

ラットの $\dot{V}O_2\text{max}$ と筋線維組成との関係, およびその系統差について

勝 田 茂・中 村 友 浩*

The relationship between maximum oxygen uptake and muscle fiber composition in different strain rats

Shigeru KATSUTA and Tomohiro NAKAMURA*

The purpose of this study was to investigate 1) the differences in maximum oxygen uptake ($\dot{V}O_2\text{max}$) among five strains (Wistar-Imamichi, Wistar-Kyoto, Sprague-Dawley, Donryu, Fischer344) of rats, and 2) the relationship between $\dot{V}O_2\text{max}$ and muscle fiber composition in Soleus(Sol.), Plantaris(Plant.), Gastrocnemius(Gastro.), Vastus Lateralis(V.L.), and Extensor Digitorum Longus(E.D.L.) muscle of rats in these strains. Absolute $\dot{V}O_2\text{max}$ (ml/min) was the highest in Donryu(male: 30.5 ± 2.5 , female: 24.3 ± 2.1) and lowest in Fischer344(male: 22.1 ± 2.2 , female: 18.1 ± 1.3). On the other hand, for the relative values(ml/kg \cdot min $^{-1}$), Sprague-Dawley(102.1 ± 8.4) was the highest in male, and Wistar-Imamichi(121.1 ± 7.4) in female, and Donryu was the lowest in both sexes(male: 91.2 ± 4.7 , female: 102.8 ± 8.8). Significant correlations were observed between $\dot{V}O_2\text{max}$ (ml/kg \cdot min $^{-1}$) and muscle fiber composition in E.D.L., Gastro. and V.L., in which Wistar-Imamichi and Sprague-Dawley showed higher correlation coefficients than the other strains. These results suggest that 1) when comparing $\dot{V}O_2\text{max}$ in rats among studies, it is necessary to give attention to the strain differences, and 2) Wistar-Imamichi and Sprague-Dawley were desirable strains for the investigation of relationship between $\dot{V}O_2\text{max}$ and muscle fiber composition.

Key words: $\dot{V}O_2\text{max}$, muscle fiber composition, rats

I 緒 言

全身持久力の指標である最大酸素摂取量 ($\dot{V}O_2\text{max}$) は運動負荷実験における運動強度の定量化を図る目的で多く測定されてきた。

またラットは運動負荷の実験材料として多く用いられているものの, このような実験では運動強度の定量化が行われていないのが現状である。これは測定方法の違い (トレッドミル, 遊泳など) に起因するラットの $\dot{V}O_2\text{max}$ 測定値における大きなちらばりや, 測定方法による正確性の検討が十分に行われていないためと考えられる。

また, Bergh ら³⁾および Rusko ら¹³⁾はヒトで

$\dot{V}O_2\text{max}$ と遅筋線維の割合 (%ST) との関係を検討したところ両者の間に有意な正の相関があることを報告している。このようにヒトにおいて $\dot{V}O_2\text{max}$ はある程度筋線維組成の推定に役立つことが認められており, ラットにおいても同様な関係が見いだせればそのような推定が可能と思われる。

しかしながらラットの $\dot{V}O_2\text{max}$ は系統によって異なることが報告されており²⁾, 筋線維組成との関係にもこの系統差が存在するのではないかとと思われる。

そこで本研究では, ラットの $\dot{V}O_2\text{max}$ を測定し, 筋線維組成との間に相関関係が得られるのか否か, さらにそれらに系統差が見られるのかについ

* 筑波大学大学院体育研究科

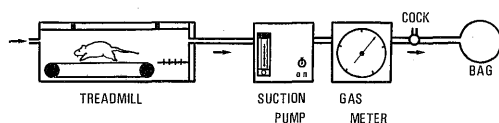


Fig. 1. Schematic diagram for measuring maximum oxygen uptake in rats.

