

Φωτογραφία από ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης μιας σκελετικής μυϊκής ίνας. Τα κύτταρα των σκελετικών μυών, ή μυϊκές ίνες, είναι επιμήκη κυλινδρικά κύτταρα τα οποία φέρουν γραμμώσεις (ραβδώσεις). Κάθε μυϊκή ίνα περιέχει μυοϊνίδια, τα οποία είναι συσταλτές δομές κυλινδρικού σχήματος που εκτείνονται σε όλο το μήκος της και τα οποία εμφανίζουν εναλλασσόμενες φωτεινές και σκοτεινές ζώνες που ευθύνονται για τις χαρακτηριστικές γραμμώσεις της μυϊκής ίνας.

8

Φυσιολογία των μυών

ΤΟ ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΜΕ ΜΙΑ ΜΑΤΙΑ

- 8.1 Δομή των σκελετικών μυών
- 8.2 Μοριακή βάση της συστολής των σκελετικών μυών
- 8.3 Μηχανική των σκελετικών μυών
- 8.4 Μεταβολισμός των σκελετικών μυών και τύποι μυϊκών ινών
- 8.5 Έλεγχος της κινητικής δραστηριότητας
- 8.6 Λείοι μύες και καρδιακός μυς

Τα κύρια σημεία της ομοιόστασης



Οι **μύες** (muscles) είναι οι ειδικοί επί των συσπάσεων στο σώμα. Οι **σκελετικοί μύες** (skeletal muscles) προσφύονται στα οστά του σκελετού. Η σύσπαση (συστολή) των σκελετικών μυών κινεί τα οστά στα οποία αυτοί προσφύονται, επιτρέποντας στο σώμα να εκτελεί μεγάλη ποικιλία κινήσεων. Στους σκελετικούς μυς που υποστηρίζουν την ομοιόσταση περιλαμβάνονται οι μύες που είναι σημαντικοί για την ανεύρεση, τη μάσηση και την κατάποση της τροφής, καθώς και εκείνοι που είναι σημαντικοί για την αναπνοή. Επίσης, οι μυϊκές συσπάσεις παράγουν θερμότητα και διαδραματίζουν σημαντικό ρόλο στη ρύθμιση της θερμοκρασίας του σώματος. Επιπλέον, ο οργανισμός χρησιμοποιεί τους σκελετικούς μυς προκειμένου να απομακρυνθεί από παράγοντες κινδύνου. Οι συσπάσεις των σκελετικών μυών είναι επίσης απαραίτητες για την πραγματοποίηση δραστηριοτήτων που δε σχετίζονται με την ομοιόσταση, όπως είναι ο χορός ή ο χειρισμός ενός υπολογιστή. Οι **λείοι μύες** (smooth muscles) εντοπίζονται στα τοιχώματα των κοίλων οργάνων. Η ελεγχόμενη σύσπαση των λείων μυών ρυθμίζει την κυκλοφορία του αίματος στα αιμοφόρα αγγεία, την προώθηση της τροφής στον γαστρεντερικό σωλήνα, την κίνηση του αέρα στους αεραγωγούς και την εξώθηση των ούρων στο εξωτερικό περιβάλλον. Ο **καρδιακός μυς** (cardiac muscle) εντοπίζεται μόνο στα τοιχώματα της καρδιάς, της οποίας η συστολή ρυθμίζει την κυκλοφορία του αίματος στο σώμα.

8.1 | Δομή των σκελετικών μυών

Μέσω της κίνησης εξειδικευμένων ενδοκυτταρικών συστατικών τους, τα μυϊκά κύτταρα είναι ικανά να αναπτύσσουν δυνάμεις συστολής και να μειώνουν το μήκος τους. Χάρη στην ικανότητά τους να συστέλλονται (να συσπώνται), οι ομάδες μυϊκών κυττάρων που λειτουργούν συντονισμένα μέσα σε κάθε μυ προκαλούν κίνηση και παράγουν έργο. Η ελεγχόμενη συστολή των μυών επιτρέπει (1) την εκούσια κίνηση του σώματος ή τμημάτων του σώματος (όπως κατά τη βάρδια ή την κίνηση των χεριών), (2) τον χειρισμό των αντικειμένων του εξωτερικού περιβάλλοντος (όπως κατά την οδήγηση ενός αυτοκινήτου ή τη μετακίνηση ενός επίπλου), (3) την προώθηση του περιεχομένου των κοίλων οργάνων (όπως κατά την κυκλοφορία του αίματος ή την κίνηση της τροφής στον γαστρεντερικό σωλήνα) και (4) την κένωση του περιεχομένου συγκεκριμένων οργάνων στο εξωτερικό περιβάλλον (όπως κατά την ούρηση και τον τοκετό).

Οι μύες αποτελούν τη μεγαλύτερη ομάδα ιστών στο σώμα και αντιπροσωπεύουν περίπου το μισό του σωματικού βάρους. Οι σκελετικοί μύες αποτελούν το 40% περίπου του σωματικού βάρους στους άνδρες και το 32% στις γυναίκες, με τους λείους μυς και τον καρδιακό μυ να αποτελούν το υπόλοιπο 10%. Αν και οι τρεις τύποι του μυϊκού ιστού είναι δομικά και λειτουργικά διαφορετικοί, μπορούν να ομαδοποιηθούν με δύο τρόπους σύμφωνα με τα κοινά χαρακτηριστικά τους (► Εικόνα 8-1). Οι μύες λοιπόν διακρίνονται σε *γραμμωτούς* (σκελετικοί μύες και καρδιακός μυς) και *μη γραμμωτούς* (λείοι μύες), ανάλογα με το αν κατά την εξέτάσή τους στο οπτικό μικροσκόπιο εμφανίζουν εναλλασσόμενες φωτεινές και σκοτεινές ζώνες ή γραμμώσεις (ραβδώσεις). Οι μύες μπορεί επίσης να ταξινομηθούν σε *εκούσιους* (σκελετικοί μύες) ή *ακούσιους* (καρδιακός μυς και λείοι μύες), ανάλογα με το κατά πόσο νευρώνονται από το σωματικό νευρικό σύστημα, οπότε υπόκεινται σε εκούσιο έλεγχο (ελέγχονται από τη θέλησή μας), ή νευρώνονται από το αυτόνομο νευρικό σύστημα, οπότε δεν υπόκεινται σε εκούσιο έλεγχο (βλ. Ενότητα 7.1). Οι σκελετικοί μύες ανήκουν στους εκούσιους μυς λόγω

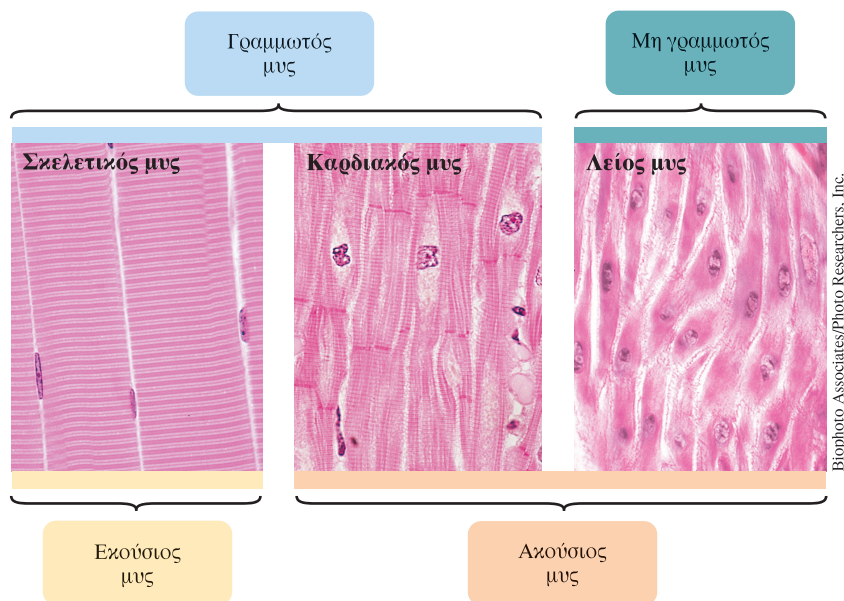
του ότι είναι δυνατός ο εκούσιος έλεγχός τους, αν και μεγάλο μέρος της δραστηριότητάς τους υπόκειται επίσης σε ασυνείδητο, ακούσιο έλεγχο όπως οι δραστηριότητες που σχετίζονται με τη στάση και την ισορροπία του σώματος και με τις στερεοτυπικές κινήσεις όπως η βάρδια.

Το μεγαλύτερο μέρος αυτού του κεφαλαίου είναι αφιερωμένο στη λεπτομερή εξέταση του πιο κοινού και περισσότερο κατανοητού, ως προς τη δομή και τη λειτουργία του, τύπου μυών: των σκελετικών μυών. Αρχικά θα εξετάσουμε τη δομή των σκελετικών μυών και στη συνέχεια τη λειτουργία τους σε μοριακό και κυτταρικό επίπεδο και τελικά στο σύνολο του μυός. Στο τέλος του κεφαλαίου θα εξετάσουμε τις μοναδικές ιδιότητες των λείων μυών και του καρδιακού μυός σε σύγκριση με τους σκελετικούς μυς. Οι λείοι μύες συναντώνται σε διάφορα σημεία του σώματος ως συστατικό των κοίλων οργάνων, ενώ ο καρδιακός μυς εντοπίζεται μόνο στην καρδιά.

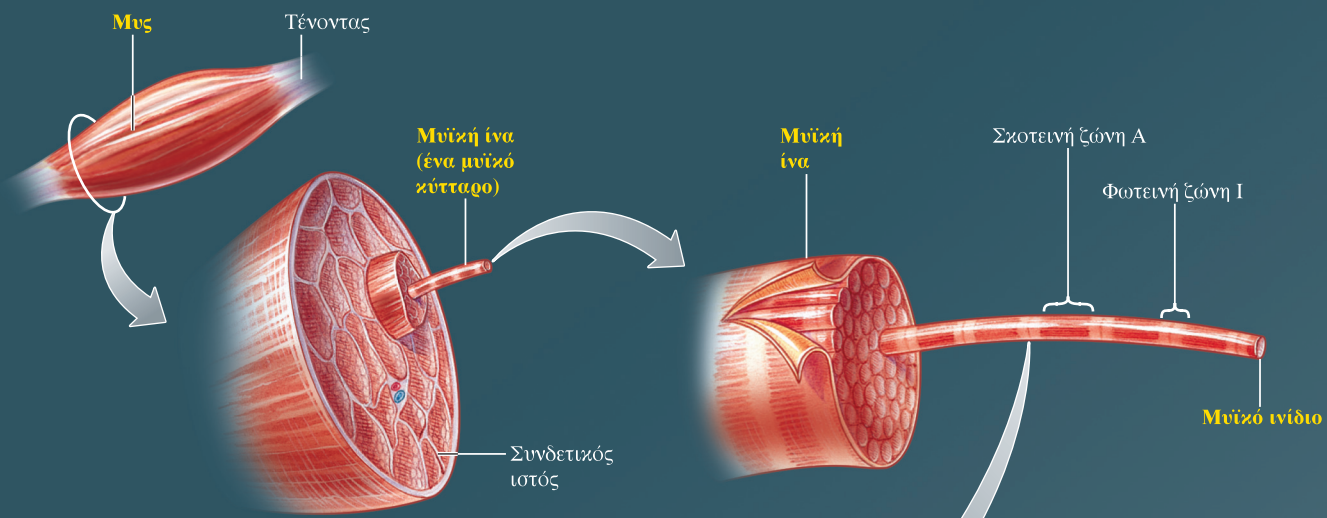
Οι σκελετικές μυϊκές ίνες εμφανίζουν γραμμώσεις λόγω της αυστηρής οργάνωσης της εσωτερικής τους δομής.

Κάθε μεμονωμένο κύτταρο σκελετικού μυός ονομάζεται **μυϊκή ίνα** (muscle fiber). Οι μυϊκές ίνες είναι σχετικά μεγάλα επιμήκη κύτταρα, κυλινδρικού σχήματος, με διάμετρο που ποικίλλει από 10 έως 100 μικρόμετρα (μm) και μήκος που μπορεί να φτάνει τα 750.000 μm, δηλαδή τα 0,75 m (1 μm είναι ένα εκατομμυριοστό του μέτρου). Κάθε σκελετικός μυς αποτελείται από ποικίλο αριθμό μυϊκών ινών που διατάσσονται η μία παράλληλα στην άλλη, σχηματίζοντας μια δέσμη η οποία περιβάλλεται από συνδετικό ιστό (► Εικόνα 8-2α). Οι μυϊκές ίνες συνήθως εκτείνονται σε όλο το μήκος του μυός. Κατά τη διάρκεια της εμβρυϊκής ανάπτυξης, οι σκελετικές μυϊκές ίνες σχηματίζονται από τη συγχώνευση πολύ μικρότερων κυττάρων που ονομάζονται **μυοβλάστες** (myoblasts – *myo* σημαίνει «μυς» και το συνθετικό *blast* αναφέρεται σε ένα αρχέγονο κύτταρο που διαφοροποιείται σε πιο εξειδικευμένα κύτταρα). Γι' αυτό, ένα βασικό χαρακτηριστικό κάθε μυϊκής ίνας είναι ότι διαθέτει πολλούς πυρήνες. Ένα άλλο χαρακτηριστικό των μυϊκών ινών είναι ο μεγάλος αριθμός των μιτοχονδρίων που περιέχουν. Καθώς τα μιτοχόνδρια είναι τα κυτταρικά οργάνια στα οποία παράγεται ενέργεια, απαιτείται μεγάλος αριθμός τους λόγω της έντονης δραστηριότητας των σκελετικών μυών.

Κάθε σκελετική μυϊκή ίνα περιέχει μεγάλο αριθμό **μυϊκών ινιδίων**, ή **μυοϊνιδίων** (myofibrils) όπως εναλλακτικά ονομάζονται, τα οποία είναι ενδοκυτταρικές δομές κυλινδρικού σχήματος με διάμετρο 1 μm που εκτείνονται σε όλο το μήκος της μυϊκής ίνας (► Εικόνα 8-2β και αρχική εικόνα του κεφαλαίου). Τα μυϊκά ινίδια είναι εξειδικευμένες συσταλτές δομές οι οποίες αποτελούν το 80% του συνολικού όγκου της μυϊκής ίνας. Κάθε μυϊκό ινίδιο αποτελείται από δύο τύπους κυτταροσκελετικών μικροϊνιδίων που διατάσσονται με πολύ οργανωμένο τρόπο (βλ. Ενότητα 2.12): τα παχέα νημάτια και τα λεπτά νημάτια (► Εικόνα 8-2γ). Τα **παχέα νημάτια** (thick filaments), τα οποία έχουν διάμετρο 12-18 nm και

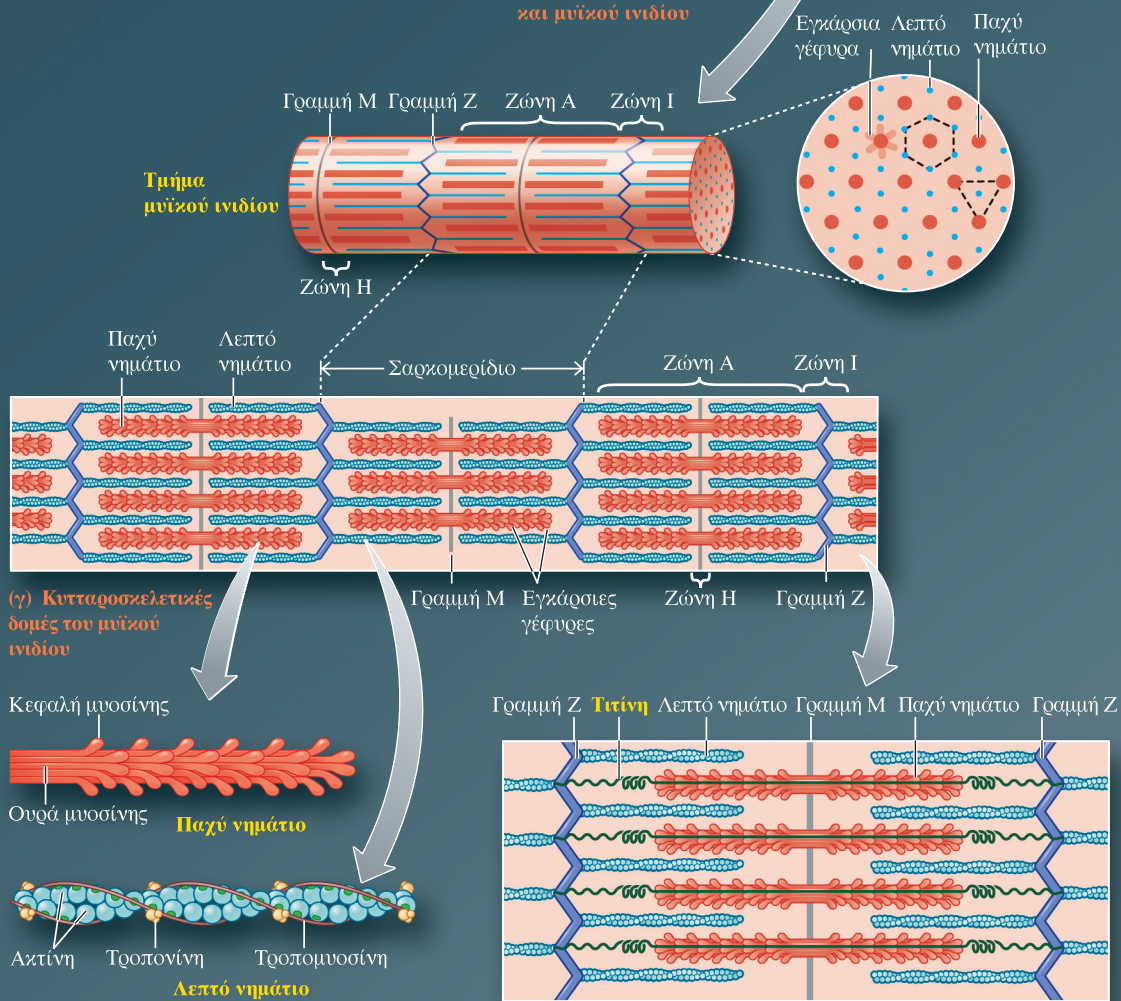


► Εικόνα 8-1 Τύποι μυϊκού ιστού.

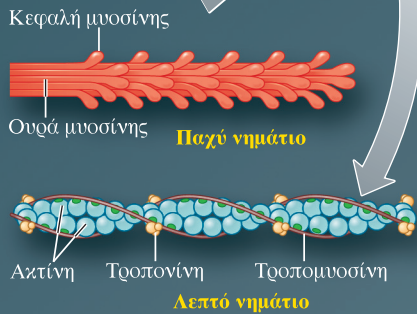


(α) Σχέση μυϊκής ίνας και μύος

(β) Σχέση μυϊκής ίνας και μυϊκού ινιδίου



(γ) Κυτταροσκελετικές δομές του μυϊκού ινιδίου

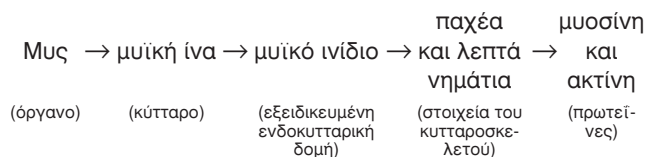


(δ) Πρωτεΐνες των παχέων και λεπτών νημάτων

(ε) Η υψηλά ελαστική πρωτεΐνη τιτίνη

► **Εικόνα 8-2 Επίπεδα οργάνωσης των σκελετικών μυών.** Όπως φαίνεται στην τομή του μυϊκού ινιδίου στην εικόνα (γ), η διάταξη των νημάτων είναι τέτοια, ώστε κάθε παχύ νημάτιο να περιτοιχίζεται από έξι λεπτά νημάτια, ενώ κάθε λεπτό νημάτιο να περιτοιχίζεται από τρία παχέα νημάτια.

μήκος 1,6 μm, αποτελούνται από συμπλέγματα μορίων της πρωτεΐνης *μυοσίνη*, ενώ τα **λεπτά νημάτια** (thin filaments), με διάμετρο 5-8 nm και μήκος 1 μm, αποτελούνται κυρίως από την πρωτεΐνη *ακτίνη* (► Εικόνα 8-2δ). Τα επίπεδα οργάνωσης ενός σκελετικού μύος μπορεί να συνοψιστούν ως εξής:



ΖΩΝΕΣ Α ΚΑΙ Ι Στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο, κάθε μυϊκό ινίδιο εμφανίζει εναλλασσόμενες σκοτεινές ζώνες (τις ζώνες A) και φωτεινές ζώνες (τις ζώνες I) (► Εικόνα 8-3α). Οι ζώνες όλων των μυϊκών ινιδίων του κυττάρου είναι ευθυγραμμισμένες παράλληλα η μία με την άλλη, με αποτέλεσμα να παράγουν το γραμμωτό πρότυπο της σκελετικής μυϊκής ίνας το οποίο είναι ορατό στο οπτικό μικροσκόπιο (► Εικόνα 8-3β). Εναλλασσόμενες σειρές παχέων και λεπτών νημάτων που αλληλοεπικαλύπτονται μερικώς είναι υπεύθυνες για τη δημιουργία των ζωνών A και I (βλ. ► Εικόνα 8-2γ). Η παραπάνω ακριβής γεωμετρία των μυϊκών ινιδίων διατηρείται χάρη σε ποικίλες πρωτεΐνες του κυτταροσκελετού.

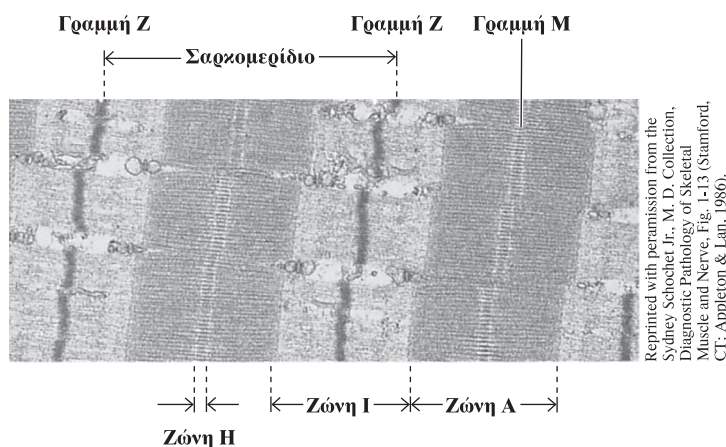
Κάθε **ζώνη A** (A band) αποτελείται από παχέα νημάτια μαζί με τμήματα λεπτών νημάτων που επικαλύπτονται από τα δύο άκρα των παχέων νημάτων (► Εικόνα 8-2β). Τα παχέα νημάτια εντοπίζονται μόνο στη ζώνη A και εκτείνονται σε όλο το μήκος της – δηλαδή κάθε ζώνη A ξεκινά από το ένα άκρο μιας δέσμης παχέων νημάτων και τελειώνει στο άλλο άκρο της. Η λιγότερο σκοτεινή περιοχή στο μέσο της ζώνης A, όπου δε φτάνουν τα λεπτά νημάτια, ονομάζεται **ζώνη H** (H zone). Σε αυτή εντοπίζονται τα κεντρικά τμήματα των παχέων νημάτων τα οποία δεν επικαλύπτονται από λεπτά νημάτια. Ένα σύστημα υποστηρικτικών πρωτεϊνών διατηρεί τα παχέα νημάτια σε παράλληλη διάταξη μεταξύ τους. Οι πρωτεΐνες αυτές διευθετούνται κάθετα στον επιμήκη άξονα του μυϊκού ινιδίου και είναι ορατές ως η **γραμμή M** (M line), η οποία εντοπίζεται στο μέσο της ζώνης A, δηλαδή στο κέντρο της ζώνης H.

Κάθε **ζώνη I** (I band) αποτελείται από τα υπόλοιπα τμήματα των λεπτών νημάτων, τα οποία δεν επικαλύπτονται από παχέα νημάτια και επομένως δεν περιλαμβάνονται στη ζώνη A (► Εικόνα 8-2β). Στη μέση κάθε ζώνης I είναι ορατή μια πυκνή κάθετη **γραμμή Z** (Z line). Η περιοχή ανάμεσα σε δύο γραμμές Z ονομάζεται **σαρκομερίδιο** (sarcomere) και αποτελεί τη λειτουργική μονάδα των σκελετικών μύων. Η **λειτουργική μονάδα** (functional unit) κάθε οργάνου είναι το μικρότερο τμήμα του που μπορεί να επιτελέσει όλες τις λειτουργίες του οργάνου. Στη συγκεκριμένη περίπτωση, το σαρκομερίδιο είναι το μικρότερο τμήμα της μυϊκής ίνας που μπορεί να συσπάται. Η γραμμή Z είναι ένας επίπεδος κυτταροσκελετικός δίσκος που συνδέει τα λεπτά νημάτια των γειτονικών σαρκομεριδίων. Κάθε σαρκομερίδιο σε χάλαση έχει μήκος περίπου 2 μm και αποτελείται από μία πλήρη ζώνη A και τη μισή από καθεμία από τις δύο ζώνες I που βρίσκονται εκατέρωθεν αυτής. Κάθε ζώνη I συνίσταται από τα **ακραία τμήματα** των λεπτών νημάτων δύο γειτονικών σαρκομεριδίων, χωρίς να εκτείνεται σε όλο το μήκος των λεπτών νημάτων που την αποτελούν. Κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης, οι μύες αυξάνονται σε μήκος με την προσθήκη νέων σαρκομεριδίων στα άκρα των μυϊκών ινιδίων και όχι με την αύξηση του μεγέθους κάθε σαρκομεριδίου.

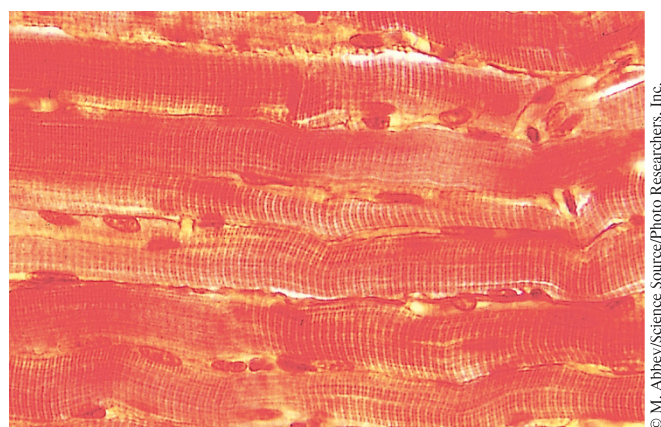
Μεμονωμένες αλυσίδες μιας γιγαντιαίας, ιδιαίτερα ελαστικής πρωτεΐνης, η οποία ονομάζεται **τιτίνη** (titin), ξεκινώντας από τη γραμμή M εκτείνονται και στις δύο κατευθύνσεις κατά μήκος των παχέων νημάτων, προς τα αντίθετα άκρα του σαρκομεριδίου, δηλαδή προς τις δύο γραμμές Z που το οριοθετούν (βλ. ► Εικόνα 8-2ε). Η τιτίνη, που αποτελείται από περίπου 30.000 αμινοξέα, είναι η μεγαλύτερη πρωτεΐνη του ανθρώπινου οργανισμού και έχει τρεις σημαντικούς ρόλους:

1. **Λειτουργεί σαν ικρίωμα.** Μαζί με τις πρωτεΐνες της γραμμής M, η τιτίνη βοηθά στη σταθεροποίηση της θέσης των παχέων νημάτων σε σχέση με τα λεπτά νημάτια και επομένως συμβάλλει στη δομική σταθερότητα του σαρκομεριδίου.

2. **Λειτουργεί σαν ελαστικό ελατήριο.** Λειτουργώντας σαν ελατήριο, η τιτίνη αυξάνει κατά πολύ την ελαστικότητα των μύων. Έτσι επιτρέπει τη διάταση των μύων, όταν αυτοί έλκονται από εξωτερικές δυνάμεις, και την παθητική επαναφορά τους στο φυσιολογικό μήκος, όταν οι εξωτερικές δυνάμεις



(α) Εικόνα μυϊκού ινιδίου στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο



(β) Εικόνα σκελετικών μυϊκών ινών στο φωτονικό μικροσκόπιο

► **Εικόνα 8-3** Εικόνα από μικροσκόπιο στην οποία φαίνονται τα διάφορα τμήματα των σκελετικών μυϊκών ινών. (α) Παρατηρήστε τις ζώνες A και I. (β) Παρατηρήστε τη γραμμωτή δομή και τους πολλαπλούς πυρήνες σε κάθε μυϊκή ίνα. [Πηγή: Ανατύπωση με την άδεια του Sydney Schochet Jr., M.D. Καθηγητή, Τμήμα Παθολογικής Ανατομίας, Ιατρική Σχολή, Πανεπιστήμιο West Virginia, *Diagnostic Pathology of Skeletal Muscle and Nerve*, Εκτ. 1-13 (Stamford, CT: Appleton & Lange, 1986).]

αναιρούνται. Λόγω του ότι λειτουργεί σαν ελατήριο και διευθετείται παράλληλα με τα παχέα και τα λεπτά νημάτια, η τιτίνη (μαζί με τον ελαστικό συνδετικό ιστό που περιβάλλει τις μυϊκές ίνες) αποτελεί το **παράλληλο ελαστικό στοιχείο** (parallel-elastic component) των μυών.

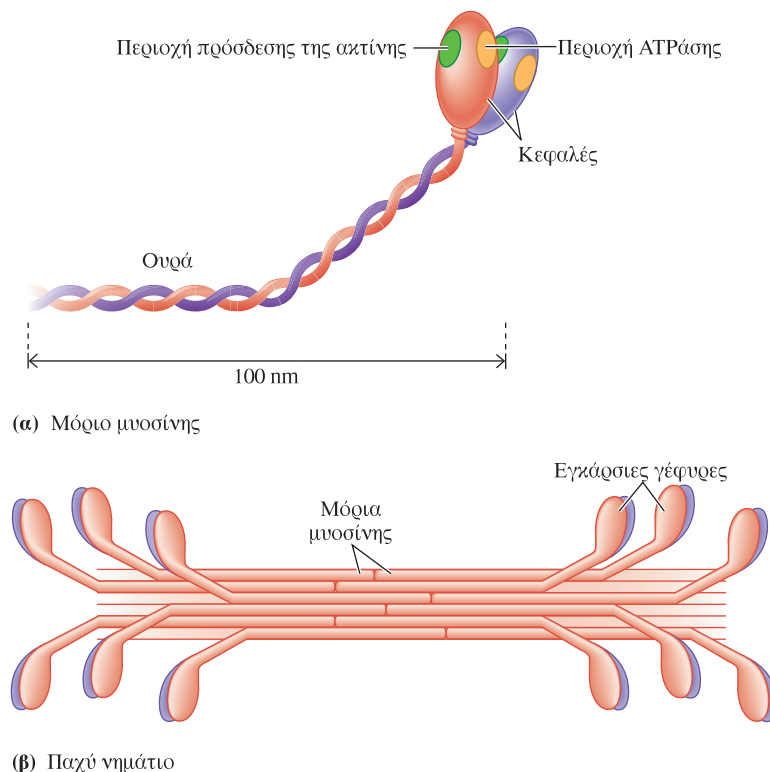
3. Συμμετέχει στη μετάδοση σημάτων. Σχετικά πρόσφατα πειραματικά δεδομένα υποδεικνύουν ότι η τιτίνη εμπλέκεται σε ποικίλες σηματοδοτικές πορείες, όπως σε αυτή που σχετίζεται με τη διόγκωση των μυών ως απόκριση στην πρόπνση με βάρη (άρση βαρών).

ΕΓΚΑΡΣΙΕΣ ΓΕΦΥΡΕΣ Στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο είναι ορατές λεπτές **εγκάρσιες γέφυρες** (cross bridges) που εκτείνονται κάθετα από κάθε παχύ νημάτιο προς τα γειτονικά λεπτά νημάτια στις περιοχές αλληλοεπικάλυψής τους (βλ. επιμήκη τομή του μυϊκού ινιδίου στην > Εικόνα 8-2γ). Στον χώρο γύρω από κάθε παχύ νημάτιο διατάσσονται έξι λεπτά νημάτια καταλαμβάνοντας τις κορυφές ενός νοητού εξαγώνου. Οι εγκάρσιες γέφυρες προβάλλουν από κάθε παχύ νημάτιο και προς τα έξι λεπτά νημάτια που το περιβάλλουν. Γύρω από κάθε λεπτό νημάτιο διατάσσονται τριγωνικά τρία παχέα νημάτια (βλ. εγκάρσια διατομή του μυϊκού ινιδίου στην > Εικόνα 8-2γ). Κάθε μυϊκή ίνα υπολογίζεται ότι περιέχει 16 δισεκατομμύρια παχέα νημάτια και 32 δισεκατομμύρια λεπτά

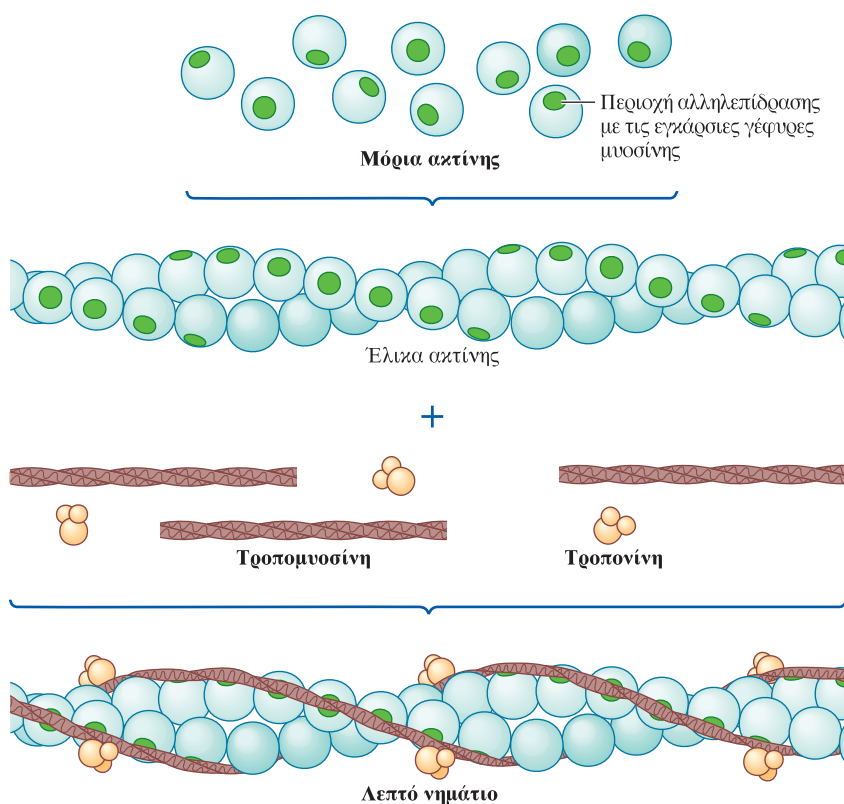
νημάτια, τα οποία διατάσσονται με μεγάλη ακρίβεια στα μυϊκά ινίδια σύμφωνα με το παραπάνω πρότυπο.

Τα παχέα νημάτια αποτελούνται από μυσίνη.

Κάθε παχύ νημάτιο αποτελείται από αρκετές εκατοντάδες μόρια μυσίνης τα οποία διατάσσονται με συγκεκριμένο τρόπο. Η **μυσίνη** (myosin) είναι μια πρωτεΐνη που αποτελείται από δύο πανομοιότυπες υπομονάδες, οι οποίες έχουν σχήμα μπασιτονιού του γκολφ (> Εικόνα 8-4α). Οι επιμήκεις ουρές των δύο πρωτεϊνικών υπομονάδων περιστρέφονται η μία γύρω από την άλλη και στο ένα άκρο προβάλλουν οι δύο σφαιρικές κεφαλές. Κάθε πρωτεϊνική υπομονάδα μυσίνης έχει δύο αρθρώσεις: μία επί του ουραίου τμήματός της και μία άλλη στην περιοχή του «αυχένα», δηλαδή στην περιοχή της σύνδεσης του ουραίου τμήματος με τη σφαιρική κεφαλή. Αν με μια εγκάρσια τομή χωρίσουμε στη μέση ένα παχύ νημάτιο, τα δύο μισά του τμήματα είναι κατοπτρικό είδωλο το ένα του άλλου. Αποτελείται το καθένα από μία δέσμη μορίων μυσίνης, των οποίων τα επιμήκη ουραία τμήματα διευθετούνται παράλληλα προς τον επιμήκη άξονα του νηματίου και εκτείνονται προς το μέσο του. Κατά μήκος του ινιδίου, ανά τακτές αποστάσεις, προβάλλουν οι σφαιρικές κεφαλές των μορίων (> Εικόνα 8-4β). Οι κεφαλές των μορίων μυσίνης σχηματίζουν τις εγκάρσιες γέφυρες ανάμεσα στα παχέα και στα λεπτά νημάτια. Κάθε



> **Εικόνα 8-4 Η δομή των μορίων της μυσίνης και η οργάνωσή τους σε παχέα νημάτια.** (α) Κάθε μόριο μυσίνης αποτελείται από δύο υπομονάδες που έχουν σχήμα μπασιτονιού του γκολφ. Τα επιμήκη ουραία τμήματα των δύο υπομονάδων περιελίσσονται το ένα γύρω από το άλλο, ενώ οι σφαιρικές κεφαλές τους, καθεμία από τις οποίες περιέχει μία θέση δέσμευσης της ακτίνης και μία θέση με ενεργότητα ΑΤΡάσης, προβάλλουν στο ένα άκρο του συμπλέγματος. Κάθε υπομονάδα μυσίνης φέρει δύο αρθρώσεις: μία στο ουραίο τμήμα της και μία στην περιοχή του αυχένα, δηλαδή στην περιοχή σύνδεσης της ουράς με την κεφαλή. (β) Κάθε παχύ νημάτιο αποτελείται από μία κυλινδρική δέσμη μορίων μυσίνης που διατάσσονται παράλληλα μεταξύ τους. Τα μισά μόρια μυσίνης προσανατολίζονται προς τη μία κατεύθυνση, ενώ τα άλλα μισά προς την αντίθετη. Οι σφαιρικές κεφαλές που προβάλλουν ανά τακτές αποστάσεις κατά μήκος του παχέος νηματίου σχηματίζουν τις εγκάρσιες γέφυρες.



► **Εικόνα 8-5 Η δομή ενός λεπτού νηματίου.** Το κύριο δομικό συστατικό του λεπτού νηματίου είναι τα σφαιρικά μόρια ακτίνης, που σχηματίζουν δύο αλυσίδες οι οποίες περιελίσσονται μεταξύ τους σχηματίζοντας μια έλιγα. Τα νηματοειδή μόρια τροπομυοσίνης σχηματίζουν μια ταινία που διατρέχει το λεπτό νηματίο κατά μήκος, διερχόμενη από τις αύλακες της έλιγας της ακτίνης. Τα μόρια τροπονίνης αποτελούνται από τρεις μικρές σφαιρικές υπομονάδες. Η μία προσδένεται στην τροπομυοσίνη, η άλλη στην ακτίνη, ενώ η τρίτη μπορεί να προσδέσει Ca^{2+} . Ανάλογα με την απουσία ή την παρουσία Ca^{2+} , η τροπονίνη καθορίζει το κατά πόσο η διευθέτηση της ταινίας της τροπομυοσίνης θα είναι τέτοια, ώστε να καλύπτει ή να μην καλύπτει τις θέσεις δέσμευσης της ακτίνης στις εγκάρσιες γέφυρες της μυοσίνης. Να σημειωθεί ότι η κλίμακα στην εικόνα αυτή είναι διαφορετική από την κλίμακα στην ► Εικόνα 8-4: τα παχέα νηματία είναι κατά πολλές φορές μεγαλύτερα σε διάμετρο σε σχέση με τα λεπτά νηματία.

εγκάρσια γέφυρα έχει δύο σημαντικές περιοχές απαραίτητες για τη μυϊκή συστολή: (1) μία περιοχή πρόσδεσης της ακτίνης και (2) μία περιοχή με λειτουργία ATPάσης.

Η ακτίνη είναι το κύριο δομικό συστατικό των λεπτών νηματίων.

Τα λεπτά νηματία αποτελούνται από τρεις πρωτεΐνες: την *ακτίνη*, την *τροπομυοσίνη* και την *τροπονίνη* (► Εικόνα 8-5). Τα μόρια της *ακτίνης* (actin), που είναι το κύριο δομικό συστατικό των λεπτών νηματίων, έχουν σφαιρικό σχήμα και σχηματίζουν αλυσίδες σαν στρογγυλές χάντρες περασμένες σε νήμα. Ο κορμός κάθε λεπτού νηματίου σχηματίζεται από δύο τέτοιες αλυσίδες μόριων ακτίνης που περιελίσσονται μεταξύ τους. Κάθε μόριο ακτίνης φέρει μια ειδική περιοχή μέσω της οποίας μπορεί να συνδεθεί με μια εγκάρσια γέφυρα μυοσίνης. Όπως θα εξηγήσουμε παρακάτω, η πρόσδεση της ακτίνης στις εγκάρσιες γέφυρες μυοσίνης διαδραματίζει κεντρικό ρόλο στη συστολή της μυϊκής ίνας. Η μυοσίνη και η ακτίνη δεν εντοπίζονται μόνο στα μυϊκά κύτταρα. Ωστόσο, στα μυϊκά

κύτταρα οι δύο αυτές πρωτεΐνες είναι πιο άφθονες και εμφανίζουν υψηλότερο επίπεδο οργάνωσης (βλ. Ενότητα 2.12).

Σε συνθήκες χάλασης των μυϊκών ινών που δε λαμβάνει χώρα σύσπαση, η ακτίνη δεν μπορεί να προσδεθεί στις εγκάρσιες γέφυρες μυοσίνης λόγω του τρόπου με τον οποίο είναι διευθετημένες στα λεπτά νηματία οι δύο άλλες πρωτεΐνες, η τροπομυοσίνη και η τροπονίνη. Τα μόρια της τροπομυοσίνης είναι νηματοειδή και εκτείνονται από το ένα άκρο της έλικας της ακτίνης στο άλλο, διατρέχοντας την αύλακά της. Κατά τη χάλαση των μυϊκών ινών, η **τροπομυοσίνη** (tropomyosin) καλύπτει στην ακτίνη τις θέσεις δέσμευσης των εγκάρσιων γεφυρών μυοσίνης, εμποδίζοντας έτσι την αλληλεπίδραση ακτίνης-μυοσίνης που οδηγεί σε μυϊκή συστολή. Το άλλο συστατικό των λεπτών νηματίων, η **τροπονίνη** (tropoinin), αποτελείται από τρεις πολυπεπτιδικές υπομονάδες. Η μία από αυτές προσδένεται στην τροπομυοσίνη, η άλλη προσδένεται στην ακτίνη και η τρίτη μπορεί να προσδέσει Ca^{2+} .

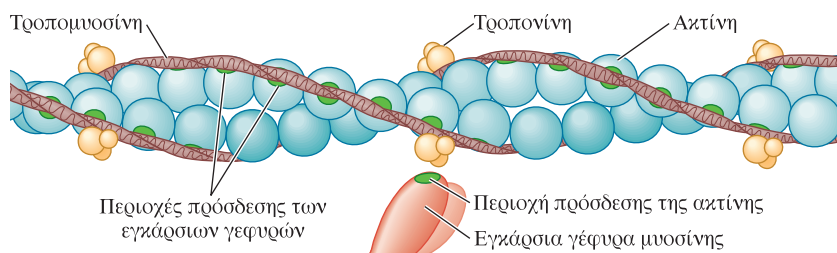
Όταν η τροπονίνη δε φέρει προσδεμένο Ca^{2+} , σταθεροποιεί την τροπομυοσίνη σε θέση που δεν επιτρέπει την πρόσδεση της ακτίνης στις εγκάρσιες γέφυρες μυοσίνης (► Εικόνα 8-6α). Όταν προσδένεται στην τροπονίνη Ca^{2+} , το σχήμα της μεταβάλλεται, γεγονός που προκαλεί τη μετατόπιση της τροπομυοσίνης εκτός των θέσεων δέσμευσης μυοσίνης (► Εικόνα 8-6β). Με την απομάκρυνση της τροπομυοσίνης από τις θέσεις δέσμευσης μυοσίνης, η ακτίνη και η μυοσίνη μπορούν να αλληλεπιδράσουν και συνδέονται μεταξύ τους, γεγονός που οδηγεί σε μυϊκή συστολή. Η τροπομυοσίνη και η τροπονίνη ονομάζονται συχνά **ρυθμιστικές πρωτεΐνες** (regulatory proteins) λόγω του ρόλου τους στην κάλυψη (παρεμποδίζοντας τη μυϊκή συστολή) ή στην αποκάλυψη (επιτρέποντας τη μυϊκή συστολή) των θέσεων αλληλεπίδρασης ακτίνης-μυοσίνης.

Ελέγξτε τις γνώσεις σας 8.1

1. Συγκρίνετε τη σχέση των μυϊκών ινιδίων και της μυϊκής ίνας με τη σχέση μεταξύ των μυϊκών ινών και των μυών.
2. Περιγράψτε τη σχέση μεταξύ ακτίνης, τροπομυοσίνης και τροπονίνης σε συνθήκες χάλασης των μυϊκών ινών.

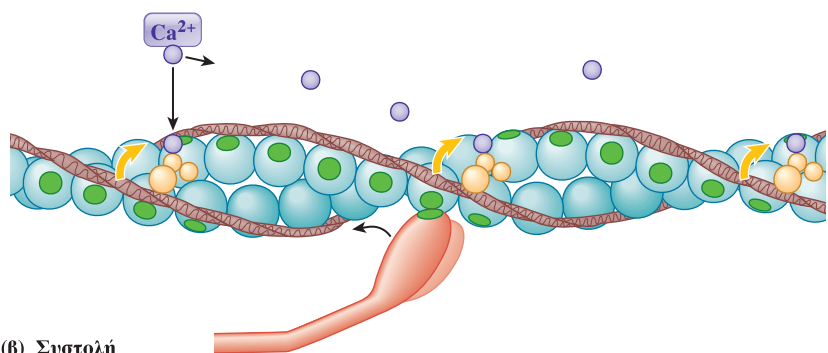
8.2 | Μοριακή βάση της συστολής των σκελετικών μυών

Στη συνέχεια θα μελετήσουμε τον μηχανισμό της συστολής των σκελετικών μυών. Πώς η αλληλεπίδραση ανάμεσα στην ακτίνη και στις εγκάρσιες γέφυρες της μυοσίνης προκαλεί



(α) Μυϊκή χάλαση

- 1 Απουσία διέγερσης.
- 2 Οι εγκάρσιες γέφυρες δεν προσδέονται στην ακτίνη. Οι θέσεις της ακτίνης στις οποίες προσδέονται οι γέφυρες της μυοσίνης καλύπτονται από το σύμπλεγμα τροπονίνης-τροπομουσίνης.
- 3 Μυϊκή ίνα σε χάλαση.



(β) Συστολή

- 1 Διέγερση της μυϊκής ίνας και απελευθέρωση Ca^{2+} .
- 2 Το Ca^{2+} προσδέεται στην τροπονίνη. Η πρόσδεση του Ca^{2+} μετατοπίζει το σύμπλεγμα τροπονίνης-τροπομουσίνης, ώστε να αποκαλυφθούν οι περιοχές σύνδεσης της ακτίνης με τις εγκάρσιες γέφυρες της μυοσίνης.
- 3 Πρόσδεση των εγκάρσιων γεφυρών της μυοσίνης στην ακτίνη.
- 4 Η πρόσδεση της μυοσίνης στην ακτίνη πυροδοτεί τη δυναμική έλξη που έλκει το λεπτό νημάτιο προς το εσωτερικό του σαρκομεριδίου κατά τη διάρκεια της συστολής.

> Εικόνα 8-6 Ο ρόλος του Ca^{2+} στην ενεργοποίηση των εγκάρσιων γεφυρών.

τελικά τη συστολή του μύος; Πώς το δυναμικό ενέργειας πυροδοτεί τη συστολή των μυών; Ποια είναι η προέλευση των ιόντων Ca^{2+} που επιδρούν στην τροπονίνη, με αποτέλεσμα την εκτόπιση της τροπομουσίνης από τις θέσεις της ακτίνης στις οποίες δεσμεύονται οι κεφαλές της μυοσίνης, ώστε οι εγκάρσιες γέφυρες να προσδεθούν στην ακτίνη; Τα παραπάνω ερωτήματα θα συζητηθούν διεξοδικά σε αυτή την ενότητα.

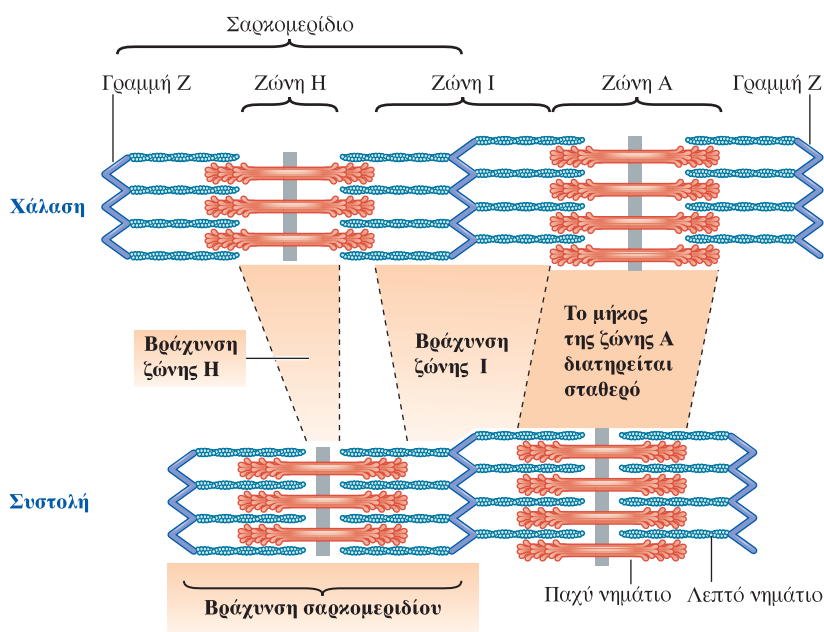
Κατά τη συστολή, διαδοχικοί κύκλοι πρόσδεσης στην ακτίνη και κάμψης των εγκάρσιων γεφυρών έλκουν τα λεπτά νημάτια στο εσωτερικό του σαρκομεριδίου.

Η αλληλεπίδραση των εγκάρσιων γεφυρών μυοσίνης με την ακτίνη προκαλεί τη συστολή των μυών μέσω ενός μηχανισμού διολίσθησης των νηματίων.

Ο ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΣ ΔΙΟΛΙΣΘΗΣΗΣ ΤΩΝ ΝΗΜΑΤΙΩΝ Κατά τη συστολή, τα λεπτά νημάτια σε κάθε πλευρά του σαρκομεριδίου

ολισθαίνουν πάνω στα σταθερά παχέα νημάτια προς το κέντρο του, δηλαδή προς το κέντρο των ζωνών A (> Εικόνα 8-7). Καθώς τα λεπτά νημάτια ολισθαίνουν, έλκουν τις γραμμές Z στις οποίες είναι προσκολλημένα και έτσι τις φέρνουν πλησιέστερα τη μία στην άλλη, με συνέπεια το μήκος του σαρκομεριδίου να μειώνεται. Όλα τα σαρκομερίδια κατά μήκος της μυϊκής ίνας βραχύνονται ταυτόχρονα, με αποτέλεσμα να μειώνεται συνολικά το μήκος της. Ο παραπάνω τρόπος κίνησης των νηματίων αναφέρεται ως **μηχανισμός διολίσθησης των νηματίων** (sliding filament mechanism) και μέσω αυτού επιτυγχάνεται η μυϊκή συστολή. Καθώς τα λεπτά νημάτια ολισθαίνουν προς το κέντρο του σαρκομεριδίου, η ζώνη H, που βρίσκεται στο κέντρο της ζώνης A και στην οποία δεν εντοπίζονται λεπτά νημάτια, στενεύει. Η ζώνη I, η οποία αποτελείται από τα τμήματα των λεπτών νηματίων που δεν επικαλύπτονται από τα παχέα νημάτια, επίσης στενεύει καθώς τα λεπτά νημάτια επικαλύπτουν ολοένα και περισσότερο τα παχέα νημάτια κατά την ολίσθησή τους προς το κέντρο του σαρκομεριδίου. Το μήκος των λεπτών νηματίων δε μειώνεται κατά τη διάρκεια της συστολής. Το εύρος της ζώνης A παραμένει αμετάβλητο καθ' όλη τη διάρκεια της συστολής, δεδομένου ότι καθορίζεται από το μήκος των παχέων νηματίων, το οποίο δε μεταβάλλεται κατά τη βράχυνση του σαρκομεριδίου. Να σημειωθεί ότι ούτε τα παχέα ούτε τα λεπτά νημάτια μειώνονται σε μήκος κατά τη βράχυνση του σαρκομεριδίου. Η συστολή επιτυγχάνεται με τη διολίσθηση, από τις δύο πλευρές κάθε σαρκομεριδίου προς το κέντρο του, των λεπτών νηματίων πάνω στα παχέα νημάτια.

ΔΥΝΑΜΙΚΗ ΕΛΞΗ Κατά τη διάρκεια της συστολής, με την επίδραση του Ca^{2+} η τροπονίνη οδηγεί την τροπομουσίνη εκτός των περιοχών πρόσδεσης της ακτίνης, επιτρέποντας στις εγκάρσιες γέφυρες μυοσίνης των παχέων νηματίων να προσδεθούν σε μόρια ακτίνης των λεπτών νηματίων που τα περιβάλλουν. Η μυοσίνη είναι κυριολεκτικά ένας «μοριακός κινητήρας», παρόμοιος με την κινεσίνη (kinesin) και τη δυνεΐνη (dynein). Θυμηθείτε ότι η κινεσίνη και η δυνεΐνη διαθέτουν δύο βραχίονες οι οποίοι σαν μικρά πόδια «περπατούν» κατά μήκος των μικροσωληνίσκων είτε μεταφέροντας συγκεκριμένα μόρια από μία περιοχή του κυττάρου σε μία άλλη (όπως κατά τη μεταφορά των πρωτεϊνών στους νευράξονες των νευρικών κυττάρων, βλ. Ενότητα 2.12) είτε κινώντας τους μικροσωληνίσκους (όπως κατά την κίνηση των κροσσών και των μαστιγίων, βλ. Ενότητα 2.12). Κατά ανάλογο τρόπο, οι κεφαλές των μορίων της μυοσίνης (οι εγκάρσιες γέφυρες) «περπατούν» κατά μήκος των ινιδίων ακτίνης και τα έλκουν προς το εσωτερικό των σαρκομεριδίων, ενώ τα ίδια τα παχέα νημάτια παραμένουν ακίνητα. Ας εστιάσουμε την προσοχή μας σε μια εγκάρσια γέφυρα και στην αλληλεπίδρασή της με τα μόρια της ακτίνης (> Εικόνα 8-8α). Οι δύο κεφαλές σε κάθε



➤ **Εικόνα 8-7** Αλλαγές στο πρότυπο γραμμώσεων κατά τη βράχυνση της μυϊκής ίνας. Κατά τη μυϊκή συστολή, το μήκος κάθε σαρκομεριδίου μειώνεται καθώς τα λεπτά νημάτια ολισθαίνουν πάνω στα σταθερά παχέα νημάτια και έλκουν τις γραμμές Z πλησιέστερα τη μία στην άλλη. Κατά τη βράχυνση της μυϊκής ίνας, οι ζώνες I και H στενεύουν, ενώ το εύρος των ζωνών A δεν αλλάζει.

μόριο μυοσίνης λειτουργούν ανεξάρτητα η μία από την άλλη και ποτέ δε συνδέονται και οι δύο ταυτόχρονα στην ακτίνη. Όταν αποκαλυφθεί η θέση πρόσδεσης των κεφαλών της μυοσίνης στην ακτίνη, το μόριο της μυοσίνης κάμπτεται στην άρθρωση της ουράς, ώστε να διευκολυνθεί η πρόσδεση της κεφαλής της μυοσίνης στο πλησιέστερο μόριο ακτίνης. Με την πρόσδεση, η κεφαλή κάμπτεται στην άρθρωση του αυχένα κατά 45 μοίρες προς το εσωτερικό του επιμήκους μορίου της μυοσίνης. Λόγω της κάμψης αυτής αναπτύσσεται η ελκτική δύναμη που μετακινεί το λεπτό νημάτιο προς το κέντρο του σαρκομεριδίου, κατά παρόμοιο τρόπο με την προωθητική κίνηση των κουπιών μιας βάρκας. Η παραπάνω διαδικασία είναι γνωστή ως η **δυναμική έλξη** (power stroke) της εγκάρσιας γέφυρας. Κάθε δυναμική έλξη μετακινεί τα λεπτά νημάτια προκαλώντας μόνο ένα μικρό ποσοστό της συνολικής βράχυνσης του σαρκομεριδίου. Επαναλαμβανόμενοι κύκλοι πρόσδεσης των κεφαλών της μυοσίνης σε μόρια ακτίνης και κάμψεις τους στην άρθρωση του αυχένα προκαλούν τη συνολική βράχυνση του σαρκομεριδίου.

Στο τέλος κάθε κύκλου αλληλεπίδρασης των κεφαλών της μυοσίνης με τα μόρια ακτίνης, η μεταξύ τους σύνδεση διακόπτεται. Η εγκάρσια γέφυρα επανέρχεται προσωρινά στην αρχική της διαμόρφωση και προσδένεται στο επόμενο μόριο ακτίνης που βρίσκεται πίσω από αυτό με το οποίο είχε προηγουμένως αλληλεπιδράσει. Η κεφαλή της μυοσίνης κάμπτεται πάλι εσωτερικά, ώστε να έλξει περισσότερο το λεπτό νημάτιο, στη συνέχεια αποδεσμεύεται από το μόριο ακτίνης και επαναλαμβάνεται αυτή η αλληλουχία γεγονότων. Οι διαδοχικοί κύκλοι δυναμικών έλξεων των εγκάρσιων γεφυρών τραβούν όλο και περισσότερο προς το κέντρο του σαρκομεριδίου τα λεπτά νημάτια, με τον ίδιο ακριβώς τρόπο με τον οποίο τραβάμε ένα μακρύ σχοινί χρησιμοποιώντας εναλλάξ τα χέρια μας.

