

日本

生理学

雑誌

JOURNAL OF THE PHYSIOLOGICAL SOCIETY OF JAPAN

44巻

10号

1982

解説講演

鳥居鎮夫：睡眠の機能と機序……………581

原著

河合洋祐：前肢筋を支配する fast および slow 運動ニューロンに対する
大脳皮質運動野の支配様式……………587

第213回生理学東京談話会……………600

総合研究A班会議内容報告

単一ニューロン形態と機能との関連（大村 裕）……………604

日本生理学教室史の刊行と購入申込みについて（第2報）……………607

生理学の広場 日本生理学教室史・上巻の編集を終えて（酒井敏夫）……………608

日本生理学会と生理学雑誌（戸塚武彦）……………608

追悼 YNGVE ZOTTERMAN 先生をしのぶ（河村洋二郎）……………609

会報 第67回J J P編集委員会議事録……………610

NASAの技術を導入した未来のフローメーター登場!



NARCOMATIC 電磁血流計



RT-500

米国ナルコ・バイオシステムズ社がRT-400に続き開発したナルコマチックRT-500はこれまでの常識を破る革命的な新型の自動血流計で、ナル調整やゲイン調整は必要ありません。オートマチック・ゼロの特徴により、血管上のプローブが動いてもベースラインの変動はなく、正確且つ迅速な血流測定ができます。

※カタログ等の御請求は本社医用電子課へ

《特長》

- オートマチック・ゼロによりゼロレベルの変動はありません。
- 流量はデジタル表示で直読できます。
- 操作が簡単ですから臨床用として最適です。
- コンパクトで持ち運びに便利です。
- プローブはすべて較正済みで臨床用から研究用まで豊富に用意されています。

日本総代理店



株式会社 **東海医理科**
TOKAI IRIKA CO., LTD.

本社 〒101 東京都千代田区内神田3-2-12クリハラビル ☎(03)254-0052代
札幌(011)752-0176/仙台(0222)75-2514/金沢(0762)23-4648
名古屋(052)524-5408/京都(075)241-3908・9/大阪(06)305-6328
広島(0822)93-2163/愛媛(0899)21-3015/福岡(092)472-3800



米国A-VOX社製

動静脈間の酸素消費量を連続的にモニター A-V酸素アナライザー

本装置は、動脈血液と静脈血液間の光学的濃度差を測定することによって、全血がキュベット中に流れる際の動静脈の酸素差(a-vO₂)を測定します。

本装置には、波長660nmの光を使用しており、この酸化ヘモグロビンと還元ヘモグロビンの吸光係数が大きく違います。LED(発光ダイオード)により、フロー・スルーキュベットを照射し、ログリズミック・アンプで直線性のある出力電圧として、デジタルメータにa-vO₂単位(ml O₂/100ml blood)で表示します。



日本総代理店



株式会社 **東海医理科**
TOKAI IRIKA CO., LTD.

本社 〒101 東京都千代田区内神田3-2-12クリハラビル ☎(03)254-0052代
札幌(011)752-0176/仙台(0222)75-2514/金沢(0762)23-4648
名古屋(052)524-5408/京都(075)241-3908・9/大阪(06)305-6328
広島(0822)93-2163/愛媛(0899)21-3015/福岡(092)472-3800

睡眠の機能と機序

東邦大学医学部第一生理学教室

鳥居 鎮 夫

はじめに

睡眠についての知識は、過去20年、すなわち、1950年の後半から始まった睡眠研究の新时代になって急速に集積されてきた。その間、睡眠研究は、仮説をもたないで経験的事実を集めることに専念してきた。基礎的なデータなしで学説を立てることは何の役にも立たない企てであるという警告に素直にしたがっていたのである。しかし、次第に Samuel Johnson (英国の評論家) が300年以上も昔に提言した問題が少しも解決されないことに気が付きはじめた。「動物がその活動を周期的に停止することによって、どのような利益を受けるかについての解答を、どの研究者も見出していない」ということである¹⁰⁾。このような反省から、最近、睡眠の機能に関して、いくつかの見解が提唱されるようになった。もう少し正確に言えば、動物の行動のなかに何故眠りが存在するのだろうかという考察である。

ここで、あえて何故眠るかという問題を取りあげたのは、如何に眠るかという問題の生理学的解析を計画する場合に重要な指針を与えてくれると考えているからである。したがって、まず最初に、何故眠るかについての代表的な説として本能説を取りあげる。そのあと本能説の立場からみて、眠りの神経生理学的機構についての最近の進歩について著者の私見を述べることにする。

睡眠と本能

睡眠の機能に関する説のなかで注目したいのは、スイスの精神科医 Claparède (1905) が提唱した睡眠の biological theory である²⁾。彼は睡眠を疲労しないようにするための防衛本能として記載している。「我々が眠るのは疲労したから

ではなくて、そうならないために眠るのである」というのである。ここでは、睡眠を回復状態とみないで、行動の統御系として働いていることが強調されている。

Claparède のあと、Holzapfel (1940)⁵⁾、Tinbergen (1951)¹²⁾、Hediger (1969)⁸⁾ といった ethologist たちの仕事が睡眠行動の本能的側面をはっきりと指摘している。Tinbergen は、寝場所の探索や、睡眠姿勢に認められる本能的パターンを詳しく記載している。

ethological な立場のみでなく、神経生理学的な領域においても、睡眠を本能と見做すことは実りのある概念的アプローチであると主張したのは Moruzzi (1969)⁹⁾ である。さらに、McGinty (1971)⁷⁾ も神経生理学的なデータから推論して、Moruzzi と同じ見解を述べている。「哺乳動物の徐波睡眠の神経性統御は、摂食のような本能行動と比較することによって最もよく理解できる」。

確かに睡眠を本能と見做すことによって現実に有利なことがある。

第1に、睡眠の行動パターンは、ethologist が考え出した巧妙な operative model と関係づけることができる。

第2に、睡眠の行動学的アプローチは方法論的にも適当である。行動は直接的に理解できる生体の表現様式だからである。神経細胞集団の電気的あるいは化学的活動は、体制系あるいは自律系の末梢の現象と関連づけないと解説が大変むずかしい。したがって、行動学的アプローチは、睡眠時の現象が本能行動の一般法則にしたがうかどうか知るうえに役立つ。

快適な環境で自発的に起こるネコの睡眠行動をみると、いくつかの相にわけることができる¹⁰⁾。第1相：ネコは落ち着く場所を探し、身づくろいをし、あくびをし、丸くなる。第2

相：目を閉じてうとうとしているが、刺激に対して反応する。呼吸には著しい変化はみられない。第3相：睡眠は深く、刺激に対する反応は減弱し、呼吸数も減少する。瞬膜はゆるみ、瞳孔は縮小している。第4相：睡眠行動の最後の相で、頸筋緊張の消失、筋攣縮、急速眼球運動がみられる。この最後の相はレム睡眠と呼ばれている。

このようなネコの睡眠の行動をみると、明らかに appetitive act と consummatory act とからなるという本能行動のパターンをもっている。特に入眠期(第1相)では appetitive act がよくわかる。

しかし、このような行動は睡眠に特異的なものではなく、他の本能行動にもみられる。たとえば、探索行動、あくび、身づくろいなどは摂食行動や性行動にも関与している。うづくまるのは睡眠よりはむしろ休息時の体温調節性行動と関係があるかも知れない。したがって、睡眠の appetitive act は睡眠に対する要求を明らかにしてくれるが、睡眠過程の性質や目標はそれだけではわからない。後者を明らかにするためには、睡眠の consummatory act を探すことである。consummatory act は本能行動の真の目標を推定しうる特異的な過程だからである。

不幸なことに、appetitive act に続く睡眠相には、consummatory act が起こっていることを示すはっきりした指標がない。これが睡眠とその他の古典的な本能行動との基本的な相違である。たとえば、摂食行動では、食物を見つけ口に入れたときから、咀嚼、嚥下、消化、呼吸と一連の反射活動が連続して発現してくる。

しかし、睡眠の consummatory act もないわけではない。睡眠時の homeostatic な調節の基礎にある過程に目を向けることである。

動物の睡眠に共通にみられる特徴のうち、最もよく知られているのは、長く続く無動状態である。睡眠は元来、動物を無動化するための手段として進化してきたともいえる。その意味で、レム睡眠は身体活動を抑える作用をもつ古い型の睡眠(休止)であったと考えることができる。レム睡眠時の生理学的随伴現象をよくみるとそう解釈してもよいものがある。たとえば、レム睡眠時の体温調節性反応は最も原始的な反応で、放熱を防ぐようになっている。つまりレム睡眠時にはエネルギー保存の生理機能が優位になっている。ヒトでは放熱は発汗を利用している。レム睡眠には発汗が著しく抑えられる。ネコの放熱器官は鼻腔の海線状洞にある頸動脈網 carotid rete で、これによって、鼻腔粘膜からの水分蒸発による放熱が有効に行われる。レム睡眠時に、ネコではあえぎ呼吸が抑制されるからこの頸動脈網による放熱が減少する。無動化はエネルギー保存の手段と考えれば睡眠のエネルギー保存という本来の目標はレム睡眠で完了することになる。すなわち、レム睡眠は1つの特異的な目標を指向している強力な過程であるという意味から、レム睡眠が睡眠の consummatory act と見做すことは妥当であろう。

睡眠姿勢がきまると内的および外的環境とのフィードバック作用によって、睡眠が進行していく。この過程は、consummatory act が起こる要素がすべて満たされると、自動的にレム睡

Sleep as a Chain of Appetitive and Consummatory Acts

appetitive act : seeking a sleep place, assuming a sleep posture, etc.	modified by learning during NREM sleep
consummatory act : relaxed posture (immobilization) (non-responding)	innate during REM sleep

第1図 本能行動としての睡眠

眠の相まで進行する。さもないと、睡眠周期は中断され、consummatory act に対する要求が長く限り再びはじめからやり直す。

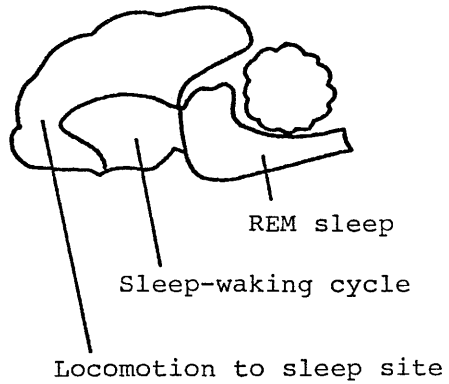
睡眠に appetitive act と consummatory act とを区別することにより、神経生理学的データがよりよく論理的に整理することができるようになる。睡眠行動は終脳、間脳の複雑な系で表出されるという Hess (1949) の実験的な証拠も睡眠を本能と見做すことにより受け入れやすくなる。

ここでは、睡眠を appetitive act と consummatory act とが周期的に交代する本能行動と見做し、appetitive act は入眠期とノンレム睡眠中に起こり、consummatory act はレム睡眠中に起こるとまとめてみた(第1図)。

睡眠の神経機構

われわれにとって大切なことは、睡眠を本能行動と見做すことによって、検証しうる working hypothesis が考えうるかどうかということである。さもないければ、いかなる議論も睡眠研究をさらに発展させていくうえで不毛の努力になるであろう。そして多年に亘る睡眠機構についての解析的な研究にもかかわらず、単に睡眠が本能と同じであることを認めるだけに終るであろう。

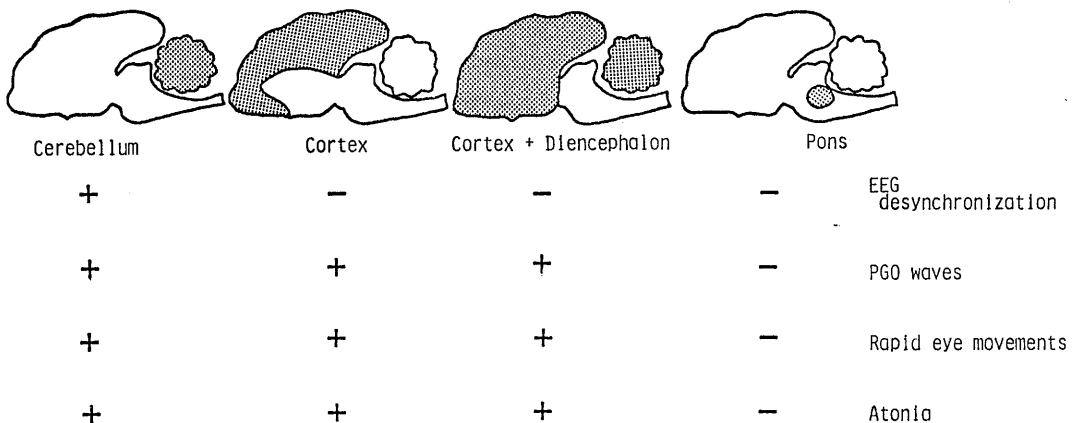
すでに述べたように、神経生理学の領域においては、睡眠を本能行動と見做すことによ



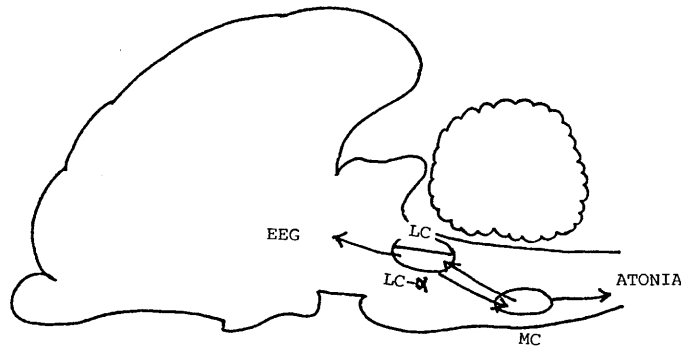
第2図 睡眠行動の神経機序の階層性

て、睡眠の神経性調節が理解しやすくなるし、睡眠の神経機構の解析的研究が促進されるという可能性がある。たとえば、Tinbergen (1951)¹²⁾は、本能を階層性に体制化された神経機構と定義し、種族保存と個体維持に寄与するように協調運動が統合されていると述べている。この著名な ethologist の本能の operative model は神経生理学にとっても大変有用である。

哺乳動物の睡眠行動は、脳幹、間脳、大脳辺縁系などの領域を電気刺激することによって誘発されるが、これらも階層性に体制化されている。すなわち、レム睡眠は脳幹のレベルで統御されている。そこでみられる反射性要素は前脳からの影響によって修飾されている。間脳は睡眠と覚醒の交代という周期的なパターンに関係している。大脳辺縁系や新皮質系は適当な寝場



第3図 橋網様体の破壊によってのみレム睡眠が消失する (Jouvet 1974)



第4図 レム睡眠機構の模式図(酒井 1982, 改変)

所を探し、選択するなどの有意的な行動を調節している。

このように、睡眠行動の神経性調節には、中枢の階層構造があると仮定すると、睡眠機序の包括的な理解ができるであろう(第2図)。

レム睡眠

レム睡眠の発現機序については比較的明らかになっている。橋の前で切断したいわゆる橋ネコでは、レム睡眠の三大徴候のなかの PGO 波、頸筋緊張消失および急速眼球運動が周期的に起こる。しかし、橋背側部を限局的に破壊するとこれらの徴候が消失する(第3図)。このことからレム睡眠の発現には下位脳幹、あるいは橋背側部が主役を演じていることがわかる。この破壊部位は解剖学的には橋背側被蓋(青斑核 α と peri- α を含む)と呼ばれているところである(前田, 1981)⁶⁾。さらに、延髄の腹内側網様体もレム睡眠発現に関与しているらしい。酒井(1981)¹¹⁾はこれらの部位にレム睡眠時に特異的に発射するニューロン(PS-onニューロン)と、発射を止めるニューロン(PS-offニューロン)とを見出している。おそらく、これらのニューロンの相互作用によって、レム睡眠が発現するのであろう(第4図)。そして、Jouvetのモノアミン仮説で主役を演じていた青斑核のノルアドレナリン・ニューロンや縫線核のセロトニン・ニューロンは、これらの橋背側被蓋・延髄腹内側網様体のコリン作動ニューロンに抑制的に働いているのであろう(前田, 1981)。

睡眠覚醒サイクル

ノンレム睡眠の神経機構については、睡眠と覚醒の交代の問題が今後の研究課題である。

睡眠と覚醒の交代には、およそ24時間を周期とする circadian rhythm がある。この生体リズムが明らかに認められるようになるのは2歳以降とされている。新生児では、哺乳のとき覚醒しそのあと眠るというように、1日数回の睡眠と覚醒の交代がある。その周期は3~5時間である。このような1日より短い周期をもつものを ultradian rhythm と呼ぶ。動物の睡眠パターンの特長である。ネコでは3~4時間の周期で睡眠と覚醒を繰り返している。

現在までのところ、睡眠覚醒サイクルの神経機構を扱った実験は、大部分が破壊によって主役を演ずる神経構造のおおまかな局在を明らかにする方向のものである。

これと独立に睡眠機構あるいは覚醒機構の研究から、睡眠中枢や覚醒中枢、あるいは賦活系や抑制系といった概念が作られていた。しかし、賦活系や抑制系が実際にどのようにして睡眠と覚醒の交代に関与しているかを説明しうる神経生理学的な証拠がまだ少ない。

Bremer(1935)¹⁾の上位離断脳ネコは過眠を示すが、下位離断脳ネコは睡眠覚醒サイクルが保たれている。したがって、2つの切断部位の間にある領域、すなわち中脳から下で延髄より上にある脳幹の領域が睡眠覚醒サイクルの維持に必要であろうとされてきた。しかしこのような

