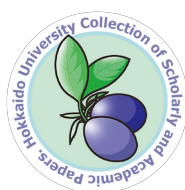




HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	運動時の呼吸
Author(s)	柚木, 孝敬
Citation	北海道大学大学院教育学研究院紀要, 125, 193-205
Issue Date	2016-03-30
DOI	https://doi.org/10.14943/b.edu.125.193
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/61913
Type	departmental bulletin paper
File Information	08-1882-1669-125.pdf



運動時の呼吸

柚 木 孝 敬*

【目次】

1. はじめに
2. 呼吸の行動性調節 —不随意的な制御—
 2. 1 努力感と呼吸
 2. 2 知覚と呼吸
3. 呼吸の行動性調節 —随意的な制御—
 3. 1 大脳皮質運動野（呼吸関連領域）の活性化
 3. 2 随意呼吸が四肢筋の神経活動に及ぼす影響
4. まとめ

文献

Abstract

【キーワード】 行動性呼吸調節, 随意呼吸, 不随意呼吸, ホメオスタシス, 知覚

1. はじめに

人間が安静状態から運動状態に移行すると呼吸が亢進し, 呼吸の頻度(呼吸数)と深度(一回換気量)の積である肺換気量が増加する。これは血液ガス(酸素と二酸化炭素)の恒常性維持(ホメオスタシス)を目的とした無意識的・自動的な呼吸反応であり, その制御は主として脳幹(橋・延髄)に形成されている呼吸中枢が担っている。呼吸中枢からは呼吸筋を神経支配する脊髄運動ニューロンに向けて呼吸駆動電位(central respiratory drive potentials, CRDPs)が出力されるが¹, それと同時に, 呼吸中枢には, 血液や活動筋の化学的・機械的变化に関する情報が, 中枢化学受容器(延髄腹外側野), 末梢化学受容器(頸動脈小体), および筋内の感覚受容器(化学受容器・機械受容器)を介して求心性に入力されている²⁻⁷。すなわち, ホメオスタシスを目的とした運動時の呼吸は, 化学性調節系と機械性調節系によって不随意的に調節されている。

一方, 呼吸調節には, 行動性調節^{8, 9}と呼ばれる, 上位中枢を介した調節も存在する。行動性調節は, 覚醒や情動が関与する不随意的な調節と大脳皮質運動野を中枢とする随意的な調節に分けられる。前者(不随意的調節)は, 緊張や怒りによる呼吸の乱れが日常的な例として挙げられよう。安静状態にもかかわらず, 緊張や不快感によって一回換気量(VT)が増加すること(Fig. 1)¹⁰, また, 不安感によって呼吸数(fR)が増加するだけでなく, その増加と個人の特性不安(trait anxiety)との間に相関があること(Fig. 2)¹¹が報告されている。後者(随意的調節)の例としては, 発声や発話, 管楽器の演奏, 息こらえ, 深呼吸など, 呼吸の随意的操作が挙げられ

* 北海道大学大学院教育学研究院 人間発達科学分野 准教授
DOI: 10.14943/b.edu.125.193

る。随意呼吸の発現に大脳皮質運動野の呼吸筋支配領域が関与していることが、機能的磁気共鳴画像法 (fMRI) や陽電子放射断層撮影 (PET) を用いた近年の研究によって明らかにされている¹²⁻¹⁵。

人間の身体運動は、モチベーション、緊張、不安、興奮、努力、快、不快といった心理状態を伴って行われるのが通常であろう。また、我々が身体運動を行う時には、意識的に呼吸を整えたり、息んだり、逆に強く呼息したりといった随意的な呼吸を行うことも特別なことではない。これらの事実、人間においては、運動時の呼吸亢進には行動性調節が重要な役割を果たしているということと同時に、運動時の呼吸亢進およびホメオスタシスを化学性調節および機械性調節が中心となる自動調節システムとして理解するには限界があるということを意味する¹⁶。本稿(総説)では、運動時呼吸亢進の行動性調節に関する先行研究および著者自身の研究を概観する。

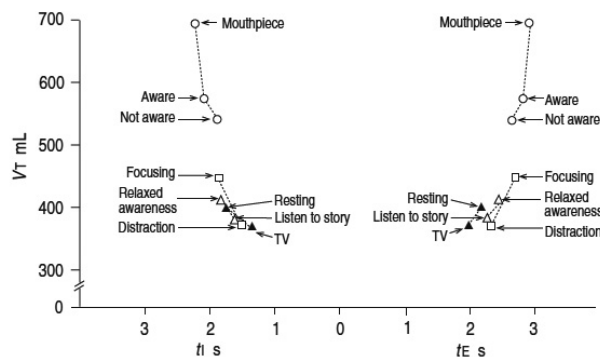


Fig.1 Inspiratory time (t_i), expiratory time (t_e), and tidal volume (V_T) during quiet breathing under various experimental conditions. [From Han et al.¹⁰]

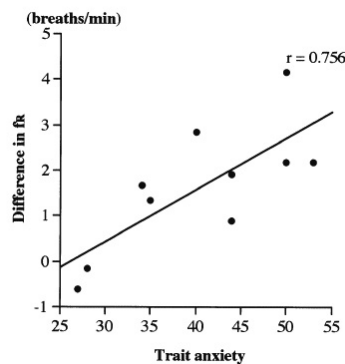


Fig.2 Relationship between trait anxiety scores and change in respiratory frequency (Δf_R) during anticipatory anxiety. [From Masaoka et al.¹¹]

