筋疲労を伴う動的足関節底屈運動中の下腿三頭筋の筋腱動態の変化 Fatigue-induced changes in fascicle-tendon behavior of the triceps surae muscles during dynamic plantar flexion exercises

佐久間淳¹⁾, 栗原俊之²⁾, 矢内利政³⁾, 金久博昭⁴⁾, 川上泰雄³⁾

Jun Sakuma¹⁾, Toshiyuki Kurihara²⁾, Toshimasa Yanai³⁾, Hiroaki Kanehisa⁴⁾, Yasuo Kawakami³⁾

1) 早稲田大学大学院スポーツ科学研究科

²⁾ 順天堂大学スポーツ健康医科学研究所

3) 東京大学大学院総合文化研究科生命環境科学系

4) 早稲田大学スポーツ科学学術院

¹⁾ Graduate School of Sport Sciences, Waseda University

²⁾Institute of Health and Sports Science & Medicine, Juntendo University

³⁾Department of Life Sciences (Sports Sciences), University of Tokyo

⁴⁾ Faculty of Sport Sciences, Waseda University

キーワード: 筋疲労, 協働筋, 筋腱動態, 超音波法 Key Words: muscle fatigue, synergist, fascicle-tendon behavior, ultrasonography

抄 録

本研究は、筋疲労を伴う動的運動中の協働筋の筋腱動態を観察し、関節トルクやパワーの変化と筋腱動態の 変化の関係および協働筋間差について明らかにすることを目的とした.成人男性8名が、疲労課題として2秒に1 回のテンポによるカーフレイズ運動を 200 回(20 回×10 セット)行った.運動中の腓腹筋内側頭およびヒラメ筋の 筋束を B モード超音波法によって撮像し、同時に各筋の筋電図を導出した.最初のセットと最後のセットにおける 筋束長および羽状角を計測し、筋束の収縮速度と筋腱複合体長変化に対する筋および腱組織(腱膜を含む)の 長さ変化を算出した.疲労課題後、等尺性足関節底屈トルクは有意に低下した.運動中の足関節のトルクおよび パワーは変化しなかった.同一の足関節角度における筋束長が最初のセットに比べて最後のセットで有意に長く なり、筋束の伸長・短縮速度が有意に低下した.また、筋腱複合体長変化に対する筋長変化および腱長変化の 割合は、最後のセットにおいて MG および SOL とも高くなる傾向にあり、MG の増加は有意であった。筋電図は、 最後のセットの背屈動作前半において SOL が増加したことを除き、顕著な変化はみられなかった.これらの結果 から、疲労課題実施中、腓腹筋とヒラメ筋は筋腱動態を変えることで関節トルクおよびパワーを維持していたことが 示唆された.また、最大下の動的運動中の場合、疲労による筋腱動態の変化には、協働筋間差がないことが明ら かとなった.しかし、筋電図には筋間差が見られ、生理学的な点に筋間差があったと考えられるが、その影響は筋 腱動態にあらわれるほどのものではなかったと推察された.

> スポーツ科学研究, 6, 97-110, 2009 年, 受付日: 2009 年 9 月 24 日, 受理日: 2009 年 11 月 25 日 連絡先: 佐久間淳 〒359-1192 埼玉県所沢市三ヶ島 2-579-15 TEL&FAX: 042-947-6932

> > E-mail: j-sakuma@toki.waseda.jp

I. 緒言

関節トルクは、骨格筋の発揮した張力により生ずる. 張力を発揮する骨格筋は複数であり、それらは協働 筋として関節トルクに作用する. 協働筋には筋束の 形状や筋線維組成が異なるものが存在し(Kawakami et al., 1998、Johnson et al., 1973)、それぞれの筋の 力発揮特性や持久的作業課題における力の低下、 すなわち筋疲労の過程が異なると考えられる (Kawakami et al., 2000、Kouzaki et al., 2005). これま で、協働筋間の筋疲労による筋の生理学的変化や 力学的変化は、筋電図を用いて捉えられてきた (Hunter & Enoka, 2003, Löscher et al., 1994, Moritani et al., 1987). しかし、筋電図では筋の活動 状態を把握することはできるが、筋の収縮する様子 を明らかにすることはできない. そのため、筋疲労に よる筋腱複合体の力学的変化については、これまで のところ推定するにとどまっている. 筋疲労時の筋の 収縮動態を観察することは、筋電図では捉えきれな い筋疲労による筋の力学的変化を明らかにすること ができる.

