物理化学の進歩 Vol. 2 No. 1 (1928)

筋肉收縮と筋肉に依る化學的作業

古谷 登

筋肉は種々の刺戟に依つて收縮 (Kontraktion)* するものであるが此の收縮は如何なる機轉で行はれるかに就ては數々の說が建てられて居て,現今尙明でない。然し今の處大體二つの異なつた收縮說が考へられる。筋肉の仕事の源泉となるものは化學的エネルギーである事に關しては皆一致した考で誰も疑ふ者はない。此化學的エネルギーが熱のエネルギーに次で機械的エネルギーになり筋肉の仕事をなすといふ熱力學說(Thermodynamische Theorie)と,化學的エネルギーが直に機械的エネルギーになるといふ化學力學說(Chemodynamische Theorie)との兩者があつて,前者は Engelmann,[1] 後者は Pflüger,[2] Fick,[3] Max Verworn[4] 等が說へて居るのである。

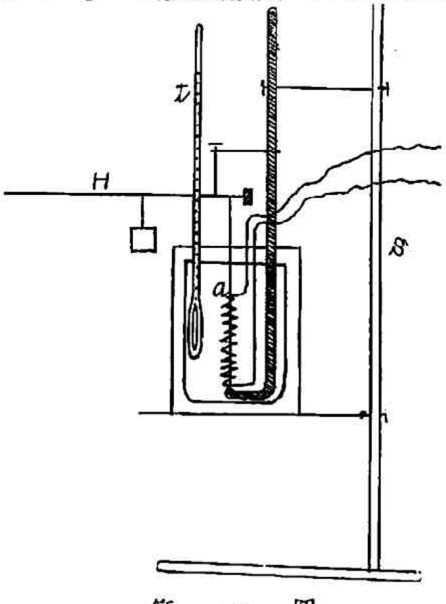
熱力學說の宗家なる Engelmann は化學的エネルギーが直接に筋肉の仕事を起すことは困難であると考へた。筋肉から發生するエネルギーの量から攣縮する (Zuckung)際筋肉の仕事に必要な物質の量を計算する即含水炭素1瓦4 cal の燃燒熱を出すといふ考からすると,其物質は筋肉の質量に對して驚く程少量なのである。彼は攣縮の時現れるエネルギーの基として全體の質量の四百萬分の一といふ價を得た。70—80% も水を含んで居る筋肉に對して局限性に表れた斯の如き少量なる有効物質の化學的エネルギーの直接作用ではこの筋肉運動を

* 筋肉が靜止狀態から動作に入る時は縱に短く橫に太くなる。これを筋肉收縮 (Muskelkontraktion) と云ひ,夫れが再び原狀態に歸へるものを筋肉弛緩 (Muskelerschlaffung) と名付け,此二つを一緒にして筋攣縮 (Muskelzuckung) となす。

物理化学の進歩 Vol. 2 No. 1 (1928)

起すことは考へ得られないことである。只この化學的エネルギーが先づ温熱に變りそれが周圍にズツト擴がり,從つて其作用が發生部位にのみ限局せられないとした時,この筋肉運動なる機轉は起り得るもので,温熱の結果膨脹可能物質が短縮し,かくして温熱の一部が機械的仕事になると考へた。事實陽性單軸重屈折要素は夫れが膨脹する時は光學的縱軸の方向に短くなり,且つ膨脹の可能性あるものは夫れが温められる時は膨脹の度は强くなるものである。

尙筋肉中には組織學上分極顯微鏡檢査に於て單屈折 (Isotropie) のものと重屈折 (Anisotropie) するものとがある事は横紋筋でも平滑筋でも確である。即筋造質 (Sarkoplasma) は Isotropie で,筋原纖維 (Muskelfibrillen) は Anisotropie である。叉鮏毛 (Flimmelhaare) でも重屈折をなす物質がある。Engelmann は筋肉中の anisotropie のものには陽性單軸重屈折要素があり,且つ筋肉の收縮の時に isotropie の稀薄液の方から anisotropie 層の稍濃厚液の方に液體が流れ anisotropie 層は夫の容積を增大することを知つた。そこで彼は筋肉の anisotropie の物質を Inotagmen と名け,之が筋肉の興奮 (Erregung)* の際化學的エネルギーから來た熱の爲に膨脹し,次



第 一 圖

* 生活狀態は種々の刺戟 (Reiz) に依つて色々と變化する。今定性的には不變でも定量的に變化した時にその生活機能が高まる時興奮 (Erregung) といふ, 之れが低下する時痲痺 (Lähmung) と云ふ。

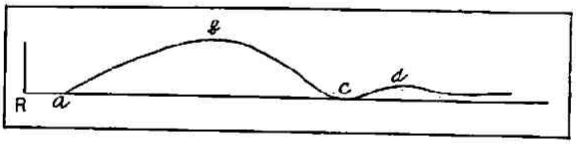
──(紹 介)──

で短縮し玆に筋肉の攣縮を起すのであると考へた。

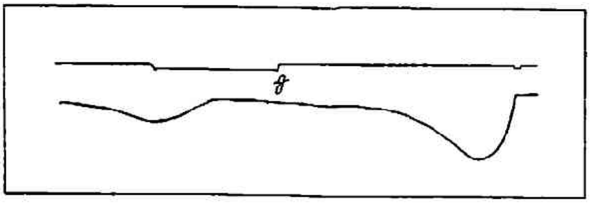
又 Engelmann は次の如き實驗をしてゐる。(第一圖)

重屈折物質を含む腸膜絃 (Darmsaite) をとり白金線を卷きて全體を水を入れたビーカーに入れる。今白金線に瞬間的に電流を通じると白金線は熱くなり,電流を絕つと水のある爲に白金線は冷たくなる。然しこの際の溫熱の出入の爲に瞬間的に腸膜絃は溫められ膨脹するこれが膨脹する時短縮するので,其模樣を煤烟紙上に描寫して見ると,短縮する具合が筋肉の攣縮曲線に全く似て居る。即筋肉も之れと同

