

鉛直方向への上肢運動の運動制御機構

山本 真史

論文要旨

私たち人間は、身体を鉛直下方向に牽引する重力環境下において、目的の運動を適切に遂行することができる。重力環境下における上肢運動の遂行は、中枢神経系が、上肢に働く重力の作用を考慮しているためであると考えられる。これまで、鉛直方向の上肢運動において、重力情報はフィードフォワード制御プロセスに組み込まれていることが示唆されてきた。本学位論文では、オンラインフィードバック制御プロセスにも重力情報が組み込まれているか否かという問題について検証することを研究の目的とした。オンラインフィードバック制御プロセスへの依拠が相対的に強いとされる到達把握運動において、鉛直上方向と下方向の運動のキネマティクスを比較、検討した。その結果、下方向への運動に比べて、上方向への運動で、大きな速度かつ早い時点で手を最大に開いていたことが確認された。また、視覚的に重量を予測できない物体が移動される時、物体の重量に応じて移動運動のキネマティクスに特異性が認められるかどうかを調査、検討した。到達把握運動の終了から物体の移動運動の終了までのキネマティクスを解析した結果、物体の把持から移動開始までの時間は、重量を予測できなかったことの影響を受けて延長していたが、その後の物体の移動運動においては、視認性の影響は弱まり、軽い物体よりも重い物体で移動運動の加速時間が長くなることを示した。この結果は、中枢神経系が、視覚的に物体の重量を予測できない場合、オンラインフィードバック制御プロセスにより、重量に応じた運動の制御を行っていることを示唆している。以上の研究結果を踏まえると、鉛直方向に上肢運動が行われる際、中枢神経系によって、オンラインフィードバック制御プロセスにも重力情報は組み込まれていることが示唆された。

目次

論文要旨

第 1 章 序論	1
1.1 研究の背景.....	1
1.2 研究の意義.....	9
1.3 研究の目的と論文の構成.....	9
第 2 章 鉛直方向の到達把握運動における時間的キネマティクスの方向依存性	11
2.1 緒言.....	12
2.2 方法.....	15
2.3 結果.....	19
2.4 考察.....	24
第 3 章 物体の移動運動における重力の利用	29
3.1 緒言.....	30
3.2 方法.....	33
3.3 結果.....	37

3.4	考察.....	40
第4章	統括総論.....	43
4.1	オンラインフィードバック制御プロセスへの重力情報の統合.....	43
4.2	鉛直方向への運動の制御における神経メカニズム.....	45
4.3	研究の意義と今後の展望.....	46
	引用文献.....	47
	謝辞.....	55

既公表論文

第1章

序論

1.1 研究の背景

1.1.1 研究の動機

本棚に手を伸ばして、書籍を手元に近づける。私たち人間は、この日常生活において頻出する行為を、特別な困難を感じることなく遂行している。この行為は日常的であるが故、身体機能の障害によってその遂行が困難になるなどの状況が生じない限り、特別に着目されることは稀である。しかしながら、一見単純なこの行為が重力環境下で遂行されている事実を鑑みると、この行為への関心は飛躍的に高まる。なぜなら、鉛直上下方向で行われるこの行為は、絶えず重力による鉛直下方向への牽引を受けながらも、適切に達成されているためである。私たちが、この行為を重力環境下において適切に遂行できる理由は、中枢神経系が、身体に働く重力の作用を考慮して運動を行っているためであると考えられる。それでは、重力環境下において、中枢神経系は、身体に作用する重力をどのように考慮して運動を制御しているのであろうか。本研究を遂行するに至った動機は、中枢神経系が重力の作用を考慮して運動を制御するメカニズムを明らかにすることであった。

1.1.2 重力情報のフィードフォワード制御プロセスへの統合

鉛直上下方向へのポインティング運動¹を対象にしたこれまでの研究結果から、鉛直方向への運動の制御において、中枢神経系が上肢に作用する重力を考慮していることが

¹ ポインティング運動とは、手あるいは指を標的点に移動させる運動である。

示唆されている。鉛直方向へのポインティング運動において、その運動学的特性（キネマティクス）は、重力に対する方向（鉛直上方向あるいは下方向）に依存して特異的であることが分かっている（Crevecoeur et al. 2009; Gaveau and Papaxanthis 2011; Gentili et al. 2007; Le Seac'h and McIntyre 2007; Papaxanthis et al. 2005; Papaxanthis et al. 1998a; Papaxanthis et al. 2003b; Papaxanthis et al. 1998b; Pozzo et al. 1998）。鉛直上方向あるいは下方向の標的点に対してポインティング運動が行われる時、その方向によって上肢に作用する重力の影響は異なる。重力は常に上肢を鉛直下方向に牽引するため、上方向へのポインティング運動では、私たちは重力に抗して上肢を移動しなければならない。反対に、下方向へのポインティング運動では、重力方向に沿って上肢を移動させることになる。鉛直方向へのポインティング運動に関する先行研究の多くは、運動方向によってそのキネマティクスが異なることを示しており、上方向への運動に比べて、下方向への運動において上肢の加速時間が長くなることを報告している（Crevecoeur et al. 2009; Gaveau and Papaxanthis 2011; Gentili et al. 2007; Le Seac'h and McIntyre 2007; Papaxanthis et al. 2005; Papaxanthis et al. 2003b; Papaxanthis et al. 1998b）。一方、水平面上のポインティング運動では、キネマティクスの非対称性は見られず（Gentili et al. 2007）、また、微小重力環境下では、鉛直上下方向へのポインティング運動におけるキネマティクスの非対称性が消失することが報告されている（Papaxanthis et al. 2005）。

これら鉛直方向へのポインティング運動におけるキネマティクスの非対称性は、運動の開始直後に生じることから、フィードフォワード制御プロセス²に起因することが示唆されており（Gaveau and Papaxanthis 2011）、このことから、中枢神経系は重力情報を運動計画プロセスに組み込んでいるものと考えられている。鉛直方向へのポインティ

² フィードフォワード制御プロセスとは、運動開始前に予め生成されている運動指令に基づいて、運動が遂行される制御プロセスである。運動中に生じる運動誤差は監視されない。（cf. Wolpert et al. 2012）

ング運動と同様に、起立や着座といった運動においても、重力情報が運動計画プロセスに組み込まれていることが示唆されている(Papaxanthis et al. 2003a)。

1.1.3 鉛直方向の運動制御における重力の利用

前節で述べたような、中枢神経系における運動制御プロセスへの重力情報の組み込みは、運動課題を安定して適切に達成する目的のためだけに行われているわけではないと考えられる。上述のように、鉛直方向へのポインティング運動において、上肢への重力の作用は運動方向によって異なるが、Gaveau and Papaxanthis (2011)は、運動方向に応じたキネマティクスの特異性から、中枢神経系は、身体に働く外力（すなわち重力）を利用する運動制御プロセスを有している可能性を提案した。

重力は、筋力に代わって身体を鉛直下方向に牽引する動力源になり得る。したがって、運動制御における重力利用の利点は、筋出力に伴う生理学的エネルギー消費を減少させ得ることにある。さらに、重力を利用することの利点は、運動の正確性を低下させる要因となり得る、筋出力に伴う信号強度依存ノイズ(Harris and Wolpert 1998; Jones et al. 2002)を減少させる点にもある。Papaxanthis et al. (2003b)は、鉛直方向へのポインティング運動において、中枢神経系が、筋力の代わりに重力を利用している可能性を示した。ポインティング運動と同様に、Furuya et al. (2009)は、打鍵運動における上肢の鉛直落下運動には、筋力の代わりに重力が利用されていることを示唆した。これらの知見を踏まえると、中枢神経系は、鉛直方向への運動において、運動の目的に応じて重力を有効に利用していると考えられる。

1.1.4 重力情報のフィードバック制御プロセスへの統合の可能性

私たちが適切に運動の目的を達成するためには、フィードフォワード制御プロセスに加えて、オンラインフィードバック制御プロセス³を利用する必要がある。前々節で述べたように、鉛直方向へのポインティング運動においては、重力情報はフィードフォワード制御プロセスに組み込まれていることが示唆されているが、その一方で、重力情報は、オンラインフィードバック制御プロセスにも組み込まれている可能性が、以下の知見から推察される。

重力加速度は、頭頸部に加えられる直線および回転角加速度のセンサーである内耳の前庭器によって感知されている(Cullen 2012; Goldberg et al. 2012; Wilson and Melvill-Jones 1979)。この前庭器への経皮電気刺激 (galvanic vestibular stimulation : GVS)によって、一次求心性前庭神経の活動を人為的に変化させる手法が知られている。到達運動課題(Bresciani et al. 2002a)や上肢の姿勢を維持する課題(Pu et al. 2012)の遂行中に GVS を負荷すると、これらのキネマティクスに変化が生じることが報告されている。このことは、GVS がオンラインフィードバック制御プロセスに影響を及ぼすことを示唆している。これらの知見から、フィードフォワード制御プロセスのみならず、オンラインフィードバック制御プロセスにおいても重力情報が組み込まれている可能性が推察される。重力情報がオンラインフィードバック制御プロセスに組み込まれている可能性をより詳細に検証するためには、重力の作用が運動に対してより明確に影響を与える、鉛直上方向と鉛直下方向への運動課題を比較、検証する必要があった。

オンラインフィードバック制御プロセスを相対的に強く反映する行為として、冒頭の本棚に手を伸ばし、書籍を手元に近づける行為が考えられる。この行為は、手を伸ばして書籍を把握する運動（到達把握運動）と、把持した書籍を手元に近づける運動（移動

³ フィードバック制御プロセスとは、運動の遂行状況を感覚信号によって監視しながら、運動誤差を修正する制御プロセスである。

運動)によって構成されている。Carnahan et al. (1993)は、到達把握運動およびポインティング運動の課題遂行中に、ターゲットの位置を変化させ、これに対する運動の修正動作について調査した。その結果、到達把握運動においてのみ、運動開始後まもなく修正動作が生じることを報告した。この結果より、到達把握運動は、ポインティング運動に比べて、オンラインフィードバック制御プロセスに強く依拠していることが示唆されている(Carnahan et al. 1993)。

他方、Brouwer et al. (2006)は、物体重量の予測性が移動運動のキネマティクスに及ぼす影響を調査した。その結果、予測に反した重量の物体を挙上させる時、予測に反していたことが物体を把持し挙上を開始するまでの時間を遅延させるが、物体の挙上運動そのものには影響を与えないことを示した。このことから、物体の把持から挙上が始まるまでの時間は、物体重量に応じて、物体に適用される力がオンラインで調節されていたことを示唆している。

上記から、物体に手を伸ばして把握する行為、そしてその物体を移動させる行為は、共にオンラインフィードバック制御プロセスに強く依拠しているものと考えられる。これらの行為が鉛直方向に行われることにより、重力情報がオンラインフィードバック制御プロセスに組み込まれている可能性を、より明確に評価できると考えられた。本学位論文は、2つの研究により構成されている。まずはじめに、到達把握運動について調査した。さらに、把持した物体の移動運動について調査を行った。これら2つの研究結果から、上肢の運動において、オンラインフィードバック制御プロセスに重力情報が組み込まれ、利用されている可能性をより明確にする目的で、評価と検討を行った。

1.1.5 到達把握運動に関する先行研究

到達把握運動に関する研究は、その運動の詳細なキネマティクスを報告した

Jeannerod (1981, 1984)の貢献により進展し、近年の研究に至る(Castiello 2005; Castiello and Ansuini 2009)。到達把握運動は、到達運動と把握運動という異なる2つの運動成分から構成される協調運動であると考えられており(Jeannerod 1981, 1984; van de Kamp and Zaal 2007)、上腕、前腕および手を制御する多くの筋の協調的な活動によって成立している。到達運動は、これから把握しようとする物体に向かう手の移動に関する運動の成分である。把握運動は、物体の把持を可能にする手の姿勢形成に関する運動の成分である。これら両運動成分のキネマティクスは、実験環境に応じて変化することが知られている。例えば、運動の開始位置からターゲットの物体までの距離は、手の運動速度に関与し、距離の増加によって手の運動速度が増加する(e.g. Bootsma et al. 1994; Jakobson and Goodale 1991; Kudoh et al. 1997)。また、把握する物体サイズは、手を開く大きさと関連しており、物体サイズの増加に従って手を開く大きさが増加する(e.g. Brenner and Smeets 1996; Connolly and Goodale 1999; Zaal and Bootsma 1993)。そのほか、運動開始時の手の姿勢が手の開き方に影響する(Hesse and Deubel 2009; Saling et al. 1996; Timmann et al. 1996)など、これまでに種々の研究において、到達把握運動中のキネマティクスに影響する要因が調査されてきた。

しかしながら、重力が到達把握運動のキネマティクスに与える影響について調査した研究は、その数が限られる。Bock (1996)は、パラボリック飛行⁴による重力環境の変化(微小重力および過重力)を利用し、この変化が仮想物体への到達把握運動のキネマティクスに与える影響を調査した。その結果、重力環境の変化が、仮想物体を把持する際の手を開く最終的な大きさに影響を及ぼすことが示された。一方、Verheij et al. (2013)は、地球上において、実験参加者を含む実験装置全体を重力軸に対して傾けて運動方向を操作することにより、重力が到達把握運動に与える影響を調査した。その結果、到達

⁴ パラボリック飛行とは、微小重力および過重力環境を人為的に生成する飛行のことである。

把握運動の方向に依存して、重力が人指し指の経路高に影響を及ぼすことが示された。

上記2つの先行研究は、重力が到達把握運動の遂行に及ぼす影響を、キネマティクスの空間的性質を示すパラメータを用いて報告している。しかし、到達把握運動の制御が重力によってどのように影響されているかをより包括的に理解するためには、空間的性質のみならず、時間的性質を示すパラメータについても評価、検討する必要があると考えた。本学位論文を構成する2つの研究のうち1つは、重力が到達把握運動に与える影響を、キネマティクスの時間的性質を示すパラメータを用いて調査した。

1.1.6 物体の移動運動に関する先行研究

これまで、いくつかの先行研究において、把持した物体を移動させる運動のキネマティクスが調査されてきた (Brouwer et al. 2006; Eastough and Edwards 2007)。把持した物体を挙上する運動のキネマティクスは、物体の質量に影響されることが報告されている。物体への重力の作用の大きさ (すなわち重量) は、物体の質量と重力加速度 (9.8 m/s^2) が積算された値であるため、把持した物体を挙上させる時に、物体に働く重力の作用は、その質量に依存する。物体の質量が増加する時、その増加に応じて物体に適用される力は大きくなり (Gordon et al. 1991; Johansson and Westling 1984, 1988)、物体を把持してから挙上を開始するまでの時間が延伸する (Brouwer et al. 2006; Eastough and Edwards 2007; Weir et al. 1991)。さらに、物体を挙上する運動の最大速度は、重い物体に比べて軽い物体で大きな値を示すことが報告されている (Brouwer et al. 2006; Eastough and Edwards 2007)。これらの研究結果をまとめると、中枢神経系は、物体の重量を考慮して、物体の移動運動を制御していることが示唆される。

上述のように、鉛直方向への運動の制御において、中枢神経系は重力を有効に利用していると考えられている。把持した物体を鉛直方向へ移動させる運動において、中枢神

経系が物体の重量を考慮するだけでなく、利用している可能性について検討するためには、鉛直下方向への物体の移動運動において評価される必要があった。把持した物体を鉛直下方向へ移動させる場合、物体の重量は、上肢を鉛直下方向に牽引する力に影響を及ぼし得ると考えられる。すなわち、軽い物体を鉛直下方向に移動させる時に比べて、相対的に重い物体を移動させる時において、鉛直下方向に上肢を牽引する力は大きくなり、物体の重量を有効に利用した移動運動のキネマティクスが見られると推察される。そこで、本学位論文を構成する2つの研究のもう一方において、物体の重量が鉛直下方向への物体の移動運動のキネマティクスに及ぼす影響が調査された。

また、把持した物体を挙上させる運動のキネマティクスは、物体の視覚情報に基づく質量予測の成否に影響を受けることが分かっている。物体の質量の予測と実際の質量が異なった場合、物体を把持して挙上を開始されるまでの時間がその影響を受けることが報告されている(Brouwer et al. 2006)。予測した質量よりも重い物体を挙上させる場合、物体を把持して挙上を開始するまでの時間は、予測した質量の物体を挙上させる場合よりも長くなる。しかしながら、物体を挙上する運動の最大速度は、予測の成否に影響を受けず、物体質量の大きさのみに影響を受けていた(Brouwer et al. 2006)。このことから、物体の把持から挙上開始までの時間内に、把持と挙上に必要となる力が即座に検出されていることが示唆される。このことは、中枢神経系は、指が物体に接触した際に生じる体性感覚情報に基づいて物体の重量を認知し、物体を移動させ始めるまでの時間を調節することにより、その後の物体の移動運動を重量に応じて制御していることが推察される。本研究では、物体の重量の視認が困難であり、物体と指との接触によって初めて重量の認知が為される状況を設定して実験を行った。これにより、中枢神経系がオンラインフィードバック制御プロセスに基づいて、重量に応じた運動制御を行っているか否かについての検証を行った。

1.2 研究の意義

私たち人間は、重力環境下において重力の影響を受けながらも、身体を巧みに制御することで、運動の目的を達成することができる。このことから、中枢神経系は、重力が身体運動に及ぼす作用を表象していることが示唆される。鉛直方向への運動制御の仕組みを明らかにすることは、中枢神経系が重力の作用と身体運動とをどのように関連づけているのか、すなわち、本研究の遂行は、重力環境下における運動制御の本質的理解に導くものであると考えられる。

上述のように、重力は、筋力に代わって身体を鉛直下方向に牽引する動力源になり得る。運動制御における重力利用の利点は、筋出力に伴う生理学的エネルギー消費を抑制させ得る点、および運動の正確性を低下させる要因となり得る、筋出力に伴う信号強度依存ノイズ(Harris and Wolpert 1998; Jones et al. 2002)を減少させ得る点にある。それゆえに、筋力に換えて重力を積極的に利用することは、エネルギーの効率化により、少ない生理学的エネルギー消費で、正確な運動の遂行を可能にするかもしれない。この観点に立てば、日常の生活動作のみならず、スポーツの実践と指導の現場に応用され、パフォーマンス向上に寄与する可能性も有する。

以上より、本研究は、重力が鉛直方向への運動に及ぼす影響を学術的に明らかにすると同時に、重力環境下で生活を営む私たち人間が、重力をより良く活かして生きるために応用され得る知識を提供するものであると言える。

1.3 研究の目的と論文の構成

本学位論文の目的は、オンラインフィードバック制御プロセスに重力情報が組み込まれている可能性を検証することである。

本学位論文は4つの章から構成される。第1章では、研究に至った背景とその意義に

ついて述べた。第2章では、鉛直方向への到達把握運動に関する研究について述べている。第3章では、物体を把持し、鉛直方向に移動させる運動に関する研究について述べている。第4章では、本学位論文を総括し、結論を導いている。

第2章

鉛直方向の到達把握運動における時間的キネマ ティクスの方向依存性

Yamamoto S, Kushiro K.

