

静的筋収縮持続時の生理的振戦による 筋放電活動並びに循環系応答の変化

田巻 弘之¹⁾ 荻田 太¹⁾ 竹倉 宏明¹⁾ 斉藤 和人¹⁾
倉田 博¹⁾ 芝山秀太郎¹⁾ 北田 耕司²⁾ 中澤 公孝³⁾

¹⁾ 鹿屋体育大学, ²⁾ 石川工業高等専門学校, ³⁾ 国立身体障害者リハビリテーションセンター研究所

要旨：疲労誘発性の生理的振戦（Enhanced Physiological Tremor：EPT）は静的筋収縮の持続中の筋疲労により発現が促進され、指肢の機械的律動的な動揺として観察される。本研究では、健康な成人男子7名を被験者とし、最大随意収縮力（Maximal Voluntary Contraction：MVC）の30%の負荷強度で、足関節角度を120°に保持する下腿三頭筋の等尺性収縮を持続し、筋放電活動の変化並びに循環動態を観察した。その結果、律動的な群化放電サイクル（8-10Hz）を示すEPTの発現回数及びその持続時間は運動後半の方が大きかった。EPT中の下腿三頭筋各筋の放電活動は、EPT前と比較して約2倍大きかった。EPT後ではEPT前に比較し、腓腹筋の筋放電活動は有意に減少し、膝窩動脈血流量（ $\dot{Q}_{pa}$ ）及び血管コンダクタンスは有意に増大した。以上のことから、静的筋収縮を持続した場合に誘発されるEPT収束後の筋放電活動の減少は、筋内圧と関連する血管コンダクタンスや $\dot{Q}_{pa}$ の増加に貢献することが考えられ、EPT時の筋収縮の反復は筋ポンプ作用としても機能していることが示唆された。

Key words：生理的振戦，筋電図，等尺性収縮，血流量

1. 緒 言

一定強度で静的筋収縮を随意的に持続した場合、一般には、筋放電活動は時間経過に伴って漸増する様相を呈する [1]。筋収縮の持続に伴う参加運動単位の機能低下が生じた場合、筋作業に見合った筋出力を発揮するために、その低下分を順次 recruitment や rate coding によって補償している [2]。しかしながら、これら一義的な運動の神経性調節とは異なり、運動の目的に合わせた調節様式を示す場合も報告されており [3-5]、静的筋収縮であってもそれを長時間持続するために種々の調節様式が介入するものと思われる。

一定強度で等尺性収縮を持続した場合、筋疲労に伴った指肢の動揺すなわち疲労誘発性の生理的振戦（Enhanced Physiological Tremor：EPT）

が古くから観察されている [6, 7]。EPTは通常の疲労していない場合の生理的振戦と同様の振戦サイクル（8-12Hz）を示すが、病的な振戦のサイクルとは異なる。EPTの発現機序については今なお議論中であるが、生理的振戦の起源として、1) 運動ニューロン固有の発火特性、2) 8-12Hzで発火する運動ニューロンの同期化と伸張反射弓、3) 上位中枢から運動ニューロンへの律動的な入力に関連していると言われる [8-11]。これまで、このEPTの発現機序や機能的意義を検討するために、振戦期の力学的パラメータ並びに筋放電活動を記録して分析が試みられてきた。振戦期を分析対象とした場合、振戦の持続機序に触れることが可能となる。だが振戦の発現となるトリガーを検討する場合、振戦直前にその要因が内在する可能性が考えられる。しかしながら、EPT

の発現前及び後の時期を分析した報告は希少である。負荷強度が高い場合においては、このEPT発現を期に運動の継続が困難になることも分析対象外であった原因のひとつかもしれない。しかしながら、比較的運動強度が低い条件下、すなわち最大随意収縮力（Maximal voluntary Contraction：MVC）の10-30%負荷強度では、発現した振戦はやがて収束して運動継続を可能とし、これが繰り返し観察される [12]。この条件下で発現するEPT期間並びにその前後の期間を種々の方向から分析することで、EPTの運動持続における機能的な重要性について検討することが可能となる。

