

博士論文

立位姿勢制御の発達：
多関節運動協調に基づく検討

Development of standing postural control:
Investigation based on multi-joint movement coordination

山本 暁生

—目次—

文中略語一覧

用語の定義

序..... 5

第一章：研究小史と目的 7

1-1. 立位姿勢の足関節制御に関する研究..... 7

1-1-1. 立位姿勢の単関節モデル 7

1-1-2. 単関節モデルにおける足圧中心..... 8

1-1-3. Mechano-reflex 制御仮説..... 9

1-1-4. スティフネス制御仮説..... 10

1-1-5. 足関節の受動的な粘弾性の測定..... 10

1-1-6. Active, non-spring like control 仮説..... 11

1-2. 立位姿勢における膝関節、股関節の研究 12

1-2-1. 股関節運動 12

1-2-2. 膝関節運動 13

1-3. 多自由度な系における運動制御の課題..... 14

1-3-1. 状態推定と制御の問題..... 14

1-3-2. 関節間の力学的相互作用 15

1-4. 姿勢制御の発達に関する研究 16

1-4-1. 自動的姿勢反応 16

1-4-2. 予測性姿勢調節 17

1-4-3. 静止立位制御活動の年齢変化 18

1-4-4. 非線形な発達過程..... 19

1-5. 論文の目的 21

第二章：静止立位の身体重心運動に下肢三関節の運動が与える影響（研究 1） 24

2-1. 背景.....	24
2-2. 方法.....	25
2-3. 結果.....	28
2-4. 考察.....	30
2-5. 結論.....	33
第三章：立位姿勢における全身の運動学的な特徴と姿勢動揺の発達変化（研究2）	40
3-1. 背景.....	40
3-2. 方法.....	42
3-3. 結果.....	47
3-4. 考察.....	53
3-5. 結論.....	58
第四章：関節間の力学的相互作用を活用したトルク制御能力の発達（研究3）	72
4-1. 背景.....	72
4-2. 方法.....	74
4-3. 結果.....	79
4-4. 考察.....	87
4-5. 結論.....	91
第五章：総合考察.....	104
5-1. 結果のまとめ.....	104
5-2. 総合討議.....	106
5-3. 研究の限界と今後の課題.....	111
5-4. 研究の結論.....	115
補足資料.....	118
引用文献.....	121
謝辞.....	138

文中略語一覧

本論文内で用いる主な略語は以下の通りである。

A・P: anterior-posterior, 前後の

CNS: central nervous system, 中枢神経系

COM: center of mass, 質量中心

COP: center of pressure, 足圧中心

CV: coefficient of variation, 変動係数

DIP: double-link inverted pendulum, 倒立二重振子

EC: eyes closed, 閉眼

EO: eyes open, 開眼

HAT: head-arm-trunk, 頭一腕一体幹

IAA: induced acceleration analysis

RMS: root mean square, 実効値

SIP: single-link inverted pendulum, 倒立単振子

SD: standard deviation, 標準偏差

TIP: triple-link inverted pendulum, 倒立三重振子

UCM: uncontrolled manifold, 非制御多様体

用語の定義

本論文内で用いる主な用語は以下の定義とする。

自由度：運動を実行するために中枢神経系が制御すべき変数の数

直接作用：ある関節のトルクがその関節自体に角加速度を生じること

間接作用：ある関節のトルクがその関節以外の関節に角加速度を生じること

内部モデル：計算論神経科学で提唱される感覚入力と運動出力を模倣する神経機構。運動指令から感覚入力へ変換を行う順モデルと逆方向の変換を行う逆モデルの二つが仮定されている。

重力トルク：運動方程式において重力加速度を係数にもつ項

速度依存トルク：運動方程式において角速度を係数にもつ項

トルク誤差：運動方程式における関節トルク、速度依存トルク、重力トルクの和

序

ヒトの二足立位は生後約 1 年をかけて獲得され(de Onis, 2006)、その後、更に 10 年以上の年月をかけて制御能力が発達していく(Peterka and Black, 1990; Wolff et al., 1998)。直立姿勢の安定性を身体の自発的な動揺の大きさから評価すると、動揺の幅は幼児から成人にかけて年齢とともに小さくなる(Nolan et al., 2005; Riach and Hayes, 1987; Rival et al., 2005; Wolff et al., 1998)。しかし、揺れの小さな安定した立位を達成する姿勢制御機構の発達変化は、ほとんど明らかにされていない。

立位姿勢制御の主な発達研究は、足関節の運動が立位時の身体重心 (COM) の運動を制御していると捉える単関節モデルに基づいて議論を展開してきた。これは、立位中の身体に外乱を加えると比較的大きな外乱に対しては足関節と股関節が協調して運動するが、ごく小さな外乱または外乱の加わらない静止立位に対しては足関節の運動により立位姿勢のバランスを保つことができると考えられたためである(足関節戦略)(Horak and Nashner, 1986)。しかし、静止立位であっても足関節以外の関節運動が立位姿勢制御に与える影響が無視できないとする報告が増えている(Aramaki et al., 2001; Günther et al., 2009; Pinter et al., 2008; Sasagawa et al., 2009)。つまり、立位姿勢制御の発達を捉えるためには、立位保持を多関節運動として捉え、その運動制御能力を検討することが必要となる。しかし、多関節運動では単関節運動に比べて運動制御が複雑になる。これは目標とする運動を遂行するために単関節運動には無い多関節の協調的な運動制御が必要となるためである。発達過程で小児は多関節運動における制御や協調の課題について克服することで姿勢制御能力を向上させてきたと推測される。

従って、本論文は立位姿勢の保持を多関節運動と捉えて、その制御機構の発達について新たな知見を提供することを目標とする。本論文は次の三つの研究から構成される。研究 1 では、立位姿勢の保持を多関節動作として捉えることの妥当性について検証する。

研究 2 では、多関節運動において生じる運動制御の課題について姿勢制御の発達過程でどのように対処しているのか検討する。研究 3 では、多関節運動において必要な関節間の協調的な運動制御の観点から立位姿勢制御の発達を検討する。以上の三つの研究に基づき、多関節協調の視点から立位姿勢の制御機構の発達過程について考察を行う。

第一章

研究小史と目的

静止した立位姿勢では身体重心（COM）の水平面上の位置は支持基底面の内側に保持されている。立位姿勢の制御機構は COM の制御を足関節の制御へ単純化する方法を用いて数多く検証されてきた。以下では、足関節運動の制御から見た直立姿勢の研究について概観する。

1-1. 立位姿勢の足関節制御に関する研究

1-1-1. 立位姿勢の単関節モデル

静止姿勢の制御機構を検討する研究の多くは、一つのセグメントが足関節を中心に回転する単関節モデルに基づいて行われている (Gage et al., 2004; Gatev et al., 1999; Masani et al., 2003; Peterka, 2002; Winter et al., 1998) (図 1-1)。単関節モデルを用いることで身体にある多くの自由度を足関節 1 つに減らすことができる。

静止立位時の身体重心（COM）は足関節から僅かに前に位置するため (Gatev et al., 1999; Smith, 1957)、重力は足関節まわりに身体を前方へ回転させるモーメントを生じる。単関節モデルに基づく系の運動方程式は以下のように記述される。

$$I\ddot{\theta} = mgh \sin \theta - T_a \quad (1-1)$$

ここで I は身体の慣性モーメント、 m は足部を除いた身体質量、 θ は鉛直軸に対する COM の角度、 g は重力加速度、 h は足関節から COM までの距離、 T_a は足関節トルクである。式 (1-1) は静止立位においては θ が十分に小さいため微小角近似 ($\sin \theta \approx \theta$) を適応して次のように変形される。

$$I\ddot{\theta} = mgh\theta - T_a \quad (1-2)$$

重力による前方へのトルク（単位角度あたり mgh ）に対抗するために足関節トルクは受動的・能動的に生成されて身体を伸展方向へ動かす。足関節の筋、腱、靱帯、筋膜、軟部組織などの関節構造の機械特性（粘性や弾性）は足関節トルクの受動的な成分となる。それに対して、能動的なトルク成分は、重力によるトルクに対抗するため足関節の伸展筋群が中枢神経系（CNS）からの運動指令を受けて収縮することにより生成される。受動的なトルク成分は時間遅れ無く生成されるが、CNS を経由する能動トルク生成には立位姿勢においては約 180 ms と見積もられる生理的な時間遅れが存在する(Peterka, 2002)。式 (1-2) から足関節中心の単関節モデルにおいて身体が平衡を保持するためには、足関節の受動的・能動的なトルク成分による足関節のスティフネスが重力による「ロードスティフネス (mgh)」を上回ることが必要となる。

1-1-2. 単関節モデルにおける足圧中心

静止立位の研究では、しばしば床反力計から取得した足圧中心（COP）が評価指標として用いている。単関節モデルにおける COP 位置は次のように捉えられている。まず、足関節まわりのトルクの釣り合いは次式であらわせる。

$$T_a + f_v u \approx 0 \quad (1-3)$$

ここで f_v は床反力垂直成分、 u は COP の足関節からみた前後（A-P）方向の位置である。静止立位時には床反力の垂直成分は次式で近似できる。

$$f_v \approx mg \quad (1-4)$$

式 (1-4) から COP の位置が足関節トルクとほぼ比例する変数であることが分かる。更に、式 (1-2) へ (1-3)、(1-4) を代入すると次の式が得られる。

$$u \approx y - \frac{I}{mg} \ddot{\theta} \quad (1-5)$$

ここで y は足関節からみた COM の A-P 方向の位置、 $\ddot{\theta}$ は COM の角加速度である。静的な平衡点では COP 位置と COM 位置は一致するが ($u = y$)、足関節トルクの過不足

により COP はこの瞬間的な平衡点から逸脱する ($u \neq y$)。そしてこの足関節トルクの誤差が COM に角加速度を生じさせる ($\ddot{\theta} \neq 0$)。従って、単関節モデルでの姿勢制御機構とは COM の位置に合わせて足関節トルクの誤差を調整すると言うことができる。

床反力計を用いた指標で最も多く用いられているのが COP 位置の時系列信号における振幅の大きさ（例：COP の標準偏差、SD）と平均速度である。前者は立位姿勢の安定性を表す指標、後者はその安定性を保持するために必要な制御活動の量を表す指標とされる(Maki et al., 1990)。更に足関節トルクの変動の速度を反映することから COP の平均速度は立位姿勢の制御戦略にも関連すると解釈される(Kirshenbaum et al., 2001)。

1-1-3. Mechano-reflex 制御仮説

次に、足関節トルクを生成する制御機序について概観する。約一世紀にわたり支持されてきた足関節筋群の制御仮説は、脊髄や脳幹等の CNS における比較的低次な階層で駆動される”mechano-reflex 制御仮説”である(Fitzpatrick et al., 1992; Gurfinkel et al., 1995)。これは Sherrington から続く、複数の反射が組み合わさることで複雑な運動が構築されているとの考えに基礎を置いている。姿勢の制御活動も反射により構成されるとみなす Mechano-reflex 制御仮説は、足関節筋群の制御機序を次のように説明している。身体重心が足関節よりも前にある静止立位では、重力によるトルクが身体を前傾させて下腿三頭筋を伸張する。すると、伸張反射が誘発されて筋が短縮しながら張力を発揮してバランス制御を達成する(Horak and Macpherson, 1996)。下腿三頭筋の中でも特にヒラメ筋は、筋紡錘の密度の高さ、張力の大きさから中心的な役割を果たしていると考えられていた(Fitzpatrick et al., 1992)。反射による制御機構は筋骨格モデルを用いた数値シミュレーション研究では筋紡錘による負のフィードバック制御としてモデル化される(van Soest et al., 2003)。

1-1-4. スティフネス制御仮説

Mechano-reflex 制御仮説では、感覚入力によって脊髄を介した反射が誘発されるため生理学的な時間遅れが避けられずシステムは不安定になるおそれがある。これに対して緊張性に活動する下腿三頭筋の受動的なスティフネスのみで静止立位の安定が可能であるとする”stiffness control”仮説が展開された(Winter et al., 1998; Winter et al., 2001)。Winter は静止立位の身体に 21 個の反射マーカを貼り付けて COM を推定し、COP と COM の時間・周波数解析を行った(Winter et al., 1998)。すると、視覚フィードバックの有無はスティフネスへ影響を与えておらず、頭部の並進加速度や足関節の角運動は前庭や体性感覚の活動閾値を下回っていた。著者らは、これらの結果が感覚情報に基づく CNS のスティフネス調整が行われていないことを示していると主張した。実際、150-260ms と推定される高次の神経系を介した時間遅れが COP と COM の間には見られず、両者の間には時間遅れがほとんどなかった (4 ms)。その後、足関節のスティフネスがロードスティフネスを上回ることを示すために、COM 角度と足関節トルクの回帰直線から足関節スティフネスが推定された。その結果、足関節スティフネスが重力によるロードスティフネスを 8.8 %上回っており、Winter らは受動的なスティフネスで静止立位が保持されていると結論付けた(Winter et al., 2001)。

1-1-5. 足関節の受動的な粘弾性の測定

受動的な足関節スティフネスの生理学的に妥当な値を報告した重要な研究が 2000 年代に報告されている。Loram らは、静止立位にみられる動揺に近い微小な外乱を身体に与えることで立位中の足関節の受動的なスティフネスを直接測定した(Casadio et al., 2005; Loram and Lakie, 2002a)。実験の結果、足関節のスティフネスは立位を保持するために必要なスティフネス (ロードスティフネス) の約 91%(Loram and Lakie,

2002a)と約 64%(Casadio et al., 2005)と立位保持に必要な値を下回ることが明らかにされた。更に、このスティフネスは、下腿三頭筋に筋活動がみられるにも関わらず足関節トルクと関係なくほぼ一定の値を示していた。そのため、著者らは足関節スティフネスが筋収縮ではなく腱、筋膜、そして足部のバイオメカニカルな特性に起因すると考察している(Loram and Lakie, 2002a)。Winter らが先に用いた手法により推定された足関節スティフネスは、受動的なスティフネスと CNS を介した能動的な筋活動によるスティフネスの増加分を区別できないため、スティフネスを過大評価していたと批判されている(Morasso and Sanguineti, 2002)。この結果は、足関節の受動的な機械特性のみでは二足立位を保持できないことを示しており、CNS による能動的な制御活動が必要とされる重要な根拠となっている。

1-1-6. Active, non-spring like control 仮説

先の研究により足関節の受動的なスティフネスがロードスティフネスよりも小さいことが示され、再び立位を保持するために CNS が如何にして能動的に立位姿勢を保持しているのか議論が続いている。現在、生理学的なデータとともに広く注目される仮説は、下腿三頭筋が COM の動揺と逆方向へ予測的に長さを変えてスティフネスを上乗せする制御である。足関節全体のスティフネスは、アキレス腱や足部で構成される直列弾性要素 (SSE) と足関節伸筋群のスティフネスから次のように定まる。

$$\frac{1}{K_{total}} = \frac{1}{K_{muscle}} + \frac{1}{K_{SSE}} \quad (1-6)$$

ここで K はスティフネスを示す。SSE のスティフネスがロードスティフネスより小さくほぼ一定なので、足関節全体のスティフネスは筋のスティフネスに関わらずロードスティフネスを超えることはできない。また、式 (1-6) から足関節全体のスティフネスがロードスティフネスを上回るためには、COM の運動と逆方向に筋の長さを変化させる必要がある (paradoxical muscle movement)。つまり、COM が前方へ転倒する

時（伸展筋の筋腱複合体の全体の長さは伸ばされる）には、筋の収縮要素は短縮し、COM が後方へ転倒する時（伸展筋の筋腱複合体の全体の長さは短縮する）には筋の収縮要素は伸張する必要がある。Loram らは健常者の静止立位時の腓腹筋とヒラメ筋の筋長を超音波測定器によりリアルタイムで測定する実験を行った。その結果、予想通りに COM 動揺とは逆向きの筋長の変化を検出し、相互相関関数により負の相関を示すことを報告した(Loram et al., 2005)。この結果は伸張反射によるスティフネスの反射制御仮説を明確に否定するものであり、CNS が筋長そのものを操作することで立位を制御していることを示唆している。立位時に筋長が荷重とは独立して制御されていることから、単純なフィードバック制御では有効な制御は難しい。また、COM の動揺に対して約 2.8 回もの筋長の調節が行われていた。このインパルス的な筋長の変化が COM の制御を行うと考えられている。Loram らは、筋長は小脳等の内部モデルによって予測的に制御されていると推測している(Loram et al., 2005)。これらの複数の制御仮説が提唱されているが依然として立位を保持する足関節運動の制御機構は、未解決の課題となっている。

1-2. 立位姿勢における股関節、膝関節の研究

立位姿勢の単関節モデルでは、足関節以外の関節が COM の制御に貢献していないと仮定している。しかし、近年、この仮定に反して股関節や膝関節の運動が静止立位において無視できないことが指摘されている。ここでは上記の両関節の運動について静止立位における特徴を概観する。

1-2-1. 股関節運動

これまでに股関節が静止立位において足関節よりも大きな角度変位の振幅を示すことが複数の実験から確認されている(Day et al., 1993; Hsu et al., 2007; Pinter et al., 2008)。更に、体幹セグメントと下腿セグメントの角度変位を周波数領域で検討すると

1 Hz 以下に見られる同位相の運動と 1 Hz 以上の周波数で見られる逆位相の運動の二つのパターンが立位時に同時に検出された(Creath et al., 2005; Saffer et al., 2008)。こうした足関節と股関節の運動の間に見られる逆位相関係は、静止立位における COM 加速度の増大を防ぐ役割を果たしていると考えられている(Aramaki et al., 2001)。実際、両関節の逆位相関係が加齢とともに変化すると COM 加速度は増加している(Kato et al., 2014)。更に Sasagawa らは、足関節と股関節の二関節モデルを用いることで COM の運動が精度よく推定できることから、静止立位においても股関節運動は COM 制御に無視できない影響を与えていることを実験的に示している(Sasagawa et al., 2009)。

1-2-2. 膝関節運動

股関節と比較して膝関節は、立位中に床を前後に動かす外乱を与えても伸展位を保つことから(Horak and Nashner, 1986)、その運動が静止立位の制御には貢献していないとの見方がより広く支持されている。膝関節を構成する大腿骨は、膝が伸展すると下端の平らで広い面が腓骨の上端に接して安定しやすくなる。更に、膝関節周囲の靱帯は、立位時には大腿骨が少し内転するため膝関節をよりきつく締める。これらは膝のロック機構と呼ばれており(Drake et al., 2005)、立位制御に膝関節の貢献が無いとする解剖学的な背景とされてきた。実際、多重倒立振子モデルを用いて立位制御を検証した数値シミュレーションでは、膝の固定 (rigid knee) をモデルの拘束条件として導入したものもある(Kuo, 1995, 2005)。しかし、近年になってこうした見解に疑問を呈する実験結果が報告されている。例えば、静止立位時の膝関節角度変位を測定した研究は足関節と同程度の振幅で変動していると報告している(Günther et al., 2011a; Pinter et al., 2008)。また、静止立位時の膝関節トルクと COM の並進運動 (並進変位と並進加速度) について相互相関分析を行うと有意な相関関係が認められる(Günther et al., 2009)。更に、A-P 方向の COM 位置に影響を与えない関節間の協調関係は足関節と股関節の二関節の

角度変位では十分に捉えられなかった(Hsu et al., 2007)。これらの研究は、膝関節運動も直立姿勢のバランス保持に影響を与えていることを示唆している。しかし、実際に膝関節が静止立位時の COM の運動にどの程度の影響を与えているかの定量的な検討は行われていない。

1-3. 多自由度な系における運動制御の問題

運動制御において複数の関節が関与する多関節運動では、単関節運動に比べて制御はより複雑になる。ここでは多自由度な運動システムにおいて取り上げられる二つの運動制御の課題について概説する。

1-3-1. 状態推定と制御の問題

身体運動の遂行において制御すべき変数は観測、解析するレベルでその数は異なるが、キネマティクス、キネティクス、筋活動、神経細胞まで多くの次元がある。制御される変数の数に対してより多くの制御変数が存在すると運動計画を一つに絞り込むことができない(Wolpert et al., 2013)。例えば、目標点に向かい肩、肘、手関節を含む 3 セグメントの上肢により水平到達運動を行うと目標点までの軌道は数限りなく存在する。更に同じ軌道を通る場合であっても肩関節、肘関節、手関節の取り得る角度の組み合わせは膨大であり、ある関節の角度を達成するための筋活動の組み合わせは数多く存在する。これは自由度問題と呼ばれ、運動制御の中心課題として提起されてから(Bernstein, 1967)現在まで未解決の問題となっている。

また状態推定も多関節がそれぞれランダムに動いていると複雑になる。例として身体重心の前後方向の位置を推定する場合を考える。各関節の体性感覚がもたらす情報は全て異なる身体部位に関するものである。CNS が身体セグメントの長さや質量等の身体の機械特性に関する情報を持っていたとしても、全ての体性感覚の情報を複雑に組み合

わせて身体重心の位置を推定しなければならない。もし体性感覚情報が狭い足場等によって十分に信頼できない場合に目を閉じて視覚情報を遮断すると、推定は更に困難になる(Krishnamoorthy et al., 2005)。

1-3-2. 関節間の力学的相互作用

単関節運動においては、ある関節に生じたトルクが発生する角加速度は、そのトルクの大きさと関節軸まわりの慣性モーメントの線形な関係によって決まる。しかし、多関節運動では、ある関節において発揮されたトルクが生じる角加速度は非線形で複雑なものとなる。これは関節間に力学的な相互作用が存在するために、ある関節のトルクがその関節だけではなく系に存在する全ての関節を同時に加速させるためである

(Hirashima, 2011; Zajac and Gordon, 1989)。例えば、肩関節と肘関節による単純な水平到達運動を行うと、肩の伸展トルクは肩を伸展方向に加速するだけではなく、肘も屈曲方向へ加速する(Gribble and Ostry, 1999)。もし関節間の相互作用に対処できなければ、目標とする運動軌道は達成できない。相互作用へ適切に対処できない体性感覚神経障害の患者は、上肢でペンタブレットを持ち水平面における目標点までの折り返し動作を行うと動作軌道が健常者と比べて大きく曲がってしまうことが示されている

(Sainburg et al., 1995)。Gribble と Ostry は上肢の水平到達運動における上腕と前腕の表面筋電図を測定し、相互作用に対して予測的な筋活動が生成されていることから相互作用を推定する順内部モデルによって予測的な制御が行われていると考察している

(Gribble and Ostry, 1999)。立位においても数値シミュレーションによって、内部モデルによる全身の状態推定から個々の関節運動を決める **full-state feedback** を実装したモデルが関節間の相互作用が存在する状況下でも立位保持に有効な制御であると示されている(Kuo, 2005)。

1-4. 姿勢制御の発達に関する研究

最後に姿勢制御の発達に関する研究を概観する。初めに最も多く研究されてきた統制された機械的な外乱に対する自動的姿勢応答 (automatic postural response) について概説する。その後、外乱に対する予測性姿勢調節、最後に静止立位の制御について先行研究を振り返る。

1-4-1. 自動的姿勢反応

身体外部からの予期せぬ機械的刺激に対して生じる自動的姿勢反応は体の方位を調整して転倒を防ぐ役割を果たす。適切な修正反応を生じるためには外乱の方向に応じた調節 (方向特異的姿勢調節: direct-specific postural adjustments) が必要である。方向特異的姿勢調節は出生前に獲得される能力であることを Hedberg と Hadders-Algra らが 1-9 か月の乳児を対象とした外乱実験を報告している (Hadders-Algra, 2005; Hedberg et al., 2005; Hedberg et al., 2004)。実験は乳児を外乱直前まで実験者が支えながら可動式の床の上に座らせて、様々な速さと大きさに床を前後へ水平移動させる。そして外乱前後の大腿-体幹-頸部の筋について表面筋電図を用いて筋活動を記録した。すると、生後 1 か月の乳児であっても後方への外乱に対する頸部屈筋の筋活動が全試行の 7 割以上において観察された。観察された筋活動は 5 か月以降のものと比較して潜時が長く、出現割合に大きなばらつきを持つ未熟な応答ではあるが、方向特異的姿勢調節を生み出す機構が出生前に獲得されるものであることを示唆していた。立位を獲得した後の姿勢応答については、Shumway-Cook and Woollacott (1985) が 1 歳から 10 歳の小児と成人を対象として立位中に床を前後へ動かす外乱を与え、外乱前後の下肢-体幹の筋活動を測定している。1 歳児は成人と比べて遅れて多様な筋活動が出現し、結果として大きな動揺が観察された。しかし、4-6 歳の姿勢応答は 1-3 歳よりも潜時が長く振幅も大きくばらついていた。この一時的な退行を経た 7-10 歳には自動的姿勢応答

の筋活動はより成人様の応答に近づいていく。

この方向特異的姿勢調節を生成する機構として中枢パターン発生器 (central pattern generator: CPG) モデルが提唱されている (Forssberg and Hirschfeld, 1994)。CPG は多くの筋活動の協調したパターンをつくる神経ネットワークを指す概念である。このモデルでは姿勢反応の生成を二つの段階から説明している。一つ目は姿勢調節の基盤となる単純でステレオタイプな筋活動の時空間パターンを生成する段階である。例えば、先の実験においては床の後方水平移動に関する体性感覚入力から背側の筋応答が生成されることに該当する。第二段階として視覚、体性感覚、前庭感覚からの感覚情報を統合して筋活動の精密な出現順序や大きさを制御する。この段階は、第一段階で生成した単純な時空間パターンを整え適切な応答を作るプロセスと考えられており、発達過程で大きく向上する側面と捉えられている。

1-4-2. 予測性姿勢調節

予測性姿勢調節 (APA) は主に随意運動に先行してバランスや身体の向きを調節する姿勢制御であり成人では腕挙げやレバー引き動作等 (Woollacott et al., 1984) から調べられている。これまでに立位や歩行の獲得と APA の確立が深く関わっていることが明らかにされている。例えば、(Witherington et al., 2002) は 10 か月のつかまり立ちができる乳児には引き出しを引く動作を行うと腓腹筋に APA が出現することを報告している。また、Van der Fits et al. (1999) は、座位中にリーチング運動を行うと生後 6 か月で約 2 割しか観察されない頸部と体幹まわりの APA が生後 15 か月以降に出現頻度が頸部の筋を中心に約 4 割へと大きく増加することを明らかにしている。そして、リーチング動作で見られる APA の出現頻度は独立立位や歩行の獲得時期に相関関係が認められている。つまり二足立位の保持や歩行といった複雑な姿勢制御を必要とする動作を獲得する過程で予期的な姿勢制御を行う能力が大きく向上していくと考えられる。しかし、

確立したばかりの APA は随意運動や外乱に先行して姿勢調節を行う能力は備わっているが、成人と比較すると課題に適切な方向の筋活動を再現する能力が低い、という特徴がある(Riach and Hayes, 1990; Schmitz et al., 1999)。およそ 7 歳頃には安定して方向特異的な筋活動から APA を作成することができるようになる(Girolami et al., 2010; Schmitz et al., 2002)。

APA は随意運動によって乱される姿勢の変化を事前に推定しておく姿勢制御である。その方法は主に姿勢を外乱とは逆方向に変化させる、刺激に先立って脳や脊髄の興奮性を調節し外乱により生じる反射や随意運動の強さを増減する、等が知られている(Horak and Macpherson, 1996)。適切な APA を実行するための運動制御の仕組みとして、運動指令の遠心性コピーを基に状態を推定する内部モデルが提案されている(Wolpert et al., 1998)。内部モデルによる正確な状態推定を行うためには、身体セグメントの慣性質量や長さ、慣性モーメント等の身体の機械特性を正しく把握しておかなければならない。発育期は身体の機械特性に加えて内部モデルの存在が推測されている小脳や頭頂葉等(Imamizu et al., 2000)の中枢神経系も劇的に変化する(Giedd et al., 1999; Tiemeier et al., 2010)。発育・発達とともに APA が課題に適したものへ洗練されていく背景には、随意運動による姿勢の乱れを正しく推定するための状態推定能力の向上があると考えられる。

1-4-3. 静止立位制御活動の年齢変化

立位姿勢の発達を扱う研究の多くは比較的簡易に計測できる COP を COM の代わりとして主に年齢に伴う COP 動揺の大きさや速度の変化を調べてきた。例えば、立位姿勢を獲得したばかりの乳児は、成人と比べて COP の平均振幅が約 1.5 倍、平均速度は約 5 倍も大きい(Chen et al., 2008)。立位獲得後に見られた大きな COP 動揺の振幅や速度は年齢とともに減少する(Riach and Hayes, 1987; Rival et al., 2005)。同じ時期の

4歳と8歳の静止立位時の筋活動を測定すると、腓腹筋や脊柱起立筋が一定時間内に大きく活動する時間は減少して効率の良い制御活動へと洗練されることが示唆される(Williams et al., 1985)。複数の実験で静止立位における COP 動揺の振幅や速度の減少は10歳を過ぎるころに収束することが確認されている(Figura et al., 1991; Nolan et al., 2005; Riach and Hayes, 1987; Riach and Starkes, 1994; Wolff et al., 1998)。

また、COP が足関節トルクを反映することから、COM の制御機構を推定する研究も報告されている。例えば、立位獲得直後からおよそ7歳頃まで見られる COP 位置変動の大きな振幅と平均速度は、バリスティック制御活動と呼ばれている(Kirshenbaum et al., 2001; Riach and Starkes, 1994)。COM の平衡点からの逸脱に対して制御活動である COP の変動が過剰であることから、制御活動の途中での感覚フィードバックを活用した修正が少ないフィードフォワード重視の制御であると推測されている。他方で10歳頃にみられる振幅が小さく遅い COP の変動は、感覚フィードバックの貢献が大きい制御へと移行したと推測されている(Kirshenbaum et al., 2001; Riach and Starkes, 1994)。COP は SIP モデルを仮定した際の制御変数である足関節トルクと比例する指標である。しかし、成人よりも姿勢動揺が大きく制御能力が未熟である小児の立位制御を足関節の制御で捉える妥当性は明らかにされていない。

1-4-4. 非線形な発達過程

COP 変動の大きさや速度の年齢にともなう変化は単調減少ではなく非線形な過程をたどる。例えば、立位獲得から9か月縦断的に COP 動揺の大きさと速度を測定すると平均速度は減少するが動揺の大きさ(平均振幅、分散、面積)はほとんど変化しなかった(Chen et al., 2008)。他にも、平均速度は7歳前後に一時的に増加することが Riach らのグループにより横断・縦断研究から報告されている(Kirshenbaum et al., 2001; Riach and Starkes, 1994)。発達過程では、それまで見られた動作や特徴が一時的に低

下・消失して再び現れる U 字型の変化を見せることが乳児期の原始歩行(Yang et al., 2004)やモビール課題での反応パターン(Watanabe and Taga, 2006)、先に触れた外乱に対する姿勢活動(Shumway-Cook and Woollacott, 1985)、脳活動の機能的なネットワーク(Homae et al., 2010)など複数の研究領域から報告されている。一時的な退行現象の後には、運動パターンが増える、より大域的な脳機能ネットワークが出現する、組織化された姿勢筋活動がみられる、という変化が見られた。従って、静止立位の制御活動についても立位獲得から 7 歳頃までのバリスティックな COP の変動から、振幅が小さくて遅い COP の変動へと移り変わる時期にあたるために平均速度が一時的に増加していると考察されている(Kirshenbaum et al., 2001; Riach and Starkes, 1994)。

上記のとおり、静止立位を扱った発達研究の殆どが姿勢制御の被制御変数とされる姿勢動揺の大きさや速度について行われている。動揺を引き起こす各関節の運動や力などの制御変数を用いて静止立位制御の発達メカニズムについて検討した研究は成人の研究に比べて圧倒的に不足している。

1-5. 論文の目的

本研究の目的は、立位姿勢制御機構の発達を多関節協調の観点から明らかにすることである。立位姿勢制御の発達研究は、1-4-3 で示したとおりに COP を COM の代用として用いて姿勢動揺の大きさに着目した議論に偏っている。また、COP は SIP モデルにおいて制御変数となるが、1-2 で示されるとおり足関節以外に膝関節や股関節を含めた下肢三関節全てが立位姿勢制御に影響することが指摘されている。静止立位における姿勢制御の発達を明らかにするためには立位姿勢保持を本来の姿である多関節運動として捉え、CNS が姿勢を保持するために全身の関節にどのようなトルクを生成し運動を引き起こしているか検討する必要がある。上記の目的を達するために、本論文では次の三つの研究を行った。

研究 1（第二章）：静止立位の身体重心運動に下肢三関節の運動が与える影響

第 1 章の 1-1 で述べたように静止立位の制御を扱う研究の多くは、足関節を中心に身体が回転する単関節モデルを仮定している。しかし近年、膝関節と股関節運動の貢献を見直す報告が増えている（1-2）。従って、研究 1 では、静止立位中の COM の運動を単関節モデルと多関節モデルによって推定し実測値と比較することで、下肢三関節の運動全てが COM の運動に影響を与えることを示す。そして、静止立位保持を本来の姿である多関節運動として捉える妥当性を検証する。

研究 2（第三章）：立位姿勢における全身の運動学的な特徴と姿勢動揺の発達変化

立位姿勢を多関節運動と捉え、発達期の静止立位姿勢における全身の運動学的な特徴と姿勢動揺の関係を検討する。成人の静止立位は全身の関節角の変動がごく小さく身体が真っ直ぐな棒（倒立単振子）のように振舞う。倒立単振子のように振る舞うと運動制御における状態推定や制御が単純化できる利点がある。しかし、姿勢制御が未熟な小児

の立位姿勢は、成人と比べて真っ直ぐな立位姿勢ではないと推測される。研究 2 では立位姿勢における全身の運動学的な特徴の年齢変化を検討し、姿勢動揺との関係を検証する。

研究 3（第四章）：関節間の力学的相互作用を活用したトルク制御能力の発達

多関節運動において目標とする動作を達成するためには、1-3-2 で示した関節間の相互作用の影響へ対処しなければならない。成人は関節間の力学的な相互作用を活用して各関節に生じる角加速度を小さく抑え、全身の関節角の変動が小さい立位姿勢を達成している(Sasagawa et al., 2014)。研究 2 で示された小児の立位が成人と比べて全身の関節に大きな運動が生じており、真っ直ぐな立位姿勢から大きく逸脱している背景をトルク間の協調関係に着目して検討を行う。そして、相互作用を活用した運動制御が発達過程で獲得される能力であることを示す。

以上の結果を踏まえて立位姿勢の制御機構の発達過程について第五章において総合討議を行う。

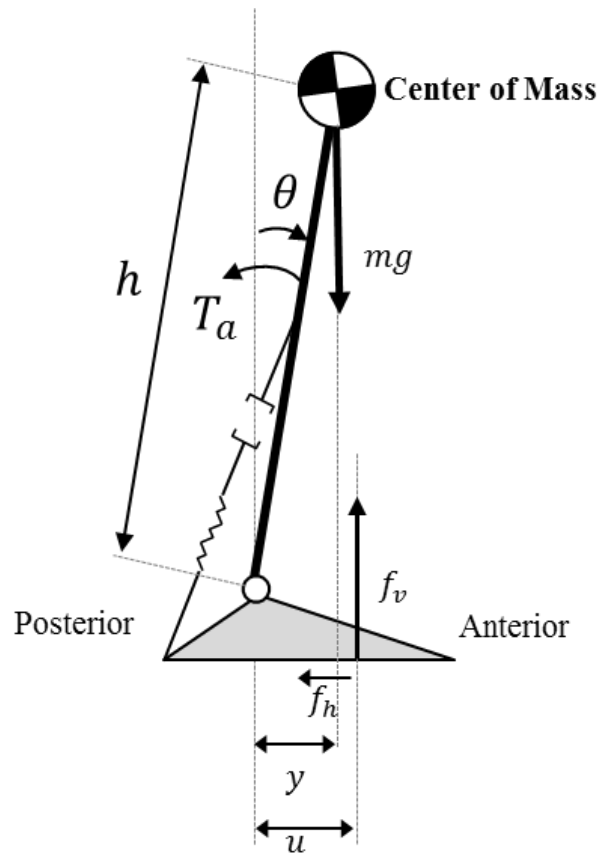


図 1-1. 静止立位の矢状面における単関節モデル。 m は身体の足部を除いた質量、 θ は鉛直軸に対する COM の角度、 g は重力加速度、 h は足関節から COM までの距離、 T_a は足関節伸展トルク、 f_v は床反力の垂直成分、 f_h は水平せん断力、 y は COM の足関節に対する前後方向の位置、 u は足圧中心の足関節に対する前後方向の位置。

