

強制運動および自発運動がラットの前肢および後肢の骨格筋に及ぼす影響

堀田, 昇
九州大学健康科学センター

石河, 利寛
順天堂大学

内藤, 久士
常葉学園短期大学

藤沢, 政美
順天堂大学

<https://doi.org/10.15017/543>

出版情報 : 健康科学. 12, pp.143-149, 1990-03-28. 九州大学健康科学センター
バージョン :
権利関係 :

強制運動および自発運動がラットの前肢 および後肢の骨格筋に及ぼす影響

堀田 昇 石河 利寛* 内藤 久士**
藤沢 政美*

Effects of Forced and Voluntary Exercise on the
Foreleg and Hindlimb Skeletal Muscles of Rats

Noboru HOTTA, Toshihiro ISHIKO*, Hisashi NAITO**
and Masami FUJISAWA*

Summary

This study was carried out to clarify the effects of forced (treadmill running, swimming) training and voluntary (voluntary running) exercise training on the foreleg and hindlimb skeletal muscles of rats. Methods of forced exercise training used in this study were treadmill running and swimming with weights on the tail of rats. Voluntary running on running wheel was used as voluntary exercise training.

The results obtained were summarized as follows:

1. Muscle fiber area of both foreleg (M. biceps brachii and M. extensor carpi radialis longus) and hindlimb (M. soleus, M. plantaris and M. extensor digitorum longus) were significantly greater after treadmill running training.
2. Forced swimming training caused hypertrophy of foreleg muscles of rats.
3. Voluntary exercise training could not cause significantly hypertrophy of both foreleg and hindlimb muscles.
4. Glycogen content in treadmill running group was significantly increased in hindlimb muscles, while that in swimming training group was significantly increased in foreleg muscles. Glycogen content of hindlimb muscles in voluntary exercise group had a tendency to increase with total running distance.

Those results of this study suggested that forced running training on treadmill was effective on foreleg and hindlimb muscles of rats, while forced swimming training was only effective on foreleg muscles, and that voluntary exercise training could not cause to effect on any muscles of rats due to individual difference in running distance.

(Journal of Health Science, Kyushu University, 12: 143-149, 1990)

緒 言

げっ歯動物の骨格筋に対するトレーニング効果については、これまで様々な見地から報告がなされている

³⁾⁵⁾⁶⁾。骨格筋に対するトレーニング効果は、組織化学的染色法の発達に伴い、筋線維レベルにおける検討がなされるようになってきた¹⁹⁾。また、生化学的な見地からは、筋の酵素活性¹²⁾や基質⁷⁾に対するトレーニング

グ効果も報告されている。

これまで、実験動物に対する持久的トレーニングは、強制運動あるいは自発運動が用いられてきた。前者の運動は、トレッドミルによるランニングかあるいは水泳運動である。トレッドミルを用いたランニングでは、後肢の骨格筋に筋肥大が生ずるが、水泳トレーニングでは筋肥大が生じないことが報告されている¹³⁾。これは、ランニングと水泳では運動様式が異なるために、そのトレーニング効果が前肢および後肢で異なることが原因ではないかと思われる。

また、トレッドミルを用いた強制的走運動とランニング Wheel 付きケージを用いた自発的走運動では、同様な運動様式ではあるがトレーニング効果が異なることが報告されている¹³⁾。

そこで、本研究は従来からよく用いられているトレッドミル走と水泳の2種類の強制的運動によるトレーニングとランニング Wheel による自発的運動トレーニングがラットの四肢および後肢に及ぼすトレーニング効果を比較するために行なった。

研究方法

1. 動物の世話とトレーニング方法

本研究は、9週齢の雌のFischer系のラット(n=25)を用いた。ラットには市販の飼料(CRF-1)および水を自由に摂取させた。また飼育室の照明は、12時間ごとに明暗をコントロールし、温室および湿度は一定条件下(22.0±0.5℃および55±5%)で飼育した。1週間の予備飼育の後、これらのラットを無作為に強制運動群に分類された12匹のラットは、さらにトレッドミルランニング群および水泳群にそれぞれ6匹ずつ分けられた。また、残りは自発走運動群(n=7)および対照群(n=6)とした。

