

筋中乳酸の蓄積が筋電図に及ぼす影響

体力学専修

堀田朋基

論文指導教員 石河利寛

昭和 57 年 3 月 5 日

論文審査委員

青木 純一郎

南谷 和利

牛 華 裕典

目 次		頁
緒 言		1
関連文献の考証		4
1 等速性筋収縮の概念とその応用		4
1) 等速性筋収縮の概念とトシ		
ニニンク効果		4
2) Isokinetic machine を用いた種々の		
筋機能の測定		10
2 筋疲労と筋電図		14
1) 筋疲労に伴う筋電図の変化		14
2) 筋疲労と筋活動電位伝導速		
度		20
3 運動単位の参加様式		24
4 筋中乳酸, 乳酸脱水素酵素, 及		
びそのアイソカイムと運動との		
関係		34
1) 運動による筋中乳酸の蓄積		34
2) 乳酸脱水素酵素及びそのア		
イソカイムパターンと運動		

	との関係	42
	実験方法	46
1	被験者	46
2	運動様式	46
3	筋電図の記録と分析	47
4	筋のサンプリング	49
5	筋の組織化学的分析及び生化学	
	的分析	51
	実験結果	56
1	被験者の筋線維組成及び酵素活	
	性	56
2	等速性筋収縮による筋中乳酸の	
	蓄積	56
3	等速性筋収縮時の脚伸展トルク	
	と筋電図	57
4	筋線維組成及び酵素活性と脚伸	
	展トルク, 筋電図との関係	60
	考察	63
1	筋線維組成と酵素活性	63
2	筋線維組成及び酵素活性と脚伸	

結 言

エネルギーを無氣的代謝に依存する作業において、作業筋の疲労に伴い、筋線維内の活動電位の伝導速度が減少する²⁰⁾。その結果、表面導出した筋電図の高周波数成分が減少し、低周波数成分が増加すること²¹⁾が早くかゝ知^{22), 23)}られている。一般に、その原因は作業筋に蓄積する乳酸であると考え^{24), 25), 26)}られている。Teschは、⁽²⁷⁾1例ではあるが、筋バイオプシー技術を用いて、筋中乳酸を測定し、表面筋電図の周波数成分の変化と対応させ、これまでの知見を支持している。

しかし、伝導速度は筋温に依存するので、作業に伴う伝導速度の減少は非常に考えにくい。最近、Bigland-Ritchie²⁸⁾は、筋温を一定にした実験で、疲労に伴い低周波数成分が増大したにもかかわらず、伝導速度は不変であったことを報告している。従って、伝導速度以外の要因も周波数成分の変化を引き起こす可能性が示唆される。たとえば、筋疲労の主な原因

は、筋の収縮要素の疲労であることが報告されている⁽⁸⁾ので、収縮要素の疲労も周波数成分の変化に関係していると推察される。さらに、筋疲労とともに、運動単位⁽⁹⁾の発火が同期化することとも知られている。表面筋電図は、多数の運動単位⁽⁹⁾の活動電位によって構成されているので、運動単位⁽⁹⁾の活動状態も周波数成分に影響を及ぼすことが示唆される。また、最近、被験者の筋線維組成や筋中の乳酸脱水素酵素などの活性水準が筋疲労に影響を与えていることも明らかとなってきた⁽¹⁰⁾。このように、筋疲労には多くの要因が関与している事が示されている。しかし、これらの要因が筋電図の周波数成分の変化と、どのように関わっているかという点については、まだ十分な検討がなされているとは思われない。この点を明らかにすることによって、伝導速度以外の要因も筋電図の周波数成分に影響を及ぼす可能性が示唆されると考えられる。

そこで、本研究では、筋線維組成、筋の乳

酸脱水素酵素活性，筋中乳酸，筋の収縮要素
及び運動単位の動態などから，筋疲労に伴う
表面筋電図の周波数成分の変化を引き起こす
メカニズムを筋中乳酸と関連づけて解明する
ことを意図した。

関連文献の考証

1 等速性筋収縮の概念とその応用

1) 等速性筋収縮の概念とトレーニング効果

筋の収縮様式を大別すると、等尺性収縮 (Isometric contraction) と等張性収縮 (Isotonic contraction) とに分けられる。これまで筋力増加の為に用いられてきたトレーニングは、上の2種類の収縮様式を用いたものが主であった。しかしながら、この様なトレーニング方法にも幾つかの問題点がある。まず、等尺性トレーニングでは、関節角度が固定されてしまう為、関節の全可動範囲に渡る筋力の増加は望めない。次に、等張性トレーニングにおいては、筋肉に対する外的な負荷は一定であるが、関節角度によって発揮する筋力が異なるので、結果として筋に対する負荷は一定でなくなる。この様な欠点を補うものとして、最近等速性筋収縮 (Isokinetic contraction) を用いたトレーニング

が実施されるようになつてきた。

等速性筋収縮とは、1967年に Hislop と Perrine⁽⁸²⁾ 及び Thistle⁽¹⁰²⁾ によつて紹介されたもので、関節の可動範囲全域に渡つて最大努力で収縮を行なわせ、その時に生じる加速度も人工的に排除して運動速度を一定に保つものである。従つてこの様な収縮において、筋は各関節角度で最大収縮を実施でき、可動範囲全域に渡つて最大の負荷が筋に課せられる事になる。

この様に等速性筋収縮において、他の収縮様式とは異なる負荷が筋に課せられる事は、筋電図学的にも明ぶかにされている。Rosentswieg⁽⁹⁰⁾ と Hinson⁽⁹⁰⁾ は、22〜36才の女性13人を用い、肘屈筋でそれぞれ等尺性、等張性、及び等速性筋収縮を行わせ、各収縮様式における筋電図積分値を比較した。それによると、等速性筋収縮における筋放電量は等尺性収縮におけるそれよりも有意に高く、また等張性収縮では、関節角度の違いによつて筋放電量に有意差が見られたのに対し、等速性筋収縮では有意差が

見られなかった事を報告している。同様に、
HinsonとRosentzweig³⁹⁾も、18~42才の女性52人に肘の屈
筋と膝の伸筋で、等張性、等尺性及び等速性
収縮を行わせ、筋電図積分値を比較したところ、
過半数の被験者で、等速性筋収縮における
筋放電量が等張性収縮におけるそれよりも
高かった事を報告している。

この様な特徴を持つ等速性筋収縮を用いた
トレーニングについては、幾つかの報告が見
られる。Thistle¹⁹⁸⁾は、被験者に等速性、等張性
及び等尺性収縮によるトレーニングをそれぞれ
週4日、計8週間実施した結果、等速性
筋収縮でトレーニングした群が、筋力の増加
率が最も高い事を見出した。Moffroid⁷⁶⁾も同様
な比較を行い、等速性筋収縮によるトレー
ニングは、等張性及び等尺性収縮によるトレー
ニングよりも短期間に筋機能を向上させる事
を報告している。嶋田⁹⁵⁾も等速性筋収縮と等尺
性収縮によるトレーニングを比較し、前者の
方が短期間に筋力が増加する事を見出してい

る。

このように等速性筋収縮による筋力トレーニングが、筋力増加の点で他のトレーニングより優れている事が示されているが、同じ等速性筋収縮であっても、角速度が異なるとトレーニング効果も異なる事が報告されている。MoffroidとWhipple⁷⁷⁾は、 $36\%/sec$ と $108\%/sec$ の2種類の角速度でトレーニングを実施した結果、低速のトレーニング群では、低速でのピークトルクのみが増加したのに対し、高速のトレーニング群では測定した全ての速度においてピークトルクが増加し、かつ筋持久力も有意に増加した事を報告している。PipesとWilmore⁷⁸⁾も、 $24\%/sec$ と $136\%/sec$ の2種類の角速度で8週間トレーニングを実施したところ、等速性筋収縮による筋力が、特に高速群で大きく増加し、また除脂肪体重も高速群でより大きく減少する事を見出した。最近大迫⁷⁹⁾も、 $30\%/sec$ と $120\%/sec$ でトレーニングを実施した結果、低速群は低速の筋力のみ増加したのに対し、高速群は測定されたほとんどの

速度において筋力が増加した事を報告している。

これらの報告に見られるように、より高速でトレーニングを実施した方が筋力増加の点で有利であるように思われる。しかしながら、上に述べた研究で高速として選択された角速度が真に高速であるかという点については疑問の残る所である。

すなわち、ヒトの最大膝伸展速度は、 $647 \pm 16\%$ secである事が報告されており⁽¹³⁾、この数値と比較すると、前出の報告で高速として選択された角速度は極めて低い速度であり、真に高速であるとは言い難い。

従って、さぶに高速の角速度を用いたトレーニング実験が望まれるが、最近 Caiozzo⁽¹²⁾ は、興味ある報告をしている。それによると彼らは被験者を3群に分け、それぞれコントロール群、 96% secでのトレーニング群、 240% secでのトレーニング群とし、膝伸筋を用いて週3回、4週間のトレーニングを実施した。トレーニング

トレーニング前後の筋力の測定は、0、48、96、144、192、240、288% sec の速度で実施した。その結果、96% sec でのトレーニング群が0~240% sec までの速度でトルクが有意に増加したのに対し、240% sec でのトレーニング群は、144、192、240% sec のみでトルクが有意に増加したにすぎなかった。

このような結果は、これまで報告されてきた結果とは異なるものであり、等速性筋収縮を用いたトレーニングにおける速度の特異性を示唆するものである。いずれにせよ、異なる速度におけるトレーニング効果の違いは、今後さらに検討を要するところである。

一方、トレーニング前後で筋サンプルを取り、トレーニングが筋線維組成や筋の酵素活性に及ぼす影響を調べた報告⁽¹⁵⁾⁽¹⁶⁾⁽¹⁷⁾が幾つか見られる。Costill⁽¹⁵⁾は、180% sec で6秒間と30秒間の反復収縮によるトレーニングを、それぞれ膝伸筋群で週4回、7週間実施した。その結果、筋線維の割合は、トレーニング前後で差はなかったが、筋線維面積の相対値について見ると、

註1)

タイプI線維の相対面積が減少し、タイプII_a線維の相対面積が増加を示した。また、30秒のトレーニング群で、筋の無気的及び有気的エネルギー生産に関わる酵素に活性値の増加が認められた。Krotkiewski⁽⁶²⁾は、女性、被験者を用いて、60%secで5週間毎日トレーニングを実施した。その結果、外側広筋でタイプI線維の割合が有意に減少し、タイプII_a線維の割合が増加する傾向にあった。筋の酵素については、解糖系の酵素が有意に増加した。これらの報告に見られるように、等速性筋収縮によるトレーニングによつて筋線維組成、筋の酵素が変化する事が示されているが、この種の報告はいまだ例数が少なく、今後さらに検討を必要とするところである。

2) Isokinetic machine を用いた種々の筋機能の測定

先に挙げた等速性筋収縮に関する研究のほとんどが等速性という条件をもたうす器具と

註1) タイプI, II_a, II_b 線維は, Saltin の言う ST, FT_a, FT_b 線維に相当し、
また, Peter の示した, SO, FOG, FG 線維に対応するものである。

して Cybex machine を用いている。トレーニング
実験のほかにもこの装置を用いて種々の筋機
能の測定が実施⁽¹⁷⁾⁽²²⁾⁽²³⁾されている。

Thomstén⁽¹³⁾ は、種々の角速度での膝伸筋群
のピークトルクと筋線維組成とを関連づけて
報告している。それによると、ピークトルク
は角速度の増加と共に減少し、また外側広筋
の速筋線維数の割合 (%FT) と 180°/sec でのピー
クトルクとの間に有意な相関が見出された。

Coyle⁽¹⁷⁾ も、同様の実験を行い、%FT が 50 以上
の者を FT グループ、それ以下の者を ST グループ
として分類し測定したところ、全ての角速
度において FT グループが ST グループより有意
に高いピークトルクを発揮した。また、角速
度が高速になるにつれて %FT とピークトルク
との相関が高くなる傾向が見られた。この報
告は、FT 線維の持つ収縮特性の 1 つを表わし
ているように思われる。また、最近 Ivy⁽¹²⁾ は、
15 人の被験者で、外側広筋の筋線維組成で %
FT が 60 以上の者を FT グループ、%ST が 60 以上

の者をSTグループ、その中間の者を中間グループとして分類し、種々の角速度で筋力を測定した。その結果、 $180\%/ec$ でFTグループは他の2群より有意に高いパワー発生率を示した。また、 $180\%/ec$ での種々の筋のperformanceが%FTとの相関が最も高かったので、彼らは $180\%/ec$ 付近の速度が大腿四頭筋の筋線維組成を推定するのに最も適した速度であると考察している。この様に、 $180\%/ec$ という角速度は筋機能の差異をよく表わす速度としてしばしば用いられている。

ThorstenssonとKarls¹¹¹⁾sonもこの角速度を用いて筋疲労の実験を行っている。その結果、 $180\%/ec$ で50回反復収縮した時のトルクの減少率と%FTとの間に有意な正の相関が見出された。この種の疲労実験は、他の研究者も行っている。Tesch¹²⁶⁾は、 $180\%/ec$ で25回と50回の収縮を行った時の筋中乳酸を測定し、25回の収縮ではFT線維に高い乳酸濃度が見られたが、50回の収縮では、STとFT線維の乳酸濃度に差がなかった。

た事を報告している。Komik⁶³⁾とTesch⁶³⁾も、180%/secで100回の収縮を行わせ、外側広筋から表面筋電図を記録した。その結果、ピークトルクの減少率と筋電図の平均パワー周波数(MPF)の減少率との間に有意な相関が見られ、また、FT線維の相対面積の大きい者ほどMPFの減少率が大きいという事が見出された。これに対し、異なった角速度での疲労パターンを報告したものもある。⁴⁾Barnes⁴⁾は、60, 120, 150, 300%/secでそれぞれ10回ずつ収縮させ、疲労パターンを比較した。その結果、収縮速度が異なってもトルクの減少率は同じパターンを示した。

以上に示した様に、Cybex machineを用いた種々の筋機能の測定は数多く実施されている。なかでも、180%/secという速度は筋の特性の違いをよく反映する速度としてしばしば用いられている。

2 筋疲労と筋電図

1) 筋疲労に伴う筋電図の変化

作業筋で筋疲労が進行するに従い、そこから導出した筋電図に変化が生じる事が知られている。²¹⁾ EdwardsとLippoldは、ヒトのヒラメ筋において最大随意筋力(MVC)の25%の張力を維持させた際に、そこから導出した筋電図の積分値が、時間の経過と共に増加する事を見出した。²⁰⁾ Easonも、前腕の屈筋において、種々の張力レベルで筋放電量が時間の経過と共に増加する事を報告している。このように、一定の張力を維持した際に、筋放電量が筋疲労の進行に従い増加する事は、最近²²⁾ Matonによっても確かめられている。

ところで、これらの報告に見られる様な筋電図の分析方法とは異なり、筋電図波形の周波数分析を行うことにより筋疲労を評価しようとした報告がいくつか見られる。²⁰⁾ Lloydは、肘屈筋群で、30, 50, 及び70% MVCレベルの張力を

維持した際に、疲労と共に筋電図波形の高周波数成分が低下し、低周波数成分が増加する事を報告している。²⁷⁾ PetrofskyとLindは、橈側手根屈筋で種々の張カレベルを疲労困憊まで維持させた際に、筋電図の周波数成分を代表するCenter frequency^{註1)}が、疲労前の153.1Hzから疲労時の116.3Hzまで時間と共に直線的に減少する事を見出した。¹¹⁵⁾ ViitasaloとKomiも、大腿直筋で60%MVCを維持させた際に、筋電図の平均パワー周波数(MPF)^{註1)}が時間と共に減少し、パワースペクトルのピークも低周波数側へ移行する事を報告している。また、周波数成分を種々の帯域について見ると、24~56Hzの帯域の占める割合が増加するのに対し、69~96Hz、104~126Hz、144~200Hzの帯域の占める割合が減少する事を見出した。このように、筋疲労時において筋電図波形の低周波数成分が増大し、高周波数成分が減少する事は、⁸⁵⁾ Kadefors、⁷³⁾ 松本、⁶⁴⁾ Lindström及び⁶⁶⁾ Larssonも報告している。

これまで述べた様な筋電図の分析手法を用

註1) Center frequencyは周波数成分の中央値であり、MPFは周波数成分の平均値である。どちらも周波数成分を代表するものとして考えられている。

いて、骨格筋線維タイプの疲労に対する耐性の違いを明らかにした報告がある。

Ochs²²⁾ は、ST線維の割合が約70%であるヒラメ筋と同じくST線維の割合が約50%である腓腹筋とを用いて、毎分90回の割合で最大随意収縮を疲労困憊まで反復させた。その結果ヒラメ筋の筋電図の積分値が疲労前後で大きな変化を示さなかったのに対し、腓腹筋のそれは、疲労後で有意に小さい値を示した。

ViltsaloとKomi¹¹⁶⁾ は、%STが59以上の者をslowとし、49以下の者をfastとして、30, 50, 70%MVCの張力を疲労困憊まで維持させた。その結果、fastの群は全ての張力レベルで持続時間が短く、70%MVCで有意に大きなMPFの減少を示した。

KomiとTesch⁶³⁾ も、FT線維の優勢な者のうちか、筋電図の周波数成分の変化が著しい事を報告している。

この種の疲労実験では、筋の収縮様式として等尺性収縮がよく用いられるが、Hagberg³⁵⁾ は、肘の屈筋群で持続的等尺性収縮、間欠的等尺

性収縮、及び動的収縮を疲労困憊まで持続した際、筋電図の変化を比較した。それによると、収縮様式の違いは、持久時間と筋電図の平均パワー周波数の減少との関係に有意な違いをもたさなかつた。これからの報告から、筋疲労に伴い筋電図の低周波数成分が増大する事、筋線維組成の違いも筋電図の変化に影響を及ぼす事、及び収縮様式の違いは、筋疲労と筋電図との関係にさほど影響を及ぼしはしない事、等が明らかにされた。

Komi⁽³⁾とTesch⁽²⁹⁾, Mortimer⁽²⁹⁾, Nilsson⁽³¹⁾, Lindström⁽⁶²⁾, 及びLarsson⁽⁶⁶⁾は、筋電図のこのような変化は、筋中の乳酸の蓄積によるものであると推察している。実際に筋中の乳酸を測定し、筋電図の変化と関連づけたものとしてはTesch⁽¹⁰⁷⁾の報告が挙げられる。彼は、等速性筋収縮で25回と50回の収縮を実施し、筋中乳酸濃度を測定した。次に別の実験で、同様の運動中で筋電図を記録した。この2つの実験結果から彼は、筋中乳酸の蓄積と筋電図の低周波数成分の増加と

がある程度対応している事を見出している。
 しかしながら、この結果は両方の実験に参加
 した1名の被験者についてのみ得られたもの
 であり、このような結果の妥当性については疑
 問が残る。筋中乳酸の蓄積と筋電図の変化と
 を関連づけた報告は、今のTesch¹⁰⁷⁾の報告のみで
 あり、この両者の関係については明かさにさ
 れていない点が多い。

ところで、これまで挙げた研究の全てが、
 筋電図を表面電極を用いて導出している。表
 面筋電図は、多数のMotor unit (MU) の活動電位
 の干渉波形であるので、表面筋電図を分析する
 際には、個々のMUの活動状態も考慮に入れる
 必要がある。次に、筋疲労とMUの活動につい
 て論じた研究を挙げて見る。

Person⁸⁶⁾とKudina は、大腿直筋で17~35%MVCレベル
 の張力を維持させた際に、針電極を用いて個
 々のMUの活動を記録した。それによると、時
 間の経過と共にMUの発火頻度は減少した。こ
 の様な結果は、母指内転筋を用いたMarsden⁷¹⁾

の報告でも見られる。GydikovとKosarov³⁴⁾は、上腕二頭筋において、tonic なMUは疲労しにくく、一定の頻度で発火するのに対し、phasic なMUは、³²⁾疲労しやすい事を報告している。また、Grimby³²⁾は、短母指伸筋を最大努力で収縮を維持させた際に、最初30Hzで発火していたMUは、発火頻度は低下するものの15~20Hzでtonicに発火する。これに対し、最初60Hzで発火していたMUは、25~20Hzまで徐々に発火頻度が低下し、やがて発火しなくなる事を見出した。ここで言うtonicとphasicなMUはそれぞれslowとfastのMUに相当する。

