

| 著者       | 西平 賀昭  |  |  |
|----------|--|--|--|
| 雑誌名      | 日本運動生理学雑誌                                      |  |  |
| 巻        | 11   |  |  |
| 号        | 1  |  |  |
| ページ      | 1-21   |  |  |
| 発行年      | 2004-04  |  |  |
| 権利       | 日本運動生理学会                                       |  |  |
|          | 本文データは学協会の許可に基づきCiNiiから複製                      |  |  |
|          | したものである  |  |  |
| その他のタイトル | Effect of exercise on event related potentials |  |  |
| URL      | http://hdl.handle.net/2241/115881              |  |  |

日本運動生理学雑誌 第11巻第1号 1~21,2004

# 運動が事象関連電位に及ぼす影響

## 西平賀昭\*

### Effect of exercise on event related potentials

Yoshiaki NISHIHIRA\*

#### はじめに

運動が継続的に遂行された場合、実際脳の活動に どのような変化が生じているのだろうか. 一過性の 激しい運動は運動野、大脳基底核線状体そして海馬 付近の脳血流量,酸素摂取そして脳の局所グルコー ス利用が一時的に増加することが知られている. ま た人間の活動レベル,脳血流量そして認知機能は, それぞれ相関があると考えられている.そして結果 的に運動は認知とパフォーマンスを改善する. さら に運動学習を継続すると第一次運動野の活動ばかり ではなく、構造さえも変化することが確認されてい る.代謝面から見ると脳は酸素を取り入れて大量な ブドウ糖を消費する器官である. それは脳が大量の 血管に覆われている器官であるということからもう なずけることである. 運動中に脳の酸素消費量は約 2倍以上に増えていて、その酸素はニューロンが働 くために利用されているに違いない.従って運動 中,脳は安静時のときよりもよけいに働いていると 考えられる.おそらく増えた酸素やブドウ糖は運動 に関与している脳の運動性皮質(補足運動野,運動 前野,運動野)ニューロンの活動の維持,増進のた めに使われていると思われる.

人間が筋運動するときは目的とする運動をするた めの意志が必ず働く.その時,前頭連合野で運動を 引き起こすために生じた命令は運動性皮質(補足運 動野,運動前野,運動野)に伝えられ,脊髄の運動 神経系を経て筋が収縮する.運動中でさえも手足の

筋を動かそうとする意志は働いている。言い換えれ ば手足の運動ニューロンが働かないと手足の筋は絶 対に収縮しないのである. 運動野が働かないと運動 ができないということは人間が運動するときは頭を 使っているということである. 特に走ることを例に あげると「やる気」の意欲があって、特別の指令 ニューロンが働いて、運動野ニューロンを駆動しな いと走れないということである. 脳の中には A-10 神経という特別な神経があり、ここが快い情動と結 びついて快感という報酬をもたらし、価値判断を左 右することが報告されている<sup>4</sup>. この神経は中脳か ら出て、生きていく欲求をもたらす視床下部と、情 を生み出す大脳辺縁系、高度の判断を生み出す前頭 葉に通っていて快さや「やる気」を出させる神経で ある、このA-10神経が到達する部位の一つに動機 づけの中枢とされる帯状回がある.帯状回は大脳辺 縁系の一番外側にあり大脳皮質との間に大きく広 がってある. ここはすべての本能的な価値判断をま とめる部位で、 扁桃体が行う刺激に対する満足・不 満足といった判断や、視床下部から生まれる、生き る欲求などを受けて、補足運動野へ連絡し随意運動 をもたらす行動の意欲を作り出している.「運動す ること・走ること」が健康に良いといわれても、意 志の力で運動する気をおこさせないと運動すること もできないし、走ることもできない、運動野ニュー ロンというのは指令がきた時しか働かない部位だか ら手足を動かす時に必ず前頭連合葉,補足運動野,

\* 筑波大学体育科学系 (〒305-8574 茨城県つくば市天王台1-1-1) Institute of health and Sport Sciences, University of Tsukuba, 1-1-1, Ibaraki 305-8574, Japan 運動前野などからの指令が必要である.手足を動か すという強い動機があって毎回手足を動かせという 指令を送らない限り運動はできないのである.一度 スイッチを入れたらすべて自動的にプログラムが働 くように脳はなってないのである.だからランニン グなどの運動では脳が安静時より余分に働き,その ための酸素,ブドウ糖が必要なのである<sup>20,21,22</sup>.

# 1. 運動関連脳電位 (Movement-Related Cortical Potential, MRCP) の概論と歴史

随意動作に先行して1~2秒前に頭皮上から記録 される漸増的な陰性緩電位変動を運動関連脳電位 (MRCP) という. ヒトで運動関連脳電位を記録す るのに成功したのは Kornhuber と Deecke (1965) で ある<sup>19</sup>. 彼らは手の随意収縮に伴う筋放電の開始時 点でパルスを発生させ、さらのその500msec 後にも うひとつのパルスを発生させて脳波を筋電図ととも に磁気テープに記録した.そして、その磁気テープ を逆方向に再生し、脳波を加算処理した. そうする ことによって筋放電の前後の脳波を同時に加算する ことに成功した.この方法によって彼らは運動開始 前1~2秒から陰性緩電位が発現することを見いだ した.この電位は他動運動では出現しないことから 随意運動の準備状態を反映するものと解釈され、運 動準備電位 (Bereitschaftspotential, BP) と呼ばれ た.そして運動開始後30~90msec 遅れて複雑な波 形の陽性電位が出現し、これは他動運動後でも認め られることから運動感覚に関する電位と考えた.

Vaughan (1965) らは Kornhuber らとは異なった 方法で同様の運動前陰性緩電位を発見した20. すな わち反応時間の計測法を用いて、手の指反応動作に 伴う頭皮上電位変化から反応がない場合の電位変化 を引き算することによって、運動に伴う電位変化を 求め,波形全体を運動電位と呼んだ.しかし、その 後 Kornhuber らも Vaughan らも運動前後に4 成分を 見いだした. Deecke, Kornhuber らは運動開始前に 3成分を認め、約1秒前から始まる陰性緩電位を運 動準備電位(Bereitschaftspotential, BP),約86msec 前に始まる陽性電位を pre-motion positivity,約 56msec 前に始まる陰性波を motor potential と呼ん だ<sup>6</sup>(Fig.1). このうち前二者は両側性に分布する が, motor potential のみは反対側中心前野に限局す るものであった. Vaughan らは4成分をN<sub>1</sub>, P<sub>1</sub>, N<sub>2</sub>, P₂と呼び,いずれも運動部位に対応した反対側中心

部に最大であると報告した<sup>20)</sup>. Vaughan らによる $N_1$ と P<sub>2</sub>は Kornhuber ら の Bereitschaftspotential お よ び ReafferentePotentiale にほぼ対応すると考えられる が、 $P_1$ と $N_2$ がそれぞれ pre-motion positivity と motor potential に対応するか否かは疑問視されている.  $N_2$ はむしろ運動開始時点より遅れて出現するという報 告もあり見解が一致してない.

Gerbrandt は1977年,運動関連脳電位(MRCP) に 関するこれまでの報告のくい違いを詳細に検討し, 少なくとも8成分が識別されることを見いだした<sup>III</sup>. 1980年 Shibasaki らも多チャンネル同時記録を行い, 運動開始前後に各4成分の計8成分を同定し,運動 関連脳電位(MRCP)は8成分から構成されている ことを確認した<sup>260</sup>(Fig. 2). さらに Barrett らは1985 年筋放電開始時点を正確に求め,運動開始前にもう 一つ新しい陰性電位を報告した<sup>100</sup>(Fig. 3).

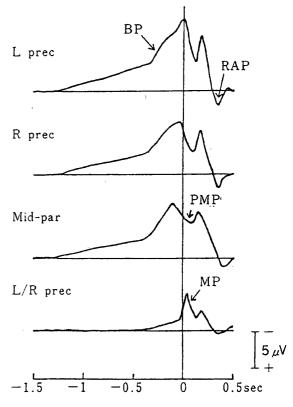


図1. 正常人の右手第二指運動時の運動関連脳電位.

出典: Deecke L and Kornhuber H: Cerebral potentials and the initiation of voluntary movement. In: Desmedt JE, Karger S ed. In progress in clinical Neurophysiology, Vol 1, attention, voluntary contraction and eventrelated cerebral potentials. Basel, 132–150, 1977. より

- 2 ---

西平賀昭

# 2. 運動関連脳電位(MRCP)の構成成分とその生 理学的意義

手の随意運動開始時点の1~1.5秒前から陰性緩 電位(Bereitschaftspotential, BP)が発現する.この 電位は中心前部から頭頂部にかけての正中線上で最 大振幅を示し,運動側と関係なく左右対称性に出現 する.従ってこの電位の発生には補足運動野が大き く関与するものと考えられている.