て検討を試みた。

II 実験方法

1. 実験動物

実験材料には、Wistar-Imamichi (WI), Wistar-Kyoto (WK), Sprague-Dawley (SD), Donryu (DR), Fischer344 (FS) の、計5系統からなる雄30匹、雌30匹の計60匹を用いた。水と飼料（オリエンタル酵母工業製、実験動物用標準固型飼料 MF）は自由摂取とした。また12時間の明暗サイクルの照明下で、温度 $22 \pm 2^\circ\text{C}$ 、湿度 $60 \pm 5\%$ に常時維持した飼育室で、2匹ずつ同一ケージ内で飼育した。

2. 最大酸素摂取量の測定

ラットには生後3週齢から予備飼育、予備トレーニングをそれぞれ一週間ずつ行わせた後、走行学習として小動物用トレッドミル（夏目製作所製 KN-73）を用い、毎分20-30m、5-15分間の走行トレーニングを週3回、4週間実施し、9週齢時に $\dot{V}\text{O}_2\text{max}$ を測定した。

測定にはすべてチャンバーに覆われた $\dot{V}\text{O}_2$ 測定用トレッドミル（縦33cm 横62cm 奥行き23cm）を用いた（図1）。チャンバーには2つの穴が開けられており、一方の穴からはエアポンプ（夏目製作所製 SP-10）によってラットの呼吸が混入した空気が吸引され、他方の穴からはその吸引量分の大気が流入するようになっている。吸引される大気は流量調節装置のついた吸引ポンプを経て湿式ガスメーター（品川計測器製作所製 WE 型）によって毎分5ℓになるよう調整してある。

図2に測定のプロトコルを示した。まず最初に30m/min の速度で3分間ウォーミングアップを行い、ついで2分間の安静後、20m/min から走行を始め、そこから10m/min ずつ速度を上げラットが電気刺激を受けても走らない状態になるまで測定を続けた。なお全体を通して傾斜は上り5度に設定した。また各速度の時間は6分間とし、

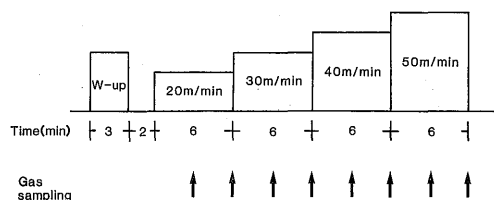


Fig. 2. Experimental protocol for measuring maximum oxygen uptake in rats.

その2-3分、5-6分の2回に吸引ガスの採気を行った。 $\dot{V}\text{O}_2$ は吸引ガス量を人間の測定における換気量とし、標準ガスによって校正された PERKIN ELMER 1100型ガス分析器を用いてその酸素および二酸化炭素濃度を得ることによって算出した。 $\dot{V}\text{O}_2\text{max}$ の判定基準としては酸素摂取水準の leveling off を用いた。さらに本研究では $\dot{V}\text{O}_2\text{max}$ の測定を2回行い、1回目と2回目の値（絶対値）の相関係数を算出した結果、 $r=0.91$ の高い値が得られたので $\dot{V}\text{O}_2\text{max}$ における信頼性は高いものと判断した。なお、系統間の比較には2回の測定値のうち高い方を採用した。

3. 組織化学的分析

被検筋はヒラメ筋、足底筋、腓腹筋、外側広筋、および長指伸筋を用い、これらに Myosin ATPase 染色 (preincubation: pH10.3)¹⁰⁾を施した。得られた標本より Gollnick ら⁹⁾の方法に従い Fast twitch (FT) および Slow twitch (ST) 線維に分類し、筋線維構成比を求めた。また、腓腹筋、外側広筋においては ST 線維と FT 線維の混在する深層部を分析部位とした。

4. 統計処理

測定項目の群間差を検定するために一元配置の分散分析を行い、F 値が有意な項目に対し、ライヤンの方法を用いて多重比較を行った。

III 実験結果

1. 体 重

雄では DR が他の系統に比べ最も高く ($334.5 \pm 25.4\text{g}$)、ついで SD (276.5 ± 25.9)、WK (249.7 ± 12.8)、WI (226.3 ± 13.3)、FS (216.3 ± 16.3) の順で高い値を示した。一方雌でも DR が最も高い値を示し (235.2 ± 18.2)、WK (191.7 ± 6.0)、SD (185.0 ± 14.7)、FS (155.0 ± 7.1)、WI (152.5 ± 3.8) の順であった。統計的にみると雄では WI と

