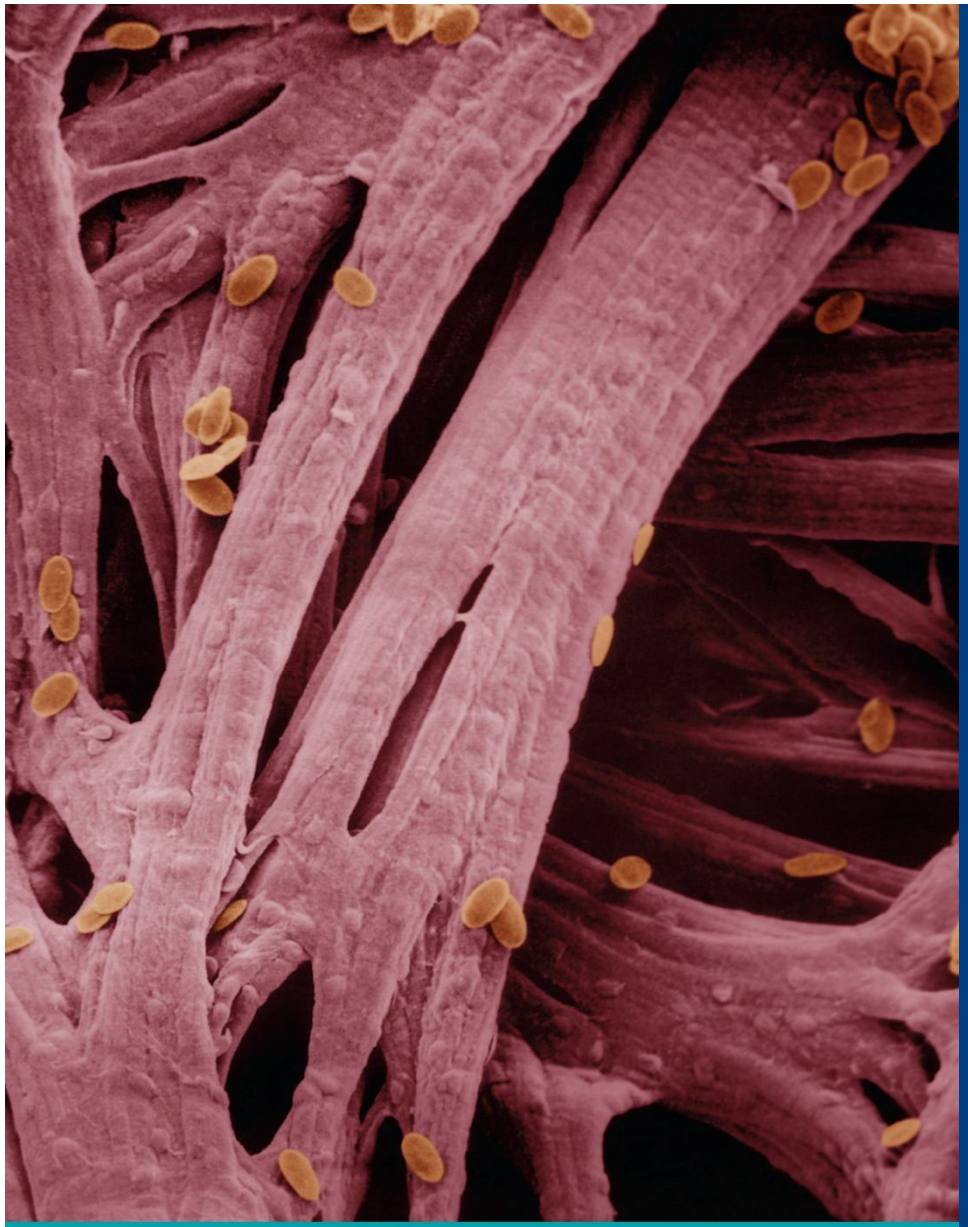


심근세포의 현미경 사진

12

근육생리학

Part C

Copyright © 2012 Biosciencepublishing, Inc

Chapter Outline

I. 골격근의 구조
II. 근육의 힘 발생 기작
III. 골격근 수축의 역학
IV. 골격근섬유의 형태
V. 골격근 활동의 조절
VI. 평활근과 심근

IV. 골격근섬유의 형태

- 수축속도에서의 차이 : 빠른 연축섬유와 느린 연축섬유
- 초기 ATP 생성 방식의 차이 : 해당섬유와 산화섬유
- 느린 산화섬유, 빠른 산화섬유, 빠른 해당섬유

골격근 분류의 기초

- 수축속도
  - 빠름 / 느림
- 초기 에너지원
  - 산화 / 해당

빠른 섬유와 느린 섬유로의 분류

- 미오신 ATP분해효소의 활성속도에 따름
  - ATP 가수분해 = 주기의 속도를 제한하는 단계
  - 높은 속도 – 빠른 교차다리 주기
- 빠른 섬유
  - ATP 분해효소의 활성속도가 빠른 미오신
- 느린 섬유
  - ATP 분해효소의 활성속도가 느린 미오신

빠른 섬유와 느린 섬유의 수축 비교

- 빠른 섬유는 느린 섬유보다 2-3배 빠르게 수축한다
- 빠른 섬유는 더 빠르게 이완한다
  - 칼슘 ATP 분해효소의 활성속도가 더 빠르다
- 느린 섬유는 빠른 섬유보다 대략 10배 정도 오래 수축이 지속된다

수축속도

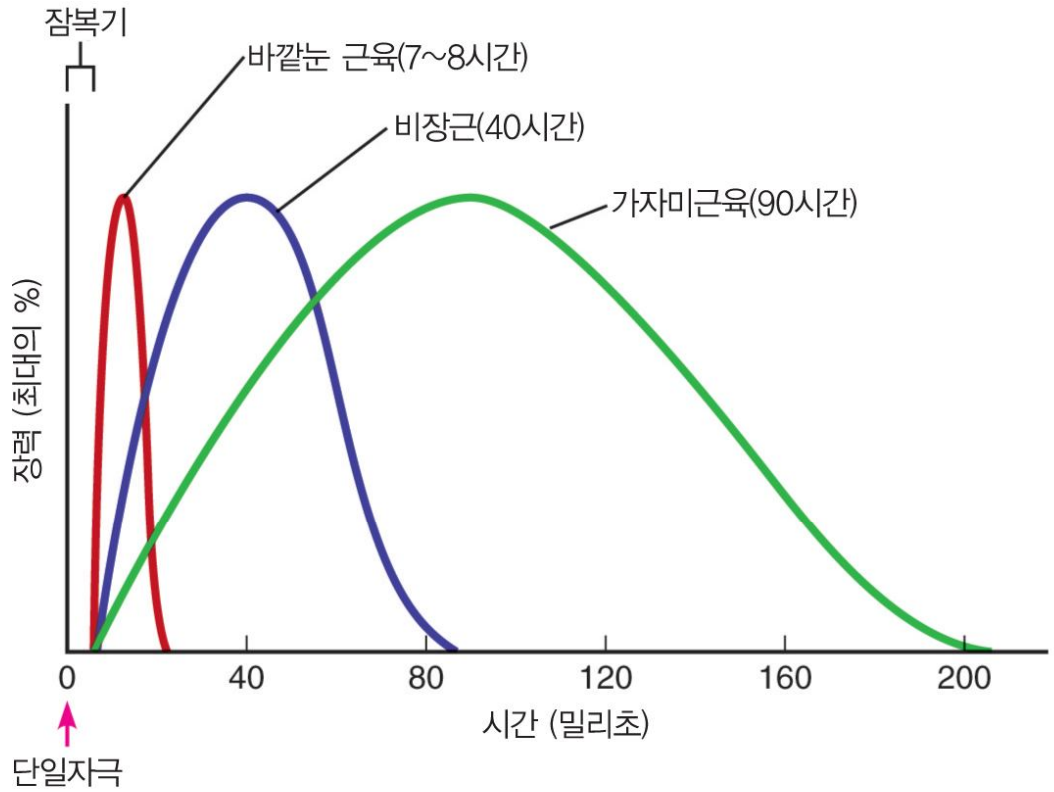


그림 12.23 세 가지 근육에서 수축 속도의 차이. 이 곡선은 등척성 연축을 나타낸 것으로, 괄호 안의 시간은 각 근육이 단일자극(화살표) 후 최대장력을 발생하는 데 걸리는 시간이다. 이 근육들은 서로 다른 최대장력을 발생하지만 비교하기 쉽도록 같은 크기의 최대장력을 만들도록 조정하였다.

