

綜 説

運動の神経機序に関する最近の知見

柳 沢 信 夫

信州大学医学部第三内科

RECENT ADVANCES ON NEURAL MECHANISMS OF MOTOR CONTROL

Nobuo YANAGISAWA

Department of Medicine, Faculty of Medicine,
Shinshu University, Matsumoto 390

Key words: 運動制御 (motor control)
アルファ-ガンマ結合 (alpha-gamma linkage)
Ia 抑制 (Ia inhibition)
大脳運動皮質 (motor cortex)
大脳連合皮質 (association cortex)

I. はじめに

Hughlings Jackson (1861, 1870; 1931¹⁷⁾参照) が焦点性てんかんの研究から、大脳皮質に運動を支配する特殊な領野が存在することを示唆し、それをうけて Fritsch & Hitzig (1870)¹⁰⁾は各種哺乳動物の前頭葉皮質の電気刺激が、反対側の四肢の運動を引き起こすことを発見し、これらが大脳皮質運動野の機能についての知見の発端となった。その後、運動野の切除動物がヒトの片麻痺同様の症状を呈するという Ferrier の実験⁹⁾、およびこれらの業績に直接の刺激をうけた Sherrington とその協同研究者達により、霊長類の皮質運動野のくわしい研究がなされ、現在われわれの持っている随意運動発現の神経経路、すなわち大脳皮質運動野-錐体路-脊髄運動細胞-運動神経-筋という大きな道筋についての理解が出来た。

以来約半世紀を過ぎて、とくにここ20年の動物およびヒトを対象とした神経生理学および形態学の進歩により、ヒトの脳の運動制御機構についての概念は変りつつある。一方で

はパターン化された目的運動を生ずる神経回路の巧みさが各所で明らかとなり、また大脳皮質運動野および連合野と皮質下諸核、小脳、脊髄との広汎で精巧な結合の存在とその意義に関する知見がふえつつある。いまや随意運動の神経機序として、霊長類で高度に発達した大脳皮質を頂点とする Hierarchie の考えに代り、脊髄、小脳、脳底核などを中枢に含む神経回路が、訓練によって獲得されたパターンに沿って活動するという、複雑ではあるが“反射”を基本とした神経活動の意義が重視されるようになった(図1)。それにともない、ヒトの運動障害の理解と治療法の進歩も得られ

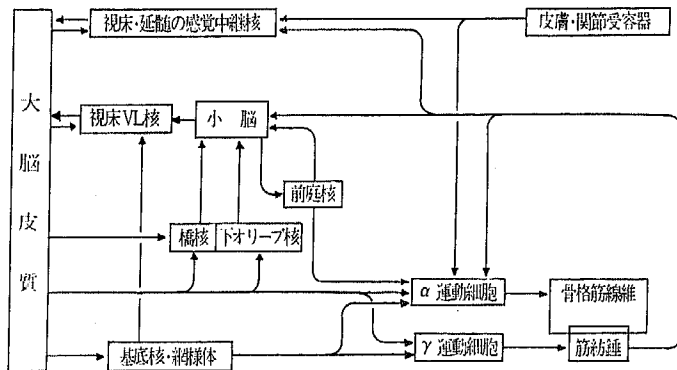


図1 運動神経系および感覚神経系の結合の模式図

つつある。

II. alpha 運動系と gamma 運動系

脊髄前角には通常の骨格筋線維を支配する大型の運動細胞 (alpha 運動細胞) のほかに、筋紡錘の中の錘内線維とよばれる特殊な筋線維を支配する小型の運動細胞があり、これは gamma 運動細胞とよばれる。錘内線維は赤道部とよばれる中央部が収縮する性質をもたず、そこには赤道部の伸張の度合を感受する二種の伸張受容器 (stretch receptor) が存在する。一次終末とよばれる感覚受容器に発する求心性線維は Ia 線維であり、二次終末に発する求心性線維は II 群線維で、脊髄細胞へはそれぞれ異った反射結合を有する。

