

## 運動時の細胞内 pH とクレアチンリン酸濃度の変化に及ぼす NaHCO<sub>3</sub> 摂取の影響 ——<sup>31</sup>P NMR による検討——

稲木 光晴\* 久野 譜也\*\* 阿武 泉\*\*  
板井 悠二\*\* 勝田 茂\*\*\*

### STUDIES ON THE EFFECT OF NaHCO<sub>3</sub> INTAKE ON INTRACELLULAR pH AND PCr CONCENTRATION DURING EXERCISE BY <sup>31</sup>P NMR

MITSU HARU INAKI, SHIN-YA KUNO, IZUMI ANNO, YUJI ITAI  
and SHIGERU KATSUTA

#### Abstract

To evaluate the changes in muscle energetics following NaHCO<sub>3</sub> intake, we measured the phosphorus-31 nuclear magnetic resonance (<sup>31</sup>P NMR) spectra of human muscle *in vivo* during exercise. Seven male subjects performed two trials, a NaHCO<sub>3</sub> (Alka. Tr.) and a NaCl trial (Cont. Tr.), on two occasions. <sup>31</sup>P NMR spectra were obtained serially during leg-elevating exercises. Before and during exercise, the intracellular phosphocreatine (PCr), inorganic phosphate (Pi) and pH were determined from the NMR spectra. The decrease of intracellular pH during exercise showed a tendency to be inhibited by NaHCO<sub>3</sub> intake, and the intracellular pH at the end of the exercise was 6.69 for Alka. Tr. and 6.51 for Cont. Tr. The decline of the PCr/(PCr+Pi) ratio during exercise was not influenced by NaHCO<sub>3</sub> intake. The PCr/(PCr+Pi) ratio was related exponentially to the intracellular pH. A remarkable decline of PCr/(PCr+Pi) ratio occurred until the intracellular pH fell to about 6.7, but did not decrease below that. It was suggested that the intake of NaHCO<sub>3</sub> could decrease the rate of fall in the intracellular pH during exercise, and that the PCr store could be influenced by the intracellular pH when the pH was above 6.7, but not below that level.

(Jpn. J. Phys. Fitness Sports Med. 1991, 40 : 493~500)

**key words** : NaHCO<sub>3</sub>, intracellular pH, phosphocreatine, <sup>31</sup>P NMR

#### 1. 緒 言

近年、炭酸水素ナトリウム (NaHCO<sub>3</sub>) の摂取によって、運動パフォーマンスが改善することが報告されている<sup>3,4,7,11,19,22</sup>。これは細胞外の HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 濃度の上昇によって、乳酸や水素イオン (H<sup>+</sup>) の細胞から細胞外への流出が増大し<sup>9,12</sup>、結果として筋の pH の低下が遅延するためであると考えら

れている<sup>3,4,7,22</sup>。しかしながら、実際に NaHCO<sub>3</sub> 摂取により筋の pH の低下抑制を観察した研究は、筋生検を用いた Costill et al.<sup>3)</sup> の報告しかみられない。

pH の低下は酵素活性<sup>19,21</sup>や興奮-収縮連関<sup>5,6,15</sup>を阻害するだけでなく、生理的に重要な平衡反応に影響を与え、疲労を生じさせることが知られている<sup>16</sup>。クレアチンリン酸 (PCr) の分解・再合

\*筑波大学大学院博士課程体育科学研究科

〒305 茨城県つくば市天王台1-1-1

\*\*筑波大学臨床医学系放射線科

〒305 茨城県つくば市天王台1-1-1

\*\*\*筑波大学体育科学系

〒305 茨城県つくば市天王台1-1-1

Doctral Program in Health and Sport Sciences, University of  
Tsukuba, Tsukuba, Ibaraki 305

Department of Radiology, Institute of Clinical Medicine,  
University of Tsukuba, Tsukuba, Ibaraki 305

Institute of Health and Sport Sciences, University of Tsukuba,  
Tsukuba, Ibaraki 305

成, すなわちクレアチンキナーゼの平衡反応には  $H^+$  が関与しており, その上昇はこの平衡反応を PCr 分解方向に進めることが報告されている<sup>8,18)</sup>.

