

[原著] 松本歯学 15 : 150~166, 1989

key words : 運動単位 - 緊張性顎反射 - 鼻孔閉鎖反射 - カエル

カエル緊張性顎反射の筋運動制御

鈴木宏和

松本歯科大学 口腔生理学講座 (主任 野村浩道 教授)

Motor Control of a Tonic Jaw Reflex in the Frog

HIROKAZU SUZUKI

*Department of Oral Physiology, Matsumoto Dental College
(Chief : Prof. H. Nomura)*

Summary

In order to characterize the types of motor units operating upon tonic jaw reflexes in the frog, the properties of the jaw muscles operating upon the nostril-closing reflex were examined histochemically and physiologically. In addition, the properties of motoneurons were examined by the firing pattern, firing rate, duration and some other characteristics of their efferent neural discharges during the reflex. The results are as follows :

(1) Muscular contractions during the reflex were basically tonic, but these were sometimes accompanied by phasic contractions.

(2) Histochemistry of myofibrillar ATPase and succinic dehydrogenase (SDHase) activities revealed that the nostril-closing (submental, submaxillary, masseter and pterygoid) muscles contain at least two types of muscle fibers. One type exhibited high alkaline-stable myosin ATPase and low SDHase activities, and the other type exhibited low alkaline-stable myosin ATPase and high SDHase activities. Muscle fibers with acid-stable myosin ATPase activity were prevalent in the pterygoid muscle, scarce in the submental and masseter muscles, and absent in the submaxillary muscle.

(3) In potassium contractures of muscle strips made from the submaxillary muscle, muscle strips consisting of muscle fibers with low alkaline-stable myosin ATPase and high SDHase activities exhibited a prolonged contraction, while those consisting of muscle fibers with high alkaline-stable myosin ATPase and low SDHase activities exhibited a

transient contraction. This indicates that the former muscle strips were composed of tonic muscle fibers and the latter were composed of twitch muscle fibers. Comparison of tetanic contractions between both the muscle strips supported the same conclusion.

(4) Variation in the appearance of the reflex discharges enabled a rough division of motoneurons into phasic, intermediate, and tonic types. Some motoneurons could not be classified, however.

Based on these results, the mechanism of motor control in tonic jaw reflexes is discussed.

結 言

下顎安静位は姿勢維持位とも呼ばれ、緊張性顎反射の典型と考えられている³⁸⁾。ヒトや哺乳動物の運動単位は、FF型(fast fatiguing motor unit)、FR型(fast fatigue-resistant motor unit)およびS型(slow motor unit)の3つのタイプに区分されている³⁾が、下顎安静位の維持にどのタイプの運動単位が関与しているかよくわかっていない。Yemm⁴²⁾は、針電極を用いてヒトの咬筋および側頭筋から単一筋線維の活動を導出し、100以上の運動単位中約20の運動単位が下顎安静位から中心咬合位に至る顎運動で活動しているのを見ているが、緊張的に活動するS型運動単位は見いだされなかったと述べている。一方、Goldberg & Derfler⁹⁾は、ヒト咬筋の単一筋線維の活動電位を導出し、下顎安静位においては振幅の小さい活動電位、すなわち細い筋線維の活動電位が記録されることを見だし、下顎安静位はS型攣縮性線維の収縮によって行なわれると結論している。しかし、ヒトの咬筋ではFF型筋線維の方がS型筋線維より細いといわれており^{7,32,39)}、彼らが見いだした振幅の小さい活動電位がS型筋線維のものかどうかは確かではない。また、下顎安静位を維持する機序は側頭筋における伸張反射であり、咬筋は関与しないとされている^{10,23)}。

カエルの舌および口蓋には、通常の淡水に高い感受性を有する水受容器と呼ばれる味覚受容器が存在する^{4,17,27-29,43)}。Nomura & Kumai^{27,28)}は、カエル舌および口蓋を水刺激したとき、頤下筋、下顎下筋、翼突筋および咬筋に収縮が起って鼻孔閉鎖が起こることを、三叉神経下顎枝の反射性放電および筋電図を用いた実験から推察した。すなわち、図1に示すごとく、頤下筋と下顎下筋の収縮は下顎骨弓の幅員を短縮することによって

prelingual tubercleを前方へ動かし、翼突筋と咬筋の収縮は下顎を挙上することによって上方へ動かすので、カエルが水に潜って口腔に水が流入するとき、反射的にprelingual tubercleが前上方に動いてsubrostral fossaの部分を前上方に押し上げ、一種のレバー機構によって鼻孔を閉鎖するというのである。この反射は鼻孔や口から水が入るのを防ぐための反射で、カエルが水中に潜っている間持続する緊張性反射と考えられている¹⁶⁾。

カエルの運動単位は、哺乳動物と異なり、攣縮性筋線維とそれを支配する伝導速度の大きい太い神経線維(伝導速度8-40 m/sec; 直径9-20 μ)から構成されるlarge-nerve motor systemと、緊張性筋線維とそれを支配する伝導速度の小さい細い神経線維(伝導速度2-8 m/sec; 直径8 μ 以下)から構成されるsmall-nerve motor systemに分化しているといわれている^{18,19,37)}。また、骨格筋線維は、強縮に関与する攣縮性筋線維と筋緊張や姿勢の維持に関与する緊張性筋線維に分化しており、前者

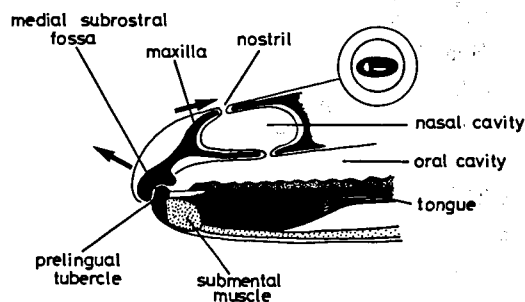


図1：カエル鼻孔閉鎖のしくみ：頤下筋、下顎下筋、咬筋および翼突筋が収縮すると、下顎吻側部にあるprelingual tubercleが前上方に動き、上顎吻側部のmedial subrostral fossaの部分を前上方に押し上げる。この上顎吻側部の前上方の動きによって鼻孔閉鎖が起こる。

は伝播性の活動電位を発生するが、後者は伝播性の活動電位を発生しないことが知られている^{20,21)}。これらの知見に基づくならば、カエルの緊張性顎反射は small-nerve motor system を構成する小型の運動ニューロンおよび緊張性筋線維によって行なわれていることになる。

ヒトや哺乳動物でも、緊張性反射に S 型運動単位だけでなく、FR 型あるいは FF 型運動単位も関与するのかどうかは、下顎安静位のみならず四肢における姿勢反射についても十分に解明されているとはいえない^{1,2,15,35)}。そこで、もしカエルの緊張性顎反射に small-nerve motor system だけでなく large-nerve motor system も関与していることが見いだされるならば、カエルのみならず、ヒトや哺乳動物の緊張性反射の筋運動制御機序についても、新たな示唆を与えてくれるかも知れない。そこで、本研究では、先ずカエル鼻孔閉鎖反射運動に large-nerve motor system が関与するかどうかを調べた。その結果、鼻孔閉鎖反射は基本的には small-nerve motor system によって行われる緊張性反射であることが確かめられたが、同時に攣縮性筋線維の相動性収縮を伴う例も少なからず観察された。そこでつぎに運動ニューロン活動を調べたところ、活動様式は運動単位ごとに異なり、緊張性放電をする運動ニューロンのほかに、相動性放電をする運動ニューロンおよび相動性とも緊張性とも言えない中間型の放電をする運動ニューロンも活動することがわかった。これら運動ニューロンは、一応 3 つのタイプに区分できたが、ヒトや哺乳動物の場合と同様に、カエルにも Henneman's size principle^{1,2,13,14)} が適用されるらしく、運動ニューロンの性質の違いは連続しており、厳密な区分はできないようにみえた。本研究において、本来緊張性反射である筈のカエル鼻孔閉鎖反射にしばしば相動的収縮の付随することが多かったのは、本研究で用いた刺激方法では感覚入力が大き過ぎたため通常は興奮しない大型の運動ニューロンも興奮するようになったためと考えられる。

材料と方法

1. 実験動物

本研究に用いた実験動物は、ウシガエル (*Rana catesbeiana*) で、体重 150-400 g のものを使用し

た。約 23°C の飼育室で 5-6 日ごとに餌 (鶏の肝臓) を与えて 1 か月以上飼育した後実験に供した。

2. 鼻孔閉鎖反射運動の観察と記録

MS-222 (m-aminobenzoic acid ethylester methanesulfonate; 200 mg/Kg) を腹腔内注射して麻酔し、麻酔から覚醒した後カエルが大きく動くのを防ぐため、坐骨神経、上腕神経および舌下神経を両側性に切断した。次いで、やや傾斜のある木製の台上に頭をやや下にして背位に置き、舌を反転して引き出し、広げてピンで固定した。

生体における鼻孔閉鎖反射運動を調べた筋肉は、頤下筋、下顎下筋、咬筋および翼突筋である。頤下筋および下顎下筋は一端を下顎骨に付着させたままとし、他端の腱に糸を結紮して、等尺性トランスデューサ (TB-651T, 日本光電) に接続した。翼突筋および側頭筋は起始端を頭蓋骨に付着させてたままとし、停止端に糸を結紮してトランスデューサに接続した。咬筋は、当該筋肉のみを残し影響しそうな他の筋肉を除去し、下顎骨を顎関節より 1-2 cm のところで切断し、断端に糸を結紮してトランスデューサに接続した。

