

## ヒトの運動ニューロン興奮性の評価とその応用

船瀬広三

## New approach for evaluation of spinal motoneuron pool excitability and its application

Kozo Funase

(Japan J. Phys. Educ. Hlth. Sport Sci. 46 : 597-605, November, 2001)

キーワード：H反射，M波，運動ニューロン，興奮性，痙性，シナプス前抑制

### 1. 脊髄運動ニューロンの興奮性とHoffmann反射

随意運動にせよ反射にせよ，ある筋が収縮して運動が生じるためには，その筋を直接的に支配している脊髄運動ニューロン (motoneuron : MN) が興奮して活動電位が発生し，筋に伝えられる必要がある。MNの膜電位が閾値に達せず活動電位が発生しない状態であっても，膜電位レベルによっては，付加されるシナプス入力によって閾値に達するか否か，すなわちMNの興奮しやすさ（興奮性）は異なったものになると考えられる。ヒトにおいてMNの興奮性を探る方法にHoffmann反射（H反射）がある（図1A）。H反射は，伸張反射回路の入力線維である筋紡錘1次終末から発するIa線維を選択的に電気刺激することによる生じる。H反射の振幅の変化は，ある筋を支配するMNプールに含まれるMNの膜電位の変化に伴って発

火するMN数の増減を反映しており，これをMNプールの興奮性の指標として，脊髄反射機構ならびに随意運動と脊髄反射機構のかかわりに関する研究が幅広く行われている<sup>38,41)</sup>。MNプール興奮性自体に影響を及ぼす要因については，運動経験<sup>4,33)</sup>，環境<sup>24,44)</sup>，疾患<sup>2,12,30,34)</sup>などの報告があるが，用いられているMNプール興奮性の個人差を評価するための指標自体に方法上・解釈上の問題があることが指摘されている<sup>37,40)</sup>。したがって，MNプール興奮性の評価のためのより適切な指標を考案する必要がある。本稿では，MNプール興奮性の評価のための新たな指標，およびそのリハビリテーション分野や身体運動科学分野への応用に関する我々の研究成果について概説する。

### 2. MNプール興奮性の指標の問題点と新たな指標

最もよく用いられているMNプール興奮性の指標は，M波の最大値（Mmax）に対するH反射の最大値（Hmax）の比（Hmax/Mmax）である（図

1 B).  $M_{max}$ は、ある筋のMNプールを構成するMNの軸索である $\alpha$ 運動線維のすべてが刺激されることを意味し、これはプール内のMNすべてが発火した場合の筋電位に相当することになる。したがって $H_{max}/M_{max}$ はMNプール内においてIa入力によって反射的に発火するMNの割合を示すことになる。しかし、M波の発生に伴って、活動電位が $\alpha$ 運動線維上を逆行性に伝導し、順行性に伝導してくるH反射のための活動電位との間で衝突による閉塞現象が生じることから(図1 A)、見かけ上の $H_{max}$ が必ずしもIa入力によって反射的に発火するすべてのMNを示していることにはならない。この点は、個人間のMNプール興奮性の比較においては大きな問題となる。

MNプールの興奮性が高まっていれば、より弱い刺激強度でH反射が出現すると考えられるため、M波の閾値( $M_{th}$ )に対するH反射の閾値( $H_{th}$ )の比( $H_{th}/M_{th}$ )もMNプール興奮性の指標として用いられている(図1 B)。しかし、 $H_{th}/M_{th}$ の値を決定する要因がMNプールの興奮性の高低だけであるとはいえない。Ia線維と $\alpha$ 運動線維の電気刺激に対する発火閾値の差異なども $H_{th}/M_{th}$ を決定する要因の一つであると考えられる。また、H反射の大きさに依存した条件刺激効果量の違い

が指摘されている<sup>9, 13, 16, 29)</sup>。すなわち、H反射の振幅が小さい場合、すなわちH反射の閾値付近では、もたらされる条件刺激効果量もごく僅かなものであることになる。これは、そもそも $H_{th}/M_{th}$ がMNプールの興奮性の高低に依存した変化を示していくのではないかという疑義をもたらすものである<sup>10)</sup>。

このように、これまでMNプール興奮性の指標として用いられてきた $H_{max}/M_{max}$ や $H_{th}/M_{th}$ は、それぞれに方法上・解釈上の問題を有しており、MNプール興奮性を評価するための適切な指標は、未だ不十分であると言わざるを得ない状況である。筆者らは、従来用いられてきたMNプール興奮性の指標の持つ問題点を克服する可能性を示す新たな指標として、M波の増加率( $M_{slp}$ )に対する $M_{th}$ 以下の刺激強度におけるH反射の増加率( $H_{slp}$ )の比( $H_{slp}/M_{slp}$ )についての報告を行っている<sup>15, 17, 23)</sup>(図1 B)。

