

高強度自転車運動時の筋酸素化レベルと 肺胞レベルの酸素摂取量の動態

Kinetics of Muscle Deoxygenation and Pulmonary O₂ Uptake during Heavy-Intensity Cycle Exercise

右 田 孝 志¹⁾

Takashi MIGITA¹⁾

Abstract

The near-infrared spectroscopy (NIRS) signal (deoxyhemoglobin concentration; [HHb]) reflects the dynamic balance between oxygen consumption and delivery during microcirculation. The aim of the present study was to estimate the kinetics of [HHb] during exercise and compare it with the kinetics of pulmonary oxygen uptake ($\dot{V}O_{2p}$). Seven male distance runners performed a heavy-intensity, constant work rate cycle exercise. [HHb] and $\dot{V}O_{2p}$ were measured during exercise, and the kinetics of both the variables was analyzed using a mono- or double-nonlinear regression model. [HHb] derived from NIRS remained at resting levels for a period of 11.0 ± 3.2 s after an increase in the work rate. After the time delay, [HHb] rapidly increased with a time constant of 10.9 ± 3.2 s for the primary component; the increase was significantly faster than that of $\dot{V}O_{2p}$ (23.8 ± 7.6 s, $P < 0.05$). The kinetic of [HHb] during the later phase of exercise (slow component phase) was different from that of $\dot{V}O_{2p}$ and showed various patterns between individuals. These results suggest that local muscle O₂ delivery and utilization were balanced during microcirculation for the first period after the onset of exercise (approximately 10 s), however, the rate of adjustment of O₂ delivery and utilization did not match during subsequent phases (primary and slow component phases).

Key words: near-infrared spectroscopy, time constant, slow component, oxygen extraction

諸 言

過渡運動に対する運動開始後の口腔レベルでの酸素摂取量($\dot{V}O_{2p}$)は指数関数的に増加し、数分で定常状態に達するか、高強度運動においてはさらに緩やかに漸増する。近年の測定機器と解析アルゴリズムの開発によって、この酸素摂取動態に関する詳細な検討が可能となり、 $\dot{V}O_{2p}$ の応答速度は筋の代謝速度を反映することが示されている¹⁻⁴⁾。さらに、筋への酸素供給系と筋の酸素消費系自体のいずれが筋の代謝速度を規定するのか検

討されてきているが、現時点では一致した見解は得られていない。これまでの先行研究を概観すると、血流量等で評価される酸素供給系の応答速度は $\dot{V}O_{2p}$ のそれより速く、筋自体の酸素消費系が規定因子となる可能性が高いようである^{5,6)}。しかし、運動後半局面で $\dot{V}O_{2p}$ の緩やかに漸増する成分(酸素摂取緩成分、slow component: SC)の出現するような高強度運動においては、酸素供給系が $\dot{V}O_{2p}$ の応答速度を規定することを示唆する先行研究^{7,8)}も認められる。

多くの先行研究における酸素供給系の指標とし

1) 久留米大学 健康・スポーツ科学センター

では、心拍出量や組織血流量等を指標として検討が行われてきた⁹⁻¹¹⁾。しかし、それらは動脈血における血液量、結果としての酸素供給量の指標となる可能性のある一方で、ガス交換の行われる局所レベルの酸素供給をどの程度反映しているのかが不明である¹²⁾。近年、近赤外光の生体組織に対する高い透過性および酸素化/脱酸素化ヘモグロビン(ミオグロビン)の吸光係数の波長依存性を利用して、非侵襲的に筋組織レベルでの酸素濃度の測定が行われてきている(near infrared spectroscopy: NIRS)¹²⁻¹⁴⁾。また、運動に対する脱酸素化ヘモグロビン(deoxyhemoglobin concentration:[HHb])の応答は、血流量変動の影響を受けにくく、ガス交換の行われる局所(微小循環)レベルの酸素の供給と消費のバランスを反映することが示され、組織における酸素の抜き取りの指標として用いられてきている¹⁵⁻²¹⁾。

運動に対する[HHb]の応答は、高強度運動の後半局面の場合には $\dot{V}O_{2p}$ のSCと同様な成分の出現する可能性が示されている^{16, 21, 22)}。Ferreira et al.¹⁵⁾は高強度運動時の[HHb]の応答にSCが出現することを確認し、SCの出現を前提としたモデルで解析している。しかしながら、SCの出現量をはじめとした運動後半の[HHb]の動態に関しては言及されておらず、SCを含んだ全般の応答速度のみが検討されているに過ぎない。高強度運動時の $\dot{V}O_{2p}$ と[HHb]の動態を同時に検討した他の先行研究^{12, 14, 18-20)}においても、2相の応答のみか、もしくは運動全般を通じた応答のみの検討である。そこで本研究は、今後の局所レベルにおける酸素摂取応答の検討のための資料を得る目的で、高強度運動時の $\dot{V}O_{2p}$ と[HHb]の応答をSCの出現モデルを用いて解析し、検討した。

