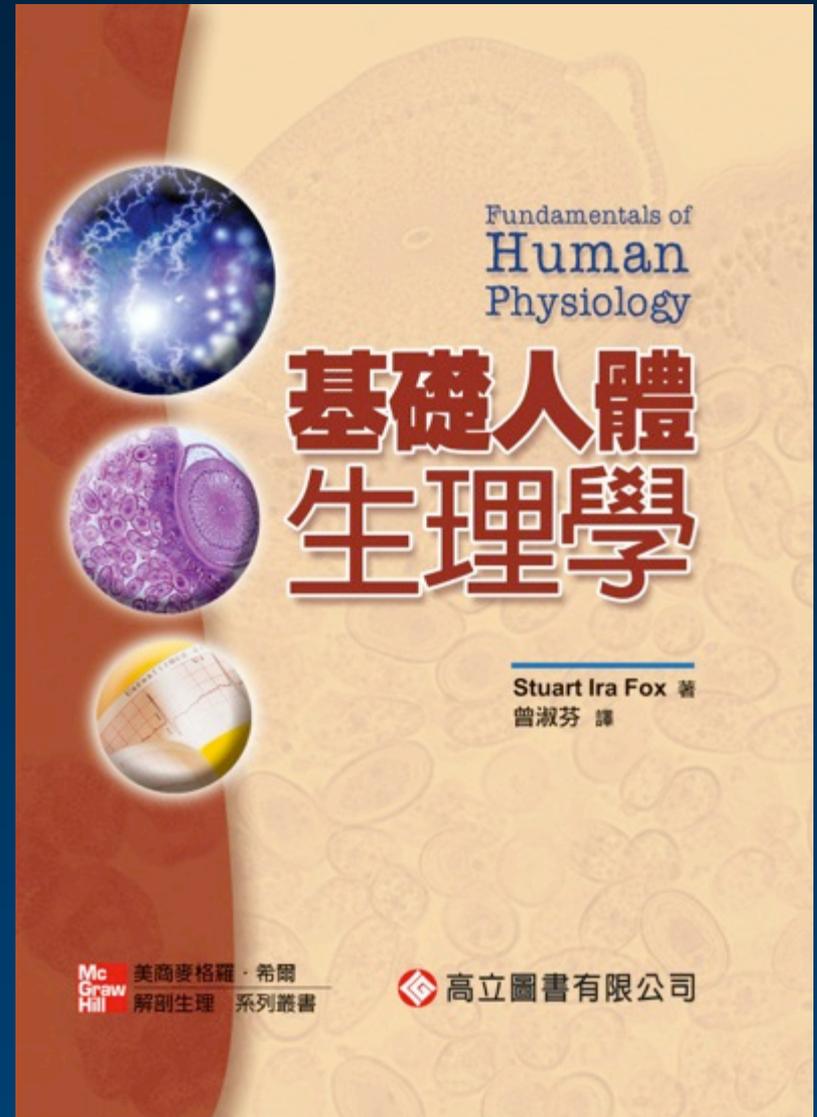


Chapter 9

肌肉生理學



章節要點

9.1 骨骼肌有收縮特化功能

9.2 橫紋肌透過肌絲滑動機制進行收縮

9.3 動作電位靠 Ca^{2+} 刺激收縮

9.4 肌肉代謝包括乳酸產生和有氧呼吸

9.5 心肌和平滑肌透過不同機制進行收縮

9.1 骨骼肌有收縮特化功能

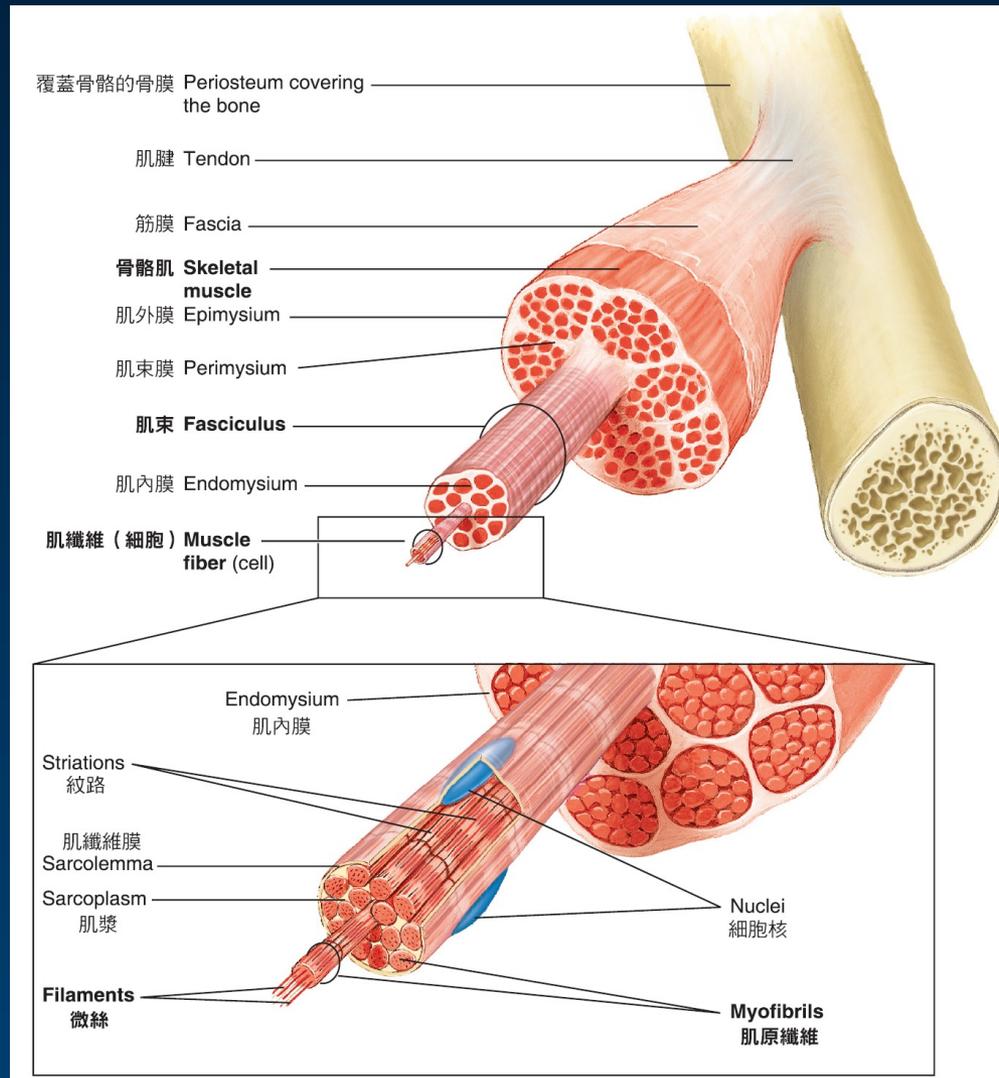
- 當骨骼肌收縮時，在肌腱上產生張力。收縮導致肌肉縮短，造成骨骼的移動。然而，如果收縮產生的力量不及需要克服的阻力，肌肉是收縮的而非縮短。肌肉收縮有其分級，因為肌肉由不同的肌纖維組成，每條纖維包含肌原纖維，而每條肌原纖維有肌微絲。肌肉局部抽搐可以被加成，且如果加成是快速的，可以產生一種平穩且持久的收縮，稱為強直收縮。

