

## 振動刺激が筋・運動感覚の歪みに及ぼす影響 — after-effect の分析を中心に —

川西正行\*・笠井達哉\*\*・矢作 晋\*\*\*

\*広島文教女子大学

\*\*広島大学

\*\*\*広島修道大学

(1992年9月1日受理)

## Effects of muscle vibration on distortion of kinetic sensation

Masayuki KAWANISHI\*, Tatsuya KASAI\*\* and Susumu YAHAGI\*\*\*

**Abstract :** Voluntary contraction is widely accepted as being under continuous reflex control by a variety of sensory receptors, including those in both agonists and antagonists. The questions arise as to how the spinal reflex adjustments may be modified by the application of vibration to antagonist muscles and how this may induce psychophysical errors in the attainment of intended final position. Recent psychophysical investigations have suggested that in man, the central nervous system (CNS) may concomitantly process all the information conveyed by a pair of antagonist muscles moving the same joint. Therefore, the present study was undertaken to examine effects of muscle vibration on distortion of kinesthetic sensation. Particularly, after-effects (influences after the vibration was stopped) was investigated. For this purpose, the muscle vibration was applied during the repetitive elbow extension-flexion in normal human subjects. The vibration was applied over the biceps brachii muscle. After a period of practice, subjects were assigned the target movements required at non-visually guided (eye closed). Thus, after-effects of vibration produced an overshoot of the extension target that was dependent on intensity of vibration. However, after-effects of vibration disappeared after the several trials. Taken together present results and previous reports, it was suggested that distortion of kinesthetic sensation after the vibration occurred from discharge of muscle spindles and length of the post-vibrated muscle was perceived as shorter than it really was, but it was modified by the CNS after motor learning.

キーワード：筋・運動感覚、前腕伸展・屈曲運動、after-effect

## はじめに

身体運動の遂行に伴って、我々の感覚入力はその時々々の環境条件の違いに依存して様々な修飾を受ける。巧みな運動を遂行する上で、筋・運動感覚は特に重要な感覚入力の1つであるが、環境条件の違いによって様々な修飾を受けることに関しては、この感覚入力も例外ではない。したがって、巧みな運動を遂行する上で重要な役割を担っている筋からの感覚入力が、その筋が使われた結果としてどのような影響を受けるかを解析することは、随意運動のメカニズムを知る上で極めて重要な問題である。この筋・運動感覚に関するメカニズムの解析のために振動刺激法が用いられる。これまでの報告では、振動刺激によって生じた筋・運動感覚の変容は、その運動に関わる筋に存在する筋紡錘からの感覚入力によることが指摘されてきた (Goodwinら,1972 ; McCloskey,1978 ; Rollら, 1982,1989 ; CodyとPlant,1989 ; Codyら,1990)。一方、Rogersら (1985) は、ヒトにおいて肘の伸展・屈曲運動の遂行に関わる上腕二頭筋および三頭筋に高頻度で振動刺激を与えると、振動刺激の停止にも関わらず肘の伸展・屈曲運動に誤差が持続し、それは数十秒にも及ぶことを報告している。したがって、この現象を筋紡錘由来の感覚入力の歪みによる現象と考えるならば、この現象の出現動態は振動刺激の与え方、すなわち与えられた振動刺激の強度や時間によって修飾を受けて変化するはずである。

また、筋・運動感覚の歪みを説明するために「efference copy (遠心性コピー)」の考え方がある。Efference copy は、小脳による正常な動作の調整機能、すなわち大脳皮質での意図と実際に行われた動作とが比較される際に重要な役割を果たしていると考えられている。したがって、大脳皮質からの運動指令は、筋紡錘や他の受容器から入力してくる実行結果と照合され、その結果生じた誤差が筋・運動感覚の歪みとして知覚されるものと考えられている。

本研究は、筋・運動感覚の歪みのメカニズムを明らかにするために、振動刺激停止後の運動誤差の出現動態 (after-effect) を調べ、筋紡錘由来の感覚入力の神経生理学的機序ならびに、「efference copy」の心理物理学的機序について検討した。

