

神経繊維の電気緊張性伝播と伝導速度

Electrotonic spread along nerve fiber and its conduction velocity

池田寛子, 内田さえ, 鈴木敦子, 會川義寛, 佐藤昭夫

Hiroko IKEDA, Sae UCHIDA, Atuko SUZUKI, Yoshihiro AIKAWA, and Akio SATO

お茶の水女子大学ライフサイエンス

1. はじめに

生体が一つのシステムとして機能するためには生体内の情報交換が欠かせない。この情報伝達は古くは情報を担う化学物質の拡散 diffusion によって行われたが、何ぶん拡散は指向性がなくかつその到達距離も $(\pi Dt)^{1/2}$ の時間依存性であるから遠距離通信には向かない。

この欠点を補うために、循環器系に情報物質を載せて強制対流 forced convection により輸送する方法が考えられた。すなわちホルモン hormone である。しかし、このホルモン系による情報伝達は、ラジオやテレビの如く一時に全身に情報を伝播するのには適しているが、空間的・時間的に微妙な情報を精妙に伝えるには適していない。そこで考案されたのが神経による情報伝導である。

神経系は、神経繊維のネットワークより構成されている。神経繊維は径約 1-15 μm 、長さ約 100 μm の軸方向に細長い繊維状をしており、この軸方向に情報が伝導される。その伝導速度は一つの繊維では一定であり、かつその強度は伝導中に減衰しない。また、2本の神経繊維が近隣を走っていたとしても、その間に情報の干渉はない。

このような優れた特徴を持った神経繊維の情報伝導はどの様にして行われるかを考えるに当たって、そのもっとも基礎となる電気緊張

性電位の伝播について本稿で解説し、ついでその伝導速度への効果をも触れる。

2. 神経繊維の電氣的構造

神経繊維は細胞の一部が細長く伸張したものであるから、言うまでもなく細胞としての基本的特徴をそのまま有している。すなわちその外周は細胞膜 (厚さ $d = 85\text{\AA}$) で覆われ、内部は細胞質で満たされている。その静止電位は約 -90mV である。

(1) 細胞膜の電気容量と抵抗

細胞膜は脂質より構成されるので、本質的には電気絶縁性である。従って膜単位面積当りに電気容量 $c_m = 1\mu\text{F}/\text{cm}^2$ を持つ。膜の誘電率を ϵ とすれば c_m は

$$c_m = \epsilon/d \quad (1)$$

なので、これより膜の比誘電率 ϵ_r は約 10 と推定される ($\epsilon_0 = 8.85 \times 10^{-12}\text{F}/\text{m}$)。

この膜は基本的に絶縁性とはいえ、わづかではあるが電流を通す。この単位面積当りの伝導度を $g_m = 1/r_m$ で表せば、 $r_m = 2\text{k}\Omega\text{cm}^2$ の抵抗を示す ($g_m = 500\mu\text{S}/\text{cm}^2$)。

(2) 神経繊維の抵抗

組織間液の導電率は生理食塩水 (0.9%) とほぼ等しい ($\sigma = 20\text{mS}/\text{cm}$)。細胞質はこれ

より小さく $\sigma = 5\text{mS/cm}$ という説もある。

長さ l , 半径 R の神経繊維はその繊維軸方向に電気抵抗 $l / \sigma \pi R^2$ を持つ。したがって単位長さあたりの繊維の抵抗 r_{\parallel} は

$$r_{\parallel} = 1 / \sigma \pi R^2 \quad (2)$$

を持つ。導電率を $\sigma = 20\text{mS/cm}$ とすると, $R = 1\mu\text{m}$ の C 繊維の場合は単位長さあたり $r_{\parallel} = 1.6\text{G}\Omega/\text{cm}$ の, $R = 10\mu\text{m}$ の場合は $r_{\parallel} = 16\text{M}\Omega/\text{cm}$ の抵抗線となっている。

3. 電気緊張性電位 Electrotonic potential

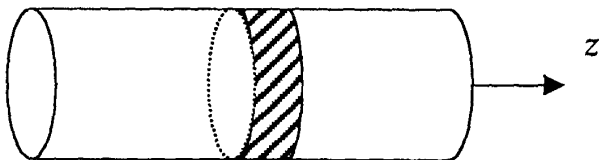


Fig. 1

(1) 電気緊張

神経繊維の軸方向に z 軸をとり (Fig. 1), 図の斜線部分に注目し, そこを $z=0$ とする。神経繊維内の静止電位 φ_0 は細胞外液の電位を 0 とすれば $\varphi_0 = -90\text{mV}$ である。

