呼吸筋に於ける神経筋単位の性質

澤 崎 坦

東京大学農学部家畜労役生理学教室

(昭和 34 年 3 月 10 日受付)

呼吸運動は胸廓や腹部の数多くの筋の協同的な働きによって営まれるが、それらの筋群の活動は、脳橋から延髄にかけて広く所在する網様体の一部を占める呼吸中枢によって支配される。呼吸運動は元来呼吸中枢の自働的な活動によって律せられるが、その調節に情緒、あるいは運動に関係する高位の中枢の働きが重大な役割を演じていることは衆知の通りである。しかし呼吸筋の収縮活動は、直接には脊髓前柱細胞の興奮によって発現したインプルスがひきおこすのであるから、活動の背後にある神経機構がどのようなものであろうとも、脊髓レベルの神経機構の活動自体は、他の骨格筋と格別異ったところはないと考えられる。

骨格筋の機能については、これまで種々の角度から極めて詳細な分析的研究がなされ、とくに 1 つの NMU の放電間隔の分析によって、筋の構成単位の機能にまで立ち入って、徹底的な検討が加えられている。呼吸筋が、もしも骨格筋としての性質も併せて保有しているとすれば、同様な解析がなされてもよいと考えられるのであるが、これまでの分析方法に設けられた規約が、呼吸筋の活動を取扱いえないような形式で定められているために、呼吸筋の神経筋単位に関する研究は殆んどなされていないのが実状である。この報告は上述の観点から、まづ呼吸筋の放電間隔の取扱い方に対する 1 つの試案について述べている。そしてこの分析方法を、呼吸筋 NMU の性質を吟味するために使用して、呼吸筋も骨格筋と全く同様な性質を有することを立証したものである。

実験材料及び方法

この報告が使用している $\log \bar{\tau} - \log S$ 関係について、予め簡単な説明を加えておきたい。

一定の強さで収縮している骨格筋から誘導した 1 ケの NMU の放電間隔時系列の平均経過が平坦である場合、その時系列の平均放電間隔 $\bar{\tau}$ と、標準偏差

S の関係を 1 つの曲線に表示し、これを $\bar{\tau} - S$ 曲線といい、ひとでは随意収縮を条件として、1 つの筋から K, T 2 本の曲線が求められている。この中 K 曲線は相動的な運動に関与する kinetic NMU の放電活動の性質を代表し、T 曲線は緊張的な運動に主として働く tonic NMU の性質を代表すると考えており、この曲線の性質を応用して解明された問題は数多い¹⁾。同様な考え方が動物の骨格筋活動にもまた適用できることが、野村らの一連の研究^{2~4)}によってたしかめられているが、この曲線を求めるためには、計算の対象になる時系列の平均経過が平坦であつて、1 つの時系列内の個々の放電間隔の分布が正規分布になるという条件が満足されなければならない。もしもこの条件がみたされなければ、 $\bar{\tau} - S$ 曲線を求める数学上の手続きの不備という理由で誤りをおかしていることになる。放電の活動期と休止期が交互にくり返される呼吸筋や、呼吸性動揺を含む骨格筋の NMU について、 $\bar{\tau} - S$ 曲線が求められなかったのは、上述の条件がみたされなかったから

Chart 1.

である。これらの筋ではNMUの放電間隔は一般には Chart 1 に示すように左に（放電間隔の短い方に）偏倚して分布するが、例えば測定値を対数変換すれば、変換した数値の分布は正規型になる。対数変換した値を用いて、その系列の平均値や標準偏差を求めることはもちろんさしつかえない。そこで呼吸筋のNMUについて、次の条件を設けて計算の基礎数字をつくることにすれば、平均値 $\log \bar{\tau}$ と標準偏差 $\log S$ の関係により、骨格筋の $\bar{\tau}-S$ 曲線によって行うのと同様な分析的考察が可能になる。即ち、

- (1) 平均経過の平らな部分系列をカットする規準を呼吸週期とする。従って呼吸週期に長期傾向のあるものは原則的に採用できない。
- (2) 放電間隔測定値を対数変換する。
- (3) 対数変換値の平均値 $\log \bar{\tau}$ と、その標準偏差 $\log S$ を対立せしめる。

