

Title	上肢の位置・張力制御における運動単位の活動と伸張 反射系に関する研究
Author(s)	彼末, 一之
Citation	大阪大学, 1985, 博士論文
Version Type	VoR
URL	https://hdl.handle.net/11094/1803
rights	
Note	

The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA

https://ir.library.osaka-u.ac.jp/

The University of Osaka

上肢の位置・張力制御における運動単位の 活動と伸張反射系に関する研究

彼末一之

上肢の位置・張力制御における運動単位の 活動と伸張反射系に関する研究

彼夫一之

内容梗概

本論文の目的は張力制御,位置制御における脊髄運動制御機構の働きを明らかにするこ とにある.ここでは特に以下の2点に着目して解析を行った.1つは筋の張力制御におけ る多チャンネル並列な駆動様式である.単一筋は数100の独立に活動する運動単位と呼ば れるサブユニットから構成されており,個々の運動単位がどのように働いて筋全体の張力 が調節されているか興味深い問題である.いま1つは脊髄伸張反射系のフィードバック・ ゲインの能動的調節機能である.伸張反射系のフィードバック要素である筋紡錘の感度は 上位中枢によりr系を介して調節されている.例えばヒトは同じ手で多くの動作を行わね ばならず,いわば汎用性のマニピュレータであることを要求されている.そこで,動作の 目的に応じて筋紡錘の感度が上位中枢により刻々に調節されるということが予想される.

以上の2点について、ここでは主としてヒトの運動単位の活動を解析することにより検 討した.第1章の緒論では本論文の意義を述べた.第2章では本研究の裏づけとなる生理 学的所見について概説した.第3章では張力制御における運動単位の3つの因子、つまり 運動単位の発射頻度、運動単位の大きさ、そして活動している運動単位の数について定量 的な検討を加えた.運動単位の大きさ、数については実測困難であるので、集合筋電位か らこれらを推定する新しい手法を開発して実際に応用した.そして明らかになった3つの 要因から張力制御における運動単位活動の役割を考察した.第4章では運動単位の伸張反 射応答を、2つの制御動作 — 力制御と位置制御 — で比較した.第5章では第4章で示 唆された伸張反射系フィードバック・ゲインの動作による変化を定量的に解析した.その ために筋-骨格系のモデルを用い、実験的に得られた伸張反射の応答をシミュレートして 筋紡錘のゲインを推定した.その結果から伸張反射系の力制御、位置制御における役割を 考察した.第6章は結論である.

iii

E	次

内容梗概

第1章	緒	論······	1
-----	---	---------	---

第2章 骨格筋運動制御系の生理学的所見

2.	1	筋の収縮機構	3
2.	2	運動単位	8
2.	3	伸張反射	10

第3章 等尺性収縮時の運動単位活動の解析

3.1 緒言	13
3.2 発射頻度の解析	14
3. 2. 1 実験方法	14
3. 2. 2 結果	14
3.3 動員様式の解析	18
3. 3. 1 集合筋電位発生の数学モデル	18
3. 3. 2 活動運動単位数と運動単位の大きさの推定原理	20
3.3.3 実験方法	22
3.3.4 結果	22
3.4 張力の制御様式	24
3.5 考察	26
3.6 結言	27

第4	章	運動単位の伸張反射応答の解析	
4.	1	緒言	29
4.	2	実験方法	30
4.	3	結果	33

目 次 v 4.4 考察 39 4.5 結言 11 第5章 伸張反射の適応的特性の解析 12 5.1 緒言 12 5.2 実験方法 12 5.3 筋-骨格系制御系のモデル 14 5.4 実験結果 16 5.5 シミュレーション結果 18 5.6 考察 49 5.7 結言 51				
目 次 v 4.4 考察 39 4.5 結言 39 4.5 結言 41 第5章 伸張反射の適応的特性の解析 42 5.1 緒言 42 5.2 実験方法 42 5.3 筋-骨格系制御系のモデル 44 5.4 実験結果 46 5.5 シミュレーション結果 48 5.6 考察 49 5.7 結言 51 第6章 結 論 論 52				
目 次 v 4.4 考察 39 4.5 結言 31 第5章 伸張反射の適応的特性の解析 41 5.1 緒言 42 5.2 実験方法 42 5.3 筋一骨格系制御系のモデル 44 5.4 実験結果 46 5.5 シミュレーション結果 48 5.6 考察 49 5.7 結言 51 第6章 結 論				
日 次 v 4.4 考察 39 4.5 結言 39 4.5 結言 41 第5章 伸張反射の適応的特性の解析 42 5.1 緒言 42 5.2 実験方法 42 5.3 筋-骨格系制御系のモデル 44 5.4 実験結果 46 5.5 シミュレーション結果 48 5.6 考察 49 5.7 結言 51 第6章 結 論 52				
4.4 考察 39 4.5 結言 41 第5章 伸張反射の適応的特性の解析 41 5.1 緒言 42 5.2 実験方法 42 5.3 筋-骨格系制御系のモデル 44 5.4 実験結果 46 5.5 シミュレーション結果 48 5.6 考察 49 5.7 結言 51 第6章 結 論 52		目次	v	
4.5 結言・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・	4. 4	考察	39)
 第5章 伸張反射の適応的特性の解析 5.1 緒言	4.5	結言	41	
 第5章 伸張反射の適応的特性の解析 5.1 緒言				
5.1 緒言 42 5.2 実験方法 42 5.3 筋一骨格系制御系のモデル 44 5.4 実験結果 46 5.5 シミュレーション結果 48 5.6 考察 49 5.7 結言 51 第6章 結 論 52	第5章	重 伸張反射の適応的特性の解析		
5.2 実験方法・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・	5.1	緒言	42	1
5.3 筋-骨格系制御系のモデル 44 5.4 実験結果 46 5.5 シミュレーション結果 48 5.6 考察 49 5.7 結言 51 第6章 結 論 52	5.2	実験方法	42	:
5.4 実験結果 46 5.5 シミュレーション結果 48 5.6 考察 49 5.7 結言 51 第6章 結 論 52	5.3	筋−骨格系制御系のモデル・・・・・		
5.5 シミュレーション結果・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・	5.4	実験結果		
5.6 考察 49 5.7 結言 51 第6章 結 論 論 52	5.5	シミュレーション結果		
5.7 結言 51 第6章 結 論 論 52	5.6	考察		
第6章 結 論	5.7	結言		
第6章 結 論				
	第6章	f 結 論		
			-	
謝 辞	謝 舌	辞		
参考文献	参考了	文献		
付 録	付金	。 。 。	ວບ ເລ	

第1章緒 論

1

ヒトを含めた動物が行うことの大部分――移動,摂食から言語発声まで――は筋の収縮 を通して実現される.そのために、動物は高度な制御機能を有する系(運動制御系)を発達 させてきた.一方,最近の制御工学やエレクトロニクスの進歩に伴って、マニピュレータ・ ロボット等の発達にも目覚しいものがある.しかし、運動の円滑さ、環境変動への適応性 等の点から見れば、生体の運動機能には遠く及ばないというのが現状である.そこで、生 体の優れた運動制御機能を工学的見地から解明することは、多くの工学的応用につながる 意義を持つと思われる.さらにそれは、現在リハビリテーション工学の分野での1つの大 きな問題である義肢の制御,電気刺激による麻痺肢の制御などにも重要な知見を与えるも のと期待される.

生体の運動系については、これまで当然のことながら医学、生物学等の分野で研究がな され、個々の器官の構造、機能については詳細に調べられているが、個別的、現象記述的 な傾向が強く、制御系全体に関する統一された解析というものは少ない.一方、1960年代 の中頃から、工学的手法、とりわけ(古典)制御理論を用いて生理学的に得られた実験結果 を解析し、運動制御系の機構を定量的、系統的にとらえようとする試みが多くなされてき た¹⁾³³⁾⁴³⁾⁴⁸⁾⁵⁸⁾⁶²⁾.しかし、これらは結局、工学で既に確立された概念を使って生体の現象を 記述(シミュレート)するのに留まり、生理学的な新しい知見を加えることも、工学的応用 につながるものを生み出すこともできずに終っている.

運動制御系は単に複雑というだけではなく,従来の工学的なシステムとは質的に異なる メカニズムを有する.そして,その特徴の追究こそが成果を得るための道であると思われ る.このような観点から本研究では,特に運動制御系の2つの特徴に着目してその解析を 行った.第一は筋における多チャンネル,並列な駆動様式である.1つの筋は,脊髄前角に 在る数10~数100のα運動ニューロンに依って支配されている.α運動ニューロンのイン パルスが筋に達するとそのニューロンの支配している筋線維群に収縮が起こり,張力が発 生する.各ニューロンは独立して活動しているので,1つのα運動ニューロンとそれの支 配する筋線維群は張力発生における機能的な最小単位と考えられ,'運動単位'と呼ばれて いる.多くの運動単位が力学的に並列に結びついて筋という1つのアクチュエータを構成 しているのである.これは多くの場合,単一の駆動源で作動する工学的な装置との著しい

第1章 緒 論

対比を示している.そこで,個々の運動単位がどのように働いて筋全体の発生力を調節す るのかは興味深い問題である.

第二に本論文で着目したのは、運動制御系におけるフィードバック・ゲインの能動的調 節機能である.運動の円滑な制御には、筋の長さやその収縮速度を正確に検出することが 不可欠である.これは筋中に存在する筋紡錘という感覚器によって行われている.筋紡錘 からの信号は、脊髄やさらに上位の運動中枢へ伝えられ、運動を調節する際のフィードバ ック系として働いている.筋紡錘の特徴的なことは、感度が上位の中枢により調節されてい ることである.つまり、上位中枢は系のフィードバック要素のゲインを刻々調節できると いう、工学的な自動制御装置にはないアクティブな機能を有している.例えば、ヒトは同 じ手で実に様々な動作を行わねばならず、いわば汎用性のマニピュレータであることを要 求されている.そこで、動作の目的に応じて筋紡錘の感度が刻々に調節されるということ が予想される.

以上の2つの点について、ここでは主としてヒトの運動単位の活動を解析することによ り検討した.本論文の構成は以下の通りである.

第2章では,筋収縮と脊髄運動制御系の神経機構について基本的な生理学的知見を述べる.

第3章では、ヒト上腕筋の運動単位活動と張力調節の関係について行った実験、及び解 析結果について述べる.第一に運動単位の発射頻度と張力の関係、第二に運動単位の動員 様式、第三に2つの機序の張力調節における役割について論ずる.

第4章では,伸張反射系の動作様式による変化を解析するために,ヒト総指伸筋運動単位の反射活動を2つの制御動作時 — 力制御と位置制御 — で比較,検討する.

第5章では,第4章の結果から推定された伸張反射系の動作様式による適応特性につい て,定量的な解析を加える.そのために,筋・筋紡錘・α運動ニューロンから成る伸張反 射系の数学モデルを作成し,その応答と実測された応答の比較から筋紡錘感度の動作様式 による変化を推定する.またその機能的な意味についても考察する.

第6章では、本論文の主な知見と結論を要約して述べる.

 \mathcal{L}

第2章 骨格筋運動制御系の生理学的所見

2.1 筋の収縮機構

(1) 骨格筋の構造

骨格筋は多数の横紋筋線維からなる. 骨格筋線維の直径は通常 20~150 µm の範囲にある. その長さは筋によってまちまちで,指の筋には数 mm のものもあれば,大腿部の筋では 20~30 cm に及ぶものもある. 線維の表面は細胞膜で,筋鞘 sarcolemma ともいわれる. 筋鞘の内部には筋原線維 myofibril が縦に並んでおり,原線維の間を筋形質 sarcoplasm が満たしている. 筋原線維には明帯(I帯)と暗帯(A帯)の縞(横紋)が認められる.



図2-1 骨格筋の構造 (Åstrand と Rodahl⁵⁾を改変)

第2章 骨格筋運動制御系の生理学的所見

I帯の中央部には隔壁が認められ、Z膜と呼ばれている.Z膜から隣接するZ膜までを筋節 sarcomereという.筋節の長さは約 2μ mである.原線維はさらに細い筋フィラメント myofilamentの束である(図2-1).

筋フィラメントには大小2種類ある.太いフィラメントはミオシンと呼ばれる蛋白分子 の重合したものであり、ミオシン先端は頭部という膨大部を形成し、ATP分解(ATPase) 作用及びアクチンとの結合作用を持つ.一方、細いフィラメントは線維状アクチンが2本 より合わされたものであり、さらにアクチンとミオシンの結合を調節すると考えられるト ロポニン、及びトロポミオシンという蛋白質を含む.一本の太い筋フィラメントの周囲を 6本の細いフィラメントがとり巻いている(図2-1).太いフィラメント同士の間隔は約400Å である.

(2) 滑走説 sliding-theory

Δ

収縮のとき筋節内の大小2種のフィラメントは長さ一定のまま,細いフィラメントが太 いフィラメントに対して滑走し,その間に入り込むことによって筋全体としては短縮する. この考え方を滑走説という(図2-2).この説は A.F. Huxley³⁴⁾ と H.E. Huxley³⁵⁾ によっ て独立に提唱され,その後の多くの研究によって,現在ではほぼ誤りのないものとして受 け入れられている.それによれば太いフィラメントの多数の頭部が細いフィラメントと結 合(連結橋を形成)し,連結橋の運動によってフィラメントの滑走が起こると考えられる.





左から右へ次第に短縮が進むときの様子.(真島45)より)

(3) 収縮過程

骨格筋が収縮する際には、上で述べたような化学-機械的な過程に先行して電気的な活動が起こる.

骨格筋線維の静止電位は -70~-90 mV であるが,電気刺激を加えると活動電位を発生して細胞膜全体に伝導する.活動電位の振幅は 110~140 mV で 2 msec 程度持続する.筋

線維上の活動電位の伝導速度はヒトでは体温で 2.7~20 m/sec である.しかし人体内では 線維相互の干渉によって一様に 4.7 m/sec になるという²⁰.筋線維表面を伝搬する活動電 位は,さらに表面の細胞膜が Z 膜の部分で小管状に筋線維内部に入り込んでいる横行小管 系 (T-system, 図2-3)を介して内部に波及する.



図2-3 筋小胞体模型図 (真島45) より)

活動電位の開始から力学的な張力変化の開始までの間には通常 2 msec 程度の時間があ る. この間に電気的な変化としての膜興奮が力学的なフィラメント滑走に変換される. こ れを興奮収縮連関という. T-system の活動電位により筋小胞体(図2-3)から Ca²⁺ が放出 され,それがアクチンとミオシンの反応つまりフィラメントの滑走を引き起こす. 横行小 管の脱分極がどのようにして筋小胞体から Ca²⁺ を放出させるかはまだよく判っていな い.

単一の活動電位に対して筋は1回収縮し,弛緩する.これを単収縮 twitch という.活 動電位は筋線維全体に伝搬するから,収縮も筋線維全体に起こる.1回目の収縮が完全に 終了する前に次の活動電位が発生すると収縮の加重が起こる.その結果,ある頻度以上で 筋を刺激すると単収縮よりも大きな収縮を得ることができる.刺激頻度が充分に高いと動 揺のない強縮となる(図2-4).

