

骨格筋線維タイプの特徴とそれに影響を及ぼす因子 その I. 骨格筋線維の分類

勝田 茂* 伊藤 一生** 的場 秀樹***
北浦 孝**** 春日 規克***** 石原 昭彦*****

PROPERTIES OF SKELETAL MUSCLE FIBER TYPES AND FACTORS EFFECTING THEM PART I. CLASSIFICATION OF SKELETAL MUSCLE FIBERS

SHIGERU KATSUTA, KAZUO ITO, HIDEKI MATOBA,
TAKASHI KITAUURA, NORIKATSU KASUGA and AKIHIKO ISHIHARA

目 次

その I. 骨格筋線維の分類

- A. 組織化学的特性
- B. 生理学的特性
 - 1. 神経・筋の連関
 - 2. 収縮の特性
- C. 生化学的特性
- D. 各特性の対応
 - 1. 組織化学と生化学の対応
 - 2. 生理学と生化学の対応
 - 3. 組織化学と生理学の対応

文献

I. 骨格筋線維の分類

A. 組織化学的特性

従来, 哺乳動物の骨格筋は色調に基づいて赤筋と白筋に大別され, 機能的には赤筋は比較的遅い運動や持続的な緊張維持に参与し, 一方, 白筋は

力強く速い動きの運動に参与すると報告されてきた。赤筋が赤味を帯びているのは, ミオグロビンの多いことによる。しかしながら, 筋組織は代謝的, 機能的特性の異なる数種類の筋線維が混在しており, 赤筋は赤筋線維の比率が高く, 白筋は白筋線維の比率が高いことが明らかにされている。すなわち, 骨格筋の特性は, どのようなタイプの筋線維を多く有するかによって規定されていることになる。

現在では酵素活性の差を利用した組織化学染色が筋線維タイプ分類の主流となっている。組織化学的手法のうち, 筋線維タイプの分類に最も多く用いられているのは, Myosin ATPase 染色^{68,69)}である。この染色法により, 筋線維は濃く染色される線維 (Type II) と薄くしか染色されない線維 (Type I) に二分される³⁸⁾。発育初期の骨格筋⁴⁸⁾を除けば, 濃く染色される筋線維の収縮は速く, 薄くしか染色されない筋線維の収縮は遅いことが

*筑波大学体育科学系
〒305 つくば市天王台1-1-1

**神戸大学教育学部
〒657 神戸市鶴甲3-11

***山口大学教養部
〒753 山口市大字吉田1677-1

****金沢大学教養部
〒920 金沢市丸の内1-1

*****愛知教育大学
〒448 刈谷市井ヶ谷町広沢1

*****徳島大学教養部
〒770 徳島市南常三島町1-1

University of Tsukuba, Institute of Health and Sports Sciences.

Kobe University, Faculty of Education.

Yamaguchi University, College of General Education.

Kanazawa University, College of Liberal Arts.

Aichi University of Education.

University of Tokushima, College of General Education.

報告されている¹⁷⁾. したがって前者を速筋線維 (fast-twitch fiber, FT), 後者を遅筋線維 (slow-twitch fiber, ST) と呼ぶこともできる⁸¹⁾.

筋線維タイプの分類は, 筋線維を Type II (FT) と Type I (ST) に二分すれば事足りることもある. しかし多くの場合, さらに細かな分類が必要とされる. この場合には, おもに Type II (FT) のサブタイプ分けを行う必要があるが, これには次の方法が用いられる. まず最も一般的には, Myosin ATPase の酸に対する安定性の差をもとに, Type II (FT) を酸に比較的安定な Type II B, 酸に比較的不安定な Type II A, および酸・アルカリのいずれの pH にも比較的安定な Type II C の三つのサブタイプに分ける方法である^{11,12)}.

速筋線維のサブタイプ分けは, 代謝特性の違いを基準として行われることもある. この場合には通常, Myosin ATPase 染色に加えて, 解糖能力を推定するための α -グルセロールリン酸脱水素酵素染色と酸化能力を推定するための NADH ジアフォラーゼ染色またはコハク酸脱水素酵素 (succinate dehydrogenase, SDH) 染色が施される⁷²⁾. そして筋線維は, 原則として, 収縮が速く代謝的には解糖系優位の Fast-twitch glycolytic (FG), 収縮が速く解糖と酸化両系ともに優れている Fast-twitch oxidative glycolytic (FOG), および収縮が遅く酸化系優位の Slow-twitch oxidative (SO) の 3 タイプのいずれかに分類される⁷²⁾.

表 1. 筋線維タイプの分類.

著者	筋線維タイプ		
Engel ³⁸⁾	Type I	Type II	
Saltin et al. ⁸¹⁾	ST	FT	
Brooke & Kaiser ¹²⁾	I	II A (II C)	II B
Peter et al. ⁷²⁾	SO	FOG	FG

以上の組織化学的な分類をまとめると, 表 1 のようになる. なお Myosin ATPase の酸に対する安定性を基準としたサブタイプと代謝特性を基準としたサブタイプの対応は厳密ではない^{66,67,89)}.

B. 生理学的特性

1. 神経・筋の連関

一個の脊髄運動ニューロンとそれによって神経

支配をうける筋線維群を機能的な基本単位として運動単位という. 特定の運動単位に属するすべての筋線維は, 機能的ならびに組織化学的特性が一致しており, さらにそれらの特性は支配運動ニューロンの有する特性とよく対応することが明らかにされている.

Granit et al.^{46,47)}は, ネコを用いた電気生理学的研究から, 脊髄運動ニューロンを 30~60Hz でインパルスを放電して, 短時間で休止する相動性運動ニューロン (phasic motoneuron) と, 10~20 Hz のインパルス放電頻度で持続的に放電する緊張性運動ニューロン (tonic motoneuron) に分類した. さらに Eccles et al.³⁴⁾は, 遅筋を支配する運動ニューロンは速筋を支配する運動ニューロンよりも軸索伝導速度が遅く, 後過分極電位の持続時間が長いこと, および持続的に放電することを見出し, 先の Granit et al.^{46,47)}の報告を支配筋との対応関係から明確にした. すなわち, 相動性運動ニューロンは腓腹筋のような速筋タイプを支配しており, 一方, 緊張性運動ニューロンはヒラメ筋のような遅筋タイプを支配していることを指摘した.

Burke¹⁵⁾は, ネコのヒラメ筋と腓腹筋を用いて運動単位の生理学的特性について検討している. それによると, 運動単位は筋線維群の収縮速度に基づいて, Fast-twitch (F) タイプと Slow-twitch (S) タイプに分類でき, F タイプの運動単位に属する運動ニューロンは FT 線維を, S タイプの運動単位に属する運動ニューロンは ST 線維を支配していることを指摘した. また, S タイプの運動ニューロンは F タイプの運動ニューロンよりも軸索伝導速度が遅く, 後過分極電位の持続時間が長いこと, および入力抵抗が高いことを明らかにした. 速筋タイプである腓腹筋を支配する運動単位には F タイプのみならず, S タイプの運動単位も混在していること, 同様にヒラメ筋の S タイプ運動単位と腓腹筋の S タイプ運動単位とでは, 同一タイプでもその特性に違いの認められることなども指摘している.

