

## 運動の脊髄神経機構：ヒト上肢筋神経結合の研究

内藤 輝

山形大学医学部情報構造統御学講座 形態構造医学分野

(平成15年4月14日受理)

### 要 旨

運動ニューロンの興奮性は、中枢からの命令や末梢からの情報により調節される。神経結合は、脊髄反射回路の一つであり、筋由来の低閾値求心性線維（I 群線維）からの興奮性（促通性）や抑制性の入力により運動ニューロン興奮性を調節する機構である。近年、神経生理学的手法の進歩から、ヒト上肢筋神経結合の研究が報告されるようになり、動物前肢筋との違いが指摘されるようになってきた。本総説では、ヒトに対する神経結合の研究法、これまで明らかにされたヒト上肢筋神経結合、これら神経結合の機能的意義について、動物との比較を交えながら解説する。

キーワード：ヒト上肢筋、脊髄反射回路、筋求心性線維（I 群線維）、H 反射法、  
“ triggered ” PSTH法

### はじめに

運動は、筋の興奮・収縮よりなる。筋の興奮は、生理的条件下では、その筋を支配する運動ニューロン（本稿では運動ニューロンを指す）の興奮に連動する。運動ニューロンは、運動の“最終共通路 final common path( Sherrington, 1906 )<sup>(4)</sup>”と呼ばれるように、中枢や末梢からの命令や情報のすべてが最終的にここに収束し、これらの入力運動ニューロンの興奮性を調節することにより運動の調節が図られている。本稿で述べる神経結合は、筋に由来する低閾値求心性線維（筋求心性神経、I 群線維）からの興奮性（促通性）や抑制性の入力により運動ニューロンの興奮性を調節する脊髄反射回路

のことをいう<sup>2)</sup>。よく知られているものに筋紡錘からくるI群a線維（Ia 線維）を入力とした同名筋促通、異名筋促通、拮抗筋抑制がある（図1）<sup>3)-24)</sup>。同名筋促通は、すべての筋にみられる腱反射の回路で、Ia 線維が同じ筋の運動ニューロンに直接投射し興奮させる単シナプス性の経路をとる。異名筋促通は、共同筋間によくみられるもので、Ia 線維が共同筋運動ニューロンを直接興奮させる単シナプス性の経路をとる（この場合、特に異名筋 Ia 促通と呼ぶ）。拮抗筋抑制は、Ia 線維が抑制性 Ia 介在ニューロンを興奮させ拮抗筋運動ニューロンを抑制する2シナプス性の経路をとり、両方向性にみられることが多いため相反性抑制とも呼ばれる（この場合、特に相反性 Ia 抑制と呼ぶ）。他にも Ia 線維やゴルジの腱器官からの Ib線

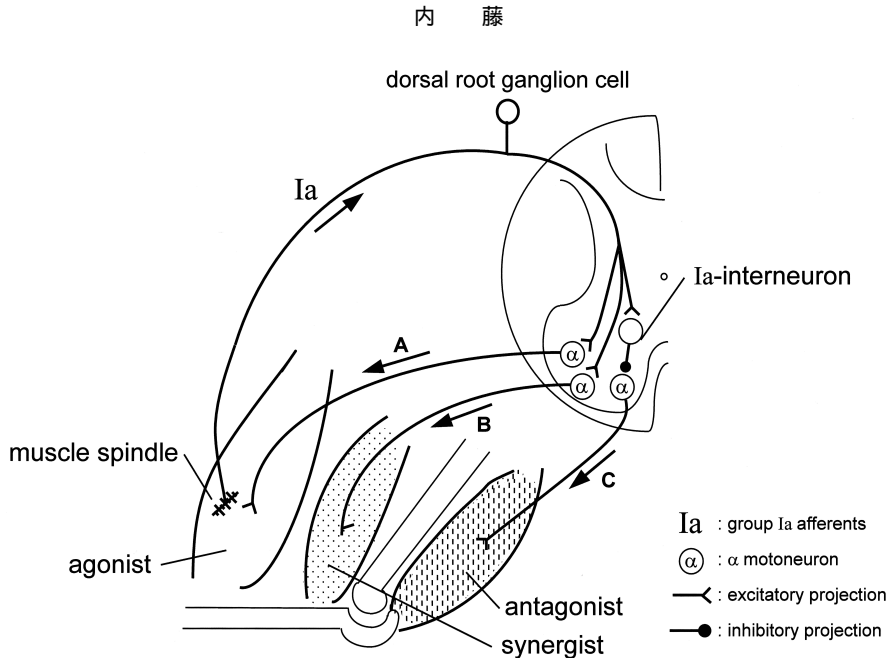


図1 . Ia 線維を入力とした神経結合

A : 同名筋促通 Ia 線維が由来する筋の運動ニューロンを単シナプス性に促通する。

B : 異名筋促通 Ia 線維が共同筋運動ニューロンを単シナプス性に促通する。

C : 拮抗筋抑制 Ia 線維が抑制性介在ニューロンを介し2シナプス性に拮抗筋運動ニューロンを抑制する。

維を入力とした寡または多シナプス性の促通性や抑制性結合もある<sup>11),12),25)~29)</sup>。これらの結合は、姿勢の維持や滑らかな随意運動のために機能すると考えられている。本稿では、ヒトを対象とした神経結合の研究法、これまで報告されたヒト上肢筋神経結合、これら神経結合の運動における機能的意義について、動物との比較を交えながら述べる。

#### ヒトを対象とした神経結合の研究法

神経結合は、筋求心性神経の興奮により運動ニューロンにシナプス後電位（PSP）を生じさせ、その興奮性を調節するものである。したがって、神経結合を研究するためには、何らかの方法で筋求心性神経を刺激し興奮させ（これを条件刺激と呼ぶ）、何らかの方法で運動ニューロン興奮性の変化を記録することが必要となる。動物を対象とした研究では、条件刺激

として、分離した筋に対する叩打、伸展、振動などの機械刺激、脊髄後根や分離した神経の電気刺激などを用いることができ、記録では、個々の筋枝や脊髄前根の神経電位の記録などにより運動ニューロンプール（個々の筋を支配する運動ニューロンの集団）の、シナプス後電位（PSP）の細胞内記録や活動電位の細胞外記録により個々の運動ニューロンの興奮性の変化が記録できるため、非常に精度の高い解析が可能である（図2）<sup>4)-8),17),21),24),30)</sup>。しかし、このような方法をヒトに対して用いることは、技術的にだけでなく倫理的にも難しい。そこで、以下にヒトに対する研究法を刺激と記録に分けて述べる。

#### 1. 筋求心性神経の刺激（条件刺激法）

ヒトに対する研究では、末梢神経の電気刺激や腱の叩打が条件刺激として用いられる。前者では、求心性と遠心性が混じった混合神経を刺激することになるが、電気刺激に対する興奮閾

## ヒト上肢筋神経結合

値の違いから刺激する神経線維の選択が可能となる。すなわち、電気刺激に対する閾値は直径の太い神経線維ほど小さくなること、末梢神経を太い順に並べると、Ia 線維 (15-20  $\mu\text{m}$ ) Ib

