

# 運動制御の原理

RAGNAR GRANIT 著

本間三郎 共訳  
渡部士郎

## 運動制御の原理

本間三郎  
渡部士郎  
共訳



¥3,800.

3047-1844-0323

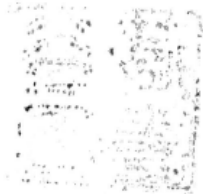


医歯薬出版株式会社

# 運動制御の原理

RAGNAR GRANIT 著

本間三郎 共訳  
渡部士郎



医歯薬出版株式会社

# The Basis of Motor Control

INTEGRATING THE ACTIVITY OF MUSCLES, ALPHA AND  
GAMMA MOTONEURONS AND THEIR LEADING CONTROL  
SYSTEMS

*by*

RAGNAR GRANIT

*The Nobel Institute for Neurophysiology  
Karolinska Institutet, Stockholm, Sweden*

1970



Academic Press : London and New York

ACADEMIC PRESS INC. (LONDON) LTD.,  
Berkeley Square House  
Berkeley Square  
London, W1X 6BA.

*U.S. Edition published by*  
ACADEMIC PRESS INC.  
111 Fifth Avenue  
New York, New York 10003.

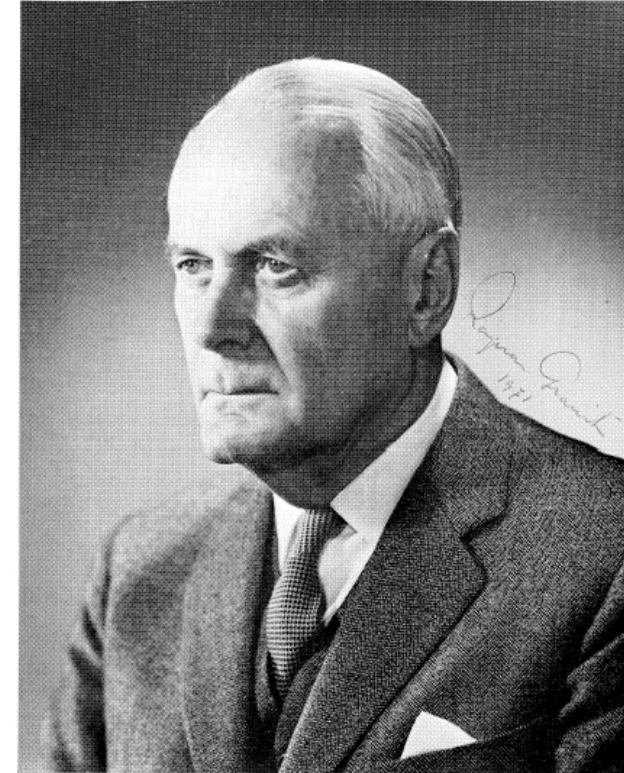
Copyright © 1970 by ACADEMIC PRESS INC. (LONDON) LTD.

All Rights Reserved

No part of this book may be reproduced in any form by photostat, microfilm, or any other means, without written permission from the publishers.

Library of Congress Catalog Card Number: 71-117122  
SBN: 12-295350-9

PRINTED IN GREAT BRITAIN BY  
The Whitefriars Press Ltd., London and Tonbridge



原著者近影  
(1967年ノーベル賞受賞)

## 訳者序文

運動の調節機構については、これまで生体工学的にあるいは生物物理学的に研究されてきた。しかし純粋に生理学的な立場から研究してきたのは、英国の Sherrington 以来の伝統を継ぐ者によってなされてきた。そういっても過言ではないと思う。Sherrington の高弟である Granit 教授もその一人である。ノーベル研究所を定年退職されるにあたって、年来の仕事であった運動調節の問題を集大成されたのである。

運動調節の機構を説明するのに、近頃そのシミュレーション 模擬(化)を作ったり、またはペーパーの上でそれを数学的に処理するということが行なわれている。本書は生体そのままの姿を、しかも一つ一つ克明に述べ、その働きを説明している。したがってそこには類似もなければ理論の形成やその発展もない。ただ Granit 教授は数カ国語を理解し、日頃あらゆる面の書を読まれているため、その驚くほどの豊富な語彙によって縦横無尽に論評を進められている。この訳文はそういった意味で日本語による表現力不足により微妙なところ、巧みな叙述をそのまま伝えているとはいえない。

筋収縮の機能分化それに伴う形態の相違、運動調節のもとをなす受容器について、脊髓反射による調節に論を展開されている。そこでは Granit 教授の最終の仕事である運動ニューロンの細胞内通流とそれによるニューロンの発射についてくわしく報告されている。本書の全体を通じての主な論点は、ガンマ運動神経の役割についてであろう。1945年 Leksell によって機能的に明らかにされたガンマ運動神経のその研究指導者として、以来25年間の研究も受容器の調節という点に集中されてきたのである。アルファ-ガンマ運動神経連合がとくに強調され、われわれの随意運動の制御機構がみごとに説明されている。