2. 呼吸の行動性調節 —不随意的な制御—

2.1. 努力感と呼吸

約100年前に遡るが、Krogh and Lindhard¹⁷は、人間の運動開始時における呼吸循環応答を調べ、行動性調節の関与を暗示するいくつかの重要な現象を報告した。すなわち、(a) 被験者が安静状態から運動（自転車運動、負荷：1–3kg）を開始すると即座に呼吸（呼吸数と一回換気量）が増加した（Fig. 3左）、(b) その増加は、安静状態から急激に運動を開始する訓練を事前に行った被験者においてより明瞭であった、(c) そのような被験者では、安静状態から運動に移行した際の運動負荷が（本人の予期に反して）ゼロ（0kg）であっても高負荷（3.0kg）運動の開始時と同じように呼吸が即座に増加した（Fig. 3右）、というものであった。運動を開始して代謝産物が筋中に蓄積するまで、さらには、代謝産物が筋から血液に拡散し各種化学受容器に到達するまでには時間を要する。したがって、現象（a）は、運動開始時には化学性調節が作動する前に呼吸が亢進することを意味する。また、現象（b）と（c）は、運動開始時の呼吸亢進には、機械性調節の寄与が小さいことばかりか、運動の学習や予期が関与する可能性を示唆する。Krogh and Lindhard¹⁷は、このような化学性・機械性調節では解釈することができない運動開始時の呼吸亢進を説明するために、“cortical irradiation”というメカニズムを提案した。すなわち、大脳皮質運動野から活動筋へ送られる中枢運動指令（central motor command）が脳幹呼吸中枢へも放散し（irradiation）、これが呼吸亢進を引き起こすという仮説である。この仮説は、その後、運動野から活動筋への中枢運動指令を操作する目的で筋弛緩薬¹⁸や振動刺激¹⁹を用いたより実証的な研究によって補強され、現在では、“セントラルコマンド説”として広く知られるようになっていく。運動野から活動筋への中枢運動指令は遠心コピー/随伴発射として感覚野へ転送され努力感を生成するという既成概念^{20–23}を基礎に、運動時の中枢運動指令の大きさは努力感に依存すると見なされている。すなわち、“セントラルコマンド説”においては、運動者の努力感が運動中枢（大脳皮質運動野）と呼吸中枢（脳幹）の平行な活性化を通して運動時呼吸亢進を誘発すると考えられている。

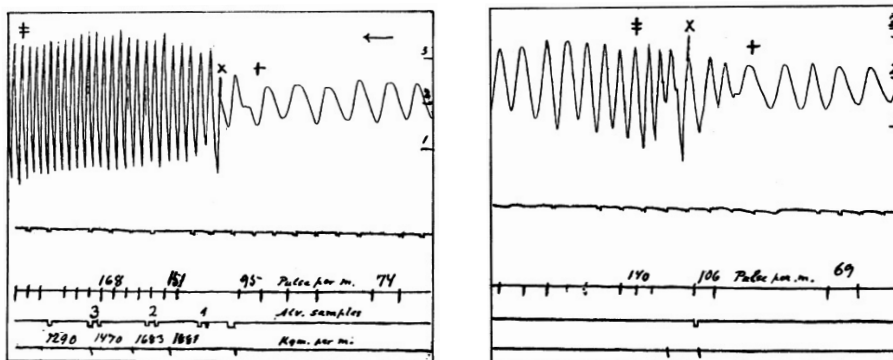


Fig.3 Changes in breathing for one subject during transition from rest to work with a load (3.0 kg, left panel) and without any load (0 kg, right panel) on the ergometer. Scale in liters. Time in 1/10 minutes. + Ready, x Begin, ≠ Stop. [From Krogh and Lindhard¹⁷]

しかしながら最近になり、運動時における努力感誘発性の呼吸亢進は、必ずしも運動中枢と呼吸中枢の平行な活性化を必要としない可能性が示唆されている。例えば、Decety et

al.²⁴は、被験者がランニングをイメージすると、運動中枢から活動筋への実質的な運動指令（インパルス）は存在しないにも関わらず、イメージされた努力感（ランニング速度）に正比例した呼吸の増加が生じたことを報告している。さらに、Thornton et al.²⁵は、催眠下の被験者が上り坂サイクリングをイメージした時には呼吸が増加したが、下り坂サイクリングのイメージ中にはそのような呼吸増が認められなかったことを観察し、その差が前頭前皮質、補足運動野、運動前野、小脳の活性の違いに起因する可能性をPETにより確認している。同様に、Williamson et al.²⁶は、ハンドグリップ運動のイメージに対する循環応答が被験者の努力感に強く依存し、関連部位として前帯状回皮質と島皮質を同定している。このように、運動時における努力感誘発性の呼吸亢進は、従来の“セントラルコマンド説”では説明できないと考えられるようになっている²⁷。

