

鳩の胸筋と翼筋の筋電図学的研究

(骨 格 筋 の 機 能 分 化 に つ て の 考 察)

東京女子医大第一生理学教室 (主任 養島 高教授)

清 原 迪 夫 ・ 浅 倉 悟
キヨハラミチオ・アサキサトル

(受 付 昭 和 34 年 12 月 15 日)

I 緒 言

骨 格 筋 の 機 能 分 化¹⁾ に つ い て は、古くから敏捷な運動にたずさわるものと、長く収縮の状態をつづけることのできるものとの2種類の筋があることが知られていて、これらが白い筋(pale muscle)と赤い筋(red muscle)²⁾、また速筋と遅筋とに対応して考えられてきた。

Denny-Brown³⁾ は生理学的な性質や組織学的性質から、前者が表在性で多関節性、後者は深層性で一関節性の如く分類し、Kruger⁴⁾ は tetanus に 関 係 する 筋 線 維 群 (Fibrillen-struktur) と tonus に 関 係 する 筋 線 維 群 (Federstruktur) の 分 類 を して いる。すべての骨 格 筋 は この 2 種 類 の 筋 線 維 から 組 立 て ら れ て いる が、その 含 ま れ 方 の 多 少 に よ つ て あ る い は tetanus に 関 係 する 白 筋 と な り、ま た tonus に 関 係 する 赤 筋 と して 働 く と い う。そ し て ま た 夫 々 の 筋 線 維 の 物 質 構 成 も 相 違 い、薬 物 や 電 気 刺 激 に 対 し て も 夫 々 異 つ た 反 応 を 示 す こ と も、Gordon & Phillips⁵⁾ が 収 縮 曲 線 の 経 過 の 相 違 から 述 べ、Paton & Zaimis⁶⁾ が 筋 弛 緩 剤 に 対 する 反 応 態 度 から 述 べ る こ と ぐ で あ る。し か し、こ れ ら の 2 つ の 要 素 (rapid component と slow component) が 存 在 す る と い う こ と は、筋 全 体 ま た は 筋 の 小 部 分 の 攣 縮 曲 線 の 活 動 電 流 を 対 象 と し て し ら べ た 結 果 から 間 接 的 に 証 明 さ れ た も の で あ る が、本 邦 に お い て 時 実⁷⁾ ら に よ つ て 開 拓 発 展 せ し め ら れ た 筋 電 図 一 生 体 に お い て 運 動 神 經 線 維 と そ れ に 連 る 筋 線 維 群 から 構 成 さ れ る 神 經 一 筋 単 位 (略 して NMU) の 活 動 様 式 一 から、人 の 全 骨 格

筋 に つ い て、K (kinetic) と T (tonic) の 明 ら か に 異 る unit を 分 離 す る こ と が でき、こ の 骨 格 筋 の 機 能 分 化 の 様 相 が 皮 質 運 動 領 の 機 能 局 在 と 対 応⁸⁾ し て いる こ と が 明 ら か に さ れ た こ と は 注 目 す べ き こ と で あ る。こ の よ う に 神 經 支 配 を 含 め て の 骨 格 筋 の 機 能 分 化 は、更 に 筋 電 図 に よ り 各 種 哺 乳 動 物⁹⁾ を は じ め と し て 多 種 の 動 物 に つ い て の 考 察 に 発 展 し て いる。最 近 George & Naik¹⁰⁾ は 鳩 の 胸 筋 に つ い て、組 織 構 造 と 物 質 構 造 の 両 面 か ら、筋 収 縮 の 熱 源 に つ い て 興 味 有 る 報 告 を し て いる。

著 者 は、筋 電 図 学 的 な 検 索 方 法 を 以 て 解 明 さ れ る 骨 格 筋 の パ タ ン が、他 の 方 法 に よ つ て 齎 ら さ れ る 知 見 と どの よ う な 関 係 が あ る の か を 知 る う と し て、鳩 の 胸 筋 及 び 翼 筋 に つ い て 研 究 し て 2, 3 の 知 見 を え た の で 報 告 す る。

