

骨格筋の機能分化と構造との相関性に 関する組織学的研究

第 1 編

骨格筋線維の機能分化と構造との相関性に関する研究

岡山大学医学部第 1 外科教室 (指導: 陣内伝之助教授)

近 藤 正 美

[昭和34年5月2日受稿]

第 1 章 緒 言

動物体の姿勢保持及び運動機能 (static and dynamic function) は運動神経系の支配下において末梢効果器の骨格筋により遂行されるものである。運動支配系には古くから錐体路及び錐体外路系が解剖学的に区別され、生理学的には static 及び kinetic system (Hunt¹⁾ 1920), small and large motor system (Kuffler²⁾ 1947) 及び最近, γ -and α -system (Granit³⁾ 1955)) 等の機能機構が唱えられている。それに対応して骨格筋にも、肉眼的及び組織学的構造を異にする筋線維が存在して fast (phasic) 及び slow (tonic) な機能を分担することが Ranvier⁴⁾ (1873) 以来知られている。その後筋機能分化の見地から static 及び dynamic 機構の解明を行つた数多くの研究があるが、最近の新しい優秀な染色法を用い、更に組織化学的方法を加えて、詳細に筋機能分化と筋線維の構造との相関性を追求した研究は少い。私は特に機能と代謝の立場から筋線維の機能分化と構造との相関性の研究を企てた。

第 2 章 文 献

動物の種類により、また同一動物でも肉眼的色調を異にする筋が存在することは Wohlfart⁵⁾ によると、1678年 Lorenzini⁶⁾ が記載している。

Langester⁷⁾ は赤色調が持続的活動する筋に 著明であることを指摘したが、Ranvier (1873⁴⁾, 1874⁵⁾) が最初に色調と筋機能とが密接に関連することを証明し、赤筋 (slow muscle) 及び白筋 (rapid muscle) に分類した。

その後、筋線維間の形態学的差異と筋機能との相関性より次のような種々の分類が試みられている。

Sarkoplasma reich u. Sarkoplasma arm Fasern (Grützner,⁸⁾ Knoll¹⁰⁾).

light and dark, plasmic and aplasmic, opaque and clear fiber (Bell,¹¹⁾ Bullard,¹²⁾ Denny-Brown¹³⁾).

helle u. trübe Fasern (Schaffer¹⁴⁾).

Fasern mit Fibrillenfelderung u. Fasern mit Säulchenfelderung (Schaffer¹⁴⁾).

Fasern mit Fibrillenstruktur u. Fasern mit Felderstruktur (Krüger¹⁵⁾, 16) 68) 69) 70).

Schmale u. dicke Fasern (Wohefart¹⁷⁾).

hyperchrysophilous, achrysophilous and hypochrysophilous fiber (Carey¹⁸⁾).

Lipoid reich u. lipoid arm Fasern (Orthmann¹⁹⁾).

Halte u. Bewegungsmuskel (Bozler²⁰⁾).

tetanic (rapidly contracting) and tonic (holding) muscle (Prosser²¹⁾).

また、赤筋には白筋に比し結合組織が多く (Arloing and Lavocat²²⁾), 毛細血管及び血流が豊富なことが明らかにされている (Stoel,²³⁾ Watzka,²⁴⁾ Bösiger,²⁵⁾ Smith and Giovacchini²⁶⁾).

また、Acetylcholinに対する反応の差より Tonus- u. nicht tonische Muskeln (Sommerkamp,²⁷⁾ Wachholder²⁸⁾) に分類され、更に筋弛緩剤に対する反応の差についても指摘されている。(Duke and Elder²⁹⁾, Brown and Harvey,³⁰⁾ Paton and Zaimis,³¹⁾ Past,³²⁾ Graefe³³⁾).

生理学的にも筋収縮張力曲線 (Hay,³⁴⁾ Fulton,³⁵⁾ Bottazzi,³⁶⁾ Denny-Brown,³⁷⁾ Cooper and Eccles,³⁸⁾ 向上³⁹⁾) に差があり、真島⁴⁰⁾ は初期張力

(initial tension) と維持張力 (maintenance tension) とを分類した。また粘弾性横型 (Levin and Wyman,⁴¹⁾ Boucheart⁴²⁾) においても、強弱 2 要素の存在が想定され、筋電図でも slow 及び rapid component (Goldon and Philip⁴³⁾), tonic 及び kinetic motor unit (時実⁴⁴⁾) と分類されている。

最近、筋 myoglobin 及び cytochrom であることが示され (Hawrowitz and Hardin⁴⁵⁾), また筋機能と酸化力との関係も明らかにされた (Bonhöffer,⁴⁶⁾ Battelli and Stern,⁴⁷⁾ Millikan,⁴⁸⁾ Kitiyakara and Harman,⁴⁹⁾ Harman and Osborne⁵⁰⁾). また組織化学的にも赤筋と白筋線維との間に呼吸活動酵素レベルの顕著な差が示され (Padykula,⁵¹⁾ Thiman and Padykula,⁵²⁾ Nachmias and Padykula⁵³⁾), 白筋線維に glycogen 及び phosphorylase が多く (近藤・齊藤⁵⁴⁾), 赤筋線維における酸化的磷酸化と TCA 回路による持続的エネルギー遊離と、白筋線維の解糖による爆発的エネルギー遊離とが知られており、代謝面でも 2 元性が明らかにされた。

筋の構造と機能との相関性の研究は近年、電子顕微鏡の発達によりさらに視野を広げた。これについては Edwards, Ruska, de Souza Santos and Vallejo-Freire⁵⁵⁾; Howatson⁵⁶⁾; Huxley and Taylor,⁵⁷⁾ 村山⁵⁸⁾ 等の研究がある。Edwards and Ruska⁵⁹⁾ は昆虫で high frequency flight muscle と low frequency leg muscle との間における細胞学的構造の相異を指摘している。