$M_{slp}$ は $\alpha$ 運動線維束への刺激強度増大に伴って順次動員されることによる運動単位数の増加率と考えられる。 $M_{slp}$ は刺激強度増大による $\alpha$ 運動線維動員数の増加率を表しているが、神経線維の刺激閾値は直径の大きい(太い)ものほど低いので、 $M_{slp}$ を構成するMNの動員順序としては低閾値の太い $\alpha$ 運動線維から順次発火することになる。これは明らかに単シナプス反射弓に含まれる非反射

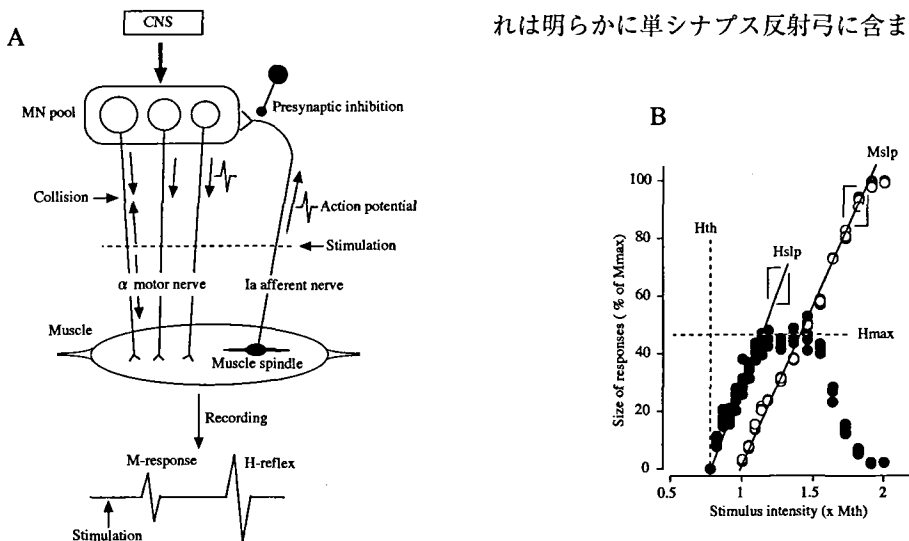


図1 A: H反射とM波の誘発原理と神経回路を示す模式図。MNは運動ニューロン、CNSは中枢神経系を表す。B: H反射(●)とM波(○)のリクルートメントカーブの1例。

成分である。一方、HslpはIa線維への刺激増加に伴って順次動員されるIa入力が増加によって発火する運動ニューロン数の増加率と考えられ、これは単シナプス反射弓に含まれる反射成分を表している。したがって、MslpとHslpの比は単シナプス反射弓を構成する非反射成分に対する反射成分の割合を表していると考えられる。Mslpは刺激強度増大による $\alpha$ 運動線維動員数の増加率を表しているが、神経線維の刺激閾値は直径の大きい(太い)ものほど低いので、Mslpを構成するMNの動員順序としては低閾値の太い $\alpha$ 運動線維から順次発火することになる。一方、HslpはIa線維に対する刺激増大に伴って順次発火するMNの増加率を表すことになる。刺激部位では低閾値の太いIa線維から発火することになるが、Ia線維はMNプール内のほぼ総てのMNにシナプス結合していると考えられているので<sup>29)</sup>、MNプールにおいてはサイズの原理にしたがい、低閾値の小型のMNから動員されることになる。小型のMNの軸索である $\alpha$ 運動線維は大型のMNのそれに比較して細いと考えられる。したがって、MslpとHslpでは動員される運動単位の順序は逆になっていることが考えられる。しかし、図1Bに示す様に、運動単位の動員順序が逆であっても、MslpとHslpの変化率を絶対値で見れば問題はない。また、HslpはMth以下の刺激強度における変化であるので、M波の発生に伴う活動電位の逆行性伝導によるH反射の閉塞現象の影響は受けない。したがって、MNプール興奮性の比較、特に個人間比較についてその妥当性が示唆される。

### 3. MNプール興奮性変化とHslp/Mslpの関係

Hslp/Mslpが実際にMNプール興奮性の変化に対応した変化を示すか否かを調べるために、H反射導出筋であるヒラメ筋の拮抗筋収縮(背屈)による相反抑制効果と同名筋収縮(底屈)による促通効果を観察した<sup>15)</sup>。背屈・底屈は等尺性収縮で行い、収縮強度は最大随意収縮の10%及び20%とした。持続性背屈時においては、主に拮抗筋側からの相反抑制機構による抑制効果がヒラメ筋MN