一方、MUのこのような活動状態と表面筋電図との対応について論じた報告も幾つか見られる。小木と袴田⁵⁶⁾は、上腕二頭筋で持続性収縮を実施した際に、MUの発射の同期化と表面筋電図の徐波化とが対応する事を示した。StulenとDe Luca¹⁰¹⁾も、三角筋を用いて、種々の張力レベルを維持させ、表面筋電図はMUの発火頻度と電位の形に有意に影響を受ける事、及びMU

の同期化は、特に $\%MVC$ レベルで表面筋電図に影響を及ぼす事を示した。筋疲労に際して、⁽¹⁰⁾ MUの発射の同期化が生じる事は、BuchthalとMadsen⁽⁴¹⁾及び堀内によっても報告されている。

2) 筋疲労と筋活動電位伝導速度
⁽¹³⁾ Komiと⁽¹⁷⁾ Tesch, ⁽¹⁶⁾ Tesch, Viitasaloと⁽⁶⁷⁾ Komi, 及び⁽⁶⁷⁾ Larssonは、筋疲労時における筋電図の低周波数成分の増大は、活動電位の伝導速度の低下によるものであると考察している。⁽⁶²⁾ Lindström⁽⁶²⁾は、上腕二頭筋で最大張力を維持させた際に、筋電図の周波数分析と理論的計算によつて活動電位伝導速度を算出した。その結果、伝導速度が時間と共に減少し、それは筋電図の低周波数成分の増加と対応していた。彼らは、筋収縮による虚血により乳酸が産生され、それによつて生じる細胞内pHの低下が、伝導速度の低下を招き、筋電図にかかると変化を生じさせると考察している。⁽⁷⁹⁾ Montimer⁽⁷⁹⁾は、筋の虚血状態が伝導速度に及ぼす影響について報告している。

彼らは、ネコウ腓腹筋とヒラメ筋で、動脈を
圧迫して等尺性収縮を行わせ、伝導速度を測
定した。それによると、虚血状態で伝導速度
は、腓腹筋で34%、ヒラメ筋で21%それぞれ
減少したのに対し、虚血解除後では腓腹筋で
3%、ヒラメ筋で10%それぞれ増加していた。
また、動脈血の圧迫後、血管にデクストラン
を灌流させ同様の実験を行ったところ、伝導
速度は腓腹筋で11~12%減少したに止り、ヒラ
メ筋では4~6%増加していた。これらの結果
から、彼らは、血流の制限による虚血が伝導
速度を減少させ、活動電位の持続時間の増加
を引き起こす。そして、この増加によって筋
電図の周波数スペクトルが低周波へ移行する
と考察している。また、デクストランを灌流
させると活動電位が大きな減少を示さなか
た事から、伝導速度の維持は、筋中の代謝産
物を除去する血流に依存していると考え、こ
の様な代謝産物は乳酸であると推察している。
彼らの知見は、先のLindströmの知見と一致す

るものである。

この様に、筋疲労に伴い伝導速度が減少する事は、⁹⁸⁾ Stålberg も報告している。彼は、Multi-electrode を用いて、上腕二頭筋と総指伸筋で随意収縮を維持させ、伝導速度を測定した。その結果、収縮の開始後10分で、上腕二頭筋の伝導速度が3.37 から 2.92 m/sec に、総指伸筋のそれが3.34 から 3.09 m/sec に減少する事が報告された。

一方、伝導速度が温度によ⁹⁹⁾って変化することも報告されている。Morimoto⁹⁹⁾ は、中間広筋で筋温を変えた時の伝導速度の変化を調べた。それによると、17~31°C の範囲で伝導速度は筋温の上昇と共に直線的な増加を示した。また Stålberg⁹⁸⁾ は、上腕二頭筋で筋温を変化させた時の伝導速度を測定した。その結果、筋温を39°Cまで上昇させると、全ての被験者で伝導速度が増加した。次に、温度を9°C下げると、5名中2名が、有意に伝導速度が低下した。温度を4°C下げた時には、全ての被験者で変



(23)

他は見られなかった。

3 運動単位²⁶⁾の参加様式

表面筋電図が、多数のMUの活動電位の干渉波形である事は前にも述べたが、MUはその生理学的特性及び組織学的特性から数種類に分類され、それぞれ張力発揮の際に参加様式が異なる事が明²⁷⁾かにされている。従って、筋電図を検討する際には、MUの参加様式も考慮に入れる必要があると考えられる。以下に、MUの参加様式について報告しているものを幾つか挙げて見る。

Henneman²⁶⁾は、除脳ネコの下腿三頭筋で、活動電位の振幅と伸張反射における閾値の高さからMUの大きさを判断し、被験筋を徐々に伸展させた。その結果、張力が増すに従い徐々に大きな振幅のMUが動員される事を見出した。この様に、MUがその大きさに従って動員される事を彼は「サイズの原理」(size principle)と名付けた。ヒトの骨格筋においてもこの原理が適用できる事が、Milner-Brown²⁸⁾によ²⁹⁾って示され

ている。彼らは、手の第一背側骨間筋を用いて、等尺性収縮でゆっくりと張力を増加させる方法 (ramp contraction) で MV の動員順序を研究した。その結果、小さい MV は、数が多いが動員の閾値張力が低く、⁹⁶⁾ 攣縮張力も低いこと、これに対し大きな MV は、数は少ないが動員の閾値張力が高く、攣縮張力も高い事を見出した。また彼らは、収縮時間が 70 msec 以下の MV を FT_{unit} として分類した。この様な分類は Sica と McComas⁹⁶⁾ も行っており、彼らは、ヒトの短母指伸筋で収縮時間が 55~74 msec の MV を FT_{unit}, 76~98 msec の MV を ST_{unit} として区別している。

Milner-Brown⁹⁷⁾ とは異なり、できるだけ速い収縮 (ballistic contraction) を行った時の動員パターンについて報告した例も見られる。Desmedt と Godaux⁹⁸⁾ は、前脛骨筋において、12kg の張力に達する ramp contraction, できるだけ速い ballistic contraction, 及びこの収縮を50回反復するという3種類の収縮で動員パターンを比較した。それによると、ballistic contraction においても ramp contraction と同

様に、MUはサイズに従って動員される事が示された。次に、StephensとUsherwood¹⁰⁰⁾は、MUの疲労に対する耐性も考慮に入れて動員パターンを研究した。彼らは、第一背側骨間筋で、動員の閾値、攣縮張力、収縮時間、及び疲労性を調べた。その結果、50g以下の張力で動員されるMUは攣縮張力が小さく、収縮時間が長く、疲労しにくい事、また、200g以上で動員されるMUは攣縮張力が大きく、収縮時間が短く、疲労し易い事が明らかとなった。この結果は、力が小さく疲労しにくいMUが先ず動員され、その後、力が大きく疲労し易いMUが動員される事を示している。

これらの報告とは異なり、動員パターンがサイズの原理に従わない事を見出した報告も見られる。GrimbyとHannerz³²⁾は、短趾伸筋を用いて種々の収縮パターンにおけるMUの動員パターンを調べた。それによると、まず彼らは、被験筋のMUを持続的に低頻度で発火するMU(c.l.m.v.s.)、間欠的に高頻度で発火するMU(i.s.

m.u.s.) , 及びその中間的特性を持つものの3種類に分類し、筋の組織化学的特性から c.l.m.u.s. はタイプ I 線維に、i.s.m.u.s. はタイプ II 線維に相当する事を示唆した。次に、種々の収縮における動員パターンについては、等尺性収縮を持続する際には、c.l.m.u.s. が先に動員されるか、足先を振るリズムカルな運動では、c.l.m.u.s. と i.s.m.u.s. が同時に動員される事、また、急速に筋を収縮させると i.s.m.u.s. が先に動員される事を示した。この結果は、動員パターンに柔軟性がある事を示唆している。

これまでの報告は、MU の数の動員に関するものであるが、張力の増加には、MU の数の動員 (recruitment) と MU の発火頻度の増加 (rate coding) の二つの機構が関係している。以下に、MU の発火頻度に関する報告を挙げて見る。

Milner-Brown²⁵⁾ は、手の第一背側骨間筋で、ramp contraction を用いて、MU の動員と発火頻度との関係を調べた。それによると、30%MVC までの張力レベルでは、主に動員によって張力が発

揮され、それ以上の張力レベルでは発火頻度の増加によって張力が発揮される事が見出された。彼らは、発火頻度の増加が張力発揮の主要なメカニズムであると考察している。

TanjiとKato⁽¹⁰²⁾は、小指外転筋で張力を徐々に増加させた際に、MUの発火頻度も直線的に増加する事を報告している。これに対し、BiglandとLippold⁽⁶⁾は、小指外転筋で張力の増加に従い、MUの発火頻度がS字形で増加する事を報告している。また、Kanosue⁽⁴⁶⁾も、上腕筋で発火頻度がS字形で増加する事を見出し、さらに張力増加に対する動員と発火頻度の増加の相対的寄与を算出した結果、70%MVCの張力レベルまでは動員が張力発揮の主要なメカニズムである事を見出した。

先ほどのMilner-Brownの 결과는、70%MVCでSTunitからFTunitへの動員の切り替えがあることを示唆しているが、STunitとFTunitの動員様式について報告している研究が幾つか見られる。

GydikovとKosarov⁽²⁸⁾は、上腕二頭筋を用いて種々の

張カレベルでMVの発火頻度を調べた。その結果、STunitは低張カレベルから発火を開始するのに対し、FTunitは40~60%MVC以上の張カで発火を開始する事が見られ、40~60%MVCレベルでSTからFTunitへの切替えが生じるとしている。この知見と一致するものとしては、Kom⁵⁾iとViitasalo⁶⁾の報告がある。彼らは、大腿直筋で種々の張カを発揮させた際に、60%MVCレベルで、表面筋電図を加算平均して得られた平均活動電位の立ち上り時間が著しく変化することから、この張カレベルでFTunitが動員されると考えた。一方、これまで挙げた報告で用いられた筋電図学的手法を用いずに、筋線維の相対的なグリコーゲン含有量から動員パターンを見た報告がある。Gollnick⁷⁾らは、大腿四頭筋で種々の張カレベルを維持させた際に、運動終了後筋サンプルを取り、グリコーゲンについて染色を施した。その結果、20%MVC以下の張カレベルでは、ST線維のグリコーゲンが枯渇していたのに対し、それ以上の張カレベルでは、FT

線維のグリコーゲンが枯渇していた。この結果は、20% MVC で FT 線維が動員される事を意味しており、先の Milner-Brown の報告と似た様子であった。

Burke¹¹⁾ は、MU をその組織化学的及び生理学的特性から、幾つかのタイプに分類している。彼は、ネコの腓腹筋を用いて、まず種々の機械的応答から生理学的特性を見出した。次に、反復刺激を筋が疲労困憊するまで送り、その後筋サンプルを取り、筋線維タイプ及びグリコーゲンの枯渇について分析し、どのタイプの線維が動員されていたかを判断した。この様にして得られた MU の組織化学的特性と生理学的特性は極めて良く一致していた。そして彼は、MU をその収縮特性と疲労耐性から次の3種類に分類した。すなわち、速く収縮し疲労しやすい MU を FF タイプ、速く収縮し疲労しにくい MU を FR タイプ、及び遅く収縮し疲労しにくい MU を S タイプとして分類した。ヒトの腓腹筋においてもこの様な分類が可能で

ある事が、Burke²⁶⁾と²⁶⁾同様の手法を用いてGarrett²⁶⁾によって示されている。

この様なタイプのMUの動員様式については、Walmsley¹¹⁷⁾の報告がある。彼は、ネコの内側腓腹筋とヒラメ筋の腱にストレーンゲージを埋め込み、自由行動をしている時の筋張力を記録した。この結果と、Burkeが分類したMUのタイプの特性を考慮に入れて、彼は、起立位では主にSタイプのMUが動員され、歩いたり(0.6m/sec)、走っている時(3m/sec)には、S及びFRタイプのMUが動員され、FFタイプは跳んだりする時にのみ動員されるとしている。

先程のGollnick²⁹⁾と²⁹⁾同様の分析手法を用いて、種々の運動時における、筋線維の動員様式について報告した例が幾つか見られる。

Gollnick²⁹⁾は、自転車エルゴメーターを用い、30~150% $\dot{V}O_{2max}$ の強度で、及びペダリング頻度を30~120rpmに設定し、運動を実施した。その結果、最大下運動ではST線維が優先的に動員され、FT線維はその後に動員される事、及び

$\dot{V}O_{2max}$ 以上の超最大運動時には両方の線維タイプが同時に動員される事を報告した。同じく Gollnick²⁷⁾ は、長時間運動時の筋線維の動員様式について検討した。彼らは、 $65\% \dot{V}O_{2max}$ の負荷で自転車エルゴメーターを毎分60回転で120~140分こかせた。それによると、長時間運動では、ST線維が先に動員され、FT線維はST線維のグリコーゲンが枯渇してから動員される事が明らかとなった。Nygaard²²⁾ は、スキー滑降時の筋線維の動員について調べた。彼らによると、全ての被験者はST線維を動員していたが、熟練者はこれに加えてFT_A線維を動員していた。一方、非熟練者は、ST線維に加えてFT_B線維を動員していた。Tesch¹⁰⁸⁾ もスキー滑降時の動員様式を調べ、非熟練者がFT線維を多く動員しているのに対し、競技選手はST線維を動員している事を報告している。また、Ort²⁵⁾ とGreenは、等速性筋収縮での動員様式を検討した。彼らは、外側広筋で、角速度が300°/secの等速性筋収縮を1分間に12或は20回の割合

で200分実施した。その結果、FT線維のグリ
コーゲンが枯渇し、この様な高速度における
FT線維の優先的な動員が示唆された。

4 筋中乳酸, 乳酸脱水素酵素, 及びその

アイソサイムと運動との関係

1) 運動による筋中乳酸の蓄積

Diamant¹⁹⁾によつてヒトの最大運動時での筋中乳酸が測定されて以来, 種々の運動時における筋中乳酸濃度が報告されている。KarlssonとSaltin²¹⁾は, 3人の被験者を用いて, それぞれ, 2〜3分, 5〜7分, 15〜20分で疲労困憊に達する強度で自転車エルゴメーターを毎分60回転でこがせた。all-out後外側広筋から筋サンプルを取り, 乳酸を分析したところ, 高強度及び中程度の運動負荷では乳酸は, それぞれ16.1と^{註1)}16.0 mmole/kg wet weight^{註1)}であった。たのに対し, 低強度の負荷では12.0 mmole/kg w.w. であった。また, 酸素負債と筋中乳酸濃度との間に直線関係が見出された。最大運動時の筋中乳酸については, HermansenとVaage²²⁾も報告している。彼らは, 1分間の最大運動を, 4分間の休みをはさんで3回行い, 運動終了直後の筋中乳酸を測定し,

註1) 筋湿重量1kg当りで表わした濃度。以後wet weightをw.w.と略す。

26.4 mmole/kg w.w. という値を報告している。Karlsson⁴⁸⁾も、最大運動時の筋中乳酸濃度として 26.3 mmole/kg w.w. という値を報告している。

最大下運動時の筋中乳酸については、Knuttgen⁴⁹⁾とSaltin⁵⁵⁾の報告がある。彼らは、自転車を用いて、15, 30, 45, 60, 75, 90% $\dot{V}O_{2\max}$ に相当する運動を実施した。その結果、筋中乳酸の蓄積はそれぞれ、1.35, 1.45, 1.83, 1.80, 14.30, 21.80 mmole/kg w.w. であつた。Jortfeldt⁵⁴⁾も同様に、30, 50, 70, 90% $\dot{V}O_{2\max}$ に相当する運動を課した。その結果、乳酸濃度は運動開始4分目でそれぞれ、0.8, 1.8, 3.7, 9.3 mmole/kg w.w. であつたのに対し、12分目ではそれぞれ、1.0, 0.7, 2.8, 11.8 mmole/kg w.w. であつた。彼らは、筋血流量、血中乳酸濃度及びヘモグロビン濃度も測定し、筋中乳酸が 4 mmole/kg w.w. に達するまでは、筋からの乳酸放出率は直線的に増加すると結論づけている。

静的運動時の筋中乳酸については、Ahlborg¹⁾の報告がある。彼らは、膝伸筋で 33, 72, 98% MVC で持続性収縮を実施させた。その結果、筋中

乳酸の蓄積はそれぞれ、 $94.6, 25.1, 49.9 \text{ mmole/} \frac{1}{2} \text{ dry muscle}$ ^{註1)}
 であつた。彼らは、30~60% MVC で筋中乳酸が
 最高値に達すると考察している。同様の知見
 は、Karlsson と Ollander⁵⁴⁾ も報告している。彼らも膝
 の伸筋を用いて、10, 25, 50, 75% MVC レベルの張
 力を維持させた。それによると、乳酸の蓄積
 は、それぞれ $4.0, 14.0, 21.8, 10.3 \text{ mmole/kg w.w.}$ であり、
 50% MVC レベルで最高値が観察された。次に、
 Bonde-Peterson⁵⁵⁾ は、短縮性収縮と伸張性収縮で
 の筋の代謝状態を比較した。その結果、高強
 度の短縮性収縮においてのみ筋中乳酸が、 13
 mmole/kg w.w. まで増加し、伸張性収縮では筋中
 乳酸の増加が見られなかった。また、グリコ
 ーゲンが高強度の短縮性収縮においてのみ有
 意に減少した事から、彼らは、高強度運動に
 おいても伸張性収縮は、エネルギーの利用率
 が低いと結論づけている。

Karlsson⁵⁶⁾ は、トレーニング前後での最大下
 運動時における筋中乳酸、ATP、CP を比較してい
 る。彼らは、7ヶ月の有気的トレーニングを行

註1) 筋乾燥重量12当りの濃度

い、トレーニング前、3ヶ月目、及びトレーニング後で測定を実施した。その結果、150wの最大下運動時の筋中乳酸は、種々の測定時それぞれ、6.6, 3.9, 2.9 mmole/kg w.w. であり、トレーニングと共に有意な減少を示した。また、ATPとCPの枯渇も有意に減少し、 $\dot{V}O_{2\max}$ は増加した事から、有酸素的パワーの向上が観察された。

吸気中の酸素分圧が異なると、運動時の筋中乳酸濃度も異なる事が、Linnarsson⁶⁹⁾によって示されている。彼らは、酸素分圧が99, 149, 212 mmHgの時の最大及び最大下運動時での筋代謝を比較した。それによると、最大運動後の筋中乳酸は、平均 25.7 ± 1.9 mmole/kg w.w. で3群間に有意差は認められなかったが、50% $\dot{V}O_{2\max}$ に相当する運動においては、筋中乳酸はそれぞれ、6.7, 4.5, 3.0 mmole/kg w.w. であり、酸素分圧の増加と逆の関係が見出された。また、ATPとCPの枯渇も乳酸と同様の関係を示していた。

乳酸は、グリコーゲンの分解によって生じ

る解糖過程の最終代謝産物であるが、⁸³⁾ Jacobs は、種々のグリコーゲンレベルにおける筋中乳酸を測定した。彼は、被験者に持続的運動と食事療法を実施し、運動前のグリコーゲン含有量をコントロール群のそれぞれ、 50 及び 52% まで低下させ、 1 分間の最大運動を実施した。その結果、コントロール群では筋中乳酸が、 $22.3 \text{ mmole/kg w.w.}$ であつたのに対し、グリコーゲンを枯渇させた群ではそれぞれ、 9.0 及び $16.8 \text{ mmole/kg w.w.}$ であり、グリコーゲン含有量が最も低かつた群が、有意に低い筋中乳酸濃度を示した。

これまでの報告は、全筋(whole muscle)の乳酸を測定したものであつたが、²²⁾ Essen と Häggmark は、全筋を単一の筋線維(single fiber)に分離し、FTとST線維の乳酸を測定した。それによると、最大自転車こぎ運動の際には、all-out時にFT線維に高い乳酸濃度が見られた。また、 50% MVCレベルの張力を疲労困憊まで維持した際にも、運動終了時において、FT線維に高い乳酸濃度

