

筋肉の交流刺激閾値に関する研究¹⁾

井 上 清 恒 (昭和醫大生理) (1949 年 12 月 15 日受領)

緒言 従来の電気刺激の實驗には多くは直流、蓄電器の放電、充電電流などが使用され、その刺激閾値に關しては幾多の精密な實驗結果が累積し、又これらの結果を基礎とするいくつかの刺激理論も展開されている。しかし交流による刺激實驗はその報告も少く、これに關する理論もまだ完全であるとは言い難い状態である。これは任意の周波数の定常な交流を實驗室内で自由に發生させる技術上の困難と、その實驗結果の複雑さに起因するものである。著者等は一昨年來交流による刺激實驗を行い、従来の諸理論の検討を行つてゐる。ここにはその結果のうち、交流の刺激閾値に關する部分だけを發表する。

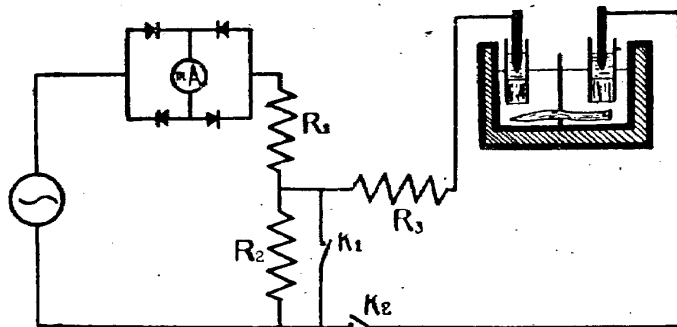
實驗方法 材料には冬眠中のヒキガエル *Bufo vulgaris* の縫工筋を用いた。體外に切出して 1 時間くらい正常リンゲル液にひたして、定常状態に達してから實驗を開始した。筋肉は刺激の結果收縮するので、刺激電極の位置が移動する恐れが非常に多いから、これをさけるために中央に隔壁を設けた液體電極を使用した。電極箱はパラフィンを浸みこませた木製のもので、長さ 10cm 幅 5cm 深さ 3cm、この中央にセルロイド製の隔壁を設け、そのさしこみ蓋によつて縫工筋の中央部を固定した。隔壁によつて 2 分せられた電極箱の兩室にはリンゲル液を充たして筋肉をひたした。

刺激電極には Zn-ZnSO_4 -ゼラチン-リンゲル系のものを用い、これを電極箱の兩室に夫々 1 個宛装置した。この電極を通じて電流は電極箱の 1 室のリンゲル液に流れ、更に隔壁の部分で急に電流密度が大きくなつて筋線維中に入り隔壁下だけでは筋肉内を流れ、電極箱の反對側の室に入ると共に再び筋線維を出でて、周囲のリンゲル液を通じて第 2 の刺激電極に入ることになる。このような装置に於ては刺激作用は隔壁の部分に生ずる生理學的な陰極で發生することになるのである。

刺激閾値を決定するには筋肉の最小收縮を目標とした。

交流發生裝置には横河製測音 1 號 CR 型發振器を用いた。本器は蓄電器 C と抵抗 R の同調回路を反結合の媒體とする發振器で、發生周波数は同調回路の容量 C 或は抵抗 R に逆比例するように設計せられ、20 cycle/sec から 11,000 cycle/sec まで直讀式ダイヤルの調節によつて自由に變えることが出來た。

發振周波数は 1000 cycle の音叉發振器を標準としてオシログラフの寫眞によつて補正したが、大體に於て正確にダイヤルの目盛と一致し、しかも安定であつた。なお波形はブラウン管によつて檢したが、各周波



