

博士学位論文

内的パワー水準に着目した筋の機械的効率の解析

平成二十年三月

九州工業大学大学院生命体工学研究科

得 居 雅 人

目 次

第1章 緒言	1
第2章 文献研究	5
1. 熱力学的視点からの筋の機械的効率の試算	5
1-1. ATPの加水分解による自由エネルギーの変化	5
1-2. グルコースと脂質を基質とした筋の機械的効率の試算	6
1-3. たんぱく質の代謝	7
2. 摘出筋の効率	8
3. 筋運動時の消費エネルギー、出力パワーおよび筋の機械的効率の評価	9
3-1. 運動時のエネルギー消費量の評価（ベースラインの問題）.....	9
3-2. 異なる評価法における筋の機械的効率	11
3-3. 無酸素性エネルギーの評価	12
3-4. 出力パワーの評価（内的パワーと外的パワー）.....	13
3-5. 内的パワーの評価法	14
3-6. 内的パワーを含む筋の機械的効率の評価	16
4. 筋運動時の筋の機械的効率に影響を与える要因	17
4-1. 筋線維組成と筋線維動員比率	17
4-2. エネルギー消費水準	18
4-3. 筋収縮特性	19
4-3-1. 筋収縮速度・頻度	19
4-3-2. 筋発揮張力	20
4-3-3. 筋収縮様式	21
5. 筋の機械的効率の機序に関する検討課題	22
5-1. 内的パワーを考慮した筋の機械的効率の検討	22
5-2. 新しいモデルによる筋の機械的効率の複合的要因の検討	23
6. 本研究における実験モデルの設定	24

第3章 研究目的および研究課題	25
1. 研究課題Ⅰ：無負荷条件でペダル回転数を変化させた 自転車駆動運動時のエネルギー消費量（実験Ⅰ）.....	26
2. 研究課題Ⅱ：負荷一定条件でペダル回転数を変化させた 自転車駆動運動時の筋の機械的効率（実験Ⅱ）.....	26
3. 研究課題Ⅲ：外的パワー一定条件でペダル回転数を変化させた 自転車駆動運動時の筋の機械的効率（実験Ⅲ）.....	27
4. 研究課題Ⅳ：総パワー一定条件でペダル回転数を変化させた 自転車駆動運動時の筋の機械的効率（実験Ⅳ）.....	27
第4章 測定方法	28
1. 実験の概要	28
2. 測定装置および項目	28
3. 分析項目の算出方法	30
4. 統計解析	32
第5章 無負荷条件でペダル回転数を変化させた 自転車駆動運動時のエネルギー消費量（実験Ⅰ）.....	33
1. 目的	33
2. 方法	33
3. 結果	36
4. 考察	39
5. 要約	42
第6章 負荷一定条件でペダル回転数を変化させた 自転車駆動運動時の筋の機械的効率（実験Ⅱ）.....	43
1. 目的	43
2. 方法	43
3. 結果	47
4. 考察	52
5. 要約	53

第7章 外的パワー一定条件でペダル回転数を変化させた 自転車駆動運動時の筋の機械的効率（実験Ⅲ）	54
1. 目的	54
2. 方法	55
3. 結果	57
4. 考察	61
5. 要約	64
第8章 総パワー一定条件でペダル回転数を変化させた 自転車駆動運動時の筋の機械的効率（実験Ⅳ）	65
1. 目的	65
2. 方法	65
3. 結果	67
4. 考察	72
5. 要約	73
第9章 筋の機械的効率の変動に関連する機序の検討	74
1. 筋の機械的効率とペダル回転数の関係	74
2. 筋線維動員比率	75
3. 内的パワー水準	77
3-1. 内的パワー水準と筋の機械的効率	77
3-2. 内的パワーのO ₂ コスト	80
3-3. エネルギー消費水準と筋線維の動員	81
3-4. ペダル回転数の調整のためのエネルギー消費	82
3-5. Noncontractile processのATP消費	82
3-6. その他の影響因子	84
4. まとめ	87
第10章 総括	88
第11章 結論	92
謝辞	94
参考文献	95

本論文は、以下の論文に基づき作成されたものである。

- 1) 得居雅人, 平木場浩二 (2005) 筋運動時の機械的効率-過去及び最近の動向-. 九州体育・スポーツ学研究 19: 1-10
- 2) Tokui Masato, Hirakoba Kohji (2005) Effects of pedal frequency on muscular efficiency during cycling exercise. Proceedings of the 20th Annual Symposium on Biological and Physiological Engineering. pp167-170
- 3) Masato Tokui, Kohji Hirakoba (2007) Effect of internal power on muscular efficiency during cycling exercise. Eur J Appl Physiol 101: 565-570
- 4) Masato Tokui, Kohji Hirakoba (2008) Estimation of oxygen cost of internal power during cycling exercise with changing pedal rate. J Physiol Anthropol [Submitted and reviewing for publication]

略記号および定義

ADP	adenosine diphosphate アデノシン二リン酸
ATP	adenosine triphosphate アデノシン三リン酸
BM	body mass; kg 体重
Ca ²⁺	calcium ion カルシウムイオン
CO ₂	carbon dioxide 二酸化炭素
CON	concentric contraction 短縮性筋収縮
CP- $\dot{V}O_2$	change point of oxygen uptake 漸増負荷に対する $\dot{V}O_2$ の増加が、直線関係から逸脱する時点.
ΔG	Gibbs free energy change 自由エネルギー変化
$\Delta G^{O'}$	standard free energy change 標準自由エネルギー変化
ΔG_{ATP}	change of Gibbs free energy released by hydrolysis of ATP ATP の加水分解により放出された自由エネルギー変化.
$\Delta G_{Glucose}$	change of Gibbs free energy released by oxidation of glucose グルコースの酸化により放出された自由エネルギー変化.
ΔG_{Fat}	change of Gibbs free energy released by oxidation of fat 脂質の酸化により放出された自由エネルギー変化.
ΔH	enthalpy change エンタルピー変化
$\Delta [La]_b$	blood lactate accumulation 血中乳酸蓄積量
$\Delta [La]_{exc}$	blood lactate accumulation during exercise 運動中の血中乳酸蓄積量 $\Delta [La]_b$ から eLa を差し引くことにより算出した.
$\Delta [La]_m$	muscle lactate accumulation 筋乳酸蓄積量
ΔS	entropy change エントロピー変化
E_{ana}	anaerobic energy expenditure 無酸素性エネルギー消費量

E_{aro}	aerobic energy expenditure 有酸素性エネルギー消費量
E_C	contraction-coupling efficiency 収縮連関過程の効率
ECC	eccentric contraction 伸張性筋収縮
E_{exc}	energy expenditure for exercise 運動のためのエネルギー消費量 安静時から運動時へのエネルギーの増加分とした。
eLa	early lactate accumulation 運動初期乳酸蓄積
EMG	electromyogram 筋電図
$E_{nonwork}$	energy expenditure during nonwork $P_{ext} = 0$ 運動時エネルギー消費量
E_P	phosphorylative coupling efficiency 燐酸化連関過程の効率
E_{rest}	energy expenditure at resting state 安静時エネルギー消費量
E_{total}	total energy expenditure 総エネルギー消費量
ε	thermodynamic efficiency 熱力学的効率 理想状態における最大有効仕事に対する現実になされた仕事の割合。
f	pedal frequency; Hz ペダル周波数
H^+	hydrogen ion 水素イオン
HR	heart rate; beat \cdot min $^{-1}$ 心拍数
η	muscular efficiency 筋の機械的効率 本研究では、 E_{exc} に対する P_{tot} の割合として定義した。
η_{delta}	delta efficiency 一定の P_{ext} とそれに対応する E_{total} と次の P_{ext} と E_{total} のそれぞれの増加分の比率から評価する効率値。
η_{gross}	gross efficiency E_{total} に対する P_{ext} の割合から評価する効率値。
η_{instant}	instantaneous efficiency E_{total} と P_{ext} の関係式の slope の逆数から評価する効率値。

η_{net}	net efficiency E_{exc} に対する P_{ext} の割合から評価する効率値.
η_{true}	true efficiency E_{exc} に対する P_{tot} の割合から評価する効率値、本研究では η の評価法としてこの定義を採用した.
η_{work}	work efficiency ($E_{\text{total}} - E_{\text{nonwork}}$) に対する P_{ext} の割合から評価する効率値
iEMG	integrated electromyogram 積分筋電図
<i>in vitro</i>	試験管や培養溶液内などの人工的な環境で反応や現象を研究する系
<i>in vivo</i>	生体内において反応や現象を研究する系
kp	kilopond キロポンド 1 kp とは正常な重力加速度下において 1 kg の質量に加わる力 (1 kp = 9.80665 N).
[La] _b	whole blood lactate concentration 血中乳酸濃度
[La] _m	muscle lactate concentration 筋乳酸濃度
LT	lactate threshold 乳酸性閾値
MVC	maximal voluntary contraction 最大随意収縮
O ₂	oxygen 酸素
OE	oxygen energy equivalent; J·ℓ ⁻¹ 酸素当量
PCr	phosphocreatine クレアチン磷酸
P_{ext}	external power 外的パワー
pH	hydrogen ion exponent 水素イオン指数
pH _{obs}	observed hydrogen ion exponent 測定時の水素イオン指数
Pi	inorganic phosphate 無機磷酸
P_{int}	internal power 内的パワー

PIT	percentage of internal power to total power 総パワーに占める内的パワーの割合.
P/O ₂	ATP yield per molecule of oxygen 酸素分子 1 個あたりの ATP 産生量
P_{tot}	total power 総パワー
R	respiratory exchange ratio 呼吸交換比 ($\dot{V}CO_2/\dot{V}O_2$)
R	universal gas constant; 8.314 J·mol ⁻¹ ·K ⁻¹ ガス定数
rpm	revolution per minute 自転車駆動運動時の 1 分間のペダル回転数
SR	sarcoplasmic reticulum 筋小胞体
SSC	stretch-shortening cycle 筋収縮の短縮-伸張サイクル
T	absolute temperature; K 絶対温度
$\dot{V}CO_2$	carbon dioxide output; ml·min ⁻¹ 二酸化炭素排出量
\dot{V}_E	ventilatory volume; l·min ⁻¹ 換気量
$\dot{V}O_2$	oxygen uptake; ml·min ⁻¹ 酸素摂取量
$\dot{V}O_{2max}$	maximal oxygen uptake 最大酸素摂取量
$\dot{V}O_{2SC}$	slow component of oxygen uptake 酸素摂取緩成分 高強度の一定運動中、運動開始からの急激な $\dot{V}O_2$ の増加に続いて、運動後半局面に見られる緩やかに増加する $\dot{V}O_2$ の成分.
\dot{V}_{SO_2}	steady-state oxygen consumption above a resting value; ml·s ⁻¹ 安静時と定常運動時の $\dot{V}O_2$ の差.
VT	ventilatory threshold 換気性閾値

第1章 緒言

身体運動の主役は骨格筋であり、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機械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(Margaria 1978)。このような筋運動時の化学-機械エネルギー変換過程は、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）に支配されているため、筋運動時の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）。

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

生体では、生命活動維持のために反応物（reactant）から生成物（product）への多くの化学反応が連続して出現している。この反応物のエネルギー変化は、エンタルピー（enthalpy）変化（ ΔH ）と呼ばれ、一定圧の条件下における基質の総熱量の変化を表している。また、これらの化学反応において、栄養基質は酸素（ O_2 ）と結合し水と二酸化炭素（ CO_2 ）に分解され、結果として生成物は反応物よりも秩

序が失われた状態になる。この無秩序さや不規則性の変化を表す尺度をエントロピー (entropy) 変化 (ΔS) と呼んでいる。さらに、このような反応において、利用しうる最大限のエネルギーは、自由エネルギー変化 (ΔG) と呼ばれ、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ている。通常の生理・生化学的な生体反応のような等温・等圧変化においては、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)。

$$\Delta H = \Delta G + T \Delta S$$

ここで、 T は絶対温度である。 ε の評価において、筋運動時の現実になされた仕事は筋収縮により出力されたパワーを意味し、理想状態における最大有効仕事は ΔG に等しくなるため、 ε は次式で表される。

$$\varepsilon = (\text{出力パワー} / \text{自由エネルギー変化} ; \Delta G) \times 100$$

このように、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、基質の酸化的代謝から得られた化学的エネルギーが出力パワー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。一方、筋運動時における筋内の酸化反応では、酸素消費から換算した栄養基質の ΔH は、放出された ΔG にほぼ等しいと考えられている。そこで、酸素消費から換算したエネルギー消費量と出力したパワーとの比率を筋の機械的効率とみなすことができ、それを記述するために“ η ”という関数

が次式の通り定義されている (di Prampero 1991)。

$$\eta = (\text{出力パワー} / \text{エネルギー消費量}) \times 100$$

栄養基質の酸化により入力されたエネルギーがパワーに変換されるまでの過程を考慮すると、筋収縮全体の化学-機械エネルギー変換過程は図 1-1 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, Stainsby et al. 1980, Whipp and Wasserman 1969)。一つは、ATP を加水分解し放出された ΔG_{ATP} により機械的パワーを出力する収縮連関過程 (Contraction-coupling process)、他方は、栄養基質 (主に Glucose) を酸化し放出された $\Delta G_{Glucose}$ により ATP を再合成する磷酸化連関過程 (Phosphorylative coupling process) である。運動時において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、両過程における変換効率である Contraction-coupling efficiency (E_C) と Phosphorylative coupling efficiency (E_P)

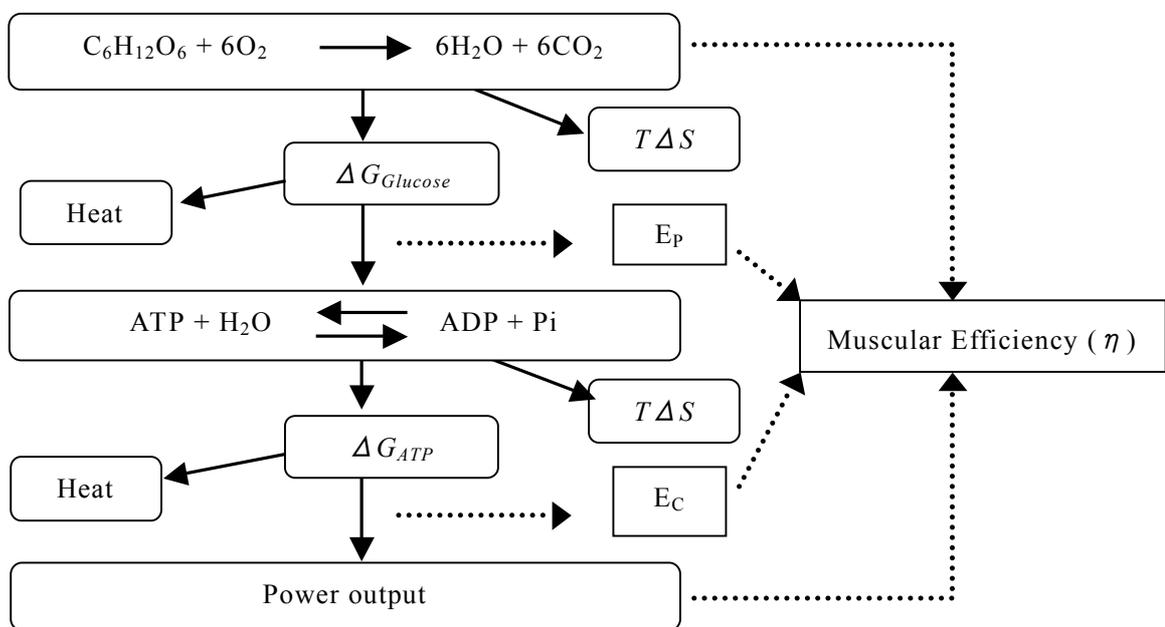


Fig. 1-1. Schema of the chemo-mechanical energy transduction. (Whipp and Wasserman 1969 を改変)

から筋運動時の理論的な η は構成されていると考えられ、 $\eta = E_C \times E_P = 60\% \times 49\% = 29\%$ の値を示すことが報告されている (Whipp and Wasserman 1969)。しかしながら、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、前述の通り $\Delta H \approx \Delta G$ の関係を基に、通常は栄養基質を酸化して得られるエネルギー変化を酸素摂取量 ($\dot{V}O_2$) から算出し、出力パワーとの比率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おり、筋運動時の機械的効率 η をできうる限り真の熱力学的効率 ε に近似するように、その評価法の開発および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)。

このように、筋の機械的効率 η は、マクロな生体の化学-機械エネルギー変換過程の機序を反映したものであり、その値は筋の性能を表す尺度を示すといえる。 η の解明は、エネルギーの供給とパワー発揮の両者について明らかにしなければならず、身体運動の総合的な理解のための基礎的な知見を与えると考えられる。

第 2 章 文献研究

1. 熱力学的視点からの筋の機械的効率の試算

1-1. ATP の加水分解による自由エネルギーの変化

筋運動時においては、ATP が加水分解される際に放出される ΔG_{ATP} が直接的に筋収縮に利用できるエネルギーであり、次式で表される(柳田敏雄 2002)。



したがって、 η 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} ($\text{kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$) は下記の式により算出される(Kushmerick et al. 1992)。

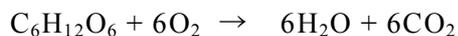
$$\Delta G_{ATP} = \Delta G^{O'} + RT\ln([\text{ADP}][\text{Pi}]/[\text{ATP}]) + RT\ln [10^{-(\text{pH}_{\text{obs}} - 7)}]$$

ここで、 $\Delta G^{O'}$ は標準自由エネルギー変化 (standard free energy change)、 R はガス定数 (universal gas constant: $8.314 \text{ J}\cdot\text{mol}^{-1}\cdot\text{K}^{-1}$)、 T は絶対温度、 $[\text{ATP}]$ 、 $[\text{ADP}]$ 、 $[\text{Pi}]$ は、それぞれ ATP、アデノシン二リン酸 (ADP) および無機リン酸 (Pi) の筋内濃度 ($\text{mol}\cdot\ell^{-1}$)、 pH_{obs} は測定時の筋細胞内の水素イオン指数 (pH) 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 $\Delta G^{O'}$ は、 $-28\sim-32 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$ 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 $[\text{ATP}]$ 、 $[\text{ADP}]$ 、 $[\text{Pi}]$ から推定した ΔG_{ATP} は、 $-47\sim-64 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$ 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)。

1-2. グルコースと脂質を基質とした筋の機械的効率の試算

運動時には、栄養基質の酸化的代謝により放出される ΔG により ATP が再合成される。生体のエネルギー変換における代謝基質は、グルコース、脂質およびたんぱく質であるが、筋活動のエネルギーのほとんどはグルコースと脂質に由来している。筋で利用されるたんぱく質の割合は安静時に約 4% であり、筋活動の強度に影響されず運動時には運動強度に比例して低下するため (di Prampero 1991)、通常はたんぱく質の代謝を無視してエネルギー消費量の評価が行われている。そこで、第 1 章で述べた $\eta = E_C \times E_P$ 関係から、いくつかの前提条件 ($\Delta G_{ATP} = 58 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$ 、代謝基質 : Glucose = $2870 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1} = 36 \text{ ATP}$ 、 P/O_2 比 = 6、Barclay and Weber 2004) を基に、Whipp and Wasserman (1969) のデータ (仕事 = $3.42 \text{ kJ}\cdot\text{min}^{-1}$ 、安静時以上に増加した $\dot{V}O_2 = 0.55 \text{ l}\cdot\text{min}^{-1}$) を用いてグルコースを基質とした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。

グルコースの酸化反応は、



上記の前提条件 (P/O_2 比 = 6、 $\Delta G_{ATP} = 58 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$) と $\text{O}_2 1 \text{ mol} = 22.4 \text{ l}$ から、この自転車駆動運動の ΔG_{ATP} は、

$$\Delta G_{ATP} = (0.55 \text{ l}\cdot\text{min}^{-1} / 22.4 \text{ l}\cdot\text{mol}^{-1}) \times 6 \times 58 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1} = 8.54 \text{ kJ}\cdot\text{min}^{-1}$$

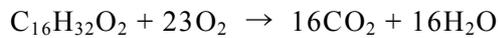
E_C は、 ΔG_{ATP} の仕事に変換される効率であるので、

$$E_C = \text{仕事} / \Delta G_{ATP} = 3.42 \text{ kJ}\cdot\text{min}^{-1} / 8.54 \text{ kJ}\cdot\text{min}^{-1} = 0.40$$

一方、 E_P は、グルコースより放出された自由エネルギー ($\Delta G_{Glucose}$) が ΔG_{ATP} に変換される効率である。 P/O_2 比 = 6 より、1 mol のグルコースから 36 mol の ATP が産生されるので、

$$E_P = \Delta G_{ATP} / \Delta G_{Glucose} = 58 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1} \times 36 \text{ mol} / 2870 \text{ kJ} = 2088 \text{ kJ} / 2870 \text{ kJ} = 0.73$$

また、この時に基質として脂質（パルミチン酸）のみが用いられたとすると、パルミチン酸の酸化反応は、



P/O₂比を4.6とすると、1 molのパルミチン酸から106 molのATPが産生される。 $\Delta G_{fat} = 10106.2$ kJとすると(di Prampero 1991)、

$$E_p = \Delta G_{ATP} / \Delta G_{fat} = 58 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1} \times 106 \text{ mol} / 10106.2 \text{ kJ} = 0.60$$

以上のことから、理論的には筋運動時の機械的効率 η は、グルコースを基質とする場合の約30% ($0.40 \times 0.73 \times 100 \doteq 30\%$)から脂質を基質とする場合の約24% ($0.40 \times 0.60 \times 100 \doteq 24\%$)の間を示すと推定される。

1-3. たんぱく質の代謝

多くの研究においてエネルギー消費量の算出は、Lusk (1924)に基づき栄養基質としてグルコースと脂質が燃焼すると仮定した上で、 $\dot{V}\text{O}_2$ から換算する方法がとられている。ここでは、たんぱく質の代謝は無視されているため、運動中のたんぱく質とグルコースおよび脂質の分解量について試算してみたい。

60分間の運動中に放出されるアミノ酸は、Blomstrand and Saltin (1999)によると、tyrosine : $0.48 \text{ mmol}\cdot\text{h}^{-1}$ (86.9 mg)、phenylalanine : $0.9 \text{ mmol}\cdot\text{h}^{-1}$ (148.5 mg)である。Tyrosine と phenylalanine の筋たんぱく含有量が、それぞれ 2.1%と 3.3%である(Clowes et al. 1980)ことを考え合わせると、全たんぱく質分解量は、4.1 g (tyrosine データより) から 4.5 g (phenylalanine データより)の間と想定され、1時間の運動中に約4~5 gのたんぱく質が分解すると推定される。一方、同じ Blomstrand and Saltin (1999) のデータ (60分の運動での $\dot{V}\text{O}_2 : 2.56 \text{ l}\cdot\text{min}^{-1}$ 、 $R : 0.82$)からグルコースと脂質の分解量を試算すると、Lusk (1924)の示したR-エネルギー関係より

O₂ 1 ℓあたり 20.198 kJ が産生され 0.456 g のグルコース(8.140 kJ)と 0.317 g の脂質 (12.058 kJ) が燃焼することになるので、60 分に換算するとグルコース 70.0 g (2.56 ℓ·min⁻¹ × 60 min × 0.456 g·ℓ⁻¹) と脂質 48.7 g (2.56 ℓ·min⁻¹ × 60 min × 0.317 g·ℓ⁻¹) が分解すると推定される。

以上の試算より、60 分間の運動中に、約 70 g のグルコースと約 50 g の脂質が分解し、それに対して、たんぱく質の分解は約 4~5 g と量的に非常に少ないことが示される。したがって、エネルギー消費量の算出にたんぱく質代謝を考慮していなくても大きな影響はないであろうと考えられる。

2. 摘出筋の効率

筋収縮自体の効率の評価には、摘出筋を対象にした方法が用いられて来た (Hill 1964, di Prampero et al. 1988)。これらの研究では、熱力学的視点から、筋収縮のエネルギーを筋が出力したパワーと産生された熱の合計から求め、出力されたパワーとの比率によって効率を算出している。即ち、 $\text{効率} = \text{機械的パワー} / (\text{機械的パワー} + \text{産生された熱；初期熱})$ である。ここで算出される効率は前述の E_C に相当する。Hill (1964) は、カエルの筋を摘出し、短縮時の機械的パワーの出力と負荷の関係を検討し、最大等尺性筋力の 20~80% の範囲で 33~45% の効率値が算出され、最大等尺性筋力の 50% で最も高い値が認められたことを報告している。また、di Prampero et al. (1988) は、カエルの縫工筋を用いて効率と収縮速度の関係を検討し、ATP の加水分解により放出された ΔG の機械的パワーへの変換効率は 30~50% であることを示している。

一方、筋収縮後の ATP 再合成により産生される回復熱を含めれば、E_P を含めた筋収縮の全過程を含む効率が算出される。即ち、 $\text{効率} = \text{機械的パワー} / (\text{機械的パワ}$

ー + 産生された熱；初期熱 + 回復熱）である（前述の $\eta = E_C \times E_P$ 関係に相当）。

Baskin (1965) は、 $\dot{V}O_2$ と筋収縮速度および効率関係において、 $20 \text{ mm} \cdot \text{s}^{-1}$ の速度で 24% の最大効率値が算出されたことを、また、di Prampero et al. (2003) は、筋の短縮速度と $\dot{V}O_2$ および効率の関係を検討し、15~22% の効率値が得られたことを報告している。

これらの先行研究からは、前項で述べた E_C は 40% 前後であること、および E_P を含めた効率は 20% 前後であることが指摘できる。

3. 筋運動時の消費エネルギー、出力パワーおよび筋の機械的効率の評価

3-1. 運動時のエネルギー消費量の評価（ベースラインの問題）

これまで述べてきたように、運動時の $\dot{V}O_2$ の測定値から消費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、外的パワー（External power; P_{ext} ）を発揮していない運動時（負荷のない状態での筋収縮）にもエネルギーを消費している。そこで、これら P_{ext} 発揮に直接関与しない安静時のエネルギーや $P_{ext} = 0$ 運動時のエネルギーをベースラインとして分母である全消費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、生体の全消費エネルギー (E_{total}) を、Net efficiency (η_{net}) は、全消費エネルギーから安静時の消費エネルギー (E_{rest}) を差し引いたエネルギー ($E_{total} - E_{rest}$) を、および Work efficiency (η_{work}) は、全消費エネルギーから $P_{ext} = 0$ W の運動時の消費エネルギー ($E_{nonwork}$) を差し引いたエネルギー ($E_{total} - E_{nonwork}$) をそれぞれ筋運動時の消費エネルギーとする考え方に基づいて筋運動時の η を評価するものである (Stainsby et al. 1980)。

$$\eta_{\text{gross}} = P_{\text{ext}} / E_{\text{total}} \times 100$$

$$\eta_{\text{net}} = P_{\text{ext}} / (E_{\text{total}} - E_{\text{rest}}) \times 100$$

$$\eta_{\text{work}} = P_{\text{ext}} / (E_{\text{total}} - E_{\text{nonwork}}) \times 100$$

以上のように、筋運動に直接関与しない E_{rest} や 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 E_{rest} や 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、 P_{ext} に直接関与しないエネルギー消費水準 (E_{rest} や E_{nonwork})、すなわち主運動時の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 P_{ext} とそれに対応するエネルギー消費量と次の P_{ext} とエネルギー消費量のそれぞれの増加分の比率 ($\Delta P_{\text{ext}} / \Delta E$) 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 ($E: y$) と P_{ext} (x) 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)。

$$\eta_{\text{delta}} = \Delta P_{\text{ext}} / \Delta E \times 100$$

$$\eta_{\text{instant}} = 1 / (dE / dP_{\text{ext}}) \times 100$$

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、即ち筋自体の内的パワー (Internal power; P_{int}) 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、 η 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 P_{ext} 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 (ε) 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。

3-2. 異なる評価法における筋の機械的効率

ここでは、前項で述べた様々な評価法とそれにより算出された η 値から、評価法の適切性について考えてみたい。Böning et al. (1984) は、様々な負荷とペダル回転数を組み合わせた自転車駆動運動において、各種の評価法による η 値を算出し、 η_{gross} が 10~22%、 η_{net} が 14~27%、 η_{delta} が 24~34% と大きく異なる値を確認している。さらに、 η_{gross} および η_{net} はペダル回転数の増加に伴い減少したが、 η_{delta} は高いペダル回転数において高値であったことを示し、評価法の違いにより η とペダル回転数の関係には異なる傾向が認められることを報告している。これらの結果は、Chavarren and Calbet (1999) や Sidossis et al. (1992) にも一致するものである。以上の先行研究から、 η_{gross} は 10~20%、 η_{net} は 10~27% を示し、ペダル回転数の増加に伴い減少することが、一方、 η_{delta} は 20~30% を示し、高いペダル回転数で高値を示すことが確認されている。このように、同一実験データから算出された η 値であっても、評価法の違いにより算出され η 値には大きな差が認められ、加えて、 η_{gross} および η_{net} と η_{delta} では、ペダル回転数に対する η 値の変動が異なる傾向を示すことが指摘できる。したがって、 η を筋運動の真の熱力学的効率 (ε) に近づけるためには、目的に応じた適切な η の評価法の確立が必要であると考えられる。

