ヤマドリの骨格筋の筋線維型について

真鍋 昇・佐藤英明・石橋武彦

京都大学農学部畜産学教室

Histochemical Analysis of Skeletal Muscle Fibers in the Copper Pheasant *Phasianus soemmerringii*

Noboru MANABE, Eimei SATO, and Takehiko ISHIBASHI

Department of Animal Science, College of Agriculture,
Kyoto University, Kitashirakawa, Sakyo-ku, Kyoto 606

近年、脊椎動物ことに実験動物を中心とする哺乳動物において、酵素組織化学的手法により、骨格筋を構成する筋線維の異質性が明らかにされ、骨格筋線維が種々の型に分類されるようになった (CLOSE, 1972; SUZUKI, 1977; 鈴木, 1977). この分類法は、エネルギー代謝や筋収縮に関与する酵素を連続凍結切片上において反応させ、検出された酵素活性の対応関係を調べることにより、筋線維をいくつかの種類に分けるものである。また、マウス、ラット、モルモット、ウサギなどの実験動物では、生理学的ならびに生化学的事実とあいまって、筋線維型と筋線維の機能との関係が解明されつつあり、筋の収縮速度と線維型との相関についても検討されている。

さらに、筋の生化学的性質は、組織化学的異質性に対応することが知られている (BARNARD et al., 1971; PETER et al., 1972). とくに前後肢の筋線維についての研究は、動物の運動機能を明らかにする手掛りを与えるものと考えられる。著者らは、これまでに哺乳類、両生類および魚類における骨格筋の酵素組織化学的分類を行ってきたが (沖増ら, 1979; 真鍋ら, 1979; 真鍋ら, 1980a, b, c), 今回鳥類での検索としてヤマドリの骨格筋における筋線維型構成、筋線維の太さ、ミオシン ATPase の pH 安定性などについて検討したので報告する。

材料および方法

研究に用いたヤマドリは、1979年12月初旬に石川県小松市山麓で捕獲された雄成鳥6羽である。組織化学的に調べた筋は、外腹斜筋、内腹斜筋、僧帽筋、広背筋、浅胸筋、深胸筋、上腕三頭筋長頭、長橈側手根伸筋、縫工筋、半腱様筋、半膜様筋、大腿直筋、腓腹筋外側頭、腓腹筋内側頭およびヒラメ筋である。筋の採取にあたっては、増訂改版家畜比較解剖図説上巻の「鶏の筋」の部 (加藤, 1974a) を参考にした。

筋肉材料は屠殺後直ちに左右両側より採取し、整形後、ドライアイス・イソペンタン中で凍結した。凍結した筋組織は、ドライアイス中で1週間保存後、クリオスタットを用いて、筋線維を横断する方向で厚さ10 μ の連続切片に作成した。ついで切片を-20°Cの乾燥器中で18時間乾燥した後、20°Cに30分間放置し、下記のような組織化学的検出法で

9種類の酵素の活性を調べた。なお、反応はすべて 20°C で行なった。SDH (succinate dehydrogenase), MDH (malate dehydrogenase), LDH (lactate dehydrogenase) および還元型 NADH-TR (nicotinamide adenine dinucleotide tetrazolium reductase) は BARKA & ANDERSON (1963) の方法, α GPD (α -glycerophosphate dehydrogenase) は KHAN (1976a) の方法, β HBD (β -hydroxybutyrate dehydrogenase), aldolase および PhR (glycogen phosphorylase) は PEARSE (1972) の方法で行なった。ミオシン ATPase (myosin adenosine triphosphatase) は GUTH & SAMAHA (1969) の方法によったが, ミオシン ATPase だけを検出するために, まず組織切片を 3.5 mM アジ化ナトリウムと 18 mM 塩化カルシウムを含む 50 mM トリス・塩酸緩衝液 (pH 7.4) に 15 分間浸漬し, ミトコンドリア ATPase 活性を阻害した。さらに切片を pH 3.6 から 11.2 まで 0.2 づつ異なった緩衝液 (18 mM 塩化カルシウムを含む) に 15 分間浸漬した後, ミオシン ATPase を検出し, pH 処理のミオシン ATPase 活性におよぼす影響を調べた。種々の pH を示す緩衝液は, 50 mM 酢酸・水酸化カリウム (pH 3.6-6.0), 50 mM トリス・塩酸 (pH 6.2-9.0) および 50 mM 2-アミノ-2-メチル-1-プロパノール・塩酸 (pH 9.2-11.2) で調整した。なお, pH 4.2 ないし 10.4 の緩衝液で処理して検出したミオシン ATPase を, それぞれ酸処理ミオシン ATPase ならびにアルカリ処理ミオシン ATPase とし, 筋線維の分類の指標とした。

筋線維型の分類法については, 哺乳動物においても統一的な考えはないようであるが, 多くの研究者はミオシン ATPase, SDH, PhR の対応関係により行なっている (CLOSE, 1972; KHAN, 1976a, b; SUZUKI, 1976, 1977)。PETER et al. (1972) は, モルモットやウサギで骨格筋線維の組織化学的性質と生理学的性質との関係を詳細に検討し, 筋線維型を FG (fast-twitch-glycolytic) 型, FOG (fast-twitch-oxidative-glycolytic) 型および SO (slow-twitch-oxidative) 型の 3 種に分類した。著者らもこの分類法に従って, SDH および酸処理ミオシン ATPase に陰性で PhR およびアルカリ処理ミオシン ATPase に陽性なものを FG 型, SDH, PhR およびアルカリ処理 ATPase に陽性で酸処理ミオシン ATPase に弱陽性ないし陰性なものを FOG 型, SDH および酸処理ミオシン ATPase に陽性で PhR およびアル

Table 1. Comparison of fiber type characteristics with histochemical reactions of skeletal muscles in the Copper Pheasant.

