

小脳皮質の神経回路の運動制御における機能的意義

下オリーブ核ニューロンの軸索は登上線維と呼ばれ1つの Purkinje 細胞への入力の特異性が高い。(ただし頭尻軸に沿っては複数の Purkinje 細胞に投射することが報告されている) 同じ下オリーブ核ニューロンからは小脳深部核への投射がある。つまり、同じ出力情報が Purkinje 細胞を経由する間接的なものと、直接的なものとの2つによって小脳深部核に入るが、Purkinje 細胞からの入力は GABA 作動性であり、小脳深部核ニューロンを抑制する。よって、下オリーブ核から小脳深部核への入力は直接の興奮性入力と Purkinje 細胞を経由する抑制性入力からなる。下オリーブ核から Purkinje 細胞への入力の生理学的解析は多いが、小脳深部核への入力については十分には調べられていない。しかし基本的に情報を伝達するのがニューロンの役割であり、それを抑えるのはニューロン機能の二次的制御といえる。

この神経回路が意味するところは、小脳深部核ニューロンへの苔状線維からの興奮性入力が、この下オリーブ核からの直接および間接的な小脳深部核への入力による平衡状態を超えない場合、小脳からの出力とにならないことを意味する。実際には登上線維からの入力は苔状線維の入力に比べて、とても少ないので、普段の歩行などの運動では小脳の神経回路は苔状線維からの入力が主であると考えられる。

オリーブ核から小脳への投射の役割は、大脳皮質や赤核などの網様系からの入力が小脳の働きを安定させる役割を持っていると考えられる。一方、苔状線維は橋核を経由した大脳皮質からの情報や脊髄を上行してきた情報の小脳顆粒細胞に対して極めて多数の投射よりなる。この投射はさらに小脳顆粒細胞の樹状突起である平衡線維となって、1つのプルキンエ細胞に対し 200,000 本以上の平行線維(つまり二十万個以上の顆粒細胞からの興奮性入力)という数多く入力が Purkinje 細胞にシナプスを作り高頻度の入力を与えるが、1つ1つの入力は小さい。その結果、小脳皮質全体としては茫洋とした入力を苔状線維の集団から受けることになる。(しかし、平行線維から Purkinje 細胞への入力情報は両者の間の抑制性ニューロンの働きによって側方抑制が働き、実際にある程度の特異性があることが示唆されている。)

苔状線維からの入力がある Purkinje 細胞に至る神経回路には、ゴルジ細胞による糸球体での平行線維からの反回入力による情報の修飾（抑制）、星状細胞、籠状細胞による平行線維から Purkinje 細胞へのそれぞれ、樹状突起と軸索起始部への入力の修飾（抑制）を含んでいる。苔状線維からの入力は高頻度で Purkinje 細胞の活動に影響を与えるが、この情報に誤差があるときには、Purkinje 細胞の興奮は小脳深部核への入力に影響を与えず、結果的に小脳深部核からの興奮性出力が起き、企画されている運動を補正するために運動企画は大脳皮質や赤核などへ戻される。

登上線維と苔状線維を同時に強烈に刺激すると、Purkinje 細胞は長期抑制を起こし、新たな入力に対して反応を示さなくなる。これは運動記憶の基盤となる細胞レベルでの現象と考えられており LTD と呼ばれている。苔状線維と登上線維から同じ情報が小脳へ入力する場合は「正しい運動」として小脳に記憶として蓄えられ、大脳皮質からの出力や中枢神経系のその他の場所からの小脳への入力が「正しい運動」を表現している限りは小脳（深部核）からの出力は起こらない。重要なのは、小脳への入力が、ここから逸脱した場合である。そのようなことは常に起こりうる。ここを補正して、間違った大脳皮質に由来する運動指令や運動を行ったという末梢での結果や脊髄前角運動ニューロンからの反回性の小脳へ戻って来る情報などの上行性情報は小脳の運動記憶に照らし合わせ、Purkinje 細胞からの入力よりも苔状線維から直接に入力する経路で小脳深部核の興奮を起こさせる。小脳深部核からの情報は視床 VL 核を經由して大脳皮質へ戻されたり、赤核などの網様体へと送られ、それらの脳部位からの運動コマンドが補正され、最終的には脊髄前角などにある運動ニューロンの活性に影響を与え円滑な運動が起こると考えられる。