

博士論文

努力度に基づく筋出力の制御に影響を及ぼす要因

令和2年度

筑波大学大学院 人間総合科学研究科 体育科学専攻

宮本 健史

目次

第1章 緒言	1
第2章 文献研究	6
第1節 筋出力の制御に関与する感覚	6
第1項 大脳皮質の活動と努力度の生成	6
第2項 努力度に基づく筋出力の制御	7
第3項 努力度に対する再求心性フィードバックの影響	10
第2節 筋出力の発揮に関与する要因	14
第1項 脊髄における筋出力の制御	14
第2項 筋収縮に関わる筋内の生化学的なプロセス	18
第3節 努力度と筋出力の制御を評価した研究	20
第1項 努力度に基づく筋出力の制御課題	20
第2項 筋出力の発揮に伴う努力度を評価する課題	21
第3項 両側マッチング課題	23
第4節 文献研究で得られた知見と課題	26
第3章 研究目的・研究課題の設定・研究の意義	30
第1節 研究目的	30
第2節 研究課題	31

第3節 各研究課題における方法論的利点.....	34
第4節 研究の意義.....	35
第4章 制御方式の違いが努力度と筋出力との関係に及ぼす影響(研究課題1)	36
第1節 目的.....	36
第2節 方法.....	37
第1項 対象者.....	37
第2項 測定装置.....	37
第3項 努力度に基づく筋出力の制御課題.....	38
第4項 データ解析.....	40
第5項 統計処理.....	40
第3節 結果.....	42
第1項 足関節底屈課題.....	42
第2項 肘関節屈曲課題.....	42
第3項 示指外転課題.....	43
第4節 考察.....	45
第5節 要約.....	50
第5章 予備緊張が努力度と筋出力との関係に及ぼす影響(研究課題2-1)	59
第1節 目的.....	59
第2節 方法.....	60

第1項 対象者.....	60
第2項 測定装置.....	60
第3項 努力度に基づく筋出力の制御課題.....	60
第4項 データ解析.....	61
第5項 統計処理.....	62
第3節 結果.....	63
第4節 考察.....	64
第5節 要約.....	67
第6章 予備緊張が筋出力の制御における MRCP に及ぼす影響(研究課題 2-2)	71
第1節 目的.....	71
第2節 方法.....	72
第1項 対象者.....	72
第2項 測定装置.....	72
第3項 筋出力の制御課題.....	73
第4項 データ解析.....	74
第5項 統計処理.....	75
第3節 結果.....	76
第1項 努力度を統制した条件間の比較 (non-active 条件 vs. active-non-target 条件)	76
第2項 筋出力を統制した条件間の比較 (non-active 条件 vs. active-target 条件)	76
第4節 考察.....	77

第5節 要約.....	80
第7章 総合討論	88
第1節 筋出力の制御における再求心性フィードバックの役割	92
第2節 加齢, 神経疾患およびトレーニングによる筋出力の制御の変化.....	95
第3節 日常生活およびスポーツ場面における動的な運動への影響	98
第8章 結論	101
謝辞	104
参考文献	105

表のタイトル一覧

Table 1 Comparison of MRCP amplitudes between the non-active condition and the active-non-target condition. 81

Table 2 Comparison of MRCP amplitudes between the non-active condition and the active-target condition. 82

図のタイトル一覧

Fig. 1 Sketch diagram of postulated mechanisms regarding generation of the sense of effort. 28

Fig. 2 Sketch diagram of factors involved in force production. 29

Fig. 3 Experimental set up of the perceptually guided force production task for isometric ankle plantar flexion. 51

Fig. 4 Experimental set up of the perceptually guided force production task for isometric elbow flexion. 52

Fig. 5 Experimental set up of the perceptually guided force production task for isometric index finger abduction. FDI: first dorsal interosseous. 53

Fig. 6	Representative force curves and rectified EMG signals under the tonic condition and the ballistic condition.	54
Fig. 7	Results of the force-production task for isometric ankle plantar flexion.	55
Fig. 8	Results of the force-production task for isometric elbow flexion.	56
Fig. 9	Results of the force-production task for isometric index finger abduction.	57
Fig. 10	Representative force curve under the tonic condition.	58
Fig. 11	Experimental set up of the perceptually guided force production task.	68
Fig. 12	Representative force curves and rectified EMG signals under the non-active condition and the active-20% condition.	69
Fig. 13	Results of the force-production task.	70
Fig. 14	Experimental set up of the force production task.	83
Fig. 15	Adaptation of the International Federation 10-20 system in an electrode cap. ...	84
Fig. 16	Representative force curves, rectified EMG and EEG signals from the Cz electrode under the non-active condition and the active-target condition.	85

Fig. 17 Comparison of the produced force, EMG activities, and MRCP amplitudes
between the non-active condition and the active-non-target condition. 86

Fig. 18 Comparison of the produced force, EMG activities, and MRCP amplitudes
between the non-active condition and the active-target condition. 87

Fig. 19 Summary of a series of studies. 103

略語

CC	Conditioning contraction
EEG	Electroencephalography
EMG	Electromyography
MEP	Motor-evoked potential
MRCP	Movement-related cortical potential
MVC	Maximum voluntary contraction
RPE	Rate of perceived effort
PAP	Post activation potentiation
PICs	Persistent inward currents
TMS	Transcranial magnetic stimulation

博士論文に関する業績一覧

本博士論文は、以下の論文および学会発表をまとめたものである。

【原著論文】

Miyamoto T, Kizuka T, Ono S (2020) The Influence of Contraction Types on the Relationship Between the Intended Force and the Actual Force. *Journal of Motor Behavior* 52: 687-693.

(研究課題 1)

Miyamoto T, Kizuka T, Ono S. (2020) Influence of preceding muscle activity on perceptually guided force production during superimposed ballistic contraction. *Physiology & Behavior* 222: 112933. (研究課題 2-1)

222: 112933. (研究課題 2-1)

Miyamoto T, Kizuka T, Ono S (2020) Influence of preceding muscle activity on movement-related cortical potential during superimposed ballistic contraction.

Neuroscience Letters 735: 135193. (研究課題 2-2)

【学会発表】

Miyamoto T, Kizuka T, Ono S. The influence of preceding muscle activity on force perception in ballistic contractions. *Neural Control of Movement (NCM) 29th Annual Meetings*.

Toyama, Japan. April 2019.

宮本健史, 木塚朝博, 小野誠司. 筋収縮様式の違いが努力度に基づく筋出力の調節に及ぼす影響. 第26回バイオメカニズム・シンポジウム. 2019年7月.

Miyamoto T, Kizuka T, Ono S. Properties of movement-related cortical potential during ballistic contraction superimposed on preceding muscle activity. *Federation of European Neuroscience Societies (FENS) 12th Forum of Neuroscience*.

Glasgow, UK. July 2020.

第1章 緒言

日常生活またはスポーツ場面において合目的的に運動を遂行するとき、最大努力で筋出力を発揮することは少なく、むしろ最大下での適切な筋出力の制御を求められる場面が多い。実際、日常生活における筋電位（EMG 活動: electromyography）を評価した研究では、日常生活運動の多くが最大筋力に対して 20%（20%MVC: maximum voluntary contraction）程度の強度で行われることが明らかにされている（Kern et al., 2001）。随意的な筋出力の制御では、発揮する筋出力の大きさは個人の努力度によって見積もられるが（Thompson et al., 1990）、自己が発揮する筋出力に関する外的なフィードバックが与えられず、努力度にも基づいて筋出力を発揮する場合、努力度と筋出力との間には誤差が生じることが明らかになっている（Cooper et al., 1979; Seki and Ohtsuki, 1990; Wiktorin et al., 1996）。つまり、筋出力の制御においては自己が意図する筋出力（ねらい）と発揮される筋出力（実際）は必ずしも一致しない。この努力度と筋出力との関係は、対象者の筋出力に関する主観的なスケールと客観的なスケールとの関係を示しており、両者が一致しているほど、自己が意図した通りに筋出力を制御できていることを示す。このことから、努力度と筋出力との関係は筋出力の制御における巧緻性の指標として用いられている。これまでに、加齢や神経疾患によって努力度と筋出力との関係が変化することが報告されており、若齢者や健常者と比較して、高齢者（De Serres and Fang, 2004; Pincivero, 2011）や慢性期脳卒中患者（Hampton et al., 2014; Yen and Li, 2015）では、努力度と筋出力との誤差が大きいことが明らかになっている。他方で、努力度と筋出力との関係に影響を及ぼす要因に関しては十分な検討が行われていない。筋出力の制御は日常生活運動の実行だけでなく、スポーツ場面で見られる巧みな運動制御とも深く関連することから、努力度と筋出力との関係に影響を及ぼす要因を解明することは、運動制御に関する重要な課題であると考えられる。

本邦においては、努力度に基づく筋出力の制御は“grading”と呼ばれ、運動を巧みに行う能力（調整力）を構成する要素の1つであると考えられている。猪飼 (1973)は神経、筋系の調整力を筋出力の発揮具合を調節する能力（grading）、筋出力の程度を時間的に変化させる能力（timing）、および筋出力の発揮の空間的配列を調節する能力（spacing）の3要素に分類しており、これらの要素が統合されることで巧みな運動が達成されると述べている。また、松浦 (1998)は巧みな筋出力の制御に関与する要素として、どの筋を（selecting）、どの程度強く（grading）、どの方向へ発揮するか（spacing）、および筋収縮の時間的調節（timing または rhythm）を挙げている。さらに大築 (1988)は、運動の巧みさに関して、繊細な運動は運動の方向、速さ、および位置の変位の3要素の大きさを意識的に段階分けすることで達成されるとし、これらの要素の制御は個々の関節運動に関与する筋出力の制御によって行われると述べている。これらを踏まえると、筋出力の制御は巧みな運動制御において重要な役割を担うことが考えられる。他方で、日常生活やスポーツ場面での運動では、個々の筋における筋出力の制御よりも、運動の速度やパワーなど、個々の筋活動の相互作用によって表出する運動のパフォーマンスが重要となる。この観点から、等尺性筋収縮だけではなく、垂直跳びの跳躍高（宮本ほか, 2019, 2017; 定本・大築, 1977)や投運動のボール移動距離やボール速度（伊藤・村木, 1997; 森本ほか, 2014)などを用いて、努力度と動的な運動のパフォーマンスとの関係も検討されている。動的な運動において重要となる速度は力積（力×作用時間）によって決定され、さらに身体やボールの移動距離は速度の積分によって決定されるため、動的な運動のパフォーマンスは筋出力の大小に関する制御だけでは説明できない。実際、定本・大築 (1977)は、最大下での垂直跳びの跳躍高の制御において、跳躍高と床反力との間には相関関係が認められないのに対し、跳躍前の沈み込み局面における加圧時間（体重以上の床反力が生じる局面の時間）や膝関節の屈曲角度は跳躍高と高い相関関係が認められることを明らかにしている。また、宮本ほか (2019)は、垂直跳びの跳躍高の制御課題と単純反応課題とを複合した条件においては、

沈み込み局面における下肢の各関節角度や最大沈み込み距離などのキネマティクスのな要因の変化とともに、努力度と跳躍高との関係も変化することを報告している。つまり、動的な運動のパフォーマンスの制御は、個々の筋で発揮される出力の大小だけではなく、それらを空間的、時間的に組み合わせることで運動全体を変調させることによって行われると考えられる。他方で、大築は「ヒトの身体の生理学的最終出力は筋が発揮する力、つまり筋力である。(中略)したがって、動きの速さや、動きの結果である変位のコントロールは、脳を中心とする神経系の働きによって筋力を様々な組み合わせることで実現する。いわば筋力は、脳と動きをつなぐキーチェーンであり、筋力発揮性能の良否は動きの良否に大きな影響を与える。」と述べており、動的な運動においても筋出力の制御が重要であることを指摘している (大築ほか, 2017)。これを受けて本博士論文では、あらゆる運動の基礎となる筋出力の制御に焦点を当て、努力度と筋出力との関係に影響を及ぼす要因を検証する。本博士論文で得られた知見は、これまで現象論のみの報告に留まっていた努力度と筋出力との関係に影響を及ぼす要因を解明することに寄与するだけでなく、動的な運動の巧緻性に関与する要因の検討やそれらを定量化する評価方法の構築における基礎的な知見を提供できると考えられる。

努力度と筋出力との関係に影響を及ぼしうる要因として、末梢からの求心性フィードバックの影響が指摘されている (Lampropoulou et al., 2012; Wallman and Sacco, 2007)。求心性フィードバックとは身体各所に内在する受容器から得られる感覚情報を指し、自己の身体の動きや位置の知覚に寄与している (Matthews, 1988; Proske, 2005)。特に自己の運動によって生じた求心性フィードバックは再求心性フィードバック (reafferent feedback) と呼ばれ、上位中枢で生成された運動指令と比較されることで、意図した運動と実際の運動との誤差を検出する役割を担っている (Lackner and DiZio, 2000; Nelson, 1996)。また、目標物に向かって手をのぼすリーチング運動などの細かい運動制御が求められる場合では、運動指令単独によって実行される feedforward 制御と、運

動指令と再求心性フィードバックを統合することによって実行される feedback 制御とを組み合わせることによって目的となる運動が達成される (Desmurget and Grafton, 2000; Todorov, 2004). したがって, 運動制御において再求心性フィードバックは重要な役割を担う. 筋出力の制御においては, 再求心性フィードバックは発揮した筋出力の大きさに関する感覚 (力覚) を生成することに寄与していると考えられている (Luu et al., 2011). 筋出力の発揮に関わる努力度は, 運動指令に関与する大脳皮質の活動によって生成されるが (Lafargue and Franck, 2009; Lafargue and Sirigu, 2006; Marcora, 2009; Proske and Gandevia, 2012), 再求心性フィードバックによって生成される力覚は大脳皮質で生成された努力度を変化させることが示唆されている (Brooks et al., 2013; Luu et al., 2011; Monjo and Forestier, 2018). 例えば, 腱に長時間振動刺激を与えることによって, 力覚の生成に関与する筋紡錘の活動を低下させた研究では, 振動刺激前と同等の筋出力を発揮した場合においても, 対象者の努力度が変化することが報告されている (Monjo et al., 2018). 他方で, 再求心性フィードバックによる努力度の変化が筋出力の制御に及ぼす影響は明らかになっていない. 努力度によって筋出力が制御されていることを考慮すると, 筋出力の制御に対する再求心性フィードバックの関与の違いは努力度と筋出力との関係に影響を及ぼすことが推察される.

また, 努力度と筋出力との関係に影響を及ぼしうる別の要因として, 脊髄や筋による運動指令の促通作用が挙げられる. 随意運動の主な経路である皮質脊髄路では, 運動指令は脊髄の α 運動ニューロンを中継して筋に伝達される (Cheney and Fetz, 1980). したがって, 筋出力の大きさは運動指令だけではなく, 脊髄や筋の状態にも依存している. 特に運動指令に対する脊髄の α 運動ニューロンの入力-出力ゲインの変調は, 発揮される筋出力の大きさを大幅に変化させることが明らかになっている (Lee and Heckman, 2000, 1996). 他方で, α 運動ニューロンの入力-出力ゲインの変調が筋出力の制御に及ぼす影響を検討した研究は見受けられない. 上述の通り, 努力度は運動指令に関与する大脳皮質の活動によって生成されるが, α 運動ニューロンの入力-出力

ゲインの変調の一部は筋紡錘に由来する反射的な入力に依存しているため (Heckman et al., 2005, 2009), 大脳皮質の活動とは独立して筋出力の制御に関与している可能性がある。したがって, α 運動ニューロンの入力-出力ゲインの変化は努力度と筋出力との関係に影響を及ぼすことが推察される。

以上をまとめると, 努力度と筋出力との関係に影響を及ぼす要因として, 再求心性フィードバックに代表される努力度を変化させる要因と脊髄の α 運動ニューロンの興奮レベルに代表される運動指令に対する筋の応答を変化させる要因の2つが挙げられるが, いずれも筋出力の制御に及ぼす影響は明らかになっていない。したがって, 本博士論文ではこの2点の検証を行うことで, 努力度と筋出力との関係に影響を及ぼす要因を解明する。

第2章 文献研究

第1節 筋出力の制御に関与する感覚

努力度または努力覚 (sense of effort) は力覚 (sense of force や sense of tension) と混同される用語であるが、それぞれが示す概念は異なる。力覚は筋が実際に発揮している筋出力の大きさに関する感覚であるのに対し、努力度は筋出力を発揮するための主観的な労力に関する感覚である。通常、努力度の増大に伴い、実際に発揮される筋出力も増大するが (Pincivero et al., 2000), 筋収縮を抑制する麻酔によって筋の張力が低下した場合や筋疲労によって発揮可能な MVC が低下した場合においては、平常時と同一の筋出力を維持するために要する努力度が増大することが報告されている (Gallagher et al., 2001; Jones and Hunter, 1983)。したがって、努力度は必ずしも発揮している筋出力と対応しているわけではないことに注意する必要がある。

第1項 大脳皮質の活動と努力度の生成

一般的に、筋出力に関わる努力度は大脳皮質からの運動指令に由来することが認められている (Lafargue and Franck, 2009; Lafargue and Sirigu, 2006; Marcora, 2009; Proske and Gandevia, 2012)。これらの研究では、大脳皮質の運動関連領野から発せられた運動指令のコピー (遠心性コピー) が一次体性感覚野に送られ、努力度として知覚されることが提唱されている (Enoka and Stuart, 1992; Matthews, 1982; McCloskey et al., 1974)。遠心性コピーの存在は 1950 年代から指摘されており (Sperry, 1950; von Holst and Mittelstaedt, 1950), 随意的な運動制御に関するフォワードモデルにおいて重要な概念である (Bays and Wolpert, 2007; Desmurget and Grafton, 2000; Wolpert et al., 1995; Wolpert and Miall, 1996)。Christensen et al. (2007) は fMRI を用いて、虚血によって末

梢からの再求心性フィードバックを遮断した条件であっても、運動によって一次体性感覚野の活動が認められることを報告した。さらに、この一次体性感覚野の活動と運動前野との活動に関連があることを発見し、運動前野が遠心性コピーの生成に関与することを明らかにした (Christensen et al., 2007)。また、補足運動野も遠心性コピーの生成に関与すると考えられており (Haggard and Whitford, 2004)、経頭蓋磁気刺激 (TMS: transcranial magnetic stimulation) による補足運動野の選択的な抑制によって、一定強度の筋出力を維持するために要する努力度が減少することが報告されている (Zénon et al., 2015)。これらの研究で示されている、努力度の生成に関与する運動前野および補足運動野はともに一次運動野よりも高次の運動関連領域であり、運動の準備や自発的な運動の開始に関連することが明らかになっている (Goldberg, 1985; Kurata and Wise, 1988; Voon et al., 2011; Wise and Mauritz, 1985)。また、補足運動野の活動は随意運動と関連しており、不随意的運動においては活動が認められず (Duclos et al., 2007)、遠心性コピーも生成されないことが明らかになっている (De Havas et al., 2015)。これらの脳領域の活動と努力度との関連を踏まえると、努力度は筋出力の発揮前の準備段階ですでに生成され、筋出力の制御と深く関連していると考えられる。

第2項 努力度に基づく筋出力の制御

先行研究では、両側マッチング課題を用いて、筋出力が運動指令に由来する努力度によって制御されていることを明らかにしている。両側マッチング課題とは、一方の肢（基準肢）で筋出力を発揮し、同時にもう一方の肢（再現肢）で同一の筋出力を再現する課題である。対象者は基準肢で発揮した筋出力に関する視覚的フィードバックは利用可能であるが、再現肢に関する外的なフィードバックは与えられないため、再現肢では基準肢で発揮している筋出力に関わる知覚に基づいて筋出力を発揮する必要がある。もし、筋出力が再求心性フィードバックに由来する力覚によって制御されている場合、両側マッチング課題における左右間の絶対的な筋出力は等しくなると考え

られる。しかし、左右の肢で MVC に差がある対象者が両側マッチング課題を行った場合、それぞれの肢で発揮される絶対的な筋出力には誤差が生じるが、各肢の MVC で筋出力を正規化することによって、左右間の筋出力の誤差が小さくなることが報告されている (Adamo et al., 2012; Simon and Ferris, 2008)。また、一方の肢を疲労させた条件での両側マッチング課題においても同様の結果が報告されており、筋疲労によって一方の肢でのみ MVC の低下が生じる条件では、左右間の絶対的な筋出力の誤差は増大するが、各肢の MVC で筋出力を正規化することによって誤差が小さくなることが報告されている (Carson et al., 2002; Jones and Hunter, 1983; Proske et al., 2004; Saxton et al., 1995; Thompson et al., 1990; Weerakkody et al., 2003)。さらに、疲労によって生じた左右の肢の絶対的な筋出力の誤差と疲労による MVC の減少率との間には相関関係が認められている (Proske et al., 2004; Weerakkody et al., 2003)。また、EMG 活動を評価した場合、両側マッチング課題における疲労側と非疲労側との間には差がないことも明らかになっている (Proske et al., 2004)。また、Cafarelli and Bigland-Ritchie (1979) は筋の長さ-力関係を利用して、左右の肢で異なる関節角度を設定することで MVC に不均衡を生じさせ、両側マッチング課題を実施したところ、左右間で絶対的な筋出力の誤差が生じた一方で、左右の肢の MVC の比と発揮される筋出力の比が同程度であったことを報告している (Cafarelli and Bigland-Ritchie, 1979)。さらに、Takarada et al. (2014) は TMS を用いて基準肢の主働筋を支配する一次運動野および一次体性感覚野の活動を抑制した条件で両側マッチング課題を実施したところ、一次体性感覚野の活動を抑制した場合には左右の肢の筋出力に誤差は生じなかったが、一次運動野の活動を抑制した場合には左右の肢の絶対的な筋出力の誤差が増大したことを報告している (Takarada et al., 2014)。一次運動野の抑制は運動誘発電位 (MEP: motor-evoked potential) の振幅を減少させることが明らかになっていることから (Romero et al., 2002)、一次運動野の活動が抑制された肢では筋出力を発揮するために必要な運動指令の量が増大し、それによる努力度の不均衡が両側マッチング課題の誤差を増大させた

と考えられる。これらの研究の興味深い点は、「左右の肢の筋出力を一致させる」ように教示をしたうえで課題を行っているにも関わらず、両側マッチング課題の結果が絶対的な筋出力ではなく、相対的な筋出力に対応している点である。これらの知見は、筋出力の制御が客観的な筋出力の大きさを反映する力覚ではなく、主観的な労力を反映する努力度に基づいて行われていることを示している。

また、使用する関節運動に関わらず、筋出力が努力度を共通のスケールとして制御されていることが示唆されている。同側の肢を用いて、直前の筋出力と同一の強度になるように筋出力を再現する課題では、筋出力の絶対的な再現誤差は示指外転運動、肘関節伸展運動、肘関節屈曲運動、把持運動（握力）、膝関節伸展運動および下肢伸展運動とで異なるが、各関節運動における MVC で正規化した場合、誤差の程度は運動に関わらず一定であることを示している (Seki and Ohtsuki, 1995)。また、Jones (2003) は肘関節屈曲運動、把持運動および示指屈曲運動を用いて、異なる関節運動の組み合わせによって両側マッチング課題を実施した。左右の肢で絶対的な筋出力を一致させるように指示して課題を実施した結果、発揮可能な MVC が異なる関節運動の組み合わせでは誤差が生じたが、各関節運動の MVC で正規化した相対的な筋出力は類似していた (Jones, 2003)。同様の結果が、把持運動とピンチ運動の組み合わせ (Mai et al., 1991) や示指のプッシュ運動と小指のプッシュ運動の組み合わせ (Park et al., 2008) においても認められている。これらの知見は、筋出力の制御が、使用する関節運動の MVC を参照とした相対的な筋出力によって行われていることを示しており、異なる関節運動同士の両側マッチング課題においても努力度を共通のスケールとして筋出力が制御されていることを示唆している。

さらに、疾患により求心路の機能を喪失した患者では力覚の知覚が不可能であるのにも関わらず、努力度に基づいた筋出力の制御が可能であることが報告されている (Teasdale et al., 1993)。また、両側マッチング課題においても、求心路の機能を喪失した患者は、健常な対象者と同様に左右の肢の筋出力を一致させることが可能である

(Lafargue et al., 2003; Luu et al., 2011). これらの知見は、再求心性フィードバックのサポートがない状態であっても筋出力の制御が可能であることを示しており、筋出力の制御が努力度に基づいて行われていることを支持している。

第3項 努力度に対する再求心性フィードバックの影響

末梢からの再求心性フィードバックは努力度に影響を及ぼすことが明らかになっている。努力度に対する再求心性フィードバックの影響を検討した研究では、主に両側マッチング課題を用いた検討が行われており、一方の肢でのみ固有受容器の活動を抑制させ、左右の肢の筋出力を比較している。一方の肢における固有受容器の活動の抑制によって、左右の肢の筋出力に誤差が生じた場合、その固有受容器からの再求心性フィードバックが努力度に影響を及ぼすと解釈することができる。固有受容器の活動の抑制にはさまざまな手法が用いられており、例えば、長時間の筋収縮によって生じる筋疲労時には、ゴルジ腱器官の活動が低下することが明らかになっている (Gregory and Proske, 1979)。また、腱への一時的な振動刺激は筋紡錘の活動を促通するが、長時間の振動刺激は神経伝達物質の枯渇や活動閾値の上昇を引き起こし、筋紡錘の活動は最大で30分程度抑制されることが明らかになっている (Bove et al., 2003; Heckman et al., 1984; Pope and DeFreitas, 2015)。さらに、腱への振動刺激中に低強度の筋収縮を行うことで、筋紡錘だけでなくゴルジ腱器官の活動も抑制することが可能である (Fallon and Macefield, 2007)。さらに、麻酔は選択的に神経活動を抑制することが可能であり、求心路の遮断だけでなく (Gandevia et al., 1990)、遠心路の抑制を引き起こすことも可能である (Luu et al., 2011)。標的とする固有受容器に応じてこれらの方法を使用することで、筋出力に対する再求心性フィードバックの影響が検討されてきた。

Luu et al. (2011) は努力度が脳皮質由来の運動指令にのみ基づいて生成されると仮定した場合、筋疲労によりMVCが50%まで低下した肢では、疲労していない肢と同一の筋出力を発揮するのに要する努力度が2倍になると仮説を立て、疲労条件を用

いた両側マッチング課題を実施した。その結果、疾患により求心路が遮断された患者では仮説通りの結果が得られたのに対し、健常な対象者では疲労による努力度の増大は、努力度が運動指令にのみ基づいて生成されると仮定した予測値よりも小さかった。この結果は、再求心性フィードバックが利用できる健常な対象者においては、努力度が運動指令にのみ由来するわけではないことを示している。さらにこの研究では、麻酔による遠心路の抑制を用いた実験において、筋紡錘由来の再求心性フィードバックが努力度に関与していることを明らかにした (Luu et al., 2011)。筋紡錘内の筋線維（錘内筋）は γ 運動ニューロンからの遠心性シグナルによって制御されており、筋紡錘外の筋線維（錘外筋）に対する運動指令と連動して収縮する（ $\alpha - \gamma$ 連関） (Burke et al., 1978; Stein, 1974)。つまり、筋紡錘由来の再求心性フィードバックは運動司令によって生じた筋収縮の情報を大脳皮質に伝える役割を担っており、このことから筋紡錘由来の再求心性フィードバックと遠心性コピーとが統合されることによって努力度が生成されることが指摘されている (Lafargue et al., 2003; Sanes and Shadmehr, 1995)。また、Monjo et al. (2018) は、振動刺激の前後で、視覚的フィードバックに基づいて同一レベルの筋出力を発揮させる課題を実施した。この課題では、振動刺激によって筋紡錘由来のグループ Ia 求心性線維による α 運動ニューロンへの促通作用が軽減するため (Aniss et al., 1988; Gandevia et al., 1990; Konishi et al., 2009; Macefield et al., 1993; Ushiyama et al., 2005)、振動刺激前と同一の筋出力を発揮するために要する運動指令は代償的に増大する。もし、努力度が運動指令にのみ依存するのであれば、振動刺激後に努力度は増大するはずであるが、対象者は振動刺激前よりも低い努力度を申告した。この結果は振動刺激による筋紡錘由来の再求心性フィードバックの抑制に由来していることから、筋紡錘由来の再求心性フィードバックが努力度に関与していることが指摘されている (Monjo et al., 2018)。これらの研究と同様に、筋疲労と振動刺激を組み合わせた研究において、筋紡錘由来の再求心性フィードバックが努力度に関与することが報告されている (Brooks et al., 2013)。

筋紡錘以外の固有受容器からの再求心性フィードバックも努力度に影響を及ぼす可能性が指摘されている。例えば、ゴルジ腱器官由来の再求心性フィードバックも努力度に影響を及ぼすことが示唆されている (Jami, 1992; Roland and Ladegaard-Pedersen, 1977)。一方で、Monjo et al. (2018) は、2つの振動刺激を用いて、筋紡錘の活動のみを抑制した条件と筋紡錘とゴルジ腱器官の両方の活動を抑制した条件を設定し、視覚的フィードバックに基づいて振動刺激前と同一の強度の筋出力を発揮した際の努力度を申告させる課題を行わせたところ、いずれの条件においても振動刺激によって同一の強度の筋出力を発揮するために要する努力度は変化したがる、その程度は条件間で差が認められなかったことを示している。この結果から、努力度に対するゴルジ腱器官由来の再求心性フィードバックの影響は小さいと指摘している (Monjo et al., 2018)。また、皮膚に内在する受容器は力覚の生成に関与することが明らかになっているが、努力度への影響は不明である (Jones and Piatetski, 2006; Phillips et al., 2019)。さらに、痛みや疲労に関する情報を大脳皮質に伝達するグループ III, IV 求心性線維が努力度に関与することが指摘されていたが (Gibson et al., 2006; Hampson et al., 2001)、麻酔によってこれらの求心性線維からの入力を遮断した場合においても、筋出力を発揮している最中の努力度が変化しなかったことから、努力度への影響は小さいと考えられる (Barbosa et al., 2016; Smith et al., 2003)。

これらを踏まえると、努力度が大脳皮質由来の運動指令だけでなく、末梢からの再求心性フィードバックからも影響を受けることが考えられる。再求心性フィードバックは力覚の生成に関与し、運動指令によって生成される努力度とは異なる感覚として扱われてきたが、近年では努力度が力覚とリンクして知覚されることが指摘されている (Proske and Allen, 2019)。感覚情報処理に関する内部モデルでは、遠心性コピーと末梢からの再求心性フィードバックを比較することで力覚が生成されることが唱えられており、力覚が運動指令も内包した感覚である可能性が指摘されている (Wolpert et al., 1995)。したがって、Luu et al. (2011) が指摘するように、末梢からの再求心性フ

ィードバックが利用できる条件においては、努力度と力覚は統合され、単一の感覚として知覚されるとみなすのが妥当であると考えられる。運動制御の観点においても、feedback 制御では遠心性コピーと末梢からの再求心性フィードバックが比較されることによって、運動指令と実際に発揮された筋出力との間のエラーを検出できることから、努力度と力覚の両方が筋出力の制御に関与している (Desmurget and Grafton, 2000; Milner, 1992; Plamondon and Alimi, 1997). 疾患により求心路の機能を喪失した患者であっても筋出力の制御が可能であることを踏まえると (Lafargue et al., 2003; Luu et al., 2011; Teasdale et al., 1993), 再求心性フィードバックは脳皮質で生成された努力度を変化させることで筋出力の制御に関与していると考えられる。

これまでの努力度に関する研究の概観を Fig. 1 に示す。以上をまとめると、筋出力の制御は脳皮質由来の運動指令と末梢からの再求心性フィードバックの両方から影響を受けると考えられる。したがって、再求心性フィードバックの有無は努力度を変化させ、努力度に基づく筋出力の制御にも影響を及ぼす可能性がある。

第2節 筋出力の発揮に関与する要因

大脳皮質から発せられる運動指令によって随意的な筋収縮が発現するが、皮質脊髄路では運動指令は脊髄の α 運動ニューロンを中継して筋に伝達される (Cheney and Fetz, 1980). したがって、筋出力の大きさは運動指令だけではなく、脊髄や筋の状態にも依存している.