1. 伸張反射回路による運動制御

各種の運動反射の中で、最も基本的といえるのが、Ia 線維が自己の属する筋を支配する脊髄運動細胞に、直接興奮性に結合する反射弓によるものである。これは伸張反射であり、臨床的に腱反射あるいは深部反射として知られる。筋紡錘は通常骨格筋線維と並列に配置しており、一次終末は筋の伸張刺激に応じて興奮し、Ia 線維を経て運動細胞を興奮させ、その結果伸張された筋が収縮する。すなわち筋の伸張刺激が短縮をひきおこす。そして骨格筋の短縮は筋紡錘終末への負荷を減らし、Ia 発射による運動細胞への興奮効果をへらす。このように伸張反射弓は一種の負帰還系 (negative feedback system) としてのはたらきをもつ。筋の長さを一定に保つ自動制御が生体にとって有用なことは容易に推測される。

2. gamma 遠心系の役割

Ia 線維による伸張反射弓は、負帰還系のほかにもう一つの大きな役割をもつ。gamma 運動細胞が興奮し紡錘内線維が収縮すると、赤道部は伸張され、そこにはせん状にまきついている一次終末は筋全体を伸張された時と同じように反応し、Ia 発射を増加させる。これは伸張反射回路により alpha 運動細胞を興奮させる。このように中枢性に生じた gamma 運動細胞の興奮は、一旦筋紡錘を経て間接的に alpha 運動細胞を興奮させる。

さらに、一般に alpha 運動細胞の興奮に並行して gamma 運動細胞が興奮すれば、骨格筋収縮による Ia 発射の減少を補償し、さらには gamma 運動細胞の活動により伸張刺激に対する筋紡錘受容器の発射を調節することが可能となる。いかえれば gamma 運動細胞は伸張反射弓の利得 (gain) を調節するはたら

きをもつ (図3参照)。

3. alpha-gamma 結合

Granit & Kaada (1952)¹⁰⁾は、中枢神経系の多くの部位の電気刺激が、alpha 運動細胞に対する効果に並行して、alpha 細胞に対して同じ効果をもつような gamma 細胞への興奮あるいは抑制効果を生ずることを観察した。そして Granit (1955)¹²⁾は、中枢神経系の中に alpha 経路と gamma 経路を機能的に結合させる機構があると想定し、これを alpha-gamma 結合 (α - γ linkage) とよんだ。この alpha-gamma 結合は、動物では呼吸運動における肋間筋の活動、咀嚼運動、歩行運動などで実際にはたらいっていることが明らかにされている (Granit, 1970¹⁴⁾参照)。

さらに近年ヒトの筋紡錘発射記録が可能となり、随意筋収縮において、素早い収縮および持続性に一定の緊張を保つ収縮のいずれの場合にも、alpha-gamma 結合がはたらいっている事実が明らかになった (Valbo, 1971)²⁰⁾。最終的な骨格筋収縮は勿論 alpha 運動細胞の興奮によるが、随意運動では脳からの指令は alpha および gamma 運動細胞にほぼ同時に到達している模様である。gamma 回路を経たものと、直接の alpha 細胞の興奮がどのような割合になっているかは現在明らかでない。今後筋紡錘発射の定量化を如何におこなうかが大きな課題である。

4. 運動障害と gamma 系

各種哺乳動物で視床後部から中脳のレベルで脳幹を切断すると、除脳固縮 (decerebrate rigidity) が生ずる。この固縮は脊髄後根を切断すると消失することが古くから知られており (Sherrington, 1898, 1906)²⁷⁾、固縮は持続性の伸張反射の亢進によるものである。Eldred, Granit & Merton (1953)²⁸⁾は、gamma 運動細胞に対する中枢からの強い興奮性効果とその基本的な神経機序であることを明らかにし、これを gamma 型固縮とよんだ。一方動物実験では小脳前葉の急性阻血により筋固縮が生ずるが、これは後根切断によっても変わらず、alpha 運動細胞に対する直接の興奮によると考え、alpha 型固縮とよんだ (Granit, 1957)¹³⁾。

ヒトの筋固縮の機序は十分に解明されていないが、最も頻度の高いパーキンソン病の固縮は gamma 型固縮であることを支持する所見が多い。一方小脳障害では、前葉や半球の障害により筋トーンスは低下し、ヒトでは小脳障害による筋固縮は知られていない。この小脳性筋緊張低下 (ヒポトニー) の神経機序は、

Gilman らのサル慢性実験から gamma 系の機能低下が示唆されている (Gilman, 1970¹⁹参照)。以上のように gamma 系は筋緊張 (トーン) の維持に大きな意義をもつと考えられる。