## 方 法

被験者は健康な成人6名 (男3名、女3名) であった。結果の再現性を検討するために、被験者各人に対して数回のテストを実施した。測定装置はキネマトメーターを使用した。前腕伸展・屈曲動作開始時に被験者の右手は、肘関節角度  $60^{\circ}$  屈曲、肩関節  $90^{\circ}$  外転、 $130^{\circ}$  伸展肢位で回転バー上に固定した (図1参照)。運動課題は、1秒間隔で呈示される短音に対して、運動角度  $40^{\circ}$  で肘関節の伸展・屈曲反復運動を行うことであった。被験者は事前に  $40^{\circ}$  の運動角度を正確に再生できるようにトレーニングした。その後、閉眼状態で肘関節の伸展・屈曲反復運動を合計で70試行連続して行わせた。70試行の内訳は、最初30試行を振動刺激を与えない条件下で行わせ (control trial)、続いて振動刺激を与えた条件下で20試行を行わせた (vibration trial)。続いて、再度振動刺激を与えない条件下で20試行の肘伸展・屈曲反復運動を継続させた (after trial)。振動刺激を与えるために用いたバイブレーター (HEIWA DENSHI, TMT-18) は、肘関節屈曲動作の主動筋である上腕二頭筋の筋腹上に装着し、振動刺激の強さは25Hz、50Hz、75Hz、100Hz、125Hzを用いた。また、バイブレーターの ON/OFF は、動作を行うシグナルである短音と連動させて、コンピューターでコントロールした。

