

## 特集 1 言語聴覚士に必要な運動生理学

## 筋力の構造と機能

総説▶

津田英一

Eiichi Tsuda

**要旨** 骨格筋は、身体運動を行うための最終的な出力器官としての役割を担っている。その最小単位は筋原線維を構成する筋節であり、収縮タンパク質であるミオシンとアクチン間で滑走が生じることで筋は収縮する。筋収縮により発生する張力は、その生理的断面積と、収縮速度はその筋長と相関し、筋の基本的な機能特性を決定づける。臨床的に測定される筋力は、関節運動によって発生するモーメントによって提示されることが多く、筋張力以外にも関節の構造、筋の付着位置や屈曲角度の影響を受ける。

**キーワード**▶ 骨格筋、筋線維、筋原線維、筋収縮、筋力

## I. はじめに

骨格筋 (skeletal muscle) は四肢、体幹において単一のあるいは複数の関節をまたいで骨に付着し存在する (それぞれ単関節筋、多関節筋)。日常生活や社会参加を行うために必要な動作や姿勢・肢位の保持といった身体活動は、単独のあるいは複数の関節の運動あるいは固定により構成されている。関節の運動や固定は、随意筋である骨格筋が中枢神経からの信号を運動ニューロンを介して受け、求心性、等尺性、遠心性に収縮することにより生じる。つまり骨格筋はわれわれの運動意図を最終的に身体上で具現化する出力器官である。

## II. 骨格筋の構造

筋の両端は直接あるいは腱・腱膜となり、骨、軟骨、靭帯に付着する。筋収縮によって生じる運動が小さい方の付着部が起始 (origin)、大きい方の付着部が停止 (insertion) と定義されており、原則として上下肢では近位端、体幹では脊柱側が起始、他方が停止となる。中央部の筋腹 (muscle belly) は、線維性結合組織と筋上膜 (epimysium) からなる丈夫な筋膜によって表面が被覆されている。筋上膜の中には筋周膜 (perimysium) によって覆われた複数の筋束 (fascicle) があり、さらに筋束は筋内膜 (endomysium) によって覆われた複数の筋線維 (myofiber) により構成される (図 1)<sup>1)</sup>。ヒト骨格筋の筋線維は直径約 0.05~0.1 mm、長さ数 mm~数十 cm と生体内で最も大きな細胞であり、外周を基底膜 (basal lamina) と形質膜 (plasma

lemma) からなる筋線維鞘 (sarcolemma) により覆われる。基底膜と形質膜の間には単核の衛星細胞が存在し、骨格筋の発達や再生に関与している。筋線維は複数の核を有し、細胞質内には数百から数千の筋原線維 (myofibril)、T 管、筋小胞体、ミトコンドリアなどが含まれる。

骨格筋は筋の作用方向、つまり長軸方向と筋線維の配列方向から平行筋 (紡錘筋) と羽状筋の 2 つに分類される。平行筋ではその名の通り、筋線維が筋の長軸方向に一致して配列している。これに対して羽状筋では、筋線維は長軸方向に対して一定の角度を持って配列する。羽状筋には 2 本の表層腱膜間に筋線維が配列する単羽状筋と、中央の腱膜から両側の表層腱膜に向かって筋線維が配列する両羽状筋がある。それぞれ後述するような筋出力の特徴を有している。

## III. 筋原線維

筋原線維は筋の機能である筋収縮を担う最も重要な構成体である。筋原線維は主に太いフィラメントを形成するミオシン (myosin) と、細いフィラメントを形成するアクチン (actin) の 2 種類の収縮タンパク質からなる。筋収縮の最小単位は筋節 (sarcomere) と呼ばれ、両端にある Z 膜にはアクチンが、中央にある M 線にミオシンが連結している。筋原線維を光学顕微鏡で観察すると、アクチンとミオシンが重なって暗く見える A 帯と、ミオシンのみで明るく見える I 帯が規則的に配列した縞模様が確認される。筋収縮時には I 帯の長さが短縮し、弛緩時には延長する。T 管は細胞膜が陥没して筋線維の内部に落ち込んだもので、活動電位を筋細胞内部へと伝える機能がある。筋小胞