第1項 脊髄における筋出力の制御

脊髄内の α 運動ニューロンは大脳皮質からの運動指令に加え、固有受容器からの求心性入力も受けることから、両者を統合したシグナルを筋に送ると考えられており (Granit et al., 1966), 運動指令に対する入力-出力ゲインを変調することで運動単位 (1つの α 運動ニューロンとそれが接続する複数の筋線維から成る筋収縮の最小単位) の動員閾値および発火頻度を調節し、発揮される筋出力の大きさを制御している (Nielsen, 2016). 本博士論文では、筋出力の制御に関する大脳皮質の活動と脊髄の活動を区別するため、大脳皮質由来の運動指令による筋出力の制御を上位中枢制御、運動指令に対する脊髄の α 運動ニューロンの入力-出力ゲインの変調による筋出力の制御を下位中枢制御と定義する. つまり、下位中枢制御の興奮性レベルの増大は運動指令に対する筋の応答を増大させることを意味している.

下位中枢制御の興奮性レベルを変調する神経メカニズムには、イオンチャネル型の因子と神経調節型の因子が存在する (Heckman et al., 2005, 2009). イオンチャネル型の因子とは、 α 運動ニューロンの細胞膜上のイオンチャネルを開くことによって生じる興奮性もしくは抑制性シナプス後電位を示し、筋紡錘由来のグループ Ia 求心性線維からの入力などが挙げられる (Powers and Binder, 2001). 例えば、筋紡錘由来のグループ Ia 求心性線維からの入力は α 運動ニューロンに興奮性シナプス後電位を生じさせ、下位中枢制御の興奮性レベルを増大させることが明らかになっている (Heckman,

1994). イオンチャネル型の因子単独による効果では、 α 運動ニューロンの入力-出力ゲインは20%から40%程度増大することが示唆されている (Cope and Clark, 1991; Heckman and Binder, 1993). 一方で神経調節型の因子とは、主に脳幹から発せられるモノアミン作動性ドライブによる α 運動ニューロンの電圧依存性チャネルの特性の変調を指す (Hochman et al., 2001). モノアミン作動性ドライブは α 運動ニューロンの活動を直接誘発するのではなく、 α 運動ニューロンの樹状突起に存在する電圧依存性チャネルの興奮性レベルを増大させ (Bennett et al., 1998; Carlin et al., 2000), α 運動ニューロンに対するシナプス入力を増大させる作用を持つ (Heckman et al., 2003; Lee and Heckman, 1996). イオンチャネル型の因子と神経調節型の因子とが組み合わさることで、 α 運動ニューロン内に持続性内向き電流 (PICs: persistent inward potentials) が生じ、それによって α 運動ニューロンの入力-出力ゲインは最大で5倍程度まで増大することが報告されている (Lee and Heckman, 2000, 1996). したがって、PICsは下位中枢制御の興奮性レベルを決定する主要な要因であり (Binder, 2002; Heckman and Enoka, 2012; Hultborn et al., 2004), PICsの程度は発揮される筋出力の大きさに直接的に関与する要因であると考えられる. また、いくつかの研究は通常の運動で生じる運動単位の発火頻度を生成するためには、運動指令単独では不十分であることを報告しており、PICsによる運動単位のゲイン調節が筋出力の制御に重要であることが明らかになっている (Powers and Binder, 1995; Rose and Cushing, 1999).

PICsに対する神経調節型の因子の影響はイオンチャネル型の因子と比較して大きいですが、神経調節型の因子は身体の広範囲に対して作用するため (Holstege and Kuypers, 1987), 局所的な筋活動に対するPICsの調節にはグループ Ia 求心性線維からの入力が必要な役割を担う (Heckman et al., 2005, 2009). 緊張性振動反射 (TVR: tonic vibration reflex) を用いてPICsを評価した研究では、筋紡錘の活動の抑制によってPICsの程度が変化することが明らかになっている. 例えば、主動筋に対する5分以上の静的ストレッチを行った研究では、ストレッチ後に筋紡錘の活動が抑制され、TVRにおける筋

出力と EMG 活動が減少することを報告している (Trajano et al., 2014). 筋紡錘の活動の抑制による影響は随意運動中の筋出力および EMG 活動にも影響を及ぼすことが明らかになっており, 長時間の持続的な筋収縮によって生じる筋紡錘の活動の抑制は, 主働筋の運動単位への入力を減少させ, 運動単位の発火頻度を減少させることが報告されている (Macefield et al., 1991). また, 疲労によって生じた筋出力および EMG 活動の減少は, 振動刺激を用いて筋紡錘への入力を増大することによって相殺されることが明らかになっている (Bongiovanni et al., 1990; Bongiovanni and Hagbarth, 1990). さらに, Gandevia et al. (1990) は麻酔による筋紡錘の活動の抑制によって, 把持運動の MVC 発揮中の運動単位の発火頻度が減少することを報告している. 加えて Macefield et al. (1993) は, 前脛骨筋の活動においても同様の結果を示しており, MVC 発揮時だけでなく最大下の筋出力発揮においても, 筋紡錘の活動の抑制によって運動単位の発火頻度が減少することを報告している. これらの知見は, 疲労や麻酔による筋紡錘の活動の抑制が PICs の減少を引き起こし, それによって下位中枢制御の興奮性レベルが安静時よりも低下することで発揮される筋出力が小さくなることを示している.

また, 下位中枢制御の興奮性レベルが増大することで, 安静時よりも筋の応答が増大する例も報告されている. 代表的な例として, 持続的な筋収縮 (予備緊張) が挙げられる. TMS を用いた研究では, 予備緊張がある状態では安静時と比較して MEP 振幅が増大することが報告されている (Hallett, 2007; Mathis et al., 1996; Thompson et al., 1991; Ugawa et al., 1995; Valls-Solé et al., 1994; Van Den Bos et al., 2017). Kaneko et al. (1996) は一次運動野の母指内転筋を支配する一次運動野領域に TMS を行い, そのときの MEP を母指内転筋に貼付した電極だけでなく, 頸髄 (C1-C2 レベル) に移植した電極からも導出した. その結果, 予備緊張によって母指内転筋から得られる MEP 振幅は安静時よりも増大したが, 頸髄に移植した電極では予備緊張中と安静時とで MEP 振幅に変化が認められなかったことから, 予備緊張は下位中枢制御の興奮性レベルを増大させることを報告している (Kaneko et al., 1996). また, Di Lazzaro et al. (1998)

も、第一背側骨間筋に対する TMS で、予備緊張中の筋および頸髄の MEP 振幅を比較したところ、同様の結果を報告している。さらに予備緊張中に頭部もしくは頸部に電気刺激を行った研究では、MEP 振幅の増大は頭部および頸部いずれに刺激を行った場合においても生じるが、その増大の程度に差がないことから、大脳皮質ではなく脊髄において促通が生じていることを報告している (De Noordhout et al., 1992)。 $\alpha - \gamma$ 連関による錘内筋の収縮は、グループ Ia 求心性線維を介して α 運動ニューロンに興奮性シナプス後電位を生じさせる (γ ループ) ことを考慮すると (Hagbarth et al., 1986)、予備緊張による下位中枢制御の興奮性レベルの増大は、 γ ループによる PICs の増大に由来している可能性が高い。実際、安静時であってもグループ Ia およびグループ II 求心性線維への刺激によって、同一強度の TMS に対する筋の MEP 振幅が増大することが明らかになっている (Baldissera and Pierrot-Deseilligny, 1989; Marchand-Pauvert et al., 1999)。

以上をまとめると、グループ Ia 求心性線維からの入力 PICs を生じさせ、下位中枢制御の興奮性レベルの変調に関与している。グループ Ia 求心性線維からの入力は主に脊髄を介した反射的な作用であるため、上位中枢制御とは独立して筋出力の制御に関与していると推察される。努力度が上位中枢制御の活動と関連することを考慮すると、下位中枢制御の興奮性レベルは努力度と筋出力との関係を変化させる可能性がある。筋出力の制御の観点から下位中枢制御の興奮性レベルの影響を検討した研究はわずかである (McCloskey et al., 1974)。McCloskey et al. (1974) の研究では、一方の肢のみに振動刺激を行うことで TVR を誘発し、それによって左右の肢で下位中枢制御の興奮性レベルの不均衡を生じさせた条件で両側マッチング課題を行わせたところ、TVR が生じている肢のほうが高い筋出力を発揮したことを報告している。この結果は、振動刺激による下位中枢制御の興奮性レベルの増大によって、一方の肢において同一の努力度に対する筋出力が増大したと解釈できる。他方で、筋紡錘に対する振動刺激は努力度の変化も引き起こすため (Brooks et al., 2013; Luu et al., 2011; Monjo et al., 2018),

McCloskey et al. (1974) の研究で報告されている、振動刺激による両側マッチング課題の誤差の増大が、下位中枢制御の興奮性レベルの増大に起因するのか、もしくは努力度の変化に起因するのかは不明瞭である。

第2項 筋収縮に関わる筋内の生化学的なプロセス

一連の興奮収縮連関に関与する筋内の生化学的なプロセスも筋出力の大きさに影響を及ぼす。特に筋小胞体から放出される Ca^{2+} とアクトミオシンとの結合は筋収縮の程度を決定する重要な要因であるが、両者の結合や筋内の Ca^{2+} 濃度は筋疲労や収縮履歴による影響を受けることが明らかになっている。例えば、筋疲労が生じると筋内の Ca^{2+} 濃度の低下や Ca^{2+} に対するアクトミオシンの感受性の低下によって筋収縮が抑制される (Allen et al., 1989)。対照的に筋疲労が生じない程度の事前の筋収縮 (CC: conditioning contraction) はミオシン調整軽鎖のリン酸化を促通し、 Ca^{2+} とアクトミオシンとの結合を高めることで、筋出力の増大を引き起こすことが明らかになっている (Sweeney et al., 1993)。後者の作用は活動後増強効果 (PAP: post-activation potentiation) と呼ばれ、スポーツ実施時のウォームアップとしての活用が期待されている (Sale, 2002; Tillin and Bishop, 2009)。これまでに、最大強度または準最大強度の CC によって、後続する跳躍運動や繰り返し運動を含む方向転換走のパフォーマンスが向上することが報告されている (Petisco et al., 2019)。また、最大強度での CC は後続する運動のパフォーマンスを促通する一方で、30%MVC 程度の低強度の CC では十分な効果が得られないことが報告されている (McBride et al., 2005)。これらを踏まえると、筋収縮に関わる筋内の生化学的なプロセスの活性化および非活性化の程度も筋出力の大きさに関与すると考えられる。

筋出力の発揮に関与する要因を Fig. 2 に示す。先行研究をまとめると、下位中枢制御の興奮性レベルや筋内の Ca^{2+} とアクトミオシンとの結合の程度は発揮される筋出力

に影響を及ぼすと考えられる。いずれも上位中枢制御とは部分的に独立した作用であるため、これらによる筋出力への促通作用は同一の努力度に対する筋出力を増大させる可能性がある。他方で、筋出力の制御の観点からこれらの影響を検証した研究は見受けられない。

第3節 努力度と筋出力の制御を評価した研究

努力度と筋出力の制御を評価する場合、「努力度に基づく筋出力の制御」と「筋出力を発揮している最中の努力度の知覚」のどちらに焦点を当てるのかによって、使用する課題が異なる。前者は筋出力の制御の巧緻性の評価のような実用的な評価方法として用いられているのに対し、後者は努力度の生成に影響を及ぼす要因の検証などの実験的な評価方法として用いられている。

第1項 努力度に基づく筋出力の制御課題

この課題では、対象者は筋出力に関する外的なフィードバックを使用せずに筋出力を制御する。通常、最大筋力に対する相対的な強度（%MVC）が目標レベルとして指示され、対象者は自己の努力度に基づいて目標レベルに一致するように筋出力を発揮する。他の努力度と筋出力の制御に関する課題では、対象者に視覚的フィードバックを与えることで発揮される客観的な筋出力を統制し、その時の努力度を評価しているのに対し、本課題は主観的な目標レベルの指示によって対象者の努力度を統制し、発揮された筋出力の大きさを評価することから、随意的な筋出力の制御に焦点を当てた課題であるといえる。努力度と筋出力との関係を用いて、筋出力の制御における巧緻性を評価するために使用される。

本課題を用いた研究では加齢や神経疾患によって努力度と筋出力との誤差が増大することが報告されているが (De Serres and Fang, 2004; Hampton et al., 2014; Pincivero, 2011; Yen and Li, 2015), 健常な若齢者であっても両者の間には誤差が生じることが明らかになっている。これまでに報告されている等尺性の関節運動では、膝関節伸展運動 (Cooper et al., 1979; Pincivelo et al., 2003; West et al., 2005), 肘関節伸展および屈曲運動 (John et al., 2009; Seki and Ohtsuki, 1990), 母指内転運動 (Cooper et al., 1979), 示指と母指によるピンチ運動 (Kumar et al., 1997; Kumar and Simmonds, 1994)および把持運

動 (林ほか, 2019; Kumar et al., 1997; Kumar and Simmonds, 1994; Seki and Ohtsuki, 1990) を用いた検討が行われており, 使用する関節運動によって傾向は異なるものの, 概ね低中強度での目標レベル (25%MVC–60%MVC 程度) では努力度と筋出力が一致するが, 目標レベルの増大に伴い, 努力度に対して筋出力が undershoot することが報告されている. また, 等速性の関節運動でも同様に, 高い目標レベルで努力度に対して筋出力が undershoot することが認められている (Jackson et al., 2006; Jackson and Dishman, 2000; D M. Pincivero et al., 2003). 本課題は使用する運動課題の制約が少ないため, 目的に応じた運動様式を課題に当てはめることで, 幅広い運動の巧緻性を評価することが可能である. 例えば, いくつかの研究では労働中に頻出する怪我とその怪我に関わる運動の制御能力との関係性を評価するために, 工事現場で多く行われる全身を使ったリフト運動や牽引運動を用いて努力度と筋出力との関係性を検討している (Kumar et al., 1997; Kumar and Simmonds, 1994; Wiktorin et al., 1996). したがって, 本課題はさまざまな運動様式における筋出力の制御に関する巧緻性を評価することが可能である利点を有している.

一方で, これらの研究では努力度と筋出力との間に誤差が生じる要因についての検討はほとんど行われておらず, 現象論としての評価に留まっている. 両者の関係に影響を及ぼす要因を明らかにすることで, 本課題を用いた筋出力の制御に関する巧緻性の評価の妥当性を強調することが可能であると考えられる. 通常, これらの研究では, 時間的な制約のない tonic contraction を使用していることから, 末梢からの再求心性フィードバックが利用できる条件での努力度と筋出力との関係性を評価している点に注意する必要がある.

第2項 筋出力の発揮に伴う努力度を評価する課題

この課題は, 対象者は視覚的フィードバックに基づいて筋出力を発揮し, そのときの努力度の程度 (RPE: rate of perceived effort) を申告する方法を用いる. 多くの研究

では、RPE を評価するために 10 段階程度の Borg スケールが使用されている (Borg, 1982). 本課題は筋出力の発揮に伴う努力度の知覚に焦点を当てている点で、前述の「努力度に基づく筋出力の制御課題」とは対称的な課題であるといえる。

通常、発揮する筋出力の増大に伴い、対象者の RPE も増大する (Pincivero et al., 2000; Timmons et al., 2009). また、筋疲労によって発揮できる MVC が低下した条件では、疲労前と同一の強度で筋出力を発揮する際の RPE は大きくなる (Lampropoulou et al., 2012; Lampropoulou and Nowicky, 2014). さらに、若齢者と高齢者とを比較した研究では、MVC で正規化した同一強度の筋出力の発揮においても、高齢者のほうが若齢者よりも高い RPE を申告すること (努力度の知覚 > 実際の筋出力) が明らかになっている (Allman and Rice, 2003). 一方で「努力度に基づく筋出力の制御課題」では、同一の努力度での筋出力は高齢者のほうが若齢者よりも大きいことが報告されており (De Serres and Fang, 2004; Pincivero, 2011), これは努力度に対する筋出力の overshoot (努力度 < 実際の筋出力) を示していることから、若齢者と高齢者との比較は課題によって解釈が異なっている。また、Monjo et al. (2018) は振動刺激の前後で本課題による評価を行ったところ、両側マッチング課題で得られた知見と同様に、同一強度の筋出力の発揮に伴う RPE が変化することを報告しており、筋紡錘由来の再求心性フィードバックが努力度に影響を及ぼすことを支持している。

この課題は後述する両側マッチング課題と同様に、筋出力の発揮に伴う「努力度の知覚」を評価する課題であり、筋出力の制御の評価とは異なることに注意する必要がある。実際、上述の通り、若齢者と高齢者とを比較した研究では、本課題で明らかにされた筋出力の大きさと RPE との関係は、「努力度に基づく筋出力の制御課題」で報告されている努力度と筋出力との関係とは対照的である。また、本課題における筋出力の大きさと RPE との関係は線形関係であるのに対し (Pincivero et al., 2001, 2000; Timmons et al., 2009), 「努力度に基づく筋出力の制御課題」における努力度と筋出力との関係は冪関数関係であることが報告されている (Stevens and Mack, 1959; Stevens,

1960).

第3項 両側マッチング課題

この課題は、左右両側の関節運動を用いて、視覚的フィードバックに基づいて一方の肢（基準肢）で筋出力を発揮し、同時に視覚的フィードバックを用いずにもう一方の肢（再現肢）で同一の筋出力を再現する方法を用いる。基準肢と再現肢の組み合わせは同一の関節運動を用いることが多いが、異なる関節運動の組み合わせによる検討も行われている (Jones, 2003; Mai et al., 1991)。本課題を用いた多くの研究では、筋出力の制御が客観的な筋出力の大きさを反映する力覚ではなく、主観的な労力を反映する努力度に基づいて行われていることが示されている (Adamo et al., 2012; Carson et al., 2002; Jones and Hunter, 1983; Proske et al., 2004; Saxton et al., 1995; Simon and Ferris, 2008; Takarada et al., 2014, 2006; Thompson et al., 1990; Weerakkody et al., 2003)。また、振動刺激や麻酔の使用によって標的となる固有受容器の活動を抑制した研究では、努力度に対する末梢から再求心性フィードバックの関与が明らかにされている (Brooks et al., 2013; Luu et al., 2011; Monjo et al., 2018; Monjo and Forestier, 2018)。本課題は基準肢における筋出力の発揮に伴う努力度の知覚に焦点を当てており、「筋出力の発揮に伴う努力度の知覚を評価する課題」に近い課題であるといえる。加えて、基準肢での筋出力の発揮に伴う努力度に基づいて再現肢で筋出力の制御を行うことから、部分的に「努力度に基づく筋出力の制御課題」の要素も含んだ課題であると考えられる。他方で、両側マッチング課題に含まれる筋出力の制御は、複数の点から「努力度に基づく筋出力の制御課題」で評価される筋出力の制御と異なることが考えられる。

1つは、両側マッチング課題では基準肢と再現肢で同時に筋出力を発揮する必要がある点である。両側の肢で同時に筋出力を発揮する場合には、単一の肢のみで筋出力を発揮する場合と筋出力の制御が異なる可能性がある。左右の肢で同時に MVC を発揮した場合、個々の肢が発揮する筋出力の大きさと運動単位の活動は、一方の肢のみ

で MVC を発揮する場合よりも低いことが明らかになっており、このような両側での筋出力の発揮における各肢の筋出力および運動単位の活動の低下は両側性機能低下と呼ばれ (Škarabot et al., 2016; Vandervoort et al., 1984), この要因として半球間抑制の影響が挙げられている (Ferber et al., 1992; Oda and Moritani, 1995). 半球間抑制とは、片側の肢での運動実施中において、それに関連する一方の大脳半球の活動を促通するためにもう一方の大脳半球の機能を抑制する作用である (Bloom and Hynd, 2005; Daskalakis et al., 2002). 半球間抑制の重複によって、両側での筋出力の制御は単一の肢のみの筋出力の制御よりも巧緻性が低下することが明らかになっている (Noble et al., 2014; Yamaguchi et al., 2020). したがって、両側マッチング課題に含まれる筋出力の制御は、片側の肢のみで行う筋出力の制御とは異なる可能性がある。

また、左右の肢における筋出力の制御の非対称性も両側マッチング課題の結果に影響を及ぼす可能性がある。Scotland et al. (2014) は右利きの対象者を用いて、振動刺激を含む把持運動の両側マッチング課題を実施した。基準肢が右側の場合、基準肢への振動刺激によって左側との筋出力の誤差は増大したが、基準肢が左側の場合では、基準肢への振動刺激による左右の肢の筋出力の誤差の増大は生じなかった (Scotland et al., 2014). この結果は、左右の肢において、努力度に対する再求心性フィードバックの影響が異なることを示唆している。また、対象者の利き手に応じて一次運動野 (Brouwer et al., 2001; Volkman et al., 1998) および一次体性感覚野 (Jung et al., 2008; Sörös et al., 1999) に解剖学的な非対称性が生じることが明らかになっている。さらに、手の運動中には対側だけでなく同側の大脳半球においても活動が認められるが、非利き手の運動中における同側の大脳皮質の活動は、利き手の運動中における同側の大脳皮質の活動よりも大きいことが認められている (Callaert et al., 2011; Kim et al., 1993). 加えて、一次運動野と一次体性感覚野との接続性においても利き手による非対称性が存在することが明らかになっている (Amunts et al., 1996). これらの大脳皮質における解剖学的および機能的な非対称性は、筋出力の制御における非対称性を生じさせる可

能性がある。また、利き手による影響も指摘されており、把持運動を用いた両側マッチング課題における左右の筋出力の誤差は、右利きの対象者よりも左利きの対象者のほうが小さいことが報告されている (Adamo et al., 2012)。両側マッチング課題では利き側と非利き側の両方で筋出力を発揮する必要があるため、これらの筋出力の制御における非対称性が結果に影響を及ぼす可能性がある。

以上をまとめると、「努力度に基づく筋出力の制御課題」で評価される努力度と筋出力との関係と、「筋出力の発揮に伴う努力度の知覚を評価する課題」および「両側マッチング課題」で評価される筋出力と努力度の知覚との関係は異なることが考えられる。したがって、筋出力の制御に対する再求心性フィードバックの影響は未だ不明瞭であると考えられる。「努力度に基づく筋出力の制御課題」を用いて再求心性フィードバックが努力度と筋出力との関係に及ぼす影響を検証することで、「筋出力の発揮に伴う努力度の知覚を評価する課題」および「両側マッチング課題」で明らかにされてきた、努力度の知覚に対する再求心性フィードバックの影響に関する知見を、筋出力の制御の観点に拡大することができると考えられる。

他方で、努力度の知覚に対する再求心性フィードバックの影響を検討した研究で使用されている振動刺激や麻酔の介入は、努力度以外の要因にも影響を及ぼすことが指摘されている (Proske and Allen, 2019; Savage et al., 2015)。例えば、筋紡錘由来のグループ Ia 求心性線維からの α 運動ニューロンへの入力の下位中枢制御の興奮性を高め、運動指令に対する筋の応答を促通する作用があるが (Aniss et al., 1988; Gandevia et al., 1990; Konishi et al., 2009; Macefield et al., 1993; Ushiyama et al., 2005)、振動刺激や麻酔による筋紡錘の活動の抑制によってこれらの促通作用は減少する。したがって、再求心性フィードバックが筋出力の制御に及ぼす影響を適切に評価するためには、これらの介入を用いない手法で検証する必要があると考えられる。

第4節 文献研究で得られた知見と課題

以上の文献研究により、筋出力の制御および努力度に関して以下の知見を得た。

- (1) 筋出力の制御は客観的な筋出力の大きさを反映する力覚ではなく、主観的な労力を反映する努力度に基づいて行われる。
- (2) 筋出力の制御において重要な役割を担う努力度は、大脳皮質から発せられる運動指令によって生成されるが、末梢からの再求心性フィードバックは遠心性コピーと統合されることで努力度を変化させる。
- (3) 発揮される筋出力の大きさは、大脳皮質からの運動指令（上位中枢制御）と脊髄における運動単位の入力-出力ゲイン（下位中枢制御）および筋収縮に関わる筋内の生化学的なプロセスの影響を受ける。

一方で、筋出力の制御に関する問題点および未解決の課題は以下の通りである。

- (1) 筋出力の制御に関する研究の多くは現象論としての報告に留まっており、努力度と筋出力との関係に影響を及ぼす要因は明らかになっていない。
- (2) 再求心性フィードバックによる努力度の変化が、筋出力の制御に及ぼす影響は不明瞭である。文献研究を踏まえると、「努力度に基づく筋出力の制御課題」で評価される努力度と筋出力との関係と、「筋出力の発揮に伴う努力度の知覚を評価する課題」および「両側マッチング課題」で評価される筋出力と努力度の知覚との関係は異なる可能性が高い。
- (3) 下位中枢制御の興奮性レベルが努力度と筋出力との関係に及ぼす影響は未解明である。McCloskey et al. (1974) の研究では、基準肢への振動刺激によって生じるTVRが、両側マッチング課題における左右の筋出力の誤差を増大させることが報告されているが、この結果が努力度と下位中枢制御の興奮性レベルのどちらの変化によるものかは不明瞭である。

- (4) 再求心性フィードバックの関与や下位中枢制御の興奮性レベルを評価するために用いられてきた、振動刺激や麻酔による固有受容器の活動の促進および抑制は、筋出力の制御に関して複合的な影響を及ぼす可能性がある。

これらを踏まえると、努力度および筋出力の制御に関与する要因として、再求心性フィードバックによる影響と下位中枢制御の興奮性レベルの変調による影響が挙げられる。筋出力の制御が努力度に基づいて行われていることや努力度が上位中枢によって生成されることを考慮すると、これらの影響は努力度と筋出力との関係に影響を及ぼす可能性がある。したがって、本博士論文ではこの2つの要因に着眼し、検証を行うこととした。

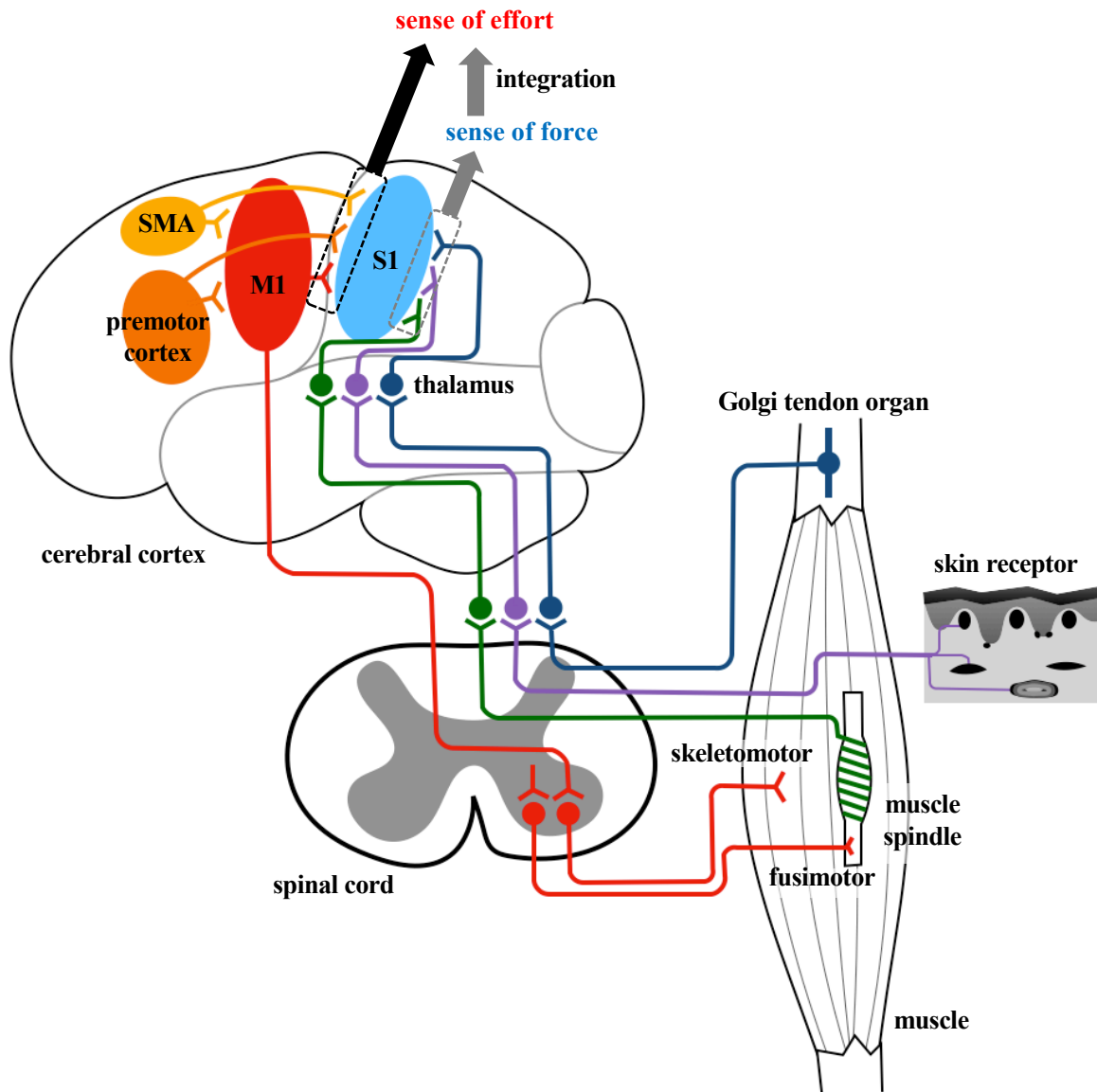


Fig. 1 Sketch diagram of postulated mechanisms regarding generation of the sense of effort.

Previous studies have suggested that the sense of effort is generated by efferent copy of motor commands and then integrated with the sense of force that is generated by reafferent feedback signals during muscle contractions. S1: primary somatosensory cortex; M1: primary motor cortex; SMA: supplementary motor cortex. This diagram is drawn in reference to Proske and Gandevia (2019, 2012).

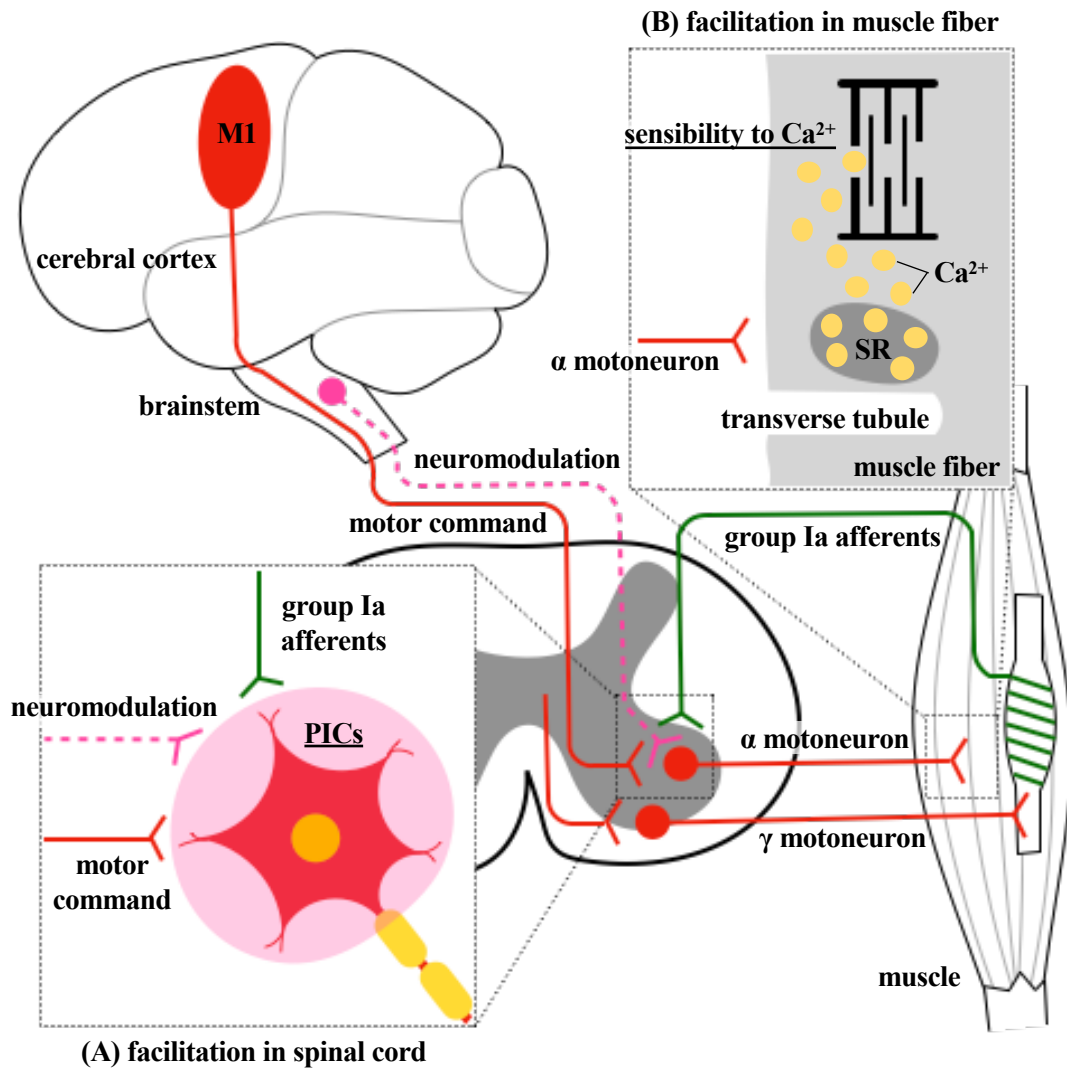


Fig. 2 Sketch diagram of factors involved in force production. (A) Input-output gain of α motoneuron is altered by persistent inward currents (PICs) that is generated by a combination of group Ia afferent inputs and neuromodulation by the brainstem. (B) Conditioning contractions facilitate a sensibility of actomyosin to Ca^{2+} , which elicits post-activation potentiation. PICs: persistent inward currents; SR: sarcoplasmic reticulum.