第2章 骨格筋運動制御系の生理学的所見



図2-4 筋の収縮力曲線 点線:単収縮 A, B, C:不完全強縮 D:強縮 刺激頻度は19 Hz(A), 24 Hz(B), 35 Hz(C), 115 Hz(D). (Cooper と Eccles¹³ による)

筋の収縮の記録には2つの方法が良く用いられる.1つは '等尺性収縮' で筋の両端は固定され発生する張力が記録される.他の1つ '等張力性収縮'では,筋は一定の外力に対して短縮し,その時の筋長の変化が記録される.

(4) 筋の力学的特性

定常的な強縮状態での等尺性張力は筋の長さの関数である. 生体内での長さ(生体長 L_0) を 100% として種々の長さで強縮張力を測定すると図2-5B のような関係が得られる. 静止 筋では長さを長くすると張力が増し,曲線 A のようになる. B-A として求められる曲線 C は筋の活動によって発生した張力と考えることができるから活動張力——長さ曲線とい う. 活動張力は生体長の付近で最大であり,筋長がそれより長くても短くても減少する. 正常な関節の可動範囲では筋長の変化は $L_0 \pm 10\%$ 程度なので,ほとんど最大の力を発揮し うる長さで働いていることになる.最大張力はヒト筋では 5~6 kg/cm² である.



図2-5 張力-長さ図 A:静止張力 B:全張力 C:活動張力 L₀:生体長 P₀:最大強縮張力



図2-6 力負荷速度関係

カエル半腱筋, 10°C, 最大強縮張力を 1.0 と する(曲線 1). 曲線 2, 3, 4 はそれぞれ強縮張 力が 0.65 P₀, 0.32 P₀, 0.18 P₀ についてえら れた. 4本の曲線は縦軸の V_{max}に収束する. 初期長はすべて 13 mm. (真島⁴⁵ より)

筋を等尺性に強縮させて張力が一定に達した後,筋の一端に一定の負荷 Pをかけて短縮 を開始させると(急速解放法),最初の加速期を除けば筋はほぼ一定の速度で等張力性収縮 を行う.このようにして負荷 P短縮速度 v との関係を求めると図2-6のような曲線が得ら れる.Hill³¹ によればこの関係は,

$$(P+a)(v+b) = b(P_0+a) = \text{const.}$$

あるいは

$$P_0 - P = (P_0 + a) \frac{v}{v + b} \equiv F_v$$

という直角双曲線になる. ここで P_0 は最大強縮張力, $a \ge b$ は定数である. F_v は等尺性 張力から速度 v で短縮しているときの力を差し引いたものであり, 一種の粘性様力とみな される. 刺激の強さを変えると種々の大きさの強縮張力が得られるが, これらの張力につ いても同一の初期長で負荷速度関係を求めてみる. すると図2-6 に示されるようにすべて の曲線は縦軸上 P=0で一点(最大短縮速度 V_{max})に収束する. Mashima et al⁴⁰ によれ ばこれらの曲線は,

$$F_{v} = F - P = \frac{F}{P_{0}}(P_{0} + a)\frac{v}{v + b}$$

に従うという. ここで Fは強縮張力である.

以上のような力学的特性は、図2-7 に示すような力学モデルで表わすことができる⁹. それによれば、筋は収縮要素(CC)とそれ以外の直接収縮に関与しない直列弾性要素(SEC)

で表わされる. さらに収縮要素は連結橋の形成される張力発生器(FG)と滑走に伴う粘性 要素(VC)から成ると考えられる. このモデルにより, 定常状態の筋の特性を良く説明す ることができる.



図2-7 筋の力学模型

2.2 運動単位

ー本一本の筋線維は神経筋接合部において,脊髄前角に存在するα運動ニューロンの終 末とシナプス結合をしている.α運動ニューロンからのインパルスが神経筋接合部に達す ると筋線維に活動電位が発生する.その活動電位は筋線維上を伝搬し,その線維の収縮を 引き起こす.1つの筋を支配するα運動ニューロンは多数存在し,1つのα運動ニューロ ンは複数の筋線維と接合する.しかし,一本の筋線維は哺乳類では1つのα運動ニューロ ンによって支配され,複数のニューロンからインパルスを受けることはない.哺乳類では 神経筋接合部の伝達の安全率がきわめて高く,運動ニューロンの各インパルスはそれの支 配する筋線維すべてに確実に伝達され,それらに単収縮を引き起こす.そこで1つのα運 動ニューロンとその支配を受ける筋線維のすべては筋の張力発生の最小単位と考えられ る.これを 運動単位 motor unit'という⁵⁷.

ー本のα運動ニューロンによって支配される筋線維の数,すなわち運動単位の筋線維の 数を神経支配比 innervation ratio という.これは筋によって異なり,一般に粗大な運動 に関係する四肢や軀幹の大きな筋では大きく,精緻な運動に関係する指,舌,眼などの筋 では小さい²⁰.

筋収縮の強さは, i) 活動している運動単位の数と ii) 個々の運動単位の発射頻度という2

つの機序によって調節される. 収縮が強まるときに活動する運動単位の数が増してゆくことを'運動単位の動員 recruitment'という.

α運動ニューロンの発生する1つのインパルスに対して、そのニューロンに支配を受ける筋線維群はほぼ同時に単収縮を行う. 個々の運動単位の発生する張力に従ってその運動単位の大きさ size を決めることができる. 1つの筋は様々な大きさの運動単位から構成される.

運動ニューロン・プールに対する興奮入力を次第に強めていくと、これに反応して発火 する運動ニューロンの動員が見られる. Henneman 等²⁰⁾³⁰⁾ はこの動員の様式を調べて、 運動ニューロン・プールは発火の閾値が違う多数のニューロンより成り、刺激が強まると きは閾値の低い運動ニューロンから一定の序列に従って反応に参加し、刺激が弱まるとき はその逆の順序で反応から脱落することを見い出した(図2-8). そしてこの序列は運動ニ ューロンの大きさによって決まり、小さなニューロンから順に発火してゆく('サイズの原 理 size principle'). 運動単位が発生する収縮の張力は、運動ニューロンの大きさと正の 相関を示すことが知られている. したがって筋の収縮が弱いときは小さな運動単位がまず 動員され、収縮が強くなる程動員される運動単位は大きくなる.



図2-8 運動ニューロン・プールにおける発 火の序列

A,Bにおける b,cのスパイク発射はそれぞ れ同時に記録された一対の m. plantarisの 運動ニューロンの発射活動を示す.aは plantarisの筋神経の刺激の強さを示す(dを基線 とする).300 Hzの刺激を漸次強めると,い ずれか1つの運動ニューロンが先に発火し, 刺激を弱めるときは逆の順序で発火が止む. 右端の%の数字は,当該の運動ニューロンの 発火閾値の刺激で,プールの運動ニューロン 全体の何パーセントが発火するかを示す.A, Bの上部の時間表示は1秒間隔である. (Henneman et al²⁰ より)

運動単位の動員に一定の序列があることは、ヒトの随意収縮においても認められている⁴⁹. この場合も閾値の低い運動単位程,発生する張力は小さいという.

筋肉内に針状の電極を刺入することにより,個々の運動単位の活動電位を誘導すること ができる(図3-1).また皮膚表面に装着した電極から多くの運動単位の活動電位の干渉し た波が観察できる.これを,表面筋電位 surface electromyogram(EMG)という.表面 誘導は筋全体の収縮状態を知るのに適している.

2.3 伸張反射

筋を引き伸ばすと、その伸びに抵抗するようにその筋が収縮する.これを伸張反射 stretch reflex という.筋に入っている神経を切断するとこの現象はみられなくなるので、こ の機構は神経を介して行われることが判る.

筋が外力により引き伸ばされると筋内に散在する筋紡錘は,筋の長さとその微分(速度) を検出し、求心性線維(Ia及びII線維)を介してその情報をα運動ニューロンにフィード バックする(図2-9). これによってα運動ニューロンは興奮し、筋は伸張される前よりも



図2-9 伸張反射弓

強く収縮する.その力は筋の伸張をもとに戻す方向に働く.つまり伸張反射系は筋の長さ を一定に保つ自動制御機構を構成すると考えられる.

(1) 筋紡錘

筋紡錘は図2-10 に示されるような 2 種の錘内筋線維から成っている. つまり核袋線維 nuclear bag fiber と核鎖線維 nuclear chain fiber の 2 種類である.



図2-10 筋紡錘における2種類の錘内筋線維とその神経支配 2種類の錘内筋線維の遠心性及び求心性神経支配を示す単純化した模式図. (Matthews⁴⁷より)

垂内筋線維に付着する一次求心性線維の感覚終末には一次終末 primary ending と二次
終末 secondary ending の 2 種類がある.一次終末は核袋,核鎖線維の中央部にらせん状
に絡みついている.一次終末を支配する神経線維は Ia 群線維である.これに対し二次終
末はⅡ群線維に連なる.二次終末は一次終末の両側に中央部から少し離れて存在し,主として核鎖線維にらせん状に終る.

筋を伸張すると筋紡錘の感覚終末が変形し,求心性発射が増強する(図2-11).筋の伸張 の大きさと発射頻度との関係をプロットするとほぼ直線的になる.このような筋長に対応す る定常的な発射活動を静的反応 static response という.一次,二次終末ともにその静的 反応によって筋の長さを検知する.筋を一定の速さで伸張し,ある長さで止めると発射頻



図2-11 一次及び二次終末の発射様式の比較

筋に適度の持続性伸展を加えて一次及び二次終末から持続性発射を行っている状態において, さらに直線的伸展,叩打,正弦波状伸張を加えたとき,また直線的に伸展をゆるめたときにお ける,一次及び二次終末からの発射様式を比較したもの.(Matthews⁴⁷より)

度は伸張の動的相で著しく高まり,停止後はその筋の長さに対応する静的反応の値まで下 がる.この動的相での反応を動的反応 dynamic response という.動的反応は速さが大で ある程顕著に現われる.このことは,筋紡錘の感覚終末は筋の長さ変化の速度を情報とし て伝えることを示す.動的反応は一次終末で顕著に見られるが二次終末でははるかに小さ い.

(2) r 運動線維

錘内筋を支配する r 運動線維は,筋紡錘の求心性発射を増強させる. r 運動線維は 2種 類に分けることができ,それぞれ動的 r 運動線維,静的 r 運動線維と呼ばれる.一次終末 の活動は,動的 r 線維の刺激により静的反応は増強し,動的反応はむしろ減弱する.これ に対し,動的 r 線維の刺激では両種の反応,特に動的反応が著明に増強される.一方,二 次終末に対しては,静的 r 線維のみが作用してその静的反応を増強させ,動的 r 線維は作 用しない.

(3) 神経機構

伸張反射の経路としては、 I_a 群線維一α 運動ニューロンの単シナプス路が確立されてい る. その他の経路として、 I_a 群線維の多シナプス路が示唆され、また II 群線維も伸張反 射に寄与するのではないかと論じられている.

伸張反射は筋紡錘からのインパルスによる反射である.したがって r 運動ニューロンの 活動は筋紡錘の求心性発射の性質を変えることによって伸張反射に著しい影響を与える.

シナプス入力の作用によってr運動ニューロンの活動が変化するとき,一般にその変化 は、同じ筋の α 運動ニューロンの活動の変化と同方向に起こる.このように α 及びr両種 の運動ニューロンが平行して賦活あるいは抑制されることを Granit²¹⁾ は α —r linkage と 呼んだ.その後各種の脊髄反射系、脊髄下行系のr運動ニューロンに対する作用が調べら れ、また種々の運動ニューロンの動態も観察された.そしていずれの場合にも、r運動ニ ューロンは基本的には α —r linkage の原則に従って反応することが明らかにされている. α —r linkage は、筋が収縮するとき筋紡錘にかかる張力が減少してインパルスの減少する のを防ぎ、収縮時にも筋長や速度の情報を伝えられるように作用していると考えられてい る.

第3章 等尺性収縮時の運動単位活動の解析

3.1 緒 言

2.2で述べられているように骨格筋の収縮は2つの機序によってその強さが調節され る.1つは活動する運動単位の数の増減であり,他の1つは個々の運動単位の発射頻度変 化である.この2つがどのように関係して実際に張力が調節されているか,興味深い問題 であるが,これまで定量的な研究はなされておらず,前者は粗い調節,後者は細かな調節 に与ると漠然と考えられていた.しかし最近になって,Milner-Brown et al.⁵⁰ は第一背 側骨間筋において,等尺性の張力と運動単位の関係を解析した結果,等尺性張力の調節に おいては発射頻度の変化が主たる機序であると結論した.同様な結果は総指伸筋において も観察されている⁵².しかし解析されたものがいずれも指の小さな筋であり,上の結論が 大きな筋でも一般的に言えるか否かは不明である.

他の1つの問題点は以下に述べる理由により,解析が低い張力の範囲でのみ行われていることである.まず発射頻度の変化については,高い張力では多くの運動単位の活動電位が干渉し,個々の単位の活動を分離することが難しくなる.そこで低い張力から最大収縮まで運動単位がどのように発射頻度を変化させるのかという点についてはっきりした結論は得られていない.一方,運動単位の動員様式については,これまでは張力を徐々に増していったときに活動している運動単位の数を数えるという方法で研究がなされてきた⁴⁹.しかしこの方法も高い張力では信頼性に乏しくなる.BrodyとScott¹⁰は運動単位の動員様式を集合筋電位を統計処理して推定した.しかし彼らの推定は明らかに誤った仮定 ——i)すべての運動単位はすべて同じ大きさであり,ii)発射頻度は常に一定である——に基づいている.

本研究は最大収縮までの張力範囲で,運動単位の活動様式を定量的に検討することが目 的である.対象としては,Milner-Brown et al.⁴⁹⁵⁰の結果と比較するという意味で大き な筋である上腕筋を選んだ.第一に,張力と運動単位の発射頻度の関係を最大張力に至る まで求めた.次にBrodyとScottの手法を実用的に使えるものに改良し,運動単位の動員 様式及び運動単位の大きさを推定した.そして最後に以上の結果から,発射頻度の変化 と運動単位の動員の2つが等尺性張力の調節にどのように関与しているかを検討した. 第3章 等尺性収縮時の運動単位活動の解析

3.2 発射頻度の解析

3.2.1 実験方法

被験者は成人健常男子3名である.上腕筋より運動単位活動電位を導出した.上腕筋を 選んだのは,前腕屈曲に関与する3つの主な筋(上腕筋,上腕二頭筋,腕橈骨筋)の中で最 も大きな力を発生すること⁶³,及び収縮時に電極の移動が少なく安定した測定が可能であ ることによる.被験者は椅子に座り,肘を90°に曲げた状態で上腕を体側に固定した.前 腕は回外位で水平なレバー(弾性率=0.25 mm/kgw)に固定した.そして肘屈曲の等尺性ト ルクをレバーに取り付けたストレンゲージで測定した.以下では直観的な理解を助けるた めに,このトルクを手首の位置で測った力で表現する.被験者は肩を動かさぬようにして, オシロスコープに表示される目標に従って,肘屈曲の等尺性張力を一定の割合で増加させ 最大張力を5秒間維持する.張力上昇の速度は,12~15 sec/最大張力に設定した.スト レンゲージの出力をオシロスコープの1チャンネルに,目標値を他のチャンネルに入力し た.収縮は最高1日5回にとどめて試行毎に15分以上の休憩をおいた.

