

久留米大学比較文化研究
第29輯抜刷（本文77頁～90頁）
平成14年3月発行

加齢及びトレーニングに対する
ラット前脛骨筋蛋白濃度の変化

辻
鈴
春
石
本
木
日
河
尚
英
規
利
弥
樹
克
寛

加齢及びトレーニングに対する ラット前脛骨筋蛋白濃度の変化

辻 本 尚 弥 (久留米大学健康・スポーツ科学センター)

鈴木 英 樹 (愛知教育大学)

春日 規 克 (愛知教育大学)

石河 利 寛 (順天堂大学)

Abstract

Muscle protein concentration was compared between maturity and senescence, and the effects of running or jumping training were studied in female Fischer 344 rats. The animals were divided into three groups: sedentary (S), running (R) and jumping (J) groups. Animals in group R were trained with treadmill running (30 m/min, 60 min/day and 5 days/wk) for 8 weeks; animals in group J were trained with vertical jumping (40 cm high, 100 repetitions/day, 5 days/wk) for 8 weeks. Experiments were performed at 6, 12, 20 and 27 months of age.

The results showed that body weight and the tibialis anterior (TA) muscle weight increased up to the age of 20 months, and then decreased to 27 months in group S. The TA muscle weight of group R (at all ages) and group J (at 27 months) was heavier than that of group S. The protein content of the TA muscle in 20-month-old rats was higher than that in 6-month-old rats of group S. The protein content of the TA muscle in group R (at 6, 12, and 27 -months) and in group J (at 6 months) was higher than that in group S. There was no significant difference in concentration of total protein (TP), non-collagenous protein (NCP) and myofibril protein (MP) between each group at all ages. There was no significant difference in percentage of NCP per TP, of MP per NCP, and of MP per TP between each group at all ages.

These results indicate that protein concentrations and the ratio of the TA muscle's constituent proteins are not changed with aging in rats. Neither Protein concentrations and ratios are affected by running or jumping training in mature and senescent rats. We conclude that while aging and training affect the overall TA muscle weight, each constituent protein is affected equally.

key words : female Fischer 344 rat, tibialis anterior muscle, protein concentration, protein content, training

1. 緒 言

筋の機能は、成熟期以降加齢に従い低下する²⁵⁾。特にヒトの老齢期の筋力低下に関しては多くの報告がみられる¹⁾¹⁸⁾²⁵⁾。筋力の低下は、加齢に伴う筋線維の萎縮や減少が主因となるが¹⁸⁾、機能的変化を考えた場合には、このような筋の量的変化だけでなく筋の構成成分からも筋の変化を考える必要がある。筋は様々な物質より構成されており、筋重量の大部分を占める水（筋重量の約79%）や蛋白質（約16%）、脂質（約3.1%）、グリコーゲン（約0.2~1.5%）などが構成要素である³⁴⁾。筋の機能に重要な役割を果たしているのが種々の蛋白質である。老化による筋蛋白含量や各蛋白質の濃度変化は、筋の機能に対し大きく影響する可能性があると考えられる。我々は先の研究において、成熟期の6ヶ月齢と12ヶ月齢のラット前脛骨筋を比較した結果、筋重量は増加するが総蛋白・非コラーゲン性蛋白・筋原線維蛋白の濃度には変化がみられないこと、またトレーニングでも筋重量は増加するが蛋白濃度には変化がみられないことを報告した²⁹⁾。成熟期では筋重量は増加あるいは維持され、各蛋白濃度も維持されている。しかし筋の萎縮が明らかに起こる老齢期において筋の量的変化以外に各蛋白濃度の変化を明確に示した報告はみられない。

そこで本研究では、筋量の増加がみられる成熟期と萎縮がみられる老齢期において種々の筋蛋白含量及び蛋白濃度とその比率を比較、さらに同時期でのトレーニングの影響を検討した。本研究で用いたラット前脛骨筋は後肢筋の中で老化にともない萎縮や筋線維数の減少をおこしやすいType II線維を多く含む筋であり²⁾、加齢の影響についての多くの報告がみられる⁶⁾¹²⁾¹³⁾。また走運動及びジャンプ運動時の足関節背屈時の主動筋として知られている¹⁹⁾²⁶⁾。加齢の影響とさらに運動の影響を明らかにするための被験筋としては適切であると考えた。

2. 方 法

実験動物には雌性Fischer344系ラット80匹を用いた（日本SLC）。飼育ケージは24×38×20cmの大きさで、餌（CE-2: 日本クレア）及び飲水は自由摂取とし、昼夜逆転した12時間の明暗サイクルで室温22±1℃、湿度60±5%の環境下で飼育した。実験群として運動様式の異なる持久性運動群（Run: R群）と瞬発性運動群（Jump: J群）及び対照群

