解　説

筋収縮に影響される運動感覚

金 子 文 成[1†]　速 水 達 也[2]
[1] 札幌医科大学 保健医療学部 理学療法学第二講座
[2] 信州大学 全学教育機構 健康科学教育部門

要旨　運動感覚は，位置覚，運動覚，力覚等の統合的な感覚であり，運動感覚の形成には，主として筋紡錘からの求心性入力が関与することが明らかにされている．筋紡錘からの求心性入力は，筋長の変化速度や筋長そのものの状態に応じて変化する．そのため，運動感覚は，筋収縮の状況に影響を受ける．本稿では，これまでの報告に基づき，筋収縮が運動感覚に対してどのような影響を及ぼすかについて解説する．

キーワード：運動感覚，筋収縮，筋紡錘

1. はじめに

今回の特集は“動きに影響する過緊張や過剰な力”ということで，リハビリテーション医療に携わるものの立場から運動機能や感覚機能の回復に対して，運動を練習する際の過剰な筋収縮あるいは，いわゆる過緊張というものがネガティブな影響を及ぼすという視点から執筆することが本稿の役割である．通常，このような観点からリハビリテーションの臨床における現象を考えると，第1に思い浮かぶのは脳卒中片麻痺症例の過剰な筋緊張ではないかと思われる．図1は発症から7年が経過した脳卒中片麻痺症例の歩行中の状態である．写真左では，下肢の過剰な筋緊張によって足関節は底屈位，膝関節は完全伸展位となっており，左下肢へ重心を移動させてから右足の遊脚へと移行することができなくなっている．それに対して写真右では，適切な筋緊張を保つことによって膝関節が軽度屈曲し，同時に足関節は背屈しやすくなり，写真左と比較するとスムースに右足の遊脚へと移行できるようになっている．このような例において重要なことは，リラクゼーションと関節可動域の確保，そして“やり方”を脳内であらかじめイメージしてもらう準備である．このように，臨床では過緊張を誘起しないためにはどのように動作をイメージして遂行してもらう方法が良いのか，あるいは受動的な介入（ストレッチングや物理療法など）によって過緊張を低減させる方法はないのか，というようなことと日々格闘している．



図1　脳卒中片麻痺症例における歩行の比較
左写真では，膝関節の反張と足関節底屈位で筋が過度に緊張した状態となっており，左前方へ重心を移動することが困難である．その結果，スムースに右下肢の遊脚へ移行することが難しい．それに対して，右写真では適切な筋緊張の結果として膝関節が屈曲しており，同時に足関節の底屈角度が少なくなっている．

2011年5月19日受付
† 〒060-8556 札幌市中央区南1条西17丁目
札幌医科大学　保健医療学部　理学療法学第二講座
金子文成
Tel：011-611-2143　Fax：011-611-2143
E-mail：f-kaneko@sapmed.ac.jp

このように，過緊張な状態はリハビリテーションにおける運動（再）学習に至る前に，一つの運動を練習することすら困難にさせる．しかし，その過緊張と練習の効果というような話題になると，因果や定量的な影響の度合いを明快に述べることは難しい．そこで今回は，神経系の病態に起因する運動障害に限らず，末梢の運動器疾患にも共通して運動学習時に影響する事柄として，“運動学習に運動感覚機能が影響する”ということを前提として，その運動感覚に対して，筋収縮はどのような影響を及ぼすかという観点から知見をまとめる．

2. 運動感覚とは

体性感覚は，皮膚感覚と深部感覚とに分類される[1)]．さらにその皮膚感覚と深部感覚は，触圧覚，振動感覚，固有感覚（proprioception），温度感覚，痛覚などのサブモダリティに分類することができる[2)]．本稿で取り扱う運動感覚（kinesthesia）とは，皮膚，筋，そして関節や腱などのさまざまな深部器官からの求心性入力が統合された結果としてもたらされる印象のことをいう．別な言い方をすれば，運動感覚とは身体の位置と動きに関する“意識的な気付き”である[3)]．運動感覚は，複数の感覚を包含しており，①関節位置および四肢または体幹の動きなどの感覚（kinesthetic sense；位置覚，運動覚），②努力感，筋の張力，重量そしてスティフネスなど筋の力に関連した感覚（sense of effort もしくは sense of heaviness；力覚），③筋収縮のタイミング

