

運動神経細胞に対する調節機構

— 形態学的立場から —

熱海佐保子

脊髄運動神経細胞上には形態的に異なる多くの軸索終末(ブトン)がシナプスを形成している。これらの軸索終末は三系統に分類される。(1)一次感覚ニューロンからの単シナプス性入力、(2)脳幹、及び大脳皮質運動野からの単シナプス性入力、(3)介在ニューロン或いは脊髄固有ニューロンからの入力である。それぞれの系のブトンに関しその超微構造上の特徴を簡単に記した。更に、最近の免疫細胞化学の技術の進歩によって、脳幹部の淡蒼縫線核、不確縫線核、これらに隣接する内側網様核、青斑及び青斑下核から脊髄運動神経細胞に単シナプス性に投射があることが明らかになっている。これらの伝導路をその神経伝達物質または調節物質(セロトニン、サブスタンスP、TRH、エンケファリン、アセチルコリン、ノルアドレナリン)の側から概説した。これら最近の知見は運動神経細胞がかつて考えられていたよりもはるかに複雑な制御を受けていることを示している。

キーワード：運動神経細胞、シナプス、Ia afferent, 脳幹、神経伝達物質

1. はじめに

運動神経細胞は脊髄の前角にあり、筋肉を動かしている大型の神経細胞で神経細胞の中では最も良くその名を知られている細胞である、がその調節機構の詳細に関しては意外に明らかになっていない点が多い。この神経細胞は、複雑な回路網を形成する中枢神経系の中では少なくとも出力が筋に向けて一本であるという点では解り易い系といえるが、その上には驚く程多種類のシナプスが形成され(1)、従来考えられていたよりはるかに複雑な調節を受けていることが最近解ってきている。免疫細胞化学の進歩により神経伝達物質あるいは調節物質を形態的にも同定できるようになり、この複雑な制御機構の一端がかいま見えてきた。ここでは運動神経細胞はどのような制御をうけているかを著者の専門である形態学的知見を中心に紹介することにする。

2. 運動神経細胞上の入力

では、運動神経細胞はどのような制御を受けているのか？ 大きく分けて次の三系統になる。

- A. 末梢の筋紡錘からの入力
- B. 上位中枢からの下行性入力
- C. 脊髄固有ニューロン及び介在ニューロンからの入力。

これらの入力は形態的には、神経細胞の軸索末端がふくらみその中にシナプス小胞をいれたブトン(bouton)と呼ばれる構造が運動神経細胞の細胞体或は樹状突起上にシナプスを形成している像として捉えられる(図1-6)。このシナプス小胞の中にそれぞれの系の情報を伝達する神経伝達物質が含まれている。系が異なれば神経伝達物質も異なりそれに伴ってブトンないしはシナプス小胞の形態学的特徴も異なってくる。

上述した系はそれぞれ異なった神経伝達物質を持ち異なる形態的特徴をもつブトンを運動神経細胞上に形成しているがその性質のすべてが明らかになっているわけではない。或る系はブトンの形態的な特徴は明ら

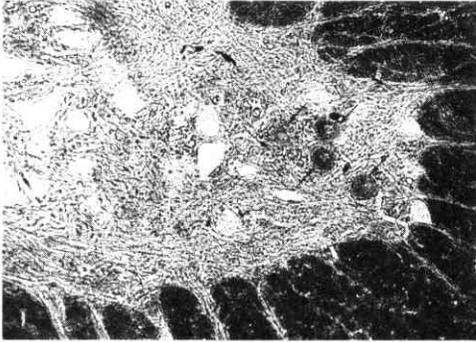


図1. ニワトリ脊髄前角部。筋にHRPを注入し逆行性に一部の運動神経細胞を標識してある。黒くみえる細胞(矢印)が標識された運動神経細胞で白くぬけて見えるのは標識されていない運動神経細胞。Atsumi & Ohsato(1)より。

かになっているが神経伝達物質は不明であり、また或る系は電気生理学的に単シナプス性の投射のあることは報告されているが形態的には捉えられていず、また他の系は神経伝達物質は明らかになっているもののその機能は明かでないといった具合である。以下にそれぞれの系について簡単に紹介する。

