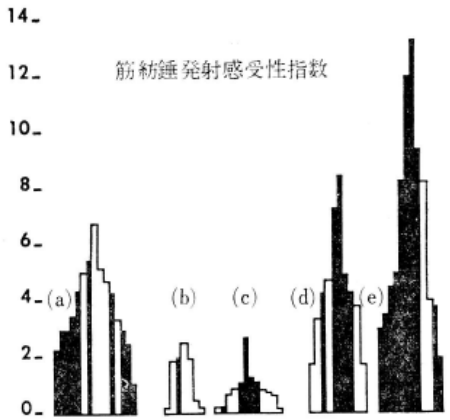

図118　除脳ネコで求められたすべての筋紡錘求心性神経の筋紡錘感受性指数のヒストグラム．(a)小脳無傷，(b)急性に全小脳摘出，(c)固有受容性の関与が戻る前の慢性全小脳摘出，(d)固有受容性が回復した後の慢性全小脳摘出ネコのもの，(e)慢性小脳前葉摘出ネコ．跳躍と歩行は回復している．各筋紡錘求心性神経のそれは1本の垂直線の高さで示される．伸筋のそれは白線．屈筋は黒線．筋紡錘感受性指数は縦軸に100倍で示される（Van Der Meulen & Gilman : *J. Neurophysiol.* 1965）．

当然ではあるが，この理論はエール大学の研究者達がみた小脳手術後動的錘運動神経活動が減弱するという効果までも説明するものではない．筋を切離した状態でみた錘運動神経の活動からこれを静的と動的の線維に分けてはならないのである．のみならず，そのような実験では後者すなわち動的線維の知見をとくにみつけることがむずかしいので，常にそれの実験例が少数となる傾向にある．

第 XI 章

眼球運動と歩行

眼 球 運 動

外 眼 筋

外眼筋は少なくとも筋自身の受容器によってコントロールされている以上，この筋の調節はあくまでも視覚器の必要としているあらゆる事項，すなわち視野固定，収斂，走査，追跡運動およびちらつきとか振戦および変動として知られている自動性の発振現象を説明できるものでなければならない．外眼筋支配の運動核に前庭や頸筋受容器からはっきりした直接結合があり，それにより眼筋は，よく知られている姿勢調節に関与している．上記の機構に関して，眼筋の神経からガンマバイアスを受けている固有受容性のインパルスを直接記録したものはない．しかし現在の筋紡錘の機能に関する知識を背景として，他の個所で得られたガンマ環と筋紡錘の特性として知られている所見にもとづけば，これらについていろいろ説明のつく示唆を得ることができる．

普通用いられる研究室の動物，ネコ，イヌおよびウサギなどの外眼筋には，いわゆる筋紡錘，すなわち袋，核袋，錘内筋線維，運動神経終末および2種類の感覚器官がそれぞれあるべき位置にあるようなそういった筋紡錘はみつかっていない（Cilimbaris, 1910 ; Cooper & Daniel, 1949 ; Cooper & Fillenz, 1955）．赤毛ザルの外眼筋にはある種の筋紡錘があり，最大6コそれが含まれていたという報告がある（Greene & Jampel, 1966）．しかしネコおよびウサギの外眼筋にはその神経支配は非常に豊富であり，そのうちのある終末からのインパルス

は脳幹に及んでいることが知られており(Fillenz, 1955), そのインパルスは網様体と前庭核の応答を抑制しているとされている(Gernandt, 1968). CooperとFillenzはネコおよびサルにおいて, 低い伸展閾値の受容器と高い張力閾値の受容器の単一神経線維について研究した. とくにサルにおいて外眼筋1コに多くの感覚神経線維がある.

Bach-y-Rita は Murata (1964) および Ito (1966b) とともにネコにおける外眼筋の固有受容器の研究を進め, 筋収縮の間発射を休止する例のいわゆる並列タイプの終末についてその特性を系統的に解析した. 外眼筋はこのような受容器を多く持っているが, なかには直列タイプのパターンを示すものもあった. 原則的に並列タイプパターンを示すものが必ずしも筋紡錘とはかぎらない. ただその感覚終末器官の局所が刺激によって収縮する他の単位より遅い運動単位のところにあれば以上のような性質を示すことになる. 4匹のネコで, 並列性を示した終末は筋が弛緩した状態でも発射を示した(内斜筋). これらの閾値の最小が 0.4 g の負荷であり, 全資料でしらべるとその平均ピークは10〜20 g であった. これらはすべて伸展速度が高まると発射の頻度も高くなり, 伸展後そのままにしておくと順応する性質が認められた. 発射頻度の高いものほど順応が強く現われる. これらの線維は伸展がつづけられている間その頻度がさがりながらも発射しつづけるという点で真の筋紡錘と異なっている. その後引続き安静時の発射を示しているものは, 伸展をゆるめても10秒もの間発射は回復しなかった.

