

対して要求される動的反応を起こすために必要となってくる。このように、運動コントロールの実施にあたって直接および間接路の結びつきに対して生体に内在している十分なる能力を理解するには、この静的および動的ガンマ線維がアルファ-ガンマ連合のもとで動作しているということを理解する必要があるわけである。

Hagbarth と Vallbo によるヒトの筋紡錘求心性神経からの発射の記録法は、まだ1次終末にかぎられているが、アルファ-ガンマ共同活動による運動コントロールの未解決の問題を解く強力な方法を提供しているように思われる。

第 VIII 章

肋間筋および横隔膜

呼吸運動制御の筋紡錘

はじめに

運動制御においてガンマ環の果たす役割についての新しい考えは、肋間筋の筋紡錘活動あるいはその錘運動神経活動を記録するのに非常に困難があって誰もまだそれに手をつけていない前に、呼吸運動についての研究にすでに影響を与えていた。Nathan と Sears (1960) は Eldred, Granit と Merton (1953) に続いて、一側の後根(求心性神経)を切断された肋間筋の活動は、切らない側に比べまた切る前の状態と比べ減弱しているという患者についての知見を述べている。これらの著者は根切断の効果についての古い文献の貴重なまとめを行っている(Euler & Fritts, 1963; Sears, 1964 e; Glebouskij, 1965 を参照)。

Campbell と Howell (1962, 1963) のヒトに関する実験を参照すると、次のように簡略化された結論に到達する。呼吸の研究で、鼻腔を狭くして呼吸を妨げ、呼吸負荷に対する抵抗を大きくしてやると、1秒間 0.6 cm H₂O 圧の変化(閾値)を生体はみつけだすことができるということである。したがって圧力と容積の関係で変化をみつけだす何らかの感覚器官がなければならない。この関係は外部負荷と関係して肺に変化を起こしているものでない。容積というものが肋間筋の長さに変換され、肋間筋のなかの長さ受容器がガンマ環の活動を介して必要な呼吸量に合わせて調節されていると考えられる。呼吸を妨げても要求換気量はただちに定常に戻される。呼吸効果はこのように補償されるよう

認められるのである。

この原理はあとでみるように電気生理学的研究で正しく証明されることになる(後述)。このようなことが起こる理論として、一定の呼吸量を保つという要求が筋紡錘のバイアスを要求された長さに定めておく力を持っているということである。呼吸運動の妨害というものは正常呼吸下の筋力では要求された長さの設定を確認することができなくなる。筋紡錘は伸ばされたままとなり、そのことが筋紡錘発射を続けさせ、アルファ運動ニューロンの発射頻度を増す結果となる。この働きかけは、錘内筋および錘外筋の長さが機能的に等しくなると停止する。長さの等しくなる点は要求された長さに相当するわけである。筋紡錘からのこのような働きかけがもしないとすると、アルファはあのように早く出力を増加させる必要があるのだということを感じできないはずである。最終的にはアルファ運動神経の活動は、脊髄上位中枢(脳幹)の受容器を活動させる血液ガス成分の変化に対応して増加させられるということになっている。この理論はしたがって補正がなぜすみやかに行なわれるかを説明している。呼吸運動に対する迷走神経の寄与はネコでみられたほどヒトでは重要でないということが注目されねばならない(Campbell & Howell)。

肋間筋のアルファ-ガンマ連合

肋間筋神経についての研究はストックホルムの C. v. Euler (総説, 1966 a, b) およびカンベラの Sears (総説, 1964 e) らによってほとんど同時に始められた。筋紡錘求心性神経(Euler とその共同研究者) およびアルファやガンマ運動ニューロン(Euler, Sears) 発射を直接記録した結果から、反射性の呼吸コントロールの知識は組み立てなおさなければならない時期にきている。これらの人達の結果は一般的見地からしても非常に興味がある。なぜならば、呼吸運動は自然に規則正しく繰返しの律動的な運動、その運動はよくコントロールされ、また簡単に修飾される。そういった運動に対する観察の機会を与えるからである。二つの最近の発見(Critchlow & Euler, 1963; Eklund, Euler & Rutkowski, 1963, 1964; Sears, 1964 b, d) は運動制御において直接および間接的興奮の調和のとれた組合せが何をもちたかということの説明する基礎を与えてくれている。①平静呼吸における律動的なアルファ-ガンマ共同活動および②ガンマ運動ニューロンから定常緊張性発射。この基本的な観察から

解析は違った方向に発展した。

図94(a)は外肋間筋(吸筋)の支配神経幹からアルファと錘運動ガンマ線維の活動を同時に記録した。(b)は錘運動神経の活動成分をリグノカインで除外した記録。(c)は(a)と同じ条件での別の記録。(d)はリグノカイン後の記録。(e)は皮膚神経の刺激による反射性反応の15回の重ね撮り。記録(e)はこのようにペントバルビトン麻酔のネコで錘運動ガンマニューロンはアルファ運動ニューロンより低い刺激閾値であるということを強調している。この点において、それらの自発性活動が4から140 imp/sec までの範囲で変わるといふこと(Eklund ら, 1964)においても、肋間神経の錘運動ガンマニューロンの動作は体肢神経における数と対応しているように思われる。

