

予測的外乱負荷に伴う運動調節機構の応答性

矢作 晋*・笠井 達哉**

(受付 1998年10月29日)

Summary

Normal human subjects ($n = 6$), sitting on a chair, were required to maintain stable elbow flexion angle (90 degrees) against loadings of 0.5 kg or 2 kg. Loading was affected either 'without anticipation (without-A)' by the experimenter or 'with anticipation (with-A)' by the subject's own contra-lateral hand. Acceleration of the forearm movement by the loading (extension) and EMG of biceps (BB) and triceps (TB) brachii muscles were recorded. Under 'with-A' condition, preceding EMG activities of BB and TB before onset time of loading (perturbation on BB) were clearly observed. Furthermore, amount of those preceding EMG activities was larger in 2 kg loading than that in 0.5 kg. Under 'without-A' condition, however, those preceding EMG activities were not observed. On behalf of those preceding EMG activities, EMG burst (latency; 20 ms) of presumed stretch reflex induced by loading were early observed. Thus, anticipatory adjustment of elbow angle, observed when loading was performed by the subject, appears to optimize limb stability during the mechanical perturbation.

I. はじめに

スポーツ場面で要求される最も重要な運動制御機構は「予測制御機構」である（塚原ら、1991 参照）。特に、運動技能レベルが高くなればなるほど、次に起こるであろう事態を正確に予測できるかどうかは、運動成果の善し悪しに決定的な意味を持つ。従って、様々なスポーツ種目において、その種目特有の運動技能を獲得することと平行して、実戦を想定した前述の「予測運動制御能力」の獲得が不可欠である。すなわち、ヒトの予測運動制御機能に関わる実体を正確に理解し、その能力も同時に獲得しておかないと、運動技能の獲得のみに注意と関心が向き、肝腎の場面で獲得されたその能力を十分に発揮できない事態が生じる。練習ではすばらしい運動技能（能力）を発揮する選手が、実戦（試合）では必ずしもその能力を十分に発揮出来ないという、日頃よく我々が遭遇し、見聞する事態が頻発することになる。言い換えると、修得された運動技能が有効に発揮され、目的を十分に達成出来るかどうかは、その能力を発揮する個人の問題として、実際の運動場面は予測の連続であるから、その能力を発揮する事態（場面）での予測運動制御能力の発揮如何に強く依存することになる。

* 広島修道大学

** 広島大学大学院

このような理由で、ヒトが随意運動を有効に遂行する上で極めて重要な役割を果たしている「予測制御」に関する研究は、早くから多くの研究者が関心を寄せてきた。予測制御に関して生体には自律神経系の変化も惹起されるが (Simons et al. 1979; Collet et al. 1994), 注目すべき点は、予測制御機構が生体の運動遂行機能にどのような影響をもたらすかを知ることである。実際には、実験室的にその機序を解析するために「ボールのキャッチング運動」が課題として頻繁に取り上げられてきた (Smyth and Marriott, 1982; Fischman and Schneider, 1985; Lacquaniti and Maioli, 1989a, b; Populin et al. 1990; Savelsbergh et al. 1992, 1993; Bennett et al. 1994; Polman et al. 1996)。また、ボールのキャッチングとは反対に、ボールを投げるときの予測動作 (例えば, Hore et al. 1995) やピアノの演奏動作 (例えば, Kevin et al. 1997) も課題として取り上げられてきた。確かに、これらの運動課題は予測制御機構の解析課題として実際的ではあるが、あまりにも運動が複雑なために、ヒトの予測制御機構を「運動学的」に解析することにはある程度成功しているが、その背景を成す「運動神経生理学的」な解析には不向きであった。なぜなら、一連の運動遂行過程が複雑なために、予測制御機構がどの事態で、どのように重要な働きをしているかが、必ずしも明確には区別できないからである。そこで、運動神経生理学的解析に適した運動課題として、フランスの研究者グループが考えた課題が「外乱負荷課題」である。それは、実験者あるいは被験者が別個に外乱を与え、それに対して被験者がどのような反応動作を行ったかを解析するという方法である。この運動課題では、行うべき運動 (実際には反応動作) は同じであっても、被験者が予測制御機構を発揮する課題 (自分で自分に外乱を与える課題) と、そうでない課題 (実験者が被験者に分からないように外乱を与える課題) が明確に区別でき、両者間で起こった変化の相違を同じ指標で比較・検討することが可能であり、明確で具体的な指標の変化から、予測制御機構を容易に解析できる (Hugon et al. 1982; Dufosse et al. 1985; Viallet et al. 1987, 1992; Paulignan et al. 1989; Forget and Lammarre, 1990, 1995; Lum et al. 1992; Kaluzny and Wiesendanger, 1992; Ioffe et al. 1996; Bennis et al. 1996)。

