

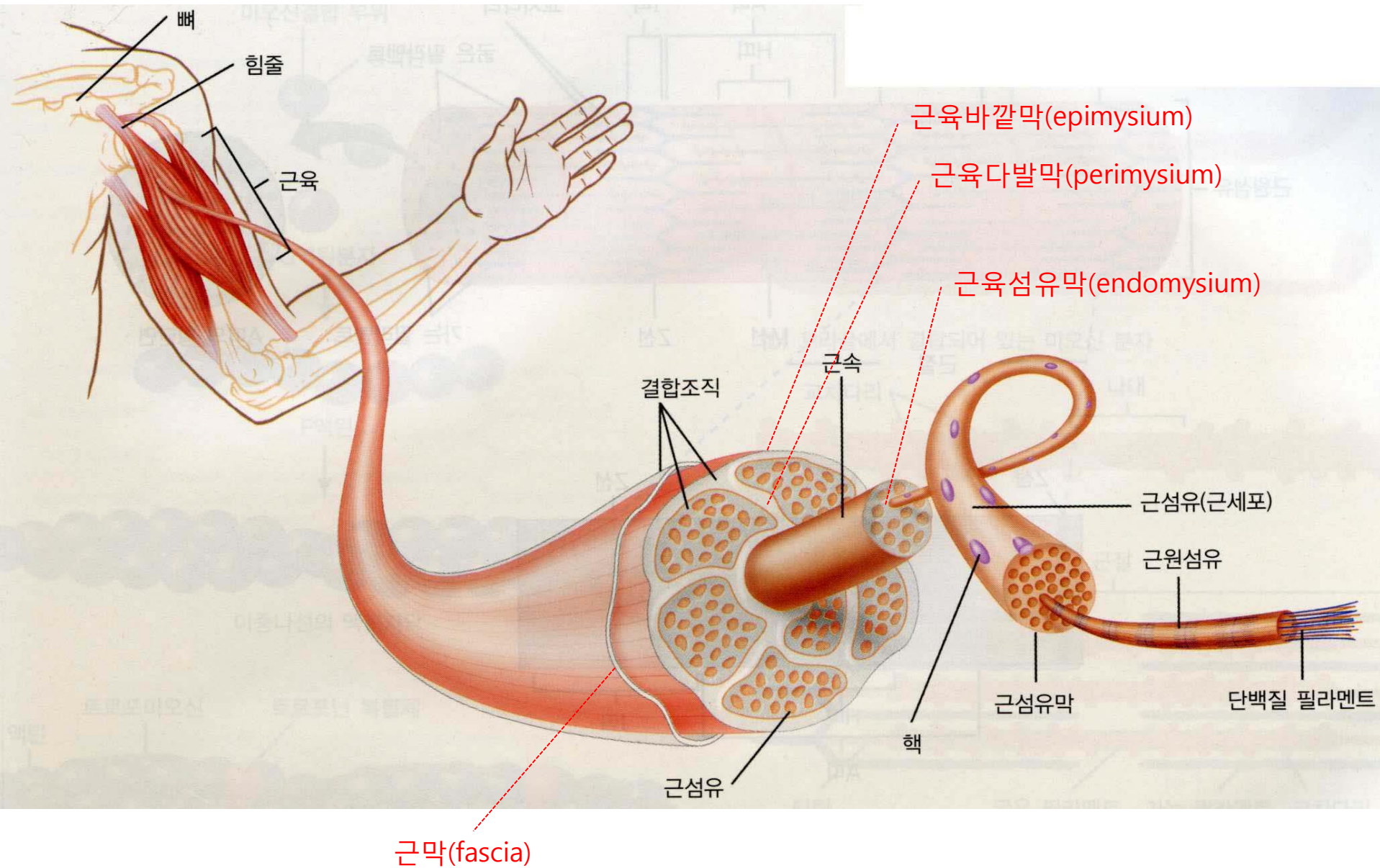
12

근육생리학

1. 골격근의 구조
2. 근육의 힘 발생 기작
3. 골격근 수축의 역학
4. 골격근섬유의 형태
5. 골격근활동의 조절
6. 평활근과 심장근

12-1 골격근의 구조 (294)

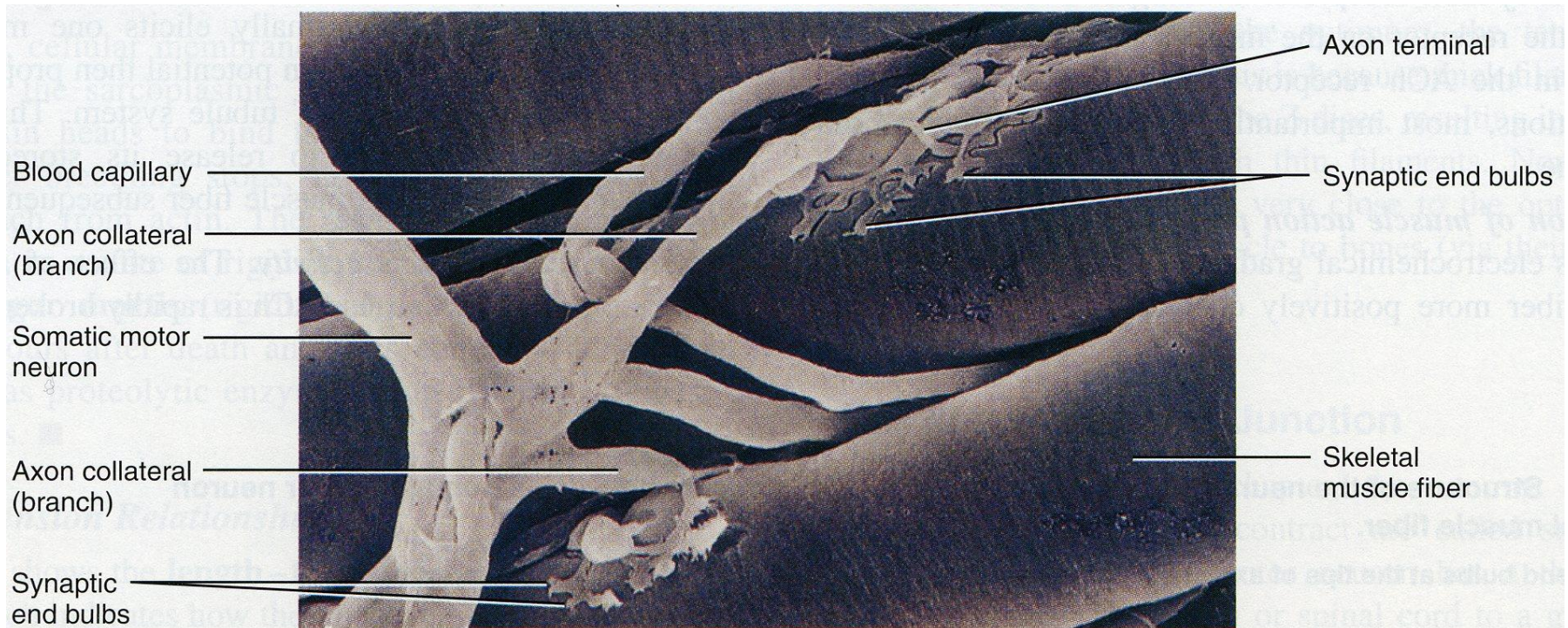
- 대부분의 골격근은 최소 2개의 뼈에 연결됨
 - 일부의 골격근은 피부(안면근육), 연골(후두), 다른 근육(바깥항문조임근)에 연결됨
- 근육은 힘줄(tendon)에 의하여 뼈에 연결됨 (12.1)



(12.1)

1. 세포수준에서의 구조 (294)

- 근섬유들이 다발(근속; fascicles)을 이루고, 여러 개의 근속들이 근육(muscle)을 이룸 (12.1)
 - 각 근육세포와 근속은 결합조직 초(sheath)에 둘러싸여 있음
- 근육은 결합조직, 혈관, 신경을 포함함 (a)

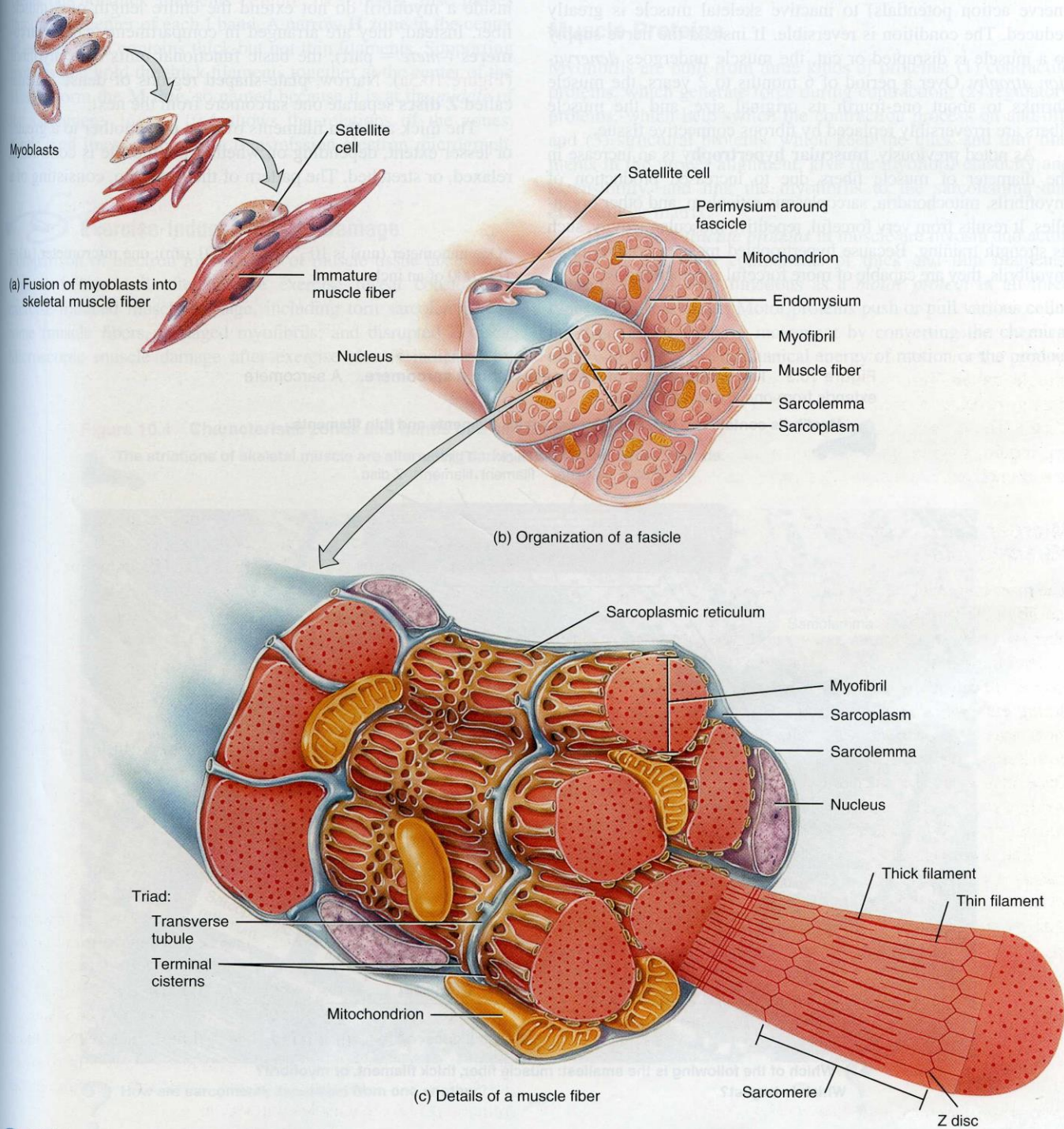


(a)

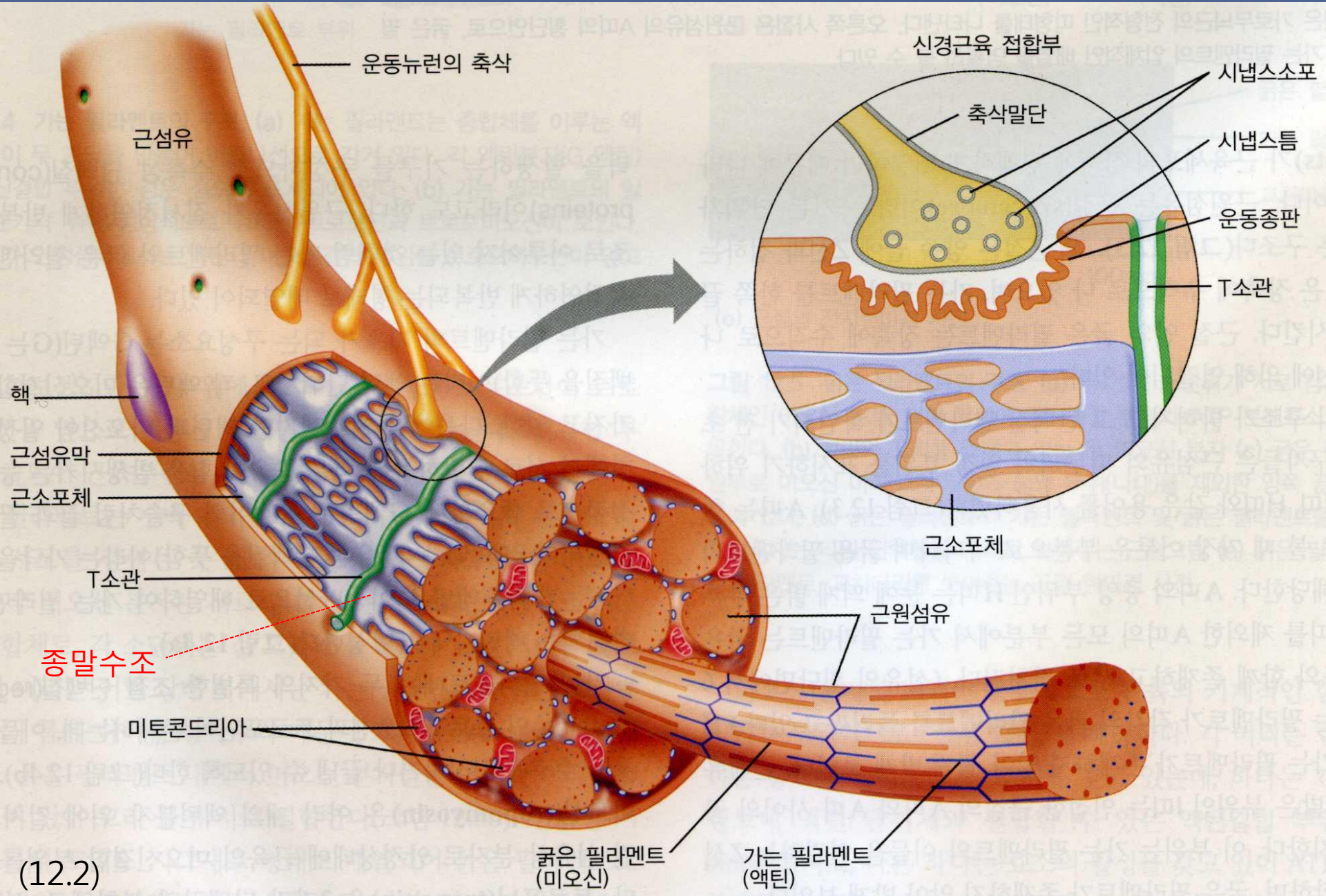
(d) Neuromuscular junction

근육세포(근섬유; muscle fiber) (294)

- 근육세포는 다핵세포임
 - 발생 시 여러 개의 근육세포가 융합하여 형성됨 (b)
 - 핵은 근섬유막 바로 밑에 위치함 (12.2)
- 근형질(sarcoplasm)
 - 근육세포의 세포질
 - 대부분 미토콘드리아와 줄무늬를 가진 수백 개의 근원섬유로 채워짐
 - 근소포체(sarcoplasmic reticulum; SR)가 근원섬유를 둘러싸며 T 소관(transverse tubule)에 붙어있음
 - 근소포체는 Ca^{2+} 을 저장함 → 근육수축의 활성화 기구로 작용함
- 근원섬유(myofibril)
 - 굵은 필라멘트와 가는 필라멘트가 다발을 이룬 구조임

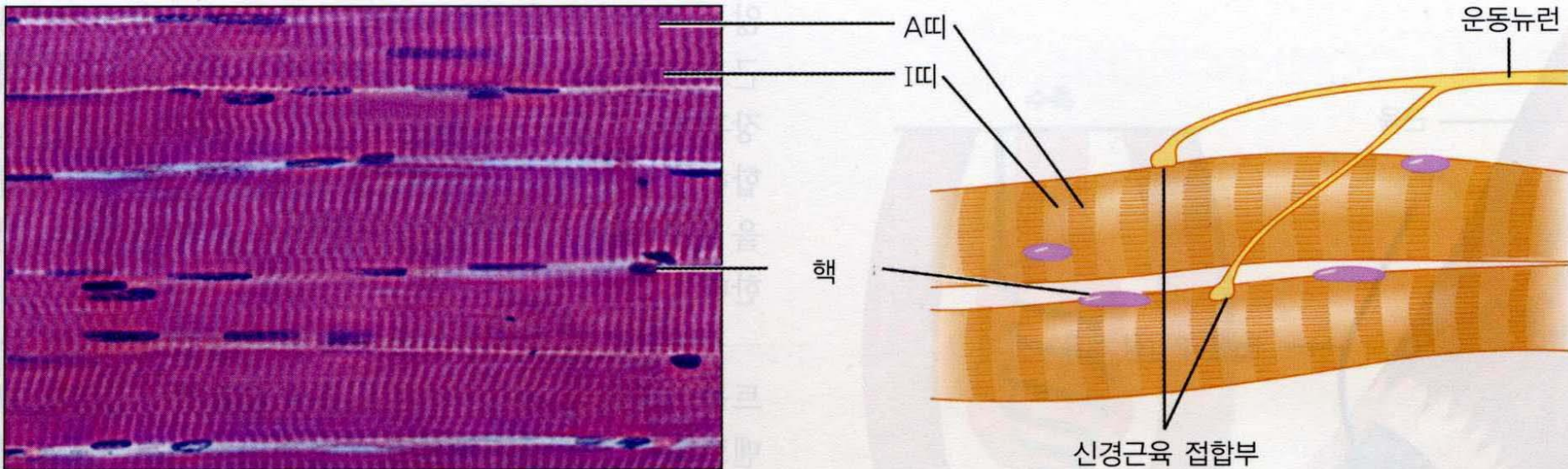


(b)



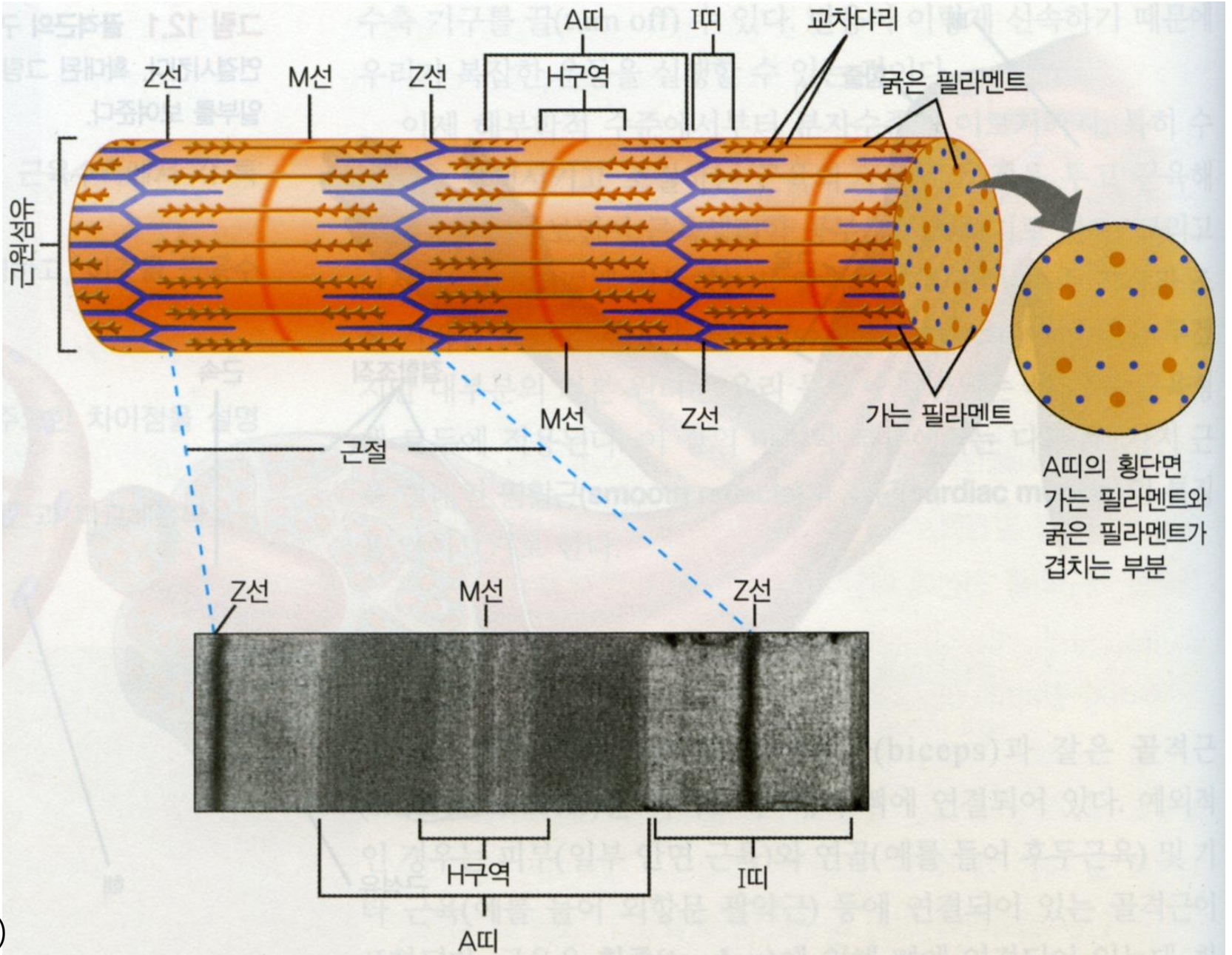
2. 분자수준에서의 구조 (296)

- 골격근섬유는 줄무늬를 가짐 (가로무늬근) (12.32)
 - 줄무늬는 근원섬유 내에 굵은 필라멘트와 가는 필라멘트가 근섬유의 장축에 평행하게 배열하여 생김 (12.3)
 - A 띠, I 띠, H 띠
 - 가는 필라멘트의 한쪽 끝이 Z선에 고정됨
 - Z선과 Z선 간의 구조(근절; sarcomere)가 반복됨
 - 근절 내의 굵은 필라멘트는 M선에 의해 서로 연결됨



(a) 골격근

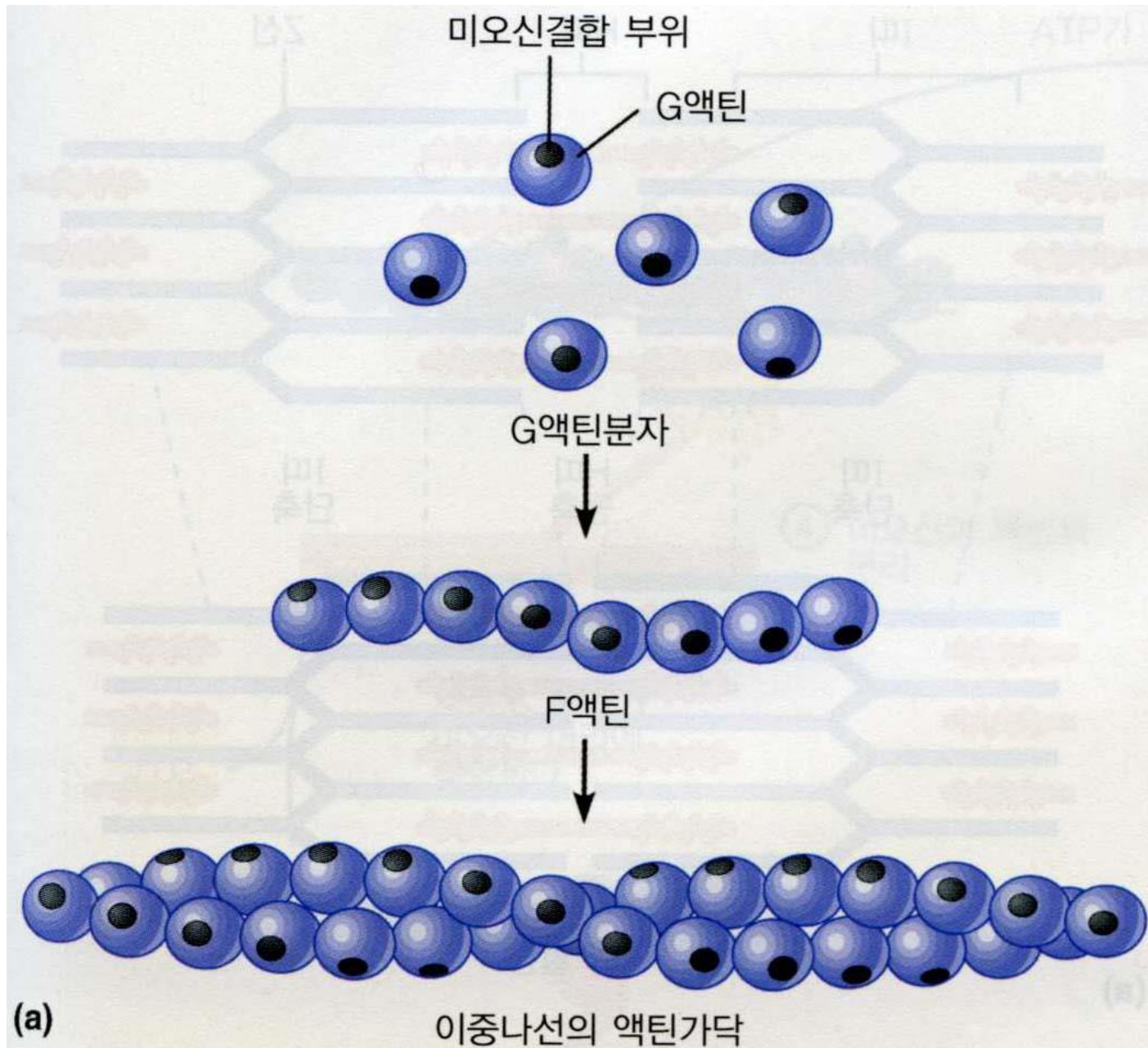
(12.32-1)

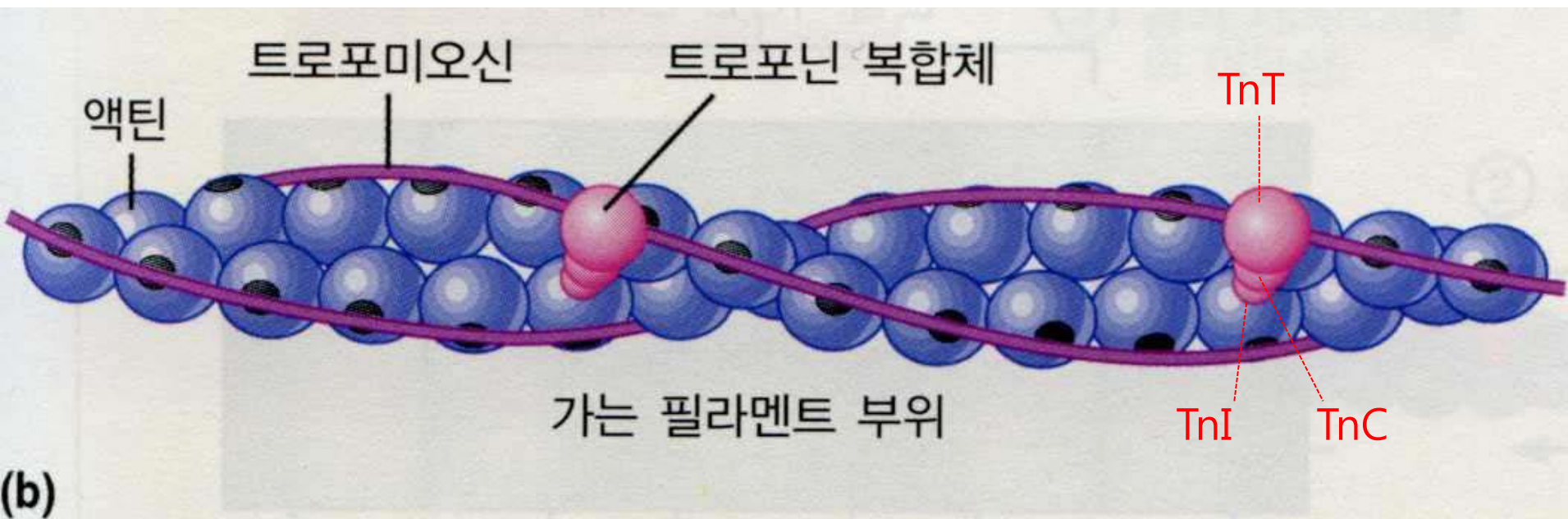


(12.3)

가는 필라멘트(액틴 필라멘트) (296)

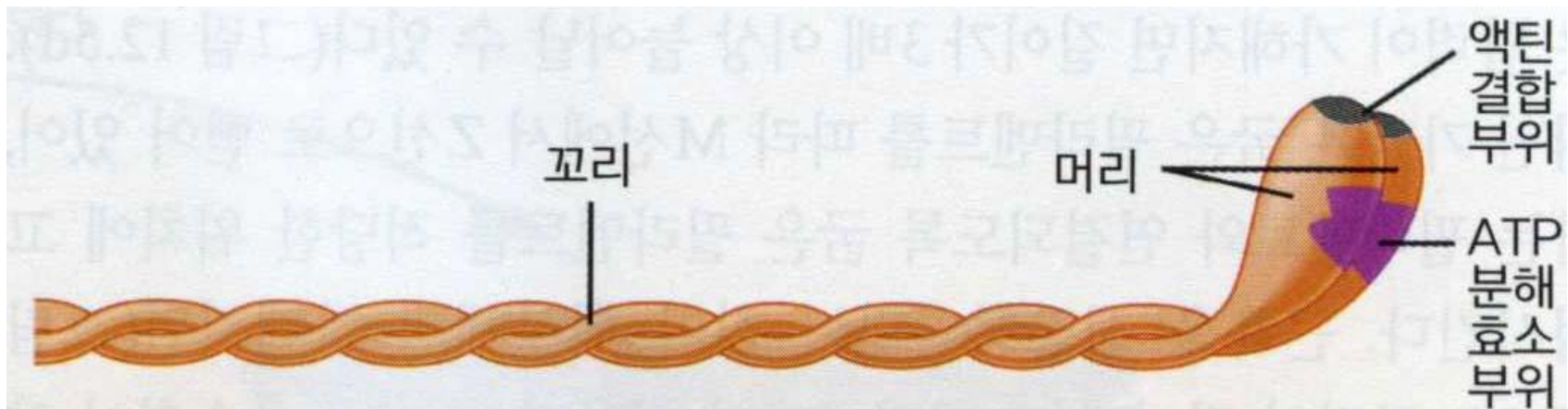
- 가는 필라멘트는 주로 액틴(actin)으로 구성됨
- 액틴(actin)은 구형의 분자임 (G 액틴)
 - 액틴은 미오신 결합 부위를 가짐 (12.4a)
- G 액틴이 서로 연결되어 긴 가닥을 형성함 (F 액틴)
- 2개의 F 액틴이 이중나선으로 배열하여 액틴 가닥을 형성함
- 액틴 가닥에 **조절 단백질**들이 결합하여 가는 필라멘트를 형성함 (12.4b)
 - **트로포미오신**(tropomyosin)이 미오신 결합부위를 차단함
 - **트로포닌**(troponin)은 단백질 복합체로 구성됨
 - TnT, TnC, TnI





굵은 필라멘트(미오신 필라멘트) (297)

