

## 成熟脊髄横断犬に出現する後肢の歩行解析

内 藤 輝

信州大学医学部第2解剖学教室  
(主任: 志水義房教授)

### Locomotive Movements of Hind Limbs in Adult Spinal Dog

Akira NAITO

*Department of Anatomy, Shinshu University School of Medicine*  
(Director: Prof. Yoshifusa SHIMIZU)

Two adult female spinal dogs, which were able to walk spontaneously with their hind limbs ten months after transection of the spinal cord (T10), and two normal adult dogs had the locomotive movements of their right hind limbs on the treadmill analyzed by means of high speed cinematography.

The time courses of changes in the four joint angles of the hind limbs throughout the step cycle in the spinal dogs were similar to those of the normal dogs. With increase in speed, the duration of the step cycle was shortened by the reduction of the duration of the stance phase, and the stride length was extended mainly by the elongation of the displacement during the swing phase in both normal and spinal dogs. For the initiation of the swing phase, the extension angle of the hip joint seemed to play an important role in both cases.

In the spinal dogs, the movements of the hind limbs, maximum amplitude of each joint angle and SD of the duration of the stance phase were larger and varied more with the increase of locomotion speeds than in the normal dogs.

From these results, the pattern of locomotion in the spinal dog was seen to be similar to that in the normal dog and the movements of hind limbs in the spinal dog seemed to be regulated by the central step generator and peripheral input. Some differences in locomotion observed between the spinal and normal dog were supposed to be caused by releasing the central step generator from the supraspinal center. *Shinshu Med. J.*, 35: 20-32, 1987

(Received for publication June 26, 1986)

---

**Key words** : adult spinal dog, treadmill, joint angle, step cycle, central step generator  
成熟脊髄横断犬, トレッドミル, 関節角度, 歩行周期, 歩行中枢

---

#### I 緒 言

脊髄が完全に横断されると、ヒトやサルなどの霊長類では、横断部以下のレベルの不可逆的な完全対麻痺を引き起こすことが知られている<sup>1)-3)</sup>。しかし、ラ

ット、ネコ、イヌ等の霊長類以外の哺乳動物では、胸髄を完全横断しても、その横断時期が生後2週以内の新生児期であれば、後肢に自発的な起立および歩行機能(脊髄歩行)が発現してくる<sup>4)-9)</sup>。なかでも、新生児期に脊髄を完全横断したネコについては、その歩行

機能に関して多くの精力的な研究がなされ、基本的には脊髄を横断していない正常猫の歩行とほぼ同一のメカニズムで、その歩行が出現しているものと報告されている<sup>7)-10)</sup>。

一方、ラットやネコなどの哺乳動物でも、新生児期以降に脊髄を横断した場合には、このような、後肢による自発的な起立や、脊髄歩行の機能は出現しないことが知られている<sup>4)-6)9)-15)</sup>。しかし、この成熟時に脊髄を横断したネコ（脊損猫と略）においても、急性実験では、除脳しておいて、L-DOPA, Nialamide等の薬剤を投与したり、脊髄や末梢神経の電気刺激<sup>16)17)</sup>を行った場合、あるいは慢性実験では歩行訓練を十分行った後に、トレッドミル上において、尾を吊り上げて後肢への体重負荷を軽減する処置をした場合に<sup>9)18)</sup>、後肢による歩行動作が得られ、その歩行パターンは正常猫の歩行パターンとほぼ一致することが報告されている。また、成熟後に胸髄を横断したイヌ（脊損犬と略）では、脊髄ショックの回復に引き続いて起こる後肢伸筋群の著明な筋緊張増加によって、後肢の自発的な起立は生ずるものの、脊髄歩行は発現しないものとされてきた<sup>2)10)</sup>。しかし、1971年 Hart<sup>19)</sup>は、8頭の脊損犬のうち2頭に、後肢による起立、歩行の発現を認めたと報告している。我々<sup>20)</sup>もまた、9頭の脊損犬を最長10年間にわたって飼育観察した結果、その

全例に後肢による歩行機能の回復を認めてきた。しかも、この歩行機能は、脊髄の再横断を行っても維持されるばかりでなく、種々の外来刺激によって完全に抑制されたり、さらに促進されたりすることから、上位中枢から離断された、横断部以下の成熟脊髄内に存在する、固有の歩行制御機構により引き起こされていることが示唆された。

しかし、この脊損犬の歩行機能について、これまで運動学的に解析した報告は見られていない。そこで、著者は、成熟脊損犬のトレッドミル上での歩行機能について詳しく分析するとともに、成熟正常犬および脊損猫の歩行解析結果と比較検討したので報告する。

## II 実験動物および実験方法

### A 実験動物

体重 9kg 前後の雑種雌成犬 2頭を用い、pentobarbital sodium (29.5mg/kg)の静脈内麻酔を施した後、その脊髄をT 10の高さで約5mm 切除することにより完全に横断した。その際、血管の損傷を極力避けるために、軟膜下切断法を適用した<sup>21)22)</sup>。このような脊髄横断損傷犬をオガクズを敷きつめた広い部屋で飼育し、後肢による脊髄歩行が十分確立した術後10カ月以降の時点で、その歩行について解析を行った<sup>20)</sup>。また正常歩行の対照例として雌雄成犬2頭を用

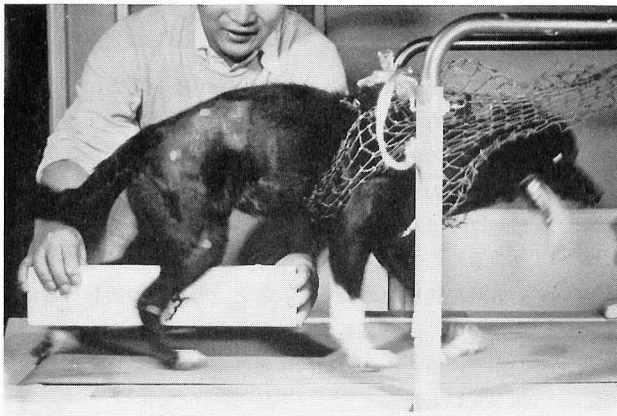


Fig. 1 A spinal dog walking on a treadmill at different belt speeds. To avoid displacement, a soft net covers the shoulder joint to the caudal end of the thorax and is fixed to the handrails of the treadmill, allowing free movement of the hind limbs.

