Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

バイオメカニズム学会誌, Vol. 17, No. 3 (1993)

解　説

深　部　感　覚

矢　野　英　雄*

1．はじめに

ひとが行う運動は，意志の発現に応じて大脳皮質連合野など高次の中枢機構で企図され，基底核が小脳などの運動情報をもとにプログラムを製作する．このプログラムにもとづいて運動司令が大脳皮質運動野，脳幹部の運動神経細胞から発動される．脊髄前角にあるα運動神経細胞がこれを受けて支配する筋肉を駆動して運動を遂行する．これらの運動司令は階層化された中枢制御機構のもとに末端に伝えられる．小脳は全身に張り巡らした感覚器からの情報をもとに中枢から発した運動プログラムと実行状態とを比較検討して，正しく運動が遂行されるかどうかを監視する（図1）．歩行など重力に抗して行う運動は，骨，関節など粘弾性組成で構成した身体の構造とこれに張り巡らした感覚器の力学の情報を統合して，身体の力学的不安定状態を設計して，少ないエネルギーで大きい仕事をするように，歴史的に形成された運動の形態である．

深部感覚器は身体の力学的に不安定な粘弾性機構と制御機構を連結する重要な器官である．

2．歩行運動

生物の運動をエネルギーの放出と利用の側面からみれば，生体の粘弾性機構の運動制御方法が明らかになる．

運動を行う生体に供給されるエネルギーは，物質の化学的結合エネルギーである．生体は，これを分解する課程で熱エネルギー更に力学的エネルギーに変換して使う．力学的エネルギーは，位置エネルギー，運動エネルギー，骨格の

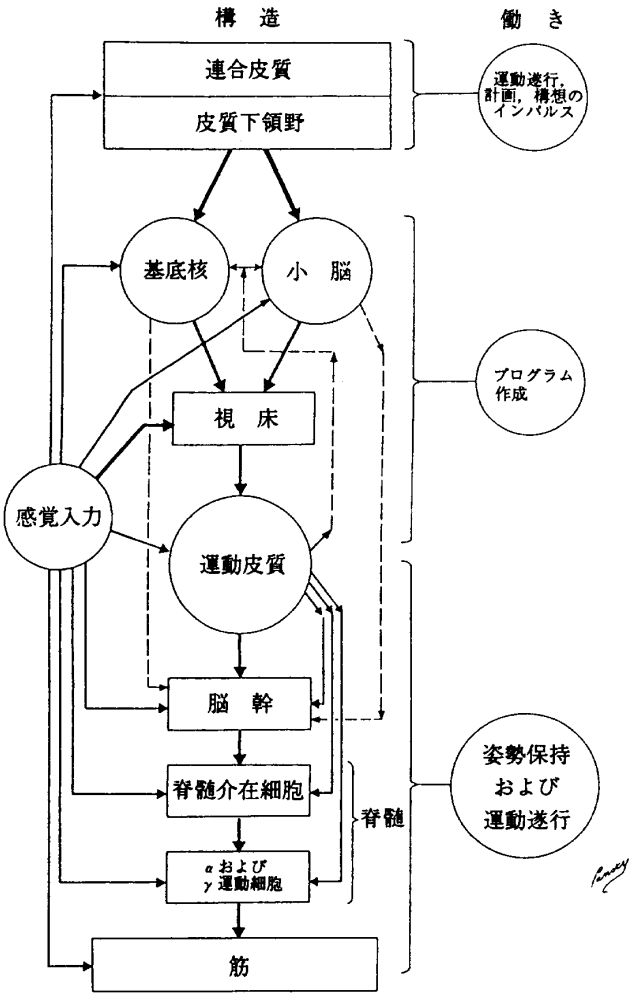


図1　運動神経系機能：脊髄および上位中枢とその結合（文献3より引用）

粘弾性の歪エネルギーとして蓄積され，これを必要に応じて放出して使う．生体の骨格を構成する骨は，剛体とことなり，圧縮強度に欠けるが，骨を連繋する靱帯に少しずつ伸展の力をためると，骨格のリンク機構は生体運動の速度に適合した速やかな運動を達成することができる．靱帯を伸長するとき，靱帯の引っ張り強度が高いので，大きい力で伸展しても断裂せず，ここに大きい力学的エネルギーの蓄積が可能である．蓄積された力学的エネルギーが一瞬に放出されると，速やかに目的に応じた運動を行う

平成5年5月10日受付
＊国立身体障害者リハビリテーションセンター研究所
運動機能障害研究部
〒359　埼玉県所沢市並木4－1

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

ことができる．従って骨格で行う運動は，骨の粘弾性特性および骨をとりまく周辺の多くの靭帯の粘弾性特性からなるシステムを力学的制御下で遂行することが必要条件となる．この条件を満足して初めて生体は，粘弾性機構を駆使して剛体モデルのような運動を行うことが可能となる．生体の粘弾性機構を制御する役割が中枢神経機構であり，中枢神経機構と生体の粘弾性機構を連結するのが，深部感覚である．（図2）

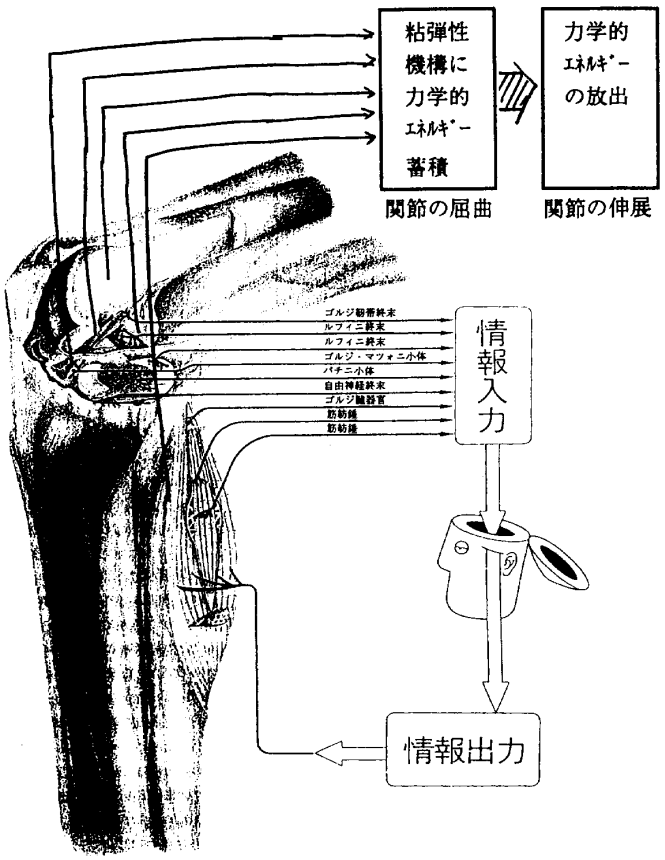


図2　屈曲（伸展）で関節の粘弾性機構に力学的歪みエネルギーが蓄積される。伸展（屈曲）で蓄積された歪みエネルギーが速やかに放出される。関節の粘弾性機構に各種の力学的センサーが配置しており関節の伸展運動を中枢を介して制御する。（文献1から改変）

2.1　関節の屈伸運動と機械インピーダンス

ヒトの歩行は，両下肢が着床する両下肢支持期に推進運動を駆動し，一方の下肢だけ着床する単脚支持期は，その推進のエネルギーを喪失することなく慣性運動する運動形態であると述べることができる．また，着床と離床で拘束される周期運動であると述べることもできる．歩行運動中の股，膝，足関節の屈伸には，一定のパターンが存在する（図3）[7]．股関節が屈曲するとき，膝，足関節が屈曲し，股関節が伸展するとき，膝，足関節が伸展するが，その屈伸運動に少なからぬ位相ズレが存在する．各関節のこの位相ズレを着床と離床で修正して，定常的な歩行運動を再現する．下肢の股関節と膝関節はリンク機構に例えられるが，リンクの継ぎ手となる関節の機械インピーダンスを制御して，リンクの周期運動を制御していると述べることもできる．股関節と膝関節の関係をみると，歩行中の下肢の遊脚期屈曲の頂点P_1（屈曲から伸展への運動の転換点）は，股関節は離床から約27.6%遅れ，膝関節は約12.8%の遅れとなり，遊脚期の下肢の振子運動では股関節は膝関節の2倍の時間を要して最大屈曲位に達する（表1, 2, 3）[7]．股関節，膝関節はそれぞれ腰部の関節，足関節と連続しているので単純な振子運動と論ずるわけにはいかないが，この両関節の機械インピーダンスを変化させてこの位相ズレを作り出すと理解することができる．即ち両関節に付着する筋群（単関節筋，あるいは固有筋）や腱，関節包，靱帯と両関節を連結する筋群（2関節筋あるいは相動筋）や腱，靱帯などが，両関節に隣接する関節から力学的影響を受けてそれぞれの関節の抵抗，慣性モーメント，スチフネスを決め，位相ズレを発生させる．

次ぎに着床から立脚期屈曲の頂点P_3にいたる股関節と膝関節の屈曲の位相を，着床から頂点P_3までの時間の遅れとして観察すると，股関節は約15.6%，膝関節は約15.7%と同期して，この間の屈曲の位相ズレは存在しない．着床した下肢に体重が加わると，股，膝の機械インピーダンスを調節して，両関節の屈曲運動の位相を等しくするように調整していることが分る．先の離床から頂点P_1に向かう時の両関節の機械インピーダンスから，着床から頂点P_3に向かう時の適切な機械インピーダンスへと関節の機械特性を変換し

