

立位姿勢における足関節底屈および背屈筋の神経制御メカニズム

小幡博基*

Neural Control Mechanisms of the Ankle Extensor and Flexor Muscles during Standing in Humans

Hiroki OBATA*

Abstract

The cerebellum, brainstem and basal ganglia are known to be important for maintaining static and dynamic equilibrium during standing, whereas the motor cortex plays a minor role. However, recent studies of both animals and humans suggest that the motor cortex contributes substantially to postural control as well. In our study, an attempt is made to investigate how the motor cortex contributes to the reflexive (i.e., stretch reflex) and volitional postural control (i.e., corticospinal pathway) of the ankle muscles during standing. The results showed that the excitability of the transcortical reflex (i.e., long latency reflex in the stretch reflex response) and corticospinal pathways of the tibialis anterior (TA) muscle was facilitated in the standing posture compared to that in the sitting or supine posture. These results suggest that the excitability of the pyramidal tract neuron in the primary motor cortex innervating the TA muscle is facilitated during standing. On the other hand, in the soleus, the result showed that the excitability of the Ia monosynaptic reflex (i.e., short latency reflex in the stretch reflex response) and corticospinal pathways was facilitated during standing. These results suggest that the excitability of both pathways could be facilitated at the spinal level during standing. Taken together, our results indicate that spinal modulation of activated muscles (i.e., soleus) and cortical modulation of silent muscles (i.e., TA) might be effective to adjust to various standing posture.

キーワード：経頭蓋磁気刺激、伸張反射、H反射、足関節、前脛骨筋、ヒラメ筋、立位姿勢

2009年12月10日 受付

2010年1月8日 採択

1. はじめに

ヒトの立位姿勢は、身体の高い場所に位置する重心を狭い支持基底面上で制御する必要があり、力学的に不安定である。立位姿勢においてバランスをうまく保つためには、中枢神経系における前庭系、視覚系、固有感覚系の情報の統合とそれらの情報を基にした各関節まわり、特に足関節まわりでの適切な筋活動による

トルク発揮が重要である。これまで、姿勢制御を行う中枢神経系として考えられてきたのは皮質下の小脳や脳幹、大脳基底核といった部位であり^{1), 2)}、大脳皮質はあまり注目されてこなかった。しかしながら、最近のヒトや動物を用いた研究から、一次運動野も皮質下の部位と同じくらい姿勢制御に重要な役割を果たすことがわかってきた^{3), 4)}。本稿では、立位姿勢における

* 東京大学大学院総合文化研究所

* Graduate School of Arts and Sciences, The University of Tokyo

足関節底屈筋であるヒラメ筋と背屈筋である前脛骨筋の神経制御メカニズムに注目し、それぞれの筋における脊髄反射および皮質脊髄路（一次運動野の錐体細胞から脊髄運動ニューロンにシナプス接続する経路）の興奮性が立位時においてどのように調節されているのかを、これまでに報告された先行研究と筆者らの最近の実験結果をまとめて紹介する。

2. 立位姿勢における脊髄反射応答の調節

2. 1. H反射

H反射は、Ia求心性線維を経皮的に電気刺激することによって得られる単シナプス反射である。ヒラメ筋においては、膝窩部より脛骨神経を電気刺激することにより誘発される。ヒラメ筋H反射が姿勢によって変調されることは、多くの先行研究によって報告されている。例えばHayashiら^[5]は、同程度のヒラメ筋背景筋活動時におけるヒラメ筋H反射において、静止立位姿勢保持時には座位時に比べて応答が小さく、抑制されていることを観察した。同様に、Kocejaら^[6]は、静止立位時に筋活動のあるヒラメ筋の方が、筋活動のない腹臥位に比べてH反射の振幅が小さいことを報告している。また、彼らはその後の研究において、高齢者では若年者とは異なり、立位時の方が腹臥位時よりもH反射の振幅が大きく、姿勢による反射の調節能力が低下することを示唆している^[7]。

