

=原 著 =

ラット腓腹筋外側部表層のミオシン重鎖アイソフォーム 構成に及ぼす持久性走トレーニングの影響 — 単一筋線維での検討 —

辻 本 尚 弥¹ 平 野 朋 枝² 鈴 木 英 樹³ 春 日 規 克³

Effect of Endurance Running Training on Myosin Heavy Chain Isoform
Composition in Superficial Portion of Rat Lateral Gastrocnemius Muscle.
— Examination of Single Fiber —

Hisaya TSUJIMOTO, Tomoe HIRANO, Hideki SUZUKI, and Norikatu KASUGA

Abstract

The effect of endurance running training on the myosin heavy chain (MyHC) isoform composition was investigated in the 19-week-old female Fischer344 rats. Animals were divided into two groups: sedentary (S; N=7) or endurance running training (E; N=6) group. The rats of group E were trained by treadmill running (30m/min, 60min/day, 5days/wk and 8 wks). The gastrocnemius muscles (GAS), the heart and the perirenal adipose tissue (PERI) were removed and weighted. The single fibers were dissected from superficial portion of lateral GAS. The single fiber type was determined by MyHC composition.

The GAS weight and the relative GAS weight of group E were significantly higher than group S. The heart weight and the relative heart weight of group E were significantly higher than group S. On the other hand, The PERI weight and the relative PERI weight of group E were significantly lower than group S. The mean cross sectional area and succinate dehydrogenase activity of each typed fiber were no significant difference in each group. In the composition of single fiber, the pure (IIB or IID) and hybrid (IIB+D or IID+B) fiber was no statistically difference between two groups.

These results indicate that endurance running training causes the increase of muscle and heart weight, but dose not clear effect on the composition of single fiber in GAS.

Key words : Endurance running training, Myosin heavy chain, F344 female rat,
Single fiber, Gastrocnemius muscle

結 言

持久性走トレーニングは骨格筋において、毛細血管密度、ミオグロビン量、ミトコンドリア量の増加

や酸化系酵素活性の上昇、筋線維の肥大、筋線維タイプの移行などの様々な変化を引き起こすことが報告されている¹⁾⁻⁵⁾。

これまで我々も持久性走トレーニングによる骨格

1 久留米大学 健康・スポーツ科学センター

2 岐阜聖徳学園大学 短期大学部

3 愛知教育大学

筋への影響について、主要な収縮蛋白質であるミオシンの重鎖成分に注目して、実験動物を用いて検討してきた⁶⁾⁻⁸⁾。その結果、持久性走トレーニングにより、ラット下肢の前脛骨筋や足底筋のミオシン重鎖 (Myosin heavy chain; MyHC) アイソフォーム構成比において、タイプ IIb MyHC の減少と、タイプ IId あるいは IIa MyHC の相対的な増加が引き起こされることを報告した。このように持久性走トレーニングによる全筋レベルでの MyHC アイソフォーム構成比の変化を観察した場合には、速筋タイプ MyHC のサブタイプ間で移行が観察されている。

また、運動刺激など活動様式の変化に対して単一筋線維内の MyHC アイソフォーム合成に変化が起こった場合、単一筋線維内に数種類のアイソフォームが存在するハイブリッド線維を増加させると考えられている⁹⁾⁻¹³⁾。過去の報告では、持久性走トレーニングにより速筋線維のサブタイプ間で移行が起こること⁶⁾⁻⁸⁾、速筋タイプの MyHC アイソフォームの変化を引き起こしやすいことが知られている⁶⁾⁻⁸⁾。このことからタイプ移行の過程では、速筋型の筋線維内にハイブリッドファイバーの増加することが推察される。

そこで、本研究は組織化学的にタイプ IIB および IID のみからなる腓腹筋外側部表層¹⁴⁾¹⁵⁾の単一筋線維構成比の変化から持久性走トレーニングの影響を検討した。

