

原著

ラット最長筋の筋紡錘における感覚神経終末の組織化学的観察

高松 眞

日本医科大学大学院医学研究科生理系専攻比較形態学分野

Histochemical Study of the Sensory Endings of Muscle Spindles in Rat Longissimus Muscles

Makoto Takamatsu

Division of Comparative Morphology, Postgraduate School of Nippon Medical School

Abstract

Most studies concerning the structure and function of muscle spindles have utilized the hind limbs of experimental animals. However, little is known about muscle spindles of the back muscles. The purpose of this study was to investigate the sensory innervation of muscle spindles of the paravertebral muscle in the rat. The subjects were 10 normal male rats. The longissimus muscles were isolated and frozen in cooled isopentane (- 160) and serial transverse sections were made with a cryostat. Histochemical preparations were then made using nicotinamide adenine dinucleotide tetrazolium reductase (NADH-TR) stain and modified Gomori-trichrome stain. The muscle spindles in each segment were identified microscopically by observing the equatorial and polar regions. NADH-TR staining was employed to distinguish nuclear bag 1, nuclear bag 2, and nuclear chain intrafusal muscle fibers. A total of 20 spindle poles were surveyed. The mean polar length of intrafusal fibers as well as that of each region (A, B, and C) were measured. NADH-TR staining also demonstrated the terminal sites of sensory fibers along intrafusal fibers. All spindle poles surveyed were innervated by secondary sensory fibers in addition to primary sensory fibers. Eight spindle poles were intermediate type muscle spindles that were innervated by one primary sensory fiber and one secondary sensory fiber. Twelve spindle poles were complex type muscle spindles that were innervated by one primary sensory fiber and multiple secondary sensory fibers. The mean length of the A region was $223.1 \pm 37.9 \mu\text{m}$ ($n = 8$) for intermediate type spindles and $493.8 \pm 157.0 \mu\text{m}$ ($n = 12$) for complex type spindles. The length of the A region was significantly longer in the complex type spindles than in the intermediate type spindles ($p < 0.001$). The results suggest that the innervations of secondary sensory fibers were well developed in the longissimus muscle spindles in the rat. The morphological features of muscle spindles of the longissimus muscle may represent the structural basis for qualitatively different afferent discharges that relate to the characteristic types of locomotion served by paravertebral muscles.

(J Nippon Med Sch 2003; 70: 342-350)

Key words: rat, longissimus muscle, muscle spindle, histochemistry

緒言

傍脊柱筋は脊柱の伸展および側屈運動に作用し、姿勢保持のため持続的筋緊張を強いられる tonic muscle の代表的な筋群である。姿勢保持には絶えず変化する重心に対する複雑な姿勢制御系が働く。すなわち筋や関節の深部受容器、視覚器、あるいは迷路からの情報が中枢に伝達され、統合された後にその指令が運動器に送られ、姿勢は絶え間なく制御されている。この姿勢反射回路のいずれのシステムに障害が生じても、姿勢保持機能に破綻をきたし、脊柱変形を生じうる¹。したがって、傍脊柱筋の筋紡錘は筋長を制御する固有感覚受容器として姿勢反射に重要な働きを担っていると考えられる。

哺乳類の筋紡錘は、その密度のみならず筋紡錘の神経支配すなわち感覚線維あるいは運動線維の支配様式が同一動物種においても働きの異なる筋では大きく異なることが知られている²⁻⁶。

これまで傍脊柱筋の筋紡錘の個数や密度に着目した組織学的研究はあるものの^{7,8}、筋紡錘内部の神経支配の詳細は、いまだ不明である。骨格筋の機能的特性を理解するためには、その筋の緊張を制御する筋紡錘のタイプや分布様式のみならず、その支配神経の形態を組織学的に知る必要がある。

本研究は、傍脊柱筋の筋紡錘の感覚線維の支配を組織学的に解析し、その機能的特徴を推察した。

研究材料および方法

(1) 材料と標本作成法

実験材料として生後6週、体重約200gのWistar系雄ラット10匹(Saitama Experimental Animal Supply, Saitama, Japan)を使用した。第5胸椎の椎体上縁から第9胸椎の椎体下縁の高さで最長筋の筋腹を15mm採取し、凍結切片作製用包埋剤としてOptimal Cutting compound (Tissue-Tek; Miles Inc., Elkhart, USA)を使用下、液体窒素で-160℃に冷却したイソペンタンに浸漬して瞬間凍結させた。試料は-89℃で保存し、順次-20℃に保たれたクライオスタット内で厚さ5μmの連続横断切片を作成し、nicotinamide adenine dinucleotide tetrazolium reductase (NADH-TR)染色を行った⁹。また50μmごとの切片に対してはGomori-Trichrome変法染色¹⁰を行った。試薬としてNADH-TR染色にはβ-NADH (Wako Pure Chemical Industries Ltd, Osaka,

Japan), nitro blue tetrazolium (Wako)をGomori-Trichrome変法染色にはchromotrope 2R (Aldrich Chemical Co. Inc., USA), fast green FCR (wako)を用いた。