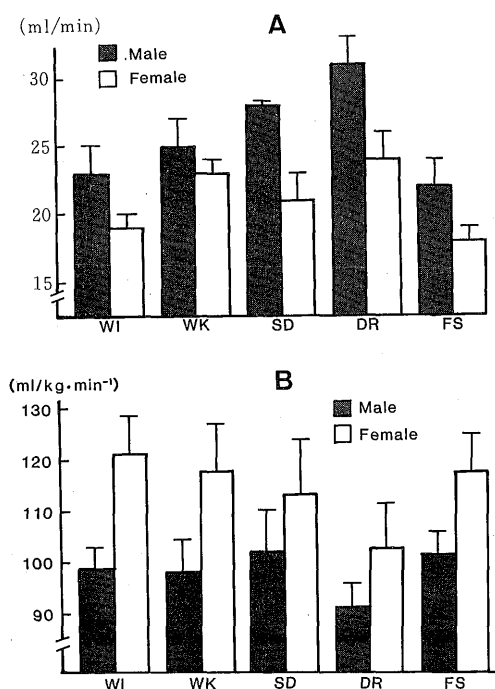


Fig. 3. Comparison of maximum oxygen uptake in rats of five different strains. A: absolute value B: relative value Each histogram shows mean and standard deviation.

FS間を除いて全系統間に有意な差が認められた ($p < 0.05$)。雌でもWIとFS間およびWKとSD間を除くすべての系統間に有意差が観察された ($p < 0.01$)。

2. 最大酸素摂取量

図3に雄、雌の $\dot{V}O_2\max$ の絶対値(ml/min: A図)および、その体重に対する相対値(ml/kg·min⁻¹: B図)並びにそれらの標準偏差を示した。雄ではDRの $\dot{V}O_2\max$ の絶対値が他の系統に比べ最も高く(30.5 ± 2.1)、ついでSD(28.1 ± 0.3)、WK(24.9 ± 1.7)と続き、WI(22.6 ± 2.0)、FS(22.1 ± 2.2)が低い値を示した。また、これらを統計的にみるとWIとFSとの間を除いて他のすべての系統間に有意差が認められた ($p < 0.05$)。一方、雌ではDR(24.3 ± 2.1)、WK(22.5 ± 1.5)およびSD(21.4 ± 2.5)がWI(18.5 ± 1.4)、FS(18.1 ± 1.3)と比較し、有意に高く($p < 0.05$)、さらにDRはSDに対して有意に高い値を示した ($p <$

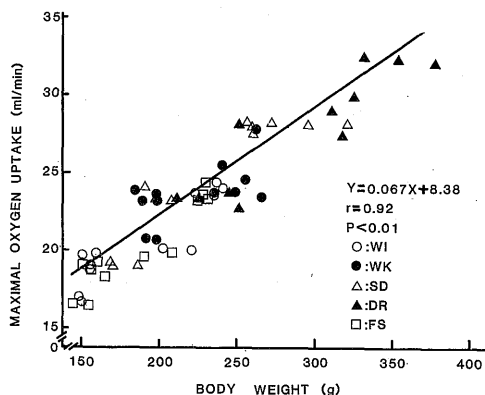


Fig. 4. Relationship between maximum oxygen uptake and body weight in rats.

0.05)。

相対値では雄においてSD(102.1 ± 8.4)、FS(101.5 ± 4.3)が高く、ついでWI(98.7 ± 4.0)およびWK(98.0 ± 6.5)と続き、DR(91.2 ± 4.7)が最も低かった。これらの差を統計的にみるとDRがWKを除く、他の系統に比べ有意に低い値を示した ($p < 0.05$)。雌ではWI(121.1 ± 7.4)、WK(117.8 ± 9.4)、FS(116.5 ± 7.5)、SD(113.3 ± 10.8)、DR(102.8 ± 8.8)、の順で値が大きくなり、DRがSDを除く他の系統に比べ有意に低い値を示した ($p < 0.05$)。