方 法

実験には19週齢の Fischer 344系雌ラットを用いた。対照群 (sedentary; S群) と8週間の持久性走トレーニングを行った群 (endurance running training; E群) を設けた。実験動物は昼夜逆転した12時間の明暗サイクルで、室温 22 ± 1 、湿度 $60 \pm 5\%$ の環境下で飼育した。餌は固形飼料 (日本クレア: CE-2) を用い、飲水は自由摂取とした。予め群間の体重がほぼ同一になるように10週齢時にラットを2群に分けた。E群には持久性運動として、実験動物用トレッドミルを用いた走トレーニングを分速30mで1日1時間、週5日行った。トレーニングは1週間の予備トレーニング期間を設けた後、19週齢に達するまで8週間行った。なお、実験動物の取り扱いについては、「実験動物の飼養及び保管等に関する基準」に沿って行った¹⁶⁾。トレーニング終了後、ラットの体重を計測、ペントバルビタール溶液にて麻酔し断頭屠殺した。その後直ちに腓腹筋、心臓および腎周囲脂肪

組織を摘出し重量を測定した。腓腹筋は左脚を組織化学的分析に、右脚を単一筋線維の摘出・分析に供した。各組織の摘出後、左脚腓腹筋をただちに液体窒素により冷却したイソペンタン中で瞬間凍結した。凍結組織は組織化学的分析を行うまで-60の冷凍庫内で保存した。次に、実体顕微鏡下で弛緩溶液中にて右脚腓腹筋外側部表層より無作為に単一筋線維を抽出し摘出した。単一筋線維は変性剤を添加し、室温(約20)にて20分以上静置して可溶化し変性させ電気泳動用サンプルとした。MyHC アイソフォームの分離は、SDS存在下の電気泳動法 (SDS-PAGE) にて分離を行った¹⁷⁾。泳動はマイクロスラブ電気泳動装置 (KS 8020型: マリソル) を用いて行った。泳動は変性サンプル5 μ lを泳動溝にのせ開始した。濃縮ゲル中は50V、マーカー色素が完全に分離ゲルに入ってから150Vで行った。泳動時間はマーカー色素が分離ゲルに入ってから15時間とした。泳動後ゲルは銀染色 (銀染色キットワコー: 和光純薬) を施しタンパク質を可視化した。MyHC アイソフォームの同定は、全ての MyHC アイソフォームを含むように腓腹筋と横隔膜筋、ヒラメ筋より抽出し調整された粗ミオシン混合溶液を、被験溶液と同じスラブゲルの他列に同時に流して得られたパターンの移動距離を規準として行った¹⁷⁾。電気泳動後、単一筋線維は MyHC アイソフォームを基本として4タイプ (IIB, IIB+D, IID+B, IID) に分類した¹⁷⁾。

組織化学的染色を行うために筋組織から、-20に保たれたマイクローム (CM 1850: LEICA) 内で厚さ10 μ mの連続切片を作成した。筋線維のコハク酸脱水素酵素 (Succinate dehydrogenase; SDH) 活性と横断面積の測定は Blancoら¹⁸⁾ および Martinら¹⁹⁾の方法に従い行った。酵素活性の分析は明瞭な画像が得られた染色切片のみを行った (S群N=4, E群N=4)。反応基質を含む溶液と含まない溶液で染色したそれぞれの染色切片を規定の光源強度で550nmの励起波長下で顕微鏡を介し CCDカメラ (CE411:Elmo) を用いて、256階調のグレイスケール画像としてパーソナルコンピュータ (Power Macintosh 6100/66:Apple) に取り込んだ。取り込んだ画像は、画像処理ソフト (NIH Image Ver. 1.61) を用いて横断面積と平均染色強度を測定した。平均染色強度は光学的濃度 (Optical Density; O.D.) とグレイスケールとの関係式を導き変換した。平均染色強度と光学的濃度の関係式は、筋染色切片の画像取り込み時と同条件下で、光学的濃度が明記されたステップタブ