が見出された。TeschとKarlsson⁽¹⁰³⁾は、種々の張カレベルを維持した際のSTとFT線維の乳酸を比較した。その結果、25, 50, 75% MVCレベルで線維間の乳酸に差はなく、またST線維の多い者は、全ての張カレベルでST線維の乳酸の方が高かった。この様な知見はGollnick⁽¹⁰⁴⁾の報告とは一致しないものである。すなわち、Gollnick⁽¹⁰⁴⁾は20% MVC以上の張カではFT線維が優先的に用いられる事を示したが、この知見を考慮に入れると、TeschとKarlssonの実験では、FT線維により多くの乳酸が蓄積する事が推察される。しかしながら実験結果は、以前の報告を支持するものではなかった。

次に、Tesch⁽¹⁰⁵⁾は、等速性膝伸展運動の際のFTとST線維の乳酸を比較した。彼は、Cybex machineを用い、角速度を100°/secにして25回と50回の反復収縮を行かせた。その結果、25回の収縮ではFT線維に有意に高い乳酸濃度が見られたが、50回の収縮では、STとFT線維の乳酸に有意な差はなかった。この事は、FT線維

が運動開始時から動員された事を示唆している。

FittsとHoll²⁸⁾oszyは、摘出筋を用いて乳酸の蓄積と張力の变化との関係について報告している。彼らは、カエル²⁸⁾の縫工筋を毎分30回の割合で刺激し、乳酸と張力の経時的変化を調べた。その結果、刺激中の張力の減少と乳酸の蓄積との間に有意な負の相関($r = -0.99$)が見出された。また、回復期においても、張力と乳酸との間に有意な負の相関($r = -0.92$)が観察された。この様に、乳酸の蓄積が筋疲労を生じさせる原因として、彼らは細胞内のpHの低下を挙げている。

運動時の筋のpHを測定したものとしては、HermansenとOsnes²⁷⁾の報告がある。彼らは、2分間の最大自転車運動を行い、運動前後で得られた筋サンプルでpHを測定した。その結果、運動前は、6.98であったのに対し、運動後では6.86に低下していた。また、Sahl²⁹⁾inは、6分でall-outに達する様な負荷で自転車を毎分60回

転でこいた時の筋の pH と乳酸との関係について報告している。それによると、筋の pH は、安静時で 7.08 であつたが all-out 時では 6.60 に低下していた。また筋中の pH と、乳酸とピルビン酸の蓄積との間に直線関係が見出された。Sahlin²²⁾ は、静的運動においても同様の結果を報告している。

pH が筋の収縮機構に影響を及ぼす事を報告している研究も幾つか見られる。Fuchs²³⁾ は、ウサギの摘出筋を用いて、pH がトロポニンの Ca^{2+} 結合に及ぼす影響を調べた。その結果、pH が低下すると、トロポニンの見かけの Ca^{2+} 結合係数が低下する事が見出された。同じく、Nakamaru と Schwartz²⁴⁾ は、犬の摘出筋で、pH が筋小胞体からのカルシウムの放出に及ぼす影響を調べた。それによると、pH が低下すると筋小胞体からのカルシウムの放出も低下する事が観察された。これらの報告は、pH の低下が筋の収縮機能を阻害する事を示唆している。

2) 乳酸脱水素酵素(LDH)及びそのアイソザイムパターンと運動との関係

解糖過程に於て、乳酸の生成と除去に関係するLDH及びそのアイソザイムパターンは、無氣的能力の指標の一つとして用いられている。Costill¹³⁾は、男女陸上競技選手の筋線維組成と酵素活性について報告している。それによると、LDH総活性は、短距離及び投てき種目の選手では高く、中距離及び長距離の選手では低い傾向が見られた。また、LDH活性とST線維の相対面積との間に高い負の相関($r=-0.79$)が見出された。また、Costill¹⁴⁾は、一流マラソン選手の筋線維組成と酵素活性についても測定を行い、マラソン選手は非鍛練者や中距離選手よりも、平均してLDH活性が低い事を報告している。筋線維組成が異なる筋での酵素活性の比較も報告されている。Gollnick²⁸⁾は、%STが平均80.4のヒラメ筋と%STがそれぞれ、60.2と50.6である腓腹筋と外側広筋のLDH活性を比較した。その結果、ヒラメ筋の活性値

は他の筋のそれよりも有意に低か、た。また、FTとST線維のLDH活性を比較した報告も見られる。Thorstensson¹¹²⁾は、外側広筋でFTとST線維のLDH活性を測定した。それによると、FT線⁶⁷⁾維で2-2.5倍高い活性値が観察された。Larsson⁶⁷⁾は、加齢に伴う酵素活性の変化を報告している。それによると、加齢と共にLDH活性は有意に減少し、またM型のLDH活性も有意に減少した。

LDHは、乳酸の生成に関係しているが、乳酸の蓄積とLDH活性とを関連づけた報告も見られる。Tesch¹⁰⁵⁾は、25回、等速性膝伸展運動を行、た際の筋中乳酸、LDH活性と筋線維組成とを関連づけた。その結果、筋中乳酸とLDH活性、及びM型のLDH活性との間に有意な相関が見られ、乳酸と筋線維組成との間にも相関がある事が報告された。

次に、トレーニングがLDH活性に及ぼす影響について見ると、Sjodin⁷⁷⁾は、有気的トレーニングと無気的トレーニングを実施した際の

LDH 活性の変化を比較した。それによると、
 無氣的トレーニングでは LDH 活性は変化せず、
 有氣的トレーニングでは LDH 活性は減少した。
 Green²¹⁾ は、アイスホッケーのシーズに前後で
 LDH 活性を比較したか変化は認められなか
 った。Thorstensson¹¹⁰⁾ も、スプリントトレーニング
 を実施した際に、LDH 活性に変化が生いなか
 った事を報告している。Komi⁶²⁾ は、12 週間の
 等尺性トレーニング後で LDH 活性の低下を見
 出した。

LDH は、さきに 5 つのアイソザイムに分離
 され、LDH-1 と 2 が心筋に特異的なタイプ、
 LDH-4 と 5 が骨格筋に特異的なタイプとして分
 類される。またこれらのアイソザイムは、M
 型(骨格筋タイプ)と H 型(心筋タイプ)のサブ
 ユニットから成り立っている。LDH-1 と 2 は、有
 氣的代謝と関係し、ミトコンドリアに局在し
 ている事が、一方、LDH-4 と 5 は、無氣的代謝
 と関係し、筋小胞体に局在している事が、
 Baba と Sharma³⁾、Fahimi と Karnovsky²³⁾ によ
 り示されて

いる。FTとST線維でアイソサイムパターン¹¹⁴⁾が異なる事も報告されている。van Wijhe⁵¹⁾は、ヒトの横隔膜、腓腹筋、及び胸筋を用いて、ST線維はH型のLDHが優勢であるが、FT線維ではM型のLDHが優勢であることを見出している。同様の知見は、Karlsson⁵²⁾も見出している。彼は、外側広筋の筋線維組成とLDHアイソサイムパターンを測定し、%STとH型のLDHとの間に正の相関を報告している。

同様にKarlsson⁵³⁾は、競技種目によつてLDHアイソサイムパターンが異なる事を報告している。それによると、クロスカントリースキーヤーと長距離選手では、H型のLDHの割合が高く、重量挙げ選手では低い事が観察された。

トレニングによつても、アイソサイムパターンが変化する事が報告されている。Sjodin⁹⁷⁾は、12ヶ月の有気的トレニングを実施した際に、走行距離が長くなるに従い、H型LDHの割合が増加する事を見出した。

実 験 方 法

1 被 験 者

本研究の被験者は、本学体育学部に所属する健康な男子学生、大学院生及び研究生11名であった。表1に示す通り、彼らの平均年齢、身長、体重はそれぞれ、 23.6 ± 1.5 才、 168.2 ± 4.9 cm、 64.6 ± 6.0 kgであった。彼らは、日頃規則的な身体活動は行っていなかった。なお、被験者T.Y.はスピードスケート競技の千葉県、国体選手であるが、彼も規則的なトリーニングは行っていなかった。

2 運動様式

被験者は、椅座位の姿勢でIsokinetic装置(Cybex II, Lumex社製)により、等速性膝伸展運動を最大努力で30秒間と60秒間それぞれ実施した。角速度は $180^\circ/\text{sec}$ 、膝の動作範囲は 90° の屈曲位から 180° の伸展位までとした。発揮されたトルクは、記録器(Recorder, Lumex社製)に記録すると同時に、生体電気用フリアンプ(RB-5, 日本光電

図1

社製)の直流増幅部分を通してデータレコーダ(RTP-501A, 共和電業社製)にテープ速度 9.52cm/sec で記録した。実験結果の概観は図1に示した。なお、記録器に描かれたトルク曲線で最も高い値をピークトルクとして採用した。

3 筋電図の記録と分析

1) 筋電図の記録

筋電図は、運動中右脚外側広筋から直径 10mm の銀塩化銀表面電極を用いて双極導出した。電極は、筋の中央部で筋腹に沿って 10cm の間隔で装着した。アース電極は、対側の脚に装着した。なお、電極間抵抗は $5\text{k}\Omega$ 以下とした。

導出した筋電図は、生体電気用プリアンプ(RB-5, 日本光電社製, $\text{SN比 } 60\text{dB}$ 以上)で増幅後、トルクと同様にデータレコーダに記録した。増幅器の LO.CUT を 0.03sec , HI.CUT をOFF, ハム除去スイッチをOFFにして記録した。また、 1mV の校正電圧を入力した際に記録器の

が 7mm 振れるように随時増幅器の感度を調整した。また、筋電図とトルクが記録されている事を確認するために、実験中筋電図とトルクを同時にインク書きオシログラフ(RJG-4004, 日本光電社製)にも記録した。

2) 筋電図の分析

データレコーダに記録されている筋電図を前出の生体電気用フリアンプの直流増幅部分を通して増幅後、積分計(RFJ-5, 日本光電社製)を用いて積分筋電図を算出した。積分は積分計のCLIPPERを+側に倒して半波整流後、面積積分を行う事によって実施した。積分の範囲は1回の伸展の開始から終了までとし、得られた積分値を1秒間の値に換算した。

また、筋電図とトルクをインク書きオシログラフ(紙送り速度: 50mm/sec)に記録した。そして、Komik⁶¹⁾とCavanaghに従い、筋放電の開始とそれに対応するトルクの発生との間の時間的遅れ: Electromechanical delay (EMD) を計測した。EMDの

計測方法は図2に示した。

図2

次に、周波数分析の為に、データレコーダに記録されている筋電図をミニコンピュータ (HITAC 10II, 日立製作所製) を用いてA/D変換した。本実験において、1回の収縮に要した時間は621~893msecの範囲にあった為、A/D変換のサンプリング時間は最も短い収縮時間に合わせて600msecとした。このA/D変換データを再びコンピュータに入力し、高速フーリエ変換 (FFT) を行った。得られたパワースペクトルから、PetrofskyとLind²⁷⁾の方法に従い、Center frequencyを算出した。同時に、分析周波数帯域を、10~39.1 Hz, 40.1~78.2 Hz, 79.1~117.3 Hz, 118.2~499.3 Hzの4帯域に区分し、トータルパワーに対するそれぞれの帯域の占める割合も算出した。

4 筋のサンプリング

筋サンプルは、安静時及び30秒と60秒の運動後、右脚外側広筋からニードルバイオプシ₅₎ー法によって得られた。なお、運動後のサン

図3

ポリコクは30秒の運動では5名で、60秒の運動では6名の被験者で実施した。安静時のサンプリングは、運動時の測定開始の最低10日前に実施した。また、安静時の筋のサンプリング前に、全ての被験者は20~30分椅座位で安静にしていた。運動後の筋のサンプリングの模様を図3に示した。

安静時の筋サンプルは、筋中乳酸、乳酸脱水素酵素及びそのアイソザイムの分析に用いた。また運動後の筋サンプルは、筋中乳酸及び組織化学的分析に用いた。いずれのサンプルもサンプリング後、包埋剤(OCT-compound, Division Miles 社製)に素早く包埋され、ドライアイスで冷却されたアセトン内で瞬間凍結された。筋サンプルが採取されてから凍結されるまでの時間は、10~20秒以内であった。また、運動後のサンプリングにおいて、運動が終了してから筋サンプルが採取されるまでの時間は、3~4分以内であった。これらの筋サンプルは、分析まで-80°Cで冷凍保存された。

5 筋の組織化学的分析及び生化学的分析

1) 筋の組織化学的分析

筋サンプルを -20°C のクリオスタット (Minotom, Damon社製) 内で包埋剤にて固定し、線維の方向性を確かめた後に、厚さ $10\mu\text{m}$ の切片を作った。この切片を用いて、BrookとKaizen⁹⁾に従い pH 4.3, 4.6, 10.3 で preincubation 後、Khan⁵⁸⁾法によって、myosin ATPase 染色を行った。この染色結果から筋線維をSaltin⁷⁸⁾に従って、ST, FT_a, FT_b, FT_c 線維に分類した。

染色された組織切片をシステム生物顕微鏡 (BHB-33 $\times$, オリンパス社製) にセットし写真を撮った。この写真をもとに、ST, FT_a, FT_b, FT_c 線維の数を数え、各線維の割合 ($\% \text{ST}$, $\% \text{FT}_a$, $\% \text{FT}_b$, $\% \text{FT}_c$) を算出した。なお、1つの組織切片で最低130本の線維を計測した。筋線維の分類は図4に示した。

2) 筋の生化学的分析

(i) 筋中乳酸濃度の測定

筋中乳酸濃度は、血中乳酸測定用キット (Lactate-UV-Test, Boehringer Mannheim 社製) を用いて、Costill¹⁶⁾ の変法に従って分析した。実際の測定手順を以下に示す。

Reagent の作成

2M の hydrazine^{註1)} 5ml, 135mM の NAD^{註2)} 550 μ l, 650 U/ml の LDH^{註3)} 200 μ l を混合し、蒸留水 (D.W.) で全量を 50ml にする。この Reagent を用いて分析を行う。

分析手法

1) 筋サンプルを小さく cut して直示天秤 (LS-6DT, 島津製作所製) を用いて重量 (5~10mg) を測定する。

2) 筋サンプルを 0~4°C に冷却した 5ml の試験管に入れ、300 μ l の D.W. を加え homogenate する。この液に、0.6N の過塩素酸 100 μ l を加え除たん白を行い、4000 r.p.m. で 15 分間遠心分離する。

註1) 測定キットのビンIの内容物を D.W. で希釈し全量を 30ml とする。

註2) 測定キットのビンIIの内容物を 1.4ml の D.W. に溶解する。

註3) 測定キットのビンIIIをそのまま使用。

遠心分離後、上澄み液を採取する。

3) 10ml の試験管に Reagent 3ml と上澄み液 5ml を入れ、よくかくはんする。

4) 被検液と盲検液とを、循環式電子冷熱装置 (TE-12K, TEW-12K, シャープ社製) を用いて、25°C で 1 時間加温する。

5) 加温後、被検液と盲検液の吸光度を、分光光度計 (101 形, 日立製作所製) を用いて波長 340nm で測定する。

6) 被検液と盲検液の吸光度の差 (ΔE) を算出する。

乳酸の生成と NADH の生成とが比例関係にある事から、 ΔE を以下の式に代入して筋中乳酸濃度を算出する。

$$\frac{\Delta E}{.0794} \times .03824 \times \frac{0.4 \text{ ml}}{0.05 \text{ ml}} \times \frac{1000}{\text{筋重量 (mg)}} = \text{mmole/kg}$$

ここで

.0794 : NADH 標準液の吸光度

.03824 : NADH 標準液の濃度 (μmole)

0.4 ml : 過塩素酸と D.W. の量

0.05 ml : 上澄み液の量

である。

また、ここで測定した筋重量は凍結した筋の重量であるが、予備実験により、筋の湿重量と凍結後の重量が同一であることが見出されているので、ここで得られた乳酸濃度は、筋湿重量 1kg 当りの値 (mmole/kg wet weight) として表わす事ができる。この測定方法による変動係数 (C.V.) は、10 検体で 5.04% であり、他で報告されている 14.6% という値⁸³⁾と比較して優れたものであった。

(ii) LDH 活性の測定

筋サンプルに対して 0.5 M KCl を 1:50 の割合で入れ、テフロンの性 glass homogenator を用いて、homogenate した。この液を 4000 r.p.m. で 15 分間遠心分離し、上澄みを採取した。この上澄みを原液とし、これをさぐに、0.1 M Tris-HCl buffer (pH 7.5) で 1:9 に希釈した。この希釈液で、LDH 測定

用キット (LDH-UV-Test, Boehringer Mannheim 社製) を用いて、波長 340nm 、温度 25°C にて測定した。活性値は、予め測定しておいて筋重量かゝ、筋湿重量 1kg 当り ($\text{mmole} \times 10^{-4} / \text{kg wet weight} / \text{min}$ ^{註1)}) で示した。

(iii) LDH アイソザイムの測定

LDH 活性測定の際に作成した上澄み原液を、セルロースアセテート膜 (セパラフォア IV, Gelman 社製) に塗布し、電気泳動を行った。泳動終了後、膜を基質転移膜に乗せ、 37°C で加温し反応させた。その後、膜を乾燥させ、デンストメーター (DCD-18, Gelman 社製) を用いて各アイソザイムの比率を求めた。得られた比率かゝ、Thorling と Jensen¹⁰⁹⁾ の方法に従い、M-LDH の割合を算出した。またこの値に LDH 活性を乗ずる事によって M-LDH 活性も算出した。

本研究における実験は、昭和 56 年 10 月 27 日かゝ 11 月 28 日にわたり、順天堂大学体育学部運動生理学教室において実施した。

註1) 10^{-4} は活性値を mmole で表わす時の換算係数である。

実 験 結 果

1 被験者の筋線維組成及び酵素活性

1) 筋線維組成

被験者の %ST, %FT_a, %FT_b, %FT_c はそれぞれ平均 $5.7 \pm 12.4\%$, $27.7 \pm 18.1\%$, $18.8 \pm 12.6\%$, $5.7 \pm 8.2\%$ であり, 分布の範囲は, それぞれ $3\% \sim 77\%$, $9 \sim 61\%$, $1 \sim 39\%$, $1 \sim 12\%$ であった (表 2)。

2) LDH 活性及び LDH アイソサイム

LDH 活性は, 平均 $1.05 \pm 0.58 \text{ mmole/kg w.w./min}/10^4$ であり, $0.46 \sim 2.13 \text{ mmole/kg w.w./min}/10^4$ の範囲にあった。M-LDH % は $77.7 \pm 6.2\%$ で, $67.1 \sim 85.1\%$ の範囲にあった。LDH 活性と M-LDH % を乗じて算出した M-LDH 活性は $0.84 \pm 0.48 \text{ mmole/kg w.w./min}/10^4$ であり, $0.32 \sim 1.81 \text{ mmole/kg w.w./min}/10^4$ の範囲にあった (表 2)。

2 等速性筋収縮による筋中乳酸の蓄積

筋中乳酸濃度は, 安静時に平均 $5.26 \pm 1.93 \text{ mmole/kg w.w.}$

表 2

であつたが、30秒と60秒の運動後ではそれぞれ、 $10.44 \pm 2.26 \text{ mmole/kg w.w.}$ と $16.66 \pm 4.41 \text{ mmole/kg w.w.}$ に増加していた。30秒と60秒の運動後の筋中乳酸濃度に有意差 ($P < .05$) が見出された (図5)。

図5

3 等速性筋収縮時の脚伸展トルクと筋電図

1) 脚伸展トルク

脚伸展ピークトルクは、30秒と60秒の運動開始時でそれぞれ、 $132.7 \pm 12.3 \text{ Nm}$ と $135.2 \pm 15.6 \text{ Nm}$ であつたが、時間と共に直線的に減少し、運動終了時には、 $95 \pm 13.1 \text{ Nm}$ と $55.6 \pm 9.0 \text{ Nm}$ に低下した (図6)。トルクの減少量は、それぞれ $37.7 \pm 12.7 \text{ Nm}$ と $59.5 \pm 7.26 \text{ Nm}$ であり、両者の間に有意な差 ($P < .001$) が見出された。

図6

2) 積分筋電図 (IEMG)

図7,AにIEMGの経時的変化を示した。60秒の運動での積分値は、開始時で $3.66 \pm 0.75 \text{ mv} \cdot \text{sec/sec}$ で

