



# 随意運動における筋粘弾性と伸張反射の調節に関する研究

楠本, 秀忠

---

(Degree)

博士 (学術)

(Date of Degree)

1997-03-11

(Date of Publication)

2012-07-09

(Resource Type)

doctoral thesis

(Report Number)

乙2123

(JaLCD0I)

<https://doi.org/10.11501/3129886>

(URL)

<https://hdl.handle.net/20.500.14094/D2002123>

※ 当コンテンツは神戸大学の学術成果です。無断複製・不正使用等を禁じます。著作権法で認められている範囲内で、適切にご利用ください。



神戸大学博士論文

随意運動における筋粘弾性と伸張反射  
の調節に関する研究

平成9年1月

楠 本 秀 忠

神戸大学博士論文

随意運動における筋粘弾性と伸張反射  
の調節に関する研究

平成9年1月

楠本秀忠

## 内容梗概

ヒトの手足の運動制御の機能は、学習、記憶、適応などの高位中枢神経系の制御・情報処理機能に支えられているのは勿論であるが、伸張反射系などの下位の運動制御系、力を発生する筋、そしてそれらを調節する脳という階層的な神経制御の機構によって始めて実現されている。特に注目すべき点は、ヒトの手足は、“動きの柔らかさ”が調節できる点である。これは、脳からの指令により筋粘弾性と下位の運動制御系(伸張反射系)の特性が変化するというメカニズムが基礎となって実現されている。しかし、随意運動において筋粘弾性や伸張反射系の特性が脳を含む高位中枢によってどの程度調節され、どの程度運動成果に影響を与えるかについてはまったく分かっていない。ヒトの運動機能を的確に評価するためには、まず、随意運動時に脳が筋粘弾性と伸張反射系の特性をどの様に調節しているかを量的に明らかにする研究が重要な意味を持つ。

これまで、ヒトの骨格筋の粘弾性に関していくつかの報告があるが、随意運動時に脳による筋粘弾性の調節機構を量的に検討した報告はない。筋粘弾性は収縮力(筋活動レベル)に依存するという非線形特性を持つ。従来の報告では、この非線形特性が十分考慮されず、収縮力が変化している状態で計測が行われている。収縮力が変化する実験条件からは、脳による筋粘弾性の調節の程度について信頼できる結論は得られない。

一方、伸張反射の特性が脳からの指令によって調節されることがHammondらにより報告されて以来、主に筋電図をもとにして数多くの解析がなされている。しかし、張力応答に基づいた報告はない。

以上のような観点により、本研究は、随意運動時に、脳が筋粘弾性ならびに伸張反射系の特性を調節していることを実験的に示すと共にその度合をモデルとシミュレーションにより定量的に明らかにすることを目的とした。本研究では、脳による調節を筋の収縮レベルを変えることと、張力制御における刺激反応のモードを変えることの2種類の実験から解明しようとした。各章の内容は次の通りである。

第1章では本論文の目的と意義を述べた。

第2章では骨格筋の構造, 収縮機構, 神経支配ならびに伸張反射について生理学的知見を述べた。また, 力学的性質および力学モデルについて説明した。

第3章では, 筋の活動レベルと筋粘弾性の関係を明らかにした。ここで重要なことは,  $\alpha$ 運動ニューロンの発火により, 筋が収縮力を発生する場合, その出力は筋の短縮あるいは張力発生として観察される。つまり, 力学的には, 筋は, 収縮力Aと変位Xが入力で, 張力Fが出力となる2入力-1出力の系である。AとXのいずれかあるいは両者が未知であると測定される張力Fから筋粘弾性ならびに伸張反射の応答性を推定できないということである。本章では, 収縮力Aが一定である期間の応答を用いた。高剛性のサーボ機構を用いることにより再現性の高い変位入力Xを与えた。一定の収縮力を維持している筋をランプ状に伸張(短縮)したときの張力応答Fから, 筋粘弾性による張力成分を抽出した。まず, 本実験装置の位置制御の再現性が高いことを示した。筋の活動レベルが一定に維持されている伸張(短縮)開始後約35msまでの期間の張力応答を用い, 筋粘弾性によって発生する張力成分が筋の活動レベルと共に比例的に増大することを示した。伸張時と短縮時においてこの関係には顕著な差異は見られなかった。5名の被験者について同一の収縮力において, 筋粘弾性の大きさには個体差があることを示した。

第4章では, 力学モデルを用いて筋の粘性・弾性係数を推定する手法を提案した。ヒト長母指屈筋に適用し, 種々の筋活動レベルについて粘性・弾性係数を推定した。直列および並列弾性係数と低速時の粘性係数が高い感度で推定できることを示した。直列および並列弾性係数は筋の活動レベルと共に比例的に増大した。また, 伸張(短縮)速度が低い時の粘性係数が, 筋の活動レベルと比例関係にあることを示した。これらの結果は, 伸張時と短縮時で差異は殆どなかった。さらに, 粘性・弾性係数と実験動物の報告との比較を行った。両者はほぼ同等の値であり, 本推定法の妥当性を示した。

第5章では, 筋を伸張したときの張力応答から, 伸張反射によって発生する張力成分を抽出する手法を提案し, ヒト長母指屈筋に適用した。筋伸張の後, 35msからは短潜時の反射(SR)による張力, 60msからは長潜時の反射(LR)によるより大きな張力が発現することを示した。等尺性張力(筋の活動レベル)を増大した場合, SR, LRによる発生張力は増大した。すなわち, モーターサーボ系(筋粘弾性と伸張反射を含む系)のステイフネスが筋の活動レベルの増大と共に大きくなることを示した。

第6章では, 伸張反射の応答性が脳によってどの程度調節されるかをより詳細に明らかにす

るため、伸張反射系の神経機構（筋紡錘・中枢神経系）の伝達特性を数学モデルを用いてパラメトリックに推定する手法を提案した。ヒト長母指屈筋に適用し、SRとLRの微分ゲインとLRの1次遅れの時定数を高い感度で推定できることを示した。被験者に行わせる張力制御のモードを種々変更した場合について解析した。母指が伸展されたとき、伸展に対して「張力を増大しろ」指示の場合、「脱力しろ」指示の場合に比べて、脳はLRの神経機構の微分ゲイン、比例ゲイン、1次遅れの時定数を増大させていることを示した。これらの結果から、次に行う随意的な運動を補助するように、脳が、伸張反射の特性、特にLRの神経機構の特性を調節（プリセット）していることが示唆された。また、随意的に筋の収縮力を増大するとき（脊髄 $\alpha$ 運動ニューロンの活動を増大するとき）、脳はSRとLRの神経機構の微分ゲインを比例的に増大させていることを示した。

最後に、本研究で得られた結果を第7章においてまとめた。

# 目次

第 1 章 緒 論 .....	1
第 2 章 骨格筋の収縮と制御に関する生理学的知見 .....	9
2. 1 緒言 .....	9
2. 2 骨格筋の収縮機構 .....	9
2. 2. 1 筋の構造 .....	10
2. 2. 2 収縮機序 .....	11
2. 2. 3 収縮の種類 .....	12
2. 2. 4 神経支配 .....	12
2. 3 伸張反射 .....	14
2. 3. 1 伸張反射弓 .....	15
2. 3. 2 筋紡錘 .....	17
2. 3. 3 $\alpha - \gamma$ 連合 .....	18
2. 4 筋の力学的性質 .....	19
2. 4. 1 張力-長さ関係 .....	20

2. 4. 2	直列弾性要素の負荷－伸び関係 .....	20
2. 4. 3	負荷－速度関係 .....	21
2. 5	筋の力学モデル .....	22
2. 6	結言 .....	24
第3章 等尺性収縮における筋活動レベルと筋粘弾性の関係 .....		27
3. 1	緒言 .....	27
3. 2	方法 .....	28
3. 2. 1	実験装置 .....	28
3. 2. 2	実験手順 .....	29
3. 2. 3	筋粘弾性によって発生する張力の抽出方法 .....	30
3. 3	結果 .....	32
3. 3. 1	張力応答の再現性 .....	32
3. 3. 2	筋活動レベルと筋粘弾性の関係 .....	33
3. 4	検討 .....	36
3. 5	結言 .....	37
第4章 ヒト母指筋の粘性・弾性係数の推定 .....		41
4. 1	緒言 .....	41
4. 2	方法 .....	42
4. 2. 1	実験方法 .....	42
4. 2. 2	動的定数ならびに粘性・弾性係数の推定方法 .....	42
4. 2. 3	推定の手順 .....	50
4. 3	推定結果 .....	50
4. 3. 1	受動的要素のパラメータ .....	51



4. 3. 2 動的定数ならびに粘性・弾性係数 .....	53
4. 4 粘性・弾性係数と筋活動レベルの関係 .....	54
4. 5 考察 .....	55
4. 5. 1 推定された粘性・弾性係数と動物実験の報告との比較 .....	55
4. 5. 2 推定結果について .....	57
4. 5. 3 粘性・弾性係数の調節の意義 .....	58
4. 6 結言 .....	61
付 録 .....	62
第 5 章 筋活動レベルと伸張反射の応答性の関係 .....	67
5. 1 緒言 .....	67
5. 2 方法 .....	68
5. 2. 1 実験方法 .....	68
5. 2. 2 伸張反射によって発生する張力成分の推定方法 .....	69
5. 2. 3 推定手順 .....	70
5. 3 結果 .....	71
5. 3. 1 伸張反射の潜時と反応時間 .....	71
5. 3. 2 伸張反射によって発生する張力成分 .....	73
5. 3. 3 伸張反射の応答性 .....	74
5. 4 検討 .....	75
5. 5 結言 .....	76
第 6 章 伸張反射の調節に関するモデル解析 .....	81
6. 1 緒言 .....	81

6.2	方法	81
6.2.1	実験方法	81
6.2.2	伸張反射系の数学モデル	82
6.2.3	パラメータ推定の手順	85
6.3	伸張反射応答の計測結果	86
6.3.1	弛緩時と収縮時の応答	86
6.3.2	指示を変えた場合の応答	89
6.4	伸張反射系のパラメータ推定結果	89
6.4.1	指示および等尺性張力を変えた時のシミュレーション結果	89
6.4.2	パラメータの感度解析結果	89
6.4.3	被験者に与える指示とパラメータの関係	92
6.4.4	筋活動レベルとパラメータの関係	93
6.5	検討	94
6.6	結言	97
第7章 結論		101
謝辞		103
本論文に関する研究業績		105

## 第1章 緒論

ヒトの手足の運動制御の機能は、学習、記憶、適応などの高位中枢神経系の制御・情報処理機能に支えられているのは勿論であるが、力を発生する筋、伸張反射系などの下位の運動制御系、そしてそれらを調節する脳という階層的な神経制御の機構によって始めて実現されていることを見逃してはならない。特に注目すべき点は、“動きの柔らかさ”が調節できる点である。すなわち、ヒトの手足は、外部から力が加えられたとき筋が弛緩状態であればわずかな力ですなやかに動き、そして筋が収縮することにより、ほとんど動かないようにすることもできる。これは、脳からの指令により筋粘弾性と下位の運動制御系（伸張反射系）の特性が変化するというメカニズムが基礎となって実現されている。我々は、筋粘弾性や伸張反射系の特性をうまく調節して、柔らかいものや壊れやすいものを容易にハンドリングし、また二足歩行や環境に拘束されている運動（ドアの開閉、書字、描画など）を円滑に行っているわけである。

しかし、随意運動時に筋粘弾性や伸張反射系の特性が脳によってどの程度調節されて、どの程度運動成果に影響を与えているかについてはまったく分かっていない。運動機能を的確に評価するためには、まず、随意運動時に脳が筋粘弾性と伸張反射の特性をどの様に調節しているかを量的に明らかにする研究が重要な意味を持つ。

これまで、骨格筋の力学特性に関して、Hill[1]が実験動物の摘出筋を用いて、直列弾性要素と収縮要素からなる2要素モデルを提案して以来、多くの研究成果が報告されている。例えば、Hill[1]は収縮要素の負荷－速度関係は双曲線の関係にあること、Mashimaら[2]は、カエルの摘出筋を用いて、種々の収縮力における負荷－速度関係を示し、Hillの特性方程式を一般化した形で表現した。Rackら[3]、Nicholsら[4]はネコのヒラメ筋を用いて電気刺激を行い、筋の発生張力と筋自体のスティフネス（張力／変位）の間に線形関係の存在することを報告している。Bahler[5]、Cavagna[6]らはそれぞれラットとカエルの摘出筋を用いて、直列弾性要素の弾性係数は一定ではなく、筋の張力とともに増大することを報告している。ヒトの骨格筋については、

Wilkie[7]や Kaneko[8]が最大随意収縮時の負荷－速度関係を調べ、摘出筋と同様の双曲線の関係であることを報告している。直列弾性要素の弾性係数については、Baildonら[9]が筋全体のスティフネスは筋の活動レベルとともに線形的に増大することを報告している。Agarwalら[10], Houk[11], 石田[12]等は筋を強制的に伸張, 短縮させたときの変位と張力を計測して筋粘弾性を推定している。しかし, これらの報告は, 収縮力が変化している状態で推定が行われている。赤澤ら[13]が指摘するように, 筋粘弾性は収縮力(筋の活動レベル)に依存するという非線形特性を持つので, 収縮力が変化している状態での計測から, 脳によって筋粘弾性がどの程度調節されているかについて信頼できる結論を得ることは難しい。最近, Cookら[14,15]は, 筋粘弾性と伸張反射の特性を考慮し, 第一背側骨間筋を対象に, 電気刺激で最大張力の50%の等尺性収縮の状態をつくり, 筋－腱系に対して伸展量と伸展速度の影響について論議している。随意収縮との比較が今後の課題である。

伸張反射弓は, 筋紡錘→脊髄→上位の反射中枢→脊髄 $\alpha$ 運動ニューロン→筋からなる閉ループで構成されている。伸張反射の働きは除脳固縮のネコを用いたLiddellら[16]の実験により始めて明らかにされ, 筋が伸張されたときに, 元の長さに戻すように収縮する反射であることが知られている。通常我々が意識しないものである。伸張反射の特徴は, その特性が脳からの指令によって調節されることである。事実, Hammondら[17]は伸張された筋に見られる一連の筋活動の変化を筋電図を用いて調べ, 伸張反射が上位中枢によって調節されていることを報告している。その後, ヒトおよび実験動物の筋電図あるいは張力を計測して, Marsdenら[18], Gottliebら[19], Akazawaら[20,21]は, 伸張反射弓が脊髄だけでなく, 大脳皮質を経由することを示した。さらに, 大脳皮質を経由する伸張反射の特性が大きく調節されることを明らかにしている。その後も伸張反射について多くの報告[22-27]があるが, 調節量を明らかにした報告はない。

以上のような観点により, 本研究は, 随意運動時に, 脳が筋粘弾性ならびに伸張反射系の特性を調節していることを実験的に示すと共にその度合をモデルとシミュレーションにより定量的に明らかにすることを目的とする。本研究では, 脳による調節を筋の収縮レベルを変えることと, 張力制御における刺激反応のモードを変えることの2種類の実験から解明する。

本研究の成果は, 筋生理学の分野にとどまらず, スポーツ科学の分野においても, 重要である。スポーツ科学では, 研究対象は随意運動中のヒトであり, その中には一流の競技選手から一般人, 特に幼児・児童から中高年齢者を含むため, ヒトの運動機能をどの様な側面から評価するかが非常に重要な問題となる。これまでの運動機能の評価方法を見ると, フォースプレー

ト等を用いた床反力や速度の測定[28]とパワーや機械的仕事の推定[29], 高速度カメラを用いた動作分析ならびにシミュレーション[30], 高速度カメラと筋電図の併用による動作分析[31], 侵襲的なバイオプシを用いた生化学的検査による筋線維組成の分析[32], 等により行われることがほとんどであった. 本研究は, 随意運動時の運動機能の評価について脳による筋粘弾性ならびに伸張反射の特性の調節というまったく新しい側面からアプローチした点に意義がある. すなわち, 筋粘弾性や伸張反射の特性に個体差が存在することが明らかになれば, それらの特性がトレーニングの判定に用いられることを示唆している. そうであれば, 本研究で提案する無侵襲の計測法がスポーツ種目の適正への評価に適用できることになる. さらに, 今後, 中高年齢者の健康・体力の維持・増進の問題は, 益々重要になってくる. 本研究で提案する手法は被験者に無理のない条件で運動機能が評価されるのでこの分野への適用も可能である. 一方医学の分野においては, 痙性(伸張反射の異常な亢(こう)進, 筋の異常緊張状態)の診断, 薬物効果やリハビリテーション訓練の効果の判定のため, 痙性の定量的評価法の確立が急務となっている. これに適用するため伸張反射の計測と評価の方法がこれまでいくつか提案されている[33-35]. しかし, いずれの方法も伸張反射の神経機構の動特性を定量的に推定し, 評価するには至っていない. 本研究で提案する手法は, 痙性の定量的評価法の一つとしての応用価値を持つものとする.

以下, 本論文の構成について述べる(第1. 1図)

第2章では骨格筋の構造, 収縮機構, 神経支配ならびに伸張反射について生理学的知見を述べる. また, その力学的性質および力学モデルについて説明する.

第3章では, ヒトの長母指屈筋の粘弾性を計測するための実験装置と実験方法について述べる. 筋粘弾性によって発生する張力成分を計測し, 筋の活動レベルと筋粘弾性の関係を示す.

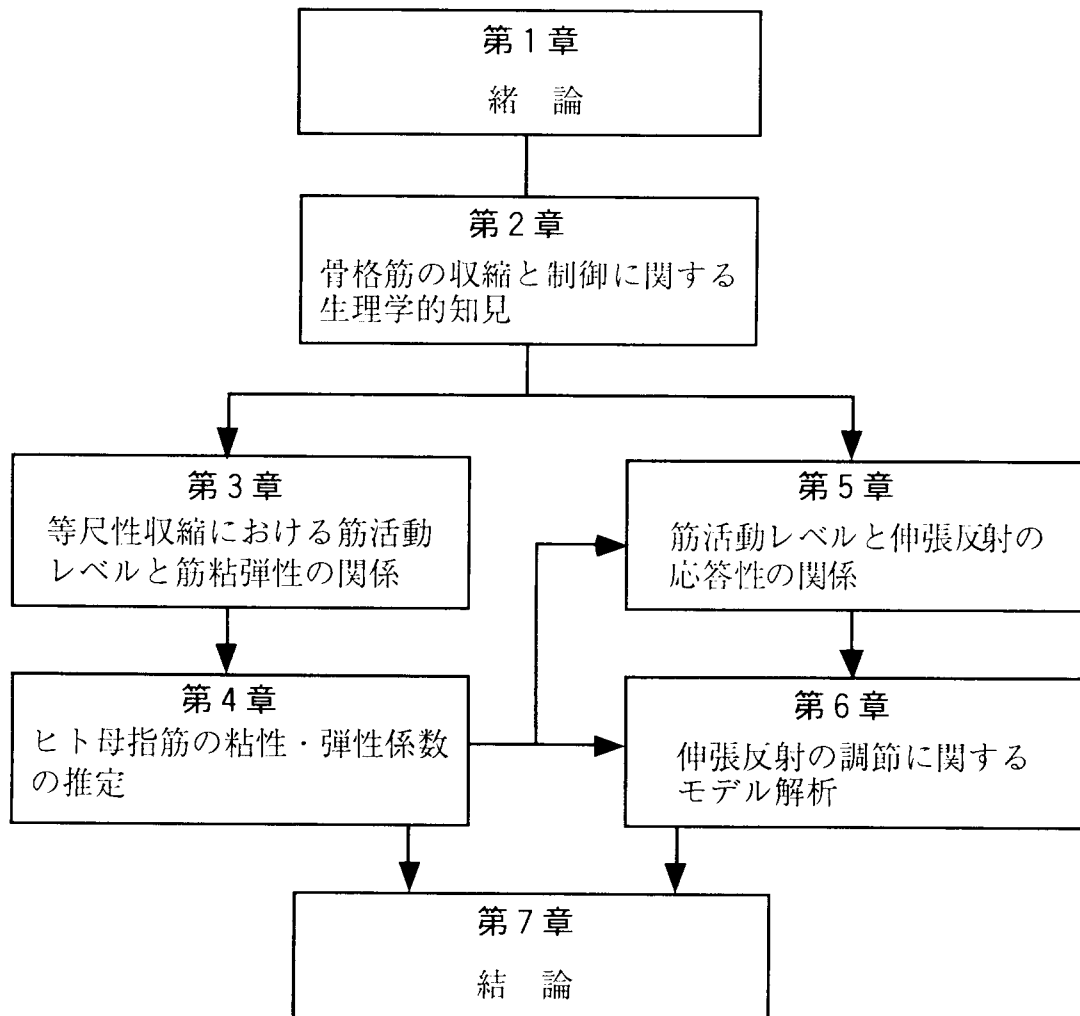
第4章では, 筋の粘性・弾性係数の推定法を提案する. 本推定法をヒト長母指屈筋に適用し, 推定された粘性・弾性係数と筋の活動レベルとの関係について示す. さらに, 従来の動物実験の報告との比較を行う.

第5章では, 筋を強制的に伸張したときの張力応答の中で伸張反射による張力成分を抽出する手法を考案し, ヒトの長母指屈筋に適用する. 種々の筋活動レベルで伸張反射によって発生する張力成分を抽出し, 筋の活動レベルと伸張反射の応答性の関係について示す.

第6章では, 伸張反射の神経機構における動特性を数学モデルを用いてパラメトリックに推定する手法を提案する. 被験者に与える指示を変えた場合ならびに筋の活動レベルを種々変えた場合に適用し, 張力制御のモードの違いにおける伸張反射の神経機構の伝達特性の違いを明

らかにする。

最後に、本研究で得られた結果を第7章においてまとめる。



第1.1図 論文の構成図

## 第 1 章の参考文献

- [ 1 ]A.V.Hill : The heat of shortening and the dynamic constants of muscle, Proc.Roy.Soc., B126, 136-195(1938)
- [ 2 ]H. Mashima, K. Akazawa, K. Kushima, and K. Fujii : The force-load-velocity relation and the viscous-like force in the frog skeletal muscle, Jpn. J. Physiol., 22, 103-120(1972)
- [ 3 ]P.M.H.Rack and D.R.Westbury : The effects of length and stimulus rate on tension in the isometric cat soleus muscle, J.Physiol., 203, 443-460(1969)
- [ 4 ]T.R.Nichols and J.C.Houk : Improvement in linearity and regulation of stiffness that results from actions of stretch reflex, J.Neurophysiol., 39, 119-149(1979)
- [ 5 ]A. S.Bahler : Series elastic component of mammalian skeletal muscle, Am. J. Physiol., 213(6), 1560-1564(1967)
- [ 6 ]G.A.Cavagna : The series elastic component of frog gastrocnemius, J. Physiol. (Lond.), 206, 257-262(1970)
- [ 7 ]D.R.Wilkie : The relation between force and velocity in human muscle, J.Physiol., 110, 249-280 (1950)
- [ 8 ]M.Kaneko : The effect of previous states of shortening the load-velocity relationship in human muscle, J.Physiol.Soc.Jpn., 40, 12-14 (1978)
- [ 9 ]R.W.Baildon and A.E.Chapman : Mechanical properties of a single equivalent muscle producing forearm supination, J.Biomech., 16, 811-819(1983)
- [10]G. C.Agarwal and G. L. Gottlieb : Compliance of the human ankle, Trans. Am. Soc. Mech. Engr., 99, 166-170(1977)
- [11]J.C.Houk : The stretch reflex in human muscle system. In The Application of Control Theory to Physiological Systems, ed. by H.T.Milhorn, 283-316, W.B.Saunders, Philadelphia (1966)
- [12]石田明允, 梅谷陽二, 平井成興 : 骨格筋運動制御のモデルの実験的検証, 計測自動制御学会論文集, 10, 474-479 (1974)
- [13]赤澤堅造, 藤井克彦, 真島英信 : 骨格筋の力学特性とそのモデルー収縮力への依存性ー, 医用電子と生体工学, 17, 278-284(1974)
- [14]C.S.Cook and M.J.N.McDonagh : Force response to controlled stretches of electrically stimulated muscle in man, J.Physiol., 467,p.211(1993)

- [15]C.S.Cook and M.J.N.McDonagh : Force responses to controlled stretches of electrically stimulated human muscle-tendon complex, *Experimental Physiol*, 80,477-490(1995)
- [16]E.G.Liddle and C.S.Sherrington : Reflexes in response to stretch (myotatic reflexes), *Proc. Roy. Soc. B*, 96, 212-242(1924)
- [17]P.H.Hammond, P.A.Merton and G.G.Sutton : Nervous gradation of muscular contraction, *Br.Med. Bull.*, 12, 214-218(1956)
- [18]C.D.Marsden, P.A.Merton and H.B.Morton : Servo action in the human thumb, *J.Physiol.*, 257, 1-44(1976)
- [19]G.L.Gottlieb and G.C.Agarwal : Response to sudden torques about ankle in man : myotatic reflex, *J.Neurophysiol.*, 42, 91-106(1979)
- [20]K.Akazawa, J.W.Aldridge, J.D.Steeve and R.B.Stein : Modulation of stretch reflexes during locomotion in the mesencephalic cat, *J. Physiol.*, 329, 553-567(1982)
- [21]K.Akazawa, T.E.Milner and R.B.Stein : Modulation of reflex EMG and stiffness in response to stretch of human finger muscle, *J.Neurophysiol.*, 49, 16-27(1983)
- [22]C.D.Marsden, P.A.Merton, H.B.Morton and J.C.Rothwell : Reliability and efficacy of the long-latency stretch reflex in the human thumb, *J.Physiol.*, 316, 47-60(1981)
- [23]J.C.Houk : Regulation of stiffness by skeletomotor reflexes, *Ann.Rev.Physiol.*, 41, 99-114 (1979)
- [24]J.A.Hoffer and S.Andreassen : Regulation of soleus muscle stiffness in premammillary cats, *J.Neurophysiol.*, 45, 267-285(1981)
- [25]T.Sinkjaer, E.Toft, S.Andreassen and B.C.Hornemann : Muscle stiffness in human ankle dorsiflexors: Intrinsic and reflex components, *J.Neurophysiol.*, 60,1110-1121(1988)
- [26]R.R.Carter, P.E.Crago and M.W.Keith : Stiffness regulation by reflex action in the normal human hand, *J.Neurophysiol.*, 64, 105-118(1990)
- [27]R.R.Carter, P.E.Crago and P.H.Gorman : Nonlinear stretch reflex interaction during cocontraction, *J.Neurophysiol.*, 69, 943-952(1993)
- [28]阿江通良, 大木昭一郎, 高木潤二 : 垂直跳および著目動作におけるパワー発揮の大きさと下肢関節の貢献度 : バイオメカニズム 12, 東京大学出版会, 97-107(1994)
- [29]船渡和男, 福田隆, 石井喜八 : 連続跳躍運動の機械的効率—影響を与える二, 三の因子—, 身体運動の科学 V, 杏林書院, 151-158(1983)
- [30]湯海鵬, 熊本水頼, 阿江通良 : 跳馬における空中回転局面のシュミレーション, バイオメ



カニズム 11, 東京大学出版会, 123-130(1992)

[31]楠本秀忠, 後藤幸弘, 辻野昭: 競歩の筋電図的研究, 体育学研究, 28, 43-54(1983)

[32]L.Edostron and B.Ekblom: Differences in sizes of red and white muscle fibres in Vastus Lateralis of musculus quadriceps femoris of normal individuals and athletes. Relation to Physical Performance, Scand. J. clin. Lab. Invest., 30, 175-181(1972)

[33]田中勳作: H反射—ヒトにおける神経生理学研究の一技法, 日本生理誌, 48, 719-734(1986)

[34]L.Vodonik, B.R.Bowman and T.Bajd: Dynamics of spastic knee joint, Med. & Biol. & Comput., 22, 63-69(1984)

[35]G.L.Gottlieb, G.C.Agarwal and R.Penn: Sinusoidal oscillation of the ankle as a means of evaluating the spastic patient, J.Neurol. Neurosurg. Psychiatry, 41, 32-39(1973)

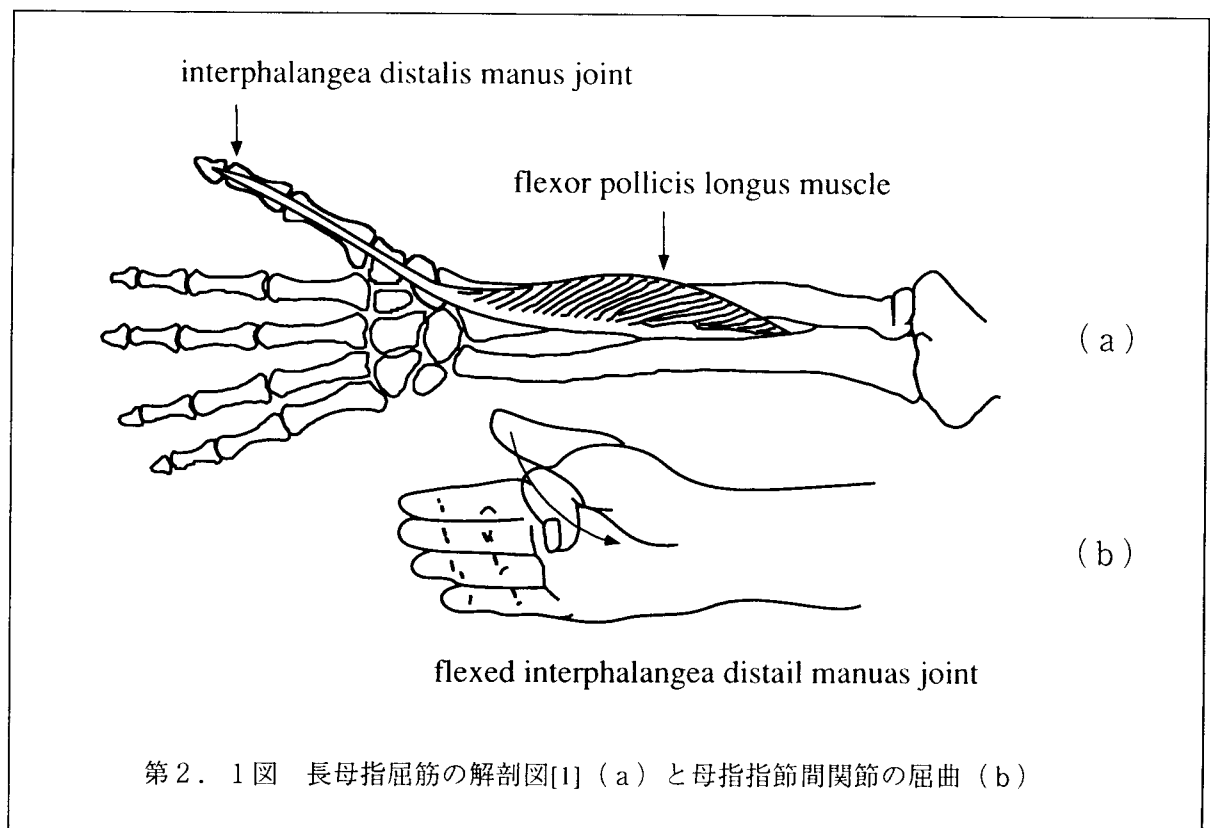


## 第2章 骨格筋の収縮と制御に関する生理学的知見

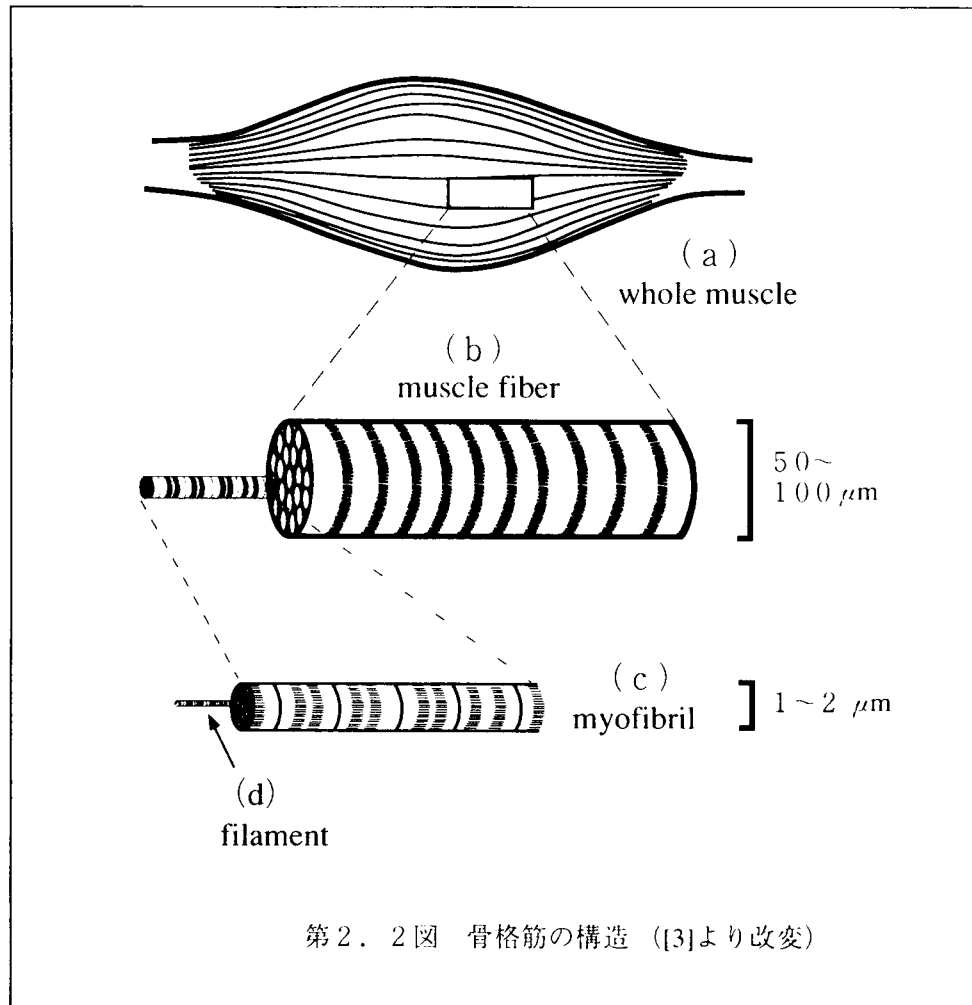
### 2.1 緒言

本章では、次章以下で展開される研究の予備知識として必要な、これまでに、実験動物の摘出筋によって明確にされている骨格筋の収縮機構と伸張反射系の生理学的知見について述べる。また、筋のみが示す力学的な特性とそれを説明する力学モデルについて説明する。

### 2.2 骨格筋の収縮機構



第2.1図 長母指屈筋の解剖図[1] (a) と母指指節間関節の屈曲 (b)



### 2. 2. 1 筋の構造

第2. 1図 (a) に本研究で被験筋として用いた長母指屈筋 (flexor pollicis longus muscle) を模式的に示した[1]. 長母指屈筋は橈骨の前面及び前腕骨間膜から起こり, その腱は手根管を経て手掌に現われ, 母指末節骨の底に付着している半羽状筋で, 母指指節間関節 (遠位の指節関節; Interphalangeal Distal manus Joint) はこの筋によってのみ屈曲される[2](図 (b)).

第2. 2図に, 骨格筋の構造を模式的に示した[3]. 全筋(whole muscle)(a)の中には多数の筋線維(muscle fiber)(b)が平行に並んでおり, 数本または数十本束ねられて筋束を形成している. その両端は腱を経て, 少なくとも一側は骨または軟骨に連結している. 筋の表面は筋形質膜または筋鞘と呼ばれる膜で覆われている. ここには, 線維状の収縮蛋白質である多数の筋原線維(myofibril)(c)が長軸に平行に走っている. 筋原線維は, さらに筋細線維(filament)(d)と呼ばれる微細な線維の規則正しい配列から成っている. 筋細線維には, 細いフィラメント(thin-filament)と太いフィラメント(thick-filament)の2種類あり, 細いフィラメントの主構成タン

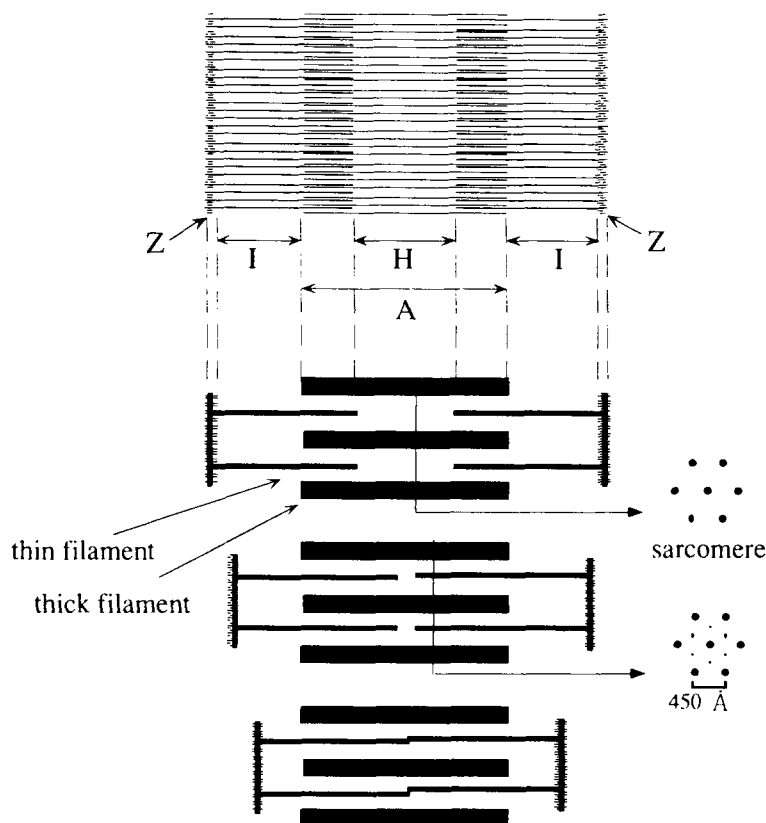
パク質はアクチン(actin), 太いフィラメントはミオシン(myosin)である. 第2. 3図[4]に示すように, 1本のミオシンフィラメントの回りを6本のアクチンフィラメントが整然と取り巻いている. アクチンフィラメントの一端はZ膜に付着している.

