

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

A Basic Study on the Skeletal Muscle from the Standpoint of Sports Aptitude

1. 酸性プレインキュベーション溶液中のイオンとバッファーがラット骨格筋の myofibrillar ATPase 染色におよぼす影響について
2. 発育およびトレーニングが単位断面積あたりの張力に与える影響
3. 骨格筋線維組成に及ぼす低圧とトレーニングの影響
4. 筋線維組成と運動競技適性

筑波大学 勝田 茂

(共同研究者) 神戸大学 伊藤 一生

山口大学 的場 秀樹

愛知教育大学 春日 規克

現在、あらゆるスポーツ競技のレベルは著しく向上しており、ただ単に誰もが厳しいトレーニングさえすれば一流選手になり得るとは考えにくい。今後、日本がいろいろな競技において良い成績をおさめるためには、その種目に適した人材の確保とトレーニング方法の改善が必要であろう。

ある競技種目において、一流選手はその種目に望ましいと考えられる筋線維組成を有していることが、これまでの報告によって示されている。たとえば持久的な運動である長距離走やクロスカン トリーなどの選手は、その主働筋において遅筋線維の占める割合が高い。これは骨格筋がその細

胞レベルでの基本的な収縮様式や組成はトレーニングにより変化しないが、代謝特性や肥大という形で適応する能力を有するためである。

しかし筋線維組成を決定する際に用いる酵素染色法は、統一的な見解を示すには至っておらず、相反する結果を示す可能性もある。また、トレーニングにより変化した組織化学的特性が、筋の機能特性（収縮速度、持久力）に真に対応するか、肥大した筋がその肥大率に見合った張力を発揮するか、などに関してはまだ明らかにされていない。

本研究では実験動物を用いた基礎的な研究か

ら、精度の高い筋線維の分類法の確立、単一筋線維による張力特性と筋線維タイプとの関連性、低圧環境が筋線維組成に及ぼす影響などについて検討し、さらに needle biopsy 法による鍛練者、一流選手の筋線維組成とパフォーマンスとの関係を検討することを試みた。これらの研究テーマは、スポーツ界において競技種目に適したトレーニング

方法の開発や種目に適性を持つ選手の抽出という面で、また教育の場においては、よりよい筋力・持久力の向上を得る運動処方改善という面で重要な課題であると考え、本研究は内容が広範囲にわたるので、各分担研究者の研究成果をそれぞれ報告した。

1. 酸性プレインキュベーション溶液中のイオンとバッファーがラット骨格筋の myofibrillar ATPase 染色におよぼす影響について

山 口 大 学 的 場 秀 樹

The Effect of Ions and Buffers in Acid Preincubation Solution on Myofibrillar ATPase Stain of the Rat Skeletal Muscle

by

Hideki Matoba

*Laboratory of Biomechanics and Physiology,
Department of General Education,
Yamaguchi University*

ABSTRACT

The effect of ions and buffers in acid preincubation solution on the myofibrillar ATPase stain of the rat plantaris muscle was examined. The time course of the activation of type I fibers and inactivation of type II fibers varied depending on the species and concentration of ions and buffers. A good discrimination between fiber types was produced with a combination of ions and buffers where the activation of type I fibers and inactivation of type II A fibers were completed in less than five minutes. Muscle fiber types were clearly identified with the preincubation solution of 100mM citrate (pH 4.55~4.60) in which no neutral salts were added. 100mM succinate or the combination of 100mM acetate and 100mM KCl

was also acceptable.

We speculated that ions and buffers bound directly to myofibrillar protein with different strengths and thereby altered the rate of activation and inactivation of myofibrillar ATPase in a varied degree.

要 旨

ラットの足底筋を用い、酸性プレインキュベーション溶液中のイオンとバッファーが myofibrillar ATPase 染色に及ぼす影響を調べた。Type I 線維の活性化および Type II 線維の不活性化の時間経過は、酸性プレインキュベーション溶液中のイオンとバッファーの種類および濃度により異なった。5分以内に Type I 線維の活性化および Type II A 線維の不活性化が完了する場合に筋線維タイプを明確に分類することができた。100 mM クエン酸バッファー (pH 4.55~4.60) はこの条件を満たした。100mM コハク酸バッファー、および 100mM 酢酸バッファー/100mM KCl でもほぼ満足すべき結果を得た。

酸性プレインキュベーション溶液中のイオンやバッファーの種類および濃度によって筋線維タイプの活性化あるいは不活性化の時間経過が異なるのは、イオンやバッファーがそれらの種類や濃度に特有の強度で筋線維蛋白質に直接結合し myofibrillar ATPase 活性を変化させるためであると推論された。

1. 緒 言

哺乳類の骨格筋は、生理学的、生化学的および組織化学的特性の異なる数種類のタイプの筋線維を含む^{1,2)}。組織化学的な筋線維タイプの同定には、通常 myofibrillar ATPase 染色が用いられる。筋線維はこの染色によって Type I あるいは Type II に分類される^{3,4)}。

アルカリ溶液中で筋肉切片をプレインキュベ-

ーションすることにより Type I 線維と Type II 線維をより明確に分類できる⁴⁾。さらに、酸性溶液中で筋肉切片をプレインキュベーションした後、myofibrillar ATPase 染色を行うことにより、Type II 線維はさらに2~3種類のサブタイプに分類される^{5,6)}。

これまで、多くの研究者によって筋線維タイプを明確に分類するためのプレインキュベーション条件に関する検討が行われてきた。そして、プレインキュベーション溶液の pH^{4~9)} および温度¹⁰⁾ が myofibrillar ATPase 染色に大きな影響を及ぼすことが明らかにされた。しかし、pH および温度以外の要因については十分には検討されていない。

そこで、本研究では酸性プレインキュベーション溶液中のイオンとバッファーの種類および濃度が myofibrillar ATPase 染色に及ぼす影響を検討した。

2. 実験方法

実験材料には成熟ラットの足底筋を用いた。筋を液体窒素で冷却したイソペンタン中で凍結し、クリオスタット内 (-20°C) で厚さ 10 μ m の連続横断切片を作成した。作成した切片を室温で約 60分間乾燥し、その後 myofibrillar ATPase 染色に供した。通常、myofibrillar ATPase 染色に先立ち、切片を酸あるいはアルカリ溶液中でプレインキュベーションした。

アルカリプレインキュベーションは 100mM 2-amino-2-methyl-1-propanol (Ampro), 50mM KCl, 18mM CaCl₂ を含む溶液中 (室温, pH

10.3) で10分間行った。

酸性プレインキュベーションは種々のイオンおよびバッファーを含む pH 4.60, 温度 25°C の溶液で行った。通常, 同一筋からの 6 枚の連続切片を一個の染色ジャー内に置き, 一枚ごとにあらかじめ決められた時間 (15秒~20分間) だけプレインキュベーションして, 酸性プレインキュベーションが myofibrillar ATPase 染色に及ぼす影響を経時的に調べた。プレインキュベーション溶液より取りだした各切片をビーカー中の Ampro 溶液 (100mM Ampro, 50mM KCl, 18mM CaCl₂, pH 9.4) で約 5 秒間洗浄した。さらに, 染色まで切片を染色バット中の Ampro 溶液に 5~30分間浸した。Myofibrillar ATPase 染色は, Padykula and Herman の原法¹¹⁾を修正した Gollnick et al. の方法⁹⁾にしたがった。

染色後, 顕微鏡下で筋線維タイプの分類を行った。まず, アルカリプレインキュベーション後の myofibrillar ATPase 染色で濃く染色される筋線維を Type II, 染色されない筋線維を Type I とした。さらに Type II 線維のうち酸性プレインキュベーションで比較的 ATPase 活性を失いやすい筋線維を Type II A, 失いにくい筋線維を Type II B と分類した。

3. 結 果

1) 酸性プレインキュベーションによる各筋線維タイプの活性化あるいは不活性化の一般的パターン

図 1 に酸性プレインキュベーションによる各筋線維タイプの活性化あるいは不活性化の一般的パターンを示した。図 1 に示されたように, Type I 線維は少数の例外を除きプレインキュベーションの時間が長くなるにつれて徐々に活性化された。一方, Type II A 線維と Type II B 線維は時間経過に伴ない徐々に不活性化された。ただし, 不活性化の進行は Type II A 線維が Type II B 線

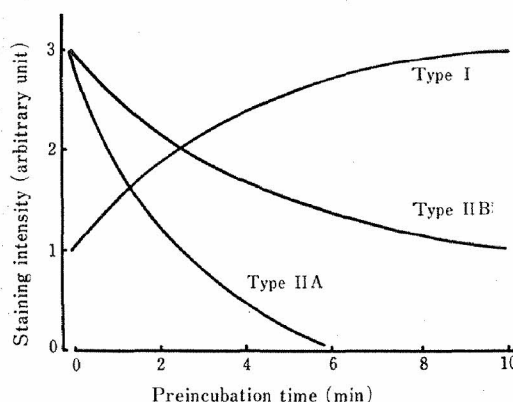


図 1 A general pattern of the activation of type I fibers and inactivation of Type II fibers during the acid preincubation. The staining intensity of the myofibrillar ATPase is rated subjectively on a scale of 0 to 3. Arbitrary units of 0 and 4 show light and dark stain, respectively. Arbitrary units of 1 and 2 demonstrate two ranks of intermediate stain.

維よりも速かった。

各筋線維タイプの活性化あるいは不活性化の時間経過の速さは, 酸性プレインキュベーション溶液の組成により異なった。以下に酸性プレインキュベーション溶液中のイオンとバッファーの種類および濃度が各筋線維タイプの活性化あるいは不活性化の時間経過に及ぼす影響について述べる。

2) 陰陽両イオンの種類および濃度の影響

酸性プレインキュベーション溶液中に KCl を加える例が報告されている^{12,13)}。しかし, KCl 濃度が myofibrillar ATPase 染色に及ぼす影響は明らかでない。そこで, まず KCl 濃度の影響を調べるため 25mM, 50mM または 100mM の KCl を含むプレインキュベーション溶液を調製した。各溶液ともバッファーには 100mM 酢酸バッファーを用いた。KCl を含まない 100mM 酢酸バッファーをコントロールとした。

この実験で, KCl は各筋線維タイプの活性化あるいは不活性化の時間経過を速める効果を持ち, その程度は濃度が高くなるほど大きいとの結果を得た。

このように KCl の濃度が上昇するにつれて各

筋線維タイプの活性化あるいは不活性化の時間経過が速くなるのは、浸透圧あるいはイオン強度が高まることに起因するのではないかと考えた。そこで、100mM 酢酸バッファーにサッカロースを加え KCl を含む各溶液と浸透圧を等しくした実験を行なった。しかし、サッカロースは各筋線維タイプの活性化あるいは不活性化の時間経過を速める効果を持たなかった。次いで、イオン強度について検討するため、LiCl あるいは NaCl の効果と KCl の効果を比較した。KCl の濃度依存効果がもしイオン強度の違いのみに起因するものならば、K を Li もしくは Na と置換しても、イオン強度は変わらないので、同一濃度では同じ効果が得られるはずである。しかし、得られた結果はこの仮定を支持しなかった。すなわち、LiCl と NaCl は KCl と同様に濃度が高くなるほど Type I 線維の活性化および Type II 線維の不活性化を速めたが、同一濃度における効果は $\text{LiCl} < \text{NaCl} < \text{KCl}$ の順であった。

このように KCl (および LiCl, NaCl) の濃度依存効果は浸透圧やイオン強度からは十分に説明できない。したがって、イオンの種類に独特の他の要因が関与していると考えざるをえない。

そこで、イオンの種類の影響をさらに調べるため、二価の陽イオンおよび一価の陰イオンについて検討した。二価の陽イオンとして Zn^{2+} , Mg^{2+} , Mn^{2+} , Ca^{2+} および Sr^{2+} を取りあげ、各イオンの塩化物 25mM をプレインキュベーション溶液に溶解させ、その効果を調べた。

ここで調べた二価の陽イオンのうち Zn^{2+} だけは他のイオンと異なり、Type I 線維を活性化しなかった。また、 Zn^{2+} は比較的速やかに Type II 線維を不活性化したが、Type II A 線維と Type II B 線維の不活性化の時間経過にはほとんど差が認められなかった。一方、 Mg^{2+} , Mn^{2+} , Ca^{2+} および Sr^{2+} はともに Type I 線維の活性化の時間経過を速めた。同様に、Type II A, II B 両線維の