筋疲労時の筋の収縮動態は、Bモード超音波法を 用いて明らかにされ(Ishikawa et al., 2006、Kubo et al., 2001, Mademli et al., 2005, 2006), Ishikawa et al. (2006)、Kubo et al. (2001)および Mademli et al. (2005、2006)は、筋疲労によって筋および腱の力-長さ関係(力学的特性)が変化することを示した.ま た、協働筋の筋腱動態を観察した報告は、 Mitsukawa et al. (2009) のものに限られる. 彼らは、最 大努力による等尺性足関節底屈運動を 60 回行った 際の、腓腹筋内側頭(MG)およびヒラメ筋(SOL)の筋 束長変化および腱長変化を比較し、筋疲労に伴う両 筋の筋束の収縮および腱組織の伸長の変化に筋間 差が生じることを明らかにした.これらのことから、身 体運動中、筋疲労が生じることによって協働筋の筋 腱動態が変化し、筋および腱の力-長さ関係が変わ る可能性があると推察される.

人間の身体運動は、運動中に関節が回転しながら トルクあるいはパワーの発揮を行う動的な運動が多 い.このとき、筋束は伸長・短縮を行なうことになり、 発揮筋力には筋線維のカー長さー速度関係に依存 した変化が生じる.それゆえ、動的な運動による筋疲 労時の筋腱動態を観察し、カー長さー速度関係の 観点から筋疲労の影響を検討する必要があると考え られる.そこで、本研究は、動的な疲労課題中の腓 腹筋およびヒラメ筋の筋腱動態を観察し、筋疲労に よる関節のトルクおよびパワーの変化と筋腱動態の 変化との関係について、協働筋間差の有無との関連 で検証することを目的とした.

Ⅱ. 方法

1. 被験者

被験者は、健康な成人男性 8 名(年齢:22.7±1.4 歳、身長:170.3±8.5cm、体重:65.3±6.1kg 平均± 標準偏差)であった. 被験者には、実験の趣旨、内 容、測定中に起こりうる危険性、それに対する安全性 の確保に関する説明を行い、書面にて実験参加の 同意を得た. なお、本研究は、ヘルシンキ宣言の趣 旨に従うとともに、早稲田大学スポーツ科学学術院 倫理委員会の承認を得て実施した.

2. 疲労課題

被験者は、75度に傾けた2本のレール上を上下 にスライドするようデザインされたスレッジ台に背中を つけた状態で右足のみのカーフレイズ運動を行った (図1).スレッジ台の底面にはフォースプレート (9281B, Kistler, スイス)を設置し、フォースプレート の中央付近に木製のブロックを貼り付け、被験者に は右足の母指球を木製ブロックの角に置いた状態で カーフレイズ運動を行わせた(図1).動作速度は、 運動の反復周波数0.5Hz(底屈15度から背屈20度 までの背屈動作1秒、背屈20度から底屈15度まで の底屈動作1秒の合計2秒で1周期)として規定し、 被験者には電子メトロノームでテンポを教示した.運 動中の足関節角度および膝関節角度は、足関節お よび膝関節に貼付されたゴニオメーター(SG110/A, SG150, Biometrics, イギリス)によって計測し、被験 者の眼前の液晶画面に映してフィードバックした(図 1). 被験者には、カーフレイズ運動中に膝関節角度 を屈曲させないこと、足関節の可動域を維持すること、 テンポに合わせることを指示した. カーフレイズ運動 の回数は、1 セット 20 回×10 セット(合計 200 回)と 設定した. ただし、途中のセットで底屈10度まで底屈 できなくなった場合、1 セット 10 回に変更して計 200 回完遂するよう調整した. セット間の休憩は 3 分間と し、休憩中、左足で体重を支持した. また、各セット 後に、膝関節角度変化が 5 度以内であることを確認 した.



