

[原著]

一次元潜時等電位図による筋活動電位の 伝導速度の測定と筋線維伝導速度分布

草 間 貞*

(昭和61年8月12日受付)

要 旨

単一の筋について、活動電位の伝導速度 (CV) あるいは伝導の終止点から筋線維を分類し、その筋内分布を調べた。蛙縫工筋を摘出し、ガラス管微小電極を用いて単一筋線維を電気刺激した。筋の長軸に沿って 2 mm 間隔に 16 本配置された細胞外記録電極より活動電位を導出した。個々の電極より得られる電位変化から一次元潜時等電位図 (UDLT) を描き、活動電位の伝導の様態を記録した。UDLT は横座標が記録電極の位置、縦座標が刺激からの潜時を示す電位分布図である。従って、活動電位の伝導の様態は等電位の斜線として表わされ、その傾斜が CV を意味する。測定例の約半数 (83/176) で、CV は腱に近づくにつれて減少した。このように末梢側で CV が低下する線維は、筋の中央部に多く存在し、両側部では少なかった。伝導の終止点より、筋成分から腱へ移行する点を調べた結果、筋成分の短い線維は両側部に多く、特に内側部に多数存在した。一定速度で伝導している部分の CV をもとに、各筋線維の筋内速度分布を調べた。筋の両側部および表層部で CV は速く、中央部および深部で遅かった。このように単一の筋でも部位により CV が異なることの意義は、個々の線維の神経支配との関連で議論されねばならないが、生理的な収縮に、構成筋線維の種々な収縮様式が複雑に関与していることを示しているものと思われた。遅筋は深層に位置するという、哺乳類で一般的に認められる傾向と類似の現象が、両棲類の表層に在る単一の筋を構成する線維の CV においても確認された。

Key words: 一次元潜時等電位図, 縫工筋, 筋線維, 活動電位伝導パターン

略語一覧: CV: conduction velocity of action potential, UDLT: unidimensional latency topography

ま え が き

筋を構成する筋線維の筋内分布の特徴について、形態学的な研究は非常に多いが、機能的には筋線維の電気的特性^{1,2)}、あるいは収縮様式^{3,4)}などから研究されているにすぎない。活動電位の伝導様式から構成線維の筋内分布を見たものは見当たらない。本研究では蛙縫工筋を用い、単一筋線維を伝導する活動電位を、最近開発された一次元潜時等電位図 (unidimensional latency topogra-

phy, UDLT) に記録し、伝導の様子を仔細に調べた。伝導速度 (CV) は筋線維全長にわたり一定とは限らず、末梢側で低下するものが存在する。そこで、一定速度で伝導している部分の CV、伝導の終止点および CV の変化に関して、構成線維の筋内分布を求めた。

実験方法

冬期 (12月~3月) の雄の食用蛙 (*Rana catesbiana*) を 17°C の環境の下で数日間飼育したのち、縫工筋 (sar-

* 千葉大学医学部第一生理学教室, * 現在 日本大学理工学部薬学科薬物学教室

Tadashi KUSAMA: Conduction Velocity of Muscle Action Potential Measured by Unidimensional Latency Topography and Distribution of Muscle Fibers Viewed from the Conduction Velocity. Department of Physiology, School of Medicine, Chiba University, Chiba 280. *Department of Pharmacology, College of Science and Technology, Nihon University, Tokyo 101.
Received for publication, August 12, 1986.

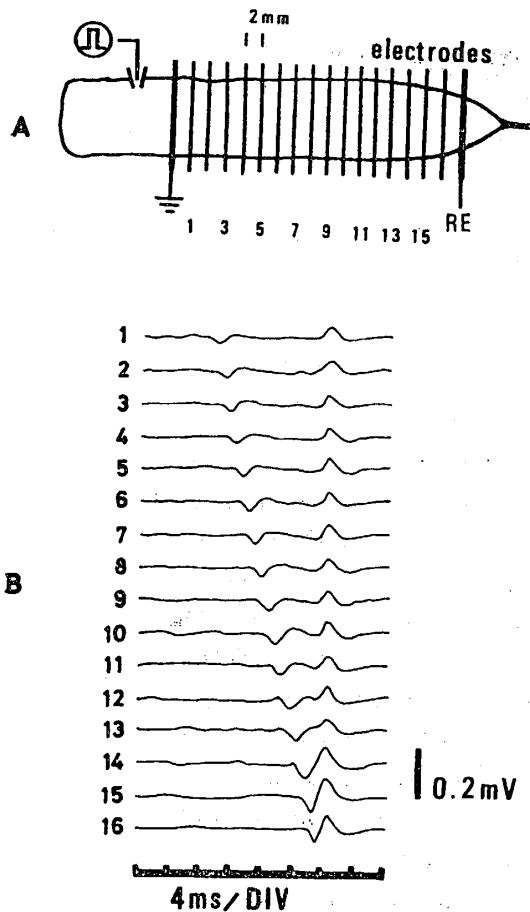


図 1. 実験方法の概略

- A : 16本の記録電極の配置と単一筋線維刺激のためのガラス管微小電極の位置との関係。
 B : 各電極から記録された活動電位。左端の数字は電極番号を示し、Aのそれらと対応する。

torius muscle) を摘出し、実験に供した。筋の収縮による記録電極の位置のずれや、微小電極の破損を防ぐため Ringer 液に興奮-収縮連関を抑える dantrolen Na^{50} (山之内製薬) を飽和させ、そこに筋を約20分間浸漬させた。そののち正常 Ringer 液 (114.9mM NaCl, 2.5 mM KCl, 1.8mM CaCl_2 , 5.1mM NaHCO_3) と交換した。筋は摘出静置すると若干短縮するので、生体位長に戻した (静置筋を平均1.15倍に伸張した) 状態で 20°C の液槽内に固定した。ガラス管微小電極の刺入を容易にするため、筋膜の薄い深部底面を上側とした。

