

哺乳類の骨格筋細胞の構造

The structure of mammalian skeletal muscle fibers

吉田ももこ, 太田裕治

Momoko YOSHIDA, Yuji OHTA

(お茶の水女子大学ライフサイエンス)

1. はじめに

哺乳類の筋肉はその外見上の特徴から大きく平滑筋 (smooth muscle) と横紋筋 (striated muscle or striated muscle) の2種類に分類できる。平滑筋は心臓を除く内臓に分布し、外見上滑らかである。これは蠕動運動や血流調節などの働きを行い、自律神経によって支配されている不随意筋である。平滑筋は非常にゆっくりと収縮し、長い時間収縮を維持することが可能である。一方、横紋筋は筋線維の全面に渡り多数の横縞を有するという外見的特徴がある。また、横紋筋の収縮は早い。横紋筋は更に骨格筋 (skeletal muscle) と心筋 (cardiac muscle) の2種類に分けられる。骨格筋は体性神経支配

の随意筋であるが心筋は随意運動を起こさない。本稿では哺乳類の骨格筋の構造について解説する。

2. 筋細胞の構造

筋肉は平行に並んだ筋束 (fascicle) から成り、この筋束自身はさらに細い筋細胞 (muscle cell) と呼ばれる多核細胞の束から成っている (図1)。筋細胞はその円柱状の細長い形状から筋繊維 (muscle fiber) とも呼ばれる。筋細胞は人体で最大の細胞で、直径 20~100 μm 、長さ数 mm から数 cm、筋によっては 30 cm を越すものもある。各筋細胞は完全に筋細胞膜 (筋鞘: sarcolemma) で被われている。この筋細胞膜は