実験終了後、control trial 30試行の内の安定した15試行を control trial のデータとして用いた。

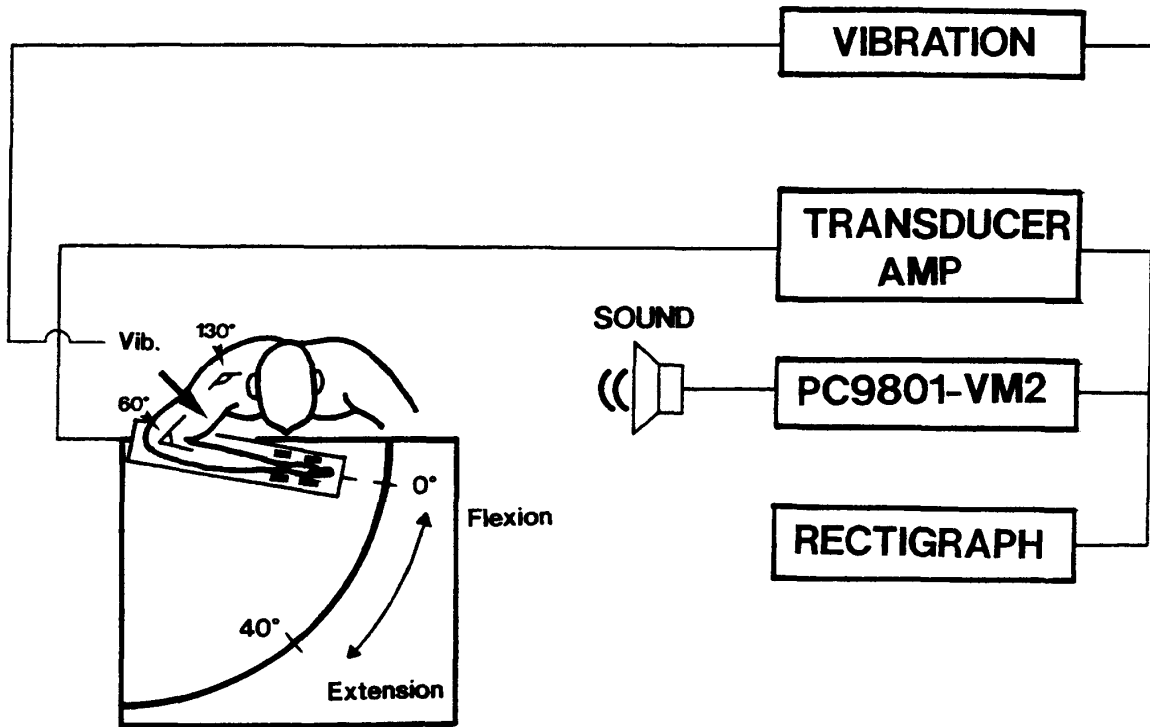


図1；前腕伸展・屈曲反復運動の遂行と実験手順の模式図

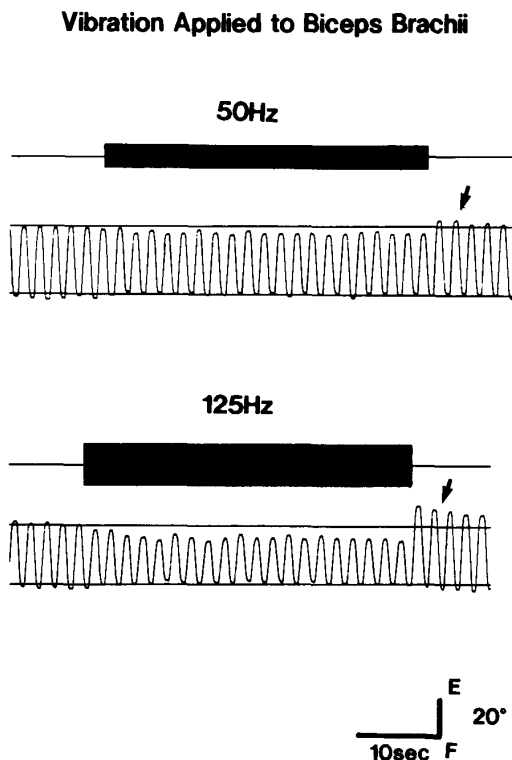


図2；振動刺激の強さを変えたときの前腕伸展・屈曲運動の記録例。黒塗りのバーは振動刺激を与えていることを示している。また、実際の記録の上下に引かれた2本の実線は、undershoot 及び overshoot の出現を視覚的に分かりやすくするために引かれたもので、この被検者の control trial の基準値を示している。振動刺激の強さに依存して伸展運動側に現れる overshoot の大きさが異なることを示している（矢印）。Fは肘屈曲運動、Eは肘伸展運動の方向を示す。

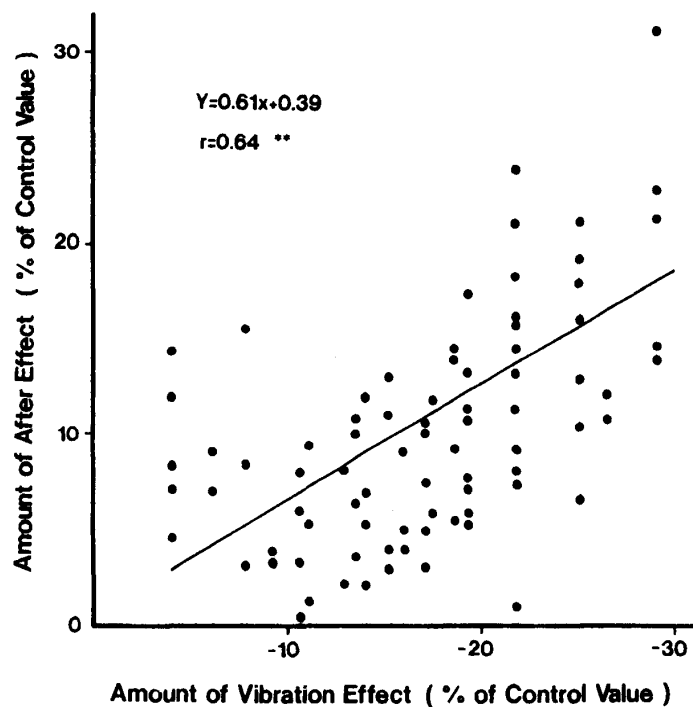


図3；振動刺激による伸展運動の undershoot の大きさと、振動刺激停止後の overshoot の大きさとの関係。振動刺激による undershoot (vibration effect：横軸) が大きいほど、その停止後に出現する overshoot (after-effect：縦軸) が大きくなることを示している。縦軸のプラスは、control trial での大きさに比べて運動が overshoot していることを示し、横軸のマイナスは運動が undershoot していることを示す。  
\*\*：1%水準で有意なことを示す。

Vibration trial においては、振動刺激直後の3試行と終了直前の2試行を除いた15試行をデータとして用いた。さらに、after trial では振動刺激停止直後の数試行の値をデータとして採用し、統計処理を行った。