に関する感覚，④姿勢および身体図式の大きさの感覚，などに分けられる[4]．これまでに，運動感覚が運動パフォーマンス（運動の正確さ，求められる技能の高さ，運動成績，などを含む）に影響することは，さまざまな研究で明らかにされてきた[5-9]．したがって，明確な因果関係や貢献度は不明であるものの，運動感覚に障害があれば，新しい運動を学習することが困難になるなど，リハビリテーションの領域における運動機能の向上おいてもネガティブな影響を及ぼす可能性がある．

3. 筋収縮と筋紡錘の応答

ヒトが関節位置（位置覚），あるいは関節の運動（運動覚）を知覚する時，筋紡錘は受容器として主要な役割を果たす．筋紡錘は，一次終末が筋長および筋長の変化速度に応答し，四肢の位置あるいは運動の知覚に寄与しているとされている[10]．それに対して，二次終末が応答するのは筋長のみであり，運動ではなく関節の位置に対して感受性があるということが言える．その筋紡錘は，それ自身の運動を制御される経路を有しており，fusimotor system と呼ばれる．これは，随意的に骨格筋を収縮させると同時に賦活する回路であり，筋紡錘の伸張による求心性入力の発射頻度を変化させる働きがある．

運動感覚に対する筋紡錘の寄与は，錐外筋および錐内筋の受動的張力に依存し，その受動的張力は筋の収縮状態や長さ，あるいは thixotropy により変化する[11]．静止している筋においては，アクチンとミオシンが固定された状態におかれ，クロスブリッジが強固になる．この状態から筋長が短くなると，筋の受動的張力は低下する．この場合，筋紡錘はたるんだ状態となり，筋紡錘の発射頻度は低下する．逆に筋収縮により筋の受動的張力が適切な状態に保たれると，発射頻度は高くなる．つまり，筋がある時点までにおかれていた状態（筋コンディション）によって，筋紡錘の感度は変化する（図 2）[11]．図 2 は，Proske らが筋コンディショニングによって筋紡錘からの発射頻度が変化する様子を解説した図である．上図左はコンディショニングとして肘関節屈曲位で筋収縮させ，その後中間位に戻したことを示し，上図右は，肘伸展位でリラックスさせた状態から中間位へ移動した様子を示す．下の図は，筋紡錘からの発射頻度を示すが，実際にはネコのヒラメ筋から記録されたものである．上図左の場合に上腕二頭筋の受動的張力が高い状態にあり，その場合には筋紡錘からの発射頻度は増加する．しかし，右の場合は上腕二頭筋の受動的張力が低い状態にあり，発射頻度は低下することを表している．このことから，筋紡錘の感度を考えた時には，適切な筋収縮によりある程度の受動的張力が保たれている条件下で筋紡錘の感度が高くなることがわかる．

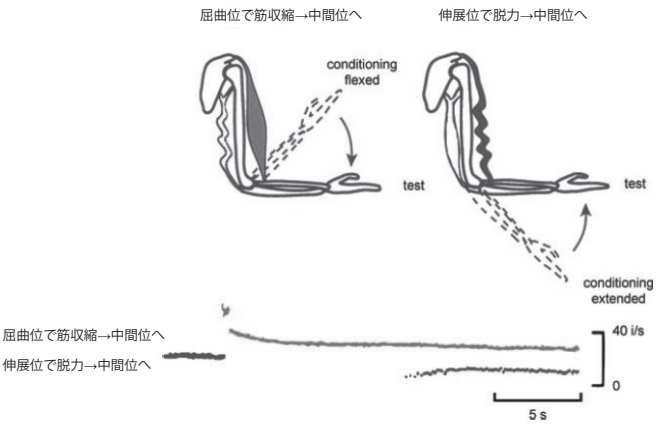


図 2　筋コンディショニングの相違による筋紡錘発射頻度の変化
肘関節屈曲位で筋収縮した状態（上図左）から中間位へ移動すると，上腕二頭筋の受動張力が高いため，移動開始直後に筋紡錘の発射頻度が増加する．一方，肘関節伸展位で脱力した状態（上図右）から中間位へ移動すると，上腕二頭筋の受動張力が低いため，運動開始後に筋紡錘の発射頻度は低下（消失）する．(Proske & Gandevia, 2009．一部改変)