方 法

被験者

男子大学生7名が本実験に参加した。彼らは定期的に持久的トレーニングを積んでいる陸上競技長距離走選手で、5000mの平均記録は15分34秒±29秒(6名)、10000mは33分9秒±1分33秒であった。年齢、身長、体重の平均値は、20.1±1.2歳、171.8±8.6cm、59.1±6.6kgであった。近赤外分光法のセンサーを装着する右外側広筋の皮下脂肪厚は9.6±2.7cmであった。本実験は久留米大学御井学舎倫理委員会の承認を得て実施した。被験者は実験の前に説明を受け、本実験に参加することに同意した者を対象とした。

実験計画

被験者は最初に最大負荷漸増自転車運動を行った。その後、別な日に最大運動から求めた最大酸素摂取量($\dot{V}O_{2max}$)の70%相当の負荷強度での一定負荷自転車運動を行った。両運動は電磁ブレーキ式の自転車エルゴメータを用い、ペダル回転数は60回転/分とした。

手順

最大負荷漸増運動は安静時の測定後、4分間の無負荷での自転車運動に続けて1分毎に負荷を20W増加し、疲労困憊まで実施した。最大運動時に得られたデータから負荷強度-酸素摂取量関係を作図し、各被験者の70% $\dot{V}O_{2max}$ 相当の負荷を算出し、一定負荷自転車運動時の運動強度とした。

最大下運動は、自転車に乗って3分間の安静時測定後、運動開始の5秒前からカウントし、あらかじめ設定した負荷強度で60回転/分に合わせてから6分間の一定運動を行った。サドルの高さは最大運動時と同じになるように被験者毎にマークをした。

測定項目

最大および最大下運動時に、呼気ガスおよび心拍数を連続して測定した。呼気ガス変量は自動呼気ガス分析装置 (AE280; ミナト医科学社製) を用いて、breath-by-breathで測定した。呼気ガス装置は仕様書にしたがって測定の前後で既知濃度のガスで校正した。呼気ガスデータは1秒毎の値として得られたデータを3個の移動平均をかけてPCのハードディスクに保存し、後の解析に用いた。心拍数はテレメトリー法で連続してモニターされ記録された (ST-19, DS-501; フクダ電子社製)。

一定負荷の自転車運動時、主働筋である外側広筋の脱酸素化ヘモグロビン濃度をレーザー組織血液酸素モニター装置 (BOM-L1TRW, OMEGAWAVE, Inc. Japan) を用いて測定した。本装置のセンサーは1つの光源 (半導体レーザー) と2つの受光器 (シリコンフォトダイオード) から成り、光源から3つの波長の異なる近赤外光 (780nm、810nm、830nm) を照射し、光源からそれぞれ20mmと40mm離れた受光器で光を検出する。その結果、測定筋の浅部と深部のヘモグロビンの脱酸素化レベルの測定を可能にしている。本装置の測定深度は、組織に依存するが、発光部と受光部間の距離とほぼ同程度とされ、本研究では深部 (約40mm) のデータのみを用いた。センサーは、あらかじめ剃毛した測定筋の筋腹に装着した。外部からの光遮断と動きに伴うセンサーのずれをなくすために、センサーはゴム製の黒色の専用ホルダーに装着し、その上からサージカルテープで固定した。NIRSの信号は、1Hzで連続して測定して、A/D変換後、PCに保存した。

一定負荷の自転車運動時、運動前後で耳朶より血液を採取し、携帯用乳酸分析器 (ラクテートプロ; アークレイ(株)社製) を用いて血中乳酸値の測定を行った。

データ解析

最大運動中の呼気ガスのデータは毎分の後半30秒間を平均し、最も高い値をピーク値 ($\dot{V}O_{2max}$) とした。

最大下一定負荷運動中の $\dot{V}O_{2p}$ のデータは、5秒毎に平均し、運動開始に合わせて時系列に並べた。運動時の酸素摂取動態は運動開始後、急峻に増加し (1相)、引き続き指数関数的に増加して (2相)、定常状態に達する (3相)。しかし、1相は循環系や血流量の増加に起因し、活動筋の代謝を反映しないと考えられている²³⁾。そこで、運動開始直後の運動筋からの環流血液の遅れを考慮し、運動開始直後の20秒間 (1相) のデータを削除して以下の二次的非線形回帰モデルを用いて解析した (IBM SPSS Statistics 23, USA)。

$$\dot{V}O_{2p}(t) = \dot{V}O_{2pb} + A1 \times (1 - e^{-(t-TD1)/TC1}) \times U1 + A2 \times (1 - e^{-(t-TD2)/TC2}) \times U2$$