## 結 果

図2は、振動刺激の強度を変えたときの肘関節の伸展・屈曲運動の実際の記録例で、同一被験者による代表例を示したものである。黒塗りのバーは振動刺激を与えていることを示している。この結果は、振動刺激が与えられている間は振動刺激の強度に依存して伸展動作に undershoot が起きていることを示している。これは、CapadayとCooke (1981,1983) および関と笠井 (1989) らの報告した結果と同様であった。また、前腕筋に振動刺激を与えて、肘の伸展・屈曲反復動作への影響を調べた Kasai ら (1992) の報告の結果とも同じであった。これらのことから、この現象には筋紡錘由来の Ia 感覚入力に関与していることを示唆した先の報告を強く支持するものであった。さらに、矢印で示したように振動刺激を停止した後に伸展運動に overshoot が観察された。しかも、その overshoot は振動刺激の強度に依存していた。すなわち、振動刺激が強ければ強いほど、undershoot は大きくなり、振動刺激停止後の overshoot もその大きさに対応して大きくなった。

そこで、振動刺激の伸展に対する undershoot の大きさと、振動刺激停止後の overshoot の大きさとの関係を量的に調べたのが図3の結果である。6名の被験者が行った全41試行の中から、control trial の平均値と比べて vibration trial の平均値に undershoot があつたものと、振動刺激停止後に