以上のことから,  $NaHCO_3$  摂取により運動時における筋の pH の低下が抑制されるならば, PCr の分解も抑制されることが推察される. しかしながら, 我々の知る限り, これまで  $NaHCO_3$  摂取後の運動時における筋の pH の低下および PCr 濃度の減少を生体内で経時的に観察した報告はみられない. その理由として, これまで筋の代謝および pH の測定には一般的に筋生検が多く用いられており, 運動中の変化を経時的に細かく観察することが実際上困難であったためと考えられる. 一方, 非侵襲的に筋のエナジェティクスを観察することのできる  $^{31}P$  NMR は, 細胞内の ATP, PCr, 無機リン酸(Pi)および pH の測定が可能であり, これまでもこれを用いて多くの報告がなされてきている<sup>1,2,12,14,20)</sup>.

そこで本研究では,  $NaHCO_3$  摂取が運動時の細胞内 pH および PCr 濃度にどのような影響を及ぼすかについて明らかにするために, 運動時における細胞内 pH と PCr 濃度の変化を  $^{31}P$  NMR を用いて検討した.

## II. 実験方法

被検者は, 健康な体育専攻の男子学生 7 名で, 年齢, 身長および体重の平均はそれぞれ 23.1 ± 1.9 才, 171.4 ± 6.1 cm, 65.3 ± 7.7 kg であった. 全被検者にはあらかじめ実験の主旨について文章で説明し, 参加の同意を得た.

被検者は, 最初にコントロールトライアル (Cont. Tr.), その約 1 週間後にアルカローストライアル (Alka. Tr.) を行なった.

Cont. Tr. において, 被検者は NaCl 溶液 (スポーツドリンク 400 g に 1 g の NaCl を含む) を摂取した 1 時間後, 筑波大学附属病院に設置されている超電導 MR 装置 (Signa, GE 社製, 1.5 T) 内において, 仰臥位での右脚の伸展挙上運動を行なった (図 1). 被検者はまず最初 60 回/分の頻度で 3 分 20 秒 (Ex. I), 30 秒休止後, 同頻度で 2 分 40 秒 (Ex. II), 30 秒休止後さらに 70 回/分の頻度で疲

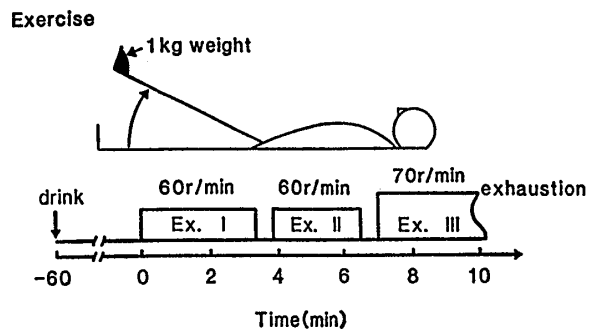


Fig. 1. Exercise protocol.

労困憊まで行なった (Ex. III). Alka. Tr. においては,  $NaHCO_3$  溶液 (Cont. Tr. と同一のスポーツドリンクに体重 1 kg 当たり 0.3 g の  $NaHCO_3$  を含む) 摂取 1 時間後に, Cont. Tr. と同一プロトコルで行なったが, 仕事量が両トライアルで等しくなるように, 同じ時間 (Cont. Tr. の疲労時間) で終了させた.

$^{31}P$  NMR の測定は, 溶液摂取前, 摂取 1 時間後の安静時, および運動時に行なわれた. 溶液摂取前に, 最適なリンのスペクトルを得るためのシミング調整を行なうために, 被検者は仰臥位でプロトン ( $^1H$ ) 用 3.5 インチのサーフェイスコイルを右大腿直筋上に固定された. シミング完了後, 直ちにリン ( $^{31}P$ ) 用サーフェイスコイルを同位置に固定し,  $^{31}P$  NMR スペクトロスコープの測定を行なった. 用いられた繰り返し時間は 3 秒であり, ひとつのスペクトルを得るために 4 回積算された. なお, データ収集時間には約 40 秒を要した.

得られたスペクトルより, PCr および Pi のピークを同定し, PCr に対する Pi のケミカルシフト値 ( $\sigma$ ) から以下の式に従い細胞内 pH を算出した.

$$pH = 6.75 + \log \left[ \frac{(\sigma - 3.27)}{(5.69 - \sigma)} \right]^{20}$$

また, PCr と Pi について, パーソナルコンピュータ (シャープ社製) に接続したデジタイザー (グラフテック社製) を用いて面積強度を測定し, PCr/(PCr+Pi) の比を算出した.

