骨格筋の機能に関する筋電図学的研究

VI. 神経筋単位の放電間隔時系列の性質

其の 1. 動物の $\bar{\tau}$ - S 曲線

野村 晋一・宍戸 弘明・増村 陽子

(東大農学部家畜労役生理学教室)

(昭和 33 年 2 月 10 日受付)

随意的に収縮活動している骨格筋から誘導した一つの神経筋単位 NMU の放電間隔時系列は、週期が著しく異なる緩慢な動揺と不規則な変動とによつて構成され、筋の収縮が見かけ上一定に保たれているときでもこの変動は消失しない。また個々の放電間隔は近似的に正規分布するなどの性質があるから、その系列の平均値 $\bar{\tau}$ と標準偏差 S を計算し、両者を対応させた相関図を作ることができる。 $\bar{\tau}$ と S との相対的な変化の関係を一本の曲線によつて代表させて、これを $\bar{\tau}$ - S 曲線と称し、この曲線をもとにして筋活動を理論的に取りあつかうことができる。しかし $\bar{\tau}$ - S 曲線はもともと時実その他^{1,2,3)} が人の骨格筋の随意的な活動に理論的な解釈を行うために考案したもので、そこで説明されている事項が直ちに実験動物に翻訳されてよいかどうかなお検討の余地がある。われわれは動物の $\bar{\tau}$ - S 曲線をきめ、その性質について説明するために、これまで数多くの観測や分析を行い、その一部は既に報告したが⁴⁻⁷⁾、そのさい特に次の諸点に注意してきたのである。

(1) 人の $\bar{\tau}$ - S 曲線は水平部分と上昇部分とに分れ、神経活動の面から前者では大脳皮質運動領以外の神経機構の活動の要素が主として働き、後者では皮質運動領の活動の要素が働くとして解釈されているが、この区別が動物にも認めうるかどうか、動物をして検者の命令にしたがつて指示した筋を随意的に収縮せしめることは殆ど不可能であり、適当な条件を賦課しても、皮質運動領の活動にどの程度の効果を与えうるか判定しがたいし、また動物の種類によつて神経筋系の発達に著しい差があるから、それがどのような態度で $\bar{\tau}$ - S 曲線に現れてくるか明かでない。

(2) 人の神経筋系には相動的な収縮に主として働く Kinetic NMU と緊張的な収縮に参与する Tonic NMU があつて、互に位置と傾斜を異にする 2 種の $\bar{\tau}$ - S 曲線によつて変化の様子が表されるが、動物でもそのような区別ができるかどうか。

(3) 駐立姿勢を維持するときの筋活動を対象にするのを、われわれの実験の基礎にしているが、そのときの筋の活動を随意収縮と同様な解釈で説明しうるかどうか等である。

上述の諸点について答えるために行つてきた実験とその分析結果について取りまとめて報告し、これまでの報告に対する理論的な根拠を明かにしたい。内容は次の 5 項目に分つてある。其の 1 動物の $\bar{\tau}$ - S 曲線、其の 2 動物の骨格筋神経筋単位の放電間隔時系列の解析、其の 3 いぬの $\bar{\tau}$ - S 曲線、其の 4 いぬの T, K 曲線の分離、其の 5 筋の収縮強度と平均放電間隔との関係。

材料および実験方法

にわとり、うさぎ、やぎ、いぬそれぞれ 2 頭あてを使用した。いずれも実験中駐立姿勢を維持できるように予め馴致したものである。筋電図はにわとりでは腓腸筋と前脛骨筋だけ、他の動物では棘上および棘下筋、頸最長筋、背長筋、二および三頭膊筋、尺腕および橈腕屈筋、中臀筋、四頭股筋、腓腸筋から誘導したが、さらに鋸筋、僧帽筋、浅胸筋なども必要に応じて追加した。

駐立面は平坦、約 20° 前または後傾斜の三種、うさぎといぬはシーソー運動をする板の上にも駐立せしめた。

誘導した単一 NMU の放電は方式に従つて連続記録した上で、相隣る放電の間隔を測り、それぞれの筋の放電間隔時系列を作り、移動平均によつて緩慢な動揺を求め、これを除外した不規則な変動の標準偏差 S を計算して平均放電間隔 $\bar{\tau}$ との相関図を描き、考察の材料とした。