にもたらされるものと考えられる<sup>8, 10, 36, 39)</sup>。一方、軽度な持続性底屈時においては、主にヒラメ筋MNへの随意指令による下行性入力や $\alpha-\gamma$ 連関による筋紡錘からの末梢性入力などによってヒラメ筋MNに対しては促通効果をもたらすものと考えられる<sup>7, 31, 35)</sup>。安静時に比較して、Hslp/Mslpは足関節背屈時では収縮強度に応じて減少し、足関節底屈時においては収縮強度に応じて増加した(図2)。このように、同一個人内においてはHslp/MslpはMNプール興奮性の増減に依存した変化を示した。

### 4. Hslp/Mslpによる痙縮患者のMNプール興奮性の評価

Hslp/Mslpは個人内においてMNプール興奮性の増減に依存した変化を示した。次に個人間におけるMNプール興奮性の比較に関するHslp/Mslpの有用性を検証するために、健常者と痙縮患者のMNプール興奮性の差異について調べた。まず、健常者群と脊髄感染症であるHuman T-lymphotropic-virus-I-associated myelopathy (HAM)による痙縮患者群においてMNプール興奮性の比較を行った<sup>17)</sup>。図3Aに健常者と痙縮患者のH反射とM波のリクルートメントカーブの例、及び計測されたHmax/Mmax, Hth/Mth, Hslp/Mslpの値を示した。痙縮患者におけるHmax/MmaxやHth/Mthについては多くの報告がなされているが、健常者群と比較して必ずしも有意な差異を示さないという報告もあり曖昧な結果となっている<sup>1, 2, 12, 26, 27)</sup>。また、 $\gamma$ 系の亢進については微小神経電図による解析から健常者との間に差異はないとの報告があり、むしろ否定的である<sup>3, 22)</sup>。伸張反射亢進の機序から考えて、健常者群に比べて痙縮患者群のMNプール興奮性が高まっていることは十分考えられるところである<sup>42)</sup>。しかしながら、そのことが必ずしも示されない理由の1つとして、指標自体の問題による可能性が考えられる。図3Bには28名の健常者群と6名の痙縮患者群におけるHmax/Mmax, Hth/Mth, Hslp/Mslpの比較を示した。Hmax/MmaxやHth/Mthに比較してHslp/Mslpは健常者に比べて痙縮患者の方が明らかに低い危険率をもって有意に増加した。した

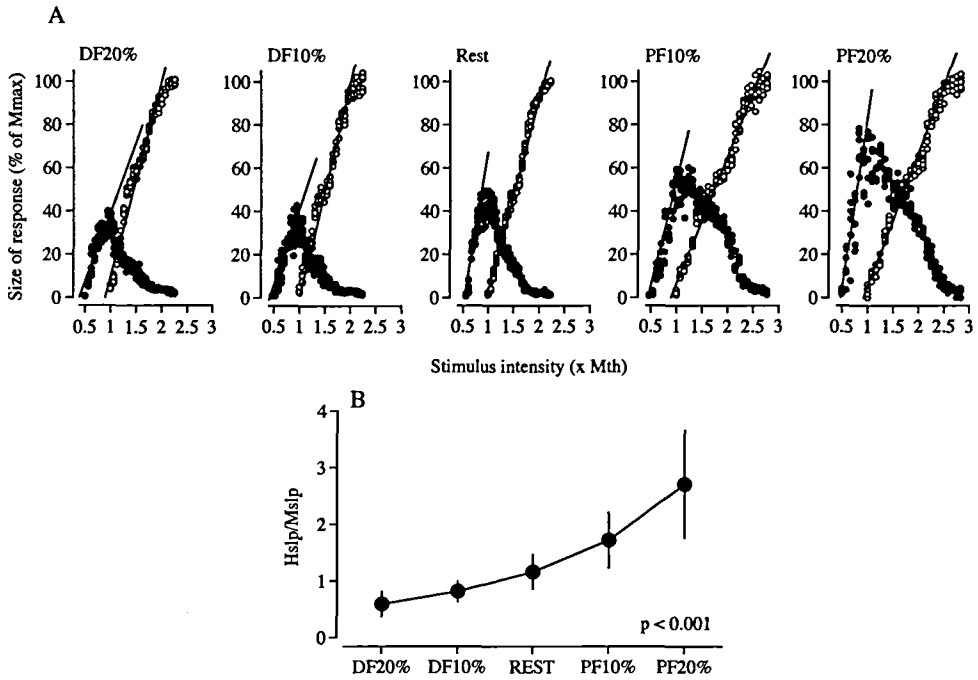


図2 A：足関節背屈時 (DF)，安静時 (REST) 及び底屈時におけるH反射 (●) とM波 (○) のリクルートメントカーブの変化とHsIp/MsIpの変化。収縮強度は、背屈・底屈とも最大随意収縮に対して10%及び20%強度。B：5名の被験者での結果。

