

96. 歩行制御を司るシナジー構造の機能解明

青井 伸也

京都大学 大学院工学研究科 航空宇宙工学専攻

Key words : 歩行, 運動学シナジー, 筋シナジー, 神経筋骨格モデル

緒言

ヒトや動物は複雑な筋骨格系を巧みに動かし、多様な環境の中で適応的な歩行を実現している。歩行とは、端的には脚を用いて全身を移動させる運動だと考えられるが、ヒトや動物はそのような運動を構成するために必要な空間自由度より多い関節自由度を持ち、関節を駆動する筋は更に冗長な自由度を有している。また、筋を収縮させる運動指令の発令には、大脳皮質、小脳、脳幹、脊髄など多くの中枢神経系が関与し、その際、視覚、体性感覚、前庭感覚など様々な感覚情報を統合している。すなわち、ヒトは膨大な自由度や情報を駆使して歩行を生成している。このような冗長性の問題を如何に解決し、多様な環境において頑健で適応的な歩行を生成しているのかは未だ不明確である。

ヒトはこのような冗長性の問題に対して、全ての自由度を独立に制御するのではなく、歩行などのタスクに応じて、制御すべき自由度の数を減らすような低次元構造（シナジー）を有していることが明らかになりつつある。例えば、ヒトの下肢3関節の運動を歩行1周期にわたりプロットするとほぼ平面に載り、これら3関節の運動は1つの線形な関係を保ちつつ共に変化するような低次元構造を有している¹⁾。また、歩行に寄与する多くの筋活動はそれぞれ複雑な時間波形を呈しているが、少数の波形の組み合わせでそのほとんどが説明でき、脳制御系にも少数の波形を筋に分配して運動指令を構築するような低次元構造があると示唆されている²⁾。このような低次元構造の中で、関節運動/筋活動に内在するものは運動学/筋シナジーと呼ばれ、ヒトだけでなくサルやラットなど様々な生物に共通して存在することが知られている³⁾。しかしながら、適応的な歩行生成におけるこれらシナジーの機能的役割は未だ不明確である。

本研究では、このような低次元シナジー構造に着目して、ヒトやラットなど異なる生物を対象に、計測データに基づく解析的手法と神経筋骨格系の数理モデルに基づく構成論的手法を実施し、頑健な歩行を生成する基本原理の解明を目指した。特にヒトに関しては、歩行・走行の計測から運動学シナジーの構造を解析し、それぞれの歩容に共通もしくは特異な性質を調べた。ラットに関しては、筋シナジーに関する生理学的な知見と解剖学的に詳細な筋骨格モデルに基づいて神経筋骨格モデルを構築し、動力学シミュレーションを介して、環境の変化に適應する力学メカニズムについて考察した。

方法、結果および考察

1. ヒト歩行・走行の運動学シナジー

8名の健常者を対象に、トレッドミル上で3, 4, 5, 6 km/hの歩行と、9, 11, 13, 15, 17, 19 km/hの走行における関節運動と床反力を計測した。関節データから、体幹、左右の大腿、下腿、足の7つの運動を求め、床反力データに基づいて、1周期ずつの運動学データに正規化した。1周期平均からの変位に対して特異値分解を施し、特異値と時間、空間基底に分解してそれぞれの特徴を解析した(図1)。解析の結果、歩行・走行によらず、どの速度でも第3モードまでで累積寄与率が95%を超えることから、それぞれ3つのモードで運動が構成されていることが示唆された。特に、モード1は足を前後に振る動き、モード2は膝を曲げる動きに対応した。速度変化に応じて、特異値は有意な変化を示したが、時間・空間基底には有意な変化は見られなかった。また、歩行と走行の共通性と特異性を確認するために空間基底、時間基底の相関を調べた。その結果、時間・空間基底共に歩行と走行の同じモード同士の相関が高いことがわかった。すなわち、速度変化や歩容に応じて、時間・空間基底は変えずに、それぞれのモードの比率を調整することで運動が形成されていることが示唆された。