第3章 研究目的・研究課題の設定・研究の意義

第1節 研究目的

本研究の目的は、努力度と筋出力との関係に影響を及ぼす要因を明らかにすることであった。文献研究によって得られた知見および課題に基づき、2つの観点から努力度と筋出力との関係に影響を及ぼす要因を検証した。研究課題1では、努力度を変化させる要因に焦点を当て、再求心性フィードバックが努力度と筋出力との関係に及ぼす影響を検証した。研究課題2では、運動指令に対する筋の応答を変化させる要因に焦点を当て、下位中枢制御の興奮性レベルが努力度と筋出力との関係に及ぼす影響を検証した。

第2節 研究課題

研究目的を達成するために、以下の研究課題を設定した。

【研究課題1 制御方式の違いが努力度と筋出力との関係に及ぼす影響】

再求心性フィードバックが努力度と筋出力との関係に及ぼす影響を検証するため、筋出力の制御方式に着眼した。筋出力の制御方式は feedforward 制御と feedback 制御に大別され、両者は再求心性フィードバックの関与の点で明確に異なる制御方式である。Feedforward 制御は瞬発的な筋収縮 (ballistic contraction) で用いられる制御方式であり、筋活動の開始から終了までの時間が短いことから、大脳皮質で事前に構築された運動指令に基づいて運動が制御される (Desmedt and Godaux, 1979; Hanneton et al., 1997)。他方で、feedback 制御は時間的制約のない筋収縮で用いられる制御方式であり、再求心性フィードバックを利用して筋出力が制御される (Milner, 1992; Plamondon and Alimi, 1997)。2つの制御方式を比較することで、努力度と筋出力との関係に対する再求心性フィードバックを明らかにできると考えられる。なお、努力度と筋出力との関係を評価した先行研究では、feedback 制御に基づく筋出力の制御が評価されている。

【研究課題2】

下位中枢制御の興奮性レベルが努力度と筋出力との関係に及ぼす影響を検証するため、予備緊張に着眼した。TMS を用いた研究では、予備緊張は磁気刺激に対する筋の応答を増大させることが報告されており (Hallett, 2007; Mathis et al., 1996; Thompson et al., 1991; Ugawa et al., 1995; Valls-Solé et al., 1994; Van Den Bos et al., 2017)。この筋の応答の増大は主に下位中枢制御の興奮性レベルの増大に起因することが明らかになっている (Baldissera and Pierrot-Deseilligny, 1989; Di Lazzaro et al., 1998; Kaneko et al., 1996;

Marchand-Pauvert et al., 1999). したがって、安静状態から筋出力を発揮する場合と予備緊張に重畳して筋出力を発揮する場合とを比較することで、下位中枢制御の興奮性レベルの違いが努力度と筋出力との関係に及ぼす影響を検証できる可能性がある。他方で、予備緊張による下位中枢制御の興奮性レベルの増大を明らかにした研究では、いずれも磁気刺激や電気刺激を用いた検討が行われており、筋出力の制御の観点から予備緊張およびそれによる下位中枢制御の興奮性レベルの増大による影響を検討した研究は見受けられない。したがって、研究課題2では以下の2つの小課題を設定し、行動科学的小および神経生理学的な観点から、予備緊張によって生じる下位中枢制御の興奮性レベルの増大が筋出力の制御に及ぼす影響を検証した。

・研究課題 2-1 予備緊張が努力度と筋出力との関係に及ぼす影響

予備緊張が努力度と筋出力との関係に及ぼす影響を行動科学的観点から検証する。予備緊張レベルの増大は γ ループを介して筋紡錘の感度を変化させるため (Hagbarth et al., 1986), 予備緊張レベルに依存した影響が生じる可能性がある。また、発揮する筋出力の増大によって、要する運動指令も増大することから、目標レベルに依存した影響も生じる可能性が考えられる。これらを踏まえて、研究課題 2-1 では複数の目標レベルと予備緊張レベルを設定し、発揮する筋出力および予備緊張の強度に依存した影響を明らかにすることを目的とした。

・研究課題 2-2 予備緊張が筋出力の制御における MRCP (運動関連脳電位) に及ぼす影響

予備緊張が努力度と筋出力との関係に及ぼす影響を神経生理学的観点から検証する。予備緊張による下位中枢制御の興奮性レベルの増大は、脊髄を介したグループ Ia 求心性線維による反射的な作用である一方で (Heckman et al., 2005, 2009), 下位中枢制御の興奮性レベルの変調には上位中枢の神経活動による制御が含まれている (Heckman et

al., 2003; Lee and Heckman, 1996). これを踏まえると、予備緊張は下位中枢制御だけでなく上位中枢制御にも影響を及ぼす可能性がある。したがって、研究課題 2-2 では運動関連脳電位（MRCP: movement-related cortical potential）を用いて上位中枢制御の評価を行うことで、努力度と筋出力との関係に対する予備緊張の影響が上位中枢制御と下位中枢制御のどちらで生じているのかを明らかにすることを目的とした。

第3節 各研究課題における方法論的利点

研究課題1で使用する筋出力の制御方式の違いや研究課題2で使用する予備緊張の有無は、先行研究で用いられてきた振動刺激や麻酔による固有受容器への介入を行わずに、再求心性フィードバックや下位中枢制御の興奮性レベルの影響を評価することが可能な手法として採用した。これらの手法によって、先行研究で指摘されている振動刺激や麻酔による複合的な影響を受けずに、再求心性フィードバックや下位中枢制御の興奮性レベルの影響を評価することが可能であると考えられる。また、feedforward制御による ballistic contraction や予備緊張に重畳した筋出力の制御は、日常生活やスポーツ場面においても頻繁に行われており、これらを用いた検証により、日常生活やスポーツ場面における運動制御に関する基礎的な知見を提供できると考えられる。

第4節 研究の意義

これまでの筋出力の制御を検討した研究では、努力度と筋出力の間には誤差が生じることが明らかにされてきた一方で、両者の関係に影響を及ぼす要因に関する十分な検討は行われてこなかった。本博士論文では、再求心性フィードバックによる努力度の変化および下位中枢制御の興奮性レベルの変調による運動指令に対する筋の応答の変化が努力度と筋出力との関係に及ぼす影響を検証することで、これまで現象論としての報告に留まっていた筋出力の制御に関する知見を拡大することが可能であると考えられる。これによって、先行研究で指摘されている加齢や神経疾患によって努力度と筋出力との関係が変化する要因や筋出力の制御メカニズムの解明に寄与できると考えられる。

また、日常生活やスポーツ場面で見られる動的な運動が個々の筋出力の相互作用によって達成されることを踏まえると、本博士論文で得られる等尺性筋収縮における筋出力の制御に関する知見は、動的な運動の制御に関しても基礎となる知見を提供できると考えられる。したがって、本博士論文で得られる知見は等尺性筋収縮での筋出力の制御のみならず、動的な運動のパフォーマンスに関する制御メカニズムや運動制御能力を定量化する評価方法の構築に寄与することが期待できる。

第4章 制御方式の違いが努力度と筋出力との関係に及ぼす影響(研究課題1)

第1節 目的

研究課題1では、feedback制御に基づく tonic contraction と feedforward 制御に基づく ballistic contraction とを比較することで、再求心性フィードバックによる努力度の変化が、努力度と筋出力との関係に及ぼす影響を検証した。視覚的フィードバックを用いて、筋出力の発揮に伴う努力度の知覚を評価した研究では、再求心性フィードバックが努力度を変化させることが明らかになっているが (Brooks et al., 2013; Luu et al., 2011; Monjo et al., 2018; Monjo and Forestier, 2018), これによる筋出力の制御に対する影響は明らかになっていない。

また、先行研究では関節部位によって努力度と筋出力との関係が異なることが報告されていることから (Cooper et al., 1979; John et al., 2009; Kumar and Simmonds, 1994), 3つの関節運動（足関節底屈運動，肘関節屈曲運動および示指外転運動）を用いて検証を行った。

第2節 方法

第1項 対象者

いずれの運動課題においても、対象者は筋出力の制御に影響を及ぼしうる外科的および神経学的な既往歴のない健常な成人男性とした。足関節底屈課題では11名（年齢： 21.4 ± 1.0 歳；身長： 176 ± 6.4 cm；体重： 70.2 ± 6.7 kg）、肘関節屈曲課題では10名（年齢： 22.6 ± 1.4 歳；身長： 174.3 ± 2.9 cm；体重： 69.4 ± 7.9 kg）、示指外転課題では6名（年齢： 23.3 ± 1.0 歳；身長： 173.9 ± 3.6 cm；体重： 66.9 ± 4.3 kg）が実験に参加した。なお、全ての対象者の利き手および利き脚は右側であった。一連の実験は筑波大学体育系研究倫理委員会の承認（承認番号：体30-108）を得たのち、ヘルシンキ宣言遵守のもと行われた。実験に先立って、対象者に研究の主旨および目的を説明し、書面にて同意を得た。

第2項 測定装置

いずれの運動課題においても、筋出力および主動筋のEMG活動の測定にはロードセル（足関節底屈課題および肘関節屈曲課題ではLUR-A-1KNSA1、示指外転課題ではLM-1KA-P、共和電業社）および表面電極（Bagnoli-2、Delsys社）を使用した。ロードセルおよび表面電極から得られたアナログデータはA/D変換器（Micro 1401、Cambridge Electronic Design社）を介して、1 kHzのサンプリング周波数でデジタルデータに変換され、PCに収録された。

(1) 足関節底屈課題

装置の概観をFig. 3に示す。使用したダイナモメーターは足底が接触する 15×30 cmのフットプレートにロードセルが内蔵されており、特定の足関節角度における筋出力の測定が可能である。対象者は椅座位でフットプレート上に右脚を乗せ、膝関節が 90°

屈曲位，足関節が neutral position（矢状面にて約 90°の角度）になるように，ストラップで足部および大腿部を固定された．シートは対象者の股関節が 90°屈曲位になるように調節し，対象者には背がシートに接触した状態で試技を行うよう指示した．両腕は胸の前で組ませた．主動筋として右脚のヒラメ筋に表面電極を貼付し，EMG 活動を導出した．基準電極は右脚の腓骨頭に貼付した．

(2) 肘関節屈曲課題

装置の概観を Fig. 4 に示す．この装置は角度が調節可能なグリップ部にロードセルが接続されており，特定の肘関節角度における筋出力の測定が可能である．対象者は椅座位にて，右腕の肩関節が 90°外転位，肘関節が 90°屈曲位になるようにグリップ部を握り，股関節が 90°屈曲位になるように，ストラップで上体をシートに固定された．主動筋として右腕の上腕二頭筋に表面電極を貼付し，EMG 活動を導出した．基準電極は右腕の上腕骨内側上顆に貼付した．

(3) 示指外転課題

装置の概観を Fig. 5 に示す．この装置は示指が接触するプレートにロードセルが接続されている．対象者は椅座位にて，右腕の肩関節が 45°外転位，肘関節が 90°屈曲位になるように装置に腕を乗せ，ストラップで前腕部および手首を装置に固定された．中指が示指に接触しないように，中指と環指はストラップで固定され，母指はアルミ製のブロックを用いて，示指との位置関係が約 90°になるように運動が制限された．示指の角度は neutral position（約 5°外転位）にて，試技を行わせた．主動筋として右腕の第一背側骨間筋に表面電極を貼付し，EMG 活動を導出した．基準電極は右腕の尺骨茎状突起に貼付した．

第3項 努力度に基づく筋出力の制御課題

いずれの運動課題においても等尺性筋収縮を用い、同様の手順で行った。

本課題では、対象者は20, 40, 60 および 80%MVC の目標レベルに一致するように、努力度に基づいて筋出力を発揮した。実験の全過程を通して、対象者が発揮した筋出力に関する外的なフィードバックは行わなかった。本課題は、feedback 制御に基づく tonic 条件と feedforward 条件に基づく ballistic 条件で実施した。それぞれの条件における各目標レベルでの試技は5回ずつとした。各条件での課題に先立って、それぞれの条件での筋出力の制御方式に基づいて MVC を2回ずつ発揮させた。各条件の MVC はそれぞれ2回の平均値で定義された。

Tonic 条件では、任意の筋収縮速度で筋出力を発揮させた。この条件では、対象者は筋出力の発揮中に再求心性フィードバックを利用して自由に筋出力を増減させることが可能であった。また、筋出力の発揮に要する時間の制約は設けず、筋出力の制御に関する戦略についても具体的な指示は行わなかった。筋出力が目標レベルに一致したと判断した時点で手元のスイッチを押させ、スイッチを押したあと2秒間筋出力を維持するよう指示した。このスイッチは A/D 変換器に接続されており、スイッチを押すことで A/D 変換器に TTL パルスが入力され、筋出力および EMG 活動の信号と同期させた。

Ballistic 条件では、できるだけ大きい筋収縮速度で筋出力を発揮させ、力曲線のピーク値を目標レベルに一致させるように指示した。Ballistic 条件での筋収縮は短い筋収縮時間および高い力の増大率の2条件を満たす筋収縮と定義し (Desmedt and Godaux, 1978, 1977), 1試技ごとに実験者が力曲線を確認した。対象者が上記の定義を逸脱した筋収縮を行った場合、その試技は無効とし、追加で試技を行わせた。

疲労の影響を避けるため、試技間で20秒程度、条件間で5分程度の休憩を設けた。いずれの条件においても、対象者が試技のやり直しを要求した場合はその試技は無効とし、追加で試技を行わせた。本課題は5つのブロックで構成されており、1つのブロックは8試技(2条件×4目標レベル)で構成されていた。ブロック内での試技の順

序は無作為に設定した。

第4項 データ解析

デジタル化された筋出力データはカットオフ周波数 10 Hz の second-order low-pass Butterworth filter で平滑化した。筋出力の代表値は、tonic 条件ではスイッチを押してから 200 ms 区間の平均値、ballistic 条件では力曲線のピーク値を用いた。また、筋出力の再現性を評価するため、各目標レベルでの 5 試技の標準偏差を平均値で除し、100 を乗じることで変動係数 (CV: coefficient of variation) を算出した。

デジタル化された EMG データはカットオフ周波数 5 Hz の second-order high-pass Butterworth filter で平滑化した。課題中の EMG 活動を比較するため、全波整流したあと、二乗平均平方根 (RMS: root mean square) を算出した (Fig. 6)。Tonic 条件では電気学的遅延を考慮し (Corcos et al., 1992), スイッチを押した前後の 100 ms (計 200 ms) から RMS を算出した。Ballistic 条件では安静時の EMG 活動の平均値+2SD (標準偏差: Standard deviation) を閾値とし、試技中の EMG 活動が閾値を超えた時点から閾値未満になった時点までの RMS を算出した。

制御方式の違いは運動単位の活動にも影響を及ぼすことが明らかになっている (Masakado et al., 1995; Oishi et al., 1988; Yoneda et al., 1986)。したがって、本研究課題では筋出力および EMG 活動をそれぞれの条件における MVC で正規化することによって、運動単位の活動の違いによる影響を取り除いた。筋出力および EMG 活動は各目標レベルでの 5 試技の平均値を分析に用いた。

一連のデータ解析は、プログラミングソフト MATLAB (The Math Works 社) にて自作したスクリプトを用いて行った。

第5項 統計処理

それぞれの運動課題において、筋出力および EMG 活動を従属変数、条件 (2 水準:

tonic 条件, ballistic 条件) と目標レベル (4 水準: 20, 40, 60, 80%MVC) を独立変数とする 2 要因の分散分析を行った. 分散分析の効果量として偏 η^2 を算出した. 有意な主効果および交互作用が認められた場合, Bonferroni 法による多重比較検定を行った. 統計処理には SPSS ver. 25 (IBM 社) を使用し, 有意水準は 5%未満とした.

第3節 結果

第1項 足関節底屈課題

筋出力 (Fig. 7A) に関して、有意な交互作用は認められなかった ($F_{3,30} = 1.77, p = 0.17, \text{partial } \eta^2 = 0.15$)。しかし、条件の主効果が認められ、ballistic 条件のほうが tonic 条件よりも筋出力が大きかった ($F_{1,10} = 6.57, p = 0.03, \text{partial } \eta^2 = 0.40$)。また、目標レベルの主効果が認められ、すべての目標レベル間で有意差が認められた ($F_{3,30} = 71.56, p < 0.01, \text{partial } \eta^2 = 0.88$)。

EMG 活動 (Fig. 7B) では有意な交互作用が認められた ($F_{3,30} = 4.42, p = 0.01, \text{partial } \eta^2 = 0.31$)。多重比較検定の結果、すべての目標レベルにおいて、ballistic 条件のほうが tonic 条件よりも筋出力が大きかった。また、いずれの条件においても、目標レベルの増大に伴い EMG 活動も増大する傾向が認められたが、tonic 条件の 20–40%MVC 目標レベル間および ballistic 条件の 40–60%MVC 目標レベル間では有意差は認められなかった。

筋出力の CV (Fig. 7C) に関して、有意な交互作用は認められなかった ($F_{3,30} = 1.32, p = 0.29, \text{partial } \eta^2 = 0.12$)。しかし、条件の主効果が認められ、ballistic 条件のほうが tonic 条件よりも CV が大きかった ($F_{1,10} = 19.83, p < 0.01, \text{partial } \eta^2 = 0.67$)。また、目標レベルの主効果が認められ ($F_{3,30} = 9.44, p < 0.01, \text{partial } \eta^2 = 0.49$)、20%MVC 目標レベルの CV は 60 および 80%MVC 目標レベルよりも大きかった。

第2項 肘関節屈曲課題

筋出力 (Fig. 8A) に関して、有意な交互作用が認められた ($F_{3,27} = 3.51, p = 0.03, \text{partial } \eta^2 = 0.28$)。多重比較検定の結果、すべての目標レベルにおいて、ballistic 条件のほうが tonic 条件よりも筋出力が大きかった。また、いずれの条件においても、すべての目標レベル間で有意差が認められた。

EMG 活動 (Fig. 8B) では有意な交互作用は認められなかった ($F_{3,27} = 1.94, p = 0.15, \text{partial } \eta^2 = 0.18$). しかし, 条件の主効果が認められ, ballistic 条件のほうが tonic 条件よりも EMG 活動が大きかった ($F_{1,9} = 10.00, p = 0.01, \text{partial } \eta^2 = 0.53$). また, 目標レベルの主効果が認められ, すべての目標レベル間で有意差が認められた ($F_{3,27} = 90.63, p < 0.01, \text{partial } \eta^2 = 0.91$).

筋出力の CV (Fig. 8C) に関して, 有意な交互作用 ($F_{3,27} = 0.32, p = 0.81, \text{partial } \eta^2 = 0.03$) および条件の主効果は認められなかった ($F_{1,9} = 1.51, p = 0.25, \text{partial } \eta^2 = 0.14$). 目標レベルの主効果のみ認められ ($F_{3,27} = 10.29, p < 0.01, \text{partial } \eta^2 = 0.53$), 20%MVC 目標レベルの CV は 60 および 80%MVC 目標レベルよりも大きかった.

第3項 示指外転課題

筋出力 (Fig. 9A) に関して, 有意な交互作用は認められなかった ($F_{3,15} = 1.38, p = 0.29, \text{partial } \eta^2 = 0.22$). しかし, 条件の主効果が認められ, ballistic 条件のほうが tonic 条件よりも筋出力が大きかった ($F_{1,5} = 22.59, p = 0.01, \text{partial } \eta^2 = 0.82$). また, 目標レベルの主効果が認められ, すべての目標レベル間で有意差が認められた ($F_{3,15} = 37.99, p < 0.01, \text{partial } \eta^2 = 0.88$).

EMG 活動 (Fig. 9B) では有意な交互作用は認められなかった ($F_{3,15} = 0.24, p = 0.87, \text{partial } \eta^2 = 0.05$). しかし, 条件の主効果が認められ, ballistic 条件のほうが tonic 条件よりも EMG 活動が大きかった ($F_{1,5} = 18.64, p = 0.01, \text{partial } \eta^2 = 0.79$). また, 目標レベルの主効果が認められ, すべての目標レベル間で有意差が認められた ($F_{3,15} = 35.10, p < 0.01, \text{partial } \eta^2 = 0.88$).

筋出力の CV (Fig. 9C) に関して, 有意な交互作用 ($F_{3,15} = 0.66, p = 0.59, \text{partial } \eta^2 = 0.12$) および条件の主効果は認められなかった ($F_{1,5} = 0.16, p = 0.71, \text{partial } \eta^2 = 0.03$). 目標レベルの主効果のみ認められ ($F_{3,15} = 4.33, p = 0.02, \text{partial } \eta^2 = 0.46$), 20%MVC 目標レベルの CV は 80%MVC 目標レベルよりも大きかった.

以上をまとめると、いずれの運動課題においても、ballistic 条件では tonic 条件より高い筋出力および EMG 活動が認められた。また、足関節底屈課題でのみ、ballistic 条件のほうが tonic 条件よりも CV が大きかった。

第4節 考察

本研究課題の目的は、努力度と筋出力との関係に対する再求心性フィードバックの影響を明らかにすることであった。再求心性フィードバックが利用できる tonic 条件と利用できない ballistic 条件とを比較したところ、いずれの運動課題においても、筋出力および EMG 活動には条件間で差が認められた。この結果から、再求心性フィードバックの有無は努力度と筋出力との関係を変化させることが明らかになった。両側マッチング課題を用いた先行研究を踏まえると (Brooks et al., 2013; Luu et al., 2011; Monjo et al., 2018; Monjo and Forestier, 2018), 再求心性フィードバックによる努力度の変化が、努力度と筋出力との関係に影響を及ぼすと考えられる。

先行研究と同様に、運動課題によって努力度と筋出力との関係は異なっていたが (Cooper et al., 1979; John et al., 2009; Kumar and Simmonds, 1994), いずれの運動課題においても筋出力および EMG 活動は tonic 条件のほうが ballistic 条件よりも小さかったことから、再求心性フィードバックの影響は運動課題に関わらず生じると考えられる。また、筋出力および EMG 活動において、目標レベルに依存した条件間の差異が認められなかったことから、再求心性フィードバックの影響はいずれの目標レベルにおいても同程度であることが示された。

Tonic 条件では、対象者は筋出力の発揮の初期において比較的大きな筋出力を発揮し、その後筋出力を減少させてボタンを押す傾向が認められた (Fig. 10)。この tonic 条件における力曲線の傾向はすべての運動課題で共通していた。Feedback 制御においても、運動の開始においては feedforward 制御が用いられ、その後再求心性フィードバックに基づいて運動指令が修正される (Desmurget and Grafton, 2000)。したがって、tonic 条件における初期の大きな筋出力の発揮は事前に構築された運動指令に基づいており、その後の筋出力の減少は再求心性フィードバックを踏まえた筋出力の制御を反映していると考えられる。つまり、tonic 条件においては再求心性フィードバックに

よって努力度が増大することで、初期に発揮した筋出力を減少させるように制御を行っていたと考えられる。努力度の増大は、上位中枢制御によって生成された努力度と再求心性フィードバックによって生成される力覚との間に生じるエラーに起因している可能性がある。Feedback 制御における内部モデルでは、再求心性フィードバック（求心性シグナル）によって運動に関する身体の情報を知覚され、それが遠心性コピー（遠心性シグナル）と統合されることで、運動が知覚されることが提案されている

(Körding and Wolpert, 2004; Shadmehr et al., 2010). Körding and Wolpert (2004) は遠心性コピーと再求心性フィードバックとの間にエラーが生じ得る心理物理学的なタスクにおいては、上位中枢においてそれぞれの情報が重み付けされて統合されることで運動に関する推定値を形成し、それに基づいて運動が知覚されることを提案している。この推定値は遠心性コピーによる運動の予測と再求心性フィードバックによって得られた運動の知覚の中間に位置しており (Franklin and Wolpert, 2011), 眼球位置の知覚においては遠心性コピーと再求心性フィードバックの重み付けは7:3 もしくは8:2 程度であると報告されている (Gauthier et al., 1990; Li and Matin, 1992). これらの研究で提案されている内部モデルを考慮すると、tonic 条件においては上位中枢制御によって生成された努力度と再求心性フィードバックによって生成される力覚との統合によって、最終的な努力度が決定されると考えられる。努力度における両情報の重み付けの程度は不明であるが、上位中枢制御によって生成された努力度よりも再求心性フィードバックによって生成される力覚のほうが大きい場合、両者の統合によって努力度が増大する可能性がある。Tonic 条件において努力度と力覚との間にエラーが生じる要因として、以下の2つの可能性が考えられる。

1つは、力覚は複数の固有受容器からの再求心性フィードバックによって生成されるため、それらの重複は力覚を増大させ、結果的に努力度を増大させる可能性が挙げられる。努力度に影響を及ぼす有力な再求心性フィードバックは筋紡錘由来であることが指摘されているが (Brooks et al., 2013; Luu et al., 2011; Monjo et al., 2018; Monjo

and Forestier, 2018), ゴルジ腱器官や皮膚の固有受容器に由来する再求心性フィードバックも力覚の生成に関与することから (Goodwin et al., 1972; Johansson and Westling, 1987), これらの固有受容器に由来する再求心性フィードバックも努力度を変化させる可能性がある。個々の固有受容器からの再求心性フィードバックによる努力度への影響は、両側マッチング課題を用いて検討されているが、努力度に対する影響は固有受容器によって異なる結果が報告されている。例えば、筋紡錘の活動の抑制は努力度を増大させるのに対し (Monjo et al., 2018), 皮膚の固有受容器から得られる再求心性フィードバックの抑制は努力度を減少させることが報告されている (Jones and Piatetski, 2006)。さらに複数の固有受容器からの再求心性フィードバックが重複することで、努力度に及ぼす影響が変化する可能性も考えられる。両側マッチング課題では、振動刺激によって筋紡錘の活動を選択的に抑制した場合は努力度が増大するのに対し、筋紡錘とゴルジ腱器官の活動を同時に抑制した場合、努力度が減少することが報告されている (Monjo et al., 2018)。本研究課題において、個々の固有受容器からの再求心性フィードバックの関与の程度を特定することはできないが、力覚の生成において複数の再求心性フィードバックのソースが利用可能であったと考えられる。これらの固有受容器からの再求心性フィードバックの重複によって生成される力覚は、上位中枢制御によって生成された努力度よりも大きく、それによって努力度と力覚との間にエラーが生じる可能性がある。

もう1つは、下位中枢制御の興奮性レベルの増大によって、運動指令に対する筋の応答が増大することで、上位中枢制御によって生成された努力度よりも再求心性フィードバックによって生成される力覚のほうが大きくなる可能性が考えられる。Tonic条件においては、 γ ループを介したグループ Ia 求心性線維からの入力によって、 α 運動ニューロンにシナプス後電位が生じる (Hagbarth et al., 1986)。これによって生じるPICsは下位中枢制御の興奮性レベルを増大させ、運動指令に対する筋の応答を増大させる (Lee and Heckman, 2000, 1996)。実際、tonic contractionにおいてはPICsが活性化

することによって下位中枢制御の興奮性レベルが増大することが報告されており (Jacobs et al., 2002), tonic 条件において下位中枢制御の興奮性レベルの増大が生じていた可能性が高い。この下位中枢制御の興奮性レベルの増大が上位中枢制御とは独立して筋出力の制御に関与していると仮定した場合, tonic 条件においては下位中枢制御の興奮性レベルの増大によって運動指令に対する筋の応答が増大すると考えられる。これは遠心性コピーから生成される努力度と再求心性フィードバックによって生成される力覚との間にエラーを生じさせ, 努力度の増大を引き起こす可能性がある。下位中枢制御の興奮性レベルが筋出力の制御に及ぼす影響は明らかになっていないため, 異なる研究課題を用いて検証する必要があると考えられる。

Tonic 条件の結果と同様に feedback 制御を用いた先行研究においても, 高い目標レベルにおいて努力度に対して筋出力が undershoot することが報告されている (Cooper et al., 1979; John et al., 2009; Kumar et al., 1997; Kumar and Simmonds, 1994; Pincivelo et al., 2003; Seki and Ohtsuki, 1990; West et al., 2005), その機能的利点については明らかになっていない。これに関して, West et al. (2005) は高い強度での筋出力の発揮によって生じうる機械的および代謝的な筋の損傷を防ぐための防衛機能を挙げている。同様に Pincivero et al. (2003b) も高い強度での筋出力の発揮における大きなエネルギー消費や不快感を減弱させるための潜在的な機能を挙げている。これらを踏まえると, 高い強度の筋出力の発揮における努力度の増大は, 筋出力の制御よりむしろ筋の損傷を防ぐための機能である可能性がある。努力度と筋出力との関係を冪関数指数を用いて検討した研究では, 目標レベルが高くなるほど努力度の増大量に対する筋出力の増大量が小さくなることが報告されており (Stevens and Mack, 1959; Stevens, 1960), これは筋の機械的および代謝的な負担が増大する高い目標レベルほど努力度が大きく知覚されることを示唆している。

また, 本課題においては, 再求心性フィードバックの利用の有無は努力度と筋出力との関係だけでなく, 筋出力の再現性にも影響を及ぼすことが示された。足関節底屈

課題では、tonic条件と比較してballistic条件ではCVは大きい値を示した。また、統計的差異は認められなかったが、肘関節屈曲運動においても、特に低い目標レベルにおいてtonic条件よりもballistic条件でCVの値は大きい傾向が見受けられた（各目標レベルにおける条件間のCVの効果量は20%MVC目標レベルで $d=0.31$ 、40%MVC目標レベルで $d=0.91$ であった）。一方で、示指外転運動では条件間でCVの差異は認められなかった。したがって、末梢からの再求心性フィードバックは筋出力の再現性を高めるが、その影響は運動課題によって異なることが示された。事前に構築された運動指令に基づくfeedforward制御と比較して、再求心性フィードバックに基づいたfeedback制御では筋の状態を踏まえた筋出力の発揮が可能であるため、再現性が高くなったと考えられる。また、一般的に、筋出力の制御は下肢よりも上肢のほうが優れており（Christou et al., 2003）、それぞれの関節運動における機能的な違いが、筋出力の再現性に対する再求心性フィードバックの影響の程度に関連している可能性がある。

第5節 要約

研究課題1では、再求心性フィードバックによる努力度の変化が、努力度と筋出力との関係に及ぼす影響を検証した。足関節底屈運動、肘関節屈曲運動および示指外転運動を用いて、feedback制御に基づく tonic 条件と feedforward 制御に基づく ballistic 条件とで努力度と筋出力との関係を比較した。主な結果は以下の通りである。

- (1) 筋出力および EMG 活動は再求心性フィードバックが利用できる tonic 条件のほうが利用できない ballistic 条件よりも小さかった。
- (2) 努力度と筋出力との関係は運動課題によって若干異なる傾向を示したが、再求心性フィードバックによる影響はいずれの運動課題においても一貫していた。
- (3) 目標レベルに依存した再求心性フィードバックによる影響は認められなかった。
- (4) 筋出力の再現性は、一部の運動課題において tonic 条件のほうが ballistic 条件よりも高いことが示された。再現性に対する再求心性フィードバックの影響は、足関節底屈運動、肘関節屈曲運動、示指外転運動の順で大きく、示指外転運動では、tonic 条件と ballistic 条件とで再現性の程度は同等であった。

以上の結果から、再求心性フィードバックは筋出力の制御に影響を及ぼすことが明らかになった。両側マッチング課題を用いた研究を踏まえると (Brooks et al., 2013; Luu et al., 2011; Monjo et al., 2018; Monjo and Forestier, 2018), 再求心性フィードバックによる努力度の変化が、努力度と筋出力との関係に影響を及ぼす要因であると考えられる。下位中枢制御の興奮性レベルが上位中枢制御とは独立して筋出力の制御に関与すると仮定した場合、これによって再求心性フィードバックによる努力度が増大すると考えられる。これを受けて、研究課題2においては筋出力の制御に対する下位中枢制御の興奮性レベルの影響に関して検証を行う。

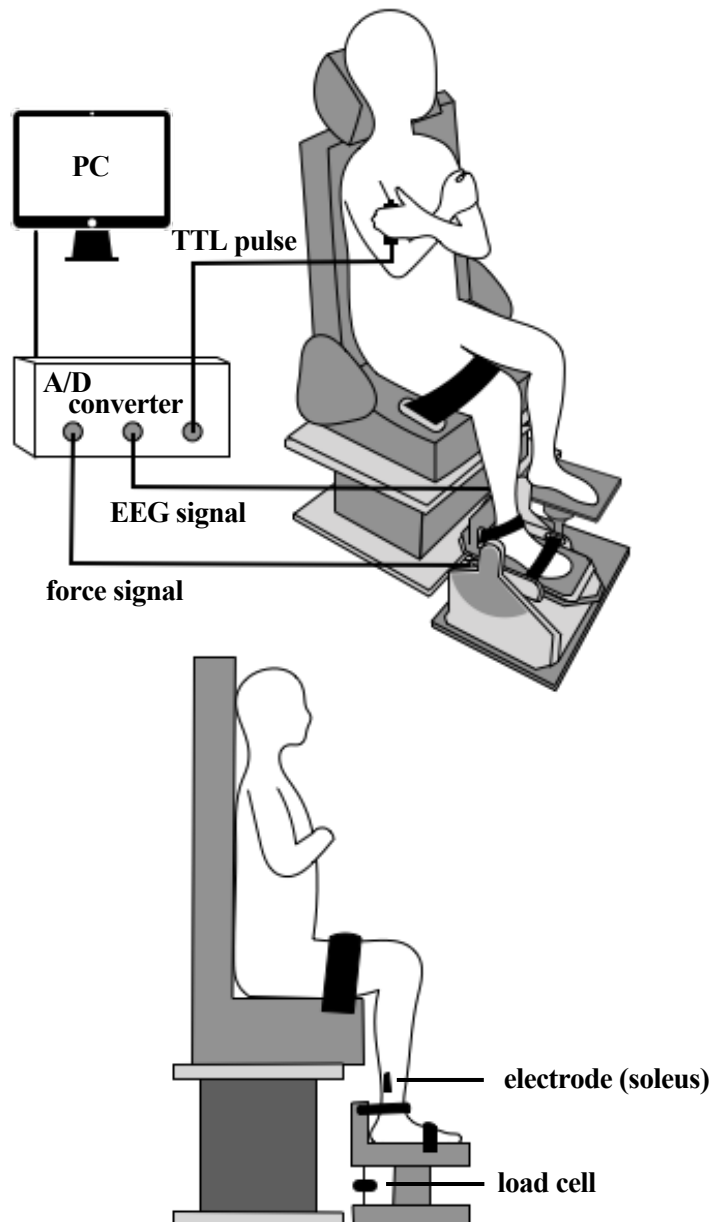


Fig. 3 Experimental set up of the perceptually guided force production task for isometric ankle plantar flexion.