本書の特色はこれに関する文献が最大もろさず引用されていることである。1969年日本学術振興会の招きで来日され、わが国のこの面の業績にじかにふれ

られたので、それら日本語による論文も数多く引用されている。

運動調節の機構というものはそう簡単なものでないから、たやすく理解できないであろう。その意味からすると本書はきわめて難解の書ということになる。日頃この面の研究にたずさわっている当千葉大学の大学院学生のセミナーに用いたが、内容の理解に骨を折ったと思われる。しかしこの訳本により、これを注意深く読まれるなら、医学生をはじめ神経学に興味をもっている臨床医、物理学や数学の高い知識を持ち合せない人でも、生体の運動調節の絶妙と思われるその機構と、原理に触れることができるであろう。医学以外の人でも、今度は医学上の知識が乏しくとも同様にそれぞれの立場から、生物において他に類をみないほどの精巧な自動調節の機械を発見するであろう。

なお、生理学用語の訳は、本年度改訂された日本生理学会編：生理学用語集（1972、医学書院）によったことを付記する（例：decerebrate rigidity, 除脳固縮；autogenetic inhibition, 自原性抑制など）。

1972年10月

本間三郎 渡部士郎

## 序

この20年間の神経生理学は、実験方法の上からも、その概念にしても、すばらしい発展の月日であった。実験の分野では、筋紡錘と運動ニューロンが主な研究課題となってきたし、概念の上では、制御の問題への新しいアプローチ、すなわち運動系の機構のなかで解明されだした姿勢と、歩行におけるガンマ運動系の役割が注目されてきた。1940年代の終りからこの方面の研究を始めたが、今は昔といった感じである。わたくしをそれへ立向かわせたのは、筋受容器を単に種々の伝導速度を持つ求心性神経の母体としてみるのではなく、受容器そのものとしてみても、それについてなにかを理解しうる余地がそこにかという考えからであった。

運動機能といってもその分野は膨大であり、ひとりの学者の知識でとてつくるものでない。中枢神経系からの出力といえば、ほとんどが運動機能といってよいが、これとてもはてしなく広い分野である。もしわたくしが広範囲にわたる総説を書くのであったら、本書のどの部分ももっとくわしい説明になったであろう。本書は筋、筋感覚器官と、運動ニューロンの三項目に関する生理学的基礎知識からはじめに述べる。そのうち運動ニューロンについては、別の言葉でいうと、中枢神経から発する自律性（不随意性）と随意性運動支配のいわゆる執行官の役である。そのあとの各章において、アルファおよびガンマ運動ニューロンに対する呼吸中枢、大脳運動皮質、脳幹などの特殊な機構からの支配について、現在までに得られた知見を述べる。

本書の主旨は、運動と姿勢の制御が単一の系によるのではなく、予想もされなかった二重の運動システムによっているという新しい考えを読者に伝えることにある。すなわち、一つは直接的であるが、他は間接的で、これはガンマ系を介して筋紡錘に達した後、そこから脊髄および上位中枢に戻るループ（環）機構、そういった二つの系が存在することである。この分野では、まだ研究せ

ねばならない残された事柄が非常に多く、そういった未解決の問題を、わたくしはできるだけ多く本文で指摘しようと試みるつもりである。

将来、ますます多くの日本の研究者が、その熱意と能力によって、運動制御の研究に志向され、フィードバックの原理および順応器官の機構を駆使しつつ、中枢神経系の働きを理解するよい手がかりをつかみ、問題の解明に力をつくされるよう、心から希望している。

本書での研究のアプローチは、生物物理学、数学、工学などの基礎科学を、生体の統合作用や適応現象などの説明に必要である場合を除いては、これを使うことを避けた。その意味ではあくまでも古典的な生理学といってよい。しかし基調とした説明は、たとえその事実が普通の方法での因果論法にもとづいて実験結果によって得られたものであっても、あくまで目的論的につらぬかれていると考える。わたくしがとくに苦心したのは、運動制御の問題を理解するため必要であるけれども、みつけそこなう恐れのある多くの事柄を、とくにまちがいなく取りあげるように注意した点である。

本書を通読するためには、ある程度の生理学の知識を必要とすることである。そのような課程をすでに身につけておられる読者であれば、本書で論じられているすべての事柄は十分理解できると思う。広く神経生理学者、神経学者、生体工学者、生理学者および整形外科や物理療法学などの方面の方々に、興味を持って読んでいただけたらと思う。

わたくしにとって幸運だったことは、本書の各章を Oxford, Stockholm, Uppsala にいる友人達に通読してもらい、その批判を得ることのできたことである。とくに Daniel Kernell 博士には全章を通読してもらった。この労を多としたい。本書での仕事は年月をかけて発展してきたものである。そのある部分は、1955年から1956年にかけて、New York の Rockefeller University における講演によるものであり、本書の全内容は1969年に San Francisco の The Pacific Medical Center の Smith-Kettlewell 研究所での連続講義で発表されたものである。

わたくしの秘書である Miss Gunvor Larsson は、その労をいとわず原稿を再度にわたってタイプしてくれた。Mrs Evi Reigo はいくたの図を、以下掲

げる雑誌から作成した。お二人の労に深く感謝するものである。本書の英文推敲については、San Francisco の Miss Antoinette Steinacker の助言を多とする。