3. 末梢の筋紡錘に分布する知覚線維からの入力。

筋紡錘中心部に分布する知覚性線維は脊髄神経節にある大型の偽単極性神経細胞の末梢枝であり、この細胞の中枢枝は脊髄後角に入り単シナプス性に運動神経細胞上にシナプスを形成している。生理学的に骨格筋を伸張した時に現われる伸張反射を構成する系である。もっと解り易い例をあげれば、医師が膝の下をハンマーで叩くと下腿がとびあがる腱反射はこの回路による。この回路を構成する脊髄神経節細胞の神経線維をIa afferentと呼ぶが、この中枢側の軸索末端は運動神経細胞の樹状突起近位部上で特別に大きなブトンを形成し、中に球状のシナプス小胞を含む。更にこのブトンには小さいブトンがaxoaxonicにシナプスを形成しているという特徴がある(2, 3)。神経伝達物質が何かはまだ不明である。

4. 上位中枢からの下行性入力

これには大きく分けて、大脳皮質運動野から下行す

る皮質脊髄路と脳幹部からの下行路がある。

1. 皮質脊髄路。

ヒトやサルなどの霊長類では皮質運動野から単シナプス性に運動神経細胞に興奮性入力がかかっていることが解っているがそれ以下の哺乳類では一度脊髄中間帯の介入ニューロンを介して運動神経細胞を制御している。サルでは対側の皮質運動野を除去すると脊髄第IX野で全ブトンの4%に変性が起こり、これは球状シナプス小胞を含むS型ブトンである(4)。これらS型ブトン(図2)に関してはシナプス小胞以外に特徴のある構造が何か捉えられない限り、形態のみで他の経路からのS型ブトンから分離同定することは不可能である。

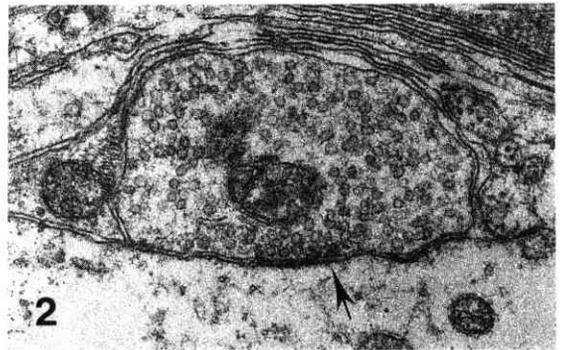


図2. 運動神経細胞上のS型終末の電子顕微鏡写真。球状のシナプス小胞を含む。矢印はsynaptic specializationの部分を示す。x 28,000.

2. 脳幹部からの下行路。

これには様々の種類がある。古くより明らかになっているのは赤核脊髄路、前庭脊髄路、視蓋脊髄路、網様体脊髄路などであるがそのうち運動神経細胞に単シナプス性に連絡している線維を含むのは網様体脊髄路である。しかしその神経伝達物質、シナプスの形態的特徴などはまだよくわかっていない。

近年免疫細胞化学の著しい進歩によって、思いがけなく多種類の神経ペプチド或いは生体アミンを含む神経細胞の軸索末端が運動神経細胞とシナプスを形成していることが明らかになった。これらのうち多くの神経細胞は脳幹の縫線核にまた一部はこれに接する網様核にあり運動神経細胞に単シナプス性に入力を送っている。この節ではこれらの神経伝達物質(調節物質)及び関連する古典的神経伝達物質側から下行路を述べることにする。

i) セロトニン

既に1960年代半ばに Dahlström and Fuxe (5)により、縫線核尾側部と隣接する内側網様核から脊髄への投射があることが、組織をフォルムアルデヒドのガスで処理し、セロトニンの蛍光を検出する方法(Falck-Hillarp法)により示唆されていたが、その後1980年代になり抗セロトニン抗体を用いて免疫細胞化学的に運動神経細胞には密にセロトニン含有神経線維がシナプスを形成していることが光顕及び電顕レベルで明らかになった(図3)。ニワトリではセロトニン含有軸索終末は細長い有芯小胞と扁平明小胞を含み他の有芯小胞含有終末特にサブスタンスPを含む終末から形態的に区別することができる(6, 7)。