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

表1　日本人（成人）の歩行中の股，膝，足関節の屈伸運動の位相（文献7より）

（%）

関節＼項目		P_1	HS	P_2	P_3	P_4	T_0	P_5	P_1
股	$\bar{X}$	0	10.6	15.6	25.6	66.1	72.4		100
	SD		3.1	3.1	3.1	4.2	4.2		
膝	X	0	24.1	28.0	39.8	69.0	87.2		100
	SD		3.1	3.4	4.0	6.5	2.9		
足	$\bar{X}$	0	14.7	18.0	35.7	59.4	77.6	81.3	100
	SD		3.4	3.4	3.8	4.7	3.1	3.1	

$\bar{X}$；平均，SD；標準偏差，N=158（男；41×2，女；38×2）

表2　日本人（成人）の歩行中の股，膝，足関節の屈伸運動の角度（文献7より）

（deg）

関節＼項目		P_1	HS	P_2	P_3	P_4	T_0	P_5	P_1
股	$\bar{X}$	33.4	24.3	21.7	27.7	-10.1	-6.9		33.4
	SD	6.6	6.2	5.7	5.6	4.3	4.6		6.6
膝	X	61.6	6.9	5.1	14.5	2.6	29.4		61.6
	SD	9.3	5.5	5.0	6.2	4.2	10.0		9.3
足	$\bar{X}$	-3.5	-14.3	-15.5	2.2	5.9	-19.7	-22.7	-3.5
	SD	4.8	5.2	5.2	4.4	4.1	9.3	8.7	4.8

$\bar{X}$；平均，SD；標準偏差，N=158（男；41×2，女；38×2）

表3　頂点間の経過時間（文献7より）

（%）

関節＼項目		P_1-P_2	P_2-P_3	P_3-P_4	P_4-P_1	
股	$\bar{X}$	-15.6	-10.1	-40.5	-33.9	
	SD	3.1	2.7	3.6	4.0	
膝	$\bar{X}$	-28.0	-11.8	-29.2	-31.0	
	SD	3.4	3.2	6.8	6.6	
関節＼項目		P_1-P_2	P_2-P_3	P_3-P_4	P_4-P_5	P_5-P_1
足	$\bar{X}$	-18.0	-17.7	-23.6	-22.0	-18.7
	SD	5.3	3.8	4.6	3.8	3.3

$\bar{X}$；平均，SD；標準偏差，N=158（男；41×2，女；38×2）

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

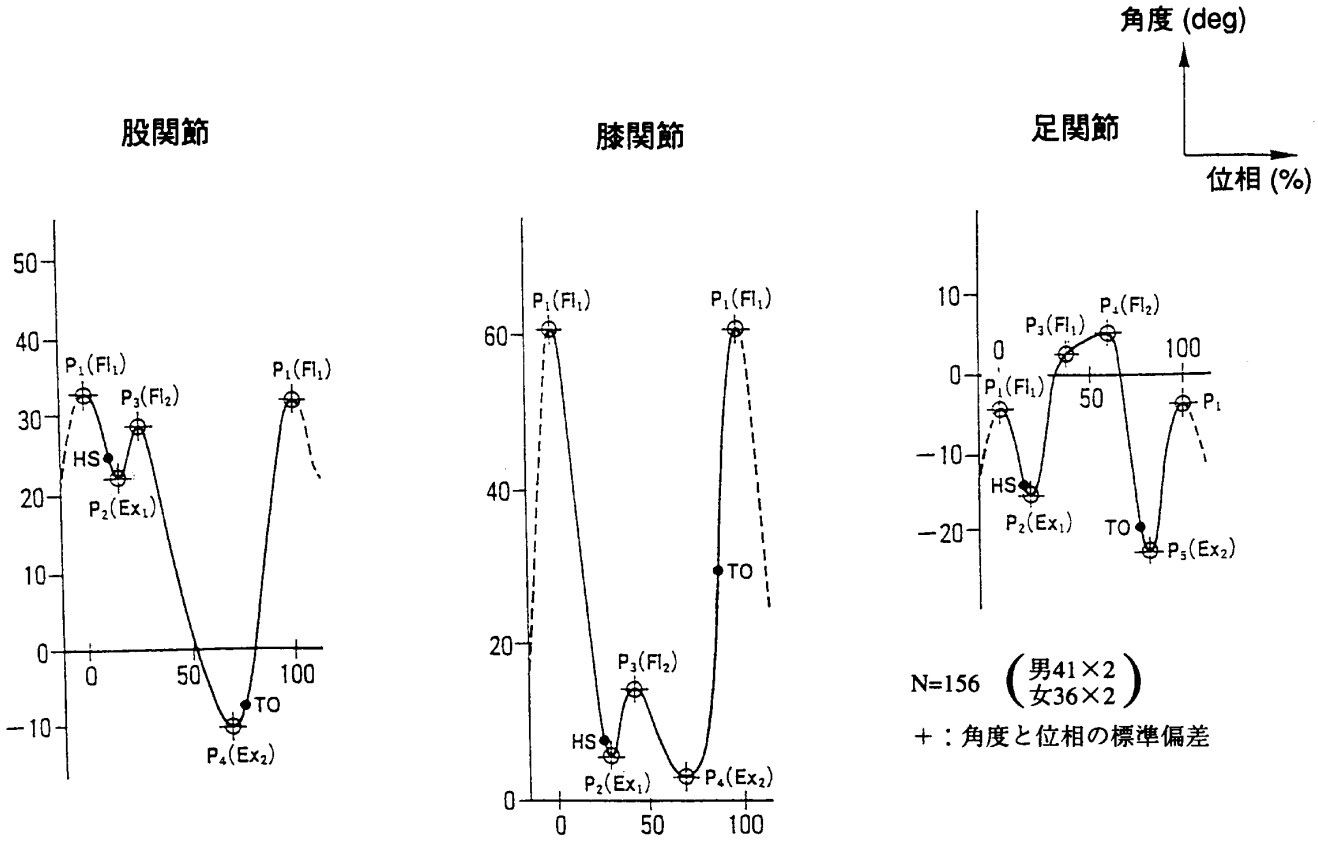


図3-1　位相—角度関係図（2844周期の平均）（文献7より）

たことを表している．離床から頂点P_1迄の股，膝関節の位相ズレを足関節も含めた2重振子運動と扱うと一見合理的にみえるが，膝関節と足関節の位相ズレはこのような解釈では説明できない位相ズレがある．また，着床期における股，膝関節の頂点P_3，P_4間の位相ズレは着床からP_3迄の位相ズレと異る．このように下肢各関節のリンク機構の伸展の位相ズレは機械的にリンク機構の位相運動として扱うことが難かしい．ここに，各関節の機械的インピーダンスを適切に変更してリンク運動が形成されていると考える必要がある．このように関節の機械インピーダンスのそのとき折々の調整は，筋肉が下肢の関節に巡らされた深部感覚の情報のもとに行うと考えられる．

2.2　関節屈伸運動と重心の位置エネルギー

歩行における頂点P_3に表される運動は，立脚中最も関節が屈曲した運動期（立脚期屈曲期）にあたり，歩行中，下肢に重力が加わり，重心がもっとも低下する時期に相当する．この時期は関節の伸筋群に最も大きい仕事が要求される．筋は化学的結合エネルギーを熱と力学的エネルギーに変換して，このエネルギーを関節，骨，軟骨，関節，関節液，筋，腱，関節包，靱帯組織の構造に蓄積して利用し，重力の負荷に対抗する．着床とともに喪失した位置エネルギーは，伸張された股関節，膝関節の関節および両関節を連結する筋肉や靱帯など過伸展された反力として蓄積され，新たに歩行の推進の運動エネルギーに再生される．着床で喪失される位置エネルギーを効果的な運動エネルギーに変えるために，関節の力学的環境の調整を必要とし，これが関節の機械インピーダンスの調整に他ならない．

2.3　関節の屈伸運動とテコ

歩行は，関節を屈伸させて体重を前進する運動であるが，もっとも前進する時期は，慣性運動の時期である．これは図3-2の頂点P_3から頂点P_4，離床にかけての単脚支持期の伸展の時期に相当する．この運動期の，股，膝，足関節の頂点P_4

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

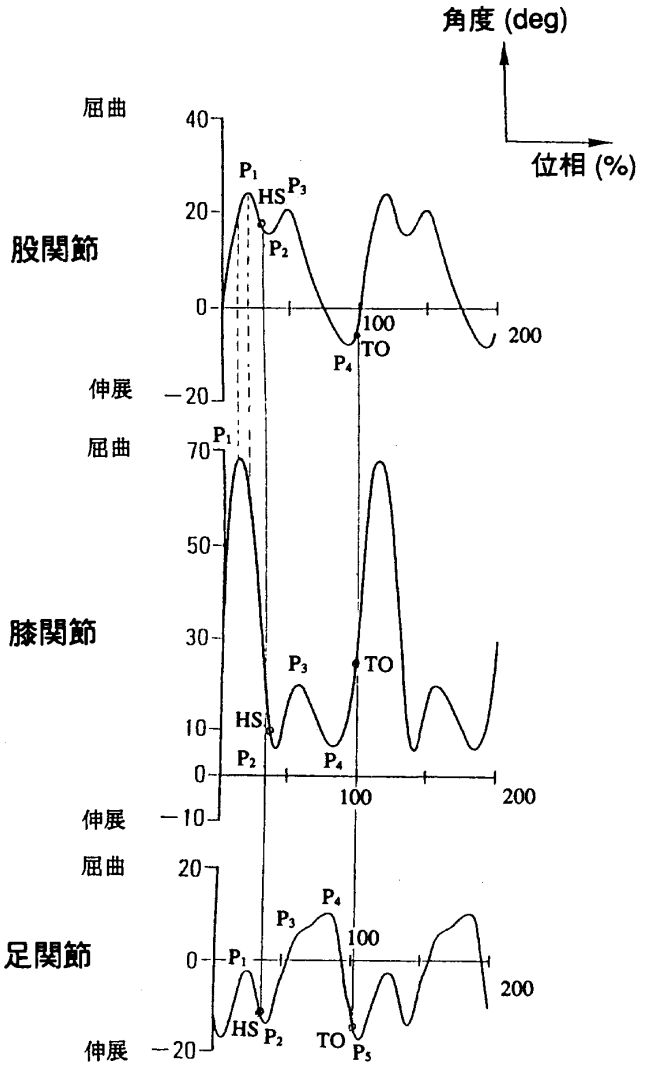


図3-2　平均の時間—角度関係図（HSは着床、T_0は離床を表す）
上被験者の上側下肢，18周期の平均時間—角度関係である．
股，膝，足関節には屈曲と伸展の運動の転換を表す頂点が存在した．（文献7より）