第二圖



筋肉攣縮曲線 (Helmholtz)
R……刺戟
ab……エネルギー上昇期
bc……　〃　下降期



腸膜絃收縮曲線二ツ。
a……短時間强キ電流
b……ヤヽ長キ時間ヤヽ弱キ電流

樣の機轉に依つて收縮するものであろう。之れが Engelmann の熱力學說である。

此說は筋肉を熱機關に比較するもので,その仕事能率は熱效果

(仕事)/(燃燒物の實熱量)で現される。實驗的に A. Fick, Metzner が筋肉の能率を計つて見ると 0.3~0.5 である。今 Cornot の熱循環から考へて、

$$A = Q\frac{T_2 - T_1}{T_2}$$

體溫に冷却する時に燃燒熱の 30% が仕事になるとすると 100° 以上も筋肉が溫められねばならぬ。これは明に生活條件の範圍を超えて居るものである。即生理的の熱の範圍では Engelmann の此說は適用されない。且つ高等動物に於ては成可く溫度の差がない樣な裝置になり等溫で種々の機能を行ふとしてゐる。玆於 Fick の所謂化學力學機關 (Chemodynamische Maschine) として作用し化學的エネルギーが直に機械的エネルギーになるといふ考が現れたのである。

先づ筋肉の仕事と溫熱發生の相互關係を雜つと考へて見る。筋肉は靜止の狀態に於ても溫熱の發生は絕えず行ふて居るもので,動作に入ると共にこれが增加して來る。若し筋肉を同じ强さで刺戟しこれに加ふる (belasten) 重量を增加して行く時は筋肉の機械的仕事は重量の增加と共に高まつて行き,同時に溫熱發生も上昇する。筋肉の發生した全エネルギーは機械的仕事と溫熱の和で現される。從つて筋肉なる機關は溫熱發生に比較して機械的仕事が大なればなる程經濟的になる。實驗の示す所に依ると筋肉は一定の範圍に於ては强く重量をかける程經濟的に仕事を行ふものである(第一表。表によると中等度の重量では機械的仕事は溫熱發生の 1/4 であるが少くなると 1/17 になる。

筋肉はそれが收縮する時仕事をせずして熱のみを發生する事を得。例へば大なる重量を加へた爲に短縮が不可能で只筋肉は緊張することが出來るのみの時 (isometrisch) 又は筋肉が强直 (Tetanus) の狀態に於て重量をあげんとする時である。此兩者に於ては筋肉は何等機械的

第 一 表

重 サ (gramm)	熱發生 (mikrokalorie)	仕 事 gramm-millimeter)	仕事ノ熱當量 (mikrokalorie)	熱 及 仕事の比
0	14.6	0	0	∞
20	18.3	465	1.09	16.7
40	19.7	802	1.88	10.5
80	23.9	1420	3.34	7.1
120	24.2	1914	4.50	5.4
160	25.8	2402	5.64	4.6
200	25.6	2905	6.83	3.7
160	26.2	2402	5.64	4.6
120	23.3	1914	4.50	5.2
80	21.9	1420	3.34	6.6
40	19.5	802	1.92	10.2
20	18,0	465	1.09	16.6
0	13,4	0	0	∞

仕事をせず全エネルギーは溫熱の形で現れる。かゝる場合には溫熱形成が筋肉内に於ける新陳代謝の單一の目標となるのである。

更に筋肉の行ふ仕事を考へて見る。彈力體がある力で引張られた時,これを長の函數として曲線で現す時は,夫の"緊張-長さ-の圖表"の面積が仕事量となる。若しこの彈力體が Nachdehnung をやらないものである時はその圖表の面積が理論的最大仕事即ち此の伸展された彈力體のポテンシヤールエネルギーに當る。[5] 處が護謨の如きものは Nachdehnung があるから無限に緩慢に伸展されない以上は内部摩擦によつてポテンシヤールエネルギーの一部は溫熱となる。筋肉はこの Nachdehnung の作用を多く有して居る。この作用は筋物質の摩擦抵抗であつて筋肉が粘稠なる液體を含む微細な彈力性網狀物質からなるといふ事から考へ得られる。形が變る時は内部の液體の運動が

物理化学の進歩 Vol. 2 No. 1 (1928)

おこり,力が作用する時はこの網狀物質は一部伸展し粘稠なる筋肉液は此網狀物質で壓せられるのであつて,玆に Nachdehnung としての作用が現れて來る。

今筋肉が收縮するのを見ると,(1)加へた重量が餘り大なる時は筋肉は充分に收縮出來ない。(2)又重量が餘り小なる時は充分なる力を現はすことが出來ない。(3)充分に收縮しない前に弛緩 (Erschlaffung) がおきたりする。かゝる場合に於てはポテンシヤールエネルギーの一部のみが實際の仕事となり他の部分は熱となる。併し以上三つによる障碍は方法を講ずることに依つて除く事が出來るが,こゝに筋肉物質の內部抵抗によるエネルギーの消失は如何ともしがたいのである。