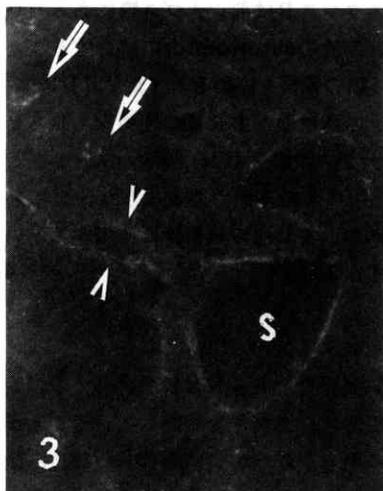


図3. 運動神経細胞上のセロトニン含有終末を示す蛍光顕微鏡写真。抗セロトニン抗体を用い間接抗体法で染めてある。運動神経細胞の細胞体(S)及び樹状突起は密にセロトニン含有終末で囲まれている。矢印は樹状突起の横断像、矢尻は縦断像を示す。

しかしラット、サルではセロトニン含有終末には同時にサブスタンスPも共に含まれ、形態的にもセロトニン含有終末から区別できない(7)。脊髄に分布するセロトニン含有終末の起始細胞は延髄の縫線核群(不確縫線核、淡蒼縫線核、大縫線核)と内側網様核群のうち、巨大細胞性網様核、橋のレベルでは橋縫線核、さらに中脳レベルでも網様核、また数は少ないが背側縫線核に分布していることが、HRPの逆行性標識と免疫細胞化学を組み合わせることによって示された

(8)。順行性に放射性同位元素で標識したアミノ酸を取り込ませた実験結果によれば、この中で運動神経細胞への投射がほぼ確実と考えられるのは不確縫線核と巨大細胞性網様核である(9)。また脳幹部のセロトニン含有細胞のうちかなりの部分がサブスタンスPも共に含み、一部はTRHも含んでいる(15)。

セロトニンは運動神経細胞に対して直接の興奮作用はないが、他の興奮性神経伝達物質、例えばグルタミン酸によって起こされる興奮作用に対して促進効果があることが示されている(10)。セロトニン含有神経線維は運動神経細胞を網状にとり囲むように分布しているが(11)、このように分布することにより運動神経細胞の反応性を全般的に高めていると考えられる。一方、脊髄後角に下行する大縫線核からのセロトニン含有神経線維は、痛覚の伝達に対して抑制作用があることが知られており、もし前角と後角への二系統の縫線核-脊髄系が同時に作用すると、痛いという感覚を減じることにより運動を高めることになると考えられる(12)。

ii) サブスタンスP(S P)

1970年代半ばには前角にかなりの量のS Pがあることが免疫組織化学的に、またラヂオイムノアッセイによって示されていたが、1980年代始めになりS P含有軸索終末が運動神経細胞とシナプスを形成していることが電顕レベルで示された(13, 14)。S P含有終末も有芯小胞を含む。セロトニンの項で述べたように哺乳類ではS Pとセロトニンは同一ブドン内に共存しているが、ニワトリでは異なる特徴を持つブドン内にある(図4)(6, 7)。哺乳類でもすべてのセロトニン含有ブドンがS Pを含んでいるわけではないようである。一般にセロトニン免疫活性を示すブドンの数はS P免疫活性を示すブドンの数より多い(7)。Bowker等(15)によれば、ラット脳幹部において例えば縫線核で脊髄に下行する神経細胞の83%にセロトニンが含まれ、55%にS Pが含まれるという。また我々の研究ではサルでは小数であるが、二重標識を行ってもS Pのみしか検出されないブドンがあり(7)、ニワトリでは共存しないことを考慮すると、比較解剖上でも、また運動神経細胞に対するこれらの物質の調節機構を知る上でも興味深い。

