

# 骨と筋肉

久米新一

京都大学大学院農学研究科

# 動物の各組織

- 上皮組織：体表，体腔の表面，管腔器官の表面などをおおっている細胞層を上皮，その細胞を上皮細胞という。
- 支持組織：細胞，組織，器官を結合して，それらの形，位置を保持したり，支えている組織である。
- **筋組織**：刺激に反応して収縮する筋細胞で構成される
- 神経組織：生体内外の環境の変化を情報としてとらえ，反応する神経細胞とこれを支える指示細胞で構成されている。

# 形を決める組織と変える組織

- 種特有の体型の維持：体型の固定は骨と軟骨など、堅い材質（リン酸カルシウムで構成されているヒドロキシアパタイト）が主となる  
--(細胞の骨格となるのはフィラメント)
- **運動による形の変換**：組織・器官・個体レベルの形の変換は筋細胞の収縮によって生じる。筋細胞の収縮は2種のフィラメント（太いもの：ミオシンフィラメント、細いもの：アクチンフィラメント）の相互作用の結果

# 家畜の生理・生体機能

- 産卵鶏やブロイラーのように、産卵に適した鶏や産肉に適した鶏が選抜され、その機能をもつため異なる器官や組織の発達が進んだ。
- 牛も初めは役牛として労役に適するような体型をしていたが、今では乳用種・肉用種・乳肉兼用種などのように体型が生産に適するように改良され、同時にそれぞれの生産に適した器官が発達した。

# ブタの胸椎と腰椎（胸腰椎）の数

- 動物の胸腰椎は一定：ヒト・ウシ・ヒツジ（19）、イヌ・ネコ（20）、ウマ（24）
- ブタの胸腰椎は19－24個と変動している（イノシシは19個と一定）：品種によって異なり、品種内でも一定でない
- ブタは肉量・産子数などで改良したため、胸腰椎が多くなり、胴長になった：ランドレース種がその代表的な品種
- 胸腰椎数を決める遺伝子を探索する研究

# 骨格の関節

- 動物の骨格は関節によってつながり、極めて精巧にできている
- 関節は適当な角度で2つの骨の動きを可能にし、また関節は離れていない
- 関節は大きな圧力にもちこたえ、関節の表面を摩滅から防ぐためによく潤滑されている
- 関節は軟骨でおおわれ、潤滑油のように作用するヒアルロン酸に富む細胞外液がある
- 2つの骨は靭帯で束ねられ、靭帯と軟骨に損傷を与えることが多い

## 骨：軟骨組織と骨組織

**軟骨**：関節、骨端などに存在してクッションの役目をしている。軟骨は軟骨組織からでき、その細胞成分を軟骨細胞、間質を軟骨基質という。

**骨**：骨格を形成して体の支柱となり、筋肉とともに運動器となる。骨を構成している組織が骨組織であり、骨膜で包まれ、内部には骨髄がある。

・血漿中のカルシウム濃度を一定に保つために、骨中の骨芽細胞と破骨細胞が働く

# 軟骨組織

- 軟骨細胞：散在性に分布し、間質中の軟骨小腔（1－2個の細胞がある）に入っている
- **細胞間質**：軟骨細胞で構成され、間質の繊維成分でガラス軟骨（軟骨の基本で、コンドロイチン硫酸などの粘液多糖類を付加して、ゲル状の基質を形成：関節、気管）、繊維軟骨（多量の膠原繊維を含む：椎間円板）、弾性軟骨（弾性繊維を含む：耳介）の3種の軟骨がある



# 骨組織

- 骨組織の細胞は骨細胞で、細胞間質は膠原原線維とCa塩を主体とする骨質で構成
- 骨の組織構造は長骨であり、近位・遠位の骨端とその間の骨幹からなり、骨端の表層と骨幹は緻密質で、骨端内部は網目状の海綿質でできている
- 緻密質には動静脈を導くハヴァース管とフォルクマン管があり、骨内に血液を分布させる
- 緻密質は層板構造の集合であり、海綿質の網目も層板構造である

