

# 立位中の転倒恐怖心が下肢筋脊髄興奮性に与える 影響の解明

東京大学大学院	高橋 涼 吾
(共同研究者) 同	金子 直 嗣
同	石川 慶 一
フリードリヒ・ シラー大学イエーナ	佐藤 和 之
東京大学大学院	益城 優 芽

## Effects of Fear of Falling on Spinal Motoneuron Excitability of Lower-Limb Muscle During Standing Posture

by

Ryogo Takahashi, Naotsugu Kaneko,  
Keiichi Ishikawa, Yume Mashiki  
*The University of Tokyo*  
Kazuyuki Sato  
*Friedrich Schiller University Jena*

### ABSTRACT

Standing posture, which is fundamental to various movements and essential for daily life, can be destabilized by various factors, ultimately increasing the risk of falling. One of the factors that increases the risk of falling is the fear of falling. Besides, the activity of the lower limb muscles is crucial for maintaining postural balance, and this muscle activity is generated by the excitation of spinal motor neurons (spinal MNs). Therefore, the purpose of this study was to investigate how fear of falling during standing posture influences the excitability of spinal MNs in the lower limb muscles. Eleven adult males participated in the experiment, performing a static standing task

for 90 seconds while wearing a head-mounted display. The task was conducted under three conditions with different levels of induced fear of falling (Low-threat, Medium-threat, and High-threat conditions). During each condition, transcutaneous spinal cord stimulation (tSCS) was applied to a lumbar region 15 times. The motor-evoked responses from the vastus lateralis, biceps femoris, tibialis anterior, soleus, medial gastrocnemius, and lateral gastrocnemius muscles were recorded as spinal reflexes. The results showed that the spinal reflex amplitude of the tibialis anterior muscle was significantly increased in the High-threat condition compared to the Low-threat condition. In contrast, no significant differences in the spinal reflex amplitudes were observed in the other muscles among conditions. Our findings indicate that the fear of falling facilitates the excitability of spinal MNs in the tibialis anterior muscle during standing posture.

#### キーワード

姿勢制御, 転倒恐怖心, 姿勢不安, 脊髄興奮性, 仮想空間

#### Keyword

Postural control, Fear of falling, Postural threat, Spinal motoneuron excitability, Virtual reality

#### 要 旨

様々な動作の基本であり生活に必要不可欠な立位姿勢は、諸要因によってそのバランスの低下、ひいては転倒リスクの増大をもたらす。これらの要因の一つに、転倒に対する恐怖心が挙げられる。また、下肢筋の活動は立位バランスの維持に重要であり、筋活動は脊髄運動ニューロン（脊髄MN）が興奮することで生じる。よって、本研究の目的は、立位中の転倒恐怖心が下肢筋の脊髄MN興奮性に与える影響を解明することとした。11名の成人男性が実験に参加し、仮想空間に誘導するヘッドマウントディスプレイを着用して静止立位課題を90秒間行った。課題は惹起される転倒恐怖心のレベルが異なる3つの条件下でそれぞれ行われた（Low-threat条件、Medium-threat条件、High-threat条件）。各条件にて、被験者は腰部への経皮的脊髄電気刺激（transcutaneous spinal

cord stimulation: tSCS）を計15回受けた。その際、外側広筋、大腿二頭筋長頭、前脛骨筋、ヒラメ筋、腓腹筋内側頭、および腓腹筋外側頭から得られる筋応答を脊髄反射として記録した。結果として、High-threat条件にてLow-threat条件と比較して前脛骨筋の脊髄反射振幅が有意に増大した。一方で、他の筋の脊髄反射振幅については、条件間で有意差が確認されなかった。以上より、立位中の転倒恐怖心は前脛骨筋の脊髄MN興奮性を促通させることが明らかとなった。

#### 諸 言

立位は、歩行や走行をはじめとする様々な動作に関わる基本姿勢であり、我々の生活に欠かせない。我々は立位姿勢を何気なく維持しているが、実際には脳や脊髄といった中枢神経系による骨格筋の巧緻な制御を通じて、そのバランスが保たれている<sup>1,2)</sup>。ひとたび、加齢、疾患、外部環境等

の諸要因によって立位バランスが低下すれば、転倒リスクの増大を招きかねない。転倒リスクを高める要因の一つに、「転倒に対する恐怖心」が挙げられる。実際に、転倒恐怖心が強い人ほどその後の転倒確率が高いことが示されている<sup>3)</sup>。したがって、転倒恐怖心が立位制御を担う中枢神経系に与える影響を解明することは、転倒恐怖心を抱く高齢者や疾患患者のリハビリテーションや治療に有用な基礎知見を提供できることから、重要な意義を持つ。