2.2. 知覚と呼吸

安静状態での運動イメージとは異なり、現実の運動では、常に活動筋から中枢神経系へのフィードバック入力がある。努力感とは中枢運動指令のコピー（遠心コピー/随伴発射）から生じる²⁰⁻²³と信じられているが、最近、活動筋由来の体性感覚フィードバックが中枢運動指令を修飾し²⁸⁻³¹、中枢運動指令と努力感の関係が末梢情報によって変化する可能性³²⁻³³が示唆されている。すなわち、現実の運動では、活動筋由来の求心性信号が努力感の生成に影響する可能性がある。しかしながら、求心性信号の原因となる筋活動あるいは運動負荷の変化は運動者に知覚されるので、運動負荷の変化に対する気づきが努力感および結果として呼吸応答に影響を及ぼす可能性がある。そこで著者ら³⁴は、運動負荷の変化に対する気づきが運動時の呼吸応答を変化させるか否かを検討した。その結果、被験者が低～中強度の漸増負荷運動 (Fig. 4a) を行なう際に、負荷は一定であるという、事実と異なる偽の情報を事前に与えられると、正しい情報を与えられて時に比べて、運動時の呼吸応答が減弱した (Fig. 4c)。この実験では、2つの条件の努力感と中枢運動指令（積分筋電図から推定）に差がなかったが、負荷変化に対する気づきが偽情報を与えられることによって有意に低下した (Fig. 4b)。したがって、運動時呼吸亢進は、努力感ではなく気づきあるいは情報探索と連動する注意に影響されやすいと指摘されている³⁴。気づきあるいは注意は、情動を表出させるストレスの一つである。例えば、恐れなどの知覚情報は扁桃体を介して視床下部に伝えられることが知られている³⁵⁻³⁷。Kuwaki et al.³⁸と Zhang et al.³⁷は、視床下部に存在するオレキシンニューロンが情動性の呼吸循環調節において重要な役割を果たすことを示している。上述した島皮質や前帯状皮質もまた扁桃体と同様に情動反応に関与する脳部位として知られている。神経解剖学的な構造は明確に理解されている段階ではないが、気づきあるいは注意によって誘発される情動変化がこれらの脳部位を活性化し、結果として、運動開始時だけでなく長時間の運動時においてさえも呼吸応答に影響を及ぼすと考えられる。

さらに著者ら³⁹は、上述した漸増負荷運動時 (Fig. 4-a, Control) の呼吸応答を、漸増負荷運動の48時間前と24時間前に脚レジスタンストレーニングを行った条件 (resistance exercise condition, REC) と、漸増負荷運動の開始前48時間は安静を保った条件 (control condition, CC) で比較した。その結果、運動時の肺換気応答 ($\dot{V}_I$) はCCよりRECにおいて有意に高い値となった (Fig. 5 and Fig. 6)。その一方で、運動時の呼気ガス変量（酸素摂取量や二酸化炭素排出量）、血中乳酸濃度、努力感、負荷変化に対する気づき、中枢運動指令（積分筋電図から推定）に条件

間の差は認められず、また、RECでは筋痛が生じたものの非常に弱いものであった。これらの結果から、RECにおいて観察されたレジスタンストレーニング24時間後における運動時呼吸亢進の増強は、化学性・機械性因子によっては説明できないこと、そして、運動時呼吸亢進は、運動者の状況認識（この実験においては、レジスタンストレーニング後の状態であるという自己の状況認識）によっても影響される可能性が議論されている。

