Oil pool 法から誘導された単一神経線維 の活動電位の波型とその模型実験

後 藤 鹿 島, 須 田 宏

群馬大学医学部第1生理学教室 (主任: 松本 政雄教授)

I. 緒 言

Ringer 液中にとり出された単一神経線維を oil で覆われた1つの field に置いて, そこから活動電位を取り出す場合の波形について検討を行った。

即ち, 猫の腸間膜に存在する Pacini 小体に付属する単一神経線維標本を oil pool の中で記録すると, 双極誘導の場合は3相性を示し, 中枢端を切断すると2相性となる。単極誘導で記録すると2相性の波形を示し, これをまた中枢端で切断すると単相性になる。

本来1つの field の中で活動電位を記録する場合, 一般には field の一部を接地として, 2つの電極から differential に電位を拾って記録する場合と, 他極を接地と共通にして single ended に記録する場合とあるが, 前者はこの場合では記録電極間の距離が余り取れないから, 電位は比較的小さくとれる。後者はこれに比して電位は大きい noise 等の混入が行われ易くなる。さて前者に於て波型は, この電極間に1つの電氣的陰性波が通過するわけであるから当然2相性¹⁻³⁾になるべきである。処が実際にこの場合に於て記録してみると, 3相性となり最後に1つ余分な相が発生する。そしてこの3相目は記録電極の中枢端で神経を切断すると2相性に変化する。即ちこれは, 中枢側が再び Ringer 液中にはいりこむ事によって発生すると見られる。又単極誘導で記録した場合普通は, 3相性の波型が得られるべきである²⁾ のにもかかわらず2相性になり切断後は単相性となる。この波型の出来る理由と切断によって変化の生ずる mechanism を模型実験で行ったのでこれを報告する。

II. 実 験 方 法

電気化学模型は, 主として山極 -Lillie の鉄と硝酸による神経模型⁴⁻⁷⁾ 及び松本の模型⁸⁻¹²⁾ を使用した。核となる鉄線は14番の軟鉄線を用い, 使用した硝酸濃度は濃硝酸 (比重1.38) 100cc と水 15cc を混和したものであり, 実験に際しての液温は約20°C前後であった。刺激を与える方法は, 亜鉛片を核に接触させる方法を用い, 刺激間隔は液温により多少長短はあるが, 約15秒間隔で2回に分けて刺激した。²¹⁻²³⁾ 双極誘導の場合, 記録電極は刺激を与える部分に近い方に増幅器の陰極を, 他方には陽極を置き, ペンの振れは興奮波が陰極直下で下向きになるようにした。単極誘導で不関電極を用いる場合は, 関電極直下で上向きになるようにした。硝酸を入れる容器⁴⁾¹³⁻¹⁵⁾ は, 双極誘導の場合は3種類, 単極誘導の場合は1種類を用いた。即ち図1(1)は全体に極めて細い溝で内側が1.5×2×40cm, (2)は細い溝と幅広い溝の組合せで, 一侧の溝が細く急に広い部分に移行する形をしている。細い部分の幅は1.5cm 広い部分は7.5cm, 深さと長さは上のものと同じである。(3)は細い溝の横に広い pool の付属したもので, 細い溝と広い pool とは一部狭い通路で連結されている。単極誘導の場合は図2に示す形のものを用いた。即ち, 楕円形の不関電極を槽の中央におき, 之を接地とし, 関電極を他極として各部に移動した。電位を記録するにはペン書きオツシログラフを用い, 増幅器は図3のような直流増幅器を用いた。実験に先立ち増幅器の test を行ない, この増幅器がこの現象の電位変化を正確に追従出来ることを確めた。(図4)

単一神経線維の標本を作製するに当っては, 猫の腸間膜に存在する Pacini 小体に連なる1本の有髄神経

図1 模型実験の容器

- (1) 幅の狭い槽でA, B, Cは記録電極. A, B, C 何れの部分でも波長の増減は認められない.
- (2) 幅の狭い槽と幅の広い槽の組合せ. A, B, C に記録電極は置かれたが, BからCの部分にかけて波長は急に増大する.
- (3) 幅の狭い槽の傍にpoolを有するもの. P, Q, R, S, T, Uと1本の核が連続して存在するが, 点線の部分は槽外で導線で連結される. 記録電極はR, Sの部分.