第二章

静止立位の身体重心運動に 下肢三関節の運動が与える影響

2-1. 背景

静止立位を保持するための CNS の制御機構は、矢状面では足関節を中心に身体が回転する単関節モデルに基づいて数多く検討されてきた (Casadio et al., 2005; Fitzpatrick et al., 1994; Loram and Lakie, 2002b; Loram et al., 2005; Morasso and Sanguineti, 2002)。単関節モデルは、COM と COP の差分が COM 加速度に比例する実験結果 (Winter et al., 1998) や、身体セグメントと COM の並進変位が足関節の角度変位と時空間的に一致して動くことを示した運動学的な研究 (Gage et al., 2004) によりその妥当性が検証されてきた。更に、A-P 方向の COP の変位と足関節の運動が相関して動いていることから、静止立位の制御は足関節の運動が大きな役割を果たしているという結論付けられている (Gatev et al., 1999)。

しかし、最近の幾つかの研究は、足関節以外に膝関節や股関節を含めた下肢三関節の全てが静止立位における COM の制御に無視できないことを示している。例えば、静止立位であっても股関節の角度変位の振幅は足関節よりも大きい (Aramaki et al., 2001; Day et al., 1993)。実際、股関節は静止立位であっても矢状面上の COM の運動に大きな影響を与えていることが実験により確認されている (Sasagawa et al., 2009)。しかし、非制御多様体 (UCM) 解析を足関節と股関節を含めた立位の二関節モデルに対して行っても、関節角度分散の A-P 方向の COM 位置に対する UCM 効果が認められ

なかった(Hsu et al., 2007)。股関節に対して膝関節は解剖学的なロック機構(Drake et al., 2005)があるために固定されており、立位姿勢では動いていない (Kuo, 1995, 2005) としばしば仮定されてきた。しかし、実際には膝関節にも足関節と同程度の各変位の振幅がみられ(Günther et al., 2011a; Pinter et al., 2008)、膝関節トルクと COM の A-P 方向の運動(並進変位と並進加速度)との間には時空間的に高い相関がある(Günther et al., 2009)。これらの結果は、静止立位の COM 制御に膝関節を含めた下肢三関節すべての運動の貢献していることを示唆しているが、三関節の運動が立位バランスにどの程度、貢献しているかを検証した研究は、筆者の知る限り、存在しない。従って、本研究は静止立位時の COM の運動に対する下肢三関節の運動が与える影響を定量的に検証した。

2-2. 方法

被験者

健康な成人男性 8 名 (身長= 174.0 ± 7.3 cm; 体重= 67.2 ± 8.9 kg, 年齢= 26.6 ± 2.4 歳; 平均 \pm SD) が本研究に参加した。全ての被験者に神経学的、筋骨格系の疾患は認められなかった。被験者には事前に実験に関する説明を行い、その内容に関して同意を得た後に実験を施行した。なお、本研究はヘルシンキ宣言に則り、東京大学大学院総合文化研究科ヒトを対象とした実験研究に関する倫理審査委員会の承認を得て行われた。

実験方法

被験者は床反力計(Type 9281B, Kistler, Winterthur, Switzerland)の上に裸足で立ち、開眼 (EO) 条件と閉眼 (EC) 条件で静止立位を保持した。被験者には両手をリラックスして体の横に垂らし、両足部は 20cm 開いて立つように指示した。開眼条件では、被

験者に対して前方約 2 m の目線の高さに設置した注視点を見るように指示した。試行間に十分な休憩を取りながら 30 秒間の測定を両視覚条件について 5 試行ずつ行った。

直径 11 mm の反射マーカを被験者の左半身にある 5 か所の解剖学的標点（肩峰、大転子、大腿骨外側上顆、腓骨頭、足関節外果）へ両面テープで貼り付けた。被験者を中心として半円状に設置した 6 台の赤外線カメラで構成する光学式動作解析システムを使い反射マーカークの三次元直交座標を取得した (OptiTrack: V100R2, NaturalPoint, Oregon, USA)。床反力計で測定した動力学データと動作解析装置で取得した運動学データのサンプリング周波数は共に 100 Hz とした。

データ解析

測定された 30 秒間のデータの全てを分析対象とした。動力学信号と運動学信号は二次のバターワースフィルターにより双方向に高域周波数のノイズを除去して平滑化した。先行研究により推奨されたパラメータに基づいて遮断周波数は動力学信号を 3.0 Hz に設定し、運動学信号を 1.5 Hz に設定した (Gage et al., 2004)。反射マーカークの三次元直交座標データから 1 サンプル毎に足関節 (θ_a)、膝関節 (θ_k)、股関節 (θ_h) の関節角度を計算した。 a , k , 及び h はそれぞれ ankle, knee, そして hip を示している。図 2-1 に三つの関節角度の定義を図示する。関節角度は時計回り方向を正と定義した。三点微分法を使い角度変位データの二階数値微分により関節角加速度 ($\ddot{\theta}_a$, $\ddot{\theta}_k$, $\ddot{\theta}_h$) を取得した。

静止立位における A・P 方向の COM 加速度 (\ddot{X}_{COM}) は微小角度近似を使い関節角加速度の線型和で次のように表される (Aramaki et al., 2001; Sasagawa et al., 2009)。

$$\ddot{X}_{COM} = k_1 \ddot{\theta}_a + k_2 \ddot{\theta}_k + k_3 \ddot{\theta}_h \quad (2-1)$$

k_1 , k_2 , 及び k_3 は被験者の人体計測指標（身体質量とセグメント長）と標準的な人体計測データ（質量分布と質量中心比） (Winter, 2009) を基に計算した定数である。例えば、

身長 182 cm、体重 72kg の被験者における k_1 、 k_2 、及び k_3 はそれぞれ 99.5、59.6、26.2 と推定された。

もし足関節の運動のみが COM の制御に貢献するならば、COM 加速度は式(2-1)の右边第二項と第三項を除いた次式で推定される（単関節モデル）。

$$\ddot{X}_{COM}^{1joint} = k_1 \ddot{\theta}_a \quad (2-2)$$

足関節に加えて股関節または膝関節の運動が COM の運動に影響するならば、COM 加速度は二関節モデルで推定される。例として足関節と股関節による二関節モデルは次式で表される。

$$\ddot{X}_{COM}^{2joints} = k_1 \ddot{\theta}_a + k_3 \ddot{\theta}_h \quad (2-3)$$

もし三関節全ての運動が COM の制御に貢献するならば、式(2-1)が最も適切に COM 加速度を推定することになる（三関節モデル）。

最後に、A-P 方向の COM 加速度の実測値（ \ddot{X}_{COM}^{act} ）は A-P 方向の水平せん断力を被験者の足部を除く質量で除して取得した(Winter, 2009)。

$$\ddot{X}_{COM}^{act} = -f_{AP}/m \quad (2-4)$$

f_{AP} は A-P 方向の水平せん断力、 m は被験者の足部を除いた質量を示す。

統計解析

視覚条件の主効果や交互作用が基礎的な運動学指標に対して認められなかったため（二元配置分散分析：全て $p > 0.05$ ）、EO と EC 条件を合わせて分析を行った。両視覚条件を合わせて平均値を計算し、それを個人の代表値とした。データは平均値と SD により提示した。角度変位と角加速度の実効値（RMS）について関節（ankle, knee, hip）を被験者内要因とする一元配置分散分析を行った。各試行における COM 加速度の実測値と推定値の間における残差（residual error）は RMS より定量化した。残差の RMS

については、バイオメカニクスモデル (SIP, DIP, TIP) を被験者内要因とする一元配置分散分析を行った。被験者内比較の球面性仮定の逸脱に対しては Greenhouse-Geisser により自由度の補正を行った。多重比較では Bonferroni 補正を使い Student's t-test を行った。COM 加速度の実測値と推定値の振幅を比較するために加速度を RMS で定量化し全ての試行のデータを対象に線形単回帰分析を行った (Masani et al., 2007)。COM 加速度の実測値と推定値の類似性は、Ferrari らの研究で提唱された統計指標である多重相関係数 (coefficient of multiple correlation: CMC) を用いて評価した (Ferrari et al., 2010)。CMC はオフセットやゲインの違う実験系で測定された波形データの類似性を定量化できる利点がある。類似性が高いほど CMC は 1 に近づき、値が 0 または複素数となれば類似性は全くないと判断される。統計学的な有意水準は $p < 0.05$ に設定した。

2-3. 結果

1) 関節の運動学データの比較

まず始めに、静止立位中の足関節 (ankle)、膝関節 (knee) および股関節 (hip) の運動学データの比較を行った。図 2-2 は開眼条件の一試行における上記の三関節の角度変位 (angular displacement: 左) と角加速度 (angular acceleration: 右) の典型波形を示している。波形の特徴を抽出するために 30 秒の試行の中で 10 秒間のみを図示している。目視による検証から、角度変位の振幅では三つの関節間に明らかな差が認められなかった。一方で、角加速度の振幅は足関節が小さく、股関節が大きくなる傾向がみられた。

図 2-3 は角度変位 (左) と角加速度 (右) の RMS をそれぞれの関節に対して図示している。一元配置分散分析の結果、関節の有意な主効果が角度変位 ($F(2, 14) = 4.21, p <$

0.05, $\eta_p^2 = 0.375$)、角加速度($F(2, 14) = 36.95, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.841$) の両方に見られた。続いて角度変位と角加速度のそれぞれについて多重比較検定を行った。その結果、角度変位では、股関節が足関節よりも有意に振幅が大きかった($p < 0.05$)。角加速度では、股関節が足関節($p < 0.001$)と膝関節($p < 0.01$)よりも有意に振幅が大きかった。また、膝関節の角加速度は足関節の角加速度よりも有意に振幅が大きかった($p < 0.05$)。

2) COM 加速度の実測値と推定値の比較

下肢三関節の運動が A-P 方向の COM の運動にどの程度影響しているかを調べるために、単関節、二関節及び三関節モデルに基づき推定された COM 加速度 (acceleration) と床反力計から直接取得した加速度の実測値を比較した。図 2-4 は COM 加速度の実測値 (灰色線) と推定値 (黒線) の典型波形である (A: 足関節のみ, B: 足関節と股関節, C: 足関節と膝関節, D: 足関節、膝関節及び股関節)。波形の特徴を抽出するために 30 秒の試行の中で 10 秒間のみを図示している。推定値と実測値をモデル毎に比較すると単関節モデルと二つの二関節モデルは COM 加速度を過大に推定しており、三関節モデルは最も精度良く COM 加速度を推定していた。

次に、全試行と全被験者における加速度の実測値と推定値の RMS の関係を調べるために、単回帰分析を行った (図 2-5)。分析の結果、回帰式は、単関節モデル (A) では $Y = 2.7X - 0.37, R = 0.82, p < 0.001$ (95% 信頼区間 confidential interval (CI): 傾き 2.29 - 3.13, 切片 -0.82 to 0.59) であった。足関節と股関節の二関節モデル (B) では $Y = 3.0X - 0.63, R = 0.80, p < 0.001$ (95% CI: 傾き 2.50 - 3.52, 切片 -1.16 to 0.10)、足関節と膝関節の二関節モデル (C) では $Y = 1.6X + 0.39, R = 0.63, p < 0.001$ (95% CI: 傾き 1.19 - 2.11, 切片 -0.09 to 0.87)、そして三関節モデル (右) は $Y = 1.0X + 0.32, R = 0.87, p < 0.001$ (95% CI: 傾き 0.88 - 1.13, 切片 0.19 to 0.45) と算出された。ここで X は COM 加速度の実測値の RMS、Y は同推定値の RMS をそれぞれ示している。単関節モデル

と二つの二関節モデルでは回帰直線の傾きの 95%CI が 1 (同一性を示す傾き: 灰色点線) より大きかった。この結果は三つのモデルが COM 加速度を過大評価していることを示している。対照的に、三関節モデルにおける回帰直線の傾きの CI は 1 を含んでいた (0.88–1.13)。三関節モデルの切片の CI は僅かにゼロを上回っていたが (0.19–0.45)、回帰分析の結果は三つのモデルの中で三関節モデルが最も精度よく COM 加速度を推定していたことを示している。

更に、COM 加速度の実測値と推定値の間の残差の RMS を三つのモデル間で比較した (図 2-6)。一元配置分散分析の結果、モデルの有意な主効果が検出された ($F(1.7, 135.0) = 56.29, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.42$)。モデルの主効果について多重比較検定を行ったところ、三関節モデルの残差の RMS は単関節及び二関節モデルの値よりも有意に小さかった (全て $p < 0.01$)。最後に、COM 加速度の実測値と推定値の時系列波形の間の全体的な類似性を CMC により定量化した。その結果、単関節モデル (CMC = 0.40-0.68) や二関節モデル (足関節と股関節: CMC = 0.19-0.66; 足関節と膝関節: CMC = 0.51-0.76) と比較して三関節モデルで推定された COM 加速度の推定値は実測値との間で高い類似性三関節: CMC = 0.73-0.83) を示していた。

2-4. 考察

結果のまとめ

本研究の主な結果は次のようにまとめられる。(1) 静止立位時の角加速度の振幅は遠位の関節が最も小さく、近位の関節が最も大きかった (足関節 < 膝関節 < 股関節)。(2) A-P 方向の COM 加速度を単関節、二関節、そして下肢三関節全てが含まれる三関節モデルの四つのバイオメカニクスモデルに基づいて推定したところ、三関節モデルが最も精度良く推定していた。これらの結果は、静止立位の COM の運動に下肢三関節全てが

貢献していることを示している。

静止立位における膝関節運動

足関節や股関節に比べて、静止立位において膝関節は殆ど制御に貢献しないと考えられてきた。それは解剖学的な特性（ロック機構）により固定されていると考えられているためである(Drake et al., 2005)。こうした考えに基づき、直立立位の制御において膝関節の役割は十分には検討されてこなかった。例えば、複数の研究者はその実験研究において膝関節をしばしば無視して考えてきた(Sasagawa et al., 2009; Zhang et al., 2007)。実際に、Kuo and Zajac (1993)は、彼らの数値シミュレーションにおいてバイオメカニカルな拘束条件として「動かない膝 ($\ddot{\theta}_k = 0$)」を導入している。しかし、最近の幾つかの研究は膝関節の固定について疑問を呈しており、静止立位であっても膝関節に大きな運動があることを報告している(Günther et al., 2009; Günther et al., 2011a; Günther et al., 2011b; Pinter et al., 2008)。こうした報告と一致して、本研究では角加速度の振幅は足関節で最も小さく、股関節が最も大きかった（足関節<膝関節<股関節）(図 2-2, 2-3)。このような遠位から近位への振幅の増加は、静止立位時に近位関節が遠位関節よりも大きな角度変動を示したとする先行研究の結果と合致している(Günther et al., 2011a; Hsu et al., 2007)。

下肢三関節の運動が COM の運動に与える影響

観察された下肢三関節の角加速度がどの程度 COM の運動に影響しているか調べるために、四つのバイオメカニクスモデル使い A-P 方向の COM 加速度を推定した。その結果、単関節と二関節のモデルは共に実際の COM 加速度を約 3 倍も大きく推定していた。これに対して、三関節のモデルによる推定値は実際の COM 加速度とよく一致していた (図 2-4, 2-5, 2-6)。これらの結果は下肢三関節全ての運動が静止立位において

COM の運動へ大きな影響を持つという考えを支持している。

足関節と股関節の二関節モデルが COM 加速度を過大評価していた上記の結果は、同モデルが A-P 方向における COM の並進運動を正確に再現できることを示した先の報告と矛盾する(Sasagawa et al., 2009)。この矛盾は二つの研究における股関節角度の定義の違いに起因すると考えられる。つまり、Sasagawa et al. (2009)は、股関節を下腿セグメントと体幹セグメントの間の角度と定義していた。言い換えると Sasagawa et al. (2009)における股関節角度は膝関節の運動に影響を受けていた。一方で、本研究は股関節を膝関節運動の影響を受けない大腿セグメントと体幹セグメントの間の角度と定義している。

本研究の限界と意義

三関節モデルは本研究で用いた四つのモデルの中で最もよく COM 加速度を推定しているが、COM 加速度の実測値と推定値の間には系統的な誤差が見られた。すなわち、三関節モデルの回帰直線の切片はゼロではなかった (図 2-5)。加速度の実測値と推定値の間にみられた系統的な誤差は以下の理由で生じた可能性がある。第一に、本研究では頭部—腕—体幹 (HAT) を単一の剛体セグメントとみなしたが、肩や首等の HAT セグメント内に関節運動があり、COM の運動に影響したのかもしれない。実際、Hsu et al. (2007)は身体の長軸周りにある主要な六つの関節が同じように動いており、静止立位においてこれらの運動が COM と頭部の前後方向の位置を安定させるように協調していることを示している。第二に、本研究では左右の足は対称的に動いていると仮定し、両足の運動を代表して左足の運動を調べている。もし左右の足に非対称な運動が存在すれば、それは、推定の精度を下げるおそれがある。

本研究の結果は古典的な姿勢制御戦略の再考を示唆している。文献上は、足関節戦略 (体幹と下肢のセグメントが同位相) と股関節戦略 (二つのセグメントが逆位相) を立

位姿勢において CNS が課題特異的に実行する姿勢方略とみなしている(Creath et al., 2005; Kuo, 1995, 2005)。しかし、本研究は足関節と股関節だけではなく膝関節も含めた下肢三関節全てが静止立位における COM の運動に大きく影響していることを明らかにした。この結果は CNS が静止立位においても冗長な自由度を活用して姿勢制御を行っているとの実験結果(Hsu et al., 2007)と一致する。従って、CNS によって静止立位を制御するために実行される生理学的に妥当な戦略を明らかにするには多関節モデルに基づく検証が必要であろう。

2-5. 結論

本実験の結果から静止立位の COM 制御には、足関節だけでなく、膝関節と股関節を含めた下肢三関節全ての運動が影響していることが示された。これは静止立位の制御機構を正確に捉えるためには、下肢三関節を含む多関節運動として立位を捉える必要性を示している。

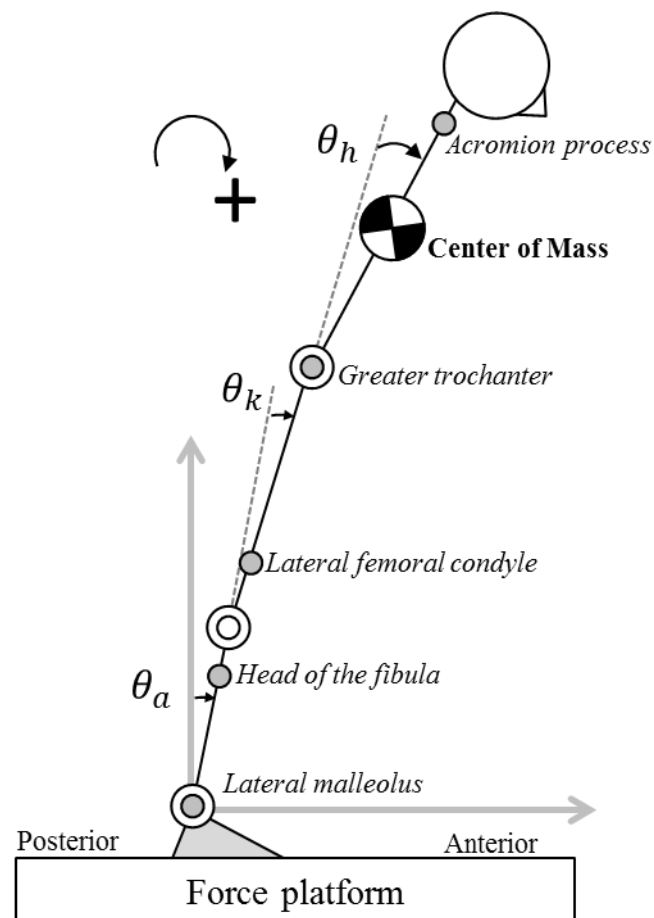


図 2-1. 矢状面における床反力計 (force platform) 上での静止立位の三重倒立振子 (triple-inverted pendulum: TIP) モデルのスティック線図。足関節、膝関節、股関節の関節角度(それぞれ θ_a , θ_k , θ_h)は時計回りの方向が正と定義される。 a , k , 及び h はそれぞれ ankle, knee, そして hip を示す。灰色丸は肩峰 (Acromion process)、大転子 (Greater trochanter)、大腿骨外側上顆 (Lateral femoral condyle)、腓骨頭 (Head of the fibula)、足関節外果 (Lateral malleolus) の解剖学的標点に設置された反射マーカーを表す。見やすくするために身体は誇張して前傾させている。

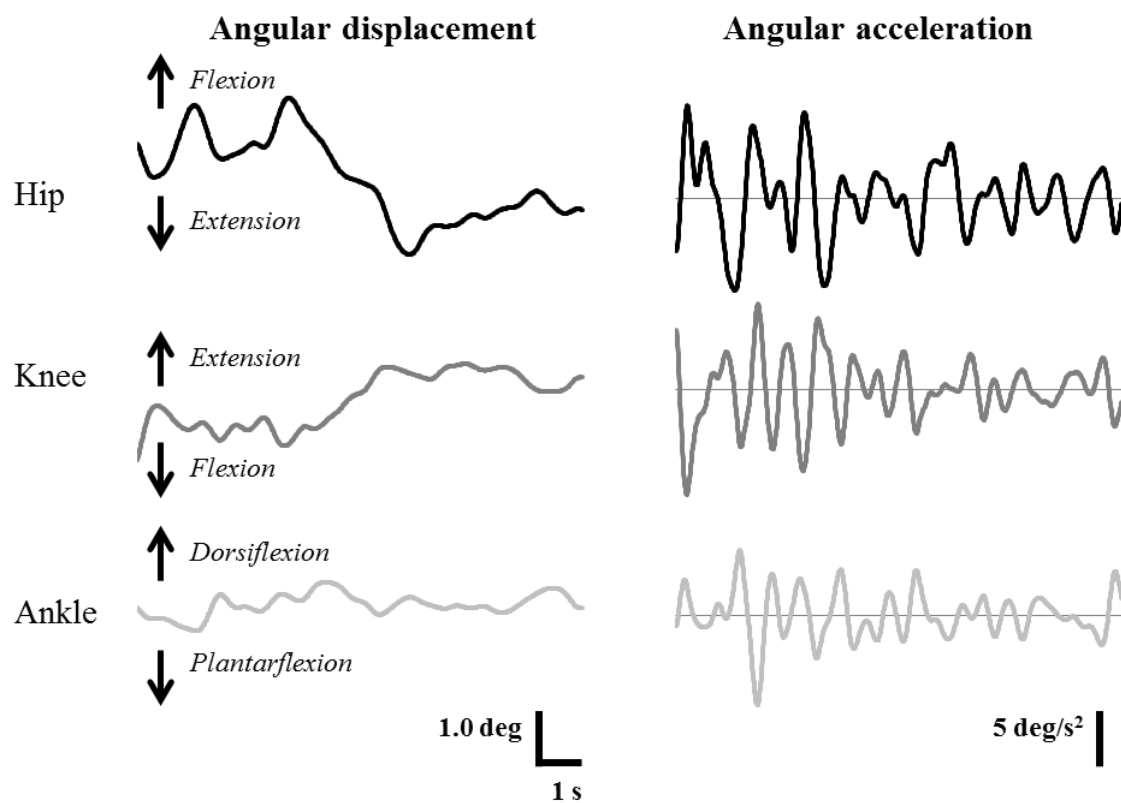


図 2-2. 開眼条件における股関節（黒）、膝関節（濃い灰色）、足関節（薄い灰色）の角度変位（左列）と角加速度（右列）の典型的な時系列波形。右列における水平線は $\ddot{\theta} = 0$ を示す。信号の特徴を抽出するために全 30 秒間から 10 秒間のデータのみを提示している。

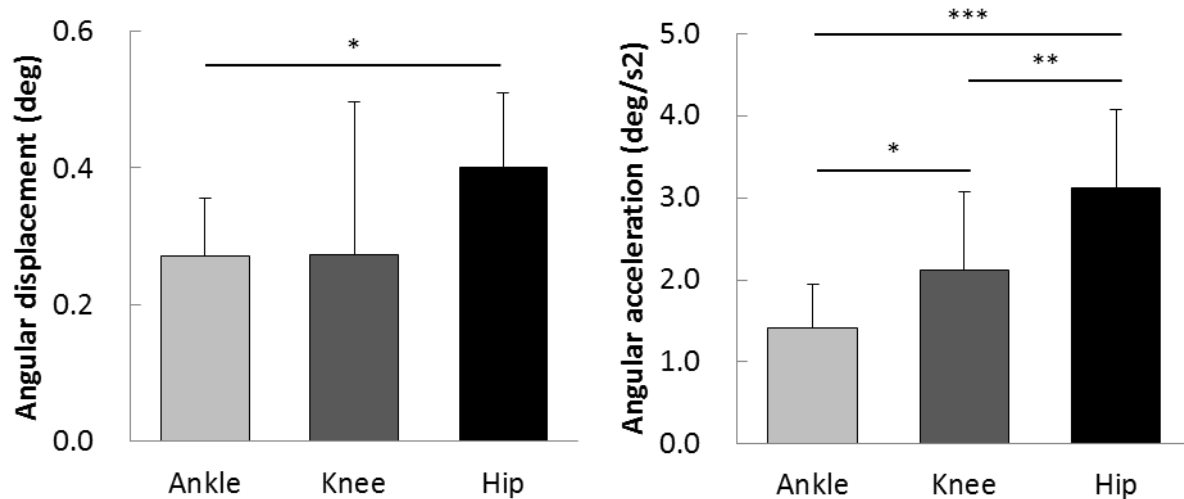


図 2-3. 足関節（薄い灰色）、膝関節（濃い灰色）、股関節（黒）の角度変位（左列）と角加速度（右列）の RMS を示す棒グラフ。誤差範囲は 1SD を示す。*は関節間の多重比較における $P < 0.05$, $** P < 0.01$, そして $*** P < 0.001$ を表す。

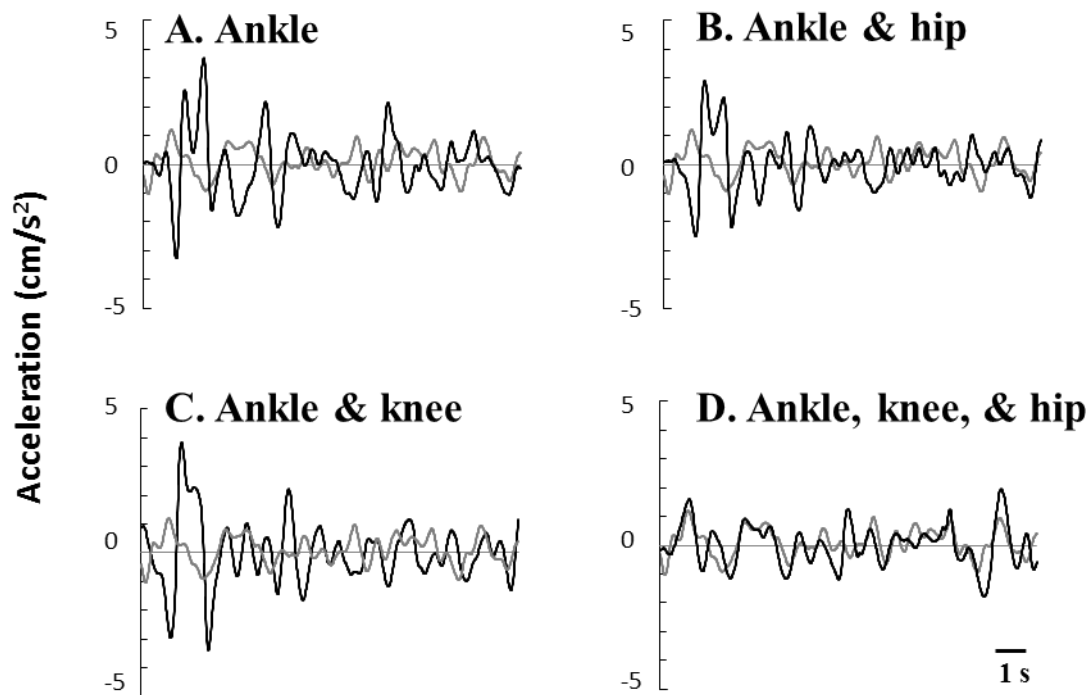


図 2-4. 閉眼条件における COM 加速度の実測値（灰色）と推定値（黒）の典型的な時系列波形。COM 加速度は単関節（A）、足関節と股関節の二関節（B）、足関節と膝関節の二関節（C）及び三関節（D）モデルで推定。COM 加速度の実測値は床反力計の水平せん断力から取得した。信号の特徴を抽出するために全 30 秒間から 10 秒間のデータのみを提示している。データは図 2 で図示されている被験者のものを利用した。

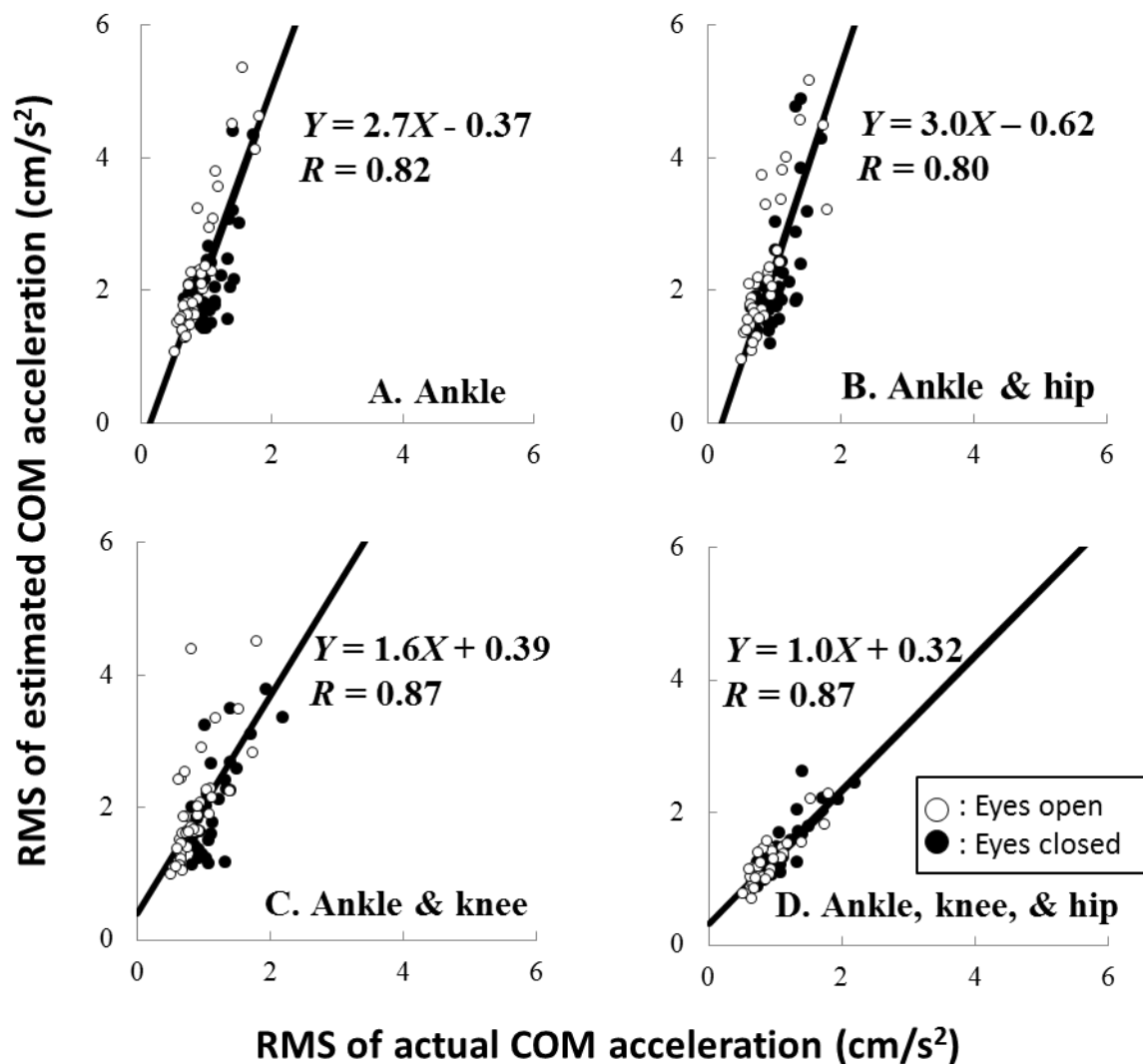


図 2-5. 全施行 (n = 80) における COM 加速度の実測値と推定値の RMS 間の関係。四つのパネルは \dot{X}_{COM}^{SIP} (A: 足関節による単関節モデル), \dot{X}_{COM}^{DIP1} (B: 足関節と股関節の二関節モデル), \dot{X}_{COM}^{DIP2} (C: 足関節と膝関節の二関節モデル), 及び \dot{X}_{COM}^{TIP} (D: 足関節、膝関節及び股関節の三関節モデル) それぞれに対する \dot{X}_{COM}^{act} の散布図である。黒太線は各モデルに対する回帰直線を示す。それぞれのモデルの回帰直線は開眼条件 (白丸) と閉眼条件 (黒丸) を合わせて計算した。全てのパネルにある灰色点線は同一性を示す直線 (Y = X) を示す。回帰式の X と Y はそれぞれ COM 加速度の実測値と推定値を表している。

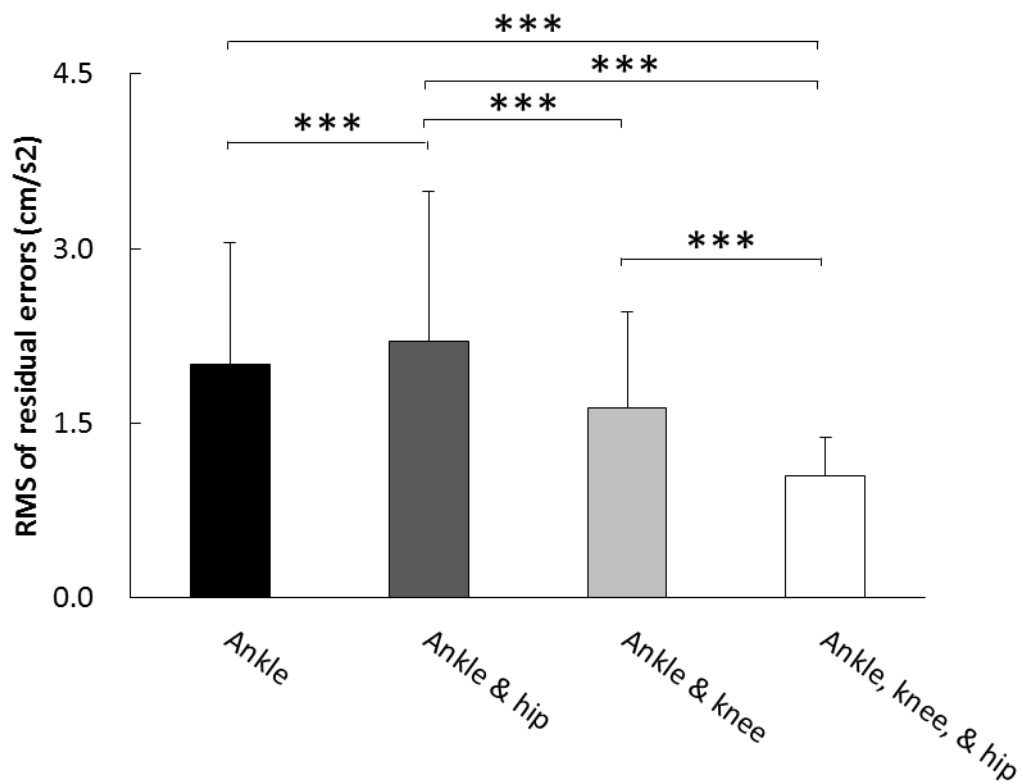


図 2-6. COM 加速度の実測値と足関節による単関節モデル（黒）、足関節と股関節の二関節モデル（濃灰色）、足関節と膝関節による二関節モデル（薄灰色）、および足関節、膝関節及び股関節の三関節モデル（白）による推定値の間の残差の RMS を示す棒グラフ。誤差範囲は 1SD を表す。***はモデル間の多重比較における $p < 0.001$ を示す。

