HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	運動準備状態における伸張反射の修飾 : 入出力機構について
Author(s)	高橋, 憲一; 福田, 修; 飯坂, 英雄; 鈴木, 重男
Citation	北海道大学医療技術短期大学部紀要, 1, 45-59
Issue Date	1988-10
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/37495
Type	bulletin (article)
File Information	1_45-60.pdf

Instructions for use

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

運動準備状態における伸張反射の修飾：入出力機構について

高橋　憲一，福田　　修，飯坂　英雄，鈴木　重男

Supraspinal Modulations of Stretch Reflex by Movement Preparation : Input-Output Properties

Kenichi Takahashi, Osamu Fukuda,
Hideo Iisaka and Shigeo Suzuki

Abstract

Electromyographic responses of flexor carpi radialis or ulnaris to hand perturbations were recorded in 13 normal subjects. Usually, strecth reflexes consisted of M1, M2-3 peaks. Based on the response patterns of these components to stretch velocity and amplitude, stimulus conditions evoked excitatory inputs and inhibitory inputs were decided. The range of the stretch velocity for excitatory inputs was from 11.8 to 186.8 degree／second and for inhibitory inputs was from 186.8 to 359.9 degree／second. For the range of the stretch amplitude, M 1 was constant or less increment, but N2-3 increased as angle extended. The rate of M2-3 increment was, however, smaller out of middle range.

The effects of movement preparation to M1, M2-3 were investigated under the stimulus conditions of the excitatory inputs (153.8deg／sec, 16deg) and the inhibitory inputs (269.5deg／sec, 16deg). Both stimulus conditions, M1 did not change, but M2-3 increased statiscally by the movement preparation. These increments were due to excitatory inputs. On the inhibitory inputs probably from Golgi tendon organs, these effects were not shown.

From results, it was postulated that the excitatory inputs from muscle receptors were transmitted via cerebral cortex, and thereafter induced M2-3.

M2-3 were enhanced under the movement preparation. Therefore, it was suggested that the excitatory inputs were facilitaded in cerebral mechanisms. For another mechanism, it was also possible that the inputs from group II afferents and descended inputs were converged at the spinal interneurons.

北海道大学医療技術短期大学部理学療法学科
Department of Physical Therapy, College of Medical Technology, Hokkaido University

1．序論

筋を急激に伸張することによって現れる反射性の筋電位活動は潜時の異なる成分で構成され，それぞれM１波，M２波，M３波と呼ばれている[1]。M１波は潜時が最も短く，筋紡錘に発生したインパルスがIa群感覚神経線維（以下，ＧＩａと記す）を経て，脊髄内で単シナップス性に接続しているα運動細胞を発火させることにより出現する成分で，腱反射と同じ髄節性の反射弓を介するものである。M２波はM１波より10～40msec長い潜時で現れるが，その成因に関しては大脳皮質を経由する反射（transcortical reflex）という説が有力である[2)-4)]。しかしこれに対しては異論もある[5),6)]。M３波はその潜時がM２波より，更に20～30msec長く，且つその振幅，持続がともに変動しやすく[1)]，その成因に関する説明も充分になされていない。

Hammond（1954）[7)]はヒトで，伸張刺激に出来る限り早く，伸張方向と逆向きの力で抵抗するように構えている時，反射筋電位の振幅が増大することを報告した。運動の開始に先だって，中枢神経系が活動の変化を起こすという事実はよく知られている[8),9)]。従って，その変化が伸張反射の利得に影響したものと推測される。Hammond の研究以後，運動の準備状態における伸張反射の変化はM１波よりもM２波及びM３波に大きく，且つ運動の方向によって大きさが異なることが報告されている[10)-14)]。

これらの実験成績において，運動の準備状態によって引き起こされた中枢神経系の活動がM２波，M３波に対してどの様に作用しているのであろうか，その性質については未だ不明な点が多い。

α運動細胞への入力成分への関わりについてもその一つである。髄節性の入力としては，筋紡錘の一次・二次終末からの興奮性入力が大部分を占めるのであろうが，伸張刺激の強さによってはGolgi 腱器官，関節受容器，皮膚受容器も同時に興奮し，これらのインパルスはα運動細胞に興奮性ばかりではなく抑制性の入力も与えているであろう。運動を準備することによって，大脳運動野から当該筋支配α運動細胞には興奮性入力が

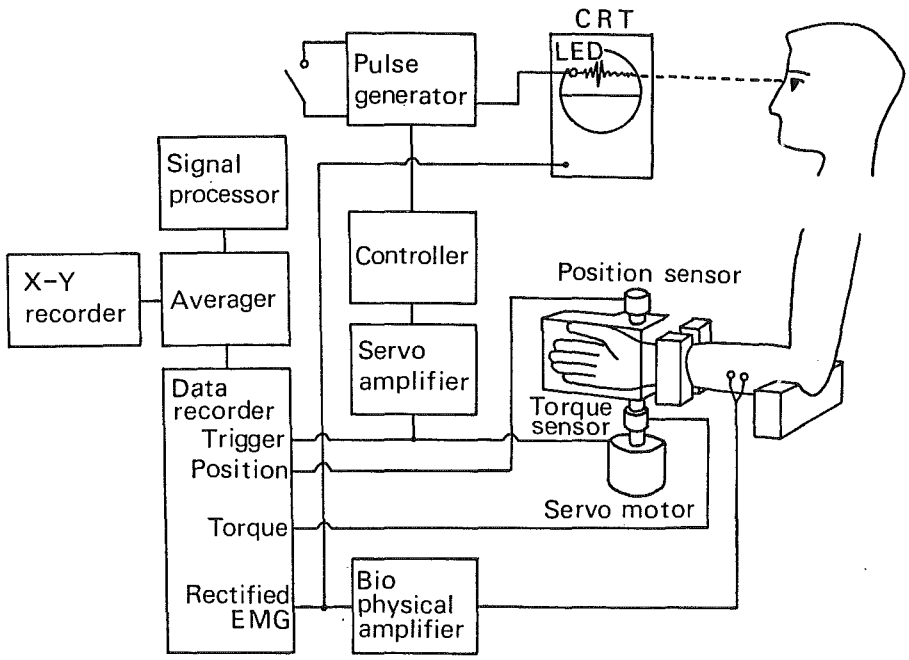

図１　実験方法の模式図

加えられることが予想されるが，この下行性入力は髄節性の入力成分とどのように干渉するであろうか。本研究はこの点を明らかにするために，実験手順を二つに分け，1）伸張刺激の条件（伸張速度，及び伸張角度）に対する反射の反応様式から髄節性の入力の性質について，2）その結果に基づいて決められた特定の刺激条件に対する反射筋電位が運動を準備することによってどのような修飾をうけるかについて調べた。