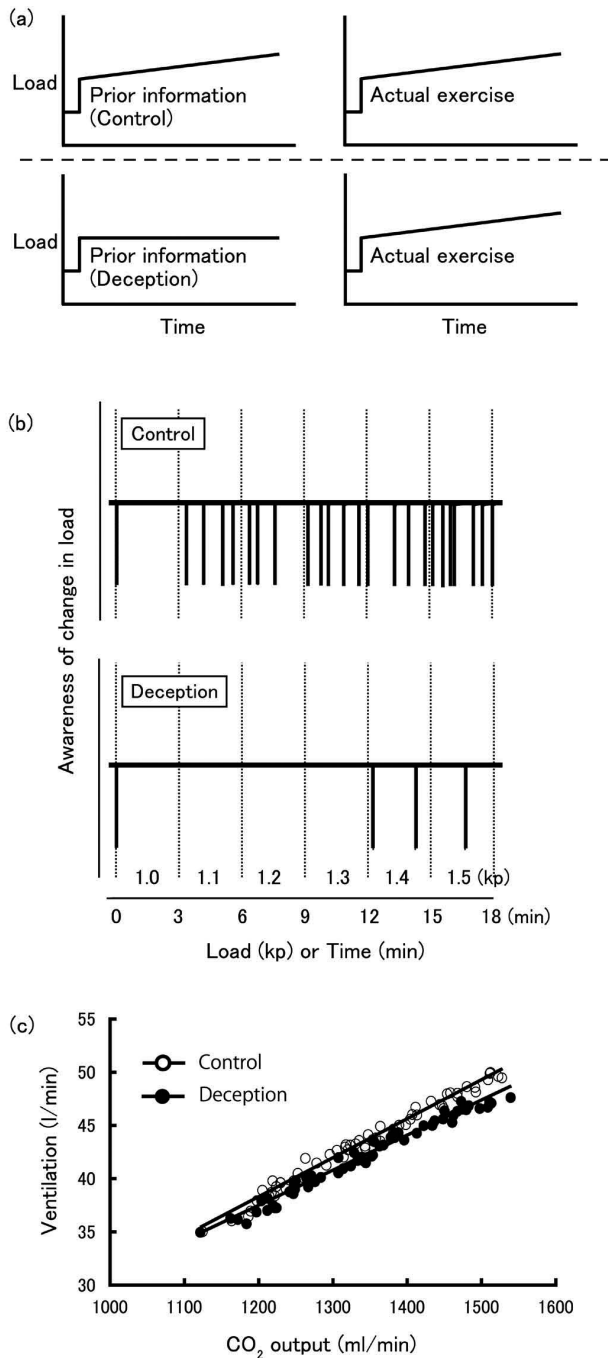


Fig.4 Effects of awareness of change in load on ventilatory response during moderate exercise ($N = 7$) (data from Yunoki et al.³⁴). (a) Prior information and actual exercise. The load was imperceptibly increased from 1.0 to 1.5 kp in steps of 0.1 kp every 3 min. In the control protocol, subjects were correctly informed that the load would be progressively increased. In the deception protocol, subjects were told that the load would be constant, while, in actuality, they were made to exercise in the same loading configuration as that of the control protocol. In both protocols, subjects were asked to press a button attached to the handlebar of the cycle ergometer when they were aware of or felt an increase in load. (b) This chart shows the frequency of awareness of change in load during exercise under the two conditions in an individual subject. Dotted lines denote the time at which the load changed. Vertical solid lines denote the time at which the subject pressed the button. The first solid lines are marks to locate the start of the exercise. The subject pressed the button 23 times and 3 times in the control and deception protocols, respectively. There was a significant ($P < 0.05$) difference in the frequencies of awareness between the two protocols. (c) Relationship between ventilation and carbon dioxide output obtained during exercise performed under the two conditions. The relationship shown was obtained from mean values for the group. Slope of the relationship was found to be significantly ($P < 0.01$) lower in the deception protocol than in the control protocol. [From Yunoki¹⁶]