血中乳酸濃度 (LA) および血液ガス測定のための血液サンプルは, 溶液摂取前, 摂取 1 時間後および疲労困憊直後に肘正中皮静脈より採取した. 血中 LA の分析は, 採血後直ちに乳酸濃度自動分析器 (YSI 社製) により実施し, 校正には 5 mmol/l

Table 1. Changes of blood parameters pre-, post-drink, and immediately after exercise.

	Blood pH		Blood La		Blood HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	
	Control	Alkalosis	Control	Alkalosis	Control	Alkalosis
pre-drink	7.35±0.01	7.35±0.01	0.77±0.08	0.69±0.11	26.3±0.5	26.2±0.3
post-drink	7.34±0.01	7.40±0.01†*	0.83±0.11	0.79±0.12	27.4±0.5	31.2±0.5†*
post-Ex.	7.34±0.01	7.40±0.01*	2.53±0.20‡	2.63±0.34‡	22.4±0.2‡	24.8±0.3‡*

Values are means±SE. Significance of differences compared to pre-drink value : †P<0.01. Significance of differences compared to post-drink : ‡P<0.01. Significance of differences between trial : \*P<0.05 ; \*\*P<0.01

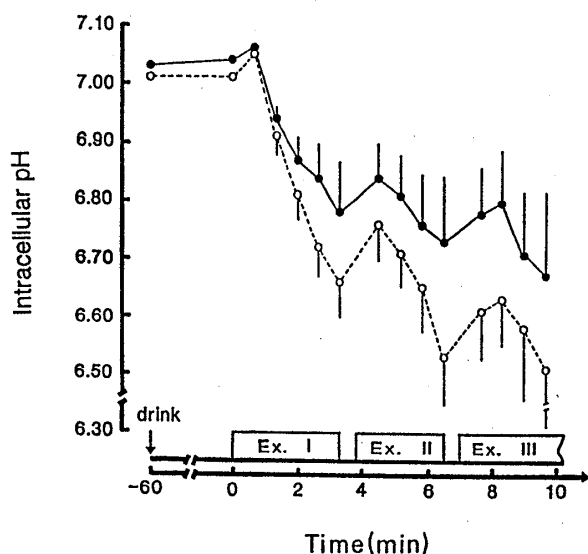


Fig. 2. Change of intracellular pH pre-, post-drink, and during exercise. Values are mean±SE. Symbols are assigned for Cont. Tr. (○) and Alka. Tr. (●).

および 15 mmol/l の LA 標準液 (YSI 社製) を用いた。血液ガス (P<sub>O<sub>2</sub></sub>, P<sub>CO<sub>2</sub></sub>, pH, HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) はヘパリン処理されたシリンジによって無氣的に採血した後、氷中保存し、少なくとも 30 分以内に血液ガス自動分析器 (Corning 社製) により分析した。血中 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 濃度は、Henderson-Hasselbalch の式より算出した。数値は平均±標準誤差で示し、Cont. Tr. と Alka. Tr. のトライアル間の平均値の有意差検定は、paired Student's t test により行い、有意水準は P<0.05 とした。

### III. 実験結果

溶液摂取前、1 時間後、および運動直後の血液パラメーターの変化を表 1 に示した。血中 pH お

よび HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 濃度は、NaHCO<sub>3</sub> 溶液摂取後有意に上昇し (P<0.01), Cont. Tr. より高値を示した (P<0.01)。血中 pH は両トライアルとも運動による変化を示さなかった。血中 LA は運動により上昇したが、トライアル間で差は認められなかった。一方、HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 濃度は運動によって減少し、その減少量は Alka. Tr. (6.4 mmol/l) が Cont. Tr. (5.0 mmol/l) より高値を示したが、統計的に有意ではなかった。

図 2 には細胞内 pH の時間経過に伴う変化を示した (運動終了時間が被検者により異なるので Ex. III の途中までを示した)。安静時の細胞内 pH は両トライアルとも溶液摂取による変化を示さなかった。運動中における細胞内 pH の低下度は、Alka. Tr. が Cont. Tr. に比べて小さい傾向を示し、Ex. III 終了時の細胞内 pH は、Alka. Tr. において 6.69±0.11, Cont. Tr. において 6.51±0.15 であった。しかしながら、両者間には統計的な有意差は認められなかった。また、各被検者について検討すると、7 名中 5 名は、Alka. Tr. においてより高値を示した。