運動単位の活動電位は、 $40 \mu m \phi$ のポリウレタン被覆銅線を 2本用いた釣針型電極で双 極誘導した" 電極は、まず 27 gauge の注射針に入れて筋に刺入した後、注射針だけを抜 き去って筋内に留置した. 信号は低ノイズの差動増幅器(Zin=20 MΩ, 30~5 KHz)で増幅 した. 不関電極として、直径 1 cm の Ag-AgCl 電極を肩部に装着した. 上腕三頭筋にも電 極を刺入して、拮抗筋の活動のないことを確認した.

活動電位とストレンゲージの出力は一度磁気テープに記録し,後にチャート紙上に再生 して解析を行った.個々の運動単位の発射は活動電位の波形,振幅,スパイク間隔から同 定した(図3-1).特に最大張力付近では筋電は干渉波形を示し,同定が難しくなるが,電極 位置が適当であれば最大張力時でも可能であった.



図3-1 運動単位の活動電位 A, Bはそれぞれ異なる運動単位からのもの.

3.2.2 結 果

各被験者とも 35 の運動単位の発射を広い力の範囲で記録することができた. 図3-2 に実験結果の代表例を示す. A, B, C の上段にはそれぞれ異なる張力における運

動単位の活動を示す.同一の運動単位の発射は黒丸で示されている.記録Cは最大張力発 生時であるがこの運動単位の活動電位を同定することができる.図3-2Dはこの運動単位 発射頻度と発生張力の時間経過を示す.



図3-2 肘屈曲の等尺性張力をゆっくり上昇させたときの運動単位の活動 A, B, C: D に矢印で示した時点の記録、上段:上腕筋の運動単位活動電位 下段:張 力,マークの間隔の短い程高張力 D: A~C に黒丸で示した運動単位の発射頻度と 張力の時間経過、発射頻度は連続した5つのスパイク間隔の平均値、大きな丸印は動 員の点を示す。

第3章 等尺性収縮時の運動単位活動の解析



図3-3 3つの運動単位(A, B, C)の発射頻 度の張力に対する変化 大きな丸印は運動単位の動員を示す.

図3-3は発生力と運動単位の発射頻度の関係についての典型的な例である.発射頻度は 連続した5つのスパイク間隔の平均値の逆数であり,張力はその区間での平均値である. 大きな丸印は,張力をランプ状に増した時にその運動単位が初めて活動を開始(recruit)し た点で,その時の張力を閾値張力と呼ぶ.これは,筋電図上にそれまで見られなかった波 形,振幅の活動電位が現われることで知ることができる.また最大張力まで測定点の続い ていないものは,電極移動干渉波形等でその運動単位の同定ができなくなったためであ る.一般には電極の移動のために,同じ運動単位を観測できる状况で実験を繰り返すこと は難しく,本節で解析を行うデータはいずれも1回の実験から得られたものである.この 結果に再現性のあることを,張力増加を中程度までで止めた実験を繰り返し行って確かめ た.図3-4がその一例であるが発射周波数のパターン,及び閾値張力は各試行によってそ れ程の変化はなく,安定した活動を示している.



図3-4 運動単位発射の再現性 2回の試行における同一運動単位の発射 頻度の張力に対する変化.

各被験者毎に力-発射頻度の曲線をまとめたものを図3-5 に示す.曲線の形やその分布には3群のデータの間に類似性が認められる.いずれの被験者においても周波数変化のパタ ーンによって張力を横軸に I, Ⅱ, Ⅲで示す3つの領域に分けることができる.

3.2 発射頻度の解析



図3-5 3人の被験者(K.K., K.A., M.S.)から得られた多数の運動単位の張力-発射頻度曲線 丸印:動員の点を示す. 横軸に示した I, II, II, については本文参照.

領域Iは,最大張力の0~35%で,ここでは各運動単位は閾値張力で発射を開始すると, 始めは張力に対し大きな傾きで発射頻度を増し,張力の増加とともに次第にその傾きは減 少している.つまりこの領域では,発射頻度は張力に対し負の曲率を持つ.

領域Ⅱは,最大張力の 35~80% の範囲で,ここでは各運動単位は張力に対し領域ⅠやⅡ に比べ小さな割合で,ほぼ線型に発射頻度を増加させている.

最後に領域 Ⅲ (85%~最大張力)においては,各運動単位の発射頻度の増加の割合は再び 急激となり,張力に対し正の曲率を持つようになる.そして最大張力においては発射頻度 は 50~60 Hz に達する.

全体として運動単位は張力に対し基本的には S字型に周波数を増加する.

カー発射頻度曲線の中央部 (大部分は領域 II)の相関係数 0.6 以上 (P < 0.05)となる部分に おいて回帰直線を求めた (図3-5 の実線). 図3-6 にはこの直線の傾きと縦軸の切片 — それ ぞれ図3-6 の上図の $\Delta Y/\Delta X$ 及び Fint で定義される — が閾値張力に対してプロットして ある. 傾きと閾値張力は無相関 (C.C.=0.260, P < 0.05)であるが (図3-6A),切片と閾値張 力は負の相関を持つ (C.C.=0.609, P < 0.05, 同図B). これから判るように領域 II では各 運動単位は閾値張力が低い程高い発射頻度で活動するが,力に対する発射頻度の増加の割 合は閾値張力には依存しない.



図3-6 図3-5 の張力-発射頻度曲線の実線の傾斜(A)及び縦軸との切片(B) 右上図は傾斜と切片をそれぞれ *ΔY/ΔX*, *Fint* で表わすことを示す.○: K.K. ×: K.A. △: M.S.

3.3 動員様式の解析

張力の調節における運動単位の動員様式の解析を行うには、ある張力でどのくらいの数 の運動単位が活動しているかを知る必要がある。そのための新しい手法として、ここでは 集合筋電位を処理して活動運動単位数を推定する方法を開発し、実際にそれを用いて上腕 筋の動員様式を解析した。以下推定に用いた集合筋電位の発生モデルについて述べ、次に 推定の方法、そして実験方法及び得られた結果について述べる。

3.3.1 集合筋電位発生の数学モデル

集合筋電位発生モデルを図3-7 に示す. ある α 運動ニューロンから, それの支配してい る筋線維群に神経インパルスが伝わると, それらの筋線維上には活動電位が発生する. こ の活動電位が筋組織を伝播し, 観測点において集合筋電位の一部として観測される. ここ で,筋線維群の近傍から観測点までのインパルス応答を *Kh*(*r*) と定義する. ただしこの場 合 *h*(*r*) は次のような条件を満たす. まず本モデルに Campbell の定理⁵³⁾ を適用すると, 集合筋電位の平均値は, $\int_{-\infty}^{\infty} h(r) dr$ に比例することが導出できる. 一方, 集合筋電位の平 均値は零であるので,

$$\int_{-\infty}^{\infty} h(\tau) d\tau = 0 \tag{1}$$



図3-7 集合筋電位の発生モデル 詳細は本文参照.

とする. また同時に $h(\tau)$ は次式も満足する.

$$\int_{-\infty}^{\infty} h^2(\tau) d\tau = 1 \tag{2}$$

すると K は,運動単位の発生する活動電位の振幅を示すものと考えられる.一般に,運動 単位の大きさとは単収縮の最大張力をいう. Monster 等⁵² によると,活動電位の振幅の 大きさと運動単位の大きさとは比例する.そこでここでは,活動電位の振幅 K を運動単位 の"大きさ"(size)として扱う.このように定義すると,いま着目している運動単位の観 測点における電気的活動は,

$$E(t) = \sum_{\zeta = -\infty}^{\infty} Kh(t - t_{\zeta})$$
(3)

と表わすことができる. ここで た は、神経インパルスの筋への到達時刻である.

ここで、張力をいくつかの区間に分ける. j番目の区間 ($j=1, 2, 3, \cdots$)は張力 P_{j-1} から P_j までの間である ($P_0=0$). 一般に、運動単位は筋の張力がある値を越えると活動を始め る. その値を運動単位の閾値張力と呼び、個々の運動単位に固有のものである. そこで、 区間 jに閾値張力のある運動単位のグループを考え、その数を N_j 、平均の大きさを K_j と する. なお、グループ内でも個々の運動単位の大きさは異なるが、ここでは平均値を用い て1つのグループに属する運動単位は同じ大きさであるとする. またその N_j 個の運動単 位の平均発射頻度は P_i の関数として $f_j(P_i)$ で表わす. ただし張力 P_i が閾値張力より低い 場合は、その運動単位は活動しない. すなわち、 $f_j(P_i)=0$ 、(i < j) である. さらに区間 j に閾値張力を持つ N_j 個の運動単位の電気的活動の観測点における代数和を $S_j(t)$ とする. すると,張力 P_j において観測される集合筋電位 X(t) は,活動しているすべての運動単位 による電位の和として与えられる.すなわち,

$$X(t) = \sum_{l=1}^{j} S_{l}(t)$$
 (4)

3.3.2 活動運動単位数と運動単位の大きさの推定原理

ここでは以上のような集合筋電位発生モデルを用いて,運動単位の数 N_j と大きさ K_jを 推定する方法の原理を示す.まず,次の2つの仮定をする.

(1) すべての運動単位で、*h*(*r*) は同じである.

(2) 運動単位の活動は互いに統計的に独立である.

(1)は、Milner-Brown et al.⁵¹の結果に基づくものであり、(2)については、実験的に確かめられている.(付録 A 参照)

本推定法は逐次法である.まず張力の最も低い場合について考える.

(a) 張力 P_1 の場合 ここでは N_1 個の運動単位が活動していて,それらの大きさは K_1 で あり,平均発射周波数は $f_1(P_1)$ である. 仮定の(1)を用いると,集合筋電位 X(t) は,イン パルス応答 $K_1h(t)$ を持つフィルターに平均周波数 $N_1f_1(P_1)$ のランダムパルス列が入力した ときの出力と考えることができる. 仮定の(2)によりこのパルス列は Poisson インパルス列と 考えられる. ここで,ショット雑音に関するモーメントの定理⁵³を用いると,集合筋電位 X(t) (= $S_1(t)$)の二次モーメント $m_2(P_1)$ と四次モーメント $m_4(P_1)$ は,次式で与えられる.

 $m_2(P_1) \triangleq E\{S_1^2(t)\} = N_1 K_1^2 f_1(P_1)$ (5)

$$m_4(P_2) \triangleq E\{S_1^4(t)\} = N_1 K_1^4 f_1(P_1) \alpha + 3N_1^2 K_1^4 f_1^2(P_1)$$
(6)

ここで, *E*{ }は期待値を表わす.また,

$$\alpha \triangleq \int_{-\infty}^{\infty} h^4(\theta) d\theta \tag{7}$$

である.式(4),(5)から N_i , K_i は,それぞれ α , $1/\sqrt{\alpha}$ で正規化されて次のように得られる.

$$\tilde{N}_{1} \triangleq \frac{N_{1}}{\alpha} = \frac{\{m_{2}(P_{1})\}^{2}}{\{m_{4}(P_{1}) - 3m_{2}^{2}(P_{1})\}f_{1}(P_{1})}$$
(8)

$$\widetilde{K}_{1} \triangleq \sqrt{\alpha} K_{1} = \sqrt{\frac{m_{4}(P_{1}) - 3m_{2}^{2}(P_{1})}{m_{2}(P_{1})}}$$
(9)

以上のように, 張力 Pi において活動している運動単位の数とその平均の大きさは, 集合 筋電位の二次, 及び四次モーメントから求めることができる. (b) 張力 P_2 の場合 2番目の区間では、大きさ K_2 の運動単位が N_2 個新たに動員される. そこで張力 P_2 においては、全部で N_1+N_2 個の運動単位が活動していることになる. 集合筋電位 $X(t) (=S_1(t)+S_2(t))$ の二次モーメント $m_2(P_2)$ と四次モーメント $m_4(P_2)$ を式で表わせば次のようになる.

$$m_{2}(P_{2}) \triangleq E\{(S_{1}(t)+S_{2}(t)^{2}\} \\ = E\{S_{1}^{2}(t)\}+E\{S_{2}^{2}(t)\} \\ = \tilde{N}_{1}\tilde{K}_{1}^{2}f_{1}(P_{2})+\tilde{N}_{2}\tilde{K}_{2}^{2}f_{2}(P_{2}) \\ m_{4}(P_{2}) \triangleq E\{(S_{1}(t)+S_{2}(t))^{2}\}$$
(10)

$$= E\{S_{1}^{4}(t)\} + E\{S_{2}^{4}(t)\} + 6E\{S_{1}^{2}(t)\}E\{S_{2}^{2}(t)\}$$

$$= N_{1}K_{1}^{4}f_{1}(P_{2})\alpha + 3N_{1}^{2}K_{1}^{4}f_{1}(P_{2}) + N_{2}K_{2}^{4}f_{2}(P_{2})\alpha$$

$$+ 3N_{2}^{2}K_{2}^{4}f_{2}^{2}(P_{2}) + 6\{N_{1}K_{1}^{2}f_{1}(P_{2})\}\{N_{2}K_{2}^{2}f_{2}(P_{2})\}$$
(11)

これらの2つの式より、 $N_2 \ge K_2$ は、

$$\tilde{N}_2 \triangleq \frac{N_2}{\alpha} = \frac{\{m_2(P_2) - R_2\}^2}{\{m_4(P_2) - 3m_2^2(P_2) - Q_2\}f_2(P_2)}$$
(12)

$$\widetilde{K}_{2} \triangleq \sqrt{\alpha} K_{2} = \sqrt{\frac{m_{4}(P_{2}) - 3m_{2}^{2}(P_{2}) - Q_{2}}{m_{2}(P_{2}) - R_{2}}}$$
(13)

となる. ただし,

$$Q_2 \triangleq N_1 K_1^4 f_1(P_2) \alpha = \tilde{N}_1 \tilde{K}_1^4 f_1(P_2)$$

$$\tag{14}$$

$$R_2 \triangleq N_1 K_1^2 f_1(P_2) = \tilde{N}_1 \tilde{K}_1^2 f_1(P_2)$$
(15)

(c) 張力 *P_i* の場合 同様にして,区間 *j* で新たに活動を始める運動単位の数 *N_j* と,平 均の大きさ *K_j* は,次のように求められる.

$$\tilde{N}_{j} \triangleq \frac{N_{j}}{\alpha} = \frac{\{m_{2}(P_{j}) - R_{j}\}^{2}}{\{m_{4}(P_{j}) - 3m_{3}^{2}(P_{j}) - Q_{j}\}f_{j}(P_{j})}$$
(16)

$$\tilde{K}_{j} \triangleq \sqrt{\alpha} K_{j} = \sqrt{\frac{m_{4}(P_{j}) - 3m_{2}^{2}(P_{j}) - Q_{j}}{m_{2}(P_{j}) - R_{j}}}$$
(17)

$$Q_j \triangleq \sum_{l=1}^{j-1} N_l K_l^4 f_l(P_j) \alpha = \sum_{l=1}^{j-1} \widetilde{N}_l \widetilde{K}_l^4 f_l(P_j)$$
(18)

$$R_{j} \triangleq \sum_{l=1}^{j-1} N_{l} K_{l}^{2} f_{l}(P_{j}) = \sum_{l=1}^{j-1} \tilde{N}_{l} \tilde{K}_{l}^{2} f_{l}(P_{j})$$
(19)

このように運動単位の数 N_j とその大きさ K_j は、集合筋電位 X(t) の二次モーメント $m_2(P_j)$ と、四次モーメント $m_4(P_j)$ 及び発射周波数 $f_j(P_j)$ によって推定できる。また張力 P_j で

第3章 等尺性収縮時の運動単位活動の解析

活動している運動単位の総数 $\widetilde{N}(P_i)$ は,

$$\widetilde{N}(P_j) \triangleq \sum_{l=1}^{j} \widetilde{N}_l$$
 (20)

として求められる.