Poiseuill の式

$$W=\frac{\pi P\gamma^4}{8L\eta}$$

によると毛細管を流出する每秒の液量は壓力に比例する,換言すれば與へられたる量が流出する時なされた仕事(そして溫熱として失はれたる)はこれが行はれた速度に比例する。筋肉に於ては夫れが作用する重量が大で收縮が持續的に相次いで起る時短縮速度は小となり形態變化の結果粘稠物質による抵抗の爲に消失するポテンシヤールエネルギーは少くなる。かくして生じたる運動エネルギーは理論的最大仕事 (W_o)に近くものであるが然し普通一回の筋肉收縮によりなされたる實際の仕事 (W) は W_o よりもずつと少くなり, (W_o−W) が急速なる筋肉形態の變化の爲筋肉自己の抵抗のために溫熱となつて筋肉內に放散される。この事は二方法に依つて證明されてゐる。(1)Hartree と A. V. Hill[(6)] が分離した筋肉を受動的に伸展さした時,短縮が速に起る程外部になされた仕事は少くなることを知り,(2) A. V. Hill[(7)] が人間の筋肉で行つたのであるが

──(紹　介)──

$$\frac{W_0 - W}{W_0} = \frac{k}{t}$$

(k……筋肉粘稠度の恒數, t……短縮に要した時間)

なる事を知つた。即發生した全ポテンシャールエネルギーの中で外に消費された割合は速度が小になる程大となる。そこでなされた仕事は

$$W = W_0\left(\frac{1-k}{t}\right)$$

で現されるのである。此式はHillが人間の腕の筋肉でやつたのだがH. Luktonも此れを確めた。

Doi[8]はTrägheitsvorrichtuugでもつて實際の最大仕事を測定し, W/Tl なる式で價をあらはしてゐる。(Wは最大收縮により行はれたる實際の仕事, Tは最大のisometrischの收縮に發生した力, lは筋肉の長さ) その價は15°Cで0.04ある,所が"緊張-長さ圖表"[9]から判載した際の筋肉のポテンシャールエネルギーを計算すると W_0/Tl の價は0.14。故に15°Cで收縮する時ポテンシャールエネルギー(W_0)の只1/3−1/4のみが實際の仕事となるのである。Meyerhof[10]も同じ方法で測定して,仕事量は圖表から計算したものよりも少くなり,特に高溫度で急速なる攣縮が起る時著明であることを知り,他方持續的收縮の際は實際の仕事が曲線から計算したものに近くことを知つた。又ポテンシャールエネルギーが外部への仕事又は筋肉の形態變化に因する粘稠物質による不可逆性の抵抗の爲に全部消費されない時,換言すれば弛緩が現れて短縮が充分でない時,ポテンシャールエネルギーの內殘つて居る部分は弛緩の際に熱に變化する,これはHartreeとA. V. Hill[11]が證明して居る。

尙筋肉が適當な重量をかけられない時は機械的ポテンシャールエネルギーは二途に消失する。重量が少なすぎる時は速に運動してエネルギーの大部は粘稠物質の抵抗に,餘りに大きすぎると緩慢に又は全

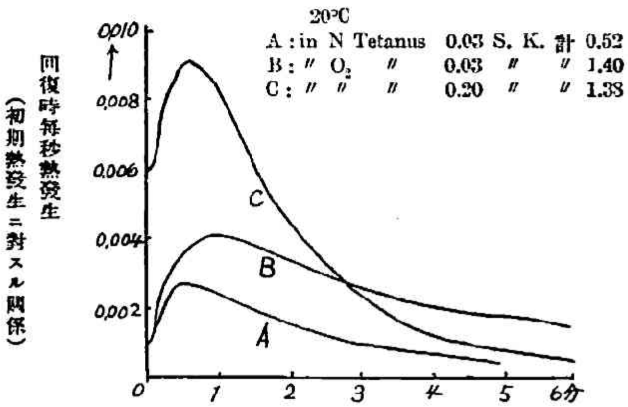
く運動せずしてエネルギーの大部は弛緩中に使用せられる。

故に理論的最大仕事は(1)急速なる形態變化のためによる抵抗の爲の消失と(2)弛緩の爲に多量が失はれて行くものである。

實際に Fick, A. V. Hill,[9] Meyerhof[10] 等は Winkelhebel, Trägheitshebel を用ゐて筋肉に就き酸素の存在せぬ時の實測の最大仕事を測り,他方に於て熱發生を直接に又は化學變化から計算した。すると收縮期の熱効果は 40–50% である。收縮期の熱發生は全熱量の半分より少いのであるから全體として効率は約 20–25% になる。この價は勿論色々の條件で變り,筋肉の新鮮か否か,長さ,温度等で異つて來る。特に温度を低くする時は收縮機轉が緩慢に行はれるために仕事能率は大となる。これは勿論理論的最大仕事は機轉が可逆的に行はれる時に爲し得られることに基いて居る。

筋肉の作用に依る energetische Process を二つに別ける。一を收縮期 (Kontraktionsphase) で他を回復期 (Restitutionsphase 又は Erholungsphase) と云つて居る。A. V. Hill が筋肉を isometrisch に緊張さす即ち兩端を固定した筋肉を交流で刺戟する,然る時はその筋肉は收縮する事が出來ないで只その緊張度の變化を來すのみであつて,其際現れた全エネルギーは熱となる。其際 Thermoelement に依つて温度上昇を計つて行き,その電流計の振れの經過を分析し,一方死せる筋肉でそれに相當した電流を以て温める時の電流計の振れとを比較して見ると收縮し得る筋肉が發生する温熱は機械的作業が終つた後も尚長く持續して居るもので,全熱量の約 3/5 が動作を行つた後に屬する。これを回復熱 (Restitutionswärme : Verzögerte Wärme) と云つて居り, 2/5 が收縮熱 (Kontraktionswärme ; initiale Wärme) と稱するものである。この收縮の時に發生する initiale Warme は酸素の存在如何に關らず同樣であつて,酸化