強制運動群であるトレッドミルランニング群は、げっ歯動物用トレッドミルを用いて、上り勾配8度にてランニングを毎分30mのスピードで60分間行なった。もう一方の強制運動群である水泳群は、水温32~34℃の水槽内で60分間泳いだ。水泳トレーニング開始3週目より、ラットの尾部に体重の5~8%に相当する重りを付けて60分間トレーニングを行なった。これらの両強制運動は週5日、8週間にわたり1日のほぼ同一時刻に行なった。

自発走運動群は、ケージに1周1m、幅11cmの回転車輪(Running wheel)が取り付けられたケージ内で飼育された。このケージ内で飼育されたラットは固定ケージと回転車輪の間を自由に移動することができ、

Wheelを回転させる活動を自発走とみなし、このWheelの回転数を毎日同一時刻に記録して走行距離(m)を算出した。また、これらのトレーニング群に対して、同週齢(18週齢)の運動を行なわない対照群を設けた。

2. 筋サンプルの採取方法

最終トレーニング終了から24時間経過した後に両強制運動群、自発走群および対照群のラットの腹腔内にペントバルミタールナトリウム(体重100g当たり3~4mg)を注入し、麻酔した後に解剖した。被験筋は前肢の筋として上腕二腕筋および長橈側手根伸筋、後肢の筋としてヒラメ筋、足底筋および長趾伸筋であった。各筋サンプルは、採取後直ちに秤量した後、ドライアイスで冷却したアセトン内で瞬間凍結した。これらのサンプルは、組織化学的および生化学的分析まで-80℃で凍結保存した。

3. 組織化学的および生化学的分析方法

組織化学的分析は、筋サンプルを-20℃のクリオスタット(Damon社製)内で筋線維の方向を確認し、包埋剤で固定した後に厚さ8μmの連続凍結切片を作成した。その後、Myosin ATPase染色¹⁴⁾およびコハク酸脱水素酵素(SDH)染色¹⁵⁾を行なった。染色結果からPeterら¹⁷⁾の分類に従い筋線維をfast-twitch-glycolytic (FG), fast-twitch-oxidative-glycolytic (FOG) およびslow-twitch-oxidative (SO) 線維に分類した。筋線維は各筋線維別にZeissのIBS-1システムを用いて計測した。

また、生化学的分析には、アントロン法¹⁰⁾を用いて、前肢および後肢の骨格筋のグリコーゲン量および肝グリコーゲン量を測定した。

4. 統計処理

統計処理は各トレーニング群とも対照群との間で対応のないStudentのtテストを用いて行なった。統計的な有意水準は危険率が5%以下(p<0.05)のものを採用した。

研究結果

1. 体重および相対的筋重量

トレーニング終了後の両強制運動群、自発走群および対照群の体重を図1に示した。8週間のトレーニング後、トレッドミル群、水泳群および自発走群の体重はそれぞれ186±4g, 189±3gおよび190±4gであった。また、対照群のラットの体重は202±8gであり、3つの運動群よりそれぞれ0.1%水準で有意に重かった。