図 1: 実験設定の概略図および腓腹筋内側頭(MG)とヒラメ筋(SOL)の縦断画像 ① フォースプレート、② 超音波装置、③ フィードバック用モニター

3. 等尺性最大筋力(MVC)

疲労課題による筋疲労の有無を評価するため、疲 労課題前後に等尺性最大筋力(MVC)の測定を行っ た(図2). 被験者には、疲労課題前後に、膝関節伸 展位、足関節角度90度(解剖学的正位)の仰臥位で、 最大努力による足関節底屈筋力発揮を行わせ、足 関節トルクを計測した. 疲労課題前の MVC は、十分 な休憩を取りながら2回測定し、2回のうち最大値の 高い試行の値を MVC として採用した. 疲労課題後 の MVC は、課題終了後 5 分以内に 1 回のみ測定した. MVC を測定するにあたり、右足部の関節中心を筋力計(CON-TREX MJ, CMV AG, スイス)の回転中心と一致させた.さらに、MVC 測定中、被験者の踵が浮かないようにするために、非伸縮性のストラップを用いて、筋力計のアタッチメントに右足部を固定した.なお、疲労課題終了後、MVC を測定するまでの準備をできるだけ早く行ったが、3~5 分ほどの時間を要した.post 測定の MVC に要した時間が被

験者間で大きく異なることはなく(3~5分)、疲労の影 響やそこからの回復度合いについては各被験者とも

に同様であったと考えられる.



図 2: 等尺性最大筋力(MVC)の測定の様子

4. 測定・計算項目および分析方法

1)足関節パワー

カーフレイズ運動中の足関節パワーは、足関節角 速度と足関節トルクの積として算出した.

足関節パワー[W]=足関節角速度[rad/s]×足関 節トルク[Nm]

なお、足関節トルク(TQ)は Kubo et al. (2000)と同

様の方法で算出した(図3).

 $TQ[Nm] = L[m] \times Ff[N] \times \cos(\theta [rad] - 1.57)$

Lは足関節中心から拇指球までの距離(m)、Ffは 床反力の垂直成分(N)、θは足関節角度(rad)を表 す. 床反力データは、1 名分記録できなかったため、 足関節トルクおよび足関節パワーは、7 名分を分析 の対象とした.



図 3: 足関節トルク算出のモデル(杉崎ら, 2004) $TQ[Nm]=L[m] \times F[N]$ $F[N] = Ff[N] \times cos(\theta [rad] - 1.57)$ すなわち、TQ [Nm]=L [m] × Ff [N] × $cos(\theta [rad] - 1.57)$ L は足関節中心から拇指球までの距離(m)、Ff は床反力の垂直成分(N)、θ は足関節角度(rad)を表す

2)筋束長および筋束の収縮速度、筋腱複合体長変 化に対する筋および腱組織の長さ変化の割合

B モード超音波法(SSD-6500, アロカ, 日本)を用

いて、カーフレイズ運動中の腓腹筋内側頭(MG)お よびヒラメ筋(SOL)の縦断画像を撮像した. 超音波 装置のプローブ(7.5 MHzリニアプローブ, アロカ, 日

