

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

辻本尚弥* 鈴木英樹** 春日規克** 石河利寛***

CHANGES IN MYOSIN HEAVY CHAIN ISOFORM COMPOSITION OF RAT SKELETAL MUSCLES AS A RESULT OF RUNNING AND JUMPING TRAININGS

HISAYA TSUZIMOTO, HIDEKI SUZUKI, NORIKATSU KASUGA and TOSHIHIRO ISHIKO

Abstract

Four myosin heavy chain (MHC) isoforms were detected in rat hind-limb fast muscles. MHC isoforms are particularly good candidates for fiber type-specific markers in myofibril proteins. We studied the effect of running or jumping training on MHC isoform composition in 18, 6 month-old female rats. The animals were divided into three groups: sedentary (S; n=6), running (R; n=5) and jumping (J; n=7) at 4 months of age. 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.

There was no significant difference in body weight among the groups. Muscle weight and muscle weight/body weight for the plantaris were significantly increased in both trained groups, but there was no significant difference in the protein concentration. With regard to MHC isoform composition, there was no significant difference in the compositions of the type I and type IIa MHC isoforms. In the type IIb MHC isoform, the values for both trained groups were significantly higher than that of group S ($p<0.05$). The values for both trained groups in the type IIc MHC isoform were lower than that of group S. In particular, there was a significant difference between groups S and J ($p<0.05$).

These results indicate that a relative increment of the type IIc MHC isoform is a typical adaptation phenomenon of the plantaris muscle in rats given running and jumping training.

(Jpn. J. Phys. Fitness Med. 1995, 44: 97~104)

key words: myosin heavy chain isoform, rat, jumping training, running training, plantaris muscle

I. 緒 言

これまでに種々のトレーニングに対する骨格筋の適応が数多く報告されている。持久的なトレーニングでは、ミトコンドリア量の増加や酸化系酵素優位の筋線維タイプ占有率の増加など疲労耐性の向上がみられることが報告されている¹⁷⁾。瞬発性トレーニングでは、解糖系酵素活性の上昇、タイプII線維の酸化能力の向上などのほかに筋肥大の起こることが報告されている^{27,28)}。本来、

トレーニングに対する筋の適応は、主に筋を構成し機能と直接結び付く蛋白質の量や質（同蛋白アイソフォーム）の変化によるものと考えられる¹⁴⁾。筋蛋白質はその機能から収縮蛋白質と調整蛋白質に分け考えられている²⁹⁾。なかでも収縮蛋白質であるミオシンは収縮速度と関係があり⁴⁾、また組織化学的な筋線維タイプの決定に関与することが知られており広く注目されている²⁶⁾。最近のラットを用いた研究ではミオシンの重鎖成分(Myosin Heavy Chain: MHC)に成熟期で

*中京大学大学院
〒470-03 愛知県豊田市貝津町床立101

**愛知教育大学健康科学教室
〒448 愛知県刈谷市井ヶ谷町広沢1

***中京大学
〒470-03 愛知県豊田市貝津町床立101

Graduate School of Physical Education (Doctor Course), Chukyo University, Tokodachi, Kaizu-cho, Toyota-shi, Aichi (470-03)

Department of Health science, Aichi university of Education
Hiroasawa, Igaya-cho, Kariya-shi, Aichi (448)

School of Physical Education, Chukyo University.
Tokodachi, Kaizu-cho, Toyota-shi, Aichi (470-03)

3から4種類のアイソフォームが同定され^{2,19)}筋線維タイプ移行との関係や¹⁷⁾, 機能との結び付きが検討されている⁴⁾。また神経の活動パターンや活動総量の変化及びホルモンの変化等に対して, ミオシン重鎖のアイソフォームレベルでも応答していることが示されている¹⁴⁾。そのためミオシン重鎖アイソフォームの変化を知ることは, トレーニングによる筋細胞の機能変化を知る手がかりとなる。このことから, トレーニングの効果を考える上でミオシン重鎖アイソフォームの変化を明らかにすることは重要であり意義あることと考えられる。

