

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成24年 6 月 6 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究（B）

研究期間：2009～2011

課題番号：21300235

研究課題名（和文） 局所的筋運動による筋肥大効果転移のメカニズム：循環因子の探索

研究課題名（英文） Systemic factors responsible for cross-transfer effect of muscle hypertrophy after resistance exercise training

研究代表者

石井 直方（ISHII NAOKATA）

東京大学・大学院総合文化研究科・教授

研究者番号：20151326

研究成果の概要（和文）：筋肥大を引き起こさない低負荷強度での上腕筋群のレジスタンストレーニングを、筋血流制限下での大腿筋のレジスタンストレーニングと組み合わせると、上腕筋群にも筋肥大が生じる（筋肥大の「交叉転移」：Madarame et al., 2008）。本研究では、この交叉転移における循環因子の役割を調べるために、ヒトおよびラットトレーニングモデルを用いて実験を行った。ヒトを対象としたトレーニング実験から、この交叉転移は、一般的な高負荷強度トレーニングによっても起こることが分かった。さらに、運動前後の血清をプロテオーム解析によって比較し、量的に差異のある複数の成長因子を同定した。一方、高強度トレーニングを負荷したラットの血清を培養筋芽細胞に添加したところ、筋タンパク質合成に関与するシグナル伝達系の活性化が見られた。これらの結果は、何らかの成長因子が循環因子として筋肥大の交叉転移に関わっていることを示唆する。

研究成果の概要（英文）：A low-intensity resistance training for upper arm muscles, if ineffective for muscle hypertrophy, can cause muscle hypertrophy when combined with a resistance training with vascular occlusion for thigh muscles (“cross-transfer” of muscle hypertrophy ; Madarame et al., 2008). The present study investigated the role played by systemic factors in this cross-transfer effect. Training experiments with humans showed that conventional, high-intensity resistance training can also cause the similar cross-transfer effect. In addition, proteomic analysis of serum samples taken before and after the training with vascular occlusion showed significant changes in the concentration of several growth factors. When serum was taken from rats subjected to high-intensity resistance training and then added to cultured myoblasts, it caused significant changes in signal transduction substrates related to protein synthesis. These results suggest that some growth factors within serum play important parts in the cross-transfer effect of muscle hypertrophy.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	5,800,000	1,740,000	7,540,000
2010年度	4,200,000	1,260,000	5,460,000
2011年度	3,500,000	1,050,000	4,550,000
年度			
年度			
総計	13,500,000	4,050,000	17,550,000

研究分野：複合領域

科研費の分科・細目：健康・スポーツ科学・スポーツ科学

キーワード：レジスタンストレーニング・筋肥大・効果転移・循環因子・プロテオーム解析・培養筋芽細胞・シグナル伝達系

## 1. 研究開始当初の背景

高強度および十分な運動容量のトレーニングにより、骨格筋肥大と筋力の増加が起こる。効果的な筋運動によって筋量の維持増進をはかることは、スポーツ競技のみならず、リハビリテーションや中高年の健康維持・増進においても重要と考えられる。一方、筋肥大のメカニズムには、メカニカルストレス、代謝要因、成長因子、ホルモンなど、さまざまな要因が関与しており、その全容が解き明かされているわけではない。我々はこれまで、強い負荷強度（メカニカルストレス）や大きな運動容量を伴わない場合でも、静脈に適度な圧迫を加えて運動中の筋血流を制限することで効果的に筋肥大が起こること、この効果には局所性の成長因子（GDF-8、IGF-1/II など）や代謝物（NO など）に加え、循環性のホルモン（成長ホルモン-GH、テストステロンなど）が関与することを、ヒトを対象とした実験および動物モデルを用いた実験で明らかにしてきた（Takarada, Ishii et al., *J. Appl. Physiol.* 88, 2097-2106, 2000a; Kawada & Ishii, *Med. Sci. Sports Exerc.* 37, 1144-1150, 2005; Kawada & Ishii, *Acta Physiol. Scand.* 192, 541-549, 2008 他）。