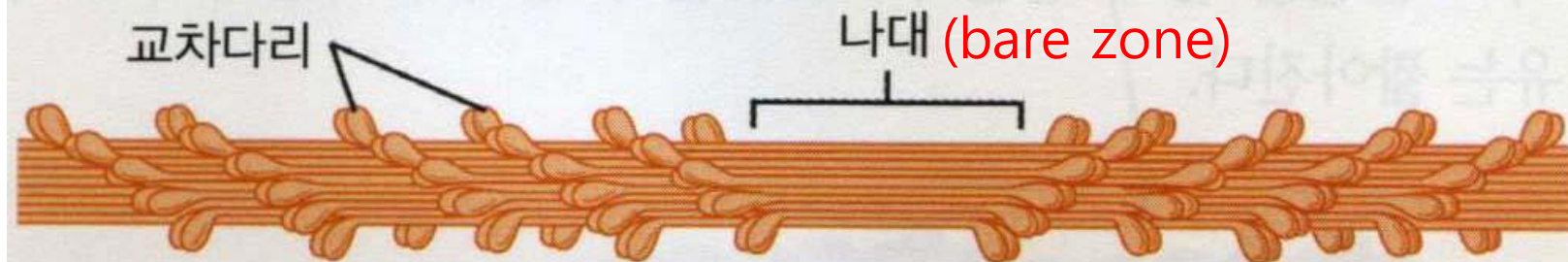
- 굵은 필라멘트는 수백 개의 미오신 분자로 구성됨
- 미오신(myosin) 분자는 2개의 소단위로 구성됨 (12.5)
 - 소단위는 긴 꼬리와 구형의 머리(교차다리; cross-bridges)를 가짐
 - 미오신 머리에 액틴 결합부위와 ATPase 부위가 있음
- 미오신 분자들이 중첩하여 굵고 긴 필라멘트를 형성함
 - 굵은 필라멘트 내에서 미오신 분자들은 머리가 반대방향으로 뻗어 꼬리 끝이 단백질(myomesin)에 의하여 서로 결합함 (c)
 - 미오신 분자들의 머리는 나선형으로 나 있음
- 탄성 단백질 티틴(titin)이 굵은 필라멘트를 따라 M 선에서 Z 선으로 뻗어 있음



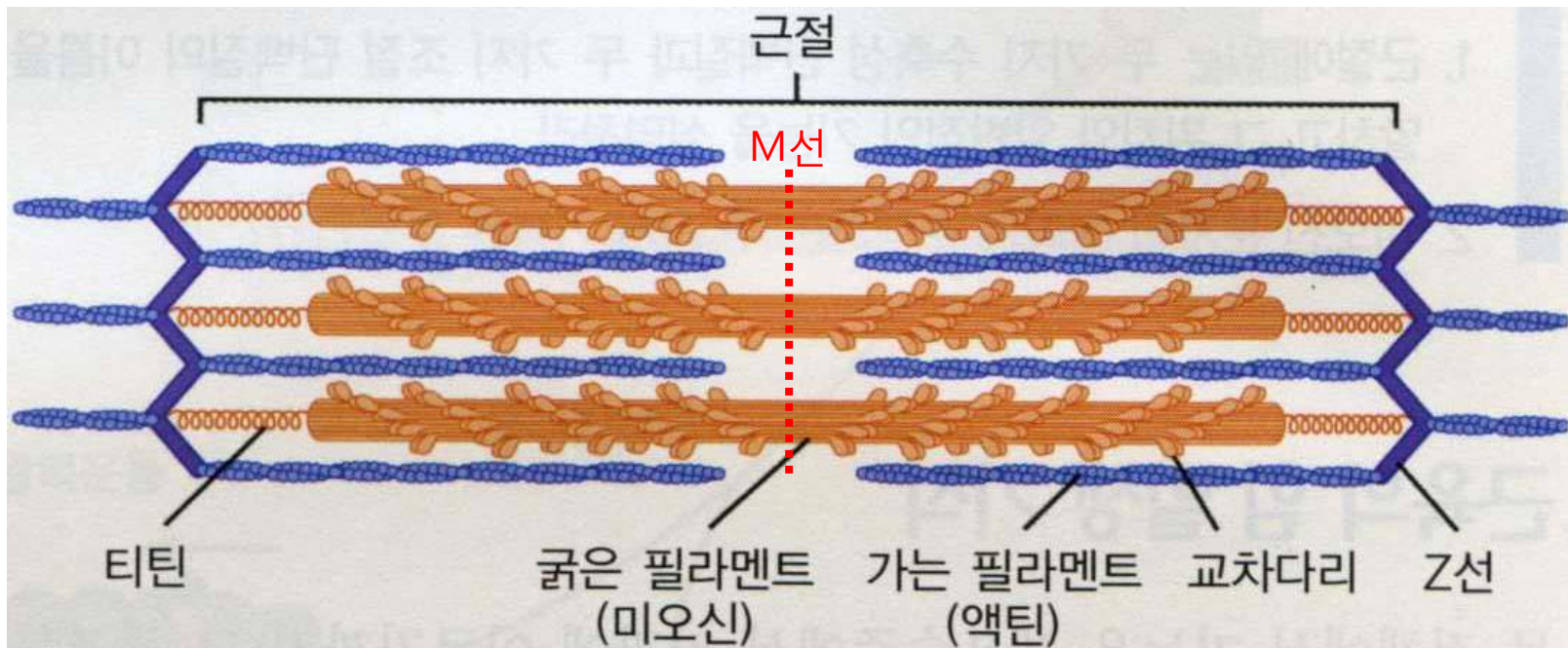
(a) 미오신 분자



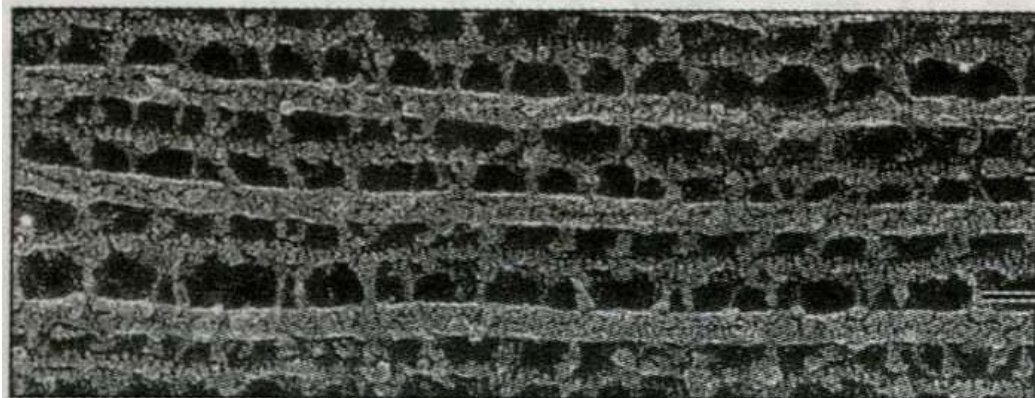
(b) 꼬리끝에서 결합되어 있는 미오신 분자



(c) 굵은 필라멘트 부위



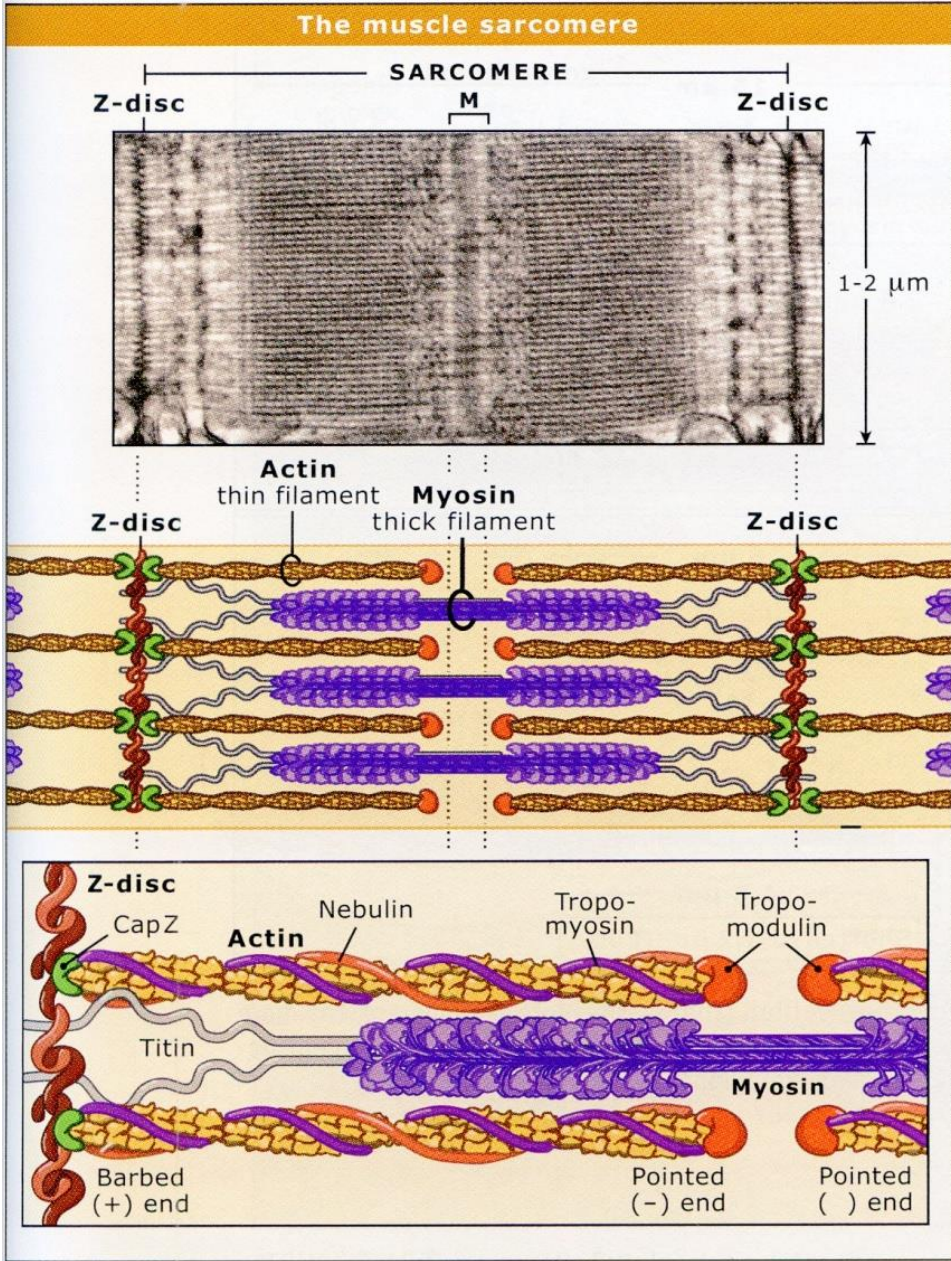
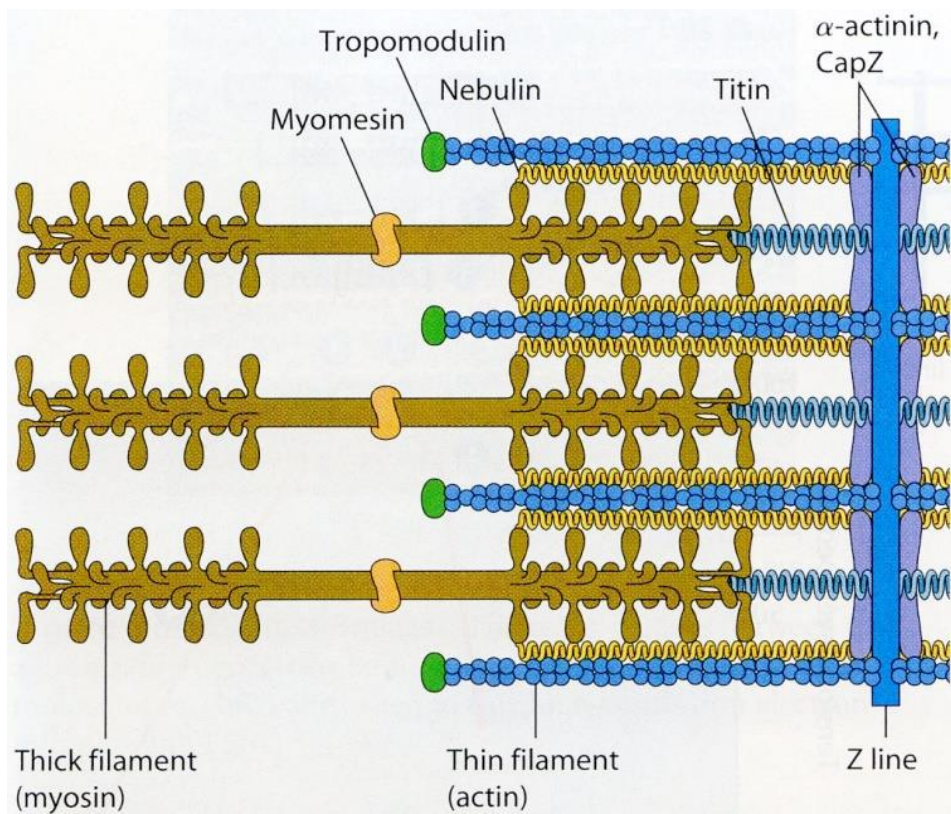
(d) 근절



(e) 근절의 전자현미경 사진

100nm

(12.5-2)



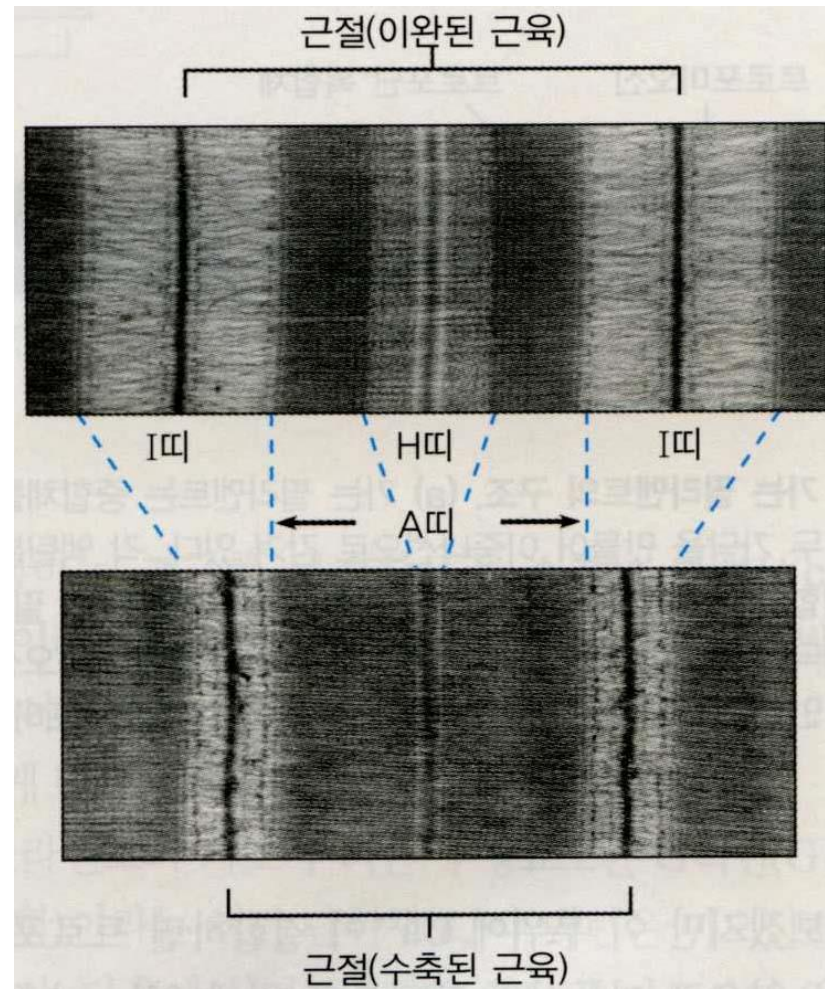
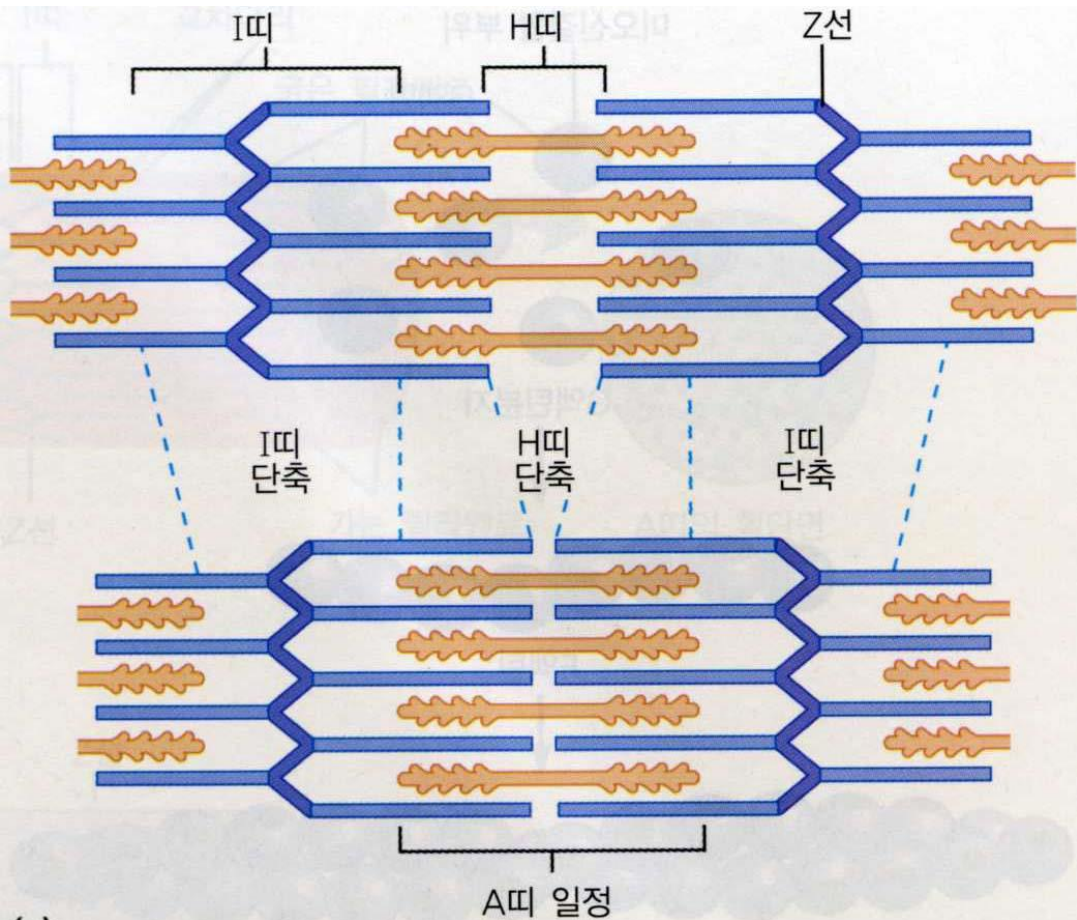
(c)

12-2 근육의 힘 발생 기작 (298)

- 굵은 필라멘트와 가는 필라멘트의 배열이 근육 수축에 매우 중요함
- 근육은 근섬유 내에서 굵은 필라멘트와 가는 필라멘트 간의 상호작용으로 힘(수축력, 장력)을 발생시킴

1. 필라멘트활주 모델(sliding-filament model) (298)

- 근육수축 시 근절 내의 변화 (12.6)
 - A띠와 필라멘트의 길이는 변하지 않음
 - I 띠, H 띠, 근절의 길이가 짧아짐
 - ⇒ 근육은 근원섬유의 굵은 필라멘트와 가는 필라멘트가 서로를 지나 활주하면서 수축함 (필라멘트활주 모델)
- 근육이 힘을 발생시키는 방법
 - 미오신의 교차다리가 가는 필라멘트에 붙고 떨어짐을 반복하는 주기적인 운동(교차다리 주기 운동)



2. 교차다리 주기 (298)

- 근형질 내의 칼슘 농도가 증가할 때
 - ① ATP가 미오신 머리에 결합함 → 미오신과 액틴이 분리됨 (12.7)
 - ② 미오신 머리가 ATP를 가수분해 함 → 미오신 머리가 고-에너지 형태로 바뀌고 미오신 머리가 세워짐
 - 인산과 ADP가 미오신 머리의 ATPase 부위에 결합해 있음
 - ③ 미오신 머리가 액틴에 (약하게) 결합함 → 미오신 머리에서 무기인산이 방출됨 (결합력이 증가함)
 - ④ 무기인산이 방출되면서 미오신 머리가 근절의 중앙 쪽으로 회전 (power stroke)하여 가는 필라멘트를 잡아당김
 - ⑤ 미오신 머리에서 ADP가 방출됨 → 미오신 머리는 저-에너지 형태로 액틴에 강하게 결합되어 있음 (강직; rigor)
 - ⑥ 새로운 ATP가 미오신 머리에 결합함 → 미오신 머리의 구조가 변하여 미오신과 액틴의 친화력이 감소함 → 미오신 머리가 액틴에서 분리됨
- 새로운 주기가 시작됨

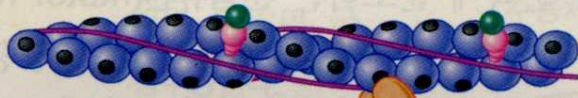
②-1 ATP가 가수분해된다.



①-2 미오신과 액틴의 분리

②-2 미오신 머리 세우기(고에너지형의 미오신)

①-1, ⑥ 새로운 ATP가 미오신 머리에 결합한다.



③-1 미오신과 액틴의 결합(약하게)



⑤-2 강직(저에너지형의 미오신)

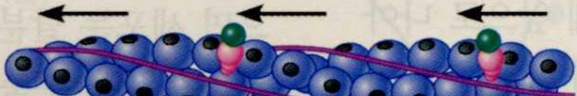
③-2 무기인산이 방출된다.



⑤-1 ADP가 방출된다.



④-1 power stroke



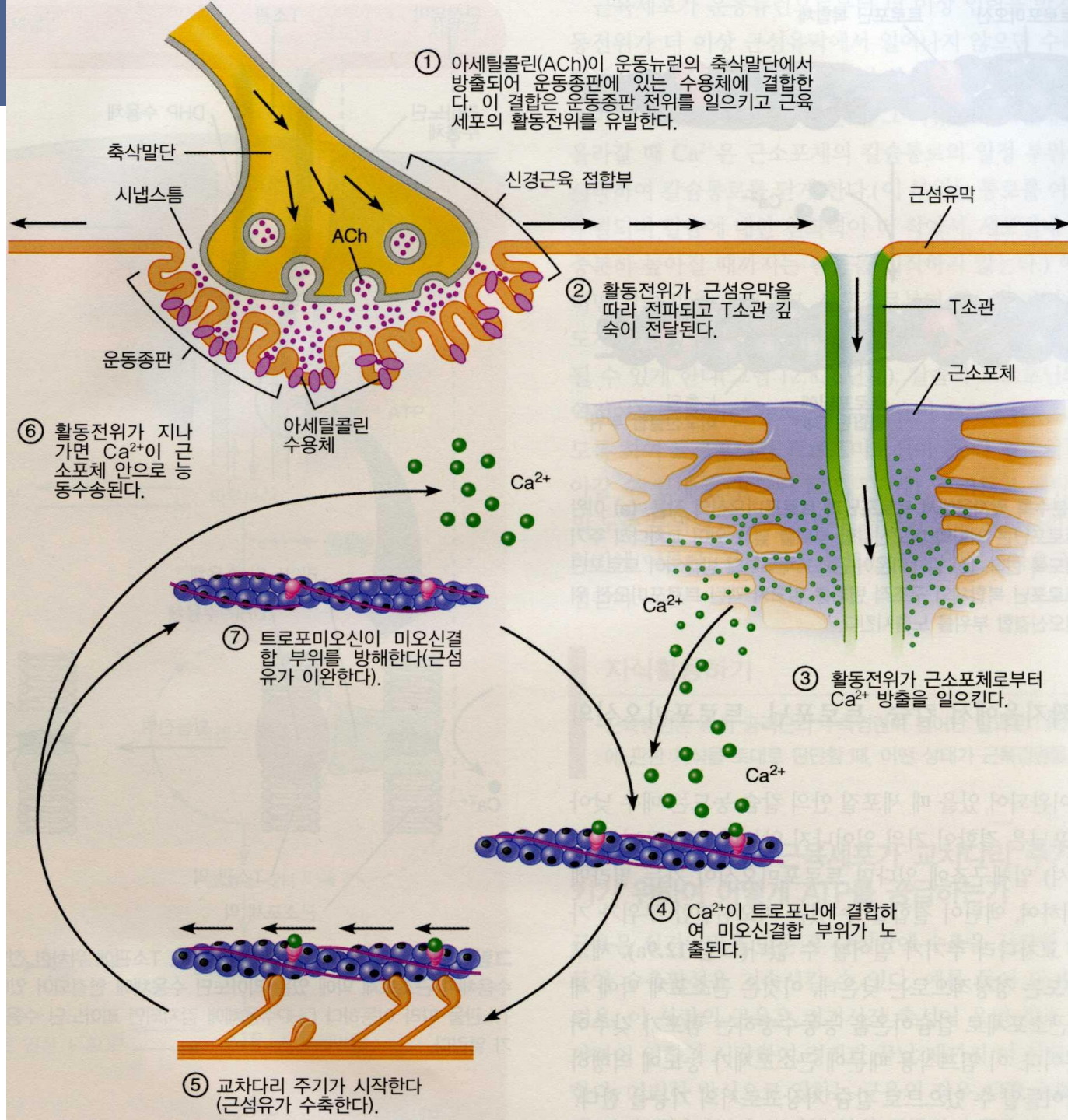
④-2 액틴이 근절의 중앙쪽으로 끌어당겨진다.

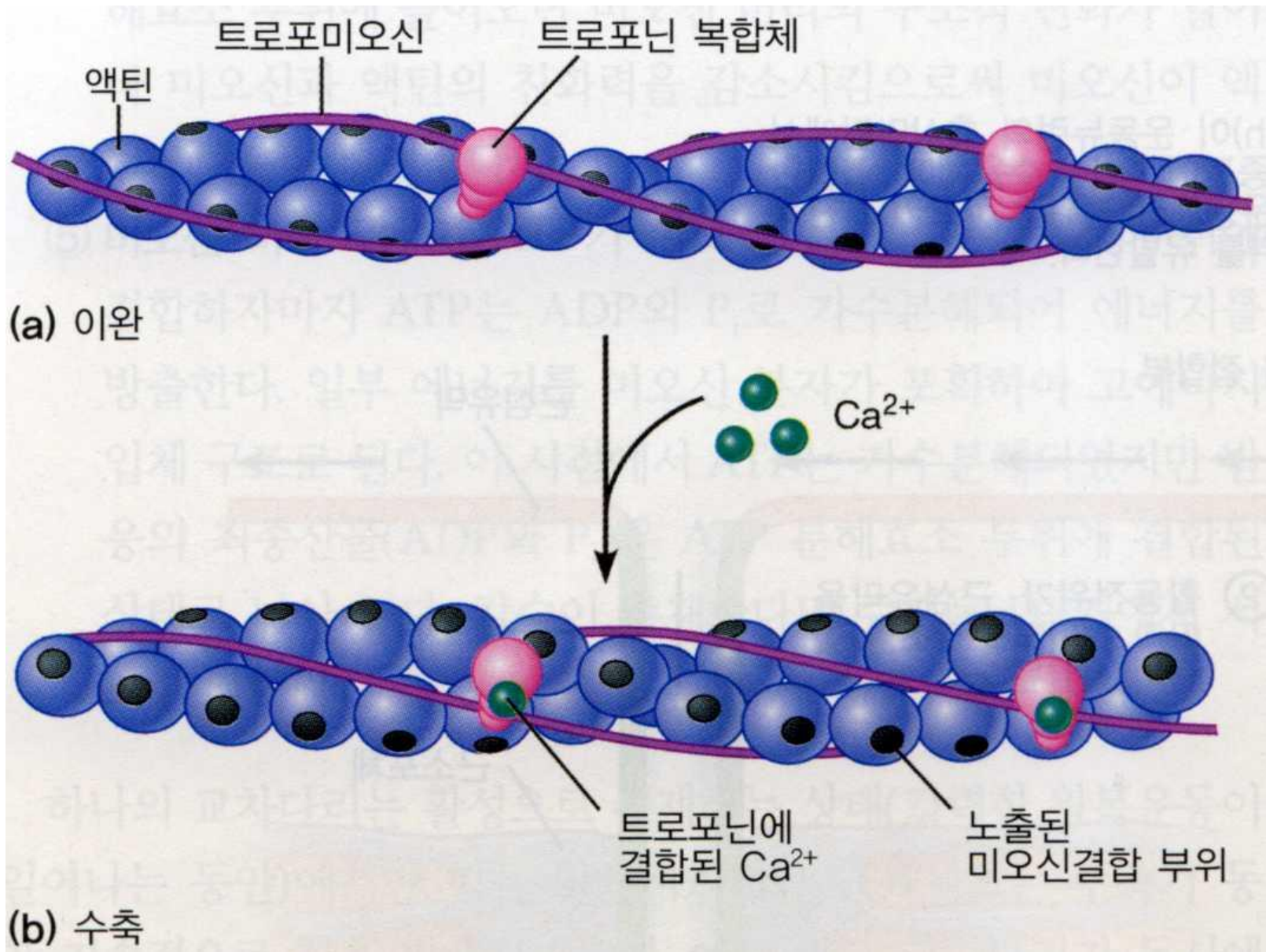
(12.7)

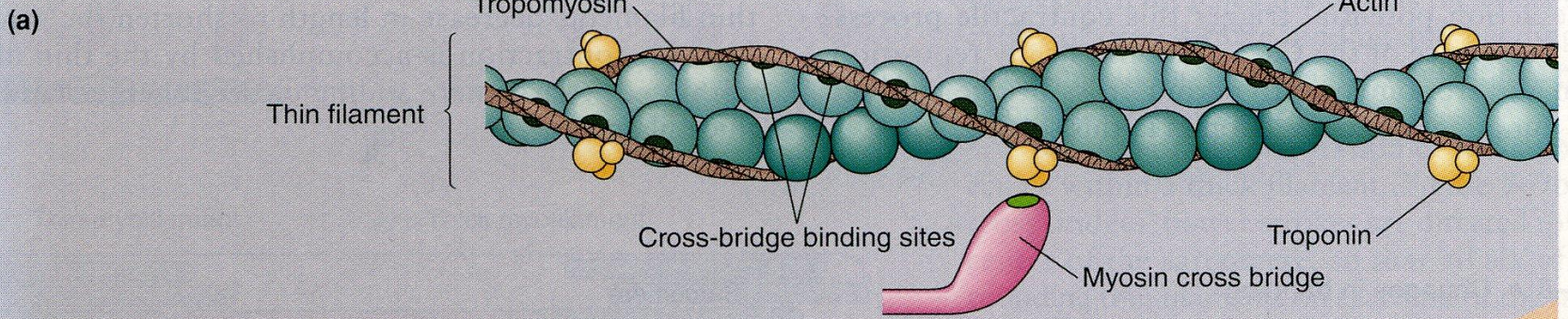
3. 흥분-수축 짝지음 (300)

■ 근육 수축의 조절 기작

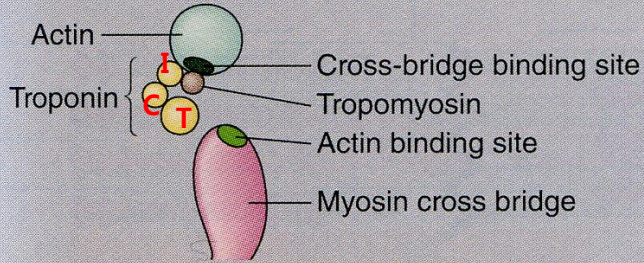
- ① 신경근육이음부에서 근육세포가 운동뉴런으로부터 입력을 받으면 운동종말판의 막에서 탈분극이 생김(종말판전위) (12.8)
- ② 종말판전위에 의하여 활동전위가 생김(흥분) → 활동전위가 근섬유막 전체로 퍼져 T 소관으로 전도됨
- ③ 활동전위가 T 소관을 따라 전도될 때 근처의 근소포체로부터 Ca^{2+} 이 방출됨
- ④ 근형질로 방출된 Ca^{2+} 이 TnC에 결합하여 트로포미오신의 정상적인 위치를 이동시킴 → 액틴의 미오신 결합부위가 노출되어 미오신이 결합함 (12.9, c)
- ⑤ 미오신 교차다리의 주기가 시작되어 근육세포가 수축함
- ⑥ 근형질의 Ca^{2+} 은 능동수송에 의하여 근소포체로 재흡수됨
- ⑦ 트로포미오신이 원래의 위치로 되돌아가 미오신이 액틴에서 분리됨 → 근육세포가 이완함







Cross-sectional view

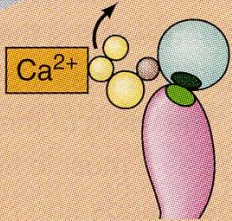


Relaxed

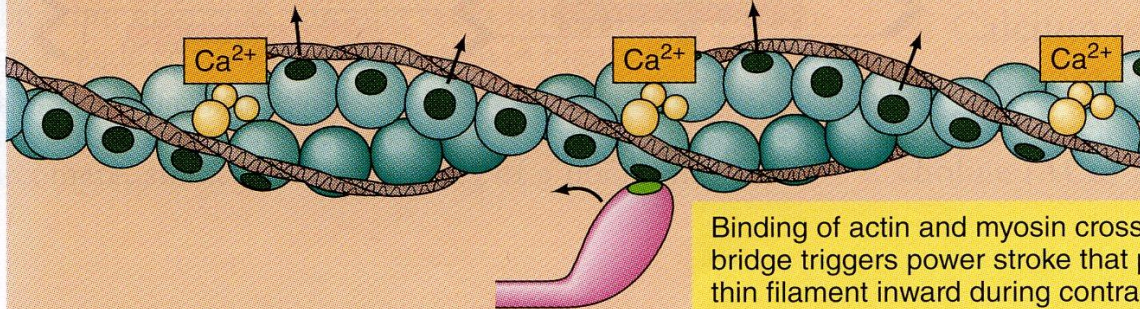
Excited

Muscle fiber relaxed; no cross-bridge binding because the cross-bridge binding site on actin is physically covered by the troponin-tropomyosin complex