本)は、下腿長近位 30%部位の筋腹部に固定した. 最初のセット(First set)と最後のセット(Final set)に おけるカーフレイズ運動開始後3~5回目から撮像を 開始し、その後9秒間の画像を96枚/秒で超音波装 置内のメモリーに動画ファイルとして記録した. その 後、動画ファイルをパーソナルコンピューターに取り 込み、画像解析ソフト(Image J 1.41, National Institutes of Health, アメリカ)を用いて MG および SOL それぞれについて、3 周期分の筋束長および羽 状角を計測した(図1). MGの筋束長は、MGの浅部 腱膜(A)とMGの深部腱膜(B)の間の筋束をMGの 筋束長とし、SOLの浅部腱膜(B)とSOLの深部腱膜 (C)の間の筋束の長さを SOL の筋束長とした. MG の羽状角は、MGの筋束とMGの深部腱膜(B)の間 にできた角度とし、SOL の羽状角は、SOL の筋束と SOL の浅部腱膜(B)の間にできた角度とした. カー フレイズ運動中の被験者全員分の筋束長のデータ が得られたのは、足関節角度背屈 15 度から底屈 5 度の範囲であった. 筋束長は足関節角度 5±2.5 度 ごとに区切り、3 周期分を平均した.なお、被験者 1 名分において、MGおよびSOLの筋束長を2回ずつ

計測したときの変動係数は、10%以下であった. 筋束 の長さ変化を時間で除すことで筋束の収縮速度を算 出し、短縮をプラス、伸長をマイナスで示した. 筋束 の収縮速度についても、筋束長と同様、足関節角度 5±2.5 度ごとに平均し、3 周期分を平均した.

筋腱複合体長変化に対する筋および腱組織の長 さ変化を比較するため、背屈動作および底屈動作に おける筋腱複合体長変化に対する筋長変化および 腱長変化の割合を算出した.筋腱複合体長変化は、 Ishikawa et al (2005)と同様に、Hawkins and Hull (1990)の式を用いて足関節角度から推定しているた め、足関節角度変化と対応して筋腱複合体長も変化 する.カーフレイズ運動中の筋長変化および腱長変 化は、Fukunaga et al. (2001)の筋腱複合体長モデル (図4)を採用し、以下の式を用いて算出した.



図 4:筋腱複合体モデル(Fukunaga et al., 2001) MTU:筋腱複合体長、Lf:筋束長、Ldt:遠位の腱組織長、Lpt:近位の腱組織長、 腱組織長:Ldt とLpt を足し合わせたもの、Lfcos α:筋長

3)筋電図

カーフレイズ運動中の表面筋電図をMGとSOLよ り導出した.表面電極(Blue Sensor N, 直径11 mm, Ambu, デンマーク)を電極間距離2cmで各筋の筋腹 中央付近に貼付し、マルチテレメーターシステム (WEB-5000,日本光電,日本)で筋電図信号を導出 した.導出した信号は、生体アンプ(Input impedance: 10 MΩ or more, Common Mode Rejection Ratio: 54dB or more)で増幅し、A/D 変換器 (Power-lab/16P, ADInstruments, オーストラリア)を 介して、パーソナルコンピューターにサンプリング周 波数 2kHz で記録した.カーフレイズ運動中の筋電 図は、全波整流後、足関節角度 5±2.5 度ずつ平均 し、さらに 3 周期分の平均筋電位(mEMG)を算出し た.

5. 統計

疲労課題のFirst setとFinal setの足関節角度、疲 労課題前後のMVC、筋腱複合体長変化に対する筋 長変化および腱長変化の割合の差の検定には対応 のあるt検定を用いた.また、二元配置分散分析を用 いて、背屈動作および底屈動作の平均筋電位、足 関節トルク、足関節パワー、筋腱複合体長変化、筋 束長および筋束の収縮速度(2×5、set×足関節角 度)の差の検定を行った.交互作用が認められた場 合に、各関節角度においてFirst setとFinal setの差 の比較を対応のあるt検定を用いて行った.なお、全 ての検定は危険率 5%未満(p<0.05)をもって有意とし た.

1. 等尺性最大筋力(MVC)

MVCは、疲労課題前199±34Nmから疲労課題後 133±35Nmに有意に低下した.

