

氏 名(本籍) ^{わた}渡 ^{なべ}邊 ^{こう}康 ^{いち}一

学位の種類 博 士 (農 学)

学位記番号 農 第 618 号

学位授与年月日 平 成 12 年 2 月 10 日

学位授与の要件 学位規則第 4 条第 2 項該当

学位論文題目 ヒツジの骨格筋における筋線維型と筋紡錘の機能形態に関する研究

論文審査委員 (主 査) 教 授 鈴 木 惇

教 授 佐 藤 英 明

教 授 小 原 嘉 昭

論文内容要旨

緒論

本研究は骨格筋の筋線維型構成と筋感覚器である筋紡錘の機能的な関連を解明することを目的とした。骨格筋の筋線維は酵素組織化学的に I 型, II A 型および II B 型筋線維に分類される。骨格筋の筋線維型構成は筋への機能的な要求を反映したものであり, 身体の部位あるいは筋内の部位によって筋線維型の割合が異なる。筋紡錘は筋運動調節のための筋感覚器として機能し, 特に姿勢保持の筋運動制御においては筋紡錘と I 型筋線維の機能的な関連が重要であることが知られている。

ヒツジの中間広筋は I 型筋線維のみで構成された姿勢保持機能に高度に適応した筋である。本研究ではヒツジの筋線維型構成と筋紡錘の機能形態の関連を解明するために, 姿勢保持に働く中間広筋と運動に働く長腓骨筋における筋紡錘の形態, 筋紡錘の密度と分布および紡錘内筋線維の酵素組織化学的特性について調べた。また, I 型筋線維の 3-ヒドロキシ酪酸脱水素酵素 (3-HBD) 活性の強さは姿勢保持機能あるいは長時間の反復運動への適応を反映するものであるため, ヒツジの中間広筋, 大腿直筋深部, 腓腹筋内側頭および腰最長筋において, 紡錘外および紡錘内筋線維の 3-HBD 活性を酵素組織化学的に調べた。さらに, 括約機能を担う筋であるヒツジの後咽頭収縮筋について筋線維型構成と筋紡錘の有無を調べ, 他の骨格筋との違いを検討した。

1. ヒツジの中間広筋と長腓骨筋における筋紡錘の形態

ヒツジの中間広筋と長腓骨筋を採取し, 筋を連続的に薄切した切片より筋紡錘の

形態を調べた。筋紡錘は単純型、縦連型および複合型筋紡錘に分類した。単純型筋紡錘には双極型(図1)と単極単純型(図2)があった。双極単純型筋紡錘は筋紡錘の基本構造であり筋紡錘単位とも呼ぶ。両筋において縦連型筋紡錘はいずれも筋紡錘単位が2つ連なったものであり(図3)、複合型筋紡錘はいずれも筋紡錘単位が2つ並んだものであった(図4)。単極単純型筋紡錘の一部に腱側で腱紡錘と隣接し筋紡錘・腱紡錘複合の形態を取るものがあった(図5)。これは筋運動調節のフィードバック機構において重要な役割を果たすものと考えられる。

中間広筋だけに一方の紡錘鞘が二股に分岐する筋紡錘を見出し、この形態を「分岐型(Forked)」と命名した(図6)。形態的異質性を備えたこの筋紡錘は姿勢保持機能に適応したものとする。

2. ヒツジの中間広筋と長腓骨筋における筋紡錘の分布と密度

ヒツジの中間広筋と長腓骨筋を採取し、筋全体から得た連続的な切片によって筋における筋紡錘の分布状態を再構築するとともに、筋の筋紡錘密度を算出した。筋紡錘密度は中間広筋で5.3、長腓骨筋で5.7であった(表1)。I型筋線維のみで構成されたヒツジの中間広筋の筋紡錘密度は高くなく、必ずしもI型筋線維の多い筋に筋紡錘が多く分布するのではないことが明らかとなった。中間広筋と長腓骨筋の筋紡錘は多くが単純型筋紡錘であり、縦連型と複合型筋紡錘は少なかった(表2)。単純型筋紡錘の全長は4~5mmであり、紡錘鞘長は全長のほぼ3分の2を占めていた(表3)。複合型は単純型とほぼ同じ長さであり、縦連型は単純型のほぼ2倍の全

長であった。双極単純型筋紡錘の紡錘内筋線維の数は核袋筋線維2本，核鎖筋線維4～5本であった(表4)。単極単純型と複合型筋紡錘の筋紡錘単位の紡錘内筋線維数は双極単純型筋紡錘より少ない傾向にあった。縦連型筋紡錘の筋紡錘単位は双極単純型筋紡錘と同程度の紡錘内筋線維数であった。

筋紡錘は中間広筋では遠位側に向って多く分布し，長腓骨筋では筋腹部に多く分布していた(図7)。筋内に発生する圧力が最も高まる部位に筋紡錘が多く分布するとみなされるので，中間広筋の遠位部に最も高い圧力が発生すると考えられ，一方，長腓骨筋では筋腹部に最も高い圧力が発生するものとする。

