

経皮的大脳皮質刺激法による手首関節の随意筋収縮に伴う
主動筋促通と拮抗筋抑制の検討

笠井 達哉

広島大学総合科学部保健体育講座

(1991.10.31受理)

**Effects of cortical magnetic stimulation on agonist facilitation
and antagonist inhibition of varying wrist flexion force in man**

Tatsuya KASAI

Abstract

Motor evoked potentials (MEPs) elicited by transcranial magnetic stimulation of the motor cortex are facilitated by contraction of the target muscle. This facilitation of MEPs is an important consideration when employing brain stimulation to indentify the integrity of corticospinal pathways and for elucidating mechanisms of motor control in human subjects. The present investigation was undertaken to determine the degree of facilitation of MEPs in forearm musculature associated with ipsilateral isometric wrist flexion contractions of varying percentage of maximum voluntary contraction (MVC). Of interest were the questions of whether the antagonist muscle (forearm extensor) MEP is inhibited by contraction of an ipsilateral agonist muscle (forearm flexor).

During the unilateral wrist flexion contractions MEPs were evoked in wrist flexor and extensor muscles. Increasing intensity of the force of contraction resulted in a linear increase in amplitude of the MEP in the ipilateral flexor muscle, as has been already shown previously (Hess et al. 1986). The mean latency of response also decreased from 16.5 ms at 0% MVC to 14.3 ms at 40% MVC. There was a modest but consistent increase in amplitude of the MEP of the extensor muscle except 40% MVC with increasing flexion force. Close inspection of the background EMG of the extensor muscle revealed low level but monotonically increasing amplitude of the interference pattern associated with incresed flexion force levels. These results establish that MEPs may be simultaneously evoked in both flexor and extensor muscles of the forearm. The presence of increasing levels of background contraction in the flexor muscle dose not lead to a progressive reciprocal inhibition of the extensor MEP. Instead, the amplitude of the extensor muscle MEP is unaltered; or it is increased if there exists a cocontraction of the extensor muscle.

I. はじめに

随意運動の円滑な遂行には、上位運動中枢からの下行性入力および下位運動中枢での髄質性入力が、脊髓の介在細胞と運動細胞で収束し、その結果随意運動の遂行に関係する細胞群を適切に促進あるいは抑制することが大切である (Baldissera ら, 1981)。主動筋の随意収縮に伴って拮抗筋が抑制される現象は拮抗筋抑制と呼ばれ、相反性神経支配はそれを保証する重要な機構である。この抑制機構に重要な役割を担っているのが、筋紡錘由来の Ia 群求心線維である。この求心線維が、2 シナプス性に拮抗筋運動細胞を抑制することはよく知られている。すなわち、相反性 Ia 抑制は機能的には主動筋の収縮に伴って、自動的に拮抗筋を弛緩させる役目を持っている。具体的には、随意筋収縮中に α - γ 連合によって主動筋から Ia 発射が起こり、これが Ia 介在細胞を介して拮抗筋運動細胞を抑制する。さらに、随意運動の遂行に伴って主動筋運動細胞への下行性促進と同時に、拮抗筋に結合する Ia 介在細胞も促進され、結果として拮抗筋は時間的ならびに強さにおいても適切に抑制され、円滑な随意運動の遂行が保証される (Kasai と Komiyama, 1988)。

ヒトにおける相反性 Ia 抑制の動態は、1971年に H 反射法を使って下肢ヒラメ筋運動細胞において初めて証明された (Mizuno ら, 1971)。随意運動に伴う Ia 抑制の下行性調節については、下肢で運動の開始に先行して抑制が増加することが報告され (Simoyama と Tanaka, 1974)、その後上肢でも同様の結果が明らかにされた (Day ら, 1983; Cavallari ら, 1984)。しかし、拮抗筋の持続的随意筋収縮中の Ia 抑制の動態に関しては、まだ統一された結論が得られておらず (Tanaka, 1974; Shindo ら, 1984; Crone ら, 1987; 1990)、現在その検討が進行中である。

