

高強度・持久トレーニングによるラット 骨格筋タンパクの変化

和田 正 信 (筑波大学体育科学系)

勝 田 茂 (筑波大学体育科学系)

(昭和62年 8月11日 受付)

Changes in myoproteins following long-term with high intensity
endurance training in rats

Masanobu Wada¹

Shigeru Katsuta¹

Abstract

Effects of long-term with high intensity endurance training upon histochemically assessed myofibrillar actomyosin ATPase, myosin composition and creatine kinase content were analyzed in muscles from rats which were trained to run up to 240min/day at 40m/min. Following 16 weeks of the training, in *M. soleus*, proportions of slow-twitch oxidative (SO) fibers and slow type myosin light chains were increased; no changes in myosin light chain were significantly observed. Furthermore, a decrease in creatine kinase was found in this muscle, indicating that SO fibers might have acquired slower properties. On the other hand, in *M. extensor digitorum longus*, there was only a transformation between fast-twitch fiber subgroups, with a decrease in LC3f by which fast myosin constructed was characterized by the highest myofibrillar ATPase activities. These data suggest that fiber type transformation may be brought about not only from fast-twitch glycolytic (FG) fibers to fast-twitch oxidative glycolytic (FOG) fibers but also from FOG fibers to SO fibers by long-term with high intensity endurance training.

(Masanobu Wada and Shigeru Katsuta, "Changes in myoproteins following long-term with high intensity endurance training in rats", *Jap. J. Phys. Educ.*, 32-4: 221-29, March, 1988)

緒 言

骨格筋においてその収縮速度の主たる規定因子がミオシンの持つATPase活性であり¹⁾, この酵素の生化学的に測定される活性値と組織化学的染色におけるpHに対する安定性の違いに基づき類

別される筋線維タイプ(速筋線維および遅筋線維)との間に密接な関係が存在すること¹⁵⁾が明らかとなり, スポーツの適性という面から筋に占める各筋線維タイプの分布比率, いわゆる筋線維組成が注目されるようになった。

1972年のGollnick et al.¹²⁾以来, 各競技種目選

1 Institute of Health and Sports Sciences, University of Tsukuba, Tsukuba, Ibaraki(305)

手の筋線維組成が報告され^{7),8),9),14),23)}, あるスポーツ種目で成功を収めるためには, そのスポーツの運動様式に適合した筋線維組成を持つことが, 多くの場合必要条件になることが示されてきた²³⁾. そして, ヒト¹⁾や動物^{21),22)}を用いたトレーニング実験および一卵性双生児を対象とした研究²⁴⁾から, これら一流競技選手にみられる特徴的な筋線維組成は, トレーニングといった後天的要因によって獲得されるのではなく, 持って生まれてきたもの, すなわち遺伝的要因に強く影響を受けることが一般に認められている.

しかしながら非生理的であるが, 協同筋切除^{3),29)}や電気刺激^{32),38)}などの方法を用い筋に極めて高い活動水準を与えることにより, 収縮特性の指標となる幾つかのパラメーター (筋線維組成, ミオシン分子種の分布など) に収縮速度の低減を示唆する変化がみられることが知られている. したがってこれまでのトレーニング実験においてそのような変化が観察されなかったのは, 用いられたトレーニングの質 (運動強度) または量 (1回の運動時間, トレーニング頻度およびトレーニング期間) のどちらか一方, あるいは両方が十分でなかったため, 収縮タンパクの合成を左右するほど速筋線維を刺激し得なかったためであろうと推察される.

そこで本研究は, 長時間に渡る激しい持久トレーニングによって生じる骨格筋における変化を, 組織化学的手法に加え, 二次元電気泳動法を用い分子レベルからの検討を試みようとするものである.

実験方法

1. 実験動物およびトレーニング方法

実験にはウィスター系雄ラット26匹を用いた. これらを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において, 2匹ずつ同一ケージ内で飼育した. また水と飼料 (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.

1週間の予備飼育の後, 4週齢より小動物用トレッドミル (夏目製作所製 KN・73) を用い, 予備

トレーニングを1週間行った. 予備トレーニングでは $25\text{m}/\text{min}$ の速度で30分まで走行させ, その走行成績と体重から以下の4群に分けた. トレーニング群としては, 8週間トレーニングを負荷する T8群 ($n=6$), 16週間トレーニングを負荷する T16群 ($n=6$) の2群を設けた. またそれぞれのコントロール群を C8群 ($n=6$) および C16群 ($n=8$) とし5週齢よりトレーニングを開始した.

