

博士学位論文審査要旨

2023年1月30日

論文題目： Neuromuscular control during split-belt locomotor adaptation in humans
(スプリットベルト歩行適応における神経筋制御)

学位申請者： 大島 惇史

審査委員：

主査： スポーツ健康科学研究科 教授 中村 康雄

副査： スポーツ健康科学研究科 教授 福岡 義之

副査： スポーツ健康科学研究科 教授 竹田 正樹

要 旨：

ヒトは、歩行環境の変化にあわせて自身の歩行パターンを柔軟に調節している。こうした歩行適応に関する研究は、左右が分離したスプリットベルトトレッドミルを用いて進められている。このトレッドミルでは、左右の独立したベルトを駆動することで日常では経験できない、左右脚にそれぞれ異なる速度条件を設定できる。このような歩行環境に曝露されると、左右の歩幅が非対称になるが、数分後には左右の歩幅が対称である通常歩行時の歩容に近づき、左右脚の速度が異なる歩行環境への適応が観察される。この歩行適応のメカニズムを明らかにするには運動の制御を担う脳や脊髄からなる中枢神経系に着目する必要がある。しかしながら、これまでの歩行適応における研究は主にバイオメカニクスの観点からの研究であり、歩行適応の背後にある詳細な神経筋制御に関しては未だ十分に理解されていない。特に、スプリットベルトトレッドミルにおける歩行適応過程での神経筋制御については明らかにされていない。以上のことから、本論文はスプリットベルト歩行適応中の神経筋制御メカニズムを明らかにすることを目的とした。研究1では個々の筋レベルにおける神経筋制御を明らかにするため、筋電図間コヒーレンスを評価することとした。研究2では複数筋レベルでの神経筋制御を明らかにするため、筋シナジーを評価することとした。

研究1では、左右で速度差を設けたスプリット条件中およびスプリット条件後の通常条件における前脛骨筋の筋電図間コヒーレンスの経時的な変化を評価した。結果から、スプリット条件への適応にともない、ベルト速度が遅い脚の前脛骨筋に対する一次運動野の関与が徐々に減少することが示唆された。一方、新たに学習した歩行パターンから通常の歩行パターンへ脱適応する際には、ベルト速度が速い脚の前脛骨筋に対する一次運動野の関与が一時的に増強された後、短時間で通常歩行時と同程度に戻ることが示唆された。以上より、スプリットベルト歩行の適応には単一の筋レベルにおける柔軟な皮質脊髄制御が関与していると考えられた。

研究2では、スプリットベルト歩行適応中の複数筋レベルにおける神経筋制御を明らかにするため、スプリット条件歩行中およびスプリット条件後の通常条件歩行中の筋シナジーの経時的な変化を評価した。結果から、スプリットベルト歩行適応において、中枢神経系がスプリット条件への適応と通常条件への脱適応にともない、筋シナジー数を調節していることが示唆された。また、スプリット条件への曝露直後に特徴的な筋シナジーが出現した。これは、中枢神経系が未経験の歩行環境に対処するための戦略を反映している可能性がある。以上より、スプリットベルト歩行適応の背景には、中枢神経系による筋シナジーレベルの神経筋調節が存在するものと推察された。

これら2つの研究から得られた知見を比較すると、スプリット条件への適応は筋シナジーの活動パターン変化が筋電図間コヒーレンスの変化よりも早く観察された。一方、通常条件への脱適応において、筋電図間コヒーレンスと筋シナジーの活動パターンの変化は、いずれも素早く生じていた。これらの結果から、新規の歩行環境に適応する際には、一次運動野による皮質脊髄路を介した単一筋レベルにおける調節に比べ、複数筋レベルでの神経筋調節が比較的早く行われることが示唆された。さらに、新しい歩行パターンを学習した後に、十分に経験したことがある歩行環境に脱適応する際には、単一筋レベルおよび複数筋レベルの神経筋制御はいずれも速やかに行われることが示された。以上のことから、単一筋に対する神経筋調節と複数筋レベルでの神経筋調節の両者が、スプリットベルト歩行適応をもたらすために重要な役割を担っているものと考えられる。これらは、ヒトの歩行適応における神経筋制御の理解に対して重要なエビデンスを提供するものであり、高く評価できる。

よって、本論文は、博士（スポーツ健康科学）（同志社大学）の学位論文として十分な価値を有するものと認められる。

総合試験結果の要旨

2023年1月30日

論文題目： Neuromuscular control during split-belt locomotor adaptation in humans
(スプリットベルト歩行適応における神経筋制御)

