愛知教育大学研究報告，59（芸術・保健体育・家政・技術科学・創作編），pp. 35～41，March，2010

タイプ移行した筋線維の特性

春日規克*　石道峰典*　鈴木英樹*　幸　篤武**

*保健体育講座（運動生理学）
**鹿屋体育大学大学院

Characteristic of Muscle Fiber After Type Transformation.

Norikatsu KASUGA*，Minenori ISHIDO*，Hideki SUZUKI* and Atsumu YUKI**

* *Department of Health and Physical Education, Aichi University of Education, Kariya 448-8542, Japan*
** *Department of Physiological Sciences, National Institute of Fitness and Sports, Kanoya, 891-2393, Japan*

Ⅰ．序　　論

骨格筋は見かけ上の色から赤筋・白筋に分けられていた[1]。筋の色は酸素結合能を有する色素タンパク，ミオグロビンに含まれるものであり，赤筋は酸素を利用した高いエネルギー再生機構を有し持久性に優れる筋である。白筋は，持久性能力は低いが，代わりにATP 加水分解速度が高い酵素を持つため収縮速度に優れる。また，種々の酵素あるいは免疫組織化学手法により，赤筋線維は遅筋線維，白筋は２～４種類の異なる速筋線維タイプに分類されている[4) 5) 16)]。遅筋線維と速筋線維，さらに速筋線維のサブグループにおいては生化学的特性や遺伝子発現の違い，収縮特性の違いなども報告されている[2) 14)]。

骨格筋における各タイプの筋線維の占める割合を筋線維タイプ別構成比と表し，発育や運動刺激により筋線維タイプが変化することも多くの報告から知られている[3) 12) 18)]。世界レベルのスポーツ競技者の脚筋の筋線維タイプ別構成比を比較した研究では[3)]，その競技特性に応じた構成比がみられており，筋線維構成比は運動能力を表す一指標と考えられている。この構成比の違いは，生得的な要素と長いトレーニング期間による筋線維タイプの移行が起きた結果であると考えられる。実験的には，活動刺激を増減させることで速筋線維間のタイプ移行が起こることが知られている[15)]。また，トレーニング過程で筋損傷などが加わった場合には，タイプ移行がおきやすいことも知られている[7)]。

各タイプに分類されているこれらの筋線維が骨格筋

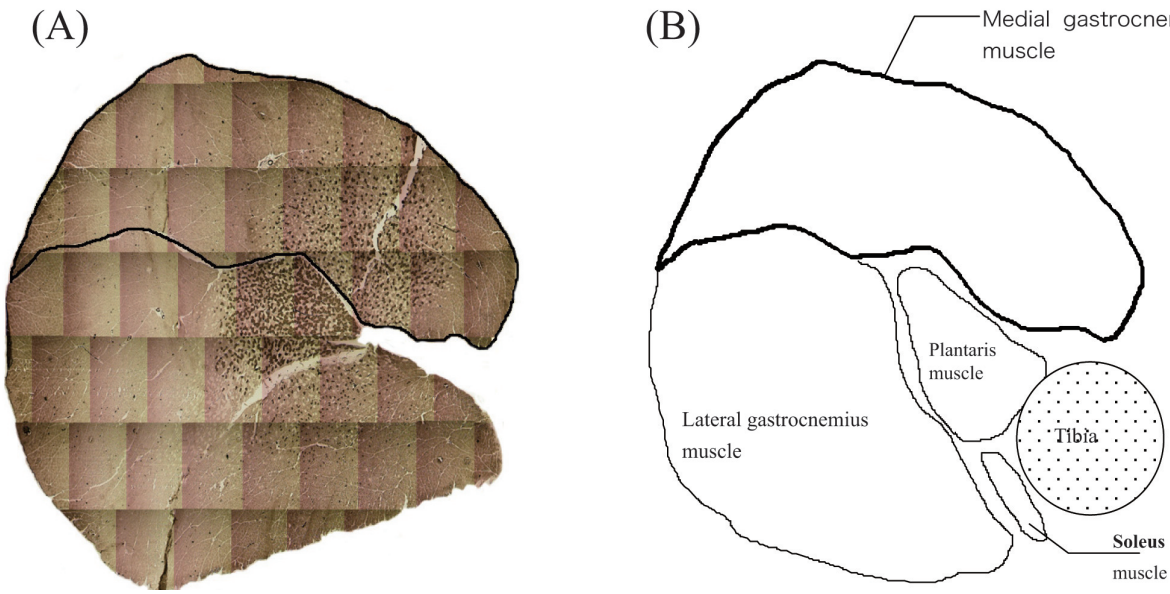

Fig. 1　Cross section of gastrocnemius muscle(A) and picture of cross-sectional triceps surae muscle(B)

の中でモザイク状に分布し，その筋の収縮特性を決定している。また，下肢などの骨格筋の場合，皮膚表層側はほとんどが速筋線維で占められており，深層側には遅筋線維が分布している。筋線維タイプを決定するのは，それを支配するα-運動神経の特性によるものであるが，何故，表層と深層による違いがあるかは不明である。また，トレーニングなどによりタイプ移行した場合には，筋横断面上の各筋線維タイプの分布域に変化がみられる。

