骨格筋の攣縮における初期短縮について

On the Initial Shortening of Skeletal Muscle during Single Twitch

真島 英信* 松村 幹郎*

Hidenobu MASHIMA Moto MATSUMURA

緒 論

筋が収縮する場合の力学的条件のうち代表的なものは等張性収縮と等尺性収縮であるが、等張性収縮の場合は収縮中張力は変化せず終始荷重と釣合つた値をとるものと考えられている。しかし筋が荷重を動かし加速する以上厳密な意味の等張性は成立せず、殊に槓杆系の慣性能率が大きい場合には収縮の初期に荷重に比べて遙かに大きい張力発生がある¹⁾²⁾。このような慣性の大きい条件下で攣縮をする場合、慣性大なる程収縮の速度は遅くなるが、初期の荷重より大きな張力が再び減少して荷重すなわち静止張力の値に等しくなった時の短縮量は速度の大小に関係なく一定不変であることが真島³⁾⁴⁾によって見出され、この初期張力発生が静止張力にもどるまでの加速期に於ける短縮は“初期短縮”と名付けられた。結局初期短縮量は筋の初期長が変れば変るが、槓杆の慣性能率によつては変らないのである。これに対して初期短縮以後の短縮は慣性能率や荷重が大となれば直ちに減少するので、初期短縮とは別の性質の収縮と考えられ超過短縮 excess shortening 又は2次短縮 secondary shortening と名付けられた。その後以上の事実は単一筋線維についても確かめられた⁵⁾。

本論文に於いては、以上の事実を張力短縮図を直接描記することによつて確かめ、更に後荷重収縮及び等速収縮について初期短縮の性質を調べた。

方 法

実験材料としてはカエル又はガマの縫工筋を用いた。槓杆系は図1に示す如きもので、Hillの慣性槓杆⁶⁾を用い、重りOの大きさ及び位置を加減することによつて慣性能率を変化させることが出来る。張力は筋の一端をRCA 5734に連結して描記した。又短縮すなわち槓杆の動きは光源からスリットを通して光電管に入る光を槓杆で切るようにして描記した。両者を電磁オシログラフの2つの振動子に入れて時間的経過を比較観察する方法と、両者をブラウン管のX軸とY軸とに入れて、

収縮中の張力筋長関係を直接描記する方法とを時に臨んで使い分けた。刺激は持続10msecの矩形電撃を用い、電極は筋の両端に装着された。この場合陰極側を端板の無い坐骨端に置いた。

収縮速度を等速度に保つためには図2に示すような速度調節器を用いた。Buchthal等⁷⁾の装置と原理的に大差はない。ポンプで液体(水+グリセリン)を環流させ

図1 実験装置の配置

- L : 荷重
- M : 筋肉
- O : 慣性能率調節用の質量
- C : 速度調節器
- S : 刺激電極
- Sl : スリット
- St : 槓杆の動きを制限するネジ
- T : 遮光紙
- 5734 : mechanoelectronic transducer

図2 速度調節器

* 順天堂大学医学部第2生理学教室

1959年6月17日受付

ておき、リレーでその出口を塞ぐことにより、液体をピストン側に追いやり、ピストンを駆動させるのである。ピストンはこれによつて略々等速度運動をする。ピストンの先端は鉤になつていて横杆に引っかかっている。従つてピストンの上昇が横杆の上昇より速い時は横杆とピストンは離れてしまうので、ピストンによつて押し上げられることはない。結局最大収縮速度がこの調節器によつて決められることになる。速度調節器を用いる時は横杆の重り(図1, O)は取除き横杆を軽くしておく。しかし荷重を引上げる収縮の極初期では速度が非常に小さいので、横杆はゆつくりと上昇を始め、次第に加速されてピストンに衝突し、それ以後はピストン上昇によつて決められた速度で収縮が続けられることになる。カメラのシャッターが開いてからピストンの動き始める迄の時間を適当に調節して横杆の上昇とピストンの上昇とが一致するようにするのである(図2)。

結 果

1) 攣縮中の張力筋長関係

慣性横杆を用いてその慣性能率を変えながら、攣縮の途中における短縮量と張力とをそれぞれブラウン管のX軸及びY軸に入れてリザーブ像を描かせてみる。この方法によつて図3が得られた。図4は別の標本につ