Enzymes	FG type		FOG type				SO type		
	FG 1	FG 2	FOG 1	FOG 2	FOG 3	FOG 4	SO 1	SO 2	SO 3
SDH	—	—	+++	++	+	++/+	++	+	++/+
MDH	—	—	+++	++	+	++/+	++	+	++/+
NAHD-TR	—	—	+++	++	+	++/+	++	+	++/+
LDH	—	—	+++	++	+	++/+	++	+	++/+
β HBD	—	—	++	+	+	+	+	+	+
α GPD	—	—	++	+	+	+	+	+	+
Aldolase	±	±	++	++	+	++/+	++	++	++/+
PhR	++/++	+/±	++/++	+/±	++/++	+/±	—	—	—
Acid ATPase ¹	—	—	—	—	—	±	++	++	+
Base ATPase ²	++	+	+	+	+	+	—	—	—

¹ Acid ATPase, preincubated at pH 4.2. ² Base ATPase, preincubated at pH 10.4. ³ Intensity of histochemical reactions: —, negative; ±, slight; +, moderate; ++, strong; +++, very strong; /, varying activity.

カリ処理ミオシン ATPase に陰性なものを SO 型, として分類した. さらに, それらをメインタイプとし, 酵素の活性の強弱に応じて, 合計 9 種類のサブタイプに分けた (Table 1). すなわち, FG 1-2 型と FOG 1-4 型のサブタイプは PhR と aldolase の活性に基づき, また SO 1-3 型のサブタイプは β HBD, α GPD, 酸処理ミオシン ATPase の活性に基づいて分類した.

筋線維型の割合は, 各筋について任意に約 1000 本の筋線維を調べ, 百分率で表示した. 筋線維の太さは筋線維の横断面の面積を求め, その面積に相当する円の直径を筋線維の太さとして算出した.

結果および考察

(1) 筋線維型の種類

観察した筋肉に含まれる筋線維型の割合を Table 2 に示す. 外腹斜筋と内腹斜筋は, FG 1, FG 2, FOG 2, FOG 3, SO 1, SO 2 の計 6 型の筋線維から構成されていることが認められた. 僧帽筋は FG 2, FOG 3, FOG 4, SO 1, SO 2 の 5 型を含み, 広背筋, 浅胸筋, 深胸筋, 上腕三頭筋, 長腕側手根伸筋は FG 1, FG 2, FOG 1, FOG 2, SO 1, SO 2 の 6 型を含んでいる. また, 縫工筋, 大腿直筋, 腓腹筋外側頭, 腓腹筋内側頭は FG 1, FG 2, FOG 1, FOG 2, FOG 3, SO 1, SO 2, SO 3 の 8 型, 半腱様筋は FG 1, FG 2, FOG 1, FOG 2, FOG 3, SO 1, SO 2 の 7 型, 半膜様筋は FG 1, FG 2, FOG 1, FOG 2, FOG 3, FOG 4, SO 1, SO 2 の 8 型, ヒラメ筋は FG 2, FOG 2, FOG 3, FOG 4, SO 1, SO 2 の 6 型から構成されている.

以上を概観するとそれぞれの骨格筋は種々の型の筋線維で構成され, ひとつの筋を構成する各種の筋線維型の割合は筋によって異なることが理解される. 哺乳類や両生類 (真鍋ら, 1980a, b, c) にくらべると, ヤマドリでは筋間の筋線維型数の変異が大きいようである. 両生類では, 主に咬筋で筋線維型数の減少するのが特徴的で, 体肢の筋での筋線維型数の変異はほとんどみられなかった. ヤマドリでは, ヒラメ筋を除いて, 前肢の筋よりも後肢の筋で筋線維型数が多くなっている. このような傾向は哺乳類や両生類ではまだ観察されていないので, 前肢と後肢の運動機能の分化した鳥類に特徴的な現象なのかもしれない.

(2) 各筋における筋線維型の構成比率

一つの筋肉において筋線維型の分布を調べたところ, 筋腹中央部の断面における筋線維型構成比はその一つの筋全体における比にほぼ等しい結果を得た (真鍋ら, 1980c). そこで筋腹中央部の断面における筋線維型構成比を調べて, メインタイプの比率を Fig. 1 に, さらにサブタイプレベルでの比率を Table 2 に示した.