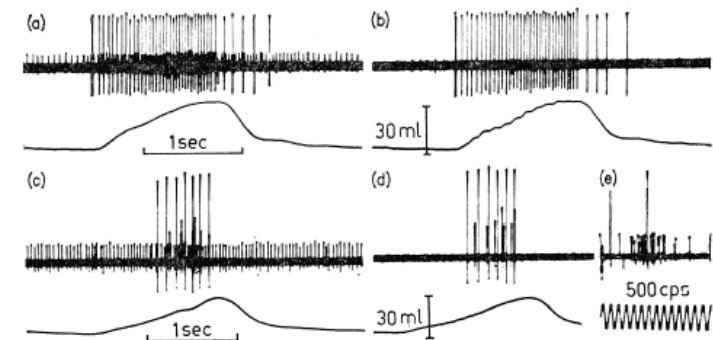


図94 ネコ。2本の異なる外肋間筋神経の枝からの遠心性神経の吸息時発射((a)~(b)および(c)~(e)の2本)。(a)1本のアルファ、1本の律動的ガンマ線維発射を示す。0.125%リグノカインによって後者の発射が選択的にブロックされた(b)。(c)は3本のアルファ、1本の安定性のあるガンマ線維(伝導速度は25 m/sec)(d)発射は0.125%リグノカインにより選択的にブロックされている。(e)は同じ脊髄分節の外側皮膚神経の単一刺激による反応を15回重ね撮りしたもの。ガンマ線維の発射だけが反射的に反応していることを示している。下線は呼吸量を示す。この例や以下の例のすべて、上方に向かうのが吸息を示す(Eklund, Euler & Rutkowski: *J. Physiol.* 1964)。

図94に示されているような実験の分析で、まず考えつくことは迷走神経を切ったらどうなるかということである。ネコでは肺、気管支および気管などに呼吸に対する受容器があり、これが迷走神経反射に関係している。もっともよく知られているのは横隔膜神経の運動神経を単一線維にした標本から調べられた

実験である (たとえば Adrian & Bronk, 1928; Adrian, 1933; Widdicombe, 1954 を参照). これらの反射は呼吸頻度や吸気相の長さをコントロールするので, 主として肺の膨張によって起こるものである. さらにくわしくこれらのことを報告したのが Euler と Fritts (1963) および Sears (1964 c, d) である. しかし迷走神経による活動が反射に関係してくる場合のほかは, 迷走神経の求心性神経の影響というものをここでは述べないことにする. 第2の考えは, 遠心性神経の記録と同時に筋紡錘の求心性神経からの別の記録も補なってみることである. そうすると, この筋紡錘発射は同時に発生している錘運動神経の活動の実効果をも示してくれることになる. またさらにこれらの受容器が収められている錘外筋, すなわち主要筋の長さあるいは間接的にはその張力の変化の影響などもこの筋紡錘発射に反映していることがわかる.

図95(a)は アルファ-ガンマ 連合において1次終末に対する錘運動神経の駆動が, その発射を肋間筋収縮相の最後のところまで発射せしめるに十分強く働いているということを示している. 実際肋間筋が弛緩する際には筋紡錘は伸ばされるが, ここでは一時的な発射の停止がみられる. 前にも四肢 (第七章) や随

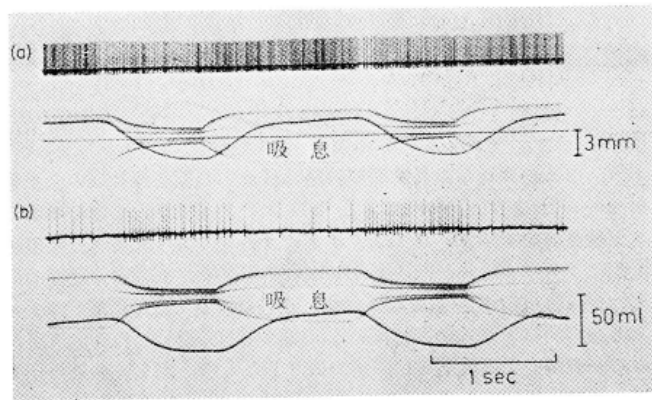


図95 ネコ. 自発呼吸, 第5肋間の吸気筋の筋紡錘からの求心性神経発射. (a)対照. (b)肋間筋神経を0.25% リグノカインにさらした後3.2分後の記録. アルファインパルスはリグノカイン作用後4.2分後もまだ現われているので, (a)と(b)にみられる発射パターンの相違はたぶんガンマ運動神経のインパルスブロックに原因して起こっていると思われる. 振幅変調の a. c. 記録は肋間の幅を示し, 実線は呼吸量を示している (Critchlow & Euler: *Experientia*. 1962).

意収縮のところで述べたように, 随意収縮のときのいわば活動下の筋紡錘はたしかに筋が収縮していても伸張受容器として働いている. このような状態ではアルファとガンマの共同活動が精密に行なわれるので, 駆動の停止というようなものは両系で同時に行なわれることになる. 錘運動ガンマ線維をリグノカインで麻酔すると受動性の伸張受容器の性質だけが現われてくる (図95b).