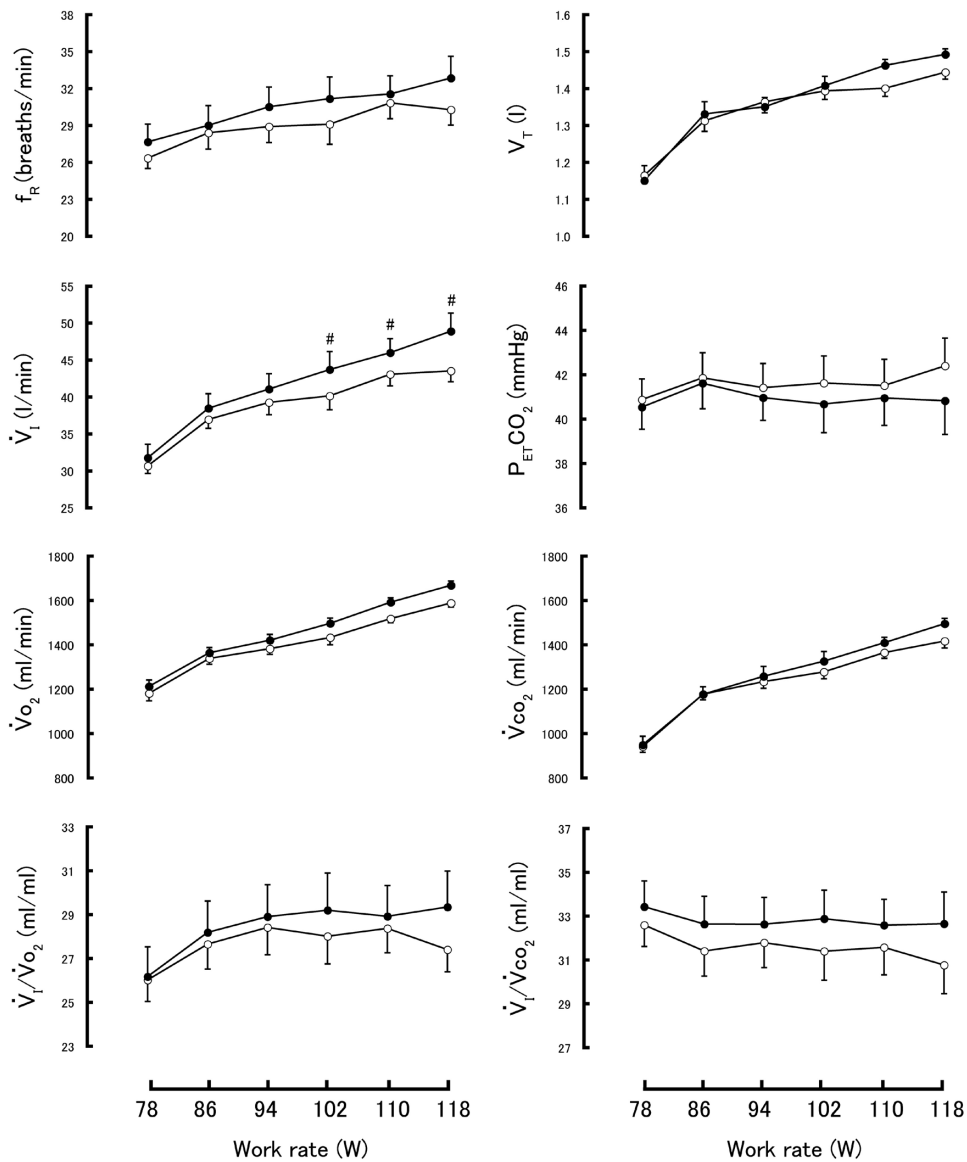


Fig.5 Respiratory frequency (f_R), Tidal volume (V_T), Ventilation ($\dot{V}_I$), End-tidal CO_2 partial pressure ($P_{ET}CO_2$), O_2 uptake ($\dot{V}O_2$), CO_2 output ($\dot{V}CO_2$), and ventilatory equivalents ($\dot{V}_I/\dot{V}O_2$ and $\dot{V}_I/\dot{V}CO_2$) during incremental exercise performed under the resistance exercise condition (REC, filled circles) and control condition (CC, open circles). Data presented are means $\pm$ SEM. #P < 0.05, refers to comparison with CC. [From Yunoki et al.³⁹]

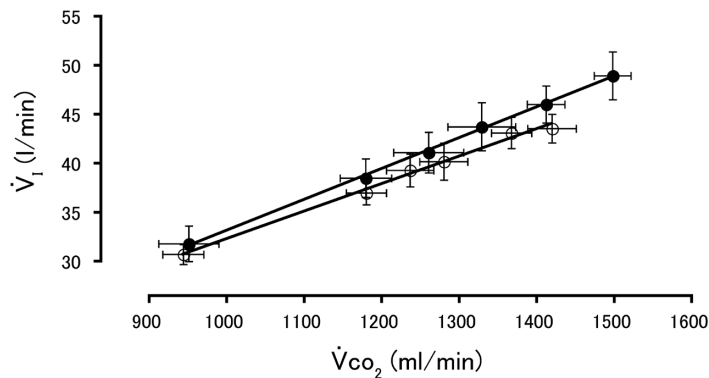


Fig.6 Relationship between ventilation ($\dot{V}_I$) and carbon dioxide output ($\dot{V}CO_2$) during incremental exercise performed under the resistance exercise condition (REC, filled circles, $y = 0.031x + 1.707$; $r = 0.999$, $p < 0.001$) and control condition (CC, open circles, $y = 0.028x + 4.276$; $r = 0.996$, $p < 0.001$). The relationship presented was obtained from mean values for the group. Data presented are means $\pm$ SEM. [From Yunoki et al.³⁹]

3. 呼吸の行動性調節 —随意的な制御—

3.1. 大脳皮質運動野(呼吸関連領域)の活性化

ホメオスタシスを目的とした無意識的・自動的な呼吸の制御は、主として脳幹(橋・延髄)に形成されている呼吸中枢が担っている。呼吸中枢からは呼吸筋を神経支配する脊髄運動ニューロンに向けて呼吸駆動電位(central respiratory drive potentials, CRDPs)が出力される¹。一方、呼吸筋は随意的に制御することも可能である。それにより、発声や発話、管楽器の演奏、息こらえ、深呼吸など、ホメオスタシスとは独立した呼吸が発現する。随意呼吸の発現に大脳皮質運動野の呼吸筋支配領域が関与していることが、機能的磁気共鳴画像法(fMRI)や陽電子放射断層撮影(PET)を用いた近年の研究によって明らかにされている¹²⁻¹⁵。大脳皮質運動野から下降する随意的な呼吸運動指令は、脳幹呼吸中枢を迂回して直接、呼吸筋を神経支配する脊髄運動ニューロンへと伝えられる⁴⁰⁻⁴¹と考えられている。また、Fink et al.¹⁴は、運動中さらには運動指令が必要とされない運動終了後の呼吸亢進時に、随意呼吸を司る皮質部位(上外側一次運動皮質)が活性化したことを報告している。

3.2. 随意呼吸が四肢筋の神経活動に及ぼす影響

運動時の呼吸調節はホメオスタシスの維持に不可欠な機能である。しかしながら、このホメオスタシス機能は呼吸系の唯一の役割ではない。例えば、抵抗負荷呼吸や呼吸刺激による呼吸求心性神経の活性化は手指筋や下肢筋における緊張性振動反射⁴²やH反射⁴³を変化させること、同時に、呼吸求心性刺激に加えて、呼吸の不快感が生じた時に、上肢筋の皮質脊髄路興奮性が増加したことが報告されている⁴³。これは、呼吸求心性神経の活性化によって誘発される四肢筋運動ニューロンプールの興奮性の変化が呼吸感覚や覚醒とともに生じる下降性興奮の増加によって修飾されうることを示唆する⁴³。さらに、呼吸筋疲労を伴う随意運動において、活動筋への中樞運動出力が呼吸筋代謝受容器の活性化を介して抑制される可能性が報告されてい

る⁴⁴。このように、呼吸制御系は、呼吸求心性神経の活性化と四肢筋運動皮質およびあるいは脊髄運動ニューロンの興奮性の間の相互作用を通じて随意性および反射性の四肢運動の形成過程に関与するようである。

