳関門）．
  4. **小膠細胞（ミクログリア）microglia**：食細胞 phagocyte．前の 3 種のグリア細胞が外胚葉に由来するのに対し，中胚葉に由来する．ミクログリアは血管周囲細胞 pericyte に由来するという説と，血液中の単球 monocyte が脳内に進入するという 2 説がある（図1-26）．

シュワン細胞 Schwann cells

- 末梢神経系にはグリア細胞はないが，これに相当する細胞はシュワン細胞である（図1-27）．したがってシュワン細胞を末梢膠細胞（末梢神経系のグリア細胞）ということがある．シュワン細胞は末梢性髄鞘を形成したり，知覚神経節や自律神経節内のニューロンの細胞体の周りに配列する（衛星細胞 satellite cells）（図1-27, 28）．

図 1-21　アストログリア



（北海道大学 井上芳郎名誉教授 恵与）

図 1-22　血管の内皮細胞（En）を覆うアストログリア（As）

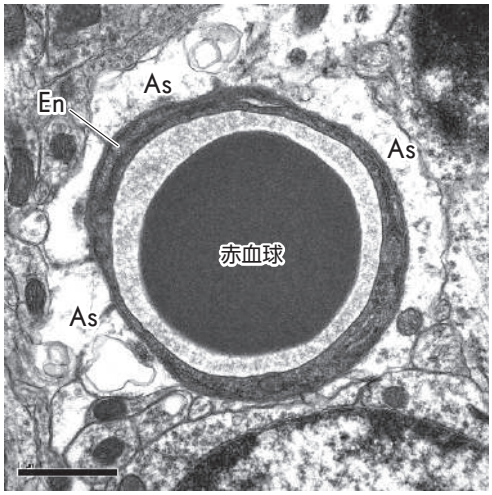


図 1-23　オリゴデンドログリアと中枢性髄鞘

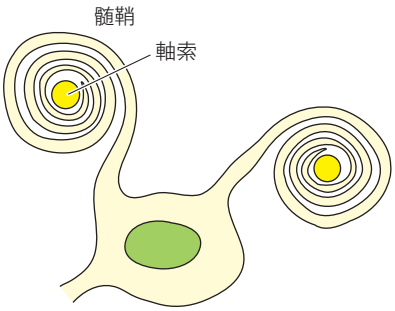