一方素早い不随意運動においては、その代表であるパーキンソン病の振戦 (Hagbarth et al., 1975)¹⁶、ハンチントン舞踏病、choreoathetose (間野, 1978)²¹などで、alpha-gamma 結合にそった筋収縮と筋紡錘発射の並行した増加が観察されている。

5. alpha-gamma 結合の意義

現在までのところ中枢性に引きおこされる運動は、随意運動、不随意運動のいずれにおいても、そして呼吸や歩行のようなパターン化された運動でも、手指の小さな動きでも alpha-gamma 結合が存在する。筋紡錘の発達している筋の中枢性に誘発される運動で alpha-gamma 結合がないものは見出されていない。

一方末梢刺激による伸張反射では、前述の除脳固縮でも、また痙縮におけるクローヌスでも (Szumski et al., 1974)²⁸、筋紡錘発射のみによる反射性筋収縮である。この場合に重要なことは、筋紡錘一次終末からの Ia 線維は、自己の筋の alpha 運動細胞には強力な結合をもつが、gamma 運動細胞には結合しないことである。Ia と gamma 細胞間興奮結合があれば、この間に正帰還 (positive feedback) が成立し、筋は強く持続性に収縮したままになるが、実際にはこのような不都合な神経結合は存在しない。

また顔面筋、舌筋や横隔膜では筋紡錘の発達が悪く、これらの筋の収縮は alpha 経路のみに依存していると考えられる。

それでは中枢性の運動発現に alpha-gamma 結合が強力にはたらく意義は何であろうか。素早い運動や、手指の微細な運動は alpha 経路に依存するのが有利であろう。短い経路によること、および複雑な運動パターンは中枢で作成されたものが直接 alpha 細胞に作用する方が利点が大きく、また末梢回路を経る意義は少ない。

一方 gamma 経路の意義は以下のように考えられる。第一に実際の運動即ち筋収縮の過程で、錘外線維に並行して、錘内線維が収縮することによって、筋紡錘への負荷の変化を補償し、それによって伸張反射による自動制御機構の作動範囲がひろがり、またそのはたらきがより微細になり得ると考えられる。

第二に筋紡錘終末から中枢、主として小脳へ伝える運動の情報の精度をあげるはたらきがあろう。筋紡錘

からは、腱や皮膚受容器とともに実際に生じた運動に関する情報が、脊髄小脳路によって小脳へ伝えられる。小脳は古くから運動調節の重要な中枢として知られている。近年小脳へは大脳皮質運動野から橋核や下オリーブ核を経た結合が明らかとなり、その一部は錐体路線維の軸索側枝によるものである。この神経路により皮質運動野から脊髄への指令は小脳に反映されると考えられる。これらの回路の実際が明らかになる以前から、Ruch (1951)²⁶は小脳をサーボ機構におけるコンパレーターになぞらえたが、その考え通り実際に小脳は大脳運動野からの指令と運動効果の情報を比較処理し、その結果を小脳-視床-大脳運動野の経路により大脳皮質へフィードバックしていると考えられる。このような小脳のはたらきにおいて、末梢から小脳へ投射する運動の情報の中では、筋紡錘からのものが当然大きな意義をもつが、その発射が gamma 経路により遠心性に調節されることは、それにより上行性情報の精度が高められる可能性がある。

第三に筋紡錘からの求心路は脊髄の神経細胞群に種々の結合をするが、その脊髄への入力調節による運動制御作用である。各種の脊髄細胞は中枢から投射を受け、それらで構成される脊髄内回路は、パターン化された運動発現に大きな役割を果たしていると考えられる。この回路への末梢からの入力が遠心性に調節されることは、脊髄内回路のはたらきを一層精巧なものにする上で役立つであろう。

Ⅲ. 脊髄における運動調節の神経回路

運動の神経支配の基が、感覚刺激を運動効果に変換する“反射機構”にあるとすれば、高等動物では脊髄の機能にその典型がみられる。図2は比較的単純な脊髄反射とその受容器および求心性線維のタイプを列挙したものである。これらの反射の多くは脊髄内に終止する介在神経細胞を経るものであるが、近年各種の介在細胞に対する上位中枢からの結合の研究がすすみ、反射回路の精巧な仕組みが明らかとなるにつれ (Lundberg, 1975²⁰参照)、運動中枢としての脊髄のとらえ方が変わりつつある。以下に Ia 抑制を例にその一端を述べる。