以上の組織化学染色の後にそれぞれ光顕的観察を行った。なお、本実験のすべては日本医科大学動物実験倫理委員会の承認を受け、その規定にしたがって施行した。

(2) 観察方法

以下の項目について計測を行った。長さはそれぞれの構造が観察された切片の厚さの総和とした。

1) 筋紡錘各部位別 (A, B, C部) の長さ

筋紡錘の組織学的単位をその神経支配よりA, B, Cの3部に区分した¹¹。すなわちA部は感覚線維が終末を形成する赤道部中心から軸周囲腔末端部までの領域を示し、B部は運動線維が終末を形成する軸周囲腔末端部からカプセル末端部までの領域を示し、C部は神経線維の分布のないカプセル末端部から竿部末端部までの領域とした (Fig. 1)。

2) 各錘内筋線維すなわち1型核袋型錘内筋線維

(nuclear bag 1 fiber; b1線維), 2型核袋型錘内筋線維 (nuclear bag 2 fiber; b2線維), 核鎖型錘内筋線維 (nuclear chain fiber; c線維) の長さ

3) 各錘内筋線維に終末を形成するIa群およびII群感覚線維の数

4) 一次および二次感覚神経終末が分布する領域の長さ

また筋紡錘を支配するII群感覚線維の数により、次の2群に分類¹²した。

a) 中間型筋紡錘

中間型筋紡錘とは1本のIa群感覚線維に加え、1本のII群感覚線維の支配を受ける筋紡錘を示す。

b) 複雑型筋紡錘

複雑型筋紡錘とは1本のIa群感覚線維に加え、複数のII群感覚線維の支配を受ける筋紡錘を示す。

1), 2), 4) の各計測項目における計測値について、a), b) の2群間で比較検討した。

(3) 統計

筋紡錘は赤道を挟む2極から成り、両者はしばしば独立した機能単位として働く。したがって、1極を1単位とした。組織学的解析に十分な長さ (A, B, C各部) を連続的に観察しえた筋紡錘は1単位となり、1個の筋紡錘を完全に連続で観察した場合は赤道を挟んで2単位となる。得られた結果は平均値±標準偏差で表示した。各部位の長さ、各錘内筋線維の長さ、そして各錘内筋線維を支配するII群感覚線維の数の差の検

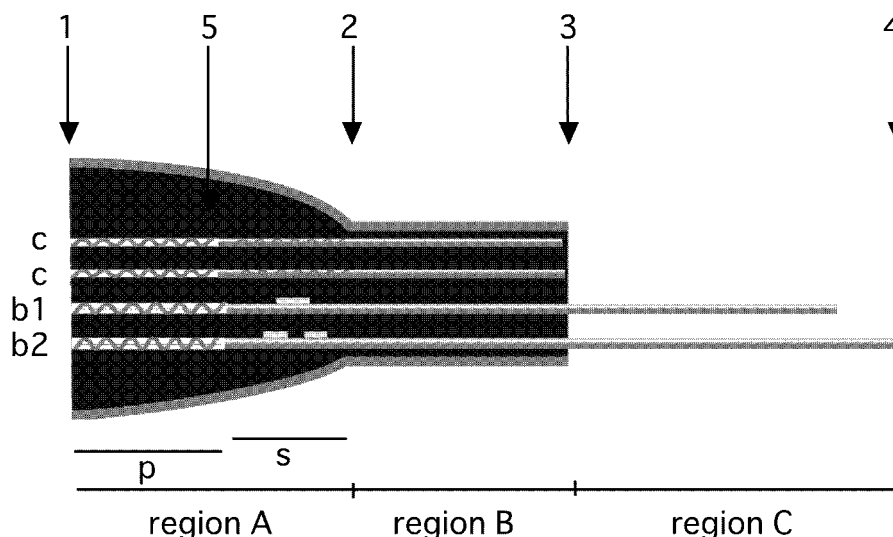


Fig. 1 Schema illustrating the structure and innervation of a muscle spindle in the rat longissimus muscle. Intrafusal muscle fibers that constitutes the spindle are encapsulated. The equatorial region (region A) one of the poles (regions B and C) and sensory innervations (primary and secondary endings) are illustrated.

1: the center of the equator; 2: the end of periaxial sheath; 3: the end of the capsule; 4: the end of spindle pole; 5: periaxial space; b1: nuclear bag 1 fiber; b2: nuclear bag 2 fiber; c: nuclear chain fiber; p: length of the grouped primary sensory endings; s: length of the grouped secondary sensory endings; thick spiral line on the intrafusal fiber at the equator: primary sensory ending; thin spiral line and bar on the intrafusal fiber at the juxtaequator: secondary sensory ending.

定は, Kruskal-Wallis test による多群検定の後, Bonferroni test による多重比較を行い, 検討した. また, 中間型筋紡錘と複雑型筋紡錘の2群間の検定は, Wilcoxon Rank Sum W 検定によって検討した. いずれの検定においても両側検定で危険率 $p < 0.05$ を統計学的に有意とした.

