

筋内電氣的ノイズ刺激による協働筋の 力調節能力のメカニズム解明

京都大学大学院 神 崎 素 樹
(共同研究者) 同 木 村 哲 也

Mechanism of Steadiness During Force-Matching Tasks of Synergistic Muscles by Using Intramuscular Electrical Noise Stimulation

by

Motoki Kouzaki
*Laboratory of Neurophysiology,
Graduate School of Human and Environmental studies,
Kyoto University*
Tetsuya Kimura
*Laboratory of Applied Physiology,
Graduate School of Human and Environmental studies,
Kyoto University*

ABSTRACT

It is important for improvement of quality of life to enhance the regulatory ability of motor performance. This motor performance, often referred to as “steadiness” has been quantified by the standard deviation (SD) or coefficient of variation (CV) for produced force. Exercise training has been established to improve the steadiness, however, it is difficult for elderly adults to perform this type training. To make clear the mechanisms improving steadiness in synergistic muscles, the present study examined whether the steadiness of lower limbs is influenced by noise stimulation which bases on the stochastic resonance. The *experiment 1* consisted of knee extension force matching tasks at 2.5% and 5% of maximal voluntary contraction (MVC) for 60-s that followed: 1) intramuscular

electrical noise stimulation (ES) to the rectus femoris (ES_{RF}), 2) ES to the vastus lateralis (ES_{VL}), 3) ES to the vastus medialis (ES_{VM}), and 4) ES to the all knee extensor muscles (ES_{KE}). In *experiment 2*, the subjects requested to perform isometric plantar flexion at 5% of MVC with and without ES of tibialis nerve. The *experiment 2* also recorded motor unit action potential of soleus using fine-wire electrodes to examine motor units firing variability during steady contractions. In *experiment 1*, the SD of forces (anterior-posterior and medial-lateral directions) was significantly larger in ES_{VL} than other protocols. On the other hands, SD of plantar flexion force significantly decreased due to ES in *experiment 2*. Fluctuations (SD or CV) in motor unit firing rate attenuated due to ES irrespective of no difference of mean firing rate. This indicates that the enhanced steadiness by ES is caused by strategy for motor unit firing. In conclusion, 1) steadiness is influenced by noise ES, 2) the steadiness of multiple muscles changes due to noise ES applying single synergist, and 3) the improvement of steadiness by noise ES is attributed to the attenuated fluctuations in motor unit firing.

要 旨

発揮筋力を正確に調節する能力（力調節能力）は健康的な生活を送るために重要である。この機能を向上させるために運動トレーニングが奨励されているが、運動機能の劣った高齢者にとってこの手法には問題がある。そこで本研究は、ノイズ電気刺激により力調節能力が向上するか否かを検討し、協働筋の力調節能力向上のメカニズムを明らかにすることを目的とした。膝関節伸展の力調節課題（2.5%および5%MVCをそれぞれ60秒間）を以下の条件で行った：1) 刺激を与えない、2) ノイズ電気刺激を大腿直筋のみに与える、3) ノイズ電気刺激を外側広筋のみに与える、4) ノイズ電気刺激を内側広筋のみに与える、5) ノイズ電気刺激を膝伸展筋群に与える〔実験1〕。その結果、ノイズ刺激を外側広筋のみに与えた条件では、膝伸展の前後・内外方向の発揮張力の標準偏差が他の条件に比べ有意に高い値であった。足関節底屈の力調節課題（5%MVC）を脛骨神経へのノイズ電気刺激ありと無しの条件下で行った〔実

験2〕。その結果、ノイズ電気刺激有り条件下での発揮張力の標準偏差は刺激無し条件に比して有意に小さかった。また、ノイズ電気刺激時の運動単位発火の変動（標準偏差および変動係数）はノイズ無しに比べ有意に小さかった。これら結果より、1) ノイズ電気刺激は力調節能力に影響を与えること、2) 複数の筋で構成されている筋群の力調節能力は、協働筋内の単一筋刺激で変化すること、3) ノイズ電気刺激による力調節能力の向上は、運動単位の発火頻度の安定性が起因していることが明らかになった。

緒 言

筋力や持久力のような量的な能力のみならず、発揮筋力を正確に調節する能力（力調節能力）は健康的な生活を送るために重要な機能であり、この能力の低下は日常生活に対して悪影響を及ぼす。実際、高齢者において力調節能力の著しい低下が指摘されており⁵⁾、この能力の低下が直接的あるいは間接的に日常生活での転倒などを誘発し、高齢者のQOL低下の主因と考えられている。高齢

者の下肢筋群の力調節能力は立位バランス機能と強い相関関係があることが報告されている¹¹⁾。そのため、日常生活動作（立位姿勢や歩行動作など）に直接関連する下肢筋群の力調節能力のメカニズム解明は、高齢者のQOL向上に深く関連する。しかしながら、下肢筋群を構成する大腿四頭筋や下腿三頭筋は複数の筋群で構成されている協働筋であるため、協働筋の個々の筋、さらには筋と神経の発火特性・回路を分離して検討する必要がある¹⁰⁾。すなわち、複数の筋により構成されている筋群を対象とした場合、力調節安定性のメカニズムはより複雑さを増す^{3, 8)}。これには、協働筋の活動の相互関連が起因していると考えられる^{9, 12, 14)}。したがって、協働筋の力調節能力を理解するためには、協働筋個々を完全に分離し、生理学的根拠に基づき筋と神経活動を分けて検討することが必要である。ワイヤー電極法による電気刺激は筋内の単一運動単位の活動を局所的に誘発することが可能である。さらに、刺激の強度および刺激パターンを調節することにより、物理学の概念である確立共振²⁾を用いた筋内ノイズ刺激を作成することが可能である。したがって、この手法により、協働筋個々、さらには筋と神経を分離して協働筋の力調節能力を左右する因子を特定することが可能である。