一方、下肢筋に対する血流制限下のトレーニングを、単独では筋肥大を起こさない強度の、上肢筋に対する通常トレーニングと組み合わせると、上肢筋にも筋肥大と筋力増加が起こること、すなわち「筋肥大の効果転移」と呼べる現象が生じることを見出した（Madarame et al., 2008）。ただし、運動を全く行わない筋には肥大が起こらないことから、この効果には、局所的な運動刺激との相互作用が必要であることも分かった。こうした効果のメカニズムには、GH などの循環性ホルモンが関わっていることがまず想像される。しかし、GH の分泌量と、効果転移の程度には明らかな相関が見られず、他の循環性因子が関与している可能性も十分に考えられる。

近年、筋運動を行うことにより、筋線維そのものから循環性のホルモン（テストステロン）やサイトカインが分泌されることが示され、特に後者をマイオカインと総称することが提案されている（Pedersen, 2005）。このうち、多機能型サイトカインであるインターロイキン-6（IL-6）は、大容量の筋運動により筋線維から分泌され、筋サテライト細胞に作用して筋肥大を促す他、脂肪組織に作用して脂肪分解を刺激したり、動脈内壁に作用して動脈硬化を予防したりすることが示されている（Pedersen, 2005）。これらの研究に先立ち、我々は、血流制限下でのトレーニングに

より、運動後 2 時間という早期のうちに、血中 IL-6 濃度が上昇することを報告している（Takarada, Ishii et al., *J. Appl. Physiol.* 88, 61-65, 2000b）。また最近では、ラットのトレーニングモデルを用い、中強度の伸張性トレーニングによって、筋内での IL-6 の発現が上昇すること、筋線維中にその発現が認められることなどを示した。

これらの研究から、血流制限下のトレーニングをはじめとする、筋肥大効果の大きなトレーニングにより、他の筋、さらには筋以外の組織にも影響を及ぼしうる循環性因子が産生される可能性が示唆される。その因子としては、一般的なホルモンの他、筋で産生されるサイトカイン、未知の因子など、さまざまな可能性が考えられる。また、加齢とともにその量が低下し、筋の再生機能を増進することが示されている未同定の循環性因子（Conboy et al., *Nature* 433, 2005）である可能性もある。

## 2. 研究の目的

本研究では、筋肥大の効果転移において重要な役割を果たすと考えられる循環性因子の検索・同定とその機能の解析を試み、筋肥大のメカニズムの解明や、運動の実践面への応用へとつなげる足がかりとすることを目的とした。具体的には以下のテーマについて実験を行った。

(1) 効果転移の一般性：ヒトおよびラットトレーニングモデル（Ochi, Ishii et al., *J. Physiol. Sci.*, 57, 1-6, 2007）を対象とし、筋肥大を強く促す通常タイプのトレーニングにおいても、他筋への肥大効果の転移現象が起こるかを確認する。

(2) 循環性因子の探索・同定：ヒト下肢血流制限下のトレーニング前後（急性および長期）のさまざまなタイミングで血清サンプルを採取し、プロテオーム解析によって、発現量の著しく変化するタンパク/ペプチド因子を網羅的に検索し、それらの同定を試みる。

(3) 培養筋芽細胞への効果：ヒトまたはラットよりトレーニング前後で採取した血清を培養筋芽細胞の培地に添加し、細胞増殖・分化活性、タンパク質合成活性などへの効果を調べる。

## 3. 研究の方法

### (1) ヒトを対象とした研究

ヒトを対象とした研究においては、効果転移の一般性に関する実験、および効果転移に関連すると考えられる循環因子の検索・同定を試みた。

#### ① 運動のプロトコル

効果転移の一般性に関する実験では、若年成人男性 15 名を被検者とし、筋肥大条件群 (8 名) と筋力増強条件群 (7 名) に分けた。両群とも、肘屈筋 (右側) のトレーニングとしてダンベルカール (50%1RM、10 回×3 セット) を行った後に、それぞれ筋肥大条件 (70%1RM、最大反復回数×3 セット)、または筋力増強条件 (90%1RM、3 回×3 セット) で大腿筋のトレーニング (ニーエクステンション+ニーフレクション) を行った。トレーニングの頻度と期間はそれぞれ 3 回/週、10 週間であった。

