

# バイオメカニズム学会誌

別刷

バイオメカニズム学会  
SOBIM Japan

## 脊髄反射回路の工学モデル

加藤 莊志\* 辻 敏夫\*\*

### 要旨

これまでの脊髄反射に関する研究では、解剖学的・生理学的手法を用いた動物実験から数多くの知見が蓄積されてきた。さらに動物実験から得られたデータをもとに工学モデルを構築することで、随意運動の制御と脊髄反射との関連性が盛んに議論されてきた。本解説では、脊髄反射回路の工学モデルについてその代表例を取り上げ、それらについて概説した。まず、各モデルの概要とそれらから導き出された理論的予測について述べ、さらに理論的予測と生理学実験による結果との整合性についても検討を加えた。

### 1. はじめに

ヒトをはじめとする脊椎動物は、骨格筋を収縮させることで運動の調節を行っている。意志による運動は一般に随意運動と呼ばれている。われわれの高度に発達した神経系が随意運動の発現とその調節に重要な役割を担っていることは、多くの研究者が指摘するところである。

ところで、骨格筋の粘弾性(インピーダンス)特性が非線形性を有することは、古くから指摘されてきたり。そして、そのような粘弾性特性を神経系がどのように調節しているかという問題は、古くから運動制御の研究者の間で議論的となってきた。一方、脊髄反射に関する伝統的な解剖学・生理学研究では、主に麻酔をかけられたネコやサルを対象として、解剖学および電気生理学的手法により、多くの知見が蓄積されてきた<sup>1)</sup>。

そのような伸張反射をはじめとする脊髄反射の研究が進むにつれて、「骨格筋の粘弾性特性を脊髄反射(とりわけ伸張反射)がどのように調節しているのか」という新たな問題が取り上げられ、議論されるようになった。しかし、脊髄反射回路の活動を覚醒下の動物において運動中に記録することは技術的にも大変な困難をとま<sup>2)</sup>うために、運動中における脊髄反射の活動については未だに不明な点が多く残されている。最近では、ヒトの随意運動中に各種の脊髄反射活動を記録しながら、同時にインピーダンス(慣性、粘性、スティフネス)を推定する実験も行われるようになった<sup>3,4)</sup>が、今後明らかにすべき課題が多く残されている。

そのような麻酔下での動物実験から得られた成果と、実際の運動時における実験との間にあるギャップを埋めようとするの

が、本解説で取り上げる工学モデルによる理論解析である。特に、脊髄反射回路のモデリングに関する研究は、解剖学的・生理学的知見の蓄積を迫るようにして、1950年代から検討されてきた領域である。1980年代初頭までは主に数理・工学領域の研究者が行っていたこの領域も、近年ではコンピュータの発達や普及により、生理学者もモデリングやコンピュータ・シミュレーションを行うまでになった。

ところで、脊髄内にある反射回路は、感覚情報の入力系である末梢感覚器官(筋紡錘、ゴルジ腱器官など)や、運動情報の出力系としての $\alpha$ 運動ニューロンおよび骨格筋(特に錘外筋線維)ばかりでなく、脊髄内の様々なニューロン(Ia抑制性ニューロン、Renshaw細胞など)が入力系と出力系との間に「介在」することで、複雑な機能的構成を作り上げている。このような機能的構成をモデル化することは、前述したような生理学の領域だけでなく、ロボットをはじめとする機械系の制御や義手の制御を考える上でも、有益な知見を提供するであろう。

そこで本解説では、これまでに提案された脊髄反射の工学モデルについて解説していく。紙面の都合上、これまでに提案されたモデルを全て紹介することは不可能なので、代表的な3つのモデルについて、その概要とそれから得られた理論予測について解説する。さらに、その理論予測の生理学的正当性について、実際の生理学実験から得られた知見をもとに検討を加える。なお、本文中に引用した生理学用語には簡単な説明を付け加えたが、それらの詳細を知りたい読者は文献2, 3, および6などを適宜参照されたい。