さて、相反性 Ia 抑制の中枢性制御を検討するために、従来は H 反射法が用いられてきた。しかし、最近脳からの下行性経路の有効な検索手段として「大脳皮質刺激法」が開発された (Barker ら, 1985; 笠井の総説(1989)参照)。この方法は、動物実験において直接脳を電気刺激して脳からの下行性経路を調べていた従来の方法に代わって、その精度は劣るものの、ヒトで疼痛を伴わずに下行性経路を検索できる方法として、最近世界中で用いられるようになってきた方法である。そこで本報告は、随意筋収縮中の主動筋促進および拮抗筋抑制の動態、特にその中枢性制御の動態を、H 反射法に代えて大脳皮質刺激法を用いて検討したものである。

II. 方 法

被検者は健康成人 6 名 (男子 5 名, 女子 1 名) であった。被検者には、実験の目的とその手続を十分説明し、実験に参加する同意を得た後に実験を実施した。

被検者を実験用椅子に座わらせ、右前腕をトルク・メーターを装着したアーム・バーに固定した。この時、被検者の手首関節が自由に可動できるように配慮した。手首関節の自由な可動性を確認した後、アームをロックして被検者の手首関節による最大等尺性屈曲力を 3 回測定した。各被検者の 3 回の値の中から最大のものを各被検者の最大筋力と判断し、最大筋力の 10, 20, 30, 40% の値を算出した。この手続終了後、各被検者の最大筋力に対する 4 つのパーセントの筋力をオシロスコープ上に表示し、被検者の筋力発揮の目標値とした。被検者はこの目標値に合わせて、20—30 秒間の持続的な手首関節の屈曲を行った。この時、磁気刺激を行わない場合には主動筋 (前腕屈筋) および拮抗筋 (前腕伸筋) より、表面筋電図法による筋電図を記録し、筋放電量の積分値を計測した。

磁気刺激 (Magnetic Stimulator; CADWELL 社製, Model: MES-10; 笠井, 1990 参照) は、手首関節屈曲の程度の違いごとに 3—5 回ずつ、合計 15—25 回与えた。磁気刺激を与える場所は、国際脳波記録法 (10—20 法) にもとずいて、磁気刺激コイルを左運動野の上肢支配領野 (C3)

に置き (笠井, 1989), 閾値の1.1—1.3倍の強度で刺激した。磁気刺激で得られた筋電図記録は MEP (motor evoked potential) として記録し, その潜時と振幅を計測した。各個人内において, 各条件下で3—5回記録された MEP を潜時と振幅について平均し, それを各個人の代表値として統計処理を行った。

Ⅲ. 結 果

図1に手首関節の屈曲の強さの違いによる MEP の記録例を示した。この記録から, MEP は前腕の屈筋と伸筋から同時に記録可能であることがわかった。そこで, 各被検者の MEP の記録から, 全被検者の MEP 潜時を計測した結果が図2である。また, 主動筋 (前腕屈筋) と拮抗筋 (前腕伸筋) について, それぞれの MEP の振幅と積分筋電図量を計測した結果が図3と図4である。

図2は, 全被検者6名の主動筋および拮抗筋の MEP 潜時の平均値である。図2の結果をみると, 筋収縮を行わない時の主動筋と拮抗筋の MEP 潜時は, それぞれ16.5ms (標準偏差: 2.2ms) と16.8ms (同: 1.8ms) であり, 差はなかった。しかし, 随意筋収縮を行うと主動筋のみならず拮抗筋の MEP 潜時は筋収縮を行わない時に比べて有意に短縮した (主動筋: 筋収縮を行わない時 (R) と10%の筋収縮を行った時の潜時差2.2ms, $t=3.52$, $df=5$, $P<0.05$, 拮抗筋: 潜時差0.9ms, $t=3.41$, $df=5$, $P<0.05$)。この現象は, 筋収縮力が増大しても顕著な変化は示さなかった。すなわち, MEP 潜時の変化は, 随意筋収縮を行うか行わないかに依存して変化した。しかも, この随意筋収縮による MEP 潜時の短縮は, 拮抗筋に比べて主動筋でその程度が大きかった。すなわち, 主動筋筋収縮時には, 筋収縮力に関係なく主動筋の MEP 潜時

