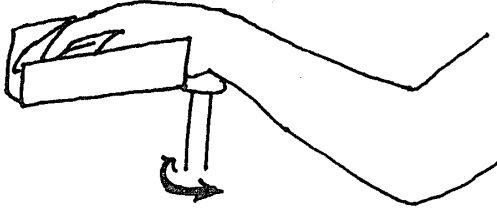


A: 前腕屈筋(FE)を伸張させるとき



B: 長拇指屈筋(FPL)を伸張させるとき

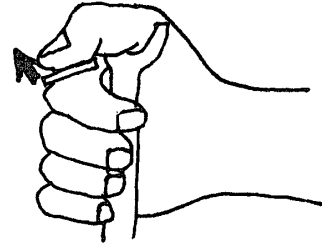


図1 腕の姿位

- A: FE を被験筋とする場合の被験者の腕の姿位. 矢印の方向に回転する.
 B: FPL を被験筋とする場合の手の姿位. 矢印の方向にトルクがかかる.

た時代があったが、方法論の進歩と共に大部分は姿を消した。

その後の研究で提唱された、経皮質反射 (transcortical reflex, transcortical loop) という考えがある⁵⁾。これは、筋伸張により発せられた信号が I 群線維、後索を通過して大脳皮質に到達し、錐体路を下降して来て筋電図発射を起こすというものである。この考えは追試に裏打ちされ、現在では、少なくとも遠位部の筋における長潜時反射は経皮質反射が主体であると考えられている。しかし、一方で、すべての筋が同じ構成で反射活動をしているのではなく、近位筋に関しては経皮質反射以外の成分が多く入ってきていることを示唆する報告もある。

従って、筋を伸張させた時に誘発される長潜時反射について、筋による経路やその反射がかかわる中枢に違いがあるかということは重要な問題である。

今回の実験では、伸張反射に先行して与えた、ごく弱い皮膚刺激が伸張反射の短潜時成分にはほとんど影響を及ぼさなかったが、長潜時の成分に対しては劇的に減少する反応を起こさせることを初めてとらえた。またその効果には指の屈筋である長拇指屈筋と手首を屈曲させる前腕屈筋で大きな違いが見られ、長潜時の伸張反射は筋により異なった経路が関与していることを示唆する結果を提示した。

対象と方法

実験は神経学的に疾病を持たない延べ 19 人の正常人に検査の説明を行い、了解を得た上で行った。(男性 12 人, 女性 7 人, 平均年齢 43 才, 標準偏差 15, 28-70 才)。被験筋を、前腕の屈筋群 (Wrist and Finger flexor muscles, 以下 FE と略記) と拇指の指節間関節を屈曲させる長拇指屈筋 (Flexor Pollicis Longus, 以下 FPL と略記) で行った。FE を被験筋とする場合、被験者は椅子に座り、前腕を軽度回内させて指を伸ばしたまま支持部に手を入れる (図 1A)。支持部はトルクモーター (Printed Motors 社製 type G12M) に接続されており、手関節の軸がトルクモーターの軸と一直線上になるように手関節の位置を調整し、指は動かないようにテープで固定した。前腕もストラップで固定され、手関節のみが蝶番状に動ける状態とした。開始位置を約 30 度手関節を掌屈した状態とした。FPL を被験筋とする場合、椅子に座った被験者が机に肘をついた姿勢で前腕を前に出し、拇指の腹でパッドを押さえる姿勢をとった (図 1B)。指節間関節がトルクモーター (Printed Motors 社製 type G9M4H) の軸と一直線上になり、遠位指節骨のみが動けるように近位指節骨を固定した。拇指の関節も約 30 度屈曲を開始角度とした。一つのセッションでは一つの関節のみを実験の対象とした。

反射の実験に於いては大きすぎる反射は何らか

の修飾因子があっても変化が見えない可能性があり¹³⁾、伸張反射が大きすぎないように設定した。被験者の関節の角度は前にあるオシロスコープ上に示されており、被験者はそのモニター画面を見ながら関節の角度を調節可能である。被験者はこのモニターを見ながら、関節の位置をある一定の角度に保持するように要請されるが、被験筋を軽度収縮しておかなければ位置がずれてしまう程度の力を持続的に与えられていた (FF に対しては 0.382Nm, FPL の場合は 0.096Nm のトルク)。筋の伸張刺激は、200ms の間、FF に対してはトルクを 0.573Nm まで増加、FPL に対しては 0.144Nm まで増加させた。以後、急速にトルクを変化させることを「筋伸張」と表記する。あらかじめ与えた抵抗に対して持続的に収縮している筋収縮の程度も筋電図モニターを見て一定にするように被験者には要請した。筋伸張は 10 秒から 12.5 秒の間で変化するランダムな間隔で与え、被験者が次に来る筋伸張を予測したり、慣れの現象が起らないようにした。持続収縮の程度は被験者にとって疲労を感じさせないものであったが、時々休みを入れて実験に集中できるようにした。

実験パラダイム

実験は皮膚刺激を条件刺激 (conditioning stimulus) とし、筋伸張を試験刺激 (test stimulus) とする、条件刺激-試験刺激パラダイム (conditioning-test paradigm) で行った。条件刺激である皮膚刺激は電気刺激であり、銀/塩化銀皿電極を皮膚上に装着して与えた。刺激装置は定電圧刺激装置 (Digitimer 社製 3072) を用い、持続時間 0.5ms の単発の矩形波で行った。感覚閾値は、安静時に 10 秒-12.5 秒のランダムな間隔で刺激したとき、刺激がわかる強さとわからない強さの中央の値をとった。刺激の強さは感覚閾値の 1.2 倍から 2.0 倍とした。(以後感覚閾値の 1.2 倍を 1.2xPth (1.2 × Perceptual Threshold) と表記する。) なお、感覚閾値は実験開始時とそれぞれのセッション開始時に確かめた。刺激の部位は、いずれも筋伸張をする筋と同側の、浅橈骨神経 (Superficial

Radial Nerve, 以下 SRN と表記)、眼窩上神経 (Supraorbital Nerve, SON と表記)、腓腹神経 (Sural Nerve, SUR と表記) で行った。基本的な性質を調べる実験は多くを SRN を条件刺激部位として行った。条件刺激部位は 1 つのセッションでは 1 カ所として、条件刺激のみ、試験刺激のみ、条件刺激+試験刺激の時間間隔 (conditioning-test interval, 以後、CTI と表記) を 50ms, 100ms, 150ms, 200ms, 300ms, 400ms の間でランダムにして与えた。セッションによっては、条件刺激部位を複数箇所にしてランダムに刺激した。