表1にトレーニングプログラムを示した. $30\text{m}/\text{min}$ の速度で20分の走行 (傾斜 0°) から始め, 第4週目までは速度および走行時間を, それ以降は走行時間のみを漸増した. 第11週目からは, 120分の連続走行後, 60分の休息をはさみ残りの時間走行させた. 第13週目から最終週までの総走行時間は240分とした. また exhaustion に至り連続走行が不能となったラットには, 随時休息をおき規定の時間トレーニングさせた. なおトレーニング頻度は週5回であった.

2. 分析項目

体重の測定は, 毎週定期的にトレーニング前の同一時刻に行った. 最終トレーニング終了48時間後, エーテル麻酔下にて体長 (鼻先から尾の先までの長さ) を測定した. さらに両後肢からヒラメ

Table 1. Programs of progressive endurance training.

Age (wks)	Speed (m/min)	Duration (min)	T8	T16
5	30	20	↓	↓
6	30	30		
7	30	60		
8	40	60		
9	40	75		
10	40	90		
11	40	100		
12	40	120		
13	40	120		
14	40	120		
15	40	180		
16	40	210		
17	40	240		
⋮	⋮	⋮		
20	40	240		

Values are based on the final run for each week. Sessions were 5 times per week.

筋 (M. soleus; 以後 SOL と略す) および長指伸筋 (M. extensor digitorum longus; 以後 EDL と略す) を摘出し秤量した。原則として左脚を組織化学的分析に、右脚を電気泳動学的分析にあてた。

(1) 組織化学的分析

摘出した筋の筋腹付近を数 mm の厚さに横断し、液体窒素で冷却したイソペンタン中で急速凍結した。-20°C にセットしたクリオスタット中で厚さ10 μ m の連続横断切片を作製し、それらに Actomyosin ATPase 染色³⁰⁾および NADH-t²⁸⁾染色を施した。得られた標本の光学顕微鏡写真から、Peter et al.³¹⁾の分類にしたがい筋線維を SO (Slow-twitch, Oxidative), FOG (Fast-twitch, Oxidative, Glycolytic) および FG (Fast-twitch, Glycolytic) 線維に類別し、全横断面より筋線維成比を算出した。

(2) 電気泳動学的分析

骨格筋タンパクの変化について検討するために、一次元目に等電点電気泳動、二次元目に SDS ポリアクリルアミドゲル電気泳動とする二次元電気泳動法を Hirabayashi¹⁷⁾の方法にしたがい行っ

た。ゲルの染色にはクーマジープリリアントブルー染色を用いた。

得られた泳動パターンより、アクチン、ミオシン軽鎖 (Myosin Light Chain; 以後 LC と略す,) クレアチンキナーゼ (Creatine Kinase; 以後 CK と略す) の各成分を画像解析システム (NEC 社製 PC-8001MK II, 日本ビシーシステムズ社製 TV 写楽) により定量した。

実験結果

1. 体長, 体重および筋重量

表 2 に解剖時における体長, 体重および筋重量を示した。

体重はトレーニング期間を経るにつれトレーニング群とコントロール群との差が大きくなり、解剖時にはそれぞれのコントロール群と比べ、T8 群で 8.0% ($p < 0.05$), T16 群で 22.0% ($p < 0.01$) の低値を示した。体長も体重と同様の傾向にあり、T16 群に有意な差異 ($p < 0.01$) が認められた。また筋重量は 8 週間群 (T 8 群と C 8 群) では、トレーニング群において EDL の体重に対する相対

Table 2. Comparison of body weight, body length, and muscle weight in control and trained groups.

Group	N	Body Weight (g)	Body Length (cm)	Muscle Weight			
				M. soleus		M. EDL	
				(mg)	(mg/g B.W. $\times 10^{-3}$)	(mg)	(mg/g B.W. $\times 10^{-3}$)
C8	6	386.3 \pm 24.8	41.5 \pm 0.6	168.7 \pm 35.5	421.4 \pm 82.3	170.2 \pm 17.3	427.5 \pm 51.3
T8	6	355.3 \pm 14.6*	41.0 \pm 0.6	168.8 \pm 20.3	474.8 \pm 50.3	187.1 \pm 8.9	526.9 \pm 21.8**
C16	8	549.6 \pm 35.6	43.8 \pm 1.0	220.5 \pm 31.3	401.9 \pm 57.0	256.0 \pm 16.8	467.4 \pm 43.4
T16	6	428.5 \pm 25.9**	42.2 \pm 0.7**	216.7 \pm 17.6	522.1 \pm 41.8**	217.6 \pm 29.9**	512.4 \pm 67.5

Values are means \pm SD. * and ** denote statistically significant ($p < 0.05$ and $p < 0.01$, respectively) differences between C8 and T8, and C16 and T16.