第 3 章 実 験 方 法

第 1 節 実験動物

正常な成人及び胎児、猿、犬、猫 (成猫及び胎児)、家兎、モルモット、ラッテ、鳩及び蛙等を使用した。主として猫を使用した。

第 2 節 手術方法

本編においても正常筋そのままについての検索の外に、次の 2 方法によつて筋支配神経を刺激または麻痺せしめた筋について検索した。

A. 筋支配神経刺激実験：成猫 (2.5—3 kg) を使用 Dial (0.5ml/kg) 腹腔内注入により麻酔せしめ、1 側後肢で腓腹筋を栄養する血管及び支配神経 (脛骨神経) を露出し、股動脈より 37°C に温めた生理食塩液を注入して駆血した後、電子管刺激装置 (isolated out put stimulator) で每秒 30 回の頻度で電気刺激を脛骨神経に与え、筋収縮を起させつつ血管より 10%

ホルマリン食塩液を注入して固定後、腓腹筋を切除した。

B. 筋支配神経切除手術：成猫の 1 側後肢で腓腹筋を支配する脛骨神経を露出し、筋に入る部よりできるだけ上部で切断し神経線維の再生を予防するために 1 cm 切除した後、断端を挫滅した。手術後 3 日、7 日、15 日、4 週間、8 週間目に致死せしめ、腓腹筋を切除し、組織化学的に検索した。

第 3 節 組織化学的及び組織学的標本作製法

切除した筋は固定液による筋収縮を防ぐために氷室内に生理食塩液に浸漬して約 1 時間静置し、筋の興奮性が消失したのち、厚さ 5 mm の筋小塊にして固定液に投じた。脂質染色は一部固定せず新鮮筋凍結切片とし、次の 7 種の方法で標本作製した。

1. 凍結切片のまま (25 μ) 染色せずに観察した。
2. sudan black B を使用した脂質染色 (Lison⁶⁰⁾ 法及び Chiffelle et Putt⁶¹⁾ 法) : Lison⁶⁰⁾ によると、Lison 法は磷脂質をよく染め、Chiffelle et Putt 法は mitochondria (以下 Mt と略記する) をよく染め出すといわれているので、本研究では両方法を用いた。また、固定液にホルマリンを使用すると磷脂質が溶出するので (Mladenovic and Lieb⁶²⁾)、固定液にはホルマリン・カルシウム液 (Baker 液を使用した。
3. 今・武田銀反応⁶³⁾
4. Bielschowsky 鍍銀染色⁶⁴⁾
5. Loewit 法による鍍金染色⁶⁴⁾
6. mitochondria 染色⁶⁴⁾ : 重クロムホルマリン固定、Heidenhain 鉄ヘマトキシリン染色
7. ヘマトキシリン・エオジン染色⁶⁴⁾

第 4 章 顕微鏡的所見

A. 各種染色法による筋線維の区別。

1) 無染色標本：暗くみえる細い筋線維 (dark fiber) と明るくみえる太い筋線維 (light fiber) とがみられる (写真 1)。

2) 脂質染色：sudan 色素によく染まる線維、ほとんど染まらない線維及び中間型の 3 種類の筋線維が入り混つてみられる (写真 2)。縦断切片でも同様に 3 種類の筋線維が認められる (写真 3)。ふつう四肢筋のごとく phasic な収縮を営む筋では、白筋線維の方があきらかに赤筋線維よりも太いが、tonic な収縮をなす軀幹に近い筋では逆に赤筋線維の方が太いものもある (写真 4)。強拡大では脂質染色によく染まるいわゆる赤筋線維 (dark fiber) には無数の脂質顆粒が充

満しているが、いわゆる白筋線維 (light fiber) には顆粒が非常に少い (写真4)。この顆粒は Mt と脂肪体とよりなる sarcosome で (Bell,¹¹⁾ Bullard,¹²⁾ Denny-Brown,¹³⁾ Perry,⁶⁵⁾ Nachmias and Padykula⁵³⁾), 顆粒にも大小の2種類が区別される。赤筋線維には大及び小顆粒が充満しているが、白筋線維には小顆粒が散在している (写真5)。縦断切片では赤筋線維には筋形質中に充満した顆粒 (sarcosome) で縦紋が著明におられるが、白筋線維ではきれいな横紋がみられる (写真6)。この脂質顆粒はつねに I 帯の高さに存在するといわれる (Dempsey, Wislocki and Singer,⁶⁶⁾ Baker⁶⁷⁾)。

白筋線維には脂質染色で染まらない筋原線維が充満していわゆる Punktierung (Krüger¹⁵⁾ 16) 68) - 70)) を示し、この所見から白筋線維 (light fiber) 及び赤筋線維 (dark fiber) は Krüger のいう Fibrillenstruktur 及び Felderstruktur の線維に相当するものと考えられる (写真7)。

筋線維と腱との附着部をみると、いずれの筋線維も細くなることなしに腱に附着し、Garven⁷¹⁾ の指摘した様な所見、すなわち筋線維の両端が細くなつて腱に附着している所見は認められなかつた (写真8)。

胎児筋では筋線維間に太さの差が著明ではないが、3型の筋線維がみられる (写真9)。生後、成長するにつれて筋線維間の差が著明になつてくる。

3) 今・武田銀友応：線維内の顆粒成分をなす Mt が銀反応陽性を示すので、同様に3型の筋線維が区別される (写真10)。

4) Bielschowsky 鍍銀染色法：銀反応と同様に3種類の筋線維が認められる。

5) Loewit 鍍金染色：筋線維間に差が認められ、赤筋線維が濃染する。

6) Mitochondria 染色：赤筋線維は Mt 濃度が高いために濃染する (写真11)。

各筋線維の太さの差は人の筋では著明ではないが (写真12)。下等動物になるほど著明になり、蛙、鳩等では赤筋線維が著明に細い (写真13, 15)。

B. 筋線維の分布：動物の種類により、また同一筋でも分布は一樣でない。人の筋では互いに密に混在するが (写真12)、下等動物ほど筋内の一部に密集する傾向を帯び (写真14, 15)、猫では筋中心部及び筋頭部に赤筋線維が多く分布している。生理学的に tonic な機能をもつ猫のヒラメ筋 (Hay,³⁴⁾ Denny-Brown¹³⁾) は大部分が赤筋線維で所々に白筋線維が散在するが (写真16)、phasic な収縮をなす腓腹筋では白