図 3 には、Ex. III 終了時に対照的な結果を示した 2 人の被検者の <sup>31</sup>P NMR のスペクトルを示した。被検者 J. S. では、Cont. Tr. より Alka. Tr. において Pi の共鳴線がより左側に位置しており、NaHCO<sub>3</sub> 摂取による細胞内 pH の低下抑制を示した。対照的に、被検者 T. O. においては、Cont. Tr. と Alka. Tr. で Pi の共鳴線の位置に変化はなく、NaHCO<sub>3</sub> 摂取の効果は認められなかった。

図 4 には、運動による PCr/(PCr+Pi) の比の変化を示した (運動終了時間が被検者により異な

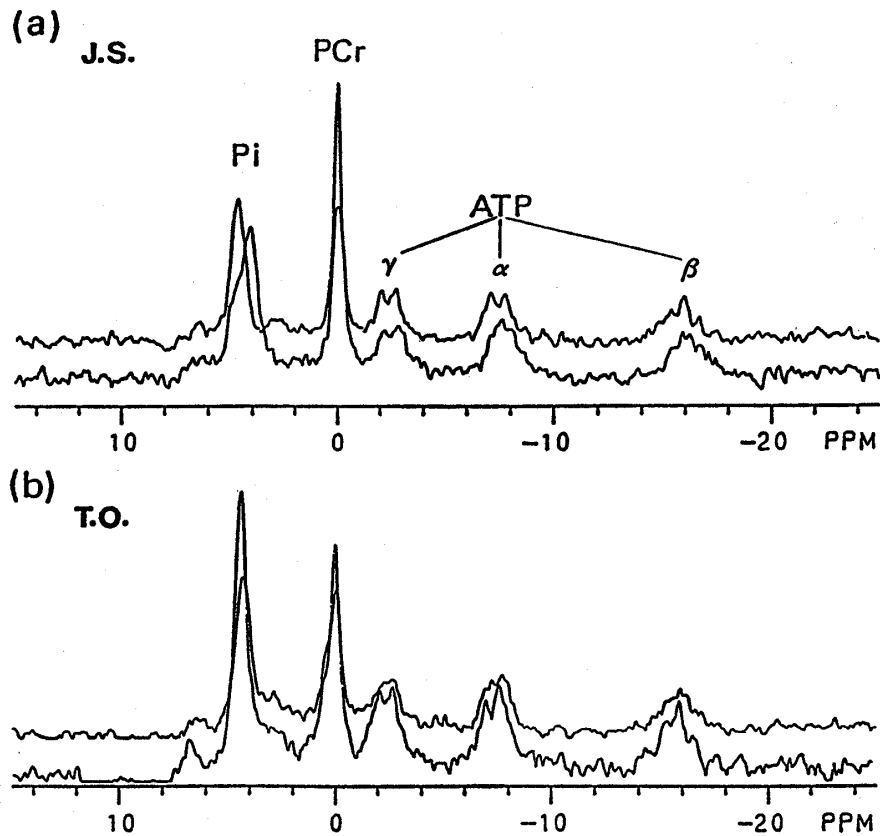


Fig. 3. Spectra from  $^{31}\text{P}$  NMR at the end of Ex. III. (a) : Spectra of a subject (J. S.) who showed the effect of  $\text{NaHCO}_3$  intake. (b) : Spectra of a subject (T. O.) who showed no effect of  $\text{NaHCO}_3$  intake. Alka. Tr. (upper), Cont. Tr. (bottom).