### 2. Mertonのサーボ仮説

1950年代初頭にMertonは、伸張反射に関する研究から得られた知見をもとに、ヒトの運動制御のモデルを提案した<sup>7)</sup>。彼は、 $\gamma$ 運動ニューロンの興奮が筋紡錘の筋長に対する感度の変化を引き起こすことに着目し、 $\gamma$ 運動ニューロンにおける興奮性の変化が骨格筋の長さ調節に役立っているのではないかと考えた。この仮説は、Merton自身によってサーボ仮説(servo hypothesis)と名付けられた。

1999年5月6日受付

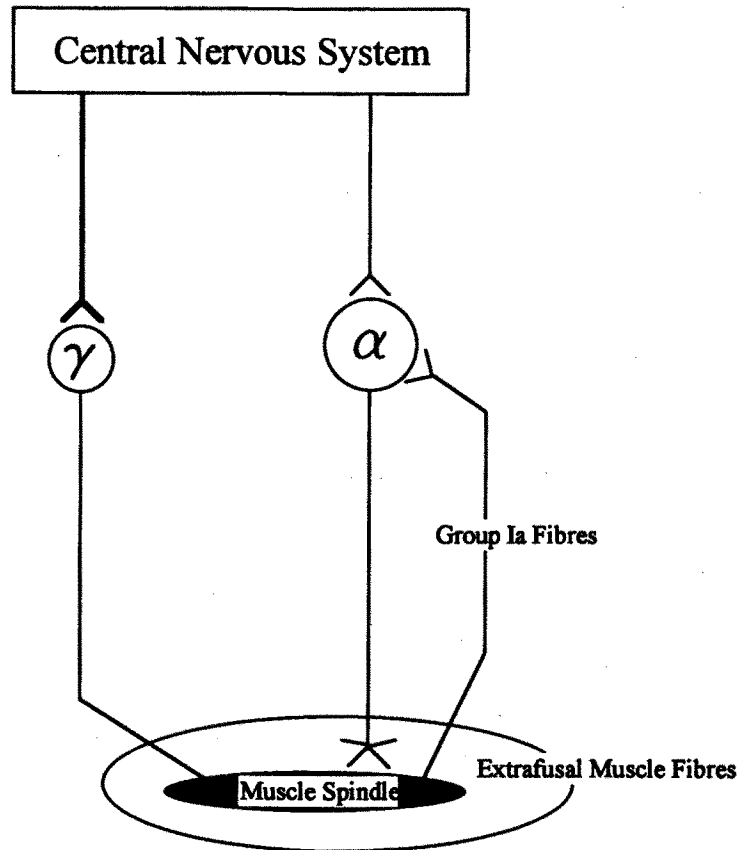
\* 広島大学大学院・国際協力研究科教育開発講座  
〒739-8529 広島県東広島市鏡山1-5-1  
\*\* 広島大学工学部・第二類ロボティクス研究室

キーワード: 脊髄反射回路, 伸張反射, サーボ仮説, Steinらの粘弾性調節モデル, FLETEモデル, インピーダンス制御

図1に基づいて、サーボ仮説をもう少し詳しく説明していこう。上位中枢からの興奮性入力により $\gamma$ 運動ニューロンの発火が起きると、錘内筋の収縮が引き起こされる。その結果、現在の錘外筋線維と錘内筋線維との差 $\Delta L$ により惹起された筋紡錘からの感覚性インパルスが、Ia群線維を上行する。Ia群線維は $\alpha$ 運動ニューロンに対して、主に興奮性のシナプス結合を持つため、上行してきた感覚性インパルスは $\alpha$ 運動ニューロンの発

火を引き起こす。 $\alpha$ 運動ニューロンの発火の結果、錘外筋線維の収縮が引き起こされる。この一連の過程が随意運動の発現・制御の基本的な流れだというのが、Mertonの主張である。彼のモデルは、Sherringtonにより示された緊張性伸張反射(tonic stretch reflex)<sup>8)</sup>をその基盤としたものであり、「筋長の調節機構としての伸張反射」というコンセプトを前面に押し出したものであった。しかしこのモデルの生理学的な正当性を証明するた