考え方を再検討しなくてはならないような重要な実験がその後現われた。それは Villablanca (1965)¹⁵⁾の慢性上位離断ネコである。上丘の前端で中脳を切断したネコを1年近く生かしておいて脳波や行動を観察した。この動物の行動は切断部位より下にある領域によって統御されている。手術して20日以上たつと、うずくまったり、歩こうとしたりする。そのとき眼裂は開き、瞳孔は開大している。眼球はゆっくりした共同運動を示す。音がするとその方向に頭を向けるし、痛み刺激に対しては防御反応を示す。しかし、この動物を静かな部屋に放置しておくと、動きがにぶり、静かに横たわっている。眼裂は閉じ、瞳孔は細くなっている。行動面からは、明らかに睡眠と覚醒の交代が起きている。

一方、脳幹から完全に切り離された大脳の方にも、睡眠と覚醒に相当する脳波パターンの交代がみられるようになる。これは Bremer の急性上位離断脳ネコでは観察されなかった現象である。しかも、この動物では、行動と脳波の交代のリズムは全く独立である。つまり、リズム性は大脳と脳幹のどちらにも潜在的に存在することが示唆される。では正常の動物では、睡眠と覚醒の交代は大脳と脳幹のどちらによって支配されているのかという問題が起る。時実 (1965)¹³⁾は大脳の中の視床下部で睡眠と覚醒の基本的なリズム形成の機序が行われており、脳幹の網様体は副次的に大脳皮質へ調節作用をおよぼしているとした。睡眠行動の階層性体制という観点からは、この時実の仮説が理解しやすい。

睡眠における前脳の役割

睡眠を本能行動と見做すと、個体の基本的な要求に対処するために、前脳が脳幹機序を調節すると仮定するのは極めて自然の帰結であろう。睡眠における前脳の役割は、いろいろな睡眠段階における睡眠行動から推定できる。

ここでは、Hess(1949)⁴⁾の古典的な刺激実験が重要である。彼は無拘束、無麻酔のネコの視

床の *massa intermedia* (中間質) に低頻度の電気刺激を与えると、20~30秒の潜時で活動がにぶくなり、睡気の徴候が現われる。ネコは実験台の上で、あたかもうずくまるのに適当な場所を探すかのように歩き廻り始める。そして前肢を身体の下に折り込んで、うつ向き姿勢でしゃがみ込む。まぶたが下がる。瞬膜がゆるみ、瞳孔はだんだん細くなる。数分後には動物は丸くなって完全に眠り込んでしまう。この状態になると、音刺激は余程大きくないと覚醒効果がない。しかし、肉の嗅では覚醒する。この実験成績から、Hessは視床の中間質に催眠系が存在すると提唱した。その後、同じような刺激実験が多くの研究者によって行われ、この Hess の現象が確認された。その他、海馬の刺激では、寝場所を探し、身づくろいをするなどの行動が起るし、尾状核の刺激では無動状態を誘発できるなどが報告されている。これらは、入眠の一連の行動が前脳によって統御されていることを示す所見である。このように、睡眠の過程は、前脳の複雑な調節の下にあることを考慮して、睡眠機序を包括的に理解することが大切である。

文 献

- 1) Bremer, F.(1935) *Cerveau isolé et physiologie du sommeil*. C. R. Soc. Biol. **118**, 1235-1241
- 2) Claparède, E.(1905) *Esquisse d'une théorie biologique du sommeil*. Arch. Psychol. **4**, 246-349
- 3) Hediger, H.(1959) *Wie Tiere schlafen*. Med. Klin. **20**, 938-946
- 4) Hess, W. R.(1949) *Das Zwischenhirn, Syndrome, Lokalisationen, Funktionen*. Schwabe, Basel
- 5) Holzapfel, M.(1940) *Triebbedingte Ruhezustände als Ziel von Appetenzhandlungen*. Naturwissenschaften **28**, 273-280
- 6) 前田敏博(1981) 逆説睡眠の形態学. 神経進歩. **25**, 1066-1081
- 7) McGinty, D. J.(1971) *Encephalization and the neural control of sleep*. In Serman, M. B. et al. (eds.) *Brain Development and Behavior*. Academic Press, New York, pp 335-357
- 8) Meddis, R.(1975) *On the function of sleep*. Anim. Behav. **23**, 676-691
- 9) Moruzzi, D. J.(1969) *Sleep and instinctive behavior*. Arch. ital. Biol. **107**, 175-216
- 10) Parmeggiani, P. L.(1968) *Telencephalo-dience-*

- phalic aspects of sleep mechanisms. *Brain Res.* **7**, 350-359
- 11) 酒井一弥(1981)逆説睡眠の生理学. *神経進歩*. **25**, 1050-1065
 - 12) Tinbergen, N. (1951) *The study of instinct*. Oxford Univ. Press, Oxford
 - 13) Tokizane, T. (1965) Sleep mechanisms : hypothalamic control of cortical activity. *Aspects Anatomofonctionels de la Physiologie du Sommeil*. C. N. R. S., Paris
 - 14) 鳥居鎮夫(1981)睡眠の機能—適応行動としての睡眠. *神経進歩* **25**, 961-969
 - 15) Villablanca, J. (1965) The electrocorticogram in the chronic *cerveau isolé* cat. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* **19**, 576-586
 - 16) Webb, W. B. (1979) Theories of sleep functions and some clinical implications. In Drucker-Colin, R. et al. (eds.) *The Functions of Sleep*. Academic Press, New York, pp 19-35

前肢筋を支配する fast および slow 運動ニューロンに 対する大脳皮質運動野の支配様式

河 合 洋 祐
(山口大学教養部体育学教室)

Motor cortex control of fast and slow motoneurons innervating forelimb muscles of the cat. Yosuke KAWAI (*Laboratory of Biomechanics and Physiology, Faculty of Liberal Arts, Yamaguchi University, Yamaguchi, Japan*)

Intracellular potentials of forelimb motoneurons of pyramidal cats were recorded by glass microelectrodes following repetitive stimulation of the contralateral pericruciate cortex, and patterns of the postsynaptic potentials (PSPs) evoked thereby were analysed. The motoneurons tested were identified by antidromic invasion from either of the following nerves: long (lo. T), lateral (la. T) and medial (med. T) heads of triceps, anconeus (Anc), biceps (Bi), deep radial (dR), median (M) and ulnar (U). The motoneurons were classified into fast and slow motoneurons on the basis of the duration of afterhyperpolarization (AHP) and the axonal conduction velocity. All of Anc and 65% of med. T motoneurons were classified into slow motoneurons. On the other hand, 35% of med. T, 84% of lo. T and la. T motoneurons were classified into fast motoneurons. About 70% of motoneurons innervating Bi and wrist controlling muscles (dR, M and U) were classified into fast motoneurons and the rest into slow motoneurons.

Repetitive stimulation of the pericruciate cortex produced predominantly inhibitory PSPs (I-type) or mixed PSPs (M-type) in 67% of Anc and 56% of slow triceps motoneurons, while it evoked predominantly excitatory PSPs (E-type) in 97% of fast triceps motoneurons. Thus, patterns of PSPs in elbow extensor (Anc and triceps) motoneurons produced by cortical stimulation were in general excitatory to fast and inhibitory to slow motoneurons, similarly to the case in hindlimb motoneurons. In dR, M and U motoneurons, cortical stimulation produced E-type (84%) or M-type (16%) PSPs in fast motoneurons, while it evoked M-type (55%) or E-type (45%) PSPs in slow motoneurons. Patterns of PSPs in these motoneurons produced by cortical stimulation had a tendency similar to the case in triceps motoneurons; excitatory components of PSPs were predominant in fast motoneurons and inhibitory components were mainly observed in slow motoneurons. In most fast and slow Bi motoneurons, E-type or M-type PSPs were observed when the precruciate area was stimulated. With postcruciate stimulation, however, excitatory components became smaller and inhibitory components were marked and changes in the pattern of PSPs were observed in 37% of motoneurons, as compared with precruciate stimulation. Thus, in Bi motoneurons, the qualitative difference of patterns of PSPs evoked by cortical stimulation in fast and slow motoneurons, as observed definitely in triceps motoneurons described above, was not clearly recognized.

key words: fast and slow forelimb motoneurons, motor cortex stimulation, patterns of PSPs

I. 緒 言

哺乳類骨格筋の多くは、短い単収縮時間を示す速い筋線維 (fast twitch muscle fiber) と、長

い単収縮時間をもつ遅い筋線維 (slow twitch muscle fiber) から構成されている。一方、骨格筋を支配する運動ニューロンは放電様式に基づいて相動性と緊張性運動ニューロン¹⁹⁾に分類され、さらに、軸索伝導速度、後過分極電位 (AHP) の持続時間などの諸特性から fast と

slow 運動ニューロンに分類されてきた¹³⁾。その後、Burke⁷⁾はネコの下腿三頭筋の単一運動ニューロンに刺入した微小電極から通電して運動ニューロンを興奮させ、この単一刺激により誘発される筋線維群(筋単位, muscle unit)の張力および収縮時間を調べるとともに、その運動ニューロンの細胞内電位の記録解析を行ない、単一運動単位(motor unit)を構成する筋単位と運動ニューロンの性質とを関連づけて調べた。その結果、運動ニューロンの性質のみによって筋単位の収縮特性を厳密に分類することは困難であるが、収縮が遅い運動単位(タイプS, slow twitch)の運動ニューロンは、収縮が速い運動単位(タイプF, fast twitch)の運動ニューロンに比べて軸索伝導速度が遅く、AHPの持続時間が長い傾向にあることが明らかになった。各タイプに属する筋線維や筋単位に関しては、さらに生理学的あるいは組織化学的に詳細に調べられている⁶⁾⁹⁾¹⁰⁾。一方、脊髄運動機構に対する上位中枢の支配様式に関する多くの報告がみられる¹⁸⁾³²⁾³⁵⁾。脊髄運動ニューロンに対する大脳皮質運動野あるいは錐体路の電気刺激の効果に関して、サルの踝伸筋について調べられた結果によると、fast 運動ニューロン(腓腹筋)に促通、slow 運動ニューロン(ヒラメ筋)には抑制が強いとされている³³⁾³⁴⁾。これに対してネコではこのような差は一般的でなく、後肢屈筋に対して促通、伸筋に対して抑制が強²⁾³⁾²⁸⁾²⁹⁾³⁵⁾³⁸⁾、その理由はサルとネコの姿勢の相違によると考えられてきた²⁾³⁾³⁴⁾³⁸⁾。しかしながら、最近ネコで皮質運動野の刺激により後肢筋の運動ニューロンに誘発されるシナプス後電位(PSP)のパターンが調べられ、屈筋に興奮性、伸筋に抑制性ではなく、fast 運動ニューロンに興奮性、slow 運動ニューロンに抑制性であることが見出された⁴⁾¹⁴⁾。

前肢筋の運動ニューロンに対する皮質運動野の刺激効果は、ネコにおいては以前から、後肢筋の運動ニューロンと同じく屈筋に促通、伸筋に抑制性であるとされている³⁴⁾。しかしながら、最近ネコで精査されたところによると、錐

体路刺激により誘発される興奮性シナプス後電位(EPSP)は、上腕三頭筋外側頭および長頭の運動ニューロンに多くみられ、内側頭の運動ニューロンには稀であり、一方、抑制性シナプス後電位(IPSP)は内側頭の運動ニューロンに多く観察されることが明らかにされた²⁴⁾。そこで本研究は、ネコの前肢筋の運動ニューロンに対する皮質運動野の刺激効果が、最近後肢筋の運動ニューロンで明らかにされたように、fast 運動ニューロンとslow 運動ニューロンとでは質的に異なるのではないかという疑問を解決するために行ったものである。

II. 実験方法

実験にはペントバルビタールナトリウム(ネンブタール)30mg/kgを腹腔内に投与して麻酔した体重2.5~5kgの雌雄成熟ネコを用いた。実験中は動物をガラミンにより非動化して人工呼吸を行った。動物の体温は常に36~39℃の範囲内にあるように維持した。皮質運動野の刺激は、錐体路のみならず錐体外路系をも活動化することが知られているので純粋に錐体路のみの効果を調べるために、錐体路を除く脳幹部を延髄錐体交叉直前のレベルで両側性に切断した。

上腕二頭筋、上腕三頭筋および肘筋を支配する神経を分離して筋に入る直前で切断し、深橈骨神経、尺骨神経および正中神経は肘関節の部位で分離切断し、逆方向性刺激によって運動ニューロンを同定するために、その中枢端を双極銀線電極により電気刺激した。上腕三頭筋を支配する神経はほとんどの場合、内側頭、外側頭および長頭を支配する神経に分離して刺激した。

脊髄は第4頸髄から第2胸髄まで椎弓除去術により露出し、36~38℃の流動パラフィンプール中で保温して乾燥を防いだ。すべての前根および後根は切断せず完全なままであった。

対側大脳皮質運動野(HasslerとMuhs-Clementによる4 γ 野)²⁰⁾の刺激電極は、先端以外をポリウレタンで絶縁した直径150 μ mのステンレススチール線を用い、1.5mmの間隔で吻尾

方向に6列, 内外側方向に4列の計24本を格子状に配列して皮質表面から約2~3mmの深さに刺入した. 露出した皮質表面はワセリンで覆い乾燥を防いだ. 刺激は単極刺激とし, 不関電極を上耳介筋上においた. 刺激には持続時間0.2msec, 電流強度50~500 μ Aの矩形波パルスを用い, 通常2~4発の反復刺激(頻度400~600Hz)を与えた. 運動野の刺激位置と誘発されるPSPのパターンの関係を調べる場合は, 通常200~500 μ Aの刺激強度で誘発されたPSPを比較した.

運動ニューロンの細胞内電位は, 2Mクエン酸カリウムを満たした抵抗10~20M Ω のガラス微小電極を用いて記録した. 脊髄の呼吸性動揺を防ぎ安定した細胞内電位の記録を行うために, 両側性に人工気胸を行った.

本実験において調べた運動ニューロンは上腕二頭筋(Bi), 肘筋(Anc), 上腕三頭筋(内側頭med. T; 外側頭1a. Tおよび長頭1o. T)の運動ニューロン, および前腕の筋を支配する深橈骨神経(dR), 正中神経(M), 尺骨神経(U)の運動ニューロンである.

Ⅲ. 結 果

今回検討した132個の前肢筋支配の運動ニューロンはこれまでの報告²⁾⁷⁾¹³⁾¹⁴⁾を参考にして, 軸索伝導速度が85m/sec以上であり, かつAHPの持続時間が80msec未満のものをfast運動ニューロンに分類した. 一方, 軸索伝導速度が85m/sec未満であり, かつAHPの持続時間が80msec以上のものおよびこれら2つのパラメーターのいずれか一方の基準が満足されるものをslow運動ニューロンとして分類した. Table 1は以上の基準に基づいて分類した運動ニューロンの軸索伝導速度とAHPの持続時間の範囲を, 各筋でえられた運動ニューロンの数とともに示したものである. なお, slow運動ニューロンに分類した42個の運動ニューロンのうち, 軸索伝導速度とAHPの持続時間いずれもが上記の基準に適合したものは22個であった.

A, 肘関節の伸筋(上腕三頭筋および肘筋)を支配する運動ニューロン

Fig. 1は末梢神経あるいは対側皮質運動野の刺激により肘伸筋の運動ニューロンに誘発され

Table 1. Ranges of axonal conduction velocities and durations of AHP for fast and slow forelimb motoneurons. Motoneurons were classified into fast and slow types on the basis of the criteria described in the text.

types of motoneurons		med. T	lo. T & la. T	Anc	Bi	dR, U & M
Fast motoneurons	ACV (m/sec)	93-109 (99.3)	93-147 (113.8)	—	87-111 (99.4)	89-128 (103.2)
	durations of AHP (msec)	40-75 (62.0)	40-80 (63.8)	—	40-70 (57.7)	40-75 (57.2)
	number of cells	7/20	26/31	—	25/35	32/43
Slow motoneurons	ACV (m/sec)	72-90 (81.1)	62-100 (88.6)	75-85 (81.0)	82-100 (84.3)	65-101 (88.4)
	durations of AHP (msec)	60-160 (98.5)	85-100 (94.0)	82-135 (102.0)	50-90 (72.0)	50-100 (77.6)
	number of cells	13/20	5/31	3/3	10/35	11/43

ACV: axonal conduction velocity, AHP: afterhyperpolarization. Motoneurons are represented in abbreviated form; med. T: medial triceps, lo. T: long triceps, la. T: triceps, Anc: anconeus, Bi: biceps, dR: deep radial, U: ulnar, M: median. Mean values in parentheses.

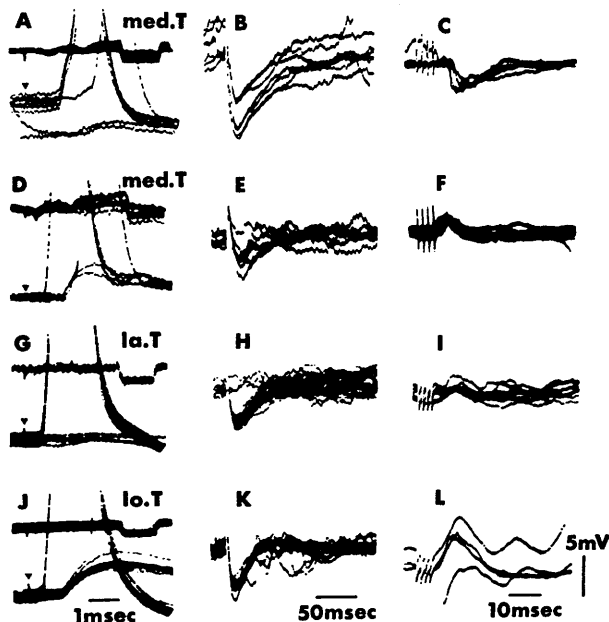


Fig. 1. Intracellular potentials of motoneurons innervating medial (med. T, A-C and D-F), lateral (la. T, G-I) and long (lo. T, J-L) heads of triceps brachii. Left column (A, D, G and J): antidromic spike potentials following stimulation of peripheral muscle nerves. Stimulus artifact is indicated by a triangle. The upper beam in each record shows impulses recorded from the surface of the cord dorsum at the C_6 segment, the calibration in the lower right corner being not applicable to these records. Middle column (B, E, H and K): afterhyperpolarizations (AHPs) following stimulation of the peripheral muscle nerves. Right column (C, F, I and L): postsynaptic potentials (PSPs) evoked by repetitive stimulation of the contralateral pericruciate cortex.