3. 筋線維組成

表1には5系統のラットの5つの被検筋における遅筋線維占有率(%ST)を雌雄別に示した。雄では有意な系統差は得られなかったが、雌では足底筋においてDRが最も低く、FS($p < 0.01$)、WK($p < 0.01$)、SD($p < 0.05$)との間に有意差が認められた。また、腓腹筋においてもFSがSD($p < 0.05$)、WK($p < 0.05$)、DR($p < 0.01$)と比較し有意に高く、加えてWIがDR($p < 0.05$)より有意に高い値を示すことが観察された。

4. 最大酸素摂取量と筋線維組成との関係

図4に体重と $\dot{V}O_2\max$ との関係を示した。両者の間には $r = 0.92$ の有意 ($p < 0.01$)に高い相関が得られており、体重の重いラットは高い $\dot{V}O_2\max$ の絶対値(ml/min)を持つことが認められた。

さらに本研究では系統間で体重が大きく異なることが認められているので、 $\dot{V}O_2\max$ と筋線維組成との関係の比較検討に際しては相対値を適用した。

表2は $\dot{V}O_2\max$ (相対値)と筋線維組成との相

Table 1. Percentage of slow twitch fiber in five different muscles

		Sol.	Plant.	Gastro.	E.D.L.	V.L.
♂	WI	85.8(4.9)	13.4(3.8)	38.9(6.8)	6.0(0.9)	5.3(1.2)
	WK	96.5(4.4)	17.0(6.4)	51.9(5.0)	6.1(0.8)	—
	SD	83.1(8.2)	11.9(4.9)	47.1(3.7)	5.9(2.8)	3.7(2.7)
	DR	86.8(7.0)	13.3(4.7)	47.5(7.1)	7.9(1.8)	3.7(1.9)
	FS	86.4(6.6)	14.9(3.0)	47.4(16.8)	5.8(3.2)	7.9(4.4)
	Total	87.1(7.3)	13.9(4.5)	44.2(8.2)	6.4(2.2)	5.2(3.1)
♀	WI	87.9(5.3)	14.2(2.7)	53.4(7.9)	5.2(1.3)	9.3(3.4)
	WK	91.2(5.9)	17.2(3.1)	49.4(1.2)	6.4(2.8)	8.5(4.5)
	SD	84.6(5.9)	15.4(3.8)	49.9(3.4)	6.6(2.9)	9.1(5.3)
	DR	85.4(11.3)	10.3(3.7)	45.7(4.1)	8.5(2.6)	9.4(5.9)
	FS	92.9(3.9)	17.8(2.7)	57.5(4.4)	7.1(1.6)	10.1(6.8)
	Total	88.5(7.0)	15.0(4.0)	51.3(6.1)	6.6(2.3)	9.4(4.8)
♂ ♀ Total		87.8(7.1)	14.4(4.3)	47.6(8.0)	6.5(2.2)	6.9(4.1)

() : standard deviation

♀ : Plant. FS > DR ** Gastro. FS > SD *
 WK > DR ** FS > WK *
 SD > DR * FS > DR **
 WI > DR *

* P<0.05 ** P<0.01

Table 2. Correlation coefficients between maximum oxygen uptake and percentage of slow twitch fibers

	Sol.	Plant.	Gastro.	E.D.L.	V.L.
WI	0.18	0.19	0.66*	-0.24	0.89*
WK	-0.09	-0.01	-0.21	0.30	-0.37
SD	0.28	0.43	0.30	0.17	0.70*
DR	-0.06	0.18	0.01	0.07	0.50
FS	0.30	0.28	0.52	0.20	0.17
Total	0.18	0.30*	0.35*	-0.07	0.42*

* p<0.05

関係数を示したものである。まず系統全体では足底筋、腓腹筋、外側広筋において有意な正の相関が得られた。しかしながらこれらを系統別にみると WI の腓腹筋および外側広筋、SD の外側広筋に有意な相関が得られているだけであった。また WI, SD, DR, FS の 4 系統はほとんどの筋において正の相関係数を示したが WK は 5 つのうち 4 つの筋で相関係数がマイナスとなり他の系統と異なる傾向を示した。