II 実 験 方 法

い え ば と 10 羽 を 用 い、そ の 大 胸 筋 (M. pectoralis major) と 上 腕 二 頭 筋 (Mm. biceps brachii) に つ い て 調 べ た。即 ち、両 筋 に 該 当 す る 皮 膚 部 分 の 羽 毛 を む し り と り、鳩 の 両 脚 を 左 指 間 に は さ み、筋 運 動 を さ せ て 筋 の 輪 廓 な ど を 明 確 に 把 握 し て か ら、羽 搏 く と き 静 止 時、受 働 的 翼 開 閉 時 の NMU の 活 動 様 式 を 追 求 し た。筋 活 動 電 流 の 導 出 電 極 は 100 μ エ ナ メ ル 絶 縁 銅 線 を セ メ ダ イン に て 封 入 固 定 し た 同 心 型 針 電 極、お よ び カ シ ュ ー ま た は シ リ コ ン ワ ニ ス で 被 覆 絶 縁 し 先 端 の み ぐ ぐ 僅 か に 露 出 し た 鍼 針 (寸 六、4, 5 番) を 用 い た。

筋 電 図 の 観 察 記 録 に は、電 圧 3 段、電 力 1 段 増 巾 器 (R-C 結 合、時 定 数 0.05 秒、利 得 120 db) に プ ラ ウ

Michio KIYOHARA, Satoru ASAKURA (First Department of Physiology, Tokyo Women's Medical College): Electromyographic study of the breast and the wing muscles of pigeon. (A consideration upon the differential organization of the skeletal muscles.)

ン管オシロスコープあるいは横河製電磁オシログラフ (A型振動子使用) を接続して行った。

小振巾の NMU はその後しばらく発射活動をしていて、やがてすべての NMU 発射活動を止める。すなわち筋が弛緩した状態である。飛翔時の

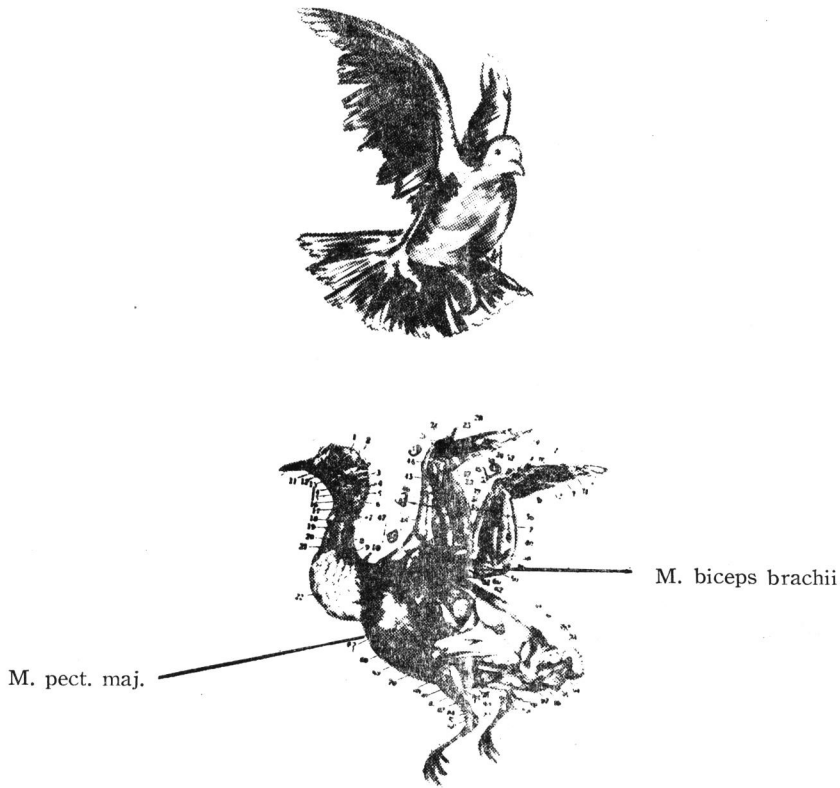


図1 鳩の飛翔時の図 (上) と骨骼筋の図 (下)

III 実験結果

鳩が翼運動をするときに (図1上) 主として働く筋は, *M. pectoralis marj.*, 及び *Mm. biceps brachii* である (図1下)。これらの筋は他の骨骼筋と同じように (抗動筋を除く) 安静時には NMU の発射活動はみられない。翼運動に伴って起る筋収縮に従って, NMU はスパイク状の発射活動を反復する。その様式は筋収縮の強さがまずにつれて recruitment 型に発射活動も強められ, 活動に参加する NMU の数の増加と, 個々の NMU の発射頻度の増加の2段階構えで応じてくる。このとき個々の NMU は非同期的である。また異なる NMU によって活動に参加する時相が異っている