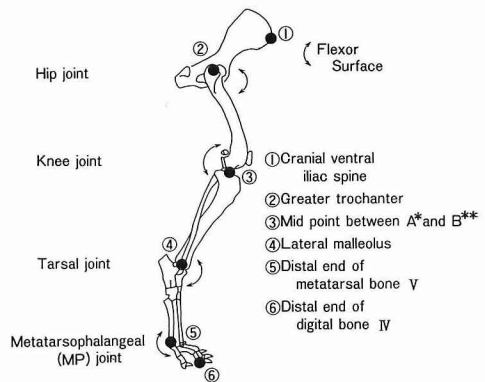


Fig. 2 A scheme of the skeleton of the right hind limb showing six marking points on the skin for drawing stick diagrams and measuring the four joint angles.

\*A : lateral epicondyle of the femur  
\*\*B : lateral condyle of the tibia

いた。

## B 実験方法

脊損犬および正常犬をそれぞれトレッドミル（日本光電社製）上で歩行させた。この時の後肢の運動を16mm カラーフィルム（FUJI COLOR RT500, 富士写真フィルム社製）を用いて、右側面から毎秒64コマで高速度映画に撮影（Canon SCOOPIC 16M）し、そのフィルムをフィルム編集機（MINETTE PRODUCT 社製、東京）のスクリーンに投影して、後肢各部の動態と関節角度、ならびに歩行周期の分析を行った。この際、後肢をトレッドミル上のほぼ一定した場所に位置させ、しかも後肢への体重負荷、およびその歩行動作にも影響を与えないようにするため、肩関節から胸郭後部（尾側端）までを網で包み、トレッドミルの左右の手擦りに固定した。また脊損犬は、歩行中に左右後肢が交叉し横転してしまうことがあるため、両後肢の間に幅8cm、長さ40cm、厚さ1.5cmの板を験者の手によりはさみ、交叉を防止して歩行させた（図1）。

### 1 後肢各部の動態と各関節角度の分析

右後肢において、体表から触知できる骨の6つの部位、前腹側腸骨棘（ヒトにおける上前腸骨棘）、大転子、大腿骨外側上顆と脛骨外側顆の間点、腓骨外果、第5中足骨遠位端、第4末節骨遠位端に、直径1cmの円形の赤いボール紙を貼り付け計測の基準点とした（図2）<sup>23)-27)</sup>。このようにマーキングしたイヌをトレッドミル上に乗せ、毎秒50.6cm、72.8cm、96.4cmの3段階の速度で歩行させ、右側面より16mm撮影機にて高速度撮影した。この16mmフィルムより、各速度において3歩以上安定して得られた連続歩行における第2歩目の歩行の映像を、各イヌについて1回ずつ選択抽出し、編集機のスクリーン上に投影した。この画面上で、上記6カ所の基準点を直線で結ぶことにより、1歩行周期における右後肢各部のstick diagramを作製した。さらに各基準点の軌跡を1歩行周期にわたってトレースした。これらの図により後肢各部の動態を相互に比較検討した。

またこのstick diagramより、股関節、膝関節、距腿関節および中足指節関節の各屈曲面における角度を計測し、1歩行周期中の各関節の角度変化について分析した<sup>24)-26)</sup>。

特に股関節については、歩行の立脚相から遊脚相への移行期における関節角度の変化を調べた。すなわち、連続した10歩以上の歩行映像フィルムにおいて、各歩行の遊脚相開始時のコマを基準に、前6コマ、後3コ

マの連続した10コマの股関節角度を計測し、各コマ毎における角度の平均値を算出した<sup>28)</sup>。

### 2 歩行周期の分析

イヌをトレッドミル上で毎秒50.6cm、61.9cm、72.8cm、84.9cm、96.4cm、109.1cmの6段階の異なる速度で歩行させ、各速度ごとに撮影した高速度映画フィルムから、連続した8歩以上の歩行映像フィルムを抽出してその歩行周期を分析した。その際、左右両後肢について、各々の歩行周期を遊脚相と立脚相に分け、それらの時間をフィルムのコマ数より算定した。また、一側の足が接地した地点よりその足の次の接地地点までの距離である重複歩距離（stride length）〔または1歩行周期での軀幹の移動距離（歩行周期距離）〕および一側後肢の遊脚相と立脚相における軀幹移動距離を次の数式により算出した<sup>29)</sup>。

重複歩距離 = 歩行周期 (sec) × 速度 (cm/sec)

遊脚相軀幹移動距離 = 遊脚相 (sec) × 速度 (cm/sec)

立脚相軀幹移動距離 = 立脚相 (sec) × 速度 (cm/sec)

なお、歩行周期の定義については、ヒトで広く用いられている Murray ら<sup>30)31)</sup>の定義を引用した。

## III 結 果

### A 後肢各部の動態

図3は、正常犬と脊損犬を3段階の異なる速度で歩行させて得られた、右後肢各部の1歩行周期中のstick diagramのうち、正常犬No.1と脊損犬No.1の、毎秒50.6cmと96.4cmの歩行における、遊脚相のstick diagramの例を示す。

遊脚相開始時のstick diagramを見ると、正常犬、脊損犬ともに歩行速度の増加に伴い、後肢がより後方に伸展するのが認められた。このため股関節、膝関節、距腿関節の伸展角度が増加した。これに伴い、足先の離地より接地までの後肢の振り幅も速度の増加とともに大きくなった。しかしながら、遊脚相全体を通しての各関節角度を比較してみると、脊損犬の後肢各関節が正常犬のそれより、より屈曲した状態にあることがわかり、さらにこの傾向は速度の増加によって顕著となっていた。

一方、1遊脚相における各関節角度の変化量をみると、正常犬ではいずれの関節でもその変化量は小さく、また速度の増加に対しても、それほど大きな角度の変化は見られなかった。しかし脊損犬では、正常犬に比べ各関節の屈曲程度がもともと強い上に、その1遊脚相における変化量も大きいことが判明した。しかも、