た細胞内電位の記録例である。Fig. 1 A, D, GとJは末梢神経を刺激した場合の、速い掃引速度での記録である。前根および後根は切断していないので、刺激が弱い時には順方向性、単シナプス性の EPSP がみられ、刺激が強い時は逆方向性のスパイク電位が現われている。Fig. 1 B, E, HとKは逆方向性スパイク電位に続く後過分極電位(AHP)を示す。本研究で調べた上腕三頭筋内側頭の運動ニューロン20例のうち9例は、軸索伝導速度およびAHPの持続時間いずれもがさきに述べたslow運動ニューロンの分類基準に適合し、Fig. 1 AとBにみられるごとく軸索伝導速度が比較的遅くAHPの持続時間が比較的長く、他の4例も軸索伝導速度あるいはAHPの持続時間のいずれか一方が分類基準を満足し、計13例がslow運動ニュー

ロンに分類された(Table 1)。また、少数例(3例)ではあるが、肘筋の運動ニューロンも全てslow運動ニューロンに分類された。一方、上腕三頭筋外側頭および長頭の運動ニューロンは31例中26例(Table 1)が、さきに述べた分類基準によりfast運動ニューロンに分類され、軸索伝導速度が速くAHPの持続時間が短かった(Fig. 1 G, H, JとK)。さらに、上腕三頭筋内側頭の運動ニューロンの中にも(20例中7例, Table 1), さきに述べた分類基準によりfast運動ニューロンに分類されるものがあった(Fig. 1 DとE)。

皮質運動野を刺激する場合は、まず $200\mu\text{A}$ ~ $500\mu\text{A}$ の強さで刺激を与えてPSPのパターンを調べ、さらに強度を $100\mu\text{A}$ ~ $50\mu\text{A}$ に低下させてPSPが最も大きく誘発される位置を調べ

た。刺激強度を低下させても PSP のパターンはほとんど変化せず、大きさのみが減少した。多くの場合、数ヶ所にわたって大きさのほぼ等しい PSP が誘発された。皮質運動野の刺激により運動ニューロンに誘発された PSP は、興奮性(脱分極)成分と抑制性(過分極)成分が混在していた。そのパターンはこれまでの報告⁴⁾⁹⁾¹⁴⁾²³⁾と同様に3つのタイプに分類できた。すなわち、誘発された EPSP および IPSP 両者の電位の振幅が 1mV 以上ある場合には混合性(mixed)PSP タイプ(M-type)としてまとめ、いずれか一方の電位の振幅が 1mV 未満の場合には興奮性 PSP タイプ(E-type)あるいは抑制性 PSP タイプ(I-type)のいずれかのタイプに分類した。本研究では原則として潜時が 30msec までの PSP について調べた。皮質運動野の刺激により運動ニューロンに誘発される PSP の興奮性成分は、同一強度で刺激を与えても十字溝後部よりも十字溝前部を刺激した時にやや大きい例と、反対に十字溝後部を刺激した

時にやや大きい例がみられた。一方、抑制性成分は一般に十字溝後部を刺激した時の方が振巾は大きかった。しかしながら、肘の伸筋および手首の動きを支配する運動ニューロンにおいては、皮質運動野の刺激位置が変わっても PSP のパターンが変化することはなかった。肘の屈筋の運動ニューロンでは、後に述べるごとく、十字溝前部と後部の刺激では PSP のパターンが変化した例がみられた。

上腕三頭筋内側頭(Fig. 1 C)および肘筋の運動ニューロンにおいて slow 運動ニューロンに分類されたものでは、対側大脳皮質運動野の刺激により、主に I-type あるいは M-type の PSP が発生した(16例中11例)。一方、fast 運動ニューロンに分類された内側頭の運動ニューロンには、主として E-type の PSP(Fig. 1 F)が誘発された(7例中6例)。外側頭および長頭の運動ニューロンにおいて、fast 運動ニューロンに分類されたもの(26例)ではすべて E-type (Fig. 1 I と L)であり、slow 運動ニューロンに

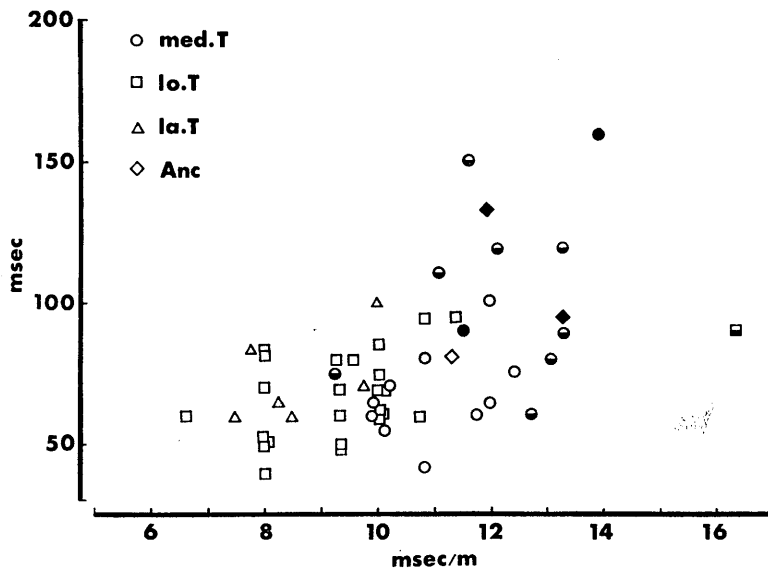


Fig. 2. Plotting the durations of AHP (ordinate) against the times required for conduction along 1 meter of motor axons (abscissa), for motoneurons innervating medial (med. T, ○), long (lo. T, □) and lateral (la. T, △) heads of triceps brachii and anconeus (Anc, ◇). Patterns of PSPs produced by stimulation of the pericruciate cortex are shown by open, half filled and filled symbols which indicated E-type, M-type and I-type respectively.

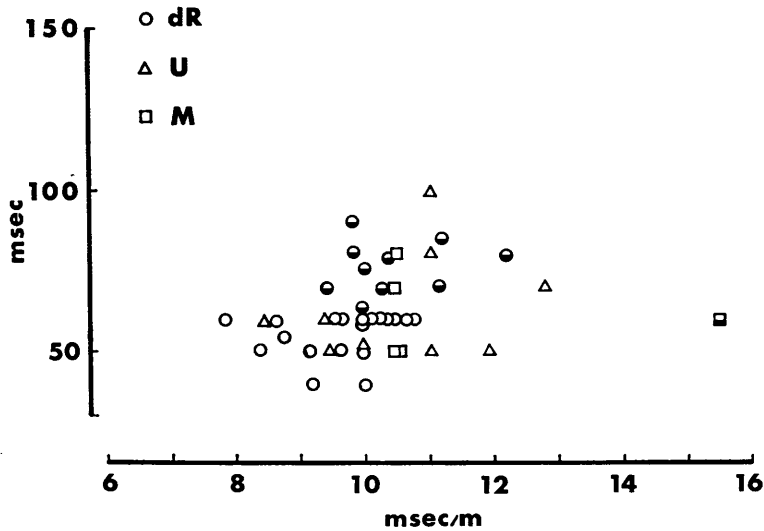


Fig. 3. Plotting the durations of AHP (ordinate) against the times required for conduction along 1 meter of motor axons (abscissa) for deep radial (dR, ○), ulnar (U, △) and median (M, □) motoneurons. Patterns of PSPs produced by cortical stimulation are shown by open, half filled and filled symbols which indicate E-type, M-type and I-type respectively.

分類されたもの(5例)では E-type (4例)あるいは M-type (1例)であった。

Fig. 2 は上腕三頭筋および肘筋の運動ニューロンの軸索において、インパルスが 1m の距離を通過するのに要する時間、すなわち、軸索伝導速度の逆数(横軸)と AHP の持続時間(縦軸)との関係を皮質運動野の電気刺激による PSP のパターンと共に示したものである。皮質運動野の反復刺激による PSP のパターンは E-type を白、I-type を黒、M-type を半黒白で表わしている。この図から、軸索伝導速度と AHP の持続時間との間に相関関係があることが認められる。さらに、軸索伝導速度が比較的遅く AHP の持続時間が比較的長い運動ニューロン (slow 運動ニューロン)では、I-type または M-type の PSP が多く誘発され、一方、軸索伝導速度が速く AHP の持続時間が短い運動ニューロン (fast 運動ニューロン)では、主に E-type の PSP が誘発されることがわかる。

B, 主に手首の動きを支配する運動ニューロン。

Fig. 3 は主として手首の動きを支配する深橈骨神経、尺骨神経および正中神経の運動ニューロンについて、Fig. 2 と同様の関係、すなわち、軸索伝導速度の逆数と AHP の持続時間との関係を皮質運動野の電気刺激による PSP のパターンと共に示したものである。これらの運動ニューロンはさきに述べた分類基準により、43例中32例が fast 運動ニューロンに分類され、11例が slow 運動ニューロンに分類された (Table 1)。皮質運動野の刺激は大多数(32例中27例)の fast 運動ニューロンに E-type の PSP を誘発し、少数例(32例中5例)に M-type の PSP を誘発した。M-type の PSP がみられた fast 運動ニューロンにおいては AHP の持続時間が比較的長かった。一方、slow 運動ニューロンでは M-type (6例)あるいは E-type (5例)の PSP が誘発された。なお、fast および slow 運動ニューロンに誘発された M-type の PSP は大多数において興奮性成分が抑制性成分に先行して誘発され、かつ抑制性成分よりも興奮性成分がかなり大きい例が多かった。

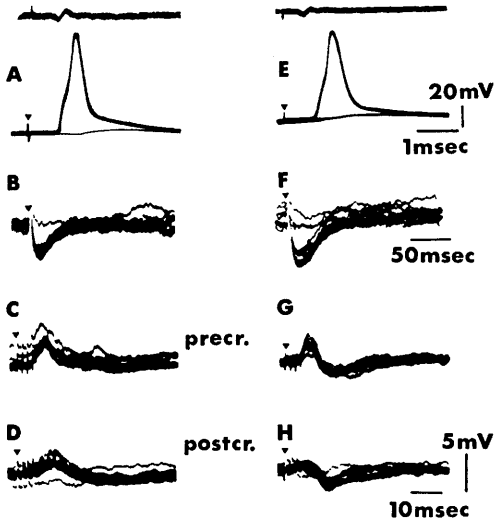


Fig. 4. Intracellular potentials obtained from two motoneurons (A-D and E-H) innervating biceps brachii. A and E: antidromic spike potentials following stimulation of the biceps nerve. The upper beams give the same kind of records as in Fig. 1. B and F: AHPs obtained by stimulation of the biceps nerve. C, D, G and H: PSPs produced by stimulation of the contralateral pre-(C and G) and postcruciate (D and H) cortices. The stimulus artifact (A, B, E and F) or the first stimulus artifact (C, D, G and H) is indicated by a triangle.

C, 肘関節の屈筋(上腕二頭筋)を支配する運動ニューロン。

上腕二頭筋の運動ニューロンは、さきに述べた分類基準により35例中25例が fast 運動ニューロンに分類され、残り10例は slow 運動ニューロンに分類された (Table 1)。Fig. 4 は2個の上腕二頭筋の fast 運動ニューロンから得られた細胞内電位の記録例である。Fig. 4 A と E は末梢神経刺激による逆方向性スパイク電位の低増幅での記録であり、Fig. 4 B と F はそれぞれの AHP を示す。

上腕二頭筋の運動ニューロンにおいて皮質運動野十字溝前部を刺激した時、fast 運動ニューロンでは過半数(25例中15例)において E-type の PSP (Fig. 4 C) が誘発され、残りは I-type の PSP がみられた 1 例を除きすべて (9 例) M-type の PSP (Fig. 4 G) であった。一方、slow 運

動ニューロンでも半数(10例中5例)において E-type の PSP が誘発され、I-type は少数(2例)であった。十字溝前部の刺激はこのように、fast, slow いずれの運動ニューロンにも E-type および M-type の PSP を多く誘発した。Fig. 5 は上腕二頭筋の運動ニューロンについて、軸索伝導速度の逆数と AHP の持続時間との関係を、皮質運動野の十字溝前部の刺激による PSP のパターンと共に示したものである。

上腕二頭筋の運動ニューロンにおいて十字溝後部を刺激した時は、一般に興奮性成分の振幅は減少し、抑制性成分の振幅が増大した (Fig. 4 C と D および G と H)。その結果、これらの運動ニューロンの中には、十字溝前部を刺激した時と十字溝後部を刺激した時では PSP のパターンが異なる例が見出された。Fig. 4 G と H は皮質運動野の刺激位置により PSP のパターンに変化がみられた例である。この例では、十字溝前部の刺激では M-type の PSP がみられるが、十字溝後部の刺激では興奮性成分がほとんど消失し、PSP のパターンは I-type に変化している。十字溝後部の刺激により、上腕二頭筋の fast 運動ニューロンの過半数において M-type (25例中10例)あるいは I-type (25例中6例)いずれかの PSP が発生し、slow 運動ニューロンでは半数 (10例中5例)において I-type の PSP が誘発され、E-type がみられた例は少数 (10例中2例)であった。また、十字溝後部の刺激で誘発される M-type の PSP は興奮性成分よりも抑制性成分の振幅が大きい例が多かった。十字溝前部と十字溝後部の刺激で PSP のパターンが異なった運動ニューロンは35例中13例 (fast 運動ニューロンは25例中8例、slow 運動ニューロンは10例中5例)であり、残り22例は皮質運動野の刺激位置が異なっても PSP のパターンは本質的には変化しなかった。このような運動野の刺激位置による PSP のパターンの顕著な変化は、前に述べたごとく、肘伸筋あるいは手首の動きを支配する運動ニューロンでは観察されなかった。

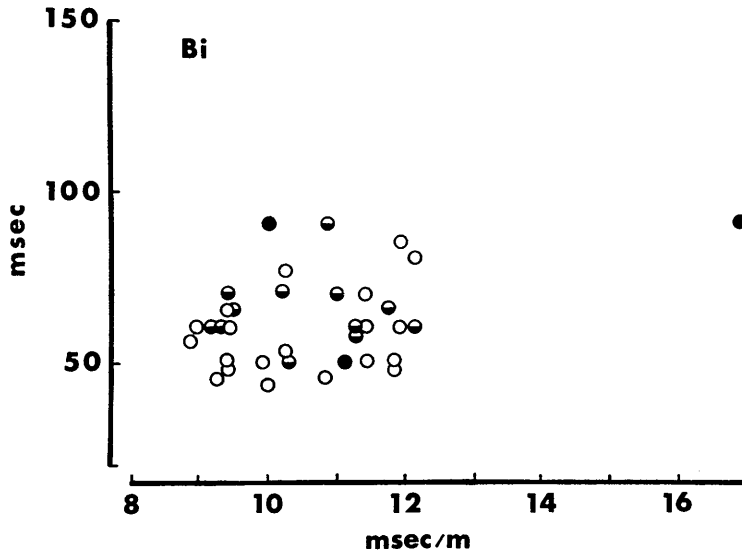


Fig. 5. Plotting the durations of AHP (ordinate) against the times required for conduction along 1 meter of motor axons (abscissa) for biceps motoneurons. Patterns of PSPs produced by stimulation of the precruciate cortex are shown by open, half filled and filled symbols which indicate E-type, M-type and I-type respectively.