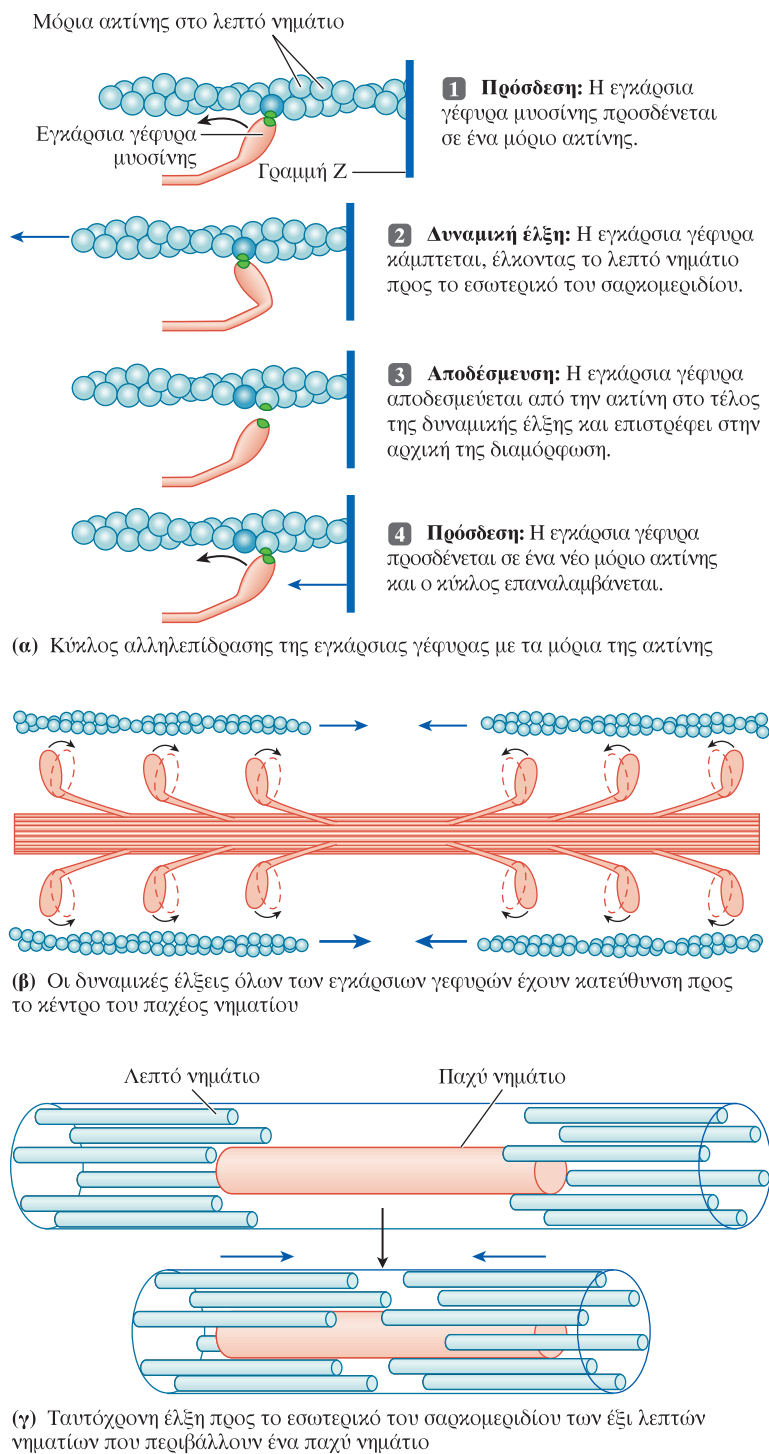
Λόγω του προσανατολισμού των μορίων της μυοσίνης στα παχέα νημάτια (➤ Εικόνα 8-8β), όλες οι εγκάρσιες γέφυρες «κωπηλατούν» προς το κέντρο του σαρκομεριδίου, έτσι ώστε και τα έξι λεπτά νημάτια που περιβάλλουν το παχύ νημάτιο σε κάθε πλευρά του σαρκομεριδίου να έλκονται ταυτόχρονα προς το κέντρο του (➤ Εικόνα 8-8γ). Οι εγκάρσιες γέφυρες που είναι ευθυγραμμισμένες με τα συγκεκριμένα λεπτά νημάτια δεν «κωπηλατούν» όμως όλες ταυτόχρονα. Σε μια δεδομένη χρονική στιγμή κατά τη διάρκεια της συστολής, κάποιες εγκάρσιες γέφυρες είναι προσκολλημένες σε λεπτά νημάτια και «κωπηλατούν», ενώ άλλες βρίσκονται σε φάση αποσύνδεσης από τα μόρια της ακτίνης και επομένως προετοιμάζονται για τον επόμενο κύκλο αλληλεπίδρασης με αυτά. Έτσι, κάποιες εγκάρσιες γέφυρες κυριολεκτικά «κρατάνε» τα λεπτά νημάτια, ενώ άλλες τα αφήνουν και στη συνέχεια προσδένονται με νέα μόρια ακτίνης. Οι ασύγχρονοι κύκλοι πρόσδεσης και αποκόλλησης των εγκάρσιων γεφυρών στα λεπτά νημάτια εξασφαλίζουν τη συνεχή διολίσθησή τους, δεδομένου ότι, αν οι κύκλοι ήταν απόλυτα συγχρονισμένοι, τα λεπτά νημάτια θα διολίσθαιναν προς τα πίσω κατά τη φάση αποδέσμευσης όλων των κεφαλών μυοσίνης.

Πώς όμως η διέγερση των μυϊκών ιών ενεργοποιεί τον κύκλο αλληλεπίδρασης των εγκάρσιων γεφυρών με την ακτίνη; Ο όρος **σύζευξη διέγερσης-συστολής** (excitation-contraction coupling) αναφέρεται στα γεγονότα που συνδέουν τη διέγερση των μυϊκών ινιδίων (την παρουσία δηλαδή ενός δυναμικού ενέργειας στη μυϊκή ίνα) με τη μυϊκή συστολή (δηλαδή την αλληλουχία γεγονότων σύνδεσης-αποσύνδεσης των εγκάρσιων γεφυρών, που προκαλεί τη διολίσθηση των λεπτών νημάτων μέσω της οποίας επέρχεται η βράχυνση των σαρκομεριδίων). Στη συνέχεια θα εξετάσουμε τη σύζευξη διέγερσης-συστολής.

Το ασθέστιο είναι ο συνδετικός κρίκος μεταξύ της διέγερσης και της συστολής.

Οι σκελετικοί μύες διεγείρονται προς συστολή από την απελευθέρωση της ακετυλοχολίνης (ACh) στις νευρομυϊκές συνάψεις, ανάμεσα στα τελικά κομβία των κινητικών νευρώνων και στις μυϊκές ίνες. Θυμηθείτε ότι η πρόσδεση της ACh στην τελική κινητική πλάκα μιας μυϊκής ίνας επάγει μεταβολές στη διαπερατότητα της κυτταρικής μεμβράνης της μυϊκής ίνας, γεγονός που οδηγεί στη γένεση ενός δυναμικού ενέργειας το οποίο διαδίδεται σε όλη την επιφάνεια της κυτταρικής μεμβράνης του μυϊκού κυττάρου (βλ. Ενότητα 7.3). Δύο μεμβρανικές δομές μέσα στη μυϊκή ίνα διαδραματίζουν σημαντικό ρόλο στη σύζευξη της διέγερσης με τη συστολή: τα **εγκάρσια σωληνάρια** και το **σαρκοπλασματικό δίκτυο**. Στη συνέχεια θα εξετάσουμε τη δομή και τη λειτουργία καθενός από αυτά.

ΜΕΤΑΔΟΣΗ ΤΟΥ ΔΥΝΑΜΙΚΟΥ ΕΝΕΡΓΕΙΑΣ ΣΤΑ ΕΓΚΑΡΣΙΑ ΣΩΛΗΝΑΡΙΑ Σε κάθε περιοχή μετάβασης από τη ζώνη A στη ζώνη I, η κυτταρική μεμβράνη της μυϊκής ίνας εγκλωπώνεται και σχηματίζει ένα **εγκάρσιο σωληνάριο** ή **σωληνάριο T** (T

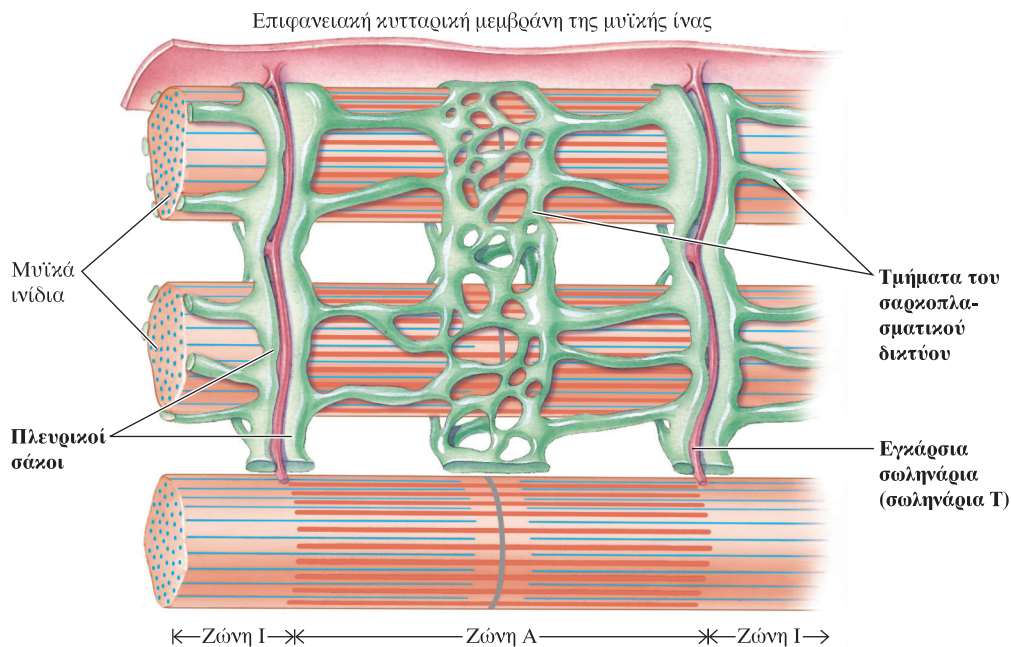


➤ **Εικόνα 8-8 Η λειτουργία των εγκάρσιων γεφυρών.** (α) Επαναλαμβάνεται κυκλικά μια συγκεκριμένη διαδοχή γεγονότων, κατά την οποία η εγκάρσια γέφυρα προσδένεται σε ένα μόριο ακτίνης και κάμπτεται έλκοντας το λεπτό νημάτιο προς το κέντρο του σαρκομεριδίου (δυναμική έλξη), ενώ στη συνέχεια αποδεσμεύεται και επανέρχεται στη θέση ηρεμίας, απ' όπου και είναι έτοιμη να επαναλάβει την ίδια αλληλουχία γεγονότων. (β) Οι δυναμικές έλξεις όλων των εγκάρσιων γεφυρών που προβάλλουν από ένα παχύ νημάτιο κατευθύνονται προς το κέντρο του παχέος νηματίου. (γ) Και τα έξι λεπτά νημάτια που περιβάλλουν κάθε παχύ νημάτιο έλκονται προς το κέντρο του ταυτόχρονα μέσω της κυκλικής αλληλεπίδρασης των εγκάρσιων γεφυρών με τα μόρια της ακτίνης κατά τη διάρκεια της μυϊκής συστολής.

tubule, Transverse tubule), το οποίο εκτείνεται κάθετα στην επιφάνεια της μυϊκής ίνας προς το κέντρο της (➤ Εικόνα 8-9). Επειδή η μεμβράνη του σωληναρίου T αποτελεί συνέχεια της επιφανειακής μεμβράνης της μυϊκής ίνας, ένα δυναμικό ενέργειας στην κυτταρική μεμβράνη διαδίδεται προς τα σωληνάρια T μεταδίδοντας ταχύτητα την επιφανειακή ηλεκτρική δραστηριότητα στο εσωτερικό της ίνας. Η παρουσία ενός δυναμικού ενέργειας στα σωληνάρια T επάγει μεταβολές στη διαπερατότητα των μεμβρανών ενός ξεχωριστού μεμβρανώδους δικτύου της μυϊκής ίνας, του σαρκοπλασματικού δικτύου.

ΑΠΕΛΕΥΘΕΡΩΣΗ ΑΣΒΕΣΤΙΟΥ ΑΠΟ ΤΟ ΣΑΡΚΟΠΛΑΣΜΑΤΙΚΟ ΔΙΚΤΥΟ Το **σαρκοπλασματικό δίκτυο** (sarcoplasmic reticulum) είναι ένα τροποποιημένο ενδοπλασματικό δίκτυο (βλ. Ενότητα 2.3). Πρόκειται για ένα μεμβρανικό δίκτυο δεξαμενών οι οποίες επικοινωνούν μεταξύ τους και περιβάλλουν κάθε μυϊκό ινίδιο σαν ένα δικτυωτό μανίκι (➤ Εικόνα 8-9). Το σαρκοπλασματικό δίκτυο περιβάλλει το μυϊκό ινίδιο σε όλο το μήκος του, αλλά δεν είναι ομοιόμορφο. Τα μέρη του που περιβάλλουν τις ζώνες A είναι διακριτά σε σχέση με αυτά που τυλίγονται γύρω από τις ζώνες I των μυϊκών ινιδίων. Τα μέρη που περιβάλλουν τις ζώνες I σχηματίζουν μια κάθετη αύλακα, που διαχωρίζει το καθένα από αυτά σε δύο **πλευρικούς σάκους** (lateral sacs), οι οποίοι είναι επίσης γνωστοί ως **τελικές δεξαμενές** (terminal cisternae). Την αύλακα αυτή διατρέχουν τα σωληνάρια T, διατηρώντας μια μικρή απόσταση από τους πλευρικούς σάκους. Οι πλευρικοί σάκοι αποθηκεύουν Ca^{2+} . Η διάδοση του δυναμικού ενέργειας στα σωληνάρια T πυροδοτεί την απελευθέρωση Ca^{2+} από το σαρκοπλασματικό δίκτυο στο κυτταρόπλασμα της μυϊκής ίνας.

Πώς όμως η μεταβολή στο δυναμικό της μεμβράνης των σωληναρίων T συνδέεται με την απελευθέρωση Ca^{2+} από τους πλευρικούς σάκους; Πρωτείνες της μεμβράνης των σωληναρίων T, που είναι γνωστές ως **υποδοχείς διυδροξυπυριδίνης** (dihydropyridine receptors – λόγω του ότι αναστέλλονται από το φάρμακο διυδροξυπυριδίνη), λειτουργούν ως αισθητήρες τάσης (➤ Εικόνα 8-10α). Η τοπική εκπόλωση της μεμβράνης των σωληναρίων T ενεργοποιεί τους υποδοχείς διυδροξυπυριδίνης, οι οποίοι στη συνέχεια πυροδοτούν τη διάνοιξη εφαιπόμενων με αυτούς διαύλων απελευθέρωσης Ca^{2+} που εδράζονται στους γειτονικούς πλευρικούς σάκους. Οι **διαύλοι απελευθέρωσης Ca^{2+}** (Ca^{2+} -release channels), οι οποίοι ονομάζονται επίσης **ποδικές πρωτεΐνες** (foot proteins) ή **υποδοχείς ρυανοδίνης** (ryanodine receptors – λόγω του ότι η χημική ουσία ρυανοδίνη τους καθλώνει στην ανοικτή τους διαμόρφωση), έχουν ένα συγκεκριμένο πρότυπο διάταξης και γεφυρώνουν το κενό ανάμεσα στα σωληνάρια T και στους πλευρικούς σάκους (➤ Εικόνα 8-10β).



➤ **Εικόνα 8-9 Η σχέση των σωληναρίων T και του σαρκοπλάσματικού δικτύου με τα μυϊκά ινίδια.** Τα εγκάρσια σωληνάρια (σωληνάρια T) είναι εγκάρσιες προεκτάσεις της επιφανειακής κυτταρικής μεμβράνης που εγκλωβίζονται βαθιά μέσα στη μυϊκή ίνα στην περιοχή όπου συναντιούνται οι ζώνες A και I των μυϊκών ινιδίων. Το σαρκοπλάσματικό δίκτυο είναι ένα περίπλοκο μεμβρανώδες δίκτυο που εκτείνεται κατά μήκος της μυϊκής ίνας και περιβάλλει κάθε μυϊκό ινίδιο. Ξεχωριστά τμήματα του σαρκοπλάσματικού δικτύου περιβάλλουν κάθε ζώνη A και ζώνη I. Τα σωληνάρια T διατρέχουν μια κάθετη αύλακα, η οποία σχηματίζεται στις περιοχές του σαρκοπλάσματικού δικτύου που περιβάλλουν τις ζώνες I και διαχωρίζει τις περιοχές αυτές σε δύο πλευρικούς σάκους. Έτσι, οι πλευρικοί σάκοι περιβάλλουν τα σωληνάρια T διατηρώντας μια μικρή απόσταση από αυτά.

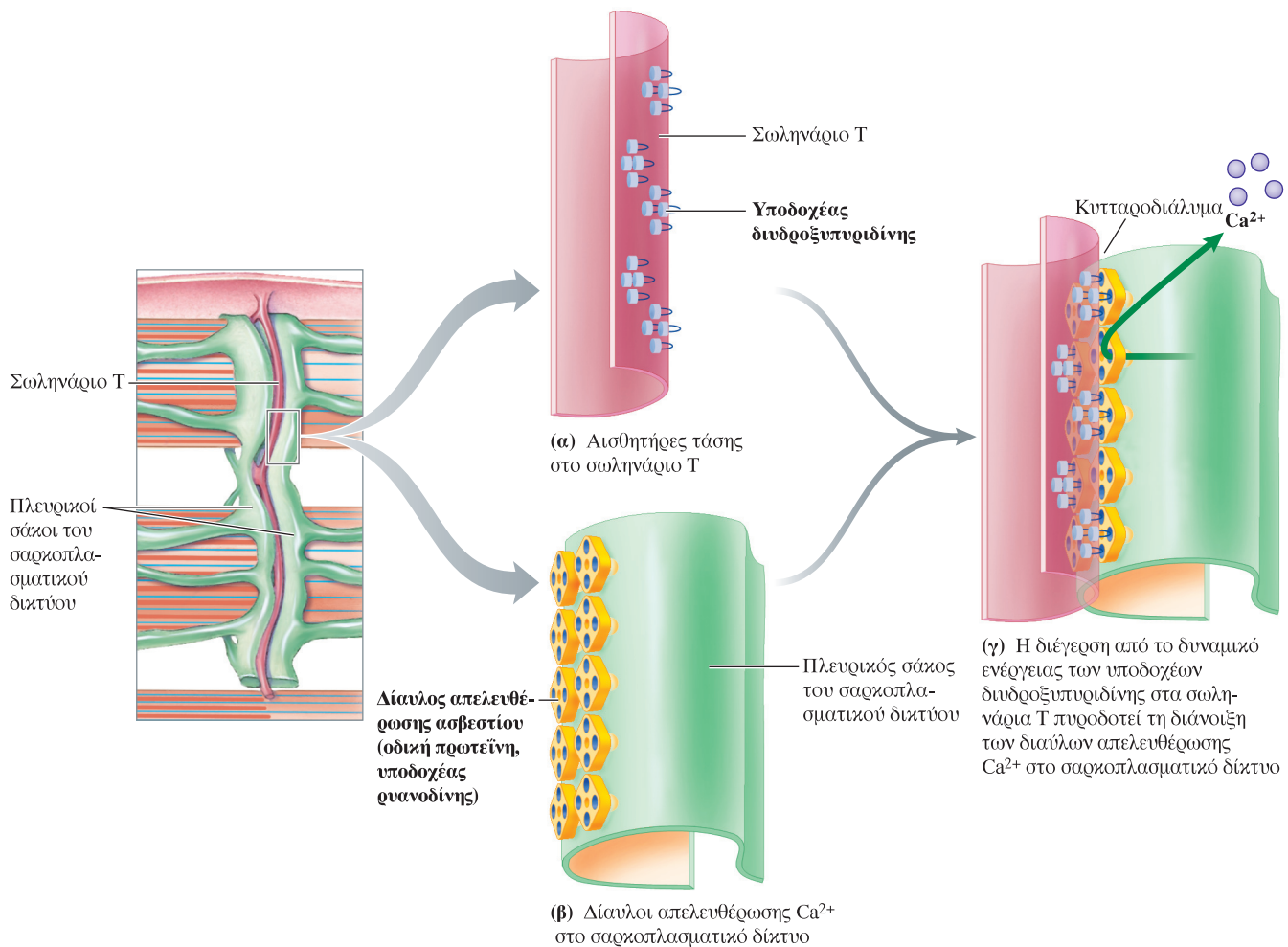
Το ασβέστιο που απελευθερώνεται στο κυτταρόπλασμα από τους πλευρικούς σάκους μέσω των ανοικτών διαύλων απελευθέρωσης Ca^{2+} (➤ Εικόνα 8-10γ) προκαλεί την αναδιάταξη των μορίων τροπονίνης και τροπομυοσίνης. Έτσι αποκαλύπτονται οι θέσεις δέσμευσης των κεφαλών της μυοσίνης στα μόρια της ακτίνης και ξεκινούν οι διαδοχικοί κύκλοι δυναμικών έλξεων από τις εγκάρσιες γέφυρες. Η σύζευξη διέγερσης-συστολής παρουσιάζεται συνοπτικά στην ➤ Εικόνα 8-11.

Η ΚΥΚΛΙΚΗ ΑΛΛΗΛΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΩΝ ΕΓΚΑΡΣΙΩΝ ΓΕΦΥΡΩΝ ΜΥΟΣΙΝΗΣ ΜΕ ΤΗΝ ΑΚΤΙΝΗ ΕΙΝΑΙ ΑΤΡ-ΕΞΑΡΤΩΜΕΝΗ Θυμηθείτε ότι κάθε εγκάρσια γέφυρα μυοσίνης φέρει δύο διακριτές λειτουργικές περιοχές: μία θέση πρόσδεσης της ακτίνης και μία θέση με δραστηριότητα ΑΤΡάσης (βλ. ➤ Εικόνα 8-4α). Η δεύτερη προσδένει τον φορέα ενέργειας *τριφωσφορική αδενοσίνη (ATP)* και τον υδρολύει σε *διφωσφορική αδενοσίνη (ADP)* και μία *φωσφορική ομάδα (P_i)*, γεγονός που οδηγεί στην απελευθέρωση ενέργειας. Η διάσπαση της ATP λαμβάνει χώρα στην εγκάρσια γέφυρα της μυοσίνης πριν αυτή συνδεθεί με ένα μόριο ακτίνης (➤ Εικόνα 8-12, στάδιο 1). Η ADP και η φωσφορική ομάδα παραμένουν στενά προσδεμένες στο μόριο της μυοσίνης, ενώ η ενέργεια που απελευθερώνεται αποθηκεύεται στην εγκάρσια γέφυρα. Έτσι η μυοσίνη περιέρχεται σε μια κατάσταση «υψηλής ενέργειας». Θα μπορούσαμε να παρομοιάσουμε την υψηλής ενέργειας μορφή της εγκάρσιας γέφυρας με ένα οπλισμένο όπλο, έτοιμο να εκπυροσοκροτήσει μόλις πατηθεί η σκανδάλη. Όταν η μυϊκή ίνα διεγείρεται, η δέσμευση Ca^{2+} στην τροπονίνη προκαλεί την απομάκρυνση της τροπομυοσίνης από τις περιοχές της ακτίνης στις οποίες προσδένεται η μυοσίνη,

έτσι ώστε η ενεργοποιημένη εγκάρσια γέφυρα μυοσίνης να μπορεί να προσδεθεί σε ένα μόριο ακτίνης (στάδιο 2α). Η επαφή ανάμεσα στη μυοσίνη και στην ακτίνη θα μπορούσε να παρομοιαστεί με το τράβηγμα της σκανδάλης, που στην περίπτωση αυτή επάγει την κάμψη της εγκάρσιας γέφυρας προκαλώντας τη δυναμική έλξη (στάδιο 3). Οι ερευνητές δεν έχουν ανακαλύψει μέχρι σήμερα τον μηχανισμό μέσω του οποίου η χημική ενέργεια που απελευθερώνεται από την υδρόλυση της ATP αποθηκεύεται στις εγκάρσιες γέφυρες της μυοσίνης και στη συνέχεια μετασχηματίζεται στη μηχανική ενέργεια της δυναμικής έλξης. Η φωσφορική ομάδα (P_i) απελευθερώνεται από την εγκάρσια γέφυρα κατά τη διάρκεια της δυναμικής έλξης. Όταν ολοκληρωθεί η δυναμική έλξη, η ADP απελευθερώνεται επίσης.

Όταν ο μυς δε διεγείρεται, δεν απελευθερώνεται Ca^{2+} και η τροπονίνη δεν απομακρύνει την τροπομυοσίνη από τις περιοχές των μορίων της ακτίνης στις οποίες προσδένονται οι εγκάρσιες γέφυρες, με αποτέλεσμα να καθίσταται αδύνατη η πυροδότηση της δυναμικής έλξης (στάδιο 2β).

Με την απελευθέρωση του P_i και της ADP από τη μυοσίνη μετά τη δυναμική έλξη, η θέση ΑΤΡάσης της μυοσίνης είναι ελεύθερη για την πρόσδεση ενός νέου μορίου ATP. Η ακτίνη και η μυοσίνη παραμένουν συνδεδεμένες στην εγκάρσια γέφυρα έως ότου ένα νέο μόριο ATP προσδεθεί στη μυοσίνη κατά το τέλος της δυναμικής έλξης. Η πρόσδεση του νέου μορίου ATP μειώνει τη συγγένεια πρόσδεσης της κεφαλής της μυοσίνης στην ακτίνη, επιτρέποντας έτσι την αποσύνδεση της εγκάρσιας γέφυρας (στάδιο 4α) και την επιστροφή του μορίου της μυοσίνης στην αρχική του διαμόρφωση. Το νέο μόριο ATP που έχει προσδεθεί υδρολύεται στη συνέχεια από την ΑΤΡάση της μυοσίνης. Έτσι



► **Εικόνα 8-10** Σχηματική αναπαράσταση της σχέσης των υποδοχέων διυδροξυπυριδίνης των σωληναρίων T με τις ποδικές πρωτεΐνες (διάλυλους απελευθέρωσης Ca^{2+} , υποδοχείς ρυανοδίνης) που εδράζονται στους γειτονικούς πλευρικούς σάκους του σαρκοπλάσματικού δικτύου.

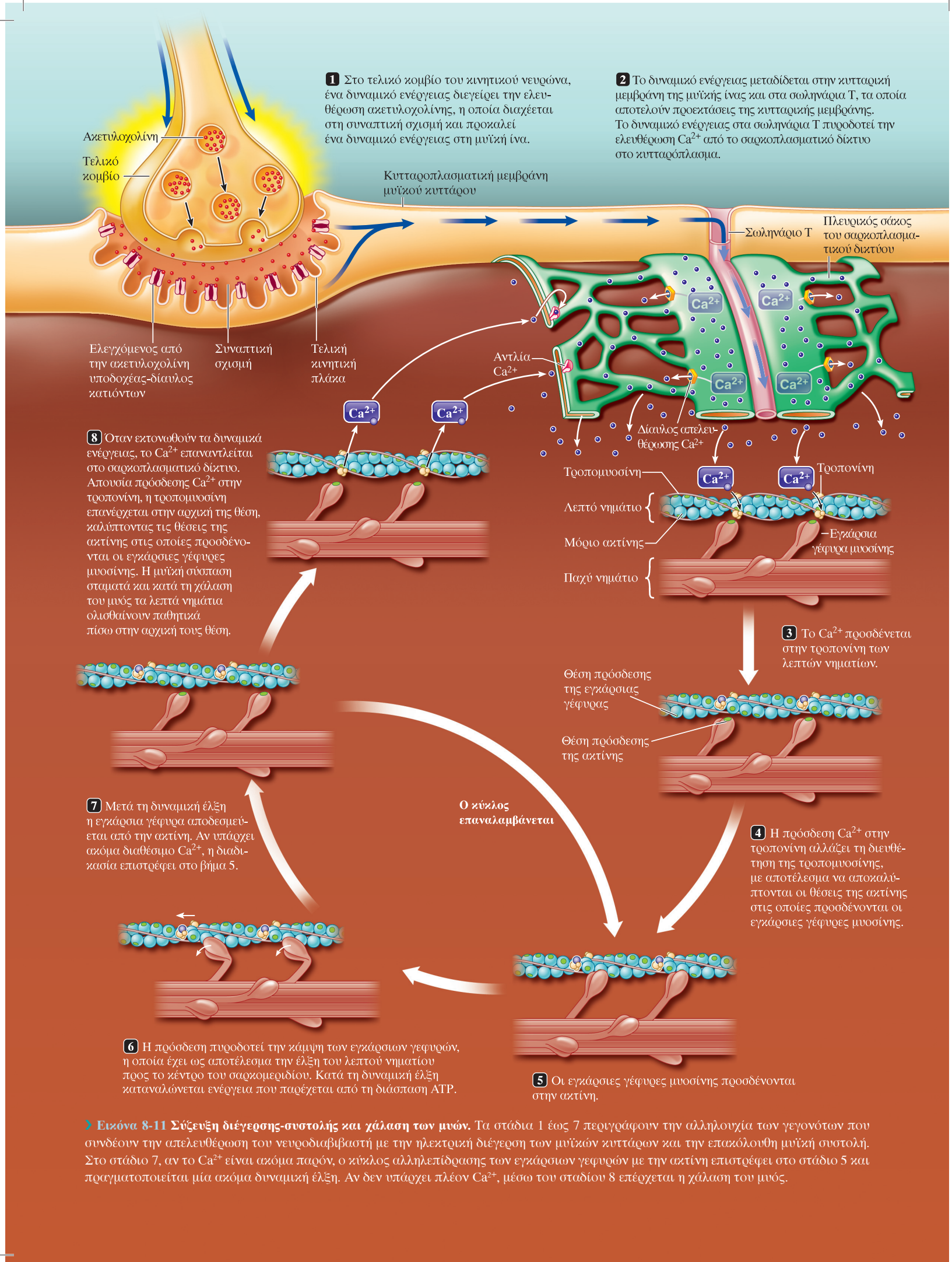
ενεργοποιείται εκ νέου (επανοπλίζεται) η εγκάρσια γέφυρα της μυοσίνης, ώστε να είναι έτοιμη να αρχίσει έναν νέο κύκλο αλληλεπίδρασης με την ακτίνη (στάδιο **1**). Με την πρόσδεση σε ένα νέο μόριο ακτίνης, η ενεργοποιημένη εγκάρσια γέφυρα κάμπτεται ξανά, επαναλαμβάνεται δηλαδή η γνωστή αλληλουχία γεγονότων της δυναμικής έλξης. Οι διαδοχικοί κύκλοι δυναμικής έλξης έλκουν τα λεπτά νημάτια προς το κέντρο του σαρκομεριδίου, ώστε να επιτευχθεί η συστολή του μύος.



ΚΛΙΝΙΚΗ ΑΚΑΜΨΙΑ Να σημειωθεί ότι ένα νέο μόριο ATP θα πρέπει να δεσμευθεί από τη μυοσίνη, ώστε να είναι δυνατή η αποσύνδεση της εγκάρσιας γέφυρας από το μόριο της ακτίνης στο τέλος κάθε κύκλου δυναμικής έλξης (παρόλο που η ATP δε διασπάται κατά την αποσύνδεση των δύο πρωτεϊνών). Η σημασία της ATP στην αποδέσμευση της μυοσίνης από την ακτίνη γίνεται εμφανής όταν κανείς παρατηρεί το φαινόμενο της **νεκρικής ακαμψίας** (rigor mortis). Αυτή η «ακαμψία του θανάτου» είναι ένα γενικευμένο «κλειδωμά» των σκελετικών μυών που αρχίζει 3 έως 4 ώρες μετά τον θάνατο και ολοκληρώνεται περίπου σε 12 ώρες. Μετά τον θάνατο, η συγκέντρωση Ca^{2+} στο κυτταρόπλασμα αρχίζει να

αυξάνεται, πιθανότατα λόγω του ότι η ανενεργή πλέον μεμβράνη των μυϊκών κυττάρων δεν μπορεί να κρατήσει έξω από αυτά το εξωκυτταρικό Ca^{2+} , αλλά και λόγω του ότι Ca^{2+} διαρρέει από τους πλευρικούς σάκους. Οι αυξημένες συγκεντρώσεις Ca^{2+} προκαλούν τη μετατόπιση της τροπονίνης και της τροπομυοσίνης, επιτρέποντας τη σύνδεση της ακτίνης με τις εγκάρσιες γέφυρες μυοσίνης, οι οποίες έχουν ήδη «φορτιστεί» με ATP πριν από τον θάνατο. Επειδή τα νεκρά κύτταρα δεν μπορούν να παραγάγουν ATP, η μυοσίνη και η ακτίνη δεν μπορούν να αποσυνδεθούν. Τα παχέα και τα λεπτά νημάτια παραμένουν επομένως συνδεδεμένα στις ακινητοποιημένες εγκάρσιες γέφυρες, γεγονός που προκαλεί την ακαμψία των νεκρών μυών (στάδιο **46**). Κατά τη διάρκεια των επόμενων ημερών, η νεκρική ακαμψία σταδιακά υποχωρεί, καθώς αρχίζει η αποδόμηση των μυϊκών πρωτεϊνών.

ΧΑΛΑΣΗ ΤΩΝ ΜΥΩΝ Πώς όμως επιτυγχάνεται φυσιολογικά η χάλαση (χαλάρωση) των ζωντανών μυών; Όπως ακριβώς ένα δυναμικό ενέργειας σε μια μυϊκή ίνα ενεργοποιεί τη διαδικασία συστολής μέσω της απελευθέρωσης Ca^{2+} από τους πλευρικούς σάκους στο κυτταρόπλασμα, η διαδικασία της συστολής σταματά και επέρχεται **χάλαση** (relaxation) όταν



1 Στο τελικό κομβίο του κινητικού νευρώνα, ένα δυναμικό ενέργειας διεγείρει την ελευθέρωση ακετυλοχολίνης, η οποία διαχέεται στη συναπτική σχισμή και προκαλεί ένα δυναμικό ενέργειας στη μυϊκή ίνα.

2 Το δυναμικό ενέργειας μεταδίδεται στην κυτταρική μεμβράνη της μυϊκής ίνας και στα σωληνάκια T, τα οποία αποτελούν προεκτάσεις της κυτταρικής μεμβράνης. Το δυναμικό ενέργειας στα σωληνάκια T προοδεύει την ελευθέρωση Ca^{2+} από το σαροπλασματικό δίκτυο στο κυτταρόπλασμα.

Ακετυλοχολίνη
Τελικό κομβίο
Κυτταροπλασματική μεμβράνη μυϊκού κυττάρου
Ελεγχόμενος από την ακετυλοχολίνη υποδοχέας-διάλυτος κατιόντων
Συναπτική σχισμή
Τελική κινητική πλάκα

Σωληνάριο T
Πλευρικός σάκος του σαροπλασματικού δικτύου

8 Όταν εκπονοθούν τα δυναμικά ενέργειας, το Ca^{2+} επαναντλείται στο σαροπλασματικό δίκτυο. Απουσία πρόσδεσης Ca^{2+} στην τροπονίνη, η τροπομοσίνη επανέρχεται στην αρχική της θέση, καλύπτοντας τις θέσεις της ακτίνης στις οποίες προσδένονται οι εγκάρσιες γέφυρες μυοσίνης. Η μυϊκή σύσπαση σταματά και κατά τη χάλυση του μύος τα λεπτά νηματίδια ολισθαίνουν παθητικά πίσω στην αρχική τους θέση.

Αντλία Ca^{2+}
Διάλυος απελευθέρωσης Ca^{2+}
Τροπομοσίνη
Λεπτό νηματίο
Μόριο ακτίνης
Παχύ νηματίο
Τροπονίνη
Εγκάρσια γέφυρα μυοσίνης

3 Το Ca^{2+} προσδένεται στην τροπονίνη των λεπτών νηματίων.

Θέση πρόσδεσης της εγκάρσιας γέφυρας
Θέση πρόσδεσης της ακτίνης

7 Μετά τη δυναμική έλξη η εγκάρσια γέφυρα αποδεσμεύεται από την ακτίνη. Αν υπάρχει ακόμα διαθέσιμο Ca^{2+} , η διαδικασία επιστρέφει στο βήμα 5.

Ο κύκλος επαναλαμβάνεται

4 Η πρόσδεση Ca^{2+} στην τροπονίνη αλλάζει τη διεύθυνση της τροπομοσίνης, με αποτέλεσμα να αποκαλύπτονται οι θέσεις της ακτίνης στις οποίες προσδένονται οι εγκάρσιες γέφυρες μυοσίνης.

6 Η πρόσδεση προοδεύει την κάμψη των εγκάρσιων γεφυρών, η οποία έχει ως αποτέλεσμα την έλξη του λεπτού νηματίου προς το κέντρο του σαρομεριδίου. Κατά τη δυναμική έλξη καταναλώνεται ενέργεια που παρέχεται από τη διάσπαση ATP.

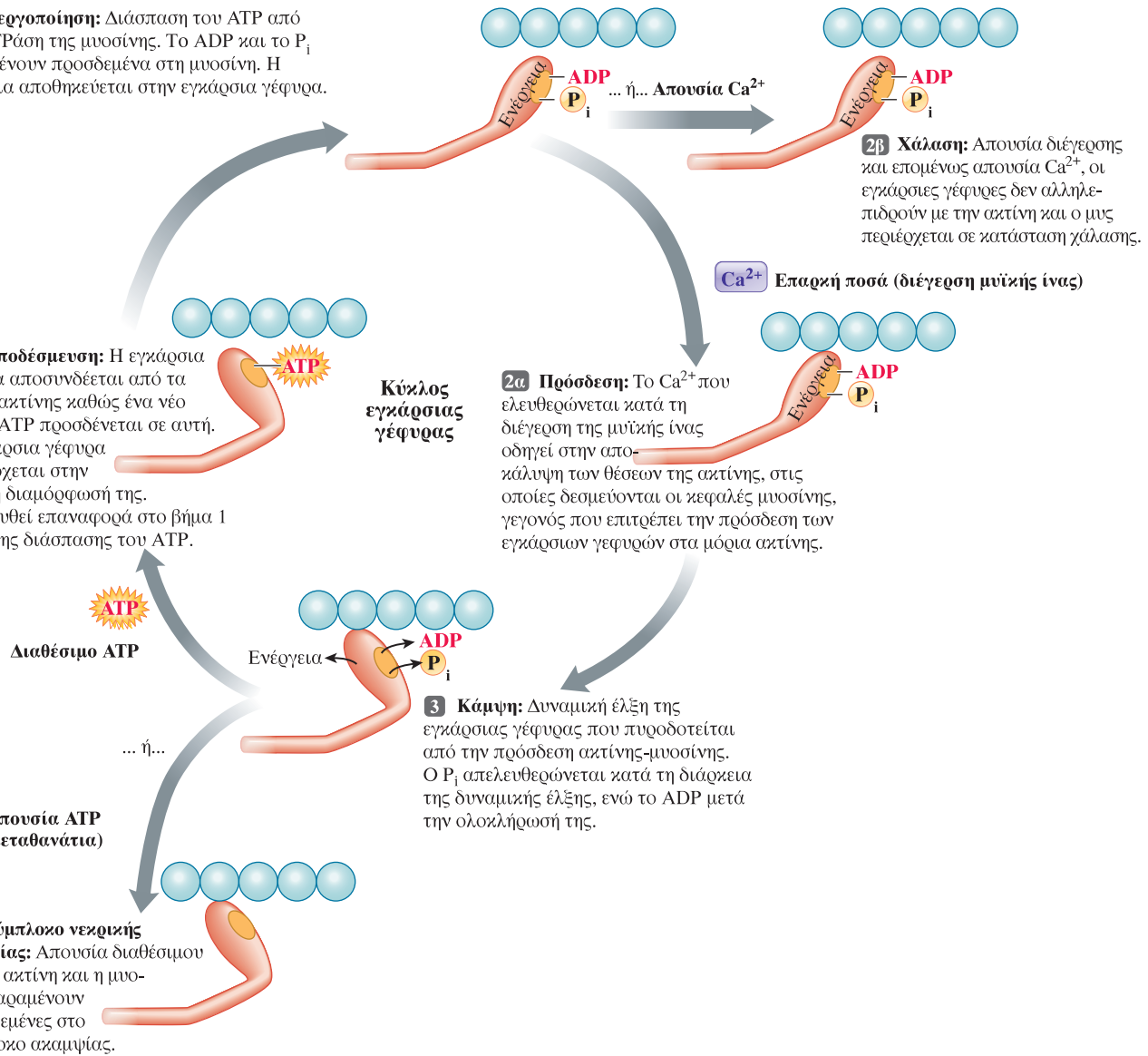
5 Οι εγκάρσιες γέφυρες μυοσίνης προσδένονται στην ακτίνη.

Εικόνα 8-11 Σύζευξη διέγερσης-συστολής και χάλυση των μύων. Τα στάδια 1 έως 7 περιγράφουν την αλληλουχία των γεγονότων που συνδέουν την απελευθέρωση του νευροδιαβιβαστή με την ηλεκτρική διέγερση των μυϊκών κυττάρων και την επακόλουθη μυϊκή σύσπωση. Στο στάδιο 7, αν το Ca^{2+} είναι ακόμα παρόν, ο κύκλος αλληλεπίδρασης των εγκάρσιων γεφυρών με την ακτίνη επιστρέφει στο στάδιο 5 και πραγματοποιείται μία ακόμα δυναμική έλξη. Αν δεν υπάρχει πλέον Ca^{2+} , μέσω του σταδίου 8 επέρχεται η χάλυση του μύος.

1 Ενεργοποίηση: Διάσπαση του ATP από την ATPάση της μυοσίνης. Το ADP και το P_i παραμένουν προσδεμένα στη μυοσίνη. Η ενέργεια αποθηκεύεται στην εγκάρσια γέφυρα.

4α Αποδέσμευση: Η εγκάρσια γέφυρα αποσυνδέεται από τα μόρια ακτίνης καθώς ένα νέο μόριο ATP προσδέεται σε αυτή. Η εγκάρσια γέφυρα επανέρχεται στην αρχική διαμόρφωσή της. Ακολουθεί επαναφορά στο βήμα 1 μέσω της διάσπασης του ATP.

4β Σύμπλοκο νεκρικής ακαμψίας: Απουσία διαθέσιμου ATP, η ακτίνη και η μυοσίνη παραμένουν συνδεδεμένες στο σύμπλοκο ακαμψίας.



➤ **Εικόνα 8-12 Η κυκλική αλληλεπίδραση των εγκάρσιων γεφυρών με την ακτίνη.**

το ασβέστιο επιστρέφει στους πλευρικούς σάκους με τη διακοπή της τοπικής ηλεκτρικής δραστηριότητας. Το σαρκοπλασματικό δίκτυο φέρει έναν μεταφορέα Ca^{2+} που καταναλώνει ενέργεια, την αντλία Ca^{2+} -ATPάσης, η οποία μεταφέρει ενεργά Ca^{2+} από το κυτταρόπλασμα και το συγκεντρώνει στους πλευρικούς σάκους (βλ. ➤ Εικόνα 8-11). Θυμηθείτε ότι το δυναμικό της τελικής κινητικής πλάκας και το επαγόμενο δυναμικό ενέργειας της μυϊκής ίνας σταματούν όταν το προσδεμένο στη μεμβράνη ένζυμο ακετυλοχολινεστεράση απομακρύνει την ACh από τη νευρομυϊκή σύναψη (βλ. Ενότητα 7.3). Όταν δεν επιδρά πλέον στα σωληνάρια T ένα τοπικό δυναμικό ενέργειας ώστε να πυροδοτείται η απελευθέρωση Ca^{2+} , η συνεχής δραστηριότητα της αντλίας Ca^{2+} του σαρκοπλασματικού δικτύου επαναφέρει το απελευθερωμένο ασβέστιο στους πλευρικούς σάκους. Η απομάκρυνση του Ca^{2+} από το κυτταρόπλασμα επιτρέπει στο σύμπλεγμα τροπονίνης-τροπομυοσίνης να διολισθησει πάλι πίσω στην προηγούμενη θέση του. Έτσι καλύπτονται οι περιοχές της ακτίνης στις οποίες προσδέεται η μυοσίνη και δεν είναι πλέον δυνατή η

πρόσδεση της εγκάρσιας γέφυρας μυοσίνης στην ακτίνη. Τα λεπτά νημάτια, έχοντας πλέον απελευθερωθεί από τις κεφαλές της μυοσίνης, επιστρέφουν παθητικά στην αρχική τους θέση ηρεμίας και τότε η μυϊκή ίνα έχει χαλαρώσει.

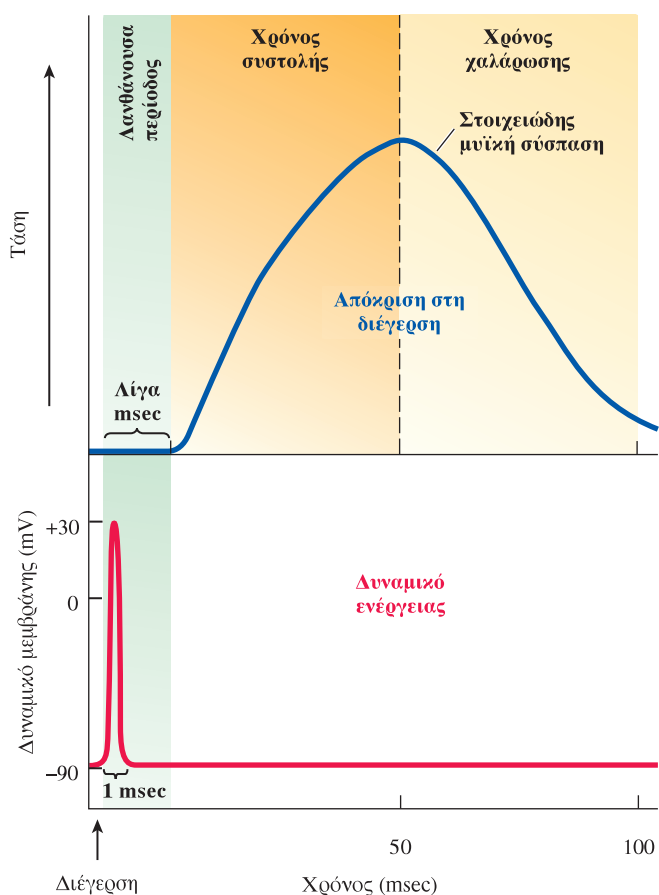
Πόσο όμως διαρκεί η σύσπαση που έχει προκληθεί από ένα μόνο δυναμικό ενέργειας πριν επέλθει η χάλαση της μυϊκής ίνας;

Η διαδικασία της συστολής διαρκεί πολύ περισσότερο από την ηλεκτρική δραστηριότητα που την προκαλέσει.

Ένα δυναμικό ενέργειας σε μια σκελετική ίνα διαρκεί περίπου 1-2 msec. Η έναρξη της επακόλουθης συστολής καθυστερεί χρονικά, δεδομένου ότι θα πρέπει αρχικά να λάβει χώρα η σύζευξη διέγερσης-συστολής πριν ενεργοποιηθεί ο κύκλος των δυναμικών έλξεων. Στην πραγματικότητα, το δυναμικό ενέργειας έχει ήδη εκτονωθεί πριν ακόμα το συστατικό σύστημα των μυών καταστεί λειτουργικό. Αυτή η χρονική

καθυστέρηση λίγων msec ανάμεσα στη διέγερση και στην έναρξη της συστολής είναι γνωστή ως **λανθάνουσα περίοδος** (latent period) (► Εικόνα 8-13).

Χρόνος απαιτείται επίσης προκειμένου να αναπτυχθεί τάση (δύναμη συστολής) μέσα στη μυϊκή ίνα λόγω της ολίσθησης των λεπτών νηματιών πάνω στα παχέα νημάτια μέσω της δραστηριότητας των εγκάρσιων γεφυρών. Ο χρόνος από την έναρξη της συστολής έως την ανάπτυξη της μέγιστης τάσης ονομάζεται **χρόνος συστολής** (contraction time) και ποικίλλει από 15 έως 50 msec, ανάλογα με τον τύπο της μυϊκής ίνας. Η συστολή δε σταματά έως ότου οι πλευρικοί σάκοι επαναπροσλάβουν όλο το Ca^{2+} που απελευθερώθηκε ως απόκριση στο δυναμικό ενέργειας. Η επαναπρόσληψη του Ca^{2+} απαιτεί επίσης χρόνο. Καθώς το Ca^{2+} αντλείται στο εσωτερικό των πλευρικών σάκων, τα επίπεδά του στο κυτταρόπλασμα μειώνονται, με αποτέλεσμα οι προσδεμένες στην ακτίνη εγκάρσιες γέφυρες μυοσίνης και η συνολική δύναμη συστολής να μειώνονται. Ο χρόνος από το σημείο ανάπτυξης μέγιστης τάσης έως την ολοκλήρωση της χάλασης είναι γνωστός ως **χρόνος χάλασης** (relaxation time) και ποικίλλει από 15 έως 50 msec, ανάλογα πάλι με τον τύπο των μυϊκών ινών. Συμπερασματικά, η συνολική διαδικασία συστολής-χάλασης κατά την απόκριση σε ένα δυναμικό ενέργειας μπορεί να διαρκέσει από 30 msec



► **Εικόνα 8-13** Η χρονική σχέση του δυναμικού ενέργειας με την επαγόμενη από αυτό μυϊκή συστολή σε μια βραδεία μυϊκή ίνα. Η διάρκεια του δυναμικού ενέργειας δεν είναι σε κλίμακα (έχει σχεδιαστεί σε μεγέθυνση). Να σημειωθεί ότι το δυναμικό ηρεμίας μιας σκελετικής μυϊκής ίνας είναι -90 mV, ενώ το δυναμικό ηρεμίας του νευρώνα είναι -70 mV.

στις ταχέως συσπώμενες μυϊκές ίνες έως 100 msec ή και παραπάνω στις βραδέως συσπώμενες ίνες. Ο χρόνος αυτός είναι πολύ μεγαλύτερος από τη διάρκεια του δυναμικού ενέργειας που πυροδότησε τη σύσπαση (30-100 msec σε σχέση με 1-2 msec). Αυτό το γεγονός είναι σημαντικό για την ικανότητα του σώματος να παράγει μυϊκές συστολές μεταβλητής δύναμης, όπως θα δούμε στην επόμενη ενότητα.

Ελέγξτε τις γνώσεις σας 8.2

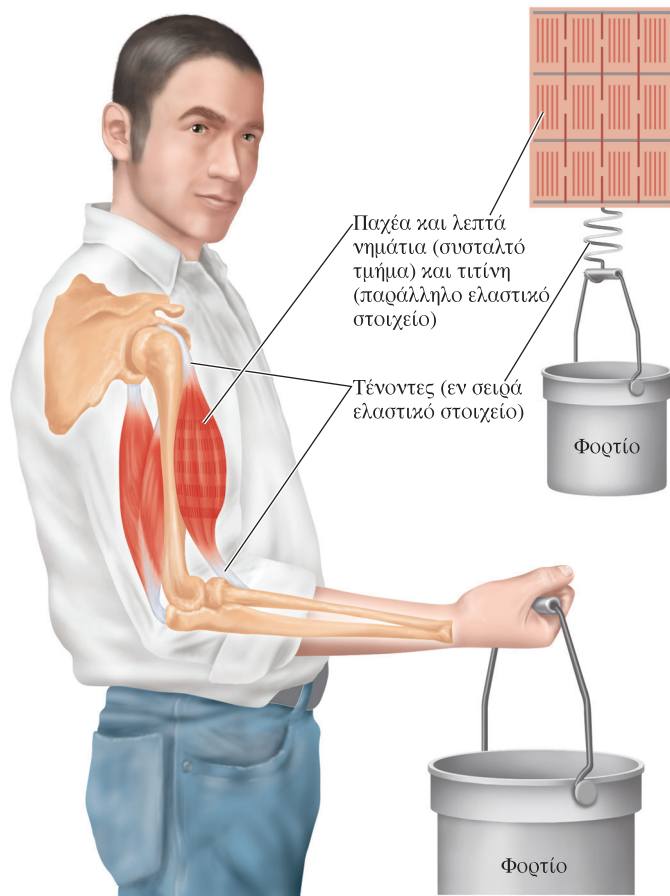
1. Σχεδιάστε τα λεπτά και τα παχέα νημάτια σε ένα σαρομερίδιο κατά τη διάρκεια της χάλασης και κατά τη διάρκεια της συστολής.
2. Περιγράψτε τον ρόλο των υποδοχέων διυδροξυπυριδίνης και ρυανοδίνης στη διαδικασία της σύζευξης διέγερσης-συστολής.
3. Αναπαραστήστε σχηματικά τις εγκάρσιες γέφυρες της μυοσίνης και την αλληλεπίδρασή τους με την ακτίνη κατά τον κύκλο των δυναμικών έλξεων, επισημαίνοντας σε κάθε στάδιο την ATP ή/και την ADP ή/και τον P_i που προσδένονται στην κεφαλή της μυοσίνης.

8.3 Μηχανική των σκελετικών μυών

Μέχρι τώρα έχουμε περιγράψει τη διαδικασία της συστολής σε μια μεμονωμένη μυϊκή ίνα. Στο ανθρώπινο σώμα, οι ομάδες των μυϊκών ινών είναι οργανωμένες σε επιμέρους μύς. Στη συνέχεια θα εστιάσουμε την προσοχή μας στη συστολή των διαφόρων μυών.

Οι μύες αποτελούνται από ομάδες μυϊκών ινών που σχηματίζουν δέσμες και προσφύονται στα οστά.

Κάθε άτομο έχει περίπου 600 σκελετικούς μύς, οι οποίοι ποικίλλουν σε μέγεθος, από τους μικρούς οφθαλμοκινητικούς μύς που ελέγχουν την κίνηση των ματιών και περιέχουν μόνο λίγες εκατοντάδες μυϊκές ίνες έως τους μεγάλους ισχυρούς μύς των κάτω άκρων που περιέχουν αρκετές εκατοντάδες χιλιάδες μυϊκές ίνες. Κάθε μύς περιβάλλεται από συνδετικό ιστό, ο οποίος τον διαπερνά εισβάλλοντας στο εσωτερικό του ώστε να καλύπτει κάθε ξεχωριστή μυϊκή ίνα και να διαχωρίζει τον μυ σε δέσμες. Ο συνδετικός ιστός εκτείνεται πέρα από τα άκρα του μύος, σχηματίζοντας τους σκληρούς, κολλαγονικούς **τένοντες** (tendons) που συνδέουν τον μυ στα οστά. Οι τένοντες μπορεί να είναι αρκετά επιμήκεις, συνδέοντας τον μυ σε ένα οστό αρκετά απομακρυσμένο από το σαρκόδες τμήμα του μύος. Για παράδειγμα, κάποιοι από τους μύς που κινούν τα δάκτυλα των χεριών εντοπίζονται στο αντιβράχιο (στον πήχη) και οι μακριοί τους τένοντες εκτείνονται προς τα κάτω και προσφύονται στα οστά των δακτύλων. Μπορούμε να δούμε εύκολα τους τένοντες αυτούς να κινούνται στη ραχιαία επιφάνεια της άκρας χείρας μας όταν κινούμε πάνω κάτω τα δάκτυλά μας. Αυτή η διάταξη επιτρέπει μεγαλύτερη δεξιότητα στις κινήσεις. Τα δάκτυλα των χεριών μας θα ήταν πολύ παχύτερα, και



► **Εικόνα 8-14** Η σχέση ανάμεσα στο συσταλό τμήμα και στο εν σειρά ελαστικό στοιχείο κατά τη μετάδοση της τάσης των μυών στα οστά. Η μυϊκή τάση λόγω της βράχυνσης των σαρκομεριδίων (που οφείλεται στην ενεργοποίηση του κύκλου αλληλεπίδρασης των εγκάρσιων γεφυρών της μυοσίνης με την ακτίνη) μεταδίδεται στα οστά με τη διάταση των ελαστικών τενόντων.

επομένως πιο αδέξια, αν όλοι οι μύες που χρησιμοποιούνται στην κίνηση των δακτύλων εντοπίζονταν σε αυτά.

Καθώς το συσταλό τμήμα των μυών διατείνει το ελαστικό τους τμήμα, η μυϊκή τάση μεταδίδεται στα οστά.

Η **τάση** (tension) αναπτύσσεται στο εσωτερικό των σαρκομεριδίων, τα οποία αποτελούν το **συσταλό τμήμα** (contractile component) των μυών, ως αποτέλεσμα της ενεργοποίησης των εγκάρσιων γεφυρών μυοσίνης και της επακόλουθης διολίσθησης των λεπτών νημάτων. Τα σαρκομερίδια δεν προσφύονται όμως άμεσα στα οστά. Η τάση που αναπτύσσεται από τα συσταλά τμήματα μεταφέρεται στα οστά μέσω των τενόντων, οι οποίοι έχουν έναν συγκεκριμένο βαθμό παθητικής ελαστικότητας. Αυτός ο μη συσταλτός ελαστικός ιστός (οι τένοντες) συνδέεται σε σειρά με το συσταλό τμήμα των μυών (τα σαρκομερίδια) και για τον λόγο αυτό ονομάζεται

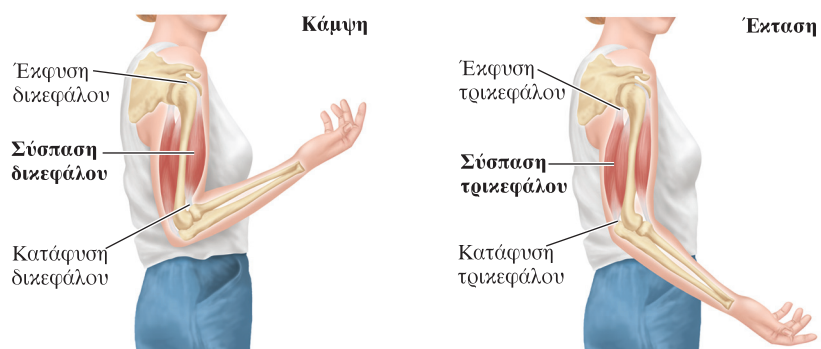
εν σειρά ελαστικό στοιχείο (series-elastic component) του μύος (σε αντιδιαστολή με την τιτίνη, η οποία αποτελεί ένα σημαντικό συστατικό του **παράλληλου ελαστικού στοιχείου** και συνεισφέρει στην παθητική ελαστική επαναφορά του μύος). Το εν σειρά ελαστικό στοιχείο συμπεριφέρεται σαν ένα σκληρό ελατήριο τοποθετημένο ανάμεσα στα συσταλά στοιχεία που δημιουργούν δυνάμεις τάσης και στο οστό που πρόκειται να κινηθεί ενάντια σε ένα εξωτερικό **φορτίο** (load) το οποίο ασκεί μια αντιτιθέμενη δύναμη (► Εικόνα 8-14). Η βράχυνση των σαρκομεριδίων διατείνει (τεντώνει) το εν σειρά ελαστικό στοιχείο (τους τένοντες). Η μυϊκή τάση μεταδίδεται στο οστό μέσω της διάτασης του εν σειρά ελαστικού στοιχείου. Αυτή η δύναμη που εφαρμόζεται στο οστό επιφέρει την κίνησή του ενάντια στη δύναμη που ασκεί το φορτίο.