3頭の健康な犬を材料とした。第9乃至第12胸髄神経の両側後根を切断し、術後約4カ月に亘って呼吸筋の筋電図を観察し、NMUの経時的な変化に分

析を加え、また麻酔（ネンブータル、25 mg/kg）、努力呼吸など2,3の条件を加重的に負荷して比較した。

各胸髄から出発する肋間神経 *Nn. intercostales* は直ちに背枝と腹枝に分れ、前者は背筋群その他に、後者は夫々の肋間部に張られた肋間筋に分布するが、この中後部肋間神経（Th 9~Th 12より出る）は、腹枝が更に枝分れして腹筋群にも分布するという解剖学的記載に基き、第10肋間肋骨部の肋間筋及び斜腹筋を対象にとった。正常な駐立姿勢で、安静な呼吸を行っている場合の肋間筋と斜腹筋から1ケのNMUの放電を導出して長時間記録し、その放電間隔時系列から呼吸週期を規準にして数ケの部分系列を切りとり、それぞれの $\log \bar{\tau}-\log S$ 点を求めた。 $\log \bar{\tau}-\log S$ 点は一般に分布が広く、一本の曲線によってそれらの関係を代表できないので、分布域を示標にして考察を加えた。

成績及び考察

脊髄後根の切断による deafferentation と2種の

Chart 2. Changes of the Distribution of $\log \bar{\tau}-\log S$ Points after Deafferentation (*Mm. intercostales*)

- $\log \bar{\tau}-\log S$ points calculated from one series
- $\log \bar{\tau}-\log S$ points calculated from the other series

Chart 3. Changes of the Distribution of $\log \bar{\tau}$ - $\log S$ Points after Deafferentation (*M. obliquus abdominis*)

- $\log \bar{\tau}$ - $\log S$ points calculated from one series
- $\log \bar{\tau}$ - $\log S$ points calculated from the other series

NMU の分離: 健常な犬の肋間筋から求めた $\log \bar{\tau}$ - $\log S$ 点は Chart 2 に示すように $\log \bar{\tau}$ が 1.70~1.85, $\log S$ は 0.05~0.25 の間に広く分布し, 分布の密度の濃淡は識別できないが, 脊髄神経後根の切断手術後, 約 2 週間を経過すれば, $\log \bar{\tau}$ - $\log S$ 点の分布の位置は僅かに左に偏り, $\log \bar{\tau}$ が 1.50~1.80, $\log S$ が 0.05~0.25 の範囲にあつまようになるが, やはり密度の濃淡は認められない。術後約 1 ケ月を経過すると, $\log \bar{\tau}$ - $\log S$ 点の分布に密度の濃淡が生じ, 全体が 2 群に分れるような状態が現われはじめ, ある時系列からカットした部分系列の $\log \bar{\tau}$ - $\log S$ 点は左に偏って集り, 他の時系列から求めたものは右に偏って集ってくる。分布の範囲は左の群がおおむね $\log \bar{\tau}$ が 1.55~1.65, $\log S$ が 0.05~0.25, 又右に偏る群はおおむね $\log \bar{\tau}$ が 1.60~1.75, $\log S$ が 0.07~0.22 にあって, 点のばらつきは左の群がやや広い。そして術後 3 乃至 4 ケ月を経過すると $\log \bar{\tau}$ - $\log S$ 点の分布は完全に 2 群に分離してくる。左の群, すなわち放電間隔の短い群は $\log S$ が 1.45

~1.60, $\log S$ が 0.07~0.25 の範囲に集り, 右の群は $\log \bar{\tau}$ が 1.65~1.80, $\log S$ が 0.10~0.20 の位置に分布してくるのである。以下左に分布する点群を A 群, 右に分布する点群を B 群とよぶ (一般に A 群に属する unit の方が B 群に属する unit よりも容易に誘導できるようである)。

斜腹筋について活動期と休止期の区別が明瞭な NMU を選択して, 肋間筋と同様の処理をしてみると, Chart 3 に示すように, 健常な犬では $\log \bar{\tau}$ が 1.55~1.75, $\log S$ は 0.05~0.25 の間に広く分布するが, 術後時日が経過するとともに, 点の分布に濃淡が生じ, やがて 2 群に分離しはじめ, 術後 3 乃至 4 ケ月で肋間筋と同様に明瞭に 2 群に分れて分布する。このときの A 群に属する点は $\log \bar{\tau}$ が 1.50~1.65, $\log S$ は 0.07~0.25 の間に, B 群に属する点は $\log \bar{\tau}$ が 1.60~1.75, $\log S$ は 0.10~0.20 の間に分布する。A 群に属する NMU の方がばらつきの範囲が広く, B 群の NMU よりも誘導しやすいことも, 肋間筋の場合とよく似ている。Chart 3 の術