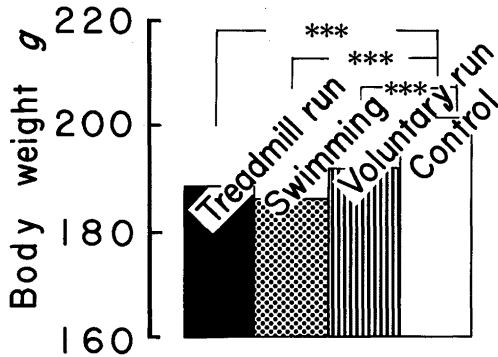


Fig. 1 Change in body weight after 8 weeks endurance training. *** $p < 0.001$

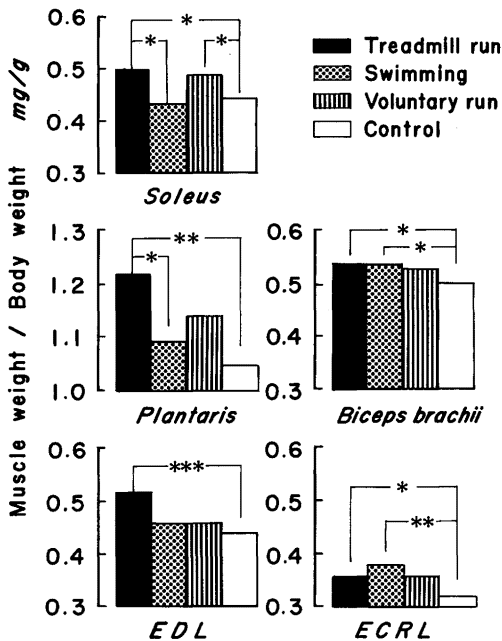


Fig. 2 Relative muscle weight of three training groups and control group. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

体重に対する前肢および後肢の相対的筋重量を図2に示した。ヒラメ筋の相対的筋重量はトレッドミル走群が対照群より有意に大きく、さらにトレッドミル走群は水泳群とも有意差が認められた。足底筋についてもトレッドミル走群が対照群および水泳群より有意に大きい値であった。また、長趾伸筋も同様にトレッドミル走群が対照群よりも有意に大きい値であった。

一方、前肢の筋については上腕二頭筋および長橈側

手根伸筋ともトレッドミルおよび水泳の両強制運動群が対照群よりも有意に大きく、特に長橈側手根伸筋については水泳群が最も大きな値を示した。自発走群は、上腕二頭筋および長橈側手根伸筋とも対照群の値とほぼ等しかった。

2. 自発走運動群の総走行距離

8週間の自発走運動群の総走行距離は、平均566.9 ± 20.4kmであった。しかし、走行距離には個体差が見られ、範囲は371.0kmから836.5kmに及んだ。

3. 筋線維組成

トレーニングに伴う骨格筋の筋線維組成の変化を図3に示した。

後肢のヒラメ筋および長趾伸筋についてはトレッドミル走、水泳および自発走運動群ともトレーニングに伴う変化は認められなかった。しかし、足底筋においてはトレッドミル走群が対照群より有意にFOG線維の割合が多くなった。

一方、前肢については上腕二頭筋において水泳群のFOG線維の割合が対照群にくらべ有意に多く、反対にSO線維の占める割合が少なくなった。また、長橈

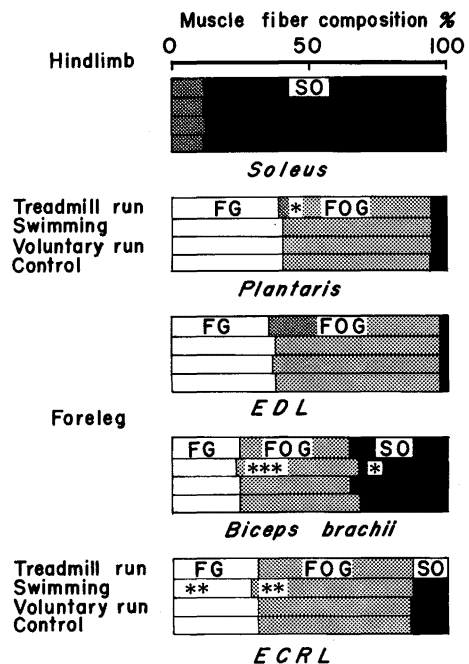


Fig. 3 Muscle fiber composition in hindlimb and foreleg skeletal muscles in three training groups and control group. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