さらに Burke et al.^{16,17)}は, ネコの腓腹筋を用いて運動単位の強縮刺激に対する疲労耐性から,

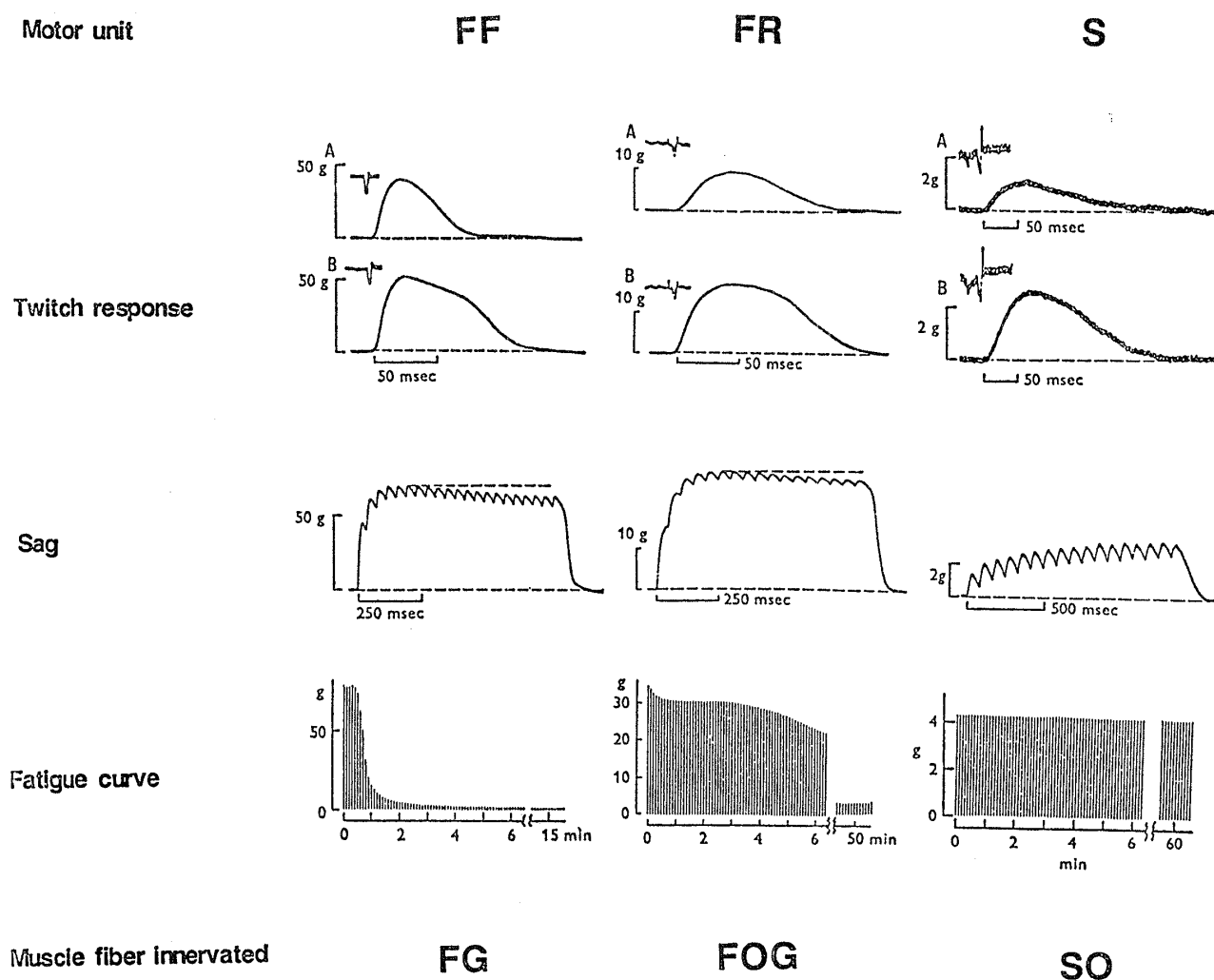


図1. タイプ別にみた運動単位の生理学的特性¹⁷⁾.

単収縮張力のうちA, Bはそれぞれ強収縮誘発前および後の張力曲線を示す。

FF, FR タイプでは不完全強収縮時に時間経過ともなう張力下降がみられる。

Fタイプ運動単位を疲労しやすいFast-twitch fatiguable (FF)と、疲労耐性のあるFast-twitch fatigue resistant (FR)のサブタイプに分類した。

また、単一運動ニューロンへの連続刺激による筋線維群のグリコーゲン枯渇様式から、FF, FR, S運動単位は、それぞれFG, FOG, SO線維を筋単位としてもつことを明確にした。この研究では不完全強収縮時にみられる張力下降 (sag)*にも注目しており、下降のあるなし、下降率からも運動単位を3タイプに分類できるとしている。

運動ニューロンのタイプ別にみた特性および筋

* Sag 特性—不完全強収縮時に発揮される張力が刺激開始直後で最大に達し、それ以後次第に減少していくこと。

線維群との関連については図1のようになる。

一方、運動ニューロンのタイプを組織化学的特性に基づいて分類しようと試みた報告は少ない。斎藤⁸⁰⁾は、ネコの脊髄運動ニューロンに酵素染色を施したところ、膨大部の外側部に多く存在する大型運動ニューロンでは、グリコーゲン顆粒が多く、また phosphorylase 活性の高いことを認めており、したがって、大型運動ニューロンは phasic な FT 線維を支配しており、一方、小型運動ニューロンは tonic な ST 線維を支配しているものと推察している。同様に Campa & Engel^{18~20)}は、ネコの脊髄腰膨大部を摘出し、前角部運動ニューロンに酵素染色を施している。それによると、FタイプとSタイプの運動ニューロンでは、解糖系

および酸化系酵素活性に違いは認められなかったとしている。しかしながら, Fタイプの運動単位に属する運動ニューロンは大型であり, Sタイプの運動単位に属する運動ニューロンは小型であるとして, 形態的指標に基づいた分類を試みている。

Sickles & Oblak⁸⁸⁾は, ペルオキシダーゼによる逆行性軸索内輸送法を用いて, 大腿筋膜張筋 (FG 94%), 前脛骨筋 (FOG 66%, FG 32%), ヒラメ筋 (SO 84%) を支配する運動ニューロンを同定し, 各筋ごとに運動ニューロンの酸化系酵素活性について検討している。その結果, ヒラメ筋を支配する運動ニューロン群で最も高い活性値を示し, 大腿筋膜張筋を支配する運動ニューロン群が最も低値であったとしている。これは筋線維群と支配運動ニューロンの代謝特性がよく対応していることを意味しており, 速筋を支配する運動ニューロンは酸化能力が低く, 遅筋を支配する運動ニューロンは酸化能力が高いものと推察している。

また, 筋線維タイプによって軸索と筋線維をつなぐ運動終板の形態が異なることとした報告がみられる⁷⁰⁾。ST線維では, 終板内のシナプス小胞の密度は低いが, 形質内はミトコンドリアに富んでおり, 一方, FT線維では, 終板が大きく, シナプス小胞は多いが, ミトコンドリアの少ないことが指摘されている。同様に両タイプではシナプス結合様式に違いの認められることも報告されている^{26, 56)}。

2. 収縮の特性

骨格筋線維には機能上の特性から, 速筋型と遅筋型が認められる^{13, 14, 23)}。この両筋線維においては興奮収縮連関⁸⁴⁾の過程は同じであるが, 構造的差異や筋を構成するタンパクの分子種の違いがあるために, 機能的違いが現れてくる。