そこで本研究は、前述のフランスの研究グループが開発した外乱負荷課題を参考にして、重りを負荷する課題を考案し、今までに報告してきた予測制御機構に関して、その妥当性を検証することを第一の目的として実験を計画した。続いて、今まであまり議論されてこなかった予測制御機構の運動神経生理学的機序について、詳細に検討することを第二の目的とした。

II. 方 法

被験者は、予備実験として 3 名の成人男子 (年齢: 43~52 歳) にお願いした。また、データ収集の実験では、被験者として 6 名 (年齢: 20~21 歳, 男子 4 名, 女子 2 名) の成人

予測的外乱負荷に伴う運動調節機構の応答性

(学生)にお願いし実施した。被験者には実験の目的と方法を説明して、同意を得て行った。

外乱となる運動負荷は、予備実験の結果 0.5 kg と 2 kg の重りが適当と判断して、この二種類の重りを外乱負荷として用いた。その理由は、予測制御の発現の程度は、加えられる負荷の大きさによって、その発現様相が修飾される可能性があると考えたからである。そして、概ね全被験者の最大筋力の 10% 以内が 0.5 kg に相当し、2 kg が 30~40% に相当していた。負荷を与える身体部位（反応動作を行う四肢）は、先行研究（Hugon et al. 1982 参照）の結果から、上肢の前腕による肘伸展運動課題が適当と判断した。

被験者は閉眼で椅子に腰掛け、利き手（右手）前腕を肘 90° 屈曲状態で肘掛けに保持するように求められた。そして、手首に装着された重りを落下させることによって、前腕の手首寄りに外乱（重力負荷）を与えた。この時、被験者には「負荷が掛かっても肘の角度は常に一定の位置に保つように！」との教示を与えた。負荷の与え方は、閉眼の被験者に対して、被験者に予測を行わせないように、実験者が細心の注意を払って、突然負荷を前腕に与えた（予測無し（外乱）負荷課題；perturbation without anticipation; without-A）。そして、予測（外乱）負荷課題（perturbation with anticipation; with-A）として、被験者が負荷をかけられる側とは反対の手（左手）で重りを支え、実験者の合図により、自分の意志で重りを落下させ負荷をかけるという課題であった（図 1A の模式図参照）。

この様な二つの負荷課題をそれぞれの重さの負荷に対して 15~20 試行ずつ行った。それぞれの試行で、重りの落下加速度及び上腕二頭筋と上腕三頭筋の表面筋電図を記録した。これらの記録から、外乱が加えられた時点を基準に、それ以前の筋放電量（iEMG；外乱負荷時点からそれ以前 100 ms までの筋放電量）と、それ以後の筋放電の潜時（ms）と筋活動を計測した。また、前腕に装着した加速度計からその変化を加速度曲線として記録した。この加速度曲線の変化から、外乱が前腕に負荷された時点を同定した。得られたこれらの変数の平均値と標準偏差を求め、統計的処理を行った。平均値の差の有意水準は、5 % レベルとした。

III. 結 果

図 1B にそれぞれの条件下で実際に得られた記録例（1 回の試行の例）を示した。最上段の記録は、加速度計によって得られた下方向への前腕の動きを示している。自作の装置の影響で、最初ワイヤーの滑りによる遊びが加速度曲線に記録された後、実際に前腕に外乱が加わった時点（縦軸の点線）が示されている。2 番目の記録は、前腕を 90° 屈曲に保持するために、主動筋として働く上腕二頭筋（biceps brachii; BB）の整流筋電図である。本課題において、主動筋である上腕二頭筋には、予測制御機構が発揮されるかされないかの違いによって、いくつかの顕著な現象が観察された。その一つは、予測制御機構が発現しない課題