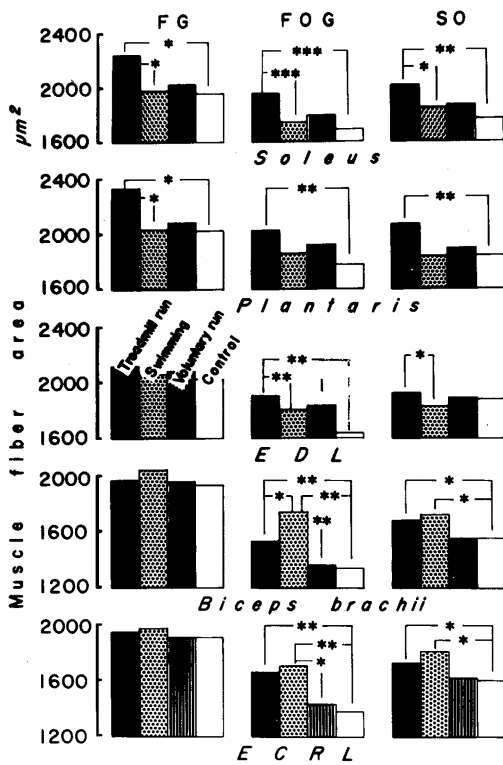


Fig. 4 Muscle fiber area in hindlimb and foreleg skeletal muscles after 8 weeks endurance training.
*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001

側手根伸筋においても水泳群においてのみ対照群にくらべFG線維の割合が少なく、FOG線維の占める割合が有意に多くなった。

4. 筋線維面積

前肢および後肢のFG, FOG およびSO線維の筋線維面積を図4に示した。長趾伸筋のFGおよびSO線維を除き、すべての後肢においてトレッドミル走群が対照群より有意に大きな筋線維面積を示し、さらに水泳群とも有意な差がみられた。一方、自発走運動群は水泳群よりやや大きい筋線維面積であったが、水泳群と対照群との間では統計的な有意差は認められなかった。

上腕二頭筋では、FOG, SO線維とも水泳群が最も肥大し、次いでトレッドミル走群となり、ともに対照群とは有意な差であった。特に、水泳群のFOG線維は他のすべての群にくらべ著しく肥大した。また、長橈側手根伸筋は、FOG およびSO線維とも水泳、トレッドミル走群が対照群より有意に大きな筋線維面積であった。また、前肢の筋は、自発走運動群と対照群で筋線維面積はほぼ等しかった。

5. 筋および肝グリコーゲン量

前肢、後肢および肝臓のグリコーゲン量を表1に示した。

ヒラメ筋については、トレッドミル走群の値が対照群にくらべ有意に高い値を示した。また、足底筋においてはトレッドミル走群のグリコーゲン量が著しく高く、すべての他の群より有意に大きい値であった。また、長趾伸筋についてもトレッドミル走群が対照群より有意に大きい値を示した。

Table 1. Muscle and liver glycogen contents of three training groups and control group (mg/wet weight·g).

| | M. soleus | M. plantaris | EDL | M.biceps brachii | ECRL | Liver |
|--------------------|-----------|--------------|-------|------------------|-------|-------|
| Forced exercise | | | | | | |
| Treadmill | 6.12 | 10.18 | 7.05 | 6.22 | 5.05 | 62.67 |
| | ±0.99 | ±1.37** | ±0.25 | ±0.47 | ±0.63 | ±4.69 |
| Swimming | 5.18 | 7.77 | 6.54 | 6.44 | 5.27 | 61.91 |
| | ±0.83 | ±0.92*** | ±0.51 | ±0.32 | ±0.30 | ±3.10 |
| Voluntary exercise | | | | | | |
| Running | 5.39 | 7.86 | 6.76 | 5.97 | 4.74 | 61.17 |
| | ±1.06 | ±1.34 | ±0.92 | ±0.51 | ±0.38 | ±5.90 |
| Control | 4.64 | 7.23 | 6.23 | 5.78 | 4.73 | 59.35 |
| | ±0.84 | ±0.82 | ±0.44 | ±0.39 | ±0.28 | ±3.79 |