肌肉組織

- 肌肉組織有三種類型：
 - 平滑肌
 - 心肌
 - 骨骼肌

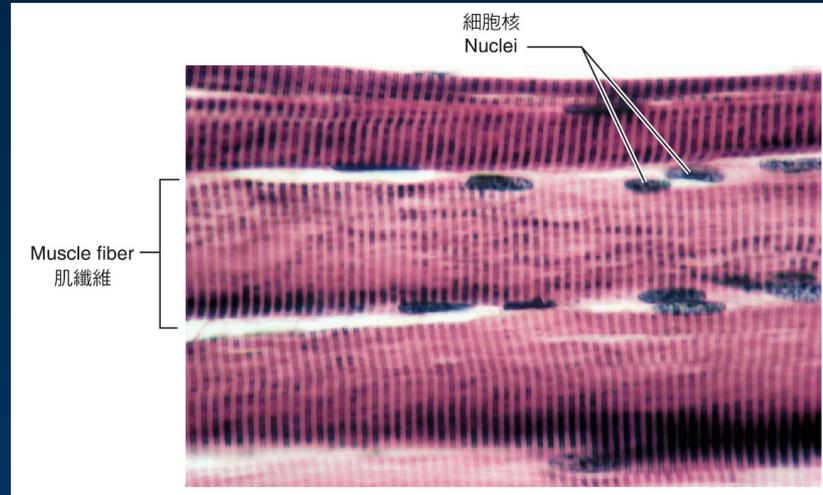
骨骼肌

- 由許多獨立的肌纖維或肌原纖維組成。
- 肌肉纖維（細胞）有細胞膜（稱為肌纖維膜）包圍。
- 肌腱把肌肉的開端和終止處與骨骼相連。



- 圖 9.1 骨骼肌構造。上圖為肌腱、肌外膜、肌束膜和肌內膜。下圖為肌纖維構造圖。

肌纖維-1



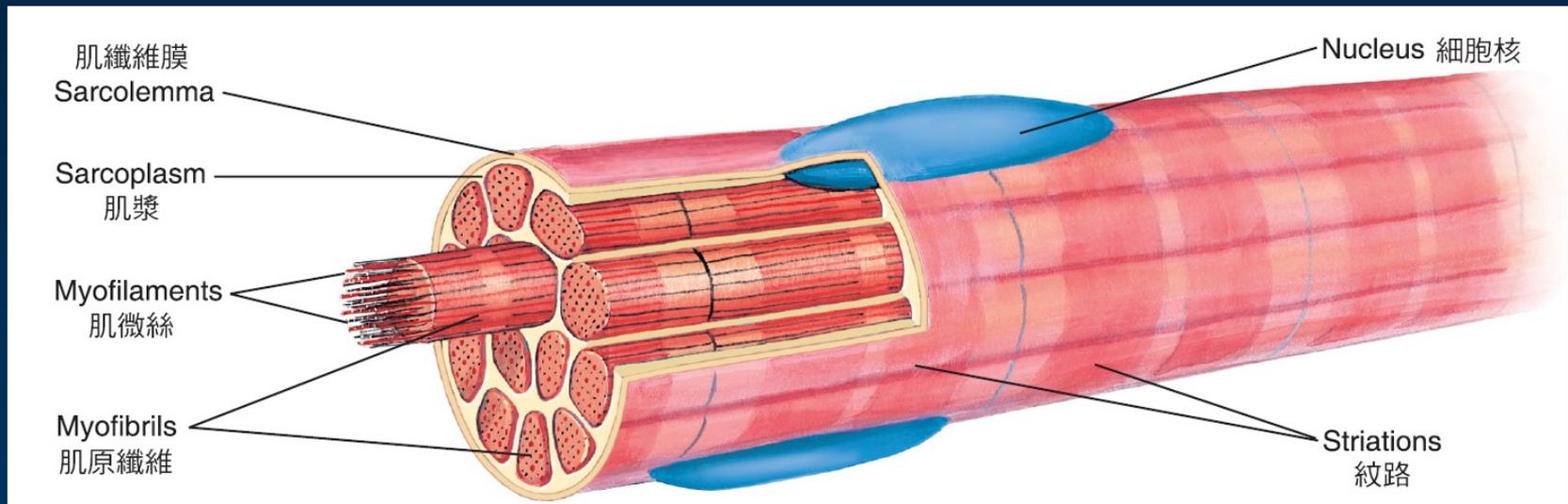
- 橫紋狀

- 暗橫紋稱為A帶

- H區位於A帶中心，是比較亮的，因為在這個區域沒有肌粗絲和肌細絲重疊。H區僅有肌粗絲。

- 亮橫紋稱為I帶

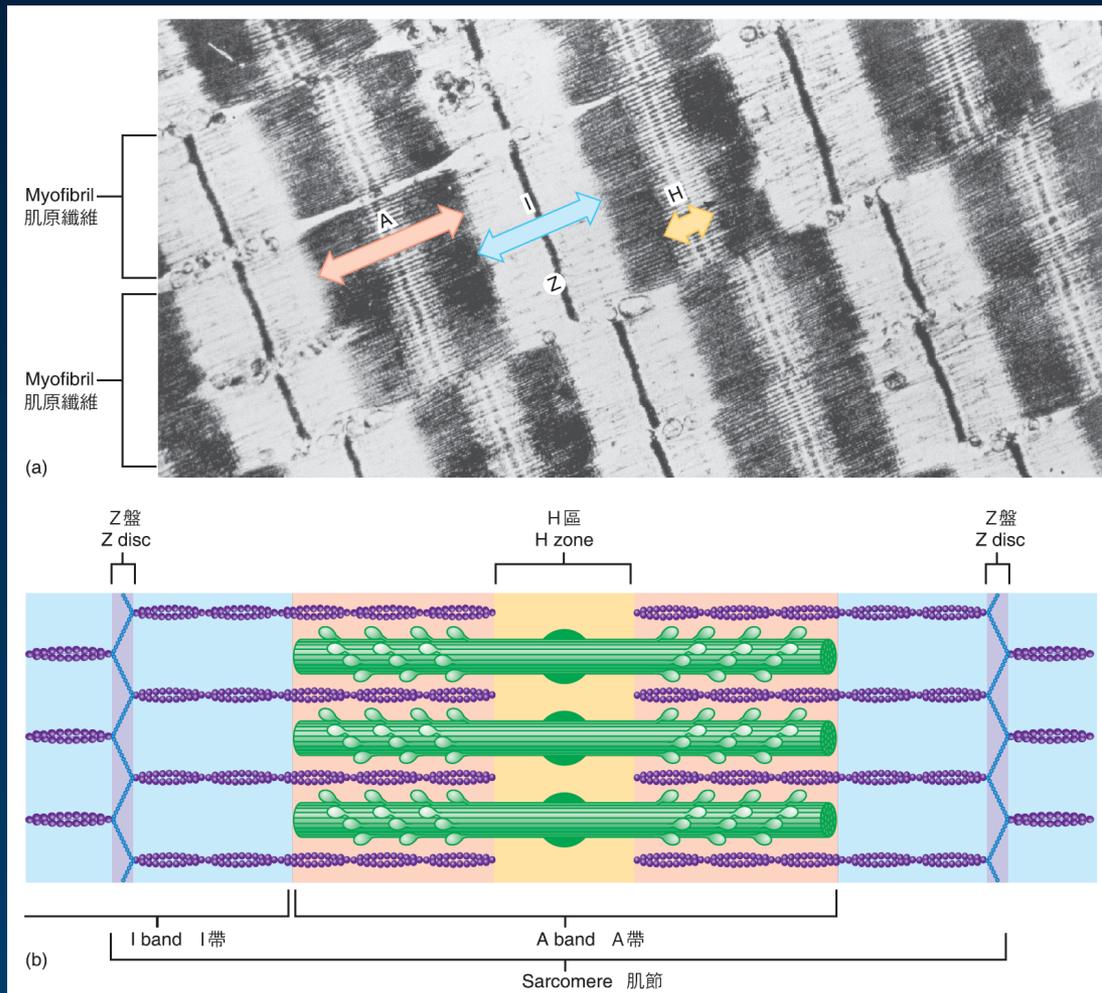
- I帶的中央有Z線，Z線是立體的，所以正確的名稱是Z盤。



- 圖 9.3 骨骼肌纖維的組成。骨骼肌纖維由許多肌原纖維組成，肌原纖維有肌動蛋白和肌凝蛋白。這些肌微絲蛋白互相重疊，產生骨骼肌紋路。骨骼肌是多細胞核的。

肌纖維-2

- 形狀長而薄
- 比較小的細胞次結構為肌原纖維
- 肌微絲，有兩種類型：
 - 肌粗絲
 - 肌細絲



- 圖 9.4 骨骼肌的紋路由肌粗絲蛋白及肌細絲蛋白所構成。
 (a) 直條紋的肌原纖維電顯圖顯示橫紋肌肉的紋路。(b) 圖示肌粗絲及肌細絲的纖維排列，產生條帶紋路。(a) 圖顏色對應於 (b) 圖中不同的條帶及構造。

骨骼肌收縮

- 當肌肉收縮時，會使肌肉縮短，因此肌腱終止處往肌腱開端方向移動。
- 肌肉未收縮的部分和肌鍵處首先必須被拉緊，肌腱提供所謂的串聯彈性組織。
- 當肌肉放鬆時，串聯彈性組織的回彈力可幫助肌肉回到休息狀態的長度。

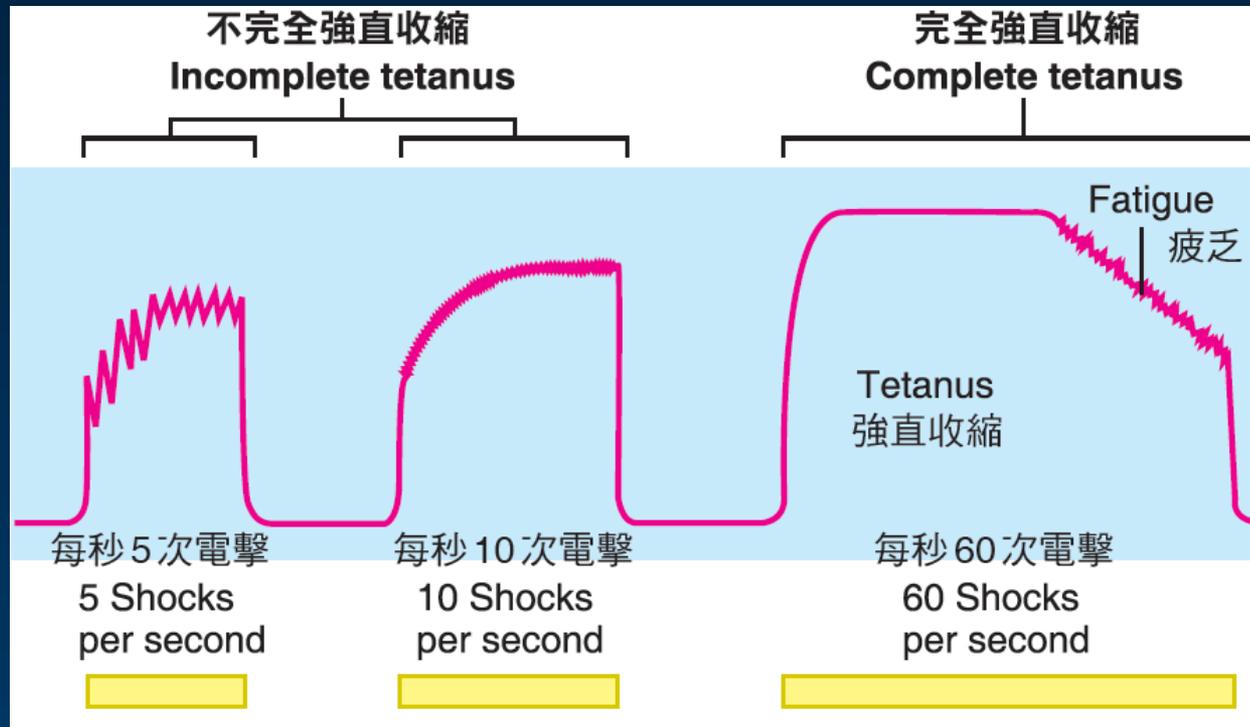
肌肉收縮類型-1

- 局部抽搐
 - 當肌肉因電極受到刺激，產生快速收縮和放鬆的狀態。
 - 增強刺激性電壓會增加局部抽搐的強度，達到一個極大值，這說明收縮強度是分級或多變的。
 - 當更多運動神經元受到活化而刺激更多肌纖維，便可產生一個較強的收縮。

肌肉收縮類型-2

- 總合

- 如果給予更多快速的電擊，在連續局部抽搐之間放鬆的時間變得更短，收縮強度將會增加，造成一個不完全強直收縮。
- 一個平穩、持續的肌肉收縮，稱為完全強直收縮。



- 圖 9.6 不完全強直收縮和完全強直收縮。當體外培養肌肉受到重複電擊時，每次的局部抽搐總合會產生持續性收縮。在相對緩慢速率的刺激（每秒 5 到 10 次），每次的局部抽搐仍然持續發生，稱為不完全強直收縮。當刺激增加至每秒 60 次，會發生平穩的持續收縮，稱為完全強直收縮。如果刺激持續，肌肉將會表現疲乏。

肌肉收縮類型-3

- 等長收縮
 - 肌肉收縮時，肌肉長度仍然保持相當固定。
- 等張收縮
 - 一旦肌肉收縮強度已經達到縮短肌肉的程度，肌肉收縮強度在整個收縮過程是相當固定的。因此，導致肌肉長度改變的肌肉收縮稱為等張收縮。