（足関節ではP_5：最も伸展したときの頂点）の位相を観察すると次のことがわかる．着床から頂点P_4に到達するのは，膝関節の約44.9%，足関節の約44.7%に対して，股関節は，約55.5%と遅れる．膝関節は，頂点P_4の屈曲位に達すると，関節の構造から運動の抵抗力が増大して関節の可能性が少なくなり，大腿骨と下腿骨が一本のしっかりした長い骨となり，テコの腕として機能する．足関節は膝関節同様に頂点P_4の屈曲位に達すると，関節の構造から関節可動性が少なくなり，足関節で足部と下腿骨の不動性が確保される．このような状態に達すると，足指で足底部や前足部を内翻や外翻する力が足関節，膝関節で減衰することなく股関節まで伝えることが可能となる．ここで先に述べた頂点P_3から頂点P_4までの股，膝，足関節の屈伸の位相関係を眺め直すと，股関節の伸展が一番遅れる．この遅れは次のように説明される．

股関節は，5本の柔らかい足指の指節関節および前足部と協調して，膝，足関節の伸展と屈曲でそれぞれの関節を固定して得た，大腿，下腿，足部の長い，折れ曲がり難いL字状クランク機構の両端で回転力を生み出し，この回転力を調節して体重の移動を行うことができる．下肢クランクのテコを用いた前方への回転運動が一定の速度に達すると初めて股関節の伸筋が収縮して股関節が伸展して，重力に抗して体重を上方へ押し上げ，運動エネルギーを位置エネルギーに変換する．

2.4　関節の屈伸運動とクリアランス

歩行におけるクリアランスは，床と足先の距離を表す．有効なクリアランスがとれないと足先が床に触れて転倒する．クリアランスが取れないため転倒する歩行障害は，脳卒中患者など，運動麻痺のため足先を持ち上げることができない下垂足ではしばしば起きる現象である．また高齢者で足先の持ち上げ能力が著しく低下したときにも起きる．遊脚期となった脚を後方から前方に振り出す下肢の関節の屈伸運動の状態を，図3の離床から遊脚期屈曲の頂点P_1までの関節運動から観察すると，股関節の離床から頂点P_1までの股関節，膝関節，足関節の屈伸運動の位相関係は，股関節の約27.6%，足関節の約22.4%，に比較して膝関節は約12.8%と，膝関節が速やかに屈曲している．従って膝関節が速やかに屈曲して足部を持ち上げなくては，足先が床に触れることになる．足関節は，離床後も蹴り出しの足関節伸展（底屈）運動が約3.7%続くことから足関節の屈曲（背屈）が遅れることも足先を持ち上げる状態を作るのが遅れる理由である．従って足の蹴り出し後の伸展（底屈）から続く屈曲運動の開始の遅れ，膝関節の屈曲運動障害などで足先が触れる可能性があるときは，

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

股関節が屈曲して下肢全体を持ち上げる必要がある．下肢の各関節の適切な機械インピーダンスは深部感覚により状態検出され，空間における下肢の位置を正しく認識して安全なクリアランスを確保することができる．

2.5 脚の交替

人の歩行は，単脚の屈伸運動で行う前進運動で，この単脚運動を左右交替して行うことからなる．両脚が着床した期間は，脚を交替する期間で両脚支持期（両脚着床期）と称し，定常な単脚運動の開始期と終止期に相当し，非定常の過渡運動の期間である．

下肢の各関節は，両脚間で，体重の負荷，駆動力と制動力，重心の前進移動と上下移動の速度など過渡運動期の力学的諸要素を調整する．これを円滑にエネルギー効率的に達成するために，関節の力学的環境は深部感覚器を介して中枢に伝えられ，中枢は関節の機械インピーダンスを調整して歩行運動が遂行される．

3．深部感覚

機械インピーダンスは次の式で表される．

$$ZM = rM + j(I\omega - S/\omega)$$

ZM：機械的インピーダンス－機械系に作用する交番力とその点の周期運動速度の力の方向の成分比

rM：機械抵抗

I：関与する系の慣性モーメント

ω：周期運動の周波数

S：スチフネス

運動中のの関節の機械インピーダンスは，関節の構造に起因する抵抗力と周期運動する質量，粘弾性組織のスチフネスに関係して，周期運動に応じて発生する抵抗力を生み出す．また別な観点から見ると関節を伝わる力の伝達関数として位置付けられる．関節の抵抗力や伝達力は力の作用形態や，周期運動する質量を変えたり，スチフネスを変えることで調整される．筋は深部感覚の情報のもとに，関節の作用形態，質量，スチフネスを調整して歩行中の関節の機械インピーダンスをかえることができる．また逆に，歩行中の関節の機械インピーダンスを検知して，身体各部の位置と運動状態を中枢へ知らせる機能も深部感覚器の役割と理解される．

歩行を例にとって深部感覚器の役割について述べてきたが，以下関節周囲に巡らされた深部感覚のセンサーの種類，構造，機能について解説する．

深部感覚器は，運動覚，位置覚などの情報収集のセンサーとして，関節，筋，腱，靱帯に配備され，下肢の運動の情報の蓄積と即時および経時的応答がフィードバック，フィードフォワードの反応様式で関節周辺に送られる．関節周囲に張り巡らされた神経機構はしばしば高密度集積回路に例えられる．関節の力学的負荷を知るセンサーは，メカノリセプターとも，固有受容器，機械受容器，圧，張力受容器，力受容器などとも呼ばれ，物理的な応力を神経が補足できるエネルギーに変換するトランスデューサーに例えることもある．古典的には，Sherringtonの提案する固有感覚の名称が今日でも使われる．固有感覚とは外部からの入力を検知するexterorecepter，内部からのinterorecepter，空間での身体各部からのproprioreceperに分類され，すべての神経性入力を意味するが，ここで述べる深部感覚はproprioreceptorに所属する感覚器である．

深部感覚器は，刺激に応答する帯域があり，刺激の大きさを周波数モードに変換する．また，粘弾性体に存在する感覚器であるから，組織の変形によるエネルギー吸収で時間の経過とともに減衰する．深部感覚器には，骨格筋，腱，関節，靱帯，半月板に存在する．筋紡錘，ゴルジ腱器官，パチニ小体，遊離神経終末などある（表4）[4]．

これら深部感覚器は，グループIa，Ib，cに所属する求心性神経繊維を介して，脊髄に信号を送る．脊髄には，脊髄介在ニューロン（spinal interneuron : IN）が，通常の運動ニューロンの約30倍存在して，運動ニューロンは，求心性神経と上位からの遠心性神経繊維とともに，運動ニューロン前統合（premotorneuronal integration）を形

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

成して運動の最終共通路（Final common pathway）を形成する．

表4　筋・関節受容器（WillisとGrossman）

受容器種類	存在部位	順応速度	推定機能
（筋）			
パチニ小体	筋膜	迅速	高振動
圧痛終末	筋膜	緩慢	筋肉の圧・痛
ゴルジ腱器官	腱	緩慢	反射
1次終末	筋紡錘	緩慢	反射
2次終末	筋紡錘	緩慢	反射
（関筋）			
パチニ様終末	関筋包	迅速	関筋位置の変化
ルフィニ終末	関筋包・靭帯	緩慢	関節圧
自由終末	関筋包・靭帯	緩慢	関節痛

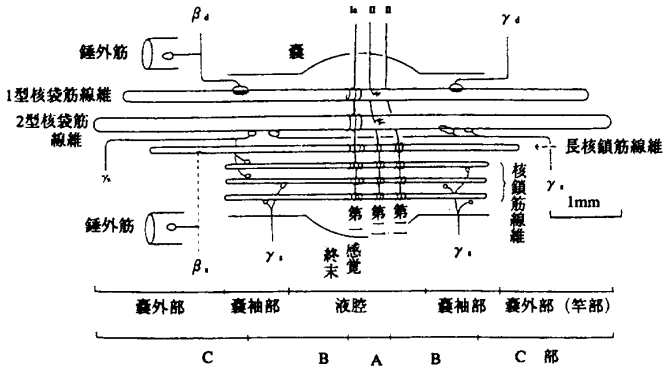


図4　哺乳類の筋紡錘の一般的構成
IaとIIはそれぞれIa群とII群感覚神経を，γ_dとβ_sはそれぞれ動的錘と静的錘運動神経を，β_dとβ_sはそれぞれ動的錘外・内運動神経を意味している．長さ較正は横軸だけに適用できる．（縦方向の長さには適用できない）．図の下には筋紡錘の部分的名称の2種類を示した．（Body. 1985より摸写）