### 2. 2. 2 収縮機序

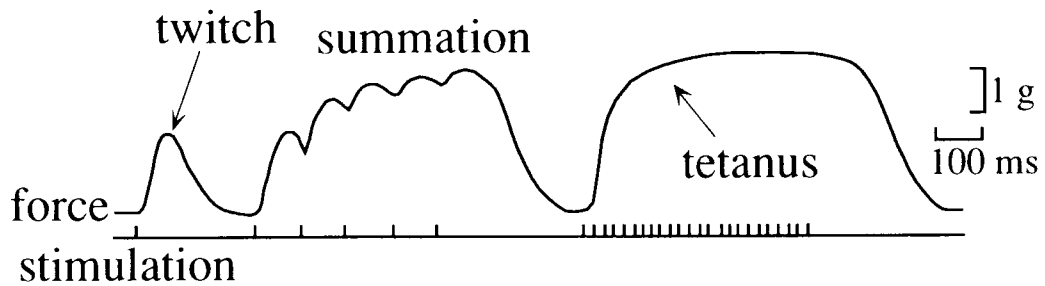
筋収縮は, 筋原線維内の細いフィラメントと太いフィラメントが相互に重なるように滑り込むことによって起こるといふ滑走説(sliding theory)[5]によって理解されて

いる. それぞれのフィラメントはそれ自体の長さを変えず互いに滑走しあい, 筋自体の長さが短縮する (第2. 3図). このように筋収縮は, アクチンとミオシンの間の反応によるが, 燃料に相当するATP (アデノシン三リン酸) の分解によって生ずる化学エネルギーがそこで用いられる. しかし, 収縮力の発生がアクチンとミオシンの機械的な接触によるのか, あるいはイオンや電磁気的な力によるのか, 言い替えれば化学エネルギーがどのようにして機械エネルギーに転換されて収縮が起こるかは良く分かっていない.

運動ニューロン(motoneuron)が骨格筋に接するところを神経-筋接合部(neuromuscular junction)または終板(end-plate)という. 運動ニューロンを伝搬してきたインパルスは, 神経-筋接合部を介して筋形質膜に活動電位を発生させ, 活動電位が筋線維を伝搬することによって収縮が発現する. この時, 活動電位によりT管膜に隣接する筋小胞体(sarcoplasmic reticulum)から $Ca^{2+}$ が放出され, これが引き金となって次の収縮反応が誘起される. そして再び,  $Ca^{2+}$ が筋小胞体に取り込まれることによって反応は, 停止し筋は弛緩する. このとき, 細いフィラメント内に局在するトロポニンが重要な役割を果たしていることが知られている[6]. すなわち, トロ



第2. 3図 フィラメント滑走の模式図



第2.4図 骨格筋の収縮の種類[3]

ポニン・トロポミオシン系は、ミオシンとアクチンの反応を抑制する(筋弛緩)。ところが、 $\text{Ca}^{2+}$ が存在すると、まず $\text{Ca}^{2+}$ がトロポニンと結合する。そのためにミオシンとアクチンの反応を抑制していた条件が取り除かれ収縮状態にはいる。この筋小胞体からの生理的な $\text{Ca}^{2+}$ 放出の機構については、現在よく分かっていない。

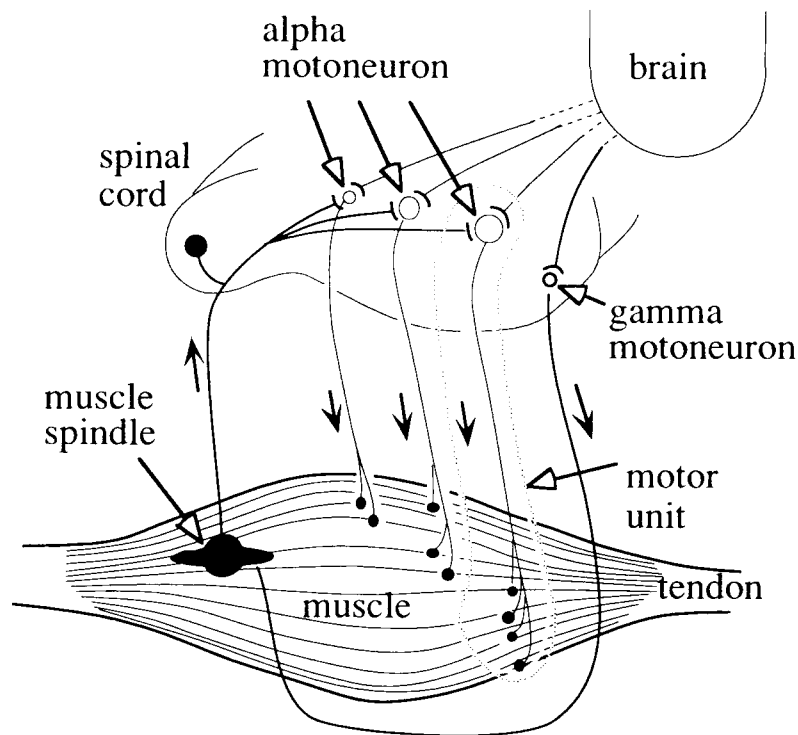
### 2.2.3 収縮の種類

1回のインパルス(単一の活動電位)により筋は速い経過の収縮を1回起こし、弛緩する。これを単収縮(twitch)という。適当な間隔で刺激を次々に加えると単収縮が加重(重合; summation)され、大きくて持続時間の長い収縮が得られる、これを強収縮(tetanus)という(第2.4図)。

筋の収縮状態を記録する場合、等張力性収縮と等尺性収縮の2つの方法が用いられることが多い。筋の一端を固定し、他端に種々の負荷をかけて、刺激を加えると負荷が筋の最大張力より小さければ、筋は短縮しつつ負荷を持ち上げる。この収縮を等張力性収縮(isotonic contraction)または、短縮性収縮(concentric contraction)、逆に負荷が筋の最大張力より大きい場合、筋は収縮しつつ伸張される。これを伸張性収縮(eccentric contraction)という。その際の筋長の変化が記録される。筋の両端を固定したときの収縮が等尺性収縮(isometric contraction)の状態である。この場合は発生する張力が記録されることが多い。本研究では、最大随意収縮(Maximum Voluntary Contraction : MVC)における等尺性収縮力を最大随意収縮力 $F_{max}$ と呼ぶ。

### 2.2.4 神経支配

運動を調節する際の神経機構は、末梢からのフィードバック機構を含めた $\alpha$ 運動系(alpha



第2. 5図 骨格筋の神経支配

motor system)と $\gamma$ 運動系(gamma motor system)に分けられる[7].

$\alpha$ 運動系は、第2. 5図に示すように、高位中枢からのインパルスが直接脊髄に至り、脊髄の $\alpha$ 運動ニューロン(alpha motoneuron)が発火する.すると、インパルス状の信号が筋に到達し、その $\alpha$ 運動ニューロンに支配されている筋線維が収縮するという系である.それぞれの $\alpha$ 運動ニューロンは多数の筋線維を支配しており、その比を神経支配比(innervation ratio)と呼び、一つの $\alpha$ 運動ニューロンとその支配下にある筋線維をまとめて神経筋単位(neuromuscular unit: NMU)または運動単位(motor unit: MU)という.

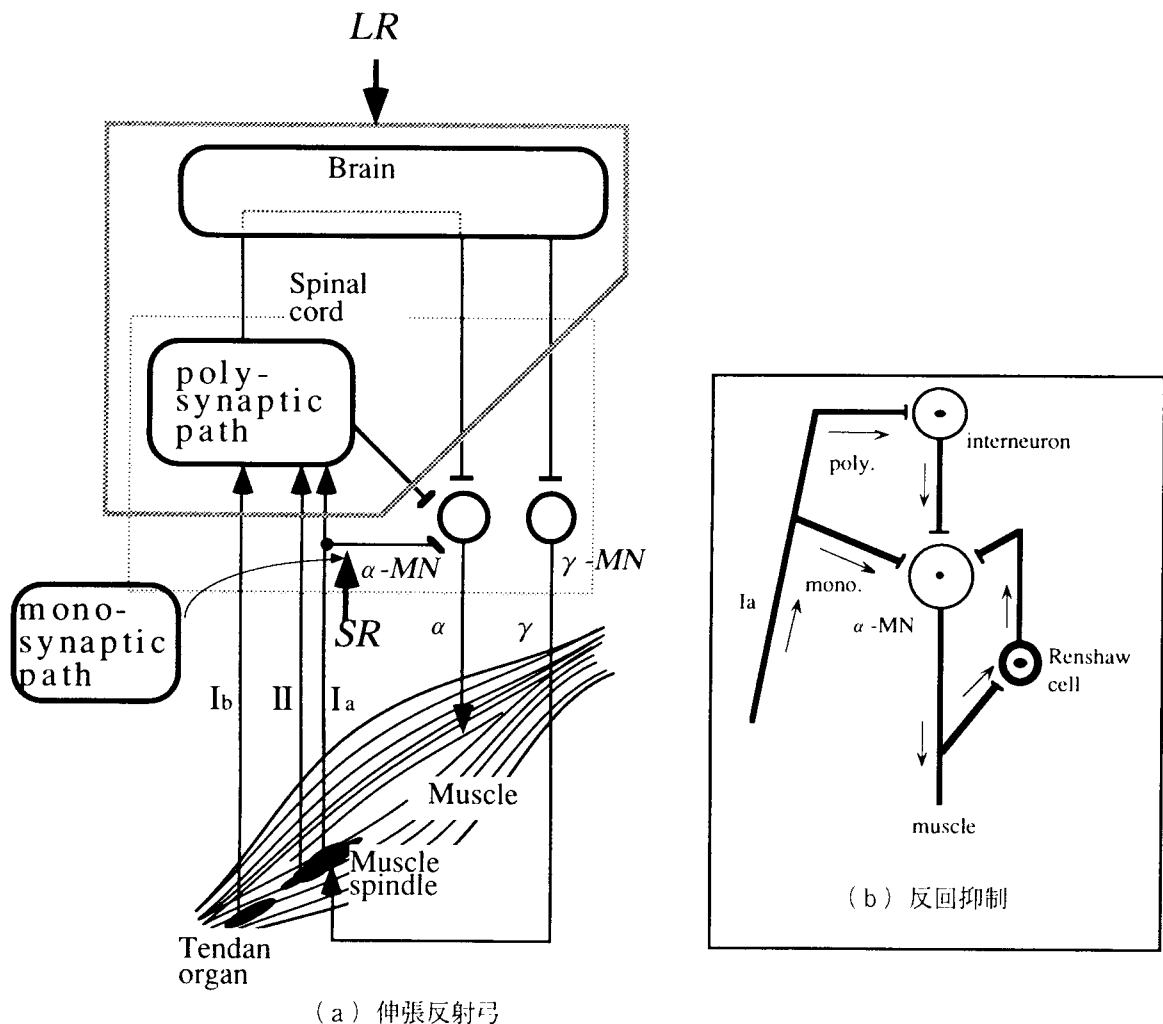
筋全体として発生する力は各運動単位の発生する張力の総和であるので、1)活動する運動単位の数、2)運動単位の発射周波数、3)活動する運動単位のサイズという三つの要因で制御されている[8].筋の発生する張力が増すと収縮に参画する運動単位の数が増える.これを運動単位が動員(recruitment)されるという.

$\gamma$ 運動系とは、大脳皮質からの信号が、まず $\gamma$ 運動ニューロン(gamma motoneuron)に送られ、その支配を受ける筋紡錘(muscle spindle)、さらに求心性線維である第I群a線維(group Ia fiber)

を経てから  $\alpha$  運動ニューロンに達して起こる運動系である。 $\gamma$  運動系は伸張反射の制御に関与する (第 2. 6 図)。

### 2. 3 伸張反射

伸張反射(stretch reflex)は引き伸ばされた筋をただちに収縮させる反射で筋長を一定に保つ制御, つまり関節の角度を自動的に調節 (位置制御) する重要な働き(サーボ系)を果たしていると言われている[6]. 筋を伸張すると, 筋紡錘が, 筋長の変化量とその変化速度を検出する. その出力は, 求心性線維 (第 I 群 a 線維, 第 II 群線維) を通って反射中枢に達し, 中枢で処理さ



第 2. 6 図 伸張反射の神経機構



れた信号は脊髄  $\alpha$  運動ニューロンを通り、筋に到達し、筋が収縮される（第 2. 6 図 (a)）。伸張反射は筋に始まって筋に起こる反射であるので固有反射 (proper reflex) と呼われ、自己受容反射 (proprioceptive reflex) である。

### 2. 3. 1 伸張反射弓

#### (1) 単シナプス性と多シナプス性反射弓

伸張反射の反射弓を構成する求心性神経は筋紡錘の中にある一次終末から発生している第 I 群 a (以下 Ia と略す) 線維である。Ia 線維は枝分かれして一つは単シナプス性 (mono-synaptic) に  $\alpha$  運動ニューロンに及び、他はひとまず介在ニューロン (interneuron) に及ぶ。この介在ニューロンはその後  $\alpha$  運動ニューロンに接するのでこの経路ではシナプスがひとつ以上で、これを多シナプス性 (polysynaptic) であるという。1 本の Ia 線維は末端部で枝分かれして、数十個の  $\alpha$  運動ニューロンにシナプス小頭をもって接続する。運動ニューロン側からみると、数本から数十本の Ia 線維が 1 個のニューロンに収束することになる。一つの筋を支配するニューロン群を運動ニューロンプールといい数百個のニューロンが含まれる [9]。

単シナプス性および多シナプス性の反射はそれぞれの応答が発現するまでの時間遅れ (伸張反射の潜時) が異なることから、前者は短潜時の伸張反射 (short-latency reflex: 以下, SR と略す)、後者は長潜時の伸張反射 (long-latency reflex: 以下, LR と略す) と呼ばれている。ヒトの母指筋では、筋電図所見で SR の潜時は約 25ms, LR の潜時は約 50ms である [10]。Lee ら [11] は、伸張反射の筋電図記録から、三峰性の反射活動を観察し、これらを M1, M2, M3 と名付けた。M1 は単シナプス性の伸張反射である。M2, M3 は長潜時の伸張反射である。それらの経路は、大脳皮質を経由するループ [11]、脊髄の多シナプスによるループ [22] の存在が確認されているが、いずれが支配的であるかは明確にされていない。本研究では、M2, M3 をまとめて長潜時の伸張反射 (LR) として扱う。

多シナプス性の反射では Ia インパルスが介在ニューロンを興奮させると、Ia 発射の周波数に関係なく、極めて高頻度に介在ニューロンはインパルスを発生する [12]。高い周波数のインパルスが  $\alpha$  運動ニューロンに到着すると、波状の EPSP (Ia インパルスが単シナプス性に運動ニューロンを脱分極した結果起こる興奮性シナプス後電位 (excitatory postsynaptic potential, EPSP)) を発生することなく、滑らかに膜電位を脱分極する。これで  $\alpha$  運動ニューロンの興奮性のレベルが上がったことになり、これにわずかな EPSP が単シナプス性に加わ

れば直ちに運動ニューロンの膜電位は限界水準に到達し得る。同じ Ia 発射でかたや多シナプス性に運動ニューロンの興奮レベルをあげ、他に単シナプス性に EPSP を発生し、インパルスの伝達が促進されている[5].

## (2) 反射弓における抑制回路[9]

### Ia 相反抑制

伸張反射の際には同時に拮抗筋の弛緩が生ずる。この拮抗筋に対する抑制は、Ia 線維の側枝が介在ニューロンを経て、拮抗筋の  $\alpha$  運動ニューロンに抑制性シナプス後電位(inhibitory postsynaptic potential : IPSP)を発生させることによる。この抑制性の介在ニューロンは Ia 抑制ニューロンと呼ばれる。

### 自己抑制 (Ib 抑制)

除脳固縮を起こしているネコの四肢を曲げようとしてもなかなか屈曲できない。しかし、さらに力を強めると急に抵抗が減じ楽に曲がる。これは、腱の中に存在するゴルジ腱器官から発生した求心性インパルスが Ib 線維を伝導し、少なくとも 1 個の介在ニューロンを経て自己筋の  $\alpha$  運動ニューロンに IPSP を発生し抑制するためである。これを自己抑制 (Ib 抑制) と呼ぶ。この自己抑制は、急激な筋伸張時に強い反射性収縮が発生して、筋線維の断裂が起るのを防ぐ安全装置として働くとみなされている。

### 反回抑制

$\alpha$  運動ニューロンに発生したインパルスは軸索の途中で枝分かれした経路を戻り、レンショウ(Renshaw cell)細胞と呼ばれる介在ニューロンに及ぶ。レンショウ細胞も介在ニューロンであるため高い周波数でインパルスを発射している。このものは運動ニューロンを過分極する IPSP を発生してその活動を抑制する。反回抑制と呼ばれている (第 2. 6 図 (b))。

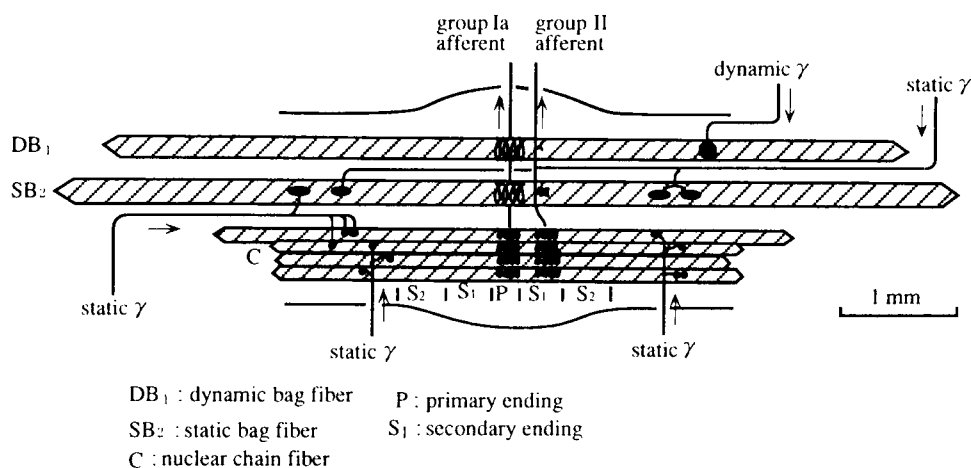
### シナプス前抑制

IPSP を発生するシナプス後抑制に対して膜電位の変動を伴わずに抑制効果を生ずる別の型の抑制回路が明らかにされている。伸筋の Ia 線維の刺激によって自己筋の  $\alpha$  運動ニューロンには EPSP またはそれに引き続くスパイク発射が生じる。このとき拮抗筋である屈筋の I (Ia と Ib) 線維を先行刺激すると、EPSP の振幅減少またはスパイク発射が抑えられる。この場合、屈筋の I 線維の単独刺激では  $\alpha$  運動ニューロンには IPSP を発生しない。しかし、このとき 1 次求心性線維末端では脱分極が生じている。したがって、屈筋からの Ia 線維は介在ニューロンを経て Ia 末端部に付着し、脱分極を生じ、それによって Ia 末端からの伝達物質

の分泌量を減少させ、最終的に $\alpha$ 運動ニューロンにおけるEPSPの発生を抑えるとみなされている。この抑制は、運動系では運動に伴って生ずる無用の反射性入力を防ぐ働きをしていると考えられている。

### 2. 3. 2 筋紡錘

筋の長さや速度の変化量を受容器が筋紡錘 (muscle spindle)である。第2. 7図[13]に示すように、筋紡錘は2種類の核袋線維(dynamic nuclear bag fiberとstatic nuclear bag fiber)と核鎖線維(nuclear chain fiber)の3種類の錘内筋線維(intrafusal muscle fiber)で構成される。筋紡錘から伸張反射弓を構成する2つの求心性線維、第I群a線維(group Ia fiber ; Ia)と第II群線維(group II fiber ; II)が出ている。この2つの求心性神経のうちIaは、錘内筋線維の中央部分をラセン状に取り巻いている。この部分を1次終末(primary ending)という。II線維は主として核鎖線維を支配しており、中央部から少し離れて2次終末(secondary ending)に連なる。 $\gamma$ 運動ニューロンは脊髄の前角にあって錘内筋線維を支配している。この錘内筋線維の収縮によって筋紡錘はインパルスを発射し、発射されたインパルスは求心性線維に送られて $\alpha$ 運動ニューロンを興奮させる。このように上位中枢から送られたインパルスが、 $\gamma$ 運動ニューロン $\rightarrow$  $\gamma$ 線維 $\rightarrow$ 筋紡錘 $\rightarrow$ 求心性(Ia)線維 $\rightarrow$  $\alpha$ 運動ニューロンに送られる回路をガンマ環(gamma loop)と呼ぶ。したがって、脊髄の運動ニューロンは高位中枢からと、末梢受容器からの信号によって興奮性、あるいは抑制性的影響を絶えず受けていることになる。



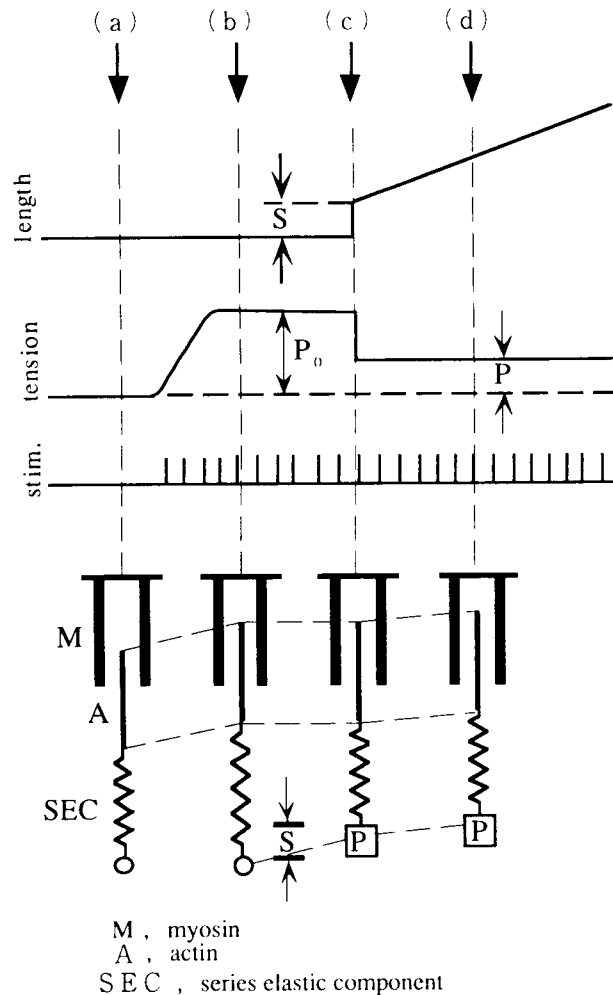
第2. 7図 筋紡錘における3種類の錘内筋線維 (Boyd [13] より一部改変)

Ia群求心性線維はP領域 (一次終末), II群求心性線維はS<sub>1</sub>領域 (二次終末) から出る

伸張反射は言い替えると、筋紡錘からのインパルスによる反射である。したがって、 $\gamma$  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。 $\gamma$  線維は機能的には、静的 $\gamma$  線維と動的 $\gamma$  線維の2種類が知られている。前者を刺激すると筋紡錘の長さ検出の感度（比例ゲイン）が増大し、後者では長さの変化（速度）の検出の感度（微分ゲイン）が増大するという性質を持つ[14]。

### 2. 3. 3 $\alpha - \gamma$ 連合

筋紡錘と筋線維は平行にある。もし、単純に筋が収縮すれば、筋紡錘は無負荷状態になる。 $I_a$ の発射は減少し、持続的な伸張反射の成立は困難となる。そのため、 $\alpha$  運動ニューロンによ



第2. 8図 張力をステップ状に変化させたときの筋長変化と二要素モデルによる説明

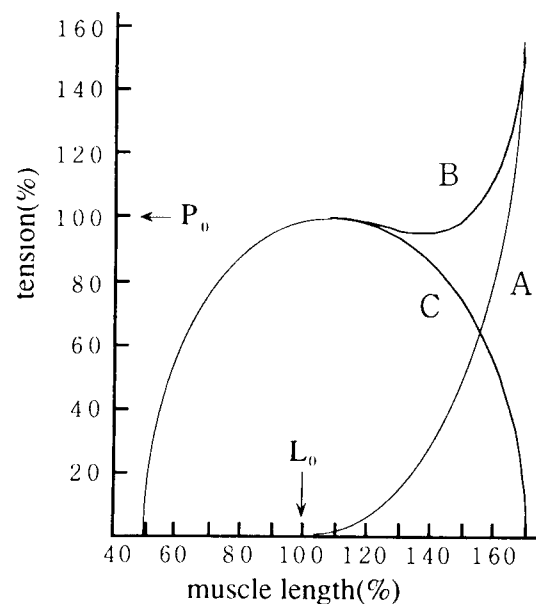
る筋収縮（錘外筋線維）があれば、 $\gamma$  運動ニューロンによる錘内筋線維も協調的収縮を起こすように  $\gamma$  運動ニューロンは上位の支配を受けている。Granit[15]はこれを  $\alpha - \gamma$  連合 ( $\alpha - \gamma$  linkage) と呼んだ。  $\alpha - \gamma$  連合は、筋が収縮する時、筋紡錘にかかる張力が減少することを防ぎ、収縮時にも筋長や速度の情報を伝えられるように作用していると考えられている。

## 2. 4 筋の力学的性質

骨格筋の力学的特性（粘弾性）は基本的には、収縮要素（CC）、直列弾性要素（SEC）、並列弾性要素（PEC）でもって表現できる[3]。そして、これら各要素の係数はそれぞれ Hill[16]の動的定数および直列弾性要素の弾性係数、および並列弾性要素の弾性係数で表されている。筋の力学モデルの詳細については2.5節で説明する。ここでは、主としてこれまでの実験動物の摘出筋を用いて明らかにされている筋の力学的性質を特徴づける知見について述べる。

第2.8図は収縮中の筋の一端を（c）の時刻に急速に解放した時の張力と筋長の変化を模式的に示している。（a）は弛緩時であり、（b）は筋長が一定の等尺性収縮の状態であり、（d）は張力が一定の等張力性収縮の状態である。図の下段に収縮要素（CC）と直列弾性要素（SEC）の動きを示す。弛緩筋を伸張すると、受動的要素によって張力を発生することが知られている[17]。弛緩状態から等尺性収縮の状態になるとCCが短縮（細いフィラメントが太いフィラメントの間に滑り込み）、その結果SECが伸張し、張力が発生する。筋の一端を解放した時、急速な短縮Sが見られるが、これはSECの短縮によるものである。その後、筋は一定の速度で短縮しているが、これはCCの短縮によるものである。すなわち、時刻（c）での急速な短縮の量Sと張力  $P_0 - P$  の関係からSECの張力-伸び関係が求められ、時刻（d）での速度と負荷の関係から、CCの負荷-速度関係が求められる。

以下、実験動物の摘出筋を用いた実験によって報告されている、張力-長さ関係、直列弾性要素の負荷-伸び関係、力-負荷-速度関係について説明する。



第2.9図 張力-長さ図[4]

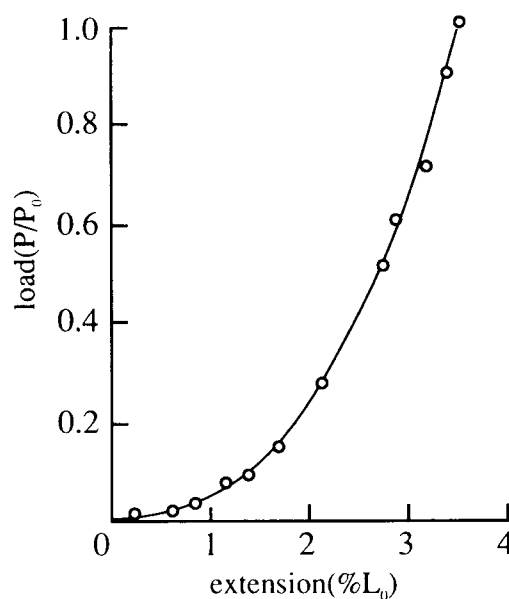
#### 2. 4. 1 張力—長さ関係(tension-length relation)

色々な長さで筋に繰り返し刺激を与え強縮状態にし、その時の張力を計測しプロットすると、第2.9図に示すBの関係が得られる[6]。静止筋の長さを長くすると静止張力が増大し、Aの曲線が描かれる。筋には収縮に直接関与しない要素（筋細胞膜、結合組織など）があり、これらが静止張力を生み出す。B - Aから得られる曲線Cは純粹に筋収縮によって発生した活動張力である。このように、筋の発生する張力は、筋の断面積および温度が一定という条件であれば、その長さの関数であることが分かる。すなわち、筋は生体長 $L_0$ （骨格筋では関節を中位にしたときの長さ、自然長）で最大張力を発生し、それよりも伸張されたり、短縮されたりすると最大張力を発揮できない。実際に筋が生体内で働いている場合は、筋長の変化は $L_0 \pm 10\%$ 程度の範囲で関節が可動しているにすぎず、筋は最大張力を出し得る範囲で働いている。

#### 2. 4. 2 直列弾性要素の負荷—伸び関係(load-extension relation)

等尺性に完全強縮している筋の一端に一定の負荷をかけて、急にその一端を解放（等張力性急速解放）すると、解放した直後に急速な微小短縮が起こり、その後初めてその負荷に応じた短縮速度で収縮していく（第2.8図参照）。この解放直後の力学的現象から直列のバネ（弾性）要素の存在が推定され、現在、これは直列弾性要素(series elastic component : SEC)と呼ばれている。その後の短縮は収縮に直接関係する要素（収縮要素(contractile component : CC)）によるものであると考えられている。SECとは、活動筋を急速解放した結果を説明するためにはSECという概念の導入が必要であり、実際に筋に機械的なバネが存在するかどうか分からない。事実生理学において、急速な短縮は連結橋の弾性あるいはフィラメントの弾性によるものとする意見と、収縮反応の一部であるとする意見とがあり、構造との対応関係はまだ十分に明らかにされていない。

いずれにせよ解放直後の急速な微小短縮量と負荷との関係を計測することにより、SECの負



第2.10図 負荷—伸び関係

荷(張力)－伸び関係が求められる。  
 Jewellら[23]は切り出したカエルの縫工筋から負荷－伸び関係を示した(第2.10図)。張力の増大とともに弾性係数が増大している。

### 2.4.3 負荷－速度関係(load-velocity relation)

第2.8図(c), (d)に示したように、等尺性収縮の状態にある筋の一端を急速に解放すると、負荷 $P$ に等しい張力( $P$ )を発揮しながら短縮する。つまり、筋の短縮量を $x$ とすれば、短縮においてなす仕事は $Px$ である。 $a$ を短縮1cm

当たりの発熱量とすれば、短縮中の発熱量は $ax$ である。したがって、単位時間当たりにおけるエネルギー遊離量は $(P+a)x/t$ となる。Hill[16]は、この $(P+a)x/t$ が等尺性張力( $P_0$ )と負荷( $P$ )との差に比例することを実験的に見つけた。

すなわち、この関係は、 $x/t$ を速度 $v$ とすると、

$$(P+a)v = b(P_0 - P) \quad (2-1)$$

となる。これは

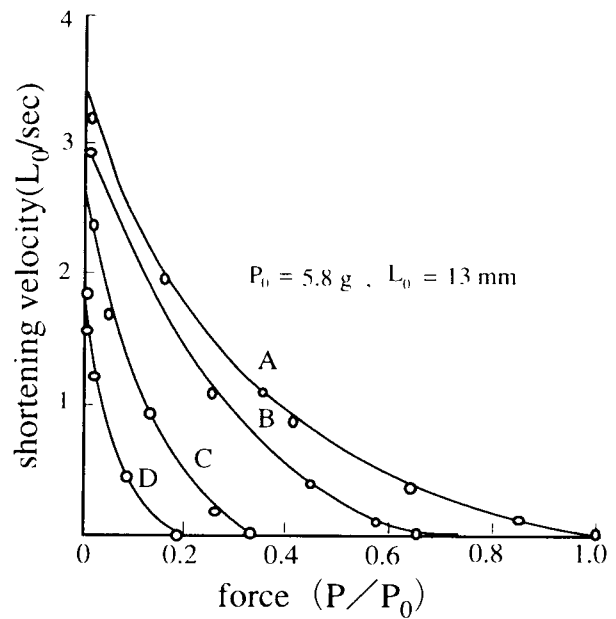
$$(P+a)(v+b) = b(P_0 + a) = const. \quad (2-1)'$$

と書き換えれる。この負荷－速度関係(load-velocity relation)はHillの特性方程式と呼ばれる。この負荷－速度関係は第2.11図に見られるような直角双曲線を示す。

強縮時だけでなく、種々の大きさの収縮力 $A$ を発生している時の力－負荷－速度関係を計測したMashimaら[18]は、この式を

$$(P+\alpha)(v+b) = b(A+\alpha) \quad (2-2)$$

$$\alpha = a(A/P_0)$$



第2.11図 負荷－速度関係[6]

という一般化した形で表現した。

さて、式(2-2)の力-負荷-速度関係を書き直すと、負荷 $P$ (筋の張力)は、

$$P = A - D(A, v)v \quad (2-3)$$

のように収縮力 $A$ と速度依存の粘性力 $D(A, v)v$ の差で表わされる。なお、粘性係数 $D(A, v)$ は、

$$D(A, v) = \frac{(P_0 + a)A}{(b + v)P_0} \quad (2-4)$$

である。つまり、収縮要素は粘性要素 $D(A, v)$ と力発生要素 $A$ の二つに分けて考えることができる。

そして、筋の伸張時( $v < 0$ )では、力-負荷-速度関係は、

$$\begin{aligned} (P - 2A - \alpha')(v - b') &= b'(A + \alpha') \\ \alpha' &= a'(A / P_0) \end{aligned} \quad (2-5)$$

と表現されており、粘性係数 $D(A, v)$ は、

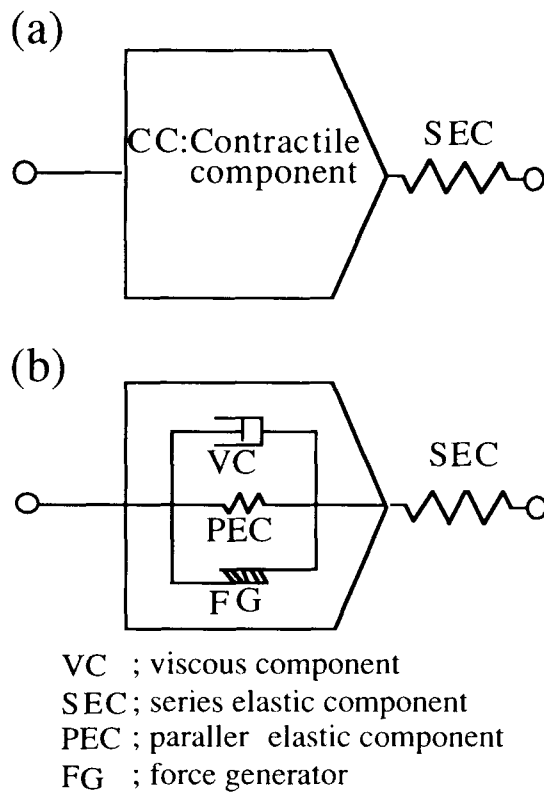
$$D(A, v) = \frac{(P_0 + a')A}{(b' - v)P_0} \quad (2-6)$$

となる。

## 2. 5 筋の力学モデル

筋の力学的な性質を説明するモデルは、過去に、粘弾性を一定とするLevinらのモデル[3]があるが、このモデルは静止筋の性質、あるいは定常的収縮状態にある筋の性質はうまく表現できるが、収縮要素と負荷の関係、仕事と負荷の関係が説明できないという欠点があった。その後、Hill[16]が負荷-速度関係と熱産生の関係から、筋モデルとしては直列弾性要素(series elastic component : SEC)と収縮要素(contractile component : CC)という二要素モデルで表現できることを提案した(第2.12図(a))。この説は今日広く用いられている。さらに、その後の生理学的知見から収縮要素CCには力発生要素、粘性要素(viscous component : VC)に加え、並列弾性要素(parallel elastic component : PEC)の存在を考慮する必要があることが分かってきた