3. ヒツジの中間広筋と長腓骨筋における紡錘内筋線維の筋線維型構成

筋紡錘の紡錘内核袋筋線維はミオシンATPaseの反応性の違いから1型核袋と2型核袋筋線維に分類される。ヒツジの中間広筋と長腓骨筋について酸およびアルカリ前処理ミオシンATPaseとNADH脱水素酵素による酵素組織化学的染色を行ない，紡錘外および紡錘内筋線維の筋線維型を分類した(表5, 6, 図8)。中間広筋では総数18個，長腓骨筋では総数13個の筋紡錘について紡錘内筋線維の筋線維型構成を調べた。中間広筋の紡錘内筋線維の構成は1型核袋:2型核袋:核鎖=1.2本:1.4本:4.4本であり，長腓骨筋では同様に1.0本:1.1本:5.0本であった(表7)。両筋の紡錘内筋線維の数に有意な差は無かったが，中間広筋の方が核袋筋線維が多い傾向にあった。中間広筋に多核袋筋紡錘が多いのは，姿勢を保持する筋運動制御において筋感覚の感度を高めるための適応であると考えられる。

4. ヒツジの骨格筋における紡錘外および紡錘内筋線維の

3-ヒドロキシ酪酸脱水素酵素活性

ウシやヒツジの抗重力筋には長時間の筋運動に適応して3-ヒドロキシ酪酸脱水素酵素(3-HBD)活性を高めて疲労耐性を強めたI型筋線維がある。一方、紡錘内筋線維は感度補正のために収縮を繰り返す。3-HBDの活性の強いI型筋線維が多い筋では筋紡錘による筋運動調節がより高頻度に行なわれていることが予想されるので、I型筋線維と紡錘内筋線維の3-HBD活性について調べた。

ヒツジの中間広筋、大腿直筋深部、腓腹筋内側頭および腰最長筋から材料を採取し、酸およびアルカリ前処理ミオシンATPase、NADH脱水素酵素、3-HBDによる酵素組織化学的染色により筋線維型を調べた。紡錘外筋線維のI型筋線維に3-HBD活性の強いI型筋線維の多い筋(中間広筋>大腿直筋深部>腓腹筋内側頭>腰最長筋)ほど、紡錘内筋線維も3-HBD活性が強い傾向にあった(表8、図9~12)。紡錘内2型核袋筋線維が強い3-HBD活性を示す傾向にあり、姿勢保持の筋運動調節に重要な役割を果たすと考える。

5. ヒツジの骨格筋における筋線維型構成と筋紡錘の有無

管腔を収縮させる括約筋には横紋筋組織を持つものがあり、その機能や筋運動制御については他の筋とは異なる機構を持つと考える。反芻において嚥下や吐き戻しなど、咽頭での食塊の移動に機能するヒツジの後咽頭収縮筋の筋線維型構成と筋紡錘の有無について調べ、他の骨格筋との比較を行なった。

ヒツジより後咽頭収縮筋(甲状咽頭筋、輪状咽頭筋)を採取し、酸およびアルカリ前

処理ミオシンATPase, NADH脱水素酵素, 3-HBDによる染色を行ない筋線維型の酵素組織化学的特性を調べた(図13)。甲状咽頭筋はII A型筋線維が多く, 輪状咽頭筋はI型筋線維が多かった(表9)。後咽頭収縮筋は疲労に強い筋線維のみで構成されており, 反芻において長時間にわたる連続的な収縮運動への適応と考える。後咽頭収縮筋のI型筋線維には強い3-HBD活性を持つものがあり, 持続的な咽頭の収縮機能に適応したものと考え(図14)。後咽頭収縮筋の筋線維の径は小さく, 後咽頭収縮筋では大きな収縮力は要求されていないと考える(表10)。

ヒツジの後咽頭収縮筋において筋紡錘は見出されなかった。骨格筋の筋運動調節において必ずしも筋紡錘が関係するのではないことが確認された。ヒツジの後咽頭収縮筋の筋運動は筋紡錘を介さない径路で制御がなされていると考える。

まとめ

1. ヒツジの中間広筋と長腓骨筋の筋紡錘の多くは単純型筋紡錘であり, 縦連型や複合型筋線維は少なかった。単純型筋紡錘は双極亜型と単極亜型であった。単極単純型筋紡錘の一部に筋紡錘・腱紡錘複合があった。中間広筋に分岐型筋紡錘を発見した。
2. ヒツジの中間広筋と長腓骨筋の筋紡錘密度に有意な差はなかった。中間広筋では筋の遠位部に筋紡錘が多く分布し, 長腓骨筋では筋腹部に多く分布していた。筋紡錘は筋の中で大きな力の加わる部位に多く分布すると考える。
3. ヒツジの中間広筋と長腓骨筋において筋紡錘の紡錘内筋線維は1型核袋, 2型核袋, 核鎖筋線維に分類され, その比はほぼ1:1:4~5であった。中間広筋の