3.1　筋紡錘（muscle spindle）

構造

筋紡錘は，6個の錘内筋繊維を2種類の感覚神経と4種類の運動神経が支配し，それを嚢状の覆いで覆う（図4）[2]．紡錘嚢の中央部は膨らみ，液腔となって内に液を満たす．嚢の両端は，錘内筋繊維束に密着し，嚢内外の液の交流はない．一個の筋紡錘内の錘内繊維（intrafusal muscle fi- ber）は，2本の核袋錘内繊維（nuclear bag fiber）と4本の核鎖錘内筋繊維（nuclear chain fiber）に分類される．核袋繊維は直径12～25μm，全長7～10mmで，その中央部は約100個の核が集中して膨大する．核袋繊維の両端は，錘外筋繊維の筋内膜および腱に接続する．核袋錘内繊維には，I型核袋繊維（nuclear bag1 intrafusal fiber : b1繊維）とII型核袋繊維（nuclear bag2 intrafusal fiber : b2繊維）がある．

核鎖錘内繊維（nuclear chain intrafusal fiber : c繊維）は，直径12μm，全長4mmで，中央部に核が配列する．これらの錘内筋繊維にも通常の錘外筋と同様に筋自身の異なる特性がある．通常錘外筋は，遅筋繊維（tonic slow fiber : I型），緩筋繊維（slow-twitch fiber : IIA型），速筋繊維（fast-twitch fiber : IIB型）の3種類にわけるが，b1繊維はI型（T型），b2繊維はII_A型（S型），c繊維はII_B型（F型）である（表5）[2]．一個の嚢内に一本のIa群感覚神経が侵入して，第1感覚終末（primary nerve ending）を作るとき，単純型筋紡錘（simple type spindle，全体の28%），一個の第I感覚終末と一本のII群感覚終末で作られる第II感覚終末（secondly nerve ending）が同じ嚢内にあるとき，中間型筋紡錘（intermediate type muscle spindle, 全体の46%），一本のIa感覚神経と2～5本のII群感覚神経とが同じ嚢内にあるとき，複雑型筋紡錘（complex spindle ：全体の26%）と呼ぶ．

筋紡錘の錘内繊維を伸展すると，その刺激はIa，II神経繊維を上向して求心性に信号を脊髄へ伝えられる．

錘繊維を支配する脊髄からの遠心性神経は，錘内筋繊維だけを専門的に支配する錘運動神経（fusimotor nerve ：γ神経）と，錘内，錘外筋繊維を支配する錘外，内運動神経（skelto-fusimotor nerve ：β神経），錘外筋繊維だけを支配する（skeleto motor nerve ：α神経）とがある．

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

表5　3種の錘内筋線維の機能上の比較（文献2から引用）

	1型核袋(b_1)筋線維	2型核袋(b_2)筋線維	核鎖(c)筋線維
支配神経を10Hzで刺激したときの収縮	スムース（希に肉眼で検出できる）	小（スムース）	10Hzで振動（各刺激ごとに収縮）
最大の張力変化をおこすための電気刺激頻度	25～75Hz（γ_d運動神経）	25～75Hz（γ_s運動神経）	150～200Hz（γ_s運動神経）
強縮時（tetanic contraction time）	1.0s	0.6s	0.4s
最大刺激時の短縮方向	嚢袖部の外に向かって短縮（m_b皿状終板に収縮の焦点がある）	嚢袖部の内に向かって短縮（m_a皿状終板に収縮の焦点がある）	全体が同時に短縮（収縮焦点はない）
筋線維膜の電気的応答	局所応答（秘伝播性）	局所応答（秘伝播性）	伝播性活動電位
アセチールコリンを局所的に与えたときの応答	収縮する（最も敏感）	収縮する（感度は低い）	収縮しない
収縮中の赤道部の伸展	小	大	大
感覚螺旋部の最大伸展度	2～8%	12～30%	15～20%
第一感覚終末の応答	長さ変化に対する感受性を高める	静的な長さに比例して感度を高める (biased upward)	長さの変化に対する感度は高まらない
第一感覚終末の駆動driving現象	(－)	(－)	(＋)
第一感覚終末の応答様式の分類	Ⅰ型（Ⅱ型）	Ⅲ型（Ⅱ，Ⅳ型）	Ⅵ型（Ⅴ型）
第二感覚終末の応答	変化しない（無視できる）	biasing効果は少ない	高まる

γ運動神経には動的錘運動神経（dynamic fusimotor nerve：γd）と静的錘運動神経（static fusimotor nerve：γs）とがあり，γdは主として核袋筋繊維のｂ1を支配し，γsは主として核鎖筋繊維cを，一部核袋筋繊維のb2を支配する．

γdを刺激しておいて，筋紡錘を伸展すると動的感度（運動の速度）が高まり，Ⅰa群から脊髄へ信号を多く送る現象が見られる．γsを刺激中に筋紡錘を伸長すると，静的感度（運動の距離）が高まり，ⅠaとⅡ群から脊髄へ多く信号が送られる．β運動神経に動的（βd）と静的（βs）神経に分けられ，伝導速度80m/s 以下のものをβd，以上のものをβとする．βd神経は錘内筋のb1筋繊維を支配し，同時に分枝が錘外筋の緩筋型の筋繊維を支配する．βs神経は錘内筋のc筋繊維支配し，同時に分枝が錘外筋の速筋形筋繊維を支配する．

応答

骨格筋の筋紡錘を一定の長さに伸展しておくと（ramp-and-hold stretch），動的伸展相に対応して，筋紡錘から放電頻度が増加し，一定の長さに伸展した後は放電頻度が急激に低下することから，筋紡錘の感覚神経終末の機械的変形によると説明される（Matthews 1972）（図5）[8]．核袋，核鎖両筋繊維ともに，感覚神経終末が巻き付いているが，繊維の中央部は筋原繊維が少なく力学的特性では弾性的に応答するが（弾性繊維と細胞が多い），両端部は筋原繊維が多く力学的特性は粘弾性的に応答するので，筋紡錘を伸展すると最初中央が弾性的に伸展し，その後両端部の粘弾性部分の粘性成分が伸展してくるモデルが合理的である．

筋紡錘に分布するⅠa，Ⅰb求心性神経繊維の神経終末は，WillisとGrossmanの分類によれば，緩慢順応型メカノリセプター（slowly adapting

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

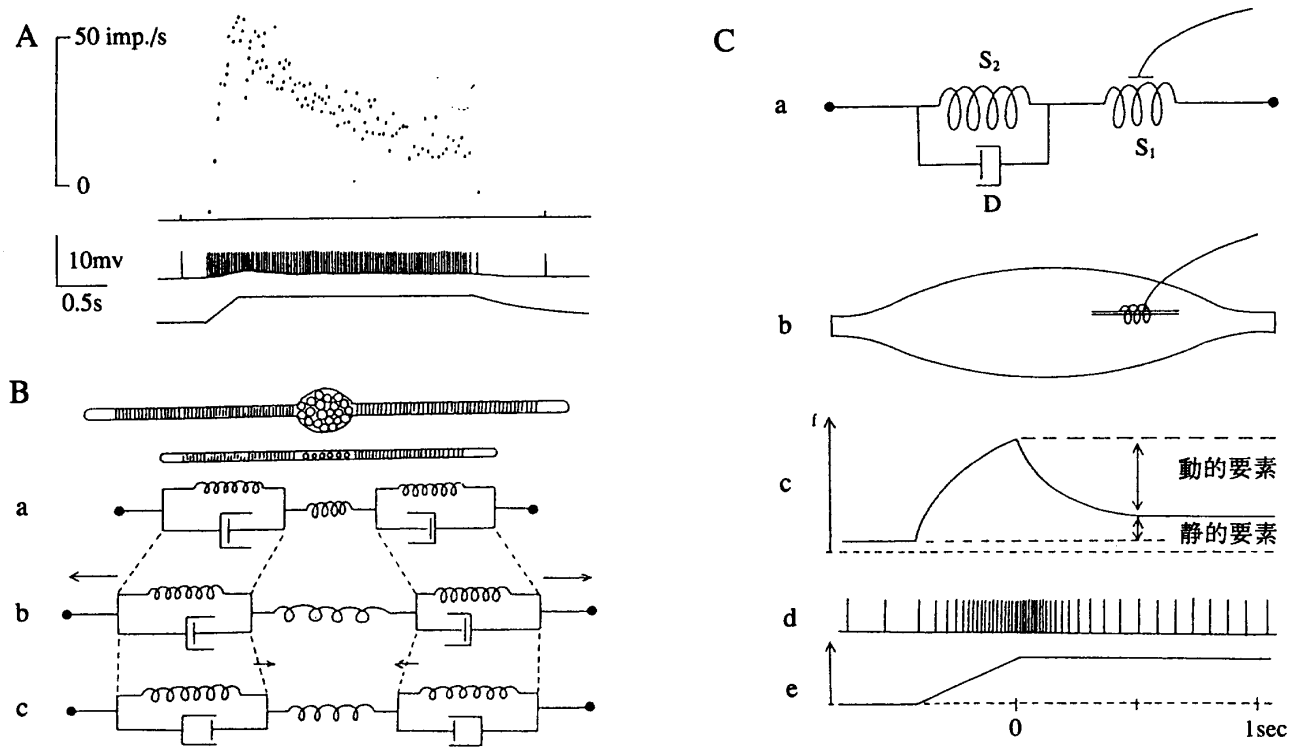


図5 運動神経活動のない筋紡錘の伸張応答と，機械的模型での説明．(文献2から引用)
（A）食用ガエル半腱様筋から単離した筋紡錘の伸張応答記録の1例．最下段には伸張の時間的経過，中段には感覚神経インパルス，上段には各インパルス感覚時間の逆数（頻度）を即時打点している．
（B）単離した筋紡錘の伸張応答を説明する機械模型と，伸張中の変化．上段には核袋と核鎖筋線維を1本ずつ示す．a，静止長．b，ramp伸張の完了時点での模型の変化．c，hold伸張中の機械的緩和を示す．(Boyd & Gladden, 1985より摸写)
（C）骨格筋内にある筋紡錘の応答の模式図(c, d, e)とその機械的模型(a, b)による説明．

mechanorecepter）に属し，筋の伸展運動の刺激強度を認知する．緊張性受容器，非順応性受容器とも称され，身体の肢位，関節の位置など変化の少ない身体情報を脳に送り，絶えず脳が身体の状態を認識することを助ける．このようなメカノリセプターの機能は，筋，腱以外の関節包やその近辺の靱帯に存在するゴルジ様腱器官（ゴルジ靱帯終末），ルフィニ終末，遊離神経終末などと協調して行われる．

