

ももあった” (神経支配比に関しては Adal & Barker, 1955 a を参照). Barker と Ip (1966) の最近の結論によると, 変性と側芽のあと錘外筋支配の終末の 10~20% が錘内筋の終末と入れかわることとされており, その終末の生存期間が, おそらく錘外筋の終末のそれより短いと思われる錘内性終末の解釈にとって, これは無視できないことであり, 問題は複雑である.

## 第 II 章

### 筋と腱の感覚神経支配

筋の運動神経および感覚神経支配の概略図を図20に示したので, これをよく頭に入れていただきたい. その詳細は別の章で検討するが, その錘外と錘内筋の運動神経支配についてはすでに述べた.

#### 筋 紡 錘

##### はじめに

筋紡錘からの求心性神経終末は, 前の章で述べたように錘内筋線維に終わっている. 筋から出るもっとも太い感覚神経線維は, Sherrington (1894) によって核袋を取巻くらせん形終末から発することが知られている. らせん形 annulo-spiral という用語は Ruffini (1891, 1898~1899) の提唱によるが, 今日でも彼の名づけた別名すなわち 1 次終末 primary ending というのが用いられている. これは Barker (1948) の示唆によるもので, はじめに Ruffini がいった二次終末 secondary ending とか散形終末 flower-spray という言葉は, 必ずしも分布の場所を除いては, 1 次終末とは違わないということによっている (たとえば Boyd, 1962 を参照).

1948年に発表された Barker の主な仕事は, ウサギの下肢筋の筋紡錘についてであるが, これには単に核袋性の錘内筋しかないということで (Barker & Hunt, 1964 で再検討された), そのなかでは 2 次終末が長い筋管のまわりを取巻いており, そこには多くの核が集合し, 一列に細くなっている. このことから私は (Granit, 1955 a), これを筋管終末 myotube ending と呼んだ. 明らかに純粋の核袋錘内筋線維を持つ筋紡錘の場合にのみ適用されることである.

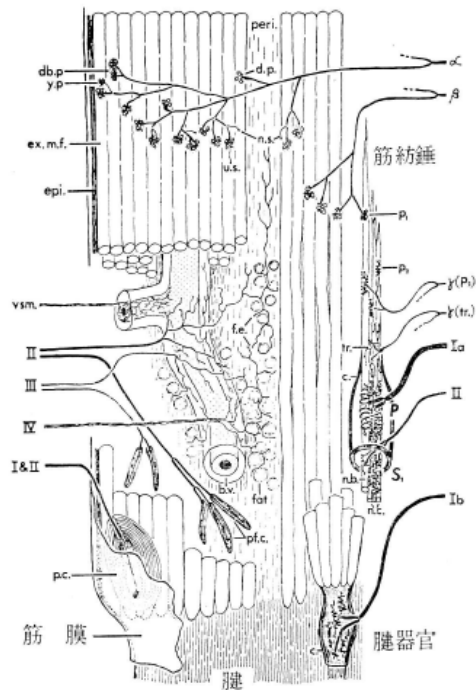


図20 ネコの研究から得られた哺乳類骨格筋の神経支配模式図。図の右に示す神経線維は筋の神経支配にかぎっている。左は他の組織の神経支配。ローマ数字は有髄 (I, II, III) と無髄 (IV) の感覚神経線維群を示す。ギリシャ文字は運動神経に関する。終末側芽や変性像は筋紡錘には示されていない。b. v. = 血管; c. = 袋; db. p. = 2重運動終板; d. p. = 変性している終末; epi. = 筋外膜; ex. m. f. = 錘外筋線維; n. b. = 核袋錘内筋線維; n. c. = 核鎖錘内筋線維; n. s. = 結節性側芽; P = 1次終末; P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub> = 錘内筋終板の二つの型; peri. = 筋周膜; p. c. = パチニ小体; pf. c. = パチニ様小体; S<sub>1</sub> = 2次終末; tr. = トレル終末; u. s. = 超末端側芽; vsm. = 血管運動神経; y. p. = 幼若運動神経終末 (副終末)。(Barker: Myotatic, kinesthetic and vestibular mechanisms. Ciba Found. Symp., London, 1967).

このことはしかしながら、少なくともウサギの場合にはガンマ板状とガンマトレル終末が明らかに一つの同じ核袋錘内筋線維に終わっているのも、非常に重要な意味を持つてくる (Adal & Barker, 1965 b)。したがってその両者とも、二つのタイプの感覚神経終末に同様の効果を及ぼすと考えられる。Barker

(1948)は2次終末 (塩化銀および金染色標本から) をくわしく観察し、それからの求心性神経は1次終末のそれ (8~12 $\mu$ ) より細く (6~9 $\mu$ ) になっているとしたが、これは多くの研究者によって確認されている。

