

# 組織化學技術在魚類軀幹肌纖維分類之應用

## Classification of Fiber Types in the Trunk Muscle of Fish : Applying of Histochemical technique

陳雪芬、朱錦忠

德育醫護管理專科學校

### 摘要

魚體中軀幹肌所佔的比例最大，舉凡魚類在水中的活動都需依賴此一肌肉的作用才能達成，因此肌肉組織是動物身體中最重要的構造之一，而構成肌肉組織之基本單位為肌纖維。最早對肌纖維之分類方式是依據肌肉所呈現出來的顏色而加以區分及定名，因此有紅肌纖維或白肌纖維之稱呼。綜合過去對肌纖維分類的研究，共可歸納出四種主要分類系統：解剖外觀特徵、行為生理反應、生化反應特性及組織化學特徵。但在實際的應用上，會發現每一個肌纖維所具有的生理特性與生化反應並不一定完全吻合。在醫學的臨床檢定時，均先以組織化學技術來檢定肌纖維的類型，因為此方法可在活體取下肌肉樣品後，迅速的做成冷凍切片來加以研究分析。本篇報告的目的，即將過去有關此方面的研究加以整理歸納，並將組織化學技術應用在魚類軀幹肌纖維之分類上，做一介紹。

---

關鍵詞：組織化學、軀幹肌、肌纖維類型、酵素活性圖譜。

## 緒言

動物之各種形態的運動，如防禦、避敵、攝食和生殖等活動，主要是靠肌細胞的收縮動作來完成，因此肌肉組織乃是動物身體中最重要的構造之一。以魚類而言，其軀幹之游泳運動以及鰓的呼吸動作，都是藉由骨骼肌的收縮來完成；心臟的幫浦作用則是藉由心肌的收縮來達成；此外，內臟器官的蠕動亦是靠平滑肌的收縮來完成。

肌肉動作的基本單位是肌細胞，通常呈長條形，所以又稱肌纖維，其最大特點是受到刺激後，會立刻發生收縮反應，並且在收縮後，還能恢復原狀。不同的肌肉組織在結構和機能上雖各有差異，但是各種收縮功能的達成主要是與肌細胞中所含的收縮蛋白（肌凝蛋白和肌動蛋白）有關，而由原生質（protoplasm）特化成的肌原纖維（myofibril）均具有高度的伸縮性，且永遠朝一個方向收縮。

魚類和其他脊椎動物一樣，有三種肌肉組織：骨骼肌、心肌和平滑肌。其中骨骼肌的分布最廣，約佔魚體體重的一半。肌纖維具有明顯的橫紋結構，受到運動神經的支配，只有在神經興奮的影響下才能產生收縮作用，其收縮力最強，收縮的速度也最快。魚體中的橫紋肌可進一步分為軀幹肌、頭肌和鰭肌。軀幹肌中有結締組織把橫紋肌橫向分隔成肌節（myotome），其數目與脊椎骨數相符，肌節之間的結締組織形成W形的交叉線（圖一），以提高肌肉的收縮效率[1]。

在大多數魚類的軀幹肌中，不同類型的肌纖維會分布在不同區域的肌肉組織中，且這種現象會一直持續到生命的後期，此與哺乳類及鳥類的肌纖維是以鑲嵌狀（mosaic）的排列方式組成不同，因此在魚體解剖時，可以明顯的區分出紅肌與白肌組織。

## 軀幹肌肉組成與相關功能

組成魚體的肌肉可簡單分成上表層的紅肌（red muscle）層及較下面的白肌（white muscle）層[2]，有些魚類另外還有夾在紅肌和白肌之間的中間型（intermediate）或稱粉紅肌（pink muscle）層[3, 4, 5, 6]（圖二）。就生理機能及生物化學層面而言，這些肌肉組織被認為各自具有不同的功能角色[2, 4]。通常，成魚在側線下方的V-shaped軀幹肌是由紅肌所構成，而紅肌被認為與魚類之慢速、連續及非疲勞性的游泳有關，從肌電圖的研究亦顯示這群肌肉是提供魚類在慢速游泳時之動力來源[1]；粉紅肌則是呈現連續帶狀並以肌束膜（perimysium）與塊狀的紅肌區隔，而和魚體內部的白肌相連結。一般認為白肌是與快捷、迅速、易疲勞的運動有關[7, 8]，當魚類在進行爆發性的快速運動（burst activity）時，主要就是靠這些白肌[2, 9]的收縮來達成。