立位のバランス維持には、中枢神経系の中でも低次に分類される脊髄内の機構が深く関与する。特に、脊髄運動ニューロン（以下、脊髄MN）は、骨格筋に運動指令を发出する最終部位であり、その興奮性は最終的な筋力発揮に影響する。また、全身の骨格筋の中でも、特に下肢筋の活動は立位バランスの維持に重要であることが示されている<sup>4)</sup>。したがって、下肢筋の脊髄MN興奮性に着目することは、転倒恐怖心による中枢神経系への影響を解明する上で鍵となる。Horslenらは、背景筋活動の影響を排除した状態で、立位中のヒラメ筋のH反射を測定し、転倒恐怖心がヒラメ筋の脊髄MN興奮性に与える影響は小さいと報告している<sup>5)</sup>。後に、ヒラメ筋に加えて腓腹筋内側頭の脊髄MN興奮性も転倒恐怖心の影響を受けにくいとの報告がなされている<sup>6)</sup>。一方で、転倒恐怖心がヒラメ筋と腓腹筋内側頭以外の下肢筋の脊髄MNに与える影響については検討がなされていない。脊髄MN興奮性は上位中枢や末梢の感覚器官といった様々な起源からの入力によって変調されるが、その入力起源は下肢筋間で均一ではなく異なることが示されている。例えば、大脳皮質運動野から脊髄MNへの投射は、下肢の近位筋よりも遠位筋の方がその接続が強いことが報告されている<sup>7)</sup>。したがって、ヒラメ筋や腓腹筋内側頭とは異なる脊髄MN興奮性の変調が、他の下肢筋では観察される可能性がある。

転倒恐怖心と脊髄MN興奮性の関連についてヒラメ筋と腓腹筋内側頭のみ測定されてきた理由として、H反射は誘発可能な筋に限られていること、さらに複数筋から同時に誘発することが困難という技術的課題が関係しているかもしれない<sup>2)</sup>。近年、この技術的課題を解決する手法として、経皮的脊髄電気刺激（transcutaneous spinal cord stimulation: tSCS）が考案された<sup>8)</sup>。tSCSは、腰部から経皮的に脊髄後根を電気刺激する手法であり、下肢筋から網羅的に脊髄反射を誘発することができる。tSCSによって誘発される脊髄反射は単シナプス性であることから、H反射同様に脊髄MNの興奮性の指標として使用することができる<sup>8)</sup>。tSCSを使用することで、転倒恐怖心による下肢筋全体の脊髄MN興奮性の変調を解明できると考えられる。

以上より、本研究の目的は、tSCSを使用して転倒恐怖心が下肢筋の脊髄MN興奮性に与える影響を解明することとした。本研究の達成を通じて、転倒リスク軽減に向けたリハビリテーション・治療法開発に関わる基礎知見の提供を目指す。

## 1. 方法

### 1.1 被験者

被験者は、健康成人男性11名（平均値±標準偏差、年齢：25.2±5.2歳、身長：172.0±5.8cm、体重：64.3±8.5 kg）を対象とした。実験に先立ち、被験者に対して実験の目的、方法、および危険性について説明し、実験参加への同意を得た。本研究は、東京大学の「ヒトを対象とした実験研究に関する倫理審査委員会」の承認を得て実施された（課題番号：533）。

### 1.2 データ収集

#### 1.2.1 表面筋電図

右脚の内側広筋（VM）、大腿二頭筋長頭（BF）、前脛骨筋（TA）、ヒラメ筋（SOL）、腓腹筋内側

頭 (MG)、および腓腹筋外側頭 (LG) の表面筋電図を取得するために、筋腹に2つの電極を貼付した (Vitrode F-150S, 日本光電工業社, 日本)。電極間距離は20mmとした。筋電図信号は生体信号用アンプ (AB-611J) にて、遮断周波数15 - 1000 Hz でフィルタリングされ、1000倍に増幅された。その後、AD変換器 (PowerLab 16SP, ADInstruments社, オーストラリア) によってコンピューター上に記録された。サンプリング周波数は4000 Hzであった。

### 1. 2. 2 皮膚電気活動 (Electrodermal activity: EDA)

課題中 (1. 4 参照) の交感神経系活動を定量するために、右手の中指と人差し指に貼付した電極 (Vitrode F-150S, 日本光電工業社, 日本) からEDAを計測した。EDAの信号は専用アンプ (AP-U030, ミユキ技研社, 日本) で100倍に増幅された後、AD変換器 (MP208, ミユキ技研社, 日本) によってコンピューター上に記録された。サンプリング周波数は1000 Hzであった。