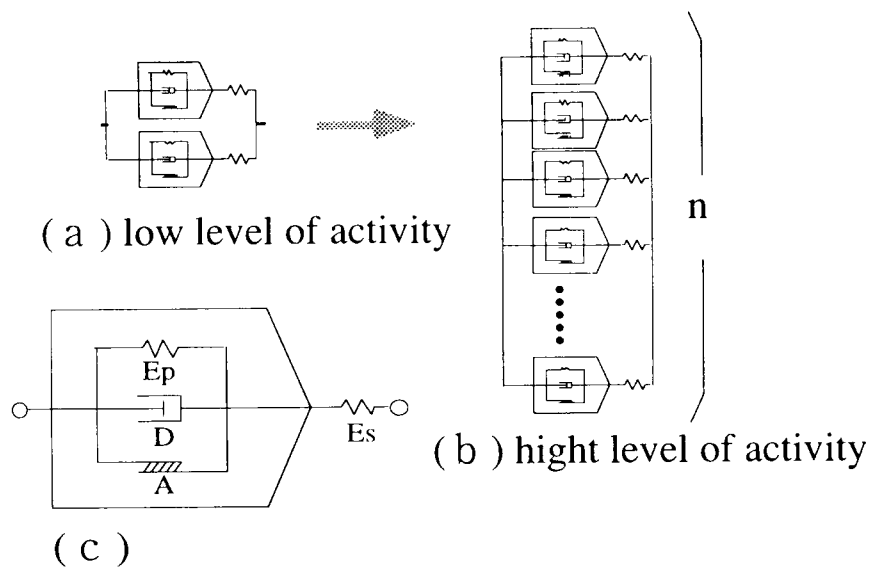




第2. 1 2 図 筋の力学モデル  
 (a) Hillの二要素モデル[16]  
 (b) 並列弾性要素を加えたモデル[20]

(第2. 1 2 図 (b)). 収縮要素は、基本的に収縮機構の動特性、つまり力-負荷-速度関係に従う要素として示されるが、より厳密には、筋長変化による活性化の特性を導入する必要がある。活性化の特性とは、等尺性の条件下で、収縮中の筋を伸張すると収縮反応が活性化されて定常状態での張力が増大し、逆に短縮すると非活性化されてその張力が減少する性質である[19]。その張力の増大(減少)分はまるで筋に弾性要素が存在するような振る舞いである。この比例定数(張力/変位)が並列弾性要素の弾性係数と考えられている[20]。

さて、骨格筋は並列に配列された筋線維群であり、筋の収縮力の大小は活動する運動単位の数つまり、動員される筋線維の数で規定されるわけである。つまり、この2点から見ると、骨格筋の力学モデルは第2. 1 3 図の(a), (b)に示すように分布定数系である。筆者らは同じ時間経過の変位を与えた時、それによる発生張力は収縮力に比例することを明らかにした[21]。筋の粘弾性が収縮力と共にほぼ比例的に変化するという性質である。この性質を用いると、(c)に示すように、骨格筋の力学モデルを集中定数系として考えることができる。



第 2. 1 3 図 筋の力学モデルにおける集中定数系の説明図

## 2. 6 結言

本章では、骨格筋の構造，収縮機構，神経支配ならびに伸張反射について生理学的知見を述べた。また，その力学的性質および力学モデルについて説明した。

## 第2章の参考文献

- [1]高木公三郎：身体運動の基礎，学芸出版社(1981)
- [2]金子丑之助：日本人体解剖学，南山堂(1979)
- [3]星宮望，赤澤堅造：筋運動制御系，昭晃堂(1993)
- [4]真島英信：生理学，文光堂(1978)
- [5]H.E.Huxley: The double array of filaments in cross-striated muscle, *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 3, 631-648(1957)
- [6]真島英信，猪飼道夫：生体の運動機構とその制御，杏林書院(1972)
- [7]猪飼道夫：身体運動の生理学，杏林書院(1973)
- [8]赤澤堅造，藤井克彦：筋肉の動作原理と制御機構，*日本ロボット学会誌*，2, 306-311(1984)
- [9]中村嘉男，酒田英夫：脳科学I，朝倉書店(1983)
- [10]楠本秀忠，赤澤堅造，長谷裕司，藤井克彦：伸張反射張力の推定による脳の伸張反射調節機構の解明，*バイオメカニズム* 8，東京大学出版会，15-25(1986)
- [11]R.G.Lee and W.G.Tatton: Motor responses to sudden limb displacements in primates with specific CNS lesions and in human patients with motor system disorders, *Can. J. Neurol. Sci.*, 2, 285-293(1975)
- [12]J.C.Eccles, P.Falt and K.Koketsu: Cholinergic and inhibitory synapses in a pathway from motor-axon collaterals to motoneurons, *J. Physiol.*, 126, 524-562(1954)
- [13]I.A.Boyd: The isolated mammalian muscle spindle, *T.I.N.S.*, 3, 258-265(1980)
- [14]藤井克彦，赤澤堅造：骨格筋の構造とそのモデル，*計測と制御*，18, 10-15(1979)
- [15]R.Granit: *The Basis of Motor Control*, Academic Press, London and New York (1970)
- [16]A.V.Hill: The heat of shortening and the dynamic constants of muscle. *Pro. Roy. Soc., B*, 126, 136-195(1938)
- [17]K.A.P.Edoman and T.Tsuchiya: Strain of passive elements during force enhancement by stretch in force muscle fibres, *J. Physiol.*, 490, 191-205(1996)
- [18]H.Mashima, K.Akazawa, H. Kushima and K.Fujii: The force-load-velocity relation and the viscous-like force in the frog skeletal muscle, *Jpn. J. Physiol.*, 22, 103-120(1972)
- [19]H.Sugi and G.H.Pollack: *Cross-bridge mechanism in muscle contraction*, 297, University of Tokyo Press (1979)
- [20] 朴炯俊，楠本秀忠，赤澤堅造：感度解析を用いたヒト骨格筋力学特性のパラメトリック推

定法, バイオメカニズム学会誌, 16, 306-318(1992)

[21]楠本秀忠, 朴炯俊, 赤澤堅造: 随意収縮によって調節される母指筋の粘弾性, バイオメカニズム学会誌, 16, 297-305(1992)

[22]C.Ghez and Y.Shinoda: Spinal mechanisms of the functional stretch reflex, *Exp. Brain. Res.*, 32, 55-68 (1978)

[23]B.R.Jewell and D.R.Wilkie: An analysis of the mechanical components in frog's striated muscle, *J.Physiol.*, 143, 515-540(1958)

## 第3章 等尺性収縮における筋活動レベルと筋粘弾性の関係

### 3.1 緒言

随意運動時に、脳がどの程度筋粘弾性を調節し、それがどの程度運動成果に影響を与えているかを量的に知ることは、ヒトの運動機能を的確に評価する上で重要な問題である。筋粘弾性はある一定の値に固定されたものではなく、活動状態に依存して変化することが実験動物を用いて明らかにされている。例えば、Rackら[1]、Nicholら[2]はネコのヒラメ筋に電気刺激を与え、筋の発生張力と筋自体のステイフネス（弾性係数）の間に線形関係の存在することを報告している。また、Mashimaら[3]はカエルから切り出した半腱様筋を用いた実験により、粘性係数が収縮力と線形関係にあることを示した。このような線形関係が、随意収縮時のヒト骨格筋においても、成立するのであろうか。

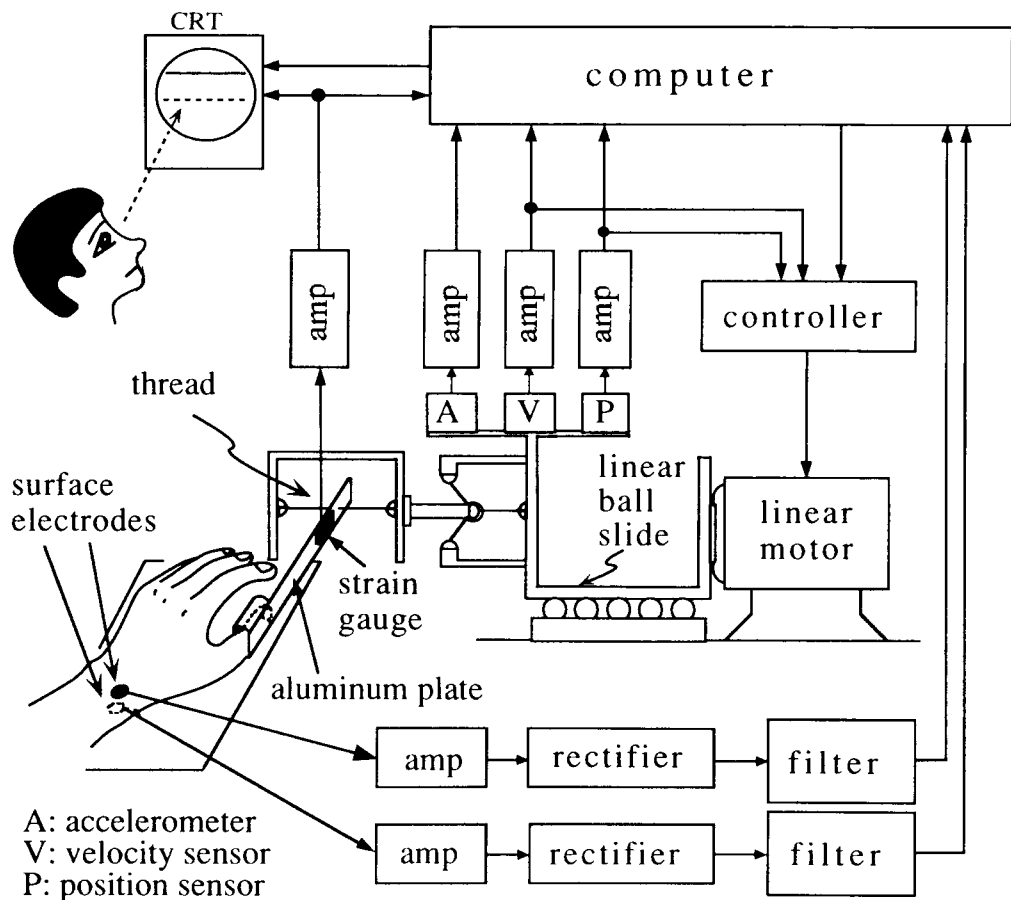
ヒト骨格筋においては、Agawalら[4]、Houk[5]、石田ら[6]、Kaneko[7]、Baildon[8]等が、強制的に伸張、短縮させたときの変位と張力を計測して、筋の力学特性（粘弾性）を推定している。しかし、これらの報告では、計測される張力は伸張反射によって発生した張力を含んでいるため、厳密には筋粘弾性そのものを正確に計測しているとは言い難い。筋粘弾性は筋の活動レベルに依存するという非線形特性を持つ[9]ため、筋の活動レベル（収縮力）が変化している状態での計測から、収縮力と筋粘弾性の量的な関係を知ることは難しい。また、Cookら[10]は第一背側骨間筋を伸張し、発生張力と伸展量、伸展速度の関係を報告しているが、収縮力と筋粘弾性の関係を論議したものではない。

本章では、この非線形特性に特に注意した。すなわち、筋をランプ状に強制的に伸張（短縮）させる。発生する張力応答のうち伸張反射の影響を受けない期間の応答から筋粘弾性による張力成分を抽出する。等尺性張力を種々変えて筋粘弾性による発生張力を抽出し、筋の活動レベルと筋粘弾性の関係を明らかにする。

### 3. 2 方法

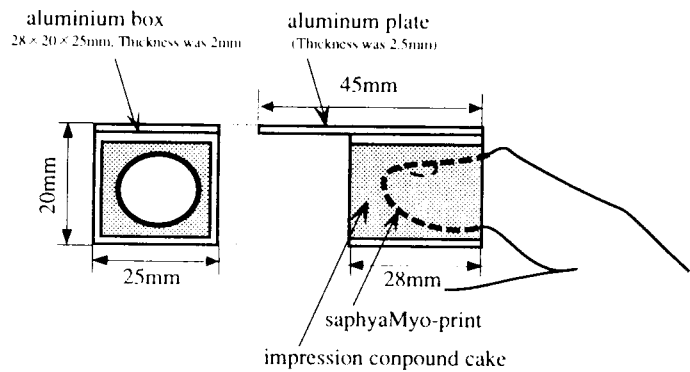
#### 3. 2. 1 実験装置

第3. 1図に実験装置を模式的に示した。健常男子5名(23~31歳)の左手の長母指屈筋(flexor pollicis longus muscle)を用い、室温にて実験を行った。被験者は椅子に座り、左の前腕と上腕を水平な台(高さ約90cm)の上に置いた。肘は軽く屈曲し、前腕を回内した状態で手首を革ベルトで台に固定した。手の型を熱可塑性のインプレッション・コンパウンド・ケーキ(Kerr社, type1)で製作し、手をその上に置いて固定した。この時、母指指節間関節(interphalangea distails manus joint)の回転軸はほぼ垂直、第2~5指の中手指節関節、指節間関節の回転軸はほぼ水平、そしてこれらの関節は軽く屈曲した状態である。母指基節部を上述のケーキで固定し、母指指節間関節だけが屈伸できるようにした。母指先端部(指節間関節より遠位)をアルミ製の箱(28×20×25mm, 厚さ2mm)の中に、同ケーキと咬合採取材であるサフィア・マイ



第3. 1図 実験装置

オプリント(Myo-Tonics Research社)を用いて固定(第3.2図)し、そしてその箱をアルミ板(45×20×2.5mm)に固定した。アルミ板先端はダクロン糸を介して、リニアボールスライド上の台車に接続され、それはボイスコイル型リニアモータ(昭和電線電纜社, 5540)に直結している。

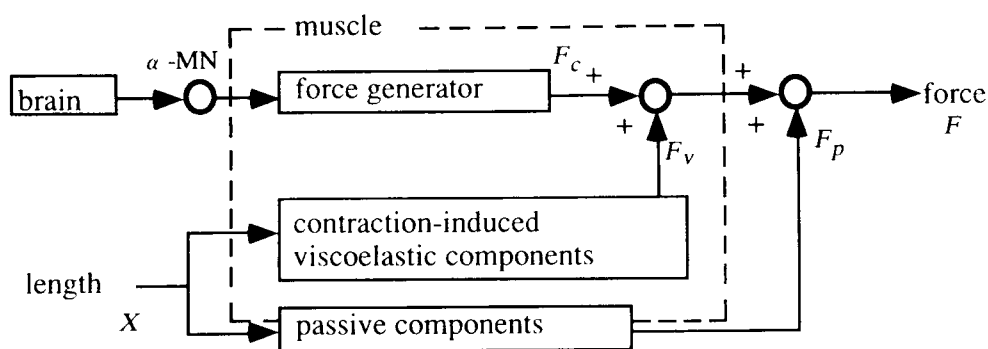


第3.2図 母指基節部のアタッチメント

母指張力をアルミ板に貼付したひずみゲージで検出し、動ひずみ測定器(ミネベア社, 6001F-1, DC-300Hz)で増幅した。母指の位置, 速度, 加速度を台車に取り付けた位置センサ(ノーブル産業社, ST-4, DC-20kHz), 速度センサ(TRANS.TEK社, 112-001, DC-500Hz), 加速度センサ(ミネベア社, BAH-20G, DC-475Hz)を用いて検出し、これらの信号を同一遮断周波数の低域フィルタ(DC-300Hz)に通した。一對のAg-AgCl表面電極(Bechman社, 直径10mm, ペースト使用)を長母指屈筋および長母指伸筋の皮膚上に置き、表面筋電位を双極誘導し、差動増幅(83dB, 10Hz-10kHz), 全波整流した後、ペインタフィルタ(DC-30Hz)で平滑化した。この平滑化された信号を以後IEMGと呼ぶ。測定した変位, 張力, IEMG, 加速度, 速度の信号をA/D変換(サンプル間隔1ms)し、計算機(DEC社, PDP11/23)に入力した。サーボ機構によりモータの位置, すなわち母指の位置を制御した。

### 3.2.2 実験手順

最初に、弛緩時の実験を行った。被験者に母指指節間関節の屈筋と伸筋を弛緩させるように指示し、モータによって母指指節間関節をランプ状に約4.8°(アルミ板先端で約5mm)だけ伸展(屈曲)した。次に、収縮時の実験を行った。CRT上に輝線で母指の発生する張力(ひずみゲージ出力)と一定の目標値を表示した。母指を一定の位置に制御し、被験者に母指の発生する張力(等尺性張力)を目標値に一致させるように指示した。なお、被験者には、この時長母指屈筋のみを収縮させ、その拮抗筋(伸筋)は収縮させないように指示した。伸展の主働筋である長母指伸筋のIEMGをモニターすることによって確認し、拮抗筋が弛緩状態であることに特に注意を払った。この状態でモータを用いて母指指節間関節を約4.8°だけランプ状に伸展あるいは屈曲させた。前もって被験者には、母指が伸展あるいは屈曲された時、それに対して随



第3. 3図 筋の長さ $X$ 、神経指令（筋の活動レベル）と筋張力 $F$ の関係を示す模式図

意的な反応をしないように指示した。各被験者について  $F_{max}$  を測定した。

強制的に筋に与える変位の時間経過は全ての実験で同一となるようにした。しかし、伸張と短縮ではわずかな違いが見られた。サーボ機構の剛性を測定した結果、 $58.8\text{N/mm}$ であった。本実験で用いる伸展量約 $5\text{mm}$ に対して、サーボ機構の剛性によって生じる位置偏差は最大約 $0.09\text{mm}$ と推定された（5名の被験者での、伸張（短縮）による張力の最大変化量は $5\text{N}$ であった）。本装置は変位と張力の関係を解析するに十分な剛性を持つと考えられる。

本実験での母指指節間関節の角度変化（約 $4.8^\circ$ ）の範囲では、アルミ板先端の動き（位置センサの出力）と母指指節間関節の角度が線形関係にあることを、あらかじめ実験により確かめた[11]。また、母指指節間関節の回転軸回りのトルク、角度は、同関節の回転中心からアルミ板先端までのレバー長 $60\text{mm}$ を用い、アルミ板先端の張力、変位から換算して求められる。

### 3. 2. 3 筋粘弾性によって発生する張力の抽出方法

第3. 3図に示すように、収縮中の筋の長さを強制的に変化させた場合（変位 $X$ ）、測定される張力 $F$ は、受動的要素によって発生する張力 $F_p$ 、筋粘弾性によって発生する張力 $F_v$ および力発生要素による張力（収縮力） $F_c$ の和で表現される。

$$F = F_p + F_v + F_c \quad (3-1)$$

すなわち、筋粘弾性による張力 $F_v$ は、

$$F_v = F - F_p - F_c \quad (3-2)$$

であるので、 $F$ 、 $F_p$ 、 $F_c$ を求めることによって算出される。



ここで重要なことは、 $\alpha$ 運動ニューロンの発火により、筋が収縮力を発生し、その出力は筋の短縮あるいは張力発生として観察される。つまり、筋は、収縮力 $F_c$ と変位 $X$ が入力で、張力 $F$ が出力となる2入力-1出力の系である。このため $F_c$ と $X$ のいずれかあるいは両者が未知であると $F$ からは筋粘弾性によって発生する張力成分 $F_v$ を抽出できないということである。

まず、 $F$ は測定張力である。 $F_p$ は弛緩時の張力応答を用いることができる。ただし、変位 $X$ の時間経過は弛緩時と収縮時において同一である。変位 $X$ を与えた場合の $F_c$ は常に推定され得るものではなく、次の実験条件でのみ推定される。

強制的に変位を印加する前後の期間で考える。印加前、等尺性に一定の張力を維持している必要がある。このとき測定張力（等尺性張力）は、 $F_c$ （収縮力）に等しい（ $X = \dot{X} = 0$ かつ筋の活動レベルが一定であるので）。変位印加後のある期間では、筋の活動レベルが変位印加前と同一である必要がある。この場合、その期間での $F_c$ は等尺性張力に等しい。しかし、伸張反射によって筋の活動レベルが変化する期間になると、上記の条件を満足しない。

以上をまとめると、筋粘弾性によって発生する張力を抽出するためには、  
条件1) 変位の時間経過を各実験毎で同一とすること  
条件2) 一定の等尺性張力（収縮力）を維持している筋を伸張（短縮）させ、その後の収縮力が変化していない測定期間を用いること、  
の条件を満たす必要がある。

条件1)は、3.2.2に述べたように本装置で用いたサーボ機構は、変位の再現性が十分に高く、この条件を満足していると考えられる。

条件2)を満たすためには、CRT上に張力の目標値を示し、被験者にその張力を維持するように指示した。変位印加後、収縮力が一定であると考えられる期間は反射ループの遅れから決定した。2.3節で説明したように、伸張反射には短潜時の反射（SR）と長潜時の反射（LR）がある。SR、LRの潜時は、筋電図所見でそれぞれ約25ms、約50msである[12]。さらにインパルスが神経-筋接合部に到達してから筋が収縮し、張力が発生するまでには、筋の興奮収縮連関等の遅れ[Electro-Mechanical delay: EMD]を含んでいる。この時間遅れは実験条件によりバラツキがあるが、概ね20~95msと報告されている[13,14]。そこで、ここでは筋放電から張力が現われるまでの遅れを厳しく10msとした。すなわち伸張開始時 $t_0$ から $t_1$ （=35ms）までの張力応答を解析のために用いた。この期間の筋の活動レベルが一定であることは、IEMGをモニタすることによって確認した。

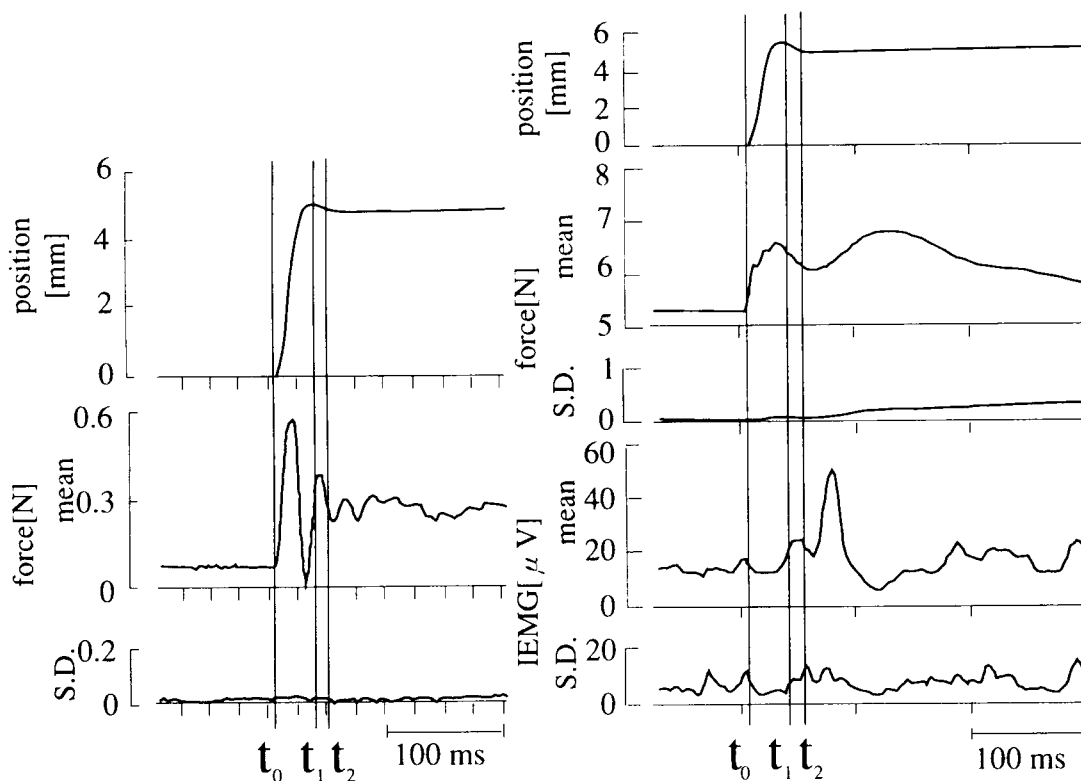
### 3. 3 結果

#### 3. 3. 1 張力応答の再現性

第3.4図は、弛緩している母指を伸張した時の計測結果（10回の加算平均）である。上段より、変位  $X$ 、張力  $F_p$  および  $F_p$  の各時刻での標準偏差である。

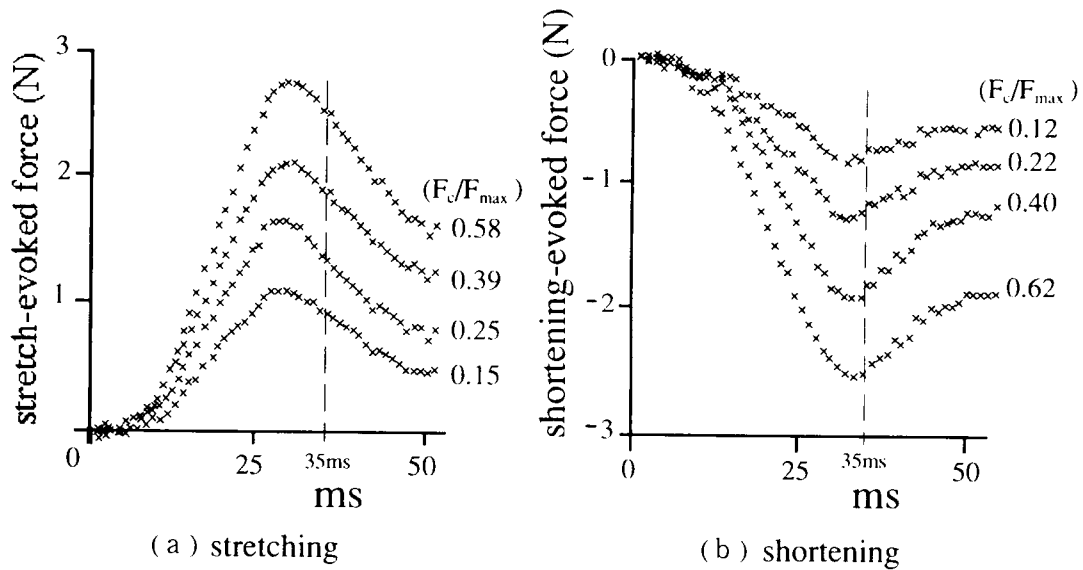
母指および母指固定装置（アルミ板、コンパウンド等）の慣性モーメントの影響が伸張開始直後の張力応答に現われていることが分かる。張力の標準偏差は小さく、最大で約0.035Nであった。図では示していないが、変位の標準偏差は最大約  $2.0 \times 10^{-5}$  mmであった。短縮の場合もほぼ同様の結果を得た。

第3.5図は、約5.4N ( $21\%F_{max}$ ;  $F_{max} = 25.2$ N) の等尺性張力  $F_c$  を発生している母指を伸張した時の計測結果（10回の加算平均）の一例である。上段より、変位  $X$ 、測定張力  $F$ 、 $F$  の各時刻での標準偏差、長母指屈筋の IEMG、そして IEMG の標準偏差である。伸張反射により、時刻  $t_1$ （約35ms）から IEMG の振幅はわずかに増大し、時刻  $t_2$ （約50ms）以後、顕著な増加



第3.4図 長母指屈筋を伸張した時の応答の一例  
弛緩時（10回の加算平均）

第3.5図 長母指屈筋を伸張した時の応答の一例  
収縮時（10回の加算平均）



第3.6図 式(3-2)によって算出した各時刻での粘弾性による張力  
 (a) 伸張時 (b) 短縮時 右端の数字は  $F_c/F_{max}$  を示す

が見られる。前者は短潜時の伸張反射，後者は長潜時のそれによる筋活動を表わしている。それぞれの反射に対応した張力は，短潜時反射についてはほとんど見られない。長潜時については顕著な形で現われており，それに対応する張力の顕著な増大が見られた。時刻  $t_1$  までのIEMGは小振幅の揺らぎはあるがほぼ一定の値になっている。これは，伸張開始前の時刻から  $t_1$  の期間で，筋の活動レベルがほぼ一定に維持されていることを意味している。つまり，この期間では，収縮力は等尺性張力に等しいものと考えられる。そこで，以後この等尺性張力  $F_c$  をもって収縮力と呼ぶ。また，収縮力は筋の活動レベルを表現するものである。

一方，変位の標準偏差は最大0.05mmで，時刻  $t_1$  までの期間での張力の標準偏差は約0.1Nである。いずれの値も小さく，再現性の高い張力応答が得られていることを示している。短縮時の応答についてもほぼ同様の結果が得られた。

### 3.3.2 筋活動レベルと筋粘弾性の関係

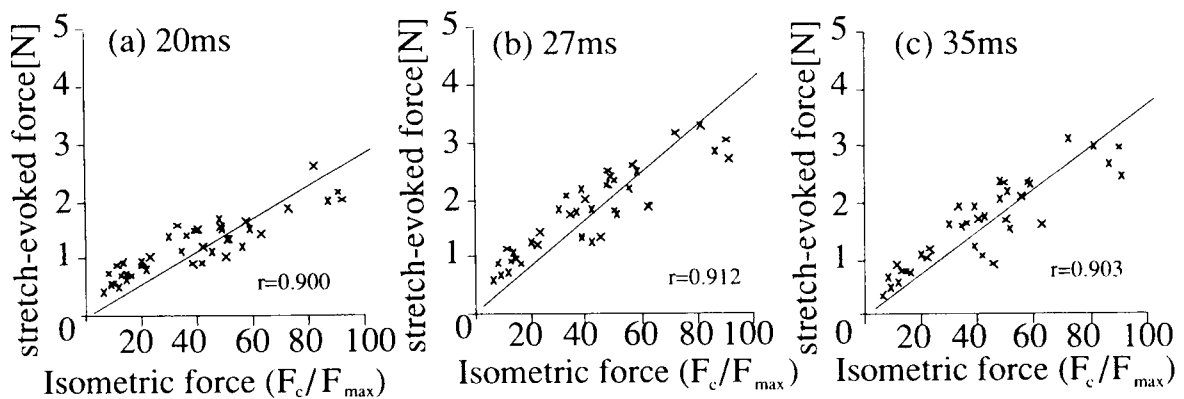
筋粘弾性による発生張力 ( $F_v$ ) を式(3-2)に従って算出した。第3.6図(a)に伸張した場合の結果の一例を示す。縦軸は，筋粘弾性による発生張力  $F_v$ ，横軸は時刻である。筋の活動レベルを種々に変えた場合の結果を重ねてプロットした。右端の数字は  $F_c/F_{max}$  である。いずれも収縮力の増大と共に  $F_v$  が増大している。

第3.6図(b)は，短縮時の結果の一例を示した。伸張の場合とほぼ対称の関係にあり，

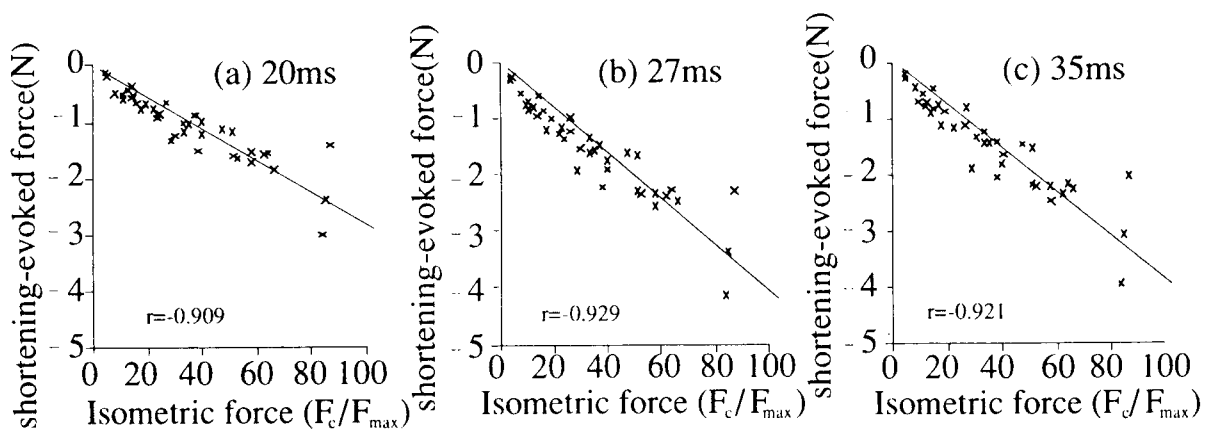
短縮の場合も、筋の活動レベルの増大と共に  $F_v$  の絶対値が増大している。

次に、収縮力と  $F_v$  との関係を知るため、伸張開始後のある時刻での  $F_v$  の値を求め、縦軸に  $F_v$ 、横軸に  $F_c / F_{max}$  をとり、第 3. 7 図に示した。(a) は伸張開始後 20ms での  $F_v$  の値である。 $F_v$  と収縮力は共に比例的に増大している。(b), (c) は、それぞれ伸張後 27, 35ms の結果である。第 3. 8 図 (a), (b), (c) は短縮時で、時刻はそれぞれ 20, 27, 35ms の結果である。いずれの場合も  $F_v$  と収縮力の間には比例関係が得られた。

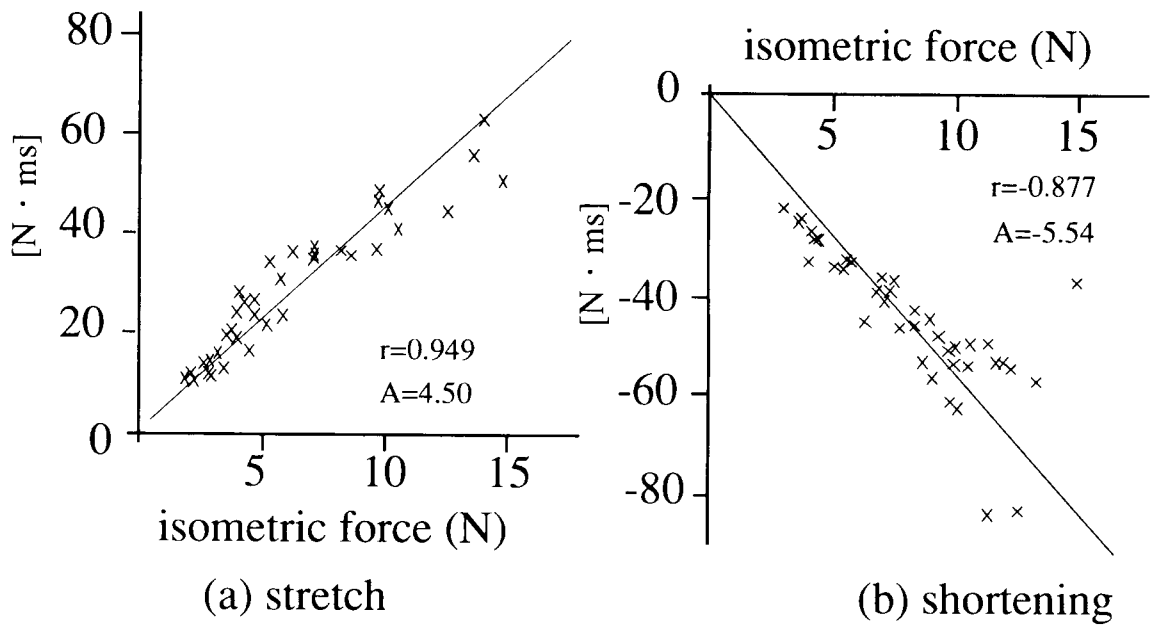
異なる 3 つの時刻での張力から比例関係が存在することは分かったが、 $F_v$  の全時間経過においても収縮力と比例関係があるかどうかを簡単に確認するため、 $F_v$  を 0 ~ 35ms の期間で積分し、収縮力に対してプロットした。第 3. 9 図 (a) は伸張時、(b) は短縮時である。いずれの場合も、両者の間には比例関係が存在した。この関係を最小自乗法により、直線近似し、



第 3. 7 図 筋伸張 (a, b, c) 開始後の種々の時刻 (20,27,35ms) における筋粘弾性による張力と等尺性張力の関係



第 3. 8 図 筋短縮 (a, b, c) 開始後の種々の時刻 (20,27,35ms) における筋粘弾性による張力と等尺性張力の関係



第3. 9図 筋粘弾性による発生張力の時間積分値（3.5msまで）と等尺性張力の関係 (a) 伸張時 (b) 短縮時

その勾配を求め、第3. 1表にその結果をまとめた。この勾配の値は収縮力が1Nの時の筋粘弾性による張力の時間積分値を示している。積分時間と入力（変位）が同一であるので、例えば、伸張した場合、被験者KUと被験者PAの比は3.4:5.1となることを意味している。つまり、被験者PAの筋粘弾性は被験者KUの約1.5倍である。第3. 1表は同一の収縮力においても筋粘弾性に個体間で差異があることを示している。そして、同一の被験者では、短縮と伸張の間では、顕著な差はないと言える。