運動開始前約500msec になるとこの陰性緩電位 (Bereitschaftspotential, BP)は運動と反対側で急速 にその勾配を急峻とする.この陰性電位 (Negative potential, NS') は中心前部の運動と反対側の手の運 動領域と CZ の中間で最大を示し,頭頂部,さらに

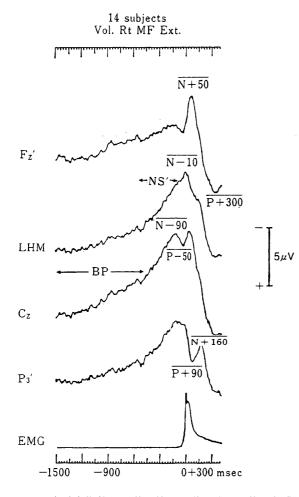


図2. 右手中指伸展運動に伴う運動関連脳電位の各成 分の名称.

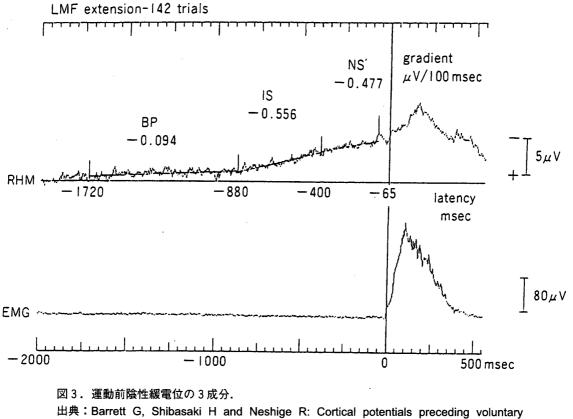
出典: Shibasaki H, Barrett G, Halliday E and Halliday AM: Components of the movementrelated cortical potential and their scalp topography. Electroenceph. Clini. Neurophyisiol. 49: 213–226, 1980. 同側にも波及する.このNS'電位は運動と同側の半 球では運動開始の90msec前に陰性頂点を形成する.

足の場合も陰性緩電位(BP)とNS'電位は同様の 出現様式であるが、手の随意運動に伴って認められ る pre-motion positivity は認められなかった. 頭皮 上分布に関しては、陰性緩電位(BP)は手の場合と 同様に中心前・頭頂部正中線上で最大で広汎に分布 する.NS'電位は手の運動の場合、対側中心前部に、 または足の運動では正中線上に限局するので、運動 皮質のその運動に直接対応した部位で生ずると考え られている.これらの陰性緩電位はいずれも他動運 動の場合には出現しないので、随意運動の準備段階 を反映するものであるとされている.陰性緩電位 (BP)は補足運動野における随意運動に対する準備状 態を反映し、NS'電位はその運動に特異的な運動皮質 の準備状態を反映しているものと解釈されている.

Barrett らは筋電図開始時点を正確に求めること により陰性緩電位(BP)とNS'電位の中間に新しい 陰性電位を見いだしintermediate slope(IS)と名 づけた. IS 電位は右利きの場合,右手運動では左中 心前部に優位であるのに対し,左手運動では右手運 動の場合よりも大きく,正中線で最大で左右対称性 に分布する.このことから IS 電位は運動前野で発 生していると考えられている.

随 意 運 動 前 約50msec に 出 現 す る pre-motion positivity は NS' 電位に続いて運動と同側の中心前・ 頭頂部に見られる電位である. Shibasaki と kato は 両手同時運動では本成分が認められないことからこ の陽性電位は非運動側の手の共同運動の抑制を反映 する仮説を提示したがいまだ証明されてない.これ に対して Deecke らは、この陽性電位は皮質-小脳 -運動皮質ループの作動開始を反映し、本来頭頂部 に両側性に出現するが,運動と反対側ではすぐ後に 生ずる筋放電前10msecに出現する陰性電位に相殺 され識別できないと報告している5.67.筋放電前 10msec に発現する陰性電位は、対側中心前部の手 の領域に限局して出現し、足の場合、筋放電と同時 に出現し Cz に限局している. これは Deecke らの motor potential に相当し,運動皮質の錐体路細胞の 活動を反映している解釈されている. Evarts は錐体 路細胞の発射は筋活動の50~100msec 前から変化す ることをみつけた. Arezzo と Vaughan もサルを用い て,随意運動に伴って反対側中心前野の手の領域か ら,運動に先行して85~110msecに出現する陰性電

#### 西平賀昭



movement: Evidence for three periods of preparation in man. Electroenceph. Clin. Neurophysiol. 63: 327–339, 1986.

位を確認した<sup>n</sup>. その後, 彼らはこの陰性電位は N2a と N2b の 2 成分から構成されていることを証明し た. それゆえ, N2a は運動直前に反対側中心前野の 狭い 領域に 限局 して 出現する ことから motor potential または Shibasaki らの筋放電前10msec に出 現する陰性電位に相当することが明らかになった.

運動開始後約50msecに出現する陰性電位は反対 側前頭部に比較的限局して出現し,運動開始後 90msecに出現する陽性電位は反対側頭頂部に限局 して出現する.これらの電位の発生メカニズムとし ては,筋紡錘からの求心性インパルスによって中心 溝の底面(領野3a)に生じた誘発電位が,前方向に 陰性,後下方に陽性のdipoleを形成した結果である と解釈され,いずれの電位とも運動感覚を反映した ものであると考えられている.さらに運動開始後約 160msecに出現する陰性電位は反対側頭頂部に限局 して出現し,この電位も運動感覚を反映したもので あると考えられている.運動開始後約300msecに出 現し,頭皮上の広汎な部位に出現する.この電位は 大脳皮質の広汎な部分が関与した求心性機能を反映 していると解釈されている.

#### 3. 運動が運動関連脳電位(MRCP)に及ぼす影響

既述したように人間が筋運動するときは日的とす る運動をするための意志が必ず働く.その時,前頭 連合野で運動を引き起こすために生じた命令は補足 運動野,運動前野,運動野に伝えられ,脊髄の運動 神経系を経て筋が収縮する. 運動中でさえも手足の 筋を動かそうとする意志は働いている。言い換えれ ば手足の運動ニューロンが働かないと手足の筋は絶 対に収縮しないのである<sup>20,21,20</sup>.特に走ることを例 にあげて説明すると、「やる気」の意欲があって、 特別の指令ニューロンが働いて運動野ニューロンを 駆動しないと走れないということである. 脳の中に はA-10神経という特別な神経があり、ここが快い 情動と結びついて快感という報酬をもたらし、価値 判断を左右する.A-10神経が到達する部位の一つ に動機づけの中枢とされる帯状回がある.帯状回は 大脳辺縁系の一番外側にあり大脳皮質との間に大き く広がってある. ここはすべての本能的な価値判断 をまとめる部位で、扁桃体が行う刺激に対する満 足・不満足といった判断や, 視床下部から生まれ る,生きる欲求などを受けて,補足運動野へ連絡し

- 4 -

随意運動をもたらす行動の意欲を作り出している.

運動関連脳電位は運動開始前後に出現し,8つの 電位成分から構成されていることが明らかにされて いる.さらにその電位の主な発生部位も明確になり つつあり,陰性緩電位(BP)は補足運動野における 随意運動に対する準備状態を反映し,NS'電位はそ の運動に特異的な運動皮質の準備状態を反映してい るものと解釈されている.陰性緩電位(BP)とNS' 電位の中間に出現する陰性電位,IS電位は運動前野 で発生していると考えられている.