산화섬유와 해당섬유로의 분류

초기 에너지원에 기초를 둔다

산화섬유

산화적 인산화를 통한 초기 에너지

- 미토콘드리아 풍부
- 붉은 미오글로빈
- 작은 직경
- 피로에 대한 저항

해당섬유

무산소성 해당을 통한 초기 에너지

- 적은 미토콘드리아
- 많은 해당 효소
- 글리코겐 저장 많음

해당섬유

- 거의 산소를 이용하지 않음-무산소성
- 큰 직경
- 빨리 피로가 옴

산화근섬유와 해당근섬유

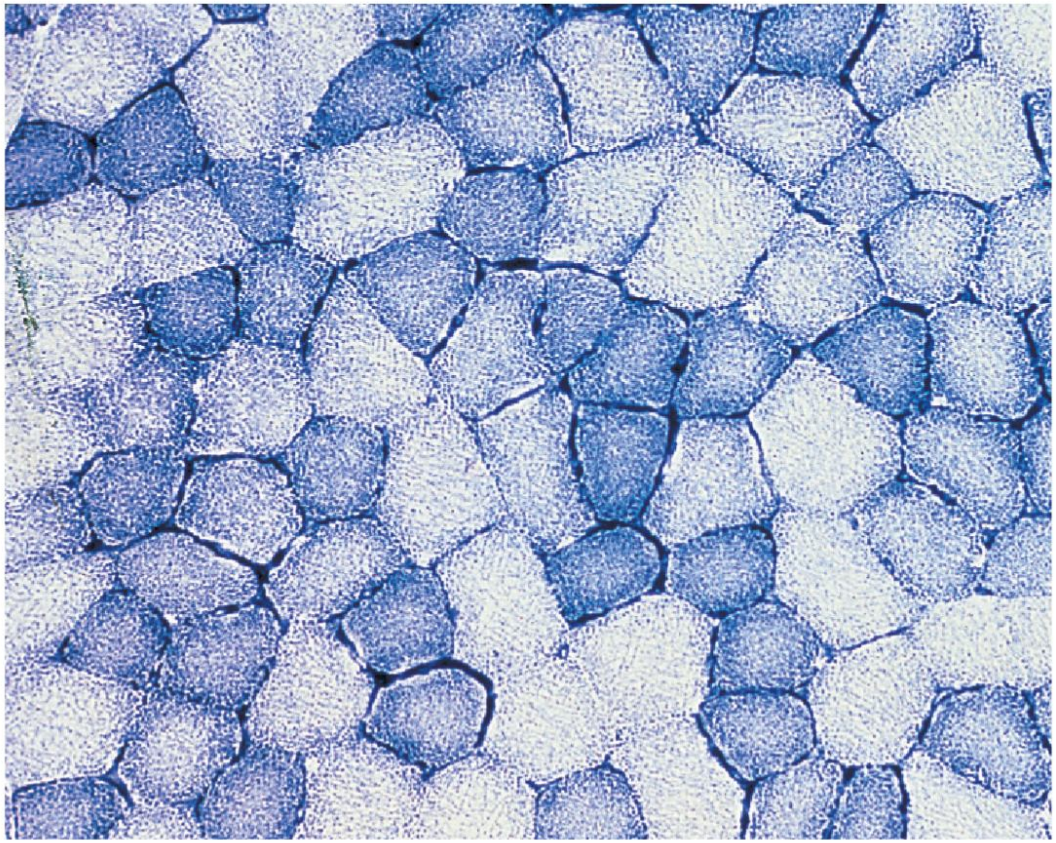


그림 12.24 산화근섬유와 해당근섬유. 골격근의 횡단면현미경 사진으로, 수많은 근섬유가 보인다. 근육을 염색하여 미토콘드리아는 보라색, 모세혈관은 검은색으로 보인다. 작은 섬유는 더 진하게 염색되는데 이는 미토콘드리아가 더 많다는 뜻이며, 미토콘드리아가 많은 것은 산화섬유에서 전형적인 현상이다. 모세혈관의 밀도는 이 섬유 근처에서 가장 높다.

골격근섬유의 형태

- 느린 산화
- 빠른 산화
- 빠른 해당

느린 산화섬유의 특징

- 미오신 ATP 분해효소의 활성이 낮음
- 산화능력이 높음 – 호기성
  - 미토콘드리아
  - 풍부한 혈액 공급
  - 붉은 미오글로빈
- 작은 직경
  - 작은 장력
  - 작은 확산장벽
- 늦게 피로가 옴

빠른 해당섬유의 특징

- 미오신 ATP 분해효소의 활성이 높음
- 해당능력이 높음
  - 글리코겐 저장이 많음
  - 많은 해당효소
- 미오글로빈이 없음(백색)

빠른 해당섬유의 특징

- 큰 직경
  - 큰 장력
- 빨리 피로가 옴

빠른 산화섬유의 특징

- 미오신 ATP 분해효소의 활성이 높음
- 산화능력이 높음 – 호기성
- 미오글로빈
- 늦게 피로가 오지만 느린 산화섬유보다는 피로가 빨리 옴
- 중간크기의 직경

근육에서 섬유형태의 분포

- 한 근육 = 여러 섬유형태가 혼합
- 비율은 기능에 따라 다양하다
  - **예:** 자세근육은 좀 더 많은 느린 산화섬유를 갖는다
- 단일 운동단위에서는 모든 근섬유가 같은 형태이다
  - 형태는 신경지배에 의존
- 대사 유형은 변할 수 있지만 속도는 변하지 않는다
  - 빠른 산화 ↔ 빠른 해당

동원 순서

1. 느린 산화섬유
2. 빠른 산화섬유
3. 빠른 해당섬유

골격근섬유 형태

표 12.1 골격근섬유 형태의 특성

	느린 산화섬유(적색근)	빠른 산화섬유(적색근)	빠른 해당섬유(백색근)
산화능력	높음	높음	낮음
해당능력	낮음	중간	높음
수축 속도	느림	중간	빠름
미오신 ATP 분해효소 활성	낮음	중간	높음
미토콘트리아의 밀도	높음	높음	낮음
모세혈관의 밀도	높음	높음	낮음
미오글로빈의 양	높음	높음	낮음
피로에 대한 내성	높음	중간	낮음
섬유의 직경	작음	중간	큼
운동단위의 크기	작음	중간	큼
힘-발생력	낮음	중간	높음

피로

반복되는 자극동안 수축력을 일정하게 유지하려는
근육의 능력이 감소하는 것이다

근육피로의 원인

- 고강도 운동
  - 젖산의 축적
  - 혈관의 압박
  - 아세틸콜린의 고갈(신경근육 피로)
- 저강도 운동
  - 에너지 비축의 고갈

근육 피로의 원인

- 다른 가능성
  - 무기인산의 축적
  - 이온 분포의 변화
- 중추 피로 = 심리적 피로

근육피로

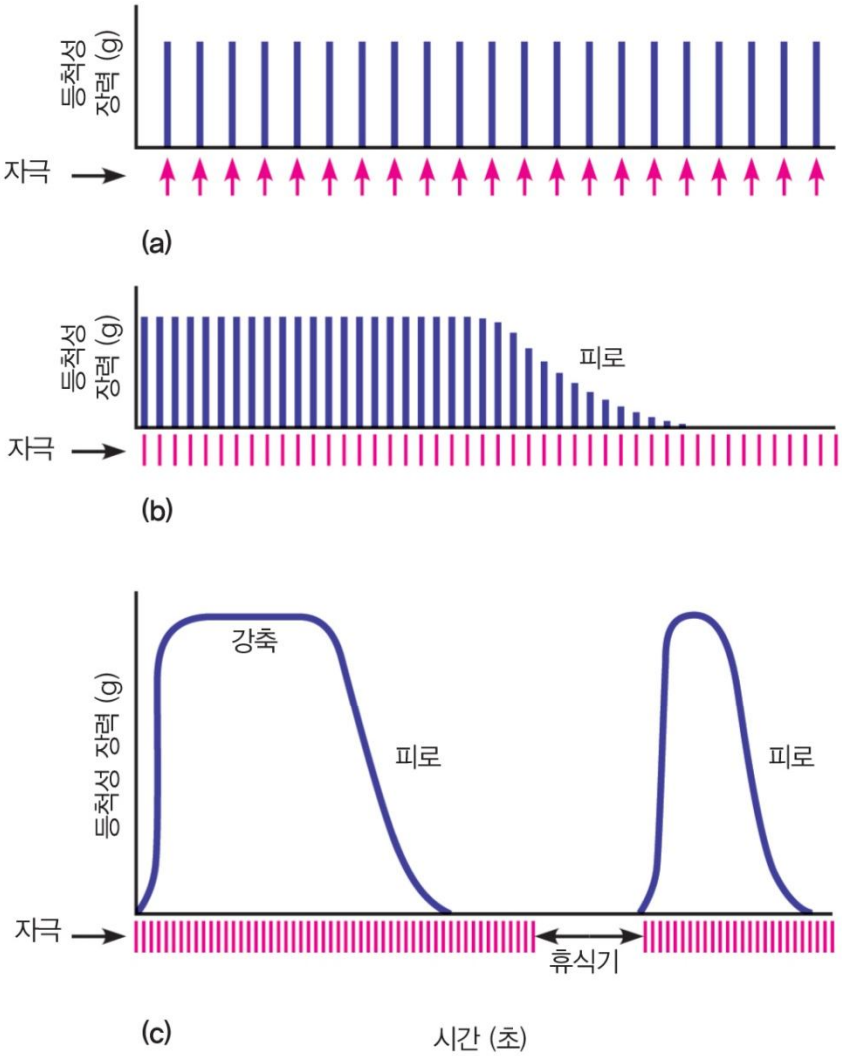


그림 12.25 근육피로. 반복자극(화살표)에 반응하여 근육에서 발생하는 장력을 기록한 그림으로, 시간간격을 압축하여 각 연축이 스파이크로 나타난다. **(a)** 비교적 낮은 빈도의 자극은 거의 피로를 일으키지 않는다. 최고장력이 시간이 지나도 일정하게 유지되는 것에 주목한다. **(b)** 더 높은 빈도의 자극은 피로를 일으키는데 기록 끝 근처에서 최고장력의 감소가 뚜렷하다. **(c)** 최대 강축장력을 생성할 만큼 충분히 높은 빈도로 근육을 자극하면 피로는 훨씬 빨리 일어난다. 회복기간이 지난 후 장력은 이전 수준까지 회복되지만 피로는 이전보다 더 빨리 일어난다.

