

第 XII 章

結 語

前章までを読まれた方は、次のような生物学的意義に関する質問に答えを用意できるようになったと思われる。われわれの筋紡錘がわれわれの運動や姿勢の制御に“いかに”how 使われているか、この高性能を持ちしかも高度に分化した筋紡錘支配の錘運動神経の装置を“なぜ”why 必要としているのか、という問題である。しかしこのような質問は一般知覚生理学の背景となっているものと照し合せ考えてみる必要がある。たとえば視覚において、これの究極の目的は生体のために外界のあるものとあるものを識別させてくれるものであるが、そのみろという行動について十分よく知られている生体への意義を考ることが、視覚で疑問とされる“いかに”how から“なぜ”why にまでまんべなく理解することを可能にするのである。この意味において、次のような質問を投げかけるのも意義あることである。筋紡錘の仕事はいったいなんなのか、あるいは腱器官の仕事がなんなのかということである。

筋紡錘は筋の長さを測り、腱器官は筋張力を測るものであるという答えによってもいくらかのことは理解されていることにはなるが、これはまだ非常に初歩的な段階に止まっているものとみなしうる。このような答えは錘運動線維によるコントロールという重要な面を無視しているものであり、しかもこの面こそこの分野における秩序ある筋動作の最終的な解釈にとって必要となっているからである。それは視覚において物を見る動作は、この分野の実験的知見の最終の解釈であるのとちょうど同じようなものなのである。

筋緊張、伸張反射

姿勢における筋緊張は、おそらく錘内筋線維の収縮により伸張反射が誘発されることによって維持されているものではないかという Rossi (1927) の言明

は、非常に先見の明があったものといわねばならない（また Hultkrantz, 1931 の安定化説も参照）。Rossi のこの考えはその後忘れられていたが、これはおそらくその実験的な裏づけがなかったためである。しかしその後25年たって、しかも実験的な結果から次のようなことがいわれるようになった (Granit & Kaada, 1952)。“さらに実験的知見が積重ねられると、姿勢反射としての筋緊張の考えは、その姿勢反射は単に筋紡錘の活動性を決定している系のなかでの最終の連合によって行なわれているという概念によってとって変わられるものではないかということである(その156頁).”この系はその後非常にくわしく研究されたが、そのいろいろの事実を考え合せてみると、次のような一般的な結論が得られたとしてもよいと思われる。すなわち、ガンマ環を通じての活動が正常の緊張や正常の姿勢反射の維持に欠くべからざるものであるという考えである。

緊張というようなものから姿勢反射の緊張を区別するとすれば、それに根本的に寄与しているものは覚醒(第 X 章)と目覚め(Granit, 1955a の 264 頁)の状態における、錘運動ガンマ線維の緊張性活動である。伸張反射においては、錘運動神経の支持が必要であるということは前章のところどころ(第 IV, VII および X 章)で指摘してきたことである。最終共通路としての運動ニューロンという立場から研究してみると、伸張反射の役割というものは運動ニューロンが発射レベルのところにあるか、あるいはそれ以上のところにあるかを要求しているのである。

ここでふたたび思いだされねばならないことは、少なくとも 3 種類の受容器、1 次終末、2 次終末および腱器官にそれぞれ相当した 3 種類の伸張反射が存在するという点で、これは著者自身によっても強調されてきたことである(Granit, 1955a の 249 頁)。また最近ふたたび Matthews (1969, 1970) によっても強調されたのである。また錘運動ニューロンによる姿勢性の反射もいくつかあるはずである。腱器官と筋紡錘 2 次終末はかなり以前から多シナプス性回路によって働くことが知られており、1 次終末でもそのうちの緊張性要素は伸張反射において介在ニューロンが存在するという点もわかってきている。多シナプス性回路は主として中枢からの調節によって開いたり閉じたりするため、しばしば実験のコントロールのおえないという点でそれは随意的であるといえるのである。

最近 Matthews (1969, 1970) によれば2次終末もまたこのように場当りのであって、またその程度は中枢のスイッチ板によってそのサインが抑制から促進に変わるほど強力なものであると指摘している。このようなことを Matthews がいっているのも、伸筋運動ニューロンでは2次終末の定性的ともいえる抑制が、除脳ネコ（正常でないかもしれないが）においては伸張反射の促進に変わるという仮説を持っているからである。かれの仮説は、振動実験からその振動数と振幅を適当に調節すると筋の全部の1次終末を動員することができる。しかしそれにもかかわらず等尺性張力/インパルス/secは、自然の伸張反射によって生じたときの発射頻度より非常に小さいものである。これは1mm伸張当りのインパルス数から計算されている。この場合、2次終末にも伸張によって同様に発射が発生しているから、1次の低い発射頻度が起こしている以上の張力を伸張反射によって発生させているのは、この2次終末の発射によることであろうと説明されるように思われる。これに対するいくつかの批判的見解についてはすでに前に述べた通りである(200頁)。