約16年間剣道を継続している群と一般学生群の運 動関連脳電位(BP)を比較し,長期的継続運動が運 動関連脳電位(BP)にいかなる影響をおよぼして いるかを調べた(Fig.4). その結果, 陰性緩電位 (BP) と NS' 電位には16年間剣道を継続している群 と一般学生群には差を見いだせなかったが, Deecke らの motor potential. Shibasaki の筋放電前 10mesc に相当する陰性電位の振幅が16年間剣道を 継続している群において有意に大きいことを認めた (Fig.5). さらに, 握力発揮による出力量と motor potential の振幅の間の相関を見てみると、この両者 には有意な相関があることがわかる(Fig.6). この ことは以前にNishihiraらも確認している.この電位 がArezzoと Vaughan の言う N2a 電位に相当するもの であるならば,運動と対側の中心前野の狭い領域を 反映することから、16年間剣道を継続している群と 一般学生群の間には運動を駆動する直接の部位の働 きに差があると解釈される.また7年以上専門的に 陸上競技のトレーニングを継続してきた群と一般学 生群の後期 CNV の比較検討を行った研究によると、 反応課題において一般学生群より7年以上専門的に 陸上競技のトレーニングを継続してきた群の方が大 きな振幅を示した(Fig.7).後期 CNV は運動関連 脳電位で言えば,陰性緩電位(BP)と NS'電位に相 当すると考えられている.陰性緩電位(BP)は補足 運動野における随意運動に対する準備状態を反映 し,NS'電位はその運動に特異的な運動皮質の準備 状態を反映しているものと解釈されている.それゆ

自己のペース (self-paced) による握力発揮課題

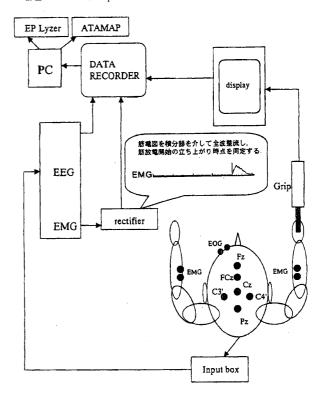
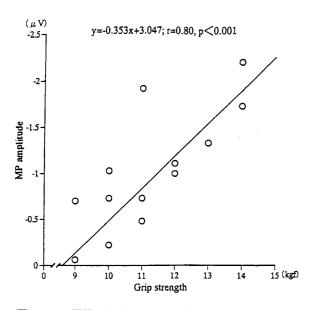


図4.実験のブロックダイアグラムを示した。 出典:八田有洋:随意運動に伴う中枢内感覚一運動処理 系に関する研究.1999年度博士論文(筑波大学).

| component | GROUP     |           | <u></u> |
|-----------|-----------|-----------|---------|
|           | kendo     | control   | F       |
| BP        | -1.25±0.8 | -0.98±0.5 | 1.902   |
| NS'       | -1.70±1.2 | -1.62±0.9 | 0.130   |
| МР        | -1.03±0.6 | -0.75±0.6 | 4.512 * |

図 5. 各 MRCP 成分(BP, NS', MP)の群間の比較. BP, NS' は運動群と一般群では差 はえられなかったが、MP において差がえられ、剣道群が有意に大きい値を示した. \*p<0.05

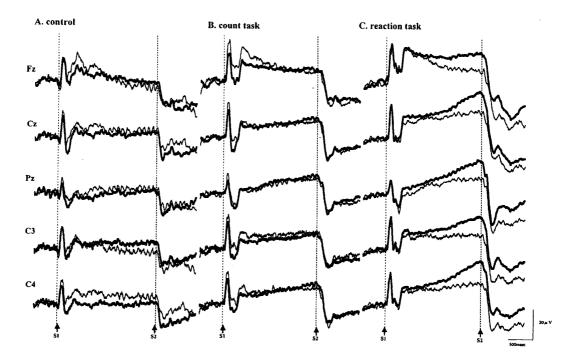
出典:八田有洋:随意運動に伴う中枢内感覚-運動処理系に関する研究. 1999年度博士論文 (筑波大学). 西平賀昭



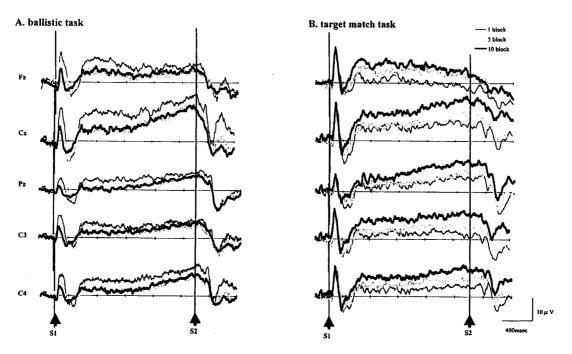
- 図6. MP 振幅と握力発揮量(20% MVC)との相関関係. MP 振幅と握力発揮量との間に有意な正の 相関関係が認められた.
- 出典:八田有洋:随意運動に伴う中枢内感覚-運動処理 系に関する研究.1999年度博士論文(筑波大学).

え,7年以上専門的に陸上競技のトレーニングを継続してきた群は,運動遂行前に運動性皮質活動を高め,効率の運動を遂行するために最適な運動準備状態を構築していると考えられる.

さらに随意運動課題を繰り返し行わせ運動関連脳 電位の中の陰性緩電位(BP)とNS'電位の変動を調 べた研究によると、バリステイック運動課題を繰り 返し行わせると運動パラメーターは変動しないが, CNV 後期成分は減少する. ターゲットマッチ運動 課題では,繰り返し運動課題を行わせるとEMG-RT および発揮張力の立ち上がり時間が短縮。発揮 張力のばらつきも少なくなり一定の値を示すように なり、後期 CNV は増大する (Fig.8). バリステ イック運動課題は急速運動で、フィードフォワード の運動であり、事前に運動プログラミングができて いる運動である.従ってバリステイック運動課題で は、発揮張力は変化せず一定の値を示したと考えら れる (Fig.9). それゆえ, バリステイック運動課題 では、既に運動パターンが形成されているために発 揮張力は変化せず後期 CNV が減少したと解釈され



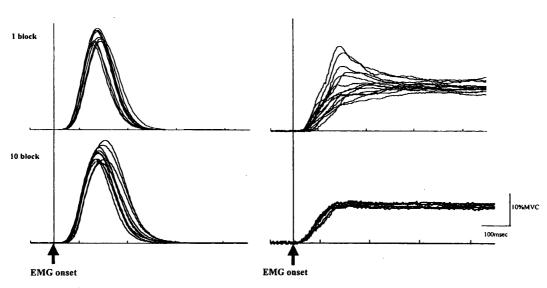
- 図7.課題条件(コントロール;A,計数課題;B,反応課題;C)ごとに頭皮上のFz, Cz, Pz, C3,C4から導出された競技者と非競技者におけるCNVのグランドアベレージ波形.各課 題ともに太線は競技者,細線は非競技者を示し,破線はそれぞれ予告刺激(S1)と反応刺 激(S2)の呈示時点を示している.
- 出典:秋山幸代,西平賀昭,八田有洋,金田健史,中島 剛:反応課題動作の反復に伴う Contingent Negative Variation (CNV)の変動.臨床神経生理学. 31 (5):2003. を改変



- 図8. 課題条件(バリスティック課題;A、ターゲットマッチ課題;B)ごとに頭皮上のFz, Cz, Pz, C3, C4から導出された CNV の波形. 各課題ともに縦線は予告刺激(S1) と反応刺激(S2)の呈示時点を示している. それぞれ S1の呈示時点で加算平均した 1 ブロック目,5 ブロック目および,10ブロック目の波形を示している. ターゲット マッチ課題では課題の反復に伴う振幅の増大が認められる.
- 出典:秋山幸代,西平賀昭,八田有洋,金田健史,中島 剛:反応課題動作の反復に伴う Contingent Negative Variation (CNV)の変動.臨床神経生理学. 31 (5):2003.を改変

```
ballistic task
```

target match task



- 図9.各課題における力発揮曲線の変化.各課題ともに一人の被験者において反応に伴う 筋電図の立ち上がり時点(縦線)をオンセットとし、1ブロック目(上段)と10ブロック目(下段)の全試行をプロットしている.課題の反復に伴い、バリスティック課題では施行ごとの反応動作に変動は認められないが、ターゲットマッチ課題では、施行ごとのばらつきが減少した.
- 出典:秋山幸代,西平賀昭,八田有洋,金田健史,中島 剛:反応課題動作の反復に伴う Contingent Negative Variation (CNV)の変動.臨床神経生理学. 31 (5): 2003.を改変

西平賀昭

る. このような繰り返し課題遂行における反応の減 少は,他の事象関連電位においても認められ,P300 電位も繰り返し課題遂行においては振幅の減少を示 し,潜時や反応時間の延長が生じる. これは集中力 や覚醒レベルの低下というよりは,むしろ刺激弁別 過程の自動化に伴った影響であると考えられている.

他方、ターゲットマッチ運動課題は、ターゲット ラインに対して急速かつ正確に発揮張力を合わせる という巧緻な制御が要求される運動であり、運動の 習熟過程を短期間に観察できる課題である. その結 果、既述したように EMG-RT および発揮張力の立 ち上がり時間が短縮し、発揮張力のばらつきも少な く、一定の値を示すようになり、後期 CNV は増大 した. 運動学習の初期には補足運動野や運動前野の 活動は増加することが知られている. とりわけ補足 運動野は新しい運動プログラムを企画し,確立する のに重要なことが確認されている.既に述べてよう に運動関連脳電位の中の陰性緩電位(BP)とNS'電 位の発生には主に補足運動野や運動前野が関与して いる.従ってターゲットマッチ運動課題において は、EMG-RT および発揮張力の立ち上がり時間が 短縮し、発揮張力のばらつきも少なく、一定の値を 示すようになり、後期 CNV は増大を示したと解釈 できる.