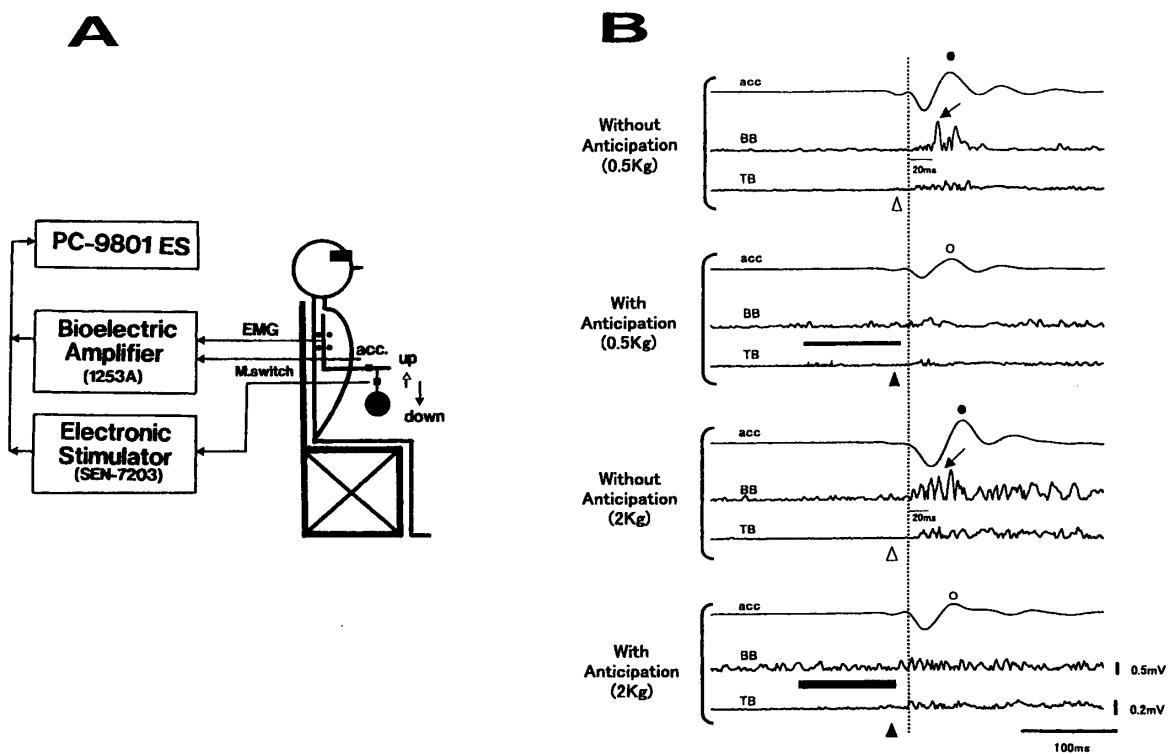


図1. A: 実験の記録システムと外乱負荷の与え方の模式図。B: 予測無し (without anticipation: 最初と3番目の記録) と予測あり (with anticipation: 2番目と4番目の記録) 負荷課題での実際の記録例。上二つの記録は、外乱負荷 0.5 kg の場合、下二つの記録は、外乱負荷 2 kg の場合を示す。縦軸の点線は外乱を与えた時点を示す。最初と3番目の記録中の矢印は外乱による伸張反射の出現を示す。三角印は、拮抗筋（上腕三頭筋）の筋放電出現を示す。外乱負荷前の横棒は、予測負荷課題における予備筋放電が顕著に出現したことを示す。丸印は、予測無し負荷課題では主動筋筋放電量が増加し、それに対応して前腕の動きが大きく生じることを示す。acc: 加速度曲線, BB: 上腕二頭筋筋電図記録, TB: 上腕三頭筋筋電図記録。

(without anticipation) では、外乱負荷直後に伸張反射と考えられる一過性の顕著な筋放電（潜時約 20 ms）が観察されたことである（第一番目と第三番目の記録中の矢印）。この伸張反射と考えられる一過性の筋放電は、予測負荷課題（with anticipation）では観察されなかった（第二番目と第四番目の記録）。そして、外乱負荷が与えられた直後の筋放電量は、予測無し負荷課題で多く、それに対応して前腕の動きも大きくなっていた（図中の白丸印と黒丸印参照）。

もう一つの顕著な現象は、予測負荷課題では負荷を与える直前の筋放電量が、予測無し負荷課題に比べて顕著に増大していたことであった。この現象は、主動筋である上腕二頭筋において特に顕著であった（図中の横棒線）。しかもこの現象は拮抗筋である上腕三頭筋 (triceps brachii; TB) においても観察されたが、その量は主動筋である上腕二頭筋ほど顕著ではなかった（図中の三角印）。