レット (405ST146: Kodak) の画像を取り込み一次回帰により求めた。筋線維の酵素活性値は各染色時間で除した値で示した (O.D./min)。酵素活性と横断面積の測定は腓腹筋外側部表層より無作為に選定した部位より、各筋線維タイプ毎に約30本の筋線維を抽出し行った。筋線維タイプの同定は Myosin A TPase染色 (ブレインキュベーション, pH 10.3) にて、タイプIIB 及びタイプIID線維の2タイプに分類した²⁰⁾。

統計学的な検定は StatView-J 5.0(SAS Institute Inc.)を用いて行った。両群の各測定項目の比較には対応のない t 検定を用いた。MyHC 構成比の分析は²⁾検定にて行った。全ての検定において有意水準は5% (p<0.05) とした²¹⁾。

結 果

トレーニング終了後の体重、腓腹筋重量および相対的筋重量を平均値と標準誤差によりTable 1 に示した。最終体重は両群間で有意な差はみられなかった。腓腹筋の筋重量および相対的筋重量ではE群がS群に比べて高値を示し、体重を負荷とする走運動のトレーニング効果が認められた。

Table 2 には心重量、腎周囲脂肪組織重量、およびそれらの体重に対する相対値を平均値と標準誤差により示した。心重量および相対的心重量において

Table 1 Body weight and the gastrocnemius muscle weight in each group

Groups (Number)	Sedentary (7)	Endurance(6)
Body weight (g)	174 ± 2	179 ± 2
GAS weight (mg)	871 ± 16	947 ± 11 *
Relative GAS weight (mg)	2.95 ± 0.05	5.28 ± 0.04 *

Values are expressed as mean ± SEM
* : Significant difference from the value at control(p<0.05)
GAS : gastrocnemius muscle

Table 2 Tissue weight in each group

Groups (Number)	Sedentary (7)	Endurance(6)
Heart weight (mg)	452 ± 19	541 ± 6 *
PERI weight (mg)	7070 ± 351	5518 ± 255 *
Relative heart weight (mg)	2.60 ± 0.11	3.02 ± 0.05 *
Relative PERI weight (mg)	40.5 ± 1.8	31.0 ± 1.4 *

Values are expressed as mean ± SEM
* : Significant difference from the value at control(p<0.05)
PERI : perirenal adipose tissue

E群がS群に比べて高値を示し、持久性走トレーニングの結果、循環器系の発達を引き起こしたことが示された。また腎周囲脂肪組織重量および相対的腎周囲脂肪組織重量においては、E群がS群に比べて低値を示し、持久性走トレーニングにより体脂肪蓄積が抑制された。

次に、各筋線維タイプの筋線維横断面積と組織化学的に測定された SDH 活性を平均値と標準誤差によりTable 3 に示した。筋線維横断面積はIIB線維がIID線維に比べ両群とも高値を示した。両タイプの筋線維横断面積では、両群とも30%以上の断面積の増加があるがばらつきも多く、有意なトレーニング効果は認められなかった。SDH 活性値は IID 線維が IIB 線維に比べ両群とも高値を示し、両群間で有意な差はみられなかった。

Fig. 1 には MyHC アイソフォームにより分類した単一筋線維の構成比を示した。S群では分析に供した182本中、IIB MyHC のみを含むピュア IIB 線維が97本(53.2%)、IIB MyHC に IId を含むハイブリッド線維が56本(30.8%)、IId MyHC のみを含むピュア IID 線維の割合は16本(7.2%)、IId MyHC にIIBを含むハイブリッド線維の割合は13本(8.8%)であった。E群では分析に供した171本中、IIB MyHC のみを含むピュアIIB線維が84本(49.1%)、IIB MyHC に IId を含むハイブリッド線維が64本(37.5%)、IId MyHC のみを含むピュア IID 線維の割合は12本(6.4%)、IId MyHC にIIBを含むハイブリッド線維の割合は11本(7.0%)であった。しかし、MyHC アイソフォームにより分類した単一筋線維の構成比には両群間で有意な差はみられなかった。