Kita et al (2001) の報告によれば<sup>18</sup>, 全日本の トップレベルの競技者と非競技者の手首の急速な伸 展動作に伴う運動関連脳電位(MRCP)の比較検討 を行った結果,運動関連脳電位(MRCP)の中の陰 性緩電位(BP)とNS'電位の潜時が全日本のトップ レベルの競技者においては短縮するが,運動直前に 反対側中心前野の狭い領域に限局して出現する motor potentialまたはShibasakiらの筋放電前 10msecに出現する陰性電位の振幅は増加したとい うことである.これは私の研究室においても確認し ている.すなわち長期間トレーニングを継続した競 技者は,Deeckeらのmotor potential,Shibasakiの筋 放電前10mescに相当する陰性電位に変化が生じ, 中枢神経系に運動適応が生じていると考えられる.

紙上らは運動強度の違いが脳の覚醒水準にいかな る影響を及ぼしているか調べている<sup>160</sup>(Fig.10).彼 らの報告によれば,心拍数190/分ぐらいの高強度運 動においては後期 CNV の振幅は低下し,約118/分 の心拍数の中程度の運動強度においては後期 CNV の振幅は増加することが確認された(Fig.11,12). 心拍数約118/分程度の運動とは軽いジョギング,レ クリエーションで円陣を組みバレーボールのパスを している程度の心拍数であると考えられる.後期 CNV は運動関連脳電位(BP)で言えば陰性緩電位 (BP),NS'電位,IS電位,そしてDeeckeらの motor potential,Shibasakiの筋放電前10mescに相当 する陰性電位から構成され,それらの電位は補足運 動野,運動前野,限局した運動皮質の活動を反映し

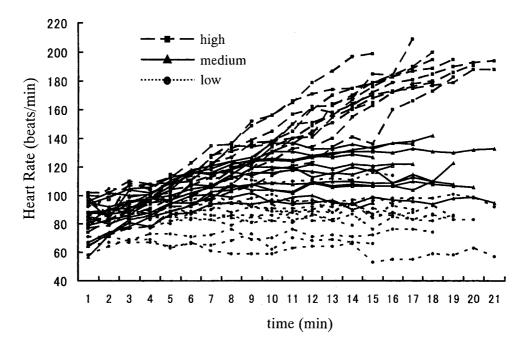


図10. 運動強度の違いによる心拍数の変化. 各強度において明らかに心拍数が異なることが視察される.

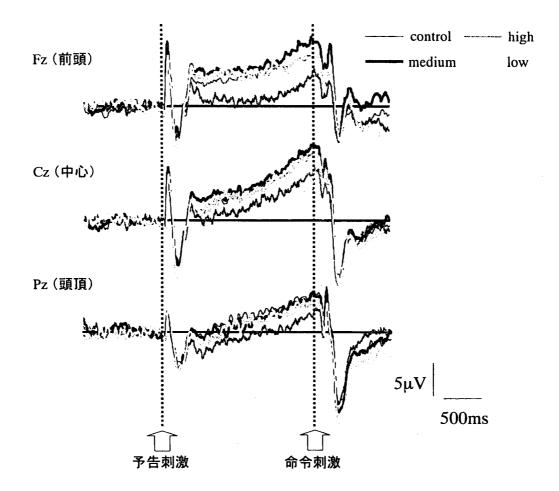


図11. 運動強度の違いによる CNV の変化. 高強度運動後には振幅が低下し、中強度後には増大している.

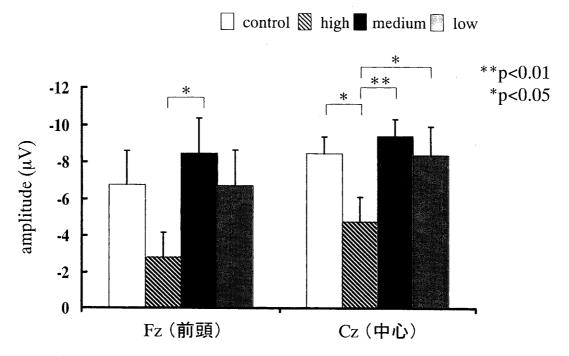


図12. 運動強度の違いによる後期 CNV 振幅の変化. 高強度運動後と中強度運動後の振幅には有意な差が得られた.

ていると考えられていることから,約118/分の心拍 数の中程度の運動強度は前頭葉の運動関連領野を効 率よく活性化していることが推測される. Johnston et al (2001)は高強度の把持課題を続ける と疲労の進行とともに補足運動野,運動肢と対側の 運動野の活動が増加することを,運動関連脳電位 (MRCP)を用いて確認している<sup>15</sup>.

運動野は出力先として感覚野,高次運動野へ向かいながら,大脳基底核や視床にも大量の出力を送り,脳の広範な部分とコミュニケーションを取りながら,どのような運動を行おうかという情報を脳内に配送している.他方脳幹,そこを介して小脳へ出力し,運動の出力情報を送っている.従って運動,特に長期継続的な運動は,これらの脳内の運動中枢に大きな影響を及ぼしているが十分に予想されるが,解明することはこれからである.ただ,今までの研究成果から,運動が運動関連脳電位(MRCP)に影響を与えていることは明らかになったと思われる,今後は運動の種類,質,量,頻度,時間,期間などが脳内の運動中枢にいかなる影響を与えているかを詳細に検討する段階に移ると思われる.

#### 4. P300の概論と歴史

P300はSuttonら(1965)によって最初に記録され た28).彼らは刺激の不確実さと誘発電位との関係を 調べていた際、手がかり刺激(第1刺激)を与えた 後のテスト刺激(第2刺激)として音か光を呈示 し、そのどちらかを予測させる課題を用いて事象関 連電位(ERP)記録したところ、テスト刺激がどの 刺激かを知らされてない場合にだけ、約300msec 潜 時の大きな陽性電位が出現することを発見した. Sutton らはその後の実験結果から、P300は情報呈示 による不確実さ解決に関連して出現し、刺激の情報 内容により変動する内因性電位であると考えた.そ の後 P300に関する多くの研究が行われた. P300の 記録に用いられる実験パラダイムには予測課題とオ ドボール課題 (oddball paradigm) がある. オドボー ル課題とは識別可能な2種類感覚刺激,例えば 1000Hz と2000Hz の純刺激(持続時間50~100msec, 強度40~60dB SL)をランダムの順序で呈示(呈示 間隔 inter-stimulus interval, ISI は1.0~2.0sec の間 でランダム)し、一方の刺激の呈示頻度を他方より も少なくし、呈示頻度の低いまれな刺激が呈示され た時に、それに応じて所定の反応を行わせる課題の

ことである.呈示頻度のまれな刺激を標的刺激 (target stimuli),呈示頻度の高いほうの刺激を標準 刺激(非標的刺激, standard stimuli, non-stimuli) と呼ぶ.このようなオドボール課題を負荷して,標 的刺激,標準刺激によって誘発される電位をそれぞ れ頭皮上から記録すると,いくつかの電位変化が記 録できる(Fig.13).このうちN100,P200電位は狭 義の誘発電位,いわゆる外因性電位であり,標的刺 激,標準刺激の両方によって誘発される.これに対 してN200,P300電位は標的刺激に対してだけ出現 する.

#### 5. P300の生理心理学的意義

P300は頭皮上では正中線上の頭頂部で最大の振幅を示すことが明らかにされている.振幅には個人差が大きく,加齢によっても変化する.小児期には振幅は増大し,15歳頃を境に加齢と共に低下する.

P300頂点潜時は250~500msecで、年齢、課題の 難易度などによっても異なる.小児期には長く、成 長とともに短縮し、以後加齢とともに延長する.

P300は聴覚,視覚,体性感覚などの感覚刺激の種 類には関係なく標的刺激に対して出現する.これに 対して,同じ種類のパラダイムでも,早期に出現す る外因性電位は,感覚の種類によって異なる.P300 は被検者が課題遂行中に標的刺激に注意を集中する と出現し,注意をそらせると出現しなくなる.さら に標的刺激の呈示頻度が標準刺激のそれと比べて低

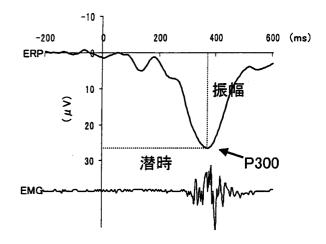


図13. P300の潜時と振幅の同定. P300の同定は刺激 呈示後250msから500msの間の最大陽性成分と した. P300振幅は基線から最大陽性頂点 (P300)までの電位を測定し、P300潜時は刺激 呈示よりP300頂点までの時間とした。

-10 -

いほど P300が明瞭に出現する.また標的刺激と標 準刺激との呈示の仕方が,規則性があればあるほ ど,また被験者が標的刺激を予測しやすいほど P300は不明瞭になる.標的刺激を標準刺激の系列の 中から識別しにくい場合,P300潜時は延長する.