第三圖



窒素及酸素中ニ於ケル verzögerte Wärme ノ經過

に關係するものは Verzögerte Wärme である。此後者の熱は酸素の存在では初めの熱の 1.5 倍になるが窒素中では 0.10 倍になる事からして此熱が酸化によることが明である[12] (第三圖)。從つて筋肉が興奮に依りて強く疲勞すればする程筋肉内に貯へられてゐた溶解した酸素が段々となくなる爲に熱發生と收縮とが時間的に一致して來る。即收縮後に生ずる熱が少くなつて來る。この事柄は Weizsacker[13] が蛙心臟で行つた酸素の消費と仕事とは全く關係がないといふ實驗に一致する。青酸加里で酸素量を 20–30 分の間に正常價の 36% 迄に降下さすも仕事はその中毒中でも中毒後でも少しも減少して居らない。尙青酸加里で酸素消費を全然抑制しても仕事は正常の 60–80% ある。此の Anoxybiotisch の仕事は以前 Hermann の有名なる實驗即水素氣中でも多量の筋肉の仕事がなされるといふ實驗以來知られて居る。而して酸素供給の必要なのは收縮に對してゞはなく回復に對してゞあつて,其回復時に仕事に依り出來たる物質の除去に向つて酸化が必要

物理化学の進歩 Vol. 2 No. 1 (1928)

となるのである。そこで Hermann は筋肉作業中に二つの化學的機作があり,一は分解他は回復性合成と稱したものである。

次に筋肉動作に於ける化學的方面を考へて見る。前述の如く本來の仕事期 (Arbeitsphase)は Anoxybiotisch の機轉であるが,酸素の供給のない所での仕事では直に疲勞 (Ermüdung) に陷る。これは疲勞物質(Ermüdungsstoff) の溜つた爲で,こゝに酸素を持ち來たすと酸化により之の物質は消失して回復する。此の疲勞物質としては乳酸が主なるものとせられて居る。これは Fletcher, Hopkins[14] 以來判つて居るのであるが,筋肉の Anoxybiotisch の疲勞の際に含水炭素が乳酸に變り,酸素が來りて之れが回復する時は乳酸は消失する,そして炭酸瓦斯が發生して來る。この酸化作用では呼吸係數は1になる。Verzar[15] の研究に依ると溫血動物の筋肉を血液で循環さしておいて刺戟すると仕事をやつた後に於て全經過に必要な酸素量の大部分が使用されることが判つて居る。

故に化學的機轉に於ても二つの時期に別けられる。即ち仕事反應 (Arbeitsreaktion) なる嫌氣性乳酸成生 (Anoxybiotische Milchsäurebildung)と回復反應 (Erholungsreaktion) なる乳酸の酸化除去 (Oxydative Milchsaure beseitigung) とである。Embden[1] によると收縮期の後に於ても乳酸成生が續くといふが,Meyerhof 及 K. Lohmann[17] の研究に依るとこれは筋肉を直接に且つ極大以上に刺戟した時のみであることが判つて居る。しかし此二反應は

1. $C_6H_{12}O_6 = 2C_3H_6O_3$

2. $2C_3H_6O_3 + 6O_2 = 6CO_2 + 6H_2O$

の如く簡單には行かない。今筋肉から壓搾液を作るとその中に乳酸形式がある,同時に乳酸と當量の游離燐酸が存在する。今グリコゲン

物理化学の進歩 Vol. 2 No. 1 (1928)

又は葡萄糖を加へても豫期する如く乳酸形式は高まらない。これは何故か。Embden[18]は乳酸の前階程は游離の含水炭素ではなくて，Hexosediphosphorsäure 特にK一鹽と云ふて居る。實際にEmbdenは筋肉の壓搾液からHexosediphosphorsäureを取出し又此酸を添加した後に筋肉壓搾液中に乳酸形式が高まつて來ることを知り，その化合物をLaktazidogen と云ふて居る。これが筋肉作用機轉に對する意義に關して彼は第一に筋肉の Laktazidogen 量は仕事可能性に關するもので，筋肉が速に仕事すればする程 Laktazidogen 量は多くなる。そして白色筋肉は赤色筋肉よりも多く含有する。第二に激しき筋肉の仕事の時は之れが著明に減少して來て，其際尿中に燐酸が多量に出現する。

$$C_6H_{10}O_4(KHPO_4)\cdot(K_2PO_4)+2H_2O=C_6H_{12}O_6+KH_2PO_4+K_2HPO_4$$

の式に從ふものである。然し普通少くとも蛙の筋肉に於ては筋肉が仕事を行つた後に無機の燐酸を證明する事が出來ない。これをEmbden 及び Lawaczek[19]は Laktacidogen の分解によつて出現した燐酸は直に結合して有機物となるからであつて，從つて筋肉を刺戟した後に直に液體空氣の中に浸すと凍結した筋肉中には興奮の結果分解した此の燐酸を多量に證明すると云ふ。

さて回復反應も複雜したもので，Meyerhof[20]に依ると疲勞した筋肉の回復では乳酸が燃燒すると考へると，其際必要なる酸素量は消失した乳酸量から計算した量の 1/4 で充分である，即乳酸4分子中只一つが酸化されるのである。又同時に炭酸瓦斯發生も要した酸素量に相當し，呼吸係數は從つて1となる。こゝで乳酸は酸化によりて消失する外に他の物に乳酸が使用せられることが判る。Meyerhof はこの酸化に使用せられない乳酸は葡萄糖特にグリコゲンに再び歸へるといふことを知つた。Meyerhof は全體の機作を次の如く考へた。仕事期

に於てグリコゲンが Hexosediphosphorsäure となり乳酸になり,回復期に於て乳酸は一部はグリコゲンに歸へりて再び必要に應ずる樣になり,一方燃燒に依つて消失するのである。即

1. 仕事期

$$5/n(C_6H_{10}O_5)_n + 5H_2O + 8PO_4H_3$$
$$\rightarrow 4C_6H_{10}O_4(PO_4H_2)_2 + C_6H_{12}O_6 + 8H_2O$$
$$\rightarrow 8C_3H_6O_3 + 8PO_4H_3 + C_6H_{12}O_6$$