Table 3. Comparison of relative muscle fiber composition (%) in control and trained groups.

Group	N	M. soleus		M. EDL		
		SO	FOG	SO	FOG	FG
C8	6	79.9 \pm 5.7	20.1 \pm 5.7	3.1 \pm 1.5	39.6 \pm 2.4	57.3 \pm 3.2
T8	6	85.8 \pm 6.0	14.2 \pm 6.0	4.0 \pm 1.9	48.4 \pm 6.4*	47.6 \pm 6.1**
C16	8	85.5 \pm 5.7	14.5 \pm 5.4	3.2 \pm 1.4	38.0 \pm 4.0	58.8 \pm 3.1
T16	6	91.8 \pm 2.7*	8.2 \pm 2.7*	3.8 \pm 1.2	45.7 \pm 3.4**	50.5 \pm 3.3**

Values are means \pm SD. * and ** denote statistically significant ($p < 0.05$ and $p < 0.01$, respectively) differences between C8 and T8, and C16 and T16.

値に有意な高値 ($p < 0.01$) が示された。一方16週間群 (T16群と C16群) では、トレーニング群において SOL の相対値に有意な高値 ($p < 0.01$) が EDL の絶対値に有意な低値 ($p < 0.01$) が認められた。

2. 筋線維構成比

表 3 に SOL および EDL の筋線維構成比を示した。

SOL では両トレーニング群ともにコントロール群と比べ SO 線維の占有率が高い傾向にあり、T16群に有意な差異 ($p < 0.05$) が認められた。一方 EDL では、SO 線維には有意な変化は認められなかったが、速筋線維のサブグループにはトレーニングによる変化がみられ、両トレーニング群ともに FOG 線維に高値が、FG 線維に低値が示され、いずれも統計的に有意であった。

3. ミオシン軽鎖 (LC)

図 1 に SOL および EDL の二次元電気泳動による泳動パターンを示した。本研究で用いた泳動法は Hirabayashi¹⁷⁾ の系によるものであるが、この方法は等電点、分子量ともに広範囲に渡る分離能を持つことに特徴がある。そのため全タンパクを枚挙したり、タンパク相互の結合を調べたりするのに適している。

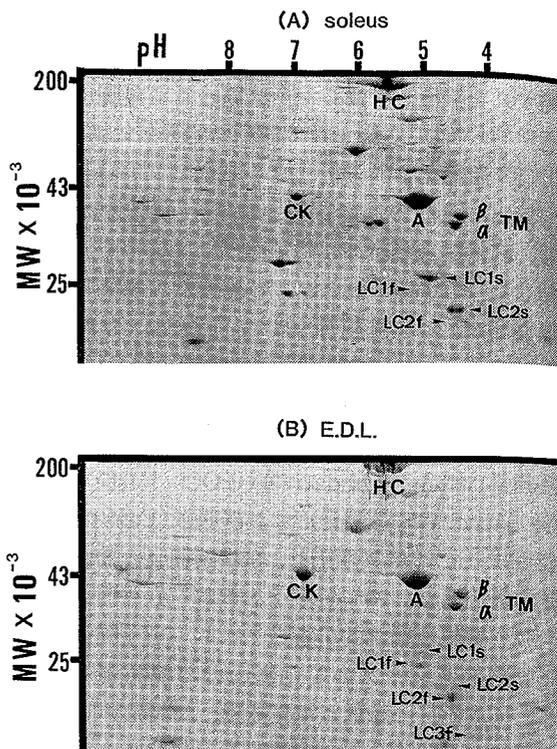


Fig. 1 Two-dimensional electrophoretic patterns of total myoproteins in *M. soleus* (A) and *M. extensor digitorum longus* (B). HC; Myosin heavy chain, A; Actin, CK; Creatine kinase, TM; Tropomyosin, LC; Myosin light chain.

Table 4. Relative distribution (%) of myosin light chain in *M. soleus*.

Group	N	LC1s	LC1f	LC2s	LC2f	LC3f
C8	6	43.1±3.6	4.7±3.3	41.2±3.2	9.8±3.5	1.2±2.5
T8	5	43.9±4.2	3.9±2.2	43.5±5.1	8.2±4.6	0.5±0.9
C16	5	49.0±4.3	3.4±3.3	43.1±3.9	4.3±3.5	0.2±0.3
T16	6	49.1±2.4	0.7±1.2	46.6±3.4	3.5±0.8	0.1±0.2

Values are means±SD.