図2に示すのはその1例であつて, 振巾の大きい NMU (約 $300 \mu V$) よりも振巾の小さい発射頻度の高い NMU (約 $100 \mu V$) の方が早期に活動に参加し, 収縮の強さが増すにつれて大きい振巾の発射頻度の低い NMU が加わり, 収縮の強さが減るにつれ先づ大振巾の NMU が発射活動を止め,

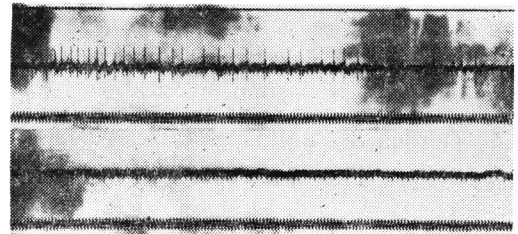


図2 2つの異なる NMU の発射活動の様式 (*M. pectoralis maj.*) (時標 50~)
(→印は連続している)

鳩の翼筋や胸筋の働き方は, このような NMU の活動様式を示す筋の収縮, 弛緩の繰り返しから成立っている。

そこで, 筋収縮の様相を NMU の活動様式からみるために, 同一 NMU のスパイク発射を長時間記録して, 相隣るスパイク発射の間隔を測定し, 縦軸に発射間隔を, 横軸に発射番号をとつて発射間隔ダイアグラムを作ると, 図3に示すように一連の発射間隔の変動の様相がわかる。図3は

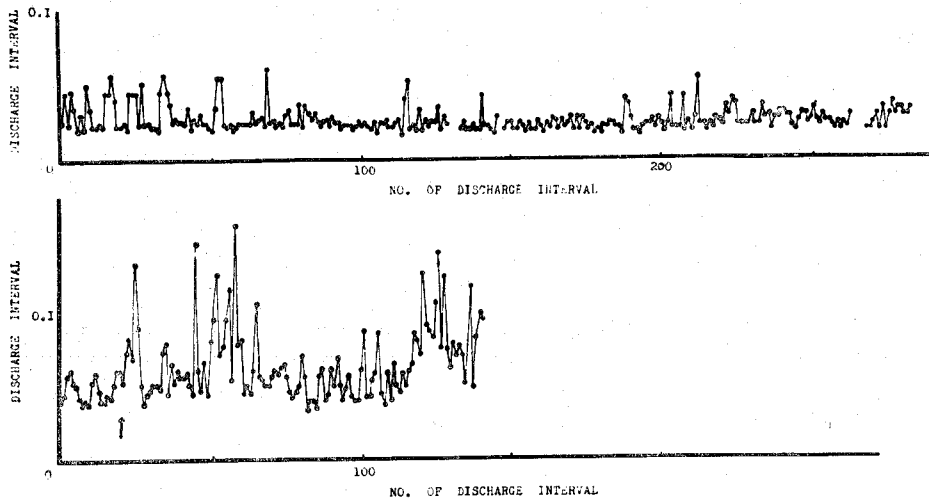


図3 図2にみられる異なる2つのNMUのスパイク発射の発射間隔図
(上 小振幅 NMU 下 大振幅 NMU) 下段↑印は上段の図の No. 1に相当する。

図2にみられる相異なる2つのNMUの発射間隔図で、上段に示すのは小振幅のNMUであり下段に示すのは大振幅のNMUのものである。下段上向き矢印のところから、図2にみられる小振幅の発射が始まっている。(実際小振幅のスパイク発射はそれ以前からあるが。)この図からもわかるようにNMU発射間隔の系列には、緩慢な動揺と不規則な変動がみられる。上図のように発射間隔の短いときには不規則な変動の中も小さく、緩慢な動揺はみられない。下図では緩慢な動揺もみ

られ、不規則な変動の中も上図よりは大きくなっている。

1回の翼運動をMm. biceps brachiiのNMUを指標としてみる時には、図4の如きNMUの発射活動様式を示し、その発射間隔図は下段Aの如くである。Bは異なる他のNMUについても同様な活動様式がみられることを示す。すなわち、NMUは収縮の強まるにつれて発射頻度を増し(発射間隔は短くなる)更に他のNMUの参加がみられる。しかもNMU相互は非同期的に発射