P300が内因性電位であり、心理過程に関連した脳の活動に由来することには異論はない.しかし P300はどのような脳活動を反映しているかについては必ずしも一致してない.

Donchin (1979) は心理学情報処理モデルの各段 階と生理学的事象関連電位 (ERP) のデーターを直 接対応づけることのに批判的で、P300は被験者の期 待度(Expectancy)に関連し、刺激評価(stimulus evaluation) における認知文脈 (context) や図式の 更新(up-dating)過程を反映すると主張している<sup>®</sup>. 例えば,標的刺激,標準刺激という2種類の刺激が 1:9の頻度の割合で呈示されるオドボール課題を 遂行する場合に,標的刺激を認知し,反応する場合 を考えてみると、標的刺激は10回に1回しか現れな いから、被検者が呈示頻度の低い標的刺激を認知し た場合、P300の振幅は大きく、明瞭に出現する.ま た期待度が低い標的刺激を認知すると、一方ではそ れに対応して所定の反応を行うことを決定するとい う反応選択過程が現れるがそれと同時に、これで課 題が終わったので次の課題に備えて再び体制を整え るという認知文脈更新 (context updating) の過程が 生じる. P300は主に後者の過程を反映すると考えら れている.

他方,平松らは,事象関連電位(ERP)記録に用 いられる認知課題を遂行する過程において,刺激処 理系(stimulus processing system)とこれを制御す る組織制御系(organizing system)とを考え,P300 は,主として刺激処理系に対する制御プロセスを反 映するものであり,組織制御系を通じた刺激処理シ ステムの再編成を反映すると考えている<sup>13,10</sup>.

反応時間と P300の潜時との関係を検討した結果 によれば、P300潜時は反応時間よりわずかに長い場 合と短い場合がある. 被検者に正確性を重視した課 題と反応速度を重視した課題を遂行させると P300 潜時と反応時間の関係は,正確性を重視した課題の 方が,相関が高いことが知られている. これは正確 さを重視した条件では刺激の評価を完全に終えてか ら反応したために,刺激の評価が不完全なままで反 応を開始した反応重視速度条件よりも相関が高く なったと考えられ、P300は刺激評価時間を反映して いると考えられている.一方 Desmedt (1980) は意 志決定から反応開始までの時間を考慮し、P300の立 ち上がり潜時が意志決定に常時先行することは困難 であるため、P300は意志決定後の電位であると考え ている<sup>80</sup>.これらのことは P300の発現タイミングを 制御する機構と反応を制御する機構は直列的ではな いことを意味している.

P300の脳内発生機構については、P300の頭皮上 分布から考えると、大脳皮質頭頂・側頭連合野に由 来すると推測されている<sup>300</sup>.また大脳皮質から直接 記録からすると、側頭葉説(Halgren ら、1980)、海 馬と側頭葉連合野の2カ所にあるという説、皮質・ 皮質下連絡系(例えば前頭葉・中脳網様体系)を重 視する説(Desmedt & Debecker 1979)、動物実験に よるとアセチルコリン作動性前脳基底部・海馬投射 系を発生源とする説<sup>30</sup>などがあるがいまだ一定の結 論には達してない.

#### 6. 運動が P300に及ぼす影響

既述したとおり,P300は課題が終了すると,次の 課題に備えて再び体制を整えるという認知文脈更新 (context updating)の過程を反映する電位であり, 主として刺激処理系に対する制御プロセスを反映す るものであると考えられている.さらにP300の脳 内発生機構については,P300の頭皮上分布から考え ると,大脳皮質頭頂・側頭連合野に由来するする説 (Vaughan & Ritter 1979).また大脳皮質直接記録か らすると,側頭葉説<sup>120</sup>,海馬と側頭葉連合野の2カ 所にあるという説,皮質・皮質下連絡系(例えば前 頭葉・中脳網様体系)を重視する説(Desmedt & Debecker 1979),動物実験によるとアセチルコリン 作動性前脳基底部・海馬投射系を発生源とする説<sup>30</sup> などがある.

被検者に左手第Ⅱ指と左手第∨指にそれぞれ2: 8の割合でランダムに刺激を与え,左手第Ⅱ指を標 的刺激して随意動作課題を行わせ,その時のP300 を測定した実験によると(Fig.14),P300潜時は標 的課題(ターゲット),すなわち課題を課したほう が延長することが知られた.P300潜時は刺激評価過 程を反映すると考えられていることから,課題の難 易度によってP300潜時が変動することがわかった. 脳の活動状態,資源分配量を反映していると考えら れているP300振幅は,今回課した課題の相違に

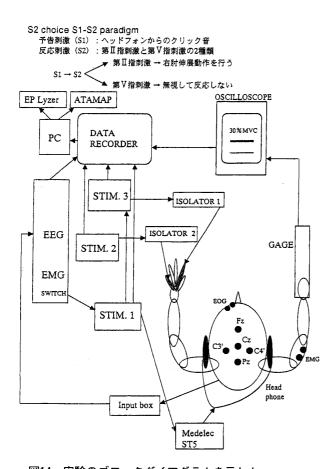


図14.実験のブロックダイアグラムを示した。
出典:八田有洋、西平賀昭、麓 正樹、宮 達夫、下田 政博:課題遂行のための戦略の違いが事象関連 電位に及ぼす影響.脳波と筋電図.27(6):510-517,1999.を改変

よっては変動が確認されてない.次に課題の種類を 変え、スポーツ場面で時折考慮される正確性重視と スピード性重視の比較を見てみると、P300振幅は正 確性重視よりスピード性重視のほうが高い値を示し た(Fig.15).すなわち正確性重視よりスピード性 重視のほうが刺激評価処理系は効率的に機能してい ることが知られた.

ただ P300潜時は課題間では差が見られなかった. しかし, EMG-RT(筋電図反応時間)課題では,ス ピード性重視のほうが正確性重視より短縮してい る.これらの結果は,P300は刺激処理系に依存し, 反応処理系とは直列的には関係ないという考えを裏 づけるものである.

運動関連脳電位(MRCP)を指標に観察した結果 では長期的な運動は,脳の運動関連領域に明確な変 化を与えていることが確認された.では脳内の刺激 処理系を反映していると考えられている P300につ いてはどうであろうか. Polich (1986) は視覚刺激 と聴覚刺激を用いて,競技者のP300を調べると P300振幅は非競技者より競技者のほうが大きな値 を示したと報告した<sup>240</sup>. 私の研究室で調べた結果に よると,7年以上長距離と短距離競技を継続してい る者と一般学生の聴覚刺激によるP300を比較検討 してみると,一般学生に比べて競技者のP300潜時 は有意に短縮を示した. さらにP300振幅を比較す ると,競技者の方が大きな値を示した (Fig.16).

また6年以上継続的にバスケットボール競技を 行っている競技者と一般学生を比較してみると, EMG-RT (筋電図反応時間)においては、単純反応 時間は差が認められなかったが、選択反応時間にな ると競技者の方が有意に短縮した(Fig.17).その 時の P300を比較すると、競技者において P300潜時 は短縮し、P300振幅は大きな値を示した(Fig.18). 次に長期野球経験者(8年以上の継続的野球経験) と未検経験者に次のような予測課題を与えた時の P300を調べた.予告刺激(S1)と反応刺激(S2)の 2種類を含む S1-S2課題においては、被検者は聴覚 刺激を用いて与えられたS1後に赤・緑のどちらかの ランプが点灯するかをあらかじめ予測する. すなわ ち S1刺激後 5 秒後に呈示される S2刺激を手がかり に,眼前に用意された赤・緑のどちらかのランプが 点灯するかを予測する.赤・緑の呈示確率は1:1 に設定し、反応はできるだけ速く反応するよう指示 した (Fig. 19). また間違えたときはその旨報告す るように指示した.その結果,P300潜時は野球経験 者の方が有意に短縮した.また反応時間はP300潜 時に先行していた。この反応課題は単純なために刺 激処理系と並行して反応処理系が機能したためであ ると解釈される、P300の振幅については、野球経験 者の方の P300が大きな値を示した(Fig. 20). これ らのことから長期的な運動は、運動性皮質ばかりで はなく、刺激を認知し、処理する過程にも大きな影 響を及ぼしていることがわかる.