### 1. 3 経皮的脊髄電気刺激 (transcutaneous Spinal Cord Stimulation: tSCS)

tSCSには、定電流刺激装置 (DS7A, Digitimer社, 英国) から出力されるパルス幅1msの短形波電流刺激を使用した。陽極 (100mm × 75mm) を胸骨剣状突起と臍の間の腹部に、陰極 (50mm × 50mm) を背部正中線の腰椎棘突起直上の皮膚に貼付した。実験に先立ち、静止立位にて被験筋から最も大きな反射が得られる位置に陰極を貼付した。その結果、全ての被験者において、第1と第2腰椎棘突起間に陰極を貼付した。

続いて、被験者は静止立位を保持した状態で、刺激強度を30mAから100mAまで10mA間隔で漸増させ、各刺激強度で5回ずつtSCSを受けた。刺激強度に対する脊髄反射振幅で表される入力-出力曲線の傾斜が最大となる刺激強度を選定し、

課題で使用した。

tSCSによって得られた筋電図 (EMG) 応答が脊髄反射であることを確かめるために、課題で使用する刺激強度にて、tSCSを50msの間隔で2連発刺激した。この2連発刺激を8回行い、1回目と2回目の刺激に対するEMG応答の振幅の平均値をそれぞれ算出し、2回目のEMG応答振幅が1回目と比較して減弱しているかを確認した。tSCSが脊髄反射を誘発している場合、感覚神経から脊髄MNへのシナプス伝達物質の枯渇によって、2回目のEMG応答は1回目と比較して減衰する。この性質を利用して、脊髄反射が適切に誘発できているかを確認することができる<sup>9)</sup>。2回目のEMG応答が減弱していない被験者については、課題中の脊髄反射の解析から除外した。その結果、脊髄反射の解析はVMでは10名分、その他の筋では11名分のデータに対して行われた。

### 1. 4 実験課題

被験者はヘッドマウントディスプレイ (Meta Quest 2, Meta社, 米国) を着用し、90秒間の静止立位課題を行った。課題中、被験者は快適な足幅で立ち、両腕はリラックスさせて体幹に沿わせるように指示された。静止立位課題は、惹起される転倒恐怖心のレベルが異なる3つの条件下 (Low-threat条件, Medium-threat条件, High-threat条件) でそれぞれ行われた。Low-threat条件では、被験者は実験室の床上に立ち、低所空間に曝露される仮想空間 (VR) を体験した (図1A)。Medium-threat条件では、被験者は高さ45cm, 縦28cm, 横90cmの台上 (DWA-2845, ピカコーポレーション, 日本) に立ち、Low-threat条件同様に低所に曝露されるVRを体験した。High-threat条件では、Medium-threat条件と同様に被験者は高さ45cmの台上に立ち、高所に曝露されるVRを体験した (図1B)。先行研究より、VR上での高所への曝露は、実空間と同様に転倒恐怖心を

### (A) 低所空間



### (B) 高所空間



図1 ヘッドマウントディスプレイにて実際に表示されたVRのスナップショット  
(A) 低所空間はLow-threat条件とMedium-threat条件, (B) 高所空間はHigh-threat条件にて使用された。

誘発できることが報告されている<sup>10)</sup>。使用したVRは、ゲーム開発プラットフォームUnity (ver. 2021.3.5f1, Unity technologies社, 米国) によって作成された。各実験条件にて、被験者はtSCSを6秒間隔で15回受けた。課題間には座位休憩を2分間設けた。

#### 1. 5 データ解析

課題中に得られた脊髄反射が背景筋活動 (background EMG: bEMG) の影響を受けていないことを確認するために、tSCSのタイミングから50ms前までの時間窓にて、各筋の筋電図信号の二乗平均平方根 (Root Mean Square: RMS) を算出した。各実験条件にて得られた15回分のRMSを平均化することでbEMGを定量した。

脊髄反射の振幅は、tSCS後に筋電図上に出現する応答のpeak-to-peakを算出することで定量した。各実験条件にて得られた15回の脊髄反射振幅を平均化した。

EDA信号は、オフラインで遮断周波数1 Hzのローパスフィルタを適用することで高周波ノイズを除去した。次に、tSCSのタイミングから1s前までの時間窓にてEDAの平均値を算出した<sup>11)</sup>。各実験条件にて15回分のEDA平均値を平均化することで交感神経活動を定量した。

bEMG, 脊髄反射振幅, および交感神経活動について、Low-threat条件で得られた値を100%として、Medium-threat条件とHigh-threat条件を正規化した。