3. 顎筋の組織化学

実験材料はウシガエルから摘出した頤下筋、下顎下筋、咬筋、翼突筋、側頭筋および対照として用いた縫工筋および腓腸骨筋である。脳および脊髄を針で破壊したウシガエルを用いた。筋肉を全長にわたって摘出し、液体窒素で冷却した約 -70°C のイソペンタンで凍結した後、クリオスタットで約 15 μ の厚さの切片にした。組織化学で調べた酵素活性は、筋原線維性 ATP アーゼ活性 (アルカリ安定性および酸安定性 ミオシン ATP アーゼ活性) およびコハク酸脱水素酵素活性 (SDH アーゼ活性) である。アルカリ安定性および酸安定性 ミオシン ATP アーゼ活性の組織化学は Guth & Samaha¹²⁾ が詳細に記載しているので、その方法によった。ただし、カエルは活性が低いので、インキュベーションの時間は 60-180 分 (室温) とした。SDH アーゼ活性の組織化学は Nachlas et al.²⁵⁾ の方法によった。インキュベーション時間は 60-180 分 (37°C) とした。

実験に使用した試薬のうち、221 アルカリ緩衝溶液 (2-amino-2-methyl-1-propanol buffer)、ATP およびニトロ青テトラゾリウムはシグマ製品を、その他の試薬は半井化学製品を使用した。

4. 収縮特性

筋肉の収縮特性は、カリウム痙縮曲線および強縮曲線について調べた。カリウム痙縮の実験は、すべて摘出した筋肉の条片(ストリップ)を用いて行なった。頤下筋と小咬筋は吻側部と尾側部に分け、下顎下筋は背側部と腹側部に分け、大咬筋は内側部と外側部とに分け、翼突筋、側頭筋および縫工筋は筋肉を縦に裂いて3-4本の条片に分けた。摘出した条片はリンガー液の入った合成樹脂製の箱に入れ、一端を固定し、他端を糸で結紮して等尺性トランスジューサ(TB-651T, 日本光電)に接続し、カリウム痙縮用溶液を流した。カリウム痙縮用溶液は、リンガー液のNaClをKClに置換したものである。記録装置にはXYレコーダ(8U13-H, 日本電気三栄)を用いた。

強縮曲線の実験は、摘出した下顎下筋の条片を用いて行なった。長さ1.5-2.0 mm, 幅約1 mmの条片を作り、リンガー液が満たされた標本箱に条片を水面近くに水平に置き、一端を固定し、他端を糸で結紮して等尺性トランスジューサ(TB-651T, 日本光電)に接続した。カエルの緊張性筋線維は伝播性の活動電位を発生しないので、筋肉の条片の全長にわたって電気刺激するため、3対の双極性白金電極を水面に平行に筋肉の条片の直下に置き、持続時間5 msec, 電圧10 Vで刺激した。

5. 反射性放電の導出

反射性放電は、下顎神経が頤下筋あるいは下顎下筋に入る直前の細枝あるいは下顎神経を裂いた細い神経線維束で、単一運動神経線維のインパルスが区別できる状態で導出した。まず、手術後2時間以上経過して完全に麻酔から醒めたと思われるカエルを木製の標本台上に背位に置き、舌を引出してピンで固定して水刺激が行えるようにした。下顎神経は、顎関節付近まで摘出してガラス板上に載せ、針で裂いてできるだけ細い神経線維束を作り、直径50 μ の白金線双極電極上に載せて単一神経線維の放電を記録した。神経の記録部には流動パラフィンをかけて乾燥を防ぐようにした。神経放電は、前置増幅器および陰極線オシロスコープを介してデータレコーダに導き、磁気テープに保存した。磁気テープに保存したデータは、メモリスコープ(VC-10, 日本光電)およびヒストグラム解析装置(DAB-1100, 日本光電)を用いてヒストグラム化し、シャープ製パソコン

(MZ-2000)を用いてフロッピーディスクに保存した。

6. 刺激溶液および順応溶液

味覚刺激としては0.5 mM CaCl₂溶液を使用した。刺激溶液は、反射性放電の実験ではスポイトを用いて3-4秒間舌のおもに基部附近にかけたが、反射性収縮の実験では25 ml注射筒を用いて、舌全体にかけた。順応溶液としては精製水で1/2に希釈したリンガー液を使用した。

7. 実験温度

実験温度は、筋収縮および神経放電の実験では室温(25-26°C)とした。

結 果

1. 鼻孔閉鎖反射運動の観察と記録

Nomura & Kumai^{27,28)}は、反射性放電の観察から、カエルの鼻孔閉鎖が咬筋、翼突筋、下顎下筋および頤下筋の収縮によって下顎吻側部にあるprelingual tubercleが前上方へ動き、上顎吻側部にあるsubrostral fossaを押すことによって生じられることを推察した。しかし、鼻孔付近には開鼻筋(M. dilator naris)および鼻側筋(M. lateralis narium)が存在し、これらも鼻孔の開閉に関与している可能性があるため、開口した状態でも舌あるいは口蓋粘膜への水刺激によって鼻孔が閉鎖するかどうかを調べたが、開口した状態では鼻孔閉鎖は生じないことが分かった。従って、舌および口腔粘膜への水刺激によって発現する鼻孔閉鎖はNomura & Kumai^{27,28)}の推察した機序によって行われると考えられる。

カエルを背位に固定し、一側の下顎骨を中ほどで切断し、その尾側断端に糸を結紮して等尺性トランスジューサを接続すると、咬筋の収縮を導出することができる。また、頤下筋、下顎下筋、翼突筋および側頭筋などでは、筋肉の一侧を遊離し、糸で結紮してトランスジューサに接続すると、それぞれの筋肉の収縮を別個に記録することができる。図2は、上述の方法で記録した頤下筋(AおよびB)および小咬筋(C)の反射性収縮曲線である。あらかじめ舌を1/2希釈リンガー液で順応しておいてから、舌背に0.5 mM CaCl₂溶液を30秒間または60秒間かけ、60秒間または90秒間放置し、再び1/2希釈リンガー液をかけた。AおよびCでは、始めに相動性収縮が発生しているが、Bでは

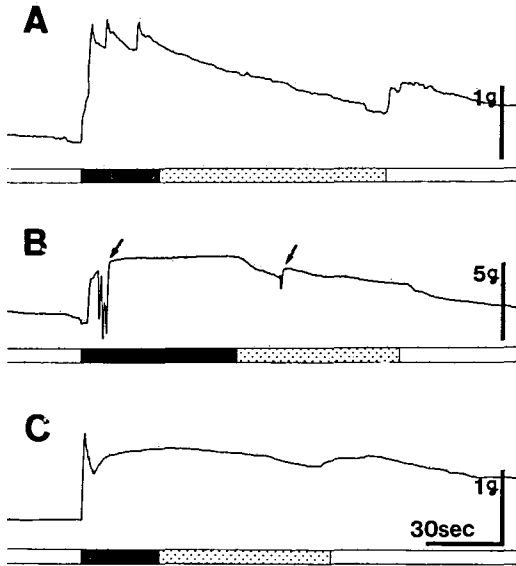


図2：鼻孔閉鎖運動時における頤下筋および小咬筋の収縮：AおよびB：頤下筋；C：小咬筋。下線の白い部分は、舌が順応溶液（1/2希釈リンガー液）で順応している期間、濃い灰色の部分は刺激溶液（CaCl₂溶液）を流している期間、薄い灰色部分は刺激溶液を流すのを止めてそのまま放置してある期間を示す。図Bの左下向きの矢印はカエルが身動きしたことによるアーチファクトを示す。AおよびCでは、鼻孔閉鎖運動の開始時に相動性収縮が生じているが、Bでは緊張性収縮のみしか生じていない。

緊張性収縮しか発生していない。反射性収縮が相動性収縮を伴う例は、16例中8例で観察され、その内訳は、頤下筋7例中4例、小咬筋3例中1例、翼突筋4例中2例、大咬筋1例中1例、下顎下筋1例中0例であった。また、実験開始時は相動性収縮を生じていても、繰返して反射性収縮を起こさせているうちに相動性収縮が起こらなくなる例も3例見られた。以上の結果は、反射中枢の活動性が高いときは相動性収縮を伴うが、反射中枢の活動性が最初から弱いか、あるいは実験中に衰えてくると、相動性収縮が起こらなくなり、緊張性収縮だけになることを示す。

この図の下線の濃い黒の部分は、刺激溶液（0.5 mM CaCl₂溶液）を舌に流している期間を、薄い黒の部分は、刺激溶液を流すのを止めてそのまま放置しておいた期間を、白い部分は、1/2希釈リンガー液で順応させた期間を示す。Aでは刺激期間

中徐々に収縮が弱まっていく。Bでは刺激溶液を流している期間は弱まらないが、刺激溶液を流すのを止めると徐々に弱まっていく。また、Cでは収縮がほとんど弱まっていない。このような緊張性収縮の持続が各カエルごとに異なるのも、反射中枢の活動性の違いによるのかもしれない。