ここでつけ加えたいことは、これらのことを結論的にそれを実験によって証明するためには、Iaをブロックした後も興奮性の伸張反射がまだ残っているということを示す以外にないと思われる。圧迫や冷却によるブロックによって、単シナプス性反射試験を行なうと(Granit, 1950)、伸筋の運動ニューロンに抑制が起こったという知見は得られている。しかしこの場合軽い麻酔を用いているので、この件に関してはこれをとくに決定的な証拠とみなすことはできない。

脳幹を切断したあとの神経バランスの状態が非常に複雑多岐にわたるということは知られている。著者(Granit, 1969)の実験でも上丘ネコではさして特別な伸張反射がみられなかったが、ただ腱を短く叩打してゆくと自己促進作用が現われ、これが著明な反射となるという驚くべき事実を見いだした。これらの促進状態は長く持続した。その後上丘と下丘間で切断すると、この種のタイプによくみられる固縮が解発されてくる。

Matthews (1969) は伸張反射に関与している3種の受容器のその割合を定量的に分類する実験が必要であることを強調した。たしかにこの種の知見は、除脳状態とかその種の他のタイプの標本でこの反射を解析するのに興味があるであろうが、しかしその知見が得られた状態での特殊の神経バランスの状態をさらに越えてそれが適用されるかどうか問い正されねばならないのみならず、

正常の状態にある動物でも中枢神経機構の設定はおそらくもっと違った“正常”の状態にバイアスされている。これによってこそ運動および姿勢というものは、適度に協調された随意性あるいは自動性の動作を混ぜ合わせる事が可能なのである。

そもそも異常である除脳標本というものが珍重されている一つの理由というのは、その神経バランスの状態においては生来の資源であるガンマ環のみならず、その行動をある特定のアンバランス状態にあるということがこれからわかるということによっている。ガンマタイプの固縮というのもこの種の標本から得られたものであり、そのことからその後静的ガンマ線維が除脳状態にある伸筋の伸張反射にとって、決定的といえるほど重要なものであるということ学んだのである。さらにこの標本でつけ加えるなら、静的錘運動神経活動のレベルの変化によって張力—伸展曲線(第Ⅴ章, 図91)が平行に移動するという事で、その巧みな機構で筋の長さが変わっても常に一定の張力を維持するものであることを示唆しているのである。まったくアルファ性支配によってのみ同じことを行なうとすれば、その場合張力—伸展曲線の勾配の非常に違うところの多くの運動単位を入れ代えるということが行なわれなければならないのである。

Liddell と Sherrington (1924, 1925) は負のフィードバックとしての伸張反射の概念を打ち立て、これによってのみある量の伸展に依存する一定長の維持が可能であるとした。これに加えるにガンマ環の活動をもってすれば、それはまったく新しくまた重要な自由度を持つことになり、その大きさは生体はその仕事に必要としているガンマ環の活動の量によるものであるということである。

ある一定量のガンマバイアスによって筋長を一定に保っているということは、最近のいろいろの実験で明らかにされた。1次終末がむしろ筋の長さの大きな変化より、むしろ小さな変化に対して感受性が強いということもこの一つの重要な因子となっている。このことは Matthews と Stein (1969) が正弦波状伸張刺激を用いた実験の図120に示されている。ここでは1次および2次終末の応答量とその場合の正弦波伸展量を目盛っている。筋長の制御は、伸展のフィードバック機構によって調整される必要のある小さな振幅のところで、1次終末が高い感度を示しているからである(また Poppele & Terzuolo, 1968 参照)。

ガンマ環の役割を討論するとき一般に無視されている運動ニューロンの特質

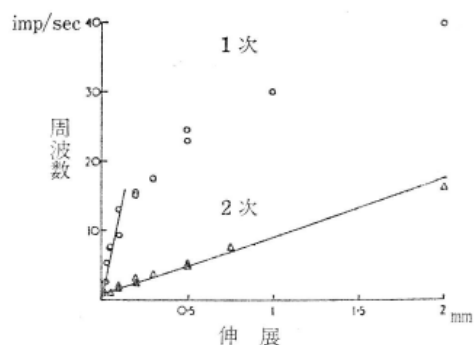


図120 伸展の大きさの関数としての1次および2次終末発射頻度。除脳ネコ。前根はそのまま、1秒間1回の割りの正弦波状筋伸展で測定された (Matthews & Stein: *J. Physiol.* 1969)。