第 1 圖

刺激回路は第 1 圖に示されている。發振器の出力端に R_1 , R_2 なる抵抗を連結して、これを電壓分割器とした。即ち $R_1 + R_2$ の値は常に一定になるようにし (5000 Ω か或は 2000 Ω)、 R_1 , R_2 の比率によつて筋肉に加えられる刺激電壓を加減するのである。又筋肉に至る回路中には R_3 なる抵抗を入れ、筋肉、電極、及び R_3 を加えた抵抗が 20,000 Ω ~ 50,000 Ω に調節した。刺激電極をふくめた筋肉の抵抗は實驗の始めに刺激實驗の場合とおなじ條件にして弱い交流を通じて亜酸化銅整流形のマイクロアンメーターを用いてその値を読み、次に刺激電極、筋肉の代りに普通の抵抗器を挿入して、前と同じ振れを生ずるように抵抗を調節し、

数とも可なり正確な正弦波で倍音をふくんでいなかった。本器には真空管としては CZ501 が 2 個、CZ 504 が 2 個使用され、出力回路には變成器が附屬し、その出力側に亜酸化銅整流型の出力電壓計が附いている。この電壓計は勿論實効電壓を示すもので、ブラウン管の尖頭電壓によつて檢した結果周波數によつて指示電壓の變化が多少起ることが明になつたので實驗にあつては補正した値を使用した。

1) 文部省科學研究費による。

この抵抗値をもつて電極、筋肉系の抵抗とした。この値は大體 5000~6000 Ω であつた。

抵抗 R_2 には短絡電鍵 K_1 を附屬させ、又筋刺激回路には電鍵 K_2 を入れた。まず K_1 を開くことによつて筋肉に刺激電流を通じ、 K_2 を開くまでの時間を1秒とした。

刺激にあつては發振器の出力の實効電壓は常に 20 volt に一定し、 R_1 , R_2 の調節によつて刺激電流を變化し、最小收縮を起す最も弱い電流、最小收縮を起し得ない最大の電流を求め、その中間の値をもつて刺激閾値とした。この際刺激電壓即ち R_2 の兩端に加わる電壓を V とすれば

$$V = \frac{E}{\frac{R_2(R_1 + R'_3)}{R_1 R'_3} + 1}$$

但し E は發振器出力の實効電壓即ち 20 volt で、 R'_3 は抵抗 R_3 及び刺激電極—筋肉系の抵抗である。したがつて筋肉を流れる刺激電流 i は次式で示される。即ち $i = \frac{V}{R'_3}$

實驗結果 以上のような方法によつて 30 cycle/sec から 11,000 cycle/sec に至る周波数の範圍で各周波数の交流に對する刺激閾値を測定した。次にその結果を示す。閾値は實効電流のマイクロアンペアによつて示されている。

第 1 表 (溫度 16°C)

cycle/sec	40	60	80	100	150	200	400	600	800	1,000	2,000	4,000	6,000	8,000	10,000
閾値 μA	18	16	15	14.8	14.7	14.8	17.4	20.0	22.2	25	40.1	80.3	134.2	202	213

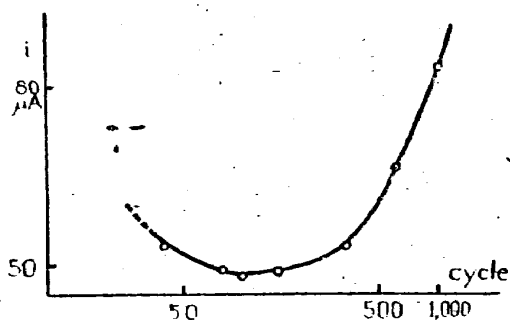
第 2 表 (溫度 14°C)

cycle, sec	40	80	100	160	320	640	1,000	1,280	2,560	5,120	8,000	10,240
閾値 μA	5.3	5.0	4.8	5.0	5.3	6.7	8.3	100	147	245	372	482

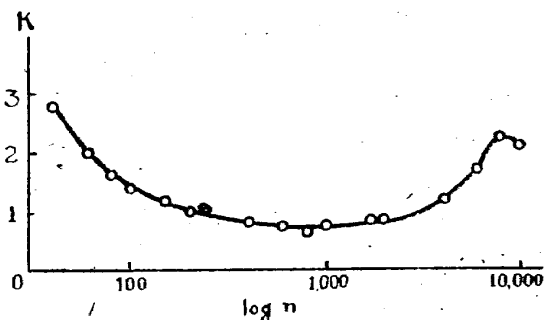
以上の例から明かなように、周波數が増加するにつれて閾値が上昇する。これは神經の交流刺激について從來知られている現象で、交流刺激に於ては陰性半波が刺激作用を呈するものとすれば、周波數の増大に伴つてその持續時間、換言すれば利用時が短くなることを考慮すれば當然のことである。