Ruffini はネコの筋紡錘をその二重感覚神経支配をもとに分類し (しかし板状終末がなんであるか確信を持っていなかった), Barker によってこれが支持された。その分類法は、1次終末 (P) と2次終末 (S) の相対的数によっている。Pのみを持つ単純筋紡錘 simple は、短いたとえばヒトの虫様筋とか頸筋の端の方にある錘内筋線維にしばしばみられる (Cooper & Daniel, 1963)。中間筋紡錘 intermediate はPとSを持ち、ネコの下肢筋のなかに36% 見いだされている (Barker, 1959)。複雑筋紡錘 complex はPの数がいろいろで、それより多いSを持つもので、下肢筋の多くの筋紡錘がそれである。PとS終末の相対的数の測定は多くの人によってなされた (Swett & Eldred, 1960b; Barker, 1962; Boyd, 1962; Eldred, Bridgman, Swett & Eldred, 1962 参照と後述)。

Cooper と Daniel (1956, ヒト) と Boyd (1956, ネコ) が核鎖錘内筋線維を

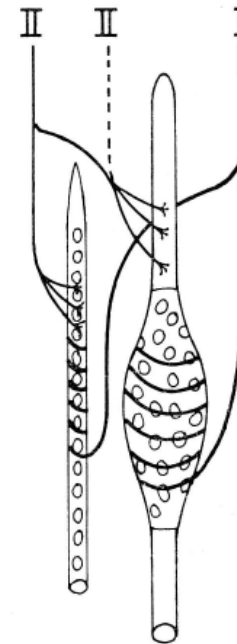


図21 核袋 (右) および核鎖 (左) 線維の求心性神経支配の模式図。核袋線維の筋管領域を支配する2次終末は、すべて核鎖線維を支配する求心性神経の枝分かれしたものであるかどうかは不明。

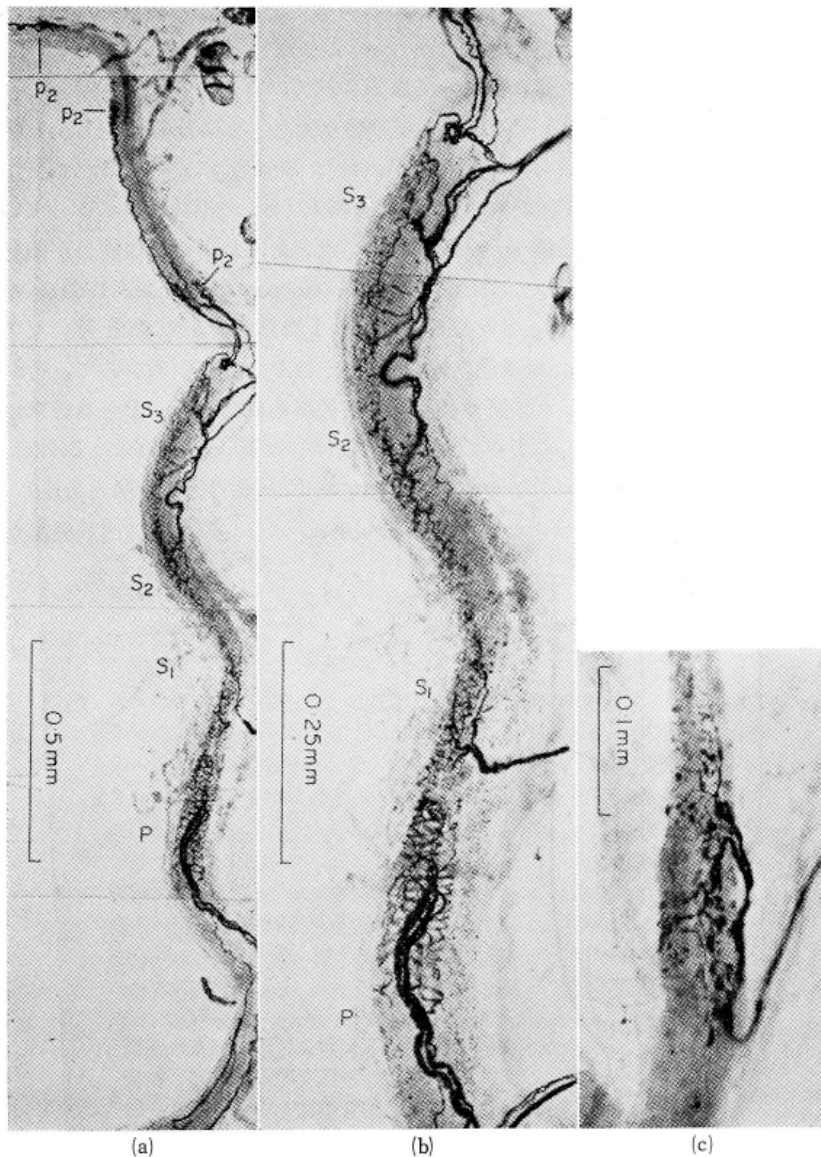


図22 ネコ。(a) 正常 tenuissimus 筋で、一つの1次終末と三つの2次終末を持った筋紡錘。この銀染色で運動神経支配が明らかにみられている→

発見したことも、この分類の原則を否定するまでに至っていない。しかし、1次と2次終末の神経支配の分布と様式の問題を再検討する機会を与えた。図21の模式図は、これからの筋紡錘の求心性神経支配の記述の理解を助けることになろう。以下述べるいろいろの型の感覚神経終末が図22に載っている。一般的な記載には Boyd(1962) のネコの成績があり、Barker とその共同者や Cooper と Daniel の仕事も、ともに根本においては一致している。