そこで本研究は、ワイヤー電極法による電気刺激を用い、協働筋個々への筋内電氣的ノイズ刺激により協働筋の力調節能力のメカニズムを明らかにすることを目的とした。さらに本研究では、神経線維へのノイズ刺激による協働筋の運動単位の動員パターンを検討し、これの力調節能力に及ぼす影響を明らかにすることも目的とした。

1. 研究方法

1. 1 被検者

本研究は、実験1および実験2で構成されている。被検者は21～37歳までの健常成人男性5名

であった。両実験とも京大学大学院人間・環境学研究科人間情報・動物実験倫理委員会の承認を受けて実施した（承認番号20-H-12）。

1. 2 実験1：膝関節伸展筋群の力調節課題

運動課題は、椅座位にて股関節および膝関節角度90度の等尺性膝関節伸展運動であった。

1. 2. 1 実験1：測定

足首に装着した3分力計（LSM-B-500NSA1, Kyowa社製）により膝関節伸展張力の3分力（ F_x ：上下方向, F_y ：内外方向, F_z ：前後方向）を測定した（図1）。大腿直筋（RF; rectus femoris）、外側広筋（VL; vastus lateralis）、内側広筋（VM; vastus medialis）、大腿二頭筋（BF; biceps femoris longus）より表面筋電図（EMG; electromyogram）を導出した。ノイズ刺激用の電極は直径100 μm のステンレス線（2本）を23-gaugeの注射針によりRF, VL, VMの運動点に深さ2～3cmに経皮的に挿入した。電極間距離は5mmとした。刺激は500 μmsec 幅の矩形波、刺激タイミングはホワイトノイズ（周波数帯域0～100Hz）を任意波形ファンクションジェネレーター（AFG3002, Tektronix社製）により電気刺激装置（SEN-7203, Nihon-Koden社製）に入力した。刺激強度は各筋のM波出現の90%とした。

被検者は、異なる条件下において最大随意収縮

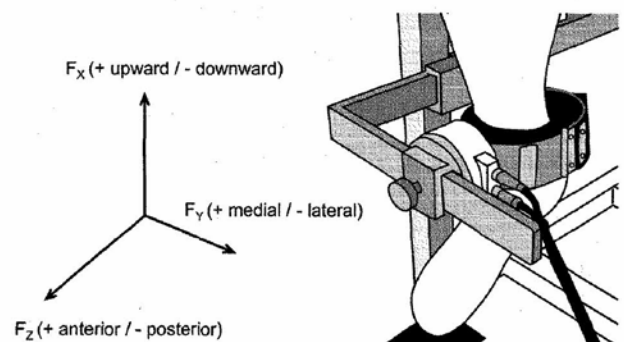


図1 Experimental setup for measurement of upward-downward (F_x), medial-lateral (F_y), and anterior-posterior (F_z) forces of the right leg.

張力 (MVC; maximal voluntary contraction) の 2.5% および 5% に相当する目標値に一致させる力調節課題を 70 秒間行った。目標値に一致させる発揮張力は F_z とした。課題は、1) 刺激を与えない力調節課題 (CON; control), 2) ノイズ刺激を RF のみに与えながら力調節課題を遂行する試行 (ES_{RF} ; electrical stimulation to RF), 3) ノイズ刺激を VL のみに与えながら力調節課題を遂行する試行 (ES_{VL} ; electrical stimulation to VL), 4) ノイズ刺激を VM のみに与えながら力調節課題を遂行する試行 (ES_{VM} ; electrical stimulation to VM), 5) ノイズ刺激を RF, VL, VM 同時に与えながら力調節課題を遂行する試行 (ES_{KE} ; electrical stimulation to knee extensors) の 5 課題とした。

発揮張力 (F_x , F_y , F_z), EMG 信号はサンプリング周波数 1,000Hz で取得され, 60 秒間のデータについて解析した。

1. 2. 2 実験 1: 解析

発揮張力の 3 分力の平均値および標準偏差 (SD; standard deviation) を算出した。EMG は全波整流の後, 平均振幅 (AEMG; averaged amplitude of EMG) を求めた。

発揮張力出力変数の運動課題間の比較は, 三元配置分散分析 (発揮方向 $\times$ 条件 $\times$ 強度) を用い, Tukey 法により多重比較を行った。AEMG の運動課題間の比較は, 三元配置分散分析 (筋 $\times$ 条件 $\times$ 強度) を用い, Tukey 法により多重比較を行った。