Chart 4. Influence of Narcoris

Chart 5. Influence of the Forced Breathing

後4ヶ月を経過した時の分布図は2つのNMUを同時に記録して、それぞれの時系列から $\log \tau - \log S$ 点を求めてプロットしたもので、一方のNMUがA群の位置に、他方がB群の位置に別れて分布した例である。A, B群の各々が占める位置が、吸息相に働く肋間筋の場合も、呼息相に働く斜腹筋の場合もほぼ同じ位置を占めていること、またB群が健常な場合の $\log \tau - \log S$ 点の占める範囲とおおむね一

致していることなど興味ある現象がみられる。脊髄後根切断手術後のNMUの $\log \tau - \log S$ 点の分布域の変化の有様は、野村が犬の腓腹筋について証明した成績⁴⁾と全く一致するもので、呼吸筋にも骨格筋と同様な、機能的に異った2種類のNMUが存在することを推測させるのである。

麻酔による分布域の移動: NMUの2群を分離しうようになった状態で、さらに一定の負荷を課して $\log \tau - \log S$ 点の分布域を実験的に移動させることを試み、A群に属するNMUとB群に属するNMUの性質を吟味してみた。バルビタール系静脈麻酔剤ネブタールを25mg/kg宛投与し、所謂深麻酔期にある動物の肋間筋の $\log \tau - \log S$ 点を算出してみるとChart 4に示すように、麻酔期にはA群に属する点は全く認められず、すべてがB群の分布域に含まれ、麻酔からの恢復期には $\log \tau - \log S$ 点はA, B両群の分布域の中間に分布するようになる。すなわち、麻酔によって上位神経機構の活動の要素が減少した場合には、元来A群に属する点々が、B群の分布域に移動してくる、いいかえればA群に属するNMUには上位の神経機構の活動の要素が多く働いているとみられる。

努力呼吸による分布域の移動: 次に同じ犬が駐立位で安静呼吸を行っているときに一方の鼻孔を軽くふさいで、いわば安静呼吸と努力呼吸を数呼吸づつ繰返させながら、肋間筋から1つのNMUの放電を誘導記録し、その放電間隔から $\log \tau - \log S$ 点を求めてみると、Chart 5に示すようになる。安静呼吸時の $\log \tau - \log S$ 点がA群の分布域に落ちるNMUは努力呼吸時にもその分布域をかえることはないが、B群の分布域に落ちるNMUは、努力呼吸時にはA群の分布域に移動し、努力呼吸を解除すれば再びB群の分布域にもどり、条件づけに応じて分布域が変わるのである。前述した麻酔時の変化の状態と考え併せて、A群に属するNMUとB群に属するNMUとは機能的な性質がことなり、前者は上位の神経機構の活動に由来する要素をより多く受け、後者はそれ以外の神経機構からの要素をより多く受けているNMUで、それぞれ骨格筋に於けるK-NMU, T-NMUと同等のものと考えることができる。

NMUの性質と放電パターンとの関係: 駐立位に於ける肋間筋は1側前肢の脱重によって、脱重側と負重側の放電パターンに相違が現われることは既に報

Chart 6. Relationship between the Distribution of $\log \bar{\tau}$ - $\log S$ Points and the Activity Pattern

告したが⁵⁾、斜腹筋から単一 NMU の放電を観察すれば、活動と休止を反復する放電叢が、僅かな姿勢や、負重の変化によっても、たやすく持続的なパターンに変わり、しかもこの変化は可逆的であることがわかる。白鳥ら⁶⁾はこの現象に着目して前者を B 型 (burst type)、後者を T 型 (tonic type) とよび、呼吸促進や腹膜炎診断の示標になりうると述べている。いま、後根切断犬の斜腹筋について、B 型と T 型のパターンを混えている場合の単一 NMU を選択し、その放電間隔から $\log \bar{\tau}$ - $\log S$ 点を算出してみると、Chart 6 に示すように、B 型パターンの $\log \bar{\tau}$ - $\log S$ 点が前述の A 群の分布域にある場合には、放電パターンが T 型になった場合の $\log \bar{\tau}$ - $\log S$ 点もやはり A 群の分布域に落ち、また、 $\log \bar{\tau}$ - $\log S$ 点が B 群の分布域にある NMU は、パターンが変化しても、やはりその分布域からは出ないのである。このことは B 型と T 型の区別や脱負重による放電パターンの変化などは、時実ら⁷⁾が既に報告してい