Nomura & Kumai^{27,28)}が報告しているごとく、反射性収縮は頤下筋、下顎下筋、咬筋および翼突筋では観察されたが、側頭筋では観察されなかった。

2. 顎筋の形態および組織化学的性質

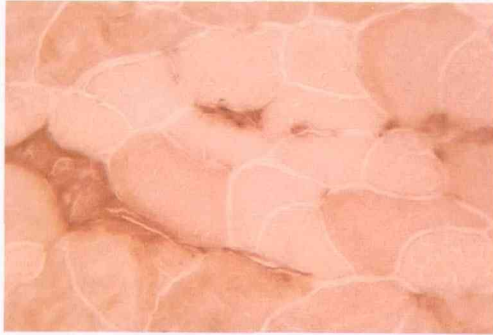
a. 筋原線維性ATPアーゼ活性およびSDHアーゼ活性

カエルの緊張性筋線維は、筋原線維性ATPアーゼ活性もSDHアーゼ活性も認められない筋線維であるとされている^{22,24,33,34)}が、腓腸骨筋についてはそのような筋線維が少数認められたが、顎筋には存在しないようにみえた。

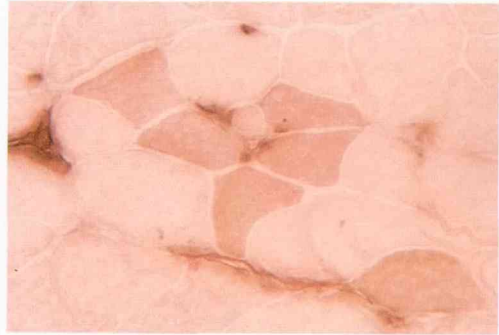
筋原線維性ATPアーゼはアルカリ安定性ミオシンATPアーゼと酸安定性ミオシンATPアーゼが区別される¹²⁾が、アルカリ安定性ミオシンATPアーゼ活性の高い筋線維はSDHアーゼ活性が低く、アルカリ安定性ミオシンATPアーゼ活性の低い筋線維はSDHアーゼ活性が高く、酸安定性ミオシンATPアーゼ活性の高い筋線維は、SDHアーゼ活性の高い筋線維の一部に認められることがわかった。図3に示す3枚の組織像は、連続する3枚の小咬筋の組織切片について、アルカリ安定性ミオシンATPアーゼ活性（左上）、酸安定性ミオシンATPアーゼ活性（右上）およびSDHアーゼ活性（左下）の組織化学を行なったものである。右下に説明図が示されているが、図中の白い五線星はアルカリ安定性ミオシンATPアーゼ活性の高い細胞を、黒い五線星はSDHアーゼ活性の高い細胞を、アスタリスクは酸安定性ミオシンATPアーゼ活性の高い細胞を示す。白い五線星で示されるアルカリ安定性ミオシンATPアーゼ活性の高い細胞と黒い五線星で示されるSDHアーゼ活性の高い細胞とは重なることはないが、黒い五線星で示されるSDHアーゼ活性の高い細胞とアスタリスクで示される酸安定性ミオシンATPアーゼ活性の高い細胞とは6個の細胞で重なっている。

b. 頤下筋、咬筋および下顎下筋の筋線維構成

アルカリ安定性ミオシン
ATPアーゼ活性



酸安定性ミオシン
ATPアーゼ活性



コハク酸脱水素
酵素活性

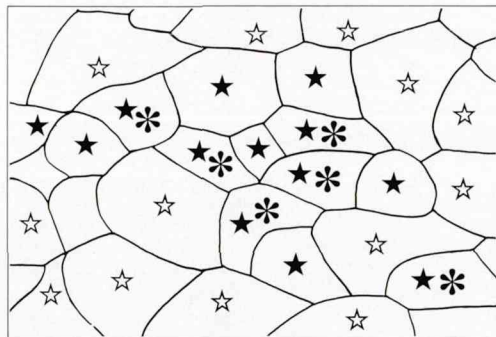
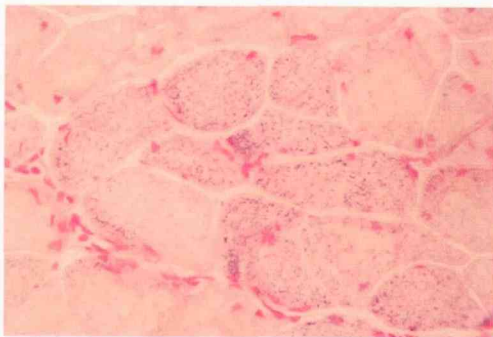


図3：筋原線維性 ATP アーゼ活性とコハク酸脱水素酵素活性の関係（材料：小咬筋）

図3：筋原線維性 ATP アーゼ活性とコハク酸脱水素酵素活性の関係：小咬筋の連続する3枚の切片を用いてアルカリ安定性 ATP アーゼ活性，酸安定性 ATP アーゼ活性およびコハク酸脱水素酵素活性を調べたもの。右下の説明図の白い五線星はアルカリ安定性 ATP アーゼ活性の高い細胞を，黒い五線星はコハク酸脱水素酵素活性の高い細胞を，アスタリスクは酸安定性 ATP アーゼ活性の高い細胞を示す。（×200）

図4：カエル顎筋の組織化学(その1)：同一のカエルの頤下筋，下顎下筋，大咬筋および小咬筋から作成した切片を用いてアルカリ安定性 ATP アーゼ活性，酸安定性 ATP アーゼ活性およびコハク酸脱水素酵素活性を調べたもの。下顎下筋（×7.5）；その他の筋肉（×10）。

図5：カエル顎筋の組織化学(その2)：最上段は翼突筋，二段目は側頭筋および翼突筋の一部，下の二段は二段目の切片を拡大したもの。SDH アーゼ活性を示す細胞は，側頭筋ではアルカリ安定性 ATP アーゼ活性を示すが，翼突筋では酸安定性 ATP アーゼ活性を示す。上段（×8）；下段（×80）。