1. 3 実験 2: 足関節底屈筋群の力調節課題

運動課題は, 足関節角度 0 度 (ニュートラルポジション) および膝関節角度 0 度 (完全伸展位) の等尺性足関節底屈運動であった。

1. 3. 1 実験 1: 測定

ヒラメ筋 (SOL; soleus), 腓腹筋内側頭 (MG; medial gastrocnemius), 前脛骨筋 (TA; tibialis

anterior) より表面筋電図 (sEMG; surface EMG) を導出した。ノイズ刺激は脛骨神経への電気刺激とした。刺激は 500 μ msec 幅の矩形波, 刺激タイミングはホワイトノイズ (周波数帯域 0~100Hz) を任意波形ファンクションジェネレーター (AFG3002, Tektronix 社製) により電気刺激装置 (SEN-7203, Nihon-Koden 社製) に入力した。刺激強度は SOL の M 波出現の 90% とした。

被検者は, MVC の 5% に相当する目標値に一致させる力調節課題を 180 秒間行った。運動開始後 60 秒にノイズ刺激を 60 秒間与えた。すなわち, 運動開始から 60 秒までは, ノイズ刺激無し, 60 秒から 120 秒まではノイズ刺激有り, 120 秒から 180 秒まではノイズ刺激無しの力調節課題であった。

ワイヤー電極法によりヒラメ筋から運動単位活動電位 (MUAP; motor unit action potential) を双極誘導により導出した。電極は直径 100 μ m のステンレス線 (2 本) を 23-gauge の注射針により SOL に 2 カ所深さ 2~3cm に経皮的に挿入した。電極間距離は <1mm とした。

発揮張力, sEMG, MUAP 信号はサンプリング周波数 20kHz で取得され, 各ノイズ刺激条件 (ノイズ刺激前, ノイズ刺激中, ノイズ刺激後) の 60 秒間のデータについて解析した。

1. 3. 2 実験 2: 解析

発揮張力の平均値および SD を算出した。sEMG は全波整流の後, AEMG を求めた。取得された MUAP から波形の類似性を基に活動電位を抽出した (Spike2 ver.6.04, Cambridge Electronic Design)。抽出した活動電位波形の発火時刻を同定し発火頻度を 0.01 秒ごとに算出した。各ノイズ刺激条件 (ノイズ刺激前, ノイズ刺激中, ノイズ刺激後) の 60 秒間のデータについて発火頻度の平均値, SD, 変動係数 (CV; coefficient of variation) を算出した。

発揮張力の標準偏差の条件間比較は、一元配置分散分析を用いた。AEMGの条件間比較は、二元配置分散分析（筋×条件）を用い、Tukey法により多重比較を行った。運動単位発火頻度の出力変数（平均値、SD、CV）の条件間比較は、一元配置分散分析を用いた。

2. 実験結果

2. 1 実験1：筋内電氣的ノイズ刺激による膝関節伸展筋の力調節能力の変化

CON, ES_{RF}, ES_{VL}, ES_{VM}, ES_{KE}条件における

るF_x, F_yおよびF_zの時系列を図2に示した。いずれの条件もF_xは上方向、F_yは外方向、F_zは前方向に力が分散していた。

CON, ES_{RF}, ES_{VL}, ES_{VM}, ES_{KE}条件におけるF_x, F_yおよびF_zの平均値およびRF, VL, VM, BFのAEMGを表1に示した。発揮張力および大腿部のEMGの平均値には条件間で差はなかった。

力調節課題時における3分力のSDはいずれの条件も、2.5%MVCよりも5%MVCのほうが大きかった。F_x（上下方向）に関して、発揮張力の

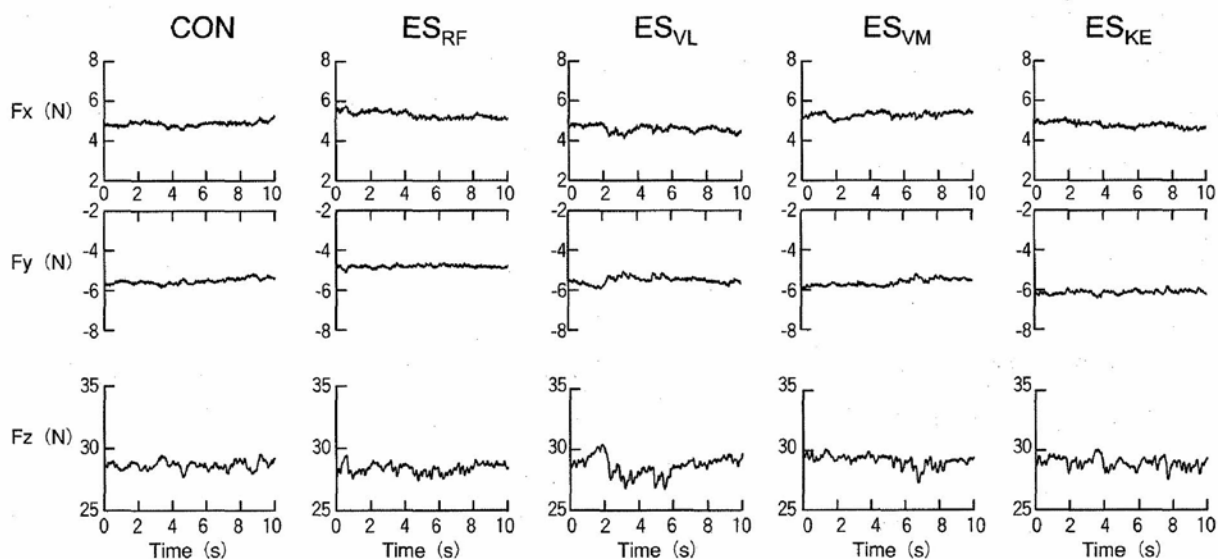


図2 Typical example of F_x, F_y, and F_z forces during force matching task of 5% of maximal voluntary contraction (MVC) in one subject, with intramuscular electrical stimulation (ES) to rectus femoris (ES_{RF}), ES to vastus lateralis (ES_{VL}), ES to vastus medialis (ES_{VM}), ES to knee extensor muscles (ES_{KE}), and without ESs (CON).