図 1-24　上衣細胞

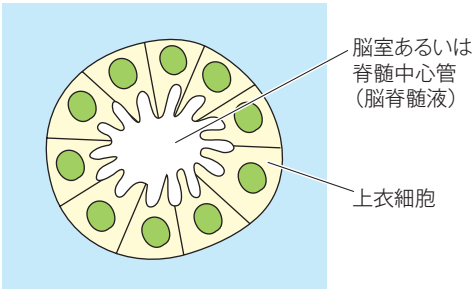


図 1-25　アストログリアの機能

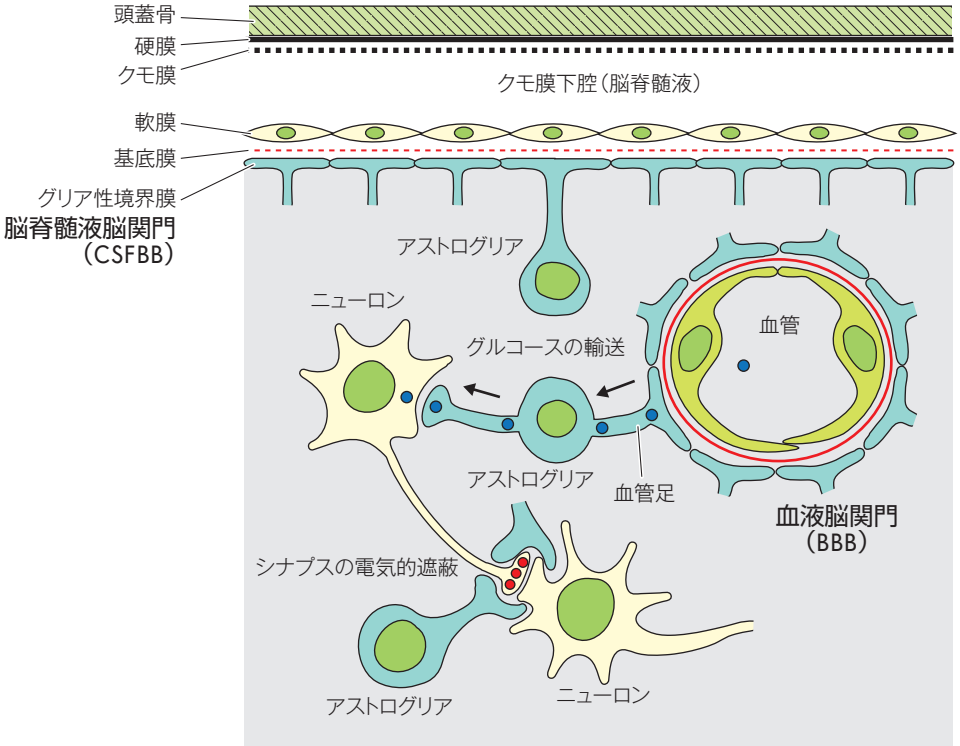


図 1-26　ミクログリアとその発生

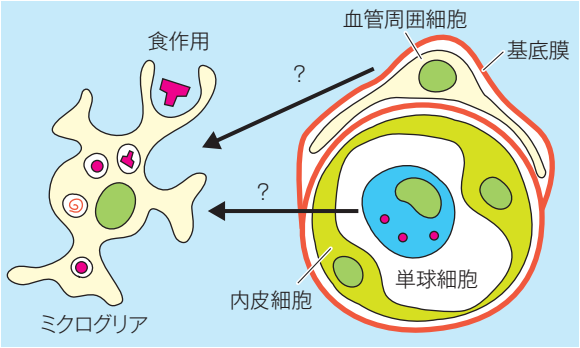


図 1-27　シュワン細胞

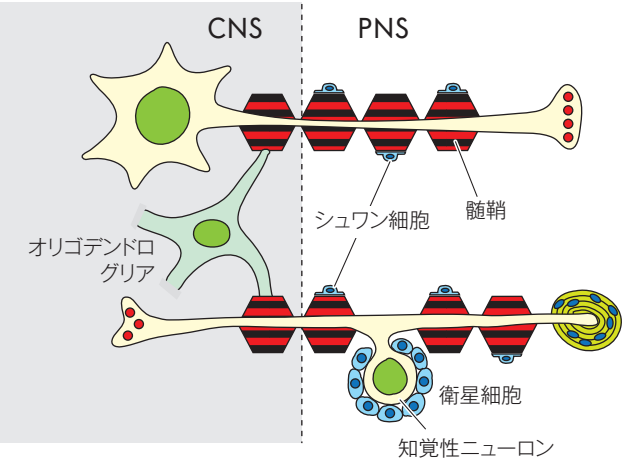
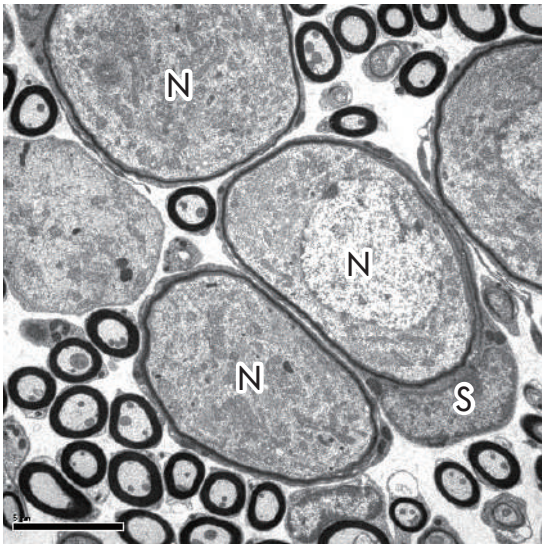


図 1-28　前庭神経節ニューロン（N）を覆う衛星細胞（S）



（理研発生再生研 美﨑佳寿代博士 恵与）

10 髄鞘 myelin sheath

- 軸索は髄鞘（ミエリン鞘）という鞘に包まれることがある（図1-29, 30）．髄鞘に覆われた軸索を有髄線維 myelinated nerve fibers という．また髄鞘に包まれない軸索を無髄線維 unmyelinated nerve fibers という．髄鞘には途切れる部位がある．これをランビエ氏切痕（絞輪）nodes of Ranvier という．