加齢及びトレーニングに対するラット前脛骨筋蛋白濃度の変化

(Sedentary: S 群) の 3 群を設けた。R 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角度 0° で分速30m, 1日60分, 週5日行った²⁹⁾³⁰⁾。J 群には瞬発性運動としてジャンプトレーニングを、高さ40cm への跳び上がり動作によって1日100回, 週5日行った²⁹⁾³⁰⁾。ジャンプトレーニングは刺激電極板にて事前に条件付けを行い、実際のトレーニング時においては1~2回の電気刺激を行った。ジャンプトレーニングに要する時間は約5~10分で、ジャンプ間隔は不規則であった。実験月齢である6, 12, 20, 27ヶ月齢の9週間前から、1週間の予備トレーニング期間を設けた後、続けて8週間上述のトレーニングを行った。なお予備トレーニング開始前に群間の体重がほぼ同一になるようにラットをそれぞれ3群に分けた。トレーニング終了時点で、各実験月齢のラットの体重を計測してペントバルビタール麻酔下にて頸動脈より放血し屠殺した。その後、前脛骨筋を摘出し筋湿重量を測定した後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、生化学的分析を行うまで -60°C の冷凍庫で保存した。なお飼育・トレーニング・屠殺でのラット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⁸⁾。また本実験では病的に死亡したラットは分析から除外した。実験に供したラットの観察からは活動、特に歩行などの行動に異常は認められなかった。また本実験では老齢期を含めて無作為に数匹のラットを選抜し、筋張力などの生理的機能を測定したが異常な結果は認められなかった。

各筋蛋白質の分析には、保存していた前脛骨筋の筋腹部分を用いた。まず筋を Tsika ら²¹⁾の方法に従いホモジナイズして、総蛋白 (Total protein: TP) 濃度及び非コラーゲン性蛋白 (Non-collagenous protein: NCP) 濃度測定のためサンプルを分取した後、残りは筋原線維蛋白 (Myofibril protein: MP) の抽出と精製に用いた。NCP の抽出と精製は Sugita らの方法によった²³⁾。筋原線維蛋白の抽出と精製は Tsika らによる Solar ら²¹⁾の変法を用いた²⁷⁾。各蛋白質の定量には Biuret 法を用いた³⁾。各蛋白濃度の測定後、総蛋白含量を筋重量に TP 濃度を乗じることで求めた。また、TP 中に占める NCP の割合 (NCP/TP 比)、NCP 中に占める MP の割合 (MP/NCP 比) および TP 中に占める MP の割合 (MP/TP 比) を算出した。

各測定値は群ごとに平均値及び標準誤差を求め統計学的な検定を行った。トレーニング期間中の体重増加量では、各月齢ごとに一要因 (トレーニング期間前後の体重) に対応がある二要因 (実験条件×トレーニング期間前後の体重) の分散分析にて検定した。最終体重、筋重量、各蛋白濃度および各蛋白濃度比では、全群間の差を二要因 (実験条件×月齢)

の分散分析にて検定した。それぞれの分散分析では、主効果が有意となった場合の多重比較と交互作用が有意となった場合の単純主効果の検定における多重比較に、統計量を t 値とする Ryan 法²⁰⁾を用いた。NCP/TP 比, MP/NCP 比及び MP/TP 比の検定には χ^2 検定を用いた。全ての検定において有意水準は 5 % ($p < 0.05$) とした¹⁷⁾。

3. 結 果

1) 体重および前脛骨筋重量

各月齢・各群における体重と筋重量を平均値と標準誤差により図 1 に示した。体重は全群とも 6 ケ月齢から 20 ケ月齢までは有意に増加したが、20 ケ月齢と 27 ケ月齢では差が認められなかった。両トレーニングの影響をみると、体重は各月齢の各群間において有意な差はみられなかった。S 群の筋重量は 6 ケ月齢から 20 ケ月齢までは増加し、20 ケ月齢から 27 ケ月齢にかけては有意な減少がみられた。R 群の筋重量は 6 ケ月齢から 20 ケ月齢では変化がみられず、20 ケ月齢から 27 ケ月齢では有意な減少がみられた。J 群の筋重量は全月齢で変化がみられなかった。両トレーニング群の筋重量の変化は、6 ケ月齢では S 群に比べて両運動群ともに高値を示す傾向にあり、特に R 群で有意な差がみられた。12 ケ月齢では S 群に比べて R 群が有意に高値を示したが J 群では差がみられなかった。20 ケ月齢では 3 群間に有意な差がみられなかった。27 ケ月齢では S 群より両運動群ともに高値を示す傾向にあり、特に R 群で有意な差がみられた。