Ⅱ．方　法

対象は健康男子10名，女子3名で，年齢は平均21±2歳である。

実験は最初に伸張刺激の条件（伸張速度と伸張角度）に対する反射筋電位の反応様式を明らかにし，次に運動の開始を準備することによる筋電位の変化について調べた。

1．伸張刺激装置と反射筋電位の導出方法

被検者は安静椅座位で開眼し，眼の高さの前方約100cmの位置にあるオシロスコープを凝視する状態で実験を行った。右肘関節を約80度屈曲位，前腕を回内，回外の中間位にて手関節より中枢側7cmの部位と肘関節の部位を固定し，前腕の左右と前後の動きを防いだ。手関節より末梢側は軸をつけた回転板に全指を伸展させて，軸の中心を手関節軸の中心に一致させた後，固定した（図1）。回転板の一方の軸にサーボモーター（山洋電気，BL825）を連結して，これにより手関節に背屈方向へ台形波状（ramp）の回転運動を与えた。実験ではサーボモーターの回転速度と回転角度をコンピュータ制御（山洋電気，PDC－100）によって任意の値に設定した。回転板の他方の軸にはポテンショメーターを連結して，回転角度を検出した。更に，サーボモーターと回転板を連結している軸にストレンゲージを貼り，回転板に加わるトルクを検出した。反射筋電位は橈側手根屈筋，或いは尺側手根屈筋の筋腹から，銀－銀塩化銀皿電極（直径9㎜）を用いて双極性に導出し，生体増幅器（日本電気三栄測器，1253，3kHz以上濾波，時定数0.01sec）で増幅した後，整流してデーターレコーダー（ソニー，A104）の磁気テープに記録保存した。回転板の角度，一部の被検者で記録した拮抗筋（橈側手根伸筋）の筋電位とトルクも同時に記録保存した。

2．伸張刺激の条件

反射筋電位の大きさは同じ刺激を与えられた時でも，既に活動している筋電位（initial EMG）の大きさによって異なる[15)-17)]。従って，initial EMGの同じ振幅における反射筋電位を導出するために，整流したinitial EMG波形をオシロスコープの画面にあらわし，一定の値に維持させた。この時，以下の条件の伸張刺激を与えて反射筋電位の反応様式を調べた。（1）伸張速度に対する反応；伸張角度が16度で，角速度を12，21，76，113，150，187，214，270，304，329，360度／秒の各々の場合について。（2）伸張角度に対する反応；伸張速度が180度／秒と270／秒において回転角度が6，8，10，12，14，16，18，20，22，24，30（270度／秒では6，8度を除く）の各々の場合について。

3．運動開始の準備状態の設定と刺激条件

運動開始の準備状態をつくるために，伸張刺激を合図に出来る限り早く，これに抵抗する方法[7)]は随意的な筋活動電位の加重によってM2，M3波の大きさを過大評価することが指摘された[18)]。従って，本実験では運動開始の合図としてランプ（赤色LED，点灯時間0.2sec）を代用し，反射筋電位と随意的な筋活動電位とを分離した。つまり被検者は最初のランプの点灯（予告信号）によって，いつでも運動を開始できるように準備し，次の点灯（開始信号）に対して出来る限り早く伸張される方向と反対向きに力を加えた（掌屈）。この課題を以下，RESISTと記す。このような実験パラダイムによって予告信号と開始信号の期間に運動の準備状態がつくられるが，被検者に開始信号の点灯のタイミングが予測されることを防ぐために，実験者が予告信号と開始信号の間隔を0.5～3.5秒（0.1秒区切り）の間の任意の値に設定した。間隔が1.2秒以内の場合は随意的筋活動電

位の混入を避けるために伸張刺激を加えず，ランプの合図のみにした。ＲＥＳＩＳＴに対して，運動が準備状態でない時の反射筋電位（コントロール）は予告信号や開始信号を与えずに伸張刺激のみを加えて導出した。この課題を以下，ＬＥＴＧＯと記す。

4．記録と解析

データーレコーダーから再生した回転板の角度，および整流筋電位を20回加算（日本光電，ＤＡＴ1000）した後，X-Yレコーダー（日本電気三栄測器，8 U16）で用紙に記録した。解析はコンピュータ（日本電気三栄測器，7T17）で以下の項目について行った。（1）伸張開始点から反射筋電位の各成分が出現するまでの潜時。（2）各成分の持続時間。（3）各成分の積分値。

加算装置，あるいはコンピュータを駆動するためのトリガー信号はモーターの回転開始に同期した電気パルスを用いた。

Ⅲ．結　果

導出された反射筋電位全般において，Ｍ1波は一つの活動ピークを示し，たとえＭ2波と連続している場合でも，その境界の識別は容易であった（図2，ＳｕｂｊｅｃｔＳ．Ｉ．）。Ｍ2波は一つの活動ピークを示すことが多かったが，時には二～三峰の場合もあった。Ｍ3波は2波と識別が困難であるのに加え，常に出現するとは限らなかった。従って，本実験ではＭ2波とＭ3波を区分せずに合算して解折し，Ｍ2－3波と記した。Ｍ1波の持続時間は立ち上がりからＭ2－3波との境界まで，Ｍ2－3波の持続時間は境界から活動の終了まで要した時間とした。Ｍ2－3波は伸張開

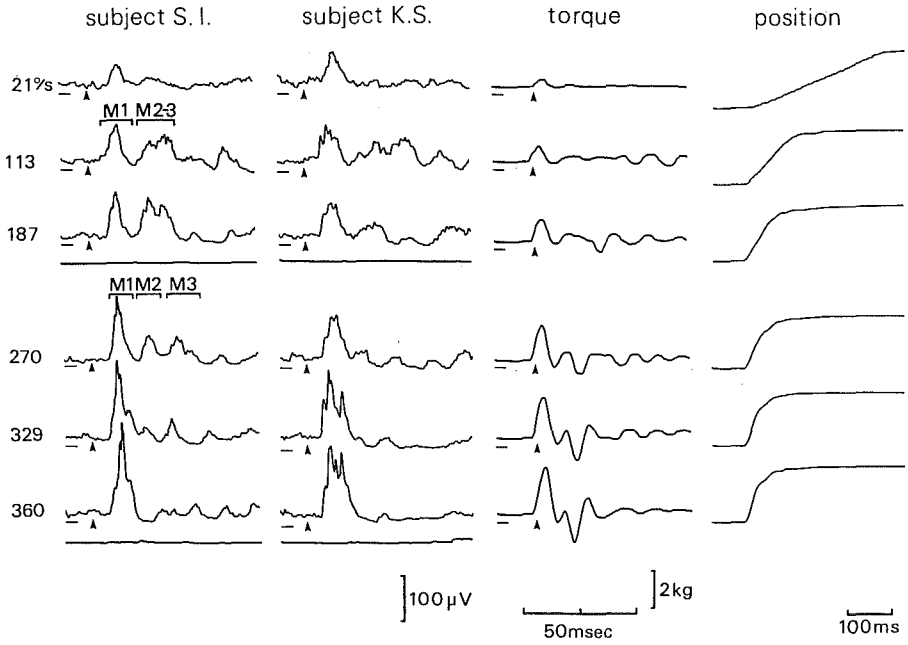

図2　伸張速度に対するＭ1波，Ｍ2－3波，トルクの記録例

伸張角度は16度。伸張速度は左端数値。各々の記録は全波整流後，20回加算。Ｍ1，Ｍ2，Ｍ3の典型的な波形を被検者S．Ｉ．で表示。187度／秒では括抗筋の記録を下段に示した。トルク（被検者S．Ｉ．での記録）は，反回転方向（掌屈）が上，回転方向（背屈）が下。回転板の位置は上が背屈。各波形の左下端の水平線分は筋電位及びトルク値が零の位置。▲印は伸張開始点。