Direction-dependent differences in temporal kinematics for
vertical prehension movements.

Experimental Brain Research (印刷中)

2.1 緒言

日常生活において、私たちの身体は重力に拘束されているため、常に鉛直下方向に牽引されている。そのような重力環境下において、私たちが意図する行為を適切に行える理由は、身体に作用する重力を考慮しながら行為を遂行しているためであろう。例えば、棚の上のカップに手を伸ばして把握する時、あるいは足元のボールを拾い上げる時、中枢神経系は、運動方向に応じて異なる腕や手への重力の作用を考慮した運動計画および制御を行う必要がある。

先行研究より、鉛直上方向および下方向へのポインティング運動において、中枢神経系が、重力情報を運動計画プロセスに組み込んでいることが示唆されている (Crevecoeur et al. 2009; Gaveau and Papaxanthis 2011; Gentili et al. 2007; Papaxanthis et al. 2005; Papaxanthis et al. 2003b; Papaxanthis et al. 1998b; Pozzo et al. 1998)。地球上で鉛直方向へのポインティング運動が行われる時、下方向への運動に比べて、上方向への運動において加速時間が短くなり、運動方向に依存したキネマティクスの非対称性が生じることが確認されている (Crevecoeur et al. 2009; Gaveau and Papaxanthis 2011; Gentili et al. 2007; Le Seac'h and McIntyre 2007; Papaxanthis et al. 2005; Papaxanthis et al. 2003b; Papaxanthis et al. 1998b)。さらに、Papaxanthis et al. (2005)は、パラボリック飛行による微小重力環境下においてポインティング運動課題を行い、微小重力環境に暴露されることにより、運動方向に依存するキネマティクスの非対称性が見られなくなることを示した。これらの知見を考え合わせると、重力情報は運動計画プロセスに組み込まれていることが示唆される。

鉛直上方向および下方向へのポインティング運動に見られる運動方向に依存したキネマティクスの非対称性は、上肢に働く重力の力学的作用の予測に基づくフィードフォワード制御プロセスに依ると考えられている (Gaveau and Papaxanthis 2011)。Gaveau and Papaxanthis (2011)は、鉛直方向のポインティング運動において、運動の

開始直後からキネマティクスの非対称性が見られたことから、上方向および下方向へのポインティング運動において、キネマティクスの非対称性が生じる要因として、フィードフォワード制御プロセスが関与していることを示唆した。フィードフォワード制御プロセスに加えて、Bresciani et al. (2002a)の研究結果は、オンラインフィードバック制御プロセスが、鉛直方向の目的指向型運動におけるキネマティクスの非対称性に関与している可能性を推察させる。Bresciani et al. (2002a)は、到達運動課題の遂行中に、重力センサーとして機能する前庭器を経皮電気刺激し、その結果、刺激に応じて到達運動の軌道が偏移することを明らかにした。この知見は、前庭感覚系が到達運動のオンラインフィードバック制御プロセスに関与していることを示唆する。以上から、筆者は、オンラインフィードバック制御プロセスは、鉛直方向への目的志向型運動に見られる方向依存的なキネマティクスの非対称性を生成する1つの要因であると推測する。

到達把握運動は、ポインティング運動に類似した目的志向型運動の1つであり、ポインティング運動に比べ、オンライン制御プロセスに強く依拠する点で異なることが先行研究によって示唆されている(Carnahan et al. 1993)。到達把握運動は、到達運動と把握運動という異なる2つの運動成分から構成されると考えられている(Jeannerod 1981, 1984; van de Kamp and Zaal 2007)。到達運動成分は、これから把握しようとする物体に向かう手の移動に関する運動成分であり、把握運動成分は、物体の把持を可能にするための手の姿勢形成に関する成分である。到達運動成分のキネマティクスは、手の空間位置の経時変化から算出される速度曲線、および加速度曲線に基づいて評価される(cf. Jeannerod 2009; van Vliet et al. 2013)。他方、把握運動成分のキネマティクスは、親指と人差し指の指間距離の経時変化に基づいて評価される。

Bock (1996)は、パラボリック飛行中に到達把握運動課題を行い、重力環境の変化(微小重力および過重力)が、到達把握運動のキネマティクスに及ぼす影響を調査した。その結果、重力環境の変化に応じて把握運動成分の空間的キネマティクスが変化すること

を明らかにした。この研究結果は、パラボリック飛行中の重力環境下のみならず、地球上においても、到達把握運動中にポインティング運動で観察されたようなキネマティクスの方向依存的な非対称性が見られるのではないかと、という疑問を想起させる。最近、Verheij et al. (2013)は、地上において、実験参加者を含む実験装置全体を重力軸に対して傾けることで身体に及ぼす重力の作用方向を変化させる操作を行い、到達把握運動に対する重力の効果を調べた。その結果、到達把握運動中の人差し指の空間的キネマティクスは、重力の方向に依存して変化することが示された。Verheij et al. (2013)は、到達把握運動のキネマティクスの空間的側面に対する重力の効果を解明したが、到達把握運動への重力の効果についてより深い理解を得るためには、さらに、キネマティクスの時間的側面に関する知識が必要となる。したがって、本研究において、筆者らは、鉛直方向の到達把握運動に対する重力の効果を、運動の時間的キネマティクスに焦点を当て、より包括的な理解を得ることに努めた。

鉛直方向のポインティング運動において、中枢神経系は筋力に代わって重力を利用することが示唆されている(Papaxanthis et al. 2003b)。同様に、打鍵運動において上肢を降下させる際、重力が筋力に代替されることが示されている(Furuya et al. 2009)。これらの結果は、中枢神経系は、鉛直方向への運動を制御する際、運動方向に応じて重力を利用している可能性を示している。この観点から、筆者らは、ポインティング運動と同様に、鉛直方向への到達把握運動においても、中枢神経系は重力を利用しているのではないかと考えた。到達把握運動の到達運動成分はポインティング運動のキネマティクスに類似しているため、上方向への運動が、下方向への運動に比べて加速時間が短くなると予測した。把握運動成分において、重力は、上方向への運動では手を開くことを促進し、下方向への運動では手を閉じることを促進すると想定される。そして、両指への重力作用の効果を促進するために、上方向への運動では手を上方に向け、下方向への運動では手を下方に向けることが予測された。このような想定に基づくと、上方向への運

動では、運動開始後早い時点で最も手の開きを大きくする一方、下方向への運動では、運動開始後遅い時点で手の開きを最大にすることが予測された。結果として、鉛直方向への到達把握運動に見られるキネマティクスの時間的側面において、運動方向に依存した非対称性が見られることが予測された。

2.2 方法

2.2.1 実験参加者

実験参加者は、14名の健常な成人（男性8名、女性6名、20～24歳）であった。エジンバラ利き手テスト(Oldfield 1971)によって実験参加者の利き手を評価した結果、全ての実験参加者が右利きであった。実験に先立ち、実験手順の説明を行い、書面にて実験参加の同意を得た。本実験は、京都大学大学院人間・環境学研究科人間情報・動物実験倫理委員会によって承認されており、ヘルシンキ宣言（1975）を遵守して行われた。

2.2.2 実験のセットアップおよび手続き

実験参加者は、体幹の長軸が重力軸に沿うように、標的物体に正対して椅子に座った（図 2.1A）。実験参加者の正面上方および下方に発泡スチロール製の2つの球体（直径 35 mm）が、把握対象の物体として設置された。上下2つの球体の中心点が、実験参加者の正中面上で、腕を完全に伸展した時の肩峰から橈骨茎状突起までの腕長に等しい距離になるよう、2つの球体の位置が調整された。さらに、物体間の中心点の高さは、実験参加者の肩峰の高さに一致させた。球体間の鉛直距離は 520 mm であった。

各物体の実験参加者側の表面には小さな点が印されており、これを運動開始位置とした。実験参加者は、親指と人差し指の先端部を互いに接触させると同時に、それらが水平軸に一致するよう並べ、両指を点上に配置した（図 2.1B）。実験参加者は、物体に手を伸ばして、親指と人差し指で把持するよう求められ（図 2.1C）、その際、できる限り

第2章 鉛直方向の到達把握運動における時間的キネマティクスの方向依存性

正確かつ素早く行うよう教示された。実験参加者は、一方の物体から他方の物体に向けて手を移動させることにより、鉛直上方向（重力に抗う方向）、あるいは鉛直下方向（重力に沿った方向）への到達把握運動を遂行した。本実験は3つのブロックから成っていた。各ブロックは、上方向と下方向がランダムな順序で各5回繰り返される、計10回の試行から成っていた。実験参加者の筋疲労の影響を取り除く目的で、各試行間に約30秒間の休止と、各ブロック間に約3分間の休止を設定した。本実験の開始に先立ち、実験参加者は1ブロック（各方向5試行、計10試行）の練習試行を行った。

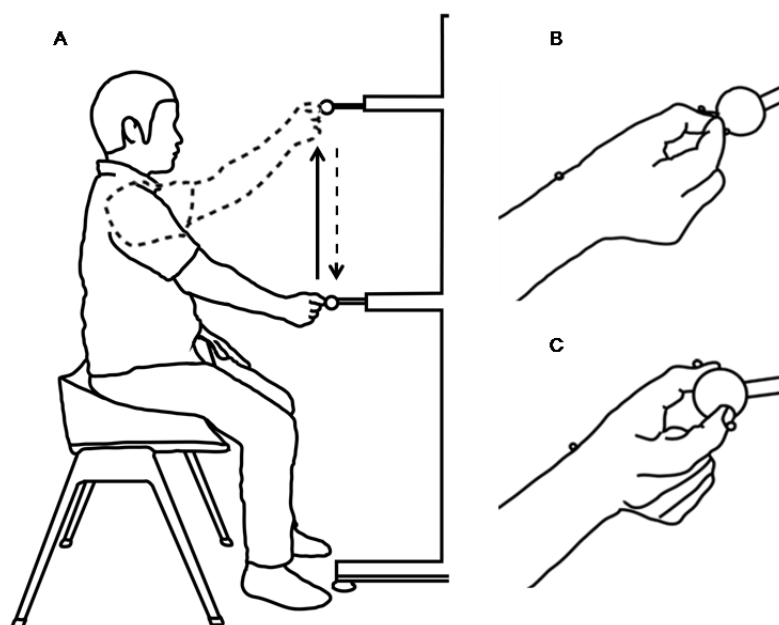


図 2.1 実験セットアップの概略図 (A) および運動開始時 (B) と終了時 (C) の典型的な手の姿勢。実線および破線で描かれた上肢は、上方向および下方向への運動開始時の上肢の姿勢を表している。

毎試行の開始前に2種類のビーブ音（単発あるいは連発のビーブ音）が呈示され、これから行う運動の方向（上方向あるいは下方向）が指示された。単発のビーブ音は上方向への到達把握運動条件を示し、実験参加者は、親指と人差し指を下方の物体に置いた状態で、開始信号を待機した。反対に、連発のビーブ音は下方向への到達把握運動条件を示し、実験参加者は、上方の物体上に両指を置いて開始信号を待機した。運動の方向

を指示する単発あるいは連発のビープ音が呈示された 5 秒後に、運動開始を指示する単発のビープ音が呈示され、これを合図に実験参加者は運動を開始した。

実験参加者の右手親指爪上、人差し指爪上、および手首（橈骨茎状突起）の上には、予め反射マーカー（直径 3 mm）が貼付されており、モーションキャプチャーシステム（OptiTrack、Natural Point 社）により、上記 3 点の経時的な空間位置座標値がサンプリング周波数 100 Hz で記録された。

2.2.3 データ解析

取得された時系列の 3 次元位置データは、2 次のバターワースローパスフィルタによって、遮断周波数 10 Hz で平滑処理が施された。手首の反射マーカーは、到達把握運動のうち、到達運動成分のキネマティクスを解析、評価するために用いられた。親指と人差し指の反射マーカーから、両マーカー間の 3 次元空間上の距離として定義される指間距離が算出され、把握運動成分のキネマティクスの評価に用いられた。手首および指間距離の速度は、各々の位置データを 3 点微分アルゴリズムによって時間微分することにより算出された。同様に、手首の加速度は、手首の速度データを時間微分することによって算出された。到達把握運動の開始は、手首の速度が 25 mm/s を 5 フレーム連続で超えた時の最初のフレームと定義された。到達把握運動の終了は、運動の開始から手首の速度が 25 mm/s を 5 フレーム連続で下回った時の最初のフレームと定義された。

到達運動成分のキネマティクスを評価する目的で、次のパラメータを設定し、算出した：運動時間（movement time : MT）、手首の最大速度（peak wrist velocity : PWV）、手首の最大加速度（peak wrist acceleration : PWA）、手首の最大速度までの時間（time to peak wrist velocity : TPWV）。MT は、到達把握運動の開始から終了までの時間を示し、これを分母とする TPWV、および後述の最大指間距離までの時間（time to peak grip aperture : TPGA）を算出する目的で求められた。PWV および PWA は、到達運

動成分の運動方向に依存したキネマティクスの非対称性を評価する目的で算出された。TPWV は、手首の加速に要した時間が MT 中に占める割合で表現され、鉛直方向のポインティング運動で見られたような、重力情報が運動計画プロセスに組み込まれているか否かを評価する目的で算出された。

鉛直方向への到達把握運動中の把握運動成分において、重力は両指に作用するトルクを生成し、手を開く、あるいは閉じる作用をもたらすと考えられる。中枢神経系が、把握運動成分の制御において重力を利用するのであれば、両指に作用する重力トルクを利用するために、上方向への運動では手を上に向け、下方向への運動では手を下に向けると予測された。その結果、上方向への運動において、手を開くことを促進する重力トルクの作用は、手を開くにつれて大きくなると考えられる。それゆえに、下方向への到達把握運動に比べて、上方向への運動において、運動開始後の早い時点で、素早く、そして把握する物体までの距離が遠い地点において手を最大に開くことが予測された。他方、下方向への到達把握運動では、手が閉じることを促進するトルクが手の開きを抑制するであろうと考えられるため、運動開始から遅い時点で、そして物体からの近い距離において手を最大に開くであろうと予測された。両指に作用する重力を中枢神経系が利用するというこれらの予測を検証するために、把握運動成分のキネマティクスを表す次のパラメータが設定され、算出された：最大指間距離 (peak grip aperture : PGA)、最大指間距離までの時間 (time to peak grip aperture : TPGA)、最大開指速度 (peak aperture opening velocity : POV)、最大閉指速度 (peak aperture closing velocity : PCV)、開指距離 (aperture opening distance : OD)、閉指距離 (aperture closing distance : CD)。TPGA は、開指に要する時間が到達運動成分の MT に占める割合を示す。POV は、TPGA の期間に生じる最大開指速度を示し、PCV は、TPGA 後に見られる最大閉指速度の絶対値を表す。OD は、到達把握運動の開始から PGA が発現するまでに手首が空間を移動した距離を示し、CD は、PGA の発現から到達把握運動の終了