ここで、 $t < TD1$ のとき $U1 = 0$ 、 $t \geq TD1$ のとき $U1 = 1$ である。また、 $t < TD2$ のとき $U2 = 0$ 、 $t \geq TD2$ のとき $U2 = 1$ である。 $\dot{V}O_2(t)$ は、時間 t における酸素摂取量 (ml/min) であり、 $\dot{V}O_{2pb}$ は安静時の酸素摂取量である (ml/min)。 $A1$ 、 $TD1$ および $TC1$ は $\dot{V}O_{2p}$ 動態モデルの指数関数的に増加する相の $\dot{V}O_{2p}$ 増加分 (ml/min)、運動開始直後の酸素摂取動態の時間遅れ (秒)、および酸素摂取動態の応答速度を示す時定数 (秒) である。同様に $A2$ 、 $TD2$ および $TC2$ は $\dot{V}O_{2p}$ 動態モデルの緩成分の $\dot{V}O_{2p}$ 増加分 (SC, ml/min)、時間遅れ (秒) および時定数 (秒) である。

最大下一定負荷運動中のNIRSデータは、5秒毎に平均し、運動開始に合わせて時系列に並べた。 $\dot{V}O_{2p}$ のデータと異なり、運動開始直後のデータを削除せずに、上記式を用いて同様に解析した。但し、 $\dot{V}O_{2p}$ 緩成分の認められないケースでは、一次的非線形回帰モデルを用いた。

統計

データは平均 ± 標準偏差で示した。 $\dot{V}O_{2p}$ とNIRSの測定から得られた脱酸素化ヘモグロビン([HHb])の差の検定は対応のあるt検定を用い、各変数間の関連性はピアソンの相関係数を検討した。有意性のレベルはいずれも5% ($P < 0.05$)とした。

結 果

最大運動時に得られた $\dot{V}O_{2max}$ は 60.0 ± 3.3 ml/kg·minであった。70% $\dot{V}O_{2max}$ 相当の一定負荷運動時の負荷は 212.9 ± 25.0 Wとなった。一定負荷運動終了時の $\dot{V}O_2$ は 53.1 ± 4.2 ml/kg·minであり、 $88.8 \pm 9.5\%$ $\dot{V}O_{2max}$ に相当した。

運動開始1分前から運動開始後2分までの[HHb]のデータを図1に示した。1名の被験者(sub.6)を除いて、運動開始後10秒ほどの時間遅れをとまって[HHb]は増加を示した。また、sub.6においても、開始後10秒程度の増加は緩やかであった。

一定負荷運動時の $\dot{V}O_{2p}$ と[HHb]の動態の解析結果を表1に示した。 $\dot{V}O_{2p}$ と[HHb]の動態の2相の時定数はそれぞれ、 23.8 ± 7.6 秒と 10.9 ± 14.8 秒であり、[HHb]の応答速度が $\dot{V}O_{2p}$ のそれより有意に小さかった($P < 0.05$)。

Table 1. Kinetic parameters of pulmonary $\dot{V}O_2$ and [HHb] for exercise

parameter	$\dot{V}O_2p$	[HHb]
base	295.3 ± 68.1	10.1 ± 1.8
Ap	2554.9 ± 449.6	6.2 ± 2.7
tdp (s)	10.4 ± 5.1	11.0 ± 3.2
tcp (s)	23.8 ± 7.6	10.9 ± 14.8
SC	370.4 ± 131.7	5.3 ± 2.4
tds (s)	153.1 ± 29.8	144.1 ± 80.6
tcs (s)	97.6 ± 52.8	72.9 ± 39.3

Values are means ± S.D. base, resting values ; A, amplitude ; td, time delay ; tc,time constant ; SC, amplitude of slow component ; p, primary component ; s,slow component. Units of amplitude for $\dot{V}O_2$, ml/min ; [HHb], arbitrary. SC, tds,tcs of [HHb], n=5.