EPTは筋収縮の持続すなわち筋疲労性に誘発されるため、運動の持続限界ととらえられがちであった。しかしながらEPTの発現によって必ずしも運動が中断されるわけではなく、やがて収束し運動継続が可能となる事実から、筋収縮の持続を阻害する因子を除去しようと試みている期間である可能性も考えられる。したがって、神経-筋機能に関する分析に限らず、筋活動中に産生された代謝産物の除去に関与する末梢循環の変化も関連している可能性があり、EPT前後の末梢循環動態を分析に加えることで、EPTの運動継続にたいする機能的意義を検討することができる。事実、筋収縮の持続により生じる代謝産物が求心性の感覚神経を介して脊髄レベルでの神経系の調節機構に影響を及ぼすことも報告されている。すなわち、筋収縮の持続に伴う筋内pHの低下や乳酸濃度の上昇及び細胞外 K^+ 濃度の上昇が [13-15]、III群およびIV群の感覚神経線維を活動させ [16-18]、またIII、IV群神経線維は α 運動ニューロン及びEMG活動に抑制性的影響を及ぼすことが知られており [19, 20]、EPTにおける神経-筋活動と末梢循環動態との関連は深いものと考えられる。

本研究では、振戦発現と収束が繰り返し観察される30%MVCの負荷条件下で下腿三頭筋の等尺性収縮の持続を行い、EPTを誘発させ、特にその発現期間及びその前後の筋放電活動の変化並びに循環系応答の変化の特徴について分析し、EPT

が神経-筋活動及び下腿血流量に及ぼす影響並びに、静的筋収縮の持続に対するEPTの合目的性について検討した。

II. 実験方法

A. 対象者及びプロトコル

被験者は健康な成人男子7名（年齢21-34歳、身長 170.6 ± 5.6 cm、体重 64.3 ± 7.7 kg）であり、予め実験の内容等に関して十分な説明を行い、その後、実験参加の同意を得た。下腿三頭筋の長時間収縮持続作業の前に、足関節底屈の最大随意収縮（Maximal Voluntary Contraction：MVC）を行った。ロードセル（竹井機器、model 1269F）を使用して、足関節角度を 120° に設定し、長時間の筋収縮持続作業の時と同一の姿勢並びに装置を介して行った。約5秒間の等尺性最大随意収縮を各試行間に十分な休息をはさみ3回行い、最も高い値を最大筋力値とした。次に、被験者は長座姿勢で背屈方向への一定負荷に抗して、足関節角度を 120° （下腿軸に対して足底のなす角度）に保持し続ける下腿三頭筋の等尺性収縮を行った。負荷はMVC時の足関節底屈張力の30%を設定した。加重方法は、木製の円盤の円周上に作成した溝の一部と荷重とをステンレス製のワイヤーロープで連結し、足関節を軸にして円盤を指示角度まで回転させ、その状態で常に一定の荷重がかかるようにした [21]。円盤部に設置したエレクトロゴニオメーターにより足関節角度を求め、それを所定の位置（ 120 deg ）に合わせた。静的足関節底屈作業は、被験者の愁訴により与えられた負荷での筋収縮が持続できなくなるまで継続することとし、60分を超えた場合はそこで実験を終了した。これと同時に表面電極導出法により下腿三頭筋の筋電図を記録した。また、膝窩動脈における血流動態を超音波ドプラ法により定量し、同時に指動脈圧波より平均血圧を測定した。

B. 筋電図の記録

直径8mmのゴム枠銀-塩化銀双極誘導電極を使用し、電極間距離25mm、時定数0.03秒で下腿三頭筋各筋（外側腓腹筋：LG、内側腓腹筋：MG、

ヒラメ筋：SOL）から表面電極導出法により筋電図を記録した。皮膚抵抗を出来るだけ小さくするために、電極設置個所の周りの体毛を剃り、消毒用エタノールで脱脂し、さらにサンドペーパーで表皮を削った。導出された生体電気信号はポリグラフ（日本光電、RM-6000）の増幅器（日本光電、Bioelectric Amplifier AB-621G）で増幅され、それらの筋電図を検波整流し（日本光電、Integrator EI-601G）記録した（rsEMG）。得られたアナログ信号は一旦パーソナルコンピュータ（PC）に接続されたデータレコーダー（TEAC RD-135T）に保存した。その後、詳細な分析を行うためにポリグラフのサーマルアレイレコーダー（日本光電、PTA-1200）に出力し、またはアナログ/デジタル変換ボードを介してサンプリング周波数 1200Hz で PC に取り込み、波形表示・解析ソフト QuikVuII（TEAC）を用いて解析を行った。

C. 動脈血流速度及び血圧の計測

膝窩動脈における血流動態を超音波診断装置（TOSHIBA, SSH-140A）により定量した。膝窩部（前脛骨動脈、後脛骨動脈との分岐点より 1～2cm 程度上位部）に 7.5MHz の探触子をあて、B モード法により膝窩動脈画像を、パルスドプラ法により血流速度波形を得た。探触子の位置と角度に関して、2 次元動脈画像の記録からサンプルボリュームは動脈中央部に位置させ、insonation 角度は血流方向に対して 60° 以内になるようセットした。また、insonation 角度の修正は 2 次元画像の確認及びビームを斜め方向に走査可能なスラント機能により実験を通して行われた。サンプルボリュームや insonation 角度の不適切な設定によるドプラ信号の欠如やノイズの混入、不規則な波形が生じたものは分析から除外した。