第三章

立位姿勢における全身の運動学的な発達変化と 姿勢動揺の関係

3-1. 背景

複数の立位姿勢制御の発達研究が、小児の立位姿勢時における姿勢動揺は年齢が上がるにつれて減少することを示している(Kirshenbaum et al., 2001; Riach and Hayes, 1987)。小児の立位姿勢制御は COP を用いて成人との違いが議論されてきたが(Kirshenbaum et al., 2001; Riach and Starkes, 1994)、実験 1 の結果は、立位姿勢制御をより正確に捉えるためには下肢三関節の運動全てが影響する多関節運動と捉える必要性を示している。しかし、立位時の姿勢動揺の発達変化と全身のセグメントの運動との関連を議論した研究は、筆者の知る限り、存在しない。従って、研究 2 では、静止立位における全身の運動学的な変化を測定し、姿勢動揺の大きさとの関係を検討した。

多関節で連結される身体では被制御変数(例 A-P 方向の COM 位置 (Hsu et al., 2007))の数に対して多くの制御変数(例: 関節の数)があり、身体の状態推定とその制御が単関節運動に比べて複雑になる。これに対して、全身の関節角の変動が小さくなり、足関節を中心に身体が回転する倒立単振子 (SIP) のような真っ直ぐな立位姿勢となれば、運動制御における推定や制御を単純化できる可能性がある(Hsu et al., 2007)。例えば、もし SIP のように振る舞えば、COM と全てのセグメントの回転運動(角度変位や角速度)は足関節を中心とする外部座標系では同じ値を示す(これが推定の問題を単純化する)。同時に、膝関節や股関節といった近位関節が重力へ抗するために必要な関節トルクは足関節に必要とされるトルクと比例する(これが制御の問題を単純化する)。

もし個々の関節の受動的な機械特性（弾性や粘性）が、重力が身体を転倒させる作用を相殺するために不十分であるならば、真っ直ぐな立位姿勢を達成するために、CNS はキネティック・チェーンにある全てのセグメントの動力学的な影響を考慮した適切なトルクを、全ての関節において能動的に発揮しなければならない。なぜならば、多関節運動において個々の関節に生じるトルクは、関節間の力学的な相互作用によりキネティック・チェーンに存在する全ての関節に角加速度を引き起こすためである。この現象はダイナミック・カップリング(Zajac and Gordon, 1989)と呼ばれており、多関節運動におけるトルクと角加速度の関係を複雑にしている。例えば、肩関節と肘関節が関わる単純な水平到達運動を行うと、肩の伸展トルクは肩を伸展方向に加速するだけでなく、肘も屈曲方向へ加速する(Gribble and Ostry, 1999)。最近、Sasagawa らは CNS が静止立位時のダイナミック・カップリングへ、どのように対処しているか足関節と股関節の二関節モデルを用いて初めて検証した(Sasagawa et al., 2014)。著者らは、ダイナミック・カップリングを活用することによって（つまり、トルクの直接作用と遠隔作用を相殺・補償させる）、CNS が両関節のトルクが其々の関節に大きな角加速度を生じないように制御していることを実験により明らかにした。これらの結果は、成人の立位姿勢は多関節の協調的なトルク制御により全身の関節角の変動を小さく抑えて、大局的には SIP のように振る舞っていることを示している。

ダイナミック・カップリングの存在下で目標とする運動を遂行するためには、一つの関節運動の制御を全てのセグメントの位置や速度に基づいて行う「full state feedback」が必要である(Kuo, 2005)。ヒトの感覚システムではフィードバックに時間遅れが避けられない。この問題に対して、CNS が順内部モデルを用いて時間遅れを克服しているとする仮説が計算神経科学の立場から提案されて支持を集めている(Izawa and Shadmehr, 2008; Wolpert et al., 1995)。順内部モデルは、運動指令の遠心性コピーから次のシステムの状態を予測する仕組みである(Wolpert et al., 1998)。順内部モデルに

は身体セグメントの長さ、質量、慣性モーメント等の身体の機械的な特性に関する情報が必要とされる。この情報はいわゆる逆内部モデルや制御器と呼ばれる仕組みにおいても目標とする運動軌道から適切な運動指令を作るためにも非常に重要である。身体の機械的特性や神経系は成長・発達過程で劇的に変化するため、CNS は経験を通じて内部モデルを獲得・更新し続ける必要がある。しかし、運動学習や運動の実行に関与する小脳や大脳皮質運動野は体積の増加や(Tiemeier et al., 2010)、灰白質が減少して白質が増加する(Gogtay et al., 2004)等の構造変化が 10 歳代半ばまで継続している。これは幼児・学童の内部モデルや制御器が未発達であることを示唆している。Clark らのグループは 6-12 歳を対象にした上肢による到達運動による実験から状態推定能力が、この年齢で向上する可能性を示している。すなわち目標点に向かって 1.2 秒以内に行う素早い到達運動の最中に目標点の位置を変更する条件において、最終的な到達点と目標位置との誤差は年齢とともに減少していた(King et al., 2012b)。他にも、立位中に感覚情報を操作して減弱させると 10 歳以降も体性感覚刺激を適切に重みづけることができず、姿勢動揺が増大してしまう(Peterka and Black, 1990)。この結果も小児の内部モデルが成人のそれと比べて不正確であることを示唆している。これらの知見に基づいて本研究は、小児は関節間の相互作用を活用した運動制御能力が未熟であるために成人と比べて SIP のように振る舞うことができない、との仮説を立てた。更に、二つ目の仮説として立位姿勢が SIP に近いほど姿勢動揺が小さいと考え、これらの仮説を検証した。

3-2. 方法

被験者

健康な 3-11 歳の 61 名の小児（男子 32 名 女子 29 名）と 22-33 歳の成人男性 15 名が測定に参加した。被験者は 4 つの年齢群（3-5 歳、6-8 歳、9-11 歳、成人）に分けら

れた。全ての被験者は神経系、筋骨格系の疾患歴がないことを成人は本人へ直接、小児は保護者の申告により確認した。被験者と小児の保護者には本研究の目的、意義、測定内容、測定により起こりうる危険性、等を書面にて説明し、研究参加への同意を得た。研究はヘルシンキ宣言に則り、東京大学の大学院総合文化研究科ヒトを対象とした実験に関する倫理委員会の承認を得て行った。

実験手順

被験者は床反力計 (Type 9281B, Kistler, Winterhur, Switzerland) の上にて裸足で両腕はリラックスして体の側面に垂らし、静止立位を保持した。被験者は両足を互いに平行にそして肩幅に開いて立った。幼い子どもでは視線の動きが頭部に運動を引き起こす可能性があるため(Scharli et al., 2012)、開眼条件では、視線の動きにより姿勢動揺が生じることを防ぐために約 2 メートル前方の目線の高さに設定された絵を注視するように被験者へ指示した。絵は小児の注意が持続するように親しみやすい題材を選択した。視覚情報の与える影響を調べるために閉眼条件でも測定を行った。閉眼条件では、被験者が目を閉じ続けていることを測定者が目視で確認した。実験手順は図表を用いて説明し幼児の被験者が理解できるように配慮した。30 秒間 1 試行として両視覚条件それぞれについて 3 試行ずつ、試行間に十分な休憩を取りながら行った。

実験機器とデータ処理

直径 11 mm の 5 つの反射マーカを被験者の左半身における次の解剖学的標点に両面テープを使って張り付けた：頭頂（頭部）、肩峰（肩）、大転子（腰）、腓骨頭（膝）、そして足関節外果（足関節）である（図 3-1A）。反射マーカの三次元直交座標を半円状に配置された 6 台の赤外線カメラから成る光学式動作解析システム(OptiTrack: V100R2, NaturalPoint, Oregon, USA)により取得した。サンプリング周波数は動作解

析データと床反力データともに 100Hz に設定した。被験者の斜め後方に設置したビデオカメラで実験風景を記録した。

分析対象の除外基準

立位姿勢動揺の測定は、幼児から成人まで幅広い年代で用いられている手順を踏まえ床反力計と動作解析装置を用いて行われた。しかし、以下の二点を満たさない場合は、被験者が要求された課題を満たしておらずデータの信頼性に影響が生じる可能性があるとして判断して分析対象から除外した。1) 試行中に足部が床から離れている（足関節外果の鉛直方向の平均位置からの最大移動距離が 3 cm 以上。2) よそ見、着衣をいじる、手を動かす等の動作が 1 試行に 5 秒以上認められ課題に集中できていない。上記の基準が全施行の半数である 3 試行以上に見られた場合は、該当する被験者の試行全てを分析から除外した。1) の分析結果を表 3-2 に示している。全被験者の外果の鉛直位置の平均位置からの最大移動距離は 0.84 – 5.42 mm であり、1) に該当する試行は認められなかった。2) は実験時の検査者による目視に加えてビデオカメラで録画された実験風景から判断した。その結果、3 歳女兒 1 名について 3 試行以上が 2) に該当したため、この被験者のデータは全て分析から除外した。最終的に小児 60 名と成人 15 名を対象として分析を行った。表 1 には分析対象とした各年齢群の身長、体重等の特性を記載している。また試行間の変動係数 (CV) を算出してデータの妥当性を確認した。

データ解析

実験で測定された 30 秒間のデータ全てを分析対象の区間とした。動作解析データと床反力データは共に双方向の二次低域通過バターワースフィルターにより離散的に平滑化した。遮断周波数は動作解析データに 1.5Hz、そして床反力データに 3.0Hz を設定した(Gage et al., 2004)。反射マーカーの三次元直交座標データから 1 サンプル毎に

足関節 (θ_a), の関節角度を計算した。 a は ankle を示している。足関節と腓骨頭の A-P 方向と鉛直方向の二次元座標(x, z)から足関節角度 (θ_a) を算出する式は次のようになる。

$$\theta_a = \tan^{-1} \left(\frac{x_{knee} - x_{ankle}}{z_{knee} - z_{ankle}} \right) \quad (3-1)$$

床反力データからは COP の位置を算出した。COP の動揺は身長と有意に相関するため(Cherng et al., 2003)、身長で正規化した後に A-P 方向の COP について SD を計算し立位姿勢の安定性を評価した。

静止立位時に SIP からの逸脱量を矢状面における頭(head)、肩(shoulder)、腰(hip)の三標点の位置と変位から算出した。COP を用いた立位姿勢研究では、動揺の振幅の大きさは姿勢の安定性を反映し、平均速度は安定性を保持するために必要な制御活動の量を表す別の指標と解釈されている(Maki et al., 1990)。二点間の距離が一定であっても両者の変位は必ずしも等しくなることから、本研究では位置に加えて変位からも身体が SIP のように振る舞っているかを評価した。SIP からの逸脱量は次の手順で算出した。初めに各身体標点の A-P 方向の位置 ($X_i^{ACT}, i \in \{head, shoulder, hip\}$) を取得する (図 3-1A と B の黒色)。次に、理想的な SIP モデルの各標点(X_i^{SIP})の A-P 方向の位置を標点までのセグメント長の和と足関節角度の積として算出する。例えば、頭部の位置 (X_{Head}^{SIP}) は次式の通り計算される (図 3-1A と B の灰色)

$$X_{Head}^{SIP} = (L_{shank} + L_{thigh} + L_{trunk} + L_{head}) \sin \theta_a \quad (3-2)$$

ここで L_k ($k \in \{Shank, Thigh, Trunk, Head\}$) はセグメント長である。セグメント長は各被験者の最初の試行における開始 4 秒間の各マーカーの平均位置から算出した。腰、肩、頭の各標点は実際の身体では足関節と膝の延長線上に厳密には存在せず、また体格の影響を強く受けるため、 X_i^{ACT} と X_i^{SIP} はそれぞれ平均値を引いてオフセットを行った。続いて、各標点の A-P 方向の実際の位置と推定位置の差を標点までのセグメント長の和で標準化し、相対位置 (relative position: RP) として定量化した。例として、頭部の相対位置 (RP_{Head}) は次式で算出される (図 3-1C)。

$$RP_{Head} = (X_{Head}^{ACT} - X_{Head}^{SIP}) / (L_{Shank} + L_{Thigh} + L_{Trunk} + L_{Head}) \quad (3-3)$$

あるデータサンプル (n) において $RP = 0$ であれば身体標点の位置は理想的な SIP で推定される位置と重なる ($X_i^{ACT}(n) = X_i^{SIP}(n)$)。各試行における RP の大きさは SD で振幅を定量化した。SD がゼロに近いほど、SIP のように振る舞った場合の標点の位置と実際の位置との距離が近いことを示している。

次に変位を用いて SIP からの逸脱を定量化した。まず初めに A-P 方向の 1 データサンプルあたりの並進変位の実測値 (DIS_i^{ACT}) と推定値 (DIS_i^{SIP}) を計算した (図 3-1D)。

$$DIS_i^{ACT}(n) = X_i^{ACT}(n+1) - X_i^{ACT}(n) \quad (3-4)$$

$$DIS_i^{SIP}(n) = X_i^{SIP}(n+1) - X_i^{SIP}(n) \quad (3-5)$$

ここで ($n = 1, 2, 3 \dots j$) はデータのサンプル番号である。並進変位の実測値と推定値の差を足関節からのセグメント長の合計で標準化し、相対変位 (relative displacement: RD) を算出した。例えば、頭部の相対変位 (RD_{Head}) は次式で計算される (図 3-1E)。

$$RD_{Head} = (DIS_{Head}^{ACT} - DIS_{Head}^{SIP}) / (L_{Shank} + L_{Thigh} + L_{Trunk} + L_{Head}) \quad (3-6)$$

あるデータサンプル (n) において身体が理想的な SIP のように振る舞うならば、各標点の $RD(n) = 0$ となる。相対変位の各試行における振幅の大きさは相対位置と同じく SD により定量化した。もし相対変位の SD がゼロならば、標点の変位は SIP のように振る舞った場合の変位と一致することを示す。

統計解析

視覚条件ごとに 3 試行の平均値を個人の代表値とした。全てのデータは平均値と SD で示した。4 水準の年齢 (3-5 歳、6-8 歳、9-11 歳、成人) \times 2 水準の視覚条件 (EO, EC) による対応のある二元配置分散分析を COP の SD に対して行った。RP と RD の SD に対しては 4 水準の年齢 (3-5 歳、6-8 歳、9-11 歳、成人) \times 2 水準の視覚条件 (EO, EC) \times 3 水準の標点 (頭、肩、腰) による混合計画三元配置分散分析を行った。視覚条件と

標点を被験者内要因とみなし、年齢を被験者間要因とした。球面性仮定の逸脱に対しては Greenhouse-Geisser 補正を被験者内比較における自由度に行った。多重比較は Student の t-test を Bonferroni の補正を用いて行った。COP の SD と RP、RD の SD についてピアソンの積率相関を計算し、SIP からの逸脱量と姿勢動揺の関連を検証した。被験者の年齢群分けに関する妥当性を検討するために COP の SD について 1 歳刻みの年齢群と 3 歳刻みの年齢群それぞれについて年齢群内の変動係数 (CV) を算出した (表 3-3)。 $p < 0.05$ を統計学的な有意水準とした。

3-3. 結果

1) 測定データの変動係数

初めに年齢により測定データの再現性に差があるかどうか CV により確認した。図 3-2 は COP の SD から求めた各被験者の試行間の CV の年齢別の平均値を示している。小児の平均値の範囲は開眼が $0.27 - 0.32$ 、閉眼が $0.33 - 0.38$ であり、成人の値 (開眼 : 0.35 、閉眼 : 0.34) とおおよそ同程度の大きさであった。年齢と視覚条件の二要因混合計画の分散分析の結果、交互作用と主効果は全て統計学的に有意ではなかった。この結果は、COP の SD は年齢間で変動の大きさに差が無いことを示している。

次に SIP からの逸脱量についても年齢間で測定データのばらつきに差があるか CV を求め比較した。図 3-3 と 3-4 はそれぞれ RP と RD の CV の平均値を年齢別、標点別に示している。RP の CV の平均値は、小児 ($0.27 - 0.39$) と成人 ($0.27 - 0.39$) が同じ範囲に値が収まっていた。得られた CV に対して年齢、視覚条件、標点の三要因による混合計画分散分析を実施した。その結果、標点のみに有意な主効果が検出され ($F(1.6, 109.1) = 12.42, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.153$)、年齢×視覚条件×標点 ($F(5.0, 113.9) = 0.29, p = 0.917, \eta_p^2 = 0.012$)、視覚条件×年齢 ($F(3, 69) = 1.52, p = 0.218, \eta_p^2 = 0.062$)、標点×年齢 ($F(4.7, 109.1) = 1.23, p = 0.301, \eta_p^2 = 0.051$)、並びに視覚条件×標点 ($F(1.6,$

5.0) = 0.022, $p = 0.962$, $\eta_p^2 < 0.001$) の交互作用は有意ではなかった。これらの結果は、RP のデータは年齢による試行間変動の違いが無いことを示している。

RP と同様に RD についても CV を算出した。全ての部位で RP よりも平均値が低い傾向がみられた (小児 : 0.16 – 0.31, 成人 : 0.11 – 0.31)。RD について RP と同じく三元配置分散分析を実施した。その結果、部位×年齢に有意な交互作用が検出された ($F(4.3, 99.2) = 3.59$, $p < 0.01$, $\eta_p^2 = 0.135$)。年齢×視覚条件×標点 ($F(3.8, 87.9) = 0.640$, $p = 0.628$, $\eta_p^2 = 0.027$)、視覚条件×年齢 ($F(3, 69) = 0.691$, $p = 0.561$, $\eta_p^2 = 0.029$)、並びに視覚条件×標点 ($F(1.3, 87.9) = 0.640$, $p = 0.628$, $\eta_p^2 = 0.027$) の交互作用は有意ではなかった。分散分析の結果に基づいて頭、肩、腰の部位ごとに年齢の単純主効果検討を行った結果、頭と肩に年齢の単純主効果を認めた (頭 : $F(3, 71) = 3.75$, $p < 0.05$, $\eta_p^2 = 0.137$ 、肩 : $F(3, 71) = 3.29$, $p < 0.05$, $\eta_p^2 = 0.122$ 、腰 : $F(3, 71) = 0.48$, $p = 0.594$, $\eta_p^2 = 0.020$)。頭と肩の CV について年齢の多重比較を行った結果、両部位において 3-5 歳が成人よりも大きな値を示した ($p < 0.05$)。この結果は 3-5 歳の頭と肩は成人よりも SIP の逸脱量に試行間変動が大きいことを示している。

COP の SD と成人と CV に差が認められた頭の RD の SD について、学習効果の有無を 1 試行目のデータを 100 として 2 試行目、3 試行目のデータを標準化することで検討した。グラフからは、全ての年齢で試行回数に応じた一貫した変化の傾向は認められなかった (補足資料 : 図 6-1)。これらの結果から測定データが小児も成人の間で相対的に同程度のばらつきを持つことが確認された。

2) 立位姿勢動揺の年齢比較

立位姿勢の動揺の振幅を COP の SD によって評価した。図 3-5 は、COP の SD を視覚条件別に年齢群ごとの平均値±SD で示している (黒 : 3-5 歳 ; 濃灰色 : 6-8 歳 ; 薄灰色 : 9-11 歳 ; 白 : 成人)。二元配置分散分析の結果、視覚条件×年齢群に有意な交互作

用は検出されなかった ($F(3,71) = 1.30, p = 0.280, \eta_p^2 = 0.052$)。視覚条件 ($F(1,71) = 22.4, p < 0.01, \eta_p^2 = 0.240$) と年齢群 ($F(3,71) = 33.4, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.585$) には有意な主効果が認められた。この結果から平均値を比較すると EC 条件が EO 条件よりも COP の SD が有意に大きかった。次に、年齢群の主効果について多重比較検定を行った。その結果、成人は 3-5 歳群と 6-8 歳群よりも有意に COP の SD が小さかった (全て $p < 0.001$)。また、3-5 歳から 6-8 歳、6-8 歳から 9-11 歳への年齢が上がるごとに COP の SD は有意に減少していた (それぞれ $p < 0.001$ と $p < 0.05$)。9-11 歳の COP の SD は成人と差が見られなかった ($p > 0.9$) これらの結果は、年齢とともに立位の姿勢動揺は減少し、9-11 歳で成人と同程度の大きさになることを示している。

2) 相対位置の比較

次に、立位時の A-P 方向における身体標点の位置から小児が成人と同じように SIP のように振る舞っているか検討した。図 3-6 は左から 3 歳、7 歳、11 歳と成人の EO 条件における RP の 1 試行の典型波形を示している。頭 (上段)、肩 (中段)、腰 (下段) の全ての標点において 3 歳と 7 歳の RP は 11 歳や成人と比べると振幅が大きかった。そして、11 歳、成人と年齢が上がるにつれて RP の振幅は小さくなっていた。成人においては全ての標点で RP がゼロ付近で変動していた。これは 3 歳や 7 歳と比べて成人は SIP のよう振る舞った場合の身体各標点の位置と実測値の差が小さいことを示唆している。次に、RP の振幅を標点間で比較すると、3 歳や 7 歳では腰から頭にかけて振幅が大きくなっていた。この結果は足関節からの距離が増加するにつれて、SIP のように振る舞った場合の身体標点の位置と実測値の差が増大することを示唆している。

これらの観察結果を踏まえて RP の振幅を SD で定量化して三元配置分散分析を行った。図 3-7 は各標点における RP の SD を年齢別 (黒 : 3-5 歳 ; 濃灰色 : 6-8 歳 ; 薄灰色 : 9-11 歳 ; 白 : 成人) に示している。分散分析の結果、年齢×標点には有意な交互作用

が検出されたが ($F(4.5, 105.5) = 6.31, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.211$)、年齢×視覚条件×標点、視覚条件×年齢、並びに視覚条件×標点の交互作用は有意ではなかった（それぞれ、 $F(4.5, 106.4) = 0.411, p = 0.822, \eta_p^2 = 0.017$; $F(3, 71) = 1.35, p = 0.267, \eta_p^2 = 0.054$; $F(1.5, 106.4) = 0.412, p = 0.605, \eta_p^2 = 0.006$ ）。視覚条件は単純主効果も有意でなく ($F(1, 71) = 1.39, p = 0.243, \eta_p^2 = 0.019$)、視覚情報の有無は RP の振幅の大きさへ影響を与えていないことが示された。

年齢間の比較

年齢が RP の振幅へ影響しているかを調べるために年齢×標点の交互作用の結果に基づいて単純主効果検定を行った。その結果、頭、肩、腰の全標点において年齢の単純主効果が有意であった（頭： $F(3, 71) = 13.46, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.363$ ；肩： $F(3, 71) = 9.40, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.284$ ；腰： $F(3, 71) = 6.36, p < 0.01, \eta_p^2 = 0.212$ ）。多重比較の結果、頭においては、RP の振幅は 3・5 歳が他の年齢よりも有意に大きく（全て $p < 0.01$ ）、6・8 歳は成人よりも有意に大きかった（ $p < 0.05$ ）。肩と腰の RP の振幅は、それぞれ 3・5 歳がその他全ての年齢群よりも有意に大きかった（ $p < 0.05$ ）。これらの結果は、年齢が低い小児ほど身体標点の位置が SIP のように振る舞った場合の位置の変動から逸脱しており、年齢が上がるにつれてその逸脱が小さくなることを示している。

標点間の比較

RP の SD に標点の影響があるかを 4 つの年齢群それぞれについて標点の単純主効果検定を実施して検証した。検定の結果、全ての年齢群において有意な標点の単純主効果が認められた（3・5 歳： $F(2, 36) = 50.4, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.737$ ；6・8 歳： $F(1.4, 39.4) = 101.7, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.784$ ；9・11 歳： $F(2, 22) = 35.9, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.765$ ；成人： $F(1.2, 17.2) = 40.7, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.744$ ）。標点間で多重比較を行ったところ、全ての

年齢群で RP の振幅は頭が肩や腰のそれよりも大きな値を示しており (全てで $p < 0.01$)、肩の RP の振幅は腰のそれよりも大きかった (全てで $p < 0.01$)。これらの結果は、足関節から遠い身体標点ほど、その位置は SIP のように振る舞った場合の身体標点の位置から大きく逸脱していくことを示している。

3) 相対変位の比較

A-P 方向の位置変位を用いて SIP からの逸脱を検討した。図 3-8 は左列から 3 歳、7 歳、11 歳児並びに成人の開眼条件 1 試行における相対変位の典型波形である。図 3-8 の波形は、それぞれ図 3-6 と同じ被験者の同一試行のデータから作成している。波形を目視で比較すると頭 (上段)、肩 (中段)、腰 (下段) の全ての標点において 3 歳と 7 歳は 11 歳児や成人よりも RD の振幅が大きかった。11 歳児と成人は全ての標点においてゼロ (水平な灰色点線) 付近に RD が集中していた。更に、全ての被験者において RD の振幅は腰から頭にかけて大きくなる傾向が見られた。これらの波形は、変位で調べた場合も立位姿勢は年齢が上がる程に SIP に近づくことを示唆している。また、足関節から遠い標点ほど SIP のように振る舞った場合の変位との差が大きいこと示唆している。

典型例で観察された傾向を RD の SD に対して三元配置分散分析を実施して検証した。図 3-9 は各標点における RD の SD を年齢別 (黒: 3-5 歳; 濃灰色: 6-8 歳; 薄灰色: 9-11 歳; 白: 成人) に示している。分散分析の結果、年齢×標点に有意な交互作用が検出されたが ($F(3.8, 91.0) = 16.1, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.405$)、年齢×視覚条件×標点 ($F(4.0, 95.7) = 0.725, p = 0.578$)、視覚条件×標点 ($F(1.3, 95.7) = 2.34, p = 0.120, \eta_p^2 = 0.032$)、視覚条件×年齢 ($F(3, 71) = 2.29, p = 0.086, \eta_p^2 = 0.088$) の交互作用は有意ではなかった。視覚条件は主効果も検出されず ($F(1, 71) = 2.86, p = 0.095, \eta_p^2 = 0.039$)、RD の振幅に対して視覚フィードバックは影響を与えていなかった。

年齢間の比較

RD の SD に対して年齢の影響を検証した。年齢×標点の交互作用に対して頭、肩、腰の水準ごとに年齢の単純主効果検定を実施した。その結果、全ての標点において年齢の有意な単純主効果が認められた（頭： $F(3,71) = 15.4, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.394$ ；肩： $F(3, 71) = 12.4, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.343$ ；腰： $F(3, 71) = 9.97, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.296$ ）。年齢群の主効果について多重比較を全ての標点において行った。その結果、3-5 歳は頭、肩、腰の全ての標点において他の年齢群よりも RD の振幅が有意に大きかった（全て $p < 0.01$ ）。6-8 歳は頭と肩において成人よりも RD の振幅が有意に大きかった（全て $p < 0.05$ ）。これらの結果は、3-8 歳は身体各部の変位が SIP のように動いた場合の変位から大きく逸脱していることを示している。また、年齢が上がるにつれて静止立位は SIP の様な振る舞いに近づくことが変位からも確認された。

標点間の比較

各年齢群において標点の単純主効果検定を実施した。その結果、全ての年齢群において標点の単純主効果が認められた（3-5 歳群： $F(1.2,22.1) = 109.1, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.858$ ；6-8 歳群： $F(1.3,36.6) = 132.70, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.039$ ；9-11 歳群： $F(1.2,12.9) = 55.9, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.835$ ；成人群： $F(1.2,17.1) = 71.2, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.836$ ）。各年齢群において標点水準間で多重比較を行った結果、全ての年齢において肩の RD の振幅は腰のそれよりも有意に大きかった（ $p < 0.01$ ）。また頭の RD の振幅は肩と腰のそれよりも有意に大きかった（ $p < 0.001$ ）。これらの結果は、全ての年齢群において足関節に近い身体部位ほどその変位は SIP のように振る舞った場合の変位に近いことを示している。

4) SIP からの逸脱と姿勢動揺の関係

静止立位中に SIP のように振る舞うことが姿勢動揺の大きさと関連しているか検討した。図 3-10 は COP の SD と頭（左）、肩（中央）、腰（右）の RP（上段）と RD（下段）の SD の間の関係を示す散布図である。両視覚条件を併せてピアソンの積率相関係数を算出したところ、頭、肩、腰の全てで RP と RD の SD と COP の SD の間に有意な正の相関が認められた（RP: 頭 $r = 0.72$, 肩 $r = 0.67$, 腰 $r = 0.59$; RD: 頭 $r = 0.80$, 肩 $r = 0.77$, 腰 $r = 0.72$, 全て $p < 0.001$ ）。尚、散布図において複数の外れ値が認められたため、Smirnov-Gubbs 検定（有意確率 5%）により COP, RP, RD それぞれの外れ値を棄却して相関分析を行った。その結果、全ての組合せにおいて有意な正の相関を確認している（補足表 6-1）。これらの結果は、SIP からの逸脱が小さいほど姿勢の動揺が小さいことを示している。

5) 年齢群内の変動係数

年齢群内の個人差の大きさを COP-SD を用いて CV で定量化した（表 3-3）。1 歳刻みの値は 3-11 歳において $CV = 0.18 - 0.39$ であり、最小値は 5 歳児の 0.18 で最大値は 9 歳の 0.39 と 2 倍以上の差が見られた。3 歳刻みの値（0.25 - 0.37）は、1 歳刻みに比べて範囲が狭く、最大値と最小値の差は約 1.5 倍であった。

3-4. 考察

1) 結果のまとめ

本研究は、次の二つの仮説を検証した。i) 小児は成人と比べると静止立位時に SIP のようには振る舞うことができない。ii) SIP からの逸脱が小さい程、姿勢動揺が小さくなる。実験の結果、次の 5 点が確認された。1) 3-5 歳の全ての標点と 6-8 歳の頭部で相対位置の振幅が成人よりも大きかった。2) 3-5 歳の全ての標点と 6-8 歳の頭部と

肩において相対変位の振幅が成人よりも大きかった。3) 相対位置、相対変位は両方とも足関節からの距離が大きい標点ほど振幅が大きくなっていた。4) 3-5 歳と 6-8 歳は成人よりも COP の SD が大きかった。5) COP と RP や RD の振幅の大きさの間には有意な正の相関が認められた。

2) 小児は静止立位時に SIP のように振る舞っているか

本研究では一つ目の仮説として、小児は成人と比べて静止立位時に SIP のように振舞うことができないことを検証した。実際、相対位置、相対変位の両指標が 3-5 歳、6-8 歳は成人と比べて静止立位時に SIP から大きく逸脱していることを示していた。この結果は先の仮説を支持している。更に、年齢が上がるにつれて相対位置、相対変位の振幅はいずれも減少していた。この結果は発達過程において真っ直ぐな棒のように振る舞う立位姿勢が獲得されることを示している。

標点間で比較すると、年齢に関わらず足関節から離れた標点ほど相対位置や相対速度の振幅が大きくなっていた。これは足関節から遠いセグメントほど SIP からの逸脱が大きいことを示している。静止立位時のセグメント角度変位は、足関節から離れるほど振幅が大きくなる(Wu et al., 2009)。これは各関節にかかる慣性モーメントが近位関節ほど小さいために、同じトルクに対して回転しやすいためと考えられる。従って、足関節から離れた標点ほど SIP からの逸脱が大きい結果は、セグメントの角度変位の大きさを反映したと考えられる。

立位姿勢において多数のセグメントで構成される身体が SIP のように振る舞うためには、ダイナミック・カップリングに対処する必要がある。足関節と股関節のみを含む最も単純な多関節モデルで静止立位を仮定すると、足関節の伸展トルクは足関節に伸展位角加速度を生じるだけではなく、股関節を屈曲方向に加速してしまう。ダイナミック・カップリングの影響はシステムに含まれる全ての関節に同時に生じるため(Hirashima,

2011)、CNS は各関節に発揮するトルクをダイナミック・カップリングの影響を考慮して調整する必要がある。本研究の結果は、小児は成人と比べてダイナミック・カップリングを考慮したトルク制御能力が未熟であることを示唆している。

3) 静止立位における SIP からの逸脱と姿勢動揺の関係

立位姿勢の安定性を議論する研究において COP の SD は代表的な評価指標である (Maki et al., 1990)。先行研究により測定時間のばらつきは見られるが (多くは 20s から 60s)、横断研究によると発達期に COP の振幅が年齢とともに減少する変化は、およそ 10 歳過ぎに収束する (Figura et al., 1991; Nolan et al., 2005; Wolff et al., 1998)。本研究の結果はこれらとほぼ一致しており、被験者は姿勢の安定性について典型的な経過を辿っていたことを示唆している。

次に、SIP のように振る舞うことが立位姿勢の動揺の大きさと関連を持つのか、両者の相関を検討した。その結果、COP と RP や RD の SD の間には正の相関が認められた。COP、RP、RD の SD はいずれも年齢とともに減少しており、立位時に身体が真っ直ぐであるほど姿勢の動揺が小さいことを示している。複数のセグメントで構成される多自由度な身体では、例えば COM の位置や速度等の状態推定が複雑になることに加えて、姿勢を保持するために個々の関節が発揮すべき運動出力を定める制御の作業も難しくなる。例えば、COM の位置は、全ての関節が不規則に動いていれば、各関節からの感覚情報を統合して空間上の COM の位置を推定するには複雑な過程が必要となる。更に、各関節において発揮すべきトルクの大きさを個別に決めなくてはならないために運動指令の作成が複雑になる。身体が SIP のように振る舞うと COM の位置は足関節角度から容易に推定が可能であり、各関節に発揮すべきトルクの大きさも足関節トルクに比例する。立位姿勢が SIP に近づくことで状態推定や制御の負荷が軽減され、効率よく身体の動揺を減らして姿勢の安定性を確保することができる可能性がある。本研究か

ら明らかになったデータは逸脱量と姿勢動揺の相関関係に留まるため、両者の因果関係を結論付けることはできない。しかし、本研究の結果は、発達過程においてヒトは全身の関節角の変動が小さい真っ直ぐな立位姿勢を達成することで効率よく姿勢動揺を小さくする制御を獲得した可能性を示唆している。

4) SIP のように振る舞えない背景

関節の受動的な機械特性が重力に抗して立位姿勢を保持することができなければ、SIP のように振る舞うために CNS はキネティック・チェーンにある全ての関節から受けるダイナミック・カップリングの影響を考慮した適切なトルク制御を行わなければならない。これは多関節動作ではダイナミック・カップリングがあるために、ある関節において発揮されるトルクがその関節自身だけではなく全ての関節に角加速度を生じるからである(Hirashima, 2011; Hirashima and Ohtsuki, 2008)。トルク制御にはシステムの状態推定、運動指令の作成、運動指令の実行の過程が含まれる(Todorov, 2004)。以下では、小児のトルク制御が未熟である原因として有力視される状態推定器と制御器の機能について考察する。

