

博士論文（要約）

サラブレッド高強度運動下における
走行フォームを規定する筋の特性に関する
電気生理学的研究

高橋 佑治

目次

第 1 章 序論

1-1	動作解析とウマ	2
1-2	ウマの歩容	4
1-3	走速度を規定する要因と測定方法	6
1-4	高強度運動時における動作解析	8
1-5	運動中の筋活動に関する研究	10
1-6	本研究の目的	13

第 2 章 日本ダービー出走馬におけるレース 1 周目と 2 周目の走行

フォームの違い

2-1	緒言	17
2-2	材料と方法	19
	2-2-1 供試馬と撮影条件	19
	2-2-2 測定項目	20
	2-2-3 統計解析	21
2-3	結果	22

2-4	考察	24
2-5	小括	30
第 3 章	トレッドミル上における高強度運動継続時の走行フォーム 変化と年齢が与える影響	31
第 4 章	駈歩における手前、反手前と走速度が表面筋活動に与える 影響	31
第 5 章	疲労困憊運動時の筋活動変化から考察する機能別の筋特性	
5-1	緒言	33
5-2	材料と方法	35
5-2-1	供試馬	35
5-2-2	測定対象とした筋の位置	35
5-2-3	測定機器	36
5-2-4	実験プロトコル	37
5-2-5	統計解析	38

5-3	結果	39
5-4	考察	42
5-5	小括	58
第6章 総合考察		
6-1	結果の要約	60
6-2	運動強度の違いが走行フォームに与える影響	64
	6-2-1 運動時間	64
	6-2-2 傾斜が与える影響	65
6-3	研究限界	66
6-4	今後の研究	68
	謝辞	71
	参考文献	72

第 1 章

序論

1-1 動作解析とウマ

運動は動物に与えられた特権である。自らの意思で手や足を動かし、目的の場所へ移動するという移動運動は動物と植物を区別する大きな特徴でもある。哺乳動物の身体は複数の骨から構成されているため、陸上で生活する哺乳動物はヒトを含めて、骨格筋が活動して身体を構成する骨が動いて身体重心を目的の位置まで移動させることが可能となる。したがって、「体重 100 kg の動物が 1 m 動く」というような一見簡単に見える移動運動を詳細に理解するには、身体を構成する筋骨格系の動きを理解する必要がある。先史時代の洞窟の壁画にもヒトのみならず、ウシやゾウ、ウマといった四足歩行動物が運動している描写が発見されていることから、動物がどのように運動しているのかという根本的な興味は非常に古くから存在していると推察される(1)。動物の動作について、歴史上初めて記録が残されたのは古代ギリシャの哲学者アリストテレスの著書であるとされており、「動物運動論」や「動物進行論」の中で四足歩行動物が対角線上にある肢が同時に動く歩容を持つことや、遅い速度における移動運動の様子が記されている(2)。

ウマは 5000 年程前に家畜化されたと言われている(2)。食用、農耕作業、荷物の運搬のために用いられていた他にも、大人しい気性や走行時にも脊柱が安定しているといった騎乗しやすい特徴を持つことに加え(2, 3)、移動するために消費する単位当たりのエネルギー量(J/kg/m)は陸上動物の中で非常に低いことから(4-7)、ヒトの移動手段としても用いられ、他に家畜化されたイヌやネコとは異なる存在になった。ウマはヒトの生活の一部に組み込ま

れており、様々な歩法時における肢の着地順など動作に対する興味が高かったことに加え、ヒトの移動手段として重宝されており、肢の怪我による跛行を診断するための動作解析は獣医学領域でも重要であった。1873年にフランスの生理学者 Marey が着地時の空気圧を測定できる機器をウマの蹄に装着して、対角線上にある肢が同時に地面に着く歩法が存在することを客観的な手法で初めて示し、その後機器の改良を重ねて鞍やキ甲の鉛直方向の変位が測定可能となり(8)、現代の跛行診断の礎を築いた。

また、戦争時や長距離移動時にはより速く、より遠くへ移動できる高い運動能力を持つウマが好まれ(2)、高速走行時の動作についての興味も大きかったと推察される。実際、ウマの駈歩時には四肢が地面に着いていない浮遊期が存在するかどうかは話題になっていた時期もあると言われている(2)。1878年にアメリカの科学者であり、写真家でもあった Muybridge は 24 台のカメラを一行に配置して撮影することで、駈歩で走行しているウマを初めて連続撮影し、四肢が地面に着いていない浮遊期の存在を明らかにした(2)。これが動物の動作解析のはじまりだと言われており、その後ヒトや他の動物種の走行も同様の技術で撮影された。この Muybridge の撮影以前に描かれた運動中のウマの描写は、肢の着地順をはじめとして、自然のウマの動きとは異なるものも多い(1)。誤った描写が多い理由は定かではないが、ヒトの目にはウマが疾走する際の動きを評価するための解像度が不足している可能性がある(2)。動物の動作を正確に計測するには、カメラをはじめとした測定機器が必須と言えよう。

現代のウマは農耕作業や移動手段としての役割を担うことは少なくなったが、いまだヒトとの関わりは深く、馬術競技や競馬など高い運動パフォーマンスの発揮を求められるようになってきた。アスリートとしての存在感が高まっており、パフォーマンス発揮時の走行フォームや運動機構を理解する重要性は高まっている。初めて Muybridge が疾走しているウマを連続撮影してからの動作解析に関する技術の進歩は目覚ましく、近年では 1 秒間に 1000 を超える映像が撮影可能なハイスピードカメラや、GPS 機能を備えた小型の加速度計、身体に装着した反射マーカの動きを計測する 3 次元モーションキャプチャなどが開発され、ヒトやウマで動作解析の研究に用いられている(9)。

1-2 ウマの歩容

ウマは四足歩行動物であるため、肢の動かし方やその組み合わせによって歩法は様々であり、通常取り得る歩法は、常歩(Walk)、速歩(Trot)、駢歩(Canter)および襲歩(Gallop)である。

走速度が 1.2–1.8 m/s 程度の遅い速度で移動する際の歩法は常歩で(5)、各肢の立脚期の重複時間が長く、地面に二肢または三肢が接地している。走速度が増加してくると歩法を変え、2.2–4.0 m/s のときには馬体の対角線上にある前肢と後肢が同時に着地し、一旦四肢が地面から離れる浮遊期を経て、再び逆の対角線上にある前肢と後肢が同時に着地する速歩で移動する(5)。1980 年代後半から 1990 年代にかけてフォースプレートを用いた床反力の

計測やハイスピードカメラによる動作解析の研究から、健常馬においてこれらの歩法の床反力は前肢と後肢では異なるが、左側と右側ではほとんど同じ値を示しており(10, 11)、左側肢着地時と右側肢着地時で頭頂部やキ甲、腰部の鉛直方向における変位は等しくなっている(12)。このように、常歩および速歩は、前肢でも後肢においても、左側と右側の動作が均等であることから対称性歩法と分類されている(13)。

走速度がさらに増加し、およそ 5.0 m/s 以上では駉歩または襲歩の歩法をとる(14)。これらの歩法は左側と右側の肢が異なる動きをしているため、非対称性歩法と分類される(13)。駉歩および襲歩においては、左右の肢のうち最初に着地するのが反手前肢(Trail limb)、遅れて着地するのが手前肢(Lead limb)と呼ばれており、駉歩では浮遊期から最初に着地するのが反手前後肢である。ウマの場合、反手前後肢の着地後、手前後肢および反手前前肢が同時に着地し、最後に手前前肢が着地する。襲歩は最も走速度が速く、ウマが最大の走速度を發揮するときの歩法であり、手前後肢が着地した後、対側にある前肢が着地するのが交差襲歩であるのに対し、手前後肢が着地した後、同側の前肢が着地するのが回転襲歩である。駉歩と異なり、手前後肢と反手前前肢は同時に着地せず、走速度が増加するにつれて各肢の立脚期重複時間が手前後肢と反手前後肢の重複時間を中心に短くなり、20 m/s で走る際はそれぞれの肢の立脚期が全く重複しないことが示唆されている(15)。駉歩または襲歩中の床反力や、各関節可動域を観察した研究によれば、手前肢と反手前肢の機能は異なることが推察されており(16–18)、一定時間以上駉歩または襲歩を行っている時、手前を変換することで

肢にかかる負荷を軽減していると考えられている。

1-3 走速度を規定する要因と測定方法

走速度は 1 秒あたりの肢の回転数である stride frequency と同じ肢が再び着地するまでに進む距離である stride length の積である。これらの項目に加え、肢の接地時間(stance time)や浮遊期、立脚期および浮遊期の間に進む距離といった 1 ストライド(完歩)を構成する要素(stride parameter)を分析することが走動作を解析する上で基本となっている。

着地するタイミングを簡便に計測する方法は馬体に加速度計を装着することである。馬体の変位の周期が測定できれば 1 完歩に要する時間が計算できるため、その逆数から stride frequency も測定できる。また、走速度を同時に測定すれば、stride length の計算も可能である。近年では GPS 機能を持つ加速度計を馬装具に装着することで、競馬のレース中やレースと同じような野外走路における走速度と stride frequency の関係が明らかとなり、走速度以外にもコースの傾斜や馬場状態、性別、運動を継続した際に蓄積してくる疲労等、stride frequency に影響を与える要素があることが報告されている(15, 19–21)。

また、ウマもヒト同様、走速度増加に伴い stride frequency および stride length はともに増加することが報告されている(13, 15, 22)。ヒトの歩行および走行は対称性歩容なので、走速度を stride frequency で除した値(stride length)のさらに半分が、ある脚の接地から逆側の脚が接地するまでに進む距離になるが、ウマの駈歩および襲歩は非対称性歩法なので

stride length は 4 つの肢間距離(step length)の和、すなわち、後肢間距離(hind step length)、反手前後肢-手前前肢間距離(diagonal step length)、前肢間距離(fore step length)、手前前肢と次のストライドにおける反手前後肢の距離(airborne step length)の和である(Fig. 1-1)。

Yamanobe らは、6.7 m/s から 18.2 m/s の走速度で野外走路にて騎乗者がいる状態でウマを走行させ、蹄跡間距離を測定することで hind step length および fore step length はあまり増加せず、高速走行には diagonal step length が最も関与していることを明らかにした(23)。

Yamanobe らの方法は、正確に各肢間距離を測定できるが、複数頭が走るレースや蹄跡を確認しにくい素材の走路では困難である。

ヒトとは異なり、stride length が同じであっても各肢間距離の組み合わせが異なれば、走行フォームは異なっていると言えるため、ウマの走行フォームの解析には各肢間距離の解析が必要となる。Stride frequency と各肢間距離を含めた stride length を同時に測定できるのがハイスピードカメラである。撮影スピードが毎秒 100–500 フレーム程度で、ヒトやウマの高速走行時の動作を撮影できる。Stride frequency に加えて、長さの分かる棒などを置いてキャリブレーションすることで各肢間距離や stride length も測定可能である。さらに、3次元モーションキャプチャ装置のように反射マーカを馬体に装着する必要もなく、高いパフォーマンスが要求される競技会や競馬のレース時の撮影にも適している。

初めてウマの走行フォームが撮影されたレースは、米国競馬史上最も優れた成績を修めた1頭であるセクレタリアト号が出走していたレースである(24)。最後の直線における走行

の様子が毎秒 200 フレーム(200 fps)のハイスピードカメラで撮影され、各肢における立脚期の重複時間が同レース出走馬よりも極めて短いことが明らかとなった(24)。また、日本競馬史上最も優れた成績を修めたディーピンパクト号の菊花賞優勝時に、Takahashi らはハイスピードカメラとレース後のキャリブレーションにより、ゴール 100 m 前における各肢間距離を含む stride length と stride frequency を計測するのに成功している(25)。その結果、ディーピンパクト号の stride frequency および stride length はそれぞれ 2.36 strides/s と 7.54 m であったのに対し、他の 12 頭の出走馬平均値はそれぞれ 2.28 strides/s と 7.08 m であった(25)。また、反手前後肢と手前前肢の立脚期の重複時間と浮遊期が他出走馬よりも短いのに加え、diagonal step length と airborne step length が他出走馬平均値よりもそれぞれ 10%、8%長い(25)。浮遊期が短いにも関わらず airborne step length が長いのは、走速度が大きいからであると Takahashi らは考察しており(25)、走行フォームの違いを検討していくには走速度を一定にする必要があることが示唆される。

1-4 高強度運動時における動作解析

パフォーマンス発揮時の動作解析はヒトで多くの研究が行われてきた。特に高い運動強度で、かつ持てる力を全て発揮させる最大努力を課した際の動作解析はアスリートにとっては必須である。例えば、ヒトにおいてはインドアトラックを一定速度で走行できなくなるまで走行させた際の stride parameter の変化を明らかにする研究や(26)、トレッドミル上

において一定速度で走速度を保てなくなるまで走行させた際の stride parameter の変化を計測した研究によれば(27-29)、ヒトは stance time の延長や鉛直方向における脚の剛性を保つことができなくなることが報告されている(26-29)。これらのことから、ヒトは高強度運動を継続させた際には走速度が同じ場合であっても動作を変化させながら走行していることが示唆される。一方、非対称性歩法の動作解析はウマ以外にもラット、イヌ、チーターのような動物種でも行われてきたが(3, 30, 31)、非対称性歩法で最大努力を課した際の動作解析についてはウマを含めて極めて少ない(32-35)。

ウマに駈歩で最大努力させる手段の1つには競馬のレースが考えられるものの、ウマの特徴を見出すという点に関しては、騎乗者の影響を除くことが必要である。ウマ用トレッドミルは1980年代に導入され、数回の馴化プロセスを経た後のトレッドミル上における歩容は非常に安定したものであることが知られている(36-38)。トレッドミルと野外走路にて同じ走速度で走行させた場合、野外走路よりも stride length が長いという違いがあるものの(39, 40)、トレッドミル上において一定速度で疲労困憊まで運動を課することができる、つまりウマに全力を出させて体力的な限界点まで追い込むことができるため、高強度の運動で最大努力をさせた際のウマの特徴を見出せる可能性がある。

1-5 運動中の筋活動に関する研究

ウマは手根関節および足根関節より遠位には筋肉がほとんど存在しないため、前肢後肢ともに同関節より遠位の重量は軽い。一方、肩関節や股関節といった近位の関節周囲には、上腕頭筋、上腕三頭筋、中殿筋、半腱様筋といった容積が大きく、筋繊維走行が腱をはじめとする弾性繊維と平行になっており、身体重心を動かすという仕事をするのに適した形状となっている筋が位置する(41, 42)。軽い肢を速く振ることができるため、ウマは解剖学的に速く、かつ長距離を走れる特徴も備えた動物である。ウマの動作解析分野においては古くから筋電図により筋の機能が推定され、動作に関わる筋が特定されてきた。筋活動は脊髄の中にある α 運動ニューロンの興奮から始まり、活動電位が神経軸索を經由して目指す筋繊維に伝えられる。活動電位が運動神経から分布するすべての神経筋接合部に到達し、筋繊維活動電位が筋繊維長に沿って伝播する。1つの運動ニューロンとそれに支配される筋繊維群をまとめて運動単位と呼び、ある運動神経によって活性化された筋繊維の全電位の総和が運動単位活動電位を生成する(43)。増幅器を介してその電位情報を記録するものが筋電図である(43)。

筋電図を用いて健常馬における動作と筋活動が関連付けて報告されたのは1970年代のWentinkによる研究であり、常歩および速歩時に後肢の筋放電タイミングと動作の関連を検討し、近位に位置する中殿筋、大腿二頭筋、半腱半膜様筋は遊脚期後半から立脚期前半にかけて放電し、股関節伸展トルクを能動的に生み出していることが示唆されている(44)。さ

らに、立脚期後半には股関節が伸展しているにも関わらず、これらの筋における放電は消失しており、肢の持つ慣性や弾性エネルギーの関与が大きいことが示唆されている(44)。また、Aoki らの研究により棘下筋や棘上筋は立脚期前半から中期にかけての放電があり、床反力作用時に肩関節を安定させていること(45)、Tokuriki らの研究により上腕二頭筋は立脚期後半から遊脚期前半にかけて放電しているため肩関節伸展トルクを生み出していること、かつ、静止駐立時に常に放電しているため姿勢を保つ抗重力筋としての機能も持つことが示されるなど(46)、前肢においても筋の持つ機能が筋電図により明らかにされてきた。これらの研究は筋内部に埋め込む針電極により筋活動を記録していたが、筋内部への針の刺入は侵襲を伴い、動作に影響を及ぼすこともあり得る。一方、皮膚に貼り付ける表面電極を用いると、非侵襲的であるためあまり動作に影響を及ぼさず簡便であり、ヒトにおいては針電極と比較して再現性も高いと言われている(47)。さらに、表層に位置する筋の方が深層に位置する筋よりも大きな力を発揮できる速筋繊維が多いことから(48)、高速走行に重要な筋活動を測定する上では表面筋電図の方が好ましいと考えられる。Jansen らは表面電極を用いて筋電図を導出する表面筋電図を初めてウマで行い、侵襲がない状態で運動をさせた(49)。さらに、筋放電の定量化もしており、総指伸筋や長趾伸筋が遊脚期後半に指関節および趾関節を伸ばす際に大きい放電が認められるため、着地前に下肢部の剛性を高めていると推察している(49)。