最近、Li and Rymer⁴¹は、経頭蓋磁気刺激法 (TMS) を使用することによって、最大随意収縮力 (MVC) の10%で等尺性筋力発揮中の手指筋の皮質脊髄路興奮性 (運動誘発電位) が随意呼吸によって増加したことを報告した。彼らは、同時に確認した電気刺激誘発性の力応答に脊髄上機序が関与するのに十分な時間が含まれていたことを根拠に、随意呼吸による呼吸関連皮質運動野の活性化が手指筋の機能を増強させたと考察している。このように、呼吸システムは、呼吸求心性神経の活性化だけでなく、上脊髄機序 (呼吸関連皮質運動野の活性化) を通して、四肢運動の制御に関与していると考えられる⁴⁵。同様にShirakawa et al.⁴⁶は、等尺性収縮時の下肢筋 (外側広筋) においても、随意呼吸によって皮質脊髄路興奮性 (MEP) が増加したことを確認し (Fig. 7 and Fig. 8), さらに、MEPと呼吸努力との相関を見出している (Fig. 9)。努力を伴う随意呼吸時に呼吸筋を支配する運動野領域の興奮性が高まり、それが隣接する運動皮質内の下肢筋支配領域に対して促通性の影響をもたしたと考えられている。

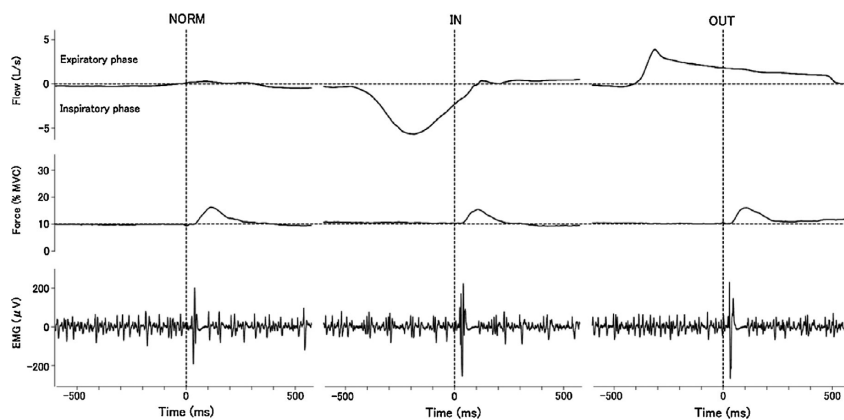


Fig.7 Representative electromyogram (EMG), knee extension force (Force) and respiratory flow (Flow) during isometric knee extension of the right vastus lateralis (VL) at the intensity of 10% maximal voluntary contraction (MVC) performed under the three breathing conditions (normal breathing [NORM], forced inspiration [IN], forced expiration [OUT]). Vertical dotted lines denote the moment of transcranial magnetic stimulation (TMS) application. [From Shirakawa et al.⁴⁶]

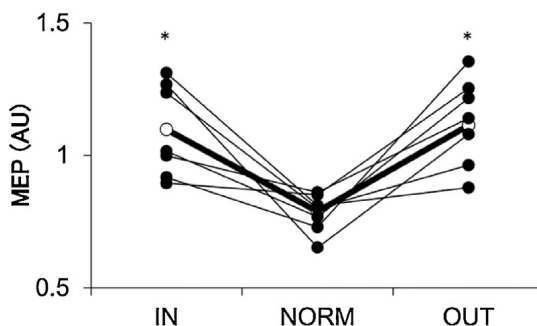


Fig.8 Motor-evoked potentials (MEP) in the three breathing conditions (normal breathing [NORM], forced inspiration [IN], forced expiration [OUT]). MEP was recorded from the right vastus lateralis (VL) during isometric knee extension at the intensity of 10% maximal voluntary contraction (MVC). Data from individual subjects (closed circles, $n = 7$) and the group (open circle, mean) are shown. Asterisks (*) indicate significant difference compared with NORM ($p < 0.01$). [From Shirakawa et al.⁴⁶]

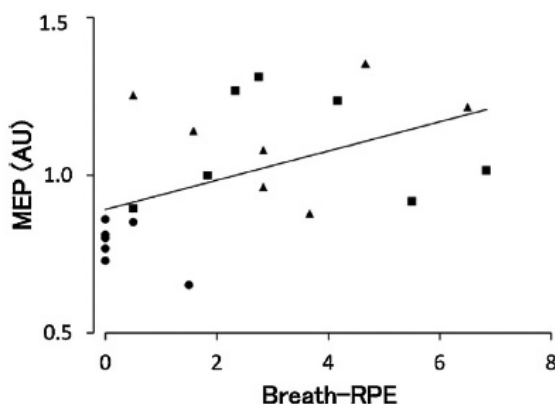


Fig.9 Relationship between effort sense of breathing (Breath-RPE) and MEP ($r_s = 0.619$, $p < 0.01$). Data presented are each subject's mean value calculated in each condition (NORM: circles, IN: squares, OUT: triangles). [From Shirakawa et al.⁴⁶]