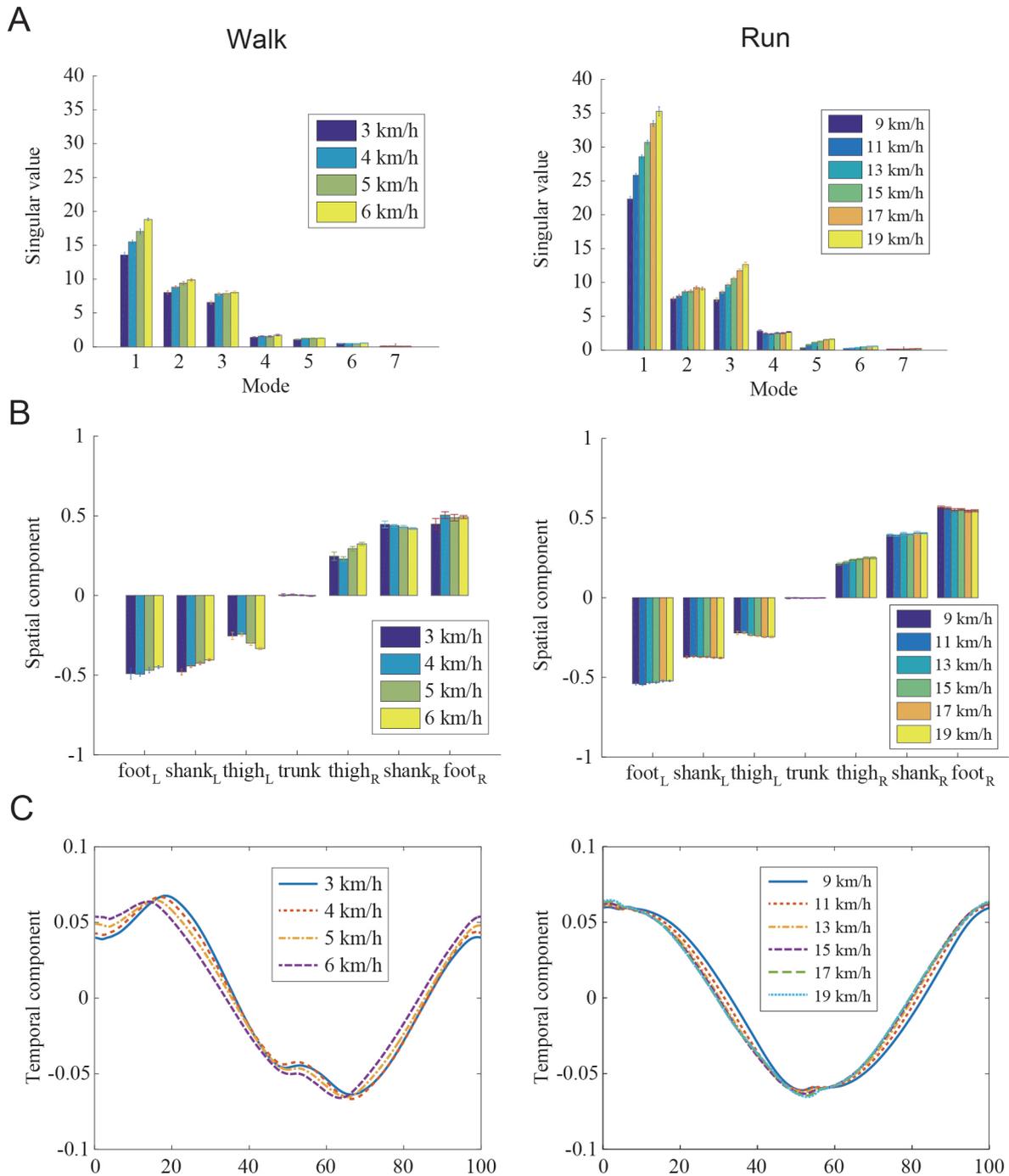


図1. 速度に応じた歩行・走行における運動学データの特異値分解

A) 特異値、B) モード1における空間基底、C) モード1における時間基底。

2. 筋シナジーの制御に基づくラットの神経筋骨格モデルと歩行シミュレーション

これまでに構築していたラット後肢の神経筋骨格モデル (図2A) ^{4,5)} を改良して、スプリットベルトトレッドミル ⁶⁾ における歩行シミュレーションを行った。特に、歩行のための神経制御系として、脊髄の歩行パターン生成機構 (Central Pattern Generator: CPG) と小脳における評価・学習系、脳幹・小脳における前庭・体性感覚情報に基づく姿勢制御をモデル化した。具体的には、CPG はリズム発生部とパターン形成部の2階層からなるモデル ⁷⁾ に基づいてモデル化し、リズム発生部には位相振動子を用いて、接地感覚情報に基づいてその位相をリセットした。パターン形成部

は、筋シナジーに関する生理学的な仮説⁸⁾に基づいてモデル化した。特に、リズム発生部からの位相情報に基づいて、4つのパルスを生成し、それぞれの筋に分配した。すなわち、接地感覚情報に基づいて、筋シナジーの発火タイミングを適応的に制御した。小脳学習系においては、接地タイミングの予測系をモデル化し、その予測したタイミングと実際のタイミングの誤差を評価して、制御パルスの発火タイミングを調整した。姿勢制御系としては、転倒を回避するように、情報伝達の遅れを有する腰の高さの情報に応じてフィードバック制御を付加した。動力学シミュレーションの結果、左右のベルトの速度が同じ環境 (Tied) から、異なる環境 (Split-belt) に変化しても、転倒することなく歩き続けることができ、環境変化が生じるとすぐに、左右脚の位相差やデューティー比が大きく変化する様子が確認できた (図 2B, C)。さらに、その変化の後、デューティー比はほとんど変化がないが、左右脚の位相差はゆっくりと戻っていく様子が確認できた。このような変化はヒトのスプリットベルトトレッドミル歩行でも見られており⁶⁾、構築した神経制御モデルが、運動制御メカニズムの本質を捉えている可能性が示唆された。