らせん終末と環終末が一緒になって1次終末を構成し、一つの袋で包まれ、核袋と核鎖線維の赤道部に存在している（そもそも小さい核鎖線維を取巻く感覚神経もやや細い）。個々のらせんは、Lloyd(1943a) によるよく知られた分類の第I群線維に属する大きな感覚神経からの枝である。この線維群は現在ではゴルジ腱器官に行なっている第I群b線維、Ibと区別して第I群a線維、Iaと呼んでいる (Bradley & Eccles, 1953)。2次終末の感覚神経は第II群線維、IIに属する。Ia線維は他の筋紡錘への枝分かれをすることはなく、したがってそれからの情報はまったく一つの特定の核袋—核鎖線維内筋複合1次終末コイルの特性を伝えるものである。このことは単純筋紡錘（P型）にも通用する。その単純性とは、2次終末からの情報が欠けているからである。2種類の錘内筋線維の運動神経支配は複雑筋紡錘によるわけである。2次終末（両種の錘内筋線維を持つ筋紡錘ということになる）の大部分は核鎖線維にあって、ごく少数は核袋線維にもある。ネコの筋紡錘では五つ (Boyd) か四つ (Barker & Ip, 1961) の2次終末が認められ、それぞれが長さにして300~550 $\mu$ にわたっている。

Boyd は1次終末の終わっているところをP領域といい、その両側に約300 $\mu$ のS領域があるという。2次終末はS<sub>1</sub>からS<sub>2</sub>の領域にわたり、多くはS<sub>1</sub>とS<sub>2</sub>にあるが、あるものは明らかに核鎖領域の外にはみだしており、1次終末から遠く離れ、S<sub>3</sub>の領域にある。S<sub>1</sub>からS<sub>3</sub>への距離は横紋の数の増加を意味し

→ことに注目。(b) (a)に示されている筋紡錘の感覚神経支配のところを拡大。2次終末は主に核鎖筋線維にある（それらは筋紡錘の左側に沿って走っている）。核袋線維には多少存在している程度。

(c) 除遠心性神経の腓骨筋筋紡錘にみられる散形終末形の2次終末。図20と同じ符号がつけてある (Barker: Myotatic kinesthetic and vestibular mechanisms. Ciba Found. Symp., London, 1967)。

ており、S<sub>3</sub>の2次終末は赤道部から遠く離れており、実際には極部にある。ある2次終末は運動神経終末の近くにあることが、Coërs(1967)によって指摘されている。この終末はすべて第II群線維の枝からきている。II線維はある場合には他の筋紡錘の2次終末に分布している(Wohlfart & Henriksson, 1960がネズミの筋紡錘で確認した)。

Boydがヒラメ筋、tenuissimus筋と骨間筋で調べたところでは、一つの1次終末に対して2次終末は1.5倍あった。ネコではほとんどの筋が2次終末を持っているわけで、その筋紡錘はRuffiniのいう複雑型になり、Barker(1959)はこれを一つの1次と一つの2次終末(P+S)を持つとして中間型とした。そもそも中間型とはRuffiniがその分類ですでに用いたものである。

BoydはRuffiniの散形終末が自分の標本のなかでは黒い点となって現われ、非常に小さくならせんで、点の間を結びつけている細い環は染まっていないのではないかと述べている。Boydによると、散形終末は2次終末のなかによくみられるとしている。BarkerとIp(1963)はde Castroの銀染色を改良し、2次終末についての知見はBarker(1967)によってまとめられた。すなわち、“1次終末のすぐ近くにある2次終末は一般に環とらせんからなり、より遠いところにある不揃いな散形終末のそれより太い軸索の供給を受けている。環らせん形の2次終末は、ネコでは散形の2次終末の約2倍ある。また1次終末は2次終末のないものより太いIaの供給を受けている”。その分布の位置が違うということをお互に考えて、もし2次終末に2種あるとすれば、機能的見地から生理学者にとって重大なことになってくる。2次終末の求心性神経は、Lloydの分類では第II群線維、IIである。

表3(Barker, 1962)はネコの多くの筋に見いだされる1次、2次終末、ゴルジ腱器官およびパチニ小体の分布を示す。タンデム筋紡錘ではおのおのが単位であり、別の感覚器官として数えられている。

### タンデム筋紡錘

これまで多くの人が哺乳類のタンデム筋紡錘について記載しているが、その成立ちについてはみな一致している(Cooper & Daniel, 1956, 1963; Barker, Cope & Ip, 1960; Swett & Eldred, 1960a; Barker, 1962; Voss, 1962)。たった1本あるいは2本の核袋型の線維は一揃いのタンデムを貫いているが、もし

表3 ネコの各種筋\*の求心性神経終末の比例分布

筋	実験 例数	終末総数				比			
		P	S	TO	PC	P:S		P:TO	
大 腿 直 筋	9	920	899	705	114	範囲 0.9-1.5:1	平均 1.0:1	範囲 0.7-2.4:1	平均 1.3:1
ヒ ラ メ 筋	3	164	130	92	6	1.0-1.4:1	1.3:1	1.7-1.9:1	1.8:1
半 腱 様 筋	3	411	489	257	10	0.7-1.0:1	0.85:1	1.2-1.85:1	1.6:1
長 指 屈 筋 (近 心 部)	1	51	47	17	2	—	1.1:1	—	3.0:1
第5指足骨間筋	4	108	64	99	34	1.3-2.3:1	1.7:1	0.9-1.6:1	1.1:1
第4肋間筋 (内および外)	1	49	67	17	10	—	0.7:1	—	2.9:1