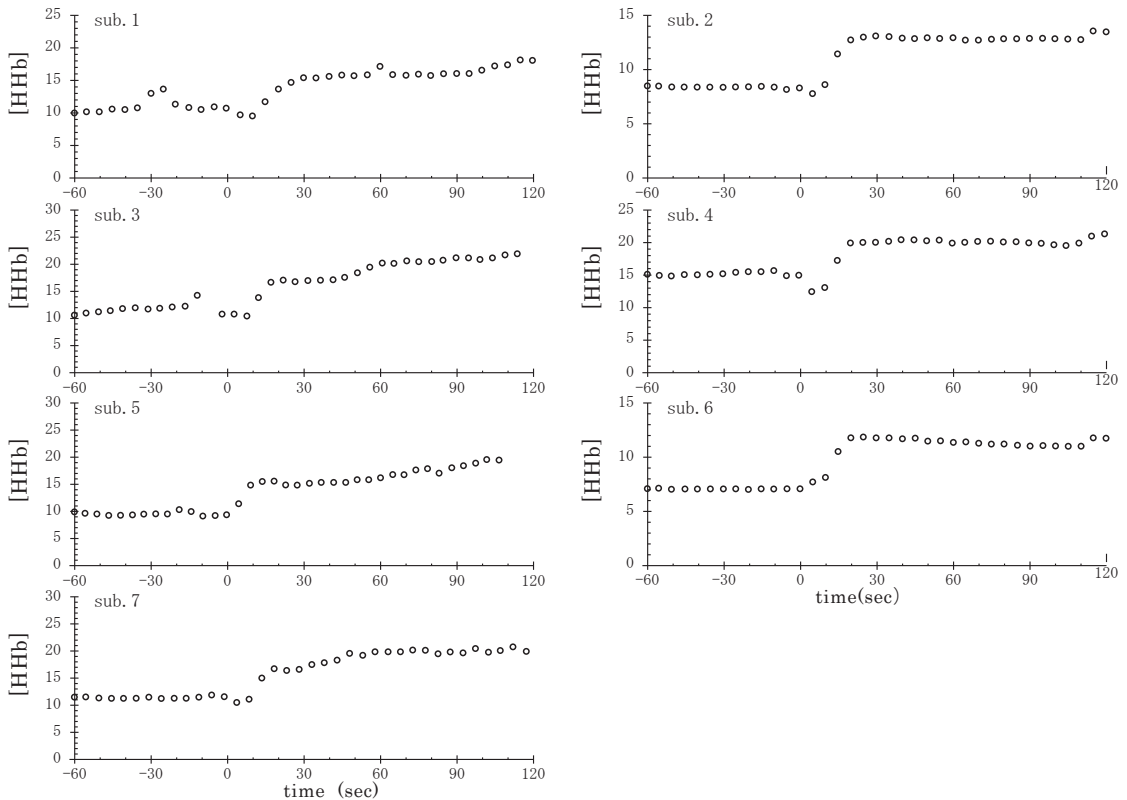


Fig. 1. Early adaptation (first 120 s) of vastus lateralis muscle [HHb] for exercise. Dashed line indicates start of exercise transition. (Note time delay before an increase)

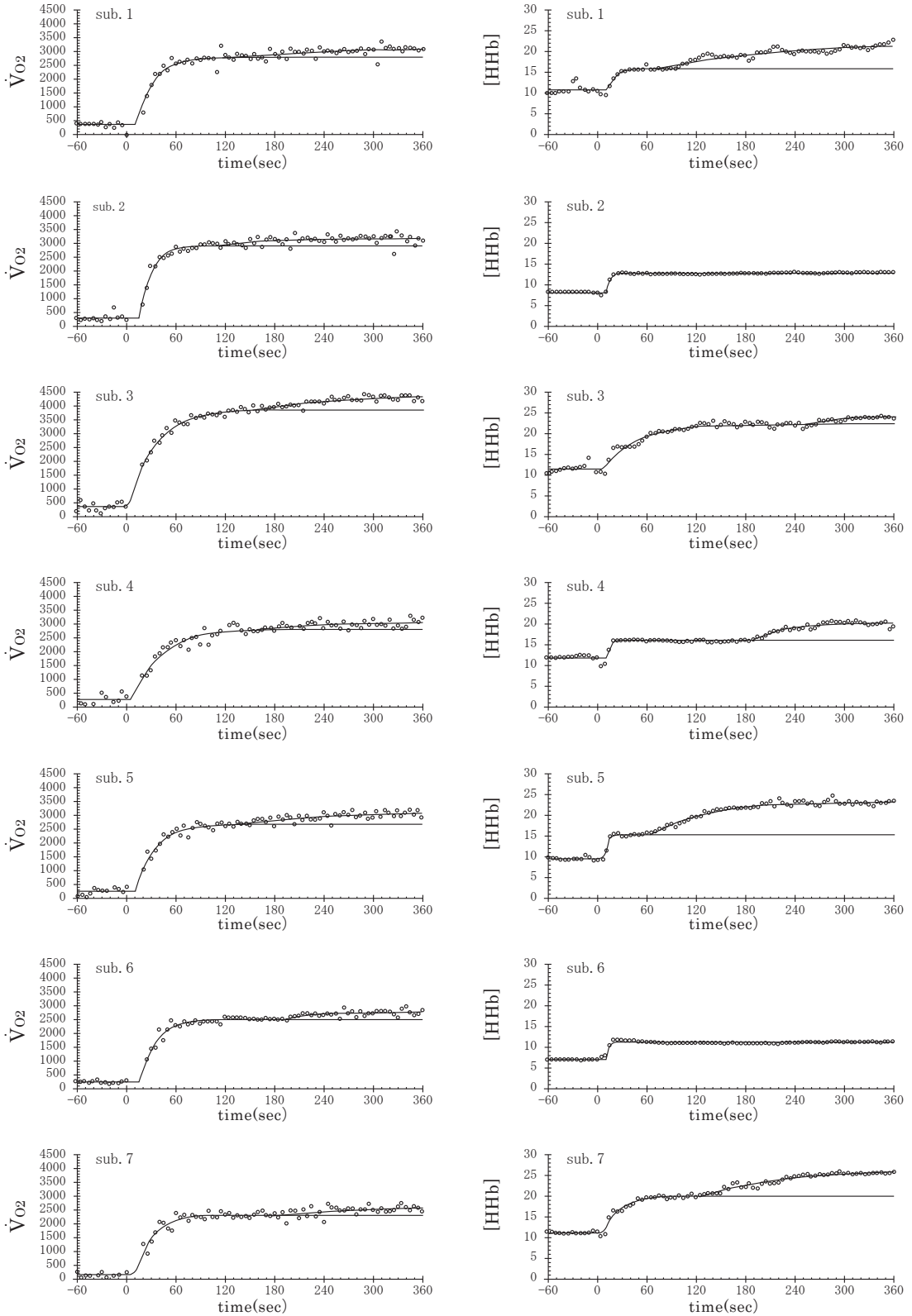
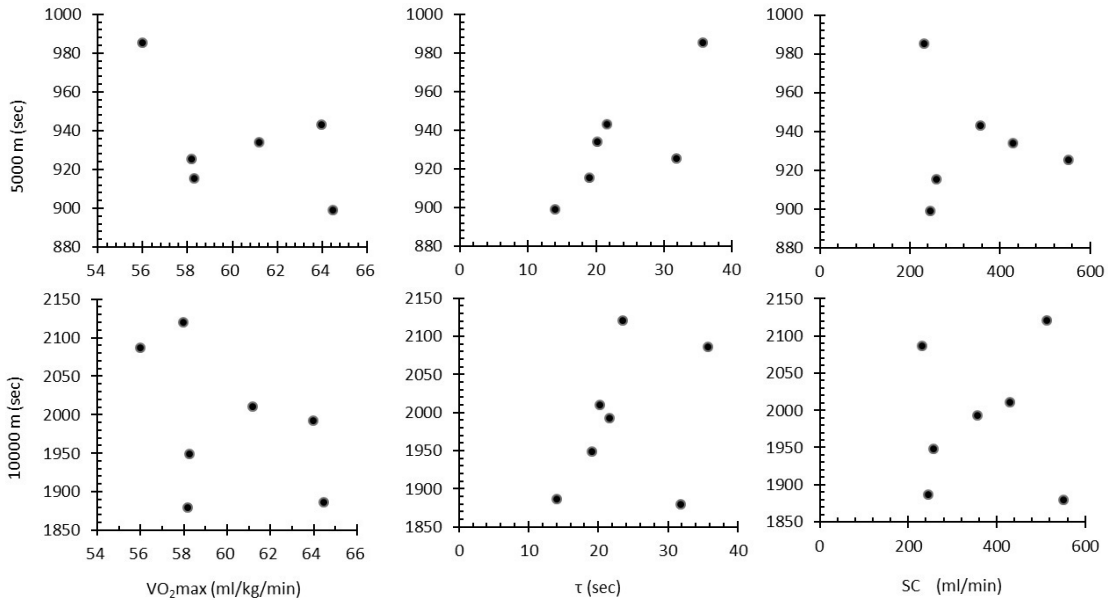


