特 集

骨格筋の構造

Skeletal Muscle Structure

齋藤 昭彦1)

Акініко SAITO, MS, PhD, RPT¹⁾

Rigakuryoho Kagaku 18(1): 49-53, 2003. Accepted Dec 19, 2002.

ABSTRACT: In order to understand the function of skeletal muscle in a living body, basic knowledge on macro- and microstructure of skeletal muscles is required. It is also essential to know the function of each constituent of skeletal muscles in a living body. This article reviews the skeletal muscle structure, and then describes how architectural factors of skeletal muscle determine the muscle function and characteristics.

Key words: skeletal musle, structure, physiologic cross-sectional area

要旨:骨格筋の生体における機能を理解する上では,骨格筋のマクロおよびミクロ構造に関する基礎的な知識が必要である。また,それらの骨格筋を構成する各構造が生体においてどのように機能しているかに関して整理することが有用である。本稿ではまず最初に骨格筋の構造を復習したのち,骨格筋の構築学的要素がどのように筋の機能や特性を決定しているかについて述べる。

キーワード:骨格筋,構造,生理学的断面積

受付日 2002年12月19日

¹⁾ Department of Physical Therapy, School of Health Science, International University of Health and Welfare: 2600–1 Kitakanemaru, Otawara, Tochigi 324-8501, Japan. TEL +81 287-24-3000

¹⁾ 国際医療福祉大学保健学部理学療法学科:大田原市北金丸2600-1(〒324-8501) TEL 0287-24-3000

I. 骨格筋の階層構造

骨格筋には階層構造がみられる(図1)。理学療法士が視診や触診で認識できるレベルの筋muscleは,多数の筋束muscle fascicleから構成される(図では26個の筋束から筋が構成されている)。個々の筋束は多数の筋線維muscle fiberから構成され(図では抽出された筋束は6本の筋線維から構成されている)、1本の筋線維は多数の筋細線維(筋原線維)myofibrilから構成される。さらに、1本の筋細線維はいくつかの筋節sarcomereから構成される(図では2つの筋節のみが示されている)。

筋節は2つの筋フィラメントmyofilamentから構成される(図2)。ミオシンを含む太いフィラメントとアクチンを含む細いフィラメントが規則正しく配列され,横断面において六角格子状を形成する。筋節を光学顕微鏡により観察すると,暗い部分と明るい部分からなる横紋(縦縞模)がみられ,骨格筋の別名である横紋筋の由来となっている。外観上,それぞれの部位には以下のような名称がつけられている。

A帯:ミオシンフィラメントを含む部分。Aは" anistropic " (異方性)のA

I帯: アクチンを含む部分: Iは"isotropic (等方性)"のIH帯: A帯の部分でアクチンとミオシンが重ならない部

分。Hは " light " を表すドイツ語 " helle " のH

Z帯:I帯を分割する暗い狭い線。Zは"between"を表すドイツ語"zwitter"のZ)

M帯:A帯の中央で相対的に密な部分

通常,Z帯と次のZ帯の間の距離を筋節長sarcomere lengthと定義する。この筋節長は後述するように筋出力に関しての重要な変数となる。

Ⅱ. 筋フィラメント

ミオシンからなる太いフィラメントとアクチンからなる細いフィラメントが滑走することにより筋収縮が起こる。アクチンとミオシンがペアとなって筋収縮という機能を示すことから、これらを総称して「アクトミオシン」ということもある。

ミオシン分子は頭部,頸部,尾部からなる(図3)。それぞれの頭部にはミオシン軽鎖と呼ばれる塊が2つずつある。頭部の尖端から尾部の尖端までの長さは約 $160~\rm nm$ (= $1.6\mu m$;ナノメートル, $1~\rm nm=10$ 億分の $1~\rm m$)で,頭部の長経は約 $20~\rm nm$ である。蛋白質分子としては大きい方であるが,光学顕微鏡では見ることができず,電子顕微鏡でようやく見ることができる大きさである。

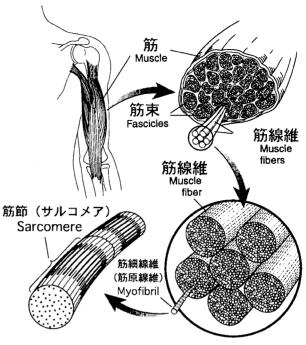


図1 骨格筋の階層構造

(Lieber RL: Skeletal muscle structure, function, & plasticity, 2nd ed. Lippincott Williams & Wilkins, Baltimore, 2002, p18のFIGURE 1-6を一部修正して引用)。