を利用した^{18~20)}. Pacini 小体を剔出して記録及び刺激する装置は図5に示してある. その方法の詳細は後藤, 反町等¹⁶⁾¹⁷⁾の以前の報告に従った.

Ⅲ. 実験成績

A) 1本の有髄線維の実験

Pacini 小体に連なる1本の神経線維標本で図5Aの図で示されている双極誘導で記録すると, 図6Aの様な形の活動電位が得られる. 即ち, これは中枢端がRinger 液中に入っている時であって, 次にその中枢

端を切断すると図6Bの様になる. その形は下向きの比較的小さい spike と上向きの大きいしかも, 時間的に長い spike の組合せで2相性となる.

更に図5Bに示されている単極誘導で記録すると, 図7Aの様に2相性の活動電位が得られ, 中枢端を切断するとBの様に変化する. さてここで使用した生体用増幅器において0.2msecの直角電撃の増幅の校正曲線は図8に示してある. この場合入力回路の外部の抵抗は3.1M, 5.4M 11Mと変化させた.

B) 模型に於ける実験

a) 双極誘導で記録した場合

電気化学模型に於て上述の field と類似の field を作って, 核に電氣的刺激を加えると, そこに一定の幅をもった電氣的変動の波即ち, 興奮波の移動が観察出来る. この場合核の左側に刺激が与えられ左側の電極直下に波が近づく時には下向きの, 右側の電極直下に近づく時には上向きの方向に振れて記録出来る様にした. 又興奮波の発生とともに, 記録の stylus は基線よりも僅かに下がった状態となり, 消失と同時に基線の位置まで戻る.

① 巾の狭い槽を用いて波型を記録した実験

図1の(1)の図の槽を用いて行なった実験で, この場合発生した興奮波は波長の変化のない状態で伝導する. 波長は短かく, かつ伝導速度も小さい. 記録電極を順次A, B, Cの位置に置くと図9のA, B, Cに示された波形が得られた. 図9でみると, どの位置に於ても上向き, 下向きの振れの比は変化がなく, しかも波はいずれも2相性である. 記録は同一場所で1, 2と2回行われた.

② 槽の幅の変化によって伝導中の興奮波の波長の増減する場合

図1の(2)に示されてある槽を用いてA, B, Cの位置で双極誘導で記録した. 核伝導体の周囲の液の量によって波長は変化する¹³⁾¹⁵⁾. もし槽が狭ければ波長は短かく(例えば2~3cm), 広い部分に出たとたんに波長は増大する(5~6cm), この様な環境で活動電位の波はどのような形を示すであろうか.

図10は, 図(2)A, B, C夫々の位置に電極を置いた時の記録が1に示されてある. 先ずAでは, 興奮波の発生から電極部に到達する迄の時間が比較的小さいため, 基線からわずかに下がった状態から大きい下向きのふれに移行する迄の時間が短かい. また, この部分

図2 単極誘導の時の容器

中央横線は核を示す。まわりの楕円形はニクロム線から出来た不関電極で接地されている。A, B, C, D, E, F, G, H, I, Jと10個所に互って関電極は移動され、各々の部分で記録された。(図16参照)

図3 模型の活動電位を記録するのに用いた直流増幅器。

図4 増幅された後の直角波型。
方眼の1目盛 0.04 sec.
A, B: 夫々極性を変える。

図5 パチニー小体へ至る1本の終末線維の活動電位の記録法。
A: 双極誘導
B: 単極誘導
St: 機械的振動を与える棒
R: Ringer液
C: 切断部位

では槽の幅は狭く一定しているから上向き, 下向きのふれの比は A, B では夫々 20 : 20, 16 : 16 で変りないが, C に於ては 17 : 14 で上向きが大きく出て比の値は大となる。又各 spike の幅は A, B, C と狭くなる。

2 の方は, 前とは反対の方向 (広い部分) から刺激をした時の記録である。この場合, A に於て上向きと下向きの比は 14 : 21 で, B でも 13 : 21 で略等しい。しかしながら, C に於ては 12 : 11 とその値が変化している。