Muscle fiber excited; released Ca^{2+} binds with troponin, pulling troponin-tropomyosin complex aside to expose cross-bridge binding site; cross-bridge binding occurs



Longitudinal view



Binding of actin and myosin cross bridge triggers power stroke that pulls thin filament inward during contraction

(c)

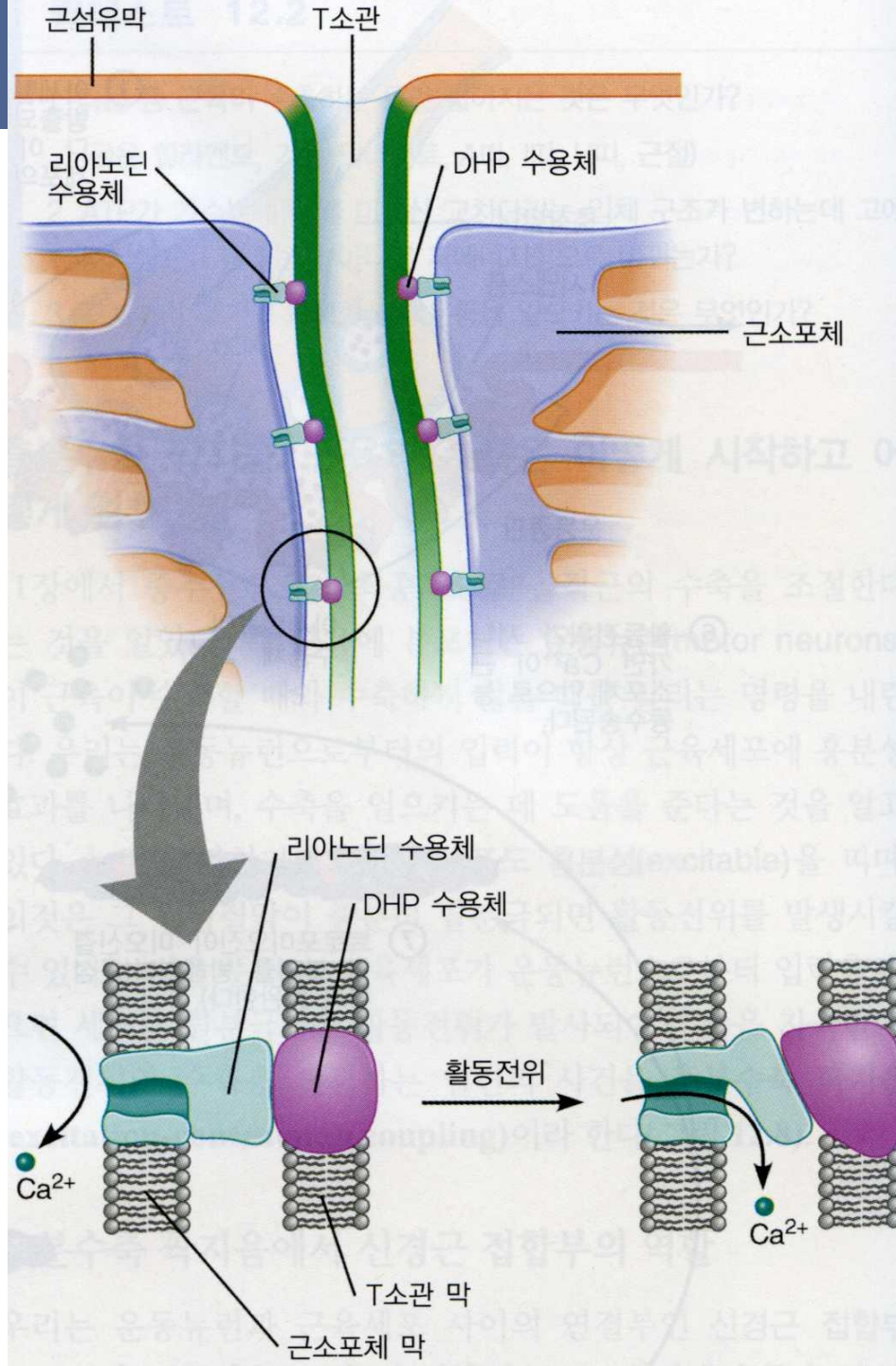
(b)

근소포체로부터의 Ca^{2+} 방출 기작 (302)

- 탈분극에 의하여 T 소관의 전압의존성 DHP 수용체가 구조가 변하여 근소포체막의 리아노딘 수용체(Ca^{2+} 방출 통로)를 개방함 (12.10, d)
 - 방출된 일부의 Ca^{2+} 이 근소포체의 다른 Ca^{2+} 통로에 결합하여 통로를 개방함

Ryanodine:
Ca²⁺ 통로 작용제

Dihydropyridine:
Ca²⁺ 통로 대항제



(12.10)

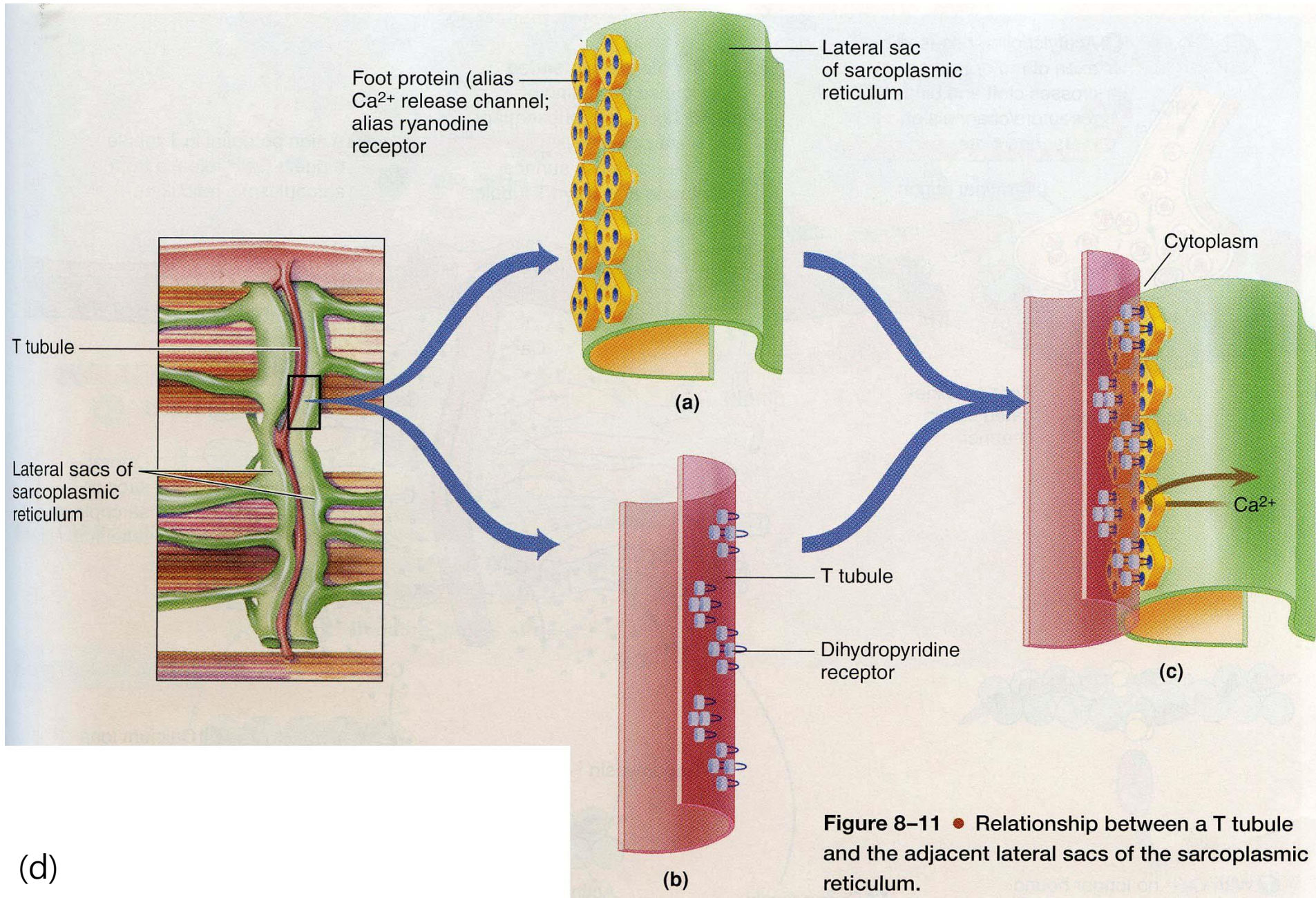


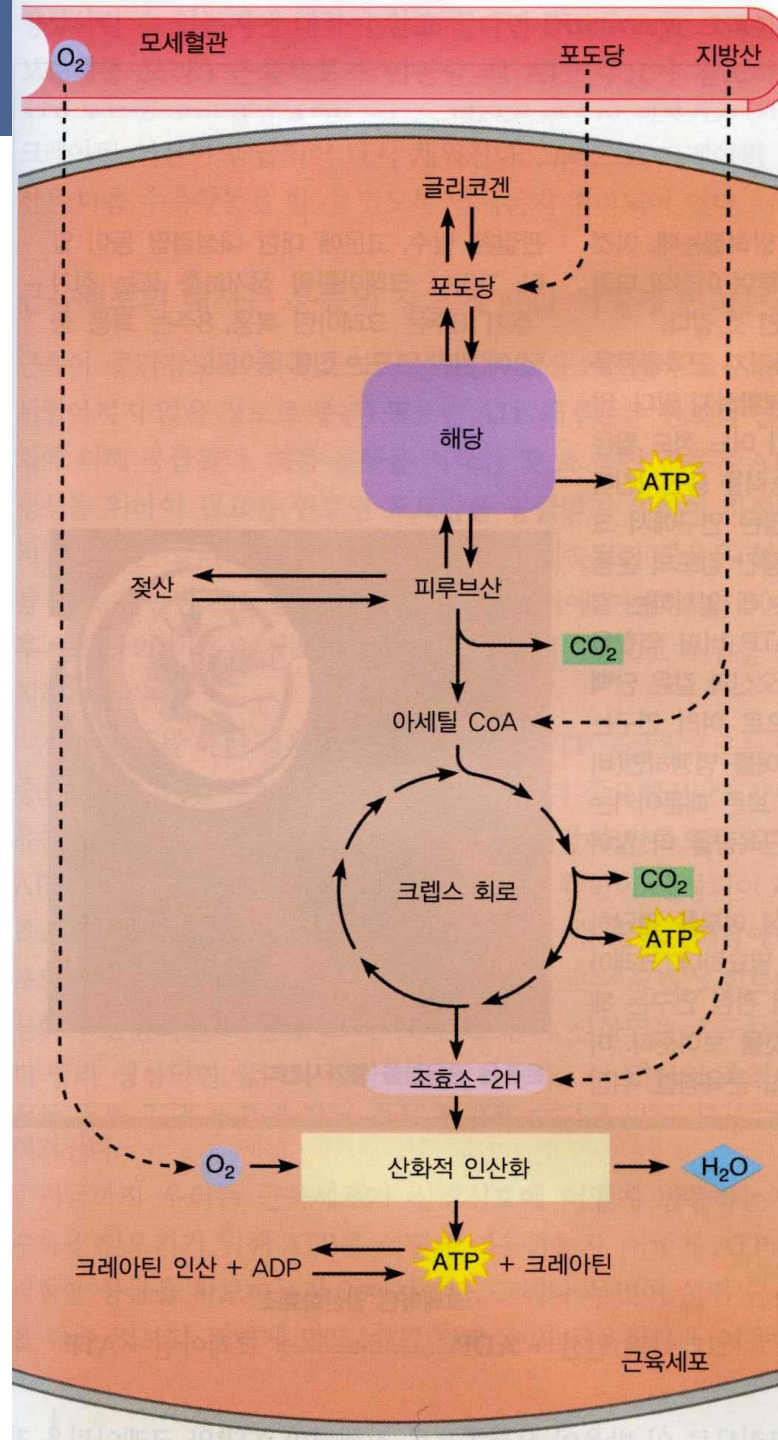
Figure 8-11 • Relationship between a T tubule and the adjacent lateral sacs of the sarcoplasmic reticulum.

♣ 사후강직(rigor mortis)

- 사람이 죽었을 때 ATP 결핍으로 생김
 - ATP가 없으면 교차다리가 액틴에 단단하게 결합한 채로 남아있음 21
- 근육은 미오신과 액틴이 분해될 때까지 딱딱한 채로 있음

4. 근육세포의 대사 (303)

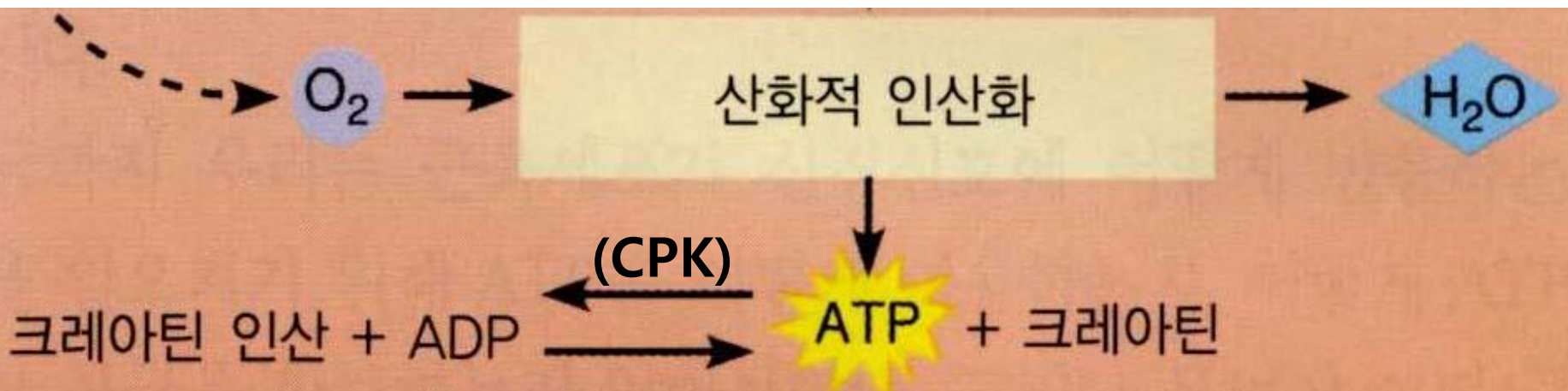
- 근육에 ATP 수요가 갑자기 빨리 증가해도 근육 세포는 ATP를 즉각 이용할 수 있어야 함
- 근육의 에너지원
 - 해당작용, 산화적 인산화 (12.11)
 - 크레아틴인산(CP)의 분해



(12.11)

1) 크레아틴/크레아틴인산계의 역할 (303)

- 근육세포에 안정 시 ATP의 4-5배를 공급할 수 있는 양의 크레아틴인산(CP)이 포함됨
- 크레아틴인산화효소(CPK)에 의하여 분해되고 합성됨



2) 운동강도에 따른 근육세포의 대사 (304)

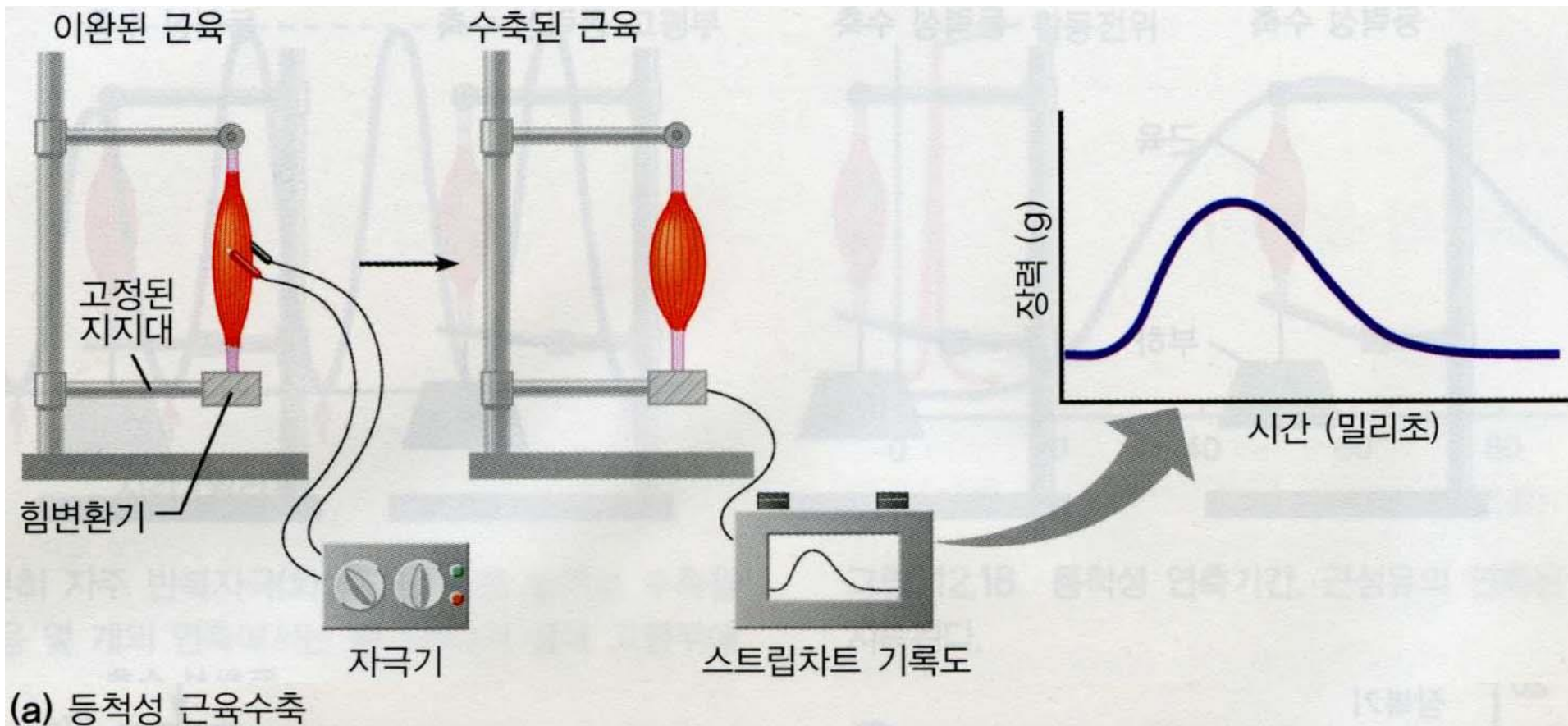
- 약한 운동 시 에너지원으로 지방산을 주로 이용함
- 중간 강도로 지속하여 운동할 때(산소공급이 부족하지 않음) 산화적 인산화로 ATP를 공급함
 - 처음 운동을 시작한 몇 초(?) 동안은 저장된 글리코겐 분해에 의존하여 포도당을 만듦 → 해당작용으로 ATP를 생산함
 - 운동이 계속되면 혈류로 공급되는 포도당과 지방산에 의존하여 산화적 인산화로 ATP를 생산함
 - 운동 30분 후에는 포도당의 이용은 감소하고 지방산 이용이 우세함
- 심한 운동을 할 때는 기질수준인산화(해당작용)에 의한 ATP 생산이 중요함

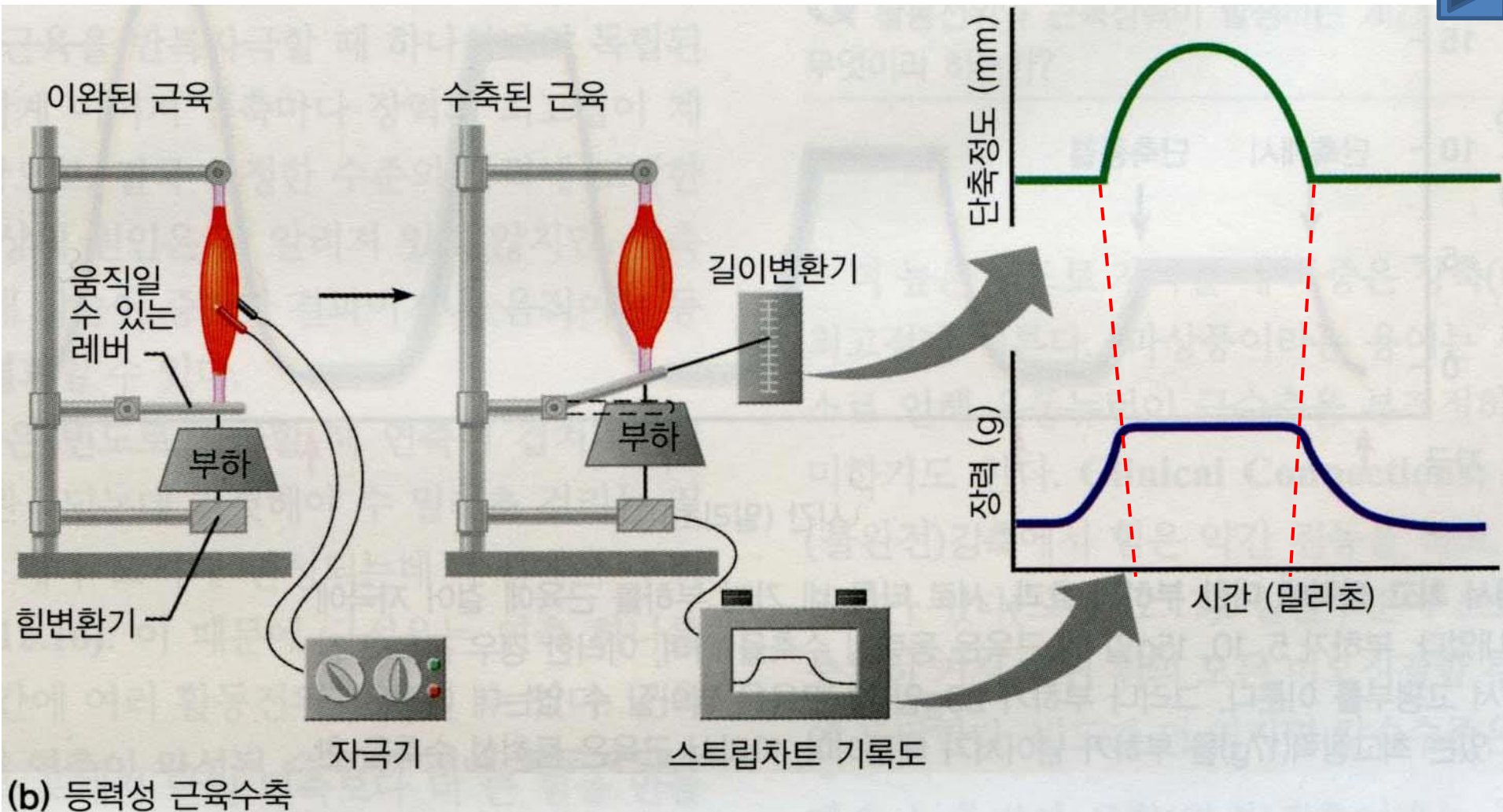
12-3 골격근 수축의 역학 (304)

- 근육의 수축은 활동에 따라 다양한 힘과 지속시간을 보임
- 근육세포가 한 개의 활동전위에 반응하여 수축할 때 그 결과는 항상 같음
 - 근육세포에 의해 발생하는 힘은 순식간에 최대에 이르렀다가 빠르게 0으로 떨어짐 (연축)
 - 연축은 재생되고 실무율을 따름
- 골격근의 수축은 연축을 바탕으로 강한 힘이나 약한 힘(장력)을, 짧게 또는 길게(수축 지속) 만들어냄

1. 연축(twitch) (304)

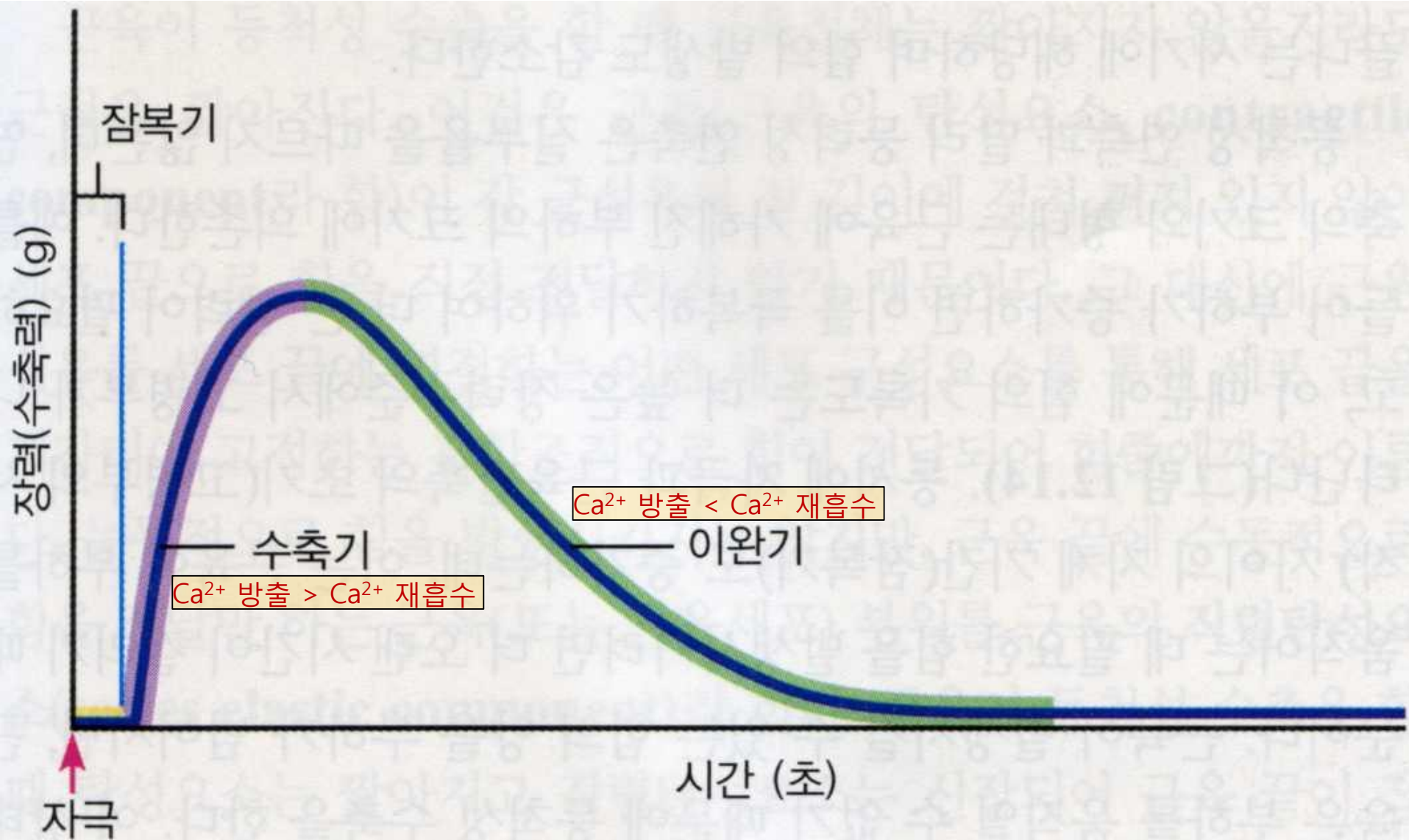
- 한 개의 활동전위에 대한 한 개의 근육세포, 한 개의 운동단위, 또는 근육 전체의 반응
- 근육의 한쪽 끝을 실험장치에 고정시키고 자극을 가하여 근육을 수축시킬 때(등력성 수축) 수축곡선을 기록함 (12.13b)
- 근육이나 근육세포에 따라 연축은 다양하게 일어남





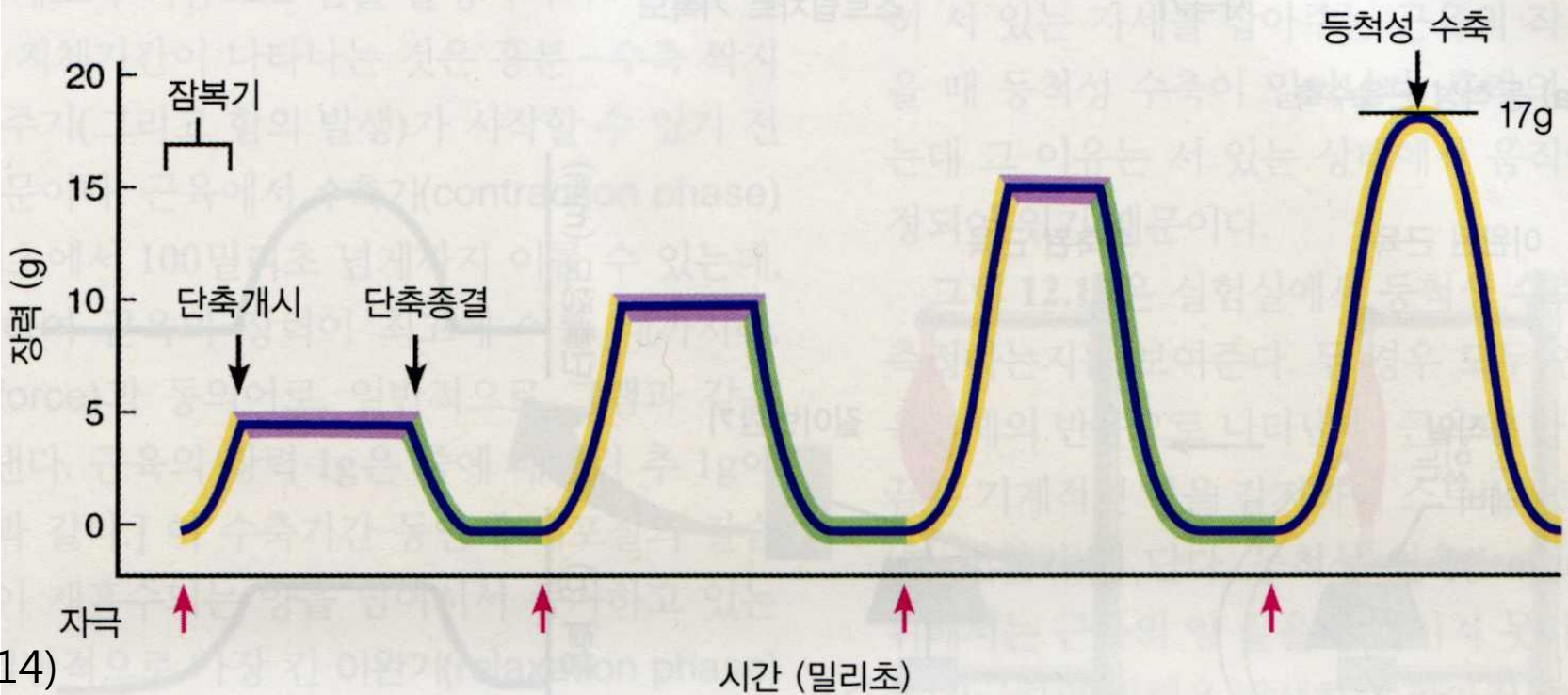
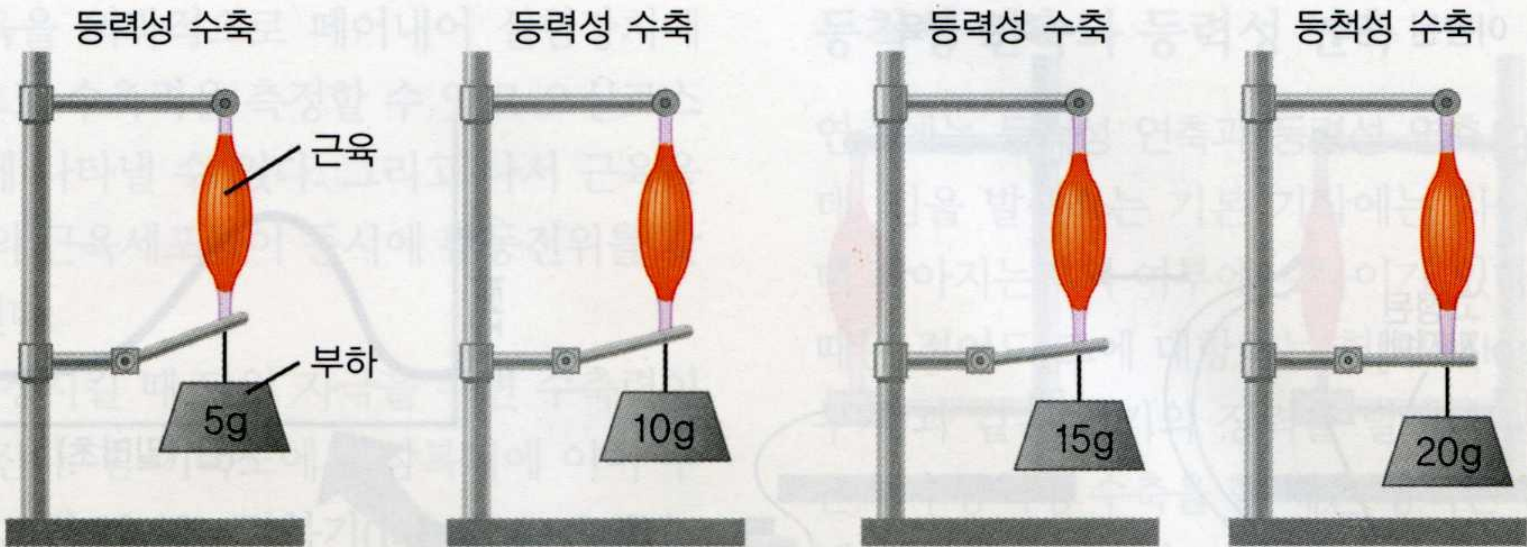
1) 연속 단계 (305)