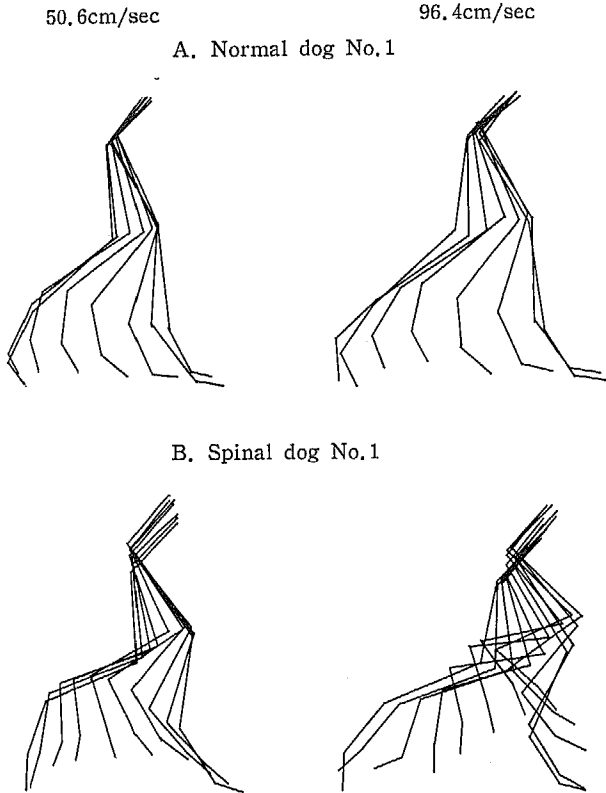


Fig. 3 Stick diagram representing movements of the right hind limb in the swing phase of a step cycle.

Straight lines are drawn from film on the screen of a film editor by connecting the marking points shown in Fig. 2.

A: A normal dog. The movements are relatively unchanged with increase in speed.

B: A spinal dog. The flexion of each joint of the hind limb is sharper compared with that of the normal dog and enhanced with increase in locomotion speed.

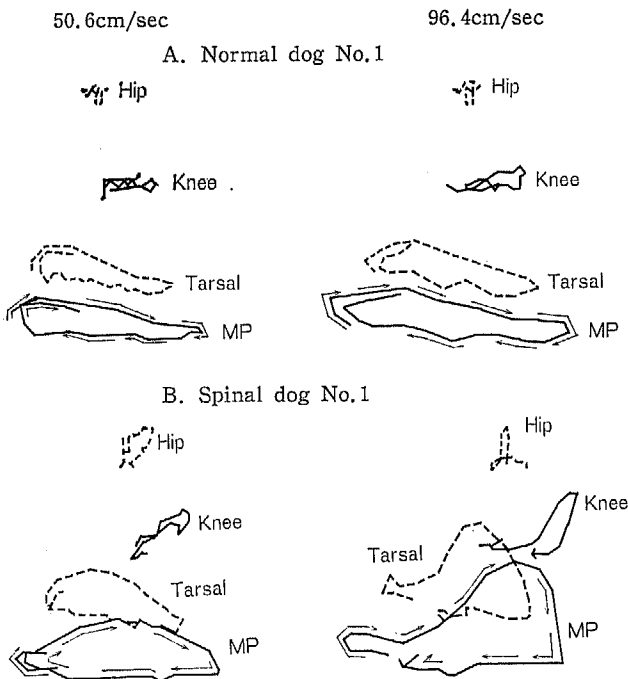


Fig. 4 Trajectories of the marking points on the four joints of the right hind limb through a step cycle.

A: A normal dog. The highest position of the foot occurs in the early stage of the swing phase at each speed.

B: A spinal dog. The highest position of the foot is higher and appears in a later stage of the swing phase. It is elevated and shifted to the later stage of the swing phase with increase in speed.

歩行速度が増えると、さらにその変化量が大きくなるのが認められた。

図4は、図3と同じ条件で歩行させた時の1歩行周期における右後肢各関節基準点の示す軌跡を表している。正常犬では、遊脚相開始後短時間で後肢を挙上最高点まで持ち上げ、引き続いて前下方に向かってなだらかに後肢を降ろして立脚相に移行していくのが認められた。このパターンは速度が増加しても変わらな

った。しかし脊損犬の軌跡を見ると、正常犬に比べ、より高く後肢を挙上する傾向が認められるとともに、挙上最高点に到達するのが正常犬よりかなり遅れ、遊脚相中期以降に出現することが判明した。また、速度の増加に伴って、挙上最高点に至るまでの軌跡の傾きが急激に増大するとともに、挙上最高点が遊脚相のより後半に移動し、その高さも著明に増加するのが認められた。このため脊損犬では後肢の最大挙上から立脚



Fig. 5 Time courses of fluctuations in the four joint angles throughout a step cycle in a normal and a spinal dog.

The maximum amplitude of each joint angle (MAA), which is the difference between the joint angle at maximum extension and flexion, is larger in the spinal dog than the normal dog. With increase in locomotion speed, the MAA is scarcely changed in the normal dog, while it is increased in the spinal dog. The maximum flexion of each joint during the swing phase appears successively in the metatarsophalangeal (MP), knee, tarsal and hip joint in that order in both the normal and spinal dog.

成熟脊椎横断犬の歩行解析

相に入るまでの時間が、正常犬に比べ著しく短縮した。

**B 後肢関節角度の分析**

図5は、正常犬と脊損犬を図3と同じ条件で歩行させた時の stick diagram より計測した各関節角度の変化を、ほぼ1歩行周期にわたってプロットして得ら

れたグラフであり、このうちの正常犬 No.1 と脊損犬 No.1 の毎秒 50.6cm と 96.4cm の歩行の例を示している。この図において、各関節の最大伸展と最大屈曲の角度差、すなわち最大角度振幅を計測すると、毎秒 50.6cm の歩行速度における正常犬 No.1 の最大角度

