

## فصل سوم: ساختار و عملکرد عضله

مانند مولکول های اکتین که به دور یکدیگر پیچیده اند تشکیل می شود. مولکول های پروتئینی گلوبولار تروپونین در شکاف های بین دو رشته اکتین یافت می شوند. پروتئین تروپومیوزین به هر مولکول تروپونین وصل است (شکل A ۲-۳). مولکول های تروپونین و تروپومیوزین، اتصال میوفیلامان های اکتین و میوزین را کنترل می کنند. هر مولکول میوزین دارای برآمدگی های گلوبولار به نام سرهای میوزین (Head groups) است (شکل B ۲-۳). سرهای میوزین که قادر به چرخش هستند، محل های اتصال برای اکتین بوده و نقش مهمی در انقباض و ریلکسیون عضله دارند. وقتی در زیر میکروسکوپ به کل میوفیبریل نگاه کنیم تغییر میوفیلامان های ضخیم و نازک به شکل یک الگوی مخطط دیده می شود (شکل D ۱-۳)؛ به این دلیل عضله اسکلتی اغلب به عنوان عضله مخطط نامیده می شود. نمایش شماتیک نحوه قرارگیری میوفیلامان ها در یک میوفیبریل در شکل ۳-۳ دیده می شود.

### پروتئین های ساختاری

فیبر عضلانی همچنین دارای چندین پروتئین ساختاری است. برخی از این پروتئین ها (Inter mediate filaments) یک داربست ساختاری برای فیبر عضله فراهم می کنند، برخی دیگر از آنها (مثل دسمن<sup>۱</sup>) ممکن است در انتقال نیرو در طول فیبر و به فیبرهای مجاور درگیر باشند. یکی از پروتئین های ساختاری به نام تیتین<sup>۲</sup>، به ویژه نقش مهمی در حفظ وضعیت فیلامان ضخیم حین انقباض عضله و در توسعه تنش پسیو دارد. تیتین یک پروتئین بزرگ است که در طول فیلامان ضخیم متصل بوده و شکاف فیلامان ضخیم تا خطوط Z را می پیماید (شکل ۴-۳). درباره تیتین در مبحث رابطه تنش-طول پسیو بیشتر گفته خواهد شد.

عملکرد حرکتی عضلات با تولید یا کنترل حرکت یک اهرم استخوانی حول یک محور مفصل به انجام می رسد. همچنین عضلات با مقاومت در برابر حرکت فراتر از محدوده سطوح مفصلی و از طریق نزدیک سازی سطوح مفصلی، عملکرد ثباتی ایفا می کنند. بدن بدون عملکرد عضلانی، قادر به حمایت خود در برابر جاذبه یا تولید حرکت نیست.

### اجزاء ساختار عضله

عضله اسکلتی از بافت عضلانی (انقباضی) و بافت همبند (غیر انقباضی) تشکیل شده است. بافت عضله قادر به ایجاد تنش در پاسخ به تحریکات شیمیایی، الکتریکی یا مکانیکی است. تنش بافت همبند در پاسخ به بارگذاری پسیو توسعه می یابد.

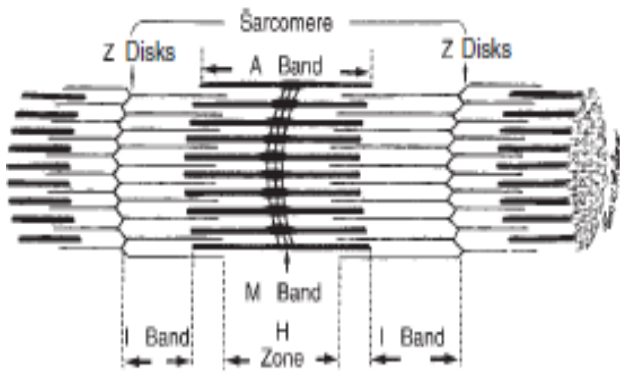
### ترکیب یک فیبر عضلانی

#### پروتئین های انقباضی

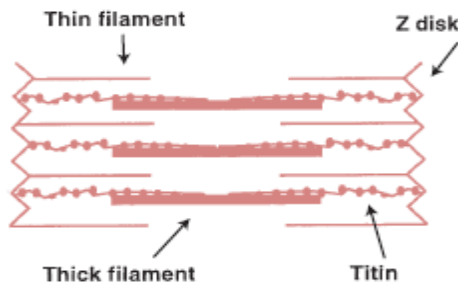
یک عضله منفرد شامل تعداد زیادی فاسیکول است. یک فاسیکول شامل گروهی از فیبرهای عضلانی (سلول ها) است که به وسیله بافت همبند احاطه شده است (شکل A ۱-۳). سازمان دهی، تعداد، اندازه و نوع این فیبرها در عضلات مختلف، متفاوت است اما هر فیبر، یک سلول عضلانی منفرد است که در یک غشاء سلولی به نام سارکولما محصور می شود (شکل B ۱-۳). مانند سایر سلول های بدن، فیبر عضلانی از سیتوپلاسم (که در عضله سارکوپلاسم نام دارد) تشکیل شده است. سارکوپلاسم شامل میوفیبریل ها (شکل C ۱-۳) ساختار انقباضی یک فیبر عضله و ساختارهای غیر میوفیبریلار مانند ریوزین، گلیکوژن و میتوکندری است که برای متابولیسم سلول نیاز هستند.

میوفیبریل از میوفیلامان های ضخیم (متشکل از پروتئین میوزین) و فیلامان های نازک (متشکل از پروتئین اکتین) تشکیل می شود (شکل D ۱-۳). تعامل این دو نوع میوفیلامان برای انقباض عضلانی ضروری است. میوفیلامان های نازک از دو رشته زنجیره

1. Desmin  
2. Titin



شکل ۳-۳: ترتیب قرار گیری میوفیبریل ها در یک عضله در استراحت. سارکومر بخشی از میوفیبریل است که بین دیسک های Z قرار گرفته است. باند A، بخشی از سارکومر بوده که شامل هم پوشانی فیلامان های میوزین و اکتین است. بخشی از باند A که فقط حاوی فیلامان های میوزین بدون هم پوشانی است منطقه H نام دارد. باند M در بخش مرکزی باند H قرار داشته و شامل فیلامان های میوزین با جهت گیری عرضی بوده که یک فیلامان میوزین را به دیگری وصل می کنند. باند I فقط حاوی فیبرهای اکتین است.