- 근육의 한쪽 끝을 고정시키고 단일자극을 주면 잠복기를 거쳐 수축기와 이완기가 이어짐 (**장력곡선**) (12.12)
- 잠복기
 - 근육세포에 활동전위가 개시될 때부터 교차다리 주기가 개시되기 전까지
- 수축기
 - 잠복기말부터 근 장력이 최고에 이를 때까지 (10-100ms)
 - 세포질의 칼슘농도가 높아짐 (방출량 > 재흡수량)
- 이완기
 - 근 장력이 최고점에 이르렀을 때부터 0으로 돌아올 때까지
 - 세포질의 칼슘농도가 감소함 (방출량 < 재흡수량)
 - 활성을 띤 교차다리의 수가 감소함



2) 등척성 연축과 등력성 연축 (305)

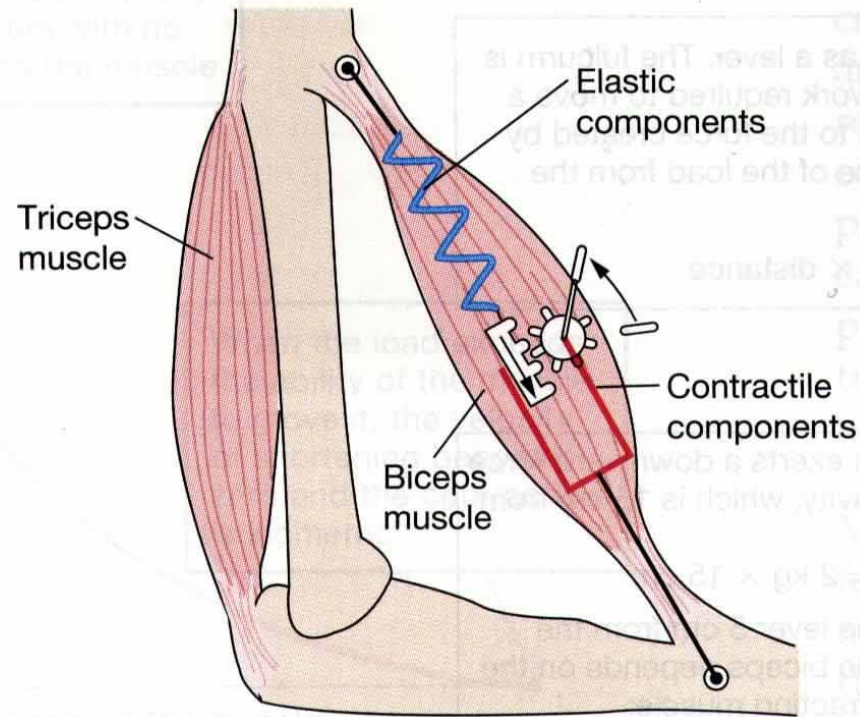
- 등척성 연축(isometric twitch)
 - 장력은 발생하지만 근육에 가해진 부하보다 작음 → 근육이 짧아지지 않음 (12.13a) 36
- 등력성 연축(isotonic twitch)
 - 장력이 근육에 가해진 부하와 같음 → 근육이 짧아짐 (12.13b) 37
 - 수축곡선에 장력이 일정한 고평부가 나타남
 - 연축의 크기와 형태는 근육에 가해진 부하의 크기에 의존함 (12.14)
 - 부하가 클수록 높은 장력에서 고평부가 생기고 잠복기가 길어짐



(12.14)

- 직렬탄성요소(series elastic component)
 - 근원섬유를 세포 끝에 연결하는 요소 (e)
 - 근육세포의 끝을 제자리에 고정시키는 결합조직으로 수축력을 전달함 → 수축력이 힘줄까지 전달됨
- 근육의 등척성 수축 시에 근육 전체는 짧아지지 않지만 근절은 짧아짐
 - 근절이 짧아져 근육 내의 탄성요소가 짧아짐
 - 직렬탄성요소가 신장됨 → 근육 전체의 길이는 변하지 않음

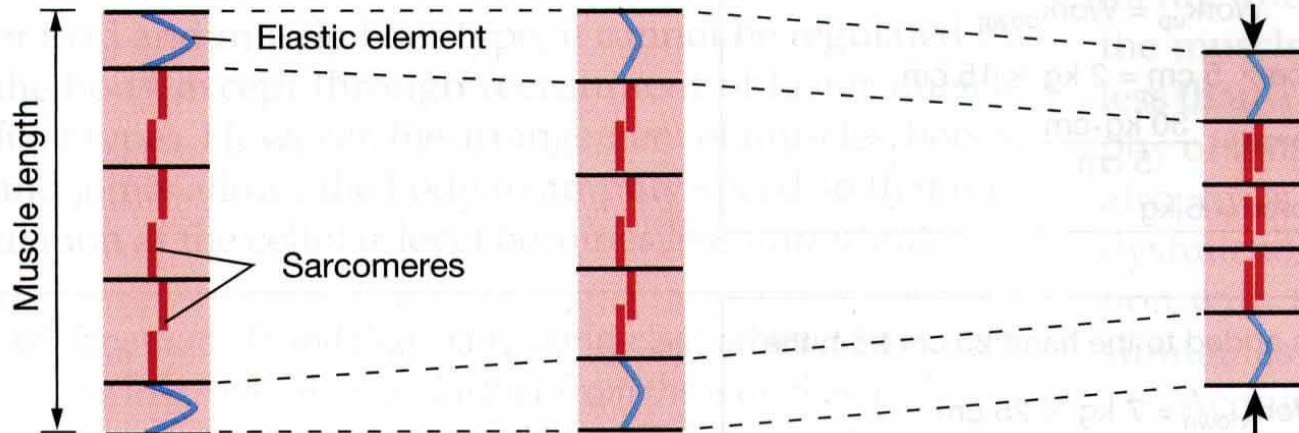
(a) Schematic of the series elastic elements



(b) Muscle at rest

(c) Isometric contraction: Muscle has not shortened. Sarcomeres shorten, generating force, but elastic elements stretch, allowing muscle length to remain the same.

(d) Isotonic contraction: Sarcomeres shorten more but, since elastic elements are already stretched, the entire muscle must shorten.



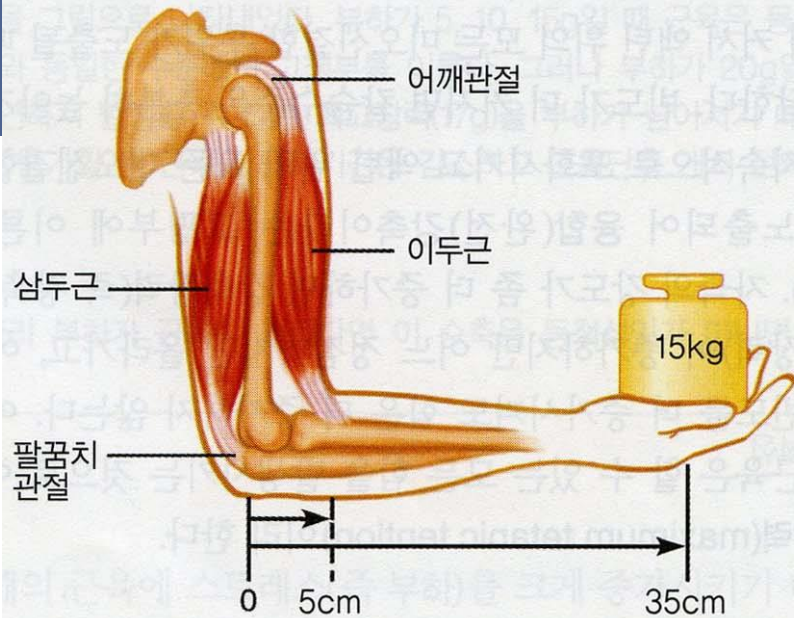
✦ 근육 수축의 물리학

- 근육과 뼈의 해부학적 배열이 지렛대의 효과로 인해 근육이 발휘하는 힘 측면에서는 불리함 (TB-d)

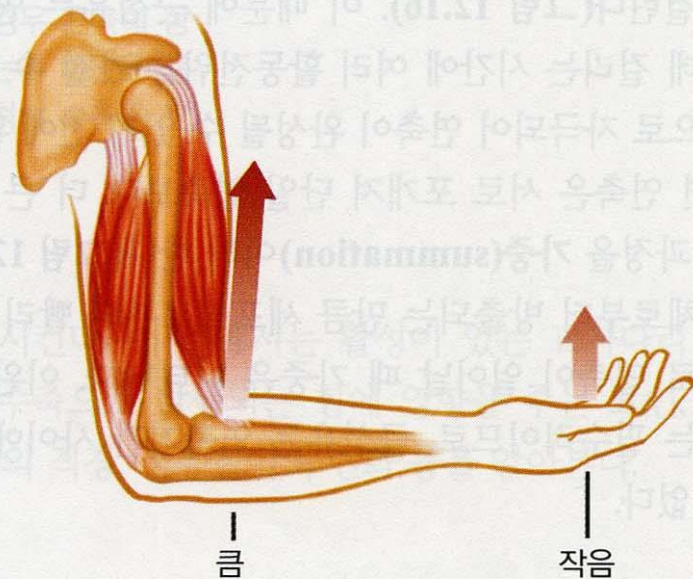
$$\text{일} = \text{힘} \times \text{거리}$$

$$F_1 \times R_1 = F_2 \times R_2$$

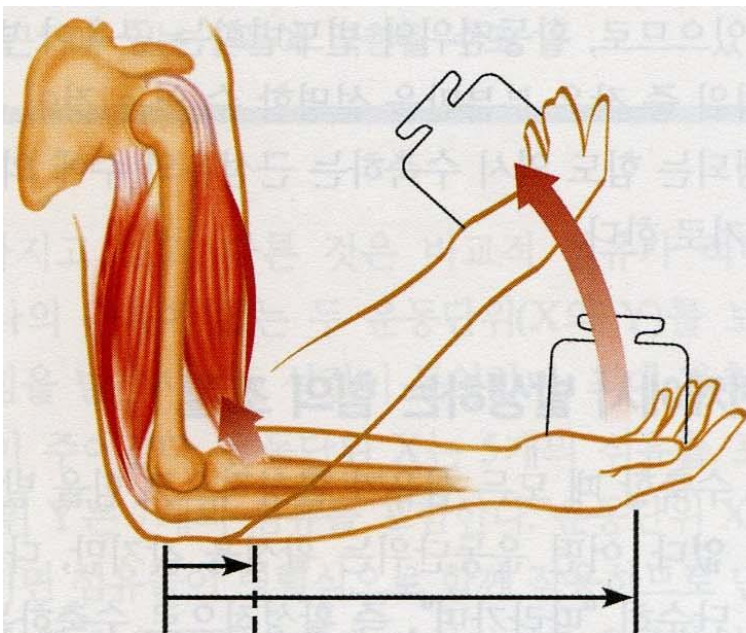
- 근육과 뼈의 해부학적 배열이 수축속도 측면에서는 유리함 (TB-c)
 - 신체 부위를 빠르게 이동시킬 수 있음



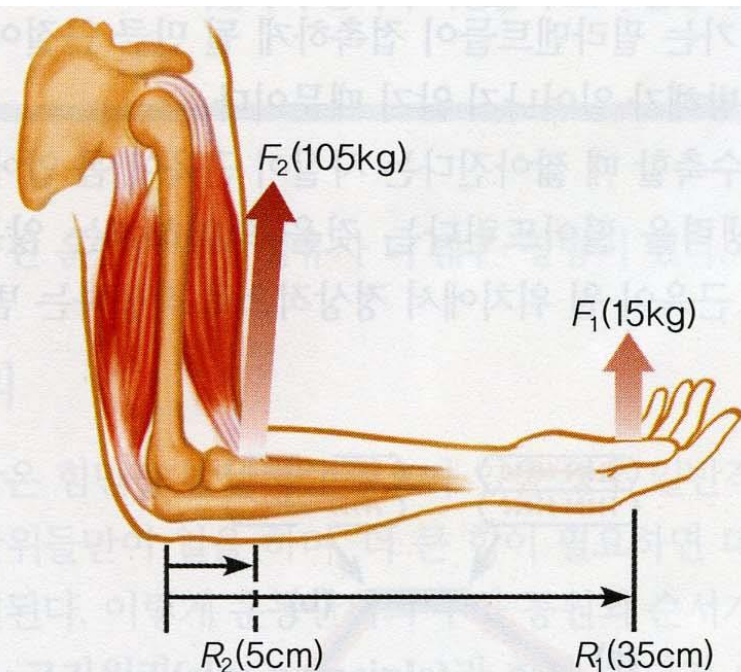
(a) 팔꿈치로부터의 거리



(b) 발생하는 힘



(c) 원호의 반경(팔꿈치로부터의 거리)



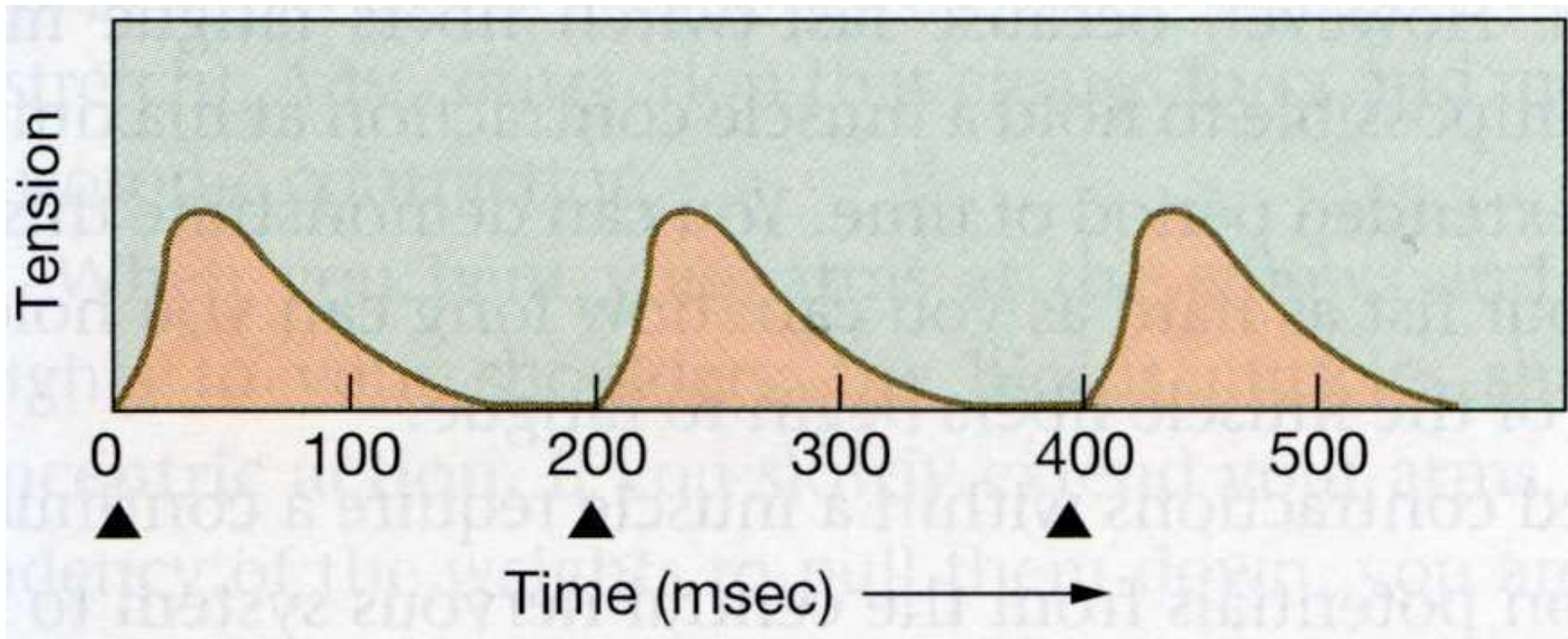
(d) 원호의 반경과 발휘되는 힘

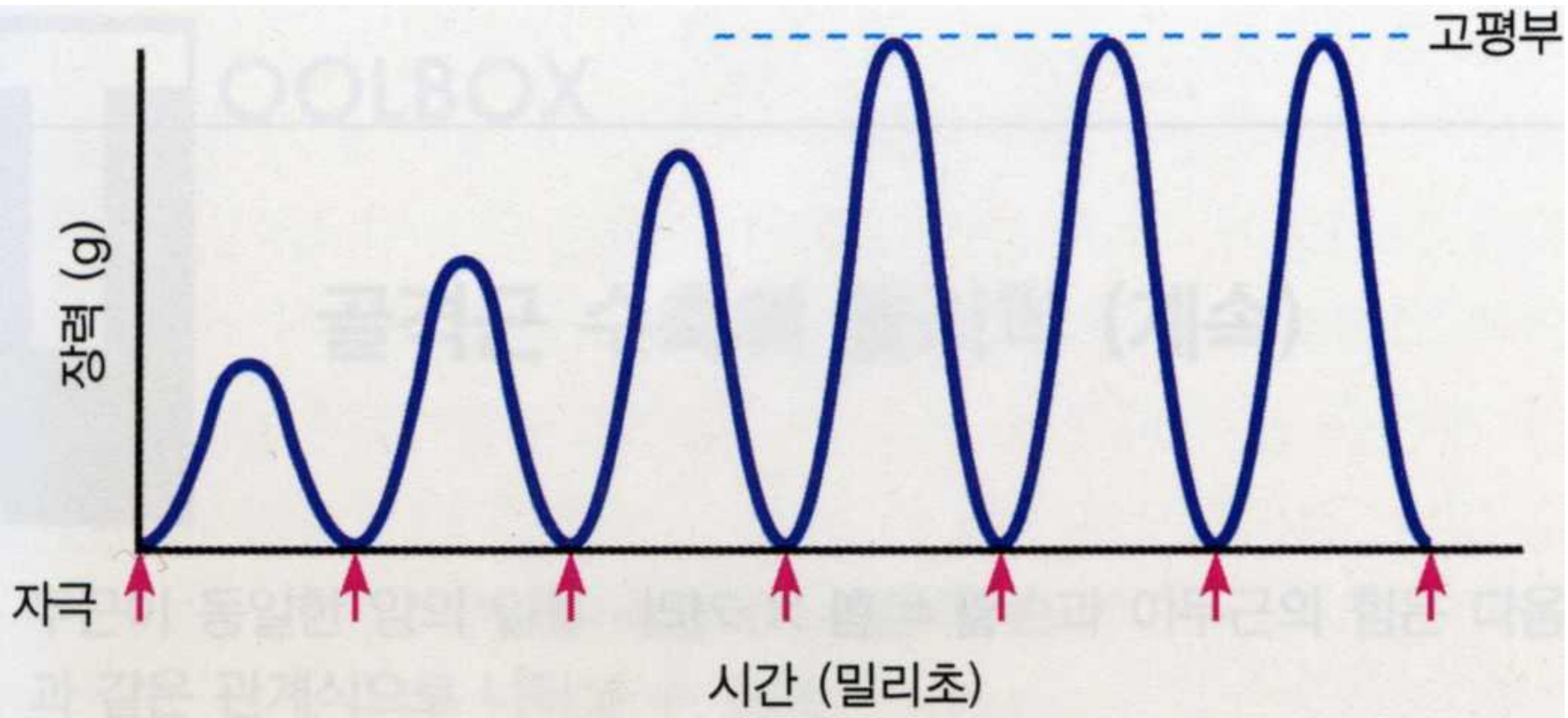
2. 단일 근섬유가 발생하는 힘에 영향을 미치는 요인 (307)

- 단일 근섬유가 발생하는 힘에 영향을 미치는 요인
 - 활성을 띤 교차다리의 수 (자극 빈도)
 - 근섬유의 직경
 - 근섬유 길이의 변화 (수축 시작 전의 근섬유 길이)

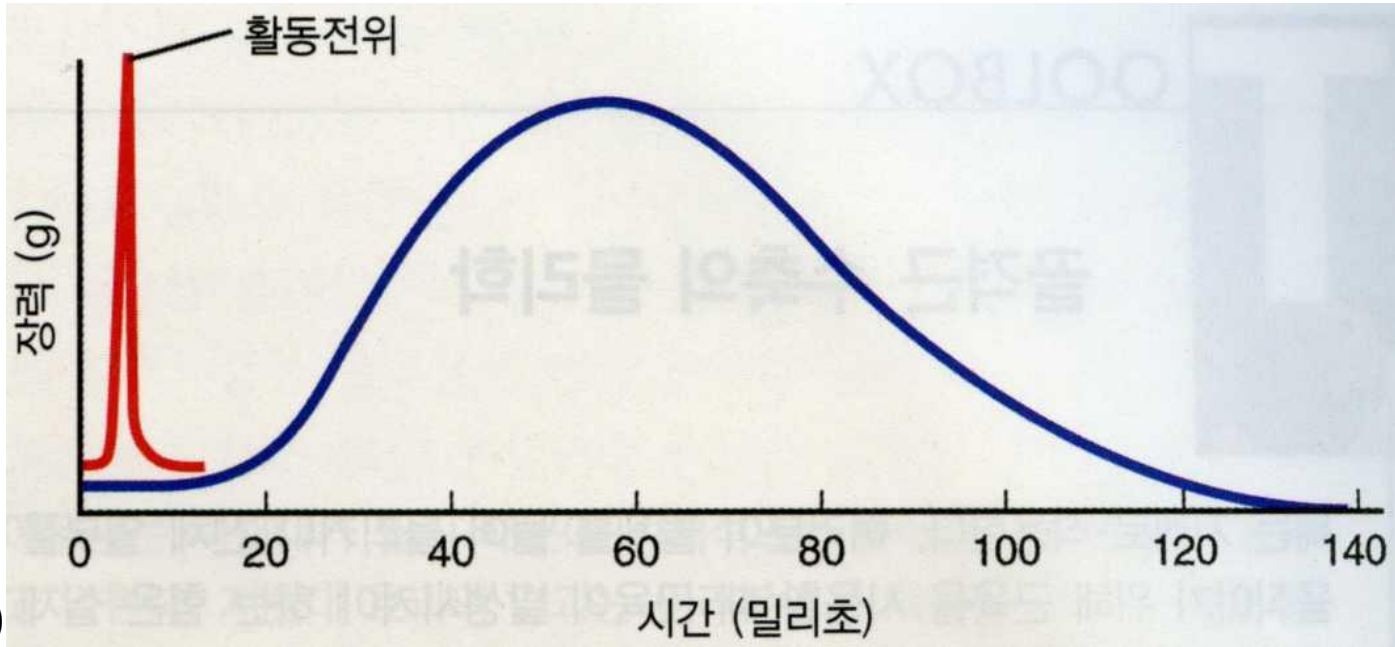
1) 자극 빈도 (307)

- 등척성 연축은 재생될 수 있고 연축이 겹치지 않게 낮은 빈도로 자극하면 실무릎을 따름 (f)
- 자극 빈도가 증가하면 SR로부터 방출되는 칼슘 양이 증가함 → 미오신 결합부위가 많이 노출되어 교차다리가 많이 결합함 → 교차다리가 주기운동에 더 많이 참여하여 장력이 커짐
 - 자극빈도가 증가하면 독립된 연축이 연속적으로 가깝게 이어지고 장력이 계단적으로 증가함 (계단현상; Treppe) (12.15)
 - 더 높은 빈도로 자극하면 연축이 겹쳐져 장력이 더 커짐 (가중) (12.16, 17)
 - 훨씬 더 높은 빈도로 자극하면 미오신 결합부위가 완전히 노출되어 완전 강축을 일으킴
 - 자극의 빈도가 보다 더 증가하면 강축장력이 더 증가한 후 최대 강축장력에 이름

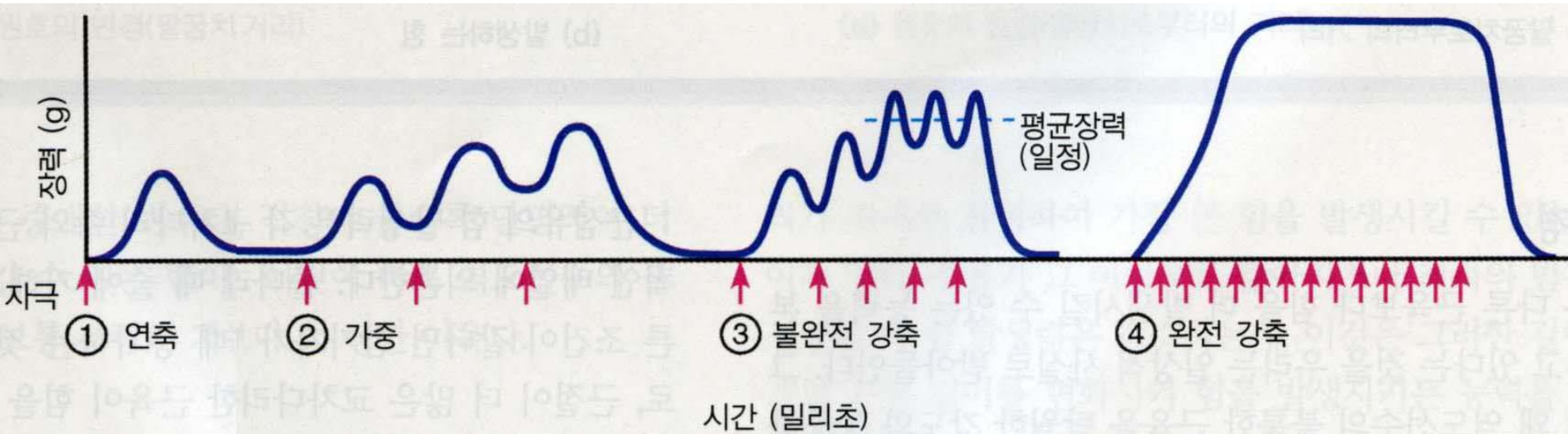




(12.15)



(12.16)



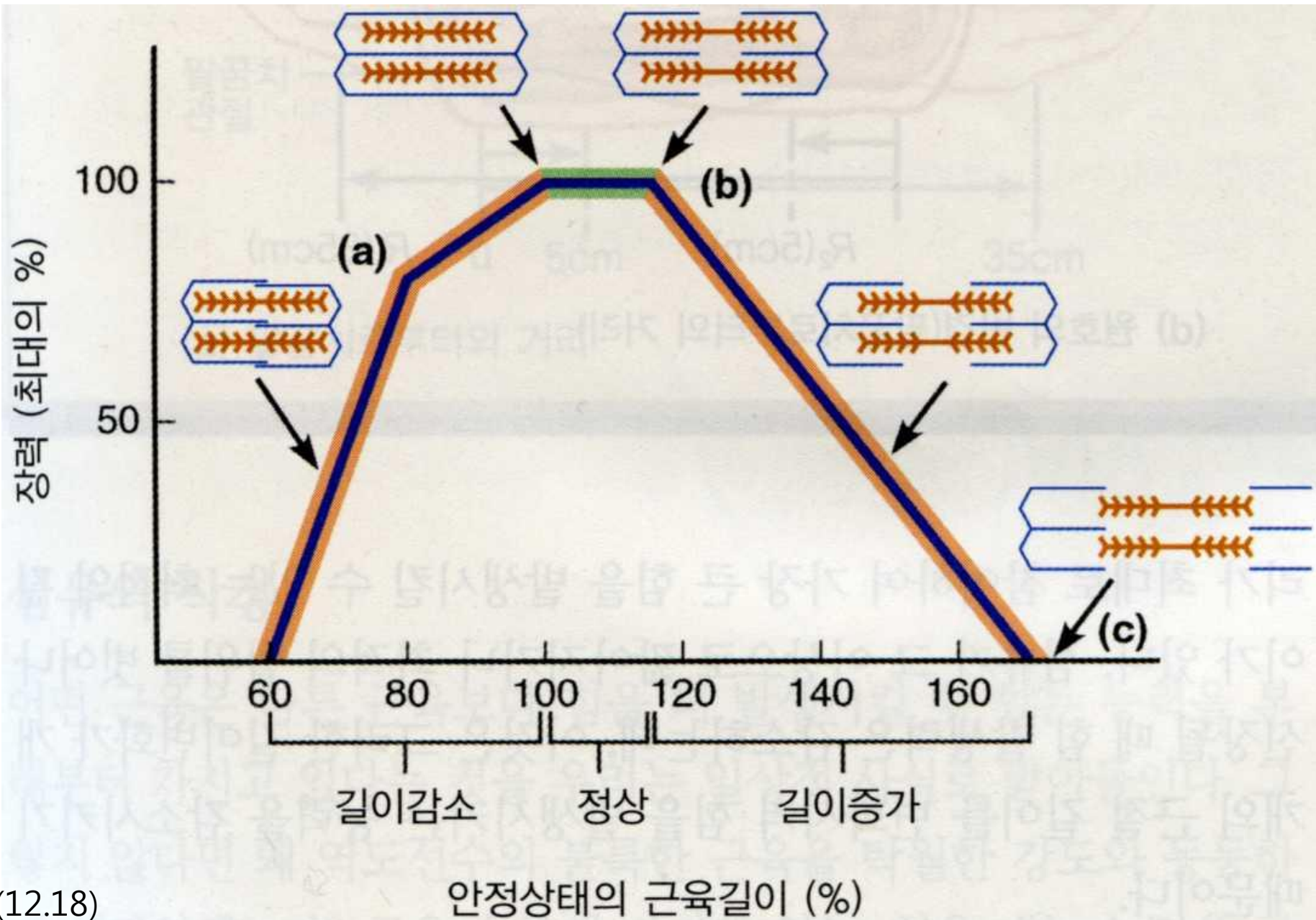
(12.17)

2) 근섬유의 직경 (309)

- 근섬유가 내는 힘은 각 근절의 교차다리의 수와 근절의 기하학적 배열에 의존함
 - 근절에 교차다리의 수가 많을수록 근섬유가 내는 힘이 큼
 - 근절의 병렬식 배열이 많을수록 근섬유가 내는 힘이 더 큼
- ⇒ 근섬유의 직경이 클수록 병렬식 배열을 한 근절이 많아짐(근원섬유의 수가 많음) → 근섬유가 내는 힘이 더 큼

3) 근섬유 길이의 변화 (309)

- 수축이 개시될 때의 근섬유의 길이가 근섬유가 발생하는 장력의 크기에 영향을 미침
- 근절의 길이가 최적의 상태로 있을 때
 - 미오신 교차다리가 최대로 참여함 → 근섬유가 내는 힘은 최대가 됨 (12.18)
- 근절의 길이가 최적의 범위보다 길어질 때
 - 굵은 필라멘트와 가는 필라멘트의 겹침이 적어져 활성을 띤 교차다리의 수가 적음 → 장력이 직선으로 감소함
- 근절의 길이가 최적의 범위보다 짧아질 때
 - 근절의 서로 반대쪽 끝에 있는 가는 필라멘트들이 서로 겹침 → 장력이 서서히 감소함
 - 더 짧아지면 굵은 필라멘트가 Z선과 만나 교차다리에 의하여 발생하는 힘이 (근섬유의 끝으로 전달되지 않고) 근절 자체에 가해짐 → 장력이 빠르게 감소함