ネコの眼筋の筋紡錘様受容器にはゆっくり順応するものと早く順応するものがあるが, その他の特性に関してからいえば, 収縮に際して休止期を持つ終末はすべて本質的には同様のものであった. このことから, 受容器はそれが含まれている筋線維自身の特性に密接に関係してくることになる. その筋線維には組織化学的に三つのタイプが分類されている(第I章および Bach-y-Rita, 1970の総説を参照). 機能的研究から二つの主なタイプ, すなわち遅いと速いタイプに分けられる. 遅いタイプは遅い単収縮タイプと真の緊張束タイプの二つに分けられる (第I章10頁および Bach-y-Rita, 1959, 1970). Peachey (1970) の最近の総説によれば, 眼筋は5種類の線維からなっているか, あるいはゼノパスの腸腓骨筋でみつけられたほどの種類があるともされている(第I章, 表1). Zenker と Anzenbacher (1964) および Cooper (1966b) は太い線維および細い線維とに分けており, Zenker らはそれらを非常にくわしく記述している.

筋紡錘様の受容器は外眼筋の線維をラセン状に取巻いている. これは Pallat (1934) によって最初に記載され, その後 Cooper と Daniel (1949) で研究された. 後者の論文には眼筋の受容器に関する文献の歴史的考察がなされている. 最近では Bach-y-Rita (1970) および Peachey (1970) によりそれらは総括されている. 外眼筋における腱器官のよい挿絵は1890年に Ciaccio によってすでに示されている.

以上すべての仕事からわかることは, 錘運動神経のコントロールを受ける筋紡錘を欠いている眼筋が, それでも長さや張力を感知する能力を持つ計測器というものを備えているということである. このことは次の発展段階, すなわちヒトとかヤギのようにガンマコントロールを受ける筋紡錘を持つ眼筋への研究へとその興味をかきたてるものである. Cooper と Daniel (1949) はこのことについて次のように述べている. "ヒトにおいてわかっているような, 眼筋の随意運動は頸の運動が非常に大きく眼球運動の立場を奪ってしまっているような動物で広く行なわれているものとは, たぶん違ったものではないだろうか. 赤毛ザルは飛ぶのが上手であるが, おのおのの動きに先立って頭をねらっている方向にすばやく向けるか, またある物をみながら座っている場合でも, その眼の動きは頸の動きに比べて小さな動きでしかすぎない. 高等なサルになってはじめて眼球運動は幅広いものとなる. というのは, それら視覚の重要さが増し, 眼窩の発達もよくなるため, 立体視も行なわれる. また眼と前肢の協力が直立姿勢で非常に強調されるのである". ネコでもその視界を眺めるのに, 眼よりも頭を動かす傾向の方が強い.

ヒトの外眼筋で Daniel (1946) は筋紡錘に似た構造の物をみつけているが, その当時一般にそれらは認められている観察でなかった. Cooper と Daniel (1949) はその後, 眼筋のなかに筋紡錘を探す実験をした. ヒトの眼筋のなかにはほとんど筋紡錘がみられるとしたが, 常にそれは筋の遠位や近位端にあって四肢の筋でみられるようにけっして筋腹中にはなかった. その直径の最小は 10μ, 最大は 50μ であった. これらの筋紡錘は薄い袋を持ち, その錘内線維は錘外線維 (7〜20μ) とほとんど同じ直径であった. その長さは短く, 50μ から 1 mm をすこし越す程度でしかも神経線維や弾力線維で囲まれているので, それらが長い間気づかれなかったのも当然である. 組織学者 (たとえば Cooper,

Daniel &Whitteridge, 1955 ; Voss, 1957)はヒトの錘外筋にも2種，すなわち細いと太いの基本的に2種類があることを記載している．太い線維の方が筋の中間部を作っている．単純なラセン形終末は太い線維のなかにのみかぎられている（ヤギにおける Cooper ら，1955を参照）．

ヒトの外眼筋には約50コの筋紡錘が含まれている．これは虫様筋に含まれている数とほぼ同じである．ヒトの外眼筋の筋紡錘に関して，その数，分布および形態学的特徴などが Merrillees, Sunderland と Hayhow (1950) によって示されている．Voss (1957) は次のように述べている．かれの指数（61頁参照）からみれば，ヒトの外眼筋は身体のなかでももっとも筋紡錘に富んでいるというのである．筋紡錘のもっとも富んでいるのは眼筋のうちでも内直筋で，Cooper と Daniel (1949) によれば，この筋が手の運動といつも連動しているためであろうとされている．腱器官は筋の付着部や起始部に含まれている．Whitteridge (1955) はヤギでこの発射を記録している．