Values are means ±SD. EDL: M. extensor digitorum longus, ECRL: M. extensor carpi radialis longus
*p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001

考 察

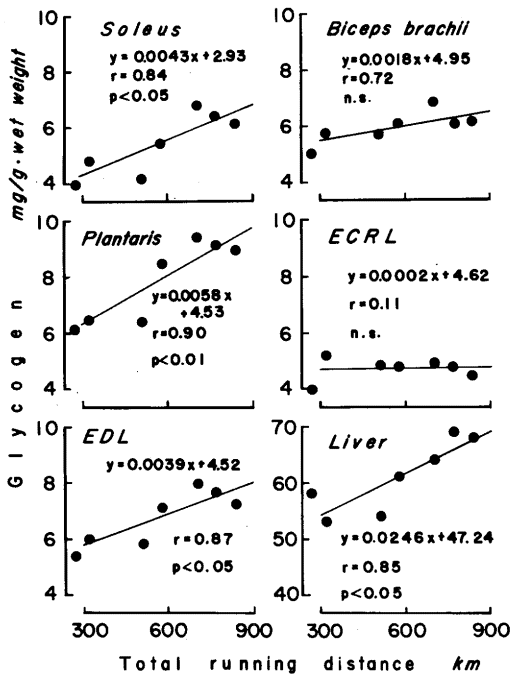


Fig. 5 Relationship between total running distance and muscle glycogen and liver glycogen contents in voluntary running group.

一方、前肢の筋では後肢とは異なり、上腕二頭筋では水泳群が最も高い値を示し、対照群と有意差が認められた。また、長橈側手根伸筋においても水泳群が最も高く、自発走群および対照群と有意な差であった。

肝グリコーゲン量については、グループ間で有意差はみられなかった。

6. 自発走走行距離と筋および肝グリコーゲン量

自発走運動は走行距離に個体差があることが示されているが¹¹⁾、本実験においても8週間の総走行距離は、約300kmから900kmと3倍の差がみられた。このように異なる走行距離が前肢、後肢および肝臓のグリコーゲン量に及ぼすトレーニング効果を比較するため総走行距離とグリコーゲン量との関係を図5に示した。

後肢の筋においては、すべて総走行距離と筋グリコーゲン量との間に有意な正の相関関係が認められた。一方、前肢の筋については8週間の総走行距離と筋グリコーゲン量との間には有意な関係はみられなかった。

また、肝グリコーゲン量については後肢の筋グリコーゲン量と同様に総走行距離と有意な正の相関 ($r = 0.85, p < 0.05$) が得られた。

本研究で用いた2種類の強制運動および自発運動は、従来から持久的トレーニングの方法としてよく用いられているものであった⁵⁾²⁰⁾²¹⁾。トレッドミル走トレーニングにおける持続時間およびスピードは、Richeter, R.A. ら¹⁹⁾が用いているものよりも強く、他の研究者が用いているものとはほぼ同様であった¹⁶⁾²⁰⁾。また、水泳トレーニングの時間および尾部につけた重量も従来から用いられているものよりも強いものであった⁵⁾²²⁾。

8週間のトレーニング後、3つのトレーニング群とも対照群にくらべて体重が有意に軽かった。Crews ら⁴⁾は、ラットに持久的トレーニングを行なわせると体重の増加が抑制されると報告している。その原因として、彼らは飼料摂取の低下およびエネルギー消費量の増加をあげている。本研究では摂取した飼料の測定は行っていないが、上述した2つの強制運動群の運動強度が高いことおよび自発走運動の走行距離からみて、3つのトレーニング群の体重増加が抑制された原因はエネルギー消費量の増加によるものと思われる。