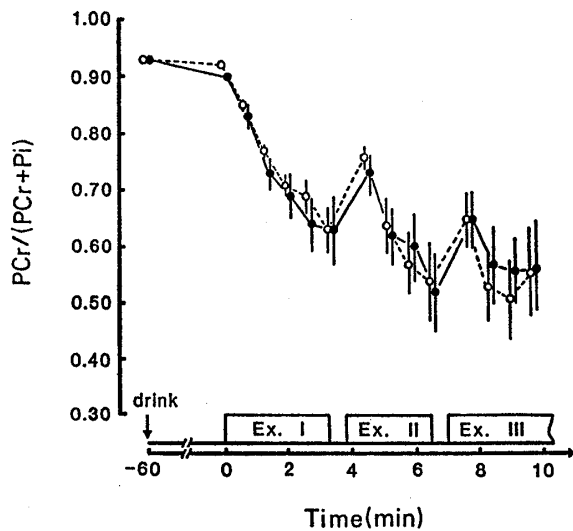


Fig. 4. Change of  $\text{PCr}/(\text{PCr}+\text{Pi})$  ratio pre-, post-drink, and during exercise. Values are mean  $\pm$  SE. Symbols are assigned for Cont. Tr. (○) and Alka. Tr. (●).

るので Ex. III の途中までを示した). 安静時の  $(\text{PCr}/\text{PCr}+\text{Pi})$  の比は, 細胞内 pH と同様, 両トリアルとも溶液摂取による変化を示さなかつ

た. 運動中における  $\text{PCr}/(\text{PCr}+\text{Pi})$  の比の低下度は, 両トリアル間で差は認められず, Ex. III 終了時の値は Cont. Tr. で  $0.50 \pm 0.06$ , Alka. Tr. で  $0.54 \pm 0.06$  を示した.

Ex. III 終了時の細胞内 pH と  $\text{PCr}/(\text{PCr}+\text{Pi})$  の比との間には有意な指数関数的関係が認められた ( $r=0.88$ ,  $P<0.001$ ; 図 5). この両者の関係において,  $\text{PCr}/(\text{PCr}+\text{Pi})$  の比は, 細胞内 pH が 6.6~6.7 に低下するまでは急激な減少を示したが, より低いレベルにおいてはほとんど変化を示さなかった.

#### IV. 考 察

##### A. 運動にともなう細胞内 pH の低下に対する $\text{NaHCO}_3$ 摂取の効果

Cont. Tr. および Alka. Tr. において, 同様な運動負荷を課した結果, Alka. Tr. では, 運動に伴う細胞内 pH の低下速度において遅延傾向がみられたが, 平均値の差の検定では, 運動中すべて

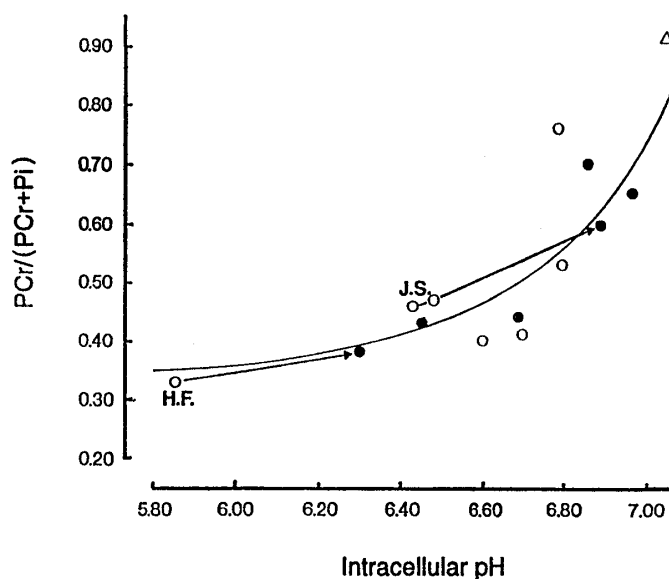


Fig. 5. Relationship between intracellular pH and PCr/(PCr+Pi). Symbols are assigned for Cont. Tr. (○), Alka. Tr. (●), and resting level (△). Each symbols (○ and ●) are values of each subjects. Curvilinear line is  $PCr/(PCr+Pi) = 0.013 \cdot e^{0.43 \cdot pH} + 1.29 \cdot 10^{-15} \cdot e^{4.76 \cdot pH} + 0.175$  ( $r=0.88$ ,  $p<0.001$ ).