条件刺激の強さ、また、試験刺激の大きさの影響を考慮した実験も同様な方法でおこなった。これら実験の場合、試験反応は FF で観察し、条件刺激は同側の SRN, CTI は 200ms に固定して行った。条件刺激の強さを変化させる場合は刺激の強さを 0.8xPth, 0.9, 1.0, 2.0, 3.0xPth とし、これらをランダムに与えた。また、試験反応の大きさの違いによる変化を見る場合は、条件刺激は 1.5xPth に固定し、持続トルクを 0.382Nm とし、0.286Nm, 0.573Nm, 0.955Nm に、それぞれランダムに変化させた。

実験の間、被験者に皮膚刺激を感じたとき、筋伸張が与えられた時に随意的に反応しないように要請した。多くの被験者は最初の練習で慣れ、明らかな随意的反応は見られなかった。

記 録

関節位置 (角度)、角速度、筋電図 (Electromyogram, 以下 EMG と略記) を整流して記録した。EMG は筋表面に貼り付けた銀/塩化銀の皿電極を用いて記録した。被験筋が FF の場合は主に橈側手根屈筋の筋腹に、また FPL が被験筋の場合は同筋を前腕屈側で同定して電極を装着した。EMG は増幅器 (Digitimer D150, フィルター 5Hz-3kHz) で増幅し、筋伸張刺激の前 50ms, 後 200ms を記録した。加算平均はアナログ-デジタルコンバーター (Cambridge Electronic Design 社製 CED 1401) で取り込み、コンピューターで行った。

筋伸張刺激を与えると筋電図上短潜時と長潜時

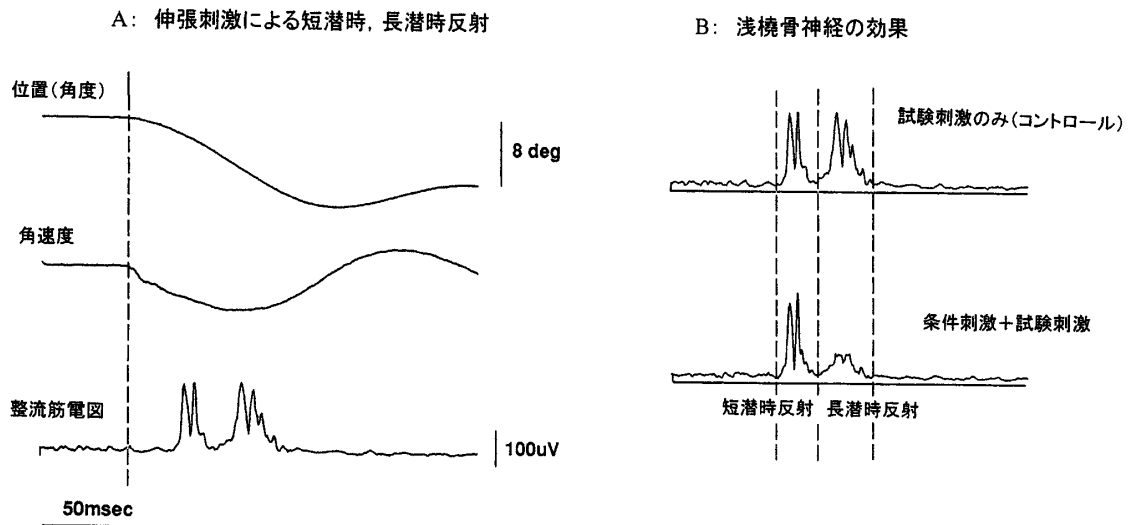


図2 前腕屈筋 (FF) での伸張反射と皮膚先行刺激効果

- A: 筋伸張刺激により短潜時反射 (SLR) と長潜時反射 (LLR) が見られる。
 B: 伸張反射刺激 200ms 前に浅橈骨神経を刺激すると長潜時反射 (LLR) の減少がみられるが, 短潜時反射 (SLR) は不変である。

の発射活動が見られるが, 伸張刺激前後 250ms の整流波形 10 回の加算平均を行い, それぞれの反射の開始点と終了点を目視で観察して決め, これらの反射の大きさを測定した. 研究者によっては, 長潜時筋伸張反射成分をさらに M2, M3 の 2 つの成分に分けているものもある¹⁴⁾ が, 今回の検討においてはどの被験者においても長潜時反射は 2 つの成分への分離は困難であったため, 長潜時反射は一つの成分とした. また, FPL において短潜時反射成分はほとんどの被験者で小さいか欠如していたので, FPL に関しては長潜時成分のみを計測した. 反射成分の大きさは, 筋伸張が与えられる前の基礎活動と比べての EMG 変化量で表した. 条件刺激を加えた場合と試験刺激のみの場合 (対照) の比較は試験反応の大きさと比べたパーセント表示とした. 統計には Student の t-test を用いた.

なお, 本論文では以後, 伸張反射の短潜時成分を短潜時反射, あるいは SLR (short latency reflex) 長潜時成分を長潜時反射, あるいは LLR (long latency reflex) と記録した.

結 果

1. FF に対する皮膚刺激による条件刺激効果

(a) SRN 刺激の効果

一人の被験者で, 筋伸張を手関節に与えた場合の, 10 回加算平均した位置 (角度) と各速度, FF の整流 EMG 波形を図 2 A に示した. すべての被験者で急なトルク変化に対して明らかな EMG 発射が短潜時成分と長潜時成分に分かれて認められた (図 2 B). さて, 筋伸張に 200ms 先だって手関節部分で SRN を刺激した場合, LLR が明らかに減少したが, SLR は影響をうけなかった. この現象が今回の実験におけるもっとも重要な発見事項である. 皮膚刺激そのものでも収縮している筋に変化をもたらすが, 今回の実験においては筋伸張前 50ms の基礎活動には変化はなかった.