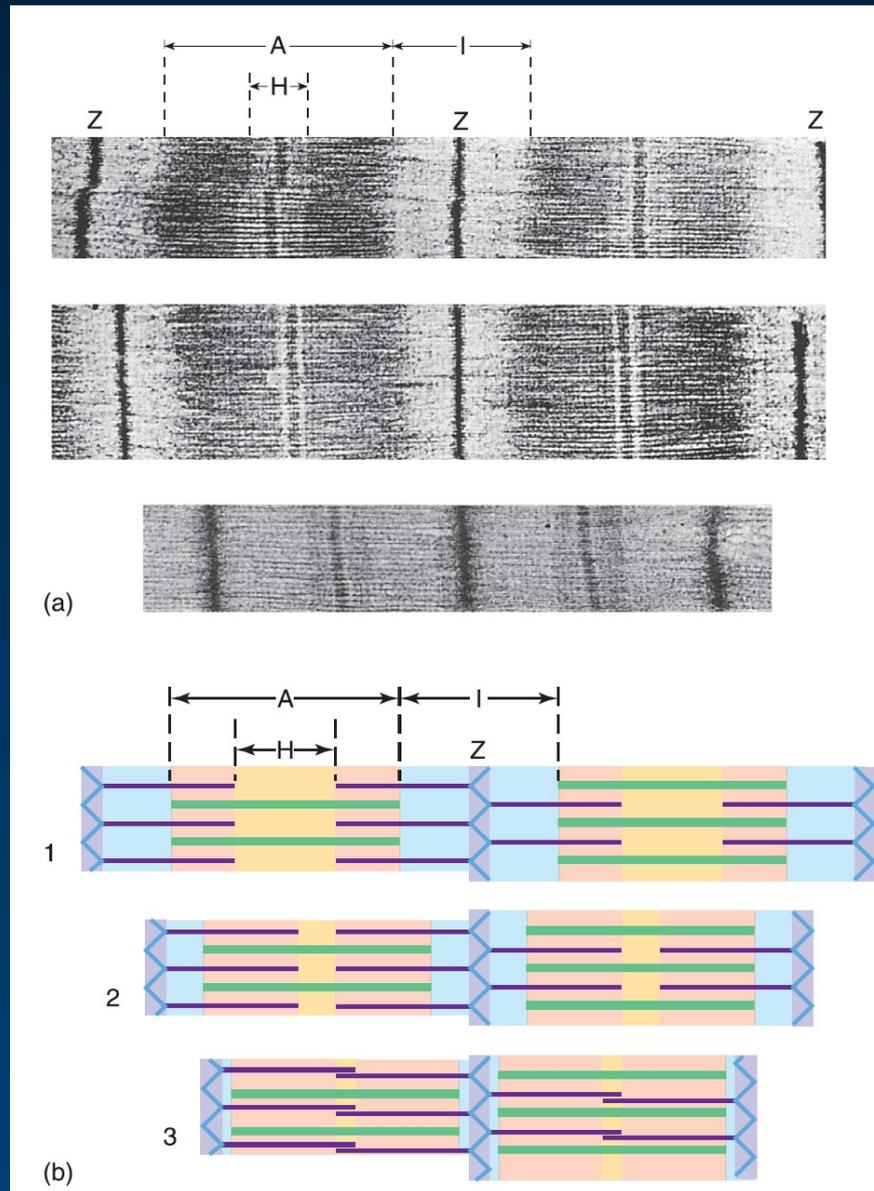
肌肉收縮類型-4

- 向心收縮
 - 當肌肉收縮力大於抵抗縮短的負載時，肌肉會縮短。
- 離心收縮
 - 儘管肌肉收縮，肌肉反而在拉長的狀況。
 - (例如慢慢將啞鈴放下)

9.2 橫紋肌透過肌絲滑動機制進行收縮

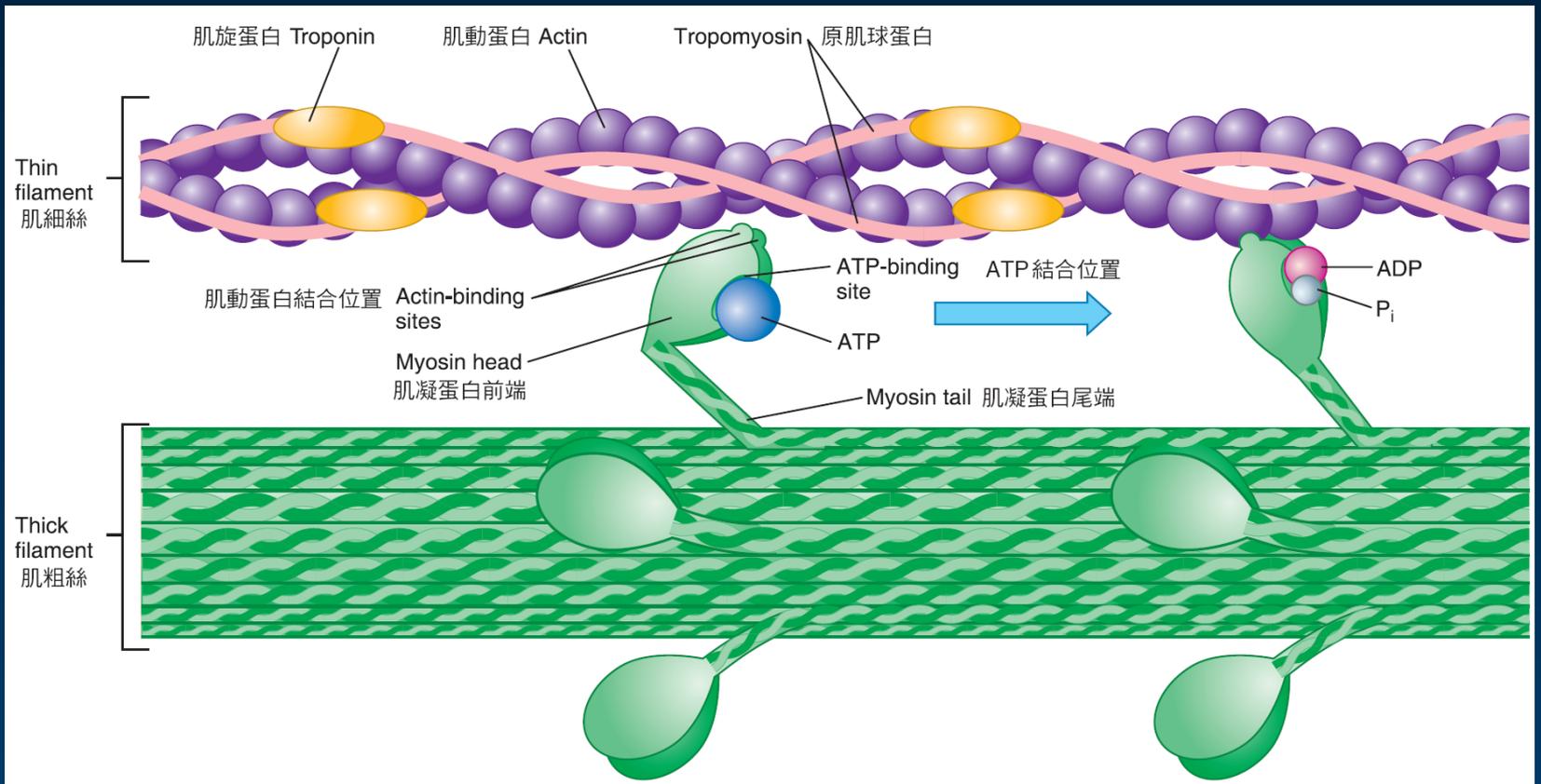
- 當橫紋肌收縮，肌節變短，這是因為肌細絲在肌粗絲之上滑動，產生較大程度的重疊。然而，肌粗絲和肌細絲的長度是不變的。肌凝蛋白前端和肌動蛋白形成橫橋，透過彼此交互作用造成肌微絲滑動。當肌肉在收縮之前，處於休息狀態的正常強度時，會出現收縮的最大強度。

- 圖 9.7 肌肉收縮的肌絲滑動模型。肌肉收縮的肌絲滑動的 (a) 電顯圖和 (b) 示意圖。當肌絲滑動時，Z 線會靠在一起，造成肌節縮短。(1) 放鬆的肌肉；(2) 部分收縮的肌肉；(3) 完全收縮的肌肉。



肌凝蛋白

- 每個肌凝蛋白幫助形成肌粗絲，自肌粗絲突出，像個小手臂的肌凝蛋白部分是連著肌凝蛋白前端的肌凝蛋白尾端。這個突起是可以與肌細絲的肌動蛋白形成橫橋的肌凝蛋白前端。



- 圖 9.8 肌凝蛋白的構造，顯示其與 ATP 及肌動蛋白結合的位置。一旦肌凝蛋白前端和 ATP 結合之後，會被 ATP 水解成 ADP 和磷酸根 (P_i)。當肌凝蛋白前端被活化之後，與肌動蛋白結合的位置會「翹起」，可以與肌動蛋白結合。

肌細絲的兩種蛋白質

- 原肌球蛋白

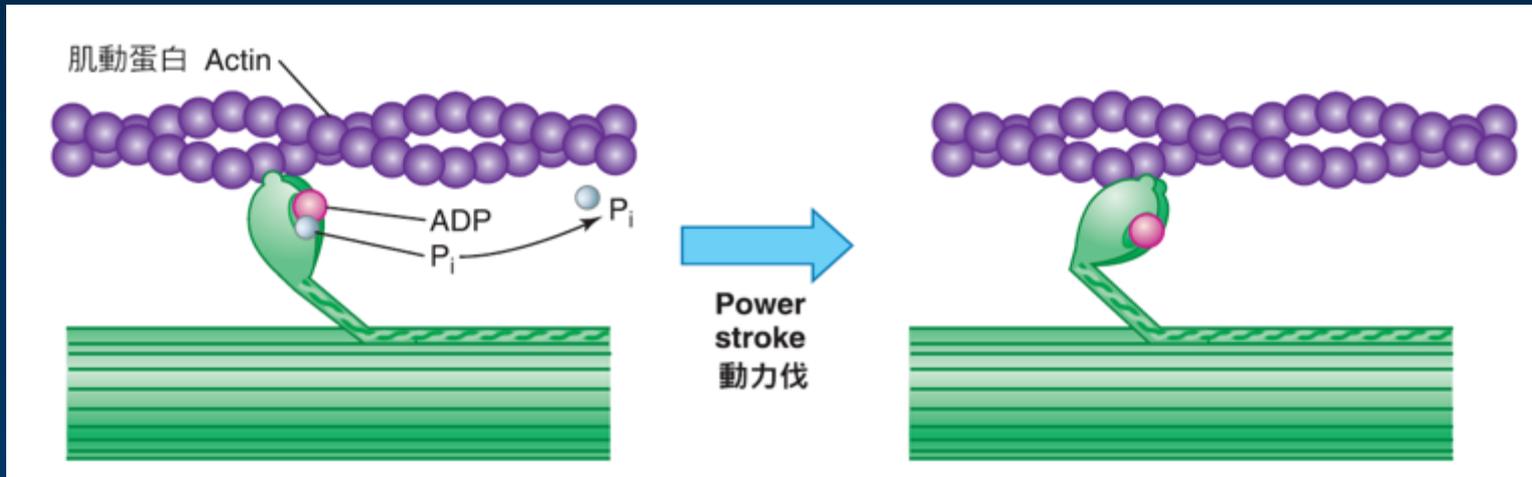
- 一種纖維狀的蛋白質，會與肌動蛋白結合，並卡在螺旋狀扭曲的球形肌動蛋白造成的溝槽內。