このように筋放電のタイミングを検討することで、各筋の持つ機能が推定されてきたが、

1990年代後半になってトレッドミルと表面筋電図が普及すると、走速度や傾斜と筋活動の関係が検討されるようになった(50-53)。筋力の生成は、神経筋接合部を介して収縮する多くの筋活動によって制御されており、単一の筋では、活性化した運動単位を増大する、あるいは発射頻度を増加することで筋は大きな力を発揮すると推察されており(43)、力発揮時に筋繊維の長さが変化しない等尺性収縮時においては、筋力と筋電図の振幅の関係はほぼ比例関係にあることも明らかとなっている(54)。また、力発揮時に筋繊維の長さが変化するという動的収縮を伴うヒトのランニングにおいても、走速度の増加に伴い、筋電図の振幅や単位時間あたりにおける筋活動の総量と考えられる積分筋電図値は増大しているため(22, 55)、走速度の増加は筋力の発揮と深い関連があると考えられている。ウマにおいても速歩までは走速度が増加するにつれて stride length の伸長や stride frequency の増加とともに、中殿筋や上腕頭筋、上腕三頭筋といった筋における筋電図の振幅や積分筋電図値が増加している(50, 51, 53)。このことから、筋電図上の変化と stride length や stride frequency の変化は深く関連していると考えられる。高強度運動を課したウマの動作を検討する上で、各筋における駈歩および襲歩の筋活動を理解する必要があるものの、駈歩の筋電図データを取得している研究は非常に限られており、その走速度は 4.7-7.5 m/s とアスリートとして要求される運動強度を考慮すると非常に遅い(45, 46, 56, 57)。

1-6 本研究の目的

動物がどのように動くかという興味については、先史時代から存在してきたと考えられている。特に高いパフォーマンスを発揮する際の動作についてはしばしば注目の的となり、ヒトでは高強度運動を課した際の運動機構に関する研究が重ねられている。身体重心が一定速度で運動しているならば、特に水平方向に関して身体重心が持つ運動量は変化していないが、ヒトにおいては高強度運動を継続させると stride parameter は変化しているため、身体重心を構成する筋骨格系の動作は変化している。しかし、ヒト以外で高強度運動に対する動作の適応を研究された動物種はない。

ウマは現代においてはアスリートとして見られることが多く、高いパフォーマンスの発揮を要求されることがしばしばある。ウマの中で特に高い運動強度が課される種はサラブレッドである。サラブレッドは、General stud book に記載された3頭の根幹種牡馬、ダーレーアラビアン、バイアリーターク、ゴドルフィンアラビアンを祖とし、徹底した血統管理のもと育種選抜と近親交配を併用し、速く走ることを目的として300年以上改良を加えられてきた。サラブレッドは20 m/s を超す走速度を発揮することができ(19)、17 m/s を超える平均走速度を2分以上維持でき、スピードも持久力も備えているため(58)、一定時間の高強度運動が可能である。そして、パフォーマンス発揮時の歩法は最もダイナミックである襲歩で、非対称性歩法であることからヒトとは歩容が根本的に異なっている。

優れた走能力を可能とする解剖学的な特徴も持ち、ヒトとは異なる歩法で運動するサラ

ブレッドにおける高強度運動時の運動機構を明らかにすることは、動物の持つ多様性や、その動物の特異性を理解することにつながり得る。高強度運動を継続した際の走行フォーム変化やそれに関わる筋の電気生理学的特性を明らかにしておくことで、競走馬が鍛えるべき筋の特定や馬体のケアにもつながると考えられる。

本研究の目的は、サラブレッドの高強度運動継続時における走行フォーム変化およびそれを規定する筋の電気生理学的変化を検討することとした。第 2 章では、トップホース同士が鎬を削り、出走馬への負荷が最も高いレースの 1 つと考えられる日本ダービーにおいて、出走馬における 1 周目と 2 周目の stride parameter を比較することで最大努力下におけるサラブレッドの走行フォーム変化の特徴を考察した。第 3 章では、トレッドミル上の高強度運動が走行フォームに与える影響を検討し、高強度運動をサラブレッドに課した際の走行フォーム変化を考察する上でトレッドミルの有用性を検討するとともに、年齢が与える影響も検討した。第 4 章では、非対称性歩法の駈歩における手前、反手前および走速度が筋活動に与える影響を検討した。第 5 章では、走行フォーム変化に関与する筋の電気生理学的変化を検討することを目的に、一定速度で疲労困憊まで走行させたときの異なる機能を持つ筋における活動の変化を検討した。

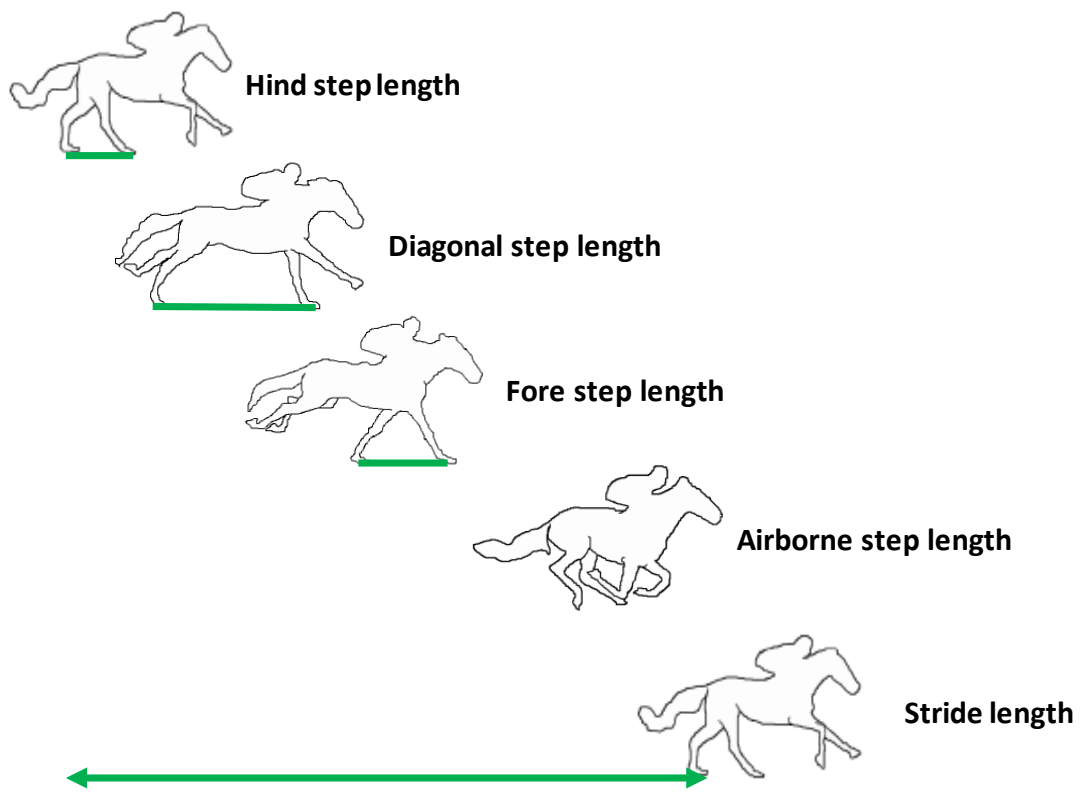


Fig. 1-1

Interlimb distances in the gallop. The sum of the interlimb distances is the stride length.

第 2 章

日本ダービー出走馬における レース 1 周目と 2 周目の走行フォームの違い

2-1 緒言

走速度は stride frequency と stride length の積であり、クロスカンントリー競技や競馬で良い成績を修めるにはこの 2 項目を高め、ゴールまで維持する必要がある。また、サラブレッドはレース時に、スタート直後以外は交差襲歩で走行することが知られており(59)、stride length は hind step length、diagonal step length、fore step length、airborne step length で構成されるため、走行フォームの解析にはこれらの各肢間距離の測定が必要である。これまでサラブレッドにおける走行フォームに関する研究は限定的であり、セクレタリアト号やディープインパクト号といった優秀な成績を修めたウマの特徴を見出すことが主だった(24, 25)。ヒトにおいては、最高のパフォーマンスを発揮するであろう世界選手権やオリンピックをはじめとした大きな大会で動作解析が実施され、最大努力下における走動作の変化が測定されている。例えば、400 m 走を最大努力で走行させた場合、後半は前半に比べて肢の剛性が保てずに stride frequency が低下し、走速度も低下してくる(60, 61)。しかし、サラブレッドの最大努力下における走行フォームの適応に関しては知られていない。

アスリートとして認知されているサラブレッドがパフォーマンス発揮を要求されるのは競馬のレースである。サラブレッドは徹底した血統管理のもと、速く走るために 300 年以上改良が加えられてきたが、競馬はより速く走るウマを選抜する上で重要な役割を果たしてきた。現在の競馬の礎は 18 世紀に固まり、特にダービーは種牡馬選定レースの意味合いもあったと言われており、英国では 1780 年より開催されている。格式の高いレースであれ

ばあるほど、関係者は十分にトレーニングされた状態のウマを出走させるため、出走馬間のコンディションの違いは小さく、かつ、レース自体の負荷も高いと考えられる。東京競馬場で開催される日本ダービーは日本国内で最も格式が高い。

さらに、日本ダービーは距離 2400 m で発走後 2 回通過する位置があるため、上り坂や下り坂など走行フォームに影響を与え得る地理的要因(20, 62)が同一条件でレース前半(1 周目)と後半(2 周目)の走行フォームの比較が可能である。また、Takahashi らによれば、ディープインパクト号が短い浮遊期にも関わらず長い airborne step length を示していたのは走速度が高いためであり(25)、走行フォームを詳細に検討するためには走速度を一定にした解析を行う必要がある。

本章では、日本ダービーにおける 1 周目および 2 週目の走行フォームを撮影して 1 ストライドの構成要素(stride parameter)を分析し、一般化線形混合モデルによって走速度を調整した上で走行フォーム変化の特徴を検討した。

2-2 材料と方法

本研究では、研究のためにいかなるウマにも触れておらず、特別な措置は行っていない。

2-2-1 供試馬と撮影条件

2016–2019 年の東京優駿(日本ダービー)レース中の走行フォームをハイスピードカメラ(MEMRECAM HX-7, NAC Image Technology, Tokyo, Japan)で撮影した。日本ダービーは東京競馬場芝 2400 m で開催され、出走馬は発走後約 300 m 直進し、第 1 コーナーより反時計回りに 1 周走ってゴールに至る。研究期間中の日本ダービー当日の天候は全て晴れで、良馬場での開催であった。出走馬は全てサラブレッド種 3 歳雄であった。

走行フォームはコースの外罫から約 30 m 離れた東京競馬場スタンドの 3 階(コースからの高さが約 10 m)から撮影した。光軸が走路と垂直になるようにカメラを三脚に固定した状態で撮影を行った。撮影条件は、撮影スピード 250 fps、露出時間 1/2000 秒とし、出走馬の 1 完歩が含まれるように、水平方向撮影範囲は 16 m(解像度は 1920×1080 ピクセル)とした。また、この撮影位置はゴールから 20 m 前の位置であるため、出走馬はレース中に 2 回(1 周目および 2 周目)、カメラ前を通過した。レース後、撮影範囲内において 3 本の直交する 93 cm のキャリブレーションバーを内罫から 1 m 離れたところより、3 m おきに 4 箇所撮影した(Fig. 2-1)。

2-2-2 測定項目

各肢の着地は、全て同一の人物が映像から目視で判定し、球節背側に急激な角度変化が起こる1つ前のフレームと定義した(25, 63)。測定した stride parameter は以下の通りとした(25)。

Hind step length : 手前後肢が着地した際の反手前後肢と手前後肢間の距離

Diagonal step length : 反手前前肢が着地した際の手前後肢と反手前前肢間の距離

Fore step length : 手前前肢が着地した際の反手前前肢と手前前肢間の距離

Airborne step length : 四肢が地面に踏着していない間に進む距離

Stride length : 上記4距離の和

Stride frequency : 連続した反手前後肢の着地にかかった時間の逆数

各肢の着地瞬間およびキャリブレーションバーを静止画としてコンピュータに取り込み、各馬の走行位置と最も近いキャリブレーションバーを用いて、各肢間距離を画像解析ソフトウェア(Image J, U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA)で解析した。走速度(speed)は stride frequency と stride length の積とした。

2-2-3 統計解析

観測データは平均±標準偏差で表した。統計解析に用いたのは、1周目および2周目両方のデータが撮影できたウマに限定した。1周目および2周目の各測定項目は対応のあるt検定で比較した。さらに、レースを走ったことと走速度が各測定項目に与える影響を検討するために、一般化線形混合モデルを用いた。Hind step length, diagonal step length, fore step length, airborne step length, stride length, stride frequency を目的変数とし、lap (vs. 1周目)および speed を固定効果に、出走馬と開催年度を変量効果として、固定効果の係数および標準誤差を算出した。各測定項目における残差の正規性は Shapiro-Wilk 検定により検証した。統計解析には SAS university edition (PROC GLIMMIX, SAS Institute Inc, Cary, NC)を用い、有意水準は $P < 0.05$ とした。

2-3 結果

1 周目および 2 周目ともに撮影可能であった 23 頭における 71 完歩(2019 年;6 頭 20 完歩、2018 年;7 頭 23 完歩、2017 年 5 頭 16 完歩、2016 年 5 頭 12 完歩)を統計解析に用いた。2 周目の走速度(16.0 ± 0.9 m/s)は 1 周目(17.3 ± 1.3 m/s)と比較して有意に低下しており($P < 0.01$)、stride frequency(2 周目: 2.34 ± 0.08 strides/s, 1 周目: 2.21 ± 0.09 strides/s, $P < 0.01$)および stride length (2 周目: 7.42 ± 0.52 m, 1 周目: 7.25 ± 0.38 m, $P = 0.04$)ともに有意に低下していた。各肢間距離については、2 周目の diagonal step length は 1 周目と比較して有意に減少していたが($P < 0.01$)、hind step length、airborne step length は有意に増加しており($P < 0.01$, $P < 0.01$)、fore step length は増加傾向であった($P = 0.09$, Fig. 2-2)。

一般化線形混合モデルにおいては、どの測定項目においても speed と lap の間に交互作用は認められなかった。また、Shapiro-Wilk 検定により、全ての項目における残差は正規性が確認された(stride frequency; $P = 0.43$, stride length; $P = 0.37$, hind step length; $P = 0.80$, diagonal step length; $P = 0.11$, fore step length; $P = 0.17$, airborne length; $P = 0.14$)。

Stride frequency および stride length は speed($P < 0.01$, $P < 0.01$)および lap($P = 0.02$, $P = 0.02$)の影響を受けていた。Diagonal step length と fore step length においても speed($P < 0.01$, $P = 0.01$)、lap($P < 0.01$, $P < 0.01$)の影響を受けていたが、hind step length および airborne step length は speed の影響を受けず($P = 0.15$, $P = 0.41$)、lap の影響のみ受けて

いた($P < 0.01$, $P < 0.01$)。一般化線形混合モデルにおける測定項目の speed、lap の係数は

Table 2-1 のとおりであった。

2-4 考察

本研究では、日本ダービー出走馬の1周目と2周目の stride frequency、stride length および各肢間距離を比較することで、最大努力下における走行フォームの特徴を検討した。ダービーは競馬の祭典と呼ばれており、10万人以上の大観衆の前で16 m/s以上の走速度で2分以上走ることを要求されるため、レースの運動強度は精神的にも肉体的にも非常に高いと考えられる。実際、2周目の出走馬の平均走速度(16.0 ± 0.9 m/s)は1周目(17.3 ± 1.3 m/s)と比較して有意に減少していた。これは、「その運動強度を維持することができなくなる」という疲労困憊の定義に合致しており(64)、出走馬はレースで全力を出し切ったと推察される。2周目の疲労困憊状態においては、1周目と比較して stride frequency は低下し、stride length は短縮していた。これはオーストラリアにおいて鞍に加速度計およびGPSを装着して計測されたレース中の変化と同様であり(19)、かつ、ヒトで400 mを最大努力で走らせた際に認められる変化と同じである(60, 61, 65)。一方、これまでウマにおいて観察されてきた結果と異なる点も認められる。エンデュランス競技に用いるアラブ種では、競技中に疲労困憊状態においても stride frequency は維持されていたが(66)、これは歩法の違い(速歩 vs. 襲歩)または運動強度によるものと考えられる。また、Leachらはカナダの競馬場においてサラブレッド競走馬を対象に、スタート直後とゴール前における各肢の stance time や立脚期の重複時間を中心とした stride parameter の時間情報の分析を行っている(67)。その結果、レース後半は前半に比較して stride frequency は低下するものの、stride length に