Table 3 Mean cross sectional area and succinate dehydrogenase activity in each typed fiber

Groups (Number)	Sedentary (4)	Endurance (4)
Mean cross sectional area (μ m ²)		
Type IIB	3348 ± 228	4264 ± 350
Type IID	1514 ± 50 †	1905 ± 234 †
Succinate dehydrogenase activity (Δ O.D./min × 10 ⁻³)		
Type IIB	47 ± 3.2	44 ± 3.7
Type IID	55 ± 2.4 †	52 ± 5.4 †

Values are expressed as mean ± SEM
† : Significant difference from the value in type IIB

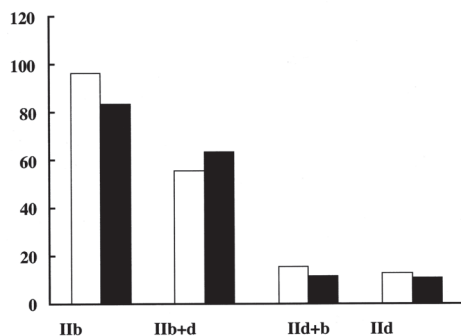


Fig.1 Frequency distribution of single fiber classified according to myosin heavy chain isoform expression in each group

(□ - Control, ■ - Endurance)

考 察

本研究では骨格筋や心臓の重量において持久性走トレーニングの効果がみられたが、MyHC アイソフォームにより分類した単一筋線維の構成比に変化はみられなかった。

腓腹筋重量については、Fitzsimonsら²²⁾及び辻本ら²³⁾は持久性走トレーニングの結果、トレーニング群で高値を示したと報告している。心筋重量についても、Schluter and Fitts²⁴⁾、Pansarasaら²⁵⁾及びNutterら²⁶⁾が持久性走トレーニングによる増加を報告している。これら組織重量の増加は本研究においても観察され、本研究で用いたトレーニングは実験動物に対して効果がみられたと考えられる。また脂肪組織重量については、Askewら²⁷⁾、Friedmanら²⁸⁾およびSaldanha Aokiら²⁹⁾が持久性走トレーニングにより低値を示すと報告している。Nutterら²⁶⁾は持久性走トレーニングで体脂肪の沈着が抑制されることを報告しており、本研究で脂肪重量が低値を示したこともトレーニング効果のひとつと考えられる。

本研究では腓腹筋外側部表層を被験部位として用いている。本研究の予備実験として、走運動時の腓腹筋外側部表層の筋線維の動員を推定するため、同部位の筋グリコーゲン含量を生化学的に測定した。その結果、走行前値と比べ60分の走行後に有意に低値を示した(未発表データ)。勝田ら³⁰⁾は組織化学的手法を用い、ラット腓腹筋の表層部において持久性走運動により筋グリコーゲン減少がみられる筋線維が観察されるものの、深層部に比べて顕著ではなかったと報告している。一方、常田ら³¹⁾は筋電図記録よ

りラットの走運動時に腓腹筋が動員されていることを示している。これらのことから本研究の被験部位の筋線維は、走運動時に動員はされているが、深層部ほどではないと考えられる。このことは、筋線維タイプ別のSDH活性の結果からも推察される。酸化系酵素活性は持久性走トレーニングにより高まる事が報告されている³²⁾³³⁾。本研究では筋線維タイプ別のSDH活性値に両群間で有意な差は認められず、被験部位の個々の筋線維がトレーニング時に動員されていたかについては明確な証拠を提出することはできなかった。この被験部位は組織化学的に解糖系優位なタイプI Ibおよび解糖・酸化両系が優位なI Idの2種類のみからなり¹⁴⁾¹⁵⁾、加齢・運動などによる速筋線維内サブグループの典型的变化をとらえるモデルとしては重要な部位と考えられる。そのため持久性走運動時のこの部位の筋線維個々の動員についてはさらなる検討が必要と考えられる。