#### 1. 6 統計解析

全ての実験条件間の差を検定するために、Low-threat条件 vs Medium-threat条件, Low-threat条件 vs High-threat条件, およびMedium-threat条件 vs High-threat条件にてWilcoxonの符号付順位検定を行った。p値の補正にはFalse Discovery Rateの方法を使用した。有意水準は5%未満とした。

#### 2. 結果

表1は、bEMG, 脊髄反射, および交感神経活動の統計解析の結果を示したものである。

##### 2. 1 bEMG

表2は、Low-threat条件で正規化されていないbEMGの値を示したものである。Low-threat条件で正規化されたデータは図2に示されている。全ての筋について、正規化されたbEMGの条件間の有意差は確認されなかった (全て $p > 0.05$ ) [表1; 図2]。



表1 bEMG, 脊髄反射, および交感神経活動の統計解析の結果

	Low-threat vs Medium-threat			Low-threat vs High-threat			Medium-threat vs High-threat		
	Z	p-value	r	Z	p-value	r	Z	p-value	r
<b>bEMG</b>									
VM	-11.0	0.158	0.600	-9.0	0.158	0.673	29.0	0.922	0.055
BF	36.0	0.831	0.091	52.0	0.305	0.576	47.0	0.360	0.424
TA	-24.0	0.465	0.273	-19.0	0.465	0.424	-23.0	0.465	0.303
SOL	-19.0	0.697	0.424	-24.0	0.697	0.273	33.0	1.000	0.000
MG	-13.0	0.125	0.606	-27.0	0.638	0.182	54.0	0.125	0.636
LG	-13.0	0.125	0.606	-11.0	0.125	0.667	-24.0	0.465	0.273
<b>脊髄反射</b>									
VM	31.0	0.770	0.127	-17.0	0.770	0.382	-23.0	0.770	0.164
BF	39.0	0.898	0.182	43.0	0.898	0.303	35.0	0.898	0.061
TA	-19.0	0.360	0.424	-6.0	0.041	0.818	-23.0	0.413	0.303
SOL	41.0	0.779	0.242	35.0	0.898	0.061	-21.0	0.779	0.364
MG	-32.0	0.966	0.030	34.0	0.966	0.030	-31.0	0.966	0.060
LG	-25.0	0.520	0.242	-13.0	0.249	0.606	-23.0	0.520	0.303
<b>交感神経活動</b>									
交感神経活動	36.0	0.831	0.091	-10.0	0.063	0.697	-7.0	0.056	0.788

Wilcoxonの符号付順位検定によって得られた統計量Z, FDR法によって補正されたp値, 効果量rが示されている. 有意なp値は太字で表記されている.

表2 各条件におけるbEMGの平均値と標準偏差

bEMG [ $\mu$ V]	Conditions		
	Low-threat	Medium-threat	High-threat
VM	2.68 $\pm$ 1.50	3.20 $\pm$ 1.66	3.43 $\pm$ 1.91
BF	6.07 $\pm$ 4.34	5.84 $\pm$ 5.94	4.61 $\pm$ 3.54
TA	3.94 $\pm$ 2.88	3.74 $\pm$ 1.82	4.04 $\pm$ 1.78
SOL	29.3 $\pm$ 15.0	32.0 $\pm$ 13.8	29.9 $\pm$ 10.9
MG	20.6 $\pm$ 22.8	31.6 $\pm$ 46.2	19.4 $\pm$ 16.5
LG	7.51 $\pm$ 5.03	8.32 $\pm$ 4.68	8.47 $\pm$ 4.88

Low-threat条件で正規化する前の値で記されている.

## 2. 2 脊髄反射

High-threat条件にてLow-threat条件と比較してTAの脊髄反射振幅が有意に大きかった ( $p = 0.041$ ) [表1; 図3]. 一方で, Low-threat条件とMedium-threat条件間 ( $p = 0.360$ ), Medium-threat条件とHigh-threat条件間 ( $p = 0.413$ ) にはそれぞれ有意差が確認されなかった. また, VM, BF, SOL, MG, およびLGについては全ての条件間で脊髄反射の振幅に有意差は確認されなかった (全て  $p > 0.05$ ).

## 2. 3 交感神経活動

EDAについて, いずれの条件間の比較においても, 有意差は確認されなかった (全て  $p > 0.05$ ) [表1; 図4].