もこの場合重要なのである。第VI章で述べたように刺激の立上りが急激なとき運動ニューロンは第二次発射域の範囲内の高い頻度で応答し、第一次発射域における定常状態のような順応された頻度よりさらに高い細胞膜の利得というものが発現しているのである。このような運動ニューロンの特質に対して、筋でもこれに適応し、筋収縮の初期速度 (第I章27頁) は普通の維持性の動作に要求されているよりはるかに高い頻度で影響されているようにできているからである。動的錘運動ガンマとアルファ線維はある一定の長さの設定の維持に関係している早い小さな伸展に対して、その感受性を増強するのに役立っている。

いずれにしろ、伸張反射というものは収縮に先立って起こるものであり、したがって筋の短縮に先立つということで、1次終末をコントロールしている錘内筋線維の基礎的なバイアスを必要とし、それはまた静的ガンマ線維に関係していると思われる (Lennerstrand & Thoden, 1968d)。除脳動物では、静的および動的線維が両方とも解発されていると思われる (第X章)。呼吸と同じような正常な過程においては動的および静的の両線維が同時に活動しているということが証明されてきた。一定の長さに筋を維持する仕事を神経系が持たされている場合にはいつでもこのように働くものと思われる。

ある決めた長さを維持するという生物学的作業を追いかけてみると、いつも筋の発振性反応がみられている。これのいささか大きさに現われているのが除

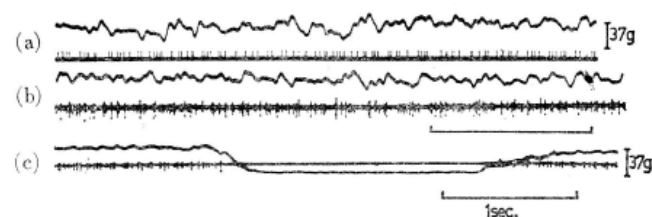


図121 除脳ネコ。(a)と(b)は6 mm伸展下での大ヒラメ筋伸張反射を示す。(a)に示す筋紡錘発射は(b)では筋電図記録となっている。(c)は6 mm伸展下のヒラメ筋伸張反射と筋電図。記録のなかほどで前脛骨筋の腱をゆっくり引張ってそこに抑制を発生させた。前脛骨筋が弛緩すれば伸張反射はもとに回復する。時標は1 sec (Granit: *J. Physiol.* 1958)。

脳固縮である。その状態で筋張力計の感度をあげてやると、図121に示すように発振がみられる。

静的あるいは動的錘運動神経によるそれぞれのコントロールは、基本的に独立しているのではないかということが前にもしばしば指摘されてきたことである。しかし現在までのところ、どちらかだけがとくに強調されてその運動をコントロールしているというような特殊な状態を実験的に示す知見はないのである。ただ一つ報告されているのは、脊椎動物で動的タイプの自発性錘運動神経活動が優勢であるということだけである (第X章)。また錘運動神経に静的および動的線維を区別しなかった以前の論文では、主として静的錘運動神経の活動についてこれをつかっていたと思われる。

臨床的にはこの伸張反射はこれまで病的な症状であるとみなされてきた。というのも、この反射を正常人で引き出すことが腱反射の形以外は困難であったからである。運動ニューロンに関する最近の仕事の傾向 (第VI章) によれば、伸張反射は筋収縮のための調節機構であり、発火していない運動ニューロンではとるに足りないほどのものであるということになるのである。発火中の運動ニューロンや発火の閾値にある運動ニューロンではこの反射はかなりの量として働いている。錘運動神経は自動的にアルファ-ガンマ連合で活動しているが、このように形で、ある筋群を機能的に組織化した運動、たとえば随意運動 (第VII章) とか呼吸 (第VIII章)、歩行 (第IX章)、平衡反射 (第X章) といったような運動に関与している。筋に対して意味のないような単なる引張りが加わ

った場合、単シナプス性のスパイク群発射によって腱反射が起こるが、そのようなこと以外にも伸張反射をとくに支持するような能力がない、単に受動型で非関連性の筋紡錘発射を発生するだけであるとする。けれども、もしその引張りを止めてもなお筋紡錘の群発射がそこにつづくようならば、おそらくそれは動的錘運動神経のバイアスがあらかじめ存在していたということの証拠と思われるのである。