4. まとめ

運動時呼吸亢進という現象は、人間においては、外的対象(物理化学的な情報)に対応づけるような形で理解することはできず、むしろそれは運動者の主観的な経験に対応しているようである。ゆえに、ホメオスタシスの理解には、外在的な観察者の視点からではなく、主体性もっている運動者自身に即して理解するという視点が求められると考えられる。

また、運動時呼吸亢進の行動性調節を誘発する要因として、情動や状況認識あるいは随意性といった内的要因が想定されたが、それらは、運動者を取り巻く環境にも影響されるだろう。例えば、他者の存在もその一つであり、今後取り組まれるべき課題であろう。

文献

- 1 Butler JE (2007) Drive to the human respiratory muscles. *Respir Physiol Neurobiol*, 159:115-126
- 2 Kaufman MP, Rybicki KJ (1987) Discharge properties of group III and IV muscle afferents: their responses to mechanical and metabolic stimuli. *Circ Res* 61:I60-I65
- 3 Adreani CM, Hill JM, Kaufman MP (1997) Responses of group III and IV muscle afferents to dynamic exercise. *J Appl Physiol* 82:1811-1817
- 4 Haouzi P, Hill JM, Lewis BK, Kaufman MP (1999) Responses of group III and IV muscle afferents to distension of the peripheral vascular bed. *J Appl Physiol* 87:545-553
- 5 Rausch SM, Whipp BJ, Wasserman K, Huszczuk A (1991) Role of the carotid bodies in the respiratory compensation for the metabolic acidosis of exercise in humans. *J Physiol* 444:567-578
- 6 Ward SA (1994) Peripheral and central chemoreceptor control of ventilation during exercise in humans. *Can J Appl Physiol* 19:305-333
- 7 Ward SA (2007) Ventilatory control in humans: constraints and limitations. *Exp Physiol* 92:357-366
- 8 Shea SA (1996) Behavioural and arousal-related influences on breathing in humans. *Exp Physiol* 81:1-26
- 9 Homma I, Masaoka Y (2008) Breathing rhythms and emotions. *Exp Physiol* 93:1011-1021
- 10 Han JN, Stegen K, Cauberghs M, Van de Woestijne KP (1997) Influence of awareness of the recording of breathing on respiratory pattern in healthy humans. *Eur Respir J* 10:161-166
- 11 Masaoka Y, Homma I (2001) The effect of anticipatory anxiety on breathing and metabolism in humans. *Respir Physiol* 128:171-177
- 12 Colebatch JG, Adams L, Murphy K, Martin AJ, Lammertsma AA, Tochon-Danguy HJ, Clark JC, Friston KJ, Guz A (1991) Regional cerebral blood flow during volitional breathing in man. *J Physiol* 443:91-103
- 13 Evans KC, Shea SA, Saykin AJ (1999) Functional MRI localisation of central nervous system regions associated with volitional inspiration in humans. *J Physiol* 520:383-392
- 14 Fink GR, Adams L, Watson JDG, Innes JA, Wuyam B, Kobayashi I, Corfield DR, Murphy K, Jones T, Frackowiak RSJ, Guz A (1995) Hyperpnoea during and immediately after exercise in man: evidence of motor cortical involvement. *J Physiol* 489:663-675
- 15 Ramsay SC, Adams L, Murphy K, Corfield DR, Grootenck S, Bailey DL, Frackowiak RS, Guz A (1993) Regional cerebral blood flow during volitional expiration in man: a comparison with volitional inspiration. *J Physiol* 461:85-101
- 16 Yunoki T (2012) Mental processes and breathing during exercise. *J Phys Fitness Sports Med*, 1:357-362
- 17 Krogh A, Lindhard J (1913) The regulation of respiration and circulation during the initial stages of muscular work. *J Physiol* 47:112-136
- 18 Asmussen E, Johansen SH, Jørgensen M, Nielsen M (1965) On the nervous factors controlling respiration and circulation during exercise experiments with curarization. *Acta Physiol Scand* 63:343-350
- 19 Goodwin GM, McCloskey DI, Mitchell JH (1972) Cardiovascular and respiratory responses to changes in central command during isometric exercise at constant muscle tension. *J Physiol* 226:173-190
- 20 Marcora SM (2009) Perception of effort during exercise is independent of afferent feedback from skeletal muscles, heart, and lungs. *J Appl Physiol* 106:2060-2062
- 21 Sperry RW (1950) Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual neural inversion. *J Comp Physiol Psychol* 43:482-489