そこで本研究では, 実験動物を用い蛋白質, 特にミオシン重鎖に注目して持久的な走トレーニングと瞬発的なジャンプトレーニングに対する骨格筋の適応について検討した。

Ⅱ. 方 法

A. 実験動物及び飼育条件: 実験動物には成熟した生後4ヶ月齢のFischer 344系の雌ラット18匹(日本SLC)を用いた。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 $22 \pm 1^\circ\text{C}$, 湿度60%の環境下で飼育した。実験には対照群(Sedentary; S群, $n=6$)と持久性運動群(Run; R群, $n=5$)及び瞬発性運動群(Jump; J群, $n=7$)の3群を設けた。

B. トレーニング条件: トレーニングは, 持久性トレーニングとして実験動物用トレッドミル(KN-73: 夏目制作所)を用いた走トレーニングを, 瞬発性トレーニングとして刺激電極板を用いたジャンプトレーニングを行わせた。両トレーニング群とも1週間の事前トレーニング期間を設け, 各々の運動に慣れさせて所定のトレーニング条件で運動が行えるようにした後, トレーニングを開始した。トレッドミル走は分速30mで1日1時間, 週5日行わせた。ジャンプは, 高さ40cmへの跳び上がりを1日100回, 週5日行わせた。ジャンプトレーニングに要する時間は, ラット1匹あたり約5~10分であった。両トレーニングとも4ヶ月齢より8週間行わせた。トレッドミル走¹⁵⁾及びジャンプ²⁷⁾のトレーニング条件の設

定は, 先行研究により筋線維タイプ移行などの十分なトレーニング効果が得られた条件とした。

C. 実験手順: トレーニング終了後(生後6ヶ月齢), 体重を計測, 麻酔下にて頸動脈より放血して屠殺した。その後, 足底筋を摘出, 筋重量を測定した後に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て生化学的分析を行うまで -80°C の冷凍庫で保存した。なお飼育・トレーニング・屠殺での実験動物の扱いについては, 「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¹⁰⁾。

D. 蛋白質の定量分析及ミオシンの抽出及びアイソフォームの分析: 保存していた筋は分析時に, Bar & Petteの方法²⁾に従い作成した抽出液にてホモジナイズして, 総蛋白質含量測定のためのサンプルを分取し, 残りをミオシンの抽出に用いた。蛋白質の定量にはBiuret法を用いた⁸⁾。抽出された粗ミオシンは蛋白量を調整した後, 変性剤を添加して 56°C で10分間インキュベートし変性させた。変性粗ミオシンは, Sugiura & Murakamiの方法に従い5~8%の濃度勾配ゲルを用いたSDS-PAGE(KS 8020型: マリソル)によりミオシン重鎖アイソフォームを分離した²⁴⁾。アイソフォームの同定は, 全ての重鎖アイソフォームを含むように前脛骨筋と横隔膜筋より抽出し調整された粗ミオシン混合溶液を, 被験溶液と同時に流して得られたパターンをマーカーとして行った。アイソフォームの相対的構成比の分析は, 蛋白質の泳動パターンをCCDカメラ(Model TM: 東芝)でコンピューター(PC-286 VE: エプソン)に取り込み, イメージデジタイザー(FDM 98-RGB: フォトロン)を用いて画像解析により行った。

E. 統計処理: 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。まず全群間の差をKruskal-Wallisの順位による分散分析一元配置にて検定し, 有意な差がみられた場合に, 個々の群間の検定はRyanの名義水準¹⁶⁾を用いてMann-WhitneyのU検定(両側検定)を行った。全ての検定において有意水準は5%($p<0.05$)とした²⁰⁾。

Ⅲ. 結 果

ラットの体重, 筋重量, 単位体重当りの相対的筋重量及び蛋白質濃度を表1に示した. トレーニング期間中の体重の変化について, 3群とも加齢に伴う増加がみられた. またトレーニング群の体重は, トレーニングによる抑制がみられなかった. 足底筋の筋重量及び相対的筋重量では, R群, J

群ともS群に比べ有意に重く, トレーニングによる筋の使用性の肥大がみられた. 蛋白質濃度は, いずれの群間でも差がみられず, トレーニングによる変化は認められなかった. 蛋白質濃度×筋重量により求められる蛋白総量は, S群で 48 ± 2 mg, R群で 56 ± 2 mg, J群で 58 ± 2 mg と両トレーニング群で高値を示し, 特にJ群では統計的に有意であった.