そこで、被験者 6 名全員の外乱負荷直前 100 ms の筋放電量を上腕二頭筋および上腕三頭

予測的外乱負荷に伴う運動調節機構の応答性

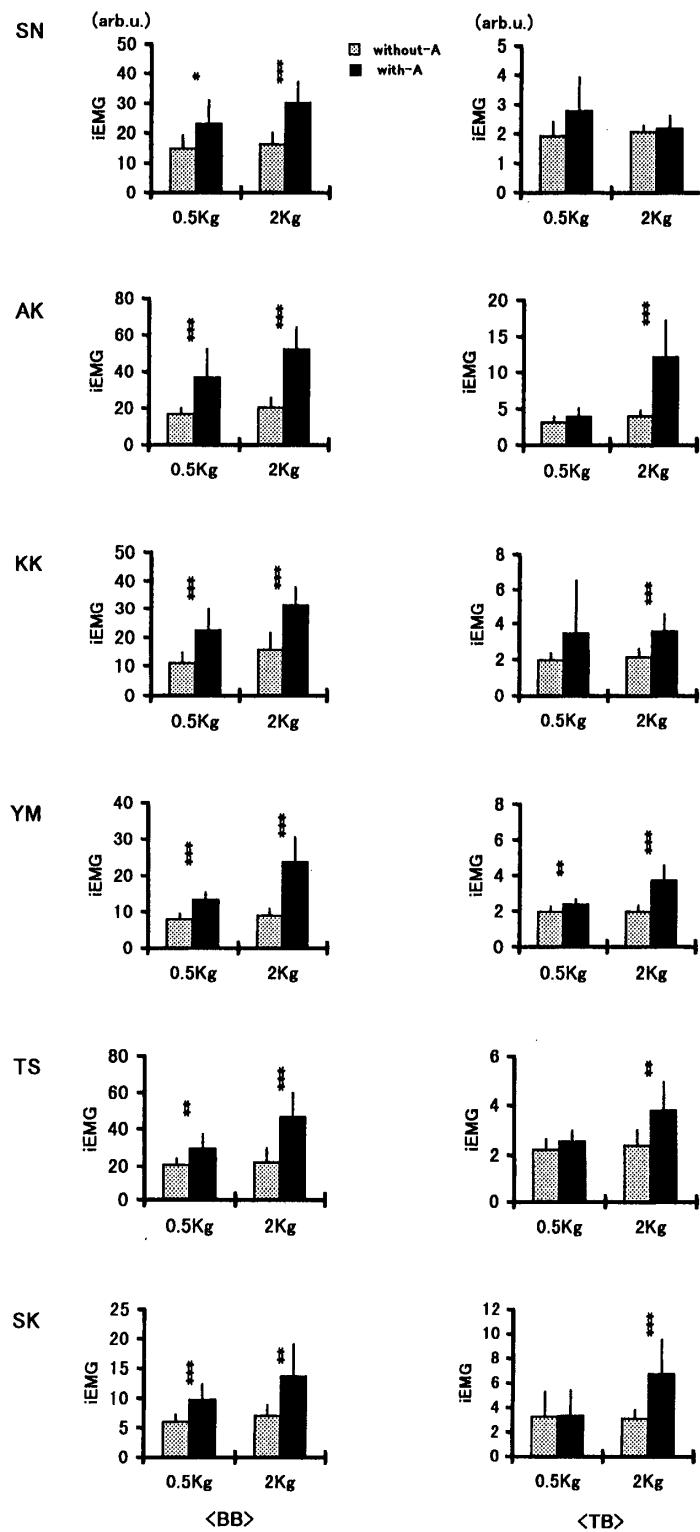


図2. 全被験者6名ごとの予測負荷課題(with-A)と予測無し課題(without-A)での主動筋(BB)と拮抗筋(TB)の外乱負荷時点以前100 msの筋放電量の比較。
主動筋(BB)では、例外なく予測負荷課題で筋放電量が有意に増大することを示す。
拮抗筋(TB)でも同様の傾向が認められるが、個人差があることを示す。* p<0.05,
** p<0.01, *** p<0.001