アルファ-ガンマの同時駆動はフラキシディル Flaxedil で主要筋を不動化したあとでも残っている (Eklund ら, 1963). しかし過呼吸を行なわせると緊張性の発射だけが残ることがわかっている (Eklund ら, 1964; Sears, 1964 b). 明らかにアルファと錘運動ガンマニューロンに対する脊髄上位中枢からの命令は, その呼吸中枢で計算され, しかも両者はほとんど同一のものであるとされている. この連合は融通性に富んでおり, 迷走神経刺激によって起こされる呼吸数の変化に忠実に対応している. これはカンペラとストックホルム学派の

両者がいっていることであるが, 両系を結びつける連合は脊髄性であるとしており, Euler (1966 a) は図96に示すようにその機構を説明した. ここで注意すべきことは, 内および外肋間筋は相反性の神経支配を受けていることである (後述).

ここで呼吸統合中枢からの指令に対して一つの干渉を与えてみる. すなわち換気を妨げることで, 動物では気管カニューレを閉じてやる——このことは前の Campbell と Howell のヒトでの実験を説明するとき述べた. Critchlow と Euler (1963) および Corda, Eklund と Euler (1965 a) はこのことを行なってみたが, いずれも呼吸時の筋紡錘1次終末 (図97a) および出力であるアルファ (図97b, 98) の発射頻度に著明な増加をみた (図97a). ヒトにおける筋電図では Davis, Sears, Stagg と Taylor (1965) の実験

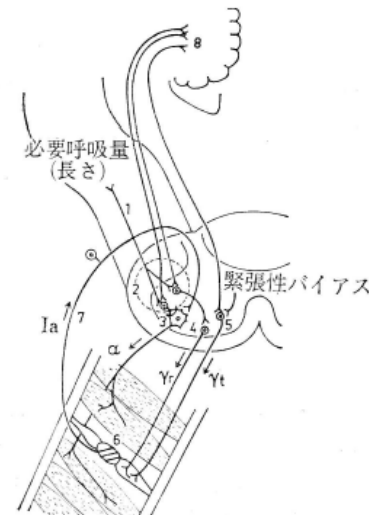


図96 模式図は脊髄レベルにおけるアルファプールのなかにある介在ニューロンによるアルファ-ガンマ連合を示している. 呼吸中枢(1)および小脳(8)から錘外と錘内筋への指令を示す (C. V. Euler の好意による).

を参照されたい。錘運動ガンマ線維の発射にはこのような効果がみられないから、アルファにおける発射の増加は、負荷が増加したことによって生じた伸展に対する反応によるものに違いない（肋間筋を引張った場合の伸張反射の研究は、たとえば Glebovskij, 1965 がある）。

この考えの正しいことを証明する実験が図98であって、除求心性神経下ではアルファの発射増加が消失する。同様の所見が Sears (1964 b) によって報告されており、アルファ性出力は単シナプス性成分であることを発見したのである。この気道閉鎖による応答増大は Euler によって負荷補償反射 load compensation reflex と呼ばれた。第七章でその理由を述べたが、このことからわかるように、このような反射はアルファ-ガンマ連合活動があるところでは、負荷の増大で筋紡錘の引張りが増加するわけで、必然的に起こってくるのである。

アルファおよび錘運動ガンマ運動ニューロンに対する平行的指令は必ずしも別々である必要はない。ガンマ運動ニューロンの方がアルファより小形であるため、脊髄上位の呼吸統治器からのインパルスで行なわれている同一の組の指令により、ガンマニューロンの方がその感受性が高いということがいえる。錘

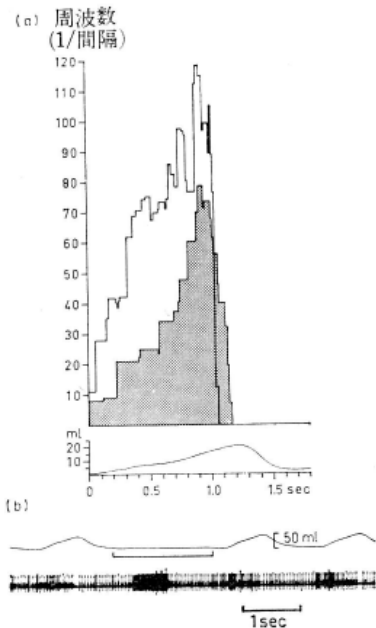


図97 ネコ。(a)外肋間神経枝の遠心性アルファ線維インパルスの発射周波数曲線。網目部分は無拘束の自然吸息時発射、実線内は気道閉鎖後の最初の吸息時発射。下段の線は同様の時間めりて示された気道の呼吸量を示す。(b)外肋間(吸息)筋の筋紡錘求心性神経発射(大きいスパイク)。水平線で示されている範囲が気管閉鎖で、そのときの発射応答を示している。上線は呼吸量を示す。(Corda, Eklund & Euler: *Acta physiol. scand.* 1965)。