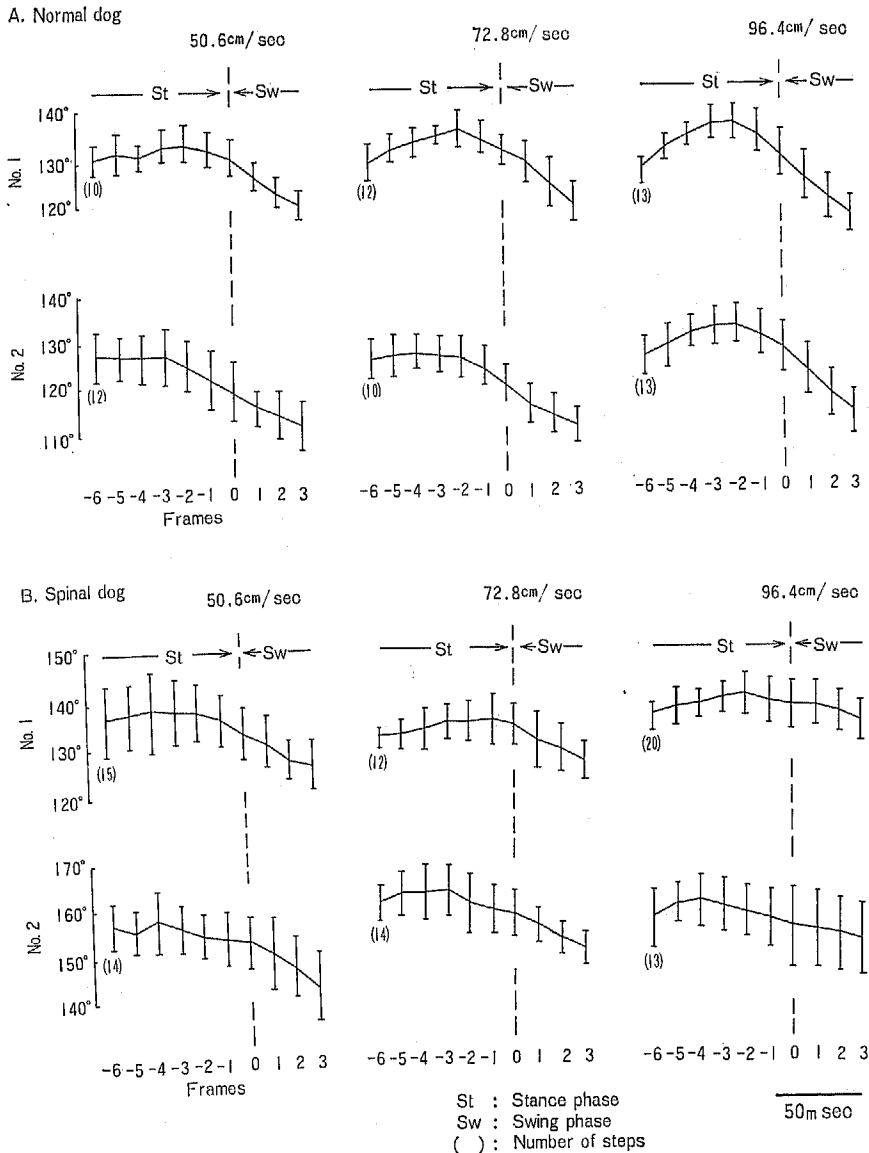


Fig. 6 Average of the hip joint angles over 8 step cycles at the initiation of the swing phase in the normal (A) and spinal (B) dogs. In both A and B, the maximum extension of the hip joint appears within 1 to 4 frames just before the onset of the swing phase and its angle is nearly constant in individual dogs.

振幅は、股関節、膝関節、距腿関節、中足指節関節のそれぞれで23°, 48°, 28°, 55°であった。しかし脊損犬 No.1 では、それぞれ42°, 55°, 53°, 95°であり、脊損犬では正常犬に比べて速位の関節でその振幅がより大きくなっていった。また毎秒50.6cmから96.4cmへの歩行速度の増加に対する最大角度振幅の変化をみると、正常犬 No.1 では、各関節で若干増減はするものの、その変化量は15°以内の小さいものであった。しかし脊損犬 No.1 では、股関節、膝関節、距腿関節、中足指節関節のそれぞれの最大角度振幅に17°, 10°, 46°, 57°の増加が見られており、脊損犬では速度の増加に対し速位の関節がより大きい屈伸運動を行っていることが判明した。

図5において遊脚相における各関節の最大屈曲時の角度を計測すると、正常犬 No.1 では毎秒50.6cmの歩行速度の場合、股関節、膝関節、距腿関節、中足指節関節でそれぞれ112°, 108°, 132°, 211°であった。また毎秒96.4cmへの歩行速度の増加に対する各関節の屈曲角度の変化を見ると、いずれの関節でもその変化量は小さく、ほぼ10°以内であった。これに対して、脊損犬では正常犬に比べ各関節が非常に強く屈曲しており、例えば脊損犬 No.1 では50.6cm/secの歩行速度での最大屈曲角度は、股関節、膝関節、距腿関節、中足指節関節の各々で102°, 92°, 99°, 151°となっ

ていた。しかも脊損犬では、速度の増加によりこの屈曲がさらに強まり、それは速位の関節ほどより著明であった。

また立脚相の初期に、正常犬、脊損犬のいずれにおいても距腿関節の屈曲が認められた。Philippson<sup>32)</sup>は、この屈曲に関して、後肢の接地による衝撃で発現するものであると報告しているが、この屈曲の程度は、毎秒50.6cmの歩行速度では、正常犬と脊損犬の間に差はほとんど認められなかった。しかし毎秒96.4cmに歩行速度を上げた場合、正常犬ではほとんど変化しないのに対し、脊損犬ではより強く距腿関節が屈曲するのが認められた。

次に、1歩行周期における各関節の屈伸動作の時間的経過を比較してみると、正常犬、脊損犬ともに歩行速度にかかわらず、中足指節関節、膝関節、距腿関節、股関節の順で遊脚相に屈曲ピークが出現していた。また、伸展ピークの出現順序を見ても、正常犬と脊損犬の間に大きな違いは認められなかった。したがって、脊損犬の歩行における各関節の屈伸ピークの出現する時間的経過は、正常犬の屈伸動作の経過とほぼ一致しているものと思われた。