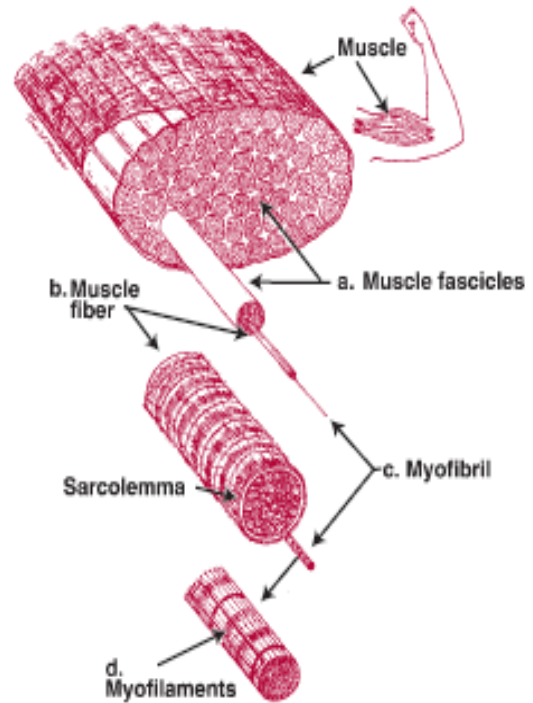
شکل ۳-۴: سارکومر که در آن رابطه بین تیتین و میوفیلامان های اکتین و میوزین نشان داده شده است.

- به طور خلاصه نقش پروتئین های ساختاری عبارتست از:
  - (۱) تولید تنش پاسیو زمانی که کشیده شوند
  - (۲) تامین حمایت داخلی و خارجی و راستای فیبر عضله
  - (۳) کمک به انتقال نیروی فعال در تمام طول عضله مربوطه

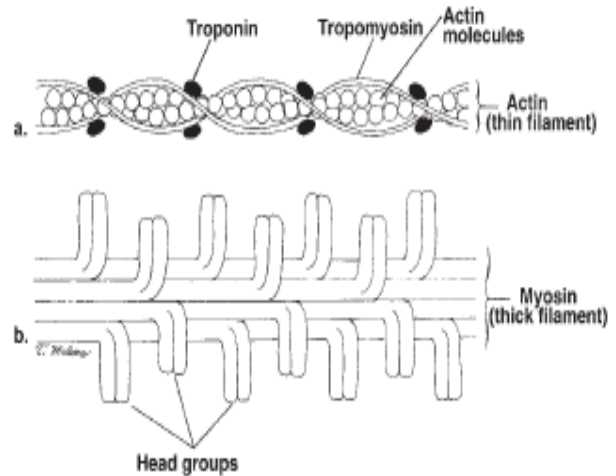
### واحد انقباضی

#### سازمان دهی واحد انقباضی

بخشی از میوفیبریل که بین دو صفحه Z قرار گرفته، سارکومر نام دارد (شکل ۳-۳). صفحات Z، که در فواصل منظمی در سر تا سر میوفیبریل قرار گرفته اند، نه تنها به عنوان مرز برای سارکومر می باشد بلکه همچنین فیلامان های نازک را به یکدیگر متصل



شکل ۳-۱: ترکیب یک فیبر عضلانی. A: گروهی از فیبرها، دستجاتی به نام فاسیکول را می سازند. B: فیبر عضله در یک غشاء سلولی به نام سارکولما محصور است. C: فیبر عضله حاوی ساختارهای میوفیبریلار به نام میوفیبریل است. D: میوفیبریل از میوفیلامان های ضخیم میوزین و نازک اکتین ساخته شده است.



شکل ۳-۲: میوفیلامان ها. A: مولکول های اکتین به صورت دایره ها نشان داده شده اند. مولکول های تروپونین به صورت گلوبولار هستند و در بریدگی های بین دو رشته مولکولی پروتئین قرار گرفته اند. B: یک میوفیلامان میوزین دارای Head Groups یا برآمدگی های گلوبولار هستند.

می‌کند. نامگذاری نواحی سارکومر به باندها یا مناطق به تعیین سازمان دهی فیلامان های ضخیم و نازک کمک می‌کند. بخشی از سارکومر که در طول فیلامان های ضخیم و بخش کوچکی از فیلامان های نازک ادامه دارد باند A یا انیزوتروپیک<sup>۱</sup> نام دارد. نواحی که فقط شامل فیلامان های اکتین است باندهای I یا انیزوتروپیک<sup>۲</sup> نام دارد. واژه های انیزوتروپیک و انیزوتروپیک به رفتار این نواحی از فیبرها در موقع تابیدن نور به آنها اشاره دارد. بخش مرکزی فیلامان ضخیم که در آن همپوشانی با فیلامان های نازک وجود ندارد منطقه H نامیده می‌شود. بخش مرکزی H zone که شامل بخش میانی پهن فیلامان ضخیم است باند M نام دارد.

#### تعامل پل عرضی

تعامل بین فیلامان های ضخیم و نازک سارکومر که منجر به انقباض عضله می‌شود، با رسیدن یک ایمپالس عصبی در صفحه انتهائی حرکتی (یک ایمپالس الکتریکی یا پتانسیل عمل را سبب می‌شود که در طول فیبر عضله انتقال می‌یابد) آغاز می‌شود. پتانسیل عمل باعث آزاد سازی یون های کلسیم می‌شود، یون های کلسیم سبب می‌شوند تروپونین، مولکول های تروپومیوزین را تغییر وضعیت<sup>۳</sup> داده طوری که محل های گیرنده روی اکتین آزاد شده و سرهای میوزین می‌توانند به آنها متصل شوند. این اتصال فیلامان ها، پل عرضی<sup>۴</sup> نام دارد. تنش با هیدرولیز ATP و آزاد سازی ADP از سر میوزین تولید می‌شود (شکل ۵-۳).

#### تجمع و انقباض تانیک

پاسخ مکانیکی عضله به یک تحریک منفرد عصب حرکتی آن، تکانه<sup>۵</sup> نامیده می‌شود که واحد پایه ای فعالیت قابل ثبت عضله می‌باشد. به دنبال تحریک، قبل از آنکه تنش در فیبرهای عضله شروع به صعود کند یک فاصله چند میلی ثانیه ای به نام دوره

تاخیر<sup>۶</sup> وجود دارد. این دوره بیانگر زمان لازم برای گرفته شدن شلی در عناصر الاستیک است. مدت زمان از شروع توسعه تنش تا تنش حداکثر، زمان انقباض نام دارد. زمان انقباض و زمان ریلاکسیون در بین عضلات متفاوت است زیرا تا اندازه زیادی به نوع فیبرهای سازنده بستگی دارد. برخی از فیبرهای عضلانی ممکن است با سرعت ۱۰ میلی ثانیه منقبض شوند اما این زمان در برخی از فیبرها ۱۰۰ میلی ثانیه یا بیشتر طول می‌کشد.