までに手首が空間を移動した距離を表す。

重力トルクの手を開く作用、あるいは閉じる作用は、手の姿勢に依存すると考えられるため、本研究で用いた反射マーカの位置データを用いて、親指と手首、および人差し指と手首の空間位置関係を調査することで、おおよそその手の姿勢を推定することができると考えた。そこで、親指、人差し指、および手首の鉛直軸上の位置を測定し、パラメータ ΔZ_{t-w} および ΔZ_{i-w} を算出した。 ΔZ_{t-w} および ΔZ_{i-w} は、それぞれ、親指と手首、および人差し指と手首の鉛直 (Z) 方向の座標値の差分を表現する。 ΔZ_{t-w} および ΔZ_{i-w} の値から、両指が上方向を向いているか、あるいは下方向を向いているかについておおよそその推定ができ、これにより、重力トルクが開指、あるいは閉指に作用していたかを知ることが可能であると考えた。

各パラメータにおいて、各実験参加者の各条件における全ての試行間での平均値が算出された。全パラメータの正規性を検定する目的で、コルモゴロフ-スミルノフ検定を実施した結果、TPWV および CD を除く全てのパラメータは、正規分布していることが確認された。TPWV および CD を除く全てのパラメータにおいて、運動方向の違いが及ぼす効果を調べる目的で、対応のある t 検定を実施した。一方、正規性が認められなかった TPWV および CD に関しては、ウィルコクソンの符号順位検定が用いられた。仮説検定の有意水準は、0.05 に設定された。

2.3 結果

全 14 名の実験参加者による到達把握運動の多くの試行から、適切にデータが取得されたが、ごくわずかの試行 (14 / 420 試行、3.33%) において、マーカが正しく検出されず、これらのデータは解析から除外された。406 試行のデータから、到達運動成分および把握運動成分のキネマティクスに関わるパラメータが算出された。全実験参加者間の平均値 ± 標準誤差を求め、表 2.1 に記載した。

表 2.1 到達把握運動のキネマティクスパラメータの平均値、標準誤差および統計学的有意性

	Upward	Downward	Significance
Reaching component			
MT (ms)	945 (31)	938 (34)	n.s.
PWV (mm/s)	1227 (50)	1232 (61)	n.s.
PWA (mm/s ²)	7064 (629)	6434 (698)	n.s.
TPWV (%)	32 (1)	36 (1)	**
Grasping component			
PGA (mm)	74 (2)	73 (2)	n.s.
TPGA (%)	65 (2)	67 (2)	*
POV (mm/s)	277 (25)	250 (26)	*
PCV (mm/s)	136 (13)	131 (11)	n.s.
OD (mm)	440 (8)	426 (5)	n.s.
CD (mm)	44 (5)	32 (6)	*

括弧外の数値が平均値であり、括弧内の数値が標準誤差である。

MT：運動時間、PWV：手首の最大速度、PWA：手首の最大加速度、TPWV：手首の最大速度までの時間
 PGA：最大指間距離、TPGA：最大指間距離までの時間、POV：最大開指速度、PCV：最大閉指速度
 OD：開指距離、CD：閉指距離

2.3.1 到達運動成分のキネマティクス

到達運動成分のキネマティクスを表す手首の速度経時変化を図 2.2 に示す。速度曲線は、およそベル型を示した。手首の最大速度は到達運動時間の 50 %以内で発現し、非対称な曲線であった。上方向への到達把握運動における手首の速度は、下方向への運動よりも、運動開始後早い時間で最大値に到達しており（図 2.2 における▽）、より小さな TPWV を示した。TPWV に関して、上方向への運動と下方向への運動の間に有意な差が見られた ($z = -3.05$, $p < 0.005$)。一方、MT、PWV および PWA においては、運動方向の違いによる有意な差は見られなかった（それぞれ $t_{(13)} = 0.56$, $p = 0.587$; $t_{(13)} = -0.20$, $p = 0.848$; $t_{(13)} = 1.39$, $p = 0.188$)。

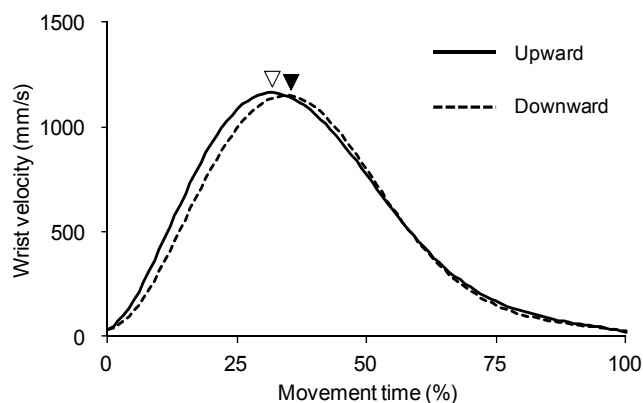


図 2.2 上方向および下方向への運動による手首の速度変化

実線および破線で描かれた速度曲線は、いずれも実験参加者間で平均化された曲線である。▽は上方向への運動における PWV の時点を表し、▼は下方向への運動における PWV の時点を表している。

2.3.2 把握運動成分のキネマティクス

把握運動成分を示す指間距離、および指間速度をそれぞれ図 2.3A,B に示した。上方向および下方向への運動中に見られる指間距離は、運動開始後、最大値に到達するまで徐々に増加し（開指局面）、その後減少を示した。上方向への運動の指間距離、および指間速度の経時変化は、下方向への運動によって示された経時変化と異なっていた。上方向への運動（図 2.3A における▽）は、下方向への運動（図 2.3A における▲）に比べ、運動開始後早い時間に PGA に到達していた。TPGA は、上方向への運動で $65 \pm 2\%$ 、下方向への運動で $67 \pm 2\%$ であり、それらは有意に異なっていた ($t_{(13)} = -2.2$, $p < 0.05$)。一方、上方向への運動で見られた PGA は、下方向への運動よりもわずかに大きかったが、それらの差は統計的に有意ではなかった ($t_{(13)} = 1.55$, $p = 0.144$)。さらに、下方向への運動（図 2.3B における▲）に比べて、上方向への運動（図 2.3B における▽）で有意に大きな POV を確認した ($t_{(13)} = 2.7$, $p < 0.05$)。しかしながら、PCV は、運動方向間で有意な差を示さなかった（図 2.3B における△および▼； $t_{(13)} =$

-0.76、 $p = 0.462$)。

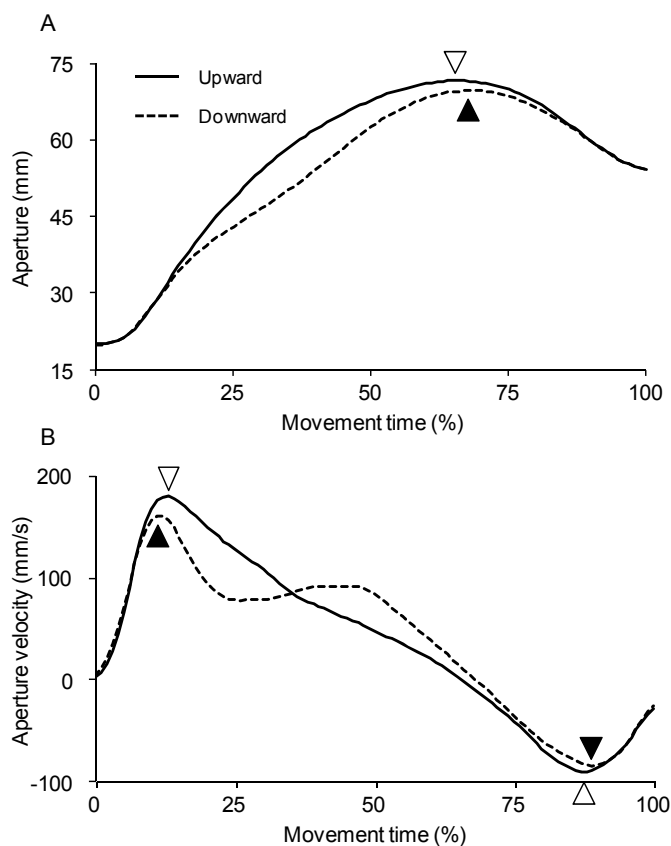


図 2.3 上方向および下方向への運動による指間距離 (A) および指間速度 (B) の変化両図における実線および破線で描かれた速度曲線は、いずれも実験参加者間で平均化された曲線である。指間距離曲線 (A) において、▽は上方向への運動における PGA の時点を表し、▲は下方向への運動における PGA の時点を表している。指間速度曲線 (B) において、▽は上方向への運動における POV の時点を表し、▲は下方向への運動における POV の時点を表している。また、運動後半における△は上方向への運動における PCV の時点を表し、▼は下方向への運動における PCV の時点を表している。

本研究では、運動方向の違いによる時間的キネマティクスの差異を調査するだけでなく、空間的キネマティクスの差異の検討も行った。上方向への運動によって生じる把握運動成分の CD は、下方向への運動に比べて、大きな値を示した ($z = -2.73$ 、 $p < 0.05$)。

このことは、実験参加者が上方の物体に手を移動させる時、PGA を迎えた位置から運

動終了の位置まで、手首がより長い距離を移動していたことを示す。反対に、ODに関しては、運動方向の違いによる有意な差は見られなかった ($t_{13} = 1.77$, $p = 0.101$)。

重力トルクの作用が開指、あるいは閉指のどちらを促進するかを推定する目的で、上方向および下方向への運動中の親指と手首、人差し指と手首の鉛直軸上の距離を測定した(図2.4A-D)。上方向への運動中、親指および人差し指の鉛直軸上の位置は、一貫して手首の位置よりも高く(図2.4A, B)、両指と手首の位置間の差分の値(ΔZ_{t-w} および ΔZ_{i-w})は、運動の進展に伴って徐々に増加する傾向が見られた。下方向への運動において、 ΔZ_{t-w} および ΔZ_{i-w} の値は、運動の開始後減少し、負の値(両指の鉛直位置よりも手首の鉛直位置が高いこと)を示すことが予測されたが、解析の結果、下方向への運動開始後に ΔZ_{t-w} および ΔZ_{i-w} の値は大きな減少を示したが、運動遂行中は一貫して正の値を維持した(図2.4C, D)。

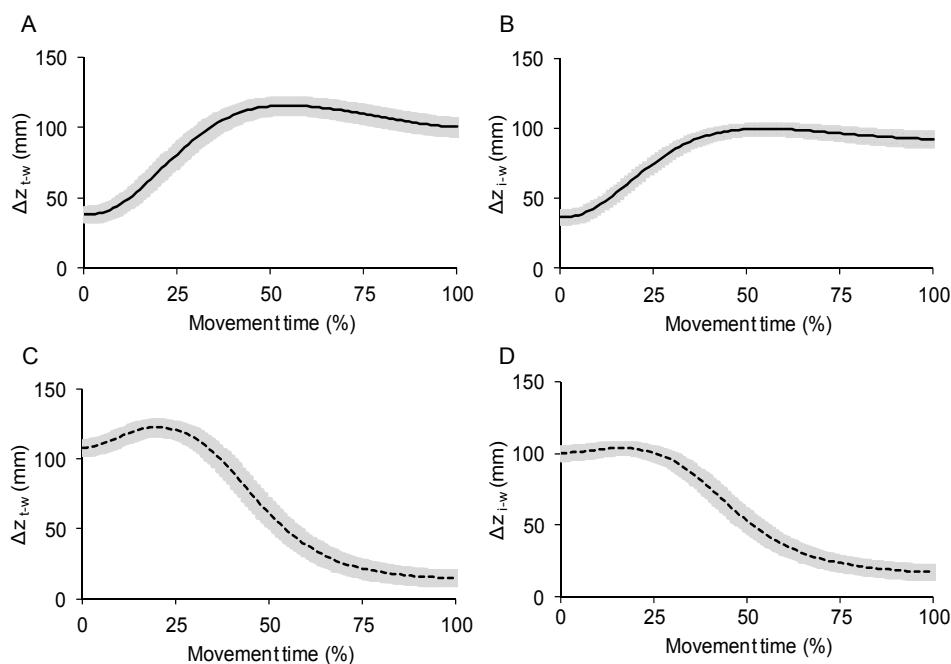


図2.4 上方向および下方向への運動による ΔZ_{t-w} と ΔZ_{i-w} の変化

全ての図における曲線は、実験参加者間で平均化された曲線である。AとBは、上方向への運動における親指と手首、および人差し指と手首の鉛直方向の距離を表している。CとDは、下方向への運動における親指と手首、および人差し指と手首の鉛直方向の距離を表している。灰色の帯は、標準誤差を表している。

2.4 考察

本研究において、筆者らは、鉛直方向への到達把握運動において、運動方向に応じて重力がキネマティクスの時間的側面に影響を及ぼすか否かを調査した。その結果、到達運動成分および把握運動成分の時間的キネマティクスが、運動方向に応じて異なることが確認された。到達運動成分に関しては、下方向への運動に比べて、上方向への運動で最大速度までの時間 (TPWV) が短かった。把握運動成分に関しては、下方向への運動に比べて、上方向への運動において、運動開始後早い時間で最大指間距離が現れ (TPGA)、かつ大きな速度で開指していた (POV)。また、下方向への運動に比べて、上方向への運動において、最大指間距離が現れた後に手首が移動した距離 (CD) が長いことが明らかになり、把握運動成分の空間的キネマティクスにおいても、運動方向に依存した到達把握運動のキネマティクスの違いが観察された。

到達運動成分において、下方向への運動に比べて、上方向への運動における TPWV が、小さい結果を示した。これは、鉛直方向へのポインティング運動で見られる、運動方向に依存したキネマティクスの非対称性の結果 (Crevecoeur et al. 2009; Gaveau and Papaxanthis 2011; Gentili et al. 2007; Le Seac'h and McIntyre 2007; Papaxanthis et al. 2005; Papaxanthis et al. 2003b; Papaxanthis et al. 1998b) と類似している。故に、到達把握運動の到達運動成分の制御メカニズムは、ポインティング運動の制御メカニズムと部分的に共通していることが示唆される。このことから、ポインティング運動と同様に、鉛直方向への到達把握運動において、運動方向に依存したキネマティクスの差異が現れる要因の1つとして、フィードフォワード制御プロセスが関与していることが示唆される。しかし、PWV および PWA は、上方向への運動と下方向への運動の間で有意な差を示さなかった。本研究の結果とは対照的に、ポインティング運動に関する先行研究では、下方向への運動に比べて、上方向への運動は、大きな最大速度と最大加速度の両方とも、またはいずれか一方を示すことが報告されている (Gaveau and

Papaxanthis 2011; Gentili et al. 2007; Papaxanthis et al. 1998b)。これらの結果から、到達把握運動の到達運動成分の制御メカニズムは、ポインティング運動の制御メカニズムと部分的には共通しているが、完全に同じではないことを示唆している。ポインティング運動において、私たちは、腕の運動を制御するだけでよいが、到達把握運動では、手と腕の協調的制御が必要とされる。さらに、到達把握運動は、ポインティング運動に比べて、相対的に複雑な情報処理が要求され(Rand et al. 2007)、オンラインフィードバック制御プロセスにより強く依存することが示唆されている(Carnahan et al. 1993)。したがって、ポインティング運動の制御に比べて、到達把握運動の制御は、必要とされる情報処理の要求度合いが大きいことが示唆される。そのような要求の大きな運動を遂行する際、中枢神経系は、到達把握運動の制御に必要な要求を抑えるために、速度と加速度の大きさを抑制した可能性が考えられる。また、上方向への運動では、重力に対抗するために相対的に大きな筋力を発揮していたと考えられる。運動速度の増加に伴って大きな筋力が要求されることで、信号強度依存ノイズが増加すると考えられるが、ノイズの増加は運動の正確性を低下させ得る(Fitts 1954; Harris and Wolpert 1998; Jones et al. 2002)。したがって、本研究において、到達運動成分の最大速度と最大加速度が運動方向に依存した違いを示さなかったことから、中枢神経系は、信号強度依存ノイズの増加を回避するために、上方向への運動の速度と加速度を抑制したと考えられた。

到達運動成分と同様に、指間距離および指間速度の時間変化で示された(図 2.3A, B) 把握運動成分の時間的キネマティクスにおいても、運動方向に依存した非対称性が見られた。下方向への運動に比べて、上方向への運動を行った時、最大指間距離が現れるまでの時間(TPGA)は短く、最大開指速度(POV)の値は大きかった。さらに、空間的なキネマティクスを表すパラメータの1つである閉指距離(CD)もまた、下方向への運動に比べて、上方向への運動における値は大きかった。本研究では、把握運動成分のキネマティクス(例えば、運動中に親指と人差し指の基部周りに作用する重力トルク)は

直接的に計測されなかった。しかし、TPGA、POV、およびCDの値が運動方向に依存していた結果は、運動方向によって親指と人差し指への異なる重力作用に由来していたことが、 ΔZ_{t-w} および ΔZ_{i-w} の数値から推測される。重力に抗する必要がある上方向への運動を行う際、両指の鉛直軸上の位置は手首の位置よりも一貫して高く正の値を維持し、さらに、両指と手首の鉛直位置の差が、運動の推移に伴ってより一層の増加を示した。これらを踏まえると、親指および人差し指に作用した重力は、手を開く局面では、より一層手の開きを促進するトルクを生成し、他方で手を閉じる局面では、手を閉じることに拮抗的に作用するトルクを生成したと考えられる。この考えは、下方向への運動に比べて、上方向への運動における相対的に短いTPGA、大きなPOV、および大きなCDを得た結果に矛盾せず、重力の作用は、開指を促進したという考えを支持する。

