運動時の筋血流量

加賀谷淳子

Muscle blood flow during exercise in man

Atsuko Kagaya

Abstract

The recent development of non-invasive ultrasound for studying blood flow has contributed to knowledge about changes in blood flow to exercising muscle. Using this method, the vessel diameter of conduit arteries, such as the femoral artery and brachial artery, was measured. The diameter of the brachial artery increased as handgrip exercise was prolonged, though no changes in diameter were observed in the femoral artery during knee extension exercise. Blood flow to the muscle was impeded mechanically by muscle contraction due to the increased intramuscular pressure even at low intensity (10 % MVC). A greater reduction of muscle blood flow was demonstrated during the concentric phase, and it recovered toward the baseline during the eccentric phase. The effect of geometrical changes in muscle fibers on muscle circulation remained to be studied. The Doppler ultrasound method with good time resolution allowed us to investigate the time course of blood flow changes during exercise. The results of previous studies indicated a faster adaptation of muscle blood flow at the onset of exercise, followed by a steady state or gradual increase toward the end of exercise, depending on the exercise intensity. Redistribution of blood flow between active muscles has been an issue of interest; several studies indicated blood flow reduction during combined exercise and others did not. Further studies should be conducted focusing on the combination of the exercise intensity of individual muscle recruited during exercise. Muscle blood flow plays a key role in determining muscle endurance capacity. However, it is still unknown how high muscle blood flow increases during exercise. Accumulation of knowledge about exercise-induced maximal blood flow is needed in relation to training, exercise mode, exercise intensity, exercise frequency and contraction/relaxation schedule during the duty cycle.

Key words: vessel diameter, blood flow velocity, exercise mode, intensity, redistribution
(Japan J. Phys. Educ. Hlth. Sport Sci. 46 : 429-442, September, 2001)

日本女子体育大学基礎体力研究所
〒157-8565 東京都世田谷区北烏山8-19-1
連絡先 加賀谷淳子

*Research Institute of Physical Fitness, Japan Women's College
of Physical Education
8-19-1 Kita-karasuyama, Setagaya-ku Tokyo 157-8565
Corresponding author kagaya@jwcpe.ac.jp*

キーワード：血管径、血流速度、運動様式、運動強度、再分配

1. はじめに

持久的な運動では、酸素需要を満たすために、活動筋への血流量を増加させることが重要である。運動を開始すると、安静状態で安定していた循環系システムに刺激が与えられ、システムの均衡は破られる。そこで、たとえ、血流量増加を必要とする部位が局所的な活動筋に限定されていたとしても、循環系システム全体の再調整が行われることになる。その結果、例えば心拍数の増加や末梢血管拡張のような血流増加作用が強くなる反面、交感神経系の緊張や筋内圧の増加というような血流減少作用も高くなる。活動筋への血流量の増減は、さまざまな因子の相互作用の結果として起こってくるものであり、それが酸素運搬能を決めることになる。本稿では運動時の筋血流量を規定する条件を運動の特性から明らかにすることを目的としている。

血流調節に関わる機能的な要因の主なものをまとめると図1のようになる。活動筋に限定された血管拡張因子としては代謝性の血管拡張作用があり、血管拡張作用を起こす物質として、アデノシン、 Pi 、 H^+ 、 K^+ 、 ATP/ADP 等があげられている (Saltin et al., 1998)。さらに運動によって血流速度の変化が大きくなることによって血管内皮から

は血管平滑筋弛緩因子である一酸化窒素 (NO) が解離し、短時間に血管拡張を起こす。また、運動神経末端から分泌されたアセチルコリンは小動脈の血管壁に作用して血管拡張を起こす。この作用は血管を上行して、血管拡張は栄養血管や伝導血管まで広がって血流量の増加を起こす (Welsh and Segal, 1997)。それに対して交感神経系の緊張は血管収縮作用を起こす。緊張を起こす刺激は、1) 中枢神経系からの指令 (中枢指令)、2) 活動筋から group III, IV を介してフィードバックされるの機械的受容器反射や代謝受容器由来の反射等である。拡張性の作用と収縮性作用のどちらがどの程度起こるかは運動の特性によって異なるが、血流量の増加または減少は両作用の競合の結果である。また、血液は心臓からの拍出力によって動脈内を移動するが、末梢血管が収縮して血管抵抗が高くなるか、筋線維の発揮する張力によって血管が機械的に圧迫されれば、血流の駆出力と血管抵抗との競合によって血流が停止する場合もあれば、逆に増加する場合もある。実際にはこれらを中心に多数ある因子が複雑に作用しあい、それらの相互作用の結果として血流量が増減したり、一定を保ったりすることになる。そこで本稿では筋活動によってそれらの因子がどのように相互作用し、その結果としてそれぞれの運動で血流量がどのように変化するかを考えてみたい。

2. 血液供給路としての末梢血管

筋活動の持続に必要な酸素は血管内を通る血液によって供給される。各組織への血流調節に最も大きな影響を持つのは小動脈であり、血管平滑筋の緊張と弛緩によって血管の拡張と収縮が起こり、毛細血管への血流の増減が起こる。加えて最近ではこれより上位の栄養血管 (feeding artery) や伝導血管 (conduit artery) の変化が注目されている。

Welsh and Segal (1997) によれば、細動脈レベルでの血管拡張は血管壁を上行して上位血管を拡張させる。また、血管内の血流速度変化は血管内皮において内皮由来血管弛緩因子 (Endothelial-

Fig. 1 Schematic illustration of blood flow regulation during exercise (Kagaya)

derived relaxing factor: EDRF) (Furchgott and Zawadzki, 1980) を産生し、それが血管壁に作用して血管拡張を起こすが、その物質として一酸化窒素 (NO) が同定されている (Palmer et al 1987). 逆に、非活動部位の血管ではエンドセリンが産生され、血管に対して強力な血管収縮物質として作用することもヒトを対象とした実験で明らかにされている (Maeda et al., 1997). したがって、血管は単に血液の通路としての意義を有するだけでなく、部位特異的に血管拡張物質や血管収縮物質によって血管を拡大・縮小し、運動時の血流再分配に貢献するという機能的な役割を果たしていることがわかってきている。伝導血管レベルの上位血管のサイズが観察されている背景にはこのような血管の血流調節作用の存在がある。