電位を記録する場合は、一時 Ringer 液を除き、記録電極間の電氣的漏洩を防いだ。単一筋線維に刺入されたガラス管微小電極 (2Mクエン酸カリウム充填、抵抗約 $10\text{M}\Omega$) より、持続10msの矩形波電流を与え、単一筋線維を刺激した。筋の縦方向に2mm間隔で12あるいは16本の銀線を配置し、記録電極とした。刺激電極と記録電極の間を接地し、刺激電極より最も遠位にある電極を

基準電極 (RE) とした (図1A)。単一筋線維に発生した活動電位を16本の電極より記録したものが図1Bである。一つの電極から極性の異なる二つの活動電位が導出されている。最初に現われた活動電位の潜時は、記録電極が遠位に行くに従い長い。これは活動電位が筋線維を伝導してきたことを示す。極性が逆で、二番目に現われた活動電位は各電極について潜時が同じであることから基準電極で記録されたことを示す。これらの電位変化を microcomputer (Signal Processor 7T08, 三栄社製) に入力し、電極間電位をサンプリング定理に従って補間計算した。これにより筋線維上の電位分布を連続して求めることができた。

導出された活動電位の振幅は、個々の線維で若干異なるので、peak to peak 電圧を11等分し、電位レベルを色分け表示した (1色は $5\sim 15\mu\text{V}$ に相当した)。ゼロレベルを黄色とし、陰性電位を赤系統、陽性電位を青系統で、それぞれ電位が大なるほど濃い色調でカラーオシロスコープに表示させ、それを写真撮影した (図2A)。横目盛は並べられた記録電極の位置を示す。右方ほど刺激点より遠位であることを示す。これが筋線維上のいわゆる一次元の等電位図である。これをオシロスコープの縦方向に走査した。図2Aの垂直軸の一目盛が1msで、下方ほど刺激からの潜時が長い。得られた図が一次元潜時等電位図 (unidimensional latency-topography, UDLT) である。印刷の都合でカラー写真をモノクロで写したため、活動電位のピーク値の赤色は濃い黒色で示されている。図2の矢印に沿って斜めに走る黒い線が、活動電位が筋線維を末梢へと伝導して行く様子を示している。この黒い斜線のすぐ下に平行して薄い色の線が見られるが、これは活動電位が二相性であるために生じたもので、実際は薄い青色で表示されている。黒い斜線の傾斜が CV を意味する。傾斜が途中で変化することがあるが、これは筋線維上を伝導している活動電位の伝導速度が変化したことを意味する。

次に運動神経刺激による筋の UDLT を求めた。可能な限り筋支配の神経幹を細分し、単一神経線維の刺激となるよう細分された神経束を持続0.1ms、最小刺激強度の矩形波電流で刺激し、UDLTを得た。

次に縫筋を構成する筋線維の CV の分布を以下の方法で描いた。微小電極を深部底面側より筋に刺入した。最外層の筋線維は摘出の際に損傷を受けている可能性があるため、深部底面より2層目の筋線維から順次刺激し解析を行った。UDLTで得られた斜線は必ずしも直線ではなかった。一般に、末梢に近づくにつれて CV が低下する傾向が強かった。そのような場合、筋中

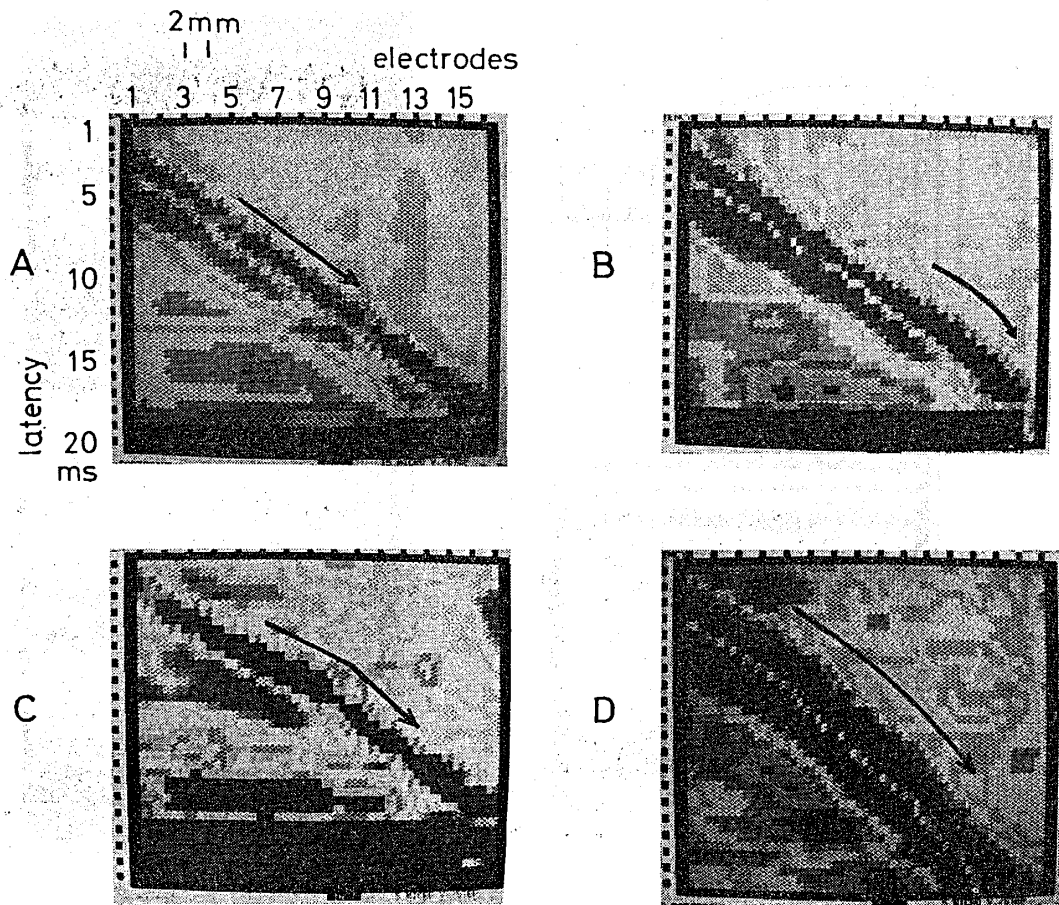


図 2. 一次元潜時等電位図

横軸は電極の配置. 数字は電極番号. 濃淡は活動電位の振幅を示す. 縦軸は潜時. AからDに示す4種の一次元潜時等電位図が得られた. 詳しくは本文参照.