筋線維構成は、後肢のヒラメ筋および長趾伸筋ではトレーニングによる変化はみられなかった。しかし、足底筋においてはトレッドミル走群のFG線維が低下し、反対にFOG線維の割合が増加した。これはFT線維のサブグループであるFG線維がFOG線維へ移行したことを示すものであり、Andersen, P. と J. Henriksson¹⁾が述べているように持久的トレーニングに対する適応のひとつであると思われる。また、前肢の筋においてはトレッドミルおよび自発走群では変化はみられなかったが、水泳群ではFOG線維の割合が有意に高くなった。

筋線維面積については、ヒラメ筋のFG, FOG およびSO線維すべてについてトレッドミル走群が対照群および水泳群に対して、有意な肥大を示した。足底筋および長趾伸筋についてもヒラメ筋と同様にどの筋線維ともトレッドミル走群が最も大きな肥大を示した。一方、前肢の上腕二頭筋および長橈側手根伸筋はFOG およびSO線維において、水泳群が最も大きな値を示し、次いでトレッドミル走群が大きかった。

Gillespie ら⁸⁾は、2種類の強度の異なるトレッドミルトレーニングを行なわせ骨格筋の酵素活性を調べた。彼らは低強度な持久的トレーニングではSOおよびFOG線維の酸素消費量が増し、筋の酸化能力が高まることを示した。したがって、低強度な持久的トレーニングでは、主にSOおよびFOG線維が動員されて

いるとした。前肢において、水泳およびトレッドミル走群の SO および FOG 線維に肥大がみられたことは、この両線維が運動中に動員されていたことを示すものと思われる。一方、後肢では3つのタイプの筋線維すべてにおいてトレッドミル走群が有意に肥大しており、トレッドミルランニングは3種類の筋線維すべてが動員される高強度なトレーニングであったことを示している。

本実験で測定した対照群の筋グリコーゲン量の値は、これまで運動を行っていないラットのグリコーゲンの値とほぼ等しかった。Gollnick, P.D. ら⁹⁾は、ヒトを用いて持久的トレーニングを行なわせたところトレーニング前後で脚のグリコーゲン量が2.5倍高まったと報告している。したがって、持久的トレーニングは運動で用いた筋のグリコーゲン量を増加させることを示した。本研究では後肢のヒラメ筋、足底筋および長趾伸筋では、3つのトレーニング群ともすべて対照群より筋グリコーゲン量は高かった。特に、トレッドミル走群の筋グリコーゲン量は3種類の筋において最も高く、次いで自発走群であった。前肢においても3つのトレーニング群の筋グリコーゲン量は対照群より高い値であった。特に、水泳群の筋グリコーゲン量が最も高く、対照群との間で有意差がみられた。

Armstrong, R.B. と Laughlin, M.H.²⁾ は、ラットの水泳運動中に筋血流量および筋グリコーゲン量をアイソトープを用いて、後肢のヒラメ筋が使われているのかどうかを調べた。その結果、水泳中のヒラメ筋の血流量は水泳を行っていない姿勢保持の時の1/2に低下し、さらに5分間の水泳を行なわせても筋グリコーゲンは低下しなかった。このことから、水泳運動ではヒラメ筋は使われないと考えた。彼らの知見は、本研究での後肢の筋グリコーゲン量が水泳トレーニングで変化しなかった結果を支持するものであろう。Fell, R.D. ら⁷⁾ および Gollnick ら⁹⁾ は、持久的トレーニングによって用いられた筋において筋グリコーゲン量が、120~130%増加すると報告している。したがって筋グリコーゲン量からみるとトレッドミルのようなランニングでは主として後肢が用いられ、水泳トレーニングでは前肢が用いられていると思われる。筋線維の肥大および筋線維構成の結果は、さらに上述した結論を支持するものと思われる。

従来から、ラットの自発走運動量には個体差があることが示されている¹¹⁾。本研究においても8週間の総走行距離でみる限り2~3倍の差がみられた。トレッドミル走と運動様式の違いによる自発走運動群において、ラン