血管サイズを非侵襲的に記録する方法として、超音波 B-mode 法が用いられている。この方法を用いて運動中の血管径がいくつか報告されているが、径は拡大するとの報告もあれば、変わらないとする報告もある。膝伸展運動時 (Rådegran, 1997), 静的足底屈運動時 (Kagaya et al., 1998) の大腿動脈血管径及び腕運動時の上腕深部動脈 (Griffin et al., 2001) は、運動によって有意な変化はみられていない。それに対して、強度の低い (9.5% MVC 以下) 動的掌握運動中の上腕動脈の血管径は時間経過に伴って有意に大きくなることが報告されている (Shoemaker et al., 1997). この場合でも、運動頻度が高い (1 秒収縮, 1 秒弛緩) 時には上腕動脈の血管の拡大は起こるが、運動頻度が低い (1 秒収縮, 2 秒弛緩) と血管径の有意な変化はみられない。また、M-mode 法によって経時的に大腿動脈血管径を記録すると、心臓の拍出期では変化がないものの、心臓の拡張期には変化があり、特に運動終了直後に顕著な増大のみられることが確認されている (Kagaya et al., 1998). 逆に、非活動肢の血管径は小さくなると報告されている (Olesen et al., 1995). 血管径の変化の有無が血管の部位特性なのか、静的運動か動的運動という運動様式に依存して変わるのか、運動持続時間や運動強度のような運動の量的影響によるのかを明瞭にしていくなければならない。

安静時の血管形態は、加齢やトレーニングのような環境因子によって左右される。全身的な持久性トレーニング ($\dot{V}O_{2max}$, 40 分, 週 5 日) では上行大動脈や腹部動脈の血管断面積が有意に増加 (Miyachi et al., 1998) し、さらに片脚サイクリングのような局所的運動トレーニングでも大腿動脈血管断面積が有意に増加したと報告されている (Miyachi et al., 2001). それに対して、持久的なトレーニングは血管内腔の変化なしに血管壁厚を増大させたとの報告もある (Segal et al., 1993). 一方、加齢に伴って上腕動脈の血管径は大きくなること (Kagaya et al., 2001), 安静時血圧が高いと総頸動脈の血管径が大きくなる (清水ら, 2000) ことも報告されているので、血管の解剖学的特性を押さえた上で、機能的な調節の結果としての血流量を検討する必要がある。

3. 筋活動による血流への メカニカルな干渉

筋収縮に伴う筋のメカニカルな変化が血流を阻害することは、古くから知られている (Gaskell 1877). 初期の段階では動脈閉塞時の運動持続時間の変化から、筋収縮強度が高いと活動筋への血流阻止が起こることがヒトにおいて間接的に証明された (Dolgin and Lehman, 1930). その後、放射性同位元素 (例えば ^{133}Xe) のクレアランス法によって筋血流量を測定し、それが筋の張力増加に伴う筋内圧の上昇によって減少すること、強度が高い場合には血流停止の起こることが確認されている (Nilsson and Ingvar 1967). しかし、時々刻々変化する血流の変化を一拍動ごとに捉えることができるようになったのは最近になって超音波ドップラー法の技術が発達してからである。このようにしては血管内を流れる血液の速度と血管断面積から血流量を求めるものである。この方法で測定された血管内の血液がすべて活動筋だけに供給されているわけではないが、時間分解能に優れ、運動中も測定可能であるので、筋活動の影響を調べるには有用である。

この分野で先駆的役割を果たした Walløe と Wesche (1988) は、大腿動脈血流速度が膝伸展・

屈曲に伴って低下・増大することを明らかにした。彼らは膝伸展運動に伴って、短時間（2秒）の筋活動中に大腿動脈速度は低下し、その後2秒以内に血流速度が急増することを明らかにした。筋活動中断後の血流速度が10% MVCの低強度運動後にも顕著に増加するという彼らの結果は注目された。彼らは血流量を決定するパラメータのうち、血流速度を指標としたが、著者ら（Kagaya and Ogita, 1992）はもうひとつのパラメータである血管断面積（血管径から算出）を血管断層図（B-mode法）から求めて血流量の変化を調べた。その結果、血流量としてみても、筋活動期に急速に減少し、筋活動が中止されると直ちに増加することが明らかになった。そして、10% MVC強度での増加は小さいものの、それでも筋活動中の筋内循環は従来考えていたよりも低強度の筋活動で干渉を受けていることが示唆された。血流干渉が起こる最低強度がどの程度であるかは興味深い。一方、活動期の血流量は筋収縮強度が変化しても顕著な相違はみられないのに対して、活動中止期の血流量は筋収縮強度に依存して変化し、筋収縮強度が高い程多くなる。このことについては後述する。

次に、動的運動（2秒収縮、2秒休止）を繰り返す過程の中で、血流量変化を1拍動毎に分析した結果（Kagaya, 2001）を図2に示した。この運動時の心拍数は約70拍/分であったので、筋活動中、活動中止中のどちらにもほぼ2心周期が含まれた。各筋活動開始時の一拍動毎の血流速度は、筋活動開始後はじめの1心周期では低く、2心周期めで有意に増加した。活動を中止するとさらに顕著な増加がみられた。筋線維の短縮・伸長の時相と血流量の変化との関係をみると、短縮する時相では血流量は減少し、伸長する時相では増加することが明らかにされている（Robergs et al., 1997）。これらの変化は筋線維の短縮・伸長による筋発揮張力の増減及びそれに付随して変化する筋内圧の変化と連動したものであることが確認されている（Radegran and Saltin, 1998）。

活動体肢へ血液を運ぶ血管の血流量は活動筋に限定された血流ではない。そこで近赤外線分光法

を用いて筋内の血液量の変化を調べると、2秒活動、2秒休止という足底屈運動時の腓腹筋内側頭の血液量は筋活動毎に減少・増加を繰り返した（Kagaya et al., 1999）。筋活動期には血流の受け入れが制限されると同時に静脈側に血液が流出するので筋内の血液量は減少するわけであるが、上位の大腿動脈の血流変化もこれに対応している。それに対して、活動中止期には筋内圧の低下により末梢の血管抵抗が低下し、動脈側と静脈側の圧勾配が高くなるので血液の流入量は著しく増加する。

このような血流増加は、極めて短時間の運動後に起こるが、そのメカニズムについて、機械的な圧の解除の他に筋内の機械受容器反射が主因であるか、代謝性の血管拡張が起こっているかについて議論されている（Sheriff et al., 1993; Tschakovsky et al., 1996）。

いずれにしても、筋が張力を発揮して運動を遂行する時相では血液供給は少なく、活動レベルが低下した時期で血液供給の増加が起こることになる。とすれば、筋活動によって物理的な運動量を

Fig. 2 Mean blood flow velocity (Vmean) in brachial artery over one cardiac cycle at rest and during intermittent handgrip exercise. Contraction/relaxation schedule was 2-s contraction and 2-s relaxation. Exercise was continued for 2 min at the load corresponding to 20% MVC. (Kagaya et al 2001).
C1: Vmean during the first cardiac cycle in the contraction phase
C2: Vmean during the second cardiac cycle in the contraction phase
R1: Vmean during the first cardiac cycle immediately after release of the load.