從電生理的研究顯示，當魚類在慢速游泳時的推進力量是來自於紅肌的收縮，而在達到最高速游泳時，白肌的收縮作用可達到最大，並且紅肌在此時亦共同提供收縮的力量[2, 7]。由此顯示白肌的主要功能是扮演一個非常有力，但是暫時性的能量來源，以便應付突發的運動，例如掠食或避免被掠食，但是最近的研究證據顯示，白肌除了在burst activity狀態下產生收縮作用之外，在其它的游泳速度時也被使用到[10]。

## 肌纖維之類型與功能特徵

許多有關魚類之研究發現，魚類的肌肉組織中包含相當複雜的肌纖維系統，其中包含有各種不同生化、組織化學、免疫組織化學及生理特性等的肌纖維[11, 12, 13, 14]。依據魚類游泳的模式，不同的魚種其軀幹肌中所包含的肌纖維種類亦不相同，並認為這些不同類型肌纖維的數量和分佈位置與魚種本身的棲息環境和生活型態息息相關[9, 11, 15]。

大多數脊椎動物之肌肉組織中均包含數種不同型式之肌纖維，其目的是允許在不同的速度下能夠產生更有效率的運動，就像機械同時具有各種傳輸系統以增加工作效率一樣。哺乳類之骨骼肌纖維依據其組織化學反應的結果，可分為 type I 及 type II 兩大類。type I 為慢速型肌纖維，並具有大量的粒線體及氧化酵素；另一類屬快速收縮之 type II 肌纖維則具有不一樣的酵素活性。若先以不同 pH 值之酸性溶液處理後，則 type II 肌纖維又可再進一步區分為 Iia、Iib 及 Iic 三種類型（表一）[16, 17]。一般而言，在魚類屬慢速型之肌纖維（紅肌纖維）是被用來提供慢速和中等速度移動時之能量，但在快速移動時慢速肌纖維和快速肌纖維（白肌纖維）則同時會被使用到。對一般魚類而言，即使在明顯快速的逃脫反應時，慢速紅肌纖維和快速白肌纖維都同時會有增速收縮的反應產生[10]。另外，有少數的底棲性魚類主要是靠臀鰭來運動，因此在牠們的軀幹肌中只有單一種白肌纖維[5]，然而就大部分魚類的軀幹肌而言，都至少包含二到三種不同類型的肌纖維。

過去的研究顯示，在硬骨魚的肌節中具有紅肌和白肌兩種主要型式的肌纖維，組織化學上的研究指出紅肌纖維在有氧的情況下代謝脂質和肝糖，而白肌纖維在缺氧的情況下代謝肝糖[8, 9, 15]。顯微構造的觀察顯示，這兩種肌纖維的差別在於肌纖維的組成特性和胞器構造上的不同[18, 19, 20]。另外，粉紅肌纖維的位置和特徵是介於紅肌和白肌纖維之間[7, 1]，但是這些粉紅肌纖維確切的功能角色仍不清楚[12, 15]。

依據肌纖維之生物化學和組織學特徵，一般都接受紅肌纖維的代謝是屬於明顯的耗氧性 (aerobic) 作用，而白肌纖維的代謝型式大多是屬於缺氧性 (anaerobic) 作用。因此，紅肌纖維被認為含有較多的粒線體、肌球素 (myoglobin)、血紅素、脂質、脂肪分解酵素 (lipolytic enzymes)、克氏循環酵素 (Kreb's cycle enzymes) 和細胞氧化酵素 (cytochrome oxidase) [21, 22, 23] 等，這些生化特性反應出紅肌纖維中，必須有較多的血管來支持其較大的耗氧量[24]和較高的脂質氧化速率[25]。相反的，白肌纖維則含有較少的微血管，並表現出較低的耗氧率[24]，在生化反應上被認為是屬於缺氧性的代謝型式，因此在白肌纖維中肝糖分解酵素的含量較高，以及具有非常活躍的乳酸去氫酵素 (lactate dehydrogenase, LDH) 將丙酮酸 (pyruvate) 轉換成乳酸[9, 21]，以產生能量供收縮時使用。