5. トレッドミル走行状態

表 3 は Exhaustion に至ったラットを各スピード別に Percentage で示したものである。WI, SD および FS は、50—60m/min のスピードで

Table 3. Percentage of rats exhausted in each speed

	40m/min	50m/min	60m/min
WI	26.1	47.8	26.1
WK	89.5	10.5	—
SD	13.0	78.3	8.7
DR	56.5	43.5	—
FS	9.1	81.8	9.1

Exhaustion に達する割合が高く、逆に DR, WK において低い傾向にあった。また、WK は \dot{V}_{O_2} max に達した直後に死亡するケースが他の系統に比べ多かった。(12匹中 4 匹が死亡)。

IV 考 察

ラットの $\dot{V}O_2\text{max}$ は、トレッドミルをすべて収めたチャンバーで測定する方法²⁾¹⁶⁾、または底のないチャンバーをトレッドミル上にのせて測定する方法¹⁴⁾⁸⁾によって求められるのが一般的である。前者の方法は、チャンバー内の空気が外部にもれないという長所がある反面、トレッドミルを収めるためチャンバーが大きくなりその作製が難しくなるといふ欠点がある¹⁾。一方、後者の方法はチャンバーの大きさが小さくて済む反面、ベルトとの接触面から空気が漏れる危険性が大きい¹⁾。本研究では空気漏れを最小限に抑えるためにトレッドミルをすべて収めたチャンバーで測定する方法を用いた。

Bedford ら²⁾は体重が大きく異なるならば $\text{ml}/\text{kg} \cdot \text{min}^{-1}$ の単位で評価するよりも対数的評価 ($\text{ml}/\text{kg}^a \cdot \text{min}^{-1} : a$ は係数) を用いることが望ましいと述べており、このことは Pasquis ら¹¹⁾ および Taylor ら¹⁷⁾ においても同様な報告がなされている。本研究では系統間で大きな体重差が観察されたが、 $\dot{V}O_2\text{max}$ の大きさが体重の大きさに伴って直線的に増大し、その相関係数が高い値を示した ($r=0.92$) ので $\text{ml}/\text{kg} \cdot \text{min}^{-1}$ の単位を採用し検討を行った。

ラットの $\dot{V}O_2\text{max}$ の測定は多く行われているが、その値は $55-100 \text{ml}/\text{kg} \cdot \text{min}^{-1}$ の範囲内にあり、ばらつきが大きい。これにはいくつかの原因が考えられるが、まず第1には測定方法による相違である。Shepherd and Gollnick¹⁵⁾ は自動車輪を用いて $\dot{V}O_2\text{max}$ を求めた結果 $95.1 \pm 0.14 \text{ml}/\text{kg} \cdot \text{min}^{-1}$ の値を得ているが、トレッドミルを用いた Brooks and White⁴⁾ は、 $80.86 \pm 2.48 \text{ml}/\text{kg} \cdot \text{min}^{-1}$ の値を示している。さらにラットに水泳を負荷することによって測定する方法も報告されているが⁹⁾¹⁶⁾、この測定値はトレッドミルによる測定値よりも低いことが認められている¹⁶⁾。

第2に系統による相違が考えられる。本研究では5系統のラットを用いてその $\dot{V}O_2\text{max}$ の差を検討した結果、絶対値 (ml/min) では雄、雌ともに DR が高く、FS が低かった。また、相対値 ($\text{ml}/\text{kg} \cdot \text{min}^{-1}$) では雄で SD、雌で WI が高く DR が雄雌とも低い値を示した。これらの系統の最大値と最小値の差を、最小値を100として percentage で表すと絶対値では69.1%、相対値では32.9%であり、大きな系統差が観察された。Bedford ら²⁾は

Sprague-Dawley, Okamoto-Aoki, Wistar-Kyoto の3つの系統について $\dot{V}O_2\text{max}$ の相対値を比較したところ Sprague-Dawley が Okamoto-Aoki および Wistar-Kyoto に比べ有意に高い値を示したことを報告している。