筋収縮させた場合の運動感覚機能に関する研究は，位置覚，運動覚などの各感覚モダリティにおいてどのように影響があるかという観点で整理することができる．

4. 運動感覚に対する筋収縮の影響

1）運動覚

筋収縮は，運動覚の精度に対しても影響を及ぼす．Teylor and McCloskey (1992) は，運動覚検査時に伸張される筋が安静にある状態と比較して，筋収縮した状態の場合に運動覚閾値が低値になることを示した[12] (図 3) ．この結果は，適切な量の筋収縮は運動覚の精度を高めるというポジティブに影響することを意味する．しかし，筋収縮の行い方によっては，ネガティブな影響を受けることも報告されている．図 4 に，Wise らが報告した実験の方法とその結果を示す[13]．左にあるように，3 種類の肘関節屈曲角度において上腕二頭筋と上腕三頭筋の同時収縮を行わせ，リラックスさせた

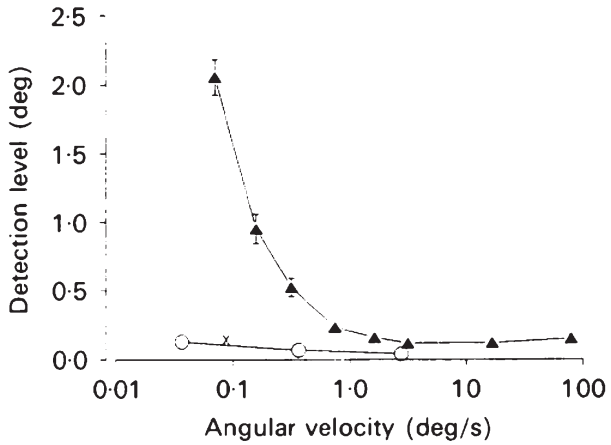


図 3　Teylor & McCloskey が報告した，安静時と筋収縮時における運動覚閾値の相違
○は，筋収縮時の運動覚閾値を示す．▲は，安静時の運動覚閾値を示す．×は，0.6deg/s で筋収縮時の運動覚閾値を測定した先行研究の結果を，参考値として示している．(Teylor & McCloskey, 1992)

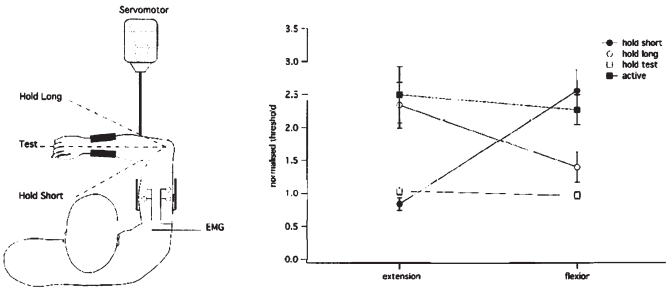


図 4　運動覚の測定方法（左）と，異なる同時収縮時の状態における運動覚の測定結果の比較（右）
運動覚の測定前に肘関節屈曲 90 度よりもさらに屈曲位で同時収縮（●: Hold short）した場合は，伸展方向での運動覚が低値を示し，屈曲 90 度よりもさらに伸展位で同時収縮（○: Hold long）した場合は，屈曲方向での閾値が低値を示す．
同時収縮中に運動覚を測定（■: active）すると，閾値が上昇する．(Wise et al.　1998)

後に運動覚を検査した結果が，右図である．“Hold-short” では肘関節屈曲 90 度からさらに 30 度屈曲位で同時収縮が行われ，“Hold-long” では逆に 30 度伸展させた状態で同時収縮が行われた．“Test” では，検査を行う 90 度で同時収縮を行わせた．右図では，Y 軸の Normalized threshold が低い方が運動覚の感度が良いことを示す．先に述べた筋収縮と筋紡錘の応答の関係からすると，Hold-short で同時収縮させた場合には伸展方向への運動覚が，逆に Hold-long で収縮させた場合には屈曲方向への運動覚閾値が低値になることが予測される．実際，彼らの実験ではその予測通りの結果となり，筋収縮のコンディショニングによる筋紡錘の応答の変化が運動覚の精度に影響することが明らかにされた．そして，“active” の条件においては，屈曲および伸展の方向について，共に閾値が上昇していた．すなわち，運動覚の検査中に同時収縮を行うと，運動覚の精度が低くなることを示している．