- 肌旋蛋白

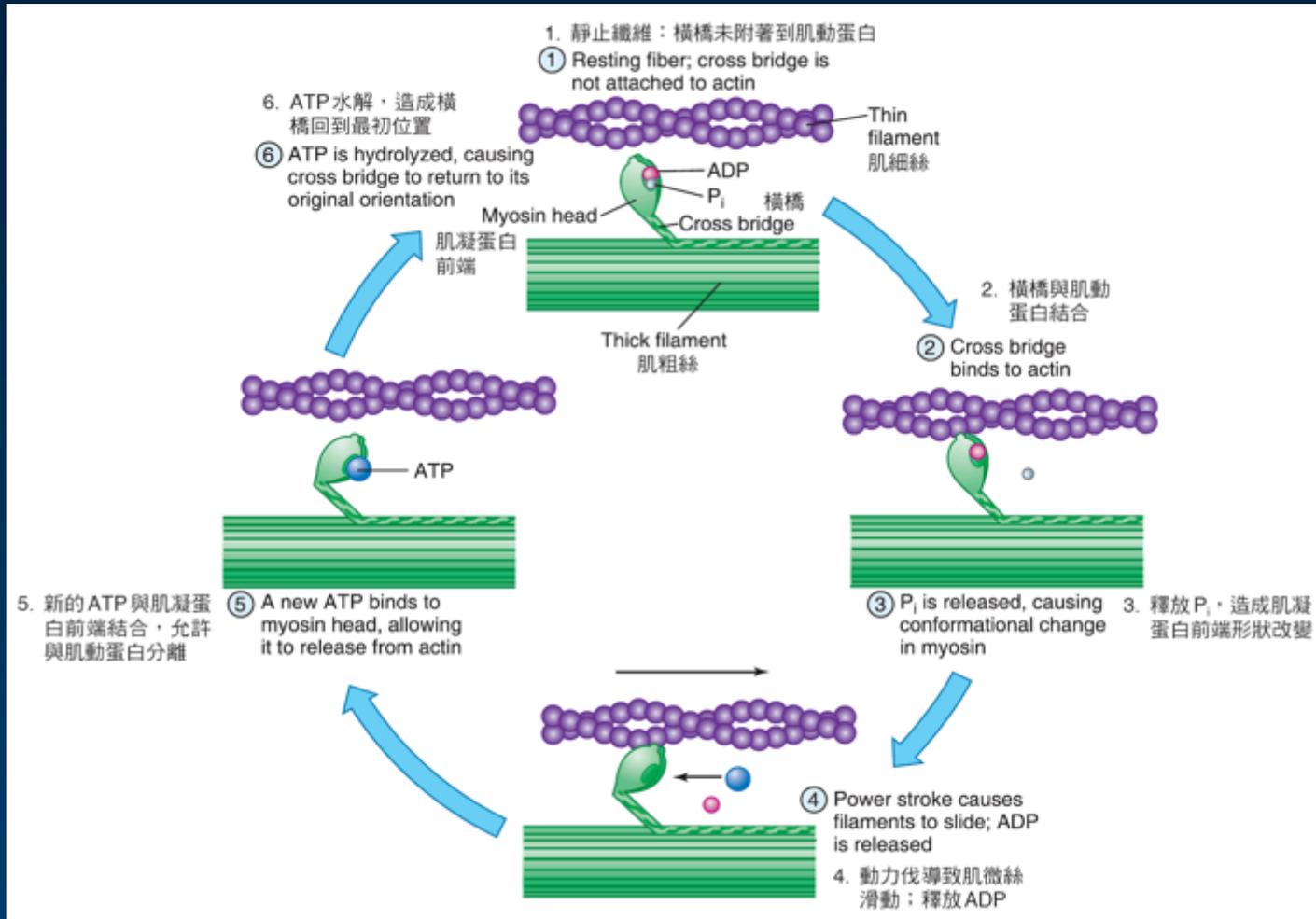
- 附著在原肌球蛋白的三個蛋白質複合體。

橫橋

- 當肌肉受刺激而收縮時，發生改變，造成肌凝蛋白前端與肌動蛋白結合，形成橫橋。
- 當一個肌凝蛋白前端與肌動蛋白結合，磷酸根 (P_i) 會自肌凝蛋白脫離，使肌凝蛋白產生形狀上的改變，導致蛋白旋轉和產生動力伐，誘發肌細絲在肌粗絲上滑動。
- 橫橋週期



- 圖 9.9 橫橋的動力伐。當肌凝蛋白前端和肌動蛋白結合形成橫橋之後，磷酸根 (P_i) 會被釋放，因此造成肌凝蛋白前端的形狀改變，產生動力伐，導致肌細絲纖維滑動，並與肌粗絲纖維重疊。



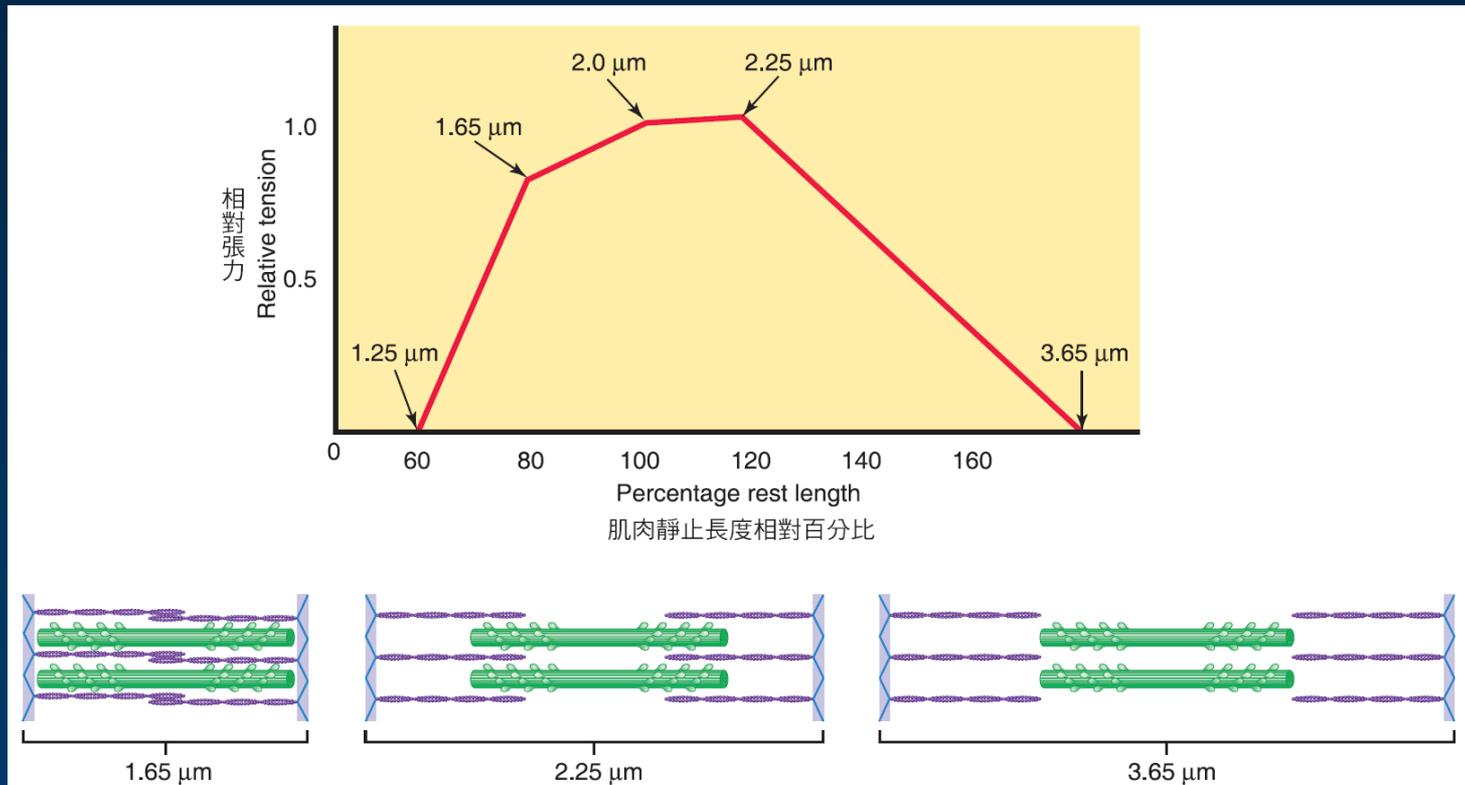
• 圖 9.10 橫橋週期造成肌絲纖維滑動及肌肉收縮。活化橫橋需要 ATP 的水解作用，並且在週期的末期需要結合新的 ATP，使得橫橋可以與肌動蛋白分離。

肌肉長度與張力關係-1

- 橫紋肌有理想的靜止長度，亦即可以在收縮時產生最大力量的長度。
- 肌節長度為 2.0 到 2.2 μm
- 當肌肉伸展導致肌節長度長於 2.2 μm 時，若肌節長度增加，肌肉收縮產生的張力降低。在肌粗絲和肌微絲之間的橫橋相對較少。