タイプ移行は筋線維内のミトコンドリア含有量の変化やミオシン重鎖の違いが反映するものであるが，タイプ移行を起こし別のタイプに変化した筋線維が既存のタイプ筋線維と同等の機能を有するかに関しては不明であり，比較的短期間に変化した筋線維タイプが運動機能の変化と対応するかに関しての詳細な報告はみられない。

本研究では，運動トレーニングや筋損傷刺激を与え，筋線維タイプ別構成比が大きく変化した場合，筋線維タイプ分布域から移行線維を見いだし，その特性の比較を試みた。

Ⅱ．方　　法

実験には，16匹の Fischer344系雌ラットの腓腹筋を用いた。

生後７週齢時に，ラットは通常飼育群と自発走運動群の８匹ずつ２群に分けられた。通常飼育群の右脚を対照筋（control；C 群）とし，一方，左脚に対しては強制的に伸張性収縮にともなう損傷を与えた（Injury; Ⅰ群）。また，走運動群は肥大をねらった加負荷式回転車輪にて自発走トレーニングを行い，右脚は無処置のままとし（voluntary training；V 群），左脚に対しては強制的に伸張性収縮にともなう筋損傷を与えた（injury & voluntary training；IV 群）。トレーニング期間は，8週齢から16週齢までの８週間とした。

＜トレーニング方法＞

自発走運動は回転車輪軸に内蔵された電磁ブレーキにより体重の30% のトルクを加えた自発走とし，毎日の走行量を記録し，走行距離が低下した場合には索餌行動を促すよう，固形飼料を減らすなどの工夫を行った。飼育小屋は温度23度を保ち，昼夜反転サイクルとした。トレーニング期間を通し毎日13時に走行距離を記録した。トレーニング方法の詳細は前報に示した[10]。

＜伸張性筋損傷＞

伸長性筋損傷は腹膜腔内へペントバルビタールを注入した麻酔下のラット腓腹筋上の皮膚から電気刺激を加え，筋が1.5秒間の完全強縮を起こし足関節の底屈を起こさせた。電気刺激をトリガーとし0.3秒後に，足裏を固定したアルミプレートを介したサーボモータにより足関節を背屈させ（100°/sec），左脚腓腹筋に伸張性収縮を実現させた。電気刺激条件は，0.1msec の矩形波パルスにより，7msec 頻度にて200回の train 刺激（1.4sec 間）を30sec 間隔とした。この刺激条件下での伸張性収縮を，実験開始８週齢時に30分間60回行い，４週間後の12週齢時に15分 ×30回，計２回実施した。詳細は前報に示した[11]。

＜筋サンプリング＞

ラットは生後16週齢時にペントバルビタールによる十分な麻酔下のもとで屠殺し腓腹筋を摘出した。筋は湿重量を測定後に液体窒素により凍結し，クリオスタットにて10μm の横断切片を作成，ATPase 染色および SDH 染色を施した。

Table 1　Body weight, heart weight and gastrocnemius muscle weight in each group

group	Control (n=8)	Injury (I) (n=8)	Voluntary training (V) (n=8)	Injury + Voluntary training (IV) (n=8)
Body weight (g)	263±10		250±10	
Heart weight (mg)	571±42		677±53 §	
Gas. weight (mg)	1162±58	1171±56	1248±44 ※＃	1313±45 ※＃＊

Values are mean±S.D.　n:number of rats.

§ Significantly different from Control and **Injury groups**(p＜0.05)
※ Significantly different from Control group (p＜0.05)
＃ Significantly different from **Injury group** (p＜0.05)
＊ Significantly different from Voluntary training group (p＜0.05)

＜組織染色分析＞

ATPase 染色結果は顕微鏡ビデオカメラから PC に取り込み，Gorza の方法に従い[6] 筋線維タイプ分類を行った。SDH 染色切片は画像処理システム（NIH Image）により，各筋線維タイプ別の光学的濃度を求めた。

統計処理は，各群毎に平均値と標準偏差を求め比較すると共に，分散分析にて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になった場合の単純主効果検定における多重比較（Fisher PLSD 法）を行った。全ての検定における有意水準は５％危険率とした。

ラットの飼養・管理，または実験上の手法に関しては，本学動物実験指針を遵守した。

Ⅲ．結　　果

表１には各群の体重，心重量，腓腹筋重量を平均値と標準偏差により示した。走運動トレーニングにともなう体重差は認められなかった。一方，持久性機能の評価の１つである心筋重量を比較した。通常飼育（C）群の心筋重量に比べて，自発走運動を行った群では有意に高値を示し，回転車輪による自発走運動が持久性機能を高めていたと判断された。また，腓腹筋重量はC 群，Ⅰ群に比べてⅤ群とⅣ群で有意に高値を示し，負荷を加えた回転車輪走が筋肥大としてのトレーニング効果をもたらしたことが示され，さらに 筋損傷を与え運動を行った（Ⅳ群）方が走運動のみ（Ⅴ群）より有意に高値を示した。なお，回転車輪による自発走走行距離は，トレーニング開始４週目に最高距離が記録され（４週目の平均4692m/ 日），全トレーニング期間を通しての平均走行距離は2815m/ 日であった。