2. 足関節角度、筋腱複合体長変化、足関節トルク および足関節パワー

カーフレイズ運動中の足関節トルク、足関節角 度、足関節パワー、MG および SOL の EMG、筋 束長の典型例を図 5 に示した。カーフレイズ運動中 の足関節背屈角度は、First set が 20±2 度、Final set が 21±3 度であり、両セット間に有意な差は認め られなかった.足関節底屈角度は、First set が 16±4 度、Final set が 10±5 度となったが、その変化は有意 なものではなかった.なお、筋腱複合体長変化につ いても、First set と Final set との間には有意差は認め られなかった.同様に、足関節トルク(図 6)および足 関節パワー(図 7)においても、First set と Final set と の間に有意な差は生じなかった.

Ⅲ. 結果



図 6: First set および Final set における足関節トルク(n = 7)



図 7: First set および Final set における足関節パワー(n = 7)

3. 筋電図(mEMG)

MGの mEMG(**図**8)は、First setとFinal set で交 互作用および主効果が認められず、セット間で変化 がみられなかった.SOL の mEMG(**図**8)は、背屈動 作で交互作用がみられ、Final setの底屈5度、0度、 背屈5度における放電量がFirst setよりも有意に増 加した.底屈動作においては交互作用および主効 果ともに認められず、変化しなかった.



図 8: MG、SOL の疲労課題中の筋放電量(n = 8) †:p < 0.05

4. 筋束長、筋束の収縮速度

First set と Final set の MG の筋束長は、底屈動作 および背屈動作において交互作用が認められ(図 9)、底屈動作では 0 度と底屈 5 度において、背屈動 作では背屈 15 度を除く全ての足関節角度において、 それぞれ筋束が First set より有意に長くなった.また、 SOL の底屈動作における First set と Final set の筋 束長に交互作用がみられ(図 9)、0 度と底屈 5 度に おける筋束が First set より有意に長くなった.一方、 背屈動作において交互作用は認められなかったが 主効果がみられ、SOL の筋束長は First set より有意 に長くなった.

First set と Final set における MG および SOL の 筋束の収縮速度に交互作用は認められなかった. し かし、MG の筋束の収縮速度は、底屈動作および背 屈動作において、また SOL の筋束の収縮速度は、 底屈動作において、それぞれ First set よりも有意に 低値を示した(図 10). また、SOL の背屈動作におけ る筋束の収縮速度も、有意ではないが(p=0.062)、 First set より低くなる傾向にあった.



図 9: 足関節角度の変化に対する MG と SOL の筋束長の変化(n = 8) +:p < 0.05



図 10:MG(上段)とSOL(下段)の底屈および背屈動作における筋束速度(n=

5. 筋腱複合体長変化に対する筋および腱組織の長 さ変化の割合

MGは、背屈動作において Final set における筋長変化の割合が減少し、腱長変化の割合が有意に高くなった(図11). 底屈動作においては、筋長変化の

割合が有意に低下し、腱長変化の割合が有意に増加した.SOLは、背屈動作では有意差がみられなかったが、底屈動作において有意ではないものの(p=0.065)、筋長変化の割合が低下し、腱長変化の割合が増加する傾向がみられた.



図 11: First set および Final set における筋腱複合体長変化に対する筋および腱組織の長さ変化の割合(%) (n = 8) †:p < 0.05

Ⅳ. 考察

疲労課題中の足関節トルクや足関節パワーは変 化しなかったにもかかわらず、各関節角度における 筋束長は長くなる傾向がみられ、筋束の収縮速度は 低下した.また、背屈動作前半の腓腹筋内側頭 (MG)の筋電図(EMG)は変化しなかったが、ヒラメ筋 (SOL)のそれは有意に増加していた.MGとSOL に おける筋束長および筋束の収縮速度の変化パター ンに顕著な違いはみられなかった.