初めに、状態推定能力の発達に関わる点について考察する。姿勢制御活動は体性感覚、前庭感覚、視覚という複数の感覚情報が影響する(Horak and Macpherson, 1996)。脊髄以上の CNS を経由した感覚フィードバックには、成人の立位姿勢でおよそ 180ms と推定される生理学的な時間遅れが伴う(Peterka, 2002)。この時間遅れを克服するために CNS は運動指令の遠心性コピーから内部モデルを通じて状態推定を行うとする仮説が計算論神経科学の研究(Wolpert et al., 1995)や fMRI を使った研究(Imamizu et al., 2000; Kawato et al., 2003)から支持されている。内部モデルは身体セグメントの慣性質量や長さ、回転半径、筋・腱複合体の粘弾性等の身体の機械的特性に関する情報を含むと考えられている(Kawato and Wolpert, 1998)。神経系に加えて身体セグメントの長さ、

質量割合等の機械特性は発育期に大きく変化するので(Jensen, 1989)、CNS は経験を通じて内部モデルを獲得・更新し続けなければならない。しかし、学習に関わる小脳での体積の増加や構造の変化(Tiemeier et al., 2010)、運動野を含む大脳皮質では白質が増加して灰白質が減少する(Giedd et al., 1999)ため、CNS は 20 歳頃まで解剖学的に未成熟である。未熟な CNS では正確な内部モデルを維持することが成人に比べて難しいことが推測される。実際、上肢到達運動中に加える力場を変化させる学習実験を行うと 10 歳以下の小児は力場の適応に成人よりも多くの時間を要する上に学習の効果が低い(Jansen-Osmann et al., 2002)。立位課題では、体性感覚と視覚、前庭感覚の情報に CNS は適切な重み付けを与えて状態推定に用いる必要がある(Forssberg and Nashner, 1982)。ところが体性感覚と視覚に振幅や周波数を変えながら刺激を与えると異なる感覚器間のゲインの調整が 10 歳頃でも未発達であった(Bair et al., 2007)。これらのエビデンスは、内部モデルが 10 年以上をかけて成熟していくことを示唆している。従って、不正確な内部モデルと更新機能の未熟さは、長期にわたりトルク制御能力向上のボトルネックの一つとなる可能性がある。

また、小児の運動指令の作成過程も未熟であることが複数のエビデンスから示唆されている。目標とする運動の状態を達成するために、どの筋にトルクを分配するのかを決めることは多自由度な身体システムでは容易ではない。筋には発揮する力に対する方位同調曲線があり、それぞれの重なり方は不完全なので姿勢制御の課題に応じて動員する筋の種類に加えてその活動度も調節しなければならない(Lockhart and Ting, 2007)。成人では前後左右 12 方向へ床を並進移動させる外乱を与えると COM の運動に応じた比較的ステレオタイプな筋応答が観察される(Safavynia and Ting, 2012)。しかし、小児は 5 歳でも活動時間の遷延、拮抗筋の活動、多くの共同筋の活動が観察され、10 歳頃にかけて主動筋中心の活動へと洗練していくことが古くから認められている(Hedberg et al., 2007; Shumway-Cook and Woollacott, 1985)。そもそも大脳におけるシナプス

のネットワークは、生後多量に作られて 10 年以上をかけて領域ごとに異なる経過を経ながら形づくられていく (Huttenlocher et al., 1982)。拡散テンソル法を使った脳構造の縦断研究は、脳の領域間を結ぶ連合繊維（例えば、身体部位の位置情報をコードする頭頂葉と四肢の運動協調に関わる捕捉運動野を結ぶ上縦束等）は学齢期から思春期に結びつきが強まることを報告している (Lebel and Beaulieu, 2011)。また状態推定（順モデル）に関わる内部モデルの情報は、運動指令を作る制御器（逆モデル）にも必要であるため、不正確な内部モデルは制御器の性能へも影響を与える。これらのエビデンスは、洗練された運動指令作成のための解剖学的・機能的な仕組みが幼児・学童期には十分に確立されていない可能性があり、トルク制御の妨げになり得る可能性を示唆している。

3-5. 結論

本研究では、3-11 歳の小児の静止立位が成人のように SIP のように振舞うかを全身の運動学的な指標から検証した。その結果、小児は成人よりも SIP からの逸脱が大きく、年齢とともに SIP からの逸脱量が減少していた。立位中の身体が SIP のように振舞うほど姿勢動揺が小さくなる傾向がみられた。本研究の結果は、発達過程において小児は立位時に SIP のように振る舞うことで状態推定や制御を単純化して効率的に姿勢動揺を減らす方略を身に付けていることを示唆している。

表 3-1. 4 つの年齢群の特性

Age group	Number of subjects (Gender: F, M)	Average \pm SD age (years)	Average \pm SD height (cm)	Average \pm SD weight(kg)
3-5 years old	19 (13, 6)	4.4 \pm 0.6	101.7 \pm 5.4	17.1 \pm 1.8
6-8 years old	29 (12, 17)	7.1 \pm 0.7	122.0 \pm 7.0	24.4 \pm 4.3
9-11 years old	12 (3, 9)	9.7 \pm 0.8	138.5 \pm 6.0	32.6 \pm 4.9
Adults	15 (0, 15)	23.9 \pm 3.0	172.6 \pm 6.8	66.5 \pm 8.8

表 3-2. 足関節外果の鉛直方向における平均位置からの最大移動距離

Age Group	Number of trials analyzed	Average \pm SD (mm)	Minima (mm)	Maxima (mm)
3-5 years old (n = 19)	114	0.87 \pm 0.79	0.11	5.42
6-8 years old (n = 29)	165	0.55 \pm 0.31	0.15	1.82
9-11 years old (n = 12)	69	0.57 \pm 0.31	0.16	1.59
Adult (n = 15)	90	0.28 \pm 0.15	0.08	0.84

表 3-3. COP-SD の年齢群内における変動係数

Age & age group	N	Eyes open	Eyes closed
4	9	0.32	0.25
5	9	0.18	0.27
6	5	0.37	0.25
7	17	0.39	0.32
8	7	0.35	0.39
9	6	0.39	0.36
10	4	0.23	0.22
11	2	0.32	0.10
3-5	19	0.26	0.28
6-8	29	0.38	0.32
9-11	12	0.30	0.30
Adults	15	0.33	0.33

※3 歳は $n = 1$ のため値は無い

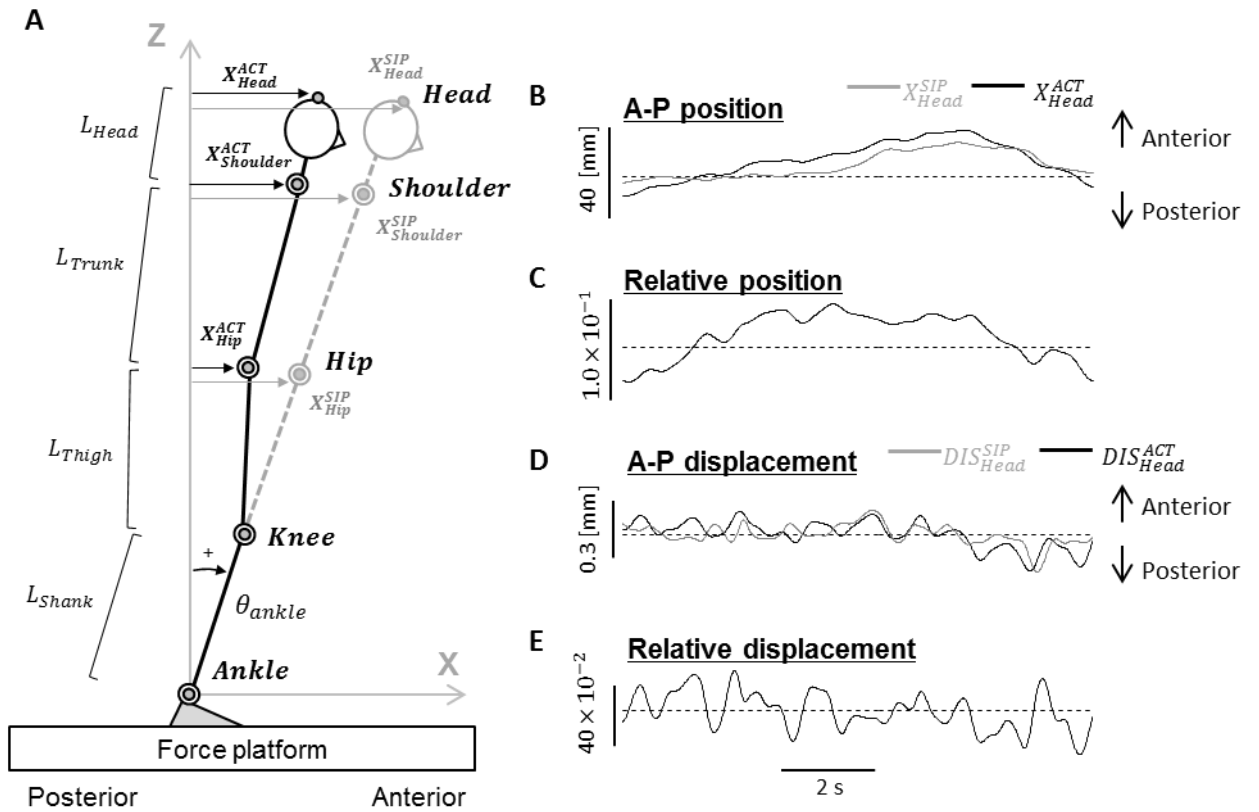


図 3-1. **A)** 静止立位の矢状面における頭部、肩、そして腰の前後 (A-P) 方向の位置の実測値 (X^{ACT}) と SIP モデルからの推定値 (X^{SIP}) を示したスティック線図。 L_k ($k \in \{Shank, Thigh, Trunk, Head\}$): セグメント長; θ_a : 足関節角度。灰色点線は足関節と膝関節を結ぶ線分の延長。**B)** 成人 1 名の開眼条件における頭部の A-P 方向の位置の実測値と推定値の 10 秒間の典型波形(黒線: X^{ACT}_{Head} ; 灰色線: X^{SIP}_{Head}) **C)** 図 3-1B に示された身体標点の内、頭部を例にした位置の実測値と推定値における相対位置の 10 秒間の時系列波形。**D)** 図 3-1B で示された頭部位置の 1 フレーム毎の A-P 方向の変位の実測値 (黒線: DIS^{ACT}_{Head}) と推定値(DIS^{SIP}_{Head} : 灰色線)の 10 秒間の時系列波形。**E)** 図 3-1D で示された頭部の A-P 方向変位の実測値と推定値における相対変位の 10 秒間の時系列波形。相対変位は図 3-1D における DIS^{ACT}_{Head} と DIS^{SIP}_{Head} の差分を取り足関節からのセグメント長の合計で標準化して求めた。図 3-1B から図 3-1E における黒点線は各指標における縦軸 = 0 の直線。

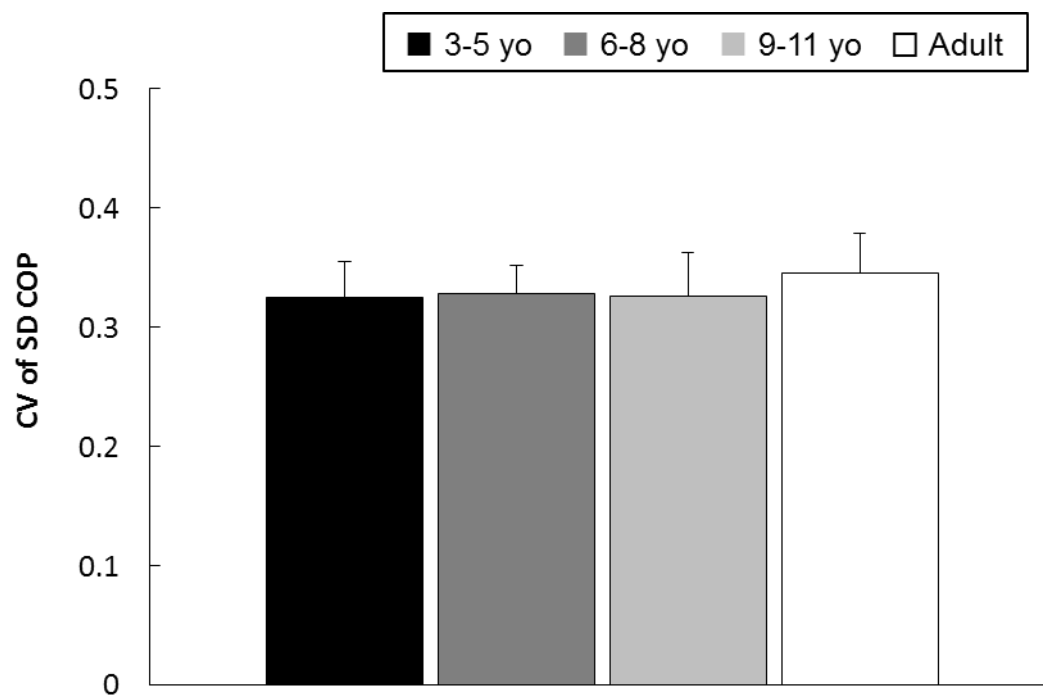


図 3-2. 前後方向の足圧中心（COP）の標準偏差から求めた変動係数（CV）の年齢別の
の平均値。黒色：3-5 歳、濃い灰色：6-8 歳、薄い灰色：9-11 歳、白：成人。誤差範囲
は 1 SD。

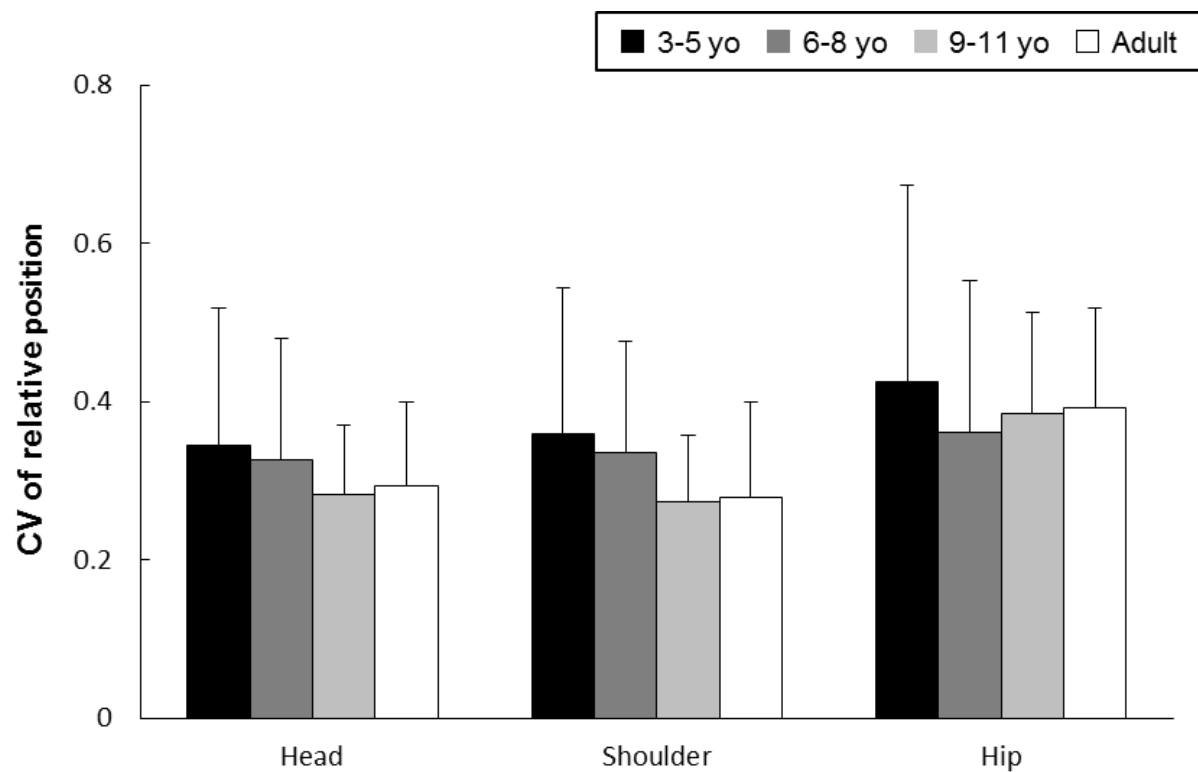


図 3-3. 頭（左）、肩（中央）、腰（右）における相対位置（RP）の標準偏差から求めた変動係数（CV）の年齢別の平均値。黒色：3-5 歳、濃い灰色：6-8 歳、薄い灰色：9-11 歳、白：成人。誤差範囲は 1 SD。

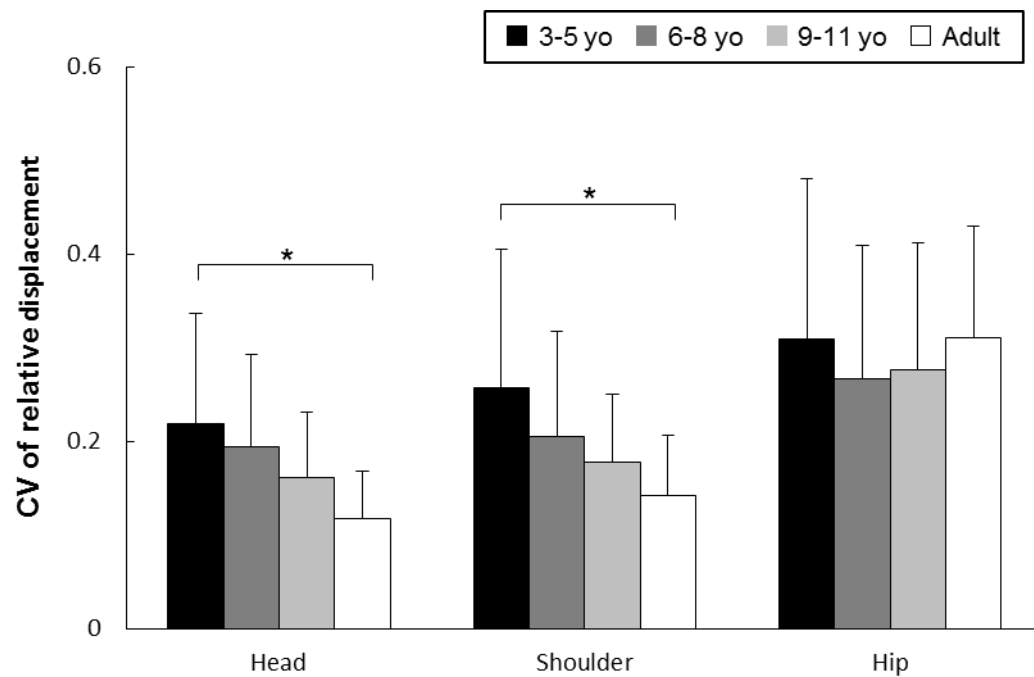


図 3-4. 頭（左）、肩（中央）、腰（右）における相対変位（RD）の標準偏差から算出した変動係数（CV）の年齢別の平均値。黒色：3-5 歳、濃い灰色：6-8 歳、薄い灰色：9-11 歳、白：成人。*： $p < 0.05$ 。誤差範囲は 1 SD。

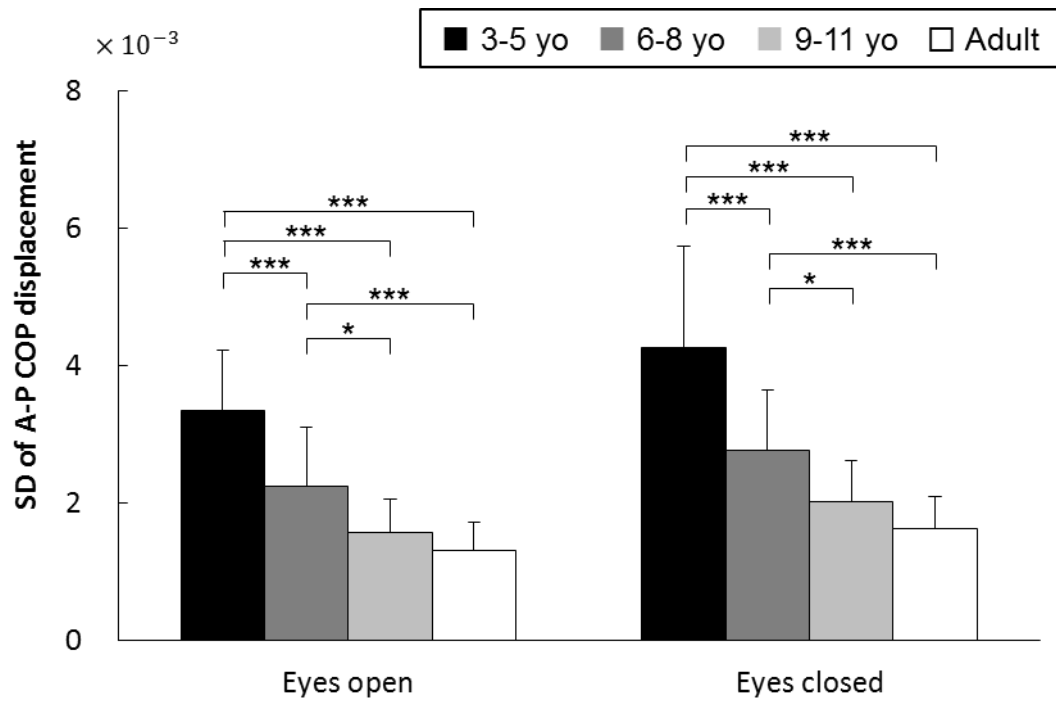


図 3-5. 前後方向の足圧中心 (COP) の標準偏差の視覚条件別、年齢別の平均値。黒色 : 3-5 歳、濃い灰色 : 6-8 歳、薄い灰色 : 9-11 歳、白 : 成人。* : $p < 0.05$; ** : $p < 0.01$; *** : $p < 0.001$ 。誤差範囲は 1 SD。

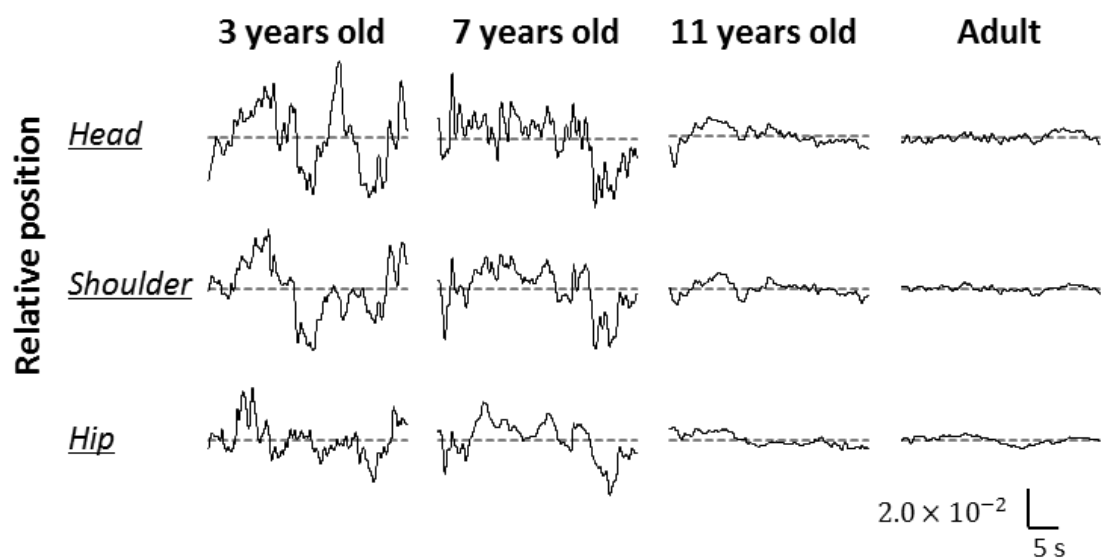


図 3-6. 左列より 3 歳、7 歳、11 歳、成人の開眼条件 1 試行における頭（上段）、肩（中段）、腰（下段）の各標点における相対位置（RP）の典型波形。灰色点線は $RP = 0$ の直線。

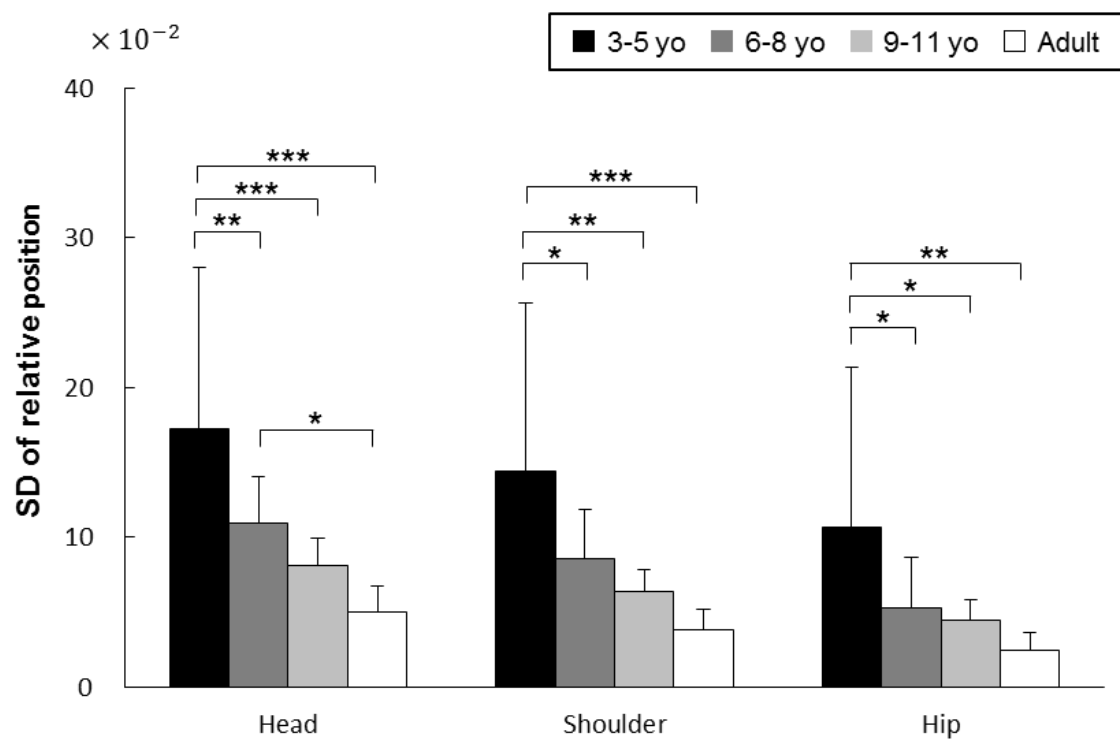


図 3-7. 頭（左）、肩（中央）、腰（右）における相対位置（RP）の標準偏差の年齢別平均値。黒色：3-5 歳、濃い灰色：6-8 歳、薄い灰色：9-11 歳、白：成人。*： $p < 0.05$ ；**： $p < 0.01$ ；***： $p < 0.001$ 。誤差範囲は 1 SD。

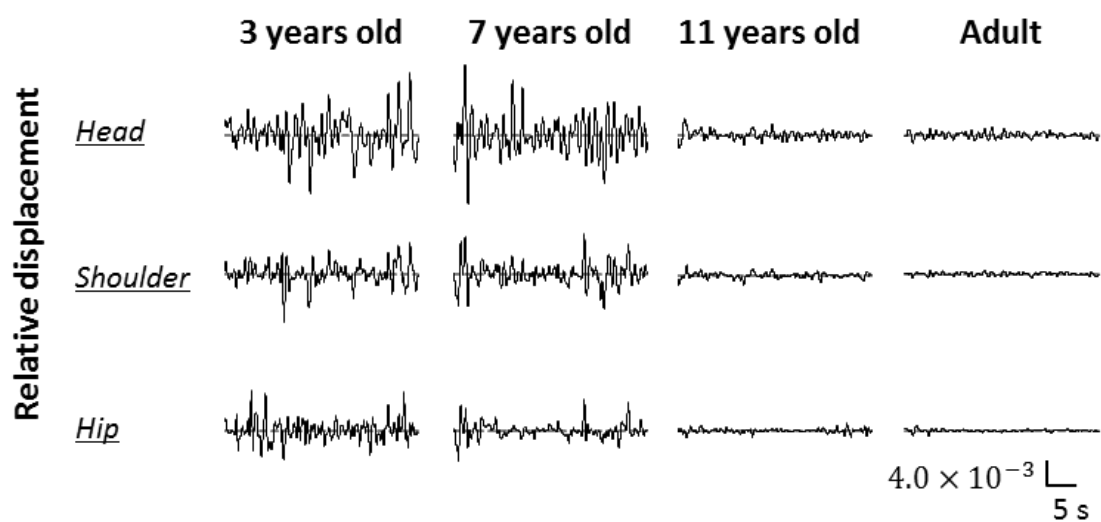


図 3-8. 左列より 3 歳、7 歳、11 歳、成人の開眼条件 1 試行における頭（上段）、肩（中段）、腰（下段）の各標点における相対変位（RD）の典型波形。灰色点線は $RD = 0$ の直線。データは図 3-3 と同一被験者の同一試行を用いた。

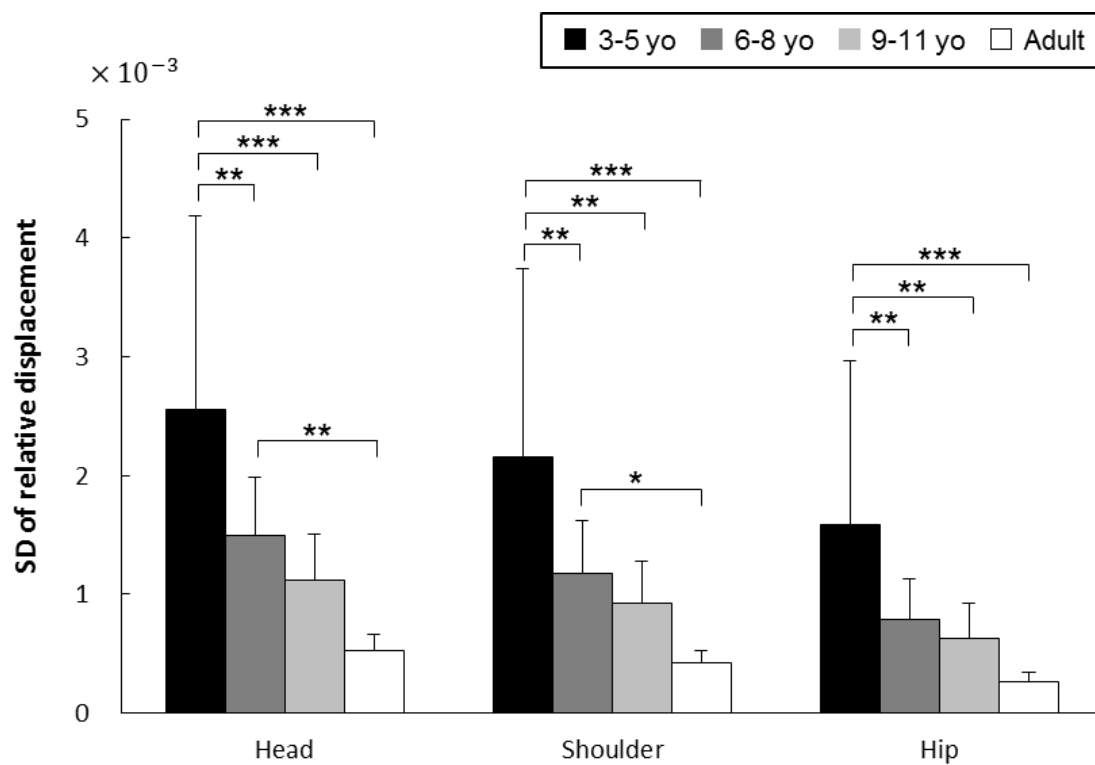


図 3-9. 頭（左）、肩（中央）、腰（右）における相対変位（RD）の標準偏差の年齢別平均値。黒色：3-5 歳、濃い灰色：6-8 歳、薄い灰色：9-11 歳、白：成人。*： $p < 0.05$; **： $p < 0.01$; ***： $p < 0.001$ 。誤差範囲は 1 SD。

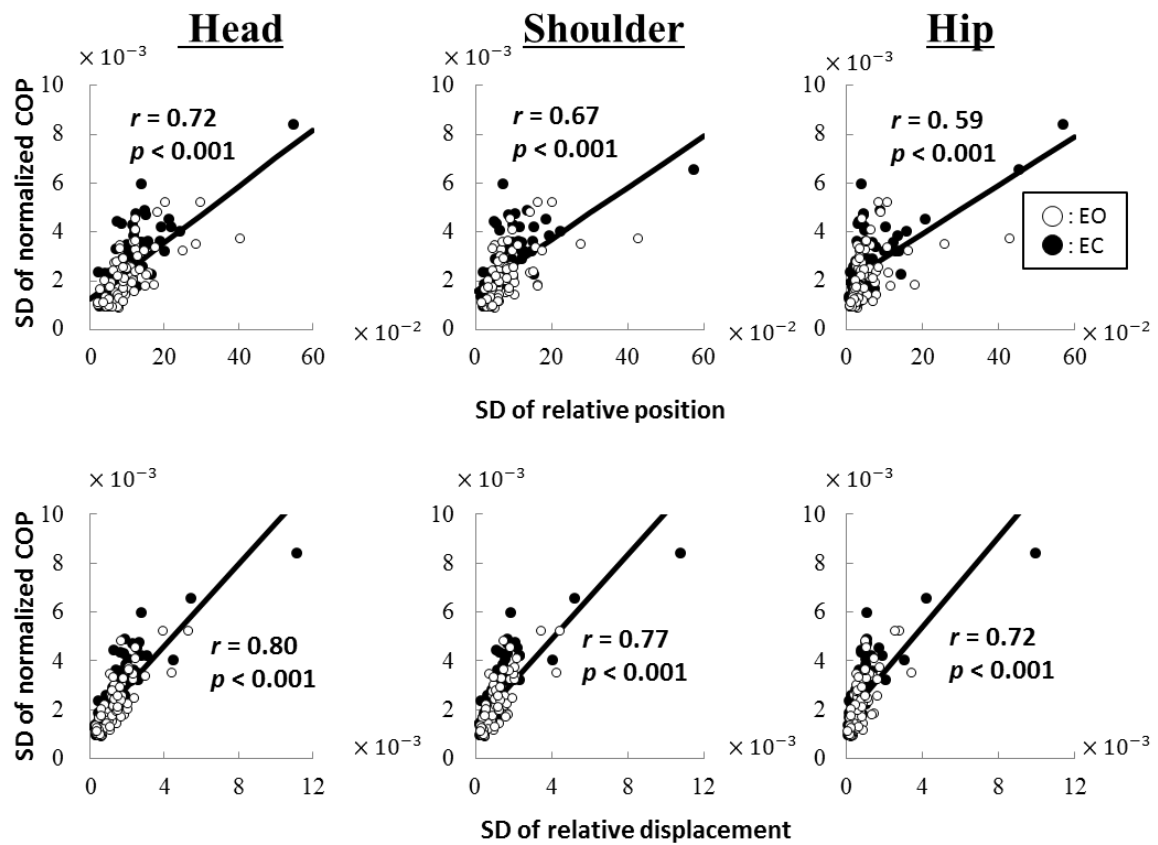


図 3-10. RP（上段）、RD（下段）の標準偏差と COP の標準偏差の間の関係性を示す散布図。頭（左列）、肩（中央）、腰（右列）。白丸は開眼条件、黒丸は閉眼条件を表す（各条件それぞれ $n = 75$ ）。太直線は単回帰分析による回帰直線を示す。回帰直線は開眼と閉眼の両方を独立変数として用いて算出している。 r はピアソンの積率相関係数。