以上2つの場合, C の位置で記録された時のみ上向きのふれが下向きのそれに比してその値が大きく出る。

③ 興奮波が記録電極より更に遠い部分に及ぶ場合

次に, 図1(3)に示すような細い槽の横に広い pool を有する場合である。この pool は, 単一神経線維標本から活動電位を導出する場合の oil pool に相当する部分である。電極は R, S の部分に定め, 興奮波の伝導状態による波形変化を図11に記録してある。

先ず, 図1(3)の左端に興奮波が発生し Q まで伝導して消失した場合, 波は電極に近づくにつれて減衰するため曲線は非常にゆるやかに下降して, Q に波が達した時が最も下がった状態となり, そして消失した時に急激に基線までもどる (図11-A)。

P, Q, R, S と伝導した場合, 波が Q に到達した時点で step をつくり, R に跳躍伝導した瞬間から急激に下向きのふれをつくり, 次いで上向きのふれに移り, 更にそのふれは急激に基線にもどっている。それは電極が R, S 両端に近い部分にあるためである (図11-B)。

P, Q, R, S, T, U と伝導した場合は図11-C のようになるが, この場合 T, U 間は極めて早く伝導して波の消失の時間的關係から見ると, P, Q, R, S と興奮波が伝わった時と同じ結果となる。もし T, U 伝導の効果を見ようとするならば T-U 上の波の速度が遅いことが望ましい。そのために T に近い部分に銀線を 3 cm 程粗く巻きつけた⁸⁾。その結果 T-U 上の波はそこで幅, 速度が小さくなるために, R-S 上の波の消失時に T-U 上には波がまだ存在する。この場合 R-S では興奮波が消失しても, T-U 上には電極から遠のく波が存在するため, 僅かではあるが電極に影響を与える。感度が小さい場合には全く影響は認められないが増幅器の感度を大きくすると僅かながら下向きのふれが出るため 3 相性の波形を形成している (図11-D)。

④ 興奮波長が記録電極間に比べて短い場合

図6 双極誘導で記録された1本の終末線維標本の活動電位
 A：中枢端がRinger中に潜入している時の波型。
 B：中枢端が切断された後の波型。
 時標 1 msec.
 Calibration $50\mu\text{V}$

図7 単極誘導で記録された1本の終末線維標本の活動電位。
 A：中枢端がRinger中に潜入している。
 B：中枢端が切断された後の波型。
 時標 1000 cycle
 Calibration $50\mu\text{V}$

興奮波の波長の短いものをうるには山極-Lillieの模形では困難であるが、松本の模型^{8~11)}を利用して作りうる。特に銀線を核と平行にならべて作られた模型は種々の波長の興奮波をひき起し得る。図12では電極間隔を7 cm の場合で興奮波の波長が3, 1, 0.5 cm と短い場合を記録してある。波長の長い時は中間に基線と同じ高さの平低部のある2相性で^{23~25)}あるのに比し、波長の短い場合は2相性の各の spike は極めて傾斜のゆるやかなものとなる。即ち中間の平低部に常にゆるやかに傾いている。

⑤ 広い field 中で双極誘導で記録した場合

図2の field と同じ広い field で双極誘導で記録す

る。記録電極は2 cm の間隔で刺激する側から同じく2 cm 間隔で8ヶ所に次々と置かれた。刺激を左端から与えて順次記録したものが図13であり、最初のものを除いては全部が2相性又は3相性に記録された。この時の波長は2 cm で核の長さは16 cm であった。

b) 単極誘導で記録した場合

即ち図2に示すように核の周囲を囲む楕円の極を不関電極として増幅器の一極に、記録電極を他極に結んだ場合である。核の一端を刺激して興奮波を発生させると図14に示されている様に2相性を示す波形と3相性を示す波形が得られ、これ等 A, B, C, D, E, F, G, H, I, Jは、図2のA, B, C, D, E, F, G, H,

図8 生体用増幅器の校正曲線

In putに高抵抗を入れて直角電撃を送った場合の記録. A, B, Cは夫々に 3.1M, 5.4M, 11Mの抵抗が入る. 左側は単一の掃引で, 右側は10回のover lapである. 時標1000cycle.

図9 狭い槽を用いて双極誘導で記録した時の波型.

A, B, Cは記録位置が左側, 中間, 右側 (図1のA, B, Cの位置)

1, 2は同一位置で1度目と2度目の記録A, B, Cに於ける上下の波の高さの比は, 夫々14:9
14:9, 15:9.