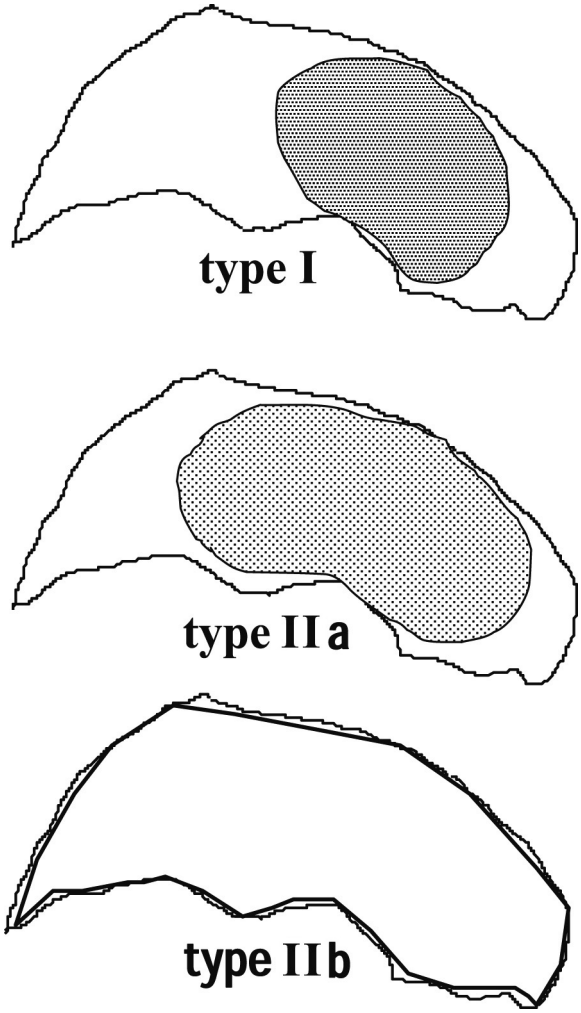

Fig. 2 Distribution chart of each fiber type in control midial gastrocrnemius muscle.

摘出した腓腹筋の凍結切片に対して，ATPase 染色（前処理 pH4.6）を施した結果をラット下腿の横断面背部の模式図と共に図１に示した。模式図に示されるように，下腿背部には下腿三頭筋としての腓腹筋，ひらめ筋，及び足底筋があり，腓腹筋は内側と外側部に別けられる非常に大きな筋である。染色像に示されるように，筋線維タイプ別に染色濃淡が生じ，type Ⅰ線維は黒に，type Ⅱ a 線維は白く，type Ⅱ b 線維は中間色に染まる。写真から筋の深層部（中間部）には type Ⅰ線維が局在し，表層部は type Ⅱ b 線維のみから構成されている。大きな腓腹筋全体の筋線維本数を算出し，タイプ別の評価を行うことは困難であるため，本研究では腓腹筋内側部（黒線にて囲った部位）に着目し，最初に C 群８匹の各タイプ線維の分布域を調べた（図２）。C 群の type Ⅰ線維分布域は腓腹筋内側部の１/２以下の面積に局在し，type Ⅱ a 線維はそれより広く分布し，type Ⅱ b 線維は筋全体に分布している。運動・損傷を加えた際の各筋線維の分布特性の変化を見るために，皮膚側の端から骨側の端までに直線を引き，この直線に対する垂線で腓腹筋内側部を４等分割した。それぞれの部位を皮膚側から A 領域，B 領域，C 領域，D 領域とした（図３）。また，必要に応じて各領域をさらに５等分した。

図３の下部は自発走トレーニング（Ⅴ）群における各筋線維タイプの分布域の広がりを模式的に示したものである。Ⅴ群では内側部自体の大きさがC 群に比べ肥大していた。 type Ⅰ，Ⅱ a 線維ともにⅤ群の分布域はD 領域での前方向への拡大は少なく，背部方向への拡大が顕著に観察された。Ⅰ群においても C 群とは異なり，自発走群に近い分布域がみられた。 type Ⅰ線維分布域の広がりはⅠ群＜Ⅴ群＜Ⅳ群の順で大きく，Ⅳ群では B 領域の中央まで分布域を広げていた。また，type Ⅱ a 線維は，C 群では全く存在しなかった A 領域にまで分布域が拡大していた。

本研究では，B 領域における C 群分布域の範囲外にあたるⅤ，Ⅳ群の type Ⅰ線維と type Ⅱ a 線維，また A 領域におけるⅤ，Ⅳ群の type Ⅱ a 線維が移行を起こした筋線維とみなした。