線維、運動線維 (10  $\mu\text{m}$  前後) の順になり、それ以外の線維は急激に細くなることから、運動線維の閾値 (運動閾値、motor threshold: MT) を基準にして I 群線維に限定した刺激が

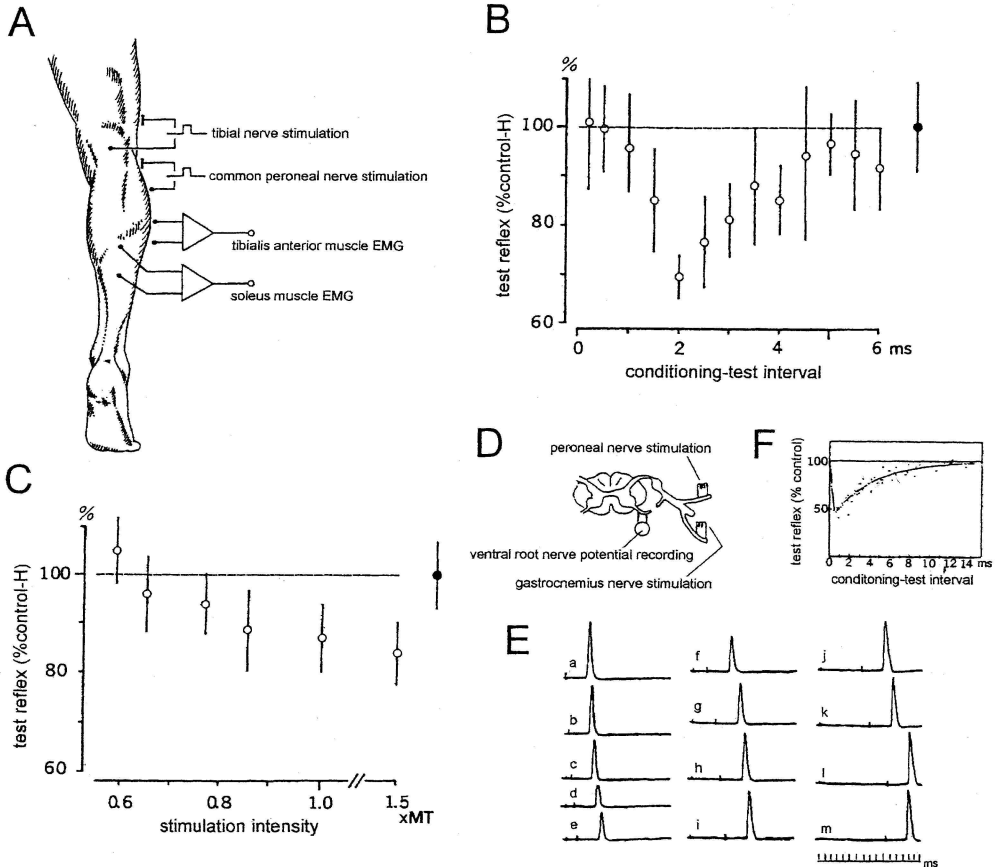


図2．前脛骨筋からヒラメ筋への抑制性神経結合

A, B, C: ヒト, H反射法による解析

A: 実験構成の概略 脛骨神経の電気刺激 (試験刺激) により誘発されるヒラメ筋H波を記録しながら、総腓骨神経の電気刺激 (条件刺激) を行っている。条件刺激強度を決定するために前脛骨筋M波を記録している。

B: 条件刺激効果の時間経過 条件刺激強度は $0.98 \times \text{MT}$ を用いた。条件 - 試験刺激間隔を 0 ms から 6 ms まで変えて効果をみている。2 ms で最も大きな抑制が認められている。

C: 条件刺激強度変化による効果 条件 - 試験刺激間隔は 2 ms を用いた。 $0.65 \times \text{MT}$ の強度から抑制がみられている。

D, E, F: ネコ, 前根電位記録による解析

D: 実験構成の概略 腓腹筋神経の電気刺激 (試験刺激) により誘発される前根電位を記録しながら、腓骨神経を電気刺激 (条件刺激) している。条件 - 試験刺激間隔を 0 ms から 15 ms まで変えて効果をみている。

E: 前根電位

F: 条件刺激効果の時間経過 0.7 ms 付近で最も大きな抑制が認められている (文献25, 22より改変)。

可能となる<sup>2), 9), 14), 20)</sup>。具体的には、電気刺激を徐々に弱めていき筋の収縮がみられなくなる強さである運動閾値 ( $1 \times MT$ ) を決め、これより弱い刺激強度 ( $1 \times MT$  未満) を用いることで I 群線維に限定した刺激ができるようになる。一般に、 $0.6-0.7 \times MT$  以下の刺激強度では Ia 線維のみが興奮すると考えられている。後者の腱叩打は、皮膚の上から叩くため、対象となるのは腱が皮下にある筋に限られ、周囲にある腱への影響も取り除くことができないため<sup>2)</sup>、電気刺激による実験と併用して用いられることが多い<sup>23), 31)-33)</sup>。

## 2. 運動ニューロン興奮性の変化の記録

筋の興奮・収縮は、前述のように、その筋を支配する運動ニューロンの興奮と連動する。したがって、筋の活動を筋電図に記録することで運動ニューロンの活動を観察することができる。筋電図はヒトでも安全かつ簡便に記録できるため、従来より、ヒトに対する神経結合の研究は筋電図の記録を用いてなされてきた。一方、運動ニューロンとそれから発する運動線維、それに支配される筋線維は、機能的に一つの単位として働くため運動単位 motor unit と呼ばれる。一個の運動単位の興奮は、特有の形をした一個の波 (運動単位発射) として筋電図に記録される。通常の運動では複数の運動単位が発火を繰り返すので、筋電図には複数の運動単位発射が重なり合った集合電位が記録される。以下、便宜上、このような集合電位のことを集合筋電図と呼び、運動単位発射と区別して説明する。ヒトに対する神経結合の研究では、集合筋電図の記録により運動ニューロンプールの、運動単位発射の記録により個々の運動ニューロンの興奮性の変化を調べることができる。