筋線維にとんでいる (写真17)。次に蛙の腓腹筋では筋表層部に赤筋線維が密集し (写真14)、鳩胸筋では筋束の大部が細い赤筋線維よりなり、周辺部に少数の太い白筋線維が散在している (写真15)。

次いで猫の横隔膜、(写真10, 3) 縫工筋、(写真4)、大腿直筋 (写真2) 等では赤筋線維の sarcosome 密度が大で明瞭に3型の筋線維が認められるが、闊脊筋、前脛骨筋 (写真19)、腹筋等では sarcosome 密度の低い中間型筋線維が多い。総指伸筋では白筋線維が多く、中間型筋線維がかなりみられる (写真18)。横隔膜では全体に均等に分布して白筋、赤筋、中間型線維が2, 2, 1の比で分布している。眼筋では特異な配列をしていて、周辺部 (peripheral part) に細い赤筋線維が密集し (写真20)、中心部 (axial part) には太い白筋線維がまじっている (写真21)。

C. 支配神経切断筋：切断後3日目までは正常筋所見と大差がないが、1週間後には太い白筋線維が赤筋線維よりも先に細くなり、白筋線維も瀰漫性に脂質染まるようになり、2週間後には赤筋線維の脂質顆粒 (sarcosome) が減少して筋線維間の区別がつきにくくなり、4週後には更に萎縮が著明になり太さが減少する (写真22)。

D. 支配神経刺激筋：赤筋線維に結節状の収縮波が認められる (写真23) が、白筋線維には Meneely⁷²⁾ (1939) が蛙の腓腹筋に認めた tetanizing の組織像に相当する所見を認める (写真24)。

第5章 総括並に考按

筋線維は筋原線維と筋形質とが主要構成要素であるが、Bottazzi⁸⁰⁾ は筋原線維が速やかな収縮の担手であり、筋形質がそれを支持する (intrinsic support) のと考え、筋機能の2元説を唱えた。その後、筋原線維が弾性及び収縮要素 (Kölliker,⁷³⁾ Holmgren,⁷⁴⁾ Heidenhain,⁷⁶⁾ Häggqvist,⁷⁶⁾ Buchthal and Lindhard,⁷⁷⁾ 名取⁷⁸⁾) すなわち energy utilizing mashine であり、筋形質が物質代謝の場すなわち energy providing mashine であることが明らかにされた。収縮要素の筋原線維は actomyosin-filament よりなり、現在では ATP のエネルギーで収縮し⁷⁰⁾ 80)、弛緩因子の働きで伸びる⁸¹⁾ という説が一般に支持されている。ATP が白筋線維に多いことは Szent-Györgyi⁸⁰⁾ (1953) が指摘したが、各筋線維間に actomyosin 自体の差が存在するという報告はない。したがって筋機能分化の根源は筋形質に存在するものと考えられる。

筋形質の顆粒成分が Mt 及び脂肪体と呼ばれる脂質であることはすでに知られているが, sudan 色素に染まるのは Mt の磷脂質と貯蔵脂質の脂肪体とである。Mt は TCA 回路の酸化, 電子運搬及び酸化磷酸化の 3 機能をもち, 細胞呼吸に関与する種々の酵素系が multienzym-system をなして Mt に含まれ, ATP を生産している (Schneider;⁸¹⁾ Hogeboom,⁸²⁾ Schneider and Striebich;⁸³⁾ Green⁸⁴⁾). したがって myoglobin とともに筋線維内の酸化機械を形成している Mt を多量に含有する赤筋線維は疲労せず持続収縮を営むことができるのである。また白筋線維には筋原線維が豊富で (Schiefferdecker,⁸⁵⁾ Füllinger⁸⁶⁾), ATP 濃度維持機構に関与する酵素系 (creatine phosphatase, myokinase 等) 及び Energiespeicher であるところの脊椎動物ではクレアチン磷酸, 無脊椎動物ではアルギニン磷酸が多く含まれ (Weber and Portzehl,⁸⁷⁾ Krüger¹⁰⁾), 白筋線維の phasic な収縮に必要なエネルギーを供給している。creatine phosphatase 及び myokinase は近年, Lorand⁸⁸⁾ 及び Bendall⁸⁹⁾ により弛緩因子をなすことも指摘され, 興奮の内部伝導系をなす Sarkoplasmatisches Retikulum も白筋線維によく発達している (Krügers und Günther⁷⁰⁾). したがって白筋線維は速かに収縮し, 赤筋線維は ATP 及び弛緩因子をなす酵素系が乏しいため, 酸化酵素系により持続的に ATP を生産し, tonic な収縮を営み, 弛緩しにくいものと考えられる。

赤筋線維に特異的に存在する脂肪体と呼ばれる fat body (Howatson⁶⁰⁾), fat inclusion (Maximow and Bloom⁹⁰⁾) の生理学的意義については不明とされているが, Mt の酸化酵素系により酸化されて赤筋線維のエネルギー源になるものと考えられる。赤筋線維は筋活動により生じる酸性産物を酸化してエネルギー源として利用するが, 白筋線維は glycogen 及び phosphorylase 等を多く含み, 嫌氣的代謝により爆発的なエネルギーを獲得しているため速かに疲労する。

生化学的にみると, 筋は安静時には主として好氣的代謝を営んでいることが知られているが, これは安静時の姿勢保持機能を赤筋線維が遂行しているためと考えられる。

骨格筋に 3 型の筋線維が存在することは Grützner,⁹¹⁾ Knoll,¹⁰⁾ Schaffer,¹⁴⁾ Bell,¹¹⁾ Bullard,¹²⁾ Cilimbaris,⁹²⁾ Denny-Brown,¹⁸⁾ Wohlfart,⁵⁾ Carey,¹⁸⁾ Nachmias and Padykula⁵³⁾ 等が指摘