ただし注意すべきは、以上の方法で求められるのは N_j , K_j を α で正規化した \tilde{N}_j , \tilde{K}_j という量であり、 N_j , K_j の絶対値を得ることはできない.

3.3.3 実験方法

上に述べた方法を用いて実際に上腕筋で運動単位の数と大きさを推定したが,その実験 方法について次に述べる.

実験装置は 3.2 で述べたものと同じである.上腕筋は上腕二頭筋の下部に位置するので, 表面電極では上腕筋の集合筋電位を誘導することはできない.そこで,上腕筋の集合筋電 位を誘導するために,特別の釣針型電極を用いた.この電極は 50 µm ポリウレタン被覆銅 線の先端部 1 cm の被覆を取り除いたものである.この電極を筋線維走行方向に 2 cm 離 して筋に刺入し,双極誘導した.なお,不感電極は肩の皮膚上に貼り付けた.被験者は, 張力(ストレンゲージ出力)を CRT上に見ながら,張力を一定に保った.種々の張力につ いても同様の実験を繰り返した.各実験の間には,筋が疲労しないように充分な休息をと った.集合筋電位と張力は,データレコーダ(TEAC, R-260)に記録した.これらのデー タは,0.5 ms毎にサンプルし,A/D変換器を通して小型計算機(HITAC-10)に入力した. そして,集合筋電位の二次及び四次モーメントの計算と N_j, K_jの推定は,小型計算機で 行った.

3.3.4 結 果

種々の張力において運動単位の数と大きさを推定するには、(1)各張力における運動単 位の発射周波数と、(2)集合筋電位の二次及び四次モーメント、を求める必要がある.

最初の張力-発射頻度の関係については,張力 P_j における発射頻度 $f_j(P_i)$ を,前節で 述べた実測データ(図3-5)に基づき,

$$f_{j}(P_{i}) = \begin{cases} c_{1}(P_{i}-P_{j_{0}}) + d_{i}[1-\exp\{-\tau_{1}(P_{i}-P_{j_{0}})\}] + e_{1} & (P_{j_{0}} < 6.6 \text{ kg}) \\ c_{2}(P_{i}-P_{j_{0}}) + d_{2}[1-\exp\{-\tau_{2}(P_{i}-P_{j_{0}})\}] + e_{2} & (P_{j_{0}} \ge 6.6 \text{ kg}) \end{cases}$$
(21)

と近似した.ただし P_{j_0} はグループ j の運動単位の閾値張力であり, $P_{j_0} \triangleq (P_j + P_{j-1})/2$ である. c_n , d_n , τ_n , e_n (n=1, 2) は定数である.各定数の値を表3-1A に示す.集合筋電位の二次及び四次モーメントは,次の時間積分により算出した.

3.3 動員様式の解析

A						
Sub.	K.K.	K. A.	Sub.	K.K.	K. A.	
<i>C</i> 1	0.652	0.632	C2	0.790	0.632	(Hz/kg)
d_1	15.0	7.0	d_2	6.5	7.0	(Hz)
τ_1	0.988	1.98	τ2	1.98	1.98	(1/kg)
<i>e</i> ₁	15.0	15.0	e_2	15.0	15.0	(Hz)
B						
Sub.	K.K.	K.A.	Sub.	K.K.	K.A.	
<i>a</i> ₀	1.85	0.611	b_0	4.86	2.73	
$a_{\scriptscriptstyle \mathrm{I}}$	0.396	0.504	b_1	0.603	0.757	(1/kg)
a_2	-0.0256	-0.0354	b_2	-0.0297	-0.0478	(1/kg ²)
a_3	0.627×10^{-3}	0.937×10^{-3}	b_3	0.617×10^{-3}	0.122×10^{-2}	$(1/kg^{3})$

表3-1 カー発射頻度関係(A), カーニ次, 四次モーメント関係(B) の近似式に用いた定数



図3-8 式(22),(23)に従って求めた上腕筋集合筋電位の二次,四次モーメント 各々の点は4秒間の積分から求めた値.回帰曲線は式(24),(25)に従って求めた. 定数は表3-1に示されている.

$$\hat{m}_2 = \frac{1}{T} \int_0^T X^2(t) dt$$
(22)

$$\hat{m}_4 = \frac{1}{T} \int_0^T X^4(t) dt$$
 (23)

ただし, T は積分時間である. 図3-8 に種々の張力における \hat{m}_2 と \hat{m}_4 を示す. これらを図

中の鎖線と実線で近似した.近似式は次のとおりであり.

$$\log m_2 = a_0 + a_1 P_i + a_2 P_i^2 + a_3 P_i^3 \tag{24}$$

 $\log m_4 = b_0 + b_1 P_i + b_2 P_i^2 + b_3 P_i^3 \tag{25}$

定数 an と bn(n=1, 2, 3, 4)は表3-1B に示す.

このような関係を式(4)~(18)に代入して種々の張力における $N_j \ge K_j$ を推定した. 図3-9 は 2人の被験者についての結果であるが、良く似た傾向を示している. 低い張力において は、活動する運動単位の総数 N は張力に対してほぼ線型に増加している. つまり力の増 加につれて新たな運動単位が次々に動員されているのが判る. しかし、張力が 10 Kg 付 近に達すると、新たな運動単位の増加は少なくなる. また張力の増加につれて、新たに活 動を始める運動単位の大きさ K_j は単調に増加している. すなわち、閾値張力の高い運動 単位程大きさが大きいことを示している. つまり、Henneman et al.²⁹⁾³⁰⁾の提唱した size principle はヒト上腕筋の随意収縮においても成り立つといえる.



図3-9 張力区間 j=1, 2, ……12 の各々で推定された活動運動単位数(N)と その区間で動員された運動単位の活動電位の大きさの平均値(K_j)

3.4 張力の制御様式

前の2つの節の結果から、上腕筋の随意収縮時の種々の張力レベルにおける活動中の運 動単位の数、その大きさ、そして発射頻度が明らかになった、そこで、ここでは以上のデ ータから、運動単位の動員と発射頻度の増加という2つのメカニズムが張力増加にどのよ うに貢献しているかを定量的に検討する.

まず大きさ、つまり活動電位の振幅が K であるような運動単位を考える.単収縮張力の 大きさは活動電位の振幅とほぼ比例関係にある⁵⁹.そこで問題としている運動単位の発生 する張力は、

$$\hat{\mathbf{P}} = CK\mathbf{x}(f) \tag{26}$$

で表わされる. ここで C は定数, x(f) は正規化した張力で発射周波数 fの関数である.

一般に筋の発生張力は刺激頻度の増加につれて非線型なシグモイド状に増加する.ここではヒトの筋で得られた結果⁹⁵³を参考にして x(f)を次のような簡単な関係で表わした.

$$x(f) = \begin{cases} 0.16 & (f < 10) \\ 0.042f - 0.26 & (10 \le f < 30) \\ 1 & (30 \le f) \end{cases}$$
(27)

3.2節で示したように運動単位の発射頻度は筋の発生張力とともに増加する.

ここで3.3節と同じように張力を区間に分ける.いま区間 $_{j}$ で動員された運動単位が区間 $_{i}$ の終り($P=P_{i}$)において発生している張力は,

$$\hat{P}_j(i) = CK_j x(f_j(i)) \tag{28}$$

で表わされる.区間iにおいて筋の発生張力は P_{i-1} から P_i まで増加する.そのうち recruitment による増加分 $\Delta \hat{P}_{rec}$ とそれより低い張力ですでに recruit されている運動単位 の発射頻度の増加による分 $\Delta \hat{P}_{fr}$ はそれぞれ次の式で与えられる.

$$\Delta \hat{P}_{\text{rec}} \triangleq N_i \hat{P}_i(i) = N_i C K_i x(f_i(i))$$
(29)

$$\Delta \hat{P}_{\rm fr} \triangleq \sum_{j=1}^{i-1} N_j C K_j \{ \boldsymbol{x}(f_j(i)) - \boldsymbol{x}(f_j(i-1)) \}$$
(30)

これら $\Delta \hat{P}_{rec} \ge \Delta \hat{P}_{fr}$ から各区間での張力増加における recruitment と発射頻度増加の相 対的な寄与の割合を知ることができる. 図3-10 は, 横軸は発生張力を最大張力で正規化し た値を, 縦軸は recruitment による張力増加の割合, すなわち $\Delta \hat{P}_{rec}/(\Delta \hat{P}_{rec}+\Delta \hat{P}_{fr})$ を示 している. recruitment による張力増加の割合は徐々に少なくなる. しかし高い張力(K. K.では最大力の 60%, K.A.では 70%)においても 50% 以上の張力増加は新しい運動単位の 動員に依存していることが判る.



図3-10 張力増加に対する運動単位の動員と発射頻度増加の貢献度の割合

3.5 考 察

本章ではヒト上腕筋において,運動単位の発射頻度と大きさ,活動している運動単位の 数を広い張力の範囲で検討した.

ここで測定した張力は、上腕筋のみによって発生されるものではない.筋の断面積、骨 格のレバーの構造等を解析した Wilkie⁶³ の研究によれば、肘関節屈曲張力の最も大きな 割合(約 1/2)を上腕筋が担っている.さらに集合筋電位の整流積分は上腕筋、上腕二頭筋、 腕橈骨筋のいずれも力に対して類似の傾向を示している³.これらのことから、ここで測 定した張力は上腕筋自身によって発生される張力とほぼ線型関係にあるものと考えられ る.

上腕筋運動単位の発射頻度は基本的には張力に対してS字状に増加する(図3-11A). こ れを従来報告されている結果と比較してみる. Bigland と Lippold⁹ は母指外転筋,小指 外転筋で多くの運動単位活動の観察の結果から同様なS字状の発射頻度変化を推定した (図3-11B). 彼らは単一の運動単位を最大張力まで記録することには成功しなかった. Tanji と Kato⁶¹ はやはり小指外転筋で,各運動単位は力とともに発射頻度を増し,閾値張力の 低いもの程高い最高発射頻度に達すると報告している(図3-11C). 彼らの結果はここで得 られた領域 II までの傾向と良く一致している. 彼らの実験では完全に最大張力まで達して いなかったのかもしれない. また Gydikov 等²⁴ は導出面積の小さな表面電極を用い,最 大張力付近まで高い選択性で運動単位活動の測定に成功している. そして運動単位は力と ともに線型に発射頻度を増す fast type と発射頻度が飽和に達する slow type に分かれ

	A	В	С	D
	Present study	B.Bigland et al. (1954)	J.Tanji et al. (1973b)	A.Gydikov et al. (1974,1976)
muscle	Brachialis	Adductor pollicis abductor digiti minimi	Abductor digiti minimi	Many muscles
force – frequency	Acceleration of the second sec	6 max	0 max	0 max

図3-11 張力-発射頻度関係の模式図 A:本研究 B,C,D:従来の3つの研究.

ると考えた(図3-11D). ここで得られた結果は2つの点で彼らのものとは異なっている. まず上腕筋では力-発射頻度曲線の形から2つの type に分けることはできなかった. また 観察した運動単位はすべて最大張力に近づくと発射頻度を急激に増し,彼らの slow type のように力-発射頻度曲線を示すものは見い出せなかった.

本研究では集合筋電位から運動単位の数と大きさを推定する新しい手法を開発した. それは, 3.3.2に示したように, i) h(r)の定常性, ii)運動単位活動の独立性という2つの仮定に基づいている. i)はすでに Milner-Brown 等⁵¹⁾により確認されている. ii)についても実験的に確かめられている(付録 A).以上のことより推定法は十分信頼性のある結果を与えるものと考えられる.さらに得られた運動単位数(N)と大きさ(K)の信頼性を確認するために,推定された KとNから逆に発生力を算出して実測した張力と比較した.その結果は付録 Bに示されている.算出された張力は実測したものと良い相関を持つ.以上により本推定法は十分に実用的なものであると考えられる.

上腕筋では,最大張力の 60~70% 付近までが運動単位の動員が張力増加の主たるメカニ ズムである(図3-10). さらに張力が高くなると動員される運動単位の数は極端に少なくな る.しかしその大きさは低い閾値張力のものに比べて大きいので依然張力増加に強い役割 をはたすのであろう.高い張力レベルでも運動単位の動員が発射頻度増加よりも張力増加 に貢献しているという結果は上腕二頭筋⁴¹⁾や腓腹筋⁵²⁾でも報告されている.また佐藤⁵⁶⁾に よれば,ネコの腓腹筋での TVR による張力発生はほとんど運動単位の動員によるとい う.

一方, Milner-Brown 等⁵⁰の解析によれば, 第一背側骨間筋では, 運動単位の動員に よる張力増加の割合は, 発生力が大きくなるにつれ急速に減少し, 3人の被験者中 2人で, 1500 g 以上の力では新たな運動単位の動員は見られなかった(最大力は 4~6 Kg). Monster と Chan⁵² も総指伸筋において同様な結果を示している.

以上の比較から次のような仮説が推論される.つまり,大きな張力の発生が主たる機能 である筋では運動単位の動員が張力制御においてより重要な役割をはたし,一方,微細な コントロールを要求される筋では発射頻度変化が重要となってくるのではないだろうか?

3.6 結 言

1. ヒトの筋張力の調節機序を明らかにする目的で上腕筋の単一運動単位活動及び集合 筋電位を最大張力までの広い張力範囲で解析した.

2. 運動単位の発射頻度は張力に対しS字状の曲線に沿って増加する.低い張力では発 射頻度は力に対し急激に増加する.中程度の張力範囲では個々の運動単位は力に対し線型

に発射頻度を増加させる.最大張力に近づくにつれ,発射頻度は再び力に対して急激に増加し、50 Hz 以上にも達する.

3. 集合筋電位を統計的に処理する新しい手法を開発して,活動している運動単位の数 とその活動電位の大きさを推定した.活動運動単位数は筋の発生張力に対し単調に増加し た. 高い張力において動員される運動単位は低い張力で動員されるものより大きい.

4. 張力の増加に対して新たな運動単位の動員と,すでに動員されている運動単位の発 射頻度の増加という2つの調節機序がどのように働くかを定量的に検討した.運動単位の 動員が張力増加にはたす割合は高い張力になる程減少した.しかし最大張力の70%におい ても運動単位の動員が主たる張力増加のメカニズムであった. 第4章 運動単位の伸張反射応答の解析

4.1 緒 言

筋-骨格系を支配する多重ループの複雑な神経機構の中で,脊髄伸張反射系は最も下位 のループである.第2章(2.3)に述べられているように,伸張反射系にはγ系という一種 のフィードバック・ゲインの調節機構が備わっている.上位中枢はγ運動ニューロンの働 きにより筋紡錘による筋の長さ,速度の検出の感度を変化させることができる.つまり, 伸張反射系は適応制御機能を有しているのである.このことから,次のようなことが当然予 想される.ヒトは様々な動作を1つの手を使って行わねばならない.これは工学系には見 られない要求である.そこで,その動作の要求に応じてフィードバック・ゲインを調節し ているのではないだろうか? この問題を検討するのが本章の目的である.