他方、重力方向に沿った下方向への運動では、両指が下方向を向くこと、重力は閉指局面で閉指を促進するトルクを生成すること、および開指局面では開指に抗するトルクを生成することを予測していた。しかしながら、予想に反して、両指の鉛直軸上の位置は、手首の位置よりも一貫して低くはならなかった(図 2.4C, D)。この結果は、下方向への運動において、重力トルクは開指を促進する効果の得られる状況下にあったと考えられ、中枢神経系は、上方向への運動と同様に、重力を利用して手を開く運動の戦略を選択し、実行していた可能性を明確に否定することはできない。しかし、両指と手首の鉛直軸上の位置の差分(ΔZ_{t-w} および ΔZ_{i-w})は、運動開始後に大きく低下しており、また運動の進展に伴って手の姿勢を水平方向に近づけるように変化させていた結果(図 2.4C, D)を考え合わせると、下方向への運動では、重力トルクにより開指を促進する効果を、上方向への運動と同程度利用していたとは考えにくい。この結果が生じた要因の1つとして、本研究の実験セットアップ上の制約に依るものが挙げられる。上下2つの物体間の距離が、上方向から下方向に手が移動する際に、両指の向きが上から下方向に切り替わるために十分に長い距離でなかった可能性がある。もし下方の物体位置が

十分に低い位置に存在していたならば、両指の向きは下方向を指し、中枢神経系が閉指を促進する重力トルクの作用を積極的に利用していたかもしれない。

先行研究から、鉛直方向のポインティング運動(Papaxanthis et al. 2003b)および打鍵運動(Furuya et al. 2009)において、中枢神経系は、筋力に換えて重力を利用することが示唆されている。本研究の到達把握運動課題における把握運動成分に関しても同様に、中枢神経系が、両指に作用する重力効果を手の筋力に換えて利用する結果、上方向への運動では開指、下方向への運動では閉指を促進すると予測した。結果として、下方向への運動において、重力トルクが手を閉じることを促進する明確な証拠を得ることはできなかったが、少なくとも上方向への運動に関しては、重力トルクが開指を促進する効果を生み出していたことが示唆される。上方向への運動で見られた、相対的に短いTPGA、相対的に大きなCDおよびPOVは、上方向への運動における手の筋活動の減少、および開指を促進する重力の効果が利用されていることを反映しているものと思われた。したがって、鉛直方向への到達把握運動において、それら時間的および空間的キネマティクスが運動方向に依存して非対称性を示した本研究の結果は、おそらく中枢神経系が、手の筋力に換えて重力を利用していることを表している。

一般的に、正確な運動の遂行が難しい条件下において、私たちは意識的あるいは無意識的に、運動をできるだけ正確に遂行するための安全な運動戦略を選択する。重力に抗する上方向への運動は、より大きな腕の筋活動を引き起こし、信号強度依存ノイズの増加に従って正確な運動の遂行を困難にする可能性がある(Harris and Wolpert 1998; Jones et al. 2002)。本研究では上方向への運動において、PGAが運動開始後早期に、かつ物体までの距離が遠い位置で発現していた。これらの結果は、正確な到達把握運動を達成するために、時間的および空間的に閉指局面を長く保つ、安全で確実な運動戦略の実行を反映しているのかもしれない。この考えを支持するように、到達把握運動遂行時に視覚遮断を行い、正確な運動の遂行を難しくした場合、閉指が運動開始後早期に始

まるか、物体までの距離が遠い位置で始まるかの両方、またはいずれか一方が観察される(Churchill et al. 2000; Connolly and Goodale 1999; Jakobson and Goodale 1991; Rand et al. 2007)。このことから、本研究における、運動方向に依存して観察された時間的および空間的キネマティクスの差異は、上方向への運動の制御における目的達成のための安全で確実な運動戦略の選択を反映していたのかもしれない。

目的指向型運動において、運動方向に依存したキネマティクスの非対称性を引き起こすもう1つのメカニズムとして、オンラインフィードバック制御プロセスが想定された。本研究では、到達運動成分および把握運動成分において、運動方向に依存したキネマティクスの非対称性が観察されたが、この非対称性がフィードフォワード制御プロセスとオンラインフィードバック制御プロセスの両方、もしくはいずれか一方に起因していたことを直接的に指し示す明確な根拠は得ることはできなかった。しかし、本研究の結果は、ポインティング運動よりもオンライン制御プロセスに強く依存する到達把握運動において(Carnahan et al. 1993)、運動方向に依存した非対称性が存在することを明確に示した。この結果は、フィードフォワード制御プロセスに加え、オンラインフィードバック制御プロセスが、鉛直方向への目的指向型運動に見られる運動方向に依存したキネマティクスの非対称性に関与している可能性を含意している。この点に関する包括的な理解を促進するために、今後、新たな知見が加えられることが期待される。

本研究は以下に要約される。重力が鉛直方向への到達把握運動の時間的キネマティクスに影響するか否かを調べた結果、運動方向に依存したキネマティクスの差異を確認した。この結果は、私たち人間が、重力環境下において潜在的に行っている合理的な運動制御の様相を反映していると考えられる。鉛直方向への到達把握運動におけるキネマティクスの非対称性は、中枢神経系が重力を考慮し、また重力を利用するように運動を計画し、遂行していることを示唆する。

第3章

物体の移動運動における重力の利用

Yamamoto S, Shiraki Y, Kushiro K. (投稿準備中)

3.1 緒言

コーヒーカップに手を伸ばし、それを口元に運ぶ。日常生活で頻出するこの行為に見られるように、私たち人間は、手を伸ばして把持した物体を目標位置に移動させる行為を適切に遂行することができる。私たちが物体を把持して目標位置まで適切に移動させることのできる理由は、物体の移動において、その物体の重量を考慮しているからであると考えられる。

地球上に存在して質量を持つ全ての物体は、重力の作用により鉛直下方向に牽引されるが、私たち人間の身体もその例外ではない。それゆえ、重力環境下で運動を遂行する場合、私たちは重力が運動に及ぼす影響を常に考慮する必要がある。

先行研究より、鉛直方向へのポインティング運動において、中枢神経系が重力情報を考慮していることが示唆されている (Crevecoeur et al. 2009; Gaveau and Papaxanthis 2011; Gentili et al. 2007; Le Seac'h and McIntyre 2007; Papaxanthis et al. 2005; Papaxanthis et al. 1998a; Papaxanthis et al. 2003b; Papaxanthis et al. 1998b; Pozzo et al. 1998)。重力は鉛直下方向へ上肢を牽引するため、鉛直上方向と下方向へ上肢を移動させる場合、重力が上肢に及ぼす影響は運動方向により異なる。先行研究から、鉛直方向へのポインティング運動のキネマティクスは、上方向への運動に比べて、下方向への運動において上肢の加速時間が長くなることが報告されている (Crevecoeur et al. 2009; Gaveau and Papaxanthis 2011; Gentili et al. 2007; Le Seac'h and McIntyre 2007; Papaxanthis et al. 2005; Papaxanthis et al. 2003b; Papaxanthis et al. 1998b)。

鉛直方向への運動において、中枢神経系が重力情報を考慮する理由は、単に運動課題を適切に達成する目的のためだけではないと考えられる。Gaveau and Papaxanthis (2011)は、鉛直上方向および下方向に応じたポインティング運動のキネマティクスの特異性を踏まえ、中枢神経系が、身体に働く外力（すなわち重力）を利用する運動制御プ

ロセスを有している可能性を提案した。ポインティング運動や打鍵運動など、鉛直方向への上肢の運動制御において、中枢神経系は、筋力に換えて重力を利用することが示唆されている(Furuya et al. 2009; Papaxanthis et al. 2003b)。鉛直方向への上肢の運動における重力の利用は、筋出力に伴う生理学的エネルギー消費を減少させ得るだけでなく、運動の正確性を低下させる要因となり得る筋出力に伴う信号強度依存ノイズ(Harris and Wolpert 1998; Jones et al. 2002)を減少させ得る利点を有している。

鉛直方向への上肢の運動における重力の利用は、中枢神経系が上肢に作用する重力を考慮していることで達成されていると考えられる。では、把持した物体を鉛直方向へ移動させる運動のように、手指による物体の操作を伴った鉛直方向への運動の場合、中枢神経系は上肢だけでなく、物体に作用する重力をも考慮し、利用することで運動を制御するのであろうか。

これまで、いくつかの先行研究において、把持した物体を鉛直方向へ移動させる運動のキネマティクスが調査されてきた(Brouwer et al. 2006; Eastough and Edwards 2007)。把持した物体を挙上する運動のキネマティクスは、物体の質量に影響されることが報告されている。物体への重力の作用の大きさ(すなわち重量)は、物体の質量と重力加速度(9.8 m/s^2)が積算された値であるため、把持した物体を挙上させる時に、物体に働く重力の作用は、その質量に依存する。物体の質量が増加する時、その増加に応じて物体に適用される力は大きくなり(Gordon et al. 1991; Johansson and Westling 1984, 1988)、物体を把持してから挙上を開始するまでの時間が延伸する(Brouwer et al. 2006; Eastough and Edwards 2007; Weir et al. 1991)。さらに、物体を挙上する運動の最大速度は、重い物体に比べて軽い物体で大きな値を示すことが報告されている(Brouwer et al. 2006; Eastough and Edwards 2007)。これらの研究結果をまとめると、把持した物体を鉛直方向へ移動させる場合、中枢神経系は、物体の重量を考慮して、物体の移動運動を制御していることが示唆される。

把持した物体を鉛直方向へ移動させる運動において、中枢神経系が、物体の重量を考慮するだけでなく、利用している可能性について検討するために、鉛直下方向への物体の移動運動を本研究の課題とした。把持した物体を鉛直下方向へ移動させる場合、物体の重量は、上肢を鉛直下方向に牽引する力に影響を及ぼすと考えられる。すなわち、軽い物体を鉛直下方向へ移動させる時に比べて、相対的に重い物体を移動させる場合、鉛直下方向へ上肢が牽引される力が大きくなると推察される。中枢神経系が、鉛直下方向に移動させる物体の重量を考慮するだけでなく、利用するのであれば、軽い物体を鉛直下方向へ移動させる時に比べて、重い物体を移動させる時の加速時間は長くなるであろうと推察された。

また、本研究では、鉛直下方向への物体の移動運動課題に際して、物体の重量の視認性が物体の移動運動に及ぼす影響についても考慮された。これまで、把持した物体を挙上させる運動のキネマティクスが、物体の視覚情報に基づく質量予測の成否に影響を受けることが分かっている。予測された物体の質量と実際の質量が異なった場合、物体を把持して挙上を開始されるまでの時間がその影響を受けることが報告されている(Brouwer et al. 2006)。予測した質量よりも重い物体を挙上させる場合にはその時間が長くなり、予測した質量よりも軽い物体を挙上させる場合にはその時間が短くなる。しかしながら、物体を挙上する運動の最大速度は、予測の成否に影響を受けず、物体の質量の大きさのみに影響を受けていた(Brouwer et al. 2006)。このことから、物体の把持から挙上開始までの時間内に、把持と挙上に必要となる力が即座に検出されていることが示唆される。このことは、中枢神経系は、指が物体に接触した際に生じる体性感覚情報に基づいて物体の重量を認知し、物体を移動させ始めるまでの時間を調節することにより、その後の物体の移動運動を重量に応じて制御していることが推察される。本研究において、筆者らは、物体の重量の視認が困難であり、物体と指との接触によって初めて重量の認知が為される状況を設定し、その状況が、鉛直下方向への物体の移動運動時

に物体の重量が利用されることに影響を及ぼすか否かを調査した。この状況においては、把持してから物体の移動を開始するまでの時間が調節されることで、その後の物体の移動運動は重量に応じて制御されるものと筆者は予測した。

3.2 方法

3.2.1 実験参加者

実験参加者は、11名の健常な成人（男性7名、女性4名、20～26歳）であった。エジンバラ利き手テスト（Oldfield 1971）によって実験参加者の利き手を評価した結果、全ての実験参加者が右利きであった。実験に先立ち、実験手順の説明を行い、書面にて実験参加への同意を得た。本実験は京都大学大学院人間・環境学研究科人間情報・動物実験倫理委員会により承認されており、ヘルシンキ宣言（1975）を遵守して行われた。

3.2.2 実験のセットアップおよび手続き

実験参加者は、ヘッドフォンを装着し、体幹の長軸が重力軸に沿うように、標的物体に正対して椅子に座った（図 3.1）。実験参加者の正面上方に、直径 40 mm の球体 4 種類（金属製の黒球：257 g、金属製の灰球および発泡スチロール製の灰球：それぞれ 257 g および 2 g、発泡スチロール製の白球：2 g）のいずれかが、移動対象の物体として設置された。各球体は、壁面から水平軸に沿って実験参加者側に突き出た金属製の棒に装着された。各球体の中心点は、実験参加者の正中面上に位置した。実験参加者が着席した椅子には、運動開始点が印された木製の机が備付られていた。球体の中心点は、運動開始点から前方 300 mm かつ鉛直上方 400 mm に位置し、その位置から鉛直下方 400 mm の位置に球体を最終的に移動させる標的地点が設置された。

実験参加者は、親指と人差し指を互いに接触させ、木製板上の運動開始点の上に配置した。実験参加者は、物体に手を伸ばして親指と人差し指で球体を把持し、鉛直下方向

第3章 物体の移動運動における重力の利用

の標的地点まで球体を移動させるよう求められた。その際、実験参加者は、到達把握運動から球体の移動運動までを一連の行為として遂行し、正確に遂行できる範囲内で、できる限り素早く行うよう教示された。到達把握運動の終了から球体移動にかけてのキネマティクスに焦点を当てるために、球体を把持する際の親指と人差し指の角度を規定することで（把持における親指の角度：重力軸に対して時計周り 225 度、人差し指の角度：45 度）、球体の移動開始時における手の初期姿勢を統制した。

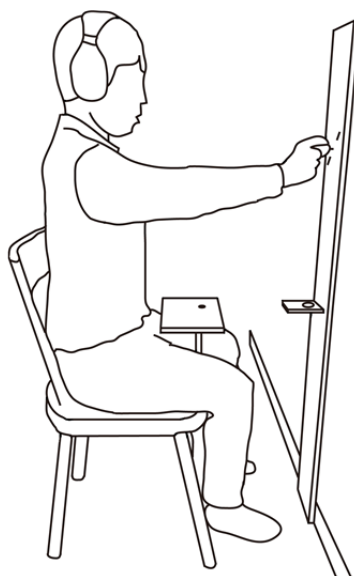


図 3.1 実験セットアップの概略図

実験参加者は、椅子に装着された机上から上方向に位置する球体へ到達把握運動を行い、その後、球体を鉛直下方向の木板上の標的地点まで移動させた。

本実験は 3 つのブロックから成っていた。各ブロックは、4 種類の球体がランダムな順序で各 5 回呈示される計 20 試行から成っていた。実験参加者の筋疲労の影響を取り除く目的で、各試行間に約 15 秒間の休止と、各ブロック間に約 1 分間の休止を設定した。本実験の開始に先立ち、実験参加者は、異なる重量の物体に慣れるために黒球と白球を手にとって、それらを 1 分間自由に操作した。その後、実験参加者は 1 ブロック（各球体 3 試行、計 12 試行）の練習試行を行った。

毎試行の開始前に、実験参加者は、親指と人差し指を互いに接触させて運動開始点上に配置した。その後、実験参加者のヘッドフォンを通して単発のビープ音が呈示され、実験参加者はこのビープ音を合図に両眼を閉眼した。単発のビープ音の呈示直後に、ホワイトノイズが5秒間呈示され、その間に、実験補助者が4種類いずれかの球体を壁面の金属棒に設置した。ホワイトノイズは、球体を設置する際に生じ得る金属製の棒との接触音によって、球体の種類が識別されることを防止するために呈示された。ホワイトノイズの呈示終了直後に単発のビープ音が再び呈示され、実験参加者はこのビープ音を合図に両眼を開眼し、設置された球体を2秒間注視した。その後さらに単発のビープ音が呈示され、実験参加者は運動を開始した。実験参加者は、灰球を注視する際に、球体間の視覚的相違を積極的に検出しないように教示された。また、実験参加者が灰球を注視している間に、視覚的な相違が検出されることを防止するために、課題遂行に支障のない範囲で実験室を暗くした。

実験参加者の右手首（橈骨茎状突起）上には、予め反射マーカ（直径3 mm）が貼付されており、モーションキャプチャーシステム（OptiTrack、Natural Point 社）により、右手首の経時的な空間位置座標値がサンプリング周波数100 Hzで記録された。

3.2.3 データ解析

取得された時系列の3次元位置データは、2次のバターワースローパスフィルタによって、遮断周波数10 Hzで平滑処理が施された。速度データは、位置データを3点微分アルゴリズムによって時間微分することにより算出された。同様に、加速度データは、速度データを時間微分して算出された。到達把握運動の開始は、マーカ（マーカー）の速度が70 mm/sを3フレーム連続で超えた時の最初のフレームと定義された。到達把握運動の終了は、到達把握運動の開始からマーカ（マーカー）の速度が70 mm/sを3フレーム連続で下回った時の最初のフレームと定義された。球体の移動運動の開始は、到達把握運動の終了か