方が核袋筋線維が多い傾向にあったのは、姿勢保持の筋運動制御のために筋感覚の感度を高めるための適応であると考ええる。

4. ヒツジの中間広筋、大腿直筋深部、腓腹筋内側頭および腰最長筋において、3-ヒドロキシ酪酸脱水素酵素(3-HBD)活性の強いI型筋線維が多い筋では紡錘内筋線維の3-HBDの活性が強かった。姿勢保持に伴う高頻度の筋感覚の感度調節への適応であると考ええる。
5. ヒツジの後咽頭収縮筋は反芻に伴う長時間の筋運動に適応して疲労に強い筋線維で構成されていた。後咽頭収縮筋には機能的な区画化が見られ、甲状咽頭筋はIIA型筋線維が多く、輪状咽頭筋はI型筋線維が多かった。I型筋線維には3-HBD活性が強いものがあつた。ヒツジの後咽頭収縮筋に筋紡錘は存在しなかつた。後咽頭収縮筋は筋紡錘を介さない筋運動制御を受けていると考ええる。

表1 ヒツジの中間広筋と長腓骨筋における筋紡錘数と筋紡錘密度

	中間広筋	長腓骨筋
筋湿重量 (g)	35.1 ± 4.7 ¹⁾	7.8 ± 0.3
筋長 (cm)	12.1 ± 0.1	6.9 ± 0.5
総筋紡錘数 (個)	179.7 ± 17.5	42.0 ± 2.6
総筋紡錘単位数 (個)	187.0 ± 20.0	44.7 ± 3.8
筋紡錘密度 (筋紡錘単位数/g)	5.3 ± 0.2	5.7 ± 0.3

¹⁾ 平均 ± 標準偏差 (n=3)

表2 ヒツジの中間広筋と長腓骨筋における筋紡錘の形態学的分類

筋紡錘の型	中間広筋	長腓骨筋
単純型 (%)	94.7 ± 1.4 ¹⁾	92.8 ± 2.8
双極型 (%)	77.2 ± 1.9	84.3 ± 4.6
単極型 (%)	14.3 ± 1.4	8.4 ± 7.4
縦連型 (%)	4.1 ± 1.1	4.5 ± 4.1
複合型 (%)	1.5 ± 1.2	2.6 ± 2.7

¹⁾ 平均 ± 標準偏差 (n=3)

表3 ヒツジの中間広筋と長腓骨筋における筋紡錘の全長、紡錘鞘長および赤道部直径

	中間広筋	長腓骨筋
単純型		
全長 (mm)	4.5 ± 0.3 ¹⁾	5.1 ± 0.5
紡錘鞘長 (mm)	2.6 ± 0.1	3.1 ± 0.4
赤道部直径 (μm)	115.3 ± 10.3	136.1 ± 29.7
双極型		
全長 (mm)	4.6 ± 0.3	5.3 ± 0.5
紡錘鞘長 (mm)	2.6 ± 0.2	3.2 ± 0.4
赤道部直径 (μm)	116.1 ± 10.9	139.4 ± 30.7
単極型		
全長 (mm)	3.8 ± 0.1	3.4 ²⁾
紡錘鞘長 (mm)	2.7 ± 0.1	2.5
赤道部直径 (μm)	111.1 ± 10.4	111.7
縦連型		
全長 (mm)	8.8 ± 0.8	8.2
近位側筋紡錘単位		
紡錘鞘長 (mm)	2.6 ± 0.3	3.3
赤道部直径 (μm)	113.0 ± 17.1	106.2
遠位側筋紡錘単位		
紡錘鞘長 (mm)	3.0 ± 0.3	2.6
赤道部直径 (μm)	111.7 ± 12.3	111.8
複合型		
全長 (mm)	4.9 ± 1.7	4.5
紡錘鞘長 (mm)	2.3 ± 0.4	2.7
赤道部直径 (μm) ³⁾	114.8 ± 26.0	175.9

¹⁾ 平均 ± 標準偏差 (n=3), ²⁾ 平均 (n=2), ³⁾ 隣接した筋紡錘単位の平均

表4 ヒツジの中間広筋と長腓骨筋における筋紡錘の紡錘内筋線維の数

	中間広筋	長腓骨筋
単純型		
紡錘内筋線維総数	6.5 ± 0.3 ¹⁾	6.8 ± 0.3
核袋筋線維数	2.1 ± 0.1	2.0 ± 0.1
核鎖筋線維数	4.4 ± 0.2	4.8 ± 0.3
双極型		
紡錘内筋線維総数	6.6 ± 0.2	6.9 ± 0.4
核袋筋線維数	2.1 ± 0.1	2.0 ± 0.0
核鎖筋線維数	4.5 ± 0.2	4.9 ± 0.4
単極型		
紡錘内筋線維総数	5.9 ± 0.4	6.3 ²⁾
核袋筋線維数	2.1 ± 0.1	2.3
核鎖筋線維数	3.8 ± 0.3	4.0
縦連型		
近位側筋紡錘単位		
紡錘内筋線維総数	6.6 ± 0.7	6.1
核袋筋線維数	2.0 ± 0.0	1.8
核鎖筋線維数	4.6 ± 0.7	4.3
遠位側筋紡錘単位		
紡錘内筋線維総数	6.2 ± 0.3	6.2
核袋筋線維数	1.9 ± 0.1	1.8
核鎖筋線維数	4.3 ± 0.3	4.4
複合型 ^{a)}		
紡錘内筋線維総数	8.8 ± 3.5	12.3
核袋筋線維数	2.8 ± 1.6	3.0
核鎖筋線維数	6.0 ± 2.0	9.3