サーボ仮説

筋紡錘に関するこの種の役割についてのサーボ仮説というものは、Merton (1951, 1953a) および Hammond, Merton と Sutton (1956) によって仕上げられたものであるが、この種の学問分野における問題の考え方に新しい要素を注ぎ込んだものである。Liddell と Sherrington (1924, 1925) の概念、すなわち伸張反射によって重力に対抗する負のフィードバックが行なわれているといった考えをこれらとはび越えたものである。このフィードバック機構に対してあらたに発見された錘運動神経のコントロールについては、前章ですでに述べてきた。

ここでいうサーボ説の新しい要素とは、ガンマ運動ニューロンは筋の長さを長さ追従 follow-up-length 機構の原則にしたがってコントロールするという仮説なのである。ということは、筋が動作をしようとしている長さというものは、ガンマ活動の影響下にある錘内筋の収縮によってセットされるということなのである。錘外筋は追従機構による伸張反射によって強制的に収縮させられ、これで両方の機能的長さが同じとなり、筋紡錘発射が止まってしまうまでつづくのである。前に述べた Rossi および Granit と Kaada のいっていたこともこの考えにあてはまるのであるが、しかし必ずしもそうでなくともよかった。このサーボ仮説は1次終末の働きのみについて考えられたわけであったが、この方面の研究の発展に非常によい刺激となってきたのである。

とにかく自己固有性反射は3種あるのにサーボ仮説はそのうちの一つのものにしか考えられていない。この説も、腱器官や2次終末の運動ニューロンに対する効果から考えられたプラスおよびマイナスの影響を加えないかぎり、その応用もかぎられたものになってしまう。運動ニューロンはガンマ環を介しては直接発火させることができないのではないかという根本的な反対もあった。し

かし第Ⅴ章で掲げた実験、すなわち筋紡錘を無負荷にしたり張力感受性の抑制を加えるという二つの拮抗が起こっているときでも、このガンマ環の刺激でなお運動ニューロンを発火させることができるという実験によって、そのような反対も取除かれることとなった。

Eldred, Granit と Merton (1953) の初期の実験もサーボ説(第Ⅶ章186頁)で解釈されていたが、しかしこの実験ははたして伸張反射というものが起こるのにガンマバイアスが必要であるかをみるために始められたものである。この説によれば、筋紡錘の活動性の方がアルファより先立たなくてはならず、反射動作では常ではないが、しばしばこのようなことが起こっていることが観察されたのである。運動ニューロンの活動性が高まり、同時に錘運動神経活動も高まっているような病的な状態においては、この長さ追従のサーボ機構が決定的な役割を演ずるということは考えられるのである。この種の筋紡錘コントロールの例に対して別のものがみつければまた別であるが、したがって実際に正常の運動でこのようなサーボ活動が関係しているということを別に除外する必要もないのである。サーボ説に対する批判については Hunt と Perl (1960) および Matthews (1964, 1969) を参照されたい。

この批判のなかで論じられている重要な論点は、サーボ機構の利得はループがしようとする仕事にとって不十分であるという考えである。しかし伸張反射から計算された利得というものは、小さな傾き定数を持つ緊張性運動ニューロンが引起していると思われる過緊張という非常に特殊な状態で得られたものである(第Ⅵ章, 図80)。これらの細胞は反回抑制を受けやすいのに加えて、腱器官および筋紡錘2次終末の共同活動に由来する複雑な影響を受けやすいのである。すでに第Ⅵ章で指摘したことであるが、安定した発射状態にある運動ニューロンは真の入力よりも低く反応するものである。反射の利得を一般的な意味でいうと、伸展で表わされている入力に対する張力発生ということではいい表わされるが、この用語はしたがって関係しているすべての干渉の結果の正味の効果が、中枢神経のいろいろの場所によって行なわれているという意味で使われている。

利得を運動ニューロンの傾き定数ということにかぎって用いてみると、そこからどのような特定の過程を測ることができるかを知るのである。運動ニューロンのシナプスにはプラスとマイナス項について代数和性ということがあ

で、発射頻度は結局は傾き定数によって決定されるのである。伸張反射に関係している小さな緊張性運動ニューロンの持続性の発射頻度はけっして高いものでなく、その調節には閾下縁にある別の運動ニューロンをあらたに動員するか、あるいはそれを減らすか、そのとき生体がどのようにやるかによって決まるものである。アルファ性固縮にみられる偽性伸張反射はあらたに相動性運動ニューロンが加わるということにもとづいているのであって、したがってそれは非常に強力となることもある。除脳動物で伸張反射が普通より過度に強く現われるような場合には、手術の直接の影響によってアルファが関係してきているのではないかと常に疑ってみる必要がある。