IV. 考 察

A. 運動ニューロンの分類

本研究においては運動単位の張力を測定していないので、fast および slow 運動ニューロンの分類は、それが構成する運動単位のタイプを厳密にタイプFとタイプSに分類するものではない。しかし、タイプSの運動ニューロンはタイプFの運動ニューロンよりも軸索伝導速度が遅く、AHPの持続時間が長い傾向にあることが報告されている⁷⁾ので、今回の分類に基づいた成績と運動単位のタイプに関してこれまで得られている成績とを比較検討することは充分意義があると考えられる。

本研究において、肘関節の伸筋である肘筋および上腕三頭筋内側頭の運動ニューロンはさきに述べた分類基準により slow 運動ニューロンに分類された例が多かった(肘筋は100%、上腕三頭筋内側頭は65%)。一方、内側頭運動ニューロンの35%および外側頭と長頭運動ニューロンの84%は fast 運動ニューロンに分類された。これらの結果は、運動ニューロンの軸索伝導速度

および AHP の持続時間を分析して fast および slow 運動ニューロンに分類した報告¹³⁾、あるいは上腕三頭筋の組織化学的研究により筋線維のタイプを分類した研究結果¹¹⁾とよく一致する。また、本研究においては肘関節の屈筋である上腕二頭筋の運動ニューロンは、分類基準にしたがって71%が fast 運動ニューロンに、29%が slow 運動ニューロンに分類された。Collatos たち¹¹⁾は筋の組織化学的研究から、上腕二頭筋は約20~40%の遅い筋線維を含むという成績を得ており、本研究結果とよく一致する。主として手首の動きに関与する運動ニューロンも74%が fast 運動ニューロンに、26%が slow 運動ニューロンにそれぞれ分類された。前腕の筋に関しては、後肢⁶⁾⁹⁾¹⁰⁾あるいは肘関節の動きに関与する筋¹¹⁾のように詳細な研究はなされていない。これに関してはネコの橈側手根屈筋と長手掌筋について調べられているのみであり、前者は37%、後者は25%の遅い筋線維を含むという成績が得られている¹⁶⁾¹⁷⁾。もちろん、これら二種類の筋のみによって前腕の筋の性質を単純に代表させることはできないが、本研究で得られ

た成績は両筋の値の間に位置している。

B. 皮質運動野の刺激効果

皮質運動野の刺激により、上腕三頭筋の fast 運動ニューロンにおいては、97%に E-type の PSP が誘発され、興奮性成分が優勢に現われた。一方、上腕三頭筋の slow 運動ニューロンの56%および同じ肘関節の伸筋である肘筋の slow 運動ニューロンの67%において、I-type あるいは M-type の PSP が誘発され、抑制性成分が著明に観察された。このような皮質運動野の刺激効果の差異は、上腕三頭筋内側頭において示されたごとく、同一筋を支配する運動ニューロンプール内においても認められた。以上の結果は、錐体および非錐体ネコの後肢筋の運動ニューロンにおいて、皮質運動野を刺激して細胞内電位を記録した研究結果⁴⁾¹⁴⁾、あるいは非錐体ネコの踝伸筋の伸張反射ないし振動反射に対する皮質運動野の刺激効果をみた成績³⁰⁾とよく一致する。しかしながら、前肢の slow 運動ニューロンに比べ後肢のそれには皮質運動野から比較的純粋の IPSP が多く誘発されており⁴⁾、後肢の方が前肢筋より皮質運動野から強い抑制を受ける傾向がみられる。Illert たち²⁴⁾は最近ネコの肘伸筋の運動ニューロンにおいて、錐体路の刺激により誘発される2シナプス性の EPSP は、上腕三頭筋の長頭および外側頭の運動ニューロンに多く記録され、内側頭および肘筋の運動ニューロンには少ないことを見出し、また、錐体路の刺激により誘発される2シナプス性の IPSP は少数であり、3シナプス性の IPSP が内側頭および肘筋の運動ニューロンに多くみられると報告している。さらに彼らは、このような短潜時の PSP は、第3および第4頸髄に細胞体が存在する脊髄固有ニューロンを介して誘発されると述べている²⁵⁾²⁶⁾。本研究において皮質運動野の刺激により上腕三頭筋の運動ニューロンで得られた PSP のパターンは、彼らの研究において錐体路の刺激により上腕三頭筋の運動ニューロンで得られた PSP のパターンと本質的に一致するものと考えられる。本研究においては、皮質運動野から脊髄運動ニュー

ロンの間に存在するシナプスの数を知ることはできないが、M-type の PSP はほとんどの例において興奮性成分が抑制性成分に先行して誘発されており、上記 Illert たちの報告に対応するものと考えられる。一方、Preston たち³⁴⁾は、錐体ネコの皮質運動野の刺激は上腕三頭筋内側頭のみならず外側頭の求心性神経の刺激による単シナプス反射をも抑制し、ネコの前肢筋の運動ニューロンに対する皮質運動野の刺激効果は屈筋に興奮性、伸筋に抑制性であると述べ、本実験結果とは異なる成績を得ている。しかしながら、彼らの実験においては末梢筋枝神経を刺激して前根から反射放電を記録しているため、外側頭の Ia 求心性線維から比較的強力な入力を受ける内側頭の運動ニューロン¹²⁾の活動が混在していることが考えられる。したがって、前根における単シナプス反射放電を対象として調べた場合には、皮質運動野から外側頭の運動ニューロンに対する興奮性効果が、皮質運動野から内側頭の運動ニューロンに対する抑制効果により相殺されて過少評価されているものと考えられる。単シナプス反射を対象として得られた結果と本研究結果の間の相違は以上のように説明できるであろう。

主として手首の動きを支配する深橈骨神経、尺骨神経および正中神経の運動ニューロンでは、皮質運動野の刺激は fast 運動ニューロンの84%に E-type、16%に M-type の PSP を誘発し、slow 運動ニューロンでは55%に M-type の PSP、45%に E-type の PSP が誘発された。したがって、これらの運動ニューロンに対する皮質運動野の刺激効果は興奮性の方が強い傾向にあると考えられる。しかしながら、皮質運動野の刺激により M-type の PSP が fast 運動ニューロンよりも slow 運動ニューロンにおいて多くの割合で誘発され、また、fast 運動ニューロンにおいてそれが誘発される場合は fast 運動ニューロンの中でも AHP の持続時間が比較的長いものが多くみられた(Fig. 3)。このように、皮質運動野の刺激によりこれらの運動ニューロンに誘発される PSP に関しては、興奮性成分は

fast 運動ニューロンにおいて優勢であり、抑制性成分は slow 運動ニューロンに比較的多く誘発され、さきに述べた上腕三頭筋の fast および slow 運動ニューロンにおける PSP のパターンのように顕著ではないがそれに近いパターンであった。一方、これらの運動ニューロンの単シナプス反射放電に対する皮質運動野の刺激効果は、刺激後約 20msec まで促通であり、20msec を越えると弱い抑制効果がみられるという報告がある³⁵⁾。本実験においても、M-type の興奮性成分は抑制性成分に先行して誘発されることが多かった。

上腕二頭筋の運動ニューロンにおいては、十字溝前部の刺激により E-type または M-type の PSP が大多数の fast(96%) および slow(80%) 運動ニューロンにおいて誘発され、I-type がみられた例は少数(fast および slow 運動ニューロンにそれぞれ 1 例, 4% および 2 例, 20%) であった。さらに、M-type の PSP も常に興奮性成分が抑制性成分に先行し、しかも抑制性成分よりも興奮性成分の振幅が大きい例が多かった。この結果は錐体路を刺激してネコの上腕二頭筋運動ニューロンの細胞内電位を記録した成績²⁴⁾、あるいは単シナプス反射におよぼす皮質運動野の刺激効果を調べた報告³⁴⁾と似た傾向である。一方、十字溝後部の刺激により、I-type の PSP が誘発される運動ニューロンは 11 例(fast および slow 運動ニューロンにそれぞれ 6 例, 24% および 5 例, 50%)に増加し、M-type の興奮性成分の振幅は減少し抑制性成分の振幅が増大する例が多くみられた。このようなパターンは十字溝前部の刺激効果とは逆に、抑制効果が強い傾向を示している。これはサルの上腕二頭筋において、単シナプス反射放電におよぼす皮質運動野の刺激効果を調べた結果³⁴⁾と似たパターンである。上記のごとく、上腕二頭筋の fast および slow 運動ニューロンにおいては、十字溝前部の刺激で PSP の興奮性成分が比較的強く現われ、十字溝後部の刺激では抑制性成分が比較的優勢となったが、十字溝前部の刺激(Fig. 5) および後部の刺激いずれの場合でも、

上腕三頭筋の運動ニューロンにおいてみられたような fast および slow 運動ニューロンにおける PSP のパターンの質的相異(Fig. 2) は明確には見出されなかった。

今回調べた上腕二頭筋の運動ニューロンのうち 4 例は十字溝前部刺激で E-type, 十字溝後部刺激で I-type の PSP が誘発された。本研究において上腕三頭筋、肘筋および主として手首の動きを支配する深撓骨神経、尺骨神経および正中神経の運動ニューロンでは、上腕二頭筋の場合と同じ刺激条件(刺激部位および刺激強度)でも、十字溝前部と十字溝後部の刺激で運動ニューロンに発生する PSP のパターンが変化する例は見出されなかったので、上腕二頭筋の運動ニューロンに対する皮質支配の様式は、他の前肢筋の運動ニューロンに比して若干異なるのかもしれない。十字溝前部から促通、後部からは抑制効果が明確に分離して記録された例は Asanuma と Sakata⁵⁾ によって一部の前腕筋の運動ニューロンですでに報告されている。しかしながら、前述の如く今回調べた前腕筋の運動ニューロンにおいては見出すことができなかった。これは用いた標本の相違(本研究では錐体ネコであり、Asanuma と Sakata の研究では非錐体ネコである)あるいは皮質刺激の強さの差などが考えられるが、この点に関してはさらに今後の研究が必要であろう。Nieoullon と Rispal-Padel³¹⁾は無麻酔、無拘束ネコの皮質運動野に刺激を加え、誘発された筋運動を触診によって調べた。彼らの結果は皮質運動野の刺激で引き起される動きは屈曲が多く、伸展はまれであること、および屈曲効果をもたらす皮質部位は主として十字溝前部であることを示した。一方、十字溝前部のみを除去した慢性ネコは四肢の屈曲よりもむしろ伸展が優勢となり、十字溝後部のみを除去した時はネコが寛いだ状態であれば前肢の屈曲が可能であるという報告がみられる¹⁾。もちろん、かかる実験条件下では皮質下の諸運動神経核の影響を十分考慮しなければならないが、少なくとも一部は十字溝前部および後部から運動ニューロンにおよぼす効果の

差異が関与しているものと考えられる。

上記のごとく、前肢筋の運動ニューロンに対する皮質運動野の刺激効果は、上腕三頭筋の fast 運動ニューロンでは主として興奮性、slow 運動ニューロンでは主として抑制性であり、下肢筋の運動ニューロンにおけると同様に、fast および slow 運動ニューロンに対する運動野の刺激効果の質的差異が顕著に認められ、また、主として手首の動きを支配する fast および slow 運動ニューロンでもそれに近いパターンがみられた。しかし、上腕二頭筋の fast および slow 運動ニューロンにおいてはそのようなパターンは明確には見出されなかった。したがって、fast および slow 運動ニューロンに対する皮質運動野からのシナプス入力 of 質的差異が、前肢筋の運動ニューロンにおいてどの程度まで一般化できるかについて結論を下すには、さらに今後の研究が必要であろう。

C. 運動単位の動員様式

本研究において、上腕三頭筋の運動ニューロンに対する皮質運動野の刺激効果は、前述の如く fast 運動ニューロンに主として興奮性、slow 運動ニューロンには主として抑制性であることが明確に見出されたが、この結果を運動単位の動員様式の観点から考察してみよう。Henneman と共同研究者たち²¹⁾²²⁾は筋を伸展して前根の反射放電を調べた結果から、運動ニューロンは小型細胞から大型細胞へと細胞の大きさにしたがって活動化されるというサイズの原理を提唱し、さらに上位中枢から運動ニューロンへの入力もサイズの原理にしたがうと報告している³⁶⁾。しかしながら、運動ニューロンに対する全てのシナプス入力がこのような一定の様式を持っているとは限らないであろう。Walmsley たち³⁹⁾は運動ニューロンの動員順序は、細胞の大きさよりもむしろ、運動ニューロンに対するシナプス入力の構成様式とその運動単位のタイプの関係によって決定されるということを示す成績を得ている。さらに、ネコの後肢筋の運動ニューロンにおいて皮膚神経⁸⁾²⁷⁾、赤核⁸⁾¹⁴⁾あるいは皮質運動野⁴⁾¹⁴⁾の刺激は、むしろ小型の

slow 運動ニューロンに主に抑制性成分の強い PSP を誘発し、大型の fast 運動ニューロンには興奮性成分の強い PSP を誘発することがすでに報告されている。同様のシナプス入力のパターンは、ヒトの第 I 背側骨間筋において、随意運動に伴って最初に活動化される運動単位、および、さらに力を加えたときに活動化される運動単位に対する皮膚求心性入力についても見出されている¹⁵⁾³⁷⁾。本研究における上腕三頭筋の運動ニューロンに対する皮質運動野の刺激効果は、これらの結果と同様のパターンであることを示している。このような、皮質運動野からの入力 fast および slow 運動ニューロンにおよぼす影響の差異は、fast 運動ニューロンが優先的に活動化される可能性を示唆しており、これは急速な運動が要求されるような状況においては好都合であると考えられる。したがって、上述したサイズの原理は、一部の上位中枢からの入力による活動時には、必ずしも全ての運動ニューロンには適用されないのではないかと考えられる。

V. 要 約

1) 軽いペントバルビタール麻酔下の錐体ネコを用い、対側大脳皮質運動野の電気刺激により誘発されたシナプス後電位 (PSP) を総計 132 個の前肢筋の運動ニューロンについて解析し、皮質運動野から脊髄運動ニューロンに対する支配様式を調べた。運動ニューロンはその軸索伝導速度および AHP の持続時間によって、fast 運動ニューロンあるいは slow 運動ニューロンのいずれかに分類された。皮質運動野の刺激により誘発された PSP は、興奮性タイプ (E-type)、抑制性タイプ (I-type) と混合性 PSP タイプ (M-type) の 3 種類に分類された。

2) 肘筋および過半数 (65%) の上腕三頭筋内側頭の運動ニューロンは slow 運動ニューロンに分類された。一方、大多数 (84%) の長頭および外側頭の運動ニューロンは fast 運動ニューロンに分類された。皮質運動野の刺激により上腕三頭筋および肘筋の運動ニューロンに誘発さ

れた PSP のパターンは、下肢筋の運動ニューロンで報告されたように、fast 運動ニューロンでは主に興奮性、slow 運動ニューロンでは主として抑制性であった。

3) 主として手首の動きを支配する深橈骨神経、尺骨神経と正中神経の運動ニューロンの74%は fast 運動ニューロンに、26%は slow 運動ニューロンにそれぞれ分類された。皮質運動野の刺激により主として手首の動きを支配する運動ニューロンに誘発された PSP のパターンは、興奮性成分が fast 運動ニューロンにおいて優勢であり、抑制性成分は slow 運動ニューロンにおいて多く誘発され、上腕三頭筋の運動ニューロンにおけるパターンに近かった。

4) 上腕二頭筋の運動ニューロンは71%が fast 運動ニューロンに、29%が slow 運動ニューロンに分類された。皮質運動野の十字溝前部の刺激により、上腕二頭筋の fast および slow 運動ニューロンに誘発された PSP のパターンは、大多数において興奮性または混合性が優性であり、十字溝後部の刺激により抑制性成分が著明に現われる例が増加し、十字溝後部の刺激で PSP のパターンが変化する例がみられた。しかし、いずれの刺激の場合でも、上腕三頭筋の運動ニューロンにおいてみられたような fast および slow 運動ニューロンにおける PSP のパターンの質的相違は明確には見出されなかった。

謝辞

稿を終るに臨み、終始御懇篤なる御指導を賜った故丹生治夫山口大学名誉教授に衷心より感謝の意を捧げます。また、終始御親切な御指導と御校閲の労を賜った山口大学生理学第二講座の村上 恵教授、京都大学生理学第一講座の荒木辰之助教授ならびに遠藤克昭先生に心より感謝の意を表します。

本論文の要旨の一部は第7回国際バイオメカニクス学会(1979, ワルシャワ)において発表した。

References

- 1) Adkins, R. J., Cegnar, M. R. & Rafuse, D. D. (1971) Differential effects of lesions of the

- anterior and posterior sigmoid gyri in cats. *Brain Research*, **30**, 411-414
- 2) Agnew, R. F. & Preston, J. B. (1965) Motor cortex-pyramidal effects on single ankle flexor and extensor motoneurons of the cat. *Exp. Neurol.* **12**, 384-398
- 3) Agnew, R. F., Preston, J. B. & Whitlock, D. G. (1963) Patterns of motor cortex effects on ankle flexor and extensor motoneurons in the "pyramidal" cat preparation. *Exp. Neurol.* **8**, 248-263
- 4) Araki, T., Endo, K., Kawai, Y., Ito, K. & Shigenaga, Y. (1976) Supraspinal control of slow and fast spinal motoneurons of the cat. *Prog. Brain Res.* **44**, 413-432
- 5) Asanuma, H. & Sakata, H. (1967) Functional organization of a cortical efferent system examined with focal depth stimulation in cats. *J. Neurophysiol.* **30**, 35-54
- 6) Buchthal, F. & Schmalbruch, H. (1980) Motor unit of mammalian muscle. *Physiol. Rev.* **60**, 90-142
- 7) Burke, R. E. (1967) Motor unit types of cat triceps surae muscles. *J. Physiol.* **193**, 141-160
- 8) Burke, R. E., Jankowska, E. & Ten Bruggencate, G. (1970) A comparison of peripheral and rubrospinal synaptic input to slow and fast twitch motor units of triceps surae. *J. Physiol.* **207**, 709-732
- 9) Burke, R. E., Levine, D. N., Tsairis, P. & Zajac, F. E. (1973) Physiological types and histochemical profiles in motor units of the cat gastrocnemius. *J. Physiol.* **234**, 723-748
- 10) Close, R. I. (1972) Dynamic properties of mammalian skeletal muscles. *Physiol. Rev.* **52**, 129-197
- 11) Collatos, T. C., Edgerton, V. R., Smith, J. L. & Botterman, B. R. (1977) Contractile properties and fiber type composition of flexor and extensors of elbow joint in cat: Implications for motor control. *J. Neurophysiol.* **40**, 1292-1300
- 12) Eccles, J. C., Eccles, R. M. & Lundberg, A. (1957) The convergence of monosynaptic excitatory afferents on to many different species of alpha motoneurons. *J. Physiol.* **137**, 22-50
- 13) Eccles, J. C., Eccles, R. M. & Lundberg, A. (1958) The action potentials of the alpha motoneurons supplying fast and slow muscles. *J. Physiol.* **142**, 275-291
- 14) Endo, K., Araki, T. & Kawai, Y. (1975) Contralateral and ipsilateral cortical and rubral effects on fast and slow spinal motoneurons of the cat. *Brain Research*, **88**, 91-98
- 15) Garnett, R. & Stephens, J. A. (1980) The reflex responses of single motor units in human

