

筋運動時の機械的効率

— 過去および最近の動向 —

得 居 雅 人¹⁾³⁾ ・ 平木場 浩 二²⁾³⁾

Mechanical efficiency during muscular contractions — old and recent lessons —

Masato TOKUI¹⁾³⁾ and Kohji HIRAKOBA²⁾³⁾

Abstract

A number of approaches have been addressed to the assessment of mechanical efficiency during muscular contractions. This article will focus on mechanical efficiency during muscular contractions from the principles of bioenergetics and determine how mechanical efficiency of exercising muscle *in vivo* should be evaluated. In addition, we would like to discuss the determinant factors in mechanical efficiency during exercise regarding physiological functions.

Thermodynamic efficiency (ϵ) in a system is considered to be the ratio of actually performed work (\dot{W}) to maximum work (\dot{W}_{\max}) at an ideal state without any loss of Gibbs free energy (ΔG); $\epsilon = \dot{W}/\Delta G = \dot{W}/\dot{W}_{\max}$. However, it seems inadequate to apply this notion to man machinery because it is not an ideal state. Therefore, we should use " η " as a function describing mechanical efficiency of exercising muscle instead of " ϵ " of thermodynamic efficiency. Exercising muscle under fully aerobic condition has two aspects; one is to convert ΔG of ATP hydrolysis into heat and work (contraction-coupling process), another is to resynthesize ATP via oxidation of foodstuffs (phosphorylative coupling process). From this point of view, η could be thought to consist of contraction-coupling efficiency (E_c) and phosphorylative coupling efficiency (E_p) and to be calculated theoretically from multiplying E_c by E_p ($\eta = E_c \times E_p$). Thus it is essential to know the accurate values of E_c and E_p in order to assess η in exercising muscle. Although it is substantially impossible to make precise measurements of *in vivo* E_c and E_p during exercise, η can be calculated from the ratio of external work accomplished (\dot{W}_{ext}) to energy expenditure (\dot{E}) estimated from oxygen uptake ($\dot{V}O_2$) during exercise ($\eta = \dot{W}_{\text{ext}}/\dot{E}$). The previous data on the η suggest that the mechanical efficiency of exercising muscle declines as exercise intensity is increased. This would be accounted for by $\dot{V}O_2$ slow component (excess $\dot{V}O_2$) derived from exercising muscle during intense exercise above lactate threshold, probably owing to the altered muscle fibers recruitment pattern. On the other hand, it is inferred that the η could be underestimated due to different levels of internal work in exercising muscle itself. Consequently, the

1) Department of Physical Education, Kyushu Women's Junior College, 1-1 Jiyugaoka, Yahatanishi-ku, Kitakyushu-shi, Fukuoka 807-8586

2) Department of Human Sciences, Faculty of Computer Science and Systems Engineering, Kyushu Institute of Technology, 680-4 Kawazu, Izuka-shi, Fukuoka 820-8502

3) Division of Physiological and Biochemical Adaptation, Department of Biological Functions and Engineering, Graduate School of Life Science and Systems Engineering, Kyushu Institute of Technology, 2-4 Hibikino, Wakamatsu-ku, Kitakyushu-shi, Fukuoka 808-0196

1) 九州女子短期大学体育科

2) 九州工業大学情報工学部人間科学講座

3) 九州工業大学大学院生命体工学研究科生体機能専攻生体適応システム講座

η calculated using the above mentioned method should be interpreted with caution when one type of exercise is compared to another.

Key words: Thermodynamics, Gibbs Free Energy, Man Machinery, Internal Work, Muscle Fibers Recruitment

はじめに

身体運動の主演は骨格筋であり、その最小単位の筋原線維は“ミオシン・フィラメント”と“アクチン・フィラメント”から成ることは良く知られた事実である(山本と丸山, 1986)。ミオシンは、アデノシン三リン酸(ATP)から化学的エネルギーを取り出し、アクチンとの交互作用により力学的エネルギーに変換する“分子モーター”の役割を担っている(柳田敏雄, 2001, 2002)。この一連の分子モーターの反応の総和として筋収縮が起こり、最終的には外的仕事(身体運動)として発現することになる。この点では、筋はエネルギーの変換器であり、“筋肉エンジン”ともいわれる所以である(Margarita, 1978)。したがって、生体における筋内環境といえども熱力学の法則(第一法則: エネルギー保存の法則と第二法則: エントロピー増大の法則)に支配されているわけであり、筋収縮時の機械的効率も熱力学的原理から解釈していく必要があるだろう。

ある内燃機関における化学的エネルギーの力学的(機械的)エネルギーへの変換率は、熱力学的効率(Thermodynamic efficiency; ε)で表現される。これは、“遂行された仕事”と摩擦その他の何の損失もない理想状態で行うことのできる“最大有効仕事”の比率であり、真の熱力学的効率を表している(di Prampero, 1991)。

$$\varepsilon = (\text{現実になされた仕事} / \text{理想状態における仕事}) \times 100$$

同様に、筋収縮による化学的エネルギーの機械的エネルギーへの変換率の評価においても、前述の熱力学的原理が適用されれば、その解釈も容易となる。しかしながら、生体の内燃機関である筋肉エンジンにおいては、基質の酸化代謝から得られた化学的エネルギーが外的仕事として表出するまで多くの化学反応が連続して生じるという複雑なシステムにあり、またそのシステム内の環境も運動遂行とともに変動すると同時に多様な特性を有するため、真の熱力学的効率と同等であるとは言い難い。そこで、筋運動時には、筋に“入力したエネルギー”と“出力した仕事”の比率を筋の機械的効率とみなし、それを記述するために“ η ”という関数を用い、次式の通り定義される(di Prampero, 1991)。

$$\eta = (\text{機械的仕事量} / \text{エネルギー消費量}) \times 100$$

このように、筋運動時の機械的効率 η をできうる限り熱力学的効率 ε に近似するように、その評価法の開発と筋収縮の特性と機能を考慮した多面的解析が模索されてきている(Aura and Komi, 1987, Barclay 1994, Bangsbo et al, 2001, Coyle et al, 1992, di Prampero et al, 1988, di Prampero and Piiper, 2003, Donovan and Brooks, 1977, Ettema 2001, Furguson et al, 2002, Gaesser and Brooks, 1975, Gladden and Welch, 1978, He et al, 2000, Horowitz et al, 1994, Komi et al, 1987, Luhtanen et al, 1987, Mallory et al, 2002, Ryschon et al, 1997, Stainsby et al, 1980, Whipp and Wasserman, 1969)。