中央部の直線部分の傾斜をもって, その筋線維の CV とした. 2層目の筋線維について, 筋を横断して CV の測定をくり返した. 本研究では第2層のみならず, 各層の筋線維についても同様の方法で CV を求め, CV の横断面分布図を作製した.

記録電極を筋の末梢側に平行移動させたとき得られた UDLT は, 斜線が途中から横軸と平行な水平線を示すことがあった. これは筋成分の終末まで伝導して来た活動電位が, 腱の部分で電気緊張的に波及したことを示すと思われる. すなわち, 斜線が水平となった位置がその筋線維における筋成分の終末点を示すと考えられる. この終末点を2層目の筋線維について求め, 合わせて伝導途中の CV の変化の大きさをも考慮に入れた2層目筋線維 CV の平面分布図を描いた.

成 績

1. 単一筋線維の一次元潜時等電位図

a. 単一筋線維の CV

測定した筋線維 (176例) の約半数 (93例) で, UD-

LT に描かれた斜線はほぼ直線性を示し, 活動電位は一定の速度で伝導していた (図2A). 残りの半数 (83例) においては, 図2Bのように斜線が末梢側で次第に彎曲するもの (37例), 図2Cのように途中から角度が変わるもの (18例), あるいは図2Dのように全体にわたり一様に彎曲するもの (28例) などが見られた. 次に記録電極を図3Aのように平行移動させ, 筋線維から腱への移行部を中心に活動電位を記録した. 図3Bのように, 斜線は途中から水平となる. これは, より末梢側に在る電極で, 同一潜時の電位を記録したことを意味する. すなわち筋線維末端まで伝導してきた活動電位が, それより先電気緊張的に波及したためと考えられる. 図3Bで斜線が水平線へ移行する点とその線維における筋成分の終末点を示し, 水平部分は腱に相当していると考えられた. 腱への移行部近くで斜線が彎曲する (図3C, D) ものは8例中3例であった. これまでの刺激は, 筋の起始点側であったが, 図4Aでは末梢側すなわち筋線維の終末点近くに刺激電極を刺入した. その結果これまでとは逆に, 斜線が下方に凸となり, 傾斜は次第にゆるやか