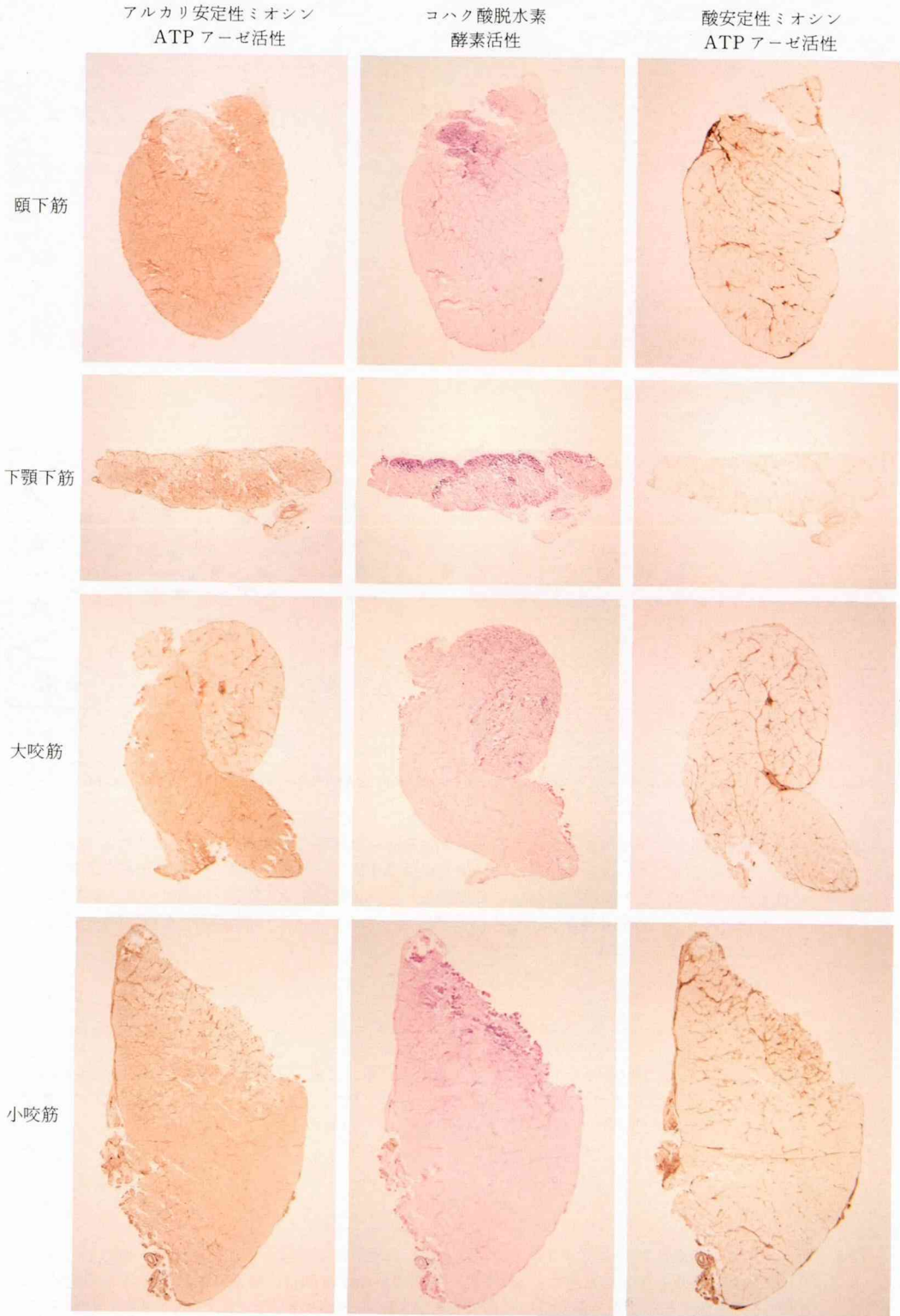


図4：カエル顎筋の組織化学（その1）

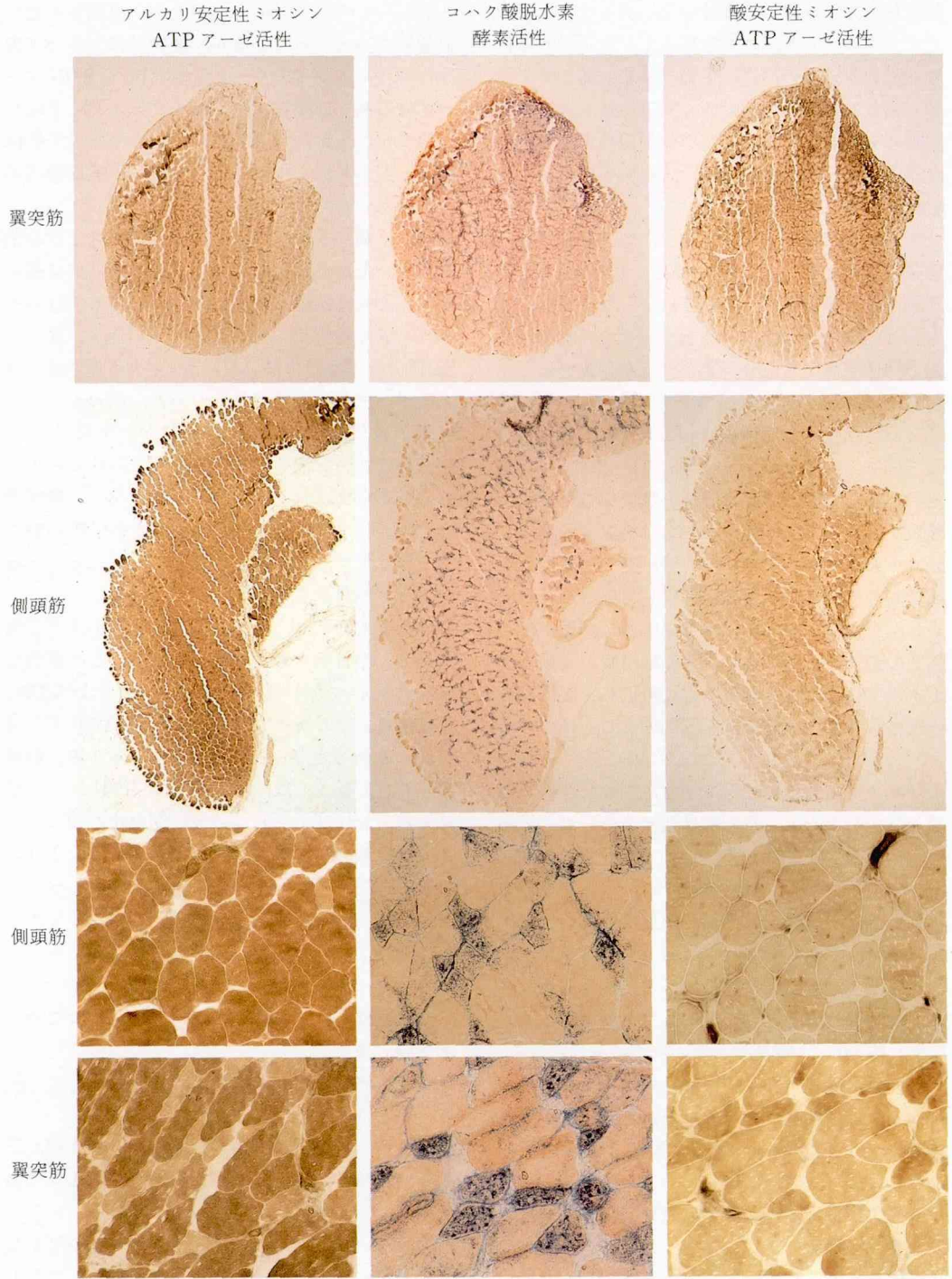


図5：カエル顎筋の組織化学（その2）

頤下筋：頤下筋は、下顎物側部にある小さな筋肉で、先端のメッケル軟骨を挟んで左右下顎骨に付着している。この筋肉は下顎下筋と共同して下顎骨弓幅員を狭め、下顎物側を前突させる働きを持つと考えられる。この筋肉の物側部は赤みを帯びた不透明な筋線維(赤筋線維)、尾側部は透明な筋線維(白筋線維)からなる。

アルカリ安定性ミオシン ATP アーゼ活性の組織化学を行なうと、図4(上段左)に示すごとく、尾側部は濃染するが、物側部に染らない部分がある。SDH アーゼ活性は、これと反対に、物側部に高い活性を有する部分が見られるが、尾側部では弱い(図4, 上段中央)。酸安定性ミオシン ATP アーゼ活性を示す筋線維は、物側部に少数存在した(図4, 上段右)。

下顎下筋：下顎下筋は背側部と腹側部で筋線維の種類が異なる。腹側部はやや太い筋線維で構成され、下顎骨に沿って神経や血管が走向する結合組織を介して下顎骨の腹側に付着している。これに対し、背側部は細い筋線維で構成され、短い薄い膜状の腱によって下顎骨の背側に付着している。正中部では共に薄い膜状の腱に接続し、腹側部の筋線維と背側部の筋線維を区別することはできない。

アルカリ安定性ミオシン ATP アーゼ活性の組織化学を行なうと、背側部は活性がほとんど認められないが、腹側部は薄く染る(図4, 二段目左)。SDH アーゼ活性の組織化学を行なうと、背側部では強い活性が認められるが、腹側部では弱い(図4, 二段目中央)。酸安定性ミオシン ATP アーゼ活性を示す筋線維は存在しないようにみえた(写真2, 二段目右)。

咬筋：咬筋は、大咬筋および小咬筋に分けられる。大咬筋は耳殻と下顎骨との間を走向する筋肉で、下顎の拳上に関与してと思われるが、小咬筋は関節部で上下顎骨に付着し、顎関節の固定を行なっている可能性が高い。

組織化学を行なうと、大咬筋外側部の大部分はアルカリ安定性ミオシン ATP アーゼ活性の高い筋線維で占められており、内側部はアルカリ安定性ミオシン ATP アーゼ活性の低い、SDH アーゼ活性の高い筋線維で占められている(図4, 三段目)。

小咬筋も、物側部はアルカリ安定性ミオシン

ATP アーゼ活性の高い、SDH アーゼ活性の低い筋線維で占められているが、尾側部にアルカリ安定性ミオシン ATP アーゼ活性の低い、SDH アーゼ活性の高い筋線維が多く存在する(図4, 下段)。

酸安定性ミオシン ATP アーゼ活性を示す筋線維は、どちらにも少数存在したが、小咬筋の方がやや多かった。

翼突筋：翼突筋は、下顎を前上方に引き上げる閉口筋で、側頭筋に次いで大きい。この筋肉は長い腱で下顎骨に接続しているが、腱のある側は、アルカリ安定性ミオシン ATP アーゼ活性の低い、SDH アーゼ活性の高い筋線維が、モザイク状ではあるが、密集して存在する。一方、腱のない側はアルカリ安定性ミオシン ATP アーゼ活性の高い、SDH アーゼ活性の低い筋線維で占められている。この筋肉には、頤下筋や咬筋に比べ、酸安定性ミオシン ATP アーゼ活性を示す筋線維が腱のある側にモザイク状に多数存在した(図5, 上段右および四段目右)。

側頭筋：側頭筋は、下顎をほぼ垂直に引上げる閉口筋で、閉口筋中最大の筋肉である。この筋肉を構成するすべての(あるいは、ほとんどすべての)筋線維は、アルカリ安定性ミオシン ATP アーゼ活性が高かった。SDH アーゼ活性を示す細い筋線維が存在したが、これら筋線維は、SDH アーゼ活性のほとんど認められない太い筋線維の間にモザイク状に散在していた(図5, 二段目左および中央および三段目左および中央)。酸安定性ミオシン ATP アーゼ活性を示す筋線維は存在しなかった。(図5, 三段目右では太い筋線維が薄く染っているが、これはアルカリ安定性ミオシン ATP アーゼ活性が完全に抑制されていなかったためと考えられる。)

3. 収縮特性

a. カリウム痙縮

カリウム痙縮曲線を調べた筋肉は、頤下筋、下顎下筋、咬筋、翼突筋、側頭筋および縫工筋である。

カリウム痙縮は、外液カリウムイオン濃度が高まることによって筋線維細胞膜が脱分極して生じる持続的収縮で、攣縮性筋線維では1分間程度しか収縮が持続しないのに対し、緊張性筋線維では10分以上持続することがわかっている^{5,20)}。