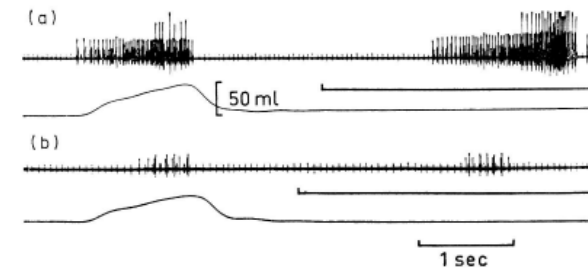


図98 ネコ。外肋間筋に対する神経枝の吸息性遠心性効果。横線で気管閉鎖が示されている。下線は呼吸量を示す。(a)後根は無傷、(b)同側 T_{4-8} および反対側 T_{5-8} の後根を切断後の記録 (Corda, Eklund & Euler: *Acta physiol. scand.* 1965)。

内筋装置というものの反応は錘外筋のそれより遅いため負荷の効果はいったん回路の中枢部を回り、その上でアルファ運動ニューロンを再興奮させる。その興奮は錘内および錘外筋の両方の長さが機能的に同一になる、すなわち、受容器末端にかかる張力が消失するという点に至るまで続くことになる。いい方を変えると、ガンマ運動ニューロンおよびその支配を受ける錘内筋線維の基本的な特性は、収縮の間さえも筋紡錘が発射するという重要な実験から類推されるが、アルファ-ガンマ連合における錘内筋の短縮が錘外筋に比べ相対的に大きく短縮していることを説明していることになる。

この負荷補償という解釈は考えられるもっとも単純な形である。この考えは第V章、図51および第VI章、図77に示されている実験にもとづいている。すなわち、筋紡錘発射が運動ニューロンに対してどんなことができるか、また同時に錘運動刺激が環を介してどのようなことを発現せしめうるかをそれらの図は示している。この考えは、錘内筋に対する指令は呼吸気量、これは的を得た概念であるが、それが必要としている長さを実際に具現するというを前提としている (Campbell & Howell について上述のまえおきを参照。Sears, 1964 b および Euler, 1966 a, b)。

また呼吸運動駆動の大きさは生体の要求にふさわしいものでなければならぬと考えられる。根本的な問題は、はたして正常の呼吸において錘内筋の収縮というものが、除脳動物の体肢の姿勢反射でよくみられ、後根切断の動物では消失したような、主要筋をある長さに設定し、その長さに到達するように命

令するというを行なっているかどうかであるように思われる (Eldred ら, 1953; Matthews & Rushworth, 1957, 1958). 律動性呼吸運動ではしかしながらアルファ成分は後根の切断で消失することはなく, 単にそれが弱くなるだけである (図98および Euler & Fritts, 1963; Sears, 1964 b). 呼吸運動における筋紡錘の役割はおそらく錘外筋と錘内筋の間の調節の乱れを補正する単なる誤差検出器として働き, 運動ニューロンの脱分極を補助する役目を持っているものと思われる. このように運動動作が筋紡錘1次終末を介する間接路により, 筋を収縮させるアルファニューロンの脱分極の限界量に依存することの利点は, 長さの設定 (すなわち呼吸気量) を自動的に急速に安定化するという点にある. これは正常で起こっており, 同時に動いている動物の呼吸が, たとえば胸廓や横隔膜に対する外部影響で妨げられたときでも働いている.

ここで緊張性錘運動ガンマ線維についても関連して述べるが, これは同じリズムのものとして同じ筋紡錘に収斂していてそれ自身の役割を果たしている. これをよく理解させてくれるのが図99であり, 呼吸に働く (Meulders, Massion & Colle, 1960) として Moruzzi (1940) の早い頃の仕事でわかった対側の小脳前葉のある個所の刺激にもついている. 肋間筋の吸息期に筋紡錘の発射頻度が小脳の反復刺激とそれの反復刺激後増強の効果を受けていることを示している. 陰影部はコントロールであり, 点線は刺激の間, 実線は刺激後の発射頻度を示す. 小脳刺激の間の緊張性および規則正しい発射の増加は, 刺激後には受動性筋紡錘の性質による知見にとって変わられている. このような実験から, 緊張性錘運動ガンマの出力は筋紡錘に緊張性効果を与えているものと考えられる. 緊張性錘運動神経発射は Critchlow と Euler (1963) によって指摘され, また非常に詳しく Corda, Euler と Lennerstrand (1966) によって述べられ, 1次終末にも影響を与えているということがみられている.

Corda ら (1966) の実験により, 小脳が肋間筋調節の錘運動神経の成分に強力な影響を与えるものであることが確立された. 吸息と呼息性の筋紡錘発射は小脳刺激によって同じ方向に影響されることが多いが, 一方相反性として呼息側で比較的その効果が弱い. これは前に述べた律動性メカニズムの特性によるものである (Sears, 1964 b). これらの効果を発現する小脳領域は, Moruzzi (1940) によってしらべられた前肢の緊張をコントロールする領野と重なっていることが知られている. 一般に対側は興奮性であり, 同側は抑制性である.