循環因子の検索・同定に関する実験では、若年成人男性 8 名を被検者とし、同じ被検者について筋肥大条件 (血流制限下: OCC)、非筋肥大条件 (血流制限なし: NOR) の 2 条件で大腿筋のトレーニングを行った。血流制限および運動プロトコルは、Madarame et al. (2008) に従った (ニーエクステンション+ニーフレクション、強度 30%1RM、それぞれ 4 セット)。

#### ②筋サイズの測定

大腿筋群および上腕筋群 (屈筋群+上腕三頭筋) のそれぞれについて、トレーニング前後で筋横断面積を測定した。横断面積の測定には核磁気共鳴撮像法 (MRI) を用い、筋腹付近の連続横断像 (T1 強調) 10 スライス の平均値から算出した。

#### ③循環因子の検索

筋肥大条件群 (OCC)、非筋肥大条件群 (NOR) のそれぞれから、運動前および運動 15 分後に採血を行った。血清を分離後、それぞれのサンプルにつき、血清タンパク質を調製、タンパク量の定量後、ディファレンシャル蛍光標識二次元電気泳動法 (2D-DIGE) および LC-MS/MS を用いたショットガンプロテオーム解析により、発現量の変化したペプチドの検索・同定を行った。

#### (2) ラットトレーニングモデル

##### ①運動のプロトコル

SD 系ラット (オス、10 週齢) を対象とし、右腓腹筋に対して等尺性筋力トレーニングを課した。筋力トレーニングはイソフルランによる吸気麻酔下にて行い、体幹および膝を固定した後、足底はトルクゲージおよびサーボモータに接続されたフットプレートに接触させた。腓腹筋直上に皮膚電極を貼付し、電気刺激により腓腹筋を強縮させた。周波数は最大トルクが得られる条件に設定した (60Hz)。5 秒間の強縮を 5 秒の休息を挟んで 5 回行うことを 1 セットとし、合計で 5 セット行った。セット間の休憩は 5 分間とした。トレーニングは 2 日連続行った後、1 日の休息をおいた。最終的にトレーニングは 18 日間 20 セッション行った。このトレーニングにより、筋湿重量で平均 10% の筋肥大 (対照肢腓腹筋に対して) が認められた。最後のセ

ッションの 24 時間後に吸入麻酔下にて腹部大動脈より採血を行い、得られた血液より室温にて凝固後遠心分離にて血清を得た。血清は実験に供するまで -80°C にて凍結保存した。

#### ②培養細胞系

ラット骨格筋由来 L6 細胞を用いた。L6 細胞はヒューマンサイエンス研究資源バンクより分譲されたものを用いた。L6 は増殖培地 (DMEM+10% ウシ胎児血清) にて培養を行い増殖および植え継ぎを繰り返し、必要数を得た。

#### ③血清が筋分化に与える影響

L6 細胞が 80% 以上のコンフルエントになった時点で分化培地 (DMEM+3% 馬血清) に変更し、筋細胞への分化を誘導させた。その際、トレーニングを課したラット由来の血清を培地に終濃度 0.1% になるように添加する群 (TrD 群)、トレーニングを行っていないラット由来の血清を添加する群 (ConD 群)、未処理群 (nonD 群) の 3 群に分けた。各群は 5 回ずつ独立した試験を繰り返し行った。筋分化処理を行った 24 時間後に細胞層を回収し、筋分化マーカー (myogenin) の発現量をウエスタンブロッティングにて解析した。

#### ④血清が筋タンパク合成に与える影響

分化培地 (DMEM+3% 馬血清) にて分化を誘導させた L6 を無血清培地 (DMEM のみ) に変更した。無血清培地への変更一時間後に培地にトレーニング後血清を添加する群 (TrP 群)、トレーニングを行っていないラットの血清を添加する群 (ConP 群)、未処理群 (nonP 群) の 3 群に対してそれぞれの処理を行った。処理後 1 時間、3 時間後に細胞層を回収し、ウエスタンブロッティングにより筋タンパク質合成のマーカー (mTOR, rpS6) の発現量の解析を行った。