3-3. 無酸素性エネルギーの評価

ヒトを対象にした多くの研究において、 η は $\dot{V}O_2$ からエネルギー入力を求めることにより評価されている。生体のエネルギー変換過程において、ATP は有酸素および無酸素的過程（クレアチンリン酸（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、乳酸性閾値（LT）を超えるような高強度の運動における $\dot{V}O_2$ のみによる評価は、消費エネルギーの過小評価につながり算出された η は実際より高く見積もられてしまうため、無酸素性エネルギーの評価が必要である。Medbø and Tabata (1993) は、次式の通り筋中の乳酸蓄積量（ $\Delta[La]_m$ ）および $[ATP] \cdot [PCr]$ 濃度変化から無酸素性エネルギーへの換算を考案している。

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

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、次式の通り、血中乳酸蓄積量（ $\Delta[La]_b$; $\text{mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ ）に相当する O_2 量を推定する方法が提案されている（di Prampero and Ferretti 1999）。

$$O_2 \text{ 当量 (ml)} = 3.3 (\text{ml } O_2) \cdot \Delta[La]_b \cdot \text{BM (kg)}$$

また、一定運動開始初期の $\dot{V}O_2$ は、それが定常状態の成立する運動であったとしても需要に供給が対応できず時間的なずれを伴って応答するが、この運動開始初期の $\dot{V}O_2$ 不足は酸素借と呼ばれている。これに相当するエネルギーは、身体の貯蔵酸素の利用による有酸素的代謝および PCr 分解と解糖系による無酸素的代謝から供給されており、LT 以下の運動であっても運動開始初期には乳酸が生成されることが指摘されている（Cerretelli and di Prampero 1987, Grassi et al. 1996）。Cerretelli et al. (1977) は、運動初期局面において蓄積した乳酸を early lactate accumulation (eLa) と定義し、運動開始前後の $\dot{V}O_2$ の差（ \dot{V}_{SO_2} ; $\text{ml} \cdot \text{s}^{-1}$ ）から次式の

ように評価している（自転車駆動運動の場合）。

$$eLa \text{ (mmol}\cdot\text{l}^{-1}) = -2.4 + 0.14 \dot{V}_{SO_2}$$

一方、Barstow et al. (1993) は、運動初期局面において乳酸生成を伴うエネルギー供給を受けるのであれば、 O_2 の代用もしくは節約となり O_2 の必要量が減少するので $\dot{V}O_2$ の時定数（ τ ）の遅延があると予測している。しかしながら、実際には $\dot{V}O_2$ の遅延が観察されないことから、運動初期の無酸素的ATP供給は主にPCr分解によるものであり、eLa生成によるATP供給は無視できる可能性があるとは指摘している。このように、運動開始初期の乳酸生成には議論があるが、現在eLaが生成されないことを立証する報告は確認されていない。そこで、無酸素性エネルギーの評価においては、運動開始初期における解糖系からの無酸素的ATP供給を考慮し、定常運動時のパワー出力には関連しないエネルギー供給過程により生成されるeLaを $\Delta [La]_b$ から差し引いた値を用いることが望ましいと考えられる。事実、Kyröläinen et al. (2003) は、血中乳酸濃度（ $[La]_b$ ）が $2 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$ を超えた場合にその差分から無酸素性エネルギーを評価しており、これはeLaの考え方を取り入れたものと判断される。

3-4. 出力パワーの評価（内的パワーと外的パワー）

パワーは力と速度の積として表出する。つまり、身体の外に力を発揮し対象物に速度を与えるものであり、このパワー出力を P_{ext} と呼ぶ。その一方で、 $P_{ext} = 0$ である無負荷運動であっても筋は収縮と弛緩を繰り返し、エネルギーは消費される。この四肢などの作業筋自身の重心周りの運動のためのパワー出力は P_{int} と定義されている（Winter 2005）。したがって、 P_{ext} のみを変数として評価された η は、過小評価されることが予想されるため（Ferguson et al. 2000）、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、 P_{int} を η の変数として加味しなけ

ればならないと考えられる。

無負荷 ($P_{ext} = 0$) での自転車駆動運動は、脚の回転のためのパワーだけを出力しており、 P_{int} のみを出力する運動といえる。この運動に負荷を加算することにより P_{ext} が出力されるが、この P_{ext} 出力は脚の回転 (P_{int} 出力) なしにはありえない。 P_{ext} と $\dot{V}O_2$ 関係には、ほぼ直線的な関係が成り立つことが広く知られているが、ペダル回転数が異なれば同等の P_{ext} 出力であっても $\dot{V}O_2$ には大きな差が生ずる (Coast and Welch 1985, Foss and Hallén 2004, Seabury et al. 1977)。同等の P_{ext} であればそれに相応する $\dot{V}O_2$ も同等であると推測されるため、この差は異なるペダル回転数により生じた P_{int} に相応する $\dot{V}O_2$ が加算されたためと考えられる。したがって、出力パワーとエネルギー消費量の適切な評価のためには、 P_{int} と P_{ext} の両者とそれぞれに相応する $\dot{V}O_2$ を評価する必要があると判断される。

P_{ext} は、身体の外に発揮されたパワーであるため、出力した力と速度から算出される。一方、 P_{int} は作業筋自身の運動であるため、 P_{ext} 出力を伴うかどうかに関わらず、身体各部位の位置エネルギー、運動エネルギーおよび回転エネルギーの変化から算出される。つまり、力学的な観点から両者は独立して評価することが可能であることが指摘できる。実際に、多くの先行研究で、 P_{int} および P_{ext} の算出とその加算による P_{tot} の評価が行われており (Cavagna and Kaneko 1977, Ferguson et al. 2002, Luhtanen et al. 1987, Minetti et al. 2001, Sjøgaard et al. 2002)、両者を独立して評価することは妥当であると考えられる。

3-5. 内的パワーの評価法

P_{int} は、様々なBiomechanicalなモデルによりその評価法が提唱されている (Winter 1979, Wells et al. 1986, Widrick et al. 1992, Willems et al. 1995)。これらの評価法では、

P_{int} を映像解析から得られた位置エネルギー、運動エネルギーおよび回転エネルギーの変化から算出している。Minetti et al. (2001) は、映像解析により自転車駆動運動時の身体の P_{int} を評価し、次式に近似すると述べている。

$$P_{int} (W) = 0.153 \cdot BM \cdot f^3 \quad (n=10, r=0.989)$$

ここで、 f はペダル周波数 (Hz) である。

一方、Sjøgaard et al. (2002) は、 P_{int} の評価のため様々なモデルが考案されているが、一致した見解は得られていないことを指摘している。そして、 P_{int} 算出の正確性の再評価のために、次式の通り安静時以上の $\dot{V}O_2$ と η_{delta} から P_{tot} を逆算し、 P_{ext} を差し引くことにより生理的指標のみに基づく独立した P_{int} 評価法を提案している。

$$P_{int} = (\dot{V}O_{2\text{exercise}} - \dot{V}O_{2\text{rest}}) \cdot OE \cdot \eta_{\text{delta}} - P_{ext}$$

ここで、 $\dot{V}O_{2\text{exercise}}$ は運動時 $\dot{V}O_2$ 、 $\dot{V}O_{2\text{rest}}$ は安静時 $\dot{V}O_2$ 、OEは酸素等量 ($J \cdot l^{-1}$) である。

また、Sjøgaard et al. (2002)は、この研究の中で脚伸展運動の P_{int} をWinter (1979)に基づくBiomechanicalモデルにて算出し、 $P_{int} = 0.0299x + 0.00002617x^3$ ($R^2 = 0.996$, x : Contraction rate) の回帰式を得ている。この式をMinetti et al. (2001) のモデルと比較すると、 P_{int} は運動の周波数の3乗から算出できる点で、共通性が認められる。

Hansen et al. (2004)は、このSjøgaard et al. (2002)のモデルを用いて、同じ自転車駆動運動実験のデータから得られた様々なBiomechanicalモデル (Winter 1979, Wells et al. 1986, Widrick et al.1992, Willems et al. 1995) およびMinetti et al. (2001) のモデルによる P_{int} 値を比較し、 P_{int} 評価モデルを生理学的視点から検討している。そして、Willems et al. (1995) のモデルは、Sjøgaard et al. (2002) のモデルに近似した値を示し、さらに、Minetti et al. (2001) のモデルも合理的な値であったことを報告している。このMinetti et al. (2001) のモデルの変数は体重とペダル周波数のみであるため、評価が容易いという利点があり、また、ペダル回転数の設定により、実験条件にお

ける P_{int} の設定も可能であることが指摘できる。

3-6. 内的パワーを含む筋の機械的効率の評価

Stainsby et al. (1980) によって指摘されたベースラインの問題は、 P_{ext} に対応する正確なエネルギー消費量の評価のためにベースラインをどう差し引くかと言う問題であることを議論している。一方、Kaneko et al. (1979) は、次式のように、 P_{ext} に P_{int} を加算することにより η の算出を単純化し、安静時以上の消費エネルギーとの比より、true efficiency (η_{true}) を評価している。

$$\eta_{true} = (P_{ext} + P_{int}) / (E_{total} - E_{rest}) \times 100$$

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いて、Winter (1979) に基づく P_{int} の評価を行い、 η_{gross} が17.4~19.7%、 η_{net} が17.5~21.8%、そして η_{true} が21.0~29.7%を報告し、評価法によって η に大きな差が生じることを示した。また、Minetti et al. (2001) は、自身のモデルを報告した研究において、さまざまなHistoric bicyclesでの自転車駆動運動時の η_{true} が約20~30%であり、これらの η 値とペダル回転数の間には逆U字様の関係が見られたことを報告している。このMinetti et al. (2001) のモデルを用いて、Ferguson et al. (2002) は、60 rpmと120 rpmの自転車駆動時の P_{int} を算出し η_{true} を評価した結果、60 rpm; 22.2%、120 rpm; 22.7%の η 値を報告している。ただし、Ferguson et al. (2002) らのデータを用いて、 P_{ext} 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、 P_{int} 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 P_{int} 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。

以上のように、発揮されたパワーとそのエネルギー消費量を正確に評価し、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、 η_{true} は適切な評価法であると判断される。

4. 筋運動時の筋の機械的効率に影響を与える要因

4-1. 筋線維組成と筋線維動員比率

筋線維は、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 II a と Type II b 線維に分類されている。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 II a 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 II b は、Type II a 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)。さらに、Type II 線維は Type I 線維よりもエネルギー効率が低いことが、ほ乳類 (Crow and Kushmerick 1982, Reggiani et al. 1997) やヒト (Han et al. 2001) の摘出筋における研究により指摘されている。また、ヒトの全身運動を対象とした研究においても、自転車駆動運動時の η と Type I 線維組成の割合の間に有意な相関関係が認められたことが報告されている (Coyle et al. 1992, Horowitz et al. 1994, Hansen et al. 2002, Hansen and Sjøgaard 2007, Mogensen et al. 2006)。このようにエネルギー効率の異なる両筋線維の運動時における動員の比率は、運動強度によって変化することが示されており (Vøllestad et al. 1984, Sargeant 1999)、運動強度の変化に伴う Type I と Type II 線維の動員比率の変化は η に大きな影響を及ぼすと考えられる。

4-2. エネルギー消費水準

ある一定水準の P_{ext} 運動を遂行するためには、それに相当するエネルギーが必要であるが、この P_{ext} 水準とエネルギー消費水準は比例関係にあることが広く知られている。低強度から中強度以下の一定負荷運動に対する $\dot{V}O_2$ の応答は、運動開始後の急激な増加の後定常値に達する。しかし、高強度運動時の $\dot{V}O_2$ は定常状態が成立せず、さらに緩やかに上昇することが認められている。この緩やかに漸増する $\dot{V}O_2$ の成分は緩成分 ($\dot{V}O_2$ slow component; $\dot{V}O_{2SC}$) と定義されている (Whipp and Wasserman 1972)。それに加えて、漸増負荷運動時の $\dot{V}O_2$ は運動強度の増加に伴い直線的に増大するが、LT強度を超えると直線関係から逸脱してより大きく増大することが示されており、Zoladz et al. (1995) は、この逸脱点をThe change point in $\dot{V}O_2$ (CP- $\dot{V}O_2$) と呼んでいる。このように高強度運動時の $\dot{V}O_2$ は、低・中強度時の $\dot{V}O_2$ から予測される値よりも高値が観察されることが確認されており、これは η の低下を意味すると考えられている (Zoladz and Korzeniewski 2001)。 $\dot{V}O_{2SC}$ やCP- $\dot{V}O_2$ の出現は、運動開始時からのType II線維の動員によること (Zoladz et al. 1998a) や、既に動員されている筋のATP需要の増大によること (Migita and Hirakoba 2006) が示唆されているが、一致した見解は得られていない。しかしながら、Poole et al. (1991) が、自転車駆動運動中の肺水準での $\dot{V}O_2$ と脚筋の $\dot{V}O_2$ の比較により、 $\dot{V}O_{2SC}$ の86%が活動筋由来であると指摘している通り、高強度運動時の活動筋内の生理・生化学的反応の変化を反映したものであると考えられている。 η は、様々な運動強度において活動筋の内部で起る生理・生化学的反応の変化による化学-機械エネルギー変換過程の機序を反映したものである。高強度運動時に出現する $\dot{V}O_{2SC}$ は、まさにこの筋内の代謝の変化を反映した現象であることが指摘できるため、 η の機序にも深く関連すると推察される。 η を算出するためには $\dot{V}O_2$ の定常状態が成立することが必要であるが、高強度

運動時においては、一定のパワー出力であっても $\dot{V}O_2SC$ の出現により定常状態が成立しない。しかし、この定常値以上の $\dot{V}O_2$ は、単に過剰に消費されたエネルギーを指している訳ではなく、高強度運動によって著しい筋内環境の内乱（乳酸蓄積による代謝性アシドーシス、代謝産物の蓄積、筋温の上昇等）が生じるので、この内乱の程度を軽減するために必要なエネルギーであると考えられる（Migita and Hirakoba 2006, 2007）。したがって、 $\dot{V}O_2SC$ は高強度運動を遂行するために必要なエネルギーを供給する $\dot{V}O_2$ であると想定される。事実、Bangsbo et al. (2001) や Ferguson et al. (2002) は、高強度運動時に生じた $\dot{V}O_2SC$ を消費エネルギーに算入して η を評価しており、本研究でも $\dot{V}O_2SC$ を含んだ計算により η を評価することが妥当であると考えられる。

4-3. 筋収縮特性

4-3-1. 筋収縮速度・頻度

Fenn et al. (1923) は、熱力学的観点から筋のエネルギー消費と筋に対する負荷および出力パワーの関係を検討することにより、等尺性収縮時に発生する熱量（維持熱）と比較して等張性収縮時にはさらに余分の熱量を発生し（短縮熱）、この短縮熱は短縮距離に比例して増大することを示した（Fenn 効果）。このことは、同等な出力パワーであっても高速・高頻度な筋収縮は、出力パワーに対して短縮距離が多くなるため、多くの短縮熱を産生しエネルギー消費が増大することを示唆している。

筋収縮時には、運動神経からのインパルスにより生じた筋細胞膜の活動電位が筋小胞体（Sarcoplasmic reticulum; SR）に伝達され、SR 内部に蓄積されているカルシウムイオン（ Ca^{2+} ）を筋細胞原形質内へ放出させる。これがトリガーとなってア

クチンとミオシン分子の相互作用により張力が発揮されるが、興奮の収まりとともに放出された Ca^{2+} は再び SR に取り込まれる。このように、筋収縮の興奮収縮連関は、クロスブリッジ形成に関わる直接的な張力発揮過程である Contractile process とイオン交換等の直接的な張力発揮には関わらない Noncontractile process から成り、それぞれの過程におけるアクチンとミオシンの相互作用および Ca^{2+} の放出と回収は筋収縮の主なエネルギー消費過程であると述べられている (Szentesi et al. 2001)。Baker et al. (1994) による核磁気共鳴法を用いた研究では、Noncontractile process における ATP 利用率は高頻度収縮においては総 ATP 利用の 40% にも達し、この ATP 供給は解糖系に由来する比率が高いことが示されている。高速・高頻度な筋収縮時には、 Ca^{2+} の放出と回収の回数が増加するため、この直接的には筋の張力発揮に関与しない Noncontractile process における ATP 消費が増大し η の低下を招来することが予測される。Abbate et al. (2001) や Hogan et al. (1998) によるほ乳類の摘出筋を用いた研究や、Bergström and Hultman (1988) や Chasiotis et al. (1987) によるヒトへの電気刺激を用いた研究によって、高頻度筋収縮は低効率であることが示され、Noncontractile process のエネルギー消費に関連づけられている。しかし、ヒトの全身運動を対象にした研究において、筋収縮速度・頻度が η に及ぼす影響や Noncontractile process のエネルギー消費との関連性は十分に検討されていない。したがって、筋収縮速度・頻度の影響を解明するための実験的なモデルを確立し、 η への影響を検証しなければならない。

4-3-2. 筋発揮張力

前述の通り、筋線維は Type I と Type II から構成されるが、筋線維組成の動員比率は、運動強度により異なることが示されている (Sargent 1994)。Henneman et al.

(1965) は、通常の張力発揮において、まずサイズが小さく閾値の低い Type I 線維が含まれる運動単位から優先的に動員される“サイズの原理”を提案した。Ahlquist et al. (1992) は、ペダル回転数が異なり代謝需要量 ($\dot{V}O_2$) が同程度 ($3.9 \text{ l}\cdot\text{min}^{-1}$) の自転車駆動運動時における筋グリコーゲン含有量の変化から、低速度(50 rpm)・高負荷運動は高速度 (100 rpm)・低負荷運動よりも Type II 線維の動員比率が高いことを示した。Gollnick et al. (1974) も isometric 収縮時のグリコーゲン含有量を計測し、低張力では Type I 線維が、高張力では Type II 線維が動員されることを示し、この境界となる運動強度は最大随意収縮 (maximal voluntary contraction; MVC) の 20% 程度であると述べている。

これらの研究からは、高張力発揮運動では、エネルギー効率の低い Type II 線維の動員比率が高まり、結果として η が低下することが予想されるため、全身運動において η に対する発揮張力の影響を検証しなければならない。

4-3-3. 筋収縮様式

ヒトを対象にした η に関する研究は、 P_{ext} 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増大するが、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。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、外側広筋および大腿二頭筋の筋電図 (Electromyogram; EMG) による筋の活動水準 (積分筋電図; iEMG) を測定し、ランニングの η_{delta} (42%) はサイクリング (25%) より高値であることを報告している。さらに、サイクリングでは、すべ

での筋で負荷増大と 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ことから、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。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 (Ettema 2001)。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 に加算されパワーが発揮されるが、弾性エネルギーは $\dot{V}O_2$ に反映されないため、 $\dot{V}O_2$ のみから算出されたエネルギー量だけでは実際の活動筋のエネルギー利用量を低く見積もってしまい、評価された η は高値となると考えられる (Cavagna and Kaneko 1977)。

以上のことから、自転車駆動のような CON のみによる運動と走・跳などの CON と ECC の混在した運動では異なる評価法を採用する必要性が生じ、研究目的に応じた適切な実験的運動モデルを設定しなければならないと考えられる。

5. 筋の機械的効率の機序に関する検討課題

5-1. 内的パワーを考慮した筋の機械的効率の検討

これまで、ヒトを対象にした η の研究は、運動強度（速度・頻度と負荷およびその積である P_{ext} ）の制御と定量化が容易であるということから、自転車駆動運動を用いて行われることが多い。しかし、ペダル回転数（筋収縮速度・頻度）の水準が異なれば、同水準の P_{ext} であっても $\dot{V}O_2$ に大はきな差が生ずるため、 η_{gross} や η_{net} で比較することには慎重にならなければならない。そのため、Stainsby et al. (1980) の指摘したベースラインの問題が検討されているが、 η_{work} では実際に発揮されている P_{int} とそれに相応するエネルギー消費量を差し引いて評価するため、 P_{int}

発揮に関連する重要な要素を見落とすことにつながるかもしれない。 η_{delta} は、 P_{ext} -エネルギー消費量関係の関係式の傾きから η を評価するため、速度の異なる運動にも適応でき、実際に多くの研究で速度の異なる運動の η の比較に用いられている。しかし、 η_{delta} を用いた研究では、パワーの構成要素の一つである力の要素を考慮しないで検討がなされており、重要な問題を見落とす可能性を否定できない。

身体の外にパワーを発揮する (P_{ext} 出力) ためには、必ず四肢の運動 (P_{int} 出力) を伴わなくてはならない。つまり、 P_{ext} 出力は、 P_{int} 出力に負荷が加算されることによって出現するパワー発揮様式であることから、身体運動の η の検討には P_{int} とそれに相応するエネルギー消費量の評価を含めることが望ましいと考えられる。しかし、 P_{int} を含めた観点から η の検討が十分になされているとは言えない。

5-2. 新しいモデルによる筋の機械的効率の複合的要因の検討

パワー発揮は力と速度・頻度の要素から構成されることから、 η もそれらの複合的要因の影響を受けることが予想されるため、様々な要因を総合的に検討しなければならない。*in vivo* で研究課題を検証するためには、予測される要因を誘発する運動モデルを構築し、その要因が与える影響を間接的に検討する方法が考えられる。筋収縮速度・頻度の変化により P_{int} も変化すると考えられるので、速度・頻度の異なる運動を比較するためには、 P_{int} 水準を考慮した実験条件の設定を行わなければならない。そこで、筋発揮張力、筋収縮速度・頻度に基づいた複合的要因を検討するための P_{int} 水準を考慮した新しい実験モデルが必要である。

6. 本研究における実験モデルの設定

前項で示した検討課題を解決するためには、 P_{int} とそれに相応するエネルギー消費量を含む η の評価法を用いなければならないと考えられる。 P_{int} と P_{ext} はそれぞれ独立して算出することが可能なため、本研究では安静時以上のエネルギー消費量に対する P_{tot} ($= P_{int} + P_{ext}$) の比により η を評価した。

また、 η に影響を及ぼすであろう複合的要因を解明するためには、出力パワーを構成する筋発揮張力と筋収縮速度・頻度の両要素の影響を検討しなければならない。さらに、筋収縮速度・頻度の変化には P_{int} の変動を伴うと考えられるため、 P_{int} 水準を考慮した運動強度の設定を可能にする実験モデルを考案しなければならない。

そこで、本研究では、筋発揮張力と筋収縮速度・頻度の水準に依存した P_{int} 、 P_{ext} 水準を変化させる自転車駆動運動モデルにより研究課題を検証した。即ち、実験モデル①：筋発揮張力一定条件にて筋収縮速度・頻度を変化させる、実験モデル②： P_{ext} 一定条件にて筋発揮張力と筋収縮速度・頻度の両者を変化させる、実験モデル③： P_{tot} 一定条件にて筋発揮張力と筋収縮速度・頻度の両者を変化させるという3つの実験モデルを設定した。自転車駆動運動における P_{ext} 出力はエルゴメーターの負荷とペダル回転数の組み合わせにより容易に設定出来る。一方、 P_{int} の設定は、Minetti et al. (2001) により示された P_{int} -ペダル回転数の関係式により可能である。実験モデル③は、脚の筋発揮張力、筋収縮速度・頻度の変化による $P_{int} \cdot P_{ext}$ 水準の変動にも関わらず同等の P_{tot} を出力させる実験モデルであり、自転車駆動運動を用いた先行研究には見られない新しい試みである。

第3章 研究目的および研究課題

筋運動時の発揮張力や収縮速度・頻度は、 P_{int} 、 P_{ext} および P_{tot} 水準を決定し、さらに、生体の化学-機械エネルギー変換過程の様々な要因に影響を与えて、 η 値を変動させると考えられる。本研究では、筋運動時の P_{int} 水準に着目し、筋発揮張力や筋収縮速度・頻度の水準に依存した P_{int} と P_{ext} を変化させる自転車駆動運動モデルを用いた η の変動要因の検討から、マクロな生体の化学-機械エネルギー変換過程への複合的作用機序を解明することを目的とした。この η の変動要因を検証するためには、①摘出筋の生理的指標を *in vitro* で直接的に測定する方法、②運動時の活動筋内の生理的指標を *in vivo* で直接的に測定する方法、③予測される要因を誘発する運動モデルを構築し、その要因が η に与える影響を間接的に検討するなどの方法が考えられる。本研究では③の方法を用いて、 P_{int} 水準を変化させる後述する研究課題を設定し検証した。

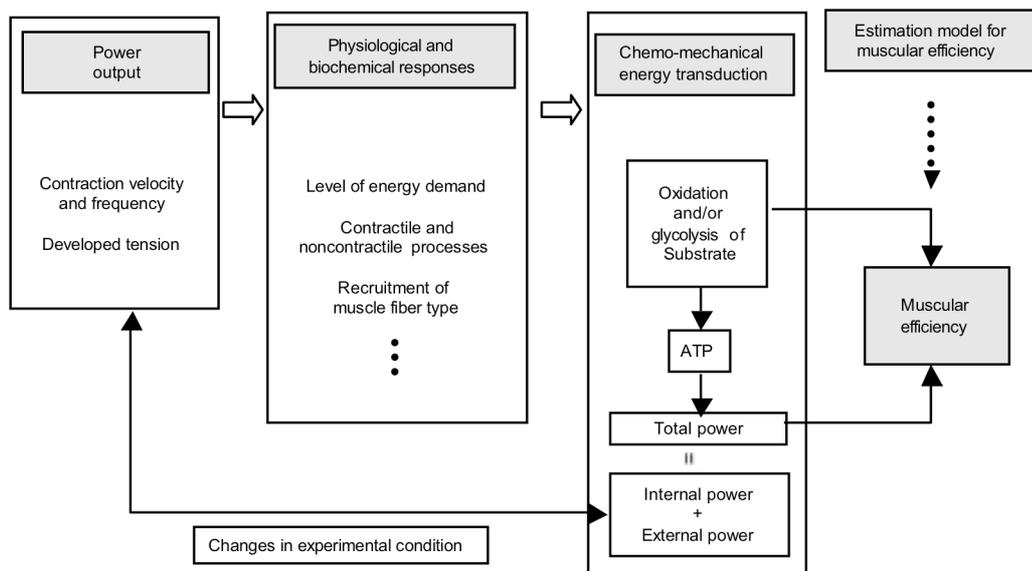


Fig. 3-1. Current study's standing to investigate physiological factors of fluctuation in muscular efficiency by changes in experimental conditions.