ニングの量が多くなればなるほど後肢および肝臓のグリコーゲン量が多くなった。しかし、自発走ランニングは回転 wheel の中心に位置して重心の移動がないことおよび強制的に与えられた運動ではないことから、総走行距離が多くともトレッドミル走群のように筋肥大は生じなかったものと思われる。

このように、従来からよく用いられている3つの持久的トレーニングは、運動様式および生体への負担が異なるためにその効果を簡単には比較できない。しかし、本実験の条件下においては筋線維面積および筋グリコーゲン量からみて、強制運動としてのトレッドミル走は、前肢および後肢の両方にトレーニング効果が見られるが、水泳トレーニングでは前肢のみにしか効果が認められなかった。また、Running wheel 付きのケージで飼育した時の自発走は走行距離に個体差がみられる上にトレーニング効果が得にくい。走行距離が多い場合には前肢より後肢において筋グリコーゲン量が増加した。

以上のことから、次ぎの結論が得られた。分速30mにて60分間の上り勾配(8度)のトレッドミル走を行なわせれば、若いラットの前肢および後肢の骨格筋に対するトレーニング効果が期待できる。しかし、60分間の水泳トレーニングでは体重の5~8%の重りを付けても前肢のみにしかトレーニング効果が期待できない。また、回転 wheel による自発走ではトレーニング効果をもっとも得られにくく、この場合には走行距離の多いラットを選ぶ必要がある。

要 約

本研究は、強制運動および自発運動によるトレーニングがラットの前肢および後肢の骨格筋へ及ぼす効果を明らかにすることであった。用いた強制運動は、トレッドミルランニングとラットの尾部に重りを付けた水泳であった。自発運動として、ランニングホイールを使った自発走を用いた。

得られた結果は、以下のように要約される。

1. 前肢(上腕二頭筋および長機側手根伸筋)および後肢(ヒラメ筋、足底筋および長趾伸筋)の筋線維面積が、トレッドミルランニングトレーニングによって有意に大きくなった。
2. 強制水泳トレーニングでは、前肢の骨格筋のみに筋肥大が認められた。
3. 自発走トレーニングでは、前肢および後肢の骨格筋ともに有意な肥大はみられなかった。
4. トレッドミルランニングトレーニング群の筋グ

リコーゲン量は、後肢の筋のみ有意に増加したが、水泳トレーニングでは反対に前肢の筋グリコーゲン量が増加した。自発走群では総走行距離が多い場合には、後肢の筋グリコーゲン量が増加する傾向にあった。

本研究の結果は、トレッドミルでの強制ランニングトレーニングではラットの四肢および後肢の筋に効果的であるが、強制水泳トレーニングでは前肢の筋のみに効果がみられた。また、ランニングホイールを用いた自発走トレーニングでは走行距離に差がみられるため、自発走運動ではラットの四肢および後肢の筋には効果は認められないことが示唆された。