表1

			Intensity	CON	ES _{RF}	ES _{VL}	ES _{VM}	ES _{KE}
Force (N)	F _x	2.5%		2.4 ± 1.4	1.9 ± 1.5	2.2 ± 1.2	2.2 ± 0.6	2.0 ± 1.2
		5%		3.0 ± 1.8	2.1 ± 1.8	2.5 ± 1.0	2.9 ± 1.5	2.9 ± 1.6
	F _y	2.5%		-3.8 ± 1.4	-4.1 ± 1.6	-3.6 ± 1.4	-3.8 ± 1.8	-3.9 ± 1.6
		5%		-6.4 ± 1.6	-7.0 ± 2.7	-6.8 ± 1.9	-6.1 ± 1.9	-7.0 ± 2.4
	F _z	2.5%		13.0 ± 0.4	13.3 ± 0.7	13.3 ± 0.7	13.3 ± 0.7	13.2 ± 0.6
		5%		26.2 ± 1.3	26.4 ± 1.3	26.3 ± 1.4	26.2 ± 1.5	26.3 ± 1.1
AEMG (μV)	RF	2.5%		8.4 ± 3.2	8.6 ± 7.0	8.3 ± 7.0	9.0 ± 8.0	8.0 ± 7.8
		5%		9.8 ± 6.5	9.8 ± 7.1	9.6 ± 6.8	10.3 ± 7.5	10.2 ± 7.5
	VL	2.5%		12.5 ± 3.3	12.4 ± 4.4	11.8 ± 3.0	13.8 ± 6.4	13.0 ± 4.7
		5%		21.0 ± 7.3	21.2 ± 8.2	21.3 ± 7.0	22.3 ± 10.3	21.6 ± 8.3
	VM	2.5%		15.2 ± 6.8	15.6 ± 7.3	15.3 ± 15.3	16.0 ± 8.0	15.5 ± 7.4
		5%		25.1 ± 8.6	24.0 ± 9.2	25.2 ± 25.2	24.6 ± 8.8	23.4 ± 7.1
	BF	2.5%		5.2 ± 4.9	5.2 ± 4.8	5.1 ± 5.1	5.3 ± 4.7	5.2 ± 4.8
		5%		5.5 ± 4.7	5.4 ± 4.7	5.5 ± 5.5	5.6 ± 4.8	5.6 ± 4.5

Summary of mean value of forces in upward-downward (F_x), medial-lateral (F_y), and anterior-posterior directions (F_z), and mean amplitude of electromyogram (AEMG) obtained from rectus femoris (RF), vastus lateralis (VL), vastus medialis (VM), and biceps femoris longus (BF) during sustained contractions at 2.5% and 5% of maximal voluntary contraction in control (CON), intramuscular electrical noise stimulation (ES) to the rectus femoris (ES_{RF}), ES to the vastus lateralis (ES_{VL}), ES to the vastus medialis (ES_{VM}), and ES to the all knee extensor muscles (ES_{KE}) conditions.

SDは条件間に差はなかった(図3上段)。一方, F_y (内外方向) および F_z (前後方向) のSDは, 5%MVCの力調節課題時において, ES_{VL} 条件が CON, ES_{RF} , ES_{VM} , ES_{KE} に比べ有意に大きかった(図3中段下段)。

2. 2 実験2: 電氣的ノイズ刺激による足関節底屈筋の力調節能力の変化

脛骨神経への電氣的ノイズ刺激有りとし無し条件における足関節底屈の張力と sEMG および MUAP の典型例を図示した(図4)。刺激有りの方が低周波成分の張力変動が小さいように見える。MUAP 波形に注目すると, 両条件とも2つの運動単位が参加していることが定性的にわかる。

電氣的ノイズ刺激の前後のノイズ無し条件では, 足関節底屈張力のSDには有意差はなかった。また, SOL, MG, TA の AEMG はいずれの条件で差はなかった。発揮張力のSDはノイズ刺激により有意に低下した(図5)。

力調節課題時(180秒)のSOL運動単位の発火頻度を0.01秒毎の時系列を図示した(図6A)。発火頻度は電氣的ノイズ(図6Aの黒四角の時刻)の有無に関わらず大きく変動し, その平均値は変化しないように見える。