条件刺激と試験刺激の時間間隔を変化させた場合の時間的経過を図 3 に示した. この図では条件刺激を加えた結果を試験刺激のみの場合のパーセント表示している. 横軸は条件刺激と試験刺激の時間間隔 (conditioning-test interval, CTI) を示す. CTI が 50ms ですでに LLR は減少していたが,

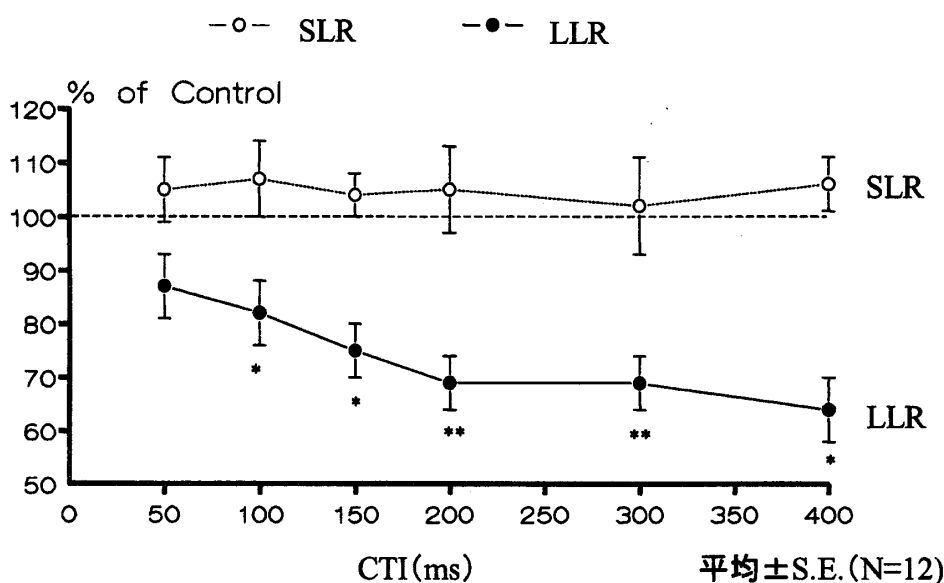


図3 前腕屈筋 (FF) での伸張反射に対する SRN 刺激効果の時間的経過
○ SLR ● LLR を示す, * は $p < 0.05$, ** は $p < 0.02$ を示す。
LLR は CTI が長くなるに連れて, 減少の程度も増加しているが, SLR は若干増えて CTI によっても変化がない。

CTI が長くなるほど減少率も増加していた。一方, SLR は少し増加しているが統計的には有意ではなかった。

この減少は条件刺激の強さを低下させても認められた。図4は CTI を 200ms で固定し, SRN 刺激の強さを变化させた場合の FF における LLR の減少率を表示したものである。統計的に有意ではないが, 条件刺激が感覚閾値においても LLR の減少をみとめた。このことは条件刺激効果にかかわる皮膚からの神経の閾値が低く, 従って伝導速度が速い可能性を示唆する。

伸張反射の大きさは通常変化しやすく, 反射の大きさも 1 回ごとに容易に変化する。今回の実験においても注意を払ったが反射の大きさの変動は避けられなかった。反射のような間接的実験において, 条件刺激効果は試験反応の大きさに左右される。そこで, 試験反応の大きさの変化に対して条件刺激効果がどのように変化するかを検討したものが図5である。この場合, 条件刺激の大きさは 1.5xPth, CTI は 200ms と固定し, 試験刺激(すなわちトルク)の大きさを変動させて試験反応の大きさを変え, 条件刺激による変化が試験反

応の大きさによってどう変化するかを見たものである。これによると, 変動はあるものの大きさはなく, 今回の実験で得られた効果は試験反応の大きさの変化によるものではなく, 条件刺激の効果であると考えられる。

条件刺激を試験刺激と同側でなく反対側に加えた場合を図6に示す。条件刺激として 1.5xPth の SRN を用い, 同側と反対側をランダムに刺激した場合の効果である。LLR に関してはどちらを刺激した場合でも大きな相違はなかった。

(b) 条件刺激として異なった髄節の皮膚刺激をした場合の効果

条件刺激として同側の SON を刺激した場合(図7), 3人の被験者しか示していないが, SON, SRN, SUR を刺激した場合の LLR の変化を示した(図8), ほぼ同様の時間的変化を示し, LLR の減少が観察された。

2. FPL に対する皮膚刺激による条件刺激効果

9人の被験者で実験を行った。条件刺激として同側の SRN を刺激し, FPL の伸張反射に与える影響を観察した(図9), 図に示すように FPL では LLR の減少は波形上では明らかに確認できな