2. 酸化期

$$8C_3H_6O_3 + 8PO_4H_3 + C_6H_{12}O_6$$
$$\rightarrow 4C_6H_{10}O_4(PO_4H_2)_2 + 6CO_2 + 14H_2O$$
$$\rightarrow 4/n(C_6H_{10}O_5)_n + 8PO_4H_3 + 6CO_2 + 10H_2O$$

斯くの如き含水炭素分解と酸化との關係は生活體の新陳代謝に於ける一般的の現象である。今乳酸に就て次の樣な循環を考へる。

$$\text{含水炭素} \underset{\text{II}}{\overset{\text{I}}{\rightleftarrows}} \text{乳酸}$$

第I期に於て乳酸は酸素の存在なくして含水炭素より發生しこの機轉が筋肉收縮に對してエネルギーを與へる,他の器官でも細胞の發育に必要なる機械的仕事となる。[21] 第II期に於て乳酸は酸化エネルギーに依つてもとの物質に歸へる,此機轉が筋肉作業についで來る回復に當る。同樣の事はアルコール醱酵に於ても認めるのである。[22]

次に溫熱發生を考へて見る。仕事期に相當する初期溫熱發生を見ると,乳酸が現れて同量のグリコゲンが消失したのであるから,化學的の反應熱は 0.9 瓦グリコゲンの燃燒熱と 1 瓦乳酸の夫れとの差となる,それは

$$(C_6H_{10}O_5)_n\,[162] + nH_2O\,[18] = 2nC_3H_6O_3\,[2\times 90]$$

──(紹　介)──

Stohmann はグリコゲンの燃燒熱を 4191 Kal; 0.9 瓦で 3772 cal とする。Emery 及 Benedict[23] は 1 瓦で 4227 cal; Ginsberg[24] は 1 瓦で 4188 cal といふが,今 Stohmann の價を採る。乳酸の燃燒熱は Lnginin は 3661 cal. Emery 及 Benedict は 3615 cal, Meyerhof[2] は 3601 cal. Ginsberg も 3603 cal を得てゐる。今 Meyerhof の價を採る。そこでグリコゲンの分解熱及乳酸の發生熱としては 170 cal が出て來る,所が Meyerhof がカロリメーターで實測すると 1 瓦乳酸が出る時平均 370–375 cal 發生する。すると乳酸が運び去られないとして理論的に計算した熱量よりも 200 cal 丈過剩となる。

今細く刻んだ筋肉を燐酸鹽溶液にしたし熱量及乳酸形成を見ると,平均 kalorimetrische Quotient は約 200 cal で誤差の範圍内で等しくなる。その時乳酸は燐酸鹽と

$$HL+Na_2HPO_4=NaH_2PO_4+NaL$$

なる反應のもとで 1 瓦に就き 19 cal を出すのである。故に理論的には 170+19=190 cal であるが,今 200 cal といふのであるから先づ等しいと考へてよい。そこで蛙筋肉を酸素のない條件の下で炭酸鹽アルカリ性のリンゲル氏液に長くつけて置くと 22°C で 15–24 時間で 50% 以上の乳酸がアルカリ溶液に移行するかゝる狀態では最初 376 cal(一瓦に就き)であつたものが 220 cal に迄低下して過剩の溫熱が少くなる。して見ると發生した乳酸自身が又筋肉に作用して熱を發生する樣に思はれる。どうしてこの過剩の熱が出るか。これは蛋白質が存在する事に依るもので蛋白の兩性解離熱として居る。試驗管內で 1 瓦乳酸を $NaHCO_3$ 又は Na_2HPO_4 で中和する時 20 cal 出るが,アミノ酸例へばグリココルで中和する時は 130 cal 出て來る。その時

$$N^{\cdot}aG'+H^{\cdot}L'=N^{\cdot}aL'+(HG)$$

——(紹　介)——

H・及G′イオンは解離せざる分子[HG]として現れる,又濃厚なる蛋白質溶液に乳酸を加へる時も同様で,P_Hは8であつたものは7.5位に僅に移動するのであるが,1瓦乳酸から140 calの熱量が發生する,この反應は蛋白體の等電點よりアルカリの方にあるのであるから

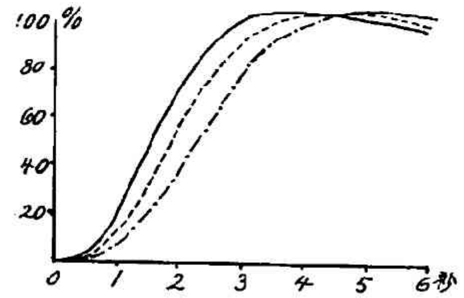
$$Na^{\cdot}+Alb'+H^{\cdot}+L'=Na^{\cdot}+L'+$$

となる。即140 calは弱酸[H・Alb]の負性解離熱即Entionisierungswärmeである。

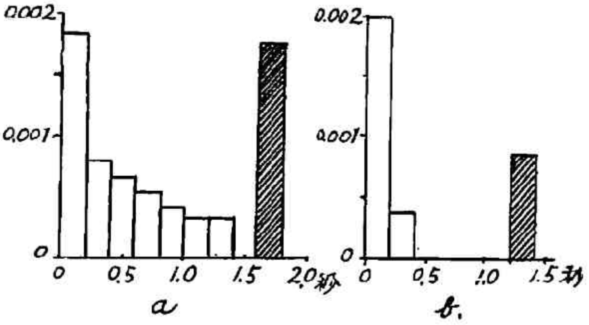
即前述の仕事期に於てグリコゲンが分解して乳酸になる熱量以外の餘分の200 cal中,140 calは乳酸が筋肉蛋白質に對する反應から生ずるものである。尚殘り60 calがあり,これにも説があつて蛋白體のDehydration[26]及びAusfällungによるとも言はれて居るが,尚明でない。