図４には，C 群の分布域から逸脱した範囲に存在し

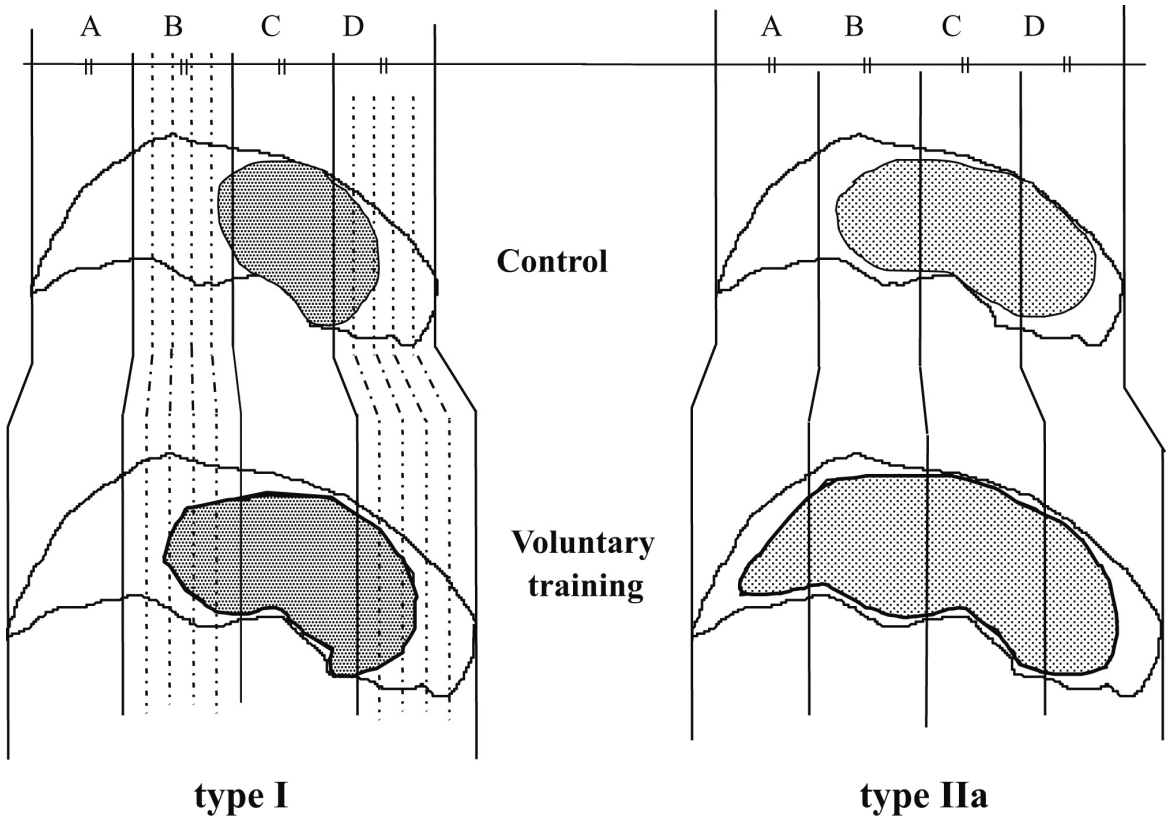

Fig. 3 Changes in the distribution of type I and IIa fiber type.

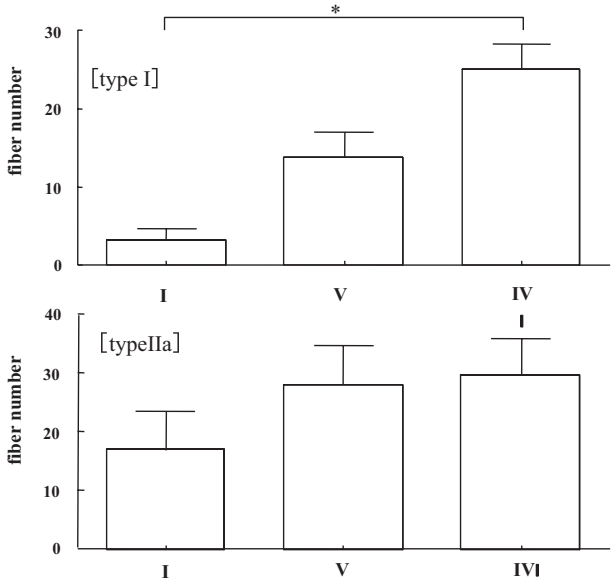

Fig. 4 Number of type fiber in enlarged distribution region. (mean±SD. *p＜0.05)

たⅠ，Ⅴ，Ⅳ群の type Ⅰ，Ⅱa 線維数を算出し，その平均値と標準偏差を示した。よって，C 群の値は 0 であるため図中には含まれない。type Ⅰ線維ではⅠ群（平均本数；3.2）＜ Ⅴ群（13.7）＜Ⅳ群（25.0）の順で高値を示し，Ⅰ群とⅣ群の間には有意差が認められた。type Ⅱa 線維では有意差は認められなかったが，分布域を拡大した各群の平均本数は，Ⅰ群17.0本，Ⅴ群28.4本，Ⅳ群30.3本であった。