Κατά τεκμήριο, κάθε μυς, μέσω των τενόντων που ξεκινούν από τα δύο άκρα του, προσφύεται σε τουλάχιστον δύο οστά τα οποία σχηματίζουν μία άρθρωση. Όταν ο μυς βραχύνεται κατά τη διάρκεια της σύσπασης, η γωνία της άρθρωσης μεταβάλλεται και το ένα οστό κινείται σε σχέση με το άλλο, όπως για παράδειγμα κατά την **κάμψη** (flexion) της άρθρωσης του αγκώνα από τη σύσπαση του δικέφαλου μύος και κατά την **έκταση** (extension) της άρθρωσης του αγκώνα από τη σύσπαση του τρικέφαλου μύος (► Εικόνα 8-15). Το άκρο του μύος που προσφύεται στο πιο ακίνητο (στατικό) τμήμα του σκελετού ονομάζεται **έκφυση** (origin), ενώ το άκρο που προσφύεται στο πιο κινητό τμήμα του σκελετού ονομάζεται **κατάφυση** (insertion).

Οι τρεις κύριοι τύποι συστολής είναι η ισotonική, η ισokινητική και η ισoμετρική.

Δεν προκαλούν όμως βράχυνση των μυών και κίνηση των οστών όλες οι μυϊκές συστολές. Για να βραχυνθεί ένας μυς κατά τη διάρκεια της συστολής, θα πρέπει η τάση που αναπτύσσεται από αυτόν να ξεπεράσει τις δυνάμεις που αντιτίθενται στην κίνηση του οστού στο οποίο ο μυς καταφύεται. Στην περίπτωση της κάμψης της άρθρωσης του αγκώνα, η αντιτιθέμενη δύναμη (το φορτίο) είναι το βάρος του αντικειμένου που ανυψώνεται. Όταν κάμπτουμε τον αγκώνα μας χωρίς να σηκώνουμε ένα εξωτερικό αντικείμενο, εφαρμόζεται πάλι φορτίο, αν και σημαντικά μικρότερο, το οποίο είναι το βάρος του αντιβραχίου μας που θα πρέπει να κινηθεί ενάντια στη βαρύτητα.

Υπάρχουν τρεις κύριοι τύποι μυϊκής συστολής. Στην **ισotonική συστολή** (isotonic contraction), το φορτίο παραμένει σταθερό καθώς ο μυς αλλάζει μήκος. Στην **ισokινητική συστολή** (isokinetic contraction), η ταχύτητα βράχυνσης παραμένει



► **Εικόνα 8-15** Κάμψη και έκταση της άρθρωσης του αγκώνα.

σταθερή καθώς ο μυς αλλάζει μήκος. Στην **ισομετρική συστολή** (isometric contraction), ο μυς εμποδίζεται να μεταβάλλει το μήκος του και έτσι η μυϊκή τάση αναπτύσσεται με σταθερό μήκος μυός. Σε μοριακό επίπεδο, και στους τρεις παραπάνω τύπους συστολής των μυών λαμβάνει χώρα η ίδια αλληλουχία γεγονότων. Η διέγερση των μυών επάγει τη συστολή τους που προκαλεί την ανάπτυξη τάσης: οι εγκάρσιες γέφυρες της μυοσίνης προσδένονται στην ακτίνη και ακολουθούν κύκλοι δυναμικών έλξεων κατά τους οποίους, μέσω της διολίθησης των λεπτών νημάτων, επιτυγχάνεται η βράχυνση των σαρκομεριδίων. Έτσι διατείνεται το εν σειρά ελαστικό στοιχείο, ώστε να ασκηθούν δυνάμεις στα οστά στις περιοχές πρόσφυσης και κατάφυσης των μυών.

Ας χρησιμοποιήσουμε ως παράδειγμα τον δικέφαλο βραχιόνιο μυ, υποθέτοντας ότι πρόκειται να σηκώσουμε ένα αντικείμενο. Όταν η τάση που αναπτύσσεται στον δικέφαλο μυ είναι αρκετά μεγάλη ώστε να υπερνικήσει το βάρος του αντικειμένου που κρατάμε στο χέρι μας, μπορούμε να σηκώσουμε το αντικείμενο. Κατά την ανύψωση του αντικειμένου λαμβάνει χώρα βράχυνση του δικέφαλου μυός. Δεδομένου ότι το βάρος του αντικειμένου δεν αλλάζει κατά την ανύψωσή του, αυτός ο τύπος συστολής είναι μια **ισοτονική** (δηλαδή «σταθερής τάσης») **συστολή**. Ωστόσο, λόγω της μηχανικής της άρθρωσης, καθώς η γωνία της άρθρωσης μεταβάλλεται κατά την ανύψωση του αντικειμένου, η μυϊκή τάση θα πρέπει επίσης να μεταβληθεί, ώστε να υπερνικήσει το φορτίο (θα μάθουμε αργότερα για τη λειτουργία των αρθρώσεων ως συστημάτων μοχλών). Επομένως η τάση των μυών δεν παραμένει σταθερή σε όλη τη διάρκεια της περιόδου βράχυνσής τους κατά τη διάρκεια μιας ισοτονικής συστολής (παρά το όνομά της), αν και το φορτίο παραμένει σταθερό.

Η **ισοκινητική** (δηλαδή «σταθερής κίνησης») **συστολή** προκύπτει όταν οι μυϊκές ίνες βραχύνονται με σταθερή ταχύτητα. Οι ισοκινητικές συστολές δε λαμβάνουν χώρα φυσιολογικά, αλλά μπορεί να επιτευχθούν χρησιμοποιώντας ειδικά μηχανήματα άσκησης που ρυθμίζονται έτσι ώστε να απαιτούν σύσπαση των μυών με σταθερή ταχύτητα καθ' όλο το εύρος της κίνησης. Ένα από τα θεωρούμενα πλεονεκτήματα της ισοκινητικής άσκησης είναι η ταχύτερη αύξηση της δύναμης των μυών.

Τι συμβαίνει όμως αν δοκιάσουμε να σηκώσουμε ένα αντικείμενο που είναι πολύ βαρύ για μας (δηλαδή αν η τάση που αναπτύσσεται στους μυς του βραχίονα είναι μικρότερη από αυτήν που απαιτείται για να σηκώσουμε το φορτίο); Στην περίπτωση αυτή, ο μυς δεν μπορεί να βραχυνθεί και να σηκώσει το αντικείμενο και το μήκος του παραμένει σταθερό παρά την ανάπτυξη τάσης σε αυτόν. Έτσι λαμβάνει χώρα η **ισομετρική** («σταθερού μήκους») **συστολή**. Εκτός από τις περιπτώσεις όπου το φορτίο είναι πολύ μεγάλο, ισομετρικές συστολές λαμβάνουν επίσης χώρα όταν η τάση που αναπτύσσεται από τον μυ είναι ηβλημένα μικρότερη από αυτήν που απαιτείται για να μετακινηθεί το φορτίο. Στην περίπτωση αυτή, ο στόχος είναι να διατηρηθεί σταθερό το μήκος του μυός παρά την ανάπτυξη τάσης σε αυτόν. Τέτοιες **υπομέγιστες** ισομετρικές συστολές είναι σημαντικές για τη διατήρηση της στάσης του σώματος (για παράδειγμα, όταν κρατάμε τεντωμένα και άκαμπτα τα πόδια μας ενώ στεκόμαστε όρθιοι) και για τη διατήρηση των αντικειμένων σε ένα συγκεκριμένο σημείο (για παράδειγμα, όταν κρατάμε σταθερό ένα μπουκάλι νερό ανάμεσα σε δύο καταπόσεις).

Συνήθως, οι συστολές των μυών δεν ανήκουν απόλυτα σε καμία από τις παραπάνω κατηγορίες. Η τάση που αναπτύσσεται στον μυ, το μήκος του μυός και η ταχύτητα βράχυνσής

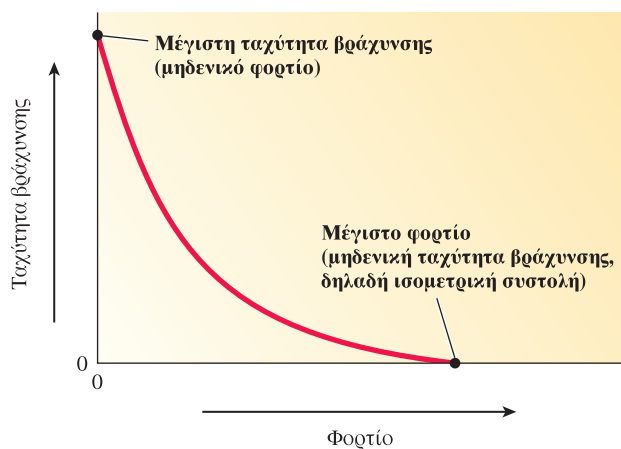
του μπορεί να ποικίλουν καθ' όλο το εύρος της κίνησης. Ας σκεφτούμε τι συμβαίνει όταν τεντώνουμε τη χορδή ενός τόξου με ένα βέλος. Η τάση του δικέφαλου μυός αυξάνεται συνεχώς, ώστε να υπερνικήσει τη συνεχώς αυξανόμενη αντίσταση, καθώς τεντώνουμε ολοένα και περισσότερο τη χορδή. Ταυτόχρονα, η γωνία της άρθρωσης αλλάζει και ο μυς σταδιακά βραχύνεται, καθώς ο αγκώνας μας κάμπτεται ώστε να διατείνει περισσότερο τη χορδή. Μια τέτοια συστολή του μυός δε λαμβάνει χώρα με σταθερή τάση, σταθερό μήκος ή σταθερή ταχύτητα.

ΟΜΟΚΕΝΤΡΕΣ ΚΑΙ ΕΚΚΕΝΤΡΕΣ ΣΥΣΤΟΛΕΣ Υπάρχει επίσης ένας άλλος τρόπος περιγραφής των μυϊκών συστολών, σύμφωνα με τον οποίο κατατάσσονται σε ομόκεντρες ή έκκεντρες. Στις **ομόκεντρες συστολές** (concentric contractions) ο μυς βραχύνεται, ενώ στις **έκκεντρες συστολές** (eccentric contractions) ο μυς επιμηκύνεται. Παράδειγμα έκκεντρης συστολής είναι το κατέβασμα ενός βιβλίου, ώστε να το τοποθετήσουμε σε ένα γραφείο. Κατά τη διάρκεια αυτής της κίνησης, οι μυϊκές ίνες του δικέφαλου επιμηκύνονται, αν και εξακολουθούν να συσπώνται ενεργά, αντιτιθέμενες στην παθητική διάτασή τους από το φορτίο (το βάρος του βιβλίου). Η συστολή αυτή καθαυτή δεν επιμηκύνει τον μυ. Η συστολή αντιτίθεται στη διάταση του μυός που προκαλείται από την εξωτερική δύναμη του βάρους του βιβλίου.

ΑΛΛΕΣ ΣΥΣΠΑΞΕΙΣ Ορισμένοι σκελετικοί μύες δεν προσφύονται και με τα δύο τους άκρα σε οστά, αλλά παρ' όλα αυτά παράγουν κίνηση. Για παράδειγμα, οι μύες της γλώσσας, στο ελεύθερο άκρο της, δεν καταφύονται πουθενά. Οι συστολές των μυών της γλώσσας κινούν το ελεύθερο άκρο της κατά την ομιλία και τη μύση της τροφής. Οι οφθαλμοκινητικοί μύες εκφύονται από το κρανίο και καταφύονται στον βολβό του ματιού και όχι σε κάποιο άλλο οστό. Η σύσπαση των μυών αυτών κινεί τους βολβούς των ματιών, γεγονός που μας διευκολύνει να παρακολουθούμε τα κινούμενα αντικείμενα, να διαβάσουμε κτλ. Ένας μικρός αριθμός σκελετικών μυών δεν προσφύονται καθόλου σε οστά και στην πραγματικότητα εμποδίζουν την κίνηση. Σε αυτή την κατηγορία ανήκουν οι εκούσια ελεγχόμενοι δακτύλιοι σκελετικού μυϊκού ιστού, γνωστοί ως σφιγκτήρες, του ουροποιητικού και του γαστρεντερικού συστήματος, που με τη συστολή τους ρυθμίζουν την έξοδο των ούρων και των κοπράνων.

Η ταχύτητα βράχυνσης σχετίζεται με το φορτίο.

Το φορτίο καθορίζει επίσης σε σημαντικό βαθμό την ταχύτητα με την οποία αλλάζει το μήκος των μυών (► Εικόνα 8-16). Κατά τη διάρκεια μιας ομόκεντρης συστολής, όσο μεγαλύτερο είναι το φορτίο, τόσο μικρότερη είναι η ταχύτητα με την οποία βραχύνονται οι συσπόμενες μυϊκές ίνες του μυός. Η ταχύτητα βράχυνσης των μυών είναι μέγιστη όταν δεν εφαρμόζεται εξωτερικό φορτίο, σταδιακά μειώνεται καθώς το φορτίο αυξάνεται και τελικά γίνεται μηδενική (ο μυς δε βραχύνεται – ισομετρική συστολή) όταν το φορτίο δεν μπορεί να υπερνικηθεί από τη μέγιστη τάση που αναπτύσσει ο μυς. Όλοι έχουμε εμπειρία από αυτή τη **σχέση φορτίου-ταχύτητας** (load-velocity relationship). Μπορούμε να σηκώσουμε ελαφριά αντικείμενα με την ανάπτυξη μικρής τάσης στους μυς μας γρήγορα, ενώ μπορούμε να σηκώσουμε πολύ βαριά αντικείμενα μόνο αργά ή και καθόλου. Η σχέση του φορτίου με την ταχύτητα βράχυνσης είναι μια θεμελιώδης ιδιότητα των μυών, προφανώς επειδή η δυναμική έλξη των



► **Εικόνα 8-16** Σχέση φορτίου-ταχύτητας στις ομόκεντρες συστολές. Η ταχύτητα της βράχυνσης μειώνεται καθώς το φορτίο αυξάνεται.

εγκάρσιων γεφυρών επιβραδύνεται όταν οι κεφαλές της μυοσίνης κάμπτονται ενάντια σε μεγαλύτερο φορτίο.

Ενώ στις ομόκεντρες συστολές το φορτίο και η ταχύτητα βράχυνσης του μυός είναι *αντιστρόφως ανάλογα*, στις έκκεντρες συστολές το φορτίο και η ταχύτητα αύξησης του μεγέθους του μυός είναι *ευθέως ανάλογα*. Μια εξωτερική δύναμη (φορτίο) μεγαλύτερη από τη μέγιστη δύναμη συστολής ενός μυός θα προκαλέσει αύξηση του μήκους του μυός, με την ταχύτητα αυτής της αύξησης να είναι ανάλογη του φορτίου.

Αν και οι μύες παράγουν έργο, μεγάλο μέρος της ενέργειας μετατρέπεται σε θερμότητα.

Με βάση τον ορισμό του έργου στη φυσική, οι μύες παράγουν έργο μόνο όταν ένα αντικείμενο μετακινείται. Το **έργο** (work) ορίζεται ως η δύναμη επί την απόσταση. Η **δύναμη** (force) είναι η τάση που αναπτύσσει ο μύς προκειμένου να υπερικηθεί το φορτίο (το βάρος του αντικειμένου). Το έργο επομένως που παράγει ένας συσπώμενος μύς εξαρτάται από το βάρος του αντικειμένου και την απόσταση κατά την οποία αυτό μετακινείται. Σε μια ισομετρική συστολή, όταν δε μετακινείται κάποιο αντικείμενο, η απόδοση εξωτερικού έργου από τη μυϊκή συστολή είναι μηδενική. Όλη η χημική ενέργεια που καταναλώνεται από τον μυ κατά τη διάρκεια της παραπάνω συστολής μετατρέπεται σε θερμότητα. Σε μια ισοτονική ή ισοκινητική συστολή, η απόδοση του μυός σε έργο είναι περίπου 25%. Δηλαδή από τη συνολική ενέργεια που καταναλώθηκε από τον μυ για τη σύσπασή του, 25% αποδίδεται ως εξωτερικό έργο, ενώ το υπόλοιπο 75% μετατρέπεται σε θερμότητα.

Μεγάλο μέρος αυτής της θερμότητας δεν είναι στην πραγματικότητα άχρηστο με τη φυσιολογική έννοια, δεδομένου ότι χρησιμοποιείται για να διατηρηθεί σταθερή η θερμοκρασία του σώματος. Στην πραγματικότητα, το ρίγος –μία μορφή ακούσιων συσπάσεων των σκελετικών μυών– είναι ένας γνωστός μηχανισμός αύξησης της παραγωγής θερμότητας από το σώμα. Αντίθετα, η έντονη άσκηση κατά τη διάρκεια μιας ζεστής ημέρας μπορεί να υπερθερμάνει το σώμα μας, λόγω του ότι οι φυσιολογικοί μηχανισμοί απώλειας θερμότητας δεν είναι σε θέση να αντιροπήσουν επαρκώς την αυξημένη παραγωγή της (Κεφάλαιο 17).

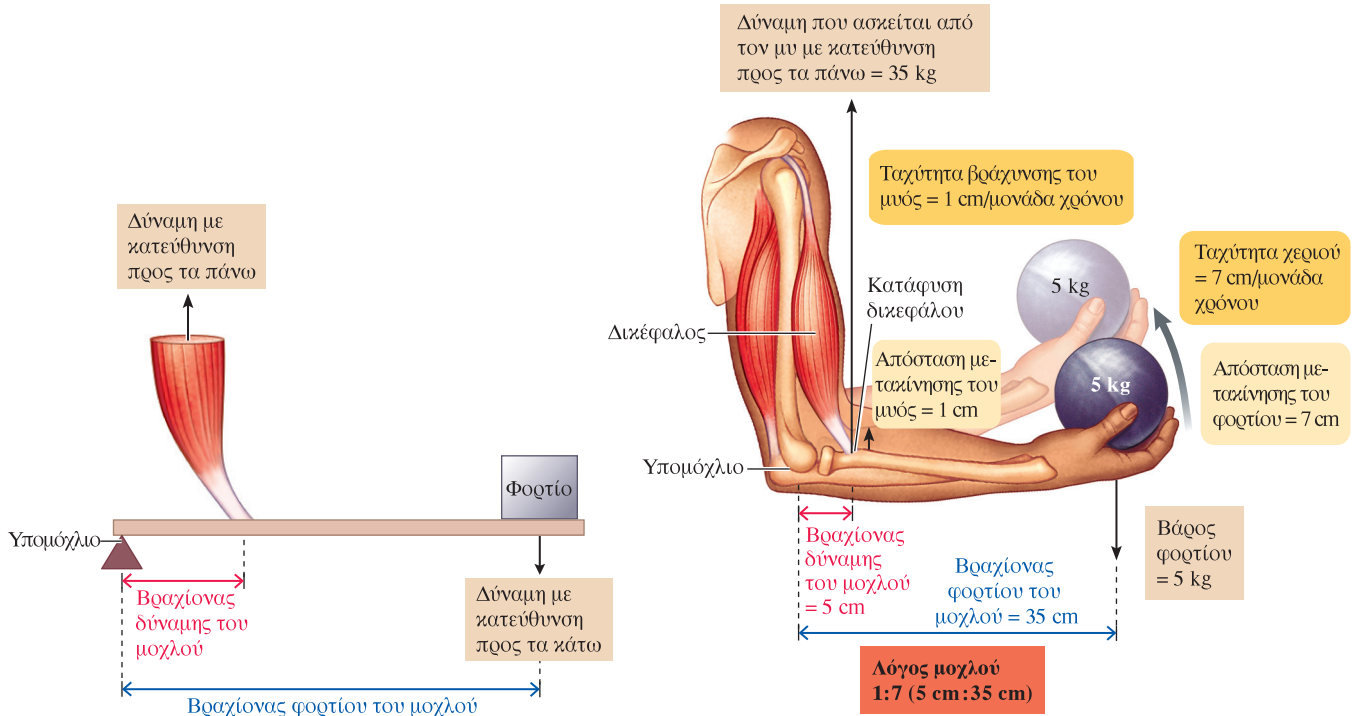
Οι σκελετικοί μύες προσφύονται στα οστά σχηματίζοντας συστήματα μοχλών.

Οι περισσότεροι σκελετικοί μύες προσφύονται στα οστά στις αρθρώσεις, σχηματίζοντας συστήματα μοχλών. Ο **μοχλός** (lever) είναι μια άκαμπτη δομή που μπορεί να κινείται γύρω από ένα σημείο περιστροφής το οποίο είναι γνωστό ως **υπομόχλιο** (fulcrum). Στο ανθρώπινο σώμα, τα οστά λειτουργούν ως μοχλοί, οι αρθρώσεις ως υπομόχλια και οι σκελετικοί μύες παρέχουν τη δύναμη κίνησης των οστών. Το τμήμα ενός μοχλού ανάμεσα στο υπομόχλιο και στο σημείο άσκησης δύναμης από τον μυ ονομάζεται **βραχίονας δύναμης** (power arm), ενώ το τμήμα ανάμεσα στο υπομόχλιο και στο σημείο άσκησης δύναμης από το φορτίο είναι γνωστό ως **βραχίονας φορτίου** (load arm) (► Εικόνα 8-17α).

Το πιο προφανές σύστημα μοχλού στο σώμα είναι αυτό που εμπλέκεται στην κάμψη της άρθρωσης του αγκώνα. Οι σκελετικοί μύες, όπως ο δικέφαλος βραχιόνιος μύς, του οποίου η σύσπαση κάμπτει την άρθρωση του αγκώνα, αποτελούνται από πολλές παράλληλες μυϊκές ίνες οι οποίες μπορούν να ασκήσουν μεγάλη δύναμη στο σημείο κατάφυσής τους αλλά βραχύνονται λίγο και με σχετικά μικρή ταχύτητα. Χάρη στο σύστημα μοχλού της άρθρωσης του αγκώνα, οι αργές μικρές κινήσεις του δικεφάλου «πολλαπλασιάζονται», ώστε η κίνηση του χεριού να είναι πιο γρήγορη και να καλύπτει μεγαλύτερη απόσταση.

Ας δούμε πώς ανυψώνουμε ένα αντικείμενο βάρους 5 kg με το χέρι μας (► Εικόνα 8-17β). Όταν ο δικέφαλος συσπάται, ασκεί δύναμη με κατεύθυνση προς τα πάνω στο σημείο κατάφυσής του στο αντιβράχιο, περίπου 5 cm από την άρθρωση του αγκώνα, η οποία αποτελεί το υπομόχλιο του συστήματος μοχλού του αγκώνα. Έτσι ο βραχίονας δύναμης αυτού του συστήματος μοχλού έχει μήκος 5 cm. Το μήκος του βραχίονα φορτίου είναι η απόσταση ανάμεσα στην άρθρωση του αγκώνα και στην παλάμη και ισούται με περίπου 35 cm. Στην περίπτωση αυτή, ο βραχίονας φορτίου είναι 7 φορές μεγαλύτερος από τον βραχίονα δύναμης, γεγονός που καθιστά δυνατή την κίνηση του φορτίου σε απόσταση 7 φορές μεγαλύτερη από εκείνη του μήκους βράχυνσης του μυός (ενώ ο δικέφαλος βραχύνεται κατά 1 cm, το χέρι μετακινεί το φορτίο κατά 7 cm) και με ταχύτητα 7 φορές μεγαλύτερη (το χέρι κινείται κατά 7 cm στο χρονικό διάστημα που ο δικέφαλος βραχύνεται κατά 1 cm).

Το μειονέκτημα αυτού του συστήματος μοχλού είναι ότι ο δικέφαλος μύς θα πρέπει να ασκήσει στο σημείο κατάφυσής του δύναμη 7 φορές μεγαλύτερη απ' ό,τι το φορτίο, ώστε να το μετακινήσει. Προκειμένου να διατηρηθεί σταθερό στο χέρι μας ένα αντικείμενο βάρους 5 kg, το γινόμενο του μήκους του βραχίονα δύναμης επί τη δύναμη στον δικέφαλο θα πρέπει να είναι ίσο με το γινόμενο του μήκους του βραχίονα φορτίου επί τη δύναμη που ασκείται από το φορτίο. Τα δύο παραπάνω γινόμενα ονομάζονται **ροπές** (moments). Η ροπή του φορτίου είναι 5 kg (δύναμη) επί 35 cm (βραχίονας φορτίου). Η παραπάνω ροπή θα πρέπει να είναι ίση με τη ροπή του μυός, που είναι 35 kg (δύναμη) επί 5 cm (βραχίονας δύναμης). Προκειμένου λοιπόν να ανυψώσει βάρος 5 kg, ο δικέφαλος θα πρέπει να αναπτύξει δύναμη μεγαλύτερη από 35 kg. Από το παραπάνω παράδειγμα γίνεται κατανοητό ότι οι σκελετικοί μύες εργάζονται κατά κανόνα υπό «μειονεκτικές» από πλευράς μηχανικής συνθήκες, λόγω του ότι θα πρέπει να αναπτύξουν σημαντικά μεγαλύτερη δύναμη από το βάρος του φορτίου που πρόκειται να μετακινηθεί. Ωστόσο, ο πολλαπλασιασμός της ταχύτητας και η αύξηση



(α) Συχνότερος τύπος μοχλού στο σώμα

(β) Κάμψη της άρθρωσης του αγκώνα ως παράδειγμα συστήματος μοχλού στο σώμα

► **Εικόνα 8-17 Συστήματα μοχλών που σχηματίζονται από τους μυς, τα οστά και τις αρθρώσεις.** Προσέξτε ότι η αναλογία του μοχλού (το μήκος του βραχίονα δύναμης προς το μήκος του βραχίονα φορτίου) είναι 1/7 (5 cm:35 cm), γεγονός που οδηγεί σε αύξηση της απόστασης και της ταχύτητας της κίνησης κατά 7 φορές [απόσταση που διανύεται από τον μυ (κατά την έκταση ή τη βράχυνσή του) = 1 cm, απόσταση που διανύεται από το χέρι = 7 cm, ταχύτητα βράχυνσης του μυός = 1 cm/μονάδα χρόνου, ταχύτητα του χειριού = 7 cm ανά μονάδα χρόνου]. Αυτό ωστόσο επιτυγχάνεται εις βάρος της δύναμης που χειρίζεται να ασκήσει ο μυς προκειμένου να αντισταθμίσει το φορτίο, η οποία θα πρέπει να είναι 7 φορές μεγαλύτερη από το φορτίο (δύναμη μυός = 35 kg, φορτίο = 5 kg).

της απόστασης κίνησης που παρέχει το παραπάνω σύστημα μοχλού επιτρέπει στους μυς να μετακινούν φορτία γρηγορότερα και σε μεγαλύτερες αποστάσεις, προσφέροντας καλύτερη δυνατότητα χειρισμού των αντικειμένων, κάτι που διαφορετικά θα ήταν αδύνατον.

Στη συνέχεια θα εξετάσουμε τους τρόπους με τους οποίους η τάση που αναπτύσσεται από τους μυς μπορεί να διαβαθμίζεται και να ποικίλλει.

Οι συστολές ενός μυός ποικίλλουν ως προς την ισχύ.

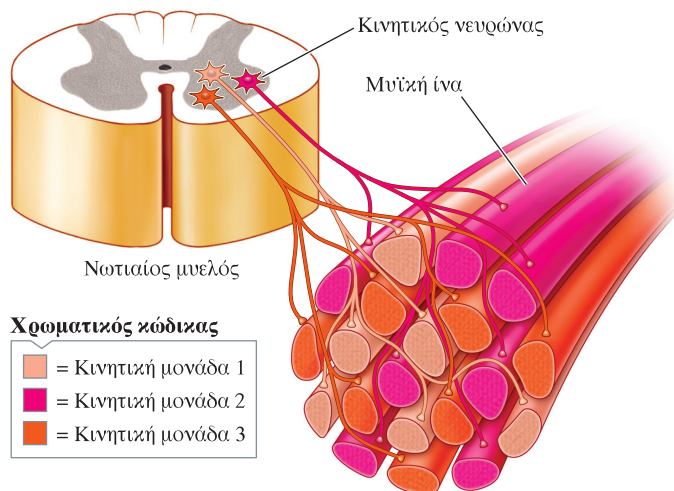
Ένα μεμονωμένο δυναμικό ενέργειας σε μια μυϊκή ίνα παράγει μια βραχεία, ασθενή συστολή που είναι γνωστή ως **στοιχειώδης σύσπαση** (twitch). Η διάρκεια και η ισχύς της είναι πολύ μικρές, με συνέπεια μια μεμονωμένη στοιχειώδης σύσπαση να μην έχει κάποια χρησιμότητα. Οι μυϊκές ίνες οργανώνονται σε ολόκληρους μυς και λειτουργούν συνεργατικά, ώστε να παράγουν μυϊκές συστολές ποικίλης ισχύος που είναι πάντως σημαντικά ισχυρότερες από τη στοιχειώδη σύσπαση. Με άλλα λόγια, μπορούμε να μεταβάλλουμε τη δύναμη που ασκεί ο μυς, ανάλογα με το αν σηκώνουμε ένα φύλλο χαρτί, ένα βιβλίο ή ένα αντικείμενο με βάρος 25 kg. Δύο κύριοι παράγοντες μπορεί να μεταβληθούν, ώστε να επιτευχθεί η διαβάθμιση της τάσης που αναπτύσσεται (δηλαδή της δύναμης που ασκείται) συνολικά από έναν μυ: (1) ο αριθμός των μυϊκών ινών που συσπώνται μέσα στον μυ και (2) η τάση που αναπτύσσεται από κάθε συσπώμενη μυϊκή

ίνα. Στη συνέχεια θα συζητήσουμε καθέναν από τους παραπάνω παράγοντες ξεχωριστά.

Ο αριθμός των μυϊκών ινών που συστέλλονται μέσα σε έναν μυ εξαρτάται από τον βαθμό στρατολόγησης των κινητικών μονάδων.

Όσο μεγαλύτερος είναι ο αριθμός των μυϊκών ινών που συσπώνται, τόσο μεγαλύτερη είναι η συνολική δύναμη που αναπτύσσεται από τον μυ. Συνεπώς οι μεγαλύτεροι μύες που αποτελούνται από περισσότερες μυϊκές ίνες μπορούν να αναπτύξουν μεγαλύτερη δύναμη σε σχέση με τους μικρότερους μυς που περιέχουν λιγότερες μυϊκές ίνες.

Κάθε συγκεκριμένος μυς νευρώνεται από διαφορετικό αριθμό κινητικών νευρώνων. Όταν ο κινητικός νευρώνας εισέρχεται στον μυ, διακλαδίζεται και κάθε τελική του απόληξη παρέχει νευρώση σε μια μυϊκή ίνα (► Εικόνα 8-18). Κάθε κινητικός νευρώνας παρέχει νευρώση σε έναν αριθμό μυϊκών ινών, ενώ κάθε μυϊκή ίνα νευρώνεται από έναν μόνο κινητικό νευρώνα. Όταν ένας κινητικός νευρώνας ενεργοποιείται, όλες οι μυϊκές ίνες που νευρώνει διεγείρονται, ώστε να συσπώνται ταυτόχρονα. Ο κινητικός νευρώνας και οι μυϊκές ίνες τις οποίες νευρώνει αποτελούν μια **κινητική μονάδα** (motor unit). Οι μυϊκές ίνες που απαρτίζουν μια κινητική μονάδα είναι διεσπαρμένες σε ολόκληρο τον μυ, με αποτέλεσμα η ταυτόχρονη σύσπασή τους να οδηγεί σε μια ομαλά κατανεμημένη, αν και σχετικά αδύναμη, συστολή όλου του μυός. Κάθε μυς αποτελείται από ποικίλο αριθμό αναμειγμένων κινητικών



Χρωματικός κώδικας
 □ = Κινητική μονάδα 1
 □ = Κινητική μονάδα 2
 □ = Κινητική μονάδα 3

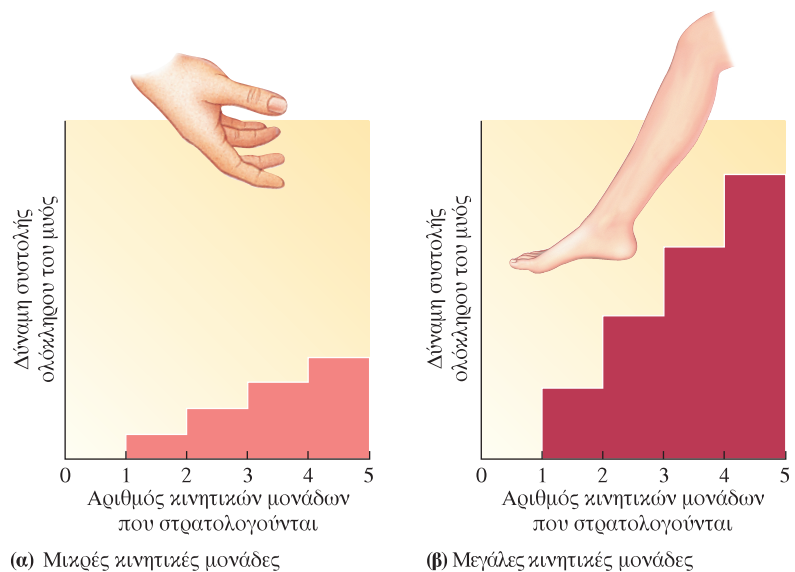
➤ **Εικόνα 8-18** Κινητικές μονάδες σε έναν σκελετικό μυ.

μονάδων. Για μια αδύναμη σύσπαση του μύος ενεργοποιούνται μόνο μία ή λίγες από τις κινητικές του μονάδες. Όσο περισσότερες κινητικές μονάδες στρατολογούνται και διεγείρονται ταυτόχρονα, τόσο αυξάνεται η συνολική δύναμη της συστολής του μύος. Το φαινόμενο αυτό είναι γνωστό ως **στρατολόγηση κινητικών μονάδων** (motor units recruitment).

Το πόσο αυξάνεται η δύναμη με τη στρατολόγηση μιας επιπλέον κινητικής μονάδας εξαρτάται από το μέγεθος της κινητικής μονάδας (δηλαδή από τον αριθμό των μυϊκών ινών που νευρώνονται από έναν κινητικό νευρώνα). Ο αριθμός των μυϊκών ινών ανά κινητική μονάδα και ο αριθμός των κινητικών μονάδων ανά μυ ποικίλλουν ευρέως, ανάλογα με την ειδική λειτουργία που επιτελεί ο μυς. Οι μύες που εκτελούν ακριβείς λεπτές κινήσεις, όπως οι οφθαλμοκινητικοί μύες και οι μύες των χεριών, έχουν κινητικές μονάδες οι οποίες μπορεί να αποτελούνται από πολύ μικρό αριθμό μυϊκών ινών που ενδέχεται να μην υπερβαίνει τις 12. Λόγω του ότι λίγες μυϊκές ίνες περιέχονται σε κάθε κινητική μονάδα, η στρατολόγηση κάθε επιπλέον κινητικής μονάδας οδηγεί σε μικρή αύξηση της δύναμης συστολής όλου του μύος στους παραπάνω μύς (➤ Εικόνα 8-19α). Οι μικρές αυτές κινητικές μονάδες καθιστούν δυνατό τον ακριβή έλεγχο των διαβαθμίσεων της δύναμης συστολής του μύος. Αντίθετα, σε μύς που έχουν σχεδιαστεί για ισχυρές, αδρά ελεγχόμενες κινήσεις, όπως οι μύες των ποδιών, μια μεμονωμένη κινητική μονάδα μπορεί να περιέχει 1.500 έως 2.000 μυϊκές ίνες. Η στρατολόγηση επιπλέον κινητικών μονάδων αν αυτούς τους μύς προκαλεί μεγάλες αυξήσεις στη δύναμη που ασκούν (➤ Εικόνα 8-19β). Οι πολύ ισχυρές συσπάσεις όμως συμβαίνουν σε βάρος της ακρίβειας των κινήσεων που αυτοί οι μύες εκτελούν. Έτσι, ο αριθμός των μυϊκών ινών που συμμετέχουν στη συνολική σύσπαση ενός μύος εξαρτάται από τον αριθμό των κινητικών μονάδων που επιστρατεύονται και τον αριθμό των μυϊκών ινών ανά κινητική μονάδα σε αυτόν τον μυ.

Προκειμένου να καθυστερήσει ή να αποφευχθεί η **κόπωση** (fatigue – η αδυναμία διατήρησης της μυϊκής δύναμης σε ένα συγκεκριμένο επίπεδο) στην περίπτωση μύων που πρέπει να ασκούν για παρατεταμένα χρονικά διαστήματα δύναμη (όπως συμβαίνει με τους μύς που υποστηρίζουν το βάρος του σώματος ενάντια στη βαρύτητα), λαμβάνει χώρα **ασύγχρονη στρατολόγηση** (asynchronous recruitment) των κινητικών μονάδων. Δηλαδή το σώμα εναλλάσσει τις κινητικές μονάδες που χρησιμοποιεί (κατά παρόμοιο τρόπο με τις βάρδιες των εργαζομένων σε ένα εργοστάσιο), ώστε να δίνει εκ περιτροπής την ευκαιρία στις κινητικές μονάδες να ξεκουράζονται. Έτσι, αφού μένουν για λίγο ενεργές ορισμένες κινητικές μονάδες, αναλαμβάνουν στη συνέχεια κάποιες άλλες τον ρόλο τους. Η εκ περιτροπής χρήση των κινητικών μονάδων είναι προσεκτικά συντονισμένη, ώστε ο μυς να μπορεί να διατηρήσει μια σταθερή δύναμη ή, όταν χρειάζεται να μεταβάλει την ασκούμενη δύναμη, οι μεταβολές να είναι ομαλές και όχι σπασμωδικές. Η ασύγχρονη στρατολόγηση των κινητικών μονάδων είναι δυνατή μόνο στις υπομέγιστες μυϊκές συστολές, κατά τη διάρκεια των οποίων αρκεί η στρατολόγηση ορισμένων μόνο από τις κινητικές μονάδες προκειμένου να διατηρήσουν τα επιθυμητά επίπεδα τάσης. Στις μέγιστες μυϊκές συστολές, καθώς όλες οι μυϊκές ίνες θα πρέπει να συσπαστούν, η εναλλαγή των κινητικών μονάδων ώστε να προληφθεί η κόπωση είναι εκ των πραγμάτων αδύνατη. Αυτός είναι ένας λόγος για τον οποίο δεν μπορούμε να σηκώσουμε ένα βαρύ αντικείμενο για τον ίδιο χρόνο που μπορούμε να σηκώσουμε ένα ελαφρύτερο.

Επιπλέον, ο τύπος των μυϊκών ινών που ενεργοποιούνται ποικίλλει ανάλογα με την ένταση της άσκησης. Οι περισσότεροι μύες περιέχουν διαφόρων τύπων μυϊκές ίνες, οι



(α) Μικρές κινητικές μονάδες

(β) Μεγάλες κινητικές μονάδες

➤ **Εικόνα 8-19** Σύγκριση της στρατολόγησης κινητικών μονάδων σε σκελετικούς μύς με μικρές ή μεγάλες κινητικές μονάδες. (α) Κατά τη στρατολόγηση νέων κινητικών μονάδων στους μύς με μικρές κινητικές μονάδες, μόνο λίγες επιπλέον μυϊκές ίνες ενεργοποιούνται κάθε φορά. Έτσι, η στρατολόγηση κάθε νέας κινητικής μονάδας επιφέρει μικρή αύξηση της συνολικής δύναμης συστολής του μύος. (β) Κατά τη στρατολόγηση νέων κινητικών μονάδων στους μύς με μεγάλες κινητικές μονάδες, με κάθε νέα κινητική μονάδα ενεργοποιείται μεγάλος αριθμός επιπλέον μυϊκών ινών, με συνέπεια να λαμβάνουν χώρα μεγάλες αυξήσεις της συνολικής δύναμης συστολής του μύος.

οποίες διαφέρουν μεταξύ τους μεταβολικά και κάποιες είναι περισσότερο ανθεκτικές στην κόπωση σε σχέση με άλλες. Κατά τη διάρκεια ελαφριάς ή μέτριας κινητικής δραστηριότητας στρατολογούνται αρχικά οι κινητικές μονάδες που είναι περισσότερο ανθεκτικές στην κόπωση. Οι τελευταίες μυϊκές ίνες που καλούνται να συμμετάσχουν όταν η δύναμη που πρέπει να ασκήσει ο μυς προσεγγίζει τη μέγιστη δυνατή είναι εκείνες που καταπονούνται γρηγορότερα. Έτσι, ένα άτομο μπορεί να πραγματοποιεί σωματικές δραστηριότητες μειωμένης έντασης για παρατεταμένες περιόδους, αλλά μόνο για μικρό χρονικό διάστημα μπορεί να πραγματοποιήσει ασκήσεις υψηλής έντασης. Φυσικά, ακόμα και οι μυϊκές ίνες που είναι περισσότερο ανθεκτικές στην κόπωση καταπονούνται τελικά όταν απαιτείται να διατηρήσουν ένα επίπεδο δύναμης για μεγάλο χρονικό διάστημα.

Η συχνότητα διέγερσης επηρεάζει τη δύναμη που αναπτύσσεται από κάθε μυϊκή ίνα.

Η συνολική δύναμη που αναπτύσσεται από έναν μυ εξαρτάται όχι μόνο από τον αριθμό των μυϊκών ινών που συσπώνται, αλλά και από την τάση που αναπτύσσει κάθε συσπώμενη μυϊκή ίνα. Στους ποικίλους παράγοντες που επηρεάζουν την τάση που αναπτύσσει μια συσπώμενη μυϊκή ίνα περιλαμβάνονται:

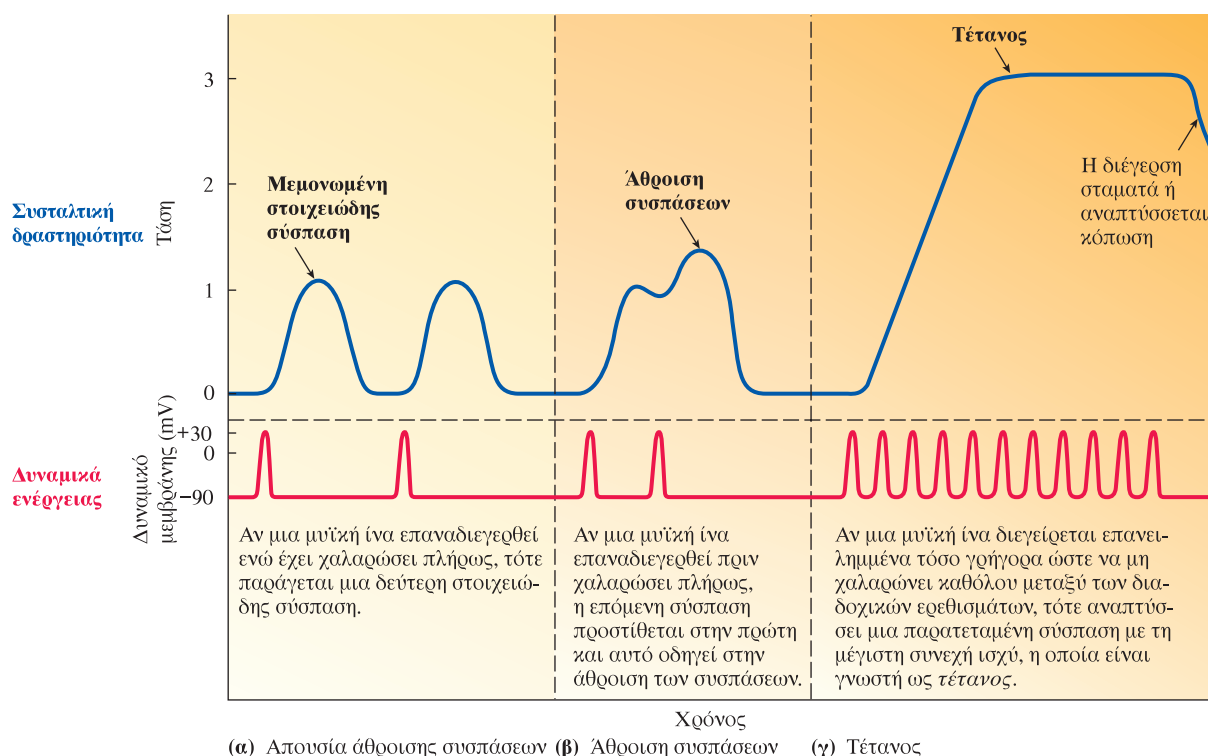
1. Η συχνότητα διέγερσης
2. Το μήκος της μυϊκής ίνας κατά την έναρξη της συστολής
3. Ο βαθμός κόπωσης
4. Η διάμετρος της μυϊκής ίνας

Θα εξετάσουμε αρχικά την επίδραση της συχνότητας διέγερσης και στη συνέχεια τους υπόλοιπους παράγοντες.

ΑΘΡΟΙΣΗ ΣΤΟΙΧΕΙΩΔΩΝ ΣΥΣΠΑΣΕΩΝ ΚΑΙ ΤΕΤΑΝΙΚΕΣ ΣΥΣΤΟΛΕΣ

Αν και ένα μεμονωμένο δυναμικό ενέργειας σε μια μυϊκή ίνα παράγει μόνο μία στοιχειώδη σύσπαση, συστολές με μεγαλύτερη διάρκεια και τάση (δύναμη) είναι δυνατόν να επιτευχθούν με την επαναλαμβανόμενη διέγερση της μυϊκής ίνας. Ας δούμε τι συμβαίνει όταν ένα δεύτερο δυναμικό ενέργειας επιδρά σε μια μυϊκή ίνα. Αν η μυϊκή ίνα, πριν διεγερθεί από το επόμενο δυναμικό ενέργειας, έχει προλάβει να περιέλθει σε κατάσταση πλήρους χάλασης, τότε παράγεται μια νέα στοιχειώδης σύσπαση (► Εικόνα 8-20α). Αν λοιπόν μεσολαβεί αρκετός χρόνος ανάμεσα στις διαδοχικές διεγέρσεις της μυϊκής ίνας, τότε λαμβάνει χώρα κάθε φορά ο ίδιος κύκλος διέγερσης-συστολής-χάλασης που οδηγεί σε διαδοχικές στοιχειώδεις συσπάσεις. Αν όμως η μυϊκή ίνα δεν έχει πλήρως χαλαρώσει από την προηγούμενη σύσπαση, τότε το επόμενο δυναμικό ενέργειας πυροδοτεί μια νέα στοιχειώδη σύσπαση η οποία προστίθεται στην πρώτη (► Εικόνα 8-20β). Καθώς οι δύο στοιχειώδεις συσπάσεις από τα δύο διαδοχικά δυναμικά ενέργειας προστίθενται, η μυϊκή ίνα αναπτύσσει μεγαλύτερη τάση από όση παράγεται από ένα μόνο δυναμικό ενέργειας. Η διαδικασία αυτή είναι γνωστή ως **άθροιση στοιχειωδών συσπάσεων** (twitch summation).

Η άθροιση των συσπάσεων είναι δυνατή λόγω του ότι η διάρκεια του δυναμικού ενέργειας (1-2 msec) είναι πολύ μικρότερη από τη διάρκεια της μυϊκής συστολής (30-100 msec). Εφόσον δημιουργηθεί ένα δυναμικό ενέργειας, παρατηρείται μια σύντομη *ανερέθιστη περίοδος* κατά την οποία δεν είναι δυνατή η δημιουργία ενός νέου δυναμικού ενέργειας (βλ. Ενότητα 4.3). Λόγω της ανερέθιστης περιόδου η άθροιση



► Εικόνα 8-20 Άθροιση συστολών και τétανος.

των δυναμικών ενέργειας είναι αδύνατη: πριν καταστεί δυνατή η γένεση ενός νέου δυναμικού ενέργειας, πρέπει να περάσει η ανερέθιστη περίοδος κατά την οποία η κυτταρική μεμβράνη επιστρέφει στο δυναμικό ηρεμίας. Ωστόσο, επειδή η ανερέθιστη περίοδος ενός δυναμικού ενέργειας παύει πολύ πριν από την ολοκλήρωση της στοιχειώδους σύσπασης που αυτό προκάλεσε, η μυϊκή ίνα μπορεί να διεγερθεί ξανά, ενώ διατηρεί κάποιο βαθμό συστολής. Έτσι, υπό την προϋπόθεση ότι το χρονικό διάστημα που μεσολαβεί ανάμεσα στα διαδοχικά δυναμικά ενέργειας είναι αρκετά μικρό, οι μηχανικές ανταποκρίσεις της μυϊκής ίνας σε καθένα από αυτά αθροίζονται ως έναν βαθμό μεταξύ τους.

Αν το χρονικό διάστημα που μεσολαβεί μεταξύ των διαδοχικών δυναμικών ενέργειας είναι τόσο μικρό ώστε η μυϊκή ίνα να μην έχει τη δυνατότητα να χαλαρώσει καθόλου ανάμεσα στα διαδοχικά ερεθίσματα, τότε αναπτύσσει μια παρατεταμένη σύσπαση με τη μέγιστη ισχύ, η οποία είναι γνωστή ως **τέτανος** (tetanus). Μια τετανική συστολή (► Εικόνα 8-20γ) είναι συνήθως τρεις με τέσσερις φορές ισχυρότερη από μια στοιχειώδη σύσπαση (δε θα πρέπει να συγχέουμε τις φυσιολογικές τετανικές συσπάσεις με τη νόσο του τετάνου, βλ. Ενότητα 4.4).

Η άθροιση των στοιχειωδών συσπάσεων οφείλεται στη διατήρηση των υψηλών επιπέδων Ca^{2+} στο κυτταρόπλασμα και στην παρατεταμένη διάταση του εν σειρά ελαστικού στοιχείου.

Ποιος είναι ο μηχανισμός της άθροισης των συσπάσεων σε κυτταρικό επίπεδο; Η τάση που αναπτύσσει μια συσπώμενη μυϊκή ίνα αυξάνεται όσο υψηλότερος είναι ο ρυθμός πραγματοποίησης των κύκλων των δυναμικών έλξεων. Επίσης, το εν σειρά ελαστικό στοιχείο των μυών (οι τένοντες), προκειμένου να μεταδώσει στα οστά την τάση που αναπτύσσουν οι μυϊκές ίνες, πρέπει να διαταθεί, γεγονός που απαιτεί χρόνο. Έτσι, δύο παράγοντες συνεισφέρουν στην άθροιση των συσπάσεων: (1) η παρατεταμένη αύξηση των επιπέδων κυτταροπλασματικού Ca^{2+} , η οποία οδηγεί σε αλληπάλληλους κύκλους αλληλεπίδρασης των εγκάρσιων γεφυρών με την ακτίνη, και (2) το μεγαλύτερο χρονικό διάστημα κατά το οποίο ασκούνται δυνάμεις που διατείνουν το εν σειρά ελαστικό στοιχείο.

Ο πιο σημαντικός παράγοντας για την άθροιση των συσπάσεων είναι η παρατεταμένη αύξηση στα επίπεδα του κυτταροπλασματικού Ca^{2+} , η οποία οφείλεται στο γεγονός ότι αυξάνεται η συχνότητα διέγερσης της μυϊκής ίνας από τα δυναμικά ενέργειας. Ένα δυναμικό ενέργειας προκαλεί την απελευθέρωση αρκετού Ca^{2+} , ώστε αυτό να επιδράσει με όλα τα μόρια τροπονίνης της μυϊκής ίνας. Κατά συνέπεια όλες οι εγκάρσιες γέφυρες συμμετέχουν στη διαδικασία της σύσπασης. Πώς λοιπόν είναι δυνατόν επαναλαμβανόμενα δυναμικά ενέργειας να παράγουν ακόμα μεγαλύτερη σύσπαση; Η απάντηση σχετίζεται με το χρονικό διάστημα κατά το οποίο είναι διαθέσιμο το Ca^{2+} . Οι εγκάρσιες γέφυρες παραμένουν ενεργές και πραγματοποιούν διαδοχικούς κύκλους κάμψης για όσο χρονικό διάστημα υπάρχει αρκετό Ca^{2+} , ώστε τα συμπλέγματα τροπονίνης-τροπομυοσίνης στην ακτίνη να διατηρούνται μακριά από τις θέσεις δέσμευσης των εγκάρσιων γεφυρών. Κάθε μόριο τροπονίνης, μέσω της αλληλεπίδρασής του με την τροπομυοσίνη, είναι υπεύθυνο για την κάλυψη των περιοχών πρόσδεσης της μυοσίνης σε 7 μόρια ακτίνης. Επομένως η πρόσδεση του Ca^{2+} σε ένα μόριο τροπονίνης οδηγεί σε αποκάλυψη 7 περιοχών σύνδεσης των εγκάρσιων γεφυρών στο λεπτό νημάτιο.

Αμέσως μετά την απελευθέρωση Ca^{2+} ως απόκριση σε ένα δυναμικό ενέργειας, το σαροπλασματικό δίκτυο αρχίζει να αντλεί το Ca^{2+} πίσω στους πλευρικούς σάκους. Καθώς τα επίπεδα του κυτταροπλασματικού Ca^{2+} μειώνονται, λιγότερο Ca^{2+} είναι διαθέσιμο για να αλληλεπιδράσει με την τροπονίνη και έτσι το σύμπλεγμα τροπονίνης-τροπομυοσίνης καλύπτει ξανά ορισμένες θέσεις της ακτίνης με τις οποίες αλληλεπιδρά η μυοσίνη. Επομένως πραγματοποιούνται δυναμικές έλξεις μειωμένης ισχύος.

Αν ανάμεσα στα δυναμικά ενέργειας με τα οποία διεγείρεται μια μυϊκή ίνα μεσολαβεί αρκετά μεγάλο χρονικό διάστημα ώστε στον ενδιάμεσο χρόνο όλο το Ca^{2+} που ελευθερώθηκε από ένα δυναμικό ενέργειας να αντλείται πάλι πίσω στους πλευρικούς σάκους πριν από τη διέγερση από το επόμενο, τότε οι συσπάσεις που προκαλούν τα διαδοχικά δυναμικά ενέργειας είναι ταυτόσημες. Αν όμως ένα δυναμικό ενέργειας διεγείρει τη μυϊκή ίνα πριν ακόμα απομακρυνθεί πλήρως το Ca^{2+} που ελευθερώθηκε από το προηγούμενο δυναμικό ενέργειας, τότε απελευθερώνεται επιπλέον Ca^{2+} , με αποτέλεσμα την περαιτέρω αύξηση της κυτταροπλασματικής συγκέντρωσης Ca^{2+} . Έτσι παρατείνεται η διαθεσιμότητα Ca^{2+} στο κυτταρόπλασμα, γεγονός που επιτρέπει για μεγαλύτερο χρονικό διάστημα τη συμμετοχή περισσότερων εγκάρσιων γεφυρών στη διαδικασία της συστολής. Η δύναμη λοιπόν που αναπτύσσεται από τον μυ αυξάνεται αντίστοιχα. Όσο η συχνότητα των δυναμικών ενέργειας αυξάνεται, ο χρόνος κατά τον οποίο τα επίπεδα Ca^{2+} παραμένουν αυξημένα παρατείνεται επίσης και επομένως μεγαλώνει η δύναμη της συστολής, έως ότου επιτευχθεί η μέγιστη τετανική συστολή. Στην τετανική συστολή, ο μέγιστος αριθμός των θέσεων δέσμευσης της μυοσίνης στην ακτίνη παραμένει διαθέσιμος για παρατεταμένο χρονικό διάστημα. Έτσι πραγματοποιούνται συνεχείς δυναμικές έλξεις πλήρους ισχύος χωρίς τη δυνατότητα χαλάρωσης και η δύναμη που αναπτύσσεται από τον μυ φτάνει στο μέγιστο.

Ο δεύτερος παράγοντας που συνεισφέρει στην άθροιση των συσπάσεων σχετίζεται με το εν σειρά ελαστικό στοιχείο. Η διάρκεια των μεμονωμένων συσπάσεων δεν είναι αρκετή ώστε να διαταθεί πλήρως το εν σειρά ελαστικό στοιχείο. Στο τέλος της σύσπασης, τα ελαστικά στοιχεία του μυός χαλαρώνουν αργά και επανέρχονται στην αρχική μη διατεταμένη τους κατάσταση. Αν όμως συμβεί μια δεύτερη σύσπαση πριν τα ελαστικά στοιχεία χαλαρώσουν πλήρως, η τάση από τη δεύτερη σύσπαση προστίθεται στην υπολειπόμενη τάση του εν σειρά ελαστικού στοιχείου από την πρώτη σύσπαση. Όσο υψηλότερη είναι η συχνότητα των δυναμικών ενέργειας, τόσο συχνότερες είναι οι συσπάσεις και τόσο λιγότερος είναι ο χρόνος ανάμεσα στις συστολές που έχουν στη διάθεσή τους για να χαλαρώσουν τα ελαστικά στοιχεία. Κατά συνέπεια, καθώς η συχνότητα των δυναμικών ενέργειας αυξάνεται, η τάση του ελαστικού στοιχείου η οποία μεταδίδεται στο οστό αυξάνεται επίσης σταδιακά, μέχρι να φτάσει τη μέγιστη τιμή της κατά τη διάρκεια της τετανικής συστολής.

Επειδή οι σκελετικοί μύες πρέπει να διεγερθούν από κινητικούς νευρώνες ώστε να συσπαστούν, το νευρικό σύστημα διαδραματίζει κεντρικό ρόλο στη ρύθμιση της συνολικής δύναμης που ασκεί ένας μυς. Οι δύο κύριοι παράγοντες που υπόκεινται σε έλεγχο ώστε να επιτυγχάνεται η διαβάθμιση της ισχύος της συνολικής σύσπασης ενός μυός είναι ο *αριθμός των κινητικών μονάδων που διεγείρονται* και η *συχνότητα διέγερσής τους*. Οι περιοχές του εγκεφάλου που ελέγχουν την κινητική δραστηριότητα ρυθμίζουν με ακρίβεια την εκ περιτροπής στρατολόγηση των κινητικών μονάδων και τις

τετανικές συσπάσεις, ώστε η συνολική σύσπαση ενός μύος να είναι ομαλή και όχι σπασμωδική.