筋線維型の比率をメインタイプのレベルでみると, Fig. 1 に示すように外腹斜筋, 内腹斜筋では FG 型が約 50 % を占め, ついで SO 型が約 30-40 %, FOG 型が約 15-20 % である. 僧帽筋では SO 型が約 85 % を占め, ついで FOG 型, FG 型となるが, SO 型が非常に高率であるのが特徴的である. 広背筋, 浅胸筋, 深胸筋, 上腕三頭筋, 長腕側手根伸筋, 縫工筋, 半腱様筋, 大腿直筋および腓腹筋外側頭では, FG 型が約 70-90 % を占め高率である. これらの筋では FOG 型, SO 型は 10 % 前後であるが, 長腕側手根伸筋を除き, FOG 型の比率が SO 型に比べてやや高い傾向にある. 半膜様筋とヒラメ筋では FOG 型

Table 2. Percentages by number of histochemical fiber types in muscles of the Copper Pheasant. (Values are means $\pm$ S.D.)

Muscles ¹	FG type				FOG type				SO type			
	FG 1	FG 2	FG 1	FG 2	FOG 1	FOG 2	FOG 3	FOG 4	SO 1	SO 2	SO 3	
M. obl. e. a.	9.7 $\pm$ 0.9	39.3 $\pm$ 2.6				8.6 $\pm$ 1.6	4.7 $\pm$ 1.4		27.3 $\pm$ 1.8	10.4 $\pm$ 1.6		
M. obl. i. a.	12.6 $\pm$ 1.2	37.7 $\pm$ 3.8				11.4 $\pm$ 1.7	8.9 $\pm$ 0.9		18.9 $\pm$ 0.9	10.5 $\pm$ 1.3		
M. trapezius		3.8 $\pm$ 1.2					4.2 $\pm$ 0.7	8.1 $\pm$ 2.1	80.3 $\pm$ 4.9	3.6 $\pm$ 0.7		
M. lat. d.	72.8 $\pm$ 4.6	11.7 $\pm$ 2.7			4.8 $\pm$ 1.2	3.6 $\pm$ 0.8			4.2 $\pm$ 1.1	2.9 $\pm$ 1.2		
M. pec. s.	82.4 $\pm$ 7.3	9.2 $\pm$ 3.6			2.7 $\pm$ 1.3	1.9 $\pm$ 0.8			1.8 $\pm$ 1.0	2.0 $\pm$ 1.3		
M. pec. p.	54.1 $\pm$ 4.4	16.3 $\pm$ 4.1			9.7 $\pm$ 2.7	7.9 $\pm$ 1.4			6.9 $\pm$ 2.3	5.1 $\pm$ 2.6		
M. tri. b.	73.8 $\pm$ 2.3	9.7 $\pm$ 3.6			6.2 $\pm$ 1.6	2.7 $\pm$ 1.1			4.5 $\pm$ 0.9	3.1 $\pm$ 1.4		
M. ext. c. r. l.	72.2 $\pm$ 2.5	10.6 $\pm$ 4.0			5.4 $\pm$ 1.6	3.1 $\pm$ 1.2			6.0 $\pm$ 1.7	2.7 $\pm$ 1.0		
M. sartorius	70.5 $\pm$ 3.1	8.7 $\pm$ 3.2			4.2 $\pm$ 1.7	4.0 $\pm$ 1.1	3.8 $\pm$ 2.6		4.1 $\pm$ 1.0	2.3 $\pm$ 1.2		2.4 $\pm$ 1.6
M. semiten.	52.1 $\pm$ 4.2	30.7 $\pm$ 2.8			4.7 $\pm$ 0.7	3.9 $\pm$ 1.8	4.2 $\pm$ 0.6		3.1 $\pm$ 0.7	1.3 $\pm$ 0.4		
M. semimem.	2.9 $\pm$ 0.6	7.9 $\pm$ 1.3			11.4 $\pm$ 2.1	18.1 $\pm$ 1.7	16.7 $\pm$ 2.0	7.9 $\pm$ 1.3	24.2 $\pm$ 2.6	10.9 $\pm$ 2.6		
M. rec. f.	65.8 $\pm$ 4.7	10.0 $\pm$ 1.9			3.7 $\pm$ 0.9	5.2 $\pm$ 0.8	4.7 $\pm$ 3.1		5.8 $\pm$ 1.4	3.0 $\pm$ 1.3		1.8 $\pm$ 1.0
M. gas. (C. lat.)	68.9 $\pm$ 6.1	9.4 $\pm$ 2.2			3.9 $\pm$ 1.3	4.5 $\pm$ 1.6	3.8 $\pm$ 1.3		3.9 $\pm$ 1.2	3.6 $\pm$ 0.9		2.0 $\pm$ 1.1
M. gas. (C. med.)	51.4 $\pm$ 3.8	6.4 $\pm$ 3.4			5.8 $\pm$ 0.6	15.2 $\pm$ 1.7	13.9 $\pm$ 1.0		4.2 $\pm$ 1.0	1.4 $\pm$ 0.6		1.7 $\pm$ 1.2
M. soleus		5.4 $\pm$ 1.9				12.4 $\pm$ 1.8	20.3 $\pm$ 2.7	21.4 $\pm$ 1.6	27.4 $\pm$ 1.6	13.1 $\pm$ 2.4		