腓腹筋のミオシン構成比に対する持久性走トレーニングの影響について、Sullivanら³⁴⁾は若齢期のラットにおいてタイプI Iaの増加を報告している。Fitzsimonsら²²⁾は腓腹筋内側部白色部位で走トレーニングによるミオシンアイソザイムFM 3の減少を報告している。Wahrmannら³⁵⁾は腓腹筋外側部で走トレーニングにより、タイプI Ibに変化はみられないものの、タイプI Idの減少とI Iaの増加を報告している。さらにPansarasaら²⁵⁾は腓腹筋表層部位で走トレーニングにより、タイプI Ibの減少とスロータイプであるタイプI Iの増加を報告している。一方、Wahrmannら³⁶⁾は腓腹筋外側部では走トレーニングによりMyHC アイソフォーム構成比に変化はみら

れないと報告している。これらの先行研究において走トレーニングによる MyHC アイソフォーム構成比への影響については、その効果の有無及び変化の傾向について明確な結論が得られていない。これは研究に用いられた実験動物や飼育環境、走トレーニング条件などの違いによるのではないかと考えられる。特に、走トレーニング条件が違ふことによる被験部位の筋線維の動員が異なることは、トレーニング効果に影響する要因のひとつだと思われる。

本研究と同様な方法で MyHC により分類された単一筋線維構成比での変化については、Schluter and Fitts²⁴⁾ は 2 時間の持久性走トレーニングによりタイプ IIX (IID) 線維及びタイプ IIx/IIb MyHC と IIb MyHC を含むハイブリッド IIB+X(D) 線維の割合が増加したと報告している。また、我々は自発走のように多くの筋線維が動員されると考えられる高強度で高頻度な走運動をくり返した場合、本研究と同様の被験部位において、MyHC アイソフォームにより分類した単一筋線維構成比に変化がみられたことを示した¹⁷⁾。本研究では腓腹筋外側部表層の MyHC アイソフォームにより分類した単一筋線維構成比に対する持久性走トレーニングの影響はみられなかった。本研究では 1 時間の submaximal な走運動をトレーニングとして用いている。Schluter and Fitts²⁴⁾ らの結果との違いは、走トレーニングの時間の違いによる筋線維の動員が異なっただけではないかと思われるが、被験部位の個々の筋線維の動員が明確でないためその要因については不明である。しかし、Table 1 に示すようにトレーニング後には筋重量の増大が観察された。トレーニングにともなう筋重量の増大率は 109% であるが、筋線維の肥大率はタイプ IIB では 127%、タイプ IID では 126% であり、腓腹筋全体のボリューム増加より表層部の両タイプの肥大が上回っていた可能性も考えられる。肥大率が両タイプとも高かったにもかかわらず、筋線維の肥大には有意な差は得られなかった。このことは個々の筋線維断面積のばらつきが原因であると考えられる。特に筋線維の横断面積の変動係数をみた場合、IIB 線維の S 群で 16.6%、E 群のそれも 16.5% とほぼ等しい。しかし、IID 線維では S 群で 6.6% であるのに対して、E 群のそれは 24.6% とほぼ 4 倍になっている。このことは本実験で注目した腓腹筋被験部位は、走トレーニングに対して盛んに活動参加をした筋線維と、さほど活動に加わらなかった線維が混在した部位であった可能性を示すものである。この

ことにより、Fig. 1 に示す MyHC アイソフォームにより分類された単一筋線維構成比にトレーニング前後の違いが現れなかった、あるいは過去の報告と異なる結果が得られた可能性も考えられた。

本研究では腓腹筋外側部表層の MyHC アイソフォームにより分類した単一筋線維構成比に変化はみられなかった。速筋の変化をとらえる重要なモデル部位と考えられることから、この部位の筋線維の動員を明確にすることと、さらに分析に供する単一筋線維サンプル数の増加が検討課題として考えられた。