P=1次終末, S=2次終末, TO=腱器官, PC=パチニ小体

\* (Barker: Symposium on muscle receptors. Hong Kong, 1962)

そうでない場合は筋紡錘は末端連絡型といわれ、それは真のタンデムではない。短い核鎖線維はつながっていてそれぞれは個々の袋の単位のなかにおさまっている。神経支配はそれらのおのおのに独立して入っているが、CooperとDanielによれば、核袋タイプの大きな貫通線維は一つの筋紡錘神経で支配され、したがって収縮も一つのタンデムから他のタンデムに伝わってゆく。直列につながっている一つの袋が複雑であると、残りの袋は単純である(Boyd, 1962)。

BarkerはCopeとIpの共同研究を要約して、ネコのタンデムの大きい方の袋には10本から12本の筋線維があり、それは1コの1次終末と2~3コの2次終末を持ち、他の一つあるいはそれ以上の袋には1次終末のみしか含まれていないといっている。もっともよくみられるタンデムは2コの袋を持ったものである。SwettとEldredは、内側腓腹筋中の筋紡錘のなかに31~44%のタンデム筋紡錘を見だし、ネコのヒラメ筋では11~21%がタンデムであった。大腿直筋におけるタンデムのなかだけで見ると、Barkerら(1960)は88%が2コ型、9%が3コ型、3%が4コ型であった。

下肢筋のタンデム筋紡錘は、明らかに機能的に特徴あるものと普通考えられる。しかしVoss(1962)によれば、虫様筋ではそれは6%しか見いだせなかった。SwettとEldredによれば、ネコの短い筋の場合、筋紡錘がタンデムに

なると、その中枢端の腱から末梢部の腱まで貫通することになる。このタンデムによって筋の平均的な長さを測ったり、筋の全長にわたってその長さを測ることができるようになる。

### 分布の問題

錘外筋線維のように、単収縮性筋の収縮時間が非常に広い範囲にわたっていることを考えて、何人かの研究者達 (Swett & Eldred, 1960b; Homma & Seki, 1964) は、遅い筋と速い筋の筋紡錘の成立が系統的に相違しているであろうことをみつけだそうとしている。しかし、実験結果がはっきりでたというわけではない。系統的相違がともかく存在すれば、それは筋紡錘支配の運動的側面にも起こっているはずである。けれどもこのようなことは、まだ記述できない章といったところである。Homma と Seki はネコとサルのヒラメ筋、腓腹筋と前脛骨筋を調べて、筋の収縮時間が短くなるにつれて、核袋線維のまわりにあるもっとも大きな環の直径は、その順に大きくなっているとしている。

Swett と Eldred はネコの腓腹筋とヒラメ筋を比較して、腓腹筋の方の錘内筋線維は短く、ヒラメ筋の筋紡錘はあらゆる方向からみても大きいといっている。第 I 章で述べたように、一つの筋の運動単位の収縮時間から線維の分化をみても、筋紡錘が比較的緩やかな運動単位か速い運動単位のなかにあるかをいいてはむずかしい。たとえば腓腹筋は、ヒラメ筋のそれと同じようにその運動単位の多くは遅い方に属するものである。けれども腓腹筋の筋紡錘は、筋束の長さの 1/3 以上もあるのに、ヒラメ筋ではその 1/5 であるというのも機能と関係があるのかも知れない (Swett & Eldred)。

ネコの下肢筋の筋紡錘分布の記載とその数については、何人かの研究者によってなされている (Hagbarth & Wohlfart, 1952; Barker & Chin, 1960; Swett & Eldred, 1960a; Boyd, 1962; Chin, Cope & Pang, 1962; Eldred, et al, 1962)。ネコのヒラメ筋の例で、このような研究が困難なものであることは、表 3 でみると、平均して 55 コの 1 次終末、43 コの 2 次終末と 31 コのゴルジ臓器があるということでもわかる。あとで述べるが、あとの 2 種の終末は下脛伸筋を支配する運動ニューロンを抑制し、1 次終末はこれを促進する。

問題となるのは二つのマイナス、一つのプラスの代数和がどうなるかわから

ないということである。すべての項、とくにそのマイナスの項が、そのルートの途中にある介在ニューロンの状態によって変わってくることである。このようなわけで、筋紡錘の分布密度、たとえば 1 g あたりの袋の数とか、神経の走行の位置とか、筋の中央部にあるか、感覚神経の太さ（これは伝導速度でもよい）との相関といった一般的な特性だけで事柄を論じなければならない。ネコの下肢筋の筋紡錘分布の特徴を図 23 に示しているが、これは Hagbarth と Wohlfart (1952) および Chin (1962) の論文から引用したものである。表 4 も同じ動物からとった筋の筋紡錘分布密度を示したものであり、これは筋紡錘の機能の実験的研究にしばしば用いられている。