体重 100g 当りの相対的筋重量を平均値と標準誤差により図 2 に示した。S 群では 6 ケ月齢から 12, 20 ケ月齢において、20 ケ月齢から 27 ケ月齢において有意な減少がみられた。R 群では 12 ケ月齢から 20 ケ月齢において有意な減少がみられ、20 ケ月齢から 27 ケ月齢においては有意な差がみられなかった。J 群では 6 ケ月齢から 20 ケ月齢において有意な減少がみられ、20 ケ月齢から 27 ケ月齢においては有意な差がみられなかった。両トレーニング群の相対的筋重量において、6 ケ月齢では S 群に比べて R 群で有意に高値を示し、12, 20 ケ月齢では S 群, J 群に比べて R 群が有意に高値を示した。27 ケ月齢では S 群に比べて、両トレーニング群ともに有意に高値を示した。

2) 前脛骨筋の蛋白濃度、蛋白含量及び各蛋白質の濃度比

各月齢における各群の筋の TP 濃度, NCP 濃度及び MP 濃度を平均値と標準誤差により表 1 に示した。S 群の各蛋白濃度は、TP 濃度, NCP 濃度および MP 濃度ともに 6 ケ

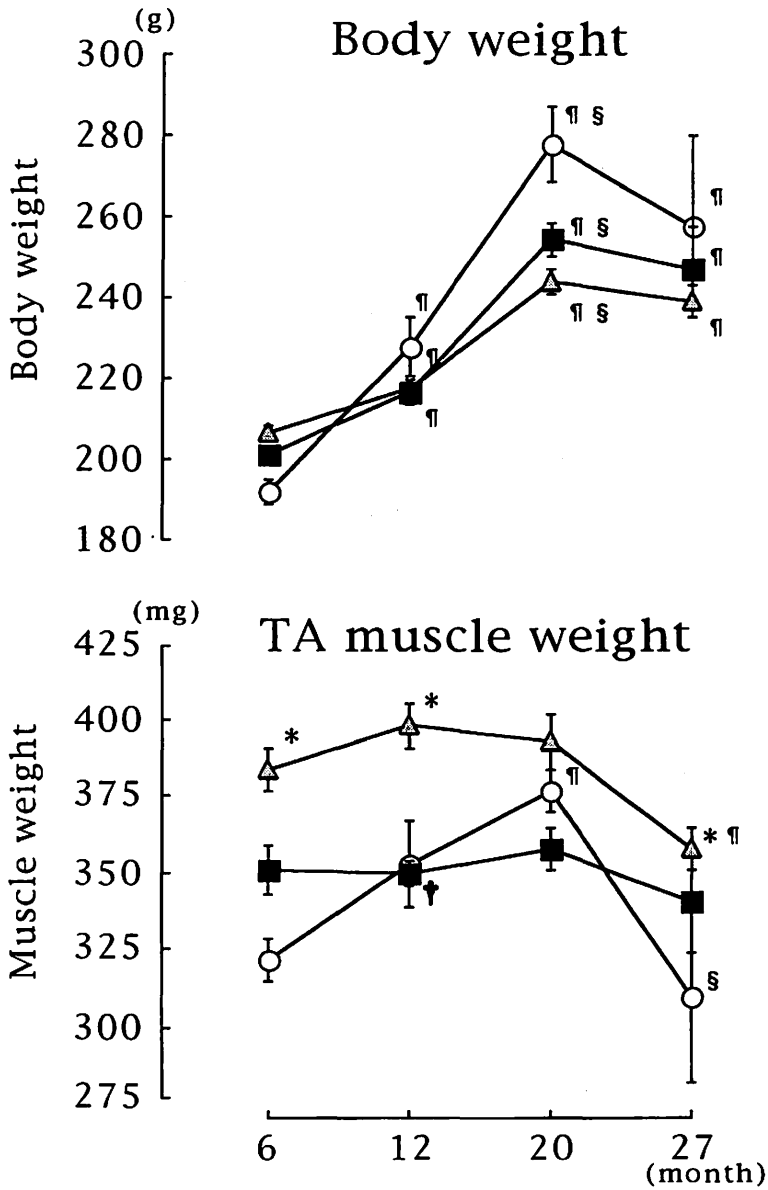


Fig.1 Body weight and TA muscle weight of each group in each age
Values are expressed as mean±SEM

* : Significant difference from the value in sedentary group

† : Significant difference from the value in run group

†† : Significant difference from the value in 6-month

§ : Significant difference from the value in previous month

TA : tibialis anterior

(—○— Sedentary, —△— Run, —■— Jump)