یک پتانسیل عمل فقط حدود ۱ تا ۲ میلی ثانیه طول می‌کشد و این کسر کوچکی از زمان صرف شده برای پاسخ مکانیکی بعدی یا تکانه می‌باشد؛ حتی در عضلاتی که سریع منقبض می‌شوند. بنابراین قبل از آنکه تکانه اول کامل شود، چنانچه فعالیت آکسون حرکتی حفظ شود، امکان آغاز مجموعه ای از پتانسیل های عمل وجود دارد. زمانی که پاسخ های مکانیکی به تحریکات پشت سر هم به یک پاسخ اولیه اضافه می‌شوند، نتیجه به عنوان تجمع<sup>۷</sup> نامیده می‌شود (شکل ۶-۳). اگر تحریک دوم حین دوره تاخیر تکانه عضلانی اول اتفاق افتد، پاسخ اضافه ای تولید نمی‌کند؛ در این دوره عضله در تحریک ناپذیری کامل<sup>۸</sup> است. هر چه قدر فرکانس تحریک فیبرهای عضله بیشتر باشد تنش بیشتری در کل عضله ایجاد می‌شود. با این وجود پس از رسیدن به یک فرکانس حداکثر، تنش عضله دیگر افزایش بیشتری نمی‌یابد. زمانی که این تنش حداکثر در نتیجه تجمع حفظ شود گفته می‌شود که عضله به صورت تانیک منقبض می‌باشد. در این مورد، سرعت تحریک از زمان انقباض - ریلاکسیون عضله پیشی گرفته؛ در نتیجه ریلاکسیون کم یا هیچ گونه ریلاکسیونی قبل از شروع انقباض بعدی اتفاق نمی‌افتد (شکل ۷-۳).