の測定点で有意差は認められなかった。しかしながら、被検者7名中5名において、NaHCO<sub>3</sub> 摂取による細胞内 pH の抑制効果が認められたことを考慮すると、我々の結果は、Costill et al.<sup>3)</sup> の結果を支持するものであり、運動前の NaHCO<sub>3</sub> 摂取が運動時における筋内 pH の低下を抑制する可能性を示唆するものと考えられる。

細胞外の HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 予備の増大は、細胞膜を通じた H<sup>+</sup> 勾配を高く保ち、細胞内から細胞外への H<sup>+</sup> の流出を促進すると考えられている<sup>9,11,13,19)</sup>。本研究では、統計的に有意ではないが、Cont. Tr. より Alka. Tr. において大きな血中 HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> 濃度の減少が認められた。これは、細胞内から細胞外への H<sup>+</sup> 流出が Alka. Tr. で増加した可能性を示唆しており、H<sup>+</sup> の流出促進が細胞内 pH の低下抑制をもたらしたと考えられる。また、Cont. Tr. における疲労困憊時の細胞内 pH は 5.85~6.80 と広い範囲にあり、NaHCO<sub>3</sub> 摂取による影響が認められなかった被検者もいた(7人中2人)。この原因については明らかではないが、被検者の特性(競技特性、下肢筋量、筋線維組成など)の違いに起因するものかもしれない。実際、我々が用いた被検者はスケート、野球、サッカー、陸上短距離および長距離選手と多岐にわたっている。したが

って、NaHCO<sub>3</sub> 摂取による細胞内 pH の低下抑制に対して競技種目特性の影響があるかどうかについては、今後、さらなる研究が必要と思われる。

#### B. 細胞内 pH とクレアチンリン酸濃度との関係

Ex. III 終了時の細胞内 pH と PCr/(PCr+Pi) の比との間の指数関数的関係において、PCr/(PCr+Pi) の比は、細胞内 pH がおよそ 6.6~6.7 に低下するまでは顕著な低下を示したが、それより低いレベルにおいてはほとんど変化を示さなかった(図5)。これは、細胞内 pH が 6.6~6.7 以下に低下するまでに、ほとんどの PCr 貯備が使用されることを示唆するものと思われる。

運動時における筋内 H<sup>+</sup> 濃度の増加は、主に乳酸の増加に起因していることから<sup>10)</sup>。本研究の細胞内 pH に対する PCr/(PCr+Pi) の比の変化動態は、Harris et al.<sup>8)</sup> が認めた筋中乳酸濃度と PCr 濃度との間の指数関数的関係と一致する。彼らは、筋中乳酸がおよそ 60 mmol·kg<sup>-1</sup> dry muscle (d. m.) 蓄積するまでに、PCr 貯備の大部分が消費されることを示唆している。そこで、我々は筋中乳酸が 60 mmol·kg<sup>-1</sup> d. m. のときの細胞内 pH の算出を試みた。最大運動後の筋水分量を 78.7% と仮定すれば<sup>17)</sup>、1 kg d. m. あたり 3.7 l の水が含

まれることになる。また, その90%が細胞内にあると考えられるので<sup>10)</sup>, 細胞内にある水 ( $H_2O_i$ ) は3.3lと計算される。したがって,  $60 \text{ mmol} \cdot \text{kg}^{-1} \text{ d. m.}$  は  $18.2 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1} H_2O_i$  となり, これを以下の式に代入すると6.66という細胞内 pH (pHi) が得られた。

$$\text{pHi} = 7.10 - 0.024 (\text{lactate ; mmol/l } H_2O_i)^{17)}$$

この計算で得られた値は, 本研究で観察した細胞内 pH 6.6~6.7 の範囲に一致する。このことは, PCr の分解・再合成反応, すなわちクレアチンキナーゼ平衡 ( $\text{ADP} + \text{PCr} + \text{H}^+ \leftrightarrow \text{Cr} + \text{ATP}$ ) に対する  $\text{H}^+$  の影響の大きさが, 細胞内 pH 6.6~6.7 を境にして異なる可能性のあることを示唆するであろう。

本研究においては,  $\text{NaHCO}_3$  摂取により細胞内 pH の低下は抑制される傾向にあったにもかかわらず, PCr/(PCr+Pi) の比の低下は, 両トライアル間においてほとんど差が認められなかった。これは,  $\text{NaHCO}_3$  摂取によっても運動による細胞内 pH の低下を6.7より高いレベルで抑えることができなかつたためと考えられる。しかしながら, 被検者別にみると,  $\text{NaHCO}_3$  摂取による細胞内 pH の低下抑制効果が顕著であった二人の被検者 (H.F. と J.S.) において対照的な結果が得られた。被検者 H.F. においては, Ex. III 終了時の細胞内 pH は, Cont. Tr. で5.85, Alka. Tr. で6.30と低下抑制を示したが, 両トライアルとも6.7を大きく下回つたために, PCr 貯備の減少を抑制することができなかつたものと考えられる(図5)。対照的に被検者 J.S. においては, 細胞内 pH は Cont. Tr. において6.43まで低下したのに対し, Alka. Tr. では6.7より高いレベル(6.86)で抑制された。その結果として, PCr 貯備の減少は抑制された可能性が考えられる。