以上より、入力（変位： $X(t)$ ）が同一で、出力（筋粘弾性による張力： $F_v$ ）が収縮力に比例す

第3. 1表 5名の被験者の第3. 6図に示す回帰直線の傾き（粘弾性による時間積分張力[N·ms]/収縮力[N]）

sub.		KU	YA	MO	LA	PA
stretching	slope	3.4	3.6	4.3	4.3	5.1
	C.C.	0.86	0.88	0.76	0.85	0.96
shortening	slope	-3.2	-4.7	-3.9	-3.9	-4.8
	C.C.	-0.89	-0.66	-0.95	-0.84	-0.93

るといふ結果は、筋の粘性と弾性、つまり力学的性質が収縮力に比例する性質を持つことを示唆している。例えば、粘性係数のみ収縮力に比例し、弾性係数が一定であれば、上記のようなゲインのみが変化するというような測定結果（第3.6図（a）、（b））にならないわけである。

### 3.4 検討

本研究の意義は、ヒト骨格筋の随意収縮において、

- （1）筋粘弾性によって発生する張力成分を単独に抽出したこと
  - （2）筋粘弾性が筋の活動レベル（収縮力）とともに比例的に増大したこと
  - （3）伸張時と短縮時では、筋粘弾性がほぼ同一の特性を有すること
- を示した点にある。

これらについて、考察を加える。

（1）の筋粘弾性による発生張力を単独で計測するための条件は3.2節で述べた通りであり、実験においてもそれが満足されていることを3.3.1で示した。つまり、一定の等尺性張力を発生している期間とランプ状の変位を与えた後の約35msまでの期間で筋の活動レベル（収縮力）が一定であり、そして、弛緩時と収縮時で変位 $X$ は同一であった。次に、（2）、（3）の筋粘弾性が収縮力と比例関係にあること、および伸張と短縮で粘弾性に差異がないことを明確に示すには、各実験条件において与えた変位の時間経過が同一であることが必須の条件であった。3.3.1で示したように変位の時間経過のバラツキが小さく、上記条件が満足されていたといえる。

筋の収縮力と力学特性（粘弾性）に関して、Rackら[1]、Nicholsら[2]、Hofferら[13]等は実験動物を用いて、両者に線形関係のあることを示した。ヒト骨格筋では、Houk[5]、Agarwalら[4]が同様に線形関係があることを報告しているが、筋の力学特性に伸張反射の成分が混入した形で計測されており、厳密には純粹に筋粘弾性を評価しているとは言い難い。本研究は、より厳格な意味でヒト骨格筋自体の粘弾性が収縮力と比例して変化することを示した点に意義があるといえる。

どのようなメカニズムにより、筋粘弾性が収縮力に比例するかについて考察を加える。一般に、筋の発生する収縮力は運動単位の動員される数、その大きさ、そして発射周波数によって規定される。運動単位の活動様式に関する従来の報告[15-20]から、次のように考えられる。

力を増大する時、活動する運動単位の数（筋線維の数）が増すこと、そして、発射周波数が増加することの2点が明らかにされている。一方、動物から摘出された筋では活動レベル(活動状態の強さ)を増大すると、筋線維の粘性、弾性が増大することが分かっている[3]。つまり、発射周波数が増加すると、筋線維の粘性、弾性が増すことを意味している。

以上を総合すると、筋の収縮力を上げると、動員される筋線維の数が増加する。筋線維は力学的には並列に駆動されるので、動員される筋線維の増加は筋全体としての粘弾性の増加を生み出す（第2.13図参照）。さらに、発射周波数が増加すれば、個々の筋線維の活動状態が増大するので、粘性係数、弾性係数が高くなることが考えられる。これらのメカニズムにより収縮力増大に対し粘弾性が増大したわけである。しかし、両者がどのように寄与することにより、力学的な線形関係が得られるか、そのメカニズムはよく分からない。

さて、本実験では、等尺性張力が $60\%F_{max}$ 前後で、収縮力の増大に対する $F_v$ の増大（伸張時）、減少（短縮時）の割合が緩慢になる傾向が見られた（第3.7図（a）～（b）、第3.8図（a）～（b））。Kanosueら[21]の報告にみられるように、指の筋では、等尺性張力が $60\%F_{max}$ 程度までの張力増大は運動単位の動員の貢献が大きい。つまり、指の筋では、粘弾性と収縮力との線形関係は主として運動単位の数が増すことに大きく依存していることを示唆している。いずれにせよ、これらは今後解決されるべき課題である。

### 3.5 結言

本章では、ヒトの長母指屈筋を用いて、筋粘弾性によって発生する張力成分を伸張反射による影響を受けない期間から抽出し、随意運動時における筋の活動レベルと粘弾性の関係を明かにした。

以下に得られた結果を要約する。

- (1) 印加する変位入力を全ての実験で同一にするため、高剛性のサーボ機構を用いて母指位置を制御した。印加した変位の再現性がよいことを確認した。
- (2) 一定の等尺性張力を維持しているヒトの長母指屈筋を強制的に伸張あるいは短縮させ、筋粘弾性によって発生する張力成分を抽出した。筋の活動レベルが一定に維持されていた伸張（短縮）開始後約35msまでの期間の張力応答を用いた。
- (3) 筋の活動レベル（等尺性張力）を種々変えて筋粘弾性による張力成分を計測した。
- (4) 筋の活動レベルの増大と共に筋粘弾性による張力成分が比例的に増大した。

- (5) 伸張時と短縮時の筋粘弾性には顕著な差異は見られなかった。
- (6) 筋粘弾性には個体差があることを示した。

### 第3章の参考文献

- [1] J.P.M.H.Rack and D.R.Westbury : The effects of length and stimulus rate on tension in the isometric cat soleus muscle, *J.Physiol.*, 203, 443-460(1969)
- [2] T.R.Nichols and J.C.Houk : Improvement in linearity and regulation of stiffness that results from actions of stretch reflex, *J.Neurophysiol.*, 39, 119-149(1979)
- [3] H. Mashima, K. Akazawa, K. Kushima, and K. Fujii : The force-load-velocity relation and the viscous-like force in the frog skeletal muscle, *Jpn. J. Physiol.*, 22, 103-120(1972)
- [4] G. C.Agarwal, and G. L. Gottlieb : Compliance of the human ankle, *Trans. Am. Soc. Mech. Engr.*, 99, 166-170(1977)
- [5] J.C.Houk : The stretch reflex in human muscle system, in the application of control theory to physiological systems, Ed.H.T.Milhorn, 283-316, W.B.Saunders, Philadelphia(1966)
- [6] 石田明允, 梅谷陽二, 平井成興 : 骨格筋運動制御系のモデルの実験的検証, 計測自動制御学会論文集, 10, 474-479(1974)
- [7] M.Kaneko : The effect of previous states of shortening on the load-velocity relationship in human muscle, *J. Physiol. Soc. Jpn.*, 12-14(1978)
- [8] R.W.Baildon and A.E.Chapman : Mechanical properties of a single equivalent muscle producing forearm supination, *J.Biomech.*, 16, 811-819(1983)
- [9] 楠本秀忠, 朴炯俊, 赤澤堅造 : 随意収縮レベルによって調節されるヒト母指筋の粘弾性, *バイオメカニズム学会誌*, 16, 297-305(1992)
- [10] C.S.Cook and M.J.N.McDonagh : Force response to controlled stretches of electrically stimulated muscle in man, *J.Physiol.*, 467,p.211(1993)
- [11] 楠本秀忠, 朴炯俊, 赤澤堅造 : 母指筋の力学特性計測システムの試作ー筋の機械インピーダンスと収縮力の関係ー, 第10回バイオメカニズム学術講演会論文集, 151-154(1989)
- [12] 楠本秀忠, 赤澤堅造, 長谷裕司, 藤井克彦 : 伸張反射張力の推定による脳の伸張反射調節機構の解明, *バイオメカニズム* 8, 東京大学出版会, 15-25(1986)



- [13]P.V.Komi:Physiological and Biomechanical correlates of muscle function: Effects of muscle structure and stretch-shortening cycle on force and speed, EXERC.SCI.REV., 12, 81-121(1984)
- [14]S.Zhou, D.L.Lawson, W.E.Morrison and I.Fairweather:Electromechanical delay in isometric muscle contractions evoked by voluntary, reflex and electrical stimulation, Eur.J.Appl.Physiol., 70, 138-145 (1995)
- [15]J. A. Hoffer, and A.Andreassen :Muscle receptors and movement, ed. by A. Taylor and Prochazka, 311-324, Printed in Great Britain(1981)
- [16]H.S.Milner-Brown,R.B.Stein and R.Yemm : The orderly recruitment of human motor unit during voluntary isometric contractions, J.Physiol. (London), 230, 359-370(1973)
- [17]A.W.Monster and H.Chan : Isometric Force by motor units of extensor digitorum communis muscle in man, J.Neurophysiol., 40, 1432-1443(1977)
- [18]J.Tanji and M.Kato:Firing rate of individual motor units in voluntary contraction of abductor digiti minini muscle in man, Exp.Neurol., 40, 771-783(1973)
- [19]B.Bigland and O.C.J.Lippold : Motor unit activity in the voluntary contraction of human muscle, J.Physiol.(London), 125, 322-335(1954)
- [20]C.G.Kukulka and H.O.Clamann : Recruitment and discharge properties of human motor units in low to high force isometric contractions, Proc.8th Annu. Meet. Soc. Neurosci., p.298(1978)
- [21]K.Kanosue, M.Yoshida, K.Akazawa and K.Fujii:The number of active motor units and their firing rates in voluntary contraction of human brachialis muscle, Jpn. J. Physiol., 29, 427-443(1979)



## 第4章 ヒト母指筋の粘性・弾性係数の推定

### 4.1 緒言

これまで、ヒトの骨格筋の粘性・弾性係数に関して、Wilkie[1]やKaneko[2]が最大随意収縮時の負荷－速度関係を調べ、摘出筋と同様の双曲線の関係であることを報告している。直列弾性要素の弾性係数については、Hunterら[3]、Bailldonら[4]が筋全体のステイフネスは筋の活動レベルとともに線形的に増大することを報告しており、Agarwalら[5]、Houk[6]、石田[7]等が筋を強制的に伸張、短縮させたときの変位と張力を計測して筋粘弾性を推定している。これらの研究では、収縮力が一定値（最大値）に維持されていると仮定している。また、Bailldonら[4]は、収縮力の時間経過が計測できないので、それを仮定して動的定数ならびに粘性・弾性係数の推定を行っている。しかし、筋が短縮あるいは伸張するとき、伸張反射の影響あるいは高位中枢の指令により、最大の収縮力が維持されているという保証はない。筋粘弾性は筋の活動レベルに依存するという非線形特性を持つ[8]ため、筋の活動レベル（収縮力）が変化する実験条件からは、厳密な意味で粘性・弾性係数について信頼できる値は得られない。

ここで提案する手法は、この非線形特性に特に注意を払っている。つまり、筋の収縮力が一定に維持されている期間における変位と張力の動的な関係から粘性・弾性係数を推定するという手法である。

本章では、基本的には筋を収縮要素と直列弾性要素の2要素モデル[9]で表現し、動的定数ならびに粘性係数と弾性係数を推定する手法を提案する。ヒト長母指屈筋に適用し、粘性・弾性係数と筋の活動レベルの関係を明らかにする。

## 4. 2 方法

実験装置は第3章と同じ装置を使うので、ここでは実験方法について簡単に述べる。

### 4. 2. 1 実験方法

健常男子5名(25才~35才)の左手の長母指屈筋(FPL)を対象とし、左手を水平な台の上に置き、母指指節間関節の運動を計測した。母指先端にアルミ板を取り付け、糸を介して直線型モータに接続した。サーボ系により母指先端位置を制御した。母指に加わる張力、変位、速度、加速度及び長母指屈筋と長母指伸筋の表面筋電図を計測した。(母指指節間関節の中心からアルミ板先端までの距離は60mm)。

まず弛緩している状態および長母指屈筋が収縮している状態でランプ状の変位(5mm, 関節角度では約4.8度)を母指に与えた。ここでは、被験者に一定の等尺性張力を発生するように指示し、一定張力が維持されている時に、変位を与えた。等尺性張力を種々変えて上記の実験を繰り返し行った。なお、一定値に維持されている等尺性張力は筋の収縮力に等しいものであり、そして等尺性張力は筋の活動レベルを反映しているものである。

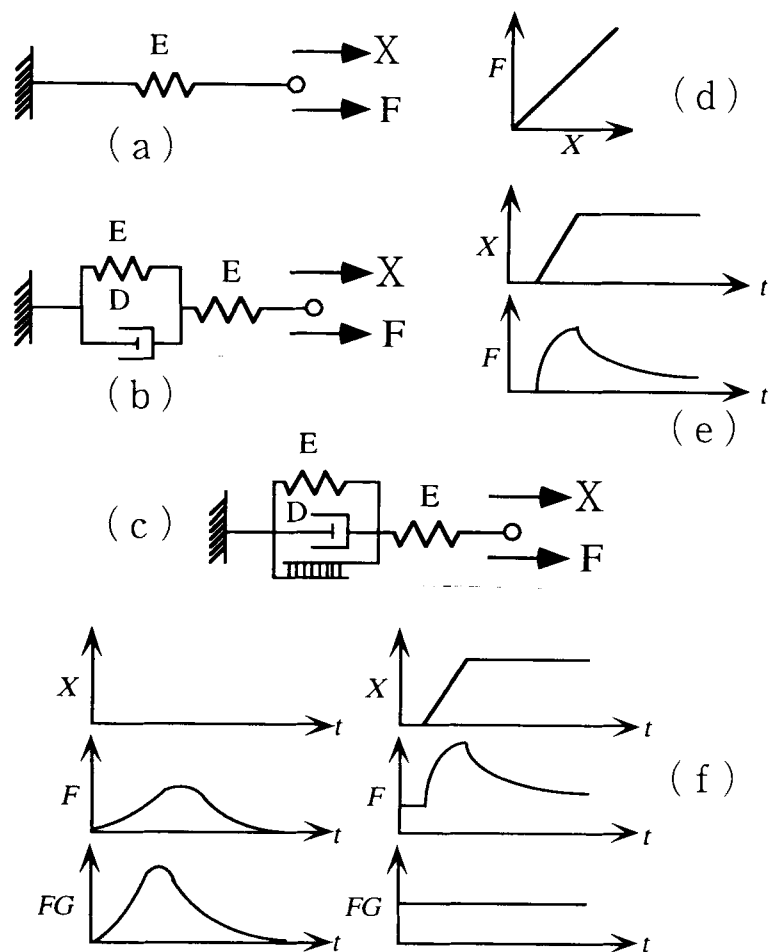
粘性係数と直列弾性要素の弾性係数(以下、直列弾性係数と略す)を高い精度で推定するために、速い速度192deg/sec(持続時間=25ms)でランプ状に伸張した(以下、これを高速ランプ状伸張と呼ぶ)。並列弾性要素の弾性係数(以下、並列弾性係数と略す)の推定のために低速ランプ状伸張120deg/sec(持続時間=40ms)を用いた。また、短縮の場合についてもこの2種類の速度を用いた[10]。これらの速度を用いた理由については、(4)最適なランプ状変位についての項で述べる。

### 4. 2. 2 動的定数ならびに粘性・弾性係数の推定方法

ここでは、提案した筋の動的定数ならびに粘性・弾性係数推定のための方法[11]について、その概略を述べる。

#### (1) 筋の粘性・弾性係数の推定原理

ここで示す推定法は、基本的には人口の材料の粘弾性特性を測定するのと同様である。収縮中の筋を伸張(短縮)させ、その時の変位と張力の動的な関係および筋の力学モデルを用いて、筋の動的定数ならびに粘性・弾性係数を推定する。



第4.1図 筋の粘性・弾性係数の推定の原理

- (a) バネの場合
- (b) バネとダッシュポットの場合
- (c) ヒト骨格筋の場合

まず、第4.1図を用いて説明する。(a)のようなバネ(E)を考える。変位と張力(図(d))の関係から弾性係数が得られる。次に、バネ(E)とダッシュポット(D)が組み合わさった場合(図(b))では、変位と張力の時間経過(図(e))から、粘性係数と弾性係数が算出される。実際の筋(図(c))では、力発生要素FGによる張力(収縮力)は可変であるため、これらの要素の特性を推定することは不可能である((f)の左図)。そこで、収縮力が一定であるという条件(図(f)でFGによる張力が一定、右図)を設定できれば、図(e)の場合と同様これらの要素の特性を計測することができる。

以下、説明を加える。

1) 収縮力が未知の場合には、変位と張力の関係から動的定数および粘性・弾性係数を一意的

に推定することは不可能である。つまり、収縮力が既知であることが必要である。

2) 筋を伸張（短縮）すると、伸張反射により、 $\alpha$ 運動ニューロンの活動レベルが増大（減少）し、その結果、その筋の収縮力が増大（減少）する。しかも、粘性・弾性係数が筋の収縮力に依存するという非線形性がある。つまり、収縮力が一定である必要がある。

3) 拮抗筋が同時に収縮していると、測定される張力にはその拮抗筋の発生する張力成分が含まれる。つまり、拮抗筋が弛緩している必要がある。

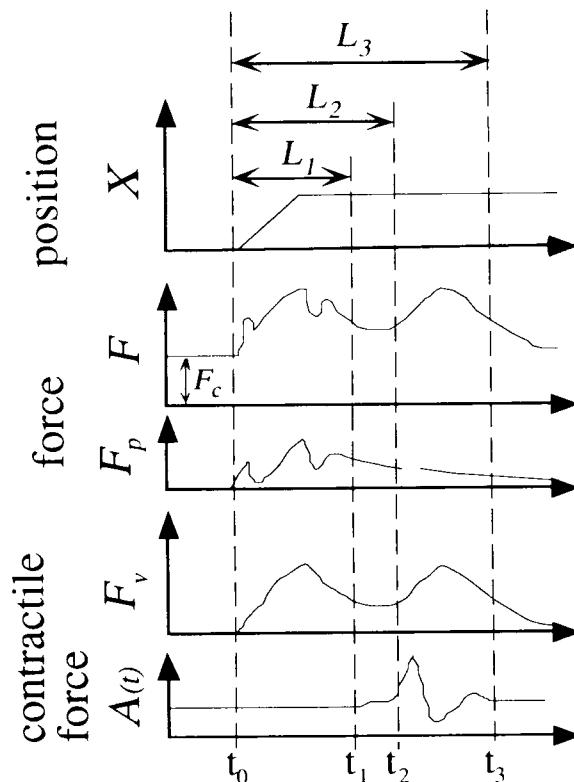
4) 測定される張力には、受動的要素（皮膚、筋細胞膜、結合組織、靭帯などの粘性、関節の回転軸回りの粘性および母指の質量）による張力成分が含まれる。つまり、受動的要素の張力成分が推定できる必要がある。

これら1)～4)が筋の動的定数ならびに粘性・弾性係数を推定するための必要条件である。そこで、これらを推定するために、以下の生理学的な性質を利用する。

母指をランプ状に伸展した時の張力応答を第4.2図に模式的に示す。上から、 $X$ は変位、 $F$ は一定の等尺性張力 $F_c$ を発生している筋を伸張した時の測定張力、 $F_p$ は弛緩時の測定張力、 $F_v$ は伸展によって発生する筋粘弾性による張力である。下段には、収縮力 $A(t)$ が伸張反射により、変化する様子を示す。図ではSRの潜時 $L_1$ 、LRの潜時 $L_2$ とする。また、刺激を受けてから随意的に反応するまでの時間（単純刺激反応時間）の潜時を $L_3$ とする。ここでは、SRの発現時刻を $t_1$ 、LRのそれを $t_2$ とする。また、伸張刺激に対して反応する時刻を $t_3$ とする。

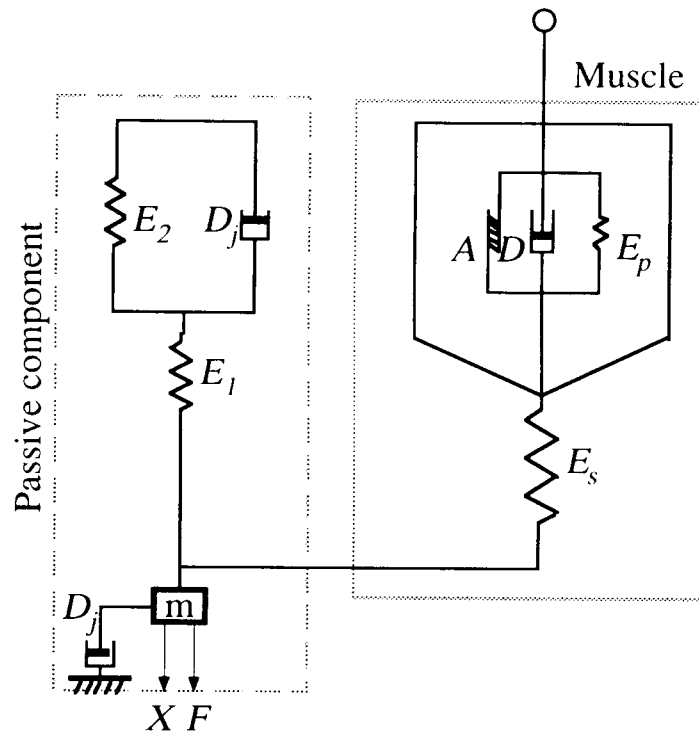
すなわち、本推定法では、

1) 弛緩時に測定される張力が受動的要素によるものである



第4.2図 母指伸展時の応答の模式図

$X$ は変位、 $F$ は収縮時の張力、 $F_p$ は弛緩時の張力、 $F_v$ は伸展により発生する張力、 $A(t)$ は予想される収縮力、 $F_c$ は等尺性張力であり、 $t_0$ は伸展開始時刻、 $t_1$ はSR、 $t_2$ はLR、 $t_3$ は随意運動の発現時刻



第4. 3図 筋の力学モデルと受動的要素のモデル[12]

- 2) 伸張反射には時間遅れがある
- 3) 収縮力  $A$  は時刻  $t_1$  までは一定で、等尺性張力  $F_c$  に等しい  
という性質を利用している。

## (2) 推定法の概略

上述したのように、皮膚、血管の粘弾性、四肢の質量および関節の回転軸回りの粘性などの受動的要素のパラメータ（第4. 3図左側破線部分）は、弛緩している筋に変位を与え、その時の張力応答を用いて、高い感度で推定できる[11]。ここでは、収縮時に初めて現われる筋の力学特性（直列弾性要素、収縮要素）について説明を加える。

2. 4節に述べたように、筋は収縮要素CCと直列弾性要素（弾性係数  $E_s$ ）からなる二要素モデルで表現できる（第4. 3図右側）。収縮要素は力-負荷-速度関係に従う力発生要素（収縮力  $A(t)$ ）と粘性要素（粘性係数  $D$ ）、および活性化機構を表わす並列弾性要素（弾性係数  $E_p$ ）で表現される。

収縮力  $A(t)$  を発生している筋を  $\Delta L(t)$  だけ伸張した時に発生する筋の張力  $f(t)$  は、収縮要素の

伸張量を  $x(t)$  とすると,

$$f(t) = E_s(\Delta L(t) - x(t)) \quad (4-1)$$

$$f(t) = E_p x(t) + D(A, v) \dot{x}(t) + A(t) \quad (4-2)$$

が成り立つ.

粘性係数は  $D(A, v)$  と力-負荷-速度関係から求められる[13]もので,

CCの短縮時

$$(\dot{x}(t) = v < 0)$$

$$D(A, v) = \frac{(a + A_m)A(t)}{(b + v)A_m} \quad (4-3)$$

CCの伸張時

$$(\dot{x}(t) = v \geq 0)$$

$$D(A, v) = \frac{(a' + A_m)A(t)}{(b' - v)A_m} \quad (4-4)$$

となる. ここで,  $a, a'$  は熱定数,  $b, b'$  はエネルギー遊離速度に関する定数で, これらはまとめて動的定数と呼ばれる[1].  $A_m$  は最大随意収縮力である. 本章では, 動的定数  $a, a'$ ,  $b, b'$  ならびに直列弾性要素の弾性係数 (以下, 直列弾性係数と略す)  $E_s$ , 並列弾性要素の弾性係数 (以下, 並列弾性係数と略す)  $E_p$  を推定する. なお,  $E_s$  および  $E_p$  も収縮力  $A(t)$  に依存して変化するので, 厳密には  $E_s(t)$ ,  $E_p(t)$  と記述すべきであるが, 本研究では収縮力が一定に維持されている期間での応答のみを対象とするので,  $E_s$  および  $E_p$  のように時不変の定数として取り扱う.

上述した 1) ~ 3) に挙げた性質を利用して筋の動的定数ならびに粘性・弾性係数の推定を行う. 一定の収縮力を発生している筋に対して, ランプ状の変位入力を与え, そのときの筋張力の時間経過 (以後これを  $f_m(t)$  と呼ぶ) を計測する. 次に, 動的定数ならびに粘性・弾性係数の値を種々に変化させ, モデル応答  $f(t)$  が実測の筋の張力応答  $f_m(t)$  に最も良く一致している時の値をもって, その筋の動的定数並びに粘性・弾性係数とする. 最良一致の評価基準は式 (4-5) で表現される正規化誤差 2 乗積分値 ER であり, 非線形計画法で用いられるシンプレックス法[14]を用いて極致探索を行う (大阪大学大型計算機センターのライブラリープログラム



SIMPLXの一部を変更して使用した)。

$$ER = \frac{\int_{t_0}^{t_2} \Gamma(t)(f_n(t) - f(t))^2 dt}{\int_{t_0}^{t_2} f_n(t)^2 dt} \quad (4-5)$$

式(4-5)で、 $\Gamma(t)$ は重み係数、 $t_0$ は変位入力印加開始時刻である。 $t_2$ は長潜時の反射が発現する時刻である。 $t_0$ から $t_2$ までは50ms[15]を用いた。本来であれば $t_0$ から $t_1$ までの35msの区間を用いるべきであるが、予備実験の結果、この短い区間では粘性・弾性係数を高い信頼度で推定することが困難であった。そこで、SRによる張力増大は非常に小さい[15]という性質を利用して、推定区間を $t_0$ から $t_2$ までの50msとした。そのため、式(4-5)の評価関数では、収縮力の変化による影響を考慮して、式(4-6)に示す重み係数 $\Gamma(t)$ を導入した。

$$\Gamma(t) = \begin{cases} 5.0, & f(t) - f_n(t) \geq 0 \\ 0.5, & f(t) - f_n(t) < 0 \end{cases} \quad (4-6)$$

$\Gamma(t)$ については次のように設定した。 $t_0$ から $t_1$ までの区間では $\Gamma(t)=1$ である。 $t_1$ から $t_2$ までの区間は $f(t) > f_n(t)$ ならば $\Gamma(t)=5$ 、 $f(t) < f_n(t)$ ならば $\Gamma(t)=0.5$ としている。つまり、短潜時の反射により収縮力がわずかに増加するので、収縮力を一定と仮定して算出されるモデルの張力応答 $f(t)$ が実測張力より大きいときは $\Gamma(t)=5$ として、その誤差を大きく評価している。後者の場合はその逆で誤差を少な目に $\Gamma(t)=0.5$ と評価した。一方、筋を短縮させた場合は区間 $t_1$ から $t_2$ での収縮力は $f(t)$ より減少する可能性があるので、(4-6)'とした。

$$\Gamma(t) = \begin{cases} 0.5, & f(t) - f_n(t) \geq 0 \\ 5.0, & f(t) - f_n(t) < 0 \end{cases} \quad (4-6)'$$

### (3) 推定値の感度

推定された動的定数ならびに粘性・弾性係数が信頼できる値であるかどうかを検討する必要がある。つまり、式(4-5)の評価関数 $ER$ の値を最小とする動的定数ならびに粘性・弾性係数(以下、これを最適パラメータと呼ぶ)が求められるが、動的定数ならびに粘性・弾性係数のうち一つのパラメータ $R$ をその最適パラメータ $R_{mm}$ の近傍で増減させた時、その他の動的定数や粘性・弾性係数を調整することによりモデル応答を実測張力に一致させることができ

ば、 $R_{min}$ の信頼性は低いと言える。また逆に、他の動的定数や粘性・弾性係数を調整してもモデル応答を実測張力に一致させることが困難な場合、 $R_{min}$ の信頼性は高いわけである。言い替えばこの場合は推定の感度が高いと言える。また、ある2つのパラメータの個々の最適パラメータは求められないが、それらのパラメータの間にある関係が成立する場合がある。この場合は、その従属関係を求めることが必要である。ここでは、パラメータ $E_s$ を例として感度解析の手法および手順を説明する。推定された $E_s$ の値を $E_{sim}$ とする。

1)  $E_s$ の値を $E_{sim}$ 近傍のある値に固定する。 $E_p$ ,  $a$ ,  $b$ を調節して、式(4-5)の $ER$ の最小値をシプレックス法を用いて探索する。

2)  $E_s$ の固定点を他の値に変えて1)の計算を行う。これを繰り返す。

3) 横軸を $E_s$ 、縦軸を $ER$ として、各 $E_s$ の値に対して $ER$ の値をプロットして、 $E_s - ER$ 曲線を求める。

4)  $E_s - ER$ 曲線において $ER$ の最小値が $E_{sim}$ にあり、そして曲線がその近傍で急峻であれば、 $E_{sim}$ は信頼性が高く、推定の感度が高いといえることができる。

逆に、 $E_{sim}$ 近傍での曲線の変化が平坦であれば、推定値の信頼性は低く、推定の感度は低いことになる。

5)  $E_s - ER$ 曲線が全く平坦になる場合を考える。つまり、 $ER$ の最小値が $E_s$ を変化させても一定値をとる場合である。このとき、例えば横軸に $E_s$ 、縦軸に $E_p$ をプロットすると、 $E_p$ と $E_s$ の間にある一定の関係が見られる場合がある。例えば $E_s/E_p = d$ (一定)である場合、 $E_s$ と $E_p$ の個々の値は一意的に決定されないが、 $E_s$ と $E_p$ の比( $d$ の値)が感度解析の結果から求められる訳である。動的定数 $a$ と $b$ の間にこのような関係が見い出された。

#### (4) 最適なランプ状変位について

ヒト骨格筋に本手法を適用して、動的定数ならびに粘性・弾性係数の推定を試み、(3)に示した推定値の感度について検討した。その結果、直列弾性係数は推定感度が高く信頼性の高い値が得られるが、並列弾性係数と動的定数の推定感度が低いという結果を得た[11]。そこで、動的定数ならびに粘性・弾性係数を高い感度で推定するために、筋伸張および筋短縮のための最適ランプ状変位の時間経過を求めた[10]。その結果、筋の粘性・弾性係数が高い感度で推定されるためには、

1) 直列弾性係数 $E_s$ の推定には、ランプ状変位にある適切な速度と変位量があることを認識して、ランプ状変位を与える必要がある。

2) 並列弾性係数  $E_p$  の推定には、遅い速度のランプ状変位を与える。しかし、計測雑音を考慮して、推定区間 (50ms) の内に十分な張力を発生させる程度の変位と速度が必要である。

3) 動的定数  $a$  および  $b$  を推定するには、短時間のうちに十分速い速度でのランプ状変位を与える必要がある。

4) 実験装置の性能上、ランプ状変位の速度が十分に速くできない場合、感度解析で得られる  $a$  と  $b$  の関係から低速時の粘性係数  $K$  を推定する。

以上 1) ~ 4) を提案した。

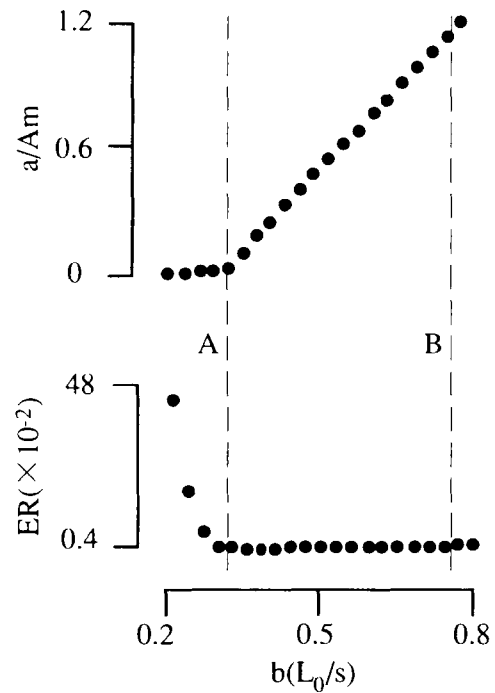
ここで、4) に示した低速時の粘性係数  $K$  について、説明を加える。

ランプ状変位の速度が遅い場合、動的定数  $a, b$  の個々の値は推定できない[11]。しかし、感度解析によって得られる  $a$  と  $b$  の間の関係を検討した結果、低速度のランプ状変位の場合には、速度  $v$  がゼロ近傍での粘性係数が推定できることが明らかになった。つまり、第 4. 4 図に示すように、 $T_d = 20\text{ms}$ ,  $\Delta L_d = 0.005L_0$  ( $T_d$ ; 伸張の持続時間,  $\Delta L_d$ ; 伸張量,  $L_0$ ; 筋の自然長) のランプ状変位の場合の感度解析の結果を見ると、 $b$  の値が一意的に決定されないことが分かる。さて、評価関数  $ER$  が最小値を示している区間 (図の A-B の区間) では  $a$  と  $b$  の間に線形関係が見られる。つまり  $a$  と  $b$  がこの関係を満足している時、モデル応答は実測応答に最も良く一致しているわけである。

さて、この  $a$  と  $b$  の関係は

$$K = \frac{a + C}{b} \quad (4-7)$$

の直線関係で表現できる。ここで、 $C$  および  $K$  は定数であり、 $C$  は近似的に  $A_m$  に等しい、 $K$  は最大収縮力における速度ゼロ近傍での粘性係数に相当するものである。つまり、式 (4-3) において速度を  $dx/dt = 0$ , 収縮力を  $A(t) = A_m$  とおくと、



第 4. 4 図 エネルギー遊離の速度定数  $b$  の感度解析結果

$$D(A_m, 0) = \frac{(a + A_m)}{b} \quad (4-8)$$

となる。  $C = A_m$  が成立すれば、  $K = D(A_m, 0)$  となり、  $K$  は速度がゼロ近傍での  $D(A_m, 0)$  の近似値を示している。ここでは、この  $K$  を低速時の粘性係数と呼ぶ。

ランプ状変位の速度が遅い場合、以上のような直線関係が常に見られる。すなわち、ランプ状変位の速度が遅い場合、第4.4図のような動的定数  $a, b$  について感度解析を行うことにより、低速時の粘性係数  $K$  の値を算出することができる。

#### 4. 2. 3 推定の手順

推定の手順は次の通りである。短縮の場合について述べる。

1) 弛緩時における応答を用いて受動的要素の粘性・弾性係数と  $m$  (母指先端部並びに装置の質量をまとめたもの) を推定する。

次に、収縮時の応答を用いて筋の粘性・弾性係数を推定する。

2) 低速ランプ状短縮の応答を用いて並列弾性係数  $E_p$  を推定する。

3) 高速ランプ状短縮の応答を用いて直列弾性係数  $E_s$  を推定する。

4) 高速ランプ状短縮から、動的定数  $a, b$  を推定する。ただし、4.2.2で説明したように実験装置の性能上、ランプ状変位の速度が十分に速くできない場合、 $a, b$  の唯一解を求めることは不可能であるため、式(4-7)より、 $K$  と  $C$  を算出する。

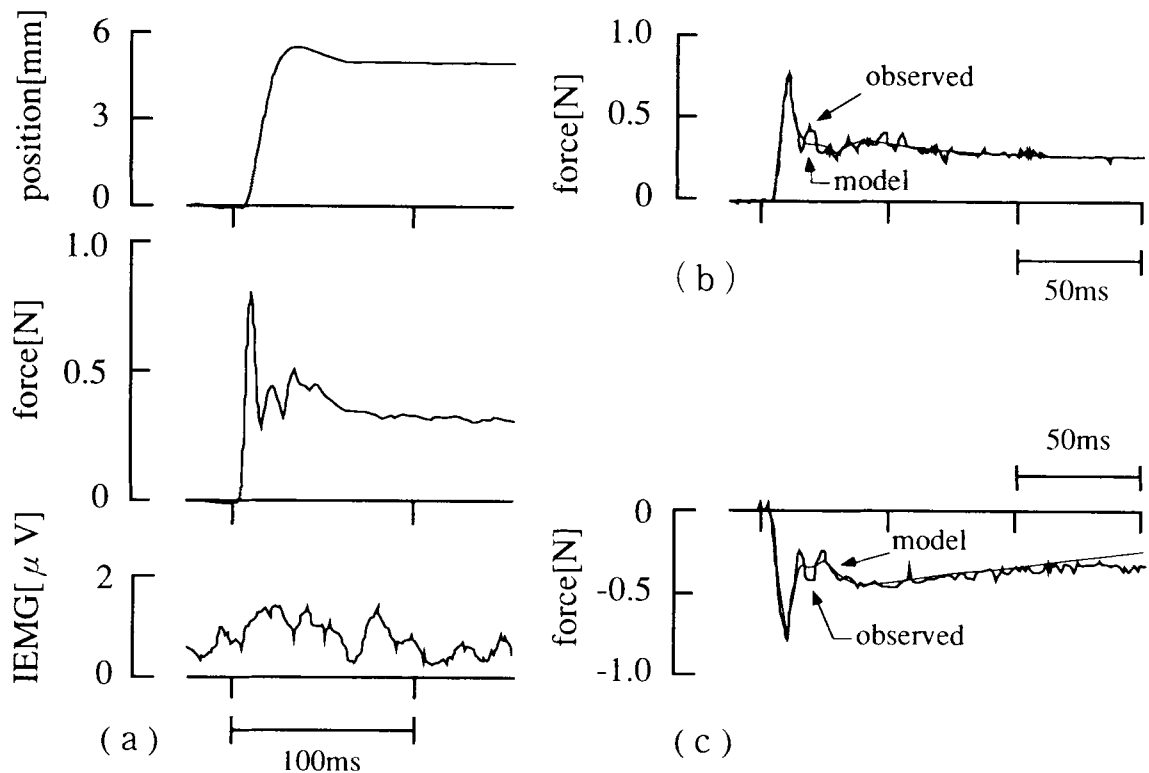
また、伸張時では、

$$K' = \frac{a' + C}{b} \quad (4-9)$$

である。なお、 $a, b$  の唯一解を得るためには、非常に速い速度の変位が必要であるが、本測定装置ではその速度が得られなかったため、低速時の粘性係数 ( $K, K'$ ) が推定されるにとどまっている。