Η ανάπτυξη τάσης κατά τη διάρκεια της συστολής επηρεάζεται επίσης και από άλλους παράγοντες που δεν ελέγχονται άμεσα από το νευρικό σύστημα. Μεταξύ αυτών είναι και το μήκος της μυϊκής ίνας κατά την έναρξη της συστολής, ένα στοιχείο το οποίο θα εξετάσουμε στη συνέχεια.

Υπάρχει ένα βέλτιστο μήκος μύος στο οποίο μπορεί να αναπτυχθεί η μέγιστη τάση.

Η τάση που αναπτύσσει μια μυϊκή ίνα σε κατάσταση τετανικής συστολής σχετίζεται με το μήκος του μύος κατά την έναρξη της συστολής. Για κάθε μυ υπάρχει ένα **βέλτιστο μήκος** (l_0 , optimal length) έναρξης της συστολής, στο οποίο επιτυγχάνεται η μέγιστη δυνατή τάση από μια τετανική συστολή. Δηλαδή μεγαλύτερη τάση μπορεί να αναπτυχθεί κατά τη διάρκεια τετανικής συστολής που ξεκινά με μήκος μύος l_0 από εκείνη που μπορεί να παραχθεί όταν η σύσπαση ξεκινά σε μήκη μύος μεγαλύτερα ή μικρότερα από l_0 . Αυτή η **σχέση μήκους-τάσης** (length-tension relationship) μπορεί να εξηγηθεί από τον μηχανισμό διολίσθησης των μυϊκών νημάτων κατά τη διάρκεια της μυϊκής συστολής.

ΣΥΣΤΑΛΤΙΚΗ ΔΡΑΣΤΗΡΙΟΤΗΤΑ ΣΤΟ ΒΕΛΤΙΣΤΟ ΜΗΚΟΣ

Στο l_0 , όπου μπορεί να επιτευχθεί η μέγιστη τάση (σημείο Α στην > Εικόνα 8-21), ο βαθμός επικάλυψης των λεπτών νημάτων με τις περιοχές των παχέων νημάτων στις οποίες εντοπίζονται οι εγκάρσιες γέφυρες είναι ιδανικός. Σε αυτό το μήκος μύος, ο αριθμός των μορίων της ακτίνης και των εγκάρσιων γεφυρών που μπορούν να αλληλεπιδράσουν μεταξύ τους είναι ο μέγιστος δυνατός. Η κεντρική περιοχή των παχέων νημάτων η οποία δεν επικαλύπτεται από τα λεπτά νημάτια σε μήκος μύος l_0 είναι το τμήμα των παχέων νημάτων που δε φέρει εγκάρσιες γέφυρες αλλά συνίσταται μόνο από τα ουραία επιμήκη τμήματα των μορίων της μυοσίνης.

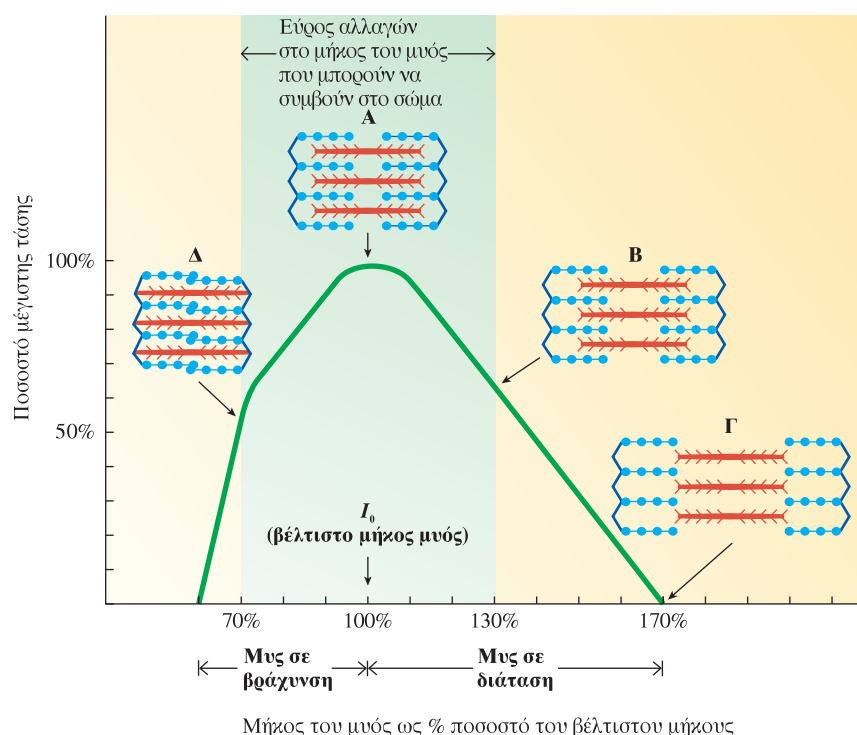
ΣΥΣΤΑΛΤΙΚΗ ΔΡΑΣΤΗΡΙΟΤΗΤΑ ΣΕ ΜΗΚΗ ΜΕΓΑΛΥΤΕΡΑ ΑΠΟ ΤΟ l_0

Σε μεγαλύτερα μήκη, όπως όταν ο μυς διατείνεται παθητικά (σημείο Β στην > Εικόνα 8-21), τα λεπτά νημάτια τραβιούνται προς τα έξω και περιορίζεται το μήκος τους που επικαλύπτεται από τις εγκάρσιες γέφυρες. Έτσι μειώνεται ο αριθμός των θέσεων της ακτίνης στις οποίες μπορούν να προσδεθούν κεφαλές της μυοσίνης, καθώς μερικές θέσεις αλληλεπίδρασης της ακτίνης με τις εγκάρσιες γέφυρες δε «στοιχίζονται» μεταξύ τους. Αυτό έχει ως συνέπεια ορισμένες εγκάρσιες γέφυρες να μένουν αναξιοποίητες. Καθώς

η έκταση της αλληλεπίδρασης μεταξύ ακτίνης και μυοσίνης είναι μικρότερη, μειώνεται αντίστοιχα και η τάση που αναπτύσσεται. Μάλιστα, όταν το μήκος τους μύος υπερβαίνει το 1,7 του l_0 (σημείο Γ στην > Εικόνα 8-21), τα λεπτά νημάτια δεν επικαλύπτονται πλέον καθόλου από τα παχέα νημάτια, οπότε είναι αδύνατη η πρόσδεση των εγκάρσιων γεφυρών στα μόρια της ακτίνης και επομένως δεν μπορεί να λάβει χώρα μυϊκή σύσπαση.

ΣΥΣΤΑΛΤΙΚΗ ΔΡΑΣΤΗΡΙΟΤΗΤΑ ΣΕ ΜΗΚΗ ΜΙΚΡΟΤΕΡΑ ΑΠΟ ΤΟ l_0

Όταν ένας μυς έχει μήκος μικρότερο από l_0 πριν από τη σύσπασή του (σημείο Δ), αναπτύσσεται μικρότερη τάση για τρεις λόγους:



> **Εικόνα 8-21 Σχέση μήκους-τάσης.** Μια μυϊκή ίνα μπορεί να αναπτύξει μέγιστη τάση όταν έχει το βέλτιστο μήκος (l_0) κατά την έναρξη της συστολής, γιατί στο l_0 ο βαθμός επικάλυψης των λεπτών νημάτων με τις περιοχές των παχέων νημάτων στις οποίες εντοπίζονται οι εγκάρσιες γέφυρες είναι ιδανικός (σημείο Α). Έτσι, ο αριθμός των μορίων της ακτίνης και της μυοσίνης που μπορούν να αλληλεπιδράσουν μεταξύ τους είναι ο μέγιστος δυνατός. Η μέγιστη δύναμη συστολής που μπορεί να επιτευχθεί μειώνεται όταν η μυϊκή ίνα έχει μεγαλύτερο ή μικρότερο μήκος από l_0 κατά την έναρξη της συστολής. Όταν η μυϊκή ίνα έχει μεγαλύτερο μήκος, λόγω του ότι τα λεπτά νημάτια επικαλύπτονται σε μικρότερο βαθμό από τα παχέα νημάτια, μειώνεται ο αριθμός των θέσεων της ακτίνης που είναι προσβάσιμες από τις εγκάρσιες γέφυρες της μυοσίνης (σημεία Β και Γ). Όταν η μυϊκή ίνα έχει μικρότερο μήκος από l_0 , λόγω της αλληλοεπικάλυψης των λεπτών νημάτων μένων διαθέσιμες λιγότερες θέσεις ακτίνης στις οποίες μπορούν να προσδεθούν κεφαλές της μυοσίνης (σημείο Δ). Επίσης, η περαιτέρω βράχυνση και η επιπλέον ανάπτυξη τάσης παρακωλύονται, καθώς τα άκρα των απέναντι παχέων νημάτων προσκρούουν το ένα στο άλλο, με αποτέλεσμα να ασκείται πίεση στις γραμμές Z (σημείο Δ). Στο σώμα, το μήκος των μυών κατά την ηρεμία (δηλαδή όταν οι μύες δε συσπώνται ενεργά, ούτε διατείνονται παθητικά) είναι κοντά στο l_0 . Μάλιστα, λόγω των περιορισμών που επιβάλλονται στους μύς από την πρόσφυσή τους στα οστά, το μήκος τους στο σώμα δεν μπορεί να μειωθεί ή να αυξηθεί περισσότερο από το 30% του l_0 . Ακόμα και στα πιο ακραία μήκη που μπορούν να λάβουν στο σώμα, οι μύες διατηρούν την ικανότητα να αναπτύξουν περίπου το 50% της μέγιστης τάσης τους.

1. Τα λεπτά νημάτια από τις αντίθετες πλευρές του σαρκομεριδίου επικαλύπτονται μεταξύ τους, γεγονός που μειώνει τη δυνατότητα αλληλεπίδρασης των κεφαλών της μυοσίνης με την ακτίνη.

2. Τα άκρα των απέναντι παχέων νημάτων συναντιούνται, με αποτέλεσμα να ασκείται πίεση στις γραμμές Z και να μην είναι δυνατή η περαιτέρω βράχυνση του σαρκομεριδίου.

3. Εκτός από τους δύο παραπάνω μηχανικούς παράγοντες, σε μήκη μύος μικρότερα από το 80% του l_0 , για άγνωστους λόγους, δεν ελευθερώνεται αρκετό Ca^{2+} κατά τη σύζευξη διέγερσης-συστολής. Επιπλέον, με έναν άγνωστο μηχανισμό, σε μικρότερα μήκη μύος μειώνεται η ικανότητα του Ca^{2+} να προσδένεται στην τροπονίνη και να προκαλεί την εκτόπιση του συμπλέγματος τροπονίνης-τροπομυοσίνης από τις θέσεις της ακτίνης στις οποίες δεσμεύονται οι εγκάρσιες γέφυρες μυοσίνης. Κατά συνέπεια μειώνεται ο αριθμός των μορίων της ακτίνης που μπορούν να αλληλεπιδράσουν με τις εγκάρσιες γέφυρες.

ΠΕΡΙΟΡΙΣΜΟΙ ΣΤΗ ΜΕΤΑΒΟΛΗ ΜΗΚΟΥΣ ΤΩΝ ΜΥΩΝ Ακραία μήκη μυών στα οποία καθίσταται αδύνατη η ανάπτυξη τάσης παρατηρούνται μόνο κάτω από πειραματικές συνθήκες, όταν ο μύς έχει αφαιρεθεί χειρουργικά από την ανατομική του θέση και διεγείρεται σε ποικίλα μήκη του. Η πρόσφυση των μυών στον σκελετό επιβάλλει περιορισμούς στη δυνατότητα βράχυνσης ή επιμήκυνσής τους. Οι μύες είναι τοποθετημένοι στο σώμα έτσι ώστε το μήκος τους σε χάλαση (το μήκος του μύος όταν αυτός δε συσπάται ή δεν εκτείνεται παθητικά) να ισούται περίπου με το l_0 , οπότε στην πλειοψηφία των περιπτώσεων μπορούν να επιτύχουν σχεδόν μέγιστη τετανική συστολή. Σε μήκος μύος l_0 , τα σαρκομερίδια έχουν μήκος μεταξύ 2,0 και 2,2 μm , ενώ το μήκος τους σε χάλαση είναι κατά μέσο όρο περίπου 2,0 μm . Επιπλέον, λόγω σκελετικών περιορισμών, οι μύες δεν είναι δυνατόν να βραχυνθούν ή να διαταθούν περισσότερο από το 30% του βέλτιστου μήκους τους. Ακόμα και στα πιο ακραία μήκη που είναι δυνατόν να λάβουν στο σώμα (70% και 130% του l_0), οι μύες μπορούν να αναπτύξουν το 50% της μέγιστης τάσης τους.

Οι παράγοντες που έχουν συζητηθεί μέχρι τώρα και επηρεάζουν την τάση που μπορεί να αναπτύξει μια συσπώμενη μυϊκή ίνα, δηλαδή η συχνότητα της διέγερσης και το μήκος του μύος κατά την έναρξη της συστολής, μπορεί να ποικίλλουν από συστολή σε συστολή. Άλλοι παράγοντες που καθορίζουν την τάση που αναπτύσσει η μυϊκή ίνα, όπως μεταβολικοί παράγοντες των μυών οι οποίοι σχετίζονται με την αντοχή τους στην κόπωση και το πάχος των μυϊκών ινών, δεν ποικίλλουν από συστολή σε συστολή, αλλά εξαρτώνται από τον τύπο των μυϊκών ινών και μπορεί να τροποποιούνται σε βάθος χρόνου. Θα εξετάσουμε στη συνέχεια αυτούς τους παράγοντες, στρέφοντας την προσοχή μας από τη μηχανική των μυών στον μεταβολισμό τους, μέσω του οποίου εξασφαλίζουν την ενέργεια για τις διάφορες κινήσεις.

Ελέγξτε τις γνώσεις σας 8.3

1. Περιγράψτε τους τρόπους με τους οποίους η ισχύς της συστολής ενός σκελετικού μύος μπορεί να αλλάξει, ώστε να παράγει μεγαλύτερη συνολική δύναμη.
2. Περιγράψτε τον ρόλο του Ca^{2+} στην άθροιση των στοιχειωδών συσπάσεων.

8.4 | Μεταβολισμός των σκελετικών μυών και τύποι μυϊκών ινών

Στη διαδικασία διέγερσης, συστολής και χάλασης των μυών τέσσερα στάδια απαιτούν ATP:

1. Η διάσπαση της ATP από την ATPάση της μυοσίνης παρέχει την ενέργεια για τη δυναμική έλξη της εγκάρσιας γέφυρας.

2. Η πρόσδεση (όχι η διάσπαση) ενός νέου μορίου ATP στη μυοσίνη επιτρέπει την αποσύνδεση της εγκάρσιας γέφυρας από τα νημάτια της ακτίνης στο τέλος της δυναμικής έλξης, έτσι ώστε ο κύκλος να μπορεί να επαναληφθεί. Αυτή η ATP διασπάται αργότερα και παρέχει την ενέργεια για την επόμενη δυναμική έλξη της εγκάρσιας γέφυρας.

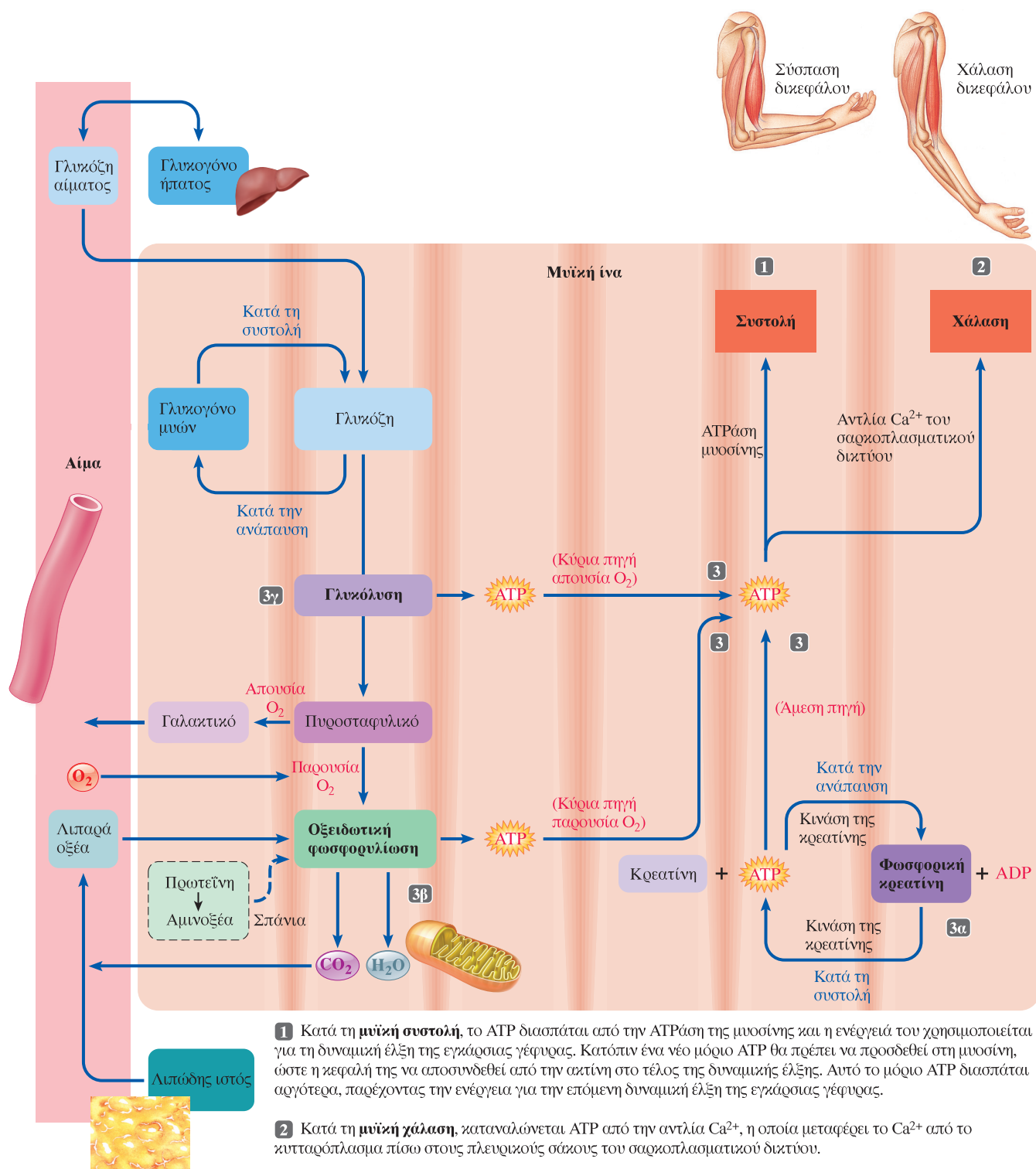
3. Η ενεργητική μεταφορά του Ca^{2+} πίσω στους πλευρικούς σάκους του σαρκοπλασματικού δικτύου κατά τη διάρκεια της μυϊκής χάλασης καταναλώνει ενέργεια που προέρχεται από τη διάσπαση της ATP.

4. Η ενεργητική μεταφορά του Na^+ στο εξωκυτταρικό υγρό και του K^+ στο ενδοκυτταρικό υγρό που ακολουθεί τη γένεση του δυναμικού ενέργειας στη μυϊκή ίνα διεκπεραιώνεται από την ATP-εξαρτώμενη αντλία K^+Na^+ .

Οι μυϊκές ίνες διαθέτουν εναλλακτικές οδούς παραγωγής ATP.

Η ATP αποτελεί τη μοναδική πηγή ενέργειας που μπορεί να χρησιμοποιηθεί απευθείας για τις παραπάνω δραστηριότητες των μυϊκών κυττάρων. Επομένως η πραγματοποίηση της σύσπασης των σκελετικών μυών προϋποθέτει την παρουσία επαρκούς ποσότητας ATP. Ο μυϊκός ιστός αποθηκεύει μικρή μόνο ποσότητα ATP. Συνεπώς η διαθέσιμη ποσότητα προσχηματισμένου ATP δεν επαρκεί για την κάλυψη των αναγκών της μυϊκής συστολής. Ωστόσο, τα μυϊκά κύτταρα αντεπεξέρχονται στις ενεργειακές απαιτήσεις της μυϊκής συστολής χάρη σε τρεις μηχανισμούς παραγωγής περισσότερου ATP: (1) τη μεταφορά μιας φωσφορικής ομάδας υψηλής ενέργειας από τη φωσφορική κρεατίνη στην ADP, (2) την οξειδωτική φωσφορυλίωση και (3) τη γλυκόλυση.

ΦΩΣΦΟΡΙΚΗ ΚΡΕΑΤΙΝΗ Η **φωσφορική κρεατίνη** (creatine phosphate) είναι η πρώτη αποθήκη ενέργειας που κινητοποιείται κατά την έναρξη της συστολής (► Εικόνα 8-22, στάδιο 3α). Η υψηλής ενέργειας φωσφορική ομάδα της φωσφορικής κρεατίνης μπορεί να μεταφερθεί απευθείας στην ADP και έτσι να σχηματίσει ATP. Όπως ακριβώς εκλύεται ενέργεια από τη διάσπαση της τελικής φωσφορικής ομάδας της ATP, έτσι ελευθερώνεται ενέργεια και από τη διάσπαση του δεσμού μεταξύ της φωσφορικής ομάδας και της κρεατίνης. Η ενέργεια που ελευθερώνεται από την υδρόλυση της φωσφορικής κρεατίνης, μαζί με τη φωσφορική ομάδα, μπορεί να μεταφερθεί κατευθείαν στην ADP, ώστε να σχηματιστεί ATP. Αυτή η αντίδραση καταλύεται από ένα μυϊκό ένζυμο, την **κινάση της κρεατίνης** (creatine kinase), και είναι αμφίδρομη. Δηλαδή η ενέργεια και η φωσφορική ομάδα μπορεί



1 Κατά τη **μυϊκή συστολή**, το ATP διασπάται από την ΑΤΡάση της μυοσίνης και η ενέργειά του χρησιμοποιείται για τη δυναμική έλξη της εγκάρσιας γέφυρας. Κατόπιν ένα νέο μόριο ATP θα πρέπει να προσδοθεί στη μυοσίνη, ώστε η κεφαλή της να αποσυνδεθεί από την ακτίνη στο τέλος της δυναμικής έλξης. Αυτό το μόριο ATP διασπάται αργότερα, παρέχοντας την ενέργεια για την επόμενη δυναμική έλξη της εγκάρσιας γέφυρας.

2 Κατά τη **μυϊκή χάλαση**, καταναλώνεται ATP από την αντλία Ca^{2+} , η οποία μεταφέρει το Ca^{2+} από το κυτταρόπλασμα πίσω στους πλευρικούς σάκους του σαρκοπλάσματικού δικτύου.

3 Οι **μεταβολικές οδοί που παρέχουν το απαραίτητο ATP** για τη μυϊκή σύσπαση και χάλαση είναι:

3α Η οδός της **φωσφορικής κρεατίνης**, που μεταφέρει μία υψηλής ενέργειας φωσφορική ομάδα στο ADP.

3β Η **οξειδωτική φωσφορυλίωση**, η κύρια οδός όταν υπάρχει διαθέσιμο O_2 , η οποία χρησιμοποιεί γλυκόζη που προκύπτει από τη διάσπαση του αποθηκευμένου στους μυς γλυκογόνου ή γλυκόζη και λιπαρά οξέα που μεταφέρονται στους μυς με την κυκλοφορία του αίματος.

3γ Η **γλυκόλυση**, η κύρια οδός όταν δεν υπάρχει διαθέσιμο O_2 . Το πυροσταφυλικό οξύ, το τελικό προϊόν της γλυκόλυσης, σε συνθήκες απουσίας O_2 οι οποίες δεν επιτρέπουν την περαιτέρω διάσπασή του μέσω της οξειδωτικής φωσφορυλίωσης, μετατρέπεται σε γαλακτικό οξύ.

➤ **Εικόνα 8-22** Μεταβολικές πορείες παραγωγής ATP κατά τη συστολή και τη χάλαση των μυών.

να μεταφερθούν και από την ATP στην κρεατίνη, ώστε να σχηματιστεί φωσφορική κρεατίνη.



Όταν το μυϊκό κύτταρο βρίσκεται σε ηρεμία, η συγκέντρωση της ATP σε αυτό αυξάνεται, οπότε σύμφωνα με τον νόμο δράσης των μαζών (βλ. Ενότητα 13.4) ευνοείται η μεταφορά της φωσφορικής ομάδας υψηλής ενέργειας από την ATP στην κρεατίνη, ώστε να σχηματιστεί φωσφορική κρεατίνη. Αντίθετα, κατά την έναρξη της μυϊκής σύσπασης, όταν η ATPάση της μυοσίνης καταναλώνει γρήγορα τα περιορισμένα αποθέματα ATP, η μείωση στη συγκέντρωση της ATP ευνοεί τη μεταφορά της φωσφορικής ομάδας υψηλής ενέργειας από την αποθηκευμένη φωσφορική κρεατίνη στην ADP, ώστε να σχηματιστεί νέο ATP. Οι μύες σε ηρεμία περιέχουν περίπου 5 φορές περισσότερη φωσφορική κρεατίνη απ' ό,τι ATP. Έτσι το μεγαλύτερο μέρος της ενέργειας που αποθηκεύουν βρίσκεται στη μορφή φωσφορικής κρεατίνης. Η μεταφορά της φωσφορικής ομάδας από τη φωσφορική κρεατίνη στο ATP πραγματοποιείται ταχύτατα (σε κλάσματα του δευτερολέπτου), καθώς απαιτείται μία μόνο ενζυμική αντίδραση.

Η φωσφορική κρεατίνη είναι η πρώτη πηγή ενέργειας που αξιοποιείται για την παραγωγή επιπλέον ATP κατά την έναρξη της σωματικής άσκησης. Τα επίπεδα ATP στους μυς παραμένουν αρκετά σταθερά στην αρχή της μυϊκής δραστηριότητας, χάρη στην αξιοποίηση της αποθηκευμένης φωσφορικής κρεατίνης, η οποία όμως εξαντλείται γρήγορα. Η μικρή χρονική διάρκεια έντονη σωματική άσκηση (για παράδειγμα, ψηλά άλματα, γρήγορο τρέξιμο ή άρση βαρών) καλύπτεται ενεργειακά κυρίως από την ATP που παράγεται από τη διάσπαση της φωσφορικής κρεατίνης. Τα αποθέματα φωσφορικής κρεατίνης τυπικά εξασφαλίζουν την ενέργεια που χρειάζεται για το πρώτο λεπτό (ή ακόμα λιγότερο) της άσκησης.

Φυσιολογικά προσλαμβάνουμε την κρεατίνη με την τροφή μας, κυρίως με το κρέας. Ωστόσο, ορισμένοι αθλητές, ελπίζοντας να αποκτήσουν αγωνιστικό πλεονέκτημα, λαμβάνουν διατροφικά συμπληρώματα κρεατίνης, με σκοπό να βελτίωσουν την επίδοσή τους σε δραστηριότητες που απαιτούν έντονη μυϊκή προσπάθεια διάρκειας μικρότερης του ενός λεπτού. Η τροφοδότηση των μυών τους με περισσότερη κρεατίνη οδηγεί σε μεγαλύτερα αποθέματα φωσφορικής κρεατίνης και αυτό με τη σειρά του μεταφράζεται σε μικρή βελτίωση της απόδοσης σε αθλήματα που απαιτούν κατανάλωση μεγάλων ποσοτήτων ενέργειας σε μικρό χρόνο. Τα συμπληρώματα κρεατίνης όμως θα πρέπει να λαμβάνονται με προσοχή λόγω του ότι οι μακροχρόνιες επιπτώσεις τους στην υγεία δεν είναι γνωστές. Επιπλέον, μεγαλύτερα αποθέματα φωσφορικής κρεατίνης δεν προσφέρουν κανένα όφελος σε σωματικές δραστηριότητες μεγαλύτερης διάρκειας, καθώς αυτές βασίζονται σε άλλους μηχανισμούς που εξασφαλίζουν την παροχή ενέργειας για μεγαλύτερα χρονικά διαστήματα.

ΟΞΕΙΔΩΤΙΚΗ ΦΩΣΦΟΥΛΙΩΣΗ Η οξειδωτική φωσφορυλίωση (βλ. Ενότητα 2.7) είναι μια διαδικασία πολλών βημάτων από την οποία παράγεται ATP με χαμηλότερο ρυθμό σε σχέση με την παραγωγή ATP μέσω της φωσφορικής κρεατίνης ή της γλυκόλυσης. Η οξειδωτική φωσφορυλίωση λαμβάνει χώρα στα μιτοχόνδρια, εφόσον υπάρχει επαρκής ποσότητα O₂. Το O₂ είναι απαραίτητο για τη λειτουργία της αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων, μέσω της οποίας η χημική ενέργεια που απελευθερώνεται από τη διάσπαση των θρεπτικών συστατικών χρησιμοποιείται για την παραγωγή ATP. Η σύνθεση

της ATP πραγματοποιείται από την ATP σύνθεση κατά τη χημειώσμωση. Τα κύρια θρεπτικά συστατικά που χρησιμοποιούνται σε αυτή την οδό είναι η γλυκόζη και τα λιπαρά οξέα, ανάλογα με την ένταση και τη διάρκεια της σωματικής δραστηριότητας (► Εικόνα 8-22, στάδιο 38). Αν και η οξειδωτική φωσφορυλίωση έχει υψηλή απόδοση σε ATP καθώς παράγονται 32 μόρια ATP για κάθε μόριο γλυκόζης που διασπάται, είναι σχετικά αργή λόγω του μεγάλου αριθμού των ενζυμικών βημάτων που περιλαμβάνει.

Τα μυϊκά κύτταρα μπορούν να παράγουν από την οξειδωτική φωσφορυλίωση επαρκείς ποσότητες ATP, ώστε να ανταποκρίνονται για παρατεταμένες περιόδους σε μέτριες ενεργειακές ανάγκες των μυών, όπως αυτές που δημιουργούνται κατά την ήπια σωματική άσκηση (για παράδειγμα, το περπάτημα) ή τη σωματική άσκηση μέσης έντασης (για παράδειγμα, το κολύμπι ή το τζόκινγκ). Προκειμένου να συντηρήσουν την οξειδωτική φωσφορυλίωση, οι μύες χρειάζονται συνεχή τροφοδοσία με επαρκείς ποσότητες O₂ και θρεπτικών συστατικών. Με την οξειδωτική φωσφορυλίωση υποστηρίζεται ενεργειακά η λεγόμενη **αερόβια άσκηση** (aerobic exercise) ή **άσκηση αντοχής** (endurance-type exercise).

Το O₂ που απαιτείται για την οξειδωτική φωσφορυλίωση μεταφέρεται στους μυς με την κυκλοφορία του αίματος. Οι μύες εξασφαλίζουν την αυξημένη ποσότητα O₂ που χρειάζονται κατά τη διάρκεια της άσκησης με διάφορους μηχανισμούς (οι οποίοι συζητούνται αναλυτικότερα σε επόμενα κεφάλαια): Η ταχύτερη και βαθύτερη αναπνοή αυξάνει τη συγκέντρωση του O₂ στο αρτηριακό αίμα, η καρδιά συστέλλεται με αυξημένη συχνότητα και δύναμη ώστε να αντλήσει περισσότερο οξυγονωμένο αίμα στους ιστούς, περισσότερο αίμα τροφοδοτεί τους ασκούμενους μυς λόγω της διαστολής των αιμοφόρων αγγείων που τους αιματώνουν και η αιμοσφαιρίνη, ο κύριος μεταφορέας οξυγόνου στο αίμα, ελευθερώνει περισσότερο O₂ στους ασκούμενους μυς. Επιπλέον, ορισμένοι τύποι μυϊκών ινών διαθέτουν μεγάλες ποσότητες **μυοσφαιρίνης** (myoglobin), μιας πρωτεΐνης που μοιάζει με την αιμοσφαιρίνη. Η μυοσφαιρίνη μπορεί να αποθηκεύσει μικρή μόνο ποσότητα O₂, αλλά το πιο σημαντικό είναι ότι αυξάνει τον ρυθμό μεταφοράς O₂ από το αίμα στις μυϊκές ίνες.

Η γλυκόζη και τα λιπαρά οξέα, που προέρχονται από τη διατροφή, μεταφέρονται στα μυϊκά κύτταρα με την κυκλοφορία του αίματος. Επιπλέον, τα μυϊκά κύτταρα μπορούν να αποθηκεύσουν περιορισμένες ποσότητες γλυκόζης στη μορφή γλυκογόνου (αλυσίδες γλυκόζης). Το ήπαρ επίσης έχει την ικανότητα, έως έναν βαθμό, να αποθηκεύει την περίσσεια των προσλαμβανόμενων υδατανθράκων στη μορφή γλυκογόνου, το οποίο, μεταξύ των γευμάτων, μπορεί να διασπάται σε γλυκόζη και να αποδίδεται στην κυκλοφορία του αίματος. Η **φόρτιση με υδατάνθρακες**, η λήψη δηλαδή αυξημένων ποσοτήτων υδατανθράκων πριν από ένα αγώνισμα, είναι μια τακτική η οποία χρησιμοποιείται από μερικούς αθλητές που ελπίζουν ότι θα βελτιώσουν έτσι την απόδοσή τους σε αθλήματα αντοχής όπως ο μαραθώνιος. Όμως, όταν οι αποθήκες γλυκογόνου των μυών και του ήπατος κορεστούν, οι επιπλέον ποσότητες υδατανθράκων (όπως και οποιοδήποτε άλλο θρεπτικό συστατικό πλούσιο σε ενέργεια) μετατρέπονται σε σωματικό λίπος.

ΓΛΥΚΟΛΥΣΗ Υπάρχουν όρια στην ποσότητα του O₂ που μπορεί να μεταφερθεί στους μυς, τα οποία τίθενται από το κυκλοφορικό και το αναπνευστικό σύστημα – οι πνεύμονες και η καρδιά μπορούν να προσλάβουν και να μεταφέρουν στους ασκούμενους μυς O₂ μέχρι ενός ορίου. Επιπλέον, όταν ένας μυς συσπάται με σχεδόν μέγιστη δύναμη, λόγω της ισχυρής

συστολής τα αιμοφόρα αγγεία που τον αιματώνουν πιέζονται, γεγονός που περιορίζει σημαντικά την τροφοδοσία του σε O₂. Ακόμα όμως και αν το O₂ δεν αποτελεί περιοριστικό παράγοντα, ο σχετικά αργός ρυθμός παραγωγής ATP μέσω της οξειδωτικής φωσφορυλίωσης πιθανόν να μην είναι ικανός να παρέχει αρκετή ενέργεια στους μυς κατά τη διάρκεια έντονης άσκησης. Η κατανάλωση ενέργειας από έναν σκελετικό μυ μπορεί να αυξηθεί έως και 100 φορές όταν αυτός μεταβαίνει από την ηρεμία σε άσκηση υψηλής έντασης. Όταν η παροχή O₂ στους μυς ή η οξειδωτική φωσφορυλίωση δεν επαρκεί για να καλύψει τις ανάγκες σε ATP, καθώς η ένταση της άσκησης αυξάνεται, οι μυϊκές ίνες εξαρτώνται σταδιακά ολοένα και περισσότερο από τη γλυκόλυση για την παραγωγή ATP (► Εικόνα 8-22, στάδιο 3γ). Οι χημικές αντιδράσεις της γλυκόλυσης (βλ. Ενότητα 2.7) παράγουν προϊόντα τα οποία εισέρχονται τελικά στην οξειδωτική φωσφορυλίωση, αλλά η γλυκόλυση μπορεί επίσης να λαμβάνει χώρα ανεξάρτητα από την περαιτέρω επεξεργασία των προϊόντων της μέσω της οξειδωτικής φωσφορυλίωσης. Κατά τη διάρκεια της γλυκόλυσης, κάθε μόριο γλυκόζης διασπάται σε δύο μόρια πυροσταφυλικού οξέος, παράγοντας δύο μόρια ATP. Το πυροσταφυλικό οξύ μπορεί στη συνέχεια να εισέλθει στην οξειδωτική φωσφορυλίωση και να διασπαστεί περαιτέρω εξασφαλίζοντας περισσότερη ενέργεια. Η γλυκόλυση έχει δύο πλεονεκτήματα σε σχέση με την οξειδωτική φωσφορυλίωση: (1) παράγει ATP απουσία O₂ (λαμβάνει χώρα *αναερόβια*) και (2) είναι πολύ ταχύτερη από την οξειδωτική φωσφορυλίωση. Αν και η γλυκόλυση από μόνη της παράγει σημαντικά χαμηλότερη ποσότητα ATP από κάθε μόριο γλυκόζης που διασπάται, λόγω της μεγαλύτερης ταχύτητάς της, ο ρυθμός με τον οποίο παράγει ATP μπορεί να ξεπερνά αυτόν της οξειδωτικής φωσφορυλίωσης. Με τη γλυκόλυση υποστηρίζεται ενεργειακά η λεγόμενη **αναερόβια άσκηση** (anaerobic exercise) ή **άσκηση υψηλής έντασης** (high-intensity exercise).

ΠΑΡΑΓΩΓΗ ΓΑΛΑΚΤΙΚΟΥ ΟΞΕΟΣ Η γλυκόλυση παρέχει έναν αναερόβιο βιοχημικό μηχανισμό για την ενεργειακή υποστήριξη της έντονης σωματικής άσκησης όταν η παροχή O₂ ή η παραγωγικότητα σε ATP της οξειδωτικής φωσφορυλίωσης δεν μπορεί να καλύψει τις ενεργειακές ανάγκες των μυών. Ωστόσο, η χρησιμοποίησή της έχει δύο συνέπειες. Πρώτον, μεγάλα ποσά γλυκόζης θα πρέπει να διασπαστούν, λόγω του ότι η γλυκόλυση είναι λιγότερο αποτελεσματική σε σχέση με την οξειδωτική φωσφορυλίωση στη μετατροπή της χημικής ενέργειας των θρεπτικών συστατικών σε ενέργεια της ATP (η γλυκόλυση αποδίδει καθαρά δύο μόρια ATP για κάθε μόριο γλυκόζης που διασπάται, ενώ η οξειδωτική φωσφορυλίωση αποδίδει 32 μόρια ATP για κάθε μόριο γλυκόζης). Τα μυϊκά κύτταρα μπορούν να αποθηκεύσουν περιορισμένες ποσότητες γλυκόζης στη μορφή γλυκογόνου και η γλυκόλυση εξαντλεί τα αποθέματα του γλυκογόνου ταχύτατα. Δεύτερον, όταν το τελικό προϊόν της γλυκόλυσης, το πυροσταφυλικό οξύ, δεν μπορεί να διασπαστεί περαιτέρω με την οξειδωτική φωσφορυλίωση, μετατρέπεται σε **γαλακτικό οξύ** (lactic acid), η συσσώρευση του οποίου συμβάλλει στη δημιουργία του μυϊκού πόνου που προκαλείται κατά τη διάρκεια της έντονης σωματικής άσκησης. Ωστόσο, ο πόνος και η δυσκαμψία των μυών που εμφανίζονται την επόμενη μέρα της έντονης σωματικής άσκησης είναι πιθανό να οφείλονται σε αντιστρεπτές δομικές βλάβες των μυών. Επιπλέον, το γαλακτικό οξύ που παράγεται από τους μυς μεταφέρεται στο αίμα και είναι υπεύθυνο για τη μεταβολική οξέωση που παρατηρείται κατά την έντονη σωματική άσκηση. Συνεπώς οι αναερόβιες

ασκήσεις υψηλής έντασης μπορεί να διατηρηθούν για μικρό μόνο χρονικό διάστημα, σε αντίθεση με τις αερόβιες ασκήσεις αντοχής, στις οποίες ένας αθλούμενος μπορεί να ασκείται συνεχόμενα για μεγάλο χρονικό διάστημα.

Η κόπωση μπορεί να είναι μυϊκής ή κεντρικής αιτιολογίας.

Η συσταλτική δραστηριότητα σε έναν σκελετικό μυ δεν μπορεί να διατηρείται στο διηνεκές σε υψηλά επίπεδα. Αντιθέτως, η τάση που αναπτύσσεται από τον μυ μειώνεται καθώς αυτός εμφανίζει κόπωση. Υπάρχουν δύο τύποι κόπωσης: η μυϊκή και η κεντρική κόπωση.

Η **μυϊκή κόπωση** (muscle fatigue) συμβαίνει όταν ένας ασκούμενος μυς δεν μπορεί πλέον να ανταποκριθεί στη διεγερση με την ίδια ισχύος συστολή. Η μυϊκή κόπωση αποτελεί έναν αμυντικό μηχανισμό που προστατεύει τους μυς, ώστε να μην υπερβούν το σημείο μετά το οποίο δε θα είναι πλέον ικανοί να παράγουν ATP. Η αδυναμία παραγωγής ATP θα κατέληγε σε νεκρική ακαμψία (που προφανώς δεν είναι μια επιθυμητή κατάληξη της σωματικής άσκησης). Οι αιτίες της μυϊκής κόπωσης δεν είναι σαφείς, ωστόσο κύριοι παράγοντες που εμπλέκονται σε αυτή θεωρούνται οι ακόλουθοι:

- Η *τοπική αύξηση των επιπέδων του ανόργανου φωσφόρου* από τη διάσπαση της ATP θεωρείται η βασική αιτία της μυϊκής κόπωσης. Τα αυξημένα επίπεδα P_i μειώνουν τη δύναμη συστολής επιδρώντας στη δυναμική έλξη των κεφαλών της μυοσίνης. Επιπλέον, τα αυξημένα επίπεδα P_i φαίνεται ότι ελαττώνουν την ανταπόκριση της τροπονίνης στο Ca²⁺ και μειώνουν την ποσότητα του Ca²⁺ που ελευθερώνεται από τους πλευρικούς σάκους.
- Η *εξάντληση των ενεργειακών αποθεμάτων γλυκογόνου* μπορεί επίσης να οδηγήσει σε μυϊκή κόπωση μετά από εξαντλητική άσκηση.

Ο χρόνος εμφάνισης της κόπωσης ποικίλλει ανάλογα με τον τύπο της μυϊκής ίνας (κάποιες μυϊκές ίνες είναι περισσότερο ανθεκτικές στην κόπωση σε σχέση με άλλες) και την ένταση της άσκησης (δραστηριότητες υψηλής έντασης επιφέρουν ταχύτερα κόπωση).

Η **κεντρική κόπωση** (central fatigue) συμβαίνει όταν το κεντρικό νευρικό σύστημα (ΚΝΣ) δεν ενεργοποιεί πλέον επαρκώς τους κινητικούς νευρώνες που νευρώνουν τους συσπώμενους μυς. Στην περίπτωση αυτή, το άτομο επιβραδύνει ή σταματά τη σωματική άσκηση παρόλο που οι μύες του είναι ακόμα σε θέση να παράγουν έργο. Τα αίτια της κεντρικής κόπωσης είναι συχνά ψυχολογικά. Η κεντρική κόπωση μπορεί να πηγάζει από τη δυσφορία που προκαλεί η έντονη σωματική άσκηση. Προκειμένου να υπερνικήσει κάποιος τη δυσφορία αυτή και να συνεχίσει την άσκηση, χρειάζεται ισχυρή θέληση, η οποία συνήθως συνδέεται με κάποιο κίνητρο, για παράδειγμα την επιθυμία να διακριθούμε σε κάποιο αγώνισμα. Σε λιγότερο έντονες σωματικές δραστηριότητες, η κεντρική κόπωση μπορεί να οφείλεται στην ανία που προκαλεί μια μονότονη ενασχόληση (για παράδειγμα, η εργασία σε μια γραμμή παραγωγής) ή στη γενικότερη κούραση (για παράδειγμα, λόγω έλλειψης ύπνου) και έτσι να προκαλείται μείωση της απόδοσης. Οι μηχανισμοί που εμπλέκονται στην κεντρική κόπωση είναι σε μικρό μόνο βαθμό κατανοητοί. Σε κάποιες περιπτώσεις, η κεντρική κόπωση μπορεί να οφείλεται σε αυξημένα επίπεδα του νευροδιαβιβαστή σεροτονίνη

και του αμινοξέος τρυπτοφάνη, που είναι η πρόδρομη ουσία της σεροτονίνης στον εγκέφαλο.

Η ανάκαμψη από την άσκηση απαιτεί αυξημένη κατανάλωση O₂.

Ένα άτομο συνεχίζει να αναπνέει βαθιά και γρήγορα για κάποιο χρονικό διάστημα μετά την άσκηση. Η ανάγκη αυξημένης πρόσληψης O₂ κατά τη διάρκεια της ανάκαμψης από την άσκηση ονομάζεται **αυξημένη κατανάλωση οξυγόνου μετά την άσκηση** (EPOC, Excess Postexercise Oxygen Consumption) και οφείλεται σε ποικίλους παράγοντες. Ο πιο γνωστός από αυτούς είναι η αναπλήρωση του **ελλείμματος οξυγόνου** (oxygen deficit) που δημιουργείται στη διάρκεια της άσκησης και έχει ως συνέπεια η μυϊκή σύσπαση να υποστηρίζεται ενεργειακά από ATP που παράγεται με μη οξειδωτικούς μηχανισμούς, όπως μέσω της φωσφορικής κρεατίνης και της αναερόβιας γλυκόλυσης. Κατά τη διάρκεια της άσκησης μειώνονται τα επίπεδα της φωσφορικής κρεατίνης των μυών, αθροίζεται γαλακτικό οξύ και μπορεί επίσης να μειώνεται η ποσότητα του αποθηκευμένου γλυκογόνου. Ο βαθμός στον οποίο παρατηρούνται τα παραπάνω εξαρτάται από την ένταση και τη διάρκεια της άσκησης. Για την αποκατάσταση των ενεργειακών αποθεμάτων απαιτείται O₂. Κατά τη διάρκεια της περιόδου ανάκαμψης παράγεται με οξειδωτική φωσφορυλίωση και αποθηκεύεται ATP, μέσω της κατανάλωσης των αυξημένων επιπέδων O₂, με το οποίο τροφοδοτείται το σώμα μετά το τέλος της άσκησης χάρη στη βαθιά και γρήγορη αναπνοή. Η μεγαλύτερη ποσότητα από την αναγεννώμενη ATP χρησιμοποιείται για την επανασύνθεση της φωσφορικής κρεατίνης ώστε να αποκατασταθούν τα αποθέματά της, γεγονός που μπορεί να επιτευχθεί σε χρονικό διάστημα λίγων λεπτών. Το γαλακτικό οξύ που έχει συσσωρευτεί κατά την άσκηση μετατρέπεται σε πυροσταφυλικό οξύ, μέρος του οποίου χρησιμοποιείται για να παραχθούν νέα μόρια ATP μέσω οξειδωτικής φωσφορυλίωσης. Κάποιο ποσοστό του πυροσταφυλικού μετατρέπεται επίσης σε γλυκόζη από το ήπαρ, το μεγαλύτερο μέρος της οποίας χρησιμοποιείται για να ανακάμψουν τα αποθέματα γλυκογόνου των μυών και του ήπατος τα οποία έχουν εξαντληθεί κατά τη διάρκεια της άσκησης. Η ολοκλήρωση των βιοχημικών αντιδράσεων της επεξεργασίας του πυροσταφυλικού απαιτεί αρκετές ώρες. Η EPOC επομένως παρέχει το απαιτούμενο O₂, ώστε να αποκατασταθούν τα αποθέματα φωσφορικής κρεατίνης, να απομακρυνθεί το γαλακτικό και να ανακάμψουν, τουλάχιστον μερικώς, τα αποθέματα γλυκογόνου.

Πέρα από την αυξημένη πρόσληψη O₂, μετά από εξαντλητική άσκηση κατά τη διάρκεια της οποίας παρατηρείται σοβαρή εξάντληση των αποθεμάτων γλυκογόνου (όπως μετά από έναν μαραθώνιο) υπάρχει έντονη ανάγκη αναπλήρωσης των θρεπτικών συστατικών. Σε αυτές τις περιπτώσεις, η ανάκαμψη είναι μακροχρόνια και μπορεί να διαρκέσει μία ημέρα ή περισσότερο, λόγω του ότι η αναπλήρωση των ενεργειακών αποθεμάτων προϋποθέτει την πρόσληψη τροφής. Έτσι, ανάλογα με το είδος και τη διάρκεια της άσκησης, η ανάκαμψη μπορεί να ολοκληρωθεί σε μερικά λεπτά ή μπορεί να απαιτηθεί μία ολόκληρη ημέρα ή περισσότερο.

Μέρος της EPOC δε σχετίζεται ευθέως με την αναπλήρωση των ενεργειακών αποθεμάτων, αλλά οφείλεται σε μια γενικευμένη μεταβολική διαταραχή που έπεται της άσκησης. Για παράδειγμα, η τοπική αύξηση της θερμοκρασίας στους μύς που οφείλεται στην αυξημένη παραγωγή θερμότητας από τη συστατική τους δραστηριότητα επιταχύνει όλες τις

χημικές αντιδράσεις στον μυϊκό ιστό, συμπεριλαμβανομένων εκείνων που εξαρτώνται από το O₂. Κατά ανάλογο τρόπο, η θερμοκρασία του σώματος ανεβαίνει κατά αρκετά δέκατα στην κλίμακα Κελσίου στη διάρκεια της άσκησης, γεγονός που επιταχύνει σε ολόκληρο το σώμα τις χημικές αντιδράσεις που καταναλώνουν O₂. Η αυξημένη ταχύτητα των αντιδράσεων που καταναλώνουν O₂ μέχρι η θερμοκρασία του σώματος να επανέλθει στα φυσιολογικά (στα πριν από την άσκηση) επίπεδα συμβάλλει στην EPOC. Επιπλέον, κατά τη διάρκεια της άσκησης αυξάνεται η έκκριση επινεφρίνης, μιας ορμόνης που αυξάνει την κατανάλωση O₂ από το σώμα.

Μέχρι τώρα έχουμε εξετάσει τις συστατικές και τις μεταβολικές λειτουργίες των σκελετικών μυϊκών ινών γενικά. Δε χρησιμοποιούν όμως στον ίδιο βαθμό τους παραπάνω μηχανισμούς όλες οι σκελετικές μυϊκές ίνες. Στη συνέχεια θα εξετάσουμε τους τύπους στους οποίους κατατάσσονται οι μυϊκές ίνες, ανάλογα με την ταχύτητα συστολής τους (που εξαρτάται από τον ρυθμό με τον οποίο υδρολύουν την ATP) και τους μηχανισμούς που κυρίως χρησιμοποιούν για να παράγουν ATP.

Οι σκελετικές μυϊκές ίνες κατατάσσονται σε τρεις τύπους με βάση τις διαφορές τους στην υδρόλυση και στη σύνθεση ATP.

Με βάση τις βιοχημικές τους ιδιότητες, οι μυϊκές ίνες ταξινομούνται σε τρεις βασικούς τύπους (■ Πίνακας 8-1):

1. Στις βραδείες οξειδωτικές (τύπου I) ίνες
2. Στις ταχείες οξειδωτικές (τύπου IIa) ίνες
3. Στις ταχείες γλυκολυτικές (τύπου IIx) ίνες

Όπως δηλώνουν τα ονόματά τους, οι δύο κύριες διαφορές μεταξύ των παραπάνω τύπων μυϊκών ινών είναι η ταχύτητα της συστολής τους (βραδεία ή ταχεία) και το είδος των ενζυμικών αντιδράσεων στις οποίες κυρίως βασίζονται για την παραγωγή ATP (οξειδωτική φωσφορυλίωση ή γλυκόλυση).

ΣΥΓΚΡΙΣΗ ΤΑΧΕΩΝ ΚΑΙ ΒΡΑΔΕΩΝ ΜΥΪΚΩΝ ΙΝΩΝ Οι ταχείες μυϊκές ίνες (fast muscle fibers) εμφανίζουν υψηλότερη δραστηριότητα ATPάσης της μυοσίνης σε σχέση με τις βραδείες μυϊκές ίνες (slow muscle fibers). Όσο υψηλότερη είναι η δραστηριότητα αυτή, τόσο ταχύτερος είναι ο ρυθμός διάσπασης της ATP και επομένως τόσο ταχύτερα διατίθεται η απαιτούμενη ενέργεια για την πραγματοποίηση των επαναλαμβανόμενων κύκλων αλληλεπίδρασης της ακτίνης με τη μυοσίνη. Έτσι συσπώνται ταχύτερα σε σχέση με τις βραδείες μυϊκές ίνες που διασπούν την ATP με βραδύτερο ρυθμό. Κατά μέσο όρο, ο χρόνος για την ανάπτυξη μέγιστης δύναμης συστολής στις ταχείες μυϊκές ίνες επιτυγχάνεται σε 15-40 msec, ενώ στις βραδείες μυϊκές ίνες επιτυγχάνεται σε 50-100 msec (► Εικόνα 8-23α). Δύο λοιπόν παράγοντες καθορίζουν την ταχύτητα συστολής των μυών: το φορτίο που εφαρμόζεται σε αυτούς (σχέση φορτίου-ταχύτητας) και τα επίπεδα δραστηριότητας της ATPάσης της μυοσίνης των συσταλλόμενων ινών.

ΣΥΓΚΡΙΣΗ ΟΞΕΙΔΩΤΙΚΩΝ ΚΑΙ ΓΛΥΚΟΛΥΤΙΚΩΝ ΜΥΪΚΩΝ ΙΝΩΝ Οι μυϊκές ίνες διαφέρουν επίσης ως προς την ικανότητά τους να συνθέτουν ATP. Οι μυϊκές ίνες με τη μεγαλύτερη ικανότητα σύνθεσης ATP είναι περισσότερο ανθεκτικές στην κόπωση. Ορισμένες μυϊκές ίνες είναι καλύτερα

ΠΙΝΑΚΑΣ 8-1 Χαρακτηριστικά των τριών τύπων σκελετικών μυϊκών ινών

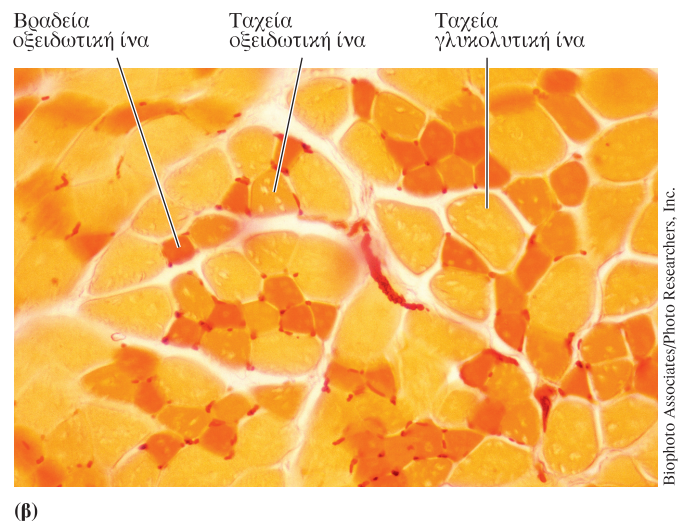
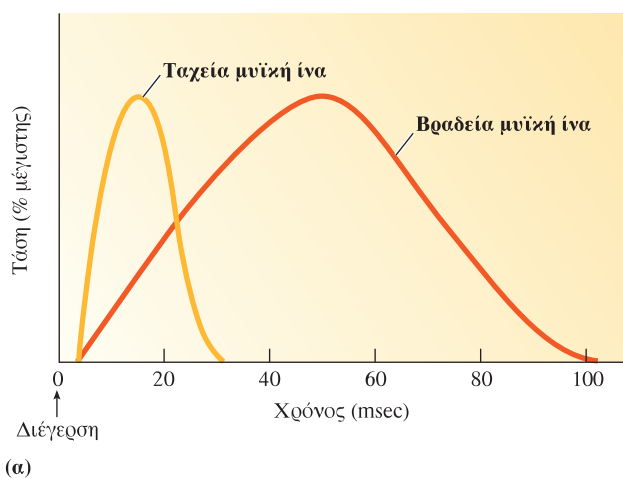
Χαρακτηριστικό	Βραδείες οξειδωτικές ίνες (τύπος I)	Ταχείες οξειδωτικές ίνες (τύπος IIa)	Ταχείες γλυκολυτικές ίνες (τύπος IIx)
Δραστικότητα ΑΤΡάσης μιοσίνης	Χαμηλή	Υψηλή	Υψηλή
Ταχύτητα συστολής	Αργή	Γρήγορη	Γρήγορη
Ανθεκτικότητα στην κόπωση	Υψηλή	Μέση	Χαμηλή
Ικανότητα οξειδωτικής φωσφορυλίωσης	Υψηλή	Υψηλή	Χαμηλή
Περιεκτικότητα σε γλυκολυτικά ένζυμα	Χαμηλή	Μέση	Υψηλή
Μιτοχόνδρια	Πολλά	Πολλά	Λίγα
Τριχοειδή	Πολλά	Πολλά	Λίγα
Περιεκτικότητα σε μυοσφαιρίνη	Υψηλή	Υψηλή	Χαμηλή
Χρώμα μυϊκής ίνας	Ερυθρό	Ερυθρό	Λευκό
Περιεκτικότητα σε γλυκογόνο	Χαμηλή	Μέση	Υψηλή

«εξοπλισμένες» μεταβολικά για την πραγματοποίηση οξειδωτικής φωσφορυλίωσης, ενώ σε άλλες η σύνθεση της ATP πραγματοποιείται κυρίως αναερόβια μέσω της γλυκόλυσης. Τα ενεργειακά αποθέματα των πρώτων διαρκούν περισσότερο, επειδή η οξειδωτική φωσφορυλίωση παράγει σημαντικά περισσότερα μόρια ATP ανά μόριο θρεπτικού συστατικού που διασπάται. Επιπλέον, η παραγωγή ATP μέσω της οξειδωτικής φωσφορυλίωσης δεν οδηγεί σε συσσώρευση γαλακτικού οξέος. Κατά συνέπεια οι αερόβιες μυϊκές ίνες είναι πιο ανθεκτικές στην κόπωση σε σχέση με τις γλυκολυτικές ίνες.