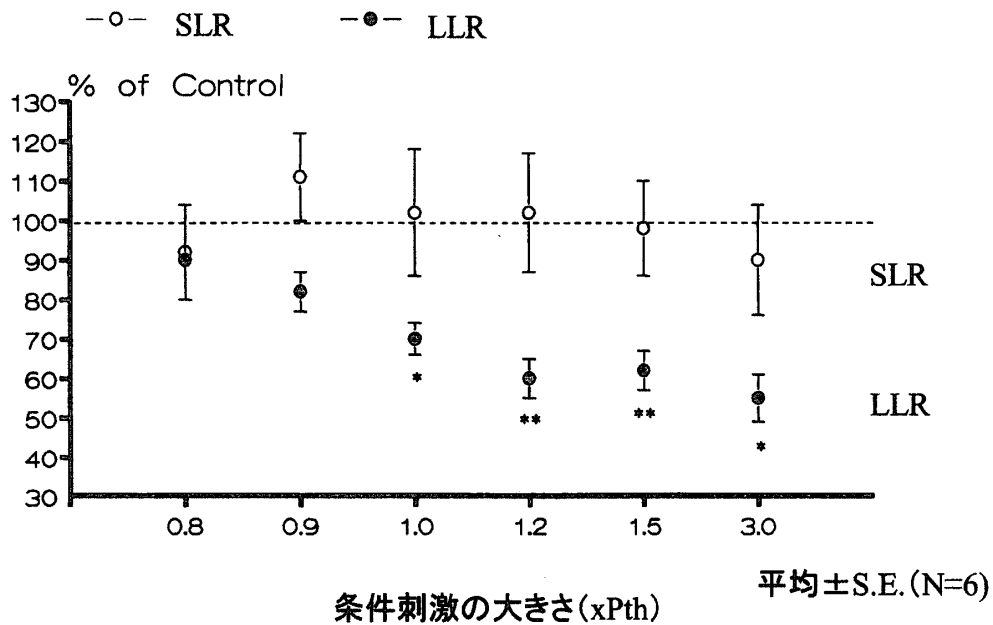


図4 刺激の強さの影響

条件刺激(皮膚刺激)の強さを感覚閾値の倍数で表示(xPth)した。

○ SLR ● LLRを示す,*はp < 0.05, **はp < 0.02を示す。

CTIは200msに固定してある。刺激の強さが感覚閾値より低くても効果は認められる傾向にあった。

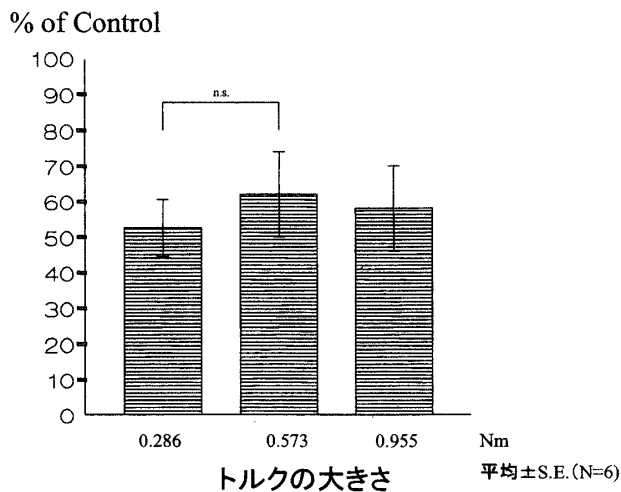


図5 試験刺激の大きさの影響

試験刺激(すなわちトルク)の大きさの変化によって効果に差が生ずるかを観察した。違いは若干あるが有意差はなかった。

かった。方法でも記したとおり、FPLではLLRのみ定量的対象として扱った。図10に示したのはSRNの条件刺激効果をFFの場合と比べたものであるが、FFの場合明らかに減少していることがわかるがFPLでは明かではなかった。また、条件刺激としてSONを刺激した時を比べたものが図11であるが、この場合はFPLのLLRでは減少はみられず、FFへの効果に大きな違いが生じた。

考 察

本研究で観察し得た最も主要かつ重要なことは、感覚閾値程度の低強度の単発皮膚刺激で伸張反射の長潜時成分が劇的に低下したことである。まず、この効果に関して特徴を述べる。第一に、条件刺激が感覚閾値程度のごく弱い単発皮膚刺激であるということである。このことは、感覚入力にかかわる末梢神経線維の閾値が低い、すなわち大径で伝導速度の速い神経線維ではないかと考え

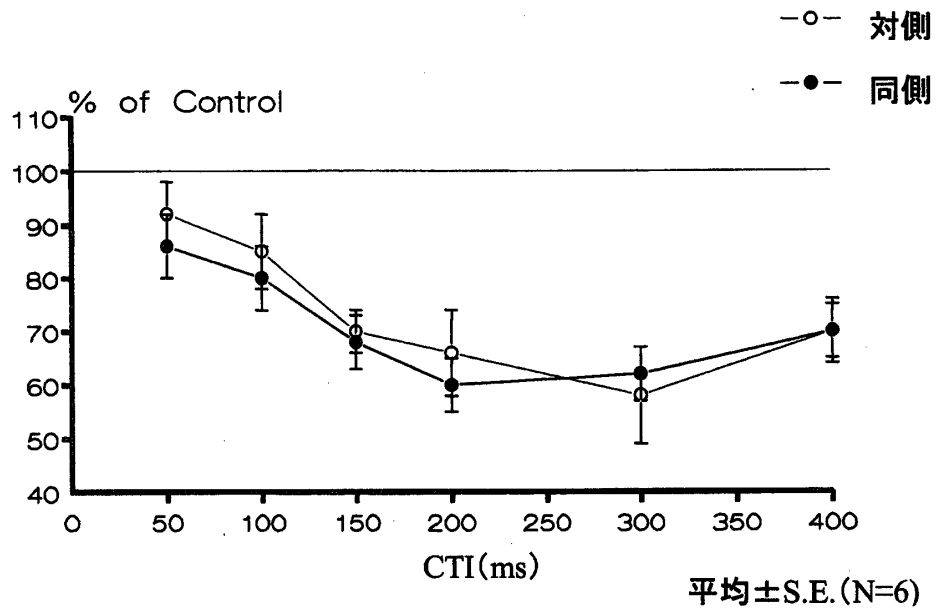


図6 伸張反射を誘発した側と反対側を皮膚刺激した場合の効果
側の如何にかかわらず、減少効果が認められた。左右差はなかった。

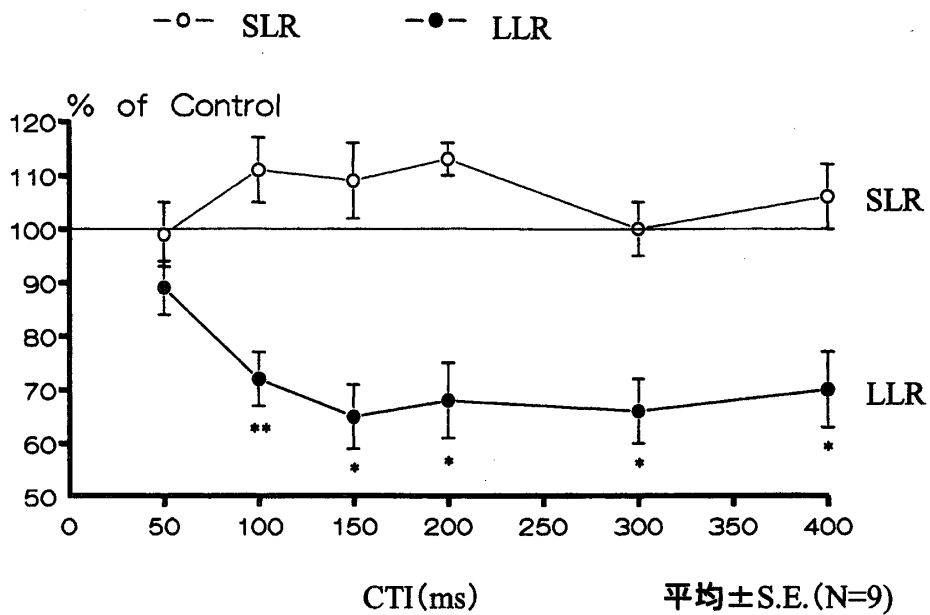


図7 前腕屈筋での伸張反射に対する SON 刺激効果の時間的経過
○ SLR ● LLR を示す、*は $p < 0.05$ 、**は $p < 0.02$ を示す。
SRN の場合とほぼ同様で、SLR は増加、LLR は減少した。