第四章

関節間の力学的な相互作用を活用した トルク制御能力の発達

4-1. 背景

研究 2 から小児は成人と比べて SIP からの逸脱が大きいことが明らかになった。小児が SIP のように振る舞うことができない要因として、成人と比べて関節間の力学的な相互作用（ダイナミック・カップリング）へ対処することができずに全身の関節角に大きな変動が生じていることが考えられる。成人の静止立位では、CNS がダイナミック・カップリングを活用することで下肢関節の角加速度を小さく抑えていることが近年の足関節と股関節の二関節モデルを用いた研究で明らかにされている(Sasagawa et al., 2014)。例えば、足関節の角加速度は、股関節からのトルクが相互作用で生じる角加速度の成分が足関節のトルクが生じる角加速度成分を相殺するように、逆位相で振幅が同程度で発揮されていた。この実験結果は、静止立位においては関節まわりで生じるトルクが、個々の関節角加速度を小さくするように制御されていることを示している。もし各関節におけるトルクがダイナミック・カップリングを考慮して制御されていなければ、各関節の運動は増大する。Wu et al. (2009)は 6 歳、10 歳、成人の静止立位における 8 セグメントのセグメント角度分散を比較した結果、6 歳は成人と比べて下腿、体幹セグメントの分散が大きいことを明らかにしている。この結果は、小児の立位姿勢における各関節のトルクが成人に同等のダイナミック・カップリングを考慮して制御されていない可能性を示唆している。従って研究 3 では、多関節モデルに基づいて小児と成人の静止立位における関節間のトルクの協調性を比較する。

冗長な多関節モデルに基づくヒトの運動協調を定量化する方法として開発された UCM 解析(Scholz and Schoner, 1999)は、10 年以上にわたり静止立位(Hsu et al., 2007; Wu et al., 2009)に加えて、外乱(Scholz et al., 2007)や随意運動(Krishnamoorthy et al., 2003)に伴う立位姿勢制御の研究で利用されてきた。UCM 解析は、冗長な運動要素の変動（例えば関節角度）を動作のパフォーマンス（例えば身体重心位置）に関する二つの直交する成分に分ける。二つの成分とは、1) 動作のパフォーマンスに影響を与えない部分空間（UCM 空間）、そして 2) UCM 空間に直交しパフォーマンスに影響を与える部分空間（ORT 空間）の二つである。もしパフォーマンスに関わる変数が運動要素の協調により制御されているならば、UCM 空間の成分は ORT 空間の成分よりも大きくなる。トルクが引き起こす角加速度を被制御変数にすると、もし多関節のトルクが互いに角加速度を小さくするように協調しているならば、トルクの引き起こす角加速度の成分は角加速度の大きさに影響を与えない変動が大きく、角加速度に影響を与える方向の変動が小さくなる。UCM 解析は立位姿勢制御だけではなく、歩行中の手の位置(Togo et al., 2012)、手指による力発揮課題(Wu et al., 2012)、椅子立ち上がり動作(Scholz and Schoner, 1999)、上肢の到達運動(Yang et al., 2007)、ピストル射撃(Scholz et al., 2000)などの多様な動作に適用されており、その妥当性が支持されている。

静止立位を多関節運動と捉えてキネマティクスとキネティクスの因果関係を調べるためには、複雑なダイナミック・カップリングの影響を定量化する手法が必要となる。Zajac らが提案した多関節運動におけるトルクと全身の関節に生じる運動の因果関係を検証する induced acceleration analysis (IAA)は(Zajac et al., 2002)、ペダリング運動(Zajac et al., 2002)や歩行(Zajac et al., 2003)、投球(Hirashima et al., 2008)や立位(Sasagawa et al., 2014)におけるトルク分析に用いられてきた。IAA は、ある関節のトルクが自身の関節の角加速度に与える影響だけでなく系にある全関節の角加速度に対する貢献を定量化する手法である。従って、本研究では IAA を用いて静止立位時の各

関節のトルクが他の関節に与える影響を抽出する。これにより、各関節のトルクがどの程度ダイナミック・カップリングを活用した協調的な出力を達成しているか、またその発達過程を検証する。

4-2. 方法

被験者・実験設定

本研究は研究 2 で得られた測定データを基に力学的な解析を行う。従って、以下では本研究の特徴となるデータ解析を中心に記述する。

データ解析

Induced acceleration analysis

三次元動作解析装置で取得した足関節外果、腓骨頭、大腿骨外側上顆、肩峰の三次元座標データを双方向で位相遅れのない四次バターワースフィルタから作成した低域通過フィルタで平滑化を行った。遮断周波数は静止立位の IAA を行った先行研究に基づいて 2 Hz に設定した(Sasagawa et al., 2014)。立位中の身体は、研究 1 の結果に基づき下腿、大腿、HAT の三セグメントから構成される TIP を用いて矢状面の運動をモデル化した。各マーカーの三次元座標から足関節 (q_a)、膝関節 (q_k)、股関節 (q_h) の関節角度と下腿(l_1)、大腿(l_2)、HAT(l_3)のセグメント長を計算した。 a, k, h はそれぞれ ankle, knee, hip を示している。図 4-1 に各関節角度の正方向とセグメント長の定義を示す。関節角度と関節トルクは図 4-1 の反時計回り方向を正と定義した。角度変位のデータに対して三点微分法を使った数値微分を行い三関節の角速度 ($\dot{q}_a, \dot{q}_k, \dot{q}_h$)、角加速度 ($\ddot{q}_a, \ddot{q}_k, \ddot{q}_h$) を取得した。

静止立位の TIP モデルに基づく運動方程式をラグランジェ法(Sasagawa et al., 2014;

Winter, 2009)により導出した。

$$\mathbf{I}(\mathbf{q}) \cdot \ddot{\mathbf{q}} = \mathbf{T} + \mathbf{V}(\mathbf{q}, \dot{\mathbf{q}}) + \mathbf{G}(\mathbf{q}) \quad (4-1)$$

ここで $\mathbf{q} = (q_a, q_k, q_h)^T$, $\dot{\mathbf{q}} = (\dot{q}_a, \dot{q}_k, \dot{q}_h)^T$, $\ddot{\mathbf{q}} = (\ddot{q}_a, \ddot{q}_k, \ddot{q}_h)^T$ は関節角度、角速度、角加速度のベクトルである（上付き T は転置を示す）。 $\mathbf{I}(\mathbf{q})$ はシステムの慣性行列であり、膝関節と股関節角度の関数になっている。 $\mathbf{T} = (T_a, T_k, T_h)^T$ は関節トルクのベクトル、 $\mathbf{V} = (V_a, V_k, V_h)^T$ は遠心力やコリオリ力に由来する角速度依存トルクのベクトルで三関節の角速度 $(\dot{q}_a, \dot{q}_k, \dot{q}_h)$ と膝関節・股関節の角度 (q_k, q_h) の関数になっている。 $\mathbf{G} = (G_a, G_k, G_h)^T$ は重力加速度によるトルクのベクトルであり本研究では重力トルクと呼ぶ。重力トルクは三関節の角度 (q_a, q_k, q_h) の関数になっている。

式(4-1)は、行列形式では下記のように表される。

$$\begin{pmatrix} I_{11} & I_{12} & I_{13} \\ I_{21} & I_{22} & I_{23} \\ I_{31} & I_{32} & I_{33} \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} \ddot{q}_a \\ \ddot{q}_k \\ \ddot{q}_h \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} T_a \\ T_k \\ T_h \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} V_a(q, \dot{q}) \\ V_k(q, \dot{q}) \\ V_h(q, \dot{q}) \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} G_a(q) \\ G_k(q) \\ G_h(q) \end{pmatrix} \quad (4-2)$$

足関節、膝関節、股関節の三つの関節トルクは測定で取得した関節角度、角速度、角加速度のデータと標準人体測定データ（成人(Winter, 2009)、小児(Jensen, 1986)）から得たシステムの慣性行列を用いて次のように計算される。

$$\mathbf{T} = \mathbf{I}(\mathbf{q}) \cdot \ddot{\mathbf{q}} - \mathbf{V}(\mathbf{q}, \dot{\mathbf{q}}) - \mathbf{G}(\mathbf{q}) \quad (4-3)$$

トルクが生み出す角加速度は、式(4-1)の両辺にシステムの慣性行列の逆行列を左から掛けることで計算される。これにより足関節、膝関節、股関節の角加速度に対する三関節の関節トルク、速度依存トルク、重力トルクのそれぞれの貢献を分別することができる(Zajac et al., 2002)。

$$\ddot{\mathbf{q}} = \mathbf{I}(\mathbf{q})^{-1} \{ \mathbf{T} + \mathbf{V}(\mathbf{q}, \dot{\mathbf{q}}) + \mathbf{G}(\mathbf{q}) \} \quad (4-4)$$

式(4-2)のように式(4-4)を行列形式で記述すると次のようになる。

$$\begin{aligned}
\begin{pmatrix} \ddot{q}_a \\ \ddot{q}_k \\ \ddot{q}_h \end{pmatrix} &= \frac{1}{\det I} \begin{pmatrix} I_{22}I_{33} - I_{23}I_{32} & -I_{21}I_{33} + I_{23}I_{31} & I_{21}I_{32} - I_{22}I_{31} \\ -I_{12}I_{33} + I_{13}I_{32} & I_{11}I_{33} - I_{13}I_{31} & -I_{11}I_{32} + I_{12}I_{31} \\ I_{12}I_{23} - I_{13}I_{22} & -I_{11}I_{23} + I_{13}I_{21} & I_{11}I_{22} - I_{12}I_{21} \end{pmatrix} \left\{ \begin{pmatrix} T_a \\ T_k \\ T_h \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} V_a(q, \dot{q}) \\ V_k(q, \dot{q}) \\ V_h(q, \dot{q}) \end{pmatrix} \right. \\
&\quad \left. + \begin{pmatrix} G_a(q) \\ G_k(q) \\ G_h(q) \end{pmatrix} \right\} \\
&= \begin{pmatrix} \sum_i c_i(q)T_i + \sum_i c_i(q)V_i(q, \dot{q}) + \sum_i c_i(q)G_i(q) \\ \sum_i d_i(q)T_i + \sum_i d_i(q)V_i(q, \dot{q}) + \sum_i d_i(q)G_i(q) \\ \sum_i e_i(q)T_i + \sum_i e_i(q)V_i(q, \dot{q}) + \sum_i e_i(q)G_i(q) \end{pmatrix} \quad (4-5)
\end{aligned}$$

ここで $i = \text{ankle, knee, and hip}$ である。例えば、式(4-5)の $c_a(q)$ は、 $I_{22}I_{33} - I_{23}I_{32}/\det I$ を示す。 $c_i(q)$ 、 $d_i(q)$ 、 $e_i(q)$ それぞれはトルクから角加速度へ変換する際のゲインに相当する(van Asseldonk et al., 2007)。

更に式(4-5)は次のように変形される。

$$\begin{pmatrix} \ddot{q}_a \\ \ddot{q}_k \\ \ddot{q}_h \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \sum_i \ddot{q}_a^{T_i} + \sum_i \ddot{q}_a^{V_i} + \sum_i \ddot{q}_a^{G_i} \\ \sum_i \ddot{q}_k^{T_i} + \sum_i \ddot{q}_k^{V_i} + \sum_i \ddot{q}_k^{G_i} \\ \sum_i \ddot{q}_h^{T_i} + \sum_i \ddot{q}_h^{V_i} + \sum_i \ddot{q}_h^{G_i} \end{pmatrix} \quad (4-6)$$

ここでは、例えば $\ddot{q}_a^{T_a}$ は足関節の関節トルク T_a が誘発する足関節の角加速度 (\ddot{q}_a) の成分を示している。ここで関節トルク、速度依存トルク、重力トルクの線型和をトルク誤差 ($\mathbf{E}_i = \mathbf{T}_i + \mathbf{V}_i + \mathbf{G}_i$) と呼ぶ。静止立位では、立位姿勢を保持するために重力トルクと釣り合うように関節トルクが発揮されており、釣り合いからの偏倚が身体に角加速度を生じる(Loram and Lakie, 2002b)。従って、本研究は関節トルク、速度依存トルク、重力トルクの線型和が釣り合いを目指す静止立位におけるトルク制御の誤差であるのみなしてトルク誤差と定義した。ある関節 (i) のトルク誤差により当該関節と離れた関節 (p) に生じる角加速度成分は、関節トルク、速度依存トルク、重力トルクの作る角加速度成分の線型和となる。

$$\ddot{q}_{i \text{ or } p}^{E_i} = \ddot{q}_{i \text{ or } p}^{T_i} + \ddot{q}_{i \text{ or } p}^{V_i} + \ddot{q}_{i \text{ or } p}^{G_i} \quad (4-7)$$

足関節 (黒実線)、膝関節 (灰色実線)、股関節 (黒点線) それぞれにおける関節トルク (細線)、重力トルク (太線) の典型波形 (成人の開眼条件) は図 4-2A となる。全て

の関節において関節トルクは重力トルクとおよそゼロを挟んで対照的に変動している。尚、速度依存トルクは振幅が無視できるほどに小さいため($\sim 3.0 \times 10^{-4}$ Nm)に図 4-2A では省略している。そして、三種類のトルクの線形和であるトルク誤差は図 4-2B のようになる。

関節トルク間の協調指数

直立姿勢における関節角加速度の振幅は、各関節に由来するトルク誤差が引き起こす角加速度成分が互いに相殺し合うことで小さく抑えられている(Sasagawa et al., 2014)。本研究では、角加速度成分が互いに相殺し合うことで角加速度の振幅が小さく抑えられていればトルク間の協調性が高いと考え、次の方法で協調性を定量化した。

ある関節 i の角加速度 (\ddot{q}_i) は式(4-6)より足関節、膝関節、股関節のトルク誤差が引き起こす角加速度成分($\ddot{q}_i^{Ea}, \ddot{q}_i^{Ek}, \ddot{q}_i^{Eh}$) T の線型和である。

$$\ddot{q}_i = \ddot{q}_i^{Ea} + \ddot{q}_i^{Ek} + \ddot{q}_i^{Eh} \quad (4-8)$$

図 4-3A は足関節（左列）、膝関節（中央）、股関節（右列）における三つのトルク誤差が互いに引き起こす角加速度成分を示し、図 4-3B は、角加速度成分の和である関節角加速度の典型波形を示している。データは図 4-2 と同一被験者の同一試行の最初の 10 秒間を利用した。各関節に見られる三つの角加速度成分が相殺され角加速度の振幅は大きく減少している。

足関節、膝関節、股関節のそれぞれにおいて、三つの角加速度成分を軸とする三次元状態空間内に角加速度の大きさに影響を与えない UCM 空間を考える。これは角加速度成分の和、つまり各関節の角加速度 (\ddot{q}_i)、がゼロになる部分空間 (S_i) となり、下記のように定義される。

$$S_i = \frac{1}{\sqrt{3}}\ddot{q}_i^{Ea} + \frac{1}{\sqrt{3}}\ddot{q}_i^{Ek} + \frac{1}{\sqrt{3}}\ddot{q}_i^{Eh} = 0 \quad (4-9)$$

部分空間 (S_i) に直交する角加速度の大きさに影響を与える ORT 空間の成分を次の

方法で定量化した。まず、ORT 空間における単位法線ベクトル (\mathbf{w}_i) が次式で得られる。

$$\mathbf{w}_i = \left(\frac{1}{\sqrt{3}}, \frac{1}{\sqrt{3}}, \frac{1}{\sqrt{3}} \right) \quad (4-10)$$

ここで単位法線ベクトル (\mathbf{w}_i) と角加速度ベクトル ($\ddot{\mathbf{q}}_i$) の内積は、単位法線ベクトルへの正射影 ($V_{\perp i}$) の自乗となり、直交成分の大きさが定量化される。

$$V_{\perp i}^2 = (\ddot{\mathbf{q}}_i \cdot \mathbf{w}_i)^2 \quad (4-11)$$

次に、角加速度に影響を与えない UCM 空間に平行な方向の成分を定量化した。角加速度ベクトルの自乗 ($\ddot{\mathbf{q}}_i^2$) と式(4-11)による法線方向の正射影の自乗 ($V_{\perp i}^2$) との差分は、部分集合 (S_i) の直交基底となる単位ベクトルに対する正射影 (V_{\parallel}) の自乗となる。

$$V_{\parallel i}^2 = \ddot{\mathbf{q}}_i^2 - V_{\perp i}^2 \quad (4-12)$$

直交成分の大きさは、角加速度の大きさを直接的に反映するためトルクの協調性が低いことを示す一つの指標となる。更に、平行成分と直交成分の比率について自然対数を取り(Wu et al., 2009)、協調指数 (Coordination Index: CI) として関節間の協調性を定量化した。

$$CI = \ln(V_{\parallel}^2 / V_{\perp}^2) \quad (4-13)$$

ここで $CI > 1$ は、角加速度の大きさに影響を与えないようにトルク同士が協調していることを示している。更に、CI が大きいほどその協調構造が強い(Latash, 2010)ことから、CI が大きいほど三関節のトルクは、角加速度の振幅を小さくするように協調されていると判断した。また直交成分は角加速度の大きさを直接的に反映するため、本研究では協調性の悪さを示す一つの指標とみなした。全データサンプルについて協調指数を計算し、平均値を 1 試行の協調指数とした。また V_{\parallel}^2 と V_{\perp}^2 についても自然対数を取り 1 試行の平均値を算出した。

統計解析

角加速度とトルク誤差の振幅は **RMS** によって定量化した。トルク誤差は各被験者の足部を除いた質量で除して標準化してから **RMS** を計算した。全ての指標は視覚条件ごとに算術平均を計算し個人の代表値とした。全ての指標は平均値と標準偏差で示した。視覚条件 (EO、EC)、関節 (ankle, knee, hip)、年齢 (3-5-yo, 6-8-yo, 9-11-yo, Adult) の三要因について混合計画三元配置分散分析を角加速度とトルク誤差の RMS 、 V_{\parallel}^2 、 V_{\perp}^2 、 CI に対して行った。視覚条件と関節が被験者内要因、年齢を被験者間要因とした。被験者内要因について球面性仮定が棄却された場合は、自由度の **Greenhouse-Geisser** 補正を行った。多重比較は **Bonferroni** 補正を用いて **Student's t-test** によって検証した。統計学的有意水準は $p < 0.05$ とした。

4-3. 結果

1) 下肢三関節の角加速度の比較

初めに足関節、膝関節、股関節における角加速度の年齢変化を検証する。図 4-4 は最年少 3 歳 (左列) と成人 (右列) の典型的な EO 条件 1 試行における股関節 (上段)、膝関節 (中央)、足関節 (下段) における角加速度の時系列波形である。目視で検証すると、全ての関節において 3 歳児の角加速度は成人の者よりも大きな振幅で変動していた。更に、3 歳児と成人ともに足関節が股関節よりも振幅が小さい傾向がみられた。

典型例で見られた傾向を検証するために三つの関節における角加速度の **RMS** に対して三元配置分散分析を行った。図 4-5 は足関節 (左)、膝関節 (中央)、股関節 (右) の角加速度の **RMS** を年齢別、関節別に図示している。分散分析の結果、視覚条件×関節×年齢には有意な交互作用は見られなかった ($F(6, 142) = 1.65, p = 0.138, \eta_p^2 = 0.065$)。関節×年齢には有意な交互作用が検出されたが ($F(5.1, 121.7) = 8.73, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.270$)、他方で視覚×年齢と視覚×関節の有意な交互作用は認められなかった (それぞ

れ、 $F(3, 71) = 1.89, p = 0.140, \eta_p^2 = 0.074$; $F(2, 142) = 1.78, p = 0.172, \eta_p^2 = 0.024$ 。また、視覚には有意な主効果は認められなかった ($F(1, 71) = 1.862, p = 0.177, \eta_p^2 = 0.026$)。

年齢間の比較

続いて関節×年齢の交互作用の結果に基づいて足関節、膝関節、股関節のそれぞれにおける年齢の単純主効果を検証した。その結果、全ての関節において有意な年齢の単純主効果が検出された（足関節： $F(3, 71) = 19.3, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.449$ ；膝関節： $F(3, 71) = 16.8, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.415$ ；股関節： $F(3, 71) = 18.4, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.438$ ）。年齢の単純主効果について多重比較検定を各関節において行った結果、足関節と膝関節では全ての年齢が成人より約 2.5 倍以上大きく、3-5 歳と 6-8 歳は成人よりも有意に大きな角加速度の振幅が認められた（全て $p < 0.05$ ）。更に、3-5 歳から 6-8 歳にかけて有意に角加速度が減少していた ($p < 0.001$)。股関節の角加速度は、全ての年齢が成人より 2.5 倍以上も振幅が大きかった（全て $p < 0.05$ ）。3-5 歳に比べて 6-8 歳、9-11 歳は有意に股関節角加速度の振幅が減少していた（全て $p < 0.01$ ）。これらの結果は、3-8 歳の小児は下肢三関節において静止立位中に成人よりも大きな角加速度が生じており、年齢とともに角加速度の振幅は減少することを示している。

関節間の比較

4 つの年齢群それぞれにおいて関節の単純主効果検定を実施した。その結果、全ての年齢群において関節の有意な単純主効果が検出された（3-5 歳： $F(2, 36) = 39.1, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.685$ ；6-8 歳： $F(1.5, 42.5) = 134.7, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.828$ ；9-11 歳： $F(1.1, 12.2) = 34.6, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.759$ ；成人： $F(1.4, 20.0) = 93.0, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.869$ ）。それぞれの年齢において多重比較を実施したところ全年齢群で角加速度は足関節から

膝関節、股関節へと振幅が有意に大きくなっていた（全て $p < 0.05$ ）。この結果は、下肢三関節において静止立位中の角加速度は遠位より近位の方が大きいことを示している。

2) トルク誤差の年齢比較

静止立位に小児の下肢三関節に大きな角加速度が認められたため、関節に角加速度を引き起こす正味のトルク誤差 (T_i) の特性を検証した。図 4-6 は 3 歳（左列）と成人（右列）の股関節（上段）、膝関節（中央）、足関節（下段）における標準化したトルク誤差の開眼条件 1 試行における時系列波形である。データは図 4-4 と同一被験者の同一試行から得ている。トルク誤差の振幅を両者で目視により比較すると足関節において 3 歳児は成人よりも大きい傾向が見られた。更に関節間でトルク誤差の振幅を比較すると 3 歳と成人ともに股関節が最も小さく、足関節が最も大きかった。三つのトルク誤差は先行研究(Sasagawa et al., 2014)で報告されたように同位相で変動していた。

続いて、トルク誤差の RMS に対して三元配置分散分析を行った。図 4-7 には開眼（左）と閉眼（右）条件における三関節の標準化したトルク誤差の RMS の平均値を年齢ごとに図示している。図 4-7 から足関節は年齢とともに振幅が減少する傾向が見られるが、膝関節や股関節では顕著な変化は見られない。分散分析の結果、年齢×関節 ($F(3.2, 75.2) = 6.71, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.221$) と視覚×関節 ($F(1.1, 75.5) = 16.1, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.185$) に有意な交互作用が検出されたが、視覚×年齢 ($F(3, 71) = 1.85, p = 0.147, \eta_p^2 = 0.072$)、視覚×関節×年齢 ($F(3.2, 75.4) = 1.71, p = 0.170, \eta_p^2 = 0.067$) には有意な交互作用は検出されなかった。関節×視覚条件の交互作用について視覚の単純主効果検定を行いトルク誤差に視覚条件の与える影響を検証した。その結果、全ての関節において視覚の単純主効果が認められた（足関節： $F(1, 74) = 22.8, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.236$ ；膝関節： $F(1, 74) = 21.2, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.223$ ；股関節： $F(1, 74) = 21.1, p < 0.001, \eta_p^2 =$

0.222)。開眼と閉眼それぞれの各関節における平均値を比較した結果、全ての関節において開眼条件の方が閉眼条件よりも発揮されるトルク誤差の振幅は大きくなっていた。

年齢間の比較

年齢×関節の交互作用に対して年齢の単純主効果検定を実施したところ、足関節と股関節では年齢の単純主効果が有意であったが、膝関節では年齢の有意な主効果は検出されなかった（足関節： $F(3, 71) = 3.20, p < 0.05, \eta_p^2 = 0.119$ ；膝関節： $F(3, 71) = 1.73, p = 0.168, \eta_p^2 = 0.068$ ；股関節： $F(3, 71) = 3.20, p < 0.05, \eta_p^2 = 0.119$ ）。足関節と股関節において多重比較を行ったところ、3・5歳（黒）の足トルク誤差は成人（白）よりも振幅が有意に大きかった（3・5歳＞成人： $p < 0.05$ ）。しかし、膝関節と股関節、そして、その他の年齢間ではトルク誤差の振幅に差は認められなかった（全て $p > 0.05$ ）。この結果は、3・5歳の足トルク誤差を除いて静止立位では成児も質量あたりに発揮するトルク誤差の大きさには差がないことを示している。

関節間の比較

次に各年齢群において関節の単純主効果検定を実施した。その結果、全年齢群で関節の単純主効果が認められた（3・5歳： $F(1.0, 18.1) = 188.6, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.913$ ；6・8歳： $F(1.2, 32.2) = 354.7, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.927$ ；9・11歳： $F(1.0, 11.1) = 99.4, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.900$ ；成人： $F(1.0, 14.1) = 278.1, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.952$ ）。それぞれの年齢において多重比較を行った結果、全ての年齢においてトルク誤差の振幅は足関節が最も大きく、股関節が最も小さかった（全て $p < 0.001$ ）。

3) 協調的なトルク制御能力の検討 - 平行方向と直交方向の成分の比較

協調的なトルク制御能力の年齢変化を検証するために角加速度をゼロにする部分集合に対する平行成分 ($V_{\parallel i}^2$) と直交成分 ($V_{\perp i}^2$) を算出し、その大きさを比較した。尚、直交成分と角加速度 RMS の間には強い正の相関がみられ (足関節 $r = 0.83, p < 0.001$; 膝関節 $r = 0.80, p < 0.001$; 股関節 $r = 0.90, p < 0.001$, 全て $n = 150$)、直交成分が大きいほど角加速度が大きくなることが確認された。

図 4-8 は平行成分、図 4-9 は直交成分 (開眼：上段；閉眼：下段) について対数変換した値を三関節それぞれについて平均値と標準偏差により図示している。平行成分は全ての関節で年齢とともに減少し、9-11 歳で最も小さくなった後に再び増加する傾向が見られた。三元配置分散分析の結果、年齢×関節 ($F(3.3, 78.2) = 3.55, p < 0.05, \eta_p^2 = 0.130$) に有意な交互作用が認められた。一方で、視覚×関節 ($F(1.2, 89.3) = 0.082, p = 0.824, \eta_p^2 = 0.001$)、視覚×年齢 ($F(3, 71) = 1.83, p = 0.150, \eta_p^2 = 0.070$) 並びに視覚×関節×年齢 ($F(3.6, 86.3) = 0.168, p = 0.944, \eta_p^2 = 0.007$) には有意な交互作用は検出されなかった。

直交成分 (図 4-9) は、全ての関節において 3 歳から成人まで年齢とともに単調に減少する傾向が見られた。三元配置分散分析を行った結果、年齢×関節 ($F(6, 142) = 2.85, p < 0.05, \eta_p^2 = 0.108$) 及び視覚×関節 ($F(1.8, 127.7) = 4.77, p < 0.05, \eta_p^2 = 0.063$) に有意な交互作用が認められた。一方で、視覚×年齢 ($F(3, 71) = 2.25, p = 0.090, \eta_p^2 = 0.087$) 並びに視覚×関節×年齢 ($F(5.4, 127.7) = 0.318, p = 0.912, \eta_p^2 = 0.013$) には有意な交互作用は検出されなかった。

年齢による比較

平行成分と直交成分について年齢の単純主効果を各関節において検討した。足関節、膝関節、股関節の全てにおいて有意な単純主効果が両成分に認められた (平行成分 足関節 : $F(3, 71) = 28.0, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.542$; 膝関節 : $F(3, 71) = 30.1, p < 0.001, \eta_p^2 =$

0.560 ; 股関節 : $F(3, 71) = 33.0, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.583$; 直交成分 足関節 : $F(3, 71) = 46.7, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.663$; 膝関節 : $F(3, 71) = 44.9, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.655$; 股関節 : $F(3, 71) = 42.3, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.641$)。多重比較の結果、全ての関節で平行成分は 3-5 歳が他の年齢よりも有意に大きく (全て $p < 0.001$)、6-8 歳で成人と同程度に達していた。しかし、9-11 歳まで年齢とともに有意に減少して (全て $p < 0.01$)、再び増加していた。直交成分については多重比較の結果、3-11 歳は全て成人よりも有意に大きかった (全て $p < 0.001$)。3-5 歳から 6-8 歳にかけて直交成分は有意に減少していたが (足関節と膝関節 $p < 0.001$; 股関節 $p < 0.01$)、6-8 歳と 9-11 歳の間には有意な差は検出されなかった。角加速度をゼロにする平行成分は 6-8 歳頃には成人と同程度の大きさになるのに対して、角加速度を増大させる直交成分は 9-11 歳でも成人のレベルに達しておらず、両成分で異なる年齢変化のパターンを示していた。

関節間の比較

次に、各年齢群について関節の単純主効果検定を行った。その結果、全ての年齢群で関節の単純主効果が認められた (平行成分 3-5 歳 : $F(1.0, 18.4) = 428.1, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.960$; 6-8 歳 : $F(1.1, 29.8) = 401.7, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.935$; 9-11 歳 : $F(1.1, 12.7) = 1180, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.991$; 成人 : $F(1.0, 14.5) = 2706, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.995$; 直交成分 3-5 歳 : $F(2, 36) = 158.78, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.898$; 6-8 歳 : $F(2, 56) = 172.3, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.860$; 9-11 歳 : $F(2, 22) = 170.2, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.939$; 成人 : $F(2, 28) = 123.06, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.898$)、続けて多重比較検定を行った。その結果、全ての年齢で平行成分と直交成分は共に足関節から膝関節、股関節へと有意に増大していた (全て $p < 0.01$)。この結果は近位関節ほど角加速度の全体の分散が大きくなる結果 (図 4-5) と一致していた。

4) 協調的なトルク制御能力の検討 – 協調指数の比較

最後に、平行成分と直交成分の比率である CI からトルク間の協調性を年齢間で比較した。図 4-10 には開眼条件（上段）と閉眼条件（下段）における足関節（左列）、膝関節（中央列）、股関節（右列）の CI を年齢別の平均値により図示している。三元配置分散分析を CI に対して行った結果、年齢×関節 ($F(5.1, 120.0) = 3.97, p < 0.01, \eta_p^2 = 0.144$) と視覚×関節 ($F(1.6, 115.3) = 3.68, p < 0.05, \eta_p^2 = 0.049$) に有意な交互作用が認められた。一方で、視覚×年齢 ($F(3, 71) = 0.489, p = 0.691, \eta_p^2 = 0.020$)、視覚×関節×年齢 ($F(4.9, 115.3) = 0.223, p = 0.949, \eta_p^2 = 0.009$) には有意な交互作用は検出されなかった。

年齢間の比較

続いて、年齢×関節の交互作用に対して足関節、膝関節、股関節のそれぞれにおいて年齢の単純主効果検定を実施した。検定の結果、全ての関節において有意な年齢の単純主効果が認められた（足関節： $F(3, 71) = 55.2, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.700$ ；膝関節： $F(3, 71) = 43.8, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.649$ ；股関節： $F(3, 71) = 37.2, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.611$ ）。単純主効果検定の結果に基づき、多重比較で年齢間の差を検討したところ足関節、膝関節、股関節の全てにおいて成人が全年齢の小児と比べて CI が有意に大きかった ($p < 0.001$)。この結果は成人と比べて 3-11 歳は、ダイナミック・カップリングを活用したトルク生成が行われていないことを示している。また、股関節では 9-11 歳は 3-5 歳や 6-8 歳よりも CI が有意に小さかった ($p < 0.05$)。これは 3-11 歳では股関節の平行成分が年齢とともに大きく減少したのに対して直交成分の変化が小さいことを反映したと考えられる。

関節間の比較

次に、各年齢群において関節の単純主効果検定を実施した。その結果、全ての年齢群で有意な関節の単純主効果が認められた（3・5 歳： $F(2, 36) = 80.8, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.818$ ；6・8 歳： $F(1.4, 39.9) = 76.6, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.732$ ；9・11 歳： $F(2, 22) = 155.9, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.934$ ；成人： $F(2, 28) = 123.7, p < 0.001, \eta_p^2 = 0.898$ ）。続けて全年齢群において関節の単純主効果について多重比較検定を実施した。全ての年齢において CI は股関節が最も小さく、膝関節が最も大きくなっていた（股関節<足関節<膝関節）（全て $p < 0.01$ ）。この結果は、膝関節においてダイナミック・カップリングを活用したトルクが最もよく発揮されていることを示している。

5) 測定データの変動係数

静止立位中の関節角加速度とトルク協調性に測定試行間の変動に年齢による差が認められるかどうか CV により検証を行った。図 4-11 は下肢三関節の角加速度から求めた CV の年齢別、部位別の平均値である。CV の平均値は、小児が 0.14 – 0.31 及び成人が 0.10 – 0.35 の範囲にあり、足関節が大きい傾向を示していた。CV について三元配置分散分析を行った結果、関節×年齢にのみ有意な交互作用が検出された（ $F(5.4, 127.4) = 4.47, p < 0.01, \eta_p^2 = 0.163$ ）。他方で年齢×視覚（ $F(3, 69) = 0.260, p = 0.854, \eta_p^2 = 0.011$ ）、関節×年齢×視覚（ $F(4.6, 106.7) = 0.802, p = 0.543, \eta_p^2 = 0.034$ ）に有意な交互作用は見られなかった。次に、足関節、膝関節、股関節ごとに年齢の単純主効果検定を行った結果、股関節にのみ単純主効果が認められた（足関節： $F(3, 69) = 1.29, p = 0.284, \eta_p^2 = 0.053$ 、膝関節： $F(3, 69) = 1.85, p = 0.147, \eta_p^2 = 0.074$ 、股関節： $F(3, 69) = 4.51, p < 0.01, \eta_p^2 = 0.164$ ）。股関節について年齢による CV の差を多重比較検定で検討した結果、6・8 歳が成人よりも大きな CV を示した（ $p < 0.01$ ）。成人との CV に差が認められた股関節について、1 試行目のデータが 100 になるように 2, 3 試行目のデータを標準化し可視化した（補足資料：図 6-1）。グラフから年齢による一貫した試行に

よる変化は認められなかった。分析の結果、角加速度の試行間の変動には極端な年齢差が無いことが確認された。

次に、トルク間の協調性を示す CI についても年齢による測定試行間の変動に差があるか CV で確認した。図 4-12 は CV の平均値を年齢別に示している。全ての関節で CV は 0.07 以下と非常に小さい値であった。三要因について混合計画で三元配置分散分析を行った。その結果、視覚条件 ($F(1, 69) = 4.17, p < 0.05, \eta_p^2 = 0.057$) と関節 ($F(1.7, 118.6) = 7.31, p < 0.01, \eta_p^2 = 0.096$) のみに有意な主効果が認められた。他方で年齢は主効果 ($F(3, 69) = 0.598, p = 0.619, \eta_p^2 = 0.025$)、交互作用共に全て有意ではなかった (年齢×視覚条件×関節: $F(6, 138) = 0.137, p = 0.991, \eta_p^2 = 0.006$ 、年齢×視覚条件: $F(3, 69) = 0.562, p = 0.642, \eta_p^2 = 0.024$ 、年齢×関節: $F(5.2, 118.6) = 1.99, p = 0.084, \eta_p^2 = 0.079$)。この結果は、直交成分の試行間の変動の大きさには年齢による差が無いことを示している。

4-4. 考察

結果のまとめ

本研究は、小児は成人と比べてダイナミック・カップリングを活用したトルク制御能力が未熟であるとの仮説を IAA により検討した。主な結果は次の通りである。1) 三関節全ての角加速度の振幅は 3-5 歳から 9-11 歳にかけて減少していたが、9-11 歳であっても成人よりも股関節は成人よりも約 2.5 倍大きな振幅を示していた。2) 標準化したトルク誤差は、3-5 歳の足関節を除いて年齢間に差がみられなかった。3) 角加速度をゼロにする成分 (平行成分) と増大させる成分 (直交成分) に分けて検討した結果、3-5 歳は平行成分と直交成分が共に成人よりも大きかった。両成分は年齢とともに減少し、平行成分は 6-8 歳で成人と同程度の大きさに達していたが、直交成分は 9-11 歳であっ