図6は立脚相から遊脚相への移行期における股関節角度の変化を示す。正常犬、脊損犬ともに遊脚相の開始直前1-4コマ目(約16-63msec前)に股関節の最

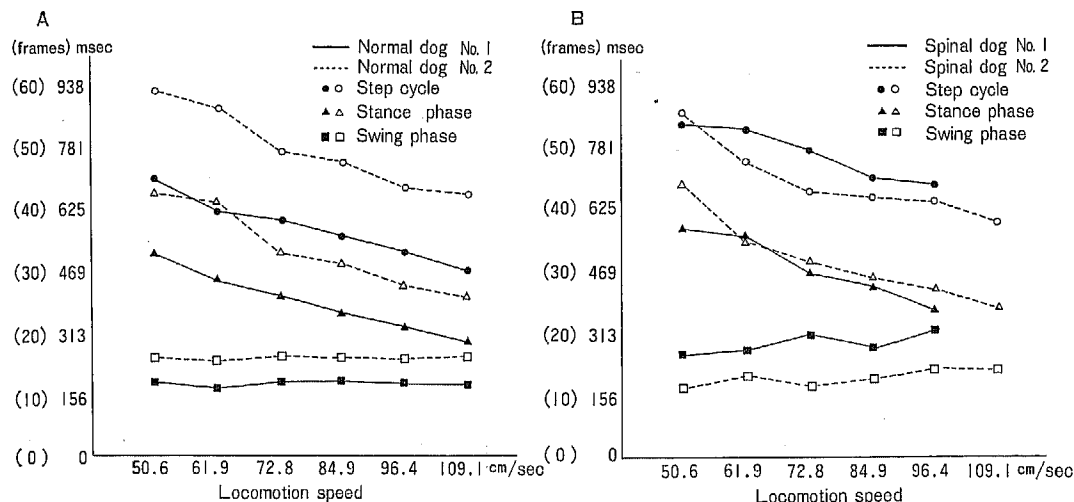


Fig. 7 Changes in the duration of the step cycle, stance phase and swing phase with increase in locomotion speed.

With increase in speed, the duration of the step cycle and the stance phase are reduced, while that of the swing phase is nearly constant both in the normal (A) and spinal (B) dogs.

## 成熟脊椎横断犬の歩行解析

大伸展位が見られた。この時の股関節角度は、正常犬、脊損犬とも、速度増加によりやや大きくなる傾向が見られたが、その角度は $5^\circ$ 以内のものであり、この傾向の有意性を二元配置法により検定した結果、有意とは認められなかった ( $p < 0.05$ )。また、この最大伸展位の標準偏差は、いずれの歩行速度においても、正常犬で $\pm 5.3^\circ$ 以内、脊損犬で $\pm 8.3^\circ$ 以内の小さな値であった。

### C 歩行周期の分析

図7は、正常犬および脊損犬における毎秒 50.6cm から109.4cmまでの6段階の歩行速度の増加に対する歩行周期の時間的変化を示す。正常犬、脊損犬ともに、速度の増加により歩行周期の時間は短縮した。例えば、毎秒 50.6cm から 96.4cm への速度の増加により、正常犬では 220-230msec (64 コマ/秒、撮影フィルムのコマ数で14-15コマ)、脊損犬では 160-230 msec (同 10-15 コマ) の歩行周期の有意な時間短縮が見られた ( $p < 0.05$ )。しかし、歩行周期のうち遊脚相の占める時間は、歩行速度が増加しても、正常犬、脊損犬ともにほとんど変わらず、ほぼ一定であった。一方、歩行周期のうちの立脚相の時間は、歩行速度の増加とともに短縮した。したがって歩行速度の増加に伴う歩行周期の時間短縮は、立脚相の短縮によるものであった。つまり正常犬、脊損犬の両歩行とも、速度の変化に対しては立脚相の長さを増減して適応していることが推定された。

脊損犬の歩行は、速度が遅いほど不安定で、一歩一歩の歩行周期にもバラつきが見られた。しかし、歩行速度が増加するにしたがって、規則的で安定した歩行となる傾向が認められた。図8は正常犬と脊損犬の歩行周期、立脚相、および遊脚相の時間の標準偏差の値を各歩行速度に対してプロットしたものである。正常犬の歩行では、速度にかかわらず歩行周期、立脚相、遊脚相の標準偏差は、それぞれ $\pm 16-48$ msec ( $\pm 1.0-3.1$  コマ)、 $\pm 9-42$ msec ( $\pm 0.6-2.7$  コマ)、 $\pm 8-36$ msec ( $\pm 0.5-2.3$  コマ) の範囲で小さくほぼ一定であった。一方、脊損犬の歩行でも、遊脚相の標準偏差は速度にかかわらず $\pm 14-45$ msec ( $\pm 0.9-2.9$  コマ) の範囲であり、ほぼ一定であったが、歩行周期と立脚相の標準偏差は低速歩行で非常に大きく ( $p < 0.05$ )、毎秒 50.6cm の速度では、それぞれ $\pm 56-116$ msec ( $\pm 3.6-7.4$  コマ)、 $\pm 56-89$ msec ( $\pm 3.6-5.7$  コマ) となった。しかし、両者の標準偏差のいずれとも歩行速度の増加に伴って小さくなり、毎秒 96.4cm ではそれぞれ $\pm 44$

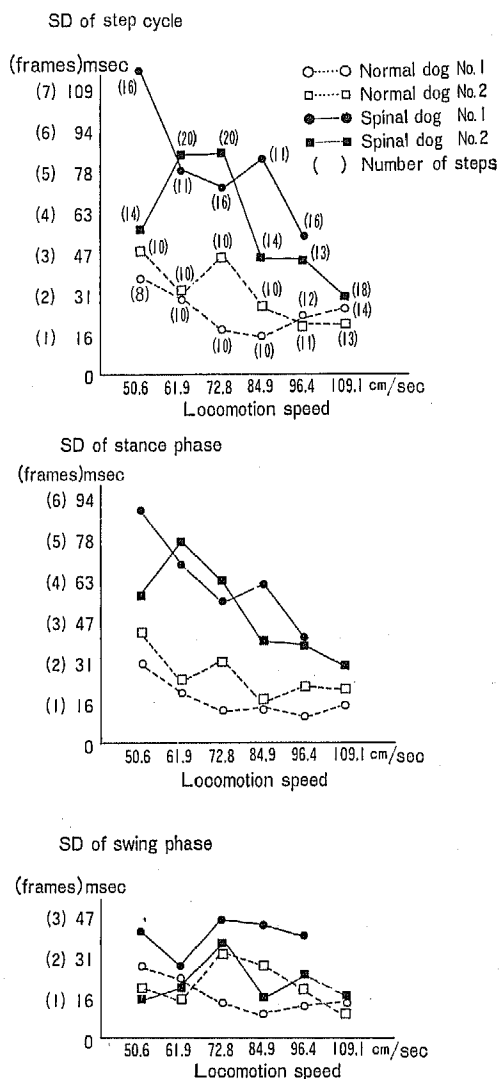


Fig. 8 Changes in the standard deviation (SD) in the duration of the step cycle, stance phase and swing phase with increase in locomotion speed.

The SD of the duration of the step cycle and stance phase is small and nearly constant at each speed in the normal dogs. These are very large at slow locomotion speed and decrease with increase in locomotion speed in the spinal dogs. The SD of the swing phase is nearly constant at each locomotion speed in both normal and spinal dogs.