らマーカーの速度が 70 mm/s を 3 フレーム連続で越えた時の最初のフレームと定義された。球体の移動運動の終了は、移動運動の開始からマーカーの速度が 70 mm/s を 3 フレーム連続で下回った時の最初のフレームと定義された。なお、到達把握運動の終了から球体の移動運動の開始にかけて、マーカーが 70 mm/s を 3 フレーム連続で一過性に超えることが、いくらかの試行で確認された。この場合には、速度曲線を視覚的に調査し、球体の移動運動の開始前と思われるフレームを任意に識別し、そのフレームから 70 mm/s を 3 フレーム連続で越えた時の最初のフレームを移動運動の開始時点とした。

球体の把持から移動にかけてのキネマティクスを分析するために、次のパラメータを算出した：移動運動の遅延時間 (transport delay : TD)、移動運動時間 (transport time : TT)、移動運動の最大速度 (peak velocity : PV)、移動運動の最大速度までの時間 (time to peak velocity : TPV)、移動運動の最大加速度 (peak acceleration : PA)。TD は、到達把握運動の終了から球体の移動運動の開始までの時間を示し、球体の移動に際して球体に加えられる把持力および移動力の蓄積を反映しているものと考えられる (cf. Brouwer et al. 2006)。TT は、球体の移動開始から終了までの時間を示し、これを分母として使用する TPV を算出する目的で求められた。PV、TPV、および PA は、球体の移動運動における球体の重量、およびその視認性の効果を評価する目的で算出された。とりわけ、TPV は、TT の割合で表現される加速時間を示し、球体の移動運動における重力の利用を評価するためのパラメータとして算出された。

各パラメータにおいて、各実験参加者の各条件における全ての試行間での平均値が算出された。全パラメータは、球体の重量 (2 水準 : 257 g vs. 2 g) およびその視認性 (2 水準 : 黒および白球 vs. 灰球) を被験者内要因とする反復測定分散分析によって統計学的に検定された。反復測定分散分析の結果、有意な交互作用もしくは有意な主効果が確認された場合には、ボンフェローニの方法による多重比較検定が行われた。統計解析における有意水準は、0.05 に設定された。

3.3 結果

全 11 名の実験参加者のうち 1 名が、2 つの灰球の視覚的相違を検出したと言及したため、その実験参加者のデータは統計解析から除外された。なお、その他 10 名の実験参加者は、2 つの灰球の視覚的相違を検出しなかったと報告した。10 名の実験参加者によるほぼ全ての試行から適切にデータが取得されたが、ごくわずかな試行 (2 / 600 試行、0.3 %) のデータが、モーションキャプチャーシステムの技術的問題のために統計解析から除外された。598 試行のデータから、到達把握運動終了から球体の移動運動終了にかけてのキネマティクスのパラメータが算出された。全実験参加者間の平均値 ± 標準誤差を、表 3.1 に記載した。

表 3.1 物体の移動運動に関するキネマティクスパラメータの平均値と標準誤差

	Heavy		Light	
	Identified	Unidentified	Identified	Unidentified
TD (ms)	301 (38)	402 (54)	221 (31)	256 (37)
TT (ms)	878 (31)	914 (38)	818 (35)	857 (38)
PV (mm/s)	702 (26)	682 (30)	734 (35)	742 (32)
TPV (%)	48 (1)	49 (1)	45 (1)	47 (1)
PA (mm/s ²)	3217 (331)	3143 (300)	3441 (359)	3500 (358)

括弧外の数値が平均値であり、括弧内の数値が標準誤差である。

TD : 移動運動の遅延時間、TT : 移動運動時間、PV : 移動運動の最大速度、

TPV : 移動運動の最大速度までの時間、PA : 移動運動の最大加速度

各球体における TD を図 3.2 に示した。反復測定分散分析の結果、球体の重量およびその視認性の要因間に交互作用が確認された ($F_{(1,9)} = 14.48, p < 0.005$)。多重比較検定の結果、TD に対する各重量における球体の視認性の影響は、球体が重かった場合には、

視認できた黒球での TD に比べて、視認できなかった灰球での TD が大きな値を示し ($p < 0.01$)、同様に、球体が軽かった場合には、視認できた白球での TD に比べて、視認できなかった灰球での TD が大きな値を示した ($p < 0.05$)。また、各視認性における重量の影響に関して、視認できた場合には、軽い白球での TD に比べて重い黒球での TD が大きな値を示し ($p < 0.01$)、同様に、視認できなかった場合、軽い灰球での TD に比べて重い灰球での TD が大きな値を示した ($p < 0.01$)。これらの結果は、軽い球体に比べて重い球体で、さらには重い球体の場合でも視認できる球体に比べて視認できない球体で、球体の把持から移動開始までの時間が長かったことを示している。

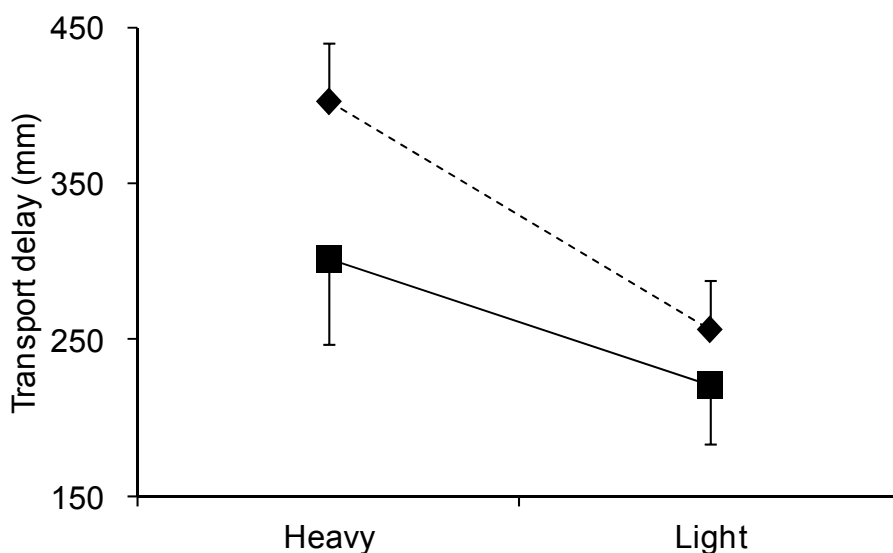


図 3.2 到達把握運動の終了から球体の移動運動の開始までの時間 (TD)

Heavy は重い球体 (257 g)、Light は軽い球体 (2 g) を表している。■は球体の重量を視認できた条件 (黒球および白球)、◆は球体の重量を視認できなかった条件 (灰球) を表している。

TT に関しては、球体の重量およびその視認性に有意な主効果が確認された (それぞれ $F_{(1,9)} = 30.23, p < 0.001$ 、 $F_{(1,9)} = 8.00, p < 0.05$)。この結果は、軽い球体に比べて重い球体において、また、球体の重量を視認できた時に比べて視認できなかった時におい

て、物体の移動運動に要した時間が長かったことを示している。

各球体における TPV を図 3.3 に示した。反復測定分散分析の結果、物体の重量にのみ主効果が認められた ($F_{(1,9)} = 12.36, p < 0.01$)。物体重量の視認性に関しては傾向が認められ ($F_{(1,9)} = 3.45, p = 0.10$)、要因間の交互作用も有意ではなかった ($F_{(1,9)} = 2.91, p > 0.1$)。これらの結果は、球体の移動運動における加速時間が、軽い球体に比べて、重い球体で長かったことを示している。

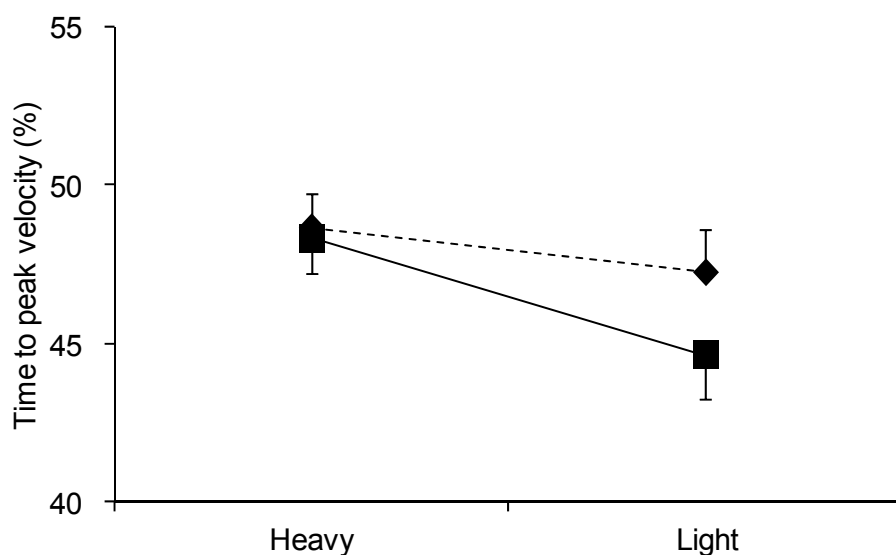


図 3.3 球体の移動運動における最大速度までの時間 (TPV)

Heavy は重い球体 (257 g)、Light は軽い球体 (2 g) を表している。■は球体の重量を視認できた条件 (黒球および白球)、◆は球体の重量を視認できなかった条件 (灰球) を表している。

PV に関しては、物体の重量にのみ主効果が確認された ($F_{(1,9)} = 11.28, p < 0.01$)。この結果は、重い球体に比べて軽い球体を移動させる時に、移動運動の最大速度が大きかったことを示している。同様に、PA に関して、物体の重量にのみ主効果が確認された ($F_{(1,9)} = 6.20, p < 0.05$)。この結果は、重い球体に比べて軽い球体を移動させる時に、移動運動の最大加速度が大きかったことを示している。

3.4 考察

本研究において、筆者らは、把持された物体が鉛直下方向に移動される時、中枢神経系がその物体の重量を考慮し、それを利用した運動が遂行されるか否かについて検討した。さらに、筆者らは、把持した物体の重量を視覚的に予測できない場合に、指に物体を接触させてからその物体を移動させ始めるまでの時間を調節することで、移動運動における重量に応じた運動の制御が認められるか否かについて検討した。

実験の結果、軽い物体を移動させた時に比べて、重い物体を移動させた時に加速時間が長いことが明らかとなった。さらに、物体の重量を視覚的に予測することができなかつた場合、物体の把持からその物体の移動開始までの時間は延長したが、その後の物体の移動運動においては視認性の影響は弱まり、軽い物体に比べて重い物体で加速時間が長くなっていた。これらの結果は、中枢神経系が、物体の重量を利用して鉛直方向への運動を制御していることを示唆するとともに、視覚的に物体の重量を予測できない場合にオンラインフィードバック制御プロセスを利用することで、この場合にも重量を利用した運動制御を行っていることが示唆された。

これまで、把持した物体を挙上させる運動において、中枢神経系はその重量に応じて物体に対する把持力および挙上力を調節することが明らかにされてきた(Gordon et al. 1991)。軽い物体を挙上させる時の把持力および挙上力に比べて、相対的に重い物体を挙上させる時に、把持力および挙上力は大きくなり(Gordon et al. 1991; Johansson and Westling 1984, 1988)、物体の把持から挙上開始までの時間が長くなることが報告されている(Brouwer et al. 2006; Eastough and Edwards 2007; Weir et al. 1991)。さらに、物体を挙上する運動の最大速度は、重い物体に比べて、軽い物体で大きな値を示すことが報告されている(Brouwer et al. 2006; Eastough and Edwards 2007)。鉛直下方向への移動運動に関する本研究で見られた、重い物体における大きな TD および小さな PV は、鉛直上方向への挙上運動に関する先行研究の結果に類似していた。さらに、重い物

体における大きな PA は、本研究で得られた結果と先行研究における知見との類似性を強化するものである。本研究の結果と先行研究の知見とを考え合わせると、把持した物体を移動させる運動において、中枢神経系は、物体に働く重力の作用である重量を考慮していたことが示唆される。

鉛直方向へのポインティング運動に関する先行研究は、ポインティング運動のキネマティクスが運動の方向によって異なり、上方向への運動に比べて、下方向への運動において上肢の加速時間が長くなることを報告している(Crevecœur et al. 2009; Gaveau and Papaxanthis 2011; Gentili et al. 2007; Le Seac'h and McIntyre 2007; Papaxanthis et al. 2005; Papaxanthis et al. 2003b; Papaxanthis et al. 1998b)。Gaveau and Papaxanthis (2011)は、鉛直上方向および下方向に応じたポインティング運動のキネマティクスの特異性を踏まえ、中枢神経系が、身体に働く外力(すなわち重力)を利用する運動制御プロセスを有している可能性を提案した。事実、ポインティング運動や打鍵運動など鉛直方向への上肢運動において、中枢神経系は、筋力に換えて重力を利用することが示唆されている(Furuya et al. 2009; Papaxanthis et al. 2003b)。これら先行研究の知見を踏まえると、本研究において見られた、軽い球体に比べて重い球体を鉛直下方向へ移動させた時の大きな加速時間は、中枢神経系が、物体の重量を利用して運動を制御していたことを示唆する。本研究の結果は、鉛直下方向への上肢の運動における重力の利用が、上肢に作用する重力だけでなく、手で操作される物体に働く重力をも利用していることを示唆している点で、先行研究の知見を拡張する。

本研究はまた、物体の重量を視覚的に予測できない場合に、指に物体を接触させてからその物体を移動させ始めるまでの時間を調節することで、その後の物体の移動における重量に応じた運動制御が遂行されることを示唆している。このことは、中枢神経系が、鉛直方向への運動を制御する際、オンラインのフィードバック制御プロセスに基づいて上肢および物体に働く重力の作用を即座に把握し、その後の移動運動において重力の効

果を利用していることを示唆する。

先行研究において、予測された物体の質量と実際の質量が異なった場合、物体を把持してから挙上を開始されるまでの時間がその影響を受けることが報告されている(Brouwer et al. 2006)。予測した質量よりも重い物体を挙上させる場合にはその時間が長くなり、予測した質量よりも軽い物体を挙上させる場合には時間が短くなる。しかしながら、物体を挙上する運動の最大速度は、予測の成否の影響を受けず、物体質量の大きさのみに影響を受けていた(Brouwer et al. 2006)。このことは、物体の把持から挙上を開始されるまでの時間内に、把持と挙上に必要な力が即座に検出され、調節されていることを示唆しており、本研究の結果が、物体の把持から鉛直下方向への移動の開始にかけて、オンラインフィードバック制御プロセスに基づき、物体の重量に応じて運動が制御されていた可能性を支持する。

本研究は以下に要約される。把持した物体を鉛直下方向に移動する時、中枢神経系が、その物体の重量を考慮し、利用しているか否かについて検討した結果、軽い物体に比べて重い物体を移動させた時に加速時間が長いことを示した。このことは、中枢神経系が、鉛直下方向への物体の重力作用を運動の制御に利用していることを示唆している。また、物体の重量を視覚的に予測できない場合に、物体の把持からその物体の移動を開始するまでの時間が視認性の影響によって延長したが、その後の物体の移動運動においては、視認性の影響は弱まり、軽い物体よりも重い物体で、移動運動の加速時間は長かった。この結果は、視覚的に物体の重量を予測できない場合、オンラインフィードバック制御プロセスによって重量を即座に把握し、その後の移動運動において重力の作用を利用する運動制御の戦略を取っていることを示唆している

第4章

統括総論

本学位論文の研究目的は、中枢神経系によって、重力情報がオンラインフィードバック制御プロセスに組み込まれている可能性を検証することであった。第2章および第3章において、オンラインフィードバック制御プロセスの寄与が大きいと考えられる到達把握運動、および把持した物体を鉛直下方向に移動させる運動によって、上述の可能性を検証した。本章では、これらの研究結果をまとめ、総合的な考察を行う。

4.1 オンラインフィードバック制御プロセスへの重力情報の統合

鉛直方向へのポインティング運動に関する研究はこれまで数多く為されており、運動方向に応じてキネマティクスの非対称性が生じることが示され(Crevecoeur et al. 2009; Gaveau and Papaxanthis 2011; Gentili et al. 2007; Le Seac'h and McIntyre 2007; Papaxanthis et al. 2005; Papaxanthis et al. 1998a; Papaxanthis et al. 2003b; Papaxanthis et al. 1998b; Pozzo et al. 1998)、その非対称性はフィードフォワード制御プロセスに起因していることが示唆されてきた(Gaveau and Papaxanthis 2011)。すなわち、中枢神経系が、重力情報を運動計画プロセスに組み込んでいることが示唆されてきた(Crevecoeur et al. 2009; Gaveau and Papaxanthis 2011; Gentili et al. 2007; Papaxanthis et al. 2005; Papaxanthis et al. 2003b; Papaxanthis et al. 1998b; Pozzo et al. 1998)。

第2章では、ポインティング運動に比べて、オンラインフィードバック制御プロセスへの依拠が大きいとされる到達把握運動(Carnahan et al. 1993)が、鉛直方向に行われる際のキネマティクスについて調査された。その結果、キネマティクスが運動の方向に