以上の一般的記載はヤギとヒツジにもあてはまるが，Cooper ら (1951) によればヒツジの筋紡錘はヒトよりも多く下斜筋に120もあった．外眼筋に筋紡錘が含まれているかいないか，そのいろいろの動物については Cooper と Daniel (1949) および Bach-y-Rita (1959) を参照されたい．

Cooper ら (1951, 1954, 1955) は除脳ヤギの外眼筋から個々の筋紡錘発射をしらべ，また単一神経線維および動眼神経核の発射も研究した．その発射態度からみて，体肢や肋間筋の筋紡錘の特性として知られているものとそんなには違っていないことがわかった．しかし現在の時点では，1次と2次終末および動的と静的錘運動ガンマ線維の効果を区分するまでには至っていない．

多くのガンマ線維の同時刺激から，いくつかの線維タイプに関する結論を引きだすことはある程度まで可能である．ヤギにおける無傷の眼筋標本で，軽い張力のもとでの安静時発射に特徴的な不規則性がみられた (Cooper & Daniel, 1957)．これは Eldred, Granit と Merton (1953) により下肢の筋紡錘発射でもみられたが，これについては第Ⅲ章の図27に示してある．この発射は自発性ガンマ活動の不規則性によっているとされている．外眼筋を伸展すると（Cooper & Daniel の図5），最初その発射頻度は300/sec にもなり，その後100/sec 以下の不規則な発射をつづける．これらの頻度は運動支配を断たれると，それぞれ140/sec と 10/sec に減少する．しかし同時に発射は規則正しくなる．伸展速度

に対してはっきりとその感受性のあることはかれらの論文の図1に示されている．いくつかの記録には，伸展を止めたあと非常に短いけれども休止期がみられている（Cooper & Danial, 1949 の図3b）．

これらは静的ガンマ線維の活動によると仮定しても当然と思われるのである．Whitteridge (1959) はガンマ線維のみを含む第Ⅳ脳神経の枝を刺激したとき，位置感度（インパルス頻度—伸展曲線の傾斜）を著しく増大するということをみており，このことは以上の点を説明する決定的な示唆であるように思われる．第Ⅳ章で述べたように，これは静的錘運動ガンマ線維のタイプⅡの典型的な効果にほかならない．Whitteridge の実験でみられたガンマ刺激によるもっとも著明な効果は，速度感度成分に対するよりむしろ持続性発射に及んでいたことである．

眼筋の機能

多くの論文が外眼筋には伸張反射が非常に微弱かあるいはほとんど欠除しているとしているが，それにはあまり注意を払う必要がない．すでにみたように，体肢の筋紡錘は随意収縮時にも非常に活動していたが，しかしそれにしても正常人では伸張反射はあまり著明でなかった．眼筋では他の場合と同様，伸張反射が現われてくるのはアルファ運動ニューロンがその発射閾値に達するかそれ以上にあるときで（第Ⅶ章），このことはこれまで繰返し強調してきた原則 (Granit, 1968)，すなわちガンマ支持下の伸張反射は収縮の補助作用であるということと一致するものである．この推論の構成のなかで欠けているものとしては，筋紡錘求心性神経の投射の位置についての正確な解剖的知見に乏しいということである．ただそこで筋紡錘求心性神経が発生する筋を支配する眼球運動ニューロンと多シナプス性に，それが連接していると考えるしかないのである．

視覚において眼筋の運動ニューロンのなすべき特別の仕事，それが多いのでこのことのためには高い発射頻度を必要とするものである．ヒトの外眼筋の小さな運動単位から撮った筋電図は，50～200/sec の次序の発射頻度であって (Björk & Kugelberg, 1953)，ネコやヤギの反射応答では140～170/sec が報告されている (Reid, 1949)．筋自身（明らかに速い筋では）は動眼神経の350～400/sec の強縮刺激まで不連続な収縮をもって反応したことが報告されている

(Cooper & Eccles, 1930；下直筋で Bach-y-Rita & Ito, 1966a)．運動ニューロン自身はとくに第VI章でみたスパイク発射頻度—通流強度関係の傾斜から求められる利得が高い場合以外には，このように高い頻度で発射することができないのである．また眼筋の運動ニューロンは 40 msec 程度持続の短い後過分極を持ち（Eccles, Eccles & Lundberg, 1958），平均は 56 msec（Sasaki, 1963）であり，この場合には反回抑制はみられなかった（Sasaki）．