図10 幅が狭い部分と広い部分を組合わせた槽を用いて双極誘導で記録した時の波型. A, B, Cは夫々図1(2)のA, B, Cの位置を示す.

1は刺激が右端に加えられた場合.

2は刺激が左端に加えられた場合.

1のA, B, Cに於ける上下の波の高さの比は20:20, 16:16, 17:14.

2のA, B, Cに於ける上下の波の高さの比は14:21, 13:21, 12:11.

図11 記録電極が比較的高抵抗をへだてた部分にある時の波型の変化.

- A : 記録電極まで到達しない時
- B : 記録電極に到達したが更に遠くへは伝達しない時
- C : 記録電極をすぎて更に遠くへ達するが消失が早い時
- D : 同じく消失が遅れている時

Oil pool 法から誘導された単一神経線維の活動電位の波型とその模型実験

図12 電極間に比較して興奮波の波長が極めて短い時

電極間距離 7 cm C : 波長 0.5cm
A : 波長 3 cm 但し、狭い槽を用いた。
B : 波長 1 cm

図13 広い幅の槽を使用して双極誘導で種々の位置で記録した時。

A, B, C, D, E, F, G, Hの順に左端より2 cm間隔で電極を移動して記録した。容器は図2に示されたものを使用した。

図14 単極誘導でfieldの各部位からの記録.

A, B, C, D, E, F, G, H, I, Jは、夫々図2のA, B, C, D, E, F, G, H, I, Jの部位に相当する. 境界線の内側, 例えばI, Jの処は3相性となる.

図15 単極誘導の記録で記録電極の前で興奮波が消失した場合。
A, B共に単相性の波型を示す。

図16 単極誘導の記録で興奮波の波長の変化した時
A 電極よりはるか前方で消失、波長 2 cm 以下
B 電極に近い部位で消失、波長約 2 cm
C 電極直下で消失、波長 3 cm
D 電極をこえてから消失、波長 3 cm
E 他端まで到達、波長約 6 cm
F 他端まで到達、波長 7 cm
G 他端まで到達、波長約核の全長
H 他端まで到達、波長核の全長より大

I, J に相当する部位から誘導したものである。要するに A, B, C, D 及び E, F, G, H を結んだ線の内側では 3 相性となり外側は 2 相性となる。

また、刺激を加える部分と反対側の一端を僅かに液面より出しそこで記録したものが図 15 である。この場合波は記録電極の直前で消失している。液面より出ている部分から反復興奮⁴⁾を起しやすいので、そこに銀線を 2 回巻きつけてある。

更に次の実験も同様な記録方法であるが、記録電極を field の中央部におき、刺激間程を変える事によって波長をかせて^{21~23)}その波型を記録したのが図 16 である。A は刺激間程が 10 秒で波長は極めて短かく、2 cm 以下波が途中で消失して電極に到達していない。B は刺激間程が 12 秒で波長 2 cm、電極直前まで来て波は消失している。C は刺激間程が 15 秒。波長 3 cm、電極を越えたところで消失。D は同じく刺激間程 15 秒、波長 3 cm であるが、波がここに至って初めて記録電極を越えた。しかし、他端まで到達しないうちに消失した。E は完全に記録電極を通過したが、波長は約 2 倍に増大した。F では波長は更に大きくなっているが、核全体が一度に興奮する時期はない。G, H では波の幅は更に大きくなって核全体が一時全部興奮の状態にある時の波型である。

IV. 考 案

Oil でおおわれた field 中に存在する 1 本の神経線維から活動電位を導出する場合、双極誘導で行えば単に 2 相性の波形が得られると考えられるが実際には 3 相性の波形が得られた。この実験は Pacini 小体にむすびつく 1 本の神経線維を使用していて、刺激方法は Pacini 小体に mechanical の刺激を与えて電位を引き起させているから、電気刺激による artefact は全く現れない。しかし、この 3 相性の波も線維の中極端を切断すると 2 相性に変化する。即ち、3 相性は記録電極より遙かに中枢へ向って impulse が伝導する時に現れる現象である。

興奮伝導模型で双極誘導を行った場合、記録電極に達する前で消失すれば単相性となる。更に記録部位が抵抗の高い隔壁で覆われていて、興奮波の電位の値が大きな降下を受ける様な部位に興奮波が存在する時は電位にいま 1 つの相をつくる。即ち 3 相性を示すので