一般的な意味で運動を考える場合には、単に緊張性アルファ運動ニューロンのみでなく、もっと大きな傾き定数を持つニューロンのことも考えねばならない。このような運動ニューロンでは、発射閾のところかそれ以上のところに膜電位があると、興奮性シナプス後電位に対して 2.28 imp/mV という値で発射するということがわかった。この値は安定発射状態にあるものということができる。この値は筋が収縮を開始するとき、すなわち膜における順応が起きる結果として傾き定数が少なくなる以前では非常に大きいのである。しかし利得から考えて、いままでわかっている値である 23 imp/10mV にかぎってみても、この程度の大きさの EPSP なら、これを筋紡錘発射が発生することはけっして不可能ではない(第V章, 図77)。しかし残念ながら、眼筋の安定値(第XI章)より7倍も大きいとされる筋紡錘の位置感受性のタイプIIが、どのような特別な状況のもとで起こるかまだわかっていないのである。現在まで分析されてきた正常運動のいろいろの形はまだ非常に少なく、それは力と速度にかぎられているのである。

強い収縮を起こす能力のある速い運動単位は、自然に行なわれている運動状態で研究されてこなかったが、これらの運動ニューロンは動作の多様性に寄与して働いているものである。いろいろのすばやい運動や強い運動にこそ、アルファ性のコントロールが関与している可能性がある。力および速度の両方において筋運動のスケールの範囲は、非常に強い手作業から微妙な楽器の演奏に至るまで及んでいる。最大の努力によって運動ニューロンを利得(傾き定数)の大きな第二次発射域まで持ってくることになる。

以上のように考えてくるとここでふたたび強調したいことがある。現在単に

われわれが持っているよりもっと直接的な証拠によってその結論がだされるようになるまでは、錘運動神経のアルファやガンマの相互干渉の電位といったものの羅列から長さの追従サーボ機構を考へてはいけないのであるということである。

しかしこれまでのところ研究されている正常の中等度運動において、筋紡錘に対する錘運動神経の効果が疑いもなく非常に精密なアルファ活動との共同動作によって行なわれているのである。これこそ簡潔なアルファ-ガンマ連合という言葉で呼ばれてきたところのものである。両生類ではこのような錘外および錘内筋の同時収縮がみられるが、それは共通神経支配、すなわち兩種の運動神経は同じ神経から枝分かれしたものであることによっているからである。このような紋切り型のアルファ-ガンマ連合が理想的なものであるとするなら、なぜもっと高等な生物でもこの種の配列が行なわれていないのであろうか。それは当然明らかに、柔軟性のある系が生物にとって望ましいものであるからである。おのおのの測定装置に静的と動的のコントロールが加わるということによってそれぞれが基礎的に独立している上に、その連合機構という自由度がさらに加わる結果となっているのである(第X章)。

しかし残念ながらこれらの機構が運動動作にどのように、しかもいつ関連してくるのかわかっていない。しかしアルファ-ガンマ連合を研究していた正常運動についてみると、環によるサーボコントロールよりもむしろサーボ補助とみるのがよいのである(Matthews, 1969)。ほとんどの場合もこれらの運動における筋紡錘の役割は直感的に理解しうるのであって、それはサーボ理論を直接引用しなくとも実験的に説明されるのである。ただ一つ例外をあげると、微分性フィードバックによる減衰がサーボ補助収縮としての例といえるのである。

Merton (1953a) の指摘によるが、1次終末の一部が行なっている速度応答は、サーボ操作過程で微分性フィードバックのように振舞うことで伸張反射に伝達位相差を補償する役を演じている。伸張によって誘発されたインパルスは、最終効果を筋に発揮するためにフィードバック回路を回ってこなくてはならない。筋の収縮はその結果遅れて現われ、信号とのずれを起こし、運動系に発振を起こす傾向になる。しかしこれは収縮に先立って速度感受性の群発射があれば打消され、とくに相動性の応答が適当なアルファ、ガンマ線維の活動でスピードアップされたとき効果が著しいのである。

動的ガンマ線維は錘内筋線維の粘性を増す（現在では核袋線維）という意味の説を Matthews (1964) はたてたが、これは錘運動系の減衰は結局は粘性の調節なのであるということなのである。後になって Lennerstrand と Thoden (1968a および第 III 章, 図 37) は、速度依存性の利得から速度感受性のものを速い成分と遅い成分とに分けて考えている。速い成分に対する錘運動効果は、明らかに伝達位相差の補償に要求される位相進行を引起す予期性応答生成に役立っているものである。