A



B

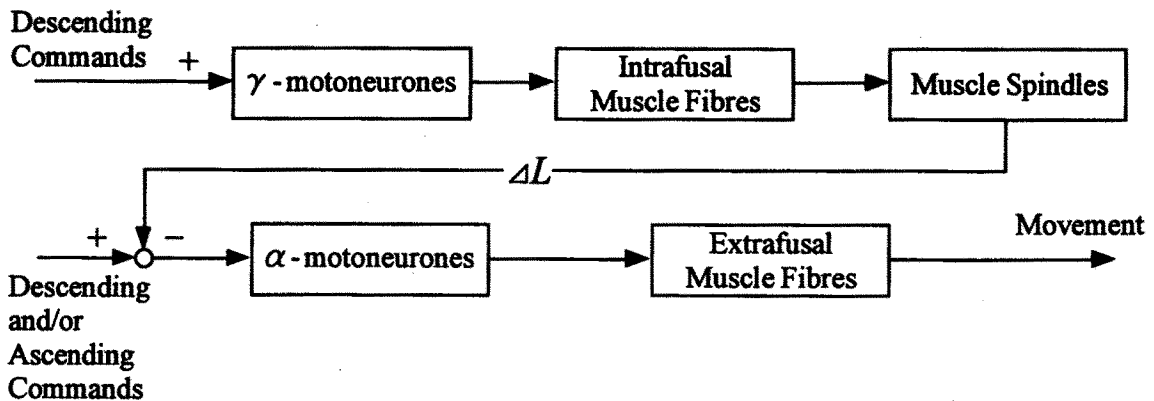


図1 Mertonのサーボ仮説。Aには伸張反射の基本構成を、Bにはそのブロック線図を示す。このモデルでは、 $\gamma$ 運動ニューロンへの下行性指令の方が、 $\alpha$ 運動ニューロンへのそれよりも、ほ乳類の運動制御には重要な役割を担っていると考えられた。

Figure 1 The Servo hypothesis proposed by P. A. Merton. Panels A and B illustrate the basic neural circuitry of stretch reflex and its block diagram, respectively. In this model, it is hypothesized that descending commands from the central nervous system to the  $\gamma$ -motoneurons play more important roles for the mammalian motor control than that to the  $\alpha$ -motoneurons.



ところで、筋紡錘が筋長とその単位時間当たりの変化量(すなわち収縮速度)の感覚器であることは、よく知られた生理学的知見である<sup>9)</sup>。では、筋紡錘の速度感受性は、伸張反射全体の応答性に対して、どのような影響を与えるのだろうか? この点について、Stein and Ögütörelil<sup>15)</sup>は先の神経-筋系モデルを用いて理論解析を行い、以下の2点を指摘した。

- 1) 筋紡錘の速度応答性は、骨格筋自体が持つ刺激応答の時間遅れや、反射系の時間遅れを補償しているのだろう。
- 2) 実験から得られた速度感受特性は、伸張反射系の応答性を安定なものにするためには大きすぎる。この事実から、筋紡錘の速度応答性は神経-筋系において、ある種の振動(oscillation)を引き起こす可能性がある。特に、そのような神経-筋系が引き起こす振動のうち比較的小さなものが、骨格筋の特性を線形化することに寄与しているのかもしれない。