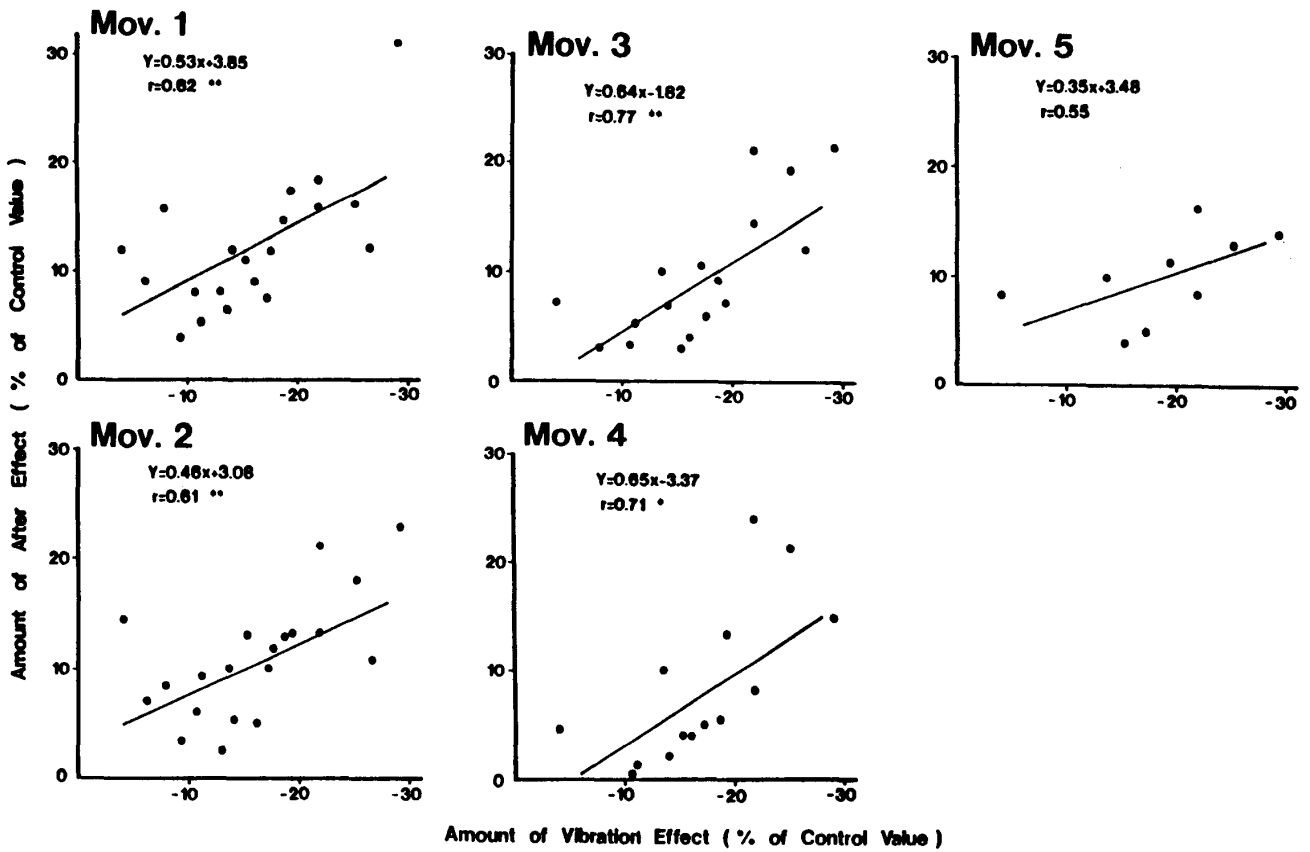


図4；振動刺激停止後から5回目までの各試行における vibration effect と after-effect との関係。振動刺激停止後の overshoot は数試行持続することを示している。\*\*：1%水準、\*：5%水準で有意なことを示す。

Vibration Applied to Biceps Brachii

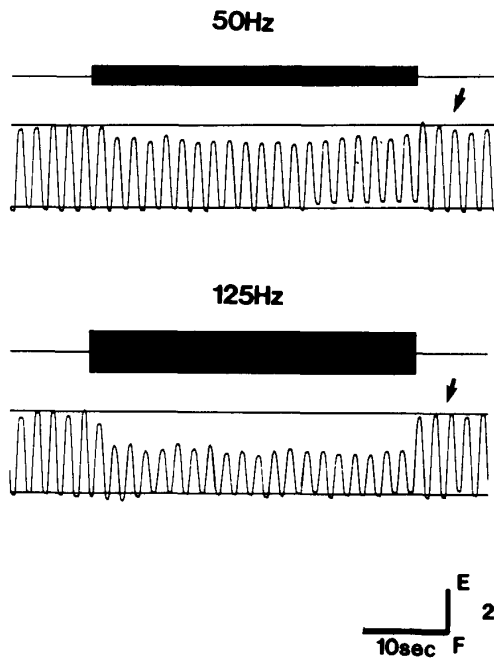


図5；練習を重ねた後の前腕伸展・屈曲運動の記録例。黒塗りのバーは振動刺激を与えていることを示している。振動刺激の強度に関係なく、after-effect は認められなくなり、振動刺激停止後すぐに control trial の大きさに戻ること示している（矢印）。実際の記録の上下に引かれた2本の実線及び、FとEは図2に同じ。

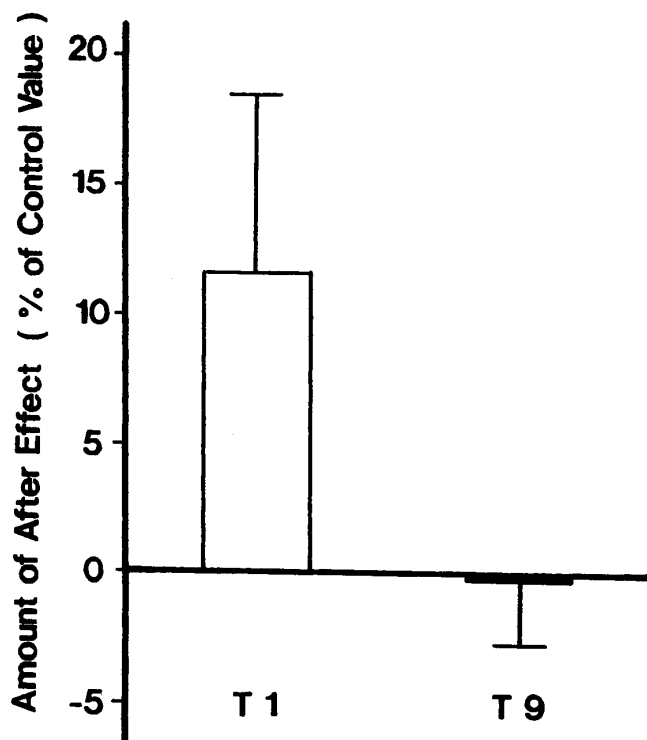


図6；初期の段階と練習を重ねた後の段階の control trial に対する after-effect の振幅の割合。T 1:初期の段階、T 9：練習を重ねた段階（9回目を示す）。初期の段階で出現していた after-effect が、9回の練習を重ねたことによって出現しなくなったことを示している。縦軸のプラスとマイナスの表示は図3に同じ。