사용에 따른 적응

- 골격근의 사용에 따른 적응
  - 세포분열 없음
  - 각각의 세포 크기의 변화에 따른 근육 크기의 변화
- 비사용 위축
  - 크기 감소(근원섬유 소실)

사용에 따른 적응

- 신경제거 위축
  - 운동뉴런이 파괴되면 흥분이 일어나지 않고, 사용하지 않아 위축이 일어남
- 비대
  - 크기 증가(근원섬유의 증가)
  - 액틴과 미오신 생성의 증가

호기성 운동 적응

- 지구력 운동 = 호기성운동
  - 저강도~적절한 강도는 견딜 수 있다
- 근육의 산화능력의 증가
  - 많은 미토콘드리아
  - 혈액공급의 증가(모세혈관)
  - 직경의 감소

무산소성 운동 적응

- 고강도운동
  - 견딜 수 없음
- 더 큰 장력(힘)을 발생하기 위한 근육의 능력 증가
  - 액틴과 미오신의 양 증가
  - 근원섬유 수의 증가
  - 근섬유의 직경 증가
  - 해당 효소 증가
  - 산화능력의 감소

V. 골격근 활동의 조절

- 관절을 사이에 두고 있는 근육활동
- 공동작용을 위한 근육수용기

관절을 사이에 둔 근육활동

- 기시부와 착점
- 근육은 끌어당길 수만 있고 밀 수는 없다
- 근육의 길항 작용

근육 부착

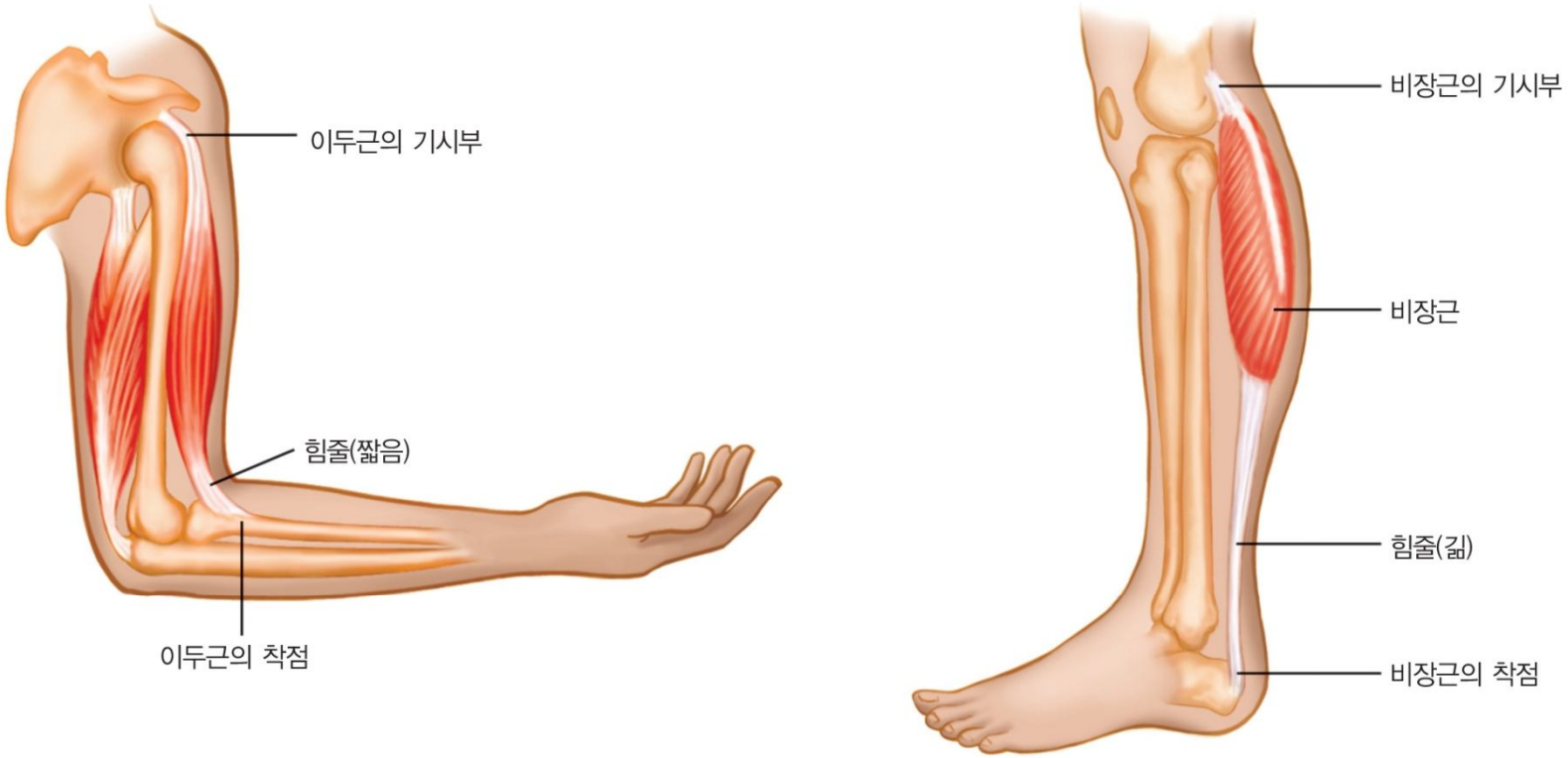


그림 12.26 뼈에 부착된 근육. 이두근은 기시부와 착점에 비교적 짧은 힘줄을 갖고 있다. 비복근은 기시부에는 짧은 힘줄을, 착점에는 긴 힘줄을 갖고 있다.

길항근육

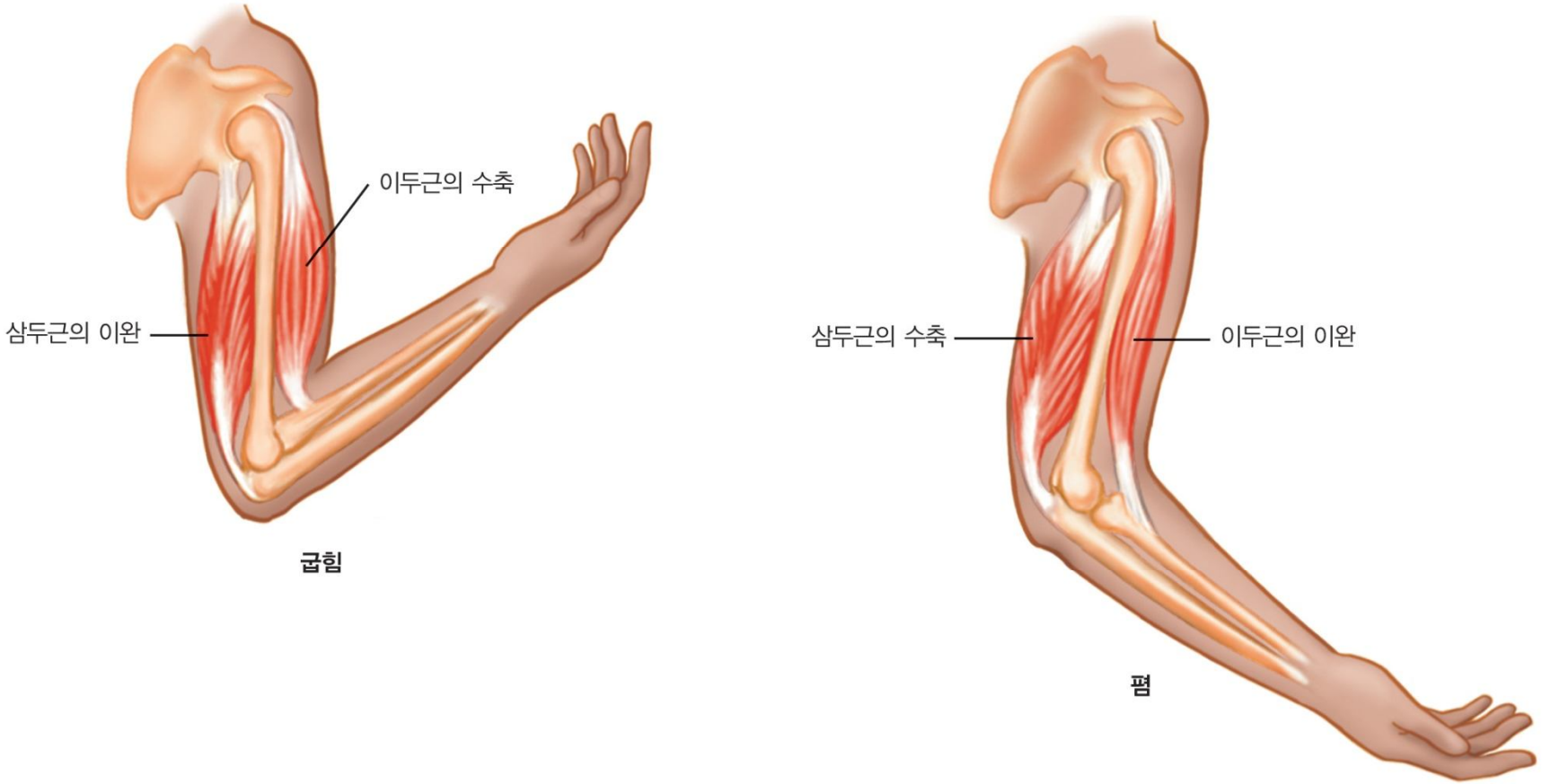


그림 12.27 **팔꿈치의 길항근육.** 이두근은 팔꿈치를 굽히게 하고 삼두근은 펴게 한다.