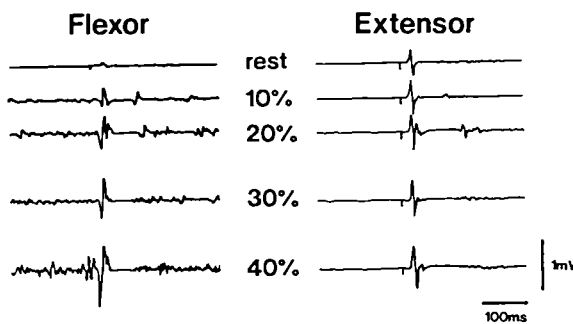


図1: 手首関節の随意屈曲力の違いによる前腕屈筋および伸筋の MEP の実際の記録例。rest: 随意屈曲なし, 10, 20, 30, 40%: 最大手首関節屈曲力の筋出力パーセンテージ。

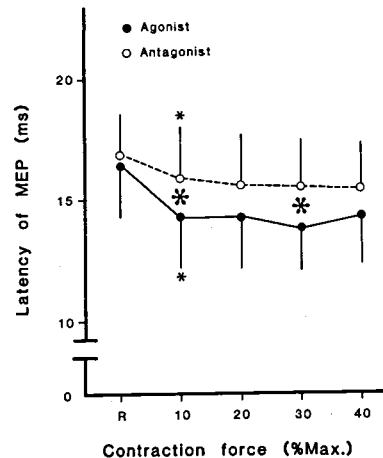


図2: 手首の屈曲力の違いによる屈筋と伸筋の MEP 潜時の変化。主動筋である屈筋の MEP 潜時 (黒丸印) が, 屈曲をしない時 (R) には伸筋の MEP 潜時 (白丸印) とほぼ同じであったのが, 屈曲を伴うと有意に大きく短縮することを示す。*: 5%水準で有意な差のあることを示す。小さな*はRとの, そして大きな*は屈筋と伸筋の MEP 潜時の差の有意水準を示す。

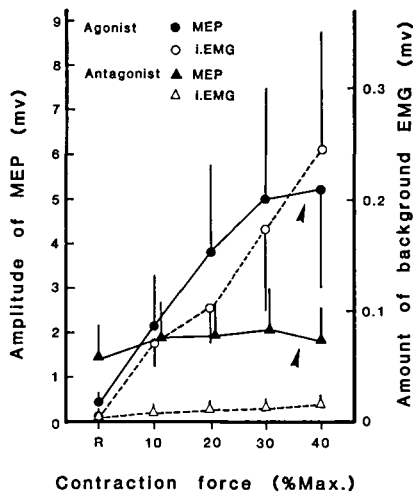


図3：手首関節の屈曲力の違いによる主動筋と拮抗筋のMEP振幅と積分筋電図量の変化。積分筋電図量とMEPの振幅変化が主動筋、拮抗筋とも最大筋出力の10—30%の間ではよく対応していることを示す。しかし、主動筋筋出力が最大の40%を越えると、主動筋、拮抗筋ともそのMEPの出現の仕方がそれ以前に比べて同じではなくなることを示す(矢印)。

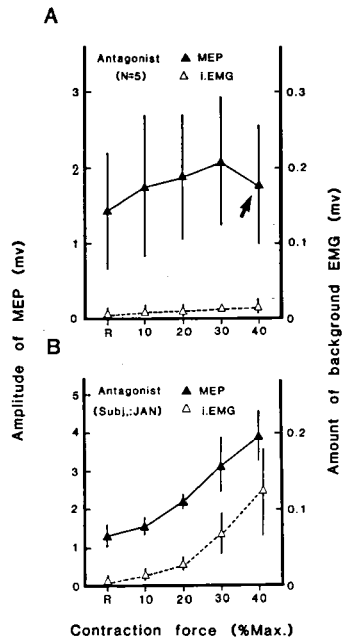


図4：手首関節の屈曲力の違いによる拮抗筋のMEP振幅と積分筋電図量の変化。A：拮抗筋の共収縮を起していないと判断された5名の被検者のMEP振幅と積分筋電図量の平均値の変化。筋収縮力が最大の40%を越えると拮抗筋MEPの出現がそれ以前とは異なってくることを示す(矢印)。B：拮抗筋の共収縮を起していた被検者のMEP振幅と積分筋電図量の変化。MEP振幅の変化は積分筋電図量の変化とよく対応していることを示す。

は常に拮抗筋のそれに比べて短かった。特に、10%と30%の随意筋収縮時には統計的にも有意な短縮が観察された(10%時; 差1.6ms, $t=3.35$, $df=5$, $P<0.05$, 30%時; 差1.7ms, $t=3.20$, $df=5$, $P<0.05$)。