学位申請者： 大島 惇史

審査委員：

主査： スポーツ健康科学研究科 教授 中村 康雄

副査： スポーツ健康科学研究科 教授 福岡 義之

副査： スポーツ健康科学研究科 教授 竹田 正樹

要 旨：

本論文提出者は、2020年4月より本学大学院スポーツ健康科学研究科スポーツ健康科学専攻博士課程（後期課程）に在学している。修了に必要な単位取得としては、授業科目において「スポーツ・バイオメカニクス深論」「スポーツ健康科学特殊演習」の2科目4単位を、そして研究指導科目において「スポーツ健康科学特殊研究Ⅰ～Ⅵ」の6科目12単位を履修しており、必要単位数を満たしている。また各年度において優れた研究成果を挙げ、英語の語学試験にも合格しており十分な能力を有すると認定されている。

博士論文の内容は「Experimental Brain Research」と「Frontiers in Human Neuroscience」に筆頭著者として掲載されている。また、国際学会では「Neuroscience 2021」にて筆頭発表者としてポスター発表を行っている。

2023年1月28日14時30分より約1時間にわたり提出論文に関する学術講演会（博士学位論文公聴会）が開催され、種々質疑討論がなされたが、提出者の説明により十分な理解が得られた。また、審査委員により論文内容ならびにこれらに関連する諸問題について約1時間30分間にわたり口頭試問を実施した結果、本論文提出者は研究者として十分な学力を有することが認められた。

よって、総合試験の結果は合格であると認める。

博士學位論文要旨

論文題目：Neuromuscular control during split-belt locomotor adaptation in humans
(スプリットベルト歩行適応における神経筋制御)

氏名：大島 惇史

要旨：

Chapter 1: General Introduction

Locomotor adaptation has been defined as an error-driven motor learning process to adjust spatio-temporal elements of walking in response to changes in environments. Split-belt treadmill with two belts, each driven by an independent motor, has been used to investigate locomotor adaptation. This treadmill can impose a novel walking environment (a split-belt condition in which one belt speed is set faster than the other). Hence, the split-belt treadmill is useful to understand the process of adaptation to the novel walking environment (split-belt condition) and de-adaptation to a normal walking environment (a tied-belt condition in which both belt speeds are the same). Split-belt locomotor adaptation is characterized by two adaptive processes; the first is a predictive feedforward adaptation and the second is a reactive feedback adjustment. Predictive feedforward adaptation is an update of an internal model through trial-and-error practice in the brain and is characterized by gradual changes in walking movements in the split-belt condition and the occurrence of an aftereffect when an imposed perturbation (split-belt condition) is removed. Conversely, reactive feedback adjustment is a rapid adjustment of movements based on the afferent feedback information. Unlike predictive feedforward adaptation, slow adjustments of walking movements and an aftereffect are not observed in the reactive feedback adjustment.

To date, various neural structures have been reported to contribute to split-belt locomotor adaptation. Specifically, the supraspinal structures (cerebellum and cerebrum) and the spinal cord have been suggested to be involved in the control of the predictive feedforward adaptation and reactive feedback adjustment, respectively.

However, previous findings on neural control in split-belt locomotor adaptation have not provided sufficient knowledge about neural control in the course of split-belt locomotor adaptation. In particular, our understanding of how the central nervous system (CNS) controls muscle activities during split-belt locomotor adaptation is limited. Therefore, the purpose of this thesis was to clarify neuromuscular control during split-belt locomotor adaptation. Specifically, Study 1 and Study 2 aimed to reveal neuromuscular control in individual muscle and multiple muscles, respectively. To achieve each goal, Study 1 focused on electromyography (EMG)-EMG coherence that may reflect corticospinal drive from the primary motor cortex to the spinal motoneurons and Study 2 focused on muscle synergy that may reflect neural module recruited to control multiple muscles.

Chapter 2: Study 1

(Time-series changes in intramuscular coherence associated with split-belt treadmill adaptation in humans)

EMG-EMG coherence between approximately 10 and 60 Hz (beta and gamma bands) has been thought to reflect the descending drive to the spinal motoneurons through the corticospinal tract. Hence, the time-series changes in EMG-EMG (intramuscular) coherence in the tibialis anterior (TA) muscle during and after split-belt walking were investigated to reveal neuromuscular control in individual muscle during split-belt

locomotor adaptation in Study 1.

Twelve healthy young males walked on the split-belt treadmill. The paradigm was mainly comprised of three periods, baseline (tied-belt condition), adaptation (split-belt condition with speed ratio of 1:2.5), and post-adaptation (tied-belt condition) periods. The legs on the slower and faster belts in the split-belt condition were defined as slow leg and fast leg, respectively. Surface EMG signals during walking were recorded from two parts of the TA muscle in each leg to calculate intramuscular coherence. The intramuscular coherence was quantified by calculating the area under the coherence curve in each of the beta and gamma bands.