肌肉長度與張力關係-2

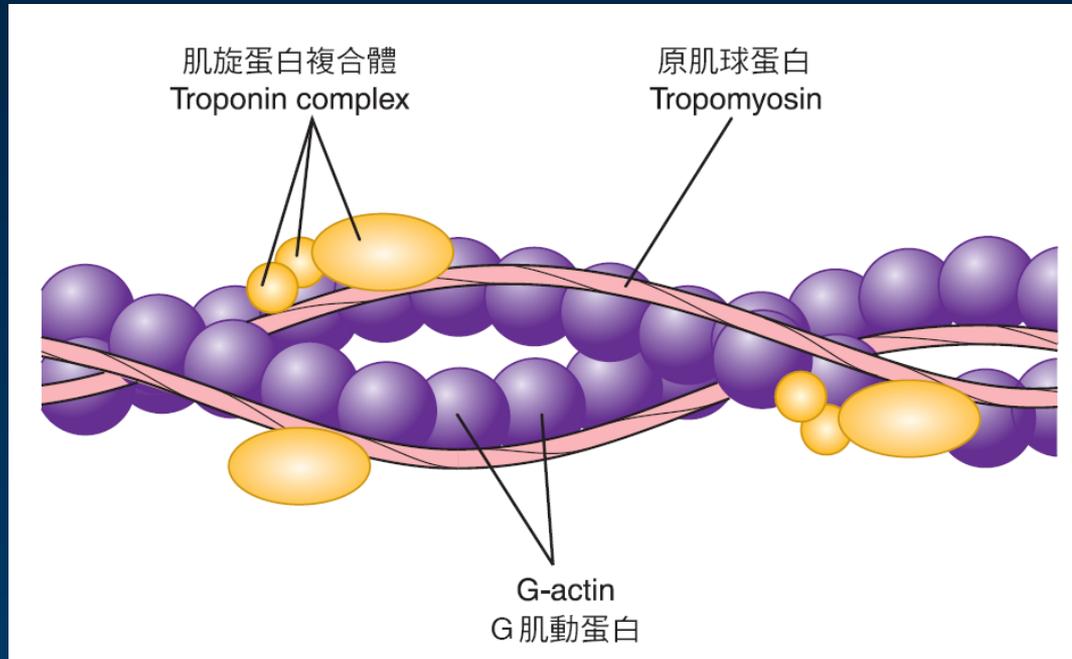
- 當休息肌節長度短於 $2.0\ \mu\text{m}$ ，若肌節長度減少，肌肉收縮產生的張力將會降低。因為當纖維變短時，透過液壓的增加而干擾橫橋的作用；當纖維變得較粗，肌粗絲到肌細絲間的距離增加。



- 圖 9.11 骨骼肌的長度與張力關係。當肌肉靜止長度從 100% 達到 120% 時（肌節長度由 2.0 μm 到達 2.5 μm ），達到最大的相對張力（y 軸的 1.0）。增加或降低肌肉長度（肌節長度）會導致張力很快地降低。

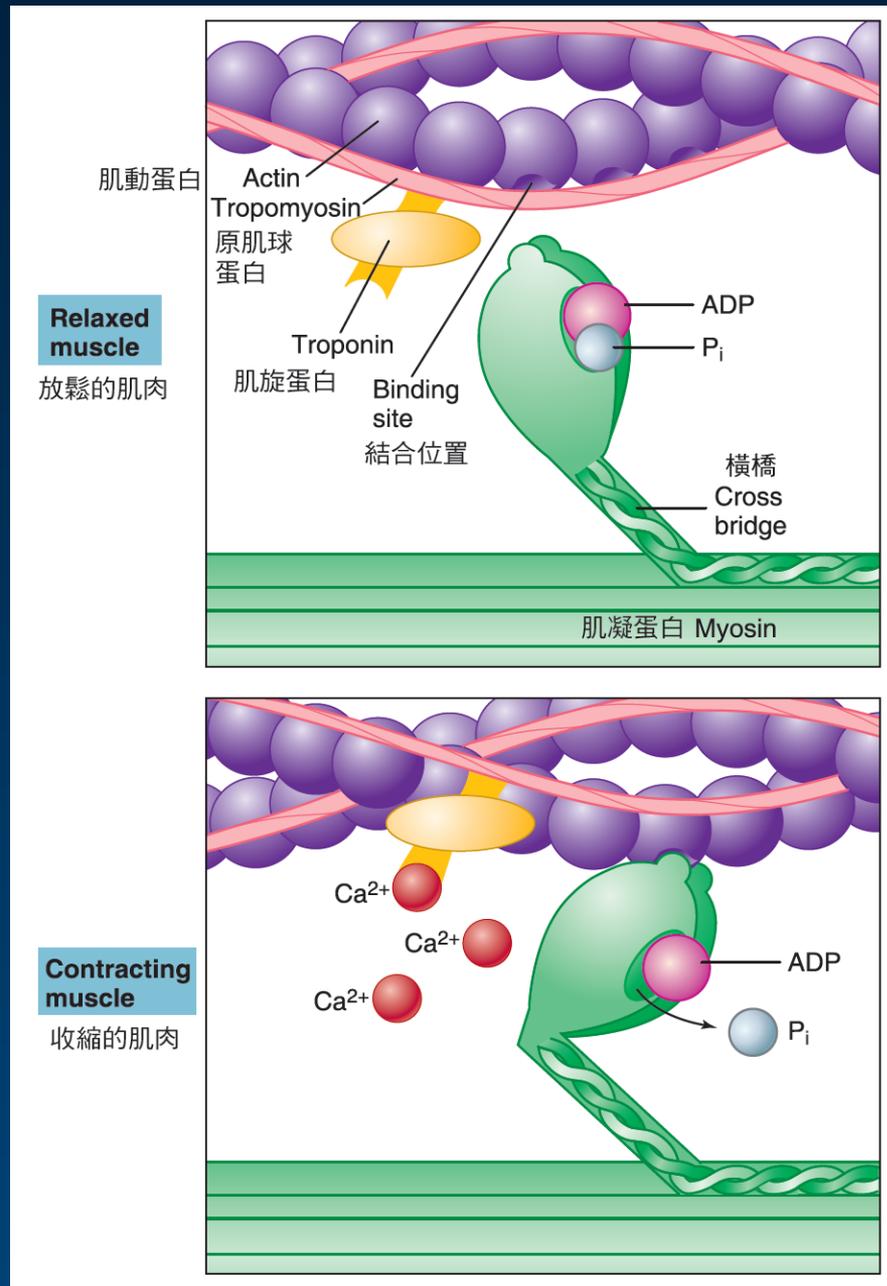
9.3 動作電位靠 Ca^{2+} 刺激收縮

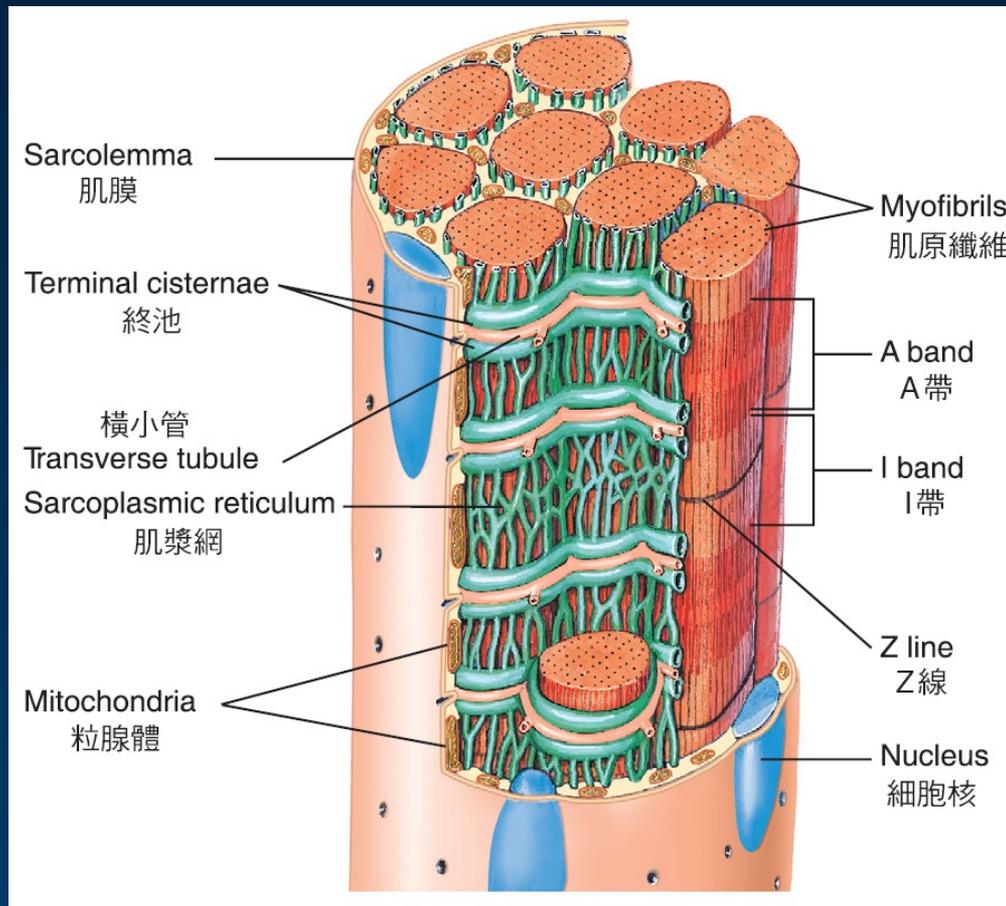
- 當肌纖維不再收縮，肌凝蛋白前端與肌動蛋白結合會受到原肌球蛋白的抑制。收縮需要 Ca^{2+} 進入細胞質，與肌旋蛋白結合。在休息的肌纖維中， Ca^{2+} 儲存於肌漿網，只有一些是在細胞質。當肌纖維受到刺激，產生動作電位，並沿著橫小管傳導，然後刺激肌漿網釋放出 Ca^{2+} 。這個 Ca^{2+} 與肌旋蛋白結合，導致肌旋蛋白－原肌球蛋白複合體移動，造成肌凝蛋白前端與肌動蛋白結合。



- 圖 9.12 肌旋蛋白、原肌球蛋白及肌動蛋白之間結構的關係。原肌球蛋白和肌動蛋白結合，而由三個次單元組成的肌旋蛋白複合體和原肌球蛋白結合（並非直接與肌動蛋白結合）。

- 圖 9.13 Ca^{2+} 於肌肉收縮中的角色。附著於肌旋蛋白的 Ca^{2+} 會造成肌旋蛋白—原肌球蛋白複合體的移動，而露出和肌動蛋白結合的位置。肌凝蛋白橫橋可以和肌動蛋白結合，並引起動力伐。