る。第二に、条件刺激が試験反応と異なる髄節や反対側に加えられた時も効果は同様であった。このことはこの LLR の減少を及ぼしている中枢は脊髄より上位に存在すると考える。また、末梢か

らの感覚入力が高い線維で行われるとすると、中枢での統合時間を長く要する系がかかっていると考える。

さらに、今回の結果で特筆すべきことは、被験

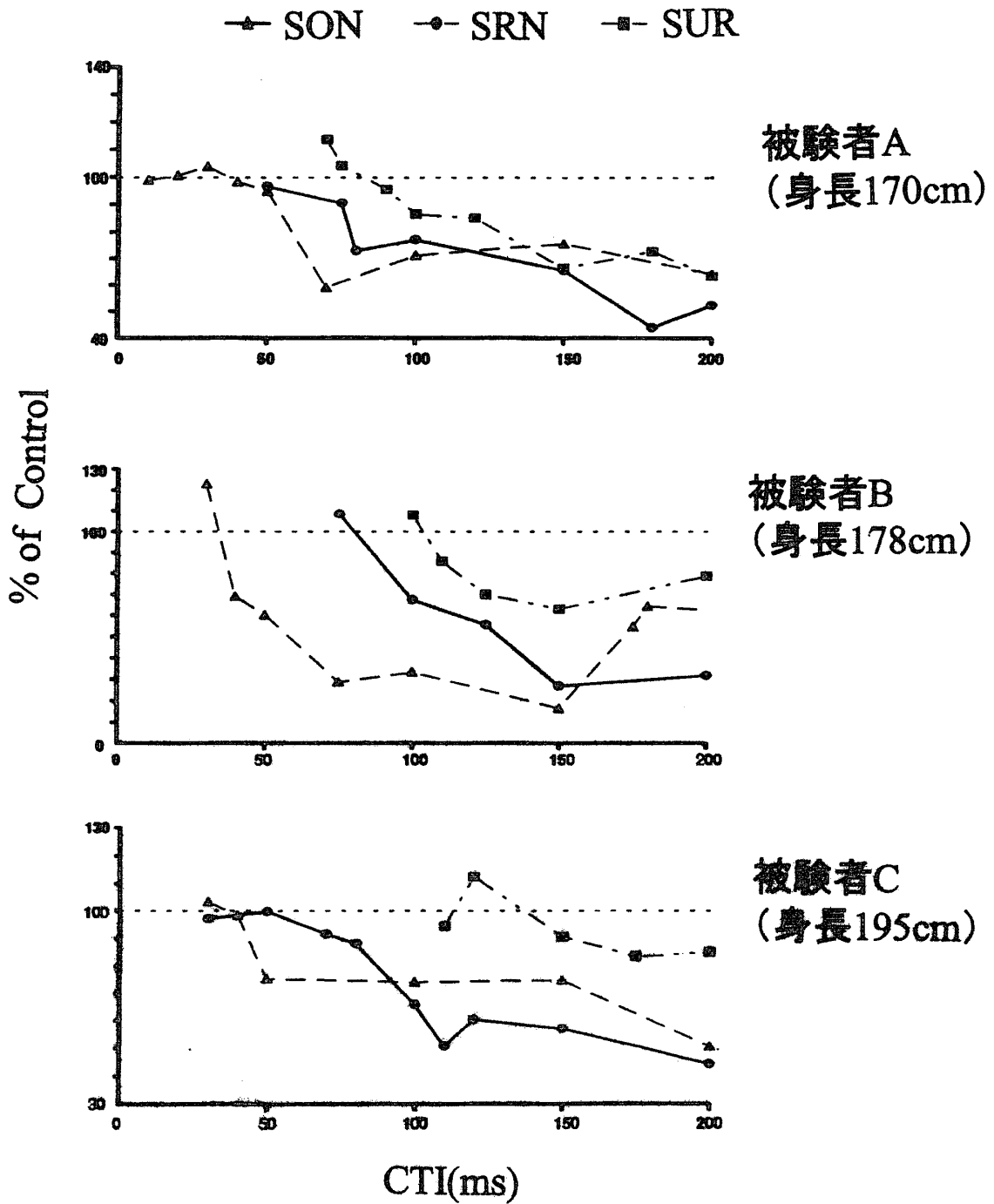


図8 SON, SRN, SURを刺激したときのそれぞれの時間的経過
 3人の被験者において施行した。どの神経を指摘したときでも減少効果があった。

筋がFFの場合とFPLの場合で条件皮膚刺激によるLLRへの効果が異なっていた。FFとした場合はかなりの減少をもたらしたが、FPLではあっても軽度であった。ただしこう結論するためには反

射そのものが影響を受けうるかという問題を超えなければならない。すなわち、反射を試験反応とする場合、大きすぎたり小さすぎたりすると効果が変わる。FFでの反射とFPLでの反射を全く同