始点から100ミリ秒以内に終了することが多かったが，100ミリ秒以上に持続した場合は随意的筋電位が加算されることを防ぐために100ミリ秒を終了点とした。被検者全員の平均潜時と平均持続時間はそれぞれ，M1波で15.8±1.5ミリ秒と24.2±2.6秒，M2－3波で42.4±2.6秒と43.6±8.0ミリ秒であった。

伸張刺激に反応する受容器としての筋紡錘やGolgi腱器官は伸張速度，あるいは伸張角度によってそれぞれ異なる発射様式を示し，その求心性インパルスはα運動細胞に興奮性，あるいは介在細胞を経て抑制性のシナプス後電位を発生させる[19)-21)]。運動準備の影響が入力の性質によって異なる場合，その入力を受けている細胞をある程度同定しうる。そのための刺激条件を求めるために，伸張速度，および伸張角度に対するM1波，M2－3波の反応様式について調べた。

1．伸張速度とM1波，M2－3波

サーボモーターの回転はモーター軸や回転板に固定した手の慣性力，および抵抗によって一定速度に達するまで20ミリ秒を要した。この間に閾値の異なる受容器の大部分が活動に参加するものと考えられる。本実験では伸張速度の代表値を20ミリ秒までの平均角速度であらわした。

伸張角度が16度において伸張速度を変えた時の記録例を図2に示した。伸張速度が大きくなるほどM1波の振幅は増大した。潜時は11.8度／秒の時に平均19.7±2.8ミリ秒であった。伸張速度がそれより速い時は平均15.0±0.7ミリ秒で潜時は短縮した（$P<0.001$，t検定による）。M2－3波の振幅は伸張速度が大きくなるにつれて，いったん増加した後，減少に転じ，360度／秒では僅

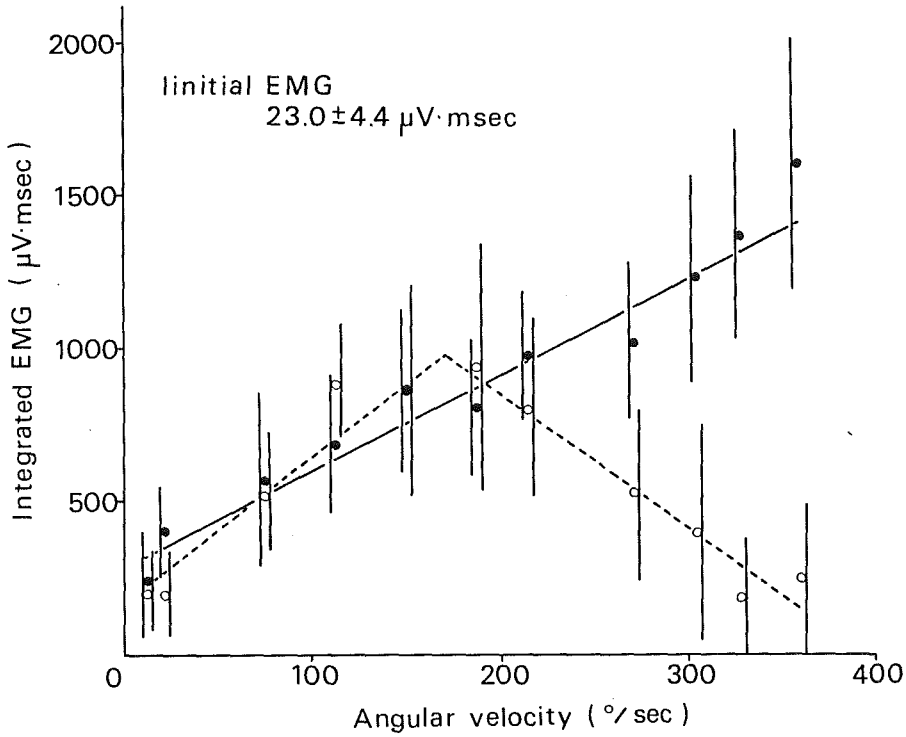

図3　伸張速度とM1波，M2－3波の関係（6人の平均）

伸張角度16度。LET GO試行。縦軸はM1，M2－3波の持続時間における筋電位の積分値。横軸は伸張開始点から20ミリ秒の回転板の平均角速度。●印はM1波，○印はM2－3波，それぞれ6人の平均値と標準偏差（縦の線分）を示している。各被検者の積分値は20回の加算を行い，平均化した。実線と波線はM1波，M2－3波の回帰直線である。

かな活動の峰を残すのみであった。拮抗筋の反射筋電位はどの伸張速度においてもほとんどみられなかった。トルクは手関節の回転開始点より約5ミリ秒先行して増加し，回転が持続している間に減少と増加を繰り返す複雑な波形を示した。筋の粘弾性や手の慣性力，M1波，N2－3波の筋収縮力によってこのような波形を作りだすものと考えられる。伸張速度とM1波，N2－3波の積分値との関係について，6人の平均値と標準偏差を図3に示した。そのうち一人について initial EMGの振幅の異なる場合における関係を図4に示した。M1波は伸張速度に対して高い相関性をもって直線的に増減した。被検者6人のM1波（図3，黒丸印）の回帰直線の傾きは平均3.2±0.8 μV・ミリ秒／度／秒，相関係数は平均0.96±0.01であった。これに対して，M2－3波は伸張速度の範囲によって異なる反応様式を示した（図3，白丸印）。11.8度／秒から186.8度／秒までの速度においてはM1波と同様に，伸張速度が大きくなるほど直線的に増加したが，186.8度／秒から359.9度／秒の範囲においては逆に減少した。被検者によってはほとんど消失する場合もあった（図2，被検者K. S.，伸張速度360度／秒）。11.8度／秒から186.8度／秒の範囲における回帰直線の傾きは平均4.8±2.0 μV・ミリ秒／度／秒，相関係数は平均0.93±0.08であった。186.8度／秒から