機能

筋紡錘は各種の生物にそれぞれみつけられている．脊椎動物の筋紡錘の構造を観察すると，魚類では発達が悪く，カエル，ヘビ，ハト，ネコと重力に抗した運動を迅速にすると動物ほど発達していることから，筋紡錘は抗重力機構の中心的役割を担う感覚器と推定される[2)]．

筋収縮と筋紡錘の関係は，大脳運動野である第4野の大脳皮質の第Ⅴ層にある錘体細胞（巨大錘体細胞が存在する）から脊髄の前角細胞である α 運動神経細胞に司令が発せられ，この信号が筋肉に到達して筋が収縮する．収縮の強さは興奮する脊髄の α 運動神経細胞から発せられる興奮の信号の頻度と，興奮した α 運動神経細胞の数で決められるが，α 運動神経細胞の興奮の程度は，筋紡錘からの信号の影響，収縮する筋と反対側の対抗筋からの信号の影響，また後に述べる関節周辺からの信号の影響，皮膚からの信号の影響によって異なる．

伸張反射は，筋が伸展したときもとの筋の長さに回復させる反応性現象をいう．脊髄では，伸張反射以外に屈曲反射，相反神経制御，共同運動など，運動の原型が存在するが，随意的に行う運動は，反射運動に見られる運動の回路を中枢や脊髄で抑制系の制御のもとに調節して行う．

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

3.2 ゴルジ腱器官（Golgi tendon organ）

ゴルジ腱器官（Golgi tendon organ）は，腱骨格筋の移行部の腱に存在する伸張受容器である．（図9）[2),9)] 筋紡錘と同様に筋の運動単位と一体となって反応するが，腱器官の周辺にはパチニ小体（Pacinian corpuscle），遊離神経終末（Free nerve ending）など他の感覚神経終末が多く存在し，相互に連絡が存在することが動物実験で確認されている．

構造

骨格筋の各運動単位は，一本以上のゴルジ腱器官と連結しており，筋が伸展すると，筋腱移行部の腱のコラーゲン繊維束間に分布するⅠbに所属する求心性神経繊維の無髄神経終末が力学的歪を感知して，歪の発生速度や強度に対応した信号を脊髄へ送る．ゴルジ腱器官は，嚢に包まれた感覚器で外嚢と内嚢があり筋紡錘と類似する．嚢細胞は神経周囲の上皮細胞の続きでできており，薄膜を重ねその薄膜間に液がある．その液中に数本の膠様組織繊維が長軸方向に走る．数本の膠様繊維を嚢の一部が取り巻き小区画をつくる．この小区画に骨格筋の有髄神経Ⅰbやシュワン細胞で覆われた無髄神経繊維が入る．

応答

ゴルジ腱器官は筋紡錘同様に緩慢型順応メカノリセプターに属する高感度歪計で，筋の張力が8～170dyne の間で反応し，筋紡錘と協調して筋の伸展力を調節する．構造から分かるように，ゴルジ腱器官が存在する筋が収縮するとき敏感に反応し，ramp-and-hold stretchでは，2imp/mmと発火し，筋紡錘の第一次感覚終末 1.3imp/

表6　筋身長感覚器の感度(文献2から引用)

	機械的刺激閾	伸び感受性 imp/s/mm	動的感度 imp/s/mm/s (imp/mm)	備　考
哺乳類（ネコ）				
筋紡錘第一感覚終末	＜50μm（腱打または振動）	4 $\overset{\gamma_s}{\rightarrow}$ 12	1.3 $\overset{\gamma_d}{\rightarrow}$〔15〕	$\overset{\gamma}{\rightarrow}$はγ刺激中に矢印の方向に値が変る
筋紡錘第二感覚終末	＞250μm（同上）	4 $\overset{\gamma_s}{\rightarrow}$ 5	0.6 $\overset{\gamma_d}{\rightarrow}$ 0	
ゴジル腱器官	4～100mg（筋全体にかける負荷）	2～8 (3.8)	2	
Ruffini終末	1.5～25g/mm^2（6.4g/mm^2）	0.3～6 imp./s/g/mm^2	〔0.5〕	関節嚢での報告から
遊離終末	＞(5～10)g	0.7 imp./s/g	〔0.5〕	
鳥類（アヒル）				
筋紡錘	〔10～50μm〕	〔3〕	〔1.0〕	
遊離（Ruffini）終末	〔＞100μm〕	〔2〕	〔0.5〕	
爬虫類（ヘビ）				
筋紡錘	〔10～50μm〕	2～3.3	1.2～1.5	
遊離終末	〔＞100μm〕	〔3〕	〔0.5〕	
両生類（カエル）				
筋紡錘	12～17μm（単離標本）	4.5～7.8 (5.1)	1.8	
葉状終末	17～65μm（同上）	2.2～4.5 (3.5)	0.6	
魚類				
筋紡錘	〔0.1mm〕（筋全体）	〔4〕	〔1〕	
遊離終末	1 mm（筋全体）	4.1	0.9	

〔　　〕は推定値，（　　）は平均値

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

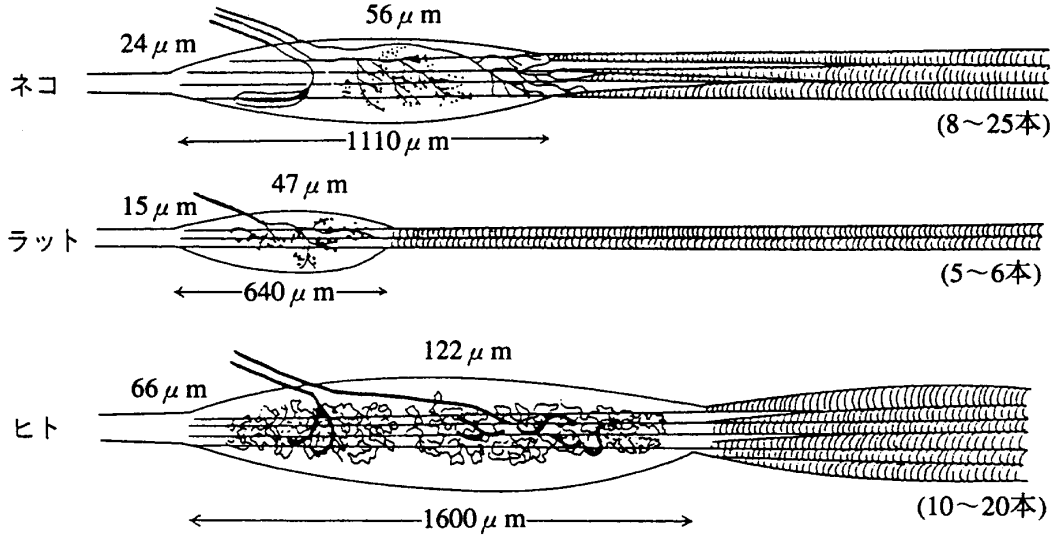


図6 ネコ，ラット，ヒトのゴジル腱器官の比較
各部分の数値は直径と長さ（矢印）を示す．右端のカッコ内の数値は1個の腱器官に続く筋線維の数である，(Barker, 1974)

mm，第二次感覚終末0.6imp/mm より感度が高い．ゴルジ腱器官の嚢細胞内に存在する膠様繊維は高い弾性をもち，1～2本の筋繊維の0.1ｇ程度の弱い収縮でも十分反応することができる．伸展されて発生した起電力は，動的伸展で発生する放電の電位と比例しないが，静的伸展では比例する．しかし伸展力が大きく膠様繊維の弾性限界に近づくと比例関係はくずれる．

機能

ゴルジ腱器官から発する歪の信号は求心性神経繊維Ｉbを伝わり，脊髄の中間核にある介在ニューロンに至る．筋紡錘信号を脊髄へ伝える求心性神経，Ｉa感覚繊維は，脊髄の中間核にあるＩb抑制介在ニューロンに側枝を出してＩbと連絡し，Ｉb抑制介在ニューロンの回路，すなわちα運動ニューロンの出力を抑制する自己抑制回路（Autogenic inhibition）を形成する．脊髄の中間核に存在するＩb抑制性介在ニューロンには，筋，腱，関節，靱帯，皮膚などの求心性神経繊維を介した入力以外に，大脳皮質，赤核などからの遠心性入力が集束しており，対応する筋のα運動ニューロンを抑制して，α運動ニューロンの出力を制御する．大脳皮質，赤核などの中枢神経は，このＩb抑制介在ニューロンの感度を調節して筋の収縮力を調節し，脊髄の反射機能を制御する．

関節周囲の筋，腱，筋鞘には，ゴルジ腱器官と同様の役割をするゴルジ様神経終末が多く分布する（嚢に覆われないところがゴルジ腱器官と異なる）．

3.3 関節

関節の深部感覚器の研究は主として膝関節で行われているので，ここでは膝関節の深部感覚器について述べる．

関節は，関節包，靱帯，筋，腱の付着部などすべての組織に縦横に深部感覚器が張り巡らされている．関節に発生した力学的歪は，関節周囲に巡らされた深部感覚器を介して中枢に伝えられ，筋，腱の深部感覚器からの入力と統合されて，関節の空間に於ける位置，運動の状態を認識させる．

