

特集 ■アクチュエータ・テクノロジー ～ヒトとの親和性を目指して～

生体アクチュエータの基礎と自己運動知覚

～ヒトの筋張力調節と運動系のバーチャルな駆動～



金子文成

KANEKO FUMINARI

札幌医科大学



横井孝志

YOKOI TAKASHI

産業技術総合研究所

1. はじめに

筋収縮は、アデノシン三リン酸のエネルギーを利用して行われ、その結果として張力を生じる。したがって、筋収縮により引き起される関節運動は、化学的エネルギーの物理的運動量への変換と言い換えることができる。すなわち、筋は生体におけるアクチュエータである。生体におけるアクチュエータの出力調節、すなわち筋張力の調節は、中枢神経系によって司られている。その詳細な機構は未解明な部分も多いものの、生体の複雑な機構は今後のアクチュエータテクノロジーの参考になるものとする。本稿では、生体の筋張力調節の仕組みについて、これまでに明らかにされてきた事柄について解説する。さらに、生体においては運動の発現機構の解明あるいは感覚情報処理と運動生成との統合機能を解明していく上で意義深い知見として、VR学会で取り上げる話題に共通性があるものと筆者が考える最近の話題を紹介する。

2. 運動単位

一つの運動ニューロンとそれに支配される筋線維の全てを一つの単位として、運動単位 (motor unit) と呼ぶ (図 1)。一つの運動単位に含まれる筋線維は、同じ運動ニューロンに支配されているので、運動ニューロンを

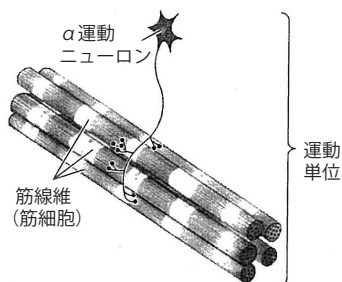


図 1 運動単位 [1]

下行するインパルスによって、ほぼ同時に筋収縮がおこる。一般に、一つの運動単位に含まれる筋線維の数 (神経支配比) は、微細な運動を行う耳小骨筋や眼筋で少なく、四肢の筋で多い [1]。四肢の筋においては、下肢の抗重力筋で神経支配比が 1000 以上であるのに対し、手指の運動を制御する筋では 3 本ほどしか支配していない [2]。運動単位には、“速い運動単位 (fast motor unit)” と “遅い運動単位 (slow motor unit)” との二種類がある。速い運動単位では、 α 運動ニューロンがより太く、疲労しやすい。遅い運動単位では、 α 運動ニューロンがより細く、疲労しにくい。速い運動単位では運動ニューロンの発射頻度が 30-60 発 / 秒と速く、逆に遅い運動単位では 10-20 発 / 秒の比較的遅い発射頻度となる [2]。

3. 筋張力調節と運動単位の制御

筋張力は、運動に参画する運動単位の数と運動に参画した運動単位の発射頻度を制御することにより調節される。運動単位が運動に参画することを運動単位の動員 (リクルートメント, recruitment) と言う。そして、運動単位発射頻度の調節機構を rate coding と言う。図 2 は台形型に筋張力を発揮している最中の運動単位活動を、decomposition technique という方法により解析した結果を示したものである [3]。この場合には、MU#2 ~ #6 まで五つの運動単位活動が記録されており、それぞれに便宜的に番号が割り振られている。MU#2 は筋張力発揮時から活動が見られ、順に各運動単位の活動が始まる。また、図 2-A で各運動単位活動を示すグラフの縦軸は発射の時間間隔を表しており、筋張力が高くなるにつれて発射間隔が短くなることがわかる。運動単位活動を発射頻度で表したものが、図 2-B である。運動単位の動員順序はサイズの原理 (size principle) にしたがっているとされ、運動ニューロンの小さいものか