本研究の立場は図 3-1 に示した通りである。即ち、 P_{int} 水準に関連する筋発揮張力と筋収縮速度・頻度を変化させた実験条件は、 η 変動の要因であると予想される生理学的反応（ $\dot{V}O_2SC$ の出現、Noncontractile process の ATP 消費の増大、筋線維組成の動員比率の変化）を誘発すると考えられるため、これらの反応に関連する生体の化学-機械エネルギー変換過程の変化が、 η の変動を招来すると予測される。したがって、本実験モデルの運動負荷試験において測定される生理学的変数の検討から、生体の化学-機械エネルギー変換過程の複合的作用機序に関わる仮説の検証が可能であると考えられる。このような立場に基づいて設定した本研究における研究課題は、下記の通りである。

1. 研究課題 I : 無負荷条件でペダル回転数を変化させた自転車駆動運動時のエネルギー消費量 (実験 I)

P_{int} のみを発揮する無負荷条件下でペダル回転数を変化させ、ペダル回転数と $\dot{V}O_2$ の関係から、ペダル回転数と P_{int} およびエネルギー代謝の関係を検討した。

2. 研究課題 II : 負荷一定条件でペダル回転数を変化させた自転車駆動運動時の筋の機械的効率 (実験 II)

実験 I ではペダル回転数の増大による P_{int} の増大がエネルギー代謝に大きく影響することが示されたので、 P_{int} を発揮する無負荷運動に一定の負荷を加算して P_{ext} も出力させた異なるペダル回転数での負荷一定水準の運動テストを設定し、 η に対する筋発揮張力の影響を検証した。

3. 研究課題Ⅲ：外的パワー一定条件でペダル回転数を変化させた自転車駆動運動時の筋の機械的効率（実験Ⅲ）

ペダル回転数と負荷の両者の関係から設定した P_{ext} 一定条件下での運動テストにより、筋収縮速度・頻度が η に及ぼす影響を検証した。

4. 研究課題Ⅳ：総パワー一定条件でペダル回転数を変化させた自転車駆動運動時の筋の機械的効率（実験Ⅳ）

エネルギー消費水準は P_{int} を含む P_{tot} の関数として変化することが確認されたため、Minetti et al. (2001) のモデルを応用した P_{int} 水準を設定する新しい実験モデルにより運動負荷条件を設定した。即ち、異なるペダル回転数における P_{tot} 一定水準の運動テストを設定し、筋発揮張力および筋収縮速度・頻度の両者が η に影響するという仮説を検証した。

第4章 測定方法

1. 実験の概要

本研究では、運動負荷様式として自転車駆動運動を用いて、ペダル回転数と負荷を変化させることにより、 P_{int} と P_{ext} 水準の異なる運動負荷テストから成る4実験を設定した。それぞれの実験では、生理学的指標として、呼気ガス変量、心拍数（HR）、 $[La]_b$ およびEMG信号を測定した。

実験の詳細な設定は次章以降に記載するが、各実験に共通した測定装置および項目、計算方法は以下の通りである。

2. 測定装置および項目

2-1. 運動負荷装置

運動負荷装置として摩擦抵抗式の自転車エルゴメーター（Monark 818E, Crescent AB, Varburg, Sweden）を使用した。各実験の運動負荷強度は、摩擦式のブレーキにより規定される負荷とペダル回転数の組み合わせにより設定した。車輪には磁石とIC-hall センサー（竹井機器社製）からなる電磁スピードメーターが装着され、測定された車輪回転周波数（Hz）と車輪/ペダルの回転比率（3.64）から f （Hz）およびペダル回転数（rpm）を算出した。

2-2. 呼気ガス

肺胞レベルの呼気ガス変量は、自動代謝測定装置（A-E 300S, ミナト医科学）により、全ての運動負荷試験を通してbreath-by-breathで連続して測定した。呼気ガス変量として、換気量（ \dot{V}_E ）、 $\dot{V}O_2$ 、二酸化炭素排出量（ $\dot{V}CO_2$ ）を測定し、そのデー

データを解析のためコンピューターのハードディスクに保存した。自動代謝測定装置は、呼気量および吸気量の流量測定のための熱線流量計とダンベル型O₂濃度計および赤外線吸収型CO₂濃度計から構成される。全ての運動負荷試験の測定前には、2 lのシリンジを用いて流量計を較正した。O₂およびCO₂濃度計は既知濃度の標準ガスを用いて較正した。

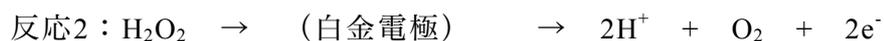
2-3. 心拍数

HRは、無線搬送式の心拍計（S610i, Polar Electro Oy, Finland）により、全ての運動負荷テストを通して30秒毎に測定した。

2-4. 血中乳酸

運動負荷テストの前後に、ヘパリン処理された毛細管により血液標本（25 μl）を指尖から採取し、自動乳酸分析装置（YSI1500 Sport, Yellow Springs Ins., Ohio, USA）により、採血後直ちに[La]_bを測定した。自動分析装置は測定前に5 mmol·l⁻¹の乳酸標準液で較正した。

乳酸の測定原理は、サンプル中の乳酸が固定化酵素（L-ラクテート・オキシターゼ）によって酸化され過酸化水素を発生するが、その過酸化水素は白金電極で酸化されて乳酸濃度に比例する電流を生じるというものである。



2-5. 筋電図

EMG信号を、2極の表面電極（DE-2.1, Bagnoil-4 EMG System, Delsys Inc., Boston, MA, USA）を用いて外側広筋から導出した。電極は、長さ10 mm直径1 mmの銀製のバーが10 mmの間隔で平行に置かれ、皮膚へのアタッチメントを簡素化するようポリカーボネイトで固定された形状をしている。電極装着前には、生体電流に対する電氣的抵抗値を最小限度にするために、その部位の体毛を剃り皮脂をエチルアルコールで取り除いた。各実験において、被験者は同一日に全ての試行を終え、測定開始時に装着された電極は全ての試行終了後に脱着されたため、EMG信号は同一部位から導出された。EMG信号は、1000 Hzでサンプリングされ、A/D変換後（Power Lab/8S, ADInstruments, Australia）コンピューターのハードディスクに保存した。その後、20-500 Hzのバンドパスフィルターを通したEMG信号を解析に用いた。

3. 分析項目の算出方法

3-1. エネルギー消費量の算出

運動に用いられたエネルギー消費量（ E_{exc} ）は、安静時以上の有酸素性（ E_{aro} ）および無酸素性エネルギー消費量（ E_{ana} ）の合計とした。

3-1-1. 有酸素性エネルギー消費量

E_{aro} は、栄養基質が炭水化物と脂質であるとの仮定の下、呼吸交換比（ R ）と $\dot{V}O_2$ ($\ell \cdot \text{min}^{-1}$)からLusk (1924) の示した R -エネルギー消費量関係に基づく次式より算出した。

$$E_{aro} \text{ (W)} = (1.232 \cdot R + 3.815) \cdot \dot{V}O_2 / 0.0143$$

3-1-2. 無酸素性エネルギー消費量

E_{ana} は、運動負荷テスト前後の $[La]_b$ の差から求めた $\Delta [La]_b$ ($\text{mmol}\cdot\ell^{-1}$) から eLa ($\text{mmol}\cdot\ell^{-1}$) を差し引いた値を、一定運動中に蓄積した血中乳酸蓄積量 ($\Delta [La]_{exc}$; $\text{mmol}\cdot\ell^{-1}$) とし、その値とBM (kg) をdi Prampero and Ferretti (1999) の示した計算式に基づく次式に代入し求めた。

$$E_{ana} \text{ (W)} = 1.16 \Delta [La]_{exc} \cdot \text{BM}$$

eLa は、 $\dot{V}O_2$ が定常状態に達する前に蓄積した乳酸として、安静時から無負荷運動時、および無負荷から負荷運動時にかけて増大した $\dot{V}O_2$ (\dot{V}_{SO_2} ; $\text{m}\ell\cdot\text{s}^{-1}$) をCerretelli et al. (1977) の示した次式に代入し、正の値が得られた場合にその値を採用した。

$$eLa \text{ (mmol}\cdot\ell^{-1}\text{)} = -2.4 + 0.14 \dot{V}_{SO_2}$$

3-2. 出力パワーの算出

出力された P_{tot} は、 P_{int} と P_{ext} の合計とした。

P_{int} は、活動筋自身の重心周りの運動に伴う重力および慣性力に打ち勝つために発揮されるパワーとして、BMと f (Hz) からMinetti et al. (2001) のモデルにより算出した。

$$P_{int} \text{ (W)} = 0.153 \text{ BM} \cdot f^3$$

P_{ext} は、ペダルに対して発揮されたパワーとして次式により算出した。

$$P_{ext} \text{ (W)} = 6 f \cdot \text{Load} \cdot g$$

ここで、ペダルの1回転で進む距離は $6 \text{ m}\cdot\text{rev}^{-1}$ であり、Loadは負荷 (kp) 、 g は重力加速度 ($9.8 \text{ m}\cdot\text{s}^{-2}$) である。

PIT (Percentage of P_{int} to P_{tot} ; %) を、 P_{tot} に占める P_{int} の割合として算出した。

$$\text{PIT (\%)} = P_{int} / P_{tot} \cdot 100$$

3-3. 筋の機械的効率の算出

本研究では、 η に影響を与える複合的な要因を検討するためにペダル回転数を変化させた運動モデルを用いた。このようなモデルでは P_{int} の変化が予想されるため、 P_{int} 水準に着目し P_{int} とそれに相応するエネルギー消費量を含む評価法を用いて解析を行った。即ち、 η は安静時以上のエネルギー消費量 (E_{exc}) に対する P_{tot} の割合とした (Cavagna and Kaneko 1979)。

$$\eta (\%) = P_{tot} / E_{exc} \cdot 100$$

4. 統計解析

測定結果は平均値 \pm 標準誤差で示した。同一実験の測定項目間の差は反復測定分散分析法 (ANOVA with repeated measures) により検定し、有意差が得られた場合は Student-Newman-Keuls法により多重比較を行った。2項目間の関連性の検定には最小二乗法による回帰分析を用いた。有意性は5%未満の危険率により判定した。

第 5 章 無負荷条件でペダル回転数を変化させた自転車駆動運動時の エネルギー消費量（実験 I）

1. 目的

P_{int} 水準は、筋収縮速度・頻度条件により変動し、エネルギー代謝にも影響すると考えられる。そこで、実験 I では、 P_{int} のみを出力する無負荷（ $P_{ext}=0$ ）条件下でペダル回転数を変化させ、ペダル回転数と $\dot{V}O_2$ の関係から、ペダル回転数と P_{int} およびエネルギー代謝の関係を明らかにすることを目的とした。

2. 方法

2-1. 被験者

被験者は、21歳から24歳の7名の健康な男子であり、活動的ではあるが定期的なトレーニングは行っていなかった。被験者の身体的特性および有酸素性作業能力は表 5-1 と表 5-2 に示した通りである。被験者には実験の目的、プロトコルおよび考えられる危険性を説明し、全員から書面において実験参加の同意を得た。本研究で用いられた実験プロトコルは九州工業大学大学院生命体工学研究科のヒトを対象とする研究審査（倫理）委員会によって承認された。

2-2. 実験デザイン

全ての運動負荷テストには、第 4 章に示した摩擦抵抗式自転車エルゴメーターを用いた。被験者には、まず最大酸素摂取量（ $\dot{V}O_{2max}$ ）と換気性閾値（Ventilatory threshold; VT）を決定するための漸増負荷最大運動テストを行わせ、その後別の日に 5 種類のペダル回転数での無負荷（0 W）一定運動テストを行わせた。

Table 5-1. Physical characteristics of subjects for Exp. 1 and 4.

Subjects	Age (yr)	Height (cm)	Mass (kg)
1	23	164	58.1
2	22	170	59.8
3	24	168	64.8
4	22	172	76.3
5	21	164	54.1
6	22	178	65.7
7	23	171	69.9
Mean±SEM	22.4±0.4	169.6±1.8	64.1±2.8

Table 5-2. $\dot{V}O_2$ max and ventilatory threshold of subjects for Exp. 1 and 4.

Subjects	$\dot{V}O_2$ max		$\dot{V}O_2@VT$ (mL·min ⁻¹)	% VT
	(mL·min ⁻¹)	(mL·kg ⁻¹ ·min ⁻¹)		
1	2148	37	1400	65
2	2288	38	1500	66
3	3849	59	2200	57
4	3202	42	2100	66
5	2521	47	1800	71
6	2746	42	1750	64
7	2806	40	1800	64
Mean±SEM	2794±220	44±3	1793±109	65±2

$\dot{V}O_2$ max Maximal oxygen uptake, $\dot{V}O_2@VT$ Oxygen uptake at ventilatory threshold, %VT Percentage of oxygen uptake at ventilatory threshold to maximal oxygen uptake.

2-2-1. 漸増負荷最大運動テスト

被験者には、3分間のサドル上での安静後、ペダル回転数 60 rpm の自転車駆動運動を、運動開始後 3分間は無負荷 (0 W)、それ以降は 1分間に 30 W の割合で負荷を漸増し、疲労困憊に至るまで継続して行わせた (図 5-1)。疲労困憊によるテスト終了は、 R 、 $\dot{V}O_2$ のレベリングオフ、被験者の設定ペダル回転数維持の困難度等から総合的に判断した。 $\dot{V}O_2$ max は、テスト中の $\dot{V}O_2$ の最大値とし、VT は、Beaver et al. (1986) の方法に従い、 $\dot{V}CO_2$ および \dot{V}_E が $\dot{V}O_2$ との線形関係から逸脱する点、および $\dot{V}_E/\dot{V}CO_2$ の上昇なく $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$ の上昇が見られる 3 点の共通点とした。

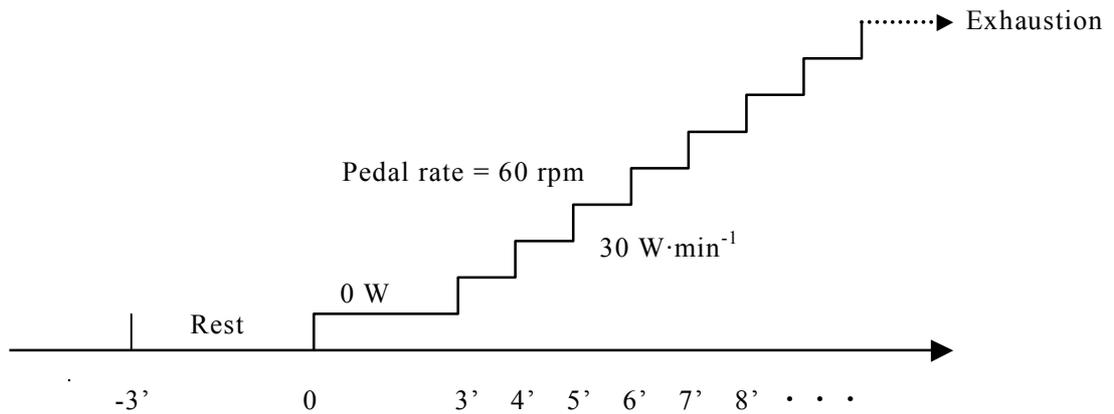


Fig. 5-1. Schematic illustration of the incremental maximal cycling test in Exp.1.

2-2-2. 無負荷一定運動テスト

被験者には、3分間のサドル上での安静後、無負荷（0 W）でペダル回転数の異なる5種類（40、60、80、100および120 rpm）の自転車駆動運動を5分間行わせた（図5-2）。各試行は、同一日に10分の休息を挟み無作為な順序で行った。

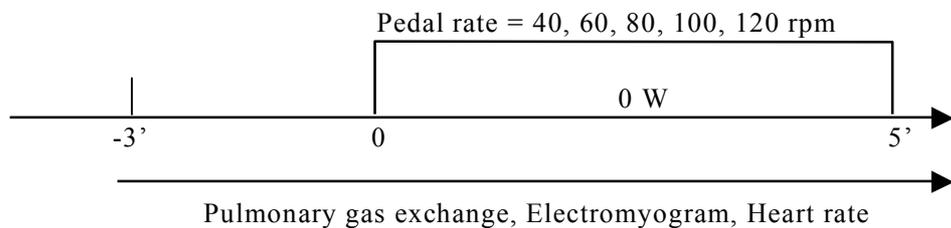


Fig. 5-2. Schematic illustration of the unloaded cycling test in Exp.1.

2-3. 測定項目

両運動負荷テストにおいて、第3章に示した通り、運動中には呼気ガスを breath-by-breath で連続して測定し、HRを30秒毎に測定した。また、自転車エルゴメーターの車輪に装着したIC-hall センサーにより車輪回転周波数（Hz）を測定し、 f （Hz）とペダル回転数（rpm）を算出した。

さらに、無負荷一定運動テストでは、EMG信号を各運動前の10秒間および運動中に1000 Hzで連続してサンプリングした。

2-4. 分析項目の算出

呼気ガス変量の測定値は、安静時においては1分目～2分目の1分間を、運動時には運動開始後4分目～終了までの1分間の値を平均化した。ペダル回転数も呼気ガスと同じ区間の測定値を平均化した。また、第3章に示した方法により、 P_{int} を算出した。EMGも同様な区間の1分間の値を積分し（iEMG）、各被験者の40 rpmの値を基準に標準化した。

3. 結果

図5-3には無負荷一定運動テストの $\dot{V}O_2$ の変化を、表5-3にはペダル回転数の実測値と呼気ガス変量の平均値を示した。安静時に、 $\dot{V}O_2$ と R は全てのペダル回転数の間で同程度の値が観察された。無負荷運動時の $\dot{V}O_2$ は、40 rpmと60 rpmの間を除く全てのペダル回転数の間に有意差が認められた。 $\dot{V}O_2$ はペダル回転数の増加に伴って増大したが、ペダル回転数と $\dot{V}O_2$ の増大の程度は一定ではなく、ペダル回転数の増加に伴い $\dot{V}O_2$ の増大の程度が急増する傾向が認められた。

図5-4-Aに示した通り、 $\dot{V}O_2$ はペダル回転数の2次関数として80 rpmを超えると急激に増大する傾向が認められた ($y = 945.11 - 21.908x + 0.205x^2$, $R^2 = 0.998$)。 P_{int} もペダル回転数の2次関数として増加した ($y = 22.8 - 0.930x + 0.0116x^2$, $R^2 = 1.0$) (図5-4-B)。一方、図5-5の通り、 $\dot{V}O_2$ と P_{int} の間には直線関係 ($y = 250 + 12.9x$, $R^2 = 0.957$) が認められた。

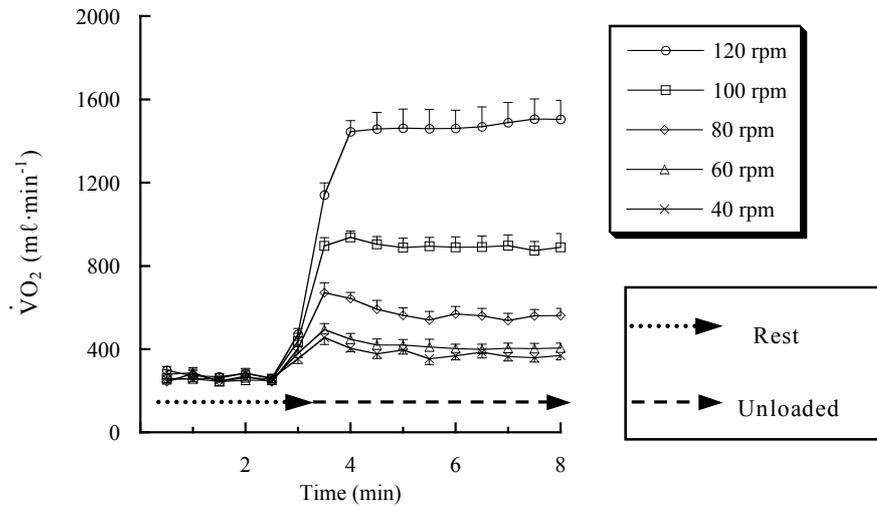


Fig. 5-3. Changes in oxygen uptake at rest and during unloaded cycling.

Table 5-3. Measured pedal rate and cardio-respiratory variables.

	40 rpm	60 rpm	80 rpm	100 rpm	120 rpm
MPR_{unloaded} (rpm)	44±0.8	64±1.2 ^a	84±0.5 ^{a, b}	106±0.8 ^{a, b, c}	128±0.5 ^{a, b, c, d}
$\dot{V}O_{2 \text{ rest}}$ (ml·min ⁻¹)	273±15	247±14	259±18	254±12	275±15
$\dot{V}O_{2 \text{ unloaded}}$ (ml·min ⁻¹)	364±17	404±23	560±33 ^{a, b}	882±53 ^{a, b, c}	1506±94 ^{a, b, c, d}
% $\dot{V}O_{2 \text{ max unloaded}}$	13.3±0.7	14.8±0.9	20.4±1.1 ^{a, b}	32.2±1.9 ^{a, b, c}	54.9±3.2 ^{a, b, c, d}
R_{rest}	0.83±0.02	0.84±0.01	0.82±0.02	0.82±0.02	0.83±0.02
R_{unloaded}	0.85±0.01	0.85±0.01	0.87±0.01	0.88±0.02	0.99±0.02 ^{a, b, c, d}

MPR_{unloaded} Measured pedal rate during unloaded cycling, $\dot{V}O_{2 \text{ rest}}$ Oxygen uptake at rest, $\dot{V}O_{2 \text{ unloaded}}$ Oxygen uptake during unloaded cycling, % $\dot{V}O_{2 \text{ max unloaded}}$ Percentage of maximal oxygen uptake during unloaded cycling, R_{rest} Respiratory exchange ratio at rest, R_{unloaded} Respiratory exchange ratio during unloaded cycling, ^a Significantly different from 40 rpm, ^b Significantly different from 60 rpm, ^c Significantly different from 80 rpm, ^d Significantly different from 100 rpm.

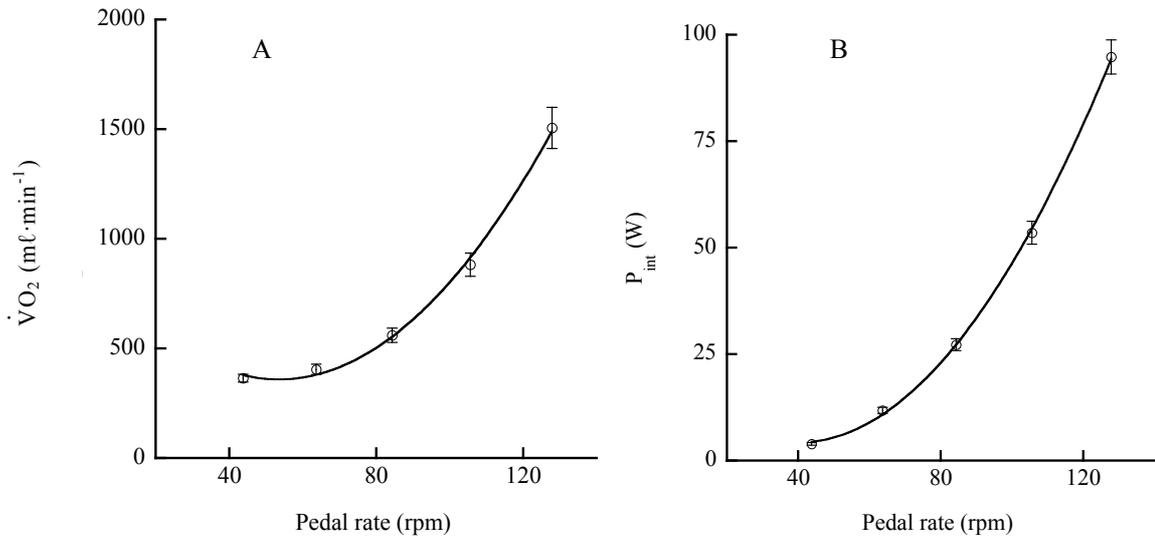


Fig. 5-4. Relationships among oxygen uptake (A), internal power (B) and measured pedal rate during unloaded cycling.

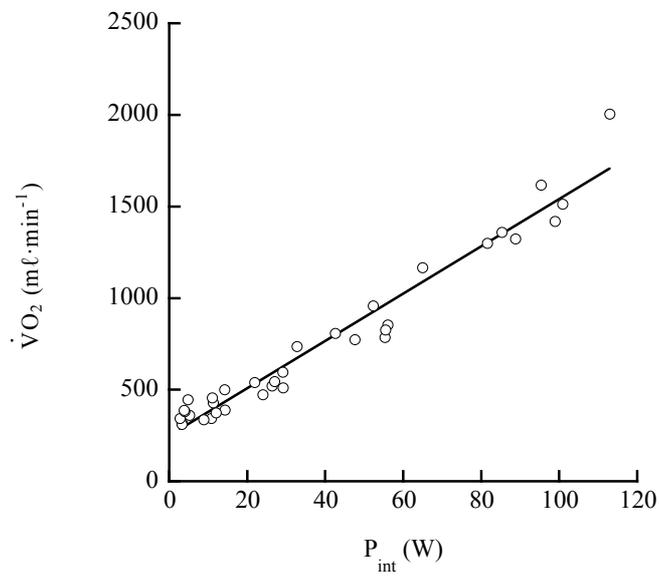


Fig. 5-5. Relationship between oxygen uptake and internal power during unloaded cycling.

iEMGは40 rpmの値を基準に標準化し、図5-6-A, Bに示した。 $\dot{V}O_2$ と同様に、iEMGとペダル回転数の間には2次関数的な関係 ($y = 1426.7 - 47.3x + 0.41x^2, R^2 = 0.996$) が、 P_{int} との間には直線関係 ($y = -132.1 + 22.5x, R^2 = 0.975$) が認められた。

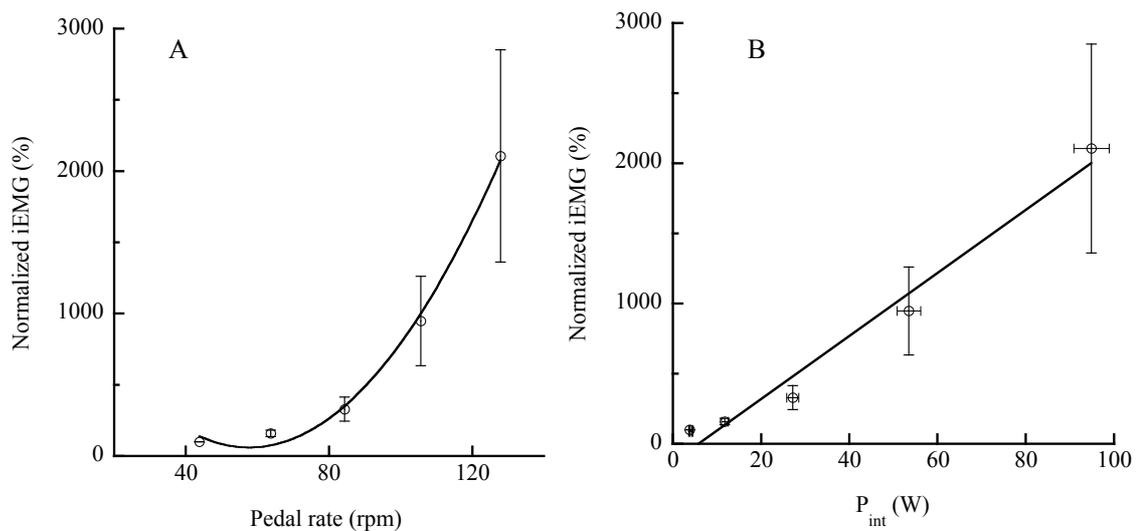


Fig. 5-6. Relationships among normalized iEMG, measured pedal rate (A) and internal power (B) during unloaded cycling.