次に，本研究にて定義した腓腹筋内側部の深層部（全ての筋線維タイプが混在する範囲）における type Ⅰ，type Ⅱa 筋線維別横断面積を各群毎に白バーで，また，C 群の分布域から逸脱した範囲に存在したⅠ，Ⅴ，Ⅳ群の各タイプ線維横断面積を各群毎に斜線バーで示し比較した（図５）。全ての筋線維タイプが混在する深層部（C 群を基準とした分布域）における type Ⅰ線維の横断面積は各群間で差がみられず，一方，type Ⅱa 線維の横断面積はⅤ群にのみ高値がみられた。また，全ての群において type Ⅰ線維，type Ⅱa 線維ともに逸脱部位にあるタイプ移行したと考えられる筋線維横断面積には，本来分布している範囲内のそれより有意な低値が認められた。

酸化系代謝能力の指標となる SDH 活性を各群，各筋線維タイプ別に示した（図６）。深層部における SDH 活性を群間比較した場合，type Ⅰ線維の SDH 活性は C ＜ I ＜ V ＜ IV の順で高値となり，C 群の SDH 活性は他の全群との間に有意差が認められた。type Ⅱa 線維の SDH 活性は群間で差が認められなかった。

逸脱部位にあるタイプ移行したと考えられる筋線維の SDH 活性と，本来の分布範囲内の SDH 活性を同群間で比較した場合に有意な差が認められなかった。逸脱部位間の比較ではⅠ群に比べてトレーニング（Ⅳ）群の type Ⅱa の SDH 活性が有意に高値を示し，タイプ移行線維では持久的トレーニング効果が認められた。

Ⅳ．考　　察

骨格筋は筋線維（細胞）が平行に配列・集合した組織であり，骨格筋に対する組織化学研究は骨格筋組織を扱いながら，細胞毎の特性を検討することを可能とする。

骨格筋は組織化学特性から複数の筋線維に分類される[4) 5)]。一般には，筋の主要な収縮タンパクであるミオシン重鎖のアイソザイムを基準にtype Ⅰ（遅筋）線維とtype Ⅱ（速筋）線維に分類されている。また，type Ⅱ線維は，サブグループとしてⅡa，Ⅱbに分類され，type Ⅱa線維は酸化系酵素活性も高い速筋線維であり，type Ⅱbは酸化系酵素活性が低く持久性に劣るが，収縮速度は最も早い特性を有する。

ほとんどの筋には，これらtype Ⅰ，type Ⅱa，Ⅱb線維が混在してモザイク状に分布する。筋を支配する運動神経にも筋のタイプに対応した分類がされており，type Ⅰ線維はS（slow twitch）タイプ，type Ⅱaは FR（fast twitch & fatigue resistant）タイプ，Ⅱb線維は FF（fast twitch & fatigue）タイプが存在する。筋線維タイプはその線維を支配するα-運動神経の特性により決定され，力発揮時のα-運動神経の活動参加は，筋の発揮量を決定する最大の要素となる[2)]。また，発揮筋力が低い場合にはSタイプのみの活動参加でコントロールされ，徐々に発揮筋力が増えるに従いFRタイプ，次いでFFタイプが活動参加する[8)]。つまり，発揮筋力の割合によって筋内で収縮する筋線維タイプの活動量が異なることになる。筋内での各筋線維タイプのモザイク状分布は，筋力発揮時に筋組織の一部のみが収縮するといった歪みによる筋損傷発生を抑制していると考えられる。しかし，脚の筋はほとんどが速筋であり，その横断面の組織染色像を観察した場合には，皮膚側の表層部にはtype Ⅱbのみが，また深層部にのみtype Ⅰ線維が分布している。これは，発揮筋力量によって組織内での余分な摩擦を防ぐための合目的領域分けと考えられる。本研究では，この筋線維タイプ別の局在性を利用し，タイプ移行を起こした筋線維と本来の筋線維の特性比較を行った。

腓腹筋内側部はtype Ⅰ，type Ⅱa，Ⅱb線維が混在しているが，type Ⅱb線維は筋横断面の全域に分布するため今回の比較から除外し，type Ⅰとtype Ⅱa線維のみに焦点をおいて，移行線維と既存線維の違いの有無を検討した。本来の分布域内にあるtype Ⅰ，type Ⅱa線維にも移行線維は含まれる可能性はある。トレーニングにともなうタイプ移行は数%以内であり[7) 10)]，本研究においては，本来の分布域内のtype Ⅰ，type Ⅱa線維の特性を200から300本の平均で示すことで，その中にも移行線維が含まれていても十分に既存線維の特性を表すものと考えられた。