Fig. 2. Pulmonary O_2 uptake (left) and [HHb] signal derived from NIRS (right) responses during exercise for each subject. [HHb] for sub.2 and 6 were analyzed by using mono-exponential method.

Fig. 3. Relationship between running performance and variables related to pulmonary O₂ uptake ($\dot{V}O_{2max}$, time constant of primary component and amplitude of slow component). For 5000m running performance, n=6.



全被験者の $\dot{V}O_{2p}$ と[HHb]の動態を図2に示した。2名の被験者の[HHb]の動態は緩成分の出現しない一次の指数関数でフィットした(sub2, 6)。他の5名の被験者のうち、3名の緩成分の出現は、[HHb]の方が $\dot{V}O_{2p}$ のそれよりも早かった(sub1, 5, 7)。1名の被験者の緩成分の出現は[HHb]と $\dot{V}O_{2p}$ で同程度であった(sub4)。緩成分の出現が[HHb]で遅かった1名(sub3)は、[HHb]の緩成分の出現量は他の被験者と比べてかなり少なかった。

考 察

本研究では、高強度一定運動に対する肺胞レベルの酸素摂取量($\dot{V}O_{2p}$)と活動筋局所でのヘモグロビンの脱酸素化レベル([HHb])を同時に測定し、比較検討した。その結果、[HHb]は運動開始後10秒程度の時間遅れをともなって増加すること、2相の応答速度は $\dot{V}O_{2p}$ よりも[HHb]の方が速いことを示した先行研究^{13, 18, 19, 21)}を支持する結果が得られた。

2相の増加分に対する緩成分の相対値は、[HHb]の方が $\dot{V}O_{2p}$ よりも大きい傾向にあった。

$\dot{V}O_{2max}$ および $\dot{V}O_{2p}$ 応答の変数(2相の時定数, 緩成分)と5000mおよび10000mの走パフォーマンスとの相関関係を図3に示した。いずれの変数もパフォーマンスと統計的に有意な関連性は示さなかったが、2相の時定数と5000m走のパフォーマンスとの間には正の相関を示す傾向が認められた。

運動開始後の $\dot{V}O_{2p}$ と[HHb]の応答の時間遅れ

$\dot{V}O_{2p}$ は運動開始直後に急峻な増加を示す相が確認されている。しかし、これは活動筋レベルの代謝応答を反映するものではなく、心循環系レベルの素早い応答を反映する²⁴⁾。したがって、活動筋自体の代謝応答の速度は、急峻な相を削除したデータを解析して検討される。同様な方法による本研究においても、10.4 ± 5.1秒の $\dot{V}O_{2p}$ の2相の時間遅れが確認できた。