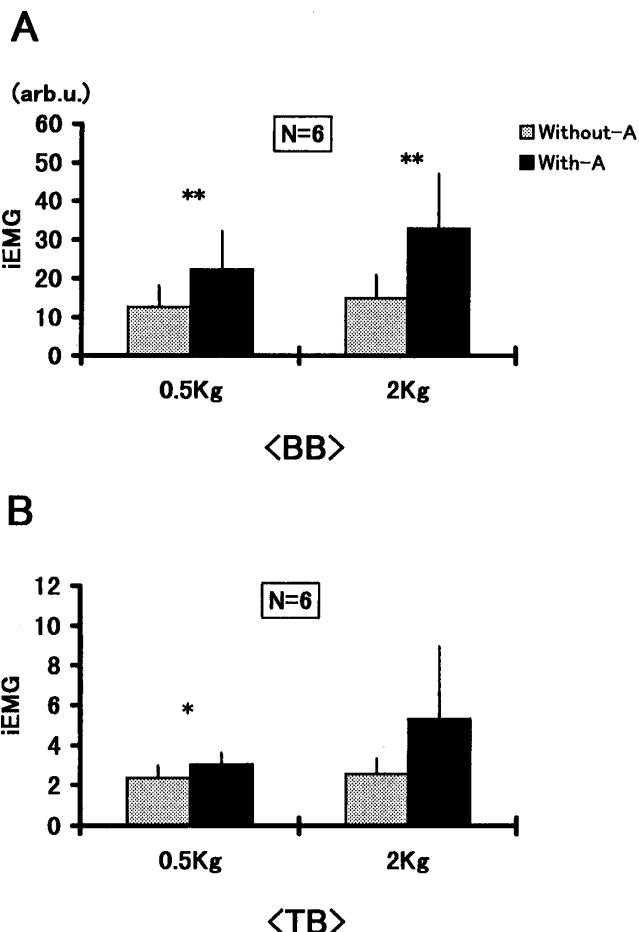


図3. 全被験者6名の平均値による予測負荷課題と予測無し課題の比較。
Aは主動筋(上腕二頭筋:BB), Bは拮抗筋(上腕三頭筋:TB)の結果を示す。
* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$

筋について、それぞれの条件下で計測して示したのが図2の結果である。そして、全被験者6名の平均値の結果を示したのが図3である。主動筋である上腕二頭筋に関しては、前述の通り例外なく、予測事態で有意に筋放電量は増加していた(図2の左<BB>の項と図3A; 0.5 kg の時, $t = 4.07$, $df = 5$, $p < 0.01$: 2 kg の時, $t = 4.92$, $df = 5$, $p < 0.01$)。しかし、拮抗筋である上腕三頭筋に関しては個人差があり、全員が一定の傾向を示すというわけではなかった。しかし、前述の通り予測負荷課題で筋放電は増加する傾向にあった。(図2の右<TB>の項と図3B; 0.5 kg の時, $t = 3.19$, $df = 5$, $p < 0.05$: 2 kg の時, $t = 2.35$, $p < 0.1$)。特に、この傾向は 2 kg と負荷が大きくなる時に顕著に出現する傾向にあった。すなわち、被験者 SN 以外の全員において、予測負荷課題で筋放電量は多くなっていることが認められた(出現率83%)。