不活性化の時間経過をも速めた。しかし、これら四種類のイオンのあいだには時間経過を速める効果に差異が見られなかった。


一価の陰イオンの影響を調べるため、プレインキュベーション溶液中にハロゲン族元素である F, Cl, Br および I のカリウム塩を溶解させた。濃度は各々 25mM とした。四種類の一価陰イオン (F^- , Cl^- , Br^- , I^-) はすべて Type I 線維の活性化および Type II A, II B 両線維の不活性化を速める効果があった。しかし、同一濃度における効果の大きさは原子番号が大きいほど大きく、 $\text{F}^- < \text{Cl}^- < \text{Br}^- < \text{I}^-$ の順であった。

3) バッファーの種類および濃度の影響

従来、酸性プレインキュベーション溶液の pH を一定に保つためのバッファーとしては、ほとんどの場合、酢酸バッファーが用いられてきた。しかし、酢酸バッファー以外にも酸性プレインキュベーションの行なわれる pH 4.3~4.6 付近で十分な緩衝能をもつバッファーは多い。そこで、上記 pH 付近に pKa 値を有する種々のバッファーを用いて、その種類および濃度が myofibrillar ATPase 染色に及ぼす影響について調べた (表 1)。

まず、酢酸、コハク酸およびクエン酸の三種類のカルボン酸を比較した。いずれのカルボン酸の場合も、濃度が高くなるにつれて各筋線維タイプの活性化あるいは不活性化の時間経過は速くなった。しかし、同一濃度における時間経過の速さはカルボン酸の種類により異なり、酢酸、コハク酸、クエン酸の順に速くなった。このように同一濃度においてカルボン酸の種類により各筋線維タイプの活性化あるいは不活性化の時間経過が異なるのは、炭素鎖の長さまたはカルボキシル基数のちがいによると考えた。そこで、一分子中の炭素数が 6 で炭素鎖の長さはほぼ等しいが、カルボキシル基数が異なる D-グルコン酸、D-グルカル酸、クエン酸の比較を行なった。同一濃度 (100

表1 バッファの種類と pKa

バッファ	化学式	pKa
酢酸	CH ₃ COOH	pKa 4.76
コハク酸	$\begin{array}{c} \text{COOH} \\ \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{COOH} \end{array}$	pKa ₁ 4.19 pKa ₂ 5.57
クエン酸	$\begin{array}{c} \text{COOH} \\ \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{HO}-\text{C}-\text{COOH} \\ \\ \text{CH}_2 \\ \\ \text{COOH} \end{array}$	pKa ₁ 3.06 pKa ₂ 4.74 pKa ₃ 5.40
D-グルコン酸	$\begin{array}{c} \text{COOH} \\ \\ \text{HCOH} \\ \\ \text{HOCH} \\ \\ \text{HCOH} \\ \\ \text{HCOH} \\ \\ \text{CH}_2\text{OH} \end{array}$	
D-グルカル酸	$\begin{array}{c} \text{COOH} \\ \\ \text{HCOH} \\ \\ \text{HOCH} \\ \\ \text{HCOH} \\ \\ \text{HCOH} \\ \\ \text{COOH} \end{array}$	
ピリジン		pKa 5.23
アスコルビン酸	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \\ \text{C} \\ \\ \text{HO}-\text{C} \\ \\ \text{HO}-\text{C} \\ \quad \\ \text{H}-\text{C} \quad \text{O} \\ \\ \text{HO}-\text{C}-\text{H} \\ \\ \text{CH}_2\text{OH} \end{array}$	pKa ₁ 4.10 pKa ₂ 11.79
グリシン	$\begin{array}{c} \text{H}-\text{CH}-\text{COOH} \\ \\ \text{NH}_2 \end{array}$	pKa ₁ 2.34 pKa ₂ 9.60
ピロリン酸	$\begin{array}{c} \text{O} \quad \text{O} \\ \quad \\ \text{HO}-\text{P}-\text{O}-\text{P}-\text{OH} \\ \quad \\ \text{OH} \quad \text{OH} \end{array}$	pKa ₁ 0.85 pKa ₂ 1.96 pKa ₃ 6.68 pKa ₄ 9.39

注) D-グルコン酸および D-グルカル酸はともにカルボキシル基を持つため、3.0~6.0くらいのあいだに pKa 値を持つと推測されるが、正確な pKa 値は不明である。

D-グルコン酸、D-グルカル酸以外のバッファの pKa 値はシーゲル著「生化学計算法」¹⁵⁾によった。

mM) における各筋線維タイプの活性化あるいは不活性化の時間経過の速さは、D-グルコン酸 < D-グルカル酸 < クエン酸の順であった。この結果はカルボキシル基数が各筋線維タイプの活性化あるいは不活性化の時間経過を決定する要因として重要であることを示す。しかし、時間経過を決定する要因としての炭素鎖の長さの重要性を否定するものではない。事実、Type I 線維の活性化あるいは Type II 線維の不活性化の時間経過は、カルボキシル基数が同じでも炭素数の長い D-グルコン酸の場合が酢酸に比べて、また D-グルカル酸の場合がコハク酸に比べてより速やかであった。

カルボキシル基数の影響についてさらに検討するため、100mM 酢酸バッファと 33.3mM クエン酸バッファの効果を比較した。両バッファのカルボキシル基数は同一と考えられる。したがって、活性化あるいは不活性化の時間経過がおもにカルボキシル基数によって決定されるならば、これら二つのバッファを用いた場合の時間経過はほぼ等しくなるはずである。しかし、得られた結果は 33.3mM クエン酸バッファが 100mM 酢酸バッファよりも各筋線維タイプの活性化あるいは不活性化の時間経過を速める効果が大きいことを示した。この結果も先の実験結果と同様、各筋線維タイプの活性化あるいは不活性化の時間経過はカルボキシル基数のみでは決まらないことを示す。

次に、各筋線維タイプの活性化あるいは不活性化の時間経過がイオン強度により決定される可能性があると考えて、酢酸バッファとクエン酸バ

バッファーのイオン強度を同一にして両バッファーの影響を比較する実験を行なった。しかし、この条件下でも各筋線維タイプの活性化あるいは不活性化の時間経過は、クエン酸バッファーの場合が酢酸バッファーの場合よりも速かった。

その他、ピリジン、アスコルビン酸/グリシン、ピロリン酸についても検討した。

分子構造が他のバッファーと大きく異なるピリジンでも他のバッファーを用いた場合とほぼ同じ染色パターンが得られた。

一方、0.83mM アスコルビン酸/100mM グリシンの場合は、30分間のプレインキュベーション後でも Type I 線維の活性化も、Type II 線維の不活性化も起こらなかった。

ピロリン酸の場合は、50~100mM では他のバッファーと同様な染色パターンがえられた。しかし、濃度を 22~33mM に低下させると高濃度では Type II B と分類された径の大きな筋線維が Type II A と分類された筋線維よりも速く不活性化された。

4. 考 察

これまでに、プレインキュベーション溶液の pH⁴⁻⁹⁾ および温度¹⁰⁾ が myofibrillar ATPase 染色に大きな影響を及ぼすことが報告されている。一方、myofibrillar ATPase 染色におよぼすプレインキュベーション溶液の組成の影響については十分には調べられていない。

本研究では、酸性プレインキュベーション溶液中のイオンやバッファーの種類および濃度が Type I 線維の活性化および Type II A, II B 両線維の不活性化の時間経過を大きく変化させることが明らかにされた。この所見は、筋線維タイプを分類するために酸性プレインキュベーションを行なうときには、溶液の pH および温度の他に、溶液の組成にも留意する必要があることを示す。本研究では、5分以内のプレインキュベーションで

Type I 線維の活性化および Type II A 線維の不活性化が完了する場合に、筋線維タイプを明確に分類することができた。100mM クエン酸バッファー (pH 4.55~4.60) はこの条件を満たした。100mM コハク酸バッファー、あるいは 100mM 酢酸バッファー/100mM KCl でもほぼ満足すべき結果を得た。

イオンやバッファーが筋線維タイプの活性化あるいは不活性化の時間経過を変化させる機序は明らかでない。しかし、von Hippel et al.¹⁴⁾ は、生体高分子のモデル物質であるポリアクリルアミドへのハロゲンイオンの結合の強さを調べ、その順序は $F^- < Cl^- < Br^-$ であると報告している。この順序は筋線維タイプの活性化あるいは不活性化の時間経過を速める効果の順序と一致する。したがって、筋線維タイプの活性化あるいは不活性化の時間経過がイオンやバッファーの種類および濃度により異なるのは、プレインキュベーション時にイオンやバッファーがそれらの種類および濃度に特有の強さで筋原線維蛋白質に直接結合し myofibrillar ATPase 活性を変化させるためである、と推測される。

参 考 文 献

- 1) Close, R.I.; Dynamic properties of mammalian skeletal muscles, *Physiol. Rev.*, **52** : 129—197 (1972)
- 2) 的場秀樹; 筋線維組成, 身体運動の科学, 浅見俊雄他 (編), 講談社, 東京, p149—154 (1974)
- 3) Engel, W.K.; Selective and nonselective susceptibility of muscle fiber types, *Arch. Neurol.*, **22** : 97—117 (1970)
- 4) Brooke, M.H. and Kaiser, K.K.; Some comments on the histochemical characterization of muscle adenosine triphosphatase, *J. Histochem. Cytochem.*, **17** : 431—432 (1969)
- 5) Brooke M.H. and Kaiser, K.K.; Three “myosin adenosine triphosphatase” systems: The nature of their pH lability and sulfhydryl depende-

- nce, *J. Histochem. Cytochem.*, **18** : 670—672 (1970)
- 6) Gollnick, P.D., Parsons, D. and Oakley, C.R.; Differentiation of fiber types in skeletal muscle from the sequential inactivation of myofibrillar actomyosin ATPase during acid preincubation, *Histochemistry*, **77** : 543—555 (1983)
- 7) Guth, L. and Samaha, F.J.; Qualitative differences between actomyosin ATPase of slow and fast mammalian muscle, *Exp. Neurol.*, **25** : 138—152 (1969)
- 8) Soukup, T., Vydra, J. and Černey, M.; Changes in ATPase and SDH reactions of the rat extrafusal and intrafusal muscle fibres after preincubations at different pH, *Histochemistry*, **60** : 71—84 (1979)
- 9) Müntener, M.; Variable pH dependence of the myosin-ATPase in different muscles of the rat, *Histochemistry*, **62** : 299—304 (1979)
- 10) Khan, M.A., Papadimitriou, J.M. and Kakulas, B.A.; The effect of temperature on the pH stability of myosin ATPase demonstrated histochemically, *Histochemistry*, **38** : 181—194 (1974)
- 11) Padykula, H.A. and Herman, E.; Factors affecting the activity of adenosine triphosphatase and other phosphatases as measured by histochemical techniques, *J. Histochem. Cytochem.*, **3** : 161—169 (1955)
- 12) Reichmann, H. and Pette, D.; A comparative microphotometric study of succinate dehydrogenase activity levels in type I, IIA and IIB fibres of mammalian and human muscles, *Histochemistry*, **74** : 27—41 (1982)
- 13) Snow, D.H., Billeter, R., Mascarello, F., Carpenè, E., Rowlerson, A. and Jenny, E.; No classical type IIB fibres in dog skeletal muscle, *Histochemistry*, **75** : 53—65 (1982)
- 14) von Hippel, P.H., Peticolos, V., Schack, L. and Karlson, L.; Model studies on the effects of neutral salts on the conformational stability of biological macromolecules. I. Ion binding to polyacrylamide and polystyrene columns. *Biochemistry*, **12** : 1256—1264 (1973)
- 15) シーゲル, I.H.; 生化学計算法, 付録IVおよびVII, 永井, 石倉, 林 (訳), 広川書店, 東京 (1979)

2. 発育およびトレーニングが単位断面積

あたりの張力に与える影響

— マウス skinned fiber による検討 —

愛知教育大学 春日 規 克

A Study on Growth and Training Effects on Maximum Tension Per Cross-Sectional Area of Single Skinned Fibers in Mice

by

Norikatsu Kasuga

Aichi University of Education

ABSTRACT

The effects of muscle growth and training on the maximum tension

(MT) per cross-sectional area (CSA) were studied in fast twitch (FT) and slow twitch (ST) skinned fibers of extensor digitorum longus and soleus in the male mice. The fiber classifications, fiber diameters and isometric tensions were investigated from 8 to 86 days after birth. The results were summarized as follows:

1. Body weight, CSA and MT increased rapidly until about 50th days, and reached to steady level thereafter. After 50th days CSA were higher for FT fibers relative to ST fibers.