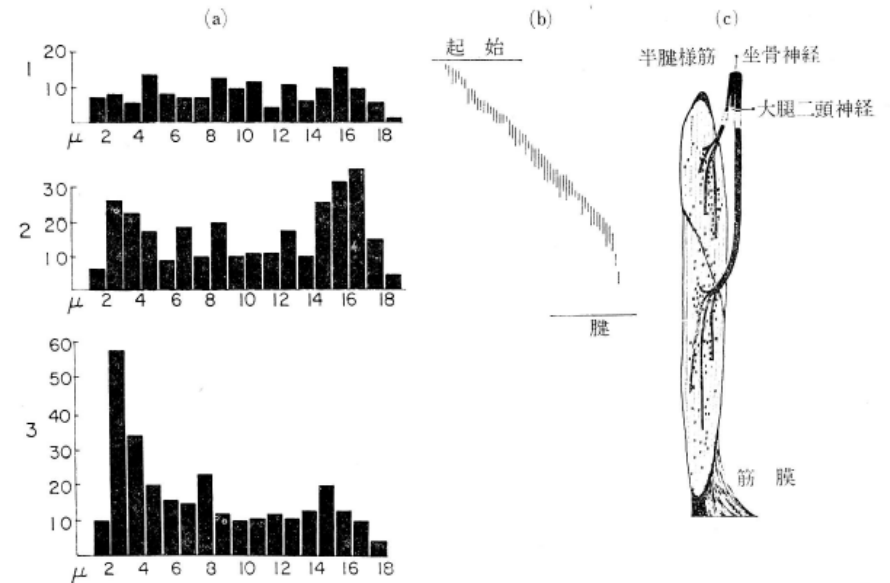


図 23 (a) 求心性神経の直径 ( $\mu$ ) に対するいろいろの太さの線維数 (スペクトル補正). 1: ヒラメ筋, 2: 内側腓腹筋, 3: 前脛骨筋. (b) ヒラメ筋における筋紡錘分布 (Hagbarth & Wohlfart: *Acta Anat.* 1952. 図 8, 11, 12, 13. Karger, Basel, München, New York, 1952). (c) ネコの半腱様筋における筋紡錘袋の分布を示す投影図 (黒丸印) と神経支配. 神経の枝は筋の入口の点まで黒く示されている (Chin, Cope & Pang: *Symposium on muscle receptors*, Hong Kong, 1962).

表4 筋紡錘袋の数と密度

筋	平均重量 (g)	筋紡錘袋数		筋紡錘数/g
		範 囲	平 均 と 標 準 偏 差	
外側腓腹筋	7.61	21(25~45)	35 ± 7	5
近心部腓腹筋	7.34	35(46~80)	62 ± 9	9
大腿直筋*	8.36	56(77~132)	104 ± 14	12
前脛骨筋*	4.57	38(52~89)	71 ± 9	15
半腱様筋	6.41	62(80~141)	114 ± 14	18
ヒラメ筋	2.49	31(40~70)	56 ± 7	23
外側長指屈筋	3.25	34(58~91)	75 ± 8	23
後脛骨筋	0.78	19(21~39)	31 ± 4	39
近心部長指屈筋	1.06	24(36~59)	48 ± 6	45
第5指足骨間筋**	0.33	12(22~33)	29	88
第5指手骨間筋*	0.21	11(21~31)	25 ± 2	119

\* Barker & Chin (1960) の成績から、

\*\* 四つの骨間筋から (Ip, 1961)。

(Chin, Cope & Pang: Symposium on muscle receptors, Hong Kong, 1962)

### 筋紡錘袋の数と密度

たとえば、腓腹筋はヒラメ筋に比べその筋紡錘の少ないことが、Hagbarth と Wohlfart (1952) によってはじめて指摘された。同様に、体肢の先端の小さな筋には筋紡錘の分布密度が濃いことも Cooper (1960)、Cooper と Daniel (1963) によって見いだされ、とくに Voss (1937) と Schulze (1955) はヒトの筋紡錘の数の比較を非常にくわしく測定した (以下参照)。“いろいろの哺乳類の筋紡錘には共通点が多い。ヒトの筋紡錘がそれ特有なパターンを示すということはない。他の動物のそれより長く、ネコやウサギでよく知られているそれより大きな核袋線維を持った錘内筋線維がヒトの場合その数が多いということだけである”(Cooper & Daniel)。種類の違った多くの動物についてその筋紡錘が調べられている。ここにそれを述べないが、文献としては Huber と De Witt (1897)、

Baum (1900)、Hinsey (1934)、Cooper (1960)、Keene (1961)、Estable と Cenoz (1962) があり、Eldred ら (1967) の筋紡錘に関する非常に価値ある文献目録がある。

外眼筋、横隔膜、それに呼吸筋などの器官における筋紡錘については、それらの構造に関する実験成績を述べる章で言及する。

Voss (1937, 1956a, b, 1958, 1959) によって行なわれたヒトにおける筋紡錘の算出、これは新生児についてみたものであるが、機能的に重要な意味を示す分布のパターンを持つものと思われる。Voss が用いた比較の係数は、1000 mg あたりの筋紡錘の数である。これは標準重さ表 (Voss 1956 a) にもとづいて、いろいろな筋で行なったものであるが、どうしてもある程度の誤差はまぬがれない。しかし、非常に大きい偏差のものは批判の対象にできなかった。