そこで次に、これらの結果が負荷される重りの違いによってどのような相違を示すかを詳

予測的外乱負荷に伴う運動調節機構の応答性

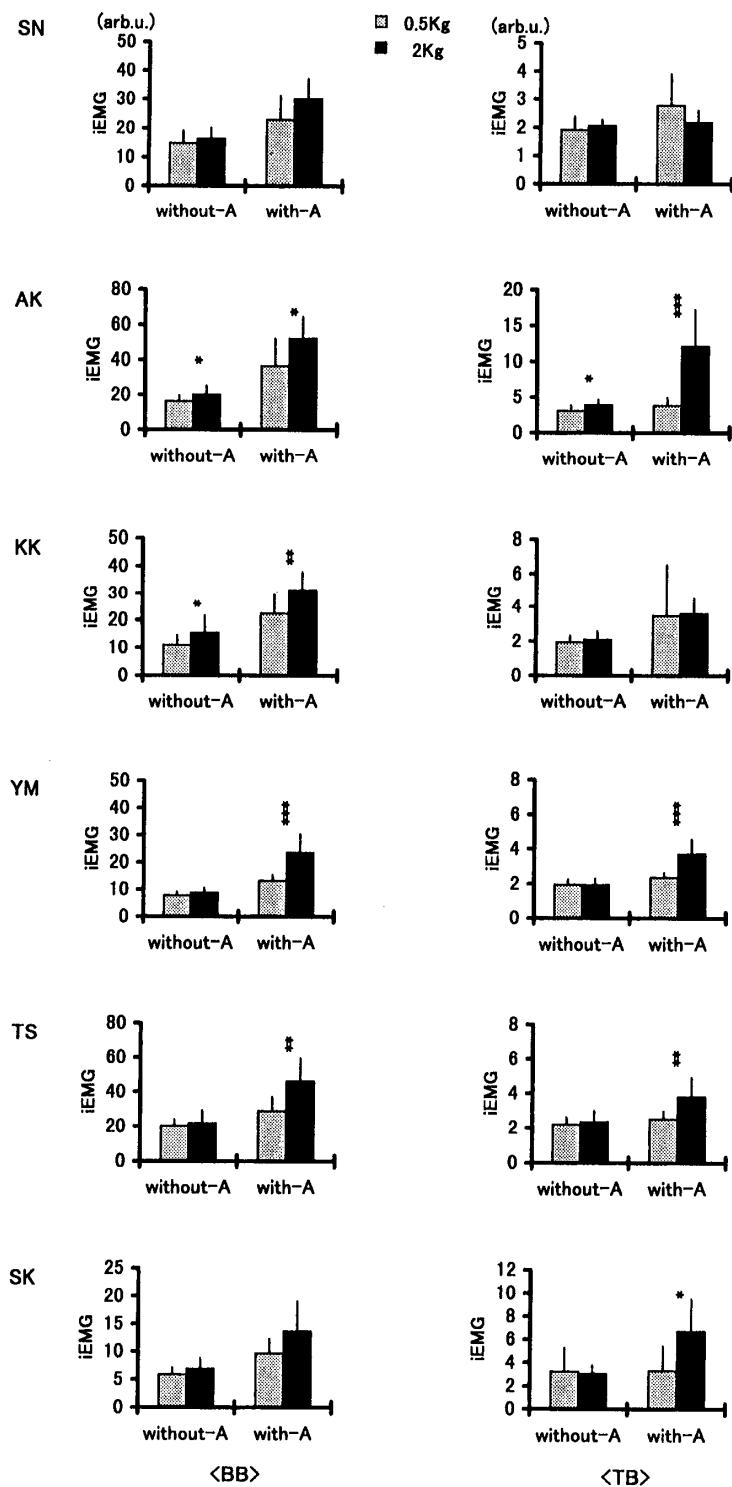


図4. 全被験者6名ごとの外乱負荷の違い(0.5 kgと2 kg)による先行筋放電量の比較。
左のコラムが主動筋(BB)の結果で、右のコラムが拮抗筋(TB)の結果を示す。主動筋の場合には、例外なく重い外乱負荷の時、筋放電量は多くなっていたことを示す。表示等は図2と同じ。

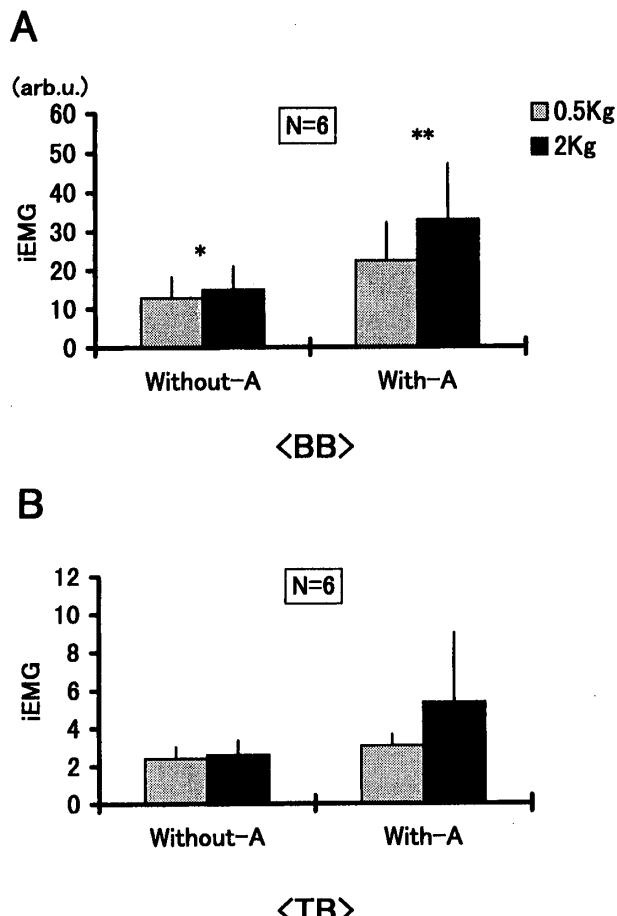


図 5. 全被験者 6 名の平均値による外乱負荷の違いによる比較。
A は主動筋、B は拮抗筋の結果を示す。表示等は図 3 に同じ。

細に検討する目的で、図 2 と 3 と同様の方法を用いて、全被験者 6 名の結果を図 4 と図 5 に示した。これらの結果から、主動筋 (BB) に関しては予測負荷課題と予測無し負荷課題の両方とも、0.5 kg に比べて 2 kg の負荷において筋放電量は有意に増加していた (図 4 の左 <BB> と図 5A ; without-A, $t = 3.58$, $df = 5$, $p < 0.05$: with-A, $t = 5.11$, $df = 5$, $p < 0.01$)。この事実は、次に負荷される外乱の違い (今回の場合は負荷の重さ) に対応して、生体はその応答性 (準備状態) を的確に変えていることを示していた。この様な外乱の違いに対する主動筋の変化に対して、拮抗筋の変化は個人差が大きかった (図 4 の右 <TB>)。そして、全体としても外乱負荷の違いに対する筋放電量の差は認められなかった (図 5B)。