与える影響については個々のウマによって異なっており、統計学的な有意差は認められなかった(67)。Leach らの測定場所や詳細な撮影条件が不明なため、本研究との直接の比較を行うのは困難であるが、測定対象としたレースの距離が 1200 m から 1600 m であったため、競走距離または撮影位置による可能性もある。

Leach らの研究では、レース後半で手前後肢と反手前前肢が同時に着地している時間が延長していたが、これは手前後肢の着地後に身体を伸ばすこと、つまり股関節の伸展と前肢の展出ができなくなっているためだと考えられており(67)、本研究で認められた 2 周目における diagonal step length の短縮はこの仮説を支持していると考えられる。そして、diagonal step length は走速度と高い正の相関があり、パフォーマンスを評価する上で最も重要な肢間距離であるため(23, 68)、diagonal step length を維持させることがレース後半での走速度維持に重要であると考えられた。一方で、その他の肢間距離については延長しており、特に airborne step length の延長が顕著であった。地面に肢が踏着していない浮遊期においては、ウマは加速できないため、新たに生み出すエネルギーは位置エネルギーに限られる(69)。しかし、運動中の外的仕事に占める割合は運動エネルギーが圧倒的に高く、位置エネルギーはごくわずかである(69)。これらのことから、疲労困憊時には stride length が伸張することもあり得るが、走速度を維持していくには非効率的な走行フォームとなっていると考えられた。

一般化線形混合モデルにおいて、2 周目の stride frequency は 1 周目に比べて 0.05

strides/s 減少しており、2 週目の stride length は 1 週目に比べて 0.15 m 増加していた。

これは、出走各馬が 1 週目と 2 週目を一定速度で走行していたと仮定すると、2 週目は 1 週目よりも stride frequency が低下し、stride length が増加することを意味する。また、stride length のうち diagonal step length のみが減少しており、その他の肢間距離は増加していたことから、diagonal step length の減少をその他の肢間距離を増加させることで走速度を保てることが示唆された。

以上から、サラブレッドが最大努力で走行すると、後半はヒト同様 stride frequency と stride length の双方が低下し、走速度が低下していた。一方で、stride length を構成する各肢間距離については、減少していたのは diagonal step length のみであり、その他の肢間距離を増加させて補っていると考えられ、一定の走速度でレースを走っていたとしても前半と後半では異なる走行フォームで走っていることが示唆された。本章では、レースにおけるペース配分や地理的要因を極力除くように撮影位置を設定したが、騎手の動作やゴールへの入線順位が与える影響も含めた結果である。ウマのみの特徴を明らかにしていくにはトレッドミル上の実験が必要である。また、本章では 3 歳という限定された母集団であるため、年齢による影響も明らかにしていく必要があると考えられた。

Table 2-1. Coefficients of each step length and stride frequency in the generalized mixed model.

		Hind step length		Diagonal step length		Fore step length		Airborne step length		Stride length		Stride frequency	
		(m)		(m)		(m)		(m)		(m)		(strides/s)	
		Estimate	S.E. ^{a)}	Estimate	S.E.	Estimate	S.E.	Estimate	S.E.	Estimate	S.E.	Estimate	S.E.
Speed		0.02	0.01	0.16**	0.02	0.03*	0.01	0.02	0.02	0.22**	0.03	0.07**	0.01
Lap	First	Reference		Reference		Reference		Reference		Reference		Reference	
	Second	0.10**	0.02	-0.22**	0.06	0.08**	0.02	0.20**	0.05	0.15**	0.07	-0.05*	0.02
Intercept		1.02**	0.17	-0.72**	0.39	1.11**	0.16	2.29**	0.38	3.80**	0.48	1.11**	0.15

a); Standard Error

* Indicates statistical significance at $P < .05$, ** at $P < .01$.

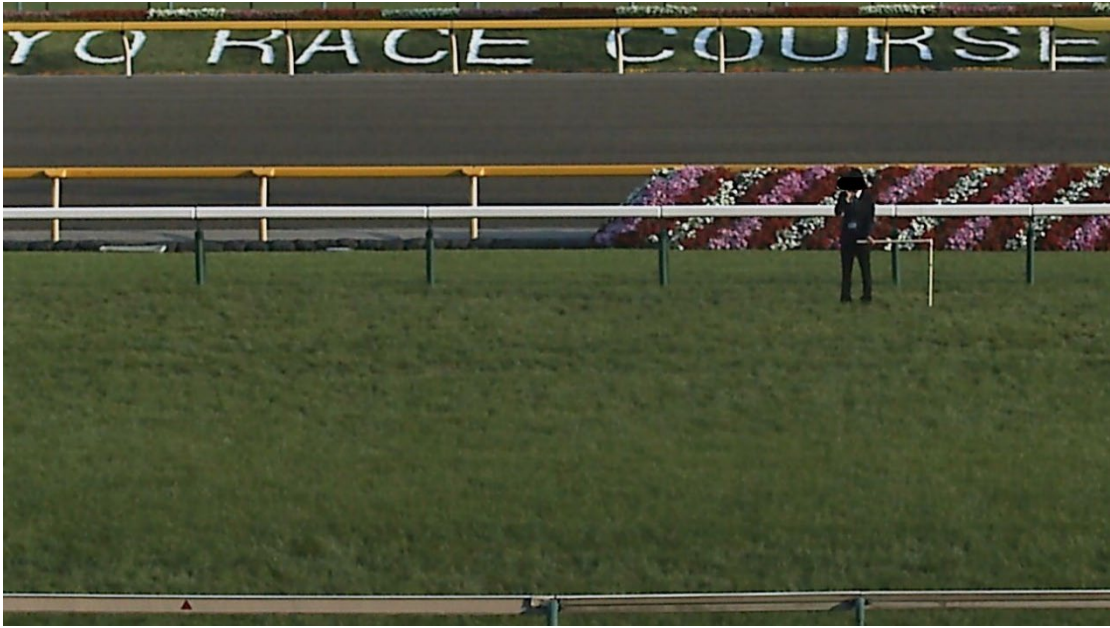


Fig. 2-1

The image of calibration after the races in 2017. The calibration set that three straight bars (93 cm, each) crossed at right angles each other was placed on the track at 4 points. In this picture, calibration bars were placed 1 m away from the inside rail, which was the farthest from the camera. From this point, the calibration set was placed at 3 m intervals.

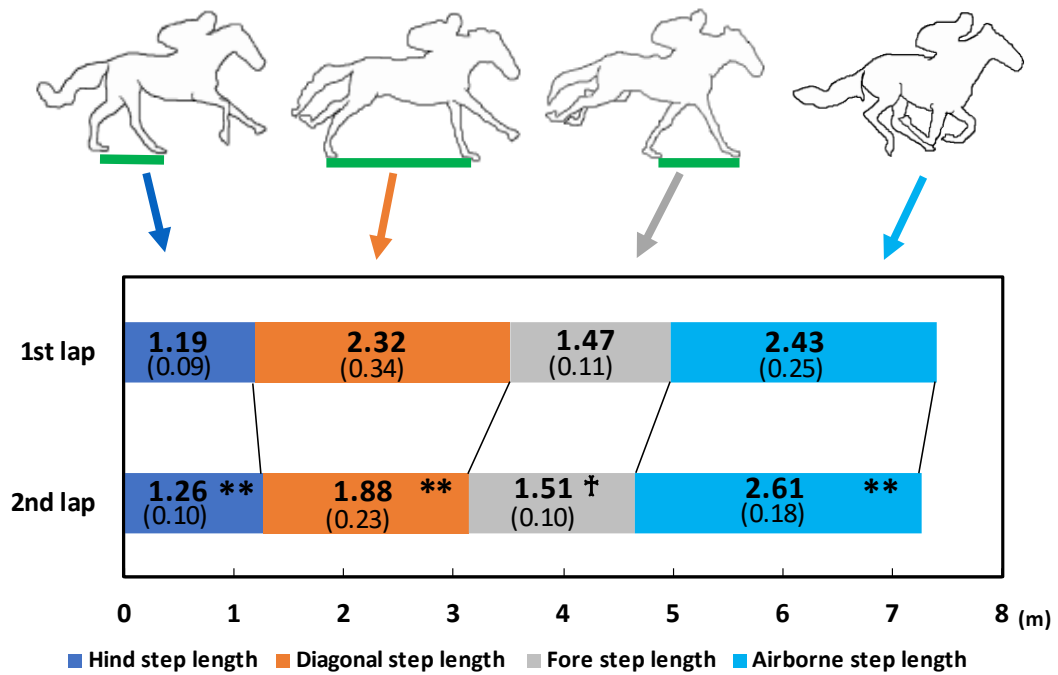


Fig. 2-2

The mean step length (standard deviation) between 1st lap and 2nd lap during the *Tokyo Yushun* (Japanese Derby) in 2016–2019 (n = 23).

** Indicates statistical significance at $P \leq 0.01$ by paired t-tests.

† Indicates significant trend at $P < 0.1$.

2-5 小括

本章では、2016–2019 年の日本ダービー1 周目および 2 周目における出走馬の stride parameter をハイスピードカメラで撮影し、stride frequency、各肢間距離(hind step length、diagonal step length、fore step length、airborne step length)、stride length の変化を比較し、サラブレッドの最大努力下における走行フォームの特徴を検討した。その結果、

1) 2 周目の走速度(16.0 ± 0.9 m/s)は 1 周目(17.3 ± 1.3 m/s)と比較して減少しており、「運動強度を維持することができなくなる」という疲労困憊の定義に合致していた。

2) 1 周目に比べて 2 周目の stride frequency、stride length はともに低下していた。各肢間距離については、diagonal step length のみ低下しており、その他の肢間距離は増加していた。

3) 一般化線形混合モデルにより走速度を調整した解析においては、stride frequency は低下し、stride length は増加していた。各肢間距離については、diagonal step length は低下しており、その他の肢間距離は増加していた。

日本ダービー出走馬という限られた母集団において、レースでは疲労困憊しており、stride frequency、diagonal step length が低下し、それを補うようにその他の肢間距離を伸ばした走行フォームになっていると考えられた。また、1 周目と 2 周目が一定速度で走行していると仮定しても、同様の適応をしており、走速度が一定であっても走行フォームが異なる可能性があることが示唆された。

第3章、第4章の内容は学術雑誌論文として出版する計画があるため公表できない。5
年以内に出版予定。

第 5 章

疲労困憊運動時の筋活動変化から考察する 機能別の筋特性

5-1 緒言

前章の結果から、サラブレッドの駈歩時においても、走速度増加に伴いstride frequencyおよびstride lengthは増加し、筋活動も増加していることが明らかとなった。また、筋活動は手前の影響を受け得ることから関節角度変化などのキネマティクスと関連があることも示唆された。一方、第2章および第3章の結果から、高強度運動後半において前半と同じ走速度で走っていてもstride frequencyが低下し、各肢間距離も変化しているため走行フォームも変化している。動作は骨格筋の活動によって起こることから考えると、走行フォーム変化に伴い活動が変化している筋がある可能性が高い。

ヒトにおいては、一定速度で走行させていてもstride parameterが変化すると筋活動も変化することが報告されている。Hanonらは、トレッドミル上で各ステップ4分の漸増負荷試験(3.6 m/sからおよそ0.5 m/sずつ増加)を実施した際、最終ステップ(走速度5.3–5.8 m/s)の3分40秒時におけるstride frequencyは各ステップ開始45秒時と比較して増加しており、それに伴い大腿二頭筋や大腿直筋をはじめとした下肢部の積分筋電図値が大きくなっていることを明らかにした(109)。また、Rabitaらの報告(26)によれば、インドアトラックにおいて一定速度(5.1 ± 0.3 m/s)で走行させると、およそ6分でその走速度を保てなくなる疲労困憊に達し、stride frequencyおよびstride lengthに変化は認められないにも関わらず、大腿二頭筋および大腿直筋では筋電図信号の振幅が増加し、ヒラメ筋や腓腹筋では低下していた。これは、足関節底屈筋の活動低下に伴い脚の剛性も低下するが、その状態で走速度やstride

frequencyを保とうとすると、股関節屈曲時に筋活動を高めることでスイング期を短縮していると推察される(26)。

第2章、第3章の結果から、サラブレッドに一定速度の高強度運動をさせると、後半では前半と比較して、浮遊期の延長とstride frequencyの低下が認められた。サラブレッドの骨格筋の配置は近位に肢を振るために容積の大きな筋が位置しており(41, 42)、stride frequencyの低下には近位に配置する筋活動の低下が伴うと予想される。また、第2章と第3章ではdiagonal step lengthを除く肢間距離およびstride lengthの増加も認められた。Colborneらによれば、7.5%傾斜トレッドミル上にて11.0 m/sでサラブレッドを疲労困憊まで走行させた際、運動後半には運動前半よりもキ甲の鉛直方向変位は増加しており(33)、鉛直方向の動作により関与していると考えられる立脚期で活動する筋の活動が増加している可能性がある。

本章ではトレッドミル上にて一定速度で疲労困憊まで走行させた際に活動が低下する筋と増加する筋があるという仮説を立て、機能が異なる筋の電気生理学的特性を明らかにすることを目的とした。

5-2 材料と方法

本研究は、日本中央競馬会競走馬総合研究所の動物実験委員会において承認された。

5-2-1 供試馬

競走馬総合研究所で繋養されていた健康なサラブレッド種延べ 31 頭(去勢雄 24 頭, 雌 7 頭; 3-10 歳, 446-564 kg)を用いた。これらのウマは全てトレッドミル(SÄTO AB, Knivsta, Sweden)上での走行に十分に慣れていた。実験前には 3%傾斜トレッドミル上で 1.7 m/s 常歩(Walk)1 分、3.5 m/s 速歩(Trot)3 分の後、7 m/s、10 m/s、13 m/s をそれぞれ 1 分ずつ駈歩(Canter)および襲歩(Gallop)で走行させ、その後 3.5 m/s 速歩を 3 分、1.7 m/s 常歩 5 分から構成されるトレーニングを週 2 回 3 週間行った。実験期間中、跛行を呈したウマはいなかった。

5-2-2 測定対象とした筋の位置

筋電図データは、両側の表面筋肉 13 か所、すなわち *M. brachiocephalicus*(上腕頭筋)、*M. deltoides*(三角筋)、*M. infraspinatus*(棘下筋) *M. long head of triceps brachii*(上腕三頭筋長頭)、*M. ulnaris lateralis*(尺側手根伸筋)、*M. common digital extensor*(総指伸筋)、*M. gluteus medius*(中殿筋)、*M. biceps femoris*(大腿二頭筋)、*M. semitendinosus*(半腱様筋)、*M. tensor fasciae latae*(大腿筋膜張筋)、*M. extensor digitorum longus*(長趾伸筋)、*M.*

extensor digitorum lateralis(外側趾伸筋)、*M. flexor digitorum lateralis*(深趾屈筋)から得た(Table 5-1 および Fig. 5-1)。上腕頭筋、上腕三頭筋長頭、中殿筋、半腱様筋、長趾伸筋および深趾屈筋は第 4 章と同じ位置に表面電極を貼り付けた。三角筋は上腕骨三角筋粗面から肩甲棘に平行に仮想線を肩甲骨上端まで引き、その上腕骨三角筋粗面側 3 分の 1 に、棘下筋は肩甲棘遠位端のすぐ尾側に、大腿二頭筋は腸骨寛結節から尾側にひいた仮想水平線の尾側 3 分の 1 の場所に、大腿筋膜張筋は腸骨寛結節の直下に、外側趾伸筋は深趾屈筋と同じ高さに表面電極を貼り付けた。これらの位置が他の筋と重ならないことは、超音波上だけでなく、本研究以外の用途で剖検されたウマでも確認した。

5-2-3 測定機器

第 4 章でも用いた多チャンネルテレメーターシステムにより筋電図データを取得した。表面電極貼付部位は毛刈りし、アルコールで有機物等を除去した上で、接着剤(Gachi, Kokuyo, Osaka, Japan)を用いて電極を皮膚に装着した。アクティブ、アース、リファレンス電極を持つテレメーター(ZB-150H, Nihon Kohden, Tokyo, Japan)から表面筋電図信号をリアルタイムに無線でコンピュータシステム(WEB7000, Nihon Kohden, Tokyo, Japan)に送り記録した。対象筋の筋繊維走行と平行に 3 枚表面電極を貼り、直径 16 mm の Ag-AgCl(H124SG, Covidien, MA, USA)電極とテレメーターをスナップタイプのリード線(TK-217-018, Unique Medical Co., Tokyo, Japan)で接続した。電極間の距離は 25 mm であり、