図7A,B

あったか、開始後一旦増加し、その後減少する傾向が見られ終了時では、 $3.42 \pm 0.59 \text{ mV} \cdot \text{sec} / \text{sec}$ であった。積分値の変化を最初の値を100とした相対値で表わしても同様の変化が観察された(図7B)。30秒の運動では積分値が高か、たが相対値で示すと60秒の運動と同様の変化を示した。

3) Center frequency

Center frequency は30秒と60秒の運動開始時にはそれぞれ、 $69.8 \pm 8.35 \text{ Hz}$ と $72.5 \pm 7.17 \text{ Hz}$ であったか、時間と共に低周波数帯域へ移行し、運動終了時には $54.1 \pm 7.37 \text{ Hz}$ と $42.3 \pm 4.50 \text{ Hz}$ であった(図8)。それぞれ、運動での周波数の減少は、 $15.7 \pm 11.40 \text{ Hz}$ と $30.2 \pm 8.39 \text{ Hz}$ であり、有意な差($P < .01$)が見られた。

4) 周波数成分

筋電図のパワースペクトルに於ける種々の帯域の占める割合の変化を図9に示した。低

図8

図9

周波数帯域 ($1.0 \sim 39.1 \text{ Hz}$) の割合は, 60秒の運動開始時では $15.4 \pm 4.91\%$ であつたが, 時間と共に増加する傾向が見られ, 運動終了時では, $20.0 \pm 1.04\%$ に増加していた。周波数成分で最も大きな割合を占める帯域 ($40.1 \sim 70.2 \text{ Hz}$) は, 運動開始時では $44.3 \pm 7.15\%$ であつたが, その後幾分増加する傾向が見られた。しかし, 運動終了付近では再び低下し, 終了時では $46.4 \pm 5.63\%$ であつた。高周波数帯域 ($79.1 \sim 117.3 \text{ Hz}$) は, 開始時では $22.7 \pm 4.59\%$ であつたが, 時間と共に徐々に減少し, 終了時では $6.9 \pm 4.42\%$ であつた。最も高い周波数帯域 ($118.2 \sim 499.3 \text{ Hz}$) も時間と共に若干減少する傾向が見られ, 開始時では $12.5 \pm 5.16\%$ であり, 終了時では $6.7 \pm 2.00\%$ であつた。なお, 30秒の運動に於ても60秒の運動と同様の变化が見られた。

5) Electromechanical delay (EMD)

EMD は時間と共に増加する傾向が見られた (図10)。30秒の運動では, 開始時 $127.2 \pm 14.9 \text{ msec}$

図10

であつた。たうか終了時には $142.0 \pm 22.0 \text{ msec}$ に、60秒の運動では、開始時 $117.9 \pm 13.4 \text{ msec}$ であつた。たうか終了時には $167.6 \pm 28.6 \text{ msec}$ にそれぞれ増加していった。30秒と60秒の運動でのEMDの増加は、それぞれ、 $14.8 \pm 12.9 \text{ msec}$ と $49.7 \pm 26.45 \text{ msec}$ であり、有意差 ($P < .01$) が見られた。また、Center frequency の減少とEMDの増加との間に有意な正の相関 ($r = .6634$, $P < .05$) が見出された。

4 筋線維組成及び酵素活性と脚伸展トルク、筋電図との関係

1) 筋線維組成及び酵素活性と脚伸展トルク

筋線維組成及び酵素活性と脚伸展トルクとの減少との間に何ら有意な相関は見られなかつた (表3)。しかしながら、 $\% \text{FTa}$ とトルクの減少率との間に、またLDH活性、M-LDH活性とトルクの減少との間に比較的高い相関 ($r = -.4749$, $r = .4507$, $r = .4596$) がそれぞれ見られた。

表3

図11

次に%STが55以上の者をSTグループ、55以下
の者をFTグループとして、両群のトルクの
減少率を比較したが、両群とも同様の減少率
を示した(図11)。

2) 筋線維組成と筋電図

図12

図12に、STとFTグループのCenter frequencyの
変化を示した。図から明らかなように、STグル
ープのちが終始高い減少率を示した。また、
最初の10秒でFTグループは増加しているの
に対し、STグループは減少していた。次に、図

図13

13に両群の周波数成分の変化率を示した。低
周波数帯域について見ると、STグループのち
が終始増加率が高い傾向が見られた。また、
STグループは開始20秒で大きな増加を示す
のに対し、FTグループは開始30秒で大きな増加
を示した。高周波数帯域について見ると、ST
グループが終始大きな減少率を示す傾向が見
られた。また、FTグループは開始20秒で減少
を示したのに対し、STグループは開始10秒で

減少を示した。この様な結果を裏付けるものとして、Center frequency の減少と %ST との間には有意な正の相関 ($r=.7150, P<.05$) が観察された。なお、IEMG については両群で差は見られなかった。

考 察

1 筋線維組成と酵素活性

本研究における被験者の筋線維組成は、%ST が 51.7 ± 12.4 、%FT_a が 27.7 ± 18.1 、%FT_b が 14.8 ± 12.6 、そして %FT_c が 5.7 ± 4.2 であった。筋線維組成を測定する際にFT線維をさらに幾つかの subgroup に分類する事は、Saltin⁹⁸⁾、Green³¹⁾、Larsson⁶⁷⁾、Prince⁸⁹⁾、及び Aniansson²⁾ によって報告されているが、彼らはいずれも、非鍛練者において %FT_a が %FT_b より大きい事を示している。Saltin⁹⁸⁾ は、16才の男子70人と女子35人で %ST, FT_a, FT_b がそれぞれ 52, 33, 14 である事を見出し、%FT_a は %FT_b の約2倍であると考察している。これらの報告を考慮に入れると、本研究の被験者は殆どが非鍛練者である事が、本研究の被験者の筋線維組成は、妥当性のあるものと思われる。また %FT_c については、20~29才の男子でそれが1~5%の範囲にある事を示した Larsson⁶⁷⁾ の報告とほぼ一致していたが、FT_c線維の特

性についてはまだ不明の点が多く、本研究では考察の対象に追加できなかった。

LDH 活性は、 $0.86 \sim 2.13 \text{ mmole/kg w.w./min/10}^4$ の範囲にあり、平均 $1.05 \pm 0.54 \text{ mmole/kg w.w./min/10}^4$ であるが、これは、10人の男子学生でLDH 活性が $0.35 \sim 1.65 \text{ mmole/kg w.w./min/10}^4$ の範囲にあり、平均 $0.90 \text{ mmole/kg w.w./min/10}^4$ である事を示したTesch⁽¹⁰⁵⁾の報告とはほぼ一致していた。また、上のTesch⁽¹⁰⁵⁾はM-LDH活性は $0.18 \sim 1.54 \text{ mmole/kg w.w./min/10}^4$ の範囲にあり、平均 $0.60 \text{ mmole/kg w.w./min/10}^4$ であるとしているが、本研究においては、M-LDH活性は $0.32 \sim 1.81 \text{ mmole/kg w.w./min/10}^4$ の範囲で、平均 $0.84 \pm 0.48 \text{ mmole/kg w.w./min/10}^4$ であり、同様の値であると考えられる。

次にLDH活性と筋線維組成との関係について見ると、Tesch⁽¹⁰⁵⁾は、LDH活性と%FTとの間に $r=0.96$ という高い相関を報告している。しかしながら、本研究においてLDH活性と筋線維組成との間に有意な相関は見られなかった。Kom⁽⁵²⁾及びCostill⁽¹⁴⁾も、LDH活性と筋線維組成との間に相関がなかった事を報告している。

この様な結果が得られた理由としては、筋線維組成は遺伝的な要素によって決定されるが、酵素活性は長期間のトレーニングによって変化⁶⁰⁾する事が報告されており、本研究の被験者においても、実験実施以前のトレーニングの程度が個人間でかなり異なっていたと考えられる。従ってトレーニングの度合が筋線維組成と酵素活性の¹⁴⁾関係に影響を及ぼしたものと考えられる。また、Costill¹⁴⁾が指摘するようにLDHは解糖系の制御酵素としては機能しないので、筋線維組成とLDH活性の間に相関が見られなかったとも考えられる。

2 筋線維組成及び酵素活性と脚伸展トルク、筋電図との関係

脚伸展トルクの減少と筋線維組成との間には有意な相関は見えず、これはThorstensson¹¹⁾とKarlsson¹⁰⁾、Tesch¹⁰⁾及びNilsson¹¹⁾の報告とは異なっていた。従って、上の研究者達が報告した、FT線維の優勢な者の方が脚伸展トルクの減少

が大きいという事は確認できなかった。被験者をST群とFT群に分類し、疲労パターンを比較した際にも、両群の間に疲労パターンの違いは見られなかった(図11)。この様に、筋線維組成と脚伸展トルクの減少との間に何ら関係が見られなかった理由として、筋線維組成とLDH活性との間に相関⁽¹⁰⁵⁾が見られなかった事が挙げられる。Tesch⁽¹⁰⁶⁾は、LDH活性と%FTとの間に $r=0.96$ という高い相関を報告している。次にTesch⁽¹⁰⁶⁾は、本実験と同様の運動で、脚伸展トルクの減少とFT線維の相対面積との間に $r=0.94$ という相関を見出している。このように、乳酸の生成に関係するLDHと筋線維組成との間に高い相関があれば、乳酸の蓄積に伴う脚伸展トルクの減少と筋線維組成との間に相関が見られたものと思われる。しかしながら、本研究においてこのような関係は見られなかった。図11が示明らかな様に、本研究の被験者は筋線維組成に関係なく等しく疲労⁽¹⁰⁵⁾していた。また上のTesch⁽¹⁰⁵⁾の報告では、被験者の筋線

維組成(%FT)は29~74の間で均等に分布していた。一方本研究の被験者は表2から明らかなように11名中6名までが、%STが50~60の間にあり50%付近に偏った分布を示した。このように被験者の筋線維組成の分布が偏っていた事も、脚伸展トルクと筋線維組成との間に相関が見えなかった原因の一つであると思われる。

図12は、ST群とFT群のCenter frequencyの減少パターンを示したものであり、ST群の方が減少が大きかった。この結果は、本実験と同様の運動を行った際に、FT線維の優勢な者の方がMPFの減少が著しい事を見出したKomiとTesch⁶³⁾の報告とは異なっていた。ST群の方が減少が大きい事は、最初の10秒での減少が大きい事によるものであると考えられる。すなわち、10秒以後は両群とも平行して減少しており、10秒以後の減少パターンに両群の間に大きな差違はなかったものと考えられる。

運動開始後10秒で、FT群のCenter frequencyは増加し、ST群のそれは減少していた。また周

波数成分について見ても、最初の10秒でFT群の高周波数成分は減少を示さなかったのに対し、ST群のそれは減少していた。このような差は、運動開始10秒でFT群とST群で、MUの活動状態に違いがある事を示唆していると思われる。MUの特性を考慮に入れると、疲労の初期の段階において、FTunitの発火³⁴⁾頻度は急速に減少する事が示されている。この事が、疲労の初期の段階では、FT群の方が筋電図の低周波数成分の増加が著しい事が推察される。しかしながら、本実験ではこのような事は認められなかった。筋電図の周波数成分は、MUの活動電位の波形にも影響される。しかし、Komiと⁶³⁾Teschが指摘しているように、波形の変化がFTunitとSTunitで、どすゝに先に生じるかという点については不明確である。従って、本実験で用いた表面筋電図の周波数分析のみで、FTunitとSTunitの活動状態の違いを説明する事は不可能である。この点に関しては、違った角度からの検討(例えば単一のMUの活動の分析)が

必要であると思われる。

3 等速性筋収縮による筋中乳酸の蓄積
安静時の筋中乳酸濃度は、 $5.26 \pm 1.93 \text{ mmole/kg w.w.}$ であったが、これは Karlsson ⁸⁹⁾ が報告している $2.1 \pm 0.4 \text{ mmole/kg w.w.}$ という値と比較して高い値であった。SD が大きい事は、被験者間で安静状態に差があった事を示していると思われる。しかしながら、安静時の筋のサンプリングの前に、全ての被験者は20~30分椅座位で安静にしていた。安静時の筋中乳酸濃度にこのような高い値が見られた原因については不明である。

30秒の運動後の筋中乳酸濃度は、 $10.44 \pm 2.26 \text{ mmole/kg w.w.}$ であったが、この値は本実験と同様の¹⁰⁵⁾負荷方法を用いた30秒の運動後で、Tesch ¹⁰⁶⁾ が報告した $3.5 \sim 31.1 \text{ mmole/kg w.w.}$ の範囲内にあった。また、60秒の運動後の筋中乳酸濃度は、 $16.66 \pm 4.4 \text{ mmole/kg w.w.}$ であり、30秒と60秒の運動後の筋中乳酸濃度に有意な差が観察された。

Tesch ¹⁰⁶⁾ は、本実験と同様の運動様式で30秒

と60秒の運動後のFT線維とST線維の乳酸濃度を測定した。その結果、30秒の運動後でST線維とFT線維の乳酸濃度はそれぞれ、 $15.7(3.4 \sim 30.5$ の範囲) mmole/kg w.w. と $22.2(4.0 \sim 31.0$ の範囲) mmole/kg w.w. であり、60秒の運動後ではそれぞれ、 $22.0(10.4 \sim 53.8$ の範囲) mmole/kg w.w. と $29.0(11.7 \sim 50.5$ の範囲) mmole/kg w.w. であった。両方の線維タイプで、30秒と60秒の運動後の乳酸濃度に有意差が見られた。本実験の結果は、Tesch¹⁰⁶⁾のこのような知見を支持するものであると考えられる。

次に、脚伸展トルクとの対応について見ると、図5及び6より、ピークトルクの減少と筋中乳酸の蓄積が対応している事が明らかである。従って、筋中乳酸の蓄積に伴い脚伸展トルクが減少するものと考えられる。このような知見は、カエルの縫工筋で筋中乳酸の蓄積と筋張力との間に高い相関($r = -0.99$)を見出したFittsとHollloszy²⁸⁾の知見と一致するものである。

4 筋中乳酸の蓄積と筋電図との関係

EMD は筋疲労の進行と共に増加し (図 10) これは Nilsson⁸¹⁾ の知見を支持するものであつた。EMD は、筋放電の開始とそれに対応したトルクの発生との間の時間である。従つてこの時間が増加する事は、筋にインパルスが届いてから実際に力が発生するまでの時間が増加する事を意味しており、筋の収縮要素が疲労している事を示していると思われる。pH の低下が筋の収縮機構を阻害する事が報告されてい^{25, 80)} る。また、筋中の pH の低下と筋中の乳酸とピルビン酸の蓄積との間に直線関係が見出されてい⁹²⁾ る。従つて、筋中乳酸の蓄積が EMD に影響を及ぼすものと考えられる。図 5 及び 10 より、筋中乳酸の蓄積と EMD の増加が対応している事が明かである。この様な事が、筋中乳酸の蓄積に伴う脚伸展トルクの減少は、主に筋の収縮要素の疲労にその原因があると思われる。

筋疲労の進行と共に筋電図の低周波数成分が増大する事は、Kadefors⁸⁵⁾、Lindström⁶⁸⁾、松本及²³⁾

⁶⁶⁾ び Larsson によって報告されている。本研究においても筋疲労の進行と共に, Center frequency が低周波数帯域へ移行する事が観察された(図 8)。また, 図 9 がより明らかなように, 低周波数成分(1.0~39.1Hz)が徐々に増加し, 高周波数成分(79.2~117.3Hz)が徐々に減少していた。

⁶³⁾ Komi と ¹¹⁷⁾ Tesch, ⁶⁸⁾ Viitasalo と Komi, ¹⁰⁷⁾ Lindström などは筋中乳酸の蓄積が筋電図にこのような変化をもたげると示唆している。また, Tesch は, 1名の被験者において, 筋疲労時における筋電図の低周波数帯域への移行と筋中乳酸の蓄積とが対応している事を見出している。本研究においても, 図 5, 8, 9 が筋中乳酸の蓄積と筋電図の周波数成分の変化とは対応していた。従って従来より多くの研究者達によって示唆されるか, 或は 1名の被験者において観察されていた, 筋疲労時における筋電図の周波数成分の変化と筋中乳酸の蓄積との関係をより明らかにする事ができた。

次に, 筋中乳酸の蓄積が筋電図の周波数成

分の変化を引き起こすまでのメカニズムについて考察して見る。

筋中乳酸の蓄積による筋の収縮要素の疲労によつて脚伸展トルクが減少する事は前にも述べた。筋疲労時において、MUの発火の同期化が生じる事がBuchthalとMadsen¹⁰⁾及び堀内¹¹⁾によつて報告されている。また、小木と袴田¹²⁾は、筋電図の低周波数成分の増加とMUの発火の同期とが対応している事を報告している。

Bigland-Ritchie¹³⁾及びLagoとJones¹⁴⁾も、MUの発火の同期化が周波数成分に影響を及ぼすと指摘している。従つて、以下の様なメカニズムによつて筋中乳酸の蓄積が筋電図の低周波数成分の増加を引き起こすものと思われる。1) 筋中乳酸の蓄積による筋の収縮要素の疲労。2) 筋の収縮要素の疲労の結果生じる脚伸展トルクの減少。3) 脚伸展トルクの減少によつて引き起こされるMUの発火の同期化。

また、本実験では、筋疲労時におけるEMDの増加とCenter frequencyの減少との間に有意な相

関($r=0.663$, $P<0.05$)が観察された。この事は、筋の収縮要素の疲労が筋電図の低周波数成分の増加に影響を及ぼす事を示唆していると考えられる。

ところで、筋疲労時の筋電図の低周波数成分の増加は、活動電位の伝導速度の低下によるものである事が報告されている。^{68), 79), 91)}しかしながら、伝導速度は、筋温が 1° 増加する毎に 0.2 m/sec⁷²⁾ずつ直線的に増加する事が報告されている。従って、本研究で用いた様な最大努力での反復収縮では筋温が上昇するものと思われ、結果として伝導速度に変化は生じないものと考えられる。この様な推察は、最近 Bigland-Ritchie⁷⁾によって証明されている。それによると、彼らは母指内転筋を用いて、筋温を一定にして60秒間MVCを持続させ、筋電図の周波数成分と伝導速度を測定した。その結果、筋疲労時において筋電図の低周波数成分が増大したにもかかわらず、伝導速度は数人の被験者でわずかな減少が見られたにすぎなかった。こ

の結果かゝるも明かなように、伝導速度の低下だけでは周波数成分の変化を説明できないように思われる。

筋疲労時においては、筋中乳酸の蓄積により筋の活動状態も低下すると考えられる。本実験において、筋の放電量を示す IEMG は運動開始後一旦増加し、その後減少する傾向が見られた (図 7. A, B)。筋放電量が減少する事は、筋中乳酸の蓄積により筋の活動状態が低下する事を示していると思われる。Nilsson²¹⁾ は、IEMG が一旦増加する事を、新しい MU がささぐに動員される事で説明している。しかしながら、IEMG の増加だけで MU の動員の増加を明らかにする事には無理があると思われる。本実験では、単一の MU の動態については不明である。

本実験において、筋疲労の主な原因は筋の収縮要素の疲労である事が示された。しかしながら、神経筋接合部⁹⁹⁾も疲労に対して敏感であり、Stephens と Taylor⁹⁹⁾ によつて、最大収縮を維持した際には、初めに FTunit の神経筋接合部に疲

△
勞が生じ、その後STunitの収縮要素に疲労が生
じる事が報告されている。本実験においては、
神経筋接合部の疲労は測定しておらず、この
部分が疲労していたかどうかについては明ら
かではない。

結 論

短時間の高強度運動においては、筋中乳酸の蓄積により筋の収縮要素が疲労し、その結果生じるMUの発火の月期化によって筋電図の低周波数成分が増加する。

要 約

1 本研究の目的は、筋疲労時における筋電図の周波数成分の変化を引き起こすメカニズムを筋中乳酸の蓄積と関連づけて解明することであった。

2 健康な成人男子11名が、 $180^\circ/\text{sec}$ で30秒と60秒の等速性膝伸展運動を実施した。筋電図は運動中、外側広筋から表面電極を用いて双極導出した。筋サンプルは、安静時及び30秒と60秒の運動終了後に外側広筋からneedle biopsy法によって採取した。

3 筋電図はCenter frequency, 周波数成分, Electromechanical delay (EMD), 積分筋電図について分析した。筋サンプルは、乳酸, LDH 活性, LDH アイソザイム及び筋線維組成について分析した。