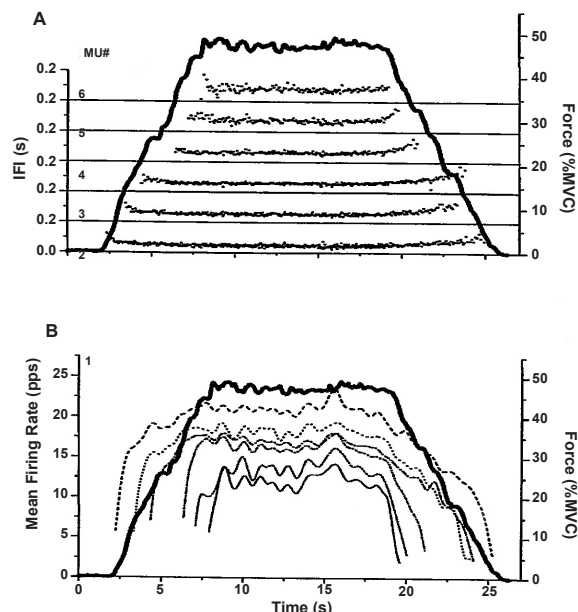


図2 運動単位の発射様相. A. 点プロット, IFI: 発射間隔.
B. 発射頻度プロット. [3]

ら大きいものへと順に動員される. 図2において早く動員された運動単位(動員閾値 recruitment threshold が低い)は, 筋張力の増加に伴って遅く動員された運動単位(動員閾値が高い)よりも発射頻度が高くなる. すなわち, より早く動員された運動単位ほど筋張力あたりの発射頻度は高い. また, より遅れて動員された運動単位は, 早く動員された運動単位と比べて先に活動を終了する(decruitment). このため, 図3のように発射頻度をプロットすると, 筋張力の発揮過程を通して, 早く動員された運動単位が遅く動員された運動単位の上に重なっているように見える. このプロットされた結果は, 玉葱の鱗形のような形に見えることから, onion skin phenomenon と呼ばれる.

また, 運動単位の発射頻度は, 筋張力の発揮状況(運動速度など)によっても異なる. 瞬時に高い張力を発揮するような場合には, 通常発射間隔が非常に短くなり, 単一の運動単位が瞬時に2回連続で発射する現象が確認されている. この, 通常発射間隔をおかずに連続して発射することを doublet と言う.

全ての運動性の下行路は最終的には脊髄運動ニューロンを介して作用する. 脊髄前角には α 運動ニューロンと γ 運動ニューロンがあり, 筋収縮に直接作用するのは α 運動ニューロンである. 運動単位の動員と発射頻度は, 脊髄前角にある α 運動ニューロンプールへの入力により制御され, 3種類に分類される[2]. 一つは, 皮質運動野や脳幹など上位からのものであり, 二つ目は筋紡錘からの求心性入力である. 三つ目の入力, 神経回路

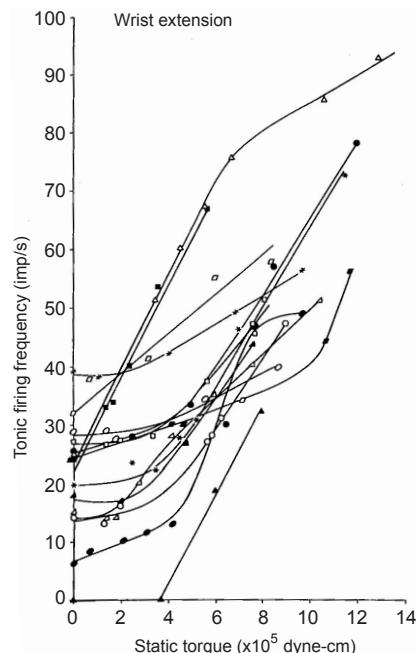


図3 皮質運動野錐体路細胞の発火頻度と等尺性筋張力との関係 [9]

網の要素である脊髄介在ニューロンからの入力である. 運動に伴う様々な入力(皮膚, 腱などに存在する様々な受容器から)によって, 促進性および抑制性の効果を生じる.