本書の出版については、これは Academic Press Inc. の深い配慮によるものである。

本書中への図の引用を心よく許可された下記の諸社に対して、厚く感謝するものである。

Academic Press Inc., New York; Acta Physiologica, Scandinavica; American Association for the Advancement of Science, Washington, D.C.; The American Physiological Society; Archives Italiennes de Biologie; The Archives of Neurology, Chicago; The Company of Biologists, Ltd, Cambridge; J. & A. Churchill, London; Elsevier Publishing Cy, Amsterdam; Experientia, Basel; Hong Kong University Press; Journal of Anatomy; Journal of Physiology; S. Karger AG, Basel; Little, Brown & Co., Boston; Quarterly Journal of Experimental Physiology; Raven Press, New York; Rockefeller University Press, New York; The Royal Society, London; Springer-Verlag, Heidelberg; University of St. Andrews; University of Tokyo Press.

1970年8月ストックホルム

Ragnar Granit

## 目 次

訳者序文 .....	本間三郎 渡部士郎
序 .....	Ragnar Granit
<b>第 I 章 筋</b> .....	1
<b>錘外筋</b> .....	1
遅い筋と速い筋の構成 .....	1
神経支配 .....	11
軸索径と筋収縮特性 .....	12
遅いおよび速い単収縮筋の収縮特性の比較 .....	25
<b>錘内筋</b> .....	28
錘内筋線維の種類 .....	29
収縮と機械特性 .....	37
運動神経支配の問題 .....	43
<b>第 II 章 筋と腱の感覚神経支配</b> .....	51
<b>筋紡錘</b> .....	51
はじめに .....	51
タンデム筋紡錘 .....	56
分布の問題 .....	58
筋紡錘袋の数と密度 .....	60

腱器官	63
第III章 筋紡錘の受動特性	67
伸張受容器の分類	67
はじめに	67
1次終末の受動伸展	70
2次終末の受動伸展	73
筋紡錘終末の振動感受性	76
筋紡錘の受動特性に対する錘外筋収縮の効果	77
筋紡錘の受動性における発射頻度—伸展曲線	82
速度および位置に対する応答の解析	82
第IV章 筋紡錘固有の運動神経により活動する筋紡錘	88
筋紡錘の運動制御の概説	88
動的および静的運動線維	91
三角波伸展の間の錘運動ガンマ線維刺激	95
2本のガンマ線維の同時刺激	99
駆動	100
振動感度	102
錘運動ガンマ線維活動の様式と解釈	103
錘内筋のアルファ支配	106
第V章 運動ニューロンへの筋受容器の効果	113
実験方法	113
はじめに	113
筋伸展による運動ニューロン刺激	117
1次終末	117
2次終末	123
ゴルジ腱器官	124

錘外筋収縮による運動ニューロン刺激	127
第VI章 運動ニューロンの規定発射	137
興奮性	137
発射規定因子の定義	137
細胞内記録よりみた興奮性	142
モデル実験	147
発射よりみた運動ニューロン	152
第一次発射域	159
代数的加重	159
第二次発射域	167
発射頻度制御	170
はじめに	170
前シナプス抑制	180
第VII章 姿勢および運動の筋紡錘制御の概説	184
はじめに	184
伸張反射におけるガンマ線維の積極的役割の証拠	186
アルファ—ガンマ連合	190
アルファ—ガンマ連合を除外した場合	193
振動刺激により誘発される反射	195
張力/長さ制御	201
漸増, 伸び反応	201
アルファ型固縮	205
まとめ	209
第VIII章 肋間筋および横隔膜	213
呼吸運動制御の筋紡錘	213
はじめに	213

肋間筋のアルファ-ガンマ連合	214
肋間筋呼吸運動における二次性—1次終末-2次終末, 動的成分-静的成分	222
肋間筋運動単位の成立ち	223
横隔膜	225
<b>第IX章 大脳皮質知覚運動領</b>	229
問題の本質	229
2～3の基礎的事実	232
反回抑制	235
細胞群説の発展	236
緊張性と相動性皮質細胞	242
皮質—脊髄性屈曲—伸展	243
随意運動における皮質細胞	244
知覚運動皮質への情報	247
皮質入力-出力および筋感覚	248
絞切り型と特殊情報	251
発射頻度の皮質—脊髄性安定化	253
<b>第X章 脳幹, 脊髄および小脳</b>	256
一般論	256
脳幹の刺激効果	257
睡眠と覚醒	262
除脳動物と脊髄動物の比較	266
赤核	269
小脳	272
はじめに	272
小脳内回路	274
脊髄—小脳路	277

小脳性コントロールのアルファ-ガンマ連合	278
<b>第XI章 眼球運動と歩行</b>	283
眼球運動	283
外眼筋	283
眼筋の機能	287
眼球運動における固有受容器とその役割	291
足踏み	296
足踏みと固有受容器	296
無拘束歩行	298
<b>第XII章 結語</b>	302
筋緊張, 伸張反射	302
サーボ仮説	308
運動の速度	313
連合と独立性作動	315
文献	317
索引	378