脳幹部にあって脊髄へ下行しているS P含有神経細胞は不確縫線核、淡蒼縫線核、大縫線核、巨大細胞性

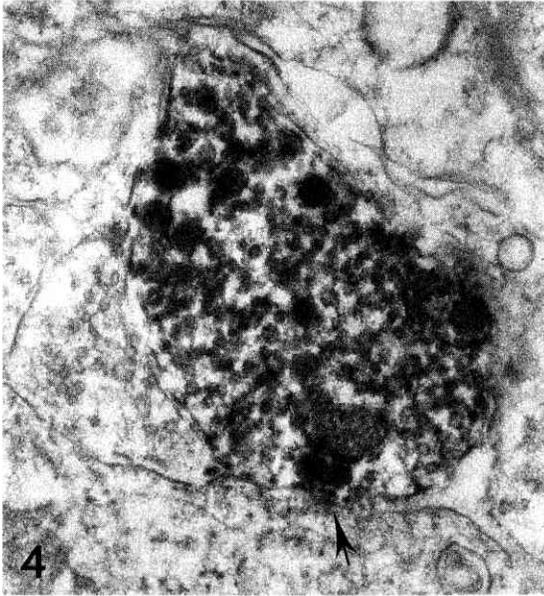


図4. ニワトリ運動神経細胞上のS P含有終末の電子顕微鏡写真。中に球状の有芯小胞を含む。矢印はsynaptic specializationを示す。PAP法で染めてある。
x 38,000. Atsumi et al. (6)より。

網様核などにあり(15)、これらのうち運動神経細胞上のS P含有軸索終末の起源はセロトニンとはほぼ同様に不確縫線核、巨大細胞性網様核あたりと思われる。前角におけるS P含有神経線維が脳幹部からの下行性の線維であることはセロトニン含有線維を選択的に破壊する薬物、たとえば5, 6-dihydroxytryptamineをクモ膜下槽に入れると脊髄前角のセロトニン及びS P免疫活性がほとんど完全に消失することからも示唆されている(16)。S Pは運動神経細胞に対しては直接の興奮作用があることが報告され、またセロトニンと同様グルタミン酸によって起こされた興奮性を高めることが報告されている(17)。

iii) T R H (thyrotropin releasing hormone, 甲状腺刺激ホルモン放出ホルモン)

T R Hはもともとは視床下部より出され甲状腺刺激ホルモン(T S H)の放出を促進するホルモンとして知られている。T R H免疫活性のある神経細胞及び線維が脊髄前角を含む中枢神経系内に広く分布していることは1970年代半ばに始めて光顕レベルで示され、その後、運動神経細胞上にT R H含有ブトンがシナプスを

形成していることが電顕レベルで1980年代始めに示された(18)。脊髄へ下行しているT R H含有細胞は延髄の淡蒼縫線核と網様核腹外側部に検出されている(15)。T R Hは運動神経細胞に興奮性の作用がある(19)。また、最近T R Hは側索硬化症において前角部で減少していることが報告されている(20)。

既に述べたようにセロトニン、S P及びT R Hに関しては、一つの神経細胞内にかなり共存がある。縫線核或いは網様核にあるT R H含有細胞の一部はセロトニンも共に含み、さらに一部はS Pもふくんでいる。このような共存はラットでは著しいが、その程度にはかなりの種差がありそうである。では機能的にどのような意義を持つのだろうか。Hökfelt等はこれに対して、サブスタンスPは前シナプス膜にあるセロトニンに対する抑制性のautoreceptorに結合することにより後シナプス膜の興奮を高める。またT R Hに関しては、セロトニンの拮抗薬がT R Hの作用をもおさえることから後シナプス膜のT R H receptorがセロトニンのreceptorと何らかの連係のあるような位置にあり後シナプス膜において共同で興奮性に作用するという仮説を提出している(16)。

iv) エンケファリン(E N K)

内因性鎮痛物質であるE N Kを含有する軸索終末も運動神経細胞とシナプスを形成していることが免疫細胞化学的に明らかになっている(図6)(21)。微細構造上は有芯小胞を含むブトンである。E N K含有終末の起源は脳幹部にあるE N K含有細胞かまたは脊髄内のE N Kを含有する介在ニューロンと考えられる。脳幹部では巨大細胞性網様核に脊髄へ投射しているE N K含有細胞がある(15)。しかしE N Kの場合は脊髄切断が下位の脊髄のE N K分布に影響しないという報告もあり、運動神経細胞上のE N K含有軸索終末の由来は脊髄内の介在ニューロン由来が主であるかもしれない。

E N Kは直接投与しても運動神経細胞に膜電位の变化を起こさないが、予め投与しておく、グルタミン酸を投与しても脱分極を起こさないことが報告されている(22)。脊髄後角ではE N KはS Pによる痛覚の伝達に対する抑制作用があり形態的にもE N K線維とS P含有線維間の相互作用を示唆する所見が得られているが、前角では両者の相互作用を示すような所見はなく、E N K含有終末の機能が痛覚と何らかの関連があるか