Table 1. Body weight, tissue weight and protein concentration of rats

Group (number)	Sedentary (6)	Run (5)	Jump (7)
Body weight (g)	198 ± 2	205 ± 2	200 ± 2
Tissue weight (mg)	177 ± 4	$216 \pm 12^*$	$213 \pm 4^*$
Tissue/Body weight (mg/100 g Body weight)	89 ± 2	$105 \pm 6^*$	$107 \pm 2^*$
Protein conc. (mg/g)	274 ± 5	256 ± 7	270 ± 8

Values are expressed as means $\pm$ SEM

* : Significant difference from the value of sedentary group (*; $p < 0.05$)

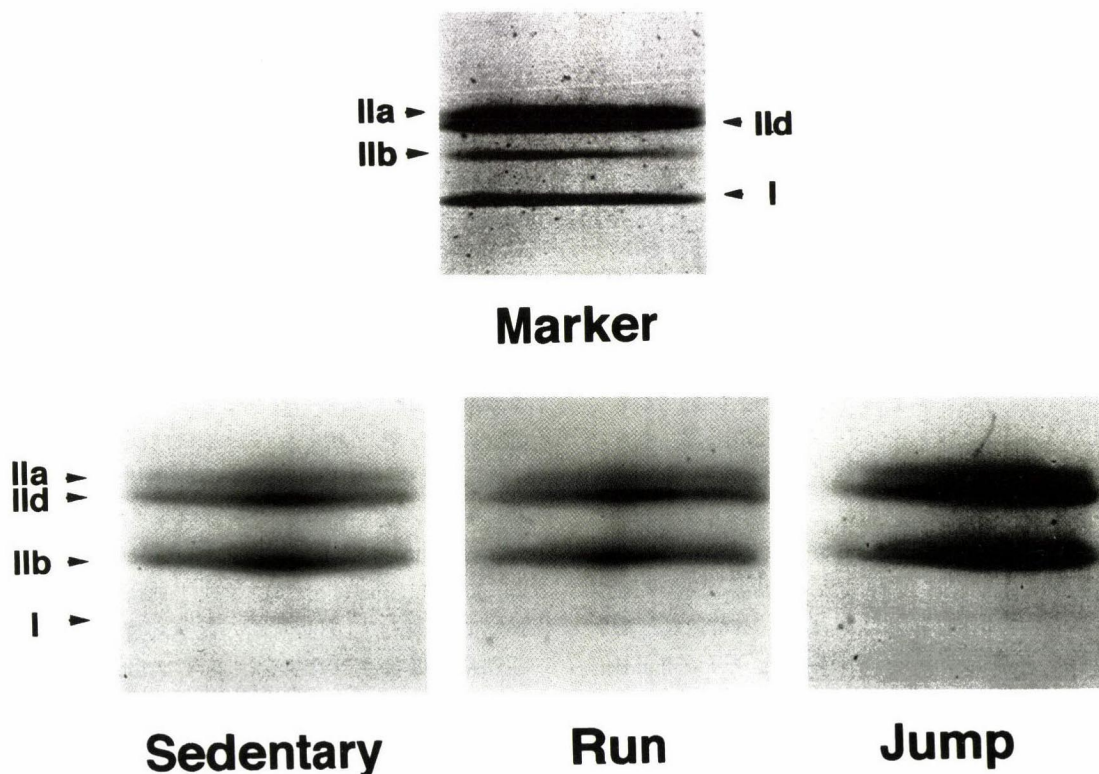


Fig. 1. Electrophoretograms of myosin heavy chain isoforms in plantaris muscle.
Marker : myosin mixture of tibialis anterior muscle and diaphragm muscle.