このように眼筋運動ニューロンは頻回活動を始めると不安定に発射している．これはいろいろの筋（眼筋も含まれている）の発射間隔の安定度を図示した第IX章の図108で Tokizane と Shimazu によって示されている．Bach-y-Rita と Ito（1966a）は，ネコの遅い単収縮線維は明らかに緊張性型の運動をするといっている．速い線維の収縮上昇期間は 7 msec で遅い線維の方は 30 msec であった．真の緊張束の役割はなんであるかまだわかっていない（Bach-y-Rita, 1967）．ネコの前庭神経を刺激することで誘発される眼振の遅い相と速い相は，それぞれ遅いおよび速い筋線維の収縮によるものと思われる（Ito, Bach-y-Rita & Yamanaka, 1969）．

多くの動物の眼筋で筋紡錘を欠いていることから，その筋の長さは，ネコでみられるような簡単な形の感覚器で測られるものであるとする．それ自身に運動性支配を持つ筋紡錘は運動制御についてはるかに高等な計器である．真の筋紡錘であれば長い間一定の発射頻度を維持できるし，錘運動神経活動でそれを静的に，しかも明らかにこれを動的にも高めることができる．ガンマ環の支配を受ける筋紡錘の性格は，逆にその求心性神経が投射する中枢の個所をコントロールする．外眼筋からの筋紡錘発射はたとえばこれを小脳路，眼筋運動核，上丘および脳幹から記録できる（Cooper ら, 1953a, b, c, 1955）．ネコ四丘体にはこれまでも網膜から非常にくわしい部位的投射がなされていることが Apter（1945）によって示され，他の動物でもそれは確認されている（Whitteridge, 1960）．筋紡錘 2 次終末はまだ眼筋の求心性神経から分離されていない．

ネコのように外眼筋に筋紡錘がない動物では，眼球運動を固定する場合には振戦がみられるということをまず考えてみよう（Pritchard & Heron, 1960）．この振戦の振幅はヒトでもネコでもほとんど同じくらいである．基本的には固有受容器のタイプにかかわらず存在することになるが，ヒトではその頻度は30～90 c/s（Yarbus, 1967）と高く，Ditchburn（1959）によれば最高 200 c/s に及んでいる．それに対してネコでは 40 c/s が最大である（Pritchard & Heron）．眼筋の融合周波数が高いということと，その運動ニューロンの発射が不安定であると前に述べた事実によっても十分振戦の説明がつくと思われる．ガンマバイアスのもとで筋紡錘が不規則になるという Cooper と Daniel（1957）の指摘は，ヒトの眼筋の振戦周波数が高いということに寄与していると考えられる．

ネコにおいては，小さな不随意性のゆれおよびちらつきはほとんどみられない現象である（Pritchard & Heron）．ヒトでは眼球を固定している場合でもでてくる特徴的な不随意成分で，しかも両方の眼にまったく同じにでてくることから，同じ中枢部位から起こっている現象であることがわかる．ちらつき運動は多くの人により，長い間研究されてきた（たとえば Yarbus, 1967の総括を参照）．Yarbus は 1,000 回の不随意性の水平ちらつきの振幅分布グラフを作っている．これによると，最大振幅角度は 2 ～13分の間である．ちらつき運動の持続時間は，1°以下の小さいものでは10～20 msec の次序である．角度が20°になると60から 70 msec のちらつき持続時間となった．もし錘運動ニューロンが大きなちらつき運動に関与するとなると，アルファと厳密に同時興奮していなくてはならない．動的錘運動神経の活動の予知性というものは，この場合のような速い動作にかなったものとなるであろう．Cornsweet（1956）は，このちらつき運動は網膜の情報が動きのきっかけとなって起こるだけであるといっているが，これから述べる錘運動線維の役割といった解釈に対しては，なんら議論とならないものである．

前述したように，ちらつきは運動の不随意性のゆれとして定義され（たとえば Yarbus, 1967の103頁参照），それは両方の眼にまったく等しく同時に起こるものである．このこともすでに述べたが，このちらつきはネコではほとんどみられず，また非常に筋紡錘の少ないサルではヒトよりもあまりみられないのである（Greene & Jampel, 1966）．Bizzi（1968）は無麻酔のサルで随意性のちらつきをみているが，これは前に述べたようなちらつきではない．Bizziは眼運動野の前方に二つのタイプのニューロンがあるとする．一つは速い運動（かれの随意性ちらつき）に際して活発に活動するもの，他は遅い追跡運動で働くもので，このことは非常に興味あることである．眼筋にいろいろのタイプのものがあるということは，同時に神経性コントロールの機序が中枢でも作りだされていることを示唆するものである（Bach-y-Rita, 1970）．