膝窩動脈画像は運動開始前、運動開始直後、EPT 前後において測定された。各々得られた画像はビデオテープに連続録画し、後に画像処理・計測ソフト（Media Cybernetics, ImagePro Plus ver. 4.0）を用いて、膝窩動脈径及び血流速度積分値を計測した。血流速度積分値は連続した 5 拍以上の速度波形を対象として計測し、その平

均値を用いた。膝窩動脈血流量： $\dot{Q}_{pa}$ （ml/min）は以下のように算出した。

$$\dot{Q}_{pa} = (\text{血管径}/2)^2 \times \pi \times \text{血流速度積分値} \times \text{脈拍数}$$

振戦中においては探触子への機械的な負担を考慮し、測定が困難であったため膝窩動脈血流速度の計測は行わなかったが、EPT 終了直後直ちに測定を開始した。同時に指動脈圧波モニター（Ohmeda, Finapres 2300）を用いて血圧を測定した。被験者の左手中指にカフを装着し、テレメータ用 PC（日本電気三栄）を介して収縮期血圧、拡張期血圧及び平均血圧を 1 拍毎に記録した。

D. データ分析

各測定機器により記録された運動中の測定パラメータは、実験風景全体を撮影したビデオ画像と共に各計測機器に入力されるタイムコードシグナルで同期をはかり、分析に供した。

下腿三頭筋の静的筋収縮持続中に、筋電図の記録から確認される下腿三頭筋各筋における群化放電を伴った振戦（EPT）の発現回数及びその持続時間を計測した。なお、EPT は機械的な関節の動揺を示すことから、角速度計およびゴニオメータが動揺した期間、並びにその動きを誘発する筋の群化放電が観察される期間の両方が認められる期間を計測した。EPT 前後における筋放電活動の相対的变化を検討するため、各々 EPT 持続時間と同じ時間を EPT 前後に設定し分析対象とした。

各計測項目について、平均値および標準偏差を算出した。平均値の差の検定には、有意水準 5% で対応のある t 検定および χ^2 検定を行った。

III. 結 果

A. EPT 期間及びその前後の筋放電活動の特徴

30% MVC の負荷条件では、運動開始時に LG にも若干の筋放電活動が観察され 3 筋全てが活動参加していた。また、時間経過に伴って各筋が相補的に放電活動を増減する様相が観察された。特に、律動的な筋放電活動の急激な増大を示す場合がしばしば記録され、そのとき足関節の振戦が同

時に観察された。EPTは一旦開始されると平均 10.6 ± 2.5 秒間続いた後収束し、その後に再度発現するというパターンを繰り返した。第1回目のEPTは運動開始から平均16分目に発現し、その後、発現間のインターバル時間は漸次短くなる傾向にあった。EPT時にみられる筋放電は、集中的にグルーピングした放電（群化放電）とそれに続く相対的にサイレントな部分が律動的に繰り返され、そのサイクルは約8～10Hzであった（Figure 1）。

EPT中の平均rsEMGはEPT前と比較して、LGで2.1倍、MGで2.4倍、SOLでは1.7倍有意に（ $p < 0.05$ ）大きかった。EPTが発現した回数を全作業時間の前半と後半とで比較し、10分間当たりの回数で標準化すると、前半では 1.1 ± 0.2 回、後半では 2.4 ± 0.8 回であり、作業後半の方が約2.2倍有意に（ $p < 0.05$ ）多かった。（Figure 2B）。また、1回のEPTにおける持続時間を同様に前

半と後半とで比較すると、前半では 8.7 ± 2.7 秒、後半では 15.7 ± 2.4 秒であり、運動後半の方が1.8倍有意に（ $p < 0.05$ ）長かった（Figure 2A）。

EPT発現の前後における筋放電活動を運動開始時の値で標準化して比較したところ、EPT前と比較し、EPT後の平均rsEMGの値はLGで1.9から0.8倍へ、MGで1.6から0.9倍へ、SOLでは2.5から2.7倍へと変化した（Figure 3）。腓腹筋においてはEPT後に有意（ $p < 0.05$ ）に減少し、運動開始時の平均rsEMGレベルと差がなかった。SOLでは、EPT前後で有意な差は認められなかった。

B. EPTに伴う循環系応答の特徴

EPT前後の循環系応答を運動開始時の値で標準化して検討した。平均血圧は運動開始時から1回目のEPT前まで漸次増加した。さらに、EPT直前に大きく増大し、EPTが発現すると減少し