引用文献

- 1) Baldwin KM, Haddad F. Effects of different activity and inactivity paradigms on myosin heavy chain gene expression in striated muscle. *J Appl Physiol.* 2001 Jan; 90(1): 345-57.
- 2) Booth FW, Thomason DB. Molecular and cellular adaptation of muscle in response to exercise: perspectives of various models. *Physiol Rev.* 1991 Apr; 71(2): 541-85.
- 3) Pette D. Training effects on the contractile apparatus. *Acta Physiol Scand.* 1998 Mar; 162(3): 367-76.
- 4) Holloszy JO, Booth FW. Biochemical adaptations to endurance exercise in muscle. *Annu Rev Physiol.* 1976; 38:273-91.
- 5) 的場秀樹, 森田俊介, 杉浦宗夫. 骨格筋の筋線維タイプと適応変化. *日本運動生理学雑誌* 1995; 2(2): 127-42.
- 6) 辻本尚弥, 鈴木英樹, 春日規克. 走及びジャンプトレーニングの前脛骨筋に対する効果. *名古屋経済大学・市邨学園短期大学 自然科学研究会誌* 1994; 29(1): 5-18.
- 7) 辻本尚弥, 鈴木英樹, 春日規克, 石河利寛. 走及びジャンプトレーニングによるラット骨格筋ミオシン重鎖アイソフォーム組成の変化. *体力科学* 1995; 44(1): 97-104.
- 8) 辻本尚弥, 鈴木英樹, 平野朋枝, 西沢富江, 小坂井留美, 山下晋, 春日規克. ラット骨格筋に対するトレーニング期間の違いによる影響. *東海保健体育科学* 1996; 18: 1-8.
- 9) Bottinelli R. Functional heterogeneity of mammalian single muscle fibres: do myosin isoforms tell the whole story? *Pflugers Arch.* 2001 Oct; 443(1): 6-17.