伸張反射系のフィードバック・ゲインの大きさは定性的には、筋を急速に伸張したときに 短潜時で起こるその筋の電気的、及び力学的応答から知ることができる. Hammond²⁷¹ の 最初の解析以来、この伸張反射の応答が、はたして動作の様式に応じて変化するかという問 題はくり返し研究されて来た¹²¹⁵¹⁷⁷¹⁸⁹²³¹²⁵³⁸⁰⁴⁴¹. これらの研究では、被験者が手や指を一定 の位置に保持しているときに、機械的な外乱が加えられる. そして被験者はその外乱に対し て抵抗する(resist)か、あるいは全く抵抗しない(let go)かのどちらかを指示される. そ のときの外乱に対する伸張反射の応答を比較したところ、脊髄を介する短潜時の応答に差 は見られなかった. このことから直ちに伸張反射のフィードバック・ゲインは動作様式に 応じて変わることはないとは結論できない. これまでに行われた実験系の設定が不適当で あったのかもしれない.

そこで、ここでは運動単位及び筋電図(EMG)の応答を見ながら、短潜時の伸張反射が 動作様式に応じて変化するか否かを、従来とは異なる実験系において、再検討した。その ために2種類の動作を設定した。1つは'力制御'、もう1つは'位置制御'である。力制御 では、被験者は等尺性の条件下で一定の力を保持する。一方、位置制御では、被験者は外 力に拮抗して指の位置を一定に保つ。外乱 — 筋の急速伸張 — は被験者が予測できない ようにランダムな時刻に印加し、被験者はそれに対して特別に応答しないように指示され た.この2つの動作は以下のような2つの理由で選んだ。一般に、位置を制御する場合は 制御系が大きなスティフネスを持つほうが望ましい。一方、力の制御ではスティフネスは

小さい方が都合が良い.もし,伸張反射が長さのサーボ機構として働くなら,位置制御で はスティフネスが増強され,力制御では減弱するであろう.つまり上位中枢が伸張反射の ゲインを動作に応じて変えるなら,伸張反射の応答が力制御時に比べ,位置制御時には大 きくなることが予想される.

Houk³², Rothwell et al.⁵⁵ によれば, 潜時 60 msec 以上の応答には随意的な動作の影響が現われるという. そこでここでは純粋に脊髄の反射だけを対象として, 60 msec 以内の応答のみを解析した.

4.2 実験方法

実験は 22 から 37 歳の健常男子 4 名の中指総指伸筋にて行った.実験装置を図4-1 に示 す.前腕は 1人 1人に合わせて作った石膏の型に水平に固定した.手は母指が上になるよ うに手掌を垂直にして鉄板に皮のバンドで固定した.被験者は,中指のみは水平面内を基 節回りに自由に動かすことができる.軽くて薄い(1×8×0.1 cm)アルミニウム板を中指の背 面に固定して,中指が伸びた状態で基節以外は動かないようにした.手掌と脱力した中指の



図4-1 実験装置の模型図 A: 力制御 B: 位置制御 詳細は本文参照.

間の角度は約135°であった.中指の先端はやはり水平面内を回転するレバーに接触する. レバーの軸まわりの摩擦力は小さい(3×10⁻⁶ Nm以下).レバーは脱力している中指と平行 に設置し(この位置を角度0とする),また中指基節と接触点間の距離は,レバーの長さ (8 cm)と同じになるようにセットした.以上の設定により,中指の回転角とレバーのそれ は小さい動きの範囲ではほぼ等しいと考えられる.

(1) 力と位置の記録

中指伸展の力は、レバーに貼ったストレンゲージで測定した.以下力学的応答はトルク(Nm)ではなく、中指先端で測定される力(N)で表現する.レバー長8cmを用いれば2つの量の間の変換は容易である.中指の位置はレバーの軸に取り付けたポテンショメータで測定した.そして中指位置はレバーの回転角度で表わされるが、上に述べたようにこれは中指の回転とほぼ等しいと考えることができる.

(2) 単一運動単位活動と表面 EMG の記録

単一運動単位の活動は左総指伸筋より,第3章で述べたものと同じ釣針型電極により双 極誘導した.運動単位発射は,モニタスコープに表示し,またオーディオ・スピーカでも モニタした.電極が正しく総指伸筋の中指部に入っていることは次のようにして確かめ た.1)被験者が等尺性に中指を伸展させたときに,他の3本の指を伸展させたときに比べ 強い運動単位の発射が見られること.2)中指伸展の力と発射頻度との間に強い相関があ ること(図4-3C).

表面筋電位は、電極(Ag-AgCl電極1cm ø)を同じ筋表面に筋線維に沿って2cm間隔 で貼り双極誘導で導出した. EMG は増幅した後、全波整流し、低域濾波(時定数 30 msec) した.

(3) 力制御と位置制御

2種類の動作 — 力制御と位置制御 — は以下のように行った.力制御(図4-1A)では, 被験者は一定の等尺性張力を保持する.レバーは 0°の所に固定され,中指をそれ以上伸展 することはできない.力の視覚フィードバックとして,ストレンゲージの出力を目標値と 共にオシロスコープに表示する.位置制御(図4-1B)では被験者は,ACモータによって加 えられる力に拮抗して指を一定位置(0°)に保つ.この場合は視覚フィードバックとしてポ テンショ・メータの出力を目標位置とともに表示する.位置制御では 2種類の外力印加方 法を用いた.まず一定負荷位置制御では,外力は指の位置に拘わらず一定である.次に不 安定負荷位置制御では,ACモータによる外力が,指の屈曲に比例して大きくなるように した.角度 0°の点での力は一定負荷位置制御の場合と等しくなるように設定した.指の

屈曲につれて外力が大きくなるので,指を一定位置に保つことは,一定負荷の場合に比べ て難しくなる.この不安定系は,ACモータの制御目標に0.5 N/degreeのゲインで位置を 正帰還することにより実現した.3つの動作様式 — 力制御,一定負荷位置制御,不安定 負荷位置制御 — における外部負荷の力学的特性の違いは図4-2に示されている.力制御 においては,指は0°の位置に固定されている.そこで制御対象の位置 — 力特性は図4-2 Aの太線のようになると考えられる.被験者は,力を目標値(*印)に保持する.つまり, 制御量は力と考えることができる.一定負荷位置制御では,外力は指の位置と関わりなく 一定である(図4-2B).被験者は,指を0°(*印)に保たねばならない.この動作における 制御量は指の位置である.不安定負荷位置制御においても制御量は位置である.しかし, 図4-2Cに示すように外力の大きさは指の位置とともに変化する.





(4) 伸張反射

位置制御あるいは力制御を行っているときに伸張反射を誘発させるために,被験者が一定 位置あるいは一定力を保持している際に,総指伸筋を伸ばす(指の屈曲)方向ヘレバーを微 少角度ステップ状に回転させた(2°:指先の変化2.8 mm).レバーの回転は電磁石によっ て引き起こし,12 msec 以内の短時間で完了した.その外乱(筋伸張)は被験者がその時間 を予測できないようにランダムに印加した.このことにより,随意収縮の短潜時伸張反射 への影響を除外することができる.被験者は力制御あるいは位置制御の動作を外乱印加前 だけ行い,外乱には積極的には反応しないように指示された.

実験は以下の手順で行った.まず力制御を5回行い,次に一定負荷位置制御を5回行った.一部の実験シリーズでは,次にさらに不安定負荷位置制御を5回行った.そしてこの

全体をもう一度繰り返した.結局,1つ1つの動作を10回行ったことになる.試行毎に 1分間の休憩を置いた.初期力(力制御における目標値,あるいは一定負荷位置制御にお ける外力の大きさ)は単一の運動単位の定常発射がはっきりと観察できるようなレベルに 設定した(図4-4).多くの場合これは2N以下であった.一方,最大力は10N付近であっ た.一度この初期力を決めた後は,1つのシリーズの実験は同じ値で行った.

(5) データ解析

すべてのデータは一度磁気テープに記録し,実験終了後,運動単位の活動電位は 32 KHz, 位置,力, EMG は 1 KHz のサンプル頻度でミニコンピュータに入力した.活動電位はグ ラフィック・ターミナルに表示して,単一運動単位は活動電位の波形から同定した。

伸張反射の実験では,解析は,外乱印加前 200 msec,後 300 msec で行った.動作様式 毎に位置,力,表面 EMG の 10 試行の応答を平均した.

単一運動単位の活動の解析は、3段階にわたって行った.まず外乱の印加時点を時間 t=0 として、初めに瞬時発射頻度 (instantaneous firing rate)を1つ1つの発射について試行 毎に算出する.これは、時間 t_k に k 番目の発射があったとすると、 t_k での瞬時発射頻度 f_k を、

$$f_k = \frac{1}{|t_k - t_{k-1}|}$$

と定義した.次に、10試行の瞬時発射頻度の時系列を、外乱の印加時点を一致させて図4-5、6の3段目にあるように重ね合わせて表示する.図に見られるように瞬時発射頻度を示す 各点は、ばらつきが大きく定量的な解析を行うことはできない.そこで、第3段階として、これを移動平均によって平滑化した.重ね合わせた瞬時発射頻度のi番目の点が、時刻 t_i で、その大きさが f_i とすると($i=1,2,\dots,N$)、その時間 t_i での平均発射頻度 $\bar{f}(t_i)$ は次式で表わされる.

$$\bar{f}(t_i) = \frac{1}{5} \sum_{j=i-2}^{i+2} f_j \quad (i=3,4,\cdots,N-2)$$

このようにして平均化された発射頻度を図4-5,6の最下段に示す.

4.3 結 果

(1) 運動単位の定常発射

伸張反射の応答を解析する前に、運動単位の定常発射が動作の様式で異なるか否かをま ず検討した.ここでは力制御と一定負荷位置制御を取り上げた.10個の運動単位を解析し たが、その一例を図4-3に示す.力制御においては、被験者はあるレベルの等尺性の力を



図4-3 力制御(A)と位置制御(B)時の総指伸筋運動単位の定常発射活動(C) A, B:上段は位置,下段は張力 C:同一運動単位の発射頻度と張力を,力と位置 の安定している区間(A, Bに下線でマーク)で平均したものをプロットしたもの.

数秒間保持し,そのレベルを階段状に増加する(図4-3A下段).指の動きはほとんど認め られない(上段).瞬時発射頻度を,図の下に横棒で示されているような力が安定している 区間で平均化した.このようにして求めた平均の発射頻度を図4-3Cに白丸印で示す.こ の内7点は,A図の試行から,残りの4点は類似のもう1回の試行から得られたものであ る.この運動単位は力に対して線型に発射頻度を増している.

一定負荷位置制御(図4-3B)では,被験者はACモータによるあるレベルの外力に対して 指を0°に保っている.指の位置は外力が変化するときに動揺している.力制御の場合と同 様に,瞬時発射頻度を力,位置とも安定した区間(図4-3B下段の横棒)で平均化した.この 平均発射頻度を力に対してプロットしたのが図4-3Cの黒丸である.2つの動作様式間に は,力-発射頻度関係に差は見られない.他の9つの運動単位についても,力-発射頻度関 係に力制御と一定負荷位置制御の間では差は見られなかった.

ここで伸張反射の応答の解析を行う前に、伸筋と屈筋の co-contraction の問題を検討 しておく必要がある. Akazawa et al.⁴ によれば、co-contraction は伸張反射を強く促進 させる. ここでは拮抗筋の運動単位の活動の記録は行わなかったので、拮抗筋が働いてい るか否かについての直接的な証拠はない. しかし、1) co-contraction はほとんどない か、2) あってもそれは力制御、位置制御という動作様式には影響を受けないと考えられ る. なぜなら、まず予備実験において、どちらの動作時にも拮抗筋の表面 EMG の活動は ほとんど観察されなかった. 次に、上で述べたように総指伸筋の運動単位の発射頻度は、観 測される力のレベルが等しければ、力制御と位置制御で差は見られなかった. これは総指 伸筋によって発生する力も等しいことを示唆している. 観測された力は屈筋と伸筋の力の 差なので,屈筋の収縮がもしあったとしても,それは2つの動作様式間では差はないと考 えられる.

(2) 運動単位と表面 EMG の伸張反射

図4-4 に筋伸張 (上段) に対する総指伸筋運動単位の活動 (下段) を示す.大きな正の電 位をもつ運動単位の定常発射をはっきりと見ることができる.筋伸張に対して,それまで 発射していない運動単位が2発の負の電位のスパイクを発射している(*印).ここでは定 常発射を示す運動単位のみを解析した.



図4-4 総指伸筋運動単位の筋伸張に対する応答 上段:中指位置,上方向屈曲 下段:運動単位活動電位,上方向負. 伸張以前に活動していない運動単位の発射をアステリスクで示す.

2つの動作様式 — 力制御と一定負荷位置制御 — の伸張反射への影響を 18 個の運動単 位で解析した.これらの運動単位のうち 10 個は,筋伸張に対し, 30~60 msec(49±9 msec, 平均±標準偏差)の潜時ではっきりした発射頻度の増加を示し,残りの 8 個は少なくとも 60 msec までには明瞭な応答は示さなかった.

図4-5 に典型的な記録例を示す.Aが力制御,Bが位置制御時の応答である.上段から 2つの記録は,指の位置と力の記録である.ステップ状の指屈曲 — 総指伸筋の伸展 — は 時刻 0 msec で印加された.力制御時,指は 0°の位置に固定されており,外乱印加以前に 見える位置の動揺は測定系の noise である.位置制御でも指は 0°に良く保持されている. 同じ大きさの指屈曲(2°)がどちらの場合にも印加された.外乱印加直前の初期力もほとん ど等しく,力制御では 1.39 N,位置制御では 1.42 N であった.力の記録に見られる外乱印 加直後の減衰振動は,i)指とレバーの慣性モーメント,ii)筋のスティフネス,iii)レバー

第4章 運動単位の伸張反射応答の解析



図4-5 力制御(A), 位置制御(B)時の総指伸筋運動単位の筋伸張に対する応答 上段:中指位置(基節角度), リラックスしたときの位置を0°とする. 下方向が屈曲. 第2段:指先端での中指伸展張力. 位置, 張力とも10試行の平均. 第3段と最下段 は運動単位の瞬時及び平均発射頻度.



図4-6 3種類の動作時の総指伸筋運動単位の筋伸張への応答 A: 力制御 B: 一定負荷位置制御 C:不安定負荷位置制御. 上段より中指位置, 伸展

張力,運動単位瞬時発射頻度,平均発射頻度.矢印は短潜時反射応答の時刻を示す.

の機械的振動,による.3番目の記録は,単一運動単位の瞬時発射頻度を10回の試行で重 ね合わせたものである.伸張反射応答と思われる発射頻度の一過性の増加が,外乱印加後 45 msec の潜時で観察される(矢印で示す).この応答は,平均化した記録(最下段)上に, よりはっきりとピークとして見ることができる.平均周波数上の45 msec の点でのピーク は,位置制御時の方が力制御時に比べて大きい.外乱印加前200 msec の平均発射頻度は, 力制御時21.6±7.2 Hz,位置制御時20.0±3.6 Hz で有意な差は見られなかった.