### 1) 集合筋電図を用いる方法 : 運動ニューロンプール興奮性の記録

各種刺激 (試験刺激) により神経結合を受ける筋に誘発される集合筋電図、すなわち I 群 (Ia) 線維の電気刺激により誘発される H

(Hoffmann) 波<sup>3), 9), 11), 12), 14), 15), 19), 23), 31)-35)</sup>、腱叩打により誘発される T (tendon) 波<sup>23), 31)-33)</sup>、皮質運動野の経頭蓋電気刺激や磁気刺激で誘発される運動誘発電位 (motor evoked potential: MEP)<sup>36)</sup> などの誘発筋電図を用いる方法、神経結合を受ける筋の随意収縮による集合筋電図を用いる方法 (筋電図平均加算法)<sup>37), 38)</sup> などがある。これらの方法では、条件刺激による上記集合筋電図の量の変化を調べることで、運動ニューロンプールの興奮性の変化を調べる。このうち H 波を用いる方法 (H 反射法) は、古くから確立され、動物実験との整合性も検証されてきた最も信頼できる方法である (図 2)。H 反射法では、神経結合の時間経過 (潜時、持続時間など) を明確に示すことができるので、同名筋促通などの単シナプス性促通との脊髄通過時間 (中枢潜時) の比較から、通過する介在ニューロンの数を特定することができる<sup>2), 11), 12), 35)</sup>。また、H 反射法を用い、Renshaw 細胞から Ia 介在ニューロンへの抑制性投射を利用した抑制性介在ニューロンの鑑別 (Ia、Ib、non-Ia, Ib) も報告されている<sup>23), 33), 39), 40)</sup>。しかし、H 反射法では、反射経路が短い上肢では H 波と運動波 (motor wave: M 波) の分離が難しくなるため、特に上肢近位筋の神経結合の研究に用いるのには限界がある。H 反射法以外の方法は、調べられる筋の選択性が低い、神経結合の時間経過が不鮮明などの欠点があり、単独で用いられることは少ない。しかし、いずれの方法でも、振動刺激による Ia 線維の興奮性の低下<sup>41)</sup>を利用した I 群線維の鑑別 (Ia か Ib か) が可能である<sup>23), 31), 32), 35)</sup>。

### 2) 運動単位発射を用いる方法 : 運動ニューロン興奮性の記録

post-stimulus time-histogram (PSTH) 法<sup>42)</sup>、"triggered" PSTH 法<sup>43), 44)</sup>、critical firing stimulus (CFS) 法<sup>45)</sup> などがある。PSTH 法については、動物実験との整合性が検証されている<sup>46)</sup>。ここでは広く普及し、著者らも頻繁に利用している "triggered" PSTH 法について少し詳しく

# ヒト上肢筋神経結合

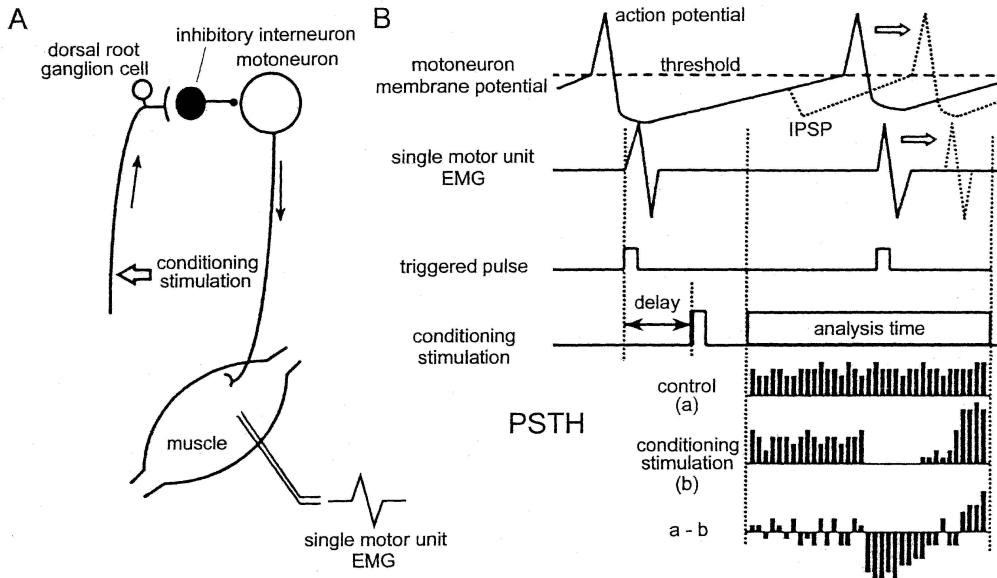


図3. “triggered” PSTH法の原理

- A: 実験構成の概略 結合を受ける筋の運動単位発射を記録しながら、結合を出す筋由来の求心性神経を条件刺激している。
- B: 抑制性結合を調べる時の“triggered” PSTH法の原理 条件刺激なし（コントロール）と刺激後の運動単位発射の筋電図とその時の運動ニューロン膜電位の推移をそれぞれ実線と点線で示す。条件刺激は記録する運動単位発射の一つ前の発射を“トリガー”にして一定時間後に行う。条件刺激により膜電位にIPSPが生じ、活動電位の発生が遅延し運動単位発射も遅延するため、刺激後の時間と運動単位発射数のヒストグラム(b)とコントロール(a)の差(b - a)をとると谷troughが形成される。この谷により抑制性神経結合の存在が示される（文献44より改変）。

述べる。

“triggered” PSTH法は、Stephensら<sup>42)</sup>により考案されたPSTH法を、後にFournierら<sup>43)</sup>が改良したことにより広く普及するようになった方法である。図3に、抑制性神経結合を調べる時の“triggered” PSTH法の原理を示す。被験者に、神経結合を受ける筋の弱い持続的な収縮を行わせると、1個の運動単位をある一定間隔（80 120 ms間隔）で発火させることができるようになる。この時、筋電図には一定間隔の運動単位発射が記録されるようになるが、これは先行して運動ニューロンが一定間隔で活動電位を発していること、すなわち運動ニューロン膜電位が分極した状態から発火レベルまで脱分極され活動電位が生じ再び分極状態に戻るという変化を繰り返していることを示している。この状

況下で、一つ前の運動単位発射をトリガーにしてある一定時間（上肢筋では運動単位発射の間隔から15 30 ms減じた時間）後に条件刺激（通常、電気刺激を用いる）を行い、次の活動電位のための発火レベルに近づきつつある運動ニューロンにPSPを生じさせると、促通性神経結合では興奮性シナプス後電位（EPSP）が生じるので本来活動電位が生ずる時間よりも早い時期、抑制性では抑制性シナプス後電位（IPSP）が生じるので遅い時期に活動電位が生じるようになり、運動単位発射もその分前後するようになる。したがって、刺激後の時間と運動単位発射数のヒストグラムを作り、刺激なしのコントロールのヒストグラムと比較することにより、神経結合の存在が分るようになる（図3, ヒストグラムの差をとると、促通性結合では

山 peak、抑制性では谷 trough となってみられるようになる)。

PSTH方法でも、H反射法と同様に、単シナプス性促進との中枢潜時の比較から、通過する介在ニューロンの数を特定することができる(図4, 結果の表示によく累積加算図<sup>47)</sup>が用いられる<sup>23), 48) - 50)</sup>。しかし、振動刺激やRenshaw細胞の抑制性投射が利用し難いため、介在ニューロンやI群線維の鑑別を行うのは困難である。

#### これまで報告されたヒト上肢筋神経結合

図5に、これまで報告されたヒト上肢筋神経結合を示す(同名筋促進はすべての筋にみられるため除いてある)。このうち、H反射法により、橈側手根屈筋と伸筋の間の抑制性結合<sup>34), 35)</sup>、