¹ M. obl. e. a., M. obliquus externus abdominis (外腹斜筋); M. obl. i. a., M. obliquus internus abdominis (内腹斜筋); M. trapezius (肩胛筋); M. lat. d., M. latissimus dorsi (広背筋); M. pec. s., M. pectoralis superficialis (浅胸筋); M. pec. p., M. pectoralis profundus (深胸筋); M. tri. b., M. triceps brachii (上腕三頭筋); M. ext. c. r. l., M. extensor carpi radialis longus (長橈側手根伸筋); M. sartorius (縫工筋); M. semiten., M. semitendinosus (半腱様筋); M. semimem., M. semimembranosus (半膜様筋); M. rec. f., M. rectus femoris (大腿直筋); M. gas. (C. lat.), M. gastrocnemius (Caput laterale) (腓腹筋外側頭); M. gas. (C. med.), M. gastrocnemius (Caput mediale) (腓腹筋内側頭); M. soleus (ヒラメ筋).

Fig. 1. Diagram of percentages of number of main fiber types in muscles of the Copper Pheasant. Values are means + S.D. White, striped and dark columns represent the percentages of FG, FOG and SO types, respectively. See Table 2 for abbreviations of muscle names.

の比率がもっとも高く、ついで SO 型であり、FG 型の比率がいちばん低い。腓腹筋内側頭では外側頭にくらべ、FG 型が低く、FOG 型が相対的に高率になっている。腓腹筋と協同して足関節を伸ばしたり膝関節を屈する運動に関与するヒラメ筋の筋線維型構成は腓腹筋の構成と非常に異なる。これは、一つの運動が機能的に分化した筋の協同的作業によって遂行されていることがうかがわれ、興味深い。

以上を概観すると、僧帽筋、半膜様筋、ヒラメ筋を除き、体肢の筋では FG 型がもっとも高率であることが認められる。哺乳動物では、一般に FG 型の筋線維は収縮速度は速いが疲労しやすく、FOG 型は収縮速度が速くて疲労をしにくく、SO 型は収縮速度は遅いがほとんど疲労しない、と考えられている (PETER et al., 1972)。鳥類と哺乳類の筋線維の特徴が必ずしも一致するとは限らないが、ヤマドリの体肢の筋に FG 型筋線維が多く観察されることは、ヤマドリの持続的な飛行をしないといった運動様式の特徴を表わしているものと思われる。また腹部を緊迫保定する外腹斜筋や内腹斜筋ならびに肩胛骨を後方へひき、前肢を保定する僧帽筋で SO 型の比率の高いことは、筋の保持あるいは維持といった運動機能との相関を示唆している。サブタイプのレベルでみると、FG 型は、広背筋、浅胸筋、深胸筋、上腕三頭筋、橈側手根伸筋、縫工筋、半腱様筋、大腿直筋、腓腹筋外側頭

および内側頭では1型が高率であるが、深胸筋や半腱様筋では2型が相対的に多く見られる (Table 2). 外腹斜筋、内腹斜筋では1型よりも2型の比率が高く、僧帽筋とヒラメ筋では1型は観察されず、2型のみが5%前後観察された。FOG型は、FOG型の比率の高い半膜様筋、腓腹筋内側頭、ヒラメ筋についてみると、半膜様筋では2型、3型が多く観察された。腓腹筋内側頭では1型よりも2型や3型の方が多い。またヒラメ筋では2型よりも3型や4型の方が多くなっていた。3型や4型は、1型や2型に比べてSDH, MDH, NADH-TR, β HBD, α GPD, および aldolase 活性は低いので、FOG型の中ではエネルギー代謝の相対的に低調な型がこれらの筋に多いと考えられる。SO型は、SO型の比率の高い外腹斜筋、内腹斜筋、僧帽筋、半膜様筋およびヒラメ筋についてみると、僧帽筋で1型が80.3%と非常に高率であるのが特徴的であるが、外腹斜筋、内腹斜筋、半膜様筋、ヒラメ筋においても2型よりも1型の方が多くなっている。広背筋、浅胸筋、深胸筋、上腕三頭筋、長橈側手根伸筋、半腱様筋では1型と2型の比率は類似している。縫工筋、大腿直筋、腓腹筋外側頭および内側頭のSO型筋線維では3種類のサブタイプがみられるが、それらの比率は同じかやや1型が多い傾向にある。

(3) 筋線維型と筋線維の太さとの関係

筋線維の太さを平均直径で表わしたものを Table 3 に示した。筋線維の太さは、僧帽筋とヒラメ筋を除いてFG型筋線維が一番太く、ついでFOG型で、SO型が最も細い。FG型筋線維の平均値は、外腹斜筋および内腹斜筋では25 μ 程度であるが、浅胸筋、深胸筋、上腕三頭筋、長橈側手根伸筋、縫工筋、半膜様筋、大腿直筋、腓腹筋外側頭では50 μ 以上である。FOG型筋線維は内腹斜筋および外腹斜筋を除いて27 μ ~35 μ であるが、SO型は大部分が20 μ 以下である。内腹斜筋および外腹斜筋は3型とも他の体肢の筋に比べると細い。僧帽筋とヒラメ筋では、FG型の31 μ と38 μ に対して、FOG型は33 μ と34 μ , SO型は33 μ と35 μ で3型の間に著しい差が認められない。