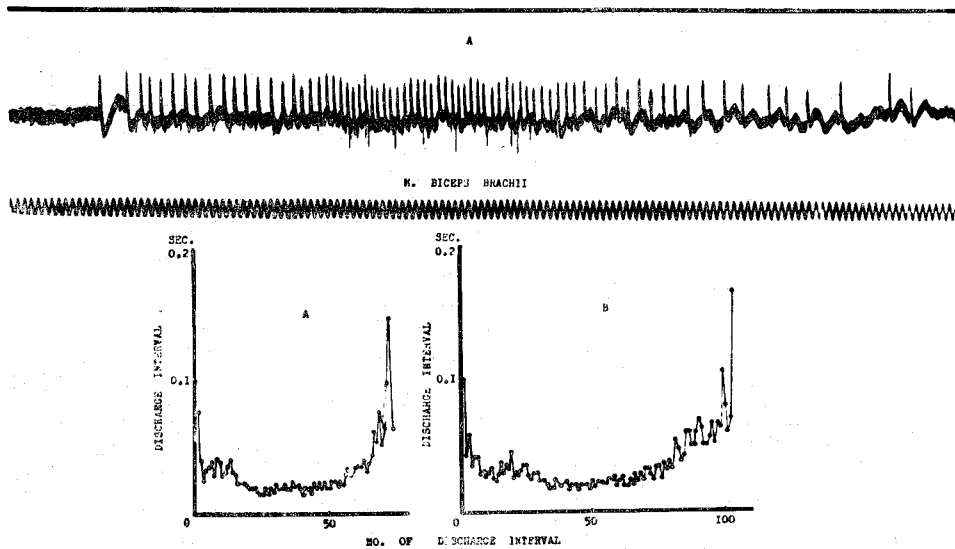


図4 1つの羽搏きに対応するNMUの活動様式(M. biceps brachii)
上段 1NMUスパイク発射の様相 時標 50~
下段 2つの異なるNMU発射間隔図
A 上段に記録したNMUの発射間隔図 B 他のNMUの発射間隔図

活動をしており、発射間隔図からこの1回の翼運動は円滑に遂行されていることが明確にわかる。

から上方に移動させると発射間隔は徐々に延長し、この操作以前の発射間隔にかえる。いいかえれ

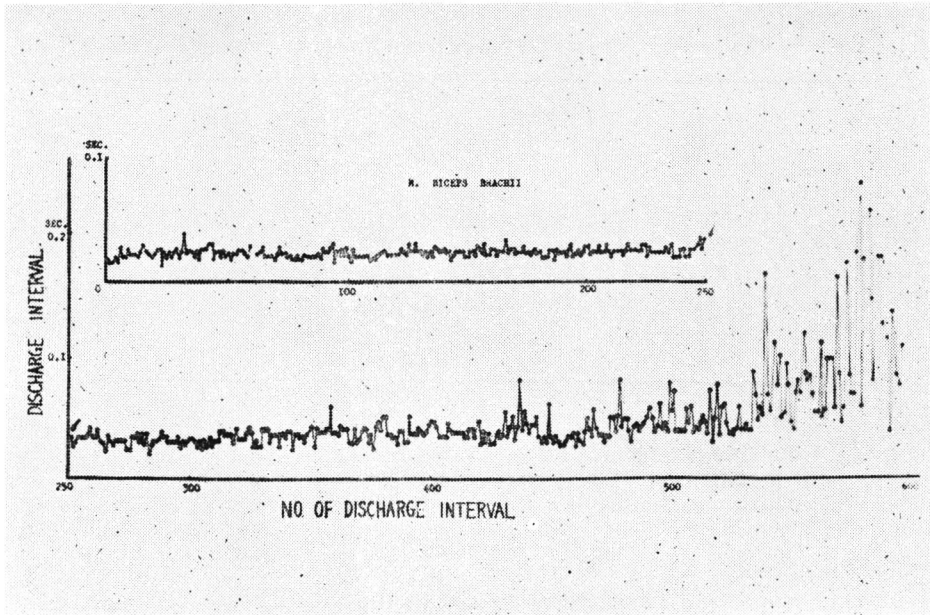


図5 Mm. biceps brachii の発射間隔図 (説明本文)
上段✓印から下段✓印につづく

一定の収縮状態を保っているときの NMU についてみると、図5に示すように M. pectoralis maj. の NMU は長い時間にわたって同じ強さの収縮を行つてはならず、長くとも数分の間には発射間隔は徐々に延長し、遂には発射を中止して下う。M. pectoralis maj. では翼を伸ばしてやると、NMU の発射活動は短時間の中にその間隔を徐々に延長してから休止してしまう図6 (上段右と左)、又他の NMU は極めて徐々にではあるが発射間隔を延長しつつ発射休止に至る (図6上段中)。このように数分の中に1 NMU が発射活動を中止して下うのは鳩の翼筋のような phasic な活動様式を示す NMU の特徴であると思われる。