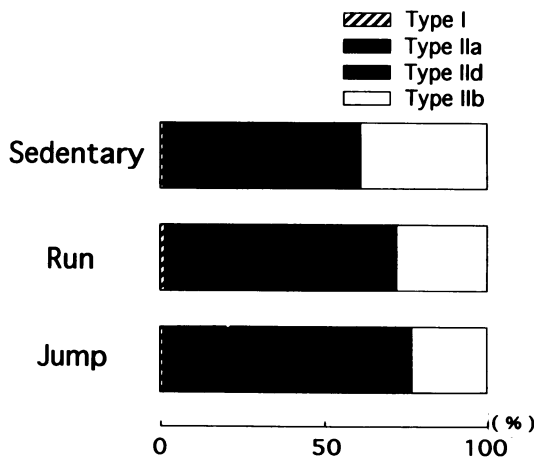


Fig. 2. Relative proportions of type I, type IIa, type IIb, and type IIc MHC isoform in plantaris muscle.

there was a significant difference in type IIc MHC isoform between sedentary and both trained groups ($p < 0.05$).

there was a significant difference in type IIb MHC isoform between sedentary and jump groups ($p < 0.05$).

次に SDS-PAGE による MHC アイソフォームの分離像を図 1 に示した。SDS-PAGE により MHC アイソフォームは 4 種類に分離された。図 2 には各群のタイプ I, IIa, IIb, IIc MHC アイソフォームの相対的構成比を示した。各群の各 MHC アイソフォーム値の平均値 ± 標準誤差 (%) は、S 群ではタイプ I が 1.2 ± 0.4 、タイプ IIa が 16.7 ± 2.2 、タイプ IIb が 42.7 ± 1.6 、タイプ IIc が 39.4 ± 2.5 であった。R 群では、タイプ I が 1.4 ± 0.5 、タイプ IIa が 15.8 ± 1.2 、タイプ IIb が 54.4 ± 3.7 、タイプ IIc が 28.4 ± 3.5 であり、J 群ではタイプ I が 1.0 ± 0.4 、タイプ IIa が 18.3 ± 2.6 、タイプ IIb が 57.5 ± 1.6 、タイプ IIc が 23.2 ± 2.6 であった。各群各 MHC アイソフォーム値を統計処理した場合、S 群に対し両トレーニング群のタイプ I MHC とタイプ IIa MHC には差が認められなかった。タイプ IIc MHC は S 群に比べて、R 群及び J 群で有意に高値を示した ($p < 0.05$)。相対的にタイプ IIb MHC は両トレーニング群で減少し、S 群と J 群では有意な差が認められた ($p < 0.05$)。タイプ IIc, IIb MHC

ともに R 群と J 群では有意な差が認められなかった。

IV. 考 察

本研究ではトレーニングに、走とジャンプという二種類の運動様式を用いた。持久的な走トレーニングと瞬発性のジャンプトレーニングの両群ともに、筋重量と蛋白総量は対照群に比べて同程度の増加がみられ、トレーニング群間では差がみられなかった。今回用いた二つのタイプのトレーニング強度は、走運動では $\sim 75\% \text{VO}_{2\text{max}}$ 程度⁵⁾、ジャンプ運動ではほぼ最大努力によるジャンプを 5～10 分で 100 回、数秒間隔で行う無酸素的な運動であったが²⁷⁾、トレーニング強度については測定してはいない。しかし、相対的筋重量や蛋白量からみたトレーニング効果は同様な変化として現れた。

トレーニングにともなうミオシン重鎖アイソフォームの変化について、Sugiura et al. は、1 日 1 時間、週 5 日で 4 週間の持久的な水泳トレーニングを行ったラット長指伸筋において、タイプ IIc MHC の相対的構成比の増加とタイプ IIb MHC の減少を報告している²²⁾。本研究でも、持久的な走トレーニングにより、ラット足底筋の MHC アイソフォームの構成比にタイプ IIc MHC の有意な増加と相対的にタイプ IIb MHC の減少が観察された。さらに瞬発的なジャンプトレーニングにおいても変化の方向が同じであり同程度の変化が観察された。このことからトレーニングの運動様式によらず、MHC レベルでは同様な適応の起こることが示された。筋活動量が増加し蛋白合成能に変化が生じた場合、筋内のミオシンアイソフォーム合成のスイッチングが起こるとされている。Kirschbaum et al. は、ラット前脛骨筋と長指伸筋に 10 Hz で 1 日 10 時間の電気刺激を行い筋の活動量を増加させた場合、タイプ IIb MHC の発現抑制とタイプ IIc MHC の発現促進がみられたと報告している¹²⁾。Ausoni et al. も、20 Hz の電気刺激によりラット長指伸筋でタイプ IIb MHC の発現抑制とタイプ IIa-IIx (IIc) の発現促進がみられたと報告している¹⁾。本研究での走トレ