1. Ia 抑制

四肢の運動において、ある機能をもつ筋群が活動する際に、それと拮抗的にはたらく筋群の活動が抑制されていることは、有効な運動にとって必要である。この骨格筋の相反性支配の神経機序が脊髄内に存在する

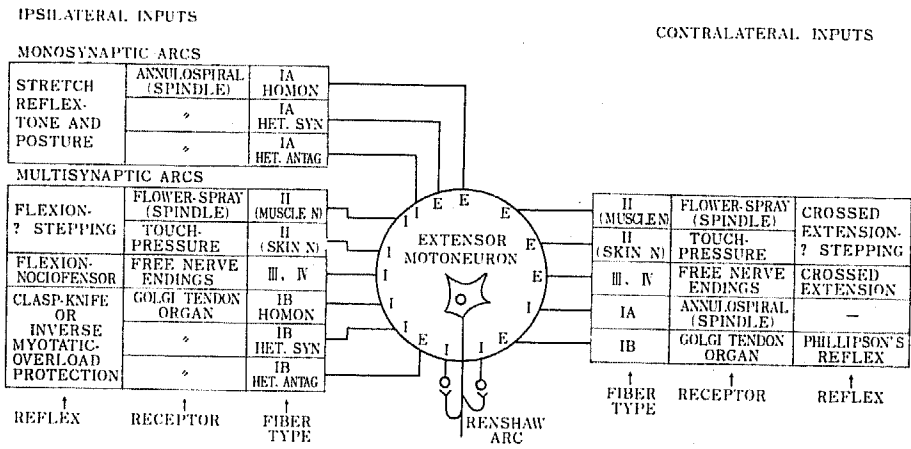


図 2 脊髓運動細胞に対する多様な反射経路を示す模式図 (Patton, 1965²⁴) より引用)

伸筋を支配する運動細胞への結合を示し、Eは興奮性、Iは抑制性の結合を示す。

ことは、Sherrington (1906)²⁷)によって明らかにされたが、その後単シナプス反射、神経細胞内電位の測定から、動物では Ia 抑制とよばれる反射結合が、相反性支配の強力なない手であることが明らかとなった。

筋紡錘受容器に由来する Ia 線維は、前述のように自己の属する筋を支配する運動細胞に直接興奮性結合をもち伸張反射弓を形成している。一方この Ia は介在細胞 1 個を経て、拮抗筋を支配する運動細胞に抑制作用をもつ (図 3-A)。この介在細胞については当初

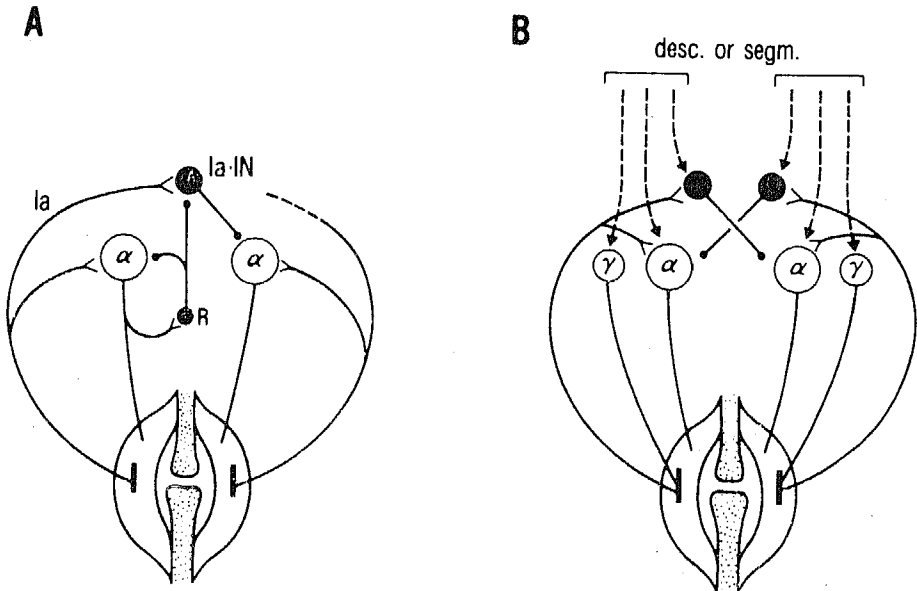


図 3 Ia 線維の反射性結合の模式図 (Yanagisawa et al., 1976³⁴) より引用)