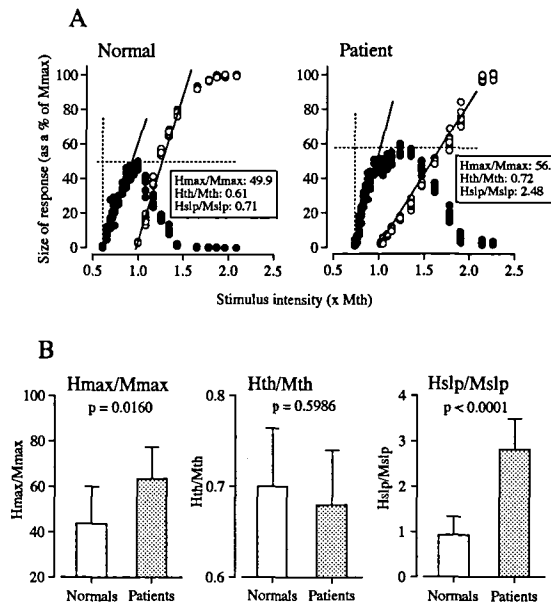


図3 A：健常者と痙縮患者におけるヒラメ筋H反射 (●) とM波 (○) のリクルートメントカーブの例。B：健常者 (25名) と痙縮患者群 (6名) におけるHmax/Mmax, Hth/Mth, HsIp/MsIpの比較。

がって、Hslp/Mslpを指標にしたMNプールの興奮性の評価は、痙縮の客観的評価には有用であることになる。

### 5. Ia終末におけるシナプス前抑制とMNプール興奮性の関係

それでは、どのような機序がMNプール興奮性の高低を生み出す要因になっているのであろうか。Wolpawらは、オペラント条件付けによって学習したサルにおいて単シナプス伸張反射振幅が変化することを報告し、脊髄での“memory trace”のメカニズムについてIa終末におけるシナプス前抑制の関与を示唆している<sup>45)</sup>。ヒトにおいてもNielsenらは長期にわたる運動によってMNプール興奮性に変化が生じ、しかも実施する運動のタイプによって、その変化も異なることを報告し<sup>33)</sup>、その背景となるメカニズムにIa終末におけるシナプス前抑制の関与を示唆している。また、伸張

反射亢進が見られる痙縮患者においては、Ia終末におけるシナプス前抑制が減弱していることが報告されている<sup>11, 30)</sup>。そこで、MNプール興奮性とIa終末におけるシナプス前抑制との関係について検討した<sup>19)</sup>。

D1抑制は腓骨神経への条件刺激に応じてヒラメ筋H反射に7~10msの潜時で出現し、20~30msで最大に達し、以後100msにかけて減衰していく抑制である。この時間経過はネコの脊髄で観察されたシナプス前抑制の時間経過とよく一致しており、その閾値はM波の閾値以下、最大効果はM波の閾値の1.5倍以下程度の強度で観察される。したがって明らかにI群線維に起因した抑制である。また、刺激電極近傍の皮膚刺激はこの抑制に効果を持たない。以上のことから、D1抑制はIa終末におけるシナプス抑制によるものであることが結論づけられた<sup>32, 39)</sup>。図4にD1抑制の神経回路を示す模式図(A)と1名の被験者から記録したD1抑制の記録例(B)を示した。

条件刺激強度が強くなるにしたがって、D1抑制に続くD2抑制と呼ばれる強力な抑制効果が見られる。これは腓骨神経への条件刺激による前脛骨筋収縮によって他動的に伸張されたヒラメ筋からの筋紡錘入力の変化による2次的な抑制効果と考えられている。したがって、条件刺激強度が強くなるに連れてD2抑制は著明に大きくなる。一方、D1抑制は条件刺激強度が強くなるにしたがって飽和し、潜時約20msでほぼ最大値を示している。こ