応じて特異的であることが示された。この運動方向に応じたキネマティクスの特異性は、到達把握運動を構成する到達運動成分と把握運動成分の両成分で認められた。到達運動成分のキネマティクスに関しては、下方向への運動に比べて、上方向への運動で加速時間が短いことが示された。把握運動成分のキネマティクスに関しては、下方向への運動に比べて、上方向への運動で速く、そして早い時点で最大指間距離を迎えることが確認された。これらの結果は、中枢神経系が、運動方向に応じた重力の作用を考慮し、利用することで運動を計画、制御していることを示唆している。

第3章では、把持された物体が鉛直下方向に移動される時、物体の重量に応じてキネマティクスが異なることが確認された。軽い物体に比べて、重い物体が鉛直下方向に移動される時、加速時間が長くなることを示した。さらに、物体の重量を視覚的に予測できない場合、物体の把持からその物体の移動開始までの時間は延長したが、その後の物体の移動運動においては視認性の影響は弱まり、軽い物体よりも重い物体で加速時間が長くなり、物体の重量に応じた運動制御が行われていた。第3章におけるこれらの研究結果は、中枢神経系が、物体の重量に応じて鉛直方向の運動を制御していることを示唆するとともに、視覚的に物体の重量を予測できない場合にオンラインフィードバック制御プロセスを利用することで、この場合にも重量に応じた運動制御を行うことを示唆している。

これら2つの研究結果を踏まえると、重力情報は、フィードフォワード制御プロセスのみならず、オンラインフィードバック制御プロセスにもまた組み込まれていると言えるであろう。しかしながら、ポインティング運動においてフィードフォワード制御プロセスで重力情報が考慮されているという先行研究を鑑みると、重力情報の組み込みが、フィードフォワード制御プロセスとオンラインフィードバック制御プロセスの両方、あるいはいずれか一方によって為されるか否かは、遂行する運動に依るものと示唆される。事実、第2章における到達把握運動は、ポインティング運動に比べて、オンラインフィ

ードバック制御プロセスに強く依拠している。さらに、第3章における、把持した物体の移動運動に関しても、その運動制御がオンラインフィードバック制御プロセスに依拠していることが本研究結果より示された。故に、重力情報の制御プロセスへの組み込みは、遂行する運動が依拠する制御プロセスに基づくと考えられる。

4.2 鉛直方向への運動の制御における神経メカニズム

上述のように、中枢神経系は、重力情報を運動制御プロセスに組み込むことで、運動の目的を適切に達成している。この重力情報の中枢神経系による組み込みの神経基盤として重要であろう感覚器官のひとつに、重力加速度のセンサーである前庭器が挙げられる(Cullen 2012; Goldberg et al. 2012; Wilson and Melvill-Jones 1979)。

近年、上肢による運動において、前庭器からの入力はその制御に影響を及ぼすことが多くの研究によって示唆されている(Bockisch and Haslwanter 2007; Bresciani et al. 2002a, b; Mars et al. 2003; Pu et al. 2012)。前庭器に経皮電気刺激(GVS)を加えることにより、前庭神経活動を人為的に変化させると、到達運動(Bresciani et al. 2002a)や上肢の姿勢維持の課題(Pu et al. 2012)遂行中のキネマティクスが変化することが報告されている。これらの知見を踏まえると、鉛直方向の運動を計画し、制御する際、身体に働く重力の作用を考慮する上で、前庭器は重力情報の供給源として重要な役割を果たしていることが推察される。

また、前庭器への刺激は、頭頂葉や運動前野など高次の大脳皮質領域を賦活させることが知られており(Shinder and Taube 2010)、前庭器に由来する重力情報が、それらの高次皮質領域で、運動制御プロセスに組み込まれている可能性は十分に考えられる。鉛直方向の運動制御プロセスへの重力情報の組み込みに関する神経メカニズムは、未だ十分に解明されておらず、今後の研究の発展により、全貌を理解すべく基礎知識の蓄積が期待される。

4.3 研究の意義と今後の展望

本学位論文を構成する2つの研究結果は、重力環境下において、私たち人間が無意識下に重力の作用を考慮し、利用していることを示唆している。これは、Papaxanthis et al. (2003b)や Furuya et al. (2009)らの知見を支持するものである。重力は、筋力に代わって身体を鉛直下方向に牽引する動力源になり得る。運動制御における重力利用の利点は、筋出力に伴う生理学的エネルギー消費を減少させ得る点、および運動の正確性を低下させる要因となり得る、筋出力に伴う信号強度依存ノイズ(Harris and Wolpert 1998; Jones et al. 2002)を減少させる点にある。筋力に換えて重力を利用することによって、より少ない生理学的エネルギー消費で、より正確に運動を遂行することが可能になると考えられる。故に、本研究と先行研究で示唆された知見は、大きな筋力および運動の正確性が要求されるようなスポーツの動作において、そのパフォーマンスの向上に役立つ可能性を有している。すなわち、本研究で得られた学術的知識を、実際のスポーツの現場に還元することにより、応用、発展させたいと考えている。

引用文献

Bock O (1996) Grasping of virtual objects in changed gravity. *Aviat Space Environ Med* 67: 1185–1189.

Bockisch CJ, Haslwanter T (2007) Vestibular contribution to the planning of reach trajectories. *Exp Brain Res* 182: 387–397.

Bootsma RJ, Marteniuk RG, MacKenzie CL, Zaal FT (1994) The speed-accuracy trade-off in manual prehension: effects of movement amplitude, object size and object width on kinematic characteristics. *Exp Brain Res* 98: 535–541.

Brenner E, Smeets JB (1996) Size illusion influences how we lift but not how we grasp an object. *Exp Brain Res* 111: 473–476.

Bresciani JP, Blouin J, Popov K, Bourdin C, Sarlegna F, Vercher JL, Gauthier GM (2002a) Galvanic vestibular stimulation in humans produces online arm movement deviations when reaching towards memorized visual targets. *Neurosci Lett* 318: 34–38.

Bresciani JP, Blouin J, Sarlegna F, Bourdin C, Vercher JL, Gauthier GM (2002b) On-line versus off-line vestibular-evoked control of goal-directed arm movements. *Neuroreport* 13: 1563–1566.

Brouwer A, Georgiou I, Glover S, Castiello U (2006) Adjusting reach to lift movements to sudden visible changes in target's weight. *Exp Brain Res* 173: 629–636.

Carnahan H, Goodale MA, Marteniuk RG (1993) Grasping versus pointing and the differential use of visual feedback. *Hum Mov Sci* 12: 219–234.

Castiello (2005) The neuroscience of grasping. *Nat Rev Neurosci* 6: 726–736.

Castiello and Ansuini (2009) Kinematic assessment of grasping. In: Nowak DA, Hermsdörfer J (eds) *Sensorimotor control of grasping: physiology and pathophysiology*. Cambridge university press, Cambridge, pp 20–32.

Churchill A, Hopkins B, Ronnqvist L, Vogt S (2000) Vision of the hand and environmental context in human prehension. *Exp Brain Res* 134: 81–89.

Connolly JD, Goodale MA (1999) The role of visual feedback of hand position in the control of manual prehension. *Exp Brain Res* 125: 281–286.

Crevecoeur F, Thonnard JL, Lefevre P (2009) Optimal integration of gravity in trajectory planning of vertical pointing movements. *J Neurophysiol* 102: 786–796.

Cullen (2012) The vestibular system: multimodal integration and encoding of self-motion for motor control. *Trends Neurosci* 35: 185–196.

Eastough D, Edwards MG (2007) Movement kinematics in prehension are affected by grasping objects of different mass. *Exp Brain Res* 176: 193–198.

Fitts PM (1954) The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *J Exp Psychol* 47: 381–391.

Furuya S, Osu R, Kinoshita H (2009) Effective utilization of gravity during arm downswing in keystrokes by expert pianists. *Neuroscience* 164: 822–831.

Gaveau J, Papaxanthis C (2011) The temporal structure of vertical arm movements. *PLoS One* 6: e22045.

Gentili R, Cahouet V, Papaxanthis C (2007) Motor planning of arm movements is direction-dependent in the gravity field. *Neuroscience* 145: 20–32.

Goldberg ME, Walker MF, Hudspeth AJ (2012) The vestibular system. In: Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM, Siegelbaum SA, Hudspeth AJ (eds) *Principles of neural science 5th ed.* McGraw Hill Professional, New York, pp 917–934.

Gordon AM, Forssberg H, Johansson RS, Westling G (1991) Integration of sensory information during the programming of precision grip: comments on the contributions of size cues. *Exp Brain Res* 85: 226–229.

Harris CM, Wolpert DM (1998) Signal-dependent noise determines motor planning. *Nature* 394: 780–784.

Hesse C, Deubel H (2009) Changes in grasping kinematics due to different start postures of the hand. *Hum Mov Sci* 28: 415–436.

Jakobson LS, Goodale MA (1991) Factors affecting higher-order movement planning: a kinematic analysis of human prehension. *Exp Brain Res* 86: 199–208.

Jeannerod M (1981) Intersegmental coordination during reaching at natural visual objects. In: Long J, Baddeley A (eds) *Attention and performance IX*. Lawrence Erlbaum, Hillsdale, NJ, pp 153–169.

Jeannerod M (1984) The timing of natural prehension movements. *J Mot Behav* 16: 235–254.

Jeannerod M (2009) The study of hand movements during grasping. A historical perspective. In: Nowak DA, Hermsdörfer J (eds) *Sensorimotor control of grasping: physiology and pathophysiology*. Cambridge university press, Cambridge, pp 127–140.

Johansson RS, Westling G (1984) Roles of glabrous skin and sensorimotor memory in automatic control of precision grip when lifting rougher or more slippery objects. *Exp Brain Res* 56: 550–564.

Johansson RS, Westling G (1988) Coordinated isometric muscle commands adequately and erroneously programmed for the weight during lifting task with precision grip. *Exp Brain Res* 71: 59–71.

Jones KE, Hamilton AF, Wolpert DM (2002) Sources of signal-dependent noise during isometric force production. *J Neurophysiol* 88: 1533–1544.

Kudoh N, Hattori M, Numata N, Maruyama K (1997) An analysis of spatiotemporal variability during prehension movements: effects of object size and distance. *Exp Brain Res* 117: 457–464.

Le Seac'h AB, McIntyre J (2007) Multimodal reference frame for the planning of vertical arms movements. *Neurosci Lett* 423: 211–215.

Mars F, Archambault PS, Feldman AG (2003) Vestibular contribution to combined arm and trunk motion. *Exp Brain Res* 150: 515–519.

Oldfield RC (1971) The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia* 9: 97–113.

Papaxanthis C, Dubost V, Pozzo T (2003a) Similar planning strategies for whole-body and arm movements performed in the sagittal plane. *Neuroscience* 117: 779–783.

Papaxanthis C, Pozzo T, McIntyre J (2005) Kinematic and dynamic processes for the control of pointing movements in humans revealed by short-term exposure to microgravity. *Neuroscience* 135: 371–383.

Papaxanthis C, Pozzo T, Popov J, McIntyre J (1998a) Hand trajectories of vertical arm movements in one-G and zero-G environments. *Exp Brain Res* 120: 496–502.

Papaxanthis C, Pozzo T, Schieppati M (2003b) Trajectories of arm pointing movements on the sagittal plane vary with both direction and speed. *Exp Brain Res* 148: 498–503.

Papaxanthis C, Pozzo T, Stapley P (1998b) Effects of movement direction upon kinematic characteristics of vertical arm pointing movements in man. *Neurosci Lett* 253: 103–106.

Pozzo T, Papaxanthis C, Stapley P, Berthoz A (1998) The sensorimotor and cognitive integration of gravity. *Brain Res Rev* 28: 92–101.

Pu F, Yang Y, Li D, Li S, Li Y, Fan Y (2012) Galvanic vestibular stimulation and the ability to maintain arm-hand posture. *Aviat Space Environ Med* 83: 654–659.

Rand MK, Lemay M, Squire LM, Shimansky YP, Stelmach GE (2007) Role of vision in aperture closure control during reach-to-grasp movements. *Exp Brain Res* 181: 447–460.

Saling M, Mescheriakov S, Molokanova E, Stelmach GE, Berger M (1996) Grip reorganization during wrist transport: the influence of an altered aperture. *Exp Brain Res* 108: 493–500.

Shinder ME, Taube JS (2010) Differentiating ascending vestibular pathways to the cortex involved in spatial cognition. *J Vestib Res* 20: 2–23.

Timmann D, Stelmach GE, Bloedel JR (1996) Grasping component alterations and limb transport. *Exp Brain Res* 108: 486–492.

van de Kamp C, Zaal FT (2007) Prehension is really reaching and grasping. *Exp Brain Res* 182: 27–34.

van Vliet P, Pelton TA, Hollands KL, Carey L, Wing AM (2013) Neuroscience findings on coordination of reaching to grasp an object: implications for research. *Neurorehabil Neural Repair* 27: 622–635.

Verheij R, Brenner E, Smeets JB (2013) Gravity affects the vertical curvature in human grasping movements. *J Mot Behav* 45: 325–332.

Weir PL, MacKenzie CL, Marteniuk RG, Cargoe SL, Frazer MB (1991) The effects of object weight on the kinematics of prehension. *J Mot Behav* 23: 192–204.

Wilson VJ, Melvill-Jones G (1979) *Mammalian Vestibular Physiology*. Plenum, New York.

Wolpert DM, Pearson KG, Chez CPJ (2012) The organization and planning of movement. In: Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM, Siegelbaum SA, Hudspeth AJ (eds) *Principles of neural science 5th ed*. McGraw Hill Professional, New York, pp 743–767.

Zaal FT, Bootsma RJ (1993) Accuracy demands in natural prehension. *Hum Mov Sci* 12: 339–345.

謝辞

本学位論文を作成するにあたり、京都大学高等教育研究開発推進センター准教授久代恵介先生には終始懇篤なる御指導を賜りました。本研究は、久代恵介先生の御指導なしには実現しませんでした。ここに厚く御礼申し上げます。関西大学人間健康学部教授小田伸午先生には、京都大学大学院人間・環境学研究科修士課程において暖かく御指導いただきました。心より感謝致します。元京都大学大学院人間・環境学研究科教授松村道一先生には、京都大学大学院人間・環境学研究科博士後期課程において丁寧な御指導いただきました。心より御礼申し上げます。また、京都大学大学院人間・環境学研究科教授石原昭彦先生、京都大学大学院人間・環境学研究科准教授神崎素樹先生には、本学位論文作成にあたり、貴重な御示唆と暖かい御指導を賜りました。ここに深く御礼申し上げます。京都大学久代研究室の皆様、京都大学小田研究室の皆様、京都大学松村研究室の皆様には、本学位論文を作成するにあたり、多大なる御協力と御示唆を頂きました。心より感謝致します。

最後になりましたが、私をいつも暖かく応援してくれる父母、姉、そして私の心の支えである全ての人々に心から感謝申し上げます。

既公表論文

Direction-dependent differences in temporal kinematics for vertical prehension movements

Shinji Yamamoto · Keisuke Kushiro

Received: 28 August 2013 / Accepted: 15 November 2013
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2013

Abstract In our daily lives, we can appropriately perform movements on the earth, suggesting that the central nervous system takes into account gravitational forces that act on our bodies during the movements. Recently, gravitational forces have been observed to generate the direction-dependent differences in the spatial properties of the kinematics of prehension movements. However, little is known about how gravitational forces affect the temporal properties of the kinematics of these movements. In this study, we tried to elucidate the gravitational effects on the temporal properties of the kinematics of movements by comparing upward (against gravity) and downward (with gravity) movements. As a result, we found the direction-dependent differences in temporal kinematics in both the reaching and grasping components of movements. For the reaching component, a shorter acceleration time was observed for the upward movements compared to the downward movements. For the grasping component, participants opened their hands earlier and faster for the upward movements than for the downward movements. These direction-dependent differences in the temporal kinematics suggested that the central nervous system takes into account and takes

advantage of gravitational effects in the motor plans and controls of vertical prehension movements.

Keywords Gravity · Vertical prehension movements · Temporal kinematics · Reaching component · Grasping component

Introduction

In our daily lives, we are always exposed to gravity, which pulls our bodies downward. The reason we can appropriately behave under such a gravitational environment is probably that we take into account the gravitational forces that act on our bodies during the behavior. When we try to reach for and grasp a cup on a shelf or pick up a ball on the ground, the central nervous system (CNS) needs to consider different actions of gravitational forces on our arms and hands depending on the movement directions in the planning and controlling of the movements.

For vertical (upward and downward) pointing movements, it has been suggested that the CNS integrates gravitational forces into motor planning processes (Crevecoeur et al. 2009; Gaveau and Papaxanthis 2011; Gentili et al. 2007; Papaxanthis et al. 1998, 2003, 2005; Pozzo et al. 1998). When participants perform vertical pointing movements on the earth, direction-dependent kinematic asymmetries appear between the upward and downward movements, with the acceleration time for the upward movements being shorter than that for the downward movements (Crevecoeur et al. 2009; Gaveau and Papaxanthis 2011; Gentili et al. 2007; Le Seac'h and McIntyre 2007; Papaxanthis et al. 1998, 2003, 2005). In addition, a parabolic-flight experiment has shown that exposure to a novel gravitational environment (i.e., microgravity) modifies the

S. Yamamoto · K. Kushiro (✉)
Graduate School of Human and Environmental Studies,
Kyoto University, Yoshida-nihonmatsu-cho, Sakyo-ku,
Kyoto 606-8501, Japan
e-mail: kushiro.keisuke.5n@kyoto-u.ac.jp

S. Yamamoto
Japan Society for the Promotion of Science, Chiyoda-ku,
Tokyo 102-8472, Japan

K. Kushiro
Center for the Promotion of Excellence in Higher Education,
Kyoto University, Yoshida-nihonmatsu-cho, Sakyo-ku,
Kyoto 606-8501, Japan

direction-dependent asymmetry (Papaxanthis et al. 2005), suggesting the integration of gravitational forces into motor planning processes.

