

細胞内微小電極法による赤筋線維並びに白筋線維の 機能分化による興奮伝導速度の差に関する研究

第 2 編

ラッテ骨格筋の赤筋線維並びに白筋線維の興奮伝導速度について

岡山大学医学部第1外科教室（指導：田中早苗教授）

副 手 島 田 彦 造

〔昭和39年3月11日受稿〕

第1章 緒 言

哺乳動物の骨格筋には肉眼的に赤い赤筋と白い白筋があることは以前から知られていた。最初は血液の含有量の差によるものと思われていたが、Kühne¹⁾は脱血した筋肉にも赤い筋肉と白い筋肉があるのを見出し、筋肉に特有な色素の含有量の多少によるものであると報告した。この両者が機能の上でも差のあることを知ったのは Ranvier²⁾であり、彼は兎とあかえいについて調べた結果、骨格筋には赤筋と白筋の2種類があり、赤筋はゆっくりとした収縮を行ない、白筋の速い収縮を行なうと報告している。その後 Grützner³⁾、Needham⁴⁾らは、哺乳動物の骨格筋は明るく見える白筋線維と暗く見える赤筋線維の混合より構成されていると報告した。次いで、Denny-Brown⁵⁾は猫で Sudan III が両者の染め分けに非常に有効であることを認めている。最近になって Haurowitz and Hardin⁶⁾は両者の色調の差は筋線維中のミオグロビンとチトクロームによると報告している。Nachmias and Padykula⁷⁾はラッテの外眼筋には酵素学的に、赤筋線維と白筋線維の2種のみでなく、両者の中間の性質を持つもう一種の筋線維があり、その他の骨格筋は二種の筋線維のみであると述べている。

教室の近藤⁸⁾は哺乳動物の骨格筋に Sudan Black B 染色を行ない、姿勢を保持するとき tonic な機能を持つ筋肉には赤筋線維が多く、指のような早い運動を行なう phasic な機能を持つ筋肉には白筋線維の多いこと見出ししている。又、緒方⁹⁾は種々の動物の骨格筋についてコハク酸脱水素酵素、チトクローム酸化酵素、diphosphopyridine nucleotide diaphorase 及び triphosphopyridine nucleotide di-

phorase 活性度が赤筋線維と白筋線維で異っており、更らに酵素活性度より両者の中間の線維のあることを提唱している。そして、その差が主にミトコンドリアの含有量にあるものと推定している。斉藤¹⁰⁾は phosphorylase 染色及び glycogen 染色で、白筋線維は嫌氣的解糖により、赤筋線維は好氣的解糖によつてエネルギーをえていると述べている。赤筋及び白筋の生理学的機能については Ranvier²⁾、Denny-Brown⁵⁾ 以後機能上より slow and rapid component¹¹⁾、tonic and kinetic motor unit¹²⁾ 等に分類されている。教室の井奥¹³⁾、藤井¹⁴⁾によつて筋電図学的に両者の差が推定され、篠崎¹⁵⁾は細胞内微小電極で人の骨格筋筋線維の電気的特性より両者の差を推定している。Porter¹⁶⁾、村山¹⁷⁾は電子顕微鏡で赤筋線維にミトコンドリアが非常に多く、白筋線維には sarcoplasmic reticulum が非常に発達していることを指摘している。

私は、第1編で述べたように興奮の伝導速度と骨格筋筋線維の機能分との間に、何らかの関係があるのではないかと推定し、ラッテの骨格筋より赤筋線維と白筋線維を分離して細胞内微小電極法で両者の興奮伝導速度の測定を試みた。

第2章 実験方法

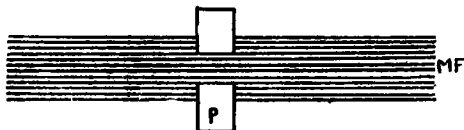
第1節 実験材料

十分に發育したラッテを使用した。ラッテの四肢筋及び体幹筋をそれぞれ切片にして、コハク酸脱水素酵素染色を試みた。ラッテの各部の筋線維について調べた結果、大腿直筋の極く表層の一部に白筋線維のみが存在し、ヒラメ筋は全部赤筋線維で構成されているのを見出したので、それぞれ、それらの部分の筋線維を用いて実験した。ラッテの骨格筋の解