しかしこの二つの速度成分は、粘性の実際の変化にどのように関係しているのかどうかは現在はまだわかっていない。このように二つに分かれているということは、単にその減衰のみが動的錘運動神経の活動の唯一の目的であるとも考えられないのである。のみならず、アルファ性錘運動神経による成分を考えに入れてみなくてはならない。この点において思い出す興味ある知見は Hentsch (1966) のもので、脳内にツボクラリンを入れると振戦が起こったということである。これは静的と動的活動の量の比が前者の方が優位になるため、錘運動系による減衰が減ったということになるのである。

運動ニューロンのような複雑な構造は単に利得の面からだけで考えられてはならない。常に一定の活動を維持してゆかねばならない。前にも指摘(第 VI 章)したように、シナプス電位が樹状突起では遅い変化を起すということ、この点で非常に重要な働きをしているものと思われた。遅い変化（他の細胞でもみられているが）は、ソーマの発射膜がスパイク電位と後過分極という二つの極端な状態をいったりきたりしているのに対抗して、それを一定の脱分極性の圧力に保つということに役立っているのではないかと思われる。少なくとも、緊張性活動では 1 次終末よりの求心性神経は介在ニューロンを介して運動ニューロンに及んでおり、樹状突起にシナプスを持っているのである。このようにみると、ガンマによって変えられている筋紡錘活動はますます姿勢における維持機能に重要なものとなっていると考えられるのである。

しかしそれにしても、現在なお末梢性筋紡錘機能に関しての知識が増えれば運動制御の問題にあらたな光が投げかけられることになろう。哺乳類の受動的と活動的筋紡錘において二つのタイプの錘内筋線維の剛さや粘性の決定もそれらによってなされることになる。この両者の性質はガンマ板状およびガンマトレイルによって影響が異なっており、また錘運動線維支配の重複の程度とその

性質によっても違ってくる。もっと知らなければならないことは、筋紡錘は筋線維の間にはさまれており、それが異なっているかあるいはまったく同一の運動単位のなかに入っているかである。

前者の場合、すなわちまったく異なった機械的性質の運動単位の筋線維にはさまれて筋紡錘がある場合には、その筋紡錘の仕事は異なる運動単位の張力や張力発生速度の差を滑らかにし、平均化することにあると思われる (Jones, 1969)。この機能は特定の運動単位の場所にかぎられたとしても大変役に立つものである（次項参照）。生体内の生物学的順応は、ほとんどの例でいろいろの仕事をするのが普通で、筋紡錘を考える場合もこの原則からはずれた例外とする理由は見当たらない。

運動の速度

生体における筋紡錘の役割は、一般にこれまで、それが制御される力の供給源、すなわちそれが筋の張力との関連で論じられてきた。同様に運動に際して錘外筋の重要な特質は力を発生しているときの速度なのである。四肢における速度コントロールはある程度関節とか靭帯からの情報にもとづいている。はたして筋紡錘がどれほどそれに関与しているかはまだ推測の域をでていない。もっとも説明しやすい例として、アルファ-ガンマ連合でコントロールされている筋動作でいまこれが一定の速度で進行しているとき、突然それがある障害に突き当たったとする。ある中枢性に決定される要求にしたがって始まったときの特定の速度でこれはただちに克服してゆかねばならない。またそういった状態を説明するのに別にここに新しい概念を持ってくる必要もないと思われる。

Phillips (1969) は図 122 に示したような仮想的模式図で、このような場合のことを取扱った。(a)において a から c に向い企図運動が一定の速度で進行しているが、アルファおよびガンマ運動ニューロンの平行的漸増員があり、後者では筋紡錘がしだいにゆるんで（無負荷）ゆくことに対抗する働きを示している。ここで b 点で抵抗が増加したとする。これは筋紡錘の無負荷効果（図 122 の下部の図）を減少させ、同時に動的にそして静的に興奮させることになる ((a)における錘運動神経効果)。1 次終末は p, 2 次終末はその下にある s のように動作し、それ自身が速度補償効果を持つ負荷補償によって障害に対抗しようと