増加させることと、活動を中止して運動持続に必要な酸素を供給する時間をつくることとは相反しており、両者の兼ね合いから血流量が最大になる条件が導き出され、それが運動の持続に最も有利な運動条件と関連することになる。

4. 運動様式、運動時間、運動強度による筋血流量の変化

1) 動的運動と静的運動

静的運動中の血流量に関して関心が持たれてきた話題は、1) 活動筋への血流の有無、2) 運動強度に伴う血流量の変化と筋内圧に抗して血管拡張作用が起こるかどうか、等である。図3は強度の異なる静的掌握運動時の上腕動脈血流量の変化を示したものである (Kagaya and Homma, 1997)。運動中の血流量は安静時より高いものの、増加は小さく、運動強度が異なっても顕著な差はみられない。また、筋血流量は停止する (Start and Holmer, 1963) とされてきた70% MVC強度の運動時にも上腕動脈血流量は安静時以下に低下していない。しかし、上腕動脈や大腿動脈の様な筋より上位の血管で血流量を観察しても活動筋で血流がなくなっているかどうかはわからない。超音波法だけでなく、筋の循環を直接測定できる他の方法 (例えば近赤外線分光法) とあわせ用いて、この問題を再検討する必要がある。

Fig. 3 Changes in brachial arterial blood flow (Q_{ba}) during and after 60-s static handgrip exercise at 10% (□), 30% (○), 50% (△) and 70% (○) MVC. Q_{ba} during exercise increased significantly at any intensity studied, without significant difference among the Q_{ba} obtained during exercises at different intensities. (Kagaya and Homma, 1997).

静的運動では収縮期・拡張期血圧は共に、強度が高いほど上昇する。血圧上昇は灌流圧を高めることに貢献するので筋内圧が高くなっている活動筋の血流を増加させる因子になる (Tschakovsky and Hughson, 1999)。しかし、血圧の上昇は、運動強度と直線関係にあるのではなく、著者らの実験 (Kagaya and Homma, 1997) では静的運動の強度が高くなると血圧の上昇度は急勾配になった。この結果は、30% MVC以上の静的運動では筋交感神経の活動が亢進する (Saito et al., 1986) との報告とも一致し、静的運動の強度が高くなると血管収縮作用が強くなることが示唆された。実際、Olesen et al., (1995) は、分解能の高い超音波 B-mode 法によって 30% MVC 強度の静的な掌握運動と片側膝伸展運動中の非活動肢の橈骨動脈と足背動脈の血管径を測定し、開始 30 秒以内で約 3.5% の低下が起こったことを確認した。強度の高い静的運動中の活動筋内の血流量 (^{33}Xe クレアランス法) は血圧の上昇にもかかわらずむしろ低下し、骨格筋の血流量は血圧の増加によって増加するとは限らない (Hansen et al., 1993) とする報告もあり、ドップラー法のように活動体肢の血管への血流ではなく、活動筋に限定した血流に注目してみることが必要である。

静的運動中には、心拍数の増加も起こり得る。これは、単に流入回数を増加させるという意義だけでなく、血流速度及び血圧が上昇する心臓の収縮期の回数を増やすという利点があり、収縮している活動筋の高い内圧を押し切って血液を流し込むのに有利なものである。しかし、心拍数の増加や血圧の上昇は体循環全体に及ぶものであり、その結果、例えば膝伸展運動時の対側の脚血流量 (Gaffney et al., 1993) やサイクリング運動時の上腕動脈血流速度 (Kagaya and Homma, 1997) は一時的に増加することが観察されている。しかし、運動終了後の血流量は強度が高くなるほど増大しているの、心拍数増加や血圧増加で対応したとしても、静的運動中の血流量が需要を満たすには至っていない。

長時間の静的運動中の血流量が時間経過に伴って増加するとする報告 (Hicks et al., 1999) もあ

るがまだ十分明らかにされていない。運動中の血管径の継続的な測定がまだ十分に行われていないからである。いずれにしても、Lind and McNicol (1967) が静脈閉塞法によって得た静的運動中の血流量の測定結果とは異なって、かなり低強度の運動から、静的運動中の血流量は運動終了後と比べて抑制されていることは確かである。

動的運動中の筋血流量に関して興味ある最近の話題は動的運動の強度を決定する負荷強度（発揮張力）、運動頻度及び1運動周期内の筋緊張と弛緩の比率によって血流量がどう変わるかということである。動的運動では、周期毎に筋線維が短縮する過程を含む。これは一定張力を維持するとき以上に血液流入を妨げる（Robergs et al., 1997）。また、筋線維が伸長中は血流が回復し、筋活動を中止すると負荷に依存した顕著な血流増加が起こる。したがって、単位時間あたりの筋血流量は運動強度に比例して増加する（Saltin et al., 1998）。その値は膝伸展運動では約10 l/分に達し（Saltin et al., 1998）、掌握運動のような小筋群では1 l/分以下である（Kagaya, 1994）。Jacobs and Segal (2000) は仕事量（張力と時間の積）を一定にした場合、発揮張力が高くなるほど血流量が増加することを動物実験で示している。

運動強度と血流量との関係について1960-70年代には負荷の増加に対して血流量にleveling offがあるか否かが議論され、プラトーに達するとする報告よりも、leveling offは起こらないとの説が主流を占めていた（加賀谷1978）。しかし、 ^{133}Xe クレアランス法では高い血流量測定に誤差が多いとの指摘（Saltin: personal communication）があり、また、最近動物実験において、最高張力の50%以下でプラトーに達するとする結果が報告（Jacobs and Segal, 2000）されているので、ヒトにおいても最近の進歩した測定法を用いて再度確認する必要がある。

運動強度を決めるもう一つの要因に運動のテンポがある。ヒトの下腿血流量は低頻度では、頻度に比例して血流量は増加するが、高頻度（100回/分）になると、血流増加の起こる弛緩時間が短くなるのでむしろ血流量は減少する（Kagaya 1992）。

さらに、テンポだけでなく、1運動周期における筋緊張と弛緩の比率が血流量に影響することが掌握運動時の前腕血流量から明らかにされている（Bystrom and Kilbom, 1990）。また、血流量最高値及び血管径を指標とした血管拡張作用は、1周期における筋活動の比率（2.5, 10, 20%）が高いほど高くなることも示されている（Jacobs and Segal, 2000）。