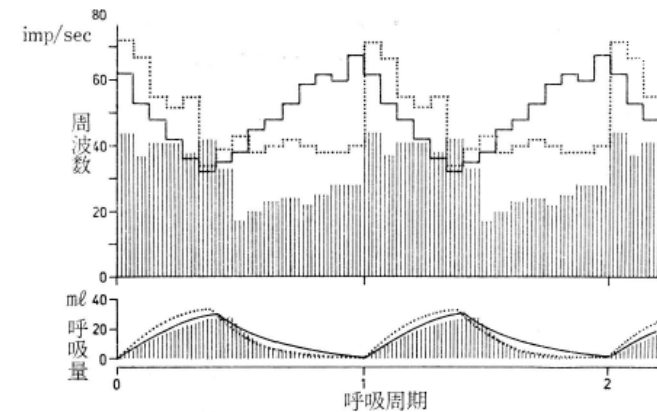


図99 ネコ. 対側小脳旁虫部刺激による吸息性筋紡錘発射に対する効果. 反復刺激および反復刺激後増強を示す. 呼吸におけるインパルス周波数の変化をグラフ化した. 線影は対照. 点線は反復刺激 (1.0V: 1秒間 180ショック刺激). 実線は反復刺激後の周波数曲線. 下線はそれぞれ対応した呼吸量曲線. 刺激中およびその後における吸息期間が対照より短くなっているのに注意 (Corda, Euler & Lennerstrand: *J. Physiol.* 1966).

胸廓運動は小脳性姿勢制御に順応するものでなくてはならず, またその姿勢制御機構に含まれるものであるから, 動物の生活におけるこの統制についてのくわしい仕事はもっと明らかにされてゆかねばならない.

肋間筋の筋紡錘に対する体肢 (Sears, 1964 b) および皮膚 (Sumi, 1963) からの反射性的影響に関しては多くの観察があるが, いずれも緊張性成分に対する影響がもっとも大きい, またそれだけしかないという所見である (Corda ら, 1966).

この影響は呼吸運動の律動的な成分に対する影響と同じように現われることもあるし, それとまったく関係なく現われることもある. たとえば, 頭部を記録側と同じ側方に向けると吸気性および呼気性の筋紡錘発射が増大するし, また反対側に向けるとこれは減少する (Corda ら, 1966). 胸廓の受動性運動により筋紡錘発射が影響されることが Critchlow と Euler (1963) により指摘され, また Corda らによってこの影響は緊張性活動のみに現われることが明らかにされている. 他の反射性的影響についてはかれらの論文を参照されたい. これらの姿勢反射に関して, そのいくつかは Meulders, Massion と Colle (1960)

によって筋電図記録で研究された。しかし緊張性筋紡錘の影響とアルファ出力との関係については、律動性の錘運動ニューロンとアルファ運動ニューロンの活動を結びつけるよう、アルファ-ガンマ連合を性格づけるだけの厳密さには欠けているように思われる。おそらくこれらの活動はいわゆる呼吸中枢によって行なわれている特殊呼吸調節系に組み入れられているかと思われる。

肋間筋の緊張性錘運動ガンマコントロールについての現在の知識を要約すれば、次の3点になると思われる。①緊張性支配の効果が強い場合、アルファ-ガンマ連合にみられる律動性の性質を乗越えることができ、図99にみるように、吸気性筋紡錘発射をして呼気の相までも波及させ、あたかも受動性伸張受容器のように応答させている。②緊張性活動は肋間筋のアルファ性反射と結びついているが、しかし脊髄上位からコントロールされている律動性発生機構ほど強力なものでないということ。③緊張性および律動性錘運動ガンマニューロンは同じ筋紡錘に収斂し、このことが図99にみられているような効果を可能ならしめているのではないかということである。肋間筋に対するいろいろな種類の緊張性効果が呼吸運動を修飾するために必要と思われる事情についてはまだよくわかっていない。しかし、身体全体の姿勢の変化に関連して胸部を対応させているという観点から、これらは今後研究されねばならない。

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

肋間筋筋紡錘の1次終末を2次終末から区別するため、間接的ではあるが、第Ⅲ、第Ⅳ章で述べたような十分整理された方法に頼る必要がある。記録のため分離できる神経距離の短いことが伝導速度を直接測ることを不都合にした。Euler と Peretti (1966) は振動を加えた場合に1次と2次終末の感度に差があるということ、および主要筋を単収縮させたときの筋紡錘発射の休止から回復するにあたって違いがあるということで区別している。前(第Ⅲ章)に指摘したように、1次終末は筋が弛緩に移るときに群発射を起こすが、2次終末の方は単に筋の長さに相当して発射頻度もとの頻度に返るだけである。

Andersson, Lennerstrand と Thoden (1968 b) は1次と2次終末発射の主な区別の規準を、2次終末では群発射が少ないという前者の動的反応の点からの区別においている(第Ⅳ章)。160本の筋紡錘求心性神経線維の研究をもとにして Euler と Peretti は振動感受性のもっとも低い(すなわちそれは2次終末