この実験中気の付いたことであるが、鳩の M. pectoralis maj. の緊張状態は視覚によつても影響される。即ち、発射間隔図とその操作を図6 (下段)に示すが、鳩の眼の前を垂直方向に手掌の如き対象を上向または下向させると、その動作に伴つて発射間隔が変る。この実験は翼を僅かに開かせるようにして、できるだけ一定の筋収縮の状態を保つて行つた。対象を垂直方向に下方に移動させると発射間隔は徐々に短縮し、逆にその位置

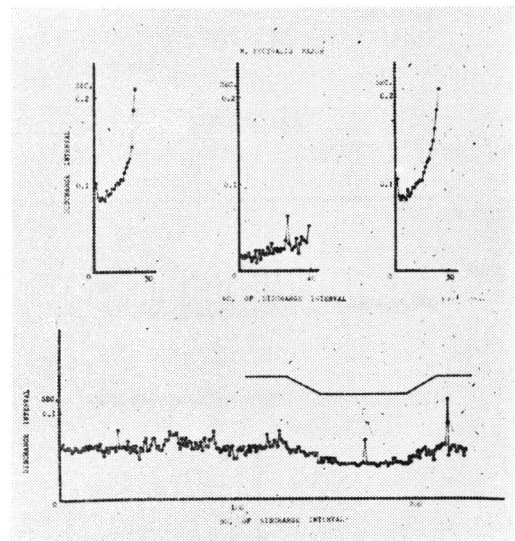


図6 M. pectoralis maj. の発射間隔図
上段左及び右は受働的翼伸展時
上段中は同様操作時の別の NMU
下段は視機性反射操作と NMU の活動様式
(説明本文)

ば、眼前の対象物が下方に移動するときには筋収縮が強められ、上方に移動するときには弛められることを示す。鳩の如き鳥類でこのような視機性 ophthalmokinetic の反射による筋収縮の変り方が

みられることは、高空をとぶ鳥があるリズムをもつて飛翔するときの翼運動は、眼前に上下する自身の翼影が反射的に翼筋の収縮弛緩の緊張度に影響して、あるリズムを形成しているのかもしれない(図7)。

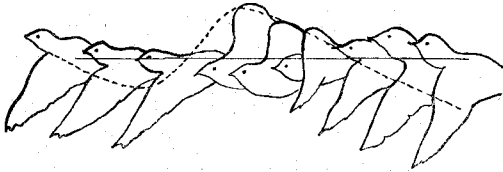


図7 鳥のとんでいるときの翼の一点の軌跡の模式図

上に述べた如く、*M. pectoralis maj.* 及び *Mm. biceps brachii* は共に翼運動の際の屈筋として働いているが、夫々の NMU 発射間隔図には図8