さらに Stein and Ögütörelil<sup>16)</sup>は、 $\gamma$ 運動ニューロンが運動制御に果たす役割について、上述のモデルを用いた解析により検討を加えている。彼らによると、 $\alpha$ 運動ニューロンだけに一過性の入力を入れた場合には神経-筋系の応答が振動的になるのに対し、 $\gamma$ 運動ニューロンにのみ入力した場合にはその振動的な成分が抑えられるという。このシミュレーション結果から、 $\gamma$ 運動ニューロンへの入力が反射系( $\alpha$ 運動ニューロンや骨格筋もその一部を含む)における安定性の向上のために重要な役割を担っているのではないかと指摘している。果たして彼らの指摘したことは、実際の動物の運動中にもおこっているのだろうか? 辻ら<sup>1)</sup>は、手首関節の等尺性随意筋収縮課題を遂行中に、関節まわりのインピーダンス推定を行い、伸張反射活動との関連について検討した。その結果、伸張反射活動とステイフネスとの関係、および伸張反射活動と粘性との関係は、どちらも比較的高い相関が認められた。すなわち、伸張反射系における興奮性の増大にともなって、ステイフネスばかりでなく粘性も増大したのである。もし伸張反射の活動にともなってステイフネスだけが増大したとすると、発揮張力の応答は振動的になるだろう。しかし、ステイフネスと粘性とが共に増大すれば、そのような振動は抑えられ得る。したがって、Stein and Ögütörelilの理論予測を、辻らの実験結果はある程度裏付けたことになる。しかし、筋電図に記録された伸張反射活動の変化のみで $\gamma$ 運動ニューロンの興奮性を評価することは、生理学的には余りに間接的すぎる。インピーダンス推定と微小神経電図法(microneurography)とを併用した実験など、より直接的な検証が今後の課題として残されている。

#### 4. FLETE モデル

前述の Merton のサーボ仮説や Stein らの粘弾性調節モデルでは、主に伸張反射系がその解析対象となった。

しかし脊髄内に様々な種類の介在ニューロンが存在することは、先に述べたとおりである。さらにそれらは相互にシナプス結合することで別の反射回路を形成しており、反射回路の利得調節に対して何らかの関与をしていることも、容易に想像でき

る。そのような脊髄内にある介在ニューロンの中でも、比較的知られているものとして、Ia 抑制性介在ニューロンや Renshaw 細胞を挙げることができる。

筋紡錘からは、Ia 群および II 群線維という伝導速度の異なる2種類の感覚神経が、脊髄や上位中枢へ向けて上行している。Ia 群線維の入力を受ける介在ニューロンの代表例である Ia 抑制性介在ニューロンは、主働筋の筋紡錘 Ia 群感覚神経からの興奮性入力を受け、拮抗筋支配の  $\alpha$  運動ニューロンに対して抑制性の効果を及ぼす。一方、Renshaw 細胞は  $\alpha$  運動ニューロンの軸索からのびる側枝による興奮性入力を受け、 $\alpha$  運動ニューロンを抑制する働きを有する。

Bullock and Grossberg<sup>17)</sup>ならびに Bullock and Contreras-Vidal<sup>18)</sup>は、Ia 抑制性介在ニューロンと Renshaw 細胞による脊髄神経機構について着目し、反射回路のモデル化を行った。