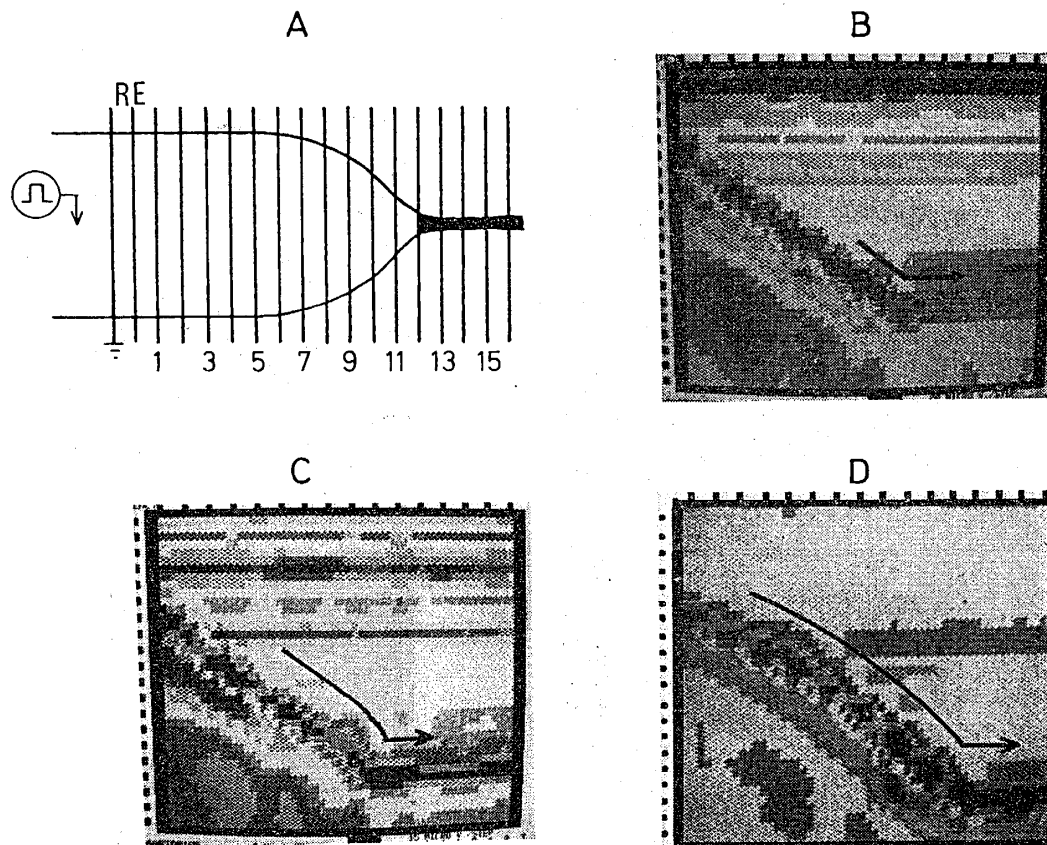


図 3. 腓付近からの導出による一次元潜時等電位図

A: 筋と記録電極との位置関係. BからDに示す3種の一次元潜時等電位図が得られた. 詳しくは本文参照。

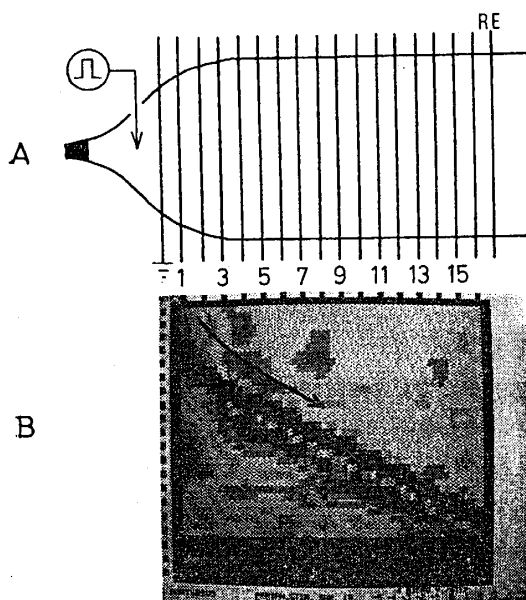


図 4. 末梢部位の刺激による一次元潜時等電位図

A: 筋と記録電極との位置関係。

B: 得られた一次元潜時等電位図. 伝導速度は次第に増加している。

となる (図 4 B)。これは筋の附着点近くで伝導は遅いが、次第に速くなり、その後一定速度で伝導していることを示す。一定速度を示したところでの CV は起始点近くを刺激したときの CV と等しかった。

b. 両側性伝導

i. 筋線維の中央部を刺激

図 5 Aのように、記録電極の間に筋線維を刺激すると UDLT に刺激点を頂点とした山形の斜線が描かれ、活動電位が両側性に伝導している様子が示される (図 5 B)。斜線の傾斜は左右等しかった。

ii. 運動神経線維を刺激

実験方法で記述したように、縫工筋を支配する単一運動神経線維を刺激した (図 5 C)。図 5 Dにその UDLT を示すが、筋線維の中央部刺激の場合と同様な山形の斜線が得られた。山の頂上はある幅を持っており、ここより活動電位が両側性に伝導しているので、この部分は終板の位置を示すと考えられた。活動電位は終板より両側性に同一速度で筋線維を伝導していた。図 5 Dにみられるいくつかの山形は、傾斜が全て等しいことより、同一運動単位に属する筋線維は CV がほぼ等しいことを示