IV. 考 察

実際の運動場面では、次に来る運動事態が予測可能な場合とそうではない場合とでは、遂

行される運動の結果に決定的な違いが生じる。その実際を理解するために、「前腕の肘屈曲を保持する」という運動課題に対して、前腕に負荷される外乱が的確に予測出来る課題と予測が不可能な課題で、生体はどのような予測制御機能を発揮するかを筋電図法を用いて検討した。その結果、予測負荷課題では、前腕の保持を容易にし、外乱の影響を最小限にするために、1) 事前に主動筋（本実験課題では上腕二頭筋）に予備緊張を発現させること、2) これは、拮抗筋にも同様に起こること、3) そして、このような予備緊張は、事前に負荷の多寡が分かっていれば、それに相当する予備緊張（実際には、筋放電量の変化）を生じさせること、が分かった。

事前に主動筋に予備緊張を与えることは、予測不可能な外乱によって必然的に出現する伸張反射の出現を押さえ（反射の出現に関わる利得の調節）、結果として筋の粘性を高める結果となる。これは、物理的には外乱に対する抵抗性を高めることになり、外乱に対して有利な筋の状態を生成していることを意味している。反射の出現は、本実験の予測不可能な事態では顕著に出現したように（図1B参照）、ある外乱負荷課題では目的の運動を遂行する上ではマイナスに作用するために、生体は外乱負荷が予測可能な場合には、その利得を調節し、生体が適切に目的の運動を達成出来るように（本実験では、肘関節角度を一定に保つこと）、事前に適切な準備状態を作っていることが示唆される（Struppel et al. 1993）。また、外乱の程度（本実験では重さの違い）が事前に予測可能な事態では、その外乱の程度に応じた生体の準備状態を形成する。これは、生体の予測制御機能には、紋切り型の機能だけではなく、来るべき外乱の程度に応じて多様な準備状態の生成を可能にする機能が備わっていることを意味している。本実験のように、予測制御事態での反射の利得調節は、ガンマー・システム(fusimotor system)によっては実行されないことが分かっているので（Burke et al. 1980; Gandevia et al. 1995），このような生体の準備状態は、このシステムを含まない中枢過程によって実行されているものと思われる（アルファー・システム）。これには、経験や練習の結果として蓄積された「運動記憶」が大きく関わるものと考えられ（Shadmehr and Holcomb, 1997），本実験の結果（0.5 kg と 2 kg の比較）からもその一端が明らかになった。すなわち、前述のように、我々の予測制御機能は、ただ漠然と来るべき外乱事態を予測しているのではなく、事前に得られる情報を収集し、その意味を吟味して、適切な生体の準備状態を生成することに寄与する機能であることが推察される。実際、Johansson と Westling (1988) は、ヒトの把握運動を使ってこのような精密な予測制御機能が生体に備わっていることをすでに証明している。従って、ヒトの予測制御機能の良否は、経験の多寡（練習の多寡）とその質の善し悪しに直接関係すると考えられ、運動学習を考える上で極めて重要な要因となる（志村ら, 1996 参照）。