¹⁾ 平均 ± 標準偏差 (n=3), ²⁾ 平均 (n=2)

^{a)} 隣接した筋紡錘単位の合計

表5 筋線維型の分類

筋線維型	ミオシンATPase		NADH 脱水素酵素
	pH 4.3	pH10.5	
紡錘外	I 型	+++	---
	II A型	---	+++
	II B型	---	+++
紡錘内	1型核袋	-~+	-~+
	2型核袋	++~+++	++~+++
	核鎖	-	+++

-:陰性, +:弱, ++:中等度, +++:強, ++++:著しく強

表6 ヒツジの中間広筋と長腓骨筋における紡錘外筋線維の筋線維型の割合(%)

	I 型	II A型	II B型
中間広筋	100	0	0
長腓骨筋	28.0±5.5	34.9±4.8	37.1±5.1
平均±標準偏差			

表7 ヒツジの中間広筋と長腓骨筋における筋紡錘の紡錘内筋線維の数

	1型核袋	2型核袋	核鎖	総数
中間広筋 ¹⁾	1.2±0.4 ^a	1.4±0.5	4.4±0.7	7.0±0.8
長腓骨筋 ²⁾	1.0	1.1±0.3	5.0±0.8	7.1±0.7

¹⁾筋紡錘数=18, ²⁾筋紡錘数=13, ^a 平均±標準偏差

表8 ヒツジの筋における筋線維型の3-HBD活性

筋線維型	3 - H B D 活 性			
	中間広筋	大腿直筋深部	腓腹筋内側頭	腰最長筋
紡錘外	I 型	+++	-~+++	-~++
	II A型	---	---	---
	II B型	---	---	---
紡錘内	1型核袋	+~+++	+~+++	+~++
	2型核袋	+~+++	+~+++	+~+++
	核鎖	+~+++	+~+++	+~++

-:陰性, +:弱, ++:中等度, +++:強

表9 ヒツジの後咽頭収縮筋における筋線維型の割合(%)

	筋線維型		
	I 型	II A型	II B型
甲状咽頭筋	12.2±2.9 ^b	87.8±2.9 ^c	0 ^a
輪状咽頭筋	52.6±4.4 ^b	47.4±4.4 ^b	0 ^a

平均±標準偏差 (n=5), ^{a-c} 同行異符号間に有意差 (P<0.05).

表10 ヒツジの後咽頭収縮筋における筋線維型の径(μm)

	筋線維型	
	I 型	II A型
甲状咽頭筋	23.9±2.9	26.6±1.0
輪状咽頭筋	24.0±2.3	22.8±2.0

平均±標準偏差 (n=5)

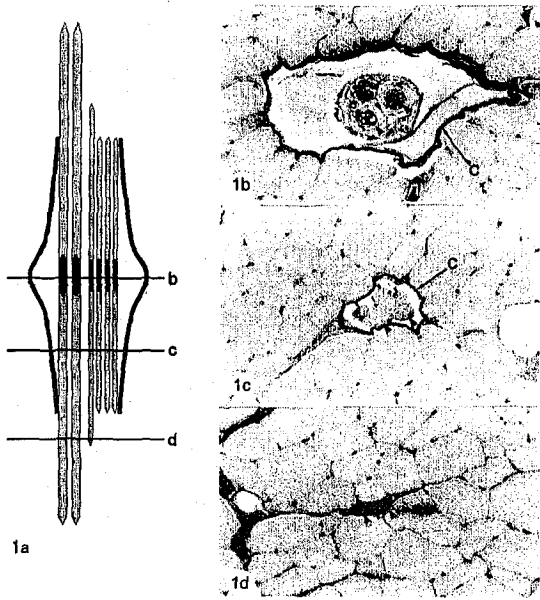


図1 ヒツジの長腓骨筋の双極単純型筋紡錘

図1aに双極単純型筋紡錘の模式図を示し、図1b~dに単純型筋紡錘の側の極を示す。この筋紡錘は2本の核袋筋線維(大矢頭)と4本の核鎖筋線維(小矢頭)を有する。紡錘鞘(C)は赤道部(図1a)で最も径が大きく、紡錘袖(図1b)では極に向かって徐々に細くなる。錘外部(図1c)には2本の核袋筋線維と1本の核鎖筋線維が伸びている。図1b~d:900 μ m間隔。

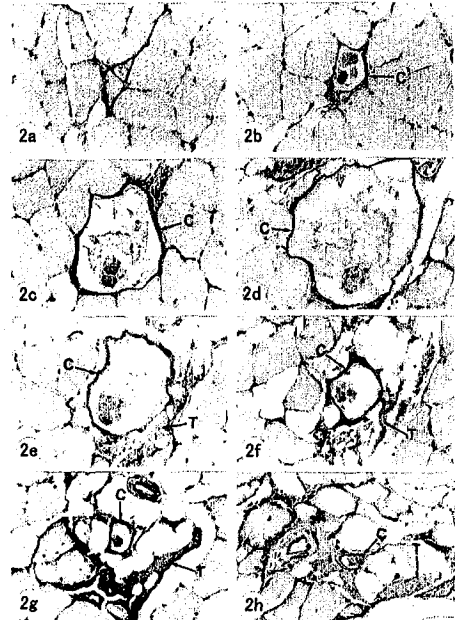


図2 ヒツジの中間広筋の単極単純型筋紡錘

近位側では紡錘鞘(C)の外に紡錘内筋線維が伸びる錘外部(図2a:矢頭)を持つ筋紡錘が、遠位側では紡錘鞘が腱(T)に接しており、紡錘内筋線維が錘外部を持たずに終止する(図2h)。図2a~d:600 μ m間隔、図2d~h:300 μ m間隔。