## 4. 研究成果

### (1) 筋肥大効果転移の一般性

ヒトを対象として、筋肥大条件 (70%1RM 群、n=8)、筋力増強条件 (90%1RM、n=7) で行った大腿筋のトレーニングが、低負荷強度 (50%1RM) で行った肘屈筋のトレーニングによる筋肥大効果に及ぼす影響を調べた。

#### ①大腿筋サイズおよび血中ホルモンの変化

トレーニング期間後に、70%1RM 群では大腿四頭筋の筋横断面積が有意に増加したが (平均 8.1%)、90%1RM 群では有意な増加は見られなかった。運動前後の一過性応答については、血中乳酸濃度、GH 濃度、ノルアドレナリン濃度が、70%1RM 群で 90%1RM 群に比べて有意に高値を示した。

#### ②肘屈筋サイズの変化

右肘屈筋横断面積は、70%1RM 群においてトレーニング後に有意な増加を示し、90%1RM 群においては有意な増加を示さなかった。増加

の程度にも群間で有意差が認められた (図 1)。また、トレーニングを全く行わなかった左側については、筋横断面積の変化は見られなかった。

以上の結果は、血流制限下でのトレーニングを用いた Madarame et al. (2008)の結果と部分的に一致し、筋肥大効果の転移が、血流制限という特殊な条件によって起こるのではなく、筋肥大効果をもつ一般的なトレーニングにおいても起こりうることを示す。

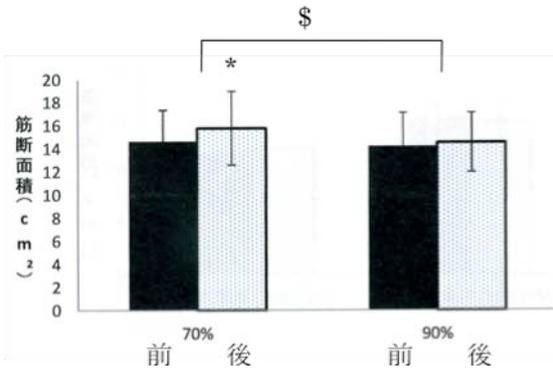


図 1. 肘屈筋の筋横断面積の変化。70%、90%はそれぞれ、大腿筋に対する筋肥大条件、筋力増強条件のトレーニングを組み合わせた場合。\*はトレーニング前に対する有意差を、\$は変化率に関する群間の有意差を示す ( $P < 0.05$ )。

#### (2) 循環因子の検索と同定

ディファレンシャル蛍光標識二次元電気泳動法 (2D-DIGE) および LC-MS/MS を用いたショットガンプロテオーム解析により、OCC 群、NOR 群のそれぞれにつき、運動の前後で発現量が 20%以上変化した血清ペプチドの検索を行った。その結果、以下のペプチドが候補因子として検出された: Insulin-like growth factor-binding protein complex acid labile chain (IGFBP-ALS); Insulin-like growth factor II (IGF-2); Insulin-like growth factor-binding protein 3 (IGFBP-3); myostatin (GDF-8); Hepatocyte growth factor activator (HGFA); Corticostreoid-binding globulin (CBG); Sex hormone-binding globulin (SHBG); Angiotensinogen.

一方、これらの因子の発現量の量的な差を OCC 群と NOR 群で比較検討することは費用的にむずかしかつたため、本研究ではこれらの候補因子を同定するにとどめた。

#### (3) 循環因子が筋分化に与える影響

ラットトレーニングモデルを用い、腓腹筋に 20 セッションの等尺性トレーニングを负荷したところ、約 10% の筋湿重量の増加が起こった。これらのラットより血清を採取し、L6 筋芽細胞培養系に添加して筋分化に及ぼ

す影響を調べた。L6 細胞が 80%以上のコンフルエントになった後、分化培地に変更し筋分化を誘導した。その際トレーニングにより筋肥大が誘導されたラット血清添加群 (TrD 群)、トレーニングを課していないラットの血清添加群 (ConD)、血清を添加せずに分化を誘導した群 (nonD 群) の 3 群に分けて筋分化の度合いを比較した。分化培地変更 24 時間後に細胞層を回収し筋分化マーカーである myogenin の発現量を未処理群である NonD 群に対する相対値で比較したところ、TrD 群における myogenin 量が低値を示した (図 2)。近年の研究から、myogenin は筋分化マーカーであると同時に、筋萎縮にも関連することが示されており、その発現量が減少することは筋肥大方向への変化と考えることができる。