Direction-dependent asymmetry in the kinematics for vertical pointing movements has been considered to be due to a feed-forward control process based on the prediction of the mechanical effects of gravitational forces on the moving upper limbs (Gaveau and Papaxanthis 2011). In the study, they observed direction-dependent asymmetry immediately after the initiation of vertical pointing movements and suggested that a feed-forward control process contributed to the generation of direction-dependent asymmetry. In addition to the contribution of a feed-forward control process, the results from another study (Bresciani et al. 2002) made us to consider the possibility that an online feedback control process might also contribute to the generation of the direction-dependent asymmetry in the kinematics for vertical goal-directed movements. In the study by Bresciani et al. (2002), the vestibular system, the source for sensing gravitational forces, was electrically stimulated during reaching movements. This stimulation produced deviations in the trajectories of reaching movements, probably reflecting the contribution of the vestibular system to an online feedback control process. Thus, we propose that an online feedback control process could be another mechanism for inducing direction-dependent asymmetry in vertical goal-directed movements.

Prehension, which is similar to, but not the same as, pointing movements, is another goal-directed movement and has been suggested to rely more on an online control process than pointing movements (Carnahan et al. 1993). Prehension is considered to consist of two components: a reaching (transportation) component and a grasping (manipulation) component (Jeannerod 1981, 1984; van de Kamp and Zaal 2007). The reaching component refers to the bringing of the hand toward the object to be grasped, and the grasping component refers to the shaping of the hand that allows to the grasping of the object. The kinematics of the reaching component has been examined based on the velocity and acceleration profiles calculated from temporal changes in the position of the hand (see Jeannerod 2009; van Vliet et al. 2013). On the other hand, the kinematics of the grasping component is described based on temporal changes in the distance between the thumb and index finger (i.e., grip aperture).

A parabolic-flight experiment has investigated the effects of gravity changes (i.e., microgravity and hypergravity) on the kinematics of prehension movements and indicated that changes in gravity alter the spatial properties of the grasping component (Bock 1996). The results of this study raise the question of whether the direction-dependent asymmetry, as shown in pointing movements, is induced in terrestrial prehension movements. Recently, a terrestrial

study has investigated whether gravitational forces affect path heights of the index finger during grasping movements by rotating the whole experimental setup, including the participants, and observed that the gravitational forces generated direction-dependent differences in the spatial kinematics of the index finger (Verheij et al. 2013). Although the study by Verheij and colleagues partially elucidated the direction-dependent differences due to gravitational forces on the spatial aspects of prehension movements, another study focusing on the temporal properties is required in order to gain a better understanding of the gravitational effects on vertical prehension movements. Therefore, in this study, we engaged to elucidate the gravitational effects on vertical prehension movements by focusing on temporal kinematics.

It has been suggested that the CNS exploits gravitational forces for replacing muscle forces in vertical pointing movements (Papaxanthis et al. 2003). In addition, it was also observed in keystrokes that gravitational forces complemented muscle forces in descending limbs (Furuya et al. 2009). These studies show that the CNS potentially takes advantage of gravitational forces when controlling vertical movements depending on the movement direction. Therefore, we expected that the CNS might also utilize gravitational forces in vertical prehension movements. For the reaching component of prehension movements, we predicted that similar kinematic characteristics to those of vertical pointing movements, i.e., shorter acceleration time for the upward movements compared to the downward movements, would be observed. For the grasping component, we expected that participants would direct the hand (the thumb and index finger) upward during the upward movements and downward during the downward movements to take advantage of the gravitational forces acting on the digits, promoting hand opening for the upward movements and hand closing for the downward movements in order to replace hand muscle forces. Therefore, we predicted that the hand would open earlier, faster, and farther away from the target for the upward movements, while the hand would open slower to the peak aperture and closer to the target for the downward movements. As a result, we expected to observe the direction-dependent asymmetries in the temporal kinematics of vertical prehension movements.

Materials and methods

Participants

Fourteen healthy adults (8 men and 6 women; age, 20–24 years) participated in this study. All participants were right-handed, as assessed by the Edinburgh Handedness Inventory (Oldfield 1971). Prior to their participation in the

experiment, the experimental procedure was explained to all participants, and they gave their written informed consent. This study was approved by the Ethics Committee of the Graduate School of Human and Environmental Studies, Kyoto University, and was conducted in accordance with the Declaration of Helsinki.

Experimental setup and procedure

Participants were comfortably seated on a chair in front of the target objects with their trunk aligned to the earth vertical (Fig. 1a). Two spherical objects made of styrene foam (35 mm in diameter) served as the targets to be grasped, and they were centered on the participants' median plane and positioned at a distance equal to the length between the participants' right acromion and styloid process of the radius with the arm fully extended. These two objects were vertically separated by 520 mm, and the height of the middle point between them was aligned to the participants' acromion.

The surface of each object facing the participants was marked with a small dot, and the participants placed the tips of their thumb and index finger on the dot with them touching each other and aligning close to the horizon (Fig. 1b). The participants were instructed to reach for and grasp the sides of one of these two objects by using a precision grip (i.e., with the right thumb and index finger) as correctly and quickly as possible (Fig. 1c). They performed the upward (against gravity) or downward (with gravity) prehension movements by moving the hand from an object to the other object. An experiment for each participant was

composed of three blocks, and each block consisted of 10 trials, in which each movement direction (the upward or downward direction) was tested five times in a randomized order. A short rest period (about 30 s) separated each trial, and the three blocks were separated by a 3-min interval in order to prevent participants' muscle fatigue. Prior to starting the experimental blocks, participants engaged in one block (i.e., 10 trials) in order to practice these movements.

The required directions of the movements, upward or downward, were presented by two types of beep signals (a single-shot beep or a double-shot beep) prior to the start signal. The single-shot beep was an instruction for participants to place their hands at the lower object with the thumb and index finger touching and then to move the hand upward to the upper object after the start signal. The double-shot beep was the opposite. Five seconds after these two types of beep signals, another beep signal (a single-shot beep) was provided as the start signal, and participants started their movements.

The trajectories of the movements were recorded with a motion capture system (OptiTrack, NaturalPoint, Inc., Corvallis, OR, USA) at a sampling rate of 100 Hz. Three infrared reflective markers (3 mm in diameter) were placed on the thumbnail, index fingernail, and wrist (styloid process of the radius) of the participants' right hands.

Data analysis

The three-dimensional position data that were recorded from the markers were filtered with a second-order Butterworth low-pass filter with a cut-off frequency of 10 Hz. The wrist marker was used to analyze the reaching component, and the grasping component was assessed by the aperture that was defined as the 3-dimensional distance between the thumb and index finger. The velocities of the wrist and aperture were computed by differentiating the wrist position and aperture data, respectively, with a 3-point differential algorithm. Similarly, wrist acceleration was calculated through the differentiation of the wrist velocity. The initiation of the prehension movements was defined as the first of five consecutive frames during which the wrist velocity exceeded 25 mm/s. Termination of the movements was defined as the first of five consecutive frames during which the wrist velocity fell below 25 mm/s from the initiation of the movements.

For the reaching component, we calculated the following kinematic parameters: movement time (MT), which was the duration from the initiation to the termination of the movements, was calculated in order to examine the total duration required to perform the movements and to compute some other parameters in which the MT was used as the denominator; peak wrist velocity (PWV) and peak wrist acceleration (PWA), which were calculated to evaluate the

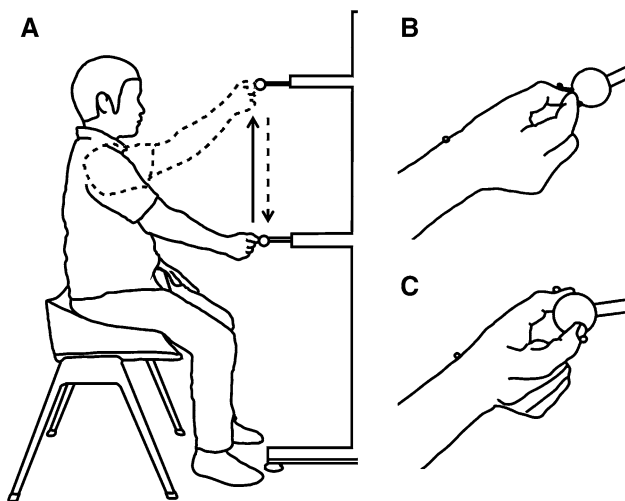


Fig. 1 Overview of the experimental setup (a) and the representative hand postures at the initiation (b) and termination (c) of prehension movements. Upper limbs depicted by a *solid line*, and *dashed line* represents the limb postures at the initiation of the upward movement and of the downward movement, respectively (a)

direction-dependent asymmetry of the reaching component; time-to-peak wrist velocity (TPWV), i.e., acceleration time, expressed as a percentage of the MT, which was calculated to discern whether gravitational forces were taken into account in motor planning processes, as suggested in vertical pointing movements.

For the grasping component, gravitational forces would produce torques on the digits, which would in turn potentially influence hand opening or closing during the upward and downward movements. We expected that the participants would direct the hand (the thumb and index finger) upward during the upward movements and downward during the downward movements to take advantage of the gravitational torques acting on the digits. Therefore, we predicted that the hand would open earlier, faster, and farther away from the target object for the upward movements than for the downward movements. This is because the effects of the gravitational torques promoting hand opening would become larger as hand opening evolved during the upward movements. On the other hand, it was predicted that the hand would open slower to the peak aperture and its peak would appear closer to the target for the downward movements, because the torques promoting hand closing would suppress hand opening during the downward movements. In order to examine these expectations, the following kinematic parameters of the grasping component were calculated: peak grip aperture (PGA); time-to-peak grip aperture (TPGA), i.e., aperture opening time, expressed as a percentage of the MT; peak aperture opening velocity (POV), which was the peak aperture velocity within the TPGA; peak aperture closing velocity (PCV), which was the absolute peak aperture velocity after the TPGA; aperture opening distance (OD), which was the distance that the wrist traveled from the initiation of the movements to the appearance of the PGA; and aperture closing distance (CD), which was the distance that the wrist traveled from the appearance of the PGA to the termination of the movements.

In this study, the effects of gravitational torques, hand opening, or closing were considered to depend on hand posture, i.e., the spatial relationships between the thumb and wrist, and between the index finger and wrist. We measured the vertical (z -direction) positions of the thumb, index finger, and wrist in space, and calculated the parameters ΔZ_{t-w} and ΔZ_{i-w} . These two parameters represented the spatial differences in the vertical positions between the thumb and wrist, and between the index finger and wrist, respectively. These parameters would approximately estimate whether the thumb and index finger were directed upward or downward, which in turn would indicate the effects of gravitational torques on hand opening or closing.

For each kinematic parameter, a mean value across all trials in each condition for each participant was calculated.

We tested normality for all variables using Kolmogorov–Smirnov tests and observed that all variables, except for the TPWV and CD, were normally distributed. The differences in the kinematic parameters, except for the TPWV and CD, between the upward and downward movements were statistically tested by paired t tests. We performed Wilcoxon signed-ranks tests both for the TPWV and CD. The significance level for all comparisons was set to 0.05.

Results

We obtained mostly successful data from all 14 of the participants, but 14 of the 420 trials (3.33 %) were excluded from the statistical analysis because the motion capture system failed to detect any of the hidden markers during the movements. Therefore, the data from the remaining 406 trials were used for the analysis. The mean \pm standard error values across all of the participants for all of the kinematic parameters of the reaching and grasping components are listed in Table 1.

Kinematics of the reaching component

The velocity profiles of the wrist were typically bell-shaped and asymmetric, with the PWV being within 50 % of the MT (Fig. 2). As shown in Fig. 2, the wrist velocity for the upward movements reached the peak (inverted open triangle) earlier and had a shorter TPWV than the downward

Table 1 Mean values [standard error (SE)] and statistical significances for the kinematic parameters of the prehension movements

	Upward	Downward	Significance
Reaching component			
MT (ms)	945 (31)	938 (34)	n.s.
PWV (mm/s)	1,227 (50)	1,232 (61)	n.s.
PWA (mm/s ²)	7,064 (629)	6,434 (698)	n.s.
TPWV (%)	32 (1)	36 (1)	**
Grasping component			
PGA (mm)	74 (2)	73 (2)	n.s.
TPGA (%)	65 (2)	67 (2)	*
POV (mm/s)	277 (25)	250 (26)	*
PCV (mm/s)	136 (13)	131 (11)	n.s.
OD (mm)	440 (8)	426 (5)	n.s.
CD (mm)	44 (5)	32 (6)	*

Mean values and SE (in parenthesis) across participants

MT movement time, PWV peak wrist velocity, PWA peak wrist acceleration, TPWV time-to-peak wrist velocity, PGA peak grip aperture, TPGA time-to-peak grip aperture, POV peak aperture opening velocity, PCV absolute peak aperture closing velocity, OD aperture opening distance, CD aperture closing distance

** $p < 0.005$; * $p < 0.05$; n.s. no significance

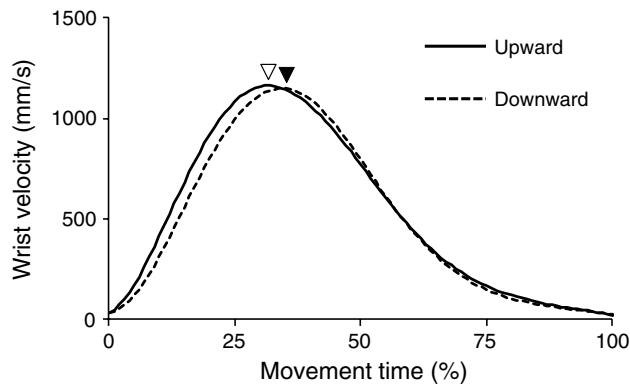


Fig. 2 Wrist velocity profiles for each movement direction averaged over all participants. *Inverted open and filled triangles* represent the moment of the appearance of the peak wrist velocity (PWV) for the upward and downward movements, respectively

movements (inverted filled triangle). We found significant differences between the upward and downward movements for the TPWV [$z = -3.05$, $p < 0.005$]. However, the MT, PWV, and PWA did not differ between the movement directions [$t_{(13)} = 0.56$, $p = 0.587$; $t_{(13)} = -0.20$, $p = 0.848$; $t_{(13)} = 1.39$, $p = 0.188$, respectively].

Kinematics of the grasping component

The aperture profiles for both the upward and downward movements showed that the aperture gradually increased until their peak values (the PGA) corresponded to the aperture-opening phase and then decreased with the aperture velocity being negative (Fig. 3a, b). The profiles of the aperture and the aperture velocity for the upward movements differed from those for the downward movements across participants (Fig. 3a, b). The upward movements induced an earlier peak aperture (inverted open triangle in Fig. 3a) than the downward movements (filled triangle in Fig. 3a). The TPGA in the MT was $65 \pm 2\%$ for the upward movements and $67 \pm 2\%$ for the downward movements, and these were significantly different [$t_{(13)} = -2.2$, $p < 0.05$]. The PGA for the upward movements was slightly larger than that for the downward movements, although the difference was not significant [$t_{(13)} = 1.55$, $p = 0.144$]. In addition, we found a significantly greater POV for the upward movements (inverted open triangle in the first half of the movement in Fig. 3b) compared to that for the downward movements (filled triangle in the first half of the movement in Fig. 3b) [$t_{(13)} = 2.7$, $p < 0.05$], but the PCV did not show a significant difference between the movement directions (open triangle and inverted filled triangle in the second half of the movement in Fig. 3b) [$t_{(13)} = -0.76$, $p = 0.462$].