弘前大学大学院医学研究科リハビリテーション医学講座

[連絡先] 津田英一：弘前大学大学院医学研究科リハビリテーション医学講座 (〒036-8562 青森県弘前市在府町 5)

TEL : 0172-39-5473 FAX : 0172-39-5473 E-mail : eiichi@hirosaki-u.ac.jp

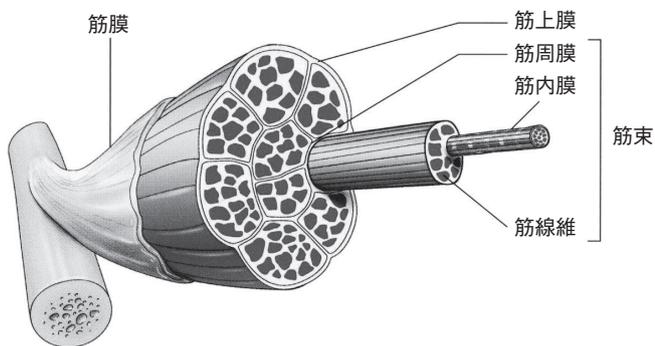


図1 骨格筋の構造<sup>1)</sup>

体は内腔にCa<sup>2+</sup>イオンを貯蔵しており、これが筋細胞内に放出されることにより筋収縮が生じる。ミトコンドリアは内包する各種酵素の作用により、細胞のエネルギー源であるATPを産生する。

#### IV. 筋線維の分類

骨格筋の筋線維は酵素活性の違いから大きく3種類に分類される。解糖系酵素活性が低く酸化系酵素活性が高いタイプI (SO) 線維、逆に解糖系酵素活性が高く酸化系酵素活性が低いタイプIIB (FG) 線維、両方の酵素活性とも高いタイプIIA (FOG) 線維である。収縮速度が遅いタイプI線維は遅筋 (slow twitch muscle)、収縮速度が速いタイプIIA およびタイプIIB 線維は速筋 (fast twitch muscle) と呼ばれる。タイプI線維は細胞内のミトコンドリアが多く毛細血管も発達しており、酸素を取り込む機能が強く持久性に優れている。タイプIIB 線維は無酸素状態での筋収縮能が高く瞬発性に優れ、タイプIIA 線維は両方の性質を兼ね備えている。一般的にサイズが小さいタイプI線維は動員閾値が低く、サイズの大きなタイプIIA およびIIB 線維は動員閾値が高い。そのため低い負荷から筋力発揮を開始すると、まずタイプI線維の運動単位が優先的に動員され、筋力発揮レベルの高まりとともに、サイズの大きなタイプIIA およびタイプIIB 線維の運動単位が付加的に動員される<sup>2)</sup>。

#### V. 筋収縮のメカニズム

運動への意志はさまざまな経路を通り大脳皮質の一次運動野に伝えられ、身体各部位の随意運動を制御している上位運動ニューロンの興奮を引き起こす。上位運動ニューロンは内包後脚、中脳大脳脚、橋と延髄の腹側を通り延髄下部で交叉し、反対側の皮質脊髄路 (側索) を下降し、脊髄前角に到達する (錐体路)。脊髄前角では上位運動ニューロンの興奮が、前角細胞に始まる下位運動ニューロンに伝達される。前角細胞の軸索は脊髄神経となり末梢の骨格筋に