The results showed that each area of intramuscular coherence in the beta and gamma bands in the slow leg gradually decreased in the split-belt condition. Significant differences in the area were observed from 6 min compared to the first minute after the start of split-belt walking. Meanwhile, the area of intramuscular coherence in both beta and gamma bands in the fast leg significantly increased just after the split-belt walking compared with tied-belt walking before split-belt walking, and then immediately returned to the baseline level.

These results suggest that the descending drive from the primary motor cortex to the spinal motoneurons of the TA muscle in the slow leg may be gradually reduced with adaptation to the split-belt condition. On the other hand, when de-adapting from the newly adapted walking pattern to the normal walking pattern, the descending drive to the TA muscle in the fast leg might strengthen temporarily and then return to baseline level quickly. From the above, the flexible corticospinal control may be involved in split-belt locomotor adaptation.

Chapter 3: Study 2

(Modulation of muscle synergies in lower-limb muscles associated with split-belt locomotor adaptation)

The CNS has been assumed to activate a few neural modules organized by some functionally related muscles to control the activities of numerous muscles. Such neural modules may be represented as muscle synergies that are inherent in the activities of multiple muscles (i.e., low-dimensional structures in EMG signals recorded during physical movements). Muscle synergies are composed of muscle weightings and activation patterns. In muscle synergies during walking, muscle weightings and activation patterns indicate muscle groups activated together and activation timing in one gait cycle, respectively. Therefore, muscle synergy may be a fundamental system to generate the coordinated activity of multiple muscles during walking. From the above, changes in muscle synergies during and after split-belt walking were investigated to reveal how the CNS controls multiple muscles during split-belt locomotor adaptation in Study 2.

Twelve healthy young males walked on a split-belt treadmill. The paradigm was almost the same as that used in Study 1. The definition of the leg is the same as in Study 1. Surface EMG signals during walking were recorded bilaterally from 13 lower-limb muscles. Muscle synergies were chronologically extracted by applying non-negative matrix factorization to the EMG data of each leg (slow and fast legs).

The results showed that 1) the number of muscle synergies increased in the slow leg with adaptation to the split-belt condition and in both legs with de-adaptation to the tied-belt condition after the split-belt condition, 2) the extra muscle synergy temporarily appeared in the fast leg just after exposure to the split-belt condition, and 3) the temporal activation patterns of a few specific muscle synergies were modulated with adaptation and de-adaptation. The significant changes in the activation patterns occurred approximately 4 min after exposure when adapting to the split-belt condition but were more rapid when de-adapting.

The results suggest that the CNS adjusts the number of muscle synergies with adaptation and de-adaptation in the split-belt locomotor adaptation. Further, the appearance of a characteristic muscle synergy just after exposure to the split-belt condition may reflect how CNS deals with an unexperienced walking environment. Additionally, the results that the changes in the activation patterns were observed in a few, but

not all, muscle synergies suggest that the CNS selectively fine-tunes patterns of recruitment of a few muscle synergies in the process of adaptation and de-adaptation. Therefore, there is a possibility that flexible neuromuscular adjustments through muscle synergies by the CNS are behind the split-belt locomotor adaptation.

Chapters 4 and 5: General Discussion and Conclusion

This thesis aimed to investigate neuromuscular control during split-belt locomotor adaptation in humans. Specifically, Study 1 showed flexible corticospinal control associated with adaptation and de-adaptation in the split-belt paradigm using EMG-EMG coherence analysis. Meanwhile, Study 2 showed flexible neuromuscular control through muscle synergies associated with adaptation and de-adaptation using muscle synergy analysis. Comparing the two studies, the changes in the muscle synergies occurred earlier than changes in intramuscular coherence in adaptation to the split-belt condition; however, changes in both occurred rapidly in de-adaptation to the tied-belt condition following the split-belt condition. These findings suggest that neuromuscular adjustments of the multiple muscles through muscle synergies occur relatively quickly compared with those of the individual muscle through the corticospinal tract when adapting to the novel walking environment, whereas the neuromuscular adjustments through the corticospinal tract and neuromuscular control through muscle synergies are rapidly performed when de-adapting to a well-experienced walking environment after learning new walking patterns. These neuromuscular adjustments are not mutually exclusive, and both may play an important role to bring the split-belt locomotor adaptation. The findings obtained from this thesis may be novel and meaningful in that they demonstrated neuromuscular control in the course of split-belt locomotor adaptation.

The novel findings in this thesis expand our understanding of neural control underlying split-belt locomotor adaptation in humans. The present findings may also motivate further studies investigating neural control of split-belt locomotor adaptation. Specifically, studies incorporating neuroimaging and neuromodulation techniques would be needed. In the future, knowledge accumulated on the split-belt locomotor adaptation study is expected to contribute to walking rehabilitation and sports science.