したところであるが, 機能との関係については言及していない。従来, 筋 Tonus は contractile tonus と plastic tonus (Pieron,⁹²⁾ Langelan⁹³⁾), reflektorische Tonus, cellulärer Tonus (Schaefer⁹⁴⁾) 等に分類され, 赤筋線維が plastic tonus 白筋線維が contractile tonus を分担するものと考えられていた。本研究で種々の筋で観察した結果, 力強い収縮をなし, contractile tonus を必要とする筋 (例えば横隔膜, 大腿四頭筋等) では赤筋線維の sarcosome 密度が高く, 明瞭に 3 種類の筋線維を区別することができるが, 活動の少い主として isotonic な収縮をする筋には赤筋線維の sarcosome 密度が低く, 中間型線維が多い。また phasic な機能をもつ四肢の筋には白筋線維が多いが, 中間型線維もかなり混じている。これらの所見より, 赤筋線維が contractile tonus (neurogener Tonus od. spezifischer Tonus) に, 中間型線維が plastic tonus (cellulärer Tonus, autogener Tonus od. unspezifischer Tonus) に関与し, 白筋線維が phasic な収縮を営むものと考えらるべきであろう。

つぎに各筋線維の太さと筋機能との関係については, Patzelt,⁹⁵⁾ Stöhr,⁹⁶⁾ Maximow and Bloom⁹⁰⁾ 等は力強い活動をなす筋では線維が太く, 繊細な機能をもつ筋では細いことが指摘され, また赤筋線維が一般に細く, 白筋線維が太いといわれている (Ranvier⁴⁾) が, 本研究では tonic な機能をもち, contractile tonus の大きい軀幹に近い部の筋では赤筋線維がむしろ白筋線維より太い (写真 4) が, 四肢筋のような phasic 収縮をなす筋では白筋線維が太い (写真 14)。

最後に筋収縮の組織像については, すでに Aëbych,⁹⁷⁾ Häggqvist,⁷⁶⁾ Heidermann⁹⁸⁾ 等は収縮波の像を示したが, 各筋線維間に収縮波の差異が存在することは現在までまったく示されていない。生理学的には Rollet⁹⁹⁾ (1892) が白筋が収縮速度が速いことを示したが, 最近, 名取及び Hakansson¹⁰⁰⁾ 等に神経線維と同様に筋線維にも太さと興奮の伝導速度が比例することを示したが, 本研究により赤筋及び白筋線維の収縮組織像に顕著な差があることがわかった。このように神経刺激に際して赤筋線維にのみ収縮波が認められる事実から考えて, 他の筋線維と別個の運動ノイロンの支配を受けていることが考えられる。

第 6 章 結 論

人間及び各種動物の骨格筋の組織学的及び組織化学

的方法により各筋線維の機能分化と構造との相関性について研究し、次の結論をえた。

1) 脂質染色, 銀反応, 鍍銀染色, 鍍金染色及びミトコンドリア染色で sarcosome (Mt 及び脂肪体) の多少により染色性の異なる3種類の筋線維の存在を認め, 赤筋線維 (sarcosome rich fiber 或は dark fiber), 白筋線維 (sarcosome poor fiber 或は light fiber) 及び中間型線維 (intermediate fiber) に分類した。

2) 筋線維の太さは一般に白筋線維は赤筋線維よりも太いけれども, 軀幹に近い tonic な収縮をなす筋では, むしろ赤筋線維の方が太いものもある。

3) この太さの差は胎児では著明でない。また, 人ではあまり差がないが下等動物ほど著明な差を認める。

4) 筋線維内の顆粒は赤筋線維に豊富に存在し, 白筋線維に乏しく, 赤筋線維には大小の顆粒が充満しているが, 白筋線維には脂質染色にあまりよく染まらない小顆粒が散在しているにすぎない。

5) これら3種の筋線維は人では互いに密に混在しているが, 下等動物になるほど筋内の一部に密集する傾向がある。

6) tonic な収縮をなすヒラメ筋では大部分が赤筋線維であるが, phasic な収縮をなす腓腹筋では白筋線維に富んでいる。

文

- 1) Hunt, R. Arch. Neur. Psychiat., 10, 37-81, 1932.
- 2) Kuffler, S. W. and R. W. Gerard. J. Neurophysiol., 10, 383-394, 1947.
- 3) Granit, R. Receptors and Sensory Perception. 1955.
- 4) Ranvier, L. Compt. Rend. Acad. Sci. (Paris), 77, 1030-1034, 1873.
- 5) Wohlfart, G. acta psychiat. et neurolog. suppl., 12, 1-110, 1937.
- 6) Lorenzini. St. Arch. ital. Biol., 30, 287, 1898. (Wohlfart, G. 1937. より引用).
- 7) Lankester, R. Pflüg. Arch., 4, 315-328, 1871.
- 8) Ranvier, L. Arch. physiol. norm. path., 1, 5-15, 1874a.; 446-450, 1874b.
- 9) Grützner, P. Pflüg. Arch., 41, 256-281, 1887.
- 10) Knoll, Ph. Denkschr. Kaiserl. Akad. math. naturwiss. kl. 5. Wien, 58, 633, 1891.
- 11) Bell, E. T. Internat. Mschr. Anat. u. Phys-

7) 活潑な contractile tonus を司さる筋 (横隔膜, 縫工筋, 大腿直筋等) では赤筋線維の sarcosome の密度が大で, 明らかに3型の筋線維の区別が認められるが, 姿勢保持に關与する isotonic な plastic tonus を司さる筋 (潤育筋, 腹筋等) では sarcosome 密度の低い中間型筋線維が多い。

8) このことより, 赤筋線維が contractile tonus, 中間型線維が plastic tonus を分担し, 白筋線維が phasic な収縮に關与するものと考えられる。

9) 外眼筋では特異な配列を示し, 細い赤筋線維が横断面の周辺部に密集し, 筋中心部に3種類の筋線維が入りまじって存在している。

10) 各筋線維は収縮組織像を異にし, 赤筋線維では収縮結節が認められるが, 白筋線維には tetanizing の像が認められる。

11) 筋支配神経切断による筋萎縮は赤筋線維よりも白筋線維に早くあらわれる。

12) これら3種類の筋線維は筋線維自体の構造及び代謝過程を異にするのみでなく, それぞれ別個の運動ノイロンの支配を受けていることが考えられる。

拙筆に当り御懇篤なる御指導並びに御校閲を賜わった恩師陣内教授に深謝いたします。

(本論文の要旨は第10回筋電図学会及び第63回解剖学会において発表した)