伸張刺激による長潜時反射と浅撓骨神経の効果

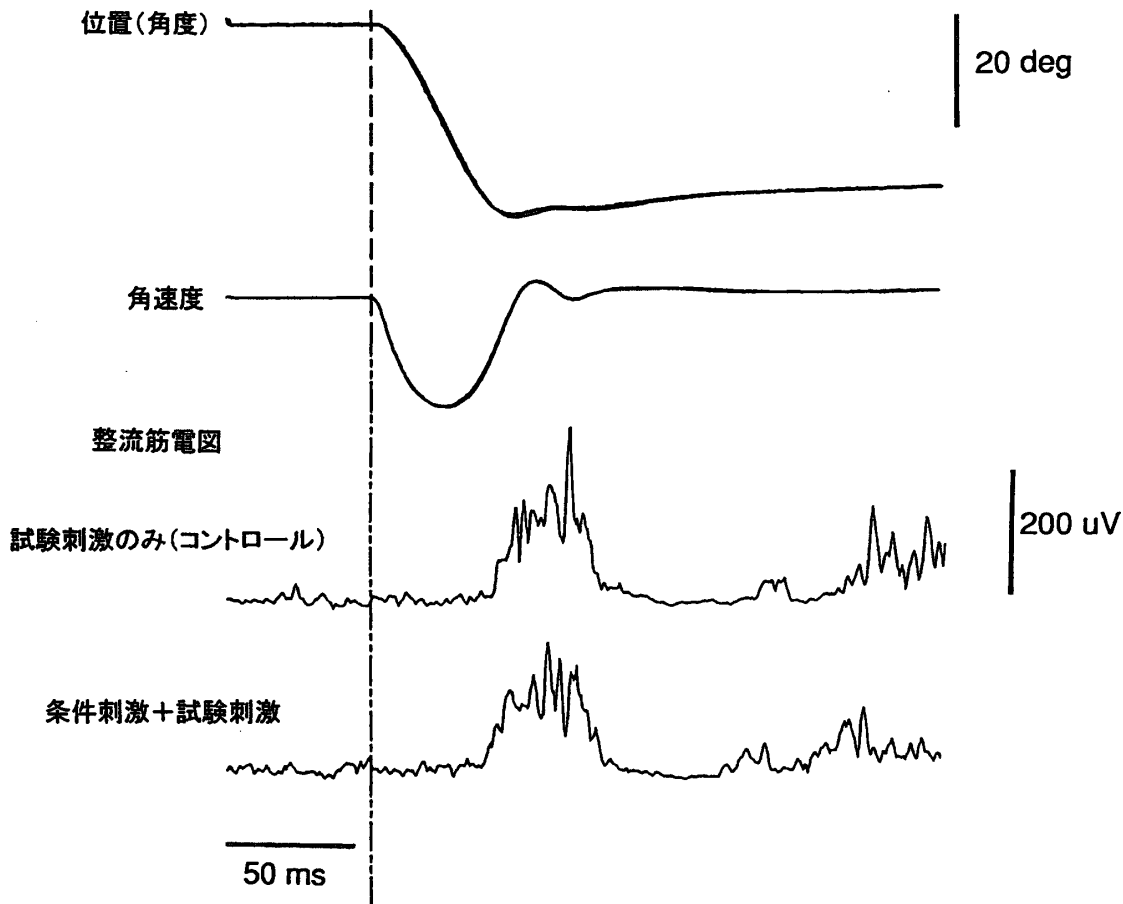


図9 長拇指屈筋 (FPL) での伸張反射と皮膚先行刺激効果
FF では認められた減少効果が明らかには認められなかった。

様に定量評価はできないということである。今回の実験では反射の大きさが大きすぎないように注意した。従って「FPLのLLRの大きさが非常に大きくて、実際は効果があるのに反応の大きさが“飽和”してしまっている」ため、その効果が見えないという大きさではない。現に、Rothwellら¹⁵⁾は今回と同様の反射サイズを用いて、伸張反射の1秒前に皮膚刺激を与えるとFFでもFPLでも減少することを確認している。従って、FPLのLLRで減少効果の量にかなりの差異を認めることは、条件皮膚刺激はFFとFPLのLLRにおいて異なった相互作用を及ぼしていると結論した。すなわち、FFとFPLとでは、LLRの経路がすべてではないにしても異なると考える。

皮膚刺激の持続収縮への効果と
脊髄の単シナプス反射への影響

皮膚刺激は運動系の最終出力である α 運動神経細胞に直接あるいはシナプスを介して作用する。またI群感覚線維のシナプス前末端にも作用する。皮膚入力には反射に対して長い条件刺激—試験刺激間隔においても効果を持つ¹⁶⁾。従って皮膚刺激のみで基礎EMG量(伸張反射が与えられる前のEMG量)の変化があることが予測される。確かに、条件刺激をもっと大きくして痛みを生ずる程度にしたり、単発でなく連続矩形波刺激にすると、それ単独でEMG変化が起こる¹⁷⁾¹⁸⁾。しかし今回使用したような、小さく、単発の刺激ではそ

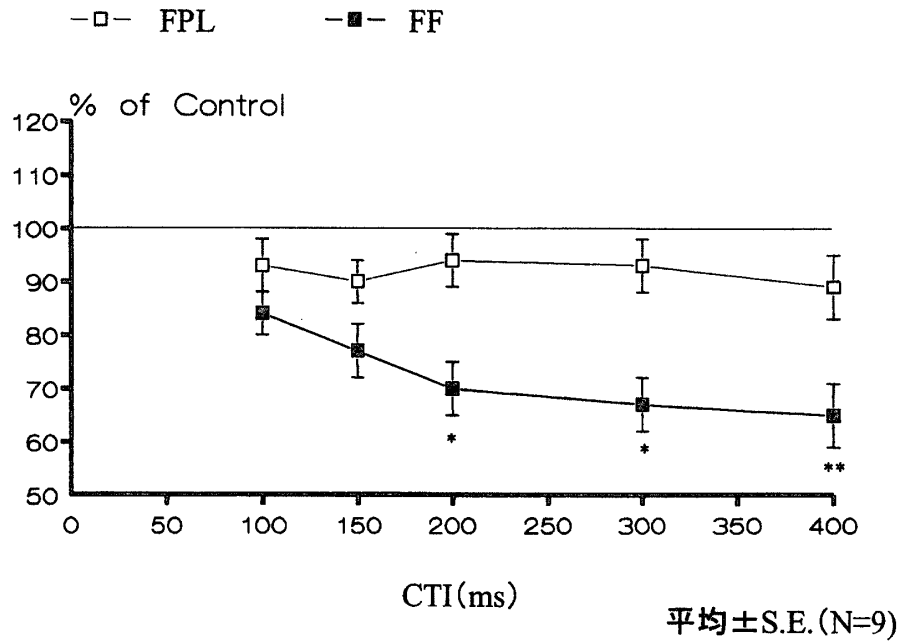


図10 条件刺激をSRNとした時のLLRに対する効果
 ○ FPL ● FFを示す, *は $p < 0.05$, **は $p < 0.02$ を示す
 FFとFPLを比較した. FPLでは効果はほとんどなかった.