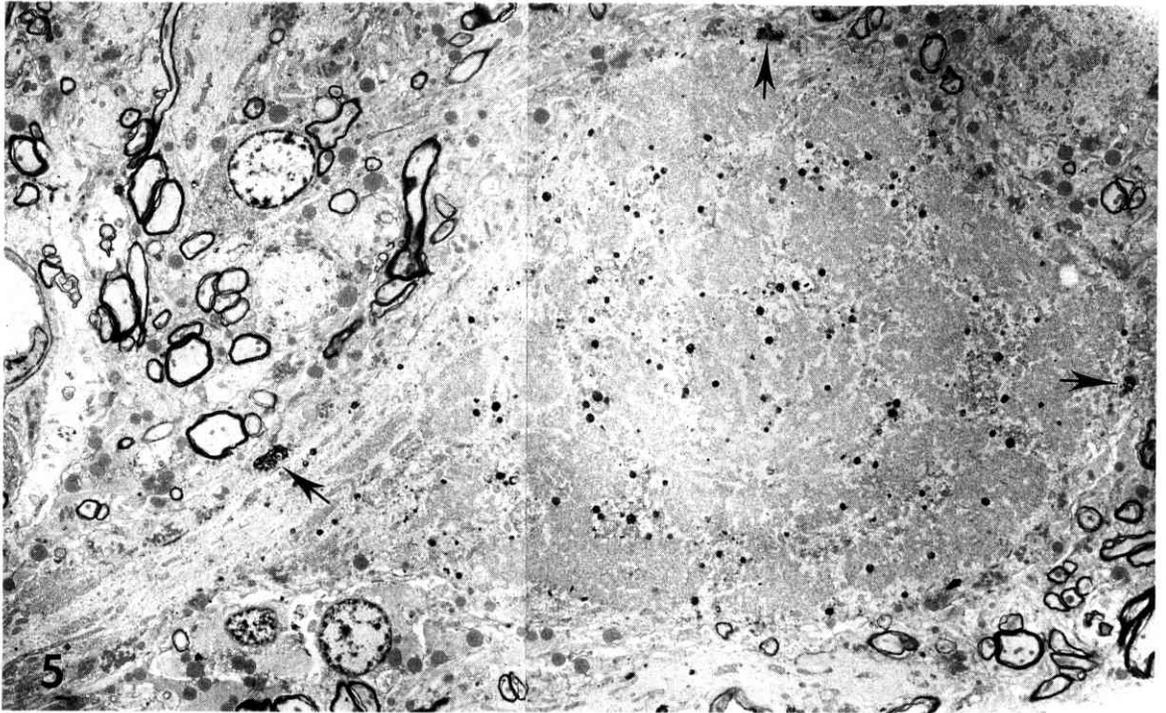


図5. 運動神経細胞上のENK含有終末を示す電子顕微鏡写真。運動神経細胞はHRPにより逆行性に標識してある。3個のENK含有終末が運動神経細胞とシナプスを形成している(矢印)。x 2,500. Atsumi & Sakamoto(21)より。

などは不明である。

v) アセチルコリン(Ach)

Ach作動性シナプスが運動神経細胞にあることはその分解酵素であるアセチルコリンエステラーゼがシナプス間隙に存在するシナプスがあることから推測されたが(図6)(23)、さらに免疫細胞化学的にその合成酵素であるコリンアセチルトランスフェラーゼに対する抗体を用いて明らかになった(24)。微細構造上は球状の明小胞を含むブトンである。

Ach含有終末の起源も一部は脳幹部からの下行性の線維であることを示唆するかなり多くの報告がある(23)。また延髄の巨大細胞性網様核にはこの核を特徴づける大型の神経細胞があるが、この細胞は脊髄へ投射していて、神経ペプチドあるいはアミンは何もふくんでいずアセチルコリンエステラーゼ活性を持つという(15)。下行性線維の他に運動神経細胞には反回性側枝がありその細胞体とシナプスを形成していること

がわかっており、このシナプスはAch作動性である(25)。生理学的にも、運動神経細胞の多くはAchに対して脱分極を起こす(26)。

vi) ノルアドレナリン(NA)