このように、これまでの知見から考えると、筋収縮強度、運動のテンポ、筋の緊張と弛緩時間の比率等、すべての運動条件を組み合わせで検討することにより、運動によって血流量がどこまで増加するか（最高血流量）を決めることができると考えられる。これは持久的なパフォーマンスの規定因子として重要であるので、その発現条件と筋群による相違を明らかにすることは早急に解決しなければならない課題である。

2) 運動時筋血流量の時系列変化

運動中の活動筋血流量の時間的変化に関連して議論されている問題は、1) 運動開始から適応までの時間の速さとその機序、2) 最大下運動で定常状態は成立するか、3) 運動終了時あるいは疲労困憊時の血流量は低下するか、4) 運動終了直後血流量は運動中の血流量と差があるか、等である。

運動開始時の血流量増加は極めて速い。1-2秒程度の筋活動であっても増加が起こることが確認されている（Wesche, 1986, Shoemaker et al., 1997）。図4はRadegran and Saltin (1998) が超音波ドップラー法を用いて測定した片側膝伸展運動時の大腿動脈血流量の時間的変化を示したものである。運動開始後の血流量の適応を、定常状態の50%に達する時間（ $t_{1/2}$ ）でみると2.2-8.9秒、定常状態に達する時間でみると10-150秒であった。値に幅があるのは、運動強度が高くなる程 $t_{1/2}$ は延長したからである。この速い適応は主に血流速度の増加が急激に起こることによるものであり、この運動を受動的に行っても、能動的に行っても最初の1回目の膝伸展動作後から血流速度が増加したという。

Fig. 4 Time course of blood flow changes during one-leg knee extension exercise at different intensities. Blood flow was measured with Doppler ultrasound method in the femoral artery. (Rådegran and Saltin 1998)

Fig. 5 Typical example of calf blood flow and heart rate changes at the onset of treadmill running at 70% $\dot{V}O_{2max}$. Faster adaptation was observed in blood flow than in heart rate. (Kagaya 1989).

血流量の適応の速さを他の生理的パラメータと比較してみると、トレッドミル走開始時の脚血流量は $\dot{V}O_2$ の増加より速いことはもちろん、それより先行して増加する心拍数増加よりも速い(図5)(Kagaya, 1989)。定常状態に達するまでの血流量

のハーフタイム ($t_{1/2}$) は $12.9 \pm 5.0s$, 心拍数のそれは $21.7 \pm 4.4s$ であった。子どもでは、運動開始時の $\dot{V}O_2$ や心拍数増加は成人に比べて速いが、子どもの血流増加速度も心拍数よりさらに速い(加賀谷と畑, 1987)。すなわち、運動開始時の局所的血流量の変化は副交感神経の抑制によって起こる中心循環系の素早い対応よりもさらに速いことになる。このような状態における筋酸素消費量の増加速度は、血流量の増加に依存したものであり(Hughson et al., 1996), 運動開始時の酸素供給系の適応に果たす血流量の役割の大きさが注目される。しかし, Kagaya (1989) の報告は静脈閉塞法を用いて得たもので、時間分解能に限界があったが、超音波法が発達し、beat-by-beatの測定が可能となった今日、同様な結果が再確認されている(Hughson et al., 1996)。超音波法では血管径と血流速度から血流量を求めるが、前者は測定に困難が伴う上、血流量に対して二乗で影響してくるので、その変化は重要である。これに関しては後述する。

運動開始初期のこの速い血流量の増加は、血管に対する筋の機械的圧迫とその除去によるところが大きい。しかし、開始後5秒以後は代謝性の血管拡張が血流増加に関与しているとの報告がなされている(Sheriff et al., 1993; Tschakovsky et al., 1996)。また、血流速度の急激な変化によって引き起こされる血管内皮由来の血管弛緩因子の作用は極めて速いとされており、速い血流増加に一役買っている可能性が高い。内皮細胞から分泌される物質としては一酸化窒素(NO)が同定されているが、NOは運動中にはあまり効果を示さないとの報告もあり(Saltin et al., 1998)、この領域の研究からは、当分目を離せない。

運動開始後の急激な血流増加の時期が過ぎると、低強度の運動中の血流量は、ほぼ一定値を示す(図4, Rådegran and Saltin, 1988)。しかし、強度の高い運動ではさらに緩やかな上昇を示している。Shoemaker et al. (1997) も収縮頻度の高い掌握運動(1s収縮/1s弛緩)では頻度の低い(1s収縮/2s弛緩)運動に比べて血流量の漸増現象を観察している。 $\dot{V}O_2$ と血流量を同時に測定したLyke et al.

(1999)の報告では、足底屈運動時の大腿動脈血流量は、運動開始10秒以内に急上昇し、その後最も強度の低い(75N)運動では一過性に上昇した後、低下を示した。それより高い強度(200N)では一定レベルを維持し、さらに高強度(325N)では漸増することを示した。また、その時の酸素摂取量(口腔レベル)と心拍出量は脚血流量と類似の変化を示しており、高強度運動では $\dot{V}O_2$ が漸増する(slow component)が観察された。一定レベルに達した後、運動持続に伴う血流量の漸増は運動単位が新たに動員されたために血流量が増加したのか(VanTeeffelen and Segal, 2000)、活動筋由来の交感神経系亢進による血圧上昇が血流を増加させたか(Tschakovsky and Hughson, 1999)、皮膚のような活動筋以外の組織での血流増加があったためか、複数の可能性が考えられる。運動継続中の血流増加の原因として最も可能性の高いのは、活動筋に蓄積した代謝産物であり、それが蓄積すると血管拡張作用が起こっているはずである(Saltin et al., 1998)。実際、運動条件によっては、活動筋の上位にある伝導血管の血管径が時間経過と共に拡張しているのが観察されている(Shoemaker et al., 1997)。しかし、血管拡張因子の作用が運動時間の経過と共にさらに強化される要因とその詳細なメカニズムを、現段階では明らかにできない。いずれにしても、活動筋への血流量に定常状態が成立する強度の低い運動から、緩やかな増加のみられる運動への移行がどのような生理学的意味を持つかわかりたいところである。

運動が持続して疲労が招来された場合、血流量は増加するか減少するか疑問である。静脈閉塞法を用いて間欠的に測定した血流量は疲労困憊によって運動を中止した直後は、それ以前に比べて有意に低下していた(加賀谷, 1982)。また、Jacobs and Segal (2000)も動物を用いて疲労筋では血流量が減少すること報告している。一方、Quaresima et al. (2001)は、動的足底屈運動を疲労困憊まで行わせると、運動中盤よりも疲労困憊時の方が血流量は有意に高いことを示した。近赤外線分光法を用いて同時に測定した筋血液量は、運動開始と共に低下するものの、中盤から疲労困憊時に向か