又周波數を少くすれば閾値は次第に低下するが、ある周波數に至つて極小値を呈し、これより周波數が減少すると再び閾値が上昇する。上に掲げた例では 150 cycle/sec 及び 100 cycle/sec にあたつて極小閾値が現われている。極小閾値を示す周波數を Hill は optimum frequency と呼んでいる。optimum frequency 以下の周波數で閾値が上昇するのは電流の經過が緩やかになるために accommodation が發生するためであることは神經の交流刺激について多くの人々に認められている所である。骨骼筋に於ては神經の交流刺激の場合に起る現象が大體平行的に現れることが以上の實驗結果から明にされた。optimum frequency は溫度に影響せられることも從來の神經刺激の實驗結果から確認せられ、溫度の下降は optimum frequency が周波數の少い方に移動するというのであるが、著者等の實驗に於ても大體この傾向が見られた。

なほ著者等の用いた發振器は 20 cycle 以下の周波



第 2 圖



第 3 圖

数の交流を発生せしめることが出来ないで、30 cycle 以下に optimum frequency が移行した場合は測定が不能で、極小閾値が得られない例も多数あつた。

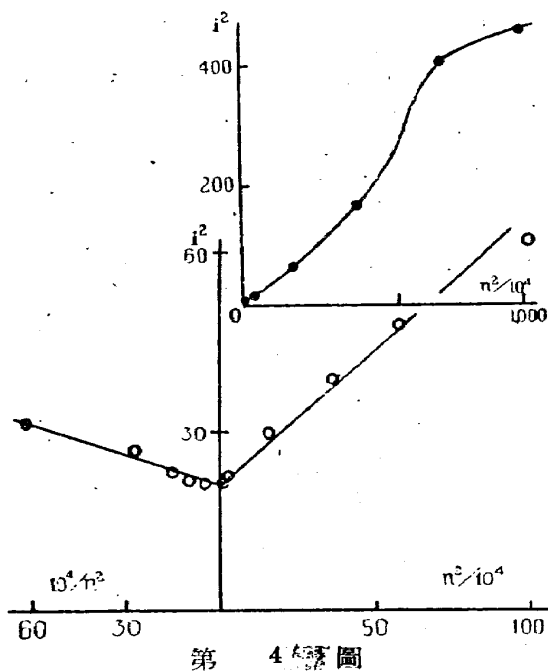
Nernst の理論の検討 Nernst は被刺激形態に電流を通じるとき、形質膜の陰極に集積するイオンが一定濃度に達したとき興奮が起るといふ想定のもとに刺激理論を建設し、交流刺激にあつては次の式が成立することを述べている。即ち $i = K\sqrt{n}$ ここに i は閾値電流強度、 n は周波数、 K は常数である。上式を変形すれば $i/\sqrt{n} = K$ となる。 K は以上の理論からは周波数 n にかかわらず一定となるべきことが要請せられる。それで著者等の実験結果につき K の数値を計算した。その結果 K は常数とならず n の函数であることが明かとなつた(第2圖)。したがつて Nernst の理論は交流刺激にあつては、その周波数の廣い範圍にわたつては適用不可能なことが知られた。

Hill の理論の検討 1936 年に Hill は Nernst とは全く別の假定から電流刺激の理論を提出した。彼は電流を被刺激形態に通じるときは local excitation (V) と稱する變化が発生し、同時に閾値(U)も變化するものとした。そして V が高まつて U を越すときに興奮が起るとしたのであつた。彼の理論を交流刺激の場合に適用すれば、閾値電流強度を縦軸に、又周波の數對数を横軸にとるときに曲線が optimum frequency を中心として左右に相稱的な形になる。著者等の実験例につきこれを檢して見たが第3圖に示すように optimum frequency の現われるような例では大體 Hill の理論による要請が満足されるようである。