玆於て仕事期に於ける**新陳代謝及エネルギー代謝**の關係を見ると興奮に依つて乳酸及燐酸が游離する。燐酸は少くとも蛙の筋肉では現れるが一時的であつて,乳酸は酸素のない所では持續的に存在する。この乳酸は發生後直にAlkaliproteinateで中和される,そしてRitchie[22]がM_nO_2—電極で決定した所によると興奮によつて筋肉が強く疲勞しない時には,水素イオン濃度の移動は0.01 P_H以上を出でない, Meyerhofは乳酸が短縮部位と見做される筋原纖維に發生し,この乳酸特に水素イオンが短縮に意義あるもので,その後直にその周圍にある筋漿質の蛋白體が乳酸を吸收し中和する,そこで筋原纖維は再び弛緩すると云ふ。この乳酸成生が緊張熱(Anspannungswärme)に,其中和が弛緩熱(Erschlaffungswärme)に相當するのである。この收縮熱を分析して見る,これはHill及Hartree[11]がisometrischのTetanusをやらして實驗したのであるが,三つの階程がある。第一は温熱の一部が收縮の,初めに現はれるもの,第二は收縮の持續中に游離するもの,第三は弛緩につゞいて

第　四　圖



ガルバノメーター曲線
—— Kontrollheizung von 0.1 Sek
...... Tetanus von 0.1 Sek
—.— Tetanus von 1.2 Sek



曲線ノ分析
a. Tetanus von 1.2 Sek
b. 〃 〃 0.1 Sek
▨ Erschlaffungswärme

僅かの時間後に發生するものである。この第三のものが弛緩熱と名付けられるもので, Hartree 及 Hill は弛緩の際に分散したポテンシャールエネルギーに相當すると云ふ。この熱の發生は兩端を固定した螺旋狀針金に電流を通じて見るとよく明にすることが出來る。電流が流れる時はその針金は收縮せんとして彈力性緊張が現れる。これ

——(紹　介)——

が電流の中絶により消失する。しかし電流の中絶によつて電流の方向に於ての針金回旋の自己感應が熱に變る。即ち此バッテリーの化學的エネルギーの一部が彈力性緊張となり,後にこれが熱となつたのである。この弛緩熱の大さは isometrisch の收縮の initiale Wärme の 40% に達する。

次に回復熱と回復反應とを見ると,既に收縮期に 1 瓦含水炭素から 1 瓦乳酸が作られ,回復期に於て 1/4 が燃燒し殘り 3/4 が含水炭素に再生せられることを述べた。そこで葡萄糖の燃燒熱が 3772 cal とすると 1 瓦乳酸に對して 3772÷4=943 cal が發生する。その中で 943−375 =568 cal が回復期に現れることになる。即收縮期に 375, 回復期に 568 cal が 1 瓦乳酸に就きて發生する,そこで收縮熱と回復熱の比は 2:3 となる。兩方で游離したエネルギーの 40% が機械的仕事に與るもので,熱効果は 20−25% となつて來る。

回復期に於ては第一に收縮の時に發生した乳酸の 3/4 がもとの狀態になり,第二に蛋白體が再びイオン化 (Reionisierung) され筋肉をもとの狀態にかへすのである。此兩反應は熱を吸收して行はれるもので 1/4 の乳酸が酸化されるのと關連する。此蛋白體の Reionisierung といふことは Meyerhof の研究に依ると次の事から大切である。乳酸によつて縮筋纖維の緊張及短縮が來ると次に弛緩が急に來るのであるがその時に酸を急速に除去せねばならぬ。その爲には只に瀰散のみでなく蛋白體に依る吸收が加はる。若し乳酸の過剰産性又は酸素缺乏の爲に,必要なる Alkaliproteinat が足らなくなる時は疲勞が著明になる,即弛緩が遲くなり遂には持續的短縮を來たし,水素イオン濃度が高まつて來て,興奮性が減退して來るものである。

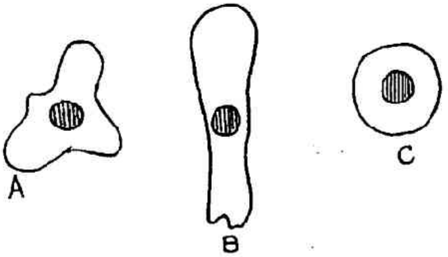
筋肉の行ふ機轉は蓄電池の機能に比較することが出來る。機械的

仕事をなす所の分解作用は今モーターを動かす蓄電池があるとすると,その放電の時の化學的機能に相當し,筋肉の仕事能力を回復さす酸化作用は蓄電池がガルバニ電池で充電されるのに相當する。

以上筋肉收縮に於ける新陳代謝エネルギー代謝に就て述べたのであるが,最後に筋肉の收縮說中の化學力學說 chemodynamische Theorie に就て述べる。この問題も勿論現今尙暗黑なる部分であつて,今の所表面張力假說(Oberflächen spannungs hypothese)と膨脹假說(Quellungs hypothese)とがある。

表面張力假說はアメーバ樣運動の現象と關聯したものであるので,先づこれを說明する。今一つの原形質塊を考へると,收縮運動に於ては一般的の事であるが,表面が質量に比して小となる收縮期(Kontraktionsphase)と表面が再び大となる擴張期(Expansionsphase)との相反した時期が交互に來るものでアメーバ樣運動では擴張期では僞足を出し收縮期ではこれを引込めて球狀を保たんとする(第五圖)。今アメーバ細胞の如き原形質の一滴を考へると,此原形質は物理學的に液體の樣なものであつて,その運動は Berthold[28] が知つた樣に滴狀の液體に見る一般的法則が當てはまるのである。物理學的には水滴の種々の運動は表面張力即凝集性エネルギーの變化である。表面張力が全表面に亘りて等しい時は球狀をなすが,一部に於て何かの變化で表面張力が減少する時は他方よりの壓力の爲に突出が出來る,所が