2つの運動単位については、力制御、一定負荷位置制御の他に、不安定負荷位置制御に ついても解析を行った.図4-6にその一例を示す.初期力、初期位置、外乱の大きさには 3種の動作様式の間に差は見られない.刺激印加前 200 msec での平均の発射頻度は力制御 時 20.4±3.0 Hz,一定負荷位置制御では 21.0±3.0 Hz,不安定負荷位置制御では 19.7±3.7 Hz で、これらは互いに有意な差はなかった.運動単位活動での伸張反射応答が 40 msec の潜時で見られる(図4-6に矢印で示す).この応答は、力制御、一定負荷位置制御,不安 定負荷位置制御の順に大きくなっている.

60 msec 以内の潜時で,伸張反射の応答を示した 10 個の運動単位について,力制御と位



図4-7 3種の動作時の運動単位反射応答の比較

横軸:初期発射頻度,外乱印加前 200 msec の平均発射頻度 縦軸:伸張反射 応答,ピークの発射頻度と初期発射頻度の差(右上図参照).同一の運動単位 の結果は実線で結ばれている.

第4章 運動単位の伸張反射応答の解析

置制御における反射の大きさを比較した結果が図4-7 である。外乱印加前 200 msec の平 均発射頻度を"初期頻度",外乱に対する発射頻度増加のピークの値と初期頻度との差を "伸張反射応答"と定義する。図4-7 は伸張反射応答を初期頻度に対してプロットしたもので ある。三角は力制御時,白丸は一定負荷位置制御時,黒丸は不安定負荷位置制御時の結果 である。実線で結んだデータは同一の運動単位から得られたものである。10 個の運動単 位中,9 個では一定負荷位置制御時の伸張反射応答は力制御時のそれに比べて大きい。一 定負荷位置制御時の伸張反射応答は、10 個の運動単位で 8.9±5.9 Hz であり、力制御時に は 4.5±2.0 Hz である。これらは有意に異なる。初期発射頻度は力制御時に 19.3±3.4 Hz で、これは一定負荷位置制御時の 19.4±3.4 Hz と有意な差はない。動作様式が一定負荷位 置制御から不安定負荷位置制御に変わると、伸張反射応答はさらに増強される。1 つの運



図4-8 整流積分された総指伸筋 EMG の伸張反射応答

A: 力制御 B: 位置制御 各記録における縦線は外乱印加時点を示す. すべて 10 試行の平均である. 伸張前の初期力を左に示す. 最下段の記録は, 初期力 2.35 N での力と位置である.

動単位では,伸張反射応答が 4.1 から 18.7 Hz に増し,他の 1 つでは 21.4 から 33.0 Hz に 増している.

以上述べたような動作様式による伸張反射の変化をさらに確認するために,同じ条件の 実験を,総指伸筋から表面 EMG を導出して行った.図4-8 は力制御時(A),一定負荷位 置制御時(B),に加えられた筋伸張に対する EMG の応答である.初期力 — 左に表示 — は,上段から下段となるにつれ大きくなる.位置制御時には,外乱印加後 25~60 msec に EMG 活動の増加するのが見られる.このピークはおよそ 45 msec である.この潜時は単 一運動単位で観察したものと良く対応する.力制御時にも,最初の 25~60 msec に伸張反 射の応答が見られるが,その大きさは同じ初期力での位置制御時に比べ明らかに小さい.

4.4 考 察

本章で述べた実験から得られた重要な知見の1つは総指伸筋の運動単位の30~60 msec に潜時を持つ伸張反射の応答が動作様式によって変化するということである.その応答は 力制御時に比べ位置制御時に増強された.このような伸張反射応答の変化は表面筋電位の 記録でも観察された.

ここで解析したのは筋が定常的な収縮を行っている時の伸張反射についてである.これ に対し動的な動きの中では、その動作の相や動きの速度によって伸張反射の応答が変化す るという¹⁶⁾²³.定常的な収縮においても伸張反射は種々の要因によって影響を受ける.例 えば外乱の大きさやその印加速度²³,外乱に対して随意的にどのように反応するか(文献は 諸言を参照)、定常収縮の強さ、外乱の印加時点を予測できるか否か³²⁾⁵⁵,拮抗筋の cocontraction⁴)等である.本実験ではこのような要因は可能な限り等しくなるように実験 条件を設定した.まず外乱(筋伸張)の大きさと速度は一定 — それぞれ 2°, 250°/sec — とした.また外乱に対しては '反応をしない' ように被験者に指示した.

伸張反射の大きさが外乱印加時の定常収縮のレベルに強く影響を受け,発生力が大きい 程反射が大きくなることは多くの研究者によって報告されている²³⁾³⁶⁾⁴⁴⁾.本研究では測定 される力が等しければ動作様式(力制御と位置制御)に関わりなく運動単位の発射頻度も等 しいことを示した(図4-3, 5, 6).そこで動作様式による伸張反射の応答の変化は、このよ うな定常収縮のレベルの違いによっては説明できないことが判る.

最近 Rothwell 等⁵⁵⁾ は長母指屈筋で 50 msec という短潜時の応答が,外乱の印加時点を 正確に予測できる場合には増強されることを示した.彼らはこれを随意性収縮の影響であ ると説明している.本実験では被験者は外乱に対しては何も反応しないように指示され, しかもその外乱は被験者が予測できないようにランダムな時点に印加した.このことから

動作様式による伸張反射応答の変化が、外乱の予測によるものとは考え難い.

最近,拮抗筋の co-contraction が伸張反射に強い影響を持つことが Akazawa et al.⁴ によって明らかにされている.結果の項で詳しく検討したように,ここで設定した動作様式 (力制御と位置制御)の違いは co-contraction には影響を与えない.

Burk et al.¹¹⁾ によれば、ヒト前脛骨筋の $\alpha - r$ バランスは皮膚の振動刺激や筋の受動伸 展等の末梢刺激によって変化する.また Lundberg et al.⁴²⁾ は I_b反射の中継ニューロン での信号伝達が皮膚からの求心性信号によって分節性に修飾されることを示した.本研究 では指の位置と発生力は力制御と位置制御で等しく、皮膚や筋受容器への機械的刺激の強 さは動作様式に拘わらず一定と考えられる.そこでこのような末梢性の影響はここでは除 外できる.

最近の Hagbarth et al.²⁶⁾ の研究によれば,急激な関節の変位後の筋紡錘の発射にはい くつかのピークが見られる.これは衝撃による機械的な振動によるものと考えられ,筋紡 錘が振動に対して大きな感度を有することを強く示唆する.本実験でも外乱の印加直後に 減衰振動があるので(図4-5,6),これが筋紡錘を刺激し,反射の応答に影響を与えること は十分に考えられる.しかし,力の記録に見られるように,振動の大きさやその形は力制 御と位置制御では差はなく,振動の反射応答に与える影響が動作様式によって違いがある とは考え難い.

Houk³²⁾ は脊髄伸張反射ループのゲインが適応的に変化するという証拠はなく,これま で報告されている伸張反射の変化というのはすべて反射ループの非線型性か,随意的な応 答の混入で説明がつくと示唆している.ここでは初期の力,位置,運動単位の発射はすべ て動作様式間で等しく設定することができた.そこでここで得られた伸張反射応答の変化 は系の非線型性によるものではない.さらに 30~60 msec の潜時の応答のみをあつかった ので,随意的な応答の影響も除外することができた.

以上のような考察から、ここで得られた伸張反射応答の変化は動作様式の違いによるも のであると考えられる.ここでの結果からだけでは、この反射応答の変化がr系を介した 筋紡錘感度の変化によるものか、あるいは I_b 求心路と運動ニューロンの間の信号伝達の変 化、または他の脊髄内の伝達特性の変化によるのか結論はできない.しかしいずれにしろ、 上位の運動中枢が α 運動ニューロンの発射レベルとは独立に、短潜時の伸張反射ループの ゲインを変化させているといえる.

ここで解析を行った 18 個の運動単位のうち 8 個は筋の伸張に対して 30~60 msec の潜時 でははっきりした応答を示さなかった.これは筋伸張の大きさ(2°)がこれらの運動単位に

反射を引き起こすには不十分だったためかもしれない.またこれらの運動単位は,筋伸張 以前にすでに最大の発射頻度に達してしまっていたということも考えられる.しかし後者 の可能性は少ない.伸張反射を解析した時の初期力は 2N(最大力の約 20%)以下であった. 定常発射と発生張力を解析した 10 個の運動単位では,2N以下で発射頻度が飽和してし まうようなことは観察されなかった.Bawa と Tatton⁸ によれば,サルにおいて筋の急 速伸張に対する EMG の応答に現われるいくつかのピークはそれぞれ異なる subgroup の 運動単位の応答に由来しているという.同じことがヒトでも見られるか否かは不明である が,あるいははっきりと短潜時の伸張反射を示さなかった運動単位はもっと長い潜時の反 射に関わる subgroup のものかもしれない.

4.5 結 言

1. 筋-骨格系が行う動作の様式によって伸張反射の応答が変化するか否かを検討する 目的で,力制御と位置制御という2つの動作時に微少の急速伸張を総指伸筋の中指部に加 えて単一運動単位の活動を観察した.

2. 力制御では,被験者は固定された中指の基節回りの等尺性張力を一定値に保ち,位 置制御では外力に対して中指の位置を一定に保った.

3. 発生張力が同じであれば,運動単位の定常発射頻度には2つの動作様式の間に差は 見られなかった.

4. 解析した 18 個の運動単位中 10 個は筋の急速伸張に対し, 30~60 msec の潜時では っきりした反射応答(発射頻度の増加)を示した.

5. この伸張反射応答は,張力,指の位置,運動単位の発射頻度等の初期条件が同じで も,力制御時に比べ位置制御時には促進された.

6. 位置制御時における伸張反射応答の促進は同じ筋の表面筋電位の記録でも確認された.

第5章 伸張反射の適応的特性の解析

5.1 緒 言

前章で,総指伸筋の運動単位活動あるいは EMG に見られる短潜時の伸張反射応答が動作 (力) を制御するか, '位置'を制御するか (たよって変化することを示した. つま り,力を制御する場合に比べ,位置を制御する場合に大きな応答が観察された. そしてこの変化が上位中枢からの信号によるものと推測された.伸張反射系は筋の長さを一定に保 つフィードバック機構と考えられるので,このことから,上位中枢が動作に応じてフィードバック・ゲインを調節しているということができる.

そこで本章では前章と同様な条件下で、実際にフィードバック・ゲインがどのように変化し、その変化がどのような機能的意味を持つのかについて検討を加える.しかしゲイン を直接測定することはできないので、実験で得られる伸張反射のトルクの応答を数学モデ ルによりシミュレートしてゲインを推定する.

5.2 実験方法

ヒト中指の伸筋(総指伸筋)を対象として伸張反射の実験を行った.被験者は健常成人男子2名である.実験装置を図5-1に示す.前腕を石膏の型に固定し,手掌を垂直にして、



図5-1 実験装置

5.2 実 験 方 法

手指の基節のみの回転(水平面内)が可能となるように、中指の背面にはアルミニウムの平 板を3カ所で固定した.この板は、コの字型のアルミニウム枠に接続され、その枠は回転 シャフトへつながる.中指基節の回転軸は、シャフトの回転軸と一致するように調節し た.中指伸展のトルクは、アルミニウム枠に貼ったストレンゲージで測定した.指の上下 にランプとフォト・セルを設置し、指の位置(基節回りの回転角)をアルミニウム枠につけ た小板がさえぎる光量により測定した.

アルミニウム枠のシャフトは、指に負荷トルクを加える装置(以下負荷装置と呼ぶ)と、 指を強制屈曲する装置(ここで着目している総指伸筋は中指の屈曲により伸ばされるので 以下 '伸張装置'と呼ぶ)に接続される(図5-1B). 負荷装置は AC モータとマイクロパウダ ー・クラッチから成る. AC モータの発生トルクは、クラッチを介して指に伝達される. 指に加わる負荷トルク(中指を屈曲させる向き)の大きさは、マイクロパウダー・クラッチ を流れる電流量により調節する. 伸張装置はステップ・モータと電磁クラッチで構成され る. 指の屈曲はステップ・モータで行う.

被験者が行う3種類の制御動作,及び伸張反射を誘起するための中指屈曲(伸筋の伸張) は以下の通りである. (a)力制御:伸張装置の電磁クラッチを on にして,中指を固定す る.ストレインゲージの信号(トルク)を視覚フィードバックとして、目標値とともにオシ ロスコープに表示する. 被験者はそれを見ながら中指伸展の等尺性トルクを一定に保つ. トルクが安定に維持された後、被験者が予測できないような時点にステップ・モータを回 転させ,ランプ状(0.15 rad,40 msec)に指を強制屈曲する.(b)**一定負荷位置制御**:伸張 装置の電磁クラッチは off であり、被験者は、指を自由に回転できる. 負荷装置により屈 曲方向に一定トルクが加えられ、被験者はそれに拮抗して指の位置を一定に保つ、この場 合は、指の位置(フォト・セルの出力)が目標値と共にオシロスコープに表示される.指の 位置が安定に保持された後,不規則な時点に伸張装置のクラッチを on にし,同時にステ ップ・モータを回転して、力制御の場合と同様ランプ状の指の強制屈曲を行う.(c)不安 定負荷位置制御:操作は一定負荷位置制御の場合とほとんど同じである.唯一異なるの は、負荷のトルクが指の位置により変化する点である、つまり、指の位置がマイクロパウ ダー・クラッチに正帰還され、不安定な系になる.これにより、指を一定位置に保持する ことが,一定負荷位置制御の場合より難しくなる.帰還量が大きくなり過ぎると,被験者 は指の位置を全くコントロールすることができない、ここでは予備的な数十分の練習でコ ントロールできる程度に帰還量を設定した.以上3種類の制御動作のいずれにおいても、 被験者には外乱の指屈曲に対して積極的に対抗せず、そして外乱以前と同程度の筋緊張を

第5章 伸張反射の適応的特性の解析

保つように指示した.

一対の Ag-AgCl 電極により総指伸筋の中指部表面から筋電位を採取した.筋電位は低 域濾波 (時定数 30 msec)後,全波整流,平滑化した.いずれの制御動作の実験において も,10 試行以上の応答(指の位置,トルク,筋電位)を加算平均した.加算平均及び伸張反 射系フィードバック・ゲイン推定のためのシミュレーションはミニコンピュータで行っ た.

5.3 筋-骨格系制御系のモデル

本章では、シミュレーションに用いた筋一骨格系のモデルを提示するとともにに、伸張反射 系フィードバック・ゲイン推定の原理について述べる.

図5-2 にモデルのブロック図を示す.筋は力発生要素(F),非線型の粘性要素(B),そして直列弾性要素(G)によって表現される.筋の発生するトルクTは以下の式で表わされる³.なお,総指伸筋の長さ変化と中指基節の角度変化は,変化量が小さいので比例すると仮定した.



