

マウス外眼筋の神経筋接合部と筋線維型の構造特性に関する電子顕微鏡的研究

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2017-10-04 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/2297/8689

マウス外眼筋の神経筋接合部と筋線維型の構造特性に関する電子顕微鏡的研究

金沢大学医学部解剖学教室第一講座（主任：本陣良平教授）

福 島 達 夫

（昭和52年7月30日受付）

一般骨格筋の運動に比して、外眼筋による眼球運動は精緻かつ多彩で、高速度の衝動性運動 (saccadic motion), 低速度の滑動性追従運動 (smooth pursuit motion), 遠近調節の際の滑らかな輻輳開散運動 (convergence and divergence movement), 映像を反射的に中心窩に結ばせる固視反射 (visual fixation reflex), 両眼網膜の印象を重ねる緩慢な融像運動 (fusional movement) などが知られている¹⁾²⁾。

このような多彩な眼球運動を営む外眼筋は、その構造においても、一般骨格筋とかなり異った種々の特性を有していることが知られている。すなわち、この筋は体節の筋板から由来する一般骨格筋と異なり、耳前筋板から発生するが³⁾、生後筋線維の直径がほとんど増大せず⁴⁾、従って一般骨格筋に比して線維の径が細く⁴⁾⁵⁾、しかも太さのみならず、微細構造や組織化学的特性を異にする幾種かの筋線維によって複雑な構築を示していることが指摘されている^{6)~10)}。一方神経支配についても、1本の神経線維が支配する筋線維の数、いわゆる運動単位（あるいは神経支配比）が外眼筋では著しく少なく、一般骨格筋のそれの1/10以下であるとされ^{7)11)~13)}、一般骨格筋には見られない多重支配型筋線維が存在することが旧くから知られている^{10)14)~16)}。

従来この筋を構成する筋線維は、その太さ¹⁷⁾、筋原線維の配列様式⁸⁾、筋形質の量⁷⁾、酵素組織化学的特性^{9)18)~20)}、神経支配様式¹⁵⁾、神経筋接合部の種類²¹⁾などを指標として、可視光顕微鏡（以下「光顕」と略記）によって、種々の筋線維型に分類されてきた。しかし、これらの分類は、その基準となる分類の指標が研究者によってかなり異なっていることと、指標を異に

する各種分類相互間の関連づけが不十分なため、外眼筋の筋線維型の分類と命名には、かなりの混乱が見受けられる。

近年 Hess¹⁶⁾ による外眼筋の筋線維型区分、Chen-g と Breinin²²⁾ による外眼筋の神経筋接合部の電子顕微鏡（以下「電顕」と略記）検索以来、外眼筋の筋線維型と神経筋接合部の超微構造について30に及ぶ報告がなされ、多くの知見がもたらされた。しかし超微構造上の差異に基づく筋線維型の分類は、光顕による分類上の混乱を一層助長し、さらに筋線維型の生理学的分類²³⁾との相関に種々の齟齬を来している。

これらの混乱は、分類が筋に限られた一部についての検索からなされてきたこと、異なった指標による分類相互間の関連づけが不充分であったこと、特に光顕で分類された筋線維型や神経筋接合部を電顕下で正確に同定することが、きわめて困難であったことなどに原因すると考えられる。

外眼筋の筋線維型の分類とその超微構造特性、ならびに各筋線維型の神経筋接合部の構造特徴を明らかにすることは、外眼筋の多彩な機能を理解する上で、きわめて重要なことと考えられる。今回著者は、上記諸点を考慮し、中村 (1976)¹⁰⁾ がマウス外眼筋につき、神経支配様式と組織化学的特性に基づいて、光顕によって分類した3種の基本型を、それぞれ電顕下で同定し、その神経筋接合部と筋線維の超微構造を調べたので、ここに報告する。

材料と方法

実験材料として、純系成熟 KH-1 種マウス (*Mus wagneri* var. *albula*) の上直筋と上斜筋を使用し

Electron Microscopic Studies on the Structural Characteristics of the Neuromuscular Junctions and Muscle Fiber Types in the Extraocular Muscle of the Mouse. Tatsuo Fukushima, Department of Anatomy (Director : Prof. R. Honjin), School of Medicine, Kanazawa University.

た。外眼筋の採取には中村¹⁰⁾の解剖図を参照し、前頭部の皮膚を正中で矢状方向に切開し、左側の頭皮を左眼窩上縁まで剥離し、4℃に冷やした後述の前固定液0.5mlを、外眼角のやや後方から眼窩の外側壁に沿って注射器で注入後、直ちに頭蓋冠、ついで脳を除去し、実体顕微鏡下で注意深く眼窩上壁を取除いた。そこで、眼窩の鼻側に見えて来る上斜筋を起始から滑車の部にわたって切除し、前固定液(4℃)に入れ、次いで眼窩の上表層に位置する Harder 氏腺上葉(秋山²⁴⁾)を取除き、上眼瞼挙筋と上直筋を露出させ、起始から停止まで、両筋を一括して取出し、前固定液に投入した。前固定液に投入した材料は、4℃で15分間振盪しながら同液中で固定し、次いで後述の後固定液に入れ、4℃で2時間固定した。

前固定液として、25% glutaraldehyde 液0.64 ml, Karnovsky の方法で作製した²⁵⁾、8% paraformaldehyde 水溶液 4 ml, Tyrode 液6.4ml, 0.2M phosphate buffer (pH7.4) 5 mlの混合液を用い、後固定液として、前固定液と2% OsO₄ 水溶液の等量混合液を用いた。一部の材料は Dalton 氏固定液²⁶⁾の著者の変法で固定した。その組成は 25% glutaraldehyde 液0.9ml, 8% paraformaldehyde 水溶液 4 ml, NaCl と KCl をそれぞれ1.8%と0.04%の割合に含む水溶液 8 ml, 4% K₂CrO₇ の0.25N NaOH 溶液 8 mlの混合液で、これを前固定液とし、4℃で2時間固定後、前固定液と2% OsO₄ 水溶液の等量混合液で4℃で2時間、後固定を行なった。

固定した試料は、順次高濃度の4℃に冷やした ethanol 系列で脱水し、propylene oxide に通して、Epon 812 に包埋した(Luft²⁷⁾)。ethanol 脱水中、40%と60% ethanol 溶液に uranyl acetate を0.25%の割合に添加し、両液中に試料をそれぞれ20分間放置することにより、脱水と同時にブロック染色を施した。包埋の際、上直筋と上斜筋をそれぞれ起始側・中央部・停止側に3等分し、いずれも縦または横方向に配置して包埋後、重合させた。試料の薄切はガラスナイフを装着した LKB 4800 A Ultratome によった。まず1~5μの厚い切片を作り、大和の方法に準じて²⁸⁾、toluidine blue(以下「t.b.」と略記)染色を施し、70% ethanol で分別後、瞬間接着剤アロンアルファ(東亜合成化学工業社製)に封入し、光顕観察および組織のオリエンテーションをつけるのに供した。超薄切片はシートメッシュに載せ、2.5% uranyl acetate の1%酢酸溶液(Watson 法²⁹⁾の著者の変法)で3分間、次いで佐藤のクエン酸鉛溶液³⁰⁾で、5分間、それぞれ室温で電子染色を施

し、HU-11P, HU-12 および H-500 型電顕により、直接倍率1,200-15,000倍で撮映し、必要に応じて拡大陽画を作製した。

なお対照として、マウス前脛骨筋の外表層部についても同様の検索を行ない比較検討した。

所 見

I. 光顕所見

1. 上直筋と上斜筋の微細構造

上直筋・上斜筋は t.b. 染色を施した横断切片の観察から、両筋共に種々の太さの筋線維から構成されていることが判り(写真1~5)、これらの筋線維はその太さにより、大径筋線維、大径筋線維の直径のほぼ1/2の直径を有する小径筋線維、大径筋線維の1/4~1/6の直径を有する極小径筋線維の3種に大別することができる(写真2~4)。これら3種の筋線維には、t.b. に可染性の顆粒が認められる(写真1~4)。その顆粒の大きさおよび分布は、上記3種の筋線維に、それぞれ特徴的な像を示している。すなわち、大径筋線維では、その横断像において、t.b. 可染性顆粒は微細で、筋線維内に均等に分布している(写真2~3)。縦断像では t.b. 可染性顆粒は微細で、主にI帯に分布しているが、数筋節にわたって、縦方向に細い連鎖状配列を呈している像も認められる(写真6, 8)。t.b. 可染性顆粒の筋鞘下の筋形質における集積像は、その出現頻度が少なく、集積が見られる場合でも、集積層の厚さは薄い(写真3)。小径筋線維は、その横断像において、t.b. 可染性顆粒は粗大で、筋線維内にかなり不均一に島状の配列をなして分布し、筋鞘下の筋形質に著明な集積像を示している(写真2~4)。縦断像では t.b. 可染性顆粒は、大径筋線維のそれに比して大きく、その大半は、数個から数十個の筋節に及ぶ縦方向の連鎖状配列をなしている(写真6, 9)。極小径筋線維では、その横断像において、t.b. 可染性顆粒は、前2者の筋線維に比して乏しく、微細な顆粒が、不規則な網状の配列を示している(写真4)。この顆粒の筋鞘下筋形質における集積像は、ほとんど見られない。縦断像で、t.b. 可染性顆粒は主にI帯に分布しているが、数個の筋節にわたって縦方向に細い連鎖状配列を呈している像も少数認められる(写真6)。

上直筋・上斜筋ともに、その局部に大径筋線維を欠き、小径および極小径筋線維から構成されている領域が認められ、この領域は多数の大径筋線維と少数の小径筋線維および極く少数の極小径筋線維からなっている領域とは薄い結合組織性中隔で区切られている(写真5)。前者の領域を小径筋線維領域、後者を大径筋

線維領域と呼ぶ¹⁰⁾。小径筋線維領域は、両外眼筋の中央部横断面で、全面積のほぼ $1/3$ を占め、その位置は、上直筋では眼窩に面する外表層に、上斜筋では視神経に面する内深層にある。

前記3種の筋線維の分布を、大径および小径筋線維領域との関連において検すると、大径筋線維は大径筋線維領域にのみ存在し、その領域の筋線維のほぼ $2/3$ を占め、散在性に分布している。大径筋線維は1本孤立して存在する場合もあるが、一般に数本集合している場合が多い(写真5)。小径筋線維は小径筋線維領域と大径筋線維領域の両者に分布し、前者内の筋線維のほぼ $4/5$ 、後者内の筋線維のほぼ $1/3$ を占めている。小径筋線維は、小径筋線維領域では、上述のようにその大部分を占め均等に分布しているが、大径筋線維領域では、小径筋線維領域との境界に近い部に多く認められる(写真5)。そして大径筋線維領域では、小径筋線維は数本群をなして大径筋線維間に分布する傾向を示す(写真2)。極小径筋線維は、3種の筋線維のうちで、その数が最も少く、その大部分は、小径筋線維領域に分布し、この領域の筋線維の $1/4$ 弱を占め、孤立して存在するものと数本群をなして存在するものとが認められる(写真1, 4)。大径筋線維領域では、極小径筋線維はきわめて稀にしか認められない(写真1, 2)。以上の筋線維のほかに、筋全長のほぼ中央部の小径筋線維領域において、極小径筋線維よりはるかに細い筋線維が稀に認められた(写真4)。この線維の横断面における t.b. 可染性顆粒の分布像は、極小径筋線維のそれに類似している。中村は、マウス外眼筋で、筋全長のほぼ中央で、次第に細くなって腱に移行する極小径筋線維の存在を、連続切片の再構築法によって明らかにしたが¹⁰⁾、著者の観察したこの種の著しく細い筋線維は、腱に移行する直前の極小径筋線維に相当すると考えられる。

以上の t.b. 染色標本の光顕所見を、中村のマウス外眼筋についてのコハク酸脱水素酵素(以下「SDH」と略記)活性とコリンエステラーゼ(以下「ChE」と略記)活性の二重検出法に基づく筋線維型の検索結果と対比すると¹⁰⁾、極めて興味ある知見が得られた。すなわち、著者の分類による大径・小径・極小径筋線維内における t.b. 可染性顆粒の大きさ、分布様式は、中村の同一の分類における各筋線維内の SDH 活性反応産物の大きさおよび分布様式に酷似している。ところで、SDH 活性はミトコンドリア(以下「mito.」と略記)に局在することは、生化学的にも³¹⁾³²⁾、電顕組織化学的にも^{33)~36)}、明らかにされている。これらのことから、今回の観察で、t.b. 可染性顆粒として述べ

て来たものの実体は mito. に相当する可能性が濃厚である。t.b. は合成樹脂包埋切片内の mito. に対すよ特異的な染色剤ではなく、筋細胞膜、Z 盤、核なども同時に染める。今回の実験では、切片を一旦 t.b. で染色後、70% ethanol で分別操作を施したので、t.b. 可染性顆粒を明確に識別することが可能になった。t.b. 可染性顆粒が mito. に相当することは、後述の電顕検索によって明確になった。このことは、ラット外眼筋についての Mayr の報告からも支持されるであろう²⁰⁾。

外眼筋には、大型神経筋接合部 (large neuromuscular junction, 以下「LNMJ」と略記) を1個有する単一支配型筋線維 (singly-innervated muscle fiber, 以下「SIF」と略記) と多数の小型神経筋接合部 (small neuromuscular junction, 以下「SNMJ」と略記) を有する多重支配型筋線維 (multiply-innervated muscle fiber, 以下「MIF」と略記) の神経支配様式を異にする2種の筋線維が存在することが従来から知られているが、中村はこのことを ChE 活性と神経線維の二重染色法で明確にし¹⁰⁾³⁷⁾、さらに SDH 活性と ChE 活性の二重検出法によって、マウス外眼筋の SIF には SDH 活性の弱いものと強いものの2種があり、前者は大径筋線維に属することを確かめ、singly-innervated muscle fiber with a small amount of mitochondria, 略して SIF-sm と名付け、後者は小径筋線維に属することを確かめ、singly-innervated muscle fiber with a large amount of mitochondria, 略して SIF-lm と名付けた¹⁰⁾。また、彼は MIF の大部分のものは極小径、一部のものは小径筋線維に属し、SDH 活性は共に微細であることを確かめている。

著者の t.b. 可染性顆粒と中村の SDH 活性産物の分布様式が、一致していることから、著者が筋線維の太さと t.b. 可染性顆粒の分布様式によって分類した3種の筋線維型、1) 大径筋線維、2) t.b. 可染性顆粒の豊富な小径筋線維、3) 極小径筋線維と t.b. 可染性顆粒の乏しい小径筋線維は、それぞれ中村の 1) SIF-sm, 2) SIF-lm, 3) MIF に対応すると考えられる。従って以後、筋線維型の名称は、中村の分類の名称を踏襲することにする。

上直筋の停止側では、各筋線維型とも、その径を減ずるが、特に SIF-lm と MIF において径の減少が著しい(写真5)。筋線維の径の減少と同時に、筋線維の中央に位置する核、いわゆる中心核 (centrally located nuclei) の出現頻度が高くなり、特に SIF-sm と MIF において著しい。

t.b. によって、神経髄鞘も濃染する（写真7, 8）。筋内に入った神経束の横断面を検すると、大径有髄神経線維のほかに、その径の1/3以下の径を有す小径有髄線維がかなりの数認められる（写真7）。筋に入った太い神経束は、筋内で分岐を繰返して次第に細い神経束になり、終局には1本づつに分れる（写真8）。上直筋で大径有髄線維を追跡すると、上直筋の中央1/3の部で、SIF-sm または SIF-lm に密接した位置で、この線維は髄鞘を失う。

一方、小径有髄線維が髄鞘を失う部位は、今回の観察では明確にすることができなかった。たゞ、上直筋の両端1/3の部では、大径有髄線維も小径有髄線維も認められないことから、小径有髄線維が髄鞘を失う部位は、上直筋の中央1/3の部であることは推定に難くない。