골격근 수용기

- 근방추체
- 골지힘줄기관

방추내 근섬유 / 방추외 근섬유

- 방추외 근섬유
  - 근육의 수축성세포
  - 골격근 수축에 관여
  - 알파 운동뉴런에 의한 신경지배
- 방추내 근섬유
  - 근방추체의 수축성세포
  - 신장시 근육의 민감도 조절
  - 감마운동뉴런에 의한 신경지배

근육 수용기 구심성신경

- 근방추체
  - Ia형, II형 구심성 섬유
- 골지힘줄기관
  - Ib형 구심성 섬유

근방추체

- 방추내 근섬유, 결합조직, 감각신경종말
- 근육 길이의 변화 감지
- 감각종말의 종류
  - 나선형 종말
  - 신형 종말
- 민감도는 방추내 근섬유의 작용에 의해 조절

근방추체

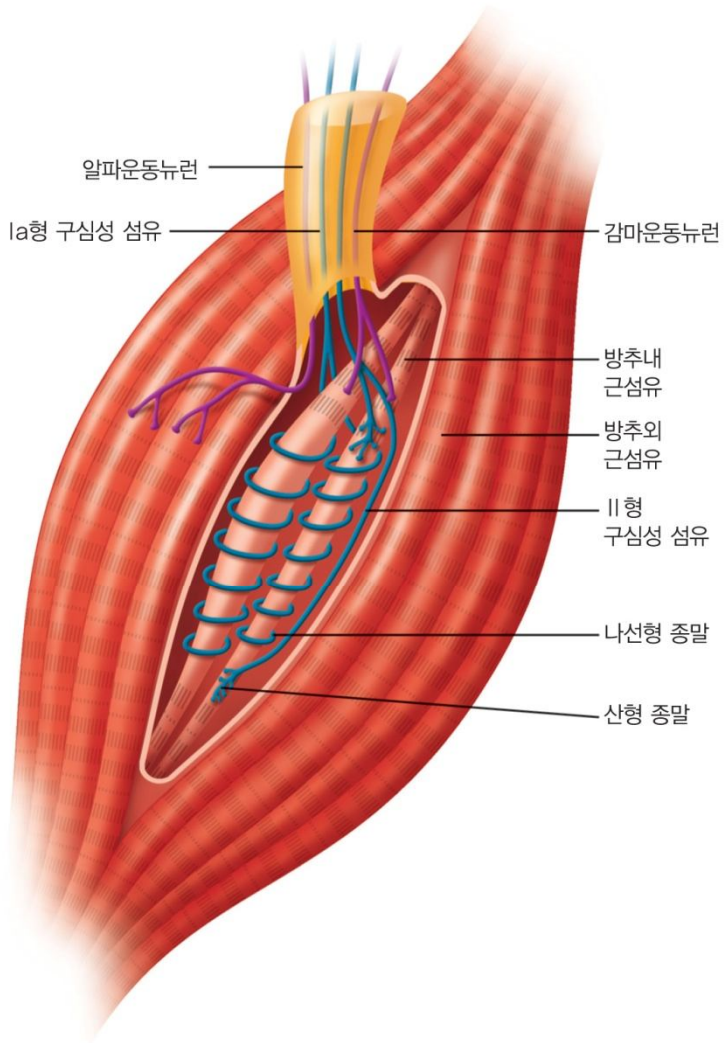


그림 12.28 근방추체. 근방추체의 감각말단은 Ia형 구심성과 II형 구심성과 연결되어 있다. 방추내 방추체의 방추내섬유는 감마운동뉴런의 신경지배를 받는 반면, 근수축을 실행하는 방추외섬유는 알파운동뉴런의 신경지배를 받는다.

근방추체 반응

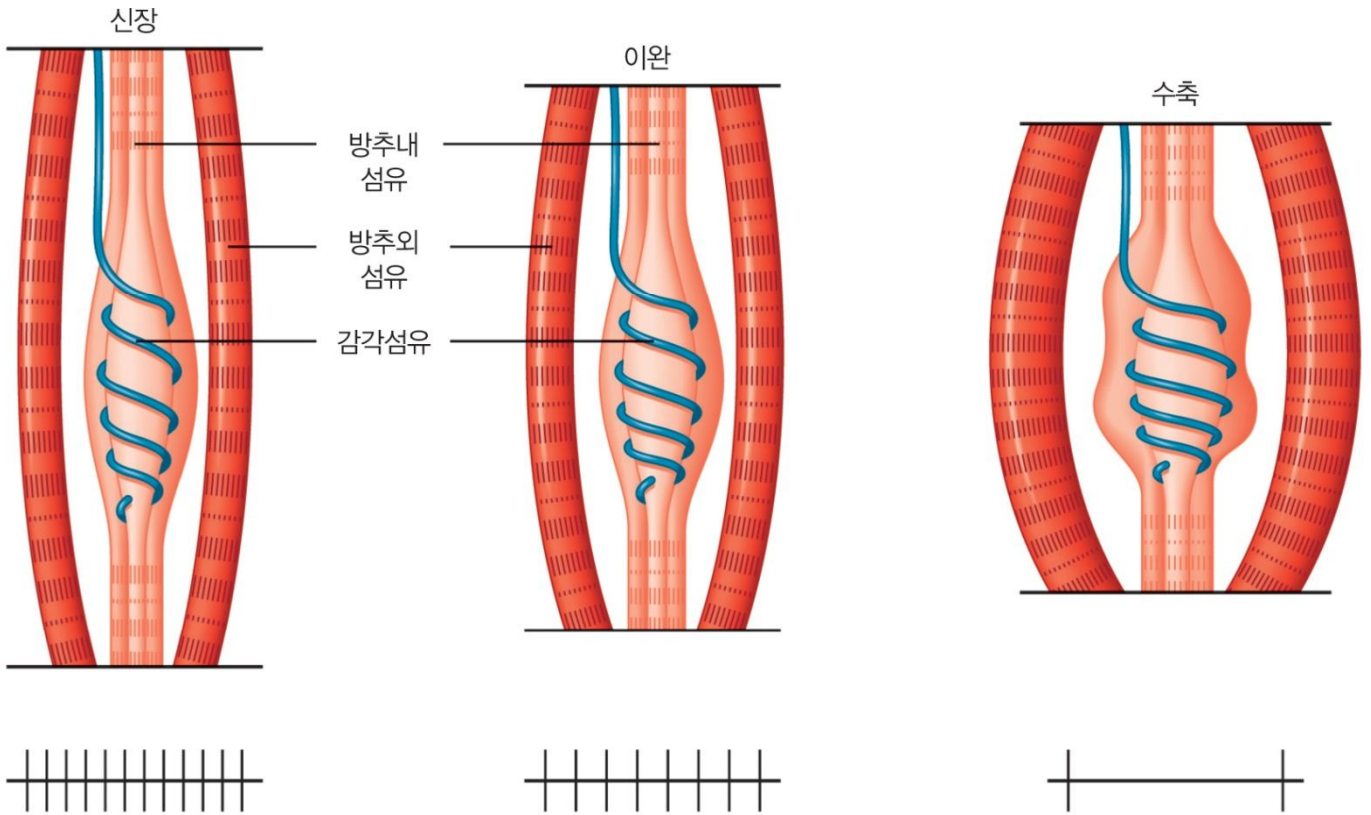
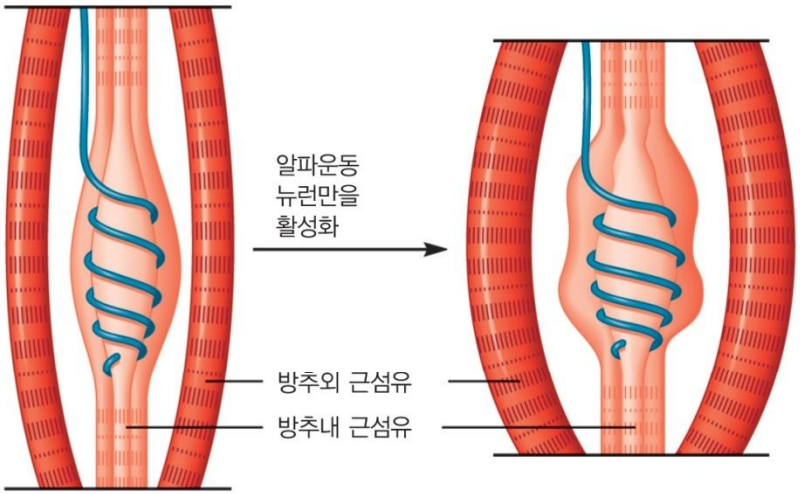
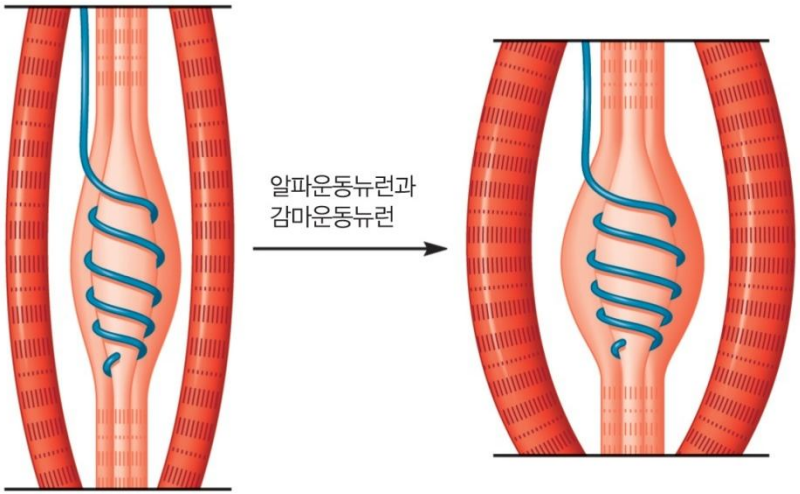


그림 12.29 근육길이의 변화에 따른 근방추체 구심성신경의 반응. 근육을 신장시키면 활동전위빈도가 증가하는 반면 근육을 수축시키면 활동전위의 빈도가 감소한다.