H反射法とPSTH法の併用により、上腕二頭筋と上腕三頭筋の間の抑制性結合<sup>23)</sup>、橈側手根屈筋と伸筋から上腕二頭筋への促進性結合と上腕三頭筋への抑制性結合<sup>31)</sup>、上腕二頭筋と上腕三頭筋から橈側手根屈筋と尺側手根屈筋への抑制性結合、上腕三頭筋から橈側手根伸筋への抑制性結合<sup>32)</sup>、PSTH法により、上腕二頭筋、上腕三頭筋、橈側手根伸筋から三角筋前部線維への促進性結合<sup>51)</sup>、上腕二頭筋と腕橈骨筋と円回内筋の間の抑制性結合<sup>48) - 50), 52) - 55)</sup>、腕橈骨筋から上腕三頭筋への抑制性結合<sup>56)</sup>、腕橈骨筋と橈側手根伸筋の間の促進性結合<sup>57)</sup>、腕橈骨筋と橈側手根屈筋の間の抑制性結合<sup>58)</sup>、長掌筋から腕橈骨筋への抑制性結合、正中神経支配の手内筋から腕橈骨筋<sup>50)</sup>、橈側および尺側手根屈筋、橈側および尺側手根伸筋、浅指屈筋、指伸筋への促進

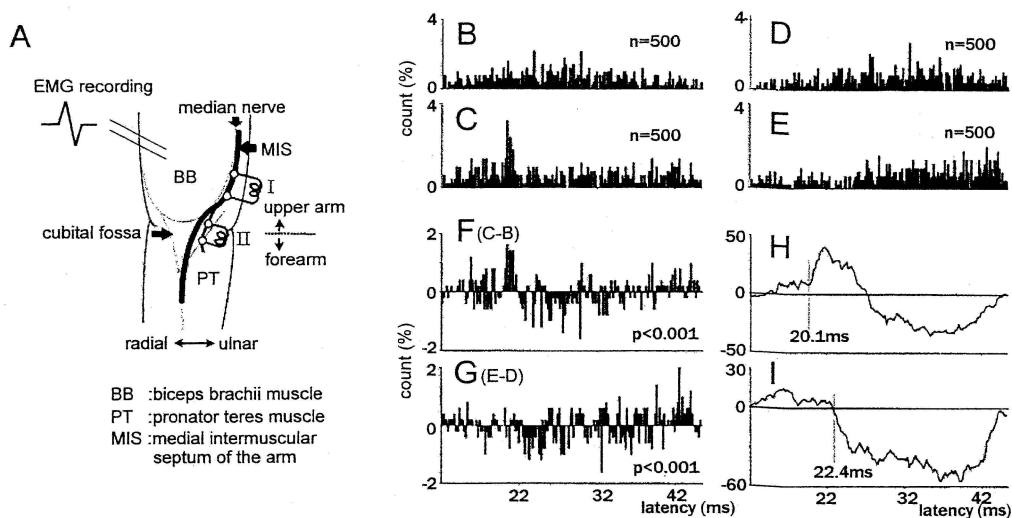


図4 “triggered” PSTH法による円回内筋から上腕二頭筋への抑制性神経結合の解析

- A: 実験構成の概略 上腕二頭筋の運動単位発射を記録しながら、正中神経と円回内筋神経の電気刺激(条件刺激)を行った。刺激強度は運動閾値直下を用いた。  
 B, C: 正中神経への条件刺激なし(B)と刺激後(C)のヒストグラム  
 D, E: 円回内筋神経への条件刺激なし(E)と刺激後(D)のヒストグラム  
 F, G: CからB(F) EからD(G)を引いたもの  
 H, I: F(H)とG(I)の累積加算図 上腕二頭筋運動単位に、正中神経刺激により20.1 msの潜時で促進が、円回内筋神経刺激で22.4 msの潜時で抑制が誘発されている。正中神経から上腕二頭筋には異名筋 Ia促進がみられるので、この潜時の差は、円回内筋神経からの抑制性結合が、1個から2個の介在ニューロンを通る寡(2から3)シナプス性の経路をとることを示している(文献より49より一部改変)。

## ヒト上肢筋神経結合

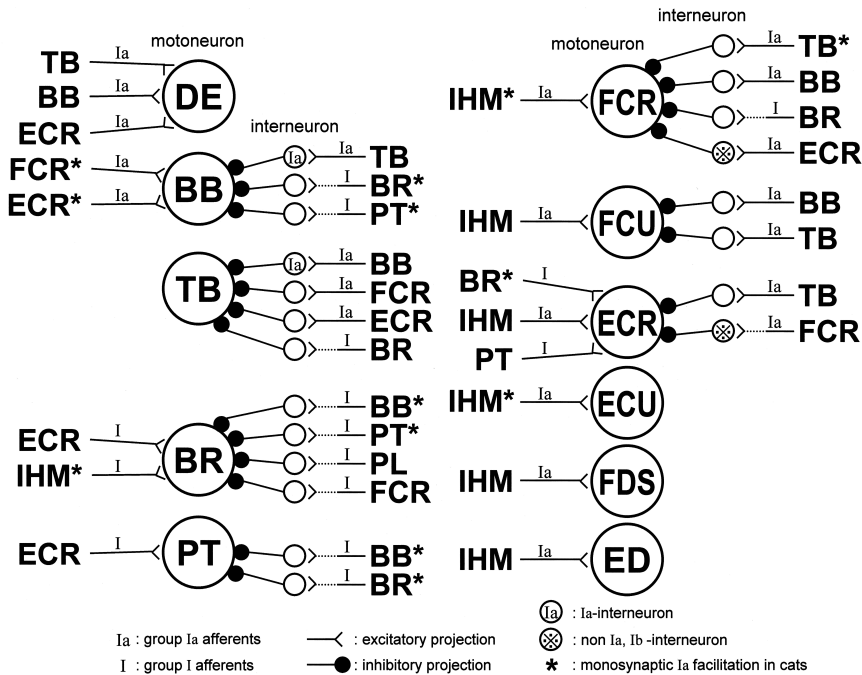


図5．ヒト上肢筋で報告された神経結合（同名筋促通は除く）

運動ニューロンの左側に促通性の、右側に抑制性の神経結合を示す。DE：三角筋前部線維，BB：上腕二頭筋，TB：上腕三頭筋，BR：腕橈骨筋，PT：円回内筋，PL：長掌筋，FCR：橈側手根屈筋，FCU：尺側手根屈筋，ECR：橈側手根伸筋，ECU：尺側手根伸筋，FDS：浅指屈筋，ED：指伸筋，IHM：正中神経支配の手内筋

性結合<sup>59)</sup>、円回内筋と橈側手根伸筋の間の促通性結合 (Naito, et al., 未発表) が明らかにされた。いくつかの結合では、H 反射法により介在ニューロンや I 群線維の鑑別がなされている<sup>23), 31) - 35), 40)</sup>。