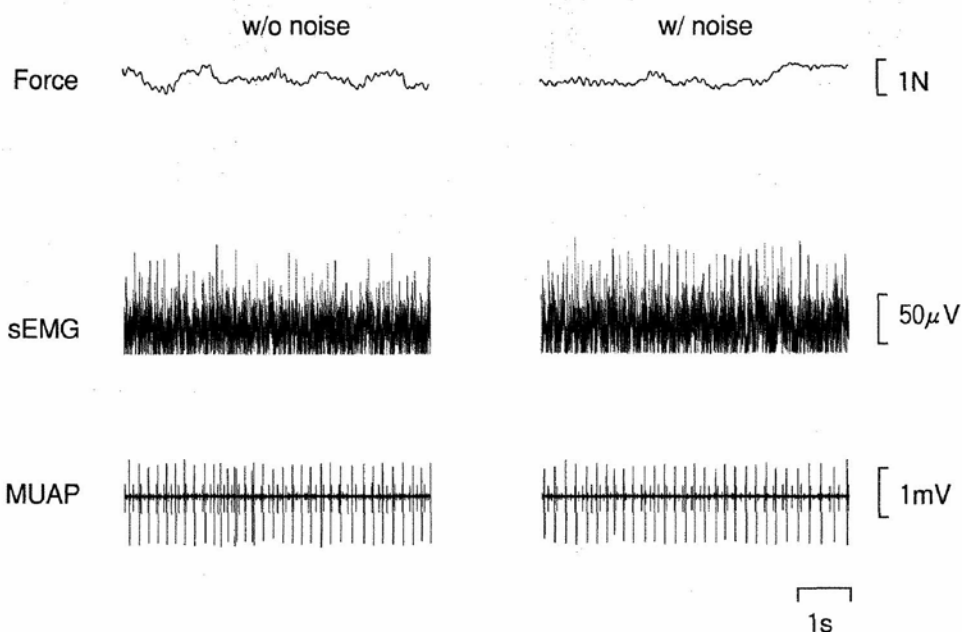


図4 A: Representative examples of plantar flexion force, surface EMG (sEMG), and motor unit action potential (MUAP) during sustained contractions at 5% of MVC with (right panels) and without (left panels) electrical noise stimulation.

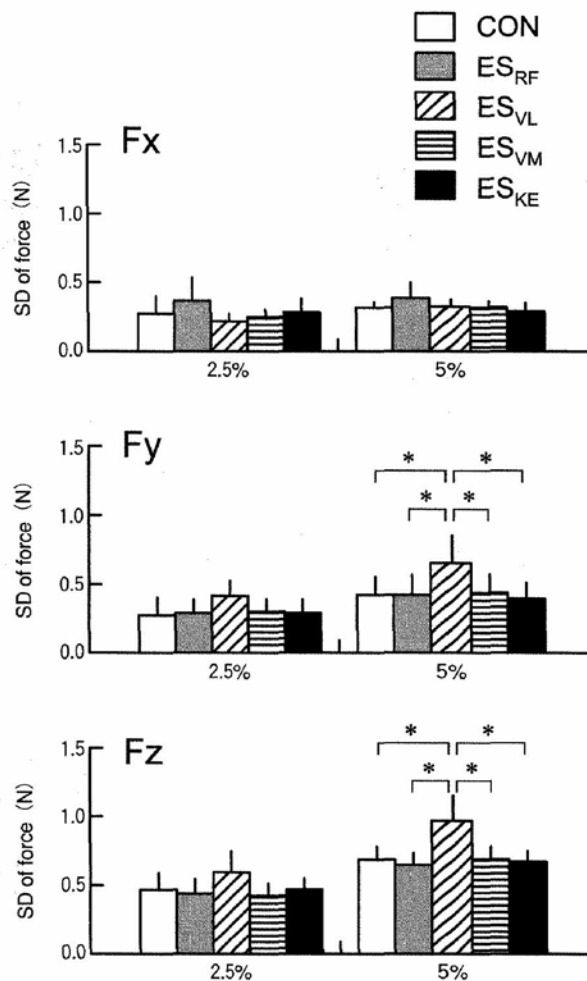


図3 Values (mean $\pm$ SEM) from 5 subjects of standard deviation (SD) of F_x , F_y , and F_z forces during sustained contractions at 2.5% and 5% of MVC in CON (open bars), ES_{RF} (shaded bars), ES_{VL} (hatched bars), ES_{VM} (crossed bars), and ES_{KE} (closed bars). * significant difference between the indicated pair ($P < 0.05$).