静止立位時に観察される座位や腹臥位と比較した時のヒラメ筋H反射の抑制機序については、身体への荷重情報が関係していると考えられている。足底部への荷重の印加がヒラメ筋H反射を減少させ^[8]、一方、足関節や膝関節の荷重の軽減はヒラメ筋H反射を増大させることが報告されている^[9]。また、足底部への荷重の印加圧力の増大は脊髄損傷者においてもヒラメ筋H反射を減少させることから、この変調が末梢性に(運動中枢からの指令を含まない状況下で)起こることが示唆される^[10]。

2. 2. 伸張反射

ヒラメ筋のH反射に関しては多くの報告がある一方、姿勢に依存した伸張反射応答の変調については、ほとんど研究されてこなかった。これは、H反射は電気刺激であるため比較的簡単に姿勢を変化しても誘発できるのに対し、伸張反射では伸張刺激を誘発する装置を姿勢に応じて移動させ固定する必要があるためかもしれない。同様な理由で前脛骨筋の伸張反射応答についても調べられていない。また、前脛骨筋はH反射が誘発しにくいこともあり、姿勢の変化によるこの筋の脊髄反射変調については不明であった。

筆者らは、健常成人10名を被検者として、立位時のヒラメ筋および前脛骨筋の伸張反射応答が、仰臥位時と比較してどのように調節されているのかを調べた^[11] (ヒラメ筋のデータについては未発表)。表面筋電位をヒラメ筋および前脛骨筋から導出した。仰臥位時のヒラメ筋背景筋活動を、随意収縮により立位時と同レベルに合わせて実験を行った。伸張反射応答を誘発するために、3種類の速度(設定値100、200、300 degree/sec)の足関節背屈外乱(ヒラメ筋の伸張反射応答を誘発)および底屈外乱(前脛骨筋の伸張反射応答を誘発)をサーボモータにより与えた(振幅10 degree)。ヒラメ筋と前脛骨筋に誘発された伸張反射応答は、その潜時によって、短潜時反射(SLR)、中潜時反射(MLR)、長潜時反射(LLR)に分けて解析を行なった。

図1は一名の被検者のヒラメ筋および前脛骨筋の伸張反射応答の典型例である。ヒラメ筋および前脛骨筋の両筋とも、立位時には座位時に比べて伸張反射応答が増大している。しかしながら、ヒラメ筋では伸張反射応答の増大が筋電図の前半部分(SLRとMLR)に認められたのに対して、前脛骨筋では後半部分(MLRとLLR)に認められた。足関節において、SLRおよびMLRは脊髄を介した経路であり、LLRは少なくともその一部は皮質を介する経路であると報告されている^[12, 13]。このことは、立位-仰臥位姿勢間の伸張反射調節が、ヒラメ筋と前脛骨筋では異なった神経機序で行なわれている可能性を示している。

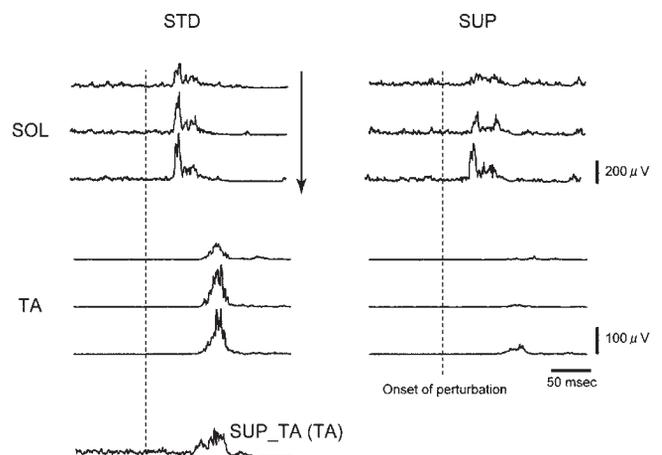


図1 立位(STD)および仰臥位時(SUP)のヒラメ筋(SOL)および前脛骨筋(TA)の伸張反射応答の典型例

ヒラメ筋は足関節を背屈方向に、前脛骨筋は足関節を底屈方向にそれぞれ機械的に伸展させたときに誘発される表面筋電図上の伸張反射応答を表している。(前脛骨筋のデータはNakazawa et al. 2003^[11]より著者改変、ヒラメ筋のデータは未発表のものを使用)