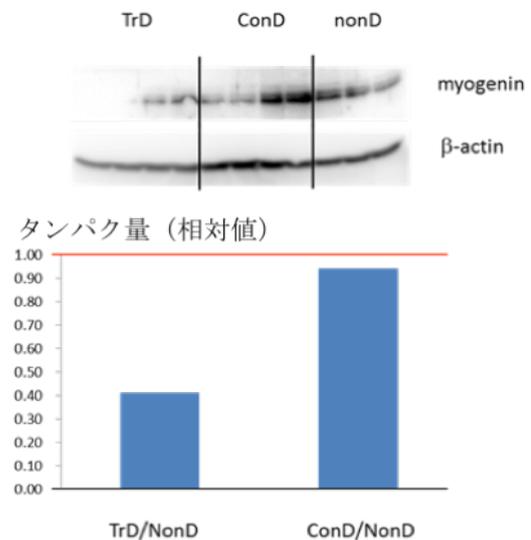


図 2. トレーニング後血清による L6 細胞筋分化時の myogenin 発現の抑制。TrD: トレーニング後ラット血清添加群、ConD: 未処理ラット血清添加群、NonD 群: 未処理群。

#### (4) 循環因子が筋タンパク合成に与える影響

L6 細胞を分化培地にて十分に筋管形成させた後、トレーニング後あるいは未処理ラットの血清を培地中に添加しタンパク質合成に関わるシグナルタンパク質である mTOR および rpS6 の量およびリン酸化状態を観察した。リン酸化 mTOR の量は、未処理 L6 細胞に比較してトレーニング後血清を添加することでその量が増加した。一方未処理ラットの血清を添加するとリン酸化 mTOR 量は減少する傾向を示した (図 3)。血清添加が mTOR に与える影響をさらに確認するために、mTOR を介したシグナル伝達の下流にある rpS6 量およびリン酸化 rpS6 量の検討を行った。mTOR の結果と同様、活性型であるリン

酸化 rpS6 は、トレーニングを課したラットの血清を添加した 2 時間後に増加し、トレーニングを課していないラットの血清を添加した場合にはリン酸化 rpS6 量が減少した。

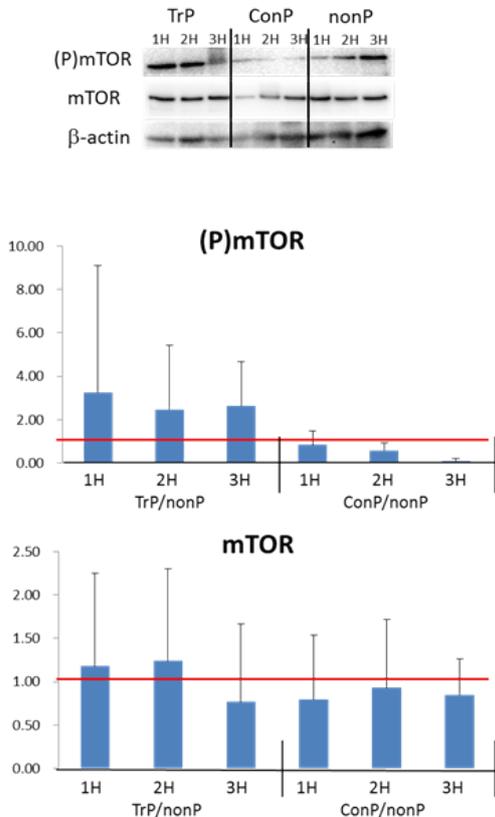


図 3. トレーニング後ラット血清によるリン酸化 mTOR 量の増加と、非トレーニングラット血清によるリン酸化 mTOR 量の減少。TrP 群：トレーニング後ラット血清添加群、ConP 群：非トレーニングラット血清添加群、nonP 群：未処理群。1 H：添加 1 時間後、2 H：添加 2 時間後、3 H：添加 3 時間後。