まず、骨格筋の張力発揮を以下のように定式化した。

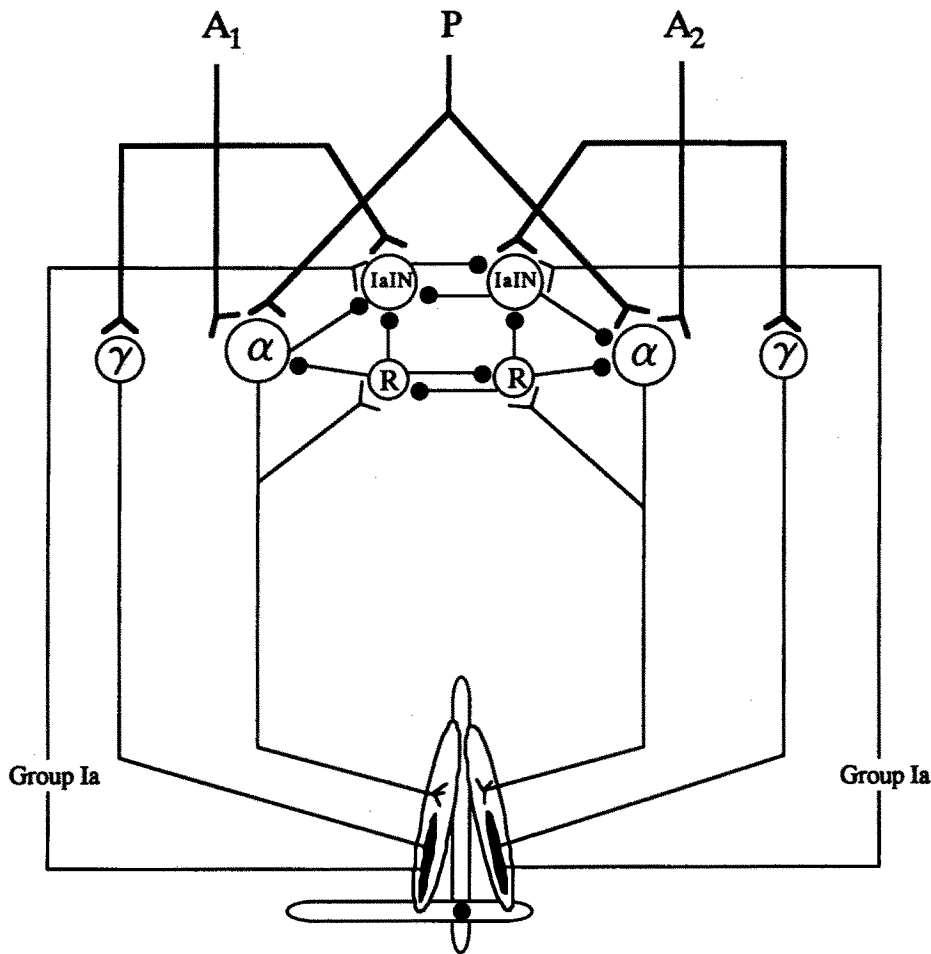
$$F_i = k [L_i - (\Gamma_i - C_i)]^+ \quad (1)$$

$F$  は骨格筋の発揮張力を、 $k$  は骨格筋のステイフネスを、 $L$  は骨格筋の筋長を、 $\Gamma$  は骨格筋の平衡点を、 $C$  は骨格筋の筋収縮レベルを、 $i$  は筋の番号 ( $i = 1, 2$ . それぞれ主働筋と拮抗筋)を表す。さらに  $[\omega]^+$  は、 $\omega > 0$  ならば  $[\omega]^+ = \omega$  を、 $\omega \leq 0$  ならば  $[\omega]^+ = 0$  とする演算子である。(1)式において神経系による制御変数は、 $C$  だけであることに注意されたい。すなわち彼らのモデルでは、「骨格筋の発揮張力は、筋長を表現する神経性指令により調節されている」ことを仮定しているのである。

彼らはこの張力発揮モデルをもとに、主働筋-拮抗筋の単関節モデルを構成した。さらにこれら2筋の興奮性の調節のために、 $\alpha$ 運動ニューロン、筋紡錘、 $\gamma$ 運動ニューロンの他に、Ia 抑制性介在ニューロンと Renshaw 細胞をも含めた神経回路を、この単関節モデルに組み合わせた(図3参照)。このモデルは彼らにより、Factorization Of Length And Tension (FLETE) model<sup>17)</sup>と名付けられた。さらに、このモデルによるコンピュータ・シミュレーションから、以下のことが指摘されている。

- 1)  $\alpha$ 運動ニューロンの興奮性と、その他の変数(Ia抑制性介在ニューロンの興奮性、Renshaw 細胞の興奮性、骨格筋の発揮張力)の間には、強い非線形性が存在する。
- 2) Renshaw 細胞が活動することで、関節まわりの平衡点近傍における安定性が保証されている。
- 3) 上位中枢からの共収縮指令が増大すると、関節まわりのステイフネスは増大する。