## 3. 考察

本研究では, postural threatによって誘発される転倒恐怖心が, 立位中の下肢筋を支配する脊髄MN興奮性に与える影響を調べた. その結果, High-threat条件にてLow-threat条件と比較して, TAの脊髄反射が促通した [図3]. 他の下肢筋における脊髄反射の有意な変調が認められなかったことから, 転倒恐怖心が惹起されると, TAにて選択的に脊髄MNの興奮性が促通することが示された.

これまで, 電気生理的手法を中心に, 転倒恐怖心が立位制御における神経系に与える影響の解明がなされてきた. Horslenらは, 転倒恐怖心によって, ヒラメ筋の筋紡錘の感度上昇に伴う固有感覚

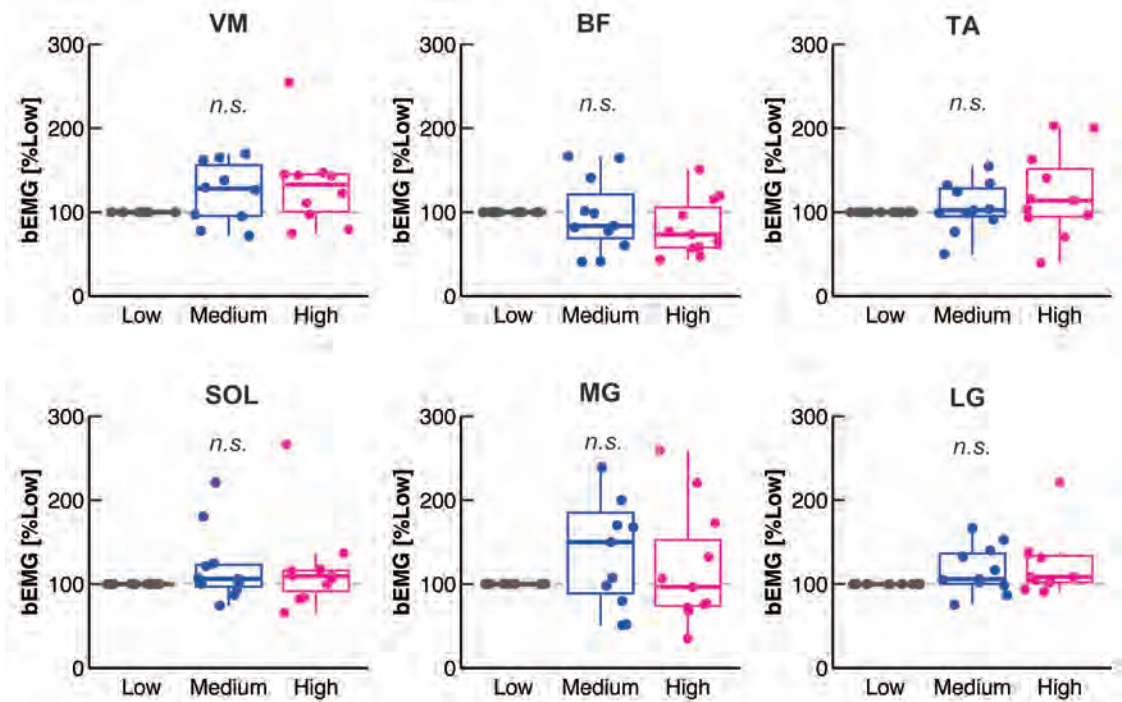


図2 各筋のbEMGの変化率

全てのデータはLow-threat条件を100%として正規化されている。箱ひげ図については、箱中の太線が中央値、箱の下端が第一四分位 (25%)、箱の上端が第三四分位 (75%)、ひげの両端が外れ値を除く最大値と最小値を示す。各点は各被験者のデータを示す。n.s.は条件間で有意差がないことを示す。