るように NMU の質的な相違によるものではなくて、前柱細胞の発射閾値 firing threshold の変化、またはインプルの量的な変化によるものと考えられるのである。

要 約

呼吸週期を区画の規準にとって求めた呼吸筋 NMU の放電間隔時系列を対数変換すれば、その分布が正規化される。各部分系列の平均値 $\log \bar{\tau}$ と標準偏差 $\log S$ の相関々係を求めれば、呼吸筋についても骨格筋に於ける $\bar{\tau}$ - S 関係を吟味するのと同様な考察を加えることができる。この方法を使用して胸髄神経後根切断、麻酔及び努力呼吸を加重負荷して、呼吸筋 NMU の性質を吟味した。

(1) 後根切断後、3 乃至 4 ヶ月に至って、 $\log \bar{\tau}$ - $\log S$ 点の分布は 2 群に分離する。左方の群を A 群、右方の群を B 群とする。

(2) A 群に属する点は麻酔時には求められない。 $\log \bar{\tau}$ - $\log S$ 点はすべて B 群の分布域に落ちるが、麻酔の回復期には A, B 群の中間に分布する点が得られる。A 群に属する点が麻酔によって B 群の分布域に移動したものとみられる。

(3) 努力呼吸を負荷すれば、安静時に B 群の点は、直ちに A 群の分布域に移動し、負荷の解除によって再びもとの分布域に復するが、A 群の点には、このような変化は現われない。

(4) A, B 両群の分布域は放電パターンが変化しても変わらない。

これらの成績は呼吸筋の神経筋単位にも、骨格筋と同じように、kinetic NMU と tonic NMU の 2 種類が機能的に分化していることを示しているものと考ええる。

文 献

- 1) 時実：科学，25，229，291 (1955)。
- 2) 野村，穴戸，増村：日本獣医学雑誌，20，13，(1958)。
- 3) 同上：同上，20，99 (1958)。
- 4) 野村：同上，20，223 (1958)。
- 5) 澤崎：同上，18，33 (1956)。
- 6) 白鳥，片寄，野村，志田，長谷川：第 11 回筋電図学会総会 (1958)。
- 7) TOKIZANE, T., KAWAMATA, K. and H. TOKIZANE: Jap. J. Physiol., 2, 232 (1952)。

PROPERTIES OF THE NEUROMUSCULAR UNIT IN RESPIRATORY MUSCLES

Hiroshi SAWAZAKI

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

(Received for Publication March 10, 1959)

The time series in the logarithmic scale of the discharge interval of a NMU in respiratory muscles are divided into several parts in compliance with the respiratory cycle. The mean value ($\log \bar{\tau}$), and the standard deviation ($\log S$) are calculated in each part. Thus, the functional properties of the NMUs in respiratory muscles can be discussed in the same manner as the $\bar{\tau}$ - S correlation in skeletal muscles.

Properties of the MNU in respiratory muscles of the dog were examined by means of the $\log \bar{\tau}$ - $\log S$ correlation under the anesthetized condition, and in forced breathing after the deafferentation by the removal of the dorsal roots and ganglions on both sides in spinal segments at Th 9~Th 12.

(1) Three or four months after the operation, the distribution of the $\log \bar{\tau}$ - $\log S$ points could be separated into two groups (the left group was designated as A, and the right group as B).

(2) Under the anesthetized condition, the $\log \bar{\tau}$ - $\log S$ points belonging to the A group moved from their own region to that of the B group.

(3) The points belonging to the B group in quiet breathing, were displaced to the region of the A group by forced breathing, and these points returned to their own region with the release of the load. On the contrary, no response was observed in the attitude of the points belonging to the A group in this conditioning.

(4) The distributions of both groups were clearly distinguished in all activity patterns.

From these results, it is presumed that the kinetic NMU and the tonic NMU are recognized in respiratory muscles as well as in skeletal muscles.