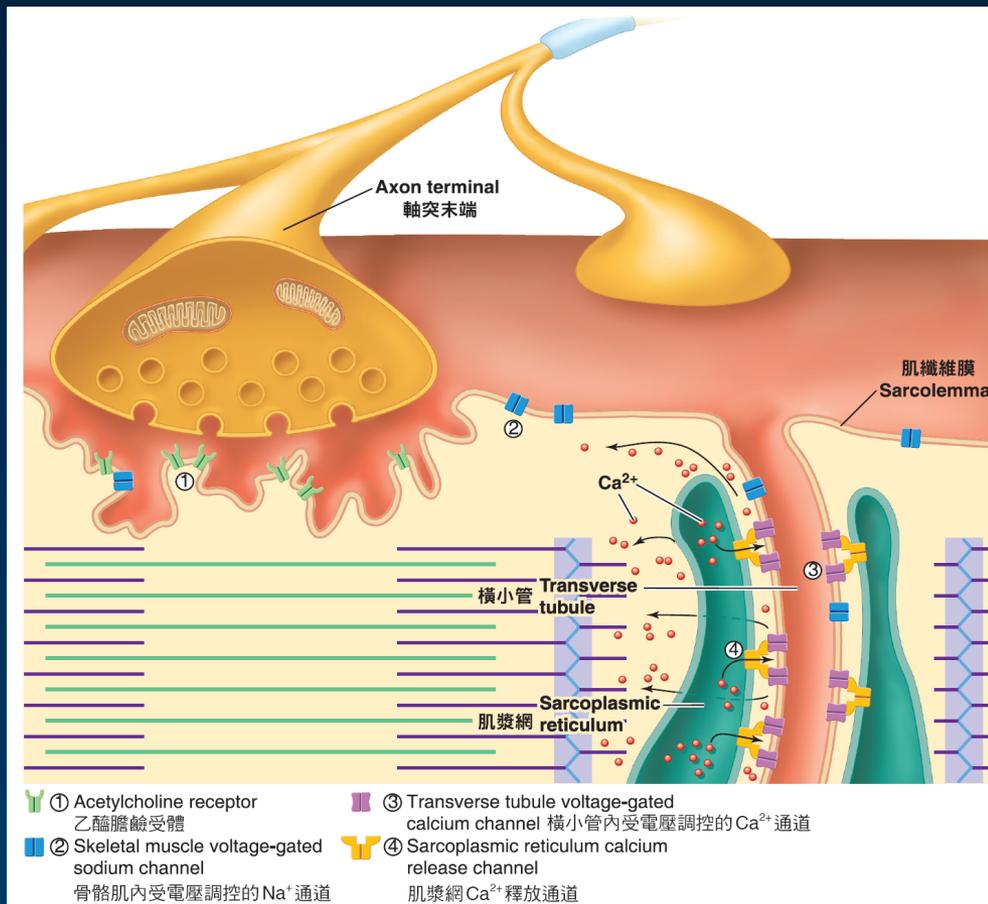
- 圖 9.14 肌漿網。圖中顯示肌原纖維、橫小管以及肌漿網之間的關係。肌漿網（綠色）可以儲存 Ca^{2+} ，而當動作電位傳遞至橫小管時，會受到刺激而釋放 Ca^{2+} 。

興奮-收縮耦合-1

- 肌纖維的內質網稱為肌漿網。
- 橫小管是肌纖維膜的微凹突，深入貫穿到肌纖維，而且非常接近肌漿網的終池。

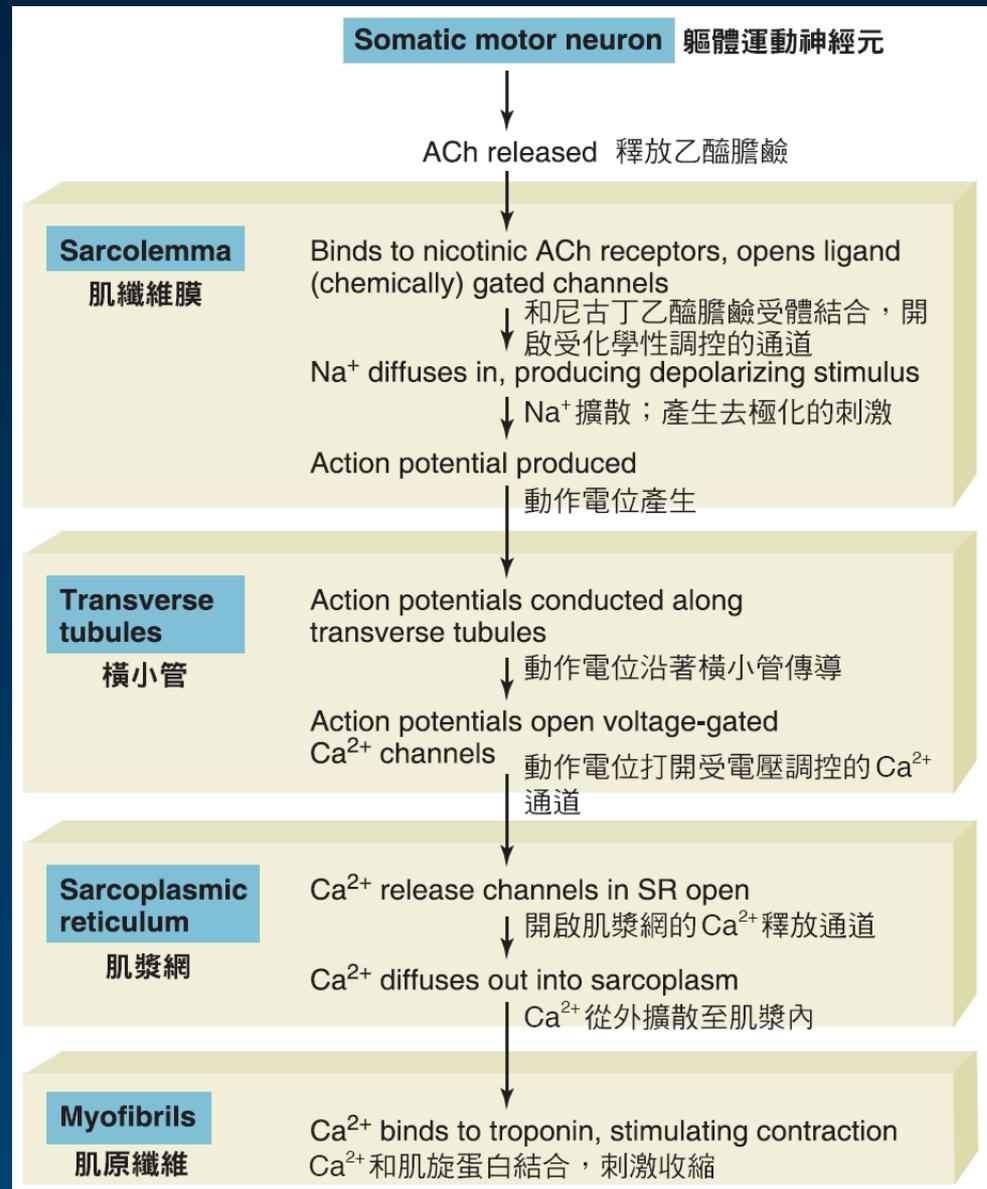
興奮-收縮耦合-2

- 骨骼肌收縮受軀體運動神經元刺激。軀體運動神經元釋放乙醯膽鹼（ACh），然後擴散到突觸裂縫，與肌纖維膜上的受體蛋白結合，開啟受化學性調控的離子通道，產生興奮性突觸後膜電位（EPSP）。如同在神經元的細胞膜，EPSP 的刺激會開啟受電壓調控的 Na^+ 通道，並導致動作電位的產生。然而在肌纖維上，受電壓調控的通道緊鄰受化學性調控的離子通道，這些離子通道是位在突觸肌纖維的中央。



- 圖 9.15 肌肉興奮—收縮耦合的結構。乙醯膽鹼從軸突釋放，並與運動終板（突觸後膜）的受體結合。乙醯膽鹼刺激細胞的去極化，打開受電壓調控的 Na⁺ 通道，並沿著肌膜產生動作電位。傳遞至橫小管的動作電位刺激受電壓調控的 Ca²⁺ 通道的開啟，（直接或間接）造成肌漿網上受電壓調控的 Ca²⁺通道的打開。鈣離子往肌漿網外擴散，和肌旋蛋白結合及刺激收縮。

- 圖 9.16 肌肉興奮—收縮耦合的總覽。肌纖維的電性興奮（即動作電位）是沿著肌纖維膜傳遞，並於橫小管往下傳遞，誘發 Ca^{2+} 從肌漿網釋出。因為 Ca^{2+} 和肌旋蛋白結合會導致肌肉收縮， Ca^{2+} 可以視為將興奮與收縮耦合。

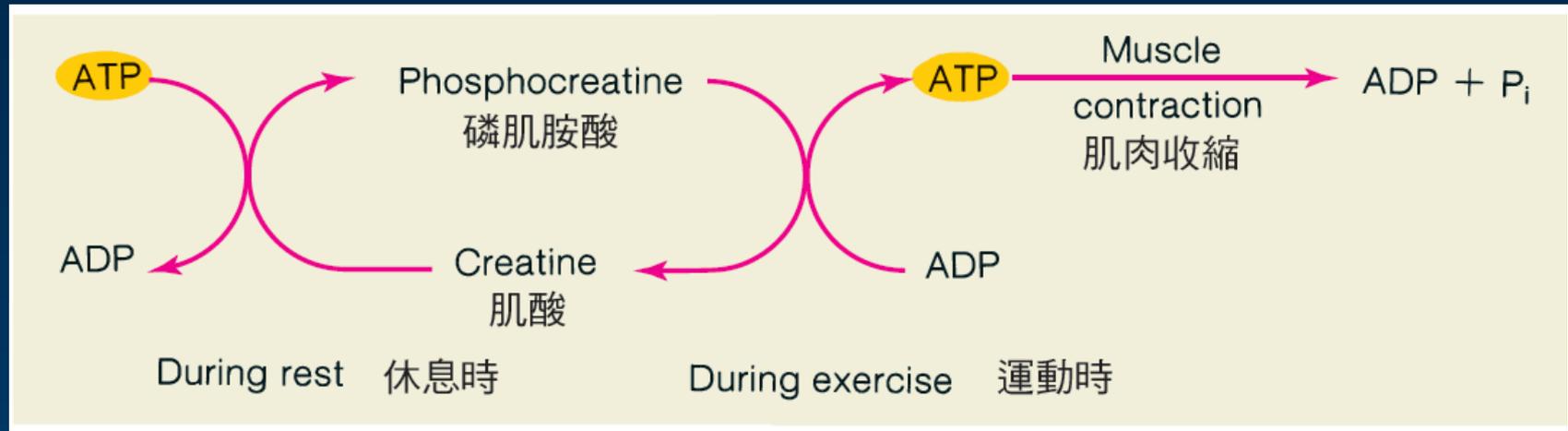


9.4 肌肉代謝包括乳酸產生和有氧呼吸

- 肌肉收縮和放鬆需要 ATP。肌纖維的 ATP 最終是由細胞呼吸產生，但是可以使用磷肌胺酸的磷酸根迅速地製造 ATP，因為細胞內磷肌胺酸儲存高能量的磷酸根。乳酸發酵產生 ATP，但是與有氧細胞呼吸比較是不足的。有較高攝氧能力的人可以完成較多運動而不會疲倦。慢縮肌纖維行有氧呼吸，但快縮肌纖維是行乳酸發酵。

ATP和磷肌胺酸

- 細胞不能為了預備之後的消耗而儲存過多的ATP，因為ATP會對細胞呼吸造成負回饋抑制作用，此種作用對肌肉功能是個問題。
- 大量的磷肌胺酸可以儲存在休息肌纖維內，利用磷肌胺酸可以很快地產生ATP。