図3は、主動筋随意収縮力の違いによる主動筋と拮抗筋のMEP振幅の変化およびそれぞれの積分筋電図量を、全被検者6人の平均値で示したものである。主動筋については、随意筋収縮力の増大に伴って当然のことながら積分筋電図量は増大し(図中の白丸印)、MEPの振幅も随意筋収縮力の増大に依存して増大した(図中の黒丸印)。しかし、随意筋収縮力が40%を越えると積分筋電図量は収縮の強さに依存して増大しているにもかかわらず、MEP振幅の増大量は小さくなった(図3の矢印)。それに対して、拮抗筋では随意筋収縮力の増大に伴って積分筋電図量もごく僅かであるが増大傾向を示し(図中の白三角印)、MEP振幅も増大傾向を示した(図中の黒三角印)。しかし、主動筋の場合と同様、筋収縮量が最大量の40%を越えると拮抗筋MEP

振幅は減少した (図3の矢印)。そこで、主動筋の随意筋収縮に伴って起こるべき、拮抗筋抑制がなぜ著明に出現しなかったのかを再検討する目的で、全被検者について筋収縮力の増大に伴う積分筋電図量の変化を調べた結果、1名の被検者においては拮抗筋の共収縮 (cocontraction) が起こっていた。そこで、その被検者を区別して、再度拮抗筋の積分筋電図量とMEPの振幅変化との関係をプロットしたのが図4である。拮抗筋の共収縮を起こしていないと判断された5名の被検者の結果は (図4のA)、積分筋電図量はごく僅かで、雑音レベルとして無視できるものであったにもかかわらず、MEPの振幅は随意筋収縮量に依存して増大した。しかし、最大随意筋収縮量が40%を越えた時、MEPの振幅は減少を示した (図4Aの矢印)。一方、主動筋の随意筋収縮に伴って拮抗筋の共収縮を起こした1名の被検者の結果は、随意筋収縮力の増大に伴い拮抗筋の積分筋電図量もMEPの振幅とともに増大した (図4のB)。

IV. 考 察

経皮的に大腦を磁気刺激することで、前腕の屈筋と伸筋から同時に誘発筋電図 (MEP) を記録することが可能であった。そして、このMEPは手首関節の随意筋収縮によって、顕著にその潜時が短縮した。また、MEP潜時の短縮の程度は、筋収縮を行う筋 (主動筋) において拮抗筋のそれより大きかった。筋収縮の強さの違いは影響を受けなかった。主動筋のMEPの振幅変化は、筋収縮力の強さに依存して振幅を増大した。しかし、これも最大筋収縮力の40%を越えようと、筋放電量は依然として直線的に増大しているにもかかわらず、MEPの振幅量の増大は小さくなった。拮抗筋のMEP振幅の変化は、主動筋と同様、随意筋収縮量の増大に比例して増大した。しかし、最大筋収縮力の40%を越えようと、MEPの振幅は減少した。

MEPを記録する筋の随意収縮で、安静時の時に比べてMEP潜時が有意に短縮することはよく知られている (Hessら, 1987; Rothwellら, 1987)。この原因として、安静時に比べて随意筋収縮時に、1) 動員される運動単位が変化すること、2) シナプスにおける遅れ時間が変わること、3) 下行性のインパルスの質が異なること、4) 神経細胞 (運動細胞と錐体路細胞、そしていくつかの介在細胞) で、インパルスの到達の結果起こる細胞の脱分極により生じる立ち上がり時間 (raising time; EPSPの加重によって細胞が閾値に達するまでに掛かる時間) が変化すること、などの原因が考えられている。しかも、これらいくつかの要因は複合して起こると考えられる。本実験結果においても、主動筋のMEP潜時は随意筋収縮時に有意に短縮した。しかし、筋収縮力の違いには強く影響されなかった。さらに主動筋のMEP潜時が拮抗筋のそれに比べて有意に短くなったことなどから、主動筋のMEP潜時の短縮には前述の4つの要因が主たる原因と考えてよい。しかし、拮抗筋のMEP潜時も主動筋の筋収縮で短縮したことから、随意筋収縮を行う際の意識の集中という心理的な要因もMEP潜時の短縮を引き起こす重要な原因と考えなければならない。事実、GandeviaとRothwell (1987) は、ある筋に意識を集中する訓練をすると、閾値下で与えられるMEP導出のための刺激に対して、その訓練が進むと意識のままに自由に目標の筋にMEPを出現出来るようになることを報告している (笠井の総説 (1989) 参照)。それでは、筋収縮量の違いによってMEP潜時が変化しなかった事実はどのように考えたらよいものであろうか。筋収縮量の増大に伴う皮質運動細胞 (corticomotoneuronal cell; CM) の活動性変化は、相動的な変化よりも発火頻度の変化が主である (CheneyとFetz, 1980)。このことから、MEPの潜時の長短に関わるCM自身は、筋収縮量の変化があっても質的にはさほど変わらないことになり、このことがMEP潜時の大きな変化をもたらさなかったものと考えられる。