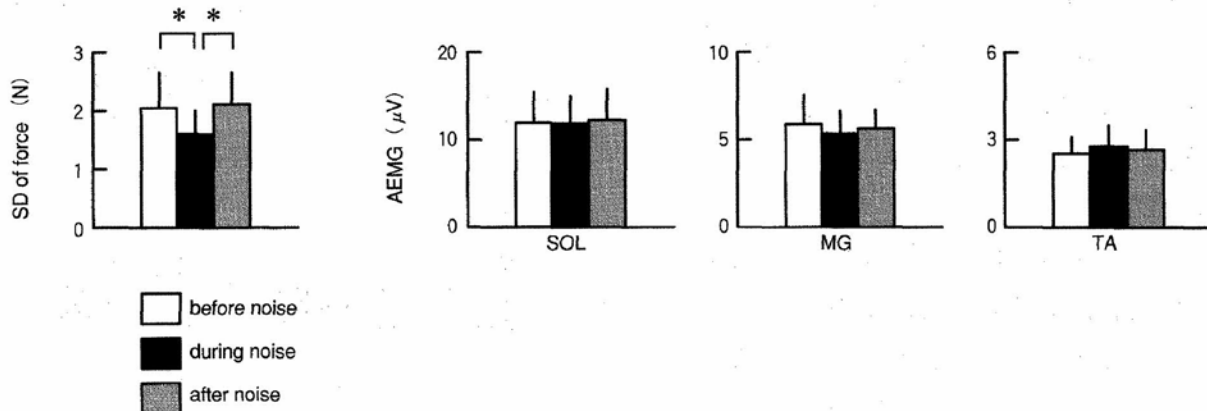


図5 Values (mean ± SEM) from 5 subjects of SD of force, averaged amplitude of EMG (AEMG) of soleus (SOL), medial gastrocnemius (MG), and tibialis anterior (TA) muscles during sustained contraction before noise stimulation (open bars), during noise stimulation (closed bars), and after noise stimulation (shaded bars). Before and after noise stimulations mean condition without ES. * significant difference between the indicated pair ($P < 0.05$).

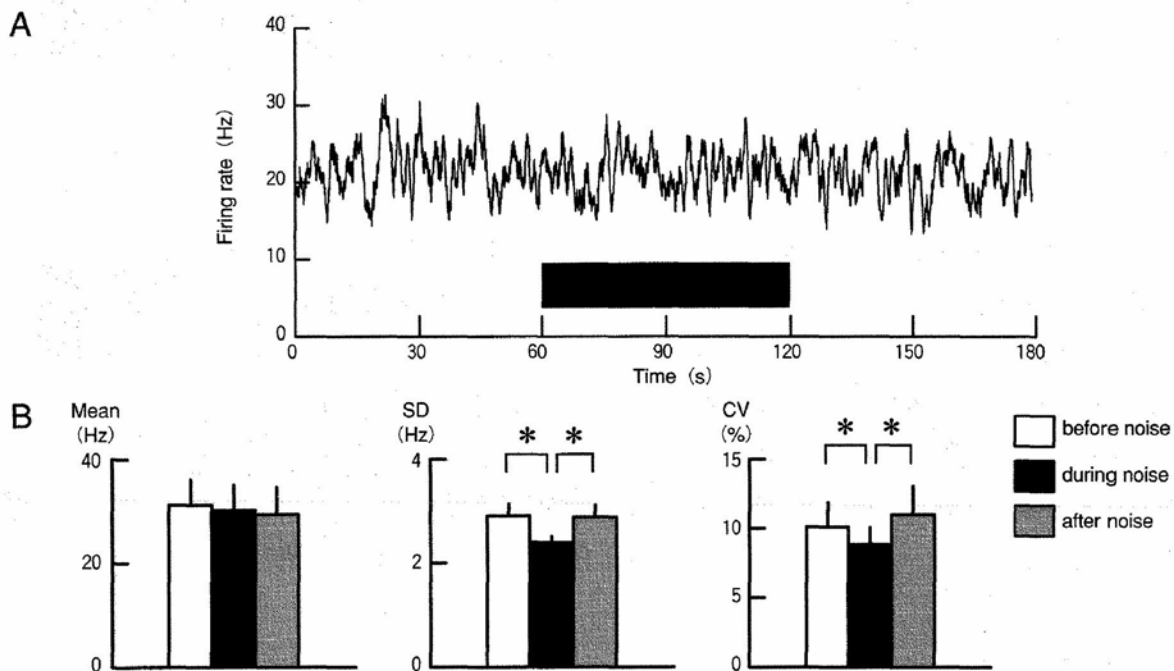


図6 A: Typical examples of MUAP firing rate during sustained plantar flexion for 180-s with and without electrical noise stimulation. Closed area indicates period of noise electrical stimulation to tibialis nerve in the popliteal fossa. B: Group-mean values (mean ± SEM) from 5 subjects of mean values of firing rate, SD of firing rate, and coefficient of variation (CV) of firing rate before noise stimulation (open bars), during noise stimulation (closed bars), and after noise stimulation (shaded bars). * significant difference between the indicated pair ($P < 0.05$).

発火頻度の平均値はノイズの有無で差はなかったが、その変動 (SDおよびCV) は電氣的ノイズにより有意に小さくなった (図6 B)。

ノイズの有無により MUAP 波形が劇的に変化した例を図7に示した。ノイズ刺激停止の約1秒後に大きな振幅の活動電位が発現した。この結果は、たとえ閾値以下の電気ノイズでも運動単位の