運動に対する[HHb]の応答の開始も、1名の被験者を除いて10秒程度の時間遅れが認められた。Hogan et al.²⁵⁾は、アフリカツメガエルの単一筋線維にポルフィリン酸素プローブを用いる方法で、細胞内の酸素分圧を測定した。その結果、筋収縮開始後10秒程度の時間遅れに続いて細胞内酸素分圧が急激に減少したことを示した。これは活動筋自体の代謝活動の遅れ、すなわちミトコンドリア呼吸の活性化の遅れの可能性があり、運動開始後すぐには筋の酸素消費が増加しない可能性を示唆する。本研究における[HHb]の応答の時間遅れは、筋の酸素消費の遅れを反映している可能性がある。その一方で、Behnke et al.²⁶⁾は、毛細血管の血流量と微小循環レベルの酸素分圧から活動筋の酸素摂取動態を検討し、活動筋の酸素消費は運動開始と同時に増加する、もし時間遅れがあっても2秒以内に増加し始めることを示した。[HHb]の定常状態は、酸素の供給と消費のバランスの取れていることを示唆するので、本研究における運動開始後10秒程度の[HHb]の時間遅れは、筋の酸素の供給と消費がマッチしていることを示唆すると思われる。活動筋の酸素消費が運動開始と同時に増加する場合、同時に増加する血流量によって、[HHb]の増加が相殺される結果、時間遅れが認められた可能性がある。あるいは、NIRSによる測定部位は毛細血管および細動脈レベルの微小循環系レベルを対象としている²⁷⁾。運動に伴う筋収縮が微小循環系に物理的圧力を加え、非活動筋組織への血流量を増加させ、測定部位の[HHb]の増加を相殺した可能性も考えられる。本研究で認められた運動に対する[HHb]の時間遅れが、筋自体の酸素消費の増加の遅れによるのか、筋の酸素消費量を相殺する程度の酸素供給量の増加によるのかは、本研究では明らかにできない。しかし、いずれの場合であっても、微小循環レベルでは運動開始後しばらくは酸素の供給と筋の酸素消費のバランスの取れていることが示された。

$\dot{V}O_{2p}$ と[HHb]の2相の時定数

中等度強度の自転車運動時の2相の時定数に関して、Delorey et al.¹³⁾は 30 ± 8 秒($\dot{V}O_{2p}$)と 10 ± 3 秒([HHb])、Murias et al.¹⁹⁾は 25 ± 3 秒($\dot{V}O_{2p}$)と 9 ± 2 秒([HHb])を報告している。Saito et al.²¹⁾は、高強度自転車運動時の時定数が 19.1 ± 1.8 秒($\dot{V}O_{2p}$)と 9.3 ± 1.3 秒([HHb])であったことを報告した。高強度自転車運動の本研究においても、 $\dot{V}O_{2p}$ の時定数は 23.8 ± 7.6 秒、[HHb]の時定数は 10.9 ± 14.8 秒と他の先行研究^{13, 14, 19, 21)}と同程度であり、運動に対する[HHb]の応答速度は $\dot{V}O_{2p}$ よりも早いことが示された。

[HHb]の安静値以上の増加は、血液からの酸素の抜き取(抽出)が高まったことを示唆し、組織における動静脈酸素差を反映すると思われる。したがって、 $\dot{V}O_{2p}$ よりも[HHb]の時定数の小さいことは、局所レベルにおける筋の酸素抜き取りが酸素消費の速度以上で生じている可能性がある。これは筋の代謝需要に対する過剰な供給、言い換えれば需要と供給のミスマッチの生じている可能性を示唆する。Murias et al.^{18, 19)}は、安静値以上の相対値で示した $\dot{V}O_{2p}$ に対する[HHb]の比が、運動後半は1.0に収束しているのに対して、運動開始後しばらくは1.0を超えることを示し、運動開始直後の筋の酸素需要に対する供給量のミスマッチの生じていることを示唆している。本研究における運動開始後の $\dot{V}O_{2p}$ よりも[HHb]の応答が早いことは、これらの先行研究^{18, 19)}の結果を支持するものと思われる。

$\dot{V}O_{2p}$ と[HHb]の緩成分

高強度運動開始後2・3分目に、肺胞レベルの酸素摂取量は緩やかに漸増することが知られており(slow component:SC)、そのSCの出現量は筋の代謝レベルの変化を反映していると考えられる。本研究における $\dot{V}O_{2p}$ のSCもこれまでの先行研究^{15, 16, 21)}と同程度の応答を示した。一方、高強度運動に対する[HHb]の動態においても同様なSCの出現することが示されている^{16, 21, 22)}。Jones et al.¹⁶⁾は、高強度の自転車運動を用いて、本研