剖は野村¹⁰⁾の図譜によつた。

白筋線維のみ少数本を分離するために、摘出した大腿直筋をスライドガラス上に糸で元の長さと同じ長さに固定し、木綿針に柄をつけたもの2本で皮膚に近い部の筋線維の少数本をすくい上げ、第1図のようにその下に巾5—6mmの紙片を入れて他の筋線維と分離した。実験終了後紙片をつけたまま切片とし、染色して分離した筋線維が白筋線維のみであることを確認した。筋線維一本のみを分離するのは非常に困難で傷つけやすく、実験もやりにくいが、前記のような方法でやれば一つの標本で1回の実験にかなり多数の筋線維について実験ができる。

第1図. 木綿針で筋線維の一部を持ち上げ
下に紙片をはさむ。P: 紙, MF: 筋
線維。



赤筋線維はヒラメ筋を細く切り出し、実験後染色して赤筋線維のみであることを確かめた。

第2節 実験装置

第1編の装置と同じものを使用した。すなわち日本光電製電子管刺激装置 MS-IA 型、前置増巾器は 12AU7 型真空管初段のカソードフォロワー型、主増巾器は三栄測器製の2チャンネルの UB-204 型、3M-KCl をつめた先端直径 0.3—0.5 μ の超微小電極及び恒温槽である。

第3節 実験方法

恒温槽中のタイロッド液の中に O₂95%+CO₂5% を吹込み、この中に分離した筋肉片を入れて実験を行なつた。紙片上の分離された筋線維を双眼顕微鏡で見ながら筋線維の一方に先端直径 100 μ の Ag-AgCl 刺激電極をあて、他方に超微小電極を刺入した。なお両電極共紙片上にあるようにした。ブラウン管上のビームの一本に時標を示し、他の一本に現象を現わすようにした。刺激により発生した活動電流はブラウン管の螢光面上で写真撮影して記録した。実験終了後、両電極間の距離を対物マイクロメーターで測り、刺激のアーチファクトより活動電流の立上りの最も彎曲の強い部までを測り、興奮の伝導速度を計算した。同一ラットの大腿直筋とヒラメ筋について続けて実験を行ない、できるだけ実験条件が同一になるようにした。

染色はコハク酸脱水素酵素染色を行ない、実験に使用した筋肉が写真1のように赤筋線維のみ、又写真2のように白筋線維のみであることを確かめた。

第3章 実験成績

第1節 ラット骨格筋の赤筋線維並びに白筋線維の興奮伝導速度

一匹のラットより赤筋線維及び白筋線維を分離し、それぞれについて興奮伝導速度を測定したところ次のようになった。

第1例: ラットのヒラメ筋の赤筋線維の興奮伝導速度は第1表のごとくであり、0.98—2.94m/sec の間に分布した。同じラットの大腿直筋の白筋線維では 2.40—4.78m/sec の間に分布した。両者の伝導速度をまとめてヒストグラムにしてみると第2図のようになる。

第1表 第1例 同一ラットの赤筋線維(ヒラメ筋)及び白筋線維(大腿直筋)の興奮伝導速度

赤筋線維 番号	興奮伝導 速度	白筋線維 番号	興奮伝導 速度
	m/sec		m/sec
1	1.51	1	2.55
2	2.10	2	2.59
3	1.51	3	4.51
4	2.43	4	4.78
5	2.15	5	2.40
6	2.94	6	3.83
7	1.87		
8	1.59		
9	2.13		
10	1.78		
11	2.45		
12	1.71		
13	1.03		
14	0.98		
15	1.71		
16	1.37		

平均値 1.81 \pm 0.52m/sec. 平均値 3.43 \pm 0.95m/sec

第2例: 別のラットにてヒラメ筋の赤筋線維の興奮伝導速度は 0.78—3.62m/sec の間に分布し、同じラットの大腿直筋の白筋線維では 3.75—7.36 m/sec の間に分布した。両者をまとめてヒストグラムにしてみると第3図のようになる。

第3例: 前2例とは別のラットにて、ヒラメ筋の赤筋線維の興奮伝導速度は 1.14—3.04m/sec の間に分布した。大腿直筋の白筋線維では 3.66—5.77

第2表 第2例, 同じラットの赤筋線維(ヒラメ筋)及び白筋線維(大腿直筋)の興奮伝導速度

赤筋線維番号	興奮伝導速度 m/sec	白筋線維番号	興奮伝導速度 m/sec
1	2.38	1	5.03
2	2.77	2	5.17
3	2.71	3	4.54
4	2.66	4	4.66
5	1.13	5	3.57
6	2.85	6	5.41
7	3.36	7	5.56
8	2.84	8	6.01
9	3.62	9	7.36
10	3.49	10	6.16
11	2.75	11	5.67
12	2.61	12	6.15
13	0.78	13	6.29
14	2.73	14	6.56
15	2.54	15	6.56
		16	5.23
		17	6.35
		18	4.22
		19	5.13
		20	5.81