overshootがあったものを選び、振動刺激停止直後から5回を限度として、overshootの値をすべてプロットしたものである。この結果より、振動刺激による undershoot の大きさと、振動刺激停止後の overshoot の大きさとの間には有意な正の相関関係が認められた ( $r=0.64, p<0.01$ )。すなわち、振動刺激による undershoot が大きく起これば起こるほど、振動刺激停止後の overshoot も大きく起こることを示していた。さらに、振動刺激停止後の overshoot の持続がどのようになっているかを調べたものが図4の結果である。これは、振動刺激停止後1回目の動作を Mov.1、2回目を Mov.2、3回目を Mov.3、4回目を Mov.4、5回目を Mov.5 と分類して、すべての結果をプロットしたものである。Mov.1 から Mov.5 へ進むにつれてプロット数が減少しているのは、各試行において少しずつ overshoot が消滅していったからである。また、Mov.1 から Mov.4 までは図3の全体の結果と同様、いずれにおいても有意な正の相関関係が認められた (Mov.1:  $r=0.62, p<0.01$ , Mov.2:  $r=0.61, p<0.01$ , Mov.3:  $r=0.77, p<0.01$ , Mov.4:  $r=0.71, p<0.05$ )。この結果より、振動刺激停止後の overshoot は振動刺激停止後、数試行持続することを示していた。

1人の被験者において、その再現性を確認する目的で、実験回数を重ねていくと、overshoot が見られなくなる現象が観察された。図5は、同一被験者が実験を10数回実施したのちの結果である。図中の矢印で示したように、振動刺激による著明な undershoot は振動刺激の強度に依存して出現しているにもかかわらず、overshoot は出現しなくなった。すなわち、振動刺激が与えられている間は、初期の段階の記録例と同様、伸展動作側に振動刺激の強さに依存して undershoot が起こっている。しかし、振動刺激停止後は振動刺激の強度に関係なく、停止直後の多少のばらつきはあるものの、速やかに control trial の大きさに戻った。そこで、振動刺激停止後の overshoot の出現の仕方について、初期の段階と練習を重ねた後の段階を比較した結果が図6である。これは、振

動刺激停止後4試行目までの伸展動作の overshoot の量を平均し、control trial の平均値に対する % で表したものである。初期の段階と練習を重ねた後の段階では明らかに after-effect の出現の仕方に有意な差が認められた ( $t=4.23, df=14, p<0.01$ )。

## 考 察

本実験結果から、振動刺激停止後の overshoot は振動刺激によって引き起こされた肘伸展動作の undershoot の大きさに依存して大きくなることが明らかになった。これは、振動刺激停止後の overshoot の起こり方が筋紡錘の活動の大きさに依存していることを示すものと考えられる。ネコを使った神経生理学的な実験結果と、ヒトを使ったパフォーマンスの結果との整合性を調べた Proske らの一連の報告は、振動刺激によって引き起こされた運動感覚の歪みが、筋紡錘由来のできごとであることを明らかにしている。すなわち、振動刺激を与えた結果として顕著に出現する after-effect は、筋の長さに依存して変化する筋紡錘の活動量に強く依存していた (Morganら,1984, 1991, Proske と Morgan,1985, Gregoryら,1986)。そして、ヒトのパフォーマンスの再生誤差の量は、使われる筋の長さに依存して変化した (Gregoryら,1988)。これらの結果から、彼らはヒトの上肢および下肢から上がってくる筋・運動感覚の入力量は、その時の筋紡錘の活動量に強く依存することを示唆した。彼らはまた、筋紡錘の発火レベルはその時の筋の状態 (伸びているか、縮んでいるか) の違いによって影響を受け、その結果としてH波及びT波の出現動態に変化が認められることを実証した。すなわち、その時の筋の状態が直接脊髄反射のゲインを修飾していることを示した (Gregoryら,1990, Polusら,1991)。また、after-effect の神経生理学的機序をシステムティックに調べた Roll らの報告 (Ribot-Ciscarら,1991, Gilhodesら,1992) では、主動筋と拮抗筋の両方の筋紡錘は、非対象的にしかも、状況に依存した活動の変化を示した。この結果から彼らは、ヒトの運動後の after-effect の出現の仕方は、このような筋紡錘の活動に強く依存して修飾されることを示唆した。これらの報告を考え合わせると、after-effect に関する本実験結果は、今までに調べられてきた神経生理学的機序から演繹される結果と矛盾するものではない。