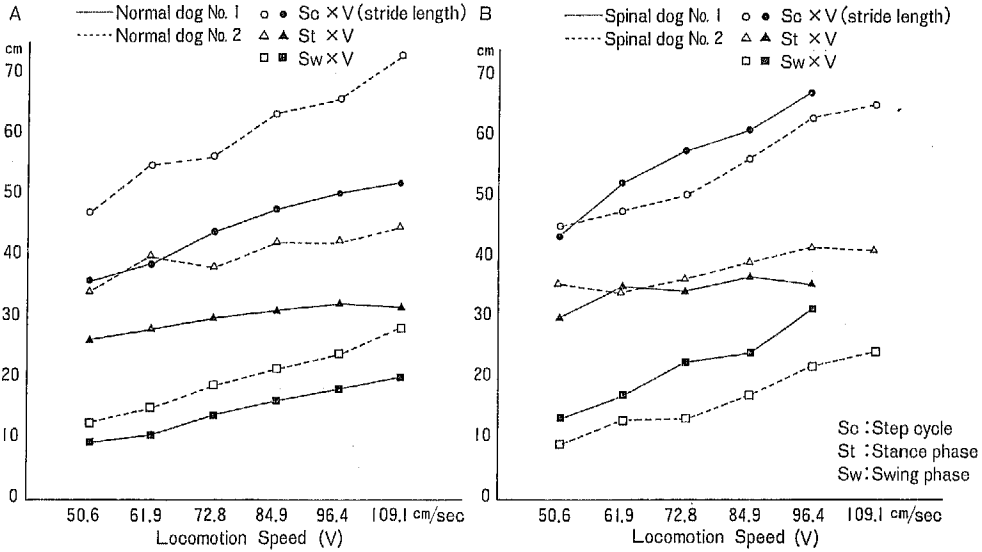


Fig. 9 Changes in the stride length with increase in locomotion speed.  
 With increase in speed, the stride length is extended mainly by the elongation of the displacement during the swing phase in both the normal (A) and spinal (B) dogs.

-53msec (±2.8-3.4 コマ), ±36-41msec (±2.3-2.6 コマ) となって、正常犬の値に近づいて行った。

図9は正常犬と脊損犬において、毎秒50.6cmから109.4cmまでの6段階の歩行速度の増加に対する、1歩行周期における一側後肢の移動距離、すなわち重複歩距離 stride length の変化を示す。正常犬、脊損犬ともに重複歩距離は速度の増加に伴って有意に大きくなった ( $p < 0.05$ )。例えば、毎秒50.6cmから96.4cmの速度の増加で、重複歩距離は、正常犬で14-19cm、脊損犬で18-23cm 広がった。しかし、立脚相での軀幹移動距離の増加は小さく(正常犬:5-8cm、脊損犬:6-7cm)、この増加は主に遊脚相の軀幹移動距離の増加(正常犬:9-11cm、脊損犬:12-16cm)によるものであった。

以上の歩行周期と重複歩距離の分析結果から、脊損犬の歩行は正常犬の歩行と同様に、歩行速度の増加に対し、時間的には立脚相を短縮することで歩行周期を短かくし、さらに遊脚相での軀幹移動距離を大きくすることで重複歩距離を広げて適応していることが判明した。

IV 考 察

今回の実験では、正常犬、脊損犬各2頭ずつを用い、歩行速度の変化に対する歩行パターンの変化を、個々

のイヌについて詳細に分析し、その傾向を比較検討することに重点を置き解析をすすめた。これは、イヌの歩行に関して、種による差、さらに個体による差が報告されており<sup>33)</sup>、また、我々も今回の解析の予備実験において、正常犬の歩行にかなり大きな個体差を確認したため、正常犬群、脊損犬群としてのそれぞれの平均値(代表値)を求めて、これを相互に比較することは困難であると考えたためである。

この様にして行った歩行解析の結果、脊損犬の歩行パターンは、正常犬の歩行パターンと基本的に一致することが判明した。すなわち、歩行中の後肢各関節の屈伸パターンの出現順序は、脊損犬、正常犬ともに同じであり、速度を増加させてもその順序に変化は見られなかった。また脊損犬の歩行周期をみると、1歩行周期中の遊脚相と立脚相の時間配分も正常犬とほぼ同じであり、また歩行速度の増加に対し、正常犬と同様に、立脚相を短かくして歩行周期の時間を短縮し、さらに遊脚相軀幹移動距離を長くすることにより重複歩距離を広げて適応していることが判明した。これらの結果は、Arshavskiiら<sup>29)</sup>、Adrianら<sup>23)</sup>、野村ら<sup>24)</sup>、Tokuriki<sup>25)</sup>、Wentink<sup>26)</sup>の正常犬における歩行分析の結果とも一致しており、また脊損猫の歩行と比較してもほとんど差が見られなかった<sup>16)-18)28)34)-36)</sup>。

しかし一方、正常犬と脊損犬の歩行の間いくつか

の相違点が認められた。まず脊損犬では、低速度歩行時に軀幹が動揺し非常に不安定な歩行を示した。しかしこの歩行も、速度の増加にしたがって、安定していく傾向が見られた。このことは、脊損犬の立脚相時間の標準偏差が、低速度歩行時には、正常犬に比べ著明に大きな値となり、速度の増加とともに小さくなって、正常犬の値に近づくことから示されている。このような傾向は、脊損猫においても見られており、Forssbergら<sup>7)8)35)</sup>は、速度の増加によって、股関節の伸展トルクや対側肢との位置関係の変化など、歩行パターンの規則性を律する末梢からのinputが、その強度および頻度ともに増強されるために、歩行が安定して来るものと報告している。脊損犬の場合も同様なメカニズムが考えられるが、さらに速度の増加による立脚相時間の短縮によって、歩行時の特に立脚相における外乱刺激のinputが減少し、より安定した歩行が発現して来るものと思われた。