Table 5. Relative distribution (%) of myosin light chain in *M. extensor digitorum longus*.

Group	N	LC1s	LC1f	LC2s	LC2f	LC3f
C8	6	3.6±2.3	30.1±4.6	4.2±3.0	43.7±4.8	18.4±6.3
T8	6	2.4±3.4	32.9±4.7	5.1±5.0	43.9±8.0	14.7±3.1
C16	8	0.9±0.8	32.1±3.9	2.5±2.1	46.4±4.2	18.1±2.9
T16	5	0.8±1.2	33.9±5.6	1.6±1.9	51.1±8.3	12.3±5.3*

Values are means±SD. * denotes statistically significant ($p < 0.05$) difference between C8 and T8, and C16 and T16.

表4および表5にSOLおよびEDLにおける各LCの重量比を示した。SOLではfast type LC (LC1f, LC2f, LC3f)はごく微量しか存在せず、特にLC3fについては全く検出されない例が全体の約4割を占めた。トレーニング群とコントロール群を比較すると、T8群、T16群ともにslow type LC (LC1s, LC2s)が増加、fast type LCが減少する傾向がみられたが、統計的に有意ではなかった(表4)。SOLとは対照的にEDLではslow type LCの占有率は極めて低かった。トレーニングにより著明な変化がみられた分子種(Isozyme)はLC3fであり、トレーニング群で減少傾向が示され、T16群とC16群との差異は有意($p < 0.05$)であった(表5)。

4. クレアチンキナーゼ (CK)

本研究では、筋湿重量1.5mg当たりのタンパクを電気泳動に供した。したがって理論的には、画像解析装置により求められた各タンパク重量の絶対値を比較検討することが可能となるはずである。しかし実際は、抽出液を注入する際の誤差や泳動中に失われるタンパク量が一定でないことなどに起因して、常に量的に安定したパターンが得られるわけではないこと、またゲルの染色濃度を厳密に規定することができないことなど、いくつかの問題点が生じた。そこでタンパクの量的変化の検討には、常に安定したスポットが得られたア

クチンに対する相対値を用いた。また収縮エネルギー獲得反応を触媒する酵素の量を問題にする場合、それらのアクチンに対する相対値は、筋原線維当りの量比をほぼ表すことになると考えられ、収縮要素の機能的特性を反映するであろう。

図2にアクチンに対するCKの重量比を示した。遅筋であるSOLと速筋であるEDLとでは顕著な差異が認められ、EDLの値はSOLの約2倍であった。トレーニングによる変化について検討すると、両筋のいずれのトレーニング群にもコントロール群と比べ低値を示す傾向がみられたが、SOLの16週間群でその差異は最も大きくC16群に対してT16群は約30%低い値($p < 0.01$)であった。

考 察

外因性あるいは内因性の刺激による骨格筋における変化を検討する場合、筋力、筋持久力といったマクロ的な視野からとらえようとする立場と、タンパク分子種の分布、基質の動態などのミクロ的な視野からとらえようとする立場とがあるが、前者の変化は各部分における後者の変化が総括的に顕在化した結果であると考えられる。そのような意味からは、これまでスポーツ科学の領域で広く行われてきた筋線維レベル(筋線維組成、筋線維横断面積など)での検討は両者の中間的な色合いが強い。本研究は持久トレーニングによる骨格筋における適応を、筋線維レベルに加え分子レベルから検討したことに特徴がある。

これまで持久トレーニングに起因して、有気的代謝能力が高進し、速筋線維のサブグループに移行が起ることは数多く報告されてきたが^{(1),(21),(22)}、速筋線維と遅筋線維との間の相互変換を認めた例は少なく、収縮タンパクは可塑性の低い構造物であると考えられている。

栄養因子、ホルモン因子など他の多くの要因も関与するものの⁽¹⁾、筋線維の特性は主としてそれを支配する運動神経細胞の興奮閾値、換言すれば筋線維自身の収縮活動の量によって決定されると考えられており、このことは何らかの理由で筋線維の活動量が増加すれば、速筋線維から遅筋

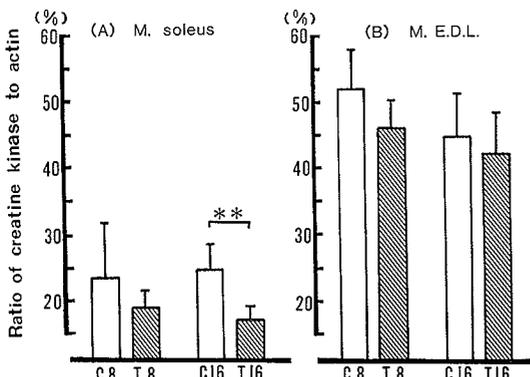


Fig. 2 Ratio of creatine kinase to actin in M. soleus (A) and M. extensor digitorum longus (B). Values plotted present means \pm S. D. ** denote significant ($p < 0.01$) differences between C8 and T8, and C16 and T16.