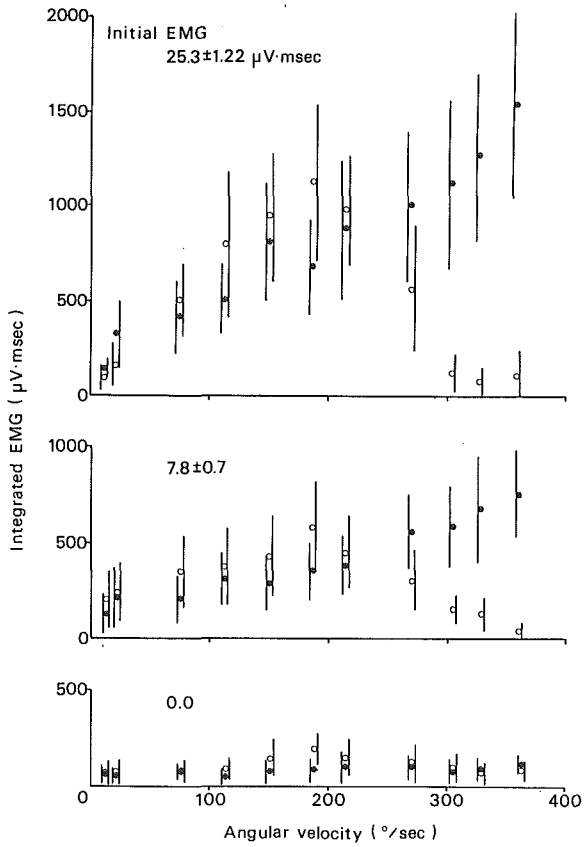

図4　伸張速度とM1波，M2－3波の関係（被検者K. F）

伸張角度16度。LET GO試行。3種類のｉｎｉｔｉａｌ EMGにおけるM1波（●印），M2－3波（○印）を，それぞれ20回の平均値と標準偏差（縦の線分）で示した。縦軸は筋電位の積分値，横軸は平均角速度である。

359.9度／秒の範囲では傾きが平均－4.3±2.3μV・ミリ秒／度／秒，相関係数は平均－0.84±0.15であった。このような反応様式はinitialＥＭＧの振幅の大小によって本質的に異なることはなかったが，筋電位が零の時は明らかな特徴がみられない場合もあった（図４）。

以上のことからＭ１波を発生するための興奮性入力，つまりＧＩａ求心性インパルスの量は11.8度／秒から359.9度／秒の全範囲において，速度が大きくなるにつれて一様に増加した。一方，Ｍ２－３波に関しては11.8度／秒から186.8度／秒の範囲でＭ２－３波を発生する興奮性入力量はＭ１波と同様に増加した。ただしＭ１波とＭ２－３波を発生する興奮性入力が同じ起源のものか，についてはこの結果からは判断出来ない。186.8度／秒から359.9度／秒においてはＭ１波を発生する興奮性入力量が増加しているにもかかわらずＭ２－３波は減少した。この反応が興奮性入力量の減少によるのか，あるいは抑制性入力の付加によるのかを確かめるために以下の実験を行った。伸張刺激（条件刺激）で，Ｍ２－３波を発生させるための入力量がα運動細胞の発射の閾値に達しない場合（多くはinitialＥＭＧが零電位の場合）Ｍ２－３波が出現せず，それによってＭ１波が干渉を受けない条件下で，条件刺激の後に続いて更に１回，同じ大きさの伸張刺激（試験刺激）を与

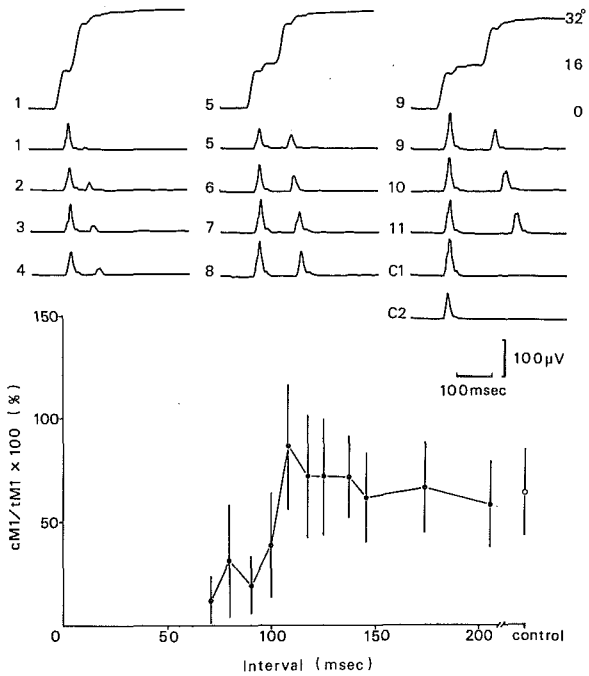

図５　二重刺激によるＭ１波の反応

条件刺激と試験刺激とともに伸張角度16度，伸張速度359.9度／秒。条件刺激後45ミリ秒から10ミリ秒間隔で試験刺激を加え条件刺激によるＭ１波（cＭ１）と試験刺激によるＭ１波（tＭ１）を比較した。上段：左端数字の１は刺激間隔45ミリ秒，２は55ミリ秒，以下同様。回転板の角度変化は45ミリ秒，85ミリ秒，125ミリ秒の例を示した。Ｃ１は条件刺激のＭ１波，Ｃ２は試験刺激のみのＭ１波である。すでての記録は20回の加算を行い，平均化した。下段：縦軸はcＭ１とtＭ１の比（百分率），横軸は条件刺激の開始点からtＭ１の立ち上がりまでの時間。被検者S. I. の20回の平均値（●印）と標準偏差（縦線分）である。コントロールとしてＣ１とＣ２のＭ１波の比を右端（○印）に示した。

え，それぞれに発生するＭ１波の振幅を比較した。両方の刺激条件は359.9度／秒，16度とし，試験刺激は条件刺激によるＭ１波が終了する45ミリ秒以後，10ミリ秒間隔で加えた。この方法によると，単に興奮性入力が減少しているならば試験刺激によるＭ１波はコントロール値と変わらないであろうし，Ｍ１波の後に抑制性入力が作用しているならば試験刺激によるＭ１波は減少することが予想される。結果は，条件刺激の後70ミリ秒から105ミリ秒の間，試験刺激によるＭ１波はコントロール値よりも減少した。従って，この期間，α運動細胞は抑制性入力を受けて，興奮性を低下させているものと考えられる。更に，この抑制の存在を裏付ける現象として，Ｍ２－３波が発生するであろう期間の筋電位がinitial ＥＭＧの振幅よりもむしろ低下しているのをみることができる（図２，被検者Ｓ．Ｉ．，360度／秒；被検者Ｋ．Ｓ．，360度／秒）。

２．伸張角度とＭ１波，Ｍ２－３波

筋の長さや関節の角度に対応して受容器からの求心性インパルスは変化するのでＭ１波，Ｍ２－３波も伸張角度によって異なる反応を示すことが予想される。Ｍ２－３が抑制されない伸張速度（150度／秒）と抑制される伸張速度（270度／秒）において，Ｍ１波，Ｍ２－３波の積分値と伸張角度との関係について調べた。図６にそれぞれ６人と５人（うち４人は共通）の平均値を示した。