4 脚伸展トルク, Center frequency は時間と共に減少し、筋中乳酸濃度, 筋電図の低周波数成分, EMD は時間と共に増加した。

5 筋線維組成と脚伸展トルク及び筋電図との間には有意な関係が認められなかった。

6 筋中乳酸の蓄積と筋電図の低周波数成分の増加とが対応していたことから、筋中乳酸が周波数成分に影響を及ぼすことが示唆された。低周波数成分の増加は、活動電位伝導速度の低下よりむしろMUの発火の同期化によるものであると推察された。また、EMDの増加は、乳酸の蓄積による筋の収縮要素の疲労である事が示唆された。

7 以上のことから、短時間の高強度運動において、筋中乳酸の蓄積により筋の収縮要素が疲労し、その結果生じるMUの発火の同期化によって筋電図の低周波数成分が増加すると結論された。

謝 辞

稿を終えるにあたり、被験者の筋サンプ
ルを採取して戴いた石河利寛教授、及び本論
文の主査をして戴いた青木純一郎助教授に心
から感謝の意を表わします。

また、本実験に被験者として協力して戴い
た方々に厚く御礼申し上げます。

- 1) Ahlborg, B., J. Bergström, L. Ekelund, G. Guarnieri, R. C. Harris, E. Hultman and L.-O. Nordesjö: Muscle metabolism during isometric exercise performed at constant force. J. Appl. Physiol. 33: 224-228 (1972)
- 2) Aniansson, A., G. Grimby, E. Nygaard and B. Saltin: Muscle fiber composition and fiber area in various age groups. MUSCLE & NERVE 3: 271-272 (1980)
- 3) Baba, N. and H. M. Sharma: Histochemistry of lactic dehydrogenase in heart and pectoralis muscles of rat. J. Cell Biol. 51: 621-635 (1971)
- 4) Barnes, W. S.: Isokinetic fatigue curves at different contractile velocities. Arch. Phys. Med. Rehabil. 62: 66-69 (1981)
- 5) Bergström, J.: Muscle electrolytes in man. Scand. J. Clin. Lab. Invest. 14 Suppl. 68 (1962)
- 6) Bigland, B. and O. C. J. Lippold: Motor unit activity in the voluntary contraction of human muscle. J. Physiol. 125: 322-335 (1954)
- 7) Bigland-Ritchie, B., E. F. Donovan and S. Roussos: Conduction velocity and EMG power spectrum changes in fatigue of sustained maximal efforts. J. Appl. Physiol.: Respirat. Environ. Exercise Physiol. 51: 1300-1305 (1981)
- 8) Bonde-Petersen, F., H. G. Knuttgen and J. Henriksson: Muscle metabolism during exercise with concentric and eccentric contractions. J. Appl. Physiol. 33: 792-795 (1972)
- 9) Brooke, M. H. and K. K. Kaiser: Muscle fiber types: how many and what kind? Arch. Neurol. 23: 369-379 (1970)
- 10) Buchthal, F. and A. Madsen: Synchronous activity in normal and atrophic muscle. Electroenceph. clin. Neurophysiol. 2: 425-444 (1950)
- 11) Burke, R. E., D. N. Levine, F. E. Zajac, III, P. Tsairis and W. K. Engel: Mammalian motor units: physiological-histochemical correlation in three types in cat gastrocnemius. Science 174: 709-712 (1971)
- 12) Caiozzo, V. J., J. J. Perrine and V. R. Edgerton: Training-induced alterations of the in vivo force-velocity relationship of human muscle. J. Appl. Physiol.: Respirat. Environ. Exercise Physiol. 51: 750-754 (1981)

- 13) Costill, D.L., J. Daniels, W. Evans, W. Fink, G. Krahenbuhl and B. Saltin: Skeletal muscle enzymes and fiber composition in male and female track athletes. J. Appl. Physiol. 40: 149-154 (1976)
- 14) Costill, D.L., W.J. Fink and M.L. Pollock: Muscle fiber composition and enzyme activities of elite distance runners. Med. Sci. Sports 8: 96-100 (1976)
- 15) Costill, D.L., E.F. Coyle, W.F. Fink, G.R. Lesmes and F.A. Witzmann: Adaptation in skeletal muscle following strength training. J. Appl. Physiol.: Respirat. Environ. Exercise Physiol. 46: 96-99 (1979)
- 16) Costill, D.L., W.J. Fink, P.J. Van Handel, J.M. Miller, W.M. Scherman, P.A. Watson and F.A. Witzman: Analytical methods for the measurement of human performance, 2, Human Performance Laboratory Ball State University: Muncie, Indiana (1979)
- 17) Coyle, E.F., D.L. Costill and G.R. Lesmes: Leg extension power and muscle fiber composition. Med. Sci. Sports 11: 12-15 (1979)
- 18) Desmedt, J.E. and E. Godaux: Ballistic contractions in man: characteristic recruitment pattern of single motor units of the tibialis anterior muscle. J. Physiol. 264: 673-693 (1977)
- 19) Diamant, B., J. Karlsson and B. Saltin: Muscle tissue lactate after maximal exercise in man. Acta physiol. scand. 72: 383-384 (1968)
- 20) Eason, R.G.: Electromyographic study of local and generalized muscular impairment. J. Appl. Physiol. 15: 479-482 (1960)
- 21) Edwards, R.G. and O.C.J. Lippold: The relation between force and integrated electrical activity in fatigued muscle. J. Physiol. 132: 677-681 (1956)
- 22) Essén, B. and T. Häggmark: Lactate concentration in type I and II muscle fibers during muscular contraction in man. Acta physiol. scand. 95: 344-346 (1975)
- 23) Fahimi, H.D. and M.J. Karnovsky: Cytochemical localization of two glycolytic dehydrogenase in white skeletal muscle. J. Cell Biol. 29: 113-128 (1966)
- 24) Fitts, R.H. and J.O. Holloszy: Lactate and contractile force in frog muscle during development of fatigue and recovery. Am. J. Physiol. 231: 430-433 (1976)
- 25) Fuchs, F., Y. Reddy and F.N. Briggs: The interaction of cations with the calcium-binding site of troponin. Biochim. Biophys. Acta 221: 407-409 (1970)

- 26) Garnett, R.A.F., M.J.O'Donovan, J.A. Stephens and A. Taylor: Motor unit organization of human medial gastrocnemius. J. Physiol. 287: 33-43 (1979)
- 27) Gollnick, P.D., R.B. Armstrong, C.W. Saubert IV, W.L. Sembrowich, R.E. Shepherd and B. Saltin: Glycogen depletion patterns in human skeletal muscle fibers during prolonged work. Pflügers Arch. 344: 1-12 (1973)
- 28) Gollnick, P.D., B. Sjödin, J. Karlsson, E. Jansson and B. Saltin: Human soleus muscle: a comparison of fiber composition and enzyme activities with other leg muscles. Pflügers Arch. 348: 247-255 (1974)
- 29) Gollnick, P.D., K. Piehl and B. Saltin: Selective glycogen depletion pattern in human muscle fibres after exercise of varying intensity and at varying pedalling rates. J. Physiol. 241: 45-57 (1974)
- 30) Gollnick, P.D., J. Karlsson, K. Piehl and B. Saltin: Selective glycogen depletion in skeletal muscle fibres of man following sustained contractions. J. Physiol. 241: 59-67 (1974)
- 31) Green, H.J., J.A. Thomson, W.D. Daub, M.E. Houston and D.A. Ranney: Fiber composition, fiber size and enzyme activities in vastus lateralis of elite athletes involved in high intensity exercise. Eur. J. Appl. Physiol. 41: 109-117 (1979)
- 32) Grimby, L., J. Hannerz: Firing rate and recruitment order of toe extensor motor units in different modes of voluntary contraction. J. Physiol. 264: 865-879 (1977)
- 33) Grimby, L., J. Hannerz and B. Hedman: The fatigue and voluntary discharge properties of single motor units in man. J. Physiol. 316: 545-554 (1981)
- 34) Gydikov, A. and D. Kosarov: Some features of different motor units in human biceps brachii. Pflügers Arch. 347: 75-88 (1974)
- 35) Hagberg, M.: Muscular endurance and surface electromyogram in isometric and dynamic exercise. J. Appl. Physiol.: Respirat. Environ. Exercise Physiol. 51: 1-7 (1981)
- 36) Henneman, E., G. Somjen and D.O. Carpenter: Functional significance of cell size in spinal motoneurons. J. Neurophysiol. 28: 560-580 (1965)
- 37) Hermansen, L. and J.-B. Osnes: Blood and muscle pH after maximal exercise in man. J. Appl. Physiol. 32: 304-308 (1972)

- 38) Hermansen, L. and O. Vaage: Lactate disappearance and glycogen synthesis in human muscle after maximal exercise.
Am. J. Physiol. 233: E422-E429 (1977)
- 39) Hinson, M. and J. Rosentswieg: Comparative electromyographic values of isometric, isotonic and isokinetic contraction.
Res. Quart. 44: 71-78 (1973)
- 40) Hislop, H. J. and J. J. Perrine: The isokinetic concept of exercise.
Phys. Ther. 47: 114-117 (1967)
- 41) 堀内 冷: 疲労と筋電図
日本生理学雑誌 18: 420-426 (1956)
- 42) Ivy, J. L., R. T. Withers, G. Brose, B. D. Maxwell and D. L. Costill: Isokinetic contractile properties of the quadriceps with relation to fiber type. Eur. J. Appl. Physiol. 47: 247-255 (1981)
- 43) Jacobs, I.: Lactate, muscle glycogen and exercise performance in man. Acta physiol. scand. Suppl. 495 (1981)
- 44) Jorfeldt, L., A. Juhlin-Dannfelt and J. Karlsson: Lactate release in relation to tissue lactate in human muscle during exercise. J. Appl. Physiol.: Respirat. Environ. Exercise Physiol. 44: 350-352 (1978)
- 45) Kadefors, R., E. Kaiser and I. Petersén: Dynamic spectrum analysis of myo-potentials with special reference to muscle fatigue. Electromyography 8: 39-74 (1968)
- 46) Kanosue, K., M. Yoshida, K. Akazawa and K. Fujii: The number of active motor units and their firing rates in voluntary contraction of human brachialis muscle.
Jap. J. Physiol. 29: 427-443 (1979)
- 47) Karlsson, J. and B. Saltin: Lactate, ATP and CP in working muscles during exhaustive exercise in man.
J. Appl. Physiol. 29: 598-602 (1970)
- 48) Karlsson, J.: Lactate and phosphagen concentrations in working muscle of man. Acta physiol. scand. Suppl. 358 (1971)
- 49) Karlsson, J., B. Diamant and B. Saltin: Muscle metabolites during submaximal and maximal exercise in man.
Scand. J. clin. Lab. Invest. 26: 385-394 (1971)
- 50) Karlsson, J., L.-O. Nordesjö, L. Jorfeldt and B. Saltin: Muscle lactate, ATP and CP levels during exercise after physical training in man. J. Appl. Physiol. 33: 199-203 (1972)

- 51) Karlsson, J. and B. Ollander: Muscle metabolites with exhaustive static exercise of different duration.
Acta physiol. scand. 86: 309-314 (1972)
- 52) Karlsson, J., K. Frith, B. Sjödin, P. D. Gollnick and B. Saltin: Distribution of LDH isozymes in human skeletal muscle.
Scand. J. clin. Lab. Invest. 33: 307-312 (1974)
- 53) Karlsson, J., B. Sjödin, A. Thorstensson, B. Hultén and K. Frith: LDH isozymes in skeletal muscles of endurance and strength trained athletes. Acta physiol. scand. 93: 150-156 (1975)
- 54) Khan, M. A., J. M. Papadimitriou, P. G. Holt and B. A. Kakulas: A calcium-citro-phosphate technique for the histochemical localization of myosin ATPase. Stain Technology 47: 277-281 (1972)
- 55) Knuttgen, H. G. and B. Saltin: Muscle metabolites and oxygen uptake in short-term submaximal exercise in man.
J. Appl. Physiol. 32: 690-694 (1972)
- 56) 小木和孝, 袴田忠: 筋疲労時の表面筋電図の周波数分析.
労働科学 38: 519-528 (1962)
- 57) Komi, P. V. and J. H. T. Viitasalo: Signal characteristics of EMG at different levels of muscle tension.
Acta physiol. scand. 96: 267-276 (1976)
- 58) Komi, P. V., H. Rusko, J. Vos and V. Vihko: Anaerobic performance capacity in athletes. Acta physiol. scand. 100: 107-114 (1977)
- 59) Komi, P. V. and J. H. T. Viitasalo: Changes in motor unit activity and metabolism in human skeletal muscle during and after repeated eccentric and concentric contractions.
Acta physiol. scand. 100: 246-254 (1977)
- 60) Komi, P. V., J. H. T. Viitasalo, M. Havu, A. Thorstensson, B. Sjödin and J. Karlsson: Skeletal muscle fibers and muscle enzyme activities in monozygous and dizygous twins of both sexes.
Acta physiol. scand. 100: 385-392 (1977)
- 61) Komi, P. V. and P. R. Cavanagh: Electromechanical delay in human skeletal muscle. Med. Sci. Sports 9: 49 (1977)
- 62) Komi, P. V., J. H. T. Viitasalo, R. Rauramma and V. Vihko: Effect of isometric strength training on mechanical, electrical and metabolic aspects of muscle function.
Eur. J. Appl. Physiol. 40: 45-55 (1978)

- 63) Komi, P.V. and P. Tesch: EMG frequency spectrum, muscle structure and fatigue during dynamic contractions in man.
Eur. J. Appl. Physiol. 42: 41-50 (1979)
- 64) Krotkiewski, M., A. Aniansson, G. Grimby, P. Bjorntorp and L. Sjöström: The effect of unilateral isokinetic strength training on local adipose and muscle tissue morphology, thickness, and enzymes.
Eur. J. Appl. Physiol. 42: 271-281 (1979)
- 65) Lago, P. and N.B. Jones: Effect of motor-unit firing time statistics on e.m.g. spectra. Med. Biol. Eng. 15: 648-655 (1977)
- 66) Larsson, L.: Morphological and functional characteristics of the ageing skeletal muscle in man. Acta physiol. scand. Suppl. 457 (1978)
- 67) Larsson, L., B. Sjödin and J. Karlsson: Histochemical and biochemical changes in human skeletal muscle with age in sedentary males, age 22-65 years. Acta physiol. scand. 103: 31-39 (1978)
- 68) Lindström, L., R. Magnusson and I. Petersén: Muscular fatigue and action potential conduction velocity changes studied with frequency analysis of EMG signals. Electromyography 10: 341-356 (1970)
- 69) Linnarsson, D., J. Karlsson, L. Fagraeus and B. Saltin: Muscle metabolites and oxygen deficit with exercise in hypoxia and hyperoxia. J. Appl. Physiol. 36: 399-402 (1974)
- 70) Lloyd, A.J.: Surface electromyography during sustained isometric contractions. J. Appl. Physiol. 30: 713-719 (1971)
- 71) Marsden, C.D., J.C. Meadows and P.A. Merton: Isolated single motor units in human muscle and their rate of discharge during maximal voluntary effort. J. Physiol. 217: 12P-13P (1971)
- 72) Maton, B.: Human motor unit activity during the onset of muscle fatigue in submaximal isometric isotonic contraction.
Eur. J. Appl. Physiol. 46: 271-281 (1981)
- 73) 松本 淳 : 表面筋電図の周波数分析に関する研究
北関東医学 17: 369-387 (1967)
- 74) Milner-Brown, H.S., R.B. Stein and R. Yemm: The orderly recruitment of human motor units during voluntary isometric contractions.
J. Physiol. 230: 359-370 (1973)
- 75) Milner-Brown, H.S., R.B. Stein and R. Yemm: Changes in firing rate of human motor units during linearly changing voluntary contractions. J. Physiol. 230: 371-390 (1973)

- 76) Moffroid, M., R. Whipple, J. Hofkosh, E. Lowman and H. Thistle:
A study of isokinetic exercise. Phys. Ther. 49: 735-746 (1969)
- 77) Moffroid, M.T. and R.H. Whipple: Specificity of speed of exercise.
Phys. Ther. 50: 1692-1700 (1970)
- 78) Morimoto, S., Y. Umazume and M. Masuda: Properties of spike potentials detected by a surface electrode in intact human muscle.
Jap. J. Physiol. 30: 71-80 (1980)
- 79) Mortimer, J.T., R. Magnusson and I. Petersén: Conduction velocity in ischemic muscle: effect on EMG frequency spectrum.
Am. J. Physiol. 219: 1324-1329 (1970)
- 80) Nakamaru, Y. and A. Schwartz: The influence of hydrogen ion concentration on calcium binding and release by skeletal muscle sarcoplasmic reticulum. J. Gen. Physiol. 59: 22-32 (1972)
- 81) Nilsson, J., P. Tesch and A. Thorstensson: Fatigue and EMG of repeated fast voluntary contractions in man.
Acta physiol. scand. 101: 194-198 (1977)
- 82) Nygaard, E., P. Andersen, P. Nilsson, E. Eriksson, T. Kjessel and B. Saltin: Glycogen depletion pattern and lactate accumulation in leg muscles during recreational downhill skiing.
Eur. J. Appl. Physiol. 38: 261-269 (1978)
- 83) Ochs, R.M., J.L. Smith and V.R. Edgerton: Fatigue characteristics of human gastrocnemius and soleus muscles.
Electromyogr. cli. Neurophysiol. 17: 297-307 (1977)
- 84) 大迫正文: Isokinetic トレーニングが膝伸展運動におけるヒールトルクおよび大腿四頭筋の筋線維組成に及ぼす影響。
昭和 55 年度 順天堂大学大学院 体育学研究科 修士論文
- 85) Orr, G. and H. Green: Muscle fiber recruitment, glycogen depletion and fatigue of vastus lateralis during high velocity isokinetic exercise. Med. Sci. Sports Exercise 13: 94 (1981)
- 86) Person, R.S. and L.P. Kudina: Discharge frequency and discharge pattern of human motor units during voluntary contraction of muscle. Electroenceph. cli. Neurophysiol. 32: 471-483 (1972)
- 87) Petrofsky, J.S. and A.R. Lind: Frequency analysis of the surface electromyogram during sustained isometric contraction.
Eur. J. Appl. Physiol. 43: 173-182 (1980)
- 88) Pipes, T.V. and J.H. Wilmore: Isokinetic vs isotonic strength training in adult men. Med. Sci. Sports 7: 262-274 (1975)
- 89) Prince, F.P., R.S. Hikida and F.C. Hagerman: Human muscle fiber types in power lifters, distance runners and untrained subjects.
Pflügers Arch. 363: 19-26 (1976)

- 90) Rosentswieg, J. and M.M.Hinson: Comparison of isometric, isotonic and isokinetic exercise by electromyography.
Arch.Phys.Med.Rehabil. 53: 249-252 (1972)
- 91) Sadoyama, T. and H.Miyano: Frequency analysis of surface EMG to evaluation of muscle fatigue. Eur.J.Appl.Physiol. 47: 239-246 (1981)
- 92) Sahlin, K., R.C.Harris and E.Hultman: Creatine kinase equilibrium and lactate content compared with muscle pH in tissue samples obtained after isometric exercise. Biochem.J. 152: 173-180 (1975)
- 93) Sahlin, K., R.C.Harris, B.Nylind and E.Hultman: Lactate content and pH in muscle samples obtained after dynamic exercise.
Pflügers Arch. 367: 143-149 (1976)
- 94) Saltin, B., J.Henriksson, E.Nygaard and P.Andersen: Fiber types and metabolic potentials of skeletal muscles in sedentary man and endurance runners. Ann.N.Y.Acad.Sci. 301: 3-29 (1977)
- 95) 嶋田 聡明: 大腿四頭筋筋力増強における Isokinetic Exercise と Isometric Exercise との効果の実験的比較。理学療法と作業療法 10: 228-232 (1976)
- 96) Sica, R.E.P. and A.J.McComas: Fast and slow twitch units in a human muscle. J.Neurol.Neurosurg.Psychiat. 34: 113-120 (1971)
- 97) Sjödin, B., A.Thorstensson, K.Frith and J.Karlsson: Effect of physical training on LDH activity and LDH isozyme pattern in human skeletal muscle. Acta physiol.scand. 97: 150-157 (1976)
- 98) Stålberg, E.: Propagation velocity in human muscle fibers in situ. Acta physiol.scand. Suppl.287 (1966)
- 99) Stephens, J.A. and A.Taylor: Fatigue of maintained voluntary muscle contraction in man. J.Physiol. 220: 1-18 (1972)
- 100) Stephens, J.A. and T.P.Usherwood: The mechanical properties of human motor units with special reference to their fatiguability and recruitment threshold. Brain Research 125: 91-97 (1977)
- 101) Stulen, F.B. and C.J.De Luca: The relation between the myoelectric signal and physiological properties of constant-force isometric contractions. Electroenceph.clin.Neurophysiol. 45: 681-698 (1978)
- 102) Tanji, J. and M.Kato: Firing rate of individual motor units in voluntary contraction of abductor digiti minimi muscle in man. Exp.Neurol. 40: 771-783 (1973)