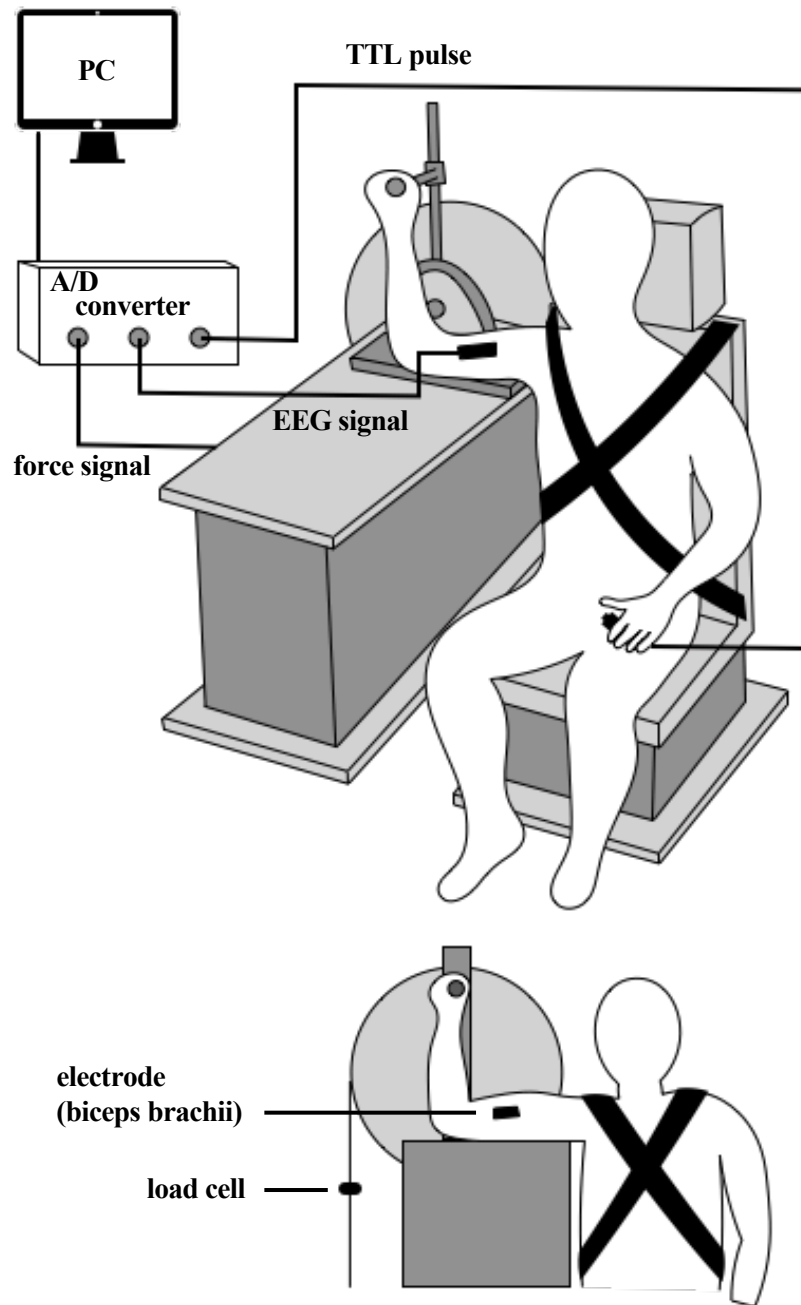


Fig. 4 Experimental set up of the perceptually guided force production task for isometric elbow flexion.

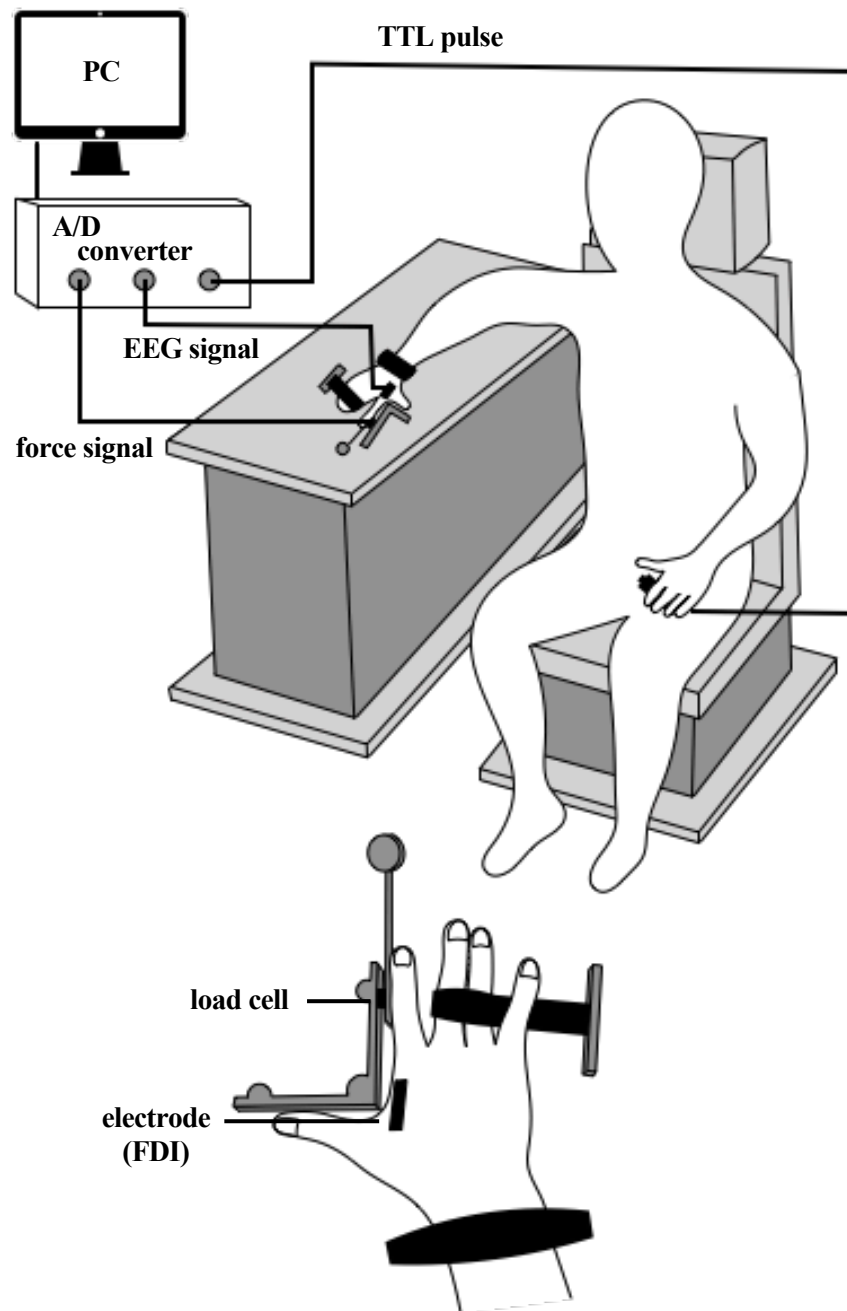


Fig. 5 Experimental set up of the perceptually guided force production task for isometric index finger abduction. FDI: first dorsal interosseous.

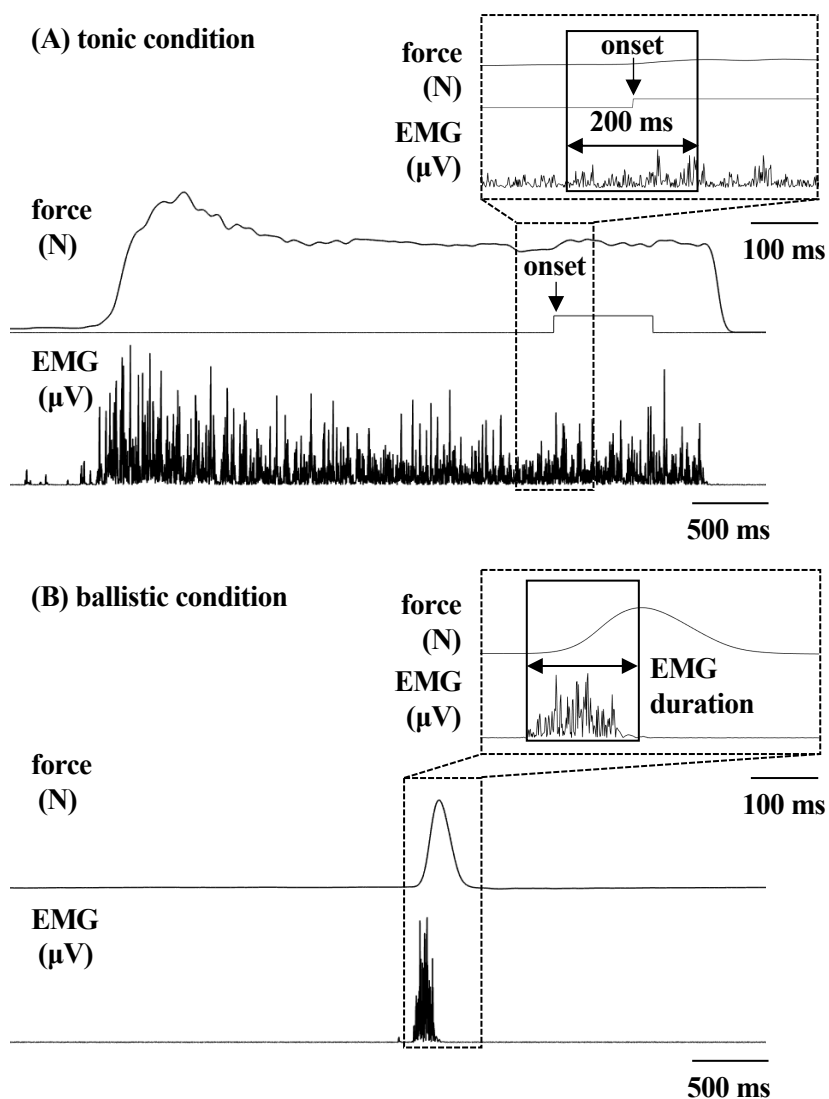


Fig. 6 Representative force curves and rectified EMG signals under (A) the tonic condition and (B) the ballistic condition. “Onset” in the figure of the tonic condition indicates the moment a participant pushes a button.

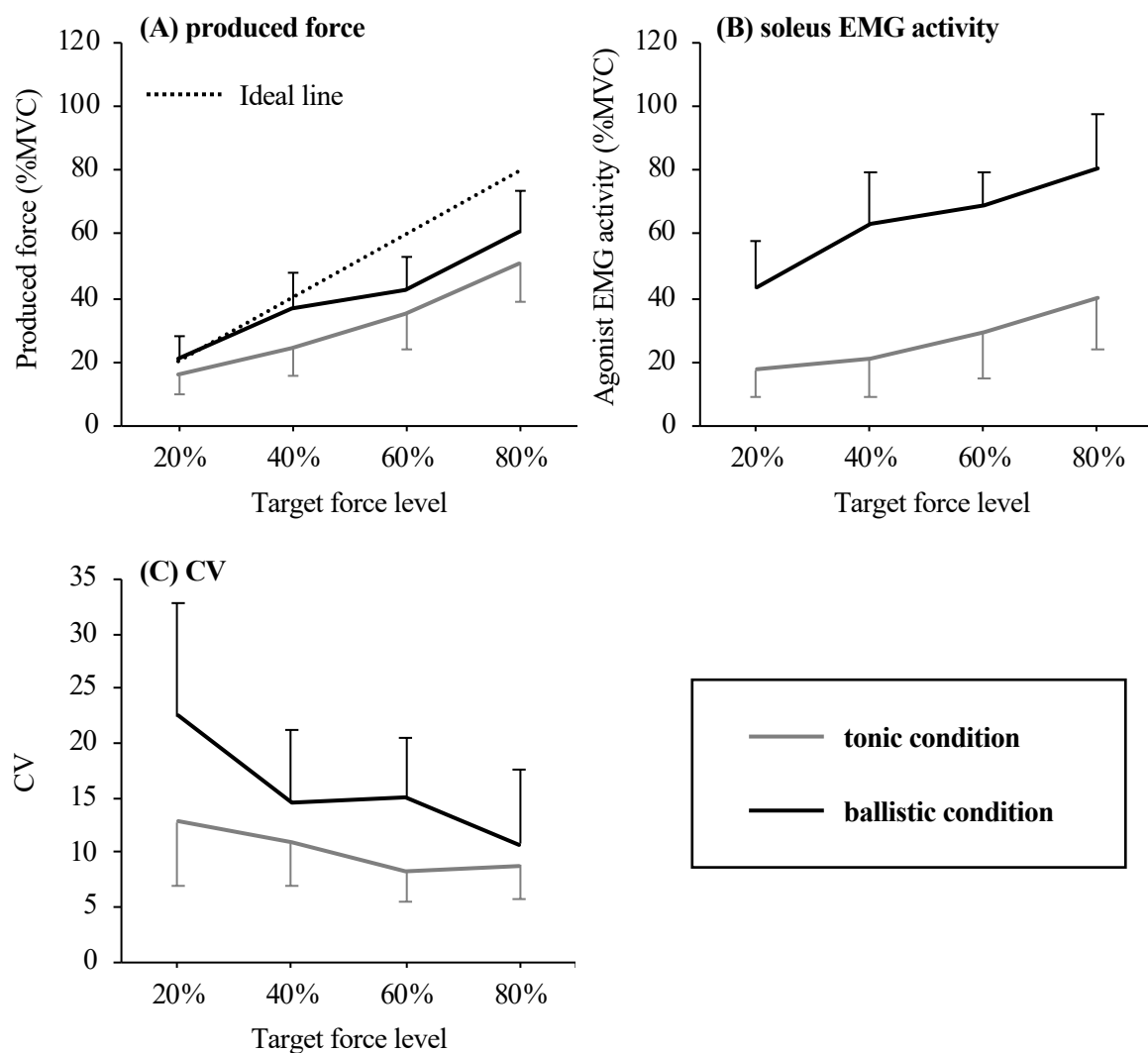


Fig. 7 Results of the force-production task for isometric ankle plantar flexion. (A) Produced force. (B) EMG activity of soleus. (C) CV of produced force.

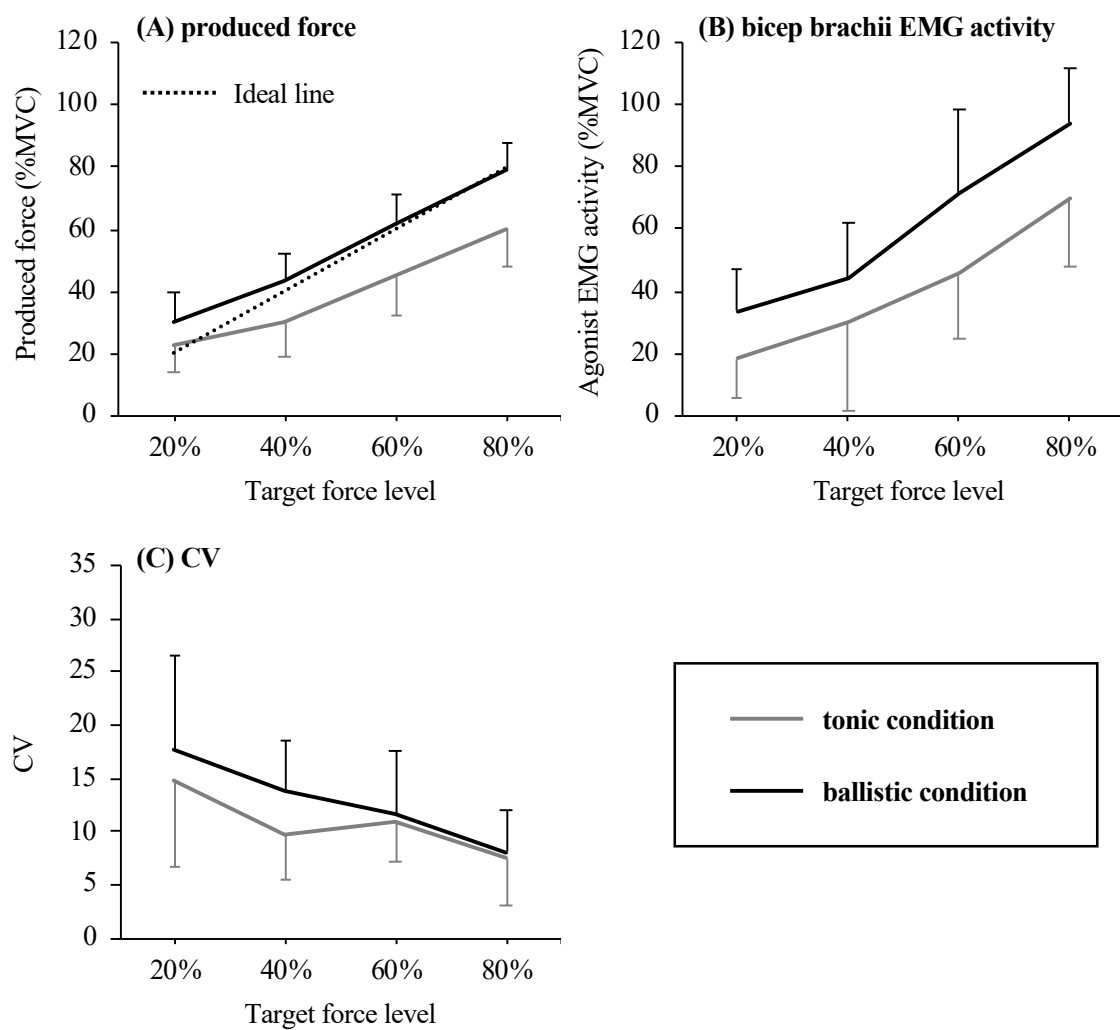


Fig. 8 Results of the force-production task for isometric elbow flexion. (A) Produced force. (B) EMG activity of biceps brachii. (C) CV of produced force.

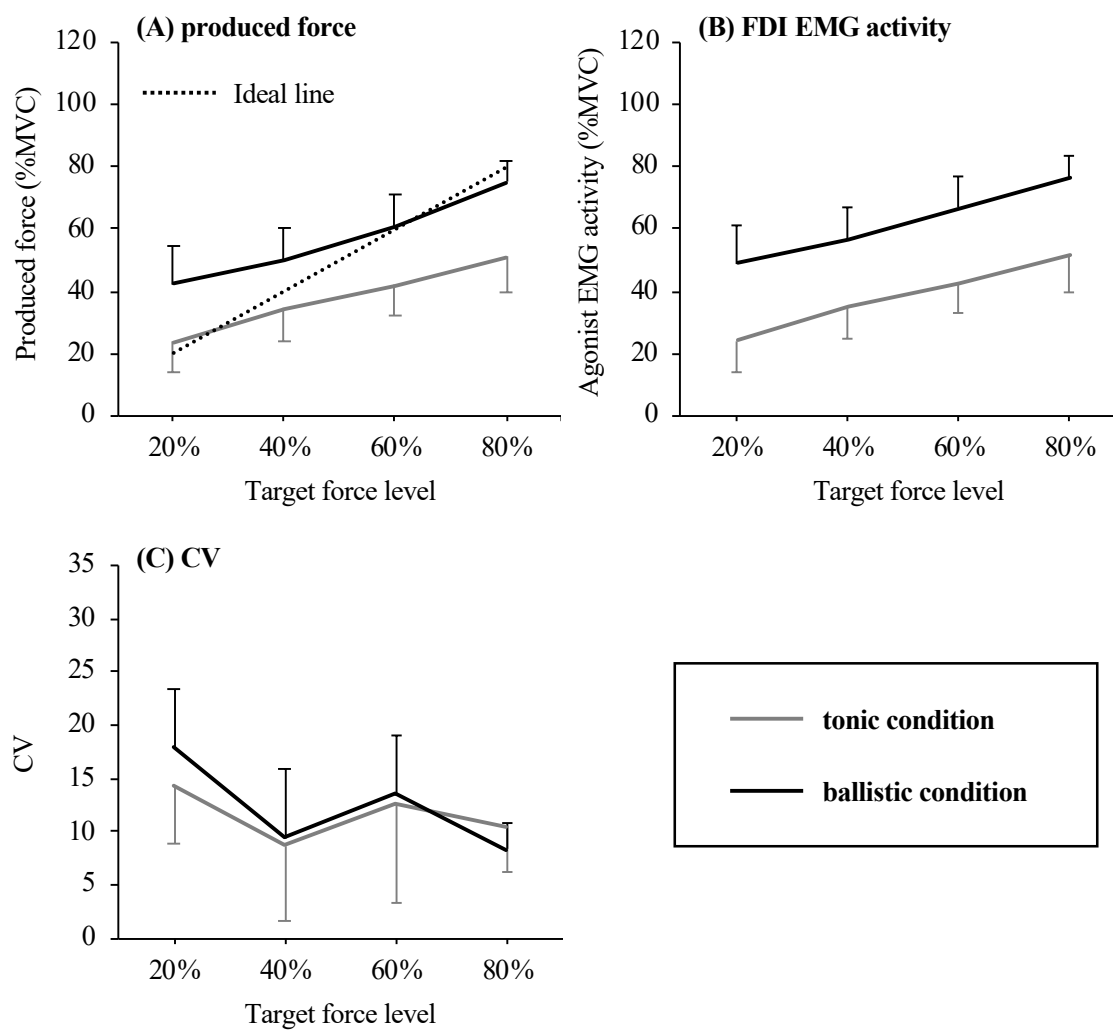


Fig. 9 Results of the force-production task for isometric index finger abduction. (A) Produced force. (B) EMG activity of first dorsal interosseus. (C) CV of produced force.

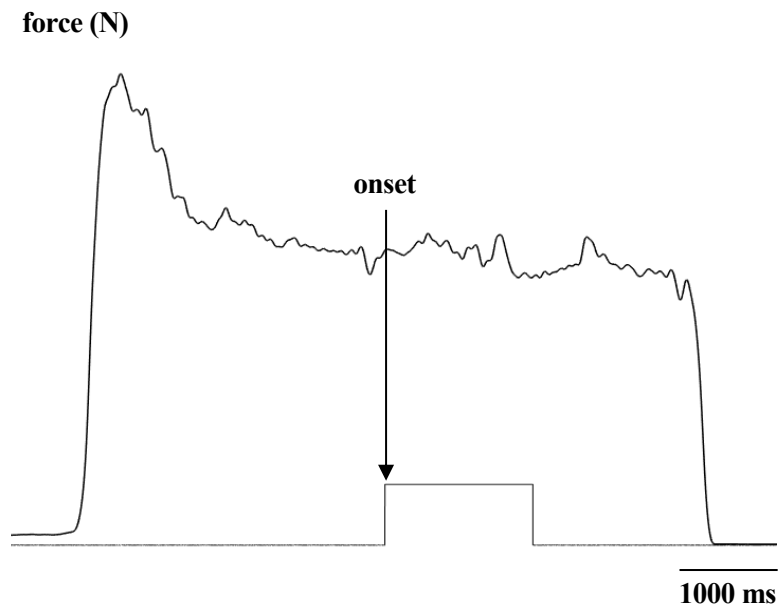


Fig. 10 Representative force curve under the tonic condition. “Onset” in the figure indicates the moment a participant pushes a button. Although this force curve was extracted from the force-production task for isometric index finger abduction, similar tendency of force curve was also observed for isometric ankle plantar flexion and elbow flexion.