中枢性髄鞘 central myelin sheath と 末梢性髄鞘 peripheral myelin sheath の違い

- 中枢神経系における髄鞘形成細胞 myelin-forming cells はオリゴデンドログリアである．1 個のオリゴデンドログリアは複数の突起を出し，この突起の先端がおのおの 1 個の髄節 myelinated segment（隣接するランビエ氏切痕間の髄鞘）を形成する．故に，1 個のオリゴデンドログリアは複数の髄節を形成する．一方，末梢神経系の髄鞘形成細胞はシュワン細胞である．1 個のシュワン細胞は 1 個の髄節のみ形成する（図1-29C）．
- 有髄線維の興奮伝導速度 axon conduction speed は無髄線維より速い．これは有髄線維では興奮がランビエ氏切痕をとびとびに伝わるからである（跳躍伝導 saltatory conduction）．
- 髄鞘形成細胞（シュワン細胞とオリゴデンドログリア）の細胞質が軸索を巻き込むことにより髄鞘が形成される（図1-31）．
- 髄鞘は，太い明瞭な暗線とその間の不明瞭な細い暗線からなる繰り返し構造でできている（図1-33）．太い明瞭な暗線を周期線といい，不明瞭な細い暗線を周期間線という．髄鞘は最初はゆるやかに軸索を巻くが，最終的には髄鞘中の細胞質が押し出されて緻密な髄鞘（コンパクト ミエリン）ができあがる（図1-32）．この過程をコンパクションといい，このステップに一致して周期線と周期間線ができる．

Memo 1-5　周期線と周期間線
髄鞘を形成する細胞膜はリン脂質二重膜からなる単位膜で，電子顕微鏡でみると暗―明―暗の 3 層構造をもつ．つまり内外 2 つの暗い層は，それぞれ細胞質内と細胞外に向かう極性脂質分子の親水基に相当し，明るい層は対向する極性脂質分子の疎水基に相当する．そして細胞質側の暗層同士が融合して周期線を形成し，細胞外側の暗層同士が融合して周期間線を形成する．