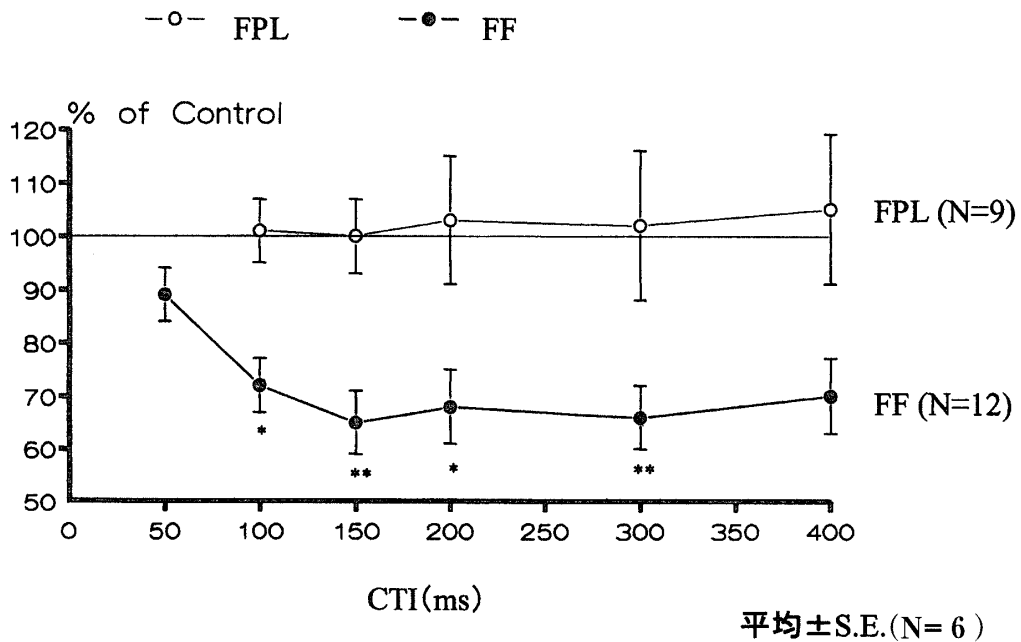


図11 条件刺激をSONとした時のLLRに対する効果
 ○ FPL ● FFを示す, *は $p < 0.05$, **は $p < 0.02$ を示す
 FFとFPLを比較した. FPLでは効果はなかった.

のような変化は見いだせなかった。

短潜時反射の大きさは統計的に有意ではなかったが若干増加した。短潜時反射は脊髄の単シナプス反射で構成されていると考えられている。従って脊髄の α 運動ニューロンの興奮性が直接増加したか、あるいは γ 系の活動亢進が起こってI群感覚線維の発射が増え、間接的に増加した可能性を考える。さらに、この短潜時の反応はCTIにかかわらず同様の増加傾向があった。このことにより、脊髄での興奮性はほぼ一定の状態になっていた可能性が大きい。また、このことから、LLRの変化は、SLRの変化による2次的な現象ではないということも言える。

LLRに減少効果を引き起こす 皮膚刺激がかかわる中枢部位

LLRが減少する要因としては、今までに報告があるものとして、伸張刺激が来た時に抵抗しないように指示する、伸張刺激間隔を短くする、伸張刺激間隔を全く一定にする、被験者にトリガースイッチを押させる、伸張刺激の前に警告を出す、がある¹⁾¹⁵⁾¹⁹⁾²⁰⁾。これらの報告では、短潜時伸張反射は変化せず、LLRのみ減少が見られており、この減少は少なくとも脊髄の運動ニューロンレベルに直接起こっているのではないと結論されてきている。

今回の実験では刺激間隔を10秒から12.5秒までの間でランダムに変化させた。被験者に先行する皮膚刺激が来た時に構えないように指示したが、避けられない可能性がある。確かに、CTIが400msではFFだけでなくFPLにおいても減少し、これは構えの影響である可能性がある。しかしそれより短いCTIにおいてもFFでは減少しており、この場合、皮膚刺激は予告刺激の効果以外のものを及ぼしていると考えられる。Bonnet²¹⁾は予告刺激としてLEDランプで被験者に指示を与えた後、1秒後に筋伸張反射を起こす実験を行っているが、この場合も予告後200msの間はM2(今回のLLR)には変化はなく、減少したのは400ms以上経ってからであることを観察しており、これ

からも今回の減少は予告刺激効果ではないと考える。

ここで、感覚入力のうち、皮膚入力と伸張反射を起こした時におこる筋紡錘からの入力の相互作用について考えてみる。筋紡錘からの入力はI群線維とII群線維により脊髄に運ばれる。もし伸張反射の求心性経路がI群線維だけであれば、伸張反射はこの場合途中で制御(gating)を受け減少したわけである。I群線維からの感覚入力に対して中枢から遠心性に制御している解剖学的部位は一次求心性線維末端から大脳皮質に至るまでに及ぶ。

とするとLLRが減少したのは感覚入力の相互作用(干渉)があったからの可能性も考えなければならぬ。

GreenwoodとGoff²²⁾は体性感覚誘発電位に対して、別の末梢神経を刺激したり、別の感覚刺激(体性感覚でなく、聴覚刺激)を行い、相互作用を調べている。彼らの結果では、先行刺激が同一の神経の時のみ、SEPの皮質成分(彼らの論文の中ではN20-P30)がきわだって減少し、皮質下成分(同論文の中ではN140-P190)は先行刺激がどの神経であっても、また音刺激であっても減少したと報告している。今回の検討において、FFに対する減少効果はTRG、SUR刺激でも認められており、感覚入力の相互作用だけでは説明できない。条件皮膚刺激が体の様々な部位に与えられてもLLRの減少が起こることから、この減少を起こさせている作用には網様体の関与を考える。網様体から発する上行路、下行路は伝導速度が遅く、大脳や脊髄に抑制を与える経路をもつ。Engberg²³⁾²⁴⁾は脳幹を刺激すると脊髄のFRA(Flexor Reflex Afferent)の伝達には抑制を及ぼすが、I群線維からの後シナプス電位には影響を与えていないことを報告した。また、脳幹より脊髄に下降する抑制系の神経伝達物質はモノアミンであることはその後知られるようになったが、Nogaら²⁵⁾はネコの脳幹においてモノアミン系の神経伝達物質を作用させ、脊髄のII群線維反射路に抑制を及ぼすがI群線維の反射路には効果をもたない伝導路があることを報告している。

このようにI群II群線維の脊髄反射路に別々の効果を及ぼす経路を持つことも網様体を支持する理由である。

さらに、条件刺激された伸張反射が、FFでは減少し、FPLでは減少がないか軽度であった。この結果は2つの筋のLLRが経路を異なる成分を持つということを示唆し、今までの流れから経皮質反射の説で説明しようとしているLLRの成因に大きく疑問を投げかけるものである。すなわち、FPLがI群線維で経皮質反射が主体であるという考えを受け入れると、FFではI群線維以外、すなわちII群線維からの信号が脊髄で起こす反射が多くを占めているのではないかということである。これを支持する報告として、Nothら¹¹⁾によるHuntington 舞蹈病でのLLRの観察がある。すなわち、Huntington 舞蹈病では、SEPで皮質起源と考えられている成分(N20)が欠如し、LLRも導出されない。しかし、LLRを遠位近位の様々な筋で記録してみると、遠位筋では導出されないが、近位部になるに従ってLLRが出るようになり、彼らは遠位と近位で構成成分が異なることを仮説として挙げている。