しかし一方、Gregory ら (1988) によれば、筋紡錘活動の after-effect として、振動刺激停止後も筋紡錘の発火は相当長く持続すると報告している。これは、振動刺激停止後においても振動刺激中と同じように undershoot が起こる可能性を示唆するものであるが、本実験ではそのような結果は一例も見いだせなかった。この点については、振動刺激停止後の筋紡錘の発火が弱いということと、振動刺激停止後の感覚入力筋紡錘からのものばかりではないことも考え合わせなければならないことを示唆している。本実験においても、振動刺激の強さを 25Hz から 125Hz まで5段階に変化させたが、vibration trial において必ずしも振動刺激の強さそのものに依存して undershoot が起こるとは限らなかった。振動刺激の強度が 100Hz 以上になると、皮膚、腱紡錘、関節受容器および他の周辺筋等からの感覚入力の影響が混入する可能性が大きくなり、生体内では様々な神経生理学的変化が起こっていることが推察され、必ずしも一様な現象が出現するとは限らないと考えられる。

同一被験者の初期の段階と練習を重ねた後の段階で、振動刺激停止後の overshoot の現われ方に変化が起こった。この結果は、練習の初期の段階と十分な練習の後では after-effect の起こり方に質的な違いが生じることを示唆している。すなわち、練習によって after-effect は小さくなるということである。この現象の出現を説明できる一つの可能性として、随意運動指令の発令に伴って常に生成されていると考えられている efference copy の質的变化が起こった可能性が考えられる。すなわち、繰り返し行われた課題遂行によって、大脳皮質から発せられた運動指令に伴って小脳には

efference copy が送られ、そこで繰り返し誤差を修正することにより目的とする運動の基準値が確立され、そこからの運動指令が末梢からの情報をコントロールようになる。本実験での after-effect の消滅は、efference copy による中枢の誤差修正システムの関与を示唆するものである。このように efference copy を利用して、運動指令と末梢からの情報を絶えず照合することによって、小脳に運動プログラムを完成させ、熟練した動作が遂行できるようになる。このことは、随意運動の遂行を大脳と小脳の連関で理解しようとする中で、伊藤 (1970) によって提唱された概念である。すなわち、熟練していないときの制御系は、運動の結果を大脳の感覚領及び連合領にフィードバックするが、練習が進むにしたがって小脳内に前述のフィードバックループのモデルが形成されることになり、最終的にはフィードバックなしで同じ運動が制御されるようになるということである。また、Sasaki ら (1982a, 1982b) はサル視覚始動性の運動学習過程を、大脳皮質の運動前電位の変化から調べたところ、学習の初期に比べて運動習熟後では小脳経由の電位が大きくなると報告している。さらに、小脳を切除した場合、運動の熟練度が著しく低下することを報告している。これらの運動学習に関する報告を考え合わせると、本実験結果で明らかになったことは、運動学習が進むと末梢による feedback control から、上位中枢による feedforward control に機能変換が起こるといことで、これは従来の運動学習の機序に関する仮説に矛盾しない結果であるといえる。すなわち、after-effect の出現に及ばず練習の効果は、その出現を消滅させるということ、これは末梢で起こっている現象には影響されず、目的の運動を遂行できるようになったことを意味しているからである。

## ま と め

本研究では、肘の伸展・屈曲反復運動中に振動刺激を与え、その刺激の停止後にどのような運動誤差が生じるかを調べることから、筋・運動感覚の歪みのメカニズム及び、それが練習によってどのような変化を示すかについて検討した。その結果、次の二つのことが明らかになった：

- 1) 振動刺激停止後の overshoot は、肘伸展動作の undershoot の大きさに依存して大きくなった。このことから、筋・運動感覚の歪みは振動刺激の強度に修飾を受ける筋紡錘由来の入力として理解することができた。
- 2) 練習によって after-effect が小さくなった。このことは、筋・運動感覚の歪みは efference copy による学習によって、予測的に調整され得ることを示すものである。

## 文 献

Capady, C. and Cooke, J.D. (1981) The effects of muscle vibration on the attainment of intended final position during voluntary human arm movements. *Exp. Brain Res.*, 42;228-230.

Capady, C. and Cooke, J.D. (1983) Vibration-induced changes in movement-related EMG activity in humans. *Exp. Brain Res.*, 52;139-146.