ても成人よりも大きな値を示していた。4) CI は 3-11 歳全てが全関節で成人より低かった。また、全ての年齢で膝関節の CI が最も大きかった

小児と成人の静止立位保持のためのトルク制御能力の比較

静止立位を多関節運動と捉えると各関節に生じる運動とキネティクスの関係を分析するためには関節間に生じるダイナミック・カップリングの影響は無視できない。例えば、足関節と股関節を含む立位姿勢の倒立二重振子モデルを用いた研究は股関節のトルク誤差が足関節に生じる角加速度成分が、足関節のトルク誤差が自身に引き起こす角加速度成分と同程度の大きさであることを示している(Sasagawa et al., 2014)。このダイナミック・カップリングに適切な対処ができなければ、関節に生じる角加速度を制御することは難しい。本研究では IAA(Zajac et al., 2002)を用いて、関節の角加速度とトルクとの関係を定量化した。角加速度の大きさを規定する要因の一つである、下肢三関節のトルク誤差の振幅に年齢差が見られるか比較した。その結果、トルク誤差は、3-5 歳の足関節を除いて年齢間の間に差は認められなかった(図 4-7)。また、トルク誤差間の位相関係(全て同位相)(図 4-6)、股関節から足関節にかけて振幅が増大するパターンパターンも成人と小児で差がなかった。これらのデータは、個々の関節内での関節トルク、重力トルク、速度依存トルクの関係は 3-11 歳であっても成人と同じように制御されていることを示している。

次に、トルク誤差の協調関係が角加速度の大きさに影響を与えているかを検証した。角加速度の大きさに影響を与える直交成分は、年齢とともに有意に減少していた。更に、直交成分と角加速度の大きさに影響を与えない平行成分の比(協調指数: CI)を比較したところ 3-11 歳は全ての関節で成人よりも CI は低い値を示していた。これら結果は、成人と比べてダイナミック・カップリングを考慮したトルク間の協調性が低いことを示している。トルク誤差の結果と併せると、小児の静止立位に観察された成人よりも大き

な下肢関節の角加速度は、三関節による角加速度成分それ自身の大きさではなく、角加速度成分が適切に相殺できないために生じていることを示している。また、ダイナミック・カップリングを活用したトルク制御は 12 歳以降に獲得されることを示唆している。

立位姿勢におけるローカル・グローバルな運動制御

質量あたりのトルク誤差は小児と成人で差が見られなかったにも拘らず CI は 9-11 歳であっても成人よりも低い値を示していた。これは立位において個々の関節において出力を小さく調整するローカルな運動制御能力と系に存在する全ての関節から受けるダイナミック・カップリングの影響を考慮して出力を調整するグローバルな運動制御が異なる発達過程を経ることを示唆している。トルク誤差は小児と成人の間においておよそ差が見られなかったことから、前者は立位を獲得してから比較的早い時期に獲得されると考えられる。それに対して後者は、12 歳以降の比較的発達の後半になって生じると考えられる。ダイナミック・カップリングの影響は全身へ同時に生じる。全身の関節からの影響を推定するためには、正確な内部モデルが必要である(Kuo, 2005)。研究 2 で考察したように 11 歳頃でも内部モデルに関連する小脳や頭頂葉が未成熟であり(Giedd et al., 1999; Tiemeier et al., 2010)、10 歳においても視覚と体性感覚の間で感覚入力の重み付けを適切に調整できないことから内部モデルの不正確さが示唆されている(Bair et al., 2007)。内部モデルは状態推定(順モデル)に加えて運動指令作成を行う制御器(逆モデル)にも重要である。従って、小児の CI が低い背景には不正確な内部モデルによりダイナミック・カップリングの影響を正確に推定できないこと、その影響を考慮した適切な運動指令を作成できないことに起因すると推測される。

協調指数の関節間の差とトルク誤差の由来

三つの関節間で CI を比較すると、膝関節が全ての年齢で最も大きな値を示した。こ

の関節間の違いは膝関節と足関節や股関節をまたぐ二関節筋の存在が影響していると考えられる。膝関節は足関節、股関節の両者に対して二関節筋を持つ（腓腹筋と大腿二頭筋）。例として足関節で腓腹筋が収縮した場合を考える。腓腹筋が収縮すると足関節には伸展方向のトルクが生じる。この伸展トルクは、足関節を伸展方向に加速し（足関節への直接作用）、ダイナミック・カップリングにより膝関節に伸展方向の角加速度成分を生じる（膝関節への遠隔作用）。同時に腓腹筋は膝関節に屈曲トルクを生じ、膝関節を屈曲方向へ加速する（膝関節への直接作用）。膝関節に対する直接作用と遠隔作用は、向きが逆で同時に生じるために互いに相殺し合う。同様のことが股関節における大腿二頭筋でも生じる。従って、二関節筋の直接作用と遠隔作用が互いに相殺し合うことで膝関節では CI が最も高くなったと考えられる。それに対して、足関節と股関節の間には二関節筋による直接的なつながりが存在しない。そのため、二つの関節の CI が膝関節と比べて低くなった可能性がある。小児の静止立位における筋活動とキネティクスとの関係を測定した研究は、私の知る限り、報告されていない。角加速度成分の変動と多セグメントにわたる筋活動の時間パターンを比較することで上記の仮説を検証できると考えられる。

本研究の限界

本研究の結果は、足関節、膝関節、股関節の三関節モデルに基づいて静止立位における関節間の力学的相互作用を考慮したトルク制御能力の年齢変化を検証したものである。モデルの選択は、研究 1 の結果に加えて、Wu et al. (2009) による 7 セグメントの剛体リンクモデルを使い 6-10 歳の静止立位における COM 位置の変動を検討した研究の提案に基づいて行われた。しかし、下肢の三関節以外の関節（例：脊椎間の関節）が静止立位のバランス制御に大きく貢献している可能性もある。つまり、年少児は角加速度成分が四次元以上の状態空間（例：足関節、膝関節、股関節、頸椎の椎間関節）にお

いて角加速度がゼロとなる部分集合の近傍に分布するようにトルクを協調させているかもしれない。

4-5. 結論

本研究は、静止立位における多関節の力学的な協調関係の年齢変化について検証した。その結果、足関節、膝関節、股関節のトルク誤差の大きさは年齢間で大きな差が見られなかった。他方で関節間の力学的な相互作用を活用して角加速度成分を相殺するトルク制御能力は、9-11 歳であっても成人よりも未発達であった。本研究は、小児の静止立位にみられる大きな角加速度の一因は、関節間の相互作用を活用して効率的な関節運動を制御するトルク制御能力の未熟さにあることを示している。更に、上記の結果は姿勢制御の発達過程には、個々の関節の運動出力を制御する段階と全身の運動状態を反映して個々の関節運動を制御する二つの段階があること、そして後者は生後約 10 年以上をかけて成熟する能力であることを示唆している。

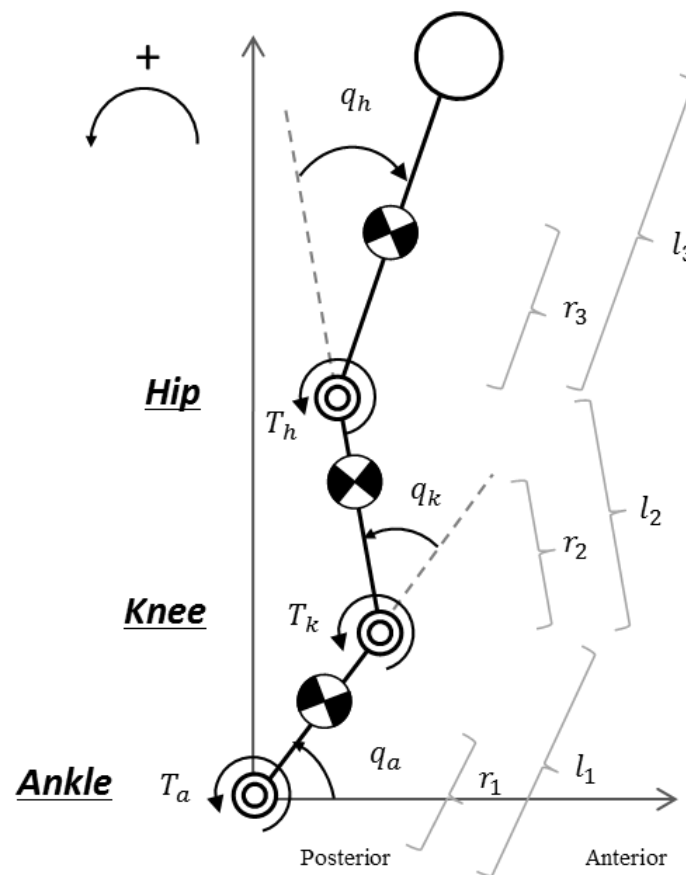


図 4-1. 矢状面における足関節を原点とする静止立位の三重倒立振子 (TIP) モデルのスティック線図。 q : 関節角度、 T : 関節トルク、 r : セグメントの遠位関節からのセグメントの COM までの距離、 l : セグメント長。関節角度は反時計回りの方向が正と定義される。添え字の a , k , 及び h はそれぞれ ankle (足関節), knee (膝関節), そして hip (股関節) を示す。添え字の 1, 2, 3 はそれぞれ下腿、大腿、HAT のセグメントを示す。見やすくするために身体は誇張して前傾させている。

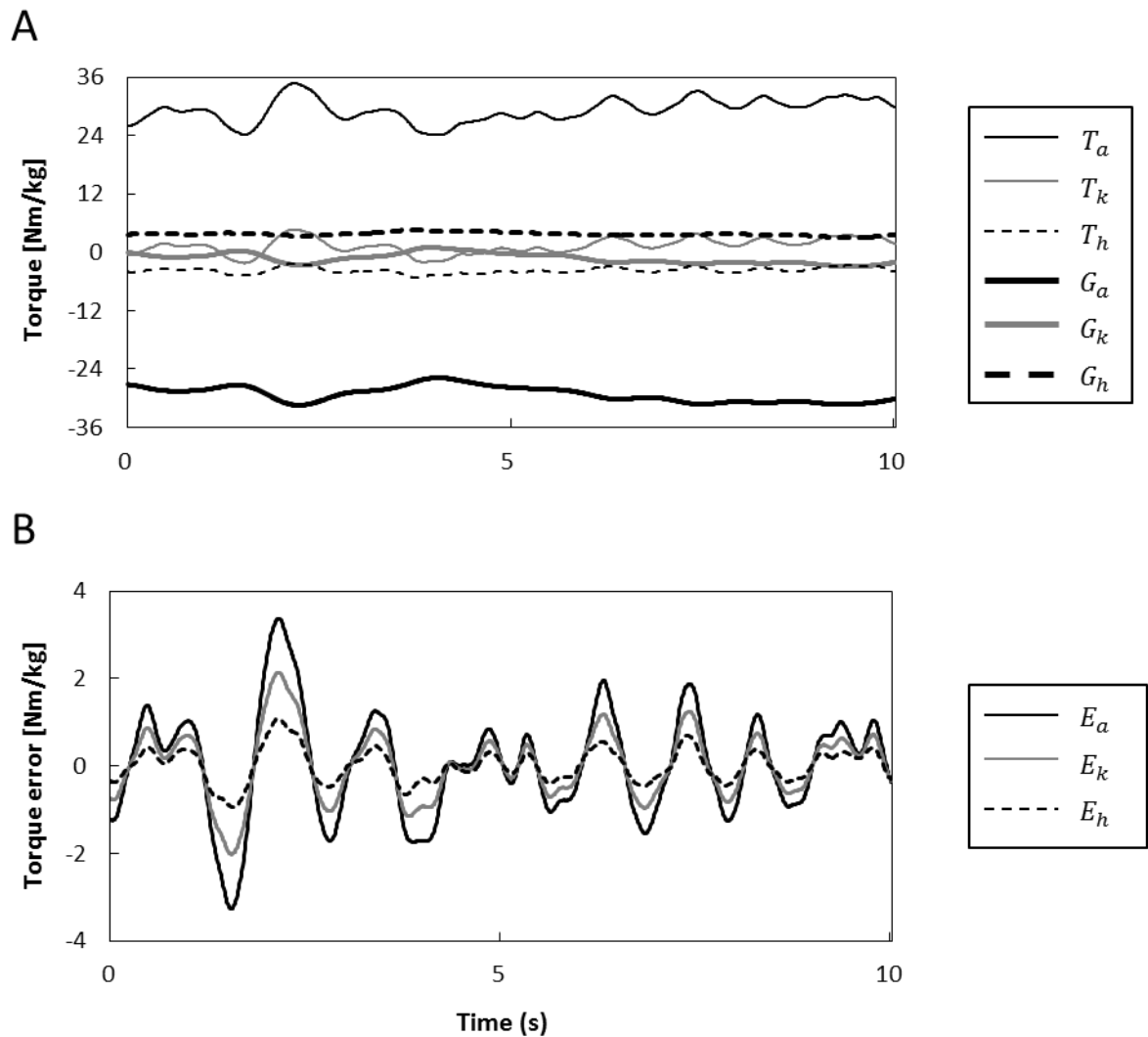


図 4-2. A. 成人の開眼条件における足関節 (a : 黒実線)、膝関節 (k : 灰色実線)、股関節 (h : 黒点線) それぞれにおける関節トルク (T_i : 細線)、重力トルク (G_i : 太線) の典型波形 ($i = a, k, \text{and } h$)。波形の特徴を抽出するために 10 秒間のみを描画している。各関節トルクと重力トルクは左右の関節の合計値を示す。速度依存トルクは無視できるほどに小さいために ($\sim 3 \times 10^{-4}$ Nm) 省略している。B. 図 4-2A の同一データを用いた足関節 (T_a : 黒実線)、膝関節 (T_k : 灰色実線)、股関節 (T_h : 黒点線) におけるトルク誤差 (関節トルク、重力トルク、速度依存トルクの合計) の典型波形。

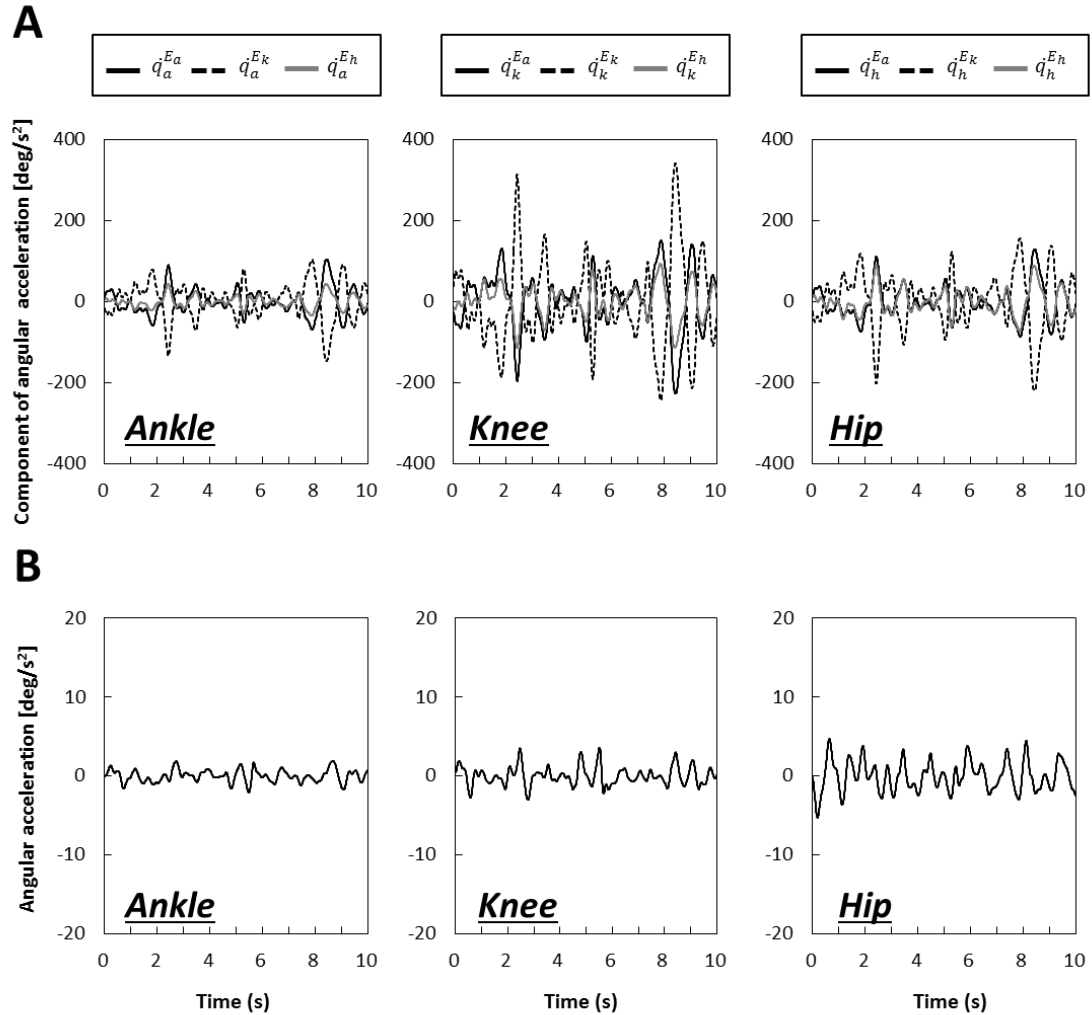


図 4-3. A. 成人の開眼条件における足関節 (a : 左列)、膝関節 (k : 中央列)、股関節 (h : 右列) それぞれにおけるトルク誤差 (E_i : $i = a, k, \text{and } h$) が引き起こした角加速度成分 ($\dot{q}_i^{E_i}$) の典型波形。 (a, k, h) はそれぞれ足関節 (a : 黒実線)、膝関節 (k : 濃灰色点線)、股関節 (h : 薄灰色実線) を表す。波形の特徴を抽出するために 10 秒間のみを描画している。データは図 4-2 と同一被験者の同じ試行から取得した。 B. 足関節 (左列)、膝関節 (中央列)、股関節 (右列) における図 4-3A の角加速度成分を合計したそれぞれの関節の角加速度。

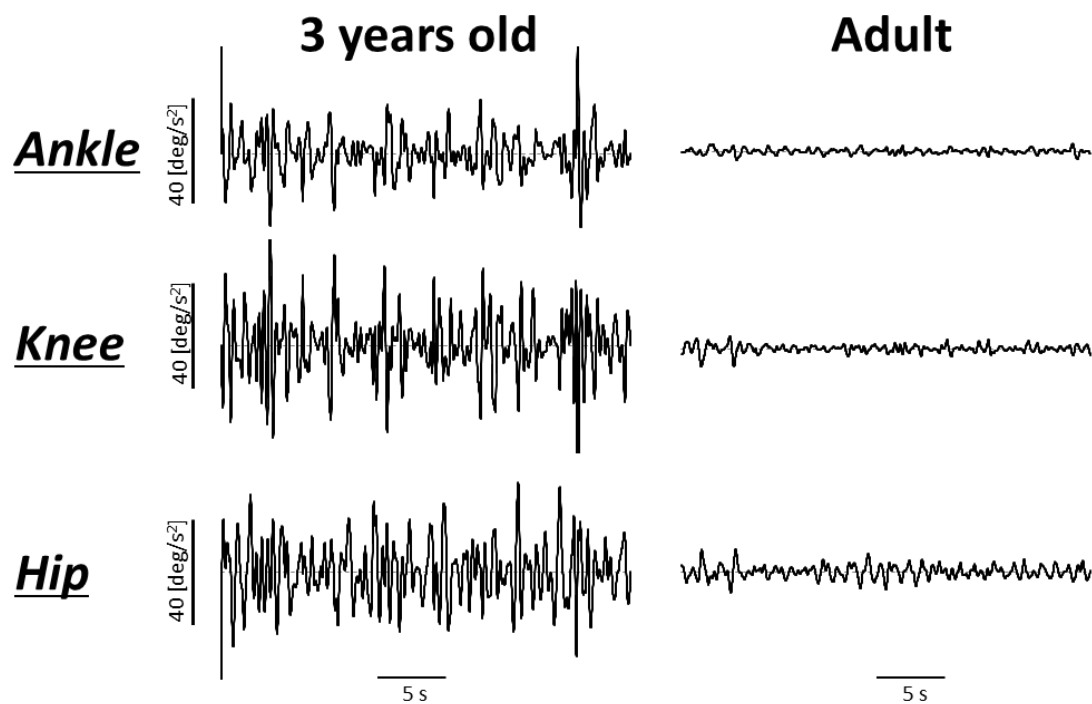


図 4-4. 3 歳（左列）と成人（右列）の開眼条件における足関節（Ankle: 上段）、膝関節（Knee: 中段）、股関節（Hip: 下段）それぞれにおける角加速度の 1 試行の典型波形。全ての関節で角加速度の振幅は 3 歳児が成人を上回っている。

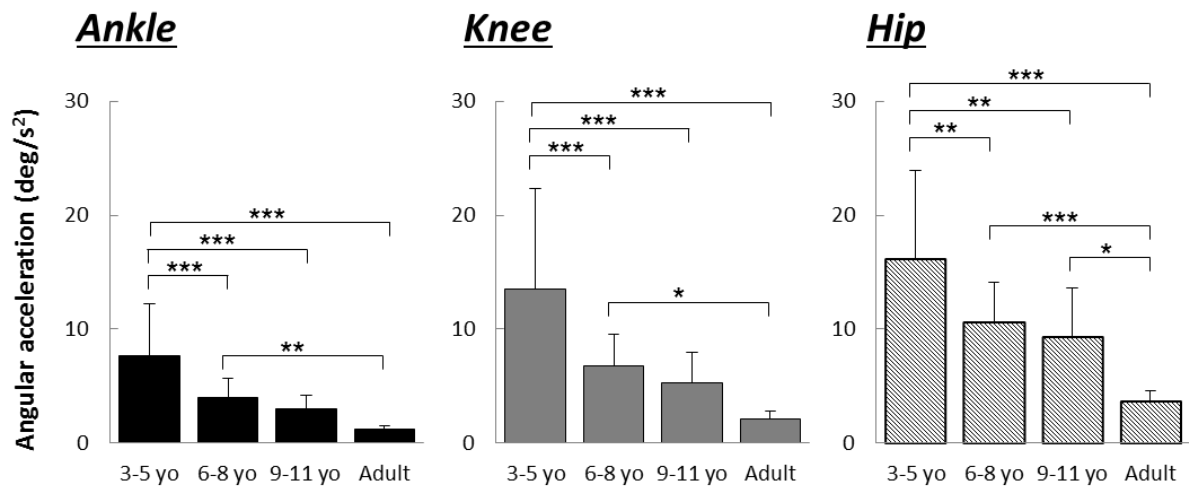


図 4-5. 足関節 (Ankle: 黒 : 左)、膝関節 (Knee: 灰色 : 中央)、股関節 (Hip: 斜線 : 右) の角加速度の RMS を示す棒グラフ。3-5 歳 (3-5yo)、6-8 歳 (6-8yo)、9-11 歳 (9-11yo)、成人 (Adult)。誤差範囲は 1SD を示す。* は年齢間の多重比較における $p < 0.05$, $** p < 0.01$, そして $*** p < 0.001$ を表す。

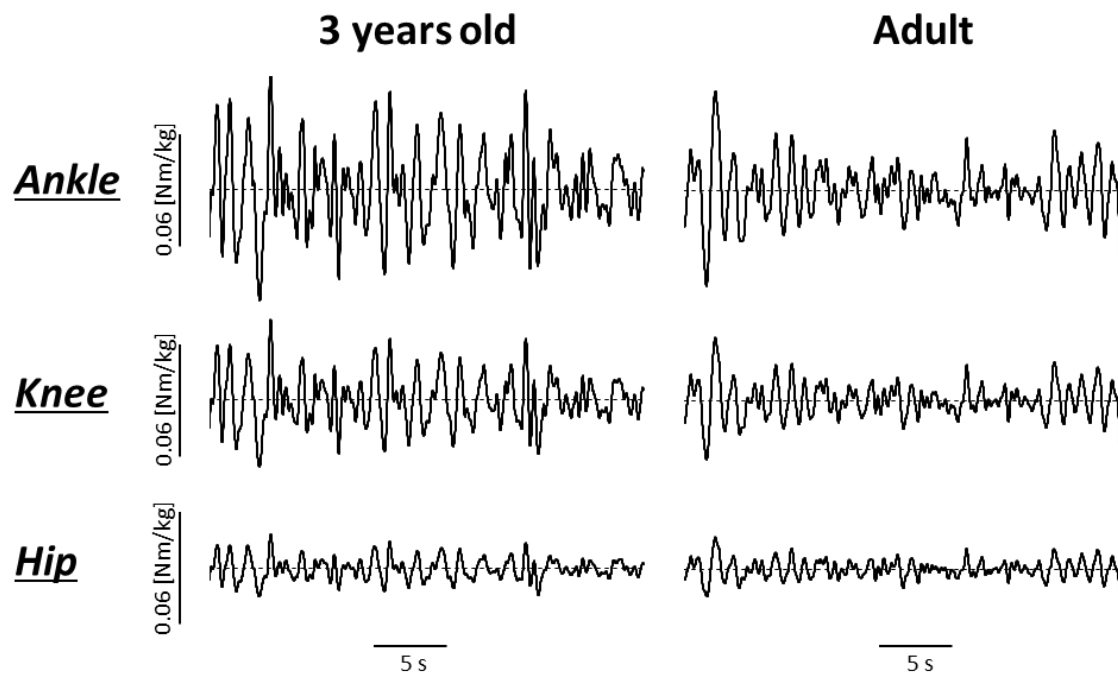


図 4-6. 3 歳（左列）と成人（右列）の開眼条件における足関節（Ankle: 上段）、膝関節（Knee: 中段）、股関節（Hip: 下段）それぞれにおけるトルク誤差の 1 試行の典型波形。トルク誤差は足部を除く身体質量で標準化している。データは図 4-4 と同一被験者の同一試行を利用。

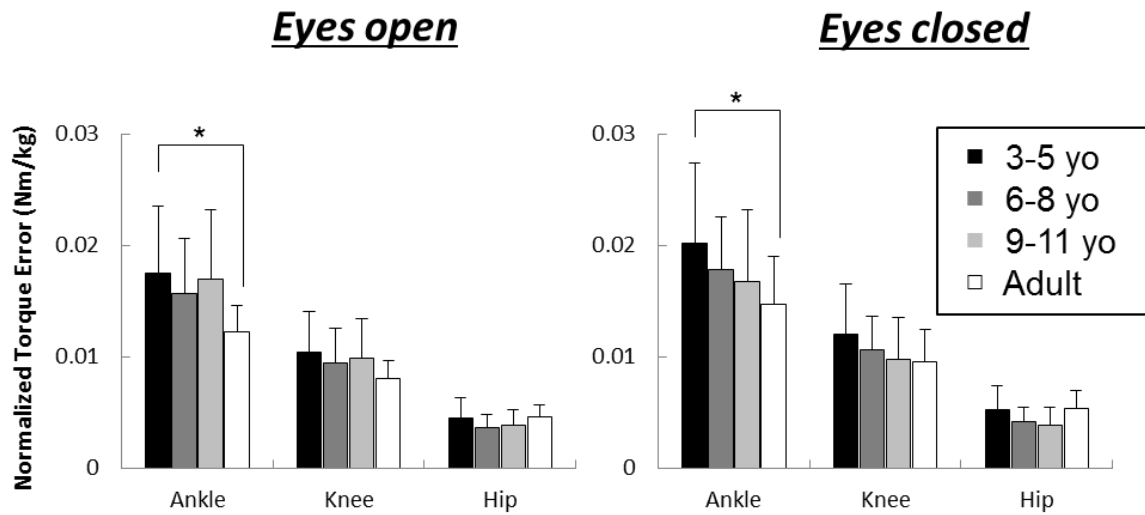


図 4-7. 開眼（左）と閉眼条件（右）における足関節（Ankle）、膝関節（Knee）、股関節（Hip）のトルク誤差の RMS を示す棒グラフ。3-5 歳（3-5yo：黒）、6-8 歳（6-8yo：濃灰色）、9-11 歳（9-11yo：薄灰色）、成人（Adult：白）。誤差範囲は 1SD を示す。* は年齢間の多重比較における $p < 0.05$ を表す。

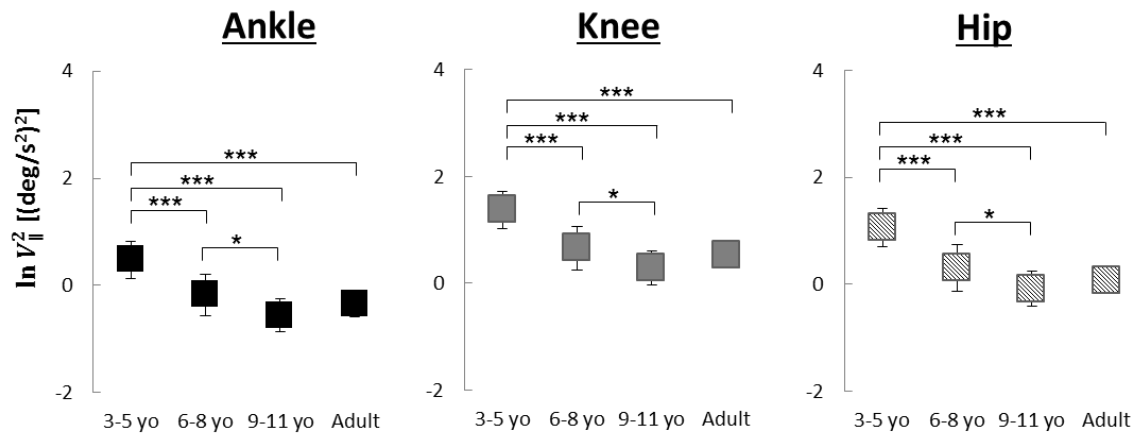


図 4-8. 足関節 (Ankle: 黒 : 左)、膝関節 (Knee: 灰色 : 中央)、股関節 (Hip: 斜線 : 右) の角加速度の平行成分の平均値を示す棒グラフ。3-5 歳 (3-5yo)、6-8 歳 (6-8yo)、9-11 歳 (9-11yo)、成人 (Adult)。誤差範囲は 1SD を示す。*は年齢間の多重比較における $p < 0.05$, $** p < 0.01$, そして $*** p < 0.001$ を表す。

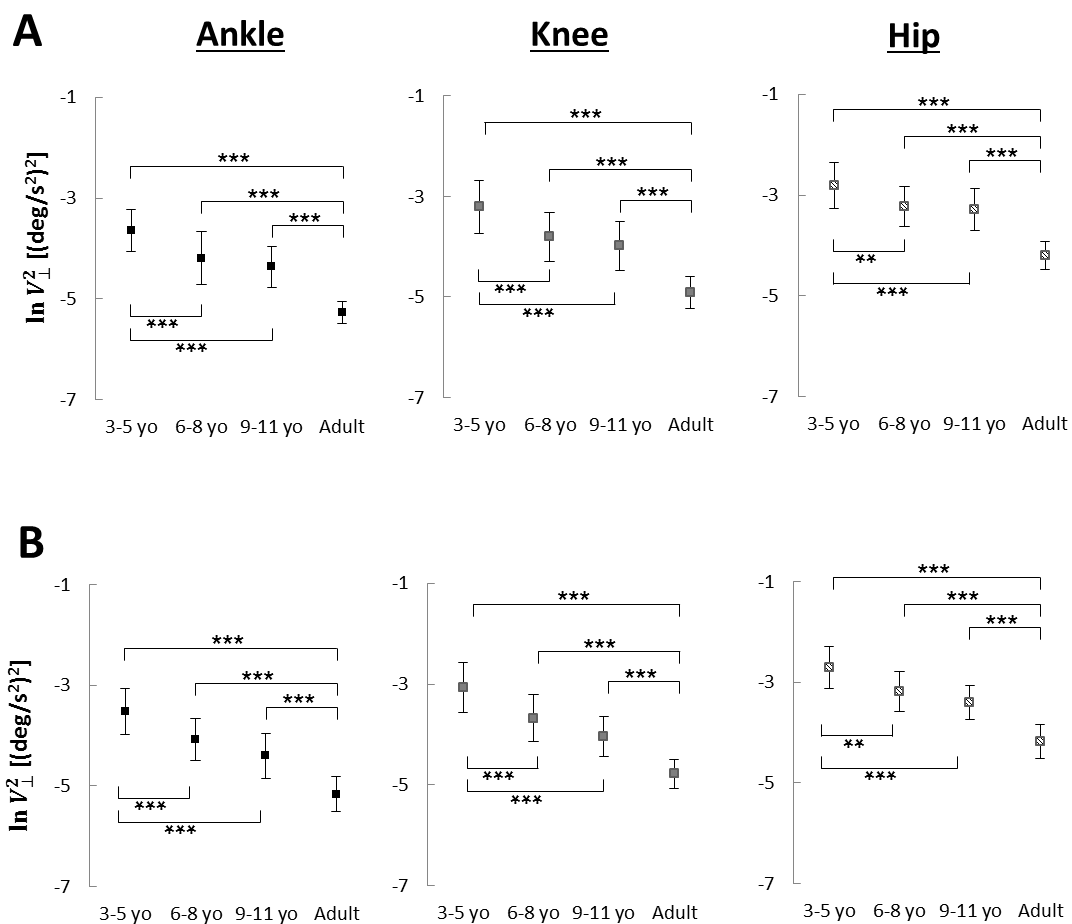


図 4-9. 開眼 (上段) と閉眼条件 (下段) における足関節 (Ankle: 黒: 左)、膝関節 (Knee: 灰色: 中央)、股関節 (Hip: 斜線: 右) の直交成分の平均値を示す棒グラフ。3-5 歳 (3-5yo)、6-8 歳 (6-8yo)、9-11 歳 (9-11yo)、成人 (Adult)。誤差範囲は 1SD を示す。*は年齢間の多重比較における* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, そして *** $p < 0.001$ を表す。

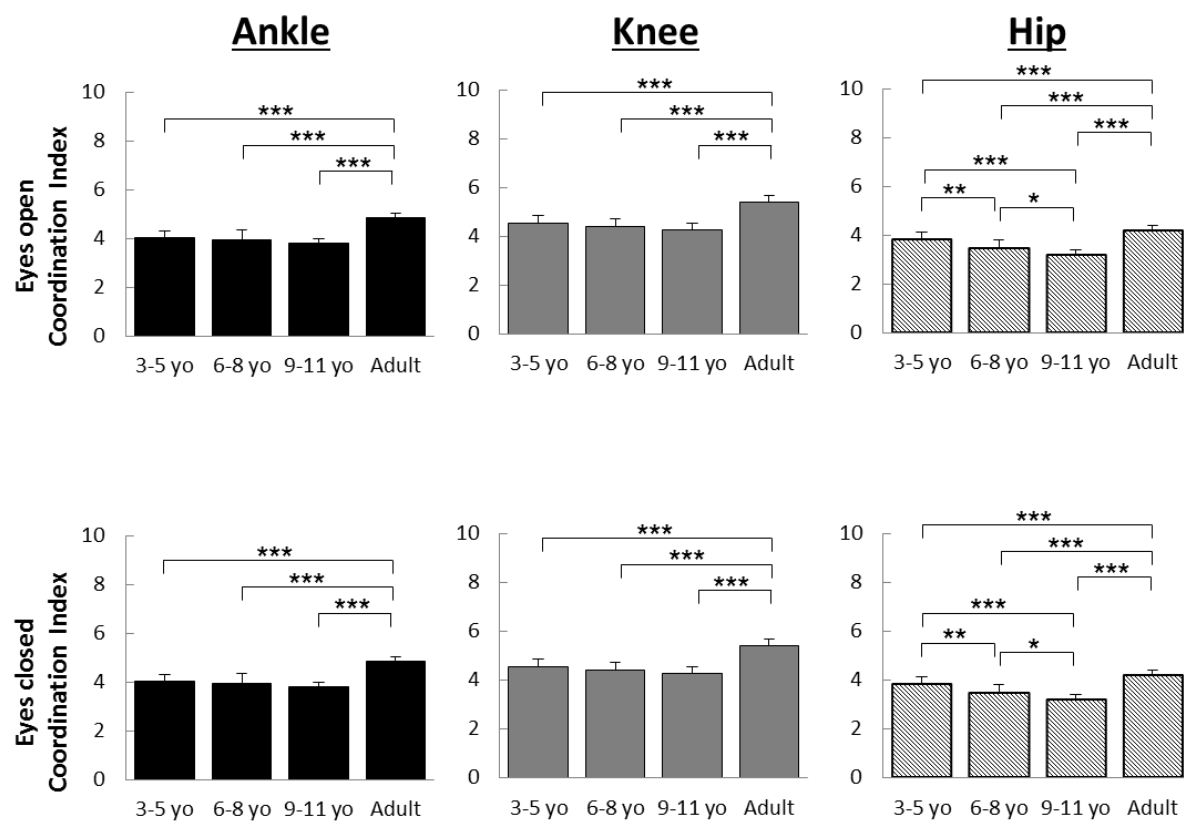


図 4-10. 開眼 (上段) と閉眼条件 (下段) における足関節 (Ankle: 黒: 左)、膝関節 (Knee: 灰色: 中央)、股関節 (Hip: 斜線: 右) の協調指数 (Coordination index) の平均値を示す棒グラフ。3-5 歳 (3-5yo)、6-8 歳 (6-8yo)、9-11 歳 (9-11yo)、成人 (Adult)。誤差範囲は 1SD を示す。*は年齢間の多重比較における* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, そして*** $p < 0.001$ を表す。