4. 皮質運動野における錐体路細胞発火と筋張力

筋張力を調節するにあたり, 中枢下行指令が集約される α 運動ニューロンプールに対する入力には, いくつかの種類があることを述べた. その中で, 微細な張力の調節が求められる運動においては, 運動単位活動の制御に対して上位中枢から脊髄運動ニューロンプールへの直接入力優先されることを示唆する研究が散見される[4-6]. 後で述べる, 反射の利得を調節する筋張力の制御とは役割分担が異なるようである. では, 上位中枢が制御する運動の変数は何なのか. Evartsら(1968)[7]の実験結果から, 皮質運動野における錐体路細胞の発火頻度は, 関節角度変化ではなく筋張力の変化に関連していることが明らかにされた. そして, 皮質運動野でサンプルされたニューロンのうち20-50%のものは, 等尺性の筋張力と関連することが報告された. その後の研究においても錐体路細胞の発火頻度と筋張力に関連があることが示されている[8]. 図3はCheney & Fetz(1980)が報告した, 等尺性の手関節伸展トルクと錐体路細胞の発火頻度との関係であり, ほぼ直線を示すことがわかる[9]. このことから, 等尺性の筋張力は100%の割合で皮質運動野錐体路細胞の発火頻度で符号化されるものではないが, 重要であることは間違いないと考えられている.

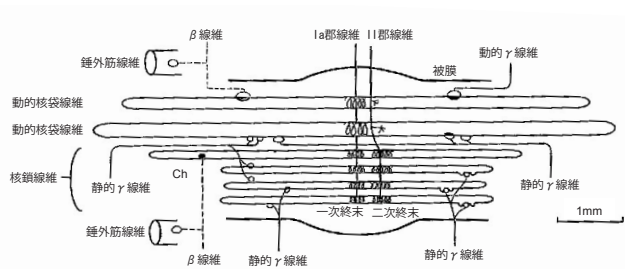


図4 筋紡錘の神経支配 [10]

5. 反射を利用した緊張力の調節

筋張力はしばしば非随意的に調節される。これには、末梢への刺激あるいは感覚入力により誘起される反射が関与する。筋張力を調節するために利用される反射の代表的なものは、伸張反射 (stretch reflex) である。筋が引き伸ばされることで筋に内在する筋紡錘内の錐内筋線維も伸張される。このとき錐内筋線維に巻き付いた感覚神経 (主に Ia 線維) の終末が変形することで求心性インパルスが発射する。筋紡錘から出た求心性インパルスは Ia 線維を通り一つのシナプスを介して直接的に α 運動ニューロンに入力し、引き伸ばされた筋の張力を増す。このように、筋が引き伸ばされ、そのとき発生した求心性インパルスによって、引き伸ばされた筋の張力を生み出す反射が伸張反射であり、興奮性の反射である。

錐内筋線維には核袋線維 (動的, 静的) と核鎖線維がある。Ia 群線維はその両方にらせん状にからみつくように終わっており、一次終末と呼ばれる。また II 群線維は主として核鎖線維に終わり、二次終末と呼ばれる (図4)。一次終末は加速度に対して敏感であり、筋が伸張されはじめると一過性に急激な発射頻度の増加が起こる。この反応は動的反応と言われ、二次終末ではほとんど見られないか非常に弱いとされている。筋をゆっくりと伸張し、徐々にさらに伸張すると、筋紡錘からの発射頻度と伸張が比例する。この反応は静的反応と言われ、動的反応と区別される。静的反応は、筋の長さ情報を符号化するものである [10]。

伸張反射を利用した筋張力の制御は、フィードバック制御として説明される。ボールが手に到達するインパクトの前に、すでにボールから受ける力を予測して上腕二頭筋 (Biceps), 上腕三頭筋 (Triceps), 尺側手根屈筋 (FCU), および橈側手根伸筋 (ECR) の筋活動を高めている。このインパクトまでの部分では、フォードフォーワード制御が実行されている。この時の筋電図活動を平均整流波で示したのが、図 5B で、▲ の印からインパクトまでの間に、すでに筋電図が増大していることがわかる。ボールが手に到達したインパクトの後に肘関節および手関節