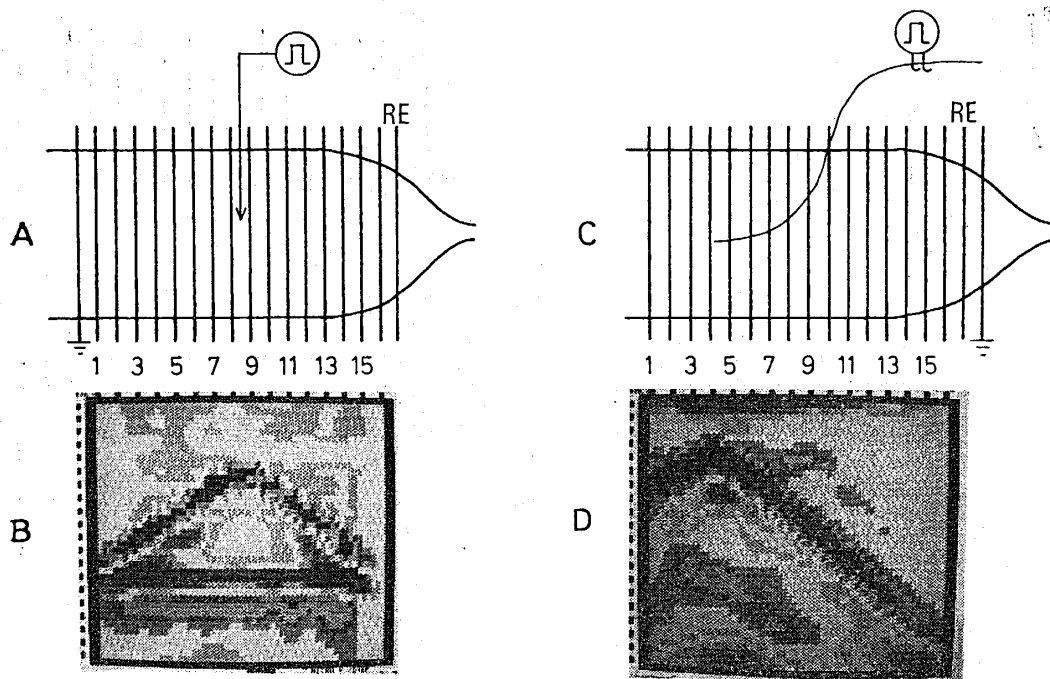


図 5. 両側性伝導を示す一次元潜時等電位図
A, B: 筋中央部刺激. C, D: 神経刺激。

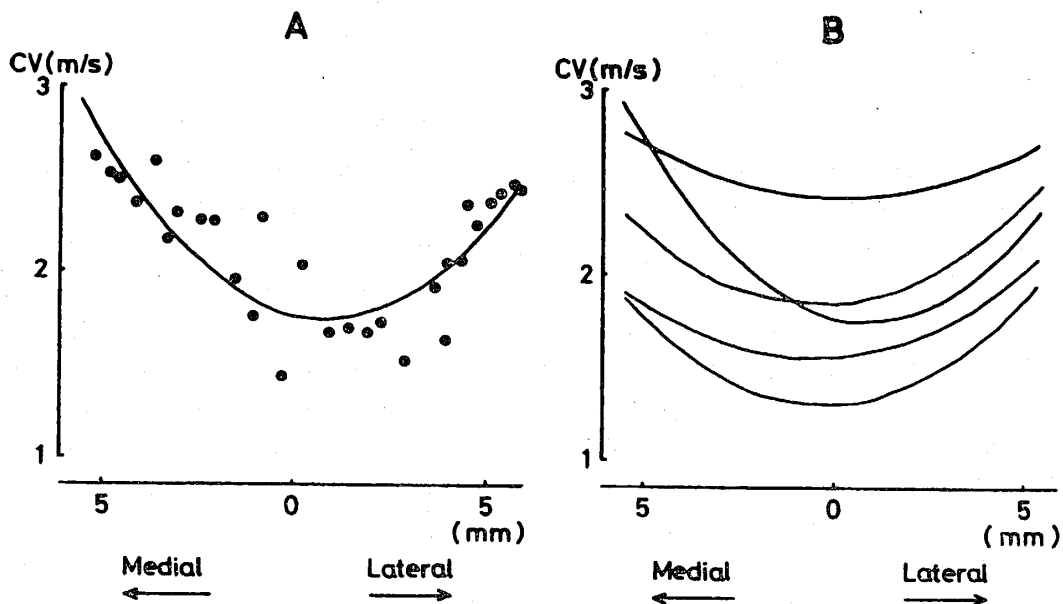


図 6. 筋線維 CV の水平面分布
A: 底面より 2 層目に位置する筋線維の CV。横軸は筋線維の存在位置を筋の水平方向に mm で表示し、縦軸は CV を m/s で示す。
B: 5 例の実測値の最小二乗法による曲線表示。

していると考えられた。

2. 筋線維 CV の横断面分布

筋の深部底面より第 2 層目の筋線維について、UDL-T を描き CV を測定した。図 6 A の横軸は、筋の中央をゼロとして内外両側方向への水平位置を、また縦軸はその線維の CV を示す。実測値（黒点）を満足させる二

次曲線を最小二乗法で求めた。筋の中央部にある線維の CV は小さく、両側部ほど大きい。5 例について同様の曲線を求めたが、全て中央付近を最低とする下方凸状の分布パターンを示した（図 6 B）。同様の検討を、2 層目のみならず各層について行なった。図 7 A の各線に付した数字は深部底面よりの層番号を示す。2 層目より表層

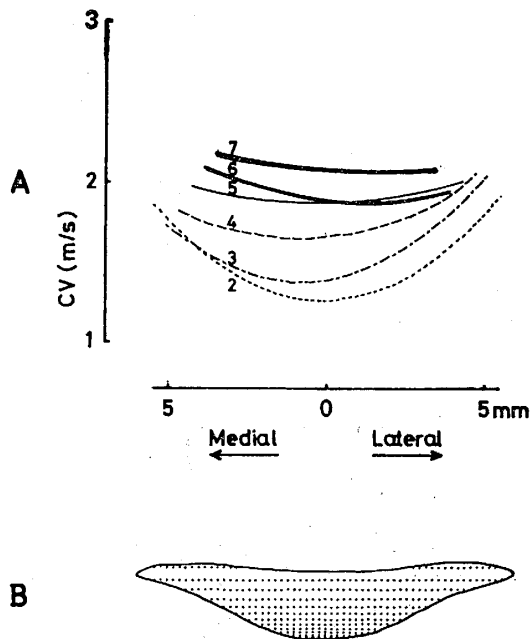


図 7. 筋線維 CV の横断面分布

A: 表示法は図 6 B に同じ。線上の数字は深部底面より何層目の線維であるかを示す。深部にある線維ほど CV は遅く、両側部と中央部との差違が大である。

B: 縫工筋の横断面。下に凸の側が深部底面を示す。A での結果をこの断面にあてはめて構成線維の伝導速度分布を示した。伝導速度が遅いほど点の密度は高い。

に向かって、点線・1点破線・破線・細い実線・実線・太い実線の順で CV の分布を示した。いずれも下方に凸形の曲線となり、両側部が中央部より CV が大きかった。但し 2 層から 7 層へと、外表面に近い層ほど中央部と両側部との CV の差は減少する傾向が見られた。また外表面に近い層ほど CV の絶対値が大きい傾向も見られた。これらの事実を縫工筋の横断面の形態に符合させて、CV の分布図を描いた (図 7 B)。CV が大なるほど黒点の密度を低く表示した。それによると、CV は主に筋線維の存在する深さによって規定されており、表層で速く深層で遅かった。また深部へ行くほど CV の深さによる変化も大きかった。

3. 活動電位伝導の終止点

図 3 で示したように、筋の末梢を中心に記録電極を配置し UDLT を描くと、斜線が途中から水平となる。この移行点は、筋線維が腱に移行したところで、活動電位の伝導の終止点を意味すると考えられる。図 8 A は終止点を求めるための電極配置で、基準電極 (RE) が筋の終末端に来るように配置した。深部底面より 2 層目の線維について、伝導の終止点の水平面分布を求めた (図 8 B)。活動電位は筋の肉眼的終末端まで伝導していると