3. 立位姿勢における皮質脊髄路興奮性の調節

運動野への経頭蓋磁気刺激は、皮質脊髄路の興奮性を調べるための非常に有効なツールである。これまで、多くの先行研究によって、経頭蓋磁気刺激により誘発される運動誘発電位の振幅や潜時が運動課題依存的に変化することが報告されてきた。しかしながら、姿勢変化によるヒラメ筋から誘発される運動誘発電位の調節については、統一した見解がなかった^[14, 15]。この理由として、先行研究における立位-座位姿勢間の筋活動レベルの違いや経頭蓋磁気刺激の強度の違いが挙げられる。また、立位中に筋活動レベルの低い前脛骨筋の変化については、これまで報告がなかった。そこで筆者らは、立位-座位姿勢間において足関節の筋活動を揃え、刺激強度に対する運動誘発電位の動員曲線を測定することで姿勢変化によるヒラメ筋および前脛骨筋の皮質脊髄路の興奮性変化を評価した^[16]。

被検者は、全部で10名であった。座位時のヒラメ筋背景筋活動を、随意収縮により立位時と同レベルに合わせて実験を行った。皮質脊髄路の興奮性は、頭部運動野上へ経頭蓋磁気刺激装置による磁気刺激を与えることで運動誘発電位を各筋から導出し、推定した。ヒラメ筋(n=10)および前脛骨筋(n=8)を支配する運動野の至適位置は個別に決定され、各筋への磁気刺激はそれぞれ別の日に行なわれた。磁気刺激の強度を数段階設定し、刺激強度-運動誘発電位の入出力特性をシグモイド曲線回帰から得られる指標で評価した。

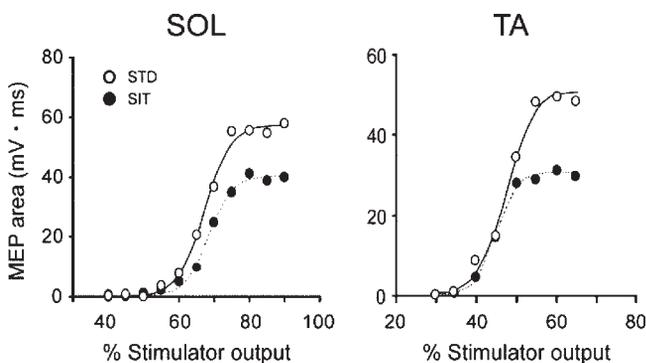


図2 立位(STD)および仰臥位時(SUP)のヒラメ筋(SOL)および前脛骨筋(TA)の刺激強度に対する運動誘発電位(MEP)動員曲線の典型例

縦軸は運動誘発電位の積分値を表し、横軸は刺激強度を表している。

図2は被検者一名の典型例である。ヒラメ筋と前脛骨筋の両筋とも立位時には座位時に比べ、シグモイド曲線の定常値(応答の最大値)および最大傾斜が有意に

増大した。このことから、両筋の皮質脊髄路の興奮性調節が、立位時と座位時では異なっていることが明らかになった。

4. まとめ

本稿では、立位姿勢における足関節底・背屈筋の脊髄反射(H反射および伸張反射)と皮質脊髄路の興奮性の調節を先行研究と筆者らの実験データを基に解説した。立位時には仰臥位や座位時に比べてH反射の興奮性が減少することが知られていたが、筆者らの最近の研究により、伸張反射の興奮性および皮質脊髄路の興奮性は増大していることがわかった。このことは、足関節底・背屈筋が立位時の外乱に対応するため筋の応答性を高めていることを示していると考えられる。

一方、背景にある神経制御メカニズムは足関節底・背屈筋で異なっている可能性がある。立位時の前脛骨筋の伸張反射応答の増大は、皮質を介する経路だと報告されているLLRに主に認められた。このことは、通常の立位姿勢時に筋活動の認められない前脛骨筋では、皮質レベルでの神経制御により筋の応答性を高めることで外乱に対応し、立位姿勢の安定を図っていることを示している。それに対して、足関節底屈筋であるヒラメ筋では、伸張反射応答の増大が主にSLRに認められた。従って、立位姿勢時に持続的な筋活動を伴うヒラメ筋では、脊髄レベルで立位時の外乱に対応しているものと考えられる。