$z = 0$ の斜線部において細胞外から細胞内へと電流を入れるとこの細胞内電位 $\varphi(z)$ は $z = 0$ において高くなりそこから離れるに従って次第に φ_0 に近づく。

いま $z = 0$ における電流の注入を定常的に行い, $\varphi(z)$ も時間的に変化しないものとしよう。また, 細胞内電位は静止電位 φ_0 を基準として新たに

$$\psi(z) \equiv \varphi(z) - \varphi_0 \quad (3)$$

を以て考えることにしよう。この $\psi(z)$ を電気緊張性電位 electrotonic potential という。すると神経繊維の任意の微小区間 z と $z+dz$

の間を考えると (Fig. 2), ここに左から入ってくる電流は $I(z)$, ここから右へ流れ出てい

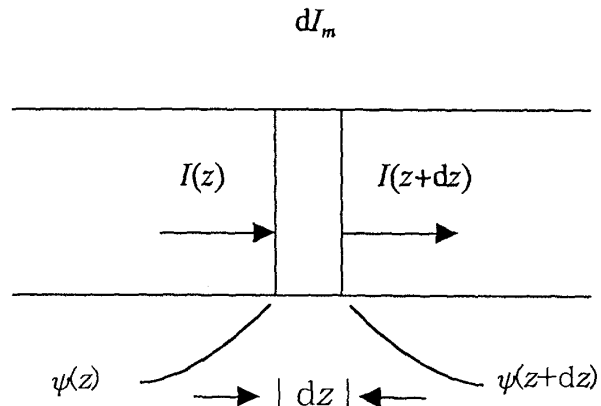


Fig. 2

く電流は $I(z+dz)$, この管壁から外へ漏れ出る電流は dI_m であるから, 電荷保存の式 (電流連続の式)

$$I(z) = I(z+dz) + dI_m \quad (4)$$

が成り立つ。また, 電流 $I(z)$ は z の左右における電位差 $\varphi(z) - \varphi(z+dz)$ によって断面積 πR^2 , 距離 dz の導電率 σ の媒体中を流れるのであるから,

$$I(z) = (\sigma \pi R^2 / dz)(\varphi(z) - \varphi(z+dz)) \quad (5)$$

となる。

また, 管側面からの漏れ電流は, 管側面積が $2\pi R dz$, 単位面積当たり伝導度が g_m であり, そこを電気緊張性電位によって押し出されるので

$$I_m = 2\pi R g_m dz \psi(z) \quad (6)$$

となる。(4) 式と (6) 式より

$$dI/dz = -2\pi R g_m \psi \quad (7)$$

となり, また (5) 式より

$$I = -\pi R^2 \sigma d\psi/dz \quad (8)$$

が得られるので (7), (8) 式より

$$(d^2/dz^2 - \lambda^{-2})\psi(z) = 0 \quad (9)$$

ただし,

$$\lambda = (\sigma R / 2g_m)^{1/2} \quad (10)$$

が得られる。これが神経繊維の電気緊張性電位を支配する式である。

(2) 緊張緩和距離 λ

電気緊張方程式 (9) 式を解けば、

$$\psi(z) = \psi(0)e^{-z/\lambda} \quad (11)$$

が得られる。この式は電気緊張が長さ定数 λ で緩和されることを示している。すなわち λ は神経繊維の緊張緩和距離を意味している。

いま、 $\sigma = 20\text{mS/cm}$, $g_m = 500\mu\text{S/cm}^2$, $R = 1\mu\text{m}$ (無髄 C 繊維) とすれば緊張緩和距離 $\lambda = 450\mu\text{m}$ が得られる。これは軸比 $\lambda/R = 450$ を意味している。

(3) 膜の時定数 τ

以上は神経繊維の $z=0$ に定常的に電流を流した場合を考えたが、もし $\tau = 0$ において突如電流の注入を行ったとすれば、これによる電気緊張効果が先ほど求めた定常状態の電気緊張状態に達するには膜の時定数 $\tau = c_m r_m = 2\text{msec}$ だけ時間がかかるはずである。すなわち $z=0$ に刺激を与えてもその緊張は時間 τ を経なければ立ち上がらず、かつ長さ λ の範囲にしか到達しないことがわかる。

4. 伝導速度

(1) 安全係数 S

神経繊維が $z=0$ において興奮するとその部位に外から電流が流れ込み、活動電位 $\varphi(0) = 35\text{mV}$ になることが知られている。静止電位は $\varphi_0 = -90\text{mV}$ であるから、この興奮部の電気緊張は

$$\psi(0) = \varphi(0) - \varphi_0 = 125\text{mV}$$

である。

ところが静止状態にある神経繊維を新たに興奮させるには約 25mV の電気緊張があればよいことがわかっている。従って活動緊張 $\psi(0) = 125\text{mV}$ は閾緊張 $\psi_c = 25\text{mV}$ の 5 倍である。