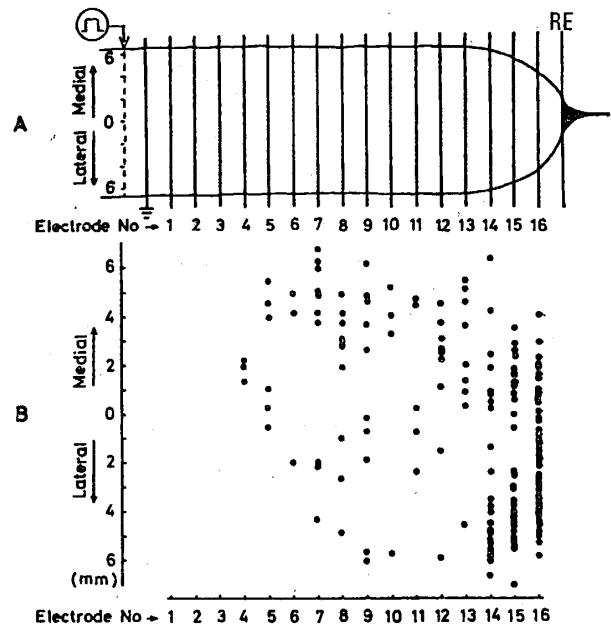


図 8. 活動電位伝導の終止点

A: 電極の配置。基準電極が筋—腱境界部に乗るように配置する。

B: 横軸は A に対応させた電極の位置を示す。縦軸は深部底面より 2 層目の線維の水平位置を示す。黒丸は誘発された活動電位を最後に導出した電極の位置を示す。

は限らず、途中で終るものがかなり多く存在した。そのような伝導範囲の短い線維は筋の内側に多かった。

4. CV の遅延度分布

図 2 B ~ D に見られるように、UDLT 上の斜線が彎曲し、末梢へ行くほど CV が低下する例がかなり存在した。そこで、CV の遅延度を表わすために起始点近くの直線部分を延長し、実際の斜線とのずれを比較した。終止点での時間差が 1 ms 以内なら CV はほぼ一定とみなし白カラムで、2 ms 以内の場合は CV はやや低下するとして点カラムで、2 ms を越える場合は大きく低下するとして黒カラムで遅延度を表示した (図 9)。図では筋の水平位置を 1 mm ごとに区切り (横軸)、その中に含まれる 2 層目の線維について CV の遅延度を上記基準で分類し、その存在パーセント (縦軸) を求めた。CV が殆んど変化しない筋線維は両側部に多く、遅延度の高い線維は中央部に多かった。

以上の結果をもとに、深部底面より 2 層目の線維について、CV の水平面分布図を描いた (図 10)。横断面分布図 (図 7 B) の場合と同様に CV が速いほど黒点の密度を低く表示した。CV は筋体部ではあまり変化しないが、末梢部で低下するものが有り、特に中央部を走行する筋線維にそのような傾向が強かった。また両側部を走行する筋線維は中央部に比べて筋成分が短かく、活動電

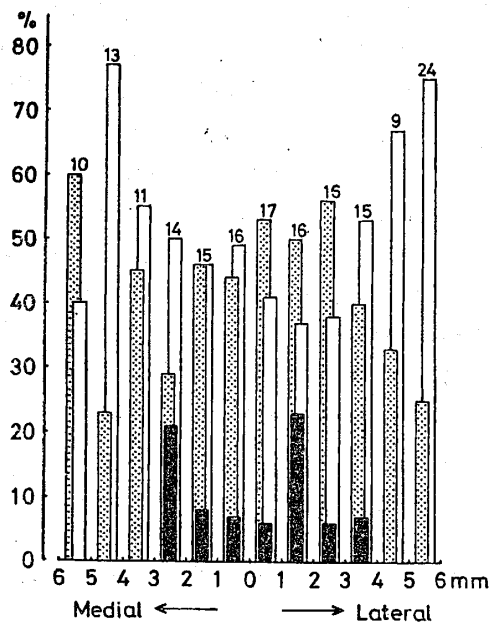


図 9. 伝導の遅延度分布

UDLT に示された斜線について、その彎曲の強から伝導の遅延度を3群に大別した。白カラム：斜線が殆ど直線であるもの。点カラム：若干彎曲するもの。黒カラム：顕著に彎曲し、伝導が著しく遅延しているもの。(分類の基準は本文参照)。横軸は線維の存在部位。数字は各部位での測定例数。縦軸は各部位ごとの存在率を示す。顕著に彎曲する線維は中央部にみられ、彎曲しない線維は両側部に多い。

位の伝導が早く終わっていた。特に内側部でその傾向が強かった。

考 察

本研究で用いた一次元潜時等電位図では、横座標が距離、縦座標が時間であるので、活動電位の伝導の軌跡が斜線として描かれ、その傾きがCVを表わす。傾斜が急峻なほど速度は遅いことになる。図1Aに示す電極配置で得られた結果では、176例中の約半数(93例)で斜線は直線性を示し(図2A)、活動電位は一定の速度で伝導していた。残りの83例の筋線維では斜線が上方凸に彎曲し、速度は腱に近づくにつれ次第に低下した(図2B~D)。これがアーチファクトでないことは、末梢側を刺激すると斜線は下方凸に彎曲し(図4B)、CVが次第に速くなる像を得ることより明らかである。なお測定値の信頼性を確認するために、予備実験として筋摘出後のCV値の経時変化並びに筋の伸張による影響を調べた。その結果、摘出後6時間以内、静止膜電位 -55mV 以下及び伸張の程度が静置長の1.3倍以内であればCV値に有意な影響を与えない事を確認している。このように筋を伸張しても、ある範囲内であればCVは変化しない

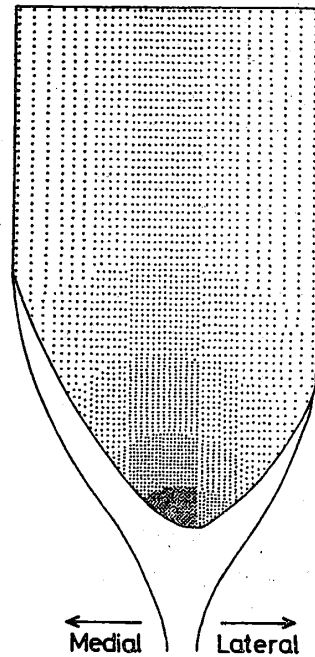


図10. 2層目筋線維 CV の水平面分布
中央部にある線維の方が両側部に比べて CV は遅い。また腱に近づくにつれ CV は遅くなる。内側部と外側部を比較すると、前者の方が短い線維が多く、腱への移行が早い。