次に以上の(1)～(4)をランプ状伸張についても行う。

#### 4. 3 推定結果

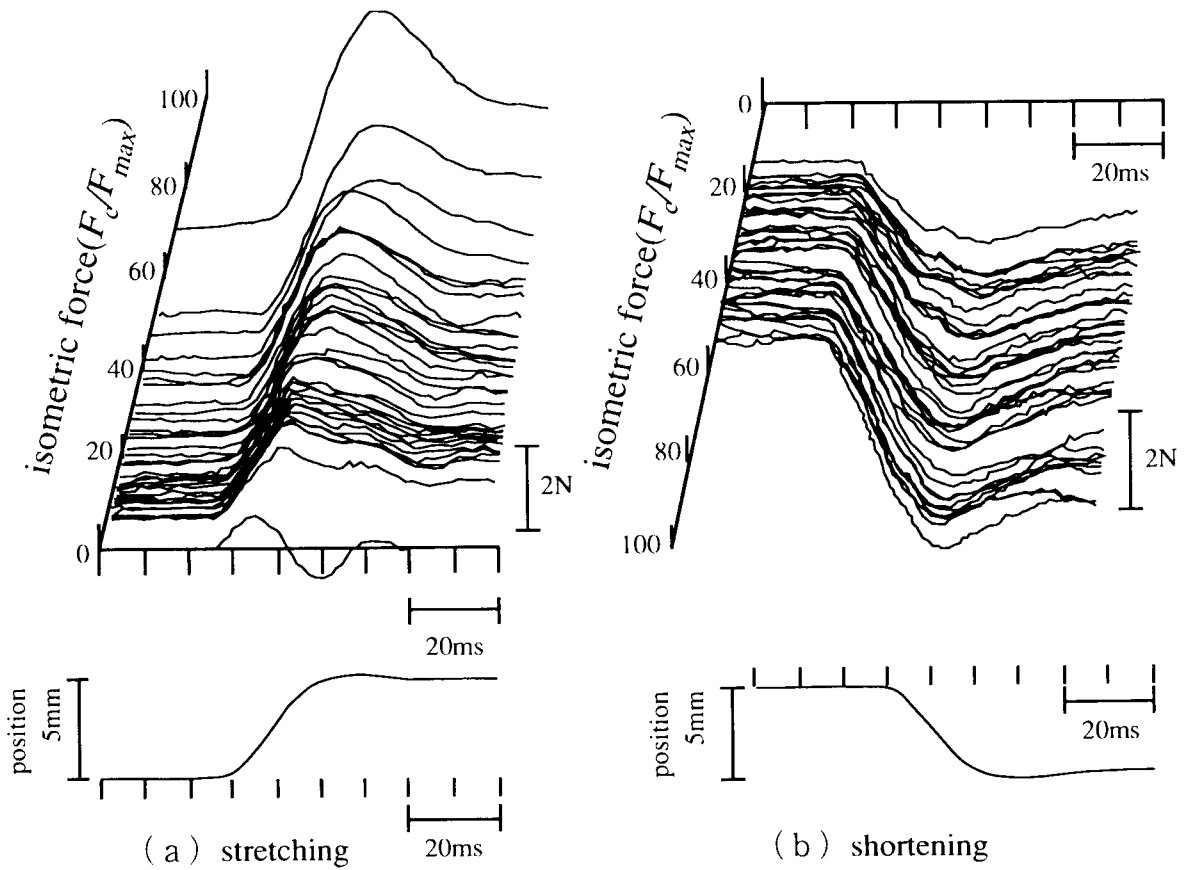


第4.5図 弛緩時の応答とシミュレーション結果

#### 4.3.1 受動的要素のパラメータ

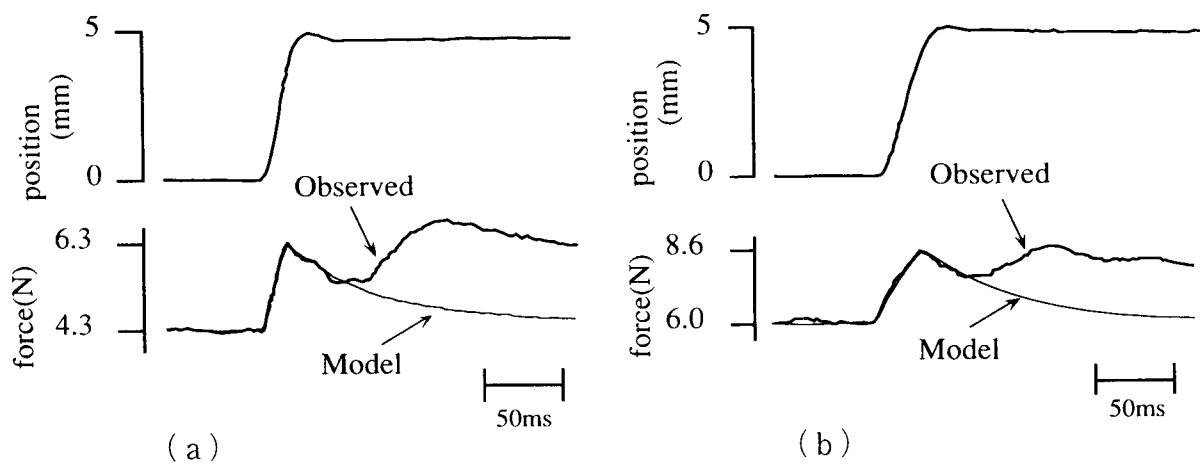
弛緩時の母指を速い速度 ( $192\text{deg}/\text{sec}$ , 伸展時間  $25\text{ms}$ ,  $4.8\text{deg}$ ) で伸張した時の測定結果 (1名の被験者, 10回の加算平均) を第4.5図 (a) に示した. 図の上段より, 変位, 張力, IEMGである. 測定されたIEMGは雑音であり, 伸張反射によるIEMGの顕著な増大は見られない.

1回の伸張 (第4.5図 (b)) および短縮 (第4.5図 (c)) の実験の応答を用いて, 受動的要素のパラメータを推定した. 伸張の場合と短縮の場合 ([ ]で示す) の推定値は,  $m = 12$  [11]g,  $D_j = 1.8$ [0.53] $\text{N}\cdot\text{s}/\text{m}$ ,  $E_1 = 101$ [106] $\text{N}/\text{m}$ ,  $E_2 = 147$ [0.3] $\text{N}/\text{m}$ ,  $D_1 = 8.6$ [18.3] $\text{N}\cdot\text{s}/\text{m}$ であった. 伸張の場合, 並列弾性要素の係数  $E_2$ の値が短縮の場合よりも大きくなっているが, 他のパラメータ  $m$ ,  $D_j$ ,  $E_1$ ,  $D_1$ は概ね同じオーダーの値である. 第4.5図 (b), (c) にこのパラメータを用いて得られたモデルの張力応答を示す. モデルの張力応答は実測張力によく一致した.



第4.6図 等尺性張力と筋の粘弾性によって発生した張力の関係

長母指屈筋をランプ状に伸張 (a) 及び短縮 (b) した時の張力応答, 弛緩時及び等尺性張力を種々変えた時の応答を重ね書きしている



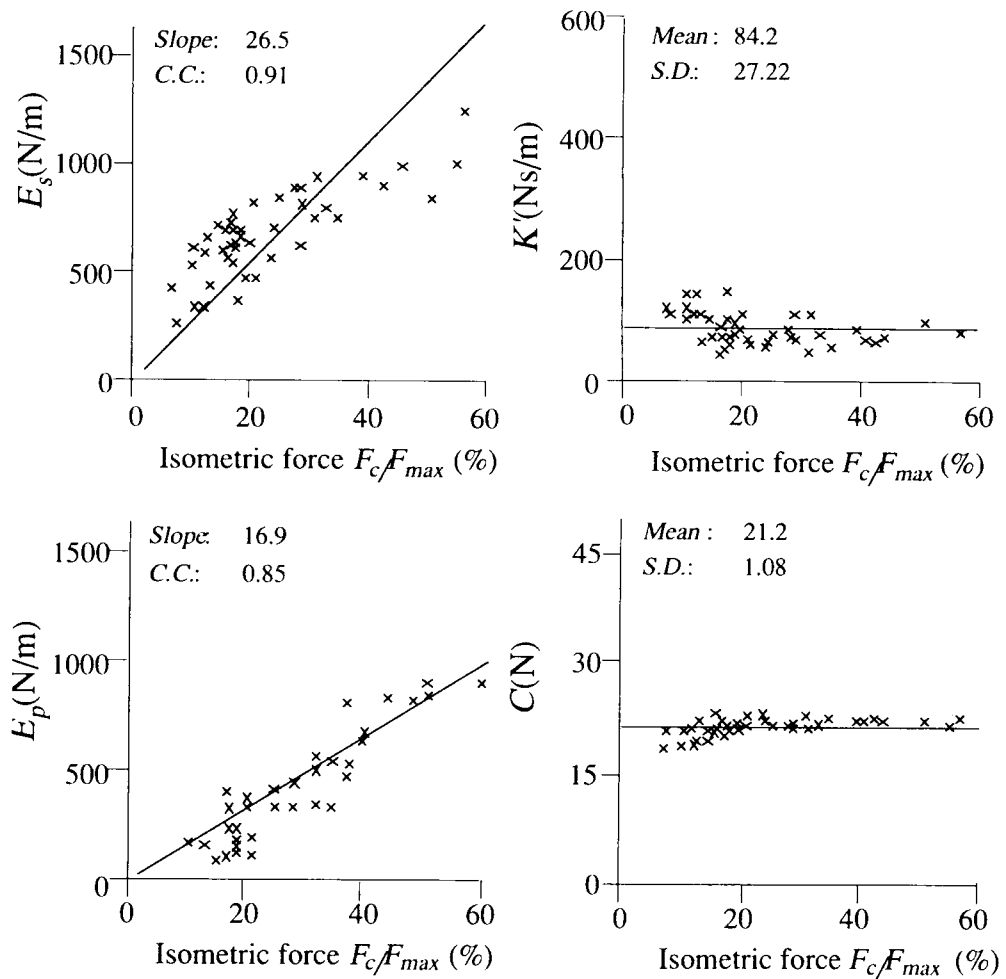
第4.7図 モデル応答と実測張力 ( $F_{max}=25.0(N)$ )

(a) 高速ランプ状伸張 (b) 低速ランプ状伸張

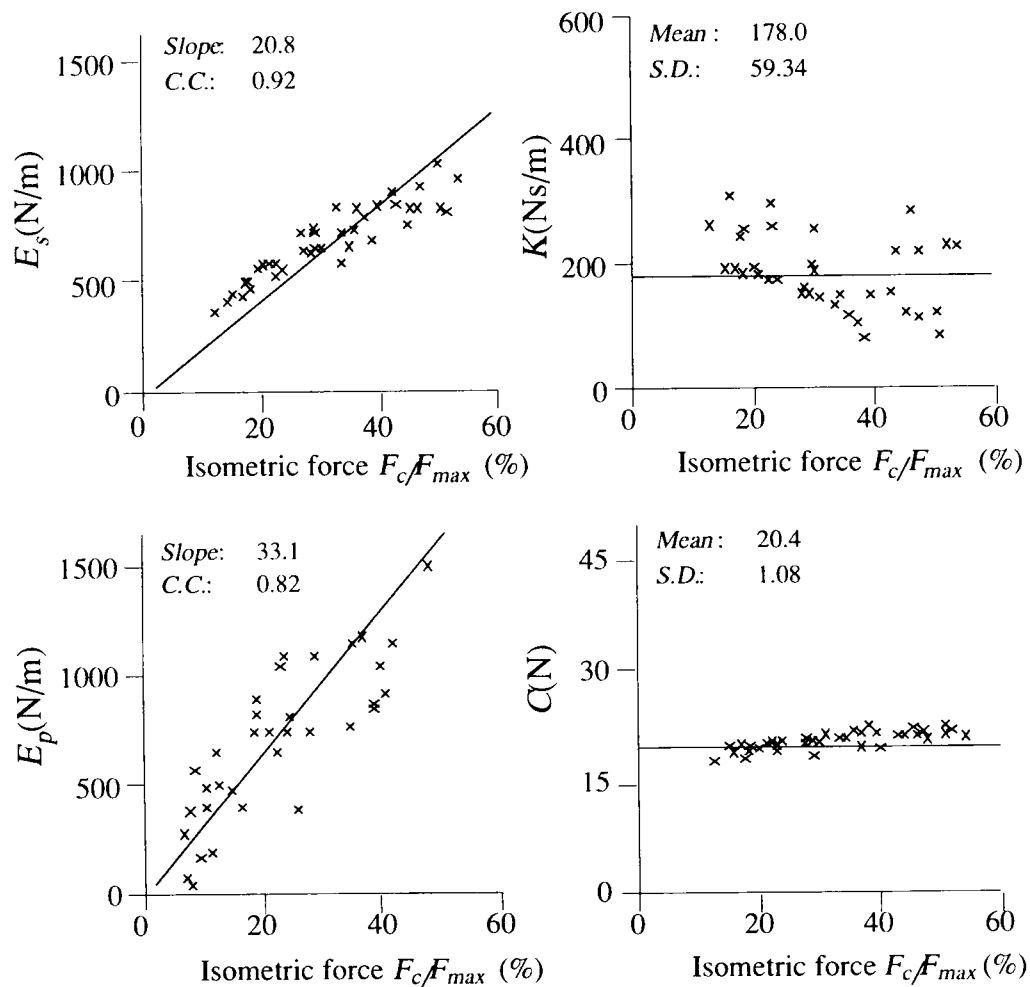
#### 4. 3. 2 動的定数ならびに粘性・弾性係数

第4.6図(a)は、弛緩時および種々の等尺性張力を発生している母指の高速ランプ状伸張時の測定結果を重ねて示した。第3章で示したように、伸張によって発生した筋粘弾性による張力は等尺性張力の増大とともに増大することが分かる。第4.6図(b)に示すように短縮についても同様の結果が得られた。

第4.7図は一定の等尺性張力を発生している母指を伸展した際の実測張力応答と推定された動的定数ならびに粘性・弾性係数を力学モデルに適用して得られたモデル応答を重ね書きしたものである。第4.7図(a)は高速ランプ状伸張の場合であり、推定に用いた伸張後50msまでの区間で実測応答とモデル応答がよく一致していることが分かる。第4.7図(b)の低



第4.8図 等尺性張力と筋の粘性・弾性係数の関係(伸張時)



第4. 9図 等尺性張力と筋の粘性・弾性係数の関係（短縮時）

速ランプ状伸張時の場合においてもモデル応答は実測応答によく一致した。短縮の場合についても同様の結果を示した。

#### 4. 4 粘性・弾性係数と筋活動レベルの関係

第4. 8図に推定した粘性・弾性係数を等尺性張力に対してプロットした結果を示す。伸張時の結果である。直列弾性係数 $E_s$ は等尺性張力と共に増大し、両者は高い相関を示した。しかし、等尺性張力が最大随意収縮力の約40%より大きい場合、その増加傾向が逡減した。並列弾性係数 $E_p$ は等尺性張力に比例して増大した。低速時の粘性係数 $K'$ と定数 $C$ は等尺性張力と



関係なく一定値を示した。 $K'$  が一定であることは、粘性係数  $D$  が収縮力に比例することを意味する。第 4. 9 図に短縮時の結果を示す。伸張時と同様の特性が認められた。他の 4 名についても、第 4. 8 図、第 4. 9 図と同様の結果が得られた。

#### 4. 5 考察

##### 4. 5. 1 推定された粘性・弾性係数と動物実験の報告との比較

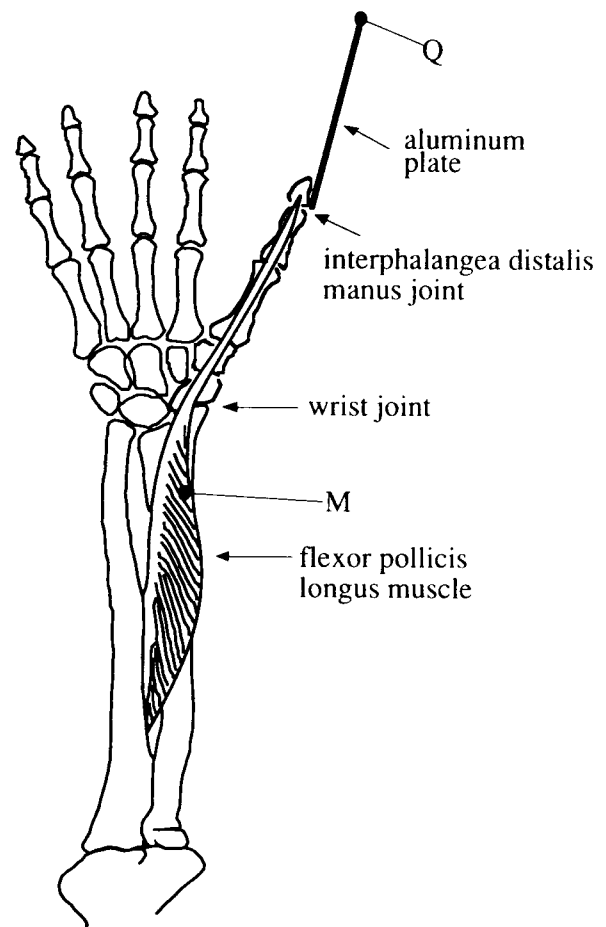
本研究で得られた結果を従来報告されている結果（そのほとんどが最大収縮力発生時の値）と比較検討するために、次の手順で正規化を行った。

(1) 本研究での推定値を最大収縮力の時の値で表現した。すなわち、推定された  $E_s$  の値と等尺性張力との関係を基に、最小 2 乗法によって回帰直線を求め、回帰直線から最大収縮力の時の  $E_s$  の値を得た。 $E_p$  についても同様である。低速時の粘性係数  $K$ 、 $K'$  と定数  $C$  は、等尺性張力に依存せず一定であると仮定し、第 4. 8 図、第 4. 9 図で求めたように平均値と標準偏差を算出した。

(2) 推定された粘性・弾性係数の値は第 4. 10 図に示すようにアルミ板先端 (Q 点) の値であるので、筋での値 (M 点での値) に変換した。

(3) 長さに関しては筋の自然長 ( $L_0$ ) で正規化した。詳細は本章の付録で述べる。

第 4. 1 表に、正規化した 5 名の被験者の粘性・弾性係数を示す。伸張と短縮の場合に分けて表示した。第 4. 1 表の右端には 5 名の被験者についての平均値と標準偏差を示した。以下、これらの推定値を従来報告と比較する。



第 4. 10 図 長母指屈筋と計測点 (Q) の模式図

第4. 1表 各被験者の粘性・弾性係数（正規化された値）

subject			PA	TE	LA	KU	FU	mean	S.D.
natural length of muscle		$L_0(m)$	0.054	0.050	0.055	0.051	0.055	0.053	0.002
Maximum Voluntary Contraction		$P_0(N)$	150	120	132	156	120	136	16.8
stretching	$E_s$	$(P_0/L_0)$ C.C.	34.2 0.91	22.3 0.91	38.8 0.70	36.7 0.90	33.5 0.87	33.1 0.86	6.39
	$E_p$	$(P_0/L_0)$ C.C.	21.8 0.85	37.1 0.84	22.0 0.87	18.6 0.86	62.7 0.91	32.4 0.87	18.38
	K	mean $(P_0s/L_0)$ S.D.	1.09 0.35	1.58 0.79	0.68 0.14	1.23 0.47	0.77 0.23	1.07 0.40	0.36
	C	mean $(P_0)$ S.D.	0.84 0.04	0.87 0.06	0.88 0.05	0.83 0.07	0.89 0.02	0.86 0.05	0.025
shortening	$E_s$	$(P_0/L_0)$ C.C.	26.9 0.92	24.0 0.90	43.3 0.82	26.2 0.82	39.3 0.95	31.9 0.88	8.73
	$E_p$	$(P_0/L_0)$ C.C.	42.8 0.82	32.5 0.75	34.8 0.87	34.3 0.89	46.1 0.96	38.1 0.86	5.97
	K	mean $(P_0s/L_0)$ S.D.	2.30 0.77	1.26 0.39	0.70 0.07	1.12 0.33	2.61 1.03	1.60 0.52	0.82
	C	mean $(P_0)$ S.D.	0.81 0.04	0.85 0.05	0.92 0.01	0.87 0.05	0.76 0.05	0.84 0.04	0.061

C.C.; Correlation Coefficient      S.D.; Standard Deviation

(1) 直列弾性係数  $E_s$

Bahler[16], Cavagna[17]らはラット等の摘出筋に急速解放法を適用し、直列弾性要素の伸び—張力関係を計測した。彼らの結果から、直列弾性係数を求めると、 $27 \sim 77P_0/L_0$ の範囲であった。第4. 1表では、短縮の場合、 $E_s = 24 \sim 43P_0/L_0$ 、伸張の場合  $22 \sim 39P_0/L_0$ であった。すなわち、推定値は実験動物の値とほぼ一致している。

(2) 並列弾性係数  $E_p$

Hofferら[18]は収縮中の除脳ネコのヒラメ筋にランプ状変位を与え、筋全体の弾性係数を計測した。弾性係数は等尺性張力に比例し、最大収縮時に約  $12P_0/L_0$ であることを報告している。さて、筋全体の弾性係数は  $E_s E_p / (E_s + E_p)$  で表わされる。第4. 1表の値を基にこの値を求めると、伸張時では  $12 \sim 22P_0/L_0$ 、短縮時では  $14 \sim 21P_0/L_0$ である。この結果は、Hofferらの値と概ね等しい。

(3) 低速時の粘性係数  $K$

負荷－速度関係から動的定数 $a$ ,  $b$ は種々の筋で求められており,  $a/P_0$ はいずれの筋においても約0.25である[9,13,19,20]. Kaneko[2]はヒトの肘関節屈筋群について,  $a/P_0 = 0.26$ ,  $b = 1.21$  (前腕長/秒)を報告している. この値を, 式(4-7)に代入すると,  $K = 1.0P_0 \cdot s / L_0$ が得られる. また, ラットで得られている Ritchie[20]の結果は,  $a/P_0 = 0.2$ ,  $b = 0.9L_0/s$ であり, この値より  $K = 1.33P_0 \cdot s / L_0$ となる. これらの $K$ の値は, 第4.1表での短縮時の $K$ の値  $1.60 \pm 0.82 (P_0 \cdot s / L_0)$  とほぼ同等の値である.

伸張時の動的定数の値は, 唯一, Mashimaら[13]のカエルの筋についての報告, つまり  $a'/P_0 = 0.4$ ,  $b' = 0.85L_0/s$ がある.  $10^\circ\text{C}$ での値であるので,  $37^\circ\text{C}$ に換算(約4倍)すると,  $K' = 0.41P_0 \cdot s / L_0$ となる. 本研究の結果は,  $K' = 1.07 \pm 0.36 (P_0 \cdot s / L_0)$ であり, 異なる結果となっている. この差が何によるのかはよく分からない. 哺乳類の筋との比較が今後必要であろう.

#### (4) 力学特性の変位方向依存性

伸張と短縮の間での比較を第4.1表を基に行う. まず, 5名の被験者での平均値をみると, いずれの粘性・弾性係数に伸張と短縮の間で明確な差異は見られない. Mashimaら[13]のカエルの骨格筋についての結果においても,  $K'$ の値は伸張と短縮では差異は殆どない.

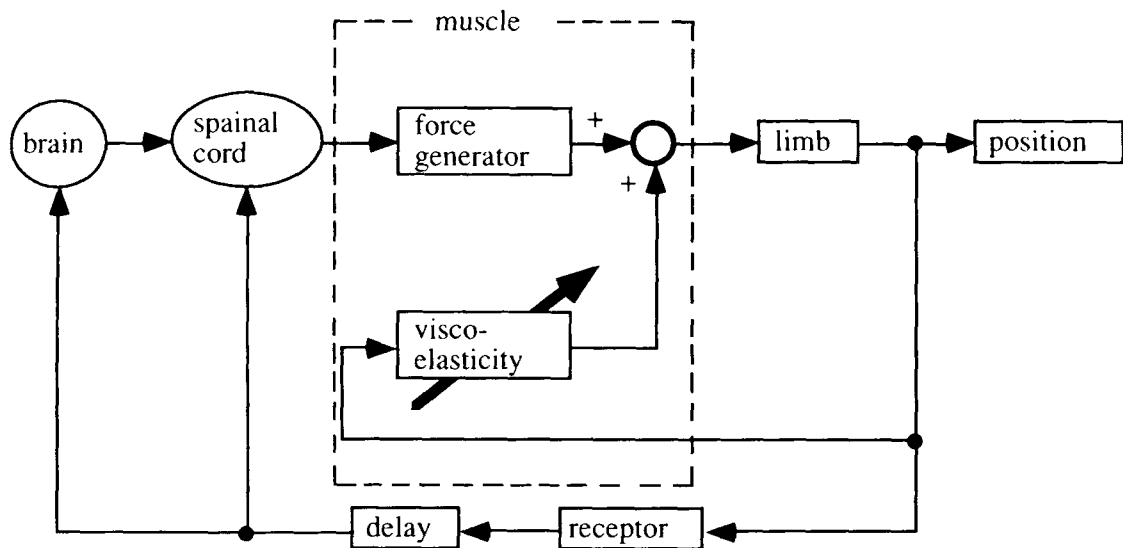
#### (5) 力学特性の個体差

各被験者の間での比較は, 変動係数(標準偏差/平均値)を基に検討できる. 各粘性・弾性係数についてのこの値は16~57%である. つまり, 被験者間で差異があることを示している.

### 4.5.2 推定結果について

本研究の意義の第一点は, 筋の粘弾性を粘性係数と弾性係数という個々のパラメータで表現したことにある. 特に, 従来ヒトの骨格筋では正確には計測されていない弾性係数を正確に推定できたことの意義は強調できる. 第二の点は, 粘性・弾性係数が活動レベル(等尺性張力)と共に比例的に変化することが5名の被験者において明らかにされたことである. 第三の点は, 推定した粘性・弾性係数を従来の報告と比較し, 推定値の妥当性が示された点である. これも重要な意義をもつ. 本研究の結果について, 以下検討を加える.

等尺性張力と筋の力学特性の間の比例関係がどのようなメカニズムにより起こるかについては第3章で検討した. すなわち, 力を増大する時, 活動する運動単位の数(筋線維の数)が増



第4. 1 1 図 手足の位置制御に関する模式図

すこと、そして、発射周波数が増加すること、で概略説明できる訳である。しかし、両者がどのように寄与しているのか、その詳細は今後の課題として残されている。

本研究は筋の粘弾性が収縮力と共に変化することを定常状態(一定の等尺性張力を維持している状態)での実験から示した。実際の運動時(過渡的な状態)での計測が今後必要である。なお歩行ネコを用い、過渡的な状態(遊脚相と立脚相)において、弾性が調節されていることが報告されている[21]。

#### 4. 5. 3 粘性・弾性係数の調節の意義

筋の発生張力と粘性・弾性係数の同時調節の意義について考える。まず、粘弾性要素は第4. 1 1 図に示すように時間遅れの無いフィードバック要素として働いている。一方、脳の出力和筋の収縮力がほぼ比例しているという報告[22,23]に従えば、筋粘弾性が脳の出력에比例することになる。すなわち、脳は筋の収縮力を制御して、手足の位置を制御すると同時に、フィードバック要素のパラメータを変化させて、負荷・手足・筋系のダイナミクスを調節しているわけである。外部環境への素早い適応性はこのようなメカニズムに支えられているといえる。歩行ネコのヒラメ筋に観察された活動様式[21]はこの考えを支持するものである。

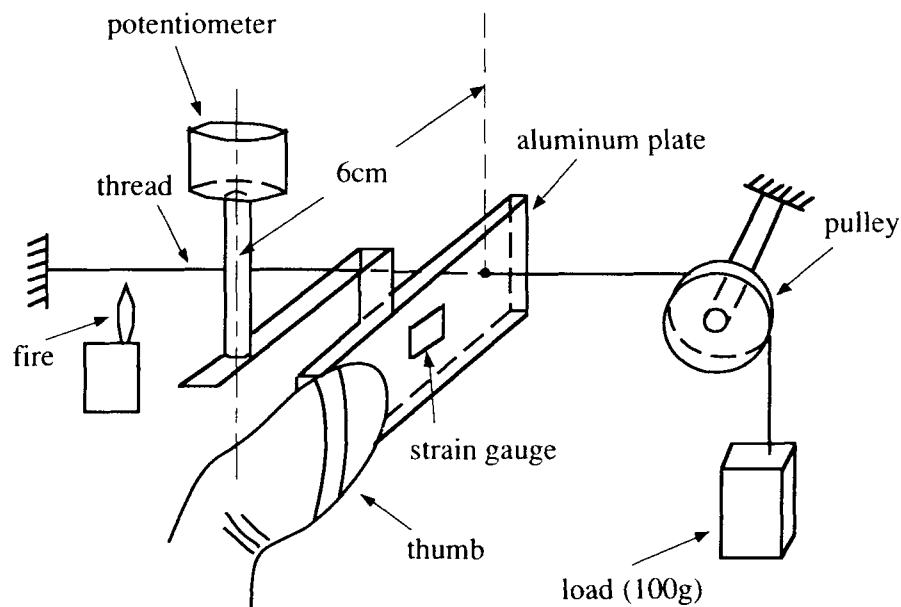
歩行や走行において、筋の弾性エネルギーが有効に利用されているといわれている。例えば、

一般的に酸素消費の面から最も効率のよい速度(至適速度)は5km/時前後といわれる[24]が、外部仕事の面での最大効率時の速度は7km/時であると報告されている[25]。速度増大のために筋の活動レベルを増加させ、それに伴う筋の弾性係数の増大が弾性エネルギー増大を生むものと考えられる。今後、下肢筋の弾性係数の推定により、これらの点をより詳細に解析することが可能になると考えられる。

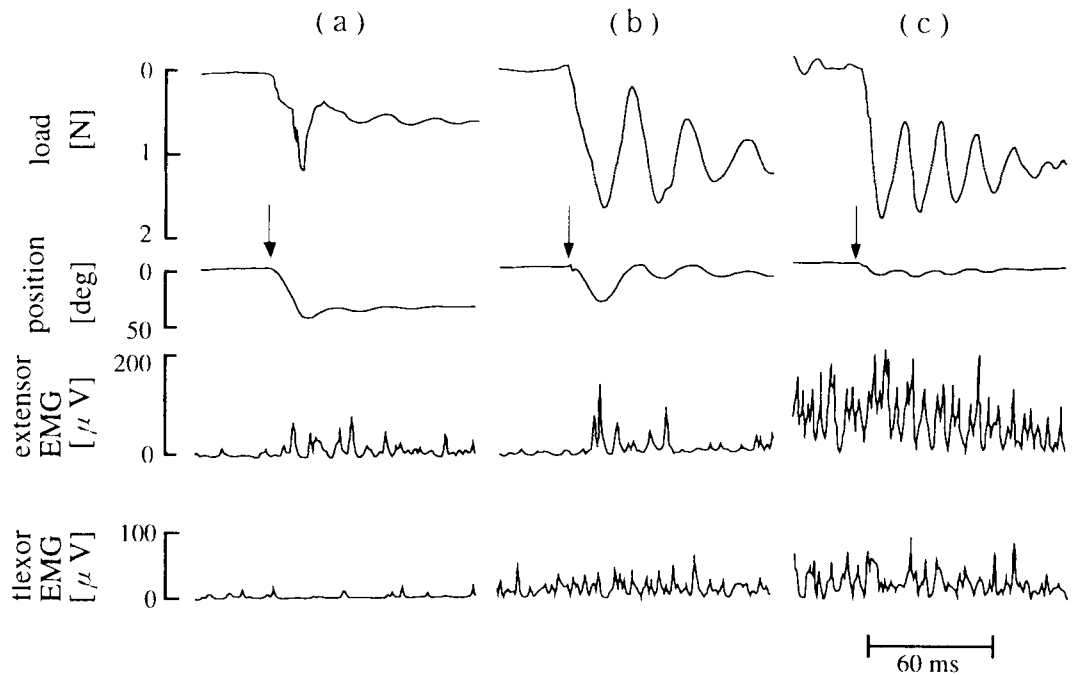
生体における手足の運動制御の特徴が位置と機械インピーダンス(筋の粘弾性、皮膚等の受動的要素による粘弾性、および四肢の慣性モーメントなどによって規程される機械的なインピーダンス)の同時制御という点に特徴があり、収縮力と筋粘弾性の間の線形関係をこの観点から考察する。

脳は脊髄 $\alpha$ -運動ニューロンを介して筋を収縮させ、関節運動によって手足の位置を制御している(第4.11図)。

関節回りの機械インピーダンスが屈筋、伸筋の収縮によってどのように変化するか、第4.12図のような簡単な実験装置を用いて確かめた[24]。



第4.12図 屈筋と伸筋の同時収縮における伸張実験用の装置の模式図



第4. 13図 拮抗筋同時収縮における応答

被験者の母指指節間関節のみが屈伸できるように他を固定した。弛緩している場合、中程度の収縮の場合、強い収縮の場合について、母指に急速に負荷を加え、その時の応答を計測した。負荷は、第4. 12図のように糸を火で焼き切ることによって、重りの重力が直接母指に加わるようにした。収縮時には、被験者に屈筋と伸筋を同時に収縮させ、そして同じ強さであるように指示した。この場合、母指の関節回りのトルクはゼロであり、母指の位置は初期位置を中心に小振動しているという状態である。重りの印加に対して、随意的な反応をしないように指示する。このようにして得られた結果を第4. 13図に示した。いずれも上から外力、変位、伸筋のIEMG、屈筋のIEMGである。(a)は弛緩時、(b)は中程度の収縮時、(c)は強い収縮時の応答を示している。収縮力が大きくなるとIEMGが大きくなっている。さて、外力印加後には母指位置が急に変化するので、伸張反射による影響が応答に含まれており、定常収縮の状態での応答とはいえないが、収縮の強弱により関節回りの機械インピーダンスがどのように変化しているかという本質的なものは現われているといえる。すなわち、収縮の程度が強くなると、外力に対する母指位置の変化量が小さく、振動の周波数が高くなっていることが示されている。

さて、屈筋と伸筋の収縮力の差が関節を駆動するトルクとなり、屈筋と伸筋の粘弾性の和が

関節回りの粘弾性になる。脳は屈筋と伸筋への2つの指令でもって、関節回りのトルクと粘弾性を独立に調節し、手足の運動を円滑に行っているわけである。さて、Cheneyら[22]、Ewartら[23]はサルの上肢の運動野の出力細胞の発射周波数が発生張力と共にほぼ比例的に増大することを報告している。つまり関節回りのトルクおよび粘弾性が脳の出力に対して線形の関係になっている。両者の間に複雑な非線形の関係がある場合と比較すれば容易に理解できるように、手足の機械インピーダンスのうち、筋粘弾性の果たす役割は大きいので、脳にとってこの性質は手足の位置と機械インピーダンスを制御するとき理想とも言える関係(制御が容易になるという意味)である、と言える。

一方、第4.11図に示すように筋粘弾性が時間遅れのないフィードバック要素であるという点は注目に値する。筋紡錘を含む伸張反射系は手足の位置制御において重要な働きをしていると言われているが、時間遅れを伴うフィードバック系である。また、この系も手足の機械インピーダンスを調節する働きをしている。さて予測できないような環境変動に適応するような速い動きが必要とされる場合がしばしば起こるが、この場合での手足の位置と機械インピーダンスの制御には、時間遅れのある系を利用することは困難であり、時間遅れを伴わない系が活用されていると考えられる。このような意味で、フィードバック要素である粘弾性は実際の手足の運動制御では有効に利用されていることが推測される。

#### 4.6 結言

本章では、ヒト(健常男性5名)の長母指屈筋の伸張時および短縮時における筋の粘性・弾性係数を推定し、等尺性張力(筋の活動レベル)との関係を明らかにした。さらに従来の動物実験の報告との比較を行った。以下、本研究で得られた結果を要約する。