一方、動物前肢筋の神経結合については、Illert ら<sup>21), 24)</sup> のグループにより、ネコの Ia 線維による単シナプス性の促通性結合（同名筋促通と異名筋促通）が詳細に調べられている（図6）。この報告と比較してみると、ヒトでみられる上腕二頭筋、腕橈骨筋、円回内筋の3筋の間、上腕三頭筋から橈側手根屈筋への抑制性結合は、ネコでは促通性となっており、全く逆の結合になっていることが分る（図5で\*の付いたものはネコでは促通性結合）。これは前肢から上肢への移行により、抑制性の結合が増えてくるこ

とを示唆している。

## 上肢筋神経結合の機能的意義

神経結合は、I 群線維が興奮して初めて機能する。Ia、Ib 線維は筋や腱の伸展により興奮するが（受動的興奮）由来する筋の随意収縮によっても興奮する（能動的興奮）。すなわち、Ia 線維は運動命令による運動ニューロンの活動（- - 連関<sup>60) - 62)</sup>）によって、Ib 線維は随意収縮による腱の張力の増加によって興奮する<sup>63)</sup>。どの興奮でも神経結合は機能し、結合を受ける筋の運動ニューロン興奮性を変化させるが、能動的興奮は随意収縮により誘発されるので、運動時の筋電図を記録することで、神経結合の活

内 藤

Ia afferents

	TLo	TM	TLa	An	Bi	Br	BRD	ECRL	ECRB	EDC	EIP	EDL	ECU	Sup	APL	UI	M
TLo		+	+	+													
TM	+		+	+													
TLa	+	+		+													
Bi					+	+	+	+	+								
Br					+	+	+	+	+								+
BRD					+	+	+	+	+								+
ECRL					+	+	+	+	+	+							+
ECRB					+	+	+	+	+	+							+
EDC								+	+	+	+	+	+				+
EIP				+					+	+		+	+		+		+
EDL									+	+		+	+		+	+	+
ECU	+	+	+	+							+	+	+				+
Sup	+	+	+	+	+	+	+	+	+					+	+	+	+
APL	+	+	+	+				+	+			+	+		+		+

Ia afferents

	Bi-Br	ECR	PrT	PQ	FP5	FP1	FP3	FP2m	FP2u	FP4	PL	FCUu	FCUh	FCR	DR	Tri	MHd	Uhd
Bi				+													+	
Br				+														
ECR				+														
PrT	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
PQ		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
FP5			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
FP1		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
FP3			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
FP2m			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
FP2u			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
FP4			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
PL			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
FCUu			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
FCUh			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
FCR		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Sup		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
ECU			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Tri																		
Uhd		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Ia afferents

	LD	TMa	SpD	AcD	TMi	ISp	Sp	SSp	SSc	Ser	TLo	Bi	Cib
LD		+	+	+								+	
TMa	+		+										
SpD			+	+	+							+	
AcD	+	+	+	+	+	+		+		+			+
TMi	+	+	+	+	+	+	+						
ISp			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
SSp				+	+	+		+	+	+	+	+	+
SSc			+		+			+	+	+	+	+	+
Ser				+						+	+	+	+
TLo							+		+		+		
TM	+	+									+		
TLa		+					+		+	+	+		
An		+						+	+		+		
Bi												+	+
Br	+	+	+		+							+	+
Cib				+					+	+		+	+

図6 . ネコ前肢筋で報告された同名筋促通と異名筋 Ia 促通

分離した Ia 線維の電気刺激により運動ニューロンに生じたEPSPの細胞内記録により判定している(文献21, 24より改変)。Bi: 上腕二頭筋, Br: 上腕筋, Tri: 上腕三頭筋, TLo: 上腕三頭筋長頭, TM: 上腕三頭筋内側頭, TLa: 上腕三頭筋外側頭, An: 肘筋, BRD: 腕橈骨筋, ECRL: 長橈側手根伸筋, ECRB: 短橈側手根伸筋, ECR: 長・短橈側手根伸筋, Sup: 回外筋, EDC: 総指伸筋, EDL: 外側指伸筋, ECU: 尺側手根伸筋, APL: 長母指外転筋, EIP: 示指伸筋, PrT: 円回内筋, FCR: 橈側手根屈筋, FP: 深指屈筋, FP1: 深指屈筋第一頭, FP2u: 尺骨神経支配の深指屈筋第二頭, FP2m: 正中神経支配の深指屈筋第二頭, FP3,4,5: 深指屈筋第三・四・五頭, PL: 長掌筋, PQ: 方形回内筋, MHd: 正中神経支配の手内筋, Uhd: 尺骨神経支配の手内筋, FCUh: 尺側手根屈筋上腕骨頭, FCUu: 尺側手根屈尺骨頭, Cib: 鎖骨上腕筋(三角筋鎖骨部), AcD: 三角筋肩峰部, TMi: 小円筋, SpD: 三角筋肩甲部, ISp: 棘下筋, SSp: 棘上筋, TMa: 大円筋, LD: 広背筋, SSc: 肩甲下筋, Ser: 前鋸筋, DR: 橈骨神経深枝, M: 正中神経, UI: 尺骨神経

動する場面が特定できる。具体的には、神経結合を出す筋と受ける筋の筋電図を記録しながら、種々の反復運動を行わせた時、二つの筋に同期した収縮や相反した収縮がみられたら、運動のその局面がそれぞれ促通性や抑制性結合の活動場面として特定できるようになる。逆に、このことを利用し、未だ調べられていない神経結合を予想して研究が始められることも多い。

一方、神経結合の機能的意義については、筋を作用ごとに分類し、例えば、肘の屈筋群と伸筋群などの筋群（狭義の共同筋）に分けて論じられることが多い<sup>21),24),64),65)</sup>。これは、異名筋促通や拮抗筋抑制の考えを前提にすると、同一筋群の中では促通性の、拮抗作用を示す筋群の間では抑制性の結合が予想でき、筋群にまとめることで神経結合の機能をより単純化して考えることができるからである。この分類は、動物前肢筋の神経結合にはよく当てはまる。すなわち、前肢筋ではネコの促通性結合が調べられているが<sup>21),24)</sup>、同じ筋群（狭義の共同筋）の中での結合のほか、いくつかの筋群、例えば、肘伸筋群と手根屈筋群と指屈筋群の間の結合（extensor synergism）や肘屈筋群と手根伸筋群の間の結合（flexor synergism）がみられる（図6）。extensor synergismについては、これらの筋群が収縮すると足を踏ん張るようになること（standing muscles、広義の共同筋）、歩行の筋電図で立脚相にこれらの筋群の同期した収縮がみられること、flexor synergismについては、これら筋群が収縮すると後肢が持ち上がるようになること（limb lifting muscles、広義の共同筋）、歩行の筋電図で遊脚相初期の足が地面から離れてすぐの時期にこれら筋群の同期収縮がみられることなどから、起立や歩行などに関連した神経結合の意義が筋群単位で推定されている<sup>65)-72)</sup>。しかし、上肢筋ではこのように単純にはいかない。例えば、これまで報告されたヒトの神経結合についてみると、抑制性結合のうち、橈側手根伸筋と屈筋、上腕二頭筋と上腕三頭筋、上腕二頭筋と円回内筋の間、腕橈骨