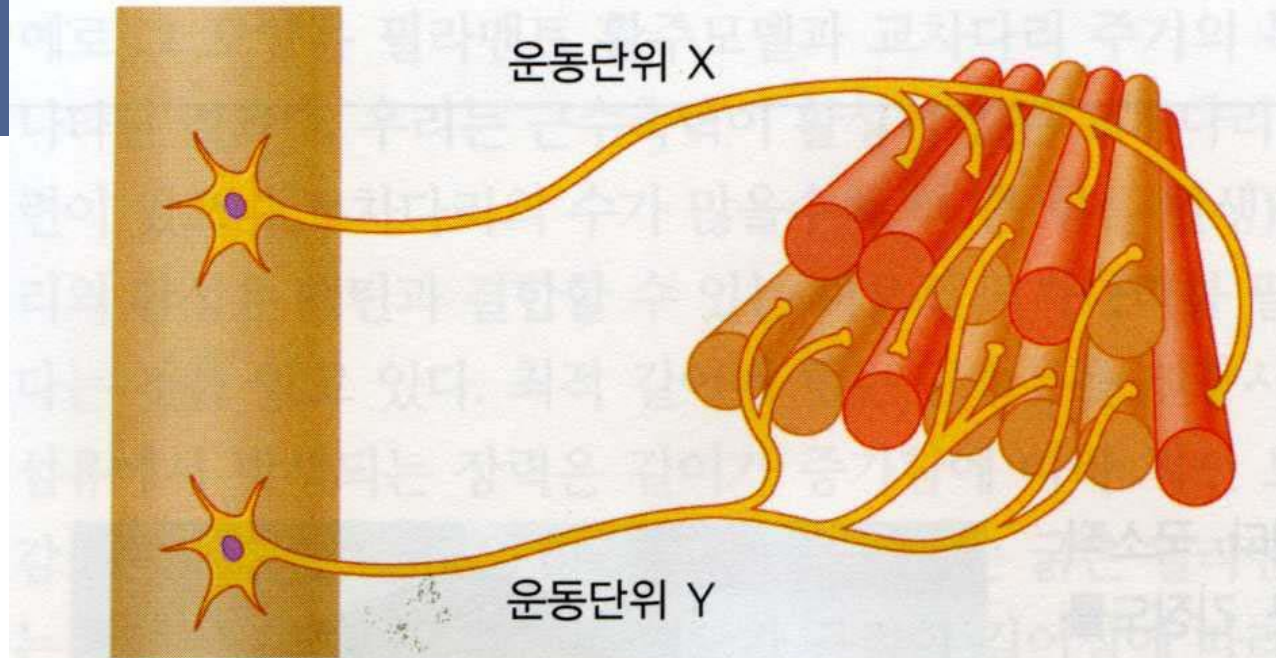
(12.18)

3. 근육 전체에서 발생하는 힘의 조절 (310)

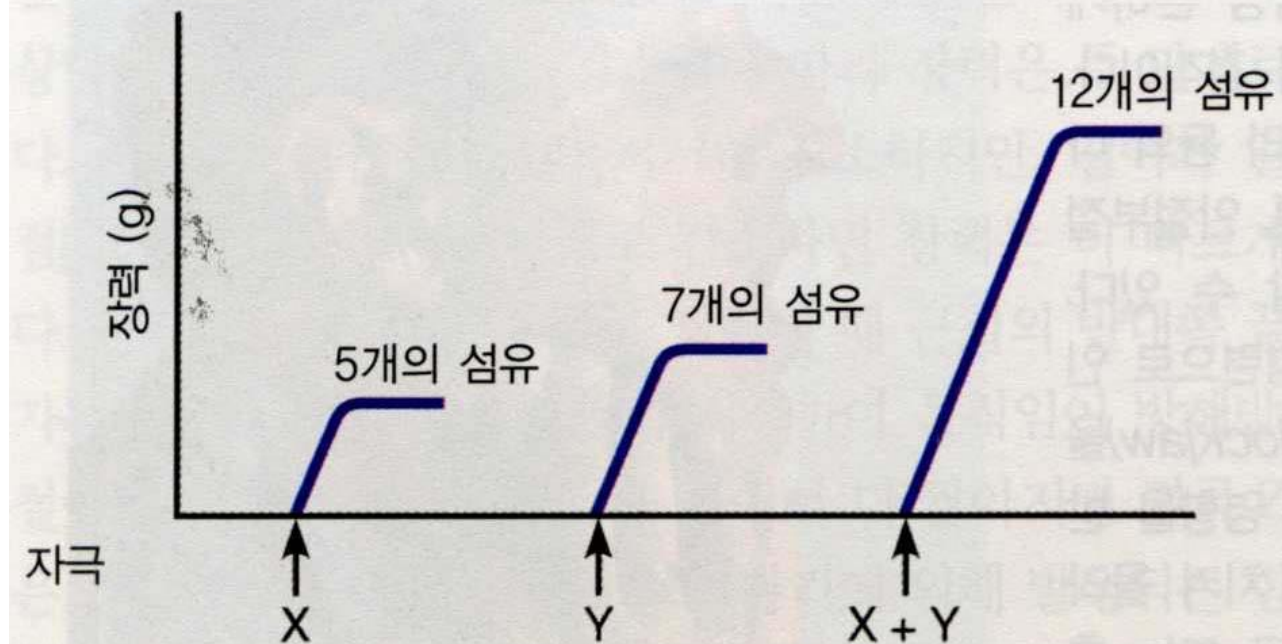
- 근육은 크기가 다양한 운동단위들로 구성되어 있음
- 근육에 따라 운동단위의 평균 크기가 다름
 - 눈 운동을 조절하는 근육의 운동단위의 크기는 작음 (5-8개)
 - 두갈래근의 운동단위의 크기는 큼(수백 개)
- 신경계는 활성을 띤 **운동단위의 수**를 변화시켜 근육의 힘을 통제함

1) 동원 (310)

- 동원(recruitment)
 - 활성을 띤 운동단위의 수가 증가하는 것
- 한 근육 내에 포함된 운동단위의 크기는 다양함 (12.19)
 - 작은 운동단위가 활성화되면 작은 힘이 발생됨
 - 큰 운동단위가 활성화되면 큰 힘이 발생됨
 - ⇒ 활성을 가진 운동단위의 수를 변화시킴으로써 근육의 장력은 넓은 범위에 걸쳐 변화할 수 있음



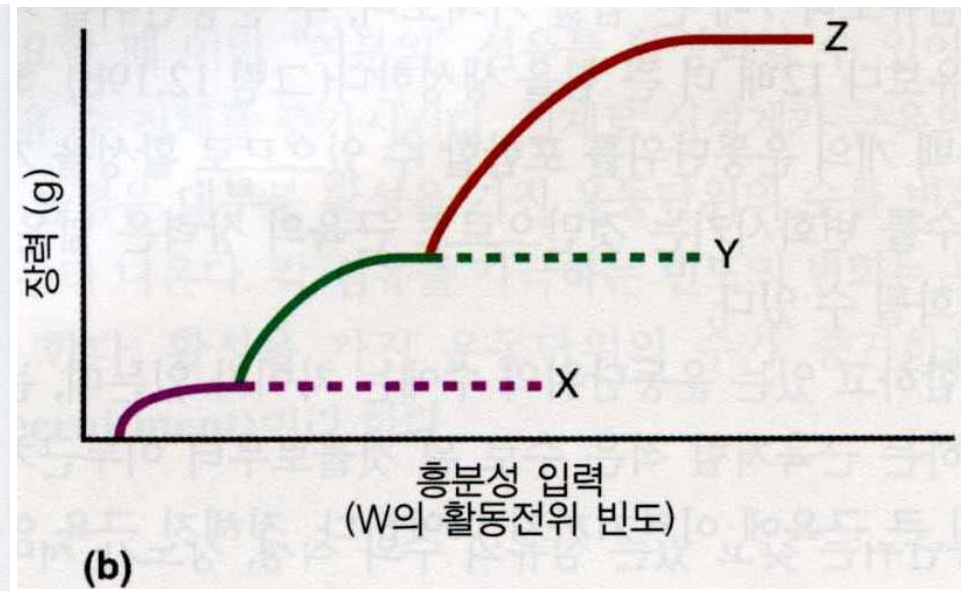
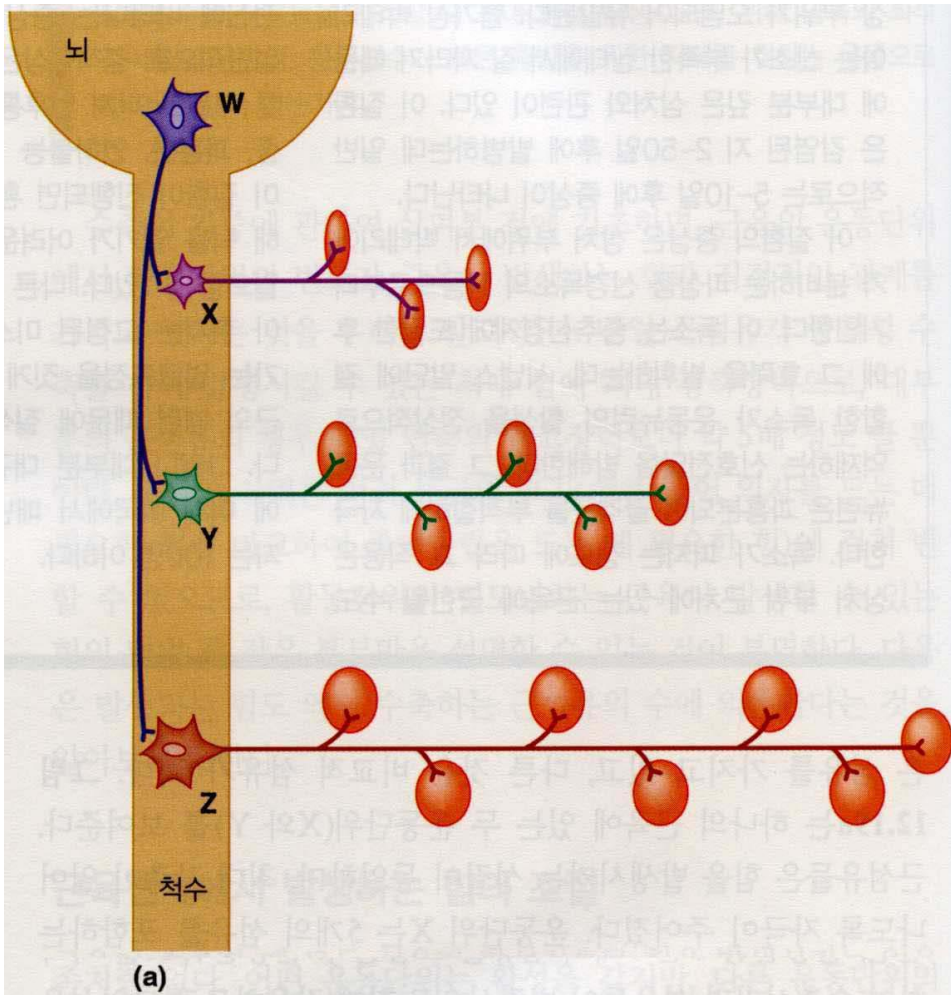
(a)

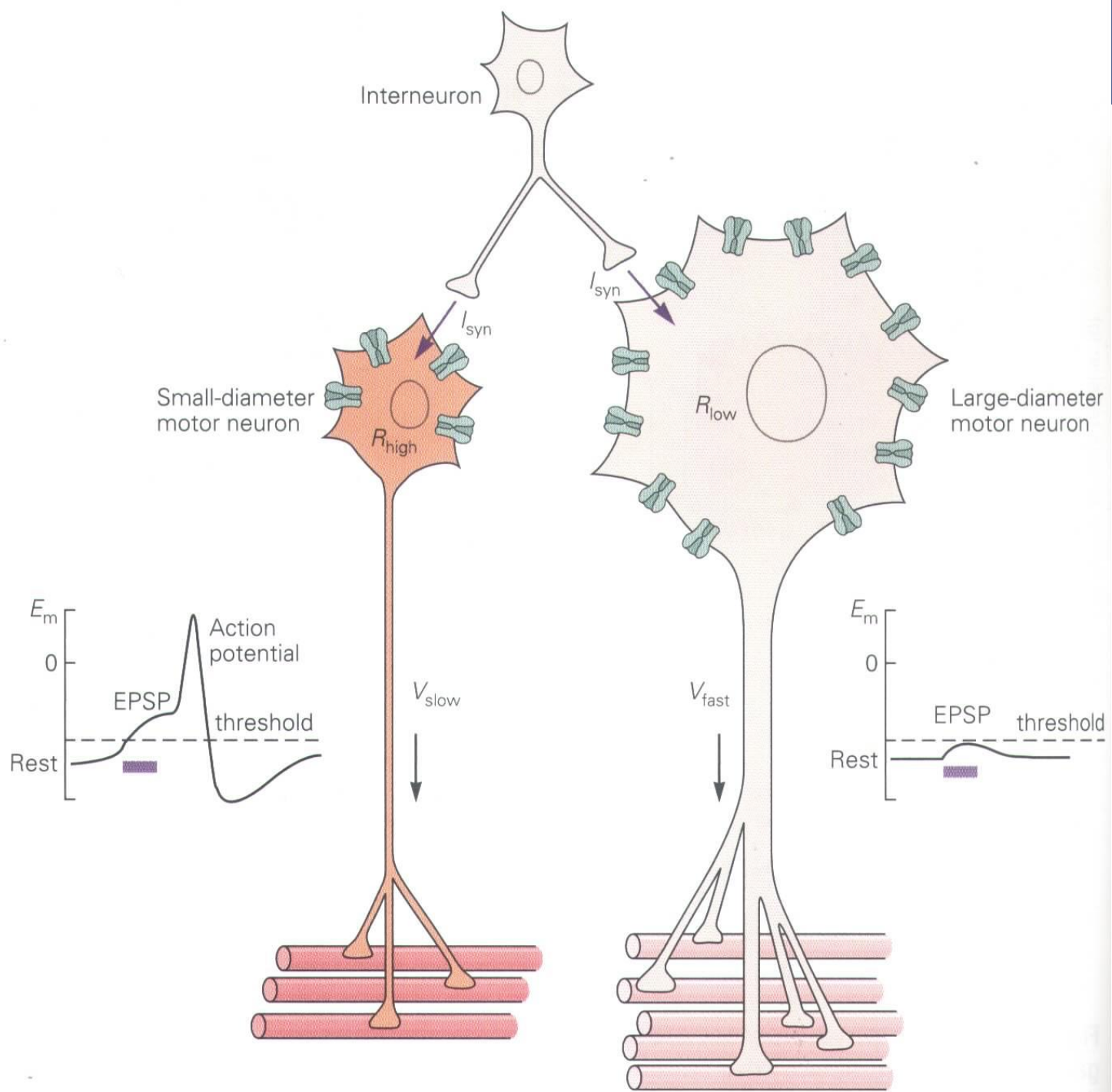


(b)

2) 크기원리(size principle) (310)

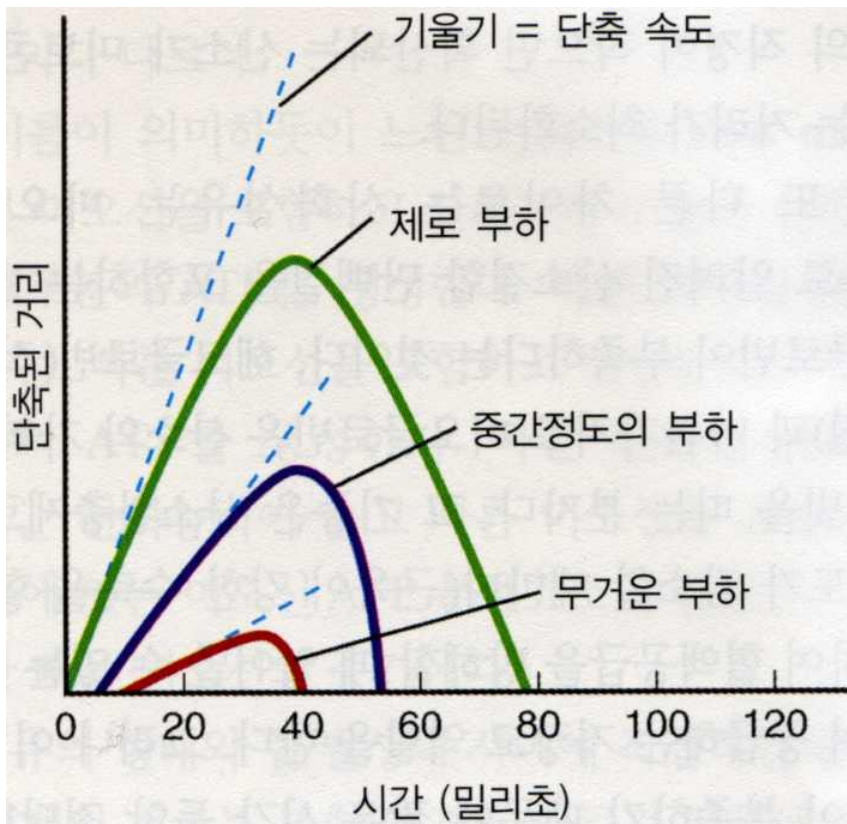
- 크기원리(size principle)
 - 운동단위가 작은 것부터 동원되는 것
 - 작은 운동단위들의 동원 → 근육의 힘이 작음 (12.20)
 - 큰 운동단위의 추가 동원으로 근육의 힘이 증가함
- 크기원리의 작동 기전
 - 운동단위에 크기에 따라 운동단위에 포함된 운동뉴런의 세포체의 크기와 축삭의 직경이 다름 (f)
 - 큰 운동뉴런은 큰 흥분성 시냅스 입력으로 흥분함
- 수축이 오래 지속될 때에는 운동단위들은 비동기적으로 활성화됨
 - 한 운동단위가 활성화되면 다른 운동단위는 활성을 멈춤



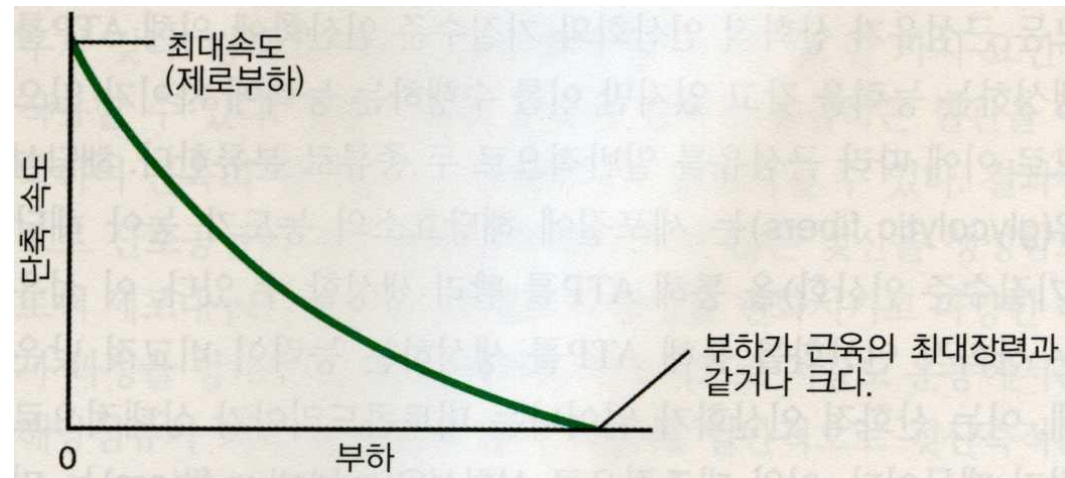


4. 단축속도 (311)

- 여러 크기의 부하를 가한 상태에서 등력성 수축의 단축속도를 측정함 (12.21)
 - 부하가 증가할수록 단축의 잠복기가 길어짐
 - 부하가 증가할수록 단축기간이 감소함
 - 부하가 증가할수록 단축속도가 감소함
- 부하가 증가함에 따라 단축 속도는 점점 감소하여 부하가 최대장력과 같거나 클 때 0이 됨 (12.22)



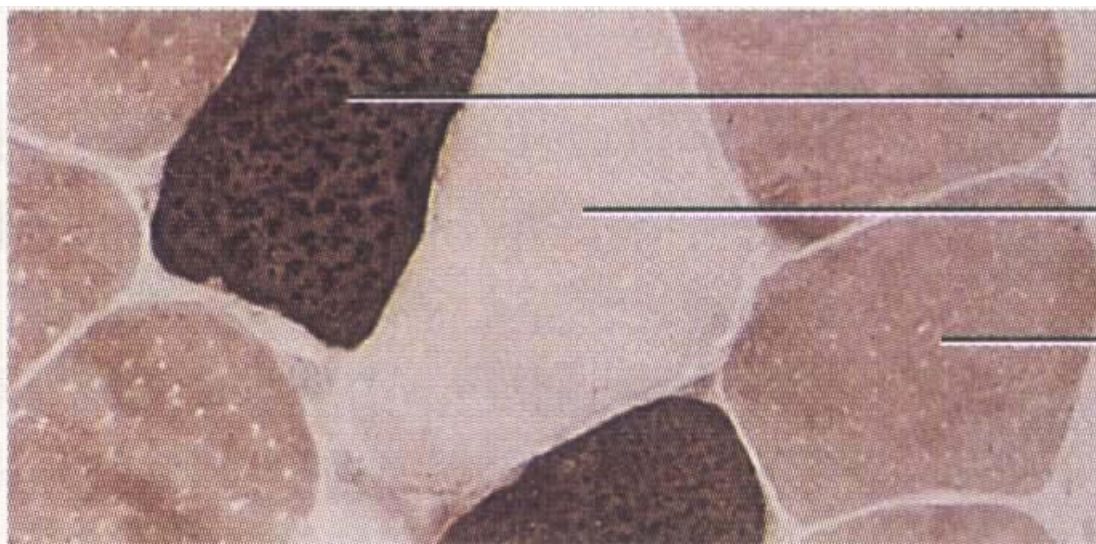
(12.21)



(12.22)

12-4 골격근섬유의 형태 (312)

- 수축속도의 차이에 따라
 - 빠른 연속섬유, 느린 연속섬유
- ATP 생성의 차이에 따라
 - 해당섬유, 산화섬유



Slow oxidative fiber

느린 산화성 섬유

Fast glycolytic fiber

빠른 해당성 섬유

Fast oxidative-glycolytic fiber

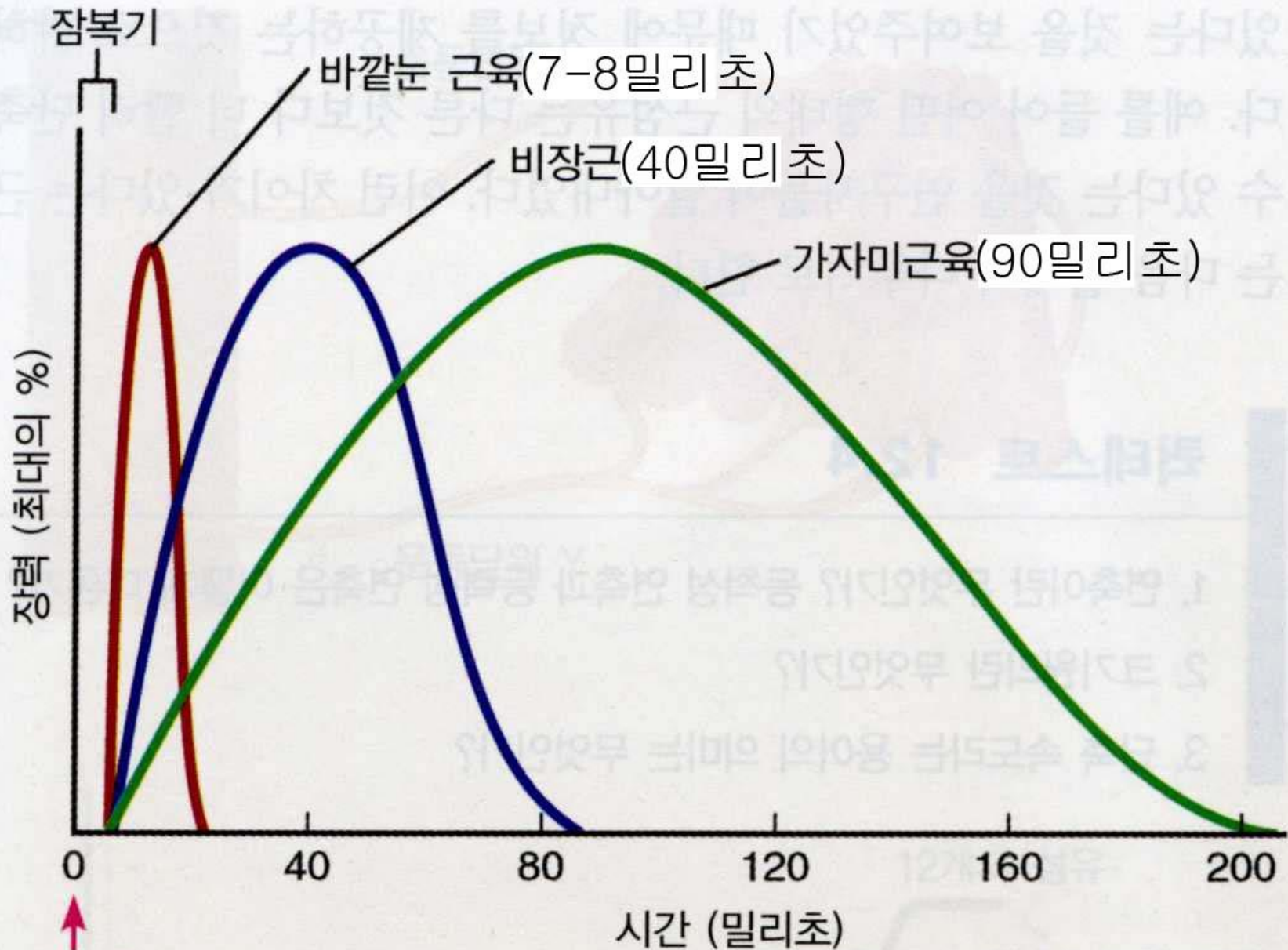
빠른 산화 - 해당성 섬유

LM 440x

1. 수축속도의 차이: 빠른 연속섬유와 느린 연속섬유 (312)

- 근육에 따라 최대 등척성 장력에 도달하거나 최대 등력성 수축에 도달하는 데 걸리는 시간이 다름 (12.23)
 - ↳ 근육에 형태가 서로 다른 집단의 근섬유가 들어있기 때문임
 - 대부분 느린 연속섬유로 구성된 근육은 느리게 수축함 (가자미근)
 - 대부분 빠른 연속섬유로 구성된 근육은 빠르게 수축함 (바깥눈근육)
 - 느린 연속섬유와 빠른 연속섬유의 비율이 비슷한 근육은 중간 속도로 수축함 (비장근, 장딴지근)

- 근섬유의 수축속도는 교차다리 주기의 속도에 의존함
 - 미오신 ATPase의 활성이 높으면 ATP를 빠른 속도로 분해하여 교차다리의 주기가 빠름 → 근절이 빠르게 짧아짐 (빠른 연속섬유)

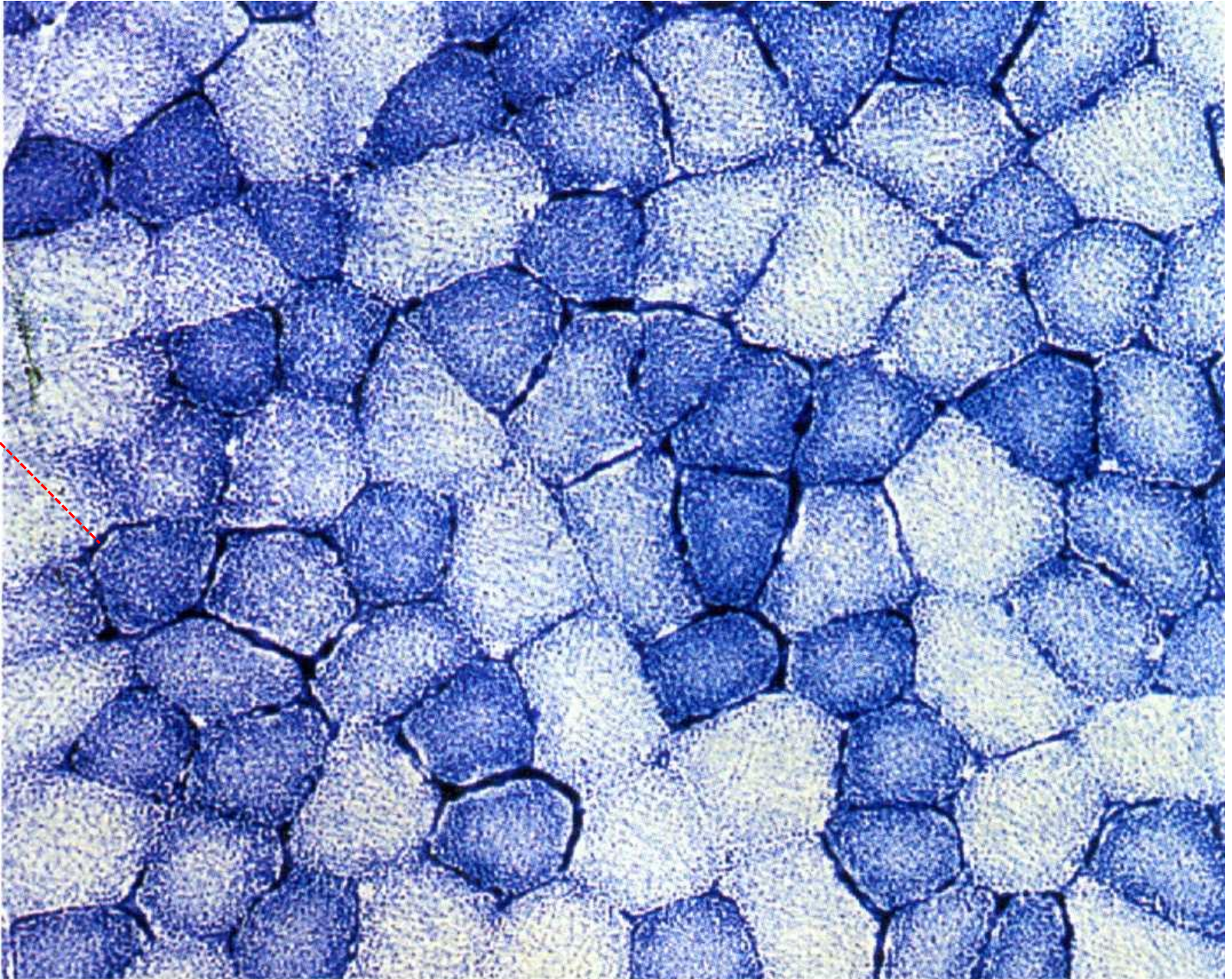


(12.23) 단일자극

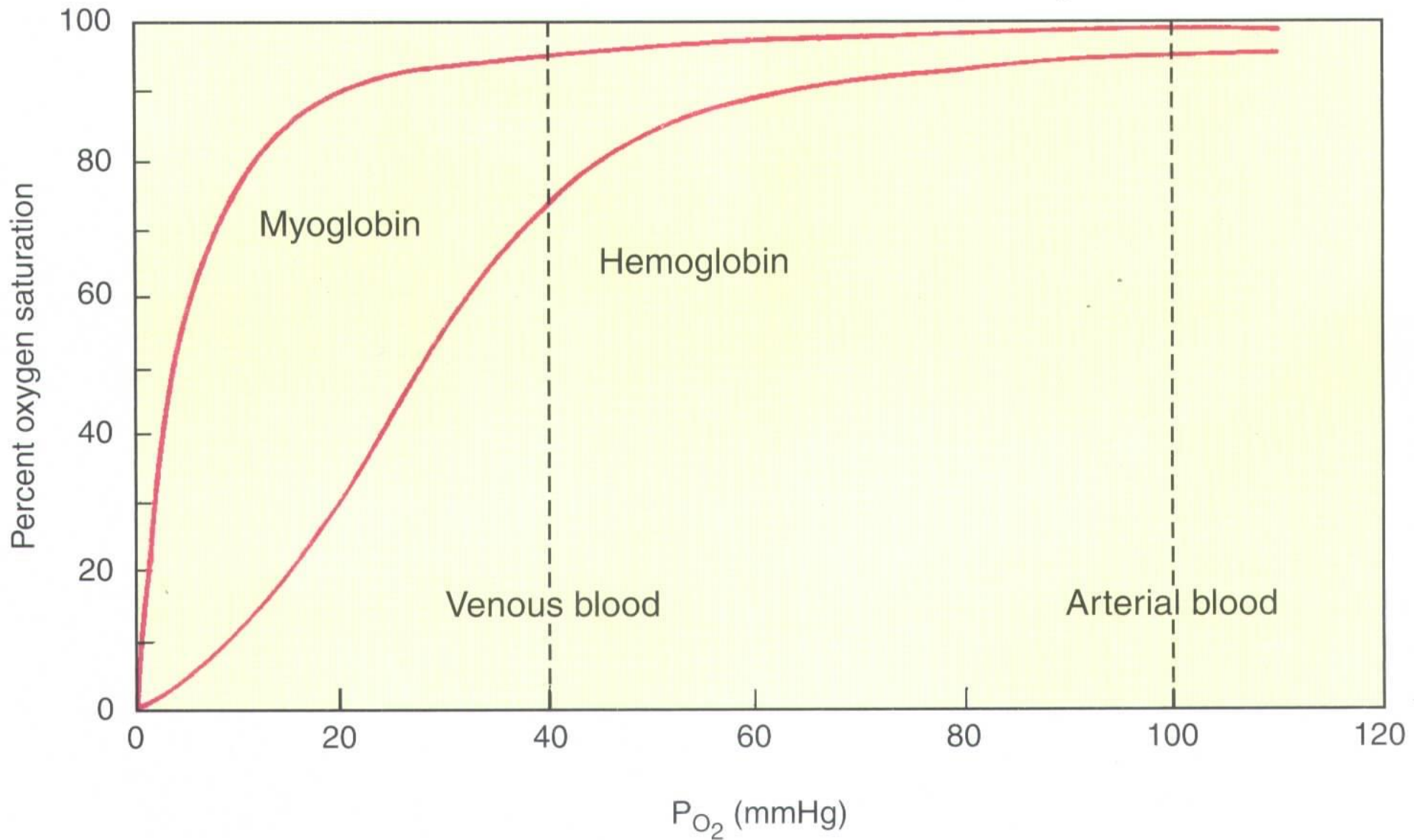
2. ATP 생성 방식의 차이: 해당섬유와 산화섬유 (313)