- 103) Tesch, P. and J. Karlsson: Lactate in fast and slow twitch skeletal muscle fibres of man during isometric contraction. Acta physiol. scand. 99: 230-236 (1977)
- 104) Tesch, P., L. Larsson, A. Eriksson and J. Karlsson: Muscle glycogen depletion and lactate concentration during downhill skiing. Med. Sci. Sports 10: 85-90 (1978)
- 105) Tesch, P., B. Sjödin and J. Karlsson: Relationship between lactate accumulation, LDH activity, LDH isozyme and fibre type distribution in human skeletal muscle. Acta physiol. scand. 103: 40-46 (1978)
- 106) Tesch, P., B. Sjödin, A. Thorstensson and J. Karlsson: Muscle fatigue and its relation to lactate accumulation and LDH activity in man. Acta physiol. scand. 103: 413-420 (1978)
- 107) Tesch, P.: Muscle fatigue in man with special reference to lactate accumulation during short term intense exercise. Acta physiol. scand. Suppl. 480 (1980)
- 108) Thistle, H. G., H. J. Hislop and M. Moffroid: Isokinetic contraction: a new concept of resistive exercise. Arch. Phys. Med. Rehabil. 48: 279-282 (1967)
- 109) Thorling, E. B. and K. Jensen: The lactate dehydrogenase isoenzymes in various organs of the rabbit in anaemia, hypoxia and after cobalt administration. Acta path. microbiol. scand. 66: 426-436 (1966)
- 110) Thorstensson, A., B. Sjödin and J. Karlsson: Enzyme activities and muscle strength after "sprint training" in man. Acta physiol. scand. 94: 313-318 (1975)
- 111) Thorstensson, A. and J. Karlsson: Fatiguability and fibre composition of human skeletal muscle. Acta physiol. scand. 98: 318-322 (1976)
- 112) Thorstensson, A., B. Sjödin, P. Tesch and J. Karlsson: Actomyosin ATPase, myokinase, CPK and LDH in human fast and slow twitch muscle fibres. Acta physiol. scand. 99: 225-229 (1977)
- 113) Thorstensson, A., G. Grimby and J. Karlsson: Force-velocity relations and fiber composition in human knee extensor muscles. J. Appl. Physiol. 40: 12-16 (1976)
- 114) Van Wijhe, M., M. C. Blanchaer and S. ST. George-Stubbs: The distribution of lactate dehydrogenase isozymes in human skeletal muscle fibers. J. Histochem. Cytochem. 12: 608-614 (1964)

- 115) Viitasalo, J.H.T. and P.V.Komi: Signal characteristics of EMG during fatigue. Acta physiol.scand. 37: 111-121 (1977)
- 116) Viitasalo, J.H.T. and P.V.Komi: Isometric endurance, EMG power spectrum and fiber composition in human quadriceps muscle. In Asmussen, E. & K.Jørgensen ed. Biomechanics VI-A, 1st ed. 244-250, University Park Press: Baltimore (1978)
- 117) Walmsley, B., J.A.Hodgson and R.E.Burke: Force produced by medial gastrocnemius and soleus muscles during locomotion in freely moving cats. J.Neurophysiol. 41: 1203-1216 (1978)

Table 1. Physical characteristics of subjects.

Subject	Age (yr)	Stature (cm)	Weight (kg)
H.A.	25	165.0	66.4
M.O.	26	165.5	71.2
H.S.	26	166.0	61.1
T.H.	24	163.8	55.9
C.N.	24	172.8	56.0
A.T.	23	170.6	66.7
T.M.	23	168.8	59.5
M.E.	22	174.8	67.8
H.K.	23	166.4	64.0
O.K.	21	177.0	66.0
T.Y.	23	159.7	76.6
$\bar{X}$	23.6	168.2	64.6
SD	1.5	4.9	6.0

The effect of muscle lactate accumulation
on EMG activity in man

Tomoki Horita

1. The purpose of the present study was to investigate the mechanism inducing the spectral changes in EMG activity during fatigue with special reference to muscle lactate accumulation.
2. Eleven healthy male subjects performed the isokinetic knee extension with the right leg at the angular velocity of $180^\circ/\text{sec}$ for both 30 and 60 seconds. EMG activity was recorded from m. vastus lateralis during exercise using bipolar surface electrodes. Muscle samples were taken from m. vastus lateralis at rest and immediately after 30s. and 60s. exercises with a needle biopsy technique.
3. The EMG activity was analysed for center frequency, frequency component, electromechanical delay(EMD) and integrated EMG(IEMG). Muscle samples were analysed for lactate, LDH activity, LDH isozyme pattern and muscle fiber composition.
4. Knee extension peak torque and center frequency showed linear declines in accordance with the time, while muscle lactate concentration, lower frequency component of the EMG activity and EMD were gradually increased.
5. There were no correlations between muscle fiber composition and decline rate in knee extension peak torque or EMG activity.
6. Muscle lactate accumulation was seemed to affect the frequency component of EMG activity, since there was a good correspondence between these two parameters. It was suggested that the increase in lower frequency component was occurred by the synchronization of MU discharge rather than the decrease in action potential conduction velocity. In addition, it seemed that the increased EMD during fatigue whould indicate the fatigue in contractile compo-
nent caused by muscle lactate accumulation.
7. It was concluded that the synchronization of MU discharge would increase the lower frequency component of the EMG activity resulted from the contractile component's fatigue which would be associated with the muscle lactate accumulation during short term intense exercise.

Table 2. Fiber distribution and enzyme activity in vastus lateralis muscle of subjects.

Subject	Fiber distribution				LDH activity		
	ST*	FTa*	FTb*	FTc*	LDHtotal	M-LDH	M-LDH
	(%)	(%)	(%)	(%)	**	**	(%)
H.A.	52	32	7	9	1.08	0.91	84.1
M.O.	77	14	5	5	1.02	0.87	85.1
H.S.	45	19	31	5	0.46	0.32	70.7
T.H.	57	26	12	5	0.85	0.57	67.1
C.N.	37	61	1	1	0.65	0.51	78.9
A.T.	59	16	24	1	0.88	0.67	75.4
T.M.	40	9	39	12	2.01	1.62	80.7
M.E.	59	30	7	3	0.96	0.68	70.6
H.K.	51	29	8	12	0.55	0.44	80.7
O.K.	58	36	5	1	0.97	0.75	77.0
T.Y.	34	33	24	9	2.13	1.81	84.9
$\bar{X}$	51.7	27.7	14.8	5.7	1.05	0.84	77.7
SD	12.4	14.1	12.6	4.2	0.54	0.48	6.2

* according to Saltin et al.¹⁹⁾

** expressed as mmole x 10⁻⁴/kg wet weight/min

Table 3. Correlation coefficient between peak torque decline and some variables investigated.

	%ST	%FTa	%FTb	LDHtotal***	M-LDH***
Peak torque decline*	-0.0688	-0.2945	-0.1204	0.4507	0.4596
Peak torque decline**	0.0041	-0.4749	0.1119	0.1107	0.2434

*Nm, **%, ***mmole x 10⁻⁴/kg wet weight/min

All values were not significant.



Fig 1. Maximal fatigue test with CybexII.

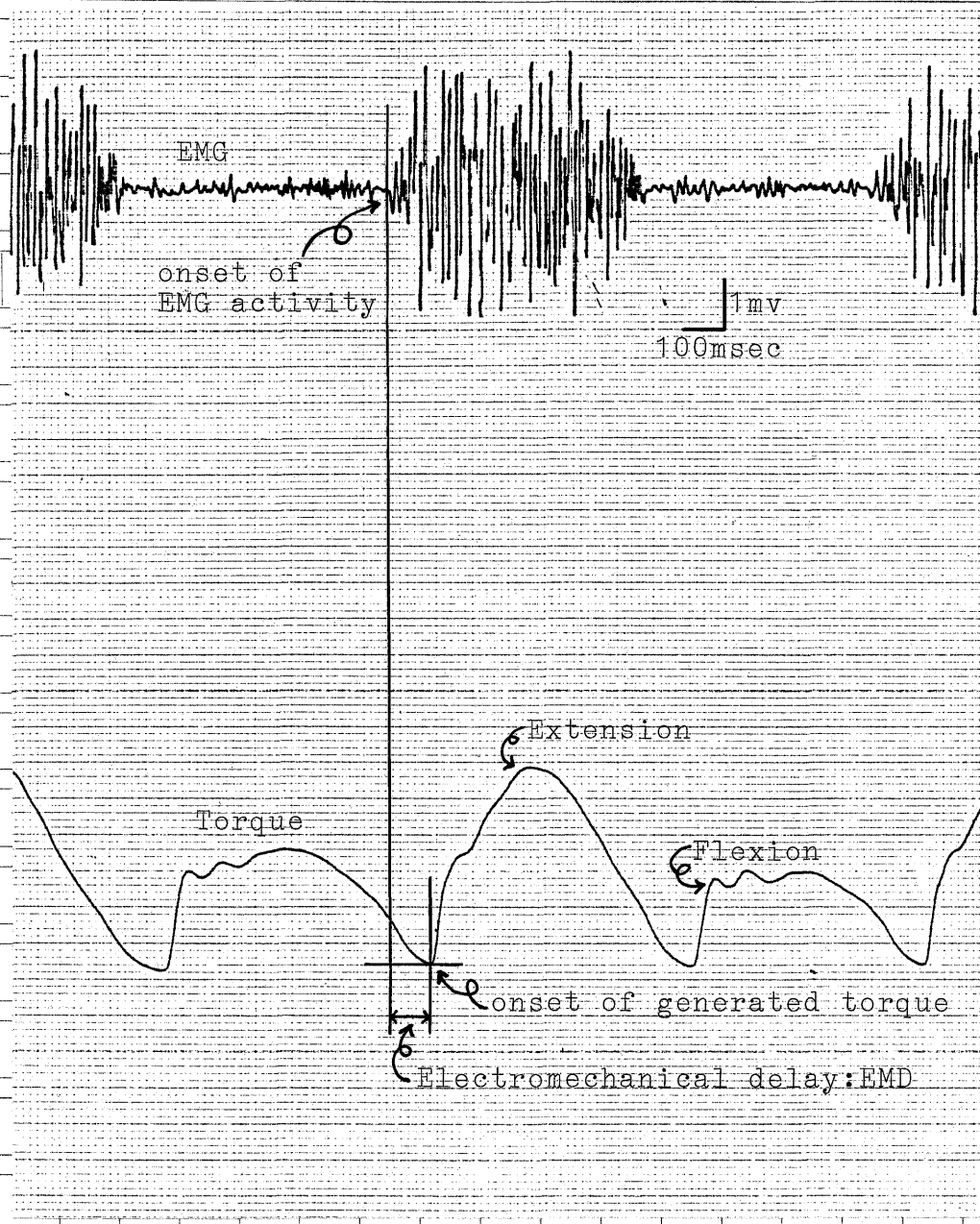


Fig 2. Calculation of electromechanical delay.

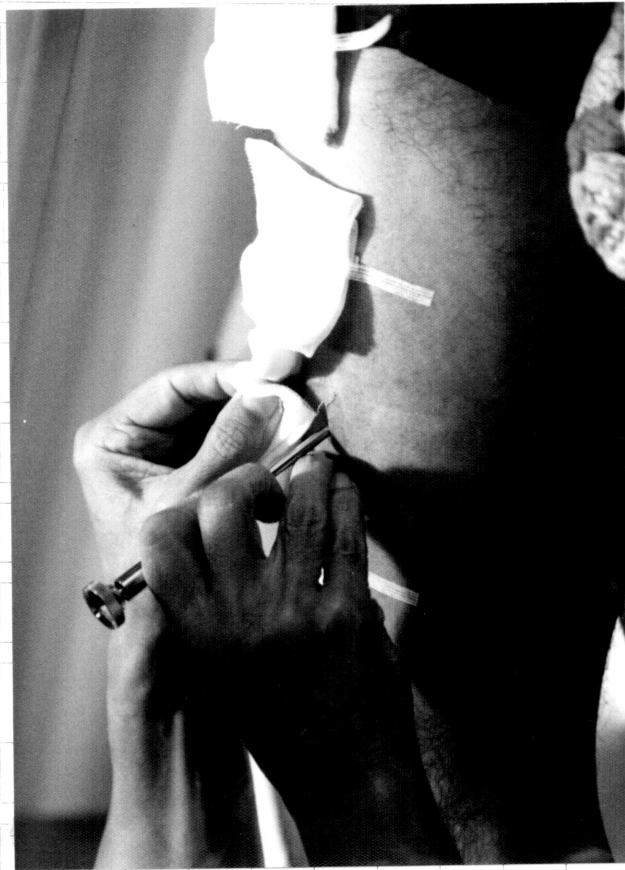
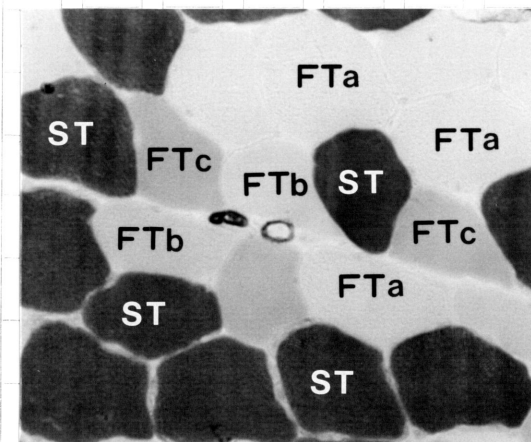
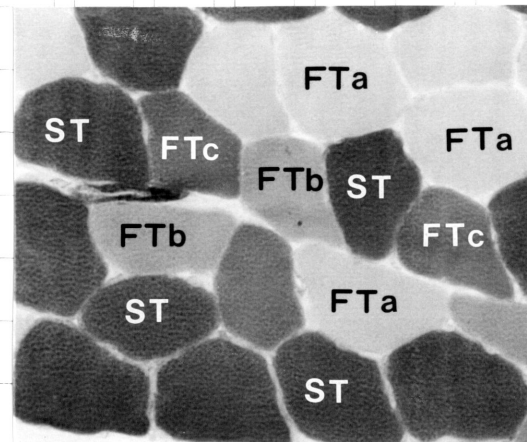
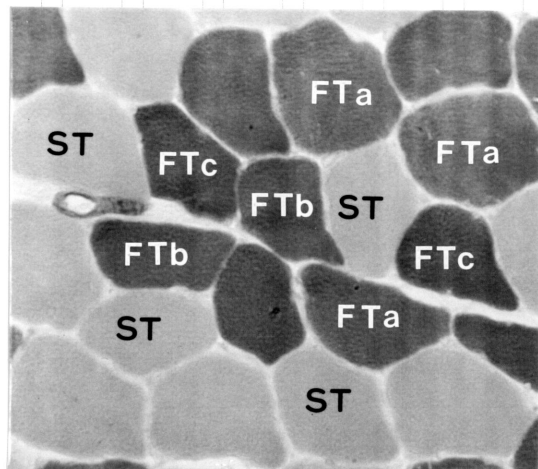


Fig 3. Muscle sampling immediately after exercise by a needle biopsy technique.



Preincubation pH

10.3

4.6

4.3

Fig 4. Fiber type classification by the myosin ATPase stain after preincubation in pH 10.3, 4.6 and 4.3, respectively.

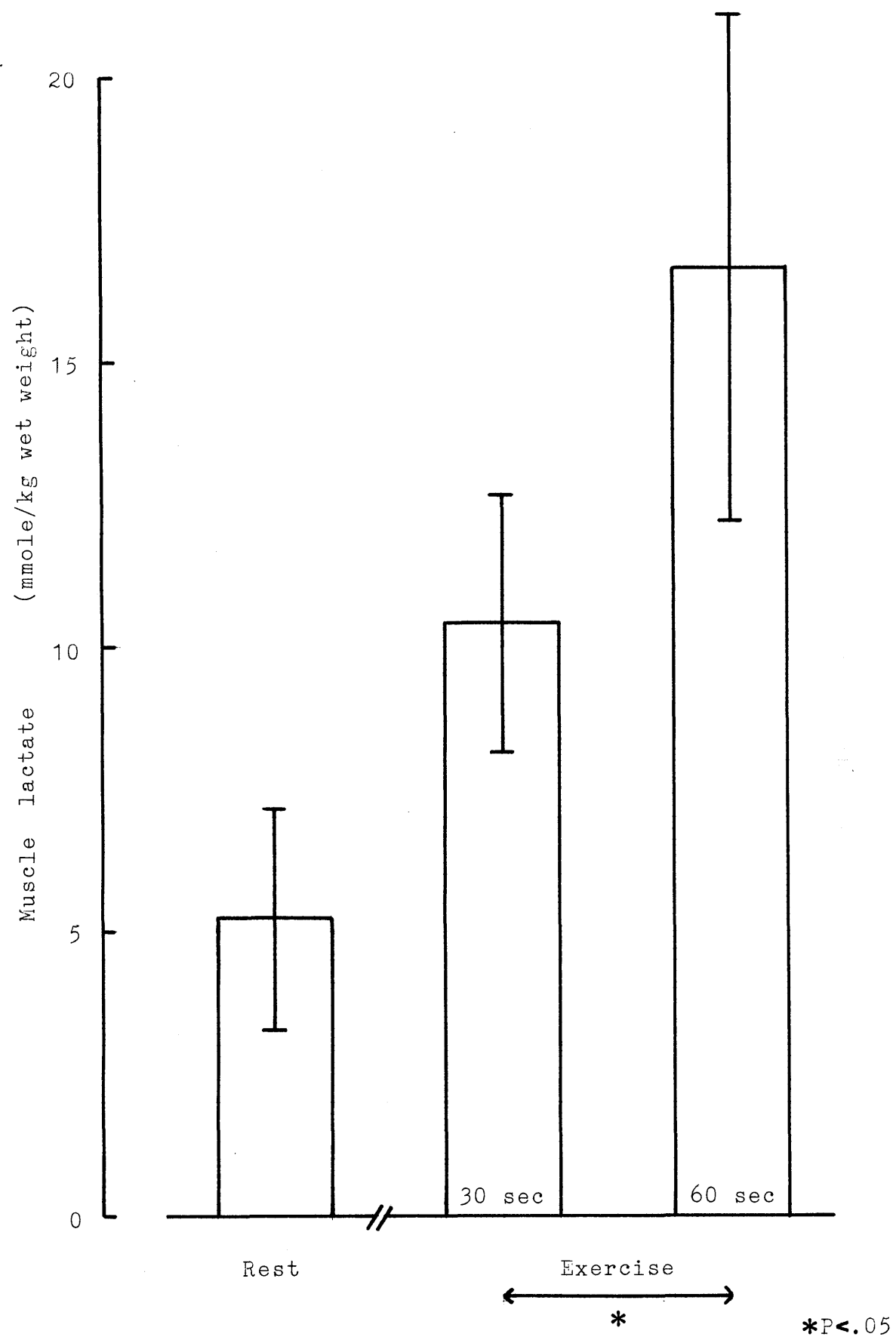
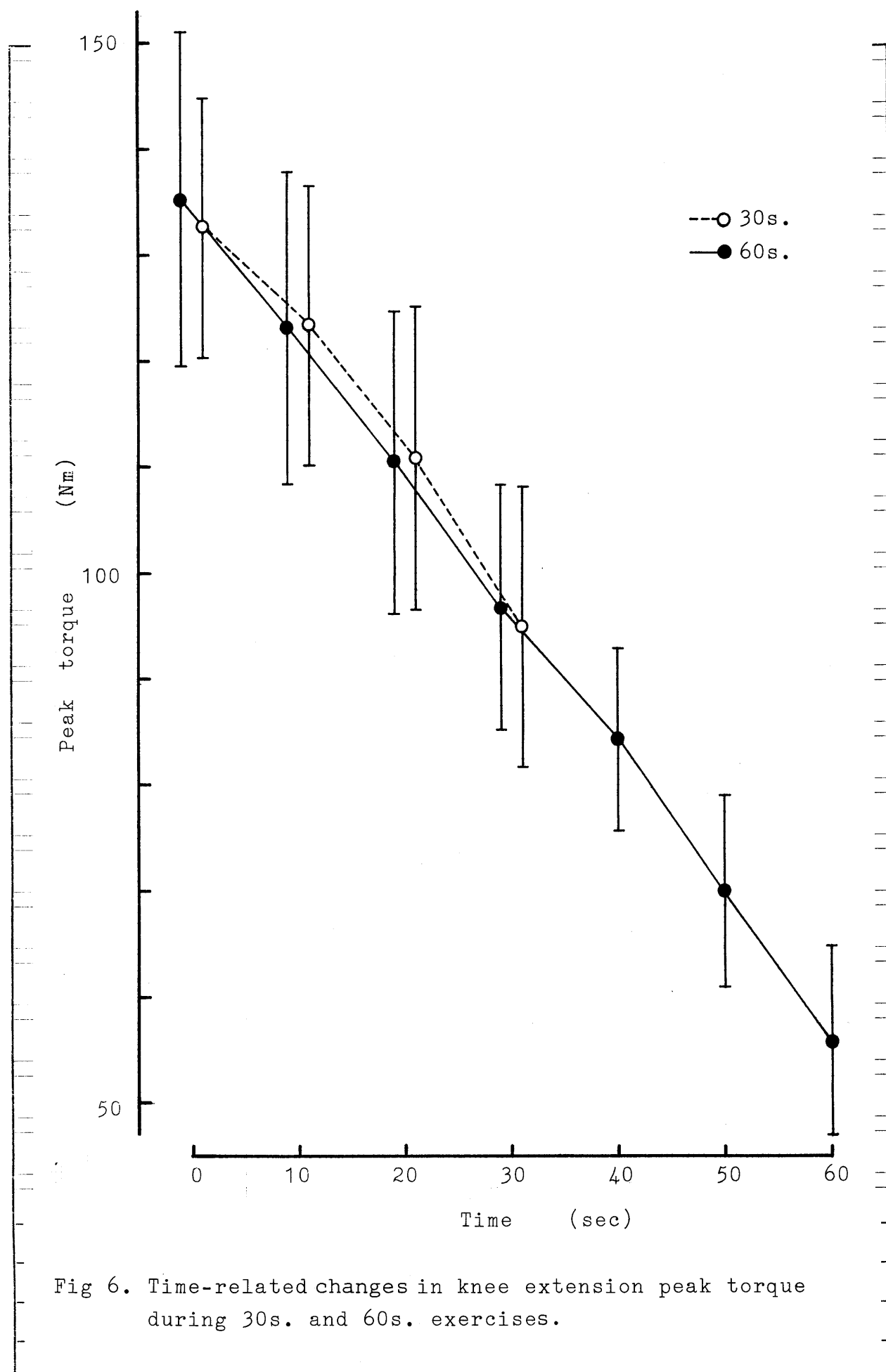