筋から上腕三頭筋への結合は拮抗筋抑制で説明できるが、上腕二頭筋と腕橈骨筋の間の結合はともに肘の屈筋群であること、上腕三頭筋と橈側手根屈筋、上腕三頭筋と橈側手根伸筋、腕橈骨筋と円回内筋、腕橈骨筋と橈側手根屈筋の間、橈側手根伸筋から上腕三頭筋、長掌筋から腕橈骨筋、上腕二頭筋から橈側手根屈筋、上腕二頭筋と上腕三頭筋から尺側手根屈筋への結合は異なる関節に作用する筋であることから拮抗筋抑制では説明できない。また、促通性結合についても、これまで報告された結合は全て異なる関節に作用する筋の間のものであり、狭義の共同筋では説明できず、広義の共同筋を考えても、どのような運動で活動するのかは分かっていた。いかなかった。

著者らはこれまで、上肢筋神経結合の活動場面として、霊長類でよく発達している前腕回内外運動に注目し、健康者を対象に回内外運動の筋電図を記録し解析してきた<sup>73)-76)</sup>。そして、回内外運動中に、促通性結合のみられる上腕二頭筋と橈側手根屈筋、腕橈骨筋と橈側手根伸筋、円回内筋と橈側手根伸筋の間に同期した収縮が、抑制性結合のみられる橈側手根屈筋と橈側手根伸筋、上腕二頭筋と腕橈骨筋、上腕二頭筋と円回内筋、腕橈骨筋と橈側手根屈筋の間に相反的な収縮がみられることを明らかにした（図7）。これは、これらの結合が少なくとも回内外運動で機能することを示している。

#### おわりに

ヒト上肢では、同名筋促通を除きこれまで促通性16抑制性21計37の神経結合が報告されてきた。このうちH反射法により早期に示された橈側手根伸筋と屈筋の相反性抑制以外は、PSTH法単独あるいはPSTH法とH反射法の併用により初めて示された結合である。PSTH法を上肢に応用したのは1989年のKatzら<sup>23)</sup>の報告が最初なので、以後14年間余り、年に2～3のペースで新たな結合がみつかったことになる。

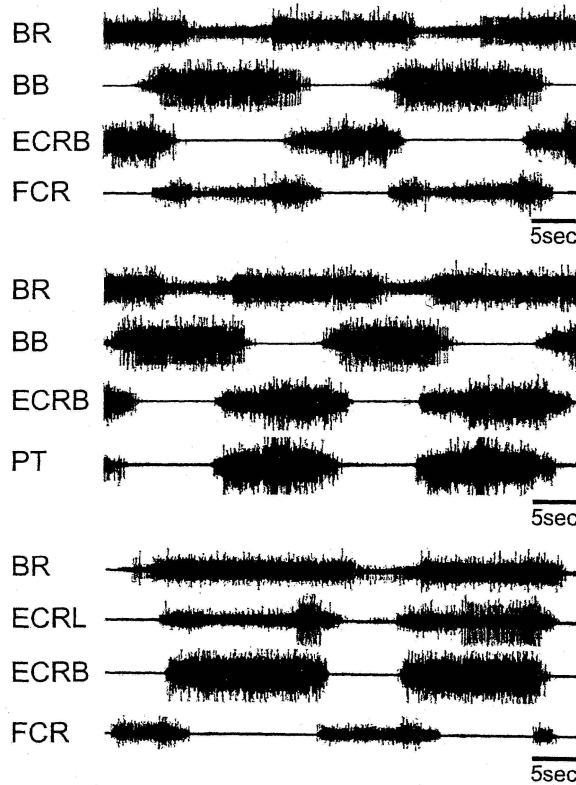


図7．前腕回内外運動の筋電図

腕橈骨筋 (BR)、上腕二頭筋 (BB)、長・短橈側手根伸筋 (ECRL・B)、円回内筋 (PT)、橈側手根屈筋 (FCR) の筋電図を4チャンネル筋電計で記録した。BBとFCRの間、BRとECRL・BとPTの間に同期した収縮が、FCRとECRL・Bの間、BBおよびFCRとBR、BBとPTの間に相反的な収縮がみられている。

しかし、上肢筋は名前を挙げただけでも40以上ある(筋頭、筋腹、部などに分けるとさらに多くなる)ので、未だ調べられていない結合の方がはるかに多く残っている。また、これまで報告された結合でも、I群線維や介在ニューロンの鑑別が済んでいないものが残っている。一方、前肢との比較から、上肢では抑制性の結合が増えてくることが示唆された。これについては、促進性結合は各筋の一致協力した収縮を促すので歩行などのパターン運動に有効であり、抑制性結合は一つ一つの筋の独立した収縮を許すので様々な動作を遂行するのに有効と考えられている。しかし、上肢のどのような動作で有効なのかは未だ十分には調べられていない。今

後、さらに解析を進める必要がある。なお、上肢筋神経結合については、サルとの違いも一部指摘されており<sup>31),77)</sup>、これはヒトを対象とした研究の重要性を強く支持するものである。

## 文 献

1. Sherrington CS: The integrative action of the nervous system. Yale University Press (New Heaven), 1906
2. 田中勵作: 随意運動制御の脊髓神経機構, 神経科学レビュー3. 東京; 医学書院, 1989: 61-91
3. Hoffmann P: Über die Beziehungen der Sehnenreflexe zur willkürlichen Bewegung und