今までのデーターは既に長期運動経験を経た者を 対象に調べた結果であるが、実際に現在、ある運動 プログラムを獲得するために運動を遂行している場 合はどうであろうか、今度は運動刺激を与え続けた 場合に、P300はどう変化するか調べた結果を紹介す る、健常成人10名に次のような2つの課題を遂行さ せた(Fig.21)、①バリスティック課題:ヘッドホン から呈示される予告刺激の後に反応刺激を与え、左

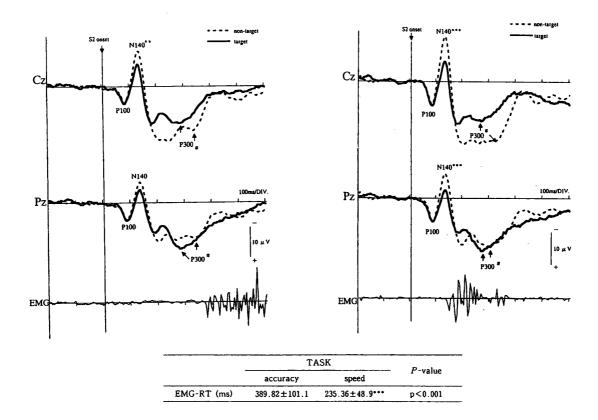


図15. accuracy task (左図) と speed task (右図) における事象関連電位の総加算平均波形 ならびに EMG-RT の結果. accuracy task では、P300潜時が EMG-RT よりも遅いが、 speed task では速いことが視察される. EMG-RT には task 間で有意差がみられた.
 出典:八田有洋、西平賀昭、麓 正樹、宮 達夫、下田政博:課題遂行のための戦略の違いが 事象関連電位に及ぼす影響. 脳波と筋電図. 27 (6):510-517, 1999. を改変

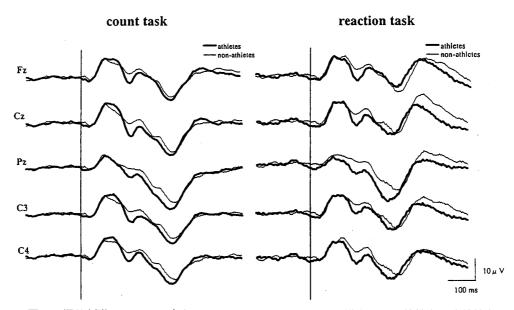


図16. 標的刺激において頭皮上の Fz, Cz, Pz, C3, C4から導出された競技者と非競技者の ERP グランドアベレージ波形. 各課題ともに太線は競技者, 細線は非競技者を示し、縦線は刺激の呈示時点を示している.

出典:秋山幸代、西平賀昭、八田有洋、麓 正樹、金田健史、時任真一郎、下田政博:長期的 な運動経験が事象関連電位に及ぼす影響.体力科学.49巻2号:267-276,2000.を改変 手関節の素早い屈曲動作を行わせた. ②ターゲット マッチ課題:被検者はS2提示後,オシロスコープ画 面上に設定されたターゲットラインにできるだけ素 早く,かつ正確に発揮張力を合わせる左手関節屈曲 動作を行わせた. 両課題ともにS1の音刺激呈示は, 2000Hz,持続時間50msec,強度65dBとした. S2の

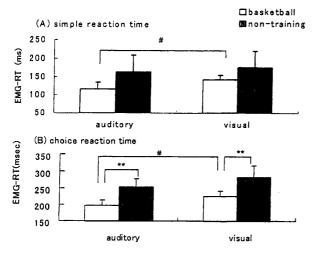


図17. 聴覚刺激および視覚刺激における単純反応課題
 (A) と選択反応課題(B)の EMG-RT の結果.
 それぞれバスケット選手、非競技者の EMG-RT と標準偏差を示している.

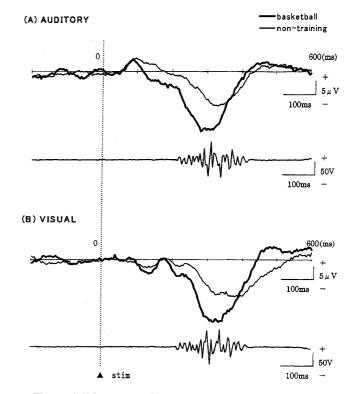


図18. 聴覚課題および視覚刺激において頭皮上の Fz, Cz, Pz, C3, C4から導出された ERP グランドア ベレージ波形 (バスケット選手と非競技者). 縦線 は刺激の呈示時点を示す.最下段は反応動作に伴 う筋電図の一例. 刺激呈示時点からの潜時と極性 から,それぞれ N100と P300成分を同定した.

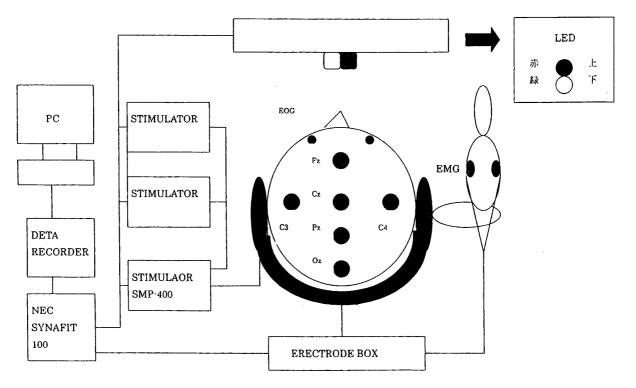
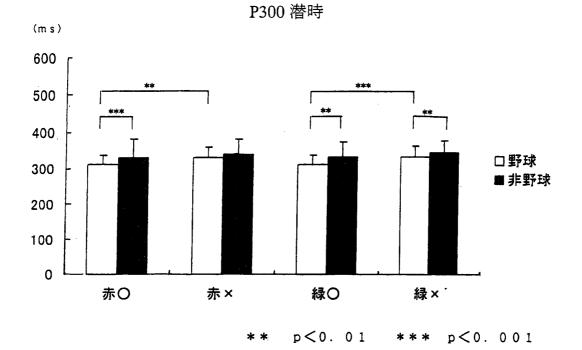


図19. 実験のブロックダイアグラムを示した.

— 14 —



P300 振幅

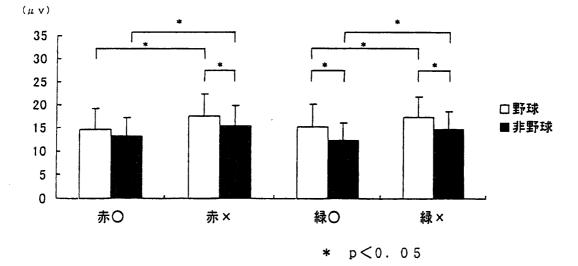
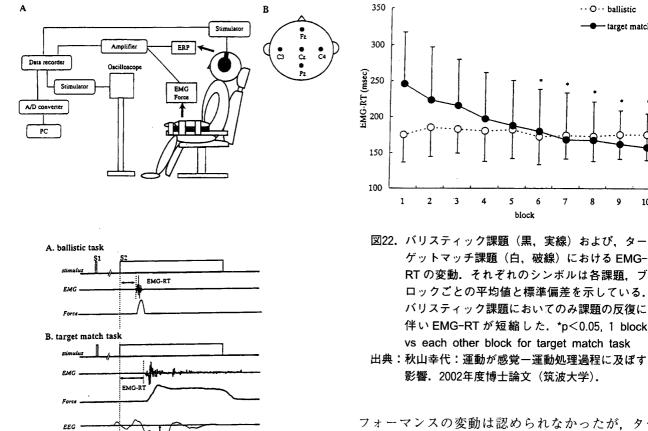


図20. 予測の「あたり」、「はずれ」から得られた P300の潜時(上)および振幅(下).(上図)野球群において予測が「あたり」の際の P300潜時が「はずれ」に対して有意に短縮した.また、野球群の P300潜時は非野球群よりも短縮する傾向がみられ、三条件では有意に短縮した.