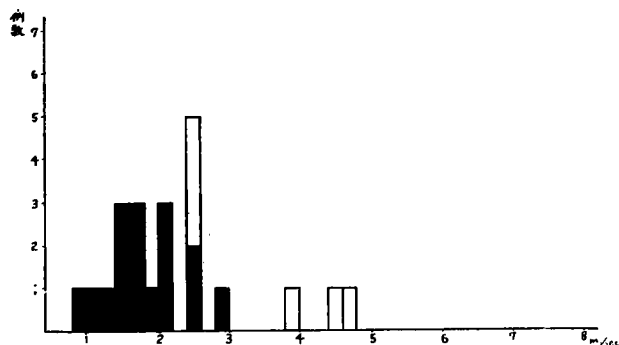
平均値 2.61 ± 0.68 m/sec, 平均値 5.57 ± 0.88 m/sec

第3表 第3例, 同じラットの赤筋線維(ヒラメ筋)及び白筋線維(大腿直筋)の興奮伝導速度

白筋線維番号	興奮伝導速度 m/sec	白筋線維番号	興奮伝導速度 m/sec
1	2.13	1	5.34
2	1.86	2	5.47
3	2.47	3	5.56
4	1.85	4	4.26
5	1.83	5	3.66
6	1.14	6	5.77
7	1.76	7	4.78
8	1.79	8	3.84
9	2.02	9	4.02
10	2.98		
11	2.60		
12	2.04		
13	2.55		
14	2.53		
15	1.88		
16	2.45		
17	2.34		
18	2.40		
19	2.29		
20	3.00		
21	3.04		

平均値 2.25 ± 0.48 m/sec, 平均値 4.74 ± 0.73 m/sec.

第2図 第1例, 同じラットの赤筋線維(ヒラメ筋)及び白筋線維(大腿直筋)の興奮伝導速度のヒストグラム。■: 赤筋線維, □: 白筋線維。



m/sec の間に分布した。両者をまとめてヒストグラムにしてみると第4図のようになる。

以上3例のヒストグラムより分ることは、明らかに赤筋線と白筋線維の興奮伝導速度は分れており、赤筋線維の伝導速度は白筋線維の伝導速度よりも遅い。

第2節 ラツテ骨格筋の赤筋線維並びに白筋線維の直径

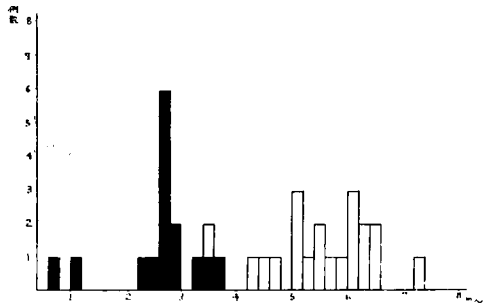
第1節の実験に使用した赤筋線維及び白筋線維より、各々20本ずつ無差別に撰び出し、それらの直径を測定したところ次のようになつた。

第1例：前節第1例の赤筋線維と白筋線維の直径は第4表のようになつた。赤筋線維の平均直径 $61.1 \pm 4.3 \mu$, 白筋線維の平均直径 $55.7 \pm 5.8 \mu$ で、やや白筋線維が赤筋線維より細い。

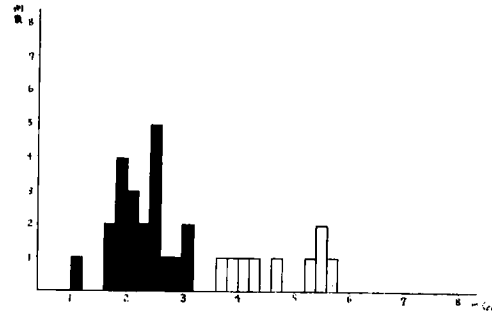
第2例：前節第2例の赤筋線維と白筋線維では第5表のようになり、赤筋線維の平均直径 $61.4 \pm 6.6 \mu$, 白筋線維の平均直径 $61.7 \pm 7.9 \mu$ である、両者直径はほとんど差がない。

第3例：前節第3例の赤筋線維と白筋線維では第6表のようになり、赤筋線維の平均直径 $61.8 \pm 8.3 \mu$, 白筋線維の平均直径 $59.8 \pm 7.1 \mu$ である、両者の間

第3図. 第2例, 同じラットの赤筋線維(ヒラメ筋)及び白筋線維(大腿直筋)の興奮伝導速度のヒストグラム. ■: 赤筋線維. □: 白筋線維.