以上のことは,  $\text{NaHCO}_3$  摂取による細胞内 pH の低下が, およそ6.6~6.7より高いレベルで抑制されるならば, 運動による PCr 貯備の減少もまた抑制される可能性があるが, それより低いレベルにおいては, 細胞内 pH の低下抑制は, PCr 貯備にほとんど影響を及ぼさないことを示唆するであろう。しかしながら, 細胞内 pH 6.6~6.7 を境

とした PCr/(PCr+Pi) 比の動態変化が, どのようなメカニズムによってもたらされるかについては, 本研究では明らかにすることはできない。ひとつの可能性としては, クレアチンキナーゼの活性変動が考えられるが, 今回我々は, このことに関して直接的に検討しておらず, 今後の課題と思われる。また, 被検者間において  $\text{NaHCO}_3$  摂取の効果の現れに違いが認められたことから, 被検者の特性(競技特性, 筋量, および筋線維組成など)の違いを考慮した詳細な検討が必要であろう。

## V. 要 約

$\text{NaHCO}_3$  摂取が運動時の細胞内 pH および PCr 濃度にどのような影響を及ぼすかについて明らかにするために, 7名の被検者に対し, NaCl(Cont. Tr.) および  $\text{NaHCO}_3$  摂取(Alka. Tr.)後の運動時において  $^{31}\text{P}$  NMR の測定を行なった。

結果の要約は次の通りである。

1) 運動時の細胞内 pH の経時的低下は, Cont. Tr. と比較すると, Alka. Tr. において遅延傾向にあり, 運動終了時の細胞内 pH は, Alka. Tr. ( $6.69 \pm 0.11$ ) が, Cont. Tr. ( $6.51 \pm 0.15$ ) より高値を示す傾向にあった。

2) 運動時における PCr/(PCr+Pi) の比の経時的低下は, Cont. Tr., Alka. Tr. の両トライアルにおいて差は認められず, 運動終了時の PCr/(PCr+Pi) の比は Cont. Tr. で  $0.50 \pm 0.06$ , Alka. Tr. で  $0.54 \pm 0.06$  を示した。

3) 運動終了時の細胞内 pH と PCr/(PCr+Pi) の比の間には, 有意な指数関数的関係が認められ, PCr/(PCr+Pi) の比は, 細胞内 pH が6.6~6.7に低下するまで顕著な減少を示したが, より低いレベルにおいてはほとんど変化を示さなかつた。

以上のことより,  $\text{NaHCO}_3$  摂取は運動時の細胞内 pH の低下を抑制する傾向にあることが示唆された。また, 細胞内 pH と PCr 濃度との間には指数関数的関係があり, PCr 貯備の減少が軽減されるには, 細胞内 pH の低下が6.6~6.7より高いレベルで抑制される必要性のあることが示唆された。

(受付 平成3年4月13日)