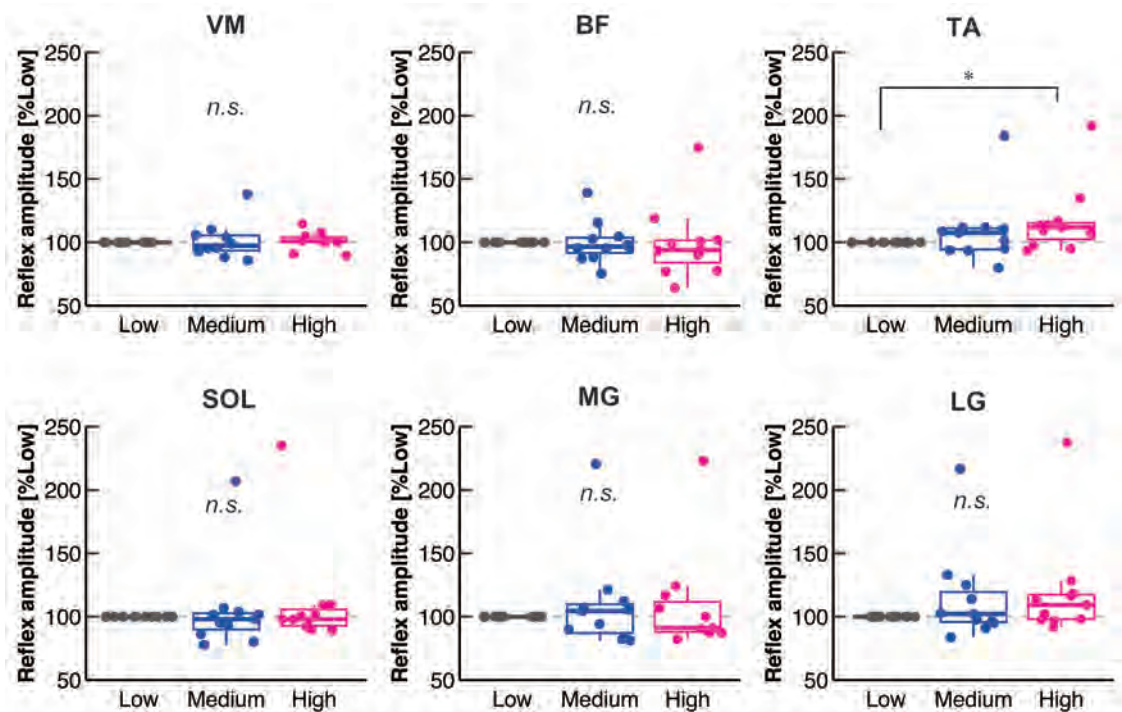


図3 各筋の脊髄反射振幅の変化率

全てのデータはLow-threat条件を100%として正規化されている。箱ひげ図については、箱中の太線が中央値、箱の下端が第一四分位 (25%)、箱の上端が第三四分位 (75%)、ひげの両端が外れ値を除く最大値と最小値を示す。各点は各被験者のデータを示す。\*は条件間の有意差 (\*:  $p < 0.05$ ), n.s.は条件間で有意差がないことを示す。

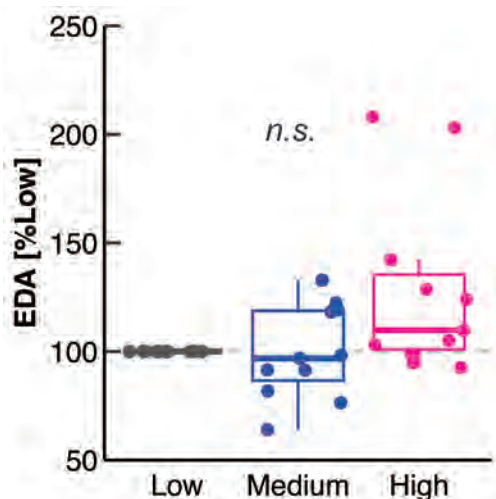


図4 各筋の交感神経活動の変化率

全てのデータは Low-threat条件を 100%として正規化されている。箱ひげ図については、箱中の太線が中央値、箱の下端が第一四分位 (25%)、箱の上端が第三四分位 (75%)、ひげの両端が外れ値を除く最大値と最小値を示す。各点は各被験者のデータを示す。n.s.は条件間で有意差がないことを示す。

フィードバックの増強を報告している<sup>5,11)</sup>。また Limらは、転倒恐怖心によって、前庭核の興奮による前庭反射の促通が下肢全体でみられると報告している<sup>12)</sup>。一方で、下肢筋において、最終的な筋への運動出力を担う脊髄MN興奮性の変調が関与するのは不明であった。本研究は、tSCSを使用することで、転倒恐怖心による脊髄MN興奮性の変調に筋特異性が存在することを初めて示すことができた。TAは、他の下肢筋とは異なるメカニズムで、転倒恐怖心に対する中枢神経系の変調が生じている可能性がある。

脊髄MNの興奮性は、末梢からの感覚入力や上位中枢からのシナプス前抑制、または運動ニューロンへの直接的な投射の影響で変調することが示されている<sup>13)</sup>。転倒恐怖心が誘発されると、立位バランスの維持は随意的・意識的に行われることから<sup>14)</sup>、TAの脊髄MN興奮性の変調に大脳皮質運動野からの入力である皮質脊髄路の興奮性変調が関与している可能性がある。実際に、TAを支配する脊髄MNは他の下肢筋と比較して皮質脊髄路を介した入力を強く受けることが示されて