これらの研究成果は、ヒト立位姿勢の神経制御メカニズムの解明に繋がるとともに、今後、ヒト立位に関する研究が蓄積されることで、より効率的な立位リハビリテーションの開発につながっていくことが期待される。

5. 文献

- 1) Ouchi, Y., Okada, H., Yoshikawa, E., Nobezawa, S., Futatsubashi, M. Brain activation during maintenance of standing postures in humans. *Brain*. 122 (Pt 2), 1999, p.329-338.
- 2) Jahn, K., Deutschlander, A., Stephan, T., Strupp, M., Wiesmann, M., Brandt, T. Brain activation patterns during imagined stance and locomotion in functional magnetic resonance imaging. *Neuroimage*. 22, 2004, p.1722-1731.
- 3) Beloozerova, I. N., Sirota, M. G., Orlovsky, G. N., Deliagina, T. G. Activity of pyramidal tract neurons in the cat during postural corrections. *J. Neurophysiol*. 93, 2005, p.1831-1844.

- 4) Taube, W., Schubert, M., Gruber, M., Beck, S., Faist, M., Gollhofer, A. Direct corticospinal pathways contribute to neuromuscular control of perturbed stance. *J. Appl. Physiol.* 101, 2006, p.420-429.
- 5) Hayashi, R., Tako, K., Tokuda, T., Yanagisawa, N. Comparison of amplitude of human soleus H-reflex during sitting and standing. *Neurosci. Res.* 13, 1992, p.227-233.
- 6) Koceja, D. M. Influence of quadriceps conditioning on soleus motoneuron excitability in young and old adults. *Med. Sci. Sports Exerc.* 25, 1993, p.245-250.
- 7) Koceja, D. M., Markus, C. A., Trimble, M. H. Postural modulation of the soleus H reflex in young and old subjects. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 97, 1995, p.387-393.
- 8) Abbruzzese, M., Rubino, V., Schieppati, M. Task-dependent effects evoked by footmuscle afferents on leg muscle activity in humans. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 101, 1996, p.339-348.
- 9) Nakazawa, K., Miyoshi, T., Sekiguchi, H., Nozaki, D., Akai, M., Yano, H. Effects of loading and unloading of lower limb joints on the soleus H-reflex in standing humans. *Clin. Neurophysiol.* 115, 2004, p.1296-1304.
- 10) Kawashima, N., Sekiguchi, H., Miyoshi, T., Nakazawa, K., Akai, M. Inhibition of the human soleus Hoffman reflex during standing without descending commands. *Neurosci. Lett.* 345, 2003, p.41-44.
- 11) Nakazawa, K., Kawashima, N., Obata, H., Yamanaka, K., Nozaki, D., Akai, M. Facilitation of both stretch reflex and corticospinal pathways of the tibialis anterior muscle during standing in humans. *Neurosci. Lett.* 338, 2003, p.53-56.
- 12) Petersen, N., Christensen, L. O., Morita, H., Sinkjaer, T., Nielsen, J. Evidence that a transcortical pathway contributes to stretch reflexes in the tibialis anterior muscle in man. *J. Physiol.* 512 (Pt 1), 1998, p.267-276.
- 13) van Doornik, J., Masakado, Y., Sinkjaer, T., Nielsen, J. B. The suppression of the long-latency stretch reflex in the human tibialis anterior muscle by transcranial magnetic stimulation. *Exp. Brain Res.* 157, 2004, p.403-406.
- 14) Ackermann, H., Scholz, E., Koehler, W., Dichgans, J. Influence of posture and voluntary background contraction upon compound muscle action potentials from anterior tibial and soleus muscle following transcranial magnetic stimulation. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 81, 1991, p.71-80.
- 15) Lavoie, B. A., Cody, F. W., Capaday, C. Cortical control of human soleus muscle during volitional and postural activities studied using focal magnetic stimulation. *Exp. Brain Res.* 103, 1995, p.97-107.
- 16) Obata, H., Sekiguchi, H., Nakazawa, K., Ohtsuki, T. Enhanced excitability of the corticospinal pathways of the ankle extensor and flexor muscles during standing in humans. *Exp. Brain Res.* 197, 2009, p.207-213.