結果

筋周膜内にあるカプセルに包まれた小径の線維束群を筋紡錘と同定した. 筋紡錘の組織学的単位となる赤道部中心より竿部末梢までを追跡し, 観察した.

b1 および b2 線維と c 線維は Gomori-Trichrome 変法染色によって, 赤道部における核の集積の形態から識別できる. すなわち b1 および b2 線維は同部の横断面で 2~3 個の核を認めるのに対して, c 線維では核は一本の線状に配列する¹³. また b1 線維と b2 線維の識別には Kucera¹⁴ の提唱した B 部における NADH-TR 染色での線維染色性の差異を利用した. 同部において b1 線維は極めて細かい顆粒が密にそして均一に分布するのに対して, b2 線維では b1 線維と比較してやや大きい顆粒が粗に分布する. その顆粒の分布状

態から線状あるいは車軸状にみえることも多い. c 線維ではより大きな顆粒が極めて粗く分布することから b1 および b2 線維と区別できる.

感覚線維およびその終末の同定には同じく NADH-TR 染色を用いた. 筋紡錘近傍の末梢神経幹より分かれ, 筋紡錘の A 部においてカプセル内に進入し, 赤道部の錘内筋線維上に終末を形成する極めて微細な NADH-TR 染色活性を有する大型の有髓神経線維を Ia 群感覚線維, 同様に A 部または B 部より筋紡錘内に進入し, 傍赤道部の錘内筋線維上に終末を形成する Ia 群感覚線維に比べ小径の有髓神経線維を II 群感覚線維と同定した¹⁵. 筋紡錘の赤道部および傍赤道部における錘内筋線維上に深紫色に染色された集積物を認めた場合, それらを一次感覚神経終末および二次感覚神経終末と同定した¹⁵ (Fig. 2). 一次感覚神経終末はすべての錘内筋線維表面を厚い帯状または馬蹄状に取り巻く. これに対して二次感覚神経終末は c 線維表面を一次感覚神経終末と同様に帯状または馬蹄状に取り巻くが, その集積物の厚みは一次感覚神経終末に比べ薄い. また b1 および b2 線維上には班状の集積物として確認できる.

組織学的単位として解析に十分な長さまで観察しえた

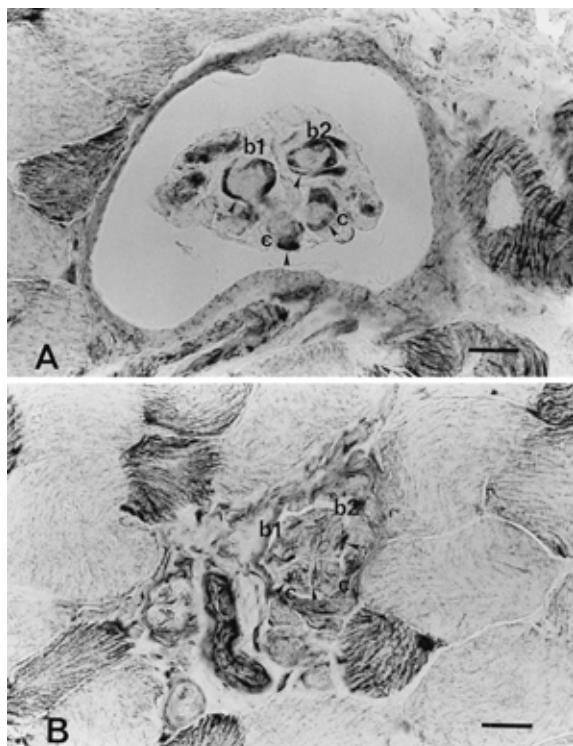


Fig. 2 Transverse sections of rat longissimus muscle spindles stained with NADH-TR at the region A. A: the equatorial sensory region; B: the juxtaequatorial sensory region. Primary and secondary sensory nerve endings appears as dense bands of NADH-TR precipitate (arrow heads) in A and B, respectively. b1: nuclear bag 1 fiber; b2: nuclear bag 2 fiber; c: nuclear chain fiber. Bar = 20 μm

筋紡錘は10匹12検体中17個20単位(うち3個は全長)であった。その錘内筋線維の構成は、20単位中、17単位ではb1線維1本、b2線維1本、c線維2本の4本構成であったが、3単位ではc線維が1本少ない3本構成であった。20単位すべての筋紡錘において錘内筋線維のほぼ中央に1箇所の感受部があり、1個の囊でおおわれている単独型筋紡錘であった。錘内筋線維上に2箇所以上の感受部と囊を持つ縦連型筋紡錘を認めなかった。調査した20単位の筋紡錘全例に1本のIa群感覚線維を認めた。またII群感覚線維も見られた。II群感覚線維の数は8単位の筋紡錘では1本、11単位では2本、1単位では3本であった。

今回調査したラット最長筋には、Ia群感覚線維単独で支配される単純型筋紡錘は存在せず、Ia群感覚線維に加え、1本のII群感覚線維の支配を受ける中間型筋紡錘8単位と複数のII群感覚線維の支配を受ける複雑型筋紡錘12単位が存在した。

1. 各部位の長さ (N = 単位数)