- (1) 直列および並列弾性係数は筋の活動レベルと共に比例して増大した。
- (2) 伸張(短縮)の速度が低い時の粘性係数を求め、筋の活動レベルと比例関係にあることが示された。
- (3) 筋の粘性・弾性係数には個体差があることが示唆された。
- (4) 上記(1)、(2)の関係は伸張と短縮で殆ど差異がないことが示された。
- (5) 推定された粘性・弾性係数は実験動物の筋で既に報告されている値とほぼ同等の値であり、本手法の妥当性が示された。

## 付 録

### 筋の粘性・弾性係数の正規化

第4.付図において、アルミ板先端を点Qとする。母指指節間関節の回転角度  $\theta$  は本実験では4.8度と小さい角度であるので、アルミ板先端の変位量  $X$  は、

$$X \cong r\theta \quad (4-f1)$$

となる。ここで、 $r$  は母指指節間関節の回転中心から点Qまでの距離である。変位量  $X$  に対応する筋の変位を  $\Delta L$  とする。母指指節間関節のモーメント・アームを  $d$  とすると、

$$\Delta L = d\theta \quad (4-f2)$$

となる。よって、変位量  $\Delta L$  は、

$$\Delta L = (d/r)X \quad (4-f3)$$

となる。また、筋（点M）の張力を  $f$ 、点Qでの張力を  $F$  とすると、

$$d \cdot f = r \cdot F \quad (4-f4)$$

である。

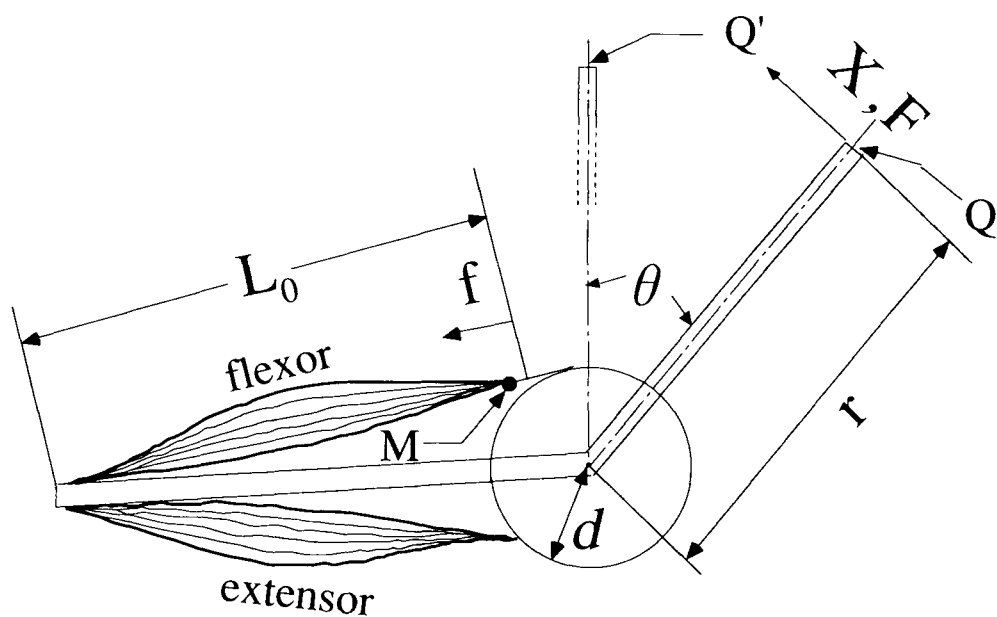
変位  $\Delta L$  を長母指屈筋の自然長  $L_0$  で正規化し、張力  $f$  は最大収縮力  $P_0$  で正規化すると、粘性・弾性係数の変換式は

$$\begin{aligned} E_s &\rightarrow E_s \cdot (r/d)^2 \cdot L_0 / P_0 \\ E_p &\rightarrow E_p \cdot (r/d)^2 \cdot L_0 / P_0 \\ K &\rightarrow K \cdot (r/d)^2 \cdot L_0 \cdot s / P_0 \\ C &\rightarrow C \cdot r/d \cdot (1/P_0) \end{aligned} \quad (4-f5)$$

である。



第4. 1表の5名の被験者の値を算出するとき、 $d=0.01\text{m}$ 、 $r=0.06\text{m}$ とした。生体で長母指屈筋の自然長 $L_0$ を計測することは困難であるので、解剖図を参考に各被験者における上腕骨の内側上顆から尺骨頭までの距離の5分の1を長母指屈筋の自然長 $L_0$ とした。5名での値(0.050～0.055m)は、解剖から求めたBrandら[26]の結果(0.059m)とほぼ同等であった。また、筋の最大収縮力 $P_0$ はアルミ板先端で計測した最大随意収縮力 $A_m$ を用いて $P_0 = (r/d) A_m$ により求めた。



第4. 付図 骨格筋と計測点のリンク系の模式図

#### 第4章の参考文献

- [ 1 ]D. R.Wilkie: The relation between force and velocity in human muscle, J. Physiol., 110, 249- 280 (1950)
- [ 2 ]K.Kaneko : The effect of previous states of shortening on the load-velocity relationship in human muscle, Jpn. J. Physiol. Soc., 40, 12-14(1978)
- [ 3 ]I.W.Hunter and R. E.Kearney: Dynamics of human ankle stiffness: variation with mean ankle torque, J. Biomech., 15 (10), 747-752(1982)
- [ 4 ]R.W.Baildon and A.E.Chapman : Mechanical properties of a single equivalent muscle producing forearm supination, J.Biomech., 16, 811-819 (1983)
- [ 5 ]G. C.Agarwal and G. L. Gottlieb : Compliance of the human ankle, Trans. Am. Soc. Mech. Engr., 99, 166-170(1977)
- [ 6 ]J.C.Houk : The stretch reflex in human muscle system. In the Application of Control Theory to Physiological Systems, ed. by H.T.Milhorn, 283-316, W.B.Saunders Philadelphia (1966)
- [ 7 ]石田明允, 梅谷陽二, 平井成興: 骨格筋運動制御のモデルの実験的検証, 計測自動制御学会論文集, 10, 474-479 (1974)
- [ 8 ]楠本秀忠, 朴炯俊, 赤沢堅造: 随意収縮レベルによって調節される母指筋の粘弾性, バイオメカニズム学会誌, 16, 297-305(1992)
- [ 9 ]A. V.Hill: The heat of shortening and the dynamic constants of muscle, Pro. Roy. Soc., B, 126, 136-195(1938)
- [10]朴炯俊, 楠本秀忠, 赤沢堅造: 感度解析を用いたヒト骨格筋の力学特性のパラメトリック推定法, バイオメカニズム学会誌, 16, 306-318(1992)
- [11]赤沢堅造, 楠本秀忠, 藤井克彦: ヒト骨格筋の収縮力学定数の推定法, 医用電子と生体工学, 26, 196-240(1988)
- [12]朴炯俊, 楠本秀忠, 赤沢堅造: ヒト骨格筋の機械インピーダンス調節機構の解析, バイオメカニズム 10, 東京大学出版会, 45-54(1992)
- [13]H.Mashima, K.Akazawa, K.Kushima and K.Fujii : The force-load-velocity relation and the viscous-like force in the frog skeletal muscle, Jpn. J. Physiol., 22, 103-120(1972)
- [14]J.A.Nelder and R.Mead : A simplex method for function minimization, Computer J., 7, 308-313 (1965)

- [15]楠本秀忠, 赤澤堅造, 長谷裕司, 藤井克彦: 伸張反射張力の推定による脳の伸張反射調節機構の解明, バイオメカニズム 8, 東京大学出版会, 15-25(1986)
- [16]A. S.Bahler : Series elastic component of mammalian skeletal muscle, *Am. J. Physiol.*, 213, 1560-1564(1967)
- [17]G.A.Cavagna : The series elastic component of frog gastrocnemius, *J. Physiol. (Lond.)*, 206, 257-262(1970)
- [18]J.A.Hoffer and S.Andreassen : Muscle receptors and movement, ed. by A. Taylor and Prochazka, 311-324, Printed in Great Britain(1981)
- [19]B.Katz: The relation between force and speed in muscular contraction, *J. Physiol.*, 96, 45-64(1939)
- [20]J. M.Ritchie : The relation between force and velocity of shortening in rat muscle, *J. Physiol.*, 123, 633-639(1954)
- [21]K.Akazawa, J.W.Aldridge, J.D.Steeve and R.B.Stein : Modulation of stretch reflexes during locomotion in the mesencephalic cat, *J. Physiol.*, 329, 553-567(1982)
- [22]P.D.Cheney and E.E.Fetz : Functional classes of primate cortico-motorneuronal cell and their relation to active force, *J.Neurophysiol.*, 44, 773-791(1980)
- [23]E.V.Evarts, C.Fromm, J. Krolle and V.A.Jennings: Motor cortex control of finely graded forces, *J.Neurophysiol.*, 49, 1199-1215(1983)
- [24]古澤一夫, 白井伊三郎, 鈴木幸夫, 向井一夫: エネルギー代謝より見たる Optimum に就いて, 労働科学研究, 15, 584-589(1938)
- [25]G.A.Cavagna and M.Kaneko : Mechanical work and efficiency in level walking and running, *J. Physiol.*, 268, 467-481(1977)
- [26]P.W.Brand, R.B.Beach and D.E.Thompson : Relative tension and potential excursion of muscles in the forearm and hand, *J. Hand Surgery*, 6, 209-219(1981)



## 第5章 筋活動レベルと伸張反射の応答性の関係

### 5.1 緒言

伸張反射の働きは除脳固縮のネコを用いたLiddellら[1]の実験によってはじめて明らかにされ、筋が伸張されたときに、元の長さに戻るよう収縮を引き起こす反射として理解されている。通常我々が意識しないもので、運動制御の基礎となる反射である。伸張反射には、脊髄を経由する単シナプス性の短い潜時の反射(SR)と、脳などの高位中枢を経由する長い潜時の反射(LR)がある(第2.6図)。伸張反射において注目すべき点は、伸張反射が構造的にその特性が脳からの指令によって調節されることである。事実、Hammond[2]は伸張された筋に見られる一連の筋活動の変化を調べ、伸張反射が高位中枢によって調節されていることを報告した。その後、ヒトおよび実験動物の筋電図あるいは張力を計測して、Marsdenら[3]、Gottliebら[4]、Akazawaら[5,6]は、伸張反射弓が脊髄だけでなく、大脳皮質を経由することを示した。さらに、大脳皮質を経由する伸張反射の特性が大きく調節されることを明らかにしている。その後、種々の報告[7-20]があるが、伸張反射の特性が脳によってどの程度調節されているかを定量的に明らかにした報告はほとんどない。ヒトの運動機能を的確に評価するためには、脳によって伸張反射の特性がどの様に調節されているかを量的に明らかにする研究が重要な意味を持つ。

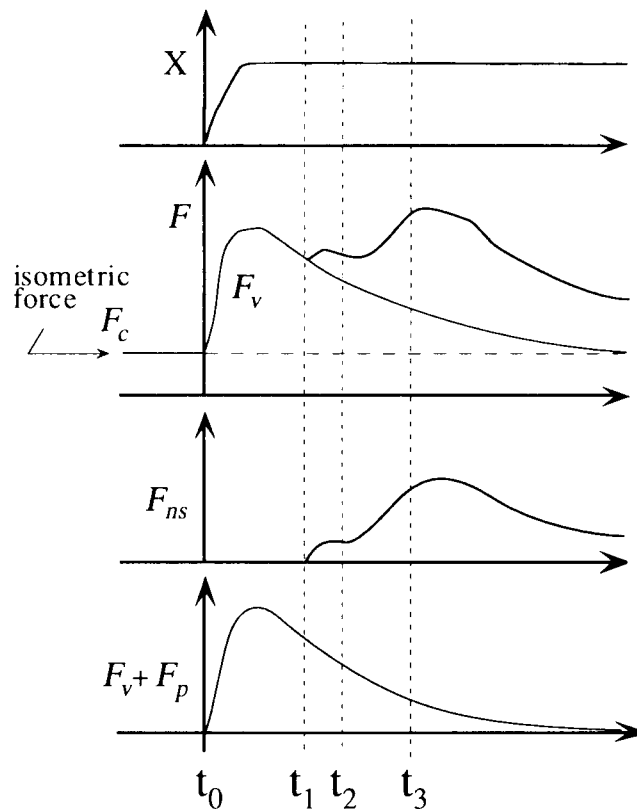
本章では、第4章で提案した筋の粘性・弾性係数の推定法ならびに力学モデルを用いて、伸張反射による発生張力を抽出[21]し、筋の活動レベルと伸張反射の応答性の関係を明らかにする。また、筋生理学上の興味からすると、伸張反射の働きについて、現在、筋長を一定に保つように働いているとする説[3,7]と、張力と筋長の比として表現される筋スティフネスを調節しているとする説[8,9]の2つがあり、いまだに結論が出ていない。この点についても、検討を加える。

## 5. 2 方法

### 5. 2. 1 実験方法

被験者は健常男子3名である。実験装置は、第3章と同じ装置を使用するので、ここでは実験方法について簡単に述べる。

被験者には、CRT上に輝線で示される母指の発生する張力（ストレインゲージ出力）と目標値を見て、一定の等尺性張力を維持するように指示した。次に、母指に固定したアルミ板の先端をボイスコイル型リニアモータを用いて3mmだけランプ状に伸展（伸展時間約15ms）した。なお、母指の伸展は被験者が予測できない時刻に行った。なお、母指指節間関節からアルミ板



第5. 1図 伸張に対する筋の張力応答の模式図

$t_0$ ,  $t_1$ ,  $t_2$ ,  $t_3$ はそれぞれ伸張刺激, short-latency reflex, long-latency reflex, 随意運動の開始時刻; 伸展によって増大した張力には, 2つの要素, 反射成分 $F_{ns}$ と筋粘弾性等による成分 $F_v + F_p$ がある

先端までの長さは70mmである。以下、長母指屈筋の伸張の量をアルミ板先端のそれで表現する。すなわち、以下に示す変位はアルミ板先端の変位であり、張力はアルミ板先端に換算した張力である。伸張反射によって発生する張力の指標として、短潜時の反射 (SR) については伸張開始後の時刻  $t_1 \sim t_2$  の間、長潜時の反射 (LR) については  $t_2 \sim t_3$  の間の平均値を用いる。 $t_1, t_2, t_3$  のそれぞれの時刻は 5. 3. 1 に示す実験により決定した。

伸展量、伸展速度が以下のすべての伸展実験で同じであるので、上述の各区間での平均張力は、各伸張反射の応答性 (以下、反射応答性 (reflex responsiveness) と略す)、あるいはループゲインを示す指標である。

## 5. 2. 2 伸張反射によって発生する張力成分の推定方法

収縮中の筋に変位  $X$  を与えると、測定される張力  $F$  には次の3つのシステムによって発生する張力が含まれる。

システム1は、収縮中の筋の粘弾性要素を示すものである。システム2では、神経活動によって筋に活動状態 (収縮力) が発現する。それが粘弾性によってフィルタされて外部に張力として現われる。この張力には、高位中枢からの指令によって随意的に発生される張力と伸張反射によって生じる張力が含まれることになる。システム3は、皮膚、血管、結合組織、筋細胞膜等の受動的要素を示すものである。システム1およびシステム3による張力をそれぞれ  $F_v, F_p$ 、システム2による張力のうち随意的に発現される張力を  $F_c$ 、伸張反射による発生張力を、 $F_{ms}$  とすると、筋全体の張力  $F$  は、

$$F = F_p + F_v + F_c + F_{ms} \quad (5-1)$$

として表現される。

第5. 1図に伸張に対する筋の応答の模式図を示す。上から順に変位、発生する全張力  $F$ 、システム2の伸張反射によって発生する張力  $F_{ms}$ 、システム1およびシステム3による張力  $F_v + F_p$  を表わしている。 $t_1 < t < t_2$  はSRの張力が発生する期間、 $t_2 < t < t_3$  はLRの張力が発生する期間、 $t_3$  は単純刺激反応時間であり、これ以降の時刻では随意的な運動 (voluntary reaction) になることを示す。

伸張反射によって生じる張力  $F_{ms}$  の推定は次の考察に基づいて行うことができる。

ここでの実験条件は、一定の等尺性張力を維持している筋を微量伸張することである。与える変位は常に同一である。この条件のもとではじめて以下の張力推定が可能になるというこ

とである。第4章で提案した筋の粘性・弾性係数の推定法を用いて受動的要素のパラメータならびに粘性・弾性係数を推定する。推定された値を筋の力学モデルに適用し、受動的要素および筋粘弾性による張力成分  $F_v + F_p$  を算出する。実測張力からこれらの張力を差し引くことにより、伸張反射によって生じる張力を求める。[21]

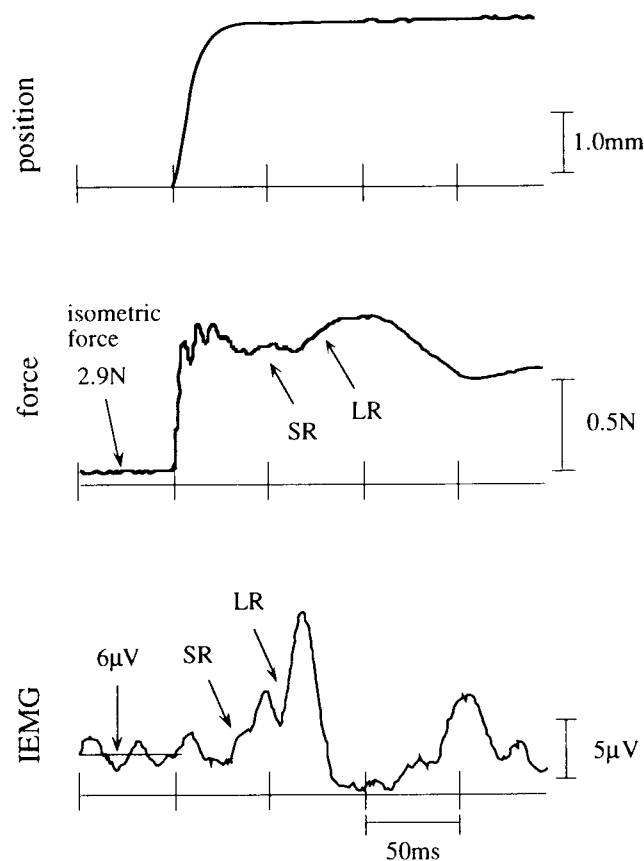
### 5. 2. 3 推定手順

ステップ1 受動的要素のパラメータの決定

4. 2節で示した推定法を用いて、受動的要素のパラメータの決定する。

ステップ2 筋の粘性・弾性係数の決定[22,23]

4. 2節で示した推定法を用いて、粘性・弾性係数を決定する。



第5. 2図 長母指屈筋の伸張に対する応答

30回の加算平均；等尺性張力2.9N(30% $F_{max}$ )伸展量3mm

SR, LRは short-latency reflexと long-latency reflexの応答を示す



### ステップ3 伸張反射張力の算出

ステップ1とステップ2で推定した受動的要素のパラメータと粘性・弾性係数を用い、反射がない場合 ( $F_{ns} = 0$ ) の張力 ( $F_c + F_v + F_p$ ) を算出できる。つまり、一定の等尺性張力を発生しているという条件 ( $X = \dot{X} = 0$ ) のもとでは計測される張力は収縮力に等しいため伸張反射によって発生する張力  $F_{ns}$  は

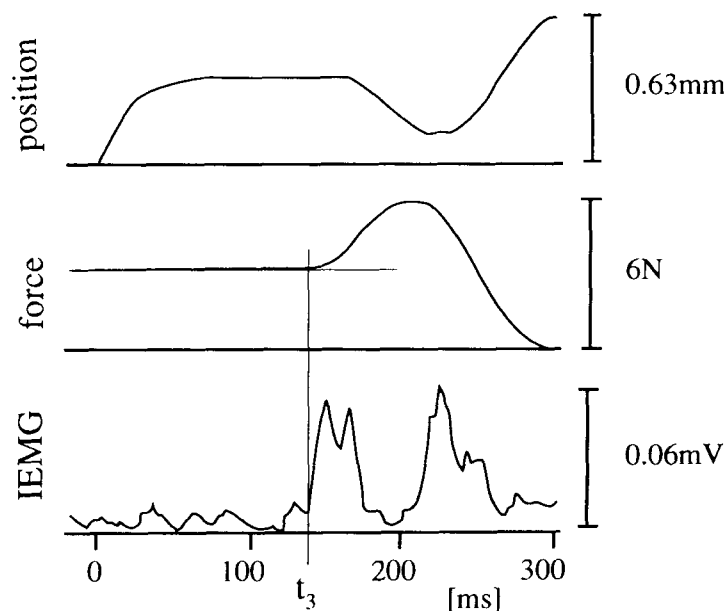
$$F_{ns} = F - (F_p + F_v + F_c) \quad (5-2)$$

として求めることができる。

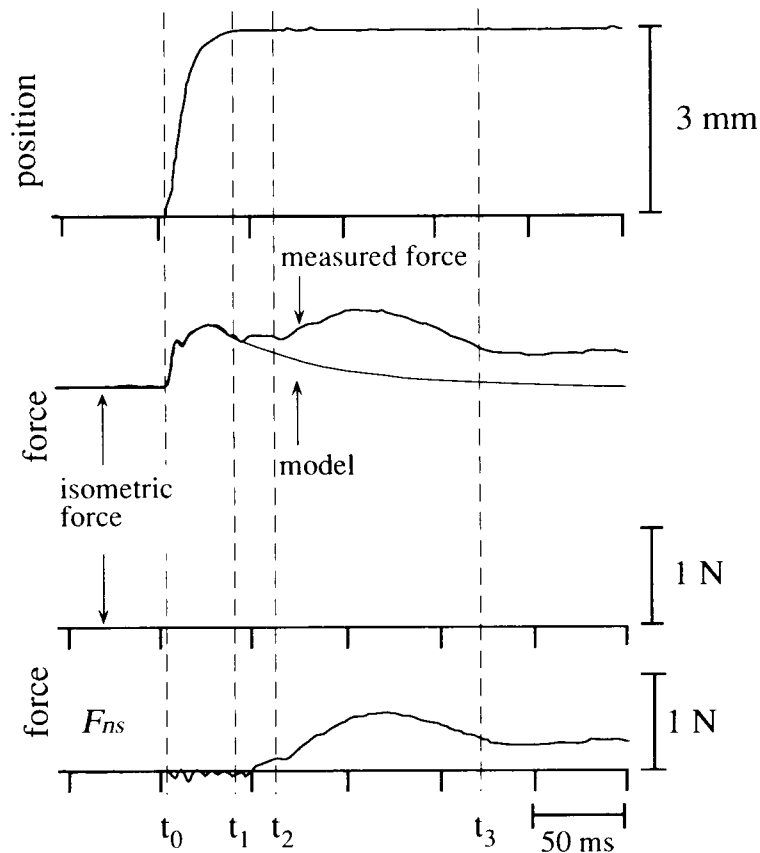
## 5. 3 結果

### 5. 3. 1 伸張反射の潜時と反応時間

$30\%F_{max}$  の等尺性張力 (2.9N) を発生している母指に約3mmのランプ状伸展を与えて応答を計測し、30回の加算平均を行った。結果を第5. 2図に示す。第5. 2図の上段より順



第5. 3図 反応時間計測結果  
刺激は0.4mmの伸展、等尺性張力は2.9N ( $30\%F_{max}$ )

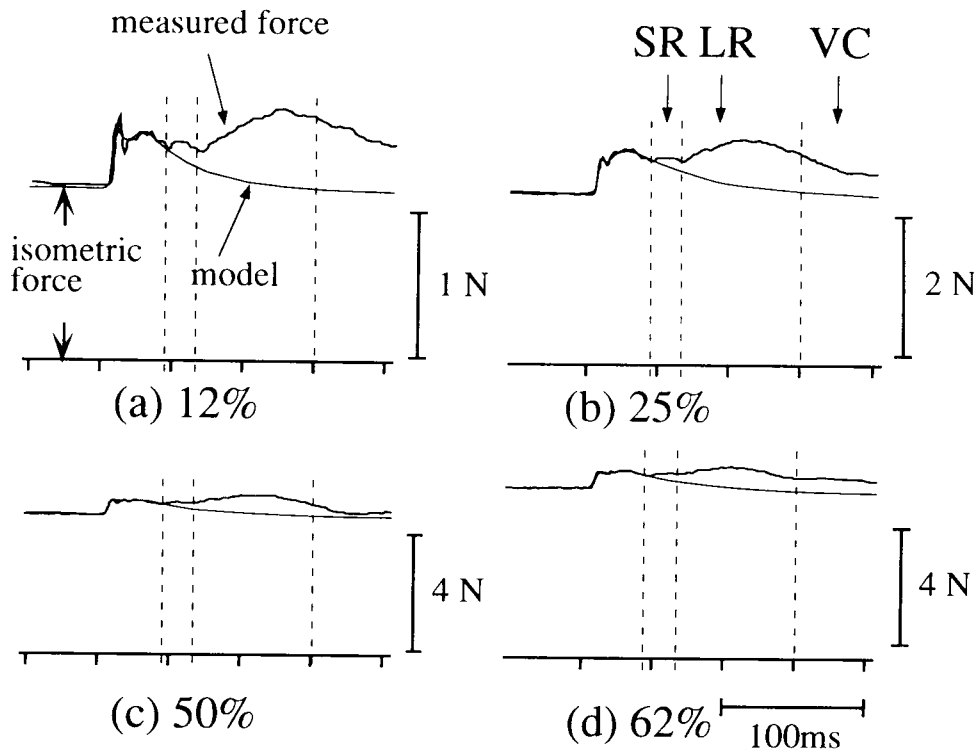


第5.4図 伸張反射張力の推定結果

等尺性張力は  $2.5\text{N}$  ( $25\%F_{\max}$ ) ;  
 実測張力からモデルによって算出された筋粘弾性等  
 による張力を差し引くことにより下段の反射による  
 張力が算出される

に、変位、張力、IEMGである。伸展開始後約  $25\text{ms}$  までは、IEMG はほとんど変化がなく、 $25\text{ms}$  後および  $50\text{ms}$  後の2度にわたり IEMG に顕著な増大が見られる。それらはそれぞれ SR,LR に相当するものである。IEMG の増大からそれに相当する張力増大までには約  $10\text{ms}$  の遅れがある[19,24]。すなわち、伸展開始後約  $35\text{ms}$  までの張力増大は主として筋粘弾性によるもので、 $35\text{ms}$  および  $60\text{ms}$  以後の張力増大はそれぞれ SR および LR に対応するものである。

随意運動の応答の遅れ  $t_3$  を決定するため、刺激に対して最も速く随意的に反応する単純刺激反応時間を計測した。変位約  $0.4\text{mm}$ 、伸展時間約  $25\text{ms}$  のランプ状の伸展刺激を母指に与えた。被験者には刺激に対してただちに母指を屈曲するように指示した。予備実験によって、用いた



第5.5図 種々の等尺性張力12, 25, 50, 62% $F_{max}$ における  
 実測張力とモデル応答  
 SR, LR, VCはそれぞれshort-latency reflex, long-latency reflex  
 随意運動の区間

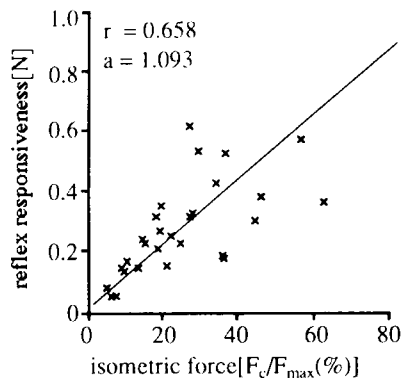
伸展刺激がほとんど伸張反射を誘発しないことを確かめた。第5.3図は実験結果の一例である。同様の実験を10回行い、その中で最も短い遅れをその被験者の反応時間とした。反応時間は被験者FT, HK, JHではそれぞれ117ms, 146ms, 172msであった。

なお、等尺性張力を0% $F_{max}$ と30% $F_{max}$ の2種類について、反応時間を計測したが有意な差はなかった。

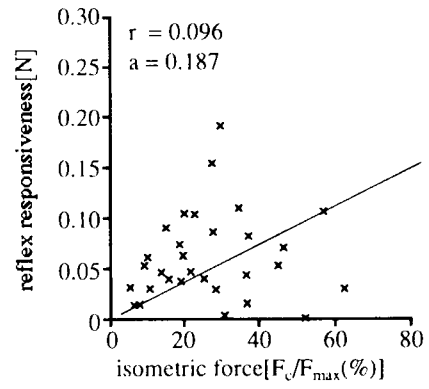
以上の結果から、伸張反射張力の推定区間はSRについては35ms ( $t_1$ ) ~ 60ms ( $t_2$ ), LRについては60ms ( $t_2$ ) ~  $t_3$ とした。

### 5.3.2 伸張反射によって発生する張力成分

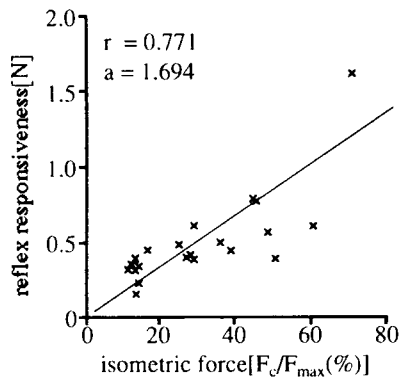
第5.4図に伸張反射によって発生した張力を算出した結果を示す。なお、60ms ~  $t_3$ の間にはSRによる張力が含まれるが、その影響は小さいものである。SRとLRの各期間における反射応答性の最大値は第5.4図では、SRは0.1N, LRは0.49N (25% $F_{max}$ )であった。



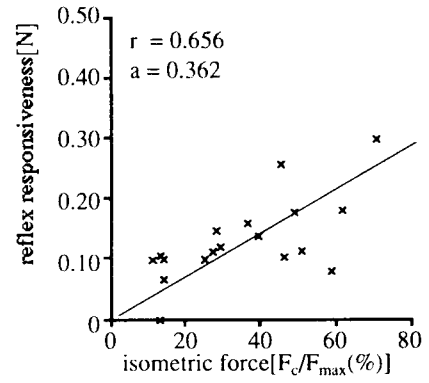
(a) (sub. FT)



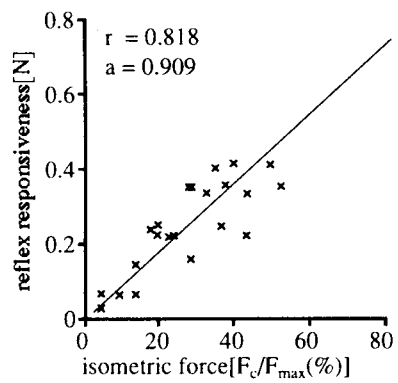
(b) (sub. FT)



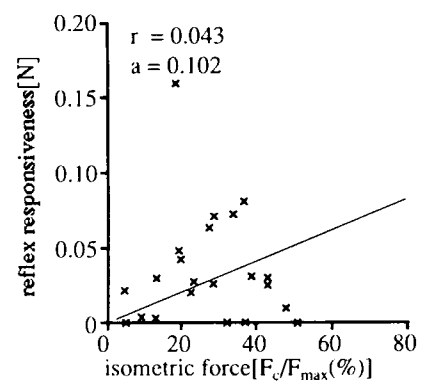
(c) (sub. HK)



(d) (sub. HK)



(e) (sub. JH)



(f) (sub. JH)

long-latency reflex

short-latency reflex

第5.6図 3名の被験者の等尺性張力と伸張反射の応答性の関係

(a), (c), (e)はlong-latency reflex, (b), (d), (f)はshort-latency reflex ;  
縦軸は反射応答性 (各区間の平均値), 横軸は等尺性張力で $\%F_{max}$ で表わす

### 5.3.3 伸張反射の応答性

第5.5図は, 等尺性張力を12%, 25%, 50%, 62% $F_{max}$ の場合の実測張力とモデル応答を

重ね書きした。伸張反射による張力成分が等尺性張力の増大とともに大きくなっていることが分かる。3名の被験者について、反射によって発生した張力成分を各時間で平均し、反射応答性を算出した。

反射応答性を等尺性張力に対してプロットした結果を第5.6図に示す。各1点は1回の実験結果である。第5.6図の(a), (c), (e)はLR, (b), (d), (f)はSRについてである。いずれの被験者も等尺性張力の増大に伴いLR, SRの反射応答性は増大した。

## 5.4 検討

本研究では、次の仮定を行ったので、まずそれについて考察する。

(1) 実験中、伸展開始から、25msまでの区間では、 $\alpha$ 運動ニューロンからの指令つまり筋の活動状態は一定であること。

(2) 筋を伸張する変化が小さいため筋長の変化が少なく、収縮力は伸張による影響を受けないこと。

まず、第1の仮定については、実験結果(第5.2図)から分かるように、伸展開始後約25msまでのIEMGは伸展開始前のIEMGとほぼ同じであることより、脊髄 $\alpha$ 運動ニューロンの活動が伸展開始前後で変化していないものと言える。第2については、アルミ板先端の変位は、約3mmであった。これを、筋が受けた変位に換算すると、関節部のモーメントアームを $d$ 、アルミ板先端の変位 $X$ 、関節の回転中心から計測点(アルミ板先端)までの距離を $r$ 、回転角度を $\theta$ とする

$$X = r\theta \quad (5-3)$$

$$\Delta L = d\theta \quad (5-4)$$

今、関節部のモーメントアーム $d$ を10mmとすると、 $X$ は3mm、 $r$ は70mmであるから、 $\Delta L$ は0.4mm程度となり、長母指屈筋の自然長(約50mm)の約1%未満であった。この微小変位では、収縮力はその影響を受けない[25]。

本研究で得られた重要な結果の一つは、等尺性張力の増大と共に、SR, LRの反射張力が増大したことである。一方、Houkら[5]、Hofferら[9]は除脳ネコのヒラメ筋を用いて、伸張反射が筋長の制御ではなく、モータサーボ系(筋粘弾性と伸張反射を含む系)のステイフネスを一定に維持するように働いていることを示唆した。さて、本研究では、等尺性張力の増大と共に

筋粘弾性による張力および反射応答性が共に増大することを示した。すなわち、ヒト長母指屈筋においては、Houkらのいうステイフネスが一定という仮説が成立しないと言える。一方、ステイフネスが増大することは外力に対して筋長、つまり手の姿勢が変化しにくいことを意味しており、伸張反射が筋長の調節に働いていることを示唆するものと考えられる。また、Akazawaら[6]、Kanosueら[26]は、中指伸筋の単一MUの発射周波数および長母指屈筋の表面筋電図を計測し、同様の結論を得ている。もちろん、伸張反射のみが、位置制御に働くのではなく、筋粘弾性による働きを補助する形で機能しているわけである。実際に、伸張することによって発生する張力のうちで、伸張反射による張力が占める割合を算出すると、伸張反射による張力、筋粘弾性による張力はそれぞれ、SRでは18%、82%、LRでは75%、25%（等尺性張力 $25\%F_{max}$ ：被験者HK）であった。

次に、伸張反射のループゲインの増大がいかなる神経経路によってなされるかについて考察する。

SRの反射応答性は等尺性張力が大きいほど増大した。これは、等尺性張力発揮と同時に、脳からの下降性の指令が $\gamma$ 運動ニューロンを介して筋紡錘の感度を高めるか（ $\alpha$ - $\gamma$ 連合）[27]、 $\alpha$ 運動ニューロンの興奮性を高めるかのいずれかあるいは両者によるものと考えられる。LRの反射応答性も等尺性張力の増大と共に大きくなった。これは、SRと共通の要素である筋紡錘の感度の上昇と $\alpha$ 運動ニューロンの興奮性の増大によっても説明できるが、さらに、脳からの指令が脊髄内でのmotor-neuron-poolの興奮性を高めていること、あるいはtrans-cortical loopのゲインを高めていることによることも考えられる。しかし、今回の結果からは上述の2つのlong-latency loopのどのループゲインが増減したかについては明確にできない。

## 5. 5 結言

伸張によって発生する張力のうち伸張反射による張力を抽出する手法を考案し、ヒトの長母指屈筋に適用した。これは筋の粘性・弾性係数の推定法ならびに力学モデルを用いる手法である。等尺性張力（筋の活動レベル）を変えた場合のSR（短潜時の反射）とLR（長潜時の反射）によって発生した張力成分を抽出した。以下に本章の結果を要約する。

(1) ヒトの母指にランプ状に微量の変位（3mm、伸展時間15ms）を与え、その時の発生張力、変位、IEMG、加速度、速度を測定した。

(2) 筋伸張の後、増大する張力のうち35msからはSR、60msからはLRによって発生するこ

とを示した。

(3) 等尺性張力を増大した場合、SR、LRの反射応答性は増大した。

(4) 筋を伸張することによって発生する張力応答のうちで、伸張反射による張力成分が占める割合を算出すると、伸張反射による張力成分、筋粘弾性による張力成分はそれぞれ、SRでは18%、82%、LRでは75%、25%（等尺性張力 $25\%F_{max}$ ）であった。