2. Hypertrophy of fibers and MT increases were observed in the trained group.

3. MT per CSA (kg/cm^2) increased rapidly up to 50th days in both fiber types. Relative the rate at 80th days against 10th days were 1.98 and 1.93 in ST and FT fibers, respectively. However, there were no significant differences between trained and control groups and between ST and FT fibers in the rates.

緒 言

骨格筋は発育にまたトレーニングにともない、発揮張力、収縮速度、持久力等の機能特性が変化する。これは筋の形態や収縮蛋白量、また酵素活性値などの変化によるためであると考えられる^{2,3,13)}。骨格筋の最大筋力に関して多くの報告がある。ヒトの随意発揮最大筋力と筋断面積との関係には個人差が少なく、また筋組成と最大筋力/断面積との関係から、最大筋力には筋組成の差は影響しないという報告がされている⁹⁾。一方、遅筋線維が多いほど、断面積あたりの筋力は低いとする報告も見られる¹⁵⁾。これらの実験はヒトを対象としているため、筋力の測定、筋断面の測定、また筋組成の計算すべてが間接的手法を用いたものである。

本研究では、マウスの単一 skinned fiber を用い、筋線維断面積あたりの張力に対して、発育やトレーニングの影響、また筋線維タイプの差の有無を検討した。

実験方法

実験には、自由飼育した8日齢より86日齢までのICR系雄性マウスと、21日齢より82日齢まで水泳トレーニングを行った同系雄性マウスを用いた。水泳トレーニングは、疲労困憊まで泳がせることを1日1回、6日/週の割合で行わせた。実験は、マウスの体重測定後エーテル麻酔下において長趾伸筋またはヒラメ筋を剔出し、弛緩液中にて単一筋線維とした。次に、 $60\mu\text{g}/\text{ml}$ のSaponinと1%のBrij 58を含む弛緩液中で30分間処理し、筋小胞体を破壊したchemically skinned fiberとした。筋節長を $2.8\mu\text{m}$ に合わせ、筋の長軸を軸とし30度ずつ回転し、6方向より120倍で光学顕微鏡写真を撮影した。さらに、このネガフィルムをプロフィールプロジェクタにより4倍に拡大し、同部位の筋線維直径を測定した。6方向より得られた直径の平均値を筋線維断面が円であると仮定した時の直径とし、筋線維断面積を見積った。

次に、線維の一端を固定し、他端をトランスジューサ (Shinkho, U-GAGE) に接続し、張力の測定を行った。実験に用いた溶液条件は、すべて温度 20°C, pH 6.8, イオン強度 0.2, 遊離 Mg 1mM, Mg ATP 4mM, EG TA 4mM, PIPES 10mM であった。

20日齢以前のマウスの筋においては、長趾伸筋から得られたものを FT 線維、ヒラメ筋から得られたものを ST 線維とした。20日齢以後の筋線維においては、Sr 濃度—張力関係を調べることで、FT, ST 線維を分類した。最大張力は、 $pCa (-\log[Ca^{2+}])$ 5.0 以上で得られた。

実験結果

遅筋と速筋線維では、Sr 濃度と相対張力との関係に大きな差が見られることが知られている¹⁴⁾。この関係を用い本実験では、長趾伸筋またはヒラメ筋より得られた筋線維が確実に FT または ST 線維であるかを調べた。

図 1 に、両線維の pSr-張力関係を示した。ST 線維は pSr 5.4 が張力発生閾値であり、FT 線維より一桁低い濃度から収縮張力が発生する。このため、pSr-張力関係より筋線維タイプの分類は容易に行われた。ヒラメ筋から得られた線維が FT 線維であった場合、また長趾伸筋より ST 線維が得られた場合、もしくは判別が困難であった場合

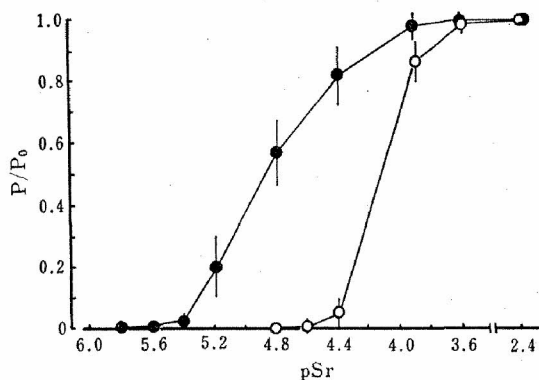


図 1 Relation between relative tension (P/P_0) and pSr (Mean \pm S.D.). Differences between FT (○) and ST fibers (●) were significant in pSr 5.2, 4.8, 4.4 and 4.0 ($p < 0.001$).

には、データから除外した。20日齢以前の筋においては、最大張力が小さいため、閾値や最大下の張力を測定することが困難であること、また幼若な筋の ST 線維は、成熟した筋の FT 線維と類似した pSr-張力関係を示すことから、ヒラメ筋または長趾伸筋より得た線維はすべて、それぞれ ST, FT 線維とみなした。

表 1 は、生後日数により分けた群とトレーニング群の体重と ST, FT 線維の断面積、最大張力の値を示している。それぞれの数値は平均値と標準偏差を示し、星印は ST と FT 線維間の有意差を示している。すべての測定項目において、生後 45~54日齢までは増加し、それ以後一定となる傾向を示した。この時期はマウスの性成熟が完了する時期であり、この時期以後トレーニング群も含め、線維断面積また最大張力に、ST と FT 線維間で有意な差が得られた。トレーニング群と 75~86日齢のコントロール群を比較した場合、体重はトレーニング群の方が有意に低く、逆に線維断面積、最大張力はトレーニング群の方が高値を示した。

筋線維断面積あたりの最大張力の変化に関して、生後の変化を平均値と標準偏差により図 2 に示した。断面積あたりの張力においても、生後 45~54日齢まで著明な増加がみられた。45~54日齢以後の断面積あたりの張力は、8~14日齢のそれに比して、約 2 倍の値を両線維とも示した。トレーニング群の値は成熟後の各群の値とほぼ同様の数値を示した。同日齢群内の断面積あたりの張力を ST と FT 線維間で比較した場合、成熟以後すべての日齢において FT 線維の方が高値を示したが統計的に有意な差を示すほどの違いは、いずれの線維間にも表われなかった。

なお、水泳トレーニングの効果の有無を確かめるため、75~86日齢のコントロール群とトレーニング群は、実験に用いたものと反対脚の長趾伸筋について筋重量、クレアチンキナーゼ活性値 (CK)、

表1 Body weight and cross-sectional area and maximum tension in single skinned fibers (Mean±S.D.). Fibers were classified into ST and FT fibers following pSr-tension relation according to Takagi & Endo (1977).

Age (days)	Body Weight (g)	Number		Cross-Sectional Area (cm ² ×10 ⁻⁵)		Maximum Tension (kg×10 ⁻⁵)	
		ST	FT	ST	FT	ST	FT fiber
(control)							
8~14	6.61±0.76	8	10	0.46±0.16	0.41±0.21	0.25±0.07	0.26±0.16
15~24	11.50±2.79	8	9	0.64±0.21	0.67±0.17	0.47±0.29	0.46±0.16
25~34	21.20±2.99	5	10	1.08±0.31	1.20±0.29	0.94±0.28	1.10±0.32
35~44	34.07±1.70	7	9	1.32±0.21	1.42±0.31	1.43±0.28	1.36±0.40
45~54	38.67±1.25	6	5	1.44±0.28*	1.86±0.30	1.67±0.44*	2.29±0.63
55~64	39.46±1.58	10	9	1.39±0.22**	1.92±0.33	1.53±0.43**	2.21±0.53
65~74	38.69±1.40	8	6	1.30±0.17**	1.77±0.32	1.43±0.32**	2.14±0.51
75~86	39.85±2.73	8	7	1.69±0.43	1.96±0.29	1.89±0.44*	2.44±0.47
(trained)							
82	34.03±1.87	5	5	1.81±0.20**	2.36±0.21	2.05±0.40	2.76±0.56

* p<0.05, ** p<0.01

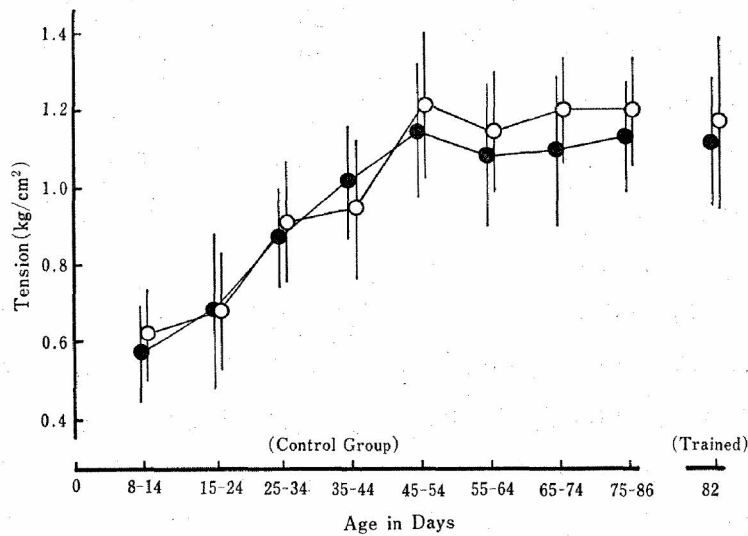


図2 Variation of maximum tension per fiber cross-sectional area during growth (Mean±S.D.). ○ FT, ● ST

コハク酸脱水素酵素活性値 (SDH) を測定した。この結果、トレーニング群の方がコントロール群に比して、筋重量/体重は9.5%、CKは22%、SDHは49%の高値を示した。

考 察

skinned fiber は骨格筋の細胞膜という拡散障壁を除去し、かつ他の生理的機能を保った系であ

り、外液条件の変化により自由に収縮弛緩をコントロールできる。本研究では、この skinned fiber の筋線維タイプを決定するため、pSr-張力関係を用いた。これは、Sr とトロポニン C の結合定数が遅筋と速筋とでは大きく異なることを利用したものである¹⁴⁾。

筋線維断面積は、両線維とも生後約50日齢まで顕著な増加を示した。また、特に成熟後 FT 線

維の断面積が ST 線維より高値を示した。これは、Rowe & Goldspink⁸⁾ の報告とほぼ一致する結果であった。しかし、成熟後の断面積を彼らの示した値と比較した場合、本実験の値は約 2 倍高値を示した。この理由として、skinned fiber は生筋より 10% 近く膨潤していること、また一本の標本を得る際太い線維ほど扱いやすいため、本実験の筋線維断面積は本来生体内の平均値より高い値を表わしていると思われる。

筋線維断面積あたりの張力は、両線維とも筋の肥大時期と同様、生後約 50 日齢まで増加した。筋の発揮可能な最大張力はアクチンとミオシンとからなる収縮蛋白量に依存するため、この結果は生後発育にともない筋細胞内の収縮蛋白比の増加が起こることを示唆するものである。Dickerson & Widdowson¹⁾ はヒトおよびブタの原線維蛋白量/筋重量に、生後変化がみられることを報告し、Schiaffins & Margreth¹⁰⁾ はラットの腰筋を用い、電顕写真より筋原線維の占める比が生後増加することを報告している。また、勝田⁵⁾ が示す生後発育にともなう筋原線維比の増加率と、本実験により得られた断面積あたりの張力の増加率はほぼ一致し、発育期においては断面積あたりの張力が増加することは間違いない事実であろう。

Fitts ら³⁾ Staudte ら¹³⁾ は、筋重量あたりの単縮・強縮張力にトレーニングの影響がないことを報告している。本実験においても、筋断面積あたりの張力は、トレーニング群と同日齢のコントロール群間で差がみられなかった。Goldspink & Howells⁴⁾ は、トレーニングにより肥大した筋においても、筋原線維の占める比には変化がないことを報告している。トレーニングの有無にかかわらず、成熟した筋の収縮蛋白の量比は一定であり、張力は断面積により判断できると考えられる。