- zum Tonus. *Z Biol* 1918; 68: 351-370
4. Renshaw B: Activity in the simplest spinal reflex pathways. *J Neurophysiol* 1940; 3: 373-387
5. Lloyd DPC: Facilitation and inhibition of spinal motoneurons. *J Neurophysiol* 1946; 9: 421-438
6. Laporte Y, Lloyd DPC: Nature and significance of the reflex connections established by large afferent fibers of muscular origin. *Am J Physiol* 1952; 169: 609-621
7. Eccles JC, Eccles RM, Lundberg A: The convergence of monosynaptic excitatory afferents onto many different species of alpha motoneurone. *J Physiol (Lond)* 1957; 137: 22-50
8. Eccles RM, Lundberg A: Integrative pattern of Ia synaptic action on motoneurons of hip and knee muscles. *J Physiol (Lond)* 1958; 144: 271-298
9. Mizuno Y, Tanaka R, Yanagisawa N: J Reciprocal group I inhibition on triceps surae motoneurons in man. *J Neurophysiol* 1971; 34: 1010-1017
10. Hultborn H, Jankowska E, Lindström S: Recurrent inhibition from motor axon collaterals of transmission in the Ia inhibitory pathway to motoneurons. *J Physiol (Lond)* 1971; 215: 591-612
11. Tanaka R: Reciprocal Ia inhibition during voluntary movements in man. *Exp Brain Res* 1974; 21: 529-540
12. Yanagisawa N, Tanaka R, Ito Z: Reciprocal Ia inhibition in spastic hemiplegia of man. *Brain* 1976; 99: 555-574
13. Hultborn H, Transmission in the pathway of reciprocal Ia inhibition to motoneurons and its control during the tonic stretch reflex. *Prog Brain Res* 1976; 44: 235-225
14. Pierrot-Deseilligny E, Morin C, Bergego C, Tankov N: Pattern of group I fibre projections from ankle flexor and extensor muscles in man. *Exp Brain Res* 1981; 42: 337-350
15. Fukushima Y, Yamashita NY, Yamashita N, Shimada Y: Facilitation of H-reflex by homonymous Ia -afferent fibers in man. *J Neurophysiol* 1982; 48: 1079-1088
16. Hongo T, Lundberg A, Phillips CG, Thompson RF: The pattern of monosynaptic Ia-connections to hindlimb motor nuclei in the baboon: a comparison with the cat. *Proc Roy Soc B* 1984; 221: 261-289
17. Edgley S, Jankowska E, McCrea D: The heteronymous monosynaptic actions of triceps surae group Ia afferents on hip and knee extensor motoneurons in the cats. *Exp Brain Res* 1986; 61: 443-446
18. Crone C, Hultborn H, Jespersen B, Nielsen J: Reciprocal Ia inhibition between ankle flexors and extensors in man. *J Physiol (Lond)* 1987; 389:163-185
19. Hultborn H, Meunier S, Pierrot-Deseilligny E, Morin C: Changes in presynaptic inhibition of Ia fibres at the onset of voluntary contraction in man. *J Physiol (Lond)* 1987; 389: 757-772
20. Tanaka R: Spinal cord circuits in man: With a special reference to the reciprocal Ia inhibitory pathway. *EEG J* 1987; suppl 39: 67-71
21. Fritzet N, Illert M, De La Motte S, Reeh P, Saggau P: Pattern of monosynaptic Ia connections in the cat forelimb. *J Physiol (Lond)* 1989; 419: 321-351
22. 田中勵作：随意運動における抑制の役割．臨床整形外科 1990; 25 : 1049-1055
23. Katz R, Penicaud A, Rossi A: Reciprocal Ia inhibition between elbow flexors and extensors in the human. *J Physiol (Lond)* 1991; 437: 269-286
24. Caicoya AG, Illert M, Jänike R: Monosynaptic Ia pathways at the cat shoulder. *J Physiol (Lond)* 1999; 518: 825-841
25. Pierrot-Deseilligny E, Katz R, Morin C: Evidence for Ib inhibition in human subjects. *Brain Res* 1979; 166: 176-179

26. Fetz E, Jankowska E, Johansson T, Lipski J: Autogenic inhibition of motoneurons by impulses in group Ia muscle spindle afferents *J Physiol (Lond)* 1979; 293: 173-195
27. Pierrot-Deseilligny E, Bergego C, Katz R, Morin C: Cutaneous depression of Ib reflex pathways to motoneurons in man. *Exp Brain Res* 1981; 42: 351-361
28. Jancowska E: Interneuronal organization in reflex pathways from proprioceptors. In: Garlick DG, Korner PI, eds. *Frontiers in Physiological Research*. Canberra; Australian Academy of Science, 1984: 228-237
29. Hultborn H, Meunier S, Pierrot-Deseilligny E: Changes in polysynaptic Ia excitation to quadriceps motoneurons during voluntary contraction in man. *Exp Brain Res* 1986; 63: 436-438
30. Eccles JC, Eccles RM, Lundberg A: Synaptic actions on motoneurons in relation to the two components of the group I muscle afferent volleys. *J Physiol (Lond)* 1957; 136: 527-546
31. Cavallari P, Katz R: Pattern of projections of group I afferents from forearm muscles to motoneurons supplying biceps and triceps muscles in man. *Exp Brain Res* 1989; 78: 465-478
32. Cavallari P, Katz R, Penicaud A: Patterns of projections of group I afferents from elbow muscles to motoneurons supplying wrist muscles in man. *Exp Brain Res* 1992; 91: 311-319
33. Aymard C, Chia L, Katz R, Lafitte C, Penicaud A: Reciprocal inhibition between wrist flexors and extensors in man: a new set of interneurons? *J Physiol (Lond)* 1995; 487: 221-235
34. Baldissera F, Campadelli P, Cavallari P: Inhibition of H-reflex in wrist flexors by group I afferents in the radial nerve. *Electromyogr Clin Neurophysiol* 1983; 23: 197-193
35. Day BL, Marsden CD, Obeso JA, Rothwell JC: Reciprocal inhibition between the muscles of the human forearm. *J Physiol (Lond)* 1984; 349: 519-534
36. Mazzocchio R, Rothwell JC, Rossi A: Distribution of Ia effects onto human hand muscle motoneurons as revealed using an H reflex technique. *J Physiol (Lond)* 1995; 489: 263-273
37. Capaday C, Cody FW, Stein RB: Reciprocal inhibition of soleus motor output in human during walking and voluntary tonic activity. *J Neurophysiol* 1990; 64: 607-616
38. Petersen N, Morita H, Nielsen J: Evaluation of reciprocal inhibition of the soleus H-reflex during tonic plantar flexion in man. *J Neurosci Methods* 1998; 84: 1-8
39. Schieppati M, Gritti I, Romano C: Recurrent and reciprocal inhibition of the human monosynaptic reflex shows opposite changes following intravenous administration of acetylcholine. *Acta Physiol Scand* 1992; 143: 27-32
40. Rossi A, Decchi B, Zolaffi A, Mazzocchio R: Group Ia non-reciprocal inhibition from wrist extensor to flexor motoneurons in humans. *Neurosci Lett* 1995; 191: 205-207
41. Burke D, Hagbarth K-E, Lofstedt L: The responses of human muscle spindle endings to vibration of non-contracting muscles. *J Physiol (Lond)* 1976; 261: 673-693
42. Stephens JA, Usherwood TP, Garnett R: Technique for studying synaptic connections of single motoneurons in man. *Nature* 1976; 263: 343-344
43. Fournier E, Meunier S, Pierrot-Deseilligny E, Shindo M: Evidence for interneuronally mediated Ia excitatory effects to human quadriceps motoneurons. *J Physiol (Lond)* 1986; 377: 143-169
44. 進藤政臣: 運動単位発射による反射検査法. *Annual Review 神経*. 東京; 中外医学社 1992: 52-60
45. Shindo M, Yanagawa S, Morita H, Yanagisawa N: Conditioning effect in single human motoneurons: a new method using the unitary H reflex. *J Physiol (Lond)* 1994; 481: 469-477