アクティブ電極とリファレンス電極は隣に位置させた。リード線およびテレメーターは、走行中の揺れを最小限にするよう、馬体に粘着テープ(Foam pad 75A, Nihon Kohden, Tokyo, Japan)で貼り付けた。

両前肢または両後肢の蹄前面正中に歪ゲージ(N22-FA-10-120-11-VS3, Showa Measuring Instruments Inc, Tokyo, Japan)を接着剤(Gachi, Kokuyo, Osaka, Japan)を用いて装着し、着地および離地の判定基準とした。歪ゲージは動ひずみ測定器(DPM-612B, Kyowa Electronic Instruments, Tokyo, Japan)につなぎ、多チャンネルテレメーターシステムの入力ボックスと BNC ケーブルで接続した。歪ゲージ信号と 200 倍に増幅された筋電図信号(分解能 10bit, フルスケール ± 5 mV)は 1 kHz で記録され、それぞれ 250 Hz の low-pass フィルターおよび 30–500 Hz のバンドパスフィルター(Bessel filter)で処理された。

5-2-4 実験プロトコル

実験は 3%傾斜トレッドミル上(SÄTO AB, Knivsta, Sweden)で行った。1.7 m/s 常歩 1 分、3.5 m/s 速歩 3 分のウォーミングアップ後、一定速度で疲労困憊になるまで襲歩にて走行させた。疲労困憊は、ヒトの声による激励に反応せず、トレッドミル上での走行位置を保てなくなる」と定義した。襲歩終了後は、3 分間の速歩と 10 分間の常歩をさせた(Fig. 5-2)。襲歩の走速度は、実験 1 週間前に予め走らせて、5 分程度で疲労困憊になる走速度を決定した。測定する筋の場所を変えて 4 回本プロトコルを実施した。上腕頭筋、棘下筋、三角筋の

測定(Run 1)には 8 頭を、上腕三頭筋長頭、総指伸筋、尺側手根伸筋の測定(Run 2)は 7 頭、中殿筋、大腿筋膜張筋、大腿二頭筋の測定(Run 3)には 8 頭を、半腱様筋、長趾伸筋、外側趾伸筋、深趾屈筋の測定(Run 4)には 8 頭を用いた。

5-2-5 統計解析

襲歩中の 30 秒おきの stride frequency、着地から離地までの時間である stance time、1 完歩分の積分筋電図値(着地から次の着地までの筋電図信号の基線と波形の間の面積)を計算し、連続した 7 完歩分の平均値を統計解析に用い、測定中に著しいノイズが現れた場合や電極が剥がれた場合には解析から除外した。第 4 章の結果に従い、手前肢側(lead)と反手前肢側(trail)の筋を区別した解析を行うために、襲歩開始 30 秒時(at start)と疲労困憊直前に襲歩開始時と同側の手前になった時(at fatigue)を比較した(Fig. 5-3)。各データは平均 ± 標準偏差で表した。比較には対応のある t 検定を用い、有意水準は $P < 0.05$ とした。統計解析には JMP(JMP 13.1.0, SAS Institute Inc, Cary, NC)を用いた。

5-3 結果

Run1 から Run4 を通じた襲歩の平均走速度および疲労困憊までの平均走行時間はそれぞれ 13.7 ± 0.7 m/s、および 317 ± 51 秒であった。全てのウマで at fatigue における stride frequency は at start に比較して減少していた。それぞれの Run における走速度、疲労困憊までの時間、stride frequency を Table 5-2 に記載した。

Run 1

反手前肢における stance time は at fatigue(101.5 ± 6.6 ms)と at start(96.1 ± 6.6 ms)で有意な差は認められなかったが($P = 0.12$)、手前肢においては at fatigue(105.3 ± 3.5 ms)は at start(102.0 ± 4.1 ms)に比べて有意に延長していた($P = 0.01$)。Fig. 5-4 に Run1 で測定した筋における積分筋電図値の変化を示す。At fatigue の上腕頭筋における積分筋電図値は at start に比べて手前肢側、反手前肢側ともに有意に減少していた(手前肢側; -29% , $P < 0.01$, 反手前肢側; -23% , $P = 0.01$)。At fatigue における棘下筋の積分筋電図値は反手前肢側において、at start 時に比べて減少傾向($P = 0.08$)であったが、手前肢側においては変化がなかった($P = 0.16$)。三角筋における積分筋電図値は手前肢側、反手前肢側ともに変化がなかった(三角筋: 手前肢側; $P = 0.63$, 反手前肢側; $P = 0.36$)。

Run 2

反手前前肢における stance time は at fatigue(102.0 ± 6.0 ms)で at start(96.7 ± 6.4 ms)よりも有意に延長しており($P = 0.01$)、手前前肢においても at fatigue(104.8 ± 2.8 ms)は at start(100.9 ± 2.6 ms)に比べて有意に延長していた($P < 0.01$)。Fig. 5-5 に Run 2 で測定した筋における積分筋電図値の変化を示す。At fatigue における上腕三頭筋長頭、総指伸筋、尺側手根伸筋の積分筋電図値は手前肢側、反手前肢側ともに at start に比較して変化がなかった(上腕三頭筋長頭: 手前肢側; $P = 0.83$, 反手前肢側; $P = 0.35$, 総指伸筋: 手前肢側; $P = 0.26$, 反手前肢側; $P = 0.40$, 尺側手根伸筋: 手前肢側; $P = 0.36$, 反手前肢側; $P = 0.30$)。

Run 3

反手前後肢における stance time は at fatigue(107.6 ± 4.8 ms)と at start(106.9 ± 4.6 ms)で差はなかったが($P = 0.46$)、手前後肢においては at fatigue(110.0 ± 5.3 ms)は at start(105.4 ± 5.0 ms)に比べて有意に延長していた($P < 0.01$)。Fig. 5-6 に Run 3 で測定した筋における積分筋電図値の変化を示す。At fatigue における中殿筋の積分筋電図値は手前肢側、反手前肢側ともに at start に比較して有意に減少していた(手前肢側; -40%, $P < 0.01$, 反手前肢側; -42%, $P = 0.02$)。大腿二頭筋(手前肢側; -36%, $P < 0.01$, 反手前肢側; -24%, $P < 0.01$)についても同様であった。一方、大腿筋膜張筋の積分筋電図値は手前肢側、反手前肢側ともに変化はなかった(手前肢側; $P = 0.39$, 反手前肢側; $P = 0.74$)。

Run 4

反手前後肢における stance time は at fatigue(108.5 ± 4.6 ms)と at start(107.8 ± 6.4 ms)で差はなかったが($P = 0.46$)、手前後肢においては at fatigue(107.6 ± 2.8 ms)は at start(105.2 ± 4.6 ms)に比べて有意に延長していた($P < 0.01$)。Fig. 5-7 に Run4 で測定した筋における積分筋電図値の変化を示す。At fatigue における半腱様筋の積分筋電図値は手前肢側、反手前肢側ともに at start に比較して有意に減少していた(手前肢側; -23% , $P < 0.01$, 反手前肢側; -23% , $P = 0.01$)。At fatigue の反手前肢側における長趾伸筋の積分筋電図値は at start に比較して有意に減少していたが(-14% , $P = 0.01$)、手前側肢における積分筋電図値は変化がなかった($P = 0.29$)。At fatigue における外側指伸筋の積分筋電図値は at start に比較して、手前肢側、反手前肢側ともに減少傾向であった(手前肢側; $P = 0.09$, 反手前肢側; $P = 0.08$)。また、深指屈筋においては at fatigue の積分筋電図値は at start に比べて、手前肢側において減少傾向であったが($P = 0.07$)、反手前肢側においては変化がなかった($P = 0.33$)。

5-4 考察

本章では、トレッドミル上にて一定速度で疲労困憊まで走行させた際の筋活動を測定し、運動後半は運動前半と比較して、手前肢側および反手前肢側の上腕頭筋、中殿筋、大腿二頭筋、半腱様筋、反手前肢側の長趾伸筋における積分筋電図値の低下が認められた。

ヒトにおいては、トレッドミル上にて同じ走速度でstride frequencyだけを増加させるような走り方をさせると、中殿筋や大腿直筋をはじめとする股関節周囲筋の放電量は増加している(110)。また、走速度が7.0 m/sを超えるようなスプリント走においては、stride lengthではなく、主にstride frequencyの増加で走速度を増加させており、大腿二頭筋や大殿筋などの股関節伸展トルクを発生させる筋の放電が増加し、ヒラメ筋や腓腹筋といった足関節底屈筋の放電は増加していない(96)。これらのことから、身体の遠位に位置する筋よりも股関節伸展筋を中心とした近位に位置する筋はstride frequencyとの関与が深いことが考えられる。ウマにおいて股関節を構成する筋のうち、中殿筋、大腿二頭筋、半腱様筋は骨格筋の中で最も容積が大きい筋であり、筋繊維配列も腱走行に平行であるため大きな仕事量を発揮することが可能である(42)。このような筋群における運動単位数の減少が肢を振るための力発揮低下につながり、stride frequencyの低下に関与していると考えられた。さらに、遠位に位置する筋の中で唯一、反手前肢側における長趾伸筋では積分筋電図値が低下していた。長趾伸筋の主な役割は、着地に備えて下肢部を安定させることである(49)。ウマの下肢部においては伸筋も屈筋も着地前に同時に放電することで、着地時に急激にかかる床反力

に備えて肢の剛性および安定性を高めていることが示唆されている(49, 56)。また、ヒトのランニングにおいては、脚の剛性の高さとは stride frequency は正の相関があることが知られている(111)。反手前後肢は浮遊期からの最初の着地肢になっており、特に反手前後肢着地前の肢の剛性が不十分であることが stride frequency の低下に関与している可能性がある。

本章で測定した股関節伸展筋においては積分筋電図値が 23–42% も減少しており、stride frequency の低下は 5% 程度である。さらに、stance time は統計学的に有意な延長を認めた肢もあったものの、その増加は 2.4–5.3 ms 程度と非常にわずかであり、これらの筋における運動単位数の減少は肢の剛性低下以外にも関与している可能性が高い。さらに、主に遊脚期に放電する上腕頭筋も 23–29% も低下していることから、筋活動の減少はキネマティクス変化とも関連している可能性が大きい。Diagonal step length を伸長させるためには、股関節伸展による後肢の後方への牽引と肩関節伸展および肘関節伸展による前肢の前方への伸展が必要と考えられる。筋の機能および解剖学的観点からみれば、肩関節伸展には上腕頭筋や上腕二頭筋が、肘関節伸展には上腕三頭筋が重要な役割を果たしている(46, 108, 112, 113)。上腕頭筋も前肢の中で、非常に長い筋繊維を有しており、大きな仕事量を発揮できる筋である(113)。本章において、一定速度で走行した際の後半における股関節伸展筋および上腕頭筋の筋における運動単位数の低下が diagonal step length の低下と関連している可能性が高い。一方、速歩時ではあるが、肘関節の最大伸展角度および行う仕事は走速度に影響を受けないことが知られており(114)、diagonal step length の伸長に肘関節はあまり寄

与していないと考えられた。

本章では、stride length(特に airborne step length)の伸長に床反力の影響を直接受ける筋、すなわち立脚期に活動する筋の放電が増加すると仮説を立てた。立脚期初期から中期に放電して肩関節を安定させる棘下筋や三角筋(41, 45, 56)、遊脚期後半から立脚期初期に放電して手根関節を安定させる尺側手根伸筋(49, 115)、立脚期後半に活動して膝関節を安定させる大腿筋膜張筋(116)といった関節を安定させる機能を持つ筋においても放電量が増加している筋は観察されなかった。立脚期初期にも放電する中殿筋や大腿二頭筋、半腱様筋などの股関節伸展筋(44)は、参加する運動単位数の減少により筋力が減少している可能性が高く、ある筋の発揮する力が減少すれば、走速度を保つには別の筋または他の組織で代償している必要があり、本章で測定していない上腕二頭筋や深部の筋などが補っている可能性が考えられる。特に、上腕二頭筋はカタパルト様の収縮様式で弾性エネルギーを効率よく利用して大きな肩関節伸展トルクを発揮することが知られており(112, 117)、上腕二頭筋が代償するとエネルギー的に効率が良い可能性がある。また、スタンダードブレッドにおいては、7 m/s で速歩を疲労困憊までさせると、立脚期における球節掌側の最大角度が運動開始時に比べて大きくなっており(Fig. 5-8)、腱・靭帯に負荷がかかることが示唆されている(118)。サラブレッドにおいても、駈歩でトレッドミルにおいておよそ 10 m/s で疲労困憊になるまで走行させると、運動終了直前の立脚期における前肢球節掌側の最大角度は運動開始時に比較して手前肢でも反手前肢でもより大きくなっている(32)。これらのことから、運動時間

が長くなると筋の仕事量の減少を、浅指屈腱や繋靭帯を中心とした腱・靭帯の弾性エネルギーが補っている可能性がある。腱・靭帯の弾性エネルギーを利用した方が、エネルギー的には効率よく走行できると考えられるが、長距離競走で浅指屈腱炎の発症率が高くなっていることから(119)、走行時間が長くなると腱・靭帯の損傷が増える理由の1つである可能性がある。

以上から、5分程度で疲労困憊になるような高い運動強度をサラブレッドに課すと、一定速度で走行していても運動後半では関節を安定させている機能を持つ筋では運動単位数の変化は認められなかった一方で、股関節伸展筋群および反手前側の長趾伸筋において参加する運動単位数が減少しており、stride frequency の低下と関与していると考えられた。また、大きな容積を持ち、仕事量が大きいと考えられる股関節伸展筋群および肩関節伸展筋である上腕頭筋の積分筋電図値は 20%以上も低下しており、stride frequency だけでなく、diagonal step length の低下にも関与していると考えられた。

Table 5-1 Function and role in locomotion of each muscle investigated in the present study.

Muscle	Primary function and role in locomotion
<i>M. brachiocephalicus</i>	Extension of shoulder joint and protraction of the limb
<i>M. deltoides</i>	Flexion of shoulder joint and stabilizaion of shoulder joint during the stance phase
<i>M. infraspinatus</i>	Extension of shoulder joint and stabilizaion of shoulder joint during the stance phase
<i>M. long head of triceps brachii</i>	Extension of elbow joint and decelerating the limb at the end of swing phase
<i>M. ulnaris lateralis</i>	Extension of elbow joint and stabilizing the carpus joint at the impact phase
<i>M. common digital extensor</i>	Extension of digital joint in preparation for ground contact
<i>M. gluteus medius</i>	Extension of hip joint and power generation for propulsion
<i>M. biceps femoris</i>	Extension of hip joint and power generation for propulsion
<i>M. semitendinosus</i>	Extension of hip joint and power generation for propulsion
<i>M. tensor fasciae latae</i>	Flexion of hip, extension of stifle and stabilizing the stifle during the stance phase
<i>M. extensor digitorum longus</i>	Flexion of tarsal joint and extension of digital joint in preparation for ground contact
<i>M. extensor digitorum lateralis</i>	Extension of digital joint and stabilizing the limb at the impact phase
<i>M. flexor digitorum lateralis</i>	Flexion of digital joint and force generation during the stance phase

Muscle function and role is based on the descriptions in references 41, 42, 45,46, 49, 56, 108, and 113.

Table 5-2 Running speed, time until exhaustion and changes in stride frequency at each run.

	Running speed (m/s)	Time until exhaustion (s)	Stride frequency at start (strides/s)	Stride frequency at fatigue (strides/s)
Run 1 (n = 8)	13.6 (12.7–14.6)	290 (250–390)	2.15 ± 0.08	2.07 ± 0.08**
Run 2 (n = 7)	13.6 (12.8–14.8)	275 (255–400)	2.14 ± 0.06	2.05 ± 0.07**
Run 3 (n = 8)	13.7 (12.8–14.7)	356 (250–377)	2.14 ± 0.06	2.05 ± 0.07**
Run 4 (n = 8)	13.5 (12.6–14.7)	328 (245–400)	2.13 ± 0.05	2.03 ± 0.06**

Median (range) in running speed and time until exhaustion, and changes in stride frequency (mean ± standard deviation) are described.