本総説論文では、生体エネルギー論から筋収縮時の機械的効率に焦点を当て、in vivoでの作業筋の機械的効率がどのように評価されるべきであるか検討するとともに、生理機能の関連から運動時の機械的効率に影響を及ぼす要因を議論してみたい。

生体におけるエネルギー変換過程

生体では生命活動維持のために、多くの化学反応が連続して起こり、これら全ての反応には化学的エネルギー量(自由エネルギー)の変化を伴っている。自由エネルギーとは、自発的变化(不可逆変化)の方向と変化の起こりやすさを示し、ある変化により得られる最大有効仕事(W_{max})を表している。生体での化学的代謝反応による反応物(reactant)の生成物(product)への変換の際に自由エネルギーの変化が生じる。すなわち、この代謝反応における反応物と生成物の自由エネルギーの差が放出されたエネルギーであり、利用可能なエネルギーということになる。通常の生理・生化学的な生体反応のような等温・等圧変化では、提唱者のアメリカの物理学者J. W. Gibbs (1839~1903)にちなんで、自由エネルギーの関数として“Gibbs free energy; G ”が用いられる。熱力学的観点から、一連の化学的代謝反応に伴うエネルギー変化をエンタルピー(enthalpy)変化(ΔH)、自由エネルギー(free energy)変化(ΔG)およびエントロピー(entropy)変化(ΔS)として捉えている。一定圧の条件下における基質の総熱量の変化(ΔH)は、化学的代謝反応による反応物から生成物へのエネルギー

変化を示し、一方 ΔH の一部分は摩擦による熱エネルギーとなって周囲に逸散してしまうので (entropy の増大: ΔS とは、あるシステムにおける無秩序や不規則性の変化を示す尺度である。)、生体の機能維持に利用できる ΔG は、 ΔH の全てではなく、その一部分に過ぎない。すなわち、実際に ΔG として利用できるエネルギー量は減ってしまうことを意味している。熱力学的システム (Thermodynamic system) におけるこれら三つの関数の関係は次式で表現できる (Whipp and Wasserman, 1969)。

$$\Delta H = \Delta G + T\Delta S \quad (\text{ただし } T \text{ は絶対温度; } K)$$

つまり、利用できる自由エネルギー (ΔG) は、放出される総エネルギーの変化 (ΔH) から不規則性の増大分 ($T\Delta S$) を差し引いたものである。ところが、幸いなことに筋内の酸化反応においては、 $\Delta H \approx \Delta G$ となり、筋収縮に利用できるエネルギーは ΔG にほぼ等しく、酸素から換算したエネルギーに非常に近いとみなされている (di Prampero, 1991)。筋運動時には ATP が加水分解される際に放出される自由エネルギー (ΔG_{ATP} : $ATP^{2-} + H_2O \rightarrow ADP^- + Pi^{2-} + H^+ + \Delta G_{ATP}$) が直接的に筋収縮に利用できるエネルギーということになる。したがって、筋運動時の機械的効率をより正確に評価するためには、ATP の加水分解による 1 mol 当たりの ΔG_{ATP} を正確に知ることが必須となる。 ΔG_{ATP} ($kJ \cdot mol^{-1}$) は下記の式により算出される。

$$\Delta G_{ATP} (kJ \cdot mol^{-1}) = \Delta G^0 + RT \ln([ADP][Pi]/[ATP])$$

ここで、 ΔG^0 は、自由エネルギーの基準値 (standard free energy)、 R はガス定数 (universal gas constant: $8.314 J \cdot mol^{-1} \cdot K^{-1}$)、 T は絶対温度 (absolute temperature: K)、 $[ATP]$ 、 $[ADP]$ 、 $[Pi]$ は、アデノシン三リン酸、アデノシン二リン酸、および無機リン酸の筋内濃度 ($mol \cdot l^{-1}$) である。先行研究 (Gibbs 1985, Rosing and Slater, 1972, Veech et al, 1979) では生理的条件下における ΔG^0 は、 $-28 \sim -32 kJ \cdot mol^{-1}$ となると見積もられている。これらの値を前提として、筋内の $[ATP]$ 、 $[ADP]$ 、 $[Pi]$ から推定した ΔG_{ATP} は、 $-47 \sim -64 kJ \cdot mol^{-1}$ の範囲内にあり、筋内の生理的条件 (pH, イオン強度、代謝産物の濃度、温度) により異なることが確認されている (Åstrand and Rodahl, 1977, Barclay and Weber, 2004, di Prampero and Piiper, 2003, Jeneson et al, 2000, Kushmerick et al, 1992, Ryschon et al, 1997, Wackerhage et al, 1998)。したがって、運動時には筋内の状況が時々刻々と変化するので、正確な ΔG_{ATP} の評価は困難とならざるを得ないと考えられる。

一方、筋内での酸化的代謝の結果得られた ΔG_{ATP} と、

そしてそれが機械的エネルギー (外的仕事、external work; \dot{W}_{ext}) に変換されるまでの過程を考慮すると、筋収縮全体のエネルギー変換過程は、図 1 に示すように、2 段階から成ることが指摘されている (di Prampero, 1991, Stainbys et al, 1980, Whipp and Wasserman, 1969)。一つは、ATP を加水分解し放出された ΔG_{ATP} を機械的仕事へ変換する収縮連関過程 (Contraction-coupling process)、他方は、基質 (主に Glucose) を酸化し放出された ΔG により ATP を再合成する磷酸化連関過程 (Phosphorylative coupling process) である。運動時にはこの二つのエネルギー変換反応が同時並行的に起こっているため、両反応における過程の変換効率 (Contraction-coupling efficiency; E_c と Phosphorylative coupling efficiency; E_p) から筋運動時の理論的な η は構成されていると考えてよいだろう ($\eta = E_c \times E_p$)。したがって、この考え方を基に、いくつかの前提条件 ($\Delta G_{ATP} = 58 kJ \cdot mol^{-1}$ 、代謝基質: Glucose = $2870 kJ \cdot mol^{-1} = 36 \text{ ATP}$ 、 P/O_2 比 = 6; Barclay and Weber, 2004) から、Whipp and Wasserman (1969) のデータ ($\dot{W}_{ext} = 57 W \cdot min^{-1}$ 、安静時以上に増加した $\dot{V}O_2 = 0.55 l \cdot min^{-1}$) を基に有酸素的条件下での自転車駆動運動時における η を試算してみたい。 E_c は、 ΔG_{ATP} の \dot{W}_{ext} に変換される効率であるので、 $E_c = \dot{W}_{ext} / \Delta G_{ATP} = 3.42 kJ / 8.50 kJ = 0.40$ 、一方 E_p は、Glucose の自由