たとえば下後鋸筋 (18.8g) は 56 コの筋紡錘を含み、係数は 2.94、一方頭最長筋 (8.0g) の重さはその半分であるにもかかわらず 507 コの筋紡錘を持ち、係数は 63.3 である。Cooper (1966b) もその経験から、もっとも筋紡錘に富むのは、それは驚くほどの数の筋紡錘を持つのであるが、脊柱を結ぶ深層の筋であるとしている。Voss が示した他の係数のいくつかをみると、臀部と大腿部では 5.0 以下、肩の筋では 0.6、前腕の腕橈骨筋では 1.03、また回内筋や回外筋のような筋紡錘に富むものは 5.0~10.0 である。後者の範疇に属するものでは虫様筋がある。それぞれの値は Voss (1963) の表を参照していただきたい。

その表から示唆されることは、ちょっとした長さの変化のもとで正確な運動を要求する筋は、筋紡錘制御も精密でなければならないことである。頭部の位置を調節したり、回内回外運動もこの範疇に属するものであろう。ある筋に要求された姿勢調節という仕事には、これの大きな係数が反映しているように思われる。

筋紡錘の数の測定をした論文の手引きとなるものは、図 24 に示されるような、筋紡錘の数と筋を支配する有髄神経線維の数との関係を解析する Cooper の仕事である。ヒトでの有髄神経線維の数は Feinstein, Lindegård, Nyman と Wohlfart (1955) や Christensen (1959) の成績にもとづいているし、ネコやラットに関しては、Boyd と Davey (1962, 1968 に再出版され完成した) および Mellström と Skoglund (1965) の論文にそれぞれよっている。

これらの成績を用い、Cooper は筋紡錘の数が神経線維の数の 10% になる位

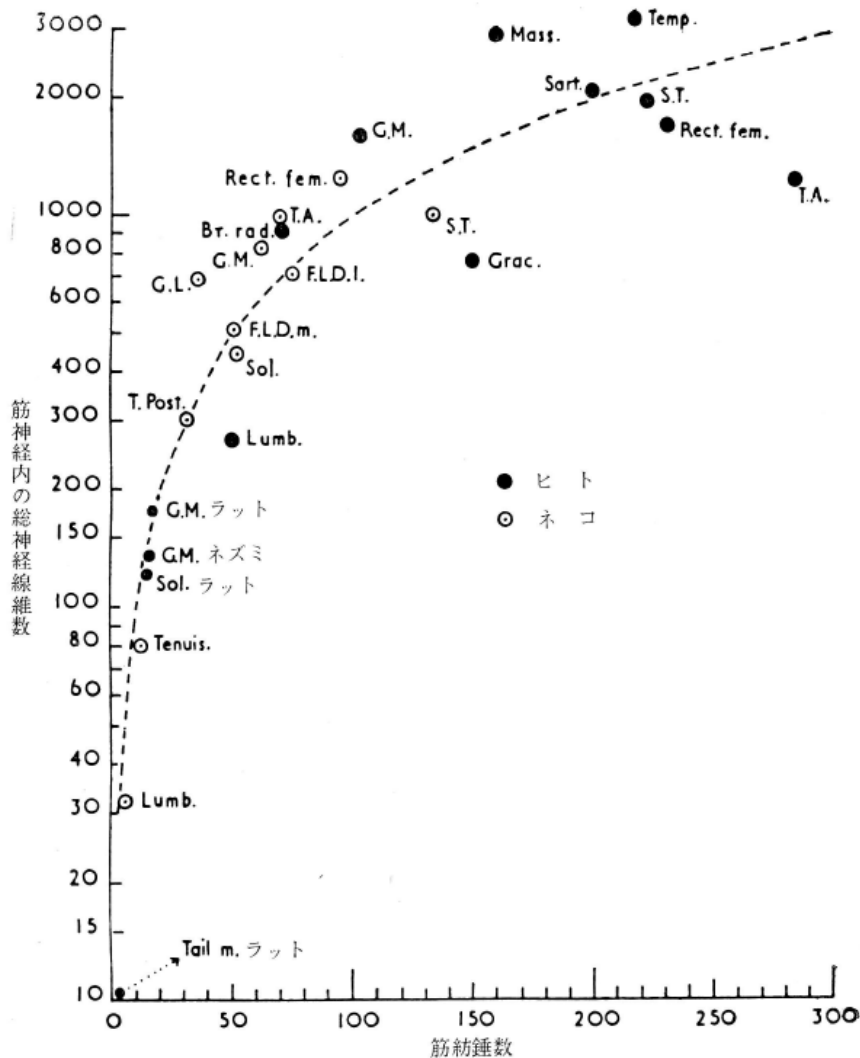


図24 筋紡錘の全数と筋を支配する有髄線維全数との関係。ヒト、ネコ、ラットとネズミでの値が求められた。破線は筋紡錘の数が神経数の10%であるところを示している。多くの点はこの線の上にある。左側の筋紡錘の少ない筋と、右側の筋紡錘の多い筋における値のいくぶんのばらつきは正常範囲であるが、線から非常にかげ離れている点は誤差に属する数であるように思われる (Cooper: Control and innervation of skeletal muscle, Dundee Symp. 1966a).