図3 単収縮の張力短縮曲線

囊の縫工筋, 室温 19°C, 荷重 1g. 等価質量は A, 7g; B, 13g; C, 26g; D, 51g; E, 125g; F, 249g

時標は 6msec, 輝度変調法による。矢印で示される長さが初期短縮量で B, C, D, E においては略等しい。

図4 慣性能率を変えた場合の張力短縮図

縦軸は張力, 横軸は短縮量

囊の縫工筋, 室温 19°C, 荷重 5g

等価質量は順次 9, 18, 44, 76, 163, 254, 431g.

Si: 初期短縮量, RT: 静止張力レベル

いての実験であるが、これら一群の曲線を重ね書きしたものである。同様の短縮量張力関係は真島³⁾が間接的方法で作図しているが、ここでは直接に描記することに成功したわけである。初期における張力発生が次第に減少して、再び静止張力にもどる迄の短縮を初期短縮というが、初期短縮量は慣性を変えても変わらず一定の値を示すことが分る。初期短縮が終つた後も筋は短縮を続けるので全短縮量はもちろん初期短縮量より大きい。全短縮量を測定するには図1の横杆では不可能で、普通の張力横杆を用い、慣性横杆との間を糸か鎖のような撓むもので連絡すればよい。こうすると初期短縮が終つたところで糸は撓み、慣性横杆は切離されて筋を押上げることはないので、普通の等張性収縮に移行することになる。このようにして全短縮量と初期短縮量とを求めてみると図5を得る。初期短縮量は慣性能率又は等価質量 (equivalent mass) の広い範囲にわたつて一定不変であることが分る。この値を図上で Si とした。慣性が過大である場合は限られた攣縮時間の間に Si だけ短縮することは不可能となるのは当然で、初期短縮量は当然減少する。問題は慣性が極めて小さいところで初期短縮量が小さくなっている事実であるが、これは見掛上の減少であつて決して真の減少ではない。その理由は図3, A 又は図4下端の曲線を見れば明かなように、これらの場合張力は確かに一旦静止張力にもどるが、その後他の曲線に見られるように張力零とはならず、荷重(静止張力)のレベルで振動している。つまり張力が静止張力にもどつた後真の等張性収縮を行つているのであり、最大速度を暫らく持続していることになる。従つて最初に静止

張力にもどつた時の短縮量をもつて初期短縮量とすれば、確かに初期短縮量は減少していることになるが、実はその後張力曲線が、静止張力レベルに一致し重なってしまうのであって、むしろ真の初期短縮量は決められないといつた方がよい状態である。極端な場合は慣性の全くない理想的等張性収縮の場合で、張力が終始完全に荷重に等しいならば張力曲線は常に静止張力レベルに一致してしまうことになる、両者の交点を求めることは不可能である。

以上をまとめて結局攣縮における初期短縮量は或る限度内では槓杆の慣性の大小に関係なく一定であると言える。

図5 慣性と全短縮及び初期短縮との関係
縦軸は短縮、横軸は等価質量
囊の縫工筋、室温 19°C。
黒丸は全短縮量、白丸は初期短縮量
Si: 初期短縮量は或範囲内で一定なることを示す

図6 後荷重法による張力短縮図
縦軸は張力、横軸は短縮量
囊の縫工筋、室温 19°C、槓杆の等価質量 76g
荷重は順次 2, 3, 5, 10, 15, 20, 25g
Si: 初期短縮量, RT: 静止張力レベル

2) 後荷重法

次に図1の St_2 を用いて槓杆を下から支持しておき、荷重の大きさを種々変える後荷重実験を行った。この方法では筋の初期長は荷重が変わっても変わらないことになる。この方法で得られた短縮量—張力図を重ね書きしてみると図6を得る。この図から分るように、荷重が大きくなつても初期短縮量は変わらない。若し荷重が非常に大きくて筋は攣縮中に一定値 Si だけ短縮出来なかつた場合の曲線を見ると、何れも張力は静止張力のレベルと交叉していない。つまりそこ迄もどつていない。以上のことから初期長が一定ならば初期短縮量は或る範囲内で荷重の大小に関係なく一定であると言える。荷重が大であれ小であれ筋には Si の値（この値は初期長が決れば決ってしまう）だけ短縮せんとして張力を発生し引つ張る能力があるのである。