究と同様に $\dot{V}O_{2p}$ とNIRSによる[HHb]の測定を行った結果、 $\dot{V}O_{2p}$ と[HHb]のSCの相対値が同程度であったことを報告した。しかし、本研究の7名中、2名はSCの出現が認められなかった。また、他の被験者における[HHb]のSCの相対的出現量は、 $\dot{V}O_{2p}$ のSCより大きい(7名中3名)、小さい(1名)、同程度(1名)と個人間で異なっていた。運動強度や被験者の特性などが先行研究と異なる結果に関与しているかもしれない。また、[HHb]は局所の動態を反映し、空間的に不均一^{21,22)}であることが、本研究の個人間の相違に関与しているかもしれない。先行研究との相違および個人間の相違に関しては今後の検討課題と思われる。その一方で、高強度運動の後半局面で生じるSC様の応答が、 $\dot{V}O_{2p}$ と[HHb]で異なることは、微小循環レベルでの酸素の供給と消費のカップリング機能がマッチングしていない可能性も示唆する。

$\dot{V}O_2$ 動態の変数と持久的パフォーマンス

$\dot{V}O_{2max}$ が持久的能力の指標として用いられている一方で、鍛錬された被験者においては、同程度の $\dot{V}O_{2max}$ にも関わらずパフォーマンスの異なることから、 $\dot{V}O_{2max}$ 以外の指標が検討されている。 $\dot{V}O_2$ 動態の2相の時定数およびSCは持久的能力を反映する指標と考えられ、持久的トレーニングによって改善することも報告されている²⁸⁻³¹⁾。本研究の被験者も陸上競技長距離走の選手であって、持久的トレーニングを積んでいる被験者であった。彼らの持久的パフォーマンスと $\dot{V}O_{2max}$ との間には有意な相関は認められなかったが、2相の時定数とは正の相関を示す傾向が認められた。一定運動時の $\dot{V}O_2$ 動態の時定数は、鍛錬された被験者間の持久力を $\dot{V}O_{2max}$ よりもよりよく反映する可能性があるかもしれない。

本研究では、 $\dot{V}O_{2p}$ におけるSCの出現する高強度運動時に $\dot{V}O_{2p}$ と[HHb]を同時に測定して、両変数の応答を比較検討した。その結果、[HHb]の応答は運動開始後に時間遅れをとまうことが示された。また、2相の時定数で評価した応答速度

は、 $\dot{V}O_{2p}$ より[HHb]が速く、運動後半のSC様の応答は、 $\dot{V}O_{2p}$ と[HHb]で異なり、個人間においても応答の相違が認められた。以上のことは、運動開始直後は微小循環レベルにおける酸素の供給と利用のバランスは釣合っているが、その後、酸素の供給と消費のカップリング機能がマッチングしていない可能性を示唆すると思われる。

引用文献

- 1) Barstow T J, Buchthal S, Zanconato S and Cooper D M (1994). Muscle energetics and pulmonary oxygen uptake kinetics during moderate exercise. *J Appl Physiol* 77: 1742-9.
- 2) Grassi B, Pogliaghi S, Rampichini S, Quaresim V, Ferrai M, Marconi C, Cerretelli P (2002). Muscle oxygenation and pulmonary gas exchange kinetics during cycling exercise on-transitions in humans. *J Appl Physiol* 95: 149-58.
- 3) Rossiter HB, Ward SA, Kowalchuk JM, Howe FA, Griffiths JR, Whipp BJ (2002). Dynamic asymmetry of phosphocreatine concentration and O₂ uptake between the on- and off- transients of moderate- and high-intensity exercise in humans. *J Physiol* 541: 991-1002.
- 4) Whipp BJ, Rossiter HB, Ward SA, Avery D, Doyle VL, Howe FA and Griffiths JR (1999). Simultaneous determination of muscle 31P and O₂ uptake kinetics during whole body NMR spectroscopy. *J Appl Physiol* 86: 742-7.
- 5) 右田孝志、平木場浩二 (2004). 一定負荷運動時の酸素摂取動態の生理的意義. *日本運動生理雑誌* 11: 39-60.
- 6) Grassi B, Gladden LB, Samaja M, Stary CM, Hogan MC (1998). Faster adjustment of O₂ delivery does not affect VO₂ on-kinetics in isolated situ canine muscle. *J Appl Physiol* 85: 1394-403.