Ορισμένα άλλα χαρακτηριστικά των τριών παραπάνω τύπων μυϊκών ινών που τους διαφοροποιούν μεταξύ τους συνοψίζονται στον Πίνακα 8-1. Όπως είναι αναμενόμενο, οι οξειδωτικές μυϊκές ίνες (oxidative muscle fibers), τόσο οι ταχείες όσο και οι βραδείες, περιέχουν σε μεγάλη αφθονία

τα οργανίδια στα οποία πραγματοποιείται η οξειδωτική φωσφορυλίωση: τα μιτοχόνδρια. Επειδή η οξειδωτική φωσφορυλίωση χρειάζεται O_2 , οι οξειδωτικές μυϊκές ίνες αιματώνονται από ένα εκτεταμένο δίκτυο τριχοειδών. Οι οξειδωτικές ίνες περιέχουν επίσης υψηλά ποσά μυοσφαιρίνης. Η μυοσφαιρίνη αυξάνει τη μεταφορά O_2 σε αυτές και τους προσδίδει κόκκινο χρώμα, όπως η οξυγονωμένη αιμοσφαιρίνη προσδίδει κόκκινο χρώμα στο αρτηριακό αίμα. Οι παραπάνω ίνες ονομάζονται επίσης **ερυθρές ίνες** (red fibers) λόγω του χρώματός τους.

Αντίθετα, οι ταχείες ίνες που εξαρτώνται από τη γλυκόλυση για την παραγωγή ATP περιέχουν σχετικά λίγα μιτοχόνδρια, ενώ είναι πλούσιες σε γλυκολυτικά ένζυμα. Επίσης, προκειμένου να εξασφαλίσουν τις μεγάλες ποσότητες γλυκόζης που απαιτούνται για τη γλυκόλυση, αυτές οι ίνες



► **Εικόνα 8-23 Τύποι μυϊκών ινών.** (α) Σύγκριση της ταχύτητας συστολής των ταχέων και των βραδέων μυϊκών ινών. (β) Τομή ανθρώπινου μυός στην οποία φαίνεται η κατανομή των βραδέων αερόβιων, των ταχέων αερόβιων και των ταχέων γλυκολυτικών μυϊκών ινών.

περιέχουν μεγάλα αποθέματα γλυκογόνου. Το δίκτυο των τριχοειδών που αιματώνει τις γλυκολυτικές μυϊκές ίνες (glycolytic muscle fibers), όπως αναμένεται, είναι λιγότερο πυκνό, καθώς χρειάζονται σχετικά λιγότερο O₂ για να παράγουν ενέργεια. Οι γλυκολυτικές ίνες περιέχουν επίσης σχετικά μικρή ποσότητα μυοσφαιρίνης, με αποτέλεσμα να έχουν λευκωπό ή ωχρο χρώμα και γι' αυτό μερικές φορές ονομάζονται **λευκές ίνες** (white fibers). Οι διαφορές μεταξύ των ερυθρών και των λευκών μυϊκών ινών είναι ιδιαίτερα εμφανείς στο κρέας των πουλερικών, όπου οι μύες των ποδιών αποτελούνται κυρίως από ερυθρές ίνες, ενώ οι μύες του στήθους αποτελούνται κυρίως από λευκές ίνες.

Ο ΤΥΠΟΣ ΤΩΝ ΜΥΪΚΩΝ ΙΝΩΝ ΚΑΘΟΡΙΖΕΤΑΙ ΑΠΟ ΓΕΝΕΤΙΚΟΥΣ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ Στους ανθρώπους, οι περισσότεροι μύες περιέχουν μυϊκές ίνες όλων των τύπων (► Εικόνα 8-23β). Το ποσοστό των διαφόρων τύπων ινών σε κάθε μυ εξαρτάται πρωτίστως από τη λειτουργία στην οποία αυτός εξειδικεύεται. Έτσι, οι μύες που χρειάζεται να πραγματοποιούν κυρίως χαμηλής έντασης παρατεταμένες συσπάσεις χωρίς να εμφανίζουν εύκολα κόπωση (όπως οι μύες της ράχης και των ποδιών που στηρίζουν το βάρος του σώματος) έχουν υψηλό ποσοστό βραδέων οξειδωτικών ινών. Οι ταχείες γλυκολυτικές ίνες επικρατούν στους μύς των χεριών, οι οποίοι χρειάζεται να εκτελούν ταχείες και δυναμικές κινήσεις, για παράδειγμα κατά την ανύψωση βαρέων αντικειμένων.

Το ποσοστό των διαφόρων τύπων των μυϊκών ινών δε διαφέρει μόνο μεταξύ των μυών σε ένα άτομο, αλλά και μεταξύ των ατόμων. Αθλητές που είναι γενετικά προικισμένοι με υψηλότερο ποσοστό ταχέων γλυκολυτικών ινών έχουν πλεονέκτημα στους αγώνες ταχύτητας, ενώ αυτοί που έχουν υψηλότερο ποσοστό βραδέων οξειδωτικών μυϊκών ινών είναι πιο πιθανό να υπερέχουν σε αγώνες αντοχής όπως ο μαραθώνιος.

Φυσικά, η επιτυχία σε κάθε άθλημα δεν εξαρτάται μόνο από τις γενετικές καταβολές, αλλά και από πολλούς άλλους παράγοντες, για παράδειγμα από τον βαθμό και τον τύπο της προπόνησης. Πράγματι, οι μηχανικές και οι μεταβολικές ιδιότητες των μυϊκών ινών μπορούν να αλλάξουν σε μεγάλο βαθμό ανταποκρινόμενες στις απαιτήσεις που τους θέτουμε. Στη συνέχεια θα εξετάσουμε πώς επιτυγχάνεται αυτό.

Οι μυϊκές ίνες προσαρμόζονται σε σημαντικό βαθμό στις λειτουργικές απαιτήσεις που τίθενται σε αυτές.

Οι διαφορετικοί τύποι άσκησης προκαλούν διαφορετικά πρότυπα νευρικής διέγερσης στους μύς που εμπλέκονται. Ανάλογα με αυτά τα πρότυπα, λαμβάνουν χώρα μακροχρόνιες προσαρμοστικές αλλαγές στις μυϊκές ίνες, που τις καθιστούν ικανές να ανταποκρίνονται πιο αποτελεσματικά στις λειτουργικές απαιτήσεις που επιβάλλονται στον μυ. Οι αλλαγές που επάγονται στις μυϊκές ίνες αφορούν (1) την ικανότητά τους να πραγματοποιούν αερόβιο μεταβολισμό και (2) τη διάμετρό τους.

ΒΕΛΤΙΩΣΗ ΤΗΣ ΟΞΕΙΔΩΤΙΚΗΣ ΙΚΑΝΟΤΗΤΑΣ Η τακτική αερόβια άσκηση αντοχής, όπως η κολύμβηση και το τζόκινγκ, προάγει μεταβολικές αλλαγές στις αερόβιες ίνες, καθώς αυτές είναι κυρίως οι ίνες που στρατολογούνται κατά τη διάρκεια της. Για παράδειγμα, αυξάνονται ο αριθμός των τριχοειδών που τους παρέχουν αίμα και ο αριθμός των μιτοχονδρίων τους. Έτσι οι μύες προσαρμόζονται ώστε να χρησιμοποιούν

το O₂ πιο αποτελεσματικά και επομένως καθίστανται ικανότεροι να υποστηρίξουν παρατεταμένη δραστηριότητα χωρίς να εμφανίσουν κόπωση. Σε αυτή την περίπτωση όμως δεν παρατηρείται αλλαγή στο μέγεθος των μυών.

ΜΥΪΚΗ ΥΠΕΡΤΡΟΦΙΑ Το μέγεθος των μυών μπορεί να αυξηθεί με τακτική, μικρής διάρκειας και υψηλής έντασης αναερόβια άσκηση αντίστασης (resistance training), όπως άρση βαρών. Η αύξηση του μεγέθους των μυών, δηλαδή η **υπερτροφία** (hypertrophy) τους, σε αυτή την περίπτωση προέρχεται κατά κύριο λόγο από την αύξηση της διαμέτρου των ταχέων γλυκολυτικών ινών, οι οποίες επιστρατεύονται κατά τη διάρκεια έντονων συσπάσεων με μεγάλη δύναμη συστολής. Η αύξηση της διαμέτρου των ταχέων γλυκολυτικών ινών οφείλεται κυρίως στην αυξημένη σύνθεση νηματιών ακτίνης και μυοσίνης, η οποία αποσκοπεί στην αύξηση της δυνατότητας πραγματοποίησης δυναμικών έλξεων και κατά συνέπεια στην αύξηση της συσταλτικής δύναμης του μυός. Το μηχανικό στρες που ασκεί η άσκηση με βάρη σε μια μυϊκή ίνα ενεργοποιεί πρωτεΐνες μετάδοσης σήματος, οι οποίες ακολούθως ενεργοποιούν τα γονίδια εκείνα που κωδικοποιούν τις πρωτεΐνες που μετέχουν στη συστολή του μυός. Η έντονη άσκηση με βάρη μπορεί να διπλασιάσει ή να τριπλασιάσει τον όγκο ενός μυός. Οι υπερτροφικοί μύες είναι καλύτερα προσαρμοσμένοι στις δραστηριότητες που απαιτούν έντονη σύσπαση για μικρό χρονικό διάστημα, όμως η αντοχή τους δεν παρουσιάζει βελτίωση.

ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΗΣ ΤΕΣΤΟΣΤΕΡΟΝΗΣ Οι μυϊκές ίνες των ανδρών έχουν μεγαλύτερη διάμετρο και κατά συνέπεια οι μύες τους είναι μεγαλύτεροι και ισχυρότεροι σε σχέση με τους μύς των γυναικών, ακόμα και χωρίς άσκηση με βάρη. Το γεγονός αυτό οφείλεται στη δράση της τεστοστερόνης, η οποία είναι μια στεροειδής ορμόνη που εκκρίνεται κατά κύριο λόγο στους άνδρες. Η τεστοστερόνη προάγει τη σύνθεση της ακτίνης και της μυοσίνης. Αυτή η δράση της τεστοστερόνης έχει οδηγήσει κάποιους αθλητές, τόσο άνδρες όσο και γυναίκες, στην επικίνδυνη πρακτική της λήψης τεστοστερόνης ή άλλων παρεμφερών στεροειδών, ώστε να βελτιώσουν τις αθλητικές τους επιδόσεις. (Σχετικά με το ζήτημα αυτό βλ. πλαίσιο Ενότητας 8.4 ■ Μια πιο προσεκτική ματιά στη φυσιολογία της άσκησης.)

ΑΛΛΗΛΟΜΕΤΑΤΡΟΠΗ ΤΩΝ ΤΑΧΕΩΝ ΜΥΪΚΩΝ ΙΝΩΝ Όλες οι μυϊκές ίνες μιας κινητικής μονάδας είναι είτε ταχείες είτε βραδείες. Ωστόσο, οι δύο τύποι ινών ταχείας σύσπασης (οι οξειδωτικές και οι γλυκολυτικές) είναι δυνατόν να μετατρέπονται ο ένας στον άλλο, προσαρμοζόμενοι στο είδος της προπόνησης ενός ατόμου, δηλαδή στις λειτουργικές απαιτήσεις που επανειλημμένα επιβάλλονται σε αυτούς τους τύπους ινών από τα κινητικά τους νεύρα. Οι παραπάνω προσαρμοστικές αλλαγές υπαναχωρούν σε χρονικό διάστημα μερικών μηνών και οι μυϊκές ίνες επανέρχονται σταδιακά στην αρχική τους κατάσταση, αν διακοπεί η τακτική σωματική άσκηση που τις προκάλεσε.

Οι ταχείες και οι βραδείες ίνες δεν μπορούν ωστόσο να μετατραπούν η μία στην άλλη. Η τακτική σωματική άσκηση επάγει μεταβολές στα μεταβολικά συστήματα των μυϊκών ινών, η ταυτότητα όμως μιας μυϊκής ίνας ως ίνας ταχείας ή βραδείας συστολής καθορίζεται από τη νεύρωσή της. Οι ίνες βραδείας συστολής δέχονται νεύρωση από κινητικούς νευρώνες που εμφανίζουν χαμηλής συχνότητας ηλεκτρική δραστηριότητα, ενώ οι μυϊκές ίνες ταχείας συστολής νευρώνονται

Οι αθλητές που λαμβάνουν στεροειδή για να βελτιώσουν τις επιδόσεις τους βγαίνουν τελικά νικητές ή χαμένοι;

Οι αθλητές που κάνουν πρωταθλητισμό, για παράδειγμα οι αθλητές των Ολυμπιακών Αγώνων, ελέγχονται για τη χρήση παράνομων ουσιών που αυξάνουν την επίδοσή τους και όσοι βρίσκονται θετικοί αποκλείονται από τους αγώνες για ένα διάστημα και χάνουν αναδρομικά τα μετάλλια που κέρδισαν. Μια κατηγορία παράνομων ουσιών για τη βελτίωση των αθλητικών επιδόσεων είναι τα **αναβολικά ανδρογόνα στεροειδή** (anabolic androgenic steroids). Οι ουσίες αυτές είναι παραπλήσιες με την τεστοστερόνη, τη φυσιολογική αρσενική ορμόνη, η οποία ευθύνεται για την αυξημένη μυϊκή μάζα στους άνδρες.

Αν και η χρήση τους έχει απαγορευθεί (η κατοχή αναβολικών στεροειδών χωρίς άδεια κηρύχθηκε αδίκημα στις ΗΠΑ το 1991), οι ουσίες αυτές λαμβάνονται από πολλούς αθλητές και αθλήτριες που κάνουν πρωταθλητισμό σε διάφορα ατομικά αθλήματα (όπως η άρση βαρών, οι αγώνες ταχύτητας και η ανταγωνιστική ποδηλασία), με σκοπό, προκειμένου να διακριθούν, να αυξήσουν τη μυϊκή τους μάζα και επομένως τη μυϊκή τους δύναμη. Επιπλέον, οι ειδικοί πιστεύουν ότι αυτές οι ουσίες βελτίωσης των αθλητικών επιδόσεων χρησιμοποιούνται ευρέως και από επαγγελματίες σε διάφορα ομαδικά αθλήματα (όπως το μπέιζμπολ, το ποδόσφαιρο, το μπάσκετ, και το χόκεϊ). Οι μπόντι μπιλντερ επίσης λαμβάνουν συχνά αναβολικά στεροειδή. Σήμερα υπολογίζεται ότι υπάρχουν ένα εκατομμύριο χρήστες αναβολικών στεροειδών στις ΗΠΑ. Το πρόβλημα περιπλέκεται περαιτέρω καθώς ορισμένοι εργαζόμενοι παράνομα χημικοί έχουν δημιουργήσει νέα συνθετικά στεροειδή για την αύξηση των αθλητικών επιδόσεων, τα οποία σε πρώτη φάση δεν ανιχνεύονται από τους τυπικούς εργαστηριακούς ελέγχους. Δυστυχώς, στις ΗΠΑ, η χρήση των αναβολικών στεροειδών έχει επεκταθεί ακόμα και στα σχολεία δευτεροβάθμιας εκπαίδευσης, αλλά και σε νεότερες σε ηλικία πληθυσμιακές ομάδες, ενώ υπολογίζεται ότι το 10% των αγοριών και το 3% των κοριτσιών του γυμνασίου και του λυκείου χρησιμοποιούν απαγορευμένα στεροειδή. Η τηλεφωνική γραμμή βοήθειας για τους χρήστες στεροειδών του Εθνικού Κέντρου Έρευνας Στεροειδών στις ΗΠΑ δέχεται τηλεφωνήματα ακόμα και από άτομα ηλικίας 12 ετών.

Μελέτες έχουν δείξει ότι τα στεροειδή μπορούν να αυξήσουν τη μυϊκή μάζα όταν ληφθούν σε μεγάλες ποσότητες και σε συνδυασμό με έντονη μυϊκή άσκηση. Οι ανεπιθύμητες ενέργειες των φαρμάκων αυτών όμως ξεπερνούν κατά πολύ τα οφέλη τους.

Ανεπιθύμητες ενέργειες στο αναπαραγωγικό σύστημα

Στους άνδρες, η έκκριση τεστοστερόνης και η παραγωγή σπέρματος από τους όρχεις ελέγχονται φυσιολογικά από τις ορμόνες της πρόσθιας υπόφυσης. Με έναν μηχανισμό αρνητικής ανάδρασης, η τεστοστερόνη αναστέλλει την έκκριση των ρυθμιστικών ορμονών της πρόσθιας υπόφυσης, έτσι ώστε τα επίπεδα τεστοστερόνης να διατηρούνται σταθερά. Η πρόσθια υπόφυση αναστέλλεται με παρόμοιο τρόπο από τα ανδρογόνα στεροειδή που λαμβάνονται ως φάρμακα. Λόγω του ότι οι όρχεις δε λαμβάνουν πλέον τη φυσιολογική διεγερτική επίδραση από την πρόσθια υπόφυση, η έκκριση τεστοστερόνης και η παραγωγή σπέρματος μειώνονται στους αθλητές που λαμβάνουν ανδρογόνα στεροειδή και οι όρχεις συρρικνώνονται. Η κατάχρηση των παραπάνω ουσιών αυξάνει επίσης τον κίνδυνο για καρκίνο των όρχεων και του προστάτη.

Στις γυναίκες, στις οποίες φυσιολογικά δεν παράγονται ανδρογόνα, η χρήση των αναβολικών στεροειδών όχι μόνο προάγει την ανάπτυξη του μυϊκού τους συστήματος, αλλά επίσης προκαλεί την αρρενοποίησή τους με άλλους τρόπους, όπως με την αύξηση της τριχοφυΐας του προσώπου και την τράχυνση της φωνής. Επιπλέον, η αναστολή της πρόσθιας υπόφυσης από τα αναβολικά στεροειδή καταστέλλει την παραγωγή ορμονών που φυσιολογικά ελέγχουν τη λειτουργία των ωοθηκών. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα την αναστολή της ωορρηξίας, διαταραχές του έμμηνου κύκλου και μειωμένη έκκριση των «θηλεοποιητικών» φυλετικών ορμονών των γυναικών. Η μείωση των ορμονών αυτών προκαλεί μείωση του μεγέθους των μαστών και άμβλυση των θηλυκών χαρακτηριστικών.

Ανεπιθύμητες ενέργειες στο καρδιαγγειακό σύστημα

Η χρήση των αναβολικών στεροειδών επάγει αλλαγές στο καρδιαγγειακό σύστημα που αυξάνουν τον κίνδυνο ανάπτυξης

από κινητικούς νευρώνες που εμφανίζουν περιοδικές εξάρσεις ηλεκτρικής δραστηριότητας. Πειραματική αντικατάσταση των κινητικών νευρώνων που εφοδιάζουν τις βραδείες μυϊκές ίνες από νευρώνες που εφοδιάζουν τις ταχείες ίνες αντιστρέφει σταδιακά την ταχύτητα με την οποία οι ίνες αυτές συσπώνται.



ΜΥΪΚΗ ΑΤΡΟΦΙΑ Σε ακραίες περιπτώσεις στις οποίες ένας μύς δε χρησιμοποιείται, το περιεχόμενό του σε ακτίνη και μυοσίνη μειώνεται, κατά συνέπεια η διάμετρος των μυϊκών του ινών ελαττώνεται, ο μύς ατροφεί και γίνεται πιο αδύναμος. Η **μυϊκή ατροφία** (muscle atrophy) μπορεί να προκύψει με τρεις τρόπους. (1) Η **ατροφία λόγω αχρησίας**

(disuse atrophy) προκαλείται από την έλλειψη χρήσης ενός μύος για μεγάλη χρονική περίοδο αν και η νευρώσή του παραμένει άθικτη, όπως όταν εφαρμόζεται γύψος σε ένα κάταγμα ή κατά τη διάρκεια παρατεταμένης παραμονής στο κρεβάτι. (2) Η **ατροφία απονεύρωσης** (denervation atrophy) συμβαίνει αν διακοπεί η νευρώση ενός μύος. Αν μέχρι να αποκατασταθεί η νευρώσή του (για παράδειγμα, στις περιπτώσεις αναγέννησης ενός περιφερικού νεύρου που έχει κοπεί), ο μύς διεγείρεται ηλεκτρικά, η ατροφία μειώνεται, αλλά δεν αποτρέπεται πλήρως. Η συσταλτική δραστηριότητα από μόνη της προφανώς διαδραματίζει σημαντικό ρόλο στην πρόληψη της ατροφίας. Παράγοντες που ελευθερώνονται από τις ενεργοποιημένες

αθηροσκλήρωσης, η οποία συνδέεται με αυξημένη πιθανότητα εμφράγματος του μυοκαρδίου και αγγειακών εγκεφαλικών επεισοδίων (βλ. Ενότητα 9.5).

Ανεπιθύμητες ενέργειες στο ήπαρ

Η δυσλειτουργία του ήπατος είναι συχνή στα άτομα που λαμβάνουν μεγάλες δόσεις στεροειδών, λόγω του ότι το ήπαρ, το οποίο φυσιολογικά αδρανοποιεί τις στεροειδείς ορμόνες και δρομολογεί την απέκκρισή τους στα ούρα, υπερφορτώνεται από τις μεγάλες ποσότητες στεροειδών. Ο κίνδυνος ανάπτυξης καρκίνου του ήπατος είναι επίσης αυξημένος σε αυτά τα άτομα.

Ανεπιθύμητες ενέργειες στη συμπεριφορά

Τα αναβολικά στεροειδή προάγουν επιθετική, ακόμα και εχθρική συμπεριφορά, όπως ξεσπάσματα οργής.

Εθιστικές επιδράσεις των στεροειδών

Ένα άλλο ανησυχητικό ζήτημα είναι ο εθισμός ορισμένων χρηστών στα αναβολικά στεροειδή. Σε μια μελέτη, 57% των ατόμων που έκαναν χρήση στεροειδών πληρούσαν όλα τα κριτήρια εθισμού. Η εμφανής αυτή τάση εθισμού στα στεροειδή είναι ιδιαίτερα ανησυχητική, λόγω του ότι η πιθανότητα ανεπιθύμητων ενεργειών μεγαλώνει όσο παρατείνεται η χρήση τους και αυξάνεται η δόση τους, κάτι που παρατηρείται συχνά στους αθλητές που είναι χρήστες.

Επομένως για λόγους υγείας, χωρίς κάποιος να λάβει υπόψη του τα νομικά και τα ηθικά ζητήματα, οι άνθρωποι δε θα πρέπει να λαμβάνουν αναβολικά στεροειδή. Η κατάσταση όμως φαίνεται να επιδεινώνεται. Επί του παρόντος, τα έσοδα της διεθνούς μαύρης αγοράς αναβολικών στεροειδών υπολογίζονται σε ένα δισεκατομμύριο δολάρια ετησίως.

Άλλοι τρόποι αύξησης της μυϊκής μάζας με σκοπό τον αθέμιτο ανταγωνισμό

Οι αθλητές που επιζητούν τεχνητή βελτίωση των επιδόσεών τους έχουν καταφύγει και σε άλλες παράνομες μεθόδους πέρα

από τη λήψη των αναβολικών στεροειδών, όπως στη χρήση της ορμόνης *ερυθροποιητίνη* (βλ. Ενότητα 11.2), με σκοπό την παραγωγή μεγαλύτερου αριθμού ερυθρών αιμοσφαιρίων, ή *αυξητικής ορμόνης*, ώστε να αυξήσουν τη μυϊκή τους μάζα. Πιο ανησυχητικό είναι το γεγονός ότι οι επιστήμονες προβλέπουν πως το επόμενο ορόσημο στη χρήση παράνομων ουσιών θα είναι το λεγόμενο γονιδιακό ντόπινγκ. Το **γονιδιακό ντόπινγκ** (gene doping) είναι μια μορφή γονιδιακής θεραπείας που στοχεύει στη βελτίωση των αθλητικών επιδόσεων με διάφορους τρόπους, για παράδειγμα: (α) μέσω της αύξησης της παραγωγής ορισμένων βιολογικών ουσιών που διεγείρουν την αύξηση της μυϊκής μάζας (όπως είναι ο *αυξητικός παράγοντας τύπου ινσουλίνης I*), (β) μέσω της αναστολής της παραγωγής *μυοστατίνης*, η οποία είναι μια φυσιολογική πρωτεΐνη που θέτει όρια στην ανάπτυξη των μυών, ή (γ) μέσω της τροποποίησης του πυρηνικού υποδοχέα *PPAR-δ* κατά τρόπο που οδηγεί σε αύξηση της αντοχής. Ο *PPAR-δ* ρυθμίζει γονίδια που σχετίζονται με τη χρήση της ενέργειας, τις δράσεις της ινσουλίνης και τον μεταβολισμό των μυών. Επειδή οι παραπάνω βιολογικές ουσίες εντοπίζονται φυσιολογικά στο σώμα, η ανίχνευση του γονιδιακού ντόπινγκ αναμένεται να είναι μια πραγματική πρόκληση για τις ελεγκτικές αρχές.

Προκειμένου να ενισχύσει τη δράση των ελεγκτικών αρχών, ο Παγκόσμιος Οργανισμός Αντιντόπινγκ (WADA, World Anti-Doping Agency) εισήγαγε διεθνείς οδηγίες το 2009 για τη δημιουργία ενός **βιολογικού διαβατηρίου των αθλητών** (ABP, Athlete Biological Passport), το οποίο βασίζεται στον περιοδικό έλεγχο των αθλητών με εξετάσεις αίματος 9 φορές τον χρόνο. Οι παραπάνω εξετάσεις δεν εντοπίζουν τις ίδιες τις παράνομες ουσίες, αλλά μεταβολές στη φυσιολογία των αθλητών που είναι ενδεικτικές της χρήσης τους. Κάθε ύποπτη αλλαγή στα τυπικά χαρακτηριστικά ενός αθλητή αξιάνει τα επίπεδα επαγρύπνησης για περαιτέρω έλεγχο. Το ABP συμπληρώνει τις παραδοσιακές μεθόδους ανίχνευσης των παράνομων ουσιών.

νευρικές απολήξεις και που πιθανόν αποθηκεύονται μαζί με την ακετυλοχολίνη στα αποθηκευτικά κυστίδια της φαίνεται πως συμμετέχουν στη διατήρηση της δομικής ακεραιότητας και στην ανάπτυξη του μυϊκού ιστού. Ωστόσο, οι παράγοντες αυτοί είναι ελάχιστα γνωστοί σήμερα. (3) Η **γεροντική ατροφία** (age-related atrophy) ή **σαρκοπενία** (sarcopenia) λαμβάνει χώρα φυσιολογικά από μία ηλικία και μετά. Από την ηλικία περίπου των 40 ετών οι άνθρωποι χάνουν σταδιακά κινητικούς νευρώνες, και ειδικά εκείνους που νευρώνουν τις γλυκολυτικές ίνες ταχείας συστολής. Έτσι, σε άτομα μεγαλύτερης ηλικίας παρατηρείται σταδιακή απώλεια μυϊκής μάζας και μυϊκής ισχύος, ενώ η ταχύτητα της μυϊκής σύσπασης ελαττώνεται.

Τα μειωμένα επίπεδα πρωτεϊνικής σύνθεσης και τα χαμηλότερα επίπεδα ορισμένων ορμονών (όπως της αυξητικής ορμόνης, της τεστοστερόνης και του αυξητικού παράγοντα τύπου ινσουλίνης) συμβάλλουν επίσης στην απώλεια μυϊκής μάζας. Αν και η γεροντική ατροφία είναι αναπόφευκτη, η τακτική πρόληψη αντίστασης (όπως η προπόνηση με βάρη) και η κατάλληλη διατροφή μπορεί να επιβραδύνουν τον ρυθμό εξέλιξης της σαρκοπενίας.



ΟΙ ΜΥΕΣ ΔΙΑΘΕΤΟΥΝ ΜΙΑ ΜΙΚΡΗ ΙΚΑΝΟΤΗΤΑ ΕΠΙΔΙΟΡΘΩΣΗΣ Όταν ένας μυς υποστεί βλάβη, είναι δυνατή μια περιορισμένη αποκατάσταση, παρά το γεγονός ότι

τα μυϊκά κύτταρα δεν μπορούν να διαφραθούν μιτωτικά ώστε να αντικαταστήσουν τα κύτταρα που χάθηκαν. Κοντά στην επιφάνεια των μυών εντοπίζεται ένας μικρός πληθυσμός μυϊκών βλαστικών κυττάρων τα οποία βρίσκονται σε λανθάνουσα κατάσταση και ονομάζονται **δορυφορικά κύτταρα** (satellite cells, βλ. Ενότητα 1.3). Όταν μια μυϊκή ίνα υποστεί βλάβη, ελευθερώνονται τοπικά παράγοντες που ενεργοποιούν τα δορυφορικά κύτταρα, τα οποία διαφρούνται δίνοντας γένεση σε μυοβλάστες, σε αυτόν δηλαδή τον τύπο αδιαφοροποιητών κυττάρων που διαφοροποιούνται σε μυϊκές ίνες κατά τη διάρκεια της εμβρυϊκής ανάπτυξης. Οι μυοβλάστες συγχωνεύονται ανά ομάδες και σχηματίζουν μεγάλα πολυπύρηνα κύτταρα τα οποία ξεκινούν άμεσα τη σύνθεση και τη συναρμολόγηση των ενδοκυτταρικών συστατικών των ώριμων μυϊκών ινών και τελικά διαφοροποιούνται πλήρως σε ώριμες μυϊκές ίνες. Σε εκτεταμένους τραυματισμούς των μυών, ο παραπάνω μηχανισμός δεν επαρκεί ώστε να αντικατασταθούν πλήρως όλες οι μυϊκές ίνες που χάθηκαν. Σε μια τέτοια περίπτωση, οι μυϊκές ίνες που απομένουν ζωντανές συχνά καθιστανται υπερτροφικές, προκειμένου να αναπληρώσουν λειτουργικά τη μείωση του αριθμού των μυϊκών ινών του τραυματισμένου μυός. Η μεταμόσχευση δορυφορικών κυττάρων ή μυοβλαστών εξετάζεται σήμερα ως μία πιθανή μέθοδος για την αντιμετώπιση της **μυϊκής δυστροφίας** (muscular dystrophy), μιας κληρονομικής νόσου που χαρακτηρίζεται από προοδευτική εκφύλιση των μυϊκών ινών και αντικατάστασή τους από ινώδη ιστό. (Για μια εκτενέστερη αναφορά στη βαρύτερη αυτή νόσο βλ. πλαίσιο Ενότητας 8.5 ■ Ιδέες, προκλήσεις και αμφιλεγόμενα ζητήματα.)

Στο σημείο αυτό έχουμε ολοκληρώσει την παρουσίαση όλων των παραγόντων που ρυθμίζουν την ανάπτυξη δύναμης συστολής στους σκελετικούς μυς. Οι παράγοντες αυτοί συνοψίζονται στον ■ Πίνακα 8-2. Στη συνέχεια θα εξετάσουμε τους κεντρικούς και τους τοπικούς μηχανισμούς που εμπλέκονται στον έλεγχο της κινητικής δραστηριότητας αυτών των μυών.

■ ΠΙΝΑΚΑΣ 8-2 Παράγοντες που επηρεάζουν τη συνολική δύναμη συστολής στους σκελετικούς μυς

Αριθμός μυϊκών ινών που συσπώνται

Αριθμός κινητικών μονάδων που στρατολογούνται*

Αριθμός μυϊκών ινών ανά κινητική μονάδα

Αριθμός διαθέσιμων για συστολή μυϊκών ινών (μέγεθος μυός)

Τάση που αναπτύσσεται από κάθε συσπώμενη μυϊκή ίνα

Συχνότητα διέγερσης (άθροισμα συσπάσεων και τετανική συστολή)*

Μήκος της μυϊκής ίνας κατά την έναρξη της συστολής (σχέση μήκους-τάσης)

Βαθμός κόπωσης

Τύπος μυϊκής ίνας (οξειδωτική ανθεκτική στην κόπωση ή γλυκολυτική μη ανθεκτική στην κόπωση)

Διάμετρος μυϊκής ίνας (άσκηση με βάρη και τεστοστερόνη)

*Παράγοντας που ρυθμίζει τη διαβάθμιση της συνολικής συστολής του μυός.

Ελέγξτε τις γνώσεις σας 8.4

1. Περιγράψτε τις διαφορές ανάμεσα στις μυϊκές ίνες στο πόδι μιας γαλοπούλας (βραδείες οξειδωτικές ίνες) και στις μυϊκές ίνες στο στήθος της γαλοπούλας (ταχείες γλυκολυτικές ίνες).
2. Σχολιάστε τη σχετική συνεισφορά της φωσφορικής κρεατίνης, της γλυκόλυσης και της οξειδωτικής φωσφορύλιωσης στην παραγωγή ATP για την κάλυψη των ενεργειακών αναγκών ενός μαραθωνίου.

8.5 | Έλεγχος της κινητικής δραστηριότητας

Οι κινητικές μονάδες καθορίζουν την κινητική δραστηριότητα, η οποία ποικίλλει από τις μυϊκές συσπάσεις που διατηρούν τη στάση του σώματος και την ισορροπία μέχρι τις στερεοτυπικές κινήσεις (όπως η βάρδιση) και τις πολύ επιδέξιες κινήσεις (όπως εκείνες που εκτελούνται στην ενόργανη γυμναστική). Ο έλεγχος όλων των κινήσεων, ανεξάρτητα από το επίπεδο πολυπλοκότητάς τους, καθορίζεται από τα νευρικά ερεθίσματα που λαμβάνουν οι κινητικοί νευρώνες, οι οποίοι στη συνέχεια πυροδοτούν τη συστολή των μυϊκών ινών στις αντίστοιχες κινητικές μονάδες.

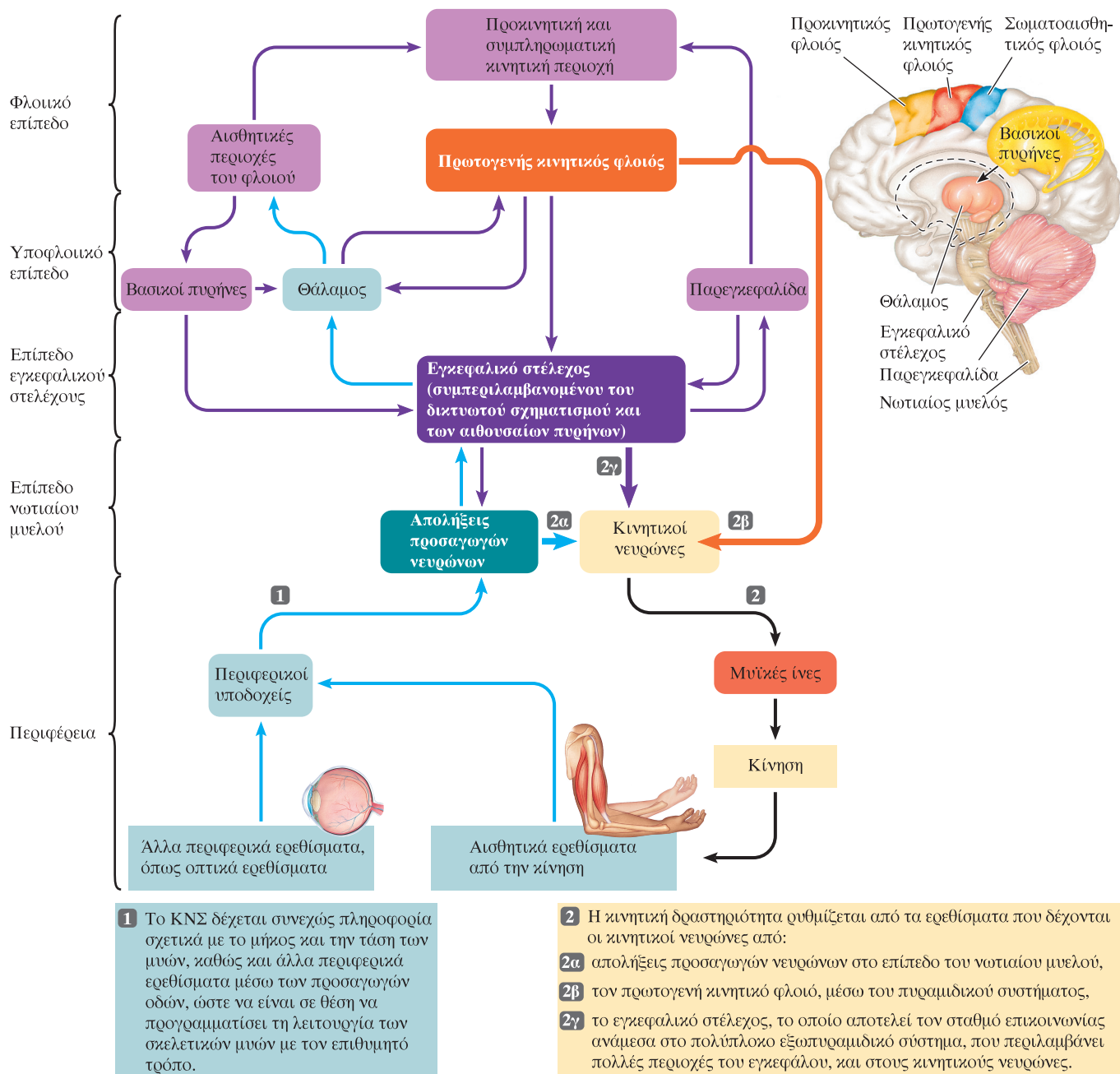
Η λειτουργία των κινητικών μονάδων ρυθμίζεται από πολλαπλά νευρικά ερεθίσματα.

Τρεις κατηγορίες νευρικών ερεθισμάτων (νευρικών σημάτων) επιδρούν στους κινητικούς νευρώνες, προκειμένου να ρυθμίζουν τη διέγερση από αυτούς των μυϊκών ινών τις οποίες νευρώνουν:

1. **Ερεθίσματα από προσαγωγούς νευρώνες** (► Εικόνα 8-24, 2a). Τα ερεθίσματα αυτά συνήθως μεταδίδονται μέσω διαμεσων νευρώνων και λαμβάνουν χώρα στο επίπεδο του νωπιαίου μυελού – αφορούν δηλαδή νωπιαία αντανακλαστικά τόξα (βλ. Ενότητα 5.10).

2. **Ερεθίσματα από τον πρωτοταγή κινητικό φλοιό** (2b). Οι νευρικές ίνες μιας κατηγορίας νευρώνων του πρωτογενούς κινητικού φλοιού, οι οποίοι ονομάζονται **πυραμιδικά κύτταρα** (βλ. Ενότητα 5.4), συνδέονται απευθείας (χωρίς ενδιάμεσες συνάψεις) με τους κινητικούς νευρώνες (ή με τοπικούς διαμεσους νευρώνες που καταλήγουν στους κινητικούς νευρώνες) του νωπιαίου μυελού. Οι ίνες αυτές αποτελούν το **φλοιονωπιαίο** (corticospinal) ή **πυραμιδικό** (pyramidal) **κινητικό σύστημα** (motor system).

3. **Ερεθίσματα από το εγκεφαλικό στέλεχος** (2γ), που αποτελεί τμήμα του λεγόμενου **πολυνευρωνικού** (multineuronal) ή **εξωπυραμιδικού** (extrapyramidal) **κινητικού συστήματος** (motor system). Το εξωπυραμιδικό σύστημα περιλαμβάνει πολλές περιοχές του εγκεφάλου οι οποίες επικοινωνούν μεταξύ τους μέσω ενός εκτεταμένου δικτύου συνάψεων. Το εξωπυραμιδικό σύστημα καταλήγει στο εγκεφαλικό στέλεχος, και ειδικά στον δικτυωτό σχηματισμό (βλ. Ενότητα 5.9), ο οποίος δέχεται ερεθίσματα και επηρεάζεται από τον



ΥΠΟΜΝΗΜΑ

← = Προσαγωγές οδοί ← = Πυραμιδικό σύστημα ← = Εξωπυραμιδικό σύστημα ← = Απαγωγές οδοί

➤ **Εικόνα 8-24 Έλεγχος της κινητικής λειτουργίας.** Τα βέλη υποδηλώνουν επίδραση, είτε διεγερτική είτε ανασταλτική. Οι συνδέσεις δεν είναι απαραίτητα άμεσες – μπορεί να μεσολαβούν διάμεσοι νευρώνες.

κινητικό φλοιό, την παρεγκεφαλίδα και τους βασικούς πυρήνες (τα βασικά γάγγλια). Επιπλέον, ο κινητικός φλοιός επικοινωνεί με τον θάλαμο, καθώς και με την προκινητική και τη συμπληρωματική κινητική περιοχή. Όλες οι παραπάνω δομές αποτελούν τμήματα του εξωπυραμιδικού συστήματος.

Οι μόνες εγκεφαλικές περιοχές που επηρεάζουν άμεσα τους κινητικούς νευρώνες είναι ο πρωτοταγής κινητικός φλοιός και το εγκεφαλικό στέλεχος. Οι υπόλοιπες περιοχές του εγκεφάλου που εμπλέκονται στον έλεγχο της κινητικής

δραστηριότητας επηρεάζουν έμμεσα τους κινητικούς νευρώνες, ρυθμίζοντας τα κινητικά σήματα που διαβιβάζουν ο κινητικός φλοιός και το εγκεφαλικό στέλεχος. Οι διάφορες εγκεφαλικές περιοχές που συμμετέχουν στον έλεγχο της κίνησης (και των οποίων η λειτουργία αναφέρεται λεπτομερέστερα στο Κεφάλαιο 5) αλληλεπιδρούν εκτεταμένα μεταξύ τους. Οι πιο σημαντικές από αυτές τις αλληλεπιδράσεις παρουσιάζονται στην ➤ Εικόνα 8-24.

Τα νωτιαία αντανακλαστικά στα οποία εμπλέκονται προσαγωγοί νευρώνες είναι σημαντικά για τη διατήρηση της

Μυϊκή δυστροφία: Όταν ένα μικρό βήμα δίνει μεγάλες υποσχέσεις

Σήμερα υπάρχουν βάσιμες ελπίδες για την αντιμετώπιση της **μυϊκής δυστροφίας** (MD, Muscular Dystrophy), μιας θανατηφόρου νόσου που προσβάλλει κατά κύριο λόγο αγόρια και προκαλεί μυϊκή ατροφία η οποία οδηγεί στον θάνατο των ασθενών πριν από την ηλικία των 30 ετών.

Συμπτώματα

Η μυϊκή δυστροφία περιλαμβάνει περισσότερες από 30 διαφορετικές κληρονομικές καταστάσεις, με κοινό χαρακτηριστικό τη σταδιακή εκφύλιση των μυϊκών ινών και την αντικατάστασή τους από ινώδη ιστό. Η μυϊκή αδυναμία εξελίσσεται προοδευτικά για πολλά έτη. Τυπικά, ένας ασθενής με MD εμφανίζει τα πρώτα συμπτώματα μυϊκής αδυναμίας στην ηλικία περίπου των 2-3 ετών, καθηλώνεται σε αναπηρική καρέκλα στην ηλικία των 10-12 ετών και καταλήγει στα επόμενα 15 χρόνια, είτε λόγω αναπνευστικής ανεπάρκειας (που οφείλεται στην εξασθένηση των αναπνευστικών μυών μέχρι του σημείου να μην μπορούν πλέον να υποστηρίξουν την αναπνοή) είτε λόγω καρδιακής ανεπάρκειας.

Αίτια

Η ασθένεια κληρονομείται ως υποτελής χαρακτηριστικό και το παθολογικό γονίδιο εντοπίζεται στο φυλετικό χρωμόσωμα X, του οποίου οι άνδρες φέρουν ένα μόνο αντίγραφο, καθώς έχουν γενετική σύσταση XY, σε αντίθεση με τις γυναίκες, που έχουν γενετική σύσταση XX. Όταν ένας άνδρας κληρονομήσει από τη μητέρα του ένα χρωμόσωμα X που φέρει το ελαττωματικό γονίδιο της δυστροφίας, είναι καταδικασμένος να εμφανίσει τη νόσο, η οποία προσβάλλει 1 στα 3.500 αγόρια παγκοσμίως. Για να νοσήσει ένα κορίτσι, θα πρέπει να κληρονομήσει δύο παθολογικά χρωμοσώματα X, ένα από κάθε γονέα του, γεγονός που είναι εξαιρετικά σπάνιο.

Το παθολογικό γονίδιο που ευθύνεται για τη **μυϊκή δυστροφία Duchenne** (DMD, Duchenne Muscular Dystrophy), η οποία είναι η συχνότερη και σοβαρότερη μορφή της νόσου, απομονώθηκε το 1986. Το γονίδιο αυτό φυσιολογικά παράγει μια πρωτεΐνη μεγάλου μοριακού βάρους που συμβάλλει στη δομική σταθερότητα της κυτταροπλασματικής μεμβράνης των μυϊκών κυττάρων και ονομάζεται **δυστροφίνη** (dystrophin). Η δυστροφίνη είναι τμήμα ενός συμπλέγματος μεμβρανικών πρωτεϊνών οι οποίες συνδέουν την ακτίνη, το κύριο συστατικό του κυτταροσκελετού του μυϊκού κυττάρου, με το υποστηρικτικό πλέγμα της εξωκυτταρικής ουσίας (βλ. Ενότητα 3.2). Η μηχανική ενίσχυση της κυτταροπλασματικής μεμβράνης επιτρέπει στο μυϊκό κύτταρο να υφίσταται τις πιέσεις και τις δυνάμεις που αναπτύσσονται κατά τους επαναλαμβανόμενους κύκλους συστολής και διάτασης των μυών.

Οι δυστροφικοί μύες παρουσιάζουν έλλειψη δυστροφίνης. Αν και η δυστροφίνη αποτελεί μόνο το 0,002% της συνολικής πρωτεΐνης που περιέχουν τα μυϊκά κύτταρα, η παρουσία της είναι ζωτικής σημασίας για τη διατήρηση της δομικής ακεραιότητας της μεμβράνης τους. Η απουσία της προκαλεί συνεχή ροή ιόντων Ca^{2+} προς το εσωτερικό των μυϊκών κυττάρων. Το πλεονάζον Ca^{2+} ενεργοποιεί πρωτεάσες, μια κατηγορία ενζύμων που διασπούν τις πρωτεΐνες του κυττάρου. Η βλάβη που προκαλείται με αυτόν τον τρόπο στα μυϊκά κύτταρα οδηγεί σε μυϊκή ατροφία και σε ανάπτυξη ίνωσης, που αποτελούν τα βασικά χαρακτηριστικά της νόσου.

Η ανακάλυψη πως η DMD οφείλεται στην παθολογική τροποποίηση του γονιδίου της δυστροφίνης δημιούργησε την ελπίδα ότι οι επιστήμονες θα μπορούσαν με κάποιον τρόπο να «εφοδιάσουν» τα μυϊκά κύτταρα των νεαρών ασθενών με τη φυσιολογική εκδοχή της δυστροφίνης. Αν και σήμερα η ασθένεια θεωρείται ακόμα ανίατη και θανατηφόρα, διεξάγεται εντατικά έρευνα σε ποικίλους τομείς για την ανάπτυξη αποτελεσματικών θεραπευτικών προσεγγίσεων.

Αντιμετώπιση με γονιδιακή θεραπεία

Η γονιδιακή θεραπεία αποσκοπεί στην αντικατάσταση του ελαττωματικού γονιδίου. Κατά τη γονιδιακή θεραπεία, στα προβληματικά κύτταρα μεταφέρεται το φυσιολογικό γονίδιο που τους λείπει χρησιμοποιώντας συνήθως ως φορείς ιούς. Το φυσιολογικό γονίδιο ενσωματώνεται στο γονιδίωμα ενός «ελαττωματικού» ιού (ο οποίος έχει τροποποιηθεί κατά τρόπο ώστε να μη βλάπτει τα κύτταρα-ξενιστές του) και μέσω αυτού εισέρχεται στα κύτταρα του σώματος. Ο γενετικά τροποποιημένος ιός δεν μπορεί να προκαλέσει νόσο, έχει όμως ακόμα την ικανότητα να εισέρχεται στα κύτταρα-στόχους και να χρησιμοποιεί τη γενετική υποδομή τους για την έκφραση των γονιδίων που εδράζονται στο γονιδίωμά του.

Μία από τις μεγαλύτερες δυσκολίες στη γονιδιακή θεραπεία για την DMD σχετίζεται με το τεράστιο μέγεθος του γονιδίου της δυστροφίνης. Πρόκειται για το μεγαλύτερο γονίδιο που έχει ποτέ ανακαλυφθεί και αποτελείται από περισσότερα από τρία εκατομμύρια ζεύγη βάσεων. Το μέγεθός του αποκλείει τη μεταφορά του στα κύτταρα μέσω ιών, καθώς οι ιοί δε διαθέτουν στο καψίδιό τους χώρο για μεταφορά γονιδίων που υπερβαίνουν σε μέγεθος το ένα χιλιοστό του γονιδίου της δυστροφίνης. Για να ξεπεράσουν αυτό το πρόβλημα, οι ερευνητές έχουν δημιουργήσει σήμερα μια μικρότερη εκδοχή του γονιδίου της δυστροφίνης, ένα μίνι γονίδιο (mini gene) που είναι 1.000 φορές μικρότερο από το φυσιολογικό αλλά περιέχει όλες τις απαραίτητες αλληλουχίες για τη σύνθεση λειτουργικής δυστροφίνης. Η χορήγηση σε πειραματόζωα γενετικά τροποποιημένων ιών που

περιείχαν το μίνι γονίδιο της δυστροφίνης σταμάτησε ή ακόμα και αντέστρεψε την πορεία της προοδευτικής μυϊκής αδυναμίας που χαρακτηρίζει τη νόσο. Οι κλινικές μελέτες γονιδιακής θεραπείας στους ανθρώπους δεν έχουν ακόμη ολοκληρωθεί.

Αντιμετώπιση με μεταμόσχευση κυττάρων

Μία άλλη θεραπευτική προσέγγιση βασίζεται στη μεταμόσχευση υγιών *μυοβλαστών*, με σκοπό να αντικατασταθούν τα κύτταρα του δυστροφικού μυϊκού ιστού. Οι μυοβλάστες είναι αδιαφοροποίητα κύτταρα που κατά τη διάρκεια της εμβρυϊκής ανάπτυξης συγχωνεύονται, σχηματίζοντας έτσι τις μεγάλες πολυπύρηνες μυϊκές ίνες. Μετά την ολοκλήρωση της ανάπτυξης, παραμένει στην επιφάνεια των μυών μια μικρή ομάδα βλαστικών κυττάρων που είναι γνωστά ως *δορυφορικά κύτταρα*. Τα δορυφορικά κύτταρα είναι δυνατόν να ενεργοποιηθούν και να σχηματίσουν μυοβλάστες, οι οποίοι στη συνέχεια συγχωνεύονται και σχηματίζουν νέες μυϊκές ίνες που αντικαθιστούν τα κύτταρα που έχουν υποστεί βλάβη. Ωστόσο, σε περιπτώσεις εκτεταμένης βλάβης, όπως κατά την MD, ο παραπάνω φυσιολογικός μηχανισμός επιδιόρθωσης των μυών δεν επαρκεί για την αντικατάσταση όλων των μυϊκών κυττάρων που καταστρέφονται από τη νόσο.

Μία θεραπευτική προσέγγιση για την αντιμετώπιση της MD, που βρίσκεται ακόμα σε πειραματικό στάδιο, περιλαμβάνει τη μεταμόσχευση μυοβλαστών που έχουν ληφθεί από βιοψίες μυών υγιών ατόμων στους ατροφικούς μύς των πασχόντων. Άλλοι ερευνητές εστιάζουν τις προσπάθειές τους στη μεταμόσχευση δορυφορικών κυττάρων ή μερικώς διαφοροποιημένων βλαστικών κυττάρων ενηλίκων τα οποία μπορούν στη συνέχεια να μετατραπούν σε υγιή μυϊκά κύτταρα (βλ. Ενότητα 1.3).

Αντιμετώπιση με αύξηση της παραγωγής της ουτροφίνης

Μία εναλλακτική ελπιδοφόρα στρατηγική για την αντιμετώπιση της MD είναι η αύξηση της έκφρασης του γονιδίου της **ουτροφίνης** (utrophin), μιας πρωτεΐνης που φυσιολογικά εντοπίζεται στα μυϊκά κύτταρα και μοιάζει πολύ με τη δυστροφίνη. Το 80% της αμινοξικής αλληλουχίας της ουτροφίνης είναι ταυτόσημο με εκείνο της δυστροφίνης, αλλά οι δύο αυτές πρωτεΐνες έχουν διαφορετικές λειτουργίες. Η δυστροφίνη είναι διάσπαρτη σε όλη την επιφάνεια της μεμβράνης των μυϊκών κυττάρων και συμβάλλει στη διατήρηση της δομής της, ενώ η ουτροφίνη εντοπίζεται στην περιοχή της τελικής κινητικής πλάκας. Η ουτροφίνη συμβάλλει στην αγκυροβόληση των υποδοχέων ακετυλοχολίνης στη μεμβράνη στην περιοχή της κινητικής πλάκας.

Όταν οι ερευνητές τροποποίησαν γενετικά ποντίκια στα οποία είχε εξαλειφθεί το γονίδιο της δυστροφίνης ώστε να

παράγουν μεγάλα ποσά ουτροφίνης, αυτή η αυξημένη γονιδιακή έκφραση της ουτροφίνης αναπλήρωσε σε μεγάλο βαθμό την απουσία της δυστροφίνης. Δηλαδή η πλεονάζουσα ουτροφίνη κατανεμήθηκε σε όλη την επιφάνεια της κυτταρικής μεμβράνης και διεκπεραίωσε τη λειτουργία που φυσιολογικά επιτελούσε η δυστροφίνη. Αυτό είχε ως αποτέλεσμα τη βελτίωση της ομοιόστασης του Ca^{2+} , την αύξηση της μυϊκής δύναμης και τη σημαντική μείωση της μυϊκής εκφύλισης σε μικροσκοπικό επίπεδο. Οι ερευνητές σήμερα καταβάλλουν προσπάθειες να ανακαλύψουν ένα φάρμακο που θα διεγείρει τα μυϊκά κύτταρα ώστε να παράγουν μεγάλα ποσά ουτροφίνης στους ανθρώπους, με την ελπίδα να προλάβουν ή ακόμα και να επιδιορθώσουν τη μυϊκή ατροφία που χαρακτηρίζει τη μυϊκή δυστροφία.

Αντιμετώπιση με «επίθεμα» RNA

Η πιο πρόσφατη ελπιδοφόρα προσέγγιση για την αντιμετώπιση της MD βασίζεται στην παράκαμψη των τμημάτων του αγγελιοφόρου RNA τα οποία φέρουν τη λανθασμένη πληροφορία που ευθύνεται για την αδυναμία παραγωγής φυσιολογικής δυστροφίνης. Ειδικά σχεδιασμένα ολιγονουκλεοτίδια χορηγούνται με ενδομυϊκή ένεση και προσδένονται στις περιοχές του αγγελιοφόρου RNA με τη λανθασμένη αλληλουχία. Αυτές οι περιοχές που καλύπτονται από το «επίθεμα» RNA παρακάμπτονται κατά τη σύνθεση της πρωτεΐνης. Το τελικό προϊόν είναι μια τροποποιημένη εκδοχή της δυστροφίνης, μικρότερη αλλά συνήθως λειτουργική. Τα αποτελέσματα της προσέγγισης αυτής από μελέτες σε ζώα αλλά και από τις πρώτες μελέτες που πραγματοποιήθηκαν σε ανθρώπους ήταν ενθαρρυντικά, καθώς διαπιστώθηκε ότι είναι δυνατή η παραγωγή λειτουργικής δυστροφίνης στους μύς.

Αντιμετώπιση με αναστολή της μυοστατίνης

Άλλες ερευνητικές ομάδες μελετούν διαφορετικές θεραπευτικές οδούς, όπως εκείνη της αύξησης του μεγέθους (υπερτροφία) των μυϊκών ινών, με τη χρήση νέων φαρμάκων, ώστε να αντιρροπήσουν τη λειτουργική έκπτωση των δυστροφικών μυών. Για παράδειγμα, οι ερευνητές γνωρίζουν ότι η **μυοστατίνη** (myostatin), μια πρωτεΐνη που παράγεται στα μυϊκά κύτταρα, φυσιολογικά αναστέλλει την αύξηση του μεγέθους των μυϊκών κυττάρων ώστε αυτή να τίθεται υπό έλεγχο. Η εύρεση τρόπων αδρανοποίησης της μυοστατίνης στους ασθενείς με MD, μέσω της οποίας θα ήταν δυνατόν να επιτευχθεί η αύξηση του μεγέθους των μυών, αποτελεί μία πιθανή θεραπευτική παρέμβαση.

Όλες οι παραπάνω σύγχρονες θεραπευτικές προσεγγίσεις μάς κάνουν να ελπίζουμε πως ίσως σύντομα τα αγόρια που έχουν προσβληθεί από MD θα μπορούν να βαδίσουν μόνα τους αντί να είναι καθηλωμένα σε αναπηρικές καρέκλες και καταδικασμένα σε πρόωγο θάνατο.

στάσης του σώματος και για την εκτέλεση βασικών προστατευτικών κινήσεων, όπως το *αντανακλαστικό απόσυρσης* (βλ. Ενότητα 5.10). Το φλοιονωτιαίο σύστημα ελέγχει κατά κύριο λόγο την εκτέλεση λεπτών, διακριτών, εκούσιων κινήσεων των χεριών και των δακτύλων, για παράδειγμα εκείνων που απαιτούνται για να στείλουμε ένα μήνυμα κειμένου από το κινητό μας τηλέφωνο. Η προκινητική και η συμπληρωματική κινητική περιοχή, οι οποίες δέχονται ερεθίσματα από τη νεοπαρεγκεφαλίδα (εγκεφαλοπαρεγκεφαλίδα), προγραμματίζουν τις εκούσιες κινήσεις, μεταβιβάζοντας εντολές στους κατάλληλους κινητικούς νευρώνες μέσω του πρωτογενούς κινητικού φλοιού. Αντίθετα, το εξωπυραμιδικό σύστημα ελέγχει κατά κύριο λόγο τη συνολική στάση του σώματος, για την οποία απαιτούνται ακούσιες κινήσεις μεγάλων ομάδων μυών του κορμού και των άκρων. Το φλοιονωτιαίο και το πολυνευρωνικό σύστημα αλληλεπιδρούν με πολύπλοκο τρόπο και έχουν επικαλυπτόμενες δράσεις. Για να ελέγξουμε εκούσια τους αντίχειρές μας προκειμένου, για παράδειγμα, να στείλουμε ένα μήνυμα κειμένου, υποσυνείδητα τα χέρια μας λαμβάνουν μια συγκεκριμένη στάση που μας επιτρέπει να κρατήσουμε το τηλέφωνο στην κατάλληλη θέση.