第5章 予備緊張が努力度と筋出力との関係に及ぼす影響（研究課題 2-1）

第1節 目的

研究課題 2-1 では、予備緊張が努力度と筋出力との関係に及ぼす影響を明らかにすることを目的とした。予備緊張は下位中枢制御の興奮性レベルを高め、運動指令に対する筋の応答を増大させることが報告されている (Baldissera and Pierrot-Deseilligny, 1989; Di Lazzaro et al., 1998; Kaneko et al., 1996; Marchand-Pauvert et al., 1999)。予備緊張による下位中枢制御の興奮性レベルの増大が、上位中枢制御で構築される運動指令およびそれに基づく努力度と独立して筋出力の発揮に関与する場合、予備緊張によって同一の努力度において発揮される筋出力は増大することが予想される。研究課題 2-1 では、2つの予備緊張レベルと4つの目標レベルを設定し、予備緊張の強度および目標レベルに依存した影響を検証した。

運動課題には ballistic contraction を用いた示指外転運動を採用した。制御様式を ballistic contraction とした理由は、再求心性フィードバックの影響を受けない feedforward 制御を用いることで、運動指令および努力度と筋出力との関係を直接的に比較できるためである。また、関節運動を示指外転運動とした理由は、示指外転運動は第一背側骨間筋を主働筋とする単関節運動であり、筋出力の発揮に関与する協働筋がないため、予備緊張による影響を評価しやすいためである。また、これらの理由は研究課題 2-2 で MRCP を用いた評価を行ううえでも利点となる。

第2節 方法

第1項 対象者

対象者は筋出力の制御に影響を及ぼしうる外科的および神経学的既往歴のない健康な成人男性とし、10名（年齢： 22.9 ± 1.1 歳；身長： 174.8 ± 6.2 cm；体重： 66.9 ± 7.6 kg）が実験に参加した。なお、全ての対象者は右利きであった。一連の実験は筑波大学体育系研究倫理委員会の承認（承認番号：体 30-108）を得たのち、ヘルシンキ宣言遵守のもと行われた。実験に先立って、対象者に研究の主旨および目的を説明し、書面にて同意を得た。

第2項 測定装置

筋出力の測定は、研究課題1の示指外転課題と同様に行い、対象者の正面に予備緊張レベルを提示するためのモニターを設置した（Fig. 11）。ロードセルおよび表面電極から得られたアナログデータはA/D変換器を介して、1 kHzのサンプリング周波数でデジタルデータに変換され、PCに収録された。

第3項 努力度に基づく筋出力の制御課題

本課題では、対象者は40、60、80および100%MVCの目標レベルに一致するように、努力度に基づいて筋出力を発揮した。実験の全過程を通して、対象者が発揮した筋出力に関する外的なフィードバックは行わなかった。筋出力の制御方式はballistic contractionとし、できるだけ大きい筋収縮速度で筋出力を発揮させ、力曲線のピークを目標レベルに一致させるように指示した。本課題は、予備緊張を伴わないnon-active条件と10%MVCおよび20%MVCの予備緊張に重畳して筋出力を発揮するactive-10%条件およびactive-20%条件で実施した。それぞれの条件における各目標レベルでの試技は3回ずつとした。実験に先立って、安静状態からのballistic contractionでMVCを

2回発揮させ、その平均値を各対象者の MVC の値として定義した。

Non-active 条件では、研究課題 1 の ballistic 条件と同様に、安静状態から筋出力を発揮させた。Active-10%および active-20%条件では、対象者の正面のモニターに予備緊張レベルを示す水平線と力曲線が提示され、対象者はその水平線に力曲線が一致するように筋出力を3秒間維持するように指示された。その後、目標レベルに一致するように予備緊張に重畳して筋出力を発揮させた。モニターに提示される力曲線は予備緊張レベルまでであったため、対象者はそのあとに重畳して発揮される筋出力の大きさに関する視覚的フィードバックを得ることはできなかった (Fig. 11)。

疲労の影響を避けるため、試技間で20秒程度、条件間で5分程度の休憩を設けた。いずれの条件においても、対象者が試技のやり直しを要求した場合はその試技を無効とし、追加で試技を行わせた。本課題は3つのブロックで構成されており、1つのブロックは12試技(3条件×4目標レベル)で構成されていた。ブロック内での試技の順序は無作為に設定した。

第4項 データ解析

デジタル化された筋出力データはカットオフ周波数 10 Hz の second-order low-pass Butterworth filter で平滑化した。筋出力の代表値は力曲線のピーク値を用いた。

デジタル化された EMG データはカットオフ周波数 5 Hz の second-order high-pass Butterworth filter で平滑化した。課題中の EMG 活動を比較するため、全波整流したあと、non-active 条件では安静時の EMG 活動の平均値+2SD、active-10%条件および active-20%条件では予備緊張中の EMG 活動の平均値+2SD を閾値とし、試技中の EMG 活動が閾値を超えた時点から閾値未満になった時点までの RMS を算出した (Fig. 12)。筋出力および EMG 活動は MVC で正規化し、3試技の平均値を分析に用いた。

一連のデータ解析は、プログラミングソフト MATLAB にて自作したスクリプトを用いて行った。

第5項 統計処理

筋出力および EMG 活動を従属変数，条件（3 水準：non-active 条件，active-10%条件，active-20%条件）と目標レベル（4 水準：40，60，80，100%MVC）を独立変数とする 2 要因の分散分析を行った．有意な主効果および交互作用が認められた場合，Bonferroni 法による多重比較検定を行った．統計処理には SPSS ver. 25 を使用し，有意水準は 5%未満とした．分散分析の効果量として偏 η^2 をそれぞれ算出した．また，多重比較検定における対比較の効果量として，Cohen's d を算出した．Cohen's d における効果量の目安は，0.2 未満を効果量小，0.2 以上 0.8 未満を効果量中，0.8 以上を効果量大とした (Cohen, 1992)．

第3節 結果

筋出力におよび EMG 活動の結果を Fig. 13 に示す。

筋出力に関して、有意な交互作用は認められなかった（筋出力： $F_{6,54} = 0.37, p = 0.90$, partial $\eta^2 = 0.04$ ）。しかし、条件の主効果が認められ（ $F_{2,18} = 14.84, p < 0.01$, partial $\eta^2 = 0.62$ ）、多重比較検定の結果、active-20%条件では non-active 条件および active-10%条件よりも筋出力が大きかったが、active-10%条件と non-active 条件の間に差は認められなかった。すべての条件でプールした SD を用いて、条件間の差の効果量を算出したところ、active-20%条件と non-active 条件との間で $d = 0.72$ 、active-20%条件-active-10%条件との間で $d = 0.64$ 、active-10%条件と non-active 条件との間で $d = 0.08$ であった。また、目標レベルの主効果が認められ（ $F_{3,27} = 61.61, p < 0.01$, partial $\eta^2 = 0.87$ ）、すべての目標レベル間で有意差が認められた。

EMG 活動においても、有意な交互作用は認められなかった（ $F_{6,54} = 0.38, p = 0.89$, partial $\eta^2 = 0.04$ ）。しかし、条件の主効果が認められ（ $F_{2,18} = 13.36, p < 0.01$, partial $\eta^2 = 0.60$ ）、多重比較検定の結果、筋出力と同様、active-20%条件では non-active 条件および active-10%条件よりも筋出力が大きかったが、active-10%条件と non-active 条件の間に差は認められなかった。また、目標レベルの主効果が認められ（ $F_{3,27} = 72.84, p < 0.01$, partial $\eta^2 = 0.89$ ）、すべての目標レベル間で有意差が認められた。

第4節 考察

本課題の目的は、努力度と筋出力との関係に対する予備緊張の影響を明らかにすることであった。安静状態から筋出力を発揮する non-active 条件と 10%MVC および 20%MVC の強度の予備緊張に重畳して筋出力を発揮する active-10%条件および active-20%条件を比較したところ、non-active 条件と active-10%条件との間には筋出力および EMG 活動に差異が認められなかったのに対し、active-20%条件では他の2つの条件よりも高い筋出力および EMG 活動が認められた。予備緊張による下位中枢制御の興奮性レベルの増大を踏まえると (Baldissera and Pierrot-Deseilligny, 1989; Di Lazzaro et al., 1998; Kaneko et al., 1996; Marchand-Pauvert et al., 1999), 下位中枢制御の興奮性レベルは、運動指令に対する筋の応答を変化させることで、努力度と筋出力との関係に影響を及ぼす要因であると考えられる。

本研究の結果は、下位中枢制御の興奮性レベルが上位中枢制御によって構築される運動指令およびそれに基づく努力度とは独立して筋出力の発揮に関与することを示唆している。予備緊張による下位中枢制御の興奮性レベルの増大は、 γ ループを介したグループ Ia 求心性線維からの入力によって、 α 運動ニューロンにシナプス後電位が生じることに由来すると考えられる (Hagbarth et al., 1986)。この筋紡錘由来する α 運動ニューロンのシナプス後電位は運動指令の促通作用を有しており、これによって発揮される筋出力を増大させることが明らかになっている (Aniss et al., 1988; Gandevia et al., 1990; Konishi et al., 2009; Macefield et al., 1993; Ushiyama et al., 2005)。この促通作用は脊髄を介した反射的な作用であるため、重畳する筋出力の発揮における上位中枢制御の活動および努力度の生成には関与しない可能性がある。他方で、この筋紡錘由来の α 運動ニューロンに対する入力は単独でも運動指令を促通させるが、脳幹から発せられるモノアミン作動性ドライブと組み合わせることで PICs を生じさせ、より強力な運動指令の促通作用をもたらす (Heckman et al., 2005, 2009)。特に予備緊張を発揮し

ている tonic contraction においては、PICs の活性化が生じることが報告されている (Jacobs et al., 2002). したがって、予備緊張による下位中枢制御の興奮性レベルの増大には上位中枢からの神経調節効果も関与していると推察される。つまり、予備緊張による影響が下位中枢制御の興奮性レベルの増大だけでなく、上位中枢制御においても変化を生じさせている可能性がある。予備緊張による下位中枢制御の興奮性レベルの増大を明らかにした研究では、いずれも外的な電気刺激や磁気刺激によって上位中枢制御の活動を統制している (Baldissera and Pierrot-Deseilligny, 1989; Di Lazzaro et al., 1998; Kaneko et al., 1996; Marchand-Pauvert et al., 1999). これらの研究では予備緊張による上位中枢制御の促通作用は認められないことが明らかになっているが、随意的な運動指令を用いた検討は行われておらず、随意的な筋出力の制御における予備緊張の促通作用が上位中枢制御と下位中枢制御のどちらで生じているのかは不明瞭である。研究課題 2-2 では、この点に焦点を当てて検証を行う。

Non-active 条件と active-10%条件との比較では、努力度と筋出力との関係に差異が認められなかったことから、予備緊張レベルに依存した影響が示された。Active-10%条件において、予備緊張による筋出力の促通作用が認められなかった要因として、予備緊張の強度が筋紡錘の活動を活性化させるには不十分であったことが考えられる。 γ 運動ニューロンによる筋紡錘への入力 α 運動ニューロンに対する運動指令の大きさと線形関係にあるため、等尺性筋収縮における筋紡錘の活動は運動指令の大きさに依存する (Burke et al., 1978; Stein, 1974). 等尺性筋収縮の強度と筋紡錘の活動との関係を検討した研究では、10%MVC 付近の強度の筋収縮において、錘内筋の運動単位の動員が概ね完了することが報告されている (Edin and Vallbo, 1990). 本課題で設定された予備緊張レベルは、ballistic contraction による MVC に基づいて設定されている。通常、ballistic contraction による MVC は tonic contraction による MVC よりも低い値を示すことから (Gordon and Ghez, 1987; Park and Stelmach, 2007), active-10%条件における予備緊張レベルは Edin and Vallbo (1990) の研究で報告されている 10%MVC の強度の筋収

縮よりも低いと考えられる。したがって、active-10%条件においては、予備緊張による筋紡錘の活動の程度が小さく、 α 運動ニューロンに対する促通作用が十分に生じなかった可能性がある。一方で、active-20%条件においては、筋紡錘の活動を活性化させるのに十分な予備緊張レベルであったと考えられる。

また、active-20%条件で認められた予備緊張が努力度と筋出力との関係に及ぼす影響は、目標レベルに関わらず一定であったことから、目標レベルに依存した予備緊張の影響は生じないことが示された。Van Cutsem and Duchateau (2005) は、予備緊張に重畳する ballistic contraction における運動単位の活動の変化を検討したところ、予備緊張に重畳する場合には、安静状態から ballistic contraction を行う場合とは運動単位の発火頻度が異なることを報告している。また、予備緊張による運動単位の発火頻度の変化は、予備緊張中にすでに動員されている運動単位だけでなく、重畳する ballistic contraction において新たに動員される運動単位でも生じていることから、予備緊張は α 運動ニューロンプール全体に影響を及ぼすことが明らかになっている (Van Cutsem and Duchateau, 2005)。これを踏まえると、予備緊張による下位中枢制御の興奮性レベルの増大も α 運動ニューロンプール全体で生じていると考えられ、重畳する ballistic contraction で新たに動員される運動単位の数に関わらず、一定であったと推察される。

予備緊張は下位中枢制御の興奮性レベルの増大だけでなく、筋線維内のミオシン調節軽鎖のリン酸化を引き起こし、PAPを生じさせる可能性がある (Sweeney et al., 1993)。PAPは筋出力の増大を引き起こすため、努力度と筋出力との関係を変化させる可能性がある。しかし、本課題におけるPAPの影響は小さいと考えられる。PAPは最大もしくはそれに準ずる強度のCCによって最適化され (Petisco et al., 2019)、低から中強度の筋収縮では十分な効果が得られないことが明らかになっている (McBride et al., 2005)。したがって、本課題の active-10%条件および active-20%条件での予備緊張レベルは、PAPを誘発するには不十分な強度であると考えられる。

第5節 要約

研究課題 2-1 では、予備緊張による下位中枢制御の興奮性レベルの増大が、努力度と筋出力との関係に及ぼす影響を検証した。予備緊張を伴わない non-active 条件と 10%MVC および 20%MVC の強度の予備緊張に重畳して筋出力を発揮する active-10% 条件および active-20%条件とで努力度と筋出力との関係を比較した。主な結果は以下の通りである。

- (1) 筋出力および EMG 活動は、non-active 条件と active-10%条件との間では差異は認められなかったが、active-20%条件では他の2つの条件よりも高い筋出力および EMG 活動を発揮していた。このことから、予備緊張が努力度と筋出力との関係に及ぼす影響の程度は、予備緊張レベルに依存することが明らかになった。
- (2) 目標レベルに依存した予備緊張の影響は認められなかった。Active-20%条件では、すべての目標レベルにおいて、努力度に対して発揮される筋出力および EMG 活動が増大した。

以上の結果から、予備緊張は筋出力の制御に影響を及ぼすことが明らかになった。TMS を用いた研究を踏まえると (Baldissera and Pierrot-Deseilligny, 1989; Di Lazzaro et al., 1998; Kaneko et al., 1996; Marchand-Pauvert et al., 1999), 予備緊張は下位中枢制御の興奮性レベルを増大させ、運動司令に対する筋の応答を変化させることで、努力度と筋出力との関係に影響を及ぼす要因であると考えられる。他方で、随意的な筋出力を用いて予備緊張の影響を検証した先行研究は見受けられず、予備緊張による努力度と筋出力との関係の変化が、上位中枢制御と下位中枢制御のどちらで生じているかは不明瞭である。これを検証するため、研究課題 2-2 では予備緊張に重畳する筋出力の制御における上位中枢制御の活動の評価を行う。

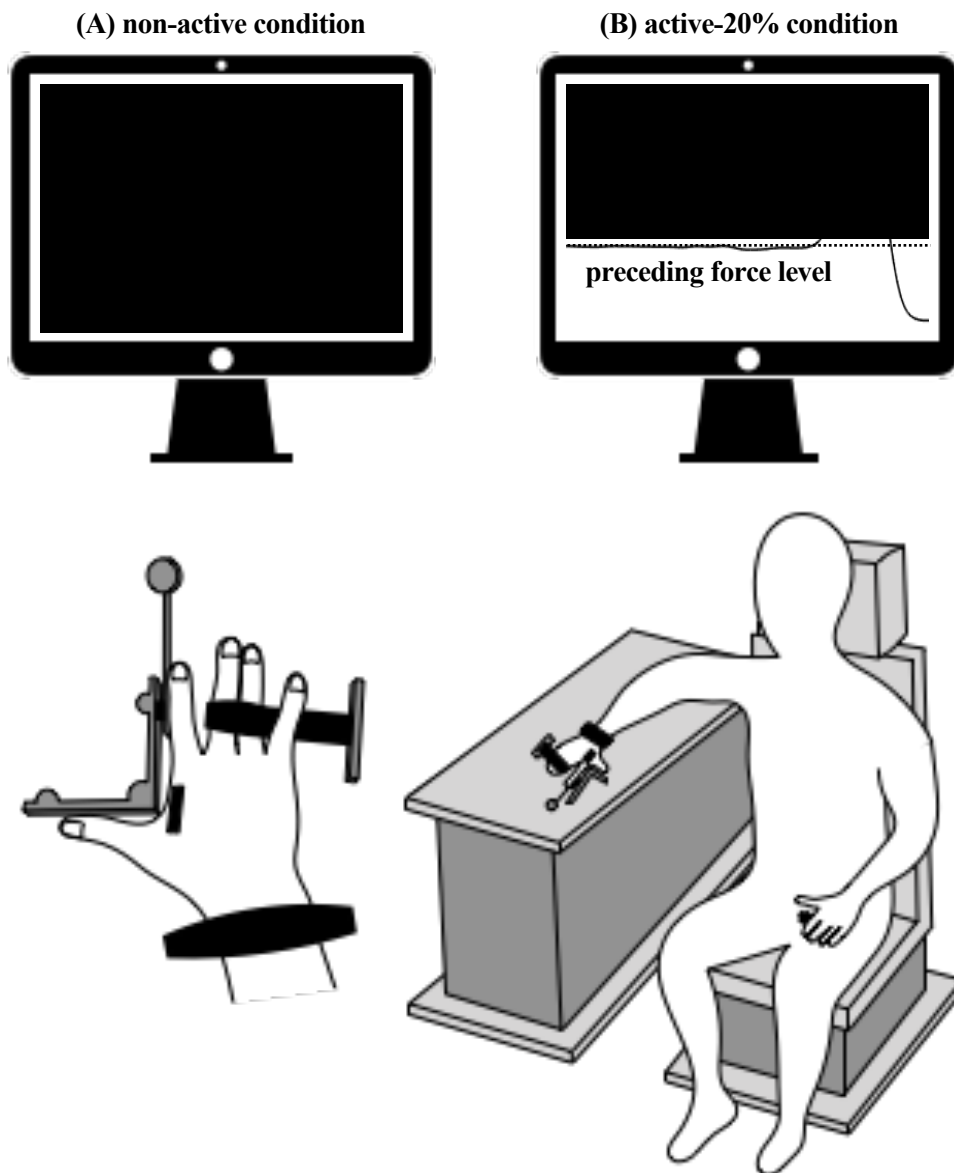


Fig. 11 Experimental set up of the perceptually guided force production task. Visual feedback regarding the produced force was not available above preceding force level under the active-10% and -20% conditions.

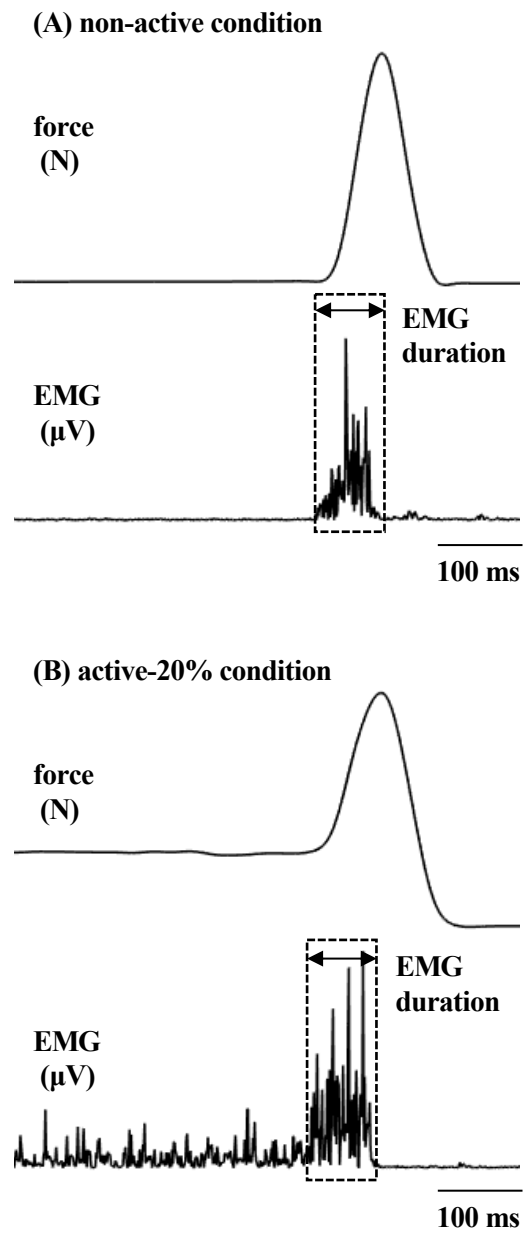


Fig. 12 Representative force curves and rectified EMG signals under (A) the non-active condition and (B) the active-20% condition.

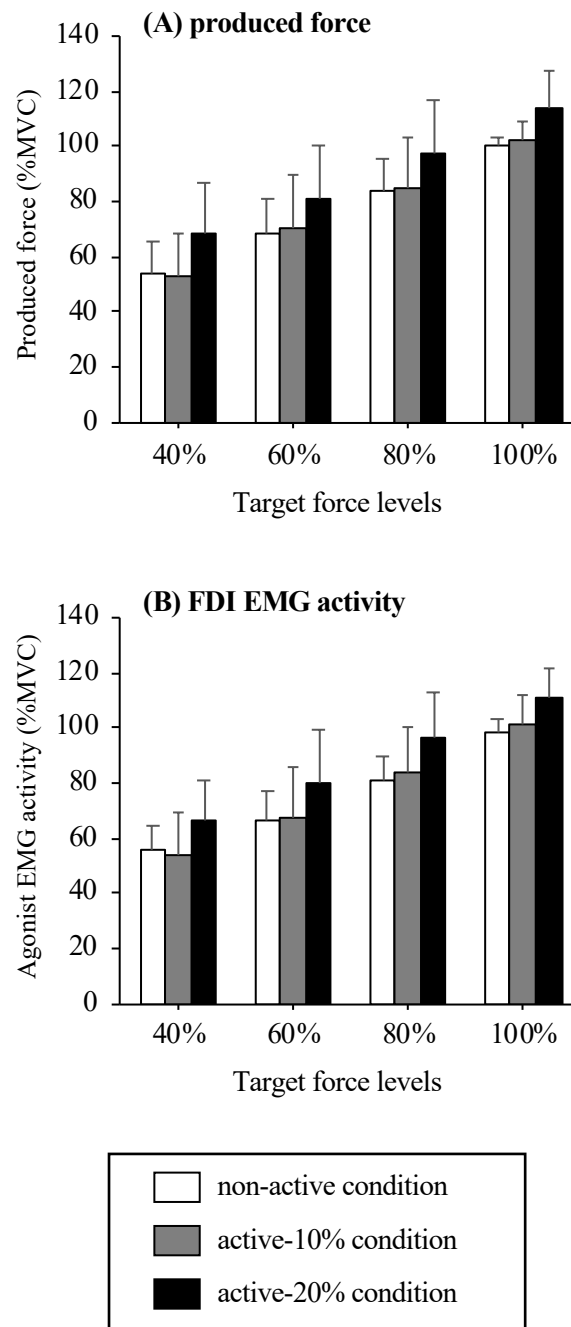


Fig. 13 Results of the force-production task. (A) Produced force. (B) EMG activity of FDI.

第6章 予備緊張が筋出力の制御における MRCP に及ぼす影響(研究課題 2-2)

第1節 目的

研究課題 2-2 では、予備緊張が筋出力の制御における MRCP に及ぼす影響を明らかにすることを目的とした。研究課題 2-1 では、予備緊張に重畳して筋出力を発揮する場合においては、安静状態から筋出力を発揮する場合と比較して努力度に対する筋出力が増大することが明らかになった。予備緊張による努力度と筋出力との関係の変化は下位中枢制御の興奮性レベルの増大に起因することが考えられるが、下位中枢制御の興奮性レベルの変調メカニズムを考慮すると、予備緊張が下位中枢制御だけでなく、上位中枢制御にも影響を及ぼす可能性も考えられる。したがって、本研究課題では予備緊張に重畳した筋出力の制御における脳電位 (EEG: electroencephalography) の評価を行うことで、予備緊張が上位中枢制御に及ぼす影響を明らかにすることとした。EEG 活動を上位中枢制御の活動の評価方法として採用した理由は、非侵襲的で比較的簡便に脳活動を測定することが可能であることや、他の脳活動の評価方法と比較して時間分解能が高いため、ballistic contraction のような短い筋収縮時間の制御方式であっても評価が可能であるためである。また、特に運動に関して発現する EEG 活動は MRCP と呼ばれ、多くの先行研究において MRCP 振幅と等尺性筋収縮との関係が明らかにされていることから、上位中枢制御の評価方法として妥当であると考えられる (do Nascimento et al., 2006, 2005; Makienko et al., 2005; Oda et al., 1996; Romero et al., 2000; Siemionow et al., 2000; Slobounov et al., 2004)。

第2節 方法

第1項 対象者

対象者は筋出力の制御に影響を及ぼしうる外科的および神経学的既往歴のない健康な成人男性とし、12名（年齢： 23.2 ± 1.0 歳；身長： 173.4 ± 2.5 cm；体重： 67.0 ± 5.2 kg）が実験に参加した。なお、全ての対象者は右利きであった。一連の実験は筑波大学体育系研究倫理委員会の承認（承認番号：体 019-133）を得たのち、ヘルシンキ宣言遵守のもと行われた。実験に先立って、対象者に研究の主旨および目的を説明し、書面にて同意を得た。

第2項 測定装置

運動課題には研究課題 2-1 と同様に示指外転運動を用い、装置も同様のものを使用した (Fig. 14)。ロードセルおよび表面電極から得られたアナログデータは A/D 変換器を介して、500 Hz のサンプリング周波数でデジタルデータに変換され、PC に収録された。

EEG 活動の測定にはキャップ式の脳波計を使用した (Quick-20, CGX 社)。この装置は、プラスチック製のキャップと 23 個のドライ電極から構成されており、電極は国際 10-20 法に従って配置されている (Klem et al., 1999)。測定用の電極は Fp1, Fp2, F8, F7, F4, F3, Fz, C4, C3, Cz, T4, T3, P8, P7, P4, P3, Pz, O2 および O1 の位置に配置されており、左の耳朶に基準電極、Fp1 と Fp2 の内側の位置（前額部）に接地電極が配置されている (Fig. 15)。測定を通じて、皮膚インピーダンスは 200 k Ω 未満に維持された。ドライ電極の皮膚インピーダンスはウェット電極よりも大きい（通常 5 k Ω 未満）、この装置は皮膚インピーダンスが 2500 k Ω 未満であれば、ウェット電極と同等の精度で脳電位の測定が可能である (Marini et al., 2019)。EEG データは 500 Hz でサンプリングされ、TTL パルスを用いて筋出力および EMG データと同期させた。

第3項 筋出力の制御課題

本課題では、対象者は3つの条件で筋出力の制御課題を行った。MRCPの評価には加算平均処理が必要であるため、各条件で十分な試技回数を設ける必要があった。研究課題 2-2 において、20%MVCの予備緊張レベルでは、目標レベルに関わらず筋出力の制御に影響を及ぼすことが明らかになっている。これに基づき、試技回数が増大による疲労の影響を避けるため、本課題における予備緊張レベルは20%MVC、目標レベルは40%MVCに設定した。筋出力の制御方式はballistic contractionとし、できるだけ大きい筋収縮速度で筋出力を発揮させ、力曲線のピーク値を目標レベルに一致させるように指示した。本課題は、予備緊張を伴わないnon-active条件、20%MVCの予備緊張に重畳して筋出力を発揮するactive-non-target条件およびactive-target条件で実施した。それぞれの条件における試技は75回ずつとした。実験に先立って、安静状態からのballistic contractionでMVCを2回発揮させ、その平均値を各対象者のMVCの値として定義した。

Non-active条件では、安静状態から筋出力を発揮させた。正面のモニターに目標レベルを示す水平線と力曲線が提示され、対象者は目標レベルを示す水平線に一致するように筋出力を発揮した (Fig. 14A)。

Active-non-target条件では、目標レベルに関する視覚的フィードバックを利用せずに、予備緊張に重畳して筋出力を発揮した。正面のモニターに予備緊張レベルを示す水平線と力曲線が提示され、対象者はその水平線に力曲線が一致するように筋出力を3秒間維持するように指示された。その後、努力度に基づいて、目標レベルに一致するように予備緊張に重畳して筋出力を発揮させた。モニターに提示される力曲線は予備緊張レベルまでであったため、対象者はそのあとに重畳して発揮される筋出力の大きさに関する視覚的フィードバックを得ることはできなかった (Fig. 14B)。Active-non-target条件はnon-active条件のあとに実施したため、対象者は予備緊張がない条件にお

いて、目標レベルの筋出力を発揮するために必要な努力度に関する知識を持っており、対象者には non-active 条件と同等の努力度で筋出力を発揮するように指示した。

Active-target 条件では、目標レベルに関する視覚的フィードバックを利用して、予備緊張に重畳して筋出力を発揮させた。正面のモニターに予備緊張レベルおよび目標レベルを示す水平線と力曲線が提示され、対象者は予備緊張レベルを示す水平線に力曲線が一致するように筋出力を3秒間維持したあと、目標レベルを示す水平線に一致するように筋出力を発揮した (Fig. 14C)。

実験プロトコルの性質上、すべての対象者は non-active 条件、active-non-target 条件、active-target 条件の順に試技を行った。疲労の影響を避けるため、条件間には5分程度の休憩を設けた。モニターに提示される視覚的フィードバックのリフレッシュレートは7秒とし、対象者にはモニターがリフレッシュされたあと、自己のペースで試技を行うように指示した。したがって、試技間には最低7秒間の間隔が確保されていた。対象者には課題中はモニターを注視するように指示し、筋出力の発揮の開始3秒前から終了までの間に瞬きや眼球運動が生じないように注意させた。すべての条件で試技を行ったあと、疲労の有無を確認するため、再度 MVC の測定を行った。

第4項 データ解析

デジタル化された筋出力データはカットオフ周波数 10 Hz の second-order low-pass Butterworth filter で平滑化した。筋出力の代表値は力曲線のピーク値を用いた。

デジタル化された EMG データはカットオフ周波数 5 Hz の second-order high-pass Butterworth filter で平滑化した。課題中の EMG 活動を比較するため、全波整流したあと、non-active 条件では安静時の EMG 活動の平均値+2SD、active-non-target 条件および active-target 条件では予備緊張中の EMG 活動の平均値+2SD を閾値とし、試技中の EMG 活動が閾値を超えた時点から閾値未満になった時点までの RMS を算出した (Fig. 16)。

デジタル化された EEG データはカットオフ周波数 0.05 -100 Hz の second-order band-pass Butterworth filter で平滑化した。de Morree et al. (2012) の研究に基づき、Fz, C4, C3, Cz および Pz の電極から導出された EEG データを解析の対象とした。いずれの条件においても、EMG 活動の開始 2000 ms 前から 1800 ms の EEG 振幅の平均値を用いて EEG データをベースライン補正した。筋出力の発揮 2 秒前から終了までの間に瞬きやその他のアーチファクトが混入した試技を除外した結果、各条件で平均して 61.9 ± 9.5 試技が分析に用いられた。各条件で設定された EMG 活動の閾値に基づき、各試技の EEG 活動は EMG 活動の開始時点で time-lock されたあと、加算平均処理が行われた。その後、EMG 活動の開始から終了までの EEG 振幅の平均値が MRCP として算出された。

筋出力と EMG 活動は MVC で正規化され、EEG 活動の分析に用いられた試技の平均値が代表値として用いられた。筋出力および EMG 活動に関するデータ解析は、プログラミングソフト MATLAB にて自作したスクリプトを用いて行った。EEG 活動に関するデータ解析は、分析ソフト Brain Vision Analyzer 2.1 (Brain Product 社) を用いて行った。

第5項 統計処理

本課題では、予備緊張が筋出力の制御に及ぼす影響を明らかにするため、努力度を統制した条件間の比較 (non-active 条件 vs. active-non-target 条件) と筋出力を統制した条件間の比較 (non-active 条件 vs. active-target 条件) を行った。それぞれの比較において、筋出力、EMG 活動および 5 つの電極から導出された MRCP 振幅に対し、対応のある t 検定を行った。検定の多重性によって生じる type I error を防ぐため、Holm 法 (sequentially rejective Bonferroni 法) によって、分析全体で有意水準が 5%未満になるようにそれぞれの t 検定における有意水準を補正した。統計処理には SPSS ver. 25 を使用した。また、効果量として、Cohen's d を算出した。Cohen's d における効果量の目

安は、0.2 未満を小，0.2 以上 0.8 未満を中，0.8 以上を大とした (Cohen, 1992).