等尺性最大筋力(MVC)の低下は、疲労課題によ ってMG、SOLを含む底屈筋群のいずれかに筋疲労 が生じたことを意味する(Barry et al., 2007、 Bigland-Ritchie et al., 1986、Vøllestad et al., 1988). MVC の低下率(約35%)を考えると、MG と SOL は生 理学的筋横断面積において足関節底屈筋群の約 70%を占める(Fukunaga et al., 1992)ことから、MG お よび SOL のいずれか、あるいは両方に筋疲労が生じ ていたと考えられる.しかし、カーフレイズ運動中の

足関節トルクおよびパワーには、First set と Final set で差が認められなかった. 仮に、MG あるいは SOL に筋疲労が生じていたとすれば、最大下の運動中の EMG は増加する(Mademli et al., 2005、Svantesson et al., 1998)ことが予想されるが、背屈動作前半にお いて SOL に増加が見られた点以外に、EMG に変化 はみられなかった.本研究は、最大下(足関節 90 度 でのトルクが MVC のおよそ 50%)の疲労課題を作用 したため、First set においては全ての運動単位は動 員されなかったと推察される. 最大下の力発揮にお ける筋疲労時の EMG が増加することはよく知られて いるが、その原因として、新たな運動単位の動員や やインパルス発射頻度の増加が起因すると考えられ ている(de Vries et al., 1968, Edwards et al., 1956, Moritani et al., 1982). また、MGとSOLのEMGに筋 間差がみられたにも関わらず、MG および SOL の筋 束長が長くなり、筋腱動態には筋間差がみられなか った.したがって、本研究において、動員される運動

単位の増加や運動単位の同期化などの生理学的な 変化は、筋腱動態に影響を及ぼすほどではなかった と推察される. 骨格筋は長さによって発揮張力が異 なり、至適長で発揮張力が最も大きくなる. MG と SOL は、カー長さ関係の上行脚から至適長付近で 力発揮しており(Kawakami et al., 2000)、MGとSOL の至適長は、足関節背屈15度より背屈位であると考 えられている(川上ら, 1996). 本研究の疲労課題は、 足関節角度背屈 20 度から底屈 15 度の範囲で行っ ており、川上(2007)の示すカー長さ関係の最大下の 部分に相当する.したがって、疲労課題中に MG お よび SOL において筋束が長くなり、力発揮ポテンシ ャルが高い至適長に徐々に近づくことによって、疲 労課題中の関節トルクやパワーを維持することがで きたと考えられる.また、力発揮ポテンシャルには、 カー長さ関係に加えカー速度関係も関係する. 本研 究の結果、筋疲労の進行とともに背屈動作における MG の筋束の収縮速度が有意に遅くなり、SOL も低 下傾向(p=0.062)を示した. 底屈動作においても両 筋の筋束の収縮速度が遅くなり、カー速度関係上、 筋の力発揮ポテンシャルが高い状態に変化すること で、疲労課題中の足関節トルクやパワーが維持され た可能性も考えられる.

疲労課題中の足関節トルクが変化しなかったこと は、アキレス腱張力が維持されていたことを示してい る.一方、運動中の筋束の収縮速度が低下したこと は、筋束が発揮するパワーが低下したことを意味す る.それにも関わらず、足関節パワーが変わらなかっ た.その理由として、筋とともに筋腱複合体を構成す る腱組織の関与が考えられる.筋腱複合体長変化に 対する筋長変化および腱長変化の割合をみると(図 11)、First set では、MGおよび SOL ともに、筋と筋腱 複合体の長さ変化がほぼ等しかったが、Final set で は MG および SOL における腱長変化の割合が増加 する傾向が見られた.この結果は、筋疲労によって 筋腱複合体の短縮速度に占める腱組織の貢献が大 きくなったことを示唆する.Kubo et al.(2001)は、腱 組織が繰り返し伸長されるとそのスティフネスが低下 することを報告している.このような知見と本研究の 結果を考え合わせると、同じ張力に対して腱組織が より伸長・短縮されるようになり、結果的に筋腱複合 体の速度に占める腱組織の割合を高めることで、筋 束の収縮速度が低下したのではないかと考えられる. この結果は、動的運動中においても筋疲労によって 筋腱相互作用が変化することを示すものである.