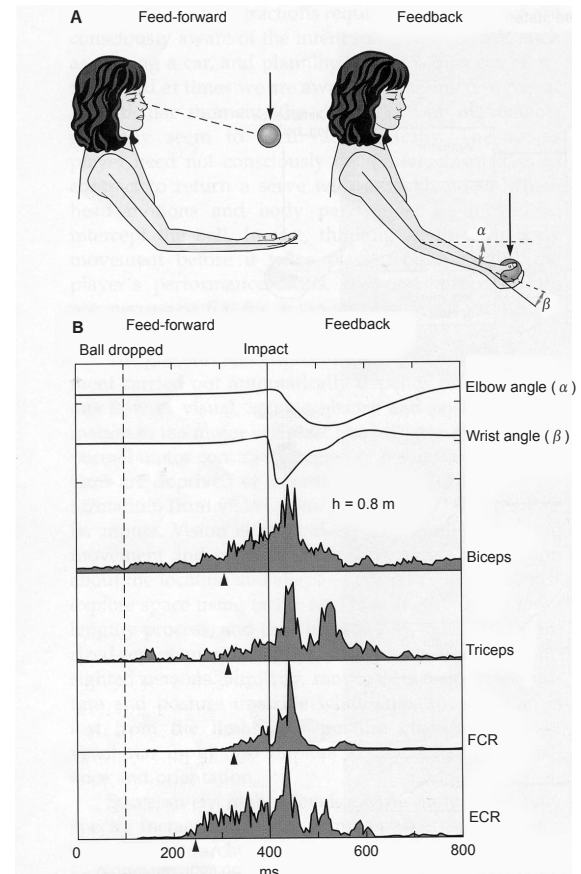


図5 伸張反射を利用した筋張力の制御 [11]

が受動的に伸展し (α , β), 伸張反射が誘起され、各筋の共同収縮がより強く行われる。その結果として、図 5B においてインパクトの 400ms 時点から 450ms くらいまでの間に、急激な筋電図量の増加が認められる。その電気活動が筋張力に変換され、結果的に関節角度がもとの位置へと戻る。このような制御は日常生活やスポーツ活動で頻繁に見られ、センサーである筋紡錘からの入力信号をアクチュエータである筋にどの程度の大きさの指令値として戻すかの利得調節は、上位中枢により行われる。

6. 運動系のバーチャルな駆動

随意的あるいは反射的な筋張力の発揮や調節とは別に、様々な感覚入力を行うことで、現実には運動していないにもかかわらず、一人称的に関節運動を知覚する運動錯覚を誘起することができる。

一般的なバーチャルリアリティでは、環境や様々な感覚を人工的に与えることにより、知覚を再現したり、全身が移動している感覚を再現したりする。それに対して、一人称的に運動した感覚を誘起させるには、筋紡錘や皮膚を物理的に刺激したり、視覚刺激を与えた

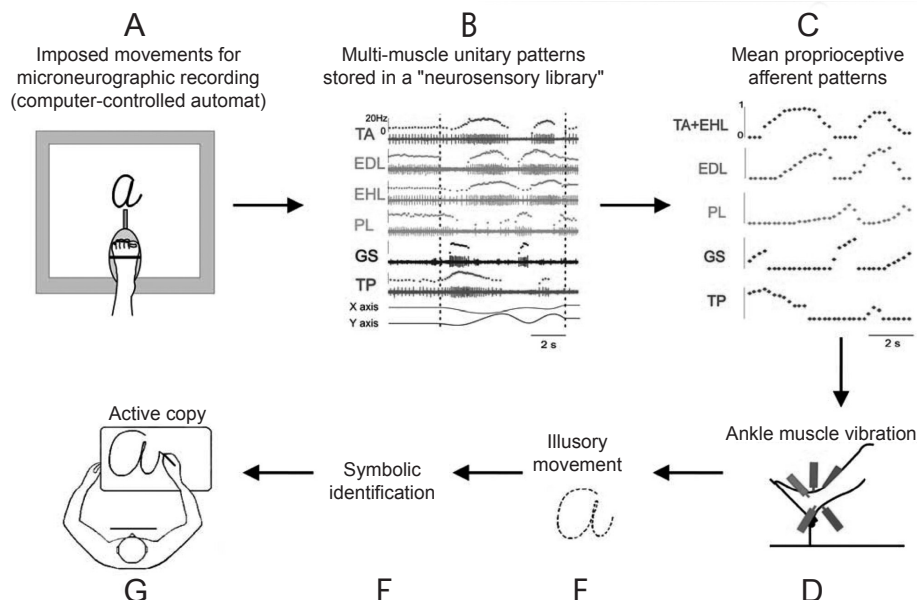


図6 腱振動刺激による自己運動錯覚の誘起. 足関節運動させ (A), その時に記録された筋紡錘発射パターンをもとに (B,C), 振動刺激を構成し (D), アルファベットを記述したと錯覚させる (E,F). そして, 記述したと錯覚した運動を手で再現させている (G) [12].