- 7) Hughson RL, Imman MD (1986). Faster kinetics of $\dot{V}O_2$ during arm exercise with circulatory occlusion of the legs. *Int J Sports Med* 7: 22-5.
- 8) Grassi B, Hogan MC, Kelley KM, Aschnbach WG, Hamann JJ, Evans RK, Patillo RE, Gladden LB (2000). Role of convective O_2 delivery in determining $\dot{V}O_2$ on-kinetics in canine muscle contracting at peak $\dot{V}O_2$. *J Appl Physiol* 89: 1293-301.
- 9) Hughson R L, Xing H C, Borkhoff C and Butler G C (1991). Kinetics of ventilation and exchange during supine and upright cycle exercise. *Eur J Physiol* 63: 300.
- 10) Hughson R L, Shoemaker J K, Tschaikovsky M E and Kowalchuk J M (1996). Dependence of muscle $\dot{V}O_2$ on blood flow dynamics at onset of forearm exercise. *J Appl Physiol* 81: 1619-26.
- 11) Koga S, Shiojiri T, Shibasaki M, Kondo N, Fukuba Y and Barstow T J (1999). Kinetics of oxygen uptake during supine and upright heavy exercise. *J Appl Physiol* 87: 253-60.
- 12) Grassi B, Pogliaghi S, Rampichini S, Quaresima V, Ferrari M, Marconi C and Cerretelli P (2003). Muscle oxygenation and pulmonary gas exchange kinetics during cycling exercise on-transitions in humans. *J Appl Physiol* 95: 149-58.
- 13) DeLorey DS, Kowalchuk JM and Paterson DH (2003). Relationship between pulmonary O_2 uptake kinetics and muscle deoxygenation during moderate-intensity exercise. *J Appl Physiol* 95: 113-20.
- 14) Harper AJ, Ferreira LF, Lutjemeier BJ, Townsend DK and Barstow TJ (2006). Human femoral artery and estimated muscle capillary blood flow kinetics following the onset of exercise. *Exp Physiol* 91: 661-71.
- 15) Ferreira LF, Townsend DK, Lutjemeier BJ and Barstow TJ (2005). Muscle capillary blood flow kinetics estimated from pulmonary O_2 uptake and near-infrared spectroscopy. *J Appl Physiol* 98: 1820-8.
- 16) Jones AM, Berger NJA, Wilkerson DP and Roberts CL (2006). Effects of "priming" exercise on pulmonary O_2 uptake and muscle deoxygenation kinetics during heavy-intensity cycle exercise in the supine and upright positions. *J Appl Physiol* 101: 1432-41.
- 17) Jones AM, Fulford J and Wilkerson DP (2008). Influence of prior on muscle [phosphorylcreatine] and deoxygenation kinetics during high-intensity exercise in men. *Exp Physiol* 93: 468-78.
- 18) Murias JM, Kowalchuk JM and Paterson DH (2011). Speeding of $\dot{V}O_2$ kinetics in response to endurance-training in older and young women. *Eur J Appl Physiol* 111: 235-43.
- 19) Murias JM, Spencer MD, Kowalchuk JM and Paterson DH (2011). Muscle deoxygenation to $\dot{V}O_2$ relationship differs in young subjects with varying $\tau\dot{V}O_2$. *Eur J Appl Physiol* 111: 3107-18.
- 20) Murias JM, Spencer MD, Pogliaghi S and Paterson DH (2012). Noninvasive estimation of microvascular O_2 provision during exercise on-transients in healthy young males. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* 303: R815-23.
- 21) Saitoh T, Ferreira LF, Barstow TJ, Poole DC, Ooue A, Kondo N and Koga S (2009). Effects of prior heavy exercise on heterogeneity of muscle deoxygenation kinetics during subsequent heavy exercise. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* 297:

- R615-21.
- 22) 古賀俊策 (2009). 運動開始時の酸素摂取動態. In 酸素ダイナミクス研究会 からだと酸素の事典、264-7、朝倉書店、東京.
- 23) Bearden SE, Moffatt RJ (2000). $\dot{V}O_2$ kinetics and the O_2 deficit in heavy exercise. *J Appl Physiol* 88 : 1407-12.
- 24) Whipp BJ, Ward SA, Lamarra N, Davis JA and Wasserman K (1982). Parameters of ventilatory and gas exchange dynamics during exercise. *J Appl Physiol* 52 : 1506-13.
- 25) Hogan MC (2001). Fall in intracellular PO_2 at the onset of contractions in Xenopus single skeletal muscle fibers. *J Appl Physiol* 90 : 1871-6.
- 26) Behnke BJ, Barstow TJ, Kindig CA, McDounough P, Musch TI and Poole DC (2002). Dynamics of oxygen uptake following exercise onset in rat skeletal muscle. *Respir Physiol Neurobiol* 133 : 229-39.
- 27) Mancini DM, Bolinger L, Li H, Kendrick K, Chance B and Wilson JR (1994). Validation of near-infrared spectroscopy in humans. *J Appl Physiol* 77 : 2740-47.
- 28) Billat VL (2000). VO_2 slow component and performance in endurance sports. *Brit J Sports Med* 34 : 83-5.
- 29) Billat V L, Mille-Hamard L, Demarle A and Koralsztein J P (2002). Effect of training in humans on off- and on-transient oxygen uptake kinetics after severe exhausting intensity runs. *Eur J Appl Physiol* 87 : 496-505.
- 30) Demarle A P, Slawinski J J, Laffite L P, Bocquet V G, Koralsztein J P and Billat V L (2001). Decrease of O_2 deficit is a potential factor in increased time to exhaustion after specific endurance training. *J Appl Physiol* 90 : 947-53.
- 31) Slawinski J, Demarle A, Koralsztein J-P and Billat V (2001). Effect of supra-lactate threshold training on the relationship between mechanical stride descriptors and aerobic energy cost in trained runners. *Arch Physiol Biochem* 109 : 110-6.