このように，働筋と拮抗筋の同時収縮が運動覚の精度を低下させることの理論的背景には，筋紡錘からの求心性入力を演算した結果として関節運動を知覚するという機構が関与している可能性がある．関節においては，働筋と拮抗筋というように，ある方向に関節運動が行なわれることで収縮する筋と伸張される筋とが存在する．関節運動の知覚は，それらの働筋と拮抗筋における筋紡錘からの求心性入力が演算された結果として意識にのぼる．腱の振動刺激における振動刺激の周波数と筋紡錘の発射頻度とは，直線関係にある [14]．この振動刺激を働筋と拮抗筋のうちでいずれか一方の筋のみに行うか，あるいは両方の筋に行ったとしてもどちらかの筋に対する刺激周波数が高ければ，その筋が伸張されたように運動を知覚する（自己運動錯覚）[14]．働筋と拮抗筋を同じ周波数で刺激した場合には，自己運動錯覚を生じない．そして，両筋への刺激周波数の差が小さければ，その差が大きい時と比較して，錯覚の程度（錯覚した運動の角速度あるいは運動範囲）が低下する．このことは，身体活動中に精神的緊張などによって無意識に働筋と拮抗筋を同時収縮させるように力が入っている場合には，運動覚の精度が低下することを示す．このような現象は，身体活動を精巧に行なう場合に適切に筋の緊張を防ぐという指導に対する根拠となる事柄であるものと考える．

2）位置覚

過去の研究では，働筋と拮抗筋の同時収縮中には，筋出力の程度に比例して位置覚の精度が低下することが示されている [15]．このことから，運動覚の場合と合わせて位置覚の精度は同時収縮中には低下するといえる．

それでは，検査の対象となる上肢や下肢関節そのものではなく，対側などの他の部分に力が入っている場合に位置覚はどのように変化するのであろうか．Wise らは，参照される側の四肢を同時収縮させた場合や，参照した関節角度を再現する側で同時収縮させた場合の影響などを報告した [3]．図 5 に示したように，参照されるのは右肘であり，右肘は開始位置から A-C のどこかの場所へ受動的あるいは自動運動（Vol）で移動した．安静状態下（Rel），もしくは同時収縮状態下（Cont）の場合には受動運動で移動した．参照される右肘関節を動かした後に，左肘関節が動かされ右肘関節の角度を左肘関節で再現させた．左肘関節が動かされるときの条件は，安静状態下あるいは 15% 最大随意収縮レベルの同時収縮状態下であった．図 4 下段にある棒グラフはこの時の成績を相対値で現したものであり，0 が最も成績の良いことを意味する．再現する側の左については，安静状態下にある場合には収縮状態下にあった場合と比較して誤差が少ない．左に筋収縮がある Cont/Vol および Cont/Rel

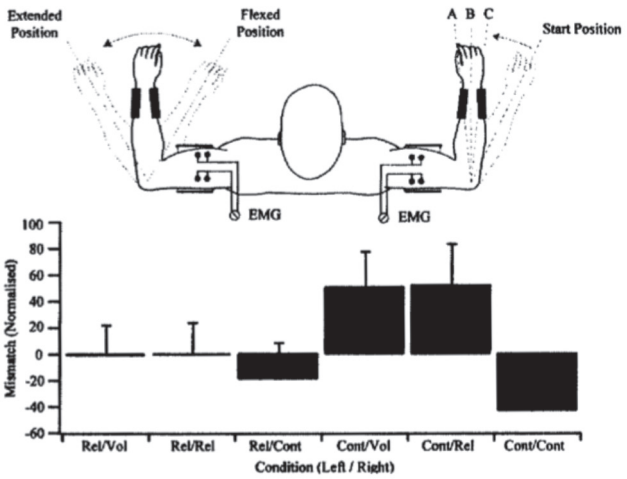


図 5　位置覚の測定方法（上）と，同時収縮による位置覚の測定結果の変化（下）
右肘関節角度を参照してその角度を左肘関節角度で再現させる際に，参照側あるいは再現側の上腕二頭筋と三頭筋を同時収縮させた．グラフ横軸の Condition は，左および右上腕の条件を示す（Rel: 安静，Cont: 同時収縮，Vol: 随意運動）．参照肢と再現肢のいずれかが同時収縮していると，安静時（Rel/Vol および Rel/Rel）に比べて再現誤差が高値を示す．(Wise & Fallon, 2004)