A, B, C部の長さ(平均 \pm 標準偏差)はそれぞれ $385.5 \pm 182.5 \mu\text{m}$ (N = 20), $522.5 \pm 291.4 \mu\text{m}$ (N = 20), $821 \pm 353.5 \mu\text{m}$ (N = 20)であった。C部の長さはA部またはB部の長さと比較して、有意に長かった。A部とB部の長さに統計学的有意差はなかった (Table 1)。複雑型筋紡錘ではA, B, C部いずれの部位の長さにおいても中間型筋紡錘のそれと比較して有意に長かった。

2. 錘内筋線維の長さ (n = 本数)

b1線維, b2線維, c線維の長さ(平均 \pm 標準偏差)はそれぞれ $1,534 \pm 669 \mu\text{m}$ (n = 20), $1,729 \pm 694 \mu\text{m}$ (n = 20), $936 \pm 462 \mu\text{m}$ (n = 37)であった。全例でb2線維が最長であった。37本のc線維のうち30本(81%)はカプセル内に終わっており、残りの7本のc線維もカプセル末端部を越えて間もなく終わっていた。c線維の長さはb1線維またはb2線維のそれと比較して有意に短かった。b1線維とb2線維の長さに統計学的有意差はなかった (Table 1)。複雑型筋紡錘における錘内筋線維の長さは3種の錘内筋線維のいずれにおいても中間型筋紡錘のそれと比較して有意に長かった。

3. 各錘内筋線維に終末を形成するIa群およびII群感覚線維の数

一次感覚神経終末は中間型および複雑型筋紡錘のいずれにおいても、1本のIa群感覚線維に由来していた (Table 2)。また、1本のIa群感覚線維がすべての種類の錘内筋線維に終末を形成していた。二次感覚神経終末は、1本から3本のII群感覚線維に由来していた (Table 2)。錘内筋線維の種類によって支配を受けるII群感覚線維の数には違いが見られ、b1線維では 0.4 ± 0.5 (平均 \pm 標準偏差)本、b2線維では 1.3 ± 0.7 本、c線維では 1.1 ± 0.3 本であった。b1線維を支配するII群感覚線維の本数はb2およびc線維と比較して有意に少なかった。c線維とb2線維の間には統計学的有意差はなかった。また、対合する位置にある錘内筋線維間で感覚線維の終末を共有するいわゆる交差型感覚神経終末は8単位に認められた。交差型感覚神経終末はIa群およびII群感覚線維に存在し、前者では3単位のb1-b2線維間と1単位のc線維間で、後者では2単位のb2-c線維間と5単位のc線維間で認められた (Table 3)。

4. 一次および二次感覚神経終末群の分布領域の長さ

一次および二次感覚神経終末群の分布領域長(平均 \pm 標準偏差)はそれぞれ $133.3 \pm 60.9 \mu\text{m}$ (N = 20), $180.8 \pm 111.3 \mu\text{m}$ (N = 20)であった。中間型筋紡錘におけ

Table 3 Incidence of cross-terminals of primary and secondary afferents in 20 spindle poles from longissimus muscles of rats

	b1	b2	c
b1	N/A	3 (0)	0 (0)
b2	3 (0)	N/A	0 (2)
c	0 (0)	0 (2)	1 (5)

Cross-terminals of secondary afferents denoted by parentheses. N/A, not applicable to this study. b1: nuclear bag 1 fiber; b2: nuclear bag 2 fiber; c: nuclear chain fiber

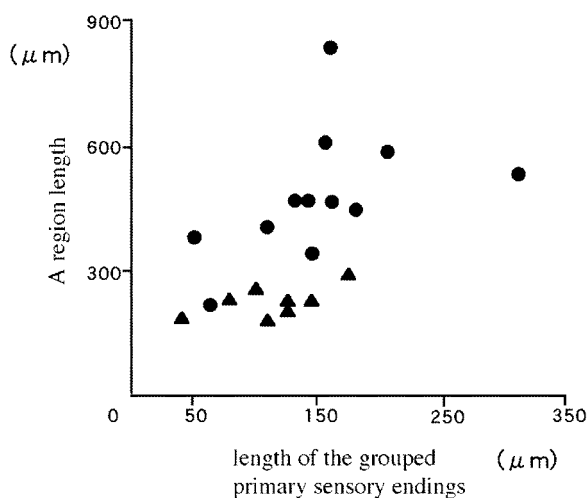


Fig. 3 Correlation between length of primary sensory ending zone and length of region A in longissimus muscle spindles of rats. There is a positive correlation between length of the grouped primary sensory endings and length of region A ($r = 0.56$; $p < 0.01$) (: intermediate type muscle spindle; : complex type muscle spindle)

感覚神経終末群では相関係数 (r) = 0.56, 二次感覚神経終末群では $r = 0.91$ であった。特に二次感覚神経終末群の分布領域長と A 部の長さの間にはより強い相関があり, 二次感覚神経終末群の分布する領域が延長するにつれ A 部の長さが増大する傾向があった。一次および二次感覚神経終末群の分布領域長と B 部, および C 部の長さの間には相関を認めなかった。