両筋線維間の構造的な違いは, T管, 筋小胞体 (sarcoplasmic reticulum, SR), ミトコンドリア, 筋原線維などの筋線維全体に対する体積占有率にみられる。また, Z線の幅, M線の数などの形状にも差がみられる^{44, 90, 104)}。Luff & Atwood⁶³⁾はマウスの速筋と遅筋のT管とSRの体積占有率を調べ, 速筋の両体積比は遅筋に比べ約2倍高いことを報告している。興奮性膜であるT管の発達は,

筋線維内部へ比較的速く興奮を伝える。さらに速筋のSRは形態的な大きさだけでなく, Ca^{2+} 取り込み能にも優れているため, 筋線維内への Ca^{2+} 拡散速度を高める⁸⁶⁾。これらのT管での電位伝導速度や細胞内遊離 Ca^{2+} の変化は, 興奮収縮連関の速さを決定する要因にはなるが, 筋の収縮の速度を決めることを意味するものではない。

筋の収縮速度を律速するものは, ATPの加水分解酵素であるMyosin ATPaseによることが知られている⁸⁾。筋収縮速度は, いろいろな方法で評価することができる。ラットの長指伸筋とヒラメ筋を用いて収縮速度を比較した場合, 収縮時間, 強縮張力の立ち上がり速度, 短縮速度といずれの測定方法においても, 長指伸筋の方が2から3倍は速いことが示されている^{13, 23, 24, 32, 40, 76)}。

ミトコンドリアはST線維によく発達している⁶³⁾。このためST線維では長時間の連続刺激によっても張力の低下は少ない¹⁶⁾。

筋原線維の筋線維体積あたりに占める割合は, カエルの速筋と遅筋を比較した場合では, 速筋の筋原線維占有率が顕著に高い⁷¹⁾。しかし, 温血動物におけるFT線維とST線維間の比較では, 両筋線維間に差があるという報告は少なく⁵²⁾, 筋原線維の量には差がみられない^{36, 37, 45, 97)}。単純に, 筋の断面積あたりの張力を速筋と遅筋で比較した場合には, 速筋の方が有意に高い張力を示す^{8, 23)}。しかし, Powell et al.⁷⁵⁾はモルモットの下肢から得た筋線維組成の異なる種々の筋を用い, 筋重量, 筋線維長, 筋線維走行角度, 筋密度をもとに求めた機能的断面積と, 支配神経からの間接刺激で得た最大張力との比を調べ, ヒラメ筋以外はこの比に差がないことを報告している。収縮タンパク系に着目したグリセリン筋やskinned fiberの実験では, 十分な Ca^{2+} で得られる最大収縮張力は, 両筋線維間で差がみられない^{22, 55, 87)}。このことから, 収縮連関の機構の差によって最大張力の差が生じる可能性は否定できないが, 筋本来の張力発揮能力には筋線維の種類による差はみられないと考えられる。

C. 生化学的特性

生化学的な立場から骨格筋の性質を見る場合に

は収縮のエネルギー源である ATP の供給に関する代謝特性と収縮弛緩に関する収縮特性とに分けて考えることができる。代謝特性としてはエネルギー基質としての ATP, クレアチンリン酸, トリグリセリド, グリコーゲンなどの含量や乳酸脱水素酵素, フォスホフルクトキナーゼ (phosphofructokinase, PFK), SDH などの酵素活性が指標として利用される(表 2)⁸²⁾。

表 2. ヒトの外側広筋における基質の含量と酵素活性。

筋線維タイプ	I	IIA	IIB
☆基質 ($\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ wet wt)			
トリグリセリド	7.1	4.2	
グリコーゲン (グルコース単位)	77.8	83.1	89.2
ATP	4.9	5.3	4.9
クレアチンリン酸	12.6	14.5	14.8
☆酵素 ($\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$)			
フォスホリラーゼ	2.8	5.8	8.8
フォスホフルクトキナーゼ	7.5	13.7	17.5
乳酸脱水素酵素	59	221	293
コハク酸脱水素酵素	7.1	4.8	2.5
クエン酸合成酵素	10.8	8.6	6.5

(Saltin B. and Gollnick P.D. 1983より改変)

FT 線維ではフォスホリラーゼや PFK などの活性が高く, 筋グリコーゲンやグルコースを分解する解糖系の能力が高い。それらの酵素は無酸素的な状態での ATP 再合成に重要な役割をはたしている。ST 線維は長時間の持続的運動に適していると言われている。その理由は SDH やクエン酸合成酵素などの酸化系の酵素の活性が高く, 有酸素的な状態での ATP の再合成能力が優れているからである。収縮特性に関係するものとしては従来 Myosin ATPase 活性や SR の Ca^{2+} 取り込み能などが考えられていたが⁶⁾, 最近では Myosin のタイプが重要であると言われている^{10,94)}。

組織化学的方法により Type I, IIA, IIB と言った筋線維が報告されているが, これらが本当に性質の異なる特異的な 3 種類の Myosin 分子の存在によるものか, 単なる Fast 型と Slow 型の 2 種類の Myosin の混在比の違いによるものかどう

かは今のところ不明である。そしてこれを分類するためにいろいろな電気泳動法が試みられてきた。現在では主として二つの方法がとられている。一つは個々のサブユニットの違いを調べる方法であり^{21,58)}, 現時点では ST 線維には 2 種類の Slow 型 Light Chain (LC) と 1 種類の Slow 型 Heavy Chain (HC) があり, FT 線維には 3 種類の Fast 型 LC と 1 種類の Fast 型 HC があると言われている。もう一方はピロリン酸電気泳動法を利用して Myosin をアイソザイムとして分離する方法である^{49,50,100)}。この方法で FT 線維には 3 種類の Fast 型 Myosin アイソザイム (FM 1, FM 2, FM 3) があり, ST 線維では 2 種類の Slow 型アイソザイム (SM 1, SM 2) があると言われている(図 2)。これをサブユニットとの関係で見ると

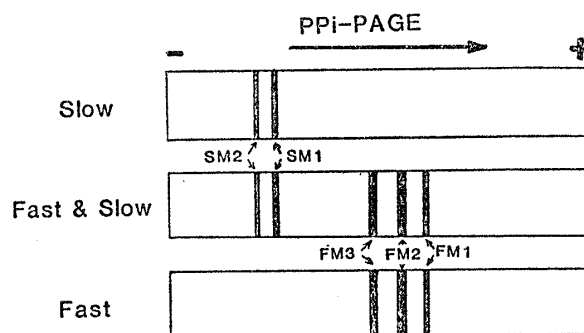


図 2. ピロリン酸電気泳動法によるミオシンアイソザイムの分布⁵⁰⁾。

Fast 型は LC の構成による違いであり(図 3, A)。Slow 型は HC による違いである(図 3, B)と言われているが, 確かめられていない⁴¹⁾。

D. 各特性の対応

1. 組織化学と生化学の対応

従来, 実験動物を用いて組織化学的に分類した筋線維間の生化学的特性の違いを検討する場合, いずれかの筋線維タイプ比率が高い筋あるいは筋の部位が材料とされてきた。例えば, ラットの場合では, 外側広筋の白色部が FG タイプ, 赤色部が FOG タイプ, またヒラメ筋が SO タイプの生化学的特性を調べるためにしばしば用いられた^{51, 82)}。このような研究から, 今日知られている筋線維タイプによる生化学的特性の違いについての基礎的知見の多くが得られた。