6. Latency Period

7. Summation

8. Completely Refractory

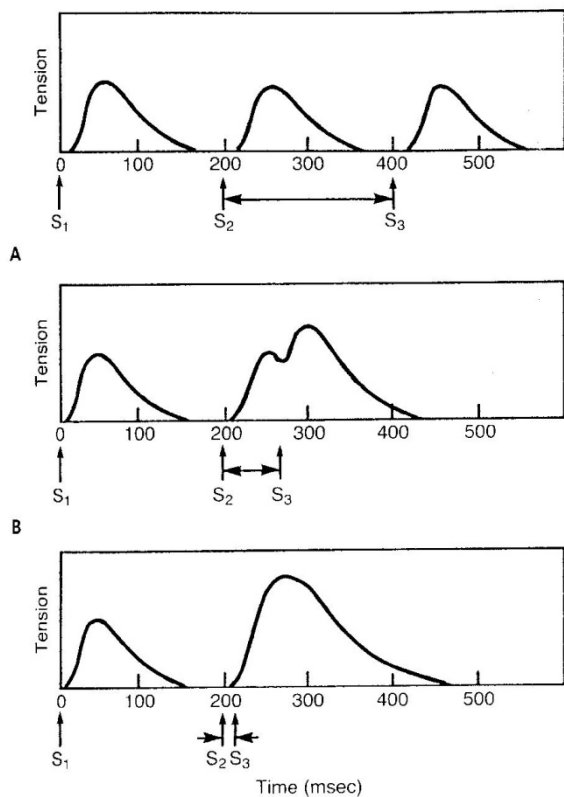
1. Anisotropic

2. Isotropic

3. Reposition

4. Cross-bridge

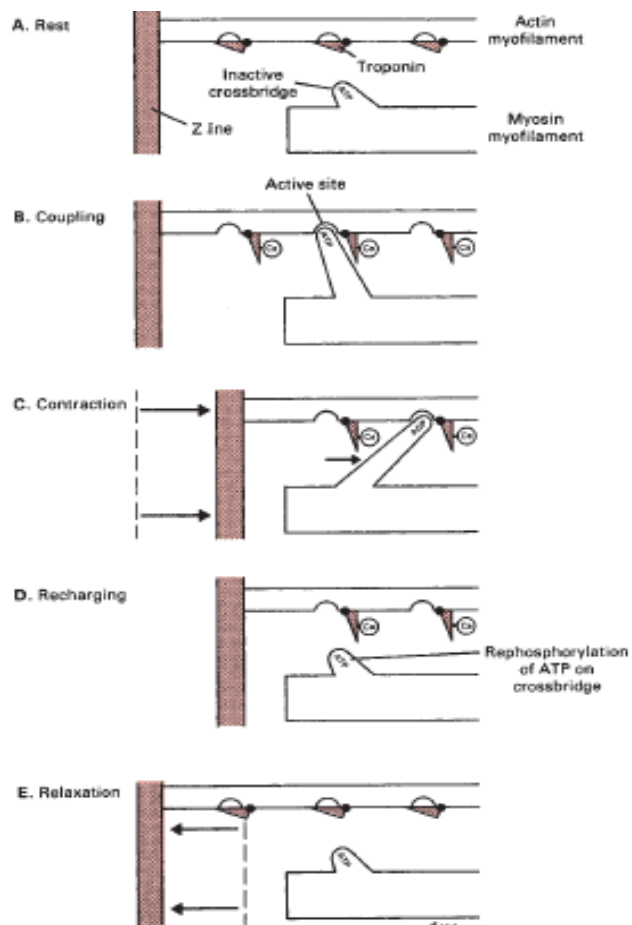
5. Twitch



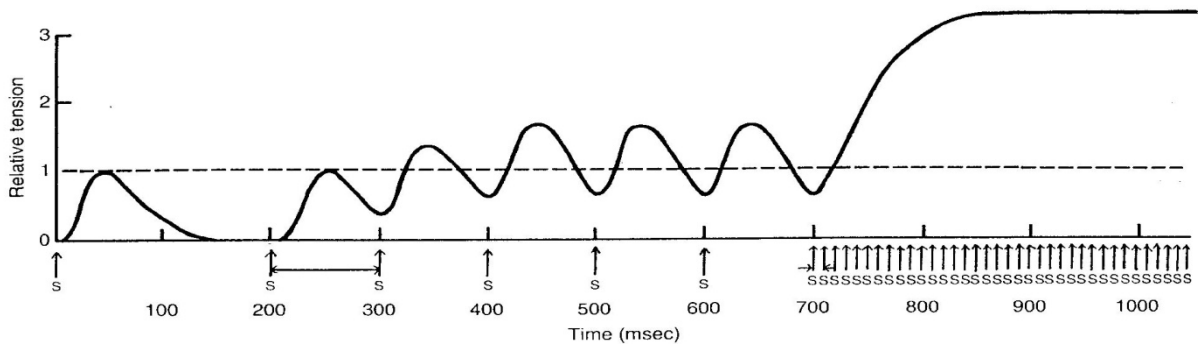
شکل ۳-۶: جمع شدن انقباض در یک عضله که در طول ثابت نگه داشته شده. A: یک محرک اولیه ( $S_1$ ) به عضله اعمال می شود و تکانه حاصل شده ۱۵۰ میلی ثانیه طول می کشد. محرک های دوم ( $S_2$ ) و سوم ( $S_3$ ) پس از ۲۰۰ میلی ثانیه فاصله به عضله اعمال می شوند؛ زمانی که عضله به طور کامل ریلکس شده و در نتیجه تجمیع اتفاق نمی افتد. B:  $S_3$  ۶۰ میلی ثانیه پس از  $S_2$  اعمال می شود، زمانی که پاسخ مکانیکی ناشی از  $S_2$  شروع به کاهش نموده است. قله تنش حاصله بزرگ تر از تکانه منفرد است. C: فاصله بین  $S_2$  و  $S_3$  به ۱۰ میلی ثانیه کاهش می یابد. قله تنش حاصله حتی از حالت B بزرگ تر است و افزایش در تنش یک منحنی روان را تولید می کند. پاسخ مکانیکی حاصل از  $S_3$  در ادامه پاسخ حاصل از  $S_2$  ظاهر می شود.

### انواع انقباض عضلانی

لغزش فیلامان های نازک بر روی فیلامان های ضخیم (که با تشکیل و تشکیل مجدد پل های عرضی در هر سارکومر همراه است) منجر به کوتاه شدن فیبر عضلانی و تولید تنش می گردد. اگر تعداد کافی از سارکومرها فعالانه کوتاه شوند و یکی یا هر دو انتهای فیبر عضله برای حرکت آزاد باشد، فیبر عضله کوتاه (منقبض) خواهد شد. کوتاه شدگی فعال عضله انقباض درون گرا (کانسنتریک) یا انقباض کوتاه شونده نام دارد (شکل ۸-۳).



شکل ۵-۳: سیکل پل عرضی. A (استراحت): پل های عرضی از میوفیلان های میوزین بیرون زده اند اما با یک میوفیلان اکتین زوج نشده اند. ATP به نزدیکی سر پل عرضی متصل است، تروپونین محل های فعال روی میوفیلان های اکتین را پوشانده است، و یون های کلسیم در سارکوپلاسمیک رتیкулوم ذخیره شده اند. B (زوج شدن): ورود پتانسیل عمل عضلانی، سارکولما و توبول های T را دپلاریزه می کند، یون های کلسیم آزاد می شوند و با تروپونین واکنش می دهند. تغییر در شکل کمپلکس تروپونین - کلسیم، پوشش را از روی محل های فعال اکتین بر می دارد؛ یک پل عرضی با یک محل مجاور فعال زوج می شود که در نتیجه میوفیلان های اکتین و میوزین به هم متصل می شوند. C (انقباض): اتصال یک پل عرضی و یک محل اکتین، فعالیت  $ATPase$  میوزین را به راه می اندازد؛ ATP به  $ADP$  و  $PO_4$  انرژی تجزیه می شود؛ میوفیلان اکتین در فاصله کوتاهی بر روی میوفیلان میوزین کشیده می شود و دیسک های Z به یکدیگر نزدیک تر می شوند. D (شارژ مجدد): پل عرضی از محل اکتین جدا می شود و به عقب می رود؛ ATP روی پل عرضی جایگزین می شود. پروسه های زوج شدن مجدد، خم شدن، از هم جدا شدن، رترکشن و شارژ مجدد صدها بار در ثانیه انجام می شود. E (ریلاکسیون): توقف تحریک اتفاق می افتد؛ یون های کلسیم از مجاورت میوفیلان اکتین دور شده و به محل های ذخیره ی شان در سارکوپلاسمیک رتیкулوم باز می گردند؛ تروپونین به شکل اولیه اش باز می گردد؛ و میوفیلان های اکتین و میوزین به حالت استراحت باز می گردند.



شکل ۷-۳: تولید یک انقباض تانوس. زمانی که تحریک (S) افزایش می یابد (یعنی فاصله از ۲۰۰ به ۱۰۰ میلی ثانیه کوتاه می شود)، در نتیجه تجمع، تنش عضله افزایش می یابد. زمانی که فرکانس به ۱۰۰ بار در ثانیه افزایش می یابد، تجمع به حداکثر رسیده و عضله به صورت تتانیک منقبض می شود و تنش حداکثر ممتد را تولید می کند.

(پل های عرضی) سعی دارند منقبض شوند و فیلامان های نازک را به سمت فیلامان های ضخیم بکشند، اما نیروهای خارجی بزرگ تر از نیروهای درونی بوده که منجر به طول شدن می گردد.

■ نکات مهم انقباض عضلانی در سطح سارکومر:

(۱) هر وقت که پل های عرضی تشکیل شوند تنش تولید می شود

(۲) آزاد شدن کلسیم، انقباض عضله را شروع می کند

(۳) هیدرولیز ATP سوخت چرخه پل عرضی را بوجود می آورد

(۴) در یک انقباض کانستریک، میوفیلامان های نازک به سمت میوفیلامان های ضخیم کشیده می شوند و پل های عرضی تشکیل شده، شکسته شده و مجدداً تشکیل می شوند.

(۵) در یک انقباض اکستریک، میوفیلامان های نازک در جهت دور شدن از میوفیلامان های ضخیم کشیده می شوند و پل های

عرضی شکسته می شوند، مجدداً تشکیل شده و شکسته می شوند

(۶) در یک انقباض ایزومتریک، طول فیبر عضله ثابت است.

در انقباض کوتاه شونده، فیلامان های نازک به سمت فیلامان های ضخیم کشیده می شوند؛ در مقابل ممکن است عضله انقباض برون گرا (اکستریک) یا طولی شونده نشان دهد. در یک انقباض طولی شونده، فیلامان های نازک از فیلامان های ضخیم دور می شوند و در حالیکه عضله طولی می شود پل های عرضی شکسته و دوباره تشکیل می شوند. زمانی که پل های عرضی مجدداً تشکیل می شوند تنش به وسیله عضله تولید می شود. انقباضات اکستریک زمانی تشکیل می شود که عضله فعالانه در برابر حرکت تولید شده به وسیله یک نیروی خارجی مثل جاذبه، مقاومت می کند. اگر نیروی تولید شده به وسیله چرخه پل عرضی با نیروی خارجی برابر باشد طول فیبر عضله تغییر نمی کند. انقباض یک فیبر عضلانی بدون تغییر طول انقباض ایزومتریک نام دارد.