4. 考察

4-1. $\dot{V}O_2$ とペダル回転数の関係

実験 I で設定された40~120 rpmの各ペダル回転数において観察された $\dot{V}O_2$ は、安静時には同程度の値であったが、運動開始とともに急増し、負荷運動中は一定の安定した値を示した (図5-3)。 $\dot{V}O_2$ の水準はペダル回転数の増加に伴い増大したが、その程度はペダル回転数の増加と等しい割合ではなかった。即ち、40 rpmから60 rpmにかけての $\dot{V}O_2$ の差は僅かであったが、80rpmを超えるとその差は顕著になる傾向を示した。Zoladz et al. (1998a) は、本研究と同様の40 rpm~120 rpmの

5種類のペダル回転数を用いて、 $\dot{V}O_2$ の変化を測定している。彼らの研究では、全ての回転数において同等の P_{ext} 条件が用いられたため本研究と比較すると高水準の $\dot{V}O_2$ であったが、ペダル回転数と $\dot{V}O_2$ の変化の様相は本研究と一致した傾向であった。これより、実験 I で観察されたペダル回転数と $\dot{V}O_2$ の関係は、直線関係ではないと予測された。実際に、 $\dot{V}O_2$ はペダル回転数に対して2次関数的関係を示し、80 rpm以上では急激に増大することが確認された ($y = 945.11 - 21.908x + 0.205x^2$, $R^2 = 0.998$, 図5-4-A)。これは先行研究 (Coast and Welch 1985, Foss and Hallén 2004, Seabury et al. 1977) とも一致する知見であり、実験 I では無負荷自転車駆動運動において、 $\dot{V}O_2$ はペダル回転数の増加に伴い急激に増大する傾向を示すことが確認された。

4-2. 内的パワーとペダル回転数の関係

実験 I で設定された無負荷一定運動では、 P_{ext} の出力は0 Wである。したがって、ペダル回転数の増加に伴う $\dot{V}O_2$ の急激な増加は P_{int} の増加によるものと考えられる。そこで、Minetti et al. (2001) のモデルに従って P_{int} を算出し、ペダル回転数の関数として回帰したところ、前項で示した $\dot{V}O_2$ と同様に2次関数的な関係が示された ($y = 22.8 - 0.930x + 0.0116x^2$, $R^2 = 1.0$, 図5-4-B)。つまり、 $\dot{V}O_2$ と同様に P_{int} は、80 rpmを超える高いペダル回転数では急激に増大することが確認された。

4-3. $\dot{V}O_2$ と内的パワーの関係

$\dot{V}O_2$ と P_{int} は、共にペダル回転数に対して2次関数的な関係が示されたため、 $\dot{V}O_2$ - P_{int} 関係を検討すると、この両者の間には直線的な関係が認められた ($y = 250 + 12.9x$, $R^2 = 0.957$, 図5-5)。多くの先行研究において、 $\dot{V}O_2$ と P_{ext} は直線関係にある

ことが示されているが (Davis et al. 1982、Hansen et al. 1988、Martin et al. 2002、Hintzy-Cloutier et al. 2003)、無負荷運動にて発揮された P_{int} とその $\dot{V}O_2$ においても同様な関係が確認された。この $\dot{V}O_2$ - P_{int} の関係式の傾き、つまり $\Delta \dot{V}O_2 / \Delta P_{int}$ (約 $13 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{W}^{-1}$) は、自転車駆動運動における P_{int} の O_2 コストを示すものである。これは、先行研究 (Chen et al. 1999、Jones et al. 2004、Koga et al. 2005) で報告されている P_{ext} の O_2 コスト (約 $10 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{W}^{-1}$) よりも高い値であった。このことは、高 P_{int} 水準の運動では、 P_{int} の高い O_2 コストが運動全体 (P_{tot}) の O_2 コストを押し上げる可能性があることを示唆している。

以上の結果から、自転車駆動運動時のエネルギー代謝において、 P_{int} 水準が大きく影響することが指摘できる。したがって、 P_{int} は η にも大きな影響を及ぼすと考えられ、様々な P_{int} 水準における更なる検討の必要性が示された。

4-4. 筋活動量

iEMG は、筋活動の総量を表すと考えられるが、無負荷運動時の iEMG は、ペダル回転数と P_{int} に対して $\dot{V}O_2$ と同様な傾向を示した。即ち、ペダル回転数の増加に対して 2 次関数的に増大し (図 5-6-A)、 P_{int} の増加に対して直線的に増大した (図 5-6-B)。Scheuermann et al. (2002) や Bijiker et al. (2002) により、自転車駆動運動時の外側広筋から導出した EMG 活動水準は、 P_{ext} の増加に伴い直線的に増大したことが報告されている。これは、出力パワーの増加に関連する筋活動の増大が、 $\dot{V}O_2$ の増加を招来することを示しているが、実験 I の結果は、発揮されたパワーが P_{int} であっても同様のメカニズムに支配されていることを示唆するものである。したがって、ペダル回転数の増加に伴い、急激に増大する P_{int} に関連する筋活動の増大が代謝需要量の増加を引き起こし、 $\dot{V}O_2$ の急激な増大を招来したと推察される。

5. 要約

実験 I では、無負荷 ($P_{ext}=0$) 条件下でペダル回転数を変化させ (40、60、80、100 および 120 rpm)、ペダル回転数と $\dot{V}O_2$ の関係から、ペダル回転数と P_{int} およびエネルギー代謝の関係を明らかにすることを目的に、無負荷一定運動テストを実施した。

$\dot{V}O_2$ の水準はペダル回転数の増加に伴い増大したが、その程度は、ペダル回転数の増加に従って大きくなる傾向が示された (図 5-3)。さらに、 $\dot{V}O_2$ はペダル回転数に対して 2 次関数的に増大する (特に 80 rpm 以上) こと (図 5-4-A)、および、Minetti et al. (2001) のモデルに従って算出された P_{int} も、同様にペダル回転数の関数として 2 次関数的な関係を示すこと (図 5-4-B) が確認された。 $\dot{V}O_2$ - P_{int} 間には、先行研究において認められている $\dot{V}O_2$ - P_{ext} 関係同様に、直線的な関係が認められた (図 5-5)。この関係式の傾き (約 $13 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{W}^{-1}$) は、自転車駆動運動における P_{int} の O_2 コストを示すものといえ、先行研究 (Chen et al. 1999、Jones et al. 2004、Koga et al. 2005) で報告されている P_{ext} の O_2 コスト (約 $10 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{W}^{-1}$) よりも高い値であった。

また、iEMG もペダル回転数の関数として 2 次関数的な関係が示され (図 5-6-A)、 P_{int} との間には直線的な関係が認められた (図 5-6-B)。これは、ペダル回転数の増加に伴い、急激に増大した筋活動が代謝需要量の増加を引き起こし、 $\dot{V}O_2$ の急激な増大を招来したことを意味すると考えられる。

以上の結果から、実験 I で実施した無負荷自転車駆動運動において、 P_{int} は、ペダル回転数の増加に伴い急激に増大し、 P_{int} 水準は、特に 80 rpm 以上の高いペダル回転数では、エネルギー代謝に大きく影響することが示された。

第6章 負荷一定条件でペダル回転数を変化させた自転車駆動運動時の筋の機械的効率（実験Ⅱ）

1. 目的

実験Ⅰより、 P_{int} はエネルギー代謝に大きな影響を及ぼすことが確認されたことから、 P_{int} 水準の高低は η の変動を招来すると予想される。そこで、実験ⅡからⅣでは、様々な負荷とペダル回転数の設定により P_{int} 水準を変化させた運動負荷テストを実施し、 η の複合的作用機序を解明したい。

実験Ⅰからは、ペダル回転数の増加に伴い P_{int} は2次関数的に増大することが確認され、 P_{int} の O_2 コストは P_{ext} のそれよりも高い値であると示唆された。このことから、自転車駆動運動時には P_{ext} 出力を伴う負荷運動であっても、高いペダル回転数では P_{int} が急増し、その P_{int} の高い O_2 コストが運動全体（ P_{tot} ）の O_2 コストを増加させることが予測される。そこで、実験Ⅱでは、 P_{int} のみを出力する無負荷条件に一定の負荷を加算することにより P_{ext} も出力させた負荷一定条件においてペダル回転数を変化させる一定運動テストを設定し、筋発揮張力が η に及ぼす影響を検証した。

2. 方法

2-1. 被験者

被験者は、18歳から25歳の9名の健康な男子であり、活動的ではあるが定期的なトレーニングは行っていなかった。被験者の身体的特性および有酸素性作業能力は表6-1と表6-2に示した通りである。被験者には実験の目的、プロトコルおよび考えられる危険性を説明し、全員から書面において実験参加の同意を得た。本研究で用いられた実験プロトコルは九州工業大学大学院生命体工学研究科のヒトを対

象とする研究審査（倫理）委員会によって承認された。

Table 6-1. Physical characteristics of subjects for Exp. 2 and 3.

Subjects	Age (yr)	Height (cm)	Mass (kg)
1	23	165	61.3
2	19	173	64.8
3	18	170	57.7
4	19	169	52.4
5	25	168	65.7
6	19	173	66.9
7	19	169	64.9
8	21	181	64.4
9	23	165	65.3
Mean±SEM	20.7±0.8	170.3±1.6	62.6±1.6

Table 6-2. $\dot{V}O_2$ max and ventilatory threshold of subjects for Exp. 2 and 3.

Subjects	$\dot{V}O_2$ max		$\dot{V}O_2@VT$ ($\text{m}\ell \cdot \text{min}^{-1}$)	% VT
	($\text{m}\ell \cdot \text{min}^{-1}$)	($\text{m}\ell \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$)		
1	2437	40	1500	62
2	3038	47	2000	66
3	3120	54	2100	67
4	2998	57	1650	55
5	3363	51	2000	59
6	3411	51	1800	53
7	3138	48	1700	54
8	2815	44	1750	62
9	2485	38	1500	60
Mean±SEM	2978±115	48±2	1778±73	60±2

Abbreviations see for Table 5-2.

2-2. 実験デザイン

全ての運動テストには、第 4 章に示した摩擦抵抗式の自転車エルゴメーターを使用した。被験者には、まず $\dot{V}O_2\max$ および VT 決定のための漸増負荷最大運動テストを行わせた後、別の日に後述する 3 種類のペダル回転数での負荷一定 (1 kp) 運動テストを行わせた。

2-2-1. 漸増負荷最大運動テスト

被験者には、3 分間のサドル上での安静後、ペダル回転数 80 rpm の自転車駆動運動を、運動開始後 3 分間は無負荷 (0 W)、それ以降は 1 分間に 20 W の割合で負荷を漸増し、疲労困憊に至るまで継続して行わせた (図 6-1)。疲労困憊の判定基準、 $\dot{V}O_2\max$ および VT の判定は、第 5 章 2-2-1 に示した通りの方法で行った。

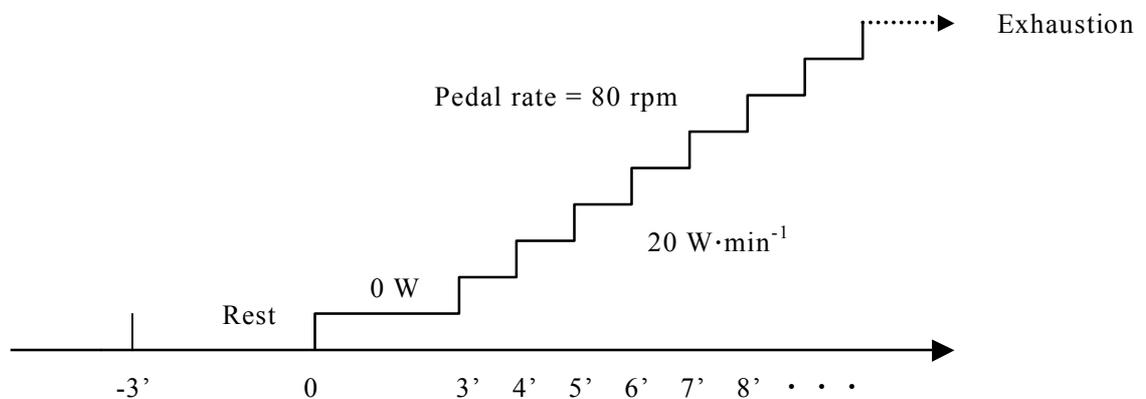


Fig. 6-1. Schematic illustration of the incremental maximal cycling test in Exp. 2.

2-2-2. 負荷一定運動テスト

実験 II ~ IV における運動負荷テストの設定は、基本的に実験 I で行った 5 種類のペダル回転数から低速 (40 rpm)、中速 (80 rpm) および高速 (120 rpm) の 3 種

類を抽出し、換気性閾値（VT）水準以下のエネルギー消費水準となる運動負荷条件を設定した。ただし、実験Ⅱにおいては、一定水準の負荷（1 kp）条件下で且つ VT 水準以下とするためには、高速条件を 100 rpm に留める必要があったため、低速を 40 rpm、高速を 100 rpm および中速を両者の中間である 70 rpm とした。それぞれの運動テストは、3 分間のサドル上での安静後、3 分間の無負荷運動、続いて 4 分間の負荷運動から構成された（図 6-2）。各試行は 30 分以内の休息を挟み、無作為な順序で行った。運動テストの 3 種類のペダル回転数条件下における設定した負荷と仕事量（ P_{int} , P_{ext} , P_{tot} ）は表 6-3 に示した通りである。

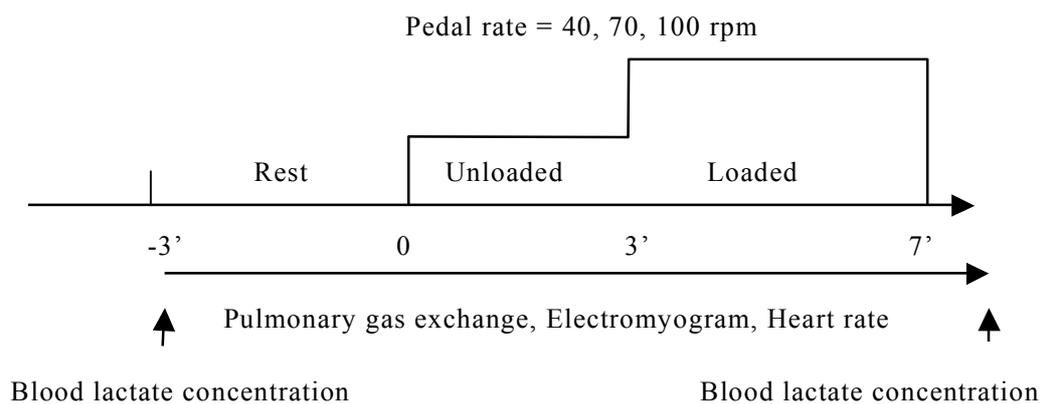


Fig. 6-2. Schematic illustration of the constant-load cycling test under a same load level.

Table 6-3. Target pedal rate, load and power output.

Target pedal rate (rpm)	40	70	100
Load (kp)	1.0	1.0	1.0
Target P_{int} (W)	3±0.1	15±0.4	44±1.1
Target P_{ext} (W)	39	69	98
Target P_{tot} (W)	42±0.1	84±0.4	142±1.1

Target P_{int} Target internal power, Target P_{ext} Target external power, Target P_{tot} , Target total power.

2-3. 測定項目

両運動負荷テストにおいては、第3章に示した通り、運動中に呼気ガスを breath-by-breath で連続して測定し、HRを30秒毎に測定した。また、自転車エルゴメーターの車輪に装着したIC-hall センサーにより車輪回転周波数 (Hz) を測定し、 f (Hz) とペダル回転数 (rpm) を算出した。

さらに、負荷一定運動テストでは、EMG信号を各運動前の10秒間および運動中に、1000 Hzで連続してサンプリングした。運動テストの前後には、血液標本を指尖から採取し、 $[La]_b$ を測定した。

2-4. 分析項目の算出

呼気ガス変量の測定値は、安静時においては1分目～2分目の1分間を、無負荷運動時においては無負荷運動開始後1分目～2分目までの1分間、負荷運動時においては負荷運動開始後2分目～運動終了の2分間の値を平均化し、 E_{aro} を算出した。また、運動テスト前後の $[La]_b$ の差分から $\Delta [La]_b$ を求め、第3章に示した通り E_{ana} を算出した。ペダル回転数も呼気ガスと同じ区間に測定された値を平均化した。以上の測定値から、第3章に示した方法により P_{int} 、 P_{ext} 、 P_{tot} および η を算出した。EMGも、呼気ガス変量と同様に負荷運動開始後2分目～運動終了の2分間の値を積分し (iEMG)、各被験者の40 rpmの値を基準に標準化した。

3. 結果

表6-4には負荷一定運動テストにおけるペダル回転数を示した。設定よりもやや高い回転数であったが安定した値が観察された。図6-3には $\dot{V}O_2$ の変化を、表6-5には呼気ガス変量の平均値を示した。それぞれのペダル回転数における $\dot{V}O_2$ は、安静時に

は同等の値が観察され、無負荷運動時にはそれぞれのペダル回転数に応じて増大した。しかし、ペダル回転数と $\dot{V}O_2$ の増大の程度は一定ではなく、70 rpm~100 rpmにかけて $\dot{V}O_2$ は大きく増大した。HRも $\dot{V}O_2$ と同様な増加傾向を示した。

Table 6-4. Measured pedal rate during unloaded and loaded cycling.

	40 rpm	70 rpm	100 rpm
MPR _{unloaded} (rpm)	43±1.0	74±0.4 ^a	105±0.8 ^{a, b}
MPR _{loaded} (rpm)	42±0.4	71±0.2 ^a	102±0.3 ^{a, b}

MPR_{unloaded} Measured pedal rate during unloaded cycling, MPR_{loaded}, Measured pedal rate during loaded cycling, ^a Significantly different from 40 rpm, ^b Significantly different from 70 rpm.

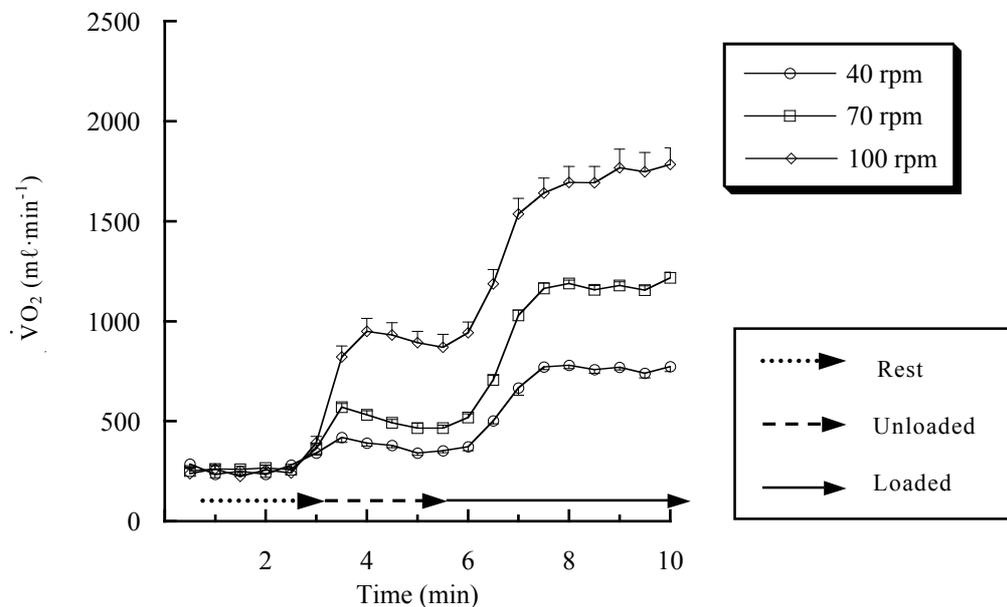


Fig. 6-3. Changes in oxygen uptake at rest, and during unloaded and loaded cycling.

Table 6-5. Cardio-respiratory variables.

	40 rpm	70 rpm	100 rpm
$\dot{V}O_{2\text{ rest}}$ ($\text{m}\ell \cdot \text{min}^{-1}$)	242±13	263±10	259±8
$\dot{V}O_{2\text{ unloaded}}$ ($\text{m}\ell \cdot \text{min}^{-1}$)	360±8	479±16 ^a	960±39 ^{a, b}
% $\dot{V}O_{2\text{ max unloaded}}$	12.3±0.6	16.3±0.9 ^a	31.9±2.2 ^{a, b}
$\dot{V}O_{2\text{ loaded}}$ ($\text{m}\ell \cdot \text{min}^{-1}$)	763±14	1177±17 ^a	1831±29 ^{a, b}
% $\dot{V}O_{2\text{ max loaded}}$	25.9±1.1	40.0±1.8 ^a	60.8±2.9 ^{a, b}
R_{rest}	0.81±0.02	0.83±0.02	0.84±0.02
R_{unloaded}	0.88±0.02	0.88±0.03	0.86±0.02
R_{loaded}	0.80±0.02	0.90±0.02 ^a	1.02±0.02 ^{a, b}
HR _{rest} (beat min ⁻¹)	71±3	73±3	69±3
HR _{unloaded} (beat min ⁻¹)	74±3	77±3	99±4 ^{a, b}
HR _{loaded} (beat min ⁻¹)	90±3	107±4 ^a	136±5 ^{a, b}

$\dot{V}O_{2\text{ loaded}}$ Oxygen uptake during loaded cycling, % $\dot{V}O_{2\text{ max loaded}}$ Percentage of maximal oxygen uptake during loaded cycling, R_{loaded} Respiratory exchange ratio during loaded cycling, HR_{rest} Heart rate at rest, HR_{unloaded} Heart rate during unloaded cycling, HR_{loaded} Heart rate during loaded cycling, ^a Significantly different from 40 rpm, ^b Significantly different from 70 rpm, Abbreviations see for Table 5-3.

Table 6-6. Parameters related to blood lactate.

	40 rpm	70 rpm	100 rpm
[La] _{b pre} ($\text{mmol} \cdot \ell^{-1}$)	1.0±0.1	0.9±0.1	0.7±0.0
[La] _{b post} ($\text{mmol} \cdot \ell^{-1}$)	1.5±0.2	1.7±0.2	3.8±0.4 ^{a, b}
$\Delta[\text{La}]_b$ ($\text{mmol} \cdot \ell^{-1}$)	0.6±0.2	0.9±0.2	3.0±0.4 ^{a, b}
eLa ($\text{mmol} \cdot \ell^{-1}$)	0	0	0
$\Delta[\text{La}]_{\text{exc}}$ ($\text{mmol} \cdot \ell^{-1}$)	0.6±0.2	0.9±0.2	3.0±0.4 ^{a, b}

[La]_{b pre} Blood lactate concentration at pre-exercise test, [La]_{b post} Blood lactate concentration at post-exercise test, $\Delta[\text{La}]_b$ Blood lactate accumulation, eLa Early lactate accumulation, ^a Significantly different from 40 rpm, ^b Significantly different from 70 rpm.

表6-6には血中乳酸に関する変数を示した。 $\Delta[\text{La}]_{\text{exc}}$ は、40 rpmと70 rpmの間には有意差は認められなかったが、100 rpmでは40 rpmおよび70 rpmに比較して有意に高い値が観察された。負荷一定運動テストにおいて、eLaの出現は確認されなかった。

図6-4には、3種類のペダル回転数（40、70および100 rpm）における出力パワーを示した。 P_{int} は、それぞれ 3 ± 0.1 W、 17 ± 1.1 Wおよび 48 ± 1.3 W、 P_{ext} は、それぞれ 41 ± 0.3 W、 71 ± 1.2 Wおよび 100 ± 0.3 W、 P_{tot} は、それぞれ 44 ± 0.4 W、 88 ± 2.2 Wおよび 148 ± 1.2 Wであり、 P_{ext} は、ペダル回転数の増加に伴い直線的な増加の傾向を示したが、 P_{int} は70 rpmから100 rpmにかけて大きく増大した。PITは、それぞれ $7\pm 0.2\%$ 、 $19\pm 0.7\%$ および $32\pm 0.6\%$ であり、ペダル回転数の増加に従って増大したが、最も高い100 rpmであっても P_{int} は P_{tot} の3割程度の水準であった（図6-5）。

図6-6には、40、70および100 rpmにおけるエネルギー消費量を示した。 E_{aro} は、それぞれ 174 ± 4 W、 317 ± 7 Wおよび 556 ± 13 W、 E_{ana} は、それぞれ 10 ± 3 W、 17 ± 5 Wおよび 52 ± 8 W、 E_{exc} は、それぞれ 184 ± 5 W、 333 ± 9 Wおよび 608 ± 19 Wであり、 E_{exc} は、ペダル回転数の増加に伴って増大した。

40、70および100 rpmのそれぞれのペダル回転数における η は、 $23.9\pm 0.6\%$ 、 $26.4\pm 0.8\%$ および $24.5\pm 1.0\%$ であり、ペダル回転数間に有意差は認められなかった（図6-7）。

iEMGは、ペダル回転数の増加に伴い有意に増大した。一方、 $i\text{EMG}/P_{\text{tot}}$ はペダル回転数の増加に伴い減少したが、3試行間に有意差は認められなかった（図6-8-A, B）。

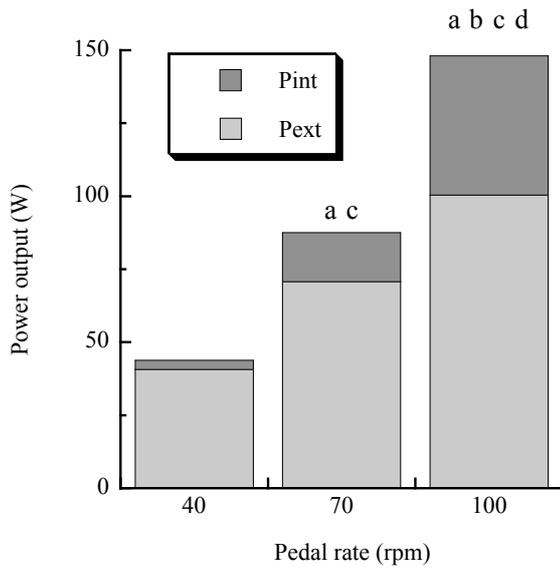


Fig. 6-4. Comparison of power output.

a: Significantly different from 40 rpm in internal power,
 b: Significantly different from 70 rpm in internal power,
 c: Significantly different from 40 rpm in external power,
 d: Significantly different from 70 rpm in external power.

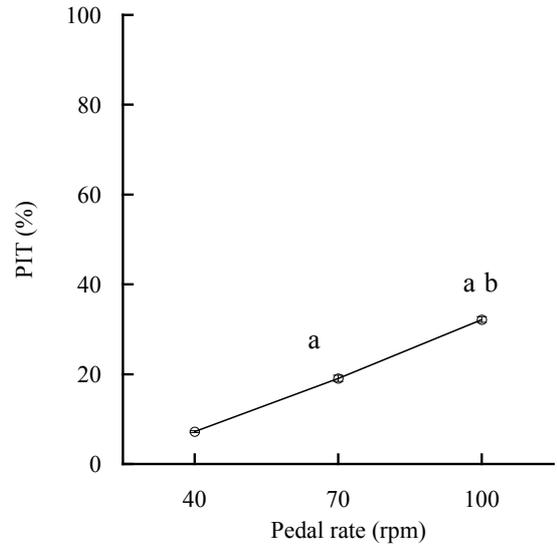


Fig. 6-5. Percentage of internal power to total power.

a: Significantly different from 40 rpm in PIT,
 b: Significantly different from 70 rpm in PIT.

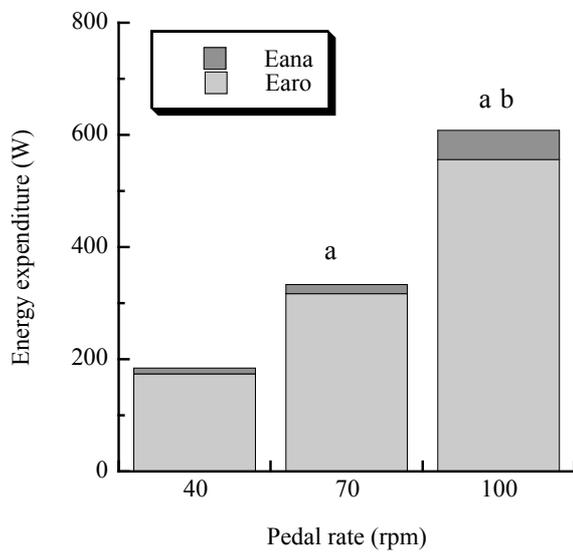


Fig. 6-6. Comparison of energy expenditure.

a: Significantly different from 40 rpm in energy for exercise,
 b: Significantly different from 70 rpm in energy for exercise.

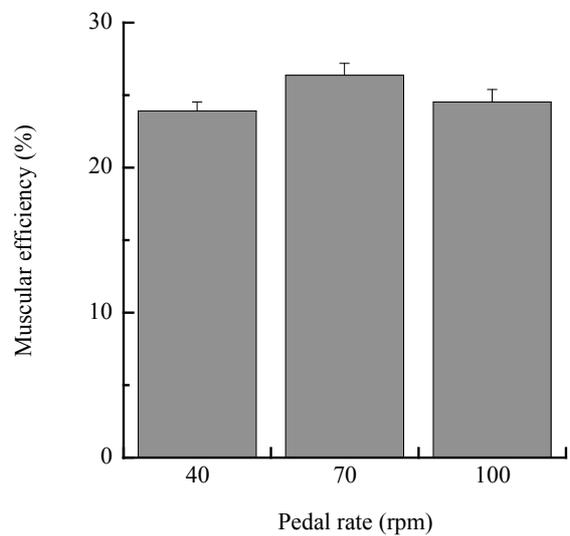


Fig. 6-7. Comparison of muscular efficiency.

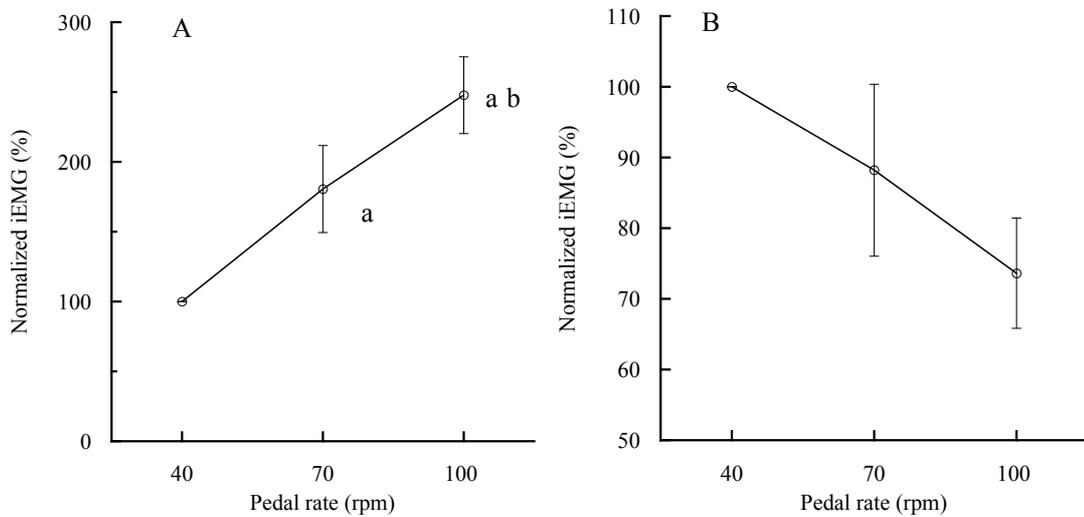


Fig. 6-8. Relationships among normalized iEMG (A), normalized iEMG per total power (B) and pedal rate, a: Significantly different from 40 rpm, b: Significantly different from 70 rpm.