第3に $\dot{V}O_2\text{max}$ 測定時の気温の違いが挙げられる。ラットでは走行スピードの増加に伴って直腸温が増加することが報告されており¹⁸⁾、さらに測定はチャンバー内で行われるために過度の気温上昇が考えられる。また、ラットにおいては主に尾が熱放散の機能を果たす¹²⁾ ために、運動に際し十分に体幹の熱を外部に放出することができず、気温の上昇はそれをさらに促進する可能性があると思われる。これを防ぐために Sonne and Galbo¹⁹⁾ はトレッドミルの下に水を流しチャンバー内の温度上昇を抑えたが、このような配慮を施した研究は少なく、この気温の違いがラットの走行能力に影響を与え、研究間の $\dot{V}O_2\text{max}$ の相違を生む一要因になっていると推察される。

本研究で得られた $\dot{V}O_2\text{max}$ (相対値) は先行研究で認められている値よりも $10-20 \text{ml}/\text{kg} \cdot \text{min}^{-1}$ 高い値を示した。これはトレッドミルに傾斜をつけたため、ラットに対しての負荷が大きくなったこと、および跡見ら¹⁾ が示している電気刺激の大きさが関与しているものと考えられる。

以上の要因以外にもラットの週齢、性、およびチャンバー内の空気の混合状態が $\dot{V}O_2\text{max}$ の値に影響を与えることが示されており²⁾、研究間の値を比較検討する際にはこれらの要因を考慮する必要があると考えられる。

また、本研究ではラットにおける $\dot{V}O_2\text{max}$ と筋線維組成との関係についても検討した。その結果、全系統を含めると足底筋、腓腹筋、外側広筋において有意な相関が得られた。この関係はラットにおいて検討された例はないがヒトにおいては多数報告されており³⁾⁵⁾¹⁴⁾、本研究で得られたこれらの筋の相関係数は Bergh ら³⁾ が非鍛錬者において得た値と同様であった。またヒトにおける報告では被検筋としての運動の主働筋である外側広筋および腓腹筋が用いられているが、本研究でもそれらの筋に有意な相関が得られたため、ラットにおいても外側広筋および腓腹筋の筋線維組成は $\dot{V}O_2\text{max}$ を決定する一要因であることが示唆された。

次に筋線維組成と $\dot{V}O_2\text{max}$ との相関を系統別

に検討すると WI の腓腹筋および外側広筋, SD の外側広筋に有意な関係が観察された。しかしながら他の系統には同様な関係が得られず, これは各系統のサンプル数および筋線維組成の分散が小さいためと思われる。特に WK は低い相関係数を示しているが, これはこの系統が他の系統と比較し, 走行能力に劣ること, および $\dot{V}O_2\text{max}$ 到達後の死亡率が高いという系統の身体的特異性に起因するのではないかとと思われる。また, この系統は他の系統と比較して $\dot{V}O_2\text{max}$, 並びに長時間の持久トレーニングのストレスに対する耐性も低い系統であることが報告されており²⁾, 運動負荷実験の被検動物としては不適当な系統であると考えられる。

V 要 約

5 系統のラットの最大酸素摂取量を測定し, 各系統の 5 つの筋の筋線維組成との関係を観察するとともにそれらの系統差について検討を試みた。

1. 5 系統の最大酸素摂取量を絶対値 (ml/min) において比較すると Donryu が雄 (30.5±2.1), 雌 (24.3±2.1) とともに最も高い値を示し, Fischer344 (雄: 22.1±2.1, 雌: 18.1±1.3) が最も低い値を示した。一方, 相対値 (ml/kg・min⁻¹) では雄で Sprague-Dawley (102.1±8.4), 雌で Wistar-Imamichi (121.1±7.4) の値が最も高く, Donryu の値は雄 (91.2±4.7), 雌 (102.8±8.8) とともに最も低い値を示した。

2. 最大酸素摂取量と遅筋線維占有率との関係を 5 系統全体について検討を試みた結果, 長指伸筋, 腓腹筋および外側広筋において有意な正の相関が得られた。また系統別にみると Wistar-Imamichi, Sprague-Dawley が有意な相関係数を示し, 逆に Wistar-Kyoto が 4 つの筋でマイナスの値を有し, 系統間で低い傾向を示した。