考 察

1. 傍脊柱筋の筋紡錘

筋紡錘は, 姿勢保持や歩行動作に係る持続的収

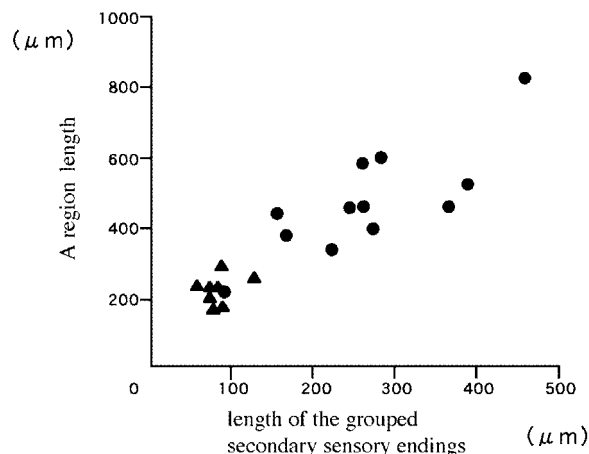


Fig. 4 Correlation between length of secondary sensory ending zone and length of region A in longissimus muscle spindles of rats. There is a positive correlation between length of the grouped secondary sensory endings and length of region A. ($r = 0.91$; $p < 0.01$) (: intermediate type muscle spindle; : complex type muscle spindle)

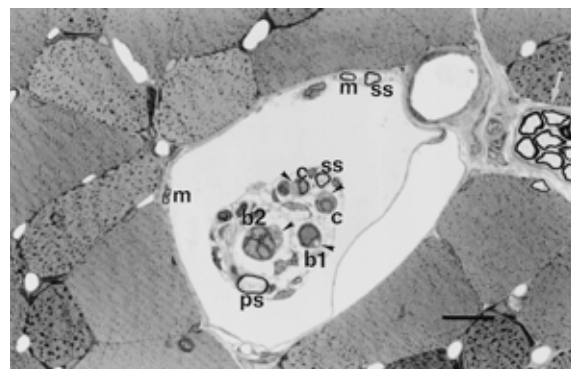


Fig. 5 A transverse section at the equatorial zone of the spindle stained by toluidine blue. Sensory nerve endings appear as dense bands. Note the region occupied by primary sensory nerve terminals (arrow heads) b1: nuclear bag 1 fiber; b2: nuclear bag 2 fiber; c: nuclear chain fiber; ps: myelinated primary sensory fiber; ss: myelinated secondary sensory fiber; m: motor fiber; arrow: intramuscular nerve trunk. Bar = 20 μ m

縮を要求される抗重力筋^{16,17}や手内筋^{18,19}のような繊細な調節的収縮運動を要求される筋に多いといわれ, ヒト胎児の傍脊柱筋においても, 高密度の筋紡錘の存在が確認されている^{7,8}. これらの研究によれば, 筋紡錘密度の高い中位胸椎高位 (Th 5~8) の傍脊柱筋の中で

も筋量の豊富な最長筋には多くの筋紡錘が存在するといわれる。

これまで傍脊柱筋筋紡錘の組織学的研究は、ヒトの特発性側弯症の病因あるいはその進行原因の解明を目的としてなされてきた。なかでも脊柱変形と結びつく傍脊柱筋の筋力不均衡の原因をその筋緊張を司る筋紡錘の形態学的変化に求めて注目されてきた。特発性側弯症患者の傍脊柱筋を生検あるいは剖検によって検索すると、健常者に比べて、筋紡錘の密度^{20,21}と錘内筋線維の数²²が減少していることが報告されている。

骨格筋の機能的特性を理解するためには、その筋の緊張を制御する筋紡錘の分布様式のみならず、その支配神経の形態を組織学的に知る必要がある。

2. 筋紡錘の感覚神経終末

筋紡錘の感覚神経終末には、Ia群感覚線維に由来する一次感覚神経終末と、II群感覚線維に由来する二次感覚神経終末がある。一次感覚神経終末は筋紡錘赤道部においてすべての錘内筋線維上にらせん状に分布し、二次感覚神経終末はc線維上で、一次感覚神経終末の分布する赤道部の一側あるいは両側の傍赤道部にらせん状に取り巻いて存在する。II群線維は傍赤道部のb1およびb2線維上にも散在性の二次感覚神経終末を形成する¹³。

筋紡錘を支配する2種の感覚神経終末の生理学的特性として、一次感覚神経終末が筋の長さの変化速度や振動に強い感受性をもつものに対して、二次感覚神経終末は筋の長さの変化そのものに感受性が高い²³。つまり二次感覚神経終末は、特に持続した伸張に感度が高く、姿勢の維持調節には極めて重要な役割を担っていると考えられる。

3. ラットの筋紡錘の組織学的構造

これまで哺乳類の筋紡錘の研究は、四足歩行をするラットやネコにおいて系統的になされてきた。なかでもラットの筋紡錘の組織学的研究はヒラメ筋や長趾伸筋、虫様筋などの後肢の筋について詳細に報告されている²⁻⁶。