図6Aは、摘出した頤下筋を物側部(右)およ

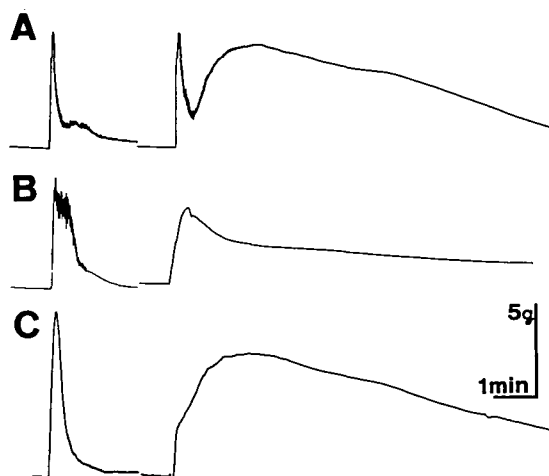


図6：頤下筋，下顎下筋および小咬筋のカリウム収縮曲線：

- A：頤下筋吻側1/2(右)および尾側1/2(左)；
 B：下顎下筋背側1/2(右)および腹側1/2(左)；
 C：小咬筋尾側(右)および吻側(左)。

び尾側部(左)に分離してから求めたカリウム収縮曲線を示す。頤下筋は吻側部と尾側部の間に筋肉に平行に走る血管があるので，その血管の位置で吻側部と尾側部に分離した。この図からわかるように，尾側部の収縮は相動的で，最大収縮高から $1/e$ (e は自然対数の底)に減衰するのに20秒程度しかかかっていない。一方，吻側部の収縮は相動的な収縮と持続的な収縮の2つの曲線からなるが，持続的な収縮は $1/e$ に減衰するのに約8分かかっている。

図6Bは，下顎下筋背側部(右)と腹側部(左)のカリウム収縮曲線であり，図6Cは，小咬筋吻側部(右)および尾側部(左)のカリウム収縮曲線である。いずれも左の曲線の持続時間は短く，右の曲線の持続時間は長い。これらの結果は，頤下筋吻側部，下顎下筋背側部および小咬筋尾側部に緊張性筋線維が含まれていることを示す。

大咬筋および翼突筋のカリウム収縮曲線は，条片の摘出部位によって，持続時間がまちまちであった。側頭筋および縫工筋の条片は持続時間の短い収縮しか示さなかった。

b. 強縮曲線

前述したごとく，本研究で行なった筋原線維性ATPアーゼ活性およびSDHアーゼ活性の組織化学は，アルカリ安定性ミオシンATPアーゼ活

性が低く，SDHアーゼ活性が高い筋線維が緊張性筋線維であることを示唆した。しかし，前述したごとく，多くの研究者は筋原線維性ATPアーゼ活性もSDHアーゼ活性も低い筋線維が緊張性筋線維であると考えており，また，生体では，緊張性収縮が確かに生じているかどうか十分確かめることができなかったため，摘出した筋肉条片を用いて確認することとした。

この実験には，下顎下筋を使用することとした。下顎下筋は背側部がアルカリ安定性ミオシンATPアーゼ活性が無いかごく低く，SDHアーゼ活性が高い筋線維で占められおり，また両端に腱を有するので，緊張性筋線維のみを含む筋肉条片を作成することができるからである。下顎下筋の条片は幅約1mm，長さ1.5-2mmで，腹側部を除去した背側部だけのものと，背側部を除去した腹側部だけのものを作った。

図7の左図は背側部の筋肉条片，右図は腹側部の筋肉条片の強縮曲線である。0.5Hz刺激の記録を見ると，背側部の筋肉条片(左)では時間経過の長い収縮と時間経過の短い収縮からなるのに対し，腹側部の筋肉条片(右)では時間経過の短い収縮のみからなることがわかる。時間経過の短い収縮は攣縮性筋線維の収縮であり，時間経過の長い収縮は緊張性筋線維の収縮である。1Hzになると，時間経過の長い緊張性筋線維の収縮は，融合して完全強縮になっているが，時間経過の短い攣縮性筋線維の収縮はまだ融合せず，攣縮のままである。10Hzおよび20Hzの記録を見ると，背側部の筋肉条片(左)でもかなり大きな強縮が生じているが，これは僅かに残っている攣縮性筋線維が作った強縮によるものである。以上の結果は，アルカリ安定性ミオシンATPアーゼ活性の低い，SDHアーゼ活性の高い筋線維が緊張性筋線維であることを示す。

4. 運動ニューロン活動

運動ニューロンの性質はさまざまな方法で調べることができるが，本研究では，反射性神経放電の最高発火頻度，発火持続時間および最小潜時(同一反射回路では，潜時は動員閾値 recruitment thresholdを示すと考えられている²⁾)によって調べた。哺乳動物では，これらは筋線維活動電位によっても調べられるが，カエルでは緊張性筋線維が伝播性の活動電位を発生しないため，筋線維活

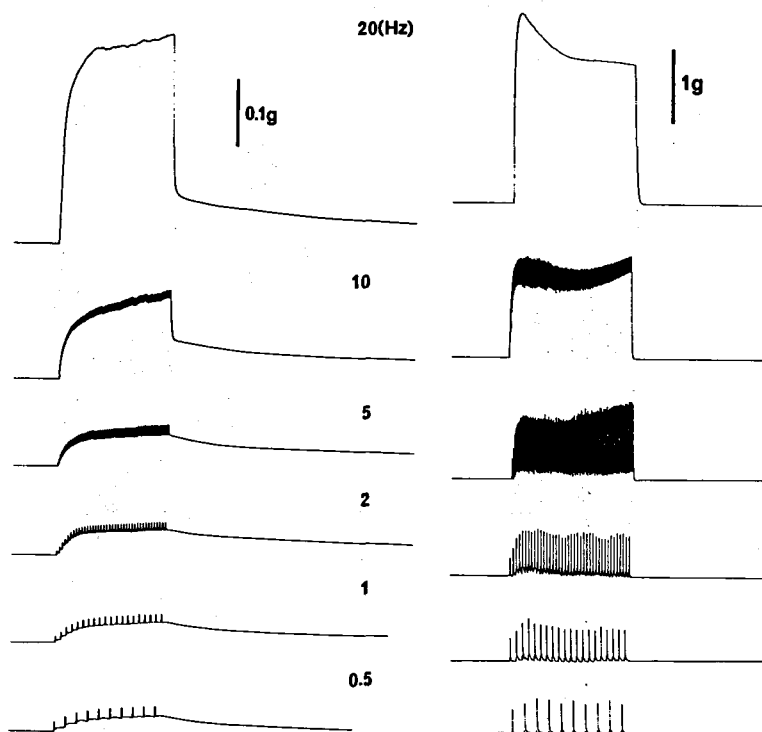


図7：下顎下筋背側部(左)および腹側部(右)の強縮曲線：摘出した筋肉条片(幅約1 mm, 長さ1.5-2 cm)を等間隔に置いた3対の白金線双極電極で直接刺激(5 msec, 10 V)した。

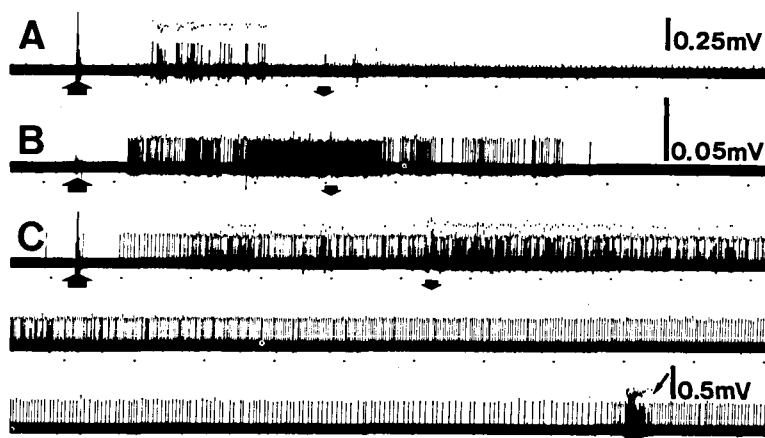


図8：反射性放電の型：

A：相動型 (P型)；B：中間型 (I型)；C：緊張型 (T型)

上向きの矢印は舌に刺激溶液を流し始めた時点，下向きの矢印は刺激溶液を流すのを止めた時点を示す。Cの左下向きの矢印は自発活動。時標は1 sec。

表1: 運動単位の区分

(最高頻度および最小反射時間の欄内の数は平均値および測定値の範囲を示し、発火持続10秒以上、間欠発火および自発発火の欄内の数値は運動単位数を示す)

運動単位の種類	運動単位の数	最高頻度 (Hz)	最小反射時間 (秒)	発火持続 10秒以上	間欠発火	自発発火
相動型	6	53(22-98)	0.98(0.4-1.7)	0	3	0
中間型	13	70(41-104)	0.83(0.3-1.9)	1	0	0
緊張型	25	45(26-90)	0.43(0.2-0.6)	25	0	18

動電位によって調べることができない。そこで、神経を裂いて単一運動神経線維のインパルスを導出して調べることとした。

舌に味覚刺激(0.5 mM CaCl₂溶液)を与えたとき、三叉神経下顎枝にさまざまな応答パターン、発火頻度、発火時間および潜時を有する反射性放電が発現する。図8に3種類の応答パターンを持つ典型的な反射性放電の例を示し、表1に応答パターンから区分した3つのグループの運動ニューロンの数、最高発火頻度、最小潜時、刺激溶液を与えるのを止めてから10秒以上発火し続ける運動ニューロン数、その他を示す。なお、図8のAは相動型(P型)、Bは中間型(I型)、Cは緊張型(T型)の放電あるいは発火とよぶことにする。