正常犬の歩行では、歩行動作における後肢各関節の最大角度振幅は比較的小さく、速度の増加に対してもその変化量は少ないものであった。しかし脊損犬では、最大関節角度振幅が正常犬に比べ非常に大きく、その速度増加に対する変化量もきわめて大きいものであった。また遊脚相における後肢の動作を比較しても、正常犬では、遊脚相開始後の短時間で後肢をその挙上最高点まで挙げ、その後はなだらかに後肢を降ろして立脚相へと移行するのに対し、脊損犬では、遊脚相中期以降に後肢が挙上最高点に達し、引き続いて短時間のうちに足を降ろして接地することがわかった。すなわち正常犬では、Wentink<sup>26)</sup>の述べているごとく、重力、遠心力、慣性力を利用した非常に効率的な歩行をしているのに対し、脊損犬では、比較的長い時間後肢屈筋群が活動しており、非常にエネルギー効率の悪い歩行パターンをとっていることが推測された。また、歩行速度の増加に対し、挙上最高点が、正常犬ではほぼ一定であるのに対し、脊損犬では、より前方に、より高い位置まで移動した。これは脊損犬の歩行が種々の末梢性inputによって容易に修飾される<sup>20)</sup>ことから考えると、前述のように、速度増加に伴う後肢からの何らかの求心性inputによって、この遊脚相の後肢動作が影響をうけているものと思われた。

GrillnerとRossignol<sup>28)</sup>は、脊損猫の歩行において、遊脚相の開始は股関節の伸展角度に依存し、その角度はほぼ一定であると報告している。今回の実験では、正常犬、脊損犬ともに股関節の最大伸展位が遊脚

相の直前に認められた。また、その角度の標準偏差はいずれも小さな値であった。さらに歩行速度が増加しても、股関節の最大伸展角度は、正常犬、脊損犬ともに $5^{\circ}$ 以内の変化に留まり、ほぼ一定であることが判明した。これらのことを考えあわせると、正常犬、脊損犬のいずれにおいても、股関節の一定角度の伸展が、遊脚相の開始に何らかの役割を果たしていることが推定された。

四足獣の後肢の歩行動作は、基本的には、脊髄内に存在する固有の歩行中枢central step generatorによって制御されるものと考えられている<sup>34)37)</sup>。そしてこのcentral step generatorは上位からの統御を受け、さらに末梢からの求心性inputによる修飾を受けて、効率的で安定した合目的な歩行が遂行されるものと考えられてきた。一方、脊髄動物の歩行を正常動物のそれと比較すると、筋電図上でも、関節角度の変化パターンの上でもほぼ同じであることが報告されている<sup>7)9)16)17)34)36)</sup>。また、横断部以下の後根をすべて切断してもstepping movementが出現することや、クラレにて筋を弛緩させても後肢筋への筋枝から交代性のburstが得られることなどから、脊髄動物の歩行もまた、基本的にcentral step generatorによって制御されるものと言われてきた<sup>16)17)38)39)</sup>。また、この脊髄歩行が、トレッドミルの速度の変化に対応して変化することから、関節、皮膚その他の末梢からのinputがcentral step generatorに入力されて、基本的な歩行パターンに修飾が加わり、それによって速度の変化に対する適応が生じているものと考えられている<sup>7)8)17)34)35)</sup>。しかし、このcentral step generatorは、上位中枢の統御をまったく受けていないため、末梢からの反射性inputにより、大きな影響を受けやすいことが考えられ、このことが正常犬と脊損犬の歩行パターンの違いとなって現れて来るのではないかと思われた。

## V 結 語

成熟後に胸髄を完全横断し、後肢に歩行の発現した雑種雌成犬(脊損犬)2頭および正常犬2頭を用い、トレッドミル上で歩行させた。この時の右後肢の動きを高速度映画により解析して比較検討し、以下の結果を得た。

1 脊損犬の歩行時の関節の屈伸パターンは、歩行速度の如何にかかわらず正常犬と一致していた。

2 正常犬、脊損犬とも遊脚相の開始は、股関節の

伸展角度が重要な役割の1つを果たしているものと思われた。

3 正常犬、脊損犬とも歩行速度の増加に対し、歩行周期は短縮した。この短縮は立脚相時間の短縮によるものであり、遊脚相の時間は一定であった。

4 正常犬、脊損犬とも歩行速度の増加に対し、重複歩距離 stride length は延長した。この延長は主に遊脚相での軀幹移動距離の増加によるものであった。

5 正常犬と比較して脊損犬では、遊脚相における後肢の動き、1歩行周期中の各関節の最大角度振幅、および立脚相時間の標準偏差の値が大きく、これらは歩行速度の増加に対しても、より大きく変動した。

6 以上の所見から、脊損犬の歩行パターンは正常犬の歩行パターンと基本的には一致しており、脊損犬における後肢の歩行は、脊髄内の歩行中枢 central

step generator および末梢からの input により発現しているものと思われた。また正常犬との間に見られた相違点は、主として central step generator が上位からの統御を断たれたために出現するものと考えられた。

本論文の要旨は、第21回日本リハビリテーション医学会総会（1984年7月、松山）、第8回神経科学学会集會（1984年11月、大阪）および第91回日本解剖学会総会（1986年4月、東京）において発表した。

稿を終えるにあたり、終始御指導を賜りました恩師志水義房教授、半田康延助教授に深く感謝いたします。また御助力いただきました当教室宮田康夫、横内久美子両技官ならびに中野知房元技官に対し、厚く御礼申し上げます。