** Indicates $P < 0.01$ compared with at start by paired t-test.

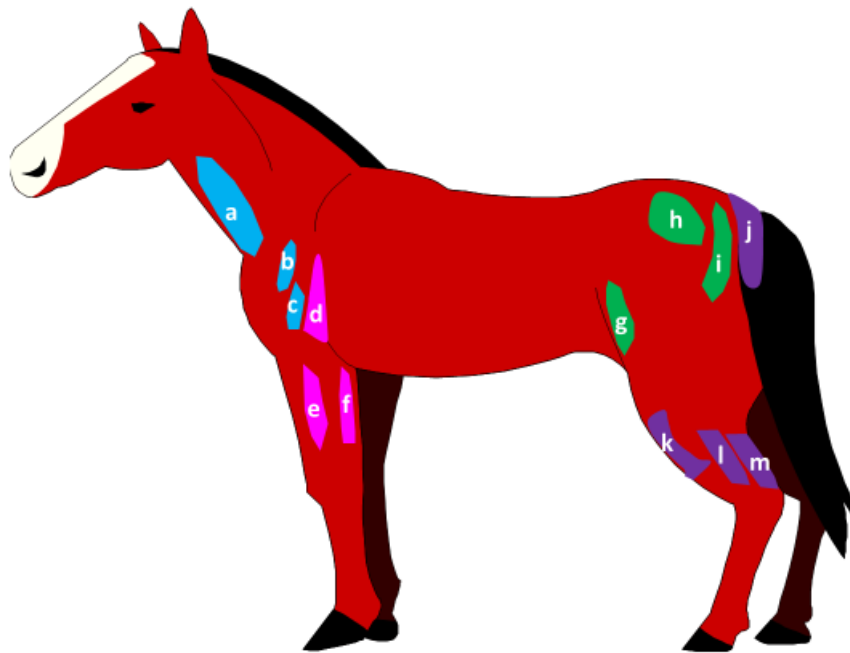


Fig. 5-1

Location of targeted muscles in the present study.

a) *M. brachiocephalicus*, b) *M. infraspinatus*, c) *M. deltoides*.

d) *M. long head of triceps brachii*, e) *M. common digital extensor*, f) *M. ulnaris lateralis*.

g) *M. tensor fasciae latae*, h) *M. gluteus medius*, i) *M. biceps femoris*.

j) *M. semitendinosus*, k) *M. extensor digitorum longus*, l) *M. extensor digitorum lateralis*,

m) *M. flexor digitorum lateralis*.

Blue colored muscles were measured in Run1, pink in Run2, green in Run 3 and purple in Run 4. Surface electrodes were attached to both left and right sides of these muscles.

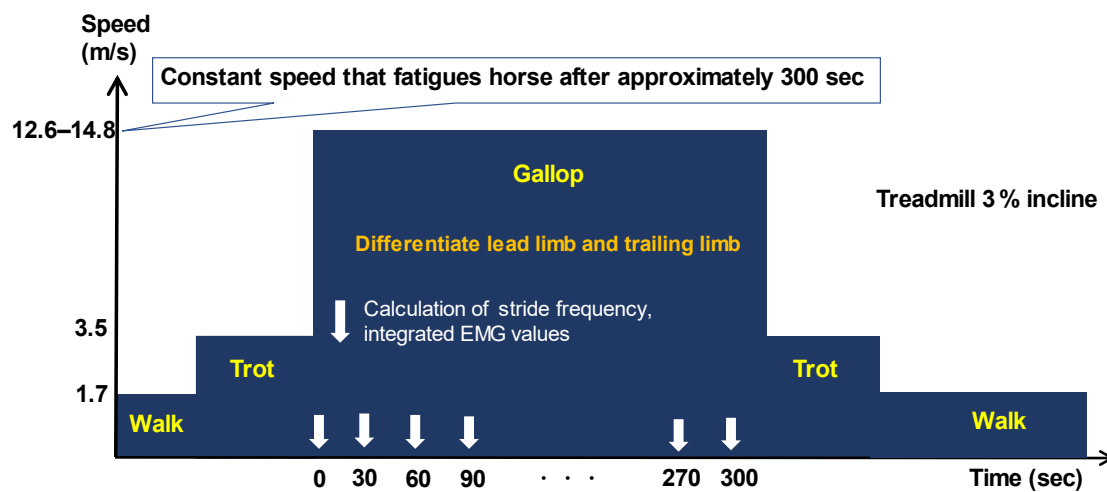


Fig. 5-2

The scheme of experimental protocol. After warming up comprising 1-min walk (1.7 m/s) followed by 3-min trot (3.5 m/s), horses galloped at constant speed approximately for 300-s. During gallop exercise, stride frequency and integrated electromyography values were calculated every 30 seconds.

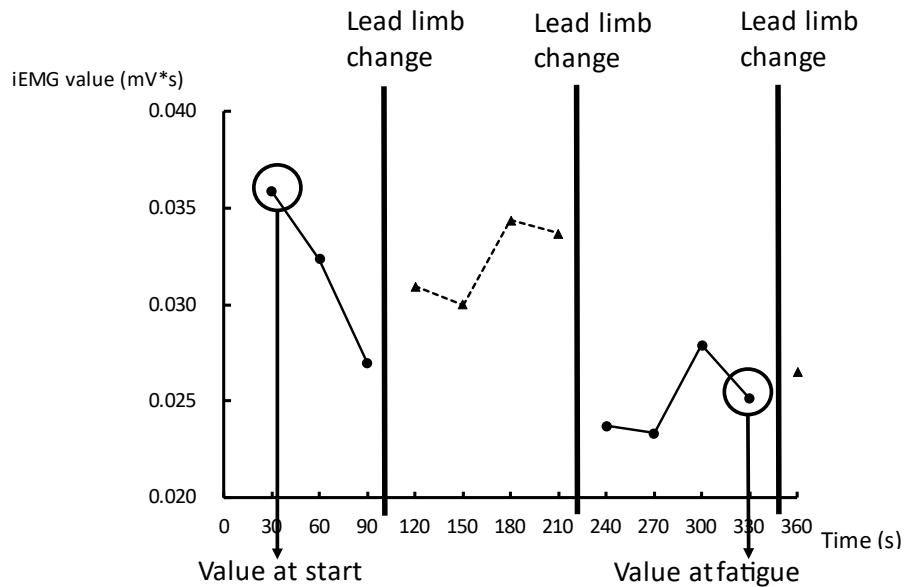


Fig. 5-3

Typical changes in the integrated-electromyography (iEMG) value of a Thoroughbred's left *M. gluteus medius* during galloping at a constant speed (14.7 m/s) on a treadmill (3% grade). For this horse, the left hind limb was the lead limb at the 30-second time point; thus, the left muscle was analyzed as the lead limb muscle (circles) and the right muscle was analyzed as the trail limb muscle (triangles). Recordings were obtained at 30-second intervals thereafter until the horse could not maintain its position on the treadmill despite humane encouragement. The duration of galloping until exhaustion was 365 seconds for this horse. The last data collection point at which the left hind limb was the lead limb prior to exhaustion was 330 seconds; the iEMG value at that time was considered the value at fatigue.

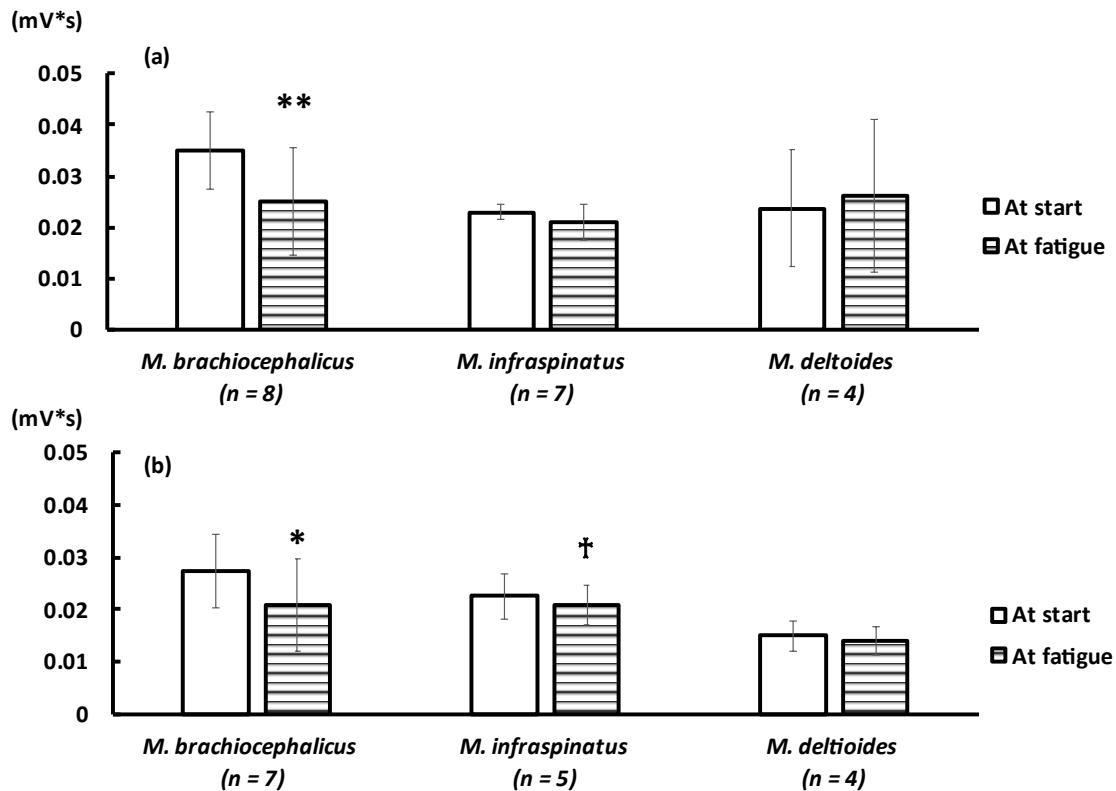


Fig. 5-4

Changes in integrated-electromyography (iEMG) values for the *M. brachiocephalicus*, *M. infraspinatus* and *M. deltooides* in the lead limb (a) and the trail limb (b) during the Run

1. For the lead and trail limb, iEMG values for the *M. brachiocephalicus* decreased at fatigue, whereas those of the *M. infraspinatus* and *M. deltooides* did not change.

** For this muscle, the value at fatigue for each horse is significantly ($P \leq 0.01$) less than that at the start of galloping.

* For this muscle, the value at fatigue for each horse is significantly ($P \leq 0.05$) less than

that at the start of galloping.

† For this muscle, the value at fatigue for each horse tend to be lower ($P \leq 0.1$) than that at the start of galloping.

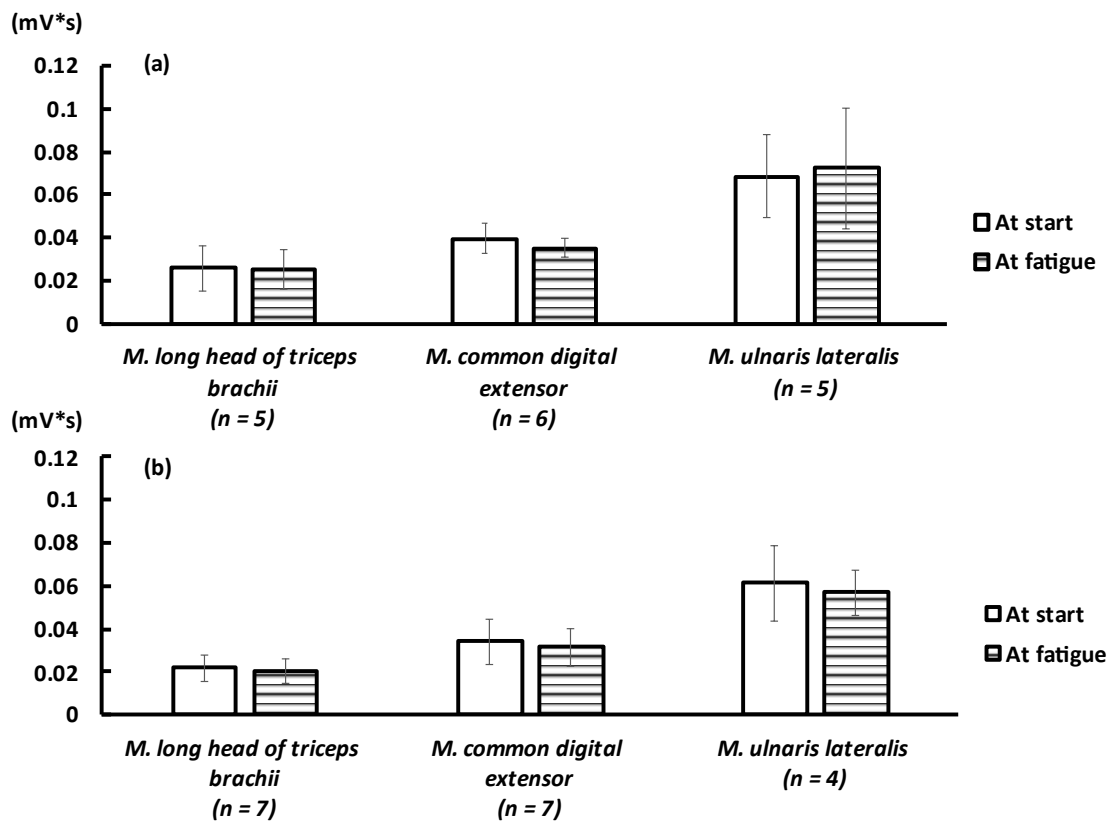


Fig. 5-5

Changes in integrated electromyography (iEMG) values for the *M. long head of triceps brachii*, *M. common digital extensor* and *M. ulnaris lateralis* in the lead limb (a) and the trail limb (b) during the Run 2. None of the assessed muscles of iEMG values changed at fatigue.

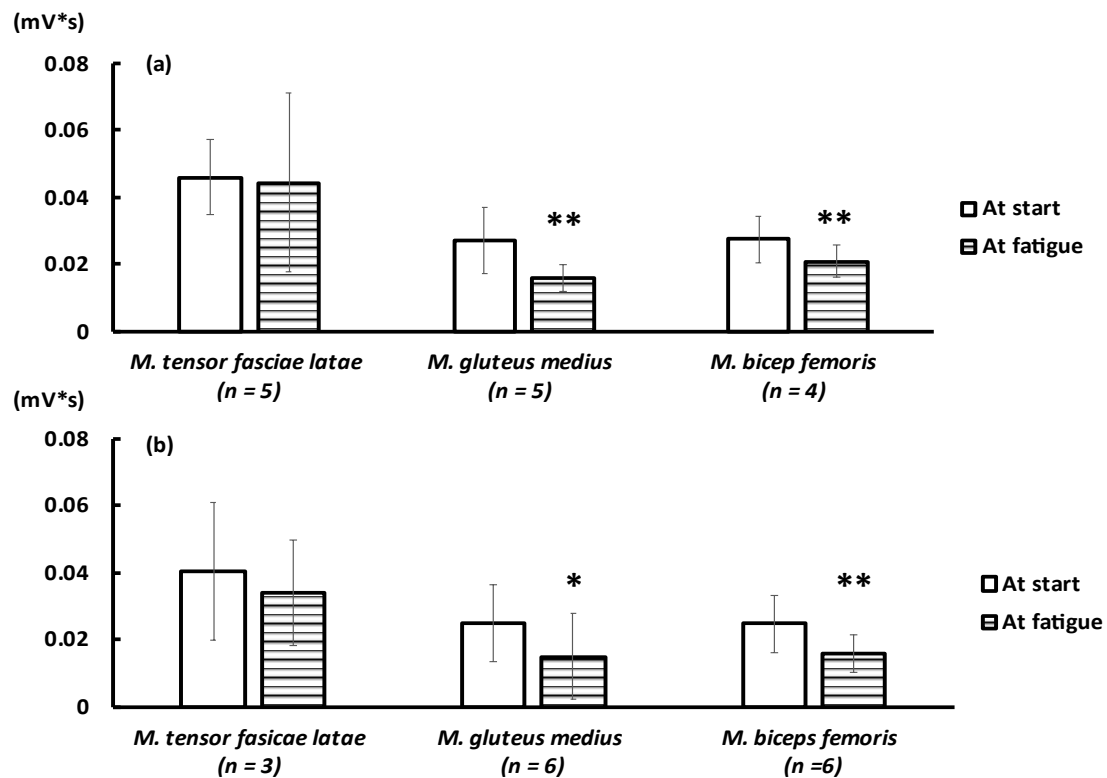


Fig. 5-6

Changes in integrated electromyography (iEMG) values for the *M. tensor fasciae latae*, *M. gluteus medius* and *M. biceps femoris* in the lead limb (a) and the trail limb (b) during the Run 3. For the lead and trail limb, iEMG values for the *M. gluteus medius* and *M. biceps femoris* decreased at fatigue, whereas that of the *M. tensor fasciae latae* did not change.

** For this muscle, the value at fatigue for each horse is significantly ($P \leq 0.01$) less than that at the start of galloping.

* For this muscle, the value at fatigue for each horse is significantly ($P \leq 0.05$) less than that at the start of galloping.