We found temporal kinematic differences between the movement directions and spatial kinematic differences. The

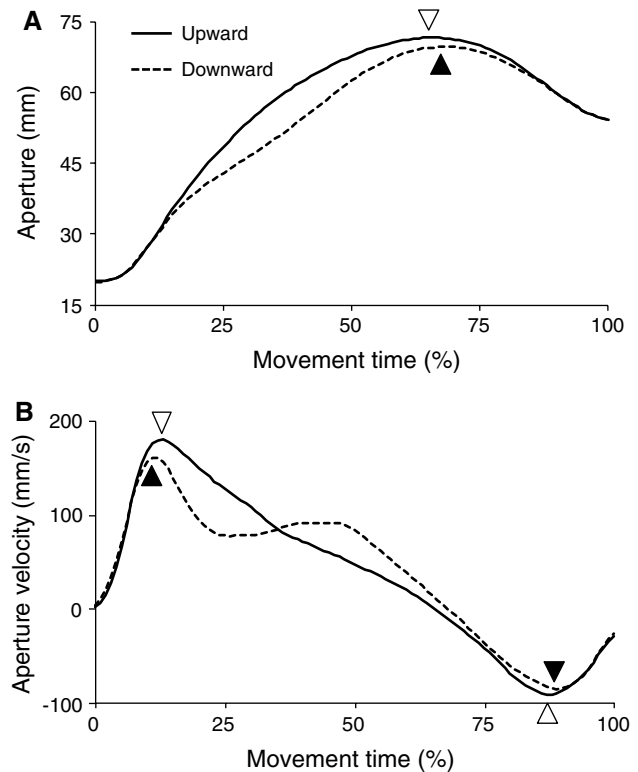
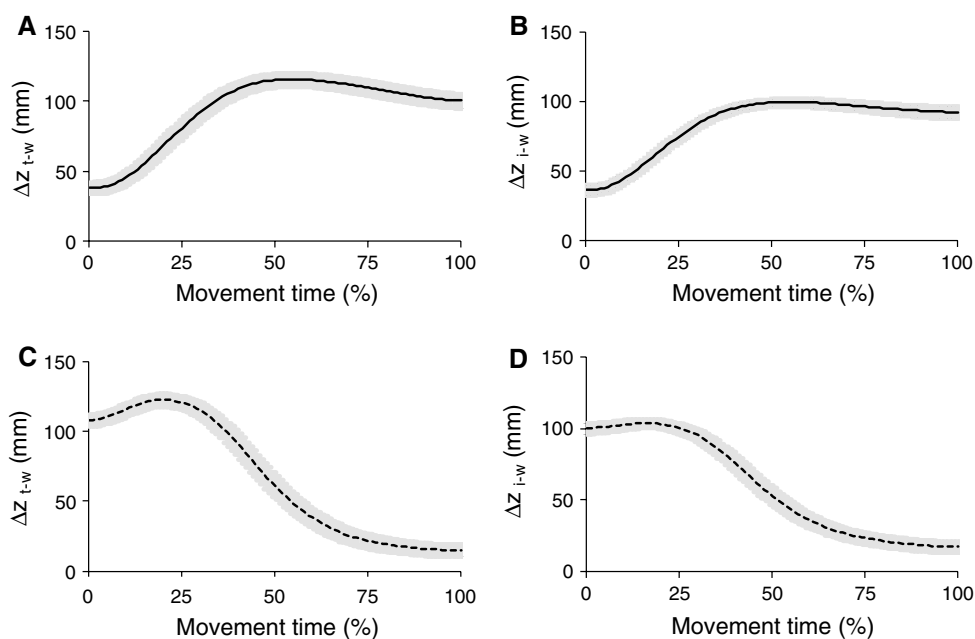


Fig. 3 Profiles of the aperture (a) and its velocity (b) for each movement direction averaged over all participants. In the *upper panel (a)*, an *inverted open triangle* and a *filled triangle* represent the moment of the appearance of the peak grip aperture (PGA) for the upward and downward movements, respectively. In the *lower panel (b)*, an *inverted open triangle* and a *filled triangle* in the first half of the movements indicate the moment of the appearance of the peak aperture opening velocity, and an *open triangle* and an *inverted filled triangle* in the second half of the movements indicate the moment of the peak aperture closing velocity for the upward and downward movements, respectively

upward movements induced a longer CD compared to that of the downward movements [$z = -2.73$, $p < 0.05$], indicating that the hand traveled a longer trajectory from the location at the PGA appearance to the termination of the movements when the participants attempted to move their hands toward the upper object. In contrast, the OD was not significantly different between the movement directions [$t_{(13)} = 1.77$, $p = 0.101$].

We measured the differences in the vertical positions between the thumb and wrist and between the index finger and wrist during the upward and downward movements in order to know the directions of the digits, which in turn would indicate the effects of the gravitational torques on the digits promoting hand opening or closing. We found that the vertical positions of the thumb and index finger were constantly higher than that of the wrist during the upward movements (Fig. 4a, b) and that the vertical position differences (ΔZ_{t-w} and ΔZ_{i-w}) gradually increased

Fig. 4 Profiles of the vertical spatial differences between the thumb and wrist (**a**) and between the index finger and wrist (**b**) for the upward movements, and the vertical spacial differences between the thumb and wrist (**c**) and between the index finger and wrist (**d**) for the downward movements. *Gray areas* indicate standard errors of the vertical spatial differences across participants



as the movements evolved. For the downward movements, although we expected that ΔZ_{t-w} and ΔZ_{i-w} would have negative values (i.e., the higher vertical position of the wrist relative to the positions of the thumb and index finger) after the initiation of the movements, we observed that these parameters had positive values throughout the movements in most cases (Fig. 4c, d). Nevertheless, we observed gradual and considerable decreases (about 80 to 90 mm) in ΔZ_{t-w} and ΔZ_{i-w} values from the initiation to termination of the movements.

Discussion

In the present study, we investigated how gravitational forces affected temporal kinematic parameters for vertical prehension movements according to movement directions. We found the direction-dependent differences in the temporal kinematics for both the reaching and grasping components. For the reaching component, we observed a shorter TPWV for the upward movements than for the downward movements. In addition, for the grasping component, we found that participants opened their hands earlier and faster during the upward movements compared to during the downward movements. Direction-dependent differences were also observed in the spatial kinematics for the grasping component, as shown by the fact that the hand traveled longer trajectories after the PGA appearance for the upward movements compared to the downward movements.

For the kinematic differences in the reaching component between the upward and downward movements, the observations of a shorter TPWV for the upward

movements and vice versa for the downward movements appeared to be similar to the results obtained for vertical pointing movements (Crevecoeur et al. 2009; Gaveau and Papaxanthis 2011; Gentili et al. 2007; Le Seac'h and McIntyre 2007; Papaxanthis et al. 1998, 2003, 2005). Therefore, the control mechanisms for the reaching component of the prehension movements could be partially common to those for the pointing movements, suggesting that a feed-forward control process contributed to generating the kinematic differences between the upward and downward movements. However, the PWV and PWA did not show significant differences between the upward and downward movements in this study. In contrast to our results, previous studies of pointing movements have shown a higher PWV and/or PWA for the upward movements compared to downward movements (Gaveau and Papaxanthis 2011; Gentili et al. 2007; Papaxanthis et al. 1998). These differences suggest that the control mechanisms for the reaching component of the prehension movements and the pointing movements are partially common, but not completely. In pointing movements, the participants only have to control the movement of the arm, while prehension movements require coordinated control of both the hand and the arm. In addition, it has been suggested that prehension movements might rely more on online feedback control processes compared to pointing movements (Carnahan et al. 1993) due to the requirement of more complex information processing (Rand et al. 2007). Thus, it is suggested that the control of prehension movements might be more demanding than that of pointing movements. When executing such demanding movements, it is possible that the CNS suppressed the velocity and acceleration

in order to meet the increased demands required for controlling the prehension movements. Furthermore, for the upward movements, the participants could exert larger muscle forces in order to counteract gravitational forces. It has been suggested that the increase in the signal-dependent noise (SDN) associated with the increased muscle forces that are related to an increase in movement velocities would decrease the movement accuracies (Fitts 1954; Harris and Wolpert 1998; Jones et al. 2002). In this study, in order to avoid the increase in the SDN, the CNS may have suppressed the velocity and acceleration of the upward movements.

We also found direction-dependent asymmetries in the temporal kinematics for the grasping component, as was shown in the profiles of the aperture and aperture velocity (Fig. 3a, b). When the participants performed the upward movements, a shorter TPGA and larger POV were observed compared to those of the downward movements. In addition, we found a larger CD, which was one of the spatial kinematic parameters, for the upward movements compared to the downward movements. Although we did not investigate the kinetics of the grasping component (e.g., gravitational torques working on the thumb and index finger around the bases of the digits during the movements) directly in this study, we assumed that these kinematic differences might come from the direction-dependent differences in the gravitational effects working on both the thumb and index finger through the analysis of ΔZ_{t-w} and ΔZ_{i-w} . For the upward movements (i.e., the movement against gravity), the vertical positions of the digits were consistently higher than that of the wrist, and these position differences increased as the hand moved. This suggests that the gravitational forces acting on both the thumb and index finger could produce the torques that promoted hand opening as the hand opening evolved, while during hand closing, the gravitational forces could produce the torques that counteracted hand closing. These suggestions were consistent with a shorter TPGA, larger CD, and higher POV, which could be attributed to the gravitational effects promoting hand opening.

On the other hand, for the downward movements (i.e., the movements with gravity), we expected that the digits would be directed downward and that gravitational forces would produce the torques that promoted hand closing cooperatively during the hand closure phase, while during hand opening, the gravitational forces would produce the torques that counteracted hand opening. However, we unexpectedly observed that the vertical positions of the digits were not lower relative to the position of the wrist in most cases (Fig. 4c, d); therefore, our assumptions were not confirmed. This fact led us to consider that the CNS might select a strategy for utilizing gravitational torques that promoted hand opening even during the downward

movements. Nevertheless, the values of the vertical position differences between the digits and wrist considerably decreased after the initiation of the movements. Although the participants initiated the downward movements with the vertical positions of the digits being higher than the position of the wrist, i.e., the digits were directed upward, they seemed to change their hand direction toward the horizon during the movements, as indicated by ΔZ_{t-w} and ΔZ_{i-w} . Therefore, the mechanical efficiency of the gravitational torques promoting hand opening was lowered during the downward movements, and it was conceivable that the CNS might not sufficiently utilize gravitational torques promoting hand opening as much for the downward movements as for the upward movements. It is possible that these results were due to the limitations of our experimental setup, which had an insufficient distance between the upper and lower objects for switching the directions of the digits from upward to downward. If the lower object had been sufficiently lower, the directions of the digits might have been clearly directed downward during the downward movements. Therefore, we might have observed the effects of the gravitational torques promoting hand closing for the downward movements, suggesting that the vertical position of the lower object affected whether the CNS could utilize the gravitational torques promoting hand closing during the downward movements.

Previous studies have suggested that the CNS utilized gravitational forces by replacing the muscle forces for the vertical pointing movements (Papaxanthis et al. 2003) and keystrokes (Furuya et al. 2009). For the grasping component of prehension movements in this study, we also expected that the CNS would take advantage of gravitational forces acting on the digits and promote hand opening for the upward movements and hand closing for the downward movements in order to replace the hand muscle forces. Although we could not conclusively determine whether the gravitational torques promoted hand closing for the downward movements, the kinematics for the upward movements at least suggest that gravitational forces might produce the torques promoting hand opening. The shorter TPGA, larger CD, and higher POV for the upward movements observed in this study would represent these gravitational effects promoting hand opening for the upward movements with the hand muscles less activated. Thus, the direction-dependent asymmetries in the temporal and spatial kinematics that were observed in this study probably represent the CNS taking advantage of gravitational forces by replacing the hand muscle forces during the vertical prehension movements.

Generally, under more difficult conditions for performing precise movements, we select the safety strategies for the control of movements either consciously or unconsciously. When participants perform the upward

movements, more arm muscle activities are induced due to the movement direction against gravity, which might make the movements less accurate and more difficult because of the increase in the SDN (Harris and Wolpert 1998; Jones et al. 2002). In this study, the peak aperture appeared earlier in time and farther away from the object in space for the upward movements, which seemed to represent the execution of the safety strategy by obtaining a larger phase of aperture closing in time and space in order to achieve precise and successful grasping. In support of this idea, when participants performed the prehension movements under more difficult conditions, such as in the absence of visual information, an earlier and/or farther away initiation of the aperture closing was observed (Churchill et al. 2000; Connolly and Goodale 1999; Jakobson and Goodale 1991; Rand et al. 2007). Thus, the direction-dependent differences in temporal and spatial kinematics might also stem from the safety strategy for the control of upward movements.

We proposed that an online feedback control process could be another mechanism for inducing the direction-dependent asymmetry in goal-directed movements. In the results of this study, we observed the direction-dependent asymmetries in both the reaching and grasping components. Unfortunately, our experimental design did not allow us to determine whether the direction-dependent asymmetries were attributed to either the feed-forward and/or online feedback control processes. However, it is true that the direction-dependent asymmetries were observed in the prehension movements, relying more on an online control process than the pointing movements (Carnahan et al. 1993). This fact promotes the possibility that an online feedback control process, in addition to a feed-forward control process, could contribute to generating the direction-dependent asymmetry in vertical goal-directed movements. Future studies showing direct evidence and a more comprehensive understanding of this topic are encouraged.

In summary, we investigated how gravitational forces affected the temporal kinematics for vertical prehension movements and found the direction-dependent differences in the kinematics. The results seem to represent reasonable behavior under a gravitational environment. The kinematic asymmetries for the vertical prehension movements suggest that the CNS plans and controls the movements by taking into account and by taking advantage of gravitational forces.

Acknowledgments We would like to thank Professor Bernard Cohen of Mount Sinai School of Medicine for his beneficial advice. This study was supported by a grant for the fellows of the Japan Society for the Promotion of Science (to S.Y.) and a grant-in-aid for scientific research (to K.K.).

References

- Bock O (1996) Grasping of virtual objects in changed gravity. *Aviat Space Environ Med* 67(12):1185–1189
- Bresciani JP, Blouin J, Popov K, Bourdin C, Sarlegna F, Vercher JL, Gauthier GM (2002) Galvanic vestibular stimulation in humans produces online arm movement deviations when reaching towards memorized visual targets. *Neurosci Lett* 318(1):34–38
- Carnahan H, Goodale MA, Marteniuk RG (1993) Grasping versus pointing and the differential use of visual feedback. *Hum Mov Sci* 12(3):219–234
- Churchill A, Hopkins B, Ronnqvist L, Vogt S (2000) Vision of the hand and environmental context in human prehension. *Exp Brain Res* 134(1):81–89
- Connolly JD, Goodale MA (1999) The role of visual feedback of hand position in the control of manual prehension. *Exp Brain Res* 125(3):281–286
- Crevecoeur F, Thonnard JL, Lefevre P (2009) Optimal integration of gravity in trajectory planning of vertical pointing movements. *J Neurophysiol* 102(2):786–796
- Fitts PM (1954) The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *J Exp Psychol* 47(6):381–391
- Furuya S, Osu R, Kinoshita H (2009) Effective utilization of gravity during arm downswing in keystrokes by expert pianists. *Neuroscience* 164(2):822–831
- Gaveau J, Papaxanthis C (2011) The temporal structure of vertical arm movements. *PLoS ONE* 6(7):e22045
- Gentili R, Cahouet V, Papaxanthis C (2007) Motor planning of arm movements is direction-dependent in the gravity field. *Neuroscience* 145(1):20–32
- Harris CM, Wolpert DM (1998) Signal-dependent noise determines motor planning. *Nature* 394:780–784
- Jakobson LS, Goodale MA (1991) Factors affecting higher-order movement planning: a kinematic analysis of human prehension. *Exp Brain Res* 86(1):199–208
- Jeannerod M (1981) Intersegmental coordination during reaching at natural visual objects. In: Long J, Baddeley A (eds) *Attention and performance IX*. Lawrence Erlbaum, Hillsdale, pp 153–169
- Jeannerod M (1984) The timing of natural prehension movements. *J Mot Behav* 16(3):235–254
- Jeannerod M (2009) The study of hand movements during grasping. A historical perspective. In: Nowak DA, Hermsdörfer J (eds) *Sensorimotor control of grasping: physiology and pathophysiology*. Cambridge university press, Cambridge, pp 127–140
- Jones KE, Hamilton AF, Wolpert DM (2002) Sources of signal-dependent noise during isometric force production. *J Neurophysiol* 88(3):1533–1544
- Le Seac'h AB, McIntyre J (2007) Multimodal reference frame for the planning of vertical arms movements. *Neurosci Lett* 423(3):211–215
- Oldfield RC (1971) The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia* 9(1):97–113
- Papaxanthis C, Pozzo T, Stapley P (1998) Effects of movement direction upon kinematic characteristics of vertical arm pointing movements in man. *Neurosci Lett* 253(2):103–106
- Papaxanthis C, Pozzo T, Schieppati M (2003) Trajectories of arm pointing movements on the sagittal plane vary with both direction and speed. *Exp Brain Res* 148(4):498–503
- Papaxanthis C, Pozzo T, McIntyre J (2005) Kinematic and dynamic processes for the control of pointing movements in humans revealed by short-term exposure to microgravity. *Neuroscience* 135(2):371–383
- Pozzo T, Papaxanthis C, Stapley P, Berthoz A (1998) The sensorimotor and cognitive integration of gravity. *Brain Res Brain Res Rev* 28:92–101

- Rand MK, Lemay M, Squire LM, Shimansky YP, Stelmach GE (2007) Role of vision in aperture closure control during reach-to-grasp movements. *Exp Brain Res* 181(3):447–460
- van de Kamp C, Zaal FT (2007) Prehension is really reaching and grasping. *Exp Brain Res* 182(1):27–34
- van Vliet P, Pelton TA, Hollands KL, Carey L, Wing AM (2013) Neuroscience findings on coordination of reaching to grasp an object: implications for research. *Neurorehabil Neural Repair* 27(7):622–635
- Verheij R, Brenner E, Smeets JB (2013) Gravity affects the vertical curvature in human grasping movements. *J Mot Behav* 45(4):325–332