本研究の結果において、筋疲労に伴うMG および SOL の筋腱動態の変化に顕著な違いはみられなか った. Oda et al. (2007)の知見によると、電気刺激を 用いて MG のみ刺激した際、SOL も MG と同様に短 縮する. また、Hayward et al. (1988)は、ネコの摘出 筋を用いて、MG を選択的に疲労させた場合に、 SOL の発揮張力も変化することを明らかにしている. 本研究の結果は、これら先行研究の知見と類似する ものであるといえる. 疲労にともなう MG と SOL の筋 腱動態の筋間差を認めた Mitsukawa et al. (2009)の 結果に反して、疲労を伴う最大下の運動中の両筋の 筋腱動態には違いがみられないことが明らかになっ た. 条件の違いがもたらす筋間差の有無の理由につ いて明らかにすることはできず、今後の検討が必要 である.

V. まとめ

本研究は、カーフレイズ運動による疲労課題中の 腓腹筋内側頭(MG)およびヒラメ筋(SOL)の筋腱動 態を観察し、筋疲労に伴う筋腱動態の変化を明らか にするとともに協働筋間の比較を行った.その結果、 カーフレイズ運動の最終セットにおける筋束長は長く なり、筋束の収縮速度は低下した.また、筋腱複合体 長変化に占める腱組織の貢献度が増加した.このこ とから、筋疲労を伴う動的運動中の筋腱動態および 筋腱相互作用の変化を通じて、関節で発揮されるト ルクやパワーが維持されるような機序が働いていたこ とが推察された.また、MG および SOL の筋腱動態 には違いがみられず、協働筋の振る舞いに明確な 筋間差が存在しないことが示唆された.しかしながら、 背屈動作における MG の筋電図が変化しなかったの に対し、SOL の筋電図が変化した.このことから、生 理学的な点に筋間差があったと考えられるが、その 影響は筋腱動態にあらわれるほどのものではなかっ たと推察された.

参考文献

- Barry BK, Enoka RM. (2007) The neurobiology of muscle fatigue: 15 years later. Intregr Comp Biol. 47, 465–473
- Bigland-Ritchie B, Furbush F, Woods JJ. (1986)
 Fatigue of intermittent submaximal voluntary contractions: central and peripheral factors. J
 Appl Physiol. 61(2), 421–429
- de Vries HA. (1968) Method for evaluation of muscle fatigue and endurance from electromyographic fatigue curve. Am J. Phys. Med. 47, 125–135.
- Edwards RC, Lippold OCJ. (1956) The relation between force and integrated electrical activity in fatigued muscle. J. Physiol. 132, 677–681.
- Fukunaga T, Kubo K, Kawakami Y, Fukashiro S, Kanehisa H, Maganaris CN. (2001) In vivo behavior of human muscle tendon during walking. Proc Biol Sci. 268(1464), 229–33.
- Fukunaga T, Roy RR, Shellock FG, Hodgson JA, Day MK, Lee PL, Kwong-Fu H, Edgerton VR. (1992) Physiological cross-sectional area of human leg muscles based on magnetic resonance imaging. J Orthop Res. 10(6), 928–934
- Hawkins D, Hull ML. (1990) A method for determining lower extremity muscle-tendon lengths during flexion/extension movements. J Biomech. 23(5), 487-94.
- Hayward L, Breitbach D, Rymer WZ. (1988) Increased inhibitory effects on close synergists during muscle fatigue in the decerebrate cat. Brain Res. 440(1), 199-203
- · Herzog W, Hasler E, Abrahamse SK. (1991) A

comparison of knee extensor strength curves obtained theoretically and experimentally. Med Sci Sports Exerc. 23(1), 108–14.