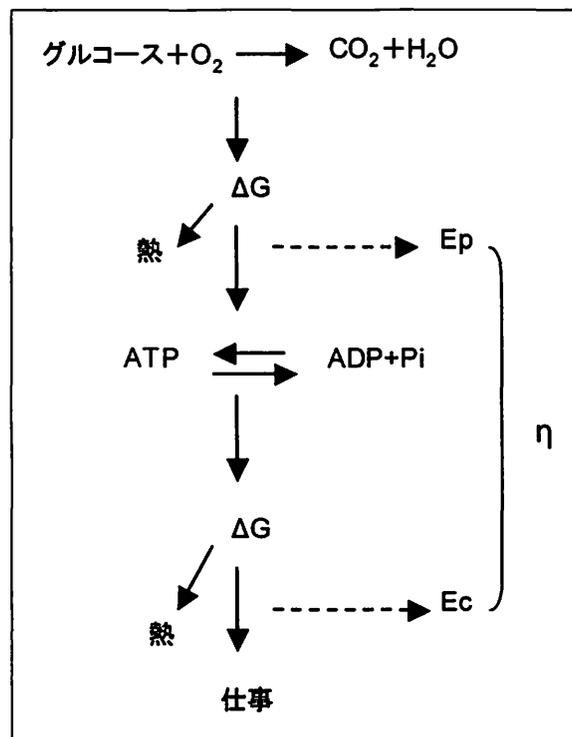


図 1 生体における化学的エネルギーの機械的エネルギーへの変換過程 (Whipp and Wasserman, 1969の図を筆者改変)

エネルギー ($\Delta G_{\text{Glucose}}$) の ΔG_{ATP} に変換される効率であり、 $E_p = \Delta G_{\text{ATP}} / \Delta G_{\text{Glucose}} = 2088 \text{ kJ} / 2870 \text{ kJ} = 0.73$ の変換効率がそれぞれ得られる。このことから、筋収縮運動時の機械的効率の η は約30%程度 ($0.40 \times 0.73 \times 100 \approx 30\%$) になると推定される。ただし、筋運動時に利用される基質 (Glucose or Fat) によって P/O_2 比も変化することや、運動強度の変化に伴い基質の利用率も変化し、同一酸素摂取水準でも ATP 産生量も変化することは避けられない。さらに、実際の運動場面において *in vivo* での作業筋内の ATP の正確な利用量・再合成量を測定することは困難であること、ATP の加水分解から得られる ΔG_{ATP} も細胞内の pH、温度、代謝産物濃度等の変化に依存して変動することを考慮すると、現実的に運動時において E_c と E_p を個別に評価することは不可能に近いことが指摘できる。

そこで、前述した $\Delta H \approx \Delta G$ の関係を基に $\dot{V}O_2$ を ΔH に換算することから、通常は基質を酸化して得られるエネルギー変化を $\dot{V}O_2$ から算出し、 \dot{W}_{ext} との比率を算出することにより、筋全体の機械的効率 η を評価する多くの研究が行われてきている (Bangsbo et al, 2001, Bijker et al, 2002, Coyle et al, 1992, Crisafulli et al, 2002, Ferguson et al, 2002, Gaesser and Brooks, 1975, Gladden and Welch, 1978, Henson et al, 1989, Hintzy-Cloutier et al, 2003, Horowitz et al., 1994, Luhtanen, et al, 1987, Mallory et al, 2002, Marsh et al, 2000, Stainsby et al, 1980, Whipp and Wasserman, 1969)。

運動時の生体におけるエネルギー消費量の評価

これまで述べてきたように、運動時の $\dot{V}O_2$ の測定値から入力エネルギーを算出することに問題はないことが指摘できる。ただ、生体は機械と違って、安静時においても、また、外的仕事を行っていない状態 (負荷のない状態での筋収縮) でもエネルギーを消費している (図2)。そこで、これら外的仕事の遂行に直接関与しない安静時のエネルギーや外的仕事 0 W のエネルギーをベースラインとして分母である全出力エネルギーから差し引いて η を評価する提案がなされてきた。

Gross efficiency (η_{gross}) は、生体の全出力エネルギー (\dot{E}_{total}) を、Net efficiency (η_{net}) は、全出力エネルギーから安静時の消費エネルギー (\dot{E}_{rest}) を差し引いたエネルギー ($\dot{E}_{\text{total}} - \dot{E}_{\text{rest}}$) を、および Work efficiency (η_{work}) は、全出力エネルギーから外的仕事 0 W の運動時の消費エネルギー (\dot{E}_{nonwork}) を差し引いたエネルギー ($\dot{E}_{\text{total}} - \dot{E}_{\text{nonwork}}$) をそれぞれ筋運動時の出力エネルギーとする考え方に基いて筋運動時の機械的効率を評価するものである (Stainsby et al, 1980)。

$$\eta_{\text{gross}} = \dot{W}_{\text{ext}} / \dot{E}_{\text{total}} \times 100$$

$$\eta_{\text{net}} = \dot{W}_{\text{ext}} / (\dot{E}_{\text{total}} - \dot{E}_{\text{rest}}) \times 100$$

$$\eta_{\text{work}} = \dot{W}_{\text{ext}} / (\dot{E}_{\text{total}} - \dot{E}_{\text{nonwork}}) \times 100$$