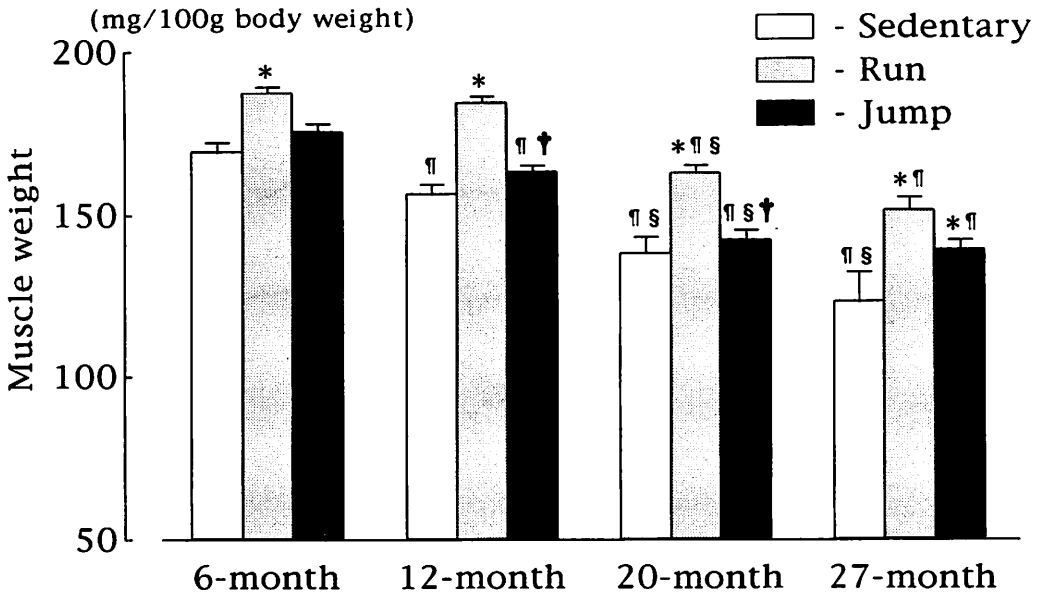


Fig.2 Relative TA muscle weight of each group in each age
Values are expressed as mean±SEM

- * : Significant difference from the value in sedentary group
- † : Significant difference from the value in run group
- ‡ : Significant difference from the value in 6-month
- § : Significant difference from the value in previous month
- TA : tibialis anterior

月齢から20ヶ月齢においても、筋の萎縮がみられる20から27ヶ月齢においても有意な差はみられなかった。各月齢・両トレーニング群の各蛋白濃度はS群と比較しても有意な差はみられず、蛋白濃度に対するトレーニングの影響は観察されなかった。

次に各月齢・各群の筋総蛋白含量を平均値と標準誤差により図3に示した。筋の総蛋白含量について、S群では総蛋白含量は筋重量と同様な変化を示し、20ヶ月齢が6ヶ月齢に比べ有意に高値を示し、筋の萎縮がみられる20ヶ月齢と27ヶ月齢では差がみられなかった。R群では12ヶ月齢が6及び20ヶ月齢に比べ有意に高値を示し、20ヶ月齢と27ヶ月齢では差がみられなかった。J群では全月齢で差がみられなかった。両トレーニングによる総蛋白含量への影響は各月齢において異なっていた。6ヶ月齢ではS群に比べて両運動群ともに有意に高値を示した。12ヶ月齢ではS群、J群に比べてR群が有意に高値を示した。20ヶ月齢では3群間に有意な差がみられなかった。27ヶ月齢ではS群に比べて両運動群

加齢及びトレーニングに対するラット前脛骨筋蛋白濃度の変化

Table 1 Protein concentrations of tibialis anterior muscle of each group in each age

Age	6-month	12-month	20-month	27-month
Total protein concentration (mg/g muscle weight)				
Sedentary	222±4 (6)	244±9 (7)	237±14 (7)	241±20 (6)
Run	232±9 (5)	257±5 (9)	231±6 (7)	256±8 (5)
Jump	247±10 (7)	247±11 (8)	229±9 (7)	247±14 (6)
NCP concentration (mg/g muscle weight)				
Sedentary	204±6	198±10	198±5	201±12
Run	202±12	230±7	207±5	218±15
Jump	201±6	219±10	193±12	199±9
Myofibril protein concentration (mg/g muscle weight)				
Sedentary	112±8	117±2	113±4	106±6
Run	123±8	118±4	105±3	113±9
Jump	111±6	113±5	104±3	112±6

Values are expressed as mean±SEM (number)

There was no significant difference between each group at all age.