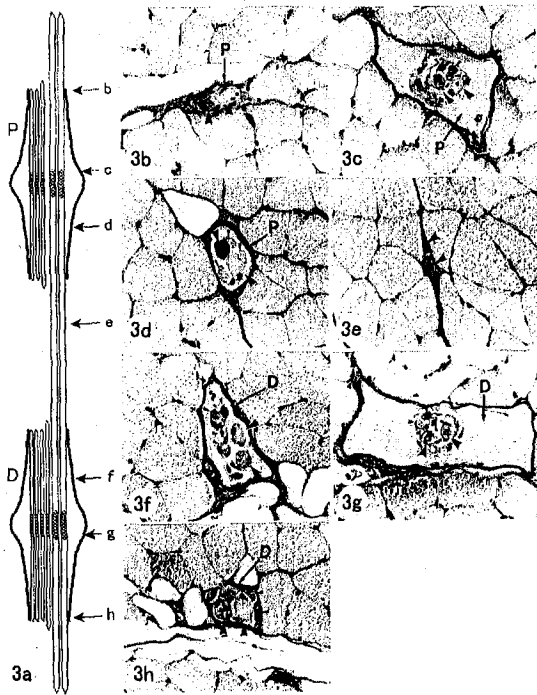


図3 ヒツジの中間広筋の縦連型筋紡錘

図3aに縦連型筋紡錘の模式図を示す。近位側筋紡錘単位(P)は2本の核袋筋線維(大矢頭)と3本の核鎖筋線維(小矢頭)を有し(図3b~d)、遠位側筋紡錘単位(D)は2本の核袋筋線維と4本の核鎖筋線維を有する(図3f~h)。2つの筋紡錘単位は2本の核袋筋線維で連結する(図3e)。図3b~c、3g~h:900 μ m間隔。図3d~c:1,200 μ m間隔。図3c~d、3f~g:600 μ m間隔。図3e~f:1,800 μ m間隔。

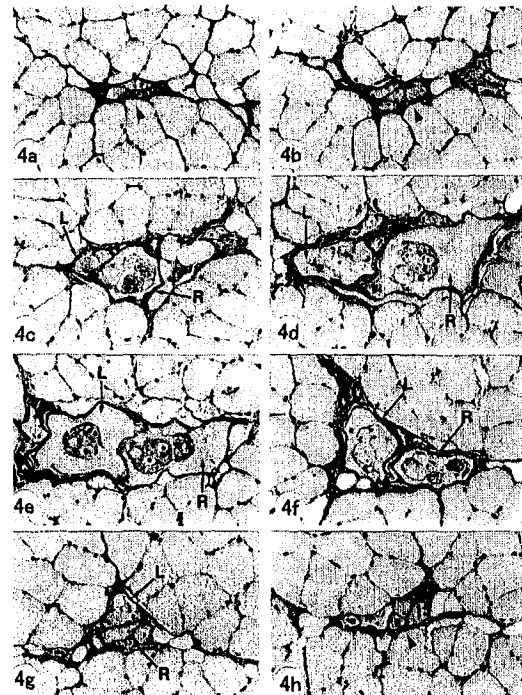


図4 ヒツジの中間広筋の複合型筋紡錘

2つの筋紡錘単位(LとR)が互いに隣接しており、軸周囲腔はそれぞれ独立している。図3a~c、3d~e、3g~h:300 μ m間隔。図3c~d、3e~g:600 μ m間隔。

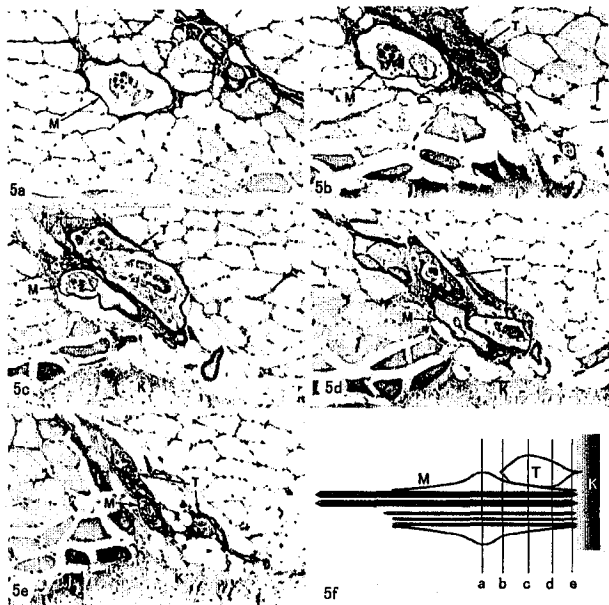


図5 ヒツジの中間広筋の筋紡錘・腱紡錘複合

単極単純型筋紡錘(M)の遠位側紡錘袖が腱紡錘(T)と隣接し、複合型筋紡錘様の形態(Dyad)を形成する。図5fに筋紡錘・腱紡錘複合の模式図を示す。K:腱。図5a~e:300 μ m間隔。