文 献

- Bennett, D. J., Gorassini, M. and Prochazka, A.; Catching a ball: contributions of intrinsic muscle stiffness, reflexes, and higher order responses. *Can. J. Physiol. Pharmacol.*, 72: 525–534, 1994.
- Bennis, N., Roby-Brami, A., Dufosse, M. and Bussel, B.; Anticipatory responses to a self-applied load in normal subjects and hemiparetic patients. *J. Physiol. (Paris)*, 90: 27–42, 1996.
- Burke, D., McKeon, B., Skuse, N. F. and Westerman, R. A.; Anticipatory and fusimotor activity in preparation for a voluntary contraction. *J. Physiol. (Lond.)*, 306: 337–348, 1980.
- Collet, C., Deschaumes-Molinaro, C., Delhomme, G., Dittmar, A. and Vernet-Maury, E.; Autonomic responses correlate to motor anticipation. *Behav. Brain Res.*, 63: 71–79, 1994.
- Dufosse, M., Hugon, M. and Massion, J.; Postural forearm changes induced by predictable in time or voluntary triggered unloading in man. *Exp Brain Res.*, 60: 330–334, 1985.
- Engel, K. C., Flanders, M. and Soechting, J. F.; Anticipatory and sequential motor control in piano playing. *Exp Brain Res.*, 113: 189–199, 1997.
- Fischman, M. G. and Schneider, T.; Skill level, vision, and proprioception in simple one-hand catching. *J. Mot. Behav.*, 17: 219–229, 1985.
- Forget, R. and Lamarre, Y.; Anticipatory postural adjustment in the absence of normal peripheral feedback. *Brain Res.*, 508: 176–179, 1990.
- Forget, R. and Lamarre, Y.; Postural adjustments associated with different unloadings of the forearm: effects of proprioceptive and cutaneous afferent deprivation. *Can. J. Physiol. Pharmacol.*, 73: 285–294, 1995.
- Gandevia, S. C., Inglis, J. T., Wilson, L. R. and Burke, D.; Imaged movement fail to active human spindle endings selectively. *J. Physiol (Lond.)*, 487: 72P, 1995.
- Hore, J., Watts, S., Martin, J. and Miller, B.; Timing of finger opening and ball release in fast and accurate over arm throws. *Exp Brain Res.*, 103: 277–286, 1995.
- Hugon, M., Massion, J. and Wiesendanger, M.; Anticipatory postural changes induced by active unloading and comparison with passive unloading in man. *Pflugers Arch.*, 393: 292–296, 1982.
- Ioffe, M., Massion, J., Gantchev, N., Dufosse, M. and Kulikov, M. A.; Coordination between posture and movement in a bimanual load-lifting task: is there a transfer? *Exp Brain Res.*, 109: 450–456, 1996.
- Johansson, R. S. and Westling, G.; Programmed and triggered actions to rapid load changes during precision grip. *Exp Brain Res.*, 71: 72–86, 1988.
- Kaluzny, P. and Wiesendanger, M.; Feedforward postural stabilization in a distal bimanual unloading task. *Exp Brain Res.*, 92: 173–182, 1992.
- Lacquaniti, F. and Maioli, C.; The role of preparation in tuning anticipatory and reflex responses during catching. *J. Neurosci.*, 9: 134–148, 1989a.
- Lacquaniti, F. and Maioli, C.; Adaptation to suppression of visual information during catching. *J. Neurosci.*, 9: 149–159, 1989 b.
- Lum, P. S., Reinkensmeyer, D. J., Lehman, S. L., Li, P. Y. and Stark, L. W.; Feedforward stabilization in a bimanual unloading task. *Exp Brain Res.*, 89: 172–180, 1992.
- Paulignan, Y., Dufosse, M., Hugon, M. and Massion, J.; Acquisition of co-ordination between posture and movement in a bimanual task. *Exp Brain Res.*, 77: 337–348, 1989.
- Polman, R. C. J., Whiting, H. T. A. and Savelsberg, G. J. P.; The spatiotemporal structure of control variables during catching. *Exp Brain Res.*, 109: 483–494, 1996.
- Populin, L., Rose, D. J. and Heath, K.; The role of attention in one-handed catching. *J. Mot. Behav.*, 22: 149–158, 1990.
- Savelsberg, G. J. P., Whiting, H. T. A., Burden, A. M. and Bartlett, R. M.; The role of predictive visual temporal information in the coordination of muscle activity in catching. *Exp Brain Res.*, 89: 223–228, 1992.
- Savelsberg, G. J. P., Whiting, H. T. A., Pijpers, J. R. and van Santvoord, A. A. M.; The visual guidance of

予測的外乱負荷に伴う運動調節機構の応答性

- catching. *Exp Brain Res.*, 93: 148–156, 1993.
- Shadmehr, R. and Holcomb, H. H.; Neural correlates of motor memory consolidation. *Science*, 277: 821–825, 1997.
- Simons, R. F., Ohman, A. and Lang, P. J.; Anticipation and response set: Cortical, cardiac, and electrodermal correlates. *Psychophysiol.*, 16: 222–233, 1979.
- 志村邦義, 矢作 晋, 笠井達哉; 経頭蓋磁気刺激法のヒト運動学習解明への適用. *J. J. Sports Sci.*, 15: 357–363, 1996.
- Smyth, M. M. and Marriott, A. M.; Vision and proprioception in simple catching. *J. Mot. Behav.*, 14: 143–152, 1982.
- Strupppler, A., Gerilovsky, L. and Jakob, C.; Self-generated rapid taps directed to opposite forearm in man: anticipatory reduction in the muscle activity of the target arm. *Neurosci. Lett.*, 159: 115–118, 1993.
- 塚原玲子, 青木 久, 矢部京之助; 予測の生理学. *J. J. Sports Sci.*, 10: 666–671, 1991.
- Viallet, F., Massion, J., Massarino, R. and Khalil, R.; Performance of a bimanual load-lifting task by Parkinson's patients. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiatr.*, 50: 1274–1283, 1987.
- Viallet, F., Massion, J., Massarino, R. and Khalil, R.; Coordination between posture and movement in a bimanual load lifting task: putative role of a medial frontal region including the supplementary motor area. *Exp Brain Res.*, 88: 674–684, 1992.