第3節 結果

すべての条件での試技が終了したあとに測定した MVC の値は，実験開始時に測定した MVC の値と同程度であったことから (90.9–113.6%)，本課題における疲労の影響は小さいと考えられる。

第1項 努力度を統制した条件間の比較 (non-active 条件 vs. active-non-target 条件)

各条件における筋出力，EMG 活動および Cz 電極から導出された MRCP 振幅を Fig. 17 に示す。

筋出力および EMG 活動は，non-active 条件よりも active-non-target 条件のほうが大きかった (筋出力： $t_{11} = 7.28, p < 0.01, d = 2.78$; EMG 活動： $t_{11} = 3.79, p = 0.03, d = 0.99$)。他方で，MRCP 振幅はいずれの電極においても条件間の差異は認められなかった (Table 1)。

第2項 筋出力を統制した条件間の比較 (non-active 条件 vs. active-target 条件)

各条件における筋出力，EMG 活動および Cz 電極から導出された MRCP 振幅を Fig. 18 に示す。

筋出力および EMG 活動は，条件間の差異は認められなかった (筋出力： $t_{11} = 0.40, p > 0.99, d = 0.05$; EMG 活動： $t_{11} = 0.56, p > 0.99, d = 0.10$)。他方で，いずれの電極においても，MRCP 振幅は non-active 条件のほうが active-target 条件よりも大きい傾向が認められ，Pz 以外の電極で統計的な差異が認められた (Table 2)。

第4節 考察

研究課題 2-1 では予備緊張によって、努力度に対する筋出力が増大することが明らかになったが、予備緊張が上位中枢制御と下位中枢制御のそれぞれに及ぼす影響は不明瞭であった。これを受けて、研究課題 2-2 では予備緊張による上位中枢制御への影響を検証した。安静状態から筋出力を発揮する non-active 条件、20%MVC の強度の予備緊張に重畳して筋出力を発揮する active-non-target 条件および active-target 条件とで筋出力、EMG 活動および MRCP 振幅を評価した。3つの条件のうち、non-active 条件と active-target 条件では目標レベルに関する視覚的フィードバックが対象者に提示された。それに対し、active-non-target 条件では目標レベルに関する視覚的フィードバックは提示されず、対象者は目標レベルに一致するように努力度に基づいて筋出力を発揮した。これらの条件を用いて、2つの比較から予備緊張が筋出力の制御に及ぼす影響を検証した。まず、non-active 条件と active-non-target 条件とを比較することで、努力度を統制した条件での予備緊張の影響を検証した。その結果、予備緊張に重畳して筋出力を発揮する場合には、安静状態から筋出力を発揮する場合と同一の努力度であっても、発揮される筋出力および EMG 活動が増大した。この結果は研究課題 2-1 と同様であり、予備緊張の有無による筋出力の大きさの差分（約 14%MVC）は研究課題 2-1 で確認された値と同程度であった。他方で、MRCP 振幅ではいずれの電極においても条件間の差異は認められなかった。このことから、予備緊張に重畳して筋出力を発揮する場合においては、努力度が同じである場合、上位中枢制御の活動は安静状態から筋出力を発揮する場合と同程度であることが明らかになった。さらに、non-active 条件と active-target 条件とを比較することで、筋出力を統制した条件での予備緊張の影響を検証した。その結果、筋出力および EMG 活動が同程度であっても、予備緊張に重畳する筋出力の制御では、MRCP 振幅は安静状態から筋出力を発揮する場合よりも減少した。このことから、予備緊張に重畳する筋出力の制御においては、同一の筋

出力を発揮するために要する上位中枢制御の活動が小さくなることが明らかになった。

一連の課題で得られた結果は、予備緊張によって下位中枢制御の興奮性レベルが増大し、上位中枢制御の活動に対する筋の応答が増大することを示している。努力度を統制した比較（non-active 条件と active-non-target 条件との比較）では、MRCP 振幅の大きさは同程度であったことから、両条件における運動指令の大きさは同程度であったと推察される。しかし、予備緊張によって筋出力および EMG 活動が増大したことから、この促通作用は上位中枢制御ではなく、下位中枢制御で生じていると考えられる。また、筋出力を統制した比較（non-active 条件と active-non-target 条件との比較）では、予備緊張により同一の筋出力を発揮するために要する MRCP 振幅が減少することが明らかになった。これは下位中枢制御の興奮性レベルの増大によって必要な運動指令が減少することを示している。これらの結果から、研究課題 2-1 で認められた予備緊張による努力度と筋出力との関係の変化は、主に下位中枢制御の興奮性レベルの増大に起因しており、磁気刺激や電気刺激を用いた先行研究 (Baldissera and Pierrot-Deseilligny, 1989; Di Lazzaro et al., 1998; Kaneko et al., 1996; Marchand-Pauvert et al., 1999)と同様に、随意的な運動指令においても、予備緊張による上位中枢制御への影響は小さいことが明らかになった。下位中枢制御の興奮性レベルに関与する脳幹は、運動指令を発する一次運動野よりも下位に位置しており、脳幹から一次運動野に対する直接的な投射はないため、ここでの神経調節は運動指令の生成に反映されない可能性がある。

努力度を統制した比較（non-active 条件と active-non-target 条件との比較）の結果から、MRCP 振幅は筋出力の大きさではなく、努力度を反映することが明らかになった。安静状態での筋出力の発揮においては、MRCP 振幅の大きさと筋出力の大きさは線形関係にあることが報告されている (do Nascimento et al., 2005; Makienko et al., 2005; Oda and Moritani, 1995; Siemionow et al., 2000)。しかし、最近の研究では、MRCP 振幅が筋出力ではなく、努力度と対応していることが示唆されている。筋疲労を伴う条件

を用いた研究では、筋疲労によって同一の筋出力に対する MRCP 振幅が増大し、筋出力の発揮中に対象者が申告した RPE と MRCP 振幅との間に相関関係が認められ (de Morree et al., 2012; Guo et al., 2017), 疲労に伴う最大張力の低下によって一定の筋出力を発揮するために必要な運動指令が増大し、それにより RPE および MRCP 振幅が増大することを示している。先行研究で用いられた筋疲労は努力度に対する筋出力を減少させる外乱であるのに対し、本課題で使用した予備緊張は努力度に対する筋出力を増大させる外乱であった。予備緊張に重畳する筋出力では、同一の努力度であっても発揮される筋出力は増大するが、筋出力の増大に関わらず、MRCP 振幅は安静状態から筋出力を発揮する場合と同程度であった。この結果は、筋疲労を用いた先行研究と同様に、MRCP 振幅が筋出力ではなく努力度と関連することを示している。

第5節 要約

研究課題 2-2 では、予備緊張が筋出力の制御における MRCP に及ぼす影響を明らかにすることを目的とした。視覚的フィードバックに基づいて、安静状態から筋出力を発揮する non-active 条件と予備緊張に重畳して筋出力を発揮する 2 つの条件とを比較した。予備緊張を伴う条件は、努力度に基づいて筋出力を発揮する active-non-target 条件と視覚的フィードバックに基づいて筋出力を発揮する active-target 条件を設定した。予備緊張が筋出力の制御に及ぼす影響を検証するため、努力度を統制した条件間の比較 (non-active 条件 vs. active-non-target 条件) および筋出力を統制した条件間の比較 (non-active 条件 vs. active-target 条件) を行った。主な結果は以下の通りである。

- (1) 努力度を統制した条件間の比較 (non-active 条件 vs. active-non-target 条件) では、研究課題 2-1 と同様に、予備緊張によって同一の努力度に対する筋出力および EMG 活動が増大することが明らかになった。他方で、MRCP 振幅に条件間の差異は認められなかったことから、MRCP 振幅が筋出力ではなく、努力度と関連することが示された。
- (2) 筋出力を統制した条件間の比較 (non-active 条件 vs. active-target 条件) では、筋出力および EMG 活動が同程度であるにも関わらず、予備緊張に重畳する筋出力の発揮では MRCP 振幅が減少することが明らかになった。したがって、予備緊張によって、同一の筋出力を発揮するために必要な上位中枢制御の活動が減少することが示された。

以上の結果から、予備緊張は下位中枢制御の興奮性レベルを高めることで努力度と筋出力との関係を変化させ、上位中枢制御に対する影響は小さいことが明らかになった。

Table 1 Comparison of MRCP amplitudes between the non-active condition and the active-non-target condition.

	non-active condition			vs.	active-non-target condition			t_{11}	p	d
Fz	-5.3	±	2.8		-5.2	±	3.0	0.12	0.91	0.01
C4	-4.5	±	2.4		-3.9	±	2.6	1.85	0.64	0.24
C3	-5.1	±	1.8		-4.4	±	2.0	2.52	0.22	0.36
Cz	-7.9	±	3.1		-7.6	±	3.5	0.97	>0.99	0.11
Pz	-3.1	±	1.8		-2.5	±	1.2	1.68	0.61	0.56

*: $p < 0.05$. Significant level was corrected by Holm method.

Table 2 Comparison of MRCP amplitudes between the non-active condition and the active-target condition.

	non-active condition			vs.	active-target condition			t_{11}	p	d
Fz	-5.3	±	2.8		-3.5	±	2.7	3.61	0.04*	0.64
C4	-4.5	±	2.4		-2.9	±	1.7	4.11	0.02*	0.75
C3	-5.1	±	1.8		-3.7	±	1.6	4.51	0.01*	0.88
Cz	-7.9	±	3.1		-5.0	±	2.5	7.70	<0.01*	1.02
Pz	-3.1	±	1.8		-2.0	±	1.2	1.71	0.70	0.73

*: $p < 0.05$. Significant level was corrected by Holm method.

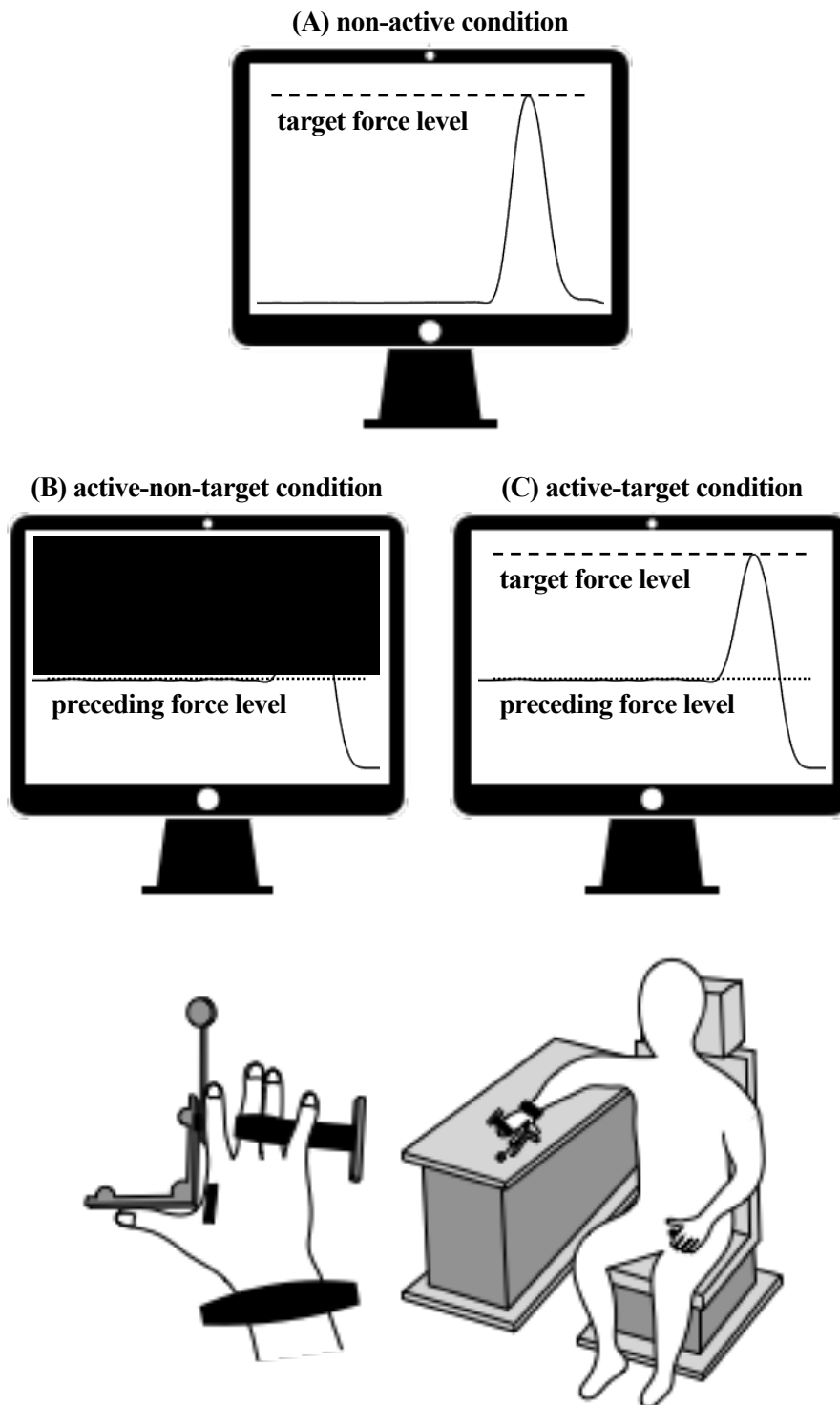


Fig. 14 Experimental set up of the force production task. Visual feedback regarding the produced force was not available above preceding force level under the active-non-target condition.

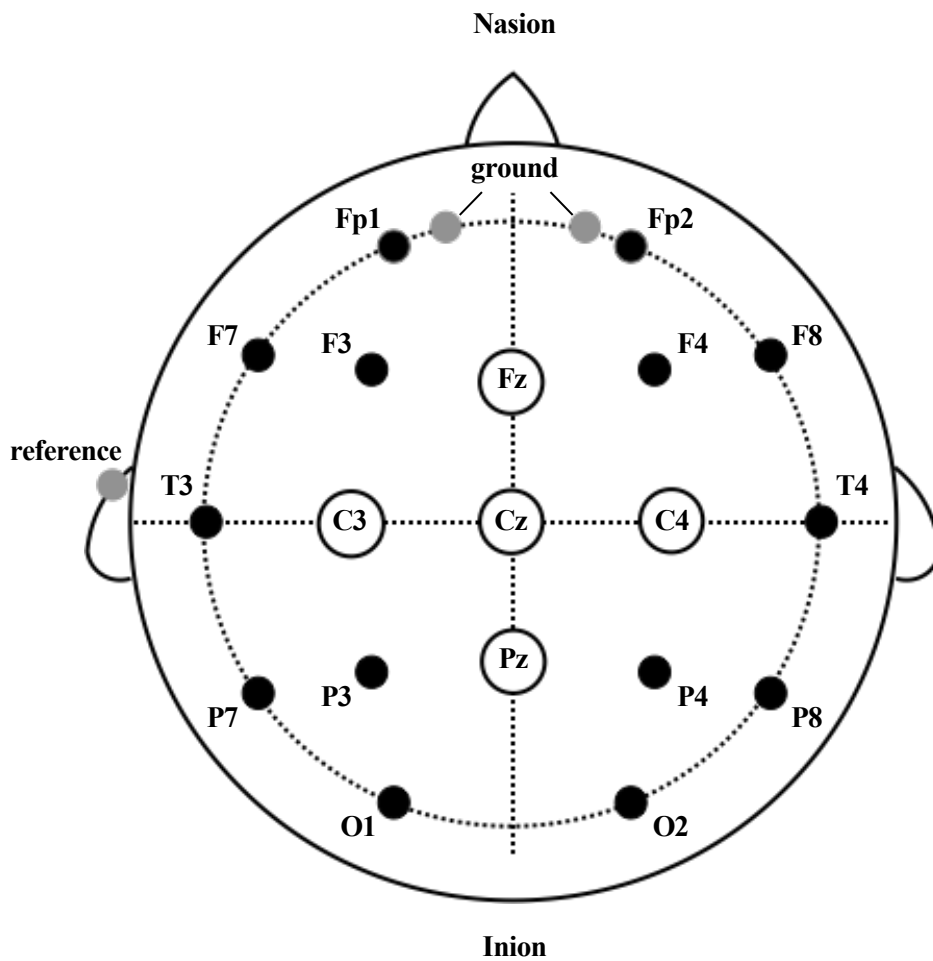


Fig. 15 Adaptation of the International Federation ten-twenty system in an electrode cap. A common reference was located at the left earlobe and two electrodes were located adjacent to the Fp1 and Fp2 positions as ground. Based on the study by de Morree et al. (2012), five EEG electrodes were selected for the statistical analysis: Fz, Pz, C4, C3 and Cz.

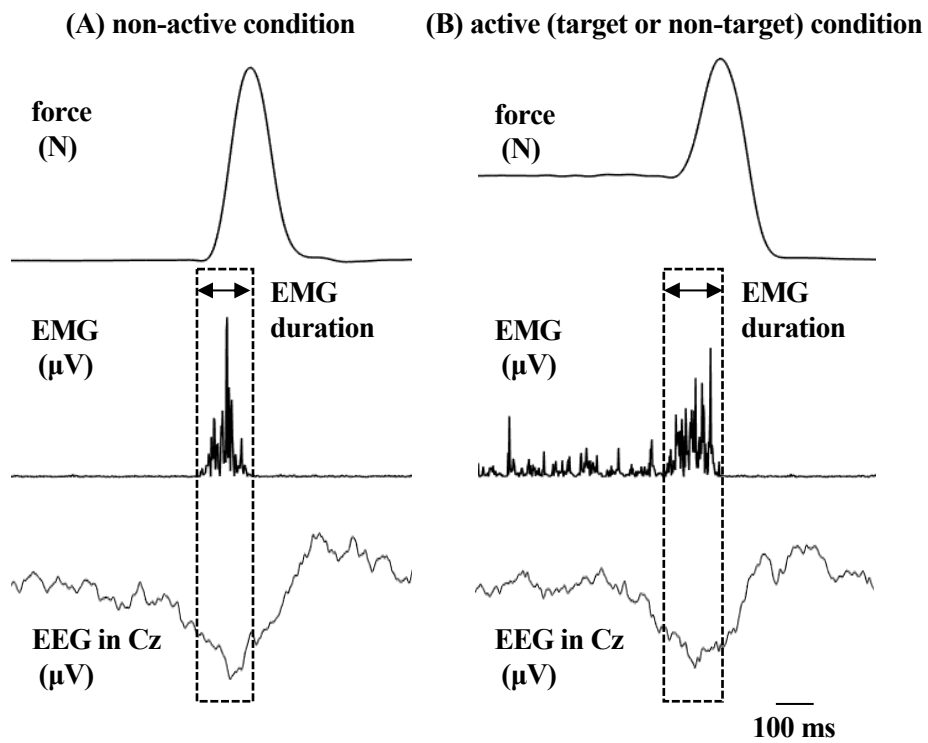


Fig. 16 Representative force curves, rectified EMG and EEG signals from the Cz electrode under (A) the non-active condition and (B) the active condition.

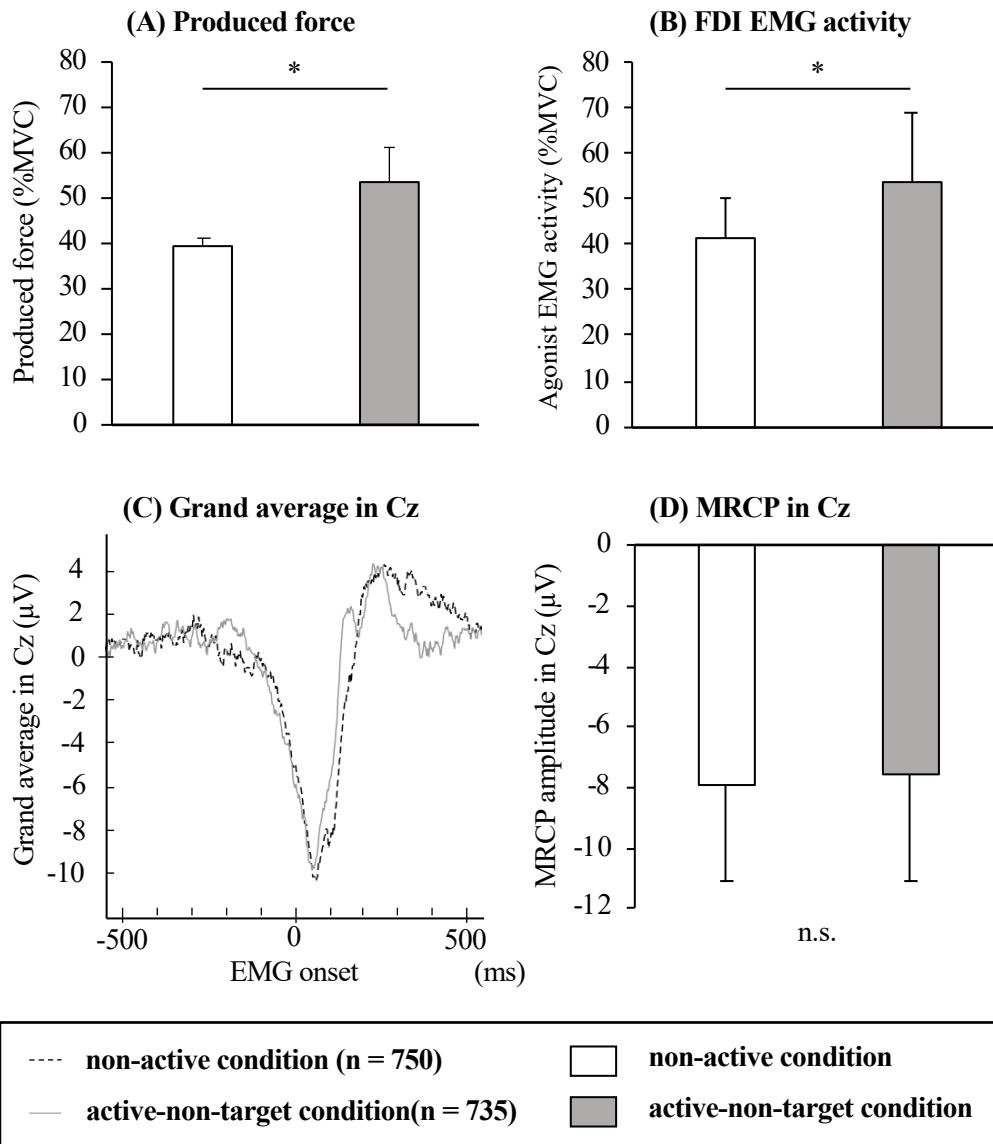


Fig. 17 Comparison of the produced force, EMG activities, and MRCP amplitudes between the non-active condition and the active-non-target condition. (A) The produced force and (B) FDI EMG activities were shown as the mean value of 12 participants. (C) The grand average detected from the Cz electrode was calculated by averaging all the trials under each condition. (D) The MRCP amplitude at the Cz electrode during movement execution was shown as the mean value of 12 participants. *Significant level was set at $p < 0.05$.

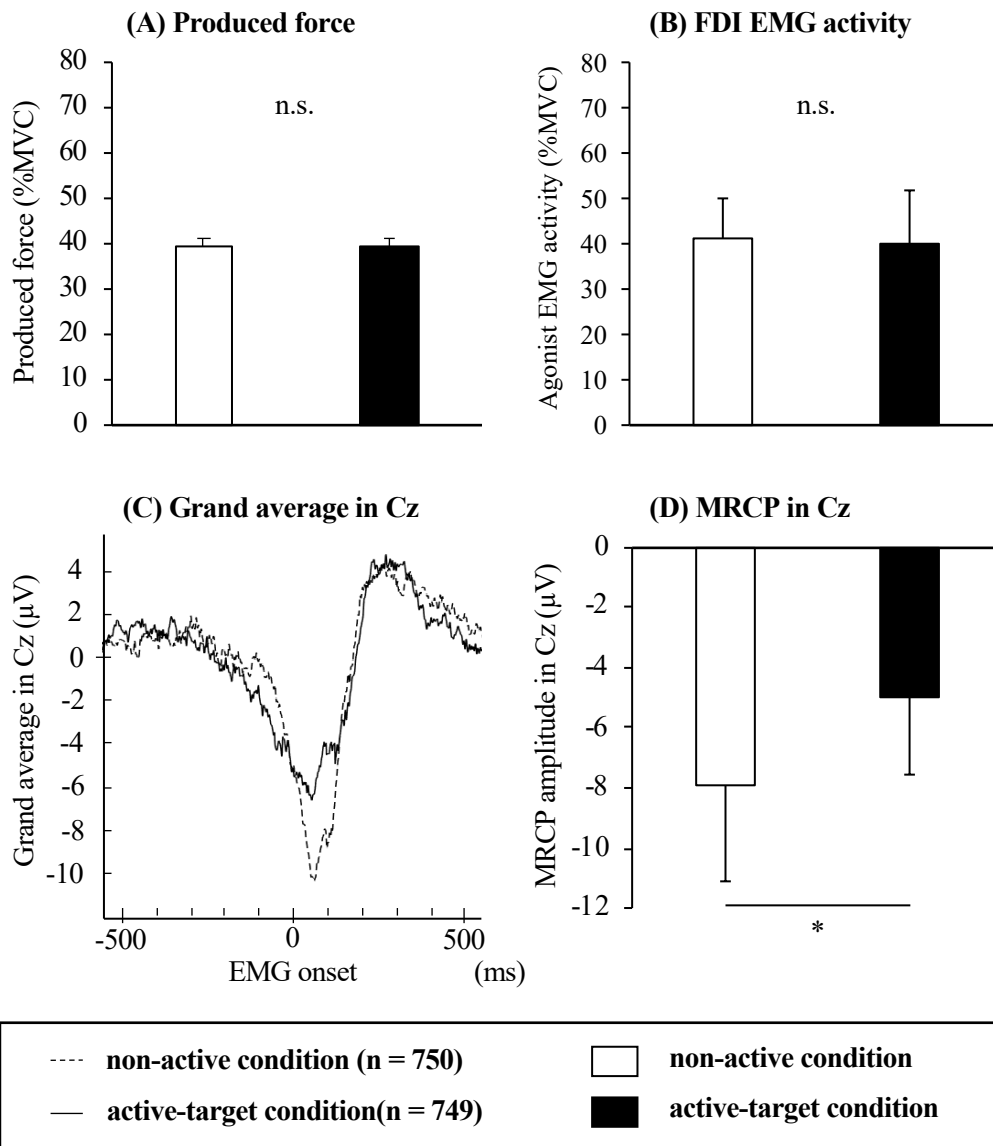


Fig. 18 Comparison of the produced force, EMG activities, and MRCP amplitudes between the non-active condition and the active-target condition. (A) The produced force and (B) FDI EMG activities were shown as the mean value of 12 participants. (C) The grand average detected from the Cz electrode was calculated by averaging all the trials under each condition. (D) The MRCP amplitudes at the Cz electrode during movement execution was shown as the mean value of 12 participants. *Significant level was set at $p < 0.05$.

第7章 総合討論

等尺性筋収縮 (Cooper et al., 1979; John et al., 2009; Kumar et al., 1997; Kumar and Simmonds, 1994; Pincivelo et al., 2003; Seki and Ohtsuki, 1990; West et al., 2005)や垂直跳びなどの動的な運動 (宮本ほか, 2019, 2017; 定本・大築, 1977)を用いた先行研究では、努力度と筋出力または努力度と運動のパフォーマンスとの間に誤差が生じることが明らかになっている。努力度と筋出力との間の誤差が小さいほど、自己が意図した通りに筋出力を制御できることを示すことから、両者の関係は筋出力の制御に関する巧緻性の評価に用いられている。等尺性筋収縮を用いた研究では、加齢や神経疾患によって努力度と筋出力との関係が変化することが明らかになっており (De Serres and Fang, 2004; Hampton et al., 2014; Pincivero, 2011; Yen and Li, 2015), これらによる神経生理学的な要因の変化によって筋出力の制御能力が変化することが示唆されている。また、動的な運動を用いた運動制御の巧緻性の評価も行われており、努力度と垂直跳びの跳躍高との関係を用いて、ジュニアアスリートの種目特性に応じた運動制御の特性を評価しようとする試みが報告されている (Struzik et al., 2017)。他方で、等尺性筋収縮と動的な運動のいずれにおいても、努力度と筋出力との関係は現象論としての報告にとどまっており、どのような要因が両者の関係に影響を及ぼすのかについては十分な検討が行われていない。そこで本博士論文では、あらゆる運動の基礎となる筋出力の制御に焦点を当て、等尺性筋収縮における努力度と筋出力との関係に影響を及ぼす要因を明らかにすることを目的とした。文献研究に基づき、以下の2つの観点から検証を行った。

1つ目の観点として、努力度を変化させる要因に焦点を当てた。努力度は運動指令に関わる上位中枢制御の活動によって生成されるが (Lafargue and Franck, 2009; Lafargue and Sirigu, 2006; Marcora, 2009; Proske and Gandevia, 2012), 筋腱複合体や皮膚

の固有受容器から得られる再求心性フィードバックは努力度を変化させることが明らかになっている (Brooks et al., 2013; Luu et al., 2011; Monjo et al., 2018; Monjo and Forestier, 2018). これらの研究で報告されている再求心性フィードバックによる努力度の変化が、筋出力の制御に及ぼす影響については明らかにされていない。そこで、研究課題 1 では異なる筋出力の制御方式を用いて、再求心性フィードバックが努力度と筋出力との関係に及ぼす影響を検証した。Feedforward 制御と feedback 制御に基づく筋出力の制御を比較したところ、以下の知見が得られた。(1) 同一の努力度であっても、発揮される筋出力は再求心性フィードバックが利用できる feedback 制御のほうが利用できない feedforward 制御よりも小さかった。(2) 努力度と筋出力との関係は示指外転運動、肘関節屈曲運動、および足関節底屈運動とで若干異なる傾向を示したが、再求心性フィードバックによる影響はいずれの運動課題においても一貫していた。(3) 筋出力の再現性は、一部の運動課題において feedback 制御のほうが feedforward 制御よりも高いことが示された。再現性に対する再求心性フィードバックの影響は、足関節底屈運動、肘関節屈曲運動、示指外転運動の順で大きく、示指外転運動では、feedback 制御と feedforward 制御とで再現性の程度は同等であった。研究課題 1 の結果から、再求心性フィードバックは上位中枢制御で生成される努力度と統合されることで筋出力の制御に影響を及ぼし、努力度に対する筋出力を減少させる要因となることが明らかになった。

もう 1 つの観点として、運動指令に対する筋の応答を変化させる要因に焦点を当てた。運動指令に対する筋の応答は脊髄内の α 運動ニューロンの興奮性レベル (Powers and Binder, 1995; Rose and Cushing, 1999) や筋収縮に関わる筋内の生化学的なプロセス (Sale, 2002; Tillin and Bishop, 2009) によって変化することが明らかになっている。特に脊髄の α 運動ニューロンの興奮性レベルは発揮される筋出力に大きな影響を及ぼすが (Lee and Heckman, 2000, 1996), この興奮性レベルの変調は部分的にグループ Ia 求心性線維からの入力による反射的な促通作用によって引き起こされるため (Heckman et al., 2009, 2005), 大脳皮質で生成される運動指令および努力度とは独立して筋出力の制御

に関与すると考えられる。したがって、脊髄の α 運動ニューロンの興奮性レベルの変化は努力度と筋出力との関係に影響を及ぼす可能性がある。本博士論文では運動指令による筋出力の制御を上位中枢制御、運動指令に対する脊髄の α 運動ニューロンの入力-出力ゲインの変調を下位中枢制御と定義し、下位中枢制御の興奮性レベルが努力度と筋出力との関係に及ぼす影響を検証した。予備緊張は下位中枢制御の興奮性レベルの増大を引き起こすことから (Baldissera and Pierrot-Deseilligny, 1989; Di Lazzaro et al., 1998; Kaneko et al., 1996; Marchand-Pauvert et al., 1999), 安静状態から筋出力を發揮する条件と予備緊張に重畳して筋出力を發揮する条件とで、努力度と筋出力との関係が変化するかを検証した。研究課題 2-1 では安静状態から筋出力を發揮する条件、10%MVC の予備緊張, および 20%MVC の予備緊張に重畳して筋出力を發揮する条件において、40, 60, 80, および 100%MVC に合致するように、努力度に基づいて筋出力を發揮する課題を実施したところ、以下の知見が得られた。(1) 安静状態から筋出力を發揮する条件と 10%MVC の予備緊張に重畳して筋出力を發揮する条件との間では筋出力の大きさに差異は認められなかったが、20%の予備緊張に重畳して筋出力を發揮する条件では他の 2 つの条件よりも高い筋出力が認められた。このことから、予備緊張が努力度と筋出力との関係に及ぼす影響の程度は、予備緊張レベルに依存することが明らかになった。(2) 20%の予備緊張に重畳して筋出力を發揮する条件では、すべての目標レベル(努力度)に対して發揮される筋出力が増大したが、目標レベルに依存した予備緊張の影響は認められなかった。この予備緊張による筋出力の促通効果は下位中枢制御の興奮性レベルの増大に由来すると考えられるが、先行研究では磁気刺激や電気刺激を用いた不随意的に筋活動を誘発する手法によって予備緊張の影響が検証されてきたため、随意的な運動指令に基づく筋出力の制御における上位中枢制御に対する予備緊張の影響は不明瞭であった。したがって研究課題 2-2 では、筋出力の發揮に伴う脳電位を測定することで、予備緊張に重畳する筋出力の制御における上位中枢制御の活動を評価した。安静状態から筋出力を發揮する条件をコントロール条件とし、2 つの予備緊張に重畳する条件を設定することでその影響を検証したところ、

以下の知見が得られた。(1) 予備緊張に重畳して筋出力を発揮する際、視覚フィードバックを与えずに努力度に基づいて筋出力を発揮する場合には、安静状態から筋出力を発揮する条件と比較して、予備緊張によって同一の努力度に対する筋出力が増大することが明らかになった。他方で、脳電位の振幅に条件間の差異は認められなかったことから、筋出力の発揮に伴う脳電位が実際に発揮される筋出力の大きさではなく、その際の上位中枢制御の活動に関連していることが明らかになった。(2) 予備緊張に重畳して筋出力を発揮する際、視覚フィードバックに基づいて筋出力を発揮する場合には、安静状態から筋出力を発揮する条件と同程度の筋出力であるにも関わらず、脳電位の振幅が減少することが明らかになった。したがって、予備緊張によって、同一の筋出力を発揮するために必要な上位中枢制御の活動が減少することが示された。研究課題 2-1 および 2-2 の結果から、下位中枢制御の興奮性レベルは上位中枢制御とは独立して筋出力の制御に関与しており、下位中枢制御の興奮性レベルが増大することで、上位中枢制御で生成される努力度との乖離が生じることが明らかになった。

一連の研究課題の結果から、努力度と筋出力との関係は、少なくともこれら2つの要因から影響を受けることが明らかになった。本章では、本博士論文で得られた知見を用いて先行研究で報告されている知見を拡大し、努力度と筋出力との関係に影響を及ぼす要因について総合的に考察する。