α : alpha 運動細胞, γ : gamma 運動細胞, Ia : Ia 求心性線維, Ia · IN : Ia 抑制介在細胞, R : Renshaw 細胞。説明は本文参照。

興奮性の信号を抑制性のものに変換する素子としての単純な役割が考えられたが、近年この介在細胞は中枢性および脊髄内の他細胞から複雑な結合をうけ、Ia抑制の効果発現が中枢性、末梢性に調節される事実が明らかとなった(図3-B)。現在まで、中枢からは皮質脊髄路、前庭脊髄路、赤核脊髄路から、末梢からはIaのほか皮膚および閾値の高い屈曲反射求心線維(flexor reflex afferent)から、さらに自己の筋の支配細胞の軸索側枝が接続する、反回抑制回路のRenshaw細胞、拮抗筋のIa抑制介在細胞などからIa抑制介在細胞への投射が存在することが明らかとなり、それぞれの回路は運動のパターン形成に意義をもつものと考えられる。ヒトではこのIa抑制について以下のような事実が明らかにされている。

2. ヒトのIa抑制とその障害

ヒトの拮抗筋運動細胞に対する相反性反射結合は、近年われわれの開発した方法により調べられるようになった(Mizuno et al., 1971²⁹; Tanaka, 1974²⁰; Yanagisawa et al., 1976³⁰)。その原理は単シナプス反射を用いて脊髄反射の相反性結合の詳細を動物で明らかにしたLloyd (1952)¹⁹の方法と同じであり、単シナプス反射であるH反射を運動細胞の興奮性の指標に用いる。

この方法で調べると、正常人の安静位ではIa抑制は認められず、随意収縮の際に拮抗筋に対するIa抑制効果があらわれる(Tanaka, 1974)²⁰。動物では皮質脊髄路は図3-Bのようにalpha運動細胞、gamma運動細胞とともにIa抑制介在細胞にも同時に興奮性効果をもたらすことが知られているが、ヒトの随意収縮で実際にIa抑制の回路が作動する事実が明らかにされた意義は大きい。

運動障害でもこのIa抑制の異常がいくつか明らかにされている(柳沢, 1976)³¹。ここではその代表的な痙性片麻痺におけるIa抑制の結果を要約しよう。痙性片麻痺の下肢筋では、抗重力筋で生理的伸筋である大腿四頭筋、下腿三頭筋は痙縮が著しく、その反面筋力は比較的よく保たれ、その拮抗筋である大腿屈筋、前脛骨筋では筋力低下が目立つ。その結果尖足位、歩行における下肢の円弧運動などがみられる。痙縮では伸張反射の亢進があり、これは上位中枢障害による解放現象としてIa活動の亢進によると想定されているが(Granit, 1970)¹⁴参照、痙性片麻痺では正常にみられない前脛骨筋群に単シナプス反射であるH反射が認められ、伸筋とともに屈筋のIa活動亢進が

推定される。そして拮抗筋へのIa抑制を調べると、伸筋から屈筋へのIa抑制は著しく強力で、逆の屈筋から伸筋へのIa抑制はほとんど目立たない。さらに痙縮の著しい下腿伸筋の神経ブロックをおこなうと、伸筋の痙縮減少とともに、拮抗筋である屈筋の筋力が増加する事実が明らかとなった。この屈筋々力の増大は伸筋からの強力なIa抑制がとれたため、すなわち脱抑制(disinhibition)によると考えられる。このようにIa抑制のアンバランスが、伸筋痙縮、屈筋筋力低下という組み合わせの神経機序の基本にあることが明らかとなり、痙縮筋の神経ブロック、腱延長術、冷却ブロックなど各種治療法の理論的裏付けとなった(Yanagisawa et al., 1976)³⁰。

以上Ia抑制を例に脊髄内の神経回路が目的にかなった運動機能に結びついているさまを述べたが、これらの脊髄細胞群に対して大脳皮質がどのような結合をもっているかを次に述べる。