第五圖



A……僞足ヲ種々ノ方向ニノバス
B……匍行ノ方向ニ
C……球狀ニ收縮

物理化学の進歩 Vol. 2 No. 1 (1928)

此部分で表面張力が增加すると夫れに相當して突出は引込んで仕舞ふ。從つてアメーバ細胞が球狀を保つて居る時は表面の總ての點で表面張力が等しい時で,僞足を出した時はその部分で表面張力が減少した時である。然らば此表面張力の變化を來たすものは何かといふ問題があるが,此れが減少に就ては Kühne[29] の實驗がある。アメーバ細胞を酸素の無い所に持ち來すと運動を止めこゝに酸素を與へると運動をし始める。即酸素の化學的作用に依つてある部分の表面張力を減少し僞足を作る,酸素に對する陽性の Chemotaxis である。[30]

水滴と周圍の環境との間の化學的關係に依りてアメーバ樣運動を來すことは無生物に於ても認められて居る。アルカリの環境に於て油滴が此關係を有して居る。[31] 脂肪酸特に油酸がアルカリと結合して溶解性石鹼を作り,表面張力は局所的に減じて油滴の僞足形成が現れる。其他蓖麻子油滴のクロロホルム等に對して,[32] 水銀滴が弱硫酸に對して[33] 陽性 Chemotaxis が見られるものである。

即ちアメーバ細胞に於てそれが球狀になつて居る時酸素の原形質に對する化學的作用に依つて表面張力が一部減少し原形質が飛出して來る,そして僞足を作る此れが擴張期の機轉である。次で表面張力が高る時僞足は消失する,これが收縮期である。

此の現象をもつて Bernstein[34] は筋肉の收縮を說明せんとした。筋原纖維は實に小なる長い物質が基質中に排列されて出來て居り,その縱軸は筋原纖維の軸に平行してゐる。化學的機作恐らく乳酸が形成せられて長い小體の表面張力が高まり,表面を小にし丸くなつて收縮するのだと考へた。Hürthle[35] の研究は筋原纖維の Anisotrope の層を作る顯微鏡では見得る Anisotropeの小體が筋肉收縮に當つて,其容量は變ずることなく,表面が短縮し,太くなつて來ることを證したが,Bernstein は

—(紹 介)—

表面張力說に對してはそれよりも尙小なる見得ざる程の基本物質が必要であると云つてゐる。

此假說には筋原纖維中に大變小なる長い基本物質を證明すること,收縮機能と表面との間の規則的の關係を見出すこと酸形成が表面張力を高めることを知るのが必要となつて來る。v. Fürth[36]は Bottazzi 及び Quagliariello 中ミオジン粒中に限外顯微鏡的の長い小體を發見し,Stühel[37]は筋原纖維の光學的關係からその存在を說いてゐる。Ambronn[38]の研究に依つて重屈折の性質は限外顯微鏡的に見える結晶性の小體(Mizellen)の存在でもつてよく說明出來る。又 Blix[39]は緊張力を出す際筋肉の長さが大なれば大なる程溫熱發生は大であることから收縮エネルギーは表面機能であるとする。其他 Hill[9]と Meyerhof[20]又 Weiszäcker[40]や Meyerhof[10]の研究がある。最後に乳酸の表面張力に對する影響に關しては Brinkman, v. Szent-Györgyi[11]の證明があつて表面張力說を支持して居る。

膨脹假說といふのは酸は蛋白質樣物質に對して容易に膨脹せしめ得るもので膨脹に依つて伸展した狀態にある死せる物質も短縮する即その際水が這入つて容積を增加し一方向では直徑が增し他方向では減ずる "Anisodiametrisch" であるといふ考を基として居る。[42]筋肉は酸に依る膨脹で容積の大さを來すといふのであるがその膨脹する場所を考へる必要があるがこれは筋原纖維中に於ける Anisotrope の層と思はれて居る。これが膨脹して Anisodiametrisch に丸くなり短縮するのである。

以上 chemodynamische Theorie を大體述べたのであるが短縮の直接の原因とみなすものは乳酸の發生がそれが單獨に或は燐酸と共になるのであると言はれて居る。然し他の考へも存在して居つて例へば

—(紹 介)—

物理化学の進歩 Vol. 2 No. 1 (1928)

Bethe は短縮物質としては酸ではなくして含水炭素分解に依りて生じた不明の中間産物として居る。即クロロホルム等が此等の物質であると云ふ,クロロホルム等の類脂肪溶解性の物質は速は筋物質と化學作用して滲透性を高めて筋收縮に特有なる機轉を來たすのであるとする。

最後に Meyehof の收縮說に對する考へを述べる。乳酸特に其中の水素イオンが何等かの方法で筋肉の短縮を來すとすれば弛緩の時に筋肉中で短縮部位から疲勞部位へと酸が移動するといふ事を考へねばならぬ。そして疲勞部位に於て蛋白質の Entionisierung が起きねばならね。短縮した瞬間に於て既に乳酸の中和が起き收縮能力を有する筋原纖維の表面からアルカリを除く,するとそれが形態變化を來たすといふことは可能に思はれる。即發生した乳酸が恐らく又燐酸が刺戟物質となつて,水素イオンの增加によつて膠質狀態を變化さすもので,そこで收縮した後直に回復が來るのではなくして一過性ではあるがその間に緩弛期があつて此時期に乳酸が收縮要素にある疲勞部位から運び去られて,造筋質中で中和されるのである。その次に酸化期が現れるのである。そこで收縮性の筋原纖維の表面をアルカリ性蛋白體よりなる圓錐狀表面の如く見做す。その分子はアルカリ陽イオンが外に蛋白體陰いオンが內にある電氣的複層を作るとすると,乳酸に依つてアルカリが除去されこゝで表面張力が增加して來るとしてゐる。Garner は短縮性要素には液體結晶の性質を有して居る脂肪酸鹽が表面を被ふて居て,アルカリが取去られるとそれは脂肪酸の結晶型となり緻密に排列した分子鎖を作るこれが適當なる配列になると收縮を來たすと云つて居る。