NA含有線維が脳幹部から脊髄前角に投射していることは、セロトニンと同様組織蛍光法(Falck-Hillarp法)で緑色の蛍光を示すことにより古く1960年代半ばに Dahlström and Fuxe (27) により示されていた。その後この問題は改良されたカテコールアミンの蛍光検出法、或いは分解酵素であるmonoamine oxidaseの組織化学的検出などを逆行性細胞標識法と組み合わせ検討され、橋上部から菱脳峽にある青斑、青斑下核及び延髄から脊髄へ投射していることが報告された。最近Westlund等(28)がNA合成酵素であるドーパミン-β-水酸化酵素に対する抗体を用いて免疫細胞化学的方法と逆行性細胞標識法との二重標識を行った結果ではNA含有線維の投射は86%が青斑及び青斑下核

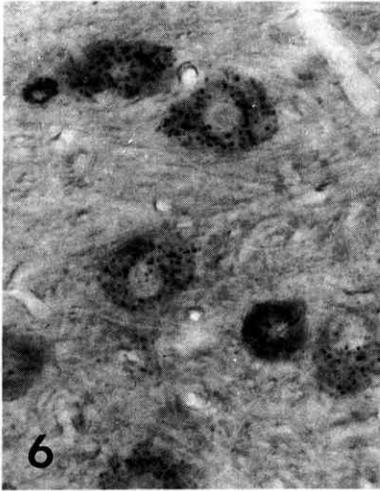


図6. アセチルコリンエステラーゼを組織化学的に染めた前角部。運動神経細胞上に見られる黒い大小の点があセチルコリンエステラーゼの存在する部位である。アセチルコリンエステラーゼは或る型のシナプスのシナプス間隙に存在するのでこの黒点がブトンの存在部位を示していることになる。運動神経細胞上にはこのように多くのブトンがシナプスを形成している。

であり、残りはmedial and lateral parabrachial nuclei及びKölliker-Fuse nucleusにあり、延髄から脊髄への投射は見られないという。

青斑を刺激すると、脊髄の運動神経細胞に興奮性シナプス後電位を起こし、一部の運動神経細胞には活動電位を起こすことができ、また単シナプス性伸張反射と屈曲反射に対し促通作用があることが報告されている(29)。パーキンソン病は黒質-線条体系に分布するドーパミン系の障害を主病変とすることは既によく知られているが、青斑でもドーパミン- β -水酸化酵素が減少していることが報告されている(30)。

5. 脊髄固有ニューロンあるいは介在ニューロンからの入力

運動神経細胞には脊髄内の脊髄固有ニューロン、或いは介在ニューロンからもかなりの入力が入る。皮質脊髄路の多くは介在ニューロン経由で運動神経細胞を調節しているし、また赤核脊髄路、視蓋脊髄路、前庭脊髄路はすべて介在ニューロン経由で運動神経細胞を

制御している。筋紡錘や皮膚からも介在ニューロン経由の多シナプス反射弓によるより複雑な調節機構がある。しかし個々の経路に關与する介在ニューロンの形態的特徴や神経伝達物質などはまだ不明である。形態的に捉えられている唯一の介在ニューロンはRenshaw cellで、運動神経細胞の軸索側枝から単シナプス性興奮を受け運動神経細胞或いはIa抑制性介在ニューロンへ抑制性入力をおくる。Renshaw cellにはその神経伝達物質がGABAによるものとグリシンによるものと二種類あるといわれているが(31)形態的に運動神経細胞上ではまだ捉えられていない。

6. おわりに

以上形態的の知見を中心に非常におおざっぱに運動神経細胞の受ける調節機構の輪郭を描き出してみた。骨格筋の運動は目でみることが出来るし、直接に筋を動かすのは運動神経細胞だけなので非常に単純な系のようにみえるが実は複雑な調節機構が働きその詳細はまだ不明な点の方が多い。これらが少しずつでも解明されていくに伴い随意運動に關連する難病の治療法も進んでいくことと思う。近年の免疫細胞化学の発達と共に明らかになった縫線核脊髄路、青斑脊髄路に關しては、縫線核、青斑などが大脳辺縁系の制御を受けていることが最近明らかになっている(12)。即ち運動神経細胞には相当に情動の影響が働いていることになる。気が進まないと無意識に動作が鈍くなるわけである。

文 献

- 1) Atsumi, S. & Ohsato, K.: Synaptology of α -motoneurons in the chicken spinal cord. *Neurosci. Res.*, 2, 77-96, 1984.
- 2) Conradi, S., Cullheim, S., Gollvik, L. & Kellerth, J.O.: Electron microscopic observations on the synaptic contacts of group Ia muscle spindle afferents in the cat lumbosacral spinal cord. *Brain Res.*, 265, 31-39, 1983.
- 3) Fyffe, R.E.W. & Light, A.R.: The ultrastructure of group Ia afferent fiber synapses in the lumbosacral spinal cord of the cat. *Brain Res.*, 300, 201-209, 1984.