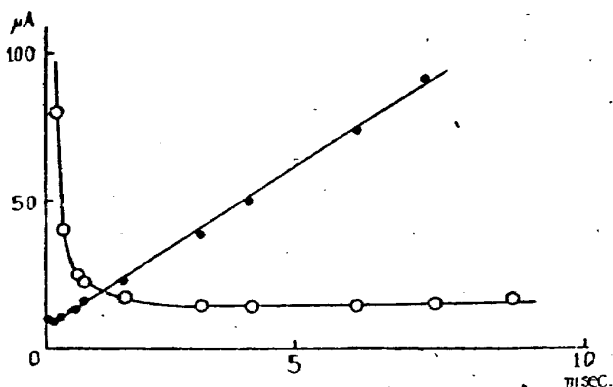
更に Hill の理論によれば optimum frequency より周波数の低い側では $\frac{i^2}{i_0^2} = 1 + \frac{1}{n^2} \cdot \frac{1}{4\pi^2\lambda^2}$ 又

高い側では $\frac{i^2}{i_0^2} = 1 + 4\pi^2 K^2 n^2$ となることが要請せられる。ここに π は圓周率、 λ 及び K は常数、 n は周波数、 i は閾値電流強度、 i_0 は rheobase である。 i_0 、 K 、 λ が常数であるから i^2 は夫々 $1/n^2$ 及び n^2 の一次函数となるべきである。それで optimum frequency より周波数の小さい部分では i^2 を縦軸に $1/n^2$ を横軸にとれば直線が得られ、又 optimum frequency より周波数の大きな側では同じく i^2 を縦軸に横軸には n^2 をとればやはり直線が得られる筈である。實際 Hill 及びその門下は神経についてこの關係が成立することを實驗的に證明したのであつた。著者等もこれにならぬ筋肉について得られた實驗例からこれを檢したが、第4圖に示すように 1,000 cycle/sec に相當する附近までは大體に於て理論的要請を満足するが、これ以上の周波数の域に於ては直線とならず曲線となるので、高周波域に於ては Hill の理論から逸脱することが明となつた。同様な傾向は Hill 等の神経についての實驗結果の場合にも現われている。これは高周波域に於ては被刺激形態内部を通じる電流の流線や抵抗等が變り、又地球の容量効果などが實驗成績を亂すことが考えられるが、何れにせよ高周波域に於ては Hill の理論はそのままでは妥當しない。

Weiss の式の検討 次に著者等は從來直流刺激に關して廣い妥當性を有する Weiss の實驗式によつて著者等の實驗結果を整理してみることにした。



第4圖



第5圖

Weiss の式は $i = a + b t$ なる形で示され、 i は閾値電流強度、 t は利用時、 a b は夫々常數である。なお蓄電器の放電電流による刺激に関しては Hoorweg の實驗式、充電電流刺激に関しては Fabre の實驗式が行われ、これらの式は共に $V = a + b/CR$ (但し C は蓄電器の容量、 R は回路の抵抗) によつて現われ、Weiss の式と同一形式である。交流刺激にあつては刺激作用を起すのは全波でなく陰性半波であることが想像されるので、その利用時は $1/2n$ sec となる。それで横軸に $1/2n$ をとり、縦軸に閾値電流強度をとると第5圖に示すように optimum frequency 以上の周波数の域では大體双曲線を呈する。即ち $i = a + \frac{b}{1/2n}$ なる式が成立するのである。なおこれを檢するには $i \cdot 1/2n = a + 1/2n + b$ なる式になおし、縦軸に $i \cdot 1/2n$ をとり横軸に $1/2n$ をとるときは大體直線となる。但し $1/2n$ の小さい範圍即ち非常に周波数の大なる部分では直線からの逸脱が起るが、これは直流刺激の場合でも t の値が小さくなる場合には一般に見られる現象である。したがつて交流刺激にあつては大體直流刺激の場合とおなじように Weiss の式と同一形式の實驗式が成立する。