以上のように、筋運動に直接関与しない \dot{E}_{rest} や \dot{E}_{nonwork} を差し引いて筋運動時の消費エネルギーを評価することは合理的な考えであるように思われる。しかしながら、Stainsby et al. (1980) は、運動中には血行動態の変化、内蔵の活動の変化、換気量の増大、筋収縮に伴うイオン交換、体温の上昇、ホルモン動態の変化そのものによる代謝水準の変化などが引き起こされるので、たとえ主運動直前の \dot{E}_{rest} や \dot{E}_{nonwork} の測定値をベースラインとして主運動に補外したとしても、外的仕事に直接関与しないエネルギー消費水準 (\dot{E}_{rest} や \dot{E}_{nonwork})、すなわち主運動時にベースラインが変動しないという保証はないことを指摘し、ベースラインの妥当性について問題点を提起している。したがって、このような問題点を解決するために、ある一定の外的仕事量とそれに対応するエネルギー消費量と次の外的仕事量とエネルギー消費量のそれぞれの増加分の比率 ($\Delta \dot{W} / \Delta \dot{E}$) から評価する delta efficiency (η_{delta}) および運動時における全エネルギー消費量 ($y : \dot{E}$) と外的仕事量 ($x : \dot{W}$) の関係式の slope の逆数から評価する instantaneous efficiency (η_{instant}) の評価法が考案された (Donovan and Brooks, 1977)。

$$\eta_{\text{delta}} = \Delta \dot{W} / \Delta \dot{E} \times 100$$

$$\eta_{\text{instant}} = 1 / (d\dot{E} / d\dot{W}) \times 100$$

Gaesser and Brooks (1975) は、自転車駆動時に、また Donovan and Brooks (1977) は、歩行速度や強度と各種 η について検討し、負荷なしに筋を動かすためのエネルギー (筋自体の内的仕事に要するエネルギー) を正確に評価する方法を開発しない限りは、筋運動時の

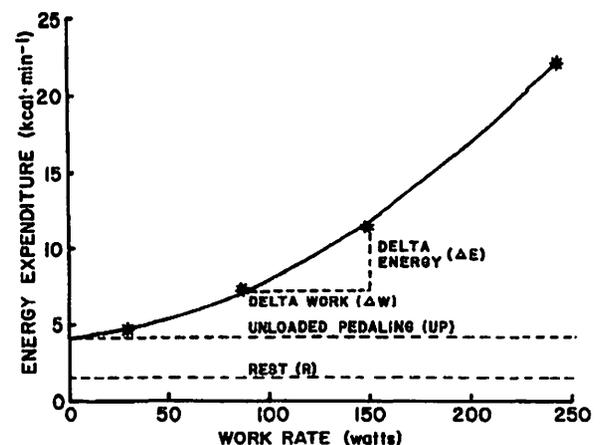


図2 自転車駆動時におけるエネルギー消費量と外的仕事量の関係、およびベースラインの定義 (Stainsby et al, 1980)

機械的効率の指標として η_{delta} や η_{instant} が望ましいと指摘している。しかしながら、この二つの η の評価法も筋の外的仕事に直接関与しないエネルギー評価の側面を解決しているとは言い難い点もあり、in vivoでの筋運動時の熱力学的効率を正確に記述するものではなく、あくまでもそれに近似した尺度であることを念頭において解釈すべきであると思われる。

筋運動時の機械的効率に影響を与える要因

生体のエネルギー変換器である筋は多様な収縮特性・代謝特性を有しており、また、 η 評価にも様々な様式の運動が用いられている。これら筋と運動の特性は、 η にも様々な影響を与えるため、筋線維タイプ、運動強度、収縮様式、内的仕事の評価の観点から η に影響を与える要因を検討してみたい。

1) 筋線維タイプ

筋線維タイプは、その収縮特性や代謝特性により、Type I と Type II 線維に、さらに Type II は Type IIa と Type IIb に分類されている。Type I は収縮速度が遅く、有酸素性エネルギー供給能力に優れている。Type IIa は収縮速度が速く、有酸素性および無酸素性エネルギー供給能力に優れている。Type IIb は、Type IIa よりもさらに収縮速度が速く、無酸素性エネルギー供給過能力に優れているとされる (Wilmore and Costill, 1999)。筋線維の代謝特性に関して、Kushmerick et al. (1992) は、ネコの抽出筋を用いて、刺激に伴う $\dot{V}O_2$ の増加と PCr 濃度の減少は Type I と Type II においてほぼ同程度であったが、その回復過程に違いがみられることを示した。Type I では、それらが元のレベルを超えて回復し、細胞呼吸の調整メカニズムには Type I と Type II の量的・質的違いがあると述べている。また、Barclay and Weber (2004) は、マウスの筋を抽出し、 $\eta_{\text{net}} = \eta_{\text{initial}} \times \eta_{\text{recovery}}$ (initial efficiency, η_{initial} ; ΔG_{ATP} の W への変換効率; 前述の E_c に等しい、recovery efficiency, η_{recovery} ; 基質の ΔG_{ATP} への変換効率; 前述の E_p に等しい) と定義した上で、Type I と Type II の η の比較を行っている。それによると、両線維において η_{net} は同程度であるが、 η_{initial} は Type I で高く、逆に η_{recovery} は Type II で高値となること示され、それは Type I におけるより多い回復熱の産生によると説明している。このように、Type I と Type II の η の違いは、その回復過程による可能性が示唆されている。

Coyle et al. (1992) は、自転車競技者の筋線維タイプと η の関係を検討している。それによると、Type I 線維の % と η_{delta} および η_{gross} の間には相関が見られ (そ

れぞれ $r=0.85$; $p<0.001$, $r=0.75$; $p<0.001$) (図 3)、さらに膝伸展運動中の η_{gross} においても同様な相関が見られた ($r=0.85$; $p<0.001$) ため、 η の違いは Type I 線維の % によると述べている。同様に、Horowitz et al. (1994) も、 $\dot{V}O_2 \text{ max}$ 、Lactate threshold; (LT) および一時間運動中の $\dot{V}O_2$ の維持能力が同程度のサイクリストにおいて、Type I 線維の高いグループ ($72 \pm 3\%$) は、低いグループ ($48 \pm 2\%$) よりも η_{gross} が高いことを報告している。一方、Mallory et al. (2002) は、中程度の自転車駆動運動において、 η_{delta} は peak $\dot{V}O_2$ と有意な関係があったが、筋線維タイプとは相関関係が認められなかったことを報告している。これは、Coyle et al. (1992) や Horowitz et al. (1994) が、トレーニングされた自転車競技者を対象にしているのに対して、Mallory et al. (2002) は、男女が混合された多様な体力レベルの被験者を対象にしていることによるかもしれない。

一方、Sargeant (1999) により、筋線維タイプによって最適収縮速度は異なっており、Type I は Type II よりも遅い収縮速度で、逆に Type II は Type I よりも速い収縮速度で η の最大値を示すことが示唆されている (図 4)。この点を考慮すれば、 η の評価には、筋運動の速度を考慮する必要性が生じると考えられる。