それでは、随意筋収縮時におけるMEP潜時の短縮現象に対して、MEP振幅の変化はどのように考えたらよいものであろうか。主動筋のMEPが、随意筋収縮で促進を受け増大することは

すでによく知られている (Merton ら, 1982; Hess ら, 1986, 1987)。その原因として、第一に脊髄運動細胞群においては、随意筋収縮によって高閾値の運動単位が動員されることによる (Day ら, 1986; Hess ら, 1987)。この可能性は、H 反射を使ったテストから示唆されている (Berardelli ら, 1985; Cowan ら, 1986)。二番目として、上位運動中枢においては、ある特定の筋に意識を集中することによって錐体路細胞が促通を受ける (Gandevia と Rothwell, 1987)。しかもこの現象は、電気刺激よりも本実験で使用した磁気刺激の時、より顕著に出現する (Hess ら, 1986)。三番目の原因として、随意筋収縮にともなって上行する感覚入力が増加して促通を引き起こすとするものである。ファントム肢の運動錯覚の起こり方の検討から、この可能性は小さいとされているが (Hess ら, 1986)、末梢からの感覚入力によって直接的あるいは間接的に大脳運動野の興奮性が高まるとの報告もある (Deletis ら, 1987; Kasai ら, 1991)。本実験結果は、主動筋の随意筋収縮に伴ってその筋の M E P 振幅が増大したことから、これら複数の要因が関係した結果として説明できる。しかし注目すべきことは、最大随意筋収縮量の 40% を越えると、筋放電量は直線的に増大しているにもかかわらず、M E P 振幅はそれに比例した増大を示さなくなることである (図 3 の矢印参照)。これはある一定以上の筋収縮量を越えて力を発揮する時は、ある一定以下の弱い筋収縮で力を発揮していた時と事情が異なってくることを示唆している。すなわち、多数筋の同時筋電図記録で一般によく観察されるように、発揮筋力が大きくなったり、肢位変化が起こると共同筋や拮抗筋の関与の仕方が微妙に変化してくる (Furubayashi と Kasai, 1990; Van Zuylen ら, 1988)。このことを考え合わせると、本実験結果で得られた筋出力が最大筋出力量の 40% を越えると、M E P 振幅は筋放電量に依存しなくなる現象は次のように説明できる。すなわち、発揮筋出力が最大筋出力量の 40% を越えると、主動筋運動細胞の興奮性はほぼ最大に近づく。したがって、M E P の振幅もほぼ最大に達しそれ以上の急峻な増大は起こらなくなる (運動細胞群内での閉塞現象)。大脳運動皮質の C M は多数の運動細胞に分枝しており、目標とする筋を興奮させる C M は一つの集団を形成し、それを単位として運動細胞を興奮させているという事実 (Cheney と Fetz, 1985) から、このようなことが起こっている可能性は大いにありそうである。そして、より大きな筋力の発揮には、共同筋 (拮抗筋の共収縮も含めて) の参加様式がより重要な意味を持つてくるのであろう。