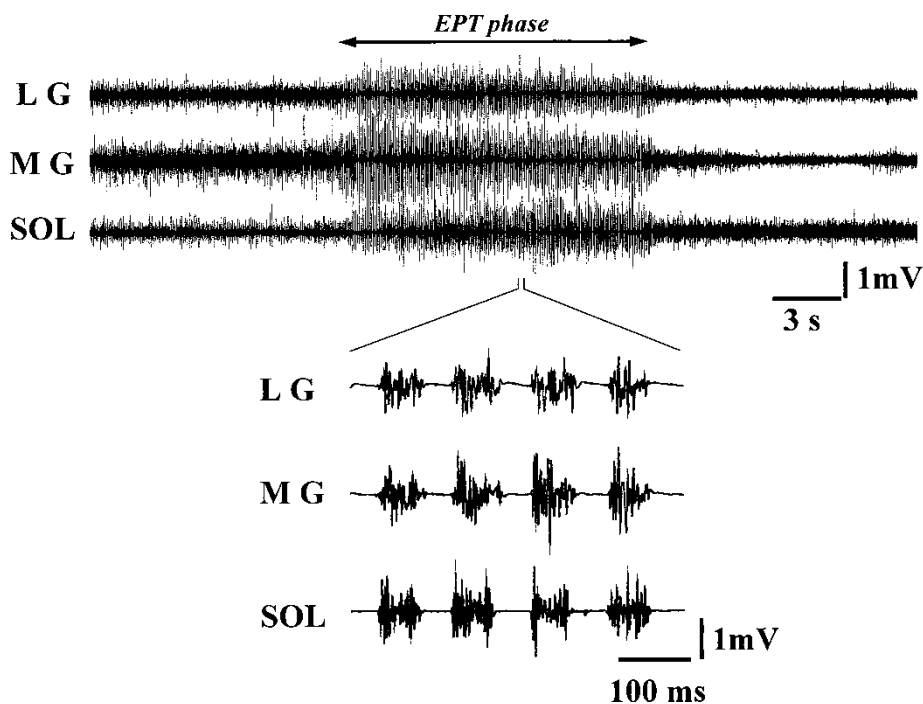


Figure 1. EMG records from LG, MG, and SOL pre-, post- and during enhanced physiological tremor (EPT) during static plantar flexion at 30% of maximal voluntary contractions. Visible tremulous rhythmic activities with EMG grouping are clearly shown. Bursts of electrical activity alternating with periods of relative silence are seen in the EMG from three muscles.

始め、EPT 後に有意に ($p < 0.05$) 減少するパターンが多かった (Figure 4). 安静時の平均血圧で標準化した場合、EPT 前に比べ EPT 後では約 12% 減少した. Figure 5 にはパルスドブラ法により得られた EPT 前後の血流速度波形を示した. 膝窩動脈径と血流速度から算出された膝窩動脈血流量は、EPT 前に比べ EPT 後に平均 2.2 倍有意

に ($p < 0.05$) 増加した (Figure 6). 血流速度と血圧から算出された血管コンダクタンスも同様に EPT 後に平均 2.4 倍有意に ($p < 0.05$) 増加した (Figure 6).

IV. 考 察

A. 静的筋収縮持続中の筋活動様式

一般に静的筋収縮を持続した場合、運動の目的に合致するような時間的・空間的な筋の選択的動員がなされることがある [3-5]. 本研究で実施された 30% MVC 負荷強度で静的筋収縮を持続した場合、機械的な振戦を引き起こす各筋の律動的な群化放電が、特徴的な活動様式として観察された. ここで発現した EPT の場合、活動参加する運動単位を 65ms 前後の時間内に同期化させ、約 50ms の休止期間において再度同期化を繰り返すという時間的調節がなされていることになる. EPT のサイクルが 8-10Hz であったことから、これまで報告されているように、8-12Hz で発火する運動ニューロンの同期化や伸張反射の関与、並びに、上位中枢から運動ニューロンへの律動的な入力等が、EPT 発現に関与するものと推察される [22]. 特に、一旦発現した EPT の持続に関して、例えば 10Hz のサイクルで 10 秒間持続した場合、群化放電を 100 回反復することになる. これ