Cody, F.W.J. and Plant, T. (1989) Vibration-evoked reciprocal inhibition between human wrist muscles. *Exp. Brain Res.*, 78;613-623.



- Cody, F.W.J., Schwartz, M.P. and Smit, G.P. (1990) Proprioceptive guidance of human voluntary wrist movements studied using muscle vibration. *J. Physiol.*, 427; 455-470.
- Gilhodes, J.C., Gurfinkel, V.S. and J.P. Roll. (1992) Role of Ia muscle spindle afferents in post-contraction and post-vibration motor effect genesis. *Neurosci. Lett.*, 135; 247-251.
- Goodwin, G.M., McCloskey, D.I. and Matthews, P.B.C. (1972) The contribution of muscle afferents to kinesthesia shown by vibration induced illusions of movement and by the effects of paralysing joint afferents. *Brain*, 95; 705-748.
- Gregory, J.E., Morgan, D.L. and Proske, U. (1986) Aftereffects in the response of cat muscle spindles. *J. Neurophysiol.*, 56; 451-461.
- Gregory, J.E., Morgan, D.L. and Proske, U. (1988) Aftereffects in the responses of cat muscle spindles and errors of limb position sense in man. *J. Neurophysiol.*, 59; 1220-1230.
- Gregory, J.E., Mark, R.F., Morgan, D.L., Patak, A., Polus, B. and Proske, U. (1990) Effect of muscle history of the stretch reflex in cat and man. *J. Physiol.*, 424; 93-107.
- 伊藤正男 (1970) 小脳による運動制御, 医学のあゆみ編, 「生体の制御機構」, 医歯薬出版, pp.288-295.
- Kasai, T., Kawanishi, M. and Yahagi, S. (1992) The effects of wrist muscle vibration of human voluntary elbow flexion-extension movements. *Exp. Brain Res.*, 90; 217-220.
- McCloskey, D.I. (1978) Kinesthetic sensibility. *Physiol. Rev.*, 58; 763-820.
- Morgan, D.L., Prochazka, A. and Proske, U. (1984) The aftereffects of stretch and fusimotor stimulation on the responses of primary endings of cat muscle spindles. *J. Physiol.*, 356; 465-477.
- Morgan, D.L., Proske, U. and Gregory, J.E. (1991) Responses of primary endings of cat muscle spindles to locally applied vibration. *Exp. Brain Res.*, 87; 530-536.
- Polus, B.I., Patak, A., Gregory, J.E. and Proske, U. (1991) Effects of muscle length on phasic stretch reflexes in humans and cats. *J. Neurophysiol.*, 66; 613-622.
- Proske, U. and Morgan, D.L. (1985) Aftereffects of stretch on the responses of cat soleus muscle spindles to static fusimotor. *Exp. Brain Res.*, 59; 166-170.
- Ribot-Ciscar, E., Tardy-Gervet, M.F., Vedel, J.P. and Roll, J.P. (1991) Post-contraction changes in human muscle spindle resting discharge and stretch sensitivity. *Exp. Brain Res.* 86; 673-678.

- Rogers,D.K., Bendrups,A.P. and Lewis,M.McD. (1985) Disturbed proprioception following a period of muscle vibration. *Neurosci. Lett.*, 57;147-152.
- Roll,J.P. and Vedel,J.P. (1982) Kinesthetic role of muscle afferents in man studied by tendon vibration and microneurography. *Exp. Brain Res.*, 47; 177-190.
- Roll,J.P., Vedel,J.P. and Ribot,E. (1989) Alteration of proprioceptive messages induced by tendon vibration in man : a microneurographic study. *Exp. Brain Res.*, 76;213-222.
- Sasaki,K., Gemba,H. and Mizuno,N. (1982a) Cortical field potentials preceding visually initiated hand movements and cerebellar actions in the monkey. *Exp. Brain Res.*, 46;29-36.
- Sasaki,K. and Gemba,H. (1982b) Development and change of cortical field potentials during learning processes of visually initiated hand movements in the monkey. *Exp. Brain Res.*, 48;429-437.
- 関 博之, 笠井達哉 (1989) 筋・運動感覚の解析 - 前腕伸展・屈曲動作の再生誤差 -. *スポーツ心理学研究*, 16;16-19.