# 骨組織

- 骨組織の細胞：骨芽細胞と破骨細胞が骨の形成と破壊を繰り返している
- 細胞間質：骨芽細胞が形成した有機成分（膠原線維と粘液多糖類）に血液由来のCa塩が沈着してできる。線維芽細胞が繊維性物質を合成・分泌し膠原線維となり、骨を固定する
- 骨の発生：軟骨内骨化（骨の形成予定部位に軟骨が発生し、その後骨に置換：大多数の骨）と骨内膜化（結合組織内に直接骨ができるもの：頭蓋骨の一部）

# 骨芽細胞と破骨細胞

- **骨芽細胞**: 核が1つの細胞であり、骨基質タンパク質を合成・分泌するゴルジ装置と粗面小胞体が発達している。骨形成により骨基質にリン酸カルシウムが沈着する。
- **破骨細胞**: 巨大な多核細胞であり、数個から数十個の核を有し、またミトコンドリアも多い。骨吸収(酸によるカルシウムの溶出と酵素による骨基質の溶解)によって骨から血中にカルシウムを放出する。鳥類では哺乳類より核が多く、骨吸収能が哺乳類より優れている。

## 表. 乳牛の大腿骨のミネラル含量(灰分)

	子牛	乾乳牛	泌乳牛
Ca、%	38.5	37.8	37.1
P、%	17.4	16.5	17.7
Mg、%	0.58	0.49	0.54
Na、%	0.88	1.06	0.87
K、%	0.10	0.14	0.02
Fe、ppm	10.4	6.9	12.2
Zn、ppm	119	101	98
Cu、ppm	1.2	0.9	0.6

# 牛の蹄

- 大型化による蹄病の増加  
(蹄葉炎、蹄底潰瘍、し間腐爛など)  
蹄に加わる過重バランスを適正にするために、  
削蹄が重要
- 管理的要因  
(衛生状態、コンクリート床)
- 栄養的要因  
(濃厚飼料の増加によるアシドーシスなど)

# 筋組織

- 動物が運動したり、心臓、消化器などの臓器や器官を動かすために直接働いているのは筋肉である。
- 筋肉は収縮性をもつ筋細胞の集まりであり、これを筋組織という。
- 筋組織は明暗の縞模様(横紋)のある横紋筋と横紋のない平滑筋に大別される。
- 筋運動のエネルギー源であるアデノシン三リン酸(ATP)を供給しているのは、筋原繊維をすきまなくとりかこんでいるミトコンドリアである。

# 仕事とエネルギー

- 生物における能動的な動きは、ほとんどがATP中の化学エネルギーを力学的な仕事に変えるという、共通のやり方で達成される。
- この過程では分子モーターと呼ばれる物質を含んでいることが多い(筋収縮を起こすミオシンや繊毛・鞭毛を動かすダイニンなど)。
- 分子モーターによって起こる運動はあまり効率的ではなく、筋肉の効率 $は25\%$ で、残りの $75\%$ のエネルギーは熱になる(遊泳する精子も同様)。

# 生物の運動力学

- 動物の複雑な力学を統合するために、力を発生し、力を伝達する組織が必要である
- 筋肉は分子モーターで発生した力を筋肉全体の構造に伝え、次に腱は骨に力を伝え、骨は他の組織に伝える(筋細胞の両端は直接腱につながる)
- 生物体では力を発生・伝達するものはほとんどが不均一な構成要素の集まり(混合物)で、次に他の構造と結合して、さらにより大きな構造を形成する(階層的組織である)。



# 筋肉とは

- 筋肉は階層的な物質であり、力の発生と伝達を行う組織である
- 筋収縮の生化学的なメカニズムは全ての筋肉で同じであり、2つのタンパク質（アクチンとミオシン）が装置の部品であり、ATPがエネルギー源である（筋肉で発生する力はフィラメントの重なり合う量と関係している）
- 筋肉の分類の大きなものは、規則的な横紋があるか、ないかによる（骨格筋と心筋は横紋筋、内臓は横紋にない平滑筋）

# 筋組織

- 発生初期に刺激に反応して収縮する細胞が間葉から分化して各種の器官の構成に加わったが、この細胞を筋細胞（筋繊維）、これを主体にした組織を筋組織という
- 細胞質（筋形質）：膠原線維の他に、ミトコンドリア、小胞体、グリコーゲンが豊富である
- 筋肉はエネルギーを多量必要とするので、ミオグロビンが多い：ミオグロビンはヘモグロビンの約1/4の分子量で、ヘモグロビンより酸素の受け取りと貯蔵能力が高い