##### (5)まとめと展望

本研究の成果により、トレーニングによる筋肥大効果の転移は、一般に行われている筋肥大効果の高いトレーニングによっても起こる現象であることが明らかとなった。また、こうしたトレーニングを負荷した後の血清中には、培養筋芽細胞の分化を抑制し、分化した筋管細胞のタンパク質合成を促進する因子が含まれることが判明した。一方、プロテオーム解析により、筋肥大効果の転移に関連すると考えられる循環因子候補として、複数のペプチドが同定されたが、それらのうち真に役割を果たしている因子が何かについては未解明のままであり、さらなる研究が必要である。筋肥大効果の転移に関するメカニズムの解明が進むことにより、健常な筋への

高強度トレーニングをリハビリテーションに利用するなどの応用が可能になるものと期待される。

##### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 23 件)

- ① Ishii, N., Ogasawara, R., Kobayashi, K. and Nakazato, K. Roles played by protein metabolism and myogenic progenitor cells in exercise-induced muscle hypertrophy and their relation to resistance training regimens. *J. Phys. Fitness Sports Med.*, **1**, 83-94, 2012. 査読有
- ② Kawada, S. and Ishii, N. Suppression of UVB-induced HIF-1 $\alpha$  up-regulation by hyperoxia does not prevent wrinkle formation associated with increased MMPs activity in mouse skin. *Biomed. Res.*, **32**, 363-372, 2011. 査読有
- ③ Madarame H, Ochi E, Tomioka Y, Nakazato K, Ishii N. Blood flow-restricted training does not improve jump performance in untrained young men. *Acta Physiol. Hung.*, **98**, 465-471, 2011. 査読有
- ④ Inagaki, Y., Madarame, H., Neya, M. and Ishii, N. Increase in serum growth hormone induced by electrical stimulation of muscle combined with blood flow restriction. *Eur. J. Appl. Physiol.*, **111**, 2715-2722, 2011. 査読有
- ⑤ Ochi, E., Nakazato, K. and Ishii, N. Muscular hypertrophy and changes in cytokine production after eccentric training in the rat skeletal muscle. *J. Str. Condition. Res.*, **25**, 2283-2292, 2011. 査読有
- ⑥ Takagi, R., Fujita, N., Arakawa, T., Kawada, S., Ishii, N. and Miki, A. Influence of icing on muscle regeneration after crush injury to skeletal muscles in rats. *J. Appl. Physiol.*, **110**, 382-388, 2011. 査読有
- ⑦ Sasaki, K., Sasaki, T. and Ishii, N. Acceleration and force reveal different mechanisms of electromechanical delay. *Med. Sci. Sport Exerc.*, **43**, 1200-1206, 2011. 査読有
- ⑧ Yamauchi, J., Mishima, C., Nakayama, S. and Ishii, N. Ageing related differences in maximum force, unloaded velocity and power of human leg multi-joint movement. *Gerontology*, **56**, 167-174, 2010. 査読有
- ⑨ Kobayashi, Y., Kubo, J., Matsubayashi, T., Matsuo, A., Kobayashi, K. and Ishii, N. Bilateral Asymmetry in Joint Torque during Squat Exercise Performed by Long Jumpers. *J. Str. Condition. Res.*,