Κάποια από τα ερεθίσματα που λαμβάνουν οι κινητικοί νευρώνες είναι διεγερτικά, ενώ άλλα είναι ανασταλτικά. Ο συγχρονισμός των κινήσεων εξαρτάται από την ισορροπία μεταξύ αυτών των δύο τύπων ερεθισμάτων. Οι ακόλουθες μορφές κινητικών δυσλειτουργιών οφείλονται σε ελαττωματικό έλεγχο της κινητικής δραστηριότητας:

- Η απώλεια των ανασταλτικών ερεθισμάτων προς τους κινητικούς νευρώνες μπορεί να οδηγήσει σε **σπαστική παράλυση** (spastic paralysis), μια κατάσταση που χαρακτηρίζεται από αυξημένο μυϊκό τόνο και ενισχυμένα αντανακλαστικά των άκρων.
- Αντίθετα, η απώλεια των διεγερτικών ερεθισμάτων από τα ανώτερα κέντρα προκαλεί **χαλαρή παράλυση** (flaccid paralysis). Στην κατάσταση αυτή οι μύες είναι χαλαροί (πλαδαροί) και το άτομο δεν μπορεί να πραγματοποιήσει εκούσιες κινήσεις, αν και τα νωτιαία αντανακλαστικά διατηρούνται. Βλάβες στον πρωτογενή κινητικό φλοιό στη μία πλευρά του εγκεφάλου, που μπορεί να οφείλονται, για παράδειγμα, σε ένα αγγειακό εγκεφαλικό επεισόδιο, προκαλούν χαλαρή παράλυση στην αντίθετη πλευρά του σώματος. Η κατάσταση κατά την οποία η παράλυση περιορίζεται στη μία μόνο πλευρά του σώματος αναφέρεται ως **ημιπληγία** (hemiplegia). Η διακοπή όλων των κατιουσών οδών, όπως συμβαίνει στις περιπτώσεις τραυματικής διατομής του νωτιαίου μυελού, οδηγεί σε χαλαρή παράλυση κάτω από το επίπεδο της διατομής. Η παράλυση και των τεσσάρων άκρων που προκύπτει στις περιπτώσεις που η διατομή εντοπίζεται στα ανώτερα τμήματα του νωτιαίου μυελού ονομάζεται **τετραπληγία** (quadriplegia), ενώ η παράλυση των κάτω άκρων που προκύπτει στις περιπτώσεις που η διατομή εντοπίζεται στα κατώτερα τμήματα ονομάζεται **παρὰπληγία** (paraplegia).
- Η καταστροφή των κινητικών νευρώνων –είτε αφορά τα κεντρικά σώματα είτε αφορά τις απαγωγές νευρικές ίνες– προκαλεί χαλαρή παράλυση και απώλεια αντανακλαστικών στους μύς που νευρώνουν.
- Βλάβες στην παρεγκεφαλίδα ή στους βασικούς πυρήνες δεν προκαλούν παράλυση αλλά μη συγχρονισμένες αδέξιες κινήσεις και παθολογικά πρότυπα κίνησης. Φυσιολογικά αυτές οι εγκεφαλικές περιοχές εξομαλύνουν τις εκούσιες κινήσεις.

- Βλάβη στις ανώτερες περιοχές του φλοιού (στην προκινητική περιοχή ή στη συμπληρωματική κινητική περιοχή) που εμπλέκονται στον προγραμματισμό της κινητικής δραστηριότητας οδηγούν σε ανικανότητα διαβίβασης των κατάλληλων εντολών και στη μη πραγματοποίηση των επιθυμητών αποτελεσμάτων.

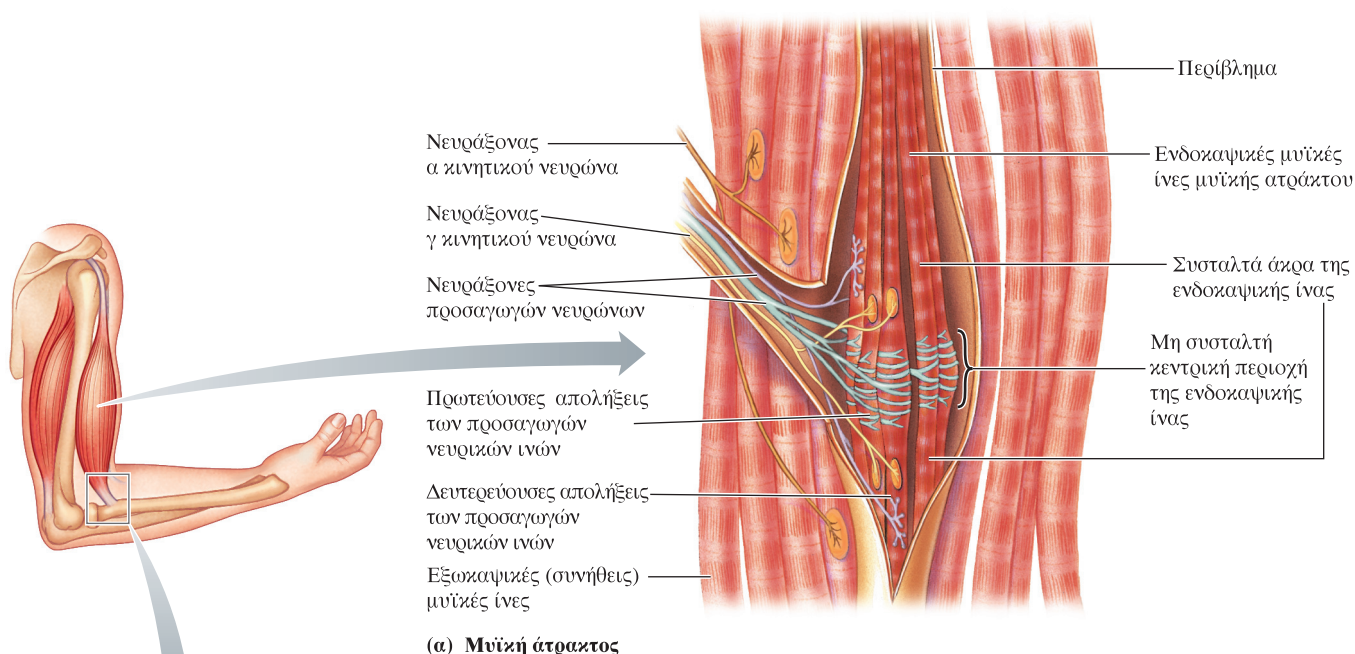
Υποδοχείς των μυών παρέχουν προσαγωγή πληροφορία που είναι απαραίτητη για τον έλεγχο της μυϊκής δραστηριότητας.

Η συγχρονισμένη και στοχευμένη δραστηριότητα των σκελετικών μυών εξαρτάται από προσαγωγή ερεθίσματα από ποικίλες πηγές. Στο απλούστερο επίπεδο, τα προσαγωγά σήματα που υποδεικνύουν ότι το δάκτυλό μας αγγίζει μια καυτή επιφάνεια πυροδοτούν αντανακλαστικά συσταλτική δραστηριότητα στους κατάλληλους μύς των χεριών, ώστε το χέρι μας να απομακρυνθεί από το επιβλαβές ερέθισμα. Σε πιο πολύπλοκο επίπεδο, όταν πρόκειται να πιάσουμε μια μπάλα, τα κινητικά συστήματα στον εγκέφαλό μας θα πρέπει να προγραμματίσουν διαδοχικές κινητικές εντολές οι οποίες θα μετακινήσουν και θα τοποθετήσουν το σώμα μας σωστά για τη σύλληψη της, χρησιμοποιώντας εκτιμήσεις για την κατεύθυνση και την ταχύτητά της σύμφωνα με οπτικά ερεθίσματα. Πολλοί μύες που δρουν ταυτόχρονα ή διαδοχικά σε διαφορετικές αρθρώσεις κινητοποιούνται προκειμένου να αλλάξουν η θέση και η στάση του σώματος ταχύτατα χωρίς να χάνεται η ισορροπία του. Προκειμένου να προγραμματίσει σωστά τη δραστηριότητα των σκελετικών μυών, το ΚΝΣ θα πρέπει να γνωρίζει την αρχική θέση του σώματος. Επιπλέον, θα πρέπει να δέχεται συνεχώς πληροφόρηση για την εξέλιξη της κίνησής του, ώστε να προσαρμόζεται ανάλογα. Ο εγκέφαλος λαμβάνει αυτή την πληροφορία, η οποία είναι γνωστή ως *ιδιοδεκτικά ερεθίσματα* (βλ. Ενότητα 5.4), από υποδοχείς που βρίσκονται στα μάτια, στις αρθρώσεις, στο αιθουσαίο σύστημα και στο δέρμα, καθώς και από υποδοχείς που βρίσκονται στους ίδιους τους εμπλεκόμενους μύς.

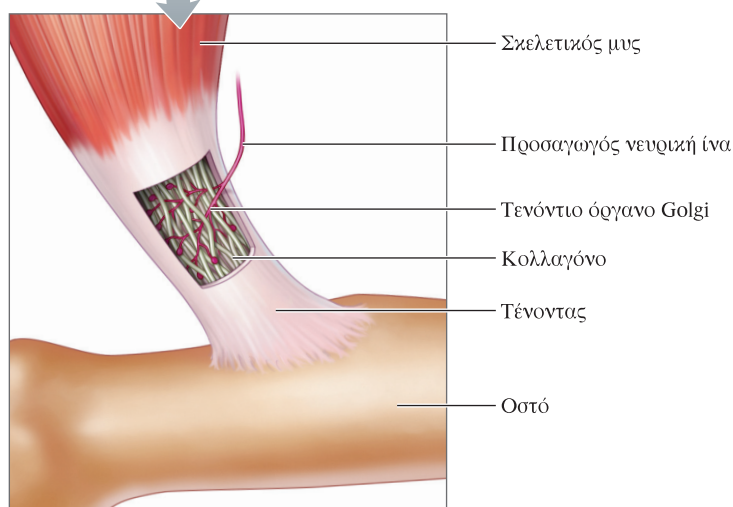
Αν κλείσουμε τα μάτια μας και ενώσουμε τα άκρα του δείκτη του αριστερού και του δείκτη του δεξιού μας χεριού σε οποιοδήποτε σημείο στον χώρο, έχουμε ένα απλό παράδειγμα της λειτουργίας των ιδιοδεκτικών υποδοχέων στους μύς και στις αρθρώσεις μας. Είμαστε σε θέση να κάνουμε την παραπάνω κίνηση χωρίς να βλέπουμε, γιατί ο εγκέφαλος μας πληροφορείται συνεχώς για τη θέση των χεριών και των άλλων τμημάτων του σώματος από προσαγωγά ερεθίσματα με τα οποία τον τροφοδοτούν οι υποδοχείς των μυών και των αρθρώσεων.

Δύο τύποι υποδοχέων των μυών καταγράφουν τις μεταβολές στο μήκος και στην τάση τους: οι *μυϊκές άτρακτοι* και τα *τενόντια όργανα Golgi*. Το μήκος των μυών καταγράφεται από τις μυϊκές άτρακτους, ενώ οι μεταβολές στην τάση τους παρακολουθούνται από τα τενόντια όργανα Golgi. Και οι δύο παραπάνω τύποι υποδοχέων ενεργοποιούνται από τη διάταση των μυών, αλλά μεταφέρουν διαφορετικές πληροφορίες.

ΔΟΜΗ ΤΩΝ ΜΥΪΚΩΝ ΑΤΡΑΚΤΩΝ Οι **μυϊκές άτρακτοι** (muscle spindles) κατανέμονται σε ολόκληρο το σαρκώδες τμήμα των μυών και αποτελούν συναθροίσεις εξειδικευμένων μυϊκών ινών, που είναι γνωστές ως **ενδοκαψικές μυϊκές ίνες** (intrafusal muscle fibers) και καλύπτονται από ένα περιβλημα συνδετικού ιστού που έχει σχήμα ατράκτου (► Εικόνα 8-25a). Οι ενδοκαψικές μυϊκές ίνες διατάσσονται παράλληλα με τις «συνήθεις» μυϊκές ίνες του μύος, τις **εξωκαψικές**



(α) Μυϊκή άτρακτος



(β) Τενόντιο όργανο Golgi

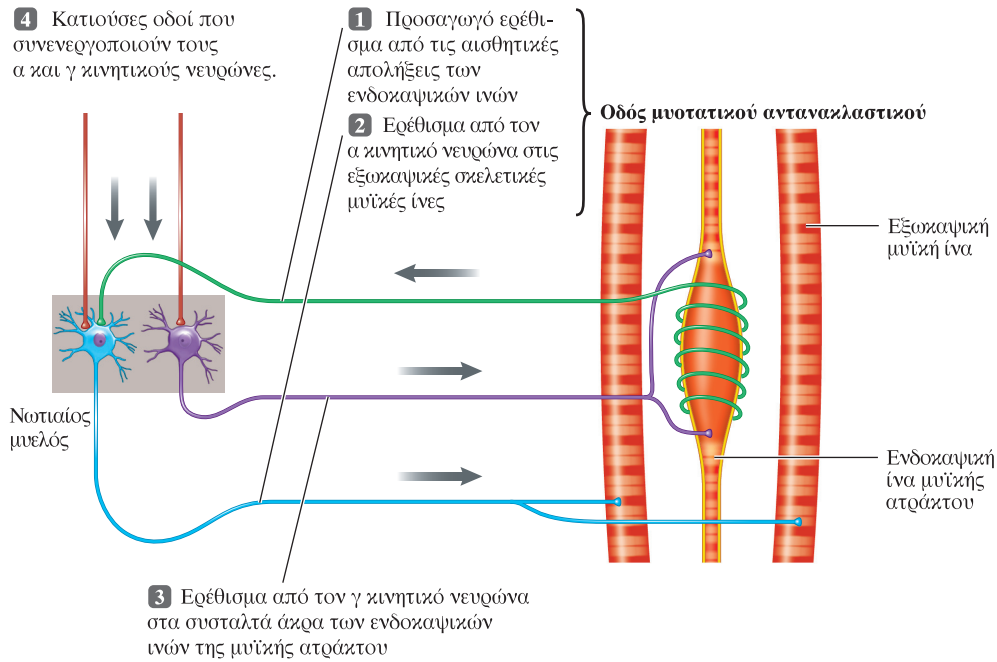
► **Εικόνα 8-25 Υποδοχείς των μυών.** (α) Οι μυϊκές άτρακτοι αποτελούν συναθροίσεις εξειδικευμένων ενδοκαψικών ινών που καλύπτονται από ένα περιβλήμα συνδετικού ιστού και διατάσσονται παράλληλα με τις εξωκαψικές σκελετικές μυϊκές ίνες του μύς. Κάθε μυϊκή άτρακτος νευρώνεται από ειδικούς γι' αυτή προσαγωγούς και απαγωγούς νευρώνες. Ο απαγωγός νευρώνας της ονομάζεται γ κινητικός νευρώνας, ενώ διαθέτει επίσης δύο τύπους προσαγωγών αισθητικών νευρικών απολήξεων που ενεργοποιούνται από τη διάταση του μύς: τις πρωτεύουσες και τις δευτερεύουσες. (β) Το τενόντιο όργανο Golgi αποτελείται από νευρικές απολήξεις που περιπλέκονται με τα ινίδια κολλαγόνου των τενόντων και καταγράφει τις αλλαγές στην τάση των μυών οι οποίες μεταδίδονται στους τένοντες.

μυϊκές ίνες (extrafusal muscle fibers). Σε αντίθεση με τις εξωκαψικές μυϊκές ίνες, οι οποίες περιέχουν συσταλά στοιχεία (μυϊκά ινίδια) σε όλο το μήκος τους, οι ενδοκαψικές μυϊκές ίνες περιέχουν μία μη συσταλή κεντρική περιοχή, ενώ τα μυϊκά ινίδια περιορίζονται στα άκρα τους.

Κάθε μυϊκή άτρακτος διαθέτει ανεξάρτητη νευρώση από προσαγωγές και απαγωγές νευρικές ίνες. Ο απαγωγός νευρώνας που παρέχει νευρώση στις ενδοκαψικές μυϊκές ίνες της μυϊκής άτρακτου είναι γνωστός ως **γ κινητικός νευρώνας** (gamma motor neuron), ενώ οι κινητικοί νευρώνες που παρέχουν νευρώση στις εξωκαψικές ίνες είναι γνωστοί ως **α κινητικοί νευρώνες** (alpha motor neurons). Δύο τύποι προσαγωγών αισθητικών απολήξεων καταλήγουν στις ενδοκαψικές ίνες και λειτουργούν ως αισθητήρες των μυϊκών ατράκτων. Και οι δύο αυτοί τύποι διεγείρονται από τη διάταση των μυών. Οι **πρωτεύουσες απολήξεις** (primary endings) περιελίσσονται γύρω από το κεντρικό τμήμα των ενδοκαψικών ινών και ανιχνεύουν μεταβολές του μήκους των ινών κατά τη διάτασή τους, καθώς και την ταχύτητα της διάτασης. Οι

δευτερεύουσες απολήξεις (secondary endings) εντοπίζονται στα ακραία τμήματα πολλών ενδοκαψικών ινών και είναι ευαίσθητες μόνο σε αλλαγές του μήκους των μυών. Οι μυϊκές άτρακτοι διαδραματίζουν βασικό ρόλο στο μυοστατικό αντανακλαστικό.

ΜΥΟΤΑΤΙΚΟ ΑΝΤΑΝΑΚΛΑΣΤΙΚΟ Όταν ένας ολόκληρος μύς διατείνεται παθητικά, οι ενδοκαψικές μυϊκές ίνες των μυϊκών του ατράκτων διατείνονται επίσης, με αποτέλεσμα την αύξηση του ρυθμού πυροδότησης στις προσαγωγές νευρικές ίνες που τις νευρώνουν. Ο προσαγωγός νευρώνας συνάπτεται άμεσα με τον α κινητικό νευρώνα που νευρώνει τις εξωκαψικές ίνες στον ίδιο μυ, γεγονός που προκαλεί τη συστολή του μύς (► Εικόνα 8-26α, **1** και **2**). Αυτό το μονοσυναπτικό **μυοστατικό αντανακλαστικό** (stretch reflex, βλ. Ενότητα 5.10) αποτελεί έναν τοπικό μηχανισμό αρνητικής ανάδρασης που ανιχνεύει και εμποδίζει τις μεταβολές του μήκους των μυών όταν εφαρμόζεται σε αυτούς πρόσθετο φορτίο.



(α) Νευρικές οδοί του μονοσυναπτικού μυοτατικού αντανακλαστικού και συνενεργοποίηση των α και γ κινητικών νευρώνων



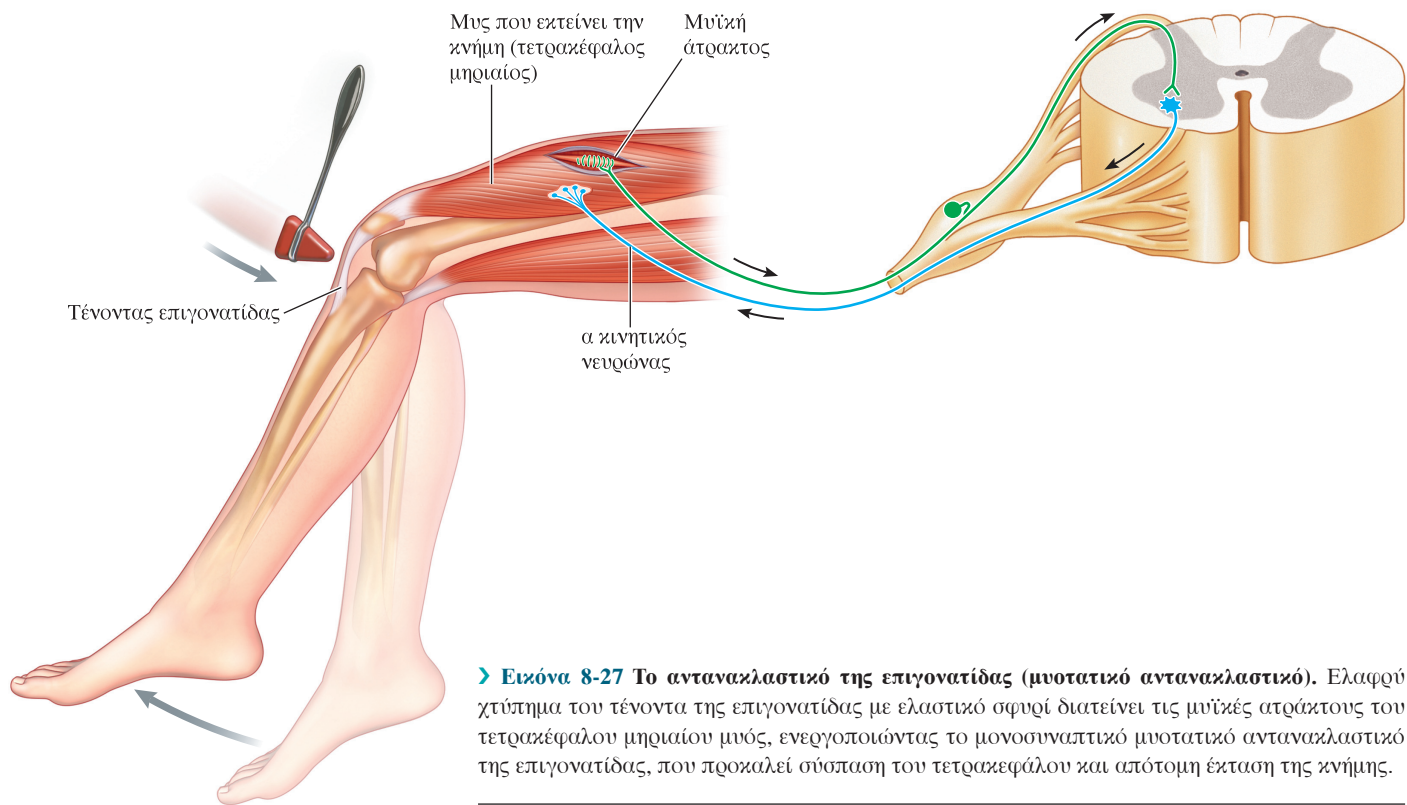
➤ **Εικόνα 8-26** Λειτουργία των μυϊκών ατράκτων.

Το κλασικό παράδειγμα μυοτατικού αντανακλαστικού είναι το **αντανακλαστικό της επιγονατίδας** (patellar reflex) ή **αντανακλαστικό του γόνατος** (knee reflex). Ο μυς που εκτείνει την κνήμη είναι ο *τετρακέφαλος μηριαίος*, ο οποίος σχηματίζει το πρόσθιο τμήμα του μηρού και καταφύεται κάτω από το γόνατο στην κνήμη μέσω του *τένοντα της επιγονατίδας* (patellar tendon). Ελαφρύ χτύπημα του τένοντα αυτού με ελαστικό σφυρί διατείνει παθητικά τον τετρακέφαλο μυ, ενεργοποιώντας τις μυϊκές του ατράκτους. Έτσι ενεργοποιείται το μυοτατικό αντανακλαστικό της επιγονατίδας, το οποίο προκαλεί σύσπαση του τετρακεφάλου, με αποτέλεσμα την απότομη έκταση της κνήμης και την ανύψωση του

τμήματος του ποδιού που βρίσκεται κάτω από την άρθρωση του γόνατος (➤ Εικόνα 8-27).



Clinical Note Ο έλεγχος του αντανακλαστικού της επιγονατίδας αποτελεί μέρος της βασικής νευρολογικής εξέτασης. Όταν λειτουργεί φυσιολογικά, σημαίνει πως μια σειρά βασικών νευρικών και μυϊκών στοιχείων –οι μυϊκές άτρακτοι, τα προσαγωγά ερεθίσματα, ο κινητικός νευρώνας, οι απαγωγές νευρικές ώσεις, η νευρομυϊκή σύναψη– λειτουργούν φυσιολογικά. Επίσης, υποδηλώνει ότι τα διεγερτικά και τα ανασταλτικά σήματα με τα οποία τροφοδοτούν τους κινητικούς νευρώνες τα ανώτερα εγκεφαλικά κέντρα βρίσκονται στη σωστή ισορροπία. Τέτοια αντανακλαστικά μπορεί να



► **Εικόνα 8-27 Το αντανάκλαστικό της επιγονατίδας (μυοτατικό αντανάκλαστικό).** Ελαφρύ χτύπημα του τένοντα της επιγονατίδας με ελαστικό σφυρί διατείνει τις μυϊκές ατράκτους του τετρακέφαλου μηριαίου μύος, ενεργοποιώντας το μονοσυναπτικό μυοτατικό αντανάκλαστικό της επιγονατίδας, που προκαλεί σύσπαση του τετρακέφαλου και απότομη έκταση της κνήμης.

απουσιάζουν ή να είναι κατεσταλμένα σε περιπτώσεις απώλειας των διεγερτικών ερεθισμάτων από τα ανώτερα εγκεφαλικά κέντρα ή μπορεί να είναι σημαντικά αυξημένα σε περιπτώσεις απώλειας των ανασταλτικών σημάτων προς τους κινητικούς νευρώνες από τα ανώτερα εγκεφαλικά κέντρα.

Ο κύριος ρόλος του αντανάκλαστικού της επιγονατίδας είναι η αντίδραση σε φορτία που διατείνουν τους εκτεινόντες μύς των κάτω άκρων. Οποτεδήποτε το γόνατό μας λυγίζει ενώ στεκόμαστε, περπατάμε, τρέχουμε ή πηδάμε, ο τετρακέφαλος μύς διατείνεται. Η διάτασή του, χάρη στο μυοτατικό αντανάκλαστικό, προκαλεί ενίσχυση της σύσπασής του και αυτό διατηρεί το πόδι μας ευθειασμένο, ώστε να μπορούμε να παραμένουμε σε όρθια θέση. Ένα παρόμοιο μυοτατικό αντανάκλαστικό στον δικέφαλο βραχιόνιο μυ κινητοποιείται όταν πιάνουμε ένα αντικείμενο με το χέρι μας ή όταν γεμίζουμε με νερό ένα ποτήρι που κρατάμε. Στις περιπτώσεις αυτές, η διάταση των μυϊκών ατράκτων του δικεφάλου ενεργοποιεί ένα μυοτατικό αντανάκλαστικό σε αυτόν τον μυ που μας βοηθά να κρατήσουμε το αντικείμενο ή να συνεχίσουμε να κρατάμε το ποτήρι καθώς αυτό γίνεται βαρύτερο ενώ το γεμίζουμε με νερό.

ΣΥΝΕΝΕΡΓΟΠΟΙΗΣΗ ΤΩΝ α ΚΑΙ γ ΚΙΝΗΤΙΚΩΝ ΝΕΥΡΩΝΩΝ Οι γ κινητικοί νευρώνες επάγουν τη συστολή των ακραίων τμημάτων των ενδοκαψικών ινών (► Εικόνα 8-26α, 3). Η συστολή αυτή είναι πολύ ασθενής για να έχει κάποια επίδραση στη συνολική τάση που αναπτύσσεται στον μυ, αλλά έχει σημαντική τοπική επίδραση στη μυϊκή άτρακτο. Αν δεν υπήρχαν αντιροπιστικοί μηχανισμοί, η βράχυνση όλου του μύος από τη διέγερση των α κινητικών νευρώνων που νευρώνουν τις εξωκαψικές ίνες θα «μποσικάριζε» τις ίνες των μυϊκών ατράκτων, με αποτέλεσμα να καθίσταντο λιγότερο ευαίσθητες στη διάταση και επομένως όχι τόσο αποτελεσματικές ως αισθητήρες του μήκους των μυών (► Εικόνα 8-26β και γ). Η **συνενεργοποίηση** (coactivation) των γ κινητικών νευρώνων μαζί με τους α

κινητικούς νευρώνες κατά τη διάρκεια αντανάκλαστικών και εκούσιων συσπάσεων (► Εικόνα 8-26α, 4) προσαρμόζει το μήκος των μυϊκών ατράκτων στη βράχυνση του μύος. Έτσι οι μυϊκές ατράκτοι διατηρούν την ίδια υψηλή ευαισθησία στη διάταση του μύος σε μεγάλο εύρος μηκών αυτού. Η διέγερση των γ κινητικών νευρώνων πυροδοτεί την ταυτόχρονη συστολή των δύο άκρων των ενδοκαψικών ινών, προκαλώντας τη διάταση των κεντρικών, μη συσταλτών τμημάτων τους. Η συστολή των δύο άκρων των ενδοκαψικών ινών «παίρνει τα μπόσικα» που δημιουργεί στις μυϊκές ατράκτους η βράχυνση όλου του μύος (► Εικόνα 8-26δ). Ο βαθμός διέγερσης των α κινητικών νευρώνων καθορίζεται από την επιζητούμενη δύναμη της μυϊκής συστολής, ενώ ο βαθμός της ταυτόχρονης διέγερσης των γ κινητικών νευρώνων στον ίδιο μυ καθορίζεται από την προβλεπόμενη βράχυνση του μύος. Όταν η βράχυνση όλου του μύος είναι μικρότερη από την αναμενόμενη (για παράδειγμα, το φορτίο είναι μεγαλύτερο από το αναμενόμενο), οι μυϊκές ατράκτοι στέλνουν στους α κινητικούς νευρώνες κατάλληλα σήματα, ώστε να αυξήσουν τον ρυθμό πυροδότησής τους και έτσι να ανταποκριθούν στο αυξημένο φορτίο.

TENONTIA ΟΡΓΑΝΑ GOLGI Σε αντίθεση με τις μυϊκές ατράκτους, οι οποίες εντοπίζονται στο σαρκόδες κεντρικό τμήμα των μυών (στη μυϊκή γαστέρα), τα **τενόντια όργανα Golgi** (Golgi tendon organs) εντοπίζονται στους τένοντες των μυών και αντιδρούν όχι σε αλλαγές του μήκους τους, αλλά σε αλλαγές στην τάση που αναπτύσσονται. Επειδή η τάση που αναπτύσσεται συνολικά από έναν μυ κατά τη διάρκεια της συστολής του καθορίζεται από ποικίλους παράγοντες (για παράδειγμα, τη συχνότητα διέγερσής του και το μήκος του μύος κατά την έναρξη της συστολής), είναι απαραίτητο τα κέντρα κινητικού ελέγχου να συλλέγουν πληροφορίες για τη δύναμη που πραγματικά αναπτύσσεται κατά τη διάρκεια μιας συστολής, ώστε να γίνουν οι απαραίτητες προσαρμογές.

Κάθε τενόντιο όργανο Golgi αποτελείται από τις απολήξεις μιας προσαγωγού νευρικής ίνας οι οποίες εισχωρούν στις δεσμίδες ινιδίων κολλαγόνου του συνδετικού ιστού που συνιστά τον τένοντα και περιπλέκονται με τα ινίδια (βλ. > Εικόνα 8-25β). Όταν οι εξωκαψικές μυϊκές ίνες συσπώνται, δημιουργείται τάση που έλκει τον τένοντα και διατείνει τις δεσμίδες κολλαγόνου του, με αποτέλεσμα την αύξηση της τάσης που ασκείται στο οστό στο οποίο ο τένοντας προσφύεται. Κατά τη διαδικασία αυτή, οι προσαγωγές νευρικές απολήξεις των οργάνων Golgi, οι οποίες περιπλέκονται με τα ινίδια κολλαγόνου, διατείνονται επίσης, γεγονός που επάγει την παραγωγή νευρικών ώσεων από τις προσαγωγές ίνες, με τη συχνότητα πυροδότησής τους να είναι ευθέως ανάλογη με την τάση που αναπτύχθηκε. Η προσαγωγός αυτή πληροφορία μεταβιβάζεται στον εγκέφαλο για επεξεργασία. Σε μεγάλο βαθμό η παραπάνω πληροφορία χρησιμοποιείται ασυνείδητα προκειμένου να εξασφαλιστεί η ομαλότητα των εκτελούμενων κινήσεων αν και, σε αντίθεση με την προσαγωγό πληροφορία από τις μυϊκές ατράκτους, η προσαγωγός πληροφορία από τα τενόντια όργανα Golgi φτάνει το επίπεδο της συνειδητής επίγνωσης. Έτσι αντιλαμβανόμαστε τις μεταβολές στην τάση ενός μύος, ενώ δεν αντιλαμβανόμαστε τις μεταβολές στο μήκος του.

Οι επιστήμονες παλαιότερα πίστευαν ότι τα τενόντια όργανα Golgi ενεργοποιούν ένα προστατευτικό νωτιαίο αντανακλαστικό το οποίο αναστέλλει την περαιτέρω σύσπαση και επιφέρει την απότομη χαλάρωση των μυών όταν η τάση σε αυτούς αυξάνεται υπερβολικά, ώστε να αποτρέπεται η πρόκληση βλαβών στους μύς και στους τένοντες. Ωστόσο, σήμερα θεωρείται ότι τα τενόντια όργανα Golgi λειτουργούν αποκλειστικά ως αισθητήρες και δεν ενεργοποιούν κανένα αντανακλαστικό. Προφανώς υπάρχουν άλλοι, άγνωστοι προς το παρόν μηχανισμοί οι οποίοι εμπλέκονται στην αναστολή της περαιτέρω σύσπασης των μυών, ώστε να μην αναπτύσσεται υπερβολική τάση που θα μπορούσε να επιφέρει βλάβες.

Στο σημείο αυτό ολοκληρώσαμε τη συζήτησή μας για τους σκελετικούς μύς. Στη συνέχεια θα εξετάσουμε τους λείους μύς και τον καρδιακό μυ.

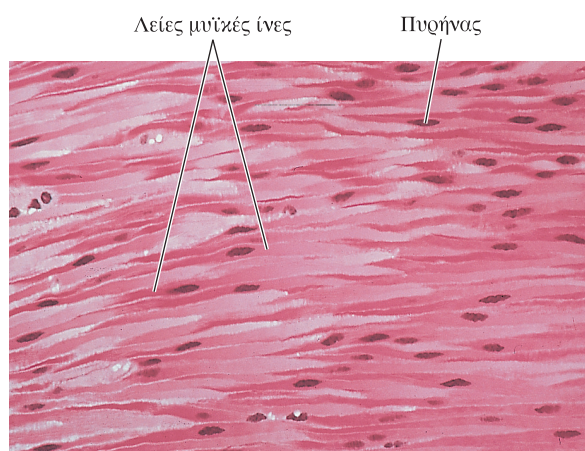
Ελέγξτε τις γνώσεις σας 8.5

1. Περιγράψτε τις διάφορες νευρικές οδούς που καθορίζουν τον ρυθμό με τον οποίο στέλνει ερεθίσματα ένας κινητικός νευρώνας.
2. Αναπαραστήστε σχηματικά το αντανακλαστικό της επιγονατίδας.
3. Εξηγήστε πώς θα αλλάξει ο ρυθμός με τον οποίο στέλνουν ερεθίσματα οι πρωτεύουσες και οι δευτερεύουσες απολήξεις που καταλήγουν στις ενδοκαψικές ίνες αν (α) διεγερθούν οι γ κινητικοί νευρώνες χωρίς να ενεργοποιηθούν οι α κινητικοί νευρώνες και (β) διεγερθούν οι α κινητικοί νευρώνες χωρίς να διεγερθούν οι γ κινητικοί νευρώνες.

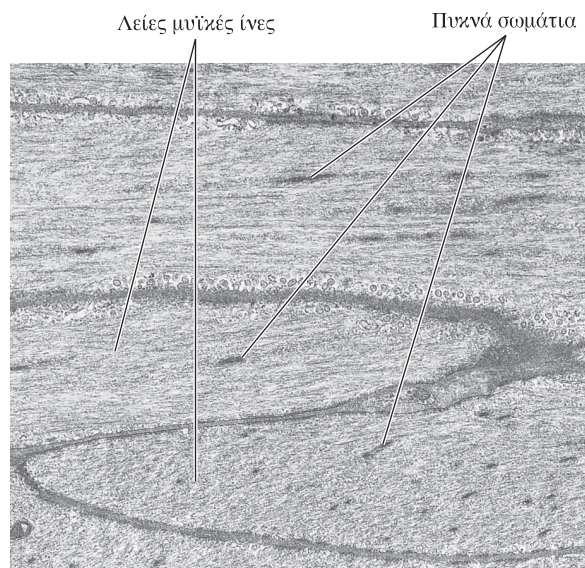
8.6 | Λείοι μύες και καρδιακός μύς

Οι δύο άλλοι τύποι μυϊκού ιστού —οι λείοι μύες και ο καρδιακός μύς— έχουν ορισμένα βασικά κοινά χαρακτηριστικά με τους σκελετικούς μύς, αλλά εμφανίζουν και ιδιαίτερα

χαρακτηριστικά (■ Πίνακας 8-3). Και οι τρεις τύποι μυών έχουν εξειδικευμένες συσταλτές δομές που αποτελούνται από λεπτά νημάτια ακτίνης, τα οποία, όταν αυξάνεται η συγκέντρωση του κυτταροπλασματικού Ca^{2+} , διολισθαίνουν πάνω στα σταθερά παχέα νημάτια της μυοσίνης, ώστε να επιτευχθεί η μυϊκή συστολή. Επίσης, όλοι οι τύποι μυϊκού ιστού χρησιμοποιούν ATP ως πηγή ενέργειας κατά την αλληλεπίδραση των εγκάρσιων γεφυρών της μυοσίνης με τα νημάτια ακτίνης. Παρ' όλα αυτά, η δομή και η οργάνωση των μυϊκών ινών ποικίλλουν στους διάφορους τύπους μυϊκού ιστού. Επιπλέον, στους διαφορετικούς μυϊκούς τύπους διαφέρουν επίσης ο μηχανισμός διέγερσης, ο μηχανισμός συστολής και ο μηχανισμός σύζευξης της διέγερσης με τη συστολή. Στην ενότητα αυτή θα εξετάσουμε τα ιδιαίτερα χαρακτηριστικά των λείων μυών και του καρδιακού μύος σε σχέση με τους σκελετικούς μύς, ενώ λεπτομερής συζήτηση



(α) Φωτογραφία από οπτικό μικροσκόπιο λείων μυϊκών ινών (σχετικά μικρή μεγέθυνση)



(β) Φωτογραφία από ηλεκτρονικό μικροσκόπιο λείων μυϊκών ινών

> **Εικόνα 8-28 Φωτογραφία από μικροσκόπιο λείων μυϊκών κυττάρων.** (α) Παρατηρήστε το ατρακτοειδές σχήμα και τον ένα κεντρικά εντοπιζόμενο πυρήνα των λείων μυϊκών κυττάρων. (β) Παρατηρήστε τα πυκνά σωματίδια και την έλλειψη γράμμιωσης.

της λειτουργίας των μυών αυτών θα γίνει στα κεφάλαια όπου παρουσιάζονται τα διάφορα όργανα στα οποία εντοπίζονται αυτοί οι μύες.

Οι λείες μυϊκές ίνες είναι μικρά μη γραμμωτά κύτταρα.

Οι περισσότεροι λείοι μύες εντοπίζονται στα τοιχώματα κοίλων οργάνων. Η σύσπαση των λείων μυϊκών ινών ασκεί πίεση στα τοιχώματα των κοίλων οργάνων και ρυθμίζει την προώθηση του περιεχομένου τους.

Όπως και οι σκελετικές μυϊκές ίνες, οι λείες μυϊκές ίνες είναι επιμήκη κύτταρα. Ωστόσο, σε αντίθεση με τις σκελετικές μυϊκές ίνες, που είναι κυλινδρικές, οι λείες μυϊκές ίνες έχουν ατρακτοειδές σχήμα, φέρουν έναν μόνο πυρήνα και είναι σημαντικά μικρότερες (έχουν διάμετρο 2-10 μm και μήκος 50-400 μm). Επίσης, σε αντίθεση με τις σκελετικές μυϊκές ίνες, κάθε λείο μυϊκό κύτταρο δεν εκτείνεται σε όλο το μήκος του μύος του. Κατά κανόνα, ομάδες λείων μυϊκών κυττάρων διατάσσονται σε διαδοχικές στρώσεις, επενδύοντας τα διάφορα κοίλα όργανα (► Εικόνα 8-28α).

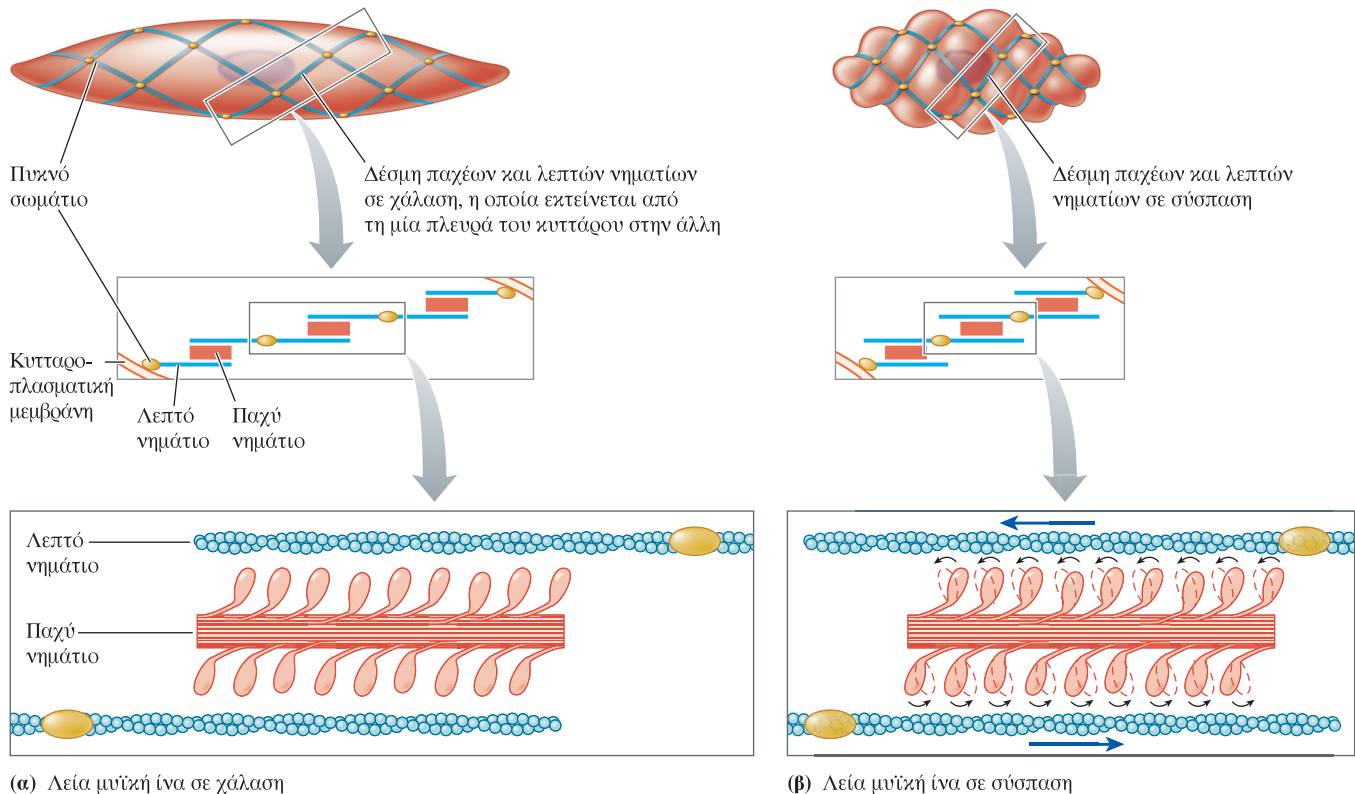
Κάθε λεία μυϊκή ίνα φέρει τρεις τύπους νημάτων: (1) παχέα νημάτια μιοσίνης, τα οποία είναι μακρύτερα από εκείνα στους σκελετικούς μύς, (2) λεπτά νημάτια ακτίνης, τα οποία φέρουν μόρια τροπομιοσίνης αλλά όχι τροπονίνης, και (3) νημάτια ενδιάμεσου μεγέθους, τα οποία δε συμμετέχουν άμεσα στη μυϊκή σύσπαση αλλά είναι τμήμα του κυτταροσκελετικού δικτύου που υποστηρίζει το σχήμα τους. Τα νημάτια των λείων μυϊκών ινών δε σχηματίζουν μυϊκά ινίδια και δεν οργανώνονται σε σαρκομερίδια όπως στους σκελετικούς μύς. Έτσι, τα λεία μυϊκά κύτταρα δεν εμφανίζουν τις

γραμμώσεις των σκελετικών μυϊκών ινών και σε αυτό οφείλουν και την ονομασία τους *λείοι* μύς.

Λόγω της έλλειψης σαρκομεριδίων, οι λείες μυϊκές ίνες δεν εμφανίζουν γραμμές Z, αλλά **πυκνά σωμάτια** (dense bodies) τα οποία περιέχουν τις ίδιες πρωτεΐνες με αυτές που εντοπίζονται στις γραμμές Z (► Εικόνα 8-28β). Τα πυκνά σωμάτια εντοπίζονται σε όλη την έκταση της λείας μυϊκής ίνας και επίσης προσδένονται στην εσωτερική επιφάνεια της κυτταροπλασματικής μεμβράνης. Τα πυκνά σωμάτια διατηρούνται στη θέση τους από ένα ικρίωμα ενδιάμεσων ινιδίων. Τα λεία ακτίνης είναι αγκυροβολημένα στα πυκνά σωμάτια. Οι λείες μυϊκές ίνες διαθέτουν σημαντικά περισσότερη ακτίνη σε σχέση με τις σκελετικές μυϊκές ίνες: 10-15 λεπτά νημάτια αντιστοιχούν σε κάθε παχύ νημάτιο μιοσίνης σε σχέση με τα 2 λεπτά νημάτια που αντιστοιχούν σε κάθε παχύ νημάτιο στους σκελετικούς μύς.

Στις λείες μυϊκές ίνες τα παχέα και τα λεπτά νημάτια δε διατάσσονται παράλληλα προς τον επιμήκη άξονα όπως στα μυϊκά ινίδια των σκελετικών μυϊκών ινών, αλλά διατρέχουν με ελαφρά διαγώνιο προσανατολισμό το κύτταρο από τη μία πλευρά του προς την άλλη, σχηματίζοντας ένα επιμηκυσμένο, ρομβοειδές πλέγμα (► Εικόνα 8-29α). Η διολίσθηση των λεπτών νημάτων κατά μήκος των παχέων νημάτων στη διάρκεια της μυϊκής συστολής προκαλεί βράχυνση του πλέγματος των ινιδίων προς μία κατεύθυνση και επιμήκυνσή του προς μία άλλη κατεύθυνση. Έτσι, η διέγερση της λείας μυϊκής ίνας προκαλεί ταυτόχρονα τη βράχυνση και τη διόγκωσή της (► Εικόνα 8-29β).

Σε αντίθεση με τους σκελετικούς μύς, τα μόρια της μιοσίνης διατάσσονται στα παχέα νημάτια των λείων μυϊκών ινών με τρόπο ώστε οι εγκάρσιες γέφυρες να εντοπίζονται



► **Εικόνα 8-29** Η διάταξη των λεπτών και των παχέων νημάτων σε έναν λείο μυ κατά τη συστολή και κατά τη χάλαση.

ΠΙΝΑΚΑΣ 8-3 Σύγκριση των διαφόρων τύπων μυών

Χαρακτηριστικό	Σκελετικοί μύες	Πολυδύναμοι λείοι μύες	Μονοδύναμοι λείοι μύες	Καρδιακός μυς
Εντόπιση	Προσφύονται στον σκελετό	Μεγάλα αγγεία, μικροί αεραγωγοί, μάτι και θύλακες των τριχών	Τοιχώματα κοίλων οργάνων στο γαστρεντερικό, στο αναπαραγωγικό και στο συροποιητικό σύστημα, καθώς και σε μικρά αιμοφόρα αγγεία	Καρδιά (μόνο)
Λειτουργία	Κινούν το σώμα	Ποικίλλει ανάλογα με το όργανο στο οποίο εντοπίζονται	Προώθηση του περιεχομένου των κοίλων οργάνων	Κυκλοφορία του αίματος μέσω της λειτουργίας της καρδιάς
Μηχανισμός συστολής	Διολίσθηση νηματίων	Διολίσθηση νηματίων	Διολίσθηση νηματίων	Διολίσθηση νηματίων
Νεύρωση	Σωματικό νευρικό σύστημα	Αυτόνομο νευρικό σύστημα	Αυτόνομο νευρικό σύστημα	Αυτόνομο νευρικό σύστημα
Επίπεδο ελέγχου	Έλεγχος σε συνειδητό επίπεδο. Επίσης, υπόκεινται σε υποσυνειδητό έλεγχο	Έλεγχος σε μη συνειδητό επίπεδο	Έλεγχος σε μη συνειδητό επίπεδο	Έλεγχος σε μη συνειδητό επίπεδο
Έναρξη της συστολής	Νευρογενής	Νευρογενής	Μυογενής (δυναμικά βηματοδότη και δυναμικά βραδέων κυμάτων)	Μυογενής (δυναμικά βηματοδότη)
Ρόλος της νευρικής διέγερσης	Επάγει τη συστολή. Επιτυγχάνει διαβάθμιση της δύναμης της συστολής	Επάγει τη συστολή. Επιτυγχάνει διαβάθμιση της δύναμης της συστολής	Με την ενίσχυση ή την παρακώλυση της εγγενούς συσταλτικής δραστηριότητας συνεισφέρει στη διαβάθμιση της δύναμης συστολής	Με την ενίσχυση ή την παρακώλυση της εγγενούς συσταλτικής δραστηριότητας συνεισφέρει στη διαβάθμιση της δύναμης συστολής
Τροποποιητική δράση ορμονών	Όχι	Ναι	Ναι	Ναι
Παρουσία παχέων νηματίων μυοσίνης και λεπτών νηματίων ακτίνης	Ναι	Ναι	Ναι	Ναι
Ραβδώσεις λόγω της αυστηρής, υψηλού επιπέδου οργάνωσης των μυϊκών ινιδίων	Ναι	Όχι	Όχι	Ναι
Παρουσία τροπονίνης και τροπομυοσίνης	Ναι	Μόνο τροπομυοσίνη	Μόνο τροπομυοσίνη	Ναι
Παρουσία σωληναρίων T	Ναι	Όχι	Όχι	Ναι
Πυκνότητα σαρκοπλάσματικού δικτύου	Μεγάλη	Μικρή	Μικρή	Μέτρια

Χαρακτηριστικό	Σκελετικοί μύες	Πολυδύναμοι λείοι μύες	Μονοδύναμοι λείοι μύες	Καρδιακός μυς
Διέγερση των εγκάρσιων γεφυρών από Ca^{2+}	Ναι	Ναι	Ναι	Ναι
Προέλευση του κυτταροπλασματικού Ca^{2+} που επάγει τη συστολή	Σαρκοπλασματικό δίκτυο	Εξωκυτταρικό υγρό και (δευτερευόντως) σαρκοπλασματικό δίκτυο	Εξωκυτταρικό υγρό και (δευτερευόντως) σαρκοπλασματικό δίκτυο	Εξωκυτταρικό υγρό και σαρκοπλασματικό δίκτυο
Στόχος της ρυθμιστικής δράσης του Ca^{2+}	Τροπονίνη στα λεπτά νημάτια	Ελαφριές αλυσίδες μυοσίνης στα παχέα νημάτια	Ελαφριές αλυσίδες μυοσίνης στα παχέα νημάτια	Τροπονίνη στα λεπτά νημάτια
Μηχανισμός ενεργοποίησης από το Ca^{2+}	Μεταβάλλει τη στερεοδιαμόρφωση της τροπονίνης, με αποτέλεσμα την εκτόπιση της τροπομυοσίνης από τις θέσεις της ακτίνης στις οποίες δεσμεύονται οι εγκάρσιες γέφυρες της μυοσίνης	Επάγει τη φωσφορυλίωση των ελαφριών αλυσίδων μυοσίνης, γεγονός που καθιστά δυνατή την πρόσδεση στην ακτίνη των εγκάρσιων γεφυρών της μυοσίνης	Επάγει τη φωσφορυλίωση των ελαφριών αλυσίδων μυοσίνης, γεγονός που καθιστά δυνατή την πρόσδεση στην ακτίνη των εγκάρσιων γεφυρών της μυοσίνης	Μεταβάλλει τη στερεοδιαμόρφωση της τροπονίνης, με αποτέλεσμα την εκτόπιση της τροπομυοσίνης από τις θέσεις της ακτίνης στις οποίες δεσμεύονται οι εγκάρσιες γέφυρες της μυοσίνης
Παρουσία χασμοσυνδέσμων	Όχι	Ναι (πολύ λίγοι)	Ναι	Ναι
Άμεση χρησιμοποίηση του ATP από τον μηχανισμό συστολής	Ναι	Ναι	Ναι	Ναι
Ταχύτητα συστολής και δραστηριότητα ATPάσης της μυοσίνης	Ταχεία ή αργή, ανάλογα με τον τύπο των μυϊκών ινών	Πολύ αργή	Πολύ αργή	Αργή
Μηχανισμός διαβάθμισης της δύναμης συστολής	Διακύμανση του αριθμού των κινητικών μονάδων που στρατολογούνται και της συχνότητας διέγερσής τους (άθροιση συσπάσεων)	Διακύμανση του αριθμού των μυϊκών ινών που συσπώνται και διακύμανση της συγκέντρωσης του κυτταροπλασματικού Ca^{2+} σε κάθε μυϊκή ίνα μέσω της δράσης του αυτόνομου νευρικού συστήματος και ορμονών	Διακύμανση της συγκέντρωσης του κυτταροπλασματικού Ca^{2+} μέσω μυογενούς δραστηριότητας και τροποποίηση της εγγενούς συσταλτικής δραστηριότητας από το αυτόνομο νευρικό σύστημα και άλλους παράγοντες (μηχανική διάταση, ορμόνες, τοπικούς μεταβολίτες και ορισμένα φάρμακα)	Διακύμανση της διάτασης των μυϊκών ινών (εξαρτώμενη από τον βαθμό πλήρωσης των καρδιακών κοιλοτήτων) και διακύμανση της συγκέντρωσης του κυτταροπλασματικού Ca^{2+} μέσω της δράσης του αυτόνομου νευρικού συστήματος, ορμονών και τοπικών μεταβολιτών
Παρουσία τόνου	Όχι	Όχι	Ναι	Όχι
Απουσία εξωτερικής διέγερσης	Ναι	Όχι	Όχι	Ναι
Στενή σχέση μήκους-τάσης	Ναι	Όχι	Όχι	Ναι

σε όλο το μήκος των παχέων νηματίων (δηλαδή στα παχέα νημάτια των λείων μυϊκών ινών δεν υπάρχει μια κεντρική περιοχή από την οποία λείπουν οι εγκάρσιες γέφυρες). Έτσι, τα λεπτά νημάτια που περιβάλλουν ένα παχύ νημάτιο μπορεί να έλκονται σε μεγαλύτερες αποστάσεις κατά μήκος του απ' ό,τι στους σκελετικούς μυς. Επίσης, σε αντίθεση με τους σκελετικούς μυς (όπου όλα τα λεπτά νημάτια που περιβάλλουν ένα παχύ νημάτιο έλκονται προς το κέντρο του σταθερού παχέος νηματίου), τα μόρια μυσίνης στα παχέα νημάτια των λείων μυϊκών ινών είναι οργανωμένα κατά τέτοιο τρόπο, ώστε τα μισά από τα ινίδια ακτίνης που τα περιβάλλουν να έλκονται προς το ένα άκρο του σταθερού παχέος νηματίου, ενώ τα υπόλοιπα μισά να έλκονται προς το αντίθετο άκρο (► Εικόνα 8-29β).

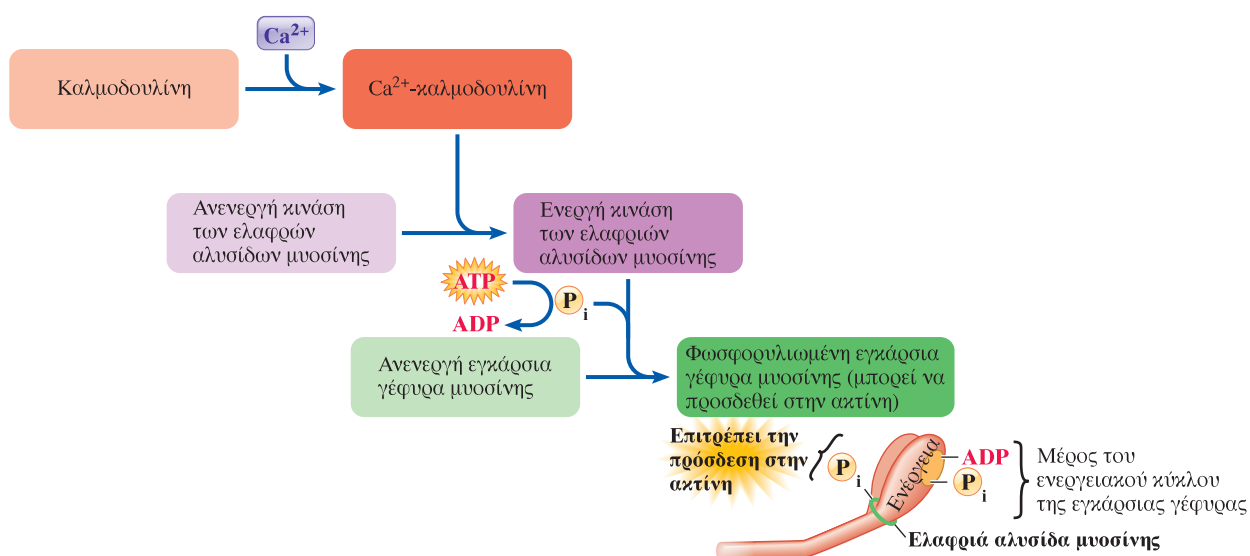
Η εξαρτώμενη από Ca^{2+} φωσφορυλίωση της μυσίνης διεγείρει τα λεία μυϊκά κύτταρα.

Τα λεπτά νημάτια των λείων μυϊκών ινών δεν περιέχουν τροπονίνη και η τροπομυσίνη τους δεν αποκλείει τις θέσεις δέσμευσης των εγκάρσιων γεφυρών στα μόρια της ακτίνης. Τι λοιπόν εμποδίζει την αλληλεπίδραση ακτίνης-μυσίνης στις εγκάρσιες γέφυρες σε κατάσταση ηρεμίας και πώς ενεργοποιούνται οι εγκάρσιες γέφυρες κατά τη διέγερση; Αλυσίδες μυσίνης χαμηλού μοριακού βάρους είναι δεσμευμένες σαν περιδέραια στις κεφαλές των μορίων μυσίνης κοντά στην περιοχή της άρθρωσης του «αυχένα». Αυτές οι αλυσίδες μυσίνης, οι οποίες ονομάζονται **ελαφριές αλυσίδες** (light chains), έχουν δευτερεύουσα σημασία στους σκελετικούς μυς, αλλά επιτελούν μια κρίσιμη ρυθμιστική λειτουργία στους λείους μυς. Η μυσίνη των λείων μυϊκών ινών μπορεί να αλληλεπιδράσει με την ακτίνη μόνο όταν οι ελαφριές αλυσίδες της μυσίνης είναι *φωσφορυλιωμένες* (δηλαδή έχει μεταφερθεί σε αυτές μια φωσφορική ομάδα από ένα μόριο ATP). Κατά τη διέγερση, τα αυξημένα επίπεδα του κυτταροπλασματικού ασβεστίου δρουν ως ενδοκυτταρικοί αγγελιοφόροι, προκαλώντας μια σειρά διαδοχικών βιοχημικών γεγονότων που τελικά καταλήγει στη φωσφορυλίωση των ελαφριών αλυσίδων της μυσίνης (► Εικόνα 8-30).