関節の感覚器は，関節包表層，関節包深層－関節脂肪体，靱帯の3種類の深部感覚器と，関節包，脂肪体，靱帯，血管壁の4種類の侵害受容器

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

とに分類される（Wyke1967）[1]．ここでは3種類の深部感覚器について述べる．

3.3.1 パチニ小体（Pacinian corpuscle）

パチニ小体は，関節包，滑膜境界部の関節包繊維層，関節周囲の靱帯，および半月など圧力緩和軟骨板の小血管周囲に分布する（図7）．ネコの後肢屈筋を例にとると，150本～200本の神経の内，3本が筋紡錘を，20本が腱器官を，約60本がパチニ小体を支配する．

構造

パチニ小体の65%は腱器官の近くにあり，皮膚にあるパチニ小体より小さく（177.5×21.2μm）円柱形をしている（図2）．直径 2.8～11.2μm（平均 7.2μm）の有髄神経は末端近くで2～9本に分枝し，各枝の先端に房状となっている．小体内部では無髄繊維となり，その周囲を60層程度の膜で巻く．

応答

パチニ様小体は，短い周期で変生と再生が繰返される．関節包上のパチニ様小体の受容野は，5×10mmnの広さで，1.8g～5.5g程度の圧力で信号を発する．

約35%は自発的に信号を発し，60Hz以上の高周波振動に応答する．平均感度(刺激圧の大きさに対する放電頻度)は，1.2imp/s/gで，圧迫で発する信号は不規則で，一定の圧迫中に信号が大きく変化することから，パチニ小体は刺激の有無を検出するだけとされる．

機能

パチニ小体は，迅速順応型メカノリセプター（rapid adapting mechanorecepter）に属する，反応の有無を検知する鋭敏な深部感覚器で，関与する当該組織の緊張の変化に反応することから運動の加速度センサーである．関節包に振動刺激をあたえる筋収縮や靱帯の伸展などに応答することから，関節の位置の変化をもたらすすべての現象に敏感に対応すると考えられている．

3.3.2 ルフィニ型終末（Ruffini type ending）

関節包繊維層，関節内外靱帯，関節の半月など軟骨板に分布する（図8）．

関節包が伸展されるとき信号を発する．中枢に信号を伝える神経はⅠ，Ⅱ群神経繊維である．

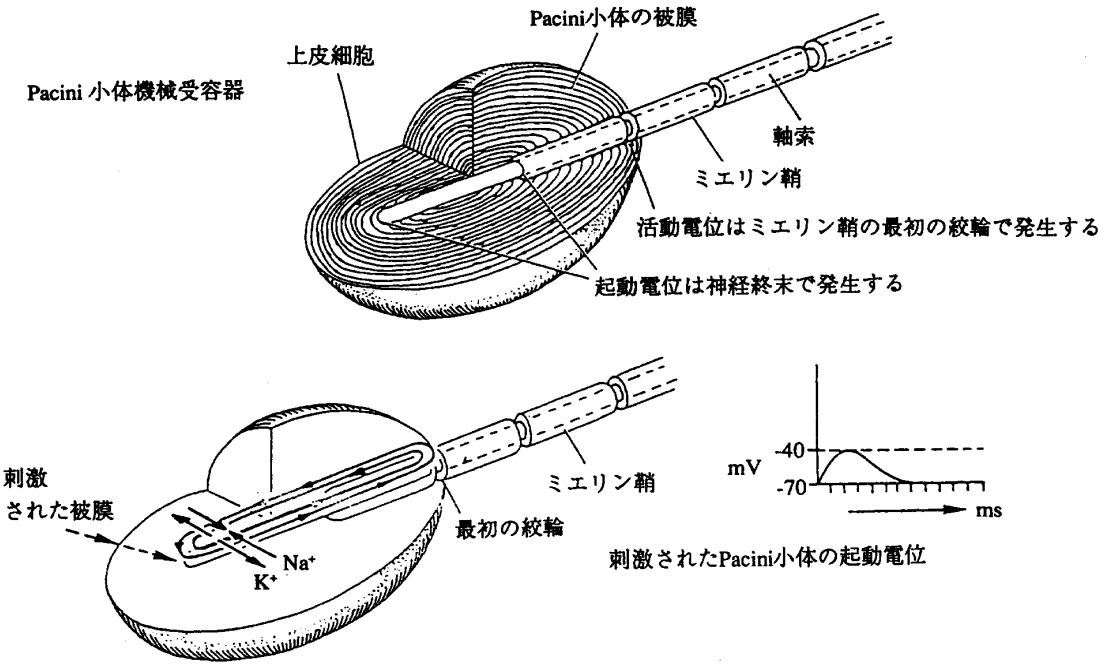


図7　（文献5から引用）

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

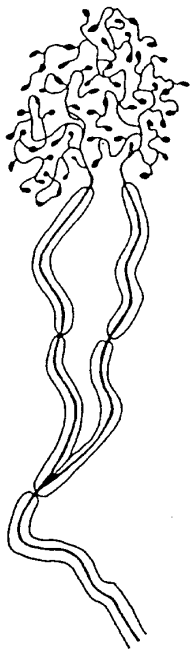


図8　ルフィニ終末（WillisとGrossmanより引用）[1)]

構造

関節包繊維層，関節内外靱帯，関節の半月など軟骨板の膠原繊維の間に，薄い球形あるいは卵円形の嚢様組織に包まれて存在する．これら嚢様組織が房状態に集合していることが多い．嚢様組織までは有髄神経繊維で，嚢内は無髄神経繊維が終末を作っている．

応答

関節の屈伸方向への伸展で信号を発するが，関節の部位によって一方向だけの伸展に応じることもある．ネコの膝関節包を関節内面から圧迫すると，1.5 g～25g/mm2（平均6.4 g /mm2）で信号を発する．応答感度は3～6（平均 3.5）imp/s/g/mmで，圧力に比例して信号を発する．緩慢順応型に属する深部感覚器である．

機能

信号の発火は，圧力に比例するところから，関節に加わる圧力を感知して中枢に伝えると考えられる．

3.3.3　ゴルジ様終末 (Golgi type ending)

関節包内層の繊維層，繊維脂肪層，あるいは，筋，腱，筋鞘などにも存在する．緩慢順応型メカノリセプターに属し，関節内方層の圧迫を検知し，Ⅱ,Ⅲ群神経繊維がその信号を中枢に送る（図9）．

構造

ネコ膝関節では，神経終末まで有髄神経繊維でそこで無髄神経繊維が多数枝別れして関節包の膠原繊維間に分布している．ゴルジ腱器官と異なり嚢で覆われていない．

応答

ネコの膝関節が，100～140°の屈曲角度で自発放電している頻度が約1imp/s と最低になる．この角度より屈曲して伸展しても自発放電の頻度は高まり，1°屈伸するごとに，1～4imp/s 増加する．この応答から動的感度は，15imp/s，静的感度は30imp/s と推定され，ゴルジ終末の感度は静的感度が高いことを示している．

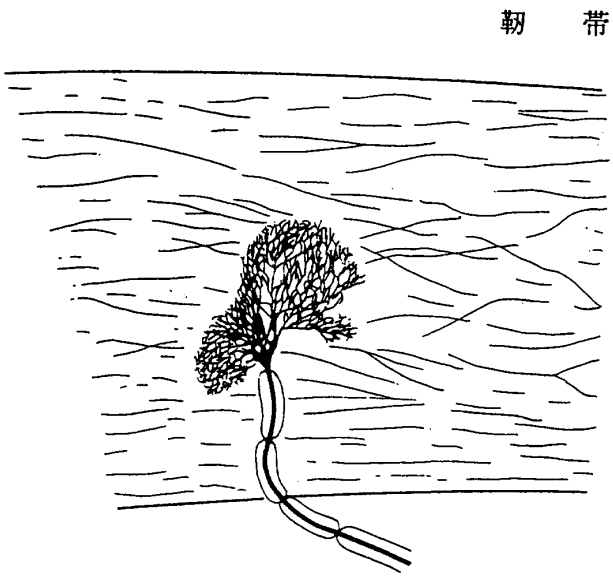


図9 ゴルジ靭帯終末（Rowinskiより引用）[1)]

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

表7　Golgi 腱器官内の I_b 群感覚神経の終末分枝の形態的特徴（Schoultz & Swett, 1974）

	太い有髄分枝	細い有髄分枝	太い無髄分枝	細い無髄分枝
神経線維の太さ（μm）	19	5～6		＜2
単位質量に対する表面積	非常に小	小	大	非常に大
膠様線維との物理的関連	離れている	離れている	密接	非常に密接
シュワン細胞	存在	存在	時に欠如	欠如
基底膜	存在	存在	存在	時に欠如
ミトコンドリア	少ない	多い	多い	極めて稀
ニューロフィラメント	多い	存在	存在	ない
チュブルス	存在	存在	存在	ない

機能

ゴルジ様終末の機能はよくわかっていないが，関節の角度の状態に敏感に応答することから，関節包および周辺の靱帯に分布するゴルジ様終末が協調して，関節の状態と位置を検知する深部感覚器と考えられる．逆に関節運動の速度を感知する能力が少なく，従って筋，腱器官との協調性は弱いと考えられる．

3.3.4 遊離神経終末 (free nerve ending)

小血管周辺以外のすべての器官に存在し，侵害受容器として過去位置付けられていたが，今日では力学的負荷に応じて信号を発する深部感覚器として注目されている（図10）．緩慢順応型に属し，Ⅰ，Ⅱ，Ⅲ，Ⅳ群神経繊維を介して中枢へ信号を送るが，多くはⅢ，Ⅳ群神経繊維で送られる．