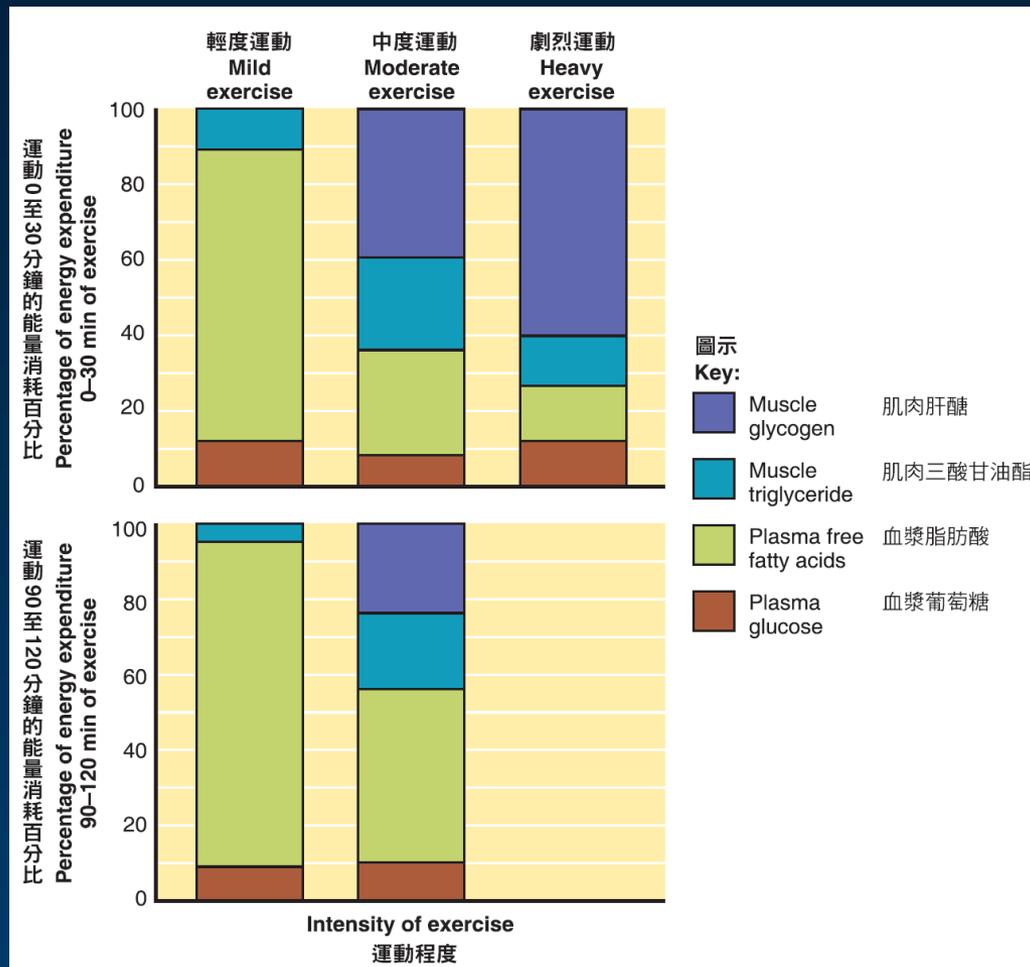
- 圖 9.17 肌肉中磷肌胺酸的產生與應用。磷肌胺酸提供肌肉所需的高能磷酸根，用來快速形成 ATP。此反應由肌酸磷激酶來催化反應。

無氧呼吸

- 肌肉首先將葡萄糖轉換成丙酮酸。
- 在激烈運動初期，尚未有足夠時間進行生理調節來增加氧輸送，以達到代謝增加的需求，所以肌肉被迫進行無氧呼吸產生 ATP。
- 這個代謝路徑產生的乳酸會造成肌肉疲勞。

有氧呼吸

- 細胞能使用脂肪酸和葡萄糖行有氧呼吸。骨骼肌在休息和執行中度運動時，會進行血脂肪的有氧呼吸做為主要的能量來源。
- 最大攝氧量或攝氧能力
 - 指在劇烈運動期間一個人的氧消耗最大速率。
 - 男性最大攝氧量約比女性攝氧量高出 15% 到 20%。
 - 輕度運動期，會使用大約 25% 的攝氧能力；在中度運動期間，使用 50% 到 70% 的攝氧能力。



- 圖 9.18 運動期間肌肉的新陳代謝。血漿葡萄糖、血漿脂肪酸、肌肉肝醣和肌肉三酸甘油酯（脂肪）在不同程度的運動也會有不同程度的需求。運動分為輕度運動（25%的攝氧能力）、中度運動（65%的攝氧能力）及劇烈運動（85%的攝氧能力）。此處未提供達到 90 至 120 分鐘劇烈運動的數據。

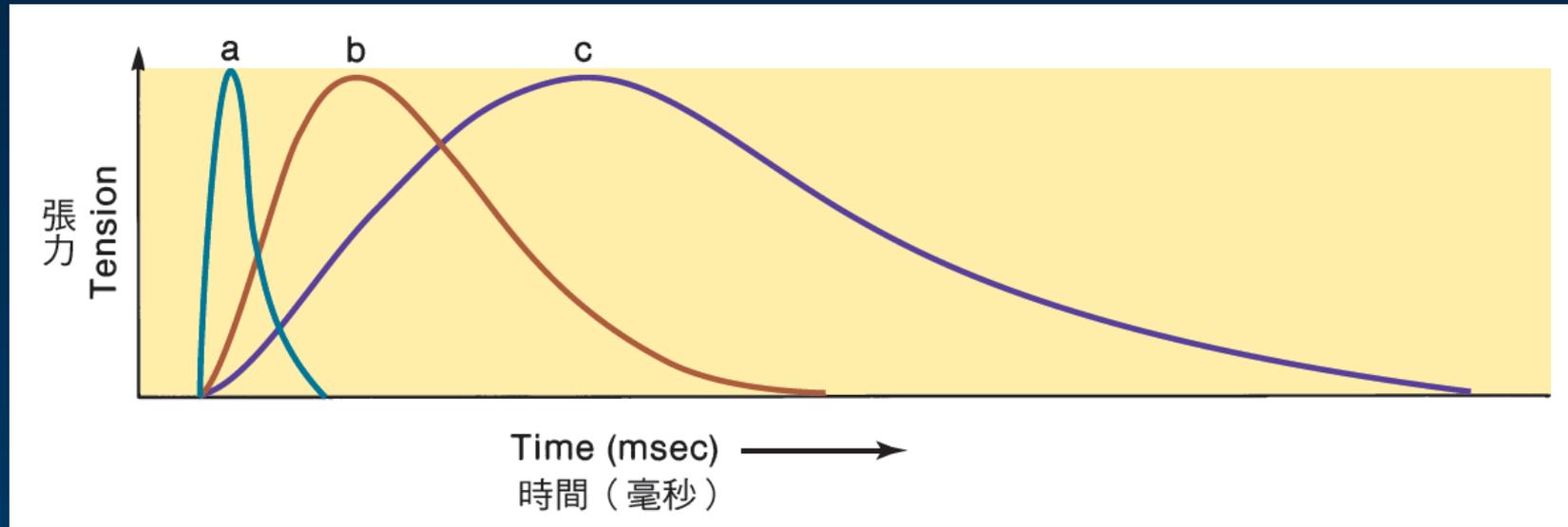
氧債

- 氧債的存在理由：

- 必須償還從血液（與紅血球細胞內血紅素結合的氧）和肌纖維（與肌紅蛋白結合的氧）提取的氧。
- 運動後，肌肉消耗額外的氧，因為比起休息狀態，此時的肌肉仍然是進行較快速的代謝。
- 需要額外的氧來代謝由運動骨骼肌產生的乳酸。

骨骼肌纖維

- 骨骼肌纖維可以依據收縮速度分類為：
 - 慢縮肌纖維或第一型肌纖維 (紅肌)
 - 可行有氧呼吸，包括豐富血液來源、很多粒腺體、參與有氧呼吸的高濃度酵素和大量的肌紅蛋白。
 - 快縮肌纖維或第二型肌纖維 (白肌)
 - 快縮 (第二型) 肌纖維較粗，有較少的血液供給、較少的粒腺體和較低量的肌紅蛋白。
 - 透過儲存的肝醣和糖解作用所需的高含量酵素進行乳酸發酵的快縮肌纖維，稱為快縮糖解肌纖維。
 - 其他快縮肌纖維有較大的有氧呼吸能耐，因此稱為快縮氧化肌纖維。



- 圖 9.19 三種肌肉的最大張力速率比較。(a) 快縮眼外肌；(b) 腓腸肌；(c) 慢縮比目魚肌。

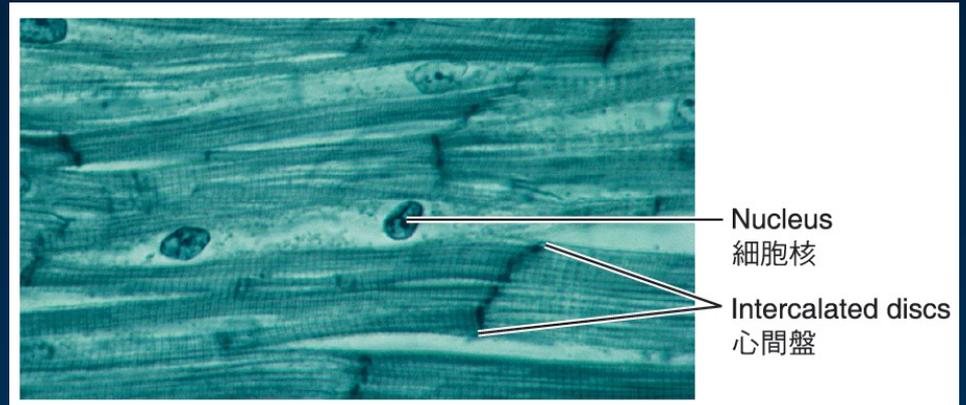
肌肉疲乏

- 定義是運動誘發降低肌肉產生力量的能力。
- 細胞外液 K^+ 的累積。
 - 這會降低休息膜電位和擾亂產生動作電位的能力。
- 肌肉乳酸產生和耗盡儲存的肝醣有關。

9.5 心肌和平滑肌透過不同機制進行收縮

- 心肌是橫紋狀的，含有肌節，而且它的收縮跟骨骼肌一樣是透過肌絲滑動機制。然而，動作電位自主性地產生，而且從一個細胞傳導到下一個心肌。平滑肌含有肌動蛋白和肌凝蛋白，但這些蛋白不排列在肌節裡，而收縮機制和橫紋肌有些不同。而且，平滑肌和橫紋肌也有不同的興奮—收縮耦合機制。