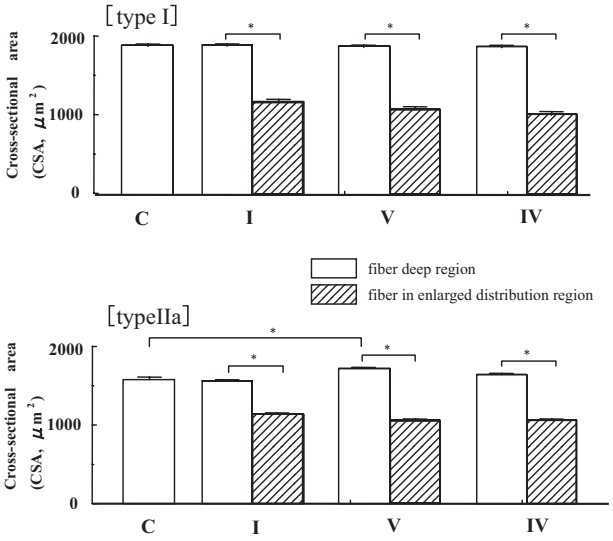

Fig. 5　Cross-sectional area of type fiber in deep and enlarged distribution region.（mean±SE. *p＜0.05）

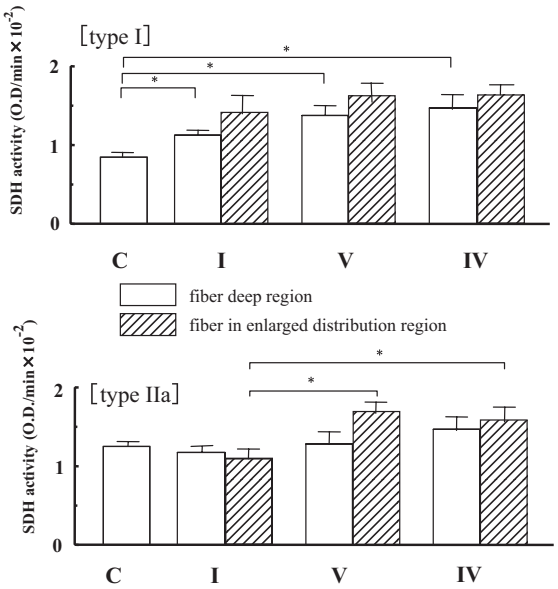

Fig. 6　Succinate dehydrogenase activity of type fiber in deep and enlarged distribution region.（mean±SD. *p＜0.05）

type Ⅰ，type Ⅱa線維共に酸化系酵素活性優位な線維であり，タイプ移行などのトレーニング効果は起こりやすい条件としては，筋活動量を高い強度で維持しながら活動時間を増大させた方が良いと考えられる。本研究で用いた，加負荷式回転車輪による自発走持久性トレーニングは，高強度の断続性持久走と考えられ[10)]，心重量，筋重量の増大，タイプ別分布域の拡大といったトレーニング性の効果が認められた。また，伸張性収縮による筋損傷は，活動参加できる筋線維を一過性に減らし非損傷筋の活動量を増やすこと，また損傷筋線維が脱神経を誘発し，その後の再生とともに持久性の活動参加が支配神経を変換させる可能性が考えられた[13)]。このため，高強度の断続性持久走といった運動刺激と神経筋の再生変化がtype Ⅰ線維の有意な増

加（図４）を引き起こしタイプ移行が起こりやすい状態を作っていると考えられた。

図６に示された結果では，有意差はないもののトレーニング群の逸脱部 SDH 活性は本来の分布範囲内の活性より高値を示している。一方，図５で示す筋線維断面積は著しく低値であった。横断面積と SDH 活性の変化については，横断面積単独または SDH 活性のみの変化を討論するより，両者を掛け合わせた SDH 活性積分値として評価すべきと考えた[9) 17)]。

SDH 染色濃度は，線維内のミトコンドリア量を反映すると考えられる[9)]。同じミトコンドリア容量を持っている場合でも筋線維の横断面積が大きくなると，相対的にミトコンドリア密度は低下し，逆に横断面積が小さくなると濃縮されて見かけ上の細胞の SDH 活性は高くなると考えられている。持久性の機能を筋出力で評価する際は，強い力をより長く発揮し続ける能力が持久力に優れると考えるなら，力の指標となる筋線維横断面積とその SDH 染色濃度を掛け合わせた積分値により，筋線維全体の SDH 活性を求める方が，筋線維に対する持久性トレーニング効果を知る手がかりになると考えた（図７）。各群の深層部の SDH 活性積分値を比較した場合，type Ⅰ線維では C 群に比べⅠ，Ⅴ，Ⅳ群の全てに有意に高値であり，損傷と運動刺激の効果がみられたと考えられた。type Ⅱ a 線維においてもⅣ群の SDH 活性積分値は有意に高く，トレーニングと筋損傷，支配神経の交換の相乗効果を受けたことが考えられた。しかし，Ⅰ，Ⅴ，Ⅳ群の各群内での逸脱部位にある筋線維 SDH 活性積分値と，本来の分布範囲内の SDH 活性積分値を同群間で比較すると，type Ⅰ，Ⅱ a 線維ともに移行線維の積分値は低値を示した。この