線維への移行が起ることを示唆するものである。事実 Heilman and Pette¹⁶⁾, Pette et al.³²⁾, および Brown et al.⁶⁾が示すように、速筋である前脛骨筋に電気刺激によって緊張的な収縮を負荷すると、速筋線維の全ての特性は slow type へとシフトする傾向にあり、それら一連の変化の中で収縮特性の規定因子であるミオシン分子種の移行は、代謝系、T システムおよび筋小胞体の変化に遅れて生じることが明らかになっている。また、生体内では運動強度の増加にともない、運動単位は S (Slow twitch), FR (Fast twitch resistant), および FF (Fast twitch fatigable) の順で動員されることが Walmsely et al.⁴⁰⁾によって報告されている。したがってこれらのことから、速筋線維を支配する運動単位 (FR, FF) の興奮閾値を超える運動強度で十分な時間収縮を繰り返すようなトレーニング様式を採用すれば、電気刺激のような非生理的な手段をとらなくても、可塑性の低い収縮タンパクを slow type へと変化させることができるであろうと類推される。

近年トレーニングによる遅筋線維の占有率あるいは slow type ミオシンの増加を認めた報告^{13), 18), 26), 35), 36), 37)}が相次いでなされたが、これらの報告で用いられたトレーニングは大きく2種類に分けられる。

第1は、Luginbuhl et al.²⁶⁾, Simoneau et al.^{36), 37)}などにみられる高強度(最大酸素摂取量を超える)のインターバル形式のトレーニングである。例えば Luginbuhl et al.²⁶⁾はラットに傾斜10度、55m/min の速度で2.5分の走行を1日4セット、10週間負荷したところ、遅筋線維の占有率に足底筋で6.8%, 外側広筋深層部で14.6%の増加をみており、この種のトレーニングでは相対的に多くの速筋線維が動員されるため、それらの一部が遅筋線維へと移行したのであろうと考察している。しかしながら運動量という観点からみると、10週間での総走行時間は多く見積っても

2.5分×4セット×50日=500分

であり、Pette et al.³²⁾が示すように1日に24時間の連続電気刺激を負荷した場合でさえ、ミオシン分子種の変化がみられるのに約3週間を要するこ

とから、そのような短い刺激時間で筋線維にタイプ移行が生じるとは考え難い。

第2は、Green et al.¹³⁾, Schantz et al.³⁵⁾および本研究において用いられたある程度の高い運動強度を保持しながら長時間に渡って運動を負荷するタイプのトレーニングである。

これまでラットを用いた持久的走トレーニングでは25~30m/min の走速度が多く用いられてきたが^{19), 21)}, 本研究ではそれらより運動強度の高い40m/min (86.8% $\dot{V}O_2$ max²⁾)を採用した。これはラットでは80% $\dot{V}O_2$ max 以上の運動強度で速筋線維の有氣的代謝能力に向上がみられたとする Dudley et al.¹⁰⁾に基づき、運動に際し多くの速筋線維が動員されるよう考慮したものである。そして、このような運動強度で従来の研究と比べ相対的に多くの時間トレーニングを行って初めて遅筋線維が増加した事実は、先に述べた組織化学的な筋線維タイプが収縮活動の絶対量に反映されるとする知見とよく一致する。

遅筋線維の占有率増加の要因としては、1) 速筋線維から遅筋線維へのタイプ変換、およびそれ以外には2) 遅筋線維の増殖、3) 速筋線維の退行性変性、がその可能性として挙げられるが、移行過程全てにおいて筋線維数は一定であること³²⁾, 電気刺激中の筋では slow type と fast type のミオシンが混在した筋線維が多くみられること³³⁾から、Jansson et al.²⁰⁾および Billeter et al.⁵⁾の提唱する

II b ⇔ II a ⇔ II c ⇔ I

の過程を経てタイプ変換したと一般に理解されている。しかし Maier et al.²⁷⁾はラビットの EDL に電気刺激を与えたところ、一部の FG 線維が退行し、変わって幼若タイプ(embryonic)ミオシン重鎖を有し酸化能力の高い筋線維がみられるようになったことを認め、遅筋線維の占有率増加が必ずしも全て1)の要因に起因するのではないと指摘している。