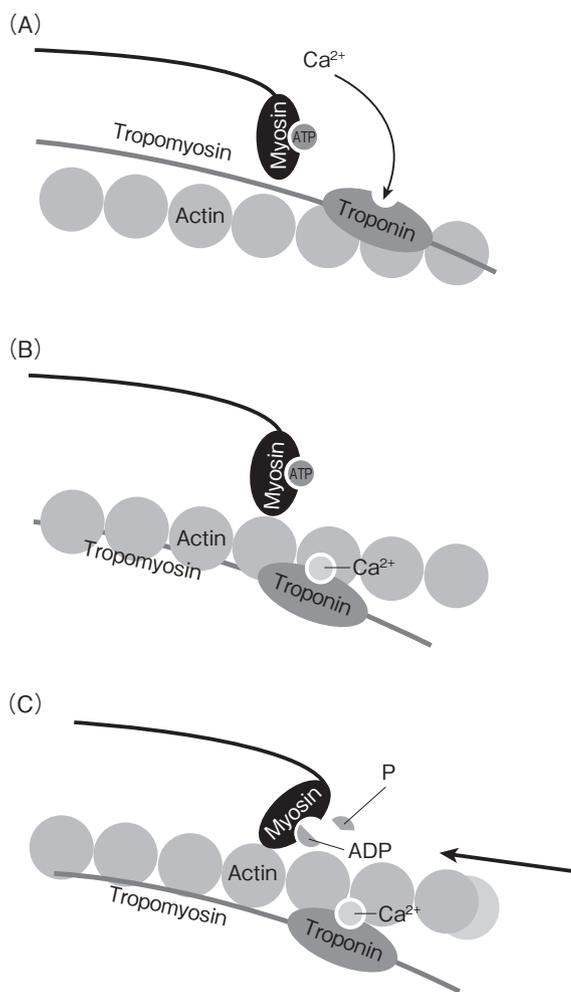


図2 Sliding filament theory<sup>4)</sup>

(A) 活動電位が生じた筋線維では筋小胞体からCa<sup>2+</sup>イオンが放出され、これがトロポニンに結合する。(B) 構造変化によりトロポミオシンが移動し、ミオシン頭部とアクチンが結合する。(C) ミオシン頭部にあるATPが分解され、ミオシンが首振り運動を行い、アクチンフィラメントを引き込む。

至り、筋内で枝分かかれし、複数の筋線維に達する。これを運動単位と呼び、骨格筋収縮の最小機能単位となる。同一の運動単位に属する筋線維の活動は「全か無かの法則」に従うため、運動単位内で一部の筋線維のみが活動することは生じない。1個の下位運動ニューロンが支配する筋線維の数を神経支配比と呼び、粗大運動が中心の筋では大きく、巧緻運動を担う筋では小さい。軸索と筋は神経筋接合部を介して連結しており、神経終末から放出されたアセチルコリンが筋線維膜のレセプターに結合することにより終板電位が発生し、筋線維に活動電位が生じる。

一般的に骨格筋の収縮機序はHuxleyによって提唱されたsliding filament theoryによって説明される(図2)<sup>3)</sup>。アクチンフィラメントの表面にはトロポニンと結合したトロポミオシンが存在し、筋弛緩時にはミオシン頭部がアクチンに結合するのを構造的にブロックしている。活動電位が生じた筋線維では筋小胞体からCa<sup>2+</sup>イオンが放出され、

これがトロポニンに結合することにより構造が変化し、トロポミオシンが移動し、ミオシン頭部とアクチンの結合が可能となる。結合が完成するとミオシン頭部にあるATPが分解され、ミオシンが首振り運動を行いアクチンフィラメントを引き込み、筋節が短縮することにより筋の収縮が生じる。消費されたATPはミトコンドリアより供給されるため、連続した筋収縮が可能となる。

## VI. 筋の収縮様式

筋の収縮様式には、筋の長さに変化が生じない静的収縮と、変化が生じる動的収縮がある。前者は筋長が一定に保たれるため関節運動を伴わず、等尺性収縮と呼ばれる。一方後者には、筋が短縮しながら収縮する求心性（短縮性）収縮と、筋が伸張しながら収縮する遠心性（伸張性）収縮がある。また、動的収縮には一定の張力で収縮する等張性収縮と、一定の速度で筋が収縮する等速性収縮がある。実際には、厳密な筋の等張性収縮や等速性収縮を再現することは難しく、前者は一定の負荷に対する関節運動の際に、後者は一定の角速度での関節運動の際に生じる収縮を指すことが多い。

## VII. 筋力に影響する因子

### 1. 筋断面積

骨格筋が発揮する最大筋張力と筋断面積には正の相関があると報告されている。単位断面積あたりの最大筋力は、個々の筋や個体差などから報告者によって異なるが約4～6 kg/cm<sup>2</sup>とされている<sup>5)</sup>。