2) 運動強度

前述したように、ヒトを対象にした多くの研究におい

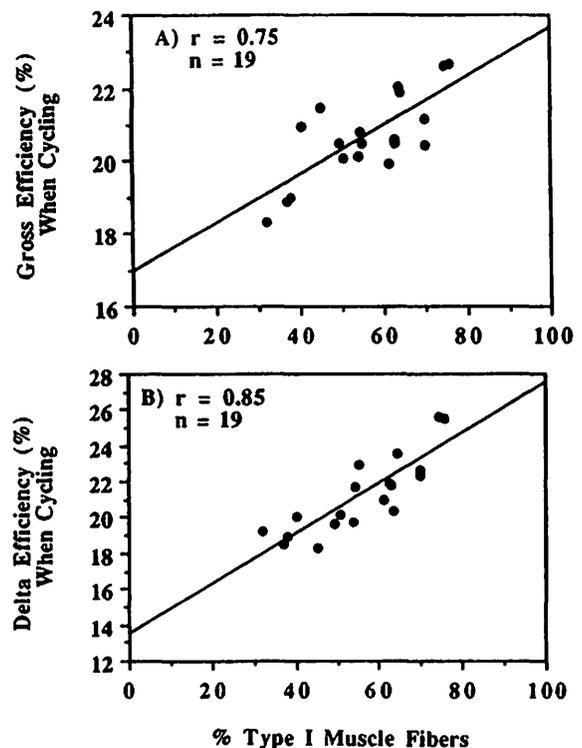


図 3 自転車駆動時における機械的効率 (η_{gross}) と Type I 線維の割合の関係 (Coyle et al, 1992)

て $\dot{V}O_2$ よりエネルギー出力を求め、 η の評価を行って
 きている。生体のエネルギー変換過程における ATP は、
 有酸素および無酸素的過程 (Phosphocreatine (PCr)
 分解、解糖系) から供給されるが、 $\dot{V}O_2$ は無酸素的過程
 からの ATP 供給量を反映しない。そこで、LT を超
 えるような高強度の運動において算出された η は実際
 より高く見積もられるため、次式の通り、筋中の乳酸蓄
 積量 ($\Delta[La]$)、及び $[ATP] \cdot [PCr]$ 濃度変化から無
 酸素性エネルギーを換算しなければならない (Medbo
 and Tabata, 1993)。

$$\text{Anaerobic ATP production}(\text{mmol} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{w.m.}) \\ = 1.5 \times \Delta[La] + \Delta[PCr] + \Delta[ATP]$$

しかし、生体では *in vivo* での筋の $[ATP]$ や $[PCr]$ の
 測定は困難である。そこでそれに変わる簡便な方法とし
 て、血中乳酸蓄積量 ($\Delta[La]_b$) から次式による無酸素
 性エネルギーの換算方法が提案されている (di
 Prampero and Ferretti, 1999)。

$$\text{Anaerobic energy} = \Delta[La]_b \times 3.3 \text{ ml} \cdot \text{kg}^{-1} \times \text{body mass}$$

また、それぞれの過程には、エネルギー供給速度や供
 給量に大きな違いがみられ、 η にも影響すると予測され
 る。Gladden and Welch (1978) は、最大および最大下
 運動中の η は、運動強度の増大に伴い減少することを
 報告している。Henson et al. (1989) も、ペダリング
 運動において、LT 強度を超えると η_{instant} が低下するこ
 とを報告し (図 5)、これは LT 強度以上の負荷での
 $\dot{V}O_2$ slow component (excess $\dot{V}O_2$) の発現に起因する
 と説明している (図 6)。さらに Sargeant (1999) によ
 ると、運動強度の増大、特に LT 強度以上になると運動
 強度の上昇に伴い Type II 線維が筋収縮に参加するため
 (図 7)、筋線維動員様式も η の低下を招く要素になる

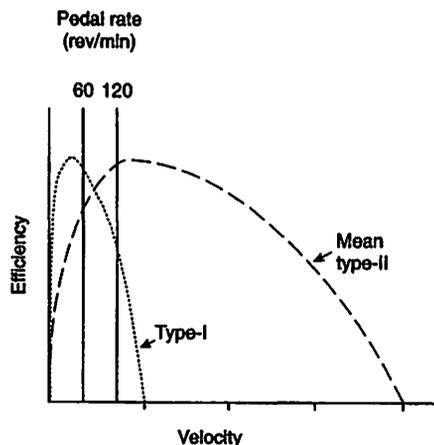


図 4 筋収縮速度 (ペダル回転数) の違いに伴う Type I および Type II 線維の機械的効率の変動 (Sargeant, 1999)

と考えられる。

3) 収縮特性

筋収縮の速度と力は反比例関係にあり、筋の速度-力
 関係は η に影響を及ぼしていると予測される。Abbate
 et al.(2002) は、ラットの三頭筋 (速筋) を用いて、最
 大下収縮 (60, 90 Hz) は最大収縮 (150 Hz) よりも効率
 が高いことを報告している。di Prampero and Piiper
 (2003) も、犬の腓腹筋を用い、筋の収縮速度と η の関
 係を検討した結果、短縮速度の増大は η の低下を引き
 起こすが、速度の変化 ($40 \sim 120 \text{ mm} \cdot \text{s}^{-1}$) や $\dot{V}O_2$ の変

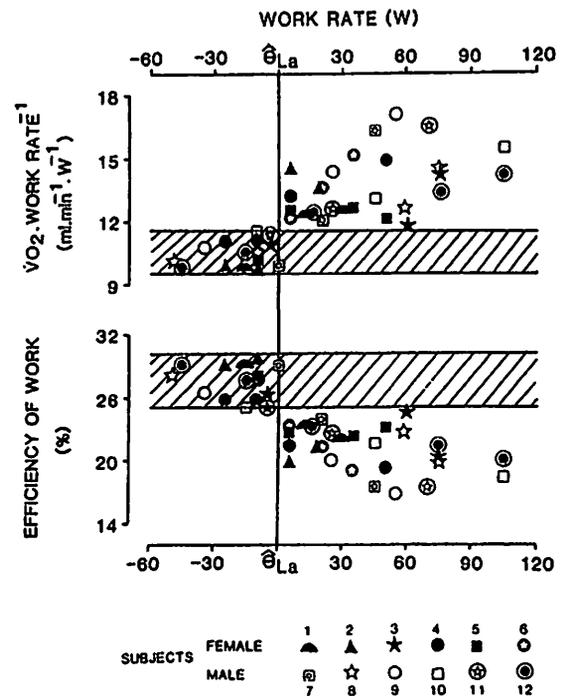


図 5 LT 強度以下、LT 強度および LT 強度以上の一定
 負荷運動時における機械的効率と O_2 ゲイン値
 ($\Delta\dot{V}O_2/\Delta W$) の変化 (Henson et al, 1989)