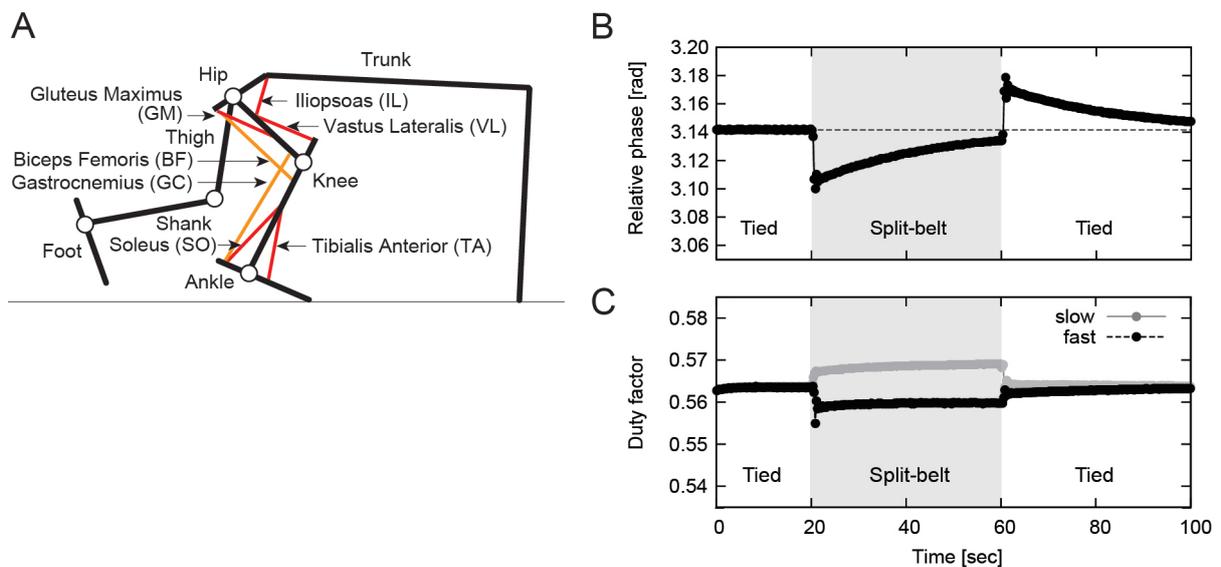


図 2. ラット後肢の神経筋骨格モデルと動力学シミュレーション結果
A : モデル、B : 左右脚の位相差、C : 左右のデューティー比。

共同研究者

本研究の共同研究者は、同志社大学理工学部 of 石塚駿太郎、東京大学大学院総合文化研究科の藤木聡一郎である。最後に、本研究にご支援を賜りました上原記念生命科学財団に深く感謝いたします。

文 献

- 1) Bianchi L, Angelini D, Orani GP, Lacquaniti F. Kinematic coordination in human gait: relation to mechanical energy cost. *J Neurophysiol.* 1998 Apr;79(4):2155-70. PMID: 9535975.
- 2) Ivanenko YP, Poppele RE, Lacquaniti F. Five basic muscle activation patterns account for muscle activity during human locomotion. *J Physiol.* 2004 Apr 1;556(Pt 1):267-82. Epub 2004 Jan 14. PMID: 14724214.
- 3) Dominici N, Ivanenko YP, Cappellini G, d'Avella A, Mondì V, Cicchese M, Fabiano A, Silei T, Di Paolo A, Giannini C, Poppele RE, Lacquaniti F. Locomotor primitives in newborn babies and their development. *Science.* 2011 Nov 18;334(6058):997-9. doi: 10.1126/science.1210617. PMID: 22096202.
- 4) Aoi S, Funato T. Neuromusculoskeletal models based on the muscle synergy hypothesis for the investigation of adaptive motor control in locomotion via sensory-motor coordination. *Neurosci Res.* 2016 Mar;104:88-95. doi: 10.1016/j.neures.2015.11.005. Epub 2015 Nov 23. Review. PMID: 26616311.
- 5) Aoi S, Kondo T, Hayashi N, Yanagihara D, Aoki S, Yamaura H, Ogihara N, Funato T, Tomita N, Senda K, Tsuchiya K. Contributions of phase resetting and interlimb coordination to the adaptive control of hindlimb obstacle avoidance during locomotion in rats: a simulation study. *Biol Cybern.* 2013 Apr;107(2):201-16. doi: 10.1007/s00422-013-0546-6. Epub 2013 Feb 22. PMID: 23430278.

- 6) Reisman DS, Block HJ, Bastian AJ. Interlimb coordination during locomotion: what can be adapted and stored? *J Neurophysiol.* 2005 Oct;94(4):2403-15. Epub 2005 Jun 15. PMID: 15958603.
- 7) Rybak IA, Shevtsova NA, Lafreniere-Roula M, McCrea DA. Modelling spinal circuitry involved in locomotor pattern generation: insights from deletions during fictive locomotion. *J Physiol.* 2006 Dec 1;577(Pt 2):617-39. Epub 2006 Sep 28. PMID: 17008376.
- 8) Ivanenko YP, Poppele RE, Lacquaniti F. Motor control programs and walking. *Neuroscientist.* 2006 Aug; 12(4):339-48. Review. PMID: 16840710.