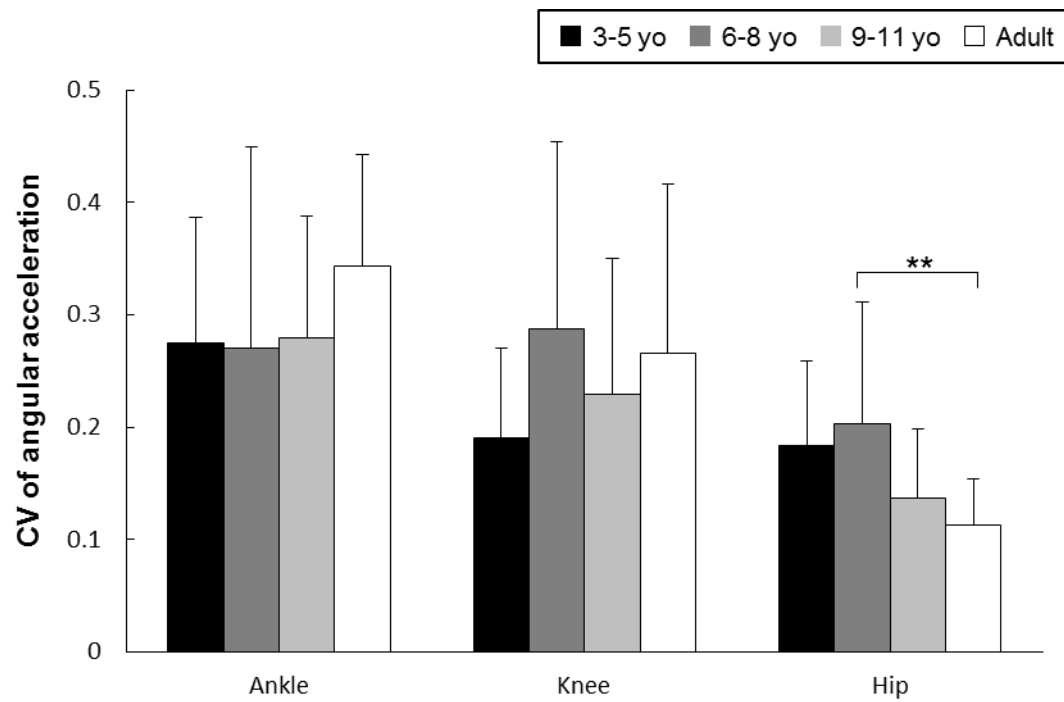


図 4-11. 足関節、膝関節、股関節の角加速度の標準偏差から算出した変動係数 (CV) の年齢別の平均値。黒色 : 3-5 歳、濃い灰色 : 6-8 歳、薄い灰色 : 9-11 歳、白 : 成人。

** : $p < 0.01$ 。誤差範囲は 1 SD。

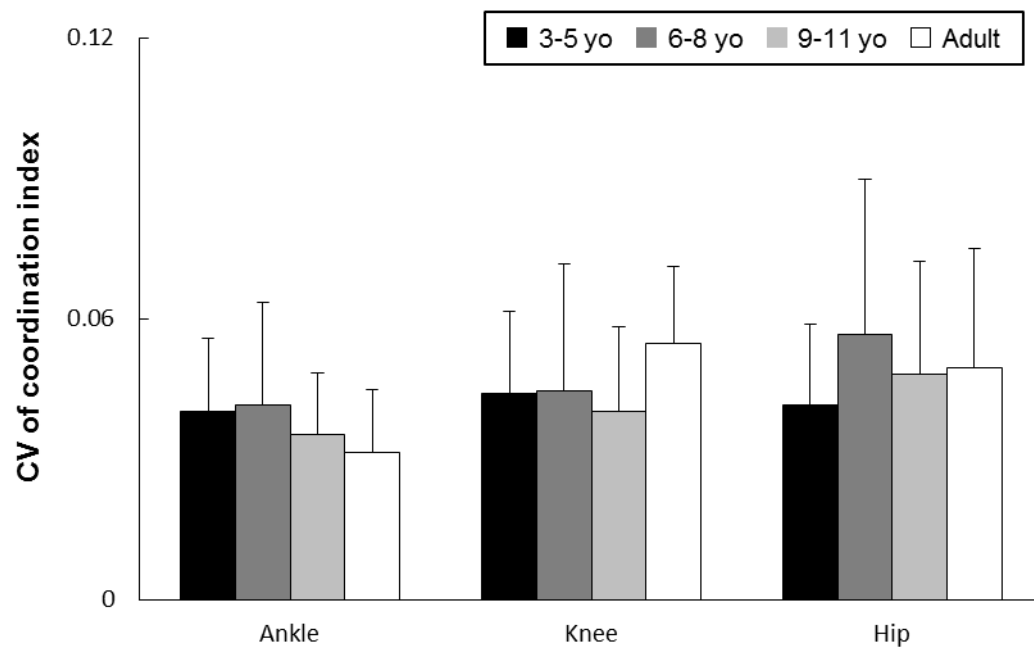


図 4-12. 足関節、膝関節、股関節の協調指数 (CI) から算出した変動係数 (CV) の年齢別の平均値。黒色 : 3-5 歳、濃い灰色 : 6-8 歳、薄い灰色 : 9-11 歳、白 : 成人。誤差範囲は 1 SD。

第五章

総合考察

本論文では、立位姿勢制御の発達を多関節協調の観点から明らかにするために三つの研究を行った。本章前半では、各研究から提示され主な結果をまとめる。

5-1. 結果のまとめ

研究 1：第二章

立位保持を本来の姿である多関節運動と捉えることの妥当性を検証するために健常成人 8 名を対象として静止立位における下肢三関節の運動を測定し、単関節モデルと二関節、三関節モデルから得た COM 加速度の推定値と実測値を比較した。その結果、足関節、膝関節、股関節の三関節には同程度の振幅を持つ角度変位が観察され、足関節から股関節にかけて角加速度は増加していた。測定された角加速度から COM 加速度を推定した。推定の結果、単関節モデルと二関節モデルは実際の COM 加速度を過大に推定していたが、三関節モデルによる推定値は実測値とよく一致していた。上記の結果は、静止立位の COM の運動には下肢三関節全ての運動が影響しており、立位姿勢の制御機構を正確に捉えるためには下肢三関節を含む多関節モデルに基づく検討が必要であることを示している。

研究 2：第三章

研究 2 では立位姿勢保持を多関節運動と捉え、小児の立位における全身の運動学的な特徴と姿勢動揺との関係を検討した。成人は小児と比べて静止立位における全身の関節角の変動が小さく、立位姿勢は足関節を中心に回転する真っ直ぐな倒立単振子（SIP）

に近い。SIPのように振舞うと状態推定と制御の問題を単純化できる利点がある。しかし、全身の関節角の変動が小さい真っ直ぐな立位姿勢を達成するためには、関節間の高いトルクの協調性が必要となる。研究2では姿勢制御の未発達な小児は、立位姿勢がSIPから大きく逸脱しており、発達とともに立位姿勢がSIPに近づいて姿勢動揺が減少していくこと、を運動学的な分析から検証した。3-11歳の小児60名と健常成人15名の静止立位における身体各部のA-P方向の位置と並進変位を測定し、SIPからの逸脱量（相対位置、相対変位）を年齢ごとに比較した。また、COPから姿勢動揺を測定して逸脱量との関係を検討した。実験の結果、3-8歳は成人よりも逸脱量が大きく、年齢が上がるにつれて逸脱量は減少していた。更に、逸脱量とCOPのSDの間には有意な正の相関が検出された。以上の結果は、小児は発達とともに姿勢動揺が小さく、真っ直ぐとした立位姿勢を獲得していることを示している。

研究3：第四章

研究3では、研究2で確認された小児の立位姿勢がSIPから成人よりも逸脱する背景を関節間の力学的な相互作用から検証した。研究2で得られた被験者の静止立位データから、下肢三関節のトルクと角加速度の関係をIAAにより定量化した。各関節に角加速度を引き起こすトルク誤差（関節トルク、重力トルク、速度依存トルクの合計）の大きさは、3-11歳と成人は同程度の大きさであった。次に、各関節のトルクが関節間の相互作用を考慮した出力であるか次の方法で定量化した。各関節のトルク誤差が引き起こす角加速度成分を角加速度の大きさに影響を与えない成分（平行成分）と角加速度の大きさに影響を与える成分（直交成分）に変換し、両者の比率をCIとした。直交成分とCIの大きさから静止立位におけるトルクの協調性を定量化した。分析の結果、3-11歳は全関節で成人よりも直交成分が大きく、協調指数が低かった。この結果は、3-11歳は関節間の力学的な相互作用を考慮したトルク制御が未発達であり、効率的な関節の

運動制御ができないことを示している。また、相互作用を活用したトルク制御能力は12歳以降に獲得されることが示唆された。

小児の立位姿勢を扱った先行研究は、次の二点から姿勢制御機構の発達を明らかにするには限界があった。一つ目は、研究1が示すように静止立位の制御は、本来は多関節運動として捉える必要があるが、足関節のみに着目しており他の関節運動についてほとんど調べてこなかった。二つ目は、多くの先行研究は、COPをCOMの代わりに用いて立位における姿勢動揺の大小関係に偏った議論を展開していた。これに対して本研究では、立位姿勢を本来の姿である多関節動作として扱い、全身の運動学的な特徴と姿勢動揺の関係（研究2）や関節間の力学的な協調関係（研究3）を調べることで立位姿勢制御の発達過程をより詳細に検証した。以下では一連の研究で明らかになった姿勢制御の発達メカニズムについて考察を行う。

5-2. 総合討議

静止立位の制御を扱った研究の多くは、COMの制御を足関節の運動のみに単純化する単関節モデルを用いている(Gage et al., 2004; Gatev et al., 1999; Loram et al., 2005; Masani et al., 2003; Morasso and Schieppati, 1999; Winter et al., 1998)。研究1において、単関節モデルで推定したCOM加速度は実際の加速度よりも過大に推定されていた。他方で三関節モデルではCOM加速度の推定値は単関節モデルよりも振幅が小さくなり、実際のCOM加速度とほぼ一致していた。足関節と股関節以外を副木で固定すると、立位姿勢における足関節と股関節の角加速度はCOM加速度を最小化する相反的な関係で発揮されている(Aramaki et al., 2001)。つまり、立位姿勢のCOMの運動は下肢三関節の協調的な運動により小さく抑えられる。更に、静止立位における各関節の角加速度も関節間の力学的な相互作用を活用することで効果的に減少する

(Sasagawa et al., 2014)。これらの結果は、CNS が冗長な自由度を活用して立位姿勢制御を行っているとの考え(Hsu et al., 2007)に一致する。従って研究 1 の結果は立位姿勢制御をより正確に捉えるためには本来の姿である多関節運動としてみる必要があることを示している。

研究 1 から成人は多関節運動である立位姿勢保持において、各関節の運動を協調させることにより COM の運動を小さく抑えていた。健康な成人が身体の長軸周りにある主要な関節運動を協調させて COM を安定させる姿は平らな床上だけではなく床を前後に動かした際の姿勢制御活動(Scholz et al., 2007)や細い板の上で目を閉じて立位姿勢を保持するバランス制御が難しい場面(Krishnamoorthy et al., 2005)でも確認されている。安定した COM に加えて研究 1 で観察された関節角の変動を 1° 程度以下に抑えた成人の静止立位が、多関節の力学的な協調性によって巧みに達成されていることが最近の研究で明らかになってきている(Sasagawa et al., 2014)。これらの研究は、成人の真っ直ぐとした揺れの小さい立位姿勢が多関節の運動協調によって達成されていることを示している。研究 2 と 3 では、こうした成人の立位姿勢が発達で獲得されることを運動学的、力学的な観点から検討している。

研究 2 では、小児が成人のような真っ直ぐな立位姿勢であるかを検討した。全身の関節角の変動が小さい成人は、大局的には足関節を回転軸とする SIP のように振舞う。しかし、小児は成人と比べて SIP のようには振る舞っていなかった。研究 3 では、立位時の小さな関節角の変動を達成するための多関節の力学的な協調性について発達変化を検討した。その結果、3-11 歳は各関節における重力トルクと関節トルクの釣り合い関係は成人とほぼ変わらないにも関わらず、下肢三関節に大きな角加速度が生じていた。多関節の運動協調性を定量化する UCM 解析により、角加速度の大きさに影響を与える直交成分が年齢とともに減少することが確認され、平行成分と協調成分の比率も 3-11 歳は成人よりも小さいことが明らかとなった。これらの結果は、小児が成人のよ

うに関節の角加速度を小さくするように多関節のトルクを発揮できていないことを示している。そのために小児は関節の角加速度が増加し、先行研究(Wu et al., 2009)で観察された大きなセグメント角の運動を生じる。研究 2 において小児が成人よりも SIP から大きく逸脱している背景には、関節運動を小さく抑えるための相互作用を活用したトルク制御が未発達であるためと考えられる。

研究 2 では、立位姿勢が真っ直ぐである (SIP からの逸脱が小さい) ほど姿勢動揺が小さくないことも確認された。二つの変数の関係を多関節運動における状態推定と制御の問題から考察してみたい。多関節運動では、例えば立位姿勢制御に重要な COM の位置や速度を推定するために、身体に存在する全ての関節運動を知覚し、互いに異なる各関節の角度や角速度の情報を全て統合しなければならない。更に、各関節が互いに時空間的な関連を持たずに動いていると力学的な相互作用により重力に抗して静止した立位を達成するために必要なトルクを決めることが難しい。しかし、仮に身体が SIP のように振る舞うならば、COM の回転運動は足関節を中心とする外部座標系で足関節の回転運動と一致する。CNS が身体セグメントの慣性特性の情報を保有していれば足関節の運動のみで COM の運動が推定できる。また、各関節にかかる重力トルクも足関節角度と比例し、力学的な相互作用の影響も足関節以外の運動が小さくなれば、ごく小さくなる。これは立位保持に必要な運動指令の作成を単純化し得る。年齢とともに SIP からの逸脱量が減少し、姿勢動揺も小さくなっていた研究 2 の結果は、発達過程で立位姿勢が真っ直ぐになり多関節運動における推定や制御を単純化する運動制御上のメリットを享受して効率的に姿勢動揺を減らしている可能性を示唆しているかもしれない。実際、下肢三関節の発揮する関節トルクを三次元トルク空間上に図示すると (図 5-1)、SIP からの逸脱が小さい成人 (右下) は足部を除く質量で標準化した関節トルクの出力が 1 試行の間にわたりほぼ一定の比率で出力されていた。他方で SIP からの逸脱が大きい 3 歳児 (左上) は出力比率のばらつきが大きい。この結果は、SIP に近づくことで

発揮されるトルクパターンが単純化されていることを示唆する結果と解釈できる。今後更に関節トルクの出力パターンに筋電図の情報を併せて解析することで SIP のように振舞うほど能動的なトルク制御が単純化されている可能性を検証できる可能性がある。

ヒトの生涯にわたる立位姿勢制御を見渡すと、近年、高齢者でも若年成人と比べて多関節の運動協調性が減少することが報告されている(Hsu et al., 2013)。著者らは高齢者に対して立位時に床を水平移動させる外乱を与え、全身五関節の関節角の変動と COM に対する運動協調性を UCM 解析により検証した。高齢者は外乱に対して胸腰髄間の脊柱関節の角度変位を除いた全身四関節（足関節、膝関節、股関節、頸椎胸椎間の角度）の角度変位の振幅と前後方向の COM 位置の動揺の大きさが若年成人と同程度であった。しかし、COM 位置に対する五関節の協調性を UCM 解析により比較すると、高齢者は COM に影響を与える直交成分のみが成人よりも増加していた。小児では、COP で推定した COM 動揺（研究 2）だけではなく各関節の角加速度（研究 3）も若年者よりも有意に大きい。これらの結果は、小児は姿勢動揺という立位制御全体のパフォーマンスだけではなく、各関節の運動制御に関わるトルク間の協調性が未発達である点が高齢者とは異なることを示している。発達過程で個々の関節運動に関わるトルク間の協調性と立位姿勢のパフォーマンスが向上し、加齢によって立位姿勢のパフォーマンスに関する運動協調のみが低下する立位姿勢制御の変化があることが示唆される。

発達期で獲得される相互作用を考慮した多関節の協調的なトルク制御を行うためには、キネティクス・チェーンにある全てのセグメントのダイナミクスを把握しておく必要がある。相互作用の影響を推定する神経機構として内部モデル仮説が視線や上肢の運動を扱う計算神経科学の研究(Kawato and Wolpert, 1998; Wolpert et al., 1995; Wolpert et al., 1998)から提唱されて立位姿勢課題においてもその有効性がシミュレーション研究により支持されている(Kuo, 2005)。内部モデルは身体の機械的特性（質量、セグメント長、慣性モーメント等）の情報を含むと仮定されているが、これは状態推定

器 (順モデル) に加えて運動指令を作成する制御器 (逆モデル) にも重要である (Todorov, 2004)。3-11 歳は内部モデルを含む運動制御に関連した CNS が解剖学的に未熟であり (Giedd et al., 1999; Giedd and Rapoport, 2010; Tiemeier et al., 2010)、運動学習の効率も成人よりも低い (Jansen-Osmann et al., 2002; King et al., 2010)。状態推定以外にも運動指令を作成する能力も相互作用を活用した運動制御に影響している可能性がある。

また、外乱に対して生じる筋活動応答は、7 歳頃まで試行間のばらつきが多く、成人には見られない主動筋と拮抗筋の共収縮が観察される (Forssberg and Nashner, 1982; Hedberg et al., 2007; Shumway-Cook and Woollacott, 1985)。小児の静止立位において活動する筋の組み合わせや、成人で見られる COM の変動に応じた調整の有無は報告されていない。しかし、外乱応答の結果から CNS が作成する姿勢制御のための運動指令は、ばらつきが多く、主動筋を中心に組織化された内容を作ることができないことが示唆される。

中枢神経系に加えて小児と成人では、身体セグメントの機械特性の違いや関節の受動的な粘弾性の違いが報告されている。身体セグメントの長さや形態の違いは、重力に抗して立位姿勢を保持するために必要な関節トルクの大きさに影響を与える。身体の機械特性は各関節に生じる重力トルクの大きさを規定するため、小児と成人では発揮すべき関節トルクの関節間の相対的な大小関係は同じにはならない。例えば 5 歳は頭部の質量割合が約 23% と 15 歳の 7% よりも大きいため (Jensen, 1986)、近位関節で発揮すべき関節トルクの遠位の関節トルクに対する相対的な大きさが成人よりも大きい可能性がある。また、筋、腱、軟部組織などの関節周囲の受動的な粘弾性の変化は、関節トルクを構成する受動的なトルク成分と筋収縮による能動的なトルク成分の比率を変える可能性がある。5-10 歳の下肢関節における腱のスティフネスは発育にともない増加するため (Waugh et al., 2012)、立位時に発揮される関節トルクにおける受動的なトルク成分

の割合は年少児ほど成人よりも小さく、筋収縮による能動的なトルク成分の割合が大きい可能性がある。

上記の身体の機械特性や受動的なトルクの割合は、各関節で必要な関節トルクを発揮するために要する筋活動量の違いをもたらす。近年の二関節モデルによる数値シミュレーションは、CNS が立位姿勢の揺れの大きさではなく筋活動量を小さくするように制御している可能性を提案している(Kiemel et al., 2011)。本研究では、小児と成人におけるトルク間の協調性の違いが筋活動量を小さくするための制御の結果として現れている可能性は否定できない。しかし、立位時の関節の受動的なスティフネスと重力トルクの関係に関する生理学的な知見、立位時の筋活動とキネティクスの関係に加えて小児の機械特性を反映させた立位姿勢制御のシミュレーション研究は、議論の土台となる知見が不足している。

以上の先行研究は、不正確な内部モデルや運動制御に関わる CNS の未熟さにより全身の関節運動を正確に推定できないことに加えて、効率的な運動指令を安定して作成できないことが、小児の相互作用を活用した効率的な運動制御が未熟な背景として有力であることを示唆している。今後、不足している身体の下肢関節における受動的な機械特性の知見の蓄積、立位時の筋活動の分析、小児の機械特性を反映させた立位姿勢制御のシミュレーション研究が増えることでより生理学的に妥当な力学的な協調性の発達に関する議論が進むと期待される。

5-3. 研究の限界と今後の課題

研究 3 では 9-11 歳であっても相互作用を活用したトルク制御能力（協調指数）は成人よりも低かった。姿勢制御の発達が進み相互作用を活用した運動制御能力が向上すると関節の角加速度は更に減少する。その結果、一時的に成人よりも SIP からの逸脱が小さくなる可能性がある。予備実験として取得した 16-17 歳の健康な男子 3 名の EO 条

件 1 試行の RP(上), RD (中央) , COP (下) の SD を図 5-2 へ示す。16-17 歳以外のデータは図 3-4, 3-6, 3-2 の再掲であるため、有意差バーは省略した。グループの人数は少ないが、RP と RD は成人を下回っている。SIP のように振る舞うことには先に述べたような制御上の利点は認められるが、制御に必要なコストは必ずしも小さいとは限らない。例えば、Kuo は足関節と股関節の筋骨格系モデル（膝は伸展を仮定）を作成し、直立姿勢の COM 加速度を制御するには足関節のみを動かす制御戦略は股関節と足関節の両方を動かす制御戦略よりも多くの筋活動（neural effort）を必要とする非効率な戦略であることを数値シミュレーションから示している(Kuo, 1995; Kuo and Zajac, 1993)。Kiemel らは、足関節と股関節の二関節モデルにより CNS の姿勢制御機構の振舞いを推定したところ、CNS は立位姿勢動揺を小さくするよりも筋活動を最小化している可能性を報告している(Kiemel et al., 2011)。従って、相互作用を活用した運動制御トルク制御能力の向上により SIP からの逸脱が成人よりも小さくなっても再び関節運動を増加させて SIP からの逸脱量を増やす可能性も考えられる（図 5-1）。発達過程では新たな運動パターンの獲得前に一時的に既に見られた運動が消失して再び現れる U 字型発達が報告されている(Watanabe and Taga, 2006)。立位保持においても立位姿勢の制御活動量を反映する COP 平均速度が 5-8 歳に一時的に増加して再び減少する非線形な変化が報告されている(Kirshenbaum et al., 2001)。増加した関節角の変動が COM の位置に影響を与えないように協調されていれば、立位時の姿勢動揺は必ずしも大きくならない可能性がある。実際、成人は長軸周りの主要な関節角の変動が COM の A-P 方向位置に影響を与えないように協調していることが複数の先行研究(Hsu et al., 2007; Krishnamoorthy et al., 2005)、更に研究 1 の単関節モデルと三関節モデルの比較からも明らかにされている。それに対して小児は 10 歳でも長軸周りの関節運動に COM 位置に影響を与える成分が多く含まれており、成人の様な協調パターンは獲得されていない(Wu et al., 2009)。個々の関節運動を小さく抑える協調的なトルク制御に加

えて、立位姿勢のパフォーマンスに関わる COM 位置に影響を与えない関節運動の制御の両方が 12 歳以降の発達過程で達成されると推測される。

12 歳以降の立位姿勢制御の研究では、実験デザインの選択と性差への配慮が必要と考えられる。横断研究は、発達過程の一次点しか見ていないため連続的に生じる発達を捉えるためには十分とは言えない。また、発達の手度や運動パターン獲得の時期などには個人差も大きいため、横断研究に加えて縦断的な研究デザインを用いることが必要である。また、12 歳以降では二次性徴により身体セグメントの質量割合、長さ、回転半径などの身体の手械特性における性差が増大する。これは各関節で必要な関節トルクの相対的な大小関係に男女で大きな違を生む可能性がある。従って、12 歳以降を対象とした力学的な分析には男女を分けた解析が必要になると考えられる。

発達過程で見られた立位姿勢制御における多関節の運動協調性の変化は、高齢者においても注目され始めている。例えば、高齢者の外乱に対する立位姿勢制御活動を多関節の運動協調性の観点から調べた研究が近年、Hsu et al. (2013)らによって報告されている。高齢者に対して立位時に床を水平移動させる外乱を与えると、胸腰髄間の脊柱角度を除いた全身五関節の角度変位の振幅は高齢者と若年者で差が無く、前後方向の COM 位置の動揺の大きさも若年成人と同程度となる。しかし、全身の五関節の角度変位の COM 位置に対する協調性を UCM 解析により比較すると、高齢者は COM に影響を与える成分のみ成人よりも増加していた。他方で小児の立位姿勢では、COP で推定した COM 動揺だけではなく各関節の角加速度も若年者よりも大きいことが本研究から示されている。小児は姿勢動揺という立位制御全体のパフォーマンスだけではなく、各関節の運動制御に関わるトルク間の協調性が未発達である点が高齢者の多関節運動協調の特徴と異なる。両者の比較は、各関節の運動を制御するトルク間の協調性と立位姿勢のパフォーマンスに関する運動協調が異なる能力である可能性を示唆している。高齢者の立位姿勢制御の特徴と比較することで発達において獲得される制御の特徴が推定でき

ると期待される。

本研究では小児の未発達なトルク間の協調性の背景として CNS における内部モデル仮説を基に議論を行ったが、立位姿勢制御における CNS の機能とトルク制御の関連を実験的に調べた研究は、筆者の知る限り、報告されていない。内部モデル仮説を支持する研究グループは、道具による身体慣性特性の短期的な変化に対しても fMRI において小脳の血流変化が生じることから、内部モデルの更新が行われている可能性を議論している(Imamizu et al., 2000)。従って、道具により身体セグメントの慣性特性を変化させた際の立位姿勢における多関節のトルクの協調性の学習過程を年齢ごとに比較することにより、間接的に内部モデルを修正・更新する能力の一端を推定できる可能性がある。立位姿勢制御の発達において CNS の機能と多関節のトルクの協調性との関連を実験的に示すことは今後の重要な課題である。

本研究では、研究 2・3 において被験者を 4 つの年齢群へ分けて解析を行った。これは発達期の小児は 1 歳ごとの区切りでは個人間の変動係数が大きく、発達の方向性を全体として捉えにくくする恐れがあると判断したためである。また、3 歳刻みの群分けは、静止立位(Wu et al., 2009)や歩行(Vasudevan et al., 2011)で 11 歳頃までを対象とした先行研究において採用された方法である。本研究では、3 歳刻みの群分けにより、トルク間の協調性が発達過程で向上して真っ直ぐな立位姿勢を獲得することを示すことができた。しかし、立位における多関節運動協調性の発達も姿勢動揺の年齢変化と同様に(Kirshenbaum et al., 2001; Riach and Starkes, 1994)1 歳刻みで見ると非線形な変曲点が存在する可能性がある。従って、今後の研究において被験者数を増やし 1 年ごとの変化を調べることは、立位姿勢制御の発達過程の全容を明らかにするために必要な課題である。

近年、神経系や筋骨格系に器質的な異常が無いにも関わらず運動発達に遅れがみとめられる子どもの割合が増えている(Seelaender et al., 2013)。このような子どもたちは運

動機能だけでなく発話、学業、社会参加へ問題を抱えることが多く発達性協調運動障害 (DCD) と診断される。その診断方法は除外診断や運動テストを用いたスクリーニングによるが現在までにゴールドスタンダードは確立されていない。DCD の運動障害の一つにバランス機能の遅れが認められ、片足立ち保持や閉眼立位、柔らかい足場では姿勢動揺が増加する (Cherng et al., 2007; Geuze, 2003, 2005)。DCD は他にも等尺性の力生成課題において正確な力を安定して発揮できない特徴があることから (King et al., 2012a)、立位において関節間の力学的な相互作用を活用したトルク制御が同年代の小児と比べて未熟である可能性が高い。実際、片手の捕球課題を行うと健常な子どもと比べて関節間の相互作用を活用した効率的な捕球動作ができないことが示されている (Asmussen et al., 2014)。従って、本研究で用いた相互作用を定量化する手法は DCD の診断に加えて介入効果の検証等へ応用することができるかもしれない。

5-4. 研究の結論

本論文の結論は次の通りである。研究 1 において下肢三関節のすべての運動が COM の運動に影響することを示し、制御機構の正確な理解には本来の多関節運動として捉える必要があることが確認された。多関節モデルに基づいて運動学的、力学的な運動協調を検討した結果、発達過程において小児は関節間の力学的な相互作用を活用したトルク制御能力を獲得することが明らかになった。多関節のトルクの協調性が向上することにより全身の関節角の変動が減少し、大局的には足関節を中心に回転する倒立単振子のよう to 振舞うことで制御が単純化されて揺れの小さい真っ直ぐな立位姿勢になることが示された。

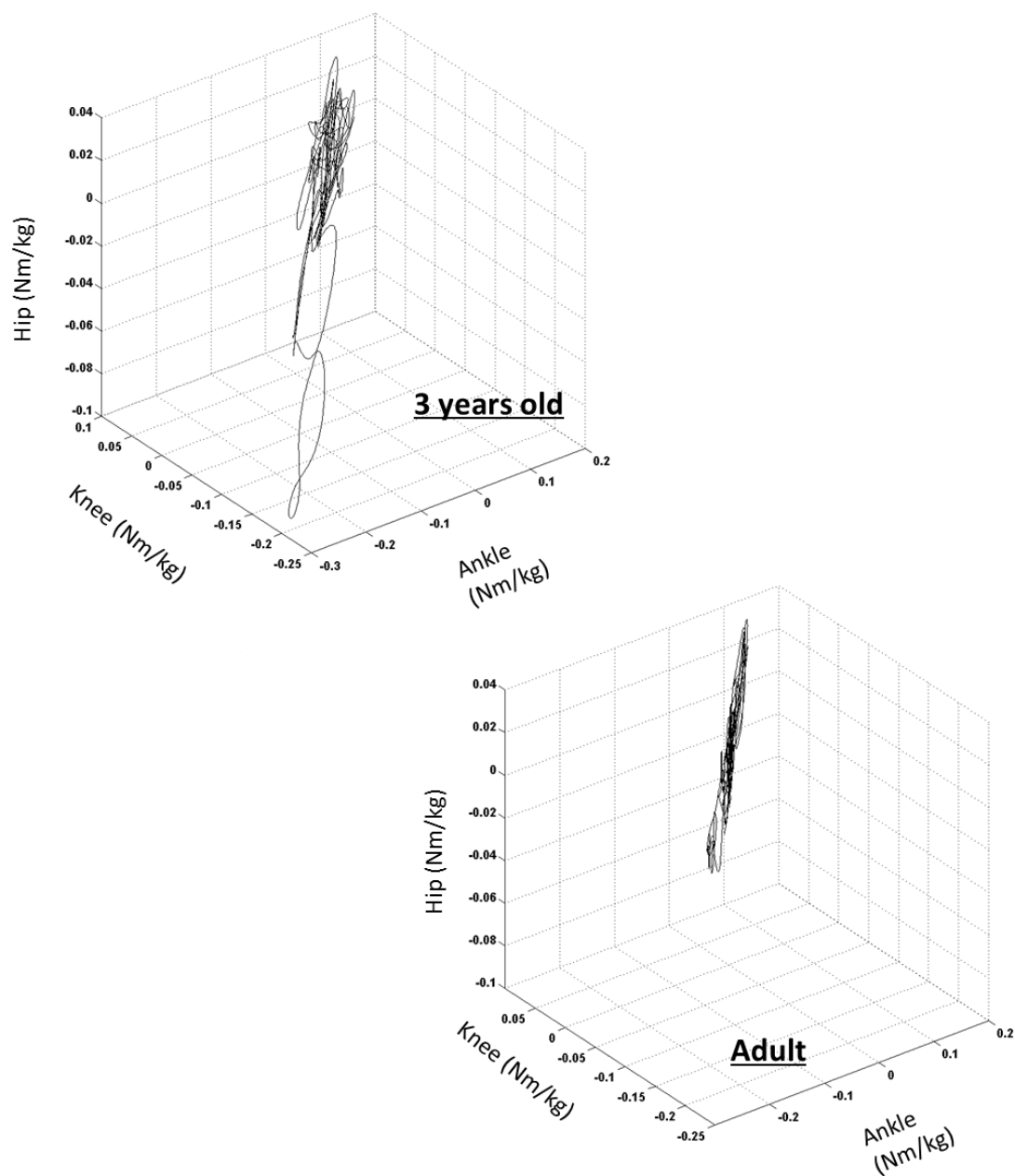


図 5-1. 3 歳（左上）と成人（右下）の 1 試行における標準化した関節トルクによる三次元トルク空間表示。関節トルクは体重で足部を除いた質量で正規化している。データは図 4-4 と同一被験者の同一試行を利用。平均値を引いてオフセットを行っている。成人はトルクの分布がほぼ一直線上に乗っており一定の比率で出力がされているが、3 歳児は出力比率のばらつきが大きい。