文 献

- 1) Andersen, P., and Henriksson, J.: Training changes in subgroups of human type II skeletal muscle fibers. *Acta Physiol. Scand.*, **99**: 123-125, 1977.
- 2) Armstrong, R.B., and Laughlin, M.H.: Is rat soleus recruited during swimming ?. *Brain Res.*, **258**: 173-176, 1983.
- 3) Bagby, G.J., Sembrowich, W.L., and Gollnick, P.D.: Myosin ATPase and fiber composition from trained and untrained rat skeletal muscle. *Am. J. Physiol.*, **223**: 1415-1417, 1972.
- 4) Crew, III, E.L., Fuge, K.W., Oscari, L.B., Holloszy, J.O., and Shank, R.E.: Weight, food intake, and body composition: effects of exercise and protein deficiency. *Am. J. Physiol.*, **216**: 359-363, 1969.
- 5) Edgerton, V.R., Gerchman, L., and Carrow, R.: Histochemical changes in rat skeletal muscle after exercise. *Exp. Neurol.*, **24**: 110-123, 1969.
- 6) Faulkner, J.A., Maxwell, L.C., and Lieberman, D.A.: Histochemical characteristics of muscle fibers from trained and detrained guinea pig. *Am. J. Physiol.*, **222**: 836-840, 1972.
- 7) Fell, R.D., McLane, J.A., Winder, W.W., and Holloszy, J.O.: Preferential resynthesis of muscle glycogen in fasting rats after exhaustive exercise. *Am. J. Physiol.*, **238**: R328-R332, 1980.
- 8) Gillespie, A.C., Fox, E.L., and Merola, A.J.: Enzyme adaptation in rat skeletal muscle fiber after two intensities of treadmill training. *Med. Sci. Sports Exercise*, **14**: 461-466, 1982.
- 9) Gollnick, P.D., Armstrong, R.B., Saltin, B., Saubert, IV, C.W., Sembrowich, W.L., and Shepherd, R.E.: Effect of training on enzyme activity and fiber composition of human skeletal muscle. *J. Appl. Physiol.*, **34**: 107-111, 1973.
- 10) Good, C.A., Kramer, H., and Somogi, M.: The determination of glycogen. *J. Biol. Chem.*, **100**: 485-491, 1933.
- 11) 樋口 満, 橋本 勲, 山川喜久江: ラットの自由運動のトレーニング効果に関する研究. *体力科学*, **31**: 205-210, 1982.
- 12) Holloszy, J.O.: Biological adaptation in muscle. Effects of exercise on mitochondrial oxygen uptake and respiratory enzyme activity in skeletal muscle. *J. Biol. Chem.* **242**: 2278-2282, 1967.
- 13) 堀田 昇, 内藤久士, 沢田 亨, 富田寿人, 石河利寛: 種々の持久的トレーニングがラットの骨格筋へ及ぼす組織化学的および生化学的影響. *東京体育学研究*, **11**: 85-91, 1984.
- 14) Khan, M.A., Padadimitriou, J.M., Holt, P.G., and Kakulas, B.A.: A calcium-citro-phosphate technique for the histochemical localization of myosin ATPase. *Stain Technol.*, **47**: 277-281, 1972.
- 15) Nachlas, M.M., Tsou, K.C., Souza, E.D., Sheng, C.S., and Seligman, A.M.: Cytochemical demonstration of succinic dehydrogenase by the use of a new p-nitrophenyl substituted ditetrazole. *J. Histochem.*, **5**: 420-436, 1957.
- 16) Nutter, D.O., Priert, R.E., and Fuller, E.O.: Endurance training in the rat. I. Myocardial mechanics and biochemistry. *J. Appl. Physiol.*, **51**: 934-940, 1981.
- 17) Peter, J.B., Barnard, R.J., Edgerton, V.R., Gillerspie, C.A., and Stempel, K.E.: Metabolic profiles of three types of skeletal muscle in guinea pigs and rabbits. *Biochemistry*, **11**: 2627-2633, 1972.
- 18) Richter, E.A., Sonne, B., Christensen, N.J., and Galbo, H.: Role of epinephrine for muscular glycogenolysis and pancreatic hormonal secretion in running rats. *Am. J. Physiol.*, **240**: E526-E532, 1981.
- 19) Riedy, M., Matoba, H., Vollestad, N.K., Oakley, C.R., Blank, S., Hermansen, L., and Gollnick, P.D.: Influence of exercise on the fiber composition of skeletal muscle. *Histochemistry*, **80**: 553-557, 1984.
- 20) Terjung, R.: Muscle fiber involvement during training of different intensities and duration. *Am. J. Physiol.*, **230**: 946-950, 1976.
- 21) 徳山薫平, 奥田拓道: 生体内における脂肪酸合成に対する自発運動 (Wheel Running) の影響. *体力科学*, **31**: 291-298, 1982.
- 22) Wilkerson, J.E., and Evonuk, E.: Change in cardiac and skeletal myosin ATPase activities after exercise. *J. Appl. Physiol.*, **30**: 328-330, 1971.