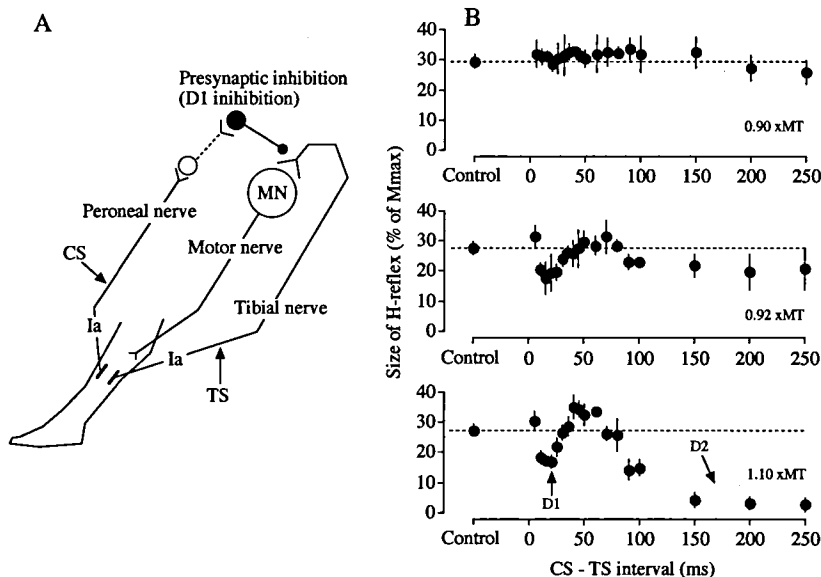


図4 A：腓骨神経への条件刺激（CS）によって誘発されるD1抑制の神経回路を示す模式図。TSは試験刺激を表す。B：腓骨神経への条件刺激によって誘発されたヒラメ筋H反射におけるD1抑制の例腓骨神経への条件刺激強度の漸増に伴うD1抑制の変化。TSは試験刺激、MTはM波の閾値を表す。

これらの特徴は報告されたD1抑制の特徴と一致している。

そこで、8名の被験者において、M波の閾値の1.08～1.12の範囲で腓骨神経を条件刺激し、潜時20msにおけるヒラメ筋H反射の抑制量をD1抑制の最大値とし、同時にこれらの被験者のHslp/Mslpを測定して、個々の被験者のD1抑制量とHslp/Mslpの関係を調べた(図5)。試験H反射の大きさは最大M波の25～30%の範囲になるように刺激強度を調節した。その結果、Hslp/Mslpが低い(MNプール興奮性が低い)被験者はD1抑制量は大きく、逆にHslp/Mslpが高い(MNプール興奮性が高い)被験者はD1抑制量が小さくなった。つまり、Ia終末部におけるシナプス前抑制がMNプール興奮性の個人差を生み出す要因の1つになっていることが示唆された。

Ia終末部におけるシナプス前抑制に関する最近の研究では、姿勢や運動課題の違いに依存して上位中枢がIaシナプス前抑制をもたらす介在ニューロンを介してMNに対するIa入力を下行性に調整していることが報告されている<sup>5, 6, 25)</sup>。また、立位時と座位時でのヒラメ筋H反射に関する我々の実験結果においても、背景EMGが出現していない状態、すなわち筋感覚入力が減少している状態でも、座位時に比べ立位時ではH反射は著明に抑制されることが観察されている<sup>20)</sup>。したがって、こ

の介在ニューロンの活動は下行性入力の影響を強く受けていると考えられる。

## 6. 安静時のMNプール興奮性と筋収縮時におけるMNプール興奮性の変化の関係

個人間においてMNプール興奮性を比較する場合にはHmas/MmaxやHth/MthよりHslp/Mslpを用いた方が適切であることが示されたことを受けて、個々の被験者のMNプール興奮性をHslp/Mslpを用いて評価した上で、そのMNプール興奮性と新たに付加された条件によるMNプール興奮性の変化との間に何らかの関係があるか否かを、ヒラメ筋MNプールに対する拮抗筋収縮による相反抑制効果から調べた<sup>18)</sup>。ここで言う相反抑制効果とは、相反性Ia抑制機構を中心としたシナプス前抑制機構を含む複数の脊髄反射機構の統合された結果として被験筋MNプール興奮性に反映される最終出力としての相反抑制効果のことである。図6Aに28名の健常者のMNプール興奮性と足関節背屈時のヒラメ筋MNプール興奮性の変化の関係を示した。付加した条件は、それぞれ最大随意収縮の10%、30%の収縮強度である。また、試験H反射の大きさに依存した条件付加時の変化量の違いを除くために、試験H反射の大きさはすべての被験者において最大M波の約20%になるように調節した。個々の被験者における試験H