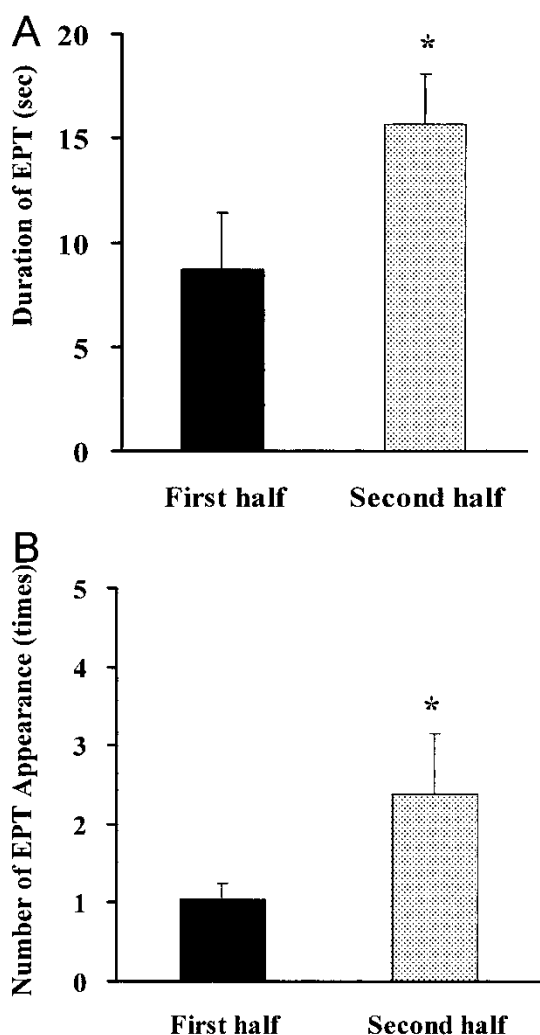


Figure 2. Comparison of duration of EPT (A) and the number of EPT events (B) between the first half and the second half for whole exercise time. The duration of EPT and the number of EPT events are greater in the second half than in the first half of all exercise times. Values are means $\pm$ S.D. *significance at $P < 0.05$.

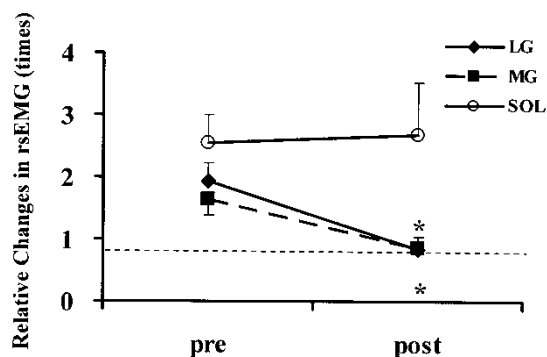


Figure 3. Relative changes in rsEMG at pre- and post-EPT normalized by the mean value of rsEMG at the beginning of static exercise. The post-EPT values were significantly decreased in LG and MG compared to the pre-EPT values. Values are means $\pm$ S.D. *significance at $P < 0.05$.

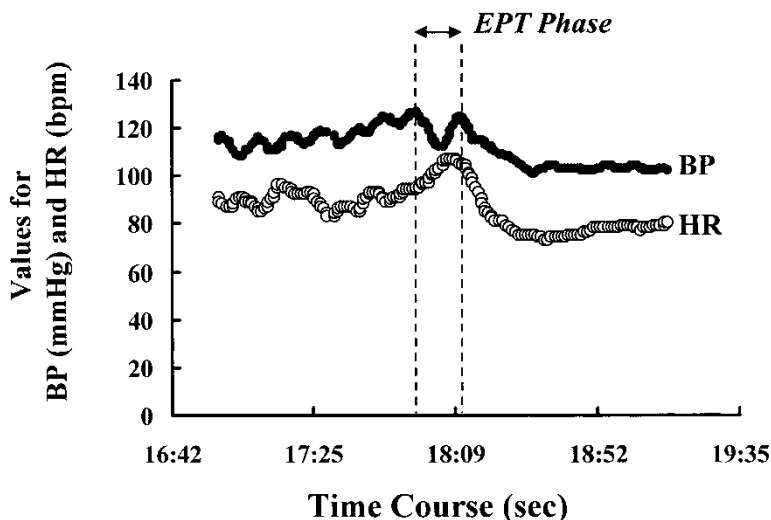


Figure 4. Typical example of time course of mean blood pressure (BP) and heart rate (HR) at pre-, post- and during EPT. Note that the sharp decrease in BP and increase in HR were observed immediately after the onset of EPT.