の場合には，左の肘関節屈曲角度が過少であったことを示している．Rel/Cont は，その逆である．この二つの結果からは，いずれかの側の同時収縮によって，その肘関節が動かされる時に安静状態下よりも多くの求心性信号が入力されたために不適合が生じたと考えて矛盾しない．Cont/Cont 結果については，上腕二頭筋と上腕三頭筋の間で収縮中の筋伸張に伴う筋紡錘発射頻度の変化に差があるようなことが関連しているのではないかと考察されているが，その理解は難しい．いずれにしても，ここでは位置覚においても筋収縮に伴って感度が変化することが示され，運動中の筋収縮状況を同じように反復できることが，知覚する自己身体位置の変動を少なくすることにつながるということができる．

5. 筋収縮と体性感覚誘発電位

感覚神経を末梢部で皮膚表面から刺激し，感覚野に対応する頭皮上から加算平均法により記録される電位を，体性感覚誘発電位（SEP）という [16]．20msec 以内のごく短潜時のものは短潜時体性感覚誘発電位といわれており，一次感覚野に限局して出現し，意識レベルの変化による影響を受けにくい．随意運動時に同側肢の末梢神経を電気刺激すると，記録される SEP は低下する [17]．さらに，筋出力の増大に伴って SEP が低下する量も増大する．この現象を，gating と呼ぶ [18]．ただし，gating は，運動肢と同側肢を電気刺激した場合のみ認められ，対側肢を電気刺激した場合は認められない [19]．その他にも，示指で観察される反応が，小指では見られないなどの部位特異性がある [20]．このことから，SEP の gaing は，随意運動時に不要な体性感覚入力を抑制するような機構が中枢神経系に存在している可能性を示しているとされる．その一方で，探索運動などの感覚情報を手がかりとした動作を遂行する課題である手指運動時には，SEP が増大することが報告されている [21]．これらのことを踏まえると，SEP の gating は，単に不要な体性感覚入力の抑制を示しているだけでなく，随意運動の質あるいは目的に応じた体性感覚入力の機能的役割を反映した結果であると考えることもできるかも知れない．

6. おわりに

体性感覚入力が筋収縮により受ける影響を述べた．また，できる限り事実としての結果とわずかな考察は述べたものの，解釈の記述は控えた．それは，5. の最後に記述したように，筋収縮の結果として現れる感覚入力の変化に関わる現象に意味付けを考えた時，おそらくその筋収縮がどのような質的特徴をもつ運動場面で発生したか，あるいは次の瞬間にどのような運動を発生することを目的としているかによって，異なると考えるからである．しかし，運動感覚入力の状況が筋収縮の状況によって変化することは事実であるから，ある一つの動作を遂行する際には，できるだけ精密な精度で同様の筋収縮レベルを再現できれば，運動感覚もばらつきが少ないものとなり，高いパフォーマンスを発揮することにつながるのではないかと考える．逆に，平生の練習で行われている場合と異なるような余分な筋緊張は，運動感覚を阻害すると解釈できるかも知れない．

参考文献

1) 青木藩 : 触・圧覚 , 感覚の生理学 : 田崎京二 , 小川哲郎（編）:「新生理学大系 9」医学書院 , pp 290-305, (1989).
2) 岩村吉晃 : 体性感覚 , 本郷利憲 , 廣重力 (監) , 豊田順一 , 熊田衛 , 小澤瀞司 , 福田康一郎 , 本間研一 (編), 標準生理学　第 5 版 , 医学書院 , pp 211-221, (2000).
3) Wise, A.K. and Fallon, J.B.: The effect of muscle contraction on kinaesthesia, Gandevia, S.C., Proske, U., Stuart, D. (Eds): Sensorimotor Control of Movement and Postrure, Kluwer Acaemic / Plenum Publishers, Australia, 87-94, (2002).
4) Gandevia SC.: Kinesthesia: roles for afferent signals and motor commands, Rowell, B.L., Shepherd, J.T. (Eds): Handbook of Physiology, Section 12: Exercise, Oxford University Press, New York, pp 128-172, (1996).
5) Drewing, K., Stenneken, P., Cole, L., Prinz, W. and Aschersleden, G.: Timing of bimanual movements and deafferentation: implications for the role of sensory movement effects, Exp Brain Res, 158 (1), 50-57, (2004).
6) Imai, S., Hase, K., Imanaka, K., Suzuki, E., Tanaka, N. and Liu, M.: Motor strategies responsible for maintaining standing posture after deafferentation of the unilateral leg, Arch Phys Med Rehabil, 86 (10), 2027-2033, (2005).
7) Bernier, P.M., Chua, R., Bard, C. and Franks, I.M.: Updating of an internal model without proprioception: a deafferentation study, Neuroreport, 17 (13), 1421-1425, (2006).
8) Sarlegna, F.R., Gauthier, G.M., Bourdin, C., Vercher, J.L. and Blouin, J.: Internally driven control of reaching movements: a study on a proprioceptively deafferented subject, Brain Res Bull, 69 (4), 404-415, (2006).
9) Stenneken, P., Prinz, W., Bosbach, S. and Aschersleben, G.: Visual proprioception in the timing of movements: evidence from deafferentation, Neuroreport, 17 (5), 545-548, (2006).
10) Gardner, E.P., Martin, J.H. and Jessell, T.M.: The bodily senses, Kandel, E.R., Schwartz, J.H., Jessell, T.M. (Eds): Principles of neural science, 4th Edition, McGraw-Hill Companies, New York, pp 430-450, (2000).
11) Proske, U. and Gandevia, S.C.: The kinaesthetic senses, J Physiol, 587 (17), 4139-4146, (2009).
12) Taylor, J.L. and McCloskey, D.I.: Detection of slow movements imposed at the elbow during active flexion in man, J Physiol, 457, 503-513, (1992).
13) Wise, A.K., Gregory, J.E. and Proske, U.: Detection of movements of the human forearm during and after co-contractions of muscles acting at the elbow joint, J Physiol, 508 (1), 325-330, (1998).
14) Gilhodes, J.C., Roll, J.P. and Tardy-Gervet, M.F.: Perceptual