NCP : non-collagenous protein

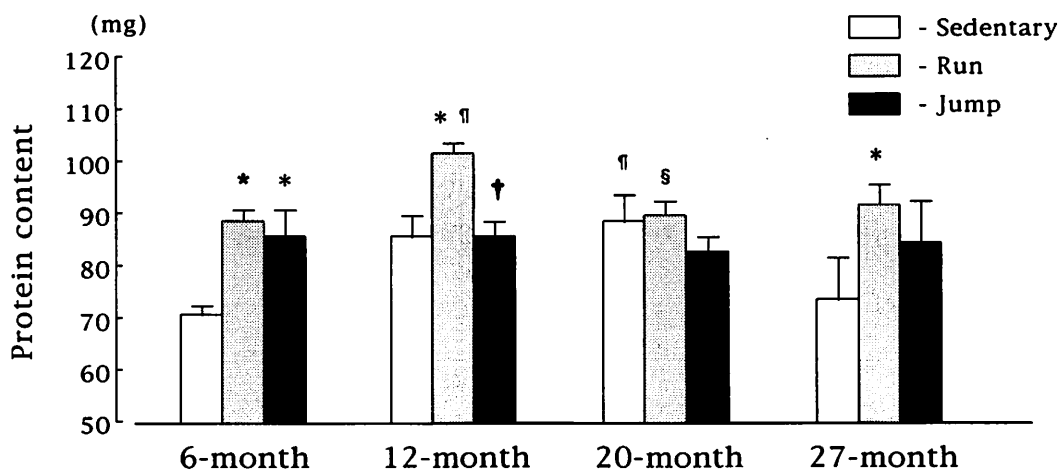


Fig.3 Protein content of tibialis anterior muscle of each group in each age

Values are expressed as mean±SEM

* : Significant difference from the value in sedentary group

† : Significant difference from the value in run group

¶ : Significant difference from the value in 6-month

§ : Significant difference from the value in previous month

Table 2 NCP per total protein, myofibril protein per NCP and myofibril protein per total protein of tibialis anterior muscle of each group in each age

Age	6-month	12-month	20-month	27-month
NCP per total protein (%)				
Sedentary	92±3 (6)	81±4 (7)	85±4 (7)	85±4 (6)
Run	87±3 (5)	90±2 (9)	90±2 (7)	85±5 (5)
Jump	82±4 (7)	89±3 (8)	84±4 (7)	82±4 (6)
Myofibril protein per NCP (%)				
Sedentary	55±4	60±2	57±2	53±3
Run	62±4	52±1	51±1	53±6
Jump	55±3	52±4	55±3	56±3
Myofibril protein per total protein (%)				
Sedentary	11±0.8	12±0.2	11±0.4	11±0.6
Run	12±0.8	12±0.4	11±0.3	11±0.9
Jump	11±0.6	11±0.6	10±0.3	11±0.6

Values are expressed as mean±SEM (number)

There was no significant difference between each group at all age.

NCP : non-collagenous protein

ともに高値を示す傾向にあり、特にR群で有意な差がみられた。

次に各月齢・各群におけるNCP/TP比、MP/NCP比、MP/TP比を平均値と標準誤差により表2に示した。NCP/TP比、MP/NCP比及びMP/TP比は6ヶ月齢から20ヶ月齢においても筋の萎縮がみられる20ヶ月齢から27ヶ月齢においても有意な差はみられなかった。

4. 考 察

ラットの体重及び筋重量はS群において6ヶ月齢から20ヶ月齢まで増加し、20ヶ月齢から27ヶ月齢にかけて減少した。ラットなどの実験動物では体重当りの相対的筋重量が、萎縮や肥大の指標となることが知られている³¹⁾。S群の各月齢における体重と筋重量の変化の様相から、20ヶ月齢までと20ヶ月齢から27ヶ月齢までの変化は異なる要因によると考えられる。20ヶ月齢までの成熟期では体重の増加に見合う筋重量の増加がみられないことによる。一方、20ヶ月齢から27ヶ月齢の老齢期においては体重及び筋重量はともに低下し