不随意眼球運動を固定させる第3のタイプは，いわゆる変動 drift と呼ばれるもので，これは眼筋に対する網膜性の補正反射であり，その時間も上丘をいって返ってくるに十分である．Yarbus によれば，ヒトでは変動の期間は 300 msec がもっとも普通であるといっている．この時間の長さは，ガンマにより支配されている筋紡錘の自動制御にもとづいた補正にとって必要もないほど長いものであるが，しかしこれは必ずしも筋紡錘が役にたっていないということにはならない．

十分によく知られているように，Riggs, Ratliff, Cornsweet と Cornsweet (1953) および Ditchburn (1955) によってそれぞれ独立に見いだされたことであるが，視覚像というものはもし不随意性の眼球運動を除去し安定させると，しだいに消えてゆく fade out 傾向にあるということである（また Ditchburn, Fender & Mayne, 1959 参照）．このことからも，視覚というものは視覚運動領内で入念に制御されている必要があるという完全な証明が得られたことになる．このような細かい変動によって得られる on-off の変化を，網膜は評価し脳に伝達するのである．筋紡錘に対するガンマ性の制御は，このような操作を改良するための理想的なデザインともいえるように思われる．とくにこの操作の速度とか正確さの限界が問題になるときに必要となってくる．

複雑な絵をみる場合に系統的に，走査しているということが Yarbus により巧みに示されているが，この例もまた網膜というものが運動器官と協力するために不随意性，随意性の運動コントロールのメカニズムに役割を果たしているよい例となっているのである．しかし比較的動きの少ない動物（トリと比較してヒト）では，Yarbus が示したように筋紡錘の感度調節を行なわずして，単に走査するだけで詳細な映像を得ているかどうか疑問の余地がある．

筋紡錘生理学が進むにつれ明らかになってきた知識は，この感覚—運動性終末器官は筋を適当に働かせることにかかわりあった自動性コントロール装置であるということである．これら器官は力とか位置とか，あるいはこれまでいわれてきた筋感覚といったものを測定するものでない．また皮質再現性も関節とか皮膚の感覚器官と比べれば，とるに足らないものである．眼筋もまたこの例にもれるものでないであろう．Brindley と Merton (1960) は視覚の手掛りを失なわせ，結膜嚢をコカインで麻酔した後では一方の眼または両側の眼球においてなんら受動的な動きを見いだすことができなかったのである．この事実から，眼筋終末器官は眼球の位置を認識するになんら関係していないということになる．

前庭器官，頸の筋，他の緊張筋および小脳などで処理される頸部の姿勢調節で補償されている眼球の早く動く正確な運動は，運動生理学においてみられる自然の驚異といわれるものの一つである．このことは臨床および生理学研究室で広く研究されている．なかでも眼振はすべての神経学における神経統合の例としてもっとも広く研究されているものである．外眼筋のなかの筋紡錘の果たす役割にはあまり注意が払われていないが，このことは明らかに筋紡錘を持つ実験動物を選ぶ必要性があったことと，その困難を克服すべき技術的な難点が非常に多かったことによるものである．前庭神経核の刺激に反応する眼振以外の眼球運動は，この頃多くの人達により繰返し研究されているが，なかにはネコについて Cohen, Suzuki と Bender (1964)，モルモットについては Azzena (1966) および Manni と Desole (1966) などがあるが，しかしこの人達は固有受容性の感覚成分についてはあまり考慮を払っていない．Cooper ら (1953a, b, c) はこの面の研究で先鞭をつけたが，眼筋求心性神経から前庭神経核，上丘および頸筋の支配中枢への投射のうち潜時の短いもの，長いものを研究した．

このことから眼筋の反射性の固有受容性コントロールが考えられるが，現在わかっているのはこのくらいである．ともかく筋紡錘に関するかぎりわれわれがいえることは，前述したようにこれまで分析された既知の構造によって発見された原則が，ここにおいても適応できるものであろうということである．

眼球運動における固有受容器とその役割

Cooper と Daniel (1949) は眼筋筋紡錘のできたのは直立姿勢のためであるといっているが，この考えではヤギのような有蹄類になぜこの構造がみられるのか説明ができないのである．この種の問題で考えなくてはいけないのは，頸筋が頭部運動の調節機構に果たす決定的役割についてであろうと考えられる（後述）．

神経支配下にある足の筋と同じく（第 VI 章の最終項目），眼筋は伸展に比例した全張力を発生する．Collins, Scott と O' Meara (1969；また Robinson, O' Meara, Scott & Collins, 1969を参照）はヒトで 5 g/mm の比例定数を測定した．図 119 は非手術側の眼の注視位置で測られたいろいろの初期の筋長から