って徐々に増加していたので、血管拡張がさらに進行して血流量が増加したのかもしれない。しかし、疲労によって筋の張力が低下(この場合は一定動作範囲やテンポをカバーできなくなる)した可能性も否定できず、それがexhaustion時の血流増加につながったのかもしれない。いずれにしても、ヒトの運動中の血流量が疲労困憊時に上昇するか、低下するかを確認することが先決問題であろう。

次に運動終了直後血流量と運動中の血流量を比較する。すでに示したように静的運動では、運動終了後の血流増加は顕著であり、負荷が大きくなればなるほど、運動中との差は大きい(Kagaya and Homma, 1997)。また、運動後充血(血流増加量の総和)も強度依存で大きくなる。動的運動では、運動中であっても弛緩期が存在し、運動終了直後血流量はその時期の血流量に相当していることをBarcroft and Dornhorstが1949年に静脈閉塞法を用いて、すでに明らかにしている。最近、超音波ドップラー法を用いて測定した結果でもこのことは確認されている(Walløe and Wesche, 1988)。しかし、動的運動時の筋収縮の時相では血流量減少が起こるので、運動中の単位時間あたり平均血流量は弛緩期血流量より低くなる。したがって、単位時間あたりの運動終了直後血流量は、運動中より有意に多い。

運動後血流量に関しては直後血流量が運動中の筋弛緩期血流量の指標であることが再確認されたが、回復期全体の増加血流の積分値が運動中の血流需要と血液供給との関係を示す指標としてどのような意義を持つかは十分検討されているとは言えない。

5. 運動時血流の空間的調節

1) 筋群間の血流不均一

同一の導血管から分岐して複数の筋群に血液を送っている血管の血流はどのように調節されるかについて考えてみたい。特定部位の筋が活動し、そこで血管拡張が起こると、その筋に血液を供給している血管コンダクタンスは低下する。その結果、他の分岐血管との抵抗の差が大きくなるので、

活動している筋への血流がより増加しやすくなる。逆もまた成り立ち、末梢血管抵抗の大きくなった筋への血流は制限され、その分、他の分岐血管に血液が流れるはずである。わたしたちの研究グループでは、このような仮説に基づき、ひとつの関節運動を行っている協同筋群間、拮抗筋群間の酸素供給状態を比較した。はじめの実験モデルは、上腕動脈が血液を供給している前腕撓側の屈筋群と尺側屈筋群の血流量を、動的掌握運動時に比較したものである (Homma and Kagaya, 1997)。両筋群への酸素供給量 (ヘモグロビン濃度が一定であれば血液供給量に比例) を近赤外分光法を用いて測定した。その結果、強度変化に対する両筋群の対応は類似していたが、応答の大きさには相違があり、特に強度の高い運動で差が顕著であった。次に、膝窩動脈から血液供給を受ける腓腹筋 (G) とヒラメ筋 (S) 及び前脛骨筋 (TA) の血流量を、動的足底屈運動時に比較した (Quaresima et al., 2001)。関節運動に対する各筋の貢献度が異なることと連動して血流量変化の程度に相違がみられた ($G > S > TA$)。しかし、運動テンポの変化に対応した各筋の応答には相違がみられなかった。

Fig. 6 Calf and forearm blood flow during isolated plantar flexion exercise, and combined handgrip and plantar flexion exercises. Calf exercised at constant intensity (10% MVC), whereas forearm did at 3 different intensities. Calf blood flow was significantly reduced when handgrip exercise at 70% MVC was added to plantar flexion at low intensity. (Kagaya 1994).

また、膝伸展運動に動員される外側広筋と大腿直筋では、運動持続に伴う筋酸素化動態が異なることが示されたが、それと個々の筋における循環の特徴はまだわかっていない (Azuma et al., 2000; 本間, 1998)。このようにヒトを対象とした実験ではまだ仮説を検証できるまでには至っていない。

2) 運動時の血流調節における骨格筋群間及び活動筋と呼吸筋間の相互作用

複数の筋群が同時に活動すると、各筋群が単独に活動した時の血流応答とは異なることが、Secher et al. (1977) の報告以来関心を集めてきた。この報告は、サイクリング運動とアームクラッキング運動を同時に行わせて、アームクラッキング運動の強度が高くなると、活動している下肢への血流量が減少するというものである。血流減少が起こる理由は 1) 活動筋群での血管拡張が血圧を低下させることを防ぐこと、2) 各筋で最大の血管拡張が起これば、最大心拍出量を超える血液需要に達するのでそれを制限すること、3) 交感神経の亢進、等の可能性が考えられてきた。しかし、複数の体肢が活動しても、必ずしも血流減少が起こらないことも指摘された、それに伴う論争については、Secher and Saltin (1994), Saltin et al. (1998), Kagaya (1998), Secher et al. (1999) の総説にまとめられている。論点は、複数筋群が同時に活動したときに起こる交感神経活動の亢進 (確認済み) が活動筋の血流量を減少させるか否かにある。Kagaya (1993) は心拍出量の増加が少ない小筋群の運動を用いることにより、「骨格筋からの血液需要が心臓の拍出能力を超える」という要因を除去して問題を検討できるようにした。その結果、強度の組み合わせによって血流減少が起こる場合と起こらない場合とに分かれること、強度の低い (10% MVC) 活動をしている下腿の血流量が減少するのは、30% MVC を上回る強度の高い前腕運動を付加した場合であることを示した (図 6)。血流量が減るか減らないかは、代謝産物による血管拡張作用と交感神経性の血管収縮作用の相互関係によって決まると考えている。したがって、強度の高い運動を行っている

筋群間では、たとえ交感神経活動が亢進しても、機能的な交感神経遮断 (functional sympatholysis) によって血流減少は起こらないが、血管拡張作用が弱い場合には減少を起こすことになる。最近、この考えに対して2つの知見が報告されている。ひとつは、筋交感神経活動が亢進するような強度の高い下腿運動及び動脈閉塞と強度の低い掌握運動を同時に行かせたところ、血圧が上昇し、むしろ上腕動脈血流量は増加したとするものである (Tschakovsky and Hughson, 1999)。もう一つは40wのサイクリング運動に静的掌握運動と血管閉塞を行って筋交感神経を亢進させたところ、血圧は上昇したが下腿血流量は変化しなかったとするものである (Strange, 1999)。同時運動中に血流量が減少したとする報告は、10%MVC相当の極めて低い強度の運動を行っている筋で観察されている。それに対して、上記実験では一方の運動が高強度であるという条件を満たしてはいる (筋交感神経活動が亢進している) もの、もう一方の運動の強度が10%MVC程度という運動条件を満たしていたかどうか疑問である。