さて、主動筋の随意筋収縮に依存して拮抗筋には抑制が起こるはずである。しかし、本実験の結果では抑制現象は見られず、弱い促通であった。ただし、主動筋の筋収縮力が最大筋収縮力の 40% を越える時、初めて M E P の減少を示した。この事実はどうのように説明出来るであろうか。サルを使って調べた C M の持つ主動筋促通と拮抗筋抑制の効果は、次の 5 つのタイプがあったと報告されている (Cheney ら, 1985; Kasser と Cheney, 1985) : 1) 主動筋に促通、拮抗筋に効果なし、2) 主動筋、拮抗筋ともに促通、3) 主動筋に促通、拮抗筋に相反性抑制、4) 共同筋に促通と抑制が混在、5) いくつかの筋に抑制、主動筋に効果なし。しかも、抑制は屈筋に共通にみられ、促通は伸筋で強い傾向にあった。また、抑制は促通に比べて潜時が長かったことから、いくつかのシナプスを介して起こっている (Fourment ら, 1991)。これら C M の運動細胞への結合様式を考えると、随意筋収縮時に起こる中枢性の相反性抑制の発現機序はそれほど簡単ではない。すなわち、脊髄の運動細胞レベルでは主動筋の随意収縮によってその筋由来の G I a 線維を介して抑制性介在細胞を興奮させ、拮抗筋の運動細胞を抑制する。しかし、これに中枢性の抑制機序が関わると事態は単純ではなくなる。特に、本実験で用いた大脳皮質の磁気刺激は、直接多くの (多分まだ我々には未知のものも含まれている) 中枢性下行路を刺激していることになるので、その下行性インプルスを受けた脊髄運動細胞群内で起こる促通と抑制の動態はきわめて複雑なものになろう。したがって、本実験で主動筋の随意収縮に伴って拮抗筋抑制が明瞭に見られ

なかったのはこのような理由によるものと考えられる。しかし、主動筋の筋出力が強くなると拮抗筋抑制が明確になってきた事実は (図 4 A の矢印)、随意筋収縮の増大に伴って脊髓レベルの相反性抑制機構の関与が優位になったためなのか、また中枢性相反抑制機構の関与が優位になったためなのかは本実験からだけではわからない。この問題は、今後の非常に重要な解析課題である。

謝辞：本研究は Dr. K. C. Hayes との共同研究の一部である。実験の機会を与えてくれた Dr. Hayes に感謝の意を表します。

文 献

- Baldissera, F., Hultborn, H. and Illert, M.: Integration in spinal neuronal systems. In: Brooks, V. B. (ed.) *Handbook of Physiology, The Nervous System II*, 509-595, American Physiological Society, Bethesda, 1981.
- Barker, A. T., Jalinous, R. and Freeston, I. L.: Non-invasive magnetic stimulation of human motor cortex. *Lancet*, i; 1106-1107, 1985.
- Berardelli, A., Cowan, J. M. A., Day, B. L., Dick, J. P. R. and Rothwell, J. C.: The site of facilitation of the response to cortical stimulation during voluntary contraction in man. *J. Physiol.*, 360; 52P, 1985.
- Cavallari, P., Fournier, E., Katz, R., Pierrot-Deseilligny, E., and Shindo, M.: Changes in reciprocal Ia inhibition from wrist flexors during voluntary movement in man. *Exp. Brain Res.*, 56; 574-576, 1984.
- Cheney, P. D. and Fetz, E. E.: Functional classes of primate corticomotoneuronal cells and their relation to active force. *J. Neurophysiol.*, 44; 773-791, 1980.
- Cheney, P. D. and Fetz, E. E.: Comparable patterns of muscle facilitation evoked by individual corticomotoneuronal (CM) cells and by single intracortical microstimuli in primates: Evidence for functional groups of CM cells. *J. Neurophysiol.*, 53; 786-804, 1985.
- Cheney, P. D., Fetz, E. E. and Palmer, S. S.: Patterns of facilitation and suppression of antagonist forelimb muscles from motor cortex sites in the awake monkey. *J. Neurophysiol.*, 53; 805-820, 1985.
- Cowan, J. M. A., Day, B. L., Marsden, C. D. and Rothwell, J. C.: The effect of percutaneous motor cortex stimulation on H reflexes in muscles of the arm and leg in intact man. *J. Physiol.*, 377; 333-347, 1986.
- Crone, C., Hultborn, H., Jespersen, B. and Nielsen, J.: Reciprocal Ia inhibition between ankle flexors and extensors in man. *J. Physiol.*, 389; 163-185, 1987.
- Crone, C., Hultborn, H., Mazieres, L., Morin, C., Nielsen, J. and Pierrot-Deseilligny, E.: Sensitivities of monosynaptic test reflexes to facilitation and inhibition as a function of the test reflex size: a study in man and the cat. *Exp. Brain Res.*, 81; 35-45, 1990.
- Day, B. L., Rothwell, J. C. and Marsden, C. D.: Transmission in the reciprocal Ia inhibitory pathway preceding willed movements of the human wrist. *Neurosci. Lett.*, 37; 245-250, 1983.
- Day, B. L., Dick, J. P. R., Marsden, C. D., Rothwell, J. C. and Thompson, P. D.: Multiple firing of spinal motoneurons produced by single anodal electrical shocks to human motor cortex. *J. Physiol.*, 381; 45P, 1986.
- Deleitis, V., Dimitrijevic, M. R. and Sherwood, A. M.: Effects of electrically induced afferent input