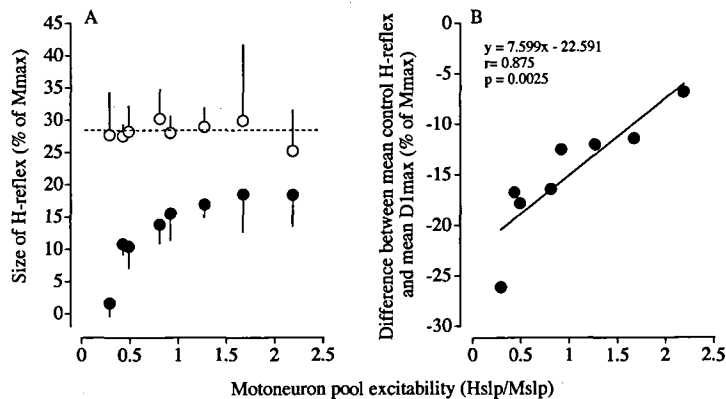


図5 A: 8名の被験者におけるD1抑制によるヒラメ筋H反射の抑制とHslp/Mslpの関係。波線は試験H反射の平均値を示す。○は安静時のH反射, ●はD1抑制(平均値±SD)を示す。B: Aで示されたD1抑制時におけるヒラメ筋H反射の正味の抑制量とHslp/Mslpの関係。

反射と背屈時における正味の抑制量を見るために、それぞれの差を求め図6 Bに示した。収縮強度が30%まではHslp/Mslpが低いほど、背屈による抑制効果が大いことが見てとれる。いずれにしても、個人間におけるHslp/Mslp、すなわちMNプール興奮性の違いが、一定の条件を付加した場合のH反射の振幅変化の程度に影響を与えているようである。言い換えれば、随意運動によって新たな入力にMNプールに加重されMNプール興奮性が変化する場合、その変化量には、随意運動を行っていない状況でのMNプール興奮性の違いが影響していることになる。MNに対するIa入力にシナプス前抑制をもたらす脊髄介在ニューロンには、協同筋や拮抗筋からのI群線維入力のみならず、上位中枢からの下行性入力があることが知られており<sup>21, 43)</sup>、最近の研究では、姿勢や運動課題の違いに依存して上位中枢がこの介在ニューロンを介してMNに対するIa入力を下行性に調整していることが報告されている<sup>5, 6, 25)</sup>。立位時と座位時でのヒラメ筋H反射に関する我々の実験結果において

も、背景EMGが出現していない状態、すなわち筋感覚入力が増少している状態でも、座位時に比べ立位時ではH反射は著名に抑制されることが観察されている。併せて、本研究で示されたD1抑制効果の結果、すなわち、運動遂行中でなくてもIa終末におけるシナプス前抑制に依存したH反射の抑制量に個人差が観察されることなどから、この介在ニューロンの活動は運動時のみならず、安静時においても随時下行性入力の影響下にあることが示唆される。

本稿の内容は、日本運動生理学会学会誌「運動生理学雑誌」に総説としてより詳細に記載されるので、興味のある方はそちらも併せて参照されたい。

## 引用文献

- 1) Ashby, P., Verrier, M. and Lightfoot, E. (1974) Segmental reflex pathway in spinal shock and spinal spasticity in man. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.* 37: 1352-1360.
- 2) Boorman, G., Hullinger, M., Lee, R. G., Tako, T. and Tanaka, R. (1991) Reciprocal Ia inhibition in patients with spinal spasticity. *Neurosci. Lett.* 127: 57-60.
- 3) Burke, D. (1983) Critical examination of the case for or against fusimotor involvement in disorders of muscle tone. *Adv. Neurol.* 39: 133-150.
- 4) Casabona, A., Polizzi, M. and Perciavalle, V. (1990) Difference in H-reflex between athletes trained for explosive contractions and non-trained subjects. *Eur. J. Appl. Physiol.* 61: 26-32.
- 5) Capaday, C. and Stein, R. B. (1986) Amplitude modulation of the soleus H-reflex in the human during walking and standing. *J. Neurosci.* 6: 1308-1313.
- 6) Capaday, C. and Stein, R. B. (1987) Difference in the amplitude of the soleus H-reflex during walking and running. *J. Physiol.* 382: 513-522.
- 7) Cowan, J. M. A., Day, B. L., Marsden, C. and Rothwell, J. C. (1986) The effect of percutaneous motor cortex stimulation on H reflexes in muscle of the arm and leg in intact man. *J. Physiol.* 377:

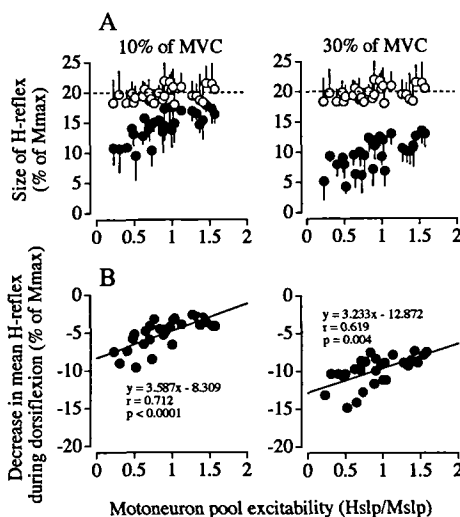


図6 A: 足関節背屈時(10%, 30%)における個々の被験者のヒラメ筋反射の抑制量とHslp/Mslpの関係。収縮強度はいずれも最大随意収縮強度に対する%強度。○は安静時のH反射, ●は背屈時のH反射(平均値±SD)を示す。被験者数は28名。波線は安静時H反射の平均値を示す。B: Aで示された足関節背屈時におけるヒラメ筋H反射の正味の抑制量とHslp/Mslpの関係。

- 333-347.
- 8) Crone, C. and Nielsen, J. (1989) Spinal mechanisms in man contributing to reciprocal inhibition during voluntary dorsiflexion of the foot. *J. Physiol.* 416: 255-272.
  - 9) Crone, C., Hultborn, H., Mazières, L., Nielsen, J. and Pierrot-Deseilligny, E. (1990) Sensitivity of monosynaptic test reflex to facilitation and inhibition as a function of the test reflex size : a study in man and the cat. *Exp. Brain. Res.* 81: 35-34.
  - 10) Crone, C. (1993) Reciprocal inhibition in man. *Danish Medical Bulletin* 40: 571-581.
  - 11) Delwaide, P. J. (1993) Pathophysiological mechanisms of spasticity at the spinal cord level. *Spasticity : mechanisms and management.* (Eds. Thilmann, A. F., Burke, D. J. and Rymer, W. Z.) Springer Verlag, pp.296-308.
  - 12) Faist, M., Mazevet, V., Diets, V. and Pierrot-Deseilligny, E. (1996) A quantitative assessment of presynaptic inhibition of Ia afferent in spastics, Difference in hemiplegics and paraplegics. *Brain* 117: 1449-1455.
  - 13) Fournier, E., Meunier, S., Pierrot-Deseilligny, E. and Shindo, M. (1986) Evidence for interneuronally mediated Ia excitatory effects to human quadriceps motoneurons. *J. Physiol.* 377: 143-169.
  - 14) Funase, K., Imanaka, K., Nishihira, Y. and Araki, H. (1994) Threshold of the soleus H-reflex is less sensitive to the change in excitability of the motoneuron pool during plantarflexion or dorsiflexion in man. *Eur. J. Appl. Physiol.* 69: 21-25.
  - 15) Funase, K., Imanaka, K. and Nishihira, Y. (1994) Excitability of the soleus motoneuron pool revealed by the developmental slope of the H-reflex as reflex gain. *Electromyogr. Clin. Neurophysiol.* 34: 477-489.
  - 16) Funase, K., Imanaka, K. and Nishihira, Y. (1996) Inhibition of the soleus H-reflex during dorsiflexion is dependent on individual differences in maximal soleus H-reflex as a test reflex. *Percept. Motor Skills* 82: 403-410.
  - 17) Funase, K., Higashi, T., Yoshimura, T., Imanaka, K. and Nishihira, Y. (1996) Evident difference in the excitability of the motoneuron pool between normal subjects and patients with spasticity assessed by a new method using H-reflex and M-response. *Neurosci. Lett.* 203: 127-130.
  - 18) Funase, K., Imanaka, K., Nishihira, Y., Higashi, T., Yoshimura, T. and Araki, H. (1996) Soleus motoneuron pool excitability in the resting state affects the amount of reciprocal inhibition during dorsiflexion. *Adv. Exerc. Sports Physiol.* 2: 65-72.
  - 19) Funase, K., Higashi, T., Imanaka, K. and Nishihira, Y. (1998) Inter-individual differences of motoneuron pool excitability assessed by H-reflex are associated with the presynaptic inhibition of Ia afferents. *Adv. Exerc. Sports Physiol.* 4: 71-75.
  - 20) 船瀬広三・東登志夫・榊原淳 (2001) 座位および立位における下肢筋と上肢筋のH反射について. *日本運動生理学/日本バイオメカニクス学会合同学会大会大阪2000論集* p.282.
  - 21) Goulart, F., Valls-Solé, J. and Alvares, R. (2000) Posture-related changes of soleus H-reflex excitability. *Muscle & Nerve* 23: 925-935.
  - 22) Hagbarth, K. E., Wallen, G. and Lofstedt, L. (1975) Muscle spindle responses to stretch in normal and spastic subjects. *Scand. J. Rehabil. Med.* 5: 156-159.
  - 23) Higashi, T., Funase, K., Kusano, K., Tabira, T., Harada, N., Sakakibara, A. and Yoshimura, T. (2001) Motoneuron excitability of the hemiplegic patients and their stage of recovery from spasticity assessed by the Hslp/Mslp. *Arch. Physical Med. Rehabilitation*, in press
  - 24) Kayser, B., Bokenkamp, R. and Binzoni, T. (1993) Alpha-motoneuron excitability at high altitude. *Eur. J. Appl. Physiol.* 66: 1-4.
  - 25) Katz, R., Meunier, S. and Pierrot-Deseilligny, E. (1989) Changes in presynaptic inhibition of Ia fibres in man while standing. *Brain* 111: 417-437.
  - 26) Koelman, J. H. T. M., Bour, L. J., Hilgevoord, A. A. J., van Bruggen, G. J. and Ongerboer de Visser, B. W. (1993) Soleus H-reflex tests and clinical signs of the upper motorneuron syndrome. *J. Neuro. Neurosurg. Psychiatr.* 56: 776-781.
  - 27) Levin, M. F. and Hui-Chan, C. (1993) Are H and stretch reflexes in hemiparesis reproducible and correlated with spasticity? *J. Neurol.* 240: 63-71.
  - 28) Meinck, H. (1980) Facilitation and inhibition of the human H reflex as a function of the amplitude of the control reflex. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* 48: 203-211.
  - 29) Mendell, L. M. and Henneman, L. (1971) Terminals of single Ia fibers : Location, density.