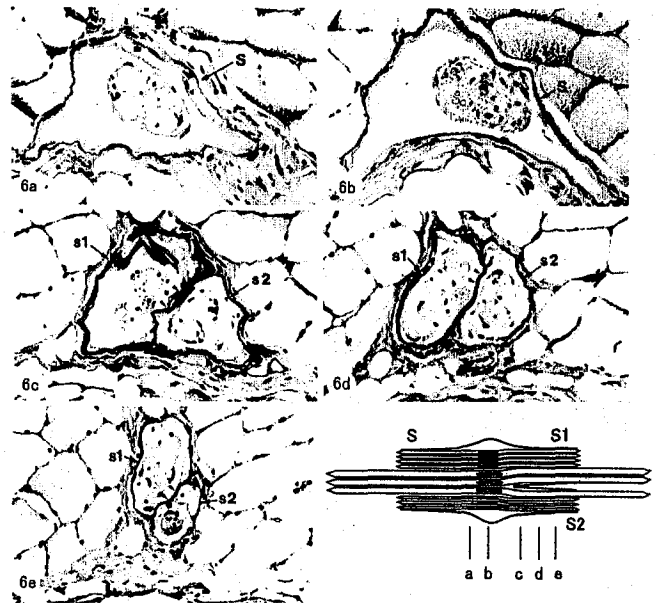


図6 ヒツジの中間広筋の分岐型筋紡錘

一侧では1つの軸周囲腔を持つ紡錘鞘(図6a:S)が赤道部(図6b)を越えると分岐し(図6c), 2つの紡錘袖(S1&S2)を持つ二股になった紡錘鞘を形成する(図6d, e)。図6fに模式図を示す。図6a~b, 6c~e:300 μ m間隔。図6b~c:600 μ m間隔。

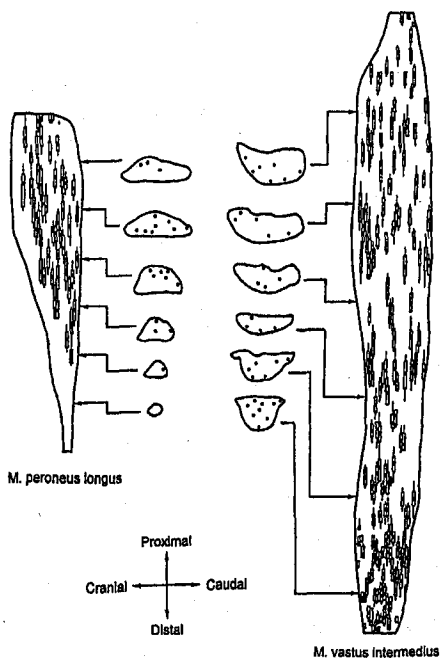


図7 ヒツジの中間広筋と長腓骨筋における筋紡錘の分布

中間広筋(右)と長腓骨筋(左)における筋紡錘分布の再構築図を示す。図中の長方形は紡錘鞘、直線は錘外部を示す。長方形内の点は赤道部を示す。図中央に筋の横断面をそれぞれ6カ所示し、筋紡錘の位置を点で示す。

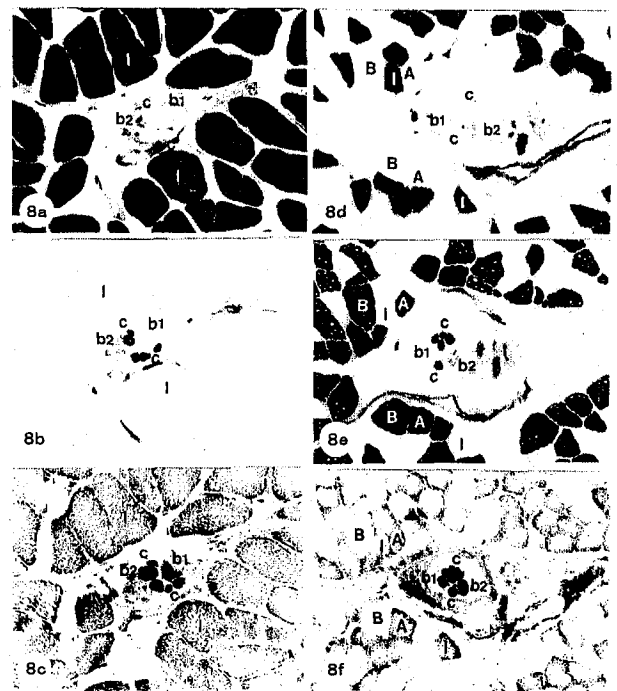


図8 ヒツジの中間広筋と長腓骨筋における紡錘外および紡錘内筋線維の筋線維型

図8a~c:中間広筋。図8d~f:長腓骨筋。図8a, d:酸前処理(pH4.3)ミオシンATPase反応。図8b, e:アルカリ前処理(pH10.5)ミオシンATPase 反応。図8c, f:NADH脱水素酵素活性。I:I型筋線維, A:IIA型筋線維, B:II B型筋線維, b1:1型核袋筋線維, b2:2型核袋筋線維, c:核袋筋線維。筋線維型の酵素組織化学的特性は表5に示した。