筋線維タイプによる断面積あたりの張力においても差がみられなかった。Schantz ら⁹⁾ は、ヒト

の筋組成の違いによる最大筋力には差がないことを、また Lännergren & Smith⁶⁾ はガマの単一筋線維において、Sexton¹¹⁾ はグリセリン筋を用いて、断面積あたりの張力を測定した結果、筋線維タイプによる差はないことを示している。しかし、ST 線維の方が、発揮張力が低い可能性も考えられる。筋の微細構造をみた時、FT 線維に比して ST 線維は、正六角格子が不均一であり、Z・M line の規則性が劣っている⁷⁾。また、酸化能力を高めるためのミトコンドリア量が多いため、筋原線維の占める比が低いと考えられる。一方、FT 線維は筋小胞体の量比が高く、筋原線維比は ST 線維より FT 線維の方が低値を示す報告もある¹²⁾。筋線維タイプによる収縮蛋白の差は、数% 以下であろうと考えられる。図 2 に示されたように成熟後の張力は僅かに FT 線維の方が高く、上述の構造的差を反映しているのかもしれないが、収縮という動的変化が生じた場合に起こる筋の規則構造のみだれば、十分に筋線維タイプによる構造的また蛋白量比等の差を包括してしまう可能性の方が高いように思われる。

本研究では、筋線維断面積あたりの張力を発育、トレーニング、筋線維タイプから検討した。これらの結果、発育にともなう断面積あたりの張力には変化があるが、トレーニングまたは筋線維タイプの差には、影響されないことが示された。

最後に、運動能力という面から骨格筋の機能を考えた場合、最大筋力、短縮速度、持久力の 3 つに分けられる。この 3 つの要素の中で、最大筋力に関しては最も筋線維タイプ・代謝特性に影響されない要素であると考えられた。

結 語

本研究では、生後発育およびトレーニングにともなう ST, FT 線維の断面積あたりの最大張力の変化を調べることを目的とした。実験には生後 8-86 日齢までの ICR 系雄性マウスの skinned

fiber を用い、筋線維タイプの分類、断面積と最大張力の測定を行った。

結果は以下の通りであった。

1. 体重、筋線維断面積、最大張力とも生後約50日齢までは著明な増加を示し、それ以後の変化は認められなかった。また、成熟後は FT の方が ST 線維より、面積に高値を示した。2. トレーニング群において、筋線維肥大また最大張力の増大がみられた。3. 断面積あたりの張力は、生後50日齢まで増加した。10日齢群より80日齢群の方が、ST、FT 線維断面積あたりの張力は、1.98、1.93とそれぞれ高値を示した。しかし、トレーニングにともなう差および、筋線維タイプによる断面積あたりの張力の差は認められなかった。

参考文献

- 1) Dickerson, J.W.T. and E.M. Widdowson; Chemical changes in skeletal muscle during development. *Biochem. J.*, **74** : 247—257 (1960)
- 2) Drachman, D.B., and D.M. Johnson; Development of a mammalian fast muscle: Dynamic and biochemical properties correlated. *J. Physiol.*, **234** : 29—42 (1970)
- 3) Fitts, R., et al.; Contractile properties of skeletal muscle from trained miniature pig. *Pflügers Arch.*, **343** : 133—141 (1973)
- 4) Goldspink, G. and K.F. Howells; Work-induced hypertrophy in exercised normal muscle of different ages and the reversibility of hypertrophy after cessation of exercise. *J. Physiol.*, **239** : 179—193 (1974)
- 5) 勝田茂; 骨格筋線維の生後発育に関する光顕的、電顕的研究, 体育学研究, **24** : 201—208 (1979)
- 6) Lännergren, L. and R.S. Smith; Types of muscle fibers in toad skeletal muscle. *Acta Physiol. Scand.*, **68** : 263—274 (1966)
- 7) Peachy, L.D.; The sarcoplasmic reticulum and transverse tubules of the frog's sartorius. *J. Cell Biol.*, **25** : No. 3, Part 2, 209 (1965)
- 8) Rowe, R.W.D. and G. Goldspink; Muscle fiber growth in five different muscles in both sexes in mice. *J. Anat.*, **104** : 519—530 (1969)
- 9) Schantz, P., et al.; Muscle fiber type distribution, muscle cross-sectional area and maximal voluntary strength in humans. *Acta Physiol. Scand.*, **177** : 219—226 (1983)
- 10) Schiaffins, S. and A. Margreth; Coordinated development of the sarcoplasmic reticulum and T system during postnatal differentiation of rat skeletal muscle. *J. Cell Biol.*, **41** : 855—875 (1969)
- 11) Sexton, A.W.; Isometric tension of glycerinated muscle fibers following adrenalectomy. *Am. J. Physiol.*, **212** : 313—316 (1967)
- 12) Shear, C.R. and G. Goldspink; Structural and physiological changes associated with the growth of avian fast and slow muscle. *J. Morph.*, **135** : 351—372 (1973)
- 13) Staudte, H.W., et al.; Effects of short-term, high intensity (sprint) training on some contractile and metabolic characteristics of fast and slow muscle of the rat. *Pflügers Arch.*, **344** : 159—168 (1973)
- 14) Takagi, A. and M. Endo; Guinea pig soleus and extensor digitorum longus: A study on single-skinned fibers. *Exp. Neurol.*, **55** : 95—101 (1977)
- 15) Tesch, P. and J. Karlsson; Isometric strength performance and muscle fiber type distribution in man. *Acta Physiol. Scand.*, **103** : 47—51 (1978)

3. 骨格筋線維組成に及ぼす低圧とトレーニングの影響

神戸大学 伊藤一生

(共同研究者) 京都大学 田口貞善

Influence of Hypobaric Hypoxia and Physical Training on Fiber Composition of Skeletal Muscle in Rats

by

Kazuo Itoh

Faculty of Education, Kobe University

Sadayoshi Taguchi

College of Liberal Arts, Kyoto University

ABSTRACT

Twenty four male Sprague-Dawley rats, 35 days old, were randomly assigned to one of four groups: 2 resting control groups and 2 swimming groups.

The hypoxia control and hypoxia swimming groups were housed for one week at 550 torr, followed by 4 weeks at 460 torr.

The sea-level control and the sea level swimming groups were housed for 5 weeks at 760 torr.

The swimming program consisted of endurance swimming at a 30 minutes a day, 6 days a week, for 5 weeks.

At ten weeks of age, fiber composition of their hind-limb muscles were histochemically studied. Samples of the soleus, EDL, plantaris and tibialis ant. muscles were sectioned (10 μm thick) by cryostat at -20°C .

The sections were stained with succinate dehydrogenase (SDH) and myosin adenosine triphosphatase (ATPase), and the muscle fiber were classified in to the three types: FG, FOG, SO.

In soleus muscle, hypoxia and swimming induced significant increase in FOG fibers, and decreases in SO fibers.

Sea-level control group had the lowest percentage in FOG fibers compared to the other groups.

EDL and plantaris muscles had a significantly higher percentage of FOG fibers in the hypoxia and swimming groups than in the sea-level control group.

These results obtained in the present experiments indicated that hypoxia is a triggering factor for the conversions of muscle fiber types and the increase in oxidative capacity.

要 旨

長期間低圧暴露が骨格筋線維組成に及ぼす影響

を検討した。

生後 5 週齢の Sprague-Dawley 種の雄ラット
24匹を用い、12匹を低圧室（最初の一週間は 510

torr, それ以後は 460torr) で5週間飼育し, そのうち半数は, 週6回, 1日30分間, 5週間の水泳トレーニングを実施した. また, 対照群として, 常圧下で飼育したラット12匹についても, 半数に同様の水泳トレーニングを行わせた.

10週齢で, 麻酔下でヒラメ筋, 前脛骨筋, 長指伸筋, 足底筋, 腓腹筋, 外側広筋を摘出し, 組織化学的方法により各筋の筋線維組成を検討した.

ヒラメ筋では, 低圧水泳群 (Hypo. sw), 低圧非運動群 (Hypo. CO), 常圧水泳群 (SL SW) の3群の FOG fiber の比率が常圧非運動群 (SL CO) に比較して, 有意に高いことが認められた. 長指伸筋, 足底筋では, 常圧非運動群に比較して他の3群の FOG fiber の比率が高く, FG fiber の比率が低かった. また, 前脛骨筋では, 低圧水泳群の FOG fiber の比率が他の3群に比して, 僅かに高い値を示したが, 有意差はみられなかった.

低圧 (低酸素) および持久性トレーニングにより, 組織化学的には, 酸化酵素活性の高い筋線維の比率が増大する傾向がみとめられ, 酸素不足に対する適応を示すものと考えられる.

緒 言

近年, 骨格筋の fiber type に関する研究は発育発達に伴う変化, 各種トレーニングによる影響, 性差等について, 動物やヒトを用いて, 種々の角度からの研究がすすめられている. また一方, 高地あるいは低圧環境下における長期間成育による生体の機能変化および身体運動の影響についても, すでに数多くの研究によって明らかである.

即ち, ヒトおよび動物の心臓の大きさについては, 沢崎ら¹⁶⁾, Recavarren ら¹²⁾, 酒井¹⁵⁾ が, それぞれ高地住民や, 高所環境で飼育したマウスの右心室の肥大をみとめ, Glass ら⁴⁾, Reynafarje¹³⁾ は, 心筋, 骨格筋のミオグロビン量の増加を報告

している. 更に高地住民の平地における持久的作業能力が平地住民に比較して大きいことから, これをトレーニングに応用しようとする試みも多い.

しかし, これら酸素不足に対する適応の研究は, 呼吸循環機能系に関するものが大部分で, 骨格筋の組織自体がどのような適応を示すかについては, ほとんど知られていない.

そこで, 発育期のラットを常圧と低圧の二つの環境で飼育し, それに更に持久的トレーニングを負荷して, 骨格筋の fiber type の面からその影響を検討した.

実験方法

実験動物としては, Sprague-Dawley 種の雄ラット24匹を用いた.

生後5週齢 (体重130~150g) のラット12匹を低圧室 (最初の1週間は 510torr, それ以後は 460torr) で5週間飼育し, そのうち半数には, 週6回1日30分間, 5週間の水泳トレーニングを行わせた.

また, 対照群としては, 常圧下で飼育したラット12匹について, 半数に同様の水泳トレーニングを行わせた.

10週齢で, ペントバルビタール麻酔下で下肢筋 (ヒラメ筋, 前脛骨筋, 長指伸筋, 足底筋, 腓腹筋, 外側広筋) を摘出し, 秤量の後, アセトン, ドライアイスで冷却したイソペンタン中で急速凍結した. クリオスタットにより厚さ 10 μ m の新鮮凍結切片を作成し, 組織化学的検索のための資料とした.

染色は, SDH (Barka, Anderson の方法²⁾), myosin ATPase (Padykura, Herman¹¹⁾ および Davies, Gunn³⁾ の方法) について行った.

顕微鏡写真より, ヒラメ筋, 前脛骨筋, 長指伸筋, 足底筋の筋線維組成を, 収縮特性, 代謝特性の面から, Peter らの方法に従って分類し検討し

た。

実験結果

各群の体重の変化は図1に示す通りである。実験開始1週間後より常圧非運動群 (SL CO) が最も大きく、次で常圧運動群 (SL SW), 低圧非運動群 (Hypo. CO) で、低圧運動群 (Hypo. SW) が最小となり2週間後よりは、何れの群間でも有意差がみとめられ ($p < 0.05$) この傾向は、実験終了時まで継続した。

表1は、心臓重量と体重当り心臓重量を示したものである。体重当りの重量では、低圧運動群は最も大きく、次で常圧運動群、低圧非運動群となり、常圧運動群が最も小さかった。

筋線維組成については、顕微鏡写真より、全横断面にわたって fiber type を検討した。

図2は、ヒラメ筋の myosin ATPase 染色によ

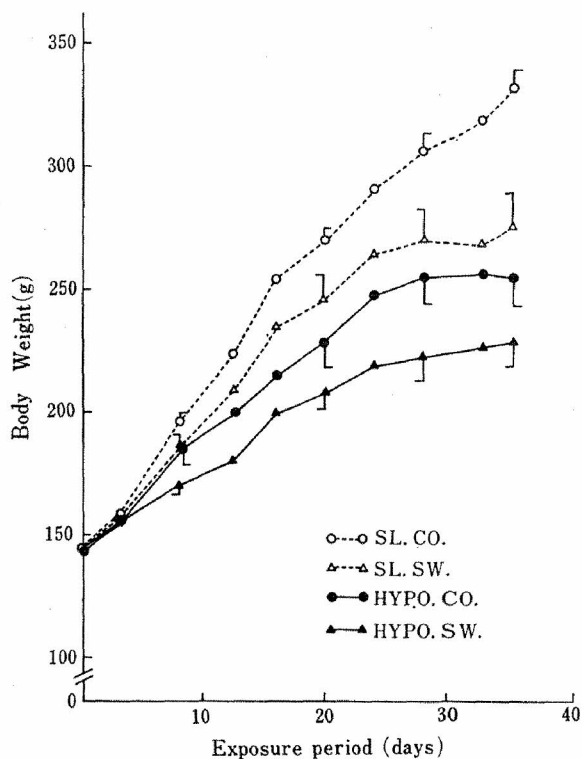


図1 Growth of body weight in rat under four different groups.