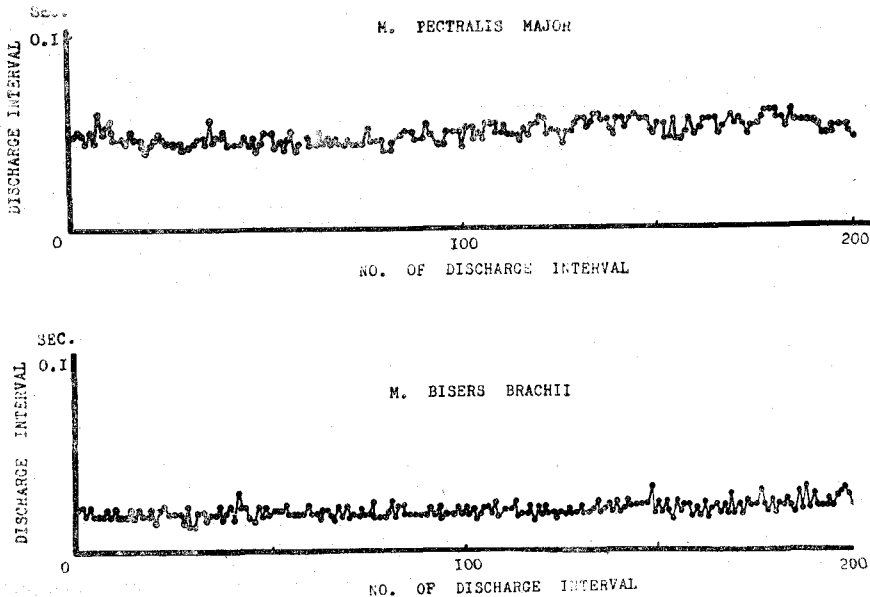


図8 強い収縮のときの *M. pect. maj.* と *Mm. biceps brachii* の夫々の筋の 1-NMU の発射間隔図

に示すように平均発射間隔および不規則な変動の巾の大きさに差異がみられる。強収縮時の NMU の発射系列についてみると、*M. biceps brachii* では平均発射間隔が 0.25 秒であるのに、*M. pect. maj.* では 0.10 秒前後である。夫々の筋の多くの異なる NMU について、いろいろの収縮の強さのときの発射間隔図を多数つくり、それから個々の NMU について平均発射間隔 (τ) に対する不規則の変動の巾の大きさの目安として、 τ に対する標準偏差 (S) で表わした点 (τ, S) を沢山と

つてみると、この間の様子が明確に表示される。即ちを横軸に、S を縦軸にとつて τ -S 関係をみると、収縮の強さに応じて点 (τ, S) は種々の部位に落ちるが、夫々の点 (τ, S) の間には一連の傾向がみられる。 τ が小さければ S も小さく、 τ が大きくなれば S もまた増加する。斯様にしてえられた両筋の τ -S 関係を図9に示す。この図から *M. biceps brachii* では τ が 25 msec. のとき S は 4 msec., τ が 50 msec. のとき S は 10 msec., τ が 100 msec. のとき S は 32 msec. であり、*M. pect. maj.* では τ が 50 msec. のとき S が 3 msec., τ が 10 msec. で S が 13 msec., τ が 150 msec. のとき S が 33 msec. であつて、同じ平均発射間隔であつても *M. pect. maj.* の方が不規則な変動の巾が小さく、両筋の NMU の間には異なる τ -S 関係があることが知れる。換言すれば、

Mm. biceps brachii の NMU の方が *M. pect. maj.* の NMU よりも平均発射間隔に対する不規則な変動の巾が大きく、最大発射頻度も 30 々に及んでいる。しかも両筋ともにスパイク発射の大きさ如何に拘らずどの τ -S 点も 1 つの τ -S 曲線に沿つて落ちており、2 曲線に分れていないし、水平部分—(人及び猫の骨髄筋の収縮の調節機序についてこの水平部分の存否によつて脊髄準位における自己調節機序が論じられている。)^{8) 11) 12) 13) 14)}—はみられない。そして、両筋の曲線が人

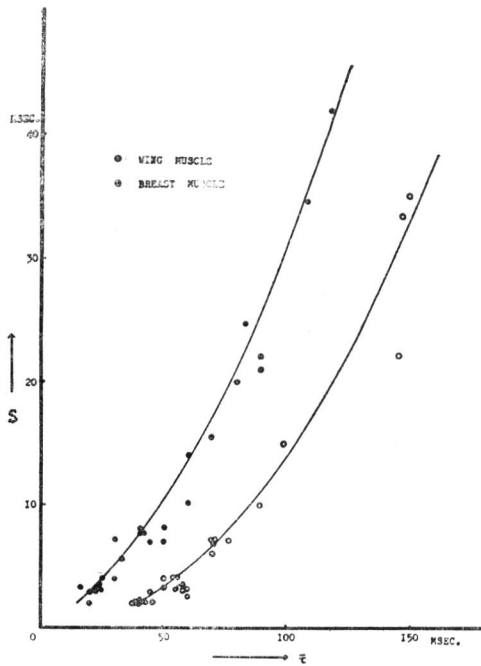


図9 Mm. biceps brachii (左・印) と M. pect. maj. (右○印) の τ -S 関係

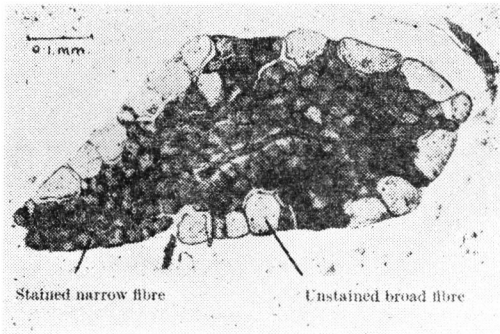


図10 鳩の大胸筋線維束横断面の顕微鏡写真 (Sudan Black B 染色) (George & Naik による)