- first dorsal interosseus muscle following cutaneous afferent stimulation. *J. Physiol.* **303**, 351-364
- 16) Gonyea, W. J. & Ericson, G. C. (1977) Morphological and histochemical organization of the flexor carpi radialis muscle in the cat. *Am. J. Anat.* **148**, 329-344
 - 17) Gonyea, W. J. & Bonde-Petersen, F. (1977) Contraction properties and fiber types of some forelimb and hind limb muscles in the cat. *Exp. Neurol.* **57**, 637-644
 - 18) Granit, R. (1970) *The Basis of Motor Control*, Academic Press, New York.
 - 19) Granit, R., Henatsch, H.-D. & Steg, G. (1956) Tonic and phasic ventral horn cells differentiated by post-tetanic potentiation in cat extensors. *Acta Physiol. Scand.* **37**, 114-126
 - 20) Hassler, R. & Muhs-Clement, K. (1964) Architektonischer Aufbau des sensorimotorischen und parietalen Cortex der Katze. *J. Hirnforsch.* **6**, 377-420
 - 21) Henneman, E., Somjen, G. & Carpenter, D. O. (1965) Functional significance of cell size in spinal motoneurons. *J. Neurophysiol.* **28**, 560-580
 - 22) Henneman, E., Somjen, G. & Carpenter, D. O. (1965) Excitability and inhibibility of motoneurons of different sizes. *J. Neurophysiol.* **28**, 599-620
 - 23) Hongo, T., Jankowska, E. & Lundberg, A. (1969) The rubrospinal tract. I. Effects on alpha-motoneurons innervating hindlimb muscles in cats. *Exp. Brain Res.* **7**, 344-364
 - 24) Illert, M., Lundberg, A. & Tanaka, R. (1976) Integration in descending motor pathways controlling the forelimb in the cat. 1. Pyramidal effects on motoneurons. *Exp. Brain Res.* **26**, 509-519
 - 25) Illert, M., Lundberg, A. & Tanaka, R. (1977) Integration in descending motor pathways controlling the forelimb in the cat. 3. Convergence on propriospinal neurones transmitting disynaptic excitation from the corticospinal tract and other descending tracts. *Exp. Brain Res.* **29**, 323-346
 - 26) Illert, M. & Tanaka, R. (1978) Integration in descending motor pathways controlling the forelimb in the cat. 4. Corticospinal inhibition of forelimb motoneurons mediated by short propriospinal neurones. *Exp. Brain Res.* **31**, 131-141
 - 27) Kanda, K., Burke, R. E. & Walmsley, B. (1977) Differential control of fast and slow twitch motor units in the decerebrate cat. *Exp. Brain Res.* **29**, 57-74
 - 28) Kato, M., Takamura, H. & Fujimori, B. (1964) Studies on effects of pyramid stimulation upon flexor and extensor motoneurons and gamma motoneurons. *Jap. J. Physiol.* **14**, 34-44
 - 29) Lundberg, A. & Voorhoeve, P. (1962) Effects from the pyramidal tract on spinal reflex arcs. *Acta Physiol. Scand.* **14**, 201-219
 - 30) 皆川孝志 (1980) 速いおよび遅い運動単位の反射活動におよぼす皮質運動野の刺激効果. *日本生理誌* **42**, 73-83
 - 31) Nieoullon, A. & Rispal-Padel, L. (1976) Somatotopic localization in cat motor cortex. *Brain Research*, **105**, 405-422
 - 32) Phillips, C. G. & Porter, R. (1977) *Corticospinal neurones. Their role in movement.* Academic Press, New York.
 - 33) Preston, J. B. & Whitlock, D. G. (1963) A comparison of motor cortex effects on slow and fast muscle innervations in the monkey. *Exp. Neurol.* **7**, 327-341
 - 34) Preston, J. B., Shende, M. C. & Uemura, K. (1967) The motor cortex — pyramidal system: Patterns of facilitation and inhibition on motoneurons innervating limb musculature of cat and baboon and their possible adaptive significance. In *Neurophysiological basis of normal and abnormal motor activities*, Yahr, M. D. & Purpura, D. P. (Eds.), Raven Press, New York, pp. 61-72
 - 35) Shapovalov, A. I. (1975) Neuronal organization and synaptic mechanisms of supraspinal motor control in vertebrates. *Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol.* **72**, 1-54
 - 36) Somjen, G., Carpenter, D. O. & Henneman, E. (1965) Responses of motoneurons of different sizes to graded stimulation of supraspinal centers of the brain. *J. Neurophysiol.* **28**, 954-965
 - 37) Stephens, J. A., Garnett, R. & Buller, N. P. (1978) Reversal of recruitment order of single motor units produced by cutaneous stimulation during voluntary muscle contraction in man. *Nature*, **272**, 362-364
 - 38) Uemura, K. & Preston, J. B. (1965) Comparison of motor cortex influences upon various hindlimb motoneurons in pyramidal cats and primates. *J. Neurophysiol.* **28**, 398-412
 - 39) Walmsley, B., Hodgson, J. A. & Burke, R. E. (1978) Force produced by gastrocnemius and soleus muscles during locomotion in freely moving cats. *J. Neurophysiol.* **41**, 1203-1216

第 213 回生理学東京談話会

日 時：昭和57年5月8日(土) 13時～17時30分
 場 所：自治医科大学地域医療情報研修センター第2研修室
 当番幹事：前川杏二，八木欽治

1. 副腎髓質ホルモン分泌の皮膚感覚性調節

佐藤昭夫(東京都老人研, 生理学部)

各種体性感覚刺激によって起こる副腎髓質のホルモン分泌が情動を介して間接的に、あるいは情動とは独立に神経性の反射経路を介して出現するのかこれまで未解決のところが多い。そこで、麻酔したラットを用い、皮膚刺激の副腎髓質支配交感神経活動と副腎髓質のホルモン分泌におよぼす影響について調べた。

下胸部あるいは後肢足蹠の皮膚の侵害性機械的刺激で、副腎交感神経の遠心性活動が反射的に増加し、その結果副腎髓質からのエピネフリンとノルエピネフリンの分泌も増大した。脊髄を切断すると、下胸部の皮膚刺激のみが有効となった。すなわち、この皮膚-副腎髓質促進反射には脊髄動物で明確な脊髄分節機構が存在し、それが脳の存在で弱化するといえる。

一方、下胸部の非侵害性機械的刺激で、副腎神経活動が反射的に減少し、それに伴いエピネフリンの分泌も減少した。脊髄を切断するとこれらの抑制性反応は逆に促進性反応に変わった。

以上から、脳水準では皮膚の侵害性および非侵害性情報を識別し、副腎髓質機能を興奮性または抑制性に反射性調節する。脊髄水準ではもはやそのような2種類の刺激識別が不能となり、興奮性反応のみが出現すると考えられる。

2. 視床下部腹内側核刺激による GH 分泌に対する前視床下部の抑制的機能

加藤昌克, 掛川忠雄, 鈴木光雄(群馬大, 内分泌研, 生理)

血中成長ホルモン(p-GH)濃度は視床下部腹内側核(vmh)の電気刺激で上昇する。しかしp-GHは刺激中(5～10分間)は全く上昇せず、刺激終了後5～10分で最高値を示す。この特異な分泌パターンは α -methyl-p-tyrosin(α -MT)前処置ラットあるいは無拘束 pentobarbital 麻酔下のラットでみられる。vmh 刺激中に p-GH が上昇しない機構を解析する目的で、ウィスター系雄ラットを用いて本実験を行った。対象群は双極同心の刺激電極を両側の vmh に向

めこみ、採血用の右心房カテーテルを挿入留置し、7日後に実験した。前視床下部(ha)破壊群は刺激電極うめこみ時に両側の前視床下部と室周核を電気破壊し、他は対象群と同じ処置をした。両群とも刺激前10時間に α -MT(250 mg kg⁻¹)で処置し内因性のp-GH変動を押えた。対象群ではp-GHは刺激中上昇せず終了後10分に最高値(150 ng ml⁻¹)を示した。ha破壊群ではp-GHは刺激終了時に最高(540 ng ml⁻¹)に達し、その後漸時減少した。以上の結果からvmh刺激は前視床下部と室周核のSRIFニューロンを活性化すると考えられる。また急性に前視床下部を破壊したときにはp-GHは刺激中は上昇しないので、vmh刺激によるSRIFニューロンの活性化は細胞体を介するのではなく軸索とその側枝が重要と考えられる。

3. 初代培養ラット肝細胞の細胞分裂誘起一顕微鏡映画による観察

長谷川 薫, 渡辺和人, 古閑陸好(独協医大, 第一生理)

初代単層培養における成熟ラット肝細胞の細胞分裂誘起に成功し(第59回大会発表), その模様を16mm顕微鏡映画に記録した。培地中のCa²⁺が1mMの場合には、細胞間の結合は強く、細胞の動きが活発で、ある時期になると単層のシート全体が培養フラスコから剥離してしまった。この間、いくつかの細胞は分裂したが、いずれも、まもなく剥離してしまった。一方、Ca²⁺が0.1mMの場合には、細胞間の結合が弱く、細胞の動きも少なく、50%以上の細胞が分裂した。また、分裂後もフラスコに接着しており、生存期間も長くなった。分裂には4つの型がみられた。無血清培地を用いての細胞分裂誘起には次の条件が必要である。FD(=フィブロンectin), 10mM以上のNa-ピルビン酸, トラジロール, プロリンを含む非必須アミノ酸, インシュリン, グルカゴン, EGF, 0.4mM以下のCa²⁺。このうちNa-ピルビン酸は40mMぐらいでDNA合成を最も促進するが、10mM以上は等濃度のK-ピルビン酸, NaCl または KCl で置き換えること

ができた。また、培養初期に amiloride を加えると DNA 合成が抑制された。これらのことは、DNA 合成誘起には、(培養初期の) 肝細胞内 Na^+ 濃度の増加が必要であることを示唆している。これらのイオンと肝細胞増殖との関連については今後、詳細に検討したい。

4. ザリガニ張力受容器細胞の ^{14}C -2DG 取り込みの時間経過

荒井興夫, 斎藤 望, 木村一元 (独協医大, 第二生理)

発射インパルス頻度と 2 DG 取り込み量との関係および取り込み量と取り込み時間との関係を調べた。 ^{14}C -2 DG ($2 \mu\text{Ci/ml}$) の入ったハルベルド液中で、摘出した張力受容器に張力刺激を加え、1~50 Hz の一定周波数応答のもとで取り込みを行わせた。① 45分刺激した直後、② 刺激終了45分後、③ 刺激終了90分後、また、④ 張力無負荷で45分、90分、135分後まで取り込ませたものを、ホルマリン灌流液でそれぞれ洗浄、固定した。このあと、受容器の筋肉および結合組織から細胞を摘出し、液体シンチレーターで単一細胞一個一個について取り込みの絶対量を測定した。①については、高感度X線フィルムでオートラジオグラフにし、コンピューターで画像処理を行って、取り込みの相対量を求めた。結果は、①については、取り込み量は応答周波数の対数に直線的に比例した。オートラジオグラフはシンチレーション計測とパラレルな結果を得、画像処理による取り込みの絶対量測定を可能にした。②、③については、1, 10, 20 Hz で調べ、取り込みは時間と共に増加し、刺激後に増大がみられ、刺激後45~90分ではほぼ飽和した (1.9 n mol/cm^2 , 20 Hz)。主要な取り込みは刺激後約90分続くことを示唆している。④でも時間と共に増加し、取り込み時間135分で 0.8 n mol/cm^2 を得、まだ増加する可能性もある。静止電位の維持との関連が示唆される。

5. Cl イオン電流の単離と GABA 作用

赤池紀扶, 大村 裕 (九大, 医, 第一生理)

コラゲナーゼ (0.3%) とトリプシン (0.02%) を含むリンガー液で20~30分間37°Cで処理したウシガエル知覚神経細胞を実験に供した。吸引電極法により単一神経細胞を神経節より単離後、外液中の Na , K と Ca を Tris , Cs , と Co でそれぞれ置換し、また細胞内を各種濃度の Cl を含む Cs -aspartate 溶液 (5 mM

EGTA も含む) で灌流し、膜を横切るイオンを Cl のみにした後、GABA を外液中に与えた時の (i) 細胞内外の Cl 濃度の変化に対する Cl 平衡電位の変化、(ii) GABA によって惹起された Cl 電位への picrotoxin ならびに bicuculline の抑制効果のちがいが、(iii) 細胞内外の Cl を他の陰イオン (Br , I , NO_3) に置換した時の GABA 応答電位の変化や平衡電位の移動、(iv) pentobarbital による GABA 作用の促進効果を検討した。また pentobarbital 単独でも Cl 電位を発生しうることを、そしてその電位が picrotoxin で特異的に抑制されるという興味ある所見についても報告する。

6. 培養神経細胞の Na チャネル

福田 潤, 山口和彦, 前田耕志, 河西春郎 (東大, 医, 第一生理)

神経細胞形質膜中にあり、活動電位発生をつかさどる Na チャネル分子は、蛋白質類似の高分子であると考えられているけれど、その本体は未だ不明の点が多い。本研究はそれらの点を明らかにしていく糸口を探るため、神経細胞を培養し、次いでそれら培養細胞を、蛋白質合成を特異的に阻害することで知られる抗生物質にさらし、それによって Na 電流のうける変化を観察した。

神経細胞を、RNA 合成を阻害する作用を持つ α -amanitin, actinomycin D, chromomycin A_3 , 3'-deoxy adenosine などを含む培養液中で培養すると、突起の成長は著明に抑制された。しかしながら、静止膜電位や膜抵抗、膜容量は control の細胞とくらべ差は認められなかった。RNA 合成を抑制した神経細胞において、 Na スパイクの \dot{V}_{max} は著明に減少していた。これは、 Na チャネルの数が減少したと解釈できる。

神経細胞を、リボゾームにおける蛋白合成を阻害する抗生物質とともに培養すると、神経突起の成長は抑制され、 Na スパイクの \dot{V}_{max} は減少した。しかし静止膜電位や膜抵抗等是不変であった。これらの観察から、 Na チャネルの分子は通常の蛋白合成過程を経て作られている蛋白質分子と考えてもよいと思われる。

7. 脂肪酸の興奮膜ナトリウム・チャネルに対する作用

竹中敏文, 堀江秀典, 堀 英明 (横浜市大, 医, 第一生理)

脂肪酸のナトリウム、チャネルに対する作用を研究

するのを目的とした。ミルミカシンやデセン酸などの脂肪酸をイカ巨大神経線維膜や培養脊髄後根神経に作用させるとその興奮性を抑制する。これを膜電位固定法で調べると、内向き電流のみが減少し、外向き電流には影響がない。すなわちナトリウム電流のみを抑制するということになる。この状態で薬物の効果をけい光光退色回復法をもちいて調べた。ラベルに使用したけい光物質はF18をもちいた。その結果、ナトリウム電流を抑制するデセン酸では膜の流動性、すなわち併進運動が30%増大しており、ナトリウム電流を抑制しないヴァレリック酸は、併進運動が数%しか増加していなかった。このことは、膜の流動性がナトリウムの透過性に対して、すなわちナトリウム・チャンネルの機能に関与していることを示している。

8. 内分泌腺細胞膜のイオンチャンネル

小沢 滯司 (自治医大, 第二生理)

近年のイオンチャンネルの電気生理学的研究で、最も重要な進歩は Noise 解析法と Patch clamp 法の開発によって、single channel current の測定が可能となり、single channel の conductance の大きさ、その開閉の kinetics が明らかにされたことである。内分泌腺細胞膜のイオンチャンネルの解析にもこれらの方法は適用されつつある。アセチルコリン (ACh) は副腎髄質クロマフィン細胞からのカテコラミン放出を促進するが、それに先行して細胞膜を脱分極させ Na, Ca 依存性活動電位の発生を亢進させる。ラット副腎髄質の初代培養クロマフィン細胞に ACh を約5秒間与えると、形質膜が持続的に脱分極するが、このとき脱分極電位に著明なゆらぎが観察される。この膜電位振動の統計的解析により、クロマフィン細胞の ACh activated channel の single channel conductance は 23 pS, mean open time は 40 msec (31°C, -60 mV) と推定された (Kidokoro, Y., Miyazaki, S. & Ozawa, S. (1982). *J. Physiol. (Lond.)* **324**, 203-220.)。同様の結果が Patch clamp 法でも得られており、クロマフィン細胞膜の ACh activated channel の single channel conductance は 骨格筋終板のそれとほぼ等しいが、mean open time は10倍以上も長いことが結論される。

9. 受容器のチャンネルとイオノフォア

吉岡 亨 (横浜市大, 医)

受容器のチャンネルは細胞のどこにあるのか? また

その本体はタンパク質なのか、あるいはリン脂質であるのか? といったことさえ今のところ不明のままである。われわれは特に聴覚に関係のある有毛細胞について、はたして有毛細胞にはチャンネルがあるのか? もしあるとすればその分子の実体は何か? といった点に重点を置いて研究を進めてきた。最近 Hudspeth らは有毛細胞の先端に電流の吸い込みが見られることを観察している。また Hama らは有毛細胞の先端にはタンパク質が認められないことを報告している。ところで聴覚に対し毒性を示すアミノグルコシド系化合物は TPI (トリホスホイノシチド) や DPI (ジホスホイノシチド) と極めて高い親和性で結合することが ³¹P-NMR により確認され、これら薬物は TPI を含む人工膜のコンダクタンス、およびネクトルス側線器の機械的刺激に対する同調応答性に大きな影響をおよぼすことが明らかとなった。そこでわれわれは TPI, 特にその脂肪酸の一つがとれたリゾ TPI が内耳有毛細胞に存在するかどうかを調べた。もし存在するならばそれはチャンネルの実体になりうる可能性がある。その結果 TPI もリゾ TPI も共に内耳組織中に存在することは確認された。しかし有毛細胞中に存在しているか否かについては未確認である。今後この解明を急ぎたい。