動員パターンを変化させることを意味している。

3. 考 察

本研究は、物理学の概念である確立共振²⁾を用いた電氣的ノイズ刺激により協働筋の力調節能力が改善するか否かを検討した。

力調節能力は、発揮張力レベル、収縮様式、筋

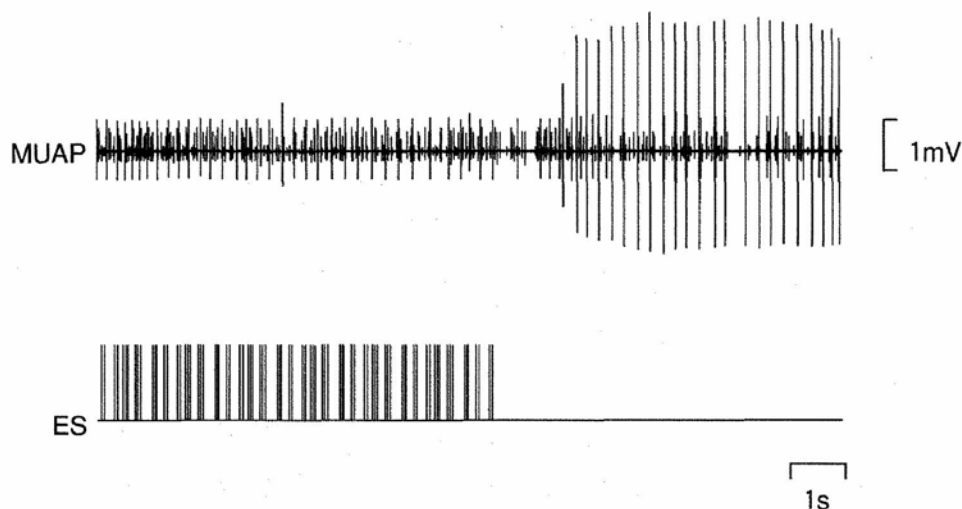


図7 An example of dramatic change in MUAP when electrical noise stimulation (ES) terminated.

群, 被検者の年齢, 身体活動レベルに依存する⁵⁾. 高齢者の力調節能力は特に劣ることが多くの研究により報告されている⁴⁾. また, 不活動により力調節能力が低下することも指摘されている¹⁶⁾. 力調節能力の低下は直接日常生活に対して悪影響を及ぼす. 実際, 力調節能力と立位バランスには強い相関があることが知られている¹¹⁾. そのため, 力調節能力を向上させるトレーニングに関する研究が多くの研究グループにより行われてきた (例えば Galganski ら⁷⁾). しかしながら, 運動機能が劣りかつ筋量の少ない高齢者にとって運動およびレジスタンストレーニングは外科的および内科的危険性が伴う. そこで, 本研究は高齢者にとってより安全かつ効果的な力調節能力向上のためにノイズ刺激に着目した. ノイズ刺激強度は極めて小さいものの, 神経線維や筋紡錘などの非線形応答を示す組織の機能を高める効果がある²⁾. 本研究では, このノイズ刺激がQOLに重要とされる下肢筋群の力調節能力を向上させるか否かを検討した.

3. 1 電氣的ノイズ刺激による膝関節伸展筋の力調節能力の変化

下肢筋群は複数の筋群で構成されているため, 単一筋に比べ力調節能力を向上させる要因は複雑

になる^{7, 9, 12)}. したがって, 本研究では協働筋個々にノイズ刺激を適応するために電気刺激用の電極を運動点上から筋内に挿入した¹⁸⁾. その結果, VLにノイズ刺激を与えたときのみ発揮張力の変動は増加した. このことは, 閾値以下の刺激でも確率共振の存在により筋の活動が変調することを意味している. 筋内電気刺激は神経線維そのものではなく最終効果器である筋線維の興奮収縮を促進すると考えられる. したがって, ノイズ刺激により筋線維の活動の感受性 (ミオシン軽鎖のリン酸化, カルシウムイオンの取り込みなど¹⁷⁾) が向上し, その結果として個々の筋線維の発揮張力が電気刺激により同期したこと⁶⁾ が発揮張力の変動の増大に関与したと考えられる. この増大がVLのみに見られたことは, VLが他の協働筋よりもPCSAが大きく¹⁾, 膝関節伸展力にもっとも影響を及ぼしていることが考えられる. しかし, RFとVLとVMにノイズ刺激を与えても力調節能力は変化しなかった. 発揮張力の方向性に着目すると, FzのみならずFyの変動が大きい. Fyのマイナス方向は外側方向を意味しているため, VLがFy方向の力発揮の変動に強く影響を及ぼしている. したがって, VLのみにノイズ刺激を与えたときのみ力調節能力に影響を与えたという本研究の結果は, 力発揮方向の横方向への偏りが協

働筋の力調節能力の優劣に関与している可能性を示唆するものである。

3. 2 電氣的ノイズ刺激による足関節伸展筋の力調節能力の変化

実験2では、神経線維の閾値応答に着目するために、脛骨神経に電氣的ノイズ刺激を与えたときの足関節底屈の力調節能力を検討した。ノイズ刺激により足関節底屈のSDは有意に減少した。SOL, MGおよびその拮抗筋のAEMGは変化しなかったことから協働筋内および主動筋-拮抗筋の活動バランスが力変動に影響を与えたとは考えにくい¹²⁾。そこで実験2では、運動単位の発火パターンを検討した。発火頻度の平均値はノイズ刺激の影響は受けなかった。一方、発火頻度の変動(SDおよびCV)は、ノイズ刺激により有意に減少した。高齢者は若齢者に比して力調節課題時の運動単位発火頻度の変動が大きき¹⁵⁾、この変動の大きさが高齢者の力調節能力の悪化に関連することが指摘されている。本研究の結果は、ノイズ刺激により運動単位発火頻度の変動が小さくなり、その結果として力調節能力が向上したと考えられる。また、ノイズ刺激を停止したと同時に振幅の大きな活動電位の持続的発火が観察された(図7)。相対的に大きな振幅の活動電位は発揮張力も大きく、筋の機械的活動を反映する筋音図信号の振幅、さらには力出力の振幅も大きい¹⁸⁾。したがって、ノイズ刺激は大きな振幅の高閾値運動単位の発火を抑制し、その結果として発揮張力の変動を小さくする要因になったと考えられる。実験2では実験1と異なり運動神経線維の閾値応答に着目した。実験1では発揮張力の変動が大きくなったのに対し、実験2ではその変動が小さくなった。これは、運動神経線維の閾値応答が運動単位の発火頻度の安定性、相対的に大きな運動単位動員の抑制に起因していると推察された。