置におおよその線を引いた。なかには見積りが違う二つの曲線が引かれるような筋もある。筋紡錘の富む筋は右寄りとなる。この図には説明できないようないくつかの値がある。たとえば、前脛骨筋 TA と咬筋 Mass では、これはおそらく誤りであろうと Cooper は考察している。しかし、いろいろ集められた成績を合成した最初の試みとしては、かなり興味ある結果には違いない。

## 腱器官

腱器官の分野での歴史的記載については、Huber と De Witt (1900) の論文でそれがよく書かれており、時代を Golgi の前の時代と Golgi の後の時代に分けて述べてある。Golgi は腱器官を腱のなかにある感覚器と記載した (1870~1883) が、それはあとでゴルジ腱器官 tendon organ と呼ばれるようになった。Golgi 自身はそれを腱性筋神経器官といった。この呼び方そのものが筋と腱組織の境目の腱にあることを示している。Wohlfart と Henriksson (1960) はマウスの腓腹筋を調べて、それが筋の起点と付着部の両方にあるので、単に筋の末梢部のみをコカインで麻酔しても、腱器官を全部麻酔することは不可能であるといっている。

Golgi の仕事はその後何人かの組織学者に確認されているが、主な人達は、Cattaneo (1888), Ciaccio (1890), Mazzoni (1890), Ruffini (1897~1898) および Huber と De Witt (1900) である。最近の進歩は Poláček (1966) によって十分総説され、彼自身の仕事も加え、関節にある終末器官のすべてのタイプを図によって示した。1900年以降、光学顕微鏡による技術では何も新しい基礎的な発見はない。Merrillees (1962) はラットのゴルジ腱器官の電子顕微鏡研究を先がけて発表した。

Stilwell (1957 a, b, c, d) は腱器官のことを、ルフィニの三位器官 Ruffini triad といっている。そうはいつでもすでに多くの研究者達が、ゴルジの大きな筋腱様器官に接触している小さな、独立した、さまざまな形の小体に注意しているから、この用語はより明らかにされた結果を示していることにはならない。Golgi 以後のイタリアの解剖学者、たとえば Ruffini (1890) は、この感覚器の構造をパチニ形 (層板) の終末あるいはゴルジ-マッツォニ小体といっており、

そのなかのあるものは典型的なパチニ小体のようなこん棒様構造を持っており、他のものは真のゴルジ器官を特徴づけるような散形様の終末とあまり違ってない、非常に複雑な網目構造を持っているとした。後者は図25に示してあるが、Ciaccioの絵でその当時の優雅な描写技術を示している。図はヒトの腱器官で長さが2~3mm、幅が1.1~1.5mmであることを示している。ネコでは長さが0.5~0.1mmで、1コのゴルジ腱器官は約10本の踵外筋線維においてそれと直列につながっている(Barker, 1967, これは香港研究グループの広範な仕事にもとづいている)。これらは種々の運動単位に属している。

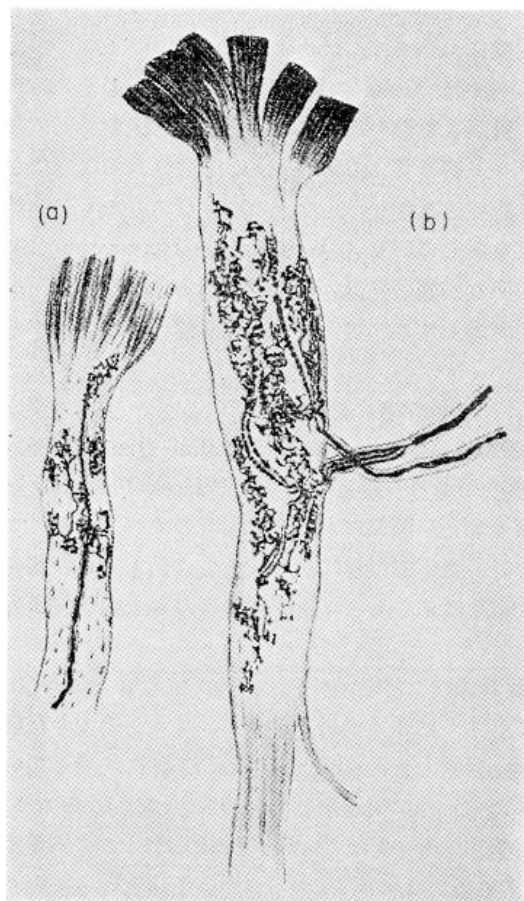


図25 ラット [(a), 98倍の倍率] およびヒト [(b), 147倍] のアキレス腱からのゴルジ腱器官 (Ciaccio: *Mem. Reale Acad. Sci. Bologna*, 1890).