- 24, 2826-2830, 2010. 査読有
- ⑩ Ochi, E., Hirose, T., Hiranuma, K., Min, S., Ishii, N. and Nakazato, K. Elevation of myostatin and FOXOs in prolonged muscular impairment induced by eccentric contractions in rat medial gastrocnemius muscle. *J. Appl. Physiol.*, **108**, 306-313, 2010. 査読有
- ⑪ Madarame H., Sasaki, K. and Ishii, N. Endocrine responses to upper- and lower-limb resistance exercises with blood flow restriction. *Acta Physiologica Hungarica*, **97**, 192-200, 2010. 査読有
- ⑫ Madarame, H., Ishii, N. (他 8 名) Effects of low-intensity resistance exercise with blood flow restriction on coagulation system in healthy subjects. *Clin. Physiol. Funct. Imag.*, **30**, 210-213, 2010. 査読有
- ⑬ Ochi, E., Ishii, N. and K. Nakazato. Time course change of IGF-1/Akt/mTOR/p70S6K pathway activation in rat gastrocnemius muscle during repeated bouts of eccentric exercise. *J. Sports Sci. Med.*, **9**, 170-175, 2010. 査読有
- ⑭ Kawada, S., Ohtani, M. and Ishii, N. Increased oxygen tension attenuates acute ultraviolet-B-induced skin angiogenesis and wrinkle formation. *Am. J. Physiol.*, **299**, R694-R701, 2010. 査読有
- ⑮ Sasaki, K. and Ishii, N. Unloaded shortening velocity of voluntarily and electrically activated human dorsiflexor muscles in vivo. *PLoS ONE*, **5** (9): e13043, 2010. 査読有
- ⑯ Abe, T., Fujita, S., Ishii, N. Effects of low-intensity cycle training with restricted leg blood flow on thigh muscle volume and VO<sub>2</sub>max in young men. *J. Sport Sci. Med.*, **9**, 452-458, 2010. 査読有
- ⑰ Goto, K., Ishii, N., Kizuka, T., Kraemer, R.R., Honda, Y. and Takamatsu, K. Hormonal and metabolic responses to slow movement resistance exercise with different durations of concentric and eccentric actions. *Eur. J. Appl. Physiol.*, **106**, 731-739, 2009. 査読有
- ⑱ Yamauchi, J., Mishima, C., Nakayama, S. and Ishii, N. Force-velocity, force-power relationships of bilateral and unilateral leg multi-joint movements in young and elderly women. *J. Biomech.*, **41**, 2151-2157, 2009. 査読有
- ⑲ Pelc, R., Ishii, N. and Ashley, C.C. Laser flash photolysis of diazo-2, a caged calcium chelator: The relationship between the extent and rate of smooth muscle relaxation *J. Laser Applications*, **21**, 32-38, 2009. 査読有
- ⑳ Kawada, S. and Ishii, N. Peripheral venous occlusion causing cardiac

hypertrophy and changes in biological parameters in rats. *Eur. J. Appl. Physiol.*, **105**, 909-917, 2009. 査読有

- Jee, H., Sakurai, T., Kawada, S., Ishii, N. and Atomi, Y. Significant roles of microtubules in mature striated muscle deduced from the correlation between tubulin and its molecular chaperone alphaB-crystallin in rat muscles. *J. Physiol. Sci.*, **59**, 149-155, 2009. 査読有
- Tanimoto, M., Ishii, N. (他 6 名) Low-intensity resistance training with slow movement and tonic force generation (LST) increases basal limb blood flow. *Clinical Physiol. Funct. Imag.*, **29**, 128-135, 2009. 査読有
- Tanimoto, M., Miyachi, M. and Ishii, N. Changes in muscle activation and force generation patterns during cycling movements due to low-intensity squat training with slow movement and tonic force generation (LST). *J. Str. Conditon. Res.*, **23**, 2367-2376, 2009. 査読有

[学会発表] (計 1 件)

- ① 石井直方. リハビリテーションのための低負荷強度筋力トレーニング. 日本柔道整復接骨医学会大会 (特別講演). 2011. 10. 23. 千葉幕張メッセ.

[図書] (計 0 件)

[産業財産権]

○出願状況 (計 0 件)

○取得状況 (計 0 件)

[その他]

ホームページ等

<http://www.c.u-tokyo.ac.jp/info/research/faculty/list/mds/mds-ls/f002506.html>

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

石井 直方 (ISHII NAOKATA)

東京大学・大学院総合文化研究科・教授

研究者番号：20151326

### (2) 研究分担者

中里 浩一 (NAKAZATO KOUICHI)

日本体育大学・体育学部・教授

研究者番号：00307993

越智 英輔 (OCHI EUSUKE)

明治学院大学・教養教育センター・講師

研究者番号：90468778

禰屋光男 (NEYA MITSUO)

東京大学・大学院総合文化研究科・助教

研究者番号：30359640

### (3) 連携研究者

なし