である)筋紡錘求心性神経の大部分は呼吸とともに律動性発射を示すとした。これは Euler の研究グループが前に報告した成績の1次終末の律動性興奮と同様である。

このことは第Ⅳ章でみるように、これらの筋紡錘が神経支配では緊張性錘運動ガンマ線維を受けていなければならないし、この場合にそのことの証明も必要とするわけである。呼吸における2次終末の役割、もし1次終末となんらかの違いがあるとしても、まだその点はわかっていない。錘運動神経支配の呼吸性組織は、大部分の1次終末が相動性錘運動ガンマニューロンで支配されている体肢筋と違っているということである。このことは負荷の変化に対して肋間筋は高い感受性を持っているということと一致しているように思われる。

しかし Andersson ら (1968 b) は筋を三角波状で伸展して得られた結果を解析して、そのような相動性刺激では多くの1次終末はあたかも中間型のような性質を示すこと、これはとくに下肢筋で示されたが、それは筋紡錘の20%にみられた。この種の筋紡錘は長さを減じている間でも持続性の発射を示すということで普通の1次終末の発射模様とは違っているのである。このかぎりにおいて、この終末は2次終末と同じ反応態度で、筋の長さの変化、増加と減少の両方向の変化に应答できるものである。1次と2次終末の閾値の差はあまりみられず、これは両者とも最小の伸展にも応じて発射したからである。いずれにしても両者とも下肢の筋紡錘より位置および速度感受性が平均的に高いのである。位置感受性においてタイプⅠおよびタイプⅡの効果があることは、肋間筋終末でも下肢屈筋と同じように普通にみられた。全体にみて、下肢および肋間筋筋紡錘はおおまかにいって同じように動作するといえるのである。

肋間筋運動単位の成立ち

四肢におけるように、1次終末は内および外肋間筋のアルファ運動ニューロンと単シナプス性に結合している (Eccles, Sears & Shealy, 1962; Sears, 1964 c)。外肋間筋は吸気性であり、内肋間筋は呼気性であり (Bronk & Ferguson, 1934)、その働きは反対であるが、体肢筋におけるように大きな筋紡錘求心性神経線維が一方は興奮性に一方は抑制性というふうに相反性支配を及ぼしているということではなく、そのために出所のはっきりしない抑制性の求心性神経と電気刺激の閾値が高い求心性神経があるとされている。実際、呼吸運動

の運動ニューロンは呼吸中枢からの駆動電位 (Sears, 1964 d) によって作動させられていて、呼吸のサイクルと一致した特徴的な発射を示し、とくに固有受容性の感覚発射を必要としないとされている。中枢からの駆動電位は、脊髄化によって脊髄上位中枢からのコントロールの失われた髄節ニューロンでは消失しているという知見があるからである。

中枢駆動電位は本質的に脱分極の弱くなったり強くなったりを繰り返して、抑制によって行なわれる律動性の再分極と合わさったものである。この基礎過程 (Hering-Breuer 反射) に迷走神経が強い影響を与えていることはまたよく知られている。しかしここではこれ以上は述べない (Sears, 1964 d を参照)。Euler と Fritts (1963) はネコで、呼吸に対する迷走神経および筋紡錘発射との関与は、少なくとも圧力-量関係からみたときには同じ大きさであるが、ヒトではこの肺反射はネコほど重要ではないとしている (前述)。

肋間筋のアルファ運動ニューロンは低頻度発射であるにもかかわらず、安静呼吸で約15/sec 以上になることはまれにはあるが、運動ニューロンを規制する反回抑制 (Eklund ら, 1964; Sears, 1964 d) がない。またそのような反回抑制はガンマにもみられないのである。後過分極の期間は 65 から 110 msec の範囲で平均すると 90 msec、これは下肢屈筋の運動ニューロンのそれに対応する (第VI章)。Glebovskij (1961) および Andersen と Sears (1964) はいずれも肋間筋のなかに遅いおよび速い運動単位をわけているが、それらの収縮時間の比は 1:9 であって、ヒラメ筋対腓腹筋のそれは 2:8 であった。インパルス伝導速度と収縮時間との間にも相関関係はなく、後過分極の期間がこれらの特性に関係しているということもない。直径の分布に関しては Sears (1964 a) の仕事がある。

遅いおよび速い運動単位について、一方では体肢筋にみるようにその間に非常に相違があるが、他方肋間筋では呼吸運動というものはけっして休んではならないし、また収縮の速度や期間が変化してはならないということから、その動きを説明しなくてはならない。呼吸運動は強く脊髄上位中枢性の統御を受け、これが大きく変わるのは中枢の化学受容器の規制によっている。この機構の基本的な成立ちには錘運動ガンマ環の働きによる自動性容積の調節機構が関与しているのである。呼吸運動が支配する多くの反射は呼吸生理学の広い分野に属し、それらは本書の目的の範囲外であると考えている。