- and distribution within a pool of 300 homonymous motoneurons. *J. Neurophysiol.* 34: 171-184.
- 30) Milanov, I. (1992) A comparative study of methods for estimation of presynaptic inhibition. *J. Neurology.* 239: 287-292
- 31) Milner-Brown, S., Girvin, J. P. and Brown, W. F. (1975) The effects of motor cortical stimulation on the excitability of spinal motoneurons in man. *Can. J. Neurolog. Sci.* 2: 245-253.
- 32) Mizuno, Y., Tanaka, R. and Yanagisawa, N. (1971) Reciprocal group I inhibition on triceps surae motoneuron in man. *J. Neurophysiol.* 34: 1010-1017.
- 33) Nielsen, J., Crone C and Hultborn H (1993) H-reflex are smaller in dancers from The Royal Danish Ballet than well-trained athletes. *Eur. J. Appl. Physiol.* 66: 116-121.
- 34) Nielsen, J., Petersen, N. and Crone, C. (1995) Changes in transmission across synapses of Ia afferents in spastic patients. *Brain* 118: 995-1004.
- 35) Rothwell, J. C., Day, B. L., Berardelli, A. and Marsden, C. (1984) Effects of motor cortex stimulation on spinal interneurons in intact man. *Exp. Brain Res.* 54: 382-384.
- 36) Shindo, M., Harayama, H., Kondo, K., Yanagisawa, N. and Tanaka, R. (1984) Changes in reciprocal Ia inhibition during voluntary contraction in man. *Exp. Brain Res.* 53: 400-408.
- 37) 進藤正臣 (1990) 髄節性機能とその中枢性調節. 日獨医報35 : 180-192.
- 38) Schieppati, M. (1987) The Hoffmann reflex : A means of assessing spinal reflex excitability and its descending control in man. *Prog. in Neurobiol.* 28: 345-376.
- 39) Tanaka, R. (1974) Reciprocal inhibition during voluntary movements in man. *Exp. Brain Res.* 21: 529-540.
- 40) 田中勳作 (1986) H反射—ヒトにおける神経生理学研究の一技法. *日本生理学雑誌* 48 : 719-734.
- 41) 田中勳作 (1989) 随意運動制御の脊髄神経機構. *神経科学レビュー* 3 医学書院, pp.61-91.
- 42) 田中勳作 (1995) 痙縮の神経機構?再訪. *リハビリテーション医学.* 32 : 97-105.
- 43) Valls-Sole, J., Alvarez, R. and Tolosa, E. D. (1994) Vibration-induced presynaptic inhibition of the soleus H reflex is temporarily reduced by cortical magnetic stimulation in human subject. *Neurosci. Lett.* 170: 149-152.
- 44) Willer, J. C., Miserocchi, G. and Gautier, H. (1987) Hypoxia and monosynaptic reflexes in humans. *J. Appl. Physiol.* 63: 639-645.
- 45) Wolpaw, J. R. and Carp, J. S. (1997) Memory trace in spinal cord. *Trends in Neurosci.* 13: 137-142.

(平成13年4月25日受付)  
(平成13年8月4日受理)