- 산화섬유(oxidative fibers)
 - 해당과정 효소의 농도가 낮고 미토콘드리아가 풍부함 → 주로 산화적 인산화로 ATP를 생산함 → 피로에 대한 내성이 큼 (12.24)
 - 근섬유의 직경이 작고 모세혈관이 잘 분포함
 - 미오글로빈(myoglobin)을 많이 포함함 (g)
 - 적갈색을 띠 (적색근섬유)
- 해당섬유(glycolytic fiber)
 - 해당과정 효소의 세포질 농도가 높고 미토콘드리아의 수가 적음 → 주로 해당과정으로 ATP를 생산함 → 젖산이 축적됨 → 피로에 대한 내성이 작음
 - 근섬유의 직경이 크고 모세혈관의 분포가 미약함
 - 미오글로빈이 부족함
 - 흰색을 띠 (백색근섬유)

모세혈관



(12.24)



3. 느린 산화섬유, 빠른 해당섬유, 빠른 산화섬유 (314)

골격근섬유의 유형	특징 (표12.1)
느린 산화섬유 (slow oxidative fiber)	<ul style="list-style-type: none"> ■ 미오신 ATPase 활성이 낮음 ■ 산화능력이 높음 (적색) ■ 근섬유의 직경이 작음
빠른 해당섬유 (fast glycolytic fiber)	<ul style="list-style-type: none"> ■ 미오신 ATPase 활성이 가장 높음 ■ 해당능력이 높음 (백색) ■ 근섬유의 직경이 가장 큼
빠른 산화섬유 (fast oxidative-glycolytic fiber) (중간형)	<ul style="list-style-type: none"> ■ 미오신 ATPase 활성이 비교적 높음 ■ 산화능력이 높음 (적색) ■ 근섬유의 직경이 비교적 큼 ■ 근육에 포함된 비율이 낮음



표 12.1 골격근섬유 형태의 특성

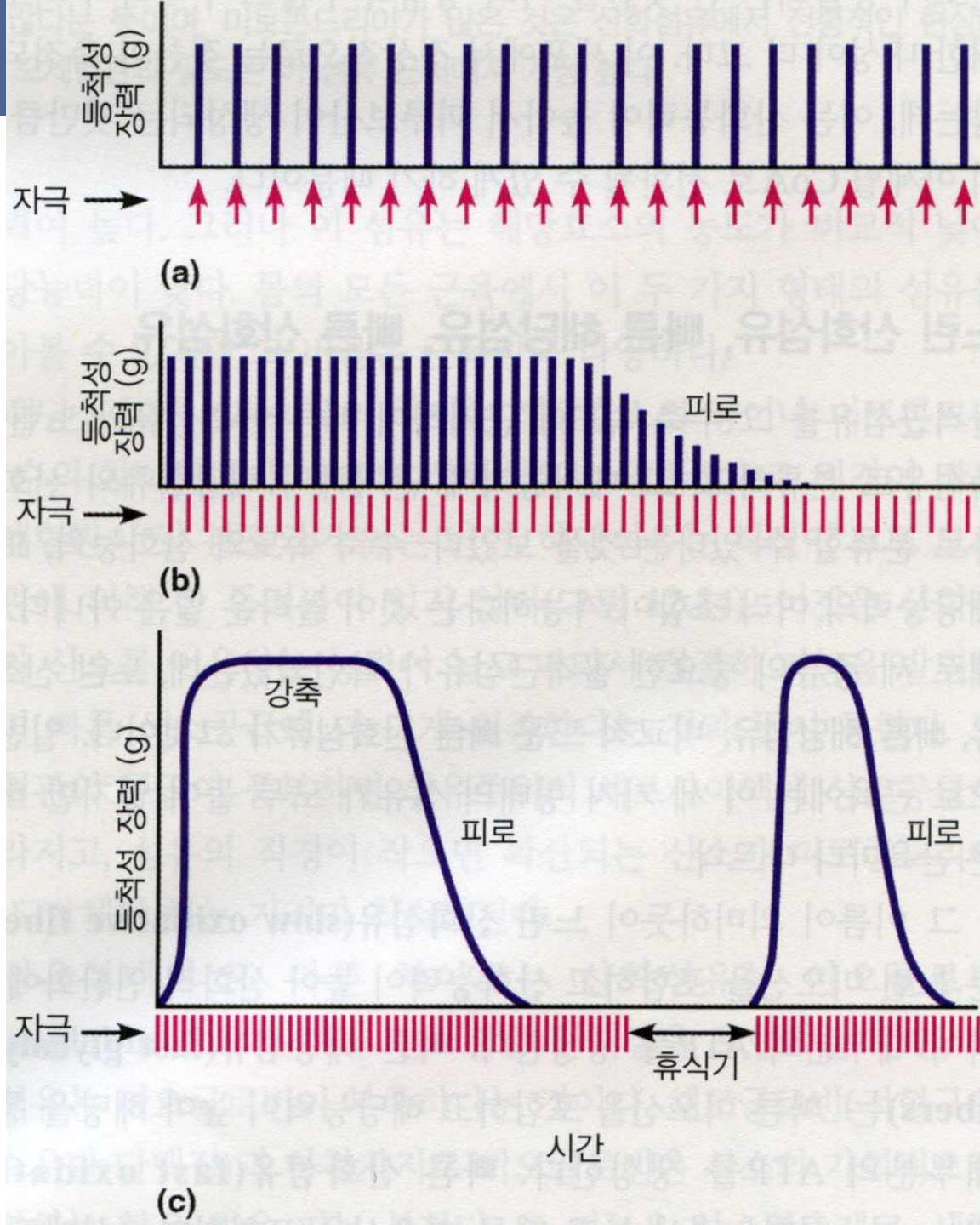
	느린 산화섬유(적색근)	빠른 산화섬유(적색근)	빠른 해당섬유(백색근)
산화능력	높음	높음	낮음
해당능력	낮음	중간	높음
수축 속도	느림	중간	빠름
미오신 ATP 분해효소 활성	낮음	중간	높음
미토콘트리아의 밀도	높음	높음	낮음
모세혈관의 밀도	높음	높음	낮음
미오글로빈의 양	높음	높음	낮음
피로에 대한 내성	높음	중간	낮음
섬유의 직경	작음	중간	큼
운동단위의 크기	작음	중간	큼
힘-발생력	낮음	중간	높음

1) 3가지 근섬유 형태의 운동에 대한 반응 (314)

- 운동단위는 한 종류의 근섬유로만 구성됨
- 느린 산화섬유는 작은 운동단위에 포함됨
 - 가장 먼저 동원됨
- 빠른 산화섬유는 중간 크기의 운동단위에 포함됨
 - 운동의 강도가 커짐에 따라 추가로 동원됨
- 빠른 해당섬유는 큰 운동단위에 포함됨
 - 맨 마지막으로 동원되고, 고강도의 운동에서 동원됨

2) 피로에 대한 내성 (314)

- 근육의 피로
 - 장기간의 반복 자극에 대하여 일정한 수축력을 유지하는 능력이 감소하는 것
 - 근육이 높은 빈도로 자극되고 큰 힘을 발생할 때 빨리 일어남 (12.25)
- 운동 강도에 따라 피로 원인이 다름
- 근육이 피로하지 않은 상태에서도 근육의 수축력이 감소할 수 있음 (중추피로)



근육 피로의 원인 (315)

- 저강도의 운동 시에는 산화섬유가 동원되어 젖산이 생기지 않음
 - 저장된 글리코겐의 고갈로 피로가 일어남
 - 피로가 늦게 발생하며 회복 시간이 길 (약 24시간)

- 중간 강도의 운동 시에는 해당섬유가 동원되어 근육 내에 젖산이 쌓임
 - 축적된 젖산으로 혈액의 pH가 감소함 → 효소 활성의 변화와 대사과정의 장애가 일어남
 - 강하고 지속적인 수축은 근육 혈관을 압박하여 근육으로의 혈액 공급을 방해함 → 젖산 축적을 가속화함
 - 피로가 빨리 발생하며 피로회복 시간이 짧음(수 분 ~ 수 시간)

- 매우 강한 강도의 운동 시에는 신경근육피로가 생김
 - 운동뉴런이 반복적으로 고빈도의 흥분발사를 함으로써 운동뉴런의 축삭종말에 아세틸콜린이 고갈됨

3) 운동에 대한 근육의 장기적인 반응 (315)

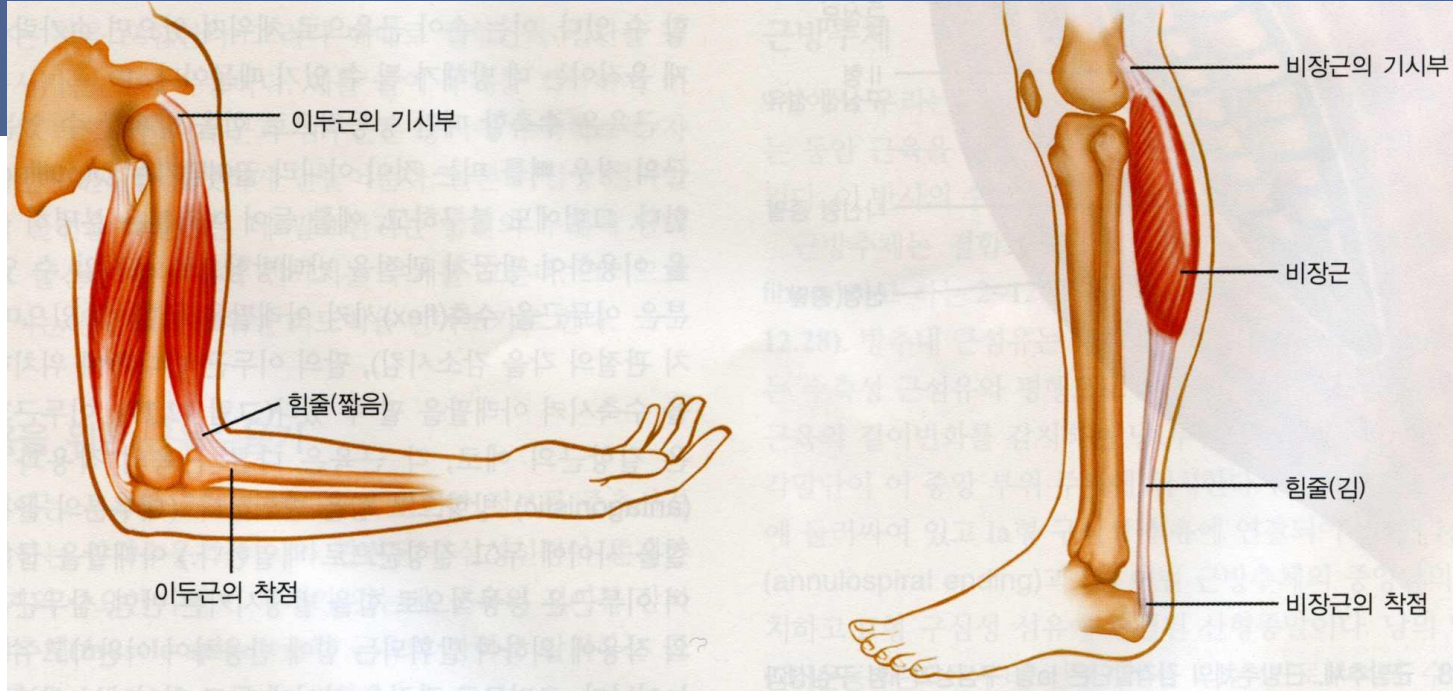
- 오랜 시간에 걸친 규칙적인 운동으로 근육의 근섬유 구성에 변화가 생김
- 저강도 운동의 지구력 강화훈련
 - 근섬유 내의 미토콘드리아의 수와 근섬유를 둘러싸는 혈관의 수가 증가함 (빠른 해당섬유 → 빠른 산화섬유)
 - 근섬유의 평균 직경이 감소함 → 세포 안으로의 산소 이동이 촉진됨
 ⇒ 피로 내성(지구력)의 증가, 수축력의 감소
- 고강도 운동의 근력 강화훈련
 - 미토콘드리아의 크기와 수가 감소하고, 해당과정 효소의 농도가 증가함 (빠른 산화섬유 → 빠른 해당섬유)
 - 근섬유의 평균 직경이 증가함
 - 피로 내성(지구력)의 감소, 수축력의 증가

12-5 골격근활동의 조절 (316)

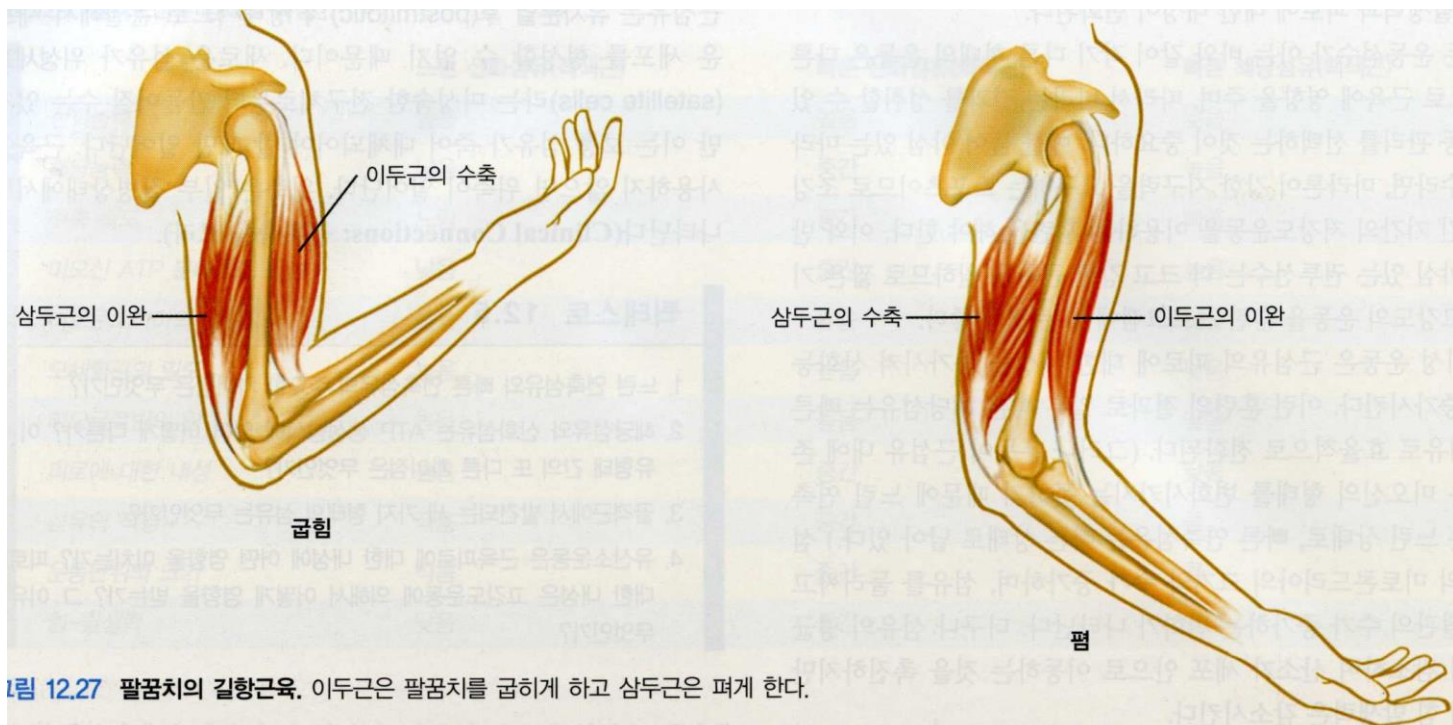
- 근육의 선택적인 활성화를 통하여 근육들이 유연하게 공동작용을 함
- 근육의 공동작용을 위한 2종류의 수용기가 존재함
 - 근방추체, 골지힘줄기관

1. 관절을 사이에 두고 있는 근육활동 (316)

- 근육이 수축할 때 한 뼈는 움직이지만 다른 뼈는 상대적으로 고정되어 있음 (12.26)
 - 움직이지 않는 뼈에 붙어 있는 근육의 부위 (기시부; origin)
 - 움직일 수 있는 뼈에 붙어 있는 근육의 부위 (착점; insertion)
- 관절을 사이에 두고 일어나는 대부분의 운동에서
 - 운동뉴런이 한 근육섬유집단은 활성화하고 동시에 대항근육섬유집단은 억제함 (12.27)



(12.26)

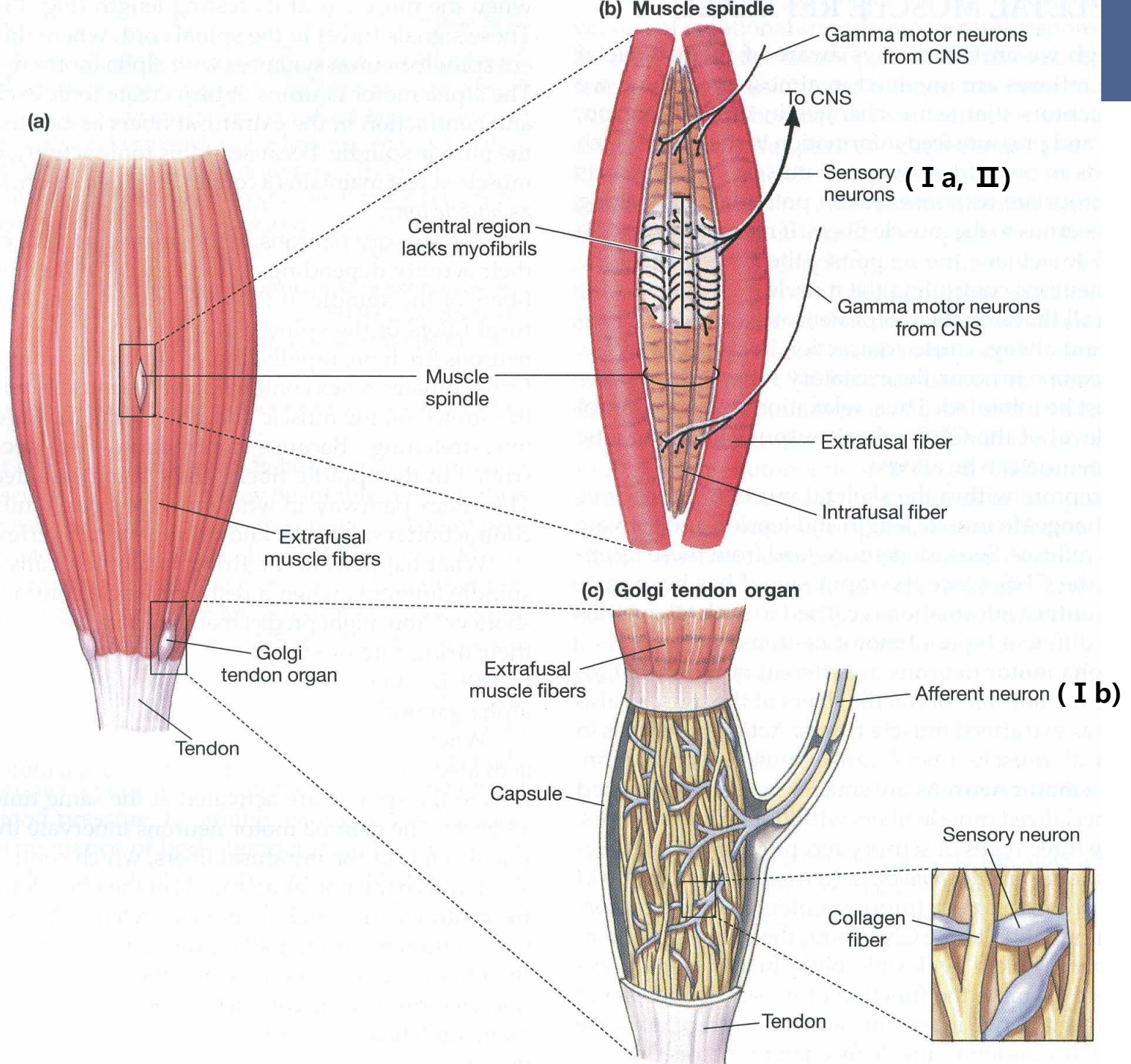


(12.27)

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

2. 공동작용을 위한 근육수용기 (316)

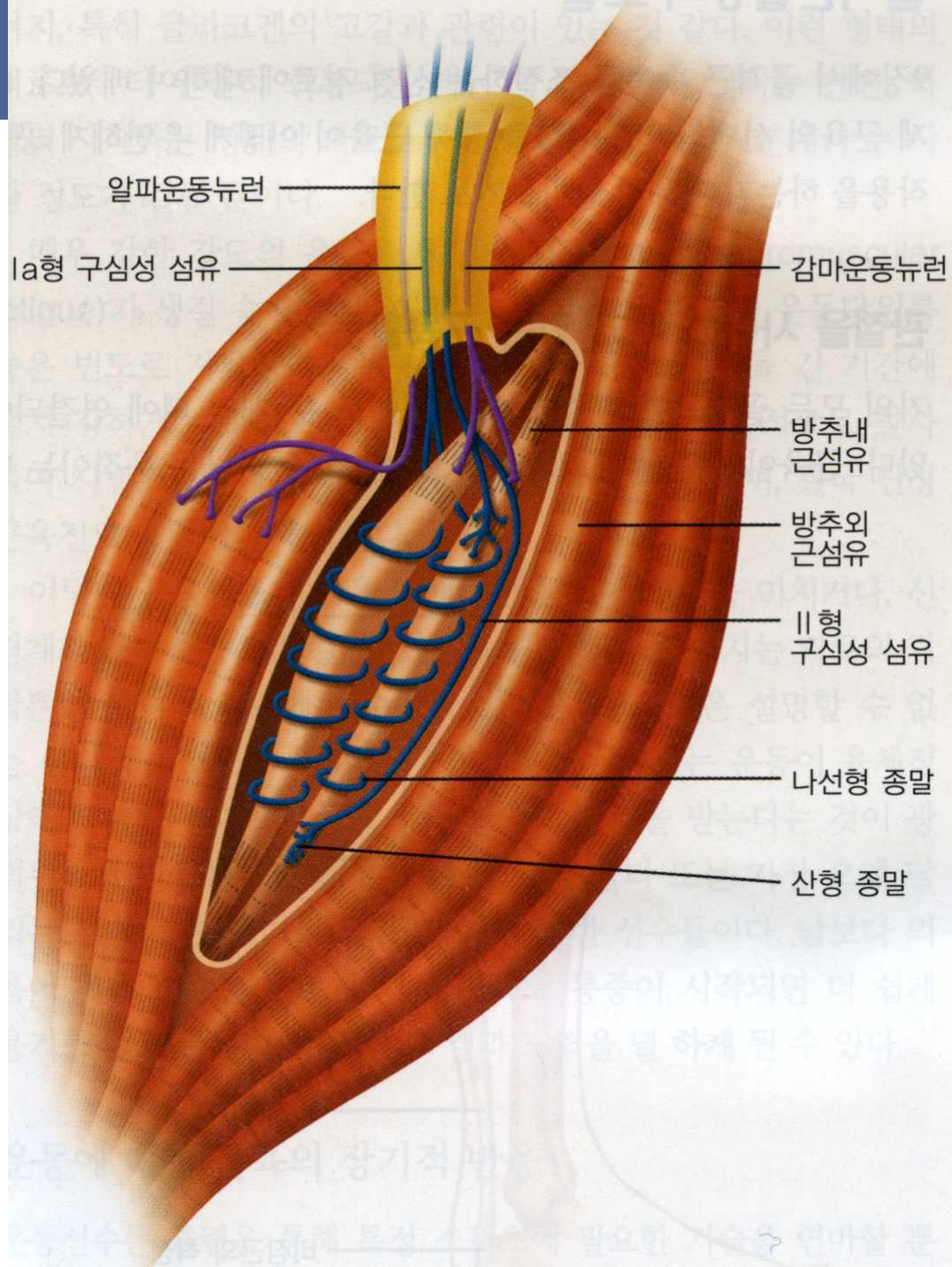
- 골격근 내에 근육의 운동을 감지하여 이 정보를 CNS에 전달하는 감각수용기가 존재함 (h)
 - 근방추체, 골지힘줄기관
- 근방추체
 - 근육의 길이를 감지함
 - 근육의 길이를 일정하게 유지하는 데 관여함
- 골지힘줄기관
 - 근육의 장력을 감지함
 - 근육의 과도한 수축을 방지하는 데 관여함

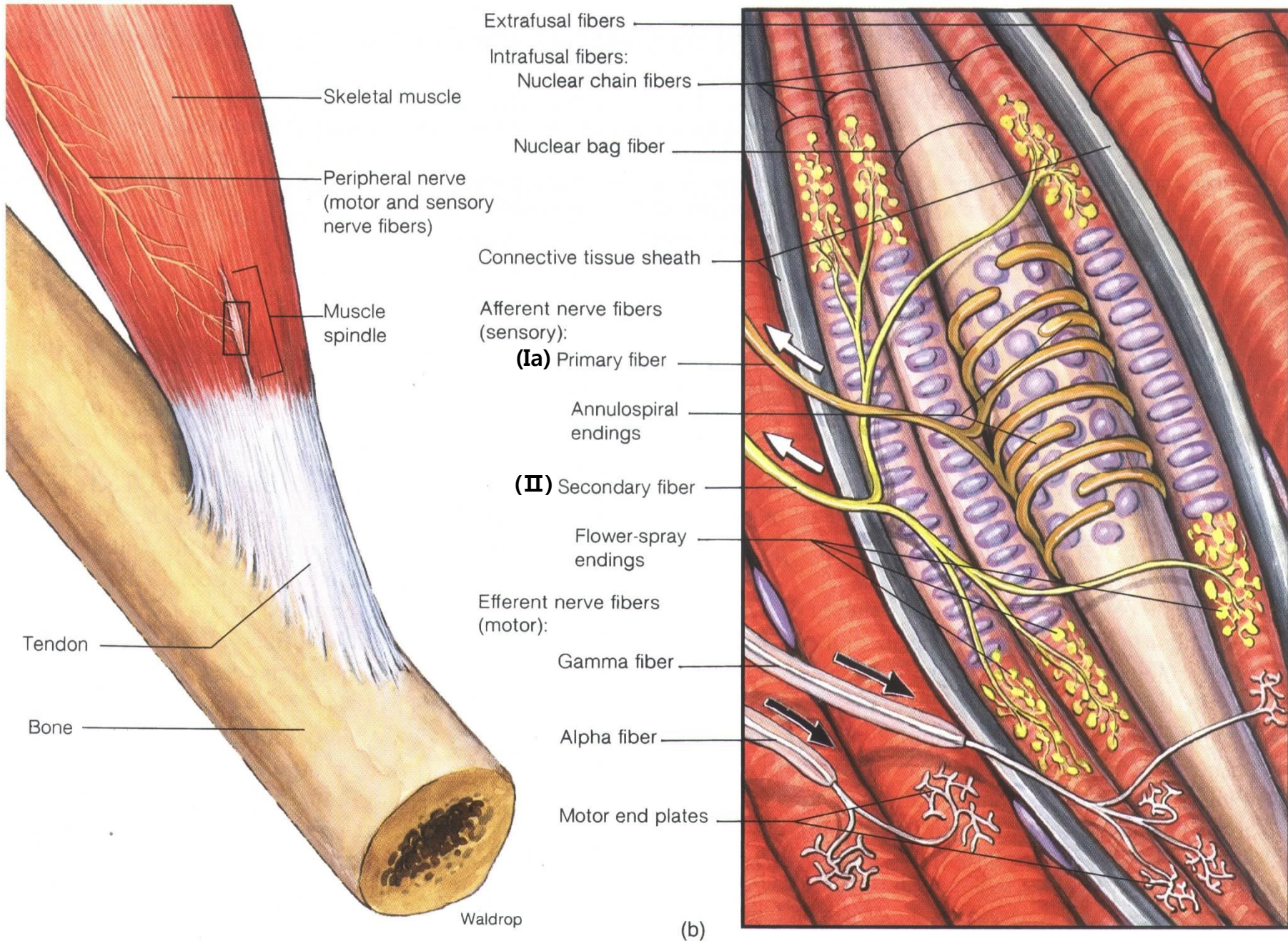


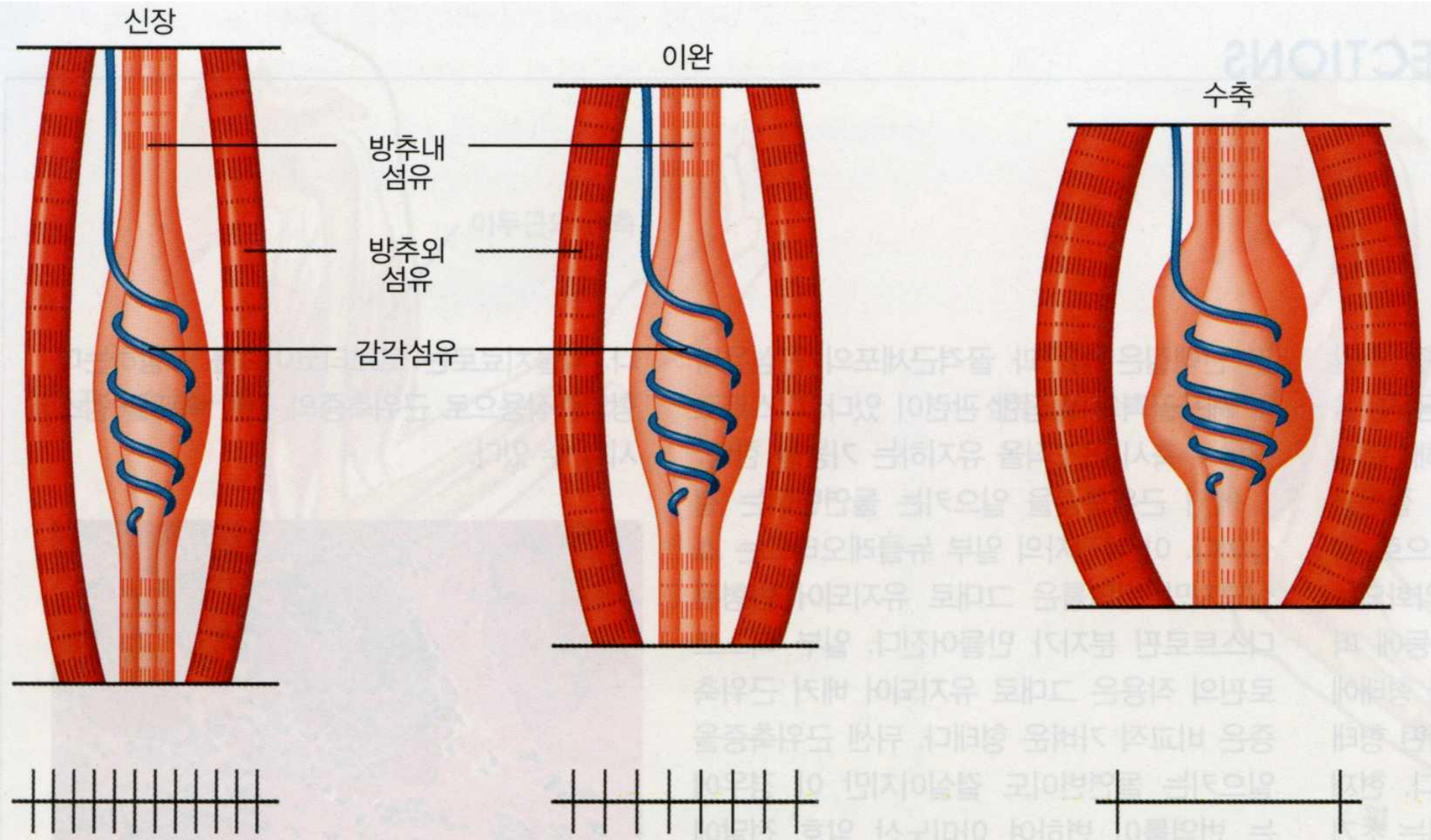
(h)

