

筋収縮のダイナミクス

名古屋大学工学部応用物理学教室 八田 一郎

われわれは骨格筋中を伝播する音波の速度を超音波パルス法を用いて測定している。^{1,2)} われわれが実験で用いている筋肉は主としてカエルの semitendinosus あるいは sartorius 筋である。これらの筋肉では筋線維がほぼ平行に並んでおり、弾性に着目した場合に筋全体の対称性は円柱状の対称性をもつ弾性体と見做すことができる。筋肉を力を入れていない弛緩状態、力を入れていない強縮状態、それに硬直状態の3つの状態間の弾性の相異を問題にする。それぞれの状態での測定を行う際、状態間で筋肉の長さが変わらないように固定する条件下で行った。すなわち、強縮状態とは等尺性張力発生状態である。

弛緩状態 (resting), 強縮状態 (tetanus) と硬直状態 (rigor) での筋線維に平行な方向 (longitudinal) と垂直な方向 (transverse) の音速の測定結果を第1表に示す。これら

第1表. 筋肉の各状態における縦方向音速および横方向音速

direction	state	sound velocity [m s ⁻¹]	increment against the sound velocity for resting [m s ⁻¹]
longitudinal	resting	1552 ± 10	-
	tetanus	1572 ± 4	+20
	rigor	1565 ± 8	+10
transverse	resting	1544 ± 22	-
	tetanus	1525 ± 4	-19
	rigor	1557 ± 10	+13

は周波数7MHz, 温度20-25°Cで測定された音速である。筋肉はその80wt%水で占められているから、筋肉中の音速はいずれの状態においても水中での音速に近い。しかし、20°Cにおける水の音速は1482 m s⁻¹であり、1°Cの温度上昇に対して2.7 m s⁻¹だけ音速が増大する程度であるから、筋肉中の音速は水中での音速に比べて常に有意な大きさだけ大きい。われわれは弛緩状態から強縮状態、硬直状態への遷移における弾性率変化を問題にする。そういう観点から第1表にはこれらの状態変化による音速変化にも示してある。筋線維に平行な方向の弾性率、すなわち縦弾性率、の弛緩状態での値を $C_{||0}$ 、強縮状態での値を $C_{||a}$ および硬直状態での値を $C_{||n}$ とすれば、弛緩状態での音速を $v_{||0}$ 、強縮状態における音速変化量を $\Delta v_{||a}$ 、硬直状態における音速変化量 $\Delta v_{||n}$ と次のような関係がある:

$$C_{||0} = \rho v_{||0}^2, \quad (1)$$

$$C_{||a} = \rho (v_{||0} + \Delta v_{||a})^2, \quad (2)$$

$$C_{||n} = \rho (v_{||0} + \Delta v_{||n})^2. \quad (3)$$

ここに ρ は密度であり、この研究におけるような等尺性条件下では音速におけるどの変化が状態間でないことが知られている。また、筋繊維と垂直な方向の弾性率、すなわち横弾性率、に关しても同じ関数が成り立つ。 C_{10} 、 C_{1a} および C_{1n} は v_{10} 、 Δv_{1a} および Δv_{1n} を用いて、

$$C_{10} = \rho v_{10}^2, \quad (4)$$

$$C_{1a} = \rho (v_{10} + \Delta v_{1a})^2, \quad (5)$$

$$C_{1n} = \rho (v_{10} + \Delta v_{1n})^2 \quad (6)$$

と表わされる。第1表から次のような関数がある：(i) $\Delta v_{1a} > 0$ であるのに対して、 $\Delta v_{1a} < 0$ 。(ii) $\Delta v_{1a} > \Delta v_{1n}$ 。(iii) $\Delta v_{1a} < 0$ であるのに対して、 $\Delta v_{1n} > 0$ 。

筋肉における力の発生はミオシンおよびアクチンフィラメント間の相互作用に依っていると考えられている。ミオシンフィラメントから起る突起、クロスブリッジ、がフィラメント間をクロスリンクし、その結果、力が起きると考えられている。生体反応の立場からミオシンとアクチンの間の反応のサイクルが研究されている。強直状態では刺激により筋小胞体より Ca^{2+} が遊離され、アクチンとミオシンの結合が起こり、ミオシン上にある ATP が分解し ADP になることにより、アクチンとミオシンは解離し、その反応のサイクルを繰返している。一つのクロスブリッジに着目してみると、1 サイクルに要する時間は 10 msec ~ 20 msec であると考えられている。筋小胞体より遊離された Ca^{2+} が拡散により広がるのに要する時間もほぼ同じくらい要する。構造からみると1本のミオシンフィラメントには約200のクロスブリッジが存在し、これは線維に沿って43nmの周期で、一つの周期内に6個のクロスブリッジが配列されている。一方、アクチンフィラメントは2本のF-アクチンがよじり合わされた構造をもっており、このよじれの周期は約37nmである。したがって、ミオシンとアクチンフィラメント間の周期は非整合の値にある。上の約200のクロスブリッジは構造的にも時間的にもランダムにクロスリンクを起すと考えられている。強直状態ではATPの分解によるエネルギーを利用して力を発生している。硬直状態では Ca^{2+} は存在するが、ATPは存在しない状態であり、すべてのクロスブリッジがクロスリンクを起していると考えられている。

超音波の音速変化から結局弾性率の変化が起っていることになる。われわれは弛緩状態に対して強直状態はクロスブリッジが構造的、時間的にもランダムにクロスリンクしている点においてのみ弾性的に異なることを考える。したがって、クロスリンクにより弾性要素が付け加わる——つまり、一つのクロスリンクにより一つのバネがもたらされる——ことになる。約200のクロスブリッジの中クロスリンクを起す数に比例してバネ定数が増加する。これから C_{11a} は C_{110} とクロスリンクによる増加分 ΔC_{11a} から成っていると考えられる：

$$C_{11a} = C_{110} + \Delta C_{11a}. \quad (7)$$

また、 C_{1a} は C_{10} に対して softening を起している。これは筋肉の活性状態における特異な現象である。Softening 現象は超音波測定により筋肉の活性状態を研究する際の有力な武器となることがわかった。一方、硬直状態は超音波測定からみると強直状態とは

決定的に異なっていることがわかった。すなわち、クロスリンクの数からすると C_{IIa} に比べて C_{IIIa} が大きくなるはずのところは実験事実とはむしろ逆になっている。このことは硬直状態の構造は弾性からみる限り活性状態の構造とはかけ離れたものになっていることを意味しているように思われる。また、 C_{IIa} は最早 softening は示さない。けれどもは C_{IIa} の softening は活性状態における「ゆらぎ」に由来しており、硬直状態ではそのようなゆらぎが押えられていてそのために単なる受動弾性要素が付け加わって hardening を示すと考えられている。

文 献

- 1) Y. Tamura, I. Hatta, T. Matsuda, H. Sugi and T. Tsuchiya: Nature 299 (1982) 631.
- 2) I. Hatta, Y. Tamura, T. Matsuda, H. Sugi and T. Tsuchiya: to be published in Contraction Mechanisms in Muscle, ed. G. H. Pollack and H. Sugi (Plenum Press, New York, 1984).