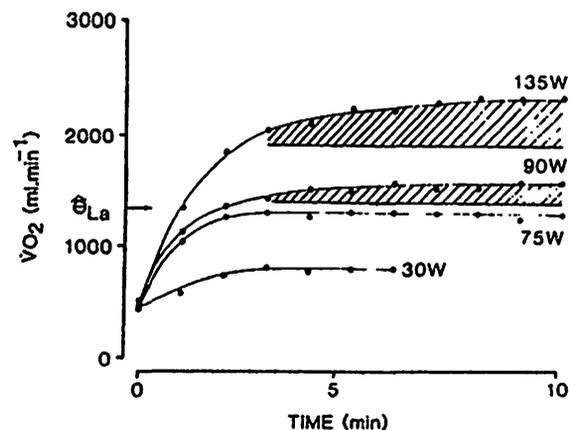


図 6 LT 強度以上の一定負荷運動時における $\dot{V}O_2$ slow
 component の出現 (Henson et al, 1989)

化 ($10\sim 25 \text{ W}\cdot\text{kg}^{-1}$) に比較すると、 η の低下 ($22\sim 15\%$) は比較的小さかったことを報告している。

η に関する研究は、外的仕事の定量化の容易な自転車駆動運動を用いた研究が多く、その収縮様式は concentric contraction (CON) により行われる。一方、歩・走・跳などの陸上での身体運動は、CON と eccentric contraction (ECC) の筋収縮が混在した収縮様式で行われる。Stainsby (1976) は、犬の三頭筋を用いて、CON の $\dot{V}O_2$ は負荷の増大に伴い上昇するが、ECC の $\dot{V}O_2$ は負荷の増大に伴い減少することを示した (図 8)。Bijker et al. (2002) は、ランニングおよびサイクリング中の η と腓腹筋・外側広筋・二頭筋の Electromyograph (EMG) による筋の活動水準 (積分筋電図; iEMG) を測定・検討した。その結果 η_{delta} は、ランニングの (42%) の方がサイクリング (25%) より大きいことを報告している。サイクリングでは、すべての筋で負荷増大と iEMG との間に有意な相関がみられたが、ランニングでは、負荷

(傾斜) の増大と腓腹筋の iEMG の間に低い相関が見られたのみであったため、CON と ECC の貢献の差異が両運動様式における η_{delta} の差を説明すると述べている。また、Cavagna and Kaneko (1977) によると、ランニングなどの stretch-shortening cycle (SSC) により行われる運動では、筋腱複合体の弾性要素に蓄えられた弾性エネルギーが放出されることにより、 η が増大すると考えられている。つまり、貯蔵された弾性エネルギーが ATP の加水分解により放出された ΔG に加算され仕事が行われるが、弾性エネルギーは $\dot{V}O_2$ に反映されないため、 $\dot{V}O_2$ から換算したエネルギー消費量だけでは実際の ΔG を低く見積もってしまい、評価された η は高値となる。この点に関して、Ettema (2001) は、ラットの腓腹筋を用いて、SSC のシュミレーションを行い、直列弾性要素が筋収縮の効率に非常に大きな影響を与えると述べている。

4) 仕事の評価

物理学で言う仕事とは力×距離で表され、 η 評価における外的仕事がそれに相当する。一方、身体運動では四肢の運動など作業筋自身における内的仕事を同時に行っている。例えば、自転車駆動時はペダルへの作用 (外的仕事) とそのための下肢自身の運動 (内的仕事) を同時に行っている。内的仕事は物理学的には仕事とは言えないが、身体運動を考える上で両者を区別することはできない。外的仕事のみによって評価された η は、過小評価されることが予想され、評価される η を筋運動の真の熱力学的効率 (ϵ) に近づけるためには、内的仕事の評価を十分に考慮しなければならない。

Girardis et al. (1999) によれば、宇宙ステーション (0 g ; $g=9.81\text{m}\cdot\text{s}^{-2}$) での自転車駆動時の $\dot{V}O_2$ は、地上 (1 g) と比較して少なく、これは、 0 g 時のより低い内的仕事量を反映していると述べており、自転車駆動運動中の内的仕事が無視できない要素であることを示している。

前述のベースラインの問題に関して、Cavagna and Kaneko (1977) は、次式のように、外的仕事に内的仕事 (internal work accomplished; \dot{W}_{int}) を加算することにより、true mechanical efficiency (η_{true}) を評価している。

$$\eta_{\text{true}} = (\dot{W}_{\text{ext}} + \dot{W}_{\text{int}}) / (\dot{E}_{\text{total}} - \dot{E}_{\text{rest}}) \times 100$$

Luhtanen et al. (1987) は、5 段階の負荷強度での 60 rpm の自転車駆動運動における内的・外的仕事と η について検討している。それによると、 η_{gross} が $19.7\sim 17.4\%$ 、 η_{net} が $21.8\sim 17.5\%$ 、そして η_{true} が $29.7\sim 21.0\%$ の範囲内にあり、評価法によって η に大きな差が生じて

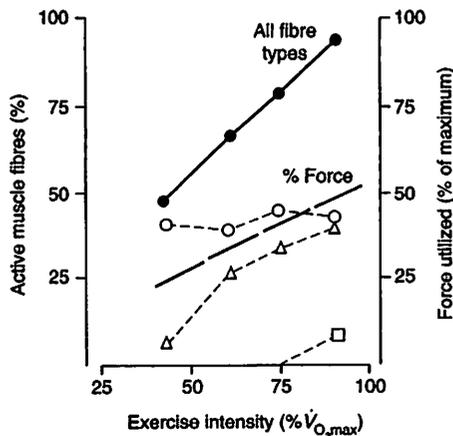


図 7 運動強度 ($\% \dot{V}O_2 \text{ max}$) の増加による筋線維動員パターンの変化 (Sargeant, 1999)