1) 근방추체(muscle spindle) (316)

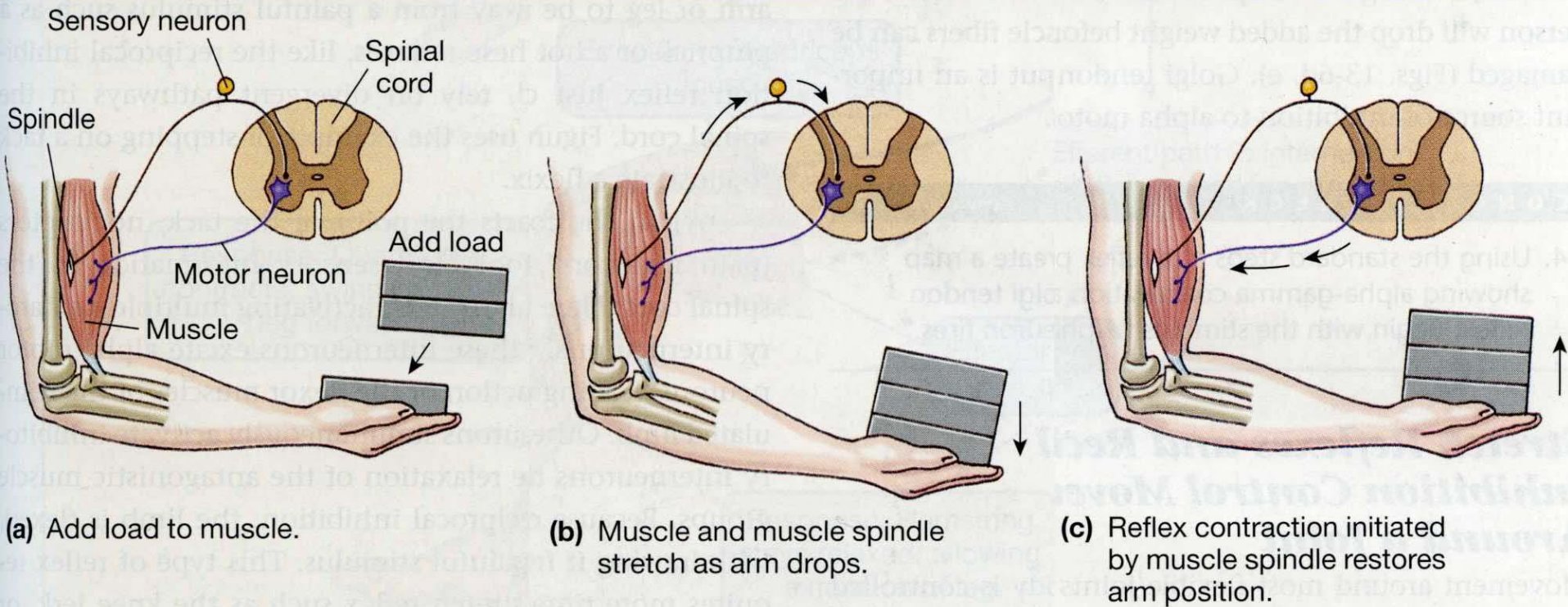
- 근방추체는 결합조직으로 둘러싸인 방추내근섬유로 구성됨 (12.28)
 - 근방추체 중앙에 근육의 길이 변화를 감지하는 낭 부위가 있음 (나선형 종말, 산형종말) (i1)
 - 낭의 양쪽 끝에는 감마운동뉴런의 지배를 받는 수축 요소가 있음
- 근방추체 반사
 - 근육이 신장될 때 방추내근섬유도 함께 늘어나 근방추체가 활성화됨 (12.29)
 - ⇒ 해당 근육을 수축시켜 신장된 근육을 원래의 길이로 복구시킴 (i2)
- 근육이 수축할 때는 근방추체의 AP의 빈도가 감소함





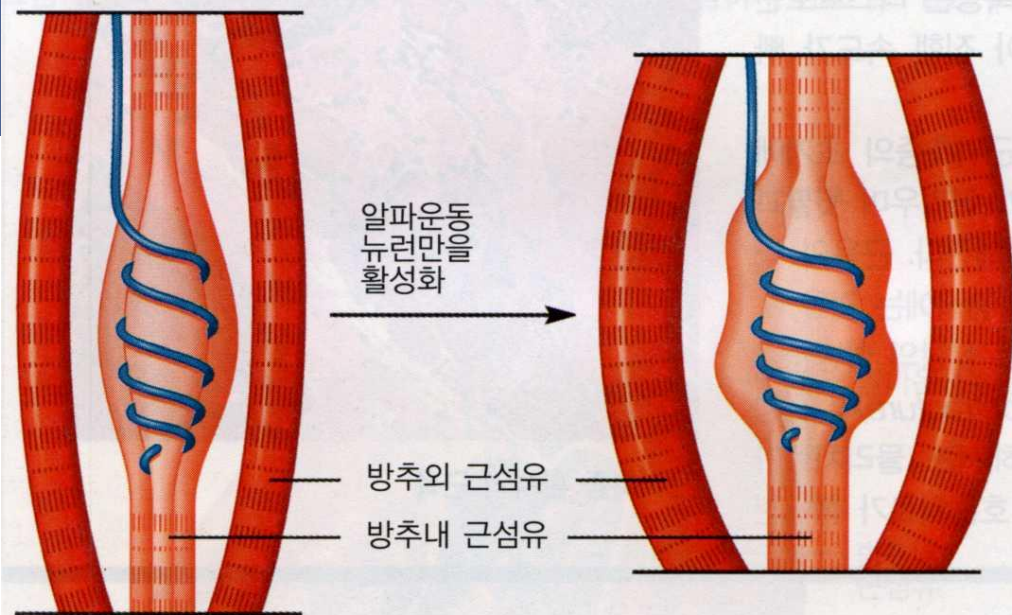


Muscle spindle reflex: the addition of a load stretches the muscle and the spindles, creating a reflex contraction.

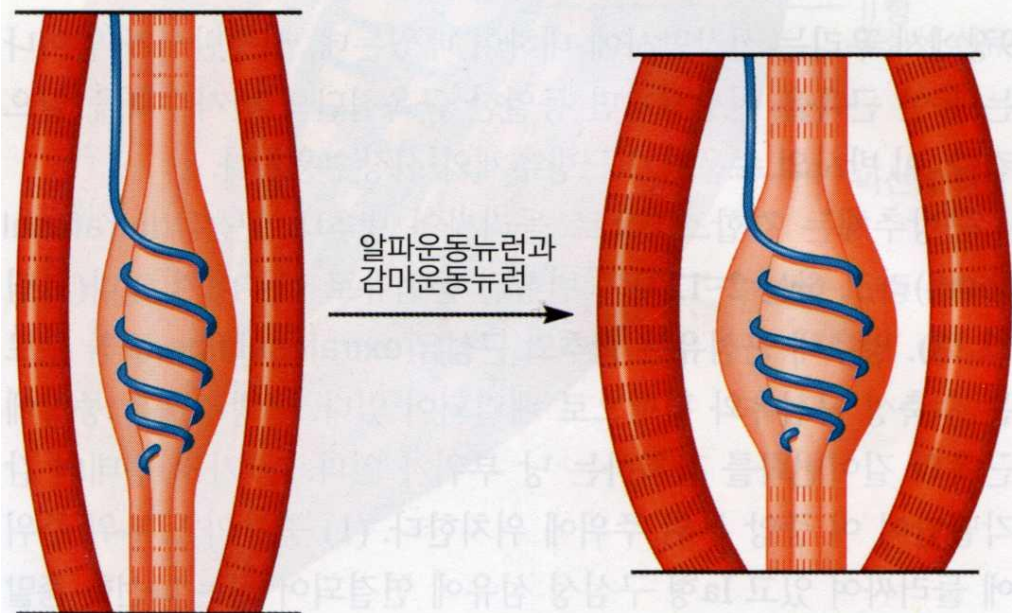


알파운동뉴런과 감마운동뉴런의 동시활성화 (318)

- 수의적 근육수축 시 α -운동뉴런과 γ -운동뉴런이 동시에 활성화됨
 - α -운동뉴런의 축삭은 두껍고 방추외근섬유를 통제함 (i1)
 - γ -운동뉴런의 축삭은 얇고 방추내근섬유를 통제함
- ⇒ 방추외근섬유가 먼저 수축한 후 방추내근섬유가 수축함 → 근수축 시 느슨해진 근방추체가 복구됨 → 근육의 길이변화를 지속적으로 탐지함 (12.30)



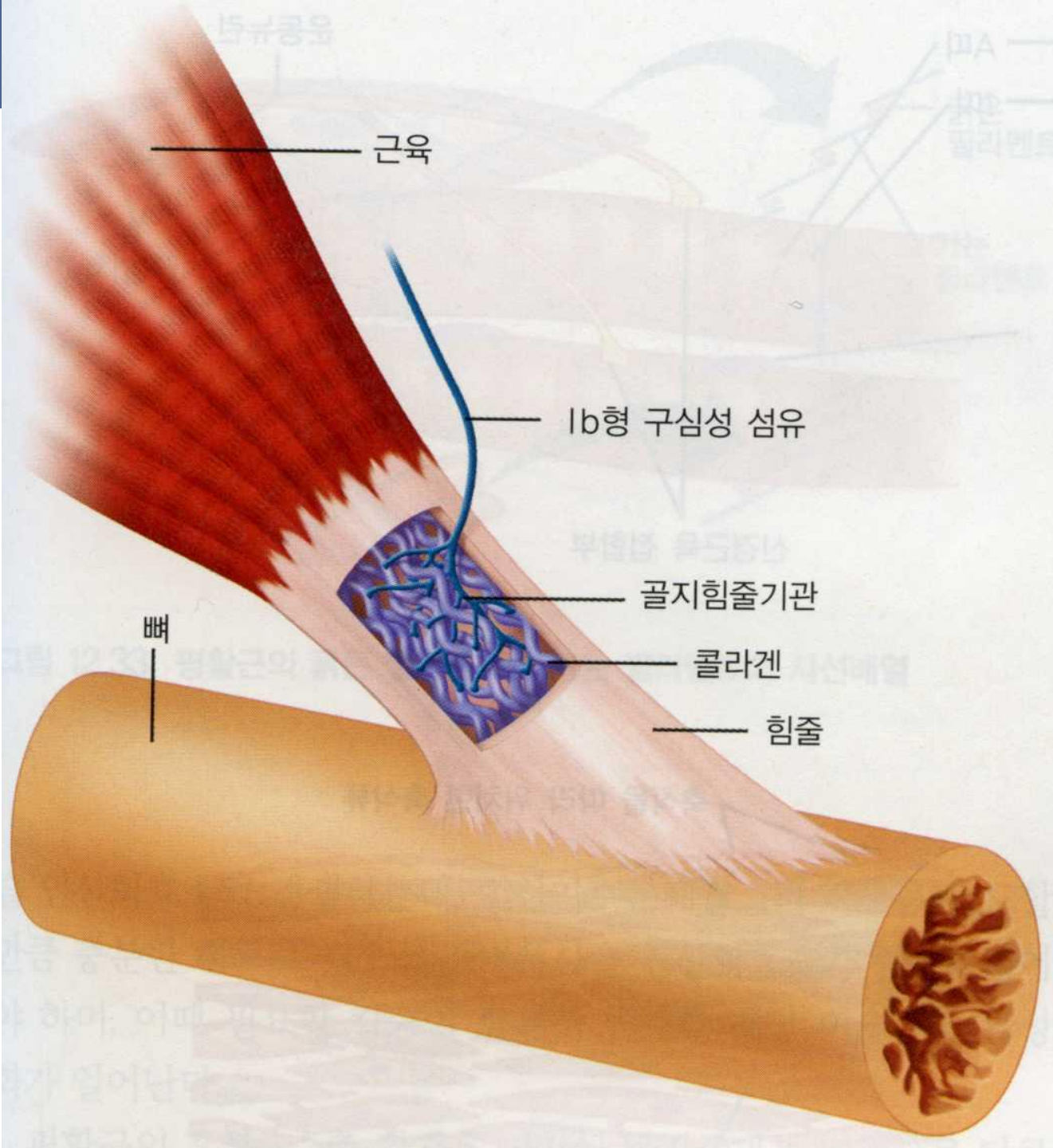
(a) 감마운동뉴런의 활동이 없을 때



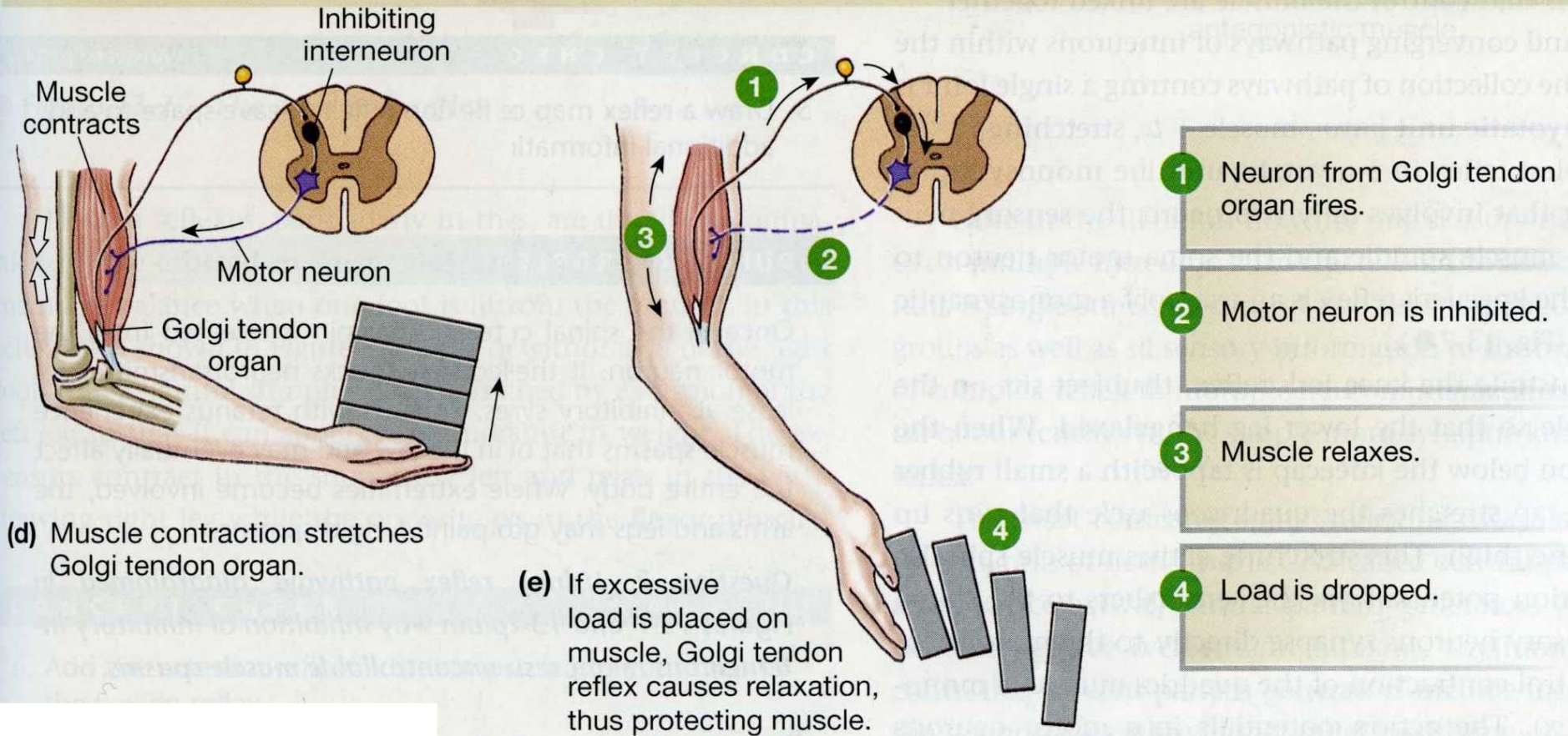
(b) 알파운동뉴런과 감마운동뉴런의 공동활성화

2) 골지힘줄기관(Golgi tendon organ) (319)

- 골지힘줄기관은 힘줄의 콜라겐섬유와 얽혀있는 결합조직의 막 주머니임 (12.31, j)
 - 근섬유와 직렬로 배열하여 근장력을 감지함
- 골지힘줄기관 반사
 - 근수축 시 힘줄이 늘어나 골지힘줄기관이 활성화함
→ 골지힘줄기관에 연관된 Ib 구심성 섬유의 AP 빈도가 증가함 → 해당 근육에 분포한 운동뉴런의 반사억제를 제공함 (j)
 - ⇒ 근육의 과도한 수축을 방지함

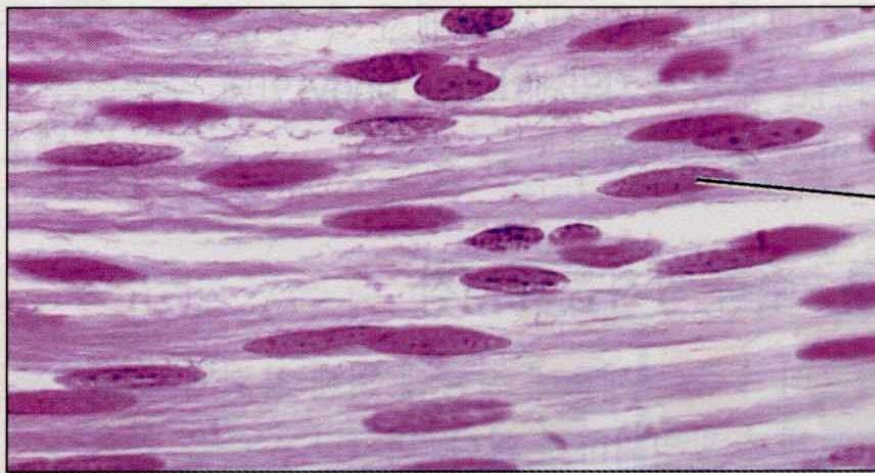


Golgi tendon reflex protects the muscle from excessively heavy loads by causing the muscle to relax and drop the load.

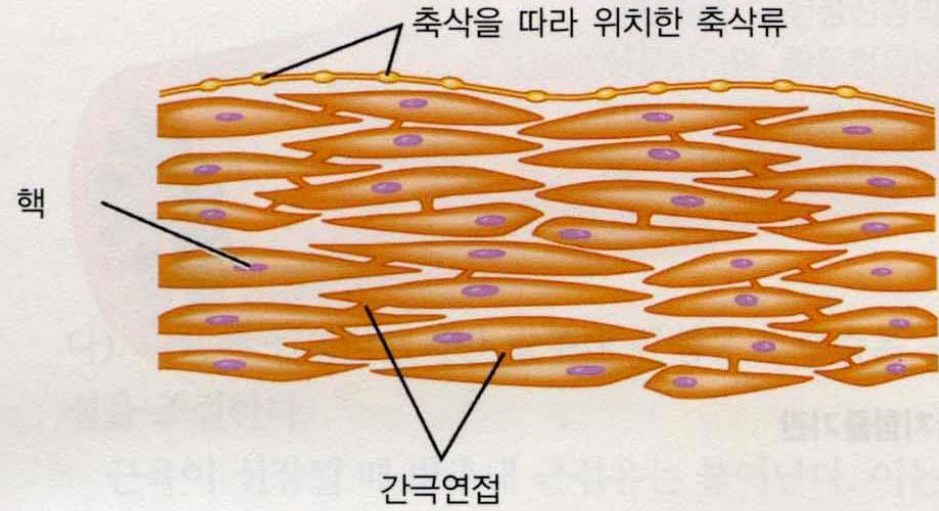


12-6 평활근과 심장근 (319)

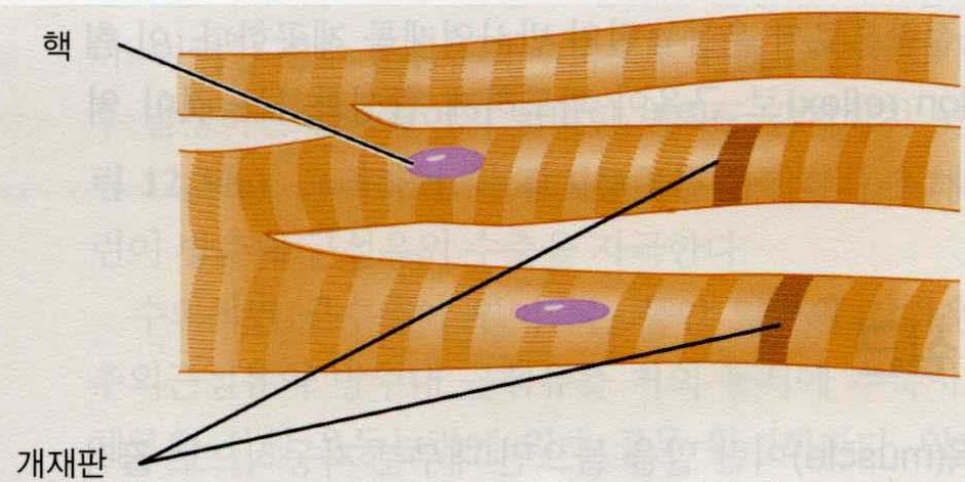
- 평활근
 - 골격근과 심근에서 나타나는 가로무늬가 없음 → 광학현미경에서 균일하게 밝게 보임 (12.32b)
 - 내장기관이나 혈관 등 수의적 조절이 되지 않는 부위에 존재함
- 심장근
 - 골격근과 비슷한 구조를 가짐
 - 가로무늬가 있음 (12.32c)



(b) 평활근

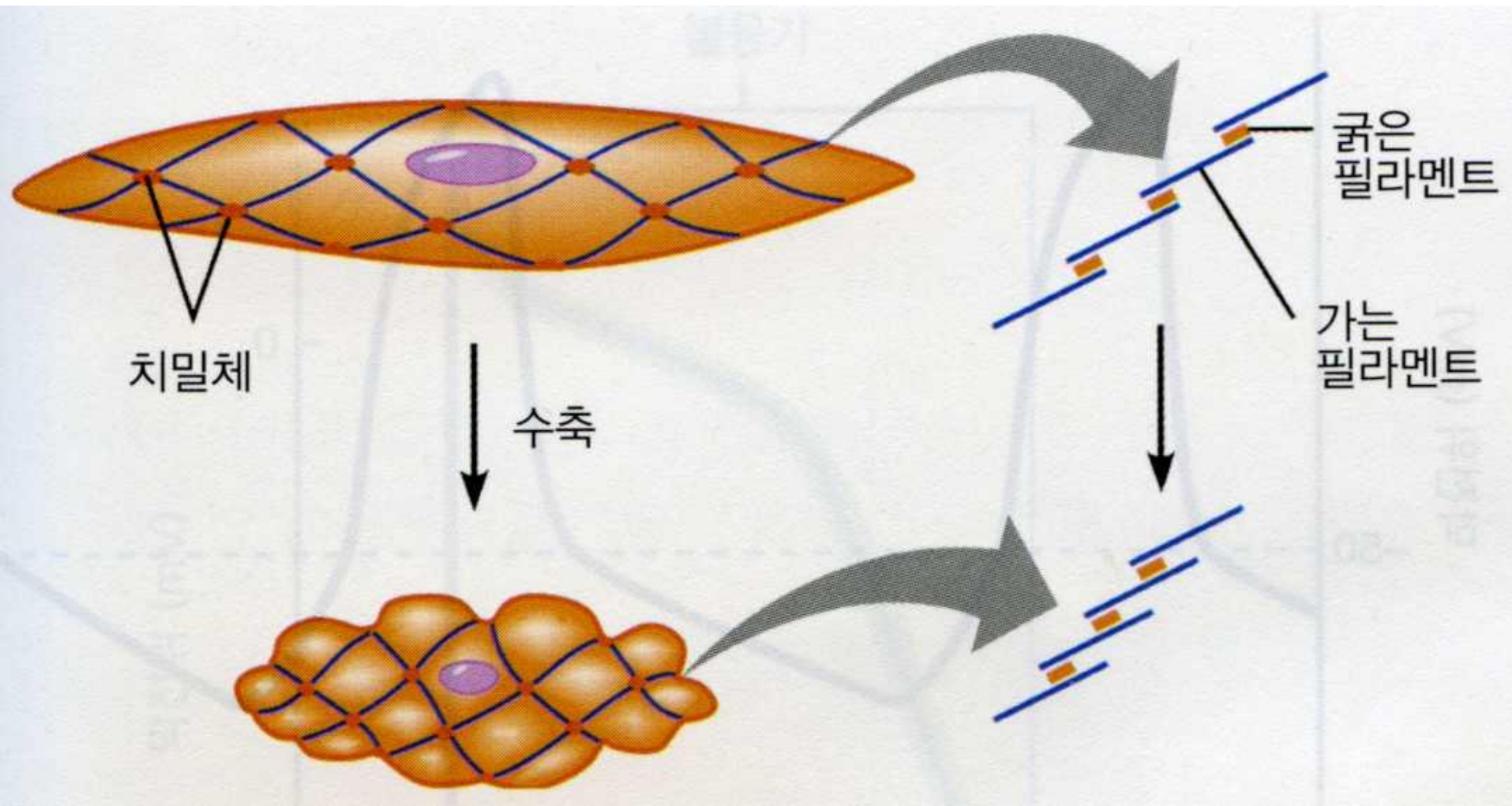


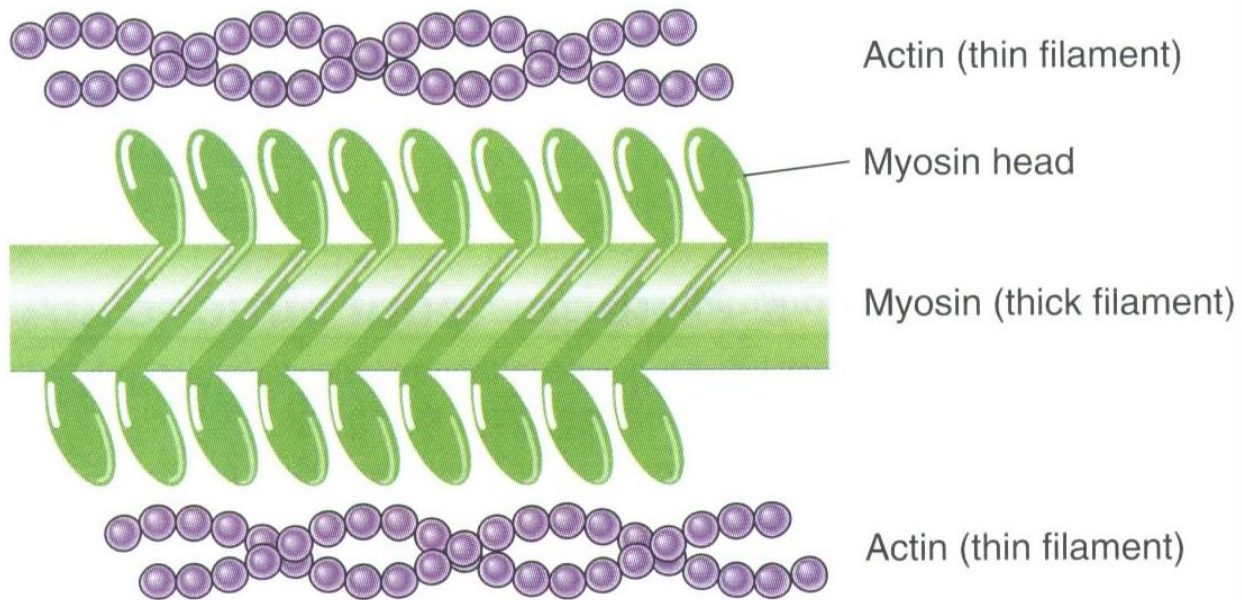
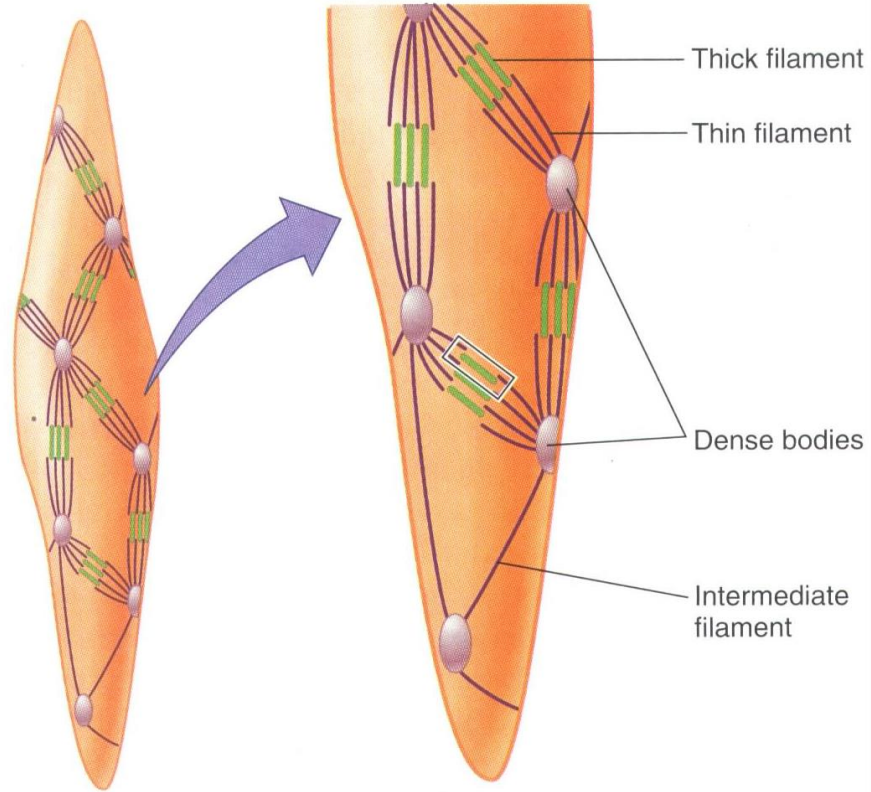
(c) 심근



1. 평활근(smooth muscle) (319)

- 근섬유에서 필라멘트들의 배열이 근절을 이루지 않음
 - 근섬유에 가로무늬가 없음
- 가는 필라멘트와 굵은 필라멘트가 여러 방향으로 사선으로 배열함 → 수축이 여러 방향으로 일어남 (12.33)
- 필라멘트가 치밀체(dense body)에 의하여 세포막에 결합됨 → 수축력을 세포 밖으로 전달함
- 미오신 분자들이 굵은 필라멘트에 수직 방향으로 배열함 (k1)

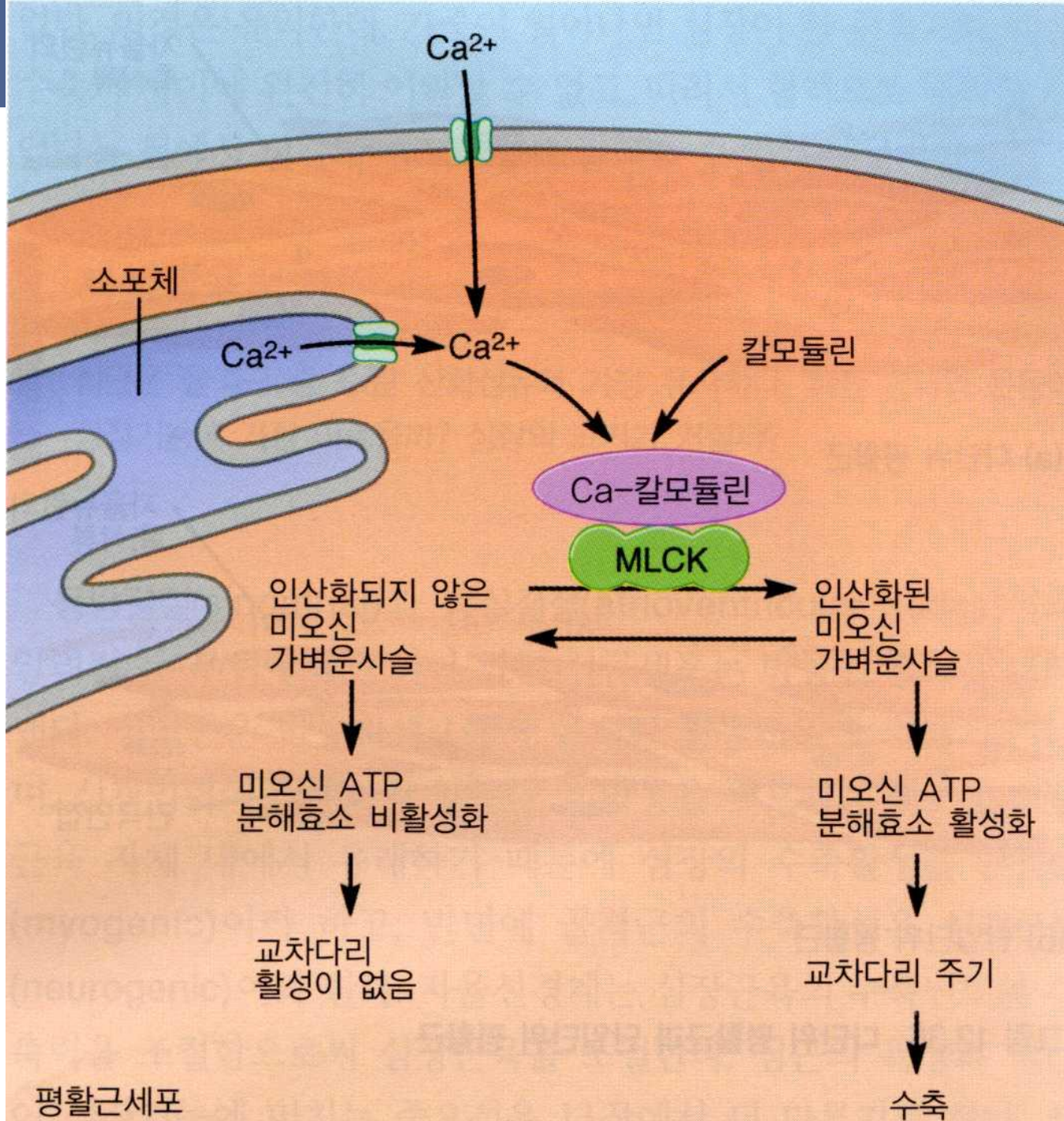




(k1)