- 4) Bodian, D.: Origin of specific synaptic types in the motoneuron neuropil of the monkey. *J. Comp. Neurol.*, 159, 225-244, 1975.
- 5) Dahlström, A. and Fuxe, K.: Evidence for the existence of monoamine neurons in the central nervous system. II. Experimentally induced changes in the intraneuronal amine levels of bulbospinal neuron systems. *Acta physiol. Scand.*, 64(Suppl. 247), 1-36, 1965.
- 6) Atsumi, S., Sakamoto, H., Yokota, S. & Fujiwara, T.: Substance P and 5-hydroxytryptamine immunoreactive presynaptic boutons on presumed α -motoneurons in the chicken ventral horn. *Arch. Histol. Japon.*, 48, 159-172, 1985.
- 7) 坂本宏史、熱海佐保子: 脊髄前角におけるサブスタンスPおよびセロトニン免疫反応陽性終末に見られる種差について。第44回日本電子顕微鏡学会予稿集、p57, 1988.
- 8) Bowker, R.M., Westlund, K.N., Sullivan, M.C. & Coulter, J.D.: Organization of descending serotonergic projections to the spinal cord. In *Prog. Brain Res.*, vol. 57(Kuypers, H.G.J. M. & Martin, G.F., eds.), pp 239-265, 1982.
- 9) Martin, G.F., Humbertson, A.O., Laxson, C. & Panneton, W.M.: Evidence for direct bulbospinal projections to laminae IX, X and the intermediolateral cell column. Studies using axonal transport techniques in the North American opossum. *Brain Res.*, 170, 165-171, 1979.
- 10) McCall, R.B. & Aghajanian, G.K.: Serotonergic facilitation of facial motoneuron excitation. *Brain Res.*, 169, 11-27, 1979.
- 11) Sano, Y. & Ueda, S.: Characteristic structures of serotonin neuron system. An immunohistochemical study. *Histochemistry*, 88, 497-500, 1988.
- 12) Holstege, J.C. & Kuypers, H.G.J.M.: Brainstem projections to spinal motoneurons: an update. *Neuroscience*, 23, 809-821, 1987.
- 13) De Lanerolle, N.C. & LaMotte C.C.: The morphological relationships between substance P immunoreactive processes and ventral horn neurons in the human and monkey spinal cord. *J. Comp. Neurol.*, 207, 305-313, 1982.
- 14) Vacca, L.L., Hobbs, J., Abrahams, S. & Naftchi, E.: Ultrastructural localization of substance P immunoreactivity in the ventral horn of the rat spinal cord. *Histochemistry*, 76, 33-49, 1982.
- 15) Bowker, R.M., Westlund, K.N., Sullivan, M.C., Wilber, J.F. & Coulter, J.D.: Descending serotonergic, peptidergic and cholinergic pathways from the raphe nuclei: a multiple transmitter complex. *Brain Res.*, 288, 33-48, 1983.
- 16) Hökfelt, T., Fried, G., Hansen, S., Holets, V., Lundberg, J.M. & Skirboll, L.: Neurons with multiple messengers - distribution and possible functional significance. In *Prog. Brain Res.*, vol. 65(van Ree, J.M. and Matthysse, S., eds.), pp 115-137, 1986.
- 17) Otsuka, M., Konishi, S., Yanagisawa, M., Tsunoo, A. & Akagi, H.: Role of substance P as a sensory transmitter in spinal cord and sympathetic ganglia. In *Substance P in the Nervous System* (Porter, R. & O'Connor, M. eds.), Ciba Foundation Symposium 91, pp13-34, London, Pitman, 1982.
- 18) Ulfhake, B., Arvidsson, U., Cullheim, S., Hökfelt, T., Brodin, E., Verhofstad, A. & Visser, T.: An ultrastructural study of 5-hydroxytryptamine-thyrotropin-releasing hormone- and substance P-immunoreactive axonal boutons in the motor nucleus of spinal cord segments L7 - S1 in the adult cat. *Neuroscience*, 23, 917-929, 1987.
- 19) White, S.R.: A comparison of the effects of serotonin, substance P and thyrotropin-releasing hormone on excitability of rat spinal motoneurons in vivo. *Brain Res.*, 335, 63-70, 1985.
- 20) Mitsuma, T., Nogimori, T., Adachi, K., Mukoyama, M. & Ando, K.: Concentrations of immunoreactive thyrotropin-releasing hormone in spinal cord of patients with amyotrophic lateral sclerosis. *Amer. J. Med.*