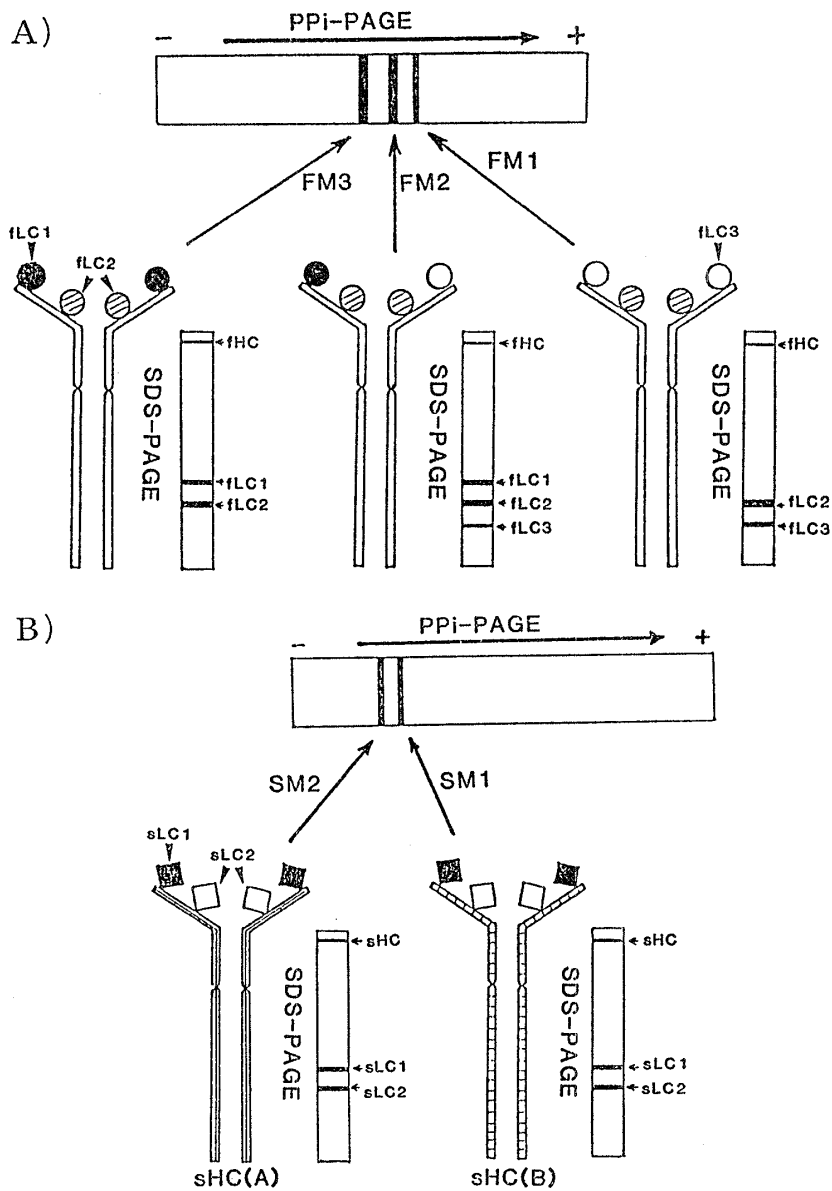


図3. ミオシンアイソザイムを説明するサブユニットの組合せ.

- A) 速筋のミオシン
- B) 遅筋のミオシン

まず筋収縮に重要な役割を果たすタンパク質である Myosin については、以下のことが明らかになった。中性 pH における FG タイプと FOG タイプの ATPase 活性は、ともに SO タイプに比べて 2~3 倍高い⁷²⁾。また試験管内の筋収縮モデルである超沈澱の速さも、FG タイプと FOG タイプに大きな差がなく、ともに SO タイプよりも速い⁴²⁾。さらに Myosin 分子自体にも筋線維タイプによる差異がみられる。例えば Myosin LC は、FG, FOG 両タイプでは分子量約 15,000 の LC 3f, 18,000 の LC 2f, 24,000 の LC 1f の 3 種類があ

り、SO タイプには分子量約 19,000 の LC 2s, 28,000 の LC 1s の 2 種類がある⁴³⁾。

一方、筋線維タイプによる代謝特性の違いについては、次のようなことが明らかにされた。エネルギー基質の ATP, CP, グリコーゲン濃度は、FG タイプと FOG タイプにほとんど差がなく、ともに SO タイプより 30~50% 高い^{5,77,108)}。また種々の代謝系の酵素のうち解糖系酵素の活性値は、多くの場合 FG タイプの値が最も高く、以下 FOG タイプ, SO タイプの順に低くなる^{4,72,74,85)}。これに対して、酸化系酵素活性は、原則として

FOGタイプが最も高く、次いでSOタイプ、FGタイプの順に低い^{2,72,74)}。

上に述べたように、いずれかの筋線維タイプ比率が高い筋あるいは筋の部位を材料とした研究から、筋線維タイプによる生化学的特性の違いについての重要な所見が得られた。しかしいずれかの筋線維タイプ比率が高いといっても、ある程度他の筋線維タイプが混在することが多い^{1,2,9,72)}。したがって得られた結果は、各筋線維タイプの真の値というよりは、一応の傾向を示すと受け取るべきであろう。また仮に、モルモットのヒラメ筋¹⁾のように一つの筋線維タイプのみからなる骨格筋を用いたとしても、得られた結果は多くの筋線維の平均値であり、同一筋線維タイプ内の筋線維による変動がどれほどかを知ることはできない。

以上の欠点を克服するために、近年、単一筋線維レベルで各筋線維タイプの生化学的特性が調べられることが多くなった。そして例えば Myosin の場合には、筋線維タイプに応じて、種々の HC と LC の組合せがあることが明らかにされた^{93~95)}。また代謝酵素については、同一筋線維タイプ内の活性値の変動が大きく、しかも他の筋線維タイプの値とのオーバーラップもあることが明らかにされた^{91,92,101)}。

ヒトの場合には、いずれか一つの筋線維タイプ比率の高い筋、あるいは筋の部位を見いだすことが困難である。このためヒト骨格筋の各筋線維タイプの生化学的特性を調べるにあたっては、一部の測定項目を除き、当初より凍結乾燥した筋生検試料から単一筋線維を分離し、その一部を用いて組織化学的に筋線維タイプを決定し、残りの部分を生化学的分析に供するという方法が用いられてきた。

このような方法により Billeter et al.¹⁰⁾ は、ヒトの各筋線維タイプとミオシンサブユニットの対応をみた。そして各筋線維タイプ (Type I, II A, II B) はそれぞれのタイプに特有の HC を含むが、筋線維タイプに特異的な LC パターンは存在しないことを示した。これらの所見から彼らは、ヒトの筋線維タイプは HC の種類によって決まると考えた。

同様の方法により、Essén et al.³⁹⁾ は各筋線維タイプのエネルギー基質量および代謝酵素活性値を測定した。得られた結果の多くは他の動物の結果と一致したが、若干の相違点も見られた。その一つがグリコーゲン量で、モルモットやラットでは筋線維タイプ間に2倍程度の差異が認められたが^{5,103)}、ヒトでは Type I と Type II の値にほとんど差が見られなかった。筋線維タイプによる酸化系酵素活性の違いの点でもヒトは動物と異なっていた。つまり動物では、活性値は FOG が最も高く SO, FG の順に低かったが^{2,72,74)}、ヒトでは Type I が最も高く、以下 Type II A, Type II B の順であった。