第4図. 第3例, 同じラットの赤筋線維(ヒラメ筋)及び白筋線維(大腿直筋)の興奮伝導速度のヒストグラム. ■: 赤筋線維. □: 白筋線維.



第4表 第1例の実験に使用せる赤筋線維及び白筋線維より無差別に選び出された20本の筋線維の直径

赤筋線維番号	赤筋線維直径	白筋線維番号	白筋線維直径
1	67.1 ^μ	1	63.4 ^μ
2	63.4	2	54.5
3	59.7	3	40.1
4	64.9	4	63.4
5	59.7	5	55.6
6	64.9	6	54.5
7	64.9	7	51.9
8	69.8	8	54.5
9	51.9	9	48.2
10	60.8	10	60.8
11	56.0	11	57.1
12	58.2	12	64.9
13	60.8	13	64.9
14	59.7	14	63.4
15	61.2	15	53.4
16	56.0	16	51.9
17	67.1	17	47.1
18	63.4	18	53.4
19	62.3	19	56.0
20	50.8	20	54.5

平均値 61.1±4.3μ 平均値 55.7±5.8μ

にあまり大きな差はない。

これらの結果をまとめてヒストグラムにしてみると、第5図のようになる。

以上の結果より、赤筋線維と白筋線維の直径にはほとんど差がないといえるであろう。

第5表 第2例の実験に使用せる赤筋線維及び白筋線維より無差別に選び出された20本の筋線の直径

赤筋線維番号	赤筋線維直径	白筋線維番号	白筋線維直径
1	58.6 ^μ	1	76.3 ^μ
2	70.8	2	54.2
3	64.3	3	65.9
4	44.6	4	58.9
5	58.9	5	60.4
6	76.3	6	80.8
7	59.7	7	53.4
8	57.2	8	60.4
9	56.0	9	58.9
10	62.7	10	55.3
11	59.7	11	55.3
12	55.0	12	59.7
13	60.8	13	53.4
14	68.9	14	59.7
15	63.4	15	57.2
16	57.2	16	62.3
17	59.7	17	64.1
18	62.7	18	73.4
19	60.8	19	58.9
20	65.9	20	65.9

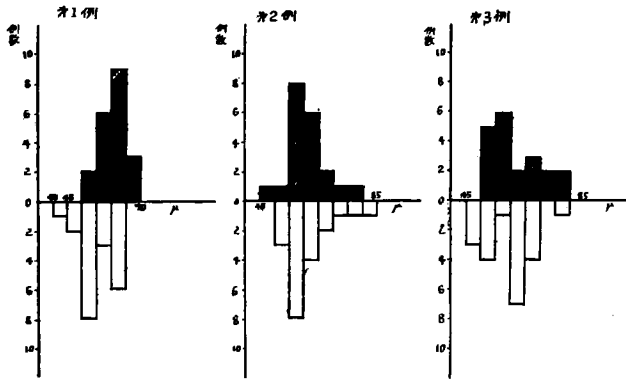
平均値 61.4±6.6μ, 平均値 61.7±7.6μ.

第3節 ラツテ骨格筋の赤筋線維並びに白筋線維の静止電位

実験に使用した赤筋線維及び白筋線維の静止電位を測定したところ、第7表のようになった。

第1例: 赤筋線維の静止電位の平均値 63.1±2.3 mV, 白筋線維の静止電位の平均値 61.5±3.0mV.

第5図. 第1例, 第2例及び第3例の実験に使用せる赤筋線維及び白筋線維より, 無差別に選び出された20本の筋線維の直径のヒストグラム. ■: 赤筋線維, □: 白筋線維.