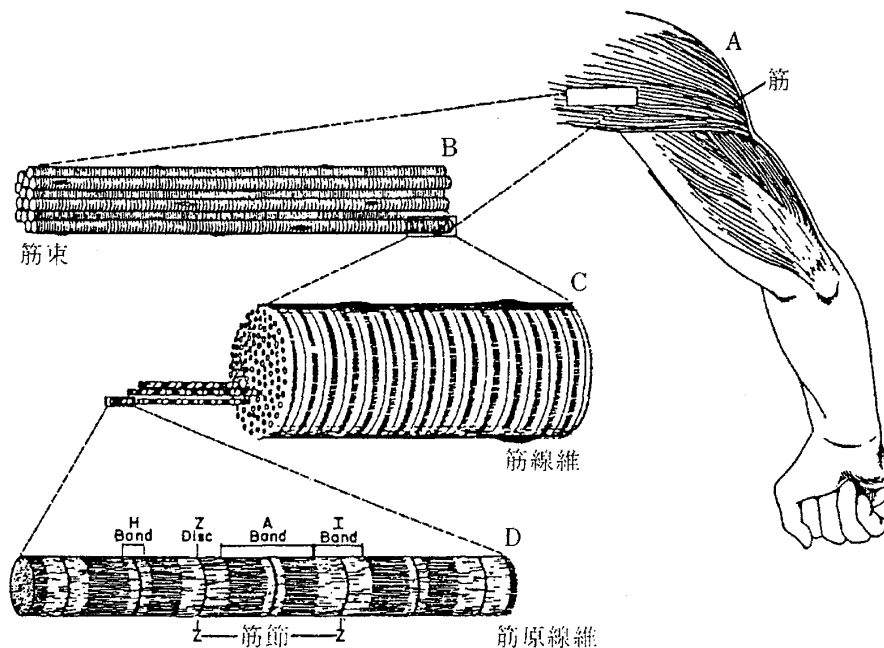


図1 骨格筋 (肉眼から光学顕微鏡による観察まで) ³⁾

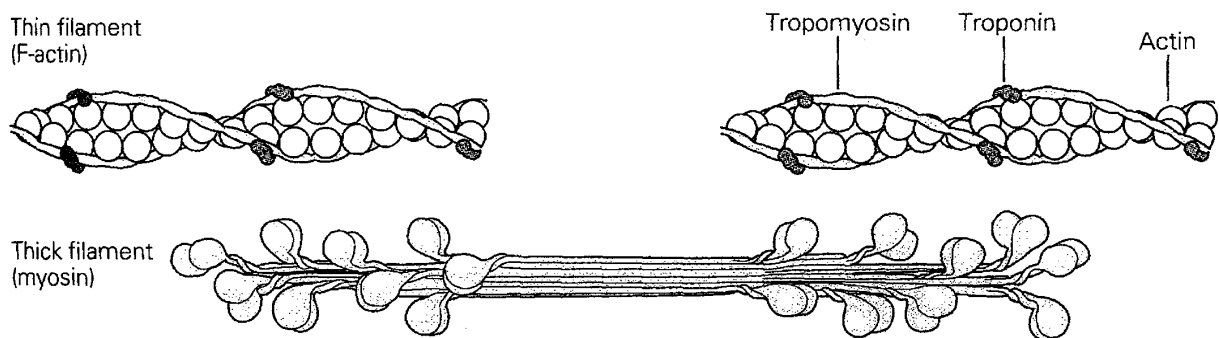


図2 筋フィラメントの構造 (上: 細いフィラメント, 下: 太いフィラメント) ¹⁾

興奮性であり、神経・筋接合部には神経末端が到達している。これにより神経インパルスを伝え、筋肉を収縮させる。筋細胞膜の内側には筋原繊維 (myofibril) が縦に並び、その間を筋形質 (sarcoplasm) が満たしている。筋原繊維は規則正しい横紋のくり返しを示し、さらに隣接する筋原繊維は横紋の位相を揃えるように配列しており、細胞全体としても横紋を呈することになる。典型的な筋細胞にはこれらの筋原繊維が数千本含まれる。筋原繊維は筋細胞の一端から他端にわたって伸びており、その結果その長さは筋繊維の長さと同じということになる。

3. 筋原繊維の構造

筋原繊維の横紋構造は暗いA帯 (A-band, anisotropic) と明るいI帯 (I-band, isotropic) で成り立つ。I帯はさらに、狭く暗いZ帯 (Z-band) を含んでいる。Z帯から隣のZ帯までの間が構造上の単位となり、これを筋節 (sarcomere) と呼ぶ。筋節の長さは 1.5~3.5 μm であり、自然長が 4 cm の筋繊維はおよそ 2万個の直列の筋節から成り立っている。

筋原繊維はさらに、その太さによって2種類の筋フィラメント (myofilament) に分けることができる。太いフィラメント (thick filament)

はA帯に、細いフィラメント (thin filament) はI帯に属する。細いフィラメントは一端がZ帯に付着し、他端は太いフィラメントの間に入り込む。A帯中央部分は太いフィラメントのみからなり、H帯 (H-band) と呼ぶ (図 1)。さらに、H帯の中央にはM線 (M-line) と呼ぶ暗い線が大抵の筋細胞で見られる。筋収縮は細いフィラメントが太いフィラメント間に入り込むことで起こる。これをフィラメント滑走説 (sliding theory) と呼ぶ。この収縮ではフィラメントの長さやA帯の長さは不変で、I帯とH帯だけ短縮することになる。

分子的には細いフィラメントは球状蛋白のG-アクチン (actin) が重合して繊維状になったF-アクチンであり、これにトロポニン (troponin) とトロポミオシン (tropomyosin) が結合している。太いフィラメントはミオシン (myosin) 分子が重合したもので、ミオシン・フィラメントとも呼ばれる。ミオシン分子は太いフィラメントから千鳥状に突き出した構造をしており、その先端にはミオシン頭部 (myosin head) を有する (図 2)。