大多數的學者認為將肌纖維區分為兩型太過簡單，而一致認為動物的肌肉組織應該更為複雜[26]。在 Ogtata(1958)[27]對魚類、青蛙、小鳥及哺乳類所做的肌肉中 succinate dehydrogenase (SDH) 活性研究結果，認為肌肉中應包含三種肌纖維，即直徑較大的白肌纖維（具有低酵素活性）、直徑較小的紅肌纖維（具有高酵素活性）以及直徑大小和酵素活性都介於兩者之間的中間型（粉紅）肌纖維，而這三種肌纖維在肌肉中的組成比例會隨著肌肉作用之不同而有所差異。

## 肌纖維分類之研究史

最初肌纖維之分類方法是依據肌肉所呈現出來的顏色而加以區分成紅肌纖維和白肌纖維[17]，同時也有許多研究者試著從生理和構造上來解釋這兩種顏色不同肌纖維之間的差異。如 Grützner (1884) [17]從其研究結果認為：所有脊椎動物的肌肉都是由兩種肌纖維所構成，一種是細薄呈深色的肌纖維，另一種則是較粗及顏色較淡的肌纖維，並更進一步解釋深色的肌纖維是由於肌漿 (sarcoplasm) 中的顆粒性物質 (granules) 所造成，且這些顆粒性物質和肌纖維本身的新陳代謝作用有關。Knoll (1891) [17]則認為肌纖維顏色的深淺是和肌原纖維中原生質的多寡有關，即深色肌纖維中的原生質多於淺色肌纖維。

Lee et al. (1916) [28]發現這些肌肉各自具有不同的化學和生理特性，但是並未在組織形態上做進一步的探討，直到 Bullard (1919) [29]以 Sudan III 對肌肉中的脂質 (lipid) 做染色時，才發現在這些肌肉中含有淡色、深色及介於兩者之間的中間型肌纖維，且這三種肌纖維在不同的肌肉中佔有的比例及大小均不同。接下來的研究發現，在不同的肌纖維中所含的酵素活性亦不相同[30]，Paul and Sperling (1952) [31]則證實白肌中的粒線體含量及代謝活性均較低，而紅肌則具有較多的粒線體及較高的呼吸酵素活性。Dubowitz and Pearse (1960) [32]亦證實 phosphorylase 及各種氧化酵素的活性大小與肌纖維的類型具有很高的相關性，而建議將動物的肌纖維分成兩種類型：type I 具有高氧化和低糖解作用，type II 具有低氧化高糖解作用，同時在動物的肌肉中也另外發現具有中等酵素活性的第三類肌纖維。

Barnard et al. (1971) [33]試著找出各型肌纖維之組織化學特性與生理功能的相關性，這些學者們依據 nicotinamide adenine dinucleotide dehydrogenase (NADH) 染色反應的結果將肌纖維分成紅 (強)、白 (弱)、中間 (中) 型等三種；另外，依據 adenosine triphosphatase (ATPase) 反應的強弱與肌肉收縮速率的關係，將肌纖維分為快速收縮 (強) 及慢速收縮 (弱) 型纖維。Peter et al. (1972) [34]則建議將肌纖維分為：slow oxidative (SO)、fast oxidative glycolytic (FOG) 和 fast glycolytic (FG) 三型；Burke et al (1973) [35]則進一步依據各種肌纖維之收縮速度的快慢，以及運動時對疲勞的抗性等生理特徵，而將肌纖維分類為：slow twitch (S)、fast twitch & fatigue resistant (FR) 和 fast twitch & fatigue sensitive (FF) 三型 (表二)。