第6表 第3例の実験に使用せる赤筋線維及び白筋線維より無差別に選び出された20本の線維直径

赤筋線維番号	赤筋線維直径	白筋線維番号	白筋線維直径
1	60.8 ^μ	1	64.1 ^μ
2	57.4	2	69.4
3	59.6	3	47.1
4	71.9	4	61.9
5	69.6	5	47.1
6	51.9	6	65.2
7	78.6	7	68.6
8	69.7	8	50.0
9	59.7	9	59.7
10	77.4	10	47.1
11	52.6	11	54.1
12	54.1	12	61.9
13	54.1	13	77.4
14	58.6	14	61.9
15	52.6	15	65.2
16	60.8	16	61.9
17	57.4	17	51.9
18	73.0	18	51.9
19	69.7	19	61.7
20	57.4	20	61.1

平均値 61.8±8.3μ. 平均値 59.8±7.1μ

第2例: 赤筋線維の静止電位の平均値 67.4±3.4 mV, 白筋線維の静止電位の平均値 67.2±3.9mV.

第3例: 赤筋線維の静止電位の平均値 64.7±4.8 mV, 白筋線維の静止電位の平均値 65.6±3.6mV.

以上のことより両者の間に静止電位の差がないことが分かる.

第4章 考案

骨格筋中の赤筋線維並びに白筋線維について, 組織学的(12)(8)(4)(5)(8)(16)(17), 細胞化学的(6)(7)(9)(10)には多くの研究がなされているが, 電気生理学的方面においては未だ多くは知られていない(13)(14)(15).

私は第1編で人とラットの骨格筋の興奮伝導速度のヒストグラムのちらばりの範囲と, その実験に使用した筋肉の赤筋線維及び白筋線維の染め分けより, 興奮の伝導速度の差が赤筋線維及び白筋線維の生理的な機能上の差によるものではないかと推定した. すなわち, 分離した骨

第7表 実験に使用せるラット骨格筋の赤筋線維及び白筋線維の静止電位の平均値

	平均値	
	赤筋線維	白筋線維
	mV	
第1例	63.1±2.3	61.5±3.0
第2例	67.4±3.4	67.2±3.9
第3例	64.7±4.8	65.6±3.6

格筋よりそれぞれ興奮の伝導速度を測定してみると, 明らかに速度は白筋線維が赤筋線維よりも速いのである. ここでは両骨格筋筋線維の伝導速度のばらつきの原因を考えてみるのに, 興奮の伝導速度に関係するといわれている外液中の電気抵抗, 温度及び筋線維の伸展は不変であるので, 外的な条件は考えなくともよいであろう. すなわち骨格筋筋線維自体の個有差を考えねばならない.

先づ, 第一に考えられることは Tatz(19) にも述べているごとく, そうした伝導速度の差が筋線維の大きさにもとづいているためのものであろうかとゆうことである. しかし検索の結果は第4, 5, 6表及び第5図にみられるごとく, 白筋線維と赤筋線維との直径にはほとんど有意の差をみいだすことはできなかつた. また細胞内部電気抵抗の差も, その伝導速度にある程度の影響をあたえたとされているが, これも両筋線維の間の静止電気には差がないので, 内部抵抗にも差がないものと推測される.

篠崎(15) は人の腹直筋筋線維について調べた結果, 細胞膜の電気容量及び抵抗は, 筋線維によつて大きな差がみられることを報告しているが, これは恐らく赤筋線維と白筋線維の違いにもとづいたものと考

えてよいと思う。

第1編にみられたような興奮伝導速度のばらつきは赤筋線維及び白筋線維の差によるものと考えられるのである。

第1例では2.5m/secの部で、また第2例では3.5m/secの部で赤筋線維と白筋線維との伝導速度に同じものがみとめられている。これはコハク酸脱水素酵素染色法で調べた結果、同じ赤筋線維(または白筋線維)のあいだでも、細胞膜の電氣的特性やエネルギー代謝に差があるためと推測される。すなわち赤筋線維とか白筋線維とか、画然と区別されるべきものばかりではなく、両線維の中間の色調をもち、酵素的にも両者の中間を示すものが知られており(これを中間型線維とよんでいる)、事実、本編の写真にも中間型に近いものが混じているのが認められる。これらの筋線維は、ヒストグラムで白筋線維の伝導速度のやや遅いところに分布し、赤筋線維では伝導速度のやや速いところに分布しているのであろうし、これらのために両者の速度が第1例で2.5m/sec、第2例で3.5m/secの部で互に移行した原因となつてくるものであろう。これ以外に、筋線維の直径の差も多少は影響するものと考えられる。