ニングの結果、持久的筋活動量の増加によりタイプⅡbMHCが減少しタイプⅡdMHCが増加したことは、このアイソフォーム合成のスイッチングによる説明と一致する。一方、持久性のみならずレジスタンストレーニング²¹⁾やジャンプトレーニング²⁸⁾においても、速筋線維サブグループ内のⅡa(FOG)線維の増加することが過去の報告結果から示されている。また腱切除や除神経などの場合にもタイプⅡbMHCが相対的に増加することが報告されている⁹⁾。このことから筋の活動量が増加した時にはタイプⅡa、ⅡdMHCの発現が促進されと考えられる。本ジャンプトレーニングにおいても走トレーニングと同様、タイプⅡbMHCの減少とタイプⅡdMHCの増加がみられたことは、両群同程度の筋蛋白量の増加とも関係し、活動量が増加したことにともないタイプⅡdMHCの発現が促進されたものと考えられる。

Termin et al. は10 Hzで慢性的に電気刺激したラット長指伸筋の単一筋線維内に、数種類のMHCアイソフォームが様々な組合せ(タイプⅡaとⅡd、タイプⅡbとⅡI)で混在するハイブリッド線維がみられることを報告している²⁵⁾。電気刺激により、単一筋線維内では複数のミオシンアイソフォームの混在が起こっていることが観察される。またBaumann et al. は、ヒトの筋でトレーニングにより、組織化学的に決定されたタイプⅡの筋線維中でMHCアイソフォームの混在がみられることを報告している³⁾。Schantz & Dhoot も、ヒトの筋での持久的なトレーニングによりMHCやトロポニンの混在が増加することを報告している¹⁸⁾。本研究では用いた筋のタイプ構成比を測定していないが、同種ラットに同じ条件で走トレーニングを課した場合(n=5)にⅡdは12%から14%へ増加し、Ⅱbは69%から58%に減少した(未発表)。MHCアイソフォーム構成比の変化は、Ⅱdは43%から54%、Ⅱbは40%から28%であり、明かに筋線維タイプの変化より多いものであり、本実験でのトレーニングによるMHCアイソフォーム構成比の変化は、単一筋線維内のMHCアイソフォームの混在が起こっているためと考えられた。

1本の筋線維内に含まれるミオシンアイソフォームに混在がみられることは、特に移行過程のみの特徴ではないと考えられる。Gauthier & Lowey は、通常飼育した成熟ラットにおいても混在が存在することを報告している⁷⁾。杉浦たちは、通常飼育したラット横隔膜筋や前脛骨筋などで2種類以上のMHCアイソフォームを含む線維が存在することを報告している²³⁾。春日も、ラットの長指伸筋の単一筋線維内に数種のMHCアイソフォームの混在が多くみられると報告している¹¹⁾。筋細胞が多核の細胞であることまた適応能に優れていることから、筋細胞が一つのミオシンアイソフォームのみを合成し、単一筋線維内ではただ一つのミオシンアイソフォームが存在する考えるよりは、主要なミオシンアイソフォームとその他のアイソフォームが混在する考えた方が合目的的であると思われる。筋に対するトレーニング効果は、本来混在する同蛋白アイソフォームの混在比を変化させることであると考えられる。

一方、筋の活動量が増えMHCアイソフォームの混在比が変わる場合、全筋線維タイプに同様に変化が起きるとは考え難い。Kirschbaum et al. は、10 Hzの慢性的な電気刺激の開始とともにタイプⅡbMHC messenger-RNA量が減少することを報告している¹³⁾。Brownson et al. も、ウサギ前脛骨筋に対し電気刺激を行った場合タイプⅡbMHC遺伝子のみの抑制が起こったと報告している⁶⁾。また筋活動量の増加時にミオシンアイソフォーム合成のスイッチングが、ⅡbMHCとⅡdMHC間で起こるとする報告¹²⁾から、主な変化としてタイプⅡbMHCが主要なアイソフォームであるタイプⅡb線維内で、タイプⅡdMHCの相対的割合の増加が起こり、タイプⅡbMHCの割合の減少が進んでいることが考えられる。