大径有髄線維が神経束から分れて1本となり、筋線維と密接して走っている場所で、写真8に見られるように、筋線維内に通常の長楕円形の核と異なった大型の卵形または球形の核が数個集り、その核の周囲に t.b. 可染性顆粒が密集している像に、しばしば接した。写真9に同様の大型卵形の核の集積部位を示してあるが、近くに存在する通常の長楕円形の筋細胞核に比して、大型の核は核小体が著明で、その短径が2倍以上大であり、時には、通常の筋細胞核の配置と異なり、核の長軸が筋線維の横方向に位置している場合も認められる。ところで、一般骨格筋に見られる通常の神経筋接合部には、その部の筋形質内に、sole-nuclei あいはいは fundamental-nuclei と呼ばれる大型の卵形または球形の核が存在し、その核小体は著明であり、核の周囲には mito. が豊富に存在していることが知られている³⁷⁾³⁸⁾。これらの知見を参照すると、今回著者の観察した大型の核の集積部は神経筋接合部に相当すると考えられる。事実、この部位を目印にしてトリミングした試料の電顕観察によって、後述のように、この部は LNMJ に相当することが明らかになった。

MIF 上の SNMJ は、LNMJ の場合と異なり、sole-nuclei はきわめて不著明で、SNMJ を形成する小径有髄線維が、神経筋接合部に達するかなり手前で髄鞘を脱し、無髄線維となるため、今回の光顕検索では SNMJ の位置を推定する手掛りは得られなかった。

2. 前脛骨筋の微細構造

対照として選んだ前脛骨筋外表層部は、肉眼的に、いわゆる白筋に属し、その部を構成す個々の筋線維は、その太さおよび t.b. 可染性顆粒の分布に関して、

はゞ同一である。筋線維の直径は大で、外眼筋の最も太い線維である SIF-sm の直径の2倍以上である。t.b. 可染性顆粒は1帯に規則的に分布し、筋線維の縦方向の連鎖状配列ならびに筋鞘下筋形質における集積像は、ほとんど見られない（写真10）。t.b. 可染性顆粒の分布に関しては、前脛骨筋表層部の筋線維は、外眼筋の SIF-sm に類似している。

前脛骨筋には、筋紡錘の錘内筋線維以外に、MIF は存在せず、錘外筋線維はすべて LNMJ を有する SIF であることが、すでに明白になっている³⁹⁾。前脛骨筋の外表層部には、今回の光顕観察で、筋紡錘に相当する構造は認められず、各筋線維の起始と停止の中央部で、1本に分れた大径有髄線維の近傍に、LNMJ に相当すると考えられる sole-nuclei の集積像に、しばしば接した。そしてこの部位を、電顕下で LNMJ を検索する際の目標にした。

II. 電顕所見

1. 各筋線維型の電顕下での同定法

光顕所見の項で述べた3種の筋線維型、すなわち SIF-sm, SIF-lm, MIF を電顕下で確実に同定するために、1) 神経筋接合部の分布と構造、2) 各筋線維型の外眼筋内における分布、3) 筋線維内における mito. の大きさ・量・分布様式の3者を主たる指標とし、筋線維型を同定した。

最初に上直筋について、3種の筋線維型を電顕下で同定し、各線維型の神経筋接合部と筋線維の超微構造上の特性を調べ、その知見をも加味して、上斜筋の筋線維型を同定した。3種の筋線維型のうち、最初に外眼筋に特有な MIF の同定を試みた。マウス上直筋の両端1/3の部に存在する神経筋接合部は、すべて MIF 上に存在する SNMJ であることが、すでに明確にされているので¹⁰⁾、上直筋の両端1/3の部を材料とし、SNMJ を電顕下で探索し、SNMJ を備えた筋線維を MIF と同定した。

次に、SIF-lm の同定を試みた。上直筋の小径筋線維領域には、SIF-sm は存在せず、SIF-lm と MIF とが存在し、また SIF-lm の LNMJ は上直筋の中央部1/3に局限して分布していることが明確になっているので¹⁰⁾、上直筋の中央部1/3の小径筋線維領域で LNMJ を電顕下で探索し、LNMJ を備えた筋線維を SIF-lm と同定した。

最後に、SIF-sm の同定を行なった。この型の筋線維は、大径筋線維領域に分布し、その LNMJ は、上直筋の中央部1/3に局限して分布していることが明らかにされているので¹⁰⁾、中央部1/3の大径筋線維で L

NMJ) を探索した。大径筋線維領域に分布する LNMJ は、SIF-sm のみならず SIF-lm に属するものもあり、その同定には慎重を要した。光顕所見の項で述べたように、SIF-sm と SIF-lm 間に、t.b. 可染性顆粒の大きさ・分布に著しい差があり、t.b. 可染性顆粒は mito. に相当することは、後述のように、先に同定した MIF と SIF-lm についての検索から明らかになったので、LNMJ を有し、小型の mito. が主に I 帯に分布し、筋鞘下に mito. の集積が乏しく、横断切片では大径筋線維に属することを充分確認し得た筋線維を、電顕下で SIF-sm と同定した。

以上のようにして電顕下で同定した各筋線維型について、その神経筋接合部と筋線維の超微構造を探索し、それぞれの構造特性を調べた。

2. ミトコンドリアの少い単一支配型筋線維 (SIF-sm) とその神経終末 (LNMJ)

1) 大型神経筋接合部と支配神経線維の微細構造

上記のようにして同定した SIF-sm の LNMJ の微細構造は、哺乳類骨格筋で従来報告された運動終板のそれと原則的に同様である³⁹⁾。すなわち、LNMJ 部の筋細胞表面は隆起し、いわゆる Doyère 氏丘を形成し、終末軸索（以下、記載の混乱を避けるため、神経筋接合部の形成に直接関与する部分の神経線維に限定してこの名称を用いる）は、sarcolemmal trough, synaptic gutter あるいは synaptic groove と呼ばれている櫛状の凹みに嵌り込んでいる（写真11, 12）。終末軸索はやゝ腫大し、中に径約500Åの無顆粒性のシナプス小胞（synaptic vesicles, 以下「s.v.」と略記）と mito. の集積が見られるほか（写真11）、少数の限界膜の外面に放射状の電子密度大な突起を有する径約700Åの小胞（写真13）、極く少数の径約500Åの電子密度大な芯を有する径約1300Åの大顆粒性小胞が存在している（写真13）。放射状の突起を有する小胞は、運動終板において、すでにその存在が報告され、coated vesicle³⁹⁾⁴⁰⁾、または complex vesicle⁴¹⁾⁴²⁾ と名付けられている小胞にその構造が一致している。従って、この小胞を以下 coated vesicle の名称で記載する。上記3種の小胞は球形であるが、極めて少数に、短径が約300Å、長径が約700Åの両端が丸い細長い円筒状の小胞が認められた（写真13）。この小胞は内腔が明調で Korneliussen が、ラット横隔膜の運動終板で、elongated vesicle と名付けて報告している小胞に⁴²⁾、その大きさ、形が一致している。この小胞を以下、無顆粒性の elongat-

ed vesicle（以下「e.v.」と略記）と名付けて記載する。

終末軸索内では、s.v. は主に筋細胞膜に近い周縁部に集積している（写真11）。一方 mito. は終末軸索の中央部に分布している（写真11~13）。終末軸索内には、以上のほか、径約100Åの神経細線維（neuro-filament, 以下「n.f.」と略記）と、径200~400Åの神経細管⁴³⁾（neurotubule, 以下「n.t.」と略記）が終末軸索の中央部に認められる（写真14）。n.t. は、しばしば分岐像を示し、またところどころに静脈瘤様の腫大が認められる（写真14）。時折、無顆粒性 s.v. と同様の形と大きさを有する小胞が、二重の限界膜をもった、球形または楕円形の小体内に含まれている像に接した（写真14）。この小体は、その短径が0.3~0.5μ、長径が0.45~0.75μで、二重の限界膜は200~300Åの間隙をもって対している。このような構造は、哺乳類骨格筋の通常の運動終板で Anderson-Cedergren⁴⁴⁾、Birksら⁴⁵⁾、Korneliussen⁴²⁾、Kaczmariski⁴⁶⁾によって見出され、X-component⁴⁴⁾、membrane bound compartment⁴²⁾⁴⁵⁾、または double membrane component⁴⁶⁾ と名付けて報告されている小体に相当すると考えられる。著者は、この小体を以後 membrane bound compartment (m.b.c. と略記) の名称で記載することにする。

終末軸索の筋細胞膜に面するシナプス前膜には、caveola と呼ばれている終末軸索内への軸索膜の小陥入が、かなりの数に認められ、そのためシナプス前膜は全体としてかなりの凹凸を示し、平滑な輪郭を示すシナプス後膜と対照的である（写真13, 14）。時折、シナプス前膜が、運河状にかなり深く終末軸索内に翻入している像が認められる（写真14）。シナプス前膜の近傍の軸索形質内に、写真14に見られるような、約200Åの間隙をもって対した2重膜が馬蹄型の像を呈している所見に稀に接した。このものは、上述のようなシナプス前膜の運河状の翻入の横断面に相当している可能性が考えられるが、今回の検索では、この点を確認することはできなかった。シナプス前膜は、ところどころで斑点状に電子密度の増加と膜の肥厚を示し、この部はシナプス後膜の接合襞（junctional fold）の開口部に面している（写真14）。終末軸索の組織間隙に面する外面は、Schwann 細胞の被鞘によって被われているが、その被鞘は核の存在部位以外は極めて菲薄である（写真13）。Schwann 細胞の外面は基底膜に被われ、その外側は膠原細線維を含む組織間隙になっている（写真13）。

シナプス前膜は筋細胞膜と約500Åのシナプス間隙

をもって接し、シナプス間隙には一層の基底膜様構造が介在し、この層は Schwann 細胞および筋細胞膜表面の基底膜と連続している（写真11, 13）。シナプス後膜には、接合襷が比較的良好に発達し、その深さは平均値で約 0.6μ である（写真11）。接合襷の方向は、終末軸索の走行方向に対して直角方向に位置する傾向にある（写真12）。接合襷は、断面で直線状に伸びているものが多いが、途中でし字形に曲ったものや二叉分岐をしているものも少なからず認められる（写真

11, 14）。接合襷は、一般にその深部の方が陥入部より腔が広がっている（写真11, 14）。シナプス間隙に介在する基底膜様構造は接合襷の表面も連続的に被っている。接合襷の分布密度は必ずしも一様ではなく、隣接接合襷の間隔が約 0.3μ の密な場所から、その10倍前後の間隔で分布する疎な場所まで種々の像が認められる（写真11, 14）。このことは接合襷の配列方向に対する切断方向によっても影響されていると考えられる。シナプス後膜に電子密度の増大と膜の肥厚が認め

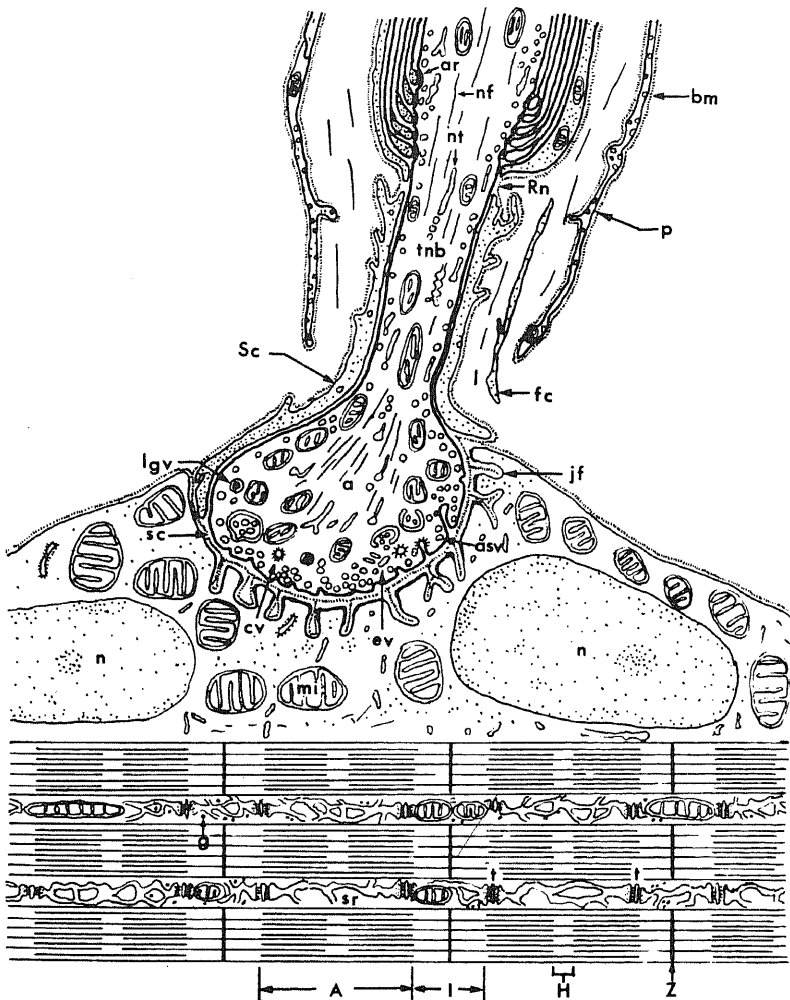


図1 マウス外眼筋のミトコンドリアの少ない単一支配型筋線維（SIF-sm）と大型神経筋接合部の微細構造を示す模式図

A: A 帯, a: 終末軸索, ar: axolemmal ridge, asv: 無顆粒性シナプス小胞, bm: 基底膜, cv: coated vesicle, ev: elongated vesicle, fc: 線維細胞, g: グリコーゲン顆粒, H: H 帯, I: I 帯, jf: 接合襷, lgv: 大顆粒性小胞, mi: ミトコンドリア, n: 筋線維の核, nf: 神経細線維, nt: 神経細管, p: perineurial cell, Rn: Ranvier 氏絞輪, Sc: Schwann 細胞, sc: シナプス間隙, sr: 筋形質網, t: triad, tnb: 神経終末分枝, Z: Z 盤。

られる。接合部の部にも同様の像が見られるが、その深部半分にはその様な像は見られない(写真11, 13, 14)。

シナプス後膜下の筋形質(終板形質)は豊富で、球形あるいは楕円形の大型の mito. が多数集積し、ほとんど常に sole-nuclei が認められる(写真11, 12)。このことは光顕所見で、sole-nuclei の周囲に集積していた t.b. 可溶性顆粒の実体は mito. であることの証拠の一つと云えよう。終板形質には、そのほかグリコーゲン顆粒と考えられる顆粒、小管状構造、少量の粗面小胞体が散在性に認められる(写真14)。

この LNMJ を形成する終末軸索は、大径有髄線維に由来し、終末軸索に移行する前の終末分枝は LNMJ に到る手前10数 μ から1 μ の間で髄鞘を脱する(写真15)。髄鞘を脱する部の電顕像は Ranvier 氏絞輪の電顕像(本陣ら⁴⁷⁾)の末梢側を欠いた像を示している(写真16)。すなわち、この部では髄鞘板層膜の軸索に近い内層に位置するものから順次、周期線で離開し、ループを形成して軸索膜に接着する。ループ内には Schwann 細胞の細胞質を含んでいる(写真16)。この髄鞘膜と軸索膜の接着部には、axolemmal ridge と呼ばれている梯子状の配列を示す電子密度大な斑点が認められる(図1)。Schwann 細胞は髄鞘の最表層に位置する髄鞘膜が軸索膜に接着した部位より、さらにその細胞の突起が末梢の方へ若干伸びて軸索を被っているが、間もなく軸索は Schwann 細胞の被鞘を脱し、基底膜のみを介して組織間隙に裸出する(写真16)。この裸出した軸索は、0.1~0.6 μ の短い距離をおいて再び Schwann 細胞の薄い被鞘に被われて LNMJ に向う(写真15, 16)。髄鞘を脱してから神経筋接合部に達するまでの神経線維を、記述の便宜上、終末分枝無髄部と名付けることにする。