献

- iol., 28, 297-347, 1911.
- 12) Bullard, H. H. Am. J. Anat., 14, 1-46, 1912-1913.
- 13) Denny-Brown, D. E. Proc. Roy. Soc. London, B104, 371-411, 1929.
- 14) Schaffer, J. Lehrbuch d. Histologie u. Histogenese. 2te Aufl. 191-214, 1922.
- 15) Krüger, P. Biol. Zbl., 49, 616-622, 1939.
- 16) Krüger, P., F. Duspiva and F. Furlinger. Pflüg. Arch., 231, 750-786, 1933.
- 17) Wohlfart, G. Zschr. Mikrosk. Anat. Forsch., 37, 621-642, 1935.
- 18) Carey, E. J., E. Haushalter, L. C. Massopust, F. Garofalo, J. Lynch, D. Tabat and E. Socoleff. Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 64, 193-200, 19.
- 19) Orthmann, R. Anat. Anz., 98, 69-77, 1951.
- 20) Bozler, E. Zsch. vergl. Physiol., 7, 407-435, 1927; 8, 371-390, 1928.

- 21) Prosser, C. L. Comparative animal physiology, Ed. by D. W. Bishop., 576-58, 1950.
- 22) Arloing, S. and A. Lavocat. Joulouse acad. Sci. Mém., 7, 7th série, 177194, 1875.
- 23) Stoel, G. Zschr. Zellforsch 3, 91-98, 1925.
- 24) Watzka, M. Zschr. Mikrosk. Anat. Forsch., 45, 668-678, 1939.
- 25) Bösiger, F. Acta anat., 10, 335-429, 1950.
- 26) Smith, R. D. and R. P. Giovacchini. acta Anat. 28 342-358, 1956.
- 27) Sommerkamp, H. Arch. Exp. Path. Pharm., 128, 99-115, 1928.
- 28) Wachholder, K. Pflug. Arch., 225, 627-642, 1935.
- 29) Duke-Elder, S. W. and P. M. Duke-Elder. Brit. J. Ophthalm., 16, 321-335, 1932.
- 30) Brown, G. L. and A. M. Harvey. Am. J. Pharm., 94, 101-109, 1938.
- 31) Paton, W. D. and E. J. Zaimis. J. Physiol., 112, 311-331, 1951.
- 32) Past, W. Klin. Mbl. Augenheilk., 124, 536-544, 1954.
- 33) Graefe, V. Arch. Ophthalm., 158, 277-286, 1956.
- 34) Hay, J. Liverpool. Med. Chir., 41, 432-452, 1901.
- 35) Fulton, J. F. Muscular contraction and the reflex control of movement, Baltimore, Williams and Williams., 1926.
- 36) Bottazzi, P. J. Physiol, 21, 1-21, 1897.
- 37) Denny-Brown, D. E. Proe. Roy. Soc. Lond., 104, B. 252-301, 1929.
- 38) Cooper, S. and J. C. Eccles. J. Physiol., 69, 377-385, 1930.
- 39) 向上：日本生理学会誌, 8, 254—261, 1943.
- 40) 真島：生体の科学, 6, 13—27, 1954.
- 41) Levin, A. and J. Wyman. Proc. Roy. Soc., B 101, 218-232, 1927.
- 42) Boucheart, J. P. L. Capeller and J. Blende. J. Physiol., 69, 473-485, 1930.
- 43) Gordon, G. and C. G. Philip. Proc. Physiol. soc., 6p. 1-2 July, 1949.
- 44) 時実：医学のあゆみ, 15, 3, 146, 1953. 科学, 25, 229—233, 291—297, 1955.
- 45) Hawrowity, F. and R. L. Hardin. in the Proteins (H. Neurath and K. Bailey, editors) 2, 1954.
- 46) Bonhöffer, K. Pflug. Arch., 47, 125-136, 1890.
- 47) Battelli, F. and F. Horn. Erg. Physiol., 15, 96-112, 1912.
- 48) Millikan, G. Physiol. Rev., 19, 503-523, 1939.
- 49) Kitiyakara, A. and J. W. Harman. J. exp. med., 97, 553-560, 1953.
- 50) Harman, J. W. and U. S Osb-orne. J. exp. Med., 98, 81-98, 1953.
- 51) Padykula, H. A. J. Histochem. Cytochem., 3, 170-177, 1955.
- 52) Thiman, V. and H. A. Podykula. Anat. Rec., 121, 419-433, 1955.
- 53) Nachmias, V. T. and H. A. Padykula. J. Biophysic. and Biochem. Cytoe., 4, 47-53, 1957.
- 54) 近藤・齊藤：日新医学, 印刷中.
- 55) Edwards, G. A., H. Ruska, P. de Souza Santos and A. Vallejo-Friere. J. Biophysic. and Biochem. Cytol., 21, No. 4, suppl, 143-152, 1956.
- 56) Howatson, A. F. J. Biophysic. Biochem. Cytol., 2, No. 4, suppl, 1956.
- 57) Huxley, A. F. and R. E. Taylor. nature, Loud, 176, 1068-1074, 1955,
- 58) 村山：岡山医学会誌, 印刷中.
- 59) Edwards, G. A. and H. Ruska. Quart. J. Micr. Soc., 96, 51-68, 1955.
- 60) Lison, L. Histochemie et Cytochemie animale, principeset methodes, 307-365, 1953.
- 61) Chiffelle et Putt. Pearse, Histochemistry, 1953. 参照.
- 62) Mladenovic, C. and H. Lieb. Hoppe-s, 181, 22-26, 1929.
- 63) 今・武田・関：組織検査法と物化学より引用.
- 64) 関：組織検査法と物化学, 2, 杏林書院, 1954.
- 65) Perry, S. Physiol, Rev, 36, 1-69, 1956.
- 66) Dempsey, E. W., G. B. Wislocki and M. singer. Anat. Rec., 96, 221-246, 1946,
- 67) Baker, J. R. Quart. J. Micr. Sci., 85, 1-1944-1945.
- 68) Krüger. P. Anat. Anz.. 98, Erg. H., 65-69