46. Fetz E, Gustafsson B: Relation between shapes of postsynaptic potentials and changes in firing probability of cat motoneurons. *J Physiol (Lond)* 1983; 341: 387-410
47. Ellaway PH: Cumulative sum technique and its application to the analysis of peristimulus time histograms. *Electroenceph Clin Neurophysiol* 1978; 45: 302-304
48. Naito A, Shindo M, Miyasaka T, Sun Y-J, Morita H: Inhibitory projections from brachioradialis to biceps brachii in human. *Exp Brain Res* 1996; 111: 483-486
49. Naito A, Shindo M, Miyasaka T, Sun Y-J, Momoi H, Chishima M : Inhibitory projections from pronator teres to biceps brachii motoneurons in human. *Exp Brain Res* 1998; 121: 99-102
50. Miyasaka T, Naito A, Shindo M, Kobayashi S, Hayashi M, Shinozaki K, Chishima M: Excitatory and inhibitory projections of group I afferents in the median nerve to brachioradialis motoneurons in humans. *Exp Brain Res* (in press)
51. Creange A, Faist M, Katz R, Panicaud A: Distributions of heteronymous Ia facilitation and recurrent inhibition in the human deltoid motor nucleus. *Exp Brain Res* 1992; 90: 620-624
52. Miyasaka T, Sun Y-J, Naito A, Morita H, Shindo M, Shimizu Y, Yanagisawa N: Reciprocal inhibition between biceps brachii and brachioradialis in the human. In: abstract, 4th IBRO World Congress of Neuroscience 1995; 334
53. Miyasaka T, Sun Y-J, Naito A, Shindo M: Inhibitory projections from the biceps brachii to the pronator teres motoneurons in the human. *Neurosci Res* 1996; Suppl 20: S183
54. Miyasaka T, Naito A, Morita H, Sun Y-J, Chishima M, Shindo M: Inhibitory neural connection from the brachioradialis to the pronator teres in human. *Neurosci Res* 1998; Suppl 22: S159
55. Naito A, Miyasaka T, Morita H, Chishima M, Shindo M: Neural connections from the median nerve to brachioradialis motoneurons in humans: An electrophysiological study with the post-stimulus time-histogram method. *Neurosci Res* 1999; Suppl 23: S205
56. Sato T, Fujii H, Naito A, Tonosaki A, Kobayashi S, Shinozaki K, Miyasaka T, et al.: Inhibition of muscle afferents from the brachioradialis to triceps brachii motoneurons in humans: Central pathway. *Acta Anat Nippon* 2002; 77 suppl: H511
57. Naito A, Shinozaki K, Kobayashi S, Fujii H, Sato T, Miyasaka T, Shindo M: Excitatory projections of muscle afferents between the brachioradialis and extensor carpi radialis in humans. *Neurosci Res* 2001; suppl 25: S87
58. Fujii H, Kobayashi S, Shinozaki K, Naito A, Sato T, Miyasaka T, Shindo M: Inhibitory projections of muscle afferents between the brachioradialis and flexor carpi radialis in humans. *Neurosci Res* 2001; suppl 25: S87
59. Marchand-Pauvert V, Nicolas G, Pierrot-Desilligny E: Monosynaptic Ia projections from intrinsic hand muscles to forearm motoneurons in humans. *J Physiol (Lond)* 2000; 525: 241-252
60. Hagbarth KE, Vallbo AB: Discharge characteristics of human muscle afferents during muscle stretch and contraction. *Exp Neurol* 1968; 22: 674-694
61. Vallbo AB: Discharge patterns in human muscle spindle afferents during isometric voluntary contractions. *Acta Physiol Scand* 1970; 80, 552-566
62. Hagbarth KE: Fusimotor and stretch reflex functions studied in recording from muscle spindle afferents in man. In: Taylor A, Prochazka A, eds. *Muscle Receptors and Movement*. London; Macmillan, 1981: 277-285
63. Houk JC, Henneman E: Responses of Golgi tendon organs to active contractions of the soleus muscle. *J Neurophysiol* 1967; 30: 466-

481

64. Enberg I, Lundberg A: An electromyographic analysis of muscular activity in the hindlimb of the cat during unrestrained locomotion. *Acta Physiol Scand* 1969; 75: 614-630
65. Illert M: Monosynaptic Ia pathways and motor behavior of the cat distal forelimb. *Acta Neurobiol Exp* 1996; 56: 423-433
66. English AW: An electromyographic analysis of forelimb muscles during overground stepping in the cat. *J Exp Biol* 1978; 76: 105-122
67. English AW: Functional analysis of the shoulder girdle of cats during locomotion. *J Morphol* 1978; 156: 279-292
68. Hoffmann P, Illert M, Wiedemann E: EMG recordings from the cat forelimb during unrestrained locomotion. *Neurosci Lett* 1985; suppl 22: S126
69. Hoffmann P, Illert M, Wiedemann E: EMG pattern of cat forelimb muscles during target reaching and food taking movements. *Neurosci Lett* 1986; suppl 26: S215
70. Hoffmann P, Illert M, Wiedemann E: EMG activity of pronator and supinator muscles of the cat forelimb during treadmill locomotion. *Pflüg Arch* 1987; 408: R408
71. Prochazka A, Gorassini M: Models of ensemble firing of muscle spindle afferents recorded during normal locomotion in cats. *J Physiol (Lond)* 1998; 507: 277-291
72. Prochazka A, Gorassini M: Ensemble firing of muscle spindle afferents recorded during normal locomotion in cats. *J Physiol (Lond)* 1998; 507: 293-304
73. Naito A, Yajima M, Fukamachi H, Ushikoshi K, Sun Y-J, Shimizu Y: Electromyographic (EMG) study of the elbow flexors during supination and pronation of the forearm, *Tohoku J Exp Med* 1995; 175: 285-288
74. Naito A, Sun Y-J, Yajima M, Fukamachi H, Ushikoshi K: Electromyographic study of the elbow flexors and extensors in a motion of forearm pronation/supination while maintaining elbow flexion in humans. *Tohoku J Exp Med* 1998; 186: 267-277
75. Naito A, Yajima M, Chishima M, Sun Y-J: A motion of forearm supination with maintenance of elbow flexion produced by electrical stimulation to two elbow flexors in humans. *J Electromyogr Kinesiol* 2002; 12: 259-265
76. Fujii H, Sato T, Naito A, Kobayashi S, Sasaki T, Shinozaki K, Kasahara S: Functional anatomical studies of extensor carpi radialis and pronator teres activities during wrist movements in humans. *Neurosci Res* 2002; suppl 26 (in press)
77. Porter R, Lemon R: *Corticospinal Function and Voluntary Movement*. Oxford University Press (Oxford) 1992

## Spinal Mechanisms for Motor Control: Neural Connections Among Muscles in the Human Upper Limb

**Akira Naito**

*Department of Anatomy, Yamagata University School of  
Medicine, Yamagata, Japan*

### **ABSTRACT**

The excitability of motoneurons is modulated by central command and peripheral information. Neural connections are spinal reflex arcs, which modulate the excitability by excitatory and inhibitory inputs from low threshold muscle afferents (group I afferent fibers). Recent advance of neurophysiological techniques has enabled us to investigate the connections among muscles in the human upper limb. Several reports have indicated differences in the connections between the human upper limb and animal forelimb. This paper has reviewed the techniques for human studies, connections identified in humans, and functional significances of the connections. Also, comparisons of those between humans and animals have been briefly described.

**Key words :** human upper limb muscles, spinal reflex arcs, muscle afferents (group I afferent fibers), H-reflex technique, “ triggered ” PSTH technique