筋線維の太さのばらつきについて、10 μ 単位としてまとめ、その太さの筋線維が全体の筋線維数に占める割合を Table 3 の右欄に示した。FG型では浅胸筋、深胸筋、上腕三頭筋、長橈側手根伸筋、縫工筋、半腱様筋、大腿直筋、腓腹筋外側頭および内側頭で70 μ 以上のものがみられ、筋線維直径のばらつきの幅も大きいことが理解される。またFOG型やSO型の分布の幅はFG型よりも小さいことがわかった。

脊椎動物の各綱の筋線維の太さを比べると、最も太いのは魚類で、以下両生類、爬虫類、哺乳類の順に細く、最も細いのが鳥類であるといわれているが (加藤, (1974b), 今回の結果では筋線維の太さは筋線維型によって異なることが明らかである。すなわち、ヤマドリ のFG型筋線維は、イモリやアマガエルのSO型筋線維よりも太い (真鍋ら, 1980a, b). なお、FG型筋線維が最も太く、ついでFOG型であり、SO型が最も細い傾向は、両生類でも知られている。

(4) ミオシン ATPase 活性におよぼす pH 処理の影響

上に述べたように、酵素反応によって筋線維をFG型、FOG型、SO型の3種のメインタイプに、さらに染色性の強弱によってFG型を2型、FOG型を4型、SO型を3型に、計9種類に分類することができた。Fig. 2a, b はミオシン ATPase 活性に対する処理の影響を示したものであるが、各線維型に分けて記載した。なお、カラムの端が複数のものは、同一の筋線維型に分類したものにおいても若干活性に変異がみられたものである。

Table 3. Percentage by number of fiber size distributions of histochemical fiber types in the muscles of the Copper Pheasant.

Muscle ^a	Fiber types	Means of fiber diameters	Muscle fiber diameters in micron											
			10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	100 μm	
			10	20	30	40	50	60	70	80	90	100		
M. obl. e. a.	FG	24.6± 5.4 ¹		8.1 ²	34.6	6.3								
	FOG	12.8± 6.0	4.2	7.8	1.3									
	SO	11.8± 6.0	14.7	20.4	2.6									
M. obl. i. a.	FG	22.3± 6.5		19.4	25.1	5.8								
	FOG	13.5± 6.5	6.1	11.2	3.0									
	SO	12.5± 6.9	11.6	13.5	4.3									
M. trapezius	FG	31.3± 7.4			2.0	1.2	0.6							
	FOG	33.5± 6.0			3.3	7.6	1.4							
	SO	35.2± 8.1		2.4	19.7	35.5	26.3							
M. lat. d.	FG	39.4±11.4		4.3	15.4	18.6	33.2	11.2	1.8					
	FOG	27.5± 7.8		1.8	2.7	3.9								
	SO	12.6± 6.8	2.7	3.4	1.0									
M. pec. s.	FG	55.5±15.7			3.1	12.0	18.6	27.1	14.7	9.3	4.2	2.6		
	FOG	31.7± 9.6		0.6	1.3	1.7	1.0							
	SO	19.7± 6.8	0.4	1.2	2.2									
M. pec. p.	FG	54.2±13.0			2.0	7.8	11.2	34.4	6.8	4.2	4.0			
	FOG	34.5± 7.9		1.4	1.7	10.9	3.6							
	SO	19.6± 6.8	1.3	3.9	6.8									
M. tri. b.	FG	54.9±12.1			1.7	6.0	19.2	32.4	15.4	6.3	2.5			
	FOG	36.5± 7.6		0.4	0.8	4.8	2.9							
	SO	17.9± 6.0	0.6	4.2	2.8									
M. ext. c. r. l.	FG	52.4±13.4			3.6	9.3	22.6	28.6	10.8	4.1	3.8			
	FOG	33.0± 8.4		1.0	1.0	5.2	1.3							
	SO	17.9± 6.9	1.2	3.8	3.7									
M. sartorius	FG	50.2±13.8		1.2	4.8	12.7	16.9	27.9	8.1	7.6				
	FOG	32.3± 8.3		1.2	2.6	6.4	1.8							
	SO	17.0± 8.9	1.8	4.4	1.6	1.0								
M. semiten	FG	49.2±13.5		2.6	6.2	9.9	15.7	36.2	7.8	4.4				
	FOG	32.2± 8.7		1.4	3.0	6.2	2.2							
	SO	12.7± 8.2	2.1	1.2	1.1									
M. semimem	FG	50.2±10.8			0.6	1.3	2.7	4.3	1.9					
	FOG	31.4±10.8	1.3	7.4	13.6	20.0	10.8	1.0						
	SO	16.9±10.8	12.6	8.6	9.1	5.2								
M. rec. f.	FG	51.1±12.9		1.4	2.7	9.1	18.3	30.7	6.4	7.2				
	FOG	32.8± 7.9		1.0	3.1	7.4	2.1							
	SO	29.6±13.1	1.6	1.4	0.9	5.3	2.3							
M. gas. (C. lat.)	FG	51.6±13.4		1.0	4.6	8.7	17.4	27.4	12.3	6.9				
	FOG	33.4± 9.1		1.2	2.6	5.3	3.1							
	SO	15.8± 6.8	1.8	5.1	2.6									
M. gas. (C. med.)	FG	45.7±13.9		2.6	5.8	10.3	14.3	17.0	6.5	1.3				
	FOG	35.5±11.2		2.9	8.1	12.5	7.2	4.2						
	SO	16.5± 8.2	2.0	2.2	3.1									
M. soleus	FG	38.1± 7.7			1.0	1.7	2.7							
	FOG	34.4± 7.9		2.7	10.6	28.1	12.7							
	SO	33.9± 8.4		1.3	12.6	15.7	10.9							