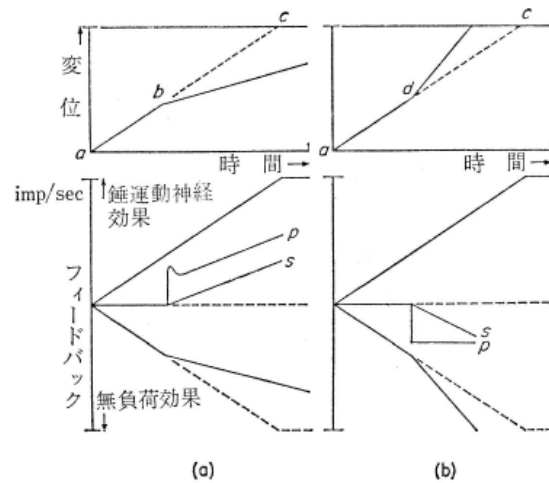


図122 企図運動における錘運動神経の一時的寄与の模式図。(a)運動はaからcへと一定速度で進むと考えられる。アルファとガンマ(錘運動神経効果)タイプの運動ニューロンの動員は平行して行なわれる。後者のガンマタイプはアルファ活動による筋紡錘の無負荷作用を補償する。bにおいて、予期せぬ抵抗は無負荷になることを減少させるので、筋紡錘によるフィードバックが増大してくる。そこで1次終末(d)と2次終末(e)は抵抗に対してpとsに示す曲線のように発射を発生する。それにより曲線をもととの軌道にのせて目標に向わせる。少なくとも屈筋の場合にはpと同様にsも促進性に働くものである。(b)はd時点で予期せぬ抵抗の減少があったとする。その想定のもとで模式図を描き理由を説明している。抵抗の減少により錘外筋の収縮が予定より強くなるため、筋紡錘はいつそう無負荷となり、その発射はそのことを反映する。1次も2次終末も右下の曲線pおよびsのようにそれぞれ発射頻度を減少し、アルファ運動ニューロンにおける興奮性を減弱させてしまう(Phillips: Proc. Roy. Soc. B. 1969)。

するのである。その偏差が始まった瞬間に力が突然増大し、それがつづくが、最初の目標のcに向かう適正のコースに運動が戻されるようにチェックされる(補償応答は図に示されていない)。2次終末(s)は静的な錘運動の影響を受けており、企図されたものと実際の運動との間にしたいにずれがでてくるがそれを信号するのである。しかしこのずれの速度の情報は伝達しないという点で1次終末と異なっている。2次終末はアルファ運動ニューロンを興奮させな

いが、その情報は1次終末のそれと同様に大脳および小脳レベルに及び、そこでは重要なものとなっている(その157~158頁)。条件を変えることで同様の推測が、突然負荷が減ったときのことに相当し、図の右半分を示してある。

特定の障害に突き当たらないうちに指令された運動の速度が変わる場合の説明はむずかしくなる。このような場合を推論する一例として、遅い速度で始まった指令運動がその終点に向かい加速される場合を説明してみる。中等度の負荷がかかっていたら、運動は小さな運動ニューロンを漸増員し、それが遅い運動単位を活動させ、それ相当の力が生ずることになる。運動はサーボ補助機構によるものであり、運動ニューロンの動員に加えて、そのものの発射頻度も増加することが許される。遅い運動単位は第1章、図11のヒラメ筋で示されたような力-速度曲線を持っており、それは運動の加速の要求に耐えることができない。このような環境では、力は質量×加速度であるという方程式を満足する自由な力を発揮することができない。しかし収縮がゆっくり進行している間、速い運動単位をゆるめる十分な力が及んでいる。

速い運動ニューロンはこのようにしてある程度は比較的過分極の状態にあるか、あるいは少なくともより小さな脱分極の状態にある。無負荷による運動単位のゆるみと相まって、小さな脱分極とそれと異なる運動単位の活動レベルの差を埋合せるなんらかの過程が起こらないかぎり、単位の漸増員の段階によって運動の突然の加速が起こってくるのである。サーボ補助機構による運動で筋紡錘からの中枢性投射が異なった運動ニューロンに重なり合っているということは、遅い動作から速い動作に滑らかに移ることを促進している目的に対して役立つものと思われる。この理論を実験的に研究することはそうむずかしいことではないと思われる。

連合と独立性作動

これまで筋紡錘活動に対する錘運動神経制御の役割を解釈するのにアルファ-ガンマ連合発射について強調してきたが、そうかといってアルファ-ガンマ連合が筋を介してのループの唯一の様式であると思っはならない。ただこういう現象は、実験的な仕事において非常に例外なくみられているということでもっともよく理解され、またそれが系統的に分析されたという意味だけである。それゆえにこそ、法則からの例外というものを判断するときに非常に注意

しなければならぬのである。アルファ-ガンマ連合発射は偶然刺激条件がそうであったということで、運動要素であるアルファあるいはガンマのいずれをも刺激したか、また他方を覆い隠したということでそうになったか、しかも単に人為的刺激を用いた結果としてそうになったとも考えられるのである。この人為的刺激はある隠された促進あるいは抑制の経路を探すのに有用であるが、それはけっして運動や姿勢についてのもっと補足的な実験でこれらが証明されなかり、生体の運動制御でその回路が使われているかどうかかわからないのである。