* 口絵にカラー版掲載

りする. 筋紡錘を物理的に刺激する方法は, 緊張性振動刺激と呼ばれるもので, 腱を持続的に振動刺激する. それにより筋紡錘を発射させて自己運動錯覚を引き起こすことができる. 複数の筋に対して時間空間的に協調して刺激を与えることで, 複数筋の協調運動を再現する. 例えば, 図6は, Roll JP らが行った実験を示す. まず足関節周囲の腱に対して適切なタイミングと強度で振動刺激を与える (図6A). そうすると, 筋紡錘が発射するために自己が運動した錯覚を感じる. 彼らは, 過去の実験においてあらかじめアルファベットを記述する際に筋紡錘が発射するパターンを記録しておいて (図6B,C), その筋紡錘発射パターンを再現するように振動刺激した. それによって, 被検者は振動刺激中にアルファベットを記述しているように錯覚した. どのように錯覚したのかは, 書字をさせて確認された (図6D). このような方法によって彼らは, 複数のアルファベット (例えば a, b, m など)

を記述したと錯覚させることに成功した [12].

一方, 我々は最近, 動画を視覚的に提示することによってあたかも自分が運動しているように錯覚する自己運動錯覚を誘起する方法を考案した [13] (図7). この方法では, 全身運動ではなく手指や四肢一人称的に動かしている感覚を引き起こすことができる. 我々の実験では, 示指外転筋である第一背側骨間筋 (FDI) と示指の運動には直接関係しない小指外転筋 (ADM) から運動誘発電位を記録し, 皮質脊髄路の興奮性を調べた. その結果, 呈示された動画内で示指が外転している最中に, FDI では促進性効果が認められたが, ADM には認められなかった (図8). さらに, FDI においても外転時には促進効果が認められたが, 内転時には認められなかった. このことは, 皮質運動野における興奮性変化が体部位選択的および方向選択

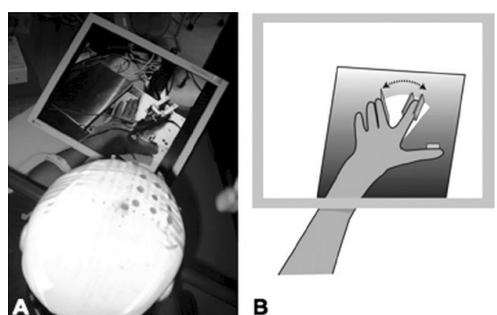


図7 視覚刺激による自己運動錯覚の誘起方法 [13]



図8 自己運動錯覚中の運動誘発電位変化. 安静時 (At Rest) および対照条件となる視覚刺激呈示中 (Non-Illusion) と比較して, 錯覚を引き起こす視覚刺激呈示中 (Illusion) には, 運動誘発電位が増強される. [13]

的に起こっていることを示す。また、小指外転運動の映像を呈示した実験では ADM においても興奮性の効果がなかったことから、動画内で行われている運動に係わっている身体部位に依存して促通性効果が異なることが示唆された。すなわち、我々が考案した方法を用いると、イメージトレーニングで行なわれる運動イメージ想起の場合と同様に、現実随意運動する場合と類似した皮質脊髄路の活動を誘起することができるものと推察する。

これら、自己運動錯覚の誘起は、現実にはアクチュエータである筋を活動させず、脳活動として運動を再現するものである。自己運動錯覚誘起のメカニズムを解明することは今後の重要課題の 1 つであるが、それだけにとどまらず将来的にはリハビリテーションやスポーツトレーニングにも役立つ新しい方法として期待されるものである。