3)については、主働筋と拮抗筋との共収縮にともなう関節ステイフネスの増大が報告されている<sup>19)</sup>。しかし、1)や2)の生理学的な正当性は、今後の生理実験による検討が必要である。特に、2)に関して、ネコの前腕筋群において Renshaw 抑制(反回抑制)は存在しないことが報告されている<sup>20)</sup>。このような例外を、FLETE モデルではどのように扱うのか。さらに、コンピュータ・シミュレーションで用いたパラメータの生理学的妥当性についても、今後、検討する必要があるだろう。



α ; α-motoneurons, γ ; γ-motoneurons,  
 R ; Renshaw cells, IaIN ; Ia inhibitory interneurons,  
 A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub>, P ; Descending commands  
 >— ; Excitatory synaptic inputs  
 ●— ; Inhibitory synaptic inputs

図3 FLETEモデルの構成.

Figure 3 FLETE model.

### 5. まとめにかえて

以上、脊髄反射回路の工学モデルと、それから得られた理論予測に関する生理学的正当性について論じた。本解説にて取り上げなかった研究には、前述した平衡点仮説の他に、Kilmer et al.<sup>21)</sup>や Gielen and Houk<sup>22)</sup>の伸張反射に関するモデリング、Heckman and Binder の運動ニューロン・プールのコンピュータ・シミュレーション<sup>23)</sup>など、興味深いものが幾つもあるので、興味のある読者は参照されたい。

これまでの生理学では、モデリングの手法よりむしろ「生きた身体」による実験が重視されてきた。しかし冒頭で述べたように、生理機能のモデル化は、すでに報告されている生理学的成果を統一的に理解するためだけではなく、新たな作業仮説を設定する上でも大変重要な手法である。したがって、すでに実験による成果が多く蓄積された生理学的対象では、実験効率を向上させる上でも、モデル化やコンピュータ・シミュレーショ

ンといった工学的手法の重要性は、今後より一層高まることが期待される。理論と実験とが有機的に結びつくことで、「動物は何故自由に運動することができるのか」という究極の問いへの答えが見つけれられることを願って、本稿を終えたい。

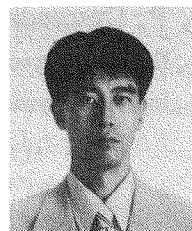
### 謝 辞

この解説記事の執筆にあたって、文部省科学研究費補助金奨励研究(A) (課題番号 10780023)の助成を受けた。この場をお借りして、謝意を表します。

### 参考文献

- 1) Joyce, G. C., Rack, P. M. H. and Westbury, D. R. : The mechanical properties of cat soleus muscle during controlled lengthening and shortening movements. *J. Physiol. (Lond)*, 204, 461-474 (1969)