いる<sup>15)</sup>。本研究の結果においてもTAでのみ脊髄MN興奮性が促通されたことは、皮質脊髄路興奮性促通の関与を示唆する。また、立位中の転倒恐怖心は足関節スティフネスの増強によって足関節を安定化させることが示されている<sup>16)</sup>。足関節の安定化が必要な状況では、TAの皮質脊髄路興奮性が促通することが報告されており<sup>17,18)</sup>、機能的な観点からもTAの脊髄MNと皮質脊髄路の興奮性促通の関与が示唆される。

TAの脊髄MN興奮性に影響を与える他の要因は、拮抗筋である下腿三頭筋による相反抑制機構である。下腿三頭筋のIa求心性線維は、抑制性介在ニューロンを介してTAの脊髄MNに投射する<sup>19)</sup>。すなわち、下腿三頭筋の脊髄反射が促通する際には、拮抗筋であるTAの脊髄反射が減弱する。しかし、本研究では下腿三頭筋、すなわち SOL, MG, およびLGの脊髄反射は転倒恐怖心によって有意に変調しなかったことから、相反抑制の影響は排除できると考えられる。

本研究の限界点として、VRによる高所刺激が交感神経系を賦活できなかつた点が挙げられる。先行研究では、転倒恐怖心が交感神経系を賦活させたとしても、SOLとMGの脊髄MN興奮性は有意に変調しないことが示されている<sup>5,6)</sup>。一方で、他の下肢筋について、交感神経系の賦活が脊髄興奮性を変調させるかについては検討がなされていないことから、今後検討する必要がある。さらなる課題として、転倒恐怖心によるTAの脊髄MN興奮性の促通が、転倒リスク増大させるかを調べる必要がある。本研究で採用した静止立位における高所への曝露は、転倒恐怖心を誘発するパラダイムとして確立されている<sup>20)</sup>。しかし、外乱が加わらない限りは転倒に至る可能性は低いと思われる。したがって、転倒恐怖心によってTAの脊髄MN興奮性を高めている際に外乱を加えることで、実際に転倒に至るかを調べるのが今後の課題である。



#### 4. 結 論

本研究では、転倒恐怖心が下肢筋の脊髄MN興奮性に与える影響を調べた。その結果、TAにおいて脊髄MN興奮性が促進することが明らかとなった。本研究により得られた成果は、転倒予防に向けたリハビリテーション・治療の開発に有用な知見になりうると考えられる。

#### 謝 辞

本研究の助成いただいた公益財団法人石本記念デサントスポーツ科学振興財団に厚く御礼申し上げます。また、本研究を遂行するにあたり東京大学の中澤公孝教授、東京国際大学の一寸木洋平准教授から多大なご協力をいただきました。心より御礼申し上げます。