アルファ-ガンマ連合の法則からもっとも明らかな例外は、前章でみた足踏みの一つの相に現われる受動性伸展に対する筋紡錘の応答である。また腓腹筋神経にみられる固有受容性反射も真の例外の範疇に属すると思われる。これらの反射のほとんどが奇妙にも現われにくいもので(190頁)、自然刺激に際して常に現われてくれることを必要としている。最近になり、また腓腹筋からの伸筋1次終末は同側の拮抗筋や対側の同名筋の1次終末を興奮させるという報告がHaaseとVogel(1969)およびSchlegelとSontag(1969)によってだされ始めている。これらの反射が運動および姿勢にどのような役割を演じているかはまだわかっていない。

単に一つの研究領域の境界の知見を集めてみても、本章で述べようと試みたような知識の総合にはまだ適しないデータなのである。しかしそれら未熟なデータの役割は、将来の観察のための新しい道標となるものである。このような理由で種々の研究を紹介してきたが、同時に新しい領野の研究も20年間という短い年月の研究期間では、運動制御の固有受容器の役割の解明の前に横たわっている問題のほんの一部しか解いていないにすぎないのである。2次終末の役割がまだわかっていないということもここで述べておかねばならない。最後に、これらは臨床方面において新しい知識を加えようとするれば有力なきっかけとなる。というのも、運動障害はこれに関連するいろいろの系の活動性のバランスの問題を含んでいるからである。近い将来、筋紡錘求心性神経から直接その発射を記録する方法(第七章)が、おそらく運動制御の疾患にあらたな光を投げかけてくれることであろう。

文 献

右端 [] 内の数字は、本文引用頁を示す

- Adal, M. N. and Barker, D. (1965a). Intramuscular branching of fusimotor fibres. *J. Physiol.* **177**, 288-299. [45-50]
- Adal, M. N. and Barker, D. (1965b). Motor supply to hindlimb muscles of the cat and rabbit. *J. Anat., Lond.* **99**, 918-919. [45, 47, 51, 110]
- Adal, M. N. and Barker, D. (1967). The fine structure of cut fusimotor endings. *J. Physiol.* **192**, 50-52P. [49]
- Adrian, E. D. (1933). Afferent impulses in the vagus and their effect on respiration. *J. Physiol.* **79**, 332-358. [216]
- Adrian, E. D. and Bronk, D. W. (1928). The discharge of impulses in motor nerve fibres. Part I. Impulses in single fibres of the phrenic nerve. *J. Physiol.* **66**, 81-101. [216]
- Adrian, E. D. and Bronk, D. W. (1929). The discharge of impulses in motor nerve fibres. Part II. The frequency of discharge in reflex and voluntary contractions. *J. Physiol.* **67**, 119-151. [113, 159]
- Adrian, E. D. and Moruzzi, G. (1940). Impulses in the pyramidal tract. *J. Physiol.* **97**, 153-199. [242]
- Adrian, H., Holmgren, B., Lea Plaza, H. and Paz, R. (1958). Les influences des noyaux du cervelet sur les fuseaux neuromusculaires. *Rév. neurol.* **98**, 700-708. [278]
- Agnew, R. F. and Preston, J. B. (1965). Motor cortex-pyramidal effects on single ankle flexor and extensor motoneurons of cat. *Exp. Neurol.* **12**, 384-398. [243, 244]
- Agnew, R. F., Preston, J. B. and Whitlock, D. G. (1963). Patterns of motor cortex effects on ankle, flexor and extensor motoneurons in the "pyramidal" cat preparation. *Exp. Neurol.* **8**, 248-263. [244]
- Aitken, J. T. (1949). The effect of peripheral connexions on the maturation of regenerating nerve fibres. *J. Anat., Lond.* **83**, 32-43. [24]
- Aitken, J. T. and Bridger, J. E. (1961). Neuron size and neuron population density in the lumbo-sacral region of the cat's spinal cord. *J. Anat., Lond.* **95**, 38-53. [137, 139]
- Albe-Fessard, D. & Liebeskind, J. (1966). Origine des messages somatosensitifs activant les cellules du cortex moteur chez le singe. *Exp. Brain Res.* **1**, 127-146. [251]
- Alexandrowicz, J. S. (1951). Muscle receptor organs in the abdomen of *Homarus vulgaris* and *Palinurus vulgaris*. *Quart. J. Micr. Sci.* **92**, 163-199. [140]