- 10) Parry DJ. Myosin heavy chain expression and plasticity: role of myoblast diversity. *Exerc Sport Sci Rev*. 2001 Oct; 29(4): 175-9.
- 11) Pette D, Staron RS. Transitions of muscle fiber phenotypic profiles. *Histochem Cell Biol*. 2001 May; 115(5): 359-72.
- 12) Staron RS, Johnson P. Myosin polymorphism and differential expression in adult human skeletal muscle. *Comp Biochem Physiol B*. 1993 Nov; 106(3): 463-75.
- 13) Stephenson GM. Hybrid skeletal muscle fibres: a rare or common phenomenon? *Clin Exp Pharmacol Physiol*. 2001 Aug; 28(8): 692-702.
- 14) Delp MD, Duan C. Composition and size of type I, IIA, IID/X, and IIB fibers and citrate synthase activity of rat muscle. *J Appl Physiol*. 1996 Jan; 80(1): 261-70.
- 15) Rosser BW, Norris BJ, Nemeth PM. Metabolic capacity of individual muscle fibers from different anatomic locations. *J Histochem Cytochem*. 1992 Jun; 40(6): 819-25.
- 16) 総理府内閣総理大臣官房管理室 実験動物飼育保管研究. 実験動物の飼養及び保管等に関する基準の解説. 1版. 東京: ぎょうせい, 1980.
- 17) 辻本尚弥, 平野朋枝, 鈴木英樹, 春日規克. ラット腓腹筋外側部単一筋線維のミオシン重鎖アイソフォーム構成に及ぼす自発走の影響. 久留米大学健康・スポーツ科学センター研究紀要 2003 Dec; 11: 39-44.
- 18) Blanco CE, Sieck GC, Edgerton VR. Quantitative histochemical determination of succinic dehydrogenase activity in skeletal muscle fibres. *Histochem J*. 1988; 20(4): 230-43.
- 19) Martin TP, Edgerton VR, Grindeland RE. Influence of spaceflight on rat skeletal muscle. *J Appl Physiol*. 1988; 65(5): 2318-25.
- 20) 辻本尚弥, 鈴木英樹, 平野朋枝, 山内秀樹, 春日規克. ラット腓腹筋外側部表層の筋線維形態に及ぼす自発走トレーニングの影響. 久留米大学比較文化研究 2003; 28: 141-51.
- 21) 森昭昭, 吉田寿夫. 心理学のためのデータ解析テクニカルブック. 1版, 京都: 北大路書房, 1990.
- 22) Fitzsimons DP, Diffie GM, Herrick RE, Baldwin KM. Effects of endurance exercise on isomyosin patterns in fast- and slow-twitch skeletal muscle. *J Appl Physiol*. 1990 May; 68(5): 1950-5.
- 23) 辻本尚弥, 鈴木英樹, 春日規克. ラット下肢骨格筋に対する発育期より開始したトレーニングの影響. 久留米大学保健体育センター研究紀要 1997; 5: 29-35.
- 24) Schluter JM, Fitts RH. Shortening velocity and ATPase activity of rat skeletal muscle fibers: effects of endurance exercise training. *Am J Physiol*. 1994 Jun; 266(6 Pt 1): C1699-73.
- 25) Pansarasa O, D'Antona G, Gualea MR, Marzani B, Pellegrino MA, Marzatico F. "Oxidative stress": effects of mild endurance training and testosterone treatment on rat gastrocnemius muscle. *Eur J Appl Physiol*. 2002 Oct; 87(6): 550-5.
- 26) Nutter DO, Priest RE, Fuller EO. Endurance training in the rat. I. Myocardial mechanics and biochemistry. *J Appl Physiol*. 1981 Oct; 51(4): 934-40.
- 27) Askew EW, Barakat H, Kuhl GL, Dohm GL. Response of lipogenesis and fatty acid synthetase to physical training and exhaustive exercise in rats. *Lipids*. 1975 Aug; 10(8): 491-6.
- 28) Friedman JE, Ferrara CM, Aulak KS, Hatzoglou M, McCune SA, Park S, Sherman WM. Exercise training down-regulates ob gene expression in the genetically obese SHHF/Mcc-fa(cp) rat. *Horm Metab Res*. 1997 May; 29(5): 214-9.
- 29) Saldanha Aoki M, Rodriguez Amaral Almeida AL, Navarro F, Bicudo Pereira Costa-Rosa LF, Pereira Bacurau RF. Carnitine supplementation fails to maximize fat mass loss induced by endurance training in rats. *Ann Nutr Metab*. 2004; 48(2): 90-4.
- 30) 勝田茂, 志手典之, 石原昭彦, 田中守. 間欠的スプリント走および持久走時における拮抗筋線維の動員様式. *J.J.Sports Sci*. 1984; 3(1): 86-90.
- 31) 常田真樹, 関和彦, 成澤三雄. ラットの歩行速度と下肢筋群の活動様式との関係. *体力科学* 1995; 44(6): 608.
- 32) 鈴木英樹, 春日規克, 内藤久士, 山内秀樹, 辻本尚弥, 石河利寛. 老齢期の骨格筋における持久性走運動の有効性の検討. *デサントスポーツ科学* 1995; 16: 124-30.

- 33) Sanchez J, Bastien C, Monod H. Enzymatic adaptations to treadmill training in skeletal muscle of young and old rats. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol*. 1983; 52(1): 69-74.
- 34) Sullivan VK, Powers SK, Criswell DS, Tumer N, Larochelle JS, Lowenthal D. Myosin heavy chain composition in young and old rat skeletal muscle: effects of endurance exercise. *J Appl Physiol*. 1995 Jun; 78(6): 2115-20.
- 35) Wahrmann JP, Winand R, Rieu M. Plasticity of skeletal myosin in endurance-trained rats (1). A quantitative study. *Eur J Appl Physiol* . 2001 May; 84(5): 367-72.
- 36) Wahrmann JP, Fulla Y, Rieu M, Kahn A, Dinh-Xuan AT. Altered myosin isoform expression in rat skeletal muscles induced by a changed thyroid state. *Acta Physiol Scand*. 2002 Nov; 176(3): 233-43.