図 1-29　髄鞘
A：有髄線維の外観
B：有髄線維の縦断像
C：有髄線維の横断像
（B の X-Y で切った面）

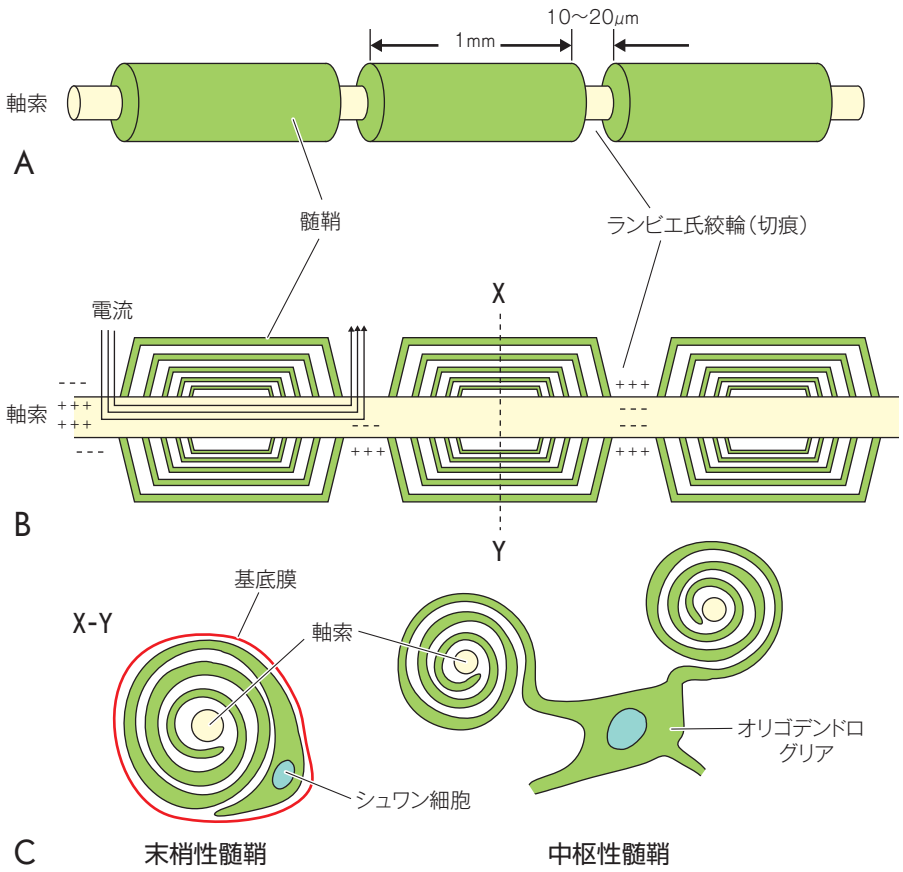
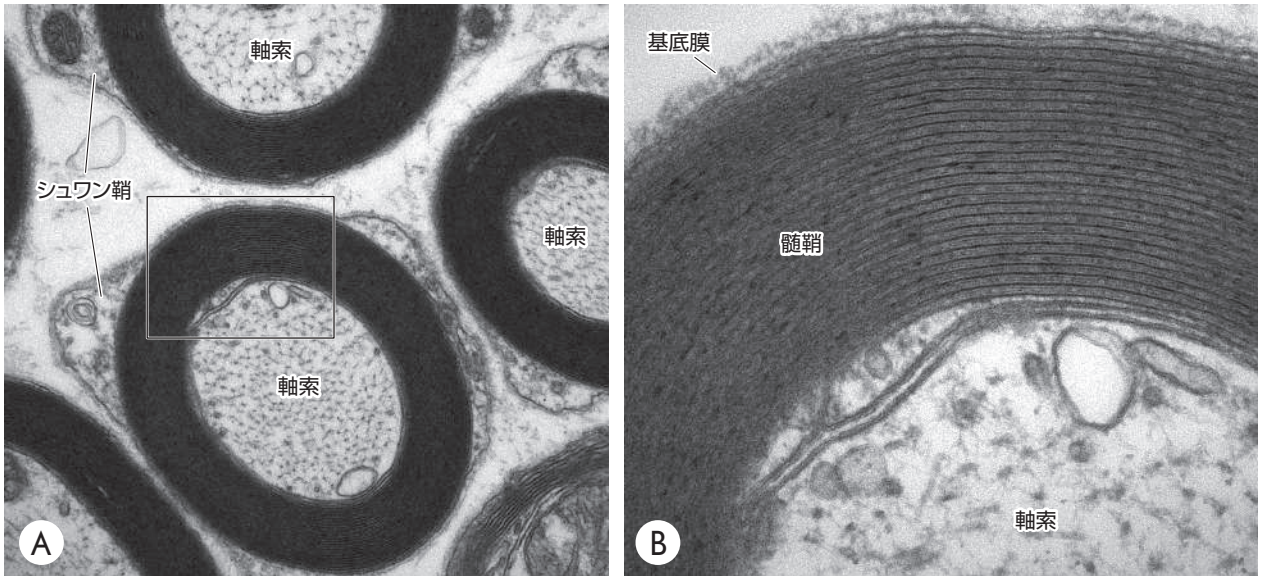