(5) (3)の結果より、モータサーボ系（筋粘弾性と伸張反射を含む系）のステイフネスが等尺性張力の増大とともに大きくなることを明らかにした。

## 第5章の参考文献

- [1] E.G.Liddle and C.S.Sherrington: Reflexes in response to stretch (myotatic reflexes), Proc. Roy. Soc., B, 96, 212-242(1924)
- [2] P.H.Hammond, P.A.Merton and G.G.Sutton: Nervous gradation of muscular contraction, Br.Med. Bull., 12, 214-218(1956)
- [3] C.D.Marsden, P.A.Merton and H.B.Morton: Servo action in the Human Thumb, J.Physiol., 257, 1-44(1976)
- [4] G.L.Gottlieb and G.C.Agarwal: Response to sudden torques about ankle in man: myotatic reflex, J.Neurophysiol., 42, 91-106(1979)
- [5] K.Akazawa, J.W.Aldridge, J.D.Steeve and R.B.Stein: Modulation of stretch reflexes during locomotion in the mesencephalic cat, J. Physiol., 329, 553-567(1982)
- [6] K.Akazawa, T.E.Milner and R.B.Stein: Modulation of reflex EMG and stiffness in response to stretch of human finger muscle, J.Neurophysiol., 49, 16-27(1983)
- [7] C.D.Marsden, P.A.Merton H.B.Morton and J.C.Rothwell: Reliability and efficacy of the long-latency stretch reflex in the human thumb, J.Physiol., 316, 47-60(1981)
- [8] J.C.Houk: Regulation of stiffness by skeletomotor reflexes, Ann.Rev.Physiol., 41, 99-114 (1979)
- [9] J.A.Hoffer and S.Andreassen: Regulation of soleus muscle stiffness in premammillary cats, J.Neurophysiol., 45, 267-285(1981)
- [10] P.E.Crago, J.C. Houk and Z. Hasan: Regulatory actions of human stretch reflex, J.Neurophysiol., 39, 925-935(1976)

- [11]C.Ghez and Y.Shinoda : Spinal mechanisms of the functional stretch reflex, *Exp. Brain. Res.*, 32, 55-68(1978)
- [12]A.Hendrie and R.G.Lee : Selective effects of vibration on human spinal and long-loop reflex, *Brain Res.*, 157, 369-375(1978)
- [13]C.D.Marsden, J.C.Rothwell and B.L.Day : Long-latency automatic responses to muscle stretch in man, Origin and Function, *Adv.Neurol.*, 39, 509-539(1983)
- [14]T.Sinkjaer, E.Toft, S.Andreassen and B.C.Hornemann : Muscle stiffness in human ankle dorsiflexors: Intrinsic and reflex components, *J.Neurophysiol.*, 60, 1110-1121(1988)
- [15]R.R.Carter, P.E.Crago and M.W.Keith : Stiffness regulation by reflex action in the normal human hand, *J.Neurophysiol.*, 64, 105-118(1990)
- [16]R.R.Carter, P.E.Crago and P.H.Gorman : Nonlinear stretch reflex interaction during cocontraction, *J.Neurophysiol.*, 69, 943-952(1993)
- [17]H.Mashima, K.Akazawa, H.Kushima and K.Fujii : The force-load-Velocity relation and viscous-like force in the frog skeletal muscle, *Jpn.J.Physiol.*, 22, 103-120(1972)
- [18]J.C.Rothwell, M.M.Traub and C.D.Marsden : Influence of voluntary intent on the human long-latency stretch reflex, *Nature, London*, 286, 496-498(1980)
- [19]S.Zhou, D.L.Lawson, W.E.Morrison and I.Fairweather : Electromechanical delay in isometric muscle contractions evoked by voluntary, reflex and electrical stimulation, *Eur. J. Appl. Physiol*, 70, 138-145 (1995)
- [20]R.G.Lee and W.G.Tatton : Motor responses to sudden limb displacements in primates with specific CNS lesions and in human patients with motor system disorders, *Can.J.Neurol.Sci.*, 2, 285-293(1975)
- [21]楠本秀忠, 赤澤堅造, 長谷裕司, 藤井克彦 : 伸張反射張力の推定による脳の伸張反射調節機構の解明, *バイオメカニズム* 8, 東京大学出版会, 15-25(1986)
- [22]赤澤堅造, 楠本秀忠, 藤井克彦 : ヒト骨格筋の収縮力学定数の推定法, *医用電子と生体工学*, 26, 196-204 (1988)
- [23]朴炯俊, 楠本秀忠, 赤澤堅造 : 感度解析を用いたヒト骨格筋の力学特性のパラメトリック推定法, *バイオメカニズム学会誌*, 16, 306-318 (1992)
- [24]P.V.Komi : Physiological and Biomechanical correlate of muscle function: Effects of muscle structure and atretch-shortening cycle on force and speed, *EXERC. SCI. REV.*, 12, 81-121(1984)
- [25]H.Mashima, K.Akazawa, H.Kushima and K.Fujii : Graphical analysis and experimental determina-



tion of the active state in frog skeletal muscle, *Jpn.J.Physiol.*, 23, 207-240(1973)

[26]K.Kanosue, K.Akazawa and K.Fujii : Modulation of reflex activity of motor unit in response to stretch human finger muscle, *Jpn.J.Physiol.*, 33, 995-1009(1983)

[27]A.B.Vallbo : Human muscle spindle discharge during isometric voluntary contraction, Amplitude relation between spindle frequency and torque, *Acta.Physiol.Scand.*, 90, 319-336 (1974)



## 第6章 伸張反射の調節に関するモデル解析

### 6.1 緒言

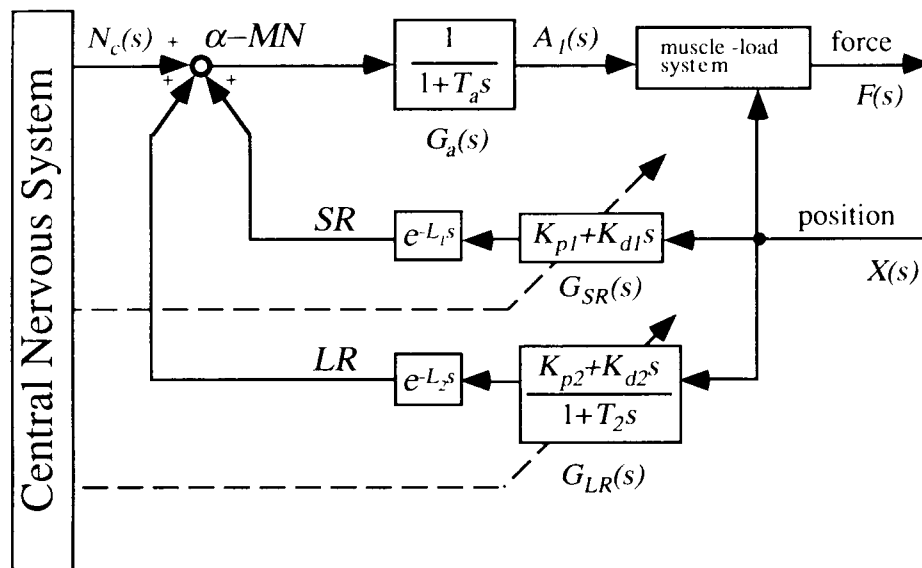
第5章では、筋の活動レベルの増大とともにSR（短潜時の反射）とLR（長潜時の反射）の応答性も増大することを明らかにした。本章では、張力制御におけるモードの違いが伸張反射系の脳内の伝達特性にどのような違いをもたらすかを明確にするために、数学モデルを用いて伝達特性をパラメトリックに推定する手法を提案[1]し、ヒトの長母指屈筋に適用する[2]。被験者に行わせる張力制御のモードを次の2種類に設定する。すなわち、(1)一定の収縮力を維持するよう指示し、母指が伸展されたとき、次に行う動作（指示）を変えた場合、つまり、実験に先立ち、被験者には母指伸展に対して、「張力を増大しろ」、「脱力しろ」のいずれかの指示を被験者に与えた場合、(2)筋の発生する収縮力レベルを随意的に変えた場合について解析する。

### 6.2 方法

#### 6.2.1 実験方法

実験装置は、第3章と同様のシステムを用いるので、ここでは、簡単に述べる。

被験者（健常男子6名）の左手を水平な台の上に置き、手、母指基節を固定して、母指指節間関節のみを屈伸可能とした。母指にアルミ板を取り付け、アルミ板先端はダクロン糸を介してボイスコイル型リニアモータに接続した。張力は母指に取り付けたアルミ板に貼付したひずみゲージによって検出し、同時にアルミ板先端の変位量、速度、加速度を測定した。また、長母指屈筋の表面筋電位を双極誘導し、全波整流・平滑化（ペイントフィルタ、30Hz）した信号（IEMG）を計測した。以上の変量をA-D変換（サンプル間隔、1ms）し、計算機に入力した。



第6. 1図 伸張反射系の数学モデル

まず、モータの位置サーボにより母指を一定に制御し、被験者には、CRT上に輝線で示される母指張力（ひずみゲージ出力）を見て、目標値に一致させるように指示した。一定張力が維持されているとき、母指を予期せぬ時刻にモータを用いて約4.8deg（アルミ板先端で5mm）だけランプ状に伸展した。実験の前に、各被験者の等尺性の最大随意収縮力  $F_{max}$  と刺激反応時間  $L_3$  を計測した。

上記の実験を次の2つの張力制御のモードで行った。

- (1) 実験に先立ち、母指の伸展に対して「脱力しろ」と「張力を増大しろ」の2種類の指示を与える実験。等尺性張力のレベルは両指示で同一にした。
- (2) 等尺性張力のレベルを種々変える実験。被験者には母指の伸展に対して随意的に反応しないように「抵抗するな」の指示を与えた。

## 6. 2. 2 伸張反射系の数学モデル

従来、伸張反射系の数理解析を目的として、多くの数学モデルが提案されている[3-7]。本章では、伸張反射の神経機構の伝達特性をパラメトリックに推定する目的のため、伸張反射の本質的な特性を説明でき（短潜時の脊髓反射と脳などの中枢神経系を經由する長潜時の反射[8]を含み）、そしてできるだけ単純な、つまりパラメータを高い信頼度で推定できるように、パラメータの個数を可能な限り少ないモデルを用いる[1]。なお、本推定法では、筋の粘性・弾性係

数を単独に推定する必要があり、ここでは、第4章で提案した推定法を用いる。

伸張反射の神経機構を考慮して作成した伸張反射系の数学モデルを第6.1図に示した。母指の運動は回転系であるが、本研究で扱う角度変化は微小量であるので、ここでは直線系で表現している。入力高位中枢から $\alpha$ 運動ニューロン（以下 $\alpha$  MNと略す）への指令 $N_c$ （随意運動を発生させる信号）と母指先端の変位 $X$ 、出力が母指先端に加わる張力 $F$ である。神経信号は、パルス列であるが、ここでは神経信号の情報（パルス頻度）をアナログ量で表現している。

SRは単シナプス性であり、そして筋紡錘が筋の伸展量および伸展速度を検出する器官であるので、SRの伝達関数 $G_{SR}(s)$ を

$$G_{SR}(s) = K_{p1} + K_{d1}s \quad (6-1)$$

と表わす。なお、 $K_{p1}$ 、 $K_{d1}$ は定数である。 $G_{SR}(s)$ を1次遅れ・進みで表現し、パラメータ推定を行った結果、1次遅れの時定数がきわめて小さい値であることがわかり、ここでは1次進みで表現している。一方、LRとしては、Ia、II、Ib線維からのフィードバックと遅れの異なる種々の経路を考慮する必要があり、ここではこれらの特性をすべて含めて、LRの伝達関数 $G_{LR}(s)$ を

$$G_{LR}(s) = (K_{p2} + K_{d2}s)/(1 + T_2s) \quad (6-2)$$

で表わす。なお、 $K_{p2}$ 、 $K_{d2}$ は定数である。 $\alpha$  MNはここでは単なる加算器として、 $\alpha$  MNと筋の収縮力発生要素のゲイン（収縮力/ $\alpha$  MNの発火頻度）は、 $G_{SR}(s)$ および $G_{LR}(s)$ のゲインに含める。 $\alpha$  MNの発火頻度と収縮力の関係、 $G_a(s)$ を

$$G_a(s) = 1/(1 + T_a s) \quad (6-3)$$

で表現する[9]。なお、 $T_a$ は定数である。 $L_1$ および $L_2$ を、それぞれ伸張が加えられてからSRとLRの伸張反射が発生するまでの潜時とする。筋の発生する収縮力 $A_1$ は

$$A_1(s) = [N_c(s) + G_{SR}(s)\exp(-L_1s)X(s) + G_{LR}(s)\exp(-L_2s)X(s)]G_a(s) \quad (6-4)$$

で表現される。

本研究では、すでに提案した筋・骨格・負荷系の力学モデルを用いる[10]。このモデルは非線形であるが、ここでは理解を容易にするために線形化して説明する。指・測定装置の質量を

$m$ , 関節回りの粘性係数を  $D$  とする. 張力  $F(t)$  は, 変位  $X$  と収縮力  $A_1$  の関数であり,

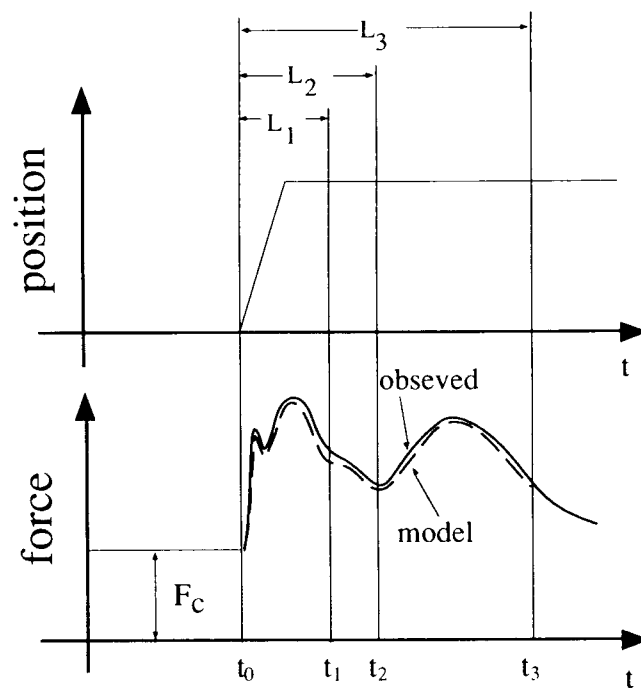
$$F(s) = \{G_p(s) + G_m(s)\}X(s) + G_2(s)A_1(s) \quad (6-5)$$

$$G_p(s) = ms^2 + Ds + Q_1 \frac{1 + R_1s}{1 + R_0s} \quad (6-6)$$

$$G_m(s) = Q_2 \frac{1 + R_2s}{1 + R_0s} \quad (6-7)$$

$$G_2(s) = \frac{Q_3}{1 + R_2s} \quad (6-8)$$

となる.  $G_p(s)$  は  $m$ ,  $D$  および皮膚, 結合組織などの受動的要素の粘弾性を,  $G_m(s)$  は筋粘弾性を表わす伝達関数である.  $G_2(s)$  は収縮力  $A_1(s)$  に対しての筋の粘弾性の効果を表わす伝達関数である. なお,  $Q_1, Q_2$  は定数,  $R_0, R_1, R_2$  は時定数である.



$L_1$ : latency of SR  
 $L_2$ : latency of LR  
 $L_3$ : voluntary reaction time

第6. 2図 ランプ状伸張に対する張力応答の模式図

### 6. 2. 3 パラメータ推定の手順

伸張反射系の神経機構（筋紡錘・中枢神経系）のパラメータ  $K_{p1}$ ,  $K_{d1}$ ,  $K_{p2}$ ,  $K_{d2}$ ,  $T_2$  を推定することが目的であり、受動的要素、筋、伸張反射の神経機構の順にパラメータを推定する。弛緩時には、伸張反射はほとんど働いていないので（第6. 3図参照）、弛緩時の筋を微小量伸張し、張力と変位の関係から、第4章で提案した推定法を用いて受動的要素のパラメータを推定する。

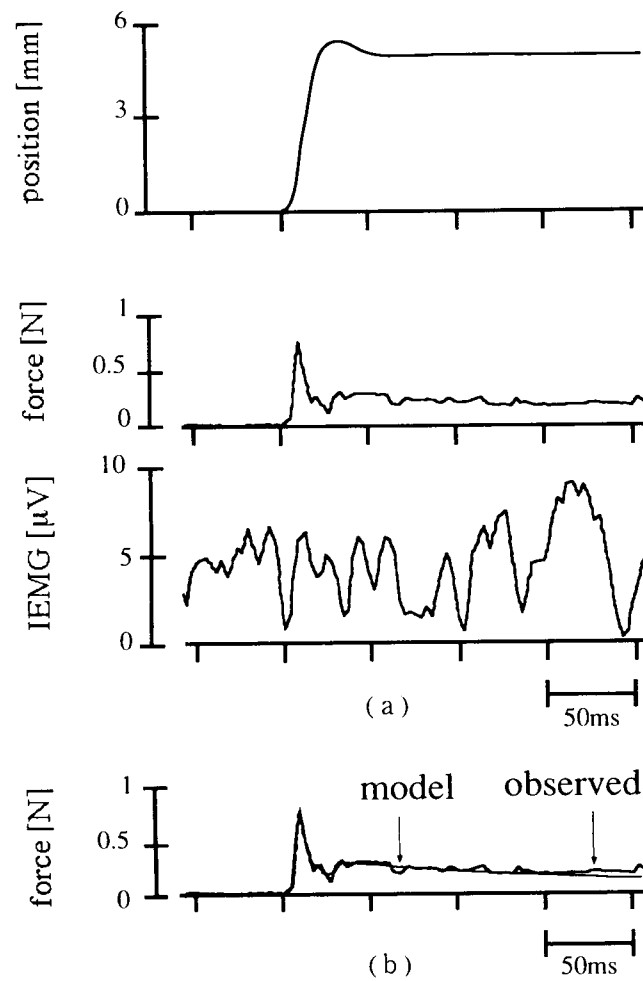
一定の等尺性張力  $F_0$  を発生している筋をランプ状に伸張した時の張力の時間応答の模式図を第6. 2図に示す。伸張開始時刻を  $t_0$  とし、短潜時の反射（SR）、長潜時の反射（LR）、刺激反応時刻（単純刺激に対して最も早く随意反応が発現する時刻）をそれぞれ  $t_1$ ,  $t_2$ ,  $t_3$  とする。時刻  $t_0 \sim t_1$  の区間の伸張に対する張力応答は、筋・骨格・負荷系によるもののみであるので、この区間の実測張力とモデルの応答とを対比して筋の粘性・弾性係数を定める。なお高い感度で粘性・弾性係数を推定するため、区間を  $t_1$  より 15ms 延長し（ $t_0$  から 50ms の区間）、そして延長区間については、伸張反射 SR による張力が含まれていることを考慮して（第4章 4. 2. 2項参照）推定を行う。

伸張反射のパラメータは、時刻  $t_1 \sim t_3$  の区間の張力  $F(t)$  と変位の関係から推定される。すなわち、実測の変位と式（6-1）～（6-8）を用いて得られるモデルの張力応答  $F_m(t)$  と実測張力  $F(t)$  の誤差の2乗積分値をパワーで正規化した値  $E_r$ ,

$$E_r = \frac{\int_{t_1}^{t_3} [F_m(t) - F(t)]^2 dt}{\int_{t_1}^{t_3} F(t)^2 dt} \quad (6-9)$$

が最小となるように、パラメータ（ $K_{p1}$ ,  $K_{d1}$ ,  $K_{p2}$ ,  $K_{d2}$ ,  $T_2$ ）を推定する。ここでは非線形計画法で用いられる最適化手法の一つであるシンプレックス法[11]を用いる。

式（6-1）～（6-8）を用いて  $F_m(t)$  を算出するとき、次のように設定している。すでに推定した筋・骨格・負荷系のパラメータを用いる。一定の等尺性張力を発生するように被験者に指示しているので、伸展時刻  $t_0$  から随意運動の発現する時刻  $t_3$  の間は、上位中枢から  $\alpha$  運動ニューロンへの指令  $N_c(t)$  は伸展前の値（一定値）に維持されている、と仮定する。また、電気刺激した際の示指第1背側骨間筋の張力応答を参考にして[9]、 $G_a(s)$  の時定数  $T_a$  を  $T_a = 10\text{ms}$  とする。SR と LR のそれぞれの潜時  $L_1$ ,  $L_2$  は筋電図を参考にして、 $L_1 = 35\text{ms}$  とし、 $L_2$  は個人差があると考え、 $L_2 = 60 \pm 10\text{ms}$  の範囲でモデル応答が実測張力に最もよく一致する値に定める。刺激反応時間  $L_3$  はあらかじめ計測しておいた。6名の被験者の  $L_2$ ,  $L_3$ ,  $F_{max}$



第6.3図 弛緩時の応答 (a) とシミュレーション結果 (b)

は、それぞれ  $L_2 = 52 \sim 56\text{ms}$ ,  $L_3 = 120 \sim 155\text{ms}$ ,  $F_{max} = 13.5 \sim 25.5\text{N}$ であった。

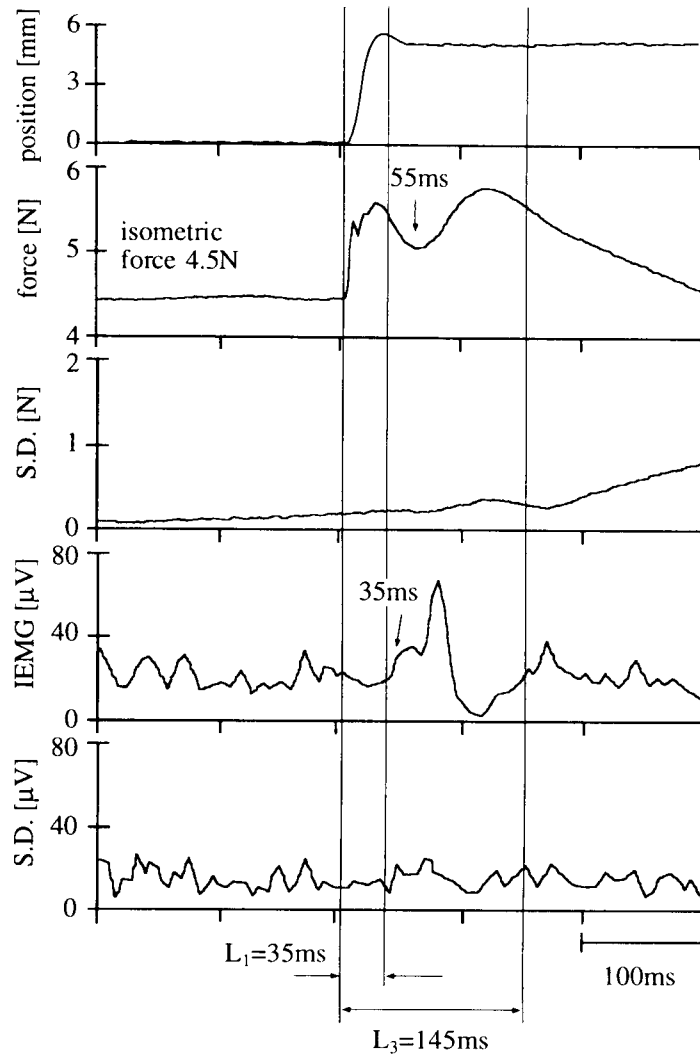
### 6.3 伸張反射応答の計測結果

#### 6.3.1 弛緩時と収縮時の応答

弛緩時の母指を伸展した時の応答を第6.3図(a)に示した。張力応答には指の質量、受動的要素の粘弾性の効果が現われているが、伸展による筋活動の著明な増大はほとんど見られない。伸張反射がほとんど働いていないことが分かる。

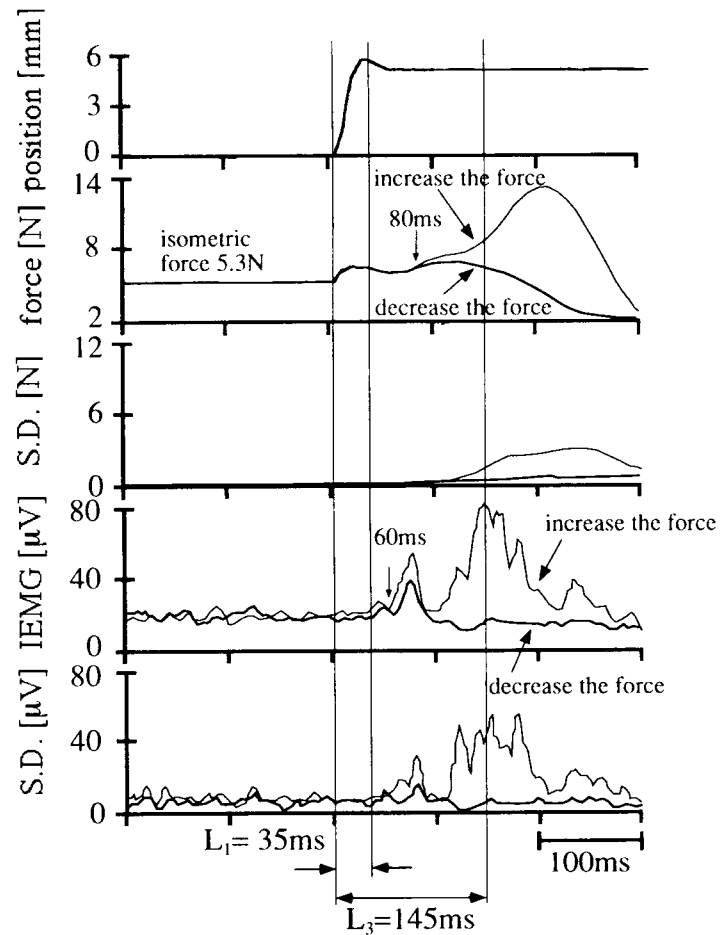
被験者に  $0.24F_{max}$  (4.5N) の等尺性張力を発生させた時の母指伸展に対する応答の一例 (10



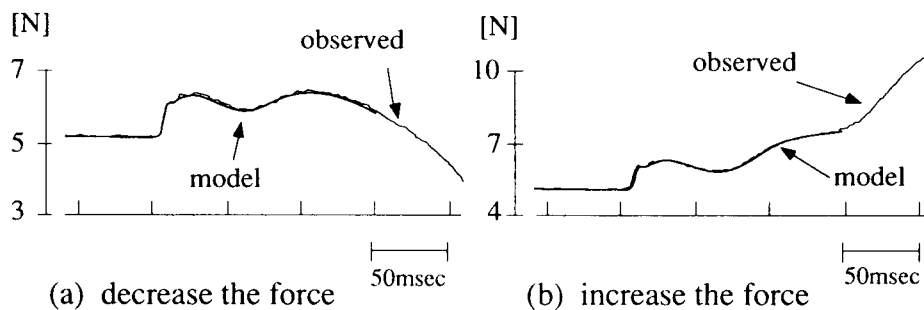


第6. 4図 収縮時の母指を伸展した時の計測結果  
 (10回の加算平均)  
 $F_c=4.5\text{N}$ , 伸展速度=約 $320\text{deg/s}$ ,  $F_{max}=19\text{N}$

回の加算平均)を第6. 4図に示す。伸展開始後、約35ms(矢印)まではIEMGには顕著な変化はなく、それ以後伸張反射によるIEMGの著明な増大が見られた。また、張力応答では約55ms(矢印)以後にLRによると考えられる大きな張力増大が見られる。しかし、SRによると考えられる張力増大は、明確には識別することが困難である。第6. 4図の上から3段目、5段目にそれぞれ、各時刻の張力とIEMGの標準偏差を示す。随意運動が発現するまで(伸展開始後約145ms)、張力応答の標準偏差は、小さく安定した応答が得られていたことが分かる。筋電信号が不規則雑音のような信号であるためIEMGの標準偏差は大きい。10回の実験におい



第6.5図 伸展に対して「張力を増大しろ」, 「脱力しろ」の指示を与えた時の計測結果  
各10回の応答の加算平均,  $21\%F_{max}$ ,  $F_{max}=25.2\text{N}$



第6.6図 「張力を増大しろ」, 「脱力しろ」の指示の時の応答のシミュレーション結果( $20\%F_{max}$ ,  $F_{max}=25.2\text{N}$ )  
モデルの張力応答は時刻145msまで

て、位置の時間経過はほとんど同一であり、標準偏差の最大が0.05mm以下であった。そこで、図には位置の標準偏差は表示していない。

### 6. 3. 2 指示を変えた場合の応答

第6.5図は、伸展に対して「脱力しろ (decrease the force)」および「張力を増大しろ (increase the force)」の指示を与えたときの張力応答の一例（10回の加算平均）を、重ね書きして示した。細い実線と太い実線はそれぞれ、「張力を増大しろ」、「脱力しろ」の指示を与えた場合の応答を示す。等尺性張力は5.3N（約20% $F_{max}$ ）である。第6.5図に示されるように、「張力を増大しろ」指示の場合のIEMGは伸展開始後約60ms、張力応答では約80msから顕著な増大が見られる。つまり、LRが活性化されているわけである。一方、「脱力しろ」指示の場合、LRが抑制されている。なお、これらの実験ではSRによるIEMGおよび張力の増大は小さく、明確にすることは困難である。

## 6. 4 伸張反射系のパラメータ推定結果

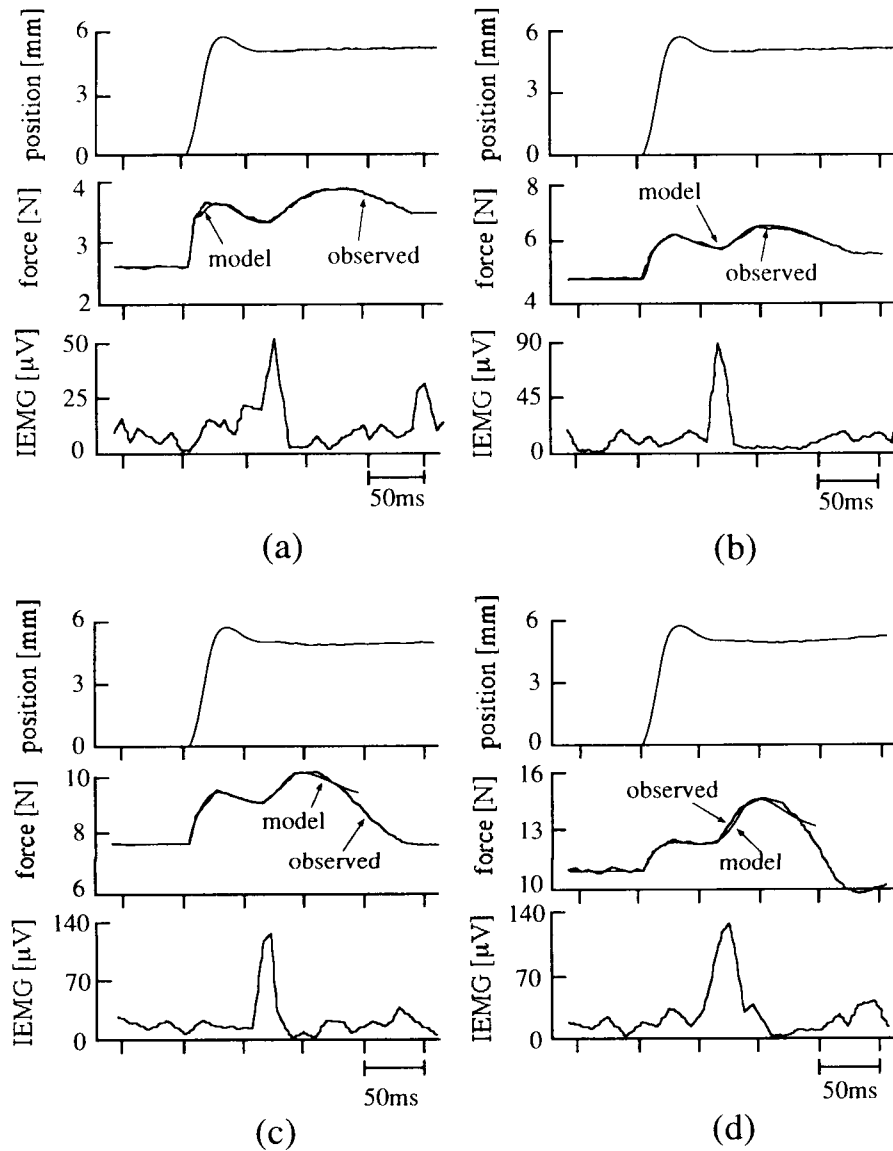
### 6. 4. 1 指示および等尺性張力を変えた時のシミュレーション結果

弛緩時の張力応答とモデル応答を第6.3図(b)に一例を示した。実測張力によく一致している。

指示を変えた場合の張力応答についてシミュレーションを行った。第6.6図にその結果の一例を示した。これは1回の伸展実験の応答から得られたものである。モデルの張力応答は随意反応が発現する時刻 ( $L_3 = 145\text{ms}$ ) までである。「張力を増大しろ」、「脱力しろ」のいずれの場合も、モデルの張力応答は実測値に良く一致している。

第6.7図は等尺性張力を種々変えた場合のシミュレーション結果を示す。上から変位、張力、IEMGの応答を示す。張力は、実測応答とモデル応答を重ねて表示した。第6.7図(a)、(b)、(c)、(d)はそれぞれ等尺性張力が $F_{max}$ (25.2N)の11%、21%、30%、45%の場合について示した。モデル応答はいずれも実測張力に良く一致している。

### 6. 4. 2 パラメータの感度解析結果



第6.7図 種々の等尺性張力における張力応答のシミュレーション結果  
 (a)11% $F_{max}$ , (b)21% $F_{max}$ , (c)30% $F_{max}$ , (d)45% $F_{max}$

式(6-9)の評価関数を用いて推定される最適パラメータ値の感度を次の考えに基づいて検討する。感度をここでは、次のように定義する。ある一つのパラメータの値をその最適パラメータの近傍で増減させたとき、他のパラメータの最適な増減により、モデル応答を実測の張力応答に一致させることができるとき、その最適パラメータの感度は低い。一致させることが困難な場合、感度は高い。

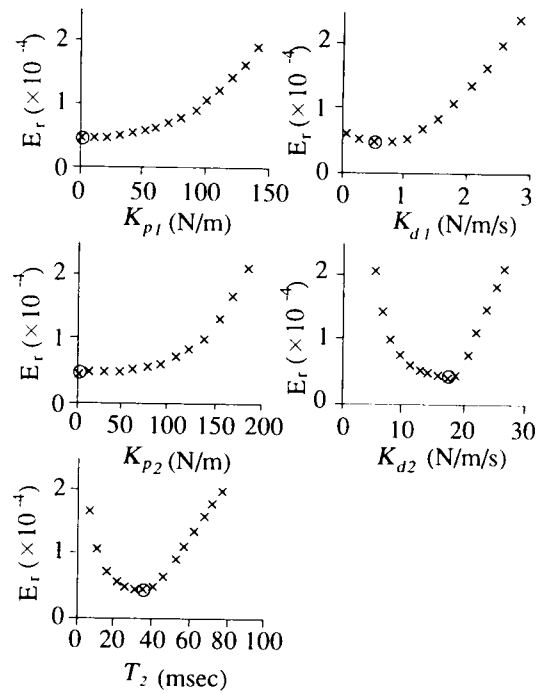
次の演算によって各パラメータの感度を調べた。例えば、 $K_{p1}$ の感度を調べる場合、 $K_{p1}$ をある値に固定し、他の4つのパラメータ ( $K_{d1}$ ,  $K_{p2}$ ,  $K_{d2}$ ,  $T_2$ )を増減することによって式

(6-9) の評価関数を最小にさせる。最適化手法として、ここでもシプレックス法を用いる。次に、 $K_{p1}$  を他の値に固定して同様の演算を繰り返す。このように、 $K_{p1}$  を種々の値に固定し、そのとき最小となった評価関数の最小値  $Er$  を求める。

以上の手順で調べたパラメータ値と評価関数の値  $Er$  の関係を第 6. 8 図に示した。例えば、 $K_{d2}$  に関しては、評価関数は極値近傍で鋭く変化しており最適パラメータの選択性がよい。つまり、推定される最適パラメータ  $K_{d2}$  ( $Er$  が極値となるときの  $K_{d2}$  の値) は感度が高いことを意味している。すなわち、第 6. 8 図の結果は、

$K_{d1}$ ,  $K_{d2}$ ,  $T_2$  の感度は高く、 $K_{p1}$ ,  $K_{p2}$  は低いことを示している。なお、パラメータ

を固定しない条件のもとで (6. 2. 3 で用いた通常の推定法で) 推定されたパラメータの値は、第 6. 8 図の○印で示した点での値である。大略最適パラメータとなっている。各被験者について 2~5 例の応答について感度を検討し、以上の結果と同様の結果を得た。



第 6. 8 図 パラメータの感度解析  
用いたデータの実験条件は伸展速度=220deg/s,  
 $F_c=0.25F_{max}$ ,  $F_{max}=13.4N$

### 第 6. 1 指示を変えた時の推定パラメータ

データ数は各指示につき 50 個

instruction subject	$K_{p2}$ [N/m]		$K_{d2}$ [N/m/s]		$T_2$ [msec]	
	decrease the force	increase the force	decrease the force	increase the force	decrease the force	increase the force
H.K	12.3±16.5	571± 480	35.8±13.6	96.9±35.4	42.5±17.8	120±52.0
S.T	33.2±84.3	2140±1012	14.7± 9.9	21.8±27.4	31.1±13.3	166±73.6
Y.T	121±60.6	1100± 699	29.4± 5.7	81.0±23.3	103±26.6	190±33.1
mean	55.5	1270	26.6	66.6	58.9	158.7

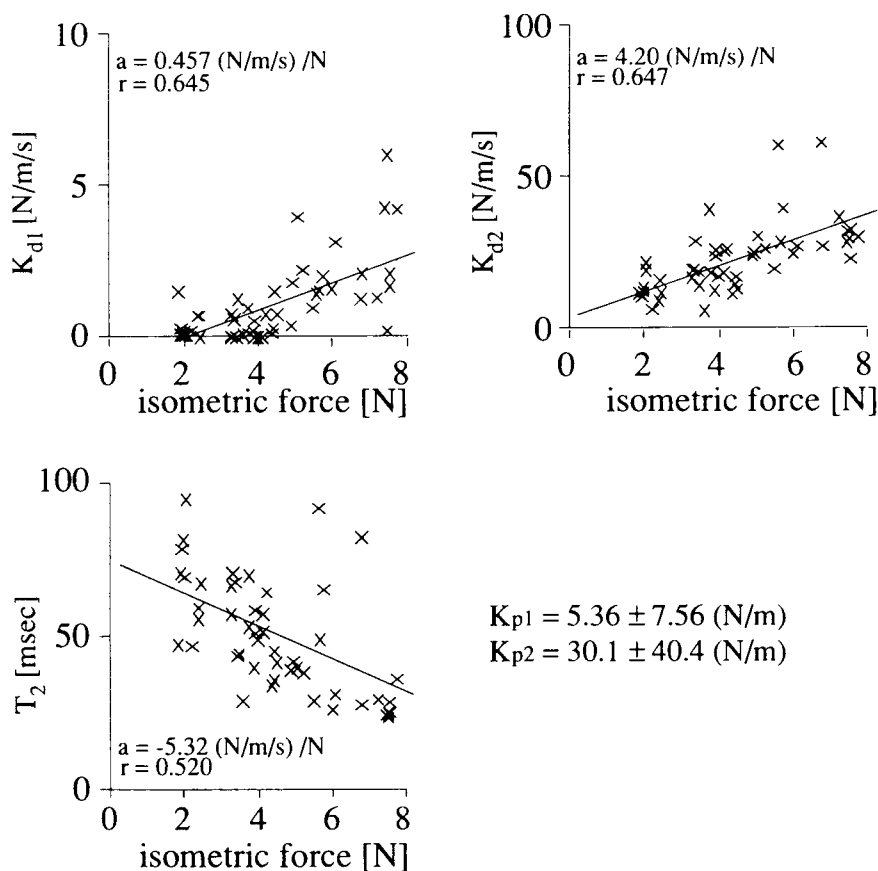
mean±S.D.