# 骨格筋

- 随意筋ともよばれ、中枢神経系の運動神経によって制御される。筋線維鞘とよばれる膜状の鞘につつまれた細長いソーセージ形の筋繊維（筋細胞）でできている。筋繊維は多核の細胞で、はっきりした縦紋と横紋がある。
- 骨格筋は場所と機能によってさまざまな形があり、直径1mm、長さ数cm以上もある巨大な筋繊維（筋細胞）が束になっている。
- 発生 과정에서小さな細胞が数百個も融合し、核がそのまま残ったため、筋細胞のなかには核が数百個ある。

## 横紋筋・骨格筋・随意筋：

- ・筋細胞のなかには太さ約 $1\mu\text{ m}$ 、長さ約 $2.5\mu\text{ m}$ のサルコメア（筋節）があり、その内部は暗く見える暗帯が中央にあり、その周囲には明るく見える明帯がある。サルコメアの両側にはZ膜があって、サルコメアは縦方向につながるることができる。こうしてできた長い繊維が筋原繊維である。
- ・明部と暗部がつながるため、横紋構造になる

# 骨格筋の収縮

- 筋の基本単位の筋原繊維は、太い筋フィラメント(ミオシンフィラメント)と細い筋フィラメント(アクチンフィラメント:トロポミオシンとトロポニンが付着)の2つのタイプの筋フィラメントが、交互にその末端をたがいにさしこみ、規則ただしく並んでできている。
- 骨格筋収縮には4つのタンパク質(ミオシン、アクチン、トロポミオシンとトロポニン)、CaイオンとATPが関係する。

# 骨格筋の収縮

- 収縮するときにはミオシン(分子量50万のタンパク質で、2個の頭と尾をもち、全長で150 $\mu$  m)とアクチン(分子量5万の球形のタンパク質で、直径は5nm)が反応し、ミオシンフィラメントの間にアクチンフィラメントをすべりこませることによって、筋の長さが短くなる(筋収縮)。場所と機能によってさまざまな形があり、直径1mm、長さ数cm以上もある巨大な筋繊維(筋細胞)が束になっている。
- 収縮時には、ミオシンは化学エネルギーを力学的なエネルギーに変換する酵素として機能する

# 骨格筋の収縮調節

- 筋収縮の調節には筋原繊維を取り囲む筋小胞体が関係し、筋小胞体の膜にはカルシウムポンプがあり、筋肉が弛緩しているときにカルシウムを筋小胞体に取り込む。筋細胞に収縮の命令が伝わると筋小胞体の膜にあるカルシウムチャネルが開き、カルシウムイオンが筋原繊維に放出され、このカルシウムイオンが信号になってサルコメアが収縮する
- トロポニン<sup>o</sup>はCa結合タンパク質であり、収縮の鍵となる。Caイオンと強く結合するトロポニンは、Caイオンが結合するとミオシンとアクチンが接触できるようになり、筋収縮が始まる。Caイオンが結合していないときには、トロポミオシンと協同して、ミオシンとアクチンの接触を妨げ、筋肉は弛緩する

# 死後硬直

- ・牛をと殺後、死後硬直期まではATPが残存し、筋肉は収縮する。筋肉が $10^{\circ}\text{C}$ 以下になると筋小胞体のカルシウム改修機能が低下し、筋線維周辺のカルシウム濃度が高まり、カルシウムイオンとトロポニンが結合する。その後、ミオシンとアクチンが接触できるようになり、筋収縮が始まる(コールドショートニング)。 $25^{\circ}\text{C}$ 以上でpH6以下でも同様の収縮が起こる(ヒートショートニング)。
- ・死後に起こる筋肉の収縮により食肉は固くなり、保水力が低下するが、死後硬直期を経ると次第に柔らかさとともに、風味も増してくる。この変化の起こる期間を熟成期間と呼び、細菌の増殖抑制のために $3-5^{\circ}\text{C}$ で行う。食肉の軟化は筋原線維の構造がカルシウムイオンによって弱まることによる。