- 1951,
- 69) Krüger, P. *Deut. Zschr. Nervenheilk.*, **173**, 409-425, 1955.
- 70) Krüger, P. and P. G. Günther. *Zschr. Biol.*, **109**, 41-61, 1956.
- 71) Garven, H. S. D. *Brain*, **48**, 380-441, 1925.
- 72) Meneely, G. R. *Coutesy anat. Rec.*, **75**, 39-49, 1939.
- 73) Kölliker, A. *Zschr. wiss. Zool*, **16**, 375-381, 1866 ; *Zschr. Zool*, **47**, 689-710, 1888.
- 74) Holmgren, E. *Arch. Mikr. Anat.*, **75**, 240-272, 1910.
- 75) Heidenhain, M. *Plasma u. Zelle*. Jena, 1911.
- 76) Häggqvist, G. *Handb. Mikr. Anat. d. Menschen*. 2/3. W. V. Möllendorff.
- 77) Buchthal, F. and J. Lindhard. *Biol. Med. Kbh.*, **14**, 6, 1, 1939.
- 78) 名取：筋生理学，丸善，昭26.
- 79) Szent-Györgyi, A. *Chemistry of muscular contraction*, acad, press, New York, 1953.
- 80) Szent-Györgyi, A. *Chemical Physiology of Body and Heart muscle*. acad, press, 1953.
- 81) Marsh, B. B. *Nature*, London, **167**, 1065-1072, 1951.
- 82) Schneider, W. C. J. *Histochem. Cytochem.*, **1**, 212-233, 1952.
- 83) Hogeboom, G. H., Schneider, W. C. and M. J. Striebich. *J. Biol. Chem.*, **196**, 111-120, 1952.
- 84) Green, D. E. 細胞化学シンポジウム，**8**, 145—155, 日本細胞化学会編集，丸善，昭33.
- 85) Schiefferdecker, P. *Muskeln und muskelkerne*, Leipzig, 1909.
- 86) Furlinger, F. *Zool. Anz.*, **90**, 325-331, 1930.
- 87) Weber, H. H. and Portzehl. *Adv. Proteinc-hem.*, **7**, 162-252, 1952.
- 88) Lorand, L. *Nature*, London, **172**, 1181-1186 1953.
- 89) Bendall, J. R. *Nature*, Lond., **172**, 586-588,, 1953 ; **173**, 548-556, 1956,
- 90) Maximow, A. A. and W. Bloom. *A Textbook of Histology*, 7th ed. 163-180, 1957.
- 91) Cilimbaris, P. A. *Arch. Mikrosk. Anat.*, **75**, 692-647, 1910.
- 92) Pieron, C. R. *Soc. Biol.*, **81**, 293-318, 1918.
- 93) Langelaan, J.W. *Brain*, **38**, 235-258, 1922.
- 94) Schaefer, H. *Ärzt. Forsch.*, **3**, 185-204, 1949.
- 95) Patzelt, V. *Histologie*, 3te Aufl. Urban u. Schwarzenburg, Wien, 115-125, 1950.
- 96) Stöhr, Ph. *Lehrbuch d. Histologie*, verl. Gustav Fischer, Jena, 129-136, 1949,
- 97) Aëbych, *Arch. anat. u. Physiol*, **253**, 1860. 名取：筋生理学，1951より引用.
- 98) Heiderman, C. *Zool. Jahrb, allg. Zool*, **55**, 65-89 1935.
- 99) Rollet, A. *Pflüg. Arch*, **52**, 201-238, 1892.
- 100) Hakansson, C. H. *Acta Physiol. scandinav.*, **37**, 14-34, 1956.
-

写 真 説 明

- 写 真 1. 大腿直筋(猫). 凍結切片のまま染色せずに観察したもので白筋線維 (light fiber), 赤筋線維 (dark fiber) 及び中間型線維がみられる. $\times 200$.
- 写 真 2. 大腿直筋(猫)の横断切片. sudanophilic fiber が赤筋線維, sudan 色素に染まらない線維が白筋線維, 及び中間型線維が区別され, これら3種類の筋線維が入りまじっている. sudan black B 染色. $\times 40$.
- 写 真 3. 横隔膜(猫)の縦断切片. 3種類の筋線維が区別され, 赤筋線維には脂質顆粒が充満して横紋が明らかでないが, 白筋線維には顆粒が少く横紋が明らかに認められる.
- 写 真 4. 縫工筋(猫)の横断切片. 赤筋線維には大小の脂質顆粒が充満しているが, 白筋線維には脂質染色にあまりよく染まらない少数の顆粒が存在している. sudan black B 染色 (Chiffelle et Putt 法). $\times 480$.
- 写 真 5. 蛙の腓腹筋横断切片. 白筋線維と赤筋線維との間の太さの差が著明である. sudan black B 染色. $\times 400$.
- 写 真 6. 赤筋線維には筋形質の脂質顆粒 (Sarcosome) のために著明な縦紋がみられる. sudan black B 染色. $\times 440$.
- 写 真 7. 白筋線維には染まらない筋原線維がいわゆる Pünktierung (Krüger) を示している. Sudan black B 染色. $\times 400$.
- 写 真 8. 筋線維は端が細くなることなしに腱に附着する. sudan black B 染色. $\times 400$.
- 写 真 9. 胎児筋(猫の大腿頭筋)横断切片. 3種類の筋線維が区別される. sudan black B 染色. $\times 100$.
- 写 真 10. 横隔膜(猫). 今・武田銀反応. 3種類の筋線維がみられる. $\times 200$.
- 写 真 11. Mitochondria 染色せる大胸筋(人)の横断切片. 赤筋及び白筋線維は区別されるが中間型線維は明らかに区別されない. $\times 60$.
- 写 真 12. 大胸筋(人)の横断切片. 中間型線維が区別される. sudan black B 染色. $\times 60$.
- 写 真 13. 蛙の腓腹筋. 3種類の筋線維がみとめられ, 赤筋線維は著明に細い. sudan black B 染色. $\times 60$.
- 写 真 14. 蛙の腓腹筋の表層部に赤筋線維が密集している. sudan black B 染色. $\times 300$.
- 写 真 15. 鳩の胸筋横断切片. 太い白筋線維が筋束の周囲に散在している. sudan black B 染色. $\times 40$.
- 写 真 16. ヒラメ筋(猫). 大部分が赤筋線維よりなる. sudan black B 染色. $\times 30$.
- 写 真 17. 直腹筋(猫) 赤筋線維が細く, 白筋線維が太い. sudan black B 染色. $\times 300$.
- 写 真 18. 前脛骨筋(猫). 白筋線維及び中間型線維が多い. sudan black B 染色 $\times 60$
- 写 真 19. 潤脊筋(猫) sudan black B 染色. $\times 80$.
- 写 真 20. 外眼筋(上直筋)(猫). 筋の周辺部で細い赤筋線維が密集している. sudan black B 染色. $\times 60$.
- 写 真 21. 外眼筋の中心部で3種類の筋線維が混在している. sudan black B 染色. $\times 60$.
- 写 真 22. 支配神経切断後, 萎縮せる直腹筋(猫). sudan black B 染色. $\times 140$.
- 写 真 23. 直腹筋(猫)支配神経刺激筋. 赤筋線維にのみ収縮結節がみられ, 白筋線維には結節はみられない. sudan black B 染色. $\times 300$.
- 写 真 24. 白筋線維には tetanizing がみられる. $\times 240$.