$S = \psi(0)/\psi_c$ を安全係数 safety factor という。 $S > 1$ でなければ興奮は再生産されない。神経繊維の安全係数は $S = 5$ なので興奮は伝導しうる。

(2) 伝導速度

ここでは髄鞘を持たない無髄繊維 ($R = 1\mu\text{m}$) のみを考えよう。

いま、神経繊維興奮部の活動緊張 $\psi(0)$ が及ぶ範囲は約 λ であり、かつ安全係数は S であるから $\psi_c = \psi(0)/S$ の閾緊張はその S 倍、すなわち $S\lambda$ 先まで及ぶことになる。言い換えれば、興奮部から $S\lambda$ 以内の繊維全体を興奮させることができる。

この興奮を立ち上げるに要する時間は τ であるから、この興奮の伝導速度 v は

$$\begin{aligned} v &= S(\lambda/\tau) \\ &= S(R\sigma g_m / 2c_m^2)^{1/2} \end{aligned} \quad (12)$$

となる。従って $\lambda = 450\mu\text{m}$, $\tau = 2\text{msec}$ の無髄繊維においては $v = 1\text{m/sec}$ が得られる。これは無髄 C 繊維の伝導速度に他ならない。

Table. 1 に Erlanger-Gasser と Lloyd-Hunt による神経繊維の分類を示した。また神経繊維の伝導速度の径依存性を Fig. 3 に示した。

(12)式によれば v は R の平方根に比例するはずである。ところが、Fig. 3 は繊維半径 R と伝導速度 v とが比例していることを示している。これは A, B 繊維は C 繊維と異なり、有髄繊維という、全く新しい機構で伝導しているからである。

Table 1 Classification of nerve fibers according to Erlanger-Gasser and Lloyd-Hunt

EG	LH	感覚神経	運動神経	d/ μ m	v/m·sec ⁻¹
A α	I	筋紡錘 腱紡錘	骨格筋	15	100
A β	II	触圧覚	—	8	50
A γ	—	—	筋紡錘	5	20
A δ	III	温覚 速痛覚 深部感覚	—	3	15
B	—	—	節前繊維	3	7
C	IV	遅痛覚	節後繊維	1	1

な神経伝導はここに述べた無髄繊維の伝導機構によって理解される。

参考文献

1. Roger Eckert and David Randall, "Animal Physiology", W.H.FREEMAN AND COMPANY, 1983
2. Robert F. Schmidt, "Fundamentals of Neurophysiology", (佐藤昭夫訳) 金芳堂, 1997
3. Robert F. Schmidt, "Fundamentals of Sensory Physiology", (佐藤昭夫訳) 金芳堂, 1994
4. 佐藤昭夫, 佐藤優子, 五嶋摩理, 「自律機能生理学」, 金芳堂, 1995

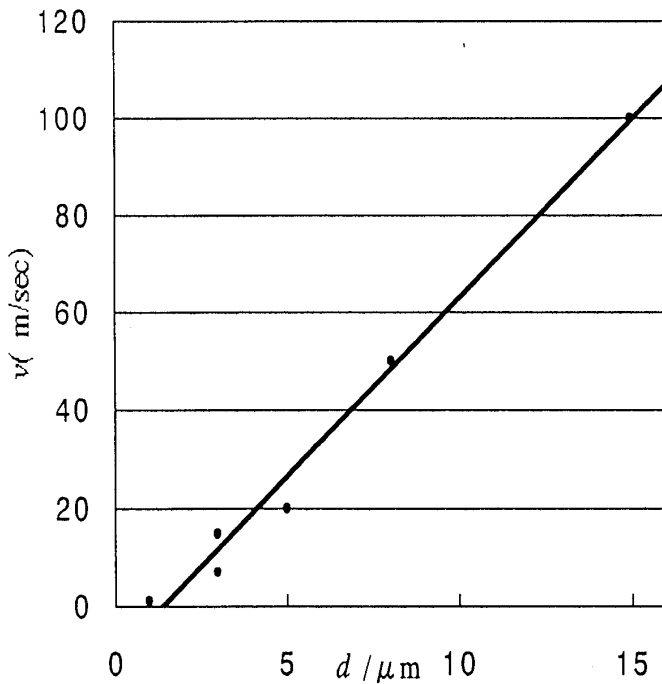


Fig. 3 Dependency of conduction velocity of nerve on its diameter

5. おわりに

有髄繊維に関しては神経繊維は髄鞘により絶縁被覆されるのでその伝導機構は無髄繊維とは異なり, その伝導速度は(12)式では表すことはできない. しかし, もっとも基本的