# 平滑筋

- ・ 内臓筋・不随意筋ともよばれ、紡錘形の細胞でできている。それぞれの細胞は1つの核をもっている。かすかな縦紋はあるが横紋はない。
- ・ 平滑筋を収縮させる刺激は自律神経系によってつたえられ、ほぼ一定の周期で収縮と弛緩を繰り返している。平滑筋は皮膚、内臓、生殖器系器官、大きな血管、泌尿器系器官にみられる。

# 平滑筋の収縮

- ・ 平滑筋の収縮は骨格筋と異なるメカニズムで誘導される：平滑筋の刺激はカルシウムイオン濃度の上昇を起こすが、イオンは細胞外液から細胞に拡散して入ってくる点が異なる点である（骨格筋の収縮より遅い反応）。平滑筋にはトロポニンがない。
- ・ 小腸の壁の筋肉は頻度と強度を制御できる自律収縮を行い、この自律収縮による蠕動収縮で腸の内容物を動かす役割をはたしている。

# 心筋

脊椎動物の心臓は、心筋でできていて、周期的な収縮をしている。心筋細胞には縦紋と不完全な横紋の両方があり、仕事を持続させるためにミトコンドリアの数が非常に多い。

骨格筋と異なるのは、中心部に核をもっていること、筋繊維が分岐していること、筋繊維がたがいに結合していることで、収縮が心臓で起こると迅速に筋肉に広がる。心筋は、意識的にコントロールすることができない。自律神経によって心筋の活動はコントロールされるが、心筋の活動を早めたり、遅くしたりするだけである。