Ｍ１波は図３，図４に示した結果と同様に伸張速度の大きさによって異なるが，伸張角度に対する変化は少なく，相関性も低かった。回帰直線の傾きと相関係数の平均値は150度／秒では，それぞれ3.3±9.4μＶ・ミリ秒／度／秒と0.40±0.34であり，270度／秒では3.4±8.4μＶ・ミリ秒／度／秒と0.11±0.38であった。これに対して，Ｍ２－

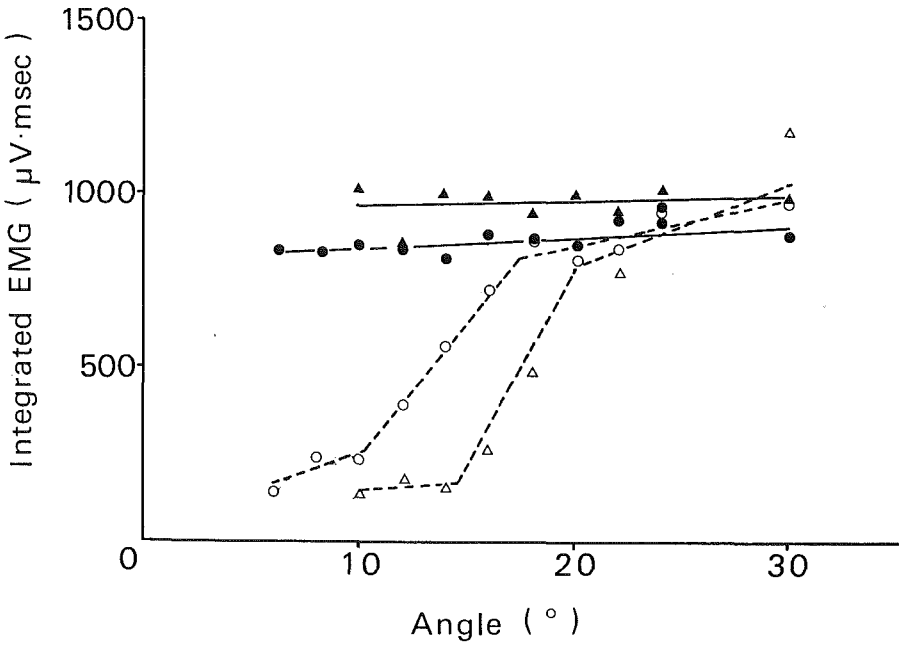

図６　伸張角度とＭ１波，Ｍ２－３波の関係

縦軸はＭ１波，Ｍ２－３波の積分値。横軸は回転板の回転角度。150度／秒における６人の平均値は●印（Ｍ１波），○印（Ｍ２－３波）である。実線と波線はそれぞれの回帰直線である。270度／秒における５人の平均値は▲印（Ｍ１波），△印（Ｍ２－３波）である。４人は両方の伸張速度に共通である。各被検者の積分値は20回の加算後，平均化した。

3波は伸張角度の範囲によって特徴的な反応を示した。150度／秒では10度から18度まで，270度／秒では14度から20度までの範囲において，伸張角度が大きくなるほど直線的に対応して増加した。しかし，この角度の範囲以外では増加の傾きは緩やかであった。このような反応様式はM2－3波に抑制性入力が加重される270度／秒において，より明瞭であった。伸張角度の各範囲における相関係数の平均値と回帰直線の傾きの平均値を以下にまとめた。

伸張速度（度／秒）	伸張角度（度）	相関係数	回帰直線の傾き（μV・ミリ秒／度）
150	6—10	0.21±0.66	26.9±57.4
	10—18	0.86±0.10	79.7±17.6
	18—30	0.56±0.18	15.9±29.7
270	10—14	0.32±0.93	2.58±41.7
	14—20	0.94±0.05	123.4±83.2
	20—30	0.50±0.46	29.4±25.6

M2－3波に抑制性入力が加重されない150度／秒において，6度から10度の間，M2－3波の増加率が緩やかなのは筋に生ずる張力そのものが少なく，M2－3波を発生する興奮性入力量が充分でないために起こるものと考えられる。一方，18度を越えると再びM2－3波の増加率が鈍化する原因として，興奮性入力量が飽和に達したのか，あるいは抑制性入力の発生による打ち消しのためなのか，二つの可能性が考えられる。

3．運動開始の準備状態におけるM1波，M2－3波

RESISTとLET GOにおいて，M1波，M2－3波の積分値を比較し，運動の準備状態が興奮性入力と抑制性入力に与える影響について調べた。被検者は10人である（図7）。

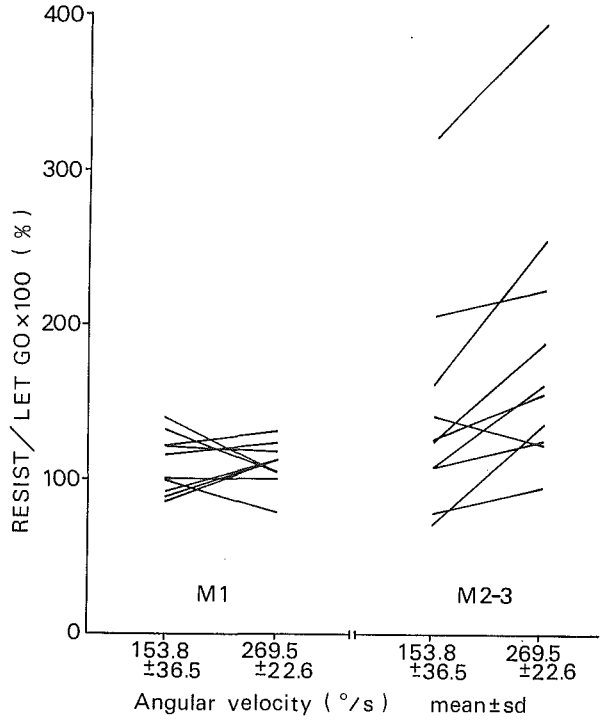

図7　運動の準備状態におけるM1波，M2—3波の変化。

被検者は10人。縦軸は運動の開始を準備している時（RESIST），していない時（LET GO）における積分M1波（左）と積分M2－3波（右）の比（百分率）。横軸は被検者に用いた伸張速度の平均値と標準偏差。各被検者のM1波，M2—3波は20回の試行を加算し，平均化した。同一被検者の値は線分で結ばれている。

伸張速度は被検者によって多少異なるが，主として興奮性入力を発生する速度（153.8±3.6度／秒）と抑制性入力を発生する速度（269.5±22.6度／秒）の二通りとした。伸張角度は入力に不確実な要素を含めないために，つまり興奮性入力量が不十分であるかも知れない14度以下と飽和に達したかも知れない18度以上を除いて，16度を選んだ。