構造

Ⅳ群感覚神経繊維の直径は0.15～1.25 μmで，Ⅲ群感覚神経繊維は4 μmである．遊離神経終末は 300×1000 μm（Ⅳ群所属），150 ～850 μm（Ⅲ群所属）と広い範囲に分布する．Ⅲ群所属の遊離神経終末の先端部は 0.5～ 1 μmのビーズ様に膨大する．

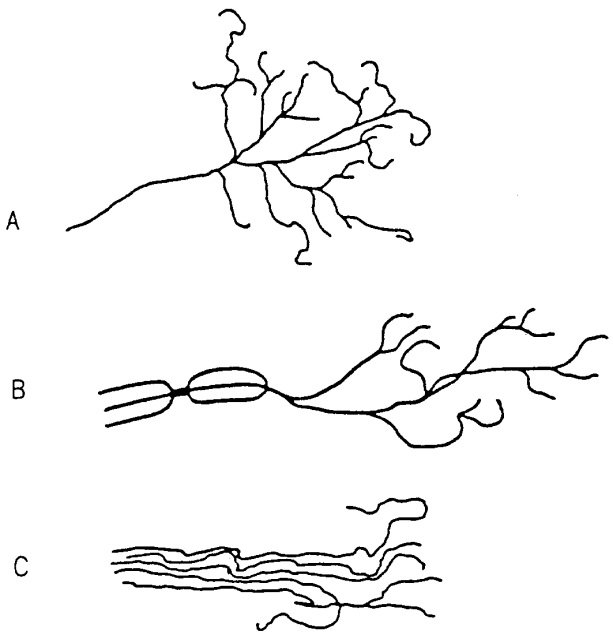


図10 自由神経終末
A：侵害神経終末，B：非侵害神経終末，C：神経終末叢（Rowinskiより引用）[1)]

応答

ネコの膝関節を支配する内側関節神経からⅢ群感覚神経（伝導速度： 2.5～20m/s ）とⅣ群感覚神経（伝導速度： 0.3～2.5m/s）とに分けられ

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

る．膝関節の主たる感覚神経であるⅣ群感覚神経は，その26％～34％で自発発電（平均1.1 ± 0.22imp/s ）が見られ，5～10g以上の圧力の刺激で信号を発する．最高の放電頻度はパチニ小体より大きいが，圧力刺激の応答感度はパチニ小体より低い．

bradykinin, serotonin, KCLの動脈注射で強く応答する．これらの物質は筋や皮膚の有害刺激感覚器 (nociceptor) を選択的に刺激することから有害刺激で発生する血管障害や炎症で応答すると考えられる．

機能

遊離神経終末は，非有害刺激である関節の屈伸運動に応じてその10％から30％程度信号を発し，有害刺激には26～28％が応答すること，また，残りの多くは靱帯や皮膚の刺激で応答することから，一部の機能は関節の運動に関与し，他に侵害性の有害刺激に対応して中枢に信号をおくると考えられる．しかし機能面の役割はよく分かっていない．

4．位置覚

関節を破壊した人工関節，有力な関節周辺の靱帯の切断などで位置覚に変化が見られないとする報告があることから，関節の位置を感知する感覚器が関節だけに限局して存在するとする説は今日疑問視されている．

この他，関節の位置を筋紡錘，腱，関節内の組織などとする説もあるが明らかでない．

5．中枢神経機構と深部感覚

安全に目的運動をおこなうための中枢機構の制御はきわめて多くの深部感覚器が参加しておこなわれる．本文では脊髄介在神経細胞とα運動神経細胞および筋肉との関係の一部，筋伸張反射，γ反射回路，相反神経反射，脊髄介在神経の抑制経路，姿勢性緊張について概略を述べる．

5.1　伸張反射（stretch reflex，単シナップス反射）

膝蓋腱を叩くと大腿四頭筋が即座に収縮して膝が伸展する現象が伸張反射である（図11）．このメカニズムは腱を叩いて，当該の筋を他動的伸展すると，その筋にある筋紡錘の錘内筋繊維が伸展して，筋紡錘から興奮の信号がⅠa，Ⅱの求心性神経繊維を介して求心性信号としてα運動神経細胞に伝えられ，この入力で興奮したα運動神経細胞から発せられた遠心性信号がα運動神経細胞の軸策（axon）を下行して当該の筋の遊離神経終末（free nerve ending）にいたる．筋は電気信号をCaイオンの信号として受取り，これを筋蛋白（Acto-myosin）に伝えて錘外筋繊維を収縮させることからなる．ここでγdやγsのγ運動神経，βdやβsなどの運動神経が興奮して，錘内筋のb1，b2，cが収縮していると，伸張にたいする筋紡錘の感覚が鋭敏となる．錘内筋に分布する神経の興奮の程度によってα運動神経細胞の興奮の程度が決められる．

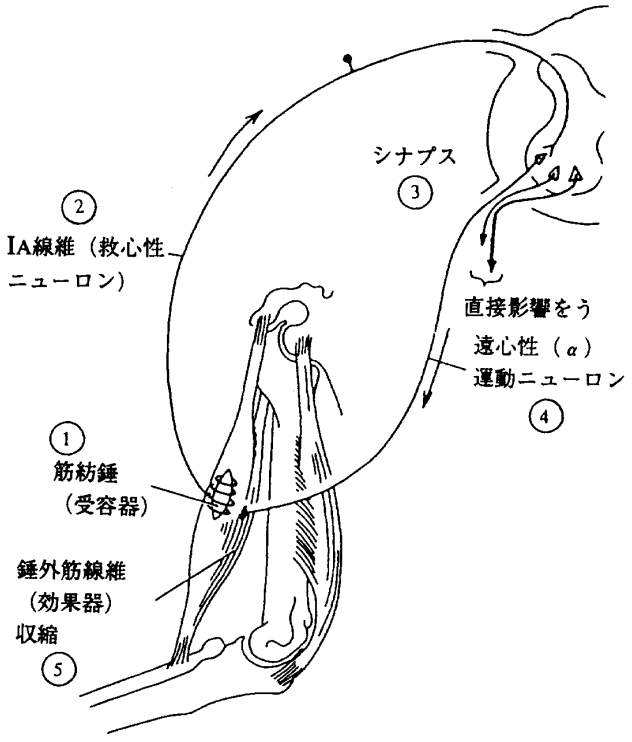


図11　筋伸張反射（文献3から引用）

5.2　γ反射回路（γ reflex loop）

γ運動神経細胞は脊髄の前角にあり，脳幹網様体起源の細胞からの司令で興奮する（図12）．この興奮の状態は筋紡錘など末梢からの

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

感覚性信号が入力する脊髄介在神経細胞からの支配で抑制的に調節される.

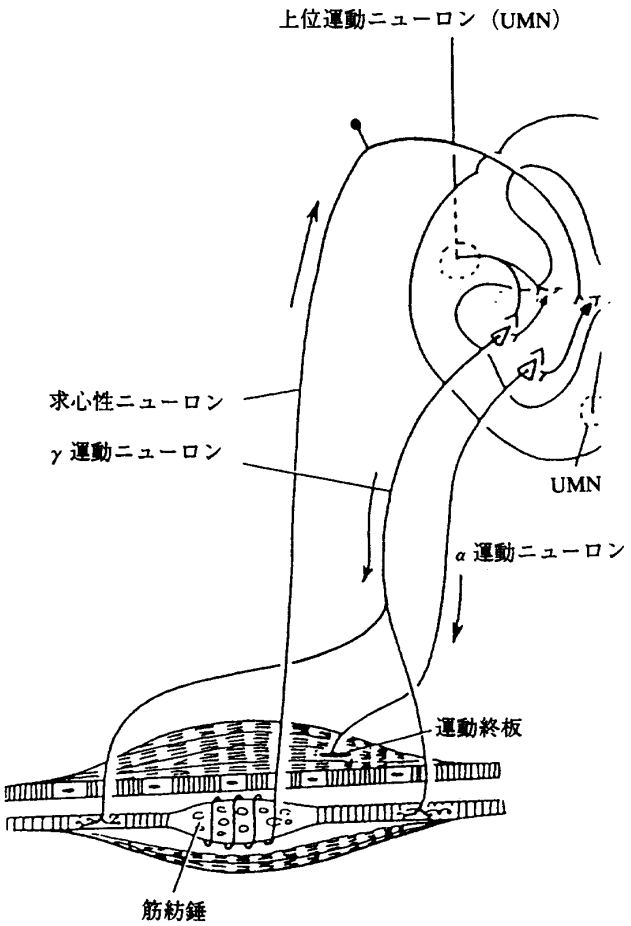


図12　γ反射回路（文献3から引用）

5.3　相反神経支配

屈筋が収縮するときは，屈筋と対抗する伸筋は収縮が抑制され，スムースに屈曲運動を行うことができる神経回路を指す（図13）.

すでに述べたように，筋が伸展されると伸張反射が起こるが，図のように屈筋が伸展されると，その筋に存在する筋紡錘が興奮して，求心性のⅠa神経繊維を信号が伝わり，α運動神経細胞を興奮させる．Ⅰa求心性神経繊維は脊髄内で枝分して抑制性介在神経細胞にその信号を伝える．この抑制性介在神経細胞は興奮すると屈筋と対抗する伸筋のα運動神経細胞の興奮を抑制する．この結果伸筋の収縮力が低下して屈筋が円滑に収縮して屈曲運動が行われる．抑制性介在神経細胞について，運動と深部感覚の関連する部分を次に述べる.