- Hunter SK, Enoka RM. (2003) Changes in muscle activation can prolong the endurance time of a submaximal isometric contraction in humans. J Appl Physiol. 94(1), 108–18.
- Ishikawa M, Dousset E, Avela J, Kyröläinen H, Kallio J, Linnamo V, Kuitunen S, Nicol C, Komi PV.
 2006 Changes in the soleus muscle architecture after exhausting stretch-shortening cycle exercise in humans. Eur J Appl Physiol. 97(3), 298–306.
- Johnson MA, Polgar J, Weightman D, Appleton D. (1973) Data on the distribution of fibre types in thirty-six human muscles. Anautopsy study. J Neurol Sci. 18, 111-129.
- Kawakami Y, Ichinose Y, Fukunaga T. (1998) Architectural and functional features of human triceps surae muscles during contraction. J Appl Physiol. 85(2), 398-404.
- Kawakami Y, Kumagai K, Huijing PA, Hijikaga T, Fukunaga T. (2000) The length-force characteristics of human gastrocnemius and soleus muscles in vivo. Skeletal Muscle Mechanics, From Mechanisms to Function. Herzog, W. (ed.), John Wiley & Sons, Chichester, 327–341
- Kouzaki M. (2005) Significant Roles of Synergistic Muscles in Human Redundant and Complicated Activities. IJSHS. 3, Special_Issue. 181–193.
- Kubo K, Kanehisa H, Fukunaga T. 2001 Effects of different duration isometric contractions on tendon elasticity in human quadriceps muscles. J Physiol. 15, 536(Pt 2):649–55.
- Kubo K, Kanehisa H, Takeshita D, Kawakami Y, Fukashiro S, Fukunaga T. (2000) In vivo dynamics of human medial gastrocnemius muscle-tendon complex during stretch-shortening cycle exercise. Acta Physiol Scand. 170, 127–135.

- Löscher WN, Cresswell AG, Thorstensson A. (1994) Electromyographic responses of the human triceps surae and force tremor during sustained submaximal isometric plantar flexion. Acta Physiol Scand. 152(1), 73–82.
- Mademli L, Arampatzis A, Walsh M. 2006 Effect of muscle fatigue on the compliance of the gastrocnemius medialis tendon and aponeurosis. J Biomech. 39(3), 426–34.
- Mademli L, Arampatzis A. (2005) Behaviour of the human gastrocnemius muscle architecture during submaximal isometric fatigue. Eur J Appl Physiol. 94(5-6), 611-617
- Mitsukawa N, Sugisaki N, Kanehisa H, Fukunaga T, Kawakami Y. (2009) Fatigue-related changes in fascicle-tendon geometry over repeated contractions: Difference between synergist muscles. Muscle Nerve. 40, 395–401.
- Moritani T, Muro M. 1987 Motor unit activity and surface electromyogram power spectrum during increasing force of contraction. Eur J Appl Physiol Occup Physiol. 56(3), 260–5.
- Moritani T, Nagata A, Muro M. 1982 Electromyographic mainfestations of muscular fatigue. Med Sci. Sports Exerc. 14, 198–202.

- Oda T, Kanehisa H, Chino K, Kurihara T, Nagayoshi T, Fukunaga T, Kawakami Y. 2007 In vivo behavior of muscle fascicles and tendinous tissues of human gastrocnemius and soleus muscles during twitch contraction. 17(5), 587–595
- Svantesson U, Osterberg U, Thomeé R, Grimby G. (1998) Muscle fatigue in a standing heel-rise test. Scand J Rehabil Med. 30(2), 67-72.
- Vøllestad NK, Sejersted OM, Bahr R, Woods JJ, Bigland-Ritchie B. (1988) Motor drive and metabolic responses during repeated submaximal contractions in humans. J Appl Physiol. 64, 1421-1472.
- ・川上泰雄,市之瀬慈歩,福永哲夫.(1996)下腿
 三頭筋の筋束長と筋放電量に及ぼす関節角度の
 影響.体力科学.45,628
- ・川上泰雄(2007)人間の骨格筋特性. 整形外科リ ハビリテーション学会誌. 10, 29-33.
- ・杉崎範英,岡田純一,金久博昭,福永哲夫.
 (2004)足関節の反動動作における弾性エネルギーが機械的仕事量および機械的パワーの増強に及ぼす影響.人間工学.40(2),82-89.



図 5: 運動中の 3 周期分のカーフレイズ動作中の足関節トルク、足関節角度、MG および SOL の EMG と筋束長の経時変化(典型例)