成 績

1 つの NMU の放電間隔が 100 項以上連続した時系列であつて、ダイアグラムの上で平均経過がほぼ平坦なものを分析の材料にとり、まづ 7 点算術的

Chart 1. $\bar{\tau}$ - S Points in Normal Standing Posture(a) Domestic Fowls (b) Rabbits
(c) Goats (d) Dogs Table 1. $\bar{\tau}$ - S Curve of a) Domestic Fowls, b) Rabbits, c) Goats and d) Dogs in Normal Standing Posture

(a)					
$\bar{\tau} \text{ (ms)}$	20	30	40	50	60
$S \text{ (ms)}$	3.5	7	10.7	14.5	18

(b)							
$\bar{\tau} \text{ (ms)}$	40	60	80	100	120	140	160
$S \text{ (ms)}$	4.2	5.8	7.6	9.4	11.3	13	14.7

(c)						
$\bar{\tau} \text{ (ms)}$	100	120	140	160	180	200
$S \text{ (ms)}$	9.9	11.7	13.7	15.6	17.6	19.6

(d)						
$\bar{\tau} \text{ (ms)}$	50	60	70	80	90	100
$S \text{ (ms)}$	8	8	8	8	9	12.7

移動平均を2回反覆して緩慢は動揺を求め、原系列からこれを引き去れば、不規則な変動が残る。平均放電間隔 $\bar{\tau}$ を横軸に、不規則な変動の標準偏差 S を縦軸にとつてプロットすれば、 $\bar{\tau}$ と S の相関図が得られる。

Chart 1 a), b), c), d) はそれぞれにわとり、うさぎ、やぎおよび、いぬの $\bar{\tau}$ - S 関係図で、 $\bar{\tau}$ - S 点の密度の最も高い部分にひいた実線が $\bar{\tau}$ - S 曲線である。

Table 1 は $\bar{\tau}$ - S 曲線の位置を平均放電間隔 10ms おきの S の値で示したものである。 $\bar{\tau}$ - S 点はやや散布しているが、概ね次の性質を認めることができる。

(1) にわとり、うさぎ、やぎの $\bar{\tau}$ - S 曲線は $\bar{\tau}$ の増加に比例して上昇し、全体がほぼ直線をなす。曲線の位置には種類の差があつてにわとりが最も左偏し、うさぎがこれに次ぎ、やぎが最も右偏している。すなわちにわたりの放電間隔が最も短く、うさぎがこれに次ぐ。

(2) $\bar{\tau}$ - S 曲線の傾斜はにわとりが最も急で、うさぎ、やぎの順に傾斜がゆるくなり、 $\bar{\tau}$ の増加にともなう変動の幅の増大は、にわとりが最も大きく、やぎが最も少い。

(3) いぬの $\bar{\tau}$ - S 曲線は約 90ms までほぼ水平で 100ms を過ぎて始めて上昇するようである。

Chart 2 はうさぎ、やぎ、いぬについて駐立している板の前方または後方をあげて前凭または後凭姿勢をとらしめたときの単一 MNU の放電間隔時系列から $\bar{\tau}$ と S を計算し、前と同様にして $\bar{\tau}$ - S 関係図に表したものである。Table 2 は $\bar{\tau}$ - S 点の密度の高い部分に画いた $\bar{\tau}$ - S 曲線の位置を示した表である。図と表を概観して次のことが判る。

(1) うさぎとやぎの $\bar{\tau}$ - S 曲線は平坦な板に駐立しているときと同様に殆ど直線をなし、 $\bar{\tau}$ の延長に比例して変動の幅が増大しているが、

Chart 2. $\bar{\tau}$ - S Points in Forward-or Backward-Inclined Standing Posture
(a) Rabbits (b) Goats (c) Dogs

Table 2. $\bar{\tau}$ - S Curve of (a) Rabbits, (b) Goats and (c) Dogs in Forward or-Backward-Inclined Standing Posture

(a)							
$\bar{\tau}$ (ms)	40	60	80	100	120	140	160
S (ms)	5.1	6.8	8.7	10.5	12.3	14	15.9
(b)							
$\bar{\tau}$ (ms)	100	120	140	160	180	200	
S (ms)	9.4	11	12.7	14.3	15.8	17.5	
(c)							
$\bar{\tau}$ (ms)	50	60	70	80	90	100	110
S (ms)	7.5	7.5	7.5	7.5	8.2	10.2	16.3