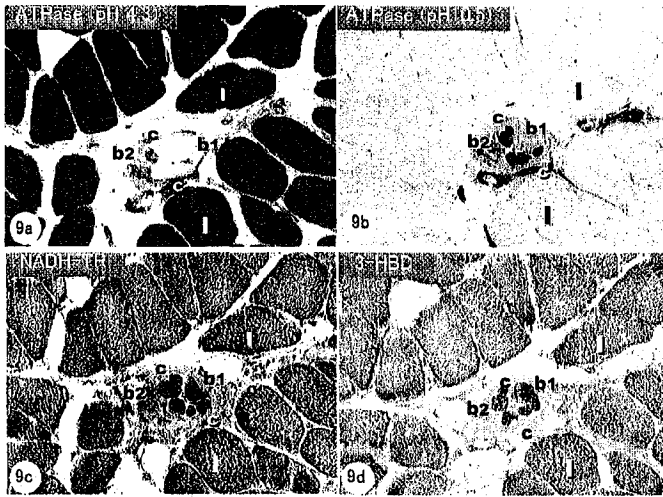


図9 ヒツジの中間広筋における紡錘外および紡錘内筋線維の筋線維型

I: I型筋線維, b1: 1型核袋筋線維, b2: 2型核袋筋線維, c: 核鎖筋線維。

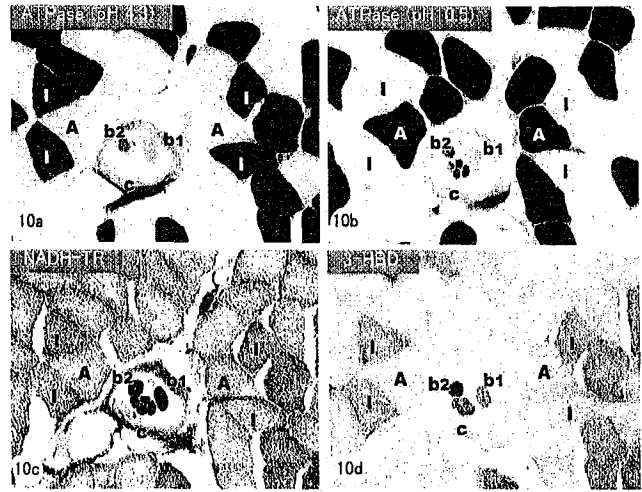


図10 ヒツジの大腿直筋深部における紡錘外および紡錘内筋線維の筋線維型

I: I型筋線維, A: IIA型筋線維, b1: 1型核袋筋線維, b2: 2型核袋筋線維, c: 核鎖筋線維。

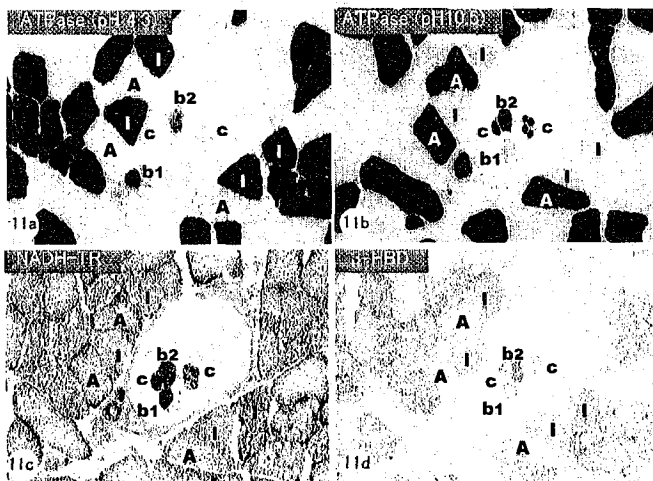


図11 ヒツジの腓腹筋内側頭における紡錘外および紡錘内筋線維の筋線維型

I: I型筋線維, A: IIA型筋線維, B: IIB型筋線維, b1: 1型核袋筋線維, b2: 2型核袋筋線維, c: 核鎖筋線維。

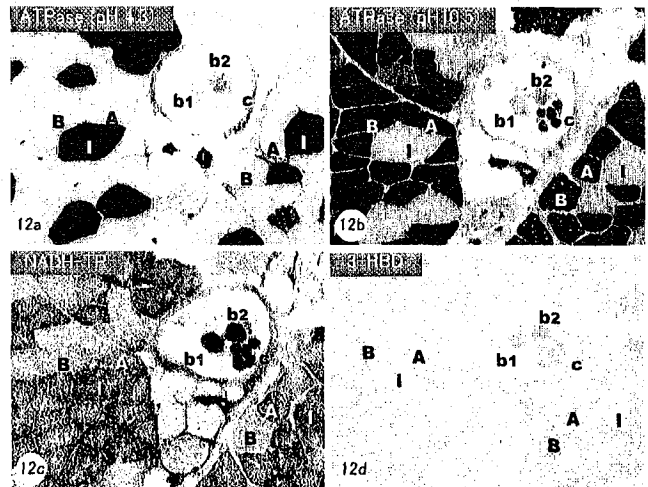


図12 ヒツジの腰最長筋における紡錘外および紡錘内筋線維の筋線維型

I: I型筋線維, A: IIA型筋線維, B: IIB型筋線維, b1: 1型核袋筋線維, b2: 2型核袋筋線維, c: 核鎖筋線維。

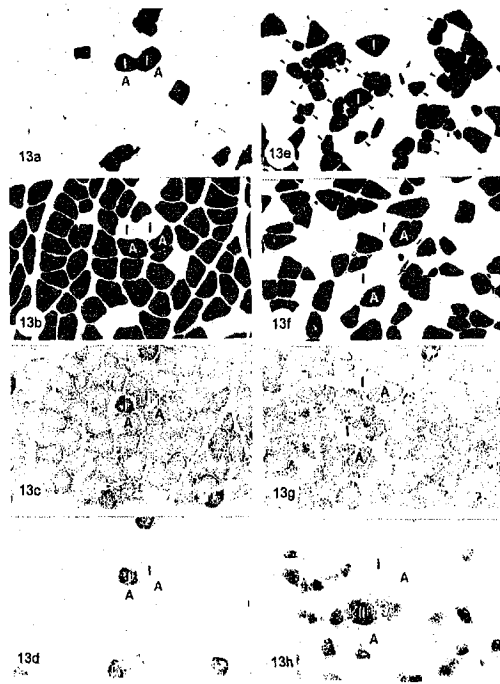


図13 ヒツジの後咽頭収縮筋の筋線維型構成

図13a～d: 甲状咽頭筋。図13e～h: 輪状咽頭筋。図13a, e: 酸前処理 (pH4.3)ミオシンATPase反応。図13b, f: アルカリ前処理 (pH10.5)ミオシンATPase 反応。図13c, g: NADH脱水素酵素活性。図13d, h: 3-ヒドロキシ酪酸脱水素酵素 (3-HBD) 活性。酸前処理ミオシンATPase反応ではI型筋線維が強く反応し、アルカリ前処理ミオシンATPaseではII型筋線維が強く反応する。NADH脱水素酵素活性はすべての筋線維で強い。II型筋線維はいずれもIIA型筋線維である。I型筋線維の一部(図13e: 矢頭)が強い3-HBD活性を示す(図13h)。