終末分枝無髄部を被っている Schwann 細胞の薄い被鞘には、その被鞘から組織間隙に向かって延びている小突起がところどころに見られる(写真15)。この小突起の表面も基底膜によって被われている(写真15, 16)。Schwann 細胞の被鞘の外側には、膠原細線維束および線維細胞を含むかなり広い組織腔が存在し、この組織腔は内外両面に基底膜を備えた perineurial cell の菲薄な鞘によって囲まれている(写真15)。この perineurial cell によって取囲まれた膠原細線維を豊富に含む間隙は、しばしば Key & Retzius 氏神経内膜鞘(正確には誤りであるが Henle 氏鞘とも呼ばれている)に相当する。⁴⁸⁾⁴⁹⁾ この鞘の外周を構成している perineurial cell は LNMJ の近傍で消失している(写真15, 図1)。従って LNMJ は、

従来 bell mouth of Henle とも呼ばれていたような閉鎖的な鞘で覆われているのではなく⁵⁰⁾、裾の開いた鞘で不完全に覆われているに過ぎない。perineurial cell にはピノサイトーシス小胞が豊富に見られるほか、少数の小型の mito. などが認められる(写真16)。

髄鞘を脱する前の有髄神経線維の微細構造は、その構成成分である軸索、髄鞘、Schwann 細胞のいずれも、哺乳類一般の末梢神経のそれと同様である(写真17)^{47)51)~57)}。髄鞘を脱する前の有髄神経の分岐は極めて稀で、今回の観察では1例だけ三叉分岐の像を認めた(写真17)。この分岐部では、1本の神経線維が3本の分枝とそれぞれ Ranvier 氏絞輪を形成している。

有髄神経線維の軸索内には、神経線維の縦方向に走る径約100Åの n.f. および径200~400Åの n.t. および細長い mito. が存在している(写真17)。終末分枝が髄鞘を脱する部位では、軸索内の n.t. はかなり迂曲した走行をとり、同時に n.t. に小胞状腫大像が多数認められるようになる(写真16)。この小胞状腫大の直径は約500Åで、それらが数個数珠状に連なっている像も少なからず認められる。また n.t. の走路延長線上に、径約500Åの小胞が数個列をなして分布している像にもしばしば接した(写真16)。この小胞は、その大きさ、形とも終末軸索で見られた無顆粒性 s.v. に酷似している。同様の小胞は n.t. の延長線上のみならず終末分枝無髄部の軸索内、特にその周縁部にかなりの量認められる(写真16)。

2) 筋線維の微細構造

SIF-sm の mito. は小型で、その量が少ない。大部分の mito. は球形または楕円形を呈し、その短径は0.2~0.7 μ を示し、0.4 μ 前後のものが多く、その長径は0.3~3 μ で、1.2 μ 前後のものが多い。mito. は筋原線維間で主にI帯に分布し、Z盤を挟んで2個が対をなして位置している場合が多い(写真11, 30)。1個の筋節の長さを越える細長い mito. も少数認められる(写真11)。時には、数個の mito. が縦に連続配列をとっている像も見られる(写真30)。横断切片で見ると、mito. は孤立または2~3個集合して分布し、筋線維全体としては、ほぼ均等に分散している(写真12)。LNMJ の終板形質に密集している mito. は、その大部分のものが、筋原線維間に分布している mito. に比して、その短径が3倍以上で楕円形を呈している(写真11, 12)。終板形質以外の部では、筋鞘下における mito. の集積は不著明である(写真12、

30).

筋形質網 (sarcoplasmic reticulum, 以下「s.r.」と略記) はI帯, A帯のいずれにもよく発達し, 隣接筋原線維を明確に区切り, 筋線維全体として, いわゆる Fibrillenstruktur (Krüger)^{(50)~(60)} の像を呈している (写真11, 30). 筋線維の縦方向に走る s.r. と横方向に走る横管系 (T-system)⁽⁴⁴⁾ で形成される triad は, 豊富でA帯とI帯の境界部で筋原線維間に規則的に分布している (写真11).

Z盤は, その幅が約600Åで1本の筋原線維内では直線状の走行を示し, また各筋原線維内のZ盤の位置もほぼ一定で, 筋線維全体としてほぼ直線状の配列をしている (写真11, 30). H帯は不鮮明ながら, その存在が認められるが, M線は認められなかった (写真11, 30).

グリコーゲン顆粒は径250~400Åの電子密度大な顆粒として認められるが, その量は乏しく, 主にI帯の筋原線維間に少量散在しているに過ぎない. 脂肪滴は, 今回の観察では, この型の筋線維中に見出すことはできなかった. 核は細長い卵形で, 筋線維の周縁に長軸を縦にして位置している. 筋線維中央部横断切片

で稀に中心核が認められた. 筋細胞表面に密接して存在し, 細胞質の少ない衛星細胞 (satellite cell)⁽⁸¹⁾ は, 今回の観察では SIF-sm に見出すことはできなかった.

3. ミトコンドリアの多い単一支配型筋線維 (SIF-lm) とその神経終末 (LNMJ)

1) 大型神経筋接合部と支配神経線維の微細構造
上直筋中央部の小径筋線維領域で LNMJ を検すると, この部で見出されたすべての LNMJ は, mito. の多い筋線維上に終っていることが明らかになった (写真18~20). SIF-lm の LNMJ は, 前述の SIF-sm のそれに類似はしているが, 若干の差異が認められる. すなわち SIF-sm の LNMJ に比して, SIF-lm のものは, Doyère 氏丘の発達は悪く, sarcolemmal trough も浅く, 一般に不著明である (写真19). 一方終末軸索の分布は SIF-sm の LNMJ に比して, 広範囲に及び, 筋線維の横断面で, その外周の1/2以上を占めている (写真20). 縦断切片でも, 筋線維の両側に終末軸索が位置している像にしばしば接した (写真19). この所見は, 外眼筋の神経筋接合部に

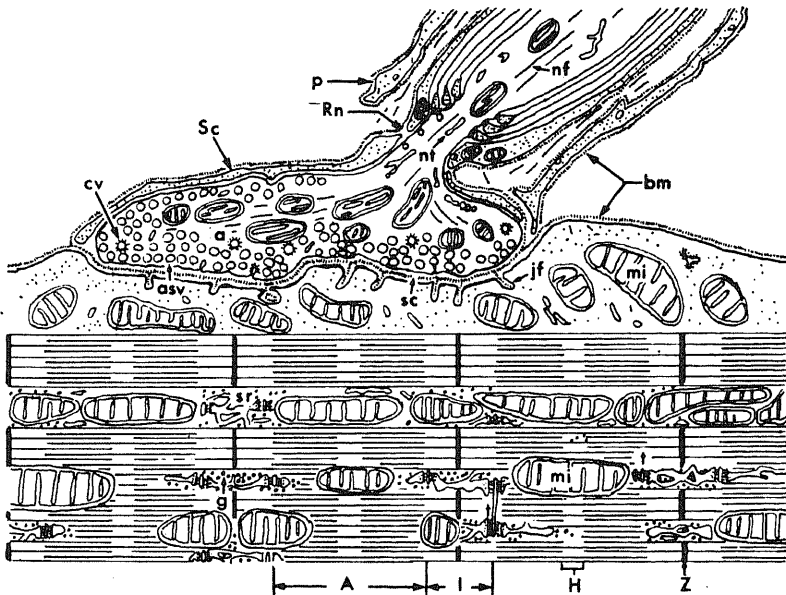


図2 マウス外眼筋のミトコンドリアの多い単一支配型筋線維 (SIF-lm) と大型神経筋接合部の微細構造を示す模式図

A: A帯, a: 終末軸索, asv: 無顆粒性シナプス小胞, bm: 基底膜, cv: coated vesicle, g: グリコーゲン顆粒, H: H帯, I: I帯, jf: 接合襞, mi: ミトコンドリア, nf: 神経細線維, nt: 神経細管, p: perineurial cell, Rn: Ranvier 氏絞輪, Sc: Schwann 細胞, sc: シナプス間隙, sr: 筋形質網, t: triad, Z: Z盤。

についての光顕検索から SIF-lm の LNMJ は SIF-sm のそれに比して終末軸索の分布範囲が広いとの Salpeter⁶²⁾ や中村¹⁰⁾ の報告に一致する。終末軸索は終末分枝無髄部より腫大しているが、SIF-sm の場合ほど著明でない(図1, 2)。終末軸索内には、SIF-sm の LNMJ と同様、多数の径約500Åの無顆粒性 s.v., 少数の無顆粒性 e.v., 主に終末軸索の中央部に位置する多数の mito. が認められる(写真18)。しかし大顆粒性小胞は認められなかった。また n.f. や n.t. も終末軸索内に認められるが、SIF-sm の場合に比してはるかに少ない。終末軸索のシナプス前膜に、ところどころ斑点状に電子密度の増大と肥厚を示す部位が認められ、この部に s.v. が集中している(写真18)。

シナプス間隙は SIF-sm と同様に幅約500Åでその間に基底膜様構造が介在している。接合壁の発達は一般的に SIF-sm の場合より劣っている。また接合壁の分布はかなり不均一で、比較的密な部と疎な部が認められる(写真20)。終板形質に大型の mito. が集積していることは SIF-sm の場合と同様であるが、SIF-sm の LNMJ に比して終板形質の量が少なく、核の出現頻度も少ない。その他シナプス間隙の幅や、この間隙に介在する基底膜様構造、シナプス後膜における電子密度の増大と膜の肥厚については、SIF-sm の LNMJ のそれとで差異を認めなかった。

SIF-lm の LNMJ を形成する終末軸索は、SIF-sm のものよりやや径の細い有髄線維に由来し、この有髄線維は LNMJ の近傍で、前述のように Ranvier 氏絞輪の一侧を欠いた形で髄鞘を脱する(写真20, 21)。髄鞘を脱してから LNMJ に到るまでの終末分枝無髄部の距離は SIF-sm のそれに比して短い(写真21)。終末分枝の外側の神経内膜鞘を境している薄い perineural cell は、SIF-sm の場合と同様に LNMJ に達する手前で終わっている(写真21)。

2) 筋線維の微細構造

SIF-lm に分布する mito. は、SIF-sm のそれに比して大型で、主に楕円形あるいは桿状を呈し、その短径は0.2~1.2μで0.8μ前後のものが多く、その長径は0.5~4μまで種々のものがあるが、1.5μ前後のものが多く(写真19, 30)。この型の筋線維内の mito. は、SIF-sm および後述の MIF のそれに比して、短径で約2倍大きいものが大半を占めるため、mito. の大きさは筋線維型同定の有力な指標の一つとなり得る。mito. は筋原線維間で A-I 両帯に分布し、筋線維の横断面では孤立または2~3個密接して散在し、

縦断面では、数個縦方向の連鎖状配列をとる傾向がある(写真20, 30)。時には mito. が十数個の筋節にわたる長い連鎖状配列を呈している像に接した(写真30)。またこの型の筋線維の mito. の分布についての著しい特徴の一つは、終板形質のみならず、筋線維の全長にわたって筋鞘下筋形質に mito. の集積像が見られることである(写真19, 20)。このことと、光顕所見でこの型の筋線維の筋鞘下に t.b. 可染性顆粒の集積像を認めたことを対比すると、t.b. 可染性顆粒は mito. に該当することが確実に云えよう。

s.r. は I 帯ではよく発達しているが、A 帯ではその発達が劣っている(写真18, 20)。隣接筋原線維は I 帯ではよく区切られ、いわゆる Fibrillenstruktur の像を呈しているが、A 帯では隣接筋原線維間の区切りは不明確で、いわゆる Felderstruktur (Krüger⁵⁸⁾⁻⁶⁰⁾ の像を呈している(写真18, 20)。triad は SIF-sm ほど規則的には分布していないが、A-I 両帯の境界部にかなりよく発達している(写真18)。

Z 盤は、その幅が SIF-sm のそれよりやや広く約750Åで、1本の筋原線維内では直線状の走行を示し、また各筋原線維内の Z 盤の位置も概ね同じ高さにあり、筋線維全体としては直線状の配列をしている(写真18)。しかし SIF-sm の Z 盤の走行に比して、SIF-lm の Z 盤の筋線維全体としての走行にはやや乱れが認められ、特に筋の両端部のものでは乱れが著しい(写真18, 30)。H 帯は不鮮明ながら認められるが、M 線は認められなかった(写真18)。

グリコーゲン顆粒は3種の筋線維型のなかで、この型の筋線維にもっとも豊富に認められ、筋原線維間のみならず筋原線維内にも分布し、特に I 帯の s.r. の周囲に集積する傾向が見られる(写真18)。脂肪滴は極めて稀に I 帯において、電子密度中等度の均質な内容をもつ球形の顆粒として認められた。核は大部分が筋線維の周縁に位置しているが、中心核も時折見られ、特に筋線維の両端部に多い。写真22で見られるように、筋線維の外側に、基底膜を介さず約200Åの間隙をもって密接している細胞を稀に認めた。この細胞は、筋細胞の浅い凹みに嵌り込み、その組織間隙に面する外表面は、筋線維表面を包む基底膜によって連続的に被われている。この細胞は細胞質が乏しく、その存在部位や基底膜を介さず筋線維に接していることから、衛星細胞 (satellite cell) に相当すると考えられる⁶¹⁾。この細胞の一部が細い茎によって筋細胞と交通している像が1か所で見られた(写真22)。その交通部位は筋細胞の Z 盤の高さに相当している。

4. 多重支配型筋線維 (MIF) とその神経終末 (SNMJ)

1) 小型神経筋接合部と支配神経線維の微細構造

前記のように、MIF の同定のために上直筋の両端1/3の部で、SNMJ を電顕下で探索した。縦断切片で筋線維の表面を丹念に観察して行くと、写真24のように、径約500Åの無顆粒性 s.v. が充満した軸索腫大部が時折見出される。この軸索腫大部の筋線維に面する表面は Schwann 細胞の被鞘を欠き、軸索が筋細胞膜と約650Åの間隙を隔て、密に接している (写真23~25)。この部は、その微細構造と存在部位から、中村が光顕検索で明らかにした小型神経筋接合部 (SNMJ) に相当すると考えられる¹⁰⁾。この SNMJ は筋線維の縦断像で数μの間隔をおいて、1本の筋線維上に2個並んで見られる場合も少なかった (写真25)。中村は光顕検索で、1本の MIF 上に SNMJ が数個密集している像を報告しているが¹⁰⁾、著者の電顕所見 (写真23~25) は、そのような部の一断面を示しているものと推定される。終末軸索内には上記の無顆粒性 s.v. が密集しているほか、時折径約500Åの電子密度大な芯を有する径約1000Åの大顆粒性小胞、coated vesicle、および無顆粒性 e.v. が散在性に認められることは SIF-sm の LNMJ におけると同様であった (写真23, 24)。以上のほか、中に電子密度大な芯を有し、短径約1000Å、長径約2000Åの細長い桿状の小胞が稀に認められた (写真24)。このものは、今回の観察では LNMJ には認められなかった。

終末軸索の中央部および外表層に近い側の軸索形質中に mito. の集積が見られる (写真23~25)。また SIF-sm の LNMJ で見られるような、二重の限界膜で囲まれ、中に無顆粒性 s.v. を含む m.b.c. も時折観察された (写真23)。n.f. および n.t. は LNMJ の場合と異なり、SNMJ の終末軸索内には、ほとんど見当らなかった。シナプス前膜は LNMJ と同様に、軸索膜の小陥入による凹凸が認められる (写真24)。終末軸索の組織間隙に面する外面は、LNMJ と同様薄い Schwann 細胞の被鞘によって被われ、その外側は膠原線維を含む組織間隙になっているが、perineural cell による鞘は認められなかった (写真25)。

シナプス間隙は約650Åで LNMJ のそれより幾分広い。シナプス間隙には LNMJ と同様に、一層の基底膜様構造が介在し、この構造は Schwann 細胞および筋細胞膜表面の基底膜と連続している (写真24, 26)。シナプス後膜は、ところどころで深さ0.1~0.7μの不規則な陥凹を示している (写真23~26)。この陥