今回の検討では皮膚刺激の効果では条件刺激として与えた皮膚先行刺激の効果がFFとFPLのLLRでは非常に異なっていた。この結果はFFでは経皮質反射説がそのまま適応して良いかどうかを、今後さらに検証していく必要があることを強く推進するものである。

謝 辞

きっかけをつくっていただきました前新潟大学教授(現明治薬科大学)の宮武-正先生、ご指導をいただきました東京都神経研(現東北福祉大学)の田中勳作先生、Institute of NeurologyのJ.C. Rothwell先生に、また日頃から御理解くださり本稿の御校閲を賜りました辻省次教授に深謝いたします。

参考文献

- 1) Hammond PH: The influence of prior instruction to the subject on an apparently involuntary neuromuscular response. *J Physiol* 132: 17-18 1956.
- 2) Hultborn H and Wigstrom H: Motor response with long latency and maintained duration evoked by activity in Ia afferents. In: Desmedt JE (ed) *Progress in clinical Neurophysiology*, vol 8. Karger, Basel, pp99-116 1980.
- 3) Matthews PBC: Evidence from the use of vibration that the human long-latency stretch reflex depends upon spindle secondary afferents. *J Physiol* 348: 383-415 1984.
- 4) Hagbarth K-E, Hagluund JV, Wallin EV and Young RR: Grouped spindle and electromyographic responses to abrupt wrist extension movements in man. *J Physiol* 312: 81-96 1981.
- 5) Marsden CD, Merton PA, Morton HB, Adam JER and Hallet M: Automatic and voluntary response to muscle stretch in man. In: Desmedt JE (Ed) *Cerebral Motor Control in Man: Long Loop Mechanisms*. *Progress in clinical Neurophysiology*, Vol 4, Karger, Basel, pp167-177 1978.
- 6) Marsden CD, Merton PA, Morton HB and Adam J: The effect of posterior column lesions on servo responses from the human long thumb flexor. *Brain* 100: 185-200 1977.
- 7) Palmer E and Ashby P: Evidence that a long latency stretch reflex in humans is transcortical. *J Physiol* 449: 429-440 1992.
- 8) Petersen N, Christensen LO, Morita H, Sinkjaer T and Nielsen J: Evidence that a transcortical pathway contributes to stretch reflexes in the tibialis anterior muscle in man. *J Physiol* 512: 267-276 1998.
- 9) Marsden CD, Rothwell JC and Day BL: Long-latency Autonomic responses to muscle stretch in man: origin and function, *Motor Control Mechanisms in Health and Disease*. *Adv Neurol* 39: 509-539 1983.
- 10) Schieppati M and Nardone A: Medium-latency stretch reflexes of foot and leg muscles analysed by cooling the lower limb in standing humans. *J Physiol* 503: 691-698 1997.
- 11) Thilmann AF, Schwarz M, Topper R, Fellows SJ and Noth J: Different mechanisms underlie the long-latency stretch reflex response of active

- human muscle at different joints. *J Physiol* 444: 631-643 1991.
- 12) Fellows SJ, Topper R, Schwarz M, Thilmann AF and Noth J: Stretch reflexes of the proximal arm in a patient with mirror movements: absence of bilateral long-latency components. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 101: 79-83 1996.
 - 13) Rothwell JC, Obeso JA, Traub MM and Marsden CD: The behaviour of the long-latency stretch reflex in patients with Parkinson's disease. *J Neurol Neurosurg Psychiatr* 46: 35-44 1983.
 - 14) Lee RG and Tatton WG: Motor responses to sudden limb displacements in primates with specific CNS lesions and human patients with motor system disorders. *Can J Neurol Sci* 2: 285-293 1975.
 - 15) Rothwell JC, Traub MM and Marsden CD: Influence of voluntary intent on the human long-latency stretch reflex. *Nature* 286: 496-498 1980.
 - 16) Delwaide PJ and Crenna P: Cutaneous nerve stimulation and motoneuronal excitability. II: evidence for non-segmental influences. *J Neurol Neurosurg Psychiatr* 47: 190-196 1984.
 - 17) Garnett R and Stephens JA: The reflex responses of single motor units in human first dorsal interosseous muscle following cutaneous afferent stimulation. *J Physiol* 303: 351-364 1980.
 - 18) Deuschl G, Michels R, Berardelli A, Schenck E, Inghilleri M and Lucking CH: Effect of electric and magnetic transcranial stimulation on long latency reflexes. *Exp Brain Res* 83: 403-410 1991.
 - 19) Abbruzzese G, Berardelli A, Rothwell JC, Day BL and Marsden CD: Cerebral potentials and electromyographic responses evoked by stretch of wrist muscles in man. *Exp Brain Res* 58: 544-551 1985.
 - 20) Goodin D, Aminoff MJ and Shih P-Y: Evidence that the long-latency stretch responses of the human wrist extensor muscle involve a transcerebral pathway. *Brain* 113: 1075-1091 1990.
 - 21) Bonnet M: Anticipatory changes of long-latency stretch responses during preparation for directional hand movements. *Brain Res* 280: 51-62 1983.
 - 22) Greenwood PM and Goff WR: Modulation of median nerve somatic evoked potentials by prior median nerve, peroneal nerve, and auditory stimulation. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 68: 295-302 1987.
 - 23) Engberg I, Lundberg A and Ryall W: Reticulo-spinal inhibition of transmission in reflex pathways. *J Physiol* 194: 201-223 1968.
 - 24) Engberg I, Lundberg A and Ryall RW: Reticulo-spinal inhibition of interneurons. *J Physiol*. 194: 225-236 1968.
 - 25) Noga BR, Bras H and Jankowska E: Transmission from group II muscle afferents is depressed by stimulation of locus coeruleus / subcoeruleus, Kolliker-Fuse and raphe nuclei in the cat. *Exp Brain Res* 88: 502-516 1992.

(平成 14 年 5 月 7 日受付)