#### 文 献

- 1) B.W. Dijkstra, E.M.J. Bekkers, M. Gilat, V. de Rond, R.M. Hardwick, A. Nieuwboer, Functional neuroimaging of human postural control: A systematic review with meta-analysis, *Neurosci. Biobehav. Rev.*, **115**, 351–362. <https://doi.org/10.1016/J.NEUBIOREV.2020.04.028> (2020)
- 2) Y.S. Chen, S. Zhou, Soleus H-reflex and its relation to static postural control, *Gait. Posture.*, **33**, 169–178. <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2010.12.008> (2011)
- 3) K. Uemura, M. Yamada, K. Nagai, B. Tanaka, S. Mori, N. Ichihashi, Fear of falling is associated with prolonged anticipatory postural adjustment during gait initiation under dual-task conditions in older adults, *Gait. Posture.*, **35**, 282–286. <https://doi.org/10.1016/J.GAITPOST.2011.09.100> (2012)
- 4) M. Saffer, T. Kiemel, J. Jeka, Coherence analysis of muscle activity during quiet stance, *Exp. Brain Res.*, **185**, 215–226. <https://doi.org/10.1007/s00221-007-1145-3> (2008)
- 5) B.C. Horslen, C.D. Murnaghan, J.T. Inglis, R. Chua, M.G. Carpenter, Effects of postural threat on spinal stretch reflexes: Evidence for increased muscle spindle sensitivity?, *J. Neurophysiol.*, **110**, 899–906. <https://doi.org/10.1152/jn.00065.2013> (2013)
- 6) S. Grosprêtre, P. Eon, P. Marcel-Millet, Virtual reality does not fool the brain only: spinal excitability changes during virtually simulated falling, *J. Neurophysiol.*, **129**, 368–379. <https://doi.org/10.1152/jn.00383.2022> (2023)
- 7) F. Artoni, C. Fanciullacci, F. Bertolucci, A. Panarese, S. Makeig, S. Micera, C. Chisari, Unidirectional brain to muscle connectivity reveals motor cortex control of leg muscles during stereotyped walking, *Neuroimage*, **159**, 403–416. <https://doi.org/10.1016/J.NEUROIMAGE.2017.07.013> (2017)
- 8) K. Minassian, I. Persy, F. Rattay, M.R. Dimitrijevic, C. Hofer, H. Kern, Posterior root-muscle reflexes elicited by transcutaneous stimulation of the human lumbosacral cord, *Muscle Nerve*, **35**, 327–336. <https://doi.org/10.1002/MUS.20700> (2007)
- 9) G. Courtine, S.J. Harkema, C.J. Dy, Y.P. Gerasimenko, P. Dyhre-Poulsen, Modulation of multisegmental monosynaptic responses in a variety of leg muscles during walking and running in humans, *J. Physiol.*, **582**, 1125–1139. <https://doi.org/10.1113/JPHYSIOL.2007.128447> (2007)
- 10) T.W. Cleworth, B.C. Horslen, M.G. Carpenter, Influence of real and virtual heights on standing balance, *Gait. Posture.*, **36**, 172–176. <https://doi.org/10.1016/J.GAITPOST.2012.02.010> (2012)
- 11) B.C. Horslen, M. Zaback, J.T. Inglis, J.S. Blouin, M.G. Carpenter, Increased human stretch reflex dynamic sensitivity with height-induced postural threat, *Journal of Physiology*, **596**, 5251–5265. <https://doi.org/10.1113/JP276459> (2018)
- 12) S.B. Lim, T.W. Cleworth, B.C. Horslen, J.S. Blouin, J.T. Inglis, M.G. Carpenter, Postural threat influences vestibular-evoked muscular responses, *J. Neurophysiol.*, **117**, 604–611. <https://doi.org/10.1152/jn.00712.2016> (2017)
- 13) J.E. Misiaszek, The H-reflex as a tool in neurophysiology: Its limitations and uses in understanding nervous system function, *Muscle Nerve*, **28**, 144–160. <https://doi.org/10.1002/mus.10372> (2003)
- 14) J.L. Huffman, B.C. Horslen, M.G. Carpenter, A.L. Adkin, Does increased postural threat lead to more conscious control of posture?, *Gait. Posture.*, 30528–532. <https://doi.org/10.1016/J.GAITPOST.2009.08.001> (2009)

- 15) I. Eisner-Janowicz, B. Chen, S. Sangari, M.A. Perez, Corticospinal excitability across lower limb muscles in humans, *J. Neurophysiol.*, **130**, 788–797. [https://doi.org/10.1152/JN.00207.2023/ASSET/IMAGES/LARGE/JN.00207.2023\\_F006.JPG](https://doi.org/10.1152/JN.00207.2023/ASSET/IMAGES/LARGE/JN.00207.2023_F006.JPG) (2023)
- 16) M.G. Carpenter, J.S. Frank, C.P. Silcher, G.W. Peysar, The influence of postural threat on the control of upright stance, 210–218. <https://doi.org/10.1007/s002210100681> (2001)
- 17) K. Nakazawa, N. Kawashima, H. Obata, K. Yamanaka, D. Nozaki, M. Akai, Facilitation of both stretch reflex and corticospinal pathways of the tibialis anterior muscle during standing in humans, *Neurosci. Lett.*, **338**, 53–56. [https://doi.org/10.1016/S0304-3940\(02\) 01353-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3940(02) 01353-8) (2003)
- 18) K. Fujio, H. Obata, T. Kitamura, N. Kawashima, K. Nakazawa, Corticospinal excitability is modulated as a function of postural perturbation predictability, *Front. Hum. Neurosci.*, **12**, 324128. <https://doi.org/10.3389/FNHUM.2018.00068/BIBTEX> (2018)
- 19) C. Crone, H. Hultborn, B. Jespersen, J. Nielsen, Reciprocal Ia inhibition between ankle flexors and extensors in man, *J. Physiol.*, **389**, 163–185. <https://doi.org/10.1113/JPHYSIOL.1987.SP016652> (1987)
- 20) A.L. Adkin, M.G. Carpenter, New insights on emotional contributions to human postural control, *Front. Neurol.*, **9**, 789. <https://doi.org/10.3389/fneur.2018.00789> (2018)