(catch trial)

ЕМС



フォーマンスの変動は認められなかったが、ター ゲットマッチ課題では EMG-RT が短縮した (Fig. 22). また、バリスティック課題では運動の反復に 伴う P300に変動は見られなかったが、ターゲット マッチ課題では P300の潜時が短縮し,振幅は前頭 - 中心部で減少した(Fig. 23, 24). 今までの研究に よれば、P300は課題の難易度が高・低いに依存して 変動することが知られている.また長期運動経験者 のP300は潜時が短縮し、振幅が高い値を示した。こ れらは長期運動刺激が刺激弁別過程に関与する神経 回路網の効率を高め、十分なエネルギーを配分でき る状態を脳内に作り上げている結果であると推測で きる.しかし、この原則もすべての運動課題に当て はまるのではなく、運動課題によっては、例えば動 けばよいという課題,反応速度を問題にしたい場合 の課題,正確性を重視した課題によってP300の出 現様式が変動すると思われる、本研究によれば、課 題の繰り返し効果は、ターゲットマッチ課題におい てのみ認められた. ターゲットマッチ課題とバリス ティック課題の相違は、命令刺激の提示後に行う反 応動作後の違いであり,バリスティック課題が素早 さのみが要求された比較的単純な動作であるのに対 して, ターゲットマッチ課題が速さの他に, 正確性 が要求される巧緻性のある課題であるということで

5 6

block

7

- 図21.実験のブロックダイアグラム(上図)および実 験課題の模式図(下図)を示した.A、予告刺 激(S1)の2秒後、反応刺激(S2)としてター ゲットラインが呈示されたら素早く反応する (バリスティック課題).B:S2として最大随意 収縮の10%の張力に相当するターゲットライン が呈示され、素早くかつ性格にライン上に合わ せるように反応する (ターゲットマッチ課題). また S1後に S2が呈示されないキャッチ試行を 各課題ともに全試行の10%の確率でランダムに 挿入した。それぞれ課題毎に上段から呈示刺激 系列, EMG, 力発揮曲線を示している. A, B においてはS2呈示後、誘発されたERPから P300を同定し、振幅と潜時を計測した。
- 出典:秋山幸代:運動が感覚一運動処理過程に及ぼす 影響. 2002年度博士論文(筑波大学).

持続時間は1 sec であった. 試行間間隔は10sec で 30試行を1ブロックとし、10ブロック行われた. そ の結果.バリスティック課題では運動反復に伴うパ

-16 -

·· O·· ballistic - target match

9

8

10

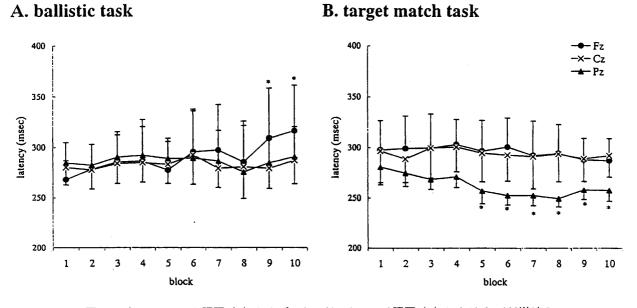


図23. バリスティック課題(A)および、ターゲットマッチ課題(B)における P300潜時の 変動. 各課題ともにそれぞれのシンボルは、頭皮上の Fz, Cz, Pz, から導出された ブロックごとの平均値と標準偏差を示している. ターゲットマッチ課題では、課題 の反復に伴い潜時が短縮した. \*p<0.05, 1 block vs each other block for target match task

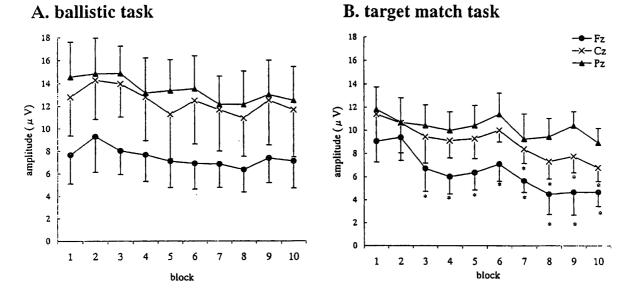


図24. バリスティック課題(A)および、ターゲットマッチ課題(B)における P300振幅の変動.各課題ともにそれぞれのシンボルは、頭皮上の Fz、Cz、Pz、から導出されたブロックごとの平均値と標準偏差を示している.ターゲットマッチ課題では課題の反復に伴い振幅が減少した.\*p <0.05, 1 block vs each other block for target match task</p>

出典:秋山幸代:運動が感覚-運動処理過程に及ぼす影響.2002年度博士論文(筑波大学).

出典:秋山幸代:運動が感覚-運動処理過程に及ぼす影響.2002年度博士論文(筑波大学).

西平賀昭

ある. ターゲットマッチ課題では、課題の反復によ る EMG-RT(筋電図反応時間)の短縮とともに、 P300潜時も頭頂部で有意に短縮した.P300潜時の 変動が頭頂部で認められるということは、本研究で 用いている視覚刺激と視覚の情報処理の中枢経路が 関係していると思われる. つまり P300潜時が頭頂 部で有意に短縮したということは、視覚刺激による 脳内の処理効率が運動の獲得とともによくなり、短 縮したことが考えられる. EMG-RT(筋電図反応時 間)とP300潜時の短縮を比較してみると、時間的に はP300潜時の短縮が若干早く,遅れてEMG-RT (筋電図反応時間)の短縮が生じている. すなわち ターゲットマッチ課題のような学習を要する課題で は、まず刺激処理過程に変化が起こり、その後運動 実行過程に変化が起こったと解釈される. Staines (2002)は、視覚刺激に対する運動追跡課題におい ては,前頭部でのP300様電位の減少を認めており. 運動学習の初期では感覚刺激と運動の統合に注意が 必要とされるため前頭の活動が促進するが、運動の 獲得に伴い前頭の活動は減少し、中心-前頭葉に活 動部位が変化するためと考えている<sup>27</sup>. Sakai (1998) は指の運動学習に関与する皮質活動の変化 をfMRIを用いて検討した結果、運動獲得後、前頭 前野の活動が減少し、頭頂へシフトしたことを報告 している25)

前頭葉の個々の回路が新しく課題に取りかかると その課題に関連ある周辺のニューロンは現在の活動 を停止し,新しい課題解決に参加し,おびただしく 流入してくる感覚情報を処理し、学習領域を拡大し ていく.課題を反復していったん習得してしまえば 発火パターンはゆるぎないものとなり、行動も自動 化してもはや意識的に注意が向けられることはな い.そしてその情報は脳の奥にある皮質領域(大脳 基底核、小脳など)に送られ、将来の呼び出しに備 えて貯蔵される.一方、その課題に関連する周辺の ニューロンも次の新たな学習に向けて待機する.こ れらのことから運動の反復によって反応動作のパ フォーマンスは向上するとともに刺激処理過程も変 化する.

紙上らは(2003)運動の種類、時間を一定にし、 運動強度のみを操作することによって、運動強度の 違いが P300に及ぼす影響を調べた<sup>16)</sup>. 自転車エルゴ メーター駆動の運動時間は、平均18分であった、高 強度運動の場合は心拍数約190拍/分. 中強度運動で は約118拍/分,低強度運動では約84拍/分であった. また血中乳酸値は高強度運動では運動前約 1.92mmol/I, 運動後約12.192mmol/I, 中強度運動で は運動前約1.76mmol/I,運動後約3.77mmol/I,低強 度運動では運動前約1.85mmol/I,運動後約 1.8mmol/Iであり (Fig.25), こられの状況での運動 前後のP300の変化を測定した.その結果,高強度運 動後のP300振幅は、他の運動強度と比較して、著明 に減少した. また中強度運動後の振幅は他の運動強 度と比較して大きな値を示した (Fig.26). ただ P300潜時にはどの運動強度においても有意な差は 認められなかった.

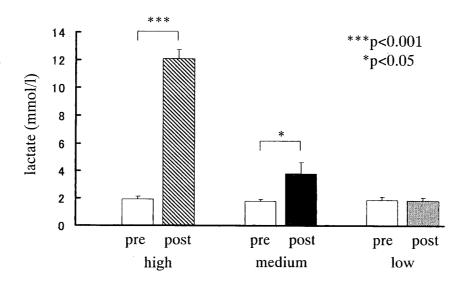


図25. それぞれの運動課題前後での血中乳酸値の変化. 中強度, 高強度において運動前後で 有意差がみられた.

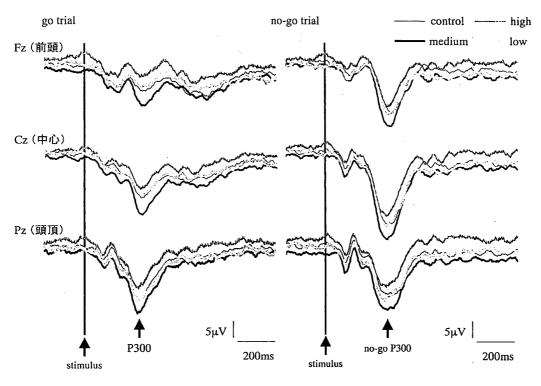
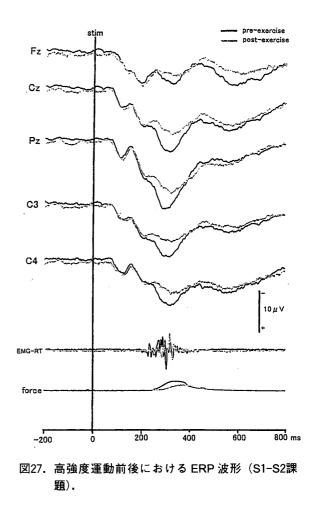


図26. コントロールと運動後(high, medium, low)における標的刺激と非標的刺激へのグ ランドアベレージ波形.