**ترمینولوژی: عمل عضله در برابر انقباض عضله**

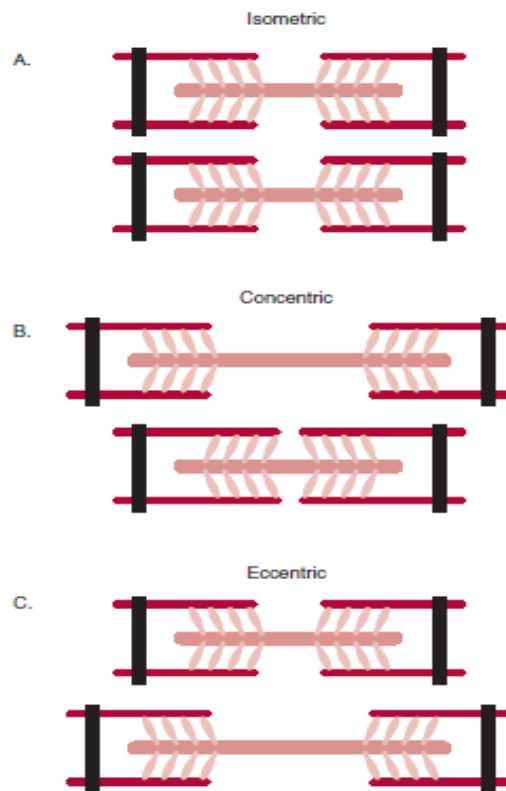
شیوه صحیح تر برای توصیف انواع انقباض عضله، استفاده از واژه "عمل ۱" است. زیرا لغت "انقباض ۲" به معنی کشیدن به سمت یکدیگر یا کوتاه شدن است و به کاربردن این لغت برای اشاره به انقباض اکستریک یا انقباض طولی شونده، شامل کلمات مرکب ضد و نقیض است. حین انقباض اکستریک، واحدهای انقباضی

1. Action
2. Contract

آکسون، تعداد فیبرهای عضله و نوع فیبرهای عضله متفاوت است. هر کدام از این عوامل بر عملکرد واحد حرکتی اثر می‌گذارد. برخی از واحد های حرکتی جسم سلولی کوچکی دارند و عده ای دیگر جسم سلولی بزرگ دارند. آن دسته از واحد های حرکتی که جسم سلولی کوچک دارند از آکسون های کم قطر برخوردار هستند (شکل ۹-۳). ایمپالس عصبی در طول آکسون های با قطر کم، در مقایسه با آکسون های با قطر بزرگ، آهسته تر انتقال می‌یابد. بنابراین در واحد های با قطر کوچک، در مقایسه با یک واحد با آکسون قطور تر، مدت زمان طولانی تری لازم است تا یک تحریک به فیبرهای عضلانی برسد.

اندازه واحد حرکتی به وسیله تعداد فیبرهای عضلانی و اندازه آکسون عصبی حرکتی تعیین می‌شود (شکل ۷-۳). تعداد فیبرها ممکن است از دو یا سه فیبر تا چند هزار متفاوت باشد. عضلاتی که حرکات ظریف را کنترل می‌کنند و یا برای اعمال تنظیم های کوچک به کار می‌روند از واحد های حرکتی با اندازه کوچک برخوردار هستند. چنین واحد های حرکتی عموماً دارای جسم سلولی کوچک و آکسون هائی با قطر کوچک می‌باشند. عضلاتی که برای تولید نیرو و حرکات بزرگ استفاده می‌شوند عمدتاً از واحد های حرکتی بزرگ، جسم های سلولی بزرگ و آکسون های با قطر بزرگ تشکیل می‌شوند.

واحد های حرکتی عضلات کوچکی که حرکات چشم را کنترل می‌کنند ممکن است تعداد کمی فیبر (۶ فیبر) داشته باشند در حالیکه عضله گاستروکنمیوس دارای واحد های حرکتی است که حدود ۲۰۰۰ فیبر دارند. عضلاتی که غالباً دارای تعداد زیادی فیبر به ازای هر واحد حرکتی می‌باشند، نسبت به عضلاتی که دارای چند فیبر در هر واحد حرکتی هستند، معمولاً از تعداد کلی واحد حرکتی نسبتاً کوچک تری برخوردارند.



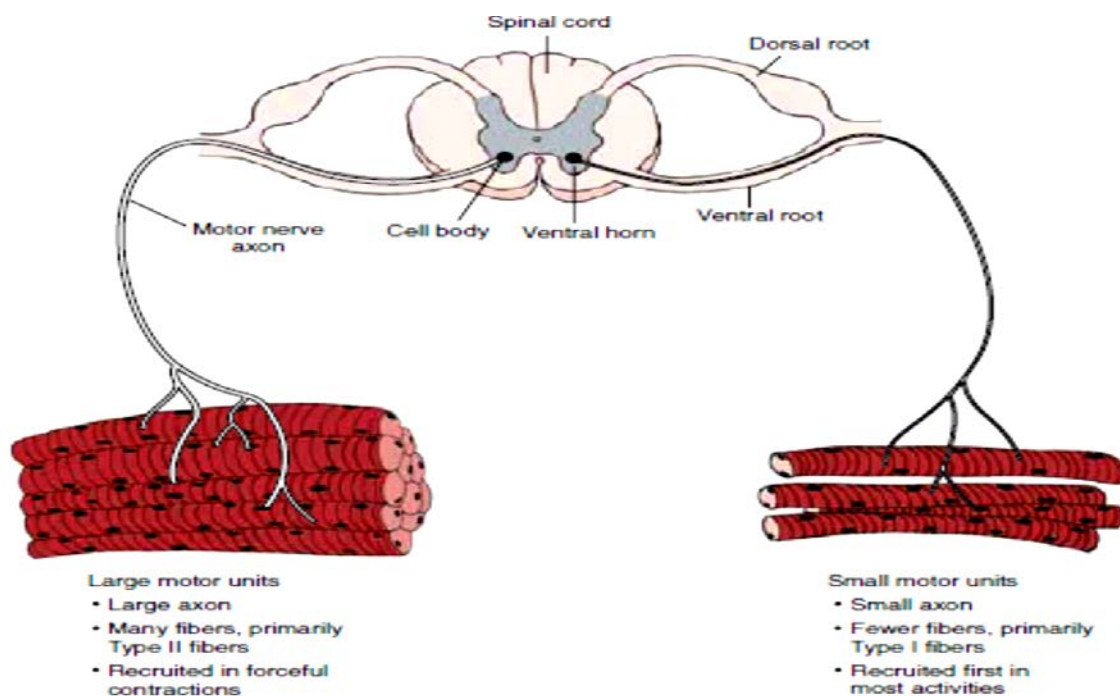
شکل ۸-۳: انواع انقباض عضلانی از نقطه نظر تغییر در طول سارکومر حین انقباض. A: انقباض ایزومتریک بدون تغییر در طول. B: انقباض کانستریک یا کوتاه شونده عضله. C: انقباض اکسنتریک یا طولیل شونده عضله. تصویر بالا در هر یک نشان دهنده شروع انقباض و تصویر پائینی نشان دهنده انتهای انقباض است.