ていた。この月齢では、体重の低下以上に筋の重量が低下したことによる。これは27ヶ月齢という老齢期において筋の萎縮がみられたことを示している。Holloszyらは⁵⁾老齢ラット足底筋で、タイプ別にみるとType I線維に比べType II線維の横断面積の減少が大きいとしている。今回用いた前脛骨筋もType II線維の構成比が大きい筋である²⁾ため、20ヶ月齢から27ヶ月齢にかけてみられた筋重量の減少はType II線維の萎縮が大きな要因であると考えられる。一方、各月齢における持久的な走トレーニングの影響を相対的筋重量からみると、全月齢で両トレーニング群は対照群より有意に高値を示した。またJ群の27カ月齢も対照群より高値を示した。走及びジャンプ運動において前脛骨筋は接地時に働く筋ではないが、走運動時には脚の振り動作の初期から中間期の足関節背屈時に強い収縮がみられ¹⁹⁾、ジャンプ運動においては、ジャンプ動作の初期の足関節背屈時とジャンプから壁への跳びつき動作に移る中間期に活動していること²⁰⁾から考えると、トレーニング群の筋重量の増加はトレーニングによる効果と考えられる。27ヶ月齢の対照群の相対的筋重量は20カ月齢より萎縮がみられることから、老齢期の走及びジャンプ群で対照群より相対的筋重量が高値を示したことが筋萎縮の抑制かトレーニングによる肥大かの判断は困難である。しかしいずれにせよトレーニングの効果は認められた。ジャンプトレーニングは他の月齢ではトレーニング効果が認められていない。本実験ではジャンプトレーニングにおいて運動強度の指標となるジャンプ高を月齢に関わりなく一定とした。加齢に伴う運動機能の低下を考えると、ジャンプ高を一定とした場合ラットの老齢期では相対的運動強度は他の月齢に比べて有効であったが、若い月齢ではトレーニング効果を引き出すには十分ではなかったと考えられる。ジャンプトレーニングの強度による有効性の違いについては今後さらに詳細な検討が必要である。

本実験では成熟期の走トレーニングによる筋量の増加と、老齢期における筋の萎縮及び走とジャンプの両トレーニングによる萎縮の抑制が観察された。しかしながら、筋を構成している各蛋白濃度と各々の濃度比に変化はみられなかった。本実験では筋を構成している蛋白質を大きく3つの項目、TP、NCP及びMPに分類した。TPは筋を構成する蛋白質全てを表しており、NCPはTPより細胞外の蛋白質を除いた細胞内の蛋白質を示している。蛋白濃度の老齢期の変化について、筋蛋白濃度は加齢に伴う蛋白合成能の低下を反映して老齢期で低値を示すとする先の報告がある²²⁾。また各蛋白質の濃度比については、老齢群のラットでは若齢群に比べて筋形質蛋白の割合が多く、収縮蛋白の割合が少ないとする報告がある⁴⁾。筋蛋白質の変化の原因が老化自体にあるのか、それとも老化にともな

う不活動にあるのか明かではないが、最近の研究では老齢期と若齢期のラット速筋では蛋白濃度には差がみられないとする報告がある³⁵⁾。また萎縮を引き起こす後肢懸垂モデルでは前脛骨筋のようなラット速筋では萎縮はみられるが種々の蛋白濃度や各蛋白質の濃度比に変化がみられないとする報告がある¹⁴⁾²⁸⁾。後肢懸垂などで引き起こされる廃用性の萎縮では、筋全体の蛋白量は減少するが筋重量当りの筋蛋白濃度や濃度の比は維持されていることが考えられる。加齢に伴い蛋白合成能が低下しRNA量が低下した場合においても筋蛋白濃度に顕著な差が生じるとは限らず、また老齢による活動量の低下が筋重量の減少の原因と考えた場合には、蛋白濃度やその比に変化がみられない後肢懸垂モデルの結果からも本実験の蛋白濃度や濃度比の変化は矛盾しないものと思われる。

トレーニングによる蛋白濃度の変化について、様式による違いはみられるものの筋形質蛋白濃度や収縮蛋白濃度が増加するという報告がある⁷⁾。しかし種々のトレーニングより各筋蛋白濃度に差がみられない、あるいは筋の収縮要素と筋形質の割合には差がみられないとする報告が多い²⁾⁹⁾³³⁾。本実験でも全月齢において対照群と両トレーニング群の各蛋白濃度及び濃度比には変化がみられなかった。このことは筋の各蛋白濃度及び濃度比はトレーニングの様式により影響を受けにくいこと、またこれは成熟期と老齢期では同様であることが示された。トレーニングによる蛋白合成の亢進³²⁾及びコラーゲンの合成酵素であるProlyl hydroxylase活性の上昇²⁴⁾が報告されている。また、トレーニングによる筋線維の肥大では、収縮要素の肥大のみならず結合組織の肥大を伴うとするMcDougallら¹⁵⁾の報告がある。トレーニングでは、筋の収縮蛋白の合成が促進されるだけでなく収縮蛋白以外の蛋白質の合成が促進され、その結果として肥大した筋では各蛋白の濃度は変化せず濃度比は一定を保っていると考えられる。筋のコラーゲン量についても、Kovanenらは持久的走トレーニングでは結合組織¹⁰⁾やヒドロキシプロリン量¹¹⁾は変化しないと報告している。またMikeskyら¹⁶⁾はトレーニングにより肥大した筋では結合組織の割合が変化しないと報告している。このことは成熟期と老齢期において違いはみられなかった本実験の結果からも、萎縮のみられる老齢期においても各蛋白質合成のトレーニングに対する適応能は維持されているのではないかと考えられる。筋において蛋白濃度や濃度比が変化しないということは、生理学的にみて重要な意味があると考えられる。筋は収縮のために特化した細胞で、細胞内にアクチンやミオシンなどの蛋白質よりなる規則的な立体構造をもち、収縮という生理的機能を保障する装置を備えている。筋蛋白濃度や各蛋白質の濃度比、特に筋形質蛋白と筋原線維蛋白の比が変化することは、細胞内の環境変化を引き起こすだけ