すべての筋紡錘は赤道部を挟む2極から成り立っており²⁴、2極はしばしば独立した運動線維の支配を受け、別個の機能単位として働く²⁵。このために筋紡錘の組織学的単位として1極を1単位としてこれまで研究がなされてきた。本研究においても同様に筋紡錘を組織学的単位として取り扱い、それぞれの計測を行った。

これまでの報告によればラットの後肢の筋の筋紡錘では、AおよびB部に比べC部が長い。一般的な錘内筋線維の構成はb1およびb2線維各1本と2本のc線維の4本構造であり、c線維が1本少ない3本である

ことも稀ではない²⁶。c線維の長さはb1およびb2線維に比べ短く、その約60%がカプセル内で終わる。これに対し、b1およびb2線維はカプセルの外まで続き、またb1線維がb2線維に比べわずかに短いことが多い²。今回の最長筋においても20単位中、17単位は典型的な4本の錘内筋線維から構成されていた。各部位の長さおよび各錘内筋線維の長さは、下肢の筋²⁶に比べ若干短かったものの、その比はほぼ同様であった。

4. 筋紡錘を支配する感覚線維の数

ラット後肢筋の筋紡錘は1本のIa群感覚線維に加えて、0~5本(組織学的単位すなわち1極で最大3本)のII群感覚線維を受けることが知られている⁴。このうちII群感覚線維を受ける筋紡錘の割合は50%前後であるに過ぎず、約半数はIa群感覚線維単独の支配を受ける単純型筋紡錘と呼ばれる。Ia群感覚線維に加え、1本のII群感覚線維を受ける中間型筋紡錘に対して、複数のII群感覚線維を受ける筋紡錘は特に複雑型筋紡錘と呼ばれ、約26%の筋紡錘にみられる¹¹。この複雑型筋紡錘は緊張性運動単位の集まる骨格筋(tonic muscle)、いわゆる赤筋に多く存在するとされる¹³。今回の調査では20単位全例にII群感覚線維を認め、うち12単位(60%)が複雑型筋紡錘であった。tonic muscleである最長筋の筋紡錘におけるこれらのII群感覚線維の多重支配は、上記の報告を支持するものである。

四肢末端の小筋のように繊細かつ敏速な運動に与る筋紡錘では動的γ運動線維の支配が優位であり、静的γ運動線維の刺激により応答感度が高まるII群感覚線維の支配は未発達である³。これに対して、持続した筋緊張を強いられるtonic muscleを支配する最長筋の筋紡錘においてII群感覚線維が多く分布していることは理に適っている。

5. 筋紡錘の感覚線維の数と部位別長

Barker²⁷とKucera¹⁵はネコ後肢筋の筋紡錘を用いて、II群感覚線維を受ける筋紡錘はIa群感覚線維単独支配の筋紡錘と比較してA部が長い、すなわち軸周囲腔が発達していることを明らかにしたが、II群感覚線維の数を確認しておらず、その数とA部の長さとの関連については不明であった。今回の観察では、II群感覚線維の数に注目し、複雑型筋紡錘のA部の長さが中間型筋紡錘のそれより発達していることを確認した。これによりA部の長さが、感覚線維のなかでも特にII群感覚線維の影響を強く受けることが推察された。

複雑型筋紡錘ではA部のみならず、運動線維の分布するB部や神経線維が分布しないC部の長さもま

た中間型筋紡錘より長かった。近年、筋紡錘の発生に関する研究で感覚神経終末の存在が、 γ 運動線維の終末を誘導し、その数を増加させる可能性が示唆されている⁵。複雑型筋紡錘では、II群感覚線維が多いので、II群応答の静的感度を高める静的運動線維の終末(ラットの筋紡錘では β 運動線維は稀であるので^{28,29}、おそらく γ 運動線維の終末)の発達を促していると予想される。また運動線維の終末の存在がC部の発達に関与していることが知られている^{30,31}。今後、最長筋の筋紡錘の運動線維の支配についても観察し、検討を行う必要がある。

6. 交差型感覚神経終末

錘内筋線維の対合位置では、1本の終末軸索が隣接する2本の筋線維を同時に支配する交差型感覚神経終末(cross sensory terminal)をb1-b2線維間、b2-c線維間、そしてc線維間でしばしば認めた。交差型感覚神経終末は筋紡錘の発生初期に特に発達しているといわれるが^{4,32}、成熟期にも存在する。このため錘内筋線維は単独ではなく、それぞれの種類に属する線維がグループとして機能する根拠とされている³³。今回調べたラット最長筋では動的核袋錘内筋線維であるb1線維と静的核袋錘内筋線維であるb2線維の間にIa群感覚線維の交差型終末が見られた。したがって、ラット最長筋の筋紡錘では、ネコの筋紡錘のような純粋な動的または静的活動の分離独立はないと考えられる⁶。

この交差型感覚神経終末の存在からも、筋紡錘単位で感覚線維の終末を捉えた際には、各錘内筋線維別の終末分布領域長を計測するより、今回のように終末群ごとの分布領域長を計測し、評価するのが望ましいと思われる。