## واحد حرکتی

### سازمان دهی واحد حرکتی

گرچه سارکومر در یک عضله به عنوان واحد پایه ی تشن می‌باشد در واقع بخشی از یک مجموعه بزرگ تر به نام واحد حرکتی<sup>۱</sup> است. واحد حرکتی شامل نورون حرکتی آلفا و تمامی فیبرهای عضلانی است که به وسیله آن عصب گیری می‌شوند. انقباض کل عضله حاصل فعالیت همزمان و تکراری تعداد زیادی واحد حرکتی است. اندازه انقباض کل عضله ممکن است با تغییر تعداد واحد های حرکتی فعال و فرکانس آتش آنها تغییر یابد. تعداد واحد حرکتی و نیز ساختار آنها در بین عضلات، متفاوت است. واحد های حرکتی بسته به اندازه جسم سلولی نورون، قطر

1. Motor unit



شکل ۹-۳: یک نورون حرکتی آلفا، جسم سلول در شاخ قدامی نخاع قرار دارد و آکسون حرکتی از ریشه قدامی خارج می شود. همانطور که در شکل دیده می شود فیبرهای عضلانی عصب دهی شده به وسیله یک آکسون منفرد ضرورتاً نزدیک یکدیگر قرار ندارند. اندازه واحد حرکتی به وسیله تعداد فیبرهای آن و اندازه آکسون عصب حرکتی تعیین می شود. واحد های بزرگ ممکن است حاوی چند هزار فیبر باشند در حالیکه واحد های کوچک ممکن است به کوچکی چند فیبر باشند.

رکروتمان واحد حرکتی اطلاق می شود. واحد های حرکتی کوچک، در مقایسه با واحد های حرکتی بزرگ، تنش کمتری تولید می کنند و هزینه انرژی کمتری دارند؛ لذا تصور می شود که این استراتژی فعال شدن، حفظ کننده انرژی<sup>۲</sup> است. اگر چند واحد حرکتی کوچک بتوانند یک وظیفه را انجام دهند، فعال شدن واحدهای حرکتی بزرگ غیر ضروری است. اما اگر نیازهای کاری طوری باشد که واحد های حرکتی کوچک قادر به انجام آن نباشند واحد های حرکتی بزرگ تر فعال خواهند شد. استراتژی رکروتمان نه فقط بر اساس حفظ انرژی بلکه همچنین بر پایه تجربه قبلی، طبیعت کار (عضله با چه سرعتی می بایست پاسخ دهد یا مقدار پیش بینی شده نیروی مورد نیاز)، نوع عمل عضلانی (کانستریک، اکستریک یا ایزومتریک) و مکانیسم عمل عضلات حول یک مفصل (مثل ملاحظات مربوط به مزیت مکانیکی عضله در یک نقطه خاص از دامنه حرکتی) است.

برای مثال عضله پلاتیسم در گردن دارای واحد های حرکتی نسبتاً کوچکی بوده که هر واحد حرکتی تقریباً شامل ۲۵ فیبر عضلانی می باشد، اما کل عضله دارای ۱۰۰۰ واحد حرکتی است. در مقابل عضله گاستروکنمیوس دارای واحد های حرکتی نسبتاً بزرگی بوده که هر واحد حرکتی حدود ۲۰۰۰ فیبر عضلانی دارد، اما کل عضله دارای تعداد واحد حرکتی نسبتاً کوچک (۶۰۰) است. در اغلب موارد یک عضله دارای حداقل ترکیبی از واحد های حرکتی کوچک و بزرگ است.

### بسیج<sup>۱</sup> واحد های حرکتی

زمانی که یک عمل ایزومتریک عضلانی مورد نظر است، معمولاً در ابتدا واحد های حرکتی با جسم سلولی کوچک و تعداد کمی فیبر حرکتی به وسیله دستگاه عصبی فعال می شوند، سپس وقتی که نیرو افزایش می یابد واحد های حرکتی بزرگ تر فعال می شوند. این استراتژی رکروتمان به عنوان اصل اندازه

## ساختار عضله

### انواع فیبر

سه نوع اصلی از فیبر عضلانی به نسبت های مختلف در عضلات اسکلتی انسان وجود دارد. این نوع فیبرها ممکن است از نظر هیستوشیمیایی، متابولیک، مورفولوژیک و مکانیکی از هم افتراق داده شوند. انواع فیبر عضلانی عبارتند از: نوع I (کند)، نوع IIA (بینابینی) و نوع IIB (تند) (جدول ۱-۳). در این سیستم تقسیم بندی، از فعالیت ATPase میوفیبریلار در شرایط مختلف اسیدی و آلکالینی برای مشخص کردن انواع فیبر استفاده شده است که متداول ترین شکل تقسیم بندی انواع فیبر در عضلات اسکلتی است.

جدول ۱-۳: ویژگی های فیبرهای عضله اسکلتی

	Type I (Slow Oxidative)	Type IIA (Fast Oxidative Glycolytic)	Type IIB (Fast Glycolytic)
Diameter	Small	Intermediate	Large
Muscle color	Red	Red	White
Capillarity	Dense	Dense	Sparse
Myoglobin content	High	Intermediate	Low
Speed of contraction	Slow	Fast	Fast
Rate of fatigue	Slow	Intermediate	Fast

طرح تقسیم بندی دیگر: در این شیوه از پاسخ عضله به آنزیم های متابولیک استفاده شده است. در این سیستم سه نوع اصلی فیبر شامل گلیکولیتیک تند انقباض<sup>۳</sup> (FG)، گلیکولیتیک اکسیداتیو تند انقباض<sup>۴</sup> (FOG) و اکسیداتیو کند انقباض<sup>۵</sup> (SO) می باشند. این سیستم نامگذاری بر پایه ترکیبی از واکنش آنزیم های سلولی با Substrate ها جهت تعیین فعالیت Myofibrillar ATPase (تند در مقابل کند)، فعالیت Succinate dehydrogenase (پتانسیل اکسیداتیو) و فعالیت  $\alpha$ -glycerophosphate dehydrogenase (پتانسیل گلیکولیتیک) می باشد. اغلب دو شکل تقسیم بندی

استراتژی رکرودمان ممکن است شامل انتخاب واحد های حرکتی نه فقط از یک عضله بلکه انواعی از عضلات پیرامون یک مفصل برای به انجام رساندن یک کار خاص باشد.