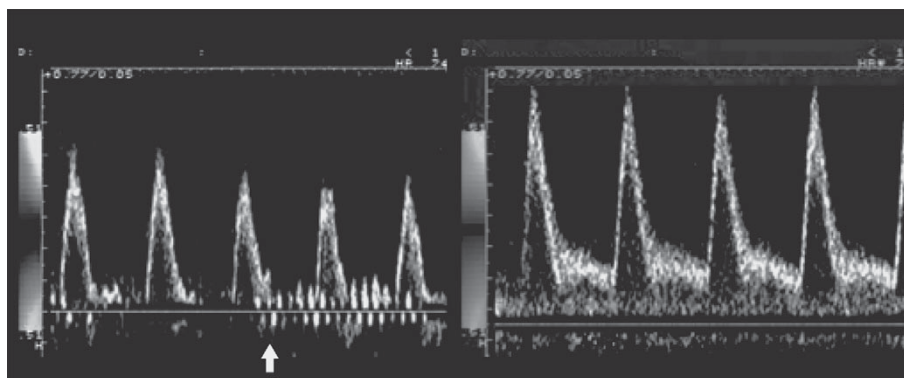


Figure 5. Doppler velocity spectra from the popliteal artery at pre- (left panel) and post-EPT (right panel) during static plantar flexion at 30% MVC. The arrow shows the onset of EPT.

を規則的に反復するためには、spinalization化されることが望まれ、EPTを持続するために伸張反射の関与が強いものと思われる [23]。また、EPT終了後の筋活動が両腓腹筋において大きく減少していた結果は、EPT前後において筋の調節様式が空間的にも異なることを示唆する。運動速度に応じてslow typeもしくはfast typeの運動単位が選択的に促進もしくは抑制されることや、静的筋活動の持続においても、閾値張力が変動する運動単位が存在が知られている [3, 5, 21]。筋

収縮の時間経過に伴って新たに動員された高閾値の運動単位がEPT後に抑制された可能性が推察された。一方、ヒラメ筋においてはEPT前後の筋放電活動に有意な差は認められず、腓腹筋と活動様式を異にした。ヒラメ筋は腓腹筋と比較してtype I線維の構成比率が高く (70%) [24]、また毛細血管密度が高く血流量もはるかに大きく [25, 26]、疲労耐性は高い。従って本実験の負荷強度では、EPT発現時点において筋収縮を持続するためにヒラメ筋は機能低下を改善する緊急性

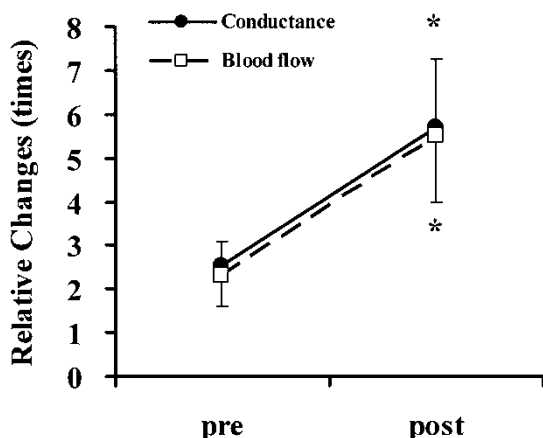


Figure 6. Relative changes in blood flow and conductance at pre- and post-EPT normalized by the mean values at the beginning of static exercise. The post-EPT values were significantly increased compared to the pre-EPT values. Values are means $\pm$ S.D. *significance at $P < 0.05$.

は腓腹筋より少ないものと考えられる。元来高い血流を保持するヒラメ筋においては、EPT後の機能的充血のために筋活動が減少方向へ進まないものと推察された。

B. 静的筋収縮持続中に発現するEPTの合目的性

本実験で観察された特徴的な筋放電活動様式は、振戦を伴った各筋の律動的な群化放電にあった。一定の強度で等尺性収縮を持続することが与えられた課題であり、合目的性という観点から考察すれば、長時間の運動持続に対して有効な活動様式が採用されているものと思われる。第一に、群化放電期間にはグルーピングした大きな放電とそれに続く放電の休止を示す期間が律動的に繰り返される。この放電と休止期間で構成された1サイクルの時間は約110-120msであり、そのうち放電期間と休止期間の割合が平均55:45であった。したがって、振戦を伴った群化放電が生じている間は、少なくとも約45%にあたる時間は活動が休止していることになる。特に、作業後半においては、群化放電が現れる頻度は前半より約2.2倍多くなり、またその持続時間も約1.8倍長くなり、放電活動の総休止時間は約4倍多くなる。こ

の活動休止が筋の機能低下の抑制や遅延に対してどの程度有効であるかは定かではないが、断続的な筋収縮ではより長く運動を継続できるということが知られている[27]。大きな放電活動と休止を律動的に繰り返す活動様式は、持続的な筋収縮活動が終始遂行される活動様式に比べ、少なくとも筋の機能低下を促進する方向へ作用する可能性は低いものと思われる。