- 22 von Holst E (1954) Relations between the central nervous system and the peripheral organs. *Br J Anim Behav* 2:89-94
- 23 Poulet JF, Hedwig B (2007) New insights into corollary discharges mediated by identified neural pathways. *Trends Neurosci* 30:14-21
- 24 Decety J, Jeannerod M, Germain M, Pastene J (1991) Vegetative response during imagined movement is proportional to mental effort. *Behav Brain Res* 42:1-5
- 25 Thornton JM, Guz A, Murphy K, Griffith AR, Pedersen DL, Kardos A, Leff A, Adams L, Casadei B, Paterson DJ (2001) Identification of higher brain centres that may encode the cardiorespiratory response to exercise in humans. *J Physiol* 533:823-836
- 26 Williamson JW, McColl R, Mathews D, Mitchell JH, Raven PB, Morgan WP (2002) Brain activation by central command during actual and imagined handgrip under hypnosis. *J Appl Physiol* 92:1317-1324
- 27 Williamson JW, Fadel PJ, Mitchell JH (2006) New insights into central cardiovascular control during exercise in humans: a central command update. *Exp Physiol* 91:51-58
- 28 Matsuura R, Arimitsu T, Kimura T, Yunoki T, Yano T (2007) Effect of oral administration of sodium bicarbonate on surface EMG activity during repeated cycling sprints. *Eur J Appl Physiol* 101:409-417
- 29 Matsuura R, Ogata H, Yunoki T, Arimitsu T, Yano T (2006) Effect of blood lactate concentration and the level of oxygen uptake immediately before a cycling sprint on neuromuscular activation during repeated cycling sprints. *J Physiol Anthropol* 25:267-273
- 30 Amann M, Dempsey JA (2008) Locomotor muscle fatigue modifies central motor drive in healthy humans and imposes a limitation to exercise performance. *J Physiol* 586:161-173
- 31 Amann M, Proctor LT, Sebranek JJ, Eldridge MW, Pegelow DF, Dempsey JA (2008) Somatosensory feedback from the limbs exerts inhibitory influences on central neural drive during whole body endurance exercise. *J Appl Physiol* 105:1714-1724
- 32 Carson RG, Riek S, Shahbazzpour N (2002) Central and peripheral mediation of human force sensation following eccentric or concentric contractions. *J Physiol* 539:913-925
- 33 Proske U (2005) What is the role of muscle receptors in proprioception. *Muscle Nerve* 31:780-787
- 34 Yunoki T, Matsuura R, Arimitsu T, Yamanaka R, Kosugi S, Lian CS, Yano T (2009) Effects of awareness of change in load on ventilatory response during moderate exercise. *Respir Physiol Neurobiol* 169:69-73
- 35 LeDoux JE, Iwata J, Cicchetti P, Reis DJ (1988) Different projections of the central amygdaloid nucleus mediate autonomic and behavioral correlates of conditioned fear. *J Neurosci* 8:2517-2529
- 36 LeDoux JE (2003) The emotional brain, fear, and the amygdala. *Cell Mol Neurobiol* 23:727-738
- 37 Zhang W, Zhang N, Sakurai T, Kuwaki T (2009) Orexin neurons in the hypothalamus mediate cardiorespiratory responses induced by disinhibition of the amygdala and bed nucleus of the stria terminalis. *Brain Res* 1262:25-37
- 38 Kuwaki T, Zhang W, Nakamura A, Deng BS (2008) Emotional and state-dependent modification of cardiorespiratory function: Role of orexinergic neurons. *Autonom Neurosci: Basic Clin* 142:11-16
- 39 Yunoki T, Arimitsu T, Yamanaka R, Lian CS, Afroundeh R, Matsuura R, Yano T (2011) Ventilatory response to moderate incremental exercise performed 24 h after resistance exercise with concentric and eccentric contractions. *Eur J Appl Physiol* 111:1769-1775
- 40 Corfield DR, Murphy K, Guz A (1998) Does the motor cortical control of the diaphragm 'bypass' the

brain stem respiratory centres in man? *Respir Physiol* 114:109-117

- 41 Li S, Rymer WZ (2011) Voluntary breathing influences corticospinal excitability of nonrespiratory finger muscles. *J Neurophysiol* 105:512-521
- 42 Balzamo E, Vuillon-Cacciuttolo G, Burnet H, Jammes Y (1997) Influence of respiratory afferents upon the proprioceptive reflex of skeletal muscles in healthy humans. *Neurosci Lett* 236:127-130
- 43 Gandevia SC, Butler JE, Taylor JL, Crawford MR (1998) Absence of viscerosomatic inhibition with injections of lobeline designed to activate human pulmonary C fibres. *J Physiol* 511:289-300
- 44 Dempsey JA, Romer L, Rodman J, Miller J, Smith C (2006) Consequences of exercise-induced respiratory muscle work. *Respir Physiol Neurobiol* 151:242-250
- 45 Ozaki I, Kurata K (2015) The effects of voluntary control of respiration on the excitability of the primary motor hand area, evaluated by end-tidal CO₂ monitoring. *Clin Neurophysiol* 126:2162-2169
- 46 Shirakawa K, Yunoki T, Afroundeh R, Lian CS, Matsuura R, Ohtsuka Y, Yano T (2015) Voluntary breathing increases corticospinal excitability of lower limb muscle during isometric contraction. *Respir Physiol Neurobiol* 217:40-45

Breathing During Exercise

Takahiro YUNOKI

Key Words

Behavioral control of exercise hyperpnea, Voluntary control of breathing, Involuntary control of breathing, Homeostasis, Perception

Abstract

Breathing during exercise is an important physiological function for maintaining homeostasis of blood gases. In general, ventilatory response during exercise is considered to be automatically controlled depending on exercise intensity and the corresponding perturbation of neurohumoral factors. However, in awake humans, the act of performing physical exercise is coupled with conscious elements such as motivation, effort, and emotions. This means that ventilatory control during exercise cannot be explained well enough by the automatic control system. In this review article, previous works in which behavioral control of exercise hyperpnea was examined are overviewed.