腱器官は脊椎動物系のなかで非常にくわしく調べられている。鳥類より高等になると腱器官は袋のなかに入ってくる。高等になるほど複雑となつて、有髄線維の数も増してくるとともに、その末端の無髄線維も増加し、その終末が散形状となり、腱様線維となつて1本から数本の結締織束を巻きつくようになってくる。Merrillees (1962) によると、後者はときとして神経終末の原形質膜と直接接触しているが、一般には基底膜様物質、あるいはシュワン細胞の薄い突起で隔てられている。全体の形はしばしば紡錘状であるので、そのことから、ときには腱紡錘と呼ばれることがある。またときとして形は円柱状となる。たとえば眼筋ではこの形が普通である (Huber, 1900)。電子顕微鏡からでは、この袋構造を筋紡錘のそれと区別できない。両方の場合袋はおそらく栄養的な機能を持つものであろう。とにかく血管をそれで供給していることは事実である。

光学顕微鏡のレベルでは、ゴルジ腱器官と小さなルフィニ終末は、大きさについて以外あまり違いがない。両者はともに袋につつまれ、その終末は散形状となっている。ルフィニ器官が関節にあることはよく知られている。ともに生理学的、組織学的方法で研究されてきた (たとえばBoyd, 1954; S. Skoglund, 1956を参照)。

腱のなかのもっとも大きな神経線維は、ゴルジ腱器官にゆくことが知られている (Huber & De Witt, 1900; Weddel & Harpman, 1940; Wohlfart & Henriksson, 1960; Barker, Ip & Adal, 1962)。もっとも速いインパルス伝導が腱のなかの張力—感受性構造から出発した線維の反応であることは、疑う余地はない (第V章)。またそれらの反射についてはよく知られている。

比較的まだよくわかっていないものに、パチニ小体、ゴルジ—マツオニと自由神経終末がある。ほとんどすべての研究者は、ゴルジ腱器官には副線維といったものがあり、感覚器にまつわりついているが、それは本体より小さいタイプであつて、おそらくなんらかの協力的機能がその一對の神経にあるのではないかと考えられている。しかし、その点に関してはまったく生理学的情報が欠けている。パチニ小体 (長いこん棒様構造を持っている) がゴルジ腱器官と密接に接触している絵が、Ruffini (1897~1898) によって美しく示されている。ゴルジ—マツオニ小体なる用語を作つたのも彼である (Ruffini, 1890)。後者はパチニ小体の変形であるといっている。

副線維は、自由神経終末のような網状構造を腱器官のまわりに作っている。おそらく過度の負荷に対して、痛みのインパルスをここで発生するものと思われる (Weddell & Harpman, 1940)。これらはまたヒトの肘と足関節の深い筋膜にあるパチニ小体のまわりにも発見されている。機能的な面での生理学者の研究は制限を受けており、いわゆる Lloyd の II 群および III 群の求心性伝導速度を持つものは、小さな小体から出るという同定の仕方をしているだけで、これらの線維が発生する特定のタイプの終末器官はまだ研究されていない (第 V 章)。腱はまったく筋神経のみによって支配されていると考えていた (Hines, 1927; Hinsey, 1927~1928; Hines & Tower, 1828; Tiegs, 1953)。しかしヒトでは例外的にこの法則からはずれていることも、Wrete (1956) によっていわれてきている。

表 3 (57頁) に、ネコのいろいろの筋における腱器官とパチニ小体の分布を示した。

Sherrington (1894) は筋紡錘が腱器官と直列にあるとし、またその知見は Barker (1948) によって確認されている。最近 Eldred とその共同研究者達 (Bridgman, Shumpert & Eldred, 1969; Eldred の私信) はこの問題をふたたびしらべたが、ネコのある種の筋では、このような配置が普通であるということがわかった。このような結合配列器官のなかでの筋紡錘は、多分他の紡錘とは違わないであろうが、しかしこの場合の腱器官はおそらく錘内筋張力を感知するものであろう。おそらく錘内筋の特性とか伸張度の変化を反映して、それに応ずるものである。このように考えてくると、この種の腱器官は受動性紡錘の伸張に応ずることはほとんどないが、錘内筋を支配する錘運動アルファあるいはガンマの活動下において働くものであろう。

### 第 III 章

## 筋紡錘の受動特性

### 伸張受容器の分類

#### はじめに

伸びと収縮によって生ずる筋の長さ (伸展) と張力の変化は、筋受容器に測定することを要求する主な変化量で、そのための適材であり適所にあるともいわれる測定器が筋紡錘であり、また腱器官である。引張り筋では伸び中等度の張力変化を起こす。収縮の方は張力変化だけを起こし、長さの変化を伴うこともあるし伴わないこともある (等張性あるいは等尺性)。実際に等尺性収縮の記録はこの方面の実験者に用いられているが、それに先立って小さい、一時的な弛緩の相がある (Hill, 1950)。その後わずかに縮むが、これは筋のなかに直列に入っている弾性要素の応答によって起こっている。

Fulton と Pi-Suner (1927-1928) によって指摘されたように、筋紡錘は錘外筋と並列 in parallel にあり、腱器官は直列 in series にある。錘外筋の純然たる収縮に際して前者は無負荷 unloaded となり、後者は引張られる。筋からの求心性単一神経線維を研究した B. Matthews (1933) は、彼のいっている終末器官の一つである A-終末は、収縮 (等尺性でも等張状でも) によって発射を止めるか、あるいは無負荷の状態となるが、もう一つのタイプである B-終末は、収縮による張力の増加によって発射し始めるのである。両者の閾値の間に非常に差があっても、両者とも筋伸張に反応するので、普通伸張受容器と呼ばれている。