IV. 大脳皮質の運動制御

1. 皮質運動野の機能

Fritsch & Hitzig 以来大脳皮質運動野が運動効果発現に果たす役割は広く研究されてきた。臨床では錐体路の概念が発達し、家族性痙性対麻痺や筋萎縮性側索硬化症など、錐体路系が選択的に障害される疾患が知られている。Penfield らはてんかん患者の手術の際の大脳皮質刺激に端を発した研究により、ヒトで身体各部位の筋を支配する皮質運動野のひろがり明らかにした(Penfield & Rasmussen, 1950)²⁵。それによると手や指、顔面、舌のように精巧な運動をおこなう筋ほど皮質支配領域がひろい。さらにCloughら(1968)³²はヒトで上肢筋でも手先にゆくほどその支配運動細胞に対する大脳皮質運動野からの直接支配が強いことを生理学的に明らかにした。臨床的にも大脳皮質や内包損傷による運動障害の中で、個々の手指の独立した運動は最も回復が困難で、しばしば不可能である。これは大脳皮質運動野から手指の個々の筋に対する直接支配が強力であり、その破壊が他によって代償され得ないことによると考えられる。代償機能が発達している乳児サルでも運動皮質のみの剔除では日常動作はほぼ正常に回復するが、指を独立に用いることは不可能に近い(Denny-Brown & Yanagisawa, 1971)⁶。

近年微細な刺激および記録法を駆使して、Asanumaららは運動野の機能的構造について重要な知見を得てい

る。それによるとサルの大脳皮質運動野には、四肢の特定の筋を収縮させるニューロンが深さの方向に円筒状に集合し、各筋に対しモザイク状に配列している (Asanuma & Rosen, 1972)¹⁾。さらに興味ある所見として、刺激により手のある筋を興奮させる領域、その拮抗筋の抑制を生ずる領域、さらに拮抗筋を興奮させる領域が、一部重なりながら、一定のひろがりをもって配列している (Asanuma & Ward, 1971)²⁾。このことは Ia 線維の脊髄細胞への結合が、自己の筋の興奮と拮抗筋の抑制が組み合わさって存在する事実と比べて以下のように考えることが出来よう。相反性抑制について、反射弓では固定した結合であるのに対して、大脳皮質からはある筋の興奮と拮抗筋の抑制は、近接しているが別個の下行路による。このことは随意運動における相反性抑制—おそらく Ia 抑制が大きな役割をしめるであろう—の発現の度合が中性に調節されることを意味し、より複雑な運動を可能にするものであろう。

2. 運動野への求心性投射

皮質運動野の細胞群が末梢からの情報によりどのように活動するかも、Asanuma らによってくわしく調べられた。運動野の細胞は、皮膚や関節の刺激によって興奮するが、ごく限られた末梢の領野の刺激のみが有効である。ネコやサルで得られた結果では、指趾を屈曲させる筋の運動を生ずる皮質の細胞群は、指趾の屈側の皮膚刺激によって興奮する。このような結合は触覚性踏み直り反応 (tactile placing reacton) や把握反射の回路としてはたらくと考えることが出来る。四足動物の移動において踏み直り反応は大きな意義をもつが、ヒトではその意義も明らかでなく踏み直りの障害も運動異常として知られていない。一方把握反射の異常は臨床的にも注目されている。

3. 連合野の運動機能

霊長類で著しく発達する大脳皮質連合野は、ヒトの高度な精神活動の座であるとともに、運動機能も有する。しかし従来連合野の運動機能に関する系統的な研究は少なく、Kennard, Woolsey, Denny-Brown らによるサルの皮質切除実験が主なものである (柳沢, 1977³⁾参照)。主な知見は、運動野である Brodmann の 4, 6 野のみの破壊によって生ずる対側肢の運動麻痺は、手指の独立した運動以外はほとんど回復し、破壊の範囲を頭頂、前頭野へとひろげると、運動麻痺の程度が重く、回復に要する期間が長びき、強い痙縮を残すというものである。

運動を、ヒトにおける複雑な不随意運動を含めて、感覚刺激に対する反応としてとらえる立場を一貫してとりつづけた Denny-Brown の運動機序の把握は (Langworthy, 1970¹⁸⁾参照)、最近の生理学的知見からみて卓抜であったと評価されるが、彼はサルの大脳皮質連合野の切除によって触覚刺激および視覚刺激に対する把握反応および逃避反応がどのように変化するかをたねんに観察した (Denny-Brown & Chambers, 1958⁹⁾; Denny-Brown, Yanagisawa & Kirk, 1975⁷⁾)。基本的な病像は、前頭葉破壊では触覚刺激に対する探索、把握反射が亢進し、頭頂葉破壊では逆に触覚および視覚刺激に対する逃避反応が亢進することである。