알파운동뉴런과 감마운동뉴런의 공동 활성화



(a) 감마운동뉴런의 활동이 없을 때



(b) 알파운동뉴런과 감마운동뉴런의 공동활성화

그림 12.30 알파운동뉴런과 감마운동뉴런의 공동 활성화. (a) 감마운동뉴런의 활성화없이 근방추체가 방추외섬유에 분포하는 알파운동신경의 흥분을 통해 일으키는 반응 (b) 알파운동뉴런과 감마운동뉴런의 공동 활성화가 어떻게 근방추체가 근육길이의 변화를 감지하도록 조절하는가?

골지힘줄기관

- GTO (골지힘줄기관)
- 힘줄 내 감각성 캡슐
- 힘줄의 신장이 GTP를 활성화
  - Ib형 구심성 신경을 통한 근육의 반사 억제
  - 근육의 과활성화로부터 보호

골지힘줄기관

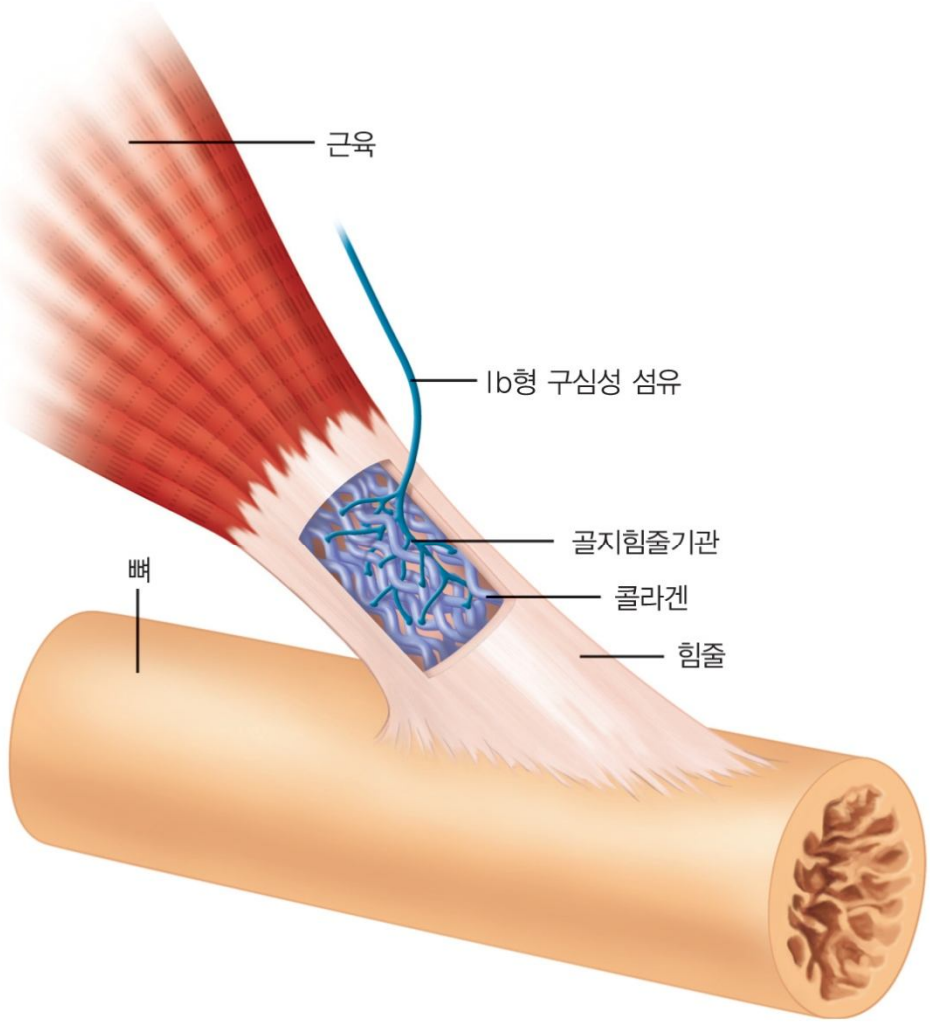


그림 12.31 골지힘줄기관.

근조직 유형

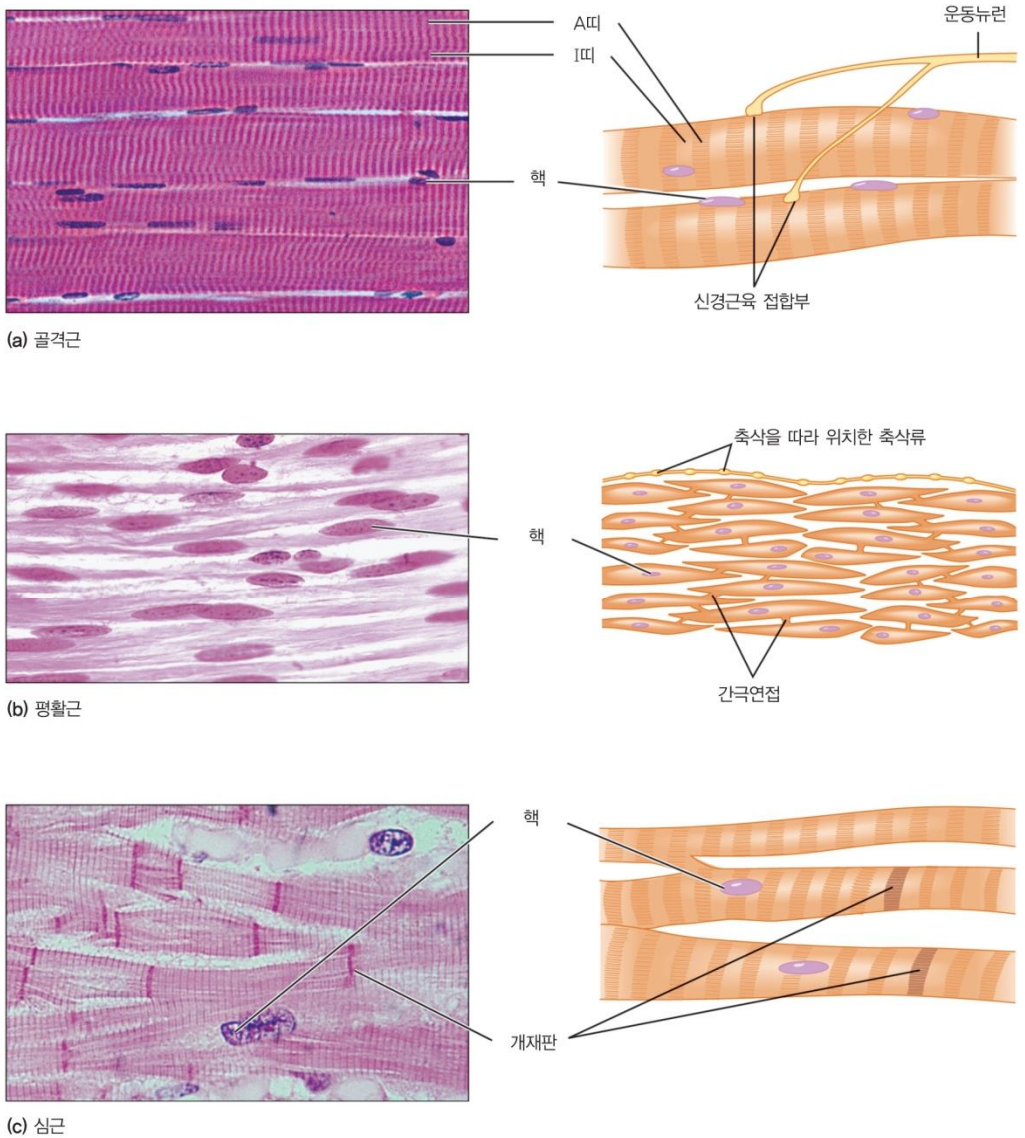


그림 12.32 세 가지 형태의 근육현미경 사진(왼쪽)과 개략도(오른쪽)

VI. 평활근과 심근

- 평활근
- 심근

평활근

- 평활근의 구조
- 분류
- 흥분-수축 짝지음
- 서파 전위와 박동원 전위
- 신경과 호르몬 조절

평활근

- 내장기관과 혈관에서 발견
- 자율신경계에 의한 불수의적 조절

평활근의 특징

- 방추형
- 작음(골격근의 약 $^{1}/_{10}$)
- 줄무늬가 없음
- 액틴과 미오신 포함
  - 근절이 없음
  - 액틴/미오신 비율이 높음
  - 액틴과 미오신이 훨씬 더 김
  - 전 길이에 걸쳐 미오신 머리가 덮고 있음
  - 사선으로 배열

평활근의 특징

- 근섬유(세포)당 단핵
- 트로포미오신
- 트로포닌 없음
- 치밀체가 Z선과 유사
- 미오신 ATP분해효소 활성이 느림
- 미오신이 가벼운사슬을 가짐
- 근소포체 부족