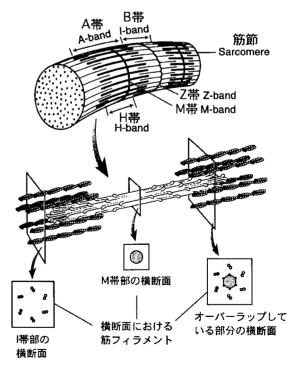


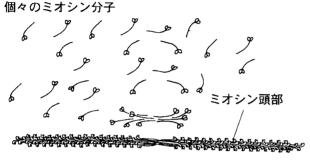
図2 筋節の構造

(Lieber RL: Skeletal muscle structure, function, & plasticity, 2nd ed. Lippincott Williams & Wilkins, Baltimore, 2002, p19のFIGURE 1-7を一部修正して引用)。

骨格筋の構造 51



図3 ミオシン分子の構造



ミオシン分子が結合してできた太いフィラメント

図4 ミオシン分子の結合

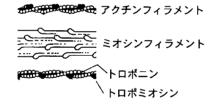


図5 アクチン分子の構造

ミオシン分子の頭部は収縮を起こす。ミオシン分子の 尾部にはそれぞれ別のミオシン分子の尾部が平行に緩く 結合する性質があり、約300個のミオシン分子が結合し て、長さ約1.6μm(マイクロメートル、1μm=100分の1m) の太いフィラメントを形成し(図4)、ミオシン分子の尾 部が太いフィラメントのシャフトを形成し、シャフトから首部と頭部が突き出た構造となる。このフィラメントから突き出たミオシンの頭部を「架橋」または「クロスブリッジ」という。また、太いフィラメントの中央部には、ミオシンの尾部のみからなり、クロスブリッジのない部分(セントラルベアーゾーン)があり、この部分を境に、ミオシン分子の配列の方向が逆転する。

アクチン分子は直径5 nmほどの球形をした蛋白質である。この蛋白質は数珠球のように重合して「二重らせん

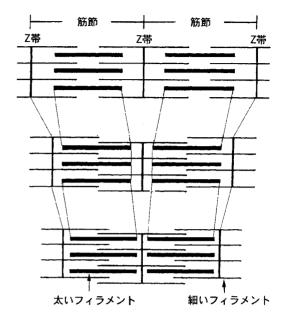


図6 筋節の構造と筋収縮

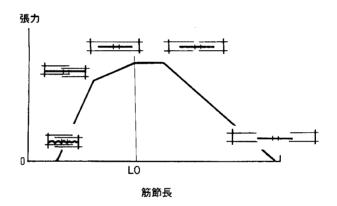


図7 筋節長と張力の関係

状」の細いフィラメントを形成する(図5)。筋線維内の細いフィラメントには,アクチンの他に,筋収縮のスイッチの役割を果たすトロポニン,トロポミオシンなどの蛋白質も存在する。

Ⅲ. 筋収縮

筋節のなかの太いフィラメントと細いフィラメントが 互いに滑り合い,筋節の中央部に向かって力が発生する ことにより収縮が起こる(図6)。筋の収縮により生じる 張力は両者のフィラメントのオーバーラップの量に依存 する。したがって,横軸に筋節長,縦軸に等尺性張力を プロットしたグラフでは,張力が最大となる長さ L_0 (至 適筋節長)があり、 L_0 よりも長くても、短かくても張力は減少する(207)。

1本の筋細線維は多くの筋節が連なったものであり,筋節は筋収縮の機能的単位といえる。1本の筋細線維を構成する筋節数は筋線維長,直径,筋線維の機能により異なる。筋細線維は筋節が連なったものであるため,筋細線維の短縮距離は個々の筋節の短縮距離の総和となる。各筋節の短縮が約1 μmであっても,筋全体として数cm短縮することができる。成熟した筋の筋節数は,適切な刺激により変化する。

IV. 骨格筋の構築

骨格筋の筋全体としての機能や収縮特性は、その筋を構成する筋線維タイプ(SO線維、FG線維、FOG線維など)により異なり、それぞれの線維タイプ分布の仕方により筋全体の機能や収縮特性が決定される。骨格筋の機能や収縮特性を決定するもう一つの要因として、筋構築muscle architectureがある。筋構築は力の作用軸に対する筋線維(正確には筋線維の束である筋束)の配列として定義される。

骨格筋は筋線維の配列により次の2つに分類することができる(図8)。

- 1) 平行筋parallel muscle:筋線維が筋の作用軸と平行に 走行し,両端に腱があり骨と連結している筋(例. 上腕二頭筋)。
- 2) 羽状筋pennate muscle:筋の作用方向と筋線維の走行が異なる筋で腱が長く,腱に沿って片側または両側で筋線維が斜めに走行している(例.腓腹筋)。なお,筋の作用軸と筋線維の走行がなす角を羽状角pennation angleという。