4. ヒトの連合野障害による運動異常

前頭葉の障害により強制把握 (forced grasping) とよばれる触覚刺激に対する把握反射の亢進がみられることは、臨床的によく知られている。触覚性把握反応は前述のように皮質運動野を経由する反射とみられ、正常では目立たないのに前頭葉障害で顕化するのには、前頭葉皮質からこの反射経路にかゝっていた何らかの抑制が失われたことによる解放現象とみることが出来る。Denny-Brown (1958)⁴⁾によれば、強制把握は周辺に対する強制的な探索反応の一面をあらわしている。患者は bed や着衣をつかんでほしくない。そしてこの反応が下肢にあらわれたものが、足底の刺激に対して足指が底屈する foot grasp または tonic foot response である。パーキンソン病や、大脳損傷による歩行障害には、足が床にはりついたようになり第一歩をふみ出すことが著しく困難な“すくみ足”現象 (frozen gait) があるが、そのような患者では tonic foot response の亢進がみられる (Meyer & Barron, 1960)²²⁾。

また注意深く観察すると、触覚性逃避反応も大脳障害患者で観察される (Denny-Brown, 1958⁴⁾; 柳沢, 1977³⁾参照)。

V. 結語にかえて

運動発現の神経機序については、筋紡錘、脊髄、大脳皮質運動野と次第にその詳細な構造と結合様式が明らかにされつつある。また高次の運動調節中枢である小脳についての研究の進歩にはめざましいものがある。小脳の構造が均一であることもあって、構成神経細胞のすべての種類について結合の様式が形態学的、生理学的に明らかにされた。しかしその結果あらため

て厳しい現実と直面することとなった。以前から研究者達が多かれ少なかれいっていた淡い期待、すなわちニューロンレベルにおける神経結合のすべてが明らかになればそのはたらく仕組みがわかり、運動の神経機構がモザイク的に解明されるのではないかという見込みが、現実とそうではなかったということである。中枢神経系では、末梢の反射回路と異なり、現状では回路網の素子と結合様式がわかっていても実際のはたらきがそれから導き出されない。出力 (output) の果す役割を明らかにすることによって、はじめて全体の運動神経系における役割についての深い理解が得られるものと考えられる。近年の運動研究の方法が、従来主にとられてきた、出来るだけ条件を単純化する目的で、他を不自然な状態に固定して要素的な現象を分析する立場から、自然の活動の中で現象を追求するいわば dynamic な神経活動の研究に重点がおかれてきているのも、このような反省の上になった全体の流れと考えられる。

錐体路系と錐体外路系の問題も、現在の知見にもとずいて整理されなければならないが、これについての著者の立場は別稿を参照されたい (柳沢, 1977³²⁾)。

文 献

- 1) Asanuma, H. and Rosen, I.: Topographical organization of cortical efferent zones projecting to distal forelimb muscles in the monkey. *Exp. Brain Res.* 14: 243-256, 1972
- 2) Asanuma, H. and Ward, J. E.: Patterns of contraction of distal forelimb muscles produced by intracortical stimulation in cats. *Brain Res.* 27: 97-109, 1971
- 3) Clough, J. F. M., Kernell, D. and Phillips, C. G.: The distribution of monosynaptic excitation from the pyramidal tract and from primary spindle afferents to motoneurons of the baboon's hand and forearm. *J. Physiol.*, 198: 145-166, 1968
- 4) Denny-Brown, D.: The nature of apraxia. *J. Nerv. Ment. Dis.*, 126: 9-32, 1958
- 5) Denny-Brown, D. and Chambers, R. A.: The parietal lobe and behavior. *Ass. Nerv. Ment. Dis. Proc.*, 36: 35-117, 1958
- 6) Denny-Brown, D. and Yanagisawa, N.: The evolution of spastic paraplegia following cortical ablation in infant monkeys. *Trans. Amer. Neurol. Ass.*, 66: 169-172, 1971
- 7) Denny-Brown, D., Yanagisawa, N. and Kirk, E. J.: The localization of hemispheric mechanisms of visually directed reaching and grasping. In Zülch, K. J., Creutzfeldt, O. and Galbraith, G. C. (eds): *Cerebral Localization*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 1975, pp. 62-74.
- 8) Elderred, E., Granit, R. and Merton, P. A.: Supraspinal control of the muscle spindles and its significance. *J. Physiol. (Lond.)*, 122: 498-523, 1953
- 9) Ferrier, D.: The Croonian lecture. Experiments on the brain of monkeys. *Philos. Trans.*, 165: 433-488, 1875
- 10) Fritsch, G. and Hitzig, E.: Ueber die elektrische Erregbarkeit des Grosshirns. *Arch. Anat. Physiol.*, 37: 300-332, 1870
- 11) Gilman, S.: The nature of cerebellar dys-synergia. In Williams, D. (ed): *Modern Trends in Neurology-5.*, Butterworths, London, 1970, pp. 60-79
- 12) Granit, R.: *Receptors and Sensory Perception*, Yale University Press, New Haven, 1955, pp. 251-273
- 13) Granit, R.: Systems for control of movement: Premier congr. intern. scienc. neurol. Bruxelles, 1957. Premiere journee commune I: 63-80, 1957
- 14) Granit, R.: *The Basis of Motor Control*. Academic Press, New York, 1970
- 15) Granit, R. and Kaada, B. R.: Influence of stimulation of central nervous structures on muscle spindles in cat. *Acta physiol. scand.*, 27: 130-160, 1952
- 16) Hagbarth, K-E., Willin, G., Lofstedt, L. and Aquilonius, S-M.: Muscle spindle activity in alternating tremor of Parkinsonism and in clonus. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.*, 38: 636-641, 1975
- 17) Jackson, J. Hughlings: In Taylor, J. (ed.): *Selected Writings of John Hughlings Jackson*. I: 1-76, Hodder & Stoughton, London, 1931