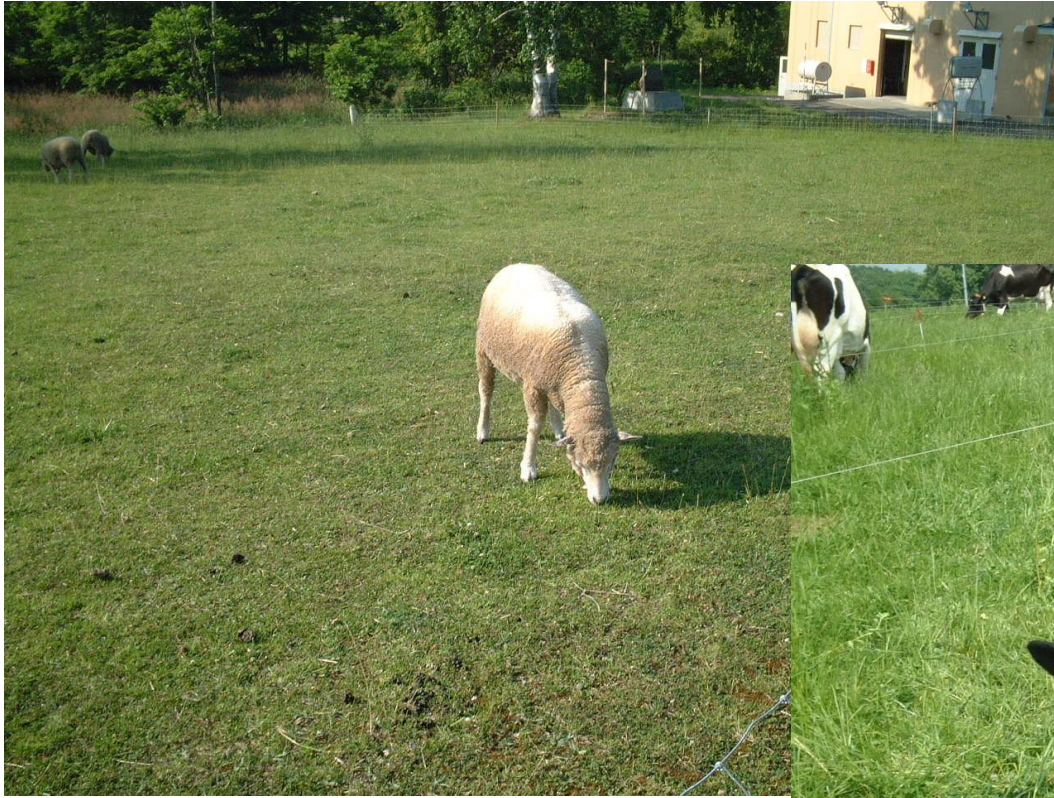
# 筋肉と骨の結合

- 筋繊維を束ね、引っ張る糊のような筋肉外マトリックスが筋肉にあり、その主成分の一つがコラーゲンである
- コラーゲン繊維は腱と接触し(一つの筋肉の端に腱がある)、腱は骨と結合している
- 骨の基本的なタンパク質はコラーゲンであり、腱のコラーゲンは骨のコラーゲン繊維と接触して、筋肉と骨の固い結合をもたらしている

# 筋肉における情報伝達

- 脊椎動物の筋肉は多数の軸索に支配され、軸索は少数の筋繊維に分枝する(運動単位): 筋肉は高度に複雑化した中枢神経系によって制御され、多くの情報やフィードバック信号に基づいて作用している
- 筋肉の神経は収縮を刺激するインパルスを運ぶ運動繊維と筋肉から中枢神経へ感覚情報を運ぶ感覚繊維(腱紡錘と筋紡錘)がある: 腱紡錘は収縮の力、筋紡錘は筋肉の長さの情報を伝え、筋肉の収縮を調節している

# めん羊と乳牛の採食行動



# 家畜の採食行動

- 放牧地の家畜は移動しながら採食
- 牛：上顎前歯がないため、舌で草を丸めとり、下顎前歯でちぎる。草高5cm以下と高い草は摂食しにくく、15-25cmが適した高さ

実際の給与でも無駄になる場合が多い

- 馬（上顎前歯がある）、羊・山羊（歯床板が発達）：草を噛みちぎれるため、草高の低いものも利用できる（羊の場合は草地荒廃のおそれもある）

# 放牧牛の採草





# 放牧地のサンプリングと不食過繁草



# 動物の行動

- **行動**: 生物が外界に対して働きかけるときに示す動き--**環境の変化に対応して全身的に応答する複雑な動き**



- 家畜の行動を一面的・主観的にとらえないことが重要であり、家畜管理に種特有の行動を活用する(種による進化との関係)
- **情報伝達を行動と結びつけることが大切**

# 動物の行動特性(1)

- 行動の機能性: 刺激に対する反応(反射)
- 行動の連続性: 段階的・連鎖的(システム)
- 行動の多面性: 同一刺激に対し、多面的な行動を示す(家畜、雌雄、個体による相違)
- 個体行動と社会的行動: 個体と群れによる行動(本来、家畜は群れで生活していたものが多い)

# 動物の行動特性(2)

適応行動: 目的にかなった全体的な行動

環境変化による刺激—応答—刺激—  
応答という可變的に変化する行動

失宜行動: 葛藤行動(無駄な)と異常行動

敵対行動: 動物の攻撃性は動物の基本的な性質。攻撃は順位決定、縄張り、恐怖、いらいら、母性など、複雑である。

# 動物の行動特性(3)

行動の遺伝性: 生まれつき得た行動(反射行動の一つ: 本能)と生涯の特に初期に得たものを区別できない

学習: 経験によって動物の行動が適応的に変化する過程

(刷り込み: カモなどの早期の学習)

行動の発達と進化: 研究手法が困難なことにより、今後の進展が必要

# 乳牛の舎飼いと放牧



# 乳牛の行動と放牧管理



# 放牧牛の群行動

- 行動の斉一性：各個体の行動がそろふこと  
（採食や休息、各個体は同じ方向に移動）
- 群れの広がり方：固まって行動する（採食時に  
広く、休息時に狭くなる）



群れることの有利性：肉食動物から身を守る  
（群れは個体の生存率を高める最も効果的な  
仕組み：野生の行動様式が残る）



# 放牧牛の行動とエネルギー消費

- 摂食行動：日の出・日没時に盛んに摂食  
それ以外に夏季は夜間、春・秋季は日中に増加する
- 摂食行動(6-9時間)、反芻行動(6-11時間)  
↓
- 運動によるエネルギーの消費が多い  
----エネルギー給与量が増える
- 傾斜地の運動によるエネルギー消費の増加  
----給与量の増加