10. 発生分化の過程におけるイオンチャンネルの変化

宮崎 俊一 (自治医大, 第一生理)

卵細胞膜には種々の膜電位依存性イオンチャンネルが存在し、初期発生の過程で次のような著明な変化を示す。1) 脱分極による induction: *Xenopus* の未成熟卵に +30 mV を越える脱分極を加えていると、1分ほどで Na チャンネルが (現象論的意味で) induction される (Kado & Baud, 1981)。2) 卵成熟過程における変化: イトマキヒトデ卵の成熟過程において K チャンネルを activate する膜電位レベルが、プラスの範囲から -30 ~ -20 mV に下ってくる (Miyazaki, Ohmori & Sasaki, 1975)。3) 受精時における変化: a) マウス卵の受精直後に Ca チャンネルの数が増加する (Yamashita, 1982)。b) ホヤ卵の Ca ionophore による単為受精時に、3分ほどで Na 電流は2倍以上に増加し、Ca 電流は減少する。Na 電流の増加の一部は新たな Na チャンネルの新生による (Kozuka & Takahashi, 1982)。4) 受精後の胚発生過程における変化: a) ツバサゴカイ卵の高 K 人工海水処理による単為受精後十数時間で、繊毛の発生で示される膜の分化とともに Na チャン

ネルが出現してくる (Hagiwara & Miyazaki, 1977).
 b) ホヤ卵の受精後20数時間で、未受精卵に存在する Ca チャネルは減少し、代って kinetics とイオン選択性の異なる adult type の Ca チャネルが新生されてくる (Hirano & Takahashi, 1982). これらの変化は、膜蛋白の分化の細胞内メカニズムを解明するためにも、有用な現象と考えられる。

11. Reconstitution and Genetic Analysis of Transport Systems

Yasuo Kagawa and Peter J. F. Henderson (自治医大, 第一生化・ケンブリッジ大, 生化学)

In order to understand the molecular mechanisms of ion-linked transport systems, such as the H^+ -ATPase, H^+ -oxidase and H^+ -sugar symporter, it is necessary to (1) identify (2) purify (3) sequence and (4) determine secondary, tertiary and quaternary structure of the transport protein(s). Genetic methods can contribute to (1), (2) and (3); examples are the identification of the *Escherichia coli* H^+ -galactose and H^+ -arabinose symporters using deletion and transposon insertion mutants, and the cloning and sequencing of bacterial ATPase genes using plasmid technology.

Reconstitution of the functioning transport proteins into proteoliposomes provides an assay for purification procedures (1), and then a means of investigating secondary, tertiary and quaternary structure (4) free of interference from other proteins. Examples are the reconstitution of PS3 H^+ -ATPase, PS3 H^+ -oxidase and *E. coli* H^+ -galactose symporter. However, if the protein(s) cannot be crystallised, then biochemical investigation of higher orders of structure, (4), is much

more difficult than the preliminary stages, (1-3). The more physiological technique of inserting microelectrodes into macroliposomes containing reconstituted transport proteins may be a useful way to investigate functions of ion-linked transport systems.

12. 小腸刷子縁膜糖/Na⁺ 共輸送担体の分子的性質 亀山亜砂子, 星 猛 (東大, 医, 第二生理)

小腸上皮細胞刷子縁膜の糖/Na⁺ 共輸送担体は同膜内外に正常に $\Delta\mu_{Na}$ が維持されていると外液の数10倍の高濃度になるまで細胞内に糖を蓄積する。この糖/Na⁺ 共輸送担体の分子的性質を調べるため、刷子縁膜を膜小胞として分離精製し、さらにそれから膜蛋白を抽出して人工脂質膜に埋め込み、再構成を行って輸送特性を調べながら担体の精製を試みた。担体の精製は、まず予め膜小胞を0.06%デオキシコール酸、パバイン(0.5 mV/mg 膜蛋白)で処理して酵素蛋白などをできるだけ除去し、次いで Triton X-100 を用いて膜から可溶化した。溶出後の蛋白から Triton X-100 を除去するには Bio-Bead SM-2 カラムを使用した。次いで可溶化蛋白を Bio-Gel A-5m カラムでゲル濾過し、さらに chromatofocusing column (pH 範囲 7~4) を通して分画し、各分画についての再構成実験から担体蛋白を同定した。この方法により、輸送機能をもつ蛋白は分子量34万、等電点約 pH 5.5 であると同定された。これを SDS 中で熱処理すると16万および8万ダルトンの分子となる。34万ダルトン蛋白で再構成した系の糖輸送速度は糖濃度に対して S 字状となり、Hill 係数は約 2.2 となる。このことから担体は本来分子量16~17万であり、抽出後二量体の形で再構成されるものと解釈される。また担体は phlorizin 結合能からさらに8万ダルトンの二量体となっていることが想定される。

単一ニューロンの形態と機能との関連

(総合研究A班会議内容報告)

九州大学医学部第一生理学教室

大 村 裕

中枢神経系における情報処理を考える上で重要なことは構成素子として単一ニューロンが果たす役割を理解することと、それら素子間の配線すなわち神経連絡を知ることであろう。後者についてはこれまで、神経生理学、行動実験および解剖学的手法によって研究が進められてきている。また前者の能動素子として単一ニューロンがもつ情報処理機能を、その形態とともに解明しようという試みも細胞内記録と細胞内染色技術の進歩を背景として最近徐々に行われるようになってきている。本研究班56年度の目的は、中枢神経各部位で ① 化学受容や感覚受容などに対して特殊な機能を有するニューロンをまず同定し、これらが ② どのような形態学的特徴を持つか ③ その配列や密度分布はどうか ④ そのニューロンに対してどのような入力がかかっているのか、またどの部位に対して出力しているのかについて神経生理学的ならびに形態学的に神経生理学を専門とする研究者間だけでなく、解剖学者および情報処理工学の専門家が協力し明らかにすることであった。

網膜(中, 田崎), 嗅球(浜), 赤核(塚原), 脊髄(本郷), 視床下部(大村, 小野, 山下), 海馬(堀)および大脳皮質(酒井)の分野で光や嗅情報の特長抽出ニューロン, 化学受容ニューロン, ペプチド産生ニューロン, 短期記憶および特定情報処理に関連しているニューロン, 遠心性あるいは介在ニューロンなどの活動を神経生理学的に同定後, 形態上の特徴を詳細に検討し, 機能と形態との関連性を追及した。以下結果を簡略に述べたい。

細胞の細部を含めた形態の計算機による3次元復元では多くの労力とそれを記憶する大量のメモリーを必要とする。中(基生研)は細胞体と主樹状突起だけをサンプリングすることによ

り細胞の自動分類や画像データベースへの拡張も可能にした。また画像処理結果と人間の目による分類結果との一致とずれからより精度を高める工夫を行った。田崎(東北大, 医)は陸棲腹足類網膜における二元説成立の証明に続いて水棲動物での検討を行った。クボガイ, インダタミガイなど潮間帯に棲む8種の前鰓類では, ERG に対する光強度の動作範囲は7 log 単位を越えるほど広く, また光強度—ERG 振幅曲線および暗順応曲線には屈曲点があり, 二元説の成立を示した。しかし同じ原始腹足目のアワビとサザエでは一元的な視覚機能しか見られず, したがって二元化の起原は原始腹足目にあるものと考えた。浜ら(東大医科研)は金魚嗅球の細胞構築を検討し ① 軸索初節部に発達したシナプス野をもつ神経細胞を発見し, “えりまき細胞”と名づけた。この細胞の樹状突起は糸球体層内でグリア細胞状に拡がり他の神経要素間に介入するがほとんどシナプスを形成せず, 樹状突起, 細胞体, 軸索初節部を含めて興奮性の入力を欠くように見える。② 僧帽細胞の樹状突起は限局性の糸球体を形成せずび慢性の糸球体層をつくり, 2次樹状突起を欠く。糸球体層内では樹状突起先端部に嗅神経終末からのシナプスを受け, 基部では顆状細胞との間にシナプスを形成する。この両者ははっきりとした分離を示した。このように金魚の嗅球は他の脊椎動物の嗅球とは異り, 極めて特異な細胞構築をもつことを明らかにした。塚原(阪大, 工)は, 中脳—赤核ニューロンに HRP を注入し, 染色後その光学顕微鏡標本から赤核ニューロン樹状突起の形態を, ミニコンピューターとTVカメラを結合し, さらにモニター画面上に2値画像を重ねうつしできるようなハードウェアシステムで計測した。得られた結果は赤核ニューロンにお

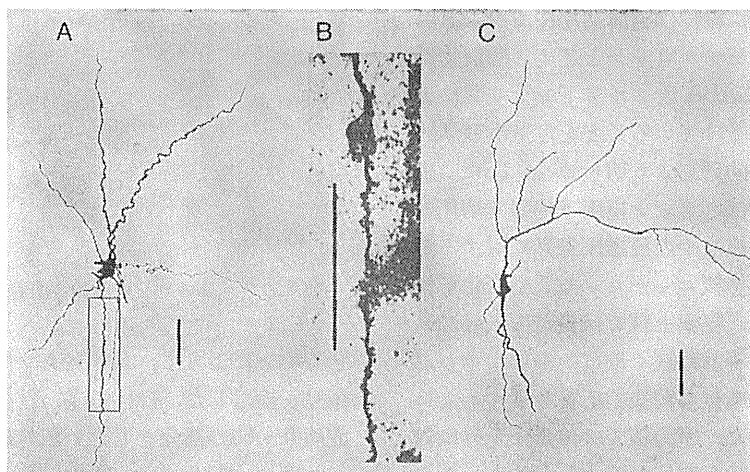


図1. A: SCN 刺激により単シナプス性に応答するラット VMH ニューロンの形態例. 細胞内に HRP を注入し染色されたニューロンで6本の樹状突起がある. 顕微鏡下に描写. B: A の1本の樹状突起の拡大. spine (とげ)が豊富にみえる. C: SCN 刺激に応答しないVMH ニューロンの形態例. HRP 染色ニューロン. 2本の樹状突起をもつ双極細胞で, 突起に spine が少ない. 縦棒は 50 μm .

ける発芽によるシナプス新生を電気生理学的, 電顕的手法で解析するときの重要な基礎資料を与えた. 大村 (九大, 医) はラット脳 の SCN と VMH との神経連絡を脳薄切片法を用いて調べて次の結果をえた. 細胞内電位を記録できた96個の VMH ニューロン中18個のニューロンが SCN の刺激に対して単シナプス性 EPSP を発生した. これらニューロンに HRP を細胞内注入したものが図1 A, Bで多極の細胞体を有するニューロンを示している. このニューロンは多くの樹状突起を出し, 豊富な spine を有している (Type I). 他方 SCN に応答しないニューロンを図1 Cに示している. 双極の細胞体で2個の樹状突起を有し, 比較的少数の spine しか有していない. 小野 (富山医薬大, 医) もラット VMH 内の glucoreceptor ニューロンと non-glucoreceptor ニューロンに HRP を細胞内注入した. glucoreceptor ニューロン (図2 A) は多極の細胞体と多くの樹状突起を有している. 一方 non-glucoreceptive ニューロン (図2 B) は双極の細胞体である (Type II). 以上, 大村と小野それぞれの結果より, SCN が興奮性の神経連絡をしている VMH ニューロンは, 機能的に glucoreceptor であり multipolar

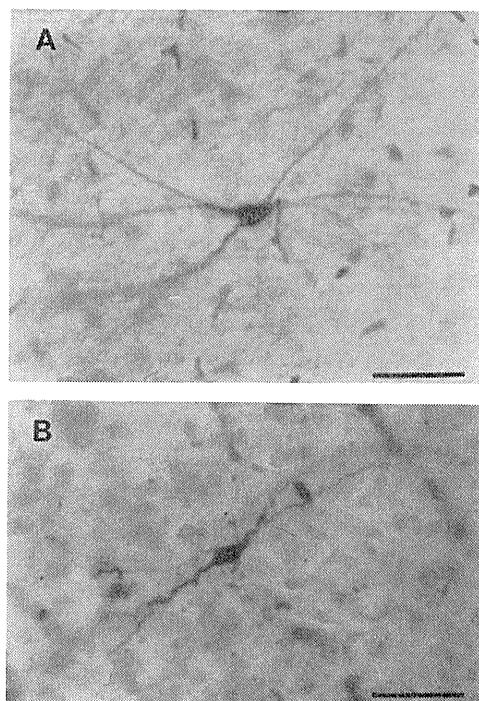


図2. ラット VMH 前額断にみられる glucoreceptive (A) と non-glucoreceptive (B) ニューロンの HRP 細胞内染色例. 横棒は 50 μm .

型で, この神経連絡がラットの摂食リズム形成に非常に重要な働きをしていることを示唆して

いる。堀（九大，歯）は脳溝切片法でラット海馬錐体細胞がアセチルコリンとアミノ酸様物質による興奮性，GABA とノルアドレナリンによる抑制性入力を受けていることを電気生理学的ならびに形態学的研究より明らかにした。山下（産業医大）は，ラット視床下部脳薄切片標本を用いて，灌流液中の浸透圧上昇に対する視索上核および室旁核ニューロンの活動変化を細胞内外記録した。視索上核では浸透圧上昇により脱分極およびそれに続く放電の増加を示し，シナプス入力切断後も同様の応答を示すニューロンが観察された。室旁核では浸透圧上昇に対してニューロン放電頻度の減少を示した。これらニューロンへのHRP，蛍光色素の細胞内注入および免疫組織化学的染色により，形態と機能を包括した観察を行った。福村（名大，工）と中村（福井大，工）らは，ニューロンの形態の自動計測を目的として，画像処理の対象としてのニューロン顕微鏡写真の基本的性質を調査した。1枚の写真を 354×199 の画素に標本化し，濃度を256レベルに量子化したものを原画像として，濃度ヒストグラムを求めたのち，① 3×3 平滑化，②エッジを保った平滑化，③ロバート・グラディエントの各操作およびこれらの組合せをほどこして，操作の効果を観察した。さらに，上記の諸操作に，④しきい値処理を伴わ

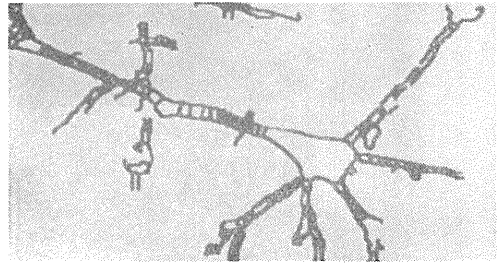


図3. ニューロン顕微鏡写真像の画像処理.