ではなく、筋の高次構造の乱れを生じ生理的機能を低下させる可能性があると考えられる。そのため正常な生理的機能保持のためには加齢やトレーニングという筋の形態的変化の過程においても筋蛋白濃度や各蛋白質の濃度比が厳密に維持されているのではないかとと思われる。

以上のことから、ラット前脛骨筋において筋の萎縮がみられない成熟期や筋の萎縮がみられる老齢期でも蛋白含量に変化がみられるものの各蛋白質は同じような割合で変化し、筋蛋白濃度及び各蛋白質の濃度比は変化しないことが示された。また成熟期や老齢期の走及びジャンプトレーニングにおいても筋蛋白濃度及び各蛋白質の濃度比は変化しないことが示された。

この研究は、「大和証券ヘルス財団第20回研究助成」によるものである。また研究データの一部はすでに発表されている（大和証券ヘルス財団の助成による研究業績集第18集）。

5. 引用文献

- 1) Aniansson, A., M. Hedberg, G. B. Henning, and G. Grimby (1986) Muscle morphology, enzymatic activity, and muscle strength in elderly men: A followup study. *Muscle Nerve*, 9: 585-591.
- 2) Baldwin, K. M., W. W. Winder, and J. O. Holloszy (1975) Adaptation of actomyosin ATPase in different types of muscle to endurance exercise. *Am. J. Physiol.*, 229(2): 422-426.
- 3) Gornall, A. G., C. J. Bardawill, and M. M. David (1949) Determination of serum proteins by means of the biuret method. *J. Biol. Chem.*, 177: 751-756.
- 4) Gutmann, E., V. Hanzliková, and B. Jakoubek (1968) Changes in the neuromuscular system during old age. *Exp. Geront.*, 3: 141-146.
- 5) Holloszy, J. O., M. Chen, G. D. Cartee, and J. C. Young (1991) Skeletal muscle atrophy in old rats: Differential changes in the three fiber types. *Mech. Ageing Dev.*, 60: 199-213.
- 6) 石原昭彦, 山崎先也, 岡本 啓, 田口貞善 (1994) 加齢による筋萎縮に対する運動の効果, *日本生理誌*, 56, 111-117.
- 7) Jaweed, M. M., E. E. Gordon, G. J. Herbison, and K. Kowalski (1974) Endurance and strengthening exercise adaptations: I. protein changes in

- skeletal muscle. Arch. Phys. Med. Rehabil., 55,513-517.
- 8) 実験動物飼育保管研究 (1980) 実験動物飼養及び保管等に関する基準の解説, 総理府内閣総理大臣官房管理室, ぎょうせい: 東京.
 - 9) 勝田 茂 (1974) ラット骨格筋線維の活動性肥大に関する電子顕微鏡的研究, 体力科学, 23: 67-76.
 - 10) Kovanen, V., H. Suominen, and E. Heikkinen (1980) Connective tissue of "fast" and "slow" skeletal muscle in rats - effects of endurance training. Acta. Physiol. Scand., 108: 173-180.
 - 11) Kovanen, V., H. Suominen, and E. Heikkinen (1984) Collagen of slow twitch and fast twitch muscle fibers in different types of rat skeletal muscle. Eur. J. Appl. Physiol., 52: 235-242.
 - 12) Larsson, L., and L. Edstrom (1986) Effects of age on enzyme-histochemical fiber spectra and contractile properties of fast- and slow-twitch skeletal muscle in rat. J. Neurol. Sci., 76: 69-89.
 - 13) Larsson, L., T. Ansved, L. Edström, L. Gorza, and S. Schiaffino (1991) Effects of age on physiological immunohistochemical and biochemical properties of fast-twitch single motor unit in the rat. J. Physiol., 443: 257-275.
 - 14) Linderman, J. K., K. L. Gosselink, F. W. Booth, V. R. Mukku, and R. E. Grindeland (1994) Resistance exercise and growth hormone as countermeasures for skeletal muscle atrophy in hindlimb-suspended rats. Am. J. Physiol., 267 (Regulatory integrative Comp. Physiol.36): R365-R371.
 - 15) MacDougall, J. D., D. G. Sale, S. E. Alway, and J. R. Sutton (1984) Muscle fiber number in biceps brachii in bodybuilders and control subjects. J. Appl. Physiol. (Respirat. Environ. Exercise Physiol.), 57(5): 1399-1403.
 - 16) Mikesky, A. E., C. J. Giddings, W. Matthews, and W. J. Gonyea (1991) Changes in muscle fiber size and composition in response to heavy-resistance exercise. Med.Sci.Sport Exerc., 23(9): 1042-1049.
 - 17) 森 敏昭, 吉田寿夫 (1990) 心理学のためのデータ解析テクニカルブック, 北大路書房: 京都.
 - 18) Rogers, M. A., and W. J. Evans (1993) Changes in skeletal muscle with