求められた長さ—張力曲線をいくつか示したものである．単にアルファ運動ニューロンのみによるコントロールの場合には，このような曲線の平行移動はありえないのである．そのような場合アルファ運動ニューロンの動員数が増すと一般に傾斜が増大する形で現われてくるからである（第Ⅶ章，図 92，93）．体肢の横紋筋でも曲線を平行移動させることはガンマ活動を変えることによって可能となってくるのである(図91)．このことからも，外眼筋においてもなんらかのフィードバック機構があるであろうことが，この図 119 の曲線の平行性からうかがい知ることができるのである．

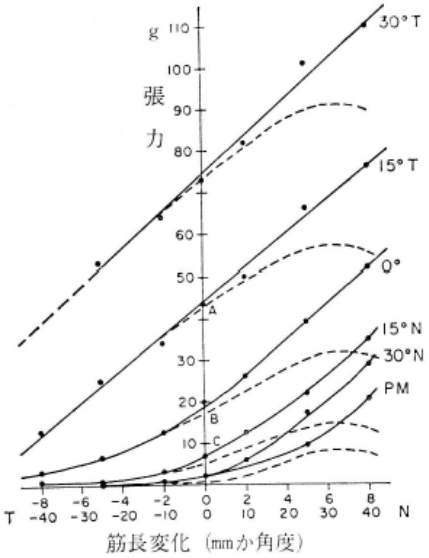

図119 ヒトの外側直筋の長さ—張力曲線．一部神経支配のまま．初期筋長からの筋の伸展は横軸にmmで与えられている（上の行の数字）．それと同じ値が眼の回転角として，眼球の半径を11.6mmとして測っている（下の行の数字）．各曲線は非手術側の眼が側頭方向(T)と鼻側方向(N)に向っての実際の偏位と等しい効果を示している．PMは受動性筋張力．実線は全張力の滑らかな発生を示す．破線は各曲線からPMを差引いたものである(Robinson, O'Mera, Scott & Collins : *J. Appl. Physiol.* 1969)．

このような知見に対する説明としては (Matthews, 1959a, 1969)，腱器官の協力を必要とするであろうということである．筋紡錘発射は伸展とともに増加してくる．したがってその促進作用は，伸展が大きいときには張力—長さ曲線の傾きを増大するように働く．しかし伸展の全範囲において完全な直線性がみられていることから，腱器官からの抑制が筋紡錘 1 次終末による促進作用を打消しているものであろうと思われる．腱器官の抑制は収縮による全張力によって決定される(第Ⅴ章)．この推測のほかに，もう一つのことが加えられる．それは 2 次終末が，おそらく伸筋では長さ依存性の抑制を行なっているということであろう．この因子もまた張力—伸展曲線を直線性とするのに寄与している．それゆえに Collins らの知見も同様の固有受容性のコントロールメカニズムによって説明されねばならないことになる．このような事情のもとに筋紡錘が働くためには，錘運動神経活動も考えてみることが必要となってくる．

上に述べたフィードバック機構を外眼筋の張力制御の一貫とみなすことは，とりもなおさずこの機構がある伸展位置（注視の設定）の長さのおおよそのバランスを維持するに役立っているという考えになるのである．骨格筋がそのことを行なうには，必要とする長さの付近で不規則に振動するということで実施している．非常に速い収縮の筋線維から外眼筋はなっているので，この振動周波数も非常に高いのである．また後過分極の持続も短いし，反回抑制もない．これらのことはこの現象に寄与しているものである．さらに，外眼筋の速い筋性運動ニューロンは非常に高い利得を持っている．

Tokizane と Shimazu（第Ⅸ章図 108）の結果をみてもこの運動ニューロンでて発射頻度の安定性の悪いことがわかる．非整列性の感知器としての筋紡錘がなくとも，他の受容器にもとづいた外眼筋の伸張反射では，より簡単なタイプの伸張反射—フィードバック機構による操作も可能であろうが，しかしこれがガンマ環が加わることによって同様の機構がより多様性に富み，正確になるということで，視覚器が望んでいる注視（長さ位置）の設定にバランスのとれたコントロールが可能となってくるのである．またいい方を変えるならば，眼球運動が中枢性に計算されたプログラムによりすべてコントロールされているという主張の場合でも，おそらくそれは本当であろうが，そのプログラムはガンマ環の自動性活動を含む全機構にもとづいて行なわれていなくてはならないのである．

現在でも眼筋の遅い筋と速い筋の相対的な役割，それぞれの神経支配，運動単位および筋紡錘コントロールの考えのなかに入れねばならない機械的特性の差というものに関してもほとんどわかっていない．遅い筋線維はおそらく遅い運動に使われていると思われる．たとえばヒトで遅い輻輳運動というものがあるが，これは Alpern と Wolter（1956）によれば，遅い筋線維によって行なわれているに違いないとされている．ネコにおいて，Yamanaka と Bach-y-Rita (1968) および Ito, Bach-y-Rita と Yamanaka (1969) は細胞内実験を行ない，眼筋の定常性の緊張性発射は遅い筋線維にかぎられていたということである．