上に述べた方法により各筋線維タイプの Myosin ATPase 活性を測定するために必要な量の試料を得ることは極めて難しい。そこで Taylor et al.¹⁰²⁾ は、まず成人男子の外側広筋、腓腹筋、ヒラメ筋から得た筋生検試料の速筋線維比率とミオシン ATPase 活性の関係式を定めた。そしてヒトでも他の動物と同様、FT が ST の約3倍の活性値を示すことを明らかにした。

2. 生理学と生化学の対応

Bárány⁷⁾ は、種々の動物より得た筋における Myosin ATPase 活性と収縮時間との間に反比例の関係がみられることを報告している。また、Drachman & Johnson³²⁾ は、ラットの長指伸筋において、出生時から生後21日齢までの ATPase 活性の増大と強縮張力の立ち上がり速度とに有意な相関関係が見られるとしている。

Myosin ATPase 活性は Myosin 頭部に局在する LC と関係があると言われており⁹⁷⁾、速筋型 LC と遅筋型 LC のそれぞれの構成比と短縮速度との関係が skinned fiber を用いて調べられている^{35, 53, 65)}。Moss et al.⁶⁵⁾ は、ATPase 活性に関与しないと考えられている LC 2f¹⁰⁶⁾ を除去することにより短縮速度は減少し、再び加えることにより回復することから、LC 2f は Actin-Myosin の動的作用の調整にのみ働くと考えた。Eddinger & Moss³⁵⁾ は、ラットの横隔膜筋より取り出した skinned fiber において、収縮の速さは LC 3f/LC 1f の比に関係することを示した。しかし、

Jullian et al.⁵³⁾の用いたモルモットの腰筋では, 速筋型 LC の構成比と短縮速度とに関係が見られていない. HC においても速筋型と遅筋型があり, この割合が短縮速度と非常によく関係しているとする報告もある⁷⁸⁾.

ST 線維が疲労耐久性に優れているのは, 酸化系酵素に富むためであることは前述した. また, ST 線維は脂肪酸をミトコンドリアに輸送するのに働くカルニチンも FT 線維に比べ多く含有している³⁾. 一方, FT 線維は無酸素性にエネルギーを供給する解糖系酵素に優れ^{4,72)}, 連続的収縮時には, 活性型フォスホリラーゼの上昇²²⁾, CP の減少, グリコーゲンの消失とそれともなう乳酸の増加がみられる^{25,79)}.

Ca²⁺ 調節タンパクであるトロポニンのユニットにおいても²⁹⁾, またトロポミオシンにおいても速筋・遅筋型がある²⁸⁾. このため, 両筋線維間では Ca²⁺ に対する感受性が異なり FT 線維の収縮開始時の Ca²⁺ 濃度閾値は ST 線維より高いが, わずかな Ca²⁺ の増加により最大張力に達することが報告されている^{96,99)}.

このほか Myosin フィラメントの結合に働くと考えられる C タンパクにも両筋型があることが知られており³⁰⁾, これらのタンパクがその機能として, どのように張力発揮に関わっているかを知ることが今後の課題である.

3. 組織化学と生理学の対応

速筋と遅筋の機能的差異は先に述べたように収縮速度や持久性に見られる. しかし, 特殊な筋を除いては速筋には ST 線維を, 遅筋は FT 線維を含んでいる. そこで, 各筋線維タイプの生理的特性を調べるためには, 単一筋線維を用いた比較が望まれるが, 温血動物の筋線維間には結合組織が発達しており⁵⁹⁾, 膜を傷つけずに一本の筋線維を得ることは不可能に近い. カエルの単一筋線維による比較の報告も見られるが^{61,105)}, カエルの Slow 線維は Slow tonic 線維であり, 神経支配や膜興奮様式, 筋の微細構造などがカエル FT 線維と, また温血動物の両線維と大きく異なるため⁷¹⁾, 温血動物での両線維間の比較とは別に考えなくてはならない.

そこで, 組織化学と生理学的特性の対応を調べるためには, 筋線維構成比と機能とを比較する方法^{3,27)}, 単一運動単位別の張力を測定する方法^{18,60)}, あるいは筋形質膜を剥離作成する skinned fiber を用いて調べる方法^{52,55,96)}が行われている.

筋線維組成と機能特性を調べたものでは, イスの広背筋を慢性電気刺激することにより, ST 線維比率の増加にともなう疲労耐久性が高まったとする Mannion et al.⁶⁴⁾の報告がある. また, 同じく慢性刺激により, ネコの長腓骨筋の Type I 線維比率の増加と単収縮時間, 1/2 弛緩時間の延長が見られたという報告がある⁵⁷⁾. Barnard et al.⁹⁾は, モルモットの異なる下肢筋の筋線維構成比を調べ, FT 線維比率の優位な筋では, 収縮時間, 弛緩時間が短い, 3 種類のタイプの筋線維を含む筋と機能との比較においては, Type II A の特性について判断できないとしている.

純粋な系を用いる動物実験では, 同筋の筋線維組成に個体差が少なく, 生理的特性との関係は, 定性的な比較に留まっている. 春日ら⁵⁴⁾は, マウス足底筋から得た数十本からなる筋線維束を用い, 筋線維構成比と張力との関係を調べた. その結果では, 単収縮時間及び弛緩時間と FT 線維比率との間に負の相関関係が, また FT 線維のみからなる筋線維束では, FG/FOG 比との間にも負の相関がみられたとしている. さらに, 持久性との関係では SO 線維比率との間より, むしろ SO と FOG を合計した比率との間に高い相関がみられることを指摘している.

単一運動ニューロンを刺激し, 得られた張力特性は筋線維タイプ間で顕著に異なることは先に述べた.

Skinned fiber を用い, 筋線維タイプ別の機能を測定した実験では, ST 線維は FT 線維に比べて Ca²⁺ に対する感受性は高く^{28,99)}, 筋活動時に起こる細胞内 pH の低下²⁷⁾に対して影響されにくいことが報告されている³¹⁾. また, Type II は Type I より短縮速度で 3~4 倍速く^{52,78)}, さらに最近の報告では, Type II A の短縮速度は Type II B より劣ることが示されている³⁵⁾. しかし, FT 線維優位からなる筋から得た Type I は FT 線維

型の Ca^{2+} 感受性を示し¹⁰⁷⁾, ST 線維優位からなる筋から得た Type II は ST 線維型の pH に対する特性を示す³¹⁾.

測定する筋が異なる場合には, その筋線維組成と張力特性とを一概には比較できなく, 収縮・調節タンパクとの関わりについても検討していかななくてはならないと考えられる.