4. 考察

負荷一定運動テストにおける3試行を比較すると、 $\dot{V}O_2$ は無負荷運動時にはそれぞれのペダル回転数に応じて増加したが、ペダル回転数と $\dot{V}O_2$ の増加の程度は一定ではなく、70から100 rpmにかけて $\dot{V}O_2$ は大きく増加した（図6-3）。 P_{ext} はペダル回転数の増加に伴い直線的に増大したが、 P_{int} は70から100 rpmにかけて大きく増大したため（図6-4）、この P_{int} の増大が無負荷運動時の $\dot{V}O_2$ の増大に関連すると考えられる。最も高いペダル回転数であった100 rpmでもエネルギー消費水準は60.8% $\dot{V}O_{2max}$ とほぼVTに一致する水準であったが、100 rpmでは他の2試行と比較して有意に高い $\Delta [La]_{exc}$ が観察され、エネルギー消費水準以外の乳酸の生成要因の存在の可能性も示唆される。実験IIの3試行は、負荷を除く、 P_{int} 、 P_{ext} 、 P_{tot} 、PIT、 E_{exc} およびペダル回転数の全てが異なる条件であったが、各試行間の η に有意差は認められなかった。これは、 η に対して筋発揮張力の要素が大きな影響を及ぼしている可能性を示唆す

ると考えられる。

5. 要約

実験Ⅱでは、一定の負荷条件下（1kp）で、筋発揮張力が η に及ぼす影響を明らかにすることを目的に、負荷一定条件における3種類のペダル回転数（40、70および100 rpm）の実験モデルを設定した。

$\dot{V}O_2$ はペダル回転数に伴って増大したが、両者の増大の程度は一定ではなく、高いペダル回転数において $\dot{V}O_2$ は著しく増大した。実験Ⅱの3試行は、負荷を除く、 P_{int} 、 P_{ext} 、 P_{tot} 、PIT、 E_{exc} およびペダル回転数の全てが異なる条件であったが、各試行間の η に有意差は認められなかったことは、筋発揮張力が η 決定の重要な影響因子である可能性が想定された。

第7章 外的パワー一定条件でペダル回転数を変化させた自転車駆動運動時の筋の機械的効率（実験Ⅲ）

1. 目的

実験Ⅱの負荷一定条件でペダル回転数を変化させた3試行において、 η に有意差は認められず、 η に影響を与える要因として筋発揮張力の重要性が示唆された。一方、先行研究では、負荷一定条件で速度を変化させると、高ペダル回転数で η_{gross} や η_{net} は著しく低下することが示されており（Böning et al. 1984, Gaesser and Brooks 1975, Samozino et al. 2006）、真の η 値とは大きく乖離する可能性が指摘される。このため、エネルギー消費量と P_{ext} の変化分から η を算出する η_{delta} が考案され（Donovan and Brooks 1977）、この η_{delta} を用いた研究では高ペダル回転数でも妥当な η 値が得られている（Martin et al. 2002, Sidossis et al. 1992）。しかし、 η_{delta} の評価の着眼点である一定の P_{ext} の変化に対するエネルギー消費量の変化に関して考えると、異なるペダル回転数における一定の P_{ext} の変化には異なる大きさの負荷の変化を伴うことが指摘できるが、 η_{delta} の評価では筋発揮張力の変化については重要なファクターとして検討されていないため、実験Ⅱで示唆された筋発揮張力の重要性といった問題を見落とす可能性を否定できないものと思われる。こういった理由から、本研究では P_{int} に着目して η を解析した。

実験Ⅱでは負荷一定条件においてペダル回転数を変化させたため、実施された3試行間で出力パワーやエネルギー消費量が異なる水準に設定された。そこで、実験Ⅲにおいては負荷とペダル回転数の両者の関係から P_{ext} 一定水準でペダル回転数を変化させる条件を設定した。先行研究では、ペダル回転数の変化を伴う P_{ext} 一定条件において、 $\dot{V}O_2$ は低ペダル回転数では一定の値を示すが高ペダル回転数では急増す

ることが報告されている (Seabury et al. 1977, Coast and Welch 1985, Foss and Hallén 2004)。このことは、 P_{ext} 一定条件において η が変動する可能性を示している。

そこで、実験Ⅲでは負荷とペダル回転数の両者の関係から設定した P_{ext} 一定条件下で3種類のペダル回転数の運動テストを実施し、筋収縮速度・頻度が η に及ぼす影響を検証した。

2. 方法

2-1. 被験者

被験者は、実験Ⅱに参加した18歳から25歳の9名の健康な男子とした。被験者の身体的特性および有酸素性作業能力は第6章の表6-1と表6-2に示した通りである。被験者には実験の目的、プロトコルおよび考えられる危険性を説明し、全員から書面において実験参加の同意を得た。本研究で用いられた実験プロトコルは九州工業大学大学院生命体工学研究科のヒトを対象とする研究審査（倫理）委員会によって承認された。

2-2. 実験デザイン

全ての運動テストは、第4章に示した摩擦抵抗式の自転車エルゴメーターを用いて行った。被験者には、実験Ⅱにおける漸増負荷最大運動テストと負荷一定運動テストを行わせた後、別の日に実験Ⅲの P_{ext} 一定運動テストを実施した。

2-2-1. P_{ext} 一定運動テスト

被験者には、 P_{ext} 一定（59W）でペダル回転数の異なる3種類（40 rpm × 1.5 kp、80 rpm × 0.75 kp、120 rpm × 0.5 kp）の自転車駆動運動を行わせた。それぞれの運

動テストは、3分間のサドル上での安静後、3分間の無負荷運動、続いて4分間の負荷運動から構成された（図 7-1）。各試行は同一日に 30 分以内の休息を挟み、無作為な順序で行った。 P_{ext} 一定運動テストの 3 種類のペダル回転数条件下における設定した負荷と仕事量 (P_{int} , P_{ext} , P_{tot}) は、表 7-1 に示した通りである。

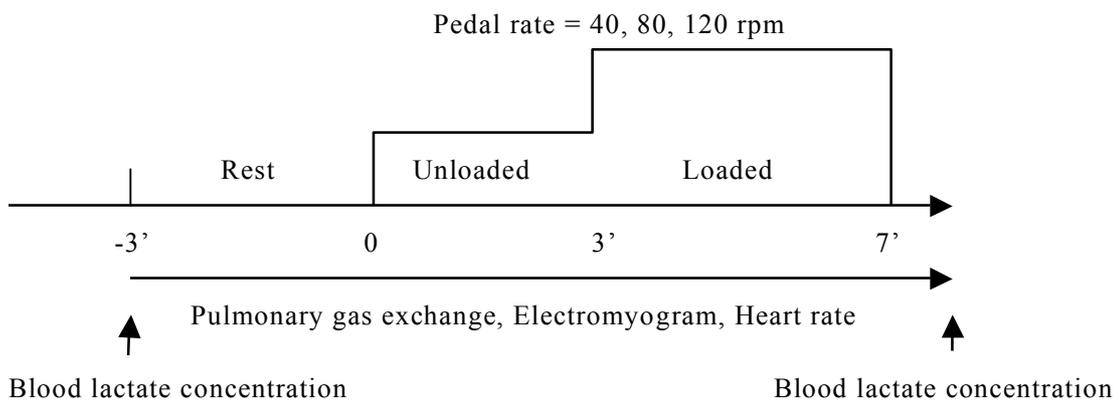


Fig. 7-1. Schematic illustration of the constant-load cycling test under a same level of external power.

Table 7-1. Target pedal rate, pedal force and target power output.

Target pedal rate (rpm)	40	80	120
Pedal force (kp)	1.5	0.75	0.5
Target P_{int} (W)	3±0.1	23±1.1	77±1.1
Target P_{ext} (W)	59	59	59
Target P_{tot} (W)	62±0.1	82±1.1	135±1.1

Abbreviations see for Table 6-3.

2-3. 測定項目および分析項目の算出

実験Ⅲでの測定および分析項目の算出方法は、第6章に示した実験Ⅱと同様である。

3. 結果

表7-2には P_{ext} 一定運動テストにおけるペダル回転数を示した。運動テスト中には安定した値が観察されたが、その値は設定よりも1~7 rpm高い値であり、120 rpmでは無負荷運動時に7 rpm、負荷運動時に4 rpm高いペダル回転数が観察された。

Table 7-2. Measured pedal rate during unloaded and loaded cycling.

	40 rpm	80 rpm	120 rpm
MPR _{unloaded} (rpm)	43±0.3	83±0.6 ^a	127±0.5 ^{a, b}
MPR _{loaded} (rpm)	41±0.2	82±0.2 ^a	124±0.4 ^{a, b}

Abbreviations see for Table 6-4, ^a Significantly different from 40 rpm; ^b Significantly different from 80 rpm.

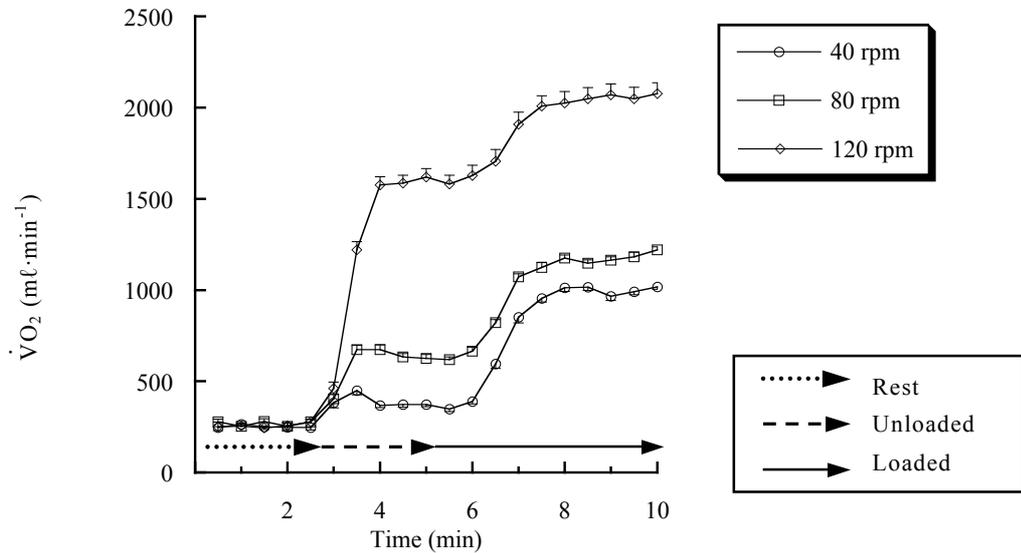


Fig. 7-2. Changes in oxygen uptake at rest, and during unloaded and loaded cycling.

Table 7-3 Cardio-respiratory variables.

	40 rpm	80 rpm	120 rpm
$\dot{V}O_{2\text{ rest}}$ ($\text{m}\ell \cdot \text{min}^{-1}$)	249±11	266±13	251±9
$\dot{V}O_{2\text{ unloaded}}$ ($\text{m}\ell \cdot \text{min}^{-1}$)	373±12	630±18 ^a	1602±42 ^{a, b}
% $\dot{V}O_{2\text{ max unloaded}}$	12.7±0.7	21.3±0.8	54.3±2.1
$\dot{V}O_{2\text{ loaded}}$ ($\text{m}\ell \cdot \text{min}^{-1}$)	998±10	1178±17 ^a	2061±59 ^{a, b}
% $\dot{V}O_{2\text{ max loaded}}$	33.9±1.3	40.1±2.0	70.0±3.4
R_{rest}	0.85±0.02	0.84±0.02	0.84±0.02
R_{unloaded}	0.91±0.02	0.87±0.02 ^b	0.96±0.03 ^b
R_{loaded}	0.84±0.02	0.90±0.02 ^a	1.02±0.02 ^{a, b}
HR _{rest} (beat min ⁻¹)	75±3	72±4	69±4
HR _{unloaded} (beat min ⁻¹)	77±2	86±3 ^a	133±5 ^{a, b}
HR _{loaded} (beat min ⁻¹)	103±3	109±5 ^a	152±6 ^{a, b}

Abbreviations see for Table 6-5, ^a Significantly different from 40 rpm, ^b Significantly different from 80 rpm.

図7-2には $\dot{V}O_2$ の変化を、表7-3には呼気ガス変量の平均値を示した。設定された3試行における $\dot{V}O_2$ は、安静時には同程度の値が観察され、無負荷運動時にはペダル回転数に応じて増大した。しかし、安静時から無負荷運動にかけて、ペダル回転数の増加と $\dot{V}O_2$ の増大の程度は一定ではなく、80~120 rpmにかけて $\dot{V}O_2$ が非常に大きく増大した。その一方で、無負荷運動から負荷運動への $\dot{V}O_2$ の増加は3試行間で同程度である傾向が示された。

表7-4には血中乳酸に関する変数を示した。 P_{ext} 一定運動テストでは、120 rpmにおいてeLaの出現が確認されたため、その値を $\Delta[\text{La}]_b$ から差し引いて $\Delta[\text{La}]_{\text{exc}}$ を求め、 E_{ana} を算出した。120 rpmにおける $\Delta[\text{La}]_{\text{exc}}$ は、40 rpmと80 rpmに比較して有意に高い値が観察された。

Table 7-4. Parameters related to blood lactate.

	40 rpm	80 rpm	120 rpm
[La] _{b pre} (mmol·ℓ ⁻¹)	1.0±0.1	0.8±0.1	0.8±0.1
[La] _{b post} (mmol·ℓ ⁻¹)	1.9±0.2	1.8±0.2	4.1±0.3 ^{a, b}
Δ[La] _b (mmol·ℓ ⁻¹)	0.9±0.2	1.0±0.2	3.4±0.3 ^{a, b}
eLa (mmol·ℓ ⁻¹)	0	0	0.8±0.1
Δ[La] _{exc} (mmol·ℓ ⁻¹)	0.9±0.2	1.0±0.2	2.6±0.3 ^{a, b}

Abbreviations see for Table 6-6, ^a Significantly different from 40 rpm, ^b Significantly different from 80 rpm.

図7-3には、それぞれのペダル回転数における出力パワーを示した。40 rpm、80 rpm および120 rpmにおける P_{int} は、それぞれ 3 ± 0.1 W、 24 ± 0.6 W および 84 ± 1.8 W、 P_{ext} は、それぞれ 60 ± 0.2 W、 60 ± 0.2 W および 61 ± 0.2 W、 P_{tot} は、それぞれ 63 ± 0.3 W、 84 ± 0.7 W および 144 ± 1.8 Wであり、 P_{ext} は、実験条件の設定通り同水準の値が観察されたが、 P_{int} はペダル回転数の増加に伴い、特に80 rpmから120 rpmにかけて大きく増大した。図7-4には、各試行におけるPITを示した。40 rpm、80 rpm および120 rpmにおけるPITは、それぞれ $5\pm 0.1\%$ 、 $29\pm 0.5\%$ および $58\pm 0.6\%$ と、ペダル回転数の増加に伴って増大し、120 rpmでは出力パワーの6割近くが P_{int} であった。

図7-5には、それぞれの回転数におけるエネルギー消費量を示した。40 rpm、80 rpm および120 rpmにおける E_{aro} は、それぞれ 254 ± 6 W、 316 ± 9 W および 638 ± 21 W、 E_{ana} は、それぞれ 15 ± 3 W、 18 ± 4 W および 47 ± 6 W、 E_{exc} は、それぞれ 269 ± 6 W、 333 ± 7 W および 686 ± 24 Wであり、 E_{exc} は、ペダル回転数の増加に伴って急増した。

図7-6に示した各試行における η は、40 rpm: $23.5\pm 0.5\%$ 、80 rpm: $25.6\pm 0.9\%$ および120 rpm: $21.3\pm 0.8\%$ であり、120 rpmでは他の2試行と比較して有意に低値であった ($P<0.001$)。

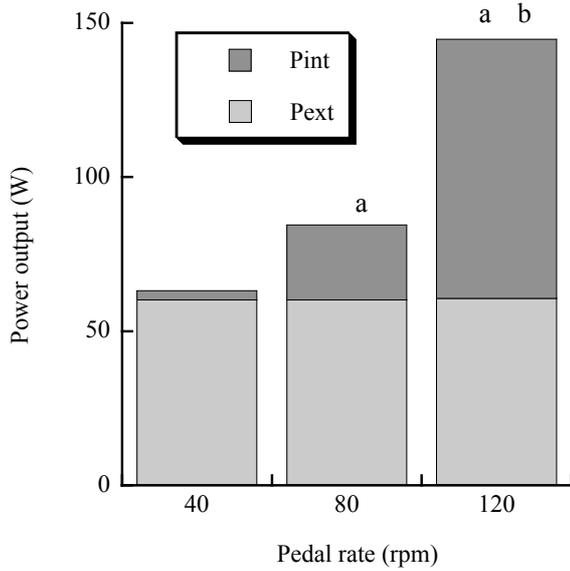


Fig. 7-3. Comparison of power output.

a: Significantly different from 40 rpm in internal power,
 b: Significantly different from 80 rpm in internal power.

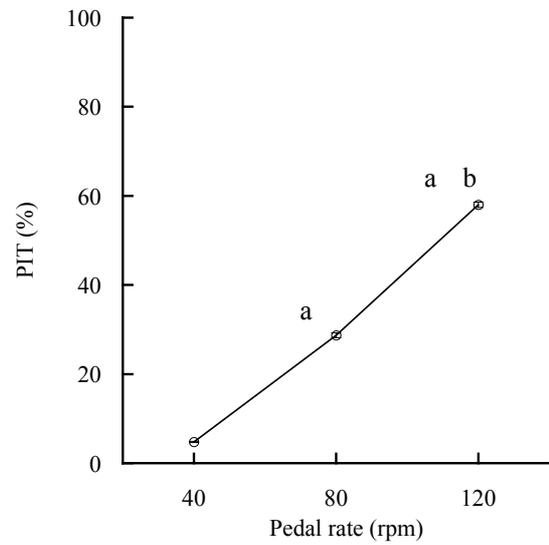


Fig. 7-4. Percentage of internal power to total power.

a: Significantly different from 40 rpm in PIT,
 b: Significantly different from 80 rpm in PIT.

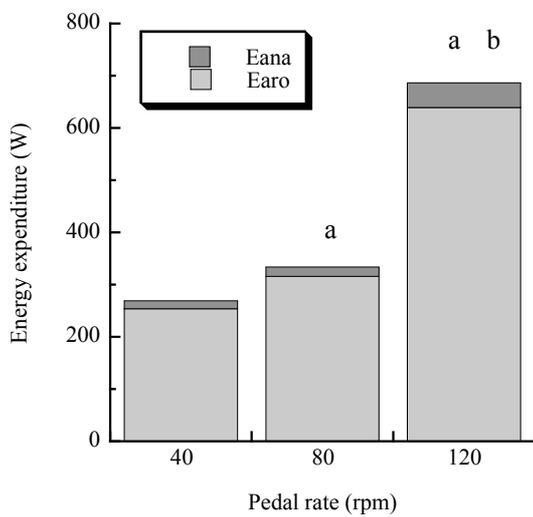


Fig. 7-5. Comparison of energy expenditure.

a Significantly different from 40 rpm in energy for exercise,
 b Significantly different from 80 rpm in energy for exercise.

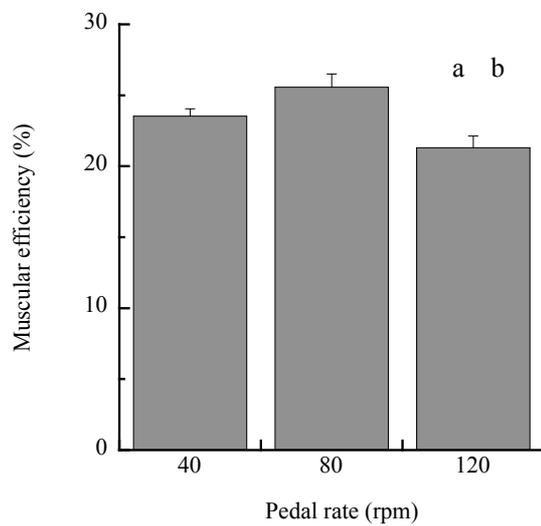


Fig. 7-6. Comparison of muscular efficiency.

a Significantly different from 40 rpm,
 b Significantly different from 80 rpm.

図 7-7-A に示した iEMG は、120 rpm では 40 rpm および 80 rpm と比較して有意に高い値であった ($P < 0.001$)。一方、 $iEMG / P_{tot}$ は、40 rpm と比較して 80 rpm および 120 rpm では有意に低値を示した ($P < 0.05$ 、図 7-7-B)。

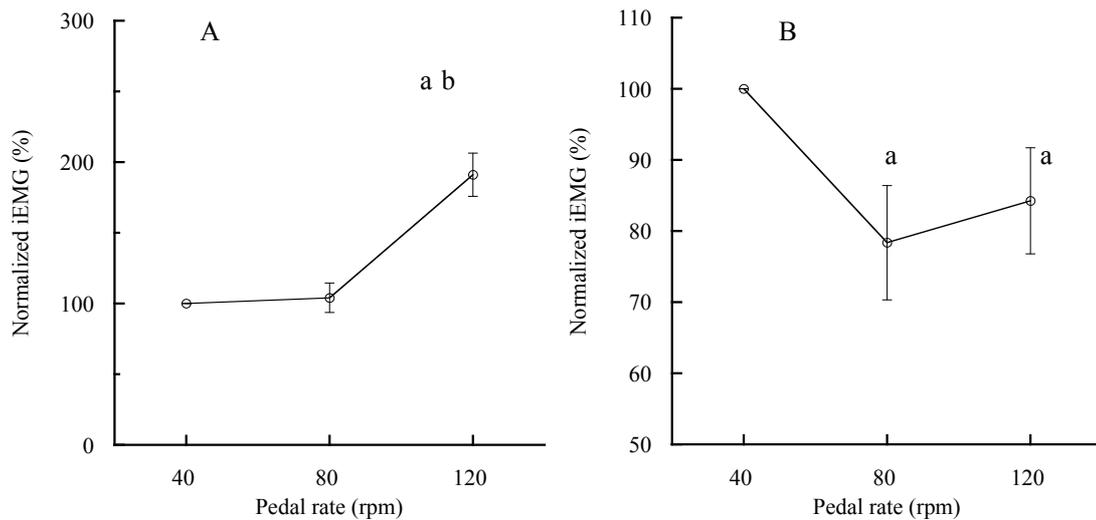


Fig. 7-7. Relationships among normalized iEMG (A), normalized iEMG per total power (B) and pedal rate. a: Significantly different from 40 rpm, b: Significantly different from 80 rpm.

4. 考察

4-1. 出力パワー水準とエネルギー消費量

実験Ⅲは P_{ext} 一定条件で行われたが、 $\dot{V}O_2$ の水準はペダル回転数によって大きく異なることが示され、80 rpm と 120 rpm の間の $\dot{V}O_2$ の差は 40 rpm と 80 rpm の間と比較して著しく増大した (図 7-2)。これは、 P_{ext} 一定条件の高ペダル回転数での $\dot{V}O_2$ の急増を報告した先行研究に一致する結果である (Seabury et al. 1977, Coast and Welch 1985, Foss and Hallén 2004)。この高ペダル回転数での $\dot{V}O_2$ の著しい増加は、各試行の安静時から無負荷運動時への $\dot{V}O_2$ の増加の程度の差に起因するものであり、無負荷運動

から負荷運動への $\dot{V}O_2$ の増加は同程度であった。つまり、3試行間における無負荷運動時の $\dot{V}O_2$ の大きな差はペダル回転数の違いによる P_{int} の差に起因しており、無負荷運動から負荷運動への同程度の $\dot{V}O_2$ の増加は同水準出力された P_{ext} に起因していると考えられる（図7-3）。この $\dot{V}O_2$ の差を反映して120 rpmでは非常に高い E_{exc} 値が観察されたが、これは、高い $\dot{V}O_2$ による高い E_{aro} 値に、他の2試行と比較して有意に高い $\Delta [La]_{exc}$ による E_{ana} 値が加算されたためであった（図7-5）。以上の結果から実験Ⅲでは、一定の P_{ext} 水準であっても P_{int} 水準により $\dot{V}O_2$ は大きく異なる値を示し、 E_{exc} は P_{ext} でなく P_{int} を含む P_{tot} に関連して変動することが確認された。

4-2. ペダル回転数と筋の機械的効率

設定された3種類のペダル回転数において η を算出すると、120 rpmでは40 rpmおよび80 rpmと比較して有意に低い η が観察された（図7-6）。実験Ⅲの120 rpmは約70% $\dot{V}O_{2max}$ のエネルギー消費水準で遂行されており（表7-3）、これはVT相当強度を10%程度上回る水準であった。LT以上の高強度運動においては、低・中強度運動におけるパワー- $\dot{V}O_2$ 関係から予測されるよりもさらに過剰な $\dot{V}O_2$ ($\dot{V}O_{2SC}$)が必要とされることが確認されており（Whipp and Wasserman 1972）、 $\dot{V}O_{2SC}$ は高強度運動時に筋内に生じる著しい内乱の程度を軽減するために必要なエネルギーであると指摘されている（Migita and Hirakoba 2006, 2007）。120 rpmにおける70% $\dot{V}O_{2max}$ のエネルギー消費水準と $\dot{V}O_2$ の変化（図7-2）と考え合わせると $\dot{V}O_{2SC}$ が出現していると考えられるため、高強度運動時に出現する $\dot{V}O_{2SC}$ が η の低下要因であることが示唆された。

また、 P_{int} 水準により $\dot{V}O_2$ は大きく変動することが確認されたため、 P_{tot} に占める P_{int} 水準（PIT）も η に大きく影響すると推察される。40 rpmでは、PITは非常に低く（ $5 \pm 0.1\%$ ）、発揮されるパワーのほとんどが P_{ext} であったが、それに対して120 rpm

では高PITを示し ($58 \pm 0.6\%$)、発揮されるパワーの6割近くを P_{int} が占めていた (図7-4)。実験Iより、 P_{int} の O_2 コストは P_{ext} のそれよりも高いと想定されたことから、ペダル回転数の増加に伴って増大した P_{int} の高い O_2 コストが運動全体の $\dot{V}O_2$ を増大させ、その結果として η を低下させた可能性が示唆された。

実験IIIでは P_{ext} 一定条件が設定されたため、120 rpmにおける高強度は高速・高頻度なペダル回転数による P_{int} の増大によりもたらされたものであった。Abbate et al. (2001) がラットの三頭筋を用いて収縮頻度と効率の関係を検討した研究や、Bergström and Hultman (1988)やChasiotis et al. (1987) によるヒトの大腿直筋の電気刺激による研究では、高速・高頻度筋収縮は低効率であることが示されており、120 rpmにおける低 η はこれらの研究結果に一致する知見であった。実験Iにおいて、ペダル回転数の増加 (収縮速度・頻度の増加) に伴い、 P_{int} と $\dot{V}O_2$ は2次関数的に増大したことから、120 rpmにおける高い筋収縮速度・頻度によって生み出される P_{int} の増大が、 η の低下に関連していることが推察された。

4.3. 出力パワー水準と筋活動

実験IIIの3試行における筋活動を検討すると、120 rpmのiEMGは、40 rpmおよび80 rpmと比較して有意に高値を示した (図7-7-A)。エネルギー消費水準は、40 rpmと80 rpmは比較的差が少ないが、120 rpmでは大きく上昇していることから (図7-5)、筋活動はエネルギー消費水準に関連していることが示唆される。これは、Scheuermann et al. (2002) による、 $\dot{V}O_2$ とiEMGは直線関係にあるという報告とも一致している。一方、出力された P_{tot} 当たりのiEMGを算出すると、40 rpmにおいて他の2試行よりも有意に高い値が観察された (図7-7-B)。40 rpmでは、PITは非常に低値であり出力されるパワーのほとんどが P_{ext} であったことから、単位パワー出力のために P_{ext} は P_{int}

よりも多くの筋活動を必要とすることが示唆される。このことは、40 rpmにおいて出力パワー当たりにより多くのエネルギーを消費する可能性を示唆するが、40 rpmの η 値は有意に低い値ではなかったため、筋活動と η の関係についてはさらに検証が必要である。

5. 要約

実験Ⅲでは、ペダル回転数と負荷の関係から同等の P_{ext} 発揮条件下で3種類のペダル回転数（40、80および120 rpm）を設定し、筋収縮速度・頻度が η に及ぼす影響を検証した。

同等の P_{ext} 発揮にも関わらず、3試行間の $\dot{V}O_2$ の差は大きく、その差はペダル回転数の違いによる P_{int} の大きな差に起因するものであった。これより、 E_{exc} は P_{tot} に関連して変動することが確認された。iEMGも120 rpmで有意に高い値を示し、 P_{tot} が筋活動量に比例して増大することが示された。また、120 rpmでは40 rpmおよび80 rpmと比較して有意に低い η が観察された。これは、高強度運動時に出現する $\dot{V}O_2SC$ に起因するものであること、および120 rpmにおける高い筋収縮速度・頻度による P_{int} の増大に起因するものであることが示唆された。

第8章 総パワー一定条件でペダル回転数を変化させた自転車駆動運動の筋の機械的効率（実験IV）

1. 目的

実験 I ～ III により、 P_{int} はペダル回転数の2次関数として増加することが示され、 η は筋発揮張力や筋収縮速度・頻度に影響を受けることが示唆された。実験 III では、 $\dot{V}O_2$ は P_{ext} ではなく P_{tot} に関連して変化することが確認されたため、 P_{tot} を基準においた実験設定により η の変動要因をさらに詳細に検討する必要性が示された。Ferguson et al. (2001) は、収縮頻度の異なる（60 rpm および 100 rpm）脚伸展運動時のエネルギー代謝を P_{tot} 一定条件の実験モデルの設定により検討しているが、自転車駆動運動においては P_{tot} 一定条件にて η を検討した研究は見あたらない。この条件設定のためには、 P_{ext} と P_{int} の両者をそれぞれ設定することが必要である。そこで、 P_{ext} は負荷とペダル回転数の両者により、 P_{int} は算出式の変数が体重とペダル回転数のみである Minetti et al. (2001) のモデルにより設定した。

以上のように、実験 IV は P_{tot} 一定条件下で負荷の異なる3種類のペダル回転数を設定した実験モデルにより、筋発揮張力や筋収縮速度・頻度が η に影響するという仮説を検証した。

2. 方法

2-1. 被験者

被験者は、実験 I に参加した21歳から24歳の7名の健康な男子とした。被験者の身体的特性および有酸素性作業能力は第5章の表5-1と表5-2に示した通りである。被験者には実験の目的、プロトコルおよび考えられる危険性を説明し、全員から書面に

において実験参加の同意を得た。本研究で用いられた実験プロトコルは九州工業大学大学院生命体工学研究科のヒトを対象とする研究審査（倫理）委員会によって承認された。

2-2. 実験デザイン

全ての運動テストは、第 4 章に示した摩擦抵抗式の自転車エルゴメーターを用いて行った。被験者には、実験 I の漸増負荷最大運動テストおよび無負荷一定運動テストを行わせた後、別の日に実験IVの P_{tot} 一定運動テストを行わせた。

2-2-1. P_{tot} 一定運動テスト

被験者には、 P_{tot} 一定（108W）条件でペダル回転数の異なる 3 種類（40 rpm × ~3 kp、80 rpm × ~1kp、120 rpm × 0.25 kp）の自転車駆動運動を行わせた。それぞれの運動テストは、3 分間のサドル上での安静の後に 2 分間の無負荷運動、続いて 5 分間の負荷運動から構成された（図 8-1）。各試行は同一日に 30 分以内の休息を挟み、無作為な順序で行った。運動テストの 3 種類のペダル回転数条件下において設定した負荷と仕事量（ P_{int} , P_{ext} , P_{tot} ）は表 8-1 に示した通りである。

Table 8-1. Target pedal rate, pedal force and target power output.