凹はU字型を示すものもあるが、一般的に入り口が狭く底の方が広がった壺状を呈するものが多い (写真23, 25)。基底膜様構造は、この陥凹の内腔面も被っている (写真24)。終末軸索に面するシナプス後膜には、LNMJ におけると同様ところどころで膜の肥厚と電子密度の増大が認められるほか (写真23, 24, 26)、同様の膜の肥厚と電子密度の増大は、陥凹部の入口に近い上部1/3の部にも認められる (写真23)。このようなシナプス後膜の陥凹は、その数が少いことと配列が不規則である点を除いて、その微細構造は、通常の運動終板で見られる接合膜のそれと基本的に一致している。このことから SNMJ のシナプス後膜の陥凹は、発達の不十分な接合膜と考えられる。

SNMJ のシナプス後膜下の筋形質の量は、LNMJ のそれに比して、はるかに乏しい (写真23~26)。この部には、少数の小型の mito., グリコーゲン顆粒が見られるが、場所によってはほとんど筋形質がなく、筋細胞膜下に直接して筋原線維が存在する像が認められる (写真26)。また、この部における核の出現頻度も LNMJ のそれに比してはるかに少ない (写真25)。この SNMJ には、通常の運動終板に見られるような筋表面の隆起 (Doyère 氏丘) も、終末軸索の嵌り込む凹み (sarcolemmal trough) も見られなかった。

LNMJ の場合と異なり、SNMJ を支配する神経線維は、終末軸索の近くで髄鞘を脱する像には接しなかった。今回の観察では、SNMJ のみ分布する上直筋の両端1/3の部では、神経線維は、ほとんどすべてのものが無髄で、極めて稀に径1~2μの小径有髄線維が認められたに過ぎない (写真27)。このことは、中村が光顕検索から、上直筋の両端1/3の部には、極く少数の小径有髄線維のほかはすべて無髄線維であると報じているが¹⁰⁾、その所見に一致している。上直筋の両端1/3の部では、写真27に見られるように、筋線維間の結合組織内を走る無髄神経の束がしばしば認められる。横断像で見ると、1本の軸索が、1個の Schwann 細胞に包まれている場合と、数本の軸索が1個の Schwann 細胞に包み込まれ、いわゆる Schwann unit を形成している場合が見られる (写真27)。この無髄神経束の軸索内には、時折中に電子密度大な芯を有する径約1300Åの大顆粒性小胞が認められた (写真27)。筋の両端1/3の部を走る無髄神経束は、その外側に perineural cell の被鞘を欠いている (写真27)。

上直筋中央部で、停止端1/3に近い部分で、写真28のように、小径有髄線維が Ranvier 氏絞輪の一侧

を欠いた状態で無髄神経に移行する像を見出した。SNMJが無髄神経によって支配されているのか、あるいは有髄神経によって支配されているのかについて、論議の的の一つであったが、最近中村は連続切片の光顕検索からSNMJは小径有髄神経に由来する無髄線維によって多重支配をされており、この小径有髄線維はその髄鞘をSNMJに達するはるかに手前の筋中央部で失うことを明らかにしている¹⁰⁾。著者の得た電顕像は、中村が光顕で示した小径有髄線維の無髄線維への移行部に相当すると考えられる。

2) 筋線維の微細構造

MIFの微細構造上の主な特徴は、分布するmito.が小さく、かつその量も少ないこと、s.r.の発達不良なこと、Z盤の幅が厚く、その配列に乱れがあることである。

mito.の大部分は、楕円形または球形で、その短径は 0.5μ またはそれ以下で、長径は 1.2μ 前後のものが多く、主にI帯の筋原線維間に分布している(写真23, 25)。時には長径が約 2μ に及ぶ細長い桿状のmito.も認められる。このようなmito.は、しばしば縦方向の連鎖状配列を示している(写真23)。mito.の量は、3種の筋線維型のうち、MIFに最も少ない(写真30)。筋線維の横断像で見ると、mito.はその大部分が孤立して散在し、筋鞘下筋形質における集積像は、ほとんど認められない(写真26, 29)。この像も、光

顕所見におけるt.b.可染性顆粒の分布とmito.の分布が一致していることを示している。

この筋線維のs.r.は3種の筋線維中で最も発達が悪く、I帯では、やや発達しているが、A帯ではその発達が著しく不良である(写真23~26)。筋線維の横断像で見ると、隣接筋原線維の境界は著しく不鮮明で、典型的なFelderstrukturの像を呈し、この像は特にA帯において顕著である(写真26, 29)。triadはA-I両帯の境界部に確かに存在するが、その数は、他の筋線維型のそれに比して著しく少ない(写真23, 24)。

Z盤は前述の両SIFに比して、その幅が約 $1000\text{\AA}$ と厚く、その走行に乱れが認められる(写真23)。Z盤は1本の筋原線維内でジグザグ走行を示すほか、隣接筋原線維間でZ盤の位置が断層状に段違いになっている像が認められる(写真23~25)。H帯は、まれにA帯の中央部に電子密度小な層として、かすかに認められる場合があるが(写真24)、一般的にはその識別は困難であった。M線は、今回の検索では認めることができなかった。

グリコーゲン顆粒の量は、SIF-lmとSIF-smのほぼ中間の量で、主にI帯のs.r.の周囲に多いが、A帯の筋原線維間や筋原線維内にも少量認められる(写真24)。脂肪滴と思われるものは、今回の検索では、MIFには認められなかった。核は細長い卵形で大部分のものは、筋の周縁に縦に列んで存在している

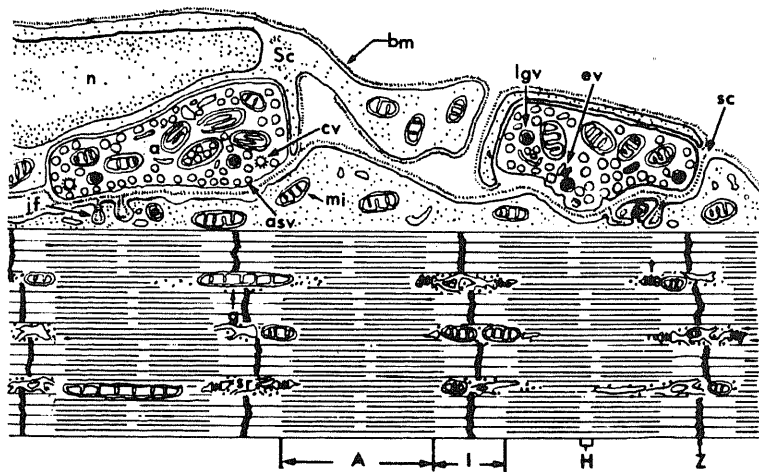


図3 マウス外眼筋の多重支配型筋線維(MIF)と小型神経筋接合部の微細構造を示す模式図

A: A帯, a: 終末軸索, asv: 無顆粒性シナプス小胞, bm: 基底膜, cv: coated vesicle, ev: elongated vesicle, g: グリコーゲン顆粒, H: H帯, I: I帯, lf: 接合襞, lgy: 大顆粒性小胞, mi: ミトコンドリア, n: Schwann細胞の核, Sc: Schwann細胞, sc: シナプス間隙, sr: 筋形質網, t: triad, Z: Z盤。

が、中心核も時折見られ、特に筋線維の両端部に多く見られた。衛星細胞は、MIF にも極めて稀に認められた(写真29)。その微細構造は、SIF-lm で見られたものと基本的に同様である。MIF で今回観察した切片のうちでは、SIF-lm で見られたような衛星細胞と筋細胞との細胞質の交通像には接しなかった。

以上、神経筋接合部の分布と構造ならびに mito. の大きさと分布を主要な指標として、電顕下で同定した3種の筋線維型の神経筋接合部と筋線維の微細構造について述べたが、その構造特徴を Table 1 と図1~3で示した。また上直筋の大径筋線維領域で、3

種の筋線維型が並んでいる像に接したので、写真30に示した。今回の検索の結果、次の3点、すなわち1) mito. の大きさと量と分布、(2) s.r. と triad の発達度合、(3) Z盤の幅と配列、を指標とすれば、3種の筋線維型を電顕下で同定できることが判った。

5. 前脛骨筋の神経筋接合部と筋線維の微細構造

前脛骨筋の外表層部の筋線維およびその神経筋接合部は、外眼筋の場合と異なり、その部の個々の筋線維間で微細構造上の差異は、ほとんど見受けられなかった(写真31, 32)。そして、この筋線維および神経筋

Table 1. Structural characteristics of muscle fiber types of mouse extraocular muscle

Types of muscle fiber	Multiply-innervated fiber (MIF)	Singly-innervated fiber with a small amount of mitochondria (SIF-sm)	Singly-innervated fiber with a large amount of mitochondria (SIF-lm)
Innervation pattern	multiply-innervated with several small neuromuscular junction	singly-innervated with a large neuromuscular junction	singly-innervated with a large neuromuscular junction
Width of synaptic cleft of neuromuscular junction	about 650 Å	about 500 Å	about 500 Å
Hill-like elevation of neuromuscular junction (Doyère's eminence)	no	well developed	poorly developed
Sarcolemmal trough	no	well developed	poorly developed
Junctional folds	poorly developed	well developed	fairly developed
Subsarcolemmal sarcoplasm of neuromuscular junction	scarce	abundant	scarce
Amount of mitochondria	sparse	sparse	abundant
Size of mitochondria	small	small	large
Distribution of mitochondria	scattered mainly in I-band	scattered mainly in I-band	distributed in both A and I-band, showing longitudinal chain formation and subsarcolemmal aggregation
Sarcoplasmic reticulum	sparse (especially in A-band)	highly developed	medium (less in A-band)
Triad	sparse, irregular occurrence	numerous, regular occurrence at A/I border	medium number, fairly regular occurrence at A/I border
Separation of myofibrils	poorly separated	well separated	less separation in A-band
Z-disk	wide, zigzag	narrow, very straight	less wide, straight
M-disk	no	no	no

接合部の構造は、外眼筋の3種の筋線維型のうち、SIF-sm に最も似ている。

神経筋接合部の筋細胞表面は隆起し、Doyère 氏丘を形成し、同時に sarcolemmal trough もよく発達し、その部の筋形質も豊富で、そこに mito. の集積と sole-nuclei が常に認められる(写真31, 32)。終末軸索の微細構造は SIF-sm の LNMJ のそれと同様である。接合壁は、外眼筋の SIF-sm の場合(約0.6 μ の深さ)よりも、その深さが平均で約1 μ と深い。

筋線維の mito. は、小型のものが主にI帯に分布し、s.r. はよく発達し、隣接筋原線維を明瞭に区分していることは、SIF-sm と同様である(写真31, 32)。たゞs.r. の量は、SIF-sm のそれに比してやや乏しい。triad がA-I 両帯の境界部附近に規則正しく分布していることと、Z盤の幅が約600Åで直線状配列を示していることは、SIF-sm の場合と同様である(写真31, 32)。しかし、前脛骨筋表層の筋線維は、その微構造上、SIF-sm と幾分異った点が見受けられる。すなわち、この筋線維では、H帯の中央に明瞭なM線が認められるほか、筋原線維間にグリコーゲン顆粒が豊富に存在している(写真31, 32)。

考 按

1. 外眼筋の筋線維型の電顕下での同定

緒言で触れたように、外眼筋の筋線維型の分類は、分類の指標の差異ならびに各分類相互間の関連づけの不徹底などの原因で、光顕オーダーでもかなりの混乱が見られていたが、最近、当教室で神経支配様式と組織化学的特性を同時に検索する方法で、多重支配型筋線維(MIF)、SDH 活性の弱い単一支配型筋線維(SIF-sm)、SDH 活性の強い単一支配型筋線維(SIF-lm)の3種の基本型が外眼筋に存在することを明確にした¹⁰⁾⁶³⁾⁶⁴⁾。今回著者は、この3種の筋線維型を電顕下で同定し、その神経筋接合部と筋線維の超微構造上の特徴を明らかにした。

電顕による外眼筋の筋線維型の研究は Hess¹⁶⁾ の報告以来、多くの報告がなされているが、光顕により分類された筋線維型を電顕下で確実に同定することが必ずしも容易でないことから、研究者間で各筋線維型の超微構造上の特徴について、かなりの相違が見受けられる。特に電顕下での筋線維型の同定に用いられて来た指標のうちで、不適当なものが多いことが今回の検索により判明した。以下、同定に用いられた種々の指標の適否について考察を加えてみた。

外眼筋の電顕下での筋線維型の分類の指標のうちで最も頻繁に用いられて来たものは、筋原線維の配列様式である。この指標は Krüger^{58)~60)} が Susa 液で固定した筋の横断 H-E 染色標本の観察から、筋線維を隣接筋原線維の区切りの明瞭な Fibrillenstruktur と区切りの不明瞭な Felderstruktur に分類できることを提唱してから、外眼筋線維の光顕による分類⁸⁾、さらに電顕による分類^{16)22)23)65)~69)} に広く用いられて来た。この指標は光顕・電顕の対比には確かに便利ではあるが、光顕によって Fibrillenstruktur と Felderstruktur を判別することは必ずしも容易でなく、また標本作製操作によって筋原線維の配列に変化が生ずることや⁷⁰⁾⁷¹⁾、1本の筋線維でもA帯とI帯で筋原線維の配列の異なる筋線維の存在することが指摘されているので³⁵⁾、分類の基準指標として用いることには疑問がある。今回の著者の検索で、SIF-lm はI帯では Fibrillenstruktur、A帯では Felderstruktur を示していることが明らかになった。従って横断切片で断面がA帯であるかI帯であるかによって、この指標のみでは同一筋線維を2種類の筋線維型に分類する危険性がある。

筋線維のM線の有無も筋線維の同定の指標にしばしば用いられている。すなわち多重支配型筋線維(著者の MIF に相当する)はM線を欠き、単一支配型筋線維はM線を有することが、ヒト⁷²⁾、サル⁷³⁾⁷⁴⁾、ウサギ^{75)~77)}、モルモット⁶⁹⁾の外眼筋で報告されている。しかし外眼筋の MIF でもM線が存在することがネコ⁷⁸⁾やラット⁶⁹⁾⁷⁹⁾で報告されており、またヒツジで著者の MIF に相当すると考えられる筋にM線の存在するものとこれを欠くものが示されており⁸⁰⁾、さらに単一支配型筋線維にもM線を欠く筋線維の存在が指摘されている。これらのことからM線の有無を分類の指標に選ぶことは不適当であると考えられる。今回の著者のマウスについての検索では、対照に用いた前脛骨筋ではM線は明瞭に認めることができたが、外眼筋の3種の筋線維型のいずれにおいてもM線は識別できなかった。ところでM線は、筋線維を強く伸展したり⁸¹⁾、イオン強度の低い緩衝液に浸すと⁸²⁾⁸³⁾見えなくなることが知られている。今回の検索で、外眼筋のいずれの筋線維型にもM線が見られなかったことは、このようなM線の不安定性による人工的变化による可能性も考えられるが、同一の操作を施した前脛骨筋にM線が明瞭に認められることから、そのような可能性は少ないと思う。

神経筋接合部の接合壁の発達度も外眼筋の筋線維型の分類によく用いられている。すなわち MIF の

小型神経筋接合部 (SNMJ) の接合壁は一般骨格筋筋線維の大型神経筋接合部 (LNMJ) のそれに比して著しく発達が悪いことが多くの研究者によって報告されている^{22)37)46)62)66)68)69)76)80)84)~86)}。今回の著者の検索でも同様の所見を得ている。一方外眼筋の単一支配型筋線維の接合壁の発達度は、研究者によって見解の相違が見られる。すなわち、一般骨格筋の神経筋接合部のものと同程度によく発達しているとするものと²²⁾⁴⁶⁾⁶⁶⁾⁶⁸⁾⁶⁹⁾⁷⁵⁾⁷⁷⁾⁷⁹⁾⁸⁴⁾、接合壁の発達のよいものと悪いものの2種の神経筋接合部があるとするものの⁶²⁾⁷⁴⁾⁸⁰⁾2説がある。著者の今回の検索では、後者の説を支持する所見を得た。すなわち単一支配型筋線維のうちで、SIF-smの神経筋接合部では接合壁は、前脛骨筋のそれには若干劣るがよく発達し、SIF-lmの場合は、その発達がかなり悪いことを確かめた。ところで、接合壁のよく発達しているSIF-smの場合でも、接合壁は神経筋接合部の全面において必ずしも一様に発達しているとは限らず、また切片の切断方向によっても接合壁の像にかなり変化が見られることから、接合壁の発達度のみから筋線維型を分類することは危険であろう。