機能分化の上より敏速な運動を必要とする白筋線維に、興奮の伝導速度が速く、姿勢の保持のようなそれほど速い運動を必要としない赤筋線維に、興奮の伝導速度が遅いのは妥当であると考えられる。

第5章 結 論

ラットの骨格筋より赤筋線維及び白筋線維を分離

参 考

- 1) Kühne, W.: Wirchnw's Arch. Path. Anat., 33, 79-94. 1864.
- 2) Ranvier, L.: Compt. Rend. Sci. Paris, 77, 1030-1034, 1873.
- 3) Grütznee, P.: Pglüg Arch., 41, 256-281, 1887.
- 4) Needham, D. M.: Pphysiol. Rev., 6, 1, 1926.
- 5) Denny-Brown, D. E.: Proc. Roy. Soc. London, Series B, 104, 371-412, 1929.
- 6) Haurowitz, F. and Hardin, R. L.: in the Proteins, Newyork, Academic Press Inc., 2, 323, 1954.
- 7) Nachmias, V. T. and Padykula, H. A.: J. Biophys. Biochem. Cytol., 4, 47-59, 1958.
- 8) 近藤: 岡山医学会雑誌, 71, 3569-3580, 1959.

し、それぞれについて興奮の伝導速度を測定した。その速度と筋線維の直径との関係及び機能分化の程度との関係を調べ、次のう結論をえた。

1) 赤筋線維の興奮伝導速度は、第1例: 1.81 ± 0.52 m/sec, 第2例: 2.61 ± 0.68 m/sec, 第3例: 2.25 ± 0.48 m/sec となつた。

2) 白筋線維の興奮伝導速度は、第1例: 3.43 ± 0.95 m/sec, 第2例: 5.57 ± 0.88 m/sec, 第3例: 4.74 ± 0.73 m/sec となつた。

3) 白筋線維の興奮伝導速度は赤筋線維の興奮伝導速度よりも速い。

4) 赤筋線維並びに白筋線維の興奮伝導速度の差は、筋線維の直径の差のみによるものではなく、細胞膜の電氣的特性の差に支配されているところが大きい。

5) 赤筋線維並びに白筋線維の静止電位には差が認められない。

6) 骨格筋筋線維の興奮伝導速度は筋線維の機能分化の程度と関係がある。

7) ラットでは大腿直筋の前面の極く表層の一部に白筋線維のみが存在し、ヒラメ筋は全部赤筋線維で構成されている。

擱筆にあたり御懇篤なる御指導並びに御校閲を賜わつた恩師田中教授に深く謝意を表し、また直接御指導を賜わつた西本、奥村及び緒方の諸講師に深く謝意を表します。

(要旨は第16回日本筋電図学会総会において発表した。)

文 献

- 9) 緒方: Acta Med. Okayama, 12, 216-240, 1958.
- 10) 齊藤: 岡山医学会雑誌 71, 4377-4388, 1958.
- 11) Gordon, G. and Philip, C. G.: proc. Physiol. Soc., 6 p, 1-2, July, 1949.
- 12) 時実: 医学のあゆみ, 15, 3, 146, 1953. 科学, 25, 229-233, 291-297, 1955.
- 13) 井奥: 岡山医学会雑誌, 70, 3813-3834, 1958.
- 14) 藤井: 岡山医学会雑誌, 73733-747, 1961.
- 15) 篠崎: 岡山医学会雑誌, 74, 477-507, 1962.
- 16) Porter, K. R.: J. Biophys. Biochem. Cytol., 2, 163. 1956.
- 17) 村山: 岡山医学会雑誌, 71, 2869-2884, 1959.
- 18) 野村: 動物実験のための解剖, 西川書店, 1959.

19) Katz, B.: Proc. Roy. Soc. London, B 135, 527, 1948.

An Electrophysiological Study on the Differences of Conduction
Velocity between the Red and White Muscle Fibers
Part II. Conduction Velocities of the Red Muscle
Fibers and White Muscle Fibers in Rat

by

Hikoza SHIMADA

Department of Surgery and Neurosurgery, Okayama University Medical School

(Director: Prof. Sanae TANAKA)

The conduction velocity of red and white muscle fibers were measured by intracellular microelectrode technique and the differences of conduction velocities between these two fibers were demonstrated.

Materials were used the M. soleus of rat as a red fiber preparation and the outer surface part of M. rectus femoris as a white muscle fiber preparation.