¹ Means±S.D. ² Means of percentage. ³ See Table 2 for abbreviations of muscle names.

Fig. 2a. See Fig. 2b on the opposite page for explanations.

筋間の比較をしてみると、筋線維型構成の一致する広背筋、浅胸筋、深胸筋、上腕三頭筋、長橈側手根伸筋の間や、縫工筋と大腿直筋ならびに腓腹筋外側頭と内側頭では、同一の pH 安定性を示し、筋線維型構成の一致とミオシン ATPase の pH 安定性にはなんらかの相関があるように思われる。さらに、サブタイプのレベルで筋線維型が一致していても、筋が異なるとミオシン ATPase の pH 安定性は必ずしも一致しない。各筋線維型におけるミオシン ATPase の pH 安定性の特徴を記載すると、つぎのようである。

FG 1 型：酸領域では pH 4.4-4.6 まで安定であるが、腓腹筋では安定域が 0.2 狭くなっている。アルカリ域では pH 11.0 まで活性がみられ、他の筋線維型にくらべアルカリ領域における安定域は広いが、半膜様筋では他の筋にくらべ若干狭くなっている。

FG 2 型：筋間の変異が大きい。酸領域では、腓腹筋とヒラメ筋が一致するのを除き、筋線維型構成の異なる筋間では一致しない。アルカリ領域での安定域は、ヒラメ筋を除きほぼ一致する。

FOG 1 型：酸領域において縫工筋と大腿直筋の一部に変異がみられるが、他では一致する。アルカリ域においては筋間に差がみられない。

Fig. 2b. The pH stability of myosin ATPase reaction in muscle fibers of the Copper Pheasant. Intensity of histochemical reactions: white column= slight, dotted column= moderate, striped column= strong, dark column= very strong activity.

FOG 2 型：酸領域において活性の程度の相違が若干観察されるが、活性のみられる領域は一致している。アルカリ領域では、外腹斜筋、内腹斜筋、広背筋、浅胸筋、深胸筋、上腕三頭筋、長橈側手根伸筋は活性の弱く検出される域が若干広がっている。

FOG 3 型：活性のみられる pH 域はすべての筋で一致している。とくにアルカリ領域では、検出される活性の強度も一致している。

FOG 4 型：活性の検出される pH 域も、かつ検出される強度も一致している。

SO 1 型：僧帽筋とヒラメ筋で酸領域が若干広がっているが、他では一致している。

SO 2 型：酸領域において活性のみられる域は一致しているが、外腹斜筋、内腹斜筋、僧帽筋、半膜様筋、腓腹筋、ヒラメ筋で活性の非常に強く観察される域が若干広がっている。アルカリ領域では、半膜様筋を除き安定域は一致する。なお、半膜様筋では SO 2 型の中にさらに変異のみられる筋線維が存在する。

SO 3 型：筋間に安定域の相違がみられなかった。

以上のことから、活性の pH 安定域の変異は FG 型で相対的に大きく、FOG 型や SO 型で小さいことがわかる。FG 型では、酸領域で狭くアルカリ領域で広い傾向が認められる。反対に、SO 型では酸性領域で広く、アルカリ領域で狭い。FOG 型は FG 型と SO 型の中間に位置すると考えられる。

哺乳類や両生類では、筋線維型が異なるとミオシン ATPase 活性の pH 安定域は異なることがすでに明らかにされている。(BROOKE & KAISER, 1970; SUZUKI, 1976; MÜNTENER, 1979; SOUKUP et al., 1979, 真鍋ら, 1980b)。ラットの長指伸筋とヒラメ筋のミオシン ATPase 活性の pH 安定域は、FG 型で、pH 4.9-10.4, FOG 型で pH 4.9-10.9, SO 型で pH

4.3-4.5 である (SOUKUP et al., 1979). 両生類においても種が異なると安定域は異なるが、イモリでは FG 型で pH 4.8-10.6, FOG 型で pH 4.6-10.6, SO 型で pH 4.2-10.6 である (真鍋ら, 1980b). 哺乳類, 両生類ともに, SO 型筋線維のミオシン ATPase 活性は FOG 型や FG 型にくらべ, 酸性側での安定域が広がっている. ミオシン ATPase 活性の pH 安定域は固定剤, pH 処理液の温度や処理時間によって異なるので, 単純に他の研究者の結果と比較することはできないが, 両生類については今回調べた方法と同一であり, ヤマドリの SO 型筋線維のミオシン ATPase 活性が他の型にくらべてより酸性側で安定であるという結果は両生類における結果と一致するものであるといえる. SO 型筋線維は, 上述したように疲労しにくい筋線維であるといわれている. 運動にともない酸素の供給が不十分になると, 筋線維内に乳酸が蓄積し, 筋線維内の pH は低下する (飯田, 1966). SO 型筋線維がより酸性側の pH で処理されても活性が安定なことは, 筋線維内の pH がより酸性側に傾いても, 筋収縮が阻害されないことを示唆している. また SO 型筋線維が疲労しにくい筋線維であるという事実は, ミオシン ATPase 活性の安定域の問題と関係あるように思われる.