文 献

- 1) Ariano, M. A., Armstrong, R. B. and Edgerton, V. R. (1973) : Hindlimb muscle fiber population of five mammals. *J. Histochem. Cytochem.*, **21**, 51-55.
- 2) Baldwin, K. M., Klinkerfuss, G. H., Terjung, R. L., Mole, P. A. and Holloszy, J. O. (1972) : Respiratory capacity of white, red, and intermediate muscle: adaptative response. *Am. J. Physiol.*, **222**, 373-378.
- 3) Baldwin, K. M. and Tipton, C. M. (1972) : Work and metabolism patterns of fast and slow twitch skeletal muscle contracting in situ. *Pflügers Arch.*, **334**, 345-356.
- 4) Baldwin, K. M., Winder, W. W., Terjung, R. L. and Holloszy, J. O. (1973) : Glycolytic enzymes in different types of skeletal muscle : adaptation to exercise. *Am. J. Physiol.*, **225**, 962-966.
- 5) Baldwin, K. M., Fitts, R. H., Booth, F. W., Winder, W. W. and Holloszy, J. O. (1975) : Depletion of muscle and liver glycogen during exercise : protective effect of training. *Pflügers Arch.*, **354**, 203-211.
- 6) Baldwin, K. M. (1984) : Muscle development : neonatal to adult. In., Terjung, R. L., *Exercise and Sport Sciences Reviews*. Vol.1. Collamore press. Lexington, 1-19.
- 7) Bárány, M. (1967) : ATPase activity of myosin correlated with speed of muscle shortening. *J. Gen. Physiol.*, **50**, Suppl., 197-218.
- 8) Bárány, M. and Close, R. I. (1971) : The transformation of myosin in cross-innervated rat muscles. *J. Physiol.*, **213**, 455-474.
- 9) Barnard, R. J., Edgerton, V. R., Furukawa, T. and Peter, J. B. (1971) : Histochemical, biochemical and contractile properties of red, white, and intermediate fibers. *Am. J. Physiol.*, **220**, 410-414.
- 10) Billeter, R., Heinzmann, C. W., Howald, H. and Jenny, E. (1981) : Analysis of myosin light and heavy chain types in single human skeletal muscle fibers. *Eur. J. Biochem.*, **116**, 389-395.
- 11) Brooke, M. H. and Kaiser, K. K. (1970) : Three "myosin adenosine triphosphatase" systems : the nature of their pH lability and sulfhydryl dependence. *J. Histochem. Cytochem.*, **18**, 670-672.
- 12) Brooke, M. H. and Kaiser, K. K. (1970) : Muscle fiber types : how many and what kind? *Arch. Neurol.*, **23**, 369-379.
- 13) Buller, A. J., Eccles, J. C. and Eccles, R. (1960) : Differentiation of fast and slow muscles in the cat hind limb. *J. Physiol.*, **150**, 399-416.
- 14) Buller, A. J., Eccles, J. C. and Eccles, R. M. (1960) : Interactions between motoneurons and muscles in respect of the characteristic speeds of their responses. *J. Physiol.*, **150**, 417-439.
- 15) Burke, R. E. (1967) : Motor unit types of cat triceps surae muscle. *J. Physiol.*, **193**, 141-160.
- 16) Burke, R. E., Levine, D. N., Zajac III, F. E., Tsairis, P. and Engel, W. K. (1971) : Mammalian motor units : physiological-histochemical correlation in three types in cat gastrocnemius. *Science*, **174**, 709-712.
- 17) Burke, R. E., Levine, D. N., Tsairis, P. and Zajac III, F. E. (1973) : Physiological types and histochemical profiles in motor units of the cat gastrocnemius. *J. Physiol.*, **234**, 723-748.
- 18) Campa, J. F. and Engel, W. K. (1970) : Histochemistry of motor neurons and interneurons in the cat lumbar spinal cord. *Neurology*, **20**, 559-568.
- 19) Campa, J. F. and Engel, W. K. (1970) : Histochemical differentiation of motor neurones and interneurons in the anterior horn of the cat spinal cord. *Nature*, **225**, 748-749.
- 20) Campa, J. F. and Engel, W. K. (1971) : Histochemical and functional correlations in anterior horn neurons of the cat spinal cord. *Science*, **171**, 198-199.
- 21) Carraro, U. and Cantini, C. (1983) : A sensitive SDS-PAGE method separating myosin heavy

- chain isoforms of rat skeletal muscles reveals the heterogeneous nature of the embryonic myosin. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, **116**, 793-802.
- 22) Chasiotio, D., Edström, L., Sahlin, K. and Sjöholm, H. (1985) : Activation of glycogen phosphorylase by electrical stimulation of isolated fast-twitch and slow-twitch muscles from rat. *Acta Physiol. Scand.*, **123**, 43-47.
- 23) Close, R. (1964) : Dynamic properties of fast and slow skeletal muscles of the rat during development. *J. Physiol.*, **173**, 74-95.
- 24) Close, R. and Hoh, J. F. Y. (1968) : Influence of temperature on isometric contractions of rat skeletal muscles. *Nature*, **214**, 1179-1180.
- 25) Conlee, R. K., McLane, J. A., Rennie, M. J., Winder, W. W. and Holloszy, J. O. (1979) : Reversal of phosphorylase activation in muscle despite continued contractile activity. *Am. J. Physiol.*, **237**, R 291-R 296.
- 26) Conradi, S., Kellerth, J.-O., Berthold, C.-H. and Hammarberg, C. (1979) : Electron microscopic studies of serially sectioned cat spinal α -motoneurons. IV. Motoneurons innervating slow-twitch (type S) units of the soleus muscle. *J. Comp. Neurol.*, **184**, 769-782.
- 27) Dawson, M. J., Gadian, D. G. and Wilkie, D. R. (1978) : Muscular fatigue investigated by phosphorus nuclear magnetic resonance. *Nature*, **274**, 861-866.
- 28) Dhoot, G. K. and Perry, S. V. (1979) : Distribution of polymorphic forms of troponin components and tropomyosin in skeletal muscle. *Nature*, **278**, 714.
- 29) Dhoot, G. K. and Perry, S. V. (1980) : The components of the troponin complex and development in skeletal muscle. *Exp. Cell. Res.*, **127**, 75-87.
- 30) Dhoot, G. K., Hales, M. C., Gril, B. M. and Perry, S. V. (1985) : The isoforms of C-protein and their distribution in mammalian skeletal muscle. *J. Muscle Res. Cell. Motil.*, **6**, 487-505.
- 31) Donaldson, S. K. B. (1984) : Ca-activated force-generating properties of mammalian skeletal muscle fibers : histochemically identified single peeled rabbit fiber. *J. Muscle Res. Cell. Motil.*, **5**, 593-612.
- 32) Drachman, D. B. and Johnston, D. M. (1973) : Development of a mammalian fast muscle : dynamic and biochemical properties correlated. *J. Physiol.*, **234**, 29-42.
- 33) Ebashi, S. and Endo, M. (1968) : Calcium ion and muscle contraction. *Prog. Biophys. Mol. Biol.*, **18**, 123-183.
- 34) Eccles, J. C., Eccles, R. M. and Lundberg, A. (1958) : The action potentials of the alpha motoneurons supplying fast and slow muscles. *J. Physiol.*, **142**, 275-291.
- 35) Eddinger, T. E. and Moss, R. L. (1987) : Mechanical properties of skinned single fibers of identified types from rat diaphragm. *Am. J. Physiol.*, **253**, C 210-C 218.
- 36) Eisenberg, B. R. and Kuda. A. M. (1975) : Stereological analysis of mammalian skeletal muscle. II. White vastus muscle of the adult guinea pig. *J. Ultrastruct. Res.*, **51**, 176-187.
- 37) Eisenberg, B. R. and Kuda, A. M. (1976) : Discrimination between structural parameters. *J. Ultrastruct. Res.*, **54**, 76-88.
- 38) Engel, W. K. (1970) : Selective and nonselective susceptibility of muscle fiber types. *Arch. Neurol.*, **22**, 97-117.
- 39) Essén, B., Jansson, E., Henriksson, J., Taylor, A. W. and Saltin, B. (1975) : Metabolic characteristics of fiber types in human skeletal muscle. *Acta Physiol. Scand.*, **95**, 153-165.
- 40) Fitts, R. H., Metzger, J. M., Riley, D. A. and Unsworth, B. R. (1986) : Models of disuse : a comparison of hindlimb suspension and immobilization. *J. Appl. Physiol.*, **60**, 1946-1953.
- 41) Fitzsimons, R. B. and Hoh, J. F. Y. (1981) : Iso-myosins in human type 1 and type 2 skeletal muscle fibres. *Biochem. J.*, **193**, 229-233.
- 42) Furukawa, T. and Peter, J. B. (1972) : Comparative studies on superprecipitation in different types of skeletal muscle fibers. *Exp. Neurol.*, **36**, 35-40.
- 43) Furukawa, T., Sugita, H. and Toyokura, Y. (1972) : Comparative studies on myofibrillar proteins in different types of skeletal muscle fibers. *Exp. Neurol.*, **37**, 515-521.