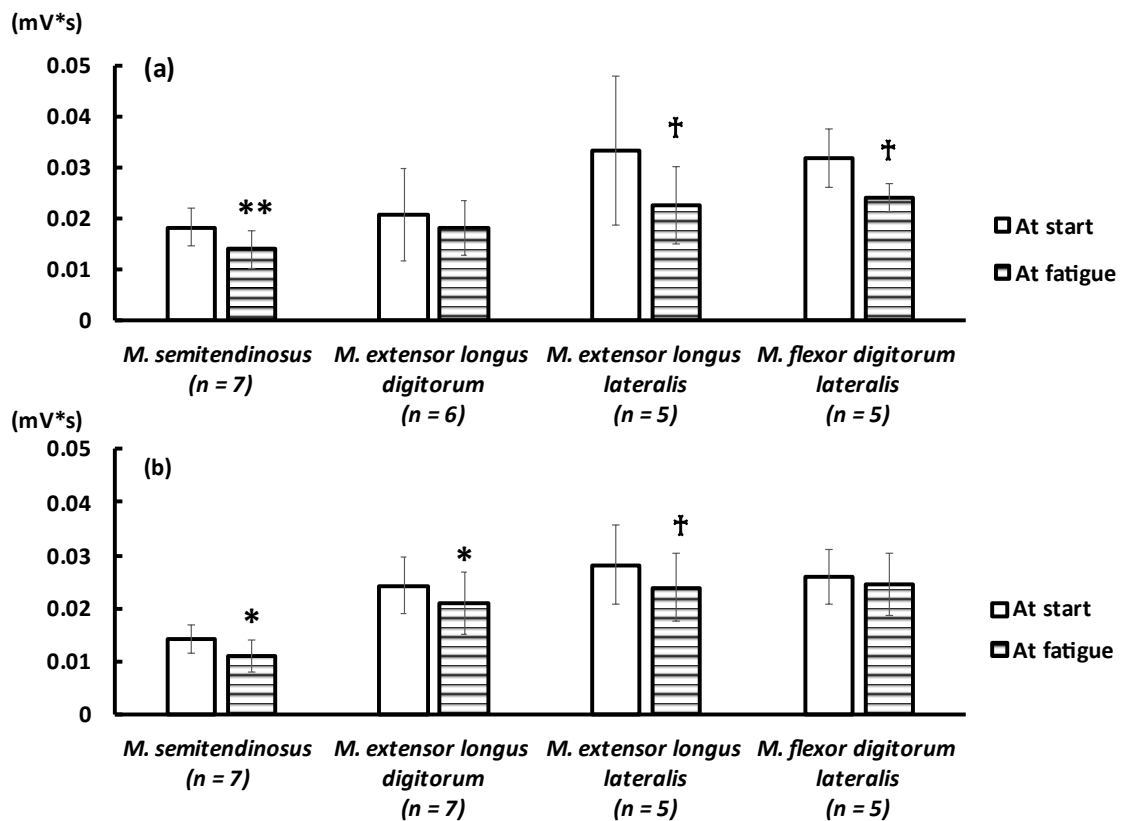


Fig. 5-7

Changes in integrated electromyography (iEMG) values for the *M. semitendinosus*, *M. extensor longus digitorum*, *M. extensor longus lateralis* and *M. flexor digitorum lateralis* in the lead limb (a) and the trail limb (b) during the Run 4.

For the lead limb, iEMG values for the *M. semitendinosus* decreased at fatigue, whereas that of the *M. extensor longus digitorum*, *M. extensor longus lateralis* and *M. flexor digitorum lateralis* did not change. For the trail limb, *M. semitendinosus* and *M. extensor longus digitorum* decreased at fatigue, whereas those of the *M. extensor longus lateralis* and *M. flexor digitorum lateralis* did not change.

** For this muscle, the value at fatigue for each horse is significantly ($P \leq 0.01$) less than that at the start of galloping.

* For this muscle, the value at fatigue for each horse is significantly ($P \leq 0.05$) less than that at the start of galloping.

† For this muscle, the value at fatigue for each horse tend to be lower ($P \leq 0.1$) than that at the start of galloping.

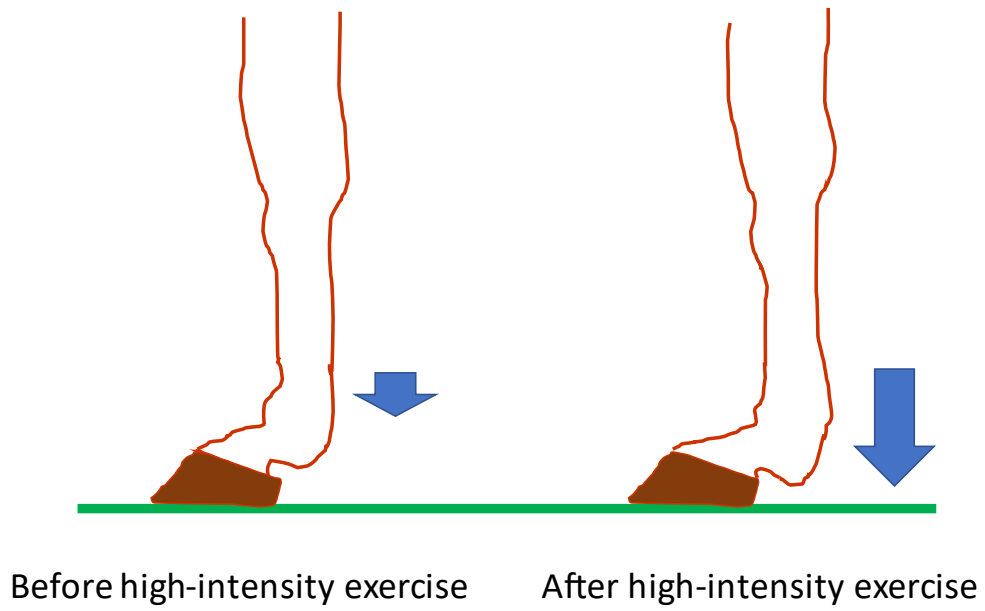


Fig. 5-8

The illustration of increase in palmar fetlock angle due to high-intensity exercise.

5-5 小括

サラブレッドに襲歩で高強度運動を継続させた際、筋の電気生理学的変化を検討するため、トレッドミル上にて一定速度で疲労困憊まで走行させ、表面筋の積分筋電図値を測定した。筋活動データは、表面筋電図にて上腕頭筋、棘下筋、三角筋(Run 1)、上腕三頭筋長頭、総指伸筋、尺側手根伸筋(Run 2)、中殿筋、大腿筋膜張筋、大腿二頭筋(Run 3)、半腱様筋、長趾伸筋、外側趾伸筋、深趾屈筋(Run 4)から得た。第4章の結果から、手前の影響を受ける筋があるため、手前肢側、反手前肢側の筋を区別した解析を行った。その結果、運動後半は運動前半と比較して stride frequency が5%低下していたとともに

- 1) 手前肢側、反手前肢側両方の中殿筋、大腿二頭筋、半腱様筋、上腕頭筋における積分筋電図値が23-42%低下していた。
- 2) 反手前肢側の長趾伸筋の積分筋電図値が14%低下していた。

以上から、5分程度で疲労困憊になるような高い運動強度においては、一定速度で走行していても運動後半では関節を安定させている機能を持つ筋では運動単位数の変化は認められなかった一方で、股関節伸展筋群および反手前肢側の長趾伸筋において参加する運動単位数が減少しており、stride frequency の低下と関与していると考えられた。また、大きな容積を持ち、仕事量が大きいと考えられる股関節伸展筋群および肩関節伸展筋である上腕頭筋の積分筋電図値は20%以上も低下しており、stride frequency だけでなく、diagonal step length の低下にも関与していると考えられた。

第 6 章

総合考察

ヒトに一定速度の高強度運動を継続させると、質量 x kg の身体重心が y m/s で走行しているという現象自体に変化がなくても stride parameter が変化しており、身体を構成する各セグメントの動きを変化して適応している。動物の高強度運動時の運動機構はヒト以外ではほとんど行われてこなかった。サラブレッドは速く走るために血統選抜されてきた種であり、今日ではアスリートとして認知され、競馬のレースやトレーニングで高強度運動を課される動物である。また、四足歩行動物であると同時に、そのパフォーマンス発揮時の歩法は非対称性歩法であり、二足歩行動物であり走動作が対称性歩法であるヒトとは根本的に歩容が異なっている。本研究の目的は、サラブレッドの高強度運動継続時における走行フォーム変化およびそれを規定する筋の電気生理学的変化を検討することとした。本研究の結果は以下のように要約される。

6-1 結果の要約

- 1) 日本国内で最も格式が高く、運動強度が高いと考えられる日本ダービー出走馬はレース後半に走速度を維持できなくなる疲労困憊をしており、stride frequency および stride length とともに低下していた。各肢間距離については diagonal step length のみ低下しており、その他の肢間距離は増加していた。また、走行フォームをより詳細に検討していくために、1 周目と 2 周目の走速度が一定であったと仮定した解析においては、stride frequency が低下し、stride length は増加していた。各肢間距離については、diagonal

step length は低下しており、その他の肢間距離は増加していた。これらのことから、サラブレッドは疲労困憊した際、stride frequency、diagonal step length が低下し、それを補うようにその他の肢間距離を伸ばした走行フォームになっていると考えられた。また、1 周目と 2 周目が一定速度で走行していると仮定しても同様の適応をしており、走速度が一定であっても運動前半と運動後半では走行フォームが異なる可能性があることが示唆された。

- 2) 騎乗者や地理的要因が除けるトレッドミル上において一定速度で運動を課した際の走行フォーム変化および、年齢が高強度運動時の走行フォーム変化に与える影響も同時に検討したところ、運動の後半では前半に比べて、若馬、古馬ともに stride frequency は減少し、stride length は伸びていた。肢間距離については diagonal step length は減少し、fore step length、airborne step length は増加していた。以上から、年齢に関わらず、高強度運動を継続させると stride frequency、diagonal step length を減少させ、その他の肢間距離を伸長して適応をしていることが明らかとなった。これらは、前章で検討した日本ダービー出走馬における適応とほとんど同じであったため、最大努力しているレースでの変化をトレッドミル上で再現できることが可能となり、騎乗者や地理的要因を除去した上で、高強度運動を課した際のウマにおける走行フォームの特徴を詳細に検討できることが明らかとなった。

- 3) 非対称性歩法である駈歩時の筋活動を測定することで、駈歩中の手前、反手前および走速度が筋の電気生理学的変化に与える影響を検討したところ、走速度増加に伴い、手前に関わらず stride frequency, stride length は増加、stance time は減少しており、各走速度の間に有意差が認められた。また、全ての筋で走速度上昇に伴い筋活動は増加したものの、長趾伸筋においては反手前肢側の活動が手前よりも大きく、上腕頭筋では走速度と手前の交互作用が認められた。これらのことから、走速度の増加とともに stride frequency, stride length および各筋における活動は増加しており、stance time が減少していることから各筋は運動単位数を増加して力発揮していると考えられた。また、stance time は手前の影響を受けないにも関わらず、筋活動は手前の影響を受け得るため、関節角度を中心としたキネマティクスの違いが筋活動の差に関与していると考えられる。そのため、筋活動を比較する際は手前肢側と反手前肢側を区別した解析を行う必要性が明らかとなり、筋活動と走行フォームの関連性が示唆された。
- 4) サラブレッドに襲歩で高強度運動を継続させた際における筋の電気生理学的変化を検討するため、トレッドミル上にて一定速度で疲労困憊まで走行させて、機能が異なる合計 13 箇所表面筋活動を測定したところ、運動の後半は前半に比べて stride frequency が 5%低下していたとともに手前肢側、反手前肢側両方の中殿筋、大腿二頭筋、半腱様筋、上腕頭筋における積分筋電図値が 23–42%低下していた。また、反手前肢側の長趾

伸筋の積分筋電図値が 14%低下していた。以上のことから、一定速度で走行していても、運動後半では股関節伸展筋群および反手前肢側の長趾伸筋において参加する運動単位数が減少しており、stride frequency の低下と関与していると考えられた。また、股関節伸展筋群および肩関節伸展筋の積分筋電図値は 20%以上も低下しており、stride frequency だけでなく、diagonal step length の低下にも関与していると考えられた。

以上のことから、サラブレッドは高強度運動時には一定速度で走行していたとしても、肢間距離の組み合わせを変化させることで異なる走行フォームで走行でき、股関節伸展筋群、上腕頭筋および反手前の長趾伸筋といった一部の筋活動の変化が関与していることが明らかとなった。浮遊期を延長させて airborne step length を伸長させる変化や、手前肢側と反手前肢側で異なる変化を示す筋があることはヒトには見られないサラブレッドの特徴である。走速度は stride frequency と stride length の積であるものの、airborne step length が長い stride length は疲労が蓄積した状態の特徴で、股関節伸展筋群や上腕頭筋といった長い筋繊維長を持ち、大きな力を発揮できる高速走行に重要な筋(41, 42, 113, 120)をあまり動員していない走行フォームである可能性が高い。このような走行フォーム変化と筋特異性を理解することで、競馬に臨むサラブレッドのコンディション把握や日々の馬体のケア、トレーニングメニュー作成にも有用であると考えられる。

6-2 運動強度の違いが走行フォームに与える影響

6-2-1 運動時間

本研究では高強度運動を継続させた際のサラブレッドの運動機構を考察してきた。運動強度は運動時間、走速度、走路の傾斜など様々な要素によって決まるが、各章においてその条件は異なっている。まず運動時間に関しては、日本ダービーは芝 2400 m で開催され、およそ 2 分 30 秒以内に全馬ゴールしていた。ハイスピードカメラ撮影地点はスタートしてから約 300 m 地点であり、スタート後約 20 秒時の走行フォームとその 2 分後の走行フォームを比較した。第 3 章のトレッドミルを用いた走行フォームの検討では、運動開始 30 秒時と 150 秒時を比較しているため、日本ダービーとほとんど同じ時間運動させた状態での比較である。しかし、第 5 章ではおよそ 5 分で疲労困憊させており、運動開始 30 秒時との比較対象は第 2 章と第 3 章よりも長い時間運動させた状態の時である。走速度やトレッドミルの傾斜を上げて、運動開始後 2 分 30 秒で疲労困憊させた方が、実際のレースに近い。しかし第 4 章の結果から、筋活動を比較するときには手前肢側と反手前肢側を区別した解析が必要となることが示唆されており、運動前半と後半で同じ手前で走行していることが必要である。トレッドミル上において短い時間で疲労困憊させる運動強度では、1 度手前を変えて運動開始時とは逆の手前で疲労困憊を迎える可能性が高いため、運動時間を延長させて手前変換を数回行わせるようにした。第 5 章の運動時間は第 2 章と比較するとやや長いものの、本研究ではサラブレッドに最大努力させることが最も重要であり、疲労困憊すると

いう条件は第 2 章も第 5 章も同じであるため、最大努力下においては、股関節伸展筋群や上腕頭筋といった大きな筋活動が低下し、stride frequency および diagonal step length の低下と airborne step length の伸長と特徴とした走行フォーム変化が現れると推察される。

6-2-2 傾斜が与える影響

第 3 章から第 5 章まではトレッドミル上で検討したが、傾斜が異なっている。第 2 章で検討した東京競馬場の撮影位置における走路の傾斜は 0%であったため、トレッドミルの傾斜も 0%にした検討を行うのが理想であるが、トレッドミル上でよくトレーニングされたサラブレッドを 0%傾斜にて 5 分程度で疲労困憊させるには 15 m/s を超える走速度が必要になると考えられる(121)。トレッドミル上で 15 m/s を超える速度で疲労困憊まで走行させるのは危険を伴うため、Eaton らが報告した酸素消費量と傾斜の関係から、第 5 章では 3%傾斜を増加させて 1–1.5 m/s 程度遅い速度でも同程度の運動強度になるよう安全面にも配慮して設定した(122)。また、若馬の第三中手骨は多孔質であり疲労骨折を起こしやすいことや(123)、繋靭帯などの球節を構成する組織も幼弱であり、駈歩を課した際の球節背側の沈下角速度は古馬のそれよりも大きく球節への負荷がかかりやすいことが示唆されており(124)、高い走速度で長い時間走行する運動は好まれない(125)。そのため、測定対象が若馬であった第 3 章では傾斜を上げることで運動強度を高くするように設定したが、7%傾斜では酸素消費量との関係から推測すると、0%傾斜で 13 m/s 程度で走行する運動強度である

(122)。最大努力を課しているわけではないが、心拍数や血中乳酸濃度を考慮すると解糖系が動員された十分高い運動強度であると推察される。また、第3章の結果から第2章で示唆された走行フォーム変化は疲労困憊時のみの特徴ではなく、高強度運動を継続していく中での変化であることも明らかとなり、第5章で運動開始30秒時と疲労困憊前に同じ手前で走行した時点を比較した妥当性もあると考えられる。また、Kaiらはトレッドミルの傾斜がサラブレッドの stride parameter に与える影響を検討しており、同じ走速度で走行させると0%と3%傾斜では各肢間距離と stride frequency に有意な差は認められないが、8%傾斜では0%と3%傾斜に比べて diagonal step length が伸長し、airborne step length が短縮しており(74)、走行フォームの違いから筋活動も異なっている可能性が高い。しかし、各章とも本研究の最大の目的である高強度運動を継続させた中で走行フォームが変化したことに変わりはない。