(2) いぬの $\bar{\tau}$ - S 曲線は $\bar{\tau}$ が 100ms 位まで変動の幅が一定のまま経過していわゆる水平部分を作り、 100ms を過ぎるころに急激に増大して、いわゆる上昇部分を作る。放電間隔の長い時系列が得にくいので、プロットした点の数は少ないが、他の観測でもこの性質は常に表れている。

Chart 3 a) はうさぎを前後が交互に上下するシーソーの上にのせたときの1つの NMU の放電間隔時系列の $\bar{\tau}$ - S 関係図で、緩慢な動揺が一定の傾向をもつて下降または上昇している時系列は除外してある。b) は同じくシーソーにいなを駐立せしめて誘導したときの $\bar{\tau}$ - S 関係図で、やはり長期傾向の認められる時系列は採用していない。

Table 3 は Chart 3 の $\bar{\tau}$ - S 曲線の位置を示している。

うさぎではやはり水平部分と上昇部分の区別が認

められないがいぬでは両者の区別は甚だ明瞭である。

考 察

筋を随意的に収縮したとき、その筋から誘導した単一神経筋単位の放電間隔時系列の平均と標準偏差の相関図が、水平部分と上昇部分を区別できる曲線 ($\bar{\tau}$ - S 曲線) になり、この曲線にあらわれる特徴によって放電間隔の理論的な取りあつかいができるという時実の研究が発表されてから、数多くの実験や追試がなされ、 $\bar{\tau}$ - S 曲線は筋電図の理論的な説明の大切な基礎になっている。要約すれば、次のようである。随意的に収縮せしめた人の骨格筋の $\bar{\tau}$ - S 曲線は水平部分と上昇部分を区別できる一種の回帰曲線であつて、筋の位置、作用の差によつて相関図上の位置と形を異にする。而して大脳皮質に於ける運動の再現部位の広い筋ほど放電間隔の短い部分に位置し、すなわち左偏し、水平部分が短く、上昇部分の傾斜が急である(従つて運動の微妙な眼、手指の筋の $\bar{\tau}$ - S 曲線は最も左に偏し、軀幹、下肢の筋のそれは右に偏している)。一つの筋は形態学的に相動的な収縮をする白筋と緊張的に収縮する赤筋からなるが、一つの筋の $\bar{\tau}$ - S 曲線には傾斜の急なものと水平部分の長い傾斜のゆるいものと2種類あつて、前者は相動的な運動に主として働く Kinetic MNU の活動を代表し、後者は緊張的な収縮に主として働く Tonic MNU の活動を代表するものである。それぞれを K 曲線および T 曲線といつて区別する。この曲線には共に水平、上昇部分を区別できるが、神経活動の機序を基にして水平部分すなわち放電間隔の増大にもかかわらず変動の幅を一定におさえているのは大脳皮質運動領以外の神経機構の働きであり、上昇部分すなわち放電間隔の増大に伴つて変動の幅が増大する部分では皮質運動領野の神経機構が主として働い

Chart 3. $\bar{\tau}$ - S Points in Standing Posture on Moving Board a) Rabbits b) Dogs Table 3. $\bar{\tau}$ - S Curve of a) Rabbits and b) Dogs in Standing Posture on Moving Board

(a)					
$\bar{\tau}$ (ms)	40	60	80	100	120
S (ms)	5	6.7	8.3	9.9	11.5

(b)									
$\bar{\tau}$ (ms)	50	60	70	80	90	100	110	120	
S (ms)	8	8	8	8	8.8	11.7	22.7	41.5	

ていと説明する。そこでこの中のいずれかの要素が活動を強めることによつて上昇部分の傾斜が変り、あるいは水平部分の延長または短縮が現れるというのである。そして、この2種の曲線が存在することや傾斜の変ることなどを裏付ける観察や実験が既に数多く発表されている。たとえば脊髄の器質または機能上の障害のために筋からの情報が消失または減弱が起ると考えられている病ではT曲線に沿うMNUは甚だ少いか又は消失し、特殊な訓練や練習によつて水平部分を延長し、上昇部分の傾斜を著しく緩くすることも実験されている。

動物の $\bar{\tau}$ - S 曲線も人の骨格筋と同じ解釈でこれまで広く応用されていることは周知の通りであるが、始めに述べたように内容的にはなおかなり多くの問題が残っている。最も大切なことは $\bar{\tau}$ - S 曲線の規定