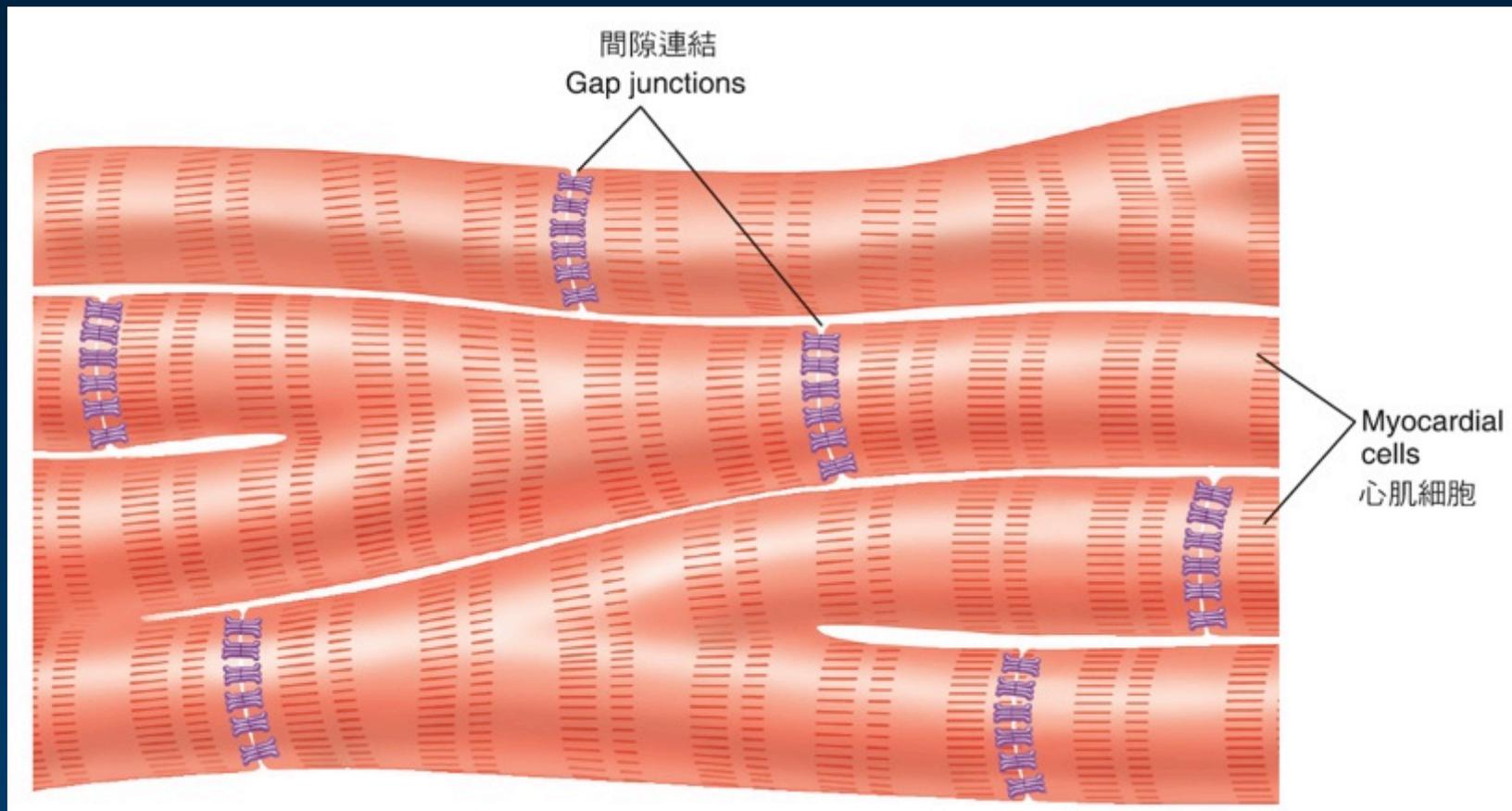
心肌細胞-1



- 心肌細胞較短，是分支狀的管狀細胞，在心間盤處互相連結。
- 橫紋狀的。
- 如同在骨骼肌，心肌細胞的肌漿網儲存 Ca^{2+} ，並且回應經由肌節和橫小管傳遞的動作電位而釋放 Ca^{2+} 。

心肌細胞-2

- 細胞也以電性透過間隙連結連接在一起，而間隙連結處集中在心間盤。以此方式，動作電位能從一個細胞被傳導到下一個細胞內。
- 心肌組織使整個心臟收縮。
- 進行一種自發性、自主性的去極化，以特定速率產生動作電位。



- 圖 9.21 心肌細胞以間隙連結互相連接。間隙連結是充滿液體的通道，通過相鄰細胞的細胞膜，讓電位在細胞間傳導。每個心肌細胞末端位於心間盤，以間隙連結相互連接。

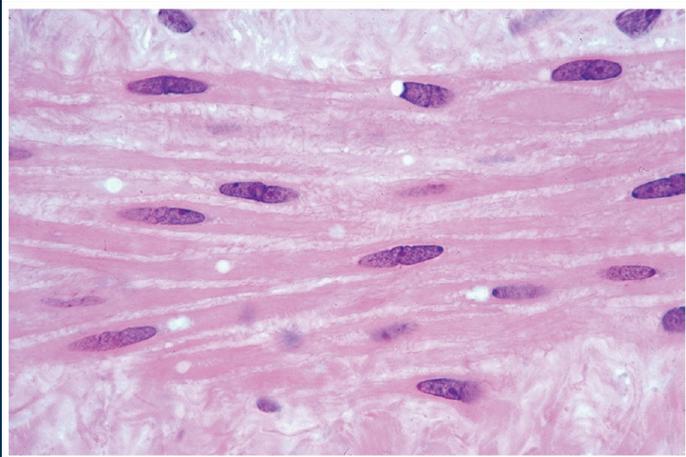
平滑肌-1

- 平滑肌以環狀排列在內臟器官的管壁，如同在胃腸道和呼吸道。
- 環狀和縱向平滑肌的組合可以讓蠕動動作產生，把管內物質往一個方向推動。
- 肌細絲附著於細胞膜區域或細胞質結構的緻密體。
- 平滑肌的收縮是因為細胞質內 Ca^{2+} 濃度急速增加而誘發。

平滑肌-2

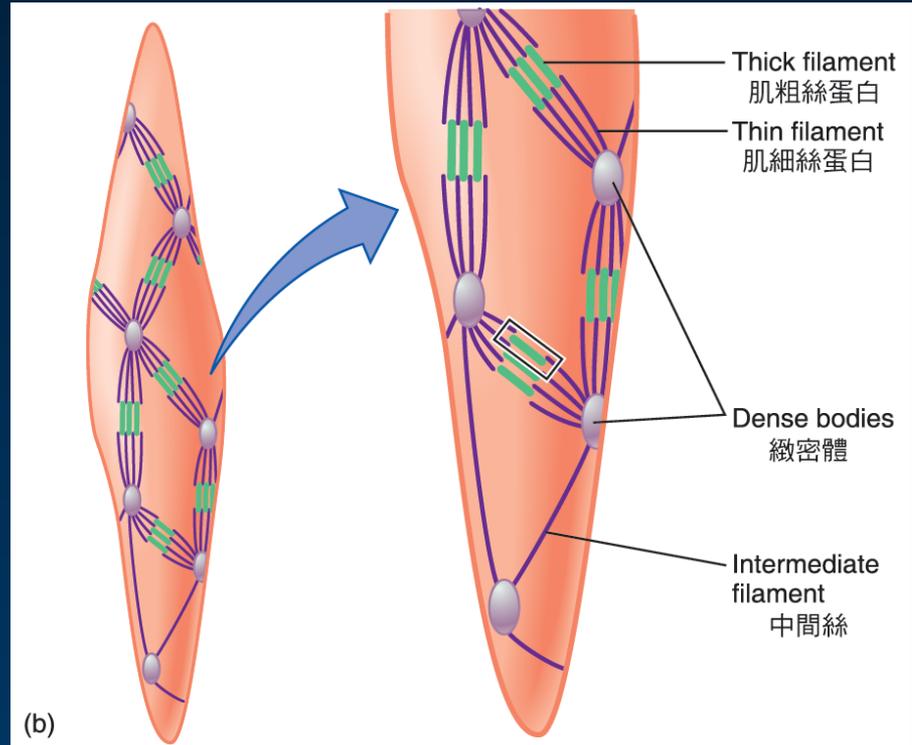
- 不同於橫紋肌，負責收縮的 Ca^{2+} 主要來自肌漿網，而在平滑肌的 Ca^{2+} 是來自細胞膜受電壓調控的 Ca^{2+} 通道。



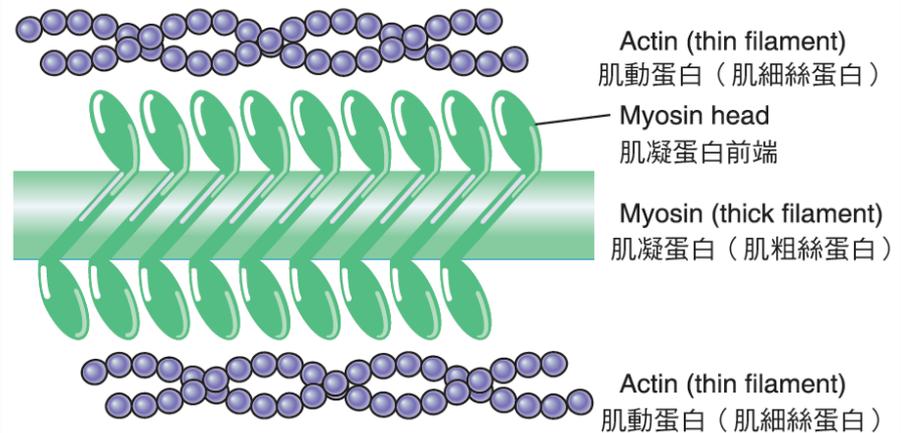


(a)

- 圖 9.22 平滑肌及其收縮體。 (a) 血管平滑肌的電顯圖。 (b) 平滑肌的粗肌絲和細肌絲的排列，由緻密體以中間絲互相連結。 (c) 肌凝蛋白在平滑肌與橫紋肌中以不同的方式堆疊排列。



(b)



(c)

單一單元平滑肌

- 單一單元平滑肌 在相鄰細胞間有數種間隙連接，將細胞以電性連結在一起。這很類似於心肌。另一個相似性是單一單元平滑肌表現心律調節器活性，讓特定細胞刺激單元內的其他細胞。
- 不同於心肌，部分單一單元平滑肌能產生動作電位，並反應伸展（例如，透過增加腸道內含物）而收縮。

多單元平滑肌

- 多單元平滑肌 如果沒有自主軸突的刺激，無法產生收縮。
- 多單元平滑肌普遍缺乏細胞之間の間隙連結，所以每個平滑肌必須受自主軸突刺激。(例如眼球睫狀肌, 可精細調控瞳孔)