## 参 考 文 献

- 1) Chance, B., J. S. Leigh, Jr., B. J. Clark, J. Maris, J. Kent, S. Nioka and D. Smith(1985) : Control of oxidative metabolism and oxygen delivery in human skeletal muscle : a steady-state analysis of the work/energy cost transfer function. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **82**, 8384-8388.
- 2) Chance, B., J. S. Leigh, Jr. J. Kent, K. McCully, S. Nioka, B. J. Clark, J. M. Maris and T. Graham (1986) : Multiple controls of oxidative metabolism in living tissues as studied by phosphorus magnetic resonance. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **83**, 9458-9462.
- 3) Costill, D. L., F. Verstappen, H. Kuipers, E. Janssen and W. Fink (1984) : Acid-base balance during repeated bouts of exercise : influence of HCO<sub>3</sub>. *Int. J. Sports Med.*, **5**, 228-231.
- 4) Cao, J., D. L. Costill, C. A. Horswill and S. H. Park (1988) : Sodium bicarbonate ingestion improves performance in interval swimming. *Eur. J. Appl. Physiol.*, **58**, 171-174.
- 5) Fabiato, A. and F. Fabiato (1978) : Effect of pH on the myofilaments and the sarcoplasmic reticulum of skinned cells from cardiac and skeletal muscles. *J. Physiol.*, **276**, 233-255.
- 6) Fitts, R. H. and J. O. Holloszy (1976) : Lactate and contractile force in frog muscle during development of fatigue and recovery. *Am. J. Physiol.*, **231**, 430-433.
- 7) Goldfinch, J., L. M. Naughton and P. Davies (1988) : Induced metabolic alkalosis and its effects on 400-m racing time. *Eur. J. Appl. Physiol.*, **57**, 45-48.
- 8) Harris, R. C., K. Sahlin and E. Hultman (1977) : Phosphagen and lactate contents of m. quadriceps femoris of man after exercise. *J. Appl. Physiol.*, **43**, 852-857.
- 9) Hirche, H., V. Hombach, H. D. Langohr, U. Wacker and J. Busse (1975) : Lactic acid permeation rate in working gastrocnemii of dogs during metabolic alkalosis and acidosis. *Pflügers Arch.*, **356**, 209-222.
- 10) Hultman, E. and K. Sahlin (1980) : Acid-base balance during exercise. In Hutton, R. S. and Miller, D. I. (eds) *Exercise and Sports Science Reviews*, **8**, 41-128.
- 11) Jones, N. L., J. R. Sutton, R. Taylor and C. J. Toews (1977) : Effect of pH on cardiorespiratory and metabolic responses to exercise. *J. Appl. Physiol.*, **43**, 959-964.
- 12) Kuno, S., M. Akisada, S. Katsuta and F. Mitsumori (1990) : Evaluation of exercise muscle energetics by NMR. *Ann. Physiol. Anthropol.*, **9**, 235-239.
- 13) Mainwood, G. W. and P. Worsley-Brown(1975) : The effects of extracellular pH and buffer concentration on the efflux of lactate from frog sartorius muscle. *J. Physiol.*, **250**, 1-22.
- 14) McCully, K. K., B. P. Boden, M. Tuchler, M. R. Fountain and B. Chance(1989) : Wrist flexor muscles of elite rowers measured with magnetic resonance spectroscopy. *J. Appl. Physiol.*, **67**, 926-932.
- 15) Nakamura, Y. and A. Schwartz (1972) : The influence of hydrogen ion concentration on calcium binding and release by skeletal muscle sarcoplasmic reticulum. *J. Gen. Physiol.*, **59**, 22-32.
- 16) Sahlin, K. (1983) : Effects of acidosis on energy metabolism and force generation in skeletal muscle. In Knuttgen, H. G. and H. Vogel (eds), *Biochemistry of exercise*. Champaign, IL, Human Kinetics, 151-160.
- 17) Sahlin, K., A. Alvestrand, R. Brandt and E. Hultman (1978) : Intracellular pH and bicarbonate concentration in human muscle during recovery from exercise. *J. Appl. Physiol.*, **45**, 474-480.
- 18) Sahlin, K., R. C. Harris and E. Hultman (1975) : Creatine kinase equilibrium and lactate content compared with muscle pH in tissue samples obtained after isometric exercise. *Biochem. J.*, **152**, 173-180.
- 19) Sutton, J. R., N. L. Jones and C. J. Toews(1981) : Effect of pH on muscle glycolysis during exercise. *Clin. Sci.*, **61**, 331-338.
- 20) Taylor, D. J., P. J. Bore, P. Styles, D. G. Gadian and G. K. Radda (1983) : Bioenergetics of intact human muscle : A <sup>31</sup>P nuclear magnetic resonance

- nance study. *Mol. Biol. Med.*, **1**, 77-94.
- 21) Trivedi, B. and W. H. Danforth (1966) : Effect of pH on the kinetics of frog muscle phosphofructokinase. *J. Bio. Chem.*, **241**, 4110-4114.
- 22) Wilkes, D., N. Gledhill and R. Smyth (1983) : Effect of acute induced metabolic alkalosis on 800-m racing time. *Med. Sci. Sports Exerc.*, **15**, 277-280.