図8Aに示すごとく、相動型(P型)放電の特徴は、発火時間が短く、刺激中に発火が終了してしまうことおよび発火がしばしば間欠的であり、潜時が長くかつ一定しないことである。また、しばしば間欠的に群発放電を生じることがあり、この間欠的群発放電は発達するとリズムカルな群発放電に変わるようにみえた。図8Aでは、2本の神経線維の放電が見られるが、どちらの発火も間欠的に2秒間程度しか持続していない。発火頻度は、高いものから低いものまでいろいろあって一定しないようにみえた(表1)。

中間型(I型)放電の特徴は、発火後、発火頻度が徐々に上昇し、また徐々に下降する富士山型の応答パターンを示すこと、発火頻度がほとんどの例で50 Hzを越えること、および発火が刺激溶液をかけ終わってから数秒持続することである。

緊張型(T型)放電の特徴は、発火頻度があまり上がらず、高原型の応答パターンを示すこと、順応溶液(1/2希釈リンガー溶液)に戻してから発火が長時間続くこと、潜時が短いこと、自発放電が見られることなどである。

表1は、24標本、44個の運動ニューロンから得られた結果をまとめたものである。半数以上(56.8%)が緊張型(T型)の運動単位で、相動型(P型)運動単位は6個(13.6%)、中間型(I型)運動単位は13個(29.5%)であった。しかし、例数が多くないので、この割合が真の運動単位の割合を示すかどうかは確かでない。

ところで、カエル顎筋運動ニューロンが large-nerve motor system と small-nerve motor system に分化しているかどうかの問題であるが、本研究の結果は、カエル顎筋運動ニューロンは厳密には分化しておらず、各運動ニューロンの性質は少しずつ連続的に異なっているという“Henneman's size principle”に従うようにみえた。すなわち、運動ニューロンは表1に示すように一応3つに区分できるものの、P型とI型のどちらに区分すべきか判然としないものや、I型とT型のどちらに区分すべきか判然としないものが見いだされたからである。例えば、図8Cに見られる2個の運動ニューロン活動のうち、大きい方のインパルスを発火する運動ニューロンの活動は、刺激溶液をかけ終わってから約5秒間も発火が続いていたのでI型運動ニューロンに区分したが、発火はかなり間欠的であり、また潜時も約2秒と長かったため、P型に近い性質のI型運動ニューロンといえる。また、I型運動ニューロンに区分した中に、刺激溶液をかけ終わってから丁度10秒間発火が続いていたものが1例あった。この運動ニューロンは、同じように、T型に近い性質のI型運動ニューロンといえる。

考 察

1. カエル顎筋の筋線維構成

ヒトを含む哺乳動物の骨格筋は基本的には3種類の筋線維から構成され、それぞれ役割も異なる

といわれる。すなわち、ミトコンドリアやミオグロビンが少ないため疲労し易く持続的収縮には不向きだが、反面、解糖系酵素やミオシン ATPアーゼ活性が強く素早く強い収縮をすることができる FF 型運動単位に属する筋線維 (FF 型筋線維) は、ジャンプやギャロップのごとき相動的な運動をつかさどるのに適しており、ミトコンドリアが密に筋線維全体に均一に分布していて疲労しにくい S 型運動単位に属する筋線維 (S 型筋線維) は、姿勢維持のごとき持続的収縮をするのに適しており、そして、ミトコンドリアが筋線維の周辺部に比較的多く分布し、ミオグロビンも豊富にあるが、ミオシン ATPアーゼ活性も比較的強い FR 型運動単位に属する筋線維 (FR 型筋線維) は、歩行のごとき持続的な運動を行なうのに適しているといわれている^{1,2,3,13)}。

これら 3 種類の筋線維は、酵素組織化学的に検出することができる。歴史的に見ると、コハク酸脱水素酵素 (SDH アーゼ) 活性の組織化学によって哺乳動物骨格筋の筋線維構成を調べた研究は、古く Wachstein & Meisel⁴¹⁾ に始まり、Nachmais & Padykula²⁵⁾ および Ogata³⁰⁾ はすでに 3 種類の筋線維が区別されることを報告している。その後、Guth & Samaha¹¹⁾ は、筋原線維性 ATP アーゼには 2 種類あり、酸 (pH 4.35) で失活するアルカリ安定性ミオシン ATP アーゼと、アルカリ (pH 10.4) で失活する酸安定性ミオシン ATP アーゼとがあることを見いだした。FF 型、FR 型および S 型筋線維のうち、前 2 者のミオシン ATP アーゼはアルカリ安定性であり、後者のミオシン ATP アーゼは酸安定性である。ミトコンドリアの標識酵素である SDH アーゼの活性は、FR 型および S 型筋線維で強く、FF 型筋線維で弱い²⁾。この見解は、生化学的知見とも一致しており、Peter et al.³¹⁾ は、モルモット骨格筋のアクチンミオシン ATP アーゼ活性および SDH アーゼ活性を生化学的に測定し、前者は FF 型 > FR 型 >> S 型、後者は FR 型 > S 型 >> FF 型であることを示している。

両生類の筋線維構成については、Lannergren & Smith²²⁾ が、脂質および酸化酵素 (NAD-diaphorase, コハク酸脱水素酵素など) の組織化学および単一筋線維の透光性、収縮特性および終板の形態などから、アフリカツメガエル腓腸骨筋が 2 種類

の拮縮性筋線維と 1 種類の緊張性筋線維からなると報告しているのが最初である。彼らによると、筋線維には脂質および酸化酵素を、多く含むもの、僅かしか含まないものおよび全く含まないもの 3 種類があり、そのうち脂質および酸化酵素を全く含まない筋線維は、電気刺激では 0.15 Kg/cm² の弱い収縮しか生じないが、アセチルコリン収縮では 4 Kg/cm² 以上の強い収縮を生じるので緊張性筋線維であり、前 2 者は拮縮性筋線維であると述べている。その後、Smith & Ovalle³⁴⁾ は、筋原線維性 ATP アーゼ活性と SDH アーゼ活性の組織化学を組合せて調べたところ、アフリカツメガエルの骨格筋は筋原線維性 ATP アーゼ活性の高い筋線維 3 種類と低い筋線維 2 種類に区分でき、緊張性筋線維は筋原線維性 ATP アーゼ活性が低いと述べている。Van der Laarse et al.²⁴⁾ は、アフリカツメガエルの腓腸骨筋の単一筋線維を用いて筋原線維性 ATP アーゼ活性、SDH アーゼ活性、筋線維の直径および短縮速度の関係を調べ、短縮速度のもっとも高い筋線維は筋原線維性 ATP アーゼ活性がもっとも高く SDH アーゼ活性が 2 番目に低い筋線維、短縮速度が 2 番目に高い筋線維は筋原線維性 ATP アーゼ活性も SDH アーゼ活性も 2 番目に高い筋線維、短縮速度が 3 番目に高い筋線維は筋原線維性 ATP アーゼ活性が 3 番目に高く、SDH アーゼ活性がもっとも高い筋線維、短縮速度が 4 番目に高い筋線維は筋原線維性 ATP アーゼ活性が 2 番目に低く SDH アーゼ活性が 3 番目に低い筋線維、短縮速度がもっとも低い筋線維は筋原線維性 ATP アーゼ活性も SDH アーゼ活性ももっとも低い筋線維であることを示した。この結果は、緊張性筋線維は、アフリカツメガエルでは、アルカリ安定性ミオシン ATP アーゼ活性および SDH アーゼ活性がもっとも低い筋線維であることを示す。

これと同様なアルカリ安定性ミオシン ATP アーゼ活性も SDH アーゼ活性ももっとも低い筋線維が緊張性筋線維であるという見解は、カエルについても述べられている。Engel & Irwin⁶⁾ は、カエルの腓腸骨筋、半腱様筋、腓腹筋および背長筋などの ATP アーゼ、ホスホリラーゼおよび酸化酵素の組織化学とカリウム収縮の関係を調べ、カエルでも 2 種類の拮縮性筋線維と 1 種類の緊張性筋線維に区分できるが、緊張性筋線維は筋原線

維性 ATP アーゼ活性も酸化酵素活性も低い筋線維が緊張性筋線維であると述べている。ただし、Rowlerson & Spurway³³⁾は、緊張性筋線維の筋原線維性 ATP アーゼ活性は酸の前処理で高い活性を示すと述べているので、緊張性筋線維の筋原線維性 ATP アーゼは酸安定性ミオシン ATP アーゼである可能性がある。

本研究で行なわれたカリウム痙縮および強縮の実験結果は、ウシガエル下顎下筋背側部の筋線維の大部分が緊張性筋線維であることを示していた。ところが、組織化学の結果は、下顎下筋背側部はアルカリ安定性ミオシン ATP アーゼ活性の低い SDH アーゼ活性の高い筋線維で占められていることがわかった。そこで、カエル顎筋では、アルカリ安定性ミオシン ATP アーゼ活性が低く SDH アーゼ活性が高い筋線維が緊張性筋線維であると考えられる。頤下筋および咬筋の実験結果も、同じくアルカリ安定性ミオシン ATP アーゼ活性が低く SDH アーゼ活性の高い筋線維が緊張性筋線維であることを示唆していた。これらの結果は、攣縮性筋線維と緊張性筋線維の組織化学的な違いがアルカリ安定性ミオシン ATP アーゼ活性の有無であると述べている Smith & Ovalle³⁴⁾の見解に一致する。従って、SDH アーゼ活性の有無は、一義的には攣縮性筋線維と緊張性筋線維の違いには関係していないように思われる。