論文審査結果要旨

筋紡錘は骨格筋に存在する筋運動調節の筋感覚器として機能し、特に姿勢保持の筋運動制御に関わる。骨格筋の筋線維は酵素組織化学的に I 型および II 型筋線維に大別される。姿勢保持の筋運動制御において、筋紡錘と I 型筋線維の機能的関連が重要であることが知られている。家畜を含む中動物における筋紡錘に関する情報は殆ど無いので、家畜の骨格筋の機能をよりよく理解するには、筋における筋紡錘の構造と分布を知る必要がある。

本研究は、ヒツジを用いて骨格筋の筋線維型構成と筋感覚器である筋紡錘の機能的な関連を明らかにしようとした。ヒツジの中間広筋は I 型筋線維のみで構成された姿勢保持機能に高度に適応した筋である。姿勢保持に働く中間広筋と運動に働く長腓骨筋ならびに姿勢保持にかかわらない後咽頭収縮筋における筋紡錘の形態、筋紡錘の密度と分布および紡錘内筋線維の酵素組織化学的特性について明らかにした。中間広筋と長腓骨筋には、単純型筋紡錘(双極亜型と単極亜型、筋紡錘・腱紡錘複合)、縦連型筋紡錘および複合型筋紡錘が存在することを明らかにするとともに、新たに、中間広筋に分岐型筋紡錘を見出した。I 型筋線維のみから成る中間広筋と II 型筋線維が多い長腓骨筋の筋紡錘の密度に差はないことを証明し、I 型筋線維と筋紡錘の多寡には関係がないことを明らかにした。筋紡錘は筋の中で大きな力が加わる部位に多く分布することを示した。3-ヒドロキシ酪酸脱水素酵素(3-HBD)活性の強い I 型筋線維が多い筋では紡錘内筋線維の 3-HBD の活性が強く、この紡錘内筋線維は姿勢保持に伴う高頻度の筋感覚の感度調節に適応していることを示した。後咽頭収縮筋は、反芻に伴う長時間の筋運動に適応した筋線維で構成されていることを示すとともに、後咽頭収縮筋には筋紡錘が存在しないことを証明した。後咽頭収縮筋は筋紡錘を介さない筋運動制御を受けていることを示唆した。ヒツジで得られたこれらの成果は、反芻動物における筋の機能をよりよく理解するのに必要なものである。よって審査員一同は、この論文の著者に対して、博士(農学)の学位を授与されるに値するものと判断した。