大顆粒性小胞がMIFの小型神経筋接合部の終末軸索内に特異的に見られるとの報告がある²²⁾⁶⁹⁾⁸⁴⁾⁸⁷⁾⁸⁸⁾。しかし著者の今回の検索でMIFの小型神経筋接合部の終末軸索のみならず、SIF-smの大型神経筋接合部の終末軸索内でも、大顆粒性小胞の存在を確認したことから、大顆粒性小胞の有無は分類の指標にはできない。

光顕で外眼筋の筋線維型を分類する際に、ChE活性検出法を用いて、1本の筋線維に終る神経筋接合部の数を指標とすれば、SIFとMIFの判別はきわめて容易にできる。しかし電顕観察の際には、超薄切片作製の技術的制約のため、電顕下で調べることで試料の大きさは著しく小さく、そのため神経筋接合部の数を分類の指標に用いることはできない。それで、ChE活性検出法を施した筋線維と実体顕微鏡下で分離し、SIFとMIFを別々に包埋し、その切片を電顕下で調べる試みが幾人かの研究者によってなされている^{16)23)65)75)~77)}。しかし、外眼筋では、個々の筋線維は結合組織の線維お互いに密に結合されており、1本の筋線維を起始から停止まで完全に単離することは、通常の柄針による方法では不可能であることが既に指摘されており¹⁶⁾⁶⁵⁾⁸⁹⁾、今回著者も予備実験として同様の方法を再三試みて見たが、遂に1本の筋線維も完全な形で単離することができなかった。特にMIFは、その径が細く、単離は通常の方法では不可能であろうと判断した。

SIFとMIFを電顕下で識別するための極めて有用な知見の一つは、SIFに終るLNMJは上斜筋以外のすべての外眼筋の中央1/3の部に局限して存在し、MIFに終るSNMJは主に筋の両端1/3に分布していることである。この知見を利用し筋を起始・中央・停止の3部分に分けて検索する方法が幾人かの研究者によって試みられている²²⁾⁴⁶⁾⁶²⁾⁸⁴⁾。著者は今回の検索に、この方法を適用した。電顕下でLNMJあるいはSNMJを見出すためには、相当大量の切片を調べねばならぬ難点はあるが、極めて有用な方法であると考えられる。特に筋の両端1/3の部で神経筋接合部を見出せば、確実にMIFを識別することができる。この方法の欠点は、中央1/3の部で神経筋接合部を見出しても、それがSIF-sm、SIF-lm、MIFのいずれに属するものかすぐには判定できないところにある。この欠点を補うため著者は外眼筋の小径筋線維領域にはSIF-smが存在せず、大径筋線維領域にはSIF-smが豊富に存在するとの知見を利用した。

mitoの筋線維内における量と分布を外眼筋の筋線維型の分類の指標とした研究は少い²⁰⁾⁹⁰⁾。著者の今回の検索で外眼筋の筋線維型の分類にmito.は極めて重要かつ有用な指標であることが判明した。すなわち光顕での筋線維型の組織化学的分類の重要な指標となっているSDH活性とmito.の量が平行関係にあることが明確となっていること¹⁰⁾³⁶⁾、また電顕観察用に包埋した材料の厚い切片にt.b.染色を施し70% ethanolで分別すると筋線維内にt.b.可染性顆粒が鮮明に検出され、その顆粒がmito.相当にすることが今回の検索で明確になったことから、光顕・電顕の対比の指標として最も重要なものと考えられる。このような有用な指標がこれまで用いられなかった理由は、神経支配様式による筋線維型の分類とmito.の量との相関がごく最近まで明らかにされていなかったことによると考えられる。同時に、この相関が不明確であったために、電顕による筋線維型の分類に大きな混乱を来していた。今回著者は、所見の項で述べたように、神経支配様式とmito.を基本的な指標として検索し、MIFとSIF-smには小型のmito.が少量存在し、SIF-lmには大型のmito.が大量に存在し、筋鞘下集積像も著しいことを確かめた。著者の所見に反しMIFにmito.が豊富に存在するとの報告がある¹⁶⁾²³⁾⁷⁷⁾。これらの報告は、光顕下でMIFを単離し、それから電顕試料を作製し、電顕下で観察された筋線維を無条件にMIFとしている。前述のようにMIFの単離は極めて困難なため、単離の際に付着してきたSIF-lmをMIFと見違ったために

MIF に mito. が多いとの結論がでたものと考えられる。一方 SIF の mito. の量については、それが多いとするもの、少ないとするもの、多いものと少ないものがあるとするものの3説が対立している。今回の検索で SIF に mito. の豊富な SIF-lm と mito. の少ない SIF-sm の2種の筋線維があり、両線維は mito. の量のみならず神経筋接合部ならびに筋線維の超微構造に種々の差異があることが判明した。SIF に mito. が多いとした研究者は、多分 SIF-lm の多い小径筋線維領域の検索から、また mito. が少ないとした研究者は SIF-sm の多い大径筋線維領域の検索から結論したものと推測される。このように mito. は分類の指標として有用なものであるが、Kimura⁷⁹⁾ も指摘しているように mito. の少ない SIF-sm と MIF の判別は mito. のみの指標では困難である。しかし s.r. の発達度が両者で著しく異なっていることを参考にすれば、その判別は容易である。

s.r. 発達度も電顕下で筋線維型を分類する際の極めて重要な指標であることが今回の検索によって明らかになった。すなわち SIF-sm では A・I 両帯にわたって s.r. はよく発達し、SIF-lm では、s.r. は I 帯によく発達し A 帯には発達不良で、MIF では s.r. の発達が3種の筋線維中で最も悪く、I 帯では幾分認められるが、A 帯ではほとんど認められない。このことから、縦断像では、s.r. の発達度のみを指標に選んでも3種の筋線維型の分類は可能である。しかし横断像では I 帯については SIF-sm と SIF-lm の判別、A 帯については SIF-lm と MIF と判別が困難である。

今回電顕下での筋線維型の同定に神経筋接合部の分布を重要な指標とし、神経支配様式と筋線維の超微構造上の特徴の相関を明らかにした。その結果、神経筋接合部が電顕下に見出されなくても、筋線維内の mito. の形と分布、s.r. の発達度の2つを指標に選べば、縦断・横断を問わず電顕下で3種の筋線維型を容易に分類できることが判った。まず大型の mito. が豊富にあれば SLM-lm と同定でき、小型の mito. が少量であって s.r. がよく発達していれば SIF-sm, s.r. の発達が悪ければ MIF と同定できる。この2種の指標のほか triad の発達度および Z 盤の幅と配列も同定の際に参考にすることができる。

triad の発達度は s.r. の発達度と平行関係にあることが判った。triad の位置はいずれの筋線維においても A-I 両帯の境界部附近にあり、両生類骨格筋で報告されているような Z 盤の高さに位置するものは見

られなかった⁹¹⁾。MIF には triad は存在しないとの報告が初期の研究のなかになりに見受けられるが⁸⁶⁾⁷³⁾⁹²⁾⁹³⁾、著者の検索では、triad の数は少ないが MIF に存在することを確認した。このことは glutaraldehyde と OsO₄ の二重固定を用いた最近の研究者の報告に一致する⁴⁶⁾⁶²⁾⁶⁴⁾⁶⁷⁾⁷²⁾⁷⁵⁾⁷⁶⁾。

Z 盤の幅と配列が SIF と MIF で差異が認められることが最初に両生類骨格筋で注目されて以来⁹²⁾⁹⁴⁾⁹⁶⁾、外眼筋の分類の指標にもしばしば用いられている。Z 盤の幅が MIF では厚いことがすでに多くの研究者によって指摘されている²⁰⁾⁶²⁾⁶⁴⁾⁷²⁾⁷⁷⁾⁷⁹⁾⁹⁷⁾。今回の検索で Z 盤の幅は MIF で約 1000 Å と最も厚く、次いで SIF-lm では約 750 Å、SIF-sm では最も薄く約 600 Å であった。この結果から Z 盤の厚さは少くとも縦断像での MIF の同定の指標に用いられることが明らかになった。また Z 盤の個々の筋原線維内の走行ならびに筋原線維相互間の配列についても SIF では直線状で MIF では筋原線維内ではジグザグ走行を示し隣接筋原線維間で Z 盤の高さにずれが認められることが多くの研究者によって報告されている¹⁶⁾⁵⁴⁾⁶⁹⁾⁷²⁾⁷³⁾⁷⁵⁾⁷⁶⁾⁷⁹⁾⁹⁰⁾。今回の検索でもほぼ同様の所見を得ているが、SIF のうち SIF-lm では、Z 盤の走行と配列に幾分乱れが認められ、特に筋の両端部では、その乱れが著しかった。従って Z 盤の走行と配列を指標にする時には、この点に注意する必要がある。

2. 各筋線維型の構造特徴とその機能的意義

表1で示したように外眼筋の3種の筋線維型には、それぞれ微細構造上の特徴が見られる。これらの構造特徴と外眼筋の機能との関連について考察を加えてみたい。

外眼筋が一般骨格筋と比較して最も特異的なことは MIF が存在することであろう。哺乳動物では、現在のところ MIF は筋紡錘・中耳の筋・喉頭の筋・食道の筋と外眼筋のほかには見出されていない¹⁰⁾。ここで外眼筋における MIF は筋紡錘の錘内筋ではないかとの疑いがある。ヒト・ヒツジ・ヤギなどの外眼筋には筋紡錘の存在について報告されているが、今回用いたマウスについては、すでに連続切片検索で筋紡錘ならびに筋紡錘の求心性神経終末に相当するものは外眼筋中に存在しないことが明らかにされている¹⁰⁾。今回の著者の光顕ならびに電顕検索でも筋紡錘に相当すると考えられる構造は見られなかった。筋紡錘でないとすると外眼筋の MIF はどのような機能を有しているかが問題となる。ここで興味のあることは Peachey ら⁹²⁾ のカエルの腸腓骨筋 (M. iliofibulari-

s) についての実験報告である。彼等はこの筋の中で電気刺激を加えると緩徐な収縮をする筋線維を単離して電顕観察をしている。彼等の示した電顕像は、今回著者の観察した MIF の超微構造に酷似している。一方 MIF を欠く眼球牽引筋と上眼瞼挙筋以外の外眼筋には緩徐な持続性収縮をする筋の存在が、電気生理学的²³⁾⁹⁸⁾⁹⁹⁾ならびに脱分極性筋弛緩剤を用いた薬理学的実験から明らかにされている^{23)98)100)~108)}。これらの報告を参酌すると、外眼筋に見られる MIF は緩徐な持続性収縮に関与すると考えられる。ところで MIF が緩徐な持続性収縮を起す機構については、なお明確になっていない¹⁰⁹⁾。一般骨格筋線維の興奮収縮連関の機構は、現在その主要過程が明らかになっている^{110)~112)}。すなわち興奮が到達した終末軸索から acetylcholine が放出され、これがシナプス後膜を脱分極させて活動電位を生じ、この活動電位が神経筋接合部から筋の両端へ伝播し、その際各筋節で興奮は横管系を通して triad に達すると、この部の s.r. の膨大部 (terminal cisternae) に電位変化をもたらす。それが引き金となって s.r. に集積していた Ca イオンが遊離し、その Ca イオンが筋の収縮を引きおこし、興奮が去ると Ca イオンは再び s.r. に戻り、筋は弛緩するとされている。今回の検索で MIF の s.r. および triad の発達が著しく悪いことが明白になったが、このことが興奮収縮連関を遅らせ緩徐な収縮をおこすものと推測される。同時に s.r. の発達が不良なため、一旦遊離した Ca イオンの s.r. へ復帰が迅速に行なわれないため神経興奮が去っても収縮が持続するのではないかと推測される。

MIF を支配する神経線維は有髄線維であるか¹¹³⁾¹¹⁴⁾、無髄線維であるか⁸⁴⁾⁸⁵⁾、あるいは小径有髄線維に由来する無髄神経であるのか³⁷⁾⁸⁹⁾、この点について長らく意見の対立があったが、最近、中村¹⁰⁾は連続切片の光顕による追跡によって MIF を支配する神経は小径有髄線維に由来し、この神経は SNMJ に到着するかなり手前で髄鞘を脱することを明らかにした。今回の電顕検索においても、SNMJ の近傍には有髄線維は見られず、小径有髄線維は SNMJ からかなり離れた部位で Ranvier 氏絞輪の末梢側を欠いた状態で無髄に移行することを始めて明かにし、中村¹⁰⁾の所見を確認した。MIF が小径有髄線維によって支配されていることは、滑車神経中の小径有髄線維を選択的に刺激すると上斜筋に緩徐な持続性収縮が見られるとの生理学的研究によっても支持されるであろう¹¹⁵⁾。

眼球運動に MIF はどのような役割を演じているかについて、Yamanaka ら¹¹⁶⁾は眼球の静止時に

MIF に分布する神経のみが興奮していることを報じ、Bach-y-Rita¹¹⁷⁾は MIF の収縮力は弱く筋の全収縮力の 1/3 であることを報じている。これらのことから MIF は眼球の移動よりも外眼筋の緊張 (tonus) あるいは視線を固定するのに関与していると推測される。

s.r. と triad の発達度が MIF と対照的によく発達しているのは SIF-sm である。s.r. や triad の発達の良好な筋線維は速い収縮をすることが知られている⁷⁸⁾。Peachey ら⁹²⁾はカエル骨格筋で速い収縮をする筋線維を生理学的に確め、その検した筋線維を単離して電顕観察をしている。彼等の示した電顕像は、今回著者が検した SIF-sm の、s.r., triad, Z 盤の像によく似ている。これらのことから外眼筋の SIF-sm は速い収縮をする筋線維と考えられる。外眼筋は一般骨格筋に比して著しく速い収縮 (収縮時間が長指伸筋の 1/5 以下) をすることが古くから知られている¹⁰¹⁾¹⁰⁴⁾¹¹⁸⁾。このような外眼筋の速い収縮には、SIF-sm が主役を演じていることは推定に難くないが、何故一般骨格筋の速筋 (fast-twitch fiber¹¹⁹⁾) よりも速い収縮をするのか明確ではない。今回対照に選んだ前脛骨筋外表層部の筋線維は典型的な fast-twitch fiber として知られている¹²⁰⁾¹²¹⁾。その筋線維と外眼筋の SIF-sm を比較して見ると、後者の方が筋原線維の径が細く、筋線維全体として筋原線維の量に対する s.r. の量が多い。このことが外眼筋の著しく速い収縮に関与しているのかも知れない。外眼筋の 3 種の筋のうち SIF-sm の LNMJ の接合嚢が最もよく発達している。接合嚢の機能的意義についてはなお明確でないが、最近の薬理学的ならびに組織化学的研究によって acetylcholine receptor や ChE が接合嚢に存在することが明らかになっているので^{122)~124)}、少くともシナプス後膜の興奮伝達に対する作用面積を広げていることは確かであろう。このことは SIF-sm が速い収縮に関与していることと接合嚢がよく発達していることの関連を暗示している。

次に SIF-lm の著明な構造特徴は、大型の mito. が豊富に存在していることがある。この筋線維の存在が外眼筋の筋線維型の分類を紛糾させた原因の一つと考えられる。それは前述のように神経支配様式による単一支配型筋線維に mito. の量はじめ微構造上の特徴の異なる 2 種の筋線維が存在することが明確にされていなかったことによる。例えば著者の SIF-lm に相当すると考えられる筋線維を A 帯の構造がよく似ているところから MIF と見做している報告も見られる¹⁶⁾⁷⁷⁾。SIF-lm の電顕像は、一般骨格筋で、