7. 重連型筋紡錘

ネコの頸筋やヒトの脊柱起立筋など、姿勢を保持する筋には一束の錘内筋線維上に2箇所以上の感受部とカプセルをもつ筋紡錘、いわゆる重連型筋紡錘の存在が報告されている^{34,35}。ラット筋紡錘には重連型筋紡錘は稀であるといわれる³⁶。今回のラット最長筋の筋紡錘においても重連型筋紡錘は確認出来なかった。直立2足歩行を行うヒトの傍脊柱筋は抗重力筋として働くので、四足歩行をする動物のそれと比べ、機能的差異があるものと考えられる。今後、齧歯類のなかでも強靱な後肢と尾を用いて立位保持を行うプレーリードッグなどとの比較研究とともに、ヒトの筋紡錘においてもラットやネコと同様、最長筋を始めとした多種骨格筋にわたる系統的知見が待たれるところである。

8. 筋紡錘の病理学的変化

最近、筋紡錘の病理学的変化に関する報告が散見さ

れ、神経の圧迫挫滅により筋紡錘の変性が生じることとも確認されている³⁷⁻³⁹。この際、筋紡錘を支配する神経終末のうち、より障害を受けやすいのは感覚神経終末であると報告されている。

今後本実験の結果が正常対照として利用され、脊髄および神経根の障害を伴う腰部脊柱管狭窄症、椎間板ヘルニアなどの脊椎変性疾患、そして脊髄腫瘍を含む脊椎周辺の疾患における傍脊柱筋紡錘の組織学的変化を探求する際の基礎的研究となれば幸いである。

結 論

1) ラット最長筋の筋紡錘についてその感覚神経終末を中心に組織化学的観察を行った。

2) すべての筋紡錘において、Ia群およびII群感覚線維のそれぞれの終末である一次感覚神経終末と二次感覚神経終末が存在した。

3) 観察した筋紡錘のうち60%が複数のII群感覚線維を受ける複雑型筋紡錘であった。

4) 最長筋の筋紡錘におけるII群感覚線維の多重支配は、姿勢保持のために緊張性骨格筋として働く機能的特性を反映していると考えられる。

稿を終えるにあたり、御懇篤なる御指導、御校閲を賜りました日本医科大学解剖学第2教室伊藤博信教授ならびに整形外科教室伊藤博元教授に深甚なる謝意を表します。また本研究の機会を与えてくださった整形外科教室白井康正名誉教授に深謝いたします。そして本研究の遂行にあたり、終始御協力を頂いた解剖学第2教室の吉本正美講師、山本直之講師ならびに整形外科教室の宮本雅史講師に感謝いたします。

本論文の要旨は第87回日本解剖学学会関東地方会(1999年10月)、第29回日本脊椎外科学会(2000年4月)において発表した。

文 献

1. Yamamoto H: Physicopathology. Nichidoku-iho 1990; 35: 95-107.
2. Walro JM, Kucera J: Motor innervation of intrafusal fibers in rat muscle spindles: Incomplete separation of dynamic and static systems. Am J Anat 1985; 173: 55-68.
3. Walro JM, Kucera J: Rat muscle spindles deficient in elements of the static system. Neurosci Lett 1985; 59: 303-307.
4. Walro JM, Kucera J: Sharing of sensory terminals between the dynamic bag 1 and static bag 2 fibers in the rat muscle spindle. Brain Res 1987; 425: 311-318.