本研究では Green et al.¹³⁾の報告と一致して、T16群の SOL において SO 線維に約6%の増加が示されたが、LC の分布は slow type が増加する傾向にはあったものの、その変化は統計的に有

意には至らなかった。Staron and Pette³⁸⁾は活動水準が増加した筋においてタイプ移行した遅筋線維では LC1s, LC2s に加え、相当量の LC1f が混在していること、ならびにそれらの筋では正常なものとは異なり、Slow type LC のみで構成される遅筋線維が存在しないことを報告している。したがって fast type から slow type 方向へ変換が進行する場合、変化の比率は筋線維構成比より LC パターンのほうが小さいと考えられ、筋線維構成比にさえわずか 6% の変化しか示されず、さらに縦断的検索方法とは異なり別個の個体の比較である本研究では、LC パターンに著明な変化がみられなかったのは当然かと思われる。

Kugelberg²⁵⁾は等尺性収縮における time to peak tension に速筋線維で 15—27msec、遅筋線維で 28—40msec のレンジが認められることを、また Salmons and Henriksson³⁴⁾は電気刺激を与えられた速筋では、収縮速度、myosin ATPase 活性、筋小胞体のカルシウム取り込み能力など多くの点で典型的な遅筋である SOL より slow な特徴を有するようになることを指摘しており、これらは何れも組織化学的に同一の筋線維であってもその機能的・構造的特性は必ずしも同一ではないことを示すものである。本研究でみられた T16 群の SOL における CK の顕著な減少は (図 2)、この知見を支持する結果であると考えられる。すなわち速筋線維の CK 含有量が遅筋線維より高いことは SOL と EDL の比較から明かであるが、T16 群にみられる CK の約 30% もの減少が速筋線維のわずか 6% の減少にすべて起因するとは考えられない。ならびに 8 週間群では有意な差異が認められず、このような変化は長期間の持久トレーニングによって遅筋線維がさらに遅筋化したことを示唆するものと推察される。

一方 EDL では速筋線維と遅筋線維間に移行はみられなかったが、これまでの報告^{1), 21), 22)}と同様に代謝特性の変化 (表 3)、さらにそれに伴う LC3f の減少が認められた (表 5)。fast type ミオシンは LC の組み合わせから FM1 (LC2f, LC2f, LC3f, LC3f), FM2 (LC1f, LC2f, LC2f, LC3f), および FM3 (LC1f, LC1f, LC2f, LC2f) に類別

される。これら 3 種のミオシン間における機能的特性の差異については明確ではなかったが、近時 Thomason et al.³⁹⁾が検討を試み、myofibril ATPase 活性は FM1, FM 2, FM 3 の順で高いことを報告している。したがって表 5 にみられる LC3f の減少は、トレーニングによって EDL の速筋線維において FM1、ならびに myofibril ATPase 活性が減少したことを示唆する。また彼らは FM の分子種の分布は収縮時の機械的効率に影響し、収縮速度が速いほど、すなわち FM1 の占有率が高いほど効率に劣るであろうと考察しており、これにしたがえば LC3f (FM1) の減少は活動水準の増加にともない収縮効率を改善する必要性に応じた適応変化であると考えられる。

以上のことから、高強度持久トレーニングを量的に十分行うことにより骨格筋では slow type 分子種の合成が促進され、組織化学的な筋線維タイプにおいては、速筋線維のサブグループ間のみならず速筋線維から遅筋線維への移行が起こるであろうことが示唆された。

総 括

高強度持久トレーニングによる骨格筋の適応について検討する目的で、生後 5 週齢の Wistar 系雄ラットを T 8 群と T16 群の 2 群に分け、T 8 群には 8 週間、T16 群には 16 週間のトレッドミル走を負荷し、電気泳動的・組織化学的分析を行い、以下の結果を得た。