図 1-30　有髄線維（内耳神経）　A：低倍率．B：写真 A の四角の部分の拡大



（理研発生再生研 美﨑佳寿代博士 恵与）

図 1-31　髄鞘の形成

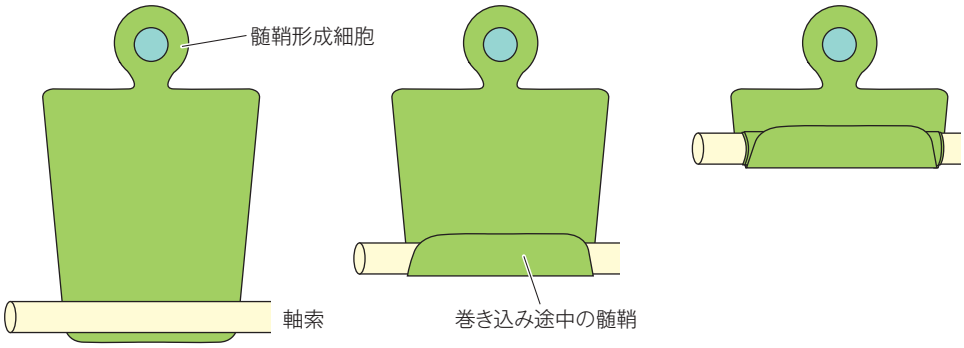


図 1-32　髄鞘形成過程で細胞質が抜けて周期線を作るが，一部の細胞質は残る

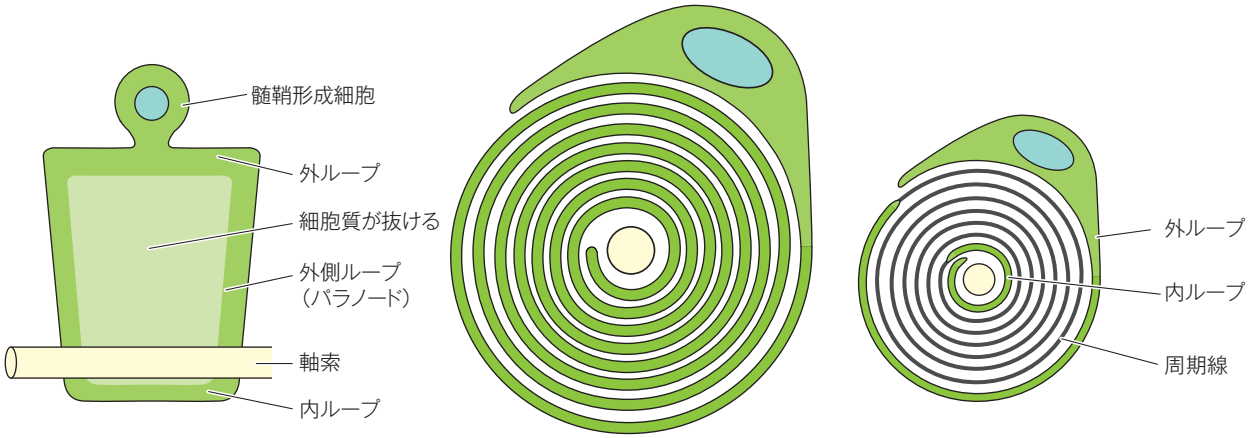


図 1-33　周期線（実線）と周期間線（点線）　MBP：ミエリン塩基性タンパク質，PLP：プロテオリピッドタンパク質

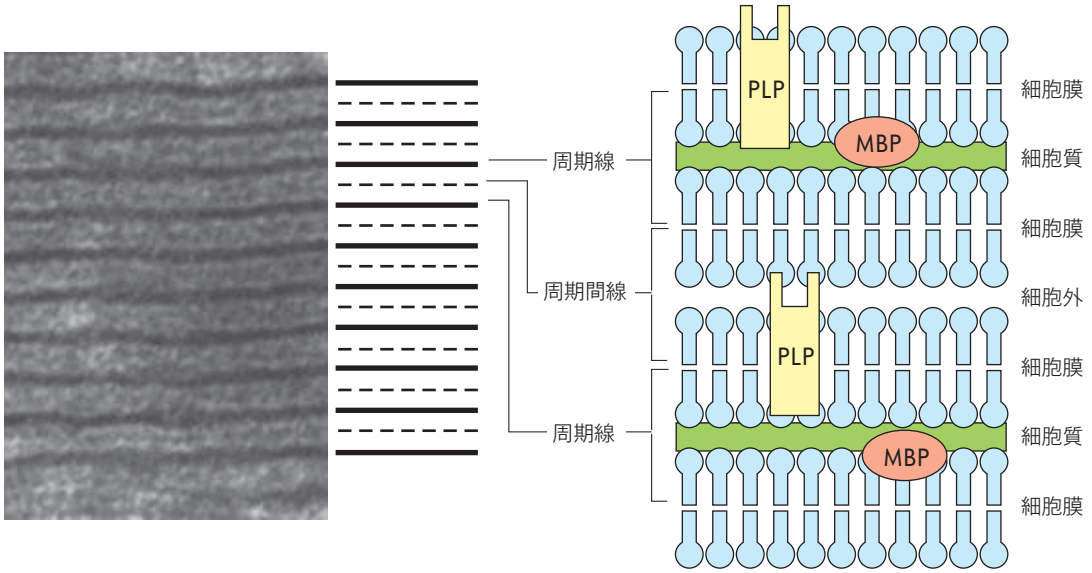
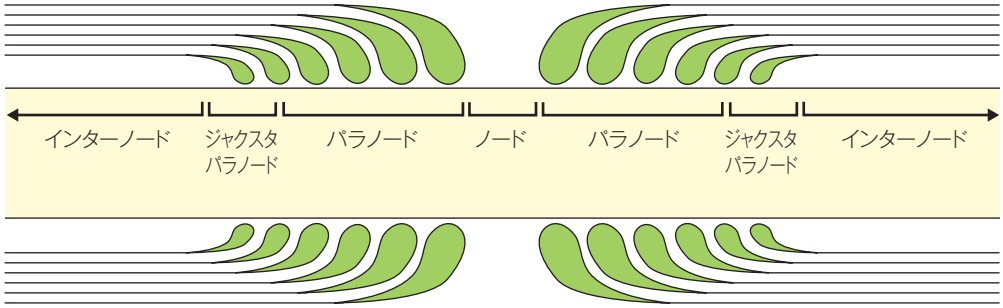