- 44) Gauthier, G. F. (1969) : On the relationship of ultrastructural and cytochemical features to color in mammalian skeletal muscle. *Z. Zellforsch.*, **95**, 462-482.
- 45) Goldspink, G. (1970) : The proliferation of myofibrils during postembryonic muscle fiber growth. *J. Cell. Sci.*, **6**, 593-604.
- 46) Granit, R., Henatsch, H.-D. and Steg, G. (1956) : Tonic and phasic ventral horn cells differentiated by post-tetanic potentiation in cat extensors. *Acta Physiol. Scand.*, **37**, 114-126.
- 47) Granit, R., Phillips, C. G., Skoglund, S. and Steg, G. (1957) : Differentiation of tonic from phasic alpha ventral horn cells by stretch, pinna and crossed extensor reflexes. *J. Neurophysiol.*, **20**, 470-481.
- 48) Guth, L. and Samaha, F. J. (1972) : Erroneous interpretations which may result from application of the "myofibrillar ATPase" histochemical procedure to developing muscle. *Exp. Neurol.*, **34**, 465-475.
- 49) Hoh, J. F. Y., McGrath, P. A. and White, R. I. (1976) : Electrophoretic analysis of multiple forms of myosin in fast-twitch and slow-twitch muscles of the chick. *Biochem. J.*, **157**, 87-95.
- 50) Hoh, J. F. Y. (1978) : Light chain distribution of chicken skeletal muscle myosin isoenzymes. *FEBS Lett.*, **90**, 297-300.
- 51) Holloszy, J. O. and Booth, F. W. (1976) : Biochemical adaptations to endurance exercise in muscle. *Ann. Rev. Physiol.*, **38**, 273-291.
- 52) Howells, K. F., Jordan, T. C. and Howells, J. D. (1978) : Myofibril content of histochemical fibre types in rat skeletal muscle. *Acta Histochem.*, **63**, 177-182.
- 53) Jullian, F. J., Moss, R. L. and Waller, G. S. (1982) : Mechanical properties and myosin light chain component of skinned muscle fibres from adult and new-born rabbits. *J. Physiol.*, **311**, 201-218.
- 54) 春日規克, 伊藤晶生, 山内秀樹(1987) : 筋線維組成と収縮特性. *体力科学*, **36**, 254.
- 55) 勝田 茂, 伊藤一生, 的場秀樹, 春日規克(1986) : スポーツ適性という立場からの骨格筋に関する基礎的研究. *デサントスポーツ科学*, **7**, 16-43.
- 56) Kellerth, J.-O., Berthold, C.-H. and Conradi, S. (1979) : Electron microscopic studies of serially sectioned cat spinal α -motoneurons. III. Motoneurons innervating fast-twitch (type FR) units of the gastrocnemius muscle. *J. Comp. Neurol.*, **184**, 755-768.
- 57) Kernell, D., Eerbeek, O., Verhey, B. A. and Donseelaar, Y. (1987) : Effects of physiological amounts of high- and low-rate chronic stimulation on fast-twitch muscle of the cat hindlimb. Speed- and force-related properties. *J. Neurophysiol.*, **58**, 598-613.
- 58) 北浦 孝(1984) : 骨格筋の Fiber type と Myosin の関係. *体育の科学*, **34**, 109-112.
- 59) Kovanen, V., Suominen, H. and Heikkinen, E. (1980) : Connective tissue of "fast" and "slow" skeletal muscle in rats-effects of endurance training. *Acta Physiol. Scand.*, **103**, 173-180.
- 60) Kugelberg, E. (1973) : Histochemical composition, contraction speed and fatiguability of rat soleus motor units. *J. Neurol. Sci.*, **20**, 177-198.
- 61) Lannergren, J. and Smith, R. S. (1966) : Types of muscle fibres in toad skeletal muscle. *Acta Physiol. Scand.*, **68**, 263-274.
- 62) Lucas, S. M., Ruff, R. L. and Binder, M. D. (1987) : Specific tension measurements in single soleus and medial gastrocnemius muscle fibers of cat. *Exp. Neurol.*, **95**, 142-154.
- 63) Luff, A. R. and Atwood, H. L. (1971) : Changes in the sarcoplasmic reticulum and transverse system of fast and slow skeletal muscles of the mouse during postnatal development. *J. Cell. Biol.*, **51**, 369-383.
- 64) Mannion, J. D., Bitto, T., Hammond, R. L., Rubinstein, N. A. and Stephenson, L. W. (1986) : Histochemical and fatigue characteristics of conditioned canine latissimus dorsi muscle. *Circulation Res.*, **58**, 298-304.
- 65) Moss, R. L., Giulian, G. G. and Greaser, M. L. (1982) : Physiological effects accompanying the removal of myosin LC2 from skinned skeletal muscle fibers. *J. Biol. Chem.*, **257**, 8588-8591.
- 66) Nemeth, P. and Pette, D. (1981) : The limited correlation of myosin-based and metabolism-