このように、先行研究で用いられてきた運動強度の組み合わせは様々であり、それが異なる結果になった可能性がある。これまでの様々な報告を「運動強度の組み合わせ」の観点で整理し、「血管収縮作用と血管拡張作用」のバランスから見直すと、一貫した結果になるかもしれない。複数体肢が運動している時の活動筋の血流量が減少する運動条件、減少が起こらない運動条件が明確になればこの問題に決着がつくだろう。しかし、小筋群の運動で得た複数体肢運動時の循環調節の説明を大筋群の運動にそのままあてはめることができるか否かはわからない。心拍出量が最大に達するような運動まで含めてこの問題を説明できるようにできれば、運動時循環調節のメカニズム解明にも貢献することになる。

一方、呼吸筋の活動が骨格筋の血流を制限するとの興味ある結果が報告されている。Harms et al. (1997) は、呼吸筋の仕事率が高くなるにつれて活動している脚への血流量が減少し、同時に脚の酸素摂取量も低下することを示した。その結果、

運動のパフォーマンスも低下することが明らかになった (Harms et al., 2000)。このような結果は、高い強度の運動時に起こる呼吸筋の活動が脚の血管収縮を起こし、血液供給を抑制したと考えられている。骨格筋間だけでなく、呼吸筋との間にも血流の量的調節があるとの証明は、他の器官との間の調整の可能性も検討してみる意義があることを示唆している。

6. 筋線維の配列および長さ変化が血流量に及ぼす影響

筋内の血管は筋線維の囲りにあって、平行あるいは横断して走行する (Segal and Kurjiaka 1995)。そのため、筋線維の配列や力発揮に伴う位置変化が血管に影響を与える。例えば筋線維と平行に走行している血管は、筋線維が伸長すると血管径が小さくなる。Poole et al. (1997) は、サルコメア長が伸長すると毛細血管径が小さくなり、血流量は減少することを動物実験で示した。Nakao and Segal (1995) や Emerson and Segal (1997) も、筋線維と血管の解剖学的配列が循環動態に影響することを動物実験で示した。

ヒトでは Fukunaga et al. (1997) が超音波 B-mode 法によって、筋の縦断画像を撮影し、筋束の走行方向、筋線維長を求める方法を明らかにし、両者が筋によって異なること、関節角度や関節での張力発揮によって異なることを明らかにしている (Kawakami et al., 1998)。したがって、筋の形状や筋線維の位置変化によって血管との相対的な位置関係が変わるので、それが血流量や筋機能に影響を与える可能性があると考えられる。例えば、血流量が激減する筋収縮強度は筋によって異なり (Bonde-Petersen et al., 1967)、また、同一筋でも最大筋力によって個人間に差のあること (Barnes, 1980) が報告されているが、その説明はほとんどが最大筋力や筋量との関連で捉えられてきた。しかし、この問題もヒトの骨格筋線維のアライメントとの関連で捉えることも必要であろう。

そこで、最近、筋形状と筋循環との関係が検討されている (市之瀬ら, 1999, 三浦ら, 2000)。足関節角度を変える (0度と20度足底屈) ことによ

って腓腹筋の筋線維の長さを変化させて筋内の循環を調べる実験結果が報告されている（市之瀬ら1999）。超音波B-mode法によって腱と筋束とのなす角度及び筋束長を求め、近赤外分光法を用いて測定した血液量との関係を検討したところ、筋束長の長くなる角度における静的足底屈運動時の血液量は減少する傾向を示したが、有意差が出るには到らなかった。筋線維長は発揮する張力とも密接な関係にあるので、張力変化に伴う筋内圧の変化が循環に与える影響を除去して、筋束長と血流量の関係を検討しなければならない。それを考慮した実験モデルを考えて、筋の形状変化が筋内循環にどの程度影響するかを、さらに検討する必要がある。

7. おわりに

近年超音波装置が急速に発達し、血管の断層図や血管内血流速度が測定できるようになった。そのお陰で、従来ヒトでは測定困難であった筋活動中の血流量が測定できるようになり、この分野の研究成果は増えている。従来の静脈閉塞法や発展途上の近赤外分光法を併用すれば、活動体肢全体だけでなく、筋の部位での循環も観察できる。しかし、最近の研究をまとめてみると、循環調節という点ではかなり進んできたものの、筋への血流変化を運動条件とあわせて検討した研究はまだ少ない。さらに本稿で割愛したトレーニングに関する知見は、極めて少ないと言ってよい。筋持久力あるいは筋作業能力の規定因子としての血流量、ヒトの健康と関係の深い末梢循環機能を効果的に増加・向上させる運動方法を提案できるまでに成果を蓄積することが体育学に課せられた課題であろう。

謝 辞

本研究の一部は文部科学省研究費（基盤研究C企画調査，課題番号12898002，2000）の補助を受けて行われたものである。記して謝意を表する。

文 献

- Azuma, K, Homma, S. and Kagaya, A. (2000) Oxygen supply-consumption balance in the thigh muscles during exhausting knee-extension exercise. *J. Biomedical Optics* 5: 97-101.
- Barcroft, H. and Dornhorst, A. C. (1949) The blood flow through the human calf during rhythmic exercise. *J Physiol* 109: 402-411.
- Barnes, W. S. (1986) The relationship between maximum isometric strength and intramuscular circulatory occlusion. *Ergonomics* 23: 351-357.
- Bonde-Petersen, F., Mork, A., Nielsen, E (1975) Local muscle blood flow and sustained contractions of human arm and back muscles. *Eur. J. Appl. Physiol.* 34: 43-50.
- Byström, S. E. and Kilbom, A. (1990) Physiological response in the forearm during and after isometric intermittent handgrip. *Eur. J. Appl. Physiol.* 60: 457-466.
- Dolgin, P. and Lehman, G (1930) Ein Beitrag zur Physiologie der statischen Arbeit. *Arbeitsphysiologie* 2: 248-252.
- Emerson, G. G. and Segal, S. S. (1997) Alignment of microvascular units along skeletal muscle fibers of hamster retractor. *J. Appl. Physiol.* 82: 42-48.
- Fukunaga, T., Ichinose, Y., Ito, M., Kawakami, Y., Fukushima S. (1997) Determination of fascicle length and pennation in a contracting human muscle in vivo. *J Appl Physiol* 82: 354-358.
- Furchgott, R. F. and Zawadzki, J. V. (1980) The obligatory role of endothelial cells in the relaxation of arterial smooth muscle by acetylcholine. *Nature* 288: 373-376.
- Gaffney, F. A., Sjøgaard, G., Saltin, B. (1990) Cardiovascular and metabolic responses to static contraction in man. *Acta Physiol. Scand.* 138: 249-258.
- Gaskell, W. H. (1877) On the changes of the blood stream in muscles through stimulation of their nerves. *J. Anat.* 11: 360-402.
- Griffin, L., Garland, S. J., Ivanova, T., Hughson, R. L. (2001) Blood flow in the triceps brachii muscle in humans during sustained submaximal isometric contractions. *Eur J Appl Physiol* 84: 432-437
- Hansen, J., Jacobsen, T. N. and Amtorp, O. (1993)