横 隔 膜

アルファ運動ニューロンという観点からして、肋間筋の神経支配は重要ないくつかの面で下肢のそれと違っているが、根本的には同じガンマ環性のコントロールを持っている。このような機能分化がさらにもっと違った形になったのが横隔膜の神経支配である。そこでは筋紡錘はほんのすこししかなく腱器官の数と比較してもわずかである。しかし運動単位のアルファ性コントロールは肋間筋のそれとたいした違いはない (二つの筋系での筋紡錘含量の解剖学的知見については Corda, Euler & Lennerstrand, 1965 b を参照)。錘運動ガンマ線維が少ないため、運動神経のヒストグラムを作ってもそこに峰分れをみることができない (ネコでは Gasser & Grundfest, 1939; ウサギでは Fernand & Young, 1951; イヌでは Landau, Akert & Roberts, 1962)。インパルス伝導速度は 45 ~ 60 m/sec で、これは下肢の緊張性運動ニューロンのそれに相当している (Landau ら, 1962; Yasargil, 1962)。しかし、細胞内記録 (Gill & Kuno, 1963 a, b) ではこの運動ニューロンには長い後過分極もなく、ヒラメ筋の緊張性運動ニューロンでみられた発射頻度を規則性にする反回抑制性コントロールもみられない。後過分極の期間は 75 msec 前後である。

横隔膜の筋線維の組合せは非常に複雑である。筋走行は肋骨側および胸骨側では放線状で、脚部では交叉しているようになっている。それらの筋線維が同時に収縮すると、ある線維は直列となりある線維は平行となるように働く。生体工学的見地からこのような線維の成立ちを考えると、運動単位を筋紡錘によってその長さコントロールを精密に行なうという点からすればはなはだ不適当なことである。そのことが Corda ら (1965 b) によって指摘されているように、収縮に際して発射が休止したからといってそれを筋紡錘発射とする普通の同定法を信頼することができなくなってくるのである。筋紡錘に属さない筋のその束の収縮で多くの筋紡錘は引張られることになるであろうし、その結果いづれにしても伸展でも筋の収縮でも両方でそれらの発射は増加することになろう。

それゆえに上にあげた研究者達は、サクシニールコリンを注射して強力に発射を起こさせて1次終末を同定する方法をとった (Granit, Skoglund & Thesleff, 1953)。張力に対してその発射にあまり順応を示さない受容器は腱器

官であると分類された。早い順応を示す圧受容器の存在も認められている。以上の同定標準を用いて、後根で分離した1,465本のフィラメント（線維）にあてはめた Corda らは、ネコの横隔膜の受容器にどのような性質のものがあるかを解析した。それにより Glebovskij (1962) および Yasargil (1962) の横隔膜神経の固有求心性神経の数は少ないという結論を確認した。有髄求心性神経の約20本あるいは全線維の2%は約 5μ 以上の直径のものであるという見積りを Hinsey, Hare と Phillips (1939) はだしているが、それは Corda らによってだされた3種類の型の総数とよく一致している。

横隔膜のなかの固有受容器の分布には興味深いものがある (Corda ら)。胸骨部には固有受容器はなく、順応の早い圧受容器は頂部のまわりに平均にかなり分布している。また頂部を形成している臍様中心部から脚（脊髄）筋神経 crural muscle fiber が腰椎および弓状靭帯の方に入り込むように下降している。このあたりにもっとも多く固有受容器が分布している。約750本のフィラメントを15回の実験で調べたが、脚部には10コの筋紡錘、15コの腱器官があり、近

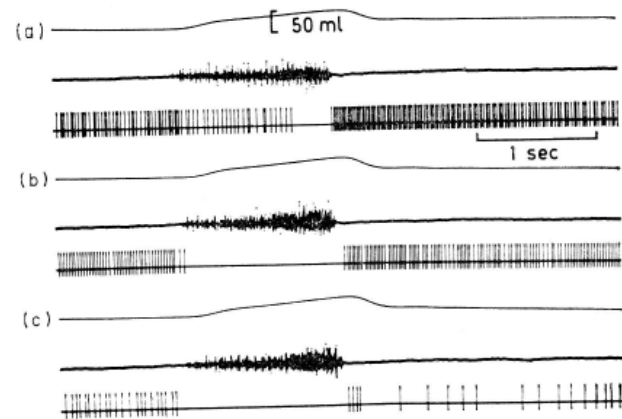


図100 ネコ。横隔膜の肋骨部にある受動性タイプの筋紡錘発射、呼吸量曲線とともに C_5 の後根からその発射を記録（上線呼吸量曲線の上向きは吸息を示す）。中線に横隔膜の EMG, 自発性呼吸。(a)対照。横隔膜神経に0.4%のリグノカインを使用した後、3分後(b)、4.5分後(c)の記録。錘運動神経のリグノカインブロックは発射頻度を一般に減少する。EMG や呼吸量にはなんらの効果も及んでいない (Corda, Euler & Lennerstrand: *J. Physiol.* 1965 b)。