Fig 5. Muscle lactate concentration at rest and after 30s. and 60s. exercises.



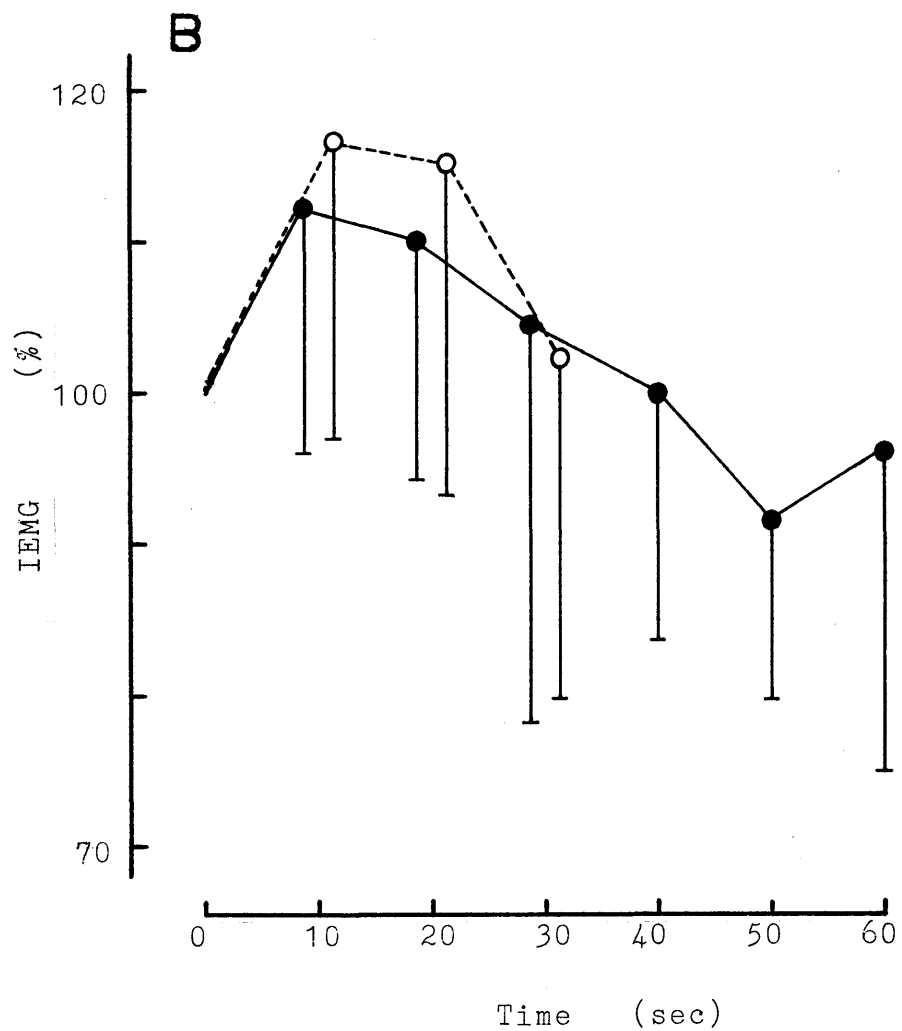
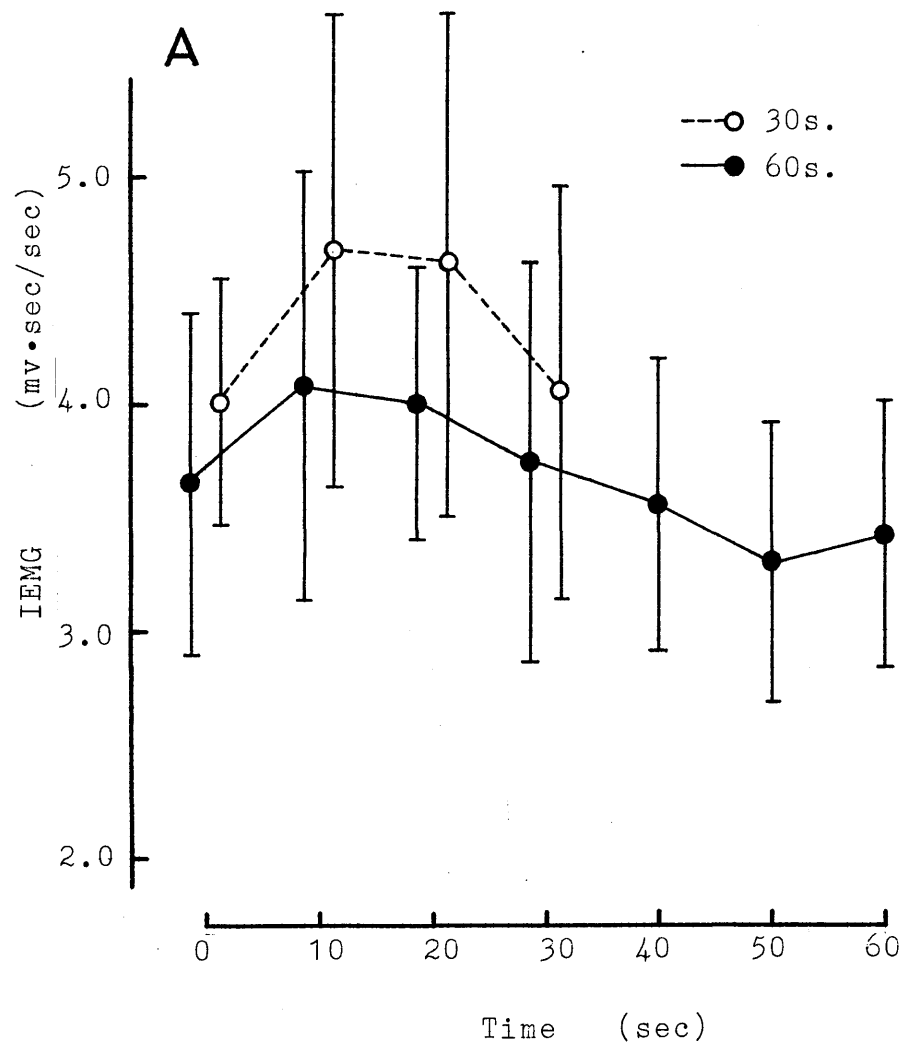


Fig 7. Time-related changes in IEMG during 30s. and 60s. exercises.
A: absolute changes B: relative changes

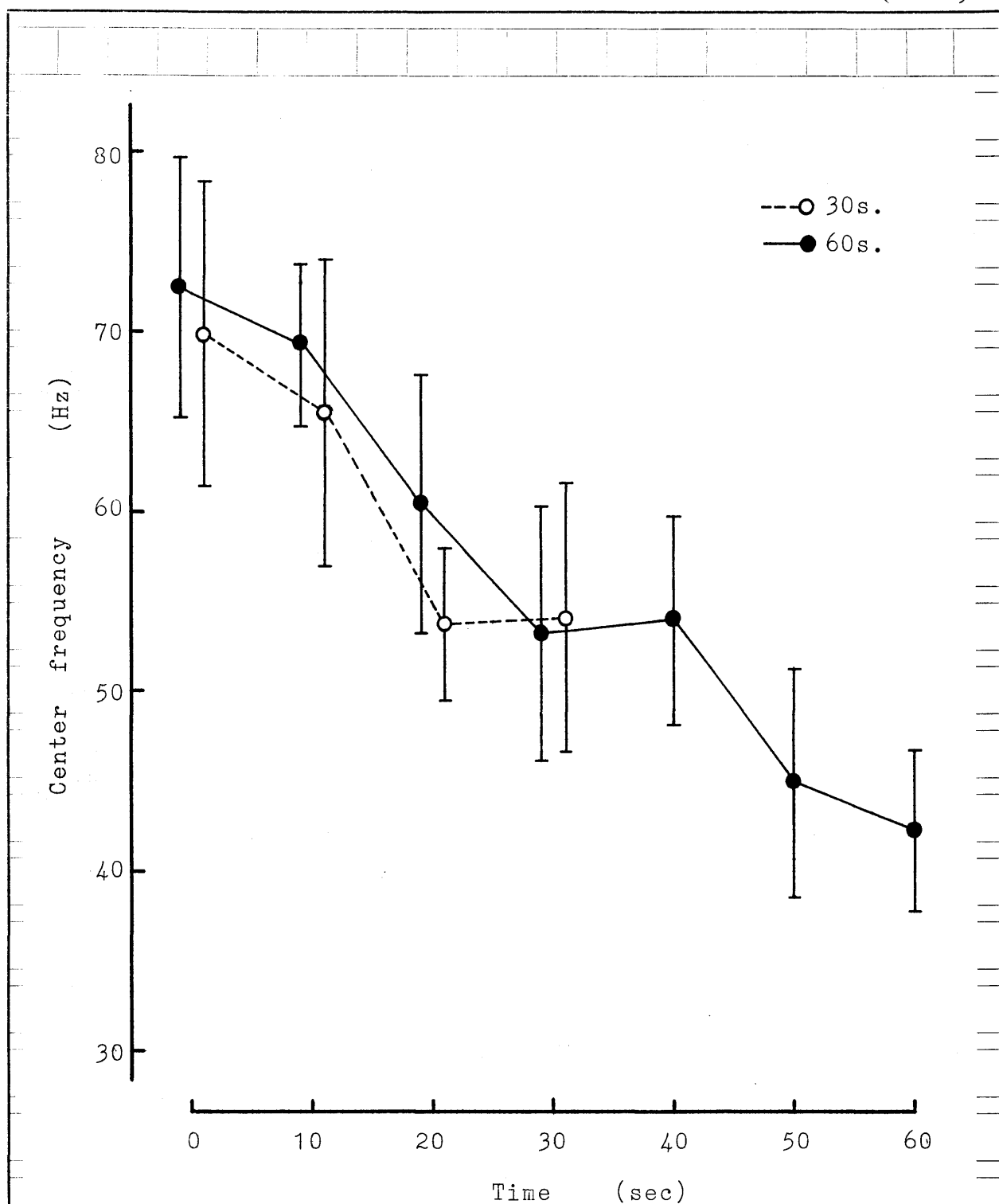


Fig 8. Time-related changes in center frequency during 30s. and 60s. exercises.

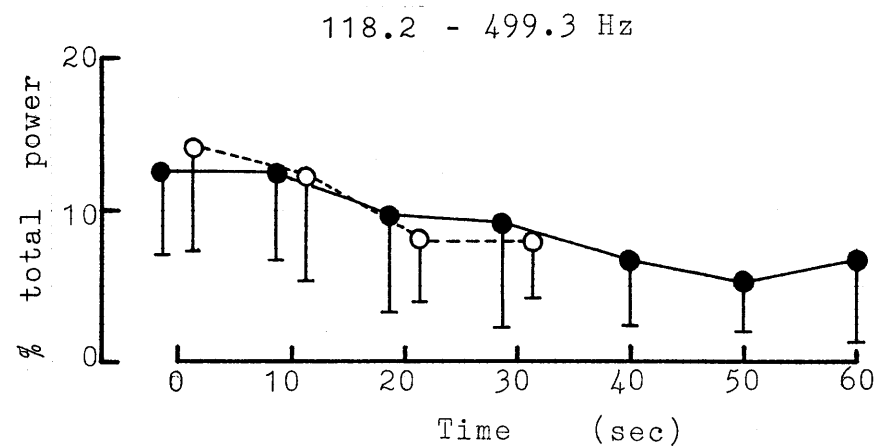
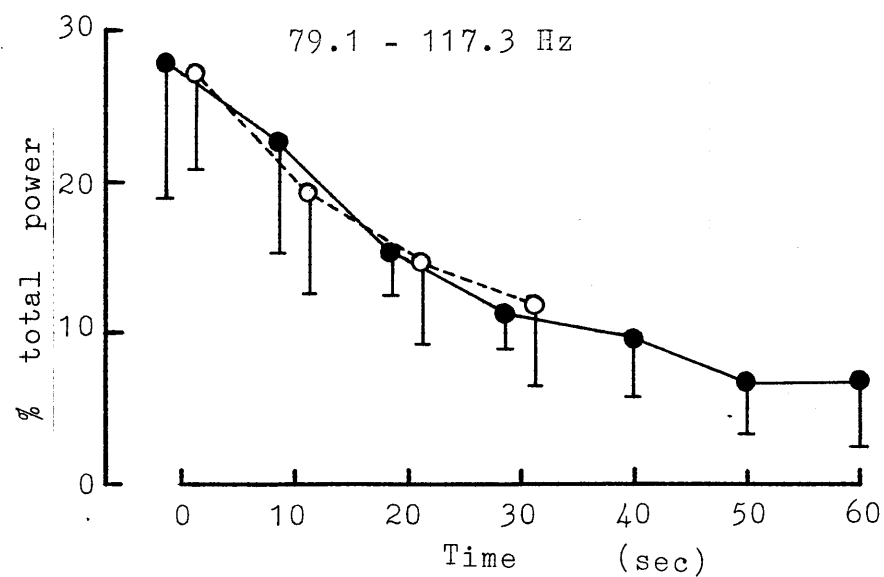
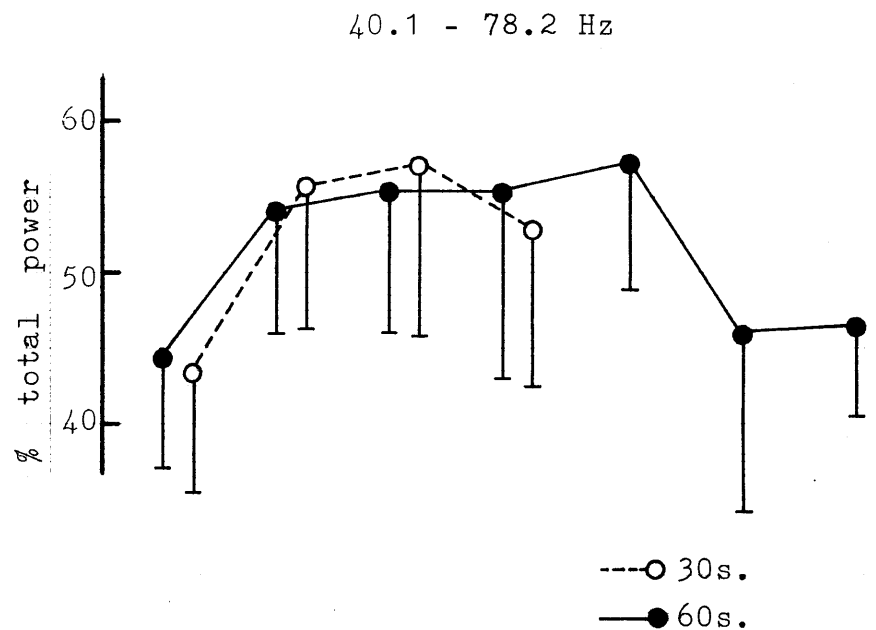
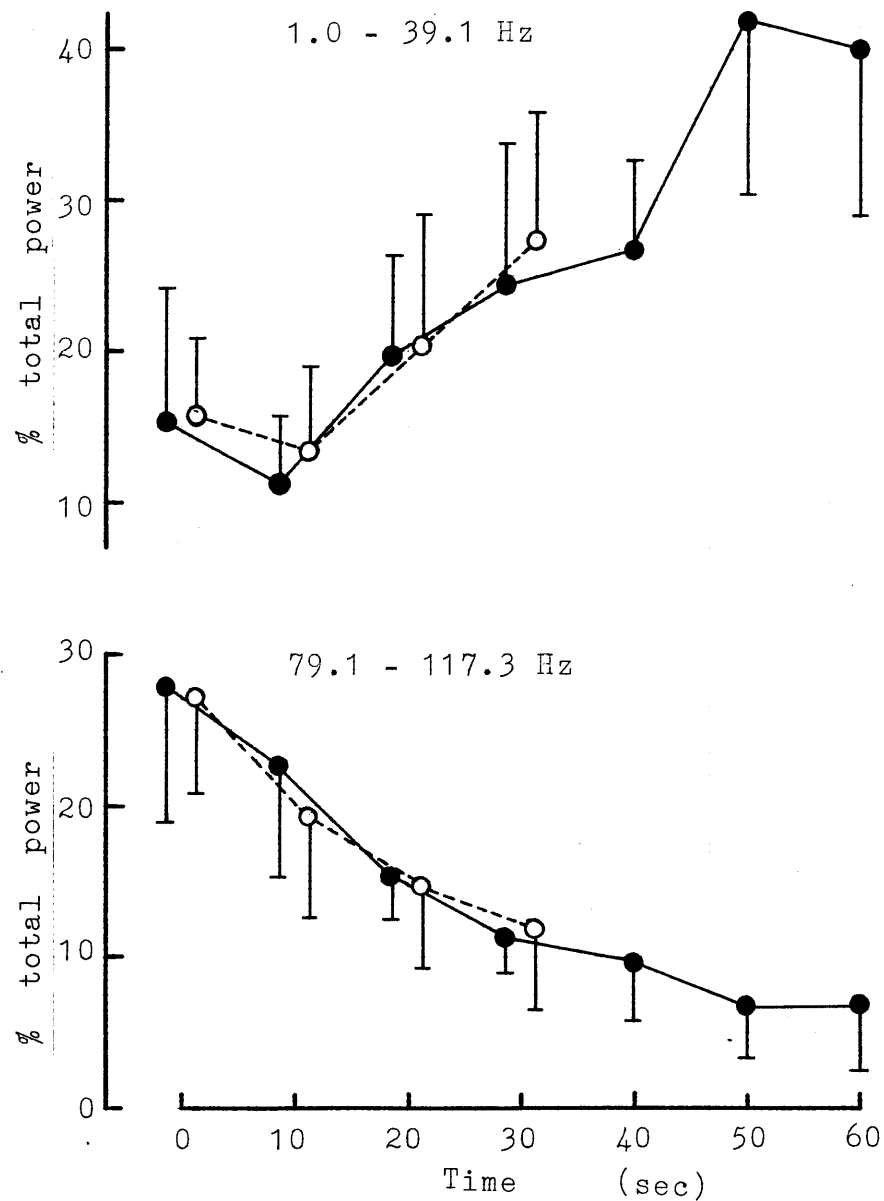


Fig 9. Time-related changes in selected frequency components during 30s. and 60s. exercises.