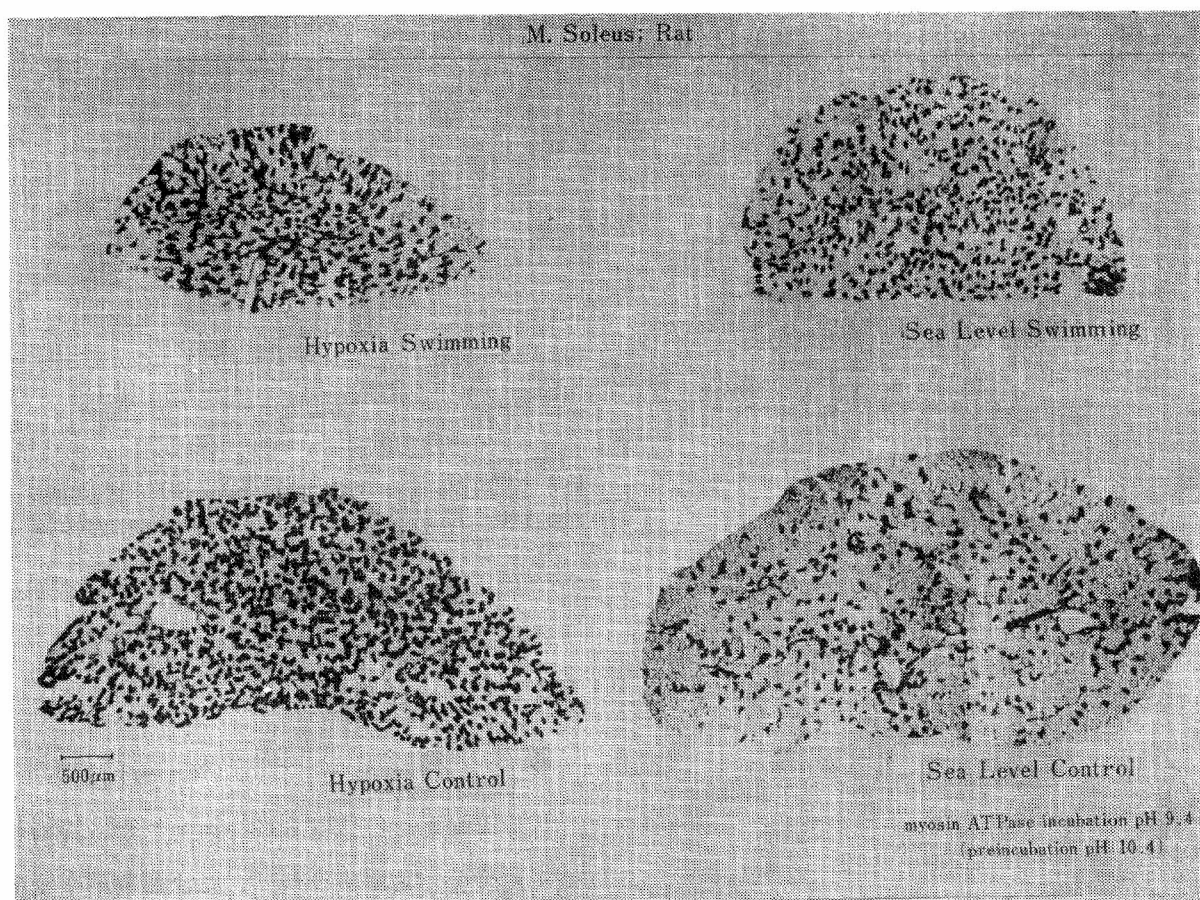


図2 Transverse sections of soleus muscle in the rat of four different conditions.

表1 Comparison of heart weight and relative heart weight in different groups.

		heart weight (g)	relative heart weight (mg)
Sea level Control	M	0.828	2.50
	S.D.	+0.057	+0.10
Sea level Swimming	M	0.813	2.98
	S.D.	+0.057	+0.16
Hypoxia Control	M	0.708	2.77
	S.D.	+0.104	+0.20
Hypoxia Swimming	M	0.752	3.27
	S.D.	+0.068	+0.11

る組織像である。比較のために各実験群の一例づつをあげた。

低圧環境で飼育したラットの FOG fiber の比率が、常圧で飼育したものに比較して高いことがわかる。

図3は、ヒラメ筋の4群の筋線維組成を比較したものであるが、常圧非運動群に対して他の3群 (Hypo. SW, Hypo. CO, SL SW) の FOG fiber

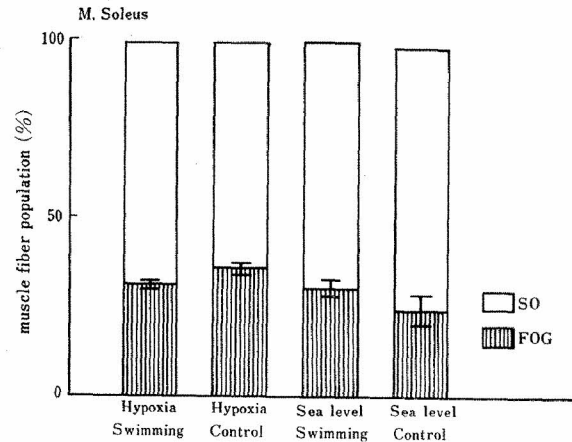


図3 Muscle fiber composition in soleus muscle of four different groups.

の比率が、有意に高い値を示した ($p < 0.05$)。同様に図4は、長指伸筋、足底筋、前脛骨筋の筋線維組成である。

長指伸筋、足底筋では、常圧非運動群に比較して、他の3群の FOG fiber の比率が高く、FG fiber の比率が低く、その差はいずれも $p < 0.05$ のレベルで有意であった。これに対して、前脛骨

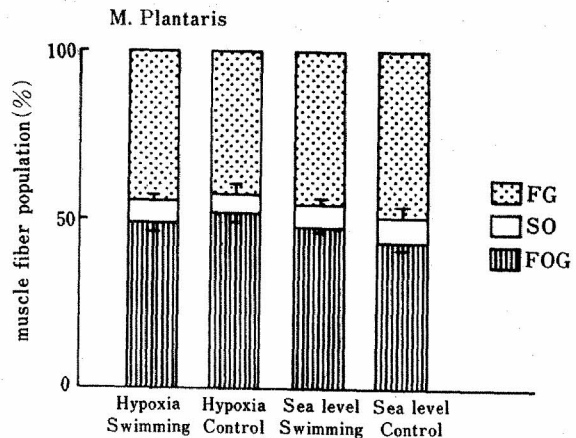
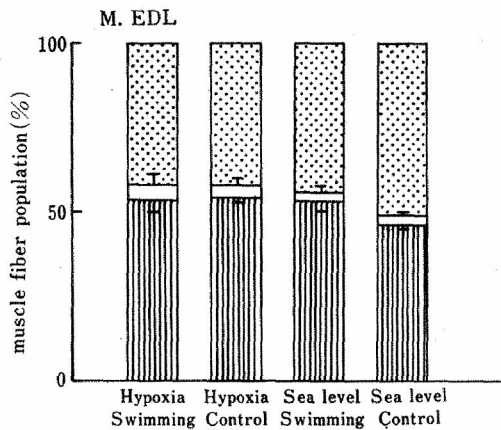
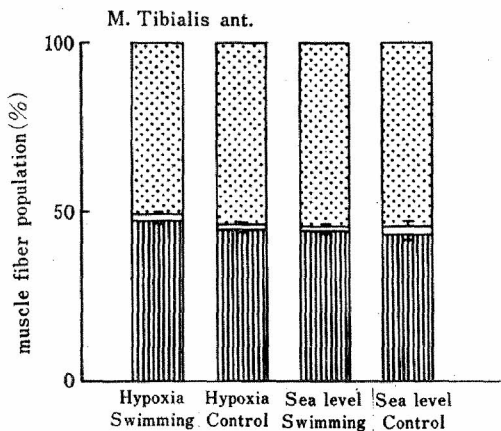


図4 Muscle fiber composition in EDL, plantaris and tibialis ant. muscles of four different groups.

筋では、低圧運動群の FOG fiber の比率が他の3群に比して高い値を示したが、有意差はみられなかった。

考 察

低圧環境および水泳トレーニングが、発育に及ぼす影響を体重からみれば、低圧運動群が最も小さい値を示し、次で低圧非運動群、常圧運動群と



なり、常圧非運動群が最大であった。低圧暴露や、持久性トレーニングにより、体重増加が抑制されるということは、これまでの報告とも一致している。低圧運動群では、低圧暴露と水泳トレーニングの両方の負荷が強いストレスとなり、発育期の成長が著しく抑制されたものと考えられる。このことは、体重に対する心臓、副腎重量比からもうかがえる。

心臓重量については、沢崎ら¹⁶⁾、Timiras¹⁹⁾、酒井¹⁵⁾、Recavarren & Arias-Stella ら¹²⁾がそれぞれ、高地で飼育された動物や、高地住民の心臓肥大をみとめ、それらは主として右心室筋の肥大によるとしている。田口ら¹⁷⁾は、間欠的低圧暴露・水泳トレーニングのラットの心臓肥大について、Hb. Hct 値が有意に高いことから低圧性多血症が生じ、血液の粘性が増して右室への負担が大きくなったのであろうと推論している。本研究においても、実験群に有意な心臓重量の増大 ($p < 0.01$) をみたが、低圧暴露による右室肥大に、水泳トレーニングによる左室肥大が付加されてこのような結果をみたものと思われる。

骨格筋線維の fiber type 比に関しては、代謝特性からみれば、トレーニングの種類によって fiber type 移行の可能性を示唆する報告は多い^{1,6,7,9,10,14,18)}。これらは、ヒトおよびラットに持久性トレーニングを行わせた結果、Type II B から Type II A への移行や、FOG fiber の比率の増加を報告し、これは、酸化能力の低い筋線維を選択的に動員するための機序であると推論している。

本研究の足底筋、長指伸筋の fiber type 比に、FOG fiber の増加、FG fiber の減少がみられ、酸化酵素活性の高い筋線維への移行が推察される。このことは、低圧および水泳トレーニングにより、EDL の SDH 活性の増大がみられること(田口¹⁷⁾)や、持久的トレーニングにより TCA 回路系酵素活性値が上昇する(竹倉ら¹⁸⁾)などの

報告にもみられるように、酸化能力をたかめようとする適応反応であろうと解釈される。

これに対して、収縮特性は、それぞれの筋線維が支配神経によりその特性を決定づけられ、環境の変化やトレーニングによってもその特性が変ることはないとする考え方が一般的である。しかし、トレーニングの種類や強度により、収縮特性の変化をみとめているものもいくつかある (Jansson ら⁸⁾、Guy ら⁵⁾)。

また、同様にトレーニングの種類により、筋線維構成比に変化をみとめながら、筋線維タイプの移行になお問題がのこるものもある(竹倉¹⁸⁾)。

ヒラメ筋では、発育に伴ない、また甲状腺や脳下垂体の除去により、何れも SO fiber の比率が増加するとの報告もみられ、ホルモンとのかかわりについても無視することはできないであろう。

本研究にみられる実験群の、ヒラメ筋の FOG fiber の増加についても、低圧(低酸素)と水泳トレーニングという苛酷な条件が、何らかの形で fiber type 比変化のひきがねになったと考えられるが、そのメカニズムについては不明な点が多く、組織化学的にみた fiber type 比の変化と機能の対応や、分子レベルでの研究とともに今後の課題である。