第1節 筋出力の制御における再求心性フィードバックの役割

研究課題1の tonic 条件では、再求心性フィードバックは努力度を増大させる作用があることが明らかになった。その機能的利点について、先行研究では高い強度での筋出力の発揮によって生じる機械的および代謝的な筋の損傷や、筋出力の発揮に伴う大きなエネルギー消費や不快感を減弱させるための防衛機能が挙げられている (Danny M. Pincivero et al., 2003; West et al., 2005)。本節では、一連の研究課題によって得られた知見に基づき、筋出力の制御の観点から再求心性フィードバックの役割を考察する。

研究課題1で認められた再求心性フィードバックによる努力度の増大は、研究課題2-1 および 2-2 で得られた知見から説明できると考えられる。再求心性フィードバックが利用できる場合、上位中枢制御によって生成された努力度と統合されることで最終的な努力度が決定されることが報告されている (Franklin and Wolpert, 2011; Körding and Wolpert, 2004)。したがって、遠心性コピー (運動指令) から予想される再求心性フィードバックよりも実際の筋収縮によって得られる再求心性フィードバックのほうが大きい場合において、努力度の増大が生じると考えられる。研究課題1の tonic 条件における筋出力は、下位中枢制御の興奮性レベルの増大が生じさせるのに十分な強度であったため (Edin and Vallbo, 1990; Jacobs et al., 2002)、これによって運動指令に対する筋の応答は増大していた可能性が高い。研究課題2-1 および 2-2 では、予備緊張に由来する下位中枢制御の興奮性レベルの増大が、上位中枢制御で生成される努力度とは独立して筋出力の制御に関与することが明らかになった。つまり、研究課題1の tonic 条件における実際に発揮された筋出力やそれによって生じる再求心性フィードバックは、遠心性コピーから予測されるものと比較して大きく、これが上位中枢制御で生成された努力度と統合されることで最終的な努力度が増大したと考えられる。したがって、再求心性フィードバックが利用できる feedback 制御においては、一連の研

究課題で明らかになった2つの要因（再求心性フィードバックによる努力度の増大と予備緊張による下位中枢制御の興奮性レベルの増大）の両方が努力度と筋出力との関係に影響を及ぼしていると考えられる。

研究課題1の ballistic 条件および研究課題2-1, 2-2 で用いた ballistic contraction において、対象者は努力度に基づいて筋出力を制御できていたことから、再求心性フィードバックが利用できない状態であっても筋出力の制御が可能であることが示された。この結果は、求心路の機能を喪失した患者であっても筋出力を制御する能力を維持していることを示した先行研究 (Lafargue et al., 2003; Luu et al., 2011; Teasdale et al., 1993)を支持しており、筋出力が上位中枢制御で生成される努力度に基づいて制御されることを示している。再求心性フィードバックは、運動指令によって実際に発揮された筋出力に関する情報を中枢へ伝達する役割を担っており、遠心性コピーと比較されることでエラーの修正を行うことに寄与している (Lackner and DiZio, 2000; Nelson, 1996)。両側マッチング課題を用いた先行研究を踏まえると、再求心性フィードバックは努力度を変化させることで、間接的に筋出力の制御に関与すると考えられ (Brooks et al., 2013; Luu et al., 2011; Monjo et al., 2018; Monjo and Forestier, 2018)、筋出力の制御における必要条件ではないと考えられる。他方で、研究課題2-1 および2-2の結果は feedforward 制御においては下位中枢制御の興奮性レベルのような運動指令以外で筋出力の大きさに関与する要因の影響を受けやすいことを示している。これは上位中枢制御に依存した筋出力の制御では努力度と筋出力との関係が変化しやすいことを示しており、筋出力の制御の観点では負の影響をもたらす可能性がある。例えば、日常生活やスポーツ場面においては、安静状態からだけでなく、ある程度の予備緊張に重畳して筋出力を制御する場面が多く存在するが、仮にこれらの運動において再求心性フィードバックが利用できない場合、同程度の努力度に基づいて筋出力を発揮したとしても、予備緊張の程度によって実際に発揮される筋出力の大きさが変化してしまう。これに対し、feedback 制御では、発揮された筋出力の情報は再求心性フィードバック

によって上位中枢制御に伝達されるため、下位中枢制御の興奮性レベルなどの要因によって修飾された、実際の筋出力を考慮した筋出力の制御が可能であると考えられる。つまり、再求心性フィードバックは運動指令以外の要因によって生じた筋出力の変化を検知し、努力度を変化させることで筋出力の制御に反映する役割を担っていると考えられる。実際、研究課題1においては、筋出力の再現性は feedback 制御に基づく tonic 条件のほうが feedforward 制御に基づく ballistic 条件よりも高いことが明らかになっており、再求心性フィードバックが同一の努力度における筋出力の再現性を高めることに寄与する可能性がある。さらに、等尺性筋収縮中の力曲線を用いて筋出力の量的および時間的な制御を評価した研究では、速い筋収縮条件（本博士論文の研究課題1における ballistic 条件に相当）では目標レベルの増大に伴って筋出力の制御の正確性が低下するのに対し、遅い筋収縮条件（tonic 条件に相当）では目標レベルの大きさに関わらず正確性は一定であり、かつ速い条件よりも高いことが報告されている (Poston et al., 2010)。遅い筋収縮における高い量的、時間的正確性およびその一貫性は再求心性フィードバックに由来すると考えられ、量的な観点だけでなく時間的な観点においても、再求心性フィードバックが筋出力の制御に寄与していることが推察される。

第2節 加齢, 神経疾患およびトレーニングによる筋出力の制御の変化

努力度と筋出力との関係は, 加齢や神経疾患によって変化することが報告されているが (De Serres and Fang, 2004; Hampton et al., 2014; Pincivero, 2011; Yen and Li, 2015), その要因は明らかになっていない. 本節では, 一連の研究課題で得られた知見から, 努力度と筋出力との関係が変化するメカニズムを考察する.

再求心性フィードバックは努力度に対する筋出力を減少させるため, 再求心性フィードバックの知覚能力の低下は努力度と筋出力との関係の変化を引き起こす可能性がある. 高齢者においては, 体性感覚受容器の機能低下 (Shaffer and Harrison, 2007)や体性感覚情報を処理する上位中枢の機能低下 (Goble et al., 2012)が生じ, 固有受容器に由来する体性感覚の知覚能力が低下することが報告されている. これによって生じる再求心性フィードバックに対する知覚の変化は, 上位中枢制御で生成された努力度と統合される段階において, 若齢者とは異なる努力度を引き起こす可能性がある.

また, 下位中枢制御の興奮性レベルの点においても, 加齢や神経疾患による変化が生じると考えられる. 例えば, 加齢によって筋紡錘の形態的变化が生じ, それによって筋紡錘の機能が低下することが明らかになっている (Kararizou et al., 2005; Liu et al., 2005). これは γ ループを介した下位中枢制御の興奮性レベルの変調に影響を及ぼすと考えられ, 若齢者よりも筋収縮によって生じる下位中枢制御の興奮性レベルの増大の程度が小さくなると推察される. また, 神経疾患患者の例においても, 慢性期脳卒中患者は高齢者と同様に, 健常者と比較して努力度に対する筋出力が大きいことが報告されている (Hampton et al., 2014; Yen and Li, 2015). 慢性期脳卒中患者で認められる痙縮 (不随意的な筋収縮) は PICs の亢進による下位中枢制御の興奮性レベルの過度な増大によって引き起こされることが明らかになっており (McPherson et al., 2008; Mottram et al., 2009), これによって努力度に対する筋出力が増大することが指摘されている (Yen and Li, 2015).

リハビリテーションによって、加齢による体性感覚の知覚能力の低下 (Goble et al., 2009)や慢性期脳卒中患者で生じる痙縮 (Smania et al., 2010)は改善されることが報告されており、それによって努力度と筋出力との関係が変化する可能性も考えられる。本博士論文で得られた知見に基づき、これらの対象者における再求心性フィードバックおよび予備緊張の影響を検証することで、加齢および神経疾患によって努力度と筋出力との関係が変化するメカニズムが明らかとなる可能性がある。

さらに、長期的なトレーニングの実施は神経生理学的な適応をもたらすことが明らかになっており、スポーツの種目に応じた適応によって、努力度と筋出力との関係が変化する可能性がある。特に下位中枢制御の興奮性レベルの増大による筋出力の増大は、細かい筋出力の制御を要する種目においては負の影響をもたらし得る。他方で、下位中枢制御の興奮性レベルの増大によって通常より高い筋出力が発揮可能となることから、瞬間的に大きな筋出力を発揮することに比重を置く種目においては有利に作用する。つまり、下位中枢制御の興奮性レベルの増大が筋出力の制御に及ぼす影響は正負両方の側面を有しており、長期的なトレーニングを行うアスリートでは種目特性に応じた適応が生じる可能性がある。下位中枢制御の興奮性レベルの評価指標である Hoffman 反射 (H 反射) はトレーニングによる可塑性を有しており、その特徴は対象者が実施している種目によって異なることが報告されている (Maffiuletti et al., 2001)。予備緊張による下位中枢制御の興奮性の増大の程度と種目特性との関係を検討した研究は僅かであるが、安静時と予備緊張中とで得られる H 反射を比較した研究においては、瞬発的な筋出力の発揮が求められる種目のアスリートでは、習慣的なトレーニングを実施していない者よりも予備緊張による H 反射の増大の程度が大きいことが明らかになっている (Grosprêtre et al., 2018)。これらは、下位中枢制御の興奮性レベルが長期的なトレーニングによって変化することを示唆している。研究課題 2-1 および 2-2 で明らかになった、下位中枢制御の興奮性レベルが努力度と筋出力との関係に影響を及ぼすことを踏まえると、H 反射で報告されている種目に応じた下位中枢制御の興奮

性レベルの適応は，筋出力の制御にも影響を及ぼす可能性があり，長期的なトレーニングによる運動制御の可塑性とも関連していると推察される。

第3節 日常生活およびスポーツ場面における動的な運動への影響

一連の研究課題ではいずれも等尺性筋収縮を用いた検討を行っており、得られた知見を関節角度の変化や多関節の関与を伴う運動にそのまま適用することには限界がある。他方で、あらゆる運動は個々の筋出力の制御に基づいて行われるため、本博士論文の知見は動的な運動を考えるうえでも重要となると考えられる。実際、慢性期脳卒中患者を対象とした研究では、手根関節の等尺性背屈運動の筋出力を一定時間維持する課題において、25%MVC レベルでの筋出力の変動量が上肢の機能障害の程度と高い相関関係にあることが明らかになっている (Lodha et al., 2010)。日常生活運動の多くが最大筋力に対して 20%程度の強度で行われることを踏まえると (Kern et al., 2001)、最大下での筋出力の制御が日常生活場面における運動制御と深く関連している可能性は高いと考えられる。本節では、一連の研究課題によって得られた知見に基づき、動的な運動の制御に対する再求心性フィードバックおよび下位中枢制御の興奮性レベルの影響を考察する。

動的な運動と等尺性筋収縮との相違点の1つに、筋出力の発揮に伴う関節角度の変化が挙げられる。PICsの程度は関節角度によって異なることが報告されていることから (Hyngstrom et al., 2007)、関節角度が変化する筋収縮における下位中枢制御の興奮性レベルによる影響は等尺性筋収縮の場合とは異なる可能性がある。他方で、関節角度の変化は筋腱複合体に含まれる固有受容器から得られる再求心性フィードバックによって知覚されるため (Proske and Gandevia, 2012)、これが遠心性コピーと統合されることで、等尺性筋収縮の場合と同様に筋出力の制御に関与する可能性がある。等速性筋収縮における努力度と筋出力との関係を評価した研究では、努力度に対して筋出力が undershoot する傾向が報告されている (Jackson et al., 2006; Jackson and Dishman, 2000; D M. Pincivero et al., 2003)。これは再求心性フィードバックが利用可能な条件で行われた先行研究や研究課題1の tonic 条件における結果と同様であり、関節角度の変化を

伴う筋収縮においても、再求心性フィードバックによって努力度が増大することを示唆している。

また動的な運動においては、筋出力そのものの大きさだけでなく、それによって生じる関節運動の角速度の制御も重要となる。速度は力積（力×作用時間）によって決定するため、角速度の制御においても努力度との関係が成り立つと考えられる。努力度と単関節での動的な運動との関係を検討した研究では、対象者の努力度は関節角度変化の大きさではなく、角速度との間に強い相関関係が認められることが報告されている (Rosenbaum and Gregory, 2002)。この研究では努力度と角速度との関係について、大きな角速度を伴う運動では瞬発的に大きな EMG 活動を必要とするため、運動指令を生成する上位中枢制御の活動が増大し、それによって努力度が増大すると考察している。この結果は、努力度の生成が上位中枢制御の活動と関連している点で、等尺性筋収縮の筋出力の制御と共通している (Lafargue and Franck, 2009; Lafargue and Sirigu, 2006; Marcora, 2009; Proske and Gandevia, 2012)。これを踏まえると、関節運動の角速度の制御においても、下位中枢制御の興奮性レベルによって努力度との関係が変化する可能性がある。

スポーツ場面で見られる全身運動においては、努力度と個々の筋が発揮する筋出力との関係ではなく、バットやラケットのスイング速度や垂直跳びの跳躍高など、個々の筋の活動の相互作用によって表出する運動のパフォーマンスとの関係が重要となる。努力度と運動のパフォーマンスとの関係を評価した研究では、跳躍動作 (宮本ほか, 2019, 2017; 定本・大築, 1977)や投動作 (伊藤・村木, 1997; 森本ほか, 2014), 打動作 (金子ほか, 1999; 鬼澤ほか, 2011)を対象に検討が行われている。また最近では、努力度と垂直跳びの跳躍高との関係を用いて、ジュニアアスリートの種目特性に応じたトレーニングの影響を検討した試みも行われている (Struzik et al., 2017)。いずれも最大努力に近い目標レベルに至るまで努力度に対して運動のパフォーマンスが overshoot することが報告されており、等尺性筋収縮で報告されている努力度と筋出力との関係とは

異なる傾向を示すことが明らかになっている。また、等尺性筋収縮と垂直跳びを用いて、努力度と運動のパフォーマンス（筋出力）との関係を比較した研究では、同一の対象者内において両者に関連がないことを報告している（今西・太田, 2016）。垂直跳では目標レベルに応じて反動動作の大きさや下肢の最大関節角度を変化させることによって跳躍高が制御されており、低い目標レベルと高い目標レベルとではこれらのキネマティクスの特徴は異なるため（Vanrenterghem et al., 2004）、筋出力の制御以外の要因が努力度とパフォーマンスとの関係に影響を及ぼしていると推察される。これに加え、本博士論文で得られた等尺性筋収縮に関する知見は、先行研究で報告されている、等尺性筋収縮と動的な運動における努力度とパフォーマンスとの関係の乖離を理解するうえで重要であると考えられる。これまでの研究では、等尺性筋収縮での努力度と筋出力との関係について、feedback 制御に基づく筋出力を対象に評価が行われてきた。これに対し、垂直跳びを始めとする動的な全身運動の多くは、主に feedforward 制御に依存している。再求心性フィードバックによって同一の努力度に対する筋出力が減少することを踏まえると、先行研究における等尺性筋収縮と動的な運動との間に生じる差異には、再求心性フィードバックの有無が関与している可能性がある。また、これらの動的な運動は feedforward 制御に基づいていることから、下位中枢制御の興奮性レベルからも影響を受けていると考えられる。動的な運動の前には少なからず予備緊張が行われていると考えられるが、予備緊張による下位中枢制御の興奮性レベルの増大によって、努力度に対するパフォーマンスが overshoot する可能性がある。また、等尺性筋収縮と比較して、全身運動においては多くの筋が動員されるため、個々の筋で生じた予備緊張による影響は、それらの筋出力の総和として表出する跳躍高やボール速度などのパフォーマンスに大きな影響を及ぼす可能性がある。今後は関節角度の変化や多関節の関与を伴う運動を用いた検討を行うことで、本博士論文で明らかになった単一筋レベルでの筋出力の制御が、どのように動的な運動に影響を及ぼすのかを明らかにする必要がある。

第8章 結論

本博士論文では、2つの観点から努力度と筋出力との関係に影響を及ぼす要因を明らかにすることを目的とした。1つは努力度を変化させる要因であった。末梢からの再求心性フィードバックは努力度を変化させることから、再求心性フィードバックが利用できる feedback 制御と利用できない feedforward 制御とを比較することで、再求心性フィードバックによる影響を検証した。もう1つは運動指令に対する筋の応答を変化させる要因であった。予備緊張による下位中枢制御の興奮性レベル（脊髄の α 運動ニューロンの入力-出力ゲイン）の増大は運動指令に対する筋の応答を増大させることから、安静状態からの筋出力の発揮と予備緊張に重畳する筋出力の発揮とを比較することで、予備緊張による影響を検証した。一連の研究課題から以下の知見を得た。

- (1) 再求心性フィードバックは努力度と筋出力との関係を変化させる。この影響は使用する関節運動に関わらず、低強度から高強度に至るまで、広い目標レベルの範囲で認められた。再求心性フィードバックが利用できる条件では、努力度に対する筋出力が低下することが明らかになった。【研究課題1】
- (2) 予備緊張は重畳する筋出力の発揮における努力度と筋出力との関係を変化させる。この影響は20%MVCの予備緊張レベルでは認められるが、10%MVCの予備緊張レベルでは認められなかったことから、予備緊張の強度に応じた影響が生じると考えられる。他方で、目標レベルに依存した影響は認められず、広い目標レベルの範囲で予備緊張の影響が認められた。十分な強度の予備緊張に重畳する筋出力の制御では、努力度に対する筋出力が増大することが明らかになった。【研究課題2-1】
- (3) 予備緊張に重畳して筋出力を発揮する場合、安静状態から筋出力を発揮する場合

と同一の努力度であっても、筋出力が増大するが、MRCP 振幅は同程度であった。この結果は、上位中枢制御（運動指令による筋出力の制御）の活動が同程度であったにも関わらず、予備緊張によって筋出力が増大したことを示しており、研究課題 2-1 で確認された予備緊張による努力度と筋出力との関係の変化は、主に下位中枢制御の興奮性レベルの増大に起因していることが明らかになった。【研究課題 2-2】

以上の結果から、再求心性フィードバックによる努力度の変化と下位中枢制御の興奮性レベルが努力度と筋出力との関係に影響を及ぼすことが明らかになった (Fig. 19)。本博士論文は、これまで現象論の報告に留まっていた努力度と筋出力との関係に関する先行研究の知見を拡大し、筋出力の制御メカニズムに関する基礎的な知見を提供した。これにより、筋出力の制御に関する巧緻性の定量的な評価方法の構築や、両者の関係が加齢や神経疾患によって変化するメカニズムの解明に寄与できると考えられる。また、日常生活やスポーツ場面で見られる動的な運動が、個々の筋出力の相互作用によって達成されることを踏まえると、本博士論文で得られた知見は動的な運動の制御に関するメカニズムの解明にも寄与できると考えられる。

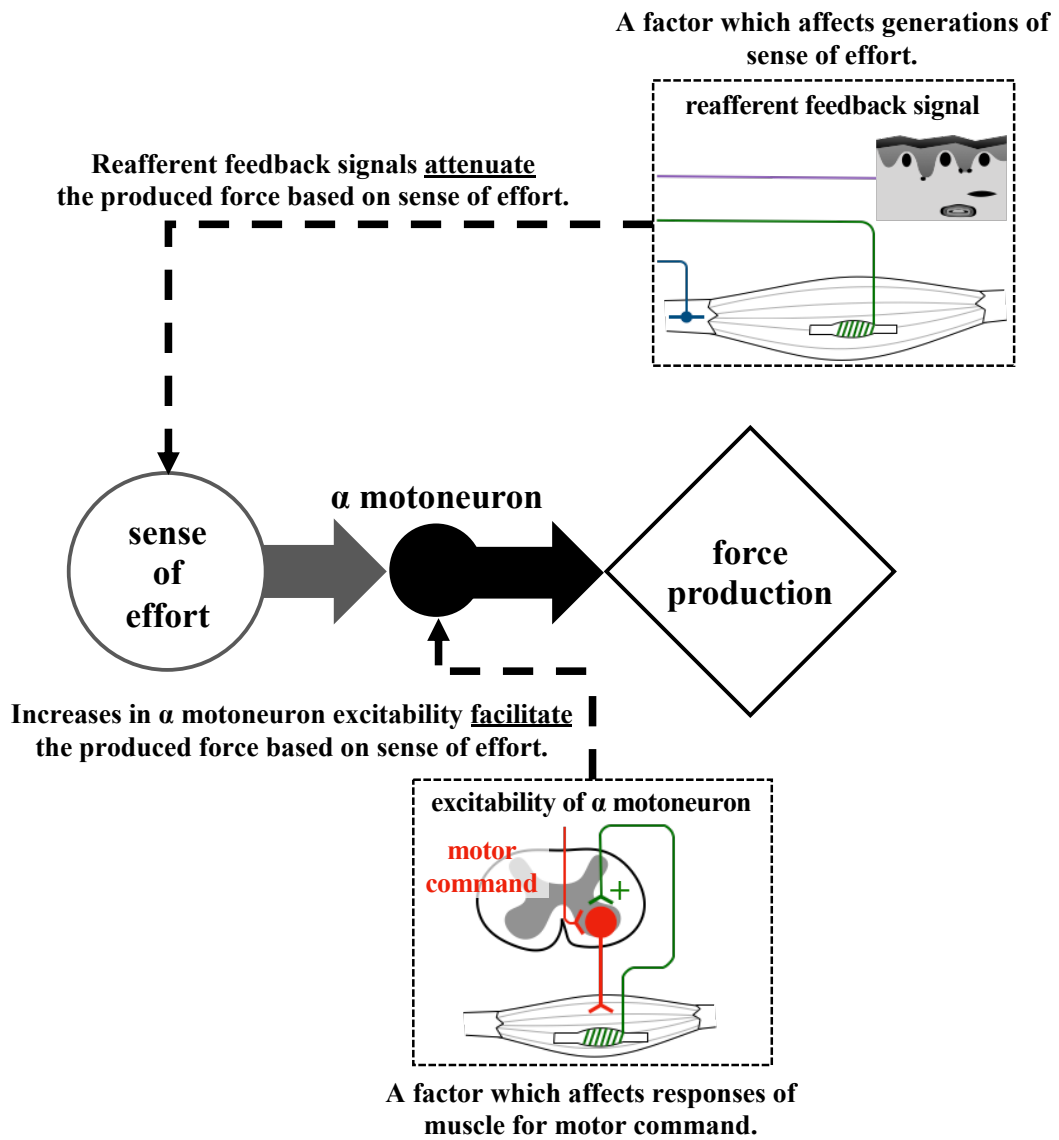


Fig. 19 Summary of a series of studies (Miyamoto et al., 2020a, 2020b, 2020c).

謝辞

本博士論文の執筆にあたり、多くの方々のご支援とご指導を賜りました。この場をお借りして感謝の意を申し上げます。

主指導教員の小野誠司准教授には、各研究課題の立案から博士論文の執筆に至る全過程において膨大なご指導を賜りました。連日のように研究室に押しかける私を温かく迎え入れてくださり、突拍子もない意見やアイデアにも真摯に耳を傾けていただいたことは、自己の研究を進めていくうえで大変励みになりました。そこでのディスカッションを通じて、研究を行ううえで求められるスキルを学ばせていただくと同時に、目指す研究者像や今後の目標を明確化することができました。心より感謝の意を申し上げます。

主査を務めていただいた木塚朝博教授には、体育科学としての本博士論文の価値を考えるうえで重要な意見を賜りました。私のような若輩者にも対等に議論をしてくださる木塚先生の姿勢から、研究に取り組む際に必要な心構えを学ばせていただきました。心より御礼申し上げます。

副査を務めていただいた藤井範久教授、前村公彦准教授には、博士論文の指導を通して、研究に対する多角的な視点を授けていただきました。心から感謝の意を表します。

加えて、ともに研鑽した研究室の皆様に心から感謝します。優秀な後輩たちに追い抜かれないように努めることが、結果的に自己の研究活動を促進させることに繋がりました。

最後に、長い学生生活を支えてくれた家族に心より感謝します。今後のより一層の精進を誓い、謝辞とさせていただきます。

参考文献

【英文】

Adamo DE, Scotland S, Martin BJ (2012) Asymmetry in grasp force matching and sense of effort. *Exp Brain Res* 217:273–285.

Allen DG, Lee JA, Westerblad H (1989) Intracellular calcium and tension during fatigue in isolated single muscle fibres from *Xenopus laevis*. *J Physiol* 415:433–458.

Allman BL, Rice CL (2003) Perceived exertion is elevated in old age during an isometric fatigue task. *Eur J Appl Physiol* 89:191–197.

Amunts K, Schlaug G, Schleicher A, Steinmetz H, Dabringhaus A, Roland PE, Zilles K (1996) Asymmetry in the human motor cortex and handedness. *Neuroimage* 4:216–222.

Aniss AM, Gandevia SC, Milne RJ (1988) Changes in perceived heaviness and motor commands produced by cutaneous reflexes in man. *J Physiol* 397:113–126.

Baldissera F, Pierrot-Deseilligny E (1989) Facilitation of transmission in the pathway of non-monosynaptic Ia excitation to wrist flexor motoneurons at the onset of voluntary movement in man. *Exp Brain Res* 74:437–439.

Barbosa TC, Vianna LC, Fernandes IA, Prodel E, Rocha HNM, Garcia VP, Rocha NG, Secher NH, Nobrega ACL (2016) Intrathecal fentanyl abolishes the exaggerated blood pressure response to cycling in hypertensive men. *J Physiol* 594:715–725.

Bays PM, Wolpert DM (2007) Computational principles of sensorimotor control that minimize uncertainty and variability. *J Physiol* 578:387–396.

Bennett DJ, Hultborn H, Fedirchuk B, Gorassini M (1998) Synaptic activation of plateaus in hindlimb motoneurons of decerebrate cats. *J Neurophysiol* 80:2023–2037.

- Binder MD (2002) Integration of synaptic and intrinsic dendritic currents in cat spinal motoneurons. *Brain Res Rev* 40:1–8.
- Bloom JS, Hynd GW (2005) The role of the corpus callosum in interhemispheric transfer of information: Excitation or inhibition? *Neuropsychol Rev* 15:59–71.
- Bongiovanni LG, Hagbarth KE (1990) Tonic vibration reflexes elicited during fatigue from maximal voluntary contractions in man. *J Physiol* 423:1–14.
- Bongiovanni LG, Hagbarth KE, Stjernberg L (1990) Prolonged muscle vibration reducing motor output in maximal voluntary contractions in man. *J Physiol* 423:15–26.
- Borg GA (1982) Psychophysical bases of perceived exertion. *Med Sci Sport Exerc* 14:377–381.
- Bove M, Nardone A, Schieppati M (2003) Effects of leg muscle tendon vibration on group Ia and group II reflex responses to stance perturbation in humans. *J Physiol* 550:617–630.
- Brooks J, Allen TJ, Proske U (2013) The senses of force and heaviness at the human elbow joint. *Exp Brain Res* 226:617–629.
- Brouwer B, Sale M V., Nordstrom MA (2001) Asymmetry of motor cortex excitability during a simple motor task: Relationships with handedness and manual performance. *Exp Brain Res* 138:467–476.
- Burke D, Hagbarth KE, Skuse NF (1978) Recruitment order of human spindle endings in isometric voluntary contractions. *J Physiol* 285:101–112.
- Cafarelli E, Bigland-Ritchie B (1979) Sensation of static force in muscles of different length. *Exp Neurol* 65:511–525.
- Callaert V, Vercauteren K, Peeters R, Tam F, Graham S, Swinnen SP, Sunaert S, Wenderoth N (2011) Hemispheric Asymmetries of Motor Versus Nonmotor Processes During (Visuo) Motor Control. *Hum Brain Mapp* 32:1311–1329.
- Carlin KP, Jones KE, Jiang Z, Jordan LM, Brownstone RM (2000) Dendritic L-type calcium currents in mouse spinal motoneurons: Implications for bistability. *Eur J Neurosci* 12:1635–1646.

- Carson RG, Riek S, Shahbazzpour N (2002) Central and peripheral mediation of human force sensation following eccentric or concentric contractions. *J Physiol* 539:913–925.
- Cheney PD, Fetz EE (1980) Functional classes of primate corticomotoneuronal cells and their relation to active force. *J Neurophysiol* 44:773–791.
- Christensen MS, Lundbye-Jensen J, Geertsen SS, Petersen TH, Paulson OB, Nielsen JB (2007) Premotor cortex modulates somatosensory cortex during voluntary movements without proprioceptive feedback. *Nat Neurosci* 10:417–419.
- Christou EA, Zelent M, Carlton LG (2003) Force Control Is Greater in the Upper Compared With the Lower Extremity. *J Mot Behav* 35:322–324.
- Cohen J (1992) Statistical Power Analysis. *Curr Dir Psychol Sci* 1:98–101.
- Cooper DF, Grimby G, Jones DA, Edwards RHT (1979) Perception of effort in isometric and dynamic muscular contraction. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 41:173–180.
- Cope TC, Clark BD (1991) Motor-unit recruitment in the decerebrate cat: Several unit properties are equally good predictors of order. *J Neurophysiol* 66:1127–1138.
- Corcos DM, Gottlieb GL, Latash ML, Almeida GL, Agarwal GC (1992) Electromechanical delay: An experimental artifact. *J Electromyogr Kinesiol* 2:59–68.
- Daskalakis ZJ, Christensen BK, Fitzgerald PB, Roshan L, Chen R (2002) The mechanisms of interhemispheric inhibition in the human motor cortex. *J Physiol* 543:317–326.
- De Havas J, Ghosh A, Gomi H, Haggard P (2015) Sensorimotor organization of a sustained involuntary movement. *Front Behav Neurosci* 9:185.
- de Morree HM, Klein C, Marcora SM (2012) Perception of effort reflects central motor command during movement execution. *Psychophysiology* 49:1242–1253.
- De Noordhout AM, Pepin JL, Gerard P, Delwaide PJ (1992) Facilitation of responses to motor cortex stimulation: Effects of isometric voluntary contraction. *Ann Neurol* 32:365–370.
- De Serres SJ, Fang NZ (2004) The accuracy of perception of a pinch grip force in older adults. *Can J*

- Physiol Pharmacol 82:693–701.
- Desmedt JE, Godaux E (1978) Ballistic contractions in fast or slow human muscles; discharge patterns of single motor units. *J Physiol* 285:185–196.
- Desmedt JE, Godaux E (1977) Ballistic contractions in man: characteristic recruitment pattern of single motor units of the tibialis anterior muscle. *J Physiol* 264:673–693.
- Desmurget M, Grafton S (2000) Forward modeling allows feedback control for fast reaching movements. *Trends Cogn Sci* 4:423–431.
- Di Lazzaro V, Restuccia D, Oliviero A, Profice P, Ferrara L, Insola A, Mazzone P, Tonali P, Rothwell JC (1998) Effects of voluntary contraction on descending volleys evoked by transcranial stimulation in conscious humans. *J Physiol* 508:625–633.
- do Nascimento OF, Nielsen KD, Voigt M (2006) Movement-related parameters modulate cortical activity during imaginary isometric plantar-flexions. *Exp Brain Res* 171:78–90.
- do Nascimento OF, Nielsen KD, Voigt M (2005) Relationship between plantar-flexor torque generation and the magnitude of the movement-related potentials. *Exp Brain Res* 160:154–165.
- Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll JP (2007) Cerebral correlates of the “Kohnstamm phenomenon”: An fMRI study. *Neuroimage* 34:774–783.
- Edin BB, Vallbo AB (1990) Muscle afferent responses to isometric contractions and relaxations in humans. *J Neurophysiol* 63:1307–1313.
- Enoka RM, Stuart DG (1992) Neurobiology of muscle fatigue. *J Appl Physiol* 72:1631–1648.
- Fallon JB, Macefield VG (2007) Vibration sensitivity of human muscle spindles and golgi tendon organs. *Muscle and Nerve* 36:21–29.
- Ferbert A, Priori A, Rothwell JC, Day BL, Colebatch JG, Marsden CD (1992) Interhemispheric inhibition of the human motor cortex. *J Physiol* 453:525–546.
- Franklin DW, Wolpert DM (2011) Computational mechanisms of sensorimotor control. *Neuron* 72:425–442.