ＲＥＳＩＳＴの試行前後で導出したＬＥＴ　ＧＯにおけるＭ１波，Ｍ２－３波の積分値（平均値）に対してＲＥＳＩＳＴにおけるＭ１波，Ｍ２－３波の積分値（平均値）の割合を百分率で比較した。その結果，Ｍ１波では153.8度／秒と269.5度／秒で，それぞれ109.7±18.5%（増加したことを認めるための危険率はＰ＜0.1）と110.2±14.2%（Ｐ＜0.05）であった。これに対して，Ｍ２－３波ではそれぞれ144.4±73.3%（Ｐ＜0.05），181.8±91.0%（Ｐ＜0.005）に増加した。各個人間ではいずれかの伸張速度で10人中７人がＰ＜0.005，２人がＰ＜0.05で有意に増大した。１人は有意差を認めなかった。２人は153.8度／秒で減少した。

153.8度／秒でのＭ２－３波の増加分（44.4%）は興奮性入力そのものの増加による。しかし，269.5度／秒での増加分（81.8%）は興奮性入力の増加によるものか，或いは抑制性入力の減少によるものか二つの可能性が考えられる。Ｍ２－３波が抑制されないで単調増加した場合に得られる予想値（図３）から実際の値を引いた分，つまり抑制された量は900μＶ・ミリ秒に相当する。単調増加した場合の予想値が運動準備によって144.4%増加するならば，運動準備によって実際に増加した値（181.8%）との差は1094μＶ・ミリ秒となり，すくなくとも抑制性入力の減少はみられなかったことになる。更に，この増加分は153.8度／秒よりも269.5度／秒のほうが大きいことから，伸張速度に比例した受容器からの入力量（興奮性）に基づく変化である。

運動の準備によって，Ｍ１波はほとんど変化せずＭ２－３波が増加したことから，Ｍ２－３波の起源は受容器からの求心性インパルスがα運動細胞へ伝達される以前に，運動の準備状態をつくりだす神経活動の影響を受けた結果であり，更に，その作用は興奮性入力に対する促通であることが結論としていえる。

Ⅳ　考　察

１．伸張速度，および伸張角度とＭ１波，Ｍ２－３波

Ｍ１波，Ｍ２－３波は伸張速度，および伸張角度によって反応様式が異なった。筋に伸張刺激を加えるために，関節をある角度まで急速に回転する方法は筋紡錘ばかりでなく，腱器官や関節受容器，あるいは皮膚受容器も刺激される。Ｍ１波，Ｍ２－３波の反応様式の違いは刺激の強さによって，閾値の異なる受容器が興奮するために起こるものであろう。

Ｍ１波は伸張速度が大きくなるにつれて直線的に対応して増大した。筋紡錘が伸張される時，その過渡期にみられる発射頻度の増加は二次終末に比べて一次終末の方が大きく，伸張速度に対する増加率も高い[22]。更に，一次終末と二次終末は伸張停止後の定常期に，伸張された長さに対応して発射頻度を高める[23]。本実験の方法では，Ｍ１波は伸張角度に対してあまり大きな変化を示さなかった。従って，Ｍ１波の発生は二次終末の入力は少なく，主として一次終末からの入力（GIa）が関与しているものと考えられる。

これに対してＭ２波，Ｍ３波の成因に関しては，おおよそ三通りの説が提唱されている。（１）伸張刺激で発生した求心性インパルスが脊髄から大脳皮質を経由してα運動細胞へ接続する長経路の反射弓によってＭ２波，Ｍ３波を出現させる[1]。（２）伸張刺激が筋紡錘の二次終末を興奮させ，そのインパルスがGIaより伝導速度の遅いＧⅡを伝わるために長潜時の筋電位を発生させる[6]。（３）求心性インパルスが時間の遅れをもって群発し，GIaを介してＭ２波，Ｍ３波に相当する筋電位を発生させる[24]。

以下，これらの説と本実験の結果を比較しながら考察を進める。

結果で述べたようにM２波とM３波の境界は必ずしも明瞭にみられるものでなかった。原因としてはα運動細胞群（プール）への入力そのものが同期していないか，或いは発射頻度が少ないためにα運動細胞プールの発射活動が同期しないことが考えられる。本実験は，M２波とM３波をまとめ，一つの成分（M２－３波）として扱ったので，この制約のもとで結果を論ずるものである。

M２－３波は伸張刺激の条件の違いによって特徴的な反応様式を示した。伸張速度に対する反応は，187度／秒より遅い伸張では速度が増すほど大きくなり，速い伸張では逆に減少した。伸張速度が増すほどGIa，GIIの求心性インパルス量は増加する[22]ので，（１）および（２）の説だけではこの減少についての解釈ができない。α運動細胞プールの不応期はM１波とM２波の境界となっている筋電位降下の理由のひとつとして考えられているがM２波のピークに作用するだけの持続時間を持たない[25]。むしろ抑制性入力の新たな発生によってM２－３波の減少が起こったものと考えられる。

関節をある角度まで急速に回転して筋に伸張刺激を加える方法は筋紡錘ばかりでなく，腱や関節，或いは皮膚等も刺激される可能性がある。このうち腱器官に発生したインパルスはGIbを伝導して脊髄内に入った後，介在細胞を経て同名筋支配のα運動細胞へ抑制性入力を与える，すなわち自原抑制とよばれる機構が知られている[26]。Golgi腱器官の張力に対する閾値は動物実験の成績から1.33N（135g・重）であることが報告されている[27]。更に，その閾値は自らの筋収縮によって張力を発生した方が外力によって張力を発生した場合よりも低い[28]。本実験の方法では，被検者は自らの力で手固定板を押しながら，initial EMGを一定レベルに維持した。この時，固定板を押す力は200g・重以上あり，筋に発生している張力は数1000g・重であった。従って，既に多くの腱器官が興奮した状態にある。この張力に逆らって筋が伸張される時，伸張速度が速いほど抵抗力は増すし，M１波による張力も加わるので，腱器官は更に発射頻度を高める。187度／秒以上の伸張速度においてM２－３波が抑制される理由はこの自原抑制の作用によるものと推測される。

伸張角度に対するM２－３波の反応は中間域の角度で大きな増加率を示した。一次終末，および二次終末は筋の長さを感受し，これが引き延ばされるほど発射頻度を高める[23]。Matthews (1984)[6]は二次終末の求心性インパルスがM２－３波の成因になるうると考えた。この説に従うと，伸張角度が大きくなるほどM２－３波は増大する。筋の伸張が短かい時は二次終末の発射頻度は低く，かつ長さの変化に対する感受性も低い[23]。中間域の角度で二次終末の発射頻度は著しく高まり，M２－３波はこのインパルス量に対応して変化するのであろう。しかし，更に角度が増した時に増加率が鈍化することについては報告されなかった。彼は以前に，動物実験で，伸張筋が長くなるほど張力は増加するが，ある長さを越えると逆に減少することを報告している。その原因として，反射弓を構成する神経細胞の興奮性が飽和に達したのか，あるいはGIbの抑制性入力（自原抑制）が作用していることを示唆した[29]。