- 18) Langworthy, O. R. : The Sensory Control of Posture and Movement. Williams & Wilkins, Baltimore, 1970
- 19) Lloyd, D. P. C. : On reflex actions of muscular origin. Res. Publ. Ass. nerv. ment. Dis., 30 : 48-67, 1952
- 20) Lundberg, A. : The control of spinal mechanisms from the brain. In Tower, D. B. (ed.): The Nervous System, Vol. 1, Raven Press, New York, 1975, pp. 253-265
- 21) 間野忠明 : 異常運動と筋紡錘活動. 厚生省特定疾患, 異常運動疾患調査研究班, 昭和52年度第2回研究報告総会, 東京, 1978, 1月
- 22) Meyer, J. S. and Barron, D. W. : Apraxia of gait : A clinico-physiological study. Brain, 83 : 261-284, 1960
- 23) Mizuno, Y., Tanaka, R. and Yanagisawa, N. : Reciprocal group I inhibition on triceps surae motoneurons in man. J. Neurophysiol., 34 : 1010-1017, 1971
- 24) Patton, H. D. : Reflex regulation of movement and posture. In Ruch T. C., Patton, H. D., Woodburg J. W., et al (eds) : Neurophysiology. 2nd ed, Saunders, Philadelphia., 1965, pp. 181-206
- 25) Penfield, W. and Rasmussen, T. : The Cerebral Cortex of Man. Macmillan, New York, 1950
- 26) Ruch, T. C. : Motor Systems. In Stevens, S. S. (ed) : Handbook of Experimental Psychology, Chapt. 5, Wiley & Sons, New York, 1951
- 27) Sherrington, C. S. : The Integrative Action of the Nervous System. Yale University Press, New Haven, 1906. Yale Paperbound, 1961
- 28) Szumski, A. J., Burg, D., Struppler, A. and Velho, E. : Activity of muscle spindles during twitch and clonus in normal and spastic human subjects. Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 37 : 589-597, 1974
- 29) Tanaka, R. : Reciprocal Ia inhibition during voluntary movements in man. Exp. Brain Res., 21 : 529-549, 1974
- 30) Vallbo, A. B. : Muscle spindle response at the onset of isometric voluntary contraction in man. J. Physiol. (Lond.), 218 : 405-431, 1971
- 31) 柳沢信夫 : 脊髄反射の Ia 抑制とその臨床的意義. 臨床生理, 6 : 205-214, 1976
- 32) 柳沢信夫 : 錐体外路系の機能. 臨床脳波, 19 : 64-73, 135-144, 203-212, 1977
- 33) 柳沢信夫 : 大脳連合野の運動機能. 神経進歩, 21 : 1131-1143, 1977
- 34) Yanagisawa, N., Tanaka, R. and Ito, Z. : Reciprocal Ia inhibition in spastic hemiplegia of man. Brain, 99 : 555-574, 1976

(53. 5. 4 受稿)