- The exercise pressor response to sustained handgrip does not augment blood flow in the contracting forearm skeletal muscle. *Acta Physiol. Scand.* 149: 419-425.
- Harms, C. A., Babcock, M. A., McClaran, S. R., Pegelow, D. F., Nিকে, G. A., Nelson, W. B., Dempsey, J. A. (1997) Respiratory muscle work compromises leg blood flow during maximal exercise. *J. Appl. Physiol.* 82: 1573-1583.
- Harms, C. A., Wetter, T. J., St Croix, C. M., Pegelow, D. F., Dempsey, J. A. (2000) Effects of respiratory muscle work on exercise performance. *J. Appl. Physiol.* 89: 131-138.
- Hicks, A., McGill, S and Hughson, R. L. (1999) Tissue oxygenation by near-infrared spectroscopy and muscle blood flow during isometric contractions of the forearm. *Can. J. Appl. Physiol.* 24: 216-230.
- Homma, S. and Kagaya, A. (1998) Oxygen delivery and utilization in working muscles during 1-min static handgrip exercise at varied intensity. *J. Exerc. Sci.* 8: 30-37.
- Homma, S. and Kagaya, A. (1997) Detection of oxygen content in working muscle during handgrip exercise by spatially resolved NIR spectroscopy. *Oxygen Transport to Tissue XIX*: 327-332.
- 本間俊行, 本間幸子, 加賀谷淳子 (1998) 膝伸展運動時にみられる協同筋間での酸素供給・消費バランスの相違. *体力科学* 47: 525-534
- Hughson, R. L., Shoemaker, J. K., Tschakovsky, M. E. and Kowalchuk, J. M. (1996) Dependence of muscle $\dot{V}O_2$ on blood flow dynamics at the onset of forearm exercise. *J. Appl. Physiol.* 81: 1619-1626.
- 市之瀬慈歩, 東香寿美, 清水静代, 加賀谷淳子 (1999) 静的活動中の筋形状の変化が筋血液量に及ぼす影響. *バイオメカニクス研究概論*: 156-160.
- Jacobs, T. L, Segal, S. S. (2000) Attenuation of vasodilatation with skeletal muscle fatigue in hamster retractor. *J. Physiol.* 524: 929-941.
- 加賀谷淳子 (1978) 局所持久力と全身持久力の接点—Circulatory systemにおけるcentral factorとperipheral factorの検討—*体育の科学* 28: 634-639.
- 加賀谷淳子 (1982) Exhaustion作業時の下腿血流量 *日本女子体育大学紀要* 12: 57-66.
- Kagaya, A. (1989) The rate of peripheral circulatory adjustment at the onset of exercise. *J. J. Phys. Fitness and Sports Med.* 38: 167-174.
- Kagaya, A. (1992) Reduced exercise hyperaemia in calf muscles working at high contraction frequencies. *Eur. J. Appl. Physiol.* 64: 298-303.
- Kagaya, A. (1993) Relative contraction force producing a reduction in calf blood flow by superimposition of forearm exercise on lower leg exercise. *Eur. J. Appl. Physiol.* 66: 309-314.
- Kagaya, A. (1994) Maximal exercise-induced vasodilatation and peak pulmonary oxygen uptake during dynamic forearm and calf exercise. *J. Exerc. Sci.* 4: 55-62.
- Kagaya, A. (1997) Blood flow interaction among skeletal muscles exercising together. *Adv. Exerc. Sports Physiol.* 3: 1-8.
- Kagaya, A., Muraoka, Y., Matsuda, M., Kuno, S., Shimizu, S., Yamamoto, Y., Kera, N. and Kimura, Y. (2001) Forearm work capacity in association with age and daily physical activity in elderly women. The 4th symposium of "Inactivity (prolonged bed-rest), Health and Aging". (in press)
- Kagaya, A. and Homma, S. (1997) Dynamic leg exercise accelerates blood flow in the inactive forearm. *Adv. Exerc. Sports Physiol.* 3: 29-34.
- Kagaya, A., Homma, S. (1997) Brachial arterial blood flow during static handgrip exercise of short duration at varying intensities studied by a Doppler ultrasound method. *Acta Physiol. Scand.* 160: 257-265.
- Kagaya, A., Homma, S., Shimizu, S. and Azuma, K. (1998) Static plantar flexion exercise does not induce vasodilation in the femoral artery. *J. Exerc. Sci.* 8: 21-29.
- Kagaya, A., Muraoka, Y., Azuma, K., and Shimizu, S. (1999) Muscle oxygenation changes caused by successive plantar flexion and relaxation in human calf muscles. *J. Exerc. Sci.* 9: 13-24.
- Kagaya, A and Ogia, F (1992) Blood flow during muscle contraction and relaxation in rhythmic exercise at different intensities. *Ann. Physiol. Anthropol.* 11: 251-256.
- Kagaya, A., Muraoka, Y., Shimizu, S., and Kimura, Y., (2001) Blood flow reduction at the beginning of each duty cycle during dynamic handgrip exercise. *J. Exerc. Sci.* 11 (in press).
- Kawakami, Y., Ichinose, Y., and Fukunaga, T. (1998) Architectural and functional features of human triceps surae muscles during contraction. *J Appl*