ある。これはちょうど volume conductor 中の関電極と不関電極の關係に類似している。

双極誘導で、周囲の field の抵抗の大小により興奮波の波長が途中で増大したり減少したりした場合に、波形としての変化は、興奮波に対する回復波の時間的おくれに關係して来て、波長が増加してくる場合は、不変の時に比して上下の振れは小さく、上下の spike の間隔は増大する。又、興奮波に比して回復波の方が電位勾配が急で spike の高さとしては回復波の方が大きく現われる。

模型実験では電極間に比して波長の極めて短かいものも観察出来るが、この場合の波型は勿論 2 相性になるが、各々の spike の傾斜がゆるやかで、その中間の平低部が全く平でなく常にいくらかの傾きをもっている。これに反して電極間に比し波長が充分長い時は上下 2 つの尖鋭な spike が平低部を狭んでみられる。以上双極誘導の模型実験から、波長の増大と減少の關係を観察したのであるが、特に 3 相性から 2 相性への変化には波長と特別な關係があるとは思われない。

また、神経線維から単極誘導で導出すると、記録部位から遙かに中極端まで伝導する場合は、2 相性の波形が得られ、中極端を切断すると単相性の波形となる。模型で field から単極誘導を行うと普通の部位では 3 相性の波形が得られる。この理由は、模型では field 全体が不関電極となり、他の 1 つの関電極のもとを 1 つの興奮波が通るわけで、field が平均電位に対して興奮波は初め $\ominus, \oplus, \ominus$ (生体の場合の $+, -,$ の順序は逆) の順に電位が変動する故 3 相性となる。しかし、これは核の末端部或は興奮波の起る部分、即ち刺激部分に関電極をもって来た時は最後の電氣的変動と、最初の電氣的変動が夫々現われないから 2 相性となる (図 15 参照)。

また、模型で単極誘導で波の長さや波型の状態を見ると、電極直下までに到達しない時は単相性である。記録電極の下まで来ると明らかに 2 相性となる。更に少しでも過ぎると 3 相性となる。これは、核全体に興奮波の波長がおさまる時で、核全体より波長が長い時は、興奮波と回復波が別個に現われる様になって、各々が 2 相性の山を示す (図 16 参照)。

Pacini の標本の場合、oil 中の部分と Ringer 液中の部分と分れて電位を取っているわけであるから、2 相性になるのは当然である。但し、中極端を切断した後

に単相性になるのは切断後は電極の前で興奮波が停止するためであろう。

また、模型に於ても記録電極を核の末端に置き、その先端を液面から僅かに上げておく事により、興奮波は記録部位より少し手前で消失する。この場合波型はすべて単相性に記録出来る。

V. 結 論

1) 単一神経線維標本で双極誘導を行った場合3相性となるが、中枢端を切断した場合2相性となる。これは遙かに中枢端へ興奮波が伝導する時に現れるいま1つの相がなくなってしまうためと推定される。