いわゆる赤筋と呼ばれているヒラメ筋などの筋線維の電顕像によく似ている³⁵⁾¹²⁵。ヒラメ筋は遅い収縮をし、疲労に対する抵抗性を有していることは生理学的に明らかにされている^{118)126)~127)}。このことから SIF-lm は遅い収縮をし疲労に対して抵抗性を有していると推測される。ところで MIF もヒラメ筋のような SIF も共に遅筋 (slow fiber) と呼ばれていることが多く、筋線維の生理学的分類に非常な混乱を来している。Buller¹¹⁹⁾ はこの混乱を避けるために、slow fiber の名称は持続性収縮を示す MIF にのみ限定し、一般骨格筋の遅筋は slow-twitch fiber と呼ぶことを提唱している。著者も今回の研究からこの提案に全面的に賛意を表する。SIF-lm の LNMJ を形成する神経線維はかなり太い有髄神経線維で LNMJ のすぐ近傍まで髄鞘を有している。最近、Goldberg¹³⁰⁾ はネコの外側直筋で大径神経線維で支配される筋線維に速い収縮をするものと、遅い収縮をするものがあることを報告している。支配神経の太さから考えて、彼等の示した2種の筋線維は、著者の SIF-sm と SIF-lm に相当すると考えられる。mito. の多い筋は、いわゆる赤筋に属し、従来遅い収縮をする筋とされて来たが、近年コウモリ喉頭筋やハチドリ飛翔筋のような著しく速い収縮をする筋に mito. が豊富に存在することが明らかになった¹³¹⁾¹³²⁾。このことは、mito. の量が直接に筋の収縮速度に関係していないことを示している。mito. の豊富な筋は、長時間の反復刺激によっても疲労しにくいことが明らかにされているので¹²⁰⁾¹³³⁾、外眼筋が眼球振盪のような長時間にわたる激しい運動によっても疲労しにくいことは¹³⁴⁾、外眼筋に mito. の豊富な SIF-lm が存在することによると考えられる。

今回の検索で外眼筋を構成する3種の筋線維型が、外眼筋中で複雑な構築を示し、かつ各筋線維がお互に結合組織性の線維で密に結合されていることを確めた。このことは、外眼筋の運動は、個々の筋線維の作用のみならず、それらの総合的な作用を考慮する必要性を示唆している。外眼筋が極めて急速な衝動性運動を行うのにもかかわらず、その運動が円滑であることは、外眼筋内の筋線維型の複雑な構築に由来すると想像される。

結 論

マウス外眼筋の神経筋接合部と筋線維型の構造特性を可視光顕微鏡と電子顕微鏡で観察し、次の結果を得た。

1. 外眼筋を構成する筋線維は、可視光顕微鏡で、

その神経支配様式と mitochondria の量により、mitochondria の少い単一支配型筋線維 (SIF-sm)、mitochondria の多い単一支配型筋線維 (SIF-lm) と多重支配型筋線維 (MIF) の3種に分類できる。

2. 3種の筋線維型を神経筋接合部の分布と微細構造、筋線維内の mitochondria の量と分布を主要な指標として電子顕微鏡下で同定した。

3. SIF-sm の構造特徴は、筋形質網と triad がよく発達し、小型の mitochondria が少数、主にI帯に分布し、幅約600ÅのZ盤が直線状配列を示していることである。この筋線維は大径有髄神経線維に由来する1個の大型神経筋接合部を有し、その神経筋接合部の接合膜はよく発達し、筋鞘下筋形質が豊富である。

4. SIF-lm の構造特徴は、大型の mitochondria がA・I両帯に豊富に存在し、しばしば筋鞘下に集積像が認められ、筋形質網がI帯ではよく発達しているがA帯ではその発達が悪く、triad はかなりよく発達し、幅約750ÅのZ盤がほぼ直線状の配列を示していることである。この筋線維は大径有髄神経線維に由来する1個の大型筋接合部を有し、その神経筋接合部の接合膜はその発達がやや劣り、筋鞘下筋形質の量に乏しい。

5. MIF の構造特徴は、筋形質網と triad の発達が悪く、小型の mitochondria が少数、主にI帯に分布し、幅約1000Åの厚いZ盤がジグザグ状配列を示していることである。この筋線維は小径有髄神経線維由来の無髄神経線維に支配されている多数の小型神経筋接合部を有し、その神経筋接合部の接合膜の発達は悪く、筋鞘下筋形質の量に乏しい。

6. 外眼筋の筋線維型の電子顕微鏡下における同定の指標についての吟味と、3種の筋線維型の構造特性と機能の相関についての考察をした。

稿を終るにあたって、本研究に終始御懇篤なる御指導と御校閲を賜った恩師本陣良平教授ならびに研究に当って御指示と御便宜を賜った神経情報研究施設中村俊雄教授に深甚なる謝意を捧げます。

文 献

- 1) 生井 浩：生理学大系VI (勝木編)，476～478頁，東京，医学書院，1967。
- 2) 石川 哲：臨床眼科全書 第6巻 (大塚・鹿野編)，299～300頁，東京，金原出版，1970。
- 3) 本陣良平：人体発生学入門，187頁，東京，朝倉書店，1973。
- 4) Sissons, H. A. : Disorders of Voluntary

- Muscle (Ed. J. Walton). pp. 10, 14, Edinburgh & London, Churchill Livingstone, 1974.
- 5) Voss, H. : Z. Mikrosk. Anat. Forsch., 38, 341 (1935).
- 6) Maeda, R. : Z. Biol., 27, 119 (1890).
- 7) Thulin, I. : C. R. Soc. Biol. (Paris), 76, 490 (1914).
- 8) Siebeck, R. & Krüger, P. : Albecht von Graefes Arch. Klin. Ophthalmol., 156, 637 (1955).
- 9) Nachmias, V. T. & Padykula, H. A. : J. Biophys. Biochem. Cytol., 4, 47 (1958).
- 10) 中村俊雄 : 十全医会誌, 85, 526 (1976).
- 11) Tergast, P. : Arch. Mikros. Anat., 9, 36 (1873).
- 12) Bors, J. : Anat. Anz., 60, 45 (1926).
- 13) Torre, M. : Schweiz. Arch. Neurol. Neurochir. Psychiatr., 72, 362 (1953).
- 14) Retzius, G. : Biol. Untersuch. Neue Folge., 3, 41 (1892).
- 15) Woollard, H. H. : J. Anat., 65, 215 (1931).
- 16) Hess, A. : J. Cell. Comp. Physiol., 58, 63 (1961).
- 17) Kato, T. : Okajimas Folia Anat. Jap., 16, 131 (1938).
- 18) Miller, J. E. : Invest. Ophthalmol., 6, 18 (1967).
- 19) Asmussen, G., Kiessling, A. & Wohlaab, F. : Acta Anat., 79, 526 (1971).
- 20) Mayr, R. : Tissue Cell., 3, 433 (1971).
- 21) Kupfer, C. : J. Physiol., 153, 522 (1960).
- 22) Cheng, K. & Breinin, G. M. : Arch. Ophthalmol., 78, 822 (1965).
- 23) Hess, A. & Pilar, G. : J. Physiol., 169, 780 (1963).
- 24) 秋山一男 : 日眼会誌, 65, 1718 (1961).
- 25) Karnovsky, M. J. : J. Cell Biol., 27, 137 (1965).
- 26) Dalton, A. J. : Anat. Rec., 121, 281 (1955).
- 27) Luft, J. H. : J. Biophys. Biochem. Cytol., 9, 409 (1961).
- 28) 大和一夫 : 十全医会誌, 60, 510 (1958).
- 29) Watson, M. L. : J. Biophys. Biochem. Cytol., 4, 475 (1958).
- 30) 佐藤 泰山 : J. Electron Micros. (Tokyo), 17, 158 (1968).
- 31) Paul, M. H. & Sperlnig, E. : Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 79, 352 (1952).
- 32) Siekevitz, P. & Watson, M. L. : J. Biophys. Biochem. Cytol., 2, 653 (1956).
- 33) Barnett, R. J. & Palade, G. E. : J. Biophys. Biochem. Cytol., 3, 577 (1957).
- 34) Pearse, A. B. E. & Scarpell, D. G. : Exper. Cell Res., (Suppl.) 7, 50 (1959).
- 35) Sedar, A. W., Rosa, C. G. & Tsou, K. -C. : J. Histochem. Cytochem., 10, 506 (1962).
- 36) Shafiq, S. A., Gorycki, M., Goldstone, L. & Milhorat, A. T. : Anat. Rec., 156, 283 (1966).
- 37) 中村俊雄 : 北陸麻醉誌, 3, 21 (1969).
- 38) Couteaux, R. : The Structure and Function of Muscle (Ed. G. H. Bourne), p. 341, - New York & London, Academic Press, 1960.
- 39) 羽岡直樹 : 十全医会誌, 84, 135 (1975).
- 40) Nickel, E., Vogel, A. & Waser, P. G. : Z. Zellforsch., 78, 261 (1967).
- 41) Gray, E. G. & Willis R. A. : Brain Res., 24, 149 (1970).
- 42) Korneliussen, H. : Z. Zellforsch., 130, 28 (1972).
- 43) 本陣良平 : 人体の解剖学, 44頁, 東京, 南山堂, 1972.
- 44) Andersson-Cedergren, E. : J. Ultrastruct. Res., suppl., 1, 5 (1959).
- 45) Birks, R. I., Huxley, H. E. & Katz, B. : J. Physiol., 150, 134 (1960).
- 46) Kaczmariski, F. : Acta Anat., 89, 372 (1974).
- 47) 本陣良平・高橋 暁・西 正美 : 十全医会誌, 67, 462 (1961).
- 48) 本陣良平・平井善昭・井村正人 : 十全医会誌, 59, 1048 (1957).
- 49) Thomas, P. K. : J. Anat., 97, 35 (1963).
- 50) Shantaveerappa, T. R. & Bourne, G. H. : Science, 154, 1464 (1966).
- 51) Honjin, R. : Okajimas Folia Anat. Jap., 27, 179 (1955).
- 52) 本陣良平 : 細胞化学シンボ, 5, 109 (1957).
- 53) Honjin, R. : Okajimas Folia Anat. Jap., 30, 257 (1957).
- 54) 本陣良平 : 生体の科学, 8, 110 (1957).
- 55) 本陣良平 : 総医学, 14, 673 (1957).
- 56) 本陣良平 : 細胞, 2, (3), 2 (1970).

- 57) 本陣良平 : 細胞, 3(6), 2 (1971).
- 58) Krüger, P. : Anat. Anz., 97, 169 (1950).
- 59) Krüger, P. : Experientia, 6, 75 (1950).
- 60) Krüger, P. : Anat. Anz., 104, 193 (1957).
- 61) Mauro, A. : J. Biophys. Biochem. Cytol., 9, 493 (1961).
- 62) Salpeter, M. M., McHenry, F. A. & Feng, H. H. : Anat. Rec., 179, (1974).
- 63) Nakamura, T. & Honjin, R. : Proc. 10th Int. Cong. Anat., Kokyo, 225 (1975).
- 64) 中村俊雄・本陣良平 : 解剖誌, 51, 285 (1976).
- 65) Dietert, S. E. : Invest Ophthalmol., 4, 51 (1965).
- 66) Pilar, G. & Hess, A. : Anat. Rec., 154, 243 (1966).
- 67) 向野和雄 : 日眼会誌, 71, 907 (1967).
- 68) Namba, T., Nakamura, T., Takahashi, A. & Grob, D. : J. Comp. Neurol., 134, 385 (1968).
- 69) 東 一成 : 和歌山医学, 20, 63 (1969).
- 70) Frick, H. : Z. Anat., 117, 485 (1954).
- 71) Dauber, W. : Z. Mikrosk. Anat. Forsch., 88, 857 (1974).
- 72) 生井 浩・向野和雄 : 耳鼻と臨, 14, (補冊1), 12 (1968).
- 73) Cheng, K. & Breinin, G. M. : Invest Ophthalmol., 5, 535 (1966).
- 74) Mayr, R., Stockinger, L. & Zenker, W. : Z. Zellforsch., 75, 434 (1966).
- 75) Cheng-Minoda, K., Davidowitz, J., Liebowitz, A. & Breinin, G. M. : J. Cell Biol., 39, 193 (1968).
- 76) 箕田健生 : 臨眼, 22, 1389 (1968).
- 77) 箕田健生 : 神研の進歩, 19, 829 (1975).
- 78) Hess, A. : Invest. Ophthalmol., 6, 217 (1967).
- 79) Kimura, M. : Wakayama Med. Rep., 13, 111 (1968).
- 80) Harker, D. W. : Invest Ophthalmol., 11, 956 (1972).
- 81) Knappeis, G. G. & Carlsen, F. : J. Cell Biol., 38, 202 (1968).
- 82) Samosudova, N. V. : Proc. 6th internat. Congr. Electron Microscopy, Kyoto, II, 691 (1966).
- 83) Stomer, M. H., Hartshorne, D. J., Mueller, H. & Rice, R. V. : J. Cell Biol., 40, 167 (1969).
- 84) Teräväinen, H. : Z. Zellforsch., 90, 372 (1968).
- 85) Teräväinen, H. & Huikuri, K. : Z. Zellforsch., 102, 466 (1969).
- 86) 中村 俊雄・田中左知子・本陣良平 : 解剖誌, 47, 85 (1972).
- 87) Teräväinen, H. : Z. Zellforsch., 96, 206 (1969).
- 88) Teräväinen, H. & Huikuri, K. : Experientia, 25, 523 (1969).
- 89) Zenker, W. & Anzenbacher, H. : J. Cell. Comp. Physiol., 63, 273 (1964).
- 90) Kaczmariski, F. : Acta Anat., 77, 570 (1970).
- 91) Porter, K. R. : J. Biophys. Biochem. Cytol., 2, Suppl., 163 (1956).
- 92) Peachey, L. D. & Huxley, A. F. : J. Cell Biol., 13, 177 (1962).
- 93) Hess, A. : J. cell Biol., 26, 467 (1965).
- 94) Hess, A. : Amer. J. Anat., 107, 129 (1960).
- 95) 安澄権八郎 : 第16回日本医学会総会学術講演集, I, 640 (1963).
- 96) Page, S. G. : J. Cell Biol., 26, 477 (1965).
- 97) Brandt, D. E. & Lesson, C. R. : Amer. J. Ophthalmol., 62, 478 (1966).
- 98) Bach-y-Rita, P. & Ito, F. : Invest. Ophthalmol., 4, 338 (1965).
- 99) Ozawa, T., Cheng-Minoda, K., Davidowitz, J. & Breinin, G. M. : Doc. Ophthalmol., 26, 192 (1969).
- 100) Duke-Elder, W. S. & Duke-Elder, P. M. : Proc. Roy. Soc. (Biol.), 107, 332 (1931).
- 101) Brown, G. L. & Harvey, A. M. : J. Physiol., 99, 379 (1941).
- 102) Hofmann, H. & Lembeck, F. : Naunyn Schmiedebergs Arch. Pharmacol., 216, 552 (1952).
- 103) Lincoff, H. A., Breinin, G. M. & De Voe, A. G. : Amer. J. Ophthalmol., 42, 440 (1957).
- 104) Bach-y-Rita, P. & Ito, F. : J. Gen. Physiol., 49, 1177 (1966).
- 105) Katz, R. L. & Eakins, K. E. : J. Pharmacol. Exp. Ther., 154, 303 (1966).