に基礎的な条件になつている随意運動を動物にせしめ得たかどうかという疑問である。これまでの報告の記載をみると、すべてが強制的な関節の伸展や防禦のための反射運動を利用しているのである。われわれがこれまで報告してきた駐立姿勢の維持なども時実のいう随意運動とはいひ難い。ただ駐立面の傾斜が変化したり、方向が次第に変化したりするとき、それに対応する自発的な肢の位置、軀幹の態勢の移動がなされると考えうるが、これも随意運動と呼ぶのにふさわしくない場合が多い。動物の $\bar{\tau}$ - S 曲線にも時実の考え方をおしひろめることは恐らく可能であろうが、直訳は許されないと思う。この実験は上の意味で、動物の $\bar{\tau}$ - S 曲線の規定と解釈のためになされたものと考えらるべきである。

Table 1 及び Chart 1 に示した $\bar{\tau}$ - S 曲線は、それぞれの動物が一定のスタンスを維持するために、関節の固定などに必要な筋を持続的に収縮せしめている状態を取りあつかつている。筋は見かけ上、あるいは動物の意志によつて、もしくは無意志的に一定の収縮状態に保たれているが、誘導した筋電図を構成する個々のNMUの放電の間隔はたえず変動している。しかし1つのNMUの放電間隔の分布は概ね正規分布するので、これから平均と標準偏差を計算して分布の性質を規定することは差しつかえない。筋によつて収縮の強さは多少異り、したがつて平均放電間隔の異つたいくつかのNMUをとり出すことができるので、図のような相関図が画けるのであるが、これによつてみると、動物についても、人と同様に放電間隔の増大と変動の幅の増大とが並行しているという基本的な性質が認められ、放電の間隔が大きいほど、個々の間隔の大きいさの調節がむづかしくなつて、変動の幅が増大すると解釈される。いま密度の高い部分にひいた曲線を人と同様に $\bar{\tau}$ - S 曲線と呼べば、水平部分が認めうるのは実験に供した4種の動物の中、いぬだけである。にわとり、うさぎ、やぎはいずれも $\bar{\tau}$ と S が比例して、直線になつている。いぬでは上昇部分は表れていないが、人が起立位を保持するときの肢の筋の $\bar{\tau}$ - S 曲線がこれと同じ形で、曲線の彎曲部に $\bar{\tau}$ - S 点が密集している。筋の働きをできるだけ節約して、皮質運動領野の活動を最小限にとどめて経済的な収縮活動を行つている状態が表れていると解釈している。動物の $\bar{\tau}$ - S 曲線の形の差をわれわれは錐体路系の発達程度と結びつけたいのであるが、如何であろうか。にわとりは錐体路を欠き、うさぎややぎは甚だ発達が悪いが、

いぬはかなりよく発達している。このことは形態学的に既に証明されている⁸⁾が、これと τ -S 曲線に表れた特徴とがよく対応しているのである。起立姿勢の維持には関節、腱、足底あるいは筋自体からの求心性インパルスが重要な役割をはたし、その報知によつて殆ど意志の努力を要せずして実現できるのであるが、そのときにも τ -S 曲線には動物の差が明かに表れているのである。

Chart 2 および Table 2 は駐立している台の前または後方をあげて、約 20° 傾斜せしめた例である。活動している筋の分布、活動のし方にかかなり大きな変化が表れてくることは既に報告した通りである¹⁰⁾。うさぎ、やぎの τ -S 関係には殆ど変化がないが、いぬでは τ が 100ms 以上の、変動の幅が著しく大きなものが現れ、人の τ -S 曲線と極めてよく似た曲線になつている。平坦な地面に於ける駐立では働いている NMU は主として体の各所に配置された受容器からの報知を受けた皮質運動領野以外の神経機構の反射的な活動によつて動員されたものであつたのが、傾斜した地盤の上に立つという新しい条件の要請に応じて運動領野の活動が量的にか、または質的にか、強化、増量して、上昇部分に分布する NMU が表出したものと解釈される。