関節を急速に回転する時，関節包内にある受容器や回転板に接する手掌面の皮膚も刺激される。M２－３波に対するこれらの入力の影響については，関節や皮膚に麻酔薬を作用することによって感覚神経を遮断してもM２－３波には変化が現れなかったことから，ほとんど関与していないと考えられる[6),12),30)~32)]。

２．運動の準備状態におけるM１波，M２－３波

運動の開始を準備することによる反射筋電位への影響については，M１波とM２－３波で異なる結果が得られた。M１波は有意差のある変化を示さなかった。従って，α運動細胞は運動の準備状態下で，その興奮性に影響を及ぼすほどの下行性

入力を受けていなものと思われる。他の研究者の報告でも，M1波の変化はみられない[14),33)]，或いはごくわずかな増加をみる[10),34)]といった程度のものである。これらの成績に加えて，同じ条件下で，筋紡錘の発射頻度に変化がみられないというBurk et al (1980)[35)] の結果，或いはinitial EMGの非意図的な高まりによるM1波への影響[36)]を考慮すると本実験の結果はこれらの報告と大体一致したものである。

これに対して，M2－3波は運動準備状態によって増加の傾向を示した。これまで述べた研究者や，Ｃｒａｇｏ (1976)[37)] も同様の結果を得ている。しかし理由については充分な説明がされていない。本実験では抑制性入力を発生させる刺激条件でのM2－3波の変化について調べた。その入力源としてはＧＩｂを予想したが，脊髄内でGIbが接続する抑制性介在ニューロンは大脳皮質や中脳赤核から興奮性入力，脳幹網様体から抑制性入力を受けている[38)–42)]。従って，介在ニューロンはこれらの下行性入力を受けて，α運動細胞へ送る抑制性伝達物質の量を調整している可能性はある。しかし結果では，M2－3波の増加は抑制性入力の減少によるものではなく興奮性入力の増加に基づくものであった。興奮性入力源としてのGIaからの入力量はM1波に変化がみられなかったことから一定といえる。従って，M2－3波の増加の原因として，GIaからの入力が恐らく大脳を経由する回路の途中で促通を受けて増強されたものか，或いは，ＧⅡからの入力が多シナプス反射弓を経由し，介在細胞の部位で下行性の興奮性入力と収束した可能性が考えられる。実際に電気刺激による動物実験で，多シナプスの反射経路の存在[43)]と介在細胞における収束の事実[44)]が確かめられている。群発するGIaのインパルスがM2波，M3波を発生させる説についてはα運動細胞の興奮性が変化していないのにもかかわらずM2－3波のみが増大するという点で矛盾している。ただ，GIaからの入力の一部が大脳を経由した後，ＧⅡの入力やGIaの後続インパルスに加重して，M2－3波を発生するという可能性も残っている。

運動準備状態でM2－3波が増大しなかった被検者についてはその理由は不明である。心理的要因，例えば注意や予測，或いは学習等の関与[45)]の程度に差があったのかも知れない。

M2－3波の機能的意義については，外乱に抗して関節を一定の角度に保持する時に，筋長の自動調節作用を補助する[16)]。静止した状態から運動へ移行する際に，M1波と随意的筋活動の時間的な隔たりを埋めて，運動の開始をよりスムーズにさせる[46)]。筋の堅さ（Stiffness）を調節する[36)]等の説が提唱されている。従って，運動の準備状態でM2－3波が増加する現象はこれらの機能をあらかじめ高めた状態に設定すること(Pre-setting)を意味している。

Ⅴ．要　旨

健常人13人（平均年齢21±2歳）の橈側，或いは尺側手根屈筋に伸張刺激を加えて，反射性の筋電位であるM1波，M2－3波を記録し，伸張速度と伸張角度に対するこれらの反応様式を分析した。伸張速度が186.8度／秒を境にして遅い範囲ではM1波，M2－3波ともに興奮性入力依存型の筋電位を発生し，速い範囲ではM1波は興奮性入力依存型，M2－3波は抑制性入力依存型の筋電位を発生した。伸張角度については角度が増すほどM2－3波は増大したが移動角度が少ない範囲と大きい範囲で増加率は減少した。

これらの結果をもとにして，興奮性入力依存型の筋電位を発生する刺激条件（153.8度／秒，16度）と抑制性入力依存型の刺激条件（269.5度／秒，16度）を設定し，ランプの点灯を合図に，出来る限り早く反回転方向に力を入れるように構えている時（運動の準備状態）に，二つの刺激条件に対する筋電位の変化を調べた。その結果，準備状態でない場合に比べて，M1波は変化を示さなかったが，M2－3波は増大した。更に，その増加分は興奮性入力に基づくものであった。

この理由については，M2－3波を発生する興

奮性入力は脊髄以外の長経路（大脳皮質）を経由し，運動の準備下では大脳皮質において興奮性入力の増強（促通）作用を受けたのか，Ⅱ群感覚神経路と大脳からの下行性神経路による興奮性入力が脊髄内の介在細胞の部位で収束したために起こったのか，或いは，両方が作用しあったものと考えられる。

REFERENCES

1) Tatton, W. G. , Former, S. D. , Gerstein, G. L. , et al : The effect of postcentral cortical lesions on motor responses to sudden upper limb displacements in monkeys, Brain Res. 96 : 108-113, 1975.
2) Marsden, C. D. , Merton, P. A. and Morton, H. B. : Latency measurements compatible with a cortical pathway for the strecth reflex in man, J. Physiol. Land. 230 : 58-59P, 1973.
3) Tatton, W. G. , Bawa, P. B. and Lee, R. G. : Long loop reflexes in monkeys : An interpretative base for human reflexes, Desmedt, J. D. (Editor), Progress in clinical neurophysiology 4, Cerebral motor control in man : Long loop mechanisms, 229-245, 1978, S. Karger, Basel.
4) Evarts, E. V. : Transcortical reflexes and servo control of movement, Can. J. Physiol. Pharmacol. 59 : 757-775, 1981.
5) Eklund, G. , Hagbarth, K. -E. , Hagglund, J. V. , et al. : The 'late' reflex responses to muscle stretch : The 'resonance hypothesis' versus the 'long-loop hypothesis', J. Physiol. 326 : 79-90, 1982.
6) Matthews, P. B. C. : Evidence from the use of vibration that the human long-latencey stretch reflex depends upon spindle secondary afferents, J. Physiol. 348 : 383-415, 1984.
7) Hammond, P. H. : Involuntary activity in biceps following the sudden application of velocity to the abducted forearm, J. Physiol. 127 : 23-25P, 1954.
8) Kornhuber, H. H. and Deecke, L. : Hirnpotentialanderungen bei Willkurbewegungen und passiven Bewegungen des Menschen : Bereitshaftspotential und reafferente Potentiale : Pfluger. Arch. 284 : 1-7, 1965.
9) Tanji, J. and Evarts, E. V. : Anticipatory activity of motor cortex neurons in relation to the direction of an intended movement, J. Neurophysiol. 39 : 1062-1068, 1976.
10) Lee, R. G. and Tatton, W. G. : Long latency reflexes to imposed displacements of the human wrist: Dependence on duration of movement, Exp. Brain Res. 45: 207-216, 1982.
11) Evarts, E. V. and Granit, R. : Relations of reflexes and intended movements, Prog. Brain Res. 44 : 1-14, 1976.
12) Iles, J. F. : Responses in human pretibial muscles to sudden stretch and to nerve stimulation, Exp. Brain Res. 30 : 451-470, 1977.
13) Colebatch, J. G., Gandevia, S. C., McCloskey, D. I. , et al. : Subject instruction and long latency reflex responses to muscle stretch, J. Physiol. 292 : 527-534, 1979.
14) Bonnet, M. : Anticipatory change of long-latency stretch responses during preparation for directional hand movement, Brain Res. 286 : 51-62, 1983.
15) Cooke, J. D. and Eastman, M. J. : Long-loop reflexes in the tranquilized monkey, Exp. Brain Res. 27 : 491-500, 1977.
16) Gottlieb, G. L. and Agarwal, G. C. : Response to sudden torques about ankle in man : Myotatic reflex, J. Neurophysiol. 42 : 91-106, 1979.
17) Akazawa, K. , Milner, T. E. and Stein, R. B. : Modulation of reflex EMG and stiffness