以上、トレーニングによりミオシンの代謝過程が変化しタイプⅡbMHCが減少、タイプⅡdMHCが増加しミオシンアイソフォームの混在が進んでいることが考えられた。また同様な変化が、持久的な走トレーニングだけではなく瞬発的なジャンプトレーニングにおいてもみられることが示され

た。

V. 要 約

本研究では、成熟ラットの骨格筋ミオシン重鎖に注目し、持久的な走トレーニングと瞬発的なジャンプトレーニングに対する影響を検討した。実験動物は、対照群、持久性走運動群及びジャンプ群を設けた。トレーニング終了後、足底筋よりミオシンを抽出し重鎖(MHC)アイソフォームを分離、相対的構成比を分析した。主な結果は以下のとおりである。1) 足底筋の筋重量及び相対的筋重量は、対照群に比べて両トレーニング群では増加していた。2) 筋蛋白質濃度は、いずれの群間でも差がみられなかった。3) MHC アイソフォームの相対的構成比では、対照群に対し両トレーニング群ともに、タイプ I MHC とタイプ II aMHC には変化がみられず、タイプ II dMHC は有意に増加し、相対的にタイプ II bMHC は減少した。

以上の結果より、トレーニングにより蛋白濃度は変化しないが、筋蛋白の主成分であるミオシンアイソフォームに変化が認められた。また同様な変化が、持久的なトレーニングだけではなく瞬発的なトレーニングにおいても同様にみられることが示された。

参 考 文 献

- 1) Ausoni, S., Gorza, L., Schiaffino, S., Gunderse, K. and Lømo, T. (1990): Expression of myosin heavy chain isoforms in stimulated fast and slow rat muscles. *J. Neurosci.*, **10**(1), 153-160.
- 2) Bar, A. and Pette, D. (1988): Three fast myosin heavy chains in adult rat skeletal muscle. *FEBS lett.*, **235**(1, 2), 153-155.
- 3) Baumann, H., Jaggi, M., Soland, F., Howald, H. and Schaub, M. C. (1987): Exercise training induces transitions of myosin isoform subunits within histochemically typed human muscle fibers. *Pflugers Arch.*, **409**, 349-360.
- 4) Bottinelli, R., Schiaffino, S. and Reggiani, C. (1991): Force-velocity relations and myosin heavy chain isoform compositions of skinned fibers from rat skeletal muscle. *J. Physiol.*, **437**, 655-672.
- 5) Brooks, G. A. and White, T. P. (1978): Determination of metabolic and heart rate responses of rats treadmill exercise. *J. Appl. Physiol.*, **45**(6), 1009-1015.
- 6) Brownson, G., Isenberg, H., Brown, W., Salmons, S. and Edwards, Y. (1988): Changes in skeletal muscle gene transcription induced by chronic stimulation. *Muscle Nerve*, **11**, 1183-1189.
- 7) Gauthier, G. F. and Lowey, S. (1979): Distribution of myosin isoenzymes among skeletal muscle fiber types. *J. Cell Biol.*, **81**, 10-25.
- 8) Gornall, A. G., Bardawill, C. J. and David, M. M. (1949): Determination of serum proteins by means of the biuret method. *J. Biol. Chem.*, **177**, 751-756.
- 9) Jakubiec-Puka, A., Catani, C. and Carraro, U. (1992): Myosin heavy-chain composition in striated muscle after tenotomy. *Biochem. J.*, **282**, 237-242.
- 10) 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, 1版, ぎょうせい, 東京.
- 11) 春日規克(1993): トレーニングにともなう肥大筋線維の収縮特性. *体力科学*, **42**(6), 569.
- 12) Kirschbaum, B. J., Kucher, H., Termin, A., Kelly, A. M. and Pette, D. (1990): Antagonistic effects of chronic low frequency stimulation and thyroid hormone on myosin expression in rat fast-twitch muscle. *J. Biol. Chem.*, **265**, 13974-13980.
- 13) Kirschbaum, B. J., Schneider, S., Izumo, S., Mahdavi, V., Nadal-Ginard, B. and Pette, D. (1990): Rapid and reversible changes in myosin heavy chain expression in response to increased neuromuscular activity of rat fast-twitch muscle. *FEBS lett.*, **268**(1), 75-78.
- 14) Pette, D. and Staron, R. S. (1990): Cellular and molecular diversities of mammalian skeletal muscle fibers. *Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol.*, **116**, 1-76.
- 15) Poole, D. C., Mathieu-costello, O. and West, J. B. (1989): Capillary tortuosity in rat soleus muscle is not affected by endurance training. *Am. J. Physiol.*, **256**(Heart. Circ. Physiol. 25), H 1110-H 1116.
- 16) Ryan, T. A. (1960): Significance tests for multiple comparison of proportions, variances, and other sta-