- from limb nerves on the excitability of the human motor cortex. *Neurosurg.*, 20; 195-197, 1987.
- Fourment, A., Maton, B. and Belhaji Saif, A.: Cortical post-spike facilitation in elbow muscles during isometric contraction. *Neurosci. Lett.*, 125; 41-44, 1991.
- Furubayashi, T. and Kasai, T.: Influence of initial forearm position on premotor times (PMTs) of the biceps brachii during an elbow flexion task. *Human Mov. Sci.*, 9; 583-598, 1990.
- Gandevia, S. C. and Rothwell, J. C.: Knowledge of motor commands and the recruitment of human motoneurons. *Brain*, 110; 1117-1130, 1987.
- Hess, C. W., Mills, K. R. and Murray, N. M. F.: Magnetic stimulation of the human brain; facilitation of motor responses by voluntary contraction of ipsilateral and contralateral muscles with additional observation on an amputee. *Neurosci. Lett.*, 71; 235-240, 1986.
- Hess, C. W., Mills, K. R. and Murry, N. M. F.: Responses in small hand muscles from magnetic stimulation of the human brain. *J. Physiol.*, 388; 397-419, 1987.
- 笠井達哉：脳は下行性運動指令をどのようにコントロールしているか？－MEPによる解析－, *J. J. Sports Sci.*, 8; 876-884, 1989.
- 笠井達哉：肢位変化が反応動作の開始に及ぼす影響－筋電図とMEPによる解析－, 広島大学総合科学部紀要VI：保健体育学研究, 8;23-30, 1990.
- Kasai, T. and Komiyama, T.: The timing and the amount of agonist facilitation and antagonist inhibition of varying ankle dorsiflexion force in man. *Brain Res.*, 447; 389-392, 1988.
- Kasai, T., Hayes, K. C., Wolfe, D. L. and Allatt, R. D.: Afferent conditioning of motor evoked potentials following transcranial magnetic stimulation of motor cortex in normal subjects. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1991 (in press)
- Kasser, R. J. and Cheney, P. D.: Characteristics of corticomotoneuronal postspike facilitation and reciprocal suppression of EMG activity in the monkey. *J. Neurophysiol.*, 53; 959-978, 1985.
- Merton, P. A., Morton, H. B., Hill, D. K. and Marsden, C. D.: Scope of a technique for electrical stimulation of human brain, spinal cord and muscle. *Lancet*, ii; 579-600, 1982.
- Mizuno, Y., Tanaka, R. and Yanagisawa, N.: Reciprocal group I inhibition of triceps surae motoneurons in man. *J. Neurophysiol.*, 34; 1010-1017, 1971.
- Rothwell, J. C., Thompson, P. D., Day, B. L., Dick, J. P. R., Kachi, T., Cowan, J. M. A. and Marsden, C. D.: Motor cortex stimulation in intact man. 1. General characteristics of EMG responses in different muscles. *Brain*, 110; 1173-1190, 1987.
- Shindou, M., Harayama, H., Kondou, K., Yanagisawa, N. and Tanaka, R.: Changes in reciprocal Ia inhibition during voluntary contraction in man. *Exp. Brain Res.*, 53; 400-408, 1984.
- Simoyama, M. and Tanaka, R.: Reciprocal Ia inhibition at the onset of voluntary movements in man. *Brain Res.*, 82; 334-337, 1974.
- Tanaka, R.: Reciprocal Ia inhibition during voluntary movements in man. *Exp. Brain Res.*, 21; 529-540, 1974.
- Van Zuylen, E. J., Gielen, C. C. A. M., and Denier van der Gon, J. J.: Coordination and inhomogeneous activation of human arm muscles during isometric torques. *J. Neurophysiol.*, 60; 1523-1548, 1988.