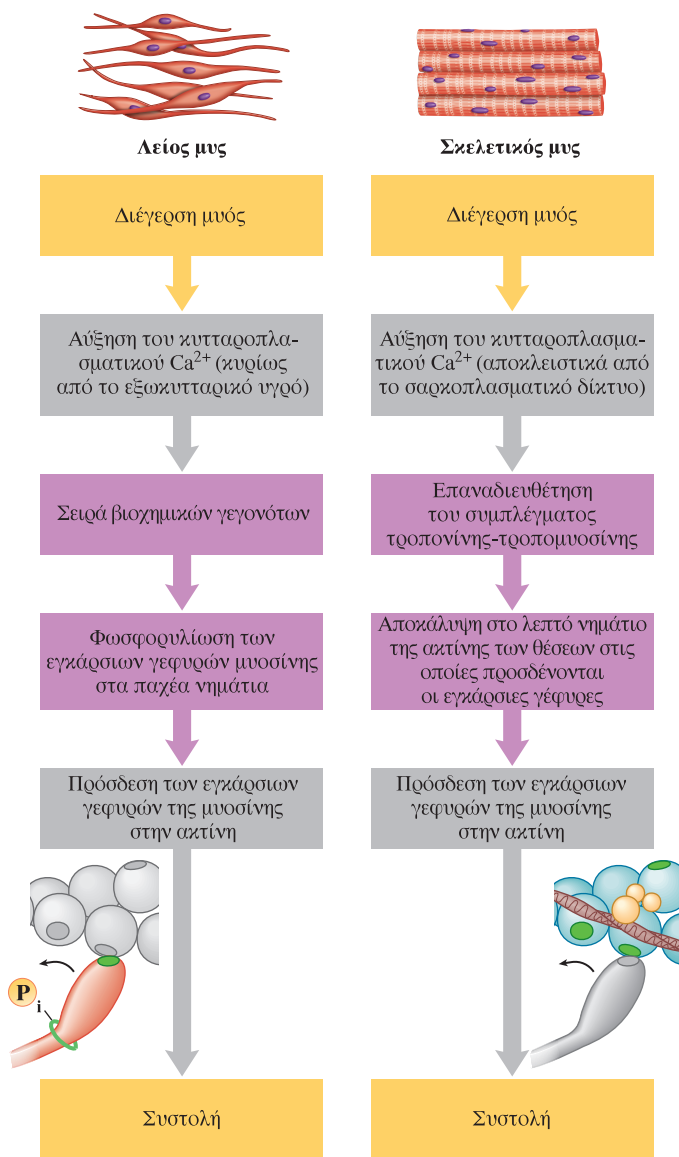
Το ασβέστιο προσδένεται στην **καλμοδουλίνη** (calmodulin), μια ενδοκυτταρική πρωτεΐνη που βρίσκεται στα περισσότερα κύτταρα και η δομή της μοιάζει με αυτή της τροπονίνης (βλ. Ενότητα 4.6). Το σύμπλεγμα Ca^{2+} -καλμοδουλίνης προσδένεται και ενεργοποιεί μια άλλη πρωτεΐνη, την **κινάση των ελαφριών αλυσίδων της μυσίνης** (MLC kinase, **Myosin Light Chain kinase**), η οποία στη συνέχεια φωσφορυλιώνει τις ελαφριές αλυσίδες της μυσίνης. Το γεγονός αυτό καθιστά δυνατή την πρόσδεση στην ακτίνη των εγκάρσιων γεφυρών της μυσίνης (στη θέση ATPάσης των οποίων, όπως συμβαίνει και στους γραμμωτούς μυς, είναι προσδεμένο ένα μόριο ADP μαζί με μια φωσφορική ομάδα, επιπρόσθετα της φωσφορικής ομάδας στις ελαφριές αλυσίδες μυσίνης), ώστε να ξεκινήσει η κυκλική αλληλεπίδρασή τους. Έτσι, οι λείοι μύες διεγείρονται προς συστολή από την αύξηση των επιπέδων του κυτταροπλασματικού ασβεστίου, όπως συμβαίνει και στους σκελετικούς μυς. Ωστόσο, στους λείους μυς, το Ca^{2+} ενεργοποιεί τις εγκάρσιες γέφυρες επάγοντας μια *χημική* αλλαγή στη μυσίνη των *παχέων* νηματίων (φωσφορυλίωση), ενώ στους σκελετικούς μυς ασκεί την επίδρασή του μεταβάλλοντας τη στερεοδιάμορφωση της τροπονίνης, γεγονός που προκαλεί τη μετατόπιση της τροπομυσίνης των λεπτών νηματίων εκτός των θέσεων δέσμευσης της μυσίνης (► Εικόνα 8-31).

Οι φασικοί λείοι μύες πραγματοποιούν κύκλους σύσπασης-χαλάρωσης, ενώ οι τονικοί λείοι μύες διατηρούν ένα συνεχές επίπεδο συστολής.

Οι λείοι μύες μπορεί να ταξινομηθούν σε δύο κατηγορίες με βάση το πρότυπο της συσταλτικής τους δραστηριότητας και τον τρόπο της αύξησης των επιπέδων του κυτταροπλασματικού ασβεστίου: στους *φασικούς λείους μυς* και στους *τονικούς λείους μυς*. Οι **φασικοί λείοι μύες** (phasic smooth muscles), όταν διεγείρονται από δυναμικά ενέργειας, λόγω της αύξησης της συγκέντρωσης του κυτταροπλασματικού Ca^{2+} , πραγματοποιούν έντονες συσπάσεις και κατόπιν χαλάρωνουν. Οι φασικοί λείοι μύες είναι ιδιαίτερα άφθονοι στα τοιχώματα των κοίλων οργάνων (όπως είναι τα όργανα του



► Εικόνα 8-30 Ενεργοποίηση των εγκάρσιων γεφυρών της μυσίνης από το ασβέστιο στους λείους μυς.



► **Εικόνα 8-31** Σύγκριση του ρόλου του Ca²⁺ στη συστολή των λείων μυών και των σκελετικών μυών.

γαστρεντερικού συστήματος) και η σύσπασή τους προωθεί το περιεχόμενο των οργάνων αυτών. Οι συσπάσεις του γαστρεντερικού συστήματος προωθούν την τροφή στα επόμενα τμήματά του για περαιτέρω επεξεργασία και την αναμειγνύουν με τους πεπτικούς χυμούς. Οι **τονικοί λείοι μύες** (tonic smooth muscles) συνήθως βρίσκονται διαρκώς σε μια κατάσταση μερικής συστολής. Η κατάσταση αυτή μερικής συστολής ονομάζεται **τόνος** (tone). Ο μυϊκός τόνος αναπτύσσεται λόγω του ότι αυτός ο τύπος λείου μύος έχει σχετικά χαμηλό δυναμικό ηρεμίας, -55 έως -40 mV. Σε αυτό το δυναμικό ηρεμίας, κάποιοι μεμβρανικοί τασεοελεγχόμενοι διάυλοι Ca²⁺ είναι ανοικτοί, οπότε η συνεχής είσοδος Ca²⁺ διατηρεί την κατάσταση μερικής συστολής. Έτσι, η διατήρηση του τόνου στους τονικούς λείους μύες δεν εξαρτάται από δυναμικά ενέργειας. Οι τονικοί λείοι μύες λοιπόν δεν εμφανίζουν εξάρσεις συσταλτικής δραστηριότητας ακολουθούμενες από πλήρη χαλάρωση, αλλά αυξομειώνουν σταδιακά τον βαθμό συστολής τους (πάνω ή κάτω από τα επίπεδα του

τόνου) αποκρινόμενοι σε ρυθμιστικούς παράγοντες οι οποίοι μεταβάλλουν τα επίπεδα του κυτταροπλασματικού Ca²⁺. Οι λείοι μύες στα τοιχώματα των αρτηριδίων αποτελούν ένα παράδειγμα τονικών λείων μυών. Η συνεχής τονική σύσπαση των μυών αυτών συμβάλλει στην προώθηση του αίματος που ρέει στα αρτηρίδια και είναι ένας από τους κύριους παράγοντες που διατηρούν σταθερά τα επίπεδα της αρτηριακής πίεσης.

Τα κύτταρα των λείων μυών δεν έχουν σωληνάρια T και το σαρκοπλασματικό τους δίκτυο δεν είναι ιδιαίτερα πυκνό. Στους φασικούς λείους μύες, το κυτταροπλασματικό Ca²⁺ που πυροδοτεί τη μυϊκή συστολή παρέχεται από δύο πηγές: το περισσότερο Ca²⁺ εισέρχεται στα κύτταρα από το εξωκυτταρικό υγρό, αλλά κάποια ποσότητά του απελευθερώνεται ενδοκυτταρικά από τις αποθήκες του σαρκοπλασματικού δικτύου. Αντίθετα με ό,τι συμβαίνει στους σκελετικούς μύες, τασεοελεγχόμενοι υποδοχείς διυδροξυπυριδίνης της μεμβράνης των λείων μυϊκών κυττάρων λειτουργούν ως διάυλοι Ca²⁺. Όταν αυτοί οι μεμβρανικοί διάυλοι ανοίγουν αποκρινόμενοι σε ένα δυναμικό ενέργειας, εισέρχεται Ca²⁺ στα κύτταρα, καθώς η συγκέντρωσή του στο εξωκυτταρικό υγρό είναι υψηλότερη. Το εισερχόμενο Ca²⁺ πυροδοτεί τη διάνοξη διαύλων Ca²⁺ στο σαρκοπλασματικό δίκτυο και έτσι απελευθερώνεται και ενδοκυτταρικά μια επιπλέον μικρή ποσότητα Ca²⁺. Λόγω του ότι τα κύτταρα των λείων μυϊκών ινών είναι πολύ μικρότερα σε διάμετρο σε σχέση με τις σκελετικές μυϊκές ίνες, τα περισσότερα ιόντα Ca²⁺ που εισέρχονται από το εξωκυτταρικό υγρό ενέχονται στη ρύθμιση της ενεργότητας των εγκάρσιων γεφυρών ακόμα και στις κεντρικές περιοχές του κυττάρου. Τα κύτταρα λοιπόν αυτά μπορούν να εξασφαλίζουν επαρκή ποσότητα Ca²⁺ σε όλο το εσωτερικό τους, χωρίς να διαθέτουν το πολύπλοκο σύστημα σωληναρίων T-σαρκοπλασματικού δικτύου των σκελετικών μυών.

Ένας βασικός μηχανισμός αύξησης της συγκέντρωσης του κυτταροπλασματικού Ca²⁺, ο οποίος ρυθμίζει τη συσταλτική δραστηριότητα των τονικών λείων μυών, ενεργοποιείται μέσω της δέσμευσης κάποιου εξωκυτταρικού χημικού αγγελιοφόρου, όπως η νορεπινεφρίνη ή διάφορες ορμόνες, σε έναν υποδοχέα συνδεδεμένο με πρωτεΐνη G. Η δέσμευση του εξωκυτταρικού αγγελιοφόρου ενεργοποιεί τη σηματοδοτική οδό που χρησιμοποιεί ως δεύτερο αγγελιοφόρο IP₃-Ca²⁺ (βλ. Ενότητα 4.6). Η μεμβράνη του σαρκοπλασματικού δικτύου στους τονικούς λείους μύες έχει υποδοχείς IP₃, οι οποίοι, όπως οι υποδοχείς ρυανοδίνης, είναι διάυλοι απελευθέρωσης ασβεστίου. Η πρόσδεση της IP₃ οδηγεί σε απελευθέρωση Ca²⁺ από αυτή την ενδοκυτταρική δεξαμενή στο κυτταρόπλασμα. Έτσι, η νορεπινεφρίνη που ελευθερώνεται από τις νευρικές απολήξεις του συμπαθητικού συστήματος επιδρά στα αρτηρίδια, αυξάνοντας την αρτηριακή πίεση.

Η χαλάρωση των λείων μυϊκών ινών επιτυγχάνεται με την απομάκρυνση του Ca²⁺ από το κυτταρόπλασμα μέσω της ενεργητικής μεταφοράς του είτε στον εξωκυτταρικό χώρο είτε στο σαρκοπλασματικό δίκτυο. Με την απομάκρυνση του ασβεστίου, η μιοσίνη αποφωσφορυλιώνεται, με συνέπεια να μην μπορεί πλέον να αλληλεπιδράσει με την ακτίνη και έτσι ο μύς να χαλαρώνει.

Δεν έχουμε ακόμα εξετάσει πώς πραγματοποιείται η έναρξη των δυναμικών ενέργειας στις λείες μυϊκές ίνες. Οι λείοι μύες ταξινομούνται και σε δύο άλλες κατηγορίες –τους *πολυδύναμους* και τους *μονοδύναμους λείους μύες*– με βάση τις διαφορές στον τρόπο διέγερσής τους. Στη συνέχεια θα εξετάσουμε αυτούς τους δύο τύπους λείων μυών.

Οι πολυδύναμοι (πολλαπλών μονάδων) λείοι μύες είναι νευρογενείς.

Οι **πολυδύναμοι λείοι μύες** (multiunit smooth muscles) εμφανίζουν ενδιάμεσα χαρακτηριστικά μεταξύ των σκελετικών μυών και των μονοδύναμων λείων μυών. Όπως δηλώνει το όνομά τους, οι πολυδύναμοι μύες αποτελούνται από πολλαπλές διακριτές μονάδες (μυϊκά κύτταρα) που λειτουργούν ανεξάρτητα η μία από την άλλη και οι οποίες θα πρέπει να διεγερθούν ξεχωριστά από τα νεύρα προκειμένου να αναπτύξουν δυναμικά ενέργειας και να συσπαστούν, κατά τρόπο παρόμοιο με τις κινητικές μονάδες των σκελετικών μυών. Έτσι, η συσταλτική δραστηριότητα στους σκελετικούς μυς και στους πολυδύναμους λείους μυς είναι **νευρογενής** (neurogenic, «παράγεται από τα νεύρα»). Επομένως η συστολή σε αυτούς τους τύπους μυϊκού ιστού συμβαίνει μόνο κατά τη διέγερσή τους από τα νεύρα που τους νευρώνουν. Όλοι οι πολυδύναμοι λείοι μύες είναι φασικοί, δηλαδή συσπώνται μόνο όταν διεγείρονται από το νευρικό σύστημα. Ωστόσο, σε αντίθεση με τους σκελετικούς μυς, οι οποίοι νευρώνονται από το σωματικό νευρικό σύστημα (από κινητικούς νευρώνες), οι πολυδύναμοι λείοι μύες (καθώς και οι μονοδύναμοι λείοι μύες) νευρώνονται από το αυτόνομο νευρικό σύστημα.

Οι πολυδύναμοι λείοι μύες εντοπίζονται (1) στα τοιχώματα των μεγάλων αιμοφόρων αγγείων, (2) στους μικρούς αεραγωγούς των πνευμόνων, (3) στο μάτι, όπου προσαρμόζουν τον φακό στις ανάγκες της μακρινής και της κοντινής όρασης, (4) στην ίριδα του ματιού, η οποία ελέγχοντας το μέγεθος της κόρης ρυθμίζει την ποσότητα του φωτός που εισέρχεται στο μάτι, και (5) στη βάση των θυλάκων των τριχών, όπου η σύσπασή τους προκαλεί ανόρθωση των τριχών (ανατριχίλα).

Οι μονοδύναμοι (μίας μονάδας) λείοι μύες σχηματίζουν λειτουργικά συγκύτια.

Οι περισσότεροι λείοι μύες είναι **μονοδύναμοι λείοι μύες** (single-unit smooth muscles), που ονομάζονται επίσης **σπλαχνικοί λείοι μύες** (visceral smooth muscles), λόγω του ότι εντοπίζονται στα τοιχώματα των κοίλων οργάνων των σπλάχνων (για παράδειγμα, στο πεπτικό, στο αναπαραγωγικό και στο ουροποιητικό σύστημα, καθώς και στα μικρά αιμοφόρα αγγεία). Η ονομασία τους οφείλεται στο γεγονός πως οι λείες μυϊκές ίνες που τους αποτελούν διεγείρονται και συσπώνται ως ενιαία μονάδα. Οι μυϊκές ίνες στους μονοδύναμους λείους μυς συνδέονται ηλεκτρικά μεταξύ τους με χασμοσυνδέσμους (βλ. Ενότητα 3.2). Όταν ένα δυναμικό ενέργειας δημιουργηθεί οπουδήποτε στις διαδοχικές στρώσεις του μονοδύναμου μυός, αυτό μεταδίδεται ταχύτατα μέσω των χασμοσυνδέσμων σε όλη την ομάδα των συνδεδεμένων κυττάρων, τα οποία στη συνέχεια συσπώνται συντονισμένα ως ενιαία μονάδα. Μια τέτοια ομάδα συνδεδεμένων μυϊκών κυττάρων, που λειτουργούν από ηλεκτρική και μηχανική άποψη ως μία μονάδα, ονομάζεται **λειτουργικό συγκύτιο** (functional syncytium).

Αν σκεφτούμε τη λειτουργία της μήτρας κατά τη διάρκεια του τοκετού, θα εκτιμήσουμε τη σημασία αυτής της οργάνωσης των λείων μυϊκών ινών. Τα μυϊκά κύτταρα που αποτελούν το τοίχωμα της μήτρας συνιστούν ένα λειτουργικό συγκύτιο. Κατά τη διάρκεια του τοκετού διεγείρονται και συσπώνται επαναλαμβανόμενα ως μία μονάδα, εξωθώντας συντονισμένα το νεογέννητο. Οι ανεξάρτητες συστολές μεμονωμένων μυϊκών κυττάρων θα ήταν πολύ δύσκολο να συντονιστούν στον βαθμό που χρειάζεται, προκειμένου να

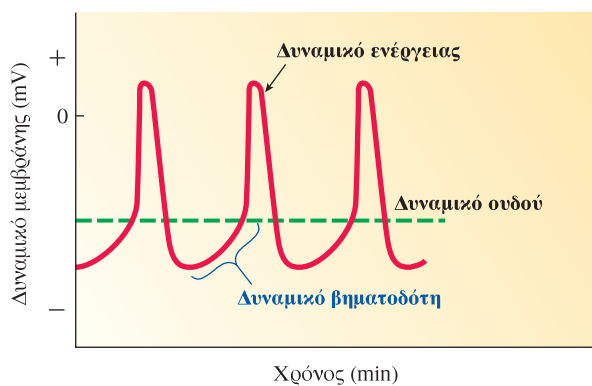
ασκηθεί η ομοιόμορφη πίεση μέσω της οποίας επιτυγχάνεται η εξώθηση του νεογέννητου.

Οι μονοδύναμοι λείοι μύες είναι μυογενείς.

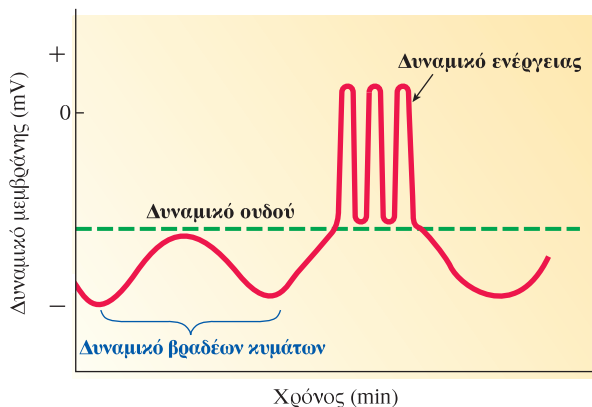
Οι μονοδύναμοι λείοι μύες είναι **αυτοδιεγερσιμοί** (self-excitabile) και επομένως δεν απαιτείται νευρική διέγερση προκειμένου να συσπαστούν. Αυτού του είδους η συσταλτική δραστηριότητα που δεν εξαρτάται από νευρική διέγερση και ξεκινά από τον ίδιο τον μυ ονομάζεται **μυογενής δραστηριότητα** (myogenic activity), σε αντίθεση με τη νευρογενή δραστηριότητα των σκελετικών μυών και των πολυδύναμων λείων μυών. Οι μονοδύναμοι λείοι μύες μπορεί να είναι φασικοί ή τονικοί. Στους φασικούς μονοδύναμους λείους μυς, συναθροίσεις εξειδικευμένων κυττάρων μέσα στο λειτουργικό συγκύτιο εκδηλώνουν αυθόρμητα ηλεκτρική δραστηριότητα, δηλαδή μπορούν να δώσουν γένεση σε δυναμικά ενέργειας χωρίς εξωτερική διέγερση. Σε αντίθεση με τους άλλους τύπους διεγερσιμων κυττάρων που έχουν συζητηθεί (όπως οι νευρώνες, οι σκελετικές μυϊκές ίνες και οι πολυδύναμοι λείοι μύες), τα αυτοδιεγερσιμα κύτταρα των μονοδύναμων μυών δε διατηρούν ένα σταθερό δυναμικό ηρεμίας. Αντίθετα, το δυναμικό της μεμβράνης τους κυμαίνεται εγγενώς χωρίς καμία επίδραση από παράγοντες εκτός του κυττάρου. Τα αυτοδιεγερσιμα κύτταρα εκπολώνονται αυθόρμητα σε επίπεδα ουδού μέσω των *δυναμικών βηματοδότη* ή των *δυναμικών βραδέων κυμάτων*.

ΔΥΝΑΜΙΚΑ ΒΗΜΑΤΟΔΟΤΗ Στα **δυναμικά βηματοδότη** (pacemaker potentials), το δυναμικό της μεμβράνης εκπολώνεται βαθμιαία μέσω της παθητικής μεταφοράς ιόντων που οφείλεται σε αυτόματες αλλαγές στη διαπερατότητα των διαύλων ιόντων (► Εικόνα 8-32α). Όταν η μεμβράνη εκπολωθεί σε επίπεδο ουδού, ξεκινά ένα δυναμικό ενέργειας. Μετά την επαναπόλωση, το δυναμικό της μεμβράνης εκπολώνεται σταδιακά ξανά σε επίπεδα ουδού, με αποτέλεσμα την περιοδικά επαναλαμβανόμενη γένεση «αυτοδημιουργητων» δυναμικών ενέργειας. Τα αυτοδιεγερσιμα λεία μυϊκά κύτταρα βηματοδότη είναι εξειδικευμένα στο να δίνουν γένεση σε δυναμικά ενέργειας, αλλά δεν έχουν την ικανότητα συστολής και αποτελούν ένα μικρό ποσοστό των κυττάρων κάθε λειτουργικού συγκυτίου. Τα περισσότερα από τα λεία μυϊκά κύτταρα εξειδικεύονται στην πραγματοποίηση συσπάσεων, αλλά δεν μπορούν να αυτοδιεγερθούν παράγοντας δυναμικά ενέργειας. Όταν όμως αρχίσει ένα δυναμικό ενέργειας από κάποιο αυτοδιεγερσιμο βηματοδοτικό κύτταρο, τότε αυτό μεταδίδεται στα συσταλτά κύτταρα του λειτουργικού συγκυτίου μέσω των χασμοσυνδέσμων, έτσι ώστε όλη η ομάδα των συνδεδεμένων κυττάρων να συσπάται ως ενιαίο σύνολο χωρίς νευρική διέγερση.

ΔΥΝΑΜΙΚΑ ΒΡΑΔΕΩΝ ΚΥΜΑΤΩΝ Τα **δυναμικά βραδέων κυμάτων** (slow-wave potentials) είναι σταδιακές και αυθόρμητες, εναλλασσόμενες εκπολώσεις και υπερπολώσεις της μεμβράνης που επιτυγχάνονται με άγνωστους μηχανισμούς και έχουν ως αποτέλεσμα την κυματοειδή ταλάντωση του δυναμικού της (► Εικόνα 8-32β). Τα δυναμικά βραδέων κυμάτων παρατηρούνται μόνο στους λείους μυς του γαστρεντερικού σωλήνα. Ξεκινούν από εξειδικευμένες αθροίσεις μη μυϊκών βηματοδοτικών κυττάρων του γαστρεντερικού σωλήνα και επεκτείνονται στα γειτονικά λεία μυϊκά κύτταρα μέσω χασμοσυνδέσμων. Το δυναμικό της μεμβράνης απομακρύνεται από τα επίπεδα ουδού κατά την υπερπόλωση και



(α) Δυναμικό βηματοδότη



(β) Δυναμικό βραδέων κυμάτων

► **Εικόνα 8-32 Εγγενής ηλεκτρική δραστηριότητα στους μονοδύναμους λείους μυς.** (α) Με τα δυναμικά βηματοδότη η μεμβράνη, σε περιοδική βάση, βαθμιαία εκπολώνεται σε επίπεδα ουδού χωρίς καμία νευρική διέγερση. Οι περιοδικές εκπολώσεις πυροδοτούν επαναλαμβανόμενα τη γένεση «αυτοδημιούργητων» δυναμικών ενέργειας. (β) Στα δυναμικά βραδέων κυμάτων, η μεμβράνη εκδηλώνει σταδιακές και ανθόρμητες, εναλλασσόμενες εκπολώσεις και υπερπολώσεις. Όταν κατά την εκπόλωση το δυναμικό φτάνει σε επίπεδα ουδού, παράγονται δυναμικά ενέργειας.

πλησιάζει τα επίπεδα ουδού κατά την επακόλουθη εκπόλωση. Αν το δυναμικό φτάσει σε επίπεδα ουδού, στην κορυφή της εκπολωτικής φάσης παράγονται δυναμικά ενέργειας τα οποία προκαλούν μυογενείς συστολές. Δεν επιτυγχάνεται όμως πάντα εκπόλωση σε επίπεδα ουδού και έτσι τα δυναμικά βραδέων κυμάτων (η κυματοειδής ταλάντωση του δυναμικού της μεμβράνης) μπορεί να συνεχίζονται χωρίς να δίνουν γένεση σε δυναμικά ενέργειας και σε μυϊκές συστολές. Το κατά πόσο η εκπόλωση θα φτάσει σε επίπεδα ουδού καθορίζεται από τις τιμές του δυναμικού της μεμβράνης στην έναρξη της εκπολωτικής διαδικασίας, οι οποίες με τη σειρά τους επηρεάζονται από νευρικούς και τοπικούς παράγοντες που τυπικά σχετίζονται με τα γεύματα (για περισσότερες λεπτομέρειες βλ. Κεφάλαιο 16).

Θυμηθείτε ότι στους τονικούς μονοδύναμους λείους μυς τα επίπεδα κυτταροπλασματικού Ca^{2+} επαρκούν για να συντηρούν ένα χαμηλό επίπεδο συστολής ακόμα και απουσία δυναμικών ενέργειας, με αποτέλεσμα και αυτοί να είναι μυογενείς. Συνεπώς οι πολυδύναμοι λείοι μύες είναι όλοι νευρογενείς και φασικοί, ενώ οι μονοδύναμοι λείοι μύες είναι όλοι μυογενείς και μπορεί να είναι είτε φασικοί είτε τονικοί.

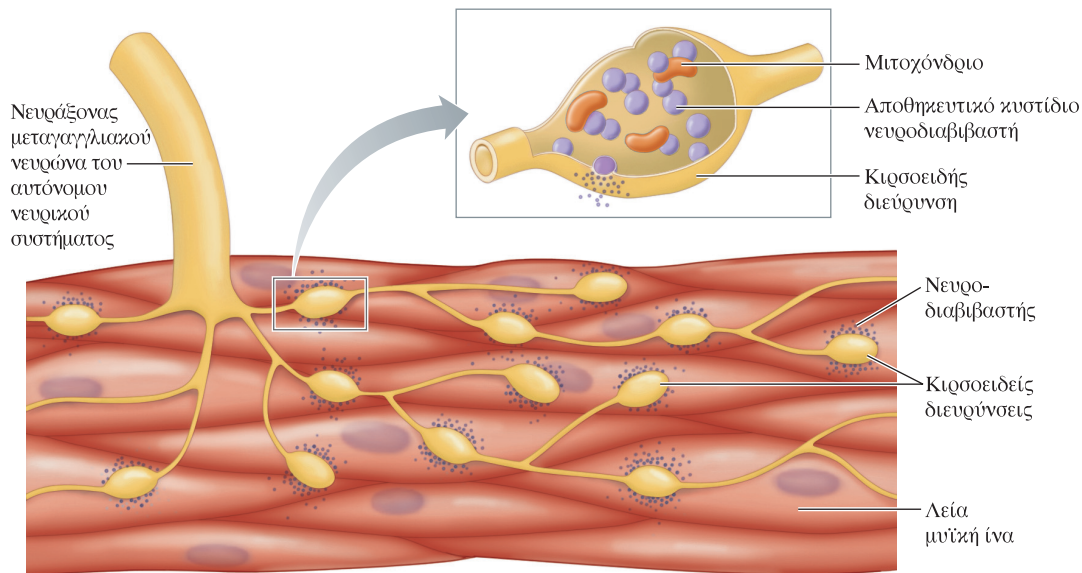
Ο μηχανισμός διαβάθμισης της συστολής των μονοδύναμων λείων μυών διαφέρει από εκείνον των σκελετικών μυών.

Οι μυϊκές ίνες των μονοδύναμων λείων μυών διαφέρουν από τους σκελετικούς μυς στον τρόπο διαβάθμισης της συστολής. Η διαβάθμιση της συστολής των σκελετικών μυών ελέγχεται εξ ολοκλήρου από το νευρικό σύστημα και βασίζεται κυρίως στην ελεγχόμενη στρατολόγηση κινητικών μονάδων και στην άθροιση συστολών. Στους μονοδύναμους λείους μυς, οι χασμοσύνδεσμοι εξασφαλίζουν τη σύσπαση ολόκληρου του μυός ως μία ενιαία μονάδα, καθιστώντας αδύνατη τη ρύθμιση του αριθμού των μυϊκών ινών που συσπώνται. Στην κατηγορία αυτή των λείων μυών, μόνο η τάση των μυϊκών ινών μπορεί να τροποποιηθεί ώστε να επιτευχθούν διαφορετικές δυνάμεις συστολής όλου του οργάνου. Το ποσοστό των εγκάρσιων γεφυρών που ενεργοποιούνται και επακόλουθα η τάση που αναπτύσσεται σε έναν μονοδύναμο λείο μυ είναι δυνατόν να διαβαθμιστούν με τη διακύμανση των συγκεντρώσεων του κυτταροπλασματικού Ca^{2+} . Μια μεμονωμένη διέγερση στον λείο μυ δεν ενεργοποιεί όλες τις εγκάρσιες γέφυρες, σε αντίθεση με τους σκελετικούς μυς, όπου ένα δυναμικό ενέργειας πυροδοτεί την απελευθέρωση αρκετού Ca^{2+} ώστε να ενεργοποιηθούν όλες οι εγκάρσιες γέφυρες. Καθώς οι συγκεντρώσεις Ca^{2+} αυξάνονται στα λεία μυϊκά κύτταρα, ενεργοποιούνται περισσότερες εγκάρσιες γέφυρες και αναπτύσσεται υψηλότερη τάση.

ΡΥΘΜΙΣΗ ΤΗΣ ΔΡΑΣΗΣ ΤΩΝ ΛΕΙΩΝ ΜΥΪΚΩΝ ΙΝΩΝ ΑΠΟ ΤΟ ΑΥΤΟΝΟΜΟ ΝΕΥΡΙΚΟ ΣΥΣΤΗΜΑ

Οι λείοι μύες τυπικά δέχονται νευρώση και από τους δύο κλάδους τους αυτόνομου νευρικού συστήματος. Στους μονοδύναμους λείους μυς (φασικούς και τονικούς), οι νευρικές ίνες δεν προκαλούν *έναρξη* της συστολής, αλλά μπορεί να *τροποποιούν* τον ρυθμό και τη δύναμη των συστολών με την ενίσχυση ή την παρακάλυψη της εγγενούς συσταλτικής δραστηριότητας του μυός. Θυμηθείτε ότι μια συγκεκριμένη περιοχή κάθε σκελετικής μυϊκής ίνας, αυτή της τελικής κινητικής πλάκας, αλληλεπιδρά με την ACh που ελευθερώνεται από μια τελική απόληξη ενός κινητικού νευρώνα. Αντίθετα, οι υποδοχείς που προσδέονται τους νευροδιαβιβαστές του αυτόνομου νευρικού συστήματος είναι διεσπαρμένοι σε όλη την επιφάνεια της μεμβράνης ενός λείου μυϊκού κυττάρου. Τα λεία μυϊκά κύτταρα είναι ευαίσθητα, σε ποικίλους βαθμούς και με διάφορους τρόπους, στους νευροδιαβιβαστές του αυτόνομου νευρικού συστήματος, ανάλογα με την κατανομή των χολινεργικών και των αδρενεργικών υποδοχέων σε κάθε κύτταρο (βλ. Ενότητα 7.1).

Κάθε τελική διακλάδωση μιας μεταγαγγλιακής αυτόνομης νευρικής ίνας διατρέχει την επιφάνεια ενός ή περισσότερων λείων μυϊκών κυττάρων και, όταν ένα δυναμικό ενέργειας φτάνει σε αυτή, ελευθερώνει κάποιο νευροδιαβιβαστή από κυστίδια τα οποία εντοπίζονται στις κρσοειδείς διευρύνσεις της (► Εικόνα 8-33). Ο νευροδιαβιβαστής που ελευθερώνεται διαχέεται στους ειδικούς γι' αυτόν υποδοχείς των λείων μυϊκών κυττάρων που νευρώνει η τελική διακλάδωση. Έτσι, σε αντίθεση με τη διακριτή 1:1 σχέση στις τελικές κινητικές πλάκες (μία νευρική ίνα νευρώνει ένα μυϊκό κύτταρο στους γραμμωτούς μυς), ένα δεδομένο λείο μυϊκό κύτταρο μπορεί να δέχεται την επίδραση περισσότερων του ενός τύπων νευροδιαβιβαστών και κάθε τελική διακλάδωση των νευρικών ινών του



► **Εικόνα 8-33** Νεύρωση των λείων μυών από τις τελικές διακλαδώσεις μεταγαγγλιακών ινών του αυτόνομου νευρικού συστήματος.

αυτόνομου νευρικού συστήματος μπορεί να επηρεάζει περισσότερο από ένα λεία μυϊκά κύτταρα.

ΑΛΛΟΙ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ ΠΟΥ ΕΠΗΡΕΑΖΟΥΝ ΤΗ ΔΡΑΣΤΗΡΙΟΤΗΤΑ ΤΩΝ ΛΕΙΩΝ ΜΥΩΝ Άλλοι παράγοντες (εκτός των νευροδιαβιβαστών του αυτόνομου νευρικού συστήματος) που επηρεάζουν τον ρυθμό και τη δύναμη συστολής τόσο των πολυδύναμων όσο και των μονοδύναμων λείων μυών είναι η μηχανική διάταση, συγκεκριμένες ορμόνες, τοπικοί μεταβολίτες και ορισμένα φάρμακα. Η δραστηριότητα των λείων μυών του γαστρεντερικού συστήματος επηρεάζεται επίσης από το γαστρεντερικό νευρικό σύστημα, το οποίο είναι ένα εξειδικευμένο δίκτυο νευρικών ινών που εντοπίζεται στο τοίχωμα του γαστρεντερικού σωλήνα (βλ. Ενότητα 5.1 και 16.1). Η νεύρωση ορισμένων λείων μυών είναι περιορισμένη, όπως για παράδειγμα στην περίπτωση των λείων μυών της μήτρας, στους οποίους ο ρυθμός και η δύναμη συστολής καθορίζονται εξ ολοκλήρου από χημικά μηνύματα που ελευθερώνονται τοπικά ή προέρχονται από την κυκλοφορία του αίματος και ποικίλλουν ανάλογα με το στάδιο του έμμηνου κύκλου και το στάδιο της εγκυμοσύνης. Όλοι οι παραπάνω παράγοντες επιδρούν τελικά μεταβάλλοντας τη διαπερατότητα των διαύλων Ca^{2+} στην κυτταρική μεμβράνη, στο σαρκοπλασματικό δίκτυο, ή και στα δύο, μέσω ποικίλων μηχανισμών. Έτσι, ο έλεγχος των λείων μυών από εξωτερικούς παράγοντες είναι εντονότερος από αυτόν των σκελετικών μυών. Ωστόσο, οι λείοι μύες έχουν την ικανότητα να διεγείρονται και να συσπώνται από μόνοι τους, ενώ οι σκελετικοί μύες δεν μπορούν να κάνουν κάτι τέτοιο.

Στη συνέχεια, καθώς θα μελετήσουμε τη σχέση μήκους-τάσης στους λείους μύς, θα εξετάσουμε την επίδραση της μηχανικής διάτασης (για παράδειγμα, κατά την πλήρωση ενός κοίλου οργάνου) στη συσταλτική δραστηριότητα των λείων μυών. Σε επόμενα κεφάλαια, όταν θα συζητήσουμε για τη ρύθμιση της λειτουργίας των διαφόρων οργάνων που διαθέτουν λείους μύς, θα εξετάσουμε επίσης την επίδραση εξωκυτταρικών χημικών παραγόντων (όπως συγκεκριμένων

ορμονών και τοπικών μεταβολιτών) στη συσταλτική δραστηριότητα των λείων μυών.

Οι λείοι μύες μπορούν να αναπτύσσουν τάση ακόμα και όταν έχουν διαταθεί σημαντικά, ενώ έχουν την εγγενή ιδιότητα να χαλαρώνουν όταν είναι διατεταμένοι.

Η σχέση ανάμεσα στο μήκος των μυϊκών ινών πριν από την έναρξη της μυϊκής συστολής και στην τάση που αναπτύσσεται κατά την επακόλουθη συστολή τους είναι λιγότερο αυστηρή στους λείους μύς σε σύγκριση με τους σκελετικούς μύς. Το εύρος μήκους στο οποίο μια λεία μυϊκή ίνα μπορεί να αναπτύξει μέγιστη ή σχεδόν μέγιστη τάση είναι μεγαλύτερο για τους λείους μύς σε σχέση με τους σκελετικούς. Οι λείοι μύες μπορούν να αναπτύξουν σημαντική τάση ακόμα και όταν έχουν διαταθεί κατά 2,5 φορές το μήκος ηρεμίας τους. Η ικανότητά τους αυτή σχετίζεται με δύο στοιχεία. Πρώτον, σε αντίθεση με τους σκελετικούς μύς, στους οποίους το μήκος κατά την ηρεμία είναι κοντά στο l_0 , στους λείους μύς το μήκος κατά την ηρεμία είναι πολύ μικρότερο από το l_0 . Συνεπώς οι λείοι μύες μπορεί να διαταθούν σημαντικά χωρίς να αποκλίνουν ιδιαίτερα από το βέλτιστο μήκος τους. Δεύτερον, στους λείους μύς τα λεπτά νημάτια επικαλύπτονται από τα μακρύτερα παχέα νημάτια ακόμα και κατά την έντονη διάτασή τους, και έτσι παραμένει εφικτή η πραγματοποίηση του κύκλου των δυναμικών έλξεων. Αντίθετα, όταν οι σκελετικοί μύες διατείνονται μόλις κατά τα τρία τέταρτα του μήκους ηρεμίας τους, τα παχέα και τα λεπτά νημάτια παύουν να επικαλύπτονται μεταξύ τους, με συνέπεια να μην μπορούν πλέον να αλληλεπιδράσουν (βλ. ► Εικόνα 8-21).

Η ικανότητα μιας σημαντικά διατεταμένης λείας μυϊκής ίνας να αναπτύσσει τάση έχει μεγάλη σημασία, δεδομένου ότι οι λείες μυϊκές ίνες στο τοίχωμα των κοίλων οργάνων διατείνονται σταδιακά καθώς το περιεχόμενό τους αυξάνεται. Ας δούμε, για παράδειγμα, την ουροδόχο κύστη. Αν και οι μυϊκές ίνες στο τοίχωμα της ουροδόχου κύστης διατείνονται

καθώς αυτή σταδιακά γεμίζει με ούρα, εξακολουθούν να διατηρούν τον τόνο τους και έχουν την ικανότητα να αναπτύξουν επιπλέον τάση ως απόκριση σε ερεθίσματα που ρυθμίζουν την κένωση της κύστης. Αν η αυξημένη διάταση απέτρεπε την ανάπτυξη τάσης, όπως στους σκελετικούς μυς, η γεμάτη ουροδόχος κύστη δε θα ήταν δυνατόν να κενωθεί.

ΑΠΟΚΡΙΣΗ ΧΑΛΑΡΩΣΗΣ ΣΤΗ ΔΙΑΤΑΣΗ Όταν ένας λείος μυς διατείνεται απότομα, η τάση που αναπτύσσεται σε αυτόν αρχικά αυξάνεται, όπως ακριβώς το τέντωμα ενός ελατηρίου προκαλεί την αύξηση της τάσης του. Ωστόσο, ο μυς γρήγορα προσαρμόζεται στο νέο του μήκος και αυθομύτως χαλαρώνει, επανερχόμενος στα πριν από τη διάταση επίπεδα τάσης. Αυτό πιθανώς επιτυγχάνεται μέσω της αναδιοργάνωσης των συνδέσεων των εγκάρσιων γεφυρών. Οι εγκάρσιες γέφυρες των λείων μυϊκών ινών αποσυνδέονται σχετικά αργά. Κατά την απότομη διάταση του μυός, θεωρείται ότι οι συνδεδεμένες εγκάρσιες γέφυρες αντιτάσσονται στη διάταση, συνεισφέροντας έτσι στην παθητική (και όχι ενεργητική) αύξηση της τάσης. Καθώς οι εγκάρσιες κεφαλές αποσυνδέονται, τα μυϊκά νημάτια μπορούν να επαναδιευθετηθούν κατά τέτοιο τρόπο, ώστε, παρά την κατάσταση διάτασης, η τάση να επανέλθει στα αρχικά επίπεδα. Αυτή η εγγενής ιδιότητα των λείων μυϊκών ινών ονομάζεται **απόκριση χαλάρωσης στη διάταση** (stress relaxation response).

ΠΛΕΟΝΕΚΤΗΜΑΤΑ ΑΠΟ ΤΗ ΣΧΕΣΗ ΜΗΚΟΥΣ-ΤΑΣΗΣ ΣΤΟΥΣ ΛΕΙΟΥΣ ΜΥΣ Αυτές οι δύο ιδιότητες των λείων μυών, δηλαδή η ικανότητά τους να αναπτύσσουν τάση ακόμα και όταν έχουν υποστεί σημαντική διάταση και να χαλαρώνουν ενώ είναι διατεταμένοι, τους παρέχουν σημαντικά πλεονεκτήματα. Σε μια μεγάλη ποικιλία μηκών οι λείοι μύες μπορούν να διατηρούν σχετικά σταθερά επίπεδα τάσης. Έτσι, τα κοίλα όργανα, που επενδύονται από λείους μυς, δε μεταβάλλουν σημαντικά την πίεση που ασκούν στο περιεχόμενό τους παρά τη μεταβολή του όγκου τους, μέχρι να κινητοποιηθεί η διαδικασία κένωσής τους, οπότε η τάση που ασκείται από αυτά ηθελημένα αυξάνεται μέσω της ενεργητικής συστολής των λείων μυϊκών ινών. Οι λείες μυϊκές ίνες μπορούν να συσπαστούν στο μισό του φυσιολογικού τους μήκους, γεγονός που επιτρέπει στα κοίλα όργανα να αποβάλλουν το σύνολο σχεδόν του περιεχομένου τους. Έτσι λοιπόν τα σπλαχνικά όργανα που διαθέτουν λείους μυς μπορούν εύκολα να δεχτούν μεγάλους όγκους, ενώ είναι ικανά να αδειάζουν σχεδόν πλήρως. Το εύρος μήκους στο οποίο οι λείοι μύες τυπικά λειτουργούν κυμαίνεται από 0,5 έως 2,5 φορές το μήκος ηρεμίας τους και είναι σημαντικά μεγαλύτερο από αυτό στο οποίο παραμένουν λειτουργικοί οι σκελετικοί μύες.

Οι λείοι μύες περιέχουν μεγάλες ποσότητες συνδετικού ιστού, ο οποίος αποτρέπει την υπερβολική διάταση των κοίλων οργάνων. Αντίθετα με τους σκελετικούς μυς, τη διάταση των οποίων περιορίζει η πρόσφυση στα οστά, τη διάταση των λείων μυών περιορίζει ο συνδετικός ιστός, καθορίζοντας έτσι τον μέγιστο όγκο του περιεχομένου που τα κοίλα όργανα μπορούν να δεχτούν.

Ο λείος μυς είναι βραδύς και «οικονομικός».

Οι συσπάσεις των λείων μυών είναι πολύ βραδύτερες από τις συσπάσεις των σκελετικών μυών. Ο ρυθμός διάσπασης της ATP από τη θέση ATPάσης της κεφαλής της μυοσίνης είναι πολύ βραδύτερος στους λείους μυς, με αποτέλεσμα ο κύκλος των δυναμικών έλξεων και η διολίσθηση των

νημάτων να πραγματοποιούνται περίπου 10 φορές πιο αργά στους λείους μυς σε σχέση με τους σκελετικούς μυς. Μία μόνο συστολή ενός λείου μυός μπορεί να διαρκέσει έως και 3 δευτερόλεπτα (3.000 msec), σε σχέση με τα 100 msec που είναι η μέγιστη διάρκεια μιας συστολής των σκελετικών μυών. Οι λείοι μύες χαλαρώνουν επίσης πιο αργά λόγω της βραδύτερης απομάκρυνσης του Ca^{2+} . Η βραδύτητα ωστόσο σε καμία περίπτωση δε συνδέεται με αδυναμία. Οι λείοι μύες μπορούν να αναπτύξουν την ίδια δύναμη συστολής ανά μονάδα επιφάνειας διατομής με τους σκελετικούς μυς, σε μεγαλύτερο όμως χρόνο και με σημαντικά χαμηλότερη κατανάλωση ενέργειας. Λόγω των βραδύτερων κύκλων αλληλεπίδρασης των εγκάρσιων γεφυρών με την ακτίνη κατά τη διάρκεια της συστολής των λείων μυών, οι εγκάρσιες γέφυρες παραμένουν «κλειδωμένες» στα λεπτά νημάτια της ακτίνης για μεγαλύτερο χρονικό διάστημα σε κάθε κύκλο σε σύγκριση με τους σκελετικούς μυς. Αυτό το **φαινόμενο κλειδώματος** (latch phenomenon) καθιστά ικανούς τους λείους μυς να διατηρούν τη δύναμη συστολής με σημαντικά χαμηλότερη κατανάλωση ATP, δεδομένου ότι ο κύκλος αλληλεπίδρασης κάθε εγκάρσιας γέφυρας καταναλώνει μόνο ένα μόριο ATP. Ο χρόνος που διατηρείται η τάση από τη δραστηριότητα μιας εγκάρσιας γέφυρας είναι κατά περίπου 8 φορές μεγαλύτερος στους λείους μυς συγκριτικά με τους σκελετικούς μυς. Οι λείοι μύες είναι επομένως ένας οικονομικός τύπος συστατικού ιστού, γεγονός που τους καθιστά κατάλληλους για παρατεταμένες συσπάσεις με μικρή κατανάλωση ενέργειας και χωρίς να επέρχεται κόπωση. Σε αντίθεση με τις ταχέως μεταβαλλόμενες απαιτήσεις στις οποίες πρέπει να προσαρμόζονται οι σκελετικοί μας μύες ώστε να ανταποκρινόμαστε κατάλληλα στις συνεχείς μεταβολές του εξωτερικού περιβάλλοντος, οι λείοι μύες μας είναι σχεδιασμένοι και προγραμματισμένοι για μακροχρόνιες δραστηριότητες και βραδύτερη προσαρμογή στις αλλαγές. Λόγω της βραδύτητας και της πιο απλής διάταξης των νημάτων τους, οι λείοι μύες έχουν συχνά θεωρηθεί λανθασμένα μία λιγότερο εξελιγμένη εκδοχή των σκελετικών μυών. Στην πραγματικότητα, για τις λειτουργίες που επιτελούν, οι λείοι μύες διαθέτουν το ίδιο υψηλό επίπεδο εξειδίκευσης με τους σκελετικούς μυς και αποτελούν ένα εξαιρετικά προσαρμοσμένο και αποτελεσματικό ιστό.

Η παροχή οξυγόνου και θρεπτικών συστατικών στους λείους μυς είναι γενικά επαρκής για την κάλυψη των λειτουργικών αναγκών τους. Οι λείοι μύες μπορούν να χρησιμοποιούν μεγάλη ποικιλία θρεπτικών συστατικών για την παραγωγή ATP, ενώ δε διαθέτουν αποθήκες ενέργειας αντίστοιχες με εκείνες της φωσφορικής κρεατίνης, καθώς δεν τους είναι απαραίτητες. Η μεταφορά O_2 στους λείους μυς επαρκεί για την υποστήριξη του χαμηλού ρυθμού οξειδωτικής φωσφορυλίωσης και παραγωγής ATP που χρειάζονται προκειμένου να ανταποκριθούν στις σχετικά μειωμένες (σε σύγκριση με τους σκελετικούς μυς) ενεργειακές τους απαιτήσεις. Αν καταστεί απαραίτητο λόγω μείωσης της παροχής O_2 , οι λείοι μύες μπορούν να παράγουν επαρκή ποσότητα ATP αναερόβια, μέσω της γλυκόλυσης.

Ο καρδιακός μυς συνδυάζει χαρακτηριστικά των σκελετικών και των λείων μυών.

Ο καρδιακός μυς, ο οποίος εντοπίζεται μόνο στην καρδιά, μοιράζεται δομικά και λειτουργικά χαρακτηριστικά τόσο με τους σκελετικούς μυς όσο και με τους μονοδύναμους λείους μυς. Όπως οι σκελετικοί μύες, ο καρδιακός μυς είναι γραμμωτός

και τα παχέα και τα λεπτά νημάτια του χαρακτηρίζονται από υψηλό επίπεδο οργάνωσης, χάρη στο οποίο προκύπτει ένα επαναλαμβανόμενο πρότυπο ζωνών. Όπως συμβαίνει και στους σκελετικούς μυς, τα καρδιακά λεπτά νημάτια περιέχουν τροπονίνη και τροπομυοσίνη και μέσω αυτών το Ca^{2+} ρυθμίζει την αλληλεπίδραση των κεφαλών της μυοσίνης με τα μόρια της ακτίνης. Επίσης, στον καρδιακό μυ η σχέση μήκους-τάσης είναι αυστηρή, όπως στους σκελετικούς μυς. Τα καρδιακά μυϊκά κύτταρα περιέχουν μεγάλο αριθμό μιτοχονδρίων και μιοσφαιρίνης, όπως οι οξειδωτικές σκελετικές μυϊκές ίνες. Επιπλέον, διαθέτουν σωληνάκια T και σχετικά καλά ανεπτυγμένο σαρκοπλασματικό δίκτυο.

Όπως στους λείους μυς, κατά τη διάρκεια της καρδιακής διέγερσης το Ca^{2+} εισέρχεται στο κυτταρόπλασμα τόσο από το εξωκυτταρικό υγρό όσο και από το σαρκοπλασματικό δίκτυο. Η είσοδος του Ca^{2+} από το εξωκυτταρικό υγρό γίνεται μέσω τασεοελεγχόμενων υποδοχέων διυδροξυπυριδίνης. Αυτοί οι δίαυλοι Ca^{2+} εντοπίζονται και στη μεμβράνη των σωληναρίων T. Το εισερχόμενο από τον εξωκυτταρικό χώρο Ca^{2+} πυροδοτεί την απελευθέρωση ενδοκυτταρικού Ca^{2+} από το σαρκοπλασματικό δίκτυο. Όπως οι μονοδύναμοι λείοι μύες, η καρδιά έχει την εγγενή ιδιότητα να παράγει δυναμικά ενέργειας χωρίς καμία εξωτερική επίδραση, μέσω δυναμικών βηματοδότη (όχι όμως μέσω βραδέων κυμάτων). Τα καρδιακά κύτταρα επικοινωνούν μεταξύ τους με χασμοσυνδέσμους που μεταδίδουν τα δυναμικά ενέργειας σε ολόκληρο τον καρδιακό μυ, όπως συμβαίνει και στους μονοδύναμους λείους μυς. Επίσης, κατά παρόμοιο τρόπο με τους λείους μυς, η καρδιά νευρώνεται από το αυτόνομο νευρικό σύστημα, το οποίο, σε συνδυασμό με συγκεκριμένες ορμόνες και τοπικούς παράγοντες, μπορεί να τροποποιεί τη συχνότητα και τη δύναμη της συστολής.

Δύο ιδιαίτερα χαρακτηριστικά του καρδιακού μυός είναι τα ακόλουθα: (α) οι καρδιακές μυϊκές ίνες συνδέονται με τέτοιο τρόπο ώστε να σχηματίζουν ένα διακλαδιζόμενο δίκτυο και (β) τα δυναμικά ενέργειας των καρδιακών μυϊκών κυττάρων έχουν πολύ μεγαλύτερη διάρκεια. Περισσότερες λεπτομέρειες για τον καρδιακό μυ, καθώς και για τη σημαντικότητα των χαρακτηριστικών του παρουσιάζονται στο επόμενο κεφάλαιο.

Ελέγξτε τις γνώσεις σας 8.6

1. Συγκρίνετε τα λεπτά και τα παχέα νημάτια στους σκελετικούς και στους λείους μυς.
2. Συγκρίνετε τις πηγές και τους ρόλους του Ca^{2+} στους σκελετικούς μυς, στους λείους μυς και στον καρδιακό μυ.

Ομοίωση: Γενική εικόνα του κεφαλαίου



Οι σκελετικοί μύες αποτελούν κύρια στοιχεία του μυοσκελετικού συστήματος. Ο καρδιακός μυς και οι λείοι μύες είναι ιστοί οργάνων που ανήκουν σε άλλα συστήματα του οργανισμού. Ο καρδιακός μυς εντοπίζεται μόνο στην καρδιά, η οποία αποτελεί όργανο του κυκλοφορικού συστήματος. Οι λείοι μύες εντοπίζονται στα τοιχώματα των κοίλων οργάνων, συμπεριλαμβανομένων των αιμοφόρων αγγείων στο κυκλοφορικό σύστημα, των αεραγωγών στο αναπνευστικό σύστημα, της ουροδόχου κύστης στο ουροποιητικό σύστημα, του στομάχου και του εντέρου στο γαστρεντερικό σύστημα και των κοίλων τμημάτων του αναπαραγωγικού συστήματος (για παράδειγμα, στη μήτρα στις γυναίκες).

Μέσω της συστολής των σκελετικών μυών επιτυγχάνεται η εκούσια κίνηση του σώματος ή τμημάτων του σώματος. Έτσι, οι σκελετικοί μύες μάς επιτρέπουν να κινούμαστε και να αλληλεπιδρούμε με το περιβάλλον μας. Ορισμένες από αυτές τις κινήσεις συμβάλλουν κατά μία ευρύτερη έννοια στη διατήρηση της ομοιόστασης, όπως είναι οι κινήσεις του σώματος προς ανεύρεση τροφής ή οι κινήσεις που μας απομακρύνουν από κάποιον κίνδυνο. Μερικά πιο συγκεκριμένα παραδείγματα ομοιοστατικών λειτουργιών που επιτυγχάνονται με τη λειτουργία των σκελετικών μυών αφορούν την αναπνοή (πρόσληψη O_2 και αποβολή CO_2), τη μάσηση και την κατάποση της τροφής (οι αναπνευστικοί μύες, οι μύες του στόματος και οι μύες του φάρυγγα είναι όλοι σκελετικοί μύες). Μέσω της περαιτέρω επεξεργασίας της τροφής στο γαστρεντερικό σύστημα επιτυγχάνεται η διάσπασή της σε μόρια θρεπτικών συστατικών που κατόπιν απορροφώνται από τον οργανισμό. Επίσης, η συστολή των σκελετικών μυών αποτελεί βασικό μηχανισμό παραγωγής θερμότητας, ώστε να διατηρείται η θερμοκρασία του σώματος. Επιπλέον, οι σκελετικοί μύες επιτελούν πολλές λειτουργίες που δε σχετίζονται με την ομοίωση: μάς επιτρέπουν να εργαζόμαστε και να επιδιόμαστε σε δραστηριότητες αναψυχής (για παράδειγμα, να χρησιμοποιούμε συσκευές ή να κάνουμε ποδήλατο), έτσι ώστε να συνεισφέρουμε στην κοινωνία και να περνάμε ευχάριστα.

Οι μη σκελετικοί μύες είναι απαραίτητοι για την πραγματοποίηση των ομοιοστατικών λειτουργιών όλων των υπόλοιπων συστημάτων του σώματος, με εξαίρεση το ανοσοποιητικό σύστημα. Για παράδειγμα, η σύσπαση των λείων μυών που επενδύουν το στομάχι και το έντερο εξασφαλίζει την πρόωθηση της τροφής κατά μήκος του γαστρεντερικού σωλήνα με τον κατάλληλο ρυθμό, ώστε να επιτελούνται οι λειτουργίες των διαφόρων τμημάτων του, ενώ η σύσπαση του καρδιακού μυός στην καρδιά εξωθεί το αίμα στα αιμοφόρα αγγεία, ώστε να μεταφερθούν O_2 και θρεπτικά συστατικά στους ιστούς.