結 論

本研究は、確率共振の概念を用いた電氣的ノイズ刺激により協働筋の力調節能力が改善するか否かを検討した。電気刺激を感じない極めて低い電圧でもノイズ刺激を印可することで力調節能力は変調することが明らかになった。神経線維に電氣的ノイズ刺激を与えると協働筋の力調節能力は向上し、これには運動単位の発火頻度の安定性が寄与していることが示唆された。本研究の結果、力調節能力を向上させる手法として、従来の運動・レジスタンストレーニングではなく電氣的ノイズ刺激が有効であると考えられた。

謝 辞

ワイヤー電極法による運動単位の導出に関して森谷敏夫先生(京都大学大学院人間・環境学研究科教授)の協力を得た。ここに記して深く感謝の意を表します。本研究に対しまして助成を賜りました(財)石本記念デサントスポーツ科学振興財団に深く感謝申し上げます。

文 献

- 1) Akima H., Kubo K., Imai M., Kanehisa H., Suzuki Y., Gunji A., Fukunaga T.: Inactivity and muscle: effect of resistance training during bed rest on muscle size in the lower limb., *Acta. Physiol. Scand.*, 172, 269-278 (2001)
- 2) Cordo P., Inglis J.T., Verschueren S., Collins J.J., Merfeld D.M., Rosenblum S., Buckley S., Moss F.: Noise in human muscle spindles., *Nature*, 383, 769-770 (1996)
- 3) Christou E.A., Carlton L.G.: Age and contraction type influence motor output variability in rapid discrete tasks., *J. Appl. Physiol.*, 93, 489-498 (2002)
- 4) Enoka R.M., Burnett R.A., Graves A.E., Kornatz K.W., Laidlaw H.: Task- and age- dependent variations in steadiness., *Prog. Brain Res.*, 123, 389-395 (1999)
- 5) Enoka R.M., Christou E.A., Hunter S.K., Kornatz

- K.W., Semmler J.G., Taylor A.M., Tracy B.L.: Mechanisms that contribute to differences in motor performance between young and old adults., *J. Electromyogr. Kinesiol.*, 13, 1-12 (2003)
- 6) Freund H.-J.: Motor unit and muscle activity in voluntary motor control., *Physiol. Rev.*, 63, 387-436 (1983)
- 7) Galganski M.E., Fuglevand A.J., Enoke R.M.: Reduced control of motor output in a human hand muscle of elderly subjects during submaximal contractions., *J. Neurophysiol.*, 69, 2108-2115 (1993)
- 8) Graves A.E., Kornatz K.W., Enoke R.M.: Older adults use a unique strategy to lift inertial loads with elbow flexor muscles., *J. Neurophysiol.*, 83, 2030-2039 (2000)
- 9) Kouzaki M.: Significant roles of synergistic muscles in human redundant and complicated activities., *Int. J. Sport Health Sci.*, 3, 181-193 (2005)
- 10) Kouzaki M., Shinohara M.: The frequency of alternate muscle activity is associated with the attenuation in muscle fatigue., *J. Appl. Physiol.*, 101, 715-720 (2006)
- 11) Kouzaki M., Shinohara M.: Steadiness in plantar flexor muscles and its relation to postural sway in young and elderly adults., *Muscle Nerve*, in Press (2009)
- 12) Kouzaki M., Shinohara M., Masani K., and Fukunaga T.: Force fluctuations are modulated by alternate muscle activity of knee extensor synergists during low-level sustained contraction., *J. Appl. Physiol.*, 97, 2121-2131 (2004)
- 13) Kouzaki M., Shinohara M., Masani K., Kanehisa H., and Fukunaga T.: Alternate muscle activity observed between knee extensor synergists during low-level sustained contractions., *J. Appl. Physiol.*, 93, 675-684 (2002)
- 14) Kouzaki M., Shinohara M., Masani K., Tachi M., Kanehisa H., and Fukunaga T.: Local blood circulation among knee extensor synergists in relation to alternate muscle activity during low-level sustained contractions., *J. Appl. Physiol.*, 95, 49-56 (2003)
- 15) Laidlaw D.H., Bilodeau M., Enoke R.M.: Steadiness is reduced and motor unit discharge is more variable in old adults. *Muscle Nerve*, 23, 600-612 (2000)
- 16) Shinohara M., Yoshitake Y., Kouzaki M., Fukuoka H., Fukunaga T.: Strength training counteracts motor performance losses during bed rest., *J. Appl. Physiol.*, 95, 1485-1492 (2003)
- 17) Sweeney H.L., Bowman B.F., Stull J.T.: Myosin light chain phosphorylation in vertebrate striated muscle: regulation and function., *Am. J. Physiol.*, 264, C1085-1095 (1993)
- 18) Yoshitake Y., Shinohara M., Ue H., Moritani T.: Characteristics of surface mechanomyogram are dependent on development of fusion of motor units in humans., *J. Appl. Physiol.*, 93, 1744-1752 (2002)