参考文献

- 1) Anderson, P. and J. Henriksson; Training induced changes in the subgroups of Human type II skeletal muscle fibres. *Acta Physiol. Scand.*, **99**: 123—125 (1977a)
- 2) Barka, T. and Anderson, P.J. *Histochemistry* (pp313), New York Hoeber Medical Division, Harper and Row Publishers (1963)
- 3) Davies, A.S. and H.M. Gunn. Histochemical fibre types in the mammalian diaphragm. *J. Anat.*, **112**: 41—46 (1972)
- 4) Glass, H.G., F.F. Synder and E. Webster; The rate of decline in resistance to anoxia of rabbits, dogs and guinea pigs from the onset of

- viability to adult life. *Am. J. Physiol.*, **140** : 609—615 (1941)
- 5) Guy, P.S. and D.H. Snow; The effect of training and detraining on muscle composition in the horse. *J. Physiol.*, **269** : 33—51 (1977)
- 6) 石原昭彦, 勝田茂, 藤田紀盛; 持久走トレーニングが神経, 筋組織の組織化学的特性におよぼす影響について, 体育学研究, **28** : 215—225 (1983)
- 7) 石原昭彦, 勝田茂, 藤田紀盛; 間欠的走運動によるトレーニングが神経, 筋組織の組織科学的特性におよぼす影響について, 体育学研究, **30** : 2, 129—135 (1985)
- 8) Jansson, E., B. Sjodin and P. Tesch; Changes in muscle fibre type distribution in man after physical training. A sign of fibre transformation? *Acta Physiol. Scand.*, **104** : 235—237 (1978)
- 9) 勝田茂, 田中守, 高松薫; ラットの自発的走運動が骨格筋線維におよぼす影響の組織化学的研究, 筑波大学体育科学系紀要, **5** : 125—134 (1982)
- 10) Luginbuhl, A.J., G.A. Dudley and R.S.; Fiber type changes in rat skeletal muscle after intense interval training. *Histochem.*, **81** : 55—58 (1984)
- 11) Padykula, H.A. and E. Herman. The specificity of the histochemical method for adenosine triphosphatase. *J. Histochem. Cytochem.*, **3** : 170—195 (1955)
- 12) Recavarren, S. and Arias-Stella, J.; Right ventricular hypertrophy in people born and living at high altitude. *Brit. heart J.*, **26** : 806—812 (1964)
- 13) Reynafarje, B. Myoglobin content and enzymatic activity of muscle and altitude adaptation. *J. Appl. Physiol.*, **17** : 301—305 (1962)
- 14) Riedy, M., H. Matoba, N.K. Vollestad, C.R. Paklek, L. Hermansen, and P.D. Gollnick; Influence of exercise on the fiber composition of skeletal muscle. *Histochem.*, **80** : 553—557 (1984)
- 15) 酒井秋男; 高所環境下にみられる右心室肥大の解明: ヘマトクリットと右心室肥大の関係, 日本生理誌, **39** : 479—489 (1977)
- 16) 沢崎坦; 高海拔環境曝露により発生したマウスの心肥大, 日本畜産学会報, **44** : 68—74 (1973)
- 17) 田口貞善; 骨格筋の組織化学的, 酵素化学的特性に及ぼす低圧とトレーニングの影響, 昭和59年度文部省科学研究費補助金研究成果報告書, 2—30 (1985)
- 18) 竹倉宏明, 田中弘之, 小野三嗣, 春日規克; ラット骨格筋線維のトレーニング効果にする研究—組織化学的・生化学的手法を用いての検討—, 体力科学, **34** : 276—283 (1985)
- 19) Timiras, P.S., Kurum, A.A. and N. Pace; Body and organ weights of rats during acclimatization to an altitude of 12,470 feet. *Am. J. Physiol.*, **191** : 598—604 (1957)

4. 筋線維組成と運動競技適性

筑波大学 勝田 茂

(共同研究者) 同 和田 正信

Relationship Between Muscle Fiber Composition of Skeletal Muscle and Successful Athletic Performance

by

Shigeru Katsuta and Masanobu Wada

University of Tsukuba, Institute of Health and Sports Sciences

ABSTRACT

The muscle fiber composition of skeletal muscles in elite sports players was examined from earlier reports. Sports were classified into (1) FT fiber group, (2) Intermediate FT fiber group, (3) Intermediate ST fiber group and (4) ST fiber group according to elite players' muscle fiber composition. The results were followed.

(1) FT fiber group-Track and Field: sprint.

(2) Intermediate FT fiber group-Track and Field: middle-distance: shot-put: javelin throw, Canoe: 500m: 1000m, Ball games, Swimming: 100 m, Weight lifting, Kendo.

(3) Intermediate ST fiber group-Track and Field: middle-distance: walk, Canoe: 10000m, Cycling, Cross-country skiing, Speed skating, Swimming: 200m.

(4) ST fiber group-Track and Field: long-distance: marathon, Orienteering, Swimming: more 400m.

要 旨

報告された一流スポーツ選手の骨格筋の筋線維組成をまとめ、筋線維組成よりスポーツを(1)速筋型、(2)中庸速筋型、(3)中庸遅筋型、(4)遅筋型、に類別した。結果は次に示すとおりである。

(1) 速筋型—陸上競技・短距離

(2) 中庸速筋型—陸上競技・中距離・投擲、球技、競泳・短距離型種目、重量挙げ、剣道、カヌー・短距離型種目

(3) 中庸遅筋型—陸上競技・中距離・競歩、カヌー・長距離型種目、自転車競技、クロスカントリースキー、スピードスケート、競泳・短距離型種目

(4) 遅筋型—陸上競技・長距離・マラソン、オリエンテーリング、競泳・中長距離型種目

1. はじめに

すべての身体活動は、筋の収縮によってなされることから、筋の機能的・構造的特徴を解明する

ことは、スポーツ適性、トレーニング効果を研究するうえで意義深いことである。

近年、ニードルバイオプシー法の導入⁴⁾により、健常なヒトの骨格筋線維の組織化学的、生化学的研究が進められてきた。ニードルバイオプシー法は、筋の採取後、身体活動に何ら支障をきたさないことからスポーツ科学の領域にも取り入れられ、種々のスポーツ選手の筋線維組成が報告されてきた^{7,10,17,24,29,33)}。

それによると、持久能力に成績が左右される種目の選手の主働筋には遅筋線維が多く、瞬発力を必要とする種目の選手は、速筋線維が多い傾向にあることが認められている。

筋線維組成が遺伝の影響を強く受けること²⁸⁾や、トレーニングにより遅筋線維と速筋線維の間に移行が生じない^{1,14)}ことから、報告された競技選手の結果はそのスポーツに適した筋を持った者の自然選択によるものであると考えられる。したがって筋線維組成は、スポーツ適性を検討するうえで、重要なファクターと成り得ると考えられる。

本稿では、遅筋線維、速筋線維の持つ特性と報告されたスポーツ選手の筋線維組成より、筋線維組成からみたスポーツ適性について検討する。

2. 速筋線維と遅筋線維の生化学的的特性の差異

速筋線維 (Fast-twitch fiber 以下 FT 線維と略す) と遅筋線維 (Slow-twitch fiber 以下 ST 線維と略す) の収縮特性の違いは、ATPase 活性の違いに外ならない。ST 線維より FT 線維において ATPase 活性は高く、ATP の加水分解は、より速い速度で行われる。したがって、FT 線維を多く含む筋 (% FT が高い) のほうが ATPase 活性は高く、収縮速度も速い²⁷⁾ (図 1)。

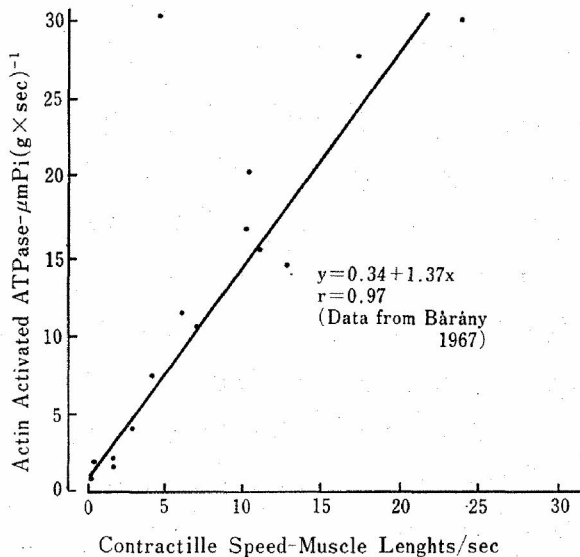


図 1 収縮速度とミオシン ATPase 活性との関係²⁷⁾

トレーニングによる収縮特性の変化の有無については、競技選手やコーチの注目すべき問題であるが、ST 線維と FT 線維間の移行を認めた報告²²⁾は少なく、収縮特性はトレーニングによって変わらないとされている。

収縮特性と代謝特性は、別のエネルギー変換系であるにもかかわらず、収縮特性が代謝特性を規定しているかのごとく見える。すなわち、速い収縮が可能な FT 線維では、無氣的に ATP を産出できる解糖能力が、持続的な運動を受け持つ ST

線維では、長時間 ATP を供給できる酸化能力が高い。このことは、解糖系酵素 (CPK, PFK, LDH など) や酸化系酵素 (SDH, MDH, DPNH など) の活性値を測定することにより示される。

以上のことから、FT 線維は、無酸素条件下で高いエネルギーを発揮でき、ST 線維は、有酸素条件下で長時間連続的に収縮することのできる線維だといえる。

3. 筋線維組成と作業能力

ヒトの骨格筋は、どちらか一方の線維で構成されているわけではなく、両方の線維がモザイク様に混在している。部位により多少の差はある^{15,25)}が、両線維の構成比は 1 対 1 を中心とした正規分布を示すと考えられる。したがって、一般的な 1 対 1 から、どちらか一方に片寄った 9 対 1 という例もある。

両線維の収縮特性、代謝特性が相違するため、筋線維組成 (% FT or % ST) の違いにより筋の作業能力が異なる。

近年、Cybex マシンが用いられるようになり、筋の等速性収縮の特性が研究され、% FT が高い筋は、速い速度で大きな力を発揮できることが示された^{9,11,21)}。

Coyle ら⁹⁾ は、膝伸展の等速性運動において % FT と最大トルクに正の相関があり、その相関係数は、速度の増大に伴い増加することを報告した (図 2)。また、最大トルクのみならず、最大パワー、パワー発揮速度、仕事量との相関なども確認されている。

一方同じ % FT を持つ者でも出力特性に差が認められる。Forsberg ら¹¹⁾ は、同じ % FT を持つ一流のスプリンター、ジャンパー、サイクリスト、スピードスケーターを被検者とした実験を行い、他の競技者と比べスプリンターやジャンパーは、速い速度 (180deg./sec) で高いトルクを発生できることを観察した。Thorstensson ら³⁷⁾ も

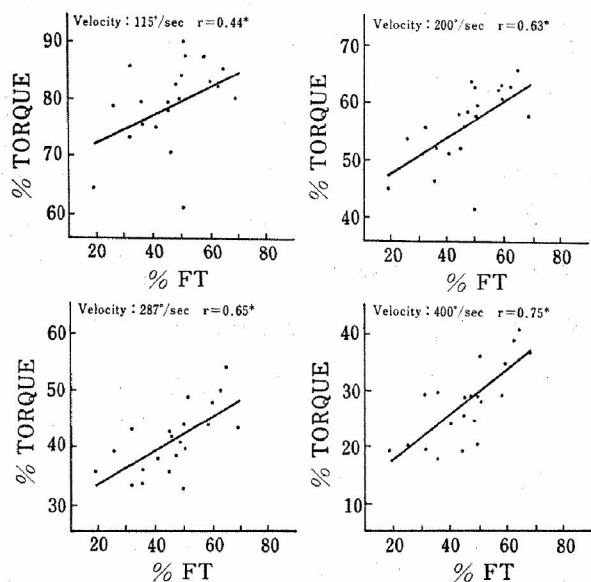


図2 等速運動における% FT と%トルクの関係⁹⁾

同様な結果を得、これがトレーニング効果によるものであることを示唆している。

効率という点でも FT 線維は ST 線維より速い収縮速度において優れている。Suzuki³⁵⁾ は、自転車エルゴメーターを用いた実験で、% FT が高いグループ (76% FT) と低いグループ (23% FT) の作業効率を比較し、一分間に60回転の作業では両グループ間に、差がみられなかったのに対し、100回転では、% FT の高いグループの方が作業効率が良いことを認めた。この理由として、ST 線維は収縮が遅いため、一回の収縮が完全に終わらないうちに次の収縮が開始され、エネルギーにロスが生じることをあげている。