本研究において、酸安定性ミオシン ATP アーゼ活性を示す筋線維は、アルカリ安定性ミオシン ATP アーゼ活性が低く SDH アーゼ活性が高い筋線維の一部に見られるに過ぎないことが示された。Rowlerson & Spurway³³⁾は、カエル緊張性筋線維の筋原線維性 ATP アーゼ活性が酸安定性ミオシン ATP アーゼであることを示唆しているが、哺乳動物では酸安定性ミオシン ATP アーゼ活性を示す筋線維は攣縮性 S 型筋線維である²⁾ので、本研究で見いだされたカエル顎筋の酸安定性ミオシン ATP アーゼ活性を示す筋線維が攣縮性筋線維であるか、緊張性筋線維であるかは不明である。

2. 運動ニューロン活動

Henneman et al.¹⁴⁾は、哺乳動物の運動ニューロンは互いに本質的な差異がなく、発火様式の違いはたんに運動ニューロン細胞体の大きさの違いだけによるという説を発表した。この説は、“Hen-

nemann's size principle”と呼ばれる。この説によると、運動ニューロンは小さいほど膜抵抗が高いため、小型の運動ニューロンほど大きなシナプス電位を発生し、動員閾値(recruitment threshold)が低く早目に発火し、発火は持続性となる。また、後過分極電位が大きくなるので発火頻度は小さくなる。一方、大型の運動ニューロンはこれと反対に膜抵抗が低いため、遅めに発火し、発火は相動的になり、発火頻度は高くなる。従って、素速い運動を行なうときは、大型の運動ニューロンが高頻度の神経インパルスを相動性収縮をする筋線維に短時間送り、筋緊張を維持する場合は、小型の運動ニューロンが低頻度の神経インパルスを弱い緊張性収縮を行う筋線維に長時間送る。運動ニューロンの大きさは大きいものから小さいものまで連続的に存在するので、さまざまな強さ、持続時間を持つ運動や筋緊張が可能となるというのである。ただし、この説はネコの後肢の脊髄反射の実験から得られたもので、単シナプス反射である伸張反射ではほぼ完全に当てはまるが、皮膚受容器から入力を受ける多シナプス反射や上位中枢からの下降性入力を受ける反射および随意運動では10%程度の運動ニューロンが当てはまらないといわれる^{1,36,40)}。

本研究の下顎下筋背側部を用いた実験で、緊張性筋線維の収縮は数 Hz の電気刺激で融合し、刺激頻度を増してもほとんど収縮力が増さないことが見いだされた。従って、緊張性筋線維を収縮させる発火頻度は20-30 Hz 程度で十分と考えられる。しかし、表1に示したごとく、反射性放電の中には100 Hz に及ぶ高い発火頻度のものが多数見られた。このような高い発火頻度の運動ニューロンは、攣縮性筋線維を支配するものと考えられる。従って、カエルの運動ニューロンが、large-nerve motor system と small-nerve motor system に属するものに分化しており、前者は相動的運動に関与し、後者は筋緊張に関与するといわれている説^{18,19,37)}は、緊張性顎反射に両者が関与するという本研究結果と矛盾することになる。

本研究では、表1に示したごとく、カエル顎筋運動ニューロンは相動型(P型)、中間型(I型)および緊張型(T型)の3つに区分された。また、この区分も厳密なものではなく、各運動ニューロンの性質は少しずつ連続的に異なるように見え

た。なぜならば、P型とI型およびI型とT型の間にもどちらに区分すべきか判然としないものが見いだされたからである。このことは、カエル運動ニューロンが従来いわれていたように large-nerve motor system と small-nerve motor system の2つに区分されるものではなく、哺乳動物と同じように“Henneman's size principle”に従い、各運動ニューロンの性質が少しずつ連続的に異なっていることを示唆する。このように、カエルの運動ニューロンも、ヒトや哺乳動物の運動ニューロンと同様に性質が連続的に異なっていて厳密に区分されるものではないと仮定すると、緊張性反射である鼻孔閉鎖反射で相動性収縮が生じることが理解できる。すなわち、運動ニューロンに対する前運動ニューロン(premotoneuron)からのシナプス性入力小さいときは、閾値の低い緊張型運動ニューロンだけが発火するので反射は緊張性となる。ところが、シナプス性入力大きいときは、閾値の高い中間型および相動型運動ニューロンも発火するようになり、反射は緊張性収縮に相動性収縮が加重したものとなる。本研究では、感覚刺激として舌全体に水をかけたが、通常の状態では生活しているカエルでは、このような強い刺激を受けることはほとんど無く、従って、相動性収縮を伴った鼻孔閉鎖反射が起こることもほとんど無いと考えられる。

ヒトや哺乳動物では、姿勢反射の受容器である筋紡錘は脳幹網様体からの γ ニューロン支配を受けているので、精神的緊張の程度によっても運動ニューロンへのシナプス性入力の大きさが変化すると考えられている^{1,2)}。つまり、精神的緊張の低い時は運動ニューロンへのシナプス性入力は小さいので、閾値の低い少数の小型の運動ニューロンだけが発火し、S型筋線維のみが収縮して緊張性姿勢反射や下顎安静位が維持されることになる。しかし、精神的緊張が高まると運動ニューロンへのシナプス性入力が増し、大型の運動ニューロンも発火するようになり、S型筋線維のみでなく、FR型筋線維も、場合によってはFF型筋線維も収縮するようになると考えられる。このように考えると、下顎安静位と強い精神的緊張の際の噛みしめ、例えば、重量挙げや野球でバットを振る際の強い噛みしめとは厳密に区分できるものではなく、連続的な現象とみなすことが出来る。

本研究では、P型運動ニューロンの最高発火頻度の平均がI型運動ニューロンの最高発火頻度の平均より低かった(表1)。また、T型およびほとんどのI型運動ニューロンの発火が規則正しく周期的に発火するのに対し、P型運動ニューロンの発火が間欠的であった。これらは、一見P型運動ニューロンの発火が“size principle”に従っていないように見える。しかし、哺乳動物でも、P型運動ニューロンは閾値が高いため定期的に高頻度で発火することが少なく、しばしば間欠的発火を生じるといわれている⁸⁾ので、これらの点は“Henneman's size principle”と矛盾しない。しかし、最小潜時がT型運動ニューロンでは0.2-0.6秒間とはほぼ一定であったのに対し、P型およびI型運動ニューロンの一部では2秒近い潜時があったことは、比較的単純な反射回路のほか、P型およびI型運動ニューロンの一部だけが関与する別の反射回路、あるいは随意運動による上位中枢からの下降性入力のある可能性を示唆する。

結 論

緊張性顎反射に関与する運動単位の種類を明らかにするため、カエル顎筋の組織化学的性質および収縮特性ならびに鼻孔閉鎖反射運動中における反射性放電の性質を調べた。

1. 舌水受容器の興奮によって発現する鼻孔閉鎖反射運動を顎骨の動きで観察したところ、反射運動は基本的に緊張性収縮であることが確かめられた。しかし、相動性収縮を伴う例が少なからず見られた。

2. 筋原線維性ATPアーゼ活性(アルカリ安定性および酸安定性ミオシンATPアーゼ活性)およびコハク酸脱水素酵素活性(SDHアーゼ活性)の組織化学を行なったところ、鼻孔閉鎖運動に関与する顎筋(大咬筋、小咬筋、下顎下筋、頤下筋および翼突筋)は、アルカリ安定性ミオシンATPアーゼ活性が高くSDHアーゼ活性の低い筋線維群と、アルカリ安定性ミオシンATPアーゼ活性が低くSDHアーゼ活性の高い筋線維群から構成されていることがわかった。酸安定性ミオシンATPアーゼ活性を示す筋線維は翼突筋にはかなり多く存在したが、大咬筋、小咬筋および頤下筋には僅かに存在するにすぎず、下顎下筋には存在しなかった。また、筋原線維性ATPアーゼ活

性もSDHアーゼ活性も低い緊張性筋線維は存在しないようにみえた。

3. アルカリ安定性ミオシンATPアーゼ活性が低くSDHアーゼ活性の高い筋線維が緊張性筋線維であることを確かめるため、摘出した筋肉条片を用いてカリウム痙縮を行なったところ、アルカリ安定性ミオシンATPアーゼ活性が高くSDHアーゼ活性の低い筋線維からなる筋条片の収縮は1分間程度しか持続しないのに対し、アルカリ安定性ミオシンATPアーゼ活性が低くSDHアーゼ活性の高い筋線維からなる筋条片の収縮は10分間以上持続した。また、摘出した下顎下筋の条片を用いて、直接的電気刺激による収縮曲線を描かせたところ、アルカリ安定性ミオシンATPアーゼ活性が低くSDHアーゼ活性の高い筋線維の含まれている背側部は、時間経過が長く収縮力の弱い典型的な緊張性筋線維の収縮を示した。

4. 鼻孔閉鎖反射運動に関与する運動ニューロンのタイプを明らかにするため、反射性放電の発火頻度、潜時、発火時間などを調べたところ、緊張型(P型)運動ニューロンだけでなく、相動型(P型)および中間型(I型)運動ニューロンも反射運動に関与することがわかった。しかし、運動ニューロンには相動型と緊張型の間に中間型が、また相動型と中間型および緊張型と中間型の間にも明確な区分ができないものが存在した。このことはカエルの運動ニューロンも哺乳動物の場合と同じく“Henneman's size principle”に従うことを示唆する。

謝 辞

稿を終るに臨み、終始御指導頂きました松本歯科大学口腔生理学講座 野村浩道教授に深謝致します。また、御懇篤なる御校閲を賜った東京歯科大学生理学講座 坂田三弥教授に深甚なる感謝の意を捧げます。さらに本研究に当り、クリオスタットの借用を快くお認め頂いた松本歯科大学歯科薬理学講座 前橋 浩教授に深謝致します。

文 献

- 1) Brooks, V. B. (1986) *The Neural Basis of Motor Control*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- 2) Burke, R. E. (1986) *Motor units: anatomy, physiology, and functional organization*. Handbook

of Physiology, Motor Control Sect. 1 Vol. 2 345—422.