6-3 研究限界

本研究ではサラブレッドに高強度運動を課した際の走行フォーム変化および筋の電気生理学的特徴が明らかとなったが、次の研究限界を考慮しなければならない。

表面筋電図は隣り合う電極の電位差を計測しているが、その差は血流や体温の変化を含めたものである。運動により血流が増加すると、low-pass フィルターが誘導されて信号が弱くなる可能性がある(43)。ヒトでは運動前のウォーミングアップで筋温を3°C上昇させて

から、外側広筋を等尺性収縮させた群と、筋温を上昇させずに等尺性収縮させた群では同筋が発揮する力は同じにも関わらず、振幅と時間の二乗平均平方根はウォーミングアップさせた群のほうが少なかった(126)。ウマは体重に対する表面積の比率が小さく、筋肉量も豊富なので体温は上昇しやすい動物であり(127)、本研究で課した運動でも筋温は3-4度上昇していると考えられる。血流増加や筋温の上昇が積分筋電図値に与える影響が大きければ全ての筋で値は減少するはずだが、本研究で測定対象にした13箇所の筋のうち、積分筋電図値が有意に減少していた筋は5つであったため、血流増加や筋温の上昇よりも stride parameter に伴う変化の方が大きかったと考えられる。

次に、本研究では年齢の違いを検討したが、性別の違いを検討することができなかった。ヒトでは大腿四頭筋に等尺性の最大随意努力をさせた場合、力発揮の減少率が男性よりも女性の方が小さく、女性の方が高強度運動への耐性があるといわれている(128-130)。走動作時の stride parameter の適応に関しては、400 m 走の最大努力時にも男性よりも女性が走速度の減少率は低かったが、性別に関わらず stride frequency と stride length の低下が認められているため(60)、stride parameter の変化率に差がある可能性があるが、本研究における同じ個体の前半と後半を比較する方法であれば、結果に及ぼす影響は少ないと考えられる。また、血中プロジェステロン濃度が高いときには低い時と比較しても膝伸展時における等尺性最大随意収縮時に発揮する力に変化はないものの、間欠的に等尺性収縮を続けさせた場合、疲労困憊までの時間は延長しており、高強度運動への神経筋生理学的な適応

には性ホルモンが関与している可能性が示唆されている(131)。ウマは季節繁殖動物であり、競走期のサラブレッドでも夏に黄体機能が高くなっているため(132)、ウマにおける高強度運動時の性ホルモンが与える影響は今後の検討課題の1つと言える。

最後に、走行中のウマの手前を揃えることができなかった。先行研究からも、手前肢と反手前肢の機能が異なることが示唆されていたため(16–18, 88–91)、非対称性歩法時の解析には左側と右側という区別ではなく、手前肢側と反手前肢側という区別を行った。したがって、撮影位置は左からでも右からでも、走行中の手前が左でも右でも肢間距離の持つ意味は同じである。しかし、ウマによっては走行開始時に好む手前があることも知られており(133)、第2章および第3章では得意な手前と不得意な手前を比較しているウマがいる可能性も否定できないものの、手前の得手不得手は明確な定義がないため、本研究では考慮しなかった。

6-4 今後の研究

本研究ではサラブレッドに非対称性歩法である駈歩で高強度運動を課した際、股関節伸展筋群や上腕頭筋といった筋における参加運動単位数が減少することで走行フォーム変化が起こっている可能性が示唆された。これらはサラブレッドが高強度運動を継続した際に起こる変化をとらえているものの、その原因となる物理量は力である。近年の研究では、騎乗した状態のウマを複数枚のフォースプレート上を走行させることで、高速走行時の床反力を測定することができるようになってきているが(90)、ウマのみの特徴を明らかにさせる

ためにはトレッドミル上で行う必要があり、装着した蹄鉄で床反力が測定できるような装置の改良が必要である(134, 135)。

また、第 5 章では高強度運動後半で鉛直方向における変位が大きくなっているという先行研究と(33)、airborne step length が伸長しているという第 2 章、第 3 章の結果から、立脚期に活動する筋の活動量が大きくなっているという仮説を立てたが、筋活動が増加している筋は観察されなかった。上腕二頭筋や深部に位置する筋、あるいは浅指屈腱や繋靭帯をはじめとした弾性組織が代償している可能性が考えられるが、ウマは高速走行時にも弾性エネルギーを効率よく使って走行している種であると推察されるため(136)、走行フォームが変化する運動後半における弾性エネルギーの測定が課題である。

駈歩を行う他の四足歩行動物においては、高強度運動時の走動作の適応に関する研究は行われておらず、本研究で観察された stride parameter の変化や電気生理学的変化がサラブレッドのみに当てはまる特徴なのか、四足歩行動物に共通するものなのかは不明であるため、駈歩を行う他種動物においても高強度運動を課した実験が必要であると考えられる。

本研究で明らかとなったサラブレッドの走行フォーム変化ならびに筋活動変化から、サラブレッドは最大努力下では推進力を発揮する筋に頼らずに走速度を維持する運動機構を持ち、これまで観察されているヒトのアスリートとは異なる適応をしており、最大努力下での運動機構には種の多様性が存在すると考えられた。また、サラブレッドが高強度運動を課

された際、これまで用いられてきた血中乳酸濃度や心拍数などの生理学的指標に加えて、stride frequency や diagonal step length、airborne step length といったバイオメカニクスの観点からの指標も用いることで、より多角的にサラブレッドの状態を推定できる可能性が示唆された。

謝辞

本研究を終えるに臨み、研究の取りまとめに対し、終始懇切なご指導を賜り、また本論文の御校閲をいただいた東京大学大学院農学生命科学研究科獣医衛生学研究室の桑原正貴教授に心から感謝申し上げます。

本研究の遂行にあたり、多大なる協力を頂いた日本中央競馬会競走馬総合研究所の高橋敏之博士、大村一博士、向井和隆博士に深謝いたします。

最後に、本研究に供されたすべてのウマに心から感謝の意を表します。

参考文献

1. Horvath G, Farkas E, Boncz I, Blaho M, Kriska G. Cavemen were better at depicting quadruped walking than modern artists: erroneous walking illustrations in the fine arts from prehistory to today. *PLoS One*. 2012;7(12):e49786.
2. van Weeren PR. History. In: Back W, Clayton HM, editors. *Equine locomotion*. 2nd ed. London: Saunders; 2013. p. 1–30.
3. Hildebrand M. Motions of the running cheetah and horse. *J Mammal*. 1959;40(4):481–95.
4. Taylor CR, Schmidt-Nielsen K, Raab JL. Scaling of energetic cost of running to body size in mammals. *Am J Physiol*. 1970;219(4):1104–7.
5. Minetti AE, Ardigo LP, Reinach E, Saibene F. The relationship between mechanical work and energy expenditure of locomotion in horses. *J Exp Biol*. 1999;202:2329–38.
6. Rubenson J, Heliamas DB, Maloney SK, Withers PC, Lloyd DG, Fournier PA. Reappraisal of the comparative cost of human locomotion using gait-specific allometric analyses. *J Exp Biol*. 2007;210:3513–24.
7. Biewener AA, Patek SN. Energetics of locomotion. In: Biewener AA, Patek SN, editors. *Animal locomotion*. 2nd ed. Oxford: Oxford university press; 2018. p. 34–60.

8. Barrey E. Methods, applications and limitations of gait analysis in horses. *Vet J.* 1999;157(1):7–22.
9. Clayton HM, Schamhardt HC. Measurement techniques for gait analysis. In: Back W, Clayton HM, editors. *Equine locomotion*. 2nd ed. London: Saunders; 2013. p. 31–60.
10. Merkens HW, Schamhardt HC, Hartman W, Kersjes AW. Ground reaction force patterns of Dutch Warmblood horses at normal walk. *Equine Vet J.* 1986;18(3):207–14.
11. Merkens HW, Schamhardt HC, van Osch GJVM, van den Bogert AJ . Ground reaction force patterns of Dutch Warmblood horses at normal trot. *Equine Vet J.* 1993;25(2):134–7.
12. Buchner HHF, Savelberg HHCM, Schamhardt HC, Barneveld A. Head and trunk movement adaptations in horses with experimentally induced fore- or hindlimb lameness. *Equine Vet J.* 1996;28(1):71–6.
13. Barrey E. Gaits and interlimb coordination. In: Back W, Clayton HM, editors. *Equine locomotion*. 2nd ed. London: Saunders; 2013. p. 85–97.
14. Hoyt DF, Taylor CR. Gait and the energetics of locomotion in horses. *Nature.* 1981;292(5820):239–40.

15. Witte TH, Hirst CV, Wilson AM. Effect of speed on stride parameters in racehorses at gallop in field conditions. *J Exp Biol.* 2006;209:4389–97.
16. Merkens HW, Schamhardt HC, van Osch GJVM, Hartman W. Ground reaction force patterns of Dutch Warmbloods at the canter. *Am J Vet Res.* 1993;54(5):670–4.
17. Back W, Schamhardt HC, Barneveld A. Kinematic comparison of the leading and trailing fore - and hindlimbs at the canter. *Equine Vet J.* 1997;(S23):80–3.
18. Witte TH, Knill K, Wilson AM. Determination of peak vertical ground reaction force from duty factor in the horse (*Equus caballus*). *J Exp Biol.* 2004;207:3639–48.
19. Morrice-West AV, Hitchens PL, Walmsley EA, Stevenson MA, Wong ASM, Whitton RC. Variation in GPS and accelerometer recorded velocity and stride parameters of galloping Thoroughbred horses. *Equine Vet J.* 2021;53(5):1063–74.
20. Parsons KJ, Pfau T, Wilson AM. High-speed gallop locomotion in the thoroughbred racehorse. I. The effect of incline on stride parameters. *J Exp Biol.* 2008;211:935–44.
21. Parkes RSV, Weller R, Pfau T, Witte TH. The effect of training on stride duration in a cohort of two-year-old and three-year-old Thoroughbred racehorses. *Animals.* 2019;9(7):466.
22. Mero A, Komi PV. Force-, EMG-, and elasticity-velocity relationships at submaximal, maximal and supramaximal running speeds in sprinters. *Eur J Appl Physiol.*

1986;55(5):553–61.

23. Yamanobe A, Hiraga A, Kubo K. Relationships between stride frequency, stride length, step length and velocity with asymmetric gaits in the Thoroughbred horse. *Jpn. J Equine Sci.* 1993;3(2):143–8.
24. Pratt GW, Jr., O'Connor JT, Jr. A relationship between gait and breakdown in the horse. *Am J Vet Res.* 1978;39(2):249–53.
25. Takahashi T, Aoki O, Hiraga A. Running Form Characteristics of the Triple Crown Winner in Japan. *J Equine Sci.* 2007;18(2):47–53.
26. Rabita G, Couturier A, Dorel S, Hausswirth C, Meur YL. Changes in spring-mass behavior and muscle activity during an exhaustive run at VO₂max. *J Biomech.* 2013;46(12):2011–7.
27. Dutto DJ, Smith GA. Changes in spring-mass characteristics during treadmill running to exhaustion. *Med Sci Sports Exerc.* 2002;34(8):1324–31.
28. Rabita G, Slawinski J, Girard O, Bignet F, Hausswirth C. Spring-mass behavior during exhaustive run at constant velocity in elite triathletes. *Med Sci Sports Exerc.* 2011;43(4):685–92.
29. Fourchet F, Girard O, Kelly L, Horobeanu C, Millet GP. Changes in leg spring behaviour, plantar loading and foot mobility magnitude induced by an exhaustive

- treadmill run in adolescent middle-distance runners. *J Sci Med Sport*. 2015;18(2):199–203.
30. Hudson PE, Corr SA, Wilson AM. High speed galloping in the cheetah (*Acinonyx jubatus*) and the racing greyhound (*Canis familiaris*): spatio-temporal and kinetic characteristics. *J Exp Biol*. 2012;215:2425–34.
31. Cohen AH, Gans C. Muscle activity in rat locomotion: movement analysis and electromyography of the flexors and extensors of the elbow. *J Morphol*. 1975;146(2):177–96.
32. Pugliese BR, Carballo CT, Connolly KM, Mazan MR, Kirker-Head CA. Effect of fatigue on equine metacarpophalangeal joint kinematics-A single horse pilot study. *J Equine Vet Sci*. 2020;86:102849.
33. Colborne GR, Birtles DM, Cacchione IC. Electromyographic and kinematic indicators of fatigue in horses: a pilot study. *Equine Vet J*. 2001(S33):89–93.
34. Sharp NCC. Timed running speed of a cheetah (*Acinonyx jubatus*). *J Zool*. 1997;241(3):493–4.
35. Usherwood JR, Wilson AM. No force limit on greyhound sprint speed. *Nature*. 2005;438(7069):753–4.
36. Buchner HHF, Savelberg HC, Schamhardt HW, Merckens HW, Barneveld A.

- Habituation of horses to treadmill locomotion. *Equine Vet J.* 1994;(S17):13–5.
37. Bächli B, Wiestner T, Stoll A, Waldern NM, Imboden I, Weishaupt MA. Changes of ground reaction force and timing variables in the course of habituation of horses to the treadmill. *J Equine Vet Sci.* 2018;63:13–23.
38. Fredricson I, Drevemo S, Dalin G, Hjertén G, Björne K, Rynde R, et al. Treadmill for equine locomotion analysis. *Equine Vet J.* 1983;15(2):111–5.
39. Barrey E, Galloux P, Valette JP, Auvinet B, Wolter R. Stride characteristics of overground versus treadmill locomotion in the saddle horse. *Acta Anat (Basel).* 1993;146(2–3):90–4.
40. Buchner HHF, Savelberg HHCM, Schamhardt HC, Merkens HW, Barneveld A. Kinematics of treadmill versus overground locomotion in horses. *Vet Q.* 1994;16 S2:S87–90.
41. Clayton HM, Chateau H, Back W. Forelimb function. In: Back W, Clayton H, editors. *Equine locomotion.* 2nd ed. London: Saunders; 2013. p. 99–125.
42. Clayton HM, Back W. Hind limb function. In: Back W, Clayton H, editors. *Equine locomotion.* 2nd ed. London: Saunders; 2013. p. 127–45.
43. Kamen G. Electromyographic kinesiology. In: Robertson DGE, Caldwell GE, Hamill J, Kamen G, Whittlesey SN, editors. *Research Methods in Biomechanics.* 2nd ed.

Champaign: Human kinetics; 2014. p. 179–201.

44. Wentink GH. Biokinetical analysis of the movements of the pelvic limb of the horse and the role of the muscles in the walk and the trot. *Anat Embryol.* 1978;152(3):261–72.
45. Aoki O, Tokuriki M, Kurakawa Y, Hataya M, Kita T. Electromyographic studies on supraspinatus and infraspinatus muscles of the horse with or without a rider in walk, trot and canter. *Bull. Equine Res. Inst.* 1984;21:100–4.
46. Tokuriki M, Aoki O, Niki Y, Kurakawa Y, Hataya M, Kita T. Electromyographic activity of cubital joint muscles in horses during locomotion. *Am J Vet Res.* 1989;50(6):950–7.
47. Kadaba MP, Wootten ME, Gainey J, Cochran GV. Repeatability of phasic muscle activity: performance of surface and intramuscular wire electrodes in gait analysis. *J Orthop Res.* 1985;3(3):350–9.
48. López-Rivero JL, Serrano AL, Diz AM, Galisteo AM. Variability of muscle fibre composition and fibre size in the horse gluteus medius: an enzyme-histochemical and morphometric study. *J Anat.* 1992;181:1–10.
49. Jansen MO, van Raaij JAGM, van den Bogert AJ, Schamhardt HC, Hartman W. Quantitative analysis of computer-averaged electromyographic profiles of intrinsic

- limb muscles in ponies at the walk. *Am J Vet Res.* 1992;53(12):2343–9.
50. Hoyt DF, Wickler SJ, Biewener AA, Cogger EA, De La Paz KL. In vivo muscle function vs speed. I. Muscle strain in relation to length change of the muscle-tendon unit. *J Exp Biol.* 2005;208:1175–90.
51. Robert C, Valette JP, Denoix JM. The effects of treadmill inclination and speed on the activity of two hindlimb muscles in the trotting horse. *Equine Vet J.* 2000;32(4):312–7.
52. Wickler SJ, Hoyt DF, Biewener AA, Cogger EA, De La Paz KL. In vivo muscle function vs speed. II. Muscle function trotting up an incline. *J Exp Biol.* 2005;208:1191–200.
53. Hodson-Tole E. Effects of treadmill inclination and speed on forelimb muscle activity and kinematics in the horse. *Equine Compar Exerc Physiol.* 2006;3(2):61–72.
54. Milner-Brown HS, Stein RB. The relation between the surface electromyogram and muscular force. *J Physiol.* 1975;246(3):549–69.
55. Mann RA, Hagy J. Biomechanics of walking, running, and sprinting. *Am J Sports Med.* 1980;8(5):345–50.
56. Harrison SM, Whitton RC, King M, Haussler KK, Kawcak CE, Stover SM, et al. Forelimb muscle activity during equine locomotion. *J Exp Biol.* 2012;215:2980–91.