図 1-34　ランビエ氏絞輪の構造



Memo 1-6　髄鞘を構成する分子

髄鞘を構成する分子は，その 70%がリン脂質で，残りの 30%はタンパク質である．タンパク質は末梢性髄鞘と中枢性髄鞘ではその組成が異なる．末梢性髄鞘では，P0，P2，末梢性ミエリンタンパク質 22 peripheral myelin protein 22（PMP22），ミエリン塩基性タンパク質 myelin basic protein（MBP），ミエリン結合糖タンパク質 myelin-associated glycoprotein（MAG）など，中枢性髄鞘ではプロテオリピッドタンパク質 proteolipid protein（PLP），MBP，MAG などである（図 1-33）．これらのタンパク質は，髄鞘の形成や安定化などに関係する．例えば MBP 遺伝子を欠損するシバラ ミュータントマウスでは，細胞膜の内葉同士が接着してできる周期線が形成されず，髄鞘はゆるやかに軸索を巻き，コンパクトな髄鞘が形成されない．

● ランビエ氏絞輪（ノード）に隣接している髄鞘には細胞質が抜けずに残る（つまり周期線が形成されない）．この部分の軸索をパラノード paranode といいう（図1-34）．さらにパラノードに隣接する領域をジャクスタパラノード（傍パラノード）という．ノードにはナトリウム チャネルが，ジャクスタパラノードにはカリウム チャネルが分布する．

Memo 1-7　内ループと外ループ

髄鞘の最内周と最外周も髄鞘形成のコンパクションの過程で細胞質が抜けずに残る．それぞれを内ループ inner loop，外ループ outer loop という（図 1-32）．また髄鞘の途中の回転に細胞質が残り，その結果，周期線が形成されずに離解する場合を，シュミット・ランターマン切痕 incisure of Schmidt-Lanterman という．

カラー図解
神経解剖学講義ノート

2011 年 12 月 15 日　第 1 版第 1 刷発行
2012 年 5 月 1 日　第 1 版第 2 刷発行

著　者　寺島俊雄　TERASHIMA, Toshio
発行者　市井輝和
発行所　株式会社金芳堂
〒 606-8425 京都市左京区鹿ケ谷西寺ノ前町 34 番地
振替　01030-1-15605
電話　075-751-1111（代）
http://www.kinpodo-pub.co.jp/
印　刷　株式会社サンエムカラー
製　本　有限会社清水製本所

© 寺島俊雄，2011
落丁・乱丁本は直接小社へお送りください．お取替え致します．

Printed in Japan
ISBN978-4-7653-1506-7

JCOPY ＜（社）出版者著作権管理機構 委託出版物＞
本書の無断複写は著作権法上での例外を除き禁じられています．複写される場合は，そのつど事前に，（社）出版者著作権管理機構（電話 03-3513-6969，FAX 03-3513-6979，e-mail: info@jcopy.or.jp）の許諾を得てください．

◉本書のコピー，スキャン，デジタル化等の無断複製は著作権法上での例外を除き禁じられています．本書を代行業者等の第三者に依頼してスキャンやデジタル化することは，たとえ個人や家庭内の利用でも著作権法違反です．