間の同名筋のK曲線の経過とほぼ一致していることは余りにも偶然であつて、Mm. biceps brachiiの方がM. pect. maj. より phasic な component をもった収縮活動をしていることが知れる。

IV 考 按

著者が対象とした鳩の骨格筋について筋電図学的に考察したものが無いので先ず翼筋と胸筋の主なものであるMm. bicepsとbrachii M. pectoralis maj. について調べた結果は上述した如くである。NMU のスパイク発射の様式は他の動物の場合と同様であるが、スパイク発射の振巾が100~300 mV 前後で、他の同名筋より小さいことは、神経支配比が異なるが、筋線維の性質が異なるのか、あるいは

は NMU の配列様式が異なるのかもしれない。そして50~近い頻度のスパイク発射が interference voltage とならずに簡単に分離できるのは、鳩の筋では NMU の数が比較的少ないことを想像させまたそれ程強い張力発生が必要でないからかもしれない。そして2つの異なる NMU の発射活動の様式で示されたパターン(図2)は、この2つのNMU が異なる性質の NMU であるのか、同一種類のものであるのか—この場合(パターンからみれば大振巾で不規則な発射様式の NMU は phasic 小振巾のより規則的な発射様式の NMU は tonic の unit と考えたいのだが)—通常K, Tの unit に分けるのは τ -S 関係によつているので、それに従えば同性質の NMU —そしてこの場合多分 K- 曲線に沿うもの即ち phasic NMU と考えられる。鳩の胸筋また翼筋の如きは、運動様式からみれば phasic な component をもつものであるから、この実験でえられたパターンは K-NMU であろうことは当然と思われる。長い飛翔時、あるいはその後における NMU の活動様式が知れることが望まれる。

以上は、現在行われている筋電図学的に分析される方法を以て鳩の胸筋及び翼筋について考察した結果であるが、著者は、なおこれを更に精細に解明する企図をもつていたのである。それは、George & Naik¹⁰⁾ が報告した如く、鳩大胸筋の筋線維にも太いものと細いものがあつて、夫々の筋線維群分にメタノール保存の乾燥重量標本の単位当りのグリコーゲン含有量は、概算太い筋線維群は細い筋線維群の約6倍であり、Sudan Black B の染色法で鮮明に染め別けられ、前者は glycogen loaded であり後者は fact-loaded であるという報告(図9参照)に、筋電図パタンの何らかの対応がみられはしないかということであつた。また George & Jyoti¹⁵⁾ は脂肪の可成りの大量が運動時に鳥類の胸筋で減少するから、脂肪は持続的な筋活動の間の主な fuel であると考えている。更に George & Scaria¹⁶⁾ は鳩の胸筋において、エネルギーとして脂肪がつかわれるときの第1段階として脂肪脂肪酸とグリセロールに分解されるときに働くりパーゼを証明している。これらの知見からは、鳩の骨格筋のうち最も強力な大胸筋に2種類の筋線維(glycogen-loaded の太い筋線維と、fat loaded の細いもの)があつて前者が敏

捷な運動に、後者が持続的な飛躍に適していることは想像に難くないし、これらの筋線維が新鮮時に、細い筋線維では脂肪粒によつて高度に顆粒化して横紋化が不明瞭になっているのに比して、太い筋線維が実際脂肪球や脂肪顆粒を欠き、横紋も明らかであること、また分布が前者は主に内側に後者は末梢外側にあり、一つの筋束の中での数の比は大略 16:1、氷結切片標本の直径は 1:2 であることを考慮するとき、さきに述べた George et al.¹⁰⁾¹⁵⁾¹⁶⁾¹⁷⁾ のいう鳩の大胸筋の物質構成と形態像の間には明らかに異なる 2 種類の component があることがよく理解される。これらは筋線維標本についての考察ではあるが、筋電図によつて解明される NMU の活動様式は神経支配をも含めているから、NMU の筋における分布様式、また筋における NMU 活動時の電場形成の問題、そして筋線維に対しては可成り太い電極を刺入している際の電極と NMU の排列様式などの点で、簡単に対応して考える段階には至っていないが、筋のあらゆるところでえられたパタンが τ -S 関係にみられるように 1 曲線を形成していることは、やはり筋線維の異なるものに如何様に NMU が分布支配しているかが明らかにされるまではすぐに対応させて考えることはできない。鳥類にもおうむの一種である parakeet *Psittacula krameri* や bee-eater (*Merops orientalis*) では大胸筋は唯細い筋線維のみから成り太い筋線維はみられず、またニワトリ (*domestic fowl*) やトビ (*kite*) の類では単に太い線維のみがみられている。従つて、同じ鳥類であつても、飛躍様式が異ればまたその筋線維構成も異つており、一概に結論づけることはできないが、興味深いしかも更に精細な報告の俟たれる知見である。筋電図学の領域では、人間では明らかに K、T 両曲線によつて機能分化が表現されたが、猫では水平部分の長い τ -S 曲線のみがえられ、後根切断後の慢性実験による運動失調猫で τ -S 曲線より左偏する点 (τ , S) がえられ、犬では条件反射形成¹⁰⁾によつてはじめて K 曲線相当の点 (τ , S) がえられる。 τ -S 関係は人間では皮質運動領の局在と骨骼筋との関連づけができたが、運動系構成の異なる四足獣ではむしろ人とは異つて脊髄準位における運動調節能が分化していると考えられている¹²⁾。鳥類は、運動系はどちらかというと錐体外路系のみで形成