したがってラットの最大酸素摂取量を研究間で比較する場合は特に用いる系統に留意すること, さらに筋線維組成との相関を検討する際には系統として Wistar-Imamichi, Sprague-Dawley が望ましく, 被検筋としては腓腹筋および外側広筋を用いるのが適当であることが示唆された。

本研究は昭和61年度文部省科学研究費, 一般研究 B, 課題番号61480454 (研究代表者 勝田 茂) によるものである。

参考文献

- 1) 跡見順子, 八田秀雄, 山本順子, 山田茂, 浅見俊雄, 黒田善雄: ラットのトレッドミル走におけるスピード- $\dot{V}O_2$ 関係および $\dot{V}O_2\text{max}$ の測定方法の検討. 東京大学教養学部体育学紀要, 19: 69—73, 1985.
- 2) Bedford, T.G., C.M.Tipton, N.C.Wilson, R.A. Oppliger and C.V.Gisolfi: Maximum oxygen consumption of rats and its changes with various experimental procedures. J. Appl. Physiol. 47: 1278—1283, 1979.
- 3) Bergh, U., A. Thorstensson, B.Sjödin, B.Hülten, K.Piehl and J.Karlsson: Maximal oxygen uptake and muscle fiber types in trained and untrained humans. Med. Sci. Sports 10: 151—154, 1978.
- 4) Brooks, G.A. and T.White: Determination of metabolic and heart rate responses of rats to treadmill exercise. J. Appl. Physiol. 45: 1009—1015, 1978.
- 5) Campbell, C.J., A.Bonen, R.L.Kirby, and A.N. Belcastro: Muscle fiber composition and performance capacities of woman. Med. Sci. Sports 11: 260—265, 1979.
- 6) Gollnick, P.D., R.B.Armstrong, C.W.Saubert IV, K.Piehl and B.Saltin: Enzyme activity and fiber composition in skeletal muscle of untrained and trained men. J. Appl. Physiol. 33: 312—319, 1972.
- 7) Lortie, G., J.A.Simoneau, P.Hamel, M.R.Boulay and C.Bouchard: Relationship between skeletal muscle characteristics and aerobic performances in sedentary and active subjects. Eur. J. Appl. Physiol. 54: 471—475, 1985.
- 8) MacIntosh, A.M. and K.M.Baldwin: Effects of repetitive exercise on neonatal rat skeletal muscle oxidative capacity. J. Appl. Physiol. 54: 530—535, 1983.
- 9) McArdle, W.D.: Metabolic stress of endurance swimming in the laboratory rat. J. Appl. Physiol. 22: 50—54, 1967.
- 10) Padykula, H.A. and E.Herman: The specificity of the histochemical method for adenosine triphosphatase. J.Histochem. Cytochem. 3: 170—195, 1955.
- 11) Pasquis, P., A.Lacaisse and P.Dejours: Maximal oxygen uptake in four species of small animals. Respir. Physiol. 9: 298—309, 1970.
- 12) Rand, R.P., A.C. Burton and T.Ing: The tail of rat, in temperature regulation and acclimatiza-

- tion. *Can. J. Physiol. Pharmacol.* 43: 257—267, 1965.
- 13) Rusko, H., M. Havu and E. Karvinen: Aerobic performance capacity in athletes. *Eur. J. Appl. Physiol.* 38: 151—159, 1978.
- 14) Rusko, H., P. Rakkila and E. Karvinen: Anaerobic threshold skeletal muscle enzymes and fiber composition in young female cross-country skiers. *Acta Physiol. Scand.* 108: 263—268, 1980.
- 15) Shepherd, R.E. and P.D. Gollnick: Oxygen uptake of rats at different work intensities. *Pflügers Arch.* 362: 219—222, 1976.
- 16) Sonne, B. and H. Galbo: Simultaneous determinations of metabolic and hormonal responses, heart rate, temperature and oxygen uptake in running rats. *Acta Physiol. Scand.* 109: 201—209, 1980.
- 17) Taylor, C.R., K. Schmidt-Nielsen and J.L. Raab: Scaling of energetic cost of running to body size in mammals. *Am. J. Physiol.* 219: 1104—1107, 1970.