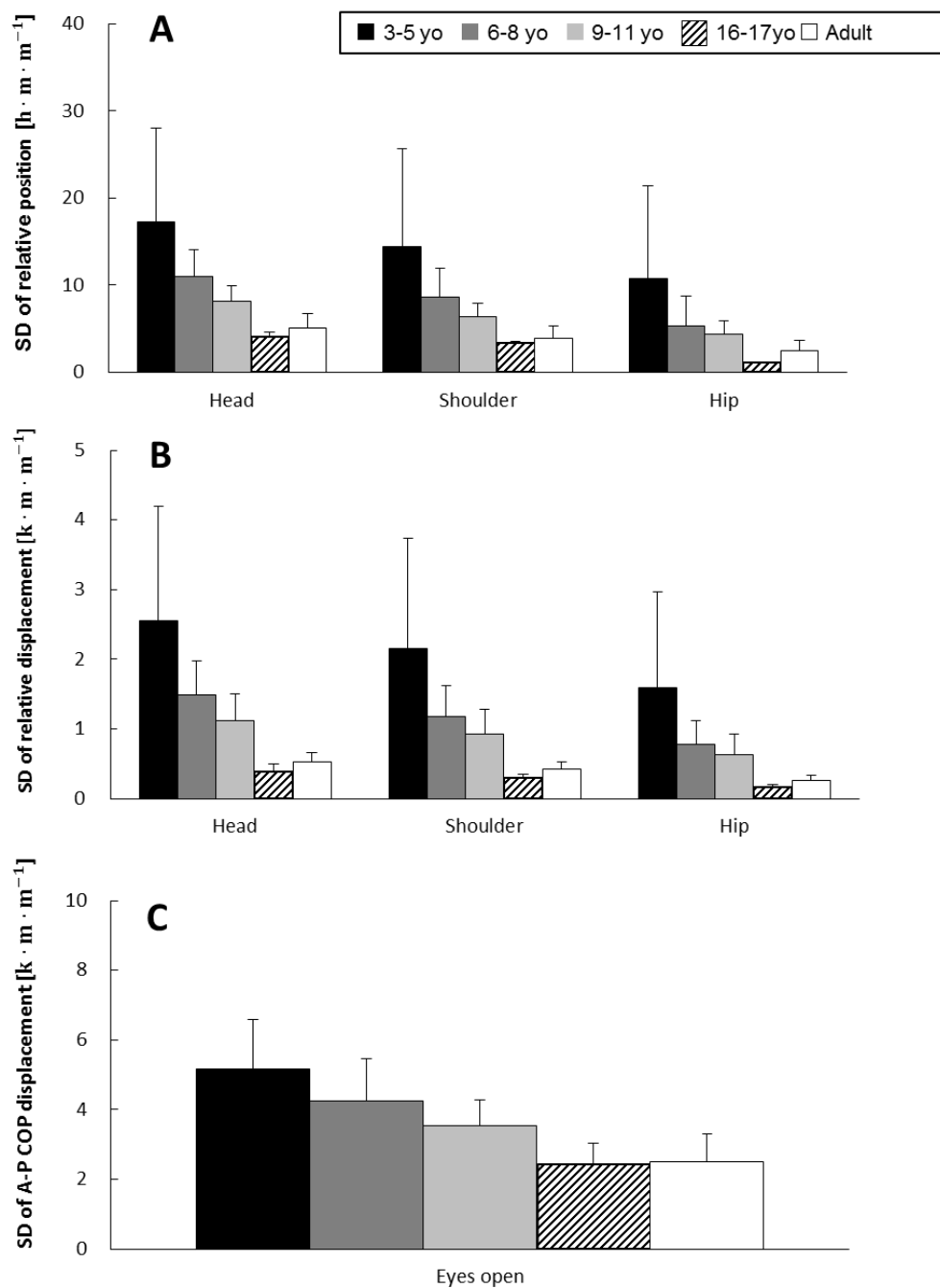


図 5-2. **A** 頭 (左)、肩 (中央)、腰 (右) における相対位置 (RP) の標準偏差の年齢別平均値。**B** 頭 (左)、肩 (中央)、腰 (右) における相対変位 (RD) の標準偏差の年齢別平均値。**C** 前後方向の足圧中心 (COP) の標準偏差。黒色 : 3-5 歳、濃い灰色 : 6-8 歳、薄い灰色 : 9-11 歳、斜線 : 16-17 歳 (3 名)、白 : 成人。16-17yo 以外のデータは図 3-4 の再掲。有意差バーは再掲のため省略。

補足資料

表 6-1 外れ値を除いた SIP からの逸脱量と姿勢動揺の相関係数

		SD of AP-COP	
		Correlation coefficient (<i>r</i>)	<i>p</i> – value
Relative position	Head (<i>n</i> = 144)	0.660	< 0.001
	Shoulder (<i>n</i> = 145)	0.602	< 0.001
	Hip (<i>n</i> = 144)	0.420	< 0.001
Relative displacement	Head (<i>n</i> = 143)	0.781	< 0.001
	Shoulder (<i>n</i> = 144)	0.775	< 0.001
	Hip (<i>n</i> = 145)	0.719	< 0.001

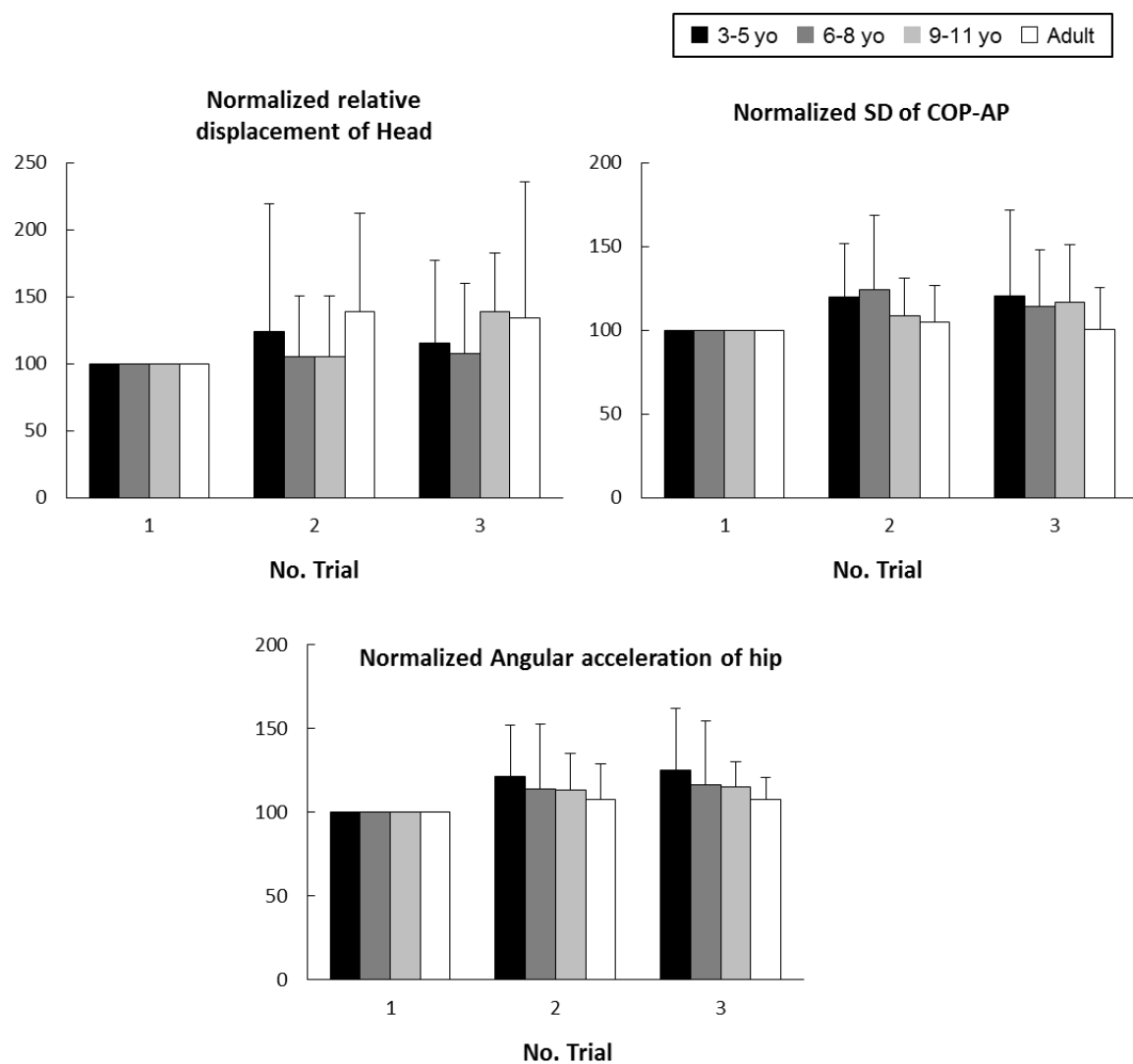


図 6-1. 研究 2 における開眼条件の相対変位の SD (左上) と COP の SD (右上)、協調指数 (下) の 1 試行目を 100 として標準化した各試行の相対値。黒色 : 3-5 歳、濃い灰色 : 6-8 歳、薄い灰色 : 9-11 歳、白 : 成人。

引用文献

- Aramaki, Y., Nozaki, D., Masani, K., Sato, T., Nakazawa, K., and Yano, H. (2001). Reciprocal angular acceleration of the ankle and hip joints during quiet standing in humans. *Experimental brain research Experimentelle Hirnforschung Experimentation cerebrale* 136, 463-473.
- Asmussen, M.J., Przysucha, E.P., and Dounskaia, N.V. (2014). Inter-segmental dynamics shape joint coordination during catching in typically developing children but not in children with Developmental Coordination Disorder. *Journal of neurophysiology*.
- Bair, W.N., Kiemel, T., Jeka, J.J., and Clark, J.E. (2007). Development of multisensory reweighting for posture control in children. *Experimental brain research Experimentelle Hirnforschung Experimentation cerebrale* 183, 435-446.
- Bernstein, N.A. (1967). *The co-ordination and regulation of movements* (Oxford ; New York: Pergamon Press).
- Casadio, M., Morasso, P.G., and Sanguineti, V. (2005). Direct measurement of ankle stiffness during quiet standing: implications for control modelling and clinical application. *Gait & posture* 21, 410-424.
- Chen, L.C., Metcalfe, J.S., Chang, T.Y., Jeka, J.J., and Clark, J.E. (2008). The development of infant upright posture: sway less or sway differently? *Experimental brain research Experimentelle Hirnforschung Experimentation cerebrale* 186, 293-303.

-
- Cherng, R.-J., Hsu, Y.-W., Chen, Y.-J., and Chen, J.-Y. (2007). Standing balance of children with developmental coordination disorder under altered sensory conditions. *Human movement science* *26*, 913-926.
- Cherng, R.J., Lee, H.Y., and Su, F.C. (2003). Frequency spectral characteristics of standing balance in children and young adults. *Medical engineering & physics* *25*, 509-515.
- Creath, R., Kiemel, T., Horak, F., Peterka, R., and Jeka, J. (2005). A unified view of quiet and perturbed stance: simultaneous co-existing excitable modes. *Neurosci Lett* *377*, 75-80.
- Day, B.L., Steiger, M.J., Thompson, P.D., and Marsden, C.D. (1993). Effect of vision and stance width on human body motion when standing: implications for afferent control of lateral sway. *The Journal of physiology* *469*, 479-499.
- de Onis, M. (2006). WHO Motor Development Study: Windows of achievement for six gross motor development milestones. *Acta Paediatrica Supplement* *95*, 86-95.
- Drake, R.L., Vogl, W., Mitchell, A.W.M., Gray, H., Tibbitts, R., and Richardson, P. (2005). *Gray's anatomy for students* (Philadelphia: Elsevier/Churchill Livingstone).
- Ferrari, A., Cutti, A.G., and Cappello, A. (2010). A new formulation of the coefficient of multiple correlation to assess the similarity of waveforms measured synchronously by different motion analysis protocols. *Gait & posture* *31*, 540-542.
- Figura, F., Cama, G., Capranica, L., Guidetti, L., and Pulejo, C. (1991). Assessment of static balance in children. *J Sports Med Phys Fitness* *31*, 235-242.

Fitzpatrick, R., Rogers, D.K., and McCloskey, D.I. (1994). Stable human standing with lower-limb muscle afferents providing the only sensory input. *The Journal of physiology* 480 (Pt 2), 395-403.

Fitzpatrick, R.C., Taylor, J.L., and McCloskey, D.I. (1992). Ankle stiffness of standing humans in response to imperceptible perturbation: reflex and task-dependent components. *The Journal of physiology* 454, 533-547.

Forssberg, H., and Hirschfeld, H. (1994). Postural adjustments in sitting humans following external perturbations: muscle activity and kinematics. *Experimental brain research Experimentelle Hirnforschung Experimentation cerebrale* 97, 515-527.

Forssberg, H., and Nashner, L.M. (1982). Ontogenetic development of postural control in man: adaptation to altered support and visual conditions during stance. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 2, 545-552.

Günther, M., Grimmer, S., Siebert, T., and Blickhan, R. (2009). All leg joints contribute to quiet human stance: a mechanical analysis. *Journal of biomechanics* 42, 2739-2746.

Günther, M., Müller, O., and Blickhan, R. (2011a). Watching quiet human stance to shake off its straitjacket. *Arch Appl Mech* 81, 283-302.

Günther, M., Putsche, P., Leistritz, L., and Grimmer, S. (2011b). Phase synchronisation of the three leg joints in quiet human stance. *Gait & posture* 33,

412-417.

Gage, W.H., Winter, D.A., Frank, J.S., and Adkin, A.L. (2004). Kinematic and kinetic validity of the inverted pendulum model in quiet standing. *Gait & posture* *19*, 124-132.

Gatev, P., Thomas, S., Kepple, T., and Hallett, M. (1999). Feedforward ankle strategy of balance during quiet stance in adults. *The Journal of physiology* *514 (Pt 3)*, 915-928.

Geuze, R.H. (2003). Static balance and developmental coordination disorder. *Human movement science* *22*, 527-548.

Geuze, R.H. (2005). Postural control in children with developmental coordination disorder. *Neural plasticity* *12*, 183-196.

Giedd, J.N., Blumenthal, J., Jeffries, N.O., Castellanos, F.X., Liu, H., Zijdenbos, A., Paus, T., Evans, A.C., and Rapoport, J.L. (1999). Brain development during childhood and adolescence: a longitudinal MRI study. *Nature neuroscience* *2*, 861-863.

Giedd, J.N., and Rapoport, J.L. (2010). Structural MRI of pediatric brain development: what have we learned and where are we going? *Neuron* *67*, 728-734.

Girolami, G.L., Shiratori, T., and Aruin, A.S. (2010). Anticipatory postural adjustments in children with typical motor development. *Experimental brain research* *Experimentelle Hirnforschung Experimentation cerebrale* *205*, 153-165.

Gogtay, N., Giedd, J.N., Lusk, L., Hayashi, K.M., Greenstein, D., Vaituzis, A.C.,

Nugent, T.F., 3rd, Herman, D.H., Clasen, L.S., Toga, A.W., *et al.* (2004). Dynamic mapping of human cortical development during childhood through early adulthood. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* *101*, 8174-8179.

Gribble, P.L., and Ostry, D.J. (1999). Compensation for interaction torques during single- and multijoint limb movement. *Journal of neurophysiology* *82*, 2310-2326.

Gurfinkel, V.S., Ivanenko Yu, P., Levik Yu, S., and Babakova, I.A. (1995). Kinesthetic reference for human orthograde posture. *Neuroscience* *68*, 229-243.

Hadders-Algra, M. (2005). Development of postural control during the first 18 months of life. *Neural plasticity* *12*, 99-108; discussion 263-172.

Hedberg, A., Carlberg, E.B., Forssberg, H., and Hadders-Algra, M. (2005). Development of postural adjustments in sitting position during the first half year of life. *Developmental medicine and child neurology* *47*, 312-320.

Hedberg, A., Forssberg, H., and Hadders-Algra, M. (2004). Postural adjustments due to external perturbations during sitting in 1-month-old infants: evidence for the innate origin of direction specificity. *Experimental brain research Experimentelle Hirnforschung Experimentation cerebrale* *157*, 10-17.

Hedberg, A., Schmitz, C., Forssberg, H., and Hadders-Algra, M. (2007). Early development of postural adjustments in standing with and without support. *Experimental brain research Experimentelle Hirnforschung Experimentation cerebrale* *178*, 439-449.

Hirashima, M. (2011). Induced Acceleration Analysis of Three-Dimensional Multi-Joint Movements and Its Application to Sports Movements.

Hirashima, M., and Ohtsuki, T. (2008). Exploring the mechanism of skilled overarm throwing. *Exercise and sport sciences reviews* 36, 205-211.

Hirashima, M., Yamane, K., Nakamura, Y., and Ohtsuki, T. (2008). Kinetic chain of overarm throwing in terms of joint rotations revealed by induced acceleration analysis. *Journal of biomechanics* 41, 2874-2883.

Homae, F., Watanabe, H., Otobe, T., Nakano, T., Go, T., Konishi, Y., and Taga, G. (2010). Development of global cortical networks in early infancy. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* 30, 4877-4882.

Horak, F. B., and Macpherson, J. M., (1996). Postural orientation and equilibrium. In *Handbook of physiology*, L. Rowell, and J. Shepherd, eds. (New York: Oxford Univ. Press), pp. 255-292.

Horak, F.B., and Nashner, L.M. (1986). Central programming of postural movements: adaptation to altered support-surface configurations. *Journal of neurophysiology* 55, 1369-1381.

Hsu, W.L., Chou, L.S., and Woollacott, M. (2013). Age-related changes in joint coordination during balance recovery. *Age* 35, 1299-1309.

Hsu, W.L., Scholz, J.P., Schoner, G., Jeka, J.J., and Kiemel, T. (2007). Control and estimation of posture during quiet stance depends on multijoint coordination. *Journal of neurophysiology* 97, 3024-3035.

Huttenlocher, P.R., Decourten, C., Garey, L.J., and Vanderloos, H. (1982).

SYNAPTOGENESIS IN HUMAN VISUAL-CORTEX - EVIDENCE FOR SYNAPSE ELIMINATION DURING NORMAL DEVELOPMENT. *Neuroscience Letters* *33*, 247-252.

Imamizu, H., Miyauchi, S., Tamada, T., Sasaki, Y., Takino, R., Putz, B., Yoshioka, T., and Kawato, M. (2000). Human cerebellar activity reflecting an acquired internal model of a new tool. *Nature* *403*, 192-195.

Izawa, J., and Shadmehr, R. (2008). On-line processing of uncertain information in visuomotor control. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* *28*, 11360-11368.

Jansen-Osmann, P., Richter, S., Konczak, J., and Kalveram, K.T. (2002). Force adaptation transfers to untrained workspace regions in children: evidence for developing inverse dynamic motor models. *Experimental brain research Experimentelle Hirnforschung Experimentation cerebrale* *143*, 212-220.

Jensen, R.K. (1986). Body segment mass, radius and radius of gyration proportions of children. *Journal of biomechanics* *19*, 359-368.

Jensen, R.K. (1989). Changes in segment inertia proportions between 4 and 20 years. *Journal of biomechanics* *22*, 529-536.

Kato, T., Yamamoto, S.-i., Miyoshi, T., Nakazawa, K., Masani, K., and Nozaki, D. (2014). Anti-phase action between the angular accelerations of trunk and leg is reduced in the elderly. *Gait & posture* *40*, 107-112.

Kawato, M., Kuroda, T., Imamizu, H., Nakano, E., Miyauchi, S., and Yoshioka, T. (2003). Internal forward models in the cerebellum: fMRI study on grip force and load force coupling. *Progress in brain research* *142*, 171-188.

Kawato, M., and Wolpert, D. (1998). Internal models for motor control. *Novartis Foundation symposium* *218*, 291-304; discussion 304-297.

Kiemel, T., Zhang, Y., and Jeka, J.J. (2011). Identification of neural feedback for upright stance in humans: stabilization rather than sway minimization. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* *31*, 15144-15153.

King, B.R., Clark, J.E., and Oliveira, M.A. (2012a). Developmental delay of finger torque control in children with developmental coordination disorder. *Developmental medicine and child neurology* *54*, 932-937.

King, B.R., Oliveira, M.A., Contreras-Vidal, J.L., and Clark, J.E. (2012b). Development of state estimation explains improvements in sensorimotor performance across childhood. *Journal of neurophysiology* *107*, 3040-3049.

King, B.R., Pangelinan, M.M., Kagerer, F.A., and Clark, J.E. (2010). Improvements in proprioceptive functioning influence multisensory-motor integration in 7- to 13-year-old children. *Neurosci Lett* *483*, 36-40.

Kirshenbaum, N., Riach, C.L., and Starkes, J.L. (2001). Non-linear development of postural control and strategy use in young children: a longitudinal study. *Experimental brain research Experimentelle Hirnforschung Experimentation*

cerebrale *140*, 420-431.

Krishnamoorthy, V., Latash, M.L., Scholz, J.P., and Zatsiorsky, V.M. (2003). Muscle synergies during shifts of the center of pressure by standing persons. *Experimental brain research Experimentelle Hirnforschung Experimentation cerebrale 152*, 281-292.

Krishnamoorthy, V., Yang, J.F., and Scholz, J.P. (2005). Joint coordination during quiet stance: effects of vision. *Experimental brain research Experimentelle Hirnforschung Experimentation cerebrale 164*, 1-17.

Kuo, A.D. (1995). An optimal control model for analyzing human postural balance. *IEEE transactions on bio-medical engineering 42*, 87-101.

Kuo, A.D. (2005). An optimal state estimation model of sensory integration in human postural balance. *Journal of neural engineering 2*, S235-249.

Kuo, A.D., and Zajac, F.E. (1993). Human standing posture: multi-joint movement strategies based on biomechanical constraints. *Progress in brain research 97*, 349-358.

Latash, M.L. (2010). Stages in learning motor synergies: a view based on the equilibrium-point hypothesis. *Human movement science 29*, 642-654.

Lebel, C., and Beaulieu, C. (2011). Longitudinal development of human brain wiring continues from childhood into adulthood. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience 31*, 10937-10947.

Lockhart, D.B., and Ting, L.H. (2007). Optimal sensorimotor transformations for

balance. *Nature neuroscience* *10*, 1329-1336.

Loram, I.D., and Lakie, M. (2002a). Direct measurement of human ankle stiffness during quiet standing: the intrinsic mechanical stiffness is insufficient for stability. *The Journal of physiology* *545*, 1041-1053.

Loram, I.D., and Lakie, M. (2002b). Human balancing of an inverted pendulum: position control by small, ballistic-like, throw and catch movements. *The Journal of physiology* *540*, 1111-1124.

Loram, I.D., Maganaris, C.N., and Lakie, M. (2005). Active, non-spring-like muscle movements in human postural sway: how might paradoxical changes in muscle length be produced? *The Journal of physiology* *564*, 281-293.

Maki, B.E., Holliday, P.J., and Fernie, G.R. (1990). Aging and postural control. A comparison of spontaneous- and induced-sway balance tests. *Journal of the American Geriatrics Society* *38*, 1-9.

Masani, K., Popovic, M.R., Nakazawa, K., Kouzaki, M., and Nozaki, D. (2003). Importance of body sway velocity information in controlling ankle extensor activities during quiet stance. *Journal of neurophysiology* *90*, 3774-3782.

Masani, K., Vette, A.H., Kouzaki, M., Kanehisa, H., Fukunaga, T., and Popovic, M.R. (2007). Larger center of pressure minus center of gravity in the elderly induces larger body acceleration during quiet standing. *Neurosci Lett* *422*, 202-206.

Morasso, P.G., and Sanguineti, V. (2002). Ankle muscle stiffness alone cannot stabilize balance during quiet standing. *Journal of neurophysiology* *88*, 2157-2162.

Morasso, P.G., and Schieppati, M. (1999). Can muscle stiffness alone stabilize upright standing? *Journal of neurophysiology* *82*, 1622-1626.

Nolan, L., Grigorenko, A., and Thorstensson, A. (2005). Balance control: sex and age differences in 9- to 16-year-olds. *Developmental medicine and child neurology* *47*, 449-454.

Peterka, R.J. (2002). Sensorimotor integration in human postural control. *Journal of neurophysiology* *88*, 1097-1118.

Peterka, R.J., and Black, F.O. (1990). Age-related changes in human posture control: sensory organization tests. *Journal of vestibular research : equilibrium & orientation* *1*, 73-85.

Pinter, I.J., van Swigchem, R., van Soest, A.J., and Rozendaal, L.A. (2008). The dynamics of postural sway cannot be captured using a one-segment inverted pendulum model: a PCA on segment rotations during unperturbed stance. *Journal of neurophysiology* *100*, 3197-3208.

Riach, C.L., and Hayes, K.C. (1987). Maturation of postural sway in young children. *Developmental medicine and child neurology* *29*, 650-658.

Riach, C.L., and Hayes, K.C. (1990). Anticipatory postural control in children. *Journal of motor behavior* *22*, 250-266.

Riach, C.L., and Starkes, J.L. (1994). Velocity of centre of pressure excursions as an indicator of postural control systems in children. *Gait & posture* *2*, 167-172.

Rival, C., Ceyte, H., and Olivier, I. (2005). Developmental changes of static standing

balance in children. *Neurosci Lett* *376*, 133-136.

Safavynia, S.A., and Ting, L.H. (2012). Task-level feedback can explain temporal recruitment of spatially fixed muscle synergies throughout postural perturbations. *Journal of neurophysiology* *107*, 159-177.

Saffer, M., Kiemel, T., and Jeka, J. (2008). Coherence analysis of muscle activity during quiet stance. *Experimental brain research Experimentelle Hirnforschung Experimentation cerebrale* *185*, 215-226.

Sainburg, R.L., Ghilardi, M.F., Poizner, H., and Ghez, C. (1995). Control of limb dynamics in normal subjects and patients without proprioception. *Journal of neurophysiology* *73*, 820-835.

Sasagawa, S., Shinya, M., and Nakazawa, K. (2014). Interjoint dynamic interaction during constrained human quiet standing examined by induced acceleration analysis. *Journal of neurophysiology* *111*, 313-322.

Sasagawa, S., Ushiyama, J., Kouzaki, M., and Kanehisa, H. (2009). Effect of the hip motion on the body kinematics in the sagittal plane during human quiet standing. *Neurosci Lett* *450*, 27-31.

Scharli, A.M., van de Langenberg, R., Murer, K., and Muller, R.M. (2012). The influence of gaze behaviour on postural control from early childhood into adulthood. *Gait & posture* *36*, 78-84.

Schmitz, C., Martin, N., and Assaiante, C. (1999). Development of anticipatory postural adjustments in a bimanual load-lifting task in children. *Experimental*

brain research *Experimentelle Hirnforschung Experimentation cerebrale* 126, 200-204.

Schmitz, C., Martin, N., and Assaiante, C. (2002). Building anticipatory postural adjustment during childhood: a kinematic and electromyographic analysis of unloading in children from 4 to 8 years of age. *Experimental brain research Experimentelle Hirnforschung Experimentation cerebrale* 142, 354-364.

Scholz, J.P., and Schoner, G. (1999). The uncontrolled manifold concept: identifying control variables for a functional task. *Experimental brain research Experimentelle Hirnforschung Experimentation cerebrale* 126, 289-306.

Scholz, J.P., Schoner, G., Hsu, W.L., Jeka, J.J., Horak, F., and Martin, V. (2007). Motor equivalent control of the center of mass in response to support surface perturbations. *Experimental brain research Experimentelle Hirnforschung Experimentation cerebrale* 180, 163-179.

Scholz, J.P., Schoner, G., and Latash, M.L. (2000). Identifying the control structure of multijoint coordination during pistol shooting. *Experimental brain research Experimentelle Hirnforschung Experimentation cerebrale* 135, 382-404.

Seelaender, J., Fidler, V., and Hadders-Algra, M. (2013). Increase in impaired motor coordination in six-year-old German children between 1990 and 2007. *Acta paediatrica* 102, e44-48.

Shumway-Cook, A., and Woollacott, M.H. (1985). The growth of stability: postural control from a development perspective. *Journal of motor behavior* 17, 131-147.

Smith, J.W. (1957). The forces operating at the human ankle joint during standing. *J Anat* 91, 545-564.

Tiemeier, H., Lenroot, R.K., Greenstein, D.K., Tran, L., Pierson, R., and Giedd, J.N. (2010). Cerebellum development during childhood and adolescence: a longitudinal morphometric MRI study. *NeuroImage* 49, 63-70.

Todorov, E. (2004). Optimality principles in sensorimotor control. *Nature neuroscience* 7, 907-915.

Togo, S., Kagawa, T., and Uno, Y. (2012). Motor synergies for dampening hand vibration during human walking. *Experimental brain research Experimentelle Hirnforschung Experimentation cerebrale* 216, 81-90.

van Asseldonk, E.H., Carpenter, M.G., van der Helm, F.C., and van der Kooij, H. (2007). Use of induced acceleration to quantify the (de)stabilization effect of external and internal forces on postural responses. *IEEE transactions on bio-medical engineering* 54, 2284-2295.

Van der Fits, I.B., Otten, E., Klip, A.W., Van Eykern, L.A., and Hadders-Algra, M. (1999). The development of postural adjustments during reaching in 6- to 18-month-old infants. Evidence for two transitions. *Experimental brain research Experimentelle Hirnforschung Experimentation cerebrale* 126, 517-528.

van Soest, A.J., Haenen, W.P., and Rozendaal, L.A. (2003). Stability of bipedal stance: the contribution of cocontraction and spindle feedback. *Biological cybernetics* 88, 293-301.

Vasudevan, E.V., Torres-Oviedo, G., Morton, S.M., Yang, J.F., and Bastian, A.J.

(2011). Younger is not always better: development of locomotor adaptation from childhood to adulthood. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience* *31*, 3055-3065.

Watanabe, H., and Taga, G. (2006). General to specific development of movement patterns and memory for contingency between actions and events in young infants. *Infant behavior & development* *29*, 402-422.

Waugh, C.M., Blazevich, A.J., Fath, F., and Korff, T. (2012). Age-related changes in mechanical properties of the Achilles tendon. *J Anat* *220*, 144-155.

Williams, H.G., McClenaghan, B., and Ward, D.S. (1985). Duration of muscle activity during standing in normally and slowly developing children. *American journal of physical medicine* *64*, 171-189.

Winter, D.A. (2009). *Biomechanics and motor control of human movement*, 4th edn (Hoboken, N.J.: Wiley).

Winter, D.A., Patla, A.E., Prince, F., Ishac, M., and Gielo-Perczak, K. (1998). Stiffness control of balance in quiet standing. *Journal of neurophysiology* *80*, 1211-1221.

Winter, D.A., Patla, A.E., Rietdyk, S., and Ishac, M.G. (2001). Ankle muscle stiffness in the control of balance during quiet standing. *Journal of neurophysiology* *85*, 2630-2633.

Witherington, D.C., von Hofsten, C., Rosander, K., Robinette, A., Woollacott, M.H.,

and Bertenthal, B.I. (2002). The Development of Anticipatory Postural Adjustments in Infancy. *Infancy* 3, 495-517.

Wolff, D.R., Rose, J., Jones, V.K., Bloch, D.A., Oehlert, J.W., and Gamble, J.G. (1998). Postural balance measurements for children and adolescents. *Journal of orthopaedic research : official publication of the Orthopaedic Research Society* 16, 271-275.

Wolpert, D.M., Ghahramani, Z., and Jordan, M.I. (1995). An internal model for sensorimotor integration. *Science* 269, 1880-1882.

Wolpert, D.M., Miall, R.C., and Kawato, M. (1998). Internal models in the cerebellum. *Trends in cognitive sciences* 2, 338-347.

Wolpert, D.M., Pearson, K.G., and Ghez, C.P.J. (2013). The organization and planing of movement. In *Principles of neural science*, E.R. Kandel, J.H. Schwartz, T.M. Jessell, S. Siegelbaum, A.J. Hudspeth, and S. Mack, eds. (New York: McGraw-Hill Medical), pp. 743-767.

Woollacott, M.H., Bonnet, M., and Yabe, K. (1984). Preparatory process for anticipatory postural adjustments: modulation of leg muscles reflex pathways during preparation for arm movements in standing man. *Experimental brain research Experimentelle Hirnforschung Experimentation cerebrale* 55, 263-271.

Wu, J., McKay, S., and Angulo-Barroso, R. (2009). Center of mass control and multi-segment coordination in children during quiet stance. *Experimental brain research Experimentelle Hirnforschung Experimentation cerebrale* 196, 329-339.

Wu, Y.H., Pazin, N., Zatsiorsky, V.M., and Latash, M.L. (2012). Practicing elements versus practicing coordination: changes in the structure of variance. *Journal of motor behavior* 44, 471-478.

Yang, J.F., Lam, T., Pang, M.Y., Lamont, E., Musselman, K., and Seinen, E. (2004). Infant stepping: a window to the behaviour of the human pattern generator for walking. *Can J Physiol Pharmacol* 82, 662-674.

Yang, J.F., Scholz, J.P., and Latash, M.L. (2007). The role of kinematic redundancy in adaptation of reaching. *Experimental brain research Experimentelle Hirnforschung Experimentation cerebrale* 176, 54-69.

Zajac, F.E., and Gordon, M.E. (1989). Determining muscle's force and action in multi-articular movement. *Exercise and sport sciences reviews* 17, 187-230.

Zajac, F.E., Neptune, R.R., and Kautz, S.A. (2002). Biomechanics and muscle coordination of human walking. Part I: introduction to concepts, power transfer, dynamics and simulations. *Gait & posture* 16, 215-232.

Zajac, F.E., Neptune, R.R., and Kautz, S.A. (2003). Biomechanics and muscle coordination of human walking: Part II: Lessons from dynamical simulations and clinical implications. *Gait & posture* 17, 1-17.

Zhang, Y., Kiemel, T., and Jeka, J. (2007). The influence of sensory information on two-component coordination during quiet stance. *Gait & posture* 26, 263-271.

謝辞

本論文の作成ならびにこれまでの博士課程の生活にあたってご支援をくださった皆様に心より感謝申し上げます。

中澤公孝先生には、博士課程からの入学にも関わらず快く受け入れてくださり、遅々として進まない研究作業にも温かい目で見守りくださいました。中澤先生に指南していただいた課題がたくさん積み残されておりますので、今後の研究生活においてじっくりと考えて進めて参りたいと思います。ご指導いただき誠にありがとうございました、そして、今後ともよろしくお願いいたします。

博士論文の審査を担当してくださった今井先生、久保先生、水村先生、吉岡先生には貴重なご指摘をいただきました。お忙しい中、論文の質を上げるための多くの建設的なコメントをくださり、誠にありがとうございました。

笹川俊先生には、研究者としての心構えに加えて論文作成のイロハを細部から大局的な観点に至るまで様々な角度から繰り返し教えていただきました。私の研究の方向性についても日夜、休日にまで何度も何度もご相談に乗ってくださいました。本論文の作成にあたって先生の強力なご支援によってここまで辿りつくことができました。心から御礼申し上げます。

中澤研究室の皆様には実験機器の使い方から基本的な解析、論文の添削まで非常に幅広い面でお世話になりました。また、立位研究の初心者であった私にとって同じ立位姿勢チームの大庭尚子さんからのアドバイスは立位研究の基本を見直すための重要なものでした。中澤研の皆様にも心より感謝申し上げます。

工藤研究室の皆様にも心より感謝申し上げます。ミーティングや抄読会ではいつも貴重なご意見をくださり、研究の流れを見直すための貴重な時間となりました。3年間の短い時間ではありましたが本当にお世話になりました。

身体運動科学の先生方、学生の皆さんにも心よりお礼を申し上げます。身体運動のアットホームな雰囲気は、外部から入学した私にも入り込みやすく新しい環境へ早くなじむことで研究へもすぐに取り掛かることができました。また特に吉岡研究室・深代研究室のバイメカグループの皆さんは基本的な物理や数学の質問にも快く答えてくださり非常に助かりました。どうもありがとうございました。

教育学研究科の多賀源太郎先生をはじめ多賀ゼミや発達脳科学特論に参加された本郷の身体教育の皆様にもお礼申し上げます。多賀先生には授業を通じてこれまでに目を通したこともない様々な文献へ出会うきっかけを与えていただき、発達研究の第一人者として多賀先生の研究には沢山の刺激をいただきました。心より感謝申し上げます。

実験・調査にご協力いただいたお子さんや保護者の方々に心よりお礼申し上げます。皆様のおかげで大変貴重なデータを得ることができました。本当にありがとうございました。

また、駒場小学校、駒場保育園の校長先生、園長先生をはじめ全ての職員の皆様方には、お忙しい中にもかかわらず調査書類の配布や回収、子どもさんへの声掛けなど研究へ全面的に協力くださり、誠にお世話になりました。重ねてお礼申し上げます。

最後に、3年間、私を支えてくれた両親、家族、親せきの皆様には心より感謝いたします。仕事を辞めて学生に戻るとの私の言葉にも不満を言わず支えてくれた妻の紗和子には言葉にはできないほど感謝しています。3年間、私が研究や論文執筆に集中できるように常に気を配って環境を整えてくれました。いろいろと苦勞をかけましたがようやく論文を書き上げることができました。また、日々成長する長男の耕太郎の姿は発達研究に取り組む私の気持ちを鼓舞してくれました。本当にありがとう。