2) 単極誘導の場合、2相性の波型の記録が得られるが、中枢端を切断すると単相性になるのは興奮波が記録電極の前で消失してしまうためであろう。

文 献

- 1) Morikawa, J. Contribution to the configuration of action potential depending the leading method. Kitakanto Med. J. (In Japanese), 9: 555-567, 1959.
- 2) Tazaki, I. Conduction of the nerve impulse. Neurophysiology 1: 75-121, American Physiological Society, 1959.
- 3) Uchizono, K. Experimental measurement of the length of the excitatory wave in nerve and muscle. Jap. J. of Physiology, 4: 59-64, 1954.
- 4) 松本政雄. 神経系各部の機能を示す模型. 脳神経領域. 6: 139-151, 1953.
- 5) 山極一三. 神経興奮伝導の模型的研究. 生理学講座. 2: 71, 1951.
- 6) Yamagiwa, K. The interaction in various manifestation (observation on Lillies nerve model), J. J. Physiol., 1: 40, 1950.
- 7) Matumoto, M., Ishida, A., & Hayakawa, I. Model of periodic excitation. Gunma J. of Med. Sci., 3: 243-248, 1954.
- 8) Matumoto, M. & K. Goto. A new type of nerve conduction model. Gunma J. of Med. Sci., 4: 37-40, 1955.
- 9) Matumoto, M. & K. Goto. Model of synapse indicating phenomena of inhibition and facilitation. Gunma J. of Med. Sci., 4: 197-200, 1955.
- 10) Matumoto, M. & K. Goto. Electrochemical model of nonisolated conduction. Gunma J. of Med. Sci., 4: 213-216, 1955.
- 11) Goto, K. Studies on isolated and nonisolated conduction by means of electrochemical model. Gunma J. of Med. Sci., 4: 229-234, 1955.
- 12) Matumoto, M. & K. Goto. Electrochemical model of irreciprocal nonisolated conduction. Gunma J. of Med. Sci. 4: 217-222, 1955.
- 13) Tajima, K. Studies on the relation between conduction velocity and the thickness of the nerve fibre with electrochemical model. Gunma J. of Med. Sci., 6: 171-191, 1957.
- 14) Matsuoka, T. Studies on comeback of excitation conduction. Gunma J. of Med. Sci., 7, No. 3, supplementum 3 (1-22), 1958.
- 15) Takahashi, F. Studies on the conduction velocity with electrochemical model of excitation conduction of Akiyama. Gunma J. of Med. Sci., 7, No. 3, supplementum 5 (1-17), 1958.
- 16) Goto, K., Sorimachi, M., Sibasaki, S. & W. R. Loewenstein A dual nerve supply of Pacinian corpuscle. J. Physiol. Soc., 28: 27-37, 1966.
- 17) Goto, K. & Loewenstein, W. R. An accessory small nerve fibre in a mechanoreceptor. Biol. Bull., 121, 391, 1961.
- 18) Gray, J. A. B. & Sato, M. Properties of the receptor potential in Pacinian corpuscles. J. Physiol., 122: 610-636, 1953.
- 19) Gray, J. A. B. & Malcolm, J. L. The initiation of nerve impulses by mesenteric Pacinian corpuscles. Proc. Roy. Soc., B 137: 96, 1950.
- 20) Loewenstein, W. R. On the specificity of

- sensory receptor. J. Neurophysiology, 24 : 150-158, 1961.
- 21) Kogure, T. Studies on the threshold of stimulation with the electrochemical model of excitation. Gunma J. of Med. Sci., 5 : 1-23, 1956.
- 22) Kobayashi, N. Studies on the refractory period by means of electrochemical model of excitation. Gunma J. of Med. Sci., 5 : 109-125, 1956.
- 23) Kobayashi, J., Sato, S. & Kobayashi, E. Studies on the form of action current led from conducting excitation with electro-chemical model of excitation. Gunma J. of Med. Sci., 6 : 192-198, 1957.
- 24) Sato, S., Kobayashi, N., & Mashimo, T. On the type of diphasic action potential recorded on electrochemical model of excitation conduction. Gunma J. of Med. Sci., 6 : 62-69, 1957.
- 25) Sato, S. Theoretical and experimental studies on the basis of excitation conduction with electrochemical model of excitation. Gunma J. of Med. Sci., 6 : 113-118, 1957.

CONFIGURATION OF ACTION POTENTIAL ON A SINGLE NERVE PREPARATION IN
A ELECTRIC FIELD COVERED WITH OIL AND ITS MODEL EXPERIMENT

KASHIMA GOTO, HIROSHI SUDA

Department of Physiology, School of Medicine

Gunma University, Maebashi, Japan

(Director : Prop. Masao Matumoto)

Action potentials from a single nerve preparation were recorded in a electric field covered with mineral oil through bipolar or monopolar lead, and their forms were discussed. The single nerve was obtained from terminal Pacinian corpuscle preparation of the cat's mesentery. Namely, the preparation with a length of sensory axon was free by dissection from mesenteric tissue and set up for mechanical stimulation. Conductive action potential originating at the corpuscle was recorded through one pair of platinum electrode or unipolar lead in the oil pool.

When the bipolar lead was applied, its potential showed the triphasic. After cutting central end of the nerve, then it changed into diphasic potential. If the unipolar lead was used, the potential showed the diphasic and after cutting, it changed into monophasic potential. The above reasons were demonstrated and explained by using the electrochemical model, Yamagiwa Lillie's nerve model and Matumoto's nerve model.