図5-2 伸張反射系の数学モデル 詳細は本文参照.

$$T(t) = F(t) - B\omega(t) \tag{1}$$

$$\omega(t) = \frac{d}{dt} \{ GT(t) - \theta(t) \}$$
(2)

$$B(t) = \frac{B_0 F(t)}{F_0} \tag{3}$$

ただし、 $F: 力発生要素の発生トルク, F_0: 力発生要素の最大発生トルク,$

 $B: 筋の粘性係数, B_0: F=F_0$ のときの粘性係数,

θ:中指基節角度(屈曲方向正),ω:節の収縮要素の短縮速度,

G:節のコンプライアンス.

式(3)は粘性係数 B が発生力 F に比例して変化することを意味する. これはすでに近似的に 成立することが確かめられている³.

指の位置 θ とその 微分 (回転角速度) は筋紡錘によって検出され,脊髄の α 運動ニューロ ンペフィードバックされる.その経路の特性を次式で表わす.

$$R(t) = P\theta(t) + D\frac{d}{dt}\theta(t)$$
(4)

ただし, R: フィードバック量(発射頻度),

P:位置感度, D:速度感度.

図5-2 においては, *P*, *D* は筋紡錘のみの特性として表現されているが, 実際には筋紡錘 からα運動ニューロンへの経路全体の特性と考えられる.

α運動ニューロンは信号の加算点と考える.

$$A(t) = H(t) + R(t - L_1) \tag{5}$$

ただし、 $A: \alpha$ 運動ニューロンの発射頻度、

H:上位を含む,筋紡錘以外の経路からの信号,

L₁:筋紡錘からの求心性経路での時間遅れ.

最後に力発生要素のトルクは次式で表わされる.

$$F(t) = \frac{F_0}{A_0} A(t - L_2)$$
(6)

ただし、 $A_0: \alpha$ 運動ニューロンの最高発射頻度、

L₂:α運動ニューロンから筋への経路での時間遅れ.

以上の式(1)~(6)をラプラス変換すると、図5-2のブロック図で表わされる θ とTの関係が得られる.

さて、本研究で問題としている伸張反射系のフィードバック・ゲインとは、モデルにお ける位置感度 P,速度感度 Dのことである. この Pと Dを実験によって直接求めること はできない. そこで、実験で得られるランプ状の位置変化に対するトルクの応答を、モデ ルでシミュレートして、Pと Dを推定する. そのためには、Pと D以外の定数をあらか じめ決定する必要がある. 筋の粘弾性(B₀ と G)は別の実験から求めることができる. こ こでは結果(表5-1)のみ示すが、その実験方法と導出原理については文献を参照されたい³. 神経系の時間遅れは、中指にステップ状の屈曲を加えた時に筋内に刺入した針電極で観察 される総指伸筋運動単位の反射性応答の潜時から決定した. 第5章 伸張反射の適応的特性の解析

	Subj. A.	Subj. B.
$F_0(\mathrm{Nm})$	0.6	0.7
G(Nm/rad)	0.3	0.2
$B_0(\text{Nm·sec/rad})$	0.4	0.3

表5-1 筋の力学的特性

5.4 実験結果

図5-3 に実験結果の一例を示す.図5-3A は、試行毎の記録の重ね書きで、上段より指の 位置、角加速度、トルク、筋電位である.これを加算平均したものを図5-3B に示す.注意 しなければならないのは、ここで得られたトルクの応答には中指を固定しているアルミ枠 や中指自身の慣性の影響が含まれていることである.そこで真の伸筋の発生トルクを得る ために、以下のようにして慣性による影響を除去した.測定したトルクT'は、



図5-3 実験結果の処理法

A:重ね書き,上段より位置,角加速度,トルク,総指伸筋 EMG.B:A をそれぞれ 平均したもの.C:測定したトルクから慣性モーメントの影響を除去したもの.

5.4 実 験 結 果

$$T' = T + I\ddot{\theta} \tag{7}$$

と表わすことができる.ただしTは伸筋の発生トルク,Iは中指を含む回転部分の慣性モーメントである.いま,知りたいのはTであるから,

$$T = T' - I\ddot{\theta} \tag{8}$$

となり, T'から角加速度 öをI倍したものを差し引けば良い.しかし実験的にIを求める ことは難しい.図5-3Bの角加速度,トルクに見られるランプ状位置変化直後の大きなピー クは明らかに慣性の影響である.そこで,この大きなピークがなくなるように,角加速度 を n倍したものをトルクから差し引いた.ただし,nはピークが消えるように適当な値を 選んだ.図5-3C にはこのようにして得られたトルクが示されている.以下では,慣性の 影響を除去したものを伸張反射の応答として解析する.

図5-4に e で示した曲線は, 力制御(A), 一定負荷位置制御(B), 不安定負荷位置制御(C) の各動作中に加えられたランプ状の筋伸張に対する応答の一例である. 伸張開始時刻が 0 である. 伸張以前の初期張力, 初期位置は, A, B, C とも 0.15 Nm, 0 rad(この時の中指 と手掌の間の角度は約 160°)で等しい. つまり, 力学的な指の状態は伸張以前には 3 つの



図5-4 図5-3の方法で求めたトルク(e)と数学モデルの応答(S)

上段はモデルに入力した位置変化. A:力制御. B:一定負荷位置制御. C:不安定負荷 位置制御. P. D. は数学モデルの応答を得たときに用いた筋紡錘の位置感度と速度感度.

条件下でほぼ等しい.筋電位のレベルにも伸張以前には大きな違いは見られなかった.異 なるのは制御量である.'力制御'ではトルク,'一定負荷位置制御'と'不安定負荷位置制 御'では指の位置が制御量である(図4に*印で表示).トルクは 40 msec にピークを持ち, 初期値より高いレベルに落ち着く.この最終値と初期値の差(図5-4の *4T*)は,不安定負荷 位置制御が最も大きく,次いで一定負荷位置制御,力制御の順となっている.力学的な初 期状態と外乱の伸張量が等しいにも拘わらず,応答が 3 つの動作によって異なるのは,伸 張反射系の特性に差があったことを示唆している.

5.5 シミュレーション結果

ここでは,前節に示したような筋伸張に対するトルクの応答を,図5-2のモデルにより シミュレートし,伸張反射系のフィードバック・ゲインを推定した結果について述べる.

表5-1 にシミュレーションに用いた筋の力学的パラメータを示す. 求心路と遠心路による遅れは 15 msec とした. 未知の定数である位置感度 *P*と速度感度 *D*は,実験で得られたトルクの応答 *T*。と,モデルの応答 *T*。の積分二乗誤差

$$EI(P,D) \triangleq \int_0^{0.1 \, \text{sec}} (T_e - T_s)^2 dt \tag{9}$$

が最小となる時の値として推定した.積分区間を外乱印加開始より 0.1 sec に選んだのは, 少なくともこの間,上位からの信号 H は変化しないことが,外乱に対して意識的に反応す る実験から推測できるからである.

すなわち、シミュレーションでは、Hの値は伸張開始後 0.1 sec の間は変化せずに一定 で、伸張開始直前の値 H(0)が保たれると仮定した.なお、H(0)は独立には決定する必要 はなく、A(0)が決定できれば十分であり、伸張開始直前のトルクT(0)の値より、

$$A(0) = H(0) + R(0) = \frac{T(0)A_0}{F_0}$$
(10)

として求めることができる.

図5-4 はシミュレーション結果の一例である.上段のランプ状筋伸張の時間経過をθ(t) としてモデルに入力する.下段にモデルのトルクの応答(S)を実験で得られた応答(e)に重 ねて示す.実験の応答にはステップ・モータの不連続な動きによる振動が見られるが,モ デルの応答は実験結果に良く一致している.シュミレーションに用いた P と D の値を図 の上に示す.これらの値が応答を得た時の位置感度と速度感度の推定値である.

初期トルクを種々変えた時の伸張反射応答について同様なシュミレーションを行った. 推定した位置感度と速度感度を初期トルクに対してプロットしたのが、図5-5である.上



A:被験者 A. B:被験者 B.

の2つが位置感度,下の2つが速度感度についての結果である.(A),(B)はそれぞれ別の 被験者の結果である.初期トルク0---つまりリラックスした状態---では動作様式の違 いは考えられないので、トルク0での点を通るとして、動作様式毎に回帰直線を求めた. ただし、不安定負荷位置制御の場合は、測定点が少ないので、折れ線で結んだ.いずれの 被験者においても、位置感度は初期トルクが大きい程大きくなる傾向が見られる.動作様 式は位置感度に強く影響する.つまり、初期トルクが同程度であっても、位置感度は不安 定負荷位置制御の場合が最も大きく、一定負荷位置制御、力制御となるにつれて小さくな る.この傾向は特に被験者(A)について顕著である.一方、速度感度については、2人の 被験者の結果に共通した傾向はなく、初期トルク、動作様式とも影響は小さい.被験者 (B)において、わずかに初期トルクとともに速度感度の減少するのが見られる.

5.6 考 察

以上のように伸張反射系の位置感度は,等尺性の力を制御する場合に比べ,指の位置を 制御する場合 — 特に,系が不安定な場合 — に大きくなる.この結果について,図5-6 のブロック図を参照しながら若干の考察を加える. 第5章 伸張反射の適応的特性の解析



図5-6 位置制御時(A)と力制御時(B)の伸張反射系のブロック図

'位置制御'では、トルク Tにより中指の慣性質量を含む外部負荷が駆動され、その位置 θ が制御される. θ は筋紡錘により検出され α 運動ニューロンへフィードバックされる.以上のように、制御系は閉ループを構成しているので、 θ の制御を行ううえで伸張反射は有効に働くと考えられる.特に系が不安定な場合、大きなフィードバック・ゲインは制御を容易にするであろう.一方、'力制御'においては、制御量はトルク T である.指は固定されているので、位置 θ は一定であり、図5-6 に示した系に関する限り開ループとなる.つまり、筋紡錘の出力はトルクから見れば、外乱として加わる.そこで伸張反射系のフィードバック・ゲイン、すなわち筋紡錘から α 運動ニューロンへの経路の感度は小さい方が望ましい.以上のように力制御時に比べ、位置制御時に位置感度が大きいということは、生体による合目的的な調節の現われと考えることができる.

速度感度はここで扱った初期トルクや動作様式の範囲では大きな変化を示さなかった. 速度感度が上がればダンピングの良くきいた系になるが、そのようなことが要求される条 件下であれば、速度感度はあるいは大きくなるかもしれない.

動作様式による位置感度の変化の原因として,緒言で述べた筋紡錘そのものの感度の変化と,求心性線維とα運動ニューロンの間の伝達効率の変化の2つが考えられる.さらに考慮しなければならないのは,拮抗筋の働きである.図5-4の例では,伸張以前のトルク及び筋電のレベルは,平均したもので見る限りは制御動作の様式間でほぼ等しかった.しかし,試行毎の記録ではときとして,特に不安定負荷位置制御の場合,トルクは同じでも大きな筋電位が見られた.つまり屈筋が強く活動した.このような場合,伸張反射系の感度はやはり上昇する⁴.本研究で得られたデータだけからは,位置感度の変化が,以上のどのメカニズムによって引き起こされたのかを結論することはできない.しかし,いずれにしても,それが動作様式に依存した神経系の調節作用の結果であることは間違いない.

ここでは、伸張反射に関係する力学的受容器として筋紡錘のみを考慮したが、その他に 腱器官と呼ばれる受容器が存在し、筋の発生トルクそのものを脊髄へフィードバックして いる.除脳ネコではその働きは小さいと報告されている⁵⁴.しかしヒトにおいては、腱 器官がどの程度効果的に働いているか良く判っていない、そこで $T \circ K_r$ 倍の量が時間遅 れ L_1 の経路でα運動ニューロンへ負帰還されるという形で、腱器官をモデルの中へ組み 込み、結果で述べたのと同様なシミュレーションを行った、 K_r が大きい場合、P、D共に $K_r=0$ の場合に比して大きくなった、しかし、Pが初期トルクとともに増大し、また動作 様式によって変化するという図5-5の傾向は不変であった、

5.7 結 言

1. 中指の強制屈曲により誘起される伸張反射の応答を3種類の動作時(力制御,一定負荷位置制御,不安定負荷位置制御)に記録した.

2. α運動ニューロン、筋、筋紡錘からなる伸張反射系の数学モデルを作成した.

3. 強制屈曲に対するトルク応答と伸張反射系の数学モデルの応答を対比して,筋肪錘 と α 運動ニューロンからなるフィードバック要素のゲイン(位置感度と速度感度)を推定した.

4. 位置感度は,不安定負荷位置制御時に最も高く,次いで一定負荷位置制御時であり, 力制御時には,最も低い値を示した.また速度感度には,動作様式に応じた変化は見られ なかった.

第6章 結 論

等尺性収縮の張力調節に関わる運動単位レベルにおける2つの機序,つまり運動単位の 動員(recruitment)と発射頻度変化の役割について,生理学的実験及び筋電位発生モデル を用いた統計解析によって定量的に検討した.次に運動単位の伸張反射応答の生理学的な 解析を行った.特にその応答が動作様式によってどのように変化するかを検討した.さら に,脊髄伸張反射系の適応的特性について,生理学的な実験の結果と,筋-骨格系制御系 のモデルの応答を比較して考察した.

1. ヒト上腕筋で等尺性収縮時の運動単位の活動を最大張力まで記録した(3.2 節). 運 動単位の活動に基づく集合筋電位の発生モデルを作成した. このモデルを用い, 集合筋電 位から活動している運動単位の数とその大きさを推定する手法を開発し, 実際にヒト上腕 筋に適用した(3.3 節). そして, 張力の調節に運動単位の動員と発射頻度変化がどのよう に関与するかを定量的に解析した(3.4 節). 主な知見は以下の通りである.

i) 単一運動単位の発射頻度は等尺性張力に対し基本的にはS字状の曲線に沿って 増加する.

ii) 張力が高くなるにつれ,新たに動員される運動単位の数は減少する.

iii) 運動単位の大きさは閾値張力が高い程大きい.

iv) 張力の増加は、最大張力の 60% 程度までは運動単位の動員が主たる機序である.

2. ヒト総指伸筋運動単位の伸張反射応答を記録した. 被験者は2つの制御動作 一力 制御と位置制御 — を行った. この動作の違いが反射応答に与える影響を検討するために 他の条件は等しくなるように留意した. 短潜時の伸張反射応答は位置制御時には力制御時 より促進された. 上位運動中枢が筋の張力とは独立に, 動作に応じて脊髄伸張反射系のフ ィードバック・ゲインを調節していることが示唆された(第4章).

3. 中指を急速屈曲したときの伸張反射のトルクの応答を3種類の動作時(力制御,一定 負荷位置制御,不安定負荷位置制御)に記録した(5.4節). 筋,筋紡錘, α運動ニューロン から成る伸張反射系のモデルを作成した(5.3節). 実験的に得られたトルクの応答をモデ ルの応答でシミュレートし,反射系のフィードバック・ゲイン(位置感度と速度感度)を推 定した(5.5節).

i) トルクに見られる伸張反射の応答は不安定負荷位置制御時が最も大きく,次いで 一定負荷位置制御時で,力制御時は最も小さかった.

ii) 位置感度は動作様式に応じて変化し,不安定負荷位置制御,一定負荷位置制御, 力制御の順に高かった.

iii) 速度感度には動作様式の影響は見られなかった.

iv) 以上のフィードバック・ゲインの変化は、上位運動中枢による合目的的な調節 の結果であることが示唆された. 謝 辞

本研究は大阪大学工学部電気工学藤井研究室において行ったものである.その間,藤井 克彦教授には終始懇切な御指導,御鞭撻を賜った.ここに記して深甚なる感謝の意を表し ます.