- aging: Effects of exercise training. *Exer. Sport Sci. Rev.*, 21: 65-102.
- 19) Roy, R. R., D. L. Hutchison, D. J. Pirotti, J. H. Hodgson, and V. R. Edgerton (1991) EMG patterns of rat ankle extensors and flexors during treadmill locomotion and swimming. *J. Appl. Physiol.*, 70(6): 2522-2529.
- 20) Ryan, T. A. (1960) Significance tests for multiple comparison of proportions, variances, and other statistics. *Psychol. Bull.*, 57: 318-328.
- 21) Solar, R. J., D. C. Pang, and F. N. Briggs (1971) The purification of cardiac myofibrils with Triton-X 100. *Biochem. Biophys. Acta.*, 245: 259-262.
- 22) Srivastava, U., and K. D. Chaudhary (1969) Effect of age on protein and ribonucleic acid metabolism in mouse skeletal muscle. *Can. J. Biochem.*, 47: 231-235.
- 23) Sugita, H., Y. Okumura, and K. Ayai (1969) Application of property of troponin to determination of tropomyosin content of a small pieces of muscle. *J. Biochem.*, 65(6): 971-972.
- 24) Suominen, H., and E. Heikkinen (1975) Enzyme activities in muscle and connective tissue of *M. vastus lateralis* in habitually training and sedentary 33 to 70-year-old men. *Eur. J. Appl. Physiol.*, 34: 249-254.
- 25) Taylor, A. W., E. G. Noble, D. A. Cunningham, D. H. Paterson, and P. Rechnitzer (1992) Ageing, skeletal muscle contraction properties and enzyme activities with exercise. *Integration of Medical and Sports Science Med. Sport Sci.*, Basel, Karger, 37: 109-125.
- 26) Tokita, M., and K. Seki (1995) unpublished observation/personal communication.
- 27) Tsika, R. W., R. E. Herrick, and K. M. Baldwin (1987) Interaction of compensatory overload and hindlimb suspension on myosin isoform expression. *J. Appl. Physiol.*, 62(6): 2180-2186.
- 28) Tsika, R. W., R. E. Herrick, and K. M. Baldwin (1987) Effect of anabolic steroids on skeletal muscle mass during hindlimb suspension. *J. Appl. Physiol.*, 63(5): 2122-2127.
- 29) 辻本尚弥, 鈴木英樹, 春日規克, 石河利寛 (1994) 中年期での運動様式の異なるトレー

- ニングに対する骨格筋の変化, 大和証券ヘルス財団の助成による研究業績集, 第18集, 131-135.
- 30) 辻本尚弥, 鈴木英樹, 春日規克, 石河利寛 (1995) 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, 44: 97-104.
- 31) 内山秀一, 玉木哲朗, 中野昭一 (1994) ラット骨格筋の絶対重量と体重を基準とした相対成長に関する研究, 日本生理誌, 56: 7-16.
- 32) Watt, P. W., F. J. Kelly, D. F. Goldspink, and G. Goldspink (1982) Exercise-induced morphological and biochemical changes in skeletal muscles of the rat. *J. Appl. Physiol.*, 53(5): 1144-1151.
- 33) Wong, T. S., and F. W. Booth (1988) Skeletal muscle enlargement with weight-lifting exercise by rats. *J. Appl. Physiol.*, 65(2): 950-954.
- 34) 山口正弘, 加納和孝, 平田恒彦, 高坂健二 (1990) 運動生化学, 金芳堂:京都, pp53-68.
- 35) Young, J. C., M. Chen, and J. O. Holloszy (1983) Maintenance of adaptation of skeletal muscle mitochondria to exercise in old rats. *Med. Sci. Sport Exerc.*, 15(3): 243-246.