평활근 세포

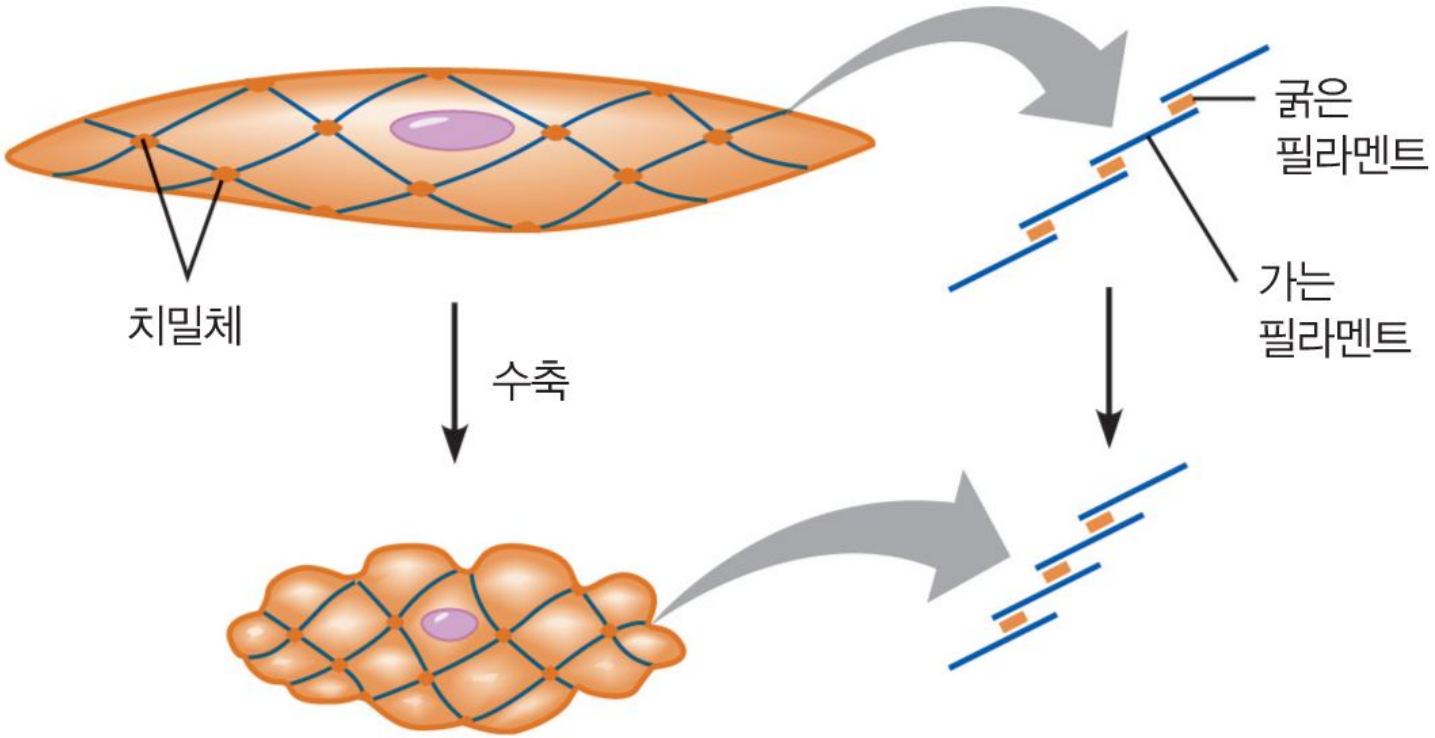


그림 12.33 평활근의 굵은 필라멘트와 가는 필라멘트의 사선배열.

수축의 필라멘트 활주 기작

- 평활근의 액틴과 미오신이 골격근보다 길다
- 전 길이에 걸친 미오신 머리
- 긴 범위의 수축

흥분-수축 짝지음 단계

1. 원형질막의 칼슘 통로 개방)
    - 전압
    - 수용체
    - 기계의존성 개폐
2. 칼슘이 근소포체로부터 칼슘 방출을 유도
3. 칼슘과 칼모듈린 결합

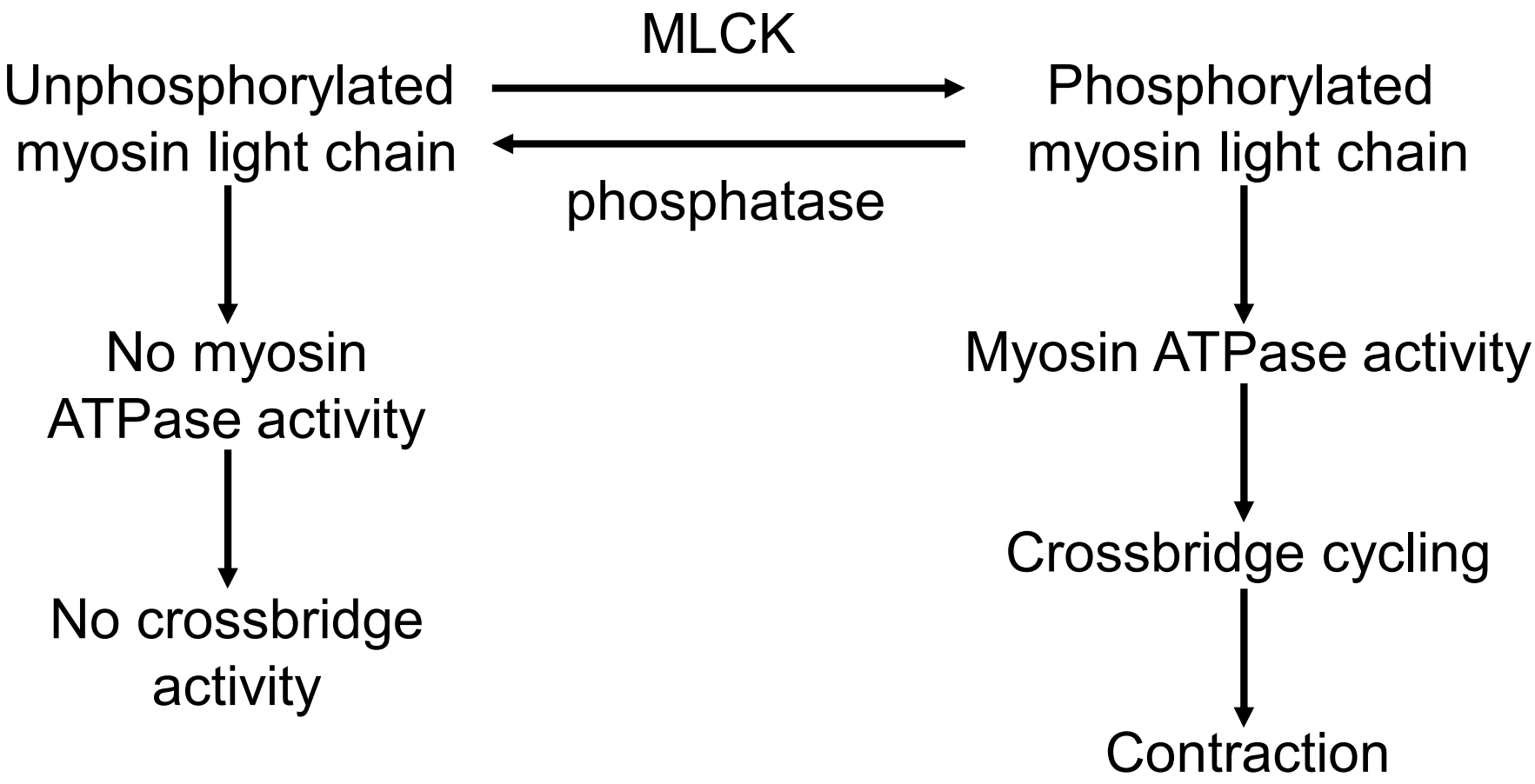
흥분-수축 짝지음 단계

4. 칼슘-칼모듈린 복합체가 미오신 가벼운사슬 인산화효소(MLCK)를 활성화
5. MLCK는 미오신을 인산화
6. 교차다리주기

평활근의 이완

- 인산가수분해효소가 미오신으로부터 인산을 떼어냄
- 세포질로부터 칼슘 제거
  - 칼슘-ATP 분해효소
  - 칼슘-나트륨 반대 수송

미오신가벼운사슬의 조절



평활근의 수축시간

미오신 ATP 가수분해효소는 골격근에 비해 평활근에서 10-100배 느리다.