- 106) Katz, R. L. & Eakins, K. E. : Invest. - Ophthalmol., 6, 261 (1967).
- 107) Sanghvi, I. S. : Invest. Ophthalmol., 6, 269 (1967).
- 108) Sanghvi, I. S. & Smith, C. M. : J. Pharmacol. Exp. Ther., 167, 351 (1969).
- 109) Eakins, K. E. & Katz, R. : The Control of Eye Movements (Eds. P. Bach-y-Rita, C. C. Collins & J. E. Hyde), P. 243, New York & London, Academic Press, 1971.
- 110) Huxley, A. F. & Taylor, R. E. : J. Physiol., 144, 426 (1958).
- 111) 名取礼二 : 筋肉病学 (里吉・豊倉編), 68~88 頁, 東京, 南江堂, 1973.
- 112) 遠藤 実 : 生物物理, 15, 247 (1975).
- 113) Hines, M. : Amer. J. Anat., 47, 1 (1931).
- 114) Feindel, W., Hinshaw, J. R. & Weddell, G. : J. Anat., 86, 35 (1952).
- 115) Browne, J. S. : J. Physiol., 254, 535 - (1976).
- 116) Yamanaka, Y. & Bach-y-Rita, P. : Exper. Neurol., 20, 143 (1968).
- 117) Bach-y-Rita, P. : The Control of Eye - Movements (Eds. P. Bach-y-Rita, C. C. Collins & J. E. Hyde), P. 25, New York & London, Academic Press, 1971.
- 118) Cooper, S. & Eccles, J. C. : J. Physiol., 69, 377 (1930).
- 119) Buller, A. J. : Disorders of Voluntary Muscle (Ed. J. Walton), P. 22, Edinburgh & London, Churchill Livingstone, 1974.
- 120) Edström, L. & Kugelberg, E. : J. Neurol. Neurourg. Psychiatry., 31, 424 (1968).
- 121) Edström, L. & Kugelberg, E. : Acta Physiol. Scand., 73, 543 (1968).
- 122) Fertuck, H. C. & Salpeter, M. M. : Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 71, 1376 (1974).
- 123) Barrnett, R. J. : J. Biophys. Biochem. Cytol., 10, 247 (1962).
- 124) Teräsväinen, H. : Histochemie., 17, 162 (1969).
- 125) Pellegrino, C. & Franzini, C. : J. Cell - Biol., 17, 327 (1963).
- 126) Eccles, J. C., Eccles, R. M. & Lundberg, A. : J. Physiol., 142, 275 (1958).
- 127) Davanandan, M. S., Eccles, R. M. & Westerman, R. A. : J. Physiol., 178, 359 (1965).
- 128) Henneman, E. & Olson, C. B. : J. Neurophysiol., 28, 581 (1965).
- 129) Close, R. : J. Physiol., 193, 45 (1967).
- 130) Goldberg, S., J. Lennerstrand, G. & Hull, C. D. : Acta Physiol. scand., 96, 58 (1976).
- 131) Revel, J. P. : J. Cell Biol., 12, 571 (1962).
- 132) Lasiewski, R. C., Galey, F. R. & Vasquez, C. : Nature, 206, 404 (1965).
- 133) Burke, R. E., Levine, D. N., Zajac, F. E. III., Tsairis, P. & Engel, W. K. : Science, 174, 709 (1971).
- 134) Lennerstrand, G. : J. Physiol., 236, 43 (1974).

写真説明

Plate I は toluidine blue 染色標本の光顕写真、Plate II ~ Plate VIII は電顕写真でスケールの長さは 1 μ を示す。

Plate I

写真1：上直筋中央部の横断像。

大径筋線維領域 (L) と小径筋線維領域 (S) を示す。
小径筋線維を2, 極小径筋線維を矢印で示してある。

t. b. 染色。 $\times 450$

写真2：上直筋中央部大径筋線維領域の横断像。

大径 (1), 小径 (2), 極小径 (3) の3種の筋線維が見られる。t. b. 可染性顆粒 (矢印) の大きさと分布が筋線維間で異なっていることに注意。

t. b. 染色。 $\times 890$

写真3：上直筋中央部大径筋線維領域の横断像。

大径 (1) と小径 (2) 筋線維が見られる。t. b. 可染性顆粒は、大径筋線維では微細で、筋線維内に均等に分布しているが、小径筋線維では、粗大で筋線維内にかなり不均一に分布し筋鞘下の集積 (矢印) がみられる。

t. b. 染色。 $\times 890$

写真4：上直筋中央部小径筋線維領域の横断像。

小径 (2) と極小径 (3) 筋線維が見られる。t. b. 可染性顆粒は小径筋線維では粗大で筋鞘下の集積を示すが、極小径筋線維では t. b. 可染性顆粒は乏しく、微細な顆粒が不規則な網状配列を示している。矢印は著しく細い線維を示す。

t. b. 染色。 $\times 890$

写真5：上直筋中央部の停止側寄りの部の横断像。

大径筋線維領域 (L) と小径筋線維領域 (S) が結合組織性中隔 (矢印) で区切られている。

t. b. 染色。 $\times 220$

写真6：上直筋中央部大径筋線維領域の縦断像。

大径筋線維 (1), 小径筋線維 (2), 極小径筋線維 (3) がみられ、小径筋線維に t. b. 可染性顆粒の連鎖状配列 (矢印) がみられる。

t. b. 染色。 $\times 890$

写真7：上直筋中央部の起始側寄りの部の縦断像。

大径筋線維領域と小径筋線維領域間を走る神経束を示す。大径有髄神経線維とその径の3/4以下の径を有する小径有髄線維 (矢印) が認められる。

t. b. 染色。 $\times 450$

写真8：上直筋中央部大径筋線維領域の縦断像。

筋線維内に筋線維の通常の核よりかなり大きい卵形の核 (白矢印) が密に存在し、その部の近傍に1本に分れた大径有髄線維 (黒矢印) が認められることから、この部は大型神経筋接合部に相当すると考えられる。

t. b. 染色。 $\times 890$

写真9：上直筋中央部大径筋線維領域の縦断像。

筋線維内に t. b. 可染性顆粒の連鎖状配列が認められる。通常の長楕円形の筋細胞核 (白矢印) に比して大型の卵形の核 (黒矢印) の集積と、その核の周囲に t. b. 可染性顆粒の集積が見られる。この部は大型神経筋接合部に相当すると考えられる。

t. b. 染色。 $\times 890$

写真10：前脛骨筋中央部の外表層の縦断像。

t. b. 可染性顆粒 (矢印) はI帯に規則的に分布している。

t. b. 染色。 $\times 890$

Plate II

写真11：上直筋中央部大径筋線維領域の縦断像。

SIF-sm と大型神経筋接合部を示す。a：終末軸索，m：mitochondria，白矢印：接合膜，黒矢印：triad。

$\times 8,500$

写真12：上直筋中央部大径筋線維領域の横断像。

SIF-sm の横断像と大型神経筋接合部を示す。接合膜 (矢印) は終末軸索 (a) の走行方向に対してほぼ直角方向に位置している。筋線維内の mito. は小型のものがほぼ均等に分布しているが、神経筋接合部の筋形質には大型の mito. (m) の集積像が認められる。n：sole-nucleus。

$\times 6,800$

Plate III

写真13：上斜筋の SIF-sm の大型神経筋接合部。

終末軸索 (a) 内には、多数の無顆粒性 s. v. のほか、少数の coated vesicle (小さい白矢印)、大顆粒性小胞 (大きい白矢印)、無顆粒性の elongated vesicle (黒矢印) が認められる。Sc：Schwann 細胞。

$\times 13,600$

写真14：上斜筋の SIF-sm の大型神経筋接合部。

終末軸索 (a) 内に神経細線維 (左向きの白矢印)、神経細管 (下向きの白矢印)、membrane bound compartment (下向きの黒矢印)、二重膜で構成されている馬蹄形の囊 (上向きの白矢印)、シナプス前膜の軸索内への運河状の侵入像 (左向きの黒矢印) がみられる。斜め上向きの黒矢印はシナプス前膜の肥厚部を示す。

$\times 13,800$

写真15:上斜筋の SIF-sm に終る神経終末分枝および大型神経筋接合部

a:終末軸索, f:線維細胞の突起, n:sole-nucleus, p:perineural cell, 白矢印:Schwann 細胞の突起, 黒矢印:終末分枝の髄鞘を脱する部。

×4,900

写真16:写真15の終末分枝の髄鞘を脱する部の拡大像。終末分枝の髄鞘を脱する部は, Ranvier 氏絞輪の末梢側を欠いた像を示している。軸索内を縦方向に走る神経細管にはとこどころに小胞状腫大(下向き白矢印)が認められ, また神経細管の走路の延長線上に, 径約 500 Å の小胞の連鎖状配列(上向きの白矢印)が見られる。p:perineural cell, Sc:Schwann細胞, 左向き白矢印:ピノサイトーシス小胞, 黒矢印:基底膜。

×11,200

Plate IV

写真17:上斜筋中央部で見られた有髓神経線維の三叉分岐像。

写真右側が中枢側で, 3本の分枝はそれぞれ Ranvier 氏絞輪を形成している。m:mitochondria, 白矢印:神経細管。

×8,000

写真18:上直筋中央部小径線維領域の縦断像で SIF-lm と大型神経筋接合部を示す。

a:終末軸索, 左向き白矢印:elongated vesicle, 左向き白矢印:接合嚢, 上向きの白矢印:シナプス前膜の肥厚部, 黒矢印:triad。

×10,200

写真19:上直筋中央部小径筋線維領域の縦断像で SIF-lm と大型神経筋接合部を示す。終末軸索(a)が筋線維の両側に認められる。mito. の筋鞘下集積像(m)が見られる。

×6,000

Plate V

写真20:上直筋中央部小径筋線維領域の横断像で SIF-lm と大型神経筋接合部を示す。

a:終末軸索, m:筋鞘下の mito. の集積部, 白矢印:終末分枝有髓部(mn)が髄鞘を脱する部位, 黒矢印:接合嚢。

×6,800

写真21:上直筋中央部の起始側寄りの部の大径筋線維領域の縦断像。

a:終末軸索, mn:終末分枝有髓部, p:perineural cell, 白矢印:終末分枝有髓部が髄鞘を脱する部位, 黒矢印:接合嚢。

×6,800

写真22:上直筋停止側の小径筋線維領域の横断像。

SIF-lm と衛星細胞(st)を示す。衛星細胞は筋細胞の浅い凹みに嵌り込み, 基底膜を介さずに筋細胞に密接している。この細胞と筋細胞間に細胞質の交通している部(白矢印)が認められる。黒矢印:基底膜。

×8,500

Plate VI

写真23:上直筋起始側の大径筋線維領域の縦断像。

MIF と小型神経筋接合部を示す。接合嚢(黒矢印)の発達が悪く, s.r. や triad (左向き白矢印)の発達も悪く, Z盤(Z)の幅が厚く, その走行に乱れが見られることに注意, a:終末軸索, Sc:Schwann細胞。下向き矢印:membrane bound compartment

×13,600

写真24:上直筋停止側の縦断切片で見られた MIF と小型神経筋接合部。

a:終末軸索, g:グリコーゲン顆粒, Sc:Schwann細胞, Z:Z盤, 黒矢印:顆粒を含む桿状の小胞, 左向き白矢印:coated vesicle, 上向きの白矢印:triad。

×20,400

Plate VII

写真25:上直筋停止側の縦断切片で見られた MIF と小型神経筋接合部。

終末軸索(a)が約5μの間隔をおいて, 同一筋線維上に小型神経筋接合部を形成している。矢印は接合嚢。

×6,000

写真26:上直筋停止側の横断像。

MIF と小型神経筋接合部を示すmito. (m) は小型のものが少量 MIF 内に分散している。a:終末軸索, 矢印:シナプス間隙に介在する基底膜様構造。

×6,000

写真27:上直筋停止側の横断切片で見られた無髓神経束。無髓神経線維(ax)は, 1本から数本 Schwann 細胞(Sc)に包み込まれている。矢印は軸索内の大顆粒性小胞を示す。

×8,500

写真28:上直筋中央部の縦断像で, 小径有髓線維が無髓線維に移行する部(矢印)を示す。ax:軸索。

×7,000

写真29: 上直筋中央部の横断像。

MIF とそれに密接する衛星細胞 (st) を示す。

×6,800

Plate VIII

写真30: 上直筋中央部停止側寄りの部の大径筋線維領域の縦断像。

写真上から SIF-lm, MIF, SIF-sm と3種の筋線維が見られる。3種の筋線維間で, mito. の大きさと・量・分布, s. r. (矢印) の発達度合, Z盤の幅に差異が見られることに注意。

×5,100

写真31: 前脛骨筋の外表層部の縦断で筋線維と神経筋接合部を示す。外眼筋の SIF-sm およびその神経筋接合部と類似の構造を示しているが, 接合襞 (白矢印) は前脛骨筋の方が発達良好であり, 筋線維のM線 (黒矢印) が明瞭に認められる。a: 終末軸索, n: sole-nucleus.

×4,900

写真32: 前脛骨筋の外表層部の縦断像。

筋線維と神経筋接合部を示す。a: 終末軸索, n: sole-nucleus, t: triad, 白矢印: 接合襞, 黒矢印: M線。

×8,000

Abstract

The structural characteristics of the neuromuscular junctions and the muscle fiber types in the extraocular muscles of the mouse were studied by light and electron microscopy. The results obtained were summarized as follows:

According to the innervation pattern and the amount of mitochondria studied by light microscopy, the muscle fibers in the extraocular muscles could be classified into three types: a singly-innervated fiber with a small amount of mitochondria (SIF-sm), a singly-innervated fiber with a large amount of mitochondria (SIF-lm), and a multiply-innervated fiber (MIF). Under the electron microscope, these three types of muscle fibers could be identified by the following criteria: the distribution and fine structure of neuromuscular junctions, the amount and distribution of mitochondria.

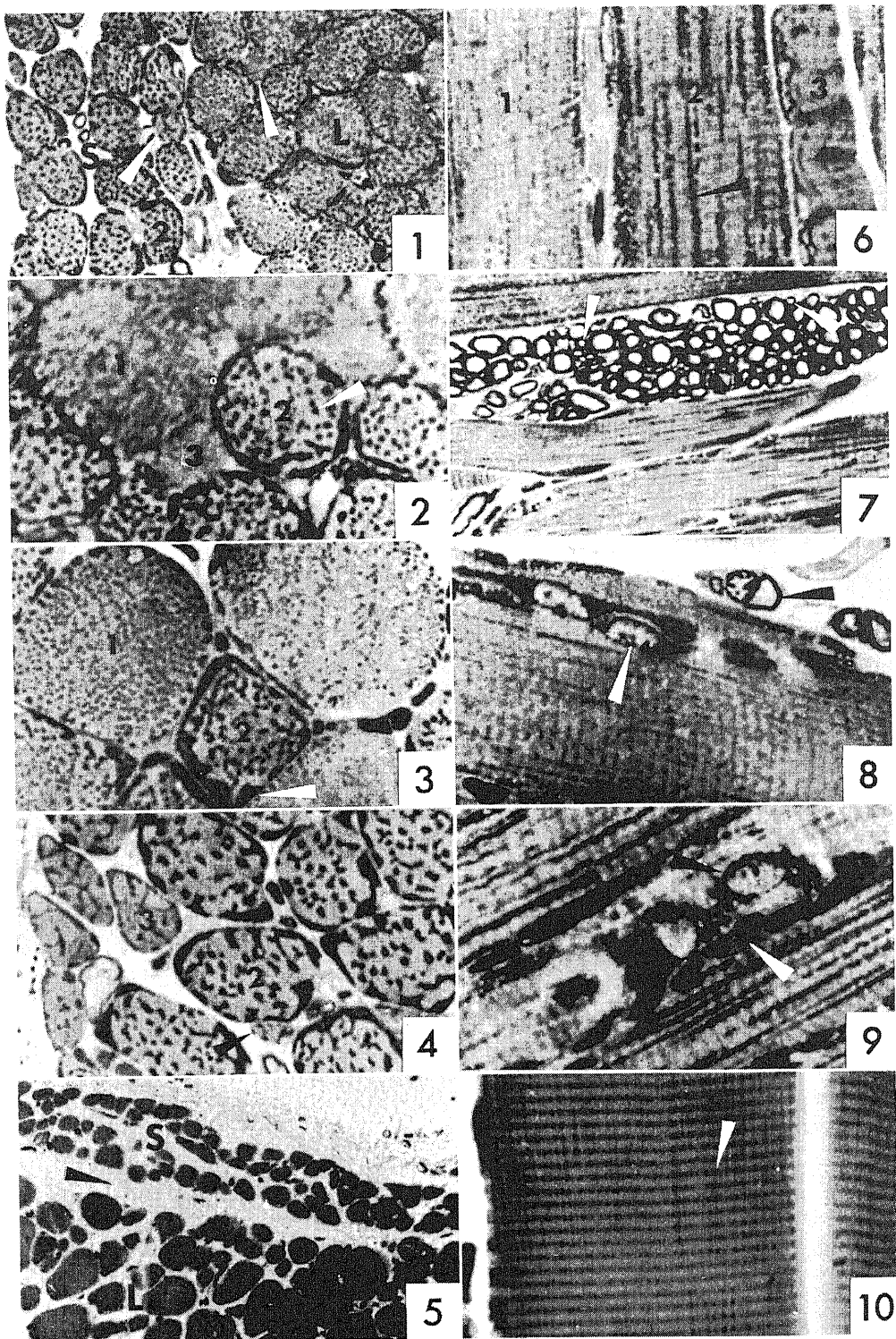
The ultrastructural features of the SIF-sm are characterized by the most highly developed sarcoplasmic reticulum with regularly occurring triads, fewer mitochondria which are smaller in size and are distributed mainly in I band, and a narrow Z disc (about 600 Å in width) which is straight in appearance. A large neuromuscular junction on a SIF-sm is connected to the large myelinated nerve fiber and provided with the well-developed junctional folds and a large amount of subsarcolemmal sarcoplasm.