## 文 献

- 1) Eidelberg, E., Walden, J.G. and Nguyen, L.H. : Locomotor control in macaque monkeys. *Brain*, 104 : 647-663, 1981
- 2) Eidelberg, E. : Consequences of spinal cord lesions upon motor function, with special reference to locomotor activity. *Prog Neurobiol*, 17 : 185-202, 1981
- 3) Eidelberg, E. : Loss and recovery of locomotor function after spinal cord lesions in cats and monkeys. In : Seil, F.J. (ed.), *Nerve, organ and tissue regeneration : Research perspectives*, pp.231-242, Academic Press, New York, 1983
- 4) Shurrager, P.S. and Dykman, R.A. : Walking spinal carnivores. *J Comp Physiol Psychol*, 44 : 252-262, 1951
- 5) Stelzner, D.J., Ershler, W.B. and Weber, E.D. : Effects of spinal transection in neonatal and weanling rats : Survival of function. *Exp Neurol*, 46 : 156-177, 1975
- 6) Weber, E.D. and Stelzner, D.J. : Behavioral effects of spinal cord transection in the developing rat. *Brain Res*, 125 : 241-255, 1977
- 7) Forssberg, H., Grillner, S. and Halbertsma, J. : The locomotion of the low spinal cat. I. Coordination within a hindlimb. *Acta Physiol Scand*, 108 : 269-281, 1980
- 8) Forssberg, H., Grillner, S., Halbertsma, J. and Rossignol, S. : The locomotion of the low spinal cat. II. Interlimb coordination. *Acta Physiol Scand*, 108 : 283-295, 1980
- 9) Smith, J.L., Smith, L.A., Zernicke, R.F. and Hoy, M. : Locomotion in exercised and non-exercised cats cordotomized at two or twelve weeks of age. *Exp Neurol*, 76 : 393-413, 1982
- 10) Edgerton, V.R., Johnson, D.J., Smith, L.A., Murphy, K., Eldred, E. and Smith, J.L. : Effects of treadmill exercises on hind limb muscles of the spinal cat. In : Kao, C.C., Bunge, R.P. and Reier, P.J. (eds.), *Spinal cord reconstruction*, pp.435-443, Raven Press, New York, 1983
- 11) Sherrington, C.S. : Flexion-reflex of the limb, crossed extension-reflex, and reflex stepping and standing. *J Physiol*, 40 : 28-121, 1910
- 12) Steeves, J.D. and Jordan, L.M. : Localization of a descending pathway in the spinal cord which is necessary for controlled treadmill locomotion. *Neurosci Lett*, 20 : 283-288, 1980
- 13) Eidelberg, E., Story, J.L., Walden, J.G. and Meyer, B.L. : Anatomical correlates of locomotor function after partial spinal cord lesions in cats. *Exp Brain Res*, 42 : 81-88, 1981

- 14) Yu, J. and Eidelberg, E. : Effects of vestibulospinal lesions upon locomotor function in cats. *Brain Res*, 220 : 179-183, 1981
- 15) Cate, J.T. : Locomotory movements of the hind limbs in rabbits after isolation of the lumbosacral cord. *J Exp Biol*, 41 : 359-362, 1964
- 16) Andersson, O., Grillner, S., Lindquist, M. and Zomlefer, M. : Peripheral control of the spinal pattern generators for locomotion in cat. *Brain Res*, 150 : 625-630, 1978
- 17) Grillner, S. and Zangger, P. : On the central generation of locomotion in the low spinal cat. *Exp Brain Res*, 34 : 241-261, 1979
- 18) Eidelberg, E., Story, J.L., Meyer, B.L. and Nystel, J. : Stepping by chronic spinal cats. *Exp Brain Res*, 40 : 241-246, 1980
- 19) Hart, B.L. : Facilitation by strychnine of reflex walking in spinal dogs. *Physiol Behav*, 6 : 627-629, 1971
- 20) Handa, Y., Naito, A., Watanabe, S., Komatsu, S. and Shimizu, Y. : Functional recovery of locomotive behavior in the adult spinal dog. *Tohoku J Exp Med*, 148 : 373-384, 1986
- 21) 相原坦道 : 完全横断脊髄修復の試み—培養小脳組織自家移植法—. *脳と神経*, 22 : 769-784, 1970
- 22) Shimizu, Y. : Transplantation of cultured cerebellar autografts into the spinal cords of chronic paraplegic dogs. In : Kao, C.C., Bunge, R.P. and Reier, P.J. (eds.) *Spinal cord reconstruction*, pp. 359-366, Raven Press, New York, 1983
- 23) Adrian, M.J., Roy, W.E. and Karpovich, P.V. : Normal gait of the dog : An electrogoniometric study. *Am J Vet Res*, 27 : 90-95, 1966
- 24) 野村晋一, 沢崎 坦, 茨木弟介 : キネシオロジイの立場からみた犬の姿勢維持と歩行運動 IV. 常歩および速歩運動における筋の働きた。 *日畜会報*, 37 : 221-229, 1966
- 25) Tokuriki, M. : Electromyographic and joint-mechanical studies in quadrupedal locomotion I. *Walk. Jap J Vet Sci*, 35 : 433-446, 1973
- 26) Wentink, G.H. : The action of the hind limb musculature of the dog in walking. *Acta Anat*, 96 : 70-80, 1976
- 27) Miller, M.E., Evans, H.E. and Christensen, G.C. : *Anatomy of the dog*. 2nd ed., pp.197-223, Saunders Co., Philadelphia, 1979
- 28) Grillner, S. and Rossignol, S. : On the initiation of the swing phase of locomotion in chronic spinal cats. *Brain Res*, 146 : 269-277, 1978
- 29) Arshavskii, Y.I., Kots, Y.M., Orlovskii, G.N., Rodionov, I.M. and Shik, M.L. : Investigation of the biomechanics of running by the dog. *Biofizika*, 10 : 665-672, 1965
- 30) Murray, M.P., Drought, A.B. and Kory, R.C. : Walking patterns of normal men. *J Bone Joint Surg*, 46-A : 335-360, 1964
- 31) Murray, M.P., Kory, R.C., Clarkson, B.H. and Sepic, S.B. : Comparison of free and fast speed walking patterns of normal men. *Am J Phys Med*, 45 : 8-24, 1966
- 32) Philippson, M. : L' autonomie et la centralisation dans le systeme nerveux des animaux. *Trav Lab Physiol Inst Solvay, Bruxelles* 7 : 1-208, 1905
- 33) Hildebrand, M. : Symmetrical gaits of dogs in relation to body build. *J Morph*, 124 : 353-360, 1968
- 34) Grillner, S. : Locomotion in vertebrates : Central mechanisms and reflex interaction. *Physiol Rev*, 55 : 247-304, 1975
- 35) Forssberg, H. : On integrative motor functions in the cat's spinal cord. *Acta Physiol Scand*, 474 : 1-56, 1979
- 36) Grillner, S. and Zangger, P. : How detailed is the central pattern generation for locomotion? *Brain Res*, 88 : 367-371, 1975
- 37) Shik, M.L. and Orlovsky, G.N. : Neurophysiology of locomotor automatism. *Physiol Rev*, 56 : 465-501, 1976

- 38) Brown, T.G. : The intrinsic factors in the act of progression in the mammal. Proc Roy Soc Lond Ser B, 84 : 308-319, 1911
- 39) Brown, T.G. : On the nature of the fundamental activity of the nervous centres : Together with an analysis of the conditioning of rhythmic activity in progression, and a theory of the evolution of function in the nervous system. J Physiol (Lond), 48 : 18-46, 1914

(61. 6. 26 受稿)

---