せることによって，ニューロン像の切り出しの難易を検討した。そして①，②の処理ののち濃度値0～60の部分をしきい値処理して赤色で示した図や，図3のように，①，③の処理ののち，P-tile法0.8のしきい値処理，面積300以下の連結成分の消去を行い，さらに細線化をほどこして得られたエッジを示すものを得た。以上の結果から，ニューロン像の3次元処理は可能であろうと結論した。

以上述べたようにわれわれは中枢神経系を構成する能動素子として単一ニューロンが果している情報処理機能をその形態と結びつけて解析することを試み，現在も検索中である。そして得られた研究成果は，中枢神経系の各部位に存在する個々の細胞機能を与える上での今後の一般的概念を与えるものと考えられる。

日本生理学教室史の刊行と

購入申込みについて (第2報)

すでに日本生理学教室史上巻の編集を終り、北海道、東北、関東、中部地区の各大学生理学教室史の初校校正刷の発送を終わり作業は順調に進んでおります。

年内には全国大学生理学教室史の校正が完了し、明年3月頃には完成を予定しております。

すでに購入申込み(第1回)を受けましたが、刊行部数としては少く、再度予約希望の申込みをお願い致します。この度の予約申込みを加算した数をもって頒布価格の決定をしたいと思います。

未だ予約をされていない方々は、**昭和57年11月30日まで**に申込みを完了して下さい。さるよう重ねてお願いいたします。

昭和57年10月1日

日 本 生 理 学 会
生理学教室史編集委員会

酒 井 敏 夫

〔生理学の広場〕

日本生理学教室史・上巻の編集を終えて

私は日本生理学教室史・上巻の編集を、今夏8月9日に終えることが出来、ホットしているところです。それにしても、昨年よりいささか慌て気味の執筆依頼をお願いし、しかも失礼な督促までもしたことを深く恥じています。改めて執筆して下さった諸先輩および生理学会の皆様へ心からのお礼申し上げる次第です。

憶えば、昭和33年に日本生理学百年史編纂の構想が学会の事業として取り上げられてから24年の歳月が流れました。さらに、この構想のルーツを探ねてみると大正11年まで遡ることができるように思われます。倉敷で開催された第15回の総会（現在は大会という）で浦本政三郎教授は「将来ノ発達ニ対スル現日本生理学ノ一、二の問題ニ就テノ考察」という口演の中で、日本生理学の進展は他の科学の進展と同様に一面には歴史的背景、他面には人物、さらに其の研究制度および機関の3要素に関係するとし、日本生理学会のorganizationを広い視点で説かれました。この時、学会を法人組織とした運用についての希望も述べられていました。昭和11年という年は、日生誌第1巻の発刊があり、漸く学会としての体裁が出来上って、当時の先生方の若さも加えて意気盛んな時代であったことが偲ば

れます。このような口演が、後日になって上述の構想を導いたものと思えてなりません。

1882年には、日本人として初めての生理学教授誕生がありました。この年から数えると今日が百年目に当り、正しく近代日本生理学百年史ともいえると思います。目次として、各生理学教室史を主体として、日本生理学会の沿革史ならびに第1回よりの日本生理学会大会記念写真を集録しました。この集録には、東大の若林教授、京大の荒木教授に特別お世話になり感謝に耐えません。研究に専念している時は、常任幹事会、評議員会、総会などの記録には意を止める暇がありませんでしたが、短い期間の学会の歩みだけでも書くとなるとこれらの記録が如何に重要であるかを知らされ、この意味からも日生誌の機関誌としての存在意義を改めて認識しました。

編集に際して、Edward Sharpey-Schafer 卿の編著、History of the Physiological Society during its First Fifty Years 1876-1926 を手にし、英国生理学会におけるThe Minute Booksの記録のすばらしさに感銘を受けた次第でありました。

(酒井敏夫)

日本生理学会と生理学雑誌

昔は4年ごとに東京と京都で開かれる日本医学会の第3部会として生理学の総会が開かれるだけであった。その折、大学および医専の生理学担任の教授が一日集って懇親と打合せをする会を持った。大正11年の京都での総会の時に、これから毎年生理学の発表会を持つてではないかということになって、第1回の独立した生理学の発表会がその夏東京帝大で開かれた。丁度その春に大学を卒業して生理学教室に入った福田、藪島と私とがそのお手伝いすることになった。そのようにして日本生理学会が独立したのであったが、次々に来年どこの学校でやるかということを決してその学校の主任が次の一年間の責任をとるということで、はっきりした会員の名簿も勿論なかった。そのようなことを毎年繰返しているうちに、もう少し何とかならないか、独立した雑誌も持ちたいという意見が段々と盛

り上がって来、東京に生理学雑談会という、業績発表と懇談の集まり、その別動隊として余外集、試道集などの小雑誌が発行されたりした。そして昭和10年の京城での総会の折に、若手の教授達からの発案¹⁾があって、大日本生理学会が正式に設立された。従来の習慣通りに会長というものを置かず、常任幹事を橋田教授、浦本教授および若輩の戸塚の3名としてすべての事務を委せることになった。東京に帰った3名は相談して、庶務、会計は本部（東大）に置く関係から橋田教授、私は編集をやれというので大日本生理学雑誌というものを発行したのが昭和11年春であった。

最初の私達の意気込みでは何しろ日本における唯一の生理学雑誌であるから、日本国内のすべての生理学の活動を網羅しなければならぬと考えたのであったが必ずしもそうはいかなかった。論文表題集を編むこと

にしたのもそのためである。

橋田教授の *J. of Biophysics* それは戦争中には文部省の編集するものに移行した欧文学理誌であり、戦後久野教授の *J. J. P.* 発行となり、それも今は日本生理学会のもう一つの重要な仕事の一つとなったわけである。

[追悼]

YNGVE ZOTTERMAN 先生をしのぶ

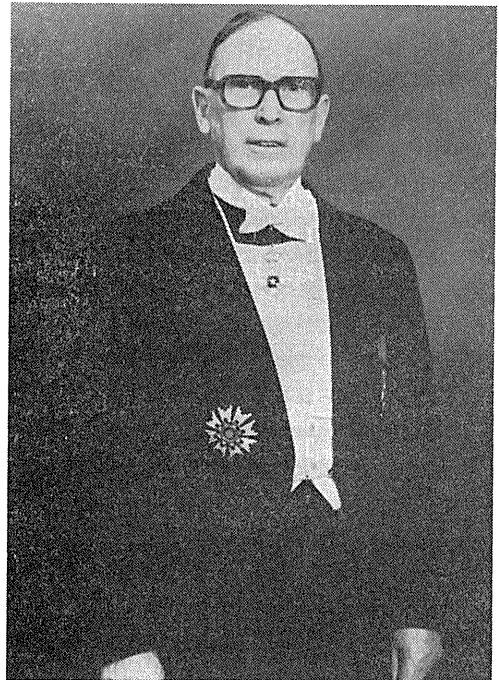
Zotterman 教授は去る3月13日(土)、1982の夜半、Wenner-Gren Centre の御自宅 で心不全のため突然逝去された。享年84才。当日は就寝されるまで、いつもと変わらずお元気に話しておられたとのことである。御葬儀は、先生の死を悼む多くの人々の参列のもと早春の美しく晴れた3月31日、Stockholm の中世の古めかしい教会でしめやかにとりおこなわれた。

先生御逝去のこの悲しい第1報が国際電話で私に伝えられたのは3月16日の早朝のことで私は我れと我が耳を疑った。先生が此処数年来、膀胱癌を患っておられたことは先生御自身の口からうかがっていた。しかし経過は良好で、御自身もそれ程気にかけておられないようであった。しかも昨年12月のノーベル賞授与式や祝賀会には元気な顔をみせておられたと聞いていたので、それから僅か2ヶ月余、まさか世を去られるとは思ひもかけないことであった。

Zotterman 先生は1898年9月20日 Sweden の Vättern 湖にそった Ostrogothia 市で生まれ少年期をここで過された。この美しい町で生まれ育った御自分のルーツを生涯誇として、この地を訪ねることを後年いつも楽しみにしておられた。1916年 Karolinska 研究所の医学部に入学、1925年に卒業されたが生理学に関心を持たれたのは非常に早く、すでに1919年にはイギリス Cambridge 大学に Adrian 教授をたずねて研究を行っておられる。カエルの単一筋紡錘から求心性インパルスの記録に成功されたのも1925年 Adrian 研究室でのことである。これは単一感覚受容器から反応を記録した世界最初の業績である。この研究をもとに、Adrian と Zotterman の両先生が、感覚受容器から伝達される信号について基本的性質を明らかにされたことは広く知られている。また、イギリス留学中に Sir Thomas Lewis 教授と皮膚の血液循環につき、A. V. Hill 教授とは神経線維の熱発生につき輝かし

生理学会のもう一つの重要な仕事は術語の統一であり、最初は橋田教授により、次に戸塚、次に時実教授。時々刻々発展していく生理学の語彙は増加し変貌していくから、何年かごとには新しく編集し直さねばならぬのである。

(戸塚武彦)



い研究成果をあげられた。イギリスから帰国された Zotterman 先生は1940年 Karolinska 研究所の生理学副教授に、1946年には Stockholm の王立獣医大学の生理学ならびに薬理学の教授に就任され、1965年に定年退官されるまで生理学の主任教授として活発な研究・教育活動をつづけられた。この間先生の研究の中心は、皮膚感覚、疼痛、温度感覚、味覚などの感覚生理学であって、数多くの業績をあげられたが、これ以外に心臓からの求心性情報、内臓感覚、エネルギー代謝、血圧調節などの生理学的研究について、卓越した研究成果をあげられた。これら生理学に対する貢献により多くの国際的榮譽あるいは学術賞をうけておられる。

1960年、Zotterman 先生は国際科学交流を目的とし

た Wenner-Gren Centre 財団の事務局長に就任されて以来、一連の国際シンポジウムを開催してこられたことを強調すべきであろう。これら国際シンポジウムの成果は、先生御自身がすべて編者となり30巻以上出版されている。

Zotterman 先生は御退官後も、亡くなられるまで、若き時代のエネルギーをそのままに化学感覚・痛覚の研究をつづけられると共に、世界の生理学の発展のため色々と国際的に広い活動をつづけてこられた。とくに1971年より3年間、国際生理科学連合 (IUPS) の会長として貢献されたが、とくに我が国の生理学発展のため色々の面で暖かく、力強く御支援下さったことを忘れることはできない。この日本の生理学のためにつくされた功績により、Zotterman 先生は1976年日本政府より勲二等瑞宝章を叙勲しておられる。

Zotterman 先生が御逝去されて後、先生が亡くなられるまで、いかに生理学研究に情熱を燃やしつづけておられたか幾つかのニュースが私のもとに届いた。Emmelin 教授からの便りによれば、Zotterman 先生は最近10年来、老化の生理に非常に興味を持っておられた。毎年、老化の生理についてシンポジウムを主催してこられたが、今年は「高齢者の歯科医療」を主題に選ばれ、亡くなられる1ヶ月前まで、その準備にあたっておられた。Emmelin 教授は、このシンポジウムで「高齢者の唾液分泌」について講演するよう、Zotterman 先生から依頼されたのだが、これが Zotterman 先生の企画された最後のシンポジウムになってしまった。このシンポジウムは予定通り、先生没後の4月23日、遺徳をしのんで盛大に催された。

先生の磊落にしてユーモアあふれる明るい性格は多

くの人々に親しまれ、また生理学研究に対する激しい情熱は常に人々を引きつけた。我が国の生理学界にも知己は多く、敬愛のまゝであったと言えよう。先生は感覚生理学者として感覚をいかに楽しむか、いかに感覚機能に感謝すべきか、よく知っておられた。眼鏡の奥の柔和な目が、研究を論じる時は鋭い輝きに変る。首を少し突き出し、早口に激しい口調で討論された先生の面影は今も私の眼に浮ぶ。Zotterman 先生の突然の御逝去はわれわれ生理学界にとって大きな損失であるが、先生の生涯と、その業績は永久にわれわれの記憶に留まるであろう。心から御冥福を祈る。

(御遺影は1976年、勲二等叙勲の時のものである。)

尚、先生が亡くなられる少し前、Wenner-Gren 財団は「The Yngve Zotterman Lecture」と銘する基金を設立した。スウェーデン生理学会から選出された委員が、3年に1回、1名の卓越した科学者を選び、スウェーデン生理学会に招聘し、特別講演をお願いする企画だそうである。生前、Zotterman 先生はこの基金が設立されたことを大変喜んでおられた。この基金は、基本金には手をつけず利子で運営される。このような事情で、この基金に、できるだけ多くの人々の御協力をえたいとのことである。基金への寄附は下記へとのことであるので付記する。

MR. Gun. Hultgren, Secretary, Yngve Zotterman
Lecture Fund, Sveavägen 166, 11346, Stockholm
Sweden

大阪大学歯学部口腔生理学教室

IUPS. 口腔生理学コミッション委員長

河村洋二郎

[会報]

第67回JJP編集委員会議事録

日時：昭和57年3月8日(月) 2:00 p.m.~4:00 p.m.

場所：日本生理学会会議室

出席者：入沢委員長、高木、中山、星、真島各委員

1. 前回議事録について

原案どおり承認された。

2. 昭和56年度決算、57年度予算案等の報告

決算、予算につき学会誌刊行センター理事 近江より報告ならびに説明があった。

3. 論文審査

各委員より審査状況の報告ならびに説明があり、第32巻3号掲載論文(17編)を確認した。尚、今後掲載論文がふえた場合、JJP表4の体裁に若干の変更があってもやむを得ないことを確認した。

4. advisory board の選出
 advisory board member を選出するにあたり、改めてその役割についての確認をする段階で、各委員の意見の統一がはかれなかったため、性急に人選は行わ

ず、尚討議を重ねることになった。そのさい、「特に advisory board を固定せず、巻のおわりに名前をあげてはどうか」、「新しい分野に対応できる編集委員を迎えてはどうか」というような意見も出された。

〔学会事務局より〕

日本生理学会会費納入のお願い

昭和57年度会費 6,000 円 未納の方には本号に振替用紙を添付してございますので、御納入下さいます様お願いいたします。尚、本会の年度は1月から12月となっております。住所変更、入会のお申し出はお早目をお願いいたします。入会申込書は学会事務局に御請求下さい。なお、J.J.P. の会費は日本学会事務センターの扱いで本会とは窓口が異なりますのでご注意ください。

日本生理学会

〒113 東京都文京区本郷 3-30-10 布施ビル
 電話 (03) 815-1624
 振替口座 東京 3-86430

日本生理学会評議員 女子栄養大学理事 吉川春寿君は、昭和56年11月25日ご逝去されました。ここに謹んで哀悼の意を表します。

日本生理学会評議員 東京女子医科大学第一生理 草地良作君は、昭和57年8月19日ご逝去されました。ここに謹んで哀悼の意を表します。

〔編集後記〕

燈火親しむ候となり、今迄積み重ねてきた実験事実をじっくりとながめ、深く考え、飛躍的につぎの新しい事実を発見するためには最も好い季節となりました。苦しむ程に考えることも大切かと存じます。

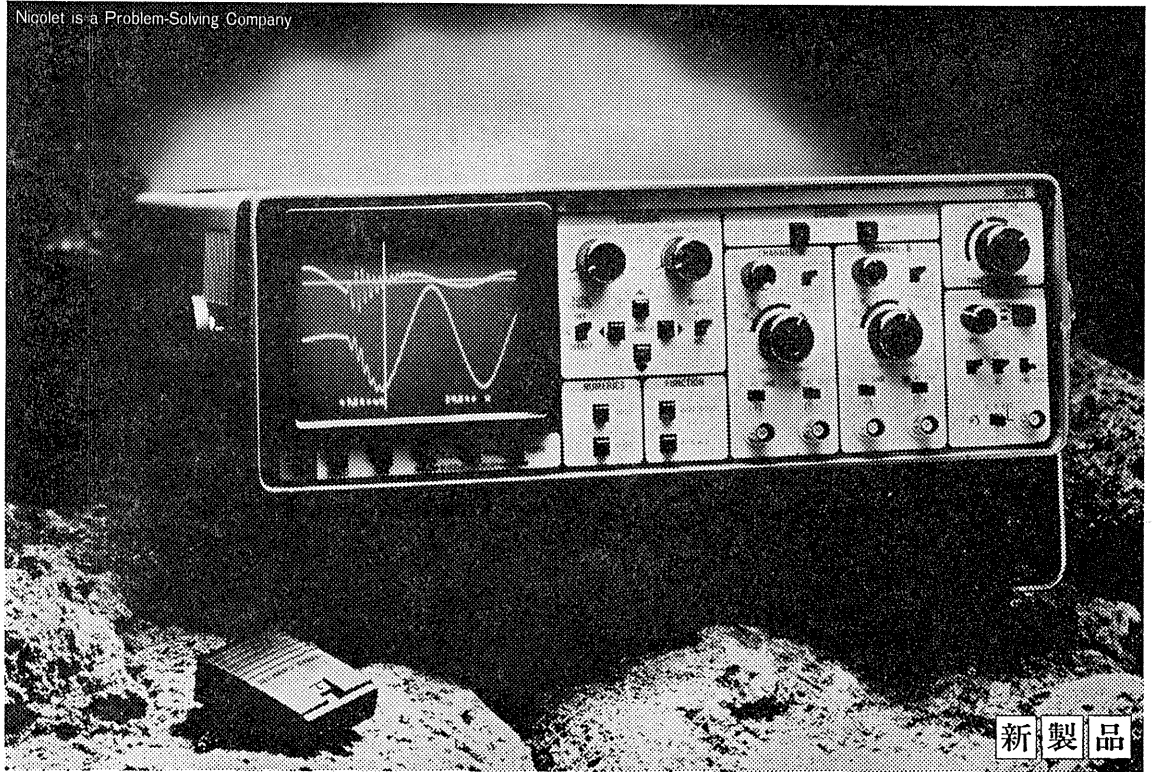
さて、私達の研究環境をみますと、国の財政危機のため、基礎研究を行うには非常に厳しいむずかしい時代となりつつあります。しかし私達はそれに負けては

なりませんし、苦勞しなければ真の研究者にはなれません。パブロフの条件反射、キュリーのラジウムの発見など、独創性のみちあふれた研究が劣悪な環境からでも生まれております。

不景気風の吹いている昨今、このようなことでも考えざるを得ない私ですが、せめて暴風雨に直撃されないことを望むと共に、日生誌が独創的な研究を産み出す母体の一つにでもなれば幸いかと存じます。皆様の御健闘を心から期待しております。 (中浜 博)

— 編 集 委 員 —

酒 井 敏 夫(幹 事)	馬 詰 良 樹	上 山 章 光
田 中 励 作	中 村 嘉 男	平 野 修 助
菅 野 富 夫(北海道)	中 浜 博(東 北)	新 島 旭(関 東)
永 坂 鉄 夫(中 部)	品 川 嘉 也(近 畿)	村 上 應(中・四国)
堀 哲 郎(九 州)		



新製品

ザ・バブルマシーン

ポケットに大切な波形を——

使いやすさで定評のあるニコレーのデジタル・オシロスコープに、バブルメモリを搭載した新しい仲間model3091Bが加わりました。

大切な波形をポケットに入れて持ち歩ける、新しいメモリ媒体(磁気バブルカセット)の採用により、高性能はそのままに小型軽量化を実現。さらに数々の使い易い新機能を追加し、ぐんとグレードアップ。しかも価格は従来機種半分の以下という低価格を実現。まさに新時代のオシロスコープといえる新型model3091、あなたの右腕としてあらゆる測定現場へお連れください。(バブルカセット付: Model3091B)

他の追随を許さない新機能

- 新世代のメモリ媒体、磁気バブルカセットメモリ
- どこにでも持ち運べる小型軽量8kg
- この高性能で、この価格! (Model3091B:198万円)

1,450,000円

- 60倍まで波形拡大率は連続可変
- 低周波領域で威力を発揮するロールモード
- RS-232Cを標準装備



新世代のメモリ媒体磁気バブル

カセット式のため着脱自在。持ち運び交換が容易。機械的可動部分がなくメンテナンスフリー。情報20Kワードの書き換えが可能な新しいメモリ媒体です。(最大10波形を記憶)