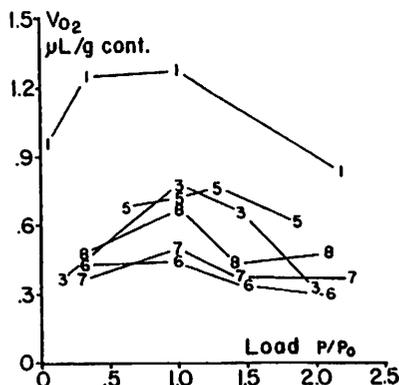


図 8 短縮性および伸長性収縮における負荷強度 (P/P_0) と $\dot{V}O_2$ の関係 (Stainsby, 1976)

$P/P_0=0$ は isometric contraction, $P/P_0<1.0$ は concentric contraction, $P/P_0>1.0$ は eccentric contraction を示す。

いる(図9)。Minetti et al. (2001)は、自転車駆動時の身体の内的パワーは、 $\dot{W}_{int}(W \cdot kg^{-1})=0.153$ (frequency; Hz)³により推定できると述べている。この方法を用いて、Ferguson et al. (2002)は、60 rpmと120 rpmの自転車駆動時の内的仕事を算出して、外的仕事に内的仕事を加えた総仕事量(total work)から η_{true} を評価した結果、両ペダルの回転数の条件においては差がみられなかった(60 rpm; 22.2%、120 rpm; 22.7%)ことを報告している。ただし、Ferguson et al. (2002)らのデータを用いて、外的仕事のみから η_{net} を算出すると、それぞれ21.2%(60 rpm)、14.8%(120 rpm)となり、内的仕事を加算するかどうかによって、評価された η の値には大きな差が生じてくる。特に、比較的収縮速度の遅い60 rpmの条件では内的仕事が少ないため、 η_{true} と η_{net} の差は僅かであるが、収縮速度の速い120 rpmの条件になると両者の差は大きくなることが指摘される。したがって、条件が異なる運動を比較する場合、内的仕事の評価を適切に行うことが重要となる。

おわりに

η には様々な要因(筋線維タイプ、運動強度、筋収縮様式と速度)が影響することが指摘される。身体運動は筋運動の多様な特性が作用する、多くの関節運動の総体である。したがって、機械的効率の解明はエネルギーの供給と仕事の遂行の両者について明らかにしなければならないため、身体運動の総合的な理解につながるものである。個々の要因の影響を明確にし、筋運動の機械的効率の全体像を解明することが今後の課題と言える。その上で、身体の機能や行われた運動を適切に評価するために、最適な η の評価法を確立することが重要となる。

参考文献

Abbate, F., De Ruiter, C. J., Offringa, C., Sargeant, A. J., and De Haan, A. (2002) In situ fast skeletal

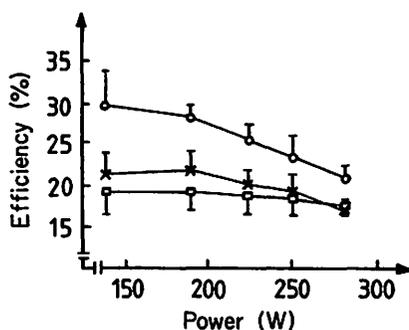


図9 一定負荷運動時における各種機械的効率(□; η_{gross} ; ×; η_{net} ; ○; η_{true})の評価(Luhtanen, 1987)

muscle is more efficient at submaximal than at maximal activation levels. J. Appl. Physiol., 92: 2089-2096.

Åstrand, P.-O., and Rodahl, K. (1977) Textbook of Work Physiology (2nd ed.), McGraw-Hill Inc.

Aura, O., and Komi, P. V. (1987) Effects of muscular fiber distribution on the mechanical efficiency on human locomotion. Int. J. Sports Med. 8: 30-37.

Bangsbo, J., Krstrup, P., Gonzalez-Alonso J., and Saltin, B. (2001) ATP production and efficiency of human skeletal muscle during intense exercise: effect of previous exercise. Am. J. Physiol., 280: E956-E964.

Barclay, C. J. (1994) Efficiency of fast- and slow-twitch muscles of the mouse performing cyclic contractions. J. Exp. Biol., 193: 65-78.

Barclay, C. J., and Weber, C. L. (2004) Slow skeletal muscles of the mouse have greater initial efficiency than fast muscles but the same net efficiency. J. Physiol., 559: 519-533.

Bijker, K. E., de Groot, G., and Hollander, A. P. (2002) Differences in leg muscle activity during running and cycling in humans. Eur. J. Appl. Physiol., 87: 556-561.

Cavagna, G. A., and Kaneko, M. (1977) Mechanical work and efficiency in level walking and running. J. Physiol., 268: 467-481.

Coyle, E. F., Sidossis, L. S., Horowitz, J. F., and Beltz, J. D. (1992) Cycling efficiency is related to the percentage of Type I muscle fibers. Med. Sci. Sports Exerc., 24: 782-788.

Crisafulli, A., Melis, F., Tocco, F., Laconi, P., Lai, C., and Concu, A. (2002) External mechanical work versus oxidative energy consumption ratio during a basketball field test. J. Sports Med. Phys Fitness, 42: 409-417.

di Prampero, P. E., Boutellier, U., and Marguerat, A. (1988) Efficiency of work performance and contraction velocity in isotonic tetani of frog sartorius. Pflügers Arch., 412: 455-461.

di Prampero, P. E. (宮村実晴, 池上康男訳). (1991) スポーツとエネルギー—パワーの限界と記録—. 真興交易医書出版.

di Prampero, P. E., and Ferretti, G. (1999) The energetics of anaerobic muscle metabolism: a reappraisal of older and recent concepts. Resp. Physiol.,