平行筋と羽状筋にはその形態によって決定される力学的特性がある。1 本の筋線維に注目したとき,筋の作用軸に対して平行な線維の場合には,筋が出力した力(x) はそのまま腱に伝わるが(図9-a),力の作用軸に対して 30° の羽状角をなす線維の場合には,筋が出力した力(x) がすべて腱に伝えられるのではなく,その一部 $(x \times \cos 30^\circ = 0.87x)$ のみが伝えられる(図9-b)。

体積と長さの同じ平行筋と羽状筋を比較した場合,平 行筋では筋線維長が長く,筋線維数が少ないのに対して, 羽状筋では筋線維長は短いものの,筋線維を数多く配列 することができる(図10)。したがって,筋の長軸に垂直 な面での筋断面積(解剖学的断面積)は同じでも機能的 筋断面積は羽状筋の方が大きい。

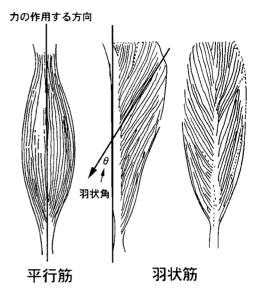


図8 平行筋と羽状筋

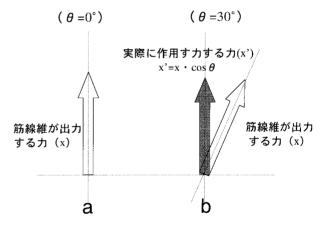


図9 羽状角の力学的影響

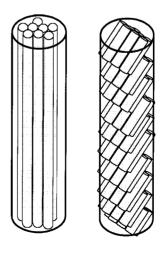


図10 平行筋と羽状筋の比較

骨格筋の構造 53

V. 生理学的断面積 physiologic cross-sectional area

筋の生理学的断面積 physiologic cross sectional area, PCSAは,理論的には筋内に存在するすべての筋線維の断面積の総和であり,筋の構築学的パラメータにより計算される。筋の生理学的断面積は機能的な断面積であり,筋出力と比例する。通常,MRI,CT,超音波などにより測定される断面積は筋の長軸(作用軸)に対して垂直な断面積(解剖学的断面積 anatomical cross sectional area, ACSA)であり,平行筋では解剖学的断面積と生理学的断面積は等しいが,羽状筋では解剖学的断面積よりも生理学的断面積の方が大きくなる。

機能的筋断面積の指標となる生理学的断面積は次式により計算される。

生理学的断面積
$$(cm^2)$$
= $\frac{$ 筋質量 $(g) \times cos}{(g/cm^3) \times$ 筋線維長 (cm)

:筋密度(哺乳類の筋では1.056 g/cm³)

: 羽状角pennation angle

上記の式を分解すると

生理学的断面積
$$(cm^2)=$$
 $\frac{$ 筋体積 $(cm^3)}{$ 筋線維長 (cm) $\times cos$

となる。このとき筋が円柱状であると仮定すれば,円柱の面積 (CSA)は

CSA (cm²) = 筋体積 (cm³) ÷ 筋線維長 (cm) であり,上式は,

 $PCSA (cm^2) = CSA \times cos$

となる。

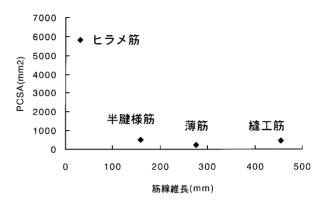


図11 筋線維長と生理学的断面積の関係 (Wickiewicz TL, Roy RR, Powell PL, et al.: Muscle architecture of the human limb. Clinical Orthopaedics and Related Research, 1983, 179: 275-283のデータを使用)。

VI. 筋の構築と筋の機能特性

PCSA(筋力に比例する)と筋線維長(筋の短縮度と比例する)は筋の機能特性を理解する上で重要なパラメータとなる。一般に,羽状筋は平行筋に比較して力学的には優位であるが,筋全体の短縮距離は小さい。たとえば,筋線維が30%短縮したとき,平行筋は筋全体がほぼ30%短縮できるのに対し,羽状筋の短縮量がはるかに小さい。すなわち,平行筋や羽状角の小さな羽状筋は,力をあまり出せないが,大きく短縮することができ,羽状角の大きな羽状筋は大きな力を出せるが,大きく短縮することができない。下肢筋における両者の関係を図11に示す。薄筋,縫工筋,半腱様筋は筋線維長が長く,PCSAが小さいため,力の発生には適してはいないが,大きな短縮が可能である。これに対してヒラメ筋はPCSAが大きく,筋線維長が短いため,短縮はわずかであるが,力の発生に適していることを示している。

参考文献

- 1) Lieber RL: Skeletal muscle structure, function, & plasticity, 2nd ed. Lippincott Williams & Wilkins, Baltimore, 2002.
- Wickiewicz TL, Roy RR, Powell PL, et al.: Muscle architecture of the human limb. Clinical Orthop, 1983, 179: 275-283.