されているという説を考えると、骨骼筋の機能分化を論ずる際に、筋自身を論ずるよりも神経支配を含めると問題はより複雑になるばかりである。しかし、筋に明らかに異なる 2 種類の線維があるということは、今迄にも多くの知見が齎され、今後もさらに攻究されるであろうが、鳩の大胸筋や二頭腕筋でえられた知見が、さらに多くの知見を掘り出す契機ともなることが期待される。

V 結 論

いばとの *M. pectoralis maj.* と *Mm. biceps brachii* を用いて、その神経一筋単位の活動様式から、骨骼筋の機能分化について研究して次の如き結果をえた。

1) 鳩の *M. pectoralis maj.* 及び *Mm. biceps brachii* は翼運動に関する屈筋として働き、その NMU 活動様式は $100 \mu V$ 乃至 $300 \mu V$ 、持続時間数 msec. のスパイク状の反復発射である。

2) 発射頻度は *M. pect. maj.* では最大 30~、*Mm. biceps brachii* では 50~ に及び、この頻度でも NMU のスパイク発射は容易に分離できる。

3) *M. biceps brachii* の方が *M. pectoralis maj.* より phasic な component が多く、 τ -S 曲線も後者より左方にある。そして両筋の NMU ともに 1 つの τ -S 曲線を形成し、人の同名筋の K 曲線とはほぼ同じ経過をとるが水平部分はない。

4) 筋収縮の程度づけに ophthalmokinetic reflex が影響し、従つて翼運動のリズム形成に關与するものと思われる。

(本論文の要旨は昭和 33 年 回日本筋電図学会において報告した。

本稿は養島教授の御校閲をえた。

参 考 文 献

- 1) 時実利彦：医学のあゆみ，15 146 (昭 28)
- 2) Kuhne：Virchow's Arch., 33 79 (1865)
- 3) Denny-Brown, D.：Proc. R. Soc., Ser. B. Biol. Sc., Lond. 104 252 (1927)
- 4) Krüger, P.：Tetanus and Tonus der quergestriefften Skelettmuskeln der Wirbeltiere und des Menschen., (1952)
- 5) Gordon, G. and Phillips, C.G.：J. Physiol., Lond., 110 6 (1949)
- 6) Paton, W.D. and Zaimis, E.J.：J. Physiol., Lond. 112 311 (1951)
- 7) 時実利彦・津山直一：筋電図の臨床，昭 29 協

同医書

- 8) 時実利彦：科学，**25** 229 & 291 昭31
- 9) 医学の動向，7 集，筋電図，金原出版 昭31
- 10) George, J.C. and Naik, R.M., Nature, Lond., No. 4610. 709 (1958)
- 11) 清原迪夫・時実利彦：時実，吉井編 筋電図一その臨床的応用，永井書店 東京 (1954) 87 頁
- 12) 清原迪夫：生体の科学，**7** 152 (1955)
- 13) 清原迪夫：医学の動向，(7 集) 229 (1956) 金原出版
- 14) 清原迪夫：日生理誌 **20** 262 (1958)
- 15) **George, J. C. and Jyoti, D.** : J. Anim. Morph. Physiol., **2** 38 (1955)
- 16) **George, J.C. and Scaria, K.S.** : J. Anim. Morph. Physiol., **3** 91 (1956)
- 17) **George, J.C. and Naik, R. M.** : J. Anim. Morph. Physiol., **4** 1 (1957)
- 18) 島津 浩・他：日本生理学会総会，昭 32