and motor effects of agonist-antagonist muscle vibration in man, Exp Brain Res, 61 (2), 395-402, (1986).
15) Rymer, W.Z. and D'Almeida, A.: Joint position sense: the effects of muscle contraction, Brain, 103, 1-22, (1980).
16) 藤原哲司 : 体性感覚誘発電位 , 藤原哲司 (著): 筋電図・誘発電位マニュアル 改訂 4 版 , 金芳堂 , 京都 , pp 180-213, (2004).
17) Rushton, D.N., Rothwell, J.C. and Craggs, M.D.: Gating of somatosensory evoked potentials during different kinds of movement in man, Brain, 104 (3), 465-491, (1981).
18) Cohen, L.G. and Starr, A.: Vibration and muscle contraction affect somatosensory evoked potentials, Neurology, 35 (5), 691-698, (1985).
19) Tapia, M.C, Cohen, L.G. and Starr, A.: Selectivity of attenuation (i.e., gating) of somatosensory potentials during voluntary movement in humans, Electroencephalogr Clin Neurophysiol, 68 (3), 226-230, (1987).
20) Cohen, L.G. and Starr, A.: Localization, timing and specificity of gating of somatosensory evoked potentials during active movement in man, Brain, 110 (2), 451-467, (1987).
21) Knecht, S., Kunesch, E., Buchner, H. and Freund, H.J.: Facilitation of somatosensory evoked potentials by exploratory finger movements, Exp Brain Res, 95 (2), 330-338, (1993).



金子　文成（かねこ　ふみなり）
1992 年札幌医科大学衛生短期大学部卒業，同年，登別厚生年金病院理学療法士．1994 年広島大学医学部保健学科編入学．2000 年ボストン大学神経筋研究所客員研究員．2001 年広島大学大学院医学系研究科博士課程後期修了．博士（保健学）．同年，独立行政法人産業技術総合研究所研究員．2008 年より札幌医科大学理学療法学第二講座准教授．2010 年フランス国立科学研究所客員研究員．日本理学療法士協会，日本基礎理学療法学会（会長），日本臨床スポーツ医学会，臨床神経生理学会，日本体力医学会，International Society of Electromyography and Kinesiology，バイオメカニズム学会などの正会員．関節傷害に関連した病態運動学的研究，ヒトの運動感覚機構に関する神経科学的研究，および神経科学的知見に基づいたリハビリテーション治療介入の開発などに従事．

速水　達也（はやみ　たつや）
2005 年筑波大学大学院体育研究科修了．2010 年同大学院人間総合科学研究科体育科学専攻修了．博士（体育科学）．2009 年札幌医科大学保健医療学部臨床理学療法学講座研究支援者．現在，信州大学全学教育機構健康科学教育部門講師．スポーツ活動が運動感覚に及ぼす影響や，運動感覚向上のための練習方法開発に関する研究に従事．バイオメカニズム学会，日本体育学会，日本体力医学会，トレーニング科学会などの正会員．