事は既に知られている⁶⁾⁻⁸⁾。筋線維の CV は種々の要因で変化する¹⁾が、伝導途中で CV が変化している様子を実際に示したものは見当たらない。このように CV が途中で変化する筋線維の場合、これまでのように二点間の潜時の差より CV を測定する方法^{6), 9), 10)-12)}では、測定位置によって異なった値を算出し、その線維の伝導速度を正確に求めることはできない。例えば、活動電位の軌跡が円弧状である図2Dの場合、軌跡の両端の二点より CV を算出すると 1.59m/s となり、円弧上の任意の二点を採用した場合、その点における接線の傾きとして $1.21\sim 2.31\text{m/s}$ の範囲の CV を求めることになる。そこで本研究では、斜線が直線性を示し一定速度で伝導している部分について CV 値を算出した。これまでは、活動電位の伝導の様子を正確に把握するための工夫として、単一神経線維を分離し、その線維に沿って電極を少しずつ移動させながら何度も電位を測定し、それら全体から伝導の様子を再構成するという方法が用いられて来た^{8), 13)-15)}。しかし、そのような方法では一本の線維の測定にも多くの時間を要する上に、分離に伴う損傷も有り、本研究の目的である単一筋を構成する筋線維の CV 値分布を求めることはできない。その点、一次元潜時等電位図記録によれば、摘出した筋から単一筋線維を分離することもなく、一本の筋線維から短時間で CV を測

定することができるので、生理的な状態を反映した値を得ることができると思われる。本法は CV の測定のみならず、活動電位の両側性伝導の様子や終板位置の確認などにも応用できた。記録電極の間で筋線維を刺激すると、刺激点を頂点とした山形の伝導パターンを得た(図 5 B)。この場合、活動電位は両側性に等速度で伝導していた。単一運動神経を刺激(図 5 C)した場合も両側性伝導が見られたことから、得られた山形の頂点(図 5 Bでは4番の電極)の位置に終板が存在すると考えられた。またこの図 5 Dで、刺激のアーチファクト(最上部の横線)から約 2 ms 遅れて山形の頂点が存在する。即ち、神経刺激から筋線維に活動電位が発生するまでに約 2 ms の潜時を要していたことが判る。刺激された神経幹は細分されており、刺激強度も 1 mV ずつ変化させて最小閾値の神経線維を選んでることより、単一に近い数の神経線維が刺激されたと思われる。得られた結果は、同一運動単位に属する筋線維の伝導パターンを示していると考えられる。

次に縫工筋を構成する筋線維について、CV や伝導の終止点などに関する分布上の特徴について調べた。水平面分布に関しては、深部底面より 2 層目の線維について、図 10 の模式図が得られた。図中の点の濃淡はいわば伝導に対する抵抗を意味し、密度が高いほど CV は遅い。すなわち、筋の中央部で CV は遅く、両側部では速かった。また活動電位の伝導距離が短い線維は両側部に多く、特に内側部に多かった。CV が伝導途中で遅延する線維は両側部よりも中央部に多かった。一方、横断面分布に関しては、図 7 B の模式図が描かれた。図 7 A で得られた結果より、筋の底面側の線維については、中央部と両側部で CV が顕著に異なるが、表面側ではその差は少なく、速い線維のみから成っていた。この結果を縫工筋の断面(表面は平らで底面は下に凸)に適合させた。その結果、CV はその線維の存在する深さによって規定されていることが判った。すなわち、浅い所では速く、深くなるにつれて徐々に遅くなり、最深部近くで顕著に遅くなる。生体内で筋の存在する深さとその機能に関して Bullard¹⁶⁾ は、赤筋が深層に位置することを示した。また蛙腹直筋において、遅筋線維がその深層に位置することを Forrester and Schmidt¹⁷⁾ は電気生理学的に、Uhrik and Schmidt¹⁸⁾ は電子顕微鏡的に示した。今回の結果は、これらと類似の傾向を示していると考えられる。ただ一般に、縫工筋では遅筋線維は含まれないとされている¹⁹⁾が、本実験は縫工筋ですら、深さによって CV が異なることを示した。筋が層分布する意義について、赤筋は持続的収縮による姿勢保持に、白筋は相動性

の急速な動きに寄与していると云われている¹⁹⁾。しかし筋の収縮速度は一般に、CV よりも ATPase 活性によって決められている²⁰⁾ので、縫工筋内の CV 分布に関して、上述の意義をそのまま適応することはできない。それよりはむしろ、関節運動の開始に都合が良いのかも知れない。すなわち、表層から収縮が開始することによって力のモーメントの上から、少ないエネルギーで運動を開始し得るものと思われる。いずれにしても、CV が伝導途中で変化することなども含めて、その生理的意義は個々の線維の神経支配との関連で議論されねばならないが、全体としての筋収縮に、構成筋線維のさまざまな収縮様式が複雑に関与していることは明らかである。また CV に対して、T-システムの密度が最も影響を与え、その関係が逆比例であることが岩田²¹⁾、Homma et al.²²⁾ により報告されているので、両模式図における点の濃淡は T-システムの密度に相当しているとも考えられる。

稿を終るに臨み、終始ご懇篤なご指導とご校閲を賜った千葉大学医学部第一生理学教室の本間三郎教授に深甚なる謝意を表するとともに、本研究に際しご協力下さった第一生理学教室諸氏ならびに、種々ご助言、ご校閲を賜った日本大学理工学部薬学科の村越善衛教授に感謝の意を表します。