直到現代組織化學技術的出現，使得學者可以很容易研究細胞內的化學組成及酵素系統，這也開啟了一條新的研究方法：可以直接從形態學的研究去了解單一肌纖維的相關功能和作用。從過去的研究發現肌肉中肝糖的合成分解 (與 phosphorylase 有關)、氧化還原反應 (需各種與 Krebs's cycle 有關的 dehydrogenase) 及水解酵素 (如 ATPase 和各種 esterase) 等的活性大小均與肌纖維的類型具有很高的相關性[17]。

## 組織化學技術之應用

組織化學技術是對肌肉組織之冷凍切片 (最好是連續切片) 進行一系列之組織形態 (histological morphometry) 及組織化學 (histochemistry) 染色方式的研究，並將各

種酵素之染色結果整理成圖譜 (profiles) (參考表一及圖八~十三), 以作為鑑別肌纖維類型之依據。茲將各種染色的結果及應用說明如下:

S 形態特徵:

Haematoxylin and eosin (H&E)、Verhoeff-van Gieson (VVG) 和 modified Gomori trichome (MGT) 為組織形態研究上最常使用之染色方法, 從這三種染色的結果, 可以清楚的了解肌纖維中一些非收縮性的構造, 如細胞大小、神經、血管、結締組織及細胞核的排列分布情形等。

圖三及四為花身雞魚 (*Terapon jarbua*) 軀幹肌之 H&E 染色結果。圖三為橫切 (cross-section) 之肌肉組織, 從圖片中可以清楚看見此肌肉組織是由橫切面積 (cross-sectional area, CSA) 大小不同之肌纖維所構成, 且每一個肌纖維的四周均有數個細胞核分布 (此為橫紋肌之典型多核特徵)。圖四為肌肉組織之縱切片 (longitudinal section), 從圖片中可以看見每一個肌纖維中之肌原纖維均呈彼此相互平行的縱向排列, 及多核的分布。

圖五為 MGT 之染色結果。在此染色中, 肌纖維呈現藍綠色的反應, 結締組織則以較淡的藍綠色清楚地圍繞在微血管及肌束的四周, 染色後呈現深紅色反應的部分為肌纖維膜上的核 (sarcolemmal nuclei)。在此染色中可更明顯的區分出, 肌肉組織是由兩種以上不同形態特徵的肌纖維所組成。

S 組織化學染色:

在組織化學的染色中, 又可分成兩個部分, 一為研究能量來源, 另一為研究能量代謝型式, 即探討各種酵素活性的大小。

在前面的敘述中, 曾提及肌肉組織中儲存之能量係以肝醣和脂質為主, 且不同類型的肌纖維其所含之肝醣和脂質的量亦不一樣。一般而言是利用 Periodic acid-Schiff (PAS) 對組織中肝醣的分布進行檢定, 圖六為花身雞魚 (*Terapon jarbua*) 軀幹肌之紅肌的 PAS 染色結果, 可清楚的看見在肌纖維中含有大量的肝醣分布 (呈桃紅色反應), 在此染色中亦可清楚看見細胞核的分布。組織中脂質的檢定, 則是利用 oil red O (ORO) 或 Sudan black B 染色法進行, 圖七為 ORO 之脂質染色結果, 在染色後呈現紅色類似油滴狀的部分, 即為肌肉組織中脂質的分布區域。

利用組織化學染色技術對肌纖維類型進行鑑別時, 最主要的分類依據是, 根據肌肉組織對各種不同酵素染色所呈現出來之強弱反應而加以區別。其中以 ATPase 的染色結果最能直接反應出肌纖維的類型, 因為肌纖維在收縮時, 其直接的能量是來自於 ATP 水解成 ADP 時所釋放出來之能量, 而不同類型肌纖維之 ATPase 作用時的最適 pH 值範圍亦不相同, 故一般在進行此項染色時, 需先找出該樣品之最適的 pH 範圍後, 才進行檢定的染色工作。圖八~十為花身雞魚 (*Terapon jarbua*) 軀幹肌之連續切片 (serial sections) 的 ATPase 染色結果, 這些組織切片先分別以不同 pH 值 (圖八: pH 10.5, 圖九: pH 5.0, 圖十: pH 4.8) 之溶液處理後, 再進行 ATPase 的染色, 對照此三張圖片中同一個肌纖維的反應強弱, 可發現至少有三種不同類型的肌纖維存在於此肌肉組織中:

第一類肌纖維: 在經鹼性溶液處理後之染色反應為淡染, 而經酸性溶液處理後之染色反應為濃染, 此類肌纖維相當於哺乳類之 type I fiber (表一)。

第二類肌纖維：在經鹼性溶液處理後之染色反應為濃染，而經酸性溶液處理後之染色反應為濃染（相較於鹼性處理之結果約略淺一點）(pH 5.0) 到無反應 (pH 4.8)，此類肌纖維相當於哺乳類之 type IIb fiber (表一)。

第三類肌纖維：在經鹼性或酸性溶液處理後之染色反應均為濃染，此類肌纖維則相當於哺乳類之 type IIc fiber (表一)。

早期對肌纖維之組織化學研究時，曾以肌纖維之氧化代謝酵素活性大小來區別肌纖維的類型，而常用之三種主要酵素為 SDH、NADH 及 LDH。SDH 為 Kreb's cycle 中之重要酵素之一，肌纖維中具有此酵素時表示可經由 Kreb's cycle 來進行氧化代謝，同時 SDH 在肌纖維中呈色反應的部位亦代表粒線體的所在處；而肌纖維中具有 NADH 時，則表示此肌纖維可經由電子傳遞系統以獲取更多的 ATP，來提供肌纖維收縮時所需的能量[36, 37]；另外，肌纖維中若是具有很強的 LDH 活性時，表示此肌纖維可利用丙酮酸進行無氧代謝作用[17]。圖十一~十三為花身雞魚 (*Terapon jarbua*) 軀幹肌的連續切片 (serial sections)，分別以 SDH (圖十一)、NADH (圖十二) 及 LDH (圖十三) 進行組織染色，從此三種酵素染色的結果，亦可證明同一肌肉組織中同時具有強、中、弱三種酵素反應強度不同的肌纖維存在。

## 結語

綜合過去的研究發現：肌纖維的分類方式，由於研究方法不同，所以有不同的分類標準，目前大致可歸納出四種分類系統：

1. 解剖外觀特徵：依據肌肉顏色的紅白或深淺、肌纖維中顆粒性物質或原生質的多寡、以及細胞內部構造的差異等來加以鑑別肌纖維時，可分為紅肌纖維、白肌纖維及粉紅肌纖維。
2. 行為生理反應：根據運動速度的快或慢、肌肉抗疲勞 (resistance to fatigue) 性的高低、肌電圖的收縮反應等來區分時，肌纖維可區分成 S (slow twitch)、FR (fast twitch & fatigue resistant) 及 FF (fast twitch & fatigue sensitive) 等類型。
3. 生化反應特性：根據肌肉組織為耗氧性或缺氧性的代謝作用、肌肉中酵素活性及化學組成的高或低等特性來加以鑑別肌纖維的類型時，可分為 SO (slow twitch, oxidative)、FOG (fast twitch, oxidative, glycolytic) 及 FG (fast twitch, glycolytic) 等類型。
4. 組織化學特徵：根據一系列組織化學染色之酵素含量多寡、肌纖維之酵素反應圖譜及免疫組織化學特徵等結果，而將肌纖維分為 type I、type IIa、type IIb 及 type IIc 等類型。

基本上，如果肌纖維都明確的具有上述特性時，其分類就能很容易的進行，不過實際的狀況其實是相當複雜的，因為每一個肌纖維所具有的生理特性並不一定與生化反應完全吻合，所以如何建立一個可靠而明確的分類方法仍有待努力。但若以目前對肌纖維分類的研究方法而言，組織化學染色技術是最明確且快速的鑑別分類方法之一。