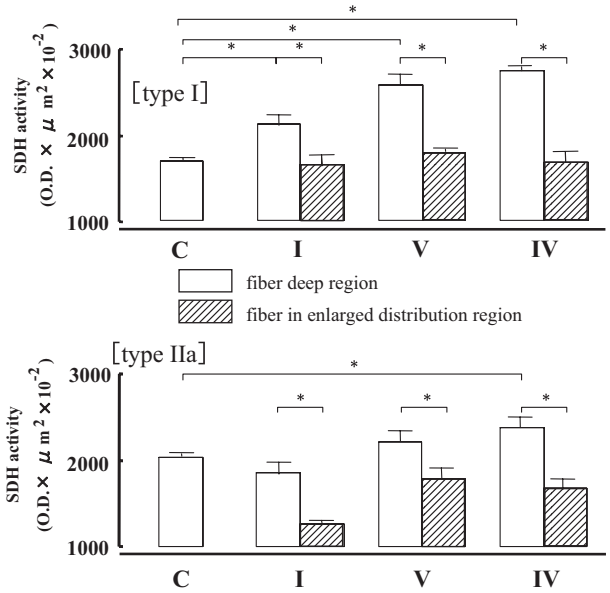

Fig. 7 Integrate succinate dehydrogenase activity of type fiber in deep and enlarged distribution region. (mean±SD. *p <0.05)

低下は，筋線維横断面積の違いが強く反映している。持久的トレーニングは持久的能力に乏しいタイプⅡ b 線維が，より持久力に優れたタイプⅡ a やタイプⅠ線維へと選択的に移行すると考えられ，Ⅱ b →Ⅱ a →Ⅰ線維と進むなら，本来，細い線維からの変換ではない。しかし，ミオシン ATPase 染色結果で同定されるタイプにおける移行では，Ⅱ b ミオシン遺伝子からⅡ a またはⅠミオシン遺伝子への発現スイッチが起きていたことを意味し[19)]，総筋たんぱく量の20% を占めるミオシンの内で50% 以上のミオシンが変化しなくてはタイプ移行が起こらないと考えるなら，相当量のダイナミックな収縮タンパクをはじめとする構成タンパクの変換が起きていたことが予測される。このようなダイナミックな変換に対しては，本来の形態を失うことが考えられた。また，持久性が求められるタイプ線維への移行に対して，ミトコンドリアの発達がともなわない場合には，消費エネルギーを抑え持久性機能を優先するために容量を小さく保つといった，合目的変化を起こしているとも考えられた。

以上の，持久的運動や伸張性収縮にともない，酸化系能力の高い type Ⅰ，Ⅱ a 線維が増加し，筋横断面上の分布域の拡大をする。この拡大域にある線維をタイプ移行線維と捉えた場合に，移行筋線維の特性は形態的未発達であり，酵素活性を合わせ一細胞の代謝機能として捉えた場合においても，本来の線維に比較し劣っていることが示めされた。

Ⅴ．ま　と　め

本研究では，持久走や伸張性収縮とトレーニングを組み合わせ，ラット腓腹筋へのトレーニング適応変化を検証した。実験動物ラットの飼育条件として，自発走トレーニング（Ⅴ）群と，自発走に伸張性収縮を加味した（Ⅳ）群を設けた。これに対して対照群としての通常飼育の control（C）群と伸張性収縮のみの（Ⅰ）群とを設けた。８週齢より16週齢までをトレーニング期間とし，16週齢時に筋を摘出し，腓腹筋内側の筋重量と組織染色を施し筋線維タイプ分類した。

走運動を行ったⅤ群，Ⅳ群が C 群Ⅰ群よりも心重量，筋重量ともに有意に高値でありトレーニング効果が認められた。筋横断面で見た場合には，各筋線維タイプには固有の分布域があるがトレーニングによるタイプ移行が生じた際には分布域の拡大がみられた。C 群を基準とした分布域から拡大した領域にあるものを移行筋線維と考え，本来の分布域に存在する同タイプの筋線維との比較を組織化学的特性からおこなった。

C 群の腓腹筋内側部の筋線維タイプ別分布を詳細に検討し分布域を決定した。持久走運動を行ったⅤ群，Ⅳ群においては，C 群には認められない分布域に，タイプⅠ，Ⅱ a 線維が存在した。本来の分布域と拡大分

布域内の同筋線維タイプの特性を組織化学的手法と画像処理法を用いて比較した。

トレーニング群において拡大分布域にあるタイプ移行した筋線維横断面積は，type Ⅰ，Ⅱa 線維ともに C 群と比較して有意な低値を示した。トレーニング群の深層部 SDH 活性は C 群に対して type Ⅰ，Ⅱa 線維ともに高値がみられた。また，分布域の拡大部位における type Ⅰ，Ⅱa 線維 SDH 活性は，深層部と差が認められなかった。断面積の要素を加えた SDH 活性積分値では，拡大部位における type Ⅰ，Ⅱa 線維ともに深層部より低下が認められた。

以上の結果より，腓腹筋内側部では持久的運動や伸張性収縮にともない，酸化系能力の高い type Ⅰ，Ⅱa 線維の分布域の拡大という適応を示したが，タイプ移行筋線維は形態的未発達であり，酵素活性からみた代謝機能も本来のタイプ線維に比較し劣っていると考えられた。

Ⅵ. 参考文献

1）Barnard,R.J., Edgerton,V.R., and Peter,J.B., Effect of exercise on skeletal muscle. Biochemical and histochemical properties. J. Appl. Physiol., 28, 762-766, 1970.