要 約

ヤマドリの骨格筋 (外腹斜筋, 内腹斜筋, 僧帽筋, 広背筋, 浅胸筋, 深胸筋, 上腕三頭筋, 長腕側手根伸筋, 縫工筋, 半腱様筋, 半膜様筋, 大腿直筋, 腓腹筋外側頭, 腓腹筋内側頭, ヒラメ筋) における筋線維型構成, 筋線維の太さ, ミオシン ATPase 活性の pH 安定性について検討した. 得られた結果は次の通りである.

(1) ヤマドリの骨格筋線維は, SDH, phosphoryase, ミオシン ATPase 活性により FG 型, FOG 型, SO 型の 3 種類のメインタイプに, さらに β HBD, aldolase, α GPD などの活性により, 合計 9 種のサブタイプに分類することができた.

(2) 各筋における各筋線維型の構成比率をみると, 大部分の筋では FG 型が高率であるが, 僧帽筋, 半膜様筋, ヒラメ筋では FOG 型や SO 型筋線維が相対的に高率に分布していた.

(3) 筋線維の太さは筋線維型によって異なり, 腓腹筋とヒラメ筋を除いて FG 型筋線維が最も太く, ついで FOG 型であり, SO 型が最も細い傾向にあった.

(4) ミオシン ATPase 活性の pH 安定性と筋線維型の相関を調べた結果, 活性の安定域の変異は FOG 型や SO 型では非常に小さいが, FG 型でやや大きくなる傾向があった. また, FG 型のミオシン ATPase の安定域は, 酸領域で狭く, アルカリ領域で広がったが, SO 型では反対に酸領域で広く, アルカリ領域で狭かった. さらに FOG 型では両者の中間的な特徴を示す傾向がみられた.

SUMMARY

The fiber type profiles of the following muscles of the Copper Pheasant *Phasianus soemmerringii* examined histochemically: M. obliquus externus abdominis, M. obliquus internus abdominis, M. trapezius, M. latissimus dorsi, M. pectoralis superficialis, M. pectoralis profundus, M. triceps brachii, M. extensor carpi radialis longus, M. sartorius, M. semitendinosus, M. semimembranosus, M. rectus femoris, M. gastrocnemius-caput laterale, M. gastrocnemius-caput mediale, and M. soleus. According to the enzymatic reactions (succinate dehydrogenase, glycogen phosphorylase and myosin adenosine triphosphatase), muscle fibers were divided into 3 types, i.e. FG (fast-twitch-glycolytic), FOG (fast-twitch-oxidative-glycolytic) and SO (slow-twitch-oxidative) types. Furthermore, according to the reactions of α -glycerophosphate dehydrogenase, aldolase and β -hydroxybutyrate dehydrogenase, FG type fibers were subdivided into 2 types in M. obliquus externus abdominis, M. obliquus internus

abdominis, M. latissimus dorsi, M. pectoralis superficialis, M. pectoralis profundus, M. triceps brachii, M. extensor carpi radialis longus, M. sartorius, M. semitendinosus, M. semimembranosus, M. rectus femoris, M. gastrocnemius-caput laterale, and M. gastrocnemius-caput mediale. FOG type fibers were subdivided into 2 types in M. obliquus externus abdominis, M. obliquus internus abdominis, M. trapezius, M. latissimus dorsi, M. pectoralis superficialis, M. pectoralis profundus, M. triceps brachii and M. extensor carpi radialis longus, and into 3 types in M. sartorius, M. semitendinosus, M. rectus femoris, M. gastrocnemius caput laterale, M. gastrocnemius caput mediale and M. soleus, and into 4 types in M. semimembranosus. SO type fibers were subdivided into 2 types in M. obliquus externus abdominis, M. obliquus internus abdominis, M. trapezius, M. latissimus dorsi, M. pectoralis superficialis, M. pectoralis profundus, M. triceps brachii, M. extensor carpi radialis longus, M. semitendinosus, M. semimembranosus and M. soleus, and into 3 types in M. sartorius, M. rectus femoris, M. gastrocnemius caput laterale and M. gastrocnemius caput mediale. The ratio of the number of FG type fibers was higher than the fibers of other types with exception of M. trapezius, M. semimembranosus and M. soleus. The diameter of muscle fiber showed the largest value in FG type fibers and the smallest value in SO type fibers with the exception of M. trapezius. The effect of pH on myosin ATPase activity was estimated histochemically. The pH stability of myosin ATPase activity varies with the muscle fiber types. The range of pH stability at alkaline pH range was more extensive in FG type fibers than in the other types of fibers, whereas at acidic pH range SO type fiber was more extensive in the range of pH stability.