「附記」 本編を述ぶるに當り Höber, Physikalische Chemie der Zelle und der

——(紹　介)——

Gewebe. 6 aufl; Geiger u· Scheel, Handbuch der Physik, Bd XI, Anwendung der Thermodynamik, 1926; Verworn, Allgemeine Physiologie; Tiegerstedt, Lehrbuch der Physiologie des Menschen; Trendelenburg u. Laowy, Lehrbuneh der Physiologie des Menschen; Oppenheimer u. Weiss, Grundriss der Physiologie; Ergebnis der Physiologie Bd 22, 1923 を主に參考にした。從つて以下記する文獻は多くは此等より引用したものである。

昭和二年十月—物理化學雜誌會

文 獻

(1) Engelmann, Über der Ursprung der Muskelkraft, Leipzig, (1893)

(2) Pflüger, Über die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. pflügers Arch., 10, (1875)

(3) Fick, Mechanische Arbeit und Wärmeentwickelung bei der Muskeltätigkeit. Internat. wissensch. Bibliothek, 51, Leipzig, (1881)
Derselbe, Pflügers Arch., 53, (1893)

(4) Max. Verworn, Die Bewegung der lebendigen Substanz. Eine vergleichend-physiologesche Untersuchung der Kontraktimserscheinungen, Jena, (1902)

(5) Hill, Jour. of Pyhsiology, 44, 466, (1912) 46, 28, (1913)
Meyerhof, Pflügers Arch., 191, 128, (1921)

(6) Hartree and Hill, Phil. Trans. Rog. Soc. London, 210, 153, (1920)

(7) Hill, Journ. of Physiol., 56, (1922)

(8) Doi, Journ. of Physiol., 54, 335, (1921)

(9) Hill, Journ. of Physiol., 46, 435, (1913) 47, 305, (1913)

(10) Meyeyhof, Pflügers Arch., 191, 128, (1921)

(11) Hartrea and Hill, Journ of Physiol., 54, 84, (1920)

——(紹 介)——

(12) Furusawa u. Hartree, Pflüger Arch. 211, 644, (1926)

(13) Weizsacker, Pflügers Arch. 147, 135, (1912)

(15) Verzar, Journ. of Physiol. 44, 243 (1912)

(16) Embden, Klin. Wochenschr., 3, 1393, (1924)

(17) Meyerhof u. Lohmann, Bioch. Zeitschr., 168, 128, (1926)

(18) Embden, Zeitschr. f. physiuo. Chem. 93, 1, (1914); 98, 181 (1917), 113, 1, (1921)

(19) Embden u. Lawaczek, Biochem. Zeitscher., 127, 181, (1922)

(21) Warbnrg, Posener, Negelein, Biochem. Zeitschr., 152, 309, (1924)

(22) Meyerhof, Biochem. Zeitschr., 162, 43, (1925), Naturwissenschaften, 13, 980, (1925)

(23) Emery u. Benedict, Amer. Journ. of physiol., 28, 307, (1911)

(24) Roth, Dissertation von Ginsberg, Braunschweig, (19 3)

(25) Meyehof, Biochem. Zeitschr., 129, 594, (1922)

(26) Slater, Biochem. Journ. 18, 621, (1924)

Meyerhof, Pflügers Arch., 204, 318, (1924)

(27) Ritchie, Journ. of physiol., 56, 53, (1922)

(28) Berthold, Studien über Protoplasmamechanik, Leipzig, (1886)

(29) W. Kühne, Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilitat, Leipzig, (1864)

(30) Stahl, Bot. Ztg. (1884)

(31) J. Gad, Du Bois-Reymonds Ach. f. physiol. (1878)

G. Quincke, Sitzungsber. d. Kgl. Preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 34, (1888)

(32) Rhumbler, Physikal. Zeitschr., (1899), Ergebn d. physiol. 14, 474, (1914).

——(紹 介)——

(33) Bernstein, Pflügers Arch. 80, (1900)

(34) Derselbe, ebenda, 85, 271 (1901) und 162, 1, (1916)

(35) Kürthle, ebenda, 126, 1, (1909)

(36) V. Fürth, Ergibn. d. Physiol. 17; 363, (1919).

(37) Stübel, Pflügers Arch 180, 200, (1920).

(38) Ambronn, Kolloidzeitschr. 18, 90, 273, (1916); 20, 173, (1917)

(39) Blix, Skand. Arch. f. Physiol. 12, 52, (1902)

(40) Weizsäcker, Journ of physiol. 48, 391, (1914)

(41) Brinkman, V. Szent-Györgyi, proceed, physiol. Soc, (1923); Journ. of physiol. 57.

(42) Engelmann, Sitzungsber. Preuzss Akad. 39, 694, (1906); Mc Dougall, Journ of Anat. and Physial. 32, 193, (1898); Meigs, Amer. Journ. of physiol. 26, 191, (1910); 29, 317, (1912); Fischer u. Striemann, Kolloidzeitschr. 10, 65, (1912); Hober, Zeitschr. f. Elektrochem. 19, 738, (1913).