3) 等速度攣縮

次に速度調節器を用い槓杆の運動速度を制御して攣縮を行わせてみる。この場合槓杆はバランス（図1, O）を外して軽くしておく。リレーを調節して筋の収縮を始める時点で速度調節器が始動するようにする。もちろん筋の収縮はその初期に於いては速度零から徐々に加速されるので、調節器のピストンは予め少しばかり先行している。そこへ加速された槓杆が追付いて衝突するわけである。それ以後は槓杆の上昇はピストンに抑えられ等速度

図7 等速度収縮の張力と短縮

囊の縫工筋、上は張力曲線、下は短縮曲線
S: 刺激時点, RTL: 静止張力レベル、時尺は 1/100 秒
張力曲線中の 1 と短縮曲線中の 1' とは同時に描記されたものである

の収縮を続けていくことになる。描記は電磁オシログラフを用い張力曲線と短縮曲線とを別個に同時描記した。速度を種々の値に調節しながら得られた曲線群を重ね書きしてみると図7が得られた。この場合にも速度を遅く抑える程攣縮初期の張力発生は大きくなるが、やがて減少して静止張力レベルにもどってくる。その時の短縮量すなわち初期短縮量は速度の大小に関係なく一定の値(S_i)を示している。速度を余りに遅く抑えれば初期短縮量は減少し始める。図7の例の場合筋の収縮時間(活動電位の起始から等尺性張力曲線の最大値になる迄の時間)は約8/100秒であり、 S_i は約4mmであるから短縮速度が5cm/sec以下ならば筋は収縮時間中に S_i だけ縮むことは出来ないことになる。事実図7(4~4')の場合は速度が5cm/sec以下になっている。従つてこの場合初期短縮量が減少しているのは当然である。このことは前の慣性を増加させる実験や後荷重法の実験についても考えられることで、一般に収縮時間中に S_i だけ縮むことが出来ないような外部条件の下では筋は収縮時間中を通じて荷重を引上げようと努力するのである。しかし S_i だけの短縮がこの時間内に完遂された場合は張力発生はなく、等張力性条件にもどるといつてよい。

討 論

以上の実験によつて筋には初期長によつて決まるある一定量の短縮量(S_i)があつて、それだけの短縮は慣性や荷重や短縮速度というような外部条件には関係なく遂行せんとする能力のあることが分つた。 S_i 以前で短縮を妨げようとするれば、筋はこの障害を押除けようとして大きな張力を発生するのである。このことから S_i だけ縮んだ長さは筋にとつて一種の準安定状態であることが察せられる。しかしこの状態は最終的安定状態でないことは短縮が更に続けられることから明らかである。そこでこのことを説明するために筋内に2種の要素を想定することが理解に便であることが示唆されている⁸⁾⁹⁾。つまり抵抗を排除して強力に短縮せんとする要素があつて、その要素にとつては S_i は最終的安定状態であるとするのである。もう1つの要素はそのような抵抗排除性はなく恰もゴムのように短縮する要素である。前者を強要素、後者を弱要素という。最近 Sandow¹⁰⁾も筋の active state は単一なものでないことを指摘している。すなわち張力曲線を微分して得られる active state の曲線についてその初期の部分に折れ曲りがあるのである。又平滑筋については一つの筋が強弱2様の働きを示すことも報告されている¹¹⁾。つまり筋内に2様に働き

得る構造があることを考えることは不可能ではないのである。その構造が2つの全く別のものであるのか、1つのものが条件によつて2様に働くのであるかは不明であるが今後の重要な課題であらう。