引用文献

- BARKA, T., & J. ANDERSON, 1963. *Histochemistry, Theory, Practice and Bibliography*. New York, Haper and Row.
- BARNARD, R. J., V. R. EDGERTON, T. FURUKAWA, & J. B. PETER, 1971. Histochemical, biochemical and contractile properties of red, white and intermediate fibers. *Am. J. Physiol.*, **220**: 410-414.
- BROOKE, M. H., & K. K. KAISER, 1970. The "myosin ATPase" systems: the nature of their pH lability and sulfhydryl dependence. *J. Histochem. Cytochem.*, **18**: 670-672.
- CLOSE, R. I., 1972. Dynamic properties of mammalian skeletal muscles. *Physiol. Rev.*, **52**: 129-197.
- GUTH, L., & F. J. SAMAHA, 1970. Procedure for the histochemical demonstration of actomyosin ATPase. *Exp. Neurol.*, **28**: 365-367.
- 飯田 戴, 1966. 動物生理学. 東京, 森北出版.
- 加藤嘉太郎, 1974a. 家畜比較解剖図説. 上巻. 第7版. 東京, 養賢堂.
- 1974b. 家畜の解剖と生理: 家畜生体機構. 東京, 養賢堂.
- KHAN, M. A., 1976a. On the subsarcolemmal localization of phenazine methosulfate linked alpha glycerophosphate dehydrogenase activity in pigeon pectoralis white muscle fibers. *Histochemistry*, **50**: 103-110.
- 1976b. Histochemical characteristics of vertebrate striated muscle. *A. Review. Prog. Histochem. Cytochem.*, **8**: 1-48.
- 真鍋 昇・佐藤英明・石橋武彦・中島経夫, 1979. 淡水魚種における骨格筋線維の酵素組織化学的分類. 動物学雑誌, **88**: 639.
- 真鍋 昇・佐藤英明・丸山一子・石橋武彦, 1980a. 日本産両棲類8種の骨格筋の組織化学的解析. I 筋線維の酵素組織化学的分類. 爬虫両棲類学雑誌, **8**: 112-124.
- 1980b. 日本産両棲類8種の骨格筋の組織化学的解析. II ミオシン ATPase 活性と pH の関係. 爬虫両棲類学雑誌, **8**: 125-129.
- 真鍋 昇・佐藤英明・渡辺茂樹・石橋武彦, 1980c. 哺乳動物の骨格筋筋線維型. I. タヌキ, イタチ, イヌ, コウモリおよびジネズミ. 哺乳類科学, **40**: 89-94.
- MÜNTNER, M., 1979. Variable pH dependence of the myosin ATPase in difference muscles of the rat. *Histochemistry*, **62**: 299-304.
- 沖増英治・渡辺茂樹・佐藤英明・石橋武彦, 1979. 食肉目5種(アナグマ, タヌキ, キツネ, イタチ, テン)の腓腹筋筋線維の組織化学的分類. 動物学雑誌, **88**: 81-83.
- PEARSE, A. G. E., 1972. *Histochemistry*. 3rd ed. Edinburgh and London, Churchill Livingstone.
- PETER, J. B., R. BARNARD, V. EDGERTON, C. GILLESPIE, & K. STEMPLE, 1972. Metabolic profiles of

- three fiber types of skeletal muscle in guinea pigs and rabbits. *Biochemistry*, **11**: 2627-2633.
- SOUKUP, T., J. VYDRA, & M. GERNY, 1979. Changes in ATPase and SDH reactions of the rat extra-fusal and intrafusal muscle fibers after preincubations at difference pH. *Histochemistry*, **60**: 71-84.
- SUZUKI, A., 1976. The pH stability of myofibrillar adenosine triphosphatase of five typase in skeletal muscles of the sheep and cattle. *Jap. J. Zootech. Sci.*, **47**: 95-103.
- 1977. A comparative histochemical study of the masseter muscle of the cattle, sheep, swine, dog, guinea pig and rat. *Histochemistry*, **5**: 121-131.
- 鈴木 惇, 1977. 家畜の骨格筋線維の組織化学的分類とその機能的意義に関する研究. 日畜会報, **48**: 183-191.

(1980 年 9 月 30 日受領)

Explanations for plate

Serial transverse sections of skeletal muscles in the Copper Phaasant ($\times 100$). Photographs on left side show histochemical reactions of myosin adenosine triphosphatase. Reactions of reduced nicotinamide adenine dinucleotide tetrazolium reductase are shown on right photographs. FG, fast-twitch-glycolytic type; FOG, fast-twitch-oxidative-glycolytic type; SO, slow-twitch-oxidative type. Figs. 1 and 2, *M. obliquus externus abdominis*. Figs. 3 and 4, *M. trapezius*. Figs. 5 and 6, *M. pectoralis superficialis*. Figs. 7 and 8, *M. semimembranosus*. Figs. 9 and 10, *M. rectus femoris*.