57. St George L, Hobbs SJ, Richards J, Sinclair J, Holt D, Roy SH. The effect of cut-off frequency when high-pass filtering equine sEMG signals during locomotion. *J Electromyogr Kinesiol.* 2018;43:28–40.
58. Takahashi T. The effect of age on the racing speed of Thoroughbred racehorses. *J Equine Sci.* 2015;26(2):43–8.
59. Hiraga A, Yamanobe A, Kubo K. Relationships between stride length, stride frequency, step length and velocity at the start dash in a racehorse. *J Equine Sci.* 1994;5(4):127–30.
60. Hanon C, Gajer B. Velocity and stride parameters of world-class 400-meter athletes compared with less experienced runners. *J Strength Cond Res.* 2009;23(2):524–31.
61. Hobara H, Inoue K, Gomi K, Sakamoto M, Muraoka T, Iso S, et al. Continuous change in spring-mass characteristics during a 400 m sprint. *J Sci Med Sport.* 2010;13(2):256–61.
62. Self ZT, Spence AJ, Wilson AM. Speed and incline during thoroughbred horse racing: racehorse speed supports a metabolic power constraint to incline running but not to decline running. *J Appl Physiol.* 2012;113(4):602–7.
63. Deuel NR, Lawrence LM. Laterality in the gallop gait of horses. *J Biomech.* 1987;20(6):645–9.

64. Gerard MP, de Graaf-Roelfsema E, Hodgson DR, van der Kolk JH. Metabolic energetics. In: Back W, Clayton HM, editors. Equine locomotion. 2nd ed. London: Saunders; 2013. p. 419–41.
65. Girard O, Brocherie F, Tomazin K, Farooq A, Morin JB. Changes in running mechanics over 100-m, 200-m and 400-m treadmill sprints. *J Biomech.* 2016;49(9):1490–7.
66. Wickler SJ, Greene HM, Egan K, Astudillo A, Dutto DJ, Hoyt DF. Stride parameters and hindlimb length in horses fatigued on a treadmill and at an endurance ride. *Equine Vet J.* 2006(S36):60–4.
67. Leach DH, Springings E. Gait fatigue in the racing Thoroughbred. *J Equine Med Surg.* 1979;3:436–43.
68. Barrey E, Evans SE, Evans DL, Curtis RA, Quinton R, Rose RJ. Locomotion evaluation for racing in thoroughbreds. *Equine Veterinary Journal.* 2001(S33):99–103.
69. Pfau T, Witte TH, Wilson AM. Centre of mass movement and mechanical energy fluctuation during gallop locomotion in the Thoroughbred racehorse. *J Exp Biol.* 2006;209:3742–57.
70. Thomas DP, Fregin GF. Cardiorespiratory and metabolic responses to treadmill

- exercise in the horse. *J Appl Physiol Respir Environ Exerc Physiol*. 1981;50(4):864–8.
71. Rose RJ, Allen JR, Hodgson DR, Stewart JH, Chan W. Responses to submaximal treadmill exercise and training in the horse: changes in haematology, arterial blood gas and acid base measurements, plasma biochemical values and heart rate. *Vet Rec*. 1983;113(26–27):612–8.
72. Langsetmo I, Weigle GE, Fedde MR, Erickson HH, Barstow TJ, Poole DC. VO₂ kinetics in the horse during moderate and heavy exercise. *J Appl Physiol* (1985). 1997;83(4):1235–41.
73. Jones JH, Taylor CR, Lindholm A, Straub R, Longworth KE, Karas RH. Blood gas measurements during exercise: errors due to temperature correction. *J Appl Physiol* (1985). 1989;67(2):879–84.
74. Kai M, Hiraga A, Kubo K, Tokurik M. Comparison of stride characteristics in a cantering horse on a flat and inclined treadmill. *Equine Vet J*. 1997(S23):76–9.
75. Takahashi Y, Takahashi T. Seasonal fluctuations in body weight during growth of Thoroughbred racehorses during their athletic career. *BMC Vet Res*. 2017;13(1):257.
76. Gramm M, Marksteiner R. The effect of age on thoroughbred racing performance. *J Equine Sci*. 2010;21(4):73–8.

77. Mukai K, Takahashi T, Eto D, Ohmura H, Tsubone H, Hiraga A. Heart rates and blood lactate response in Thoroughbred horses during a race. *J Equine Sci.* 2007;18(4):153–60.
78. Ratel S, Duché P, Williams CA. Muscle fatigue during high-intensity exercise in children. *Sports Med.* 2006;36(12):1031–65.
79. Komi PV, Tesch P. EMG frequency spectrum, muscle structure, and fatigue during dynamic contractions in man. *Eur J Appl Physiol.* 1979;42(1):41–50.
80. Korhonen MT, Cristea A, Alén M, Häkkinen K, Sipilä S, Mero A, et al. Aging, muscle fiber type, and contractile function in sprint-trained athletes. *J Appl Physiol* (1985). 2006;101(3):906–17.
81. Barstow TJ, Jones AM, Nguyen PH, Casaburi R. Influence of muscle fiber type and pedal frequency on oxygen uptake kinetics of heavy exercise. *J Appl Physiol* (1985). 1996;81(4):1642–50.
82. Miyata H, Itoh R, Sato F, Takebe N, Hada T, Tozaki T. Effect of Myostatin SNP on muscle fiber properties in male Thoroughbred horses during training period. *J Physiol Sci.* 2018;68(5):639–46.
83. Kawai M, Minami Y, Sayama Y, Kuwano A, Hiraga A, Miyata H. Muscle fiber population and biochemical properties of whole body muscles in Thoroughbred

- horses. *Anat Rec (Hoboken)*. 2009;292(10):1663–9.
84. Attenburrow DP. Time relationship between the respiratory cycle and limb cycle in the horse. *Equine Vet J*. 1982;14(1):69–72.
85. Young IS, Alexander RM, Woakes AJ, Butler PJ, Anderson L. The synchronization of ventilation and locomotion in horses (*Equus caballus*). *J Exp Biol*. 1992;166:19–31.
86. Tokuriki M, Ohtsuki R, Kai M, Hiraga A, Oki H, Miyahara Y, et al. EMG activity of the muscles of the neck and forelimbs during different forms of locomotion. *Equine Vet J*. 1999(S30):231–4.
87. Takahashi T, Matsui A, Mukai K, Ohmura H, Hiraga A, Aida H. The effects of inclination (up and down) of the treadmill on the electromyogram activities of the forelimb and hind limb muscles at a walk and a trot in Thoroughbred horses. *J Equine Sci*. 2014;25(4):73–7.
88. Niki Y, Ueda Y, Masumitsu H. A Force Plate Study in Equine Biomechanics 3. The vertical and fore-aft components of floor reaction forces and motion of equine limbs at canter. *Bull Equine Res Inst*. 1984;(21):8–18.
89. Crevier-Denoix N, Falala S, Holden-Douilly L, Camus M, Martino J, Ravary-Plumioen B, et al. Comparative kinematic analysis of the leading and trailing

- forelimbs of horses cantering on a turf and a synthetic surface. *Equine Vet J.* 2013(S45):54–61.
90. Self Davies ZT, Spence AJ, Wilson AM. Ground reaction forces of overground galloping in ridden Thoroughbred racehorses. *J Exp Biol.* 2019;222(16) jeb204107.
91. McGuigan MP, Wilson AM. The effect of gait and digital flexor muscle activation on limb compliance in the forelimb of the horse *Equus caballus*. *J Exp Biol.* 2003;206:1325–36.
92. Gillis GB, Biewener AA. Hindlimb muscle function in relation to speed and gait: in vivo patterns of strain and activation in a hip and knee extensor of the rat (*Rattus norvegicus*). *J Exp Biol.* 2001;204:2717–31.
93. Nukaga H, Takeda T, Nakajima K, Narimatsu K, Ozawa T, Ishigami K, et al. Masseter muscle activity in track and field athletes: A pilot study. *Open Dent J.* 2016;10:474–85.
94. Okudaira M, Willwacher S, Kuki S, Yoshida T, Maemura H, Tanigawa S. Effect of incline on lower extremity muscle activity during sprinting. *J Phys Fitness Sports Med.* 2021;10(2):67–74.
95. Mero A, Komi PV. Electromyographic activity in sprinting at speeds ranging from sub-maximal to supra-maximal. *Med Sci Sports Exerc.* 1987;19(3):266–74.

96. Dorn TW, Schache AG, Pandy MG. Muscular strategy shift in human running: dependence of running speed on hip and ankle muscle performance. *J Exp Biol.* 2012;215:1944–56.
97. Kyröläinen H, Avela J, Komi PV. Changes in muscle activity with increasing running speed. *J Sports Sci.* 2005;23(10):1101–9.
98. Walmsley B, Hodgson JA, Burke RE. Forces produced by medial gastrocnemius and soleus muscles during locomotion in freely moving cats. *J Neurophysiol.* 1978;41(5):1203–16.
99. Hill AV. The heat of shortening and the dynamic constants of muscle. *Proc R Soc B Biol Sci.* 1938;126(843):136–95.
100. Abbott BC, Aubert XM. The force exerted by active striated muscle during and after change of length. *J Physiol.* 1952;117(1):77–86.
101. Arampatzis A, Brüggemann GP, Metzler V. The effect of speed on leg stiffness and joint kinetics in human running. *J Biomech.* 1999;32(12):1349–53.
102. Weyand PG, Sternlight DB, Bellizzi MJ, Wright S. Faster top running speeds are achieved with greater ground forces not more rapid leg movements. *J Appl Physiol* (1985). 2000;89(5):1991–9.
103. Weyand PG, Sandell RF, Prime DNL, Bundle MW. The biological limits to running

- speed are imposed from the ground up. *J Appl Physiol* (1985). 2010;108(4):950–61.
- 104.Lai A, Schache AG, Lin YC, Pandy MG. Tendon elastic strain energy in the human ankle plantar-flexors and its role with increased running speed. *J Exp Biol.* 2014;217:3159–68.
- 105.Dutto DJ, Hoyt DF, Cogger EA, Wickler SJ. Ground reaction forces in horses trotting up an incline and on the level over a range of speeds. *J Exp Biol.* 2004;207:3507–14.
- 106.Robert C, Valette JP, Degueurce C, Denoix JM. Correlation between surface electromyography and kinematics of the hindlimb of horses at trot on a treadmill. *Cells Tissues Organs.* 1999;165(2):113–22.
- 107.Crevier-Denoix N, Pourcelot P, Robin D, Holden L, Falala S, Ravary B, et al. Ground reaction force, acceleration and high-speed kinematics of hoof contact in the fore and hind limbs of horses at the canter under training conditions. *Proc XXIII Int Society Biomech (ISB);* 2011.
- 108.Ryan JM, Cobb MA, Hermanson JW. Elbow extensor muscles of the horse: postural and dynamic implications. *Cells Tissues Organs.* 1992;144(1):71–9.
- 109.Hanon C, Thépaut-Mathieu C, Vandewalle H. Determination of muscular fatigue in elite runners. *Eur J Appl Physiol.* 2005;94(1–2):118–25.
- 110.Chumanov ES, Wille CM, Michalski MP, Heiderscheit BC. Changes in muscle

- activation patterns when running step rate is increased. *Gait Posture*. 2012;36(2):231–5.
111. Farley CT, González O. Leg stiffness and stride frequency in human running. *J Biomech*. 1996;29(2):181–6.
112. Wilson AM, Watson JC, Lichtwark GA. Biomechanics: A catapult action for rapid limb protraction. *Nature*. 2003;421(6918):35–6.
113. Payne RC, Veenman P, Wilson AM. The role of the extrinsic thoracic limb muscles in equine locomotion. *J Anat*. 2005;206(2):193–204.
114. Dutto DJ, Hoyt DF, Clayton HM, Cogger EA, Wickler SJ. Joint work and power for both the forelimb and hindlimb during trotting in the horse. *J Exp Biol*. 2006;209:3990–9.
115. Brown NAT, Kawcak CE, McIlwraith CW, Pandy MG. Architectural properties of distal forelimb muscles in horses, *Equus caballus*. *J Morphol*. 2003;258(1):106–14.
116. Tokuriki M, Aoki O. Electromyographic activity of the hindlimb muscles during the walk, trot and canter. *Equine Vet J*. 1995;27(S18):152–5.
117. Lichtwark GA, Watson JC, Mavrommatis S, Wilson AM. Intensity of activation and timing of deactivation modulate elastic energy storage and release in a pennate muscle and account for gait-specific initiation of limb protraction in the horse. *J Exp*

- Biol. 2009;212:2454–63.
118. Johnston C, Gottlieb-Vedi M, Drevemo S, Roepstorff L. The kinematics of loading and fatigue in the Standardbred trotter. *Equine Vet J.* 1999;(S30):249–53.
119. Takahashi T, Kasashima Y, Ueno Y. Association between race history and risk of superficial digital flexor tendon injury in Thoroughbred racehorses. *J Am Vet Med Assoc.* 2004;225(1):90–3.
120. Payne RC, Hutchinson JR, Robilliard JJ, Smith NC, Wilson AM. Functional specialisation of pelvic limb anatomy in horses (*Equus caballus*). *J Anat.* 2005;206(6):557–74.
121. Eto D, Yamano S, Hiraga A, Miyata H. Recruitment pattern of muscle fibre type during flat and sloped treadmill running in thoroughbred horses. *Equine Vet J.* 2006;(S36):349–53.
122. Eaton MD, Evans DL, Hodgson DR, Rose RJ. Effect of treadmill incline and speed on metabolic rate during exercise in thoroughbred horses. *J Appl Physiol* (1985). 1995;79(3):951–7.
123. Stover SM, Pool RR, Martin RB, Morgan JP. Histological features of the dorsal cortex of the third metacarpal bone mid-diaphysis during postnatal growth in Thoroughbred horses. *J Anat.* 1992;181:455–69.

124. Butcher MT, Ashley-Ross MA. Fetlock joint kinematics differ with age in Thoroughbred racehorses. *J Biomech.* 2002;35(5):563–71.
125. Morrice-West AV, Hitchens PL, Walmsley EA, Stevenson MA, Whitton RC. Training practices, speed and distances undertaken by Thoroughbred racehorses in Victoria, Australia. *Equine Vet J.* 2020;52(2):273–80.
126. Stewart D, Macaluso A, De Vito G. The effect of an active warm-up on surface EMG and muscle performance in healthy humans. *Eur J Appl Physiol.* 2003;89(6):509–13.
127. Hodgson DR. Thermoregulation. In: Hodgson DR, McGowan C, McKeever K, editors. 2nd ed. St Louis: Saunders-Elsevier; 2014. p. 108–24.
128. Hicks AL, Kent-Braun J, Ditor DS. Sex differences in human skeletal muscle fatigue. *Exerc Sport Sci Rev.* 2001;29(3):109–12.
129. Wüst RC, Morse CI, de Haan A, Jones DA, Degens H. Sex differences in contractile properties and fatigue resistance of human skeletal muscle. *Exp Physiol.* 2008;93(7):843–50.
130. Ansdell P, Brownstein CG, Škarabot J, Hicks KM, Howatson G, Thomas K, et al. Sex differences in fatigability and recovery relative to the intensity-duration relationship. *J Physiol.* 2019;597(23):5577–95.
131. Ansdell P, Brownstein CG, Škarabot J, Hicks KM, Simoes DCM, Thomas K, et al.

- Menstrual cycle-associated modulations in neuromuscular function and fatigability of the knee extensors in eumenorrhic women. *J Appl Physiol* (1985). 2019;126(6):1701–12.
132. Takahashi Y, Akai M, Murase H, Nambo Y. Seasonal changes in serum progesterone levels in Thoroughbred racehorses in training. *J Equine Sci.* 2015;26(4):135–9.
133. Cully P, Nielsen B, Lancaster B, Martin J, McGreevy P. The laterality of the gallop gait in Thoroughbred racehorses. *PLoS One.* 2018;13(6):e0198545.
134. Kai M, Aoki O, Hiraga A, Oki H, Tokuriki M. Use of an instrument sandwiched between the hoof and shoe to measure vertical ground reaction forces and three-dimensional acceleration at the walk, trot, and canter in horses. *Am J Vet Res.* 2000;61(8):979–85.
135. Chateau H, Camus M, Holden-Douilly L, Falala S, Ravary B, Vergari C, et al. Kinetics of the forelimb in horses circling on different ground surfaces at the trot. *Vet J.* 2013;198 (S1):e20–6.
136. Self Davies ZT, Spence AJ, Wilson AM. External mechanical work in the galloping racehorse. *Biol Lett.* 2019;15(2):20180709.