第二に、末梢の血液循環改善に対する効果が考えられる。活動筋における代謝産物はIII・IV群感覚神経線維を活動させ[16-18]、 α 運動ニューロン及びEMG活動に抑制性的の影響を及ぼすことが知られている[19,20]。また、これら代謝産物は、筋細胞の脱分極や興奮収縮連関に対して負の影響を及ぼすことが報告されている[28]。これらを十分に除去することが不可能な血液循環の障害が生じるとそれらは蓄積し、神経系及び筋系の機能低下が生じる。その結果、規定の筋収縮力を持続するためにrecruitmentが増加した場合[1]、血管に対する機械的圧迫を増大し、血流を阻害する方向へ作用する[29]。EPT期間中は、極めて明瞭な群化放電とその休止が律動的に反復されていた。筋の収縮と弛緩の反復作用は、血管に対する機械的圧迫とその除去の反復作用に等しく、ポンプ作用[30]に類した効果がみられた期間とも考えられる。本研究においては、膝窩動脈血流量はEPT前に比べてEPT後に有意に増大した。筋収縮活動の停止期には血流量が増大するとの報告もあり[31]、EPT後に腓腹筋の筋放電活動がEPT前の半分程度に低下したことは、EPT後の膝窩動脈血流量の増大に大きく貢献したものと思われる。事実、EPT後の血管コンダクタンスの増大は、全体的な筋活動の低下による血管への機械的圧迫が減少し、血流量増大に貢献したことを推測させる。

以上のことから、足関節角度を120°で30%MVC程度の強度で保持する場合、群化放電による律動的な筋活動の反復が、下腿三頭筋の静的収縮の持続に関与していることが示唆された。このEPTの発現は、筋活動の休止期間を獲得するだけでなく、EPT後の下腿三頭筋全体としての活

動の減少による血流量の増大を促進し、さらにEPTによる律動的な筋収縮-弛緩の反復は筋ポンプ作用としても機能していたのではないかと考えられた。

V. まとめ

本研究では、30% MVCの負荷強度で、足関節角度を120°に保持する下腿三頭筋の等尺性収縮の持続を長時間実施し、筋放電活動の変化並びに循環動態を観察した。その結果、

1) 運動の持続とともに下腿三頭筋の筋放電活動は漸次増加したが、やがて律動的な群化放電を伴った振戦(EPT)が発現し、平均10秒間続いた後収束し、その後しばらくして再度発現するという特徴的なパターンを繰り返した。

2) EPTの発現回数は運動後半の方が多く、その持続時間も後半の方が長かった。また、EPT発現時の群化放電のサイクルは8-10Hzであった。

3) EPT前後の変化を比較すると、EPT後では腓腹筋の筋放電活動は有意に減少し、膝窩動脈血流量及び血管コンダクタンスは有意に増大した。

以上のことから、30% MVC強度で静的筋収縮を持続した場合に誘発されるEPTは一旦発現してもやがて収束し、運動の経過時間と共に発現頻度及び時間を増すことが示唆された。また、EPT後には、神経-筋系の活動量低下が生じるだけでなく、循環系からみても下腿への血流量増加を促すことが明らかとなり、EPTによる動的筋収縮の反復は筋ポンプ作用としても機能していたものと考えられた。

謝辞 本研究の一部は、文部科学省科学研究費補助金基盤研究(A)(課題番号14208005 to H.S.)、基盤研究(C)(課題番号13480010 to H.K.)、若手研究(B)(課題番号14780018 to H.T.)並びに鹿屋体育大学教育改善推進費(研究プロジェクト経費)によって行われた。記して謝意を表します。

文 献

1. Edwards RG & Lippold OJC : The relation between

force and integrated electrical activity in fatigued muscle. *J Physiol* 132 : 677-681, 1956.

2. Person RS & Kudina LP : Discharge frequency and discharge pattern of motor units during voluntary contraction of muscle. *Electroenceph Clin Neurophysiol* 32 : 471-483, 1972.

3. Smith JL, Bets B, Edgerton VR & Zernicke F : Rapid ankle extension during paw shakes: Selective recruitment of fast ankle extensors. *J Neurophysiol* 43 : 612-320, 1980.

4. Tamaki H, Kitada K, Akamine T, Murata F, Sakou T & Kurata H : Alternate activity in the synergistic muscles during prolonged low-level contractions. *J Appl Physiol* 86 : 1943-1951, 1998.

5. 倉田 博. 単一運動単位の興奮の相対的閾値変動について. *体力科学* 21 : 176-182, 1972.

6. Lippold OJC, Redfearn JWT & Vuco J : The rhythmic activity of groups of motor units in the voluntary contractions of muscle. *J Physiol* 137 : 473-487, 1957.