1) 평활근의 흥분-수축 짝지음 기작 (321)

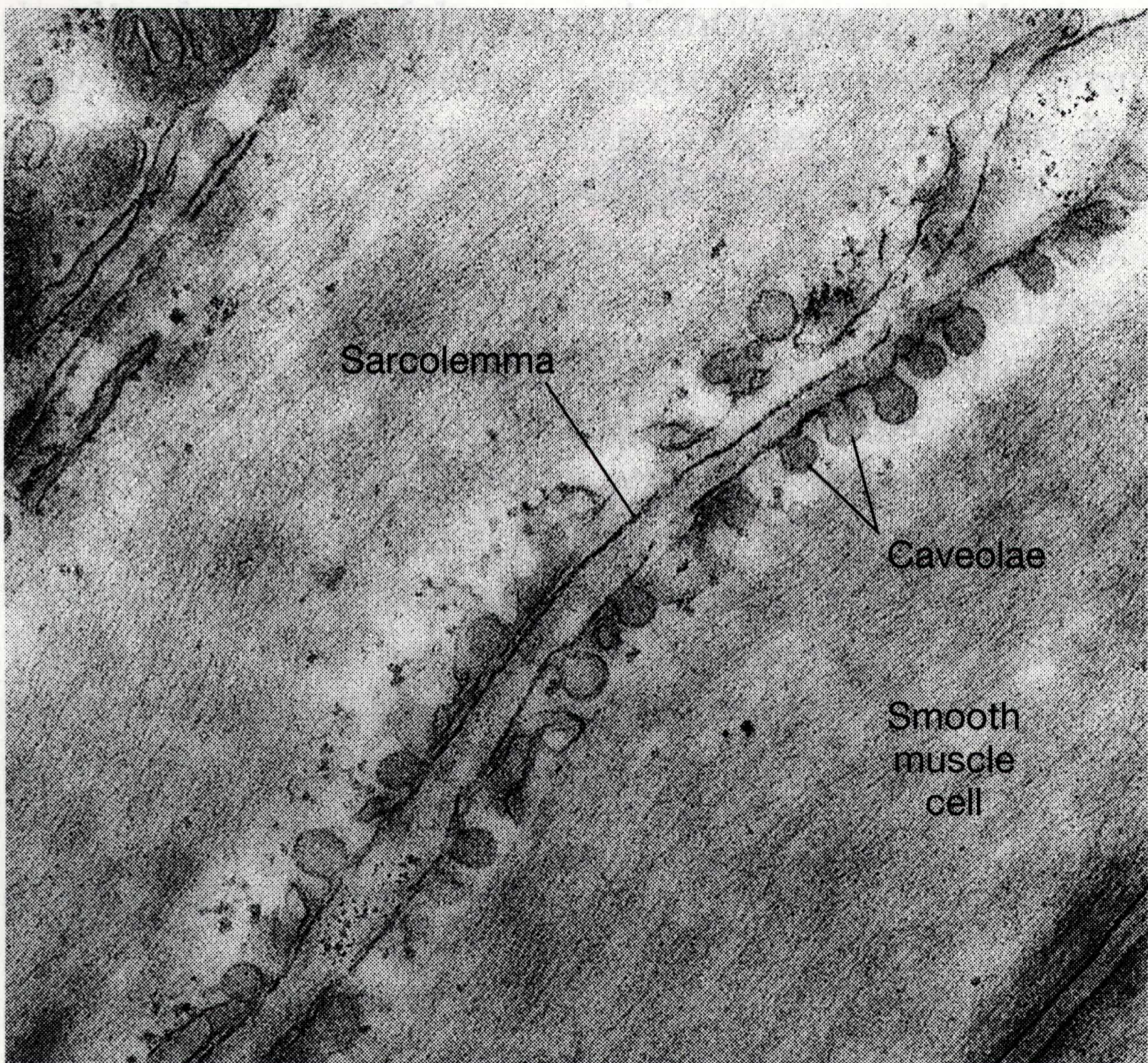
- ① 평활근섬유가 탈분극하면 전압의존성 칼슘 통로가 열려 칼슘이 세포 내로 유입함 (12.34, k2)
- ② 칼슘은 세포질의 칼모듈린과 결합하여 칼슘-칼모듈린 (CaM) 복합체를 형성함
- ③ CaM 복합체가 **미오신 가벼운 사슬** 인산화효소(MLCK)에 결합함 → MLCK가 활성화함
 - CaM 복합체가 칼데스몬에 결합하여 액틴의 미오신 결합부위를 노출시킴(칼데스몬이 액틴의 미오신 결합 부위를 막고 있는 경우)
- ④ MLCK가 미오신 가벼운 사슬을 인산화함 → 미오신 ATPase가 활성화함 (k3)
- ⑤ 교차다리가 활성화하여 교차다리 주기가 진행됨
- ⑥ 미오신 인산가수분해효소(지속적으로 활성을 띠)가 미오신 교차다리의 인산기를 제거함 → 교차다리가 불활성화됨
 - 미오신 인산가수분해효소는 MLCK와 경쟁함

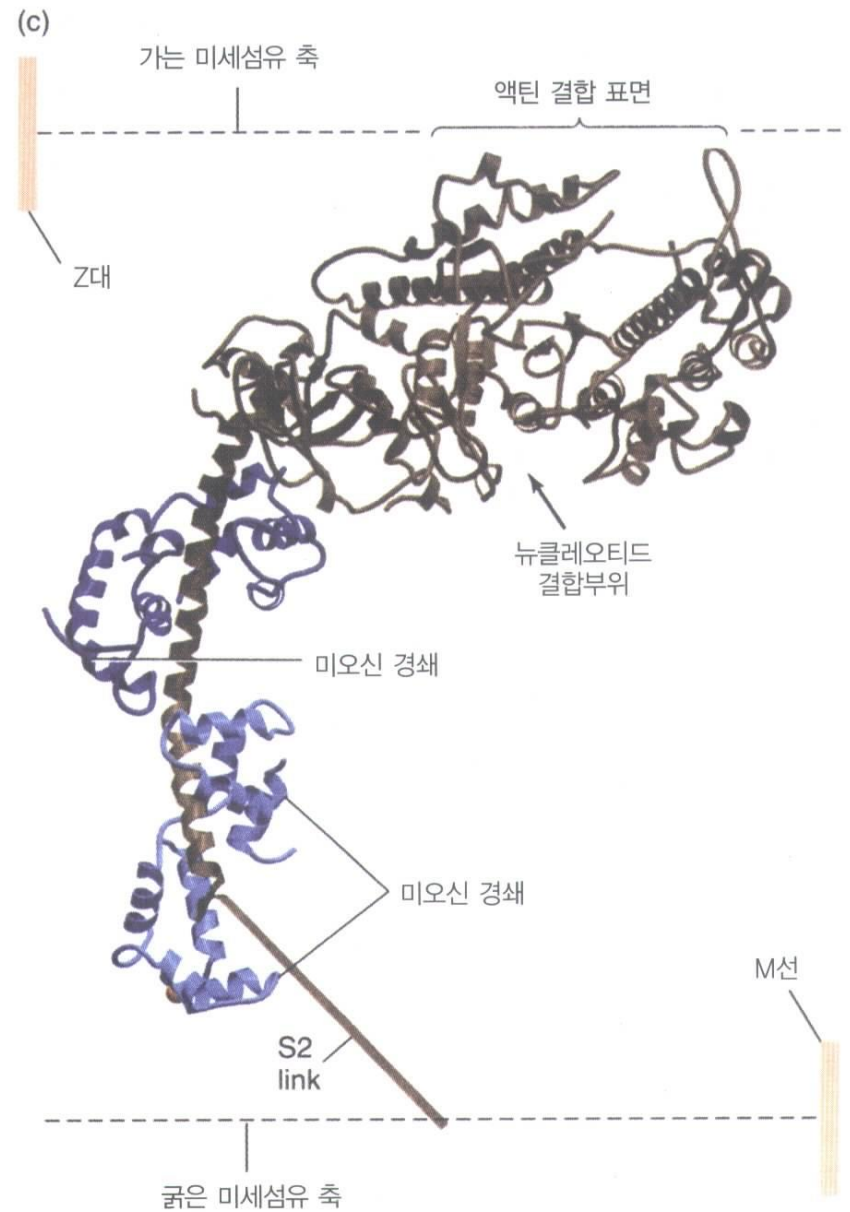
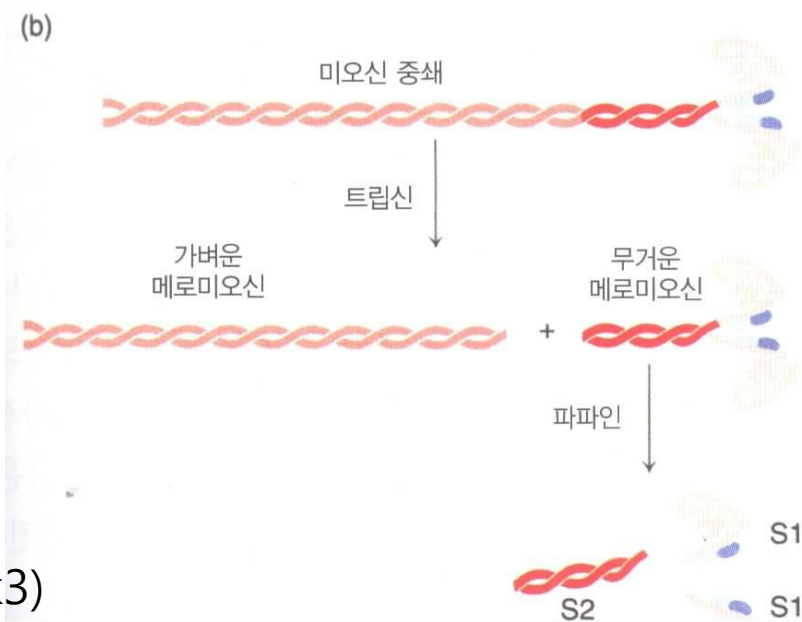
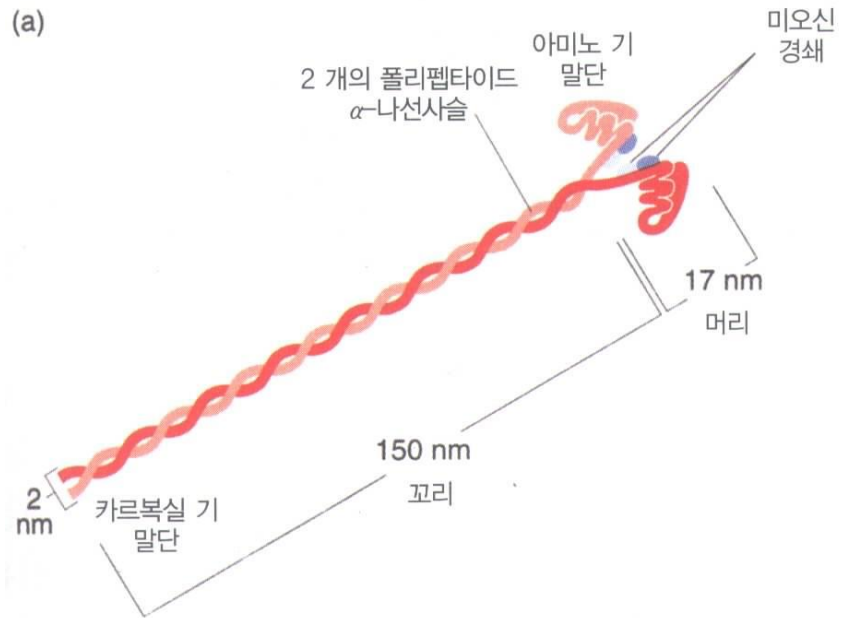


(12.34)

평활근세포

수축

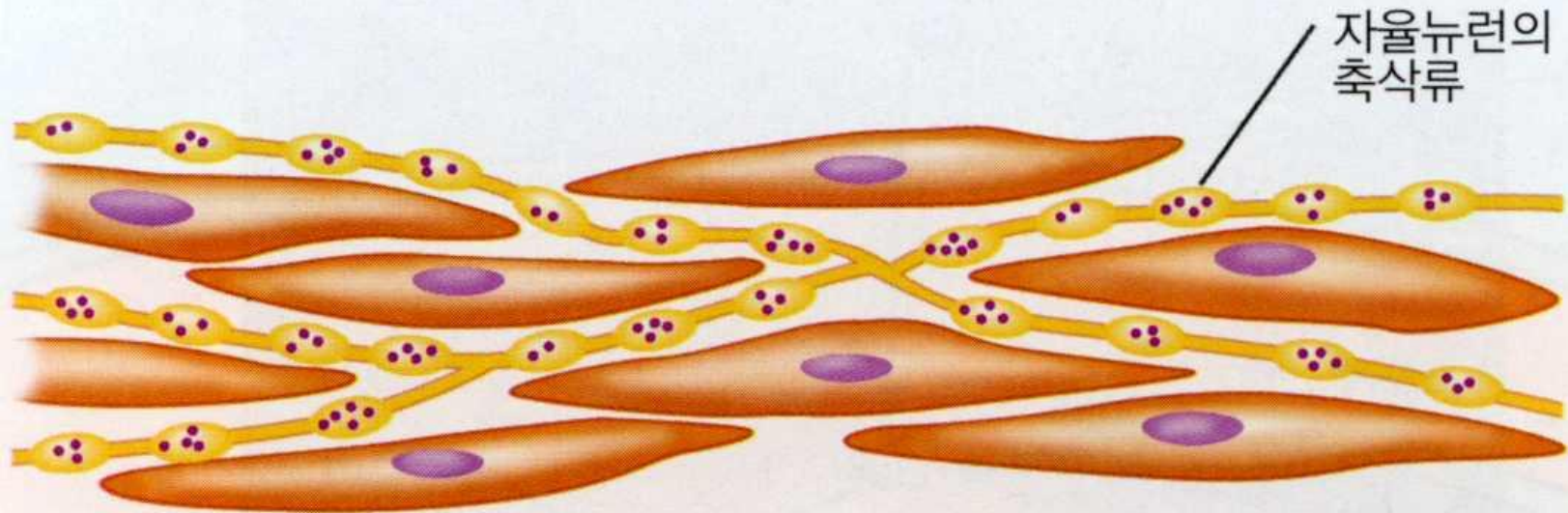




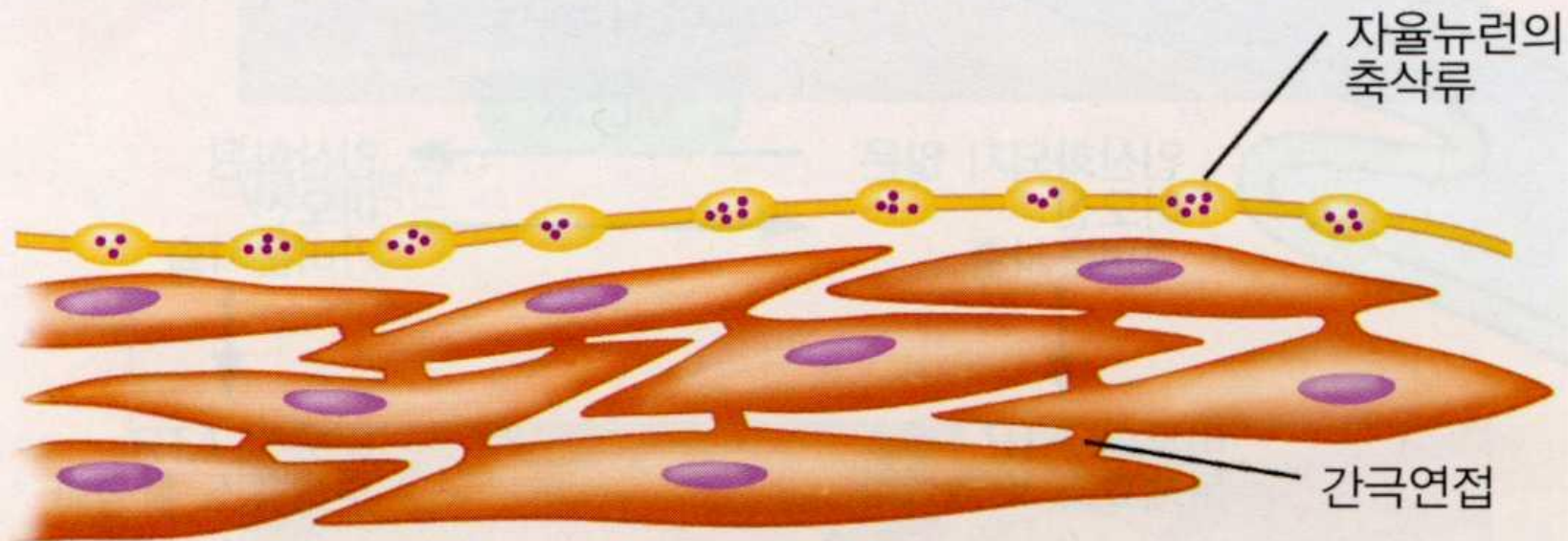
(k3)

2) 평활근수축의 신경조절 (321)

- 자율운동뉴런이 평활근 수축을 조절함
 - 자율운동뉴런의 축삭을 따라 일정한 간격으로 위치한 축삭염주에서 신경전달물질이 방출되어 세포 집단으로 확산함 (12.35)
- 평활근세포의 막전위는 신경입력에 반응하는 방식이 계단적임
- 일부 평활근세포는 외부 자극이 없이도 능동적으로 장력을 발휘함
- 일부 평활근세포는 기계적 신장에 반응하여 능동 장력을 발휘함



(a) 다단위 평활근



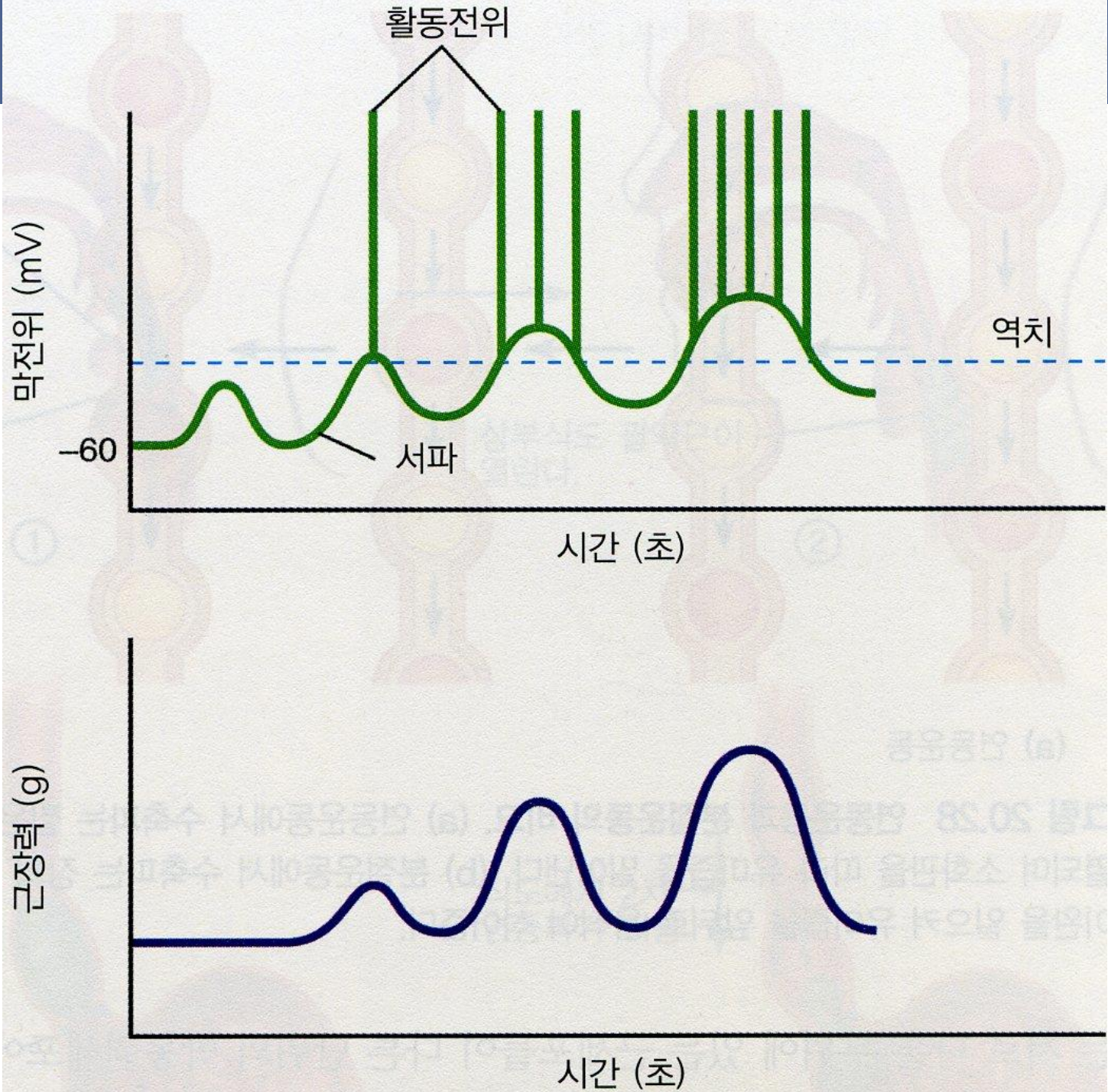
(b) 단일단위 평활근

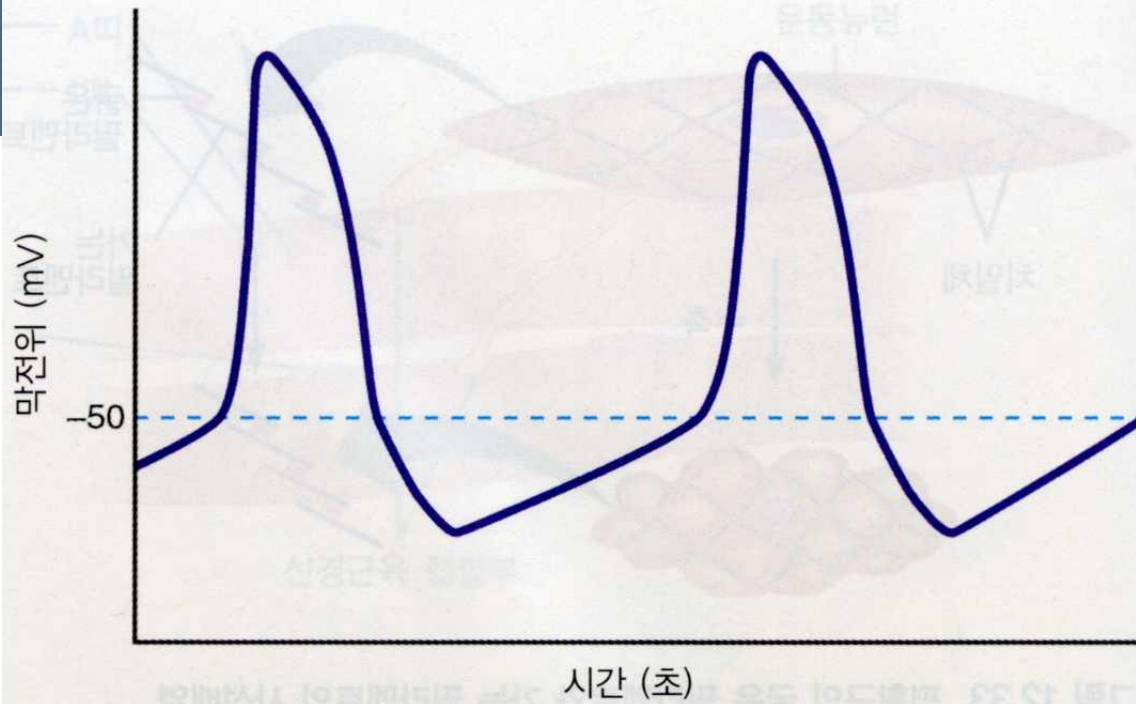
다단위 평활근과 단일단위 평활근 (322)

- 다단위 평활근(multi-unit smooth muscle)
 - 대부분의 근섬유들이 분리되어 있음 (12.35a)
 - 뉴런이 풍부하게 분포함
 - 큰 기도, 큰 동맥, 홍채
- 단일단위 평활근(single-unit smooth muscle)
 - 근섬유들이 틈새이음에 의하여 연결되어 있음 (12.35b)
 - 소수의 근섬유에서 비롯된 전기신호가 나머지 근섬유들에 전달됨 → 근섬유 집단이 동시에 수축함
 - 뉴런의 신경지배가 작음
 - 위장관, 자궁

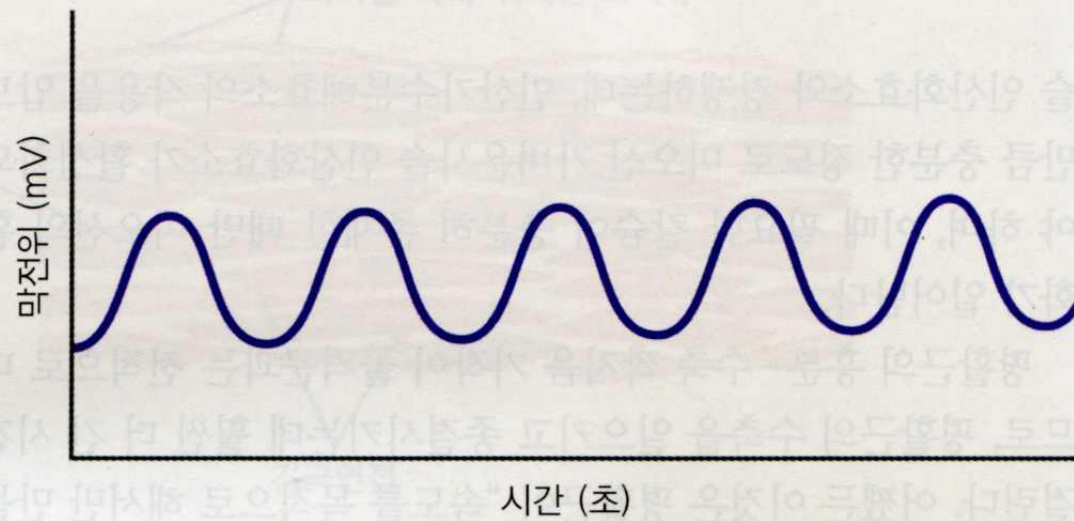
박동원 활성화 (323)

- 서파전위(slow wave potential)
 - 특정 평활근세포에서 생기는 규칙적인 자발적 탈분극(서파전위) (20.27)
 - 나트륨 투과성의 변동에 의하여 탈분극과 재분극을 반복함
 - 활동전위가 동반될 수 있음
- 박동원전위(pacemaker potential; 심박조율기전위)
 - 심장근의 박동원세포에서 생기는 규칙적인 자발적 탈분극
 - 나트륨 투과성의 증가, 칼슘 투과성의 증가, 칼륨 투과성의 감소에 의하여 일어나는 탈분극 (12.36)
 - 항상 활동전위를 동반함





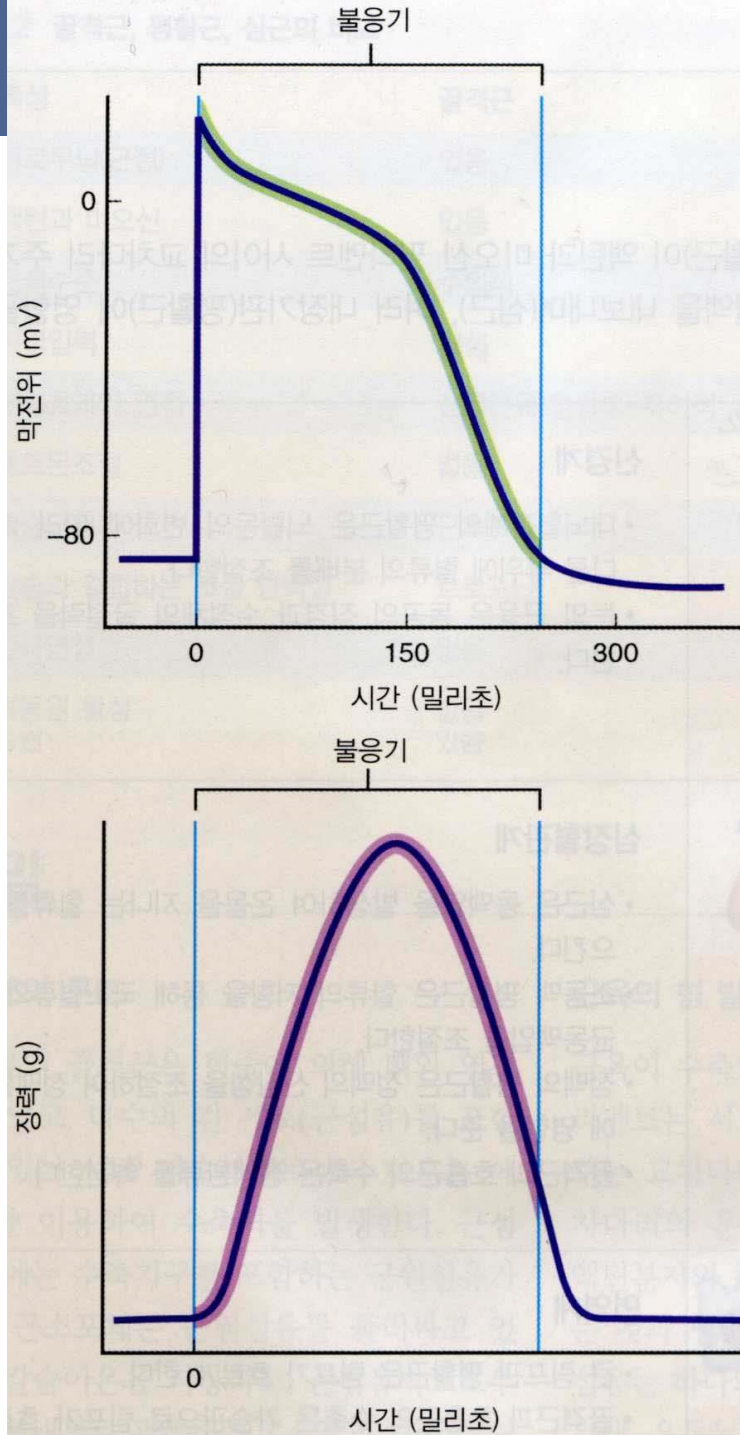
(a) 박동원 전위



(b) 서파 전위

2. 심장근(cardiac muscle) (323)

- 근절 구조가 골격근과 동일함
- 트로포닌-트로포미오신 계에 의하여 수축이 조절됨
- 근섬유들이 틈새이음에 의하여 광범위하게 연결되어 있음
 - AP가 시작되면 근육 전체로 퍼짐
- 심근의 활동전위 기간이 골격근보다 매우 길(수백밀리초)
 - 심근세포가 수축하고 이완하는 동안 AP가 지속됨 → 수축이 가중되지 않음 (12.37)
 - ⇒ 심장의 효율적인 펌프작용을 가능하게 함



(12.37)