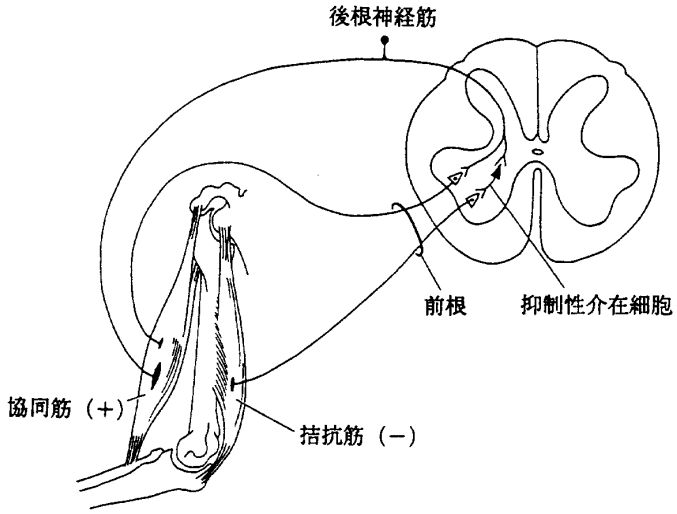


図13 抑制性介在細胞を介する拮抗筋の相反性支配（文献3から引用）

5.4　抑制性介在神経細胞（Inhibitory interneuron : IN）

筋紡錘からのⅠa群感覚神経は，脊髄前角にあるⅠa抑制性介在神経細胞（ⅠaIN）（図14）[2]を介して，拮抗筋α運動神経細胞を抑制している．この介在神経核には，同側性の深部感覚器からの入力と，上位からの入力が集束する．ⅠaINは屈曲筋と伸筋に相反性にα運動神経とⅠaINを抑制する.

歩行など運動を随意的に行うときは，中枢は相反性Ⅰa抑制を減じて，屈筋，伸筋の筋緊張を高めて行う.

ゴルジ腱器官から発する求心性信号は，Ⅰb抑制性介在神経細胞（Ⅰb IN）（図15）[2]に入力する.

抑制性介在神経 (IN) の役割は，ある筋が収縮して，その結果反対側の筋を過度に伸展したとき，伸展した筋のゴルジ腱器官から発生した信号が抑制性介在神経に入力し，この抑制性介在神経が，収縮している筋のα運動神経細胞の興

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

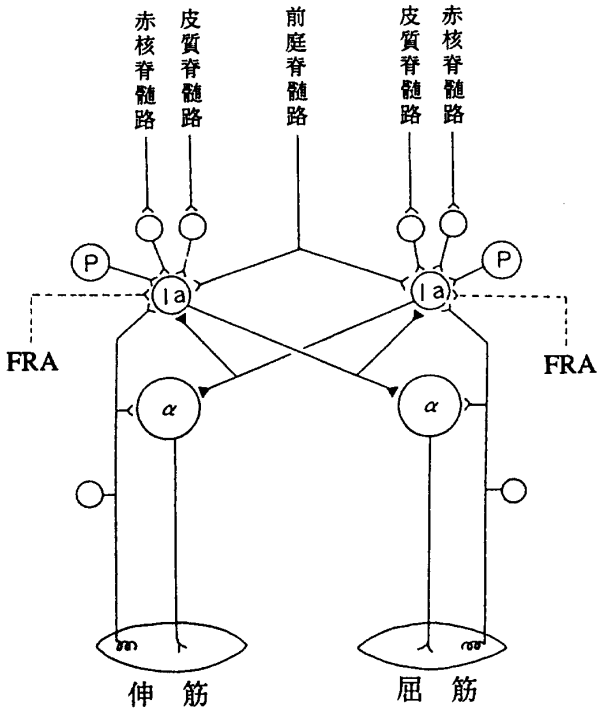


図14 Ⅰa抑制性介在ニューロンによる相反神経支配の回路図（文献2から引用）
α，α運動ニューロン．Ⅰa，Ⅰa抑制性介在ニューロン．P，固有脊髄介在ニューロン．FRA，屈筋反射性感覚入力．

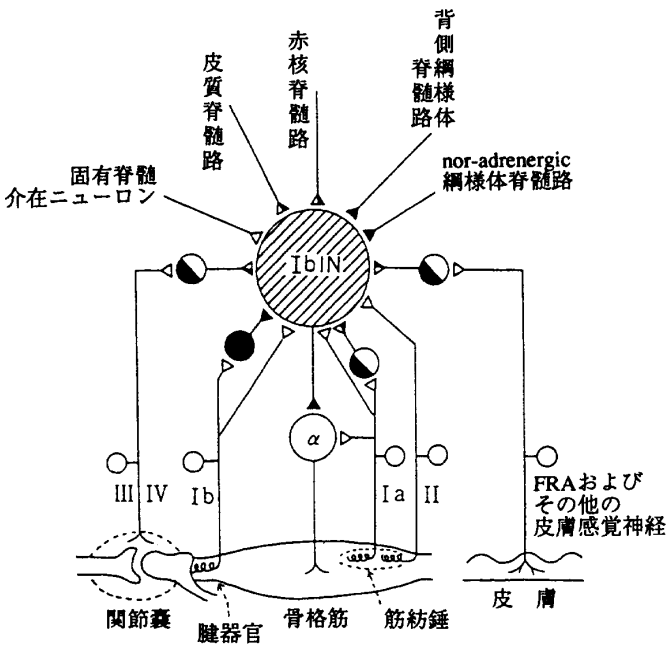


図15 Ⅰb抑制性介在ニューロン（ⅠbIN）への入力と出力（文献2から引用）
白丸と白三角は興奮性ニューロンとそのシナプスを，黒（斜線も含めて）丸と黒三角は抑制性ニューロンとそのシナプスを示す．白黒半分の丸と三角は興奮性と抑制性の両種の介在ニューロンがあることを示す．α，α運動ニューロン．

奮を抑制することにある．この抑制機構は収縮で反対側の伸展される筋の損傷を防ぐことができる．

すでに述べたように抑制性介在神経細胞は，中間核群の中に存在して，γ運動神経細胞の抑制で，伸張反射の感度を調節し，屈筋と伸筋の相反抑制を調節して，円滑な屈曲あるいは伸展動作を行うために機能する．抑制性介在神経細胞には，ここに述べた信号入力だけでなく，おおくの深部感覚器からの入力と脳や脊髄の上位の中枢から入力を受けて抑制的信号を脊髄前角に存在するα運動神経核とγ運動神経核に送り，その興奮を調節する．

5.5 固有脊髄介在神経 (propriospinal neuron, : PN)

固有脊髄介在神経は，1脊髄節以上の神経に軸策を出して，多髄節の脊髄神経核と連携する脊髄介在神経核を称する．これには短固有脊髄神経核（short propriospinal neuron, : SPN）と，長固有脊髄神経核（long propriospinal neuron, : LPN）がある．PNは興奮性活動を行う点でⅠaやⅠb抑制性介在神経と異なる[2]．

PNは脊髄介在神経核の活動を監視し，その結果を小脳など中枢に伝える．中枢における関節の位置覚，運動覚の制御，上肢，体幹と下肢との運動の調節，あるいは，前庭迷路，視機能，頸部の反射機構などの調節と深い関係があると推察されるが，本文はPNの簡単な紹介で終わりたい．

6．おわりに

生物の運動を観察すれば，必要に応じた環境に適合するように，合理的な運動様式がある．複雑な運動の制御は，硬い機構よりも，柔軟性に富んだ粘弾性体で構成された運動機構を，中枢神経機構が巧みに扱って，省エネルギー型の運動形式を作り上げたところにある．剛体と比較して，このような柔軟性に富んだ粘弾性体は，伸縮のスピード，力学的エネルギーの蓄積と放出の様式が，多様で複雑な制御を必要としていると考えられる．

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

人の歩行運動では，歩行の意志が，発動されると，歩行運動の基本プログラムが基底核，中脳の歩行中枢などから発動され，そのプログラムに従って円滑に執行される．身体各部の感覚器からの情報にもとづいて脊髄，小脳，脳幹部で，関節の機械インピーダンスを調節して，筋出力を最小限に押さえて，省エネルギー的に，しかも身体の各機構，機能を損傷することなく安全に行うことができる．運動の調節，継続，停止および運動状態の監視などにも，深部感覚器，皮膚の感覚器が機能するが，加えて，視覚，平衡感覚などが参加して，中枢の運動制御機構のもとに行う．本論は歩行中の関節の機械インピーダンスと深部感覚器の機構との関連について述べた．

参 考 文 献

1) 関節トレーニング 井原，中山共著 共同医書出版 1990
2) 筋感覚から見た運動制御 伊東文雄 名古屋大学出版 1989
3) 図説 神経学 山内昭雄，他訳 Review of neuroscience by Ben Pansky and Delmas J.Allen 丸善 1980
4) Neurophysiology of Postural Mechanisms T. D. M. Robert Butterworth 1978
5) Principles of Neural Science Eric R. Kandel and James H. Schwartz Elsevier North-Holland 1981
6) 生体とロボットにおける運動制御 伊藤宏司 伊藤正美 著 計測自動制御学会 1991
7) 電気角度計を用いた歩行中の下肢関節の屈伸運動の解析 矢野英雄（学位論文）1993
8) Mattews, P. B. C. Mammalian Muscle Receptors and Their Central Actions. London Edward Arnold 1972
9) Barker, D. The morphology of muscle receptors. in 'Handbook of Sensory Physiology' ed C. C. Hunt 1974



矢野英雄（やの ひでお）
昭和44年10月東京大学医学部卒業．昭和53年7月三楽病院整形外科部長．昭和56年7月東京大学整形外科講師．昭和59年10月国立身体障害者リハビリテーションセンター研究所運動機能障害研究部長．平成4年感覚機能障害部長兼任．

NII-Electronic Library Service