1. 筋線維組成は、長指伸筋では両トレーニング群に FG 線維の減少および FOG 線維の増加が、またヒラメ筋では T16 群に SO 線維の増加が認められた。

2. ミオシン軽鎖 (LC) は、ヒラメ筋では変化が認められなかった。一方長指伸筋では T16 群に LC3f の減少が示された。

3. クレアチンキナーゼは、ヒラメ筋より長指伸筋において高いこと、さらに T16 群のヒラメ筋にトレーニングによる減少が認められた。

これらのことより、高強度持久トレーニングを量的に十分行うことにより、速筋線維から遅筋線維へのタイプ移行が起り筋の収縮特性は slow

type へとシフトするであろうことが示唆された。

本研究は昭和60年度文部省科学費補助金・一般研究C・課題番号59580072(研究代表者:勝田 茂)によるものである

引用・参考文献

- 1) Anderson, P. and Henriksson, J., "Capillary supply of the quadriceps muscle of man: Adaptive response to exercise," *J. Physiol.*, 270: 677-90, 1977.
- 2) 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- $\dot{V}O_2$ の関係および $\dot{V}O_{2max}$ 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.
- 3) Baldwin, K.M., Valdez, V., Herrick, R.E., MacIntosh, A.M. and Roy, R.R., "Biochemical properties of overloaded fast-twitch skeletal muscle," *J. Appl. Physiol.*, 52: 467-72, 1982.
- 4) Bárány, M., "ATPase activity of myosin correlated with speed of muscle shortening," *J. Gen. Physiol.*, 50: 197-218, 1967.
- 5) Billeter, R., Heizmann, C.W., Howald, H. and Jenny, E., "Analysis of myosin light and heavy chain types in single human skeletal muscle fibers," *Eur. J. Biochem.*, 116: 389-95, 1981.
- 6) Brown, W.E., Salmons, S. and Whalen, R.G., "The sequential replacement of myosin subunit isoforms during muscle type transformation induced by long term electrical stimulation," *J. Biol. Chem.*, 258: 14686-92, 1983.
- 7) Costill, D.L., Daniels, J., Evans, W., Fink, W., Krahenbuhl, G. and Saltin, B., "Skeletal muscle enzymes and fiber composition in male and female track athletes," *J. Appl. Physiol.*, 40: 149-54, 1976.
- 8) Costill, D.L., Fink, W.J. and Pollock, M.L., "Muscle fiber composition and enzyme activities of elite distance runners," *Med. Sci. Sports*, 8: 96-100, 1976.
- 9) Coyle, E.F., Costill, D.L. and Lesmes, G.R., "Leg extension power and muscle fiber composition," *Med. Sci. Sports*, 11: 12-15, 1979.
- 10) Dudley, G.A., Abraham, W.M. and Terjung, R.L., "Influence of exercise intensity and duration on biochemical adaptations in skeletal muscle," *J. Appl. Physiol.*, 53: 844-50, 1982.
- 11) Gambke, B., Lyons, G.E., Haselgrove, J., Kelly, A. M. and Rubinstein, N.A., "Thyroidal and neural control of myosin transitions during development of rat fast and slow muscles," *FEBS Lett.*, 156: 335-39, 1983.
- 12) Gollnick, P.D., Armstrong, R.B., Saubert IV, C.W., Piehl, K. and Saltin, B., "Enzyme activity and fiber composition in skeletal muscle of untrained and trained men," *J. Appl. Physiol.*, 33: 312-19, 1972.
- 13) Green, H.J., Klug, G.A., Reichmann, H., Seedorf, U., Wiehrer, W. and Pette, D., "Exercise-induced fibre type transitions with regard to myosin, parvalbumin, and sarcoplasmic reticulum in muscles of the rat," *Pflügers Arch.*, 400: 432-38, 1984.
- 14) Green, H.J., Thomson, J.A., Daub, W.D., Houston, M.E. and Ranney, D.A., "Fiber composition, fiber size and enzyme activities in vastus lateralis of elite athletes involved in high intensity exercise," *Eur. J. Appl. Physiol.*, 41: 109-17, 1979.
- 15) Guth, L. and Samaha, F.J., "Qualitative differences between actomyosin ATPase of slow and fast mammalian muscle," *Exp. Neurol.*, 25: 138-52, 1969.
- 16) Hielmann, C. and Pette, D., "Molecular transformations in sarcoplasmic reticulum of fast-twitch muscle by electro-stimulation," *Eur. J. Biochem.*, 93: 437-46, 1979.
- 17) Hirabayashi, T., "Two-dimensional gel electrophoresis of chicken muscle proteins with agarose gels in the first dimension," *Analyt. Biochem.*, 117: 443-51, 1981.
- 18) Howald, H., Hoppeler, H., Claassen, H., Mathieu, O. and Straub, R., "Influences of endurance training on the ultrastructural composition of the different muscle fiber types in humans," *Pflügers Arch.*, 403: 369-76, 1985.
- 19) 石原昭彦・勝田 茂・藤田紀盛「持久性トレーニングが神経、筋組織の組織化学的特性におよぼす影響について」*体育学研究*, 28: 215-25, 1983.
- 20) Jansson, E., Sjödin, B. and Tesch, P., "Changes in muscle fibre type distribution in man after physical training: A sign of fibre type transformation? *Acta Physiol. Scand.*, 104: 235-37, 1978.
- 21) 勝田 茂・金尾洋治・満園良一「トレーニング効果から見た持久トレーニングの量的限界に関する組織化学的研究」*デサントスポーツ科学*, 5: 213-20, 1984.
- 22) 勝田 茂・大森 肇・宮田浩文「発育期におけるパワースプリント・トレーニングの適時性に関する研究」*体力科学*, 34: 39-48, 1985.
- 23) 勝田 茂・和田正信「筋線維組成と運動競技適性」*デサントスポーツ科学*, 7: 34-43, 1986.
- 24) Komi, P.V. and Karlsson, J., "Physical performance, skeletal muscle enzyme activities and fiber types in monozygous and dizygous twins of both sexes," *Acta Physiol. Scand. Suppl.*, 462, 1979.
- 25) Kugelberg, E., "Adaptive transformation of rat soleus motor units during growth," *J. Neurol., Sci.*, 27: 269-89, 1976.
- 26) Luginbuhl, A.J., Dudley, G.A. and Staron, R.S., "Fiber type changes in rat skeletal muscle after