Summary

A single muscle fiber of isolated frog sartorius muscle was intracellularly and electrically stimulated with a glass capillary microelectrode, while the action potential elicited by the stimulus was extracellularly recorded with 16 silver wire electrodes arranged side by side at 2 mm intervals. The relationship between the electrode distance, latency and amplitude of action potentials were calculated and displayed as a unidimensional latency-topography(UDLT), in which the latency and electrode location were displayed as ordinate and abscissa, respectively. In such a display, the slope of an equi-potential line corresponded with conduction velocity (CV) of an action potential. In about a half of the muscle fibers examined, the CV became non-linearly slow near the tendon. Such fibers were mainly distributed in the central part of the muscle, but rare in the medial or lateral part. The position, where conduction of an action potential stopped and became electrotonic spread, was observed in UDLT. The position was assumed to correspond with a transitional zone between the muscular and tendinous component of a muscle fiber. The lengths of the muscular component were measured

from equi-potential lines. Muscle fibers with a short muscular component were distributed in both sides of the sartorius muscle, but the medial side was much shorter than the lateral side. Cross-sectional distribution of CVs in the muscle was elucidated. Muscle fibers with a slow CV were distributed in the central as well as in deep part of the muscle, while those with a fast CV were in the both sides as well as in the superficial layer. Muscle fibers with slow contractile property are known to be distributed in a deep portion of a mammalian skeletal muscle system. Since a similar distribution was obtained regarding CV in the sartorius muscle of the frog, a regional variation of CVs in a muscle was discussed from anatomical, histochemical and functional aspects.

文 献

- 1) Katz, B.: The electrical properties of the muscle fibre membrane. *Proc. Roy. Soc. B.* **135**, 506-534, 1948.
- 2) Boyd, I. A. and Martin, A. R.: Membrane constants of mammalian muscle fibers. *J. Physiol.* **147**, 450-457, 1959.
- 3) Denny-Brown, D.: The histological features of striated muscle in relation to its functional activity. *Proc. Roy. Soc. B.* **104**, 371-411, 1929.
- 4) Tasaki, I. and Mizutani, K.: Comparative studies on the activities of the muscle evoked by two kinds of motor nerve fibres. *Jpn. J. Med. Sci. Biophys.* **10**, 237-244, 1944.
- 5) Ellis, K. A. and Bryant, S. H.: Excitation-contraction uncoupling in skeletal muscle by dantrolene sodium. *Naunyn-Schmiedeberg's Arch. Pharmacol.* **274**, 107-109, 1972.
- 6) Martin, A. R.: The effect of change in length on conduction velocity in muscle. *J. Physiol.* **125**, 215-220, 1954.
- 7) Håkansson, C. H.: Action potential and mechanical response of isolated cross striated frog muscle fibres at different degrees of stretch. *Acta Physiol. Scand.* **39**, 199-216, 1957.
- 8) Oetliker H. and Schümperli, R. A.: Influence of sarcomere length, tonicity and external Na concentration on conduction velocity in frog muscle fibres. *J. Physiol.* **332**, 203-221, 1982.
- 9) Jarcho, L. W., Berman, B., Dowben, R. M. and Liebiental, J. L.: Site of origin and velocity of conduction of fibrillary potentials in denervated skeletal muscle. *Am. J. Physiol.* **178**, 129-134, 1954.
- 10) Freygang, W. H., Rapoport, S. I. and Peachey, L. D.: Some relations between changes in the linear electrical properties of striated muscle fibers and changes in ultrastructure. *J. Gen. Physiol.* **50**, 2437-2458, 1967.
- 11) Hodgkin, A. L. and Nakajima, S.: Analysis of the membrane capacity in frog muscle. *J. Physiol.* **221**, 121-136, 1972.
- 12) Morimoto, S., Umazume, Y. and Masuda, M.: Properties of spike potentials detected by surface electrode in intact human muscle. *Jap. J. Physiol.* **30**, 71-80, 1980.
- 13) Huxley, A. F. and Stämpfli, R.: Evidence for saltatory conduction in peripheral myelinated nerve fibres. *J. Physiol.* **108**, 315-339, 1949.
- 14) Buchthal, F. and Engbak, J.L.: Refractory period and conduction velocity of striated muscle fibre. *Acta Physiol. Scand.* **59**, 199-220, 1963.
- 15) Rasminsky, M. and Sears, T. A.: Inter nodal conduction in normal and demyelinated mammalian single nerve fibres. *Proc. Physiol. Soc. May* 66p. 1971.
- 16) Bullard, H. H.: On the interstitial granules and fat droplets of striated muscle. *Am. J. Anat.* **14**, 1-46, 1912.
- 17) Forrester, T. and Schmidt, H.: An electrophysiological investigation of the slow muscle fibre system in the frog rectus abdominis muscle. *J. Physiol.* **207**, 477-491, 1970.
- 18) Uhrik, B. and Schmidt, H.: Distribution of slow muscle fibres in the frog rectus abdominis muscle. *Pfluegers Arch.* **340**, 361-366, 1973.
- 19) Kuffler, S. W. and Williams, E. M.: Properties of the 'slow' skeletal muscle fibres of frog. *J. Physiol.* **121**, 318-340, 1953.
- 20) Barany, M.: ATPase activity of myosin correlated with speed of muscle shortening. *J. Gen. Physiol.* **50**, 197-218, 1967.
- 21) 岩田幸一: カエル骨格筋線維の電気的定数と活動電位伝導速度との関係. *千葉医学* **59**, 171-179, 1983.
- 22) Homma, S., Iwata, K., Kusama, T. and Nakajima, Y.: Effects of electrical constants on conduction velocity of action potentials measured with unidimensional latency-topography in frog skeletal muscle fibers. *Jpn. J. Physiol.* **33**, 711-720, 1983.