## 参考文献

1. Blake, R.W. 1983. Fish locomotion. Cambridge University Press, Cambridge; New York. pp 24-36.
2. Bone, Q. 1978. Locomotor muscle. In Fish physiology, Vol. 7. Edited by W. S. Hoar and D. J. Ranall. Academic Press, New York. pp. 361-417.
3. Patterson, S., Johnston, I. and Goldspink, G. 1975. A histochemical study of lateral muscle of five teleost species. J. Fish Biol. 7:155-166.
4. Johnston, I.A. 1981. Structure and function of fish muscles. Symp. Zool. Soc. Lon. 40:71-113.
5. Gill, S.W., Weatherley, R.L. and Legere, D. 1989. Histochemical characterization of myotomal muscle of five teleost species. J. Fish Biol. 34:375-386.
6. Higgins, P.J. 1990. The histochemistry of muscle in juvenile Atlantic salmon. *Salmo salar* L. J. Fish Biol. 37:521-529.
7. Hudson, R.C.L. 1973. On the function of the white muscles in teleosts at intermediate swimming speeds. J. Exp. Biol. 58:509-522.
8. Rayner, M.D. and Keenan, M.J. 1967. Role of red and white muscles in the swimming of the skipjack tuna. Nature (London), 214:392-393.
9. Johnston, I.A., Davison, W. and Goldspink, G. 1977. Energy metabolism of carp swimming muscles. J. Comp. Physiol. 114:203-216.
10. Jayne, B.C. and Lauder, G.V. 1994. How swimming fish use slow and fast fibers: implication for models of vertebrate muscle recruitment. J. Comp. Physiol. A 175:123-131.
11. Gill, H.S., Weatherley, A.H. and Bhesania, T. 1982. Histochemical characterization of myotomal muscle in the bluntnose minnow, *Pimephales notatus*, Rafinesque. J. Fish Biol. 21:205-214.
12. Mascarello, F., Romanello, M.G. and Scapolo, P.A. 1986. Histochemical and immunohistochemical profile of pink muscle fibres in some teleosts. Histochemistry, 84:251-255.
13. Pai-Silva, M.D., Pai, V.D. da Mota, D.L. and Rodrigues, A. de C. 1995. Histochemical study of muscle fiber types in *Synbranchus marmoratus* Bloch, 1975. Ann. Anat. 177:65-70.
14. Swank, D.M., Zhang, G. and Rome, L.C. 1997. Contraction kinetics of red muscle in scup: mechanism for variation in relaxation rate along the length of the fish. J. Exp. Bio. 200:1297-1307.
15. Mosse, P.R.L. and Hudson, R.C.L. 1977. The functional roles of different muscle fiber types identified in the myotomes of marine teleosts: a behavioral, anatomical and histochemical study. J. Fish Biol. 11:417-430.

16. Dubowitz, V. and Brooke, M.H. 1973. Muscle Biopsy: a modern approach, Philadelphia, WB. Saunders Co., P.32 (modification).
17. Dubowitz, V. 1985. Muscle Biopsy: a practical approach, 2nd ed. P.41-81. Bailliére Tindall.
18. Waterman, R.E. 1969. Development of the lateral musculature in the teleost, *Brachidanio rerio*: a fine structural study. Am. J. Anat. 125:457-494.
19. Nag, A.C. 1972. Ultrastructure and adenosine triphosphatase activity of red and white muscle fibres of the caudal region of a fish, *Salmo gairdneri*. J. Cell Biol, 55:42-57.
20. van Raansdonk W., Pool, C.W. and TeKronnie, G. 1978. Differentiation of muscle fiber types in the teleost *Brachydanio rerio*. Anat. Embryol. 153:137-155.
21. Bostrom S. L. and Johansson, R. G. 1972. Enzyme activity patterns in white and red muscle of eel (*Anguilla anguilla*) at different developmental stages. Comp. Biochem. Physiol. 42B:533-542.
22. Buttkus, H. 1963. Red and white muscle of fish in relation to rigor mortis. J. Fish. Res. Board Can. 20:45-58.
23. Hamior, G., Focant, B. and Disteche, M. 1972. Preproteinic criteria of differentiation of white, cardiac and various red muscles in carp. Comp. Biochem. Physiol. B 41:655-674.
24. Lei, H.R. 1974. A quantitative identification of three muscle fiber types in the body muscles of *Lampetra fluviatilis*, and their relation to blood capillaries. Cell Tissue Res. 154:109-119.
25. Bilinski, E. 1974. Biochemical aspects of fish swimming. In "Biochemical and Biophysical Perspectives in Marine Biology" (D.C. Malins and J. R. Sragent, eds.), Vol. 1, pp. 238-299. Academic Press, New York.
26. Morgan, D.L. and Proske, U. 1974. Vertebrate slow muscle: its structure, pattern of innervation, and mechanical properties. Physiol. Reviews 64(1):103-162.
27. Ogata, T. 1958. A histochemical study of the red and white muscle fibres. I. Activity of the succinoxidase system in muscle fibres. Atca Medica Okayama 12:216.
28. Lee, F.S., Guenther, A.E. and Meleney, H. E. 1916. Some of he general physiological properties of diaphragm muscle as compared with other mammalian muscles. Amer. J. Physiol. 40:446.
29. Bullard, H.H. 1919. Histological as related to physiological and chemical differences in certain muscle of the cat. Johns Hopkins Hospital Reports, 68:323.