4. 収縮機構

次に筋原繊維の収縮メカニズムについて述べ

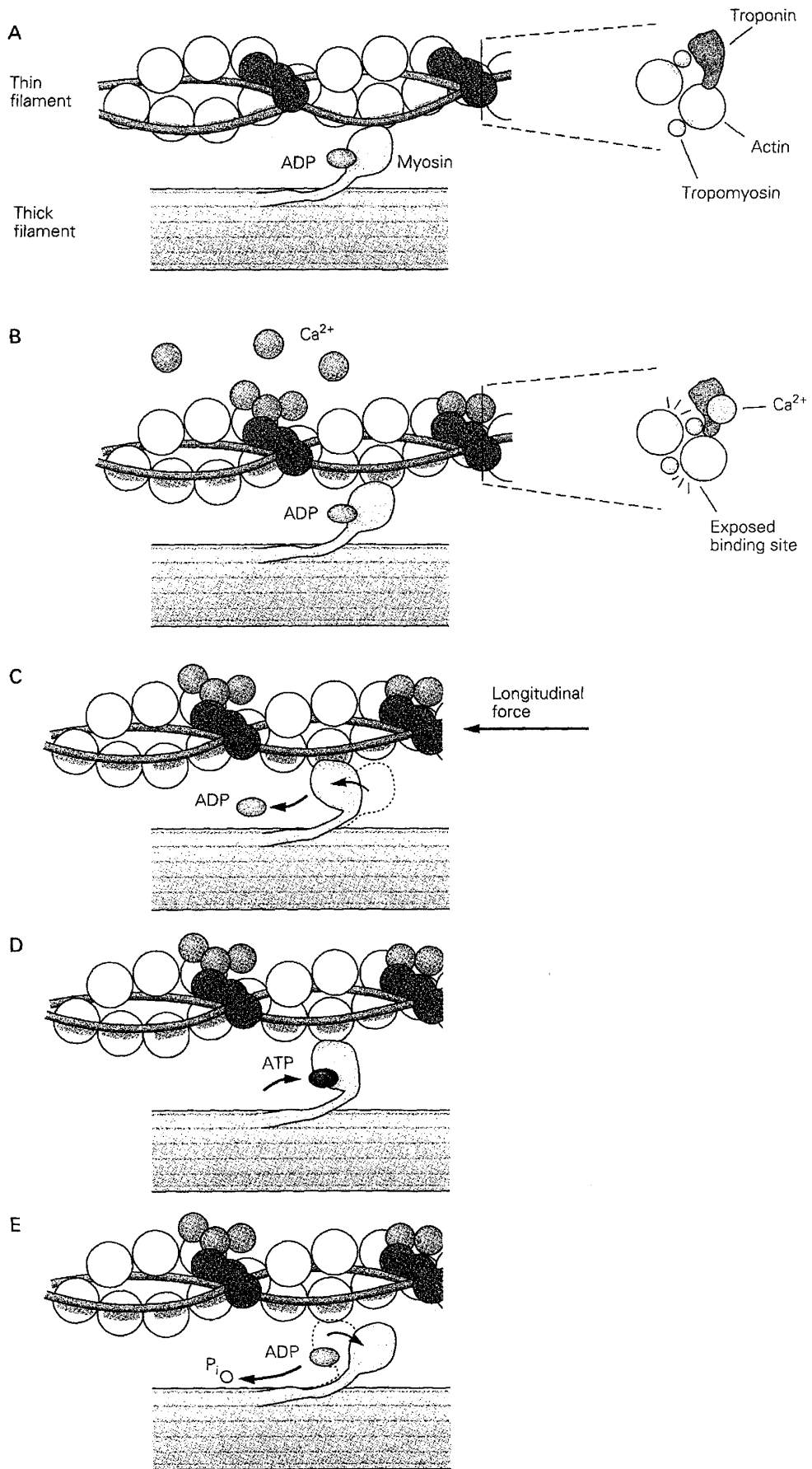


図3 筋収縮の模式図 (各ステップの説明は本文中)¹⁾

る。ミオシン頭部はアデノシン三リン酸 (ATP) の化学的エネルギーを機械的エネルギーに変換する ATP アーゼを含んでおり、ATP 分解により生じたエネルギーにより、構造変化を起こす。筋肉の収縮機構はこの機械的エネルギーによって行われる。筋収縮の原理について、図3を参照しながら以下にまとめる。

A. 筋肉の休息時には、ミオシン頭部はADPと結合し、アクチンから分離している。このとき細いフィラメントのトロポニンとトロポミオシンは Ca^{2+} とは結合していない。

B. 筋細胞が活性化すると、筋小胞体から Ca^{2+} が放出され、いくつかはトロポミオシンに結合する。これによって細いフィラメントの構造変化が起こりアクチンの結合部位が露出し、そこにミオシン頭部が結合して、太いフィラメントと細いフィラメントの間の架橋 (cross bridge) を形成する。

C. 結合したミオシン頭部はオールのように働き、首を振って太いフィラメントと細いフィラメントを引っ張り、両フィラメントの重なり量をふやす方向に軸方向力 (longitudinal force) を働かせる。その結果筋繊維は収縮する。このとき、ADP がミオシン頭部から遊離する。

D. 架橋の動力過程の最後でミオシン頭部に新しいATPが結合し、ATPが Ca^{2+} のもとでアデノシン二リン酸 (ADP) とリン酸塩に分かれる加水分解によって生まれるエネルギーによって、ミオシン頭部とアクチン分子が分離する。

E. ATPがADPに脱ホスホリル化する際に放出される化学的エネルギーによって、ミオシン頭部は別の結合部位に結合するためにAの状態に戻る。

ひとつの筋肉の収縮には多数のミオシン分子が関与している。もしATPが枯渇してしまうとミオシン頭部はDのステップに進むことができず、アクチンに強固に結合した状態でロックされ、筋肉は硬くなってしまう。死後硬直 (rigor mortis) はこのために起こる。

参考文献

1. Eric R. Kandel, James H. Schwartz, Thomas M. Jessell. *Principles of Neural Science*, McGraw-Hill, 1991.
2. 稲田朝次, 松下亀久編. 「バイオコア4」, 化学同人, 1978.
3. 小川和朗, 山田英智編. 「人体組織学1 概説・運動器」, 朝倉書店, 1988.
4. 清水孝雄, 工藤一郎訳. 「エリオット 生化学・分子生物学」, 東京化学同人, 1999.
5. 中村隆一, 斎藤宏. 「基礎運動学 第3版」, 医歯薬出版, 1987.
6. 松波謙一. 「運動と脳」, 紀伊国屋書店, 1986.