- Gallagher KM, Fadel PJ, Strømstad M, Ide K, Smith SA, Query RG, Raven PB, Secher NH (2001) Effects of partial neuromuscular blockade on carotid baroreflex function during exercise in humans. *J Physiol* 533:871–880.
- Gandevia SC, Macefield G, Burke D, McKenzie DK (1990) Voluntary activation of human motor axons in the absence of muscle afferent feedback: The control of the deafferented hand. *Brain* 113:1563–1581.
- Gauthier GM, Nommay D, Vercher JL (1990) Ocular muscle proprioception and visual localization of targets in man. *Brain* 113:1857–1871.
- Gibson ASC, Lambert E V., Rauch LHG, Tucker R, Baden DA, Foster C, Noakes TD (2006) The role of information processing between the brain and peripheral physiological systems in pacing and perception of effort. *Sport Med* 36:705–722.
- Goble DJ, Coxon JP, Van Impe A, Geurts M, Van Hecke W, Sunaert S, Wenderoth N, Swinnen SP (2012) The neural basis of central proprioceptive processing in older versus younger adults: An important sensory role for right putamen. *Hum Brain Mapp* 33:895–908.
- Goble DJ, Coxon JP, Wenderoth N, Van Impe A, Swinnen SP (2009) Proprioceptive sensibility in the elderly: Degeneration, functional consequences and plastic-adaptive processes. *Neurosci Biobehav Rev.*
- Goldberg G (1985) Supplementary motor area structure and function: Review and hypotheses. *Behav Brain Sci* 8:567–588.
- Goodwin GM, McCloskey DI, Matthews PBC (1972) The contribution of muscle afferents to kinæsthesia shown by vibration induced illusionsof movement and by the effects of paralysing joint afferents. *Brain* 95:705–748.
- Gordon J, Ghez C (1987) Trajectory control in targeted force impulses - II. Pulse height control. *Exp Brain Res* 67:241–252.
- Granit R, Kernell D, Lamarre Y (1966) Algebraical summation in synaptic activation of motoneurons

- firing within the 'primary range' to injected currents. *J Physiol* 187:379–399.
- Gregory JE, Proske U (1979) The responses of Golgi tendon organs to stimulation of different combinations of motor units. *J Physiol* 295:251–262.
- Grosprêtre S, Gimenez P, Martin A (2018) Neuromuscular and electromechanical properties of ultra-power athletes: the traceurs. *Eur J Appl Physiol* 118:1361–1371.
- Guo F, Sun YJ, Zhang RH (2017) Perceived exertion during muscle fatigue as reflected in movement-related cortical potentials: An event-related potential study. *Neuroreport* 28:115–122.
- Hagbarth KE, Kunesch EJ, Nordin M, Schmidt R, Wallin EU (1986) Gamma loop contributing to maximal voluntary contractions in man. *J Physiol* 380:575–591.
- Haggard P, Whitford B (2004) Supplementary motor area provides an efferent signal for sensory suppression. *Cogn Brain Res* 19:52–58.
- Hallett M (2007) Transcranial Magnetic Stimulation: A Primer. *Neuron* 55:187–199.
- Hampson DB, Clair Gibson AS, Lambert MI, Noakes TD (2001) The influence of sensory cues on the perception of exertion during exercise and central regulation of exercise performance. *Sport Med* 31:935–952.
- Hampton S, Armstrong G, Ayyar M, Li S (2014) Quantification of perceived exertion during isometric force production with the borg scale in healthy individuals and patients with chronic stroke. *Top Stroke Rehabil* 21:33–39.
- Heckman CJ (1994) Computer simulations of the effects of different synaptic input systems on the steady-state input-output structure of the motoneuron pool. *J Neurophysiol* 71:1727–1739.
- Heckman CJ, Binder MD (1993) Computer simulations of the effects of different synaptic input systems on motor unit recruitment. *J Neurophysiol* 70:1827–1840.
- Heckman CJ, Condon SM, Hutton RS, Enoka RM (1984) Can Ib axons be selectively activated by electrical stimuli in human subjects? *Exp Neurol* 86:576–582.
- Heckman CJ, Enoka RM (2012) Motor unit. *Compr Physiol* 2:2629–2682.

- Heckman CJ, Gorassini MA, Bennett DJ (2005) Persistent inward currents in motoneuron dendrites: Implications for motor output. *Muscle and Nerve* 31:135–156.
- Heckman CJ, Lee RH, Brownstone RM (2003) Hyperexcitable dendrites in motoneurons and their neuromodulatory control during motor behavior. *Trends Neurosci* 26:688–695.
- Heckman CJ, Mottram C, Quinlan K, Theiss R, Schuster J (2009) Motoneuron excitability: The importance of neuromodulatory inputs. *Clin Neurophysiol* 120:2040–2054.
- Hochman S, Garraway SM, Machacek DW, Shay BL (2001) 5-HT receptors and the neuromodulatory control of spinal cord function In: *Motor Neurobiology of the Spinal Cord*, pp47–88. CRC Press.
- Holstege JC, Kuypers HGJM (1987) Brainstem projections to spinal motoneurons: An update. *Neuroscience* 23:809–821.
- Hultborn H, Brownstone RB, Toth TI, Gossard JP (2004) Key mechanisms for setting the input-output gain across the motoneuron pool. *Prog Brain Res* 143:75–95.
- Hynngstrom AS, Johnson MD, Miller JF, Heckman CJ (2007) Intrinsic electrical properties of spinal motoneurons vary with joint angle. *Nat Neurosci* 10:363–369.
- Jackson AW, Dishman RK (2000) Perceived submaximal force production in young adult males and females. *Med Sci Sports Exerc* 32:448–451.
- Jackson AW, Ludtke AW, Martin SB, Koziris LP, Dishman RK (2006) Perceived submaximal force production in young adults. *Res Q Exerc Sport* 77:50–57.
- Jacobs BL, Martín-Cora FJ, Fornal CA (2002) Activity of medullary serotonergic neurons in freely moving animals. *Brain Res Rev* 40:45–52.
- Jami L (1992) Golgi tendon organs in mammalian skeletal muscle: Functional properties and central actions. *Physiol Rev* 72:623–666.
- Johansson RS, Westling G (1987) Signals in tactile afferents from the fingers eliciting adaptive motor responses during precision grip. *Exp Brain Res* 66:141–154.
- John EB, Liu W, Gregory RW (2009) Biomechanics of muscular effort: Age-related changes. *Med Sci*

- Sports Exerc 41:418–425.
- Jones LA (2003) Perceptual constancy and the perceived magnitude of muscle forces. *Exp Brain Res* 151:197–203.
- Jones LA, Hunter IW (1983) Effect of fatigue on force sensation. *Exp Neurol* 81:640–650.
- Jones LA, Piatetski E (2006) Contribution of tactile feedback from the hand to the perception of force. *Exp Brain Res* 168:298–302.
- Jung P, Baumgärtner U, Magerl W, Treede RD (2008) Hemispheric asymmetry of hand representation in human primary somatosensory cortex and handedness. *Clin Neurophysiol* 119:2579–2586.
- Kaneko K, Kawai S, Fuchigami Y, Shiraishi G, Ito T (1996) Effect of stimulus intensity and voluntary contraction on corticospinal potentials following transcranial magnetic stimulation. *J Neurol Sci* 139:131–136.
- Kararizou E, Manta P, Kalfakis N, Vassilopoulos D (2005) Morphometric study of the human muscle spindle. *Anal Quant Cytol Histol* 27:1–4.
- Kern DS, Semmler JG, Enoka RM (2001) Long-term activity in upper- and lower-limb muscles of humans. *J Appl Physiol* 91:2224–2232.
- Kim SG, Ashe J, Hendrich K, Ellermann JM, Merkle H, Uğurbil K, Georgopoulos AP (1993) Functional magnetic resonance imaging of motor cortex: Hemispheric asymmetry and handedness. *Science* (80-) 261:615–617.
- Klem GH, Lüders HO, Jasper HH, Elger C (1999) The ten-twenty electrode system of the International Federation. *The International Federation of Clinical Neurophysiology. Electroencephalogr Clin Neurophysiol Suppl* 52:3–6.
- Konishi Y, Kubo J, Fukudome A (2009) Effects of prolonged tendon vibration stimulation on eccentric and concentric maximal torque and EMGs of the knee extensors. *J Sport Sci Med* 8:548–552.
- Körding KP, Wolpert DM (2004) Bayesian integration in sensorimotor learning. *Nature* 427:244–247.
- Kumar S, Narayan Y, Chouinard K (1997) Effort reproduction accuracy in pinching, gripping, and

- lifting among industrial males. *Int J Ind Ergon* 20:109–119.
- Kumar S, Simmonds M (1994) The accuracy of magnitude production of submaximal precision and power grips and gross motor efforts. *Ergonomics* 37:1345–1353.
- Kurata K, Wise SP (1988) Premotor cortex of rhesus monkeys: set-related activity during two conditional motor tasks. *Exp Brain Res* 69:327–343.
- Lackner JR, DiZio PA (2000) Aspects of body self-calibration. *Trends Cogn Sci* 4:279–288.
- Lafargue G, Franck N (2009) Effort awareness and sense of volition in schizophrenia. *Conscious Cogn*.
- Lafargue G, Paillard J, Lamarre Y, Sirigu A (2003) Production and perception of grip force without proprioception: Is there a sense of effort in deafferented subjects? *Eur J Neurosci* 17:2741–2749.
- Lafargue G, Sirigu A (2006) The nature of the sense of effort and its neural substrate. *Rev Neurol (Paris)* 162:703–712.
- Lampropoulou S, Nowicky A V., Baldissera F (2012) Evaluation of the Numeric Rating Scale for perception of effort during isometric elbow flexion exercise. *Eur J Appl Physiol* 112:1167–1175.
- Lampropoulou SI, Nowicky A V. (2014) Perception of effort changes following an isometric fatiguing exercise of elbow flexors. *Motor Control* 18:146–164.
- Lee RH, Heckman CJ (2000) Adjustable amplification of synaptic input in the dendrites of spinal motoneurons in vivo. *J Neurosci* 20:6734–6740.
- Lee RH, Heckman CJ (1996) Influence of voltage-sensitive dendritic conductances on bistable firing and effective synaptic current in cat spinal motoneurons in vivo. *J Neurophysiol* 76:2107–2110.
- Li W, Matin L (1992) Visual Direction Is Corrected by a Hybrid Extraretinal Eye Position Signal. *Ann N Y Acad Sci* 656:865–867.
- Liu JX, Eriksson PO, Thornell LE, Pedrosa-Domellöf F (2005) Fiber content and myosin heavy chain composition of muscle spindles in aged human biceps brachii. *J Histochem Cytochem* 53:445–454.
- Lodha N, Naik SK, Coombes SA, Cauraugh JH (2010) Force control and degree of motor impairments

- in chronic stroke. *Clin Neurophysiol* 121:1952–1961.
- Luu BL, Day BL, Cole JD, Fitzpatrick RC (2011) The fusimotor and reafferent origin of the sense of force and weight. *J Physiol* 589:3135–3147.
- Macefield G, Hagbarth KE, Gorman R, Gandevia SC, Burke D (1991) Decline in spindle support to alpha-motoneurons during sustained voluntary contractions. *J Physiol* 440:497–512.
- Macefield VG, Gandevia SC, Bigland-Ritchie B, Gorman RB, Burke D (1993) The firing rates of human motoneurons voluntarily activated in the absence of muscle afferent feedback. *J Physiol* 471:429–443.
- Maffiuletti NA, Martin A, Babault N, Pensini M, Lucas B, Schieppati M (2001) Electrical and mechanical Hmax-to-Mmax ratio in power- and endurance-trained athletes. *J Appl Physiol* 90:3–9.
- Mai N, Schreiber P, Hermsdörfer J (1991) Changes in perceived finger force produced by muscular contractions under isometric and anisometric conditions. *Exp Brain Res* 84:453–460.
- Makienko I, Tov EY, Inbar GF (2005) On the effects of adaptation to changing loads on movement-related EEG potentials. *Biol Cybern* 93:171–177.
- Marchand-Pauvert V, Simonetta-Moreau M, Pierrot-Deseilligny E (1999) Cortical control of spinal pathways mediating group II excitation to human thigh motoneurons. *J Physiol* 517:301–313.
- Marcora S (2009) Perception of effort during exercise is independent of afferent feedback from skeletal muscles, heart, and lungs. *J Appl Physiol* 106:2060–2062.
- Marini F, Lee C, Wagner J, Makeig S, Gola M (2019) A comparative evaluation of signal quality between a research-grade and a wireless dry-electrode mobile EEG system. *J Neural Eng* 16:054001.
- Masakado Y, Akaboshi K, Nagata M aki, Kimura A, Chino N (1995) Motor unit firing behavior in slow and fast contractions of the first dorsal interosseous muscle of healthy men. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol Electromyogr* 97:290–295.

- Mathis J, Gurfinkel VS, Struppler A (1996) Facilitation of motor evoked potentials by postcontraction response (Kohnstamm phenomenon). *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 101:289–97.
- Matthews PBC (1988) Proprioceptors and their contribution to somatosensory mapping: Complex messages require complex processing. *Can J Physiol Pharmacol* 66:430–438.
- Matthews PBC (1982) Where Does Sherrington’s “Muscular Sense” Originate? Muscles, Joints, Corollary Discharges? *Annu Rev Neurosci* 5:189–218.
- McBride JM, Nimphius S, Erickson TM (2005) The acute effects of heavy-load squats and loaded countermovement jumps on sprint performance. *J Strength Cond Res* 19:893–897.
- McCloskey DI, Ebeling P, Goodwin GM (1974) Estimation of weights and tensions and apparent involvement of a “sense of effort.” *Exp Neurol* 42:220–232.
- McPherson JG, Ellis MD, Heckman CJ, Dewald JPA (2008) Evidence for increased activation of persistent inward currents in individuals with chronic hemiparetic stroke. *J Neurophysiol* 100:3236–3243.
- Milner TE (1992) A model for the generation of movements requiring endpoint precision. *Neuroscience* 49:487–496.
- Miyamoto T, Kizuka T, Ono S (2020a) Influence of preceding muscle activity on movement-related cortical potential during superimposed ballistic contraction. *Neurosci Lett* 735:135193.
- Miyamoto T, Kizuka T, Ono S (2020b) The Influence of Contraction Types on the Relationship Between the Intended Force and the Actual Force. *J Mot Behav* 52:687–693.
- Miyamoto T, Kizuka T, Ono S (2020c) Influence of preceding muscle activity on perceptually guided force production during superimposed ballistic contraction. *Physiol Behav* 222:112933.
- Monjo F, Forestier N (2018) Muscle spindle thixotropy affects force perception through afferent-induced facilitation of the motor pathways as revealed by the Kohnstamm effect. *Exp Brain Res* 236:1193–1204.
- Monjo F, Shemmell J, Forestier N (2018) The sensory origin of the sense of effort is context-dependent.

- Exp Brain Res 236:1997–2008.
- Mottram CJ, Suresh NL, Heckman CJ, Gorassini MA, Rymer WZ (2009) Origins of abnormal excitability in biceps brachii motoneurons of spastic-paretic stroke survivors. *J Neurophysiol* 102:2026–2038.
- Nelson RJ (1996) Interactions between motor commands and somatic perception in sensorimotor cortex. *Curr Opin Neurobiol* 6:801–810.
- Nielsen JB (2016) Human Spinal Motor Control. *Annu Rev Neurosci* 39:81–101.
- Noble JW, Eng JJ, Boyd LA (2014) Bilateral motor tasks involve more brain regions and higher neural activation than unilateral tasks: An fMRI study. *Exp Brain Res* 232:2785–2795.
- Oda S, Moritani T (1995) Movement-related cortical potentials during handgrip contractions with special reference to force and electromyogram bilateral deficit. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 72:1–5.
- Oda S, Shibata M, Moritani T (1996) Force-dependent Changes in Movement-related Potentials Cortical Potentials. *J Electromyogr Kinesiol* 6:247–252.
- Oishi K, Yoneda T, Ishida A (1988) An analysis of frequency response of motor units during voluntary isometric contractions at various speeds. *Brain Res* 458:261–268.
- Park JH, Stelmach GE (2007) Force development during target-directed isometric force production in Parkinson's disease. *Neurosci Lett* 412:173–178.
- Park WH, Leonard CT, Li S (2008) Finger force perception during ipsilateral and contralateral force matching tasks. *Exp Brain Res* 189:301–310.
- Petisco C, Ramirez-Campillo R, Hernández D, Gonzalo-Skok O, Nakamura FY, Sanchez-Sanchez J (2019) Post-activation potentiation: Effects of different conditioning intensities on measures of physical fitness in male young professional soccer players. *Front Psychol* 10:1–9.
- Phillips D, Kosek P, Karduna A (2019) Force perception at the shoulder after a unilateral suprascapular nerve block. *Exp Brain Res* 237:2581–1591.

- Pincivelo DM, Coelho AJ, Campy RM, Salfetnikov Y, Suter E (2003) Knee extensor torque and quadriceps femoris EMG during perceptually-guided isometric contractions. *J Electromyogr Kinesiol* 13:159–167.
- Pincivero DM (2011) Older adults underestimate rpe and knee extensor torque as compared with young adults. *Med Sci Sports Exerc* 43:171–180.
- Pincivero DM, Coelho AJ, Campy RM, Salfetnikov Y, Bright A (2001) The effects of voluntary contraction intensity and gender on perceived exertion during isokinetic quadriceps exercise. *Eur J Appl Physiol* 84:221–226.
- Pincivero DM, Coelho AJ, Erikson DH (2000) Perceived exertion during isometric quadriceps contraction. A comparison between men and women. *J Sports Med Phys Fitness* 40:319–326.
- Pincivero D M., Dixon PT, Coelho AJ (2003) Knee extensor torque, work, and EMG during subjectively graded dynamic contractions. *Muscle and Nerve* 28:54–61.
- Pincivero Danny M., Dixon PT, Coelho AJ (2003) Knee extensor torque, work, and EMG during subjectively graded dynamic contractions. *Muscle and Nerve* 28:54–61.
- Plamondon R, Alimi AM (1997) Speed/accuracy trade-offs in target-directed movements. *Behav Brain Sci* 20:279–349.
- Pope ZK, DeFreitas JM (2015) The effects of acute and prolonged muscle vibration on the function of the muscle spindles reflex arc. *Somatosens Mot Res* 32:254–261.
- Poston B, Christou EA, Enoka JA, Enoka RM (2010) Timing variability and not force variability predicts the endpoint accuracy of fast and slow isometric contractions. *Exp Brain Res* 202:189–202.
- Powers RK, Binder MD (2001) Input-output functions of mammalian motoneurons. *Rev Physiol Biochem Pharmacol* 143:137–263.
- Powers RK, Binder MD (1995) Effective synaptic current and motoneuron firing rate modulation. *J Neurophysiol* 74:793–801.

- Proske U (2005) What is the role of muscle receptors in proprioception? *Muscle and Nerve* 31:780–787.
- Proske U, Allen T (2019) The neural basis of the senses of effort, force and heaviness. *Exp Brain Res* 237:589–599.
- Proske U, Gandevia SC (2012) The proprioceptive senses: Their roles in signaling body shape, body position and movement, and muscle force. *Physiol Rev* 92:1651–1697.
- Proske U, Gregory JE, Morgan DL, Percival P, Weerakkody NS, Canny BJ (2004) Force matching errors following eccentric exercise. *Hum Mov Sci* 23:365–378.
- Roland PE, Ladegaard-Pedersen H (1977) A quantitative analysis of sensations of tension and of kinæsthesia in man: Evidence for a peripherally originating muscular sense and for a sense of effort. *Brain* 100:671–692.
- Romero DH, Lacourse MG, Lawrence KE, Schandler S, Cohen MJ (2000) Event-related potentials as a function of movement parameter variations during motor imagery and isometric action. *Behav Brain Res* 117:83–96.
- Romero JR, Anshel D, Sparing R, Gangitano M, Pascual-Leone A (2002) Subthreshold low frequency repetitive transcranial magnetic stimulation selectively decreases facilitation in the motor cortex. *Clin Neurophysiol* 113:101–107.
- Rose PK, Cushing S (1999) Non-linear summation of synaptic currents on spinal motoneurons: Lessons from simulations of the behaviour of anatomically realistic models. *Prog Brain Res* 123:99–107.
- Rosenbaum DA, Gregory RW (2002) Development of a method for measuring movement-related effort biomechanical considerations and implications for Fitts' law. *Exp Brain Res* 142:365–373.
- Sale DG (2002) Postactivation Potentiation : Role in Human Performance. *Exerc Sport Sci Rev* 30:138–143.
- Sanes JN, Shadmehr R (1995) Sense of muscular effort and somesthetic afferent information in humans In: *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology* , pp223–233. Canadian Science

Publishing.

Savage G, Allen TJ, Proske U (2015) The senses of active and passive forces at the human ankle joint.

Exp Brain Res 233:2167–2180.

Saxton JM, Clarkson PM, James R, Miles M, Westerfer M, Clark S, Donnelly AE (1995)

Neuromuscular dysfunction following eccentric exercise. *Med Sci Sports Exerc* 27:1185–1193.

Scotland S, Adamo DE, Martin BJ (2014) Sense of effort revisited: Relative contributions of sensory

feedback and efferent copy. *Neurosci Lett* 561:208–212.

Seki T, Ohtsuki T (1995) Reproducibility of subjectively graded voluntary isometric muscle strength in

unilateral and simultaneous bilateral exertion. *Ergonomics* 38:1867–1876.

Seki T, Ohtsuki T (1990) Influence of simultaneous bilateral exertion on muscle strength during

voluntary submaximal isometric contraction. *Ergonomics* 33:1131–1142.

Shadmehr R, Smith MA, Krakauer JW (2010) Error Correction, Sensory Prediction, and Adaptation in

Motor Control. *Annu Rev Neurosci* 33:89–108.

Shaffer SW, Harrison AL (2007) Aging of the Somatosensory System: A Translational Perspective.

Phys Ther 87:193–207.

Siemionow V, Yue GH, Ranganathan VK, Liu JZ, Sahgal V (2000) Relationship between motor

activity-related cortical potential and voluntary muscle activation. *Exp Brain Res* 133:303–311.

Simon AM, Ferris DP (2008) Lower limb force production and bilateral force asymmetries are based on

sense of effort. *Exp Brain Res* 187:129–138.

Škarabot J, Cronin N, Strojnik V, Avela J (2016) Bilateral deficit in maximal force production. *Eur J*

Appl Physiol 116:2057–2084.

Slobounov S, Hallett M, Newell KM (2004) Perceived effort in force production as reflected in

motor-related cortical potentials. *Clin Neurophysiol* 115:2391–2402.

Smania N, Picelli A, Munari D, Geroïn C, Ianes P, Waldner A, Gandolfi M (2010) Rehabilitation

procedures in the management of spasticity. *Eur J Phys Rehabil Med* 46:423–438.

- Smith SA, Query RG, Fadel PJ, Gallagher KM, Strømstad M, Ide K, Raven PB, Secher NH (2003) Partial blockade of skeletal muscle somatosensory afferents attenuates baroreflex resetting during exercise in humans. *J Physiol* 551:1013–1021.
- Sörös P, Knecht S, Imai T, Gürtler S, Lütkenhöner B, Ringelstein EB, Henningsen H (1999) Cortical asymmetries of the human somatosensory hand representation in right- and left-handers. *Neurosci Lett* 271:89–92.
- Sperry RW (1950) Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion. *J Comp Physiol Psychol* 43:482–489.
- Stein RB (1974) Peripheral control of movement. *Physiol Rev* 54:215–243.
- Stevens JC, Mack JD (1959) Scales of apparent force. *J Exp Psychol* 58:405–413.
- Stevens SS (1960) The psychophysics of sensory function. *Am Sci* 48:226–253.
- Struzik A, Pietraszewski B, Kawczyński A, Winiarski S, Juras G, Rokita A (2017) Manifestations of proprioception during vertical jumps to specific heights. *J Strength Cond Res* 31:1694–1701.
- Sweeney HL, Bowman BF, Stull JT (1993) Myosin light chain phosphorylation in vertebrate striated muscle: Regulation and function. *Am J Physiol - Cell Physiol* 264:33–35.
- Takarada Y, Mima T, Abe M, Nakatsuka M, Taira M (2014) Inhibition of the primary motor cortex can alter one's "sense of effort": Effects of low-frequency rTMS. *Neurosci Res* 89:54–60.
- Takarada Y, Nozaki D, Taira M (2006) Force overestimation during tourniquet-induced transient occlusion of the brachial artery and possible underlying neural mechanisms. *Neurosci Res* 54:38–42.
- Teasdale N, Forget R, Bard C, Paillard J, Fleury M, Lamarre Y (1993) The role of proprioceptive information for the production of isometric forces and for handwriting tasks. *Acta Psychol (Amst)* 82:179–191.
- Thompson PD, Day BL, Rothwell JC, Dressler D, Noordhout AM de, Marsden CD (1991) Further observations on the facilitation of muscle responses to cortical stimulation by voluntary

- contraction. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol Evoked Potentials* 81:397–402.
- Thompson S, Gregory JE, Proske U (1990) Errors in force estimation can be explained by tendon organ desensitization. *Exp Brain Res* 79:365–372.
- Tillin NA, Bishop D (2009) Factors modulating post-activation potentiation and its effect on performance of subsequent explosive activities. *Sport Med* 39:147–166.
- Timmons MK, Stevens SM, Pincivero DM (2009) The effect of arm abduction angle and contraction intensity on perceived exertion. *Eur J Appl Physiol* 106:79–86.
- Todorov E (2004) Optimality principles in sensorimotor control. *Nat Neurosci* 7:907–915.
- Trajano GS, Seitz LB, Nosaka K, Blazevich AJ (2014) Can passive stretch inhibit motoneuron facilitation in the human plantar flexors? *J Appl Physiol* 117:1486–1492.
- Ugawa Y, Terao Y, Hanajima R, Sakai K, Kanazawa I (1995) Facilitatory effect of tonic voluntary contraction on responses to motor cortex stimulation. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol Electromyogr* 97:451–454.
- Ushiyama J, Masani K, Kouzaki M, Kanehisa H, Fukunaga T (2005) Difference in aftereffects following prolonged Achilles tendon vibration on muscle activity during maximal voluntary contraction among plantar flexor synergists. *J Appl Physiol* 98:1427–1433.
- Valls-Solé J, Pascual-Leone A, Brasil-Neto JP, Cammarota A, McShane A, Hallett M (1994) Abnormal facilitation of the response to transcranial magnetic stimulation in patients with parkinson's disease. *Neurology* 44:735–741.
- Van Cutsem M, Duchateau J (2005) Preceding muscle activity influences motor unit discharge and rate of torque development during ballistic contractions in humans. *J Physiol* 562:635–644.
- Van Den Bos MAJ, Geevasinga N, Menon P, Burke D, Kiernan MC, Vucic S (2017) Physiological processes influencing motor-evoked potential duration with voluntary contraction. *J Neurophysiol* 117:1156–1162.
- Vandervoort AA, Sale DG, Moroz J (1984) Comparison of motor unit activation during unilateral and

- bilateral leg extension. *J Appl Physiol Respir Environ Exerc Physiol* 56:46–51.
- Vanrenterghem J, Lees A, Lenoir M, Aerts P, De Clercq D (2004) Performing the vertical jump: Movement adaptations for submaximal jumping. *Hum Mov Sci* 22:713–727.
- Volkman J, Schnitzler A, Witte OW, Freund HJ (1998) Handedness and asymmetry of hand representation in human motor cortex. *J Neurophysiol* 79:2149–2154.
- von Holst E, Mittelstaedt H (1950) Das Reafferenzprinzip (Wechselwirkungen zwischen Zentralnervensystem und Peripheric). *Naturwissenschaften* 37:464–476.
- Voon V, Brezing C, Gallea C, Hallett M (2011) Aberrant supplementary motor complex and limbic activity during motor preparation in motor conversion disorder. *Mov Disord* 26:2396–2403.
- Wallman KE, Sacco P (2007) Sense of effort during a fatiguing exercise protocol in chronic fatigue syndrome. *Res Sport Med* 15:47–59.
- Weerakkody N, Percival P, Morgan DL, Gregory JE, Proske U (2003) Matching different levels of isometric torque in elbow flexor muscles after eccentric exercise. *Exp Brain Res* 149:141–150.
- West SJ, Smith L, Lambert E V., Noakes TD, Gibson ASC (2005) Submaximal force production during perceptually guided isometric exercise. *Eur J Appl Physiol* 95:537–542.
- Wiktorin C, Selin K, Ekenvall L, Kilbom Å, Alfredsson L (1996) Evaluation of perceived and self-reported manual forces exerted in occupational materials handling. *Appl Ergon* 27:231–239.
- Wise SP, Mauritz KH (1985) Set-related neuronal activity in the premotor cortex of rhesus monkeys: Effects of changes in motor set. *Proc R Soc London - Biol Sci* 223:331–354.
- Wolpert DM, Ghahramani Z, Jordan MI (1995) An internal model for sensorimotor integration. *Science* (80-) 269:1880–1882.
- Wolpert DM, Miall RC (1996) Forward Models for Physiological Motor Control. *Neural Networks* 9:1265–1279.
- Yamaguchi A, Milosevic M, Sasaki A, Nakazawa K (2020) Force Control of Ankle Dorsiflexors in Young Adults: Effects of Bilateral Control and Leg Dominance. *J Mot Behav* 52:226–235.

- Yen JT, Li S (2015) Altered force perception in stroke survivors with spastic hemiplegia. *J Rehabil Med* 47:917–923.
- Yoneda T, Oishi K, Fujikura S, Ishida A (1986) Recruitment threshold force and its changing type of motor units during voluntary contraction at various speeds in man. *Brain Res* 372:89–94.
- Zénon A, Sidibé M, Olivier E (2015) Disrupting the supplementary motor area makes physical effort appear less effortful. *J Neurosci* 35:8737–8744.

【和文】

- 林容市, 高橋信二, 速水達也 (2019) 就学段階ごとの運動経験が大学生における把握の調整力に及ぼす影響. *体育測定評価研究* 18: 35–46.
- 猪飼道夫 (1973). *身体活動の生理学*. 杏林書院.
- 伊藤浩志, 村木征人 (1997) 走, 跳, 投動作のグレーディング能力に関する研究. *スポーツ方法学研究* 10: 17–24.
- 今西平, 太田洋一 (2016) 垂直跳と下肢等尺性筋力発揮のグレーディング能力の関連性. *トレーニング科学* 27: 133–139.
- 金子元彦, 村木征人, 伊藤浩志, 成万祥 (1999) 打動作における主観的努力度と客観的達成度の対応関係. *スポーツ方法学研究* 12: 25–32.
- 松浦義行 (1998) 調整力について. *体力科学*: 27, 137–146.
- 宮本健史, 木塚朝博, 林容市, 小野誠司 (2019) 単純反応課題との複合が垂直跳び高のグレーディングに及ぼす影響. *体育学研究* 64: 49–57.
- 宮本健史, 林容市, 高橋信二, 速水達也 (2017) 青年期における垂直跳びの跳躍高調節能力と各就学年代の運動量との関係－開眼および閉眼条件を用いた検討－. *体育測定評価学研究* 17: 37–46.

森本吉謙, 伊藤浩志, 川村卓, 奈良隆章 (2014) 投球運動における高強度領域での主観的努力
度の変化がボールスピードに及ぼす影響とその再現性. コーチング学研究 27: 195-202.

鬼澤範子, 北村哲, 本道慎吾, 伊佐野龍司, 城間修平, 青山清英 (2011) テニスのグラウンドス
トロークにおける主観的努力度と客観的達成度の対応関係に関する研究. コーチング学
研究 25: 91-98.

大築立志 (1988) 「たくみ」の科学. 朝倉書店.

大築立志, 鈴木三央, 柳原大 (2017) 筋力発揮の脳・神経科学－その基礎から応用まで－. 市村
出版.

定本朋子, 大築立志 (1977) 跳躍動作における出力制御の正確性－跳躍距離のgradingおよび再
現の特性－. 体育学研究 22: 215-229.