5. Walro JM, Kucera J, Cui F, Staffeld CG: Innervation of regenerated spindles in muscle grafts of the rat. *Histochemistry* 1989; 92: 1-13.
6. Kucera J, Walro JM, Reichler J: Neural organization of spindles in three hindlimb muscles of the rat. *Am J Anat* 1991; 190: 74-88.
7. Amonoo-Kuofi HS: The number and distribution of muscle spindles in human intrinsic postvertebral muscles. *J Anat* 1982; 135: 585-599.
8. Amonoo-Kuofi HS: The density of muscle spindles in the medial, intermediate and lateral column of human intrinsic postvertebral muscles. *J Anat* 1983; 136: 509-519.
9. Novikoff AB, Shin W, Drucker JC: Mitochondrial localization of oxidative enzymes: staining results with two tetrazolium salts. *J Biophys Biochem Cytol* 1961; 6: 399-406.
10. Engel WK, Cunningham GG: Rapid examination of muscle tissue. *Neurology* 1963; 13: 919-923.
11. Banks RW, Harker DW, Stacey MJ: A study of mammalian intrafusal muscle fibers using a combined histochemical and ultrastructural technique. *J Anat* 1977; 123: 783-796.
12. Barker D: The structure and distribution of muscle receptors. "In symposium on muscle receptors", (Barker D, ed) 1962; pp 227-240, Hong Kong Univ Press, Hong Kong.
13. Boyd IA: The structure and innervation of nuclear bag muscle fibre system and the nuclear chain muscle fibre system in mammalian muscle spindles. *Phil Trans B* 1962; 245: 81-136.
14. Kucera J: Histochemical Profiles of cat intrafusal muscle fibers and their motor innervation. *Histochemistry* 1981; 73: 397-418.
15. Kucera J: Appearance of sensory nerve terminals in cat muscle spindles for NADH-tetrazolium reductase. *Histochemistry* 1982; 74: 493-503.
16. Maier A: Differences in muscle spindle structure between pigeon muscles used in aerial and terrestrial locomotion. *Am J Anat* 1983; 168: 27-36.
17. Barker D, Milburn A: Development and regeneration of mammalian muscle spindles. *Sci Prog Oxf* 1984; 69: 45-64.
18. Cooper S, Daniel PM: Muscle spindles in man.; Their morphology in the lumbricals and the deep muscles of the neck. *Brain* 1963; 86: 563-586.
19. Buxton DF, Peck D: Density of muscle spindle profiles in the intrinsic forelimb muscles of the dog. *J Morphol* 1990; 203: 345-359.
20. Low WD, Chew EC, Kung LS, Hsu LCS, Leong JCY: Ultrastructure of nerve fibers and muscle spindles in adolescent idiopathic scoliosis. *Clin Orthop* 1983; 174: 217-221.
21. Ford DM, Bagnall KM, Clements CA, McFadden KD: Muscle spindle in the paraspinal musculature of patients with adolescent idiopathic scoliosis. *Spine* 1988; 13: 461-465.
22. Pincott JR: Observations on the afferent nervous system in idiopathic scoliosis. "Scoliosis 1979" (Zorab PA, Siegler D, eds) 1980; pp 45-59, Academic Press, London and New York.
23. Boyd IA, Gladden MH, McWilliam PN, Ward J: Control of dynamic and static nuclear bag fibres and nuclear chain fibres by gamma and beta axons in isolated cat muscle spindle. *J Physiol (Lond)* 1977; 265: 133-162.
24. Barker D: The morphology of muscle receptors. "Muscle receptors; Handbook of sensory physiology III" (Hunt CC ed) 1974; pp 1-190, Springer, Berlin.
25. Boyd IA: The mechanical properties of dynamic nuclear bag fibers, static nuclear bag fibers and nuclear chain fibers in isolated cat spindles. *Prog Brain Res* 1976; 44: 33-49.
26. Kucera J, Dorovini-Zis K, Engel WK: Histochemistry of rat intrafusal muscle fibers and their motor innervation. *J Histochem Cytochem* 1978; 26: 973-988.
27. Barker D, Banks RW, Harker DW, Milburn A, Stacey MJ: Studies of the histochemistry, ultrastructure, motor innervation, and regeneration of mammalian intrafusal muscle fibres. *Prog Brain Res* 1976; 44: 67-88.
28. Ariano MA, Armstrong RB, Edgerton VR: Hindlimb muscle fiber populations of five mammals. *J Histochem Cytochem* 1973; 21: 51-55.
29. Andrew BL, Leslie GC, Part NJ: Some observations on the efferent innervation of rat soleus muscle spindles. *Exp Brain Res* 1978; 31: 433-443.
30. Kucera J, Walro JM: The effect of neonatal deafferentation or deafferentation on the immunocytochemistry of muscle spindles in the rat. *Histochemistry* 1988; 90: 151-160.
31. Kucera J, Walro JM: Postnatal expression of myosin heavy chains in muscle spindles of the rat. *Anat Embryol* 1989; 179: 369-376.
32. Kucera J, Walro JM: Innervation of developing intrafusal muscle fibers in the rat. *Am J Anat* 1988; 183: 344-358.
33. Adal MN: The fine structure of the sensory region of cat muscle spindles. *J Ultrastruc Res* 1969; 26: 332-354.
34. Chin NK, Yau ACMC, Leong JCY, Low WD, Wong YC: Nerve endings in back muscles of patients with idiopathic scoliosis. *J West Pacific Orthop Assoc* 1980; 17: 81-95.
35. Richmond FJR, Bakker GJ, Bakker DA, Stacey MJ: The innervation of tandem muscle spindles in the cat neck. *J Comp Neurol* 1986; 245: 483-497.
36. Hartung V, Asmussen G: The influence of life-span on the number, the distribution and the length of the muscle spindles and their capsules in soleus muscle of the rat. *Z Mikrosk Anat Forsch* 1988; 102: 655-676.
37. Brown MC, Butler RG: Regeneration of afferent and efferent fibres to muscle spindles after nerve injury in adult cats. *J Physiol (Lond)* 1976; 260: 253-266.
38. Barker D, Boddy A: Reinnervation of stretch receptors in cat muscle after nerve crush. "Ontogenesis and functional mechanisms of peripheral synapses; INSERM symposium XIII" (Taxi J, ed) 1980; pp 251-263, Elsevier Press, Amsterdam.
39. Hyde D, Scott JJA: Responses of cat peroneus brevis muscle spindle afferents during recovery from nerve-crush injury. *J Neurophysiol* 1983; 50: 344-357.

(受付 : 2002年12月19日)

(受理 : 2003年 2 月28日)