- 2) Baldissera, F., Hultborn, H. and Illert, M. : Integration in spinal neuronal system. In : Brooks, V. B. (Ed) : Handbook of Physiology, Section 1, The Nervous System, Volume 2, Motor Control, pp.509-595. Bethesda, M. D.: American Physiological Society (1981)
- 3) 田中勲作 : 随意運動制御の脊髄神経機構. 神経科学レビュー 3, 医学書院, pp.61-91 (1989)
- 4) Bennet, D. J. : Stretch reflex responses in the human elbow joint during a voluntary movement. J. Physiol. (Lond), 474, 339-351 (1994)
- 5) 辻 敏夫, 加藤荘志, 柴田智章, 金子 真 : 手首関節の等尺性筋収縮における伸張反射機構の動態と関節インピーダンスの変化. 計測自動制御学会論文集, 34, 1698-1705 (1998)
- 6) 伊藤文雄 : 筋感覚 - 骨格筋からのメッセージ, 名古屋大学出版会 (1994)
- 7) Eldred, E., Granit, R. and Merton, P. A. : Supraspinal control of the muscle spindles and its significance. J. Physiol. (Lond), 122, 498-523 (1953)
- 8) Sherrington, C. S. : The Integrative Action in the Nervous System, Yale university press (1906)
- 9) Vallbo, A. : Human muscle spindle discharge during isometric voluntary contractions. Amplitude relations between spindle frequency and torque. Acta Physiol. Scand., 90, 319-336 (1974)
- 10) Hoffer, J. A. and Andreassen, S. : Regulation of soleus muscle stiffness in preammillary cats: Intrinsic and reflex components. J. Neurophysiol., 45, 267-285 (1981)
- 11) Feldman, A. G. : Functional tuning of the nervous system with control of movement or maintenance of a steady posture. II. Controllable parameters of the muscle. Biophysics, 11, 565-578 (1966)
- 12) Latash, M. L. and Gottlieb, G. L. : An equilibrium-point model of dynamic regulation for fast single-joint movements: I. Emergence of strategy-dependent EMG patterns. J. Motor Behav., 23, 163-177 (1991)
- 13) Latash, M. L. : Control of human movement. Human Kinetics (1993)
- 14) Bawa, P., Mannard, A. and Stein, R. B. : Predictions and experimental tests of a visco-elastic muscle model using elastic and inertial loads. Biol. Cybern., 22, 139-145 (1976)
- 15) Stein, R. B. and Ögütörel, M. N. : Does the velocity sensitivity of muscle spindles stabilize the stretch reflex? Biol. Cybern., 23, 219-228 (1976)
- 16) Stein, R. B. and Ögütörel, M. N. : The role of  $\gamma$ -motoneurons in mammalian reflex systems. Biol. Cybern., 39, 171-179 (1981)
- 17) Bullock, D. and Grossberg, S. : VITE and FLETE: neural modules for trajectory formation and postural control. In : Hershberger, W. A. (Ed) : Volitional action, pp.253-297, North-Holland (1989)
- 18) Bullock, D. and Contreras-Vidal, J. L. : How spinal neural networks reduce discrepancies between motor intention and motor realization. In : Newell, K. M. and Corcos, D. M. (Eds) : Variability and motor control, pp.183-221, Human Kinetics (1993)
- 19) De Serres, S. J. and Milner, T. E. : Wrist muscle activation patterns and stiffness associated with stable and unstable mechanical loads. Exp. Brain Res., 86, 451-458 (1991)
- 20) Illert, M., Kümel, H. and Wietelmann, D. : Absence of recurrent inhibition in the cat distal forelimb. In: Jami, L., Pierrot-Deseillingny, E. and Zytnicki, D. (Eds), Muscle afferents and spinal control of movement, pp.307-312, Pergamon (1992)
- 21) Kilmer, W., Kroll, W. and Pelosi, R. : On the stability of delay equation models of simple human stretch reflexes. J. Math. Biol., 17, 331-349 (1983)
- 22) Gielen, C. C. A. M. and Houk, J. C. : A model of the motor servo: incorporating nonlinear spindle receptor and muscle mechanical properties. Biol. Cybern., 57, 217-231 (1987)
- 23) Heckman, C. J. and Binder, M. C. : Computer simulation of the steady-state input-output function of the cat medial gastrocnemius motoneuron pool. J. Neurophysiol., 65, 952-965 (1991)



加藤荘志 (かとう たかし)

1996年広島大学大学院生物圏科学研究科博士課程後期単位修得退学。同年同大学大学院国際協力研究科助手、現在に至る。ヒトの運動制御機構に関する神経生理学的・バイオメカニクス的研究、特にヒトの脊髄神経機構の活動とそれにとまう関節インピーダンスの変化について研究している。日本生理学会、日本運動生理学会、日本バイオメカニクス学会、日本体育学会、日本神経科学学会の会員。

1985年広島大学大学院工学研究科博士課程前期修了。同年同大学工学部助手。92年イタリア共和国ジェノバ大学客員研究員。94年広島大学工学部助教授、現在に至る。人間とロボットの運動制御などの研究に従事。バイオメカニズム学会、日本ロボット学会、IEEEなどの会員(工学博士)。