Histological Studies on Correlation Between Function and Structure of Skeletal Muscle

Part 1. Histological studies on correlation between function and structure of striated muscle fiber.

By

Masami KONDO

1st Department of Surgery, Okayama University Medical School

(Director : Prof. D. Jinnai M. D.)

1) Every skeletal muscle contains three types of muscle fiber according to the content of sarcosome (mitochondria and fat body) in sarcoplasm which is the site of metabolism in the muscle fiber. In this study, these three types of fiber are classified as follows; sarcosome rich (red or dark), sarcosome poor (pale or light) and intermediate fiber.

In general, sarcosome rich (red) fiber is thinner than the others, but that contained in functionally tonic proximal muscles of the extremity is thicker than the pale.

The histological and histochemical differences among these three types of fibers are markedly seen in the lower animals than in the higher ones.

2) Extrinsic ocular muscles consist of three types of fiber with characteristic distribution. In the peripheral part of the muscle they are crowded with thin red fibers, but in the axial part the three types of fiber intermingle.

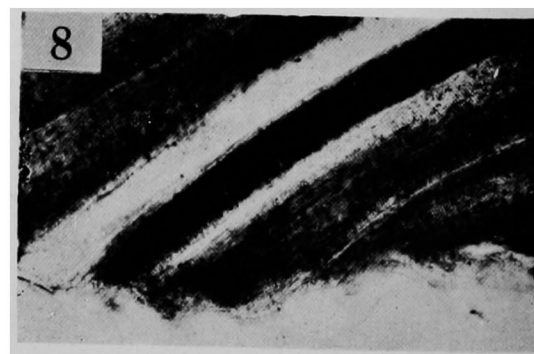
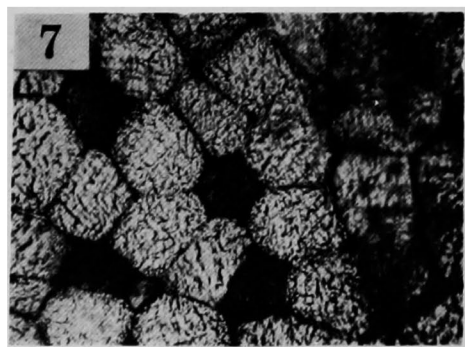
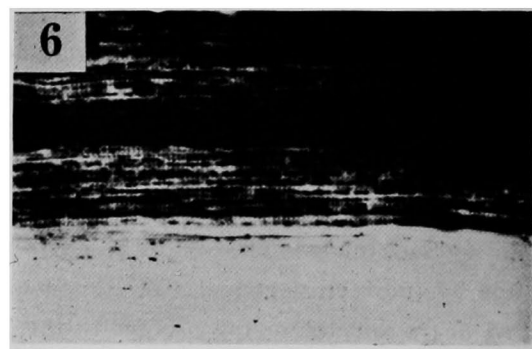
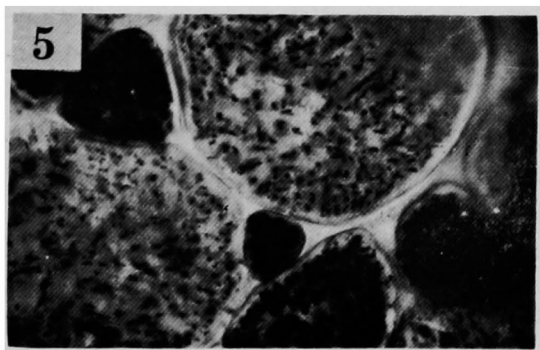
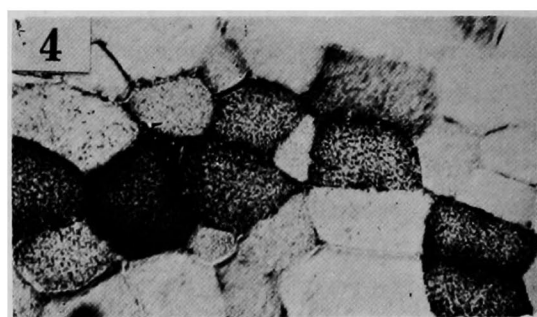
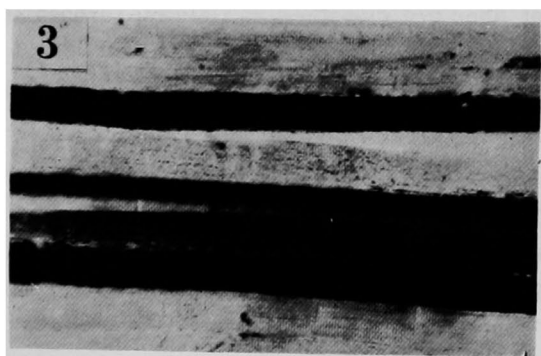
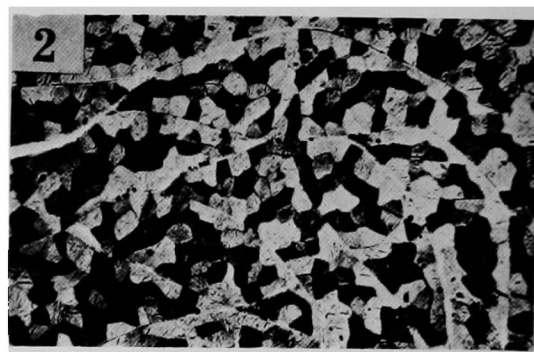
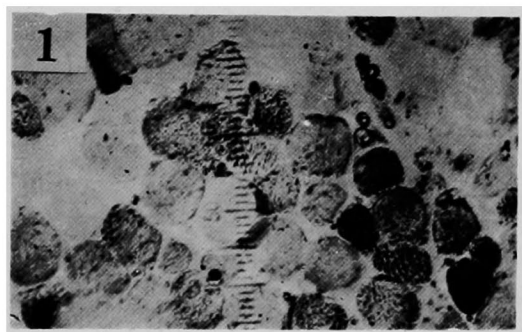
3) Red fibers in muscles with vigorous contractile power and also which take part in postural function have higher sarcosome density than the others. But muscles taking part in isotonic contraction and plastic tonus contain numerous intermediate fibers. Extremity muscles with phasic function have numerous sarcosome poor (pale) and a few intermediate and red fibers.