次に大阪大学医学部中山昭雄教授には論文作成にあたりつねにその進展を見守り御鞭撻 を戴いた.ここに心より感謝の意を捧げます.

また森田龍彌助教授,黒田英三教授,田口英郎助手はじめ藤井研究室の各位には数々の 御援助を戴いた.吉田正樹氏,林孝美氏,佐野正俊氏には共同研究者として御協力戴いた.心より御礼申し上げます.

また適切なる御助言を戴いた電気工学木下仁志教授,鈴木胖教授,基礎工学部鈴木良次 教授,東京医科歯科大学石田明允教授,University of Alberta の Professor R.B. Stein の各先生方に心から御礼申し上げます.

いろいろと御迷惑をおかけした石川洋藏助教授はじめ,第二生理学教室の皆様にも感謝 の意を表します.ボバース記念病院の Dr. P. D. Andrew には有益な御助言を戴き,また 英文の校閲を御願いした.厚く御礼申し上げます.

また被験者として御協力戴いた平岡茂彦氏, 淵本隆文氏, そして論文の製本に便宜を図 って下さった有)白鷗制作代表 志知和彦氏と担当の早川明利氏, ならびに図表の準備に御 協力戴いた里村憲一郎氏に御礼申し上げます.

最後に研究上の御指導はもちろんのこと、公私にわたりいろいろと御心遣い戴いた赤沢 堅造助手に心より感謝の意を捧げます.

- 1. AGARWARL, G.C., BERMAN, B.M., and STARK, L. (1970) Studies in postural control system. IEEE, SSC-6, 116-126.
- AKAZAWA, K., KAJIYAMA, S., FUJII, K. (1978) Adaptive control characteristics of the stretch reflex system in human forearm. Proc. Int. Con. on Cybernetics and Society, 217-222.
- 3. 赤沢堅造,梶山三郎,藤井克彦 (1978) ヒト上肢筋の力学的特性の測定 バイオメ カニズム,4,49-58,東京大学出版会.
- AKAZAWA, K., MILNER, T. E., and STEIN, R. B. (1983) Modulation of reflex EMG and stiffness in response to stretch of human finger muscle. J. Neurophysiol, 49, 16-27.
- 5. ÅSTRAND, P.-O. and RODAHL, K. (1977) Textbook of Work Physiology. McGraw-Hill, 37-52.
- BAHLER, A. S. (1968) Modeling of mammalian skeletal muscle. IEEE, BME -15, 249-257.
- BASMAJIAN, J. V. (1974) Muscles Alive (3rd ed.). Williams and Wilkins, Baltimore, 37,
- BAWA, P. and TATTON, W. G. (1979) Motor unit responses in muscles stretched by imposed displacements of the monkey wrist. Exp. Brain Res., 37, 417-437.
- 9. BIGLAND, B., and LOPPOLD, O. C. J. (1954) Motor unit activity in the voluntary contraction of human muscle. J. Physiol. (London), 125, 322-335.
- BRODY, G. and SCOTT, R. N. (1974) A model for myoelectric signal generation. Med. Biol. Eng., 12, 29-41.
- BURKE, D., McKEON, B., and WESTERMAN, R. A. (1980) Induced changes in the thresholds for voluntary activation of human spindle endings. J. Physiol., 302, 171-181.
- 12. COLEBATCH, J. G., GANDEVIA, S. C., McLOSKEY, D. I., and POTTER,

E. K. (1979) Subject instruction and long latency reflex responses to muscle stretch. J. Physiol., 292, 527-534.

- COOPER, S. and ECCLES, J. C. (1930) The isometric responses of mammalian muscles. J. Physiol., 65, 377-385.
- COX, D. R. and SMITH, W. L. (1954) On the superposition of renewal process. Biometrika, 41, 91-99.
- CRAGO, P. E., HOUK, J. C., and HASAN, Z. (1976) Regulatory actions of human stretch reflex. J. Neurophysiol., 39, 925-935.
- DUFRESNE, J. R., SOECHTING, J. F., and TERZUOLO, C. A. (1980) Modulation of the myotatic reflex gain in man during intentional movements. Brain Research, 193, 67-84.
- EVARTS, E. V. and GRANIT, R. (1976) Relations of reflexes and intended movements. Prog. Brain Res., 44, 1-14.
- 18. EVARTS, E. V. and TANJI, J. (1974) Gating of motor cortex reflexes by prior instruction. Brain Research, 71, 479-494.
- FREUNT, H.-J., BUDINGEN, H. J., and DIETZ, V. (1975) Activity of single motor units from human muscle during voluntary isometric contractions. J. Neurophysiol., 38, 933-946.
- 20. 藤森聞一編 (1966) 生理学大系 WI, 運動系の生理学, 医学書院
- GRANIT, R. (1955) Receptors and Sensory Perception. Yale Univ. Press, New Haven.
- GOTTLIEB, G. L. and AGARWAL, G. C. (1971) Effect of initial conditions on the Hoffmann reflex. J. Neurol. Neurosurg. Psychiat., 34, 226-230.
- GOTTLIEB, G. L. and AGARWAL, G. C. (1979) Response to sudden torques about ankle in man: Myotatic reflex. J. Neurophysiol., 42, 91-106.
- GYDIKOV, D. and KOSAROV, D. (1974) Some features of different motor units in human biceps brachii. Pflügers Arch., 347, 75-88.
- HAGBARTH, K.-E. (1967) EMG studies of stretch reflexes in man. In: Recent Advances in Clinical Neurophysiology. Electroenceph. clin. Neurophysiol., Suppl. 25, ed, by Widen, L., Elsevier, Amsterdam, 74-79.
- 26. HAGBERTH, K.-E., HAGGLUND, J. V., WALLIN, E. U., and YOUNG, R. R.

(1981) Grouped spindle and electromyographic responses to abrupt wrist extension movements in man. J. Physiol., *312*, 81-96.

- 27. HAMMOND, P. H. (1956) The influence of prior instruction to the subject on an apparently involuntary neuro-muscular response. J. Physiol., 132, 17 -18
- HENNEMAN, E., CLAMANN, H. P., GILLIES, J. D., and SKINNER, R. D. (1974) Rank-order of motoneurons within a pool: law of combination. J. Neurophysiol., 37, 1338-1349.
- HENNEMAN, E., SOMJEN, G., and CARPENTER, D. (1965-a) Functional significance of cell size in spinal motoneurons. J. Neurophysiol., 28, 560-580.
- HENNEMAN, E., SOMJEN, G., and CARPENTER, D. O. (1965-b) Excitability and inhibitibility of motoneurons of different sizes. J. Neurophysiol. 28, 599-620.
- HILL, A. V. (1938) The heat of shortening and the dynamic constants of muscle. Proc. Roy. Soc. B, 126, 136-195.
- HOUK, J. C. (1979) Regulation of stiffness by skeletomotor reflexes. Ann. Rev. Physiol., 41, 99-114.
- HOUK, J. C. and HENNEMAN, E. (1967) Feedback control of skeletal muscle. Brain Research, 5, 433-451.
- HUXLEY, A. F. (1957) Muscle structure and theories of contraction. Prog. Biophys. Biophysical Chem., 7, 255-318.
- HUXLEY, H. E. (1957) The double array of filaments in cross-striated muscle. J. Biophys. Biochem. Cytol., 3, 631-648.
- ILES, J. F. (1977) Responses in human pretibial muscles to sudden stretch and to nerve stimulation. Exp. Brain Res., 30, 451-470.
- KANOSUE, K., AKAZAWA, K., and FUJII, K. (1980) Motor servo gain control examined by tendon jerk study. Proc. Int. Uni. Physiol. Sci. (Budapest), 14, 502.
- 38. KANOSUE, K., AKAZAWA, K., and FUJII, K. (1983) Modulation of reflex activity of motor units in response to stretch of a human finger muscle.

Jpn. J. Physiol., 33, 995-1009.

- KANOSUE, K., YOSHIDA, M., AKAZAWA, K., and FUJII, K. (1979) Number of active motor units and their firing rates in voluntarycontraction of human brachialis muscle. Jpn. J. Physiol., 29, 427-443.
- KOSAROV, D. and GYDIKOV, A. (1976) Dependence of the discharge frequency of motor units in different human muscle upon the level of the isometric muscle tension. Electromyogr. clin. Neurophysiol., 16, 293-306.
- KUKULKA, C. G. and CLAMANN, H. P. (1978) Recruitment and discharge properties of human motor units in low to high force isometric contractions. Proc. 8th Annu. Meet. Soc. Neurosci., 298.
- LUNDBERG, A., MALMGREN, K., and SCHOMBURG, E. D. (1977) Cutaneous facilitation of transmission in reflex pathways from Ib afferents to motoneurones. J. Physiol., 265, 763-780.
- MAINS, R. E. and SOECHTING, J. F. (1971) A model for the neuromuscular response to sudden disturbances. Trans. on Amer. Soc. Mech. Engng., Ser. G 93, 247-251.
- 44. MARSDEN, C. D., MERTON, P. A., and MORTON, H. B. (1976) Servo action in the human thumb. J. Physiol., 257, 1-44.
- 45. 真島英信 (1978) 生理学 (第17版), 文光堂
- MASHIMA, H., AKAZAWA, K., KUSHIMA, H., and FUJII, K. (1972) The force-load-velocity relation and the viscous-like force in the frog skeletal muscle. Jpn. J. Physiol., 22, 103-120.
- MATTHEWS, P. B. C. (1964) Muscle spindles and their motor control. Physiol. Rev., 44, 219-288.
- 48. McRUER, D. T., MAGDALENO, M. E., and MOORE, G. P. (1968) A neuromuscular actuation system model. IEEE, MMS-9, 61-71.
- MILNER-BROWN, H. S., STEIN, R.B., and YEMM, R. (1973-a) The orderly recruitment of human motor units during voluntary isometric contractions. J. Physiol. (Lond.), 230, 359-370.
- 50. MILNER-BROWN, H. S., STEIN, R. B., and YEMM, R. (1973-b) Changes in firing rate of human motor units during linearly changing voluntary con-

tractions. J. Physiol. (Lond.), 230, 371-390.

- MILNER-BROWN, H. S., STEIN, R. B. (1975) The relation between the surface electromyogram and muscular force. J. Physiol. (Lond.), 246, 549
 -569.
- MONSTER, A. W. and CHAN, H. (1977) Isometric force production by motor units of extensor digitorum communis muscle in man. J. Neurophysiol., 40, 1432-1443.
- 53. PAPOULIS, A. (1965) Probability, Random Variables and Stochastic Processes, MacGrow-Hill, New York.
- 54. RYMER, W. Z. and HAZAN Z. (1980) Absense of force-feedback regulation in soleus muscle of the decerebrated cat. Brain Research, 184, 203-209.
- ROTHWELL, J. C., TRAUB, M. M., and MARSDEN, C. D. (1980) Influence of voluntary intent on the human long-latency stretch reflex. Nature, 286, 496-498.
- 56. 佐藤斎 (1982) 持続性振動反射におけるネコ運動単位の漸増と発射頻度増加 脳波と 筋電図 10, 276-282.
- SHERRINGTON, C. S. (1925) Remarks on some aspects of reflex inhibition. Proc. Roy. Soc. B, 97, 519-545.
- SOECHTING, J. F., STEWART, P. A., HAWLEY, R. H., PASLAY, P. R., and DUFFY, J. (1971) Evaluation of neuromuscular parameters describing human reflex motion. Trans. on Amer. Soc. Mech. Engng., Ser. G 93, 221-226.
- TANAKA, R. (1976) Reciprocal Ia inhibition and voluntary movements in man. Prog. Brain Res., 44, 291-303.
- 60. TANJI, J. and KATO, M.(1973-a) Recruitment of motor units in voluntary contraction of a finger muscle in man. Exp. Neurol., 40, 759-770.
- TANJI, J. and KATO, M. (1973-b) Firing rate of individual motor units in voluntary contraction of abductor digiti minini muscle in man. Exp. Neurol., 40, 771-783.
- VICKER, W. H. (1968) A physiological model of neuromuscular system dynamics. IEEE, MMS-9, 21-23.

- 63. WILKIE, D. R. (1950) The relation between force and velocity in human muscle. J. Physiol. (Lond.), 110, 249-280.
- 64. 吉田正樹, 彼末一之, 赤沢堅造, 藤井克彦 (1981) 集合筋電位処理による運動単位 数の推定 医用電子と生体工学, 19, 187-194.

付 録

付録 A 運動単位発射の独立性³⁹

本研究で開発した集合筋電位処理による運動単位数の推定手法には,個々の運動単位が 互いに統計的に独立に活動しているということが仮定されている.発生張力が低いときには この仮定の成立することはすでに実験的に確認されているが⁵¹,高い張力でも同様に成り 立つか否かを確かめる必要がある.

そこで、同時に記録した1対の運動単位発射の相互相関ヒストグラムを作成した.相互 相関ヒストグラムは1つの運動単位発射が、他の1つの運動単位の発射の前後にどのよう に時間的に分布するかを表わしたものである.図A-1は典型的な2つの分布を示すヒスト グラムである.図Aには周期的なピークが見られる.これは、2つの運動単位が独立には 発射していないことを表わす.一方図Bにははっきりしたピークは認められない.つまり 2つの運動単位は統計的な意味で独立に活動していることがわかる.種々の力のレベルで 合計 34 対の運動単位について相互相関ヒストグラムを求めた.注目すべきは、高い張力 (21 Kg)で得られた9つのヒストグラムのうちはっきりしたピークを示したのは1つのみ であった.高い張力においても運動単位は互いに独立に活動しているといえる.



図A-1 2対の運動単位の相互相関ヒストグラム

A:周期的なピークは2つの運動単位の同期した活動を示す. B:ピークは見られず,2つの運動単位は独立に活動している.

镊

付

付録 B 張力の再構成³⁹

第3章で推定した活動運動単位数Nと活動電位の大きさKの信頼性を検討するために, 得られたNとKから発生力を算出する.

区間jで動員された運動単位が区間iの終り($P=P_i$)で発生している張力は式(28)で示したように,

$$\tilde{P}_{j}(i) = CK_{j}x(f_{j}(i))$$

である. ~ は推定値であることを示す. そこで *P=P*i における筋の発生力は,

$$\hat{P}(i) = \sum_{j=1}^{i} N_j \hat{P}_j(i) = \sum_{j=1}^{i} N_j C K_j x(f_j(i))$$

となる. N_jは区間 j で動員された運動単位の数である.

以上のようにして推定された張力を実測した張力に対してプロットしたのが図A-2である.両者は良い相関を示している(相関係数は2人の被験者で0.987と0.988). このことは 第3章で求めた *N_i* と *K_i* が十分信頼の置けるものであることを示す.





上肢の位置・張力制御における運動単位の活動 と伸張反射系に関する研究

著者 彼 末 一 之
 制 作 有限会社 白 鷗 制 作
 〒160 東京都新宿区高田馬場 2-4-23
 電話 03-205-2721

1984年8月23日 発行

落丁本・乱丁本はお取替いたします Printed in Japan