このように% FT の高い筋は速い速度で大きな力を発生できる反面、繰り返し収縮を行うと、% ST の高い筋に比べ疲労による低減率が著しい³⁸⁾。

% FT の高い筋が FT 線維の持つ生化学的特性と合致した機能特性を有するように、% ST が高い筋の機能特性も ST 線維に依存する。

一般に広く認められている知見は、% ST が高い者は、全身持久力の指標となる最大酸素摂取量 ($\dot{V}O_2\max$) が大きいということである^{3,19,34)}。

Bergh ら³⁾ は、多数の競技者や非競技者を被検

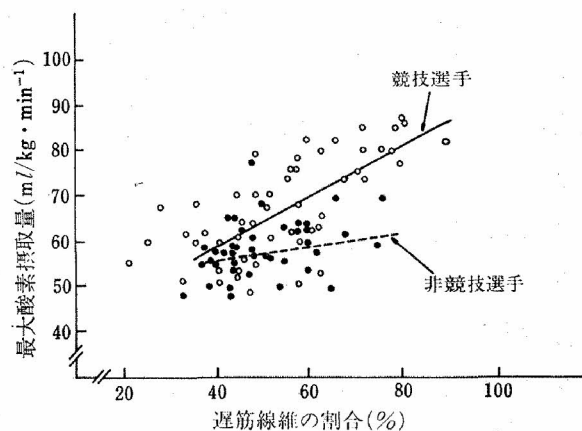


図3 筋線維組成と最大酸素摂取量³⁾

者として、脚筋の% ST と $\dot{V}O_2\max$ との関係を示した (図3)。変動幅は大きいものの、競技者、非競技者ともに% ST と $\dot{V}O_2\max$ との間に正の相関関係が認められた。競技者と非競技者で直線が異なるのは、トレーニングが $\dot{V}O_2\max$ の増加をもたらすことを考えれば当然であるが、興味深いことは、% ST が高くなればなるほど同じ% ST を有する競技者と非競技者の $\dot{V}O_2\max$ の差が広がることである。

Ingjer¹⁸⁾ は、過去5年間規則的なトレーニングを行っていない女性7人に、24週間におよぶ持久トレーニングを行わせ、トレーニング前後で脚筋のミトコンドリアの量を比較した。その結果、トレーニングによって含まれるミトコンドリアの量は両線維とも増加したが、増加の割合は、FT 線維より ST 線維で高いことが認められた。

このことは、トレーニングによる酸化能力向上の比率は ST 線維のほうが高く、% ST が高い者は持久能力改善に多くの余地を残していることを示唆し、同時に、図3に見られる2本の直線の傾きの違いに説明を与える。

Rusko ら³⁴⁾ は、フィンランドの一流競技者を対象とした研究で、他の研究と同様、% ST と $\dot{V}O_2\max$ との間に正の相関があることを確認した。しかし、800 m ランナーとスピードスケートの選手で筋線維組成が異なるにもかかわらず $\dot{V}O_2\max$ がほぼ等しいこと、アイスホッケーの選手

はカヌーの選手に比べ、% ST が高いにもかかわらず、 $\dot{V}O_2 \max$ が低いことを理由に、筋の酸化能力が $\dot{V}O_2 \max$ の limiting factor にならないことを示唆した。

ST 線維の持つ高い酸化能力が脂質の酸化を亢進させ、乳酸の産生を低下させることから ST 線維は最大作業よりむしろ、最大下作業に重要な役割を果たすと考えられる。報告された % ST と無氣的作業閾値 (Anaerobic Threshold) との高い相関²⁰⁾は、この考えを支持している。

このように % ST が高い筋を持つ者は、大きな力を発揮できない代わりに高い持久能力を有し、特に最大下作業で ST 線維は有利に働く。

4. スポーツ選手の筋線維組成

スポーツ適性とは、特定の訓練を受ける前に、体格、体力、知的能力、トレーナビリティなどから、高い水準のスポーツ活動を行うことが十分に期待できることを意味する。

筋線維組成は、生得的で組成比により作業特性が異なるため、スポーツ適性を体力の面から検討するうえで十分な役割を果たすと考えられる。

スポーツ選手の筋組成について多くの報告がなされてきたが、スポーツ適性が、水準以上の活躍ができるかどうか、個人に秘められた潜在性を問題にする以上、一流（または、それに準ずる）選

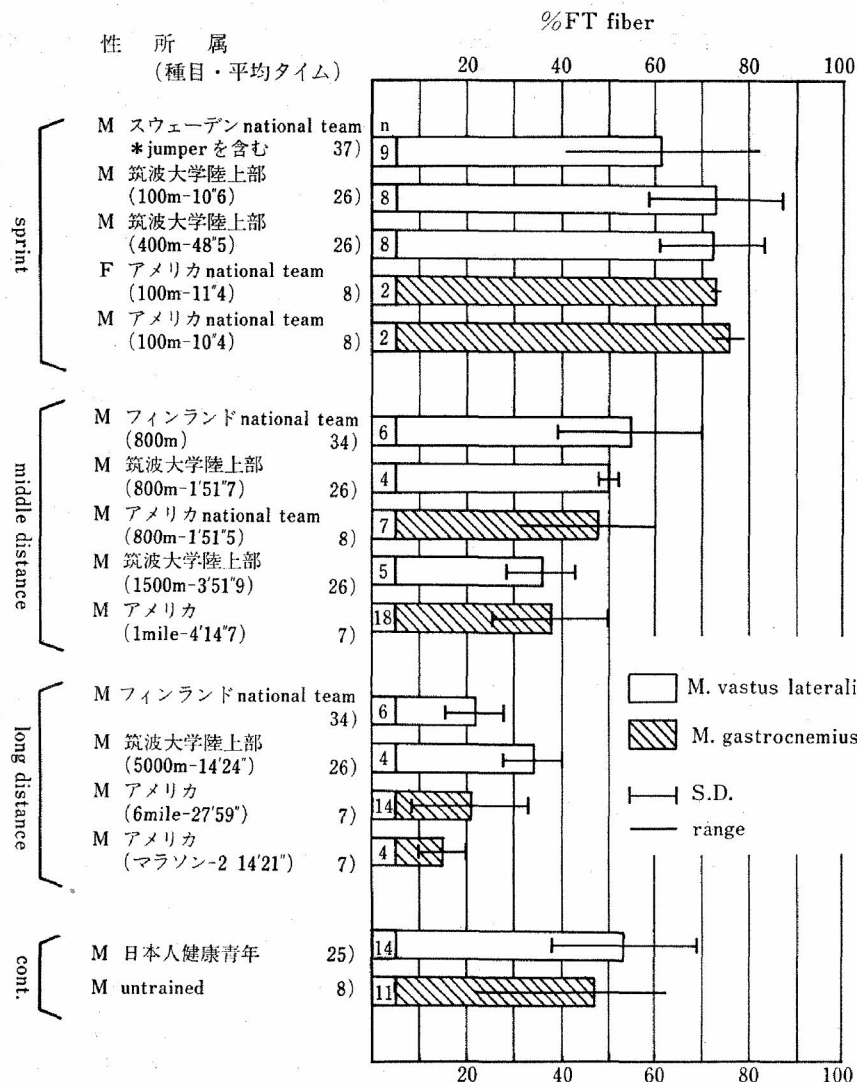


図4 陸上競技トラック種目選手の筋線維組成

手の筋線維組成から傾向をさぐる必要がある。

(1) 陸上競技選手の筋線維組成

図4は陸上競技トラック種目の一流選手について、主働筋である外側広筋と腓腹筋の筋線維組成をまとめたものである。

短距離選手は、高い%FTを有し、一例を除き70%台の高値を示した。スウェーデン national teamの値がやや低いのは、跳躍選手を含んでいるためであると思われる。

対照的に、長距離選手の%FTは低い値であるが、その中でもマラソン選手の値は、さらに低いものである。AT (Anaerobic Threshold) と%STに高い相関があり²⁰⁾、マラソン疾走中の酸素摂取水準がほぼATに近いことから、マラソン選手では、5000m, 10000mの選手以上に、高い%STを有することの重要性が示唆される。

中距離選手では、短距離選手と長距離選手の間型の筋線維組成を示したが、800mの選手の%FTが50%前後であるのに対し、1500mの選手では、30%台であった。Fox¹²⁾は、各スポーツをエネルギー供給の比率より位置づけた。それによると、800mでは、無気系が関与する割合は45%、1500mでは35%であり、図4の800m, 1500mの選手の%FTと一致し興味深い。

トラック種目に比べ、それ以外の種目についての報告は少ない。各種目の選手の筋線維組成は図5に示すとうりである。短距離や長距離選手のよ

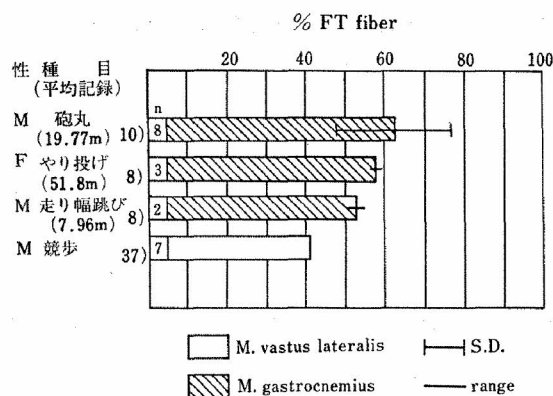


図5 陸上競技フィールド種目選手の筋線維組成

うに極端な偏りは見られないが、砲丸投げ、やり投げ、走り幅跳びは、FT線維寄り、競歩はST線維寄りの傾向がある。

走り幅跳び、走り高跳びのように、瞬間的に大きなパワーを発揮することを要求される種目では、FT線維の収縮特性から考え、より%FTが高いほうが有利だと考えられる。それにもかかわらず、これらの選手の%FTが短距離選手のように極めて高い値を示さなかったのはなぜであろうか。その理由の一つに、技術的要因や体格の関与が大きいことがあげられるが、優れたタレントを有する者が第一にトラック種目を選択する傾向にあることもその原因の一つとして見のがせない。

(2) 競泳選手の筋線維組成

水泳は上肢が主働筋であるため、三角筋を被検筋とした報告がほとんどであるが、種目別に検討した例は少ない。図6に、短距離型、中距離型競泳選手および一般人の三角筋の筋線維組成を示した。筑波大学水泳部の被検者は、日本選手権、日本学生選手権などにおいて優勝、入賞の実績を持っている。

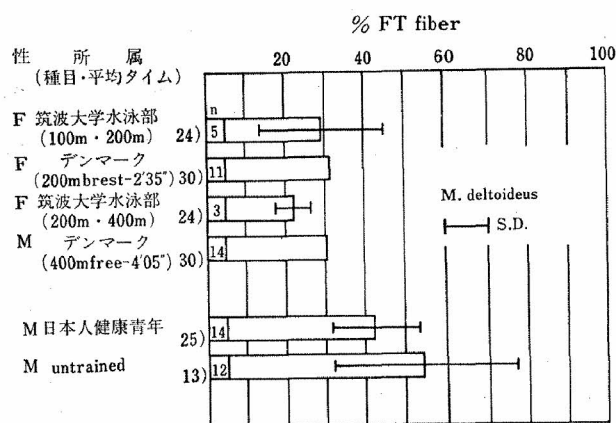


図6 競泳選手の筋線維組成

特別なトレーニングを行っていない一般人の三角筋については、著者ら²⁵⁾が42.5%FT, Golnickら¹³⁾が54.0%FTを報告しており、極端に片寄った組成は認められない。

Nyggardら³⁰⁾は、競泳選手の三角筋にFTbが

まったく認められないこと、ならびに一般人と比べ SDH 活性が高く、毛細血管が発達していることを報告した。また図 6 に示されるように短距離型選手、中距離型選手ともに、35% FT 以下の低い値であることから、競泳が持久力を要する種目であることが示される。

これを競技時間から見ると 100m 自由型の男子では 50 秒前後で、1500m では 15 分前後で終了する。この競技時間は、陸上競技では 400m と 5000m にあたる。したがって、これら競泳選手では、陸上競技の短距離、長距離選手に見られるような極端に片寄った筋線維組成が予想される。しかし、著者ら²⁴⁾は、競泳の短距離型選手においても低い% FT を観察しており、競泳では、陸上競技ほど種目間の負荷が大きくないことを示唆している。