in response to stretch of human finger muscle, J. Neurophysiol. 49 : 16-27, 1983.

18) Rothwell, J. C., Traub, M. M. and Marsden, C. D. : Influence of voluntary intent on the human long-latency stretch reflex, Nature (Lond) 286 : 496-498, 1980.

19) Lloyd, D. P. C. : Conduction and synaptic transmission of the reflex response to stretch in spinal cats, J. Neurophysiol. 6 : 317-326, 1943.

20) Granit, R. and Strom, G. : Autogenetic modulation of excitability of single ventral horn cells, J. Neurophysiol. 14 : 113-132, 1951.

21) Eccles, J. C., Eccles, R. M. and Lundberg, A. : Synaptic actions on motoneurons in relation to the two components of the group I muscle afferent volley, J. Physiol. 138: 227-252, 1957.

22) Matthews, P. B. C. : The response of de-efferented muscle spindle receptors to stretching at different velocities, J. Physiol. 168 : 660-678, 1963.

23) Jansen, J. K. S. and Matthews, P. B. C.: The effects of fusimotor activity on the static responsiveness of primary and secondary endings of muscle spindles in the decerebrate cat, Acta. Physiol. Scand. 55: 376-386, 1962.

24) Hagbarth, K. -E., Hagglund, J. V. , Wallin, E. U. , et al. : Grouped spindle and electromyographic responses to abrupt wrist extension movements in man, J. Physiol. 312: 81-96, 1981.

25) Matthews, P. B. C. : Observations on the time course of the electromyographic response reflexly elicited by muscle vibration in man, J. Physiol. 353 : 447-461, 1984.

26) Granit, R. : Reflex self-regulation of muscle contraction and autogenetic inhibition, J. Neurophysiol. 13 : 351-372, 1950.

27) Crago, P. E., Houk, J. C. and Rymer, W. Z. : Sampling of total muscle force by tendon organs, J. Neurophysiol. 47 : 1069-1083, 1982.

28) Jansen, J. K. S. and Rudjord, T. : On the silent period and Golgi tendon organs of the soleus muscle of the cat, Acta. Physiol. Scand. 62: : 364-379, 1964.

29) Matthews, P. B. C. : The dependence of tension upon extension in the stretch reflex of the decerebrate cat, J. Physiol. 147 : 521-546, 1959.

30) Marsden, C. D., Rothwell, J. C. and Traub, M. M. : Effect of thumb anaesthesia on weight perception, muscle activity and the stretch reflex in man, J. Physiol. 294 : 303-315, 1972.

31) Chan, C. W. Y. , Melvill Jones, G. and Catchlove, R. F. H. : The 'late' electromyographic response to limb displacement in man. Ⅱ. Sensory origin, Electroenceph. clin. Neurophysiol. 46: 182-188, 1979.

32) Bawa, P. and Mckenzie, D. C. : Contribution of joint and cutaneous afferents to long reflexes in man, Brain Res. 211 : 185-189, 1981.

33) Hammond, P. H.: The influence of prior instruction to the subject on an apparantly involuntary neuro-muscular response, J. Physiol. 132 : 17-18P, 1956.

34) Hagbarth, K. -E. : EMG studies of stretch reflexes in man, Electroenceph. clin. Neurophysiol. Suppl. 25 : 222-237, 1967.

35) Burk, D. , Mckeon, B. , Skuse, N. F., et al. : Anticipation and fusimotor activity in preparation for a voluntary contraction, J. Physiol. 306 : 337-348, 1980.

36) Hallett, M. , Bielawski, M. and Marsden,C. D. : Behavior of the long-latency stretch reflex prior to voluntary movement, Brain Res. 219 : 178-185, 1981.

37) Crago, P. E. , Houk, J. C. and Hasan, Z. : Regulatory actions of human stretch reflex, J. Neurophysiol. 39 : 925-935, 1976.

38) Hongo, T. , Jankowska, E. and Lundgerg, A.: The rubrospinal tract. I. Effects on alpha-motoneurones innervating hindlimb muscles in cats, Exp. Brain Res. 7 : 344-364, 1969a.

39) Hongo, T. , Jankowska, E. and Lundgerg, A. : The rubrospinal tract. II. Facilitation of interneuronal transmission in reflex paths to motoneurones, Exp. Brain Res. 7 : 365-391, 1969b.

40) Illert, M. , Lundberg, A. and Tanaka, R.:I ntegration in descending motor pathways controlling the forelimb in the cat. 2 . Convergence on neurones mediating disynaptic corticomotoneuronal excitation, Exp. Brain Res. 15 : 521-540, 1976.

41) Anden, N.-E., Jukes, M. G. M. , Lundberg, A., et al : The effect of DOPA on the spinal cord. 1. Influence on transmission from primary afferents, Acta. Physiol. Scand. 67 : 373-386, 1966.

42) Engberg, I. , Lundberg, A. and Ryall, R. W. : Reticulospinal inhibition of transmission in reflex pathways, J. Physiol. 194 : 201-223, 1968.

43) Fu, T. C. and Schomburg, E. D. : Electrophysiological investigation of the projection of secondary muscle spindle afferents in the cat, Acta. Physiol. Scand. 91: 314-329, 1974.

44) Kuno, M. and Perl, E. R.: Alteration of spinal reflexes by interaction with supra-segmental and dorsal root activity, J. Physiol. 151 : 103-122, 1960.

45) Cooke, J. D. and Eastman, M. J. : Long-loop reflexes in the tranquilized monkey, Exp. Brain. Res. 27 : 491-500, 1977.

46) Mortimer, J. A., Webster, D. D. and Dukich, T. G. : Changes in short and long latencey stretch responses during the transition from posture to movement, Brain Res. 229 : 337-351, 1981.