흥분-수축 짝지음

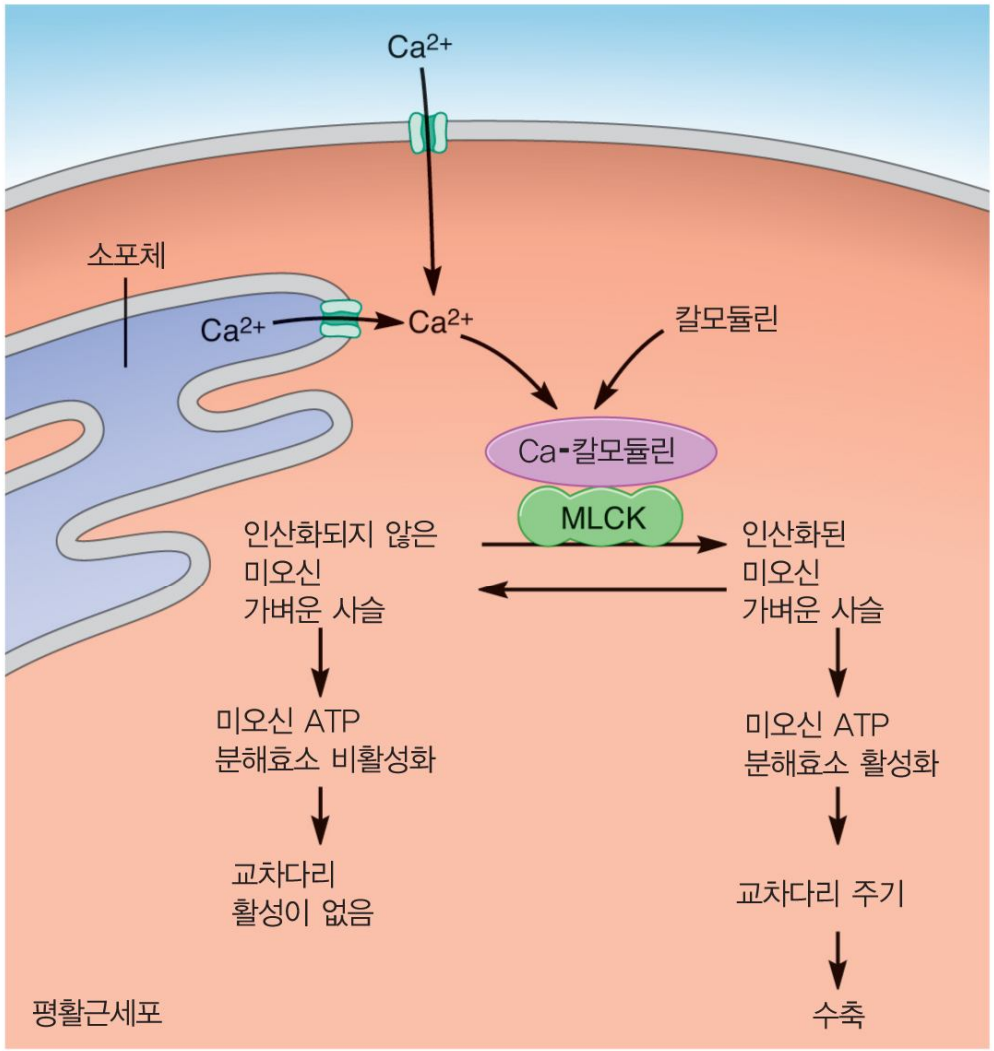


그림 12.34 평활근에서 흥분-수축 짝지음.

평활근 수축의 신경조절

- 자율신경계에 의한 신경지배
  - 교감신경 / 부교감신경
- 흥분성 혹은 억제성
- 표적세포의 반응은 수용체의 종류에 따름
- 신경전달물질이 축삭류로부터 방출
- 신경전달물질이 수용체에 결합

평활근의 활동전위

- 평활근의 활동전위는 칼슘이 조정
  - 칼슘의 유입은 빠른 탈분극을 유도
- 나트륨- 조정 활동전위와 비교하여
  - 느림
  - 긴 지속기간
  - 낮은 힘

평활근 수축에서 활동전위의 역할

- 가끔 활동전위가 수축을 유도
- 때로는 활동전위가 수축 정도의 변화 유도
- 때로는 막전위의 변화가 수축 정도의 변화 유도

수축의 비신경적 조절

- 세포내 칼슘농도가 장력을 결정
- 세포내 칼슘농도에 영향을 미치는 요인
  - 신경 조절 – 자율신경계
  - 호르몬조절
  - 파라크린(국소조절)

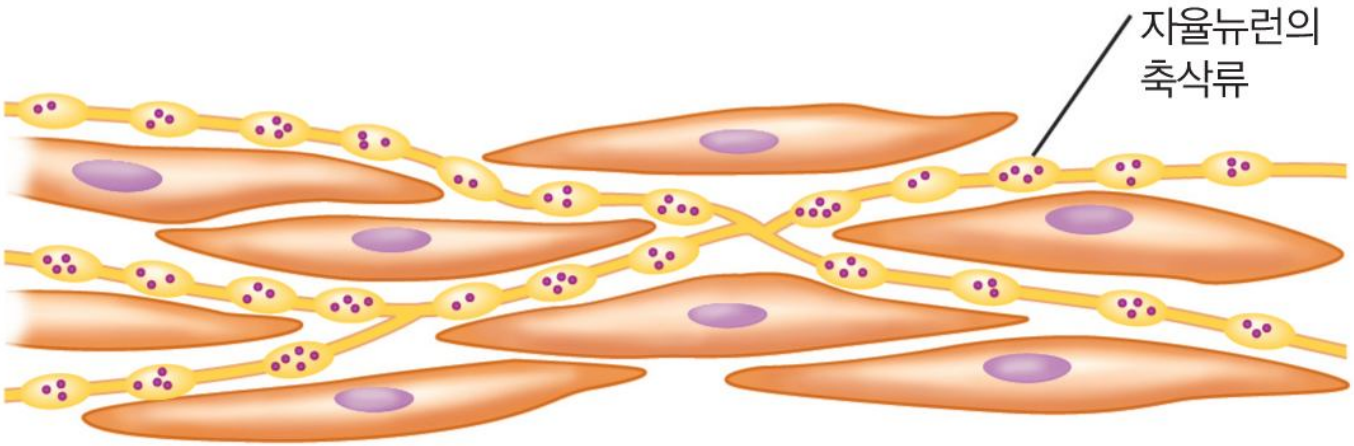
평활근의 분류

- 단일단위 평활근
- 다단위 평활근

단일단위 평활근

- 가장 흔한 형태
- 위치
  - 장관
  - 혈관
  - 호흡기관
- 근섬유가 동시에 활성화
  - 섬유는 간극 연접에 의해 연결
  - 단일 단위처럼 함께 수축

다단위 평활근



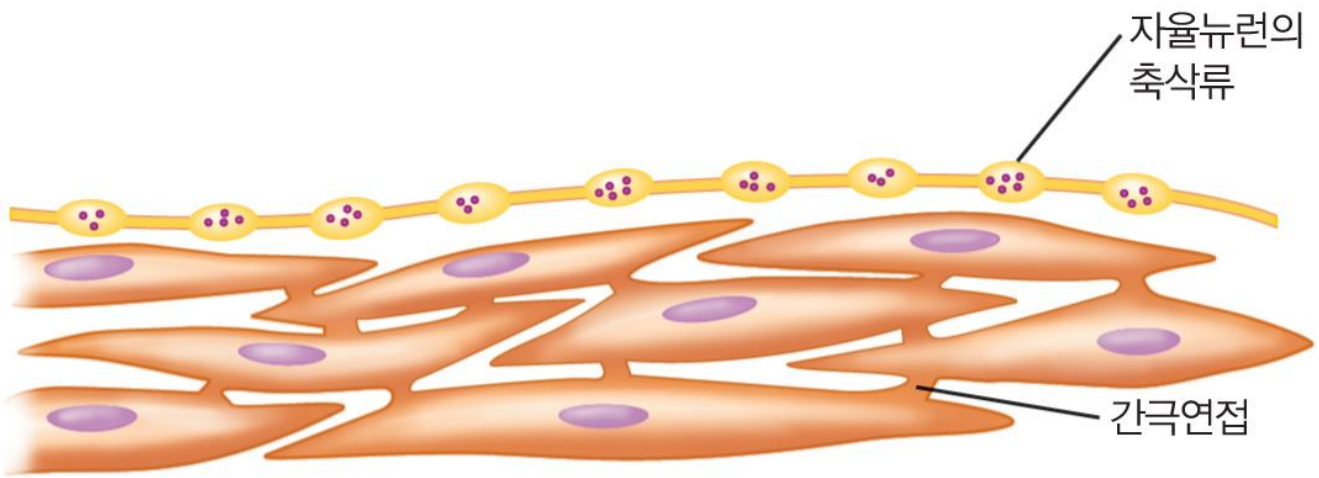
(a) 다단위 평활근

그림 12.35 다단위 평활근과 단일단위 평활근.

단일단위 평활근의 특징

- 간극연접
- 박동원세포의 자발적 탈분극
- 소수의 세포에 신경지배
- 긴장도 = 자극 없는 수축의 정도
- 장력의 증가/감소
- 단계적수축
  - 동원이 없음
  - 세포내 칼슘 다양
- 신장 반사
  - 갑작스런 신장이나 지속적인 신장에 반응하여 이완

단일단위 평활근



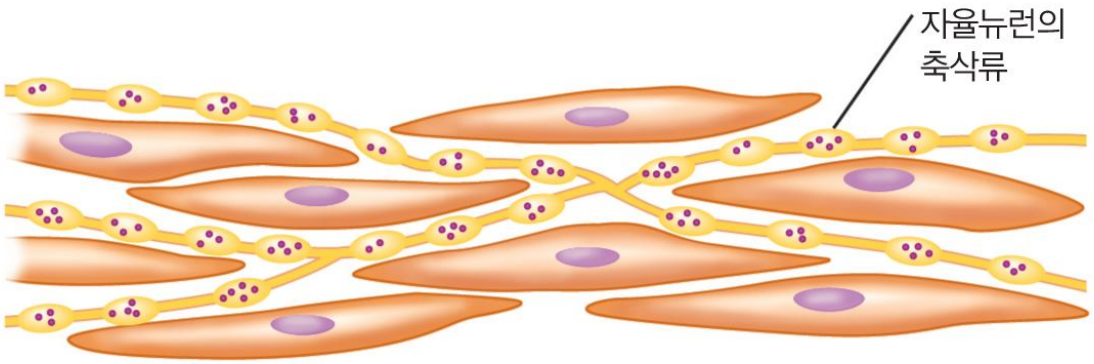
(b) 단일단위 평활근

그림 12.35 다단위 평활근과 단일단위 평활근.