P300の振幅は呈示された刺激に対する評価・判断 の確実性に依存して変化する.刺激出現頻度が高く なったり、刺激間隔が大きくなったり、反応する刺 激を判断することが難しくなる状況では P300振幅 は低下する.よって高強度運動後では脳内の刺激処 理過程の困難度が増加し,刺激処理効率が低下した と考えられる.また P300は刺激に対する注意力に も影響され、刺激の持つ主観的情報量が小さいほど P300振幅は低下することが知られている. さらに夜 間業務や断眠を課した場合も、P300振幅は低下す る. Kaseda らも疲労状態における P300変化を引き起 こす要因に一つには注意力の低下を指摘している". 一方,中強度運動後のP300振幅は増加した.P300 は刺激が被検者にとって意味を持つ時や注意・集中 度が高い時に大きくなることが確認されている. 中 強度運動後のP300振幅が増加するということは、 脳内の認知処理過程が促進状態にあることが推察さ れる.

黒 岩 ら<sup>23)</sup>は Bigland-Ritchie (1986) ら<sup>2</sup>や 矢 部 (1990)<sup>33)</sup>が提唱した仮説,局所運動は末梢性の疲労 だけではなく,脳の疲労にも影響を与えるというこ とを実証するために高強度運動負荷後の P300の変 動を検討した.ここでの高強度運動負荷とは,40%



MVC 把持運動を2度続けて遂行することが不可能 な状態まで,運動負荷を与えることである.その結 果,P300の振幅は低下し,P300潜時は延長した (Fig.27).これらの結果は,高強度運動負荷は脳内 の刺激弁別処理過程の効率を低下させると考えられ る.

以上のことから運動(種類,質,量,頻度,時間, 期間)は,脳内の刺激認知,パターン認知,意味判 断,記憶照合などの刺激弁別過程に大きな影響を及 ぼしていることが推察される

### 文献

- Arezzo J, Vaughan HG Jr and Koss B: Relationship of neuronal activity to gross Movement-related potentials in monkey pre- and postcentral cortex. Brain Res. 132: 362–369, 1977.
- Bigland-Ritchie B, Furbush F and Woods JJ: Fatigue of intermittent submaximal voluntary contractions: central and peripheral factors. J Appl Physiol. 61: 421-429, 1986.
- 3) Buchwald F, Tabachnik AL, Ermolin GA, Zhidkova NI and Kotelianskii VE: Comparative study of the binding of human blood plasma fibronectin with clinical strains of staphylococci. Zh Mikrobiol Epidemiol Immunobiol. Dec; (12): 28–33, 1987.
- Courchesne E: Chronology of postnatal human brain development: event-related potential, positron emission tomography, myelinogenesis and synaptogenesis studies In: Rohrbaugh JW, Parasuraman R, Johnson R Jr. eds. Event-related brain potentials: basic issues and applications. Oxford university press, New York, pp210-241, 1990.
- 5) Deecke L, Scheid P and Kornhuber H: Distribution of readiness potential, Premotion positivity, and motor potential of the human cerebral cortex preceding voluntary finger movements. Exp. Brain Res. 7: 158–168, 1969.
- 6) Deecke L and Kornhuber H: Cerebral potentials and the initiation of voluntary movement. In: Desmedt JE, Karger S ed. In progress in clinical Neurophysiology, Vol 1, attention, voluntary contraction and event-related cerebral potentials. Basel, 132, 1977.
- Deecke L, Niesser A and Ziller B: Modality (visual and tactile) and stimulus predictability influence contingent negative variation and reaction

time. In kornhuber and Deecke, pp301-308, 1980.

- Desmedt JE: P300 in serial tasks: an essential post-decision closure mechanism. Prog. Brain Res. 54: 682-686, 1980.
- 9) Donchin, E: Event-related brain potential: A tool in the study of human information processing, In Begleiter, H: Evoked Potentials and Behavior, Vol.2, pp13-88, Plenum Press, New York, 1979.
- Gaillard AWK, Perdok J and Vary CA: Motor preparation at a cortical and at a peripheral level. Prog. Brain Res. 54: 214-218, 1980.
- 11) Gerbrandt LK, Eckardt MJ, Davis JL and Cherkin A: Retrograde enhancement of memory with fluorthyl: lectrophysiological effects in chicks. Physiol Behav. Dec: 19 (6): 729-34. 1977.
- 12) Halgren E, Squires NK, Wilson CL, Rohrbaugh JW, Babb TL and Crandall PH: Endogenous potentials generated in the human hippocampal formation and amygdala by infrequent events. Science 210: 803-805, 1980.
- 13) 平松謙一,秋本 優,丹羽真一:健常者における P300潜時と選択反応時間の相関 適応形相関フィ ルタによる P300潜時の推定.臨床脳波 27:237-242, 1985.
- 14) 平松謙一,秋本 優,丹羽真一:選択反応課題に おける分裂病患者の反応時間とP300潜時一適応形 相関フィルタを用いた1試行毎のP300成分の推 定一.精神医27:1055-1063,1985.
- 15) Johnston J, Rearick M and Slobounov S: Movement-related cortical potentials associated with progressive muscle fatigue in a grasping task. Clin. Neurophysiol. 112: 68-77, 2001.
- 16) 紙上敬太:運動強度の違いが感覚-運動処理過程 に及ぼす影響. 筑波大学 修士論文
- 17) Kaseda Y, Jiang C, Kurokawa K, Minori Y and Nakamura S: Objective evaluation of fatigue by event-related potentials. J Neurol Sci. 158: 96-100
- 18) Kida T, Nishihira Y, Hatta A, Wasaka T, Nakata H and Sakamoto M: Stimulus context affects P300 and reaction time during a somatosensory discrimination task. Adv. Exer. Sports Physiol. 9: 105–110, 2003.
- 19) Kita Y, Mori A, Nara M: Two types of movementrelated cortical potentials preceding wrist extension in humans. Neuroreport. Jul 20; 12 (10): 2221-5, 2001.
- 20) Kornhuber HH and Deecke L: Hirnpotentialanderungen bei Willkurbewegungen und passiven Bewegungen des Menschen. Bereitschaftspotential

-20 -

und reafferente potentiale. Pflugers Arch. Ges. Phyisiol. 284: 1-17, 1965.

- 21) 久保田競:スポーツと脳のはたらき. 築地書館, 1984.
- 22) 久保田競: ランニングと脳. 朝倉書店, 1982.
- 23) 久保田競:手と脳.紀伊国屋書店, 1982.
- 24) 黒岩一雄, 西平賀昭, 中島 剛, 八田有洋, 麓 正 樹:局所的筋疲労に伴う脳電位成分の変動.日本運 動生理学雑誌. 9-2:67-76, 2002.
- Polich J: Normal variation of P300 from auditory stimuli. Electroenceph clin. Neurophysiol. 65: 236– 240, 1986.
- 26) Sakai K, Hikosaka O, Miyauchi S, Takino R, Sasaki Y, P\_tz B: Transition of brain activation from frontal to parietal areas in visuomotor sequence learning. J. Neurosci. 18: 1827–1840, 1998.
- 27) Shibasaki H, Barrett G, Halliday E and Halliday AM: Components of the movement-related cortical potential and their scalp topography. Electroen-

ceph. Clini. Neurophyisiol. 49: 213-226, 1980.

- 28) Staines W, Richard, Padilla Mayra, Knight Robert T: Frontal-parietal event-related potential changes associated with practising a novel visuomotor task. Brain Res. Cogn. Brain Res. 13: 195-202, 2002.
- 29) Sutton S, Braren M and Zubin J: Evoked potential correlates of stimulus uncertainty. Science.150: 1187-1188, 1965.
- 30) Vaughan Jr HG, Costa LD, Gilden L and Schimmel H: Identification of sensory and motor components of cerebral activity in simole reaction-time tasks. Proc 73rd Conv. Am. Psychol Assoc. 1: 179–180, 1965.
- 31) Vaughan H.G., Jr and Ritter W: The sources of auditory evoked responses recorded from the human scalp. Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 28: 360-367, 1979.

(平成15年12月1日受理)