### 2. 筋線維の配列方向

前述の筋断面積には筋の長軸方向に直交する面となる解剖学的断面積と、筋線維の走行方向に直交する面となる生理学的断面積がある。平行筋では筋の長軸方向と筋線維の走行方向はほぼ一致するため、解剖学的断面積と生理学的断面積は等しくなる。一方、羽状筋では筋線維が筋の長軸方向に対して一定の角度で配列するため、生理学的断面積は解剖学的断面積よりも大きくなる。したがって、同じ解剖学的断面積を持つ平行筋と羽状筋を比較すると、より多くの筋線維を配置できる羽状筋の方が大きな筋張力を発揮するのに有利と言える。

### 3. 筋長

筋線維は収縮の最小単位である筋節を繰り返す構造であるため、筋線維が長い筋ほど多くの筋節で構成されている。筋全体の収縮距離は筋節の収縮距離の加算となるため、筋節が同時に収縮を起こすと筋線維長が長い筋ほど単位時間当たりの収縮距離は長くなる（筋収縮速度が速くなる）。したがって、筋収縮速度の点では、筋線維長を長くできる平

行筋が羽状筋よりも有利である。

筋が発揮する筋張力は筋に生じる長さ変化の影響を受ける<sup>6)</sup>。筋収縮によって生じる活動張力は、筋が生体内にある時の長さである自然長において最大となる。自然長より長さが減ると活動張力は徐々に減少し、自然長の60%以下では活動張力を発揮できなくなる。逆に自然長より伸張されても活動張力は減少するが、筋を構成する結合組織に発生する静止張力が加わるため、筋全体の張力（全張力）は増大する。

### 4. 関節の構造・屈曲角度

実際の臨床の場面では、筋の収縮によって生じる関節運動で発揮されるモーメント（関節トルク）を筋力として測定している。関節トルクは筋の収縮によって発揮される筋張力とモーメントアームの積によって決定される<sup>7)</sup>。したがって、筋の付着部が関節の回転中心から遠い関節ではモーメントアームは大きくなり、同じ筋張力でも大きな関節トルクを発生することができる。また関節の屈曲角度が変化することでモーメントアームと筋長がともに変化するため、関節トルクも屈曲角度の影響を受ける。

### 5. 神経系

筋収縮によって生じる筋張力は当然それを支配する神経系の影響を受ける<sup>8)</sup>。筋に単一の短い刺激が加わると、単収縮と呼ばれる一過性の筋収縮が生じる。一つの筋線維は「全か無かの法則」に従い、閾値以下の刺激には反応せず閾値以上の刺激には最大収縮を起こす。生体内では興奮する前角細胞の数が増えることにより、動員される運動単位の総数が増加し（recruitment）、筋張力は増大する。また刺激の頻度を増加させると、単収縮が弛緩する前に次の収縮が生じ、強縮と呼ばれる状態が生じる。生体内でも運動ニューロンの発火頻度が増加することにより、大きな筋張力が発生する（rate coding）。さらに運動単位の動員が同期化される、つまり活動時相が一致することにより、大きな筋張力を得ることができる（synchronization）。

### 6. 心理的要因

筋力にはその構造的要素によって決定される生理的限界がある。通常は高位中枢からの抑制により、最大努力下においても生理的限界まで筋力を発揮することはない。これを心理的限界と呼び、生理的限界の70～80%とされている<sup>9)</sup>。

## VIII. 摂食・嚥下に関与する筋

摂食・嚥下には顎、口腔および頸部周囲に存在する多くの筋群が関わる<sup>10)</sup>。三叉神経、顔面神経、舌咽神経、迷走神経、舌下神経、第1・2・3頸神経の支配を受ける。

### 1. 口裂周囲の表情筋群

口裂周囲の表情筋群は、頬骨、上顎骨、下顎骨から起始

し、皮膚に停止し、口裂を開閉する。大頬骨筋、小頬骨、上唇挙筋、上唇鼻翼挙、口角挙、笑筋、頬筋、口輪筋、口角下制筋、下唇下制筋、オトガイ筋があり、いずれも顔面神経支配である。

## 2. 咀嚼筋群

咀嚼筋群は頬骨、側頭骨、蝶形骨から起始し、下顎骨に停止し、開口、閉口、下顎骨の前方、側方移動に関与する。咬筋、側頭筋、内側翼突筋、外側翼突筋があり、三叉神経から分岐した下顎神経の支配を受ける。