デジタル オシロスコープ

model 3091

- 分解能/12ビット ● サンプルング/1 μ sec ~ 200sec
- トリガーモード/AUTO, NORMAL, プリ・トリガ
- メモリ容量/8Kワード(4Kワード/ch)
- 波形拡大機能/連続60倍(水平・垂直)
- 表示/電圧値、時間値、チャンネル表示
- 表示モード/ $\sqrt{}$, $\sqrt{}$, $\sqrt{}$, ROLL
- 外部記憶/磁気バブルカセット
- 外部出力/RS-232C, XYレコーダ用
- 重量/8.2kg (3091基本モデル)
- 寸法/37×13×43cm

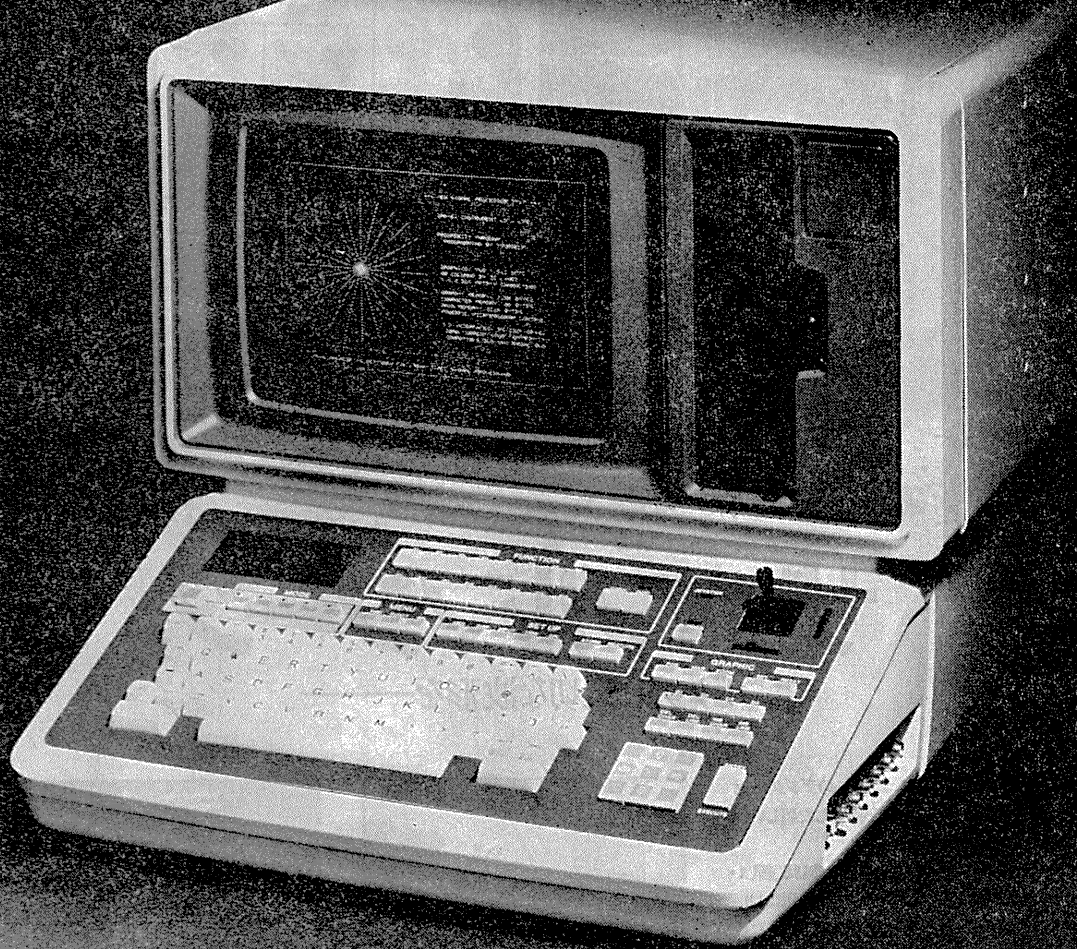
■資料の請求・製品デモのご依頼をお待ちしています。



NICOLET
JAPAN
CORPORATION
ニコレー・ジャパン株式会社

〒153 東京都目黒区東山1丁目1番2号
東京 ☎03 (715)2551(代)
大阪 ☎06 (305)2150(代)
名古屋 ☎052(741)2150(代)

最大20チャンネルの高速処理 卓越したグラフィック機能。



- 多チャンネルリアルタイム処理
- 12インチの大形ブラウン管を彩用
- フロッピーディスク(8インチ)搭載
- BASIC言語でプログラム作成可能
- 実装メモリ容量512KByte
- サーマルプリンタを標準付属

シグナルプロセッサ

NEW 7T17

シグナルプロセッサ7Tシリーズの最高機種として7T17を新開発しました。最大20chの生体データを高速処理できるため、能率的な多チャンネル解析をおこなえます。

明日の健康と福祉を守る

San-ei 三栄測器

東京都新宿区大久保1-12-1 〒160 ☎03(209)0811(代)

2点間の電位差を ダイレクトに捉える

ME-3241は2つの独立したプリアンプを備えた差動型の微小電極用増幅器です。各プリアンプから直接の出力で異なる2点の同時観測もできるなど、豊富な機能が注目されています。

- 操作しやすい小型化プローブ
微細な操作のしやすい小型化プローブを採用
- 刺激通電をしながら観測可能
チャンネル別に外部装置を使った通電が可能
- 電極抵抗値をデジタル直読
ブリッジのバランスで電極抵抗が読み取れます
- 差動増幅器をビルトイン
2つの電極の電位差が1台の装置で検出可能



差動型微小電極用増幅器

ME-3241



株式会社

イム・イー・コマーシャル

本社 〒166 東京都杉並区和田3-54-11 ☎(03)317-1451(代)

大阪営業所☎(06)380-2601 名古屋営業所☎(052)451-3255 広島営業所☎(0822)92-3581 福岡営業所☎(092)863-2757

重要学術誌の発行前目次速報

CURRENT CONTENTS

カレントコンテンツは“Winner of the Information Industry Association Hall of Fame Award”を受賞し、研究者の方々に、自分の研究テーマに関する論文が、学術誌に掲載される前に的確に把握する手段として広く利用されております。つまり、本誌は研究者が専門及び関連分野の進展に追随していくことを可能にした包括的サービス誌と言えるでしょう。まさに、カレントコンテンツは効果的・経済的な文献検索、論文選択、情報収集の迅速性といった諸問題に対する一つの解答であります。

■特徴及び価格

1. 毎号50～300ページ A5版
2. 毎号巻末に著者の住所録が掲載され、リプリントの請求が可能。またリプリントの在庫がない場合は、発行元に依頼すれば約2週間で入手可能(有料)。
3. スピードに重点をおいており、すべて航空貨物便で到着し、米国で発行後7～12日でお届けできます。
4. 英文誌以外のものについては英訳付。
5. 週刊。各誌とも ¥102,600/年

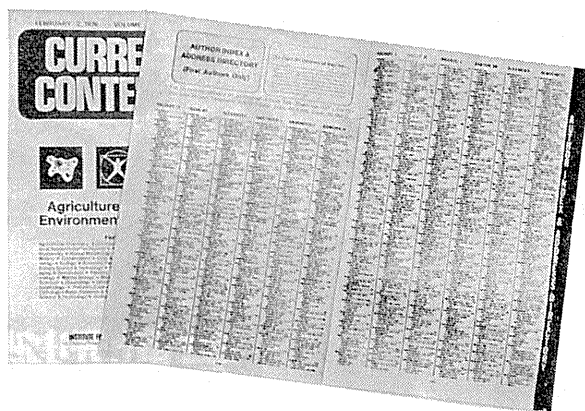
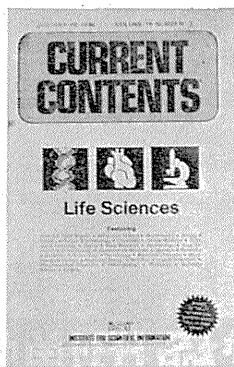
Life Sciences 対象誌数 1,100以上

栄養 行動科学 生化学 植物 臨床医学
細胞学 歯学 内分泌学 昆虫 実験医学
一般生物 遺伝 老人病 長寿学 血液 免疫
微生物 分子生物 神経科学 有機化学 生理
病理 小児科 薬化学 薬学 製薬 放射科学
外科 獣医 動物 他

Agriculture, Biology & Environmental Sciences

対象誌数 1030以上

食品科学 農業化学 農薬工学 農薬 植物
生態 昆虫 森林 細菌 海洋生物 分類学
動物 水利工学 園芸 酪農 鳥類学 漁業
農耕 他



その他：

- Physical, Chemical & Earth Sciences
- Clinical Practice
- Engineering, Technology & Applied Sciences
- Social & Behavioral Sciences
- Arts & Humanitiesの分野も揃っています。

- ご注文は最寄りの洋書取扱店又は、弊社にて承ります。
- 1983年「円」価格は版元の都合によって、変更されることがあります。
- カタログ資料ご希望の方はご一報下さればお送り致します。
- ご希望により各誌の対象誌をお送りします。

日本指定代理店

USACO[®]

株式会社ユー・エス・エシアテックカンパニー

- 本社 〒105 東京都港区新橋1丁目13番12号 捷ビル ☎東京(03)502-6471(代表)
- 大阪 〒530 大阪市北区堂島1丁目2番2号 日昭ビル ☎大阪(06)344-6624(代表)
- 名古屋 〒461 名古屋市東区榎木町3丁目63番地 ☎名古屋(052)931-2601(代表)
- 筑波 〒300 土浦市富士崎1丁目7番21号 和光ビル ☎土浦(0298)23-1773(代表)

0.7mmのリージョンから脳浮腫までを
均一なサイズ、すばらしい再現性をもって作成する!

RADIONICS社

動物用

高周波

RF リージョン ジェネレータ



主な特徴

- Lesion Generator による損傷は、小動物の脳組織の損傷に適しており、また手技が極めて簡単です。
- いかなる損傷条件(損傷温度、損傷時間)でも生体組織に出血をひきおこすことはありません。
- 熱センサーによって損傷組織の温度を正確にコントロールすることができ、再現性、均一性に優れた損傷巣を作製することができます。
- 50℃以上の損傷条件では、損傷温度が高ければ高いほど、また損傷時間が長ければ長いほど大きな損傷巣を作製することができます。
- 外部の刺激装置と本体を接続することにより、同一電極から電気刺激を与えることもできます。

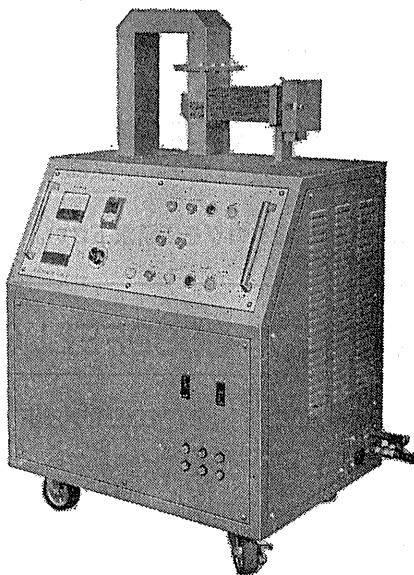
実験動物脳内酵素不活性化装置

東芝マイクロウェーブ
アプリケーション
アプリーケーター

TMW-6402A型

実験動物の脳内物質の測定に先立ち、測定物質に関連する諸酵素を不活性化する方法として凍結法があります。しかしながら凍結法では、生体内酵素を不活性化させるまでにかなりの時間を必要とし、この間に測定物質が変化するおそれがあります。

最近この解決方法としてマイクロウェーブの瞬時照射により諸酵素を不活性化する方法が用いられるようになりました。とくに照射後は凍結法で行われる低温処理の必要もなく室温にて処理ができ、安定した測定値が得られます。アセチルコリン、サイクリックAMP、サイクリックGMP、GABA、DOPA、5-HTP、セロトニン、カテコールアミンとその代謝産物、エンドルフィンなどの正確な測定の前処理装置として薬理学、生化学、生理学、内科学など広い分野にご活用いただけます。



主な特長

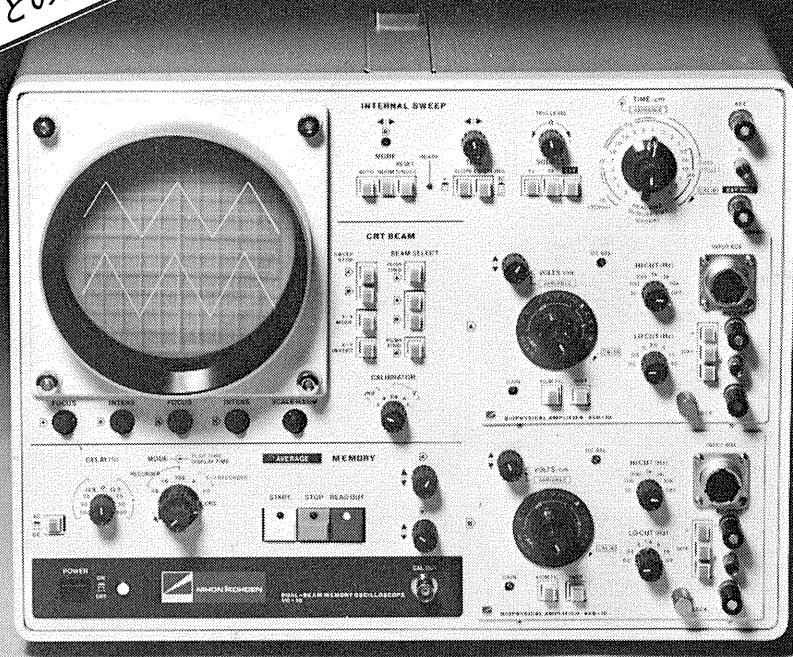
1. 均一な照射が得られ、更に従来組織破壊の見られた視床下部もきれいに残ります
2. アプリケーター内のラットの脳波を記録することができます。
3. サイズの異なる実験動物を使用する場合、ホルダーを交換するだけで済むので手間がかかりません。
4. マイクロ波エネルギーは0~5,000Wまで連続可変、照射時間は0.1~9.9秒まで0.1秒単位で設定できます。
5. 電源部・アプリケーション部・出力部が1つにまとまっているので設置に要するスペースが少なく済みます。

日本総代理店

室町機械株式会社

〒103 東京都中央区日本橋室町4-3(大辻ビル)
電話 (03)241-2444(代表)

パソコンとの接続も可能!



アベレージ・ヒスト… 拡張性を秘めたVC-10。

〔2-4現象 メモリオシロスコープ VC-10〕

- VC-9の使い易さをそのままにメモリオシロにグレードアップしたVC-10
- 2チャンネルメモリを内蔵、アベレージヒストグラムユニットの追加が可能
- それに加え、これらの出力をパソコンへ接続するためのインターフェイスを内蔵等、大きな拡張性を秘めています。

〈オプション〉

- アベレージャ (DAT-1100)
 - チャンネル：2チャンネル
 - A/D変換：8ビット
 - メモリ：16ビット×1024ワード×2ch
 - 出力：CRT用、直記式レコーダ用、XYレコーダ用、パソコン用（インターフェイス内蔵）
- ヒストグラムユニット (DAB-1100)
 - チャンネル：1チャンネル
 - 処理プログラム：INTERVAL
 - DWELL TIME
 - LATENCY
 - PULSE COUNT
 - PULSE HEIGHT

SEQUENTIAL及び
NON SEQUENTIAL

スライサ：ウインド型スライサ内蔵
出力：アベレージャに同じ

エレクトロニクスで病魔に挑戦する

日本光電
 〒161 東京都新宿区西落合1-31-4
 ☎03(953)1181

J. Physiol. Soc. Japan Vol. 44, No. 10 (1982)

Original

KAWAI, Y.: Motor cortex control of fast and slow motoneurons innervating
 forelimb muscles of the cat.....587

昭和五十七年九月二十日印刷

編集兼
 発行人

酒井敏夫

印刷所
 印刷者

三浦経夫
 鶴岡印刷株式会社

発行所

〒113 東京都文京区本郷三丁目1番6号
 日本生理学会

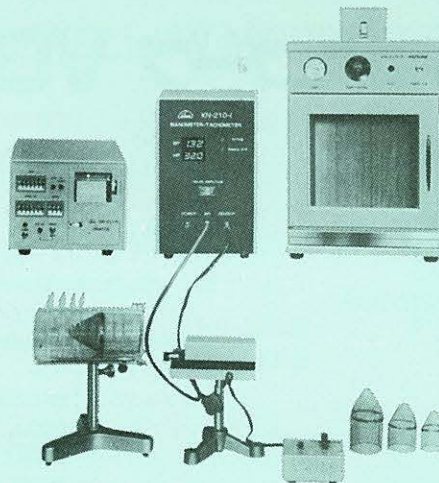
電話 〇三—一五—一六二四
 代替 〇三—一八—四三三〇
 価 〇三—七—百〇四

ラット尾動脈圧・脈拍測定装置 KN-210

非観血的にラットの尾動脈圧を測定するデジタル血圧計です。

NEW RAT TAIL MANOMETER-TACHOMETER SYSTEM

- 加圧時測定方式
- 再現性抜群
- ワンタッチ測定



構成

- KN-210-1 血圧計・脈拍計
 (センサー、コントローラー付)
- KN-210-2 ラット固定器
- KN-210-3 予熱箱
- KN-210-4 プリンター

理化学器械・基礎医学器械・実験動物飼育機械器具・薬学研究器械・医科器械一般



株式会社 夏目製作所

〒113 東京都文京区湯島2丁目18番6号
 電話 03 (813) 3 2 5 1 (代表)