7. まとめ

生体のアクチュエータである筋の張力調節について解説するために、まず運動単位の発射様態に関して説明した。運動単位の発射様態を観察すると、いくつかの規則性を持って制御されていることがわかる。しかしその規則性の背景には、上位中枢から α 運動ニューロンプールへの直接的な入力、あるいは反射の利得調節に係わる脊髄への入力など、複雑な制御機構があることを説明した。また、最近の研究として、各種の感覚入力によって一人称的に自己運動錯覚を誘起する方法について解説した。このような方法とバーチャルリアリティとを融合する研究が遂行され、新世代のリハビリテーションやスポーツトレーニング方法の開発に役立つことを期待する。

参考文献

- [1] Basmajian JV, DeLuca CJ.: The motor unit. In *Muscles alive* 5th ed., Baltimore, Williams & Wilkins, pp.10-16 (1985)
- [2] M.F. ベアー, B.W. コノーズ, M.A. パラディーソ: 下位運動ニューロン, 神経科学, 西村書店, pp.331-335 (2007)
- [3] DeLuca CJ, Adam A.: Decomposition and analysis of intramuscular electromyographic signals. in *modern techniques in neuroscience research*. Windhorst U, Johansson H, eds., Heidelberg, Springer-Verlag, pp.757-776 (1999)
- [4] Porter R.: The corticomotoneuronal component of the pyramidal tract: corticomotoneuronal connections and functions in primates. *Brain Res*, Vol.357, pp.1-26 (1985)
- [5] Porter R.: Corticomotoneuronal projections : synaptic events related to skilled movement. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, Vol.231, pp.147-168 (1987)
- [6] Kasai T, Toyoda Y, Yahagi S.: Motor evoked potentials (MEPs) and H-reflexes are not equally sensitive to voluntary motor commands. *Brain Res*, Vol.764, pp. 273-276 (1997)
- [7] Evarts EV.: Relation of pyramidal tract activity to force exerted during voluntary movement. *J Neurophysiol*, Vol.31, pp.14-27 (1968)
- [8] Porter R, Lemon R.: The relationship of neuronal discharge in the motor cortex to force development in contracting muscles. In *Corticospinal function & voluntary movement*. Oxford, Oxford University Press, pp.219-228 (1995)
- [9] Cheney PD, Fetz EE.: Functional classes of primate corticomotoneuronal cells and their relation to active force. *J Neurophysiol*, Vol.44, pp.773-791 (1980)
- [10] 工藤典雄: 脊髄反射. 標準生理学第 5 版, 本郷利憲, 廣重力 監修, 医学書院, pp.308-321 (2003)
- [11] Pearson K, Gordon J.: Spinal reflexes. In *Principles of neural science* 4th ed., Kandel ER, Schwartz H, Jessell TM, eds., New York, Appleton & Lange, pp. 713-736 (2000)
- [12] Albert, F, Bergenheim, M, Ribot-Ciscar, E, Roll, JP.: The Ia afferent feedback of a given movement evokes the illusion of the same movement when returned to the subject via muscle tendon vibration., *Exp Brain Res*, Vol.172, pp. 163-174 (2006)
- [13] Kaneko, F, Yasojima, T, Kizuka, T.: Kinesthetic illusory feeling induced by a finger movement movie effects on corticomotor excitability., *Neuroscience*, Vol.149, pp. 976-984 (2007)

【略歴】

金子文成 (KANEKO Fuminari)

札幌医科大学 保健医療学部 理学療法学科 准教授
1996 年広島大学医学部保健学科卒業, 2000 年ボストン大学神経筋研究所 客員研究員, 2001 年広島大学大学院医学系研究科博士課程後期修了, 2001 年独立行政法人産業技術総合研究所人間福祉医工学研究部門 研究員, 2008 年より現職. 専門はスポーツ理学療法学および運動神経生理学. 著書『筋骨格障害系理学療法学』, 『筋力』.

横井孝志 (YOKOI Takashi)

産業技術総合研究所
人間福祉医工学研究部門 グループ長
1988 年筑波大学体育科学研究科修了, (教育学博士). 1988 年日本学術振興会特別研究員, ペンシルバニア州立大学・南カリフォルニア大学客員研究員. 1989 年 (株) 応用計測研究所主任研究員. 1989 年通商産業省工業技術院製品科学研究所入所, その後生命工学工業技術研究所を経て 2005 年より現職. 専門は人間工学, 生体力学, 生体計測など.