またゆっくりした自発性の眼球運動の間活動していたのも，このようなタイプの線維であろうとしている．速い筋線維は眼球運動のないときけっして発射せず，ゆっくりした動きに対してはたまにしか発射を示していない．前庭神経核を刺激（電気的または圧力で）したときの外転神経のインパルス伝導速度を比較してみると，遅い運動線維は6～40m/sec で眼振の遅い相で活動しており，速い運動線維は 41～83 m/sec で眼振の終りの相にしか興奮しなかったのである．さらにくわしいことは上記の二つの論文を参照されたい．

筋紡錘を持っている眼筋における負荷補償の役割がどのくらいのものであるかをみるのはむずかしい．それは拮抗性外眼筋における相反性および非相反性興奮の相対量にかかっているからである．相反性活動が著明に存在するものと仮定すると，一対の拮抗筋群の一つに対抗する眼窩組織内の弾力の力が増加してくるのである．この力はヒトで回転角 1° 当り0.5 g であるか，1mm 伸展当り2.5 g とされている（Collins ら，1969）．もしヒトの外眼筋がこの点でヤギと似ていると仮定するなら（Whitteridge, 1959），ある収縮に対して静的錘運動神経コントロールのもとで抵抗し，位置感受性を著しく増加させることができるのである．

頭部の動きのなかで，頸部と眼筋とが共同動作することはおそらく遅い筋線維で行なわれていることと思われる．Cohen（1961）は自由に動いたりよじ登ることができるようにしたサルで眼筋の付着部の腱を切離したが，頭の動きのコントロールにはほとんど影響を与えなかった．これに対してC_1，C_2およびC_3の後根を麻酔し，そのインパルス伝導をブロックすると，平衡，指南性および運動協調性が著しくおかれさることがわかった．McCouch, Deering と Ling（1951）によれば，Magnus-de Kleijn 反射は第1～第3頸椎の関節および靱帯によって誘発されているということである．これに対して，筋紡錘がどの程度関与しているかは Cohen の実験では考慮されていなかった．というのは，この場合の後根切断により固有受容性求心性情報は完全に除去されており，Mc Couch らの実験は筋紡錘の役割をまったく否定するものでないからである．

第II章で指摘したように，頸筋は身体のなかで筋紡錘の富んだ筋である．この筋は長さの変化こそ中程度であるが，精密な長さの決定がこの場合非常に重要な意味を持っている．というのも，頭部にある二つの離れた受容器，眼と耳によって物体の位置を知りそれを認知しているが，それは頭の位置の制御およびその維持が非常によい状態にあることを必要としているのである．アルファ－ガンマ連合によって筋の長さをコントロールするという観点からしても，頸筋はそれと補償性に行なわれる眼球運動とともに非常に興味ある研究対象なのである．

前庭脊髄路線維は頭部に近い多くの頸部伸筋運動ニューロンと，C_2～C_5 髄節のなかで単シナプス性にしかも興奮性に接続している（Wilson & Yoshida, 1969a）．前庭脊髄路線維と頸部運動ニューロンとの関係は体肢運動ニューロンとの結びつきより密接であり，局部性支配にはしたがいにくいものとなっている．

頸筋の運動ニューロンはまた脳幹からの下向性線維で抑制されている．この線維は内側前庭核から発生し，単シナプス性に抑制を及ぼしている（Wilson & Yoshida, 1969b）．このことは，ある脊髄運動ニューロンの活動は脊髄上位性のレベルから下降する長経路の抑制性線維によってコントロールされているということを示している．現在までのところ，体肢運動ニューロンに対する前庭核の単シナプス性抑制は証明されていないが，しかし最近の知見によれば背部伸筋を支配する胸髄運動ニューロンに対し単シナプス性の下向性抑制があるとされ，それが前庭核に起始しているという証拠も提出されている（Wilson, Yoshida & Schor，未発表知見）．

前庭核に発し頸筋運動ニューロンとシナプスを作る促進性および抑制性線維は，迷路からくるインパルスを中継する働きを持っている．迷路を電気刺激すると頸筋運動ニューロンに，両側性にしかも二つのシナプスを介した後の促進性と抑制性電位をみる（Wilson & Yoshida, 1969c）．このときの促進性および抑制性活動はおそらくそれぞれ外側および内側核から中継している迷路求心性線維の興奮によるものと思われる．これらの二つの直達路は相反性に働いているが，それらは迷路受容によって頸筋を正確にコントロールしていることになる．迷路と頸筋支配の運動ニューロンとのこのような密接な連関は別に驚くにあたらない．それは迷路の第1の役割は頭部位置の調節であると考えられるからである．