位部あるいは背側四分円には8コの筋紡錘と12コの腱器官があった。一方、腹側四分円には1コの筋紡錘と2コの腱器官があった。

図100に筋紡錘の代表例ともいべき発射パターンを示す（実験では1次および2次終末は区別されていない）。(a)ではある程度の錘運動神経の支持のあることを示している。それはその発射がリグノカイン lignocaine でガンマ線維をブロックすると(b)筋紡錘反応が減少し、発射が消失するという。これは受動性の型の発射となったことを示している。図94の肋間筋において述べたようなアルファ-ガンマ連合の活発な活動のみられたのは38例の筋紡錘のうちたった7例であった。そのうち10例は吸息の開始と停止のときに発射の増加がみられたが、その途中では増加はみられない。これら2種の型の筋紡錘は、気管を閉鎖して筋が短くなるのを妨げてやっても発射が増大するか、発射が維持されていたということから、これには錘運動神経の支持が十分あったと考えられる。しかし普通の受動性の型に属しているものでは、このような方法でほとんど発射は増大せず、横隔膜遠心性神経にも負荷補償反射がまったく誘発されなかったのである。錘運動神経の活動を示す唯一の効果というものは、喉頭神経の電気刺激か喉頭を手で刺激してせき様の反応を起こすと、筋紡錘に著名な発射増加がみられるということである（この記載は Corda, Euler & Lennerstrand によるものである。というのは、かれらの解析の方が Glebovskij (1962) や Yasargil (1963) の記載と違い完全である。しかし全般的なことは同じである）。

横隔膜における筋紡錘の役割を述べることは実際には困難である。錘運動ガンマニューロンの自然的な刺激がまだ認められないこと、すなわち特定のアルファ-ガンマ連合というものが証明されていないので、単にせき込み反射のなかに何か手をさしのべているということ以外その役割は述べられないからである。明らかにいえるのは、呼吸運動の脊髄上位中枢の統御機構はあまり筋紡錘を利用していないだろうということである。したがって、アルファ性制御が優位である。

しかし最近非常に示唆に富んだ実験結果が無麻酔動物（除脳か脊髄動物）で Decima, Euler と Thoden (1969) により提出されている。これは胸廓運動と横隔膜運動の機械的な干渉関係が下部肋間部にみられたことであって、とくに肋間神経および横隔膜神経の両者の反射応答から重要視されるような知見が得られたからである。このようなことからふたたび筋紡錘の役割が明らかにされ

ることがあるかもしれない。横隔膜の脚部および背側部に筋紡錘があるというのも以上のことに対して暗示的である (Decima & Euler, 1969 a, b 参照)。現在のところ、張力受容器からの抑制 (Gill & Kuno, 1963 b) が横隔膜運動制御にもっとも重要な自己固有性の貢献をしているように思われる。圧受容器は横隔膜上部 (あるいは下部) の胸廓 (そして腹部) 内における器官との接触状態を告げるためにあるように思われる。

第七章の終りで提出してきた疑問について、はたして純アルファ性の運動がありうるかということであるが、横隔膜の収縮ということはここではじめて実際的な回答を示したものと見える。その意味でも横隔膜の一般的性質と考えることは面白いことである。筋紡錘の長さ測定としての本来の性質は、固定された両端の間の張力を測るといえば線ゲージに似たものである。しかし呼吸における横隔膜をみると、ただ例外的に脚部の周辺部以外はどの付属部分も固定されていない。しかしそこでも線ゲージの動作はそれと無関係の張力の影響を受けやすくなっている。しかしそのためには感受性の高い調節性に富んだ器官が用いられねばならないが、そういった精密な測定はここではなされていない。呼吸運動における収縮は等張性である。一般の筋では非常に小さな収縮まで正確に (たとえば頸筋や回内筋) 行なわれなければならないし、それには多くの筋紡錘が分布している。呼吸においてとくに呼気相では、その系の本来備わっている弾性成分は呼吸の大きさの自然の統御となっているし、これに加えて筋紡錘による肋間筋性の呼吸量の調節が、空気取入れ量の必要のレベルを自動的にチェックするというところでなされていることになるのである。

第 IX 章

大脳皮質知覚運動領

問題の本質

Fritsch と Hitzig (1870) により大脳皮質運動領の電気的興奮がはじめて発見されて以来、非常に多くの論文があるにもかかわらず、運動制御について前で述べたほか問題の本質を完全に掘下げた知識というものはあまりないといえるのである。明らかにこれは事柄の解釈が皮質のレベルではむずかしいし、とくにそれを価値ある形で確定し、非難のしようのない成績を得ることがもっと困難であるということによっている。

筋の感覚器官は筋の長さ (l)、張力 (T)、 dl/dt および dT/dt を測るものであるということはわかっている。しかしこのことをあまり強調することもよくないことである。これらの量は個々の運動単位で別々の形で表現されており、個々の単位の疲労に対する抵抗も異なっているからである (第 I 章)。Hagbarth とその共同研究者達が随意収縮における アルファ-ガンマ 連合について証明した重要な事実は前章で説明した (第七章) し、われわれも 1952 年以来 (Granit & Kaada, 1952; Granit, 1955 b), 筋紡錘は大脳皮質運動領あるいは錐体路を電気刺激することで興奮せしめられたことを知ったのである。

図 101 は錐体路を強縮刺激のときの腓腹筋の筋紡錘の所見である。これを見れば、筋紡錘という測定装置をこのような方法でそのバイアスをとることができるということを理解できるのである。同じ筋紡錘を皮質運動領から興奮させてみた。両半球の前半分を摘出したあとも、錐体路刺激の効果はまだ残っている。脊髄上位中枢から筋紡錘への静的および動的効果は第 X 章でくわしく