- tistics. Psychol. Bull., **57**, 318-328.
- 17) Saltin, B. and Gollnick, P. D. (1983) : Skeletal muscle adaptability : significance for metabolism and performance, In Peachy, L. D., Adrian, R. H. M., and Geiger, S. R., Handbook of physiology, skeletal muscle, Williams and Wilkinson, Baltimore, 555-631.
- 18) Schantz, P. G. and Dhoot, G. K. (1987) : Coexistence of slow and fast isoforms of contractile and regulatory proteins in human skeletal muscle fibers induced by endurance training. Acta. Physiol. Scand., **131**, 147-154.
- 19) Schiaffino, S., Saggin, L., Viel, A., Ausoni, S., Sartore, S. and Gorza, L. (1986) : Muscle fiber types identified by monoclonal antibodies to myosin heavy chains. In Benzi, G., Packer, L., and Siliprandi, N., Biochemical Aspects of Physical Exercise, 1st, Elsevier, Amsterdam, 27-34.
- 20) シーゲル, S. (1984) : ノンパラメトリック統計学, 2 版, マグロウヒルブック, 東京.
- 21) Staron, R. S., Malicky, E. S., Leonardi, M. J., Falkel, J. E., Hagerman, F. C. and Dudley, G. A. (1989) : Muscle hypertrophy and fast fiber type conversions in heavy resistance-trained women. Eur. J. Apply. Physiol., **60**, 71-79.
- 22) Sugiura, T., Morimoto, A., Sakata, Y., Watanabe, and Murakami, N. (1990) : Myosin heavy chain isoform changes in rat diaphragm are induced by endurance training. Jap. J. Physiol., **40**, 759-763.
- 23) 杉浦崇夫, 森田俊介, 的場秀樹 (1994) : ラット単一筋線維におけるミオシン重鎖の多形性. 日本運動生理学雑誌, **1** (1), 45.
- 24) Sugiura, T. and Murakami, N. (1990) : Separation of myosin heavy chain isoforms in rat skeletal muscles by gradient sodium dodecyl sulfate-polyacrylamide gel electrophoresis. Biomed. Res., **11** (2), 87-91.
- 25) Termin, A., Staron, R. S. and Pette, D. (1989) : Changes in myosin heavy chain isoforms during chronic low-frequency stimulation of rat fast hind-limb muscles ; a single-fiber study. Eur. J. Biochem., **186**, 749-754.
- 26) Termin, A., Staron, R. S. and Pette, D. (1989) : Myosin heavy chain isoforms in histochemically defined fiber types of rat muscle. Histochemistry, **92**, 453-457.
- 27) 戸塚 学, 安部 孝, 広田公一 (1989) : 高強度ジャンプ・トレーニングがラット骨格筋線維組成に及ぼす影響. 体育学研究, **34**, 133-140.
- 28) Watt, P. W., Kelly, F. J., Goldspink, D. F. and Goldspink, G. (1982) : Exercise-induced morphological and biochemical changes in skeletal muscles of the rat. J. Appl. Physiol., **53** (5), 1144-1151.
- 29) 山本啓一, 丸山工作 (1987) : 筋肉, 1 版, 化学同人, 京都.