- based classification of skeletal muscle fibers. *J. Histochem. Cytochem.*, **29**, 89-90.
- 67) Nemeth, P. and Pette, D. (1981) : Succinate dehydrogenase activity in fibres classified by myosin ATPase in three hind limb muscles of rat. *J. Physiol.*, **320**, 73-80.
- 68) Padykula, H. A. and Herman, E. (1955) : Factors affecting the activity of adenosine triphosphatase and other phosphatases as measured by histochemical techniques. *J. Histochem. Cytochem.*, **3**, 161-169.
- 69) Padykula, H. A. and Herman, E. (1955) : The specificity of the histochemical method for adenosine triphosphatase. *J. Histochem. Cytochem.*, **3**, 170-195.
- 70) Padykula, H. A. and Gauthier, G. F. (1970) : The ultrastructure of the neuromuscular junctions of mammalian red, white, and intermediate skeletal muscle fibers. *J. Cell. Biol.*, **46**, 27-41.
- 71) Peachey, L. D. and Huxley, A. F. (1962) : Structural identification of twitch and slow striated muscle fibers of the frog. *J. Cell. Biol.*, **13**, 177-180.
- 72) Peter, J. B., Barnard, R. J., Edgerton, V. R., Gillespie, C. A. and Stempel, K. E. (1972) : Metabolic profiles of three fiber types of skeletal muscle in guinea pigs and rabbits. *Biochemistry*, **11**, 2627-2633.
- 73) Pette, D., Luh, W., Klingenberg, T. and Bucher, T. (1962) : Comparable and specific proportions in the mitochondrial enzyme activity pattern. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, **7**, 425-429.
- 74) Pette, D. and Staudte, H. W. (1972) : Differences between red and white muscles. In., Keul, J., Limiting factors of physical performance. Georg Thieme Publishers, Stuttgart. 23-35.
- 75) Powell, P. L., Roy, R. R., Kanim, P., Bello, M. A. and Edgerton, R. (1984) : Predictability of skeletal muscle tension from architectural determinations in guinea pig hindlimbs. *J. Appl. Physiol.*, **57**, 1715-1721.
- 76) Ranatunga, K. W. (1982) : Temperature-dependence of shortening velocity and rate of isometric tension development in rat skeletal muscle. *J. Physiol.*, **329**, 465-483.
- 77) Rennie, M. J. and Holloszy, J. O. (1977) : Inhibition of glucose uptake and glycogenolysis by availability of oleate in well-oxygenated perfused skeletal muscle. *Biochem. J.*, **168**, 161-170.
- 78) Reser, P. J., Moss, R. L., Giulian G. G. and Greaser, M. L. (1985) : Shortening velocity and myosin heavy chain of developing rabbit muscle fibers. *J. Biol. Chem.*, **260**, 14403-14405.
- 79) Sahlin, K., Edström, L. and Sjöholm H. (1987) : Force, relaxation and energy metabolism of rat soleus muscle during anaerobic contraction. *Acta Physiol. Scand.*, **129**, 1-7.
- 80) 斎藤邦男(1959) : 骨格筋線維および脊髄前柱細胞の機能分化に関する組織化学的研究, 第2編, 骨格筋機能分化よりみた脊髄前柱細胞の組織化学的研究. 岡山医学会雑誌, **71**, 4389-4397.
- 81) Saltin, B., Henriksson, J., Nygaard, E. and Andersen, P. (1977) : Fiber types and metabolic potentials of skeletal muscle in sedentary man and endurance runners. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **301**, 3-29.
- 82) Saltin, B. and Gollnick, P. D. (1983) : Skeletal muscle adaptability. In., Peachy, L. D., Adrian, R. H. and Geiger, S. R., Handbook of physiology (Sec. 10, Skeletal muscle). Williams and Wilkison. Baltimore, 555-631.
- 83) Salviati, G., Betto, R., Betto, D. D. and Zeviani, M. (1983) : Myofibrillar-protein isoforms and sarcoplasmic-reticulum Ca^{2+} transport activity of single human fibres. *Biochem. J.*, **244**, 215-225.
- 84) Sandow, A., Taylor, S. R., Isaacson, A. and Seguin, J. J. (1964) : Electromechanical coupling in potentiation of muscular contraction. *Science*, **143**, 577-579.
- 85) Saubert IV, C. W., Armstrong, R. B., Shepherd, R. E. and Gollnick, P. D. (1973) : Anaerobic enzyme adaptations to sprint training in rats. *Pflügers Arch.*, **341**, 305-312.
- 86) Schiaffino, S., Hanzlíková, V. and Pierobon, S. (1970) : Relations between structure and function in rat skeletal muscle fibers. *J. Cell. Biol.*, **17**, 107-119.
- 87) Sexton, A. W. and Gersten, J. W. (1976) : Isometric

- tension differences in fibers of red and white muscles. *Science*, **157**, 199.
- 88) Sickles, D. W. and Oblak, T. G. (1984) : Metabolic variation among α -motoneurons innervating different muscle-fiber types. I. Oxidative enzyme activity. *J. Neurophysiol.*, **51**, 529-537.
- 89) Sjogaard, G., Houston, M. E., Nygaard, E. and Saltin, B. (1978) : Subgrouping of fast twitch fibres in skeletal muscles of man. *Histochemistry*, **58**, 79-87.
- 90) Sjoström, M., Kidman, S. I. W., Larsen, K. and Angquist, K. A. (1982) : Z and M band appearance in different histochemically defined types of human skeletal muscle fibers. *J. Histochem. Cytochem.*, **30**, 1-11.
- 91) Spamer, C. and Pette, D. (1977) : Activity patterns of phosphofructkinase, glyceraldehyde dehydrogenase, lactate dehydrogenase and malate dehydrogenase in microdissected fast and slow fibres from rabbit psoas and soleus muscle. *Histochemistry*, **52**, 201-216.
- 92) Spamer, C. and Pette, D. (1979) : Activities of malate dehydrogenase, 3-hydroxyacyl-CoA dehydrogenase and fructose-1, 6-diphosphatase with regard to metabolic subpopulations of fast- and slow-twitch fibres in rabbit muscles. *Histochemistry*, **60**, 9-19.
- 93) Staron, R. S. and Pette, D. (1986) : Correlation between myofibrillar ATPase activity and myosin heavy chain composition in rabbit muscle fibers. *Histochemistry*, **86**, 19-23.
- 94) Staron, R. S. and Pette, D. (1987) : The multiplicity of combinations of myosin light chains and heavy chains in histochemically typed single fibres : rabbit soleus muscle. *Biochem. J.*, **243**, 687-693.
- 95) Staron, R. S. and Pette, D. (1987) : The multiplicity of combinations of myosin light chains and heavy chains in histochemically typed single fibres : rabbit tibialis anterior muscle. *Biochem. J.*, **243**, 695-699.
- 96) Stephenson, D. G. and Williams, D. A. (1982) : Effects of sarcomere length on the force-pCa relation in fast- and slow-twitch skinned muscle fibres from the rat. *J. Physiol.*, **333**, 637-653.
- 97) Stonnington, H. H. and Engel, A. G. (1973) : Normal and denervated muscle. A morphometric study of fine structure. *Neurology*, **23**, 714-724.
- 98) Stracher, A. (1969) : Evidence for the involvement of light chains in the biological functioning of myosin. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, **35**, 519-525.
- 99) Takagi, A. and Endo, M. (1977) : Guinea pig soleus and extensor digitorum longus : a study on single-skinned fiber. *Exp. Neurol.*, **55**, 95-101.
- 100) Takano-Ohmura, H., Obinata, T., Masaki, T. and Mikawa, T. (1982) : Changes in myosin isozymes during development of chicken breast muscle. *J. Biochem.*, **91**, 1305-1311.
- 101) Takekura, H. and Yoshioka, T. (1987) : Determination of metabolic profiles on single muscle fibers of different types. *J. Muscle Res. Cell Motil.*, **8**, 342-348.
- 102) Taylor, A. W., Essén, B. and Saltin, B. (1974) : Myosin ATPase in skeletal muscle of healthy men. *Acta Physiol. Scand.*, **91**, 568-570.
- 103) Terjung, R. L., Baldwin, K. M., Winder, W. W. and Holloszy, J. O. (1974) : Glycogen repletion in different types of muscle and in liver after exhausting exercise. *Am. J. Physiol.*, **226**, 1387-1391.
- 104) Tomanek, R. J., Asmundson, C. R., Cooper, R. R. and Barnard, R. J. (1972) : Fine structure of fast-twitch and slow-twitch guinea pig muscle fibers. *J. Morphol.*, **139**, 47-66.
- 105) Westerblad, H. and Lannergren, J. (1987) : Tension restoration with caffeine in fatigued *Xenopus* muscle fibres of various types. *Acta Physiol. Scand.*, **130**, 357-358.
- 106) Yagi, K. and Otani, F. (1974) : Studies on enzymatically active subfragment of myosin-adenosine triphosphatase. III. Separation of two components. *J. Biochem.*, **76**, 365-373.
- 107) Zeman, R. J. and Wood, D. S. (1980) : Correlative histochemical and physiological measurements in single skinned muscle fibers : heterogeneity of Ca sensitivity in type I fibers. *J. Histochem. Cytochem.*, **28**, 714-716.