- Sci., 287, 34-36, 1984.
- 21) Atsumi, S. & Sakamoto, H.: Enkephalin-like immunoreactive axon terminals make synapses with α - motoneurons in the chicken. *Brain Res.*, 409, 187-192, 1987.
- 22) Zieglgänsberger, W. & Tulloch, I.F.: The effects of methionine-and leucine-enkephalin on spinal neurones of the cat. *Brain Res.*, 167, 53-64, 1979.
- 23) Sakamoto, H., Ohsato, K. & Atsumi, S.: Acetylcholinesterase activity at the synapses of presynaptic boutons with presumed α - motoneurons in chicken ventral horn. Light - and electronmicroscopic studies. *Histochemistry*, 83, 291-298, 1985.
- 24) Houser, C.R., Crawford, G.D., Barber, R.P., Salvaterra, P.M. & Vaughn, J.E.: Organization and morphological characteristics of cholinergic neurons: an immunocytochemical study with a monoclonal antibody to choline acetyltransferase. *Brain Res.*, 266, 97-119, 1983.
- 25) Cullheim, S., Kellerth, J.-O. & Conradi, S.: Evidence for direct synaptic interconnections between cat spinal α - motoneurons via the recurrent axon collaterals: a morphological study using intracellular injection of horseradish peroxidase. *Brain Res.*, 132, 1-10, 1977.
- 26) Zieglgänsberger, W. & Reiter, Ch.: A cholinergic mechanism in the spinal cord of cats. *Neuropharmacology*, 13, 519-527, 1974.
- 27) Dahlström, A. & Fuxe, K.: Evidence for the existence of monoamine-containing neurons in the central nervous system. *Acta Physiol. Scand.* 62 (Suppl. 232), 5-55, 1964.
- 28) Westlund, K.N., Bowker, R.M., Ziegler, M.G. & Coulter, J.D.: Noradrenergic projections to the spinal cord of the rat. *Brain Res.*, 263, 15-31, 1983.
- 29) Chan, J.Y.H., Fung, S.J., Chan, S.H.H. & Barnes, C.D.: Facilitation of lumbar mono-synaptic reflexes by locus coeruleus in the rat. *Brain Res.*, 369, 103-109, 1986.
- 30) 永津俊治: パーキンソン病。蛋白質、核酸、酵素、29, 1801-1814, 1984.
- 31) Kandel, E.R. & Schwartz, J.H.: *Principles of Neural Science* 2nd ed., New York, Elsevier, 1985.

Abstract

The control system of spinal α -motoneurons

— morphological aspect —

Saoko ATSUMI

There are many morphological types of presynaptic boutons impinging on spinal α -motoneurons. The origins of these presynaptic boutons are classified into three components: (1) monosynaptic inputs from the sensory neurons, (2) monosynaptic descending inputs from the brainstem and motor cortex, and (3) inputs from interneurons or propriospinal neurons. Concerning the boutons of each origin, the ultrastructural characteristics are briefly described. As for the descending pathways from the brainstem, recent advances in immunocytochemical techniques have revealed the existence of direct projections to spinal motoneurons from the raphe pallidus and obscurus, the adjoining ventral medial reticular formation, and the locus coeruleus and subcoeruleus. These pathways are reviewed in terms of their neurotransmitters and/or modulators which include serotonin, substance P, TRH, enkephalins, acetylcholin and noradrenalin. All these recent findings suggest that spinal α -motoneurons are regulated in a much more complex way than had previously been supposed.

Department of Anatomy