今後、陸上競技選手同様に、多くの資料を収集し、詳細な傾向をさぐる必要がある。

(3) 球技選手の筋線維組成

球技種目では、陸上競技や競泳に比べ、技術的要素がはるかに大きく関与するため、筋線維組成が競技成績におよぼす影響が小さいことが予想される。

図 7 に一流球技選手について、各種目の主働筋の筋線維組成を示した。すべての種目が 49~57%

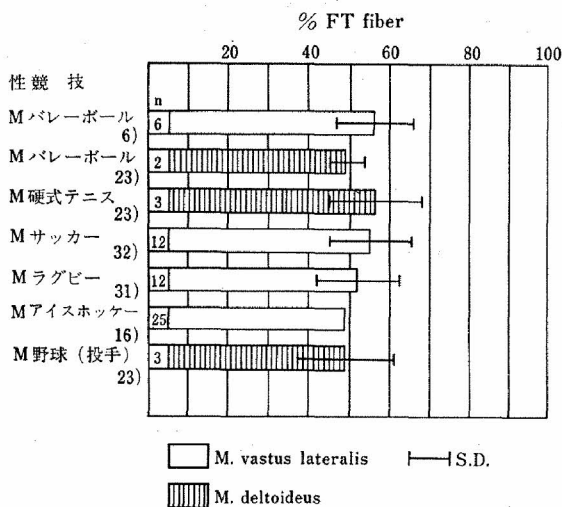


図 7 球技選手の筋線維組成

FT の狭い範囲にあり、上肢、下肢ともに一般人と差が見られなかった。

大島ら³²⁾は、大学生サッカー選手 12 名の作業能力を検べ、平均 $58 \text{ ml/kg} \cdot \text{min}^{-1}$ の最大酸素摂取量と 470Watt の脚伸展パワーを有していることを認めた。また浅見ら²⁾は、脚伸展パワーとキックされたボールの速度に相関があることを報告した。このことは、サッカーで高い水準の活躍をするためには、持久力とパワーの両方を持ちあわせていなくてはならないことを示し、逆に、極端に高い% FT や% ST を持つ者は、この種目に適さないことを示唆する。また運動形態、試合形式から考えて、ラグビーはサッカーと同型の種目と考えられる。

バレーボール、テニス、野球、アイスホッケーでは、ジャンプ、ダッシュ、スイングといった爆発的な動きが頻繁に見られ、しかも運動が断続的なため、従来、無気的なスポーツであると考えられてきた¹²⁾。しかし図 7 に示す通り、これらの種目の選手が高い% FT を有しているわけではない。

Conlee ら⁹⁾は、試合終了後のバレーボール選手の外側広筋において、グリコーゲンが枯渇した線維は、FT 線維より ST 線維の方が多くバレーボールが従来考えられてきたより有気的な競技であることを示唆した。報告された筋線維組成(図 7)から、テニス、野球、アイスホッケーも、バレーボールと同様のことがいえると考えられる。

また、主働筋が上肢、下肢の両方におよぶスポーツ(バレーボール、テニス、野球)では、上肢、下肢ともに極端にいずれかに片寄らないバランスのとれた筋線維組成を有する必要があると思われる。

(4) その他のスポーツ選手の筋線維組成

前述した以外のスポーツについて、一流選手の筋線維組成を図 8 に示した。

カーン選手の三角筋では、陸上競技ほど顕著で

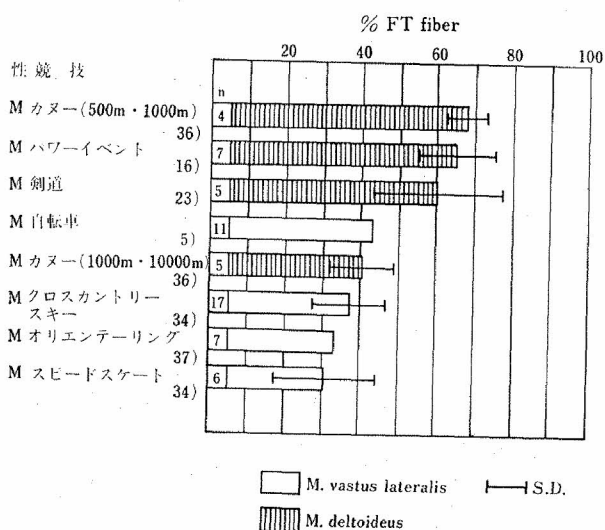


図8 その他スポーツ種目選手の筋線維組成

はないが、短距離型選手(500m, 1000m)では%FTが高く、長距離型選手(1000m, 10,000m)では低い傾向にある。

クロスカントリースキー、オリエンテーリングは、明らかに有気的エネルギー系への依存が高い運動であり、そのことが選手の筋線維組成に反映しており、30%台の低い%FTを示した。

剣道選手の三角筋は、速筋線維寄りであるが、偏差が大きく、報告例も少ないため、この筋線維組成が、剣道特有なものかどうか疑問が残る。

Roskoら³⁴⁾は、スピードスケートの選手の筋線維組成が31%FTであることを報告したが、選手が得意とする種目との関係が明らかでないことと、剣道同様、報告例が少ないので、この競技についても特徴的な傾向は明らかでない。サイクリングについてもスピードスケートと同様である。

パワーリフター、ボディビルダーでは、比較的高い%FTを示したが陸上競技の短距離選手ほど顕著ではなかった。筋単位面積当りの筋力はほぼ一定であるため、発揮する筋力が成績を左右する競技種目の選手は、主働筋において、より大きな横断面積を持つ必要がある。MacDougallら²⁹⁾は、一流パワーリフター、ボディビルダーと6カ月間筋力トレーニングを積んだ一般人の筋横断面

積の差は、筋線維横断面積の差ではなく、筋線維数の差であることを報告した。筋線維数がトレーニングにより変化しないという知見を認めるなら、パワー種目の選手は、高い%FTのみならず、数多くの筋線維を生得的に有していることが成功の鍵となる。

5. 筋線維組成によるスポーツ分類

筋線維組成が先天的でトレーニングにより変化しないこと、ならびに、組成比の違いによって筋の作業特性が異なることから、個々の持つスポーツ適性を体力という側面から占う指標の一つと成り得る。

報告された一流競技選手の筋線維組成からエネルギー系への依存が高いスポーツ(陸上競技トラック種目など)ほど、筋線維組成が競技成績におよぼす影響が大きく、特徴的な組成を示すことが明らかにされた。一方、技術要素の関与が大きい種目(球技など)では、極端に片寄った筋線維組成を持った者は少なく、これらの種目が持久力と瞬発力の両方を要求するため、中間型の組成を有することが必要条件であることが示された。

このように、一流選手の筋線維組成が、多く報告され、各種目の特徴が明らかにされつつある。この結果から逆に、筋線維組成からスポーツ種目を

- ① 速筋型 ——速筋線維の占める割合が著しく高い。
- ② 中庸速筋型 ——中間型であるが、やや速筋線維の占める割合が高い。
- ③ 中庸遅筋型 ——中間型であるが、やや遅筋線維の占める割合が高い。
- ④ 遅筋型 ——遅筋線維の占める割合が著しく高い。

に類別し、表1に示した。

表1 筋線維組成によるスポーツ分類

速筋型	陸上競技・100m・200m・400m・110mH*・400mH*・走り幅跳び*, サッカー・ゴールキーパー*
中庸速筋型	陸上競技・800m・砲丸投げ・やり投げ, カヌー・500m・1000m, バレーボール, サッカー, ラクビー, アイスホッケー, テニス, 競泳100m*, ハンドボール*, アメリカンフットボール*, ウエイトリフティング, バスケットボール*, 剣道, 野球
中庸遅筋型	陸上競技・1,500m・競歩, カヌー・10,000m, 自転車, クロスカントリースキー, スピードスケート, 競泳・200m
遅筋型	陸上競技・5,000m・10,000m・マラソン, オリエンテーリング, 競泳・400m以上*

*: 推定

6. 今後の課題

スポーツのパフォーマンスは、様々な要因が複雑にからみ合った結果であり、筋線維組成だけからスポーツ適性を決められるものではない。しかし、筋線維組成はスポーツ適性を検討する有力な手がかりの一つであることも事実である。

陸上競技では、種目、パフォーマンスと関連させて多くの結果が報告されているが、他のスポーツでは、ポジション、種目、パフォーマンスなどに関連させて報告された例は少なく、大まかな傾向しか探ることができない。

スポーツにおける個人の能力開発を促進するためにも、さらに詳細な報告がなされることが望まれる。

参考文献

- 1) Andersen, P. et al.; *J. Physiol.*, **270** : 677—690 (1977)
- 2) 浅見俊雄, 戸苅晴彦; *体育学研究*, **12** : 267—272 (1968)
- 3) Bergh, V. et al.; *Med. Sci. Sports*, **10** : 151—154 (1976)
- 4) Bergström, J.; *Scand. J. Clin. Lab. Invest. Suppl.*, **68** (1962)

- 5) Burke, E.R. et al.; *Med. Sci. Sports*, **9** : 109—112 (1977)
- 6) Conlee, R.K. et al.; *Physis. Sportsmed.*, **10** : 94—97 (1982)
- 7) Costill, D.L. et al.; *Med. Sci. Sports*, **9** : 96—100 (1976)
- 8) Costill, D.L. et al.; *J. Appl. Physiol.*, **40** : 149—154 (1976)
- 9) Coyle, E.F., *Med. Sci. Sports*, **11** : 12—15 (1975)
- 10) Coyle, E.F. et al.; *Res. Quart.*, **49** : 278—284 (1978)
- 11) Forsberg, A. et al.; *Biomechanics.*, **V-A** : 112—117 (1976)
- 12) Fox, E.L.; *Sports Physiology*, W.B. Saunders Comp.: p. 31 (1979)
- 13) Gollnick, P.D. et al.; *J. Appl. Physiol.*, **33** : 312—319 (1972)
- 14) Gollnick, P.D. et al.; *J. Appl. Physiol.*, **34** : 107—111 (1973)
- 15) Gollnick, P.D. et al.; *Plügers Arch.*, **348** : 247—255 (1974)
- 16) Green, H.J. et al.; *Eur. J. Appl. Physiol.*, **41** : 109—117 (1979)
- 17) Gregor, R.J. et al.; *Eur. J. Appl. Physiol.*, **47** : 355—367 (1981)
- 18) Ingjer, F.; *J. Physiol.*, **294** : 419—432 (1979)
- 19) Ivy, J.L., et al.; *J. Appl. Physiol.*, **44** : 1—8 (1980)
- 20) Ivy, J.L. et al.; *J. Appl. Physiol.*, **43** : 523—527 (1980)
- 21) Ivy, J.L. et al.; *Eur. J. Appl. Physiol.*, **47** : 247—255 (1981)
- 22) Jansson, E. et al.; *Acta Physiol. Scand.*, **104** : 235—237 (1978)
- 23) 勝田茂; 昭和57年度科研費(一般研究C)研究成果報告書, 1—48 (1983)
- 24) 勝田茂ほか; 筑大体育紀要, **7** : 197—186 (1984)
- 25) 勝田茂ほか; 筑大体育紀要, **8** : 173—179 (1985)
- 26) 勝田茂; 未発表資料
- 27) 北浦孝; *臨床スポーツ医学*, **1** : 619—623 (1984)
- 28) Komi, P.V. et al.; *Acta Physiol. Scand.*, **100** : 385—392 (1977)
- 29) MacDougall, J.D. et al.; *Eur. J. Appl. Physiol.*, **48** : 117—126 (1982)
- 30) Nygaard, E. and E. Nielsen; *Swimming Med.*, **6** : 282—293 (1978)

- 31) 小田伸午ほか；第38回日本体力医学会予稿集,
p. 269 (1983)
- 32) 大島襄ほか；日体協スポーツ科学研究報告集,
1 : 253—264 (1978)
- 33) Prince, F.P. et al.; *Pflügers Arch.*, **363** : 19—26
(1976)
- 34) Rusko, H.; *Eur. J. Appl. Physiol.*, **38** : 151—159
(1978)
- 35) Suzuki, Y.; *J. Appl. Physiol.*, **47** : 263—267
(1979)
- 36) Tesch, P.K. et al.; *Med. Sci. Sports*, **8** :
214—218 (1976)
- 37) Thorstensson, A. et al.; *Med. Sci. Sports*, **9** :
26—30 (1977)
- 38) Thorstensson, A. and J. Karlsson.; *Acta
Physiol. Scand.*, **98** : 318—322 (1976)