張力曲線が一旦上昇して再び静止張力レベルと交叉するところでは、Wilkie等²⁾の純弾性要素 elastic element について考えればその長さは静止時と等しい筈であり、この時の短縮量は全く収縮要素 contractile element の短縮量を示している。従つて上記強弱の2要素は従来収縮要素と考えられていたものについて更にそれが2つの部分から成り立っていることを考えさせるのである。純弾性要素なるものが果して存在するかどうかは一つの疑問であるが、一步を譲つて仮りに存在するとすると、強要素は攣縮の初期に弾性要素を引伸して S_i だけ短縮してしまい、その後は引伸された弾性要素が荷重を引上げると考えてもよい。しかし S_i は最終的な状態でなく、筋は S_i だけ短縮した後更に荷重を引上げ、抵抗の小なる場合は殆ど S_i と同程度の長さだけ縮むことが出来るのである。この弱要素の収縮は初速度が与えられていれば充分行われるが、初速度零の場合、つまり荷重を加速し引上げる能力は殆どないことが分る(図5)。

もちろん収縮要素の中に2種の要素を区別せず、変形鎖 mutation chain⁷⁾のような1種の単位だけから成ると考えることも出来る。収縮の初期には各収縮単位は収縮するものが大部分で、弛緩するものはほとんどないために強力に見えるが、ある時間を経過した後は弛緩し始める単位が増してきて弱く見えるのであると考えられる。しかしこの場合重要なことは弛緩し始める要因となるものは一定時間を経過することではないのであつて、一定量の短縮(長さの変化)が遂行され終つたということとでなければならない。そうでなければ本実験で明らかにされた S_i という外部条件によつては変らない量の説明が困難であらう。初期短縮量は初期長さすなわち収縮前の分子配列の幾何学条件に支配される量であつて、それに要する時間というような時間的な要素の支配を受けず、やはり収縮分子の幾何学的な配列様式によつて決まるある種の準安定状態と考えなければならないからである。

要 約

(1) カエル又はガマの縫工筋を用い、攣縮中の張力と短縮量との関係を種々の外部条件の下に追求した。

(2) 慣性槓杆を用いて槓杆の慣性を増加させた時の初期短縮量はある限度内では槓杆系の等価質量には無関係

に一定の値を示した。

(3) 後荷重法で初期長を一定に保つたまま荷重を増加させた時の初期短縮量はある限度内で荷重の大小に無関係に一定の値を示した。

(4) 速度調節器を用いて短縮速度を制御した時の初期短縮量はある限度内では速度の大小に無関係に一定の値を示した。ここにある限度とは収縮時間内に一定値迄の短縮が完了されるような速度の範囲内である。

(5) 以上の初期短縮量の性質を説明するために、収縮要素について強弱の2種あることが想定された。

文 献

- 1) 真島英信, 田中宣子: 生体の科学, **5**(1), 38(1953)
- 2) Wilkie, D.R.: J. Physiol **110**, 249 (1950).
- 3) 真島英信: 生体の科学, **6**(1), 13 (1954)
- 4) Mashima, H. and Tanaka, N.: Jap. J. Physiol. **4**, 290 (1954).
- 5) Mashima, H.: Jap. J. Physiol. **5**, 231 (1955).
- 6) Hill, A.V.: J. Physiol. **53**, 78P (1920).
- 7) Buchthal, F. and Kaiser, E.: Det. Kgl. danske Vidensk. Selsk. biol. Medd. **21**, 1 (1951).
- 8) 真島英信: 生体物理化学シンポジウム第1集, 103 (1956)
- 9) 真島英信: 最新医学, **12**(6), 19 (1957).
- 10) Sandow, A.: Science **127**, 760 (1958).
- 11) Hoyle, G. and Lowy, J.: J. exp. Biol. **33**, 295 (1956).

Summary

(1) Using the sartorius muscle of the frog or toad, the relation between tension and shortening during twitch was investigated under various conditions.

(2) The amount of initial shortening, which was defined as the shortening at the moment when the initial tension development decreased to the level of resting tension, did not change in spite of the increase of equivalent mass within the certain limit.

(3) The amount of initial shortening did not change when the load increased within the certain limit under the after-load condition.

(4) The amount of initial shortening did not change when the velocity of shortening was controled within the certain limit by the velocity-controlder.

(5) Above properties of the initial shortening would be explained by two contractile components, one of which is stronger than the other.

Department of Physiology, Juntendo University School of Medicine.