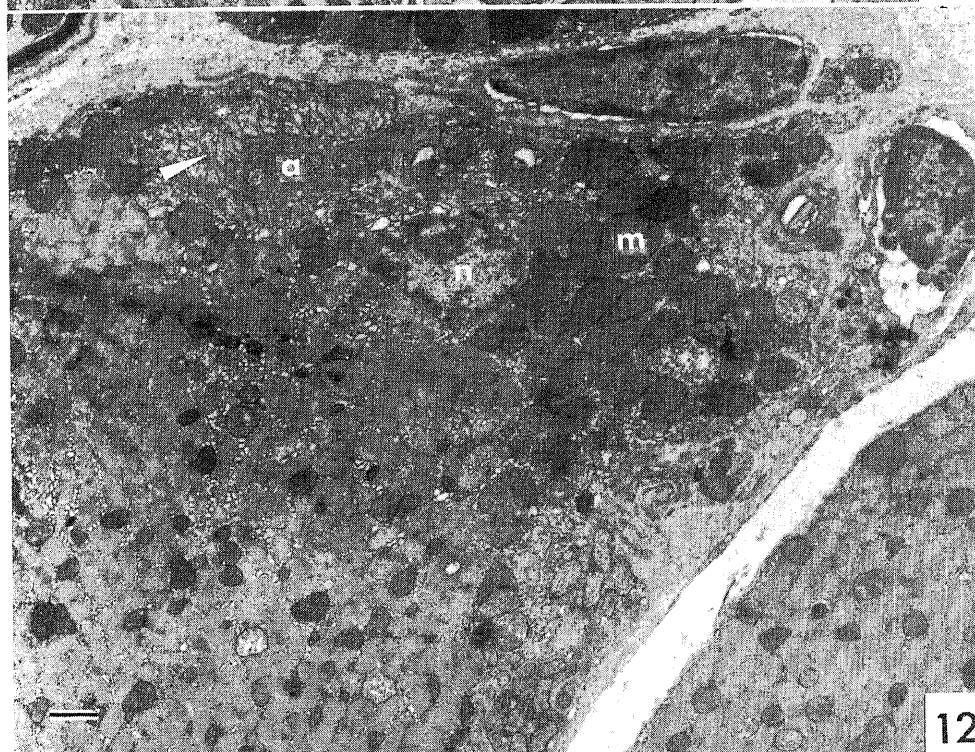
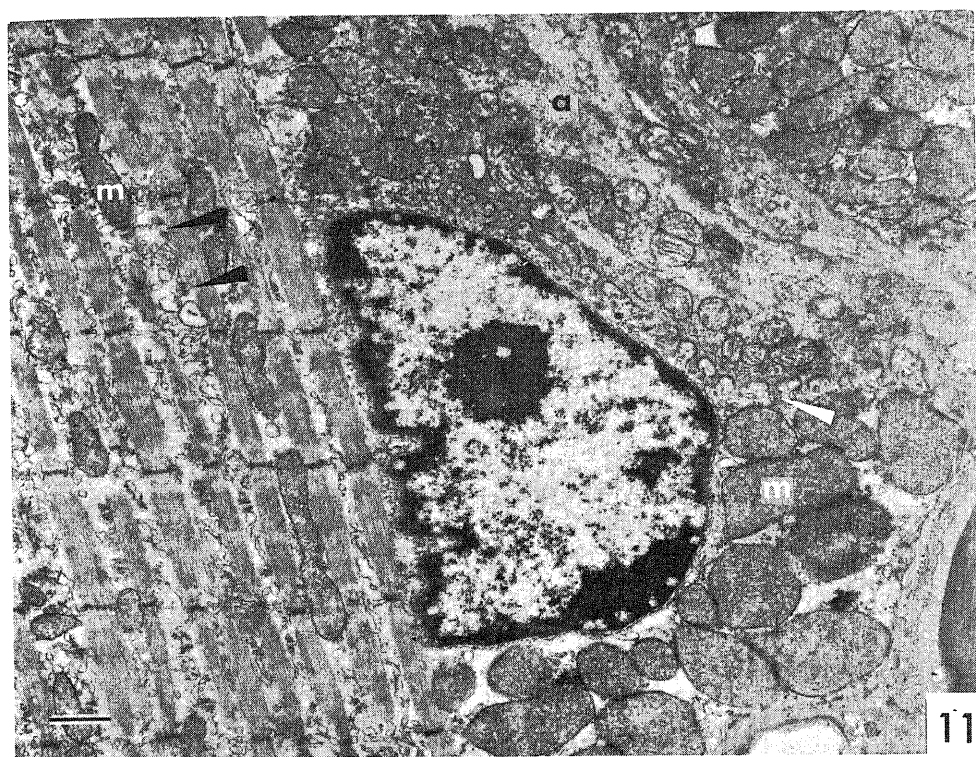
SIF-lm are characterized by a high content of mitochondria which are larger in size and are distributed throughout the sarcomere and frequently form subsarcolemmal aggregation, a relatively small amount of sarcoplasmic reticulum especially in the A band, fairly developed triads, and fairly straight Z disc of about 750 Å in width. A large neuromuscular junction on a SIF-lm is derived from the large myelinated nerve fiber and possesses fairly developed junctional folds and less abundant subsarcolemmal sarcoplasm.

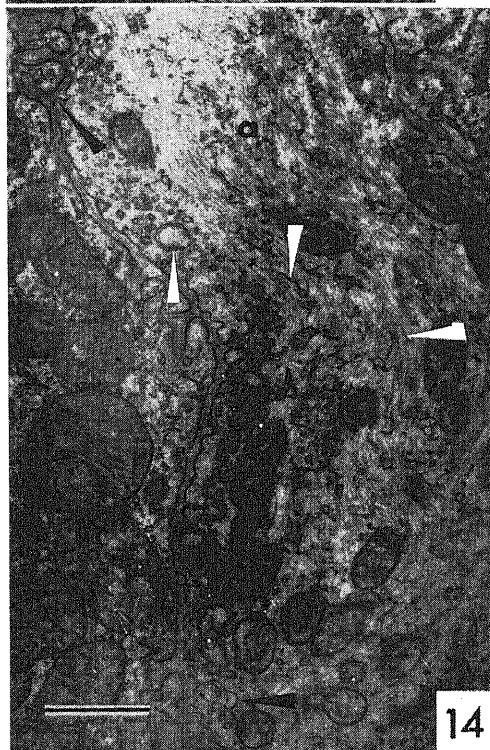
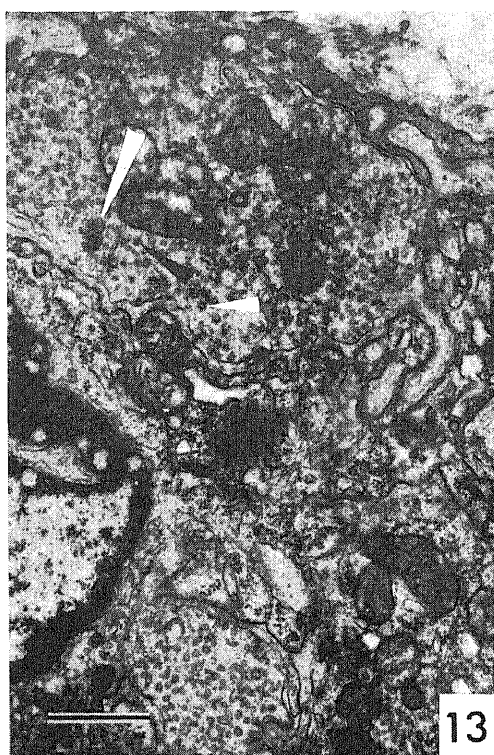
MIF are characterized by poor sarcoplasmic reticulum and triads, few mitochondria which are small in size and are distributed mainly in I band, and wide Z disc (about 1000 Å) having zigzag appearance. The several small neuromuscular junctions on a single MIF are innervated by unmyelinated nerve

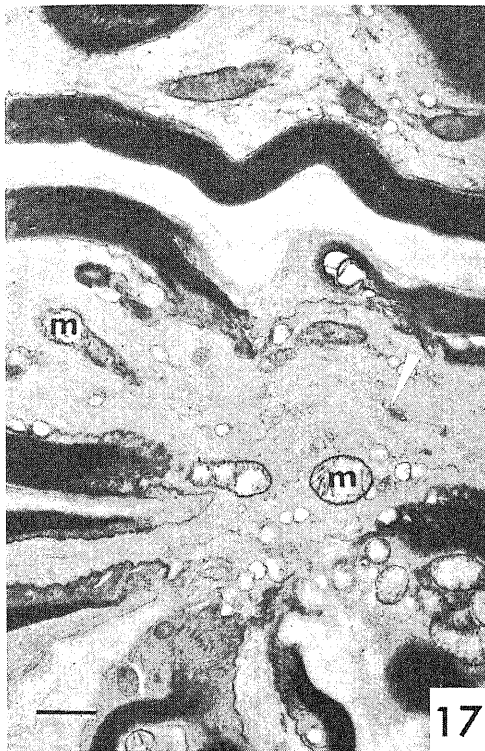
fibers derived from small myelinated nerve fibers and have the sparse junctional folds and a very small amount of subsarcolemmal sarcoplasm.

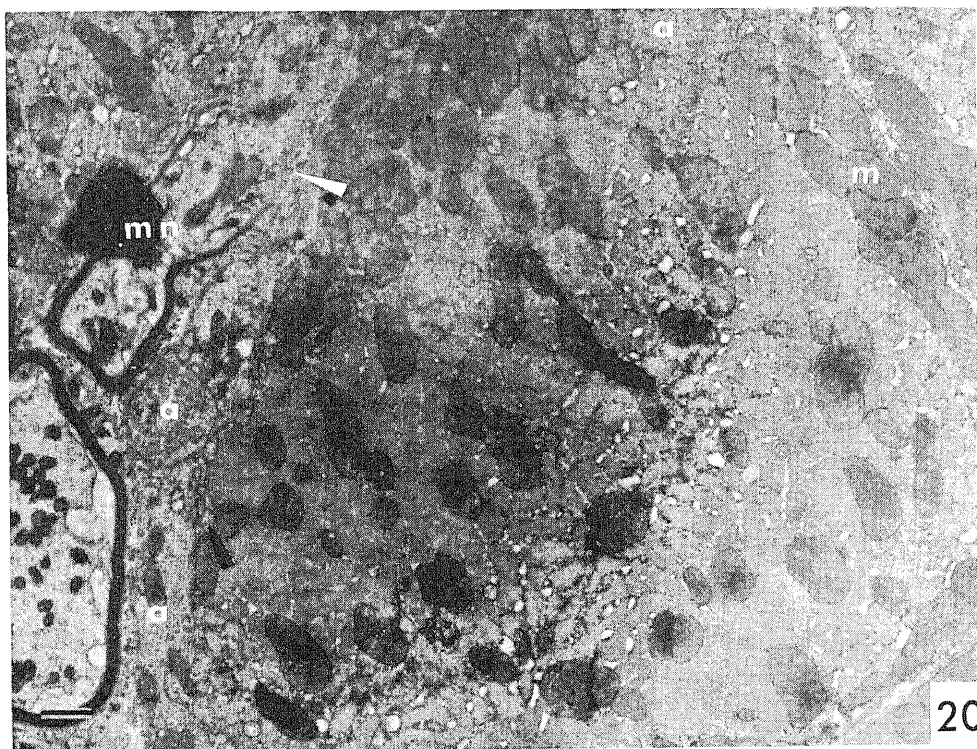
The adequacy of the several kinds of the criteria for the identification of the muscle fiber types under the electron microscope, as well as possible correlation of structural characteristics with the function of three different types of muscle fibers were discussed.



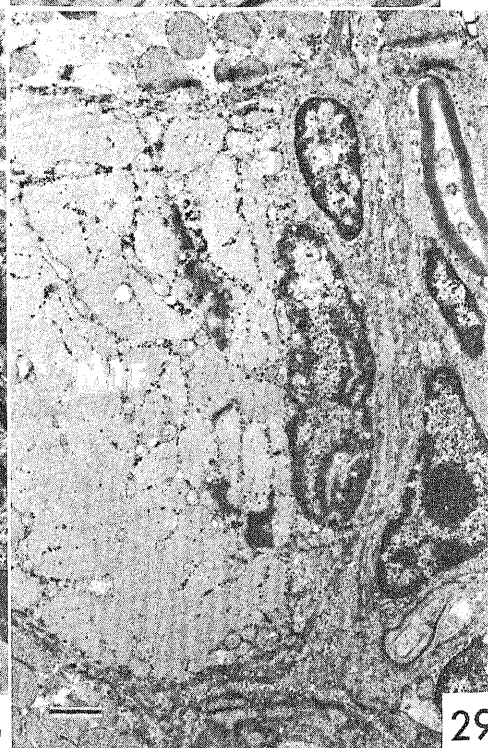
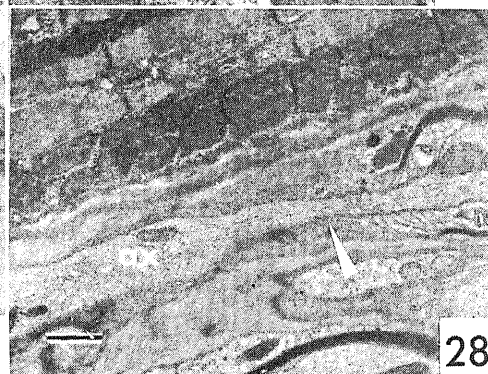
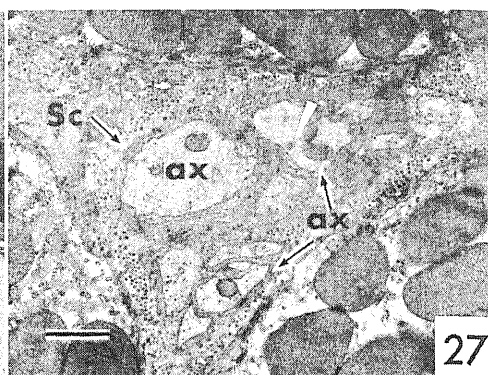










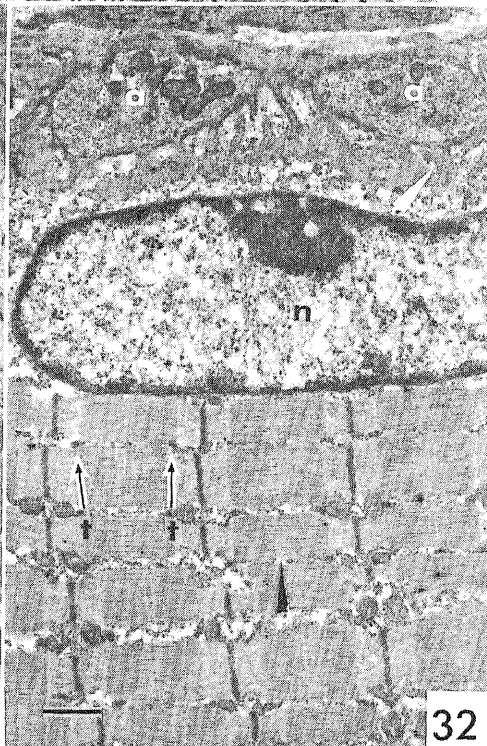




30



31



32