## 3. 舌骨上筋・舌骨下筋群

舌骨上筋群は頸部の前方で舌骨の上方を走行する筋であり、下顎骨、側頭骨茎状突起から起始し、舌骨に停止する。下顎神経支配の顎舌骨筋、顎二腹筋（前腹）、顔面神経支配の顎二腹筋（後腹）、茎状舌骨筋、舌骨神経支配のオトガイ舌骨筋がある。一方、舌骨下筋群は胸骨、鎖骨、肩甲骨、第1肋骨、甲状軟骨から起始し、舌骨および輪状軟骨に停止する。胸骨舌骨筋、肩甲舌骨筋、胸骨甲状筋、甲状舌骨筋があり、全て第1・2・3頸神経によって形成される頸神経ワナの枝によって支配される。開口時には舌骨下筋群が舌骨を固定し、舌骨上筋群が下顎骨を引き下げる。閉口により下顎骨が固定されているときには、舌骨上筋群が舌骨を、甲状舌骨筋が甲状軟骨を引き上げ、嚥下に関与する。

## 4. 舌筋群

舌内部には舌の形を変える上縦舌筋、下縦舌筋、横舌筋、垂直舌筋がある。舌外部には下顎骨、舌骨、側頭骨茎状突起から起始するオトガイ舌筋、舌骨舌筋、茎状舌筋があり、舌の位置移動を行う。舌筋群は全て舌下神経支配である。

## 5. 軟口蓋の筋群

軟口蓋には口蓋帆を緊張する口蓋帆張筋、挙上する口蓋帆挙筋、口蓋垂を短縮する口蓋垂筋があり、これらが共同して働くと咽頭鼻部と口部が遮断される。また口峽を狭める口蓋舌筋、口蓋咽頭筋が働くと口腔と咽頭が遮断される。

口蓋帆張筋は下顎神経、それ以外は舌咽神経・迷走神経により形成される咽頭神経叢の枝で支配される。

## 6. 咽頭・喉頭の筋群

咽頭の内層は縦走する茎突咽頭筋、耳管咽頭筋からなり、咽頭を挙上する。外層は輪走する上咽頭収縮筋、中収縮咽頭筋、下咽頭収縮筋よりなり、咽頭を収縮する。茎状咽頭筋は下顎神経、それ以外は咽頭神経叢の枝で支配される。喉頭には声帯を緊張する輪状甲状筋、声門を開く後輪状披裂筋、声門を閉鎖する外側輪状披裂筋、披裂筋、甲状披裂筋がある。輪状甲状筋は迷走神経の上喉頭神経に、それ以外は迷走神経の下喉頭神経（反回神経）により支配される。

## 文 献

- 1) 松浦哲也, 二川 健: 構造と筋収縮の生理学 (第4章) 筋・腱. 越智隆弘ほか (編), 最新整形外科学体系 (第1巻) 運動器の生物学と生体力学, 中山書店, 東京, 153-158頁, 2008.
- 2) 大藏倫博: 運動機能を改善させるために必要な運動生理学—筋力向上の観点から—. デイサースリア臨床研究, 8: 49-54, 2018.
- 3) Huxley HE: The mechanism of muscular contraction. Sci Am, 213(6): 18-27, 1965.
- 4) 津田英一: 筋力増強の理論. Jpn J Rehabil Med, 54(10): 740-745, 2017.
- 5) 小竹伴照: 筋力増強訓練. 総合リハ, 19(5): 505-509, 1991.
- 6) 真島英信: 筋肉の構造と収縮機構. 医用電子と生体工学, 4: 2-11, 1966.
- 7) 福永哲夫: 筋力「人間の発揮できる力—筋力のとらえ方—」. Jap J Sports Sci, 1: 371-376, 1994.
- 8) 古屋かおる: 筋収縮力の調節機構. 体育の科学, 38: 419-425, 1988.
- 9) 猪飼道夫: 筋力の生理的限界と心理的限界の筋電図学的研究. 体育学研究, 5: 154-166, 1961.
- 10) 松永 智, 阿部伸一, 井出吉信: 摂食嚥下器官の解剖. 才藤栄一ほか (編), 摂食嚥下リハビリテーション (第3版), 医歯薬出版, 東京, 60-67頁, 2016.