ΕΠΑΝΑΛΗΠΤΙΚΕΣ ΑΣΚΗΣΕΙΣ

Σύντομες ερωτήσεις επιλογής

1. Με την ολοκλήρωση ενός δυναμικού ενέργειας σε μια μυϊκή ίνα, η σύσπαση που έχει πυροδοτηθεί από το δυναμικό ενέργειας σταματά. (Σωστό ή λάθος;)
 2. Η ταχύτητα με την οποία ένας μυς βραχύνεται εξαρτάται αποκλειστικά από την ενεργότητα ΑΤΡάσης των μυϊκών ινών του. (Σωστό ή λάθος;)
 3. Όταν ένας σκελετικός μυς έχει διαταθεί στο μέγιστο μήκος του, μπορεί να αναπτύξει μέγιστη δύναμη συστολής λόγω του ότι τα νημάτια ακτίνης μπορούν να ολισθήσουν σε μέγιστη απόσταση. (Σωστό ή λάθος;)
 4. Ένα δυναμικό βηματοδότη δίνει πάντα γένεση σε ένα δυναμικό ενέργειας. (Σωστό ή λάθος;)
 5. Ένα δυναμικό βραδένων κυμάτων δίνει πάντα γένεση σε ένα δυναμικό ενέργειας. (Σωστό ή λάθος;)
 6. Οι λείοι μύες μπορούν να αναπτύξουν τάση ακόμα και όταν έχουν διαταθεί σημαντικά, λόγω του ότι τα λεπτά νημάτια εξακολουθούν να επικαλύπτονται από τα παχέα νημάτια. (Σωστό ή λάθος;)
 7. Μια _____ συστολή είναι μια συστολή στην οποία μειώνεται το μήκος του μυός, ενώ σε μια _____ συστολή ο μυς επιμηκύνεται.
 8. Οι _____ κινητικοί νευρώνες παρέχουν νεύρωση στις εξωκαψικές μυϊκές ίνες, ενώ οι _____ κινητικοί νευρώνες παρέχουν νεύρωση στις ενδοκαψικές μυϊκές ίνες.
 9. Οι τρεις τύποι ατροφίας είναι η _____, η _____ και η _____.
 10. Ποια από τα ακόλουθα παρέχουν άμεση πληροφορία στους α κινητικούς νευρώνες;
 - α. πρωτοταγής κινητικός φλοιός
 - β. εγκεφαλικό στέλεχος
 - γ. παρεγκεφαλίδα
 - δ. βασικοί πυρήνες
 - ε. νωτιαία αντανακλαστικά τόξα
 11. Ποιο από τα ακόλουθα δεν εμπλέκεται στη χάλαση των μυών;
 - α. επαναπρόσληψη του Ca^{2+} από το σαρκοπλασματικό δίκτυο
 - β. εξάντληση της ΑΤΡ
 - γ. μη περαιτέρω διέγερση από δυναμικά ενέργειας
 - δ. απομάκρυνση από την τελική κινητική πλάκα της ΑCh μέσω της δράσης της ακετυλοχολινεστεράσης
 - ε. διολίσθηση των νημάτων πίσω στη θέση ηρεμίας
 12. Αντιστοιχίστε τα ακόλουθα (αναφέρονται στους σκελετικούς μυς):

1. Ca^{2+}	(α) πραγματοποιεί διαδοχικούς κύκλους πρόσδεσης με τις εγκάρσιες
2. σωληνάρια Τ	γέφυρες της μιοσίνης κατά τη διάρκεια της συστολής
3. ΑΤΡ	(β) έχει δραστηριότητα ΑΤΡάσης
4. πλευρικός σάκος του σαρκοπλασματικού δικτύου	(γ) παρέχει την ενέργεια για τη δυναμική έλξη της εγκάρσιας γέφυρας
5. μιοσίνη	(δ) μεταδίδει ταχύτητα το δυναμικό ενέργειας στο κεντρικό τμήμα της μυϊκής ίνας
6. σύμπλεγμα τροπονίνης-τροπομιοσίνης	
7. ακτίνη	
 - (ε) αποθηκεύει Ca^{2+}
 - (στ) αναδιατάσσει την τροπονίνη και την τροπομιοσίνη, ώστε να καταστούν προσβάσιμες οι θέσεις της ακτίνης στις οποίες προσδένεται η μιοσίνη
 - (ζ) εμποδίζει την αλληλεπίδραση της ακτίνης με τη μιοσίνη όταν ο σκελετικός μυς δεν έχει διεγερθεί
13. Αντιστοιχίστε τα ακόλουθα:

1. παχύ μυϊκό νημάτιο	(α) παραμένει σταθερό σε μέγεθος κατά τη διάρκεια της συστολής
2. λεπτό μυϊκό νημάτιο	(β) μικραίνει σε μήκος (βραχύνεται) κατά τη διάρκεια της συστολής
3. ζώνη Α	
4. ζώνη Ι	
5. ζώνη Η	
6. σαρκομερίδιο	

Ερωτήσεις ανάπτυξης

1. Περιγράψτε τα επίπεδα οργάνωσης των σκελετικών μυών.
2. Πού οφείλεται η γραμμωτή εμφάνιση των σκελετικών μυών; Περιγράψτε ή σχεδιάστε τη διάταξη των παχένων και των λεπτών νημάτων στους σκελετικούς μυς.
3. Ποια είναι η λειτουργική μονάδα του σκελετικού μυός;
4. Περιγράψτε τα παχέα και τα λεπτά νημάτια.
5. Περιγράψτε τον μηχανισμό διολίσθησης των νημάτων κατά τη μυϊκή συστολή. Πώς οι δυναμικές έλξεις των εγκάρσιων γεφυρών προκαλούν βράχυνση της μυϊκής ίνας;
6. Συγκρίνετε τον μηχανισμό σύζευξης διέγερσης-συστολής στους σκελετικούς μυς με εκείνον στους λείους μυς.
7. Πώς επιτυγχάνεται η διαβάθμιση της συστολής των σκελετικών μυών;
8. Τι ονομάζεται κινητική μονάδα; Συγκρίνετε το μέγεθος των κινητικών μονάδων σε μυς που εξειδικεύονται στην πραγματοποίηση λεπτών κινήσεων ακριβείας και σε μυς που έχουν σχεδιαστεί για ισχυρές, αδρά ελεγχόμενες κινήσεις. Περιγράψτε το φαινόμενο της στρατολόγησης των κινητικών μονάδων.
9. Εξηγήστε τι είναι η άθροιση στοιχειωδών συσπάσεων και η τετανική συστολή.
10. Πώς το μήκος της σκελετικής μυϊκής ίνας κατά την έναρξη της συστολής επηρεάζει τη δύναμη που αναπτύσσεται;
11. Συγκρίνετε μεταξύ τους τις ισοτονικές, τις ισοκινητικές και τις ισομετρικές συστολές.
12. Περιγράψτε τον ρόλο καθενός από τα ακόλουθα στην εξασφάλιση ενέργειας για τη σύσπαση των σκελετικών μυών: ΑΤΡ, φωσφορική κρεατίνη, οξειδωτική φωσφορυλίωση, γλυκόλυση. Διαχωρίστε την αερόβια από την αναερόβια άσκηση.
13. Συγκρίνετε τους τρεις τύπους των σκελετικών μυϊκών ινών.
14. Στον έλεγχο των κινήσεων ποιος είναι ο ρόλος του πυραμιδικού (φλοιονωτιαίου) κινητικού συστήματος και ποιος ο ρόλος του εξωπυραμιδικού κινητικού συστήματος;

15. Περιγράψτε τη δομή και τη λειτουργία των μυϊκών ατράκτων και των τενόντιων οργάνων Golgi.
16. Ποιες είναι οι διαφορές μεταξύ των φασικών και των τονικών λείων μυών;
17. Ποιες είναι οι διαφορές ανάμεσα στους μονοδύναμους και στους πολυδύναμους λείους μυς;
18. Ποιες είναι οι διαφορές ανάμεσα στη νευρογενή και στη μυογενή μυϊκή δραστηριότητα;
19. Πώς επιτυγχάνεται η διαβάθμιση της συστολής των λείων μυών;
20. Συγκρίνετε την ταχύτητα της συστολής και την κατανάλωση ενέργειας στους σκελετικούς μυς και στους λείους μυς.
21. Ποιες είναι οι λειτουργικές ομοιότητες του καρδιακού μυός με τους σκελετικούς μυς και ποιες με τους μονοδύναμους λείους μυς;

Προβλήματα που απαιτούν υπολογισμούς

1. Ένας ερασιτέχνης αθλητής που γυμνάζεται περιστασιακά και ένας επαγγελματίας αθλητής του μπίτζμπολ πετούν την ίδια μπάλα του μπίτζμπολ.
 - α. Με βάση τα ακόλουθα δεδομένα, υπολογίστε την ταχύτητα της μπάλας καθώς εγκαταλείπει το χέρι του ερασιτέχνη αθλητή:
 - Η απόσταση ανάμεσα στην άρθρωση του ώμου του (στην κεφαλή του βραχιόνιου οστού) και στην μπάλα είναι 70 cm.
 - Η απόσταση ανάμεσα στην κεφαλή του βραχιόνιου οστού και στα σημεία κατάφυσης των μυών που κινούν το χέρι του μπροστά (το παραπάνω αποτελεί απλούστευση γιατί η άρθρωση του ώμου είναι εξαιρετικά πολύπλοκη) είναι 9 cm.
 - Η ταχύτητα βράχυνσης του μυός είναι 2,6 m/sec.
 - β. Ο επαγγελματίας αθλητής εκσφενδονίζει την μπάλα

- με ταχύτητα 140 χιλιόμετρα ανά ώρα. Αν στον επαγγελματία αθλητή τα σημεία κατάφυσης των μυών που κινούν το χέρι μπροστά απέχουν από την κεφαλή του βραχιόνιου οστού επίσης 9 cm και η απόσταση ανάμεσα στην κεφαλή του βραχιόνιου οστού και στην μπάλα είναι 90 cm, πόσο ταχύτερα βραχύνονται οι μύες του σε σχέση με τους μυς του ερασιτέχνη αθλητή;
2. Η ταχύτητα με την οποία βραχύνεται ένας μυς σχετίζεται με τη δύναμη που μπορεί να αναπτύξει σύμφωνα με τον ακόλουθο τύπο¹:

$$v = b(F_0 - F) / (F + a)$$

όπου v είναι η ταχύτητα βράχυνσης του μυός και F_0 η μέγιστη δύναμη που μπορεί να αναπτύξει ο μυς. Η σταθερά a είναι αντιστρόφως ανάλογη με τον ρυθμό πραγματοποίησης των δυναμικών έλξεων και η σταθερά b είναι ανάλογη του αριθμού των εν σειρά διατεταγμένων σαρκομεριδίων στον μυ. Με βάση την παραπάνω εξίσωση, σχεδιάστε τη γραφική παράσταση της μεταβολής της δύναμης του μυός (οριζόντιος άξονας) σε σχέση με την ταχύτητα βράχυνσής του (κάθετος άξονας).

- α. Να σημειωθεί ότι η καμπύλη που προκύπτει με βάση την παραπάνω εξίσωση είναι η ίδια με εκείνη στην > Εικόνα 8-16. Γιατί η καμπύλη έχει αυτό το σχήμα; Δηλαδή τι μας λέει το σχήμα της καμπύλης σε σχέση με την επίδοση των μυών γενικά;
- β. Τι θα συμβεί στην καμπύλη αν αυξηθεί η F_0 , αν αυξηθεί ο ρυθμός του κύκλου των δυναμικών έλξεων και, τέλος, αν αυξηθεί το μήκος του μυός; Πώς θα επηρεάσει καθεμία από τις παραπάνω αλλαγές την απόδοση του μυός;

¹F. C. Hoppensteadt and C. S. Peskin, *Mathematics in Medicine and the Life Sciences*, (New York: Springer, 1992), equation 9.1.1, p. 199.

ΣΗΜΕΙΑ ΓΙΑ ΠΕΡΑΙΤΕΡΩ ΠΡΟΒΛΗΜΑΤΙΣΜΟ

1. Γιατί η τακτική αερόβια άσκηση παρέχει περισσότερα καρδιαγγειακά οφέλη σε σχέση με την άσκηση με βάρη; (Υπόδειξη: Η καρδιά προσαρμόζεται στις λειτουργικές απαιτήσεις που της θέτουμε με τρόπο παρόμοιο με εκείνον των σκελετικών μυών.)
2. Αν ο δικέφαλος βραχιόνιος μυς ενός παιδιού καταφύεται 4 cm από τον αγκώνα και το μήκος του αντιβραχίου από τον αγκώνα έως το χέρι είναι 28 cm, πόση δύναμη πρέπει να αναπτύξει ο δικέφαλος ώστε το παιδί να ανυψώσει μια στοιβα βιβλίων βάρους 8 kg με το ένα χέρι;
3. Βάλτε τον εαυτό σας στη θέση των επιστημόνων που ανακάλυψαν τον μηχανισμό διολίσθησης των νηματίων κατά τη μυϊκή συστολή σκεπτόμενοι ποιες αλλαγές σε μοριακό επίπεδο θα πρέπει να ευθύνονται για τις παρατηρούμενες αλλαγές στο γραμμωτό πρότυπο των σκελετικών μυών κατά τη συστολή. Αν συγκρίνατε στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο μια μυϊκή ίνα σε κατάσταση χάλασης και σε κατάσταση συστολής (βλ. > Εικόνα 8-3a), πώς θα μπορούσατε να διαπιστώσετε ότι το μήκος των λεπτών νηματίων δε μεταβάλλεται κατά τη διάρκεια της μυϊκής συστολής; Στη μεγέθυνση αυτή, τα μεμονωμένα λεπτά νηματία δεν είναι ορατά και επομένως δεν

μπορείτε άμεσα να μετρήσετε το μήκος τους. (Υπόδειξη: Ποια στοιχεία του γραμμωτού προτύπου αντιστοιχούν στα άκρα του λεπτού νηματίου; Αν τα σημεία αυτά απέχουν μεταξύ τους την ίδια απόσταση κατά τη χάλαση και τη συστολή της μυϊκής ίνας, τότε το μήκος των λεπτών νηματίων δε μεταβάλλεται.)

4. Τι είδους προπόνηση, εκτός χιονιού, θα προτεινάτε σε έναν επαγγελματία σκιέρ κατάβασης σε σχέση με έναν επαγγελματία σκιέρ μεγάλων αποστάσεων; Ποιες προσαρμοστικές αλλαγές στους σκελετικούς μυς καθενός από τους παραπάνω αθλητές θα ελπίζατε να επιτευχθούν με την προπόνηση που θα τους υποδεικνύατε;
5. Όταν η ουροδόχος κύστη γεμίσει και ενεργοποιηθεί το αντανακλαστικό της ούρησης, νευρικές ώσεις διεγείρουν τη σύσπασή της και τη χάλαση του εξωτερικού σφιγκτήρα της ουρήθρας, ενός δακτυλίου μυϊκού ιστού που ελέγχει την έξοδο της ουροδόχου κύστης. Αν κατά την έναρξη του αντανακλαστικού της ούρησης οι περιστάσεις δεν είναι κατάλληλες για την κένωση της ουροδόχου κύστης, ο εξωτερικός σφιγκτήρας της ουρήθρας μπορεί, με τη θέλησή μας, να σφιχτεί ώστε να αποτρέψει την ούρηση παρά το γεγονός ότι η κύστη

συσπάται. Χρησιμοποιώντας τις γνώσεις σας σχετικά με τους διάφορους τύπους μυών και τον τρόπο που αυτοί νευρώνονται, από ποιον τύπο μυϊκού ιστού σχηματίζεται το τοίχωμα της ουροδόχου κύστης και από

ποιον ο εξωτερικός σφιγκτήρας της ουρήθρας; Επίσης, ποιος κλάδος του απαγωγού τμήματος του περιφερικού νευρικού συστήματος νευρώνει καθέναν από αυτούς τους μυς;

ΚΛΙΝΙΚΕΣ ΠΡΟΕΚΤΑΣΕΙΣ

Ο Ιάσοντας Χ. περιμένει με ανυπομονησία τον γιατρό να αφαιρέσει τον γύψο από το πόδι του, το οποίο το έσπασε την τελευταία ημέρα του σχολείου πριν από 6 εβδομάδες. Βρισκόμαστε στη μέση των καλοκαιρινών διακοπών και ο Ιάσοντας δεν έχει κολυμπήσει, δεν έχει παίξει μπάσκετ, ούτε έχει συμμετάσχει σε κάποιο από τα αγαπημένα του αθλήματα. Όταν ο γύψος αφαιρείται, η αρχική προσμονή του Ιάσωνα μετατρέπεται

σε προβληματισμό, καθώς διαπιστώνει ότι το τραυματισμένο του άκρο είναι σημαντικά μικρότερο σε διάμετρο σε σχέση με το φυσιολογικό του πόδι. Πώς εξηγείται αυτή η μείωση; Πώς μπορεί το τραυματισμένο πόδι να επανέλθει στο φυσιολογικό του μέγεθος και να αποκατασταθούν οι φυσιολογικές λειτουργικές του ικανότητες;

8.1 | Δομή των σκελετικών μυών

- Μέσω της συστολής των μυών αναπτύσσεται τάση, επιτελούνται οι κινήσεις του σώματος και παράγεται έργο.
- Οι τρεις τύποι του μυϊκού ιστού ταξινομούνται με δύο τρόπους σύμφωνα με τα κοινά χαρακτηριστικά τους. (1) Οι σκελετικοί μύες και ο καρδιακός μυς είναι γραμμωτοί, ενώ οι λείοι μύες είναι μη γραμμωτοί. (2) Οι σκελετικοί μύες είναι εκούσιοι, δηλαδή ελέγχονται από τη θέλησή μας, ενώ ο καρδιακός μυς και οι λείοι μύες λειτουργούν ακούσια, δηλαδή ανεξάρτητα από τη θέλησή μας. (Βλ. *Εικόνα 8-1 και Πίνακα 8-3*.)
- Οι σκελετικοί μύες αποτελούνται από δέσμες επιμήκων, κυλινδρικών μυϊκών κυττάρων (που ονομάζονται μυϊκές ίνες), οι οποίες περιβάλλονται από συνδετικό ιστό. Κάθε μυϊκή ίνα περιέχει μεγάλο αριθμό μυϊκών ινιδίων, καθένα από τα οποία αποτελείται από εναλλασσόμενες σειρές μερικώς επικαλυπτόμενων παχέων και λεπτών νηματίων. Η διάταξη των παχέων και των λεπτών νηματίων έχει ως αποτέλεσμα την εναλλαγή σκοτεινών ζωνών A και φωτεινών ζωνών I κατά μήκος των μυϊκών ινιδίων. Στην εναλλαγή αυτή οφείλεται η γραμμωτή εμφάνιση των σκελετικών μυϊκών ινών στο μικροσκόπιο. Η περιοχή ανάμεσα σε δύο γραμμές Z αποτελεί τη λειτουργική μονάδα του σκελετικού μυός και ονομάζεται σαρκομερίδιο. (Βλ. *Εικόνες 8-2, 8-3 και αρχική εικόνα του κεφαλαίου*.)
- Τα παχέα νημάτια αποτελούνται από την πρωτεΐνη μυοσίνη. Οι εγκάρσιες γέφυρες σχηματίζονται από τις σφαιρικές κεφαλές των μορίων μυοσίνης οι οποίες προβάλλουν από κάθε παχύ νημάτιο προς τα λεπτά νημάτια που το περιβάλλουν. (Βλ. *Εικόνες 8-2 και 8-4*.)
- Τα λεπτά νημάτια αποτελούνται κυρίως από την πρωτεΐνη ακτίνη, η οποία φέρει θέσεις που αλληλεπιδρούν με τις εγκάρσιες γέφυρες της μυοσίνης προκαλώντας μυϊκή συστολή. Σε κατάσταση ηρεμίας δύο άλλες πρωτεΐνες που βρίσκονται στην επιφάνεια του λεπτού νηματίου, η τροπονίνη και η τροπομυοσίνη, παρεμποδίζουν την αλληλεπίδραση της ακτίνης με τις εγκάρσιες γέφυρες της μυοσίνης. (Βλ. *Εικόνες 8-2 και 8-5*.)

8.2 | Μοριακή βάση της συστολής των σκελετικών μυών

- Η διέγερση της σκελετικής μυϊκής ίνας από τον κινητικό νευρώνα επάγει τη συστολή της, μέσω μιας αλληλουχίας γεγονότων που προκαλούν τη διολίσθηση, πάνω στα παχέα νημάτια, των λεπτών νηματίων από τις δύο πλευρές του σαρκομεριδίου, ώστε να πλησιάσουν μεταξύ τους. Με τον τρόπο αυτό μειώνεται το μήκος του σαρκομεριδίου (Βλ. *Εικόνα 8-7*.)
- Ο μηχανισμός διολίσθησης των νηματίων κατά τη μυϊκή συστολή ενεργοποιείται από το Ca^{2+} που απελευθερώνεται από τους πλευρικούς σάκους του σαρκοπλασματικού δικτύου ως απόκριση στο δυναμικό ενέργειας που διαδίδεται μέσω των σωληναρίων T στο εσωτερικό της μυϊκής ίνας. (Βλ. *Εικόνες 8-9, 8-10 και 8-11*.)
- Το Ca^{2+} που απελευθερώνεται δεσμεύεται στην τροπονίνη. Η πρόσδεση αυτή προκαλεί τη μετατόπιση της τροπομυοσίνης, ώστε να αποκαλυφθούν οι θέσεις των μορίων της ακτίνης στις

οποίες δεσμεύονται οι εγκάρσιες γέφυρες της μυοσίνης. (Βλ. *Εικόνες 8-6 και 8-11*.)

- Κατά τη δυναμική έλξη, οι εγκάρσιες γέφυρες προσδένονται στην ακτίνη και ακολουθεί η έλξη των λεπτών νηματίων από τις δύο πλευρές του σαρκομεριδίου προς το μέσο του, που επιτυγχάνεται με την κάμψη των κεφαλών της μυοσίνης. Η απαιτούμενη ενέργεια βρίσκεται αποθηκευμένη στην κεφαλή της μυοσίνης και προέρχεται από τη διάσπαση ATP που πραγματοποιεί η ΑΤΡάση της. (Βλ. *Εικόνες 8-8, 8-11 και 8-12*.)
- Όταν ένα νέο μόριο ATP προσδεθεί στην εγκάρσια γέφυρα της μυοσίνης, τότε αυτή αποδεσμεύεται από την ακτίνη και επιστρέφει στην αρχική της θέση. Διαδοχικοί κύκλοι πρόσδεσης στην ακτίνη και κάμψης των εγκάρσιων γεφυρών έλκουν σταδιακά τα λεπτά νημάτια προς το εσωτερικό του σαρκομεριδίου (Βλ. *Εικόνες 8-8 και 8-12*.)
- Όταν το δυναμικό ενέργειας εκτονωθεί, οι πλευρικοί σάκοι προσλαμβάνουν ενεργητικά το Ca^{2+} , η τροπονίνη και η τροπομυοσίνη επανέρχονται στις θέσεις που αποκλείουν την πρόσδεση στα μόρια της ακτίνης των εγκάρσιων γεφυρών και επέρχεται η χάλαση του μυός (Βλ. *Εικόνα 8-11*.)
- Η όλη διαδικασία της μυϊκής συστολής διαρκεί έως και 100 φορές περισσότερο από το δυναμικό ενέργειας. (Βλ. *Εικόνα 8-13*.)

8.3 | Μηχανική των σκελετικών μυών

- Τα σαρκομερίδια αποτελούν το συστατικό τμήμα του μυός και η μείωση του μήκους τους (η οποία προκαλείται από τον κύκλο των δυναμικών έλξεων των εγκάρσιων γεφυρών) έχει ως αποτέλεσμα την ανάπτυξη τάσης στον μυ. Για να μετακινηθεί το οστό στο οποίο ο μυς καταφύεται, αυτή η εσωτερική τάση που δημιουργεί η βράχυνση του συστατικού τμήματος (των σαρκομεριδίων) μεταδίδεται στο οστό μέσω της διάτασης του εν σειρά ελαστικού στοιχείου του μυός (του τένοντα). Το φορτίο είναι η αντιτιθέμενη δύναμη που ασκείται στον μυ από το βάρος ενός αντικειμένου. (Βλ. *Εικόνα 8-4*.)
- Οι τρεις κύριοι τύποι συστολής είναι (1) η ισοτονική (συστολή σταθερής τάσης), στην οποία το φορτίο παραμένει σταθερό ενώ ο μυς αλλάζει μήκος (βραχύνεται σε μια ομόκεντρη συστολή και επιμηκύνεται σε μια έκκεντρη συστολή), (2) ισοκίνητική (συστολή σταθερής ταχύτητας), στην οποία η ταχύτητα της βράχυνσης παραμένει σταθερή καθώς ο μυς αλλάζει μήκος, και (3) ισομετρική (συστολή σταθερού μήκους), στην οποία το μήκος του μυός δεν αλλάζει καθώς αναπτύσσεται τάση.
- Η ταχύτητα της βράχυνσης ενός μυός είναι αντιστρόφως ανάλογη του φορτίου. (Βλ. *Εικόνα 8-16*.)
- Το έργο που παράγεται από έναν συσπώμενο μυ ισούται με το γινόμενο του φορτίου επί την απόσταση κατά την οποία το μετακινεί. Το παραγόμενο έργο από έναν μυ που συσπάται αντιστοιχεί στο 0% έως 25% της συνολικής ενέργειας που αυτός καταναλώνει, ενώ η υπόλοιπη ενέργεια μετατρέπεται σε θερμότητα. Πολλοί μύες είναι τμήματα συστημάτων μοχλών τα οποία επιτρέπουν η απόσταση και η ταχύτητα μετακίνησης των αντικείμενων να είναι πολλαπλάσιες της απόστασης και της ταχύτητας

βράχυνσης του μυός. Ωστόσο, αυτός ο «πολλαπλασιασμός» γίνεται σε βάρος της δύναμης που ο μυς θα πρέπει να ασκήσει προκειμένου να μετακινήσει ένα φορτίο. (Βλ. Εικόνα 8-17.)

- Η μεταβολή της δύναμης που ασκείται από ολόκληρο τον μυ μπορεί να επιτευχθεί (1) με τη μεταβολή του αριθμού των κινητικών μονάδων (και κατ' επέκταση του αριθμού των μυϊκών ινών) που συσπώνται στον μυ και (2) με τη διαβάθμιση της τάσης που αναπτύσσεται σε κάθε συσπώμενη μυϊκή ίνα. (Βλ. Πίνακα 8-2.)

- Ο αριθμός των μυϊκών ινών ενός μυός που συσπώνται εξαρτάται (1) από τον αριθμό των κινητικών μονάδων που έχουν στρατολογηθεί (και κατ' επέκταση τον αριθμό των κινητικών νευρώνων του μυός που είναι ενεργοί) και (2) από το μέγεθος των κινητικών αυτών μονάδων (δηλαδή τον αριθμό των μυϊκών ινών που ενεργοποιούνται ταυτόχρονα από έναν μεμονωμένο κινητικό νευρώνα). Κάθε κινητική μονάδα αποτελείται από τον κινητικό νευρώνα και όλες τις μυϊκές ίνες τις οποίες νευρώνει (Βλ. Εικόνες 8-18 και 8-19 και Πίνακα 8-2.)

- Δύο μεταβλητές που επηρεάζουν την τάση που αναπτύσσονται οι μυϊκές ίνες είναι (1) η συχνότητα της διέγερσής τους, η οποία καθορίζει τον βαθμό της άθροισης των στοιχειωδών συσπάσεων, και (2) το μήκος τους πριν από την έναρξη της συστολής (σχέση μήκους-τάσης). (Βλ. Πίνακα 8-2.)

- Ως άθροιση στοιχειωδών συσπάσεων αναφέρεται το φαινόμενο της αύξησης της τάσης που αναπτύσσει μια μυϊκή ίνα κατά την επαναλαμβανόμενη διέγερσή της, όταν το χρονικό διάστημα που μεσολαβεί ανάμεσα στα διαδοχικά δυναμικά ενέργειας δεν επαρκεί για την πλήρη χαλάρωσή της. Μετά την πάροδο της ανερέθιστης περιόδου ενός δυναμικού ενέργειας, και ενώ ακόμα διατηρείται ως έναν βαθμό η στοιχειώδης σύσπαση που αυτό προκάλεσε, η κυτταρική μεμβράνη του μυϊκού κυττάρου μπορεί να διεγερθεί από ένα νέο δυναμικό ενέργειας. Το γεγονός αυτό οδηγεί στην άθροιση της εναπομείνουσας σύσπασης του προηγούμενου δυναμικού με αυτήν του νέου δυναμικού. Αν η συχνότητα διέγερσης της μυϊκής ίνας είναι τόσο υψηλή ώστε να μην έχει τη δυνατότητα να χαλαρώσει καθόλου ανάμεσα στα διαδοχικά ερεθίσματα, προκύπτει μια παρατεταμένη σύσπαση μέγιστης ισχύος που είναι γνωστή ως τέτανος. (Βλ. Εικόνα 8-20.)

- Η τάση που αναπτύσσει μια μυϊκή ίνα εξαρτάται επίσης από το μήκος της κατά την έναρξη της συστολής. Στο βέλτιστο μήκος μυός (L_0), αναπτύσσεται η μέγιστη τάση, επειδή ο βαθμός επικάλυψης των λεπτών νημάτων με τις περιοχές των παχέων νημάτων στις οποίες εντοπίζονται οι εγκάρσιες γέφυρες είναι ιδανικός και έτσι ο αριθμός των μορίων της ακτίνης και της μυοσίνης που μπορούν να αλληλεπιδράσουν μεταξύ τους είναι ο μέγιστος δυνατός. Σε μικρότερα ή μεγαλύτερα μήκη μυός αναπτύσσεται μικρότερη τάση. (Βλ. Εικόνα 8-21.)

8.4 | Μεταβολισμός των σκελετικών μυών και τύποι μυϊκών ινών

- Τρεις μηχανισμοί εξασφαλίζουν το απαραίτητο ATP για τη συστολή και τη χάλωση των μυών: (1) η μεταφορά μιας υψηλής ενέργειας φωσφορικής ομάδας από την αποθηκευμένη φωσφορική κρεατίνη στην ADP, η οποία οδηγεί στον σχηματισμό των μορίων ATP που χρησιμοποιούνται πρώτα κατά την έναρξη της άσκησης, (2) η οξειδωτική φωσφορυλίωση, μια υψηλής απόδοσης διαδικασία παραγωγής ATP από τη διάσπαση των θρεπτικών συστατικών, η οποία χρησιμοποιείται όταν υπάρχει διαθέσιμο O_2 , και (3) η γλυκόλυση, κατά την οποία, όταν δεν υπάρχει O_2 , καταναλώνεται σε μεγάλες ποσότητες το αποθηκευμένο γλυκογόνο και συντίθεται

ATP με παράλληλη παραγωγή γαλακτικού οξέος. (Βλ. Εικόνα 8-22.)

- Οι τρεις κύριοι τύποι σκελετικών μυϊκών ινών με βάση τις διαφορές τους στο είδος των ενζυμικών αντιδράσεων που κυρίως βασίζονται για την παραγωγή ATP (οξειδωτική φωσφορυλίωση ή γλυκόλυση) και με βάση τις διαφορές τους στην ταχύτητα με την οποία διασπούν την ATP και ακολούθως συστέλλονται (βραδέως ή ταχέως) είναι οι ακόλουθες: (1) βραδείες οξειδωτικές ίνες, (2) ταχείες οξειδωτικές ίνες και (3) ταχείες γλυκολυτικές ίνες. (Βλ. Πίνακα 8-1 και Εικόνα 8-23.)

8.5 | Έλεγχος της κινητικής δραστηριότητας

- Ο έλεγχος της κινητικής δραστηριότητας διεκπεραιώνεται μέσω τριών κατηγοριών νευρικών σημάτων που μεταβιβάζονται στους κινητικούς νευρώνες των διαφόρων μυών: (1) σήματα προερχόμενα από νωτιαία αντανακλαστικά τόξα, τα οποία ξεκινούν από προσαγωγούς νευρώνες, (2) σήματα προερχόμενα από το φλοιονωτιαίο (πυραμιδικό) κινητικό σύστημα, που ξεκινά από τον πρωτοταγή κινητικό φλοιό και ρυθμίζει τις ακριβείς λεπτές κινήσεις των χεριών, και (3) σήματα προερχόμενα από το πολυνευρωνικό (εξωπυραμιδικό) κινητικό σύστημα, το οποίο εκτείνεται από το εγκεφαλικό στέλεχος και ρυθμίζει τη στάση του σώματος για την οποία απαιτούνται ακούσιες κινήσεις μεγάλων ομάδων μυών του κορμού και των άκρων. Τα ερεθίσματα που μεταβιβάζει το εγκεφαλικό στέλεχος επηρεάζονται από την παρεγκεφαλίδα, τα βασικά γάγγλια και τον εγκεφαλικό φλοιό. (Βλ. Εικόνα 8-24.)

- Η σωστή ρύθμιση των κινητικών εντολών προϋποθέτει συνεχή πληροφόρηση από προσαγωγά ερεθίσματα, και ιδιαίτερα ενημέρωση σχετικά με αλλαγές στο μήκος των μυών (που καταγράφουν οι μυϊκές άτρακτοι) και στην τάση των μυών (που καταγράφουν τα τενόντια όργανα Golgi). (Βλ. Εικόνα 8-25.)

- Όταν διατείνεται ολόκληρος ο μυς, η διάταση των μυϊκών του ατράκτων ενεργοποιεί το μυοστατικό αντανακλαστικό, το οποίο επάγει τη σύσπαση του μυός. Το αντανακλαστικό αυτό αποτελεί έναν μηχανισμό που ανιχνεύει και περιορίζει την παθητική αλλαγή στο μέγεθος του μυός. (Βλ. Εικόνες 8-26 και 8-27.)

8.6 | Λείοι μύες και καρδιακός μυς

- Τα κύτταρα των λείων μυών έχουν ατρακτοειδές σχήμα και είναι πολύ μικρότερα από τις σκελετικές μυϊκές ίνες. Τα παχέα και τα λεπτά νημάτια των λείων μυών διατάσσονται διαγώνια και όχι παράλληλα προς τον επιμήκη άξονα του κυττάρου, σχηματίζοντας ένα επιμηκυσμένο ρομβοειδές πλέγμα, με αποτέλεσμα οι μυϊκές ίνες να μην εμφανίζουν γραμμώσεις. (Βλ. Εικόνες 8-28 και 8-29.)

- Στους λείους μυς, το κυτταροπλασματικό ασβέστιο, το οποίο προέρχεται κυρίως από το εξωκυτταρικό υγρό και σε μικρότερο ποσοστό από αποθήκες του σαρκοπλασματικού δικτύου, ενεργοποιεί τον κύκλο των δυναμικών έλξεων μέσω μιας σειράς βιοχημικών αντιδράσεων που καταλήγουν στη φωσφορυλίωση των ελαφριών αλυσίδων μυοσίνης των εγκάρσιων γεφυρών. Η φωσφορυλίωση των ελαφριών αλυσίδων μυοσίνης επάγει την αλληλεπίδραση της μυοσίνης με την ακτίνη. (Βλ. Εικόνες 8-30 και 8-31.)

- Οι λείοι μύες εμφανίζουν υψηλή ποικιλομορφία και μπορούν να ταξινομηθούν με διάφορους τρόπους. Διακρίνονται λοιπόν σε φασικούς ή τονικούς, πολυδύναμους ή μονοδύναμους και νευρογενείς ή μυογενείς.

- Οι φασικοί λείοι μύες εμφανίζουν εξάρσεις συσταλτικής δραστηριότητας οι οποίες ακολουθούνται από πλήρη χαλάρωση.

Οι τονικοί λείοι μύες βρίσκονται διαρκώς σε μια κατάσταση μερικής συστολής που ονομάζεται τόνος. Η μερική συστολή τους επιτυγχάνεται απουσία δυναμικών ενέργειας, καθώς λόγω του σχετικά χαμηλού δυναμικού ηρεμίας τους μερικοί μεμβρανοϊκοί διάλυοι Ca^{2+} διατηρούνται ανοικτοί, οπότε υπάρχει συνεχής ροή Ca^{2+} προς το εσωτερικό του κυττάρου.

■ Οι πολυδύναμοι λείοι μύες είναι νευρογενείς και αποτελούνται από πολλαπλές διακριτές μυϊκές ίνες που λειτουργούν ανεξάρτητα η μία από την άλλη. Κάθε διακριτή μυϊκή ίνα, προκειμένου να συσπαστεί, θα πρέπει να διεγερθεί από το αυτόνομο νευρικό σύστημα ξεχωριστά από τις υπόλοιπες. Οι μονοδύναμοι λείοι μύες είναι μυογενείς, μπορούν δηλαδή να προκαλέσουν από μόνοι τους τις συσπάσεις τους. Στους φασικούς μονοδύναμους λείους μύς, λίγα εξειδικευμένα, αυτοδιεγερσιμα, μη συσταλά κίτταρα εκπολούνται αυθόρμητα σε επίπεδα ουδού εξαιτίας είτε δυναμικών βηματοδότη (αυθόρμητη, βαθμιαία, περιοδικά επαναλαμβανόμενη εκπόλωση της μεμβράνης σε επίπεδα ουδού) είτε δυναμικών βραδέων κυμάτων (αυθόρμητες εναλλασσόμενες εκπολώσεις και υπερπολώσεις της μεμβράνης – ενίοτε κατά την εκπόλωση το δυναμικό φτάνει σε επίπεδα ουδού). Όταν το δυναμικό φτάνει σε επίπεδα ουδού, παράγεται ένα δυναμικό ενέργειας και η ηλεκτρική δραστηριότητα μεταδίδεται μέσω χασμοσυνδέσμων σε όλα τα συσταλά κίτταρα του λειτουργικού συγκυτίου, έτσι ώστε όλος ο μονοδύναμος μύς να διεγείρεται και να συσπάται ως μία μονάδα. (Βλ. Εικόνα 8-32.)

■ Η τάση που αναπτύσσεται από τους λείους μύς εξαρτάται από τα επίπεδα του κυτταροπλασματικού Ca^{2+} . Το αυτόνομο νευρικό σύστημα (βλ. Εικόνα 8-33) καθώς και παράγοντες όπως διάφορες ορμόνες και ορισμένοι τοπικοί μεταβολίτες, μπορεί να τροποποιούν τη συχνότητα και τη δύναμη των συσπάσεων επηρεάζοντας τη συγκέντρωση του κυτταροπλασματικού Ca^{2+} .

■ Οι συστολές των λείων μυών είναι βραδείες και καταναλώνουν μικρά ποσά ενέργειας (σε σύγκριση με τους σκελετικούς μύς). Το γεγονός αυτό καθιστά τους λείους μύς ικανούς να πραγματοποιούν παρατεταμένες συσπάσεις με μικρή κατανάλωση ενέργειας και χωρίς να επέρχεται κόπωση. Λόγω της μικρής κατανάλωσης ενέργειας και της ικανότητάς τους να διατηρούν την τάση που αναπτύσσουν σχετικά σταθερή σε ένα μεγάλο εύρος μήκους, οι μονοδύναμοι λείοι μύες είναι εξαιρετικά κατάλληλοι για τη λειτουργία που επιτελούν στα τοιχώματα των κοίλων οργάνων, τα οποία διατείνονται όταν μεταβάλλεται ο όγκος του περιεχομένου τους.

■ Ο καρδιακός μύς εντοπίζεται μόνο στην καρδιά και αποτελείται, όπως και οι σκελετικοί μύς, από υψηλής οργάνωσης γραμμωτές ίνες. Όπως στους μονοδύναμους λείους μύς, έτσι και στον καρδιακό μυ, ορισμένες εξειδικευμένες αυτοδιεγερσιμες μυϊκές ίνες μπορούν να δώσουν γένεση σε δυναμικά ενέργειας, τα οποία διαδίδονται σε ολόκληρη την καρδιά μέσω χασμοσυνδέσμων. (Βλ. Πίνακα 8-3.)

ΑΠΑΝΤΗΣΕΙΣ

Ελέγξτε τις γνώσεις σας

Ενότητα 8.1

1. Κάθε μυϊκή ίνα περιέχει μυϊκά ινίδια που εκτείνονται σε όλο το μήκος της, και γενικά οι μεγαλύτερες σε διάμετρο μυϊκές ίνες περιέχουν μεγαλύτερο αριθμό μυϊκών ινιδίων. Κάθε μύς αποτελείται από μυϊκές ίνες που εκτείνονται σε όλο το μήκος του, και γενικά οι μύες με μεγαλύτερη διάμετρο περιέχουν περισσότερες μυϊκές ίνες.

2. Η ρυθμιστική πρωτεΐνη τροπονίνη προσδένεται τόσο στην ακτίνη όσο και στην τροπομυοσίνη. Σε κατάσταση χαλαρής των μυών, η τροπονίνη έχει τέτοια διαμόρφωση, ώστε να διευθετεί την τροπομυοσίνη κατά τρόπο που να καλύπτει τις θέσεις δέσμευσης της ακτίνης στις εγκάρσιες γέφυρες της μυοσίνης.

Ενότητα 8.2

1. Βλ. Εικόνα 8-7.

2. Οι υποδοχείς διυδροξυπυριδίνης λειτουργούν ως αισθητήρες τάσης που ενεργοποιούνται από το δυναμικό ενέργειας το οποίο μεταδίδεται κατά μήκος των σωληναρίων T και πυροδοτούν τη διάνοξη των διαύλων απελευθέρωσης Ca^{2+} (υποδοχέων ρυανοδίνης ή ποδικών πρωτεϊνών) στους γειτονικούς πλευρικούς σάκους του σαρκοπλασματικού δικτύου. Το Ca^{2+} που απελευθερώνεται δεσμεύεται από την τροπονίνη, γεγονός που οδηγεί στην εκτόπιση της τροπομυοσίνης από τις περιοχές της ακτίνης στις οποίες προσδένονται οι κεφαλές της μυοσίνης. Έτσι, οι εγκάρσιες γέφυρες της μυοσίνης αλληλεπιδρούν με την ακτίνη και πραγματοποιείται η συστολή.

3. Παρατήρησε τον κύκλο αλληλεπίδρασης των εγκάρσιων γεφυρών με την ακτίνη στην Εικόνα 8-12. Η ATP προσδένεται στην κεφαλή των μορίων της μυοσίνης και προκαλεί την αποδέσμευσή τους από τα μόρια της ακτίνης. Κατόπιν η ATP υδρολύεται σε ADP και P_i και η ενέργεια που απελευθερώνεται δεσμεύεται από την κεφαλή της μυοσίνης. Ακολουθεί η πρόσδεση της κεφαλής της μυοσίνης στην ακτίνη. Ο P_i απελευθερώνεται από την κεφαλή κατά τη διάρκεια της δυναμικής έλξης, ενώ η ADP απελευθερώνεται μετά την ολοκλήρωση της δυναμικής έλξης.

Ενότητα 8.3

1. Μεγαλύτερη δύναμη συστολής μπορεί να επιτευχθεί όταν στρατολογούνται περισσότερες κινητικές μονάδες, όταν πραγματοποιείται άθροιση στοιχειωδών συσπάσεων και επιτυγχάνεται τετανική συστολή, όταν κατά την έναρξη της συστολής ο μύς έχει το βέλτιστο μήκος, όταν ο μύς δεν εμφανίζει κόπωση και όταν μέσω της σωματικής άσκησης ο μύς έχει καταστεί υπερτροφικός.

2. Κατά την άθροιση των στοιχειωδών συσπάσεων, τα επίπεδα του κυτταροπλασματικού Ca^{2+} αυξάνονται και παραμένουν για μεγαλύτερο διάστημα υψηλά, λόγω της παρατεταμένης ελευθέρωσης Ca^{2+} από τους πλευρικούς σάκους. Κατά την επαναλαμβανόμενη διέγερση ενός σκελετικού μύς, όταν μεταξύ των διαδοχικών δυναμικών ενέργειας δε μεσολαβεί αρκετός χρόνος, οι πλευρικοί σάκοι του σαρκοπλασματικού δικτύου δεν προλαβαίνουν να αντλήσουν πίσω όλο το Ca^{2+} που ελευθερώθηκε από ένα δυναμικό, πριν αρχίσουν να απελευθερώνουν εκ νέου Ca^{2+} λόγω της επίδρασης του επόμενου δυναμικού. Η διατήρηση των αυξημένων κυτταροπλασματικών επιπέδων

Ca²⁺ παρατείνει την αλληλεπίδραση των εγκάρσιων γεφυρών της μυοσίνης με τις θέσεις δέσμευσής τους στα μόρια της ακτίνης και επομένως πραγματοποιούνται περισσότερες δυναμικές έλξεις.

Ενότητα 8.4

1. Οι μύες στο πόδι της γαλοπούλας αποτελούνται κυρίως από ερυθρές μυϊκές ίνες, οι οποίες περιέχουν μεγάλο αριθμό μιτοχονδρίων, υψηλά επίπεδα μυοσφαιρίνης, μικρά ποσά γλυκογόνου και σχετικά λίγα γλυκολυτικά ένζυμα. Οι μύες αυτοί είναι κατάλληλοι για χρονικά παρατεταμένη δραστηριότητα (είναι ανθεκτικοί στην κόπωση) και όχι για ταχύτητα ή δύναμη. Αντίθετα, οι μύες στο στήθος της γαλοπούλας αποτελούνται κυρίως από λευκές μυϊκές ίνες που περιέχουν σχετικά μικρό αριθμό μιτοχονδρίων, χαμηλά επίπεδα μυοσφαιρίνης, μεγάλη ποσότητα γλυκογόνου και αφθονία γλυκολυτικών ενζύμων. Οι μύες αυτοί είναι κατάλληλοι για ταχύτητα και δύναμη και όχι για αντοχή (για παράδειγμα, οι γαλοπούλες μπορούν να πετάξουν μόνο για μικρή απόσταση).

2. Κατά τη διάρκεια του μαραθωνίου, η ATP προέρχεται από όλες τις διαθέσιμες πηγές, αλλά η οξειδωτική φωσφορυλίωση είναι υπεύθυνη για την παραγωγή της μεγαλύτερης ποσότητας της ATP που καταναλώνεται.

Ενότητα 8.5

1. Η συχνότητα πυροδότησης ενός α κινητικού νευρώνα εξαρτάται από την ισορροπία ανάμεσα στις διεγερτικές και στις ανασταλτικές επιδράσεις που δέχεται μέσω των προσαγωγών οδών από τους νευρώνες του πρωτογενούς κινητικού φλοιού και του εγκεφαλικού στελέχους. Τα παραπάνω ερεθίσματα μεταβιβάζονται είτε απευθείας στον κινητικό νευρώνα είτε, πιο συχνά, μέσω διαμέσων νευρώνων του νωτιαίου μυελού.

2. Βλ. Εικόνα 8-27, η οποία περιγράφει το μονοσυναπτικό αυτό αντανακλαστικό, στο οποίο εμπλέκονται οι υποδοχείς των μυϊκών ατράκτων, ο προσαγωγός νευρώνας, ο απαγωγός α κινητικός νευρώνας και ο τετρακέφαλος μηριαίος μυς.

3. (α) Αν οι γ κινητικοί νευρώνες ενεργοποιηθούν ενώ οι α κινητικοί νευρώνες δεν έχουν ενεργοποιηθεί, οι ενδοκαμφικές ίνες θα βραχυνθούν και θα διατείνουν το κεντρικό (μη συσταλτό) τμήμα της μυϊκής ατράκτου. Αυτό θα προκαλέσει αύξηση της συχνότητας πυροδότησης από τις πρωτεύουσες και τις δευτερεύουσες απολήξεις. (β) Αν οι γ κινητικοί νευρώνες δεν ενεργοποιηθούν ενώ οι α κινητικοί νευρώνες ενεργοποιηθούν, οι πρωτεύουσες και οι δευτερεύουσες απολήξεις θα μειώσουν τη συχνότητα πυροδότησής τους ή θα σταματήσουν να πυροδοτούν λόγω του ότι το κεντρικό (μη συσταλτό) τμήμα της μυϊκής ατράκτου θα «μποσικάρει» καθώς ολόκληρος ο μυς θα έχει βραχυνθεί.

Ενότητα 8.6

1. Τόσο στους σκελετικούς όσο και στους λείους μυς η εξαρτώμενη από ATP αλληλεπίδραση των εγκάρσιων γεφυρών της μυοσίνης με την ακτίνη προκαλεί τη διολίσθηση των λεπτών νηματίων πάνω στα ακίνητα παχέα νημάτια. Στους σκελετικούς μυς τα μόρια μυοσίνης είναι έτσι διευθετημένα, ώστε δεν εντοπίζονται κεφαλές στην περιοχή της ζώνης H στη μέση του σαρκομεριδίου, και η αλληλεπίδραση όλων των εγκάρσιων γεφυρών με τα μόρια ακτίνης συμβάλλει στην έλξη των λεπτών νηματίων προς το κέντρο του σαρκομεριδίου. Στους λείους μυς οι κεφαλές των μορίων μυοσίνης

κατανέμονται σε όλο το μήκος των παχέων νηματίων (δεν υπάρχει δηλαδή περιοχή χωρίς κεφαλές όπως η ζώνη H) και οι κεφαλές είναι διευθετημένες κατά τέτοιο τρόπο, ώστε να έλκουν τα μισά από τα λεπτά νημάτια που τις περιβάλλουν προς μια κατεύθυνση και τα υπόλοιπα μισά προς την αντίθετη κατεύθυνση. Στους σκελετικούς μυς τα λεπτά νημάτια αποτελούνται από ακτίνη, τροπονίνη και τροπομυοσίνη. Στους λείους μυς τα λεπτά νημάτια αποτελούνται από ακτίνη και τροπομυοσίνη, δεν περιέχουν όμως τη ρυθμιστική πρωτεΐνη τροπονίνη. Ένας λείος μυς φέρει 10-15 λεπτά νημάτια ανά παχύ νημάτιο, ενώ σε έναν σκελετικό μυ η αναλογία είναι 2 προς 1. Τα παχέα νημάτια έχουν σημαντικά μεγαλύτερο μήκος στον λείο μυ σε σχέση με τον σκελετικό μυ, επιτρέποντας στους λείους μυς να αναπτύσσουν τάση ακόμα και όταν έχουν διαταθεί κατά 2,5 φορές σε σχέση με το μήκος ηρεμίας τους.

2. Στους σκελετικούς μυς το σαρκοπλασματικό δίκτυο είναι η μόνη πηγή του Ca²⁺ που εισέρχεται στο κυτταρόπλασμα και επάγει τη μυϊκή συστολή, ενώ στους λείους μυς το Ca²⁺ προέρχεται κυρίως από το εξωκυτταρικό υγρό και δευτερευόντως από το σαρκοπλασματικό δίκτυο. Στον καρδιακό μυ το Ca²⁺ προέρχεται τόσο από το εξωκυτταρικό υγρό όσο και από το σαρκοπλασματικό δίκτυο. Στους σκελετικούς μυς και στον καρδιακό μυ το Ca²⁺ ασκεί την επίδρασή του μεταβάλλοντας τη στερεοδιάμορφωση της τροπονίνης, γεγονός που προκαλεί τη μετατόπιση της τροπομυοσίνης των λεπτών νηματίων εκτός των θέσεων δέσμευσης των εγκάρσιων γεφυρών. Ωστόσο, στους λείους μυς το Ca²⁺ ενεργοποιεί τις εγκάρσιες γέφυρες επάγοντας τη φωσφορυλίωση των ελαφριών αλυσίδων μυοσίνης των παχέων νηματίων.

Σύντομες ερωτήσεις επιλογής

1. Α 2. Λ 3. Λ 4. Σ 5. Λ 6. Σ 7. ομόκεντρη, έκκεντρη 8. α, γ 9. ατροφία λόγω αχρησίας, ατροφία απενεύρωσης, γεροντική ατροφία ή σαρκοπενία 10. α, β, ε 11. β 12. 1.στ, 2.δ, 3.γ, 4.ε, 5. β, 6. ζ, 7.α 13. 1.α, 2.α, 3.α, 4.β, 5.β, 6.β

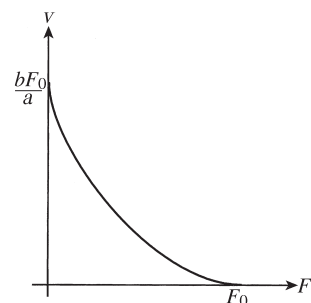
Προβλήματα που απαιτούν υπολογισμούς

1. α. Για τον αθλητή που γυμνάζεται περιστασιακά, η αναλογία του μοχλού (το μήκος του βραχίονα δύναμης προς το μήκος του βραχίονα φορτίου) είναι 70 cm/9 cm. Έτσι, η ταχύτητα στο άκρο του χεριού είναι 2,6 m/sec × (70/9) = 20,2 m/sec (περίπου 73 χιλιόμετρα/ώρα).

β. Για τον επαγγελματία αθλητή, η αναλογία του μοχλού είναι 90 cm/9 cm. Έτσι:

$$\begin{aligned} 10x &= 140 \text{ χιλιόμετρα/ώρα} \\ x &= 14 \text{ χιλιόμετρα/ώρα} \\ &= 3,9 \text{ m/sec} \end{aligned}$$

2. Η καμπύλη δύναμης-ταχύτητας έχει την ακόλουθη μορφή:



α. Από τη μορφή της καμπύλης προκύπτει ότι απαιτείται χρόνος προκειμένου να αναπτυχθεί δύναμη και ότι, όσο μεγαλύτερη είναι η τάση που αναπτύσσεται, τόσο περισσότερος χρόνος απαιτείται.

β. Η μέγιστη ταχύτητα δε θα αλλάξει αν η F_0 αυξηθεί, αλλά στην περίπτωση αυτή ο μυς μπορεί να αναπτύξει μεγαλύτερη δύναμη. Η μέγιστη δύναμη δε θα αυξηθεί αν αυξηθεί ο ρυθμός των δυναμικών έλξεων, αλλά ο μυς θα είναι ικανός να αναπτύξει ταχύτερα δυνάμεις μικρότερες από την F_0 . Όταν ο μυς αυξάνεται σε μήκος, το b αυξάνεται και όλη η καμπύλη μετατοπίζεται προς τα πάνω σε σχέση με τον άξονα της ταχύτητας.

Σημεία για περαιτέρω προβληματισμό

1. Αυξάνοντας τις απαιτήσεις παροχής O_2 και θρεπτικών συστατικών προς τους συσπόμενους σκελετικούς μυς μέσω της τακτικής αερόβιας άσκησης, επάγονται συγκεκριμένες αλλαγές στον καρδιακό μυ που του επιτρέπουν να χρησιμοποιεί το O_2 πιο αποτελεσματικά. Για παράδειγμα, προκαλείται αύξηση του αριθμού των τριχοειδών που εφοδιάζουν την καρδιά με αίμα. Αντίθετα, η μικρής διάρκειας έντονη άσκηση, για παράδειγμα η άσκηση με βάρη, δεν αυξάνει την απόδοση της καρδιάς. Λόγω του ότι αυτός ο τύπος της άσκησης εξαρτάται από την αναερόβια γλυκόλυση για την παραγωγή ATP, δεν απαιτείται η καρδιά να μεταφέρει μεγαλύτερες ποσότητες αίματος, και επομένως O_2 , στους ασκούμενους μυς.

2. Ο βραχίονας δύναμης του μοχλού είναι 4 cm και ο βραχίονας φορτίου είναι 28 cm, οπότε η αναλογία του μοχλού είναι 1:7 (4 cm:28 cm). Έτσι, για να ανυψώσει μια στοίβα βιβλίων βάρους 8 kg με το ένα χέρι, ο δικέφαλος βραχιόνιος μυς του παιδιού θα πρέπει να αναπτύξει δύναμη 56 kg με κατεύθυνση προς τα πάνω. (Με λόγο μοχλού 1:7, ο μυς θα πρέπει να αναπτύξει δύναμη 7 φορές μεγαλύτερη από το βάρος του φορτίου, δηλαδή $7 \times 8 \text{ kg} = 56 \text{ kg}$.)

3. Το μήκος των λεπτών νηματίων είναι η απόσταση ανάμεσα στη γραμμή Z και στην αρχή της γειτονικής ζώνης H. Η απόσταση αυτή παραμένει η ίδια σε ένα μυϊκό ινίδιο κατά τη συστολή και τη χαλάρωση, γεγονός που οδηγεί στο συμπέρασμα ότι το μήκος των λεπτών νηματίων δεν αλλάζει κατά τη διάρκεια της σύσπασης των μυών.

4. Στους επαγγελματίες σκιέρ κατάβασης προτείνονται μικρής διάρκειας και μεγάλης έντασης αναερόβιες ασκήσεις, με σκοπό να επιτευχθεί η υπερτροφία των ταχέων γλυκολυτικών (αναερόβιων) μυϊκών ινών, ώστε το μυϊκό τους σύστημα να προσαρμοστεί καλύτερα στην ανάπτυξη των έντονων δυνάμεων για μικρό χρονικό διάστημα που απαιτούν οι σωματικές κινήσεις (π.χ. τα αλληπάλληλα άλματα) κατά την ταχεία κατάβαση. Αντίθετα, η τακτική αερόβια άσκηση θα ήταν περισσότερο ευεργετική για τους σκιέρ μεγάλων αποστάσεων. Η αερόβια άσκηση επάγει μεταβολικές αλλαγές στις οξειδωτικές μυϊκές ίνες οι οποίες επιτρέπουν στους μυς να χρησιμοποιούν το O_2 πιο αποτελεσματικά. Οι μεταβολές αυτές (για παράδειγμα, η αύξηση του αριθμού των μιτοχονδρίων των οξειδωτικών μυϊκών ινών και η αύξηση του αριθμού των τριχοειδών που τις αιματώνουν) οδηγούν στην προσαρμογή των μυών στη διάχυση μεγάλων αποστάσεων, καθώς τους κάνουν να αποκτήσουν μεγαλύτερη αντοχή στην παρατεταμένη δραστηριότητα χωρίς να εμφανίζουν κόπωση.

5. Επειδή ο εκούσιος έλεγχος μέσω του οποίου εμποδίζεται η ούρηση ασκείται από τον εξωτερικό σφιγκτήρα της ουρήθρας και όχι από την ουροδόχο κύστη, ο εξωτερικός σφιγκτήρας της ουρήθρας πρέπει να είναι σκελετικός μυς που νευρώνεται από το σωματικό νευρικό σύστημα, ενώ ο ακούσιος μυς της ουροδόχου κύστης πρέπει να είναι ένας λείος μυς που νευρώνεται από το αυτόνομο νευρικό σύστημα. Εκτός από τους λείους μυς, ο μόνος άλλος τύπος μυός που δεν ελέγχεται από τη θέλησή μας είναι ο καρδιακός μυς, ο οποίος όμως εντοπίζεται αποκλειστικά στην καρδιά. Επομένως η σύσπαση της ουροδόχου κύστης θα πρέπει να ελέγχεται από λείες μυϊκές ίνες.

Κλινικές προεκτάσεις

Οι μύες στο ακινητοποιημένο πόδι υφίστανται ατροφία λόγω αχρησίας. Ο φυσίατρος ή ο φυσιοθεραπευτής μπορούν να συστήσουν ειδικές ασκήσεις με βάρη (αναερόβια άσκηση), με σκοπό να επαναδραστηριοποιηθούν ειδικά οι πληγέντες μύες και να επιταχυνθεί η διαδικασία αποκατάστασης του φυσιολογικού μεγέθους τους και της φυσιολογικής λειτουργίας τους.