Considering these findings, it seems that the three functions of the muscle are taken partial charge by the three types of fiber. That is, contractile tonus to sarcosome rich (red), phasic contraction to sarcosome poor (pale) and plastic tonus to intermediate fiber.

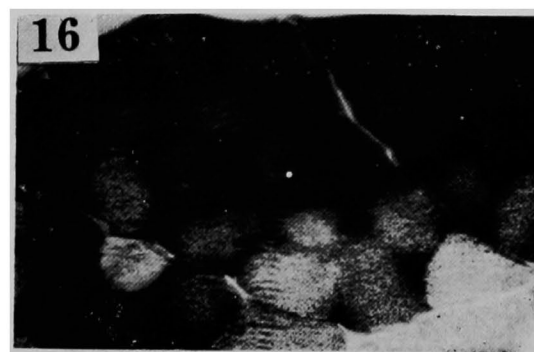
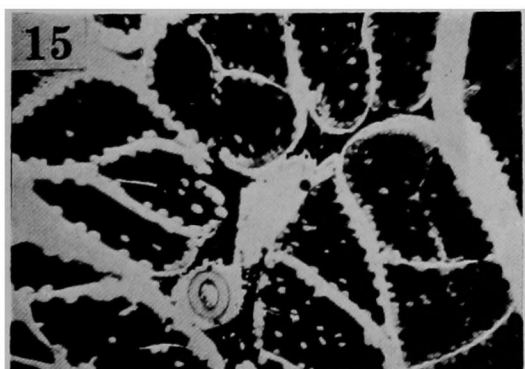
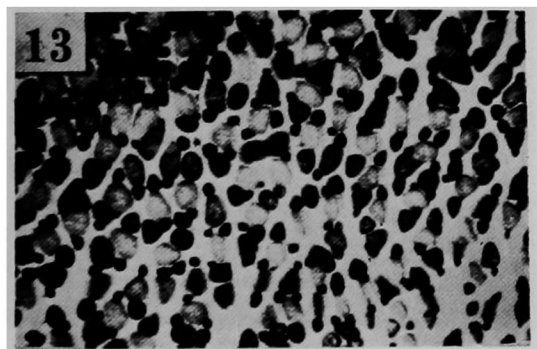
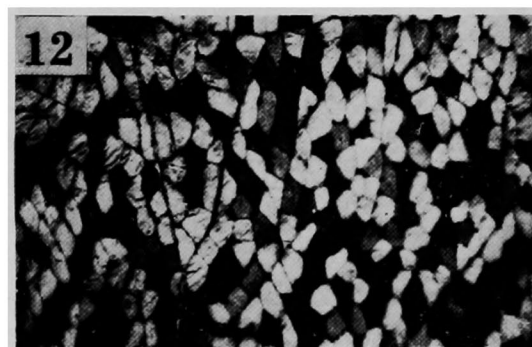
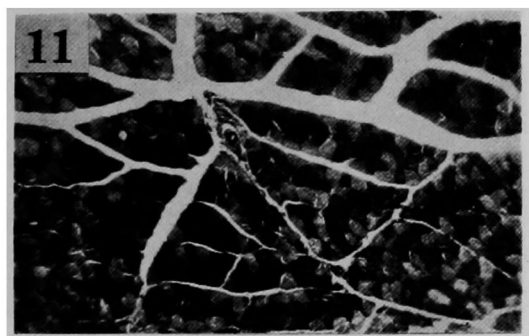
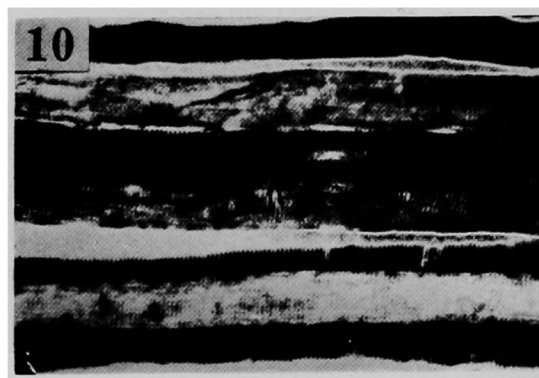
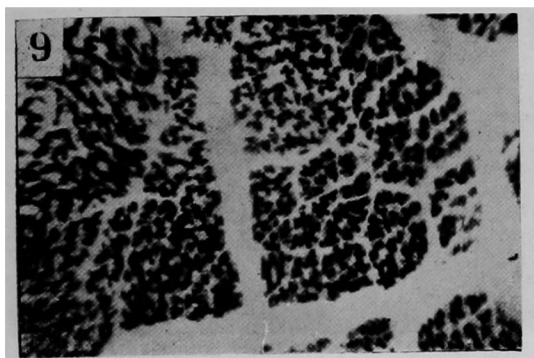
4) Each muscle fiber of these three types differs in their microscopic picture of contraction by indirect electrical stimulation to the muscle. Contraction knots are seen only in the red fibers and tetanizing picture in the pale ones.

5) Denervated muscle atrophy appears more early in the pale fibers than in the red.

近藤論文附図



近藤論文附図



近藤論文附図