فرکانس آتش<sup>۱</sup> یک واحد حرکتی نیز بر تعدیل نیرو اثر می گذارد. سهم رکرودمان یا فرکانس آتش برای توسعه نیروی عضله ممکن است بسته به عضله متفاوت باشد. عضلات کوچک دیستال بیشتر متکی به افزایش نرخ آتش هستند در حالیکه عضلات بزرگ تر پروگزیمال بیشتر متکی به رکرودمان واحد های حرکتی دیگر می باشند. پروسه نرخ کد گذاری<sup>۲</sup>، یک مکانیسم کنترل شده ظریف برای افزایش نرم و روان نیروی عضله فراهم می آورد.

در انقباض اکستریک با سرعت بالا ممکن است به شکل انتخابی واحد های حرکتی سریع فعال شوند نه اینکه رکرودمان متوالی واحدهای حرکتی کند و سپس تند اتفاق افتد. این امر ممکن است باعث نیروهای بزرگی شده و شانس آسیب را افزایش دهد.

• به طور خلاصه تنش کل عضله تحت تاثیر عوامل زیر است:

(۱) تعداد فیبرهای عضلانی (که بر اندازه پاسخ به یک محرک تاثیر می گذارد).

(۲) قطر آکسون (که سرعت هدایت ایمپالس را تعیین می کند)

(۳) تعداد واحدهای حرکتی که در یک زمان فعالیت می کنند (که بر پاسخ کلی عضله اثر می گذارد)

(۴) فرکانس آتش واحد حرکتی (که بر پاسخ کلی عضله اثر می گذارد)

به علاوه، نوع فیبرهای عضلانی مربوط به یک واحد حرکتی بر پاسخ یک عضله اثر می گذارد. تمامی فیبرهای عضلانی موجود در یک واحد حرکتی منفرد از یک نوع هستند اما انواع فیبر عضلانی در داخل یک عضله ممکن است از یک واحد حرکتی به واحد حرکتی دیگر، متفاوت باشند.

3. Fast-twitch glycolytic; FG

4. Fast-twitch oxidative glycolytic; FOG

5. Slow-twitch oxidative; SO

1. Firing Rate

2. Rate Coding



قابل تبدیل به هم فرض می شوند هر چند که ممکن است صحیح نباشد. به نظر می رسد همپوشانی بیشتری از فعالیت آنزیمی متابولیک بین نوع IIA و نوع IIB وجود دارد. این واقعیت که سطح فعالیت آنزیمی متابولیک به میزان پرورش<sup>۱</sup> عضله وابسته است، بیانگر آن است که این دو شکل تقسیم بندی یکسان نیستند. در طرح دیگری با استفاده از آنالیز ایمونوهیستوکیماکال (شناسایی پروتئین های مولکول میوزین با آنتی بادی ها) معلوم شده است که انواع فیبر I، IIA و IIB با انواع متفاوت مولکول میوزین مطابقت دارند (زنجیره سنگین میوزین<sup>۲</sup> یا اصطلاحاً MHC I، MHC IIA، و MHC IIB). ترکیبی از این طرح با سیستم Myosin ATPase تخمینی از ویژگی های انقباضی عضله فراهم می آورد. از هر سیستم تقسیم بندی که استفاده شود باید به خاطر داشت که در حقیقت طیفی از انواع فیبر، بدون تمایز دقیق بین انواع، وجود دارد.

هر عضله اسکلتی شامل ترکیبی از سه نوع فیبر است اما افراد از لحاظ درصد انواع فیبر در عضلات مشابه با یکدیگر فرق دارند. به نظر می رسد این تفاوت انواع فیبر در افراد، ژنتیکی باشد. در مطالعات اجساد، مشاهده شده که عضلات واستوس خارجی، رکتوس فموریس، و دلتوئید در بین افراد مشابه بوده اند (آنها حدود ۵۰٪ فیبر نوع II و ۵۰٪ فیبر I داشته اند)، گاستروکنمیوس حاوی حدود ۳۰٪ نوع II و ۷۰٪ نوع I، و عضلات همسترینگ شامل حدود ۵۰ تا ۵۵٪ نوع II و ۴۵ تا ۵۰٪ نوع I بود. در مطالعاتی که از نمونه های بیوپسی عضلانی از افراد جوان تر استفاده شد عضله واستوس خارجی شامل حدود ۵۴٪ فیبر نوع II و ۴۶٪ فیبر نوع I بوده است. تغییرات نوع فیبر با افزایش سن به گونه ای است که تعداد و اندازه فیبرهای نوع II کاهش نشان می دهد. این موضوع می تواند از دلایل تفاوت گزارش درصد نوع فیبر در مطالعات مختلف باشد.

عضله سولئوس حاوی ۸۰٪ فیبر نوع I است. عضلاتی که داری نسبت بالاتری از فیبر نوع I در مقایسه با فیبر نوع II هستند، مانند عضله سولئوس، می توانند فعالیت ممتدی را انجام دهند زیرا فیبرهای نوع I به سرعت خسته نمی شوند. این عضلات اغلب، عضلات ثباتی یا پوسچرال نامیده می شوند. واحدهای حرکتی نسبتاً کوچک و کند عضله سولئوس (با جسم های سلولی کوچک، آکسون های با قطر کوچک، و تعداد کم فیبر عضلانی در هر واحد حرکتی) تقریباً حین ایستادن صاف بطور مداوم فعال هستند برای اینکه بتوانند تنظیم های کوچک در تنش عضلانی که برای حفظ تعادل بدن لازم است را انجام داده و با اثرات جاذبه مقابله کنند.