### 6. 4. 3 被験者に与える指示とパラメータの関係

推定されたパラメータを第6.1表に示す。なお、表のパラメータ値は、10回の実験の平均値である。また、下段には3名の平均値を示す。

「張力を増大しろ(increase the force)」指示の場合、「脱力しろ(decrease the force)」指示の場合に比べて、LRのパラメータ $K_{p2}$ 、 $K_{d2}$ 、 $T_2$ は増大した。3名の被験者について平均値を見ると、微分ゲイン $K_{d2}$ は約2.3倍、比例ゲイン $K_{p2}$ は約40倍、1次遅れの時定数 $T_2$ は約3.3倍増大している。このことより、脳は「張力を増大しろ」指示が与えられた場合、「脱力しろ」が与えられた場合に比べてLRの伸張反射の神経系のゲインを増大すると共に積分効果を増大させているといえる。

本実験においても、SRと考えられる張力応答が小さかったために、SRのパラメータ $K_{p1}$ 、 $K_{d1}$ を高い感度で推定することができなかった。このため、「張力を増大しろ」、「脱力しろ」という指示の違いによる $K_{p1}$ 、 $K_{d1}$ の変化を明確には抽出できなかった。



第6.9図 等尺性張力と推定パラメータの関係

#### 6. 4. 4 筋活動レベルとパラメータの関係

推定されたパラメータを等尺性張力に対してプロットした結果を第6.9図に示した。SRの微分ゲイン $K_{d1}$ は、等尺性張力の増大と共に増加した。しかし、その値は $K_{d2}$ の約1/10程度の値であった。SRの比例ゲイン $K_{p1}$ は等尺性張力と有意の相関を示さなかった（平均値と標準偏差を算出し、結果を第6.9図の右下に示した）。

LRの微分ゲイン $K_{d2}$ は、SRと同様に等尺性張力の増大と共に増加した。LRの時定数 $T_2$ は、発生張力の増大と共に減少した。LRの比例ゲイン $K_{p2}$ は、SRの比例ゲイン同様に、等尺性張力と有意な相関がなかった（第6.9図の右下に算出した平均値と標準偏差を示した）。

なお、推定されたSRとLRの比例ゲインである $K_{p1}$ 、 $K_{p2}$ の値の感度は低かった。つまり、本研究の伸展実験においては、比例ゲインに関するSR、LRの張力成分 $K_{p1}X(s)$ およびは $K_{p2}X(s)/(1+T_2s)$ は張力応答 $F(t)$ に顕著な影響を与えない程度に小さかった。

以上の特性は他の被験者にも共通したものであり、5名の被験者について得られた結果を第6.2表にまとめた。表には、 $K_{d1}$ 、 $K_{d2}$ 、 $T_2$ については傾きと相関係数を、 $K_{p1}$ 、 $K_{p2}$ は平均値と標準偏差を示した。最下段は全被験者についての平均値である。なお、\*印のパラメータは張力と有意な相関がなかったことを示す。

以上の結果を要約すると、SRによって発生する張力はLRのそれに比べて小さく、そして母指伸展に対して、何ら随意的な動作をしないという意識をもって張力を制御している場合、収縮力の増大と共にLRの微分ゲイン $K_{d2}$ が増大し、1次遅れの時定数 $T_2$ が減少する、という結論である。

第6.2表 等尺性張力と推定パラメータの関係

sub. ( $F_{max}$ [N])	$K_{p1}$ [N/m]	$K_{d1}$ [(N/m/s)/N]	$K_{p2}$ [N/m]	$K_{d2}$ [(N/m/s)/N]	$T_2$ [msec/N]
H. K (25.2)	3.98 ± 7.76	0.618 (0.533)	16.5 ± 36.0	5.96 (0.699)	- 2.22 (0.372)
S. T (20.8)	2.36 ± 6.42	0.043 (0.141)*	20.4 ± 38.9	3.48 (0.504)	- 5.96 (0.570)
T. J (17.7)	3.76 ± 6.80	0.425 (0.245)*	32.4 ± 55.3	8.08 (0.724)	- 11.8 (0.658)
F. T (24.3)	8.78 ± 11.3	0.212 (0.592)	28.0 ± 78.7	1.98 (0.796)	- 1.84 (0.224)*
Y. T (19.0)	5.36 ± 7.56	0.457 (0.645)	30.1 ± 40.4	4.20 (0.647)	- 5.32 (0.520)
mean	4.85	0.351	25.5	4.74	5.43

$K_{p1}$ 、 $K_{p2}$  : 平均値±標準偏差

データ数：各被験者につき50個

$K_{d1}$ 、 $K_{d2}$ 、 $T_2$  : こう配 (相関係数)

\*印のパラメータは $p < 0.05$ の有意水準で張力と相関なし

## 6. 5 検討

本研究の意義は、被験者に行わせる張力制御のモードを種々変更したときに、伸張反射の神経機構の動特性がどのように調節されているかを明らかにした点である。そして、そのためにヒトの伸張反射の神経機構（筋紡錘－中枢神経系）の動特性を、数学モデルを用いたパラメトリックに推定する方法を提案し、ヒト長母指屈筋に適用した。

まず、提案した推定方法について検討を加える。

ヒトの長母指屈筋を伸張したときの張力応答とモデルの応答を対比することにより、伸張反射の神経機構の動特性が推定できることを示した。そして実験条件を種々変えたとき、すなわち伸張前の指示を変え場合ならびに筋の発生張力を変えた場合についても実測張力とモデルの応答がよく一致する結果を得ており、提案した推定法が妥当であると考えられる。本章では、数例のシミュレーション結果を図示したが、本研究において等尺性張力を種々変化させた場合について、また伸展量を3, 4, 5, 7 mm（アルミ板先端）と変えた場合について、10名の被験者の実験結果（約800例）についてシミュレーションを行っており、その中で、モデルの張力応答と実測張力の誤差（式6-9）が最も大きかった場合でも、モデル応答は第6.7図（d）に示す程度に実測の張力曲線と一致しており、モデルは伸張反射の特性を十分説明しているといえる。

本推定法の妥当性をより確かなものにするためには、推定された結果が正しいことを確認する必要がある。しかし、現在の時点では、比較し得るヒトについての生理学的な知見が全くないため、推定パラメータ値の妥当性を検証することは不可能であるといわざるを得ない。ここでは実験動物についての生理学知見およびヒトの筋電図の結果と対比して、間接的に推定結果の妥当性を示す。

本研究では、筋の収縮力（等尺性張力）が増大すると、微分ゲイン  $K_{d1}$ ,  $K_{d2}$  が増大するという推定結果を得た。この結果は、ネコのヒラメ筋[12,13]、ヒトの下腿三頭筋[14]、母指筋[15,16]を用いた実験で、筋の収縮力を増大させると伸張反射のゲインが増大するという結果に一致する。つまり推定結果は間接的ではあるが、従来の生理学的知見と一致するものと考えられる。

実験動物を用いて、LRについては大脳皮質を経由するループ[17]と脊髄内の多シナプスによるループ[18]が存在することが明らかにされているが、伸張反射においてそれらのいずれが支配的であるのか、明確にされていない。そこでLRのモデルとしては簡単な一つの伝達関数で



表現した。モデル応答が実測の張力応答とよく一致し、第1近似として十分であると考えられる。また、第6.4図に示されるように母指伸展時のLRによる張力成分はSRのそれに比して十分大きく、LRが実際の運動において支配的に作用しているものであることを示している。モデルはLRの応答を説明し、そして高い感度でLRのパラメータ値 $K_{d2}$ 、 $T_2$ を推定できており、伸張反射の神経機構の鍵となる動特性は推定できたものと考えられる。

次に、得られた結果について検討を加える。

本研究では、ヒトが随意的に母指の伸展に対する反応を変えた場合および、筋の収縮力を変化させた場合について伸張反射の特性を推定し、張力制御における伸張反射の神経機構の伝達特性の変化を定量的に明らかにすることができた。

被験者に母指伸展に対して「張力を増大しろ」を指示した場合、LRの活動が増強され、「脱力しろ」の場合は抑制されるという結果を得た。機械的刺激の印加時刻が予測できないとき、随意運動は機械的刺激に対して約150ms（反応時間）の遅れで発現し、伸張反射はそれより短い遅れ（SRは約40ms、LRは約60ms）で発現する。このことは、脳は、次に行う随意運動の目的（被験者に与えた指示）に合うように、つまり随意的な運動を補助するように、伸張反射、特にLRの神経機構の特性を前もって調節（プリセット）していることを示している。

「張力を増大しろ」と「脱力しろ」の指示の場合のLRのパラメータの変化について考察する。Matthews[22]はヒトを用いた実験から、LRに対して筋紡錘のII線維が強い入力を送っていることを示唆している。II線維は主として筋の長さを検出し（比例ゲインに関連）、伝達速度が遅く、多シナプス性である。「張力を増大しろ」の指示のときにLRの比例ゲイン $K_{p2}$ および1次遅れの時定数 $T_2$ が増大したという結果は、II線維の特性と関連づけて、次のように考察できる。脳は静的 $\gamma$ 系の活動を増大（II線維の比例ゲインを増大）させると共に、II線維の出力が中枢神経系内で並列的に多くの経路を通過し、またそこで多くのシナプスを經由（積分の時定数 $T_2$ の増大）するように、LRの神経機構を調節しているものと考えられる。一方、「張力を増大しろ」の指示の場合の微分ゲイン $K_{d2}$ の増大は、脳が動的 $\gamma$ 線維の活動を増大（Ia線維の微分ゲインを増大）させるか、または、中枢神経系内でIa線維の経路のゲインを増大させる、などによるものと考えられる。「脱力しろ」の場合は、「張力を増大しろ」の場合の調節の仕方の逆であると考えればよいであろう。

ヒトが随意的に等尺性張力を増大させた時、それに伴ってSRとLRの微分ゲイン（ $K_{d1}$ 、 $K_{d2}$ ）が増大するという結果を得た。生理学知見と比較すると、次の考察が可能であろう。Vallbo [19]はヒトの指屈筋の筋紡錘のIa線維の発射を計測し、随意収縮力（等尺性トルク）が増大す

ると、Iaの発射周波数が増大することを明らかにし、随意収縮力の増大に伴って $\gamma$ 系の活動が比例的に増加することを示した。つまり、 $\alpha - \gamma$ 連合である。一方、動的 $\gamma$ 運動ニューロンの活動が増大するとIa線維の動的指標（dynamic index）が増大[20]、つまり微分ゲインが増加することが確かめられている[21]。すなわち本章の結果から、脳は $\alpha$ 運動ニューロンの活動を増大（随意収縮力を増大）させると同時に動的 $\gamma$ 運動ニューロンの活動を増大させていることが示唆される。但し、 $K_{d1}$ 、 $K_{d2}$ は筋紡錘だけでなく、腱器官、上位中枢の特性をも含めた微分ゲインであるので、これらの経路の微分ゲインが増大しているという可能性は十分残されているわけである。

位置制御の場合に比べ、張力制御の運動時の伸張反射のゲインが低いことは既に確かめられている[16]が、一定張力を維持するときにも伸張反射が発現することは一見奇異に思える。一定の張力の維持という目的からは、筋が伸展されたとき、伸張反射によって張力が増大することは好ましくない。運動制御系にどのような機能を与えるために、脳は、筋収縮力の増大と共に、伸張反射のゲインを増大しているのであろうか。これについては十分な説明はまだない。一つの可能性として、次の仮説を提案することができる。筋紡錘からの筋長、筋長速度変化に関する情報が、中枢神経系にフィードバックされることが、位置制御の場合だけでなく、張力制御においても重要である。という仮説である。このような仮説を設定すると、上述の特性を理解することができる、すなわち、筋が収縮すると、筋線維と並列に存在する筋紡錘が弛緩の状態になり、筋紡錘は筋長を検出することが不可能となり、筋収縮力を増大させるとき、同時に $\gamma$ 系の活動を高めることが必要になる。その結果、張力増大と共に筋紡錘の感度が増大し、伸張反射のゲインが大きくなるわけである。

随意収縮力の増大に伴ってLRの時定数 $T_2$ が減少するという特性は、反射の時間経過が速くなるという性質であるが、それが中枢神経系のどのような機構に対応しているかを検討できる生理学的な知見は少ない。上位中枢における反射弓の特性がそのように変化したという可能性が最も高いが、他の可能性としては、随意レベルでの運動単位の特性とその活動に関連しているものと考えられる。発生張力が大きいとき、収縮速度の速い（サイズの大きい）運動単位が活動し[23,24]、また、伸張反射により大きなサイズの運動単位が活動を開始する[25]ことが知られている。すなわち、随意収縮力が大きい場合、伸張反射において活動する運動単位の収縮速度が速いため、伸張反射の張力応答の時間経過が速くなる（ $T_2$ が減少する）と考えられる。

## 6. 6 結言

筋を伸張する生理実験と数学モデルを用いた解析により、伸張反射の神経機構（筋紡錘・中枢神経系）の伝達特性をパラメトリックに推定する手法を提案した。健常男子6名の長母指屈筋に適用し、張力制御のモードの違いにおける伸張反射系の神経機構の伝達特性の違いを明らかにした。結果を以下に要約する。

(1) 筋および骨格・負荷系の力学特性を推定し、次に伸展開始後35msから刺激反応時間（約120～155ms）の区間の実測張力とモデル応答を対比して神経機構の動特性を推定する、という手法である。短潜時の反射（SR）と長潜時の反射（LR）を考慮した数学モデルを用いた。

(2) ヒトの母指をモータを用いてランプ状に微量伸展し、張力、筋電位を計測した。母指伸展前に与える指示を「張力を増大しろ」、「脱力しろ」の場合、ならびに筋が発生する等尺性張力（収縮力）のレベルを種々変えた場合について実験を行った。

(3) モデルの応答は実測の張力応答とよく一致し、SRとLRの微分ゲインとLRの1次遅れの時定数を高い感度で推定できることが示された。

(4) 伸展に対して「張力を増大しろ」指示の場合、「脱力しろ」指示の場合に比べて、脳はLRの神経機構の微分ゲインを2.3倍、比例ゲインを40倍、1次遅れの時定数を3.3倍増大させていることが示された。

(5) 随意的に筋の収縮力を増大するとき（脊髄 $\alpha$ 運動ニューロンの活動を増大するとき）、脳はSRとLRの神経機構の微分ゲインを比例的に増大させていることが示された。

(6) (4)の結果は、次に行う随意的な運動を補助するように、脳が伸張反射の特性、特にLRの神経機構の特性を調節していることを示唆するものである。

## 第 6 章の参考文献

- [ 1 ]赤澤堅造, 竹沢茂, 楠本秀忠, 藤井克彦: 伸張反射の神経機構の動特性推定法, 電子情報通信学会論文誌 D, J71-D, 2160-2168(1988)
- [ 2 ]赤澤堅造, 竹沢茂, 楠本秀忠, 藤井克彦: 張力制御における脳の伸張反射調節機構の解析, 電子情報通信学会論文誌 D-2, J72-D-2, 140-147(1989)
- [ 3 ]G.C.Agarwal and G.L.Gottlieb: Mathematical modeling and simulation of the postural control loop, Part 1, CRC Crit. Rev. Biomed. Eng., 12, 49-93 (1984)
- [ 4 ]石田明允, 梅谷陽二, 平井成興: 骨格筋運動制御系のモデルの実験的検証, 計測自動制御学会論文集, 10, 474-479(1974)
- [ 5 ]F.Lacquaniti, F.Licata and J.F.Soeching: The mechanical behavior of the human forearm in response to transient perturbations, Biol. Cybern., 44, 35-46 (1982)
- [ 6 ]M.N.Oguztoreli and R.B.Stein: A model for the spinal control of antagonistic muscles, J.Theor.Neuroiol., 2, 81-100 (1983)
- [ 7 ]渡辺瞭, 斎藤正男: 2 反射ループ理論による手の生理学的振戦のシミュレーション, バイオメカニズム 7, 東京大学出版会, 32-40(1984)
- [ 8 ]J.C.Rothwell: Control of Human Voluntary Movement, Croom Helm, London, 105-155 (1987)
- [ 9 ]H.S.Milner-Brown, R.B.Stein and R.Yemm: The contractive properties of human motor units during voluntary isometric contractions, J.Physiol., 228, 285-306 (1973)
- [10]赤澤堅造, 楠本秀忠, 藤井克彦: ヒト骨格筋の収縮力学定数の推定法, 医用電子と生体工学, 26, 196-240(1988)
- [11]J.A.Nelder and R.Mead: A simplex method for function minimization, Computer J., 7, 308-313 (1965)
- [12]K.Akazawa, J.W.Aldridge, J.D.Steeves and R.B.Stein: Modulation of stretch reflex during locomotion in the mesencephalic cat, J.Physiol., 329, 553-567 (1982)
- [13]J.A.Hoffer and S.Andreassen: Regulation of soleus muscle stiffness in premammillary cats: intrinsic and reflex components, J.Neurophysiol., 45, 267-285 (1981)
- [14]G.L.Gottlieb and G.C.Agarwal: Response to sudden torques about ankle in man: myotatic reflex,

J.Neurophysiol., 42, 91-106 (1979)

[15]C.D.Marsden, P.A.Merton and H.B.Morton : Servo action in the Human Thumb, J.Physiol., 257, 1-44 (1976)

[16]K.Akazawa, T.E.Milner and R.B.Stein : Modulation of reflex EMG and stiffness in response to stretch of human finger muscle, J.Neurophysiol., 49, 16-27 (1983)

[17]R.G.Lee and W.G.Tatton : Motor responses to sudden limb displacements in primates with specific CNS lesions and in human patients with motor system disorders, Can.J.Neurol.Sci., 2, 285-293 (1975)

[18]C.Ghez and Y.Shinoda : Spinal mechanisms of the functional stretch reflex, Exp. Brain. Res., 32, 55-68 (1978)

[19]A.B.Vallbo : Human muscle spindle discharge during isometric voluntary contraction, Amplitude relation between spindle frequency and torque, Acta.Physiol.Scand., 90, 319-336 (1974)

[20]P.B.C.Matthews : Mammalian Muscle Receptors and Their Central Actions, Arnold, London(1972)

[21]赤澤堅造, 梶山三郎, 藤井克彦 : 筋紡錘の数学モデル, 医用電子と生体工学, 14, 303-308 (1976)

[22]P.B.C.Mathews : Evidence from the use of vibration that the human long-latency stretch reflex depends upon spindle secondary afferents, J.Physiol., 348, 383-416(1984)

[23]R.E.Burk and V.R.Edgerton : Motor unit properties and selective involvement in movement, Exter. and Sport Sci. Rev., 3, 31-81(1975)

[24]K.Kanosue, M.Yoshida, K.Akazawa and K.Fujii : The number of active motor units during voluntary contraction of human brachialis muscle, Jpn. J. Physiol., 29, 427-443(1979)

[25]K.Kanosue, K.Akazawa and K.Fujii : Modulation of reflex activity of motor unit in response to stretch human finger muscle, Jpn.J.Physiol., 33, 995-1009(1983)



## 第7章 結 論

本研究は、随意運動時に筋粘弾性ならびに伸張反射系の特性が脳によって調節されることを示すと共に、それを量的に明らかにした。まず、第2章では骨格筋の構造、収縮機構、神経支配、力学特性、力学モデルならびに伸張反射について従来の生理学知見を述べた。第3章と第4章は、筋の活動レベルと筋粘弾性ならびに粘性・弾性係数との関係を明らかにした。第5章と第6章は、伸張反射系の神経機構の動特性に関して検討し、脳によって伸張反射系の特性がどの程度調節されるかを明らかにした。

以下、本論文の第3章～第6章で得られた結果をまとめる。

第3章では、ヒトの長母指屈筋を用いて、筋粘弾性によって発生する張力成分を抽出し、筋の活動レベルと筋粘弾性の関係を明らかにした。次の結果を得た。

- (1) 高剛性のサーボ機構を用いて母指位置を制御した。印加した変位の再現性がよいことを確認した。
- (2) 一定の等尺性張力を維持している筋をランプ状に強制的に伸張あるいは短縮させ、筋粘弾性による張力成分を抽出した。筋の活動レベルが一定に維持されていた伸張（短縮）開始後約35msまでの期間の張力応答を用いた。
- (3) 筋の活動レベルの増大と共に筋粘弾性による張力が比例的に増大した。
- (4) (3) の関係は伸張時と短縮時において顕著な差異は見られなかった。
- (5) 5名の被験者について、筋粘弾性には個体差があることを示した。

第4章では、筋の粘性・弾性係数の推定法を提案した。ヒトの長母指屈筋に適用し、筋の粘性・弾性係数と等尺性張力（筋の活動レベル）との関係を明らかにした。得られた結果を以下に要約する。

- (1) 直列および並列弾性係数は筋の活動レベルと共に比例的に増大した。
- (2) 伸張（短縮）の速度が低い時の粘性係数を求め、筋の活動レベルと比例関係にあること

を示した。

(3) 筋の粘性・弾性係数には個体差があることを示した。

(4) 上記(1), (2)の関係は伸張と短縮において殆ど同様であった。

(5) 推定された粘性・弾性係数は既に報告されている動物実験の値とほぼ同等の値であった。

第5章では、筋を伸張したときの張力応答において、その内で伸張反射による張力成分を抽出する手法を考案し、ヒトの長母指屈筋に適用した。等尺性張力のレベルを変えた場合の伸張反射の応答性を調べた。得られた結果を以下にまとめる。

(1) 筋伸張の後の張力応答において、35msからは短潜時の反射(SR)、60msからは長潜時の反射(LR)が見られた。

(2) 筋の力学モデルを用い、測定される張力応答の内、筋粘弾性による張力成分と伸張反射による張力成分を分離する方法を提案した。

(3) 筋の活動レベル(等尺性張力)を増大した場合、SR、LRによる反射応答性は増大した。すなわち、モータサーボ系(筋粘弾性と伸張反射を含む系)のステイフネスが等尺性張力の増大と共に大きくなることを示した。

第6章では、筋を伸張する生理実験と数学モデルを用いた解析により、伸張反射の神経機構(筋紡錘・中枢神経系)の動特性をパラメトリックに推定する手法を提案した。ヒト長母指屈筋に適用して、張力制御のモードの違いにおける伸張反射の神経機構の伝達関数の違いを明らかにした。結果を以下に要約する。

(1) 伸展に対して「張力を増大しろ」指示の場合、「脱力しろ」指示の場合に比べて、脳はLRの神経機構の微分ゲイン、比例ゲイン、1次遅れの時定数を増大させていることを示した。

(2) 随意的に筋の収縮力を増大するとき(脊髄 $\alpha$ 運動ニューロンの活動を増大するとき)、脳はSRとLRの神経機構の微分ゲインを比例的に増大させていることが示唆された。

(3) (1)の結果から、次に行う随意的な運動を補助するように、脳が、伸張反射、特にLRの神経機構の特性を調節(プリセット)していることが示唆された。



## 謝辞

本研究は、筆者が1982年より大阪大学工学部電気工学科藤井研究室において、引き続き1990年よりは神戸大学工学部情報知能工学科赤澤研究室において実験と解析を行ってきた随意運動における筋粘弾性と伸張反射の調節に関する研究の成果をまとめたものである。

本研究の遂行ならびに論文の作成にあたり、終始懇篤な指導、討論、助言を賜った神戸大学工学部赤澤堅造教授に深厚なる敬意を表します。

神戸大学工学部峯本工教授、神戸大学理学部土屋禎三教授には、論文の作成にあたり有益な助言を戴きました。ここに慎んで感謝の意を表します。

大阪大学名誉教授藤井克彦先生、大阪大学健康科学部黒田英三教授、大阪大学健康科学部生田香明教授には研究の遂行に際し、ご指導を賜りました。ここに厚く謝意を表します。

本研究の実験遂行にあたり、多大なるご協力を戴いた神戸大学工学部内山孝憲助手、大阪電気通信大学情報工学部松村雅史助教授および論文校閲を賜った神戸大学工学部小谷学助教授に厚く感謝致します。

実験装置の製作ならびに実験の遂行にご尽力戴いた大阪大学大学院工学研究科博士前期課程在学中であった朴炯俊氏、長谷裕司氏（三菱電機株式会社）、竹沢茂氏（横河電機株式会社）に深く感謝します。

神戸大学工学部赤澤研究室の博士後期課程奥野竜平氏、同前期課程前野純彦、池田直人、山本祥弘、井内秀樹、奥野竜介各氏には資料整理を御手伝い戴いた。ここに厚く御礼申し上げます。

最後に研究上の御助言、御協力はもちろんのこと、公私にわたりいろいろと御心遣い戴いた神戸大学工学部吉田正樹助教授に心より感謝の意を捧げます。

なお、本研究の一部は1994年度、1995年度大阪経済大学共同研究費の補助を受けた。



## 本論文に関する研究業績

### 発表論文

- 1) 楠本, 赤沢, 長谷, 藤井: 伸張反射張力の推定による脳の伸張反射調節機構の解明, バイオメカニズム 8, 東京大学出版会, 15-25(1986)
- 2) 赤沢, 楠本, 藤井: ヒト骨格筋の収縮力学定数の推定法, 医用電子と生体工学, Vol.26, No.4, 196-204(1988)
- 3) 赤沢, 竹沢, 楠本, 藤井: 伸張反射の神経機構の動特性推定法, 電子情報通信学会論文誌 D, Vol.J71-D, No.10, 2160-2168(1988)
- 4) 赤沢, 竹沢, 楠本, 藤井: 張力制御における脳の伸張反射調節機構の解析, 電子情報通信学会論文誌 D-II, Vol.J72-D-II, No.1, 140-147(1989)
- 5) 朴, 楠本, 赤澤: ヒト骨格筋の機械インピーダンス調節の機構, バイオメカニズム 10, 東京大学出版会, 129-140(1990)
- 6) 楠本, 朴, 赤澤: 随意収縮レベルによって調節される筋粘弾性, バイオメカニズム学会誌, Vol.16, No.4, 297-305(1992)
- 7) 朴, 楠本, 赤澤: 感度解析を用いたヒト骨格筋の力学特性のパラメトリック推定法, バイオメカニズム学会誌, Vol.16, No4, 306-318(1992)
- 8) 楠本, 朴, 吉田, 赤澤: 脳による筋の発生張力と力学特性の同時調節, バイオメカニズム 12, 東京大学出版会, 211-220(1994)

### 学術報告

- 1) 竹沢, 赤澤, 藤井, 楠本: 数学モデルを用いた脳による伸張反射調節機構の解析, 信学技報, 電子通信学会, MBE86-86, 65-72(1987)
- 2) 赤澤, 楠本, 藤井: ヒト骨格筋の収縮力学定数の推定法, 信学技報, 電子情報通信学会,

MBE87-94, 25-32, (1988)

- 3) 朴, 赤沢, 藤井, 楠本: ヒト骨格筋の収縮力学定数と収縮力の関係, 信学技報, 電子情報通信学会, MBE88-112, 9-16(1989)
- 4) 朴, 楠本, 赤澤: 随意収縮における筋の活動度と力学特性の関係, 信学技報, 電子情報通信学会, MBE90-43, 23-29(1990)
- 5) 朴, 楠本, 赤澤: 骨格筋における収縮力学パラメータの活動度依存性, 信学技報, 電子情報通信学会, MBE91-99, 19-24(1992)
- 6) 内山, 前野, 楠本, 吉田, 赤澤: リカレントニューラルネットワークを用いたヒト骨格筋の力学モデル, 信学技報, 電子情報通信学会, MBE95-166, 61-66(1996)

## 国際会議

- 1) H.Kusumoto, K.Akazawa and K.Fujii: On-line estimation of dynamic constants of human skeletal muscle, The 2nd Osaka-shinghai Symposium on Bio-Medical Engineering, 128-129 (1987)
- 2) H.J.Park, H.Kusumoto and K.Akazawa: Estimation of Mechanochemical Constants of Skeletal Muscle in Man, Medical and Biomedical Engineering and Computing, Vol.29 Supplement, (Digest of the World Congress on Medical Physics and Biomedical Engineering), p.1044(1991)
- 3) H.J.Park, H.Kusumoto and K.Akazawa: A Method for Estimating Mechanical Parameters of Intact Human Muscle, '91KACC, Vol.2, 1867-1872 (1991)
- 4) K.Akazawa, H.Kusumoto and H.J.Park: Basic study on the Mechanical Property of Skeletal Muscle in Voluntary Contraction, Proceedings of the 1st International FES Symposium, 7-12(1992)
- 5) K.Akazawa and H.Kusumoto: Cybernetics Actuators -Muscle mechanics and Hardware model-, Proceedings of the international Biomedical Engineering Days, 48-57 (1992)
- 6) K.Akazawa, H.Kusumoto and M.Yoshida: Modulation of Intrinsic Muscle Viscoelasticity and Muscle Model in Voluntary Isometric contraction, Second World Congress of Biomechanics, p.75(1994)

## 口頭発表

- 1) 楠本, 赤澤, 藤井: ヒト長母指屈筋の伸張反射: 第4回バイオメカニズム学術講演会論

- 文集, 227-228(1983)
- 2) 楠本, 赤澤, 長谷, 藤井: 伸張反射張力の推定による調節機構の解明, 第9回バイオメカニズムシンポジウム前刷, No.8, 85-97(1985)
  - 3) 赤澤, 竹沢, 楠本, 藤井: 脳による伸張反射の制御機構の解析, 計測自動制御学会第1回生体・生理工学シンポジウム論文集, 45-48(1986)
  - 4) 楠本, 赤澤: 伸張反射張力の推定法: 脳波と筋電図 (第16回日本脳波・筋電図学会学術大会予稿集), Vol.15, No.2, p.167(1987)
  - 5) 赤澤, 藤井, 楠本: オンライン計測システムを用いたヒト骨格筋の収縮力学定数の推定, 医用電子と生体工学第25巻 (第26回日本ME学会大会論文集), p.55(1987)
  - 6) 楠本, 赤澤, 藤井: ヒト長母指屈筋における収縮力学定数と収縮力の関係, 医用電子と生体工学第26巻 (第27回日本ME学会大会論文集), p.655(1988)
  - 7) 楠本, 赤澤: ヒト母指筋の力学定数と収縮力の関係, 体力科学 (第43回日本体力医学会大会予稿集), 第37巻, No.6, p.460(1988)
  - 8) 赤澤, 楠本: ヒト骨格筋の動的定数, 弾性係数の推定法, 体力科学 (第43回日本体力医学会大会予稿集), 第37巻, No.6, p.461(1988)
  - 9) 赤澤, 朴, 藤井, 楠本: ヒト骨格筋の力学特性の計測, 計測自動制御学会第3回生体・生理工学シンポジウム論文集, 227-230(1988)
  - 10) 楠本, 赤澤, 朴, 藤井: 随意収縮における筋収縮力と機械インピーダンスの関係, 医用電子と生体工学, 第27巻 (第28回日本ME学会大会論文集), p.183(1989)
  - 11) 楠本, 朴, 赤澤: 母指筋の力学特性計測システムの試作, 第10回バイオメカニズム学術講演会予稿集, 151-154(1989)
  - 12) 朴, 楠本, 赤澤: ヒト骨格筋の機械インピーダンス調節機構の解析, 第11回バイオメカニズムシンポジウム前刷, 129-139(1989)
  - 13) 楠本, 赤澤: 随意収縮力における筋の活動レベルと粘弾性の関係, 体力科学 (第44回日本体力医学会大会予稿集), 第38巻, No.6, p.403(1989)
  - 14) 赤澤, 楠本: 位置制御における拮抗筋系の粘弾性調節機構の解析, 体力科学 (第44回日本体力医学会大会予稿集), 第38巻, No.6, p.405(1989)
  - 15) 赤澤, 朴, 楠本: 筋電図, 筋張力, 筋粘弾性の相互関係について, 医用電子と生体工学, 第27巻秋季特別号 (第4回日本ME学会秋季大会論文集), p.98(1989)
  - 16) 楠本, 朴, 赤澤: 拮抗筋系の粘弾性調節機構, 医用電子と生体工学, 第28巻 (第29回

- 日本ME学会大会論文集), p.117(1990)
- 17) 楠本, 朴, 赤澤: 急速な筋長変化にみられる母指筋の弾性的挙動, 第11回バイオメカニズム学術講演会予稿集, 55-58(1990)
  - 18) 楠本, 朴, 赤澤: 急速筋長変化に対する張力応答の解析, 医用電子と生体工学, 第29巻 (第30回日本ME学会大会論文集), p.98(1991)
  - 19) 朴, 楠本, 赤澤: インタクトの筋における力学定数の推定法, 第12回バイオメカニズムシンポジウム前刷, 41-52(1991)
  - 20) 楠本, 朴, 赤澤: 筋長変化の方向と筋 stiffness の関係, 第12回バイオメカニズム学術講演会予稿集, 15-18(1991)
  - 21) 吉田, 市橋, 柳田, 楠本, 赤澤: データ圧縮による筋電信号の長時間計測, 体力科学 (第47回日本体力医学会大会予稿集), 第41巻, No.6, p.87(1992)
  - 22) 楠本, 赤澤: ヒト母指筋の粘弾性係数の推定, 正規化と比較, 医用電子と生体工学, 第31巻 (第32回日本ME学会大会論文集), p.149(1993)
  - 23) 楠本, 吉田, 朴, 赤澤: 脳による発生張力と力学特性の同時調節, 第13回バイオメカニズムシンポジウム前刷, 127-138(1993)
  - 24) 赤澤, 内山, 楠本, 吉田: 脳による筋の力学特性の調節, 計測自動制御学会第8回生体・生理工学シンポジウム論文集, p.401-406(1993)
  - 25) 前野, 内山, 吉田, 赤澤, 楠本: 機械的刺激の強弱と人体筋粘弾性の関係, 第17回バイオメカニズム学術講演会予稿集, 169-172(1996)
  - 26) 内山, 井内, 前野, 楠本, 吉田, 赤澤: 過渡状態における筋粘弾性の調節—張力・筋活動度との時間的關係—, 第11回生体・生理工学シンポジウム論文集, 337-340(1996)