Target pedal rate (rpm)	40	80	120
Pedal force (kp)	2.68±0.1	1.07±0	0.25
Target P_{int} (W)	3±0.1	23±1.0	79±3.5
Target P_{ext} (W)	105±2.8	84±3.6	29±0
Target P_{tot} (W)	108±2.9	107±4.5	108±3.5

Abbreviations see for Table 6-3.

図8-2には $\dot{V}O_2$ の変化を、表8-3には呼気ガス変量の平均値を示した。 $\dot{V}O_2$ は安静時には3試行間で同等の値が観察された。一方、無負荷運動時には、それぞれのペダル回転数に応じて増大したが、ペダル回転数と $\dot{V}O_2$ の増大の程度は一定ではなく120 rpmでは安静時から無負荷運動にかけて $\dot{V}O_2$ が大きく増大した。実験IVでは、同等の P_{tot} 出力が設定されたが(表8-1)、負荷運動時の $\dot{V}O_2$ は同程度とは言えなかった。最も高い $\dot{V}O_2$ が観察された120 rpmでは67% $\dot{V}O_{2max}$ 程度の強度であった。

表8-4には血中乳酸に関する変数を示した。 P_{tot} 一定運動テストでは、120 rpmにおいてeLaの出現が確認されたため、その値を $\Delta[La]_b$ から差し引き $\Delta[La]_{exc}$ を算出した。 $\Delta[La]_b$ は、120 rpmでは80 rpmに比較して有意に高い値を示したが、 $\Delta[La]_{exc}$ は3試行間に有意差は認められなかった。

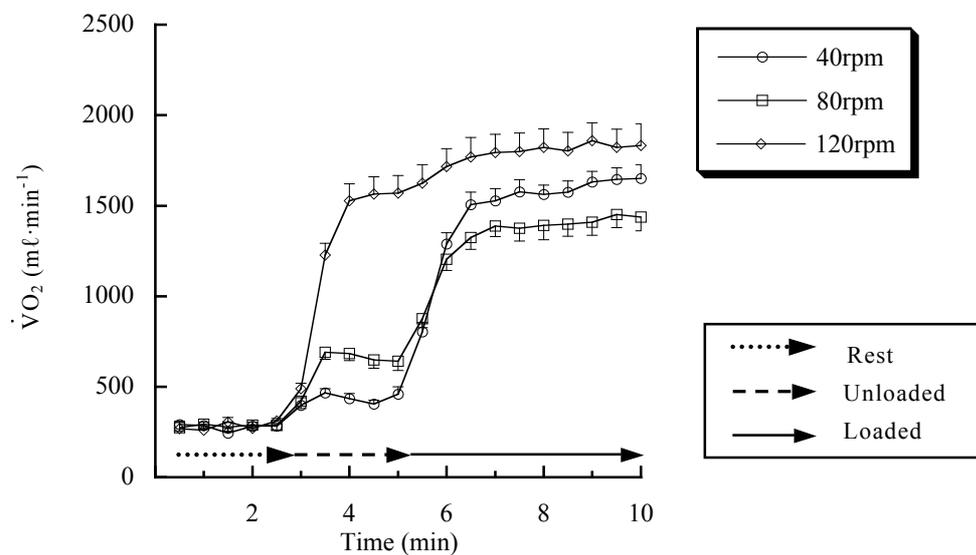


Fig. 8-2. Changes in oxygen uptake at rest, and during unloaded and loaded cycling.

Table 8-3. Cardio-respiratory variables.

	40 rpm	80 rpm	120 rpm
$\dot{V}O_{2\text{ rest}}$ ($\text{m}\ell \cdot \text{min}^{-1}$)	264±21	283±18	288±20
$\dot{V}O_{2\text{ unloaded}}$ ($\text{m}\ell \cdot \text{min}^{-1}$)	432±31	644±46 ^{a,b}	1567±96 ^a
% $\dot{V}O_{2\text{ max}}$	15.7±0.9	23.4±1.4	57.1±3.1
$\dot{V}O_{2\text{ loaded}}$ ($\text{m}\ell \cdot \text{min}^{-1}$)	1626±64	1424±70 ^{a,b}	1829±101 ^a
% $\dot{V}O_{2\text{ max}}$	59.8±3.8	52.3±3.5	66.8±4.0
R_{rest}	0.80±0.02	0.81±0.02	0.81±0.03
R_{unloaded}	0.86±0.01	0.83±0.02 ^b	0.93±0.02 ^a
R_{loaded}	0.97±0.03	0.96±0.02 ^b	1.01±0.02 ^a
HR _{rest} ($\text{beat} \cdot \text{min}^{-1}$)	82±3	80±4	80±4
HR _{unloaded} ($\text{beat} \cdot \text{min}^{-1}$)	92±3	93±3 ^b	142±3 ^a
HR _{loaded} ($\text{beat} \cdot \text{min}^{-1}$)	133±4	125±4 ^b	156±3 ^a

Abbreviations see for Table 6-5, ^a Significantly different from 40 rpm; ^b Significantly different from 120 rpm.

Table 8-4. Parameters related to blood lactate.

	40 rpm	80 rpm	120 rpm
[La] _{pre} ($\text{mmol} \cdot \ell^{-1}$)	1.3±0.3	1.5±0.4	1.2±0.2
[La] _{post} ($\text{mmol} \cdot \ell^{-1}$)	2.6±0.5	2.4±0.5	3.4±0.7
$\Delta[\text{La}]_{\text{b}}$ ($\text{mmol} \cdot \ell^{-1}$)	1.4±0.5	1.0±0.3	2.3±0.5 ^a
eLa ($\text{mmol} \cdot \ell^{-1}$)	0.4±0.1	0	0.6±0.2
$\Delta[\text{La}]_{\text{exc}}$ ($\text{mmol} \cdot \ell^{-1}$)	1.0±0.5	1.0±0.3	1.7±0.5

Abbreviations see for Table 6-6, ^a Significantly different from 80 rpm.

図8-3には、それぞれの回転数における出力パワーを示した。40 rpm、80 rpmおよび120 rpmにおける P_{int} は、それぞれ3±0.2 W、25±1.1 Wおよび90±4.1 W、 P_{ext} は、それぞれ109±3.0 W、86±3.7 Wおよび31±0.1 W、 P_{tot} は、それぞれ113±3.2 W、110±4.7 W

および121±4.1 Wであった。実験IVでは P_{tot} 一定条件に設定されたが、実際にはペダル回転数が設定よりも高く推移したことにより、 P_{tot} は120 rpmにおいて40 rpmおよび80 rpmよりも有意に高かった ($P<0.001$)。40 rpm、80 rpmおよび120 rpmにおけるPITは、それぞれ3±0.1%、22±0.4%および74±0.8%と、ペダル回転数の増加に従って増大し、最も P_{int} の高い120 rpmでは出力パワーの3/4が P_{int} で占められていた (図8-4)。

図8-5には、それぞれのペダル回転数におけるエネルギー消費量を示した。40 rpm、80 rpmおよび120 rpmにおける E_{aro} は、それぞれ478±18 W、401±20 Wおよび546±32 W、 E_{ana} は、それぞれ14±7 W、13±3 Wおよび24±7 W、 E_{exc} は、それぞれ493±19 W、414±23 Wおよび570±36 Wであり、 E_{exc} は、3試行間全てに有意差が認められた ($P<0.001$)。

η は、40 rpm: 22.9±0.7%、80 rpm: 26.7±0.8%および120 rpm: 21.5±1.0 %であり、40 rpmおよび120 rpmでは80 rpmと比較して有意に低値であった ($P<0.001$, 図8-6)。

iEMG および $iEMG/P_{tot}$ は、3 試行間に有意差は認められなかった (図8-7)。

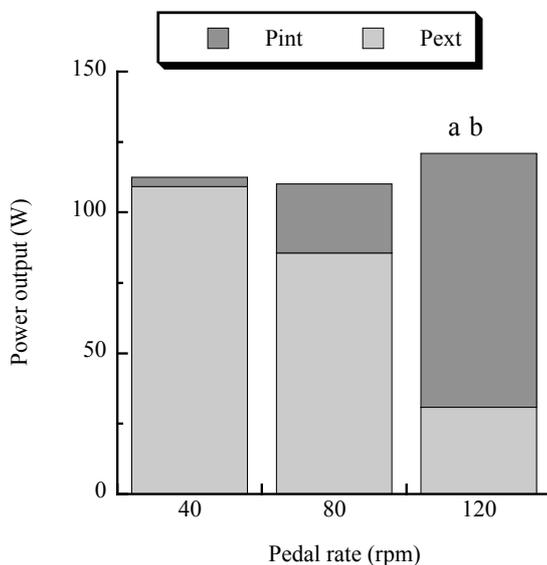


Fig. 8-3 Comparison of power output.
a Significantly different from 40 rpm in total power,
b Significantly different from 80 rpm in total power.

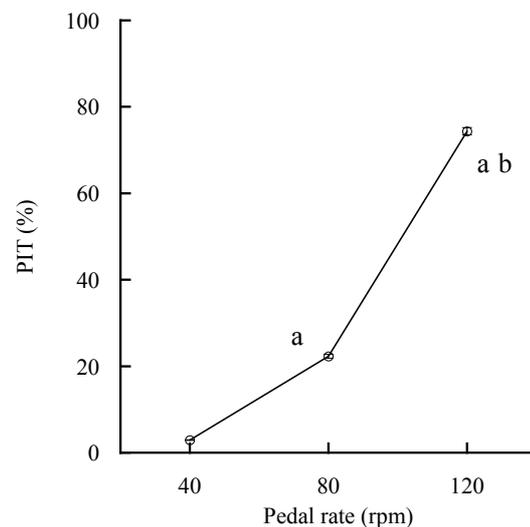


Fig. 8-4. Percentage of internal power to total power.
a Significantly different from 40 rpm,
b Significantly different from 80 rpm.

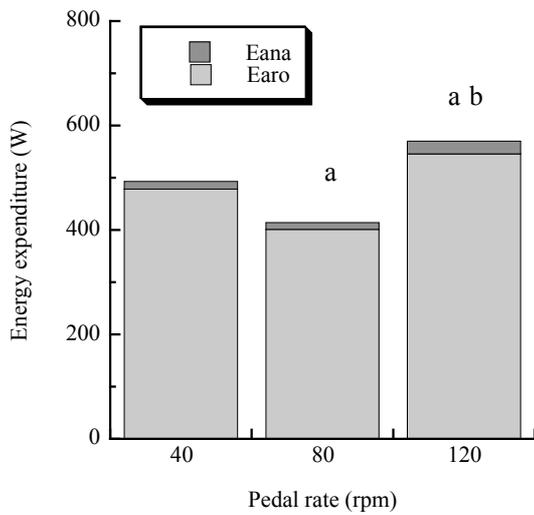


Fig. 8-5. Comparison of energy expenditure.
 a: Significantly different from 40 rpm in energy for exercise,
 b: Significantly different from 80 rpm in energy for exercise.

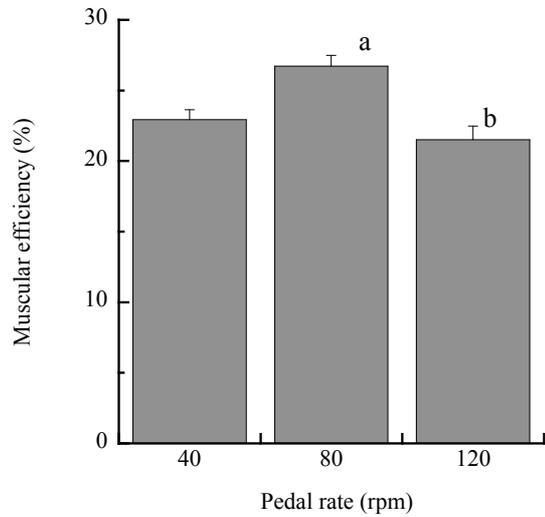


Fig. 8-6. Comparison of muscular efficiency.
 a: Significantly different from 40 rpm,
 b: Significantly different from 80 rpm.

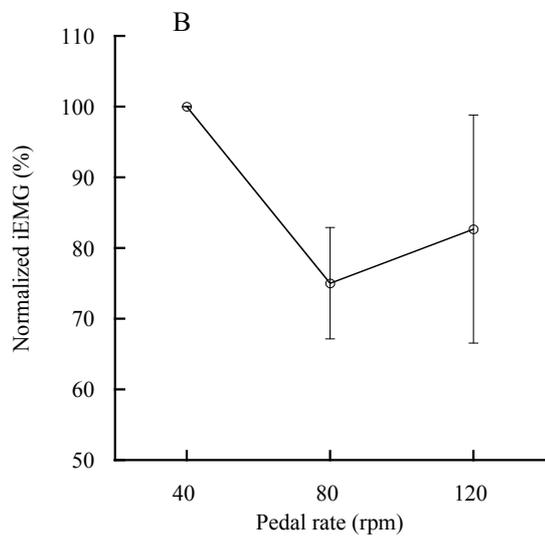
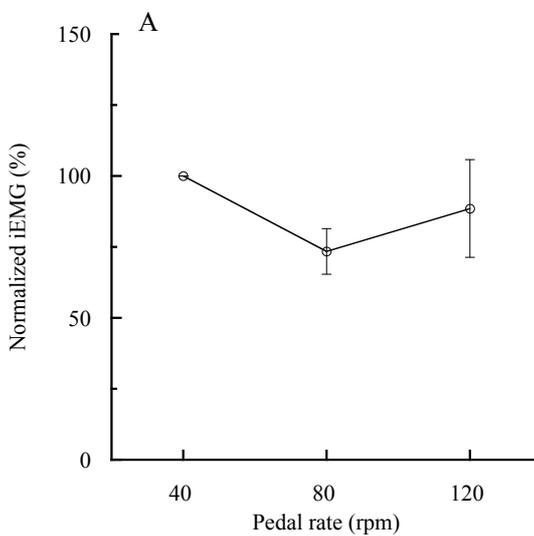


Fig. 8-7. Relationships among normalized iEMG (A), normalized iEMG per total power (B) and pedal rate.

4. 考察

4-1. ペダル回転数とエネルギー消費量

実験Ⅲにおいて、 $\dot{V}O_2$ は P_{ext} でなく P_{tot} に関連することが示唆されたため、実験Ⅳでは P_{tot} 一定条件を設定した。エネルギー消費量は概ね P_{tot} に比例すると考えられるため、 P_{tot} 一定条件は様々な要因を検討するために有用であると考えられる。脚伸展運動においては、 P_{tot} 一定条件において筋収縮頻度とエネルギー代謝の関係が検討されているが (Ferguson et al. 2001)、自転車駆動運動においては P_{tot} 一定条件にて η を検討した研究は見られない。本実験モデルでは、Minetti et al. (2001) のモデルを使用することにより P_{int} を評価し、 P_{tot} 一定条件を設定した新しい試みである。

実験Ⅳでも、実験Ⅲと同様に無負荷運動時の $\dot{V}O_2$ には3試行間で大きな差が認められた (図8-2)。これは、ペダル回転数の増大による P_{int} の増大によるものと考えられる。実際にペダル回転数の増加に伴い P_{int} は急増し (図8-4)、発揮パワーに占める P_{int} の割合は75%程度に上った (図8-5)。

実験Ⅳでは P_{tot} を一定条件に設定し η への影響を検討したため、同等の $\dot{V}O_2$ が観察されると予測したが、実際には3試行間の $\dot{V}O_2$ には有意な差が認められた (図8-2、表8-3)。これは、実験における実際の試行が、設定したペダル回転数よりもやや高い値で行われたため (表8-2)、その影響を大きく受ける120 rpmにおいて設定よりも高い P_{int} が発揮され、このことが他の2試行と比較して有意に高い P_{tot} を招いたと示唆される (図8-3)。その一方で、120 rpmの P_{tot} は他の2試行よりも約10%高い値であったが (図8-3)、120 rpmの $\dot{V}O_2$ は、40 rpmと比較して12%、80 rpmと比較すると28%高い値であったことから (表8-3)、3試行間の $\dot{V}O_2$ の違いは120 rpmの P_{tot} が高値であったこと以外の要因も関連していると考えられる。

4-2. ペダル回転数と筋の機械的効率

前項で述べた3試行間の $\dot{V}O_2$ （エネルギー消費量）の差により、実験IVでは実験IIIと同様に80 rpmと比較して120 rpmで有意に低い η が観察された（図8-6）。120 rpmは67% $\dot{V}O_{2max}$ で行われており（表8-3）、 $\dot{V}O_2$ の変化（図8-2）と考え合わせると $\dot{V}O_{2SC}$ の出現によるエネルギー消費量の増大が η 低下を招来したと推察される。また、ペダル回転数の増加により P_{int} は大きく増大し、120 rpmにおけるPITは約74%を示した（図8-3, 8-4）。このことは、高速のペダル回転数においては高PITに関連する筋収縮速度・頻度の増大が η の低下を招来することを示唆すると考えられる。

一方、実験IVでは、40 rpmにおいても80 rpmと比較して有意に低い η が観察された（図8-6）。40 rpmでは、全ての実験を通して最も大きな負荷（ $\sim 3kp$ ）が設定されており、実験IIで得られた筋発揮張力が η に影響を及ぼす可能性を支持していると考えられる。単位パワー当たりのiEMGは、有意ではなかったものの40 rpmで高い傾向であったことから（図8-7-B）、高い筋発揮張力に関連する大きな筋活動量が、エネルギー消費量を増大させる可能性が示唆された。

5. 要約

実験IVでは、一定の P_{tot} 発揮条件下で、3種類のペダル回転数の設定により P_{int} 水準を変化させ、筋発揮張力および筋収縮速度・頻度が η に及ぼす影響を明らかにすることを目的に、 P_{tot} 一定運動テストを実施した。

その結果、80 rpmと比較して40 rpmおよび120 rpmでは有意に低い η が観察された。実験IIIと同様の120 rpmでの低い η は、 $\dot{V}O_{2SC}$ の出現やペダル回転数の増加による P_{int} の増大に起因すると推察された。一方、40 rpmにおける低い η は、筋発揮張力が η 変動の重要な影響因子であることを示唆するものであった。

第9章 筋の機械的効率の変動に関連する機序の検討

本章では、筋発揮張力と筋収縮速度・頻度の水準に依存した P_{int} 水準の異なる自転車駆動運動モデルである実験Ⅱ～Ⅳから得られたデータを総合的に解析し、その結果得られた η の変動要因の検討から、マクロな生体の化学-機械エネルギー変換過程への複合的作用機序を考察してみたい。

1. 筋の機械的効率とペダル回転数の関係

本研究の実験Ⅱ～Ⅳにおいては、80 rpmにおいて最も高い η が認められ、一方、40 rpmおよび120 rpmでは80 rpmと比較して有意に低い η が確認された（図7-6, 8-6）。これらの η 値をまとめると、図9-1に示した通り η とペダル回転数には、逆U字様の関係が成立し（ $y = 12.928 + 0.346x - 0.00226x^2$, $R^2 = 0.95$ ）、中速（70-80 rpm）のペダル回転数において最も高い η 値（約26%）が認められた。一方、低速（40 rpm）で η は低値を示し（約23%）、高速（120 rpm）では最も低い η 値が確認された（約21%）。これらの値は、第2章にて試算した効率値（24～30%）にほぼ一致する値である。

低速および高速のペダル回転数において低い η が観察された要因として、本研究の実験条件から、筋線維動員比率、酸素摂取量成分、 P_{int} 水準が考えられる。即ち、低い η 値が認められた低速条件は、高負荷条件でもあった。筋発揮張力の高低は筋線維組成の動員比率を変化させ、高張力発揮時にはエネルギー効率の低いType II線維がより多い比率で動員される（Sargeant 1999）。したがって、低速条件ではType II線維の動員比率の増大が η を低下させたことが予想される。一方、大きく η が低下した高速条件は最も高いエネルギー消費水準（約70% $\dot{V}O_2\max$ ）で運動が行われていた（表7-3, 8-3）。高強度運動時には $\dot{V}O_2$ が運動開始直後の急激な上昇に続いて緩や

かな上昇を続ける ($\dot{V}O_2SC$) ことが認められている (Poole et al. 1991)。高速条件における運動強度から考えれば、 $\dot{V}O_2SC$ の出現に伴う過剰エネルギーが η 低下の一因となる可能性が指摘できる。また、本研究の実験 I において認められたペダル回転数と P_{int} の関係 (図5-4-b) から、高水準のペダル回転数では P_{tot} に対する P_{int} の割合が高まり、このことがエネルギー変換過程に影響を及ぼすと推察される。

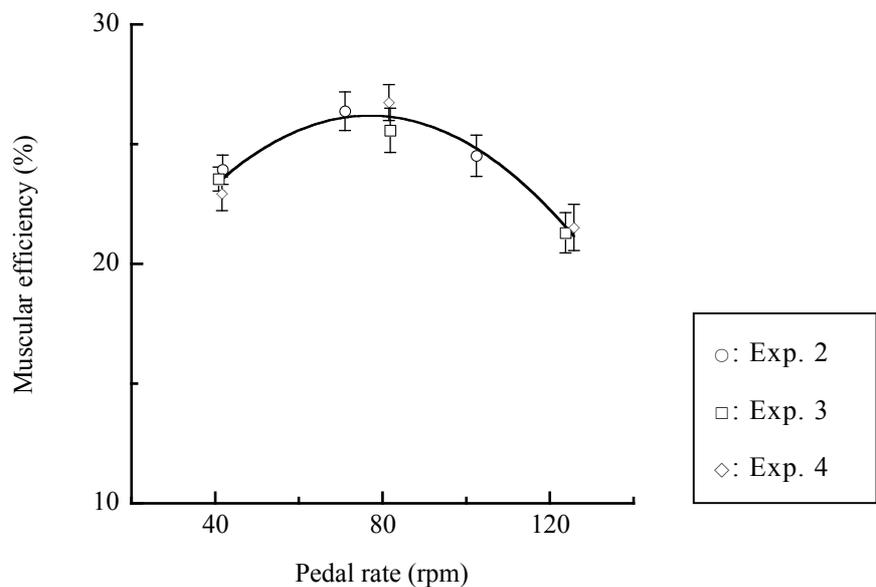


Fig.9-1. Relationship between muscular efficiency and pedal rate in Exp. 2, 3 and 4.