- 118: 103-115.
- di Prampero, P. E., and Piiper, J. (2003) Effects of shortening velocity and of oxygen consumption on efficiency of contraction in dog gastrocnemius. *Eur. J. Appl. Physiol.*, 90: 270-274.
- Donovan, C. M., and Brooks, G. A. (1977) Muscular efficiency during steady-rate exercise: II. Effects of walking speed and work rate. *J. Appl. Physiol.*, 43: 431-439.
- Ettema, G. J. C. (2001) Muscle efficiency: the controversial role of elasticity and mechanical energy conversion in stretch-shortening cycles. *Eur. J. Appl. Physiol.*, 85: 457-465.
- Ferguson, R. A., Ball, D., and Sargeant, A. J. (2002) Effect of muscle temperature on rate of oxygen uptake during exercise in humans at different contraction frequencies. *J. Exp. Biol.*, 205: 981-987.
- Gaesser, G. A., and Brooks, G. A. (1975) Muscular efficiency during steady-rate exercise: effects of speed and work rate. *J. Appl. Physiol.*, 38: 1132-1139.
- Gibbs, C. (1985) The cytoplasmic phosphorylation potential. Its possible role in the control of myocardial respiration and cardiac contractility. *J. Mol. Cell Cardiol.*, 17: 727-731.
- Girardis, M., Linnarsson, D., Moia, C., Pendergast, D. R., and Ferretti, G. (1999) Oxygen cost of dynamic leg exercise on a cycle ergometer: effects of gravity acceleration. *Acta Physiol. Scand.*, 166: 239-246.
- Gladden, L. B., and Welch, H. G. (1978) Efficiency of anaerobic work. *J. Appl. Physiol.*, 44: 564-570.
- He, Z.-H., Bottinelli, R., Pellegrino, M. A., Ferenczi, M. A., and Reggani, C. (2000) ATP consumption and efficiency of human single muscle fibers with different myosin isoform composition. *Biophys. J.*, 79: 945-961.
- Henson, L. C., Poole, D. C., and Whipp, B. J. (1989) Fitness as a determinant of oxygen uptake response to constant-load exercise. *Eur. J. Appl. Physiol.*, 59: 21-28.
- Hintzy-Cloutier, F., Zameziati, K., and Belli, A. (2003) Influence of the base-line determination on work efficiency during submaximal cycling. *J. Sports Med Phys Fitness*, 43: 51-56.
- Horowitz, J. F., Sidossis, L. S., and Coyle, E. F. (1994) High efficiency of Type I muscle fibers improves performance. *Int. J. Sports Med.*, 15: 152-157.
- Jeneson, J. A. L., Westerhoff, H. V., and Kushmerick, M. J. (2000) A metabolic control analysis of kinetic controls in ATP free energy metabolism in contracting skeletal muscle. *Am. J. Physiol.*, 279: C813-C832.
- Kammermeier, H. (1987) Why do cells need phosphocreatine and a phosphocreatine shuttle. *J. Mol. Cell Cardiol.*, 19: 115-118.
- Komi, P. V., Kaneko, M., and Aura, O. (1987) EMG activity of the leg extensor muscles with special reference to mechanical efficiency in concentric and eccentric exercise. *Int. J. Sports Med.* 8: 22-29.
- Kushmerick, M. J., Meyer, R. A., and Brown, T. R. (1992) Regulation of oxygen consumption in fast- and slow-twitch muscle. *Am. J. Physiol.*, 263: C598-C606.
- Luhtanen, P., Rahkila, P., Rusko, H., and Viitasalo, J. T. (1987) Mechanical work and efficiency in ergometer bicycling at aerobic and anaerobic thresholds. *Acta Physiol. Scand.*, 131: 331-337.
- Mallory, L. A., Scheuermann, B. W., Hoelting, B. D., Weiss, M. L., Mcallister, R. M., and Barstow, T. J. (2002) Influence of peak $\dot{V}O_2$ and muscle fiber type on the efficiency of moderate exercise. *Med. Sci. Sports Exerc.*, 34: 1279-1287.
- Margaria, R. (金子公宥訳). (1978) 身体運動のエネルギー. ベースボールマガジン社.
- Marsh, A. P., Martin, P. E., Foley, K. O. (2000) Effect of cadence, cycling experience, and aerobic power on delta efficiency during cycling. *Med. Sci. Sports Exerc.*, 32: 1630-1634.
- Medbø, J. I., and Tabata, I. (1993) Anaerobic energy release in working muscle during 30 s to 3 min of exhausting bicycling. *J. Appl. Physiol.*, 75: 1654-1660
- Minetti, A. E., Pinkerton, J., and Zamparo, P. (2001) From bipedalism to bicyclism: evolution in energetics and biomechanics of historic bicycles. *Proc. R. Soc. Lond.*, 268: 1351-1360.
- Rosing, J., and Slater, E. C. (1972) The value of ΔG° for the hydrolysis of ATP. *Biochim. Biophys. Acta*, 267: 275-290.
- Ryschon, T. W., Fowler M. D., Wysong, R. E., Anthony, A.-R., and Balaban, R. S. (1997)

- Efficiency of human skeletal muscle in vivo: comparison of isometric, concentric, and eccentric muscle action. *J. Appl. Physiol.*, 83: 867-874.
- Sargeant, A. J. (1999) Neuromuscular determinants of human performance. In: *Physiological Determinants of Exercise Tolerance in Humans*, Whipp B. J., and Sargeant A. J. eds., pp 13-28, Portland Press Ltd.
- Stainsby, W. N. (1976) Oxygen uptake for negative work, stretching contractions by in situ dog skeletal muscle. *Am. J. Physiol.*, 230: 1013-1017.
- Stainsby, W. N., Gladden, L. B., and Barclay, J. K. (1980) Exercise efficiency: validity of base-line subtractions. *J. Appl. Physiol.*, 48: 518-522.
- Veech R. L., Lawson, J. W. R., Cornell, N. W., and Krebs, H. A. (1979) Cytosolic phosphorylation potential. *J. Biol. Chem.*, 254: 6538-6547.
- Wackerhage, H., Hoffmann, U., Essfeld, D., Leyk, D., Mueller, K., and Zange, J. (1998) Recovery of free ADP, Pi, and free energy of ATP hydrolysis in human skeletal muscle. *J. Appl. Physiol.*, 85: 2140-2145.
- Whipp, B. J., and Wasserman, K. (1969) Efficiency of muscular work. *J. Appl. Physiol.*, 26: 644-648.
- Wilmore, J. H., and Costill, D. L. (1999) *Physiology of Sport and Exercise*. Human Kinetics Pub., pp26-51.
- 柳田敏雄. (2001) ブラウン運動を巧みに使う筋肉分子. *日経サイエンス* (特集: 生物に学ぶナノモーター), 10月号, pp30-37.
- 柳田敏雄. (2002) 生物分子モーター —ゆらぎと生体機能—. 岩波書店.
- 山本啓一, 丸山工作. (1986) *筋肉* (Bioscience Series), 化学同人.

(平成17年2月14日受付)
(平成17年2月14日受理)