7. Koster B, Lauk M, Timmer J, Winter T, Guschlbauer B, Glocker FX, Danek A, Deuschl G & Lucking CH : Central mechanisms in human enhanced physiological tremor. *Neurosci Lett* 241 : 135-138, 1998.

8. Sutton GL & Sykes K : The variation in hand tremor with force in healthy subjects. *J Physiol* 191 : 669-711, 1967.

9. Lippold OJC : Oscillation in the stretch reflex arc and the organ of the rhythmic, 8-12 c/s component of physiological tremor. *J Physiol* 206 : 359-382, 1970.

10. Marsden CD : The mechanisms of physiological tremor and their significance for pathological tremors. In : Desmedt J.E. (ed), *Physiological Tremor, Pathological Tremors and Clonus : Progress in Clinical Neurophysiology*, vol.5, Karger, New York, pp 1-16, 1978.

11. Stein RB & Ögüztörel MN : Tremor and other oscillations in neuromuscular systems *Biol Cybernetics* 22 : 147-157, 1976.

12. 田巻弘之, 北田耕司, 赤嶺卓哉, 酒匂 崇, 倉田博 : 異なった負荷で等尺性収縮を持続したときの協働筋の活動変化. *体力科学* 45 : 627, 1996.

13. Sjøgaard G, Savard G & Juel C : Muscle blood flow during isometric activity and its relation to muscle fatigue. *Eur J Appl Physiol* 57 : 327-333, 1988.

14. Sjøgaard G : Muscle energy metabolism and electrolyte shifts during low-level prolonged static contraction in man. *Acta Physiol Scand* 134 : 181-187, 1988.

15. 木村直人, 勝村俊仁, 浜岡隆文, 下光輝一 : 様々な強度での等尺性収縮時における持続時間と疲労因子との関連について. *体力科学* 47 : 549-560, 1998.

16. Dawson MJ, Gadian DG & Wilkie DR : Mechanical re-

- laxation rate and metabolism studied in fatigued muscle by phosphorus nuclear magnetic resonance. *J Physiol* 299 : 465–484, 1980.
17. Kniffki KD, Mense S & Schmidt RF : Responses of group IV afferent units from skeletal muscle to stretch, contraction and chemical stimulation. *Exp Brain Res* 31 : 511–522, 1987.
 18. Mense S : Nervous outflow from skeletal muscle following chemical noxious stimulation. *J Physiol* 267 : 75–88, 1977.
 19. Garland SJ : Role of small diameter afferents in reflex inhibition during human muscle fatigue. *J Physiol* 435 : 547–558, 1991.
 20. Hayward L, Wesselmann U & Rymer WZ : The effects of muscle fatigue on small diameter afferents in the anesthetized cat. *Soc Neurosci Abs* 14 : 794, 1988.
 21. Tamaki H, Kitada K, Akamine T, Sakou T & Kurata H : Electromyogram patterns during plantarflexions at various angular velocities and knee angles in human triceps surae muscles. *Eur J Appl Physiol* 75 : 1–6, 1997.
 22. Goodman D : Exploring the functional significance of physiological tremor. *Exp Brain Res* 49 : 419–431, 1983.
 23. Young RR & Hagbarth KE : Physiological tremor enhanced by maneuvers affecting the segmental stretch reflex. *J Neurol Neurosurg Psychiat* 43 : 248–256, 1980.
 24. Edgerton VR, Smith JL & Simpson DR : Muscle fibre type populations of human leg muscles. *Histochem J* 7 : 259–266, 1975.
 25. Hilton SM & Vrbova G : Absence of functional hyperaemia in the slow muscle of the cat. *J Physiol* 194 : 86–87, 1968.
 26. Hilton SM, Jeffries MG & Vrbova G : Functional specialization of the vascular bed of the soleus muscle. *J Physiol* 206 : 543–562, 1970.
 27. Jørgensen K, Fallentin N, Krouh-Lund C & Jensen B : Electromyography and fatigue during prolonged, low-level static contractions. *Eur J Appl Physiol* 57 : 316–321, 1988.
 28. Fitts RH : Cellular mechanisms of muscle fatigue. *Physiol Rev* 74 : 49–94, 1994.
 29. Kagaya A, Muraoka Y, Azuma K & Shimizu K : Muscle oxygenation changes caused by successive plantar flexion and relaxation in human calf muscles. *J Exerc Sci* 9 : 13–24, 1999.
 30. Pollack AA & Wood EH : Venous pressure in the saphenous vein at the ankle in man during exercise and changes in posture. *J Appl physiol* 1 : 649–662, 1949.
 31. Kagaya A & Ogita F : blood flow during muscle contraction and relaxation in rhythmic exercise at different intensities. *Ann Physiol Anthropol* 11 : 251–256, 1992.