2. 筋線維動員比率

実験Ⅲと同様の P_{ext} 一定水準条件でペダル回転数と $\dot{V}O_2$ (エネルギー消費量) の関係を検討した先行研究において、80 rpm以上では $\dot{V}O_2$ はペダル回転数の増加に伴い直線的に増大するが、それよりも低いペダル回転数では $\dot{V}O_2$ は同程度の値を示すことが報告されている (Coast and Welch 1985, Foss and Hallén 2004, Seabury et al. 1977)。 P_{int} はペダル回転数に従って変化するため、 P_{ext} 一定条件であればペダル回転数の減少に伴い P_{tot} は減少する。しかし、ペダル回転数の減少 (つまり P_{tot} の減少) にも関

わらず $\dot{V}O_2$ が減少しないという事実は、低いペダル回転数での η の低下を意味するものである。 P_{ext} 一定条件では、ペダル回転数の減少に伴い負荷は増加するため、脚筋の発揮張力の増加が η の低下に関連する可能性を示唆している。

MacIntosh et al. (2000) は、 P_{ext} 一定水準条件においてペダル回転数とEMG活動の関係を検討し、低いペダル回転数では脚筋のEMG活動はペダル回転数の減少（つまり P_{tot} の減少）にも関わらず同程度の値を示すという、前述したペダル回転数と $\dot{V}O_2$ に関する先行研究と同様な傾向が筋活動にも認められることを示した。そこで、本研究において観察された低速条件における低い η をEMGデータから検討してみたい。実験 I からは、ペダル回転数の増加に伴いiEMGは2次関数的に増大することが確認され（図5-6-A）、iEMGと P_{int} の間には直線関係が認められた（図5-6-B）。これは、 $\dot{V}O_2$ と P_{int} およびペダル回転数の関係（図5-4-A, 図5-5）と同様な傾向であった。このことは、 P_{int} 出力のための筋活動の増大が $\dot{V}O_2$ の上昇を招来することを示唆するものである。これは、Scheuermann et al. (2002) による、 $\dot{V}O_2$ とiEMGの両者は漸増負荷に対して直線的に増大したという報告とも一致している。実験 I は無負荷条件であったが、 P_{int} のみを出力する運動であっても、 $\dot{V}O_2$ と筋活動の関連性は P_{ext} と同様な傾向を示すことが確認された。また、 P_{tot} 一定条件であった実験IVにおいては3試行間のiEMGは同水準であったが（図8-7-A）、 P_{tot} が異なる条件であった実験IIおよびIIIの高速条件（100, 120 rpm）においては、低・中速条件（40~80 rpm）と比較して有意に高いiEMGが確認された（図6-8-A, 図7-7-A）。このことは、 $\dot{V}O_2$ と同様に筋活動水準も P_{ext} ではなく P_{int} を含む P_{tot} に関連することを示している。また、1 Wの出力に必要な筋活動（iEMG/ P_{tot} ）を比較すると、実験IIIの40 rpmでは80 rpmおよび120 rpmよりも有意に高い値が認められ（図7-7-B）、高負荷の設定されていた低速条件では一定のパワー出力のためにより多くの筋活動を必要とすることを示唆している。こ

のことは、高い張力発揮に伴い単位パワー当たりに必要な筋出力が増加することにより $\dot{V}O_2$ の増大を招来し、 η が低下する可能性を示唆している。

実験IVにおいて、40 rpmは80 rpmと比較して有意に低い η が観察された。この試行では、本研究の全ての実験を通して最も大きな負荷 (~3 kp) が設定されていた (表 8-1) 。Ahlquist et al. (1992) は、ペダル回転数が50 rpmと100 rpmの同一代謝需要量の自転車駆動運動時 (つまり50 rpmは高張力・低速度運動) に、50 rpmでは100 rpmよりも高い割合でType II線維のグリコーゲンが枯渇していたことを報告しており、これは高い張力発揮によりType II線維の動員比率が高まることを示している。この知見は、通常の張力発揮において、まずサイズが小さく閾値の低いType I線維の運動単位から優先的に動員されると言う「サイズの原理」 (Henneman et al. 1965) にも一致するものである。以上のことから、実験IVの40 rpmでも、高い張力発揮に依存してType II線維が高い割合で動員されていた可能性が示唆される。実験IIにおいて、負荷を除く条件が全て変化したにもかかわらず、 η には有意差が認められなかったことと考え併せると、実験IVの40 rpmのような高張力発揮運動では、エネルギー効率の低いType II線維の動員比率が高まり η の低下を招来すると推察される。

3. 内的パワー水準

3-1. 内的パワー水準と筋の機械的効率

本研究では、Minetti et al. (2001) のモデルにより P_{int} の評価を行った。このモデルは、変数が体重とペダル周波数のみであるため、簡便性が高く、実験条件の設定も容易いという利点がある。このモデルによる先行研究では22~26%の自転車駆動運動における η 値が報告されており (Ferguson et al. 2002, Minetti et al. 2001)、本研究で認められた η 値と同程度であった。

Sjøgaard et al. (2002) は、 P_{int} の評価に関して様々なモデルが提唱されているが一致した見解は得られていないと述べ、 P_{int} 算出の正確性の再評価のために生理的指標のみに基づく独立した P_{int} 評価法を提案している。Hansen et al. (2004)は、このSjøgaard et al. (2002)のモデルを用いて、同一の自転車駆動運動実験のデータから得られた様々なBiomechanicalモデル (Winter 1979, Wells et al. 1986, Widrick et al. 1992, Willems et al. 1995) およびMinetti et al. (2001) のモデルによる P_{int} 値の比較から、 P_{int} 評価モデルを生理学的視点から検討し、Minetti et al. (2001) のモデルはWillems et al. (1995) やSjøgaard et al. (2002)のモデルに近似した合理的な値を示したと述べている。また、本研究で得られたデータをSjøgaard et al. (2002) のモデルにより評価し、Minetti et al. (2001) のモデルによる η 値と比較すると、 $R = 0.95$ ($P < 0.001$) の相関係数が得られた。このことを、先行研究と考え合わせると、本研究におけるMinetti et al. (2001) のモデルによる P_{int} の評価は適切な水準にあると判断される。

実験IIIより、 $\dot{V}O_2$ (エネルギー消費量) は、 P_{ext} でなく P_{int} を含む P_{tot} に依存して変動することが示された (図7-3, 7-5)。さらに、実験Iからは、 P_{int} と $\dot{V}O_2$ はペダル回転数の変化に伴い大きく変動することが確認され (図5-4)、 P_{int} の O_2 コストは P_{ext} のそれよりも高値であると示唆された (図5-5)。これより、 P_{tot} に対する P_{int} の水準を示すPITはエネルギー代謝に大きく関連すると考えられる。実際に、ペダル回転数の増加に伴いPITは増大し、120 rpmにおいては50%を大きく超えることが確認された (図9-2)。特に実験IVの120 rpmではPITは約75%を示し、発揮されたパワーの3/4が脚の回転のためのパワーであった。さらに、 η とPITは、逆U字様の関係を示し ($y = 23.27 + 0.143x - 0.00244x^2$, $R^2 = 0.65$, 図9-3)、PIT20~30%において η は高値を示し、50%以上では大きく低下した。以上のことから、ペダル回転数の増加に伴う P_{int} の比率の増加 (PITの増加) が、高速条件における低 η に関連することが確認された。

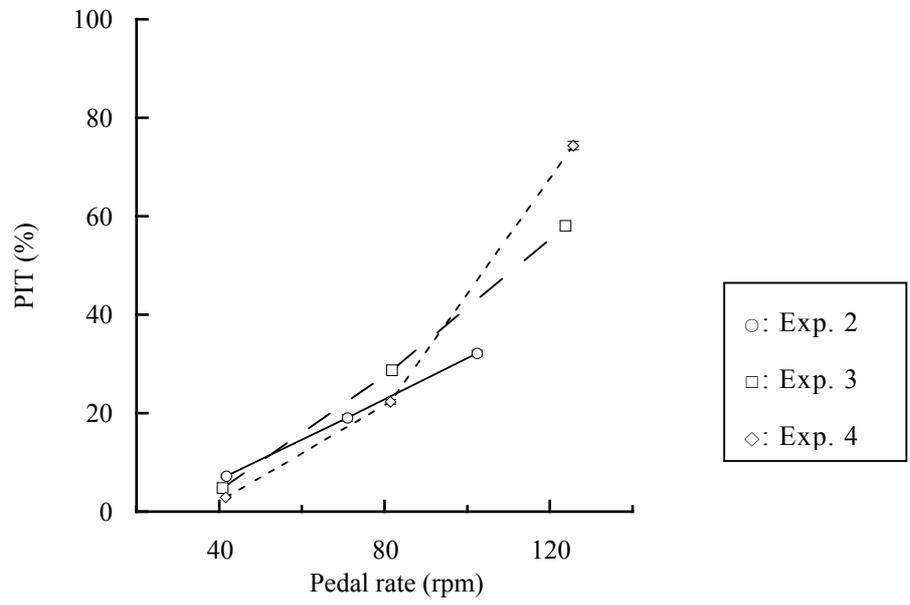


Fig.9-2. Relationship between percentage of internal power to total power and pedal rate in Exp. 2, 3 and 4.

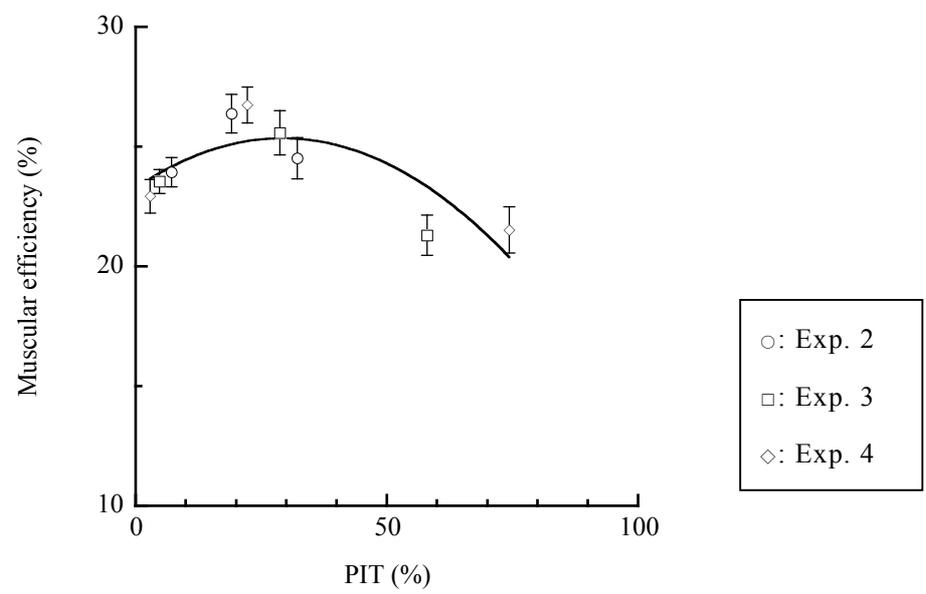


Fig.9-3. Relationship between muscular efficiency and percentage of internal power to total power in Exp. 2, 3 and 4.

3-2. 内的パワーのO₂コスト

PITと η の関連を検討するため、 P_{int} および P_{ext} のO₂コストについて検討した。図9-4は、実験II～IVの全ての試行におけるパワー- $\dot{V}O_2$ 関係の個人値を、 P_{int} 、 P_{ext} それぞれにプロットしたものである。 P_{int} および P_{ext} と $\dot{V}O_2$ の間には直線関係が認められ、それぞれ $P_{int}; y = 42.1 + 13.7x$ ($R^2 = 0.95$) および $P_{ext}; y = -54.0 + 10.2x$ ($R^2 = 0.87$) の関係式が得られた。これらの関係式の傾きから、 P_{int} および P_{ext} のO₂コストはそれぞれ $13.7 \text{ mL}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{W}^{-1}$ および $10.2 \text{ mL}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{W}^{-1}$ となることが確認された。この P_{ext} のO₂コストは、先行研究 (Jones et al. 2004, Koga et al. 2005) において報告されている値 ($10 \text{ mL}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{W}^{-1}$) に匹敵するものであった。また、ここで示されたパワー- $\dot{V}O_2$ 関係から η_{delta} を算出すると、 P_{int} : 21.7%および P_{ext} : 29.1%の η 値が得られる (OE = $20.202 \text{ kJ}\cdot\text{l}^{-1}$, Kyröläinen et al. 2003)。これは、第1章において示した $\eta = E_C \times E_P$ 関係から指摘されている29% (Whipp and Wasserman 1969) や、第2章において試算し

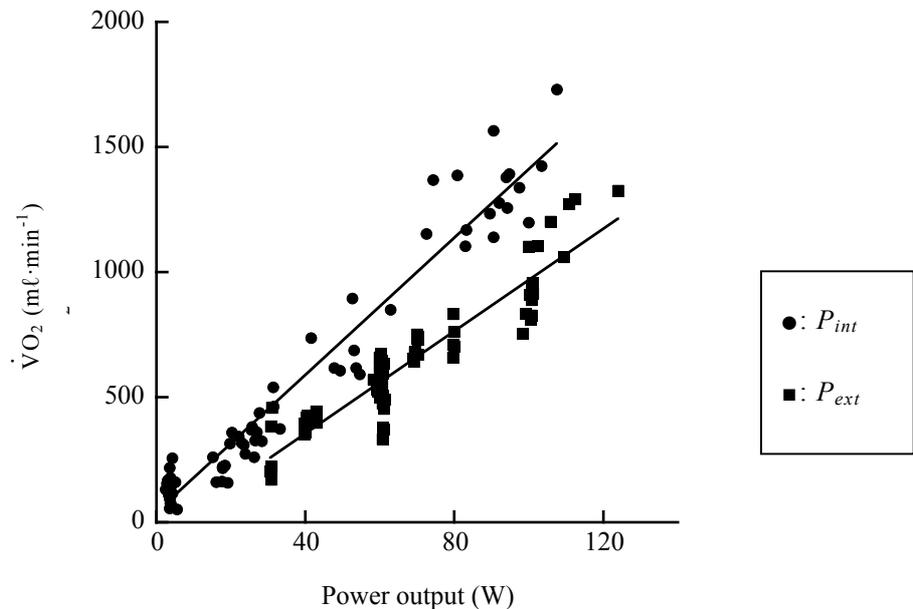


Fig.9-4. Relationship between oxygen uptake and power output in Exp. 2, 3 and 4.

た24~30%に匹敵する値である。さらに、PITが50%の場合には24.9%の η 値が得られ、これは前項で示した η -PIT関係（図9-3）の関係式から算出したPIT50%の η 値（24.3%）にほぼ一致する。したがって、ここで示された P_{int} および P_{ext} の O_2 コストは適切な値であり、 P_{int} の O_2 コストは P_{ext} のそれよりも高い値であることが確認されたため、高PITにおける低い η 値は、 P_{int} の高い O_2 コストに起因することが指摘できる。

3-3. エネルギー消費水準と筋線維の動員

前述の通り、 P_{int} と P_{ext} の O_2 コストは、それぞれ $13.7 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{W}^{-1}$ および $10.2 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{W}^{-1}$ となることが確認された。 P_{int} の $\dot{V}O_2$ は無負荷運動時に測定されたが、そのエネルギー消費水準は、各実験において高 $\dot{V}O_2$ を示した高速条件であっても $32\% \dot{V}O_{2\max}$ （実験II 100 rpm）、 $54\% \dot{V}O_{2\max}$ （実験III 120 rpm）および $57\% \dot{V}O_{2\max}$ （実験IV 120 rpm）であった（表6-5, 7-3, 8-3）。筋線維の動員比率はエネルギー消費水準によって変化することが確認されており、Vøllestad and Blom (1985) は筋グリコーゲンの枯渇量から $43\% \dot{V}O_{2\max}$ ではほとんどType I 線維のみが動員されるが、 $61\% \dot{V}O_{2\max}$ ではType II 線維の動員が高まることを示している。実験III・IVの120 rpmはこの中間の強度であるため、無負荷運動時にはType I 線維がより高い比率で動員されていると考えられる。Type I 線維はエネルギー効率が高いとされているが（Crow and Kushmerick 1982, Han et al. 2001）、効率には速度に対する特異性があり、Barclay et al. (1993) は、マウスの摘出筋を用いて高速度収縮ではType I（ヒラメ筋）はType II（長指伸筋）よりも低効率であることを示している。さらに、Sargeant (1999) も、自転車駆動運動において120 rpmではType I 線維の効率はType II よりも低下するという速度-効率関係のモデルを提示している。以上のことから、高いペダル回転数におけるType I 線維の低い効率が P_{int} の O_2 コストを上昇させている可能性が推察される。

3-4. ペダル回転数の調整のためのエネルギー消費

これまで述べて来たように、無負荷運動時における脚の回転のためのパワーを P_{int} 出力として評価し、それに負荷を加算した場合にペダルに対して発揮されるパワーを P_{ext} 出力として評価することに問題はないと考えられる (Cavagna and Kaneko 1977, Ferguson et al. 2002, Luhtanen et al. 1987, Minetti et al. 2001, Sjøgaard et al. 2002)。その一方で、Kautz and Neptune (2002) は、機械的エネルギー転移の観点から P_{int} および P_{ext} の発揮メカニズムを検討し、自転車駆動運動中の脚は上昇（加速）と下降（減速）を繰り返すが、この減速のエネルギーは P_{ext} 発揮時にはペダルに伝えられペダルを加速させるが、 $P_{ext} = 0$ であれば行き場を失い、他の筋活動によって吸収されなければならないと指摘している。また、Foss and Hallén (2004) は、 $\dot{V}O_2$ -ペダル回転数関係を検討した研究において、固定ギアとフリーギアの自転車駆動運動を比較し、50 W以上の P_{ext} 発揮条件および $P_{ext} = 0$ の低回転数条件（60, 80 rpm）では固定ギアとフリーギア間の $\dot{V}O_2$ に差は認められなかったが、 $P_{ext} = 0$ の高回転数条件（100, 120 rpm）ではペダル回転数の調整のための余分な $\dot{V}O_2$ が発生すると報告している。これらの先行研究を考え合わせると、高ペダル回転数の無負荷運動時には、ペダルの回転の調整のための表出していない仕事に相応するエネルギーが必要となり（ $\dot{V}O_2$ の上昇）、それが P_{int} の O_2 コストを上昇させる一因となる可能性が示唆される。

3-5. Noncontractile processのATP消費

P_{int} は筋収縮速度・頻度によって決定されるため、低 η が観察された高PIT（高 P_{int} 水準）は、高速・高頻度運動であるといえる。Abbate et al. (2001) やHogan et al. (1998) は、ほ乳類の摘出筋を用いて、高頻度筋収縮は効率が低いことを示した。また、Bergström and Hultman (1988) やChasiotis et al. (1987) は、ヒトの大腿直筋の電気刺

激実験から、高頻度収縮は低頻度収縮よりも ATP 消費が高いことを報告している。これらの結果は、本研究で得られた高速条件における低 η と一致した知見である。このことから、高頻度収縮は P_{int} の高水準と関連し、さらに ATP (エネルギー) 消費を増加させることが示唆される。この原因を筋収縮特性から考察したい。

筋収縮の興奮収縮連関は、クロスブリッジを形成し張力発揮に直接関連する Contractile process と、イオン交換などの張力発揮に直接的には関与しない Noncontractile process から構成されている。SR における Ca^{2+} の回収 (再吸収) に代表される Noncontractile process の ATP 消費は、高頻度収縮においては総 ATP 消費の 40% に達すると報告されており (Baker et al. 1994)、エネルギー代謝に大きく関わっている。高速・高頻度収縮運動では、出力パワー当たりの収縮回数が増加するため Ca^{2+} の回収に相応する ATP 消費も増大することが指摘できる。このように、高 PIT に関連した高速・高頻度運動では、SR の Ca^{2+} 回収に関わる Noncontractile process の ATP 消費の増加が O_2 コストを増大させていると考えられる。また、この Noncontractile process では、解糖系からのエネルギー供給が優位であると報告されており (Baker et al. 1994)、高速条件において認められた高い $\Delta [La]_{exc}$ 値は、Noncontractile process における高い ATP 消費を裏付けている。よって、この無酸素性エネルギーが増大したことも高速・高頻度運動における η の低下に関連していると考えられる。以上のことから、高 PIT に関連した高速・高頻度運動では、SR における Ca^{2+} の回収などの張力発揮に直接的に関与しない Noncontractile process における ATP 消費が増大し、 P_{int} の高い O_2 コストに伴う η の低下を招来したものと推察される。

3-6. その他の影響因子

これまで、本研究の実験条件における η 変動から、筋収縮速度・頻度と筋張力発揮の変化に関連した P_{int} および P_{ext} 水準の変動に伴う生理応答の差異の側面から化学-機械エネルギー変換過程に及ぼす影響因子について検証してきたが、ここではこれらの生理反応以外の要因、即ちエネルギー消費水準（運動強度）自体の高低に起因して生じる生理的側面から考察してみたい。

本研究において著しい η の低下が認められた実験ⅢおよびⅣの高速（120 rpm）のペダル回転数条件におけるエネルギー消費水準は、各実験条件で設定された P_{tot} 水準の結果としてそれぞれ70%および67% $\dot{V}O_2max$ に相応した運動強度となることが確認された（表7-3, 8-3）。従って、このことは、一定運動テストがVT（それぞれ、60および65% $\dot{V}O_2max$ ）を超える水準で行われたことを意味しており、ペダル回転数の低速（40 rpm）および中速（80 rpm）条件と比較して、血中乳酸蓄積が高値を示すことと関連するだろう。事実、各一定運動テスト直後の $[La]_b$ は、それぞれ4.1および3.4 mmol \cdot l $^{-1}$ の値を示した（表7-4, 8-4）。このことは、VT以上の高いエネルギー消費水準に起因して生じる乳酸性アシドーシス（pH低下）が、 η 低下に関連する可能性を示唆するものである。この生成された乳酸の緩衝には、生体の恒常性維持（pH維持）のための呼吸性補償作用として過剰換気を伴うことが指摘されており（Hirakoba et al. 1996）、これに関連した呼吸運動に伴う呼吸筋のATP消費の増加が η の低下要因となる可能性も考えられる。何故なら、本研究においては、活動筋のエネルギー消費水準をwhole bodyのエネルギー消費水準を反映した $\dot{V}O_2$ から評価しており、この $\dot{V}O_2$ は活動筋以外のエネルギー消費も内包していることは否定できないからである。実際に、実験ⅢおよびⅣにおいて低 η 値が観察された120 rpmの換気等量（ $\dot{V}_E/\dot{V}O_2$ ）（それぞれ、30および31）は、高 η 値であった80 rpm（それぞれ、26および27）と

比較して有意に高い値を示すことが確認された。しかしながら、実験Ⅲ・Ⅳにおける2試行の高筋収縮頻度(120 rpm)の運動時 \dot{V}_E に対する O_2 コストをAaron et al. (1992)の提唱した O_2 cost of $\dot{V}_E = 1.8 \text{ ml } O_2 \cdot \ell^{-1}$ に従って算出すると、それぞれ110 ($1.8 \times 61 \text{ } \ell \cdot \text{min}^{-1}$: 実験Ⅲ) および101 $\text{ml} \cdot \text{min}^{-1}$ ($1.8 \times 56 \text{ } \ell \cdot \text{min}^{-1}$: 実験Ⅳ)の値が得られ、本研究で設定された高収縮頻度でのエネルギー消費水準に対応した換気のための呼吸運動は $\dot{V}O_2$ 全体の僅か5~6%を占めるのみであり、乳酸性アシドーシスに伴う呼吸筋の活動増加に関連したエネルギー消費量増大が η 低下に及ぼす影響は大きくないものと推察される。

一方、筋収縮はATPの加水分解により放出される ΔG_{ATP} により遂行されるが、第2章に示したように、 ΔG_{ATP} は下記の式により算出される(Kushmerick et al. 1992)。

$$\Delta G_{ATP} (\text{kJ} \cdot \text{mol}^{-1}) = \Delta G^{O'} + RT \ln \left(\frac{[\text{ADP}][\text{Pi}]}{[\text{ATP}]} \right) + RT \ln [10^{-(\text{pH}_{\text{obs}} - 7)}]$$

運動時の ΔG_{ATP} は $-47 \sim -64 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$ の範囲にあることが報告されているが(Bangsbo et al. 2001, Jeneson et al. 2000, Ryschon et al. 1997, Wackerhage et al. 1998)、運動時であってもATP濃度は動的平衡状態に保たれるため、筋温が一定と仮定すれば、ADP、Piの筋内濃度およびpHの変化に伴って変動することが指摘できる。Wackerhage et al. (1998)は、50%MVCでの大腿の圧迫による虚血性足関節屈曲運動を行わせ、運動時には $\Delta G_{ATP} = -52 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$ (pH = 6.75)に対して回復時 $\Delta G_{ATP} = -65 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$ (pH = 7.05)の値を示し、pHの低下が ΔG_{ATP} の減少に関連することを報告している。しかしながら、実験Ⅲ・Ⅳの高筋収縮頻度(120 rpm)である2試行の運動直後の $[\text{La}]_b$ 値(表7-4, 8-4)から考えると、本研究の実験条件ではそのような大きなpHの低下を想定することは難しいことが指摘できる。したがって、実験Ⅲ・Ⅳの高頻度収縮において誘発された $\Delta [\text{La}]_b$ に関連する代謝性アシドーシスが、 ΔG_{ATP} の変化に及ぼす影響は小さいものと判断される。

以上述べた乳酸性アシドーシスに対する呼吸性補償作用に伴う呼吸筋活動や ΔG_{ATP} の変動による $\dot{V}O_2$ 増大は、 $\dot{V}O_2SC$ 発現の影響因子と考えられている (Poole et al. 1988, Zoladz and Korzeniewski 2001)。Henson et al. (1989) は、 $\Delta Work / \Delta \dot{V}O_2$ から効率を評価し、LT以下の運動強度における η は約27%であるが、LT以上の運動強度では22%~20%へと低下することを示し、 $\dot{V}O_2SC$ 出現が η の低下を招来すると述べている。本研究において、低 η が観察された実験Ⅲ・Ⅳの120 rpmでの一定運動テストは約70% $\dot{V}O_{2max}$ の強度で遂行されており (表7-3, 8-3)、 $\dot{V}O_2$ の非定常状態 (図7-2, 8-2) と考え合わせると $\dot{V}O_2SC$ が出現していると言える。Zoladz et al. (1995) は、漸増負荷自転車駆動運動における最大パワー発揮時の $\dot{V}O_2$ は、低・中強度のパワー- $\dot{V}O_2$ 関係から予想される $\dot{V}O_2$ よりも約16%高い値であったことを報告している。本研究の実験Ⅳにおける120 rpmの $\dot{V}O_2$ は、80 rpmの O_2 コストから予測される値よりも17%高い値であった (120および80 rpmにおける O_2 コストが等しいと仮定して算出)。しかしながら、Zoladz et al. (1995) の報告は最大パワー発揮時 ($\dot{V}O_2 = 5.3 \text{ l}\cdot\text{min}^{-1}$, $[La]_b = 12 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$) であり、実験Ⅳの120 rpmは67% $\dot{V}O_{2max}$ であったことから、前述した120 rpmにおける17%高い $\dot{V}O_2$ の全てをZoladz et al. (1995) の示した $\dot{V}O_2SC$ 発現に対する同様の要因で説明することは困難であると思われる。したがって、実験Ⅲ・Ⅳにおいて観察された高水準のペダル回転数 (120 rpm) での $\dot{V}O_2SC$ は、高水準の P_{int} に P_{ext} が付加されたことによる運動強度の上昇により出現したと考えられ、高いペダル回転数における η の低下と関連することは否定できないが、本研究の実験条件において、前述した二要因 (代謝性アシドーシスに伴う過呼吸と ΔG_{ATP} の変動) が $\dot{V}O_2SC$ の主要な説明要因ではないことが指摘される。

4. まとめ

第1章で述べた通り、生体の有酸素的代謝における化学-機械エネルギー変換過程は、Contraction-coupling processとPhosphorylative coupling processから成り、 η は両過程それぞれのエネルギー変換効率である E_C と E_P から構成されているため (di Prampero 1991, Stainsby et al 1980, Whipp and Wasserman 1969)、 E_C と E_P のどちらか、もしくは両者が変化して η に影響を及ぼすことが指摘できる。さらに、本研究では活動筋内で生じるエネルギー変換過程を反映した η を評価し、その変動要因を解明することを目的として自転車駆動運動による運動モデルを構築したが、エネルギー消費量は肺胞レベルのガス交換から評価する方法を採用したため、測定された η 値には脚の活動筋内で起こる有酸素的なエネルギー変換過程に含まれない要素が影響する可能性も指摘できる。このように、第9章で検討した影響因子を E_C と E_P およびそれ以外の要因に分類する観点から考えると、活動筋内における興奮-収縮連関過程のContraction-coupling processの変換効率 (E_C) の影響因子である Ca^{2+} の放出と回収に関わるNoncontractile processのATP消費の増加、代謝産物の蓄積による ΔG_{ATP} の変動、およびエネルギー効率の低いType II線維の動員比率の変動などが主に η に影響していることが指摘できる。

第10章 総括

マクロな生体の化学-機械エネルギー変換過程においては、筋発揮張力や筋収縮速度・頻度の要因とその変化による様々な生理・生化学的背景が複合的に影響しており、さらに出力するパワーとそのエネルギーをどう評価するかという問題が、その解明を複雑にしている。

出力されるパワーは、筋発揮張力や筋収縮速度・頻度により決定されるが、このパワーは身体の外に発揮される P_{ext} と、重心周りの四肢の運動に発揮される P_{int} として出力される。そこで、本研究ではこの P_{int} の水準に着目し、それを変化させる自転車駆動運動モデルを用いた η の変動要因の検討から、マクロな生体の化学-機械エネルギー変換過程の複合的作用機序を解明することを目的に、一連の研究課題を設定し、検証を行った。

1) 実験 I

実験 I では、 P_{int} が運動時のエネルギー代謝に影響するとの観点に立ち、ペダル回転数と $\dot{V}O_2$ の関係から、ペダル回転数と P_{int} およびエネルギー代謝の関係を明らかにすることを目的に5種類のペダル回転数 (40, 60, 80, 100, 120 rpm) での無負荷一定運動テストを実施した。その結果、ペダル回転数の増加に伴って P_{int} と $\dot{V}O_2$ は2次関数的に増大した。 P_{int} と $\dot{V}O_2$ には直線関係が認められ、その関係式の傾きは P_{int} の O_2 コストを表しているが、それは先行研究における P_{ext} の O_2 コストよりも高い値であった。実験 I より、 P_{int} は運動時のエネルギー代謝に大きな影響を及ぼすことが確認され、また $\dot{V}O_2$ - P_{int} 関係から得られた P_{int} の O_2 コストは P_{ext} よりも高いことが示唆された。したがって、様々な P_{int} 水準による詳細な検討の必要性が示された。

2)実験Ⅱ

実験Ⅰでは、 P_{int} のみを発揮する無負荷運動であったが、実験Ⅱではその運動に一定の負荷（1 kp）を加算して P_{ext} も出力させた3種類のペダル回転数（40, 70, 100 rpm）における負荷一定運動テストを実施した。その結果、3種類のペダル回転数間の η に有意差は認められなかった。実験Ⅱの3試行では、負荷を除く全て（パワー、エネルギー消費量およびペダル回転数）が異なる条件であったにも関わらず、3試行間の η に有意差が認められなかったことは、筋発揮張力が重要な影響因子である可能性が指摘された。