عضلاتی که دارای نسبت بالاتری از فیبر نوع II هستند مثل عضلات همسترینگ، گاهاً به عنوان عضلات مویلیتی یا غیر پوسچرال اطلاق می شوند. این عضلات در تولید یک دامنه حرکتی بزرگ اجزاء استخوانی درگیر هستند. فیبرهای نوع II سریع تر به محرک پاسخ می دهند اما در مقایسه با فیبرهای نوع I سریع تر خسته می شوند. پس از وهله های متناوبی از تمرین با شدت بالا، عضلاتی که درصد بالایی از فیبر نوع II دارند، خستگی بیشتری نشان داده و نسبت به عضلاتی که درصد بیشتری از فیبر نوع I دارند، آهسته تر ریکاوری نشان می دهند. گرچه نوع فیبر عضلانی در تعیین عملکرد یک عضله اهمیت دارد، جنبه های دیگری از ساختار عضله نیز وجود دارند که نقش مهمی در تعیین عملکرد ایفا می کنند. در استرین عضلات پشت ساق در یک حرکت ناگهانی توام با نیرو، احتمال فعال شدن انتخابی گاستروکنمیوس و در نتیجه آسیب دیدگی آن بیشتر است.

• خلاصه: عضلاتی که به کنترل حرکتی ظریف نیاز دارند و نیروهای نسبتاً کمی تولید می کنند، مانند عضلاتی که حرکت چشم یا انگشتان دست را کنترل می کنند معمولاً دارای واحد های حرکتی با اندازه کوچک می باشند. مشخصاً این واحد های حرکتی دارای تعداد کمی فیبر عضلانی به ازای یک آکسون

1. Training
2. Myosin heavy chain; MHC

می باشند؛ به عبارت دیگر از یک نسبت عصب دهی پائین<sup>۱</sup> برخوردار هستند. واحد های حرکتی با اندازه بزرگ دارای تعداد زیادی فیبر عضلانی به ازای یک آکسون می باشند؛ به عبارت دیگر از یک نسبت عصب دهی بالا<sup>۲</sup> برخوردار هستند. انواع واحد های حرکتی در شکل ۱۹-۳ نشان داده شده است.

گرچه یک پتانسیل عمل منفرد در فیبر عضله اسکلتی چند میلی ثانیه طول می کشد اما تکانه ی<sup>۳</sup> حاصل شده (انقباض ایزوله) در فیبر عضله ممکن است ۱۳۰ تا ۳۰۰ میلی ثانیه در یک فیبر کند انقباض<sup>۴</sup> طول بکشد. وقتی یک واحد حرکتی ابتدا فعال می شود در حدود ۱۰ پتانسیل عمل در ثانیه یا ۱۰ هرتز، دیسپاچ (قله تیز Spike) می کند. متوسط سرعت دیسپاچ یک پتانسیل عمل به عنوان فرکانس (هرتز) مطرح می شود. ۱۰ هرتز معادل با یک فاصله بین قله ای<sup>۵</sup> ۱۰۰ میلی ثانیه است.

مکانیسم های بسیج واحد های حرکتی<sup>۶</sup> و نرخ کد گذاری حین صعود نیروی عضله به صورت همزمان کار می کنند. استراتژی غالب (رکروتمان یا نرخ کد گذاری) بسته به نیازهای ویژه و طبیعت یک کار، بسیار اختصاصی می باشد. برای مثال بسیج واحد های حرکتی حین فعالیت اکسنتریک متفاوت از فعالیت کانستریک است. حین یک فعالیت اکسنتریک، نیروی نسبتاً بزرگی در هر پل عرضی تولید می شود؛ در نتیجه در مقایسه با همان مقدار نیروی تولید شده حین یک انقباض کانستریک، تعداد واحد های حرکتی فعال شده در فعالیت اکسنتریک کمتر خواهد بود. بنابراین، یک فعالیت کانستریک برای تولید نیروی یکسان با فعالیت اکسنتریک، به وارد عمل شدن تعداد بیشتری از واحدهای حرکتی نیاز دارد. به علاوه نرخ کد گذاری به ویژه در تولید یک نیروی سریع، به ویژه در مراحل ابتدائی یک فعالیت

ایزومتریک، اهمیت دارد. علی رغم استراتژی خاص مورد استفاده برای افزایش نیرو، اصل اندازه ی Henneman (یعنی ترتیب فعال شدن از واحد های حرکتی کوچک به بزرگ)، باز هم حفظ می شود.

### تاثیر معماری عضله ی اسکلتی

بسیاری از عضلات انسان دارای نسبت تقریباً برابر از فیبرهای تند و کند هستند. لذا تعیین عملکرد عضله نباید تنها بر اساس نوع فیبر صورت گیرد. در واقع معماری<sup>۷</sup> کل عضله ممکن است در تعیین عملکرد عضله، نسبت به نوع فیبر، اهمیت بیشتری داشته باشد. معماری عضله شامل نحوه قرار گیری فیبرها نسبت به محور نیرو (زاویه Pennation)، طول فیبر عضله، طول عضله، توده<sup>۸</sup> عضله و سطح مقطع عرضی فیزیولوژیک (PCSA)<sup>۹</sup> است. این متغیرهای ساختاری نه فقط روی شکل کلی و اندازه عضلات بلکه همچنین بر روی عملکرد عضلات اسکلتی تاثیر می گذارند. دو مورد از مهم ترین مشخصه های معماری که بر عملکرد عضله اثر می گذارند طول فیبر عضله و PCSA است.

### اثر طول فیبر روی دامنه حرکتی مفصل<sup>۱۰</sup>

طول فیبر (یا تعداد سارکومر در طول فیبر) مستقیماً میزان کوتاه شدگی یا طولیل شدگی فیبر را تعیین می کند. لذا یک فیبر عضلانی بلند (که سارکومر سری بیشتری دارد) در مقایسه با یک فیبر عضلانی کوتاه، می تواند در یک فاصله بیشتری کوتاه شود. برای مثال اگر فیبرهای عضله قادر باشند تا حدود ۵۰ درصد از طول استراحت کوتاه شوند، فیبر عضلانی که ۶ سانتی متر طول دارد قادر است ۳ سانتی متر کوتاه شود اما فیبری که ۴ سانتی متر طول دارد فقط می تواند ۲ سانتی متر کوتاه شود. فلذا عضله ای که فیبرهای بلند دارد، در مقایسه با عضله ی با فیبرهای کوتاه، می تواند اهرم استخوانی را در یک فاصله بیشتری حرکت دهد.

1. Low Innervation Ratio
2. High Innervation Ratio
3. Twitch
4. Slow Twitch
5. Interspike Interval
6. Recruitment

7. Architecture

8. Mass

9. Physiologic Cross Sectional Area

10. Joint Excursion