2）Burke,R.E., Levine,D.N, and Zajac,F.E.III, Mammalian motor units : Physiological - histochemical correlation in three types in cat gastrovnemius. Science, 17, 709-712,1971.

3）Clarkson,P.M., Kroll,W., and McBride,T.C., Maximal isometric strength and fiber type composition in power and endurance athletes. Eur. J .Appl. Physiol .Occup. Physiol., 44,35-42,1980.

4）Edgerton,V.R., SmithJ.L., and Simpson,D.R., Muscle fiber type population of human leg muscles. Histochemical J., 7, 259-266,1975.

5）Essen,B., Jansson,E., Henriksson, J., Taylar,A.W., and Sltin,B., Metabolic characteristics of fibre types in human skeletl muscle. Acta Physiol scand., 95, 153-165, 1975.

6）Gorza,L., Identification of a novel type 2 fiber population in mammalian skeletal muscle by combined use of histochemical myosin ATPase and anti-myosin monoclonal antibodies. J. Histochem. Cytochem., 38, 257-265, 1990.

7）Häggmark,T., Eriksson,E., and Jansson,E., Muscle fiber type changes in human skeletal muscle after injuries and immobilization. 9,181-5,1986.

8）Harridge,S.D., Plasticity of human skeletal muscle: gene expression to in vivo function. Exp. Physiol., 92,783-97,2007.

9）Ishihara,A., Tsuzimoto,H., Suzuki,H.,and Kasuga,N., Postnatal changes in cell body size and oxidative enzyme activity of spinal motoneurons innervating the rat tibialis anterior muscle. Dev. Brain Res., 83,8-34, 1994.

10）春日規克，山下晋，小笠原仁美，鈴木英樹，辻本尚也，石原明彦，加負荷式回転車輪によるラットの自発走特性と骨格筋への効果． 体力科学 ,48,99-110,1999.

11）春日規克 , 平野朋枝 , 西沢富江 , 竹倉宏明 , 伸張性収縮による筋損傷・回復期の機能と形態変化．愛知教育大学研究報告, 50, 53-59, 2001.

12）Laughlin,M.H.,and Roseguini,B., Mechanisms for exercise training-induced increases in skeletal muscle blood flow capacity: differences with interval sprint training versus aerobic endurance training. J Physiol Pharmacol.,59 Suppl 7,71-88.2008.

13）小笠原仁美 , 山下 普，春日規克， 回転車輪の自発走により誘発される筋損傷とトレーニング効果， 日本運動生理学雑誌 , 7, 57-63, 2000.

14）Peter,J.B., Barnard,R.J., Edgerton,V.R., Gillespie,V.R, and Stemple, K.E., Metabolic profiles of three fiber types of skeletal muscle in guinea pigs and rabbits. Biochemistry,11, 2627-2633, 1972.

15）Putman,C.T., Sultan,K.R., Wassmer,T., Bamford,J.A., Skorjanc, D., and Pette. D., Fiber-type transitions and satellite cell activation in low- frequency-stimulated muscles of young and aging rats.J Gerontol A Biol Sci Med Sci.,56,B510-9,2001.

16）Schiaffino,S., Gorza,L., Sartore,S., Saggin,L., Ausoni,S., Vianello,M., Gundersen,K., and Lømo,T., Three myosin heavy chain isoforms in type 2 skeletal muscle fibres. J. Muscle Res. Cell Motil., 10,197-205,1989.

17）Suzuki,H., Tsuzimoto,T., Ishiko,T., Kasuga,N., Taguchi,S., and Ishihara,A., Effect of endurance training on the oxidative enzyme activity of soleus motoneurons in rats. Acta. Physiol Scand., 143,127-128, 1991.

18）Verdijk,L.B., Gleeson,B.G., Jonkers,R.A., Meijer,K., Savelberg, H.H., Dendale, P., and van Loon, L.J., Skeletal muscle hypertrophy following resistance training is accompanied by a fiber type-specific increase in satellite cell content in elderly men. J Gerontol A Biol Sci Med Sci., 64,332-9,2009.

19）Walmsley,B., Hodgson,J.A., and Burke,R.E., Force produced by Medial gastrocnemius and soleus muscles dsuring locomotion in freely moving cats. J. Neurophysiol., 41, 123-1216,1978.

（2009年 9 月16日受理）