3)実験Ⅲ

実験Ⅲでは、ペダル回転数と負荷の両者の関係から一定水準の P_{ext} （59W）を設定した3種類のペダル回転数における P_{ext} 一定運動テストを実施した。実験Ⅲのペダル回転数はVT水準以下でより大きな P_{int} 水準の差を設けるため、40, 80, 120 rpmとした。その結果、3試行の $\dot{V}O_2$ には大きな差が認められ、 $\dot{V}O_2$ は P_{ext} でなく P_{int} を含む P_{tot} の関数として変動することが確認された。また、120 rpm において40 rpmおよび80 rpmよりも有意に低い η が観察されたことは、大きな P_{int} を生じさせる高い筋収縮速度・頻度による過剰 $\dot{V}O_2$ が η の低下を招来すると想定された。

4)実験Ⅳ

実験Ⅲでは、 $\dot{V}O_2$ は P_{tot} に依存して変化することが確認されたため、実験Ⅳでは、筋収縮速度・頻度と筋発揮張力の両者を変化させ、 P_{tot} を一定（108 W）水準に設定した3種類のペダル回転数（40, 80, 120 rpm）における P_{tot} 一定運動テストを実施し、実験Ⅱ・Ⅲで得られた結果をさらに深く検証した。その結果、40 rpmおよび120 rpm

では80 rpmと比較して有意に低い η が観察された。この結果は、実験Ⅱで示唆された筋発揮張力と実験Ⅲで示された筋収縮速度・頻度の両影響因子の重要性を支持するものと考えられた。

5) 実験Ⅱ～Ⅳの総合的解析

実験Ⅱ～Ⅳのデータを総合的に解析すると、 η とペダル回転数の間には逆U字様の関係が認められ、70～80 rpmにおいて η の最大値が、40 rpmおよび120 rpmでは低 η 値が観察された(図9-1)。また、 η は P_{int} 水準にも関連して変動し、PIT20～30%水準において高 η 値が、そして10%以下の低PITと50%以上の高PITでは低 η 値が確認された(図9-3)。 $\dot{V}O_2-P_{int}$ 関係の関係式から得られた P_{int} の O_2 コストは、 P_{ext} のそれよりも高値を示した。

6) 筋の機械的効率変動の複合的作用機序の検討

P_{int} は、筋収縮速度・頻度に依存し、 P_{ext} は、筋収縮速度・頻度と筋発揮張力の両者に依存して変化する。このことは、低PITは高張力発揮運動であり、高PITは高速・高頻度運動であることを示している。低PITである高張力発揮運動では、単位パワーあたりの筋活動の増大やエネルギー効率の低いType II線維の動員比率の増大が η の低下を招来すると推察された。一方、PIT50%を超える高速・高頻度運動では、Noncontractile processのATP消費に関連する高い P_{int} の O_2 コストやNoncontractile processにおける解糖系の優位性により、 η が低下することが想定された。以上のように、マクロな生体の化学-機械エネルギー変換過程は、出力パワーの構成要素である筋発揮張力と筋収縮速度・頻度の両者のバランスの上で影響を受け、その結果として η の変動をもたらすという複合的作用機序を提示できる(図10-1)。

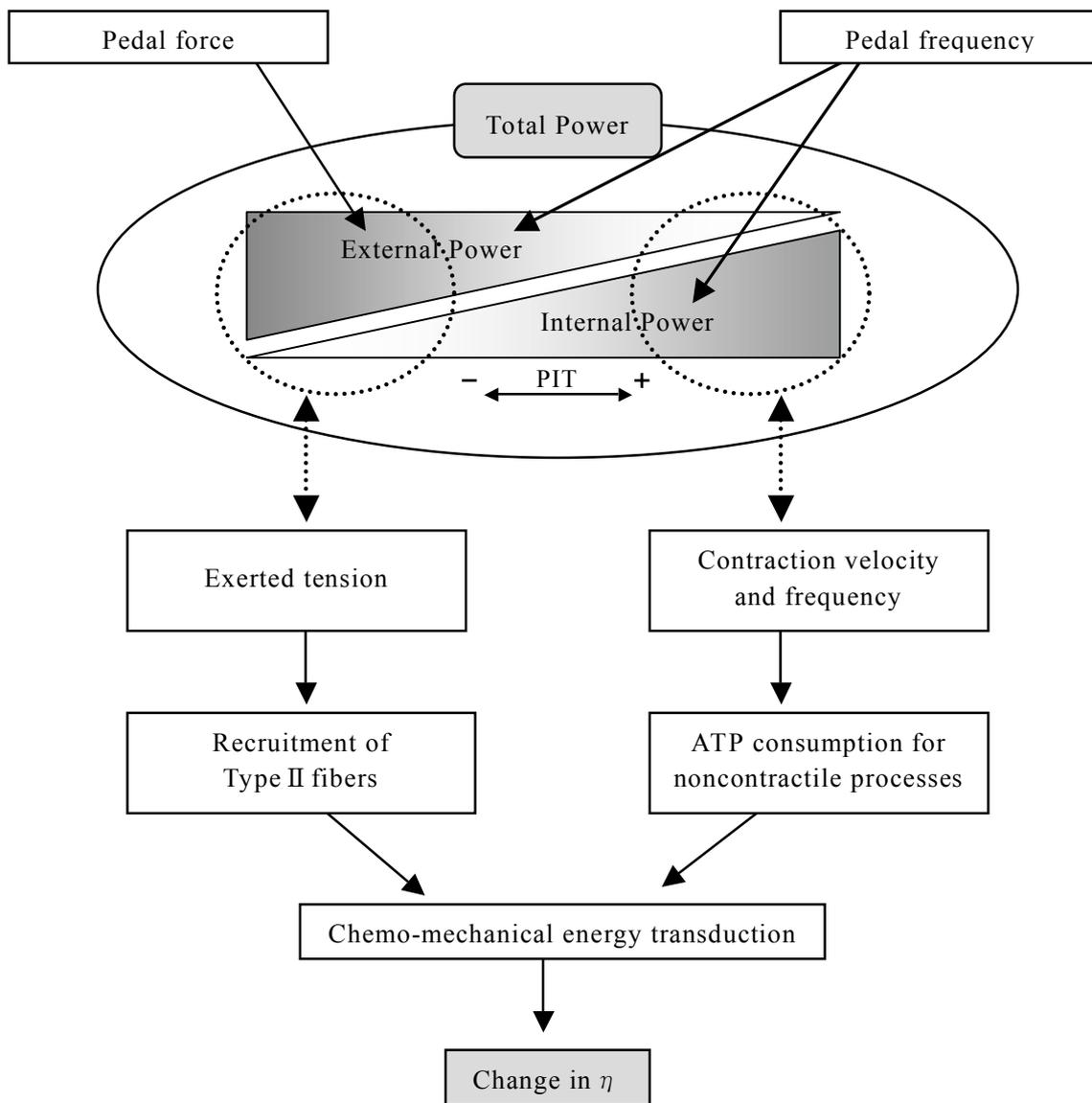


Fig. 10-1. Possible factors to explain change in muscular efficiency during cycling in this study.

第11章 結 論

本研究の一連の実験 I ~IVにおいて得られた結論は以下の通りである。

- 1) 無負荷自転車駆動運動において、 $\dot{V}O_2$ および P_{int} とペダル回転数の間には2次関数的な関係が認められ、80 rpm以上の高いペダル回転数において $\dot{V}O_2$ および P_{int} は急激に増大した。
- 2) η とペダル回転数の間には逆U字様の関係が認められ、70~80 rpmのペダル回転数において高 η 値が、40 rpmおよび120 rpmでは低 η 値が確認された。同様の傾向は η とPIT関係においても認められ、PIT20~30%水準において η の最大値が、10%以下の低PITと50%以上の高PITにおいて η は低下する傾向が観察された。
- 3) $\dot{V}O_2$ と P_{int} および P_{ext} は直線関係を示し、その関係式の傾きから推定された P_{int} の O_2 コストは、 P_{ext} の O_2 コストよりも高い値であった。
- 4) 筋の機械的効率の変動に影響を及ぼす複合的作用機序として、以下のモデルを提示できる。ペダル回転数の増加に伴い P_{int} は急増することから、PIT50%を超える高速・高頻度運動時には P_{int} の高い O_2 コストが $\dot{V}O_2$ を上昇させ、 η の低下を招来することが示された。この P_{int} の高い O_2 コストは、高速・高頻度な筋収縮に伴う興奮収縮連関のNoncontractile processにおけるATP消費の増大に起因した過剰エネルギー消費を反映していると想定された。一方、低PITにおいては、高い張力の発揮に依存したエネルギー効率の低いType II線維の動員比率の増加が、相対的エネルギー消費の増加と関連すると考えられる。これらの要素が、化学-機械エネルギー変換過程に影響を及ぼし、 η の変動を招来すると推察される。

本研究の結果から、筋運動時のエネルギー代謝は P_{ext} のみならず P_{int} を含めた P_{tot} の変動に影響を受けることが確認された。筋運動時の化学-機械エネルギー変換は、出力パワーの構成要素である筋発揮張力と筋収縮速度・頻度の両者のバランスの上で複合的な影響を受けると想定された。

本実験で用いられた自転車駆動運動はCONによって行われるが、身体運動にはCONとECCが混在した様式で遂行される運動も多いため、今後はECCを含めた運動様式における η の解明が総合的な身体運動の化学-機械エネルギー変換の理解に必要である。

謝 辞

本論文を作成するにあたり、指導教官である九州工業大学 平木場浩二教授には、研究全般にわたり多大なご指導を賜りましたことを心より深謝いたします。また、指導教官グループの北海道大学 矢野徳郎教授、九州工業大学 鳥井正史教授、ならびに和田親宗准教授には有益な助言とご配慮を賜りましたことを心より深謝いたします。研究活動を通して適切な助言をいただいた久留米大学 右田孝志准教授にも感謝申し上げます。実験を実施するにあたりご協力いただいた九州工業大学大学院生命体工学研究科生体適応システム講座 平木場研究室院生の森元雄亮君と大河内巖成君にお礼申し上げるとともに、被験者として実験に参加していただいた九州工業大学の学生の方々に感謝申し上げます。

参考文献

- Aaron EA, Seow KC, Johnson BD, Dempsey JA (1992) Oxygen cost of exercise hyperpnea: implications for performance. *J Appl Physiol* 72: 1818-1825
- Abbate F, De Ruyter CJ, Offringa C, Sargeant AJ, De Haan A (2001) In situ rat fast skeletal muscle is more efficient at submaximal than at maximal activation levels. *J Appl Physiol* 92: 2089-2096
- Ahlquist LE, Bassett Jr DR, Sufit R, Nagle FJ, Thomas DP (1992) The effect of pedaling frequency on glycogen depletion rates in type I and type II quadriceps muscle fibers during submaximal cycling exercise. *Eur J Appl Physiol* 65: 360-364
- Åstrand PO, Rodahl K (1977) *Textbook of Work Physiology* (2nd ed). McGraw-Hill Inc
- Baker AJ, Brandes R, Schendel TM, Trocha SD (1994) Energy use by contractile and noncontractile processes in skeletal muscle estimated by ³¹P-NMR. *Am J Physiol* 266: C825- C831
- Bangsbo J, Krstrup P, Gonzalez-Alonso J, 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 CJ, Constable JK, Gibbs CL (1993) Energetics of fast- and slow-twitch muscles of the mouse. *J Physiol* 472: 61-80
- Barclay CJ, Weber CL (2004) Slow skeletal muscles of the mouse have greater initial efficiency than fast muscles but the same net efficiency. *J Physiol* 559: 519-533
- Barstow TJ, Casaburi R, Wasserman K (1993) O₂ uptake kinetics and the O₂ deficit as related to exercise intensity and blood lactate. *J Appl Physiol* 75: 755-762
- Baskin RJ (1965) The variation of muscle oxygen consumption with velocity of shortening. *J Gen Physiol* 49: 9-15
- Beaver WL, Wasserman K, Whipp BJ (1986) A new method for detecting anaerobic threshold by gas exchange. *J Appl Physiol* 60: 2020-2027
- Bergström M, Hultman E (1988) Energy cost and fatigue during intermittent electrical stimulation of human skeletal muscle. *J Appl Physiol* 65: 1500-1505
- Bijker KE, De Groot G, Hollander AP (2002) Differences in leg muscle activity during

- running and cycling in humans. *Eur J Appl Physiol* 87: 556-561
- Blinks JR, Rüdell R, Taylor SR (1978) Calcium transients in isolated amphibian skeletal muscle fibers: detection with aequorin. *J Physiol* 277: 291-323
- Blomstrand E, Saltin B (1999) Effect of muscle glycogen on glucose, lactate and amino acid metabolism during exercise and recovery in human subjects. *J Appl Physiol* 514: 293-302
- Böning D, Gönen Y, Maassen N (1984) Relationship between work load, pedal frequency, and physical fitness. *Int J Sports Med* 5: 92-97
- Cavagna GA, Kaneko M (1977) Mechanical work and efficiency in level walking and running. *J Physiol* 268: 467-481
- Cerretelli P, Shindell D, Pendergast DP, Di Prampero PE, Rennie DW (1977) Oxygen uptake transients at the onset and offset of arm and leg work. *Respir Physiol* 30: 81-97
- Cerretelli P, di Prampero PE (1987) Gas exchange in exercise In: *Handbook of Physiology*, section 3. The respiratory system. Fishman AP ed, pp297-339
- Chasiotis D, Bergström M, Hultman E (1987) ATP utilization and force during intermittent and continuous muscle contractions. *J Appl Physiol* 63: 167-174
- Chavarren J, Calbet JAL (1999) Cycling efficiency and pedalling frequency in road cyclists. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 80: 555-563
- Chen B, Jones NL, Killian KJ (1999) Is there a conflict between minimizing effort and energy expenditure with increasing velocities of muscle contraction in humans? *J Physiol* 518: 933-940
- Clowes GH Jr, Radall HT, Cha CJ (1980) Amino acid and energy metabolism in septic and traumatized patients. *J Parenter Enteral Nutr* 4: 195-205
- Coast JR, Welch HG (1985) Linear increase in optimal pedal rate with increased power output in cycle ergometry. *Eur J Appl Physiol* 53: 339-342
- Coyle EF, Sidossis LS, Horowitz JF, Beltz JD (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, Concu A (2002) External mechanical work versus oxidative energy consumption ratio during a basketball field test. *J*

- Sports Med Phys Fitness 42: 409-417
- Crow MT, Kushmerick MJ (1982) Chemical energetics of slow- and fast-twitch muscle of the mouse. *J Gen Physiol* 79: 147-166
- Davis JA, Whipp BJ, Lamarra N, Huntsman DJ, Frank MH, Wasserman K (1982) Effect of ramp slope on determination of aerobic parameters from the ramp exercise test. *Med Sci Sports Exerc* 14: 339-343
- di Prampero PE, Boutellier U, Marguerat A (1988) Efficiency of work performance and contraction velocity in isotonic tetani of frog sartorius. *Pflügers Arch* 412: 455-461
- di Prampero PE (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 PE, Ferretti G (1999) The energetics of anaerobic muscle metabolism: a reappraisal of older and recent concepts. *Respir Physiol* 118: 103-115
- di Prampero PE, 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 CM, Brooks GA (1977) Muscular efficiency during steady-rate exercise II. Effects of walking speed and work rate. *J Appl Physiol* 43: 431-439
- Ettema GJC (2001) Muscle efficiency: the controversial role of elasticity and mechanical energy conversion in stretch-shortening cycles. *Eur J Appl Physiol* 85: 457-465
- Fenn WO (1923) A quantitative comparison between the energy liberated and the work performed by the isolated sartorius muscle of the frog. *J Physiol* 58: 175-203
- Ferguson RA, Aagaard P, Ball D, Sargeant AJ, Bangsbo J (2000) Total power output generated during dynamic knee extensor exercise at different contraction frequencies. *J Appl Physiol* 89: 1912-1918
- Ferguson RA, Ball D, Krstrup P, Aagaard P, Kjaer M, Sargeant AJ, Hellsten Y, Bangsbo J (2001) Muscle oxygen uptake and energy turnover during dynamic exercise at different contraction frequencies in humans. *J Physiol* 536: 261-271
- Ferguson RA, Ball D, Sargeant AJ (2002) Effect of muscle temperature on rate of oxygen uptake during exercise in humans at different contraction frequencies. *J Exp Biol* 205: 981-987

- Foss Ø, Hallén J (2004) The most economical cadence increases with increasing workload. *Eur J Appl Physiol* 92: 443-451
- Gaesser GA, Brooks GA (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
- Gladden LB, Welch HG (1978) Efficiency of anaerobic work. *J Appl Physiol* 44: 564-570
- Gollnick PD, Karlsson J, Piehl K, Saltin B (1974) Selective glycogen depletion in skeletal muscle fibres of man following sustained contractions *J Physiol* 241: 59-67
- Grassi B, Poole DC, Richardson RS, Knight DR, Erickson BK, Wagner PD (1996) Muscle O₂ uptake kinetics in humans: implications for metabolic control. *J Appl Physiol* 80: 988-998
- Han YS, Proctor DN, Geiger PC, Sieck GC (2001) Reserve capacity for ATP consumption during isometric contraction in human skeletal muscle fibers. *J Appl Physiol* 90: 657-664
- Hansen EA, Andersen JL, Nielsen JS, Sjøgaard G (2002) Muscle fiber type, efficiency, and mechanical optima affect freely chosen pedal rate during cycling. *Acta Physiol Scand* 176: 185-194
- Hansen EA, Jørgensen LV, Sjøgaard G (2004) A physiological counterpoint to mechanistic estimates of “internal power” during cycling at different pedal rates. *Eur J Appl Physiol* 91: 435-442
- Hansen EA, Sjøgaard G (2007) Relationship between efficiency and pedal rate in cycling: significance of internal power and muscle fiber type composition. *Scand J Med Sci Sports* 17: 408-414
- Hansen JE, Casaburi R, Cooper DM, Wasserman K (1988) Oxygen uptake as related to work rate increment during cycle ergometer exercise. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 57: 140-145
- Henneman E, Somjen G, Carpenter DO (1965) Functional significance of cell size in spinal motoneurons. *J Neurophysiol* 28: 560-580

- Henson LC, Poole DC, Whipp BJ (1989) Fitness as a determinant of oxygen uptake response to constant-load exercise. *Eur J Appl Physiol* 59: 21-28
- Hill AV (1964) The efficiency of mechanical power development during muscular shortening and its relation to load. *Proc R Soc Lond B* 159: 319-324
- Hintzy-Cloutier F, Zameziati K, Belli A (2003) Influence of the base-line determination on work efficiency during submaximal work. *J Sports Med Phys Fitness* 43: 51-56
- Hirakoba K, Maruyama A, Misaka K (1996) Prediction of blood lactate accumulation from excess CO₂ output during constant exercise. *J Physiol Anthropol* 15: 205-210
- Hogan MC, Ingham E, Kurdak SS (1998) Contraction duration affects metabolic energy cost and fatigue in skeletal muscle. *Am J Physiol* 274: E397-E402
- Homsher E (1987) Muscle enthalpy production and its relationship to actomyosin ATPase. *Annu Rev Physiol* 49: 673-690
- Horowitz JF, Sidossis LS, Coyle EF (1994) High efficiency of type I muscle fibers improves performance. *Int J Sports Med* 15: 152-157
- Jeneson AAL, Westerhoff HV, Kushmerick MJ (2000) A metabolic control analysis of kinetic controls in ATP free energy metabolism in contracting skeletal muscle. *Am J Physiol* 279: C813-C832
- Jones AM, Campbell IT, Pringle JSM (2004) Influence of muscle fiber type and pedal rate on the $\dot{V}O_2$ -work rate slope during ramp exercise. *Eur J Appl Physiol* 91: 238-245
- Kaneko M, Yamazaki T, Toyooka J (1979) Direct determination of the internal mechanical work and the efficiency in bicycle pedalling. *J Physiol Soc Japan* 41: 68-69
- Koga S, Poole DC, Shiojiri T, Kondo N, Fukuba Y, Miura A, Barstow TJ (2005) Comparison of oxygen uptake kinetics during knee extension and cycle exercise. *Am J Physiol* 288: R212-R220
- Kushmerick MJ, Meyer RA, Brown TR (1992) Regulation of oxygen consumption in fast- and slow-twitch muscle. *Am J Physiol* 263: C598-C606
- Kyröläinen H, Kivelä R, Koskinen S, McBride J, Andersen JL, Takala T, Sipilä S, Komi PV (2003) Interrelationships between muscle structure, muscle strength, and running

- economy. *Med Sci Sports Exerc* 35: 45-49
- Luhtanen P, Rahkila P, Rusko H, Viitasalo JT (1987) Mechanical work and efficiency in ergometer bicycling at aerobic and anaerobic thresholds. *Acta Physiol Scand* 131: 331-337
- Lusk G (1924) Animal calorimetry. Analysis of the oxydation of mixtures of carbohydrate and fat. A correction. *J Biol Chem* 59: 41-42
- MacIntosh BR, Neptune RR, Horton JF (2000) Cadence, power, and muscle activation in cycle ergometry. *Med Sci Sports Exerc* 32: 1281-1287
- Mallory LA, Scheuermann BR, Hoelting BD, Weis ML, Mcallister RM, Barstow TJ (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 AP, Martin PE, Foley KO (2000) Effect of cadence, cycling experience, and aerobic power on delta efficiencies during cycling. *Med Sci Sports Exerc* 32: 1630-1634
- Martin R, Hautier C, Bedu M. (2002) Effect of age and pedalling rate on cycling efficiency and internal power in humans. *Eur J Appl Physiol* 86: 245-250.
- Medbø JI, Tabata I (1993) Anaerobic energy release in working muscle during 30 s to 3 min of exhausting bicycling. *J Appl Physiol* 75: 1654-1660
- Migita T, Hirakoba K (2006) Effect of different pedal rates on oxygen uptake slow component during constant-load cycling exercise. *J Sports Med Phys Fitness* 46: 189-96
- Migita T, Hirakoba K (2007) Effect of switching pedal rate model on slow component of oxygen uptake during heavy-cycling exercise. *Biol Sport* 24: 191-207
- Minetti AE, Pinkerton J, Zamparo P (2001) From bipedalism to bicyclism: evolution in energetics and biomechanics of historic bicycles. *Proc R Soc Lond B* 268: 1351-1360
- Mogensen M, Bagger M, Pedersen PK, Fernström M, Sahlin K (2006) Cycling efficiency in humans is related to low UCP3 content and to type I fibers but not to mitochondrial efficiency. *J Physiol* 571: 669-681
- Pendergast D, Cerretelli P, Rennie DW (1979) Aerobic and glycolytic metabolism in arm

- exercise. *J Appl Physiol* 47: 754-760
- Petrofsky JS (1979) Frequency and amplitude analysis of the EMG during exercise on the bicycle ergometer. *Eur J Appl Physiol* 41: 1-15
- Poole DC, Ward SA, Gardner GW, Whipp BJ (1988) Metabolic and respiratory profile of the upper limit for prolonged exercise in man. *Ergonomics* 31: 1265-1279
- Poole DC, Schaffartzik W, Knight DR, Derion T, Kennedy B, Guy HJ, Prediletto R, Wagner PD (1991) Contribution of exercising legs to the slow component of oxygen uptake kinetics in humans. *J Appl Physiol* 71: 1245-1260
- Pringle JS, Doust JH, Carter H, Tolfrey K, Jones AM (2003) Effect of pedal rate on primary and slow-component oxygen uptake responses during heavy-cycle exercise. *J Appl Physiol* 94: 1501-1507
- Reggiani C, Potma EJ, Bottinelli R, Canepari M, Pellegrino MA, Stienen GJ (1997) Chemo-mechanical energy transduction in relation to myosin isoform composition in skeletal muscle fibres of the rat. *J Physiol* 502: 449-460
- Rosing J, Slater EC (1972) The value of ΔG° for the hydrolysis of ATP. *Biochim Biophys Acta* 267: 275-290
- Ryschon TW, Fowler MD, Wysong RE, Anthony AR, Balaban RS (1997) Efficiency of human skeletal muscle in vivo: comparison of isometric, concentric, and eccentric muscle action. *J Appl Physiol* 83: 867-874
- Samozino P, Horvais N, Hintzy F (2006) Interactions between cadence and power output effects on mechanical efficiency during sub maximal cycling exercises. *Eur J Appl Physiol* 97: 133-139
- Sargent AJ (1994) Human power output and muscle fatigue. *Int J Sports Med* 15: 116-121
- Sargeant AJ (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
- Scheuermann BW, Tripple McConnell JH, Barstow TJ (2002) EMG and oxygen uptake responses during slow and fast ramp exercise in humans. *Exp Physiol* 87: 91-100
- Seabury JJ, Adams WC, Ramey MR (1977) Influence of pedalling rate and power output on energy expenditure during bicycle ergometry. *Ergonomics* 20: 491-498

- Sidossis LS, Horowitz JF, Coyle EF (1992) Load and velocity of contraction influence gross and delta mechanical efficiency. *Int J Sports Med* 13: 407-411
- Sjøgaard G, Hansen EA, Osada T (2002) Blood flow and oxygen uptake increase with total power during five different knee-extension contraction rates. *J Appl Physiol* 93: 1676-1684
- Stainsby WN (1976) Oxygen uptake for negative work, stretching contractions by in situ dog skeletal muscle. *Am J Physiol* 230: 1013-1017
- Stainsby WN, Gladden LB, Barclay JK (1980) Exercise efficiency: validity of base-line subtractions. *J Appl Physiol* 48: 518-522
- Szentesi P, Zaremba R, van Mechelen W, Stienen GJ (2001) ATP utilization for calcium uptake and force production in different types of human skeletal muscle fibres. *J Physiol* 531: 393-403
- Veech RL, Lawson JWR, Cornell NW, Krebs HA (1979) Cytosolic phosphorylation potential. *J Biol Chem* 254: 6538-6547
- Vøllestad NK, Vaage O, Hermansen L (1984) Muscle glycogen depletion patterns in type I and subgroups of type II fibres during prolonged severe exercise in man. *Acta Physiol Scand* 122: 433-441
- Vøllestad NK, Blom PC (1985) Effect of varying exercise intensity on glycogen depletion in human muscle fibres. *Acta Physiol Scand* 125: 395-405
- Wackerhage H, Hoffmann U, Essfeld D (1998) Recovery of free ADP, Pi, and free energy of ATP hydrolysis in human skeletal muscle. *J Appl Physiol* 85: 2140-2145
- Wells R, Morrissey M, Hughson R (1986) Internal work and physiological responses during concentric and eccentric cycle ergometry. *Eur J Appl Physiol* 55: 295-301
- Widrick JJ, Freedson PS, Hamill J (1992) Effect of internal work on the calculation of optimal pedaling rates. *Med Sci Sports Exerc* 24: 376-382
- Whipp BJ, Wasserman K (1969) Efficiency of muscular work. *J Appl Physiol* 26: 644-648
- Whipp BJ, Wasserman K (1972) Oxygen uptake kinetics for various intensities of constant-load work. *J Appl Physiol* 33: 351-356
- Willems PA, Cavagna GA, Heglund NC (1995) External, internal and total work in

- human locomotion. *J Exp Biol* 198: 379-393
- Willis WT, Jackman MR (1994) Mitochondrial function during heavy exercise. *Med Sci Sports Exerc* 26: 1347-1353
- Wilmore JH, Costill DL (1999) *Physiology of Sport and Exercise*. Human Kinetics Pub, pp26-51
- Winter DA (1979) A new definition of mechanical work done in human movement. *J Appl Physiol* 46: 79-83
- Winter DA (2005) *Biomechanics and motor control of human movement* 3rd ed. John Wiley & Sons, New York
- 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
- Zoladz JA, Rademaker AC, Sargeant AJ (1995) Non-linear relationship between O₂ uptake and power output at high intensities of exercise in humans. *J Physiol* 488: 211-217
- Zoladz JA, Duda K, Majerczak J (1998a) $\dot{V}O_2$ /power output relationship and the slow component of oxygen uptake kinetics during cycling at different pedaling rates: relationship to venous lactate accumulation and blood acid-base balance. *Physiol Res* 47: 427-38
- Zoladz JA, Duda K, Majerczak J, Emmerich J, Domanski J (1998b) Pre-exercise acidification induced by ingestion of NH₄Cl increases the magnitude of the slow component of $\dot{V}O_2$ kinetics in humans. *J Physiol Pharmacol* 49: 443-455
- Zoladz JA, Korzeniewski B (2001) Physiological background of the change point in $\dot{V}O_2$ and the slow component of oxygen uptake kinetics. *J Physiol Pharmacol* 52: 167-184