- 3) Burke, R. E., Levine, D. N., Tsairis, P. and Zajac, F. E. III (1973) Physiological types and histochemical profiles in motor units of the cat gastrocnemius. *J. Physiol.* **234**: 723—748.
- 4) Casella, C. and Rapuzzi, G. (1957) Azione dell'acqua, delCaCl₂ e del NaCl sui ricettori lingualinella rana. *Arch. Sci. Biol.* **41**: 191—203.
- 5) Elul, R., Miledi, R. and Stefani, E. (1970) Neural control of contracture in slow muscle fibres of the frog. *Acta Physiol. Latinoam.* **20**: 194—226.
- 6) Engel, W. K. and Richard, L. I. (1967) A histochemical-physiological correlation of frog skeletal muscle fibers. *Am. J. Physiol.* **213**: 511—518.
- 7) Eriksson, P. -O. (1982) Muscle-fibre composition of the human mandibular locomotor system. Enzyme-histochemical and morphological characteristics of functionally different parts. *Swed. Dent. J. Suppl.* **12**:1—44.
- 8) Freund, H. (1983) Motor units and muscle activity in voluntary motor control. *Physiol. Rev.* **63**: 387—436.
- 9) Goldberg, L. J. and Derfler, B. (1977) Relationship among recruitment order, spike amplitude, and twitch tension of single motor units in human masseter muscle. *J. Neurophysiol.* **40**: 879—890.
- 10) Griffin, C. J. and Malor, R. (1974) An analysis of mandibular movement. *Front. Oral Physiol.* **1**: 159—198.
- 11) Guth, L. and Samaha, F. J. (1969) Qualitative differences between actomyosin ATPase of slow and fast mammalian muscle. *Experimental Neurol.* **25**: 138—152.
- 12) Guth, L. and Samaha, F. J. (1970) Procedure for the histochemical demonstration of actomyosin ATPase. *Experimental Neurol.* **28**: 365—367.
- 13) Henneman, E. (1968) Peripheral mechanisms involved in the control of muscle. *Medical Physiol.* **2**: 1697—1716.
- 14) Henneman, E., Somjen, G. and Carpenter, D. O. (1965) Functional significance of cell size in spinal motoneurons. *J. Neurophysiol.* **28**: 560—580.
- 15) Hink, P. (1981) What is muscle tone? *Physiol. bohemoslov.* **30**: 389—395.
- 16) DeJongh, H. J. and Gans, C. (1969) On the mechanism of respiration in the bullfrog, *Rana catesbeiana*: A reassessment. *J. Morphol.* **127**: 259—290.

- 17) Koketsu, K. and Kimura, K. (1953) Effect of some salt-ions upon chemoreceptors in the mucous membrane of a frog's palate. *Kyushu Mem. Med. Scis.* **3** : 233—241.
- 18) Kuffler, S. W. and Gerard, R. W. (1947) The small-nerve motorsystem to skeletal muscle. *J. Neurophysiol.* **10** : 383-394.
- 19) Kuffler, S. W., Laporte, Y. and Ransmeier, R. E. (1947) The function of the frog's small nerve motor system. *J. Neuro-physiol.* **10** : 395—408.
- 20) Kuffler, S. W. and Vaughan Williams, E. M. (1953) Properties of the 'slow' skeletal muscle fibres of the frog. *J. Physiol.* **121** : 318—340.
- 21) Kuffler, S. W. and Vaughan Williams, E. M. (1953) Small-nerve junctional potentials. The distribution of small motor nerves to frog skeletal muscle, and the membrane characteristics of the fibres they innervate. *J. Physiol.* **121** : 289—317.
- 22) Lannergren, J. and Smith, R. S. (1966) Types of muscle fibres in toad skeletal muscle. *Acta. Physiol. Scand.* **68** : 263—274.
- 23) Latif, A. (1957) An electromyographic study of the temporal muscle in normal persons during selected positions and movements of the mandible. *Amer. J. Orthod.* **43** : 577—591.
- 24) Van Der Laarse, W. J., Diegenbach, P. C. and Hemminga, M. A. (1986) Calcium-stimulated myofibrillar ATPase activity correlates with shortening velocity of muscle fibres in *Xenopus laevis*. *Histochem. J.* **18** : 487—496.
- 25) Nachlas, M. M., Tsuo, K-C, De Souza, E., Cheng, C-S and Seligman, A. M. (1957) Cytochemical demonstration of succinic dehydrogenase by the use of a new p-nitrophenyl substituted ditetrazole. *J. Histochem. Cytochem.* **5** : 420—436.
- 26) Nachmias, V. T. and Padykula, H. A. (1958) A histochemical study of normal and denervated red and white muscles of the rat. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* **4** : 47—59.
- 27) Nomura, H. and Kumai, T. (1981) Reflex discharge evoked by water stimulation on the frog tongue. *Brain Res.* **221** : 198—201.
- 28) Nomura, H. and Kumai, T. (1984) Jaw-closing reflex elicited by water stimulation of oral mucosa in the frog. *Jpn. J. Oral. Biol.* **26** : 259—261.
- 29) Nomura, H. and Sakada, S. (1965) On the "Water response" of frog's tongue. *Jpn. J. Physiol.* **15** : 433—443.
- 30) Ogata, T. (1958) A histochemical study of the red and white muscle fibers. Part I Activity of the succinoxidase system in muscle fibers. *Acta. Med. Okayama.* **12** : 216—227.
- 31) Peter, J. B., Barnard, R. J., Edgerton, V. R., Gillespie, C. A. and Stempel, K. E. (1972) Metabolic profiles of three fiber types of skeletal muscle in guinea pigs and rabbits. *Biochemistry*, **11** : 2627—2633.
- 32) Ringqvist, M. (1973) Fiber sizes of human masseter muscle in relation to bite force. *J. Neurol. Sci.* **19** : 297—305.
- 33) Rowlerson, A. and Spurway, N. C. (1985) How many fibre types in amphibian limb muscles? A comparison of *Rana* and *Xenopus*. *J. Physiol.* **358** : 78P.
- 34) Smith, R. S. and Ovalle, W. K. (1973) Varieties of fast and slow extrafusal muscle fibres in amphibian hind limb muscles. *J. Anat.* **116** : 1—24.
- 35) Soames, R. W. and Atha, J. (1981) The roles of the anti-gravity musculature during quiet standing in man. *Eur. J. Appl. Physiol.* **47** : 159—167.
- 36) Somjen, G., Carpenter, D. O. and Henneman, E. (1965) Responses of motoneurons of different sizes to graded stimulation of supraspinal centers of the brain. *J. Neurophysiol.* **28** : 958—965.
- 37) Tasaki, I. and Mizutani, K. (1943) Comparative studies on the activities of the muscle evoked by two kinds of motor nerve fibres. Part I Myographic studies. *Jpn. J. Med. Sc.* **5** : 238—244.
- 38) Tuttle, W. W. and Schottelius, B. A. (1969) *Textbook of Physiology*, Mosby, Saint Louis.
- 39) Vignon, C., Pellissier, J. F. and Serratrice, G. (1980) Further histochemical studies on masticatory muscles. *J. Neurol. Sci.* **45** : 157—176.
- 40) Walmsley, B., Hodgson, J. A. and Burke, R. E. (1978) Force produced by medial gastrocnemius and soleus muscles during locomotion in freely moving cats. *J. Neurophysiol.* **41** : 1203—1216.
- 41) Wachstein, M. and Meisel, E. (1955) The distribution of histochemically demonstrable succinic dehydrogenase and of mitochondria in tongue and skeletal muscles. *J. Biophysic. and Biochem. Cytol.* **1** : 483—489.
- 42) Yemm, R. (1975) The role tissue elasticity in the control of mandibular resting posture. *Mastication*, Anderson, D. J. and Matthews, B. ed., John Wright, Bristol.
- 43) Zotterman, Y. (1949) The response of the frog's taste fibers to the application of pure water. *Acta. Physiol. Scand.* **18** : 181—189.