足　踏　み

足踏みと固有受容器

足踏みについての最近の仕事は，かなりくわしく固有受容性コントロールの解析やガンマ環の役割を研究することができる可能性を示している．足踏みのなかには身体の上部の関節から足の末端に至るまでの体肢の筋の秩序ある活動が含まれており，これによって筋に対する負荷や伸展の複雑な一連の変化が起きて，それが筋の固有受容器を刺激するのである．体肢の筋感覚が脊髄のなかでいろいろの干渉を起こすことがこれまでかなりわかっているが，それらは足踏みの際の順序や相の変化を説明するのに役立ち，なかんずく歩行というものは呼吸のような自然の動きではないが，しかしいうまでもなくそれよりはるかに複雑なものであり，したがって固有受容性のコントロールの新しい面が解明される可能性を持つものである．

Graham Brown (1911, 1914) の古い知見によれば，基本的には体肢の後根を切って感覚をなくしても歩行運動は可能であるが，このような状態における歩行はすべての点で正常の歩行と同じであると考えてはいけないのである．最近モスクワの研究者達 (Severin, Shik & Orlovskij) が始めている中脳動物にみられる足踏み歩行は，あらゆる点で正常ではない．たとえば，Lundberg (1969) もいっているように，前根と後根からの記録を必要とするため動物をフレームに固定しているので，これは正常の足の位置で筋が体重を支えているという状態から逸脱しているのである．けれどもこの研究 (Severin, Orlovskij & Shik, 1967a, b) は，歩行の間ネコのL_7の前根の運動性インパルスと後根から筋紡錘と腱器官からのインパルスを記録するという先鞭をつけたということで意味がある．そのこと自体はいくつか他の点を犠牲にしても，足踏みの理解のため有用と思われる．

Severin らの実験では，上丘ネコの脳幹を 30/sec で定位固定法によって刺激すると歩行を発生し，その足の動きの頻度は刺激強度と足踏み車のベルトの速さによって変わるということであった．かれらのデータはアルファ－ガンマ連合の考えと一致しており，足関節における伸筋の筋紡錘１次終末の発射頻度は足がまえの相のとき増加し，屈筋筋紡錘発射頻度は振脚相のときに増加した．屈筋の方の発射は伸筋の収縮でそれが伸ばされているときもみられた．腱器官の発射は自身の筋が収縮するときによくみられた．筋電図記録からすると伸筋における筋紡錘活動はこの場合にアルファ活動に先立って現われることはないが，しかし足がまえの相でアルファ発射が消失した後に，いくらか残る傾向を示した．この協同活動性の錘運動ガンマ線維はおそらく期待通り静的線維である．なぜなら筋が短くなっている間筋紡錘は発射しつづけているからである．

第VIIIとX章で述べたごとく，動的と静的錘運動線維は基本的には独立にコントロールを受けているという直接の証拠はないけれども，両者は同時に活動しているということが知られている．ある動的錘運動ニューロンは中脳動物における足踏みでアルファ－ガンマ連合反応でその役割を演じているということが考えられる．この錘運動ガンマ線維の参加が Severin ら (1967b) によって示されている．

これらの結果から，歩行というものは強い固有受容性コントロールのもとで行なわれる運動であるかのように思われる．歩行の間，筋紡錘２次終末の研究だけをしたものはないが，静的錘運動神経の活動は１次終末のみに影響することは考えられない．伸筋において２次終末と腱器官は抑制性であり，１次終末は促進性に働き，これらの終末の活動は拮抗筋に相反性に働くのである．屈筋では両筋紡錘終末は自己固有性には促進であり，拮抗性には抑制に働く．腱器官は自己固有性に抑制である（第V章）．上位中枢への情報としては筋の長さと張力は問題になるが，現在研究している運動野でその情報がどの目的の運動動作に対して重要なものであるか正確に示されないかぎり，あまりはっきりしたものとは考えられない．この種の知見は現在のところまだ運動ニューロンにかぎられており，それも脱分極性の圧力がプラスおよびマイナスという形でいい表わされる代数的総和で行なわれているということだけであった（第VI章参照）．

足踏みにおける筋紡錘の役割を考えるとき，これまではその伸張受容器が受動性の筋伸展にのみ反応すると考えるだけが自然であるように思われてきた．しかし，移動におけるアルファ－ガンマ連合も姿勢反射や呼吸における役割と同じように，その活動性筋収縮においても伸張反射を積極的にそのメカニズム