1. Conduction velocities of red muscle fibers were slower than those of white muscle fibers.

(1) Conduction velocity of red muscle fiber.

The first case; 1.81 ± 0.52 m/sec.

The second case; 2.61 ± 0.68 m/sec.

The third case; 2.25 ± 0.48 m/sec.

(2) Conduction velocity of white muscle fiber.

The first case; 3.43 ± 0.95 m/sec.

The second case; 5.57 ± 0.88 m/sec.

The third case; 4.74 ± 0.73 m/sec.

2. It was widely known that the conduction velocity of muscle fiber was in the proportion to the root of fiber diameter. There was no obvious difference of fiber diameters between the white fibers in surface part of M. rectus femoris and the red fibers in M. soleus.

3. So it may be reasonably concluded the difference of conduction velocity between the red and white muscle fiber was not depend upon the differences of their diameter.

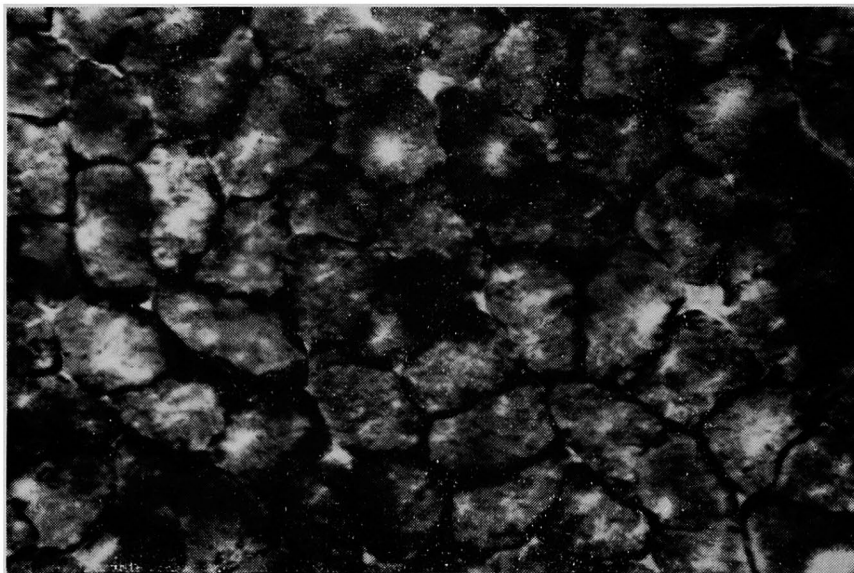


写真1. ラットヒラメ筋, 赤筋線維コハク酸脱水酸素染色, X100

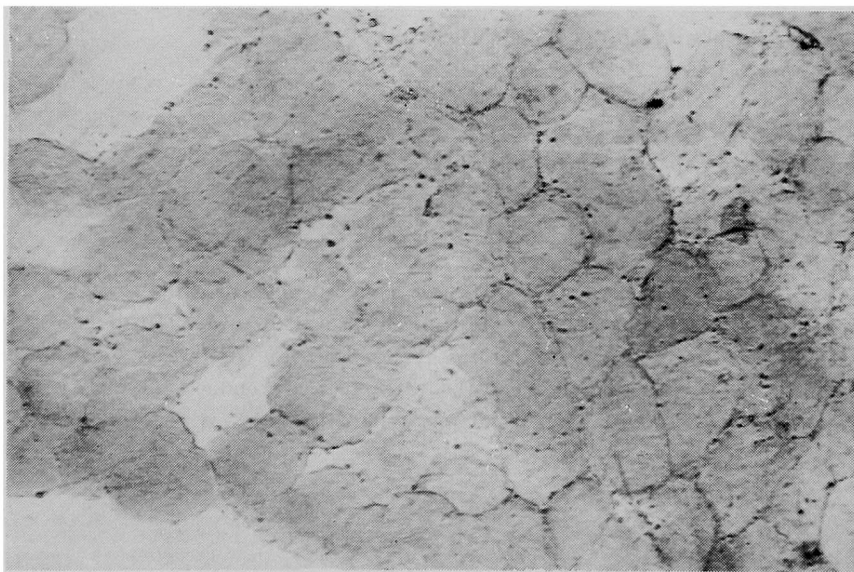


写真2. ラット大胆直筋の表層部白筋線維, コハク酸脱水酸素染色, ×100