總括 1) 30~10,000 cycle/sec の交流により、*Bufo vulgaris* の縫工筋を刺激し閾値を定めた。2) 多くの實驗例に於ては Hill のいわゆる optimum frequency が現われた。3) optimum frequency より周波數が大となつても小となつても閾値は上昇する。4) Nernst の理論式を得られた實驗結果から検討したが i/\sqrt{n} の値は周波數によつて變り常數とならないから、この理論の交流刺激に對する妥當性は小さい。5) 1936 年の Hill の電流刺激に關する理論を檢討した結果、筋肉の刺激にあつては 1000 cycle/sec 以下の低周波域に於ては大體この理論は妥當であるが、周波數がこれより大きくなるとこの理論からの逸脱が大きくなる。6) 刺激の閾値電流強度 i と周波數の2倍の逆數、即ち $1/2n$ とは双曲線關係を示す。したがつて直流刺激の場合の Weiss の式と同一形式の $i = a + \frac{b}{1/2n}$ なる實驗式が成立する。

本實驗にあつては教室同人石崎芳夫、武重千多兩君の助力を受けたことを附記し謝意を表する。

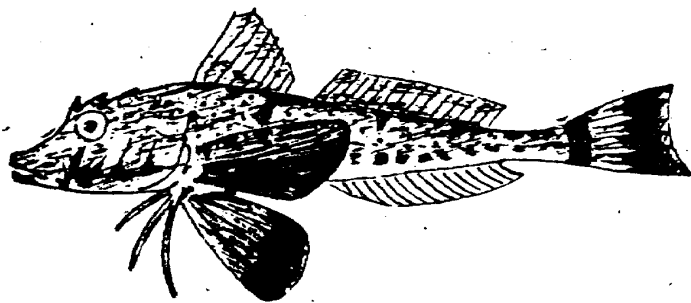
文獻 Nernst, W. '08 Pflüger's Arch., 122. Hill, A. V. '36 Proc. Roy. Soc. Lond., Ser. B, 119.

ホウボウの稚魚に就て

黒田 長禮 (1950年3月13日受領)

此魚は吾々の最もよく知る種類で、其分布も廣く、本州・四國から南は支那海・馬來群島・濠洲・タスマニア・ニュージーランド並に南アフリカにも及んでいる。學名 *Chelidonichthys kumu* (Lesson et Garnot) と稱し、英名でも Kumu Garnard とか Red Garnard とか呼ばれる。斯様に赤色の名があるが、成魚でも活魚は赤味が少なく、死後に増してくることが多い。稚魚では全く赤味がないと云つてもよい程である。此種は沼津市桃郷の沿岸に近い處に棲んでいて、成魚は稍々深所に移るものである。以下に稚魚16點の調査の結果を報告する。

稚魚新鮮色——1946年3月6日桃郷の小曳網にて捕獲の全長53.5mmのもの。體形・斑紋等は成魚と同様であるが體色は斃死後のものと雖も全く赤味がなく、頭及び背面は黒灰色で體側中部以上の背方は淡灰色の地色中に多數の大小不規則の暗色斑(圓點・長味斑等)が一面にあり、その内で體の後方のもの4~5箇は多少他より濃色の横斑狀となる。尾鰭は黒色で基底近き部に1淡横斑(殆んど白)がある。背鰭棘部には淡色膜中に淡褐色の1大斑がある(親のように2箇はないか、又は2縱帶の例はある)。



第1圖 沼津市桃郷ホウボウ稚魚 實大(73mm)
(28. V. 1948)

第2背鰭は淡色膜中に親同様2縱列帯があるが、赤色ではなく灰色である。胸鰭の長さの割合は大體親と同様に長く、外面黒色で、軟條部上半は桃色と擬白色との交互斑をなし、軟條部中央に擬白斑がある。胸鰭内面は黒色に約4横帶を形成する淡蒼色12點を算え、この點の數は相當の變化があることは後に表記する通りである。胸鰭の遊離軟條は下方のものは白色に桃色の中央1小點があり、他2本は擬黒色で、基部と先端とは白い。腹鰭は白色で先端黒色。臀鰭は白色。上顎側に灰黒色斑