- Physiol 85: 398-404.
- Leyk, D., Baum, K., Wamser, P., Wackerhage, H., and Eßfeld, D. (1999) Cardiac output, leg blood flow and oxygen uptake during foot plantar flexions. *Int. J. Sports Med.* 20: 510-515.
- Lind, A. R. and McNicol, G. W. (1967) Local and central circulatory responses to sustained contraction and the effect of free or restricted arterial inflow on post-exercise hyperaemia. *J. Physiol.* 192: 575-593.
- Maeda, S., Miyauchi, T., Sakane, M., Saito, M., Maki, S., Goto, K., and Matsuda, M. (1997) Does endothelin-1 participate in the exercise-induced changes of blood flow distribution of muscles in humans? *J. Appl. Physiol.* 82: 1107-1111.
- 三浦哉, Britton, C., and McCully, K. (2000) 骨格筋酸素動態の不均一性と体力的個人差との関係. *小野スポーツ科学* 8 : 67-76.
- Miyachi, M., Iemitsu, M., Okutsu, M., and Onodera, S. (1998) Effects of endurance training on the size and blood flow of the arterial conductance vessels in humans. *Acta Physiol. Scand.* 163: 13-16.
- Miyachi, M., Tanaka, H., Yamamoto, K., Yoshioka, A., Takahashi, K., and Onodera, S. (2001) Effects of one-legged endurance training on femoral arterial and venous size in health humans. *J. Appl. Physiol.* 90: 2439-2444.
- Nilsson, B. and Ingvar, D. H. (1967) Intramuscular pressure and contractile strength related to muscle blood flow in man. *Scand J. Clin. Lab. Invest. Suppl.* 99: 31-38.
- Olesen, H. L., Mitchell, J. H., Friedman, D. B., Iversen, H. K. and Secher, N. H. (1995) Reduced arterial diameter during static exercise in humans. *Acta Physiol. Scand.* 153: 335-341.
- Palmer RM, Ferrige AG, and Moncada S.: Nitric oxide release accounts for the biological activity of endothelium-derived relaxing factor. *Nature* 327: 524-526, 1987.
- Poole, D. C., Musch, T. I. and Kindig, C. A. (1997) In vivo microvascular structural and functional consequences of muscle length changes. *Am. J. Physiol.* 272 : H2107-H2114.
- Quaresima, V., Homma, S., Azuma, K., Shimizu, S., Chiarotti, F., Ferrari, M., and Kagaya, A. (2001) Calf and shin muscle oxygenation patterns and femoral artery blood flow during dynamic plantar flexion exercise in humans. *Eur. J. Appl. Physiol.* 84: 387-394, 2001.
- Rådegran, G. (1997) Ultrasound Doppler estimates of femoral artery blood flow during dynamic knee extensor in humans. *J. Appl. Physiol.* 83: 1383-1388.
- Rådegran, G. and Saltin, B. (1998) Muscle blood flow at onset of dynamic exercise in man. *Am. J. Physiol.* 274: H314-H322.
- Robergs, R. A., Icenogle, M. V., Hudson, T. L. and Greene, E. R. (1997) Temporal inhomogeneity in brachial artery blood flow during forearm exercise. *Med. Sci. Sports Exerc.* 29: 1021-1027.
- Saito, M., Mano, T. Abe, H. and Iwase, S. (1986) Responses in muscle sympathetic nerve activity to sustained hand-grips of different tensions in humans. *Eur. J. Appl. Physiol.* 55: 493-498.
- Saltin, B., Rådegran, G., Koskolou, M. D., and Roach, C. (1998) Skeletal muscle blood flow in humans and its regulation during exercise. *Acta Physiol. Scand.* 162: 421-426.
- Secher, N. H., Clausen, J. P., Klausen, K., Noer, I., Trap-Jensen, J. (1997) Central and regional circulatory effects of adding arm exercise to leg exercise. *Acta Physiol. Scand.* 100: 288-297.
- Secher, N. H. and Saltin, B. (1994) Modulation of metabolic vasodilatation during dynamic exercise in man. *J. Exerc. Sci.* 4: 1-10.
- Secher, N. H., Kagaya, A., and Saltin, B. (1999) Integration of muscle blood flow and cardiac output. In 「Exercise and circulation in health and disease」155-167.ed. Saltin, B., Bouschel, R., Secher, N., and Mitchell, J. Human Kinetics, USA.
- Segal, S. S. and Kurjiaka, D. T. (1995) Coordination of blood flow control in the resistance vasculature of skeletal muscle. *Med. Sci. Sports and Exerc.* 27: 1158-1164.
- Segal, S. S. and Kurjiaka, D. T. and Caston, L. (1993) Endurance training increases arterial wall thickness in rats. *J. Appl. Physiol.* 74: 722-726.
- Sheriff, D. D., Rowell, L. B., Scher, A. M. (1993) Is rapid rise in vascular conductance at onset of dynamic exercise due to muscle pump? *Am J Physiol* 265: H1227-234.
- Shoemaker, J. K., MacDonald, M. J., and Hughson, R. L. (1997) Time course of brachial artery diameter responses to rhythmic handgrip exercise in

- humans. *Cardiovascular Research* 35: 125-131.
- 清水静代, 村岡慈歩, 山本幸弘, 久野譜也, 松田光生, 加賀谷淳子 (2000) 高齢女性の末梢血管径と血圧との関係. 岡田守彦, 松田光生, 久野譜也編著, 「高齢者の生活機能増進法地域システムと具体的ガイドライン」NAP, 東京, pp331-333.
- Start, K. B., and Holmer, R. (1963) Local muscular endurance with open and occluded intramuscular circulation. *J. Appl. Physiol.* 18: 804-807.
- Strange, S. (1999) Cardiovascular control during concomitant dynamic leg exercise and static arm exercise in humans. *J. Physiol.* 514: 283-291.
- Tschakovsky, M. and. Hughson, R. L (1999) Ischemic muscle chemoreflex response elevates blood flow in non-ischemic exercising human forearm muscle. *Am. J. Physiol.* 277: H635-H642.
- Tschakovsky, M. E., Shoemaker, J. K., Hughson, R. L. (1996) Vasodilation and muscle pump contribution to immediate exercise hyperemia. *Am. J. Physiol.* 271: H1697-1701.
- VanTeeffelen, J. W., Segal, S. S. (2000) Effect of motor unit recruitment on functional vasodilation in hamster retractor muscle. *J. Physiol.* 524: 267-278.
- Walløe, L. and Wesche, J. (1988) Time course and magnitude of blood flow changes in the human quadriceps muscle during and following rhythmic exercise. *J. Physiol.* 405: 257-273.
- Wesche, J. (1986) Time course and magnitude of blood flow changes in the human quadriceps muscle following isometric contraction. *J. Physiol.* 377: 445-462.
- Welsh, D. G., and Segal, S. (1997) Coactivation of resistance vessels and muscle fibers with acetylcholine release from motor nerves. *Am. J. Physiol.* 273: H156-H163.

(平成13年6月30日受付)
(平成13年7月28日受理)