Table 3 及び Chart 3 はうさぎといぬを材料にして、駐立姿勢を持続している間に連続的に駐立面の前または後方を上下し、そのときの 1 つの NMU の放電を記録し、平均経過の平らな、100 項位の系列を切断して計算したものである。うさぎではやはり τ -S 曲線の形、傾斜等に何らの変化がなく、いぬでは傾斜が増加しているとみられるが、曲線の彎曲の位置は変つていない。時実には τ -S 曲線の上昇部分が傾斜を増加する（同時に水平部分の長さは減少する）ことを皮質運動領野の要素の増加 Corticalization、それ以外の神経機構の活動の増加を Spinalization と呼んで、神経機構の活動上の変化を測推しているが、上述の傾斜の増加がその Corticalization によるか、または Chart 1 および 2 に示した場合よりも、Cortical な要素の活動をより強く

うけている NMU をとらえたのか遽には判断し難い。

以上の観測によつて錐体路系の未発達な動物の τ -S 曲線は水平、上昇部分の区別が明瞭でなくて直線をなし、錐体路系のよく発達した動物ではその区別が明瞭に存在し、随意運動を検者の意のままに行わせることができない実験動物でも、 τ -S 曲線を設けることによつて筋電図に理論的な解釈を行う意味があることを示したのである。

要 約

1. にわとり、うさぎ、やぎ、いぬを静止、駐立せしめ、駐立する地盤に平坦、前、後傾斜、またはシーソー運動などの条件づけを行つて、体の各部に配置された骨格筋から単一 NMU の持続した放電を誘導記録し、方式にしたがつて τ -S 曲線を求めた。
2. 賦課した駐立条件の差を考慮しながら、算出された τ -S 曲線の特徴について説明を加えた。
3. 錐体路の未発達なにわとり、うさぎ、やぎの曲線は水平部分と上昇部分の区別ができないので、条件づけの如何にかかわらず駐立姿勢の維持は皮質運動領野以外の神経機構の活動によつて行われ、錐体路のよく発達したいぬでは駐立しにくい条件を与えることによつて運動領の神経機構の活動を強めるかまたは運動領の活動の影響を強くうけている NMU を表出せしめることができると判断した。いぬの τ -S 曲線では人と同様に水平部分と上昇部分を区別して筋電図の解釈を行つてよいと考える。

文 献

- 1) 時実：科学，**25**，229 (1955)。
- 2) 時実・津山：筋電図の臨床，東京 (1952)。
- 3) 川上：最新の筋電図学，大阪 (1956)。
- 4) 野村・沢崎・稲田：日獣誌，**16**，261 (1954)。
- 5) 稲田：日獣誌，**17**，65 (1955)。
- 6) 稲田・富永：日獣誌，**17**，183 (1955)。
- 7) 田場・穴戸：日獣誌，**19**，95 (1957)。
- 8) 平沢：皮質運動系，大阪 (1951)。

ELECTROMYOGRAPHIC STUDIES ON THE FUNCTION
OF THE SKELETAL MUSCLES VI. CHARACTERS
OF THE DISCHARGE-INTERVAL-TIME-
SERIES OF A SINGLE NMU
PART I. THE $\bar{\tau}$ - S CURVES OF THE SKELETAL
MUSCLES OF ANIMALS

Shinichi NOMURA, Hiroaki SHISHIDO and Yoko MASUMURA

*Laboratory of Animal Mechanics, Faculty of Agriculture,
University of Tokyo, Tokyo.*

Chief: Prof. T. OKABE

(Received for Publication, Feb. 10, 1958)

The correlation between the average $\bar{\tau}$ and the standard deviation S of the discharge-interval-time-series of a single NMU has been discussed statistically, using domestic fowls, rabbits, goats and dogs under the conditions of standing on various inclined or moving boards.

The $\bar{\tau}$ - S curve of the animals with poorly developed pyramidal tract, that is, domestic fowls, rabbits and goats, is a simple straight line, in which the horizontal part is indistinguishable from the ascending part. However, dogs having the well developed pyramidal pathway have the same type of $\bar{\tau}$ - S curve as that of the human skeletal muscles. It might be supposed that the former maintains a standing posture in any condition by the action of the subcortical nervous system, evoked by the afferent impulses from the receptors of the joint, tendon, muscle and other parts of the body. On the contrary, in the latter the inexpedient conditions may activate the cortical motor area to prevent the collapse of a stable stance and bring forth the kinetic function of the neuromuscular system.

The principles governing the $\bar{\tau}$ - S curve of the animals with the highly developed pyramidal tract, i. e., dog and cat etc., may be considered the same type as that of the human skeletal muscles.