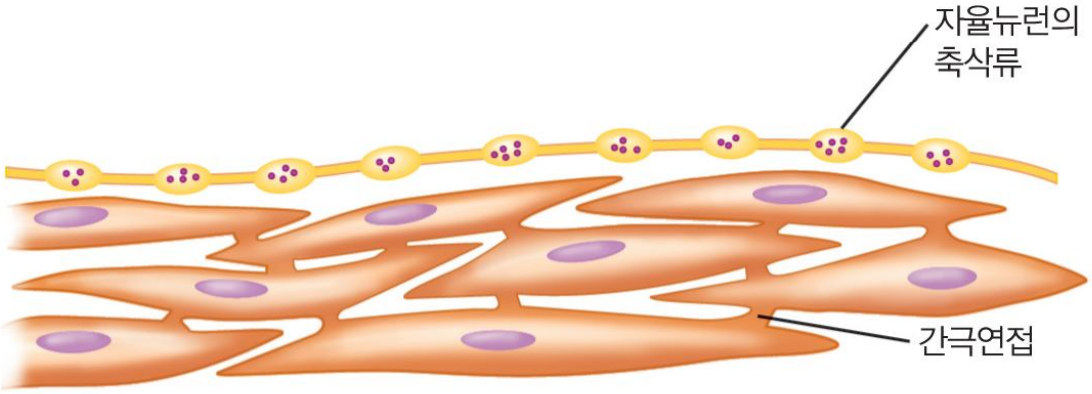
다단위 평활근의 특징

- 큰 호흡통로, 큰 동맥, 눈(모양체근, 홍채)에 위치
- 소수의 간극연접
- 각 섬유는 개별적으로 작용
  - 개별 신경지배를 받음
  - 긴장도가 없음
  - 동원

다단위 / 단일단위 평활근



(a) 다단위 평활근



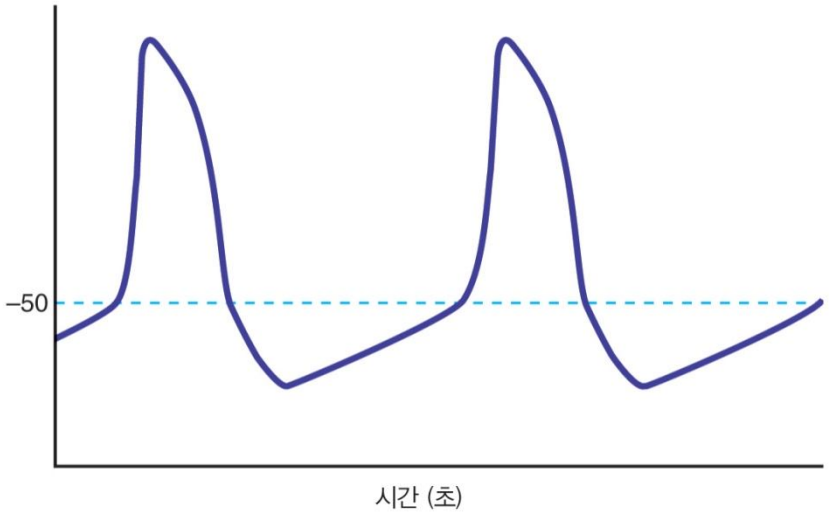
(b) 단일단위 평활근

그림 12.35 다단위 평활근과 단일단위 평활근.

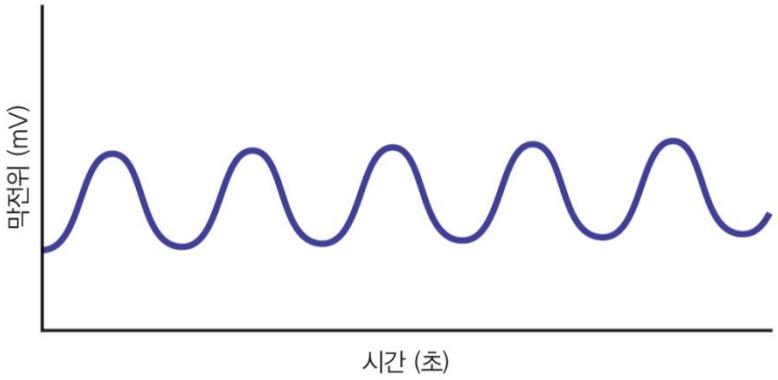
박동원 활성

- 단일단위 평활근
- 서파 전위
  - 휴지기 전위에서의 주기
- 박동원 전위
  - 역치에 이르는 자발적 탈분극

자발적 탈분극



(a) 박동원 전위



(b) 서파 전위

그림 12.36 자발적 탈분극. (a) 박동원 전위는 역치까지 서서히 탈분극되어 활동전위를 일으킨다. (b) 서파 전위는 막전위가 주기적으로 변동한다.

심근

- 평활근과의 유사성
- 골격근과의 유사성
- 심근 활동 전위

심근

골격근과 평활근의 특징

심근 : 골격근과의 유사성

- 줄무늬
  - 근절
- 트로포닌과 트로포미오신 조절
- T소관

심근 : 골격근과의 유사성

- 잘 발달되지 않은 근소포체
- 느린 산화섬유와 유사
  - 미오글로빈
  - 미토콘드리아
  - 피로가 늦게 옴

심근 : 평활근과의 유사성

- 간극 연접(개재판사이)
- 박동원 세포
- 자율신경계에 의한 신경지배
- 호르몬의 영향을 받음
- 칼슘은 세포외액과 근소포체로부터 유래

심근

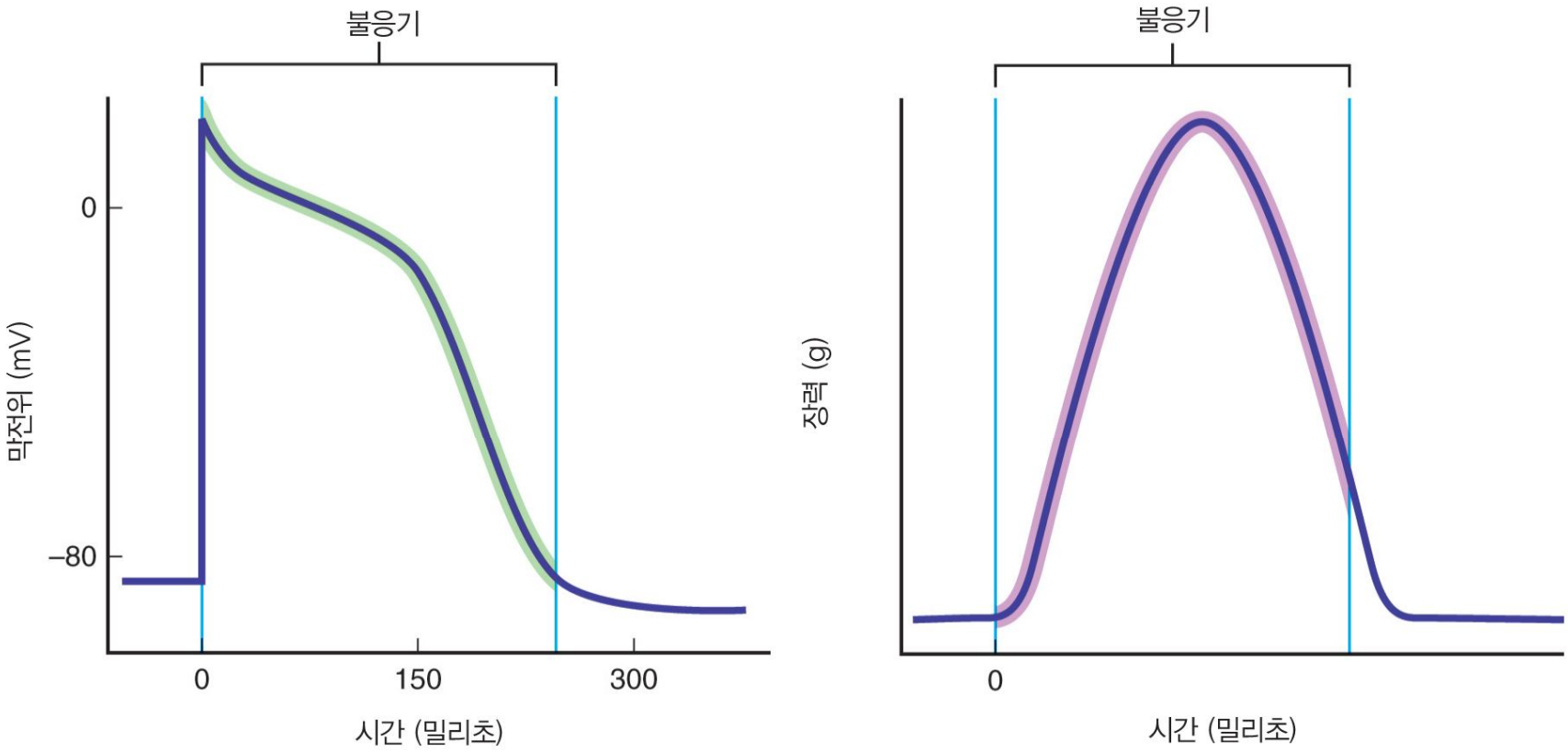


그림 12.37 심근의 수축기간과 활동전위. 두 그래프의 시간간격이 동일하여 심근세포에서 활동전위(위)와 발생되는 장력(아래)을 비교할 수 있다.

심근에는 가중이 없다

- 활동전위는 거의 장력만큼 오래 유지된다
- 불응기가 길어 가중이 없음

근육 비교

표 12.2 골격근, 평활근, 심근의 비교

특성	골격근	평활근(단일단위)	평활근(다단위)	심근
가로무늬(근절)	있음	없음	없음	있음
액틴과 미오신	있음	있음	있음	있음
조절수준	수의적	불수의적	불수의적	불수의적
신경입력	체성	자율신경	자율신경	자율신경
신경효과기 연접 접합부–특이적	신경근육	축삭류	축삭류	축삭류
호르몬조절	없음	여러 가지, 부위에 따름	여러 가지, 부위에 따름	에피네프린
칼슘근원지	근소포체	근소포체와 세포외액	근소포체와 세포외액	근소포체와 세포외액
칼슘과 결합하는 조절 단백질	트로포닌	칼모듈린	칼모듈린	트로포닌
간극연접	없음	있음	없음	있음
박동원 활성	없음	있음	없음	있음
미오신 ATP 분해효소의 활성	가장 빠름	가장 느림	가장 느림	중간
동원	있음	없음	있음	없음