- intense interval training," *Histochemistry*, 81 : 55—58, 1984.
- 27) Maier, A., Gambke, B. and Pette, D., "Degeneration-regeneration as a mechanism contributing to the fast to slow conversion of chronically stimulated fast-twitch rabbit muscle," *Cell Tissue Res.*, 244 : 635—43, 1986.
- 28) Nachlas, M.M., Walker, D.G. and Seligman, M., "A histochemical method for the demonstration of diphosphopyridine nucleotide diaphorase," *J. Biophysic. Biochem. Cytol.*, 4 : 29—43, 1958.
- 29) Oakley, C.R. and Gollnick, P.D., "Conversion of rat muscle fiber types: A time course study," *Histochemistry*, 83 : 555—60, 1985.
- 30) Padykula, H.A. and Herman, E., "The specificity of the histochemical method for adenosine triphosphatase," *J. Histochem. Cytochem.*, 3 : 170—95, 1955.
- 31) Peter, J.B., Barnard, R.J., Edgerton, V.R., Gillespie, A. and Stempel, K.E., "Metabolic profiles of three fiber types of skeletal muscle in guinea pigs and rabbits," *Biochemistry*, 11 : 2627—33, 1972.
- 32) Pette, D., Müller, W., Leisner, E. and Vrbová, G., "Time dependent effects on contractile properties, fibre population, myosin light chains and enzymes of energy metabolism in intermittently and continuously stimulated fast twitch muscles of rabbit," *Pflügers Arch.*, 364 : 103—12, 1976.
- 33) Pette, D. and Schnez, U., "Coexistence of fast and slow type myosin light chains in single muscle fibres during transformation as induced by long term stimulation," *FEBS Lett.*, 83 : 128—30, 1977.
- 34) Salmons, S. and Henriksson, J., "The adaptive response of skeletal muscle to increased use," *Muscle & Nerve*, 9 : 94—105, 1985.
- 35) Schantz, P., Billeter, R., Henriksson, J. and Jansson, E., "Training-induced increase in myofibrillar ATPase intermediate fibers in human skeletal muscle," *Muscle & Nerve*, 5 : 628—36, 1982.
- 36) Simoneau, J.A., Lortie, G., Boulay, M.R., Marcotte, M., Thibault, M.C. and Bouchard, C., "Human skeletal muscle fiber type alteration with high-intensity intermittent training," *Eur. J. Appl. Physiol.*, 54 : 250—53, 1985.
- 37) Simoneau, J.A., Lortie, G., Boulay, M.R., Marcotte, M., Thibault, M.C. and Bouchard, C., "Inheritance of human skeletal muscle and anaerobic capacity adaptation to high-intensity intermittent training," *Int. J. Sports Med.*, 7 : 167—71, 1986.
- 38) Staron, R.S., Gohlsch, B. and Pette, D., "Myosin polymorphism in single fibers of chronically stimulated rabbit fast-twitch muscle," *Pflügers Arch.*, 408 : 444—50, 1987.
- 39) Thomason, D.B., Baldwin, K.M. and Herrick, R.E., "Myosin isozyme distribution in rodent hindlimb skeletal muscle," *J. Appl. Physiol.*, 60 : 1923—31, 1986.
- 40) Walmsley, B., Hodgson, J.A. and Burke, R.E., "Forces produced by medial gastrocnemius and soleus muscles during locomotion in freely moving cats," *J. Neurophysiol.*, 41 : 1203—16, 1978.