30. Bensley, R.R. and Hoerr, L.L. 1934. Studies on cell structure by the freezing-drying method. *Anat. Record* 60:449.
31. Paul, M.H. and Sperling, E. 1952. The cyclophorase system: correlation of cyclophorase activity and the mitochondrial density in striated muscle. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 79:352.
32. Dubowitz, V and Pearse, A.G.E. 1960. A comparative histochemical study of oxidative enzyme and phosphorylase activity in skeletal muscle. *Histochemie* 2:105.
33. Barnard, J., Edgerton, V.R. Furukawa, T. and Peter, J.B. 1971. Histochemical, biochemical and contractile properties of red, white and intermediate fibers. *Am. J. Physiol.* 220:410-414.
34. Peter, J.B., Bernard, R.J. Edgerton, V.R.C. Gillespie, A. and Stempel, K.E. 1972. Metabolic profiles of three fibre types of skeletal muscle in guinea pigs and rabbits. *Biochemistry* 11:2627-2633.
35. Burke, R. E., Levine, D. N., Tsairis, P., and Zajac, F. E. (1973). Physiological types and histochemical profiles in motor units of cat gastrocnemius. *J. Physiol.* 234:723-748.
36. Fine, M.L., Pennypacker, K.R. Drummond, K.A. and Blem, C.R. 1986. Concentration and location of metabolic substrates in fast toadfish sonic muscle. *Copeia* 4:910-915.
37. Walsh, P.J., Bedolla, C. and Mommsen, T.P. 1987. Reexamination of metabolic potential in the toadfish sonic muscle. *J. Exp. Zool.* 241:133-136.

表一. 各種肌纖維之酵素活性圖譜 (profiles) (Dubowitz, 1985) [17]:

肌纖維類型	Type I	Type IIa	Type IIb	Type IIc
<u>酵素活性</u>				
ATPase (pH 9.4)	弱	強	強	強
ATPase (pH 4.6)	強	無	(強)	強
ATPase (pH 4.3)	強	無	無	中
NADH-TR	強	中	弱	中
SDH	強	中	弱	中
PAS	弱~中	強	中	中
Phosphorylase	無~弱	強	強	強

表二、哺乳類之骨骼肌依據組織化學及生理功能的不同，可分成 type I、type IIa、type IIb 及 type IIc 四種肌纖維型 (Dubowitz, 1985) [17]:

肌纖維類型	Type I	Type IIa	Type IIb	Type IIc
Barnard et al (1971)	Slow twitch Intermediate	Fast twitch Red	Fast twitch White	Precursor cell
Peter et al (1972)	Slow twitch Oxidative SO	Fast twitch Oxidative Glycolytic FOG	Fast twitch Glycolytic FG	
Burke et al (1971, 1973)	Slow twitch S	Fast twitch Fatigue resistant FR	Fast twitch Fatigue sensitive FF	