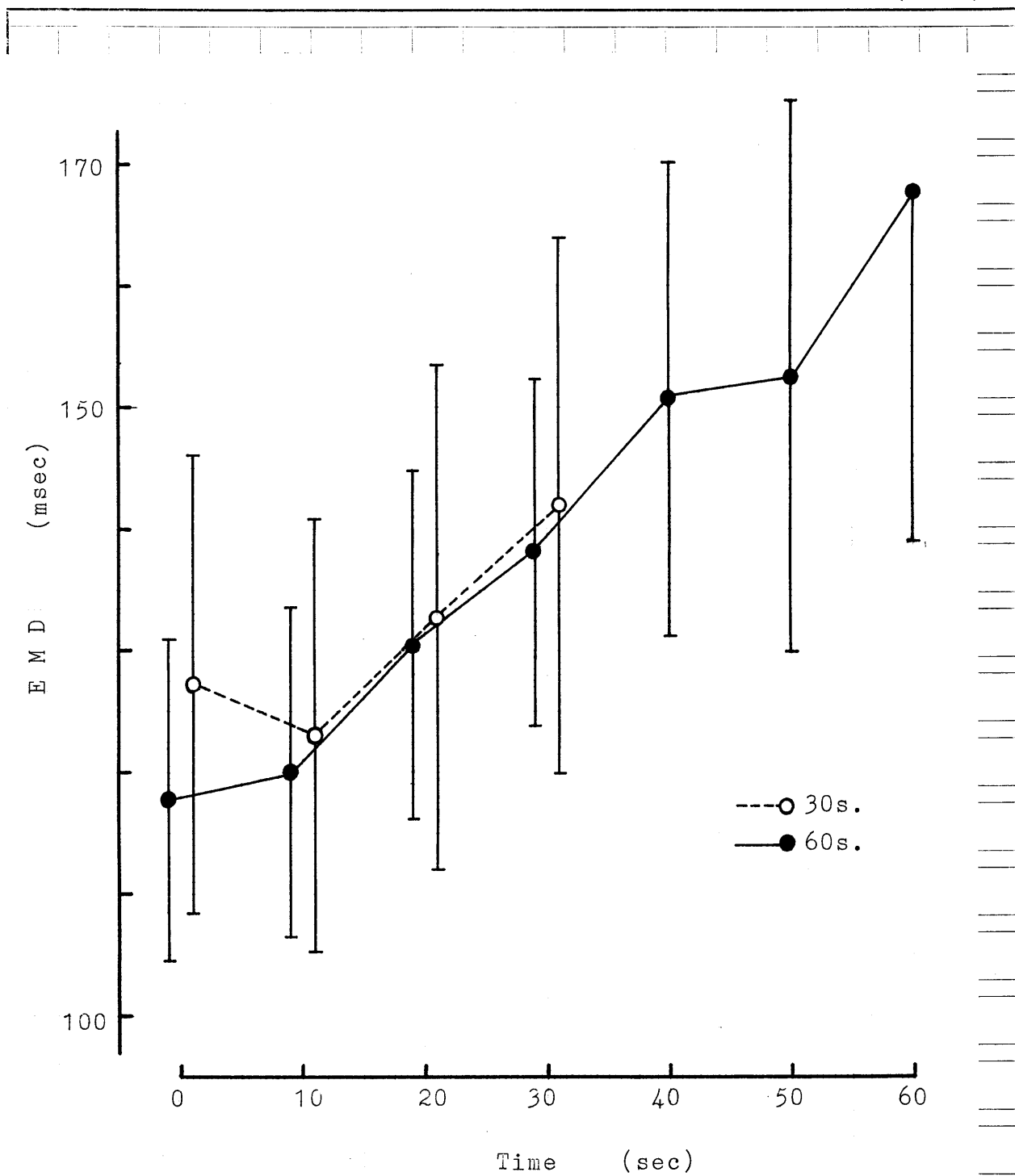


Fig 10. Time-related changes in EMD during 30s. and 60s. exercises.

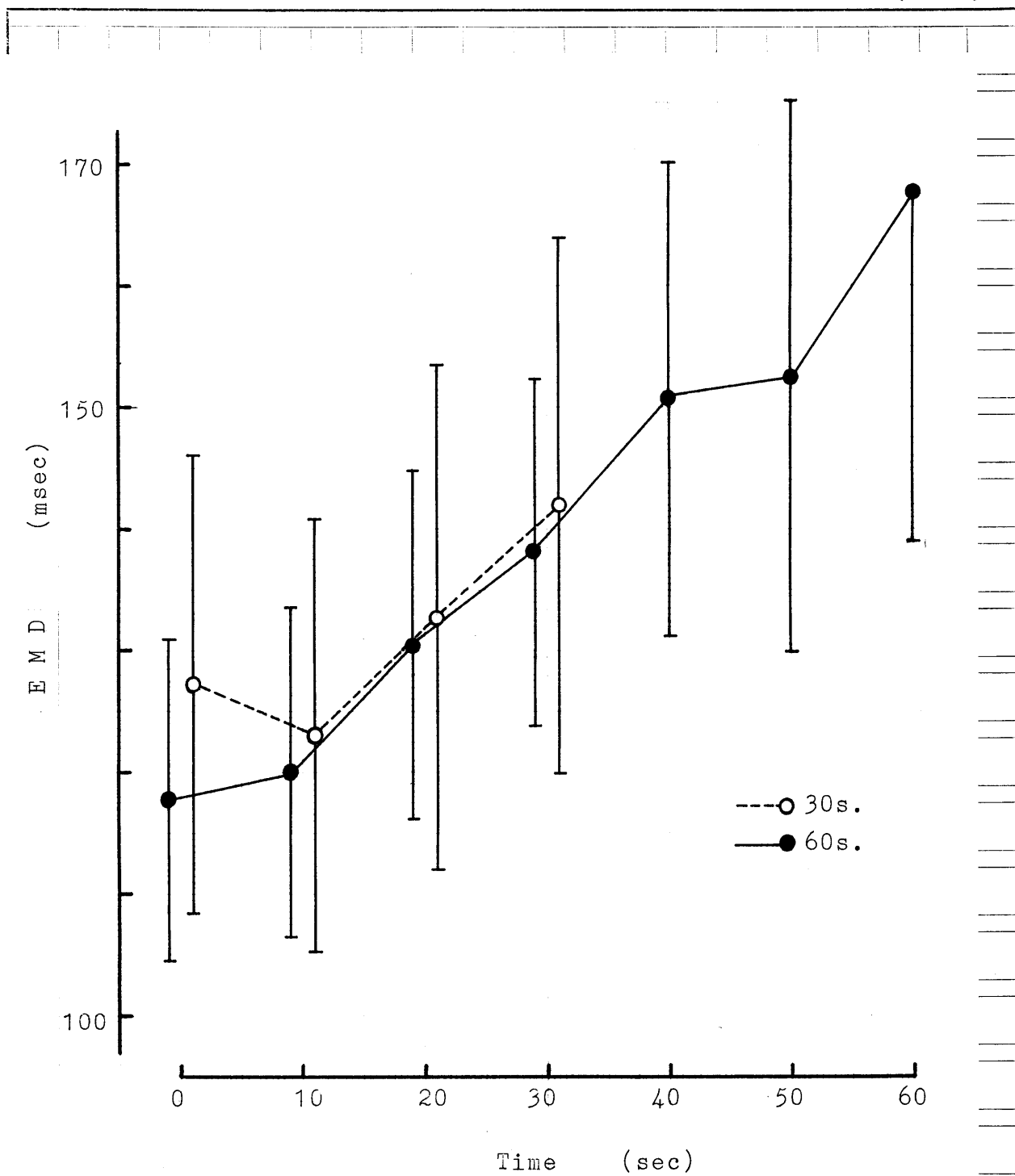
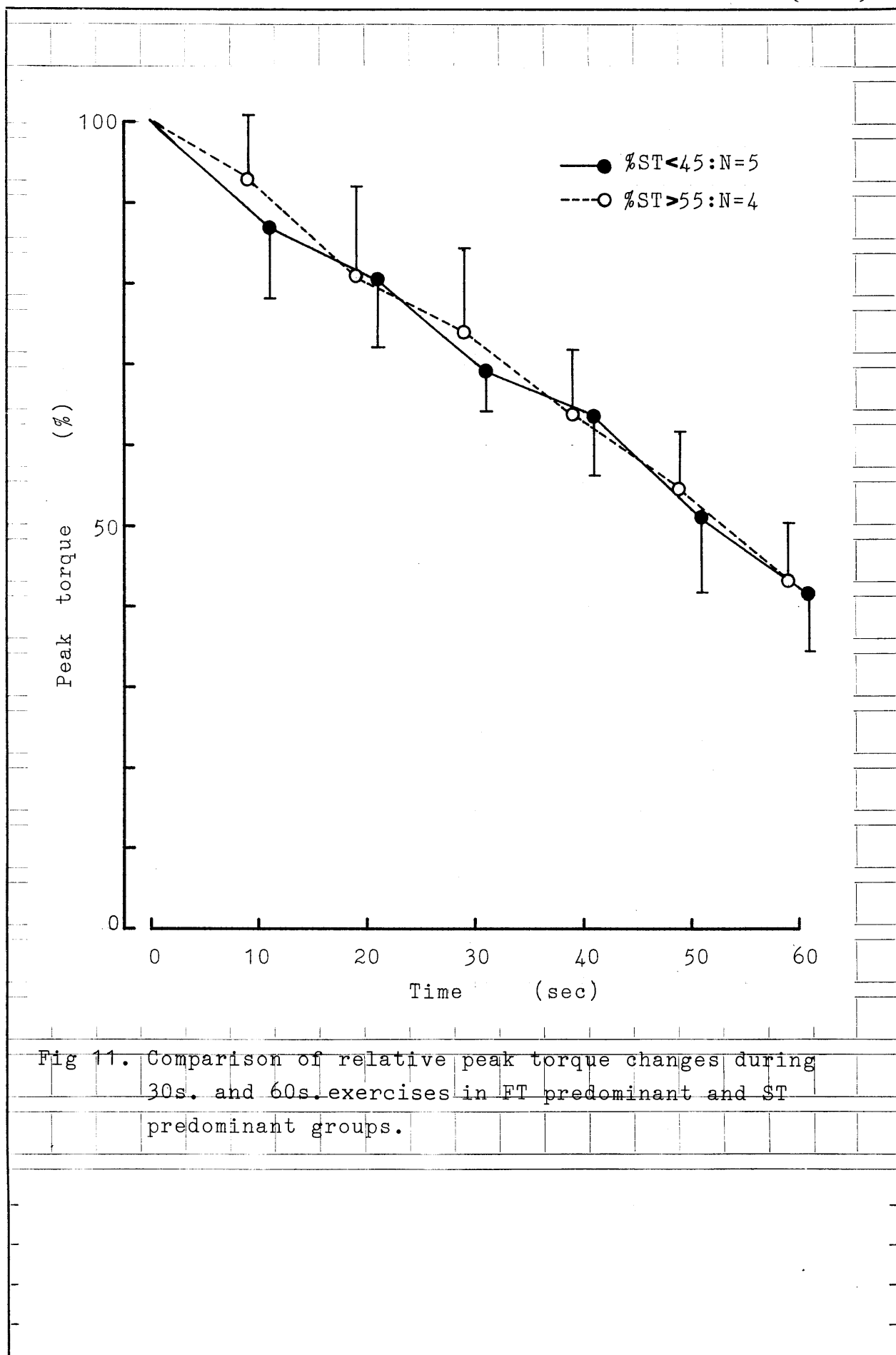
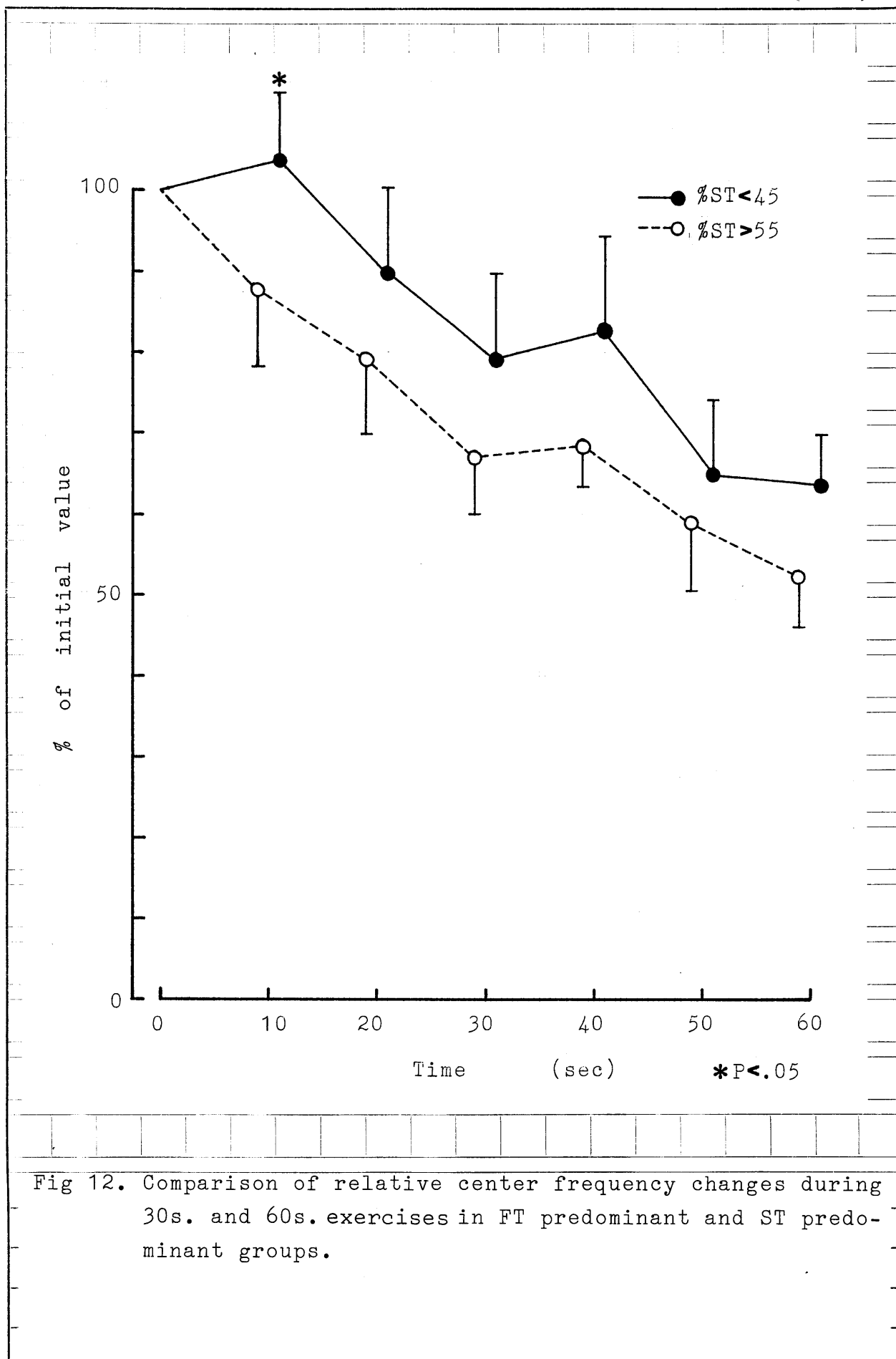


Fig 10. Time-related changes in EMD during 30s. and 60s. exercises.





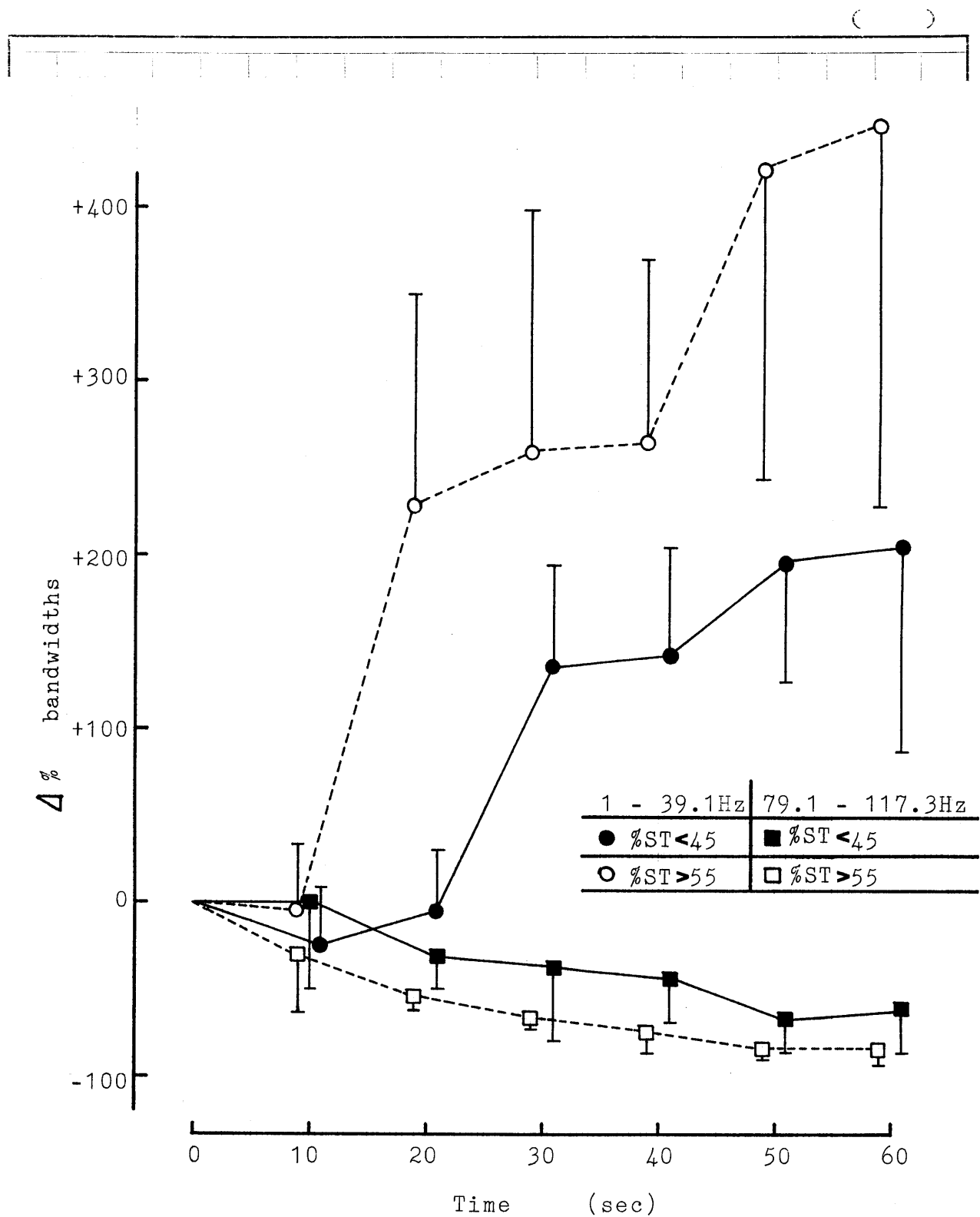


Fig 13. Relative changes in the power of different bandwidths during 30s. and 60s. exercises in FT predominant and ST predominant groups.