فيزيولوجيا العضلات الهيكلية

إن حركة الجسم بالإضافة إلى حركة أعضائه هي من مهام النسيج العضلي muscular tissue ومسؤوليته؛ إذ تتصف خلاياه الطويلة بالتقلص، وتدعى الألياف العضلية muscular fibers .

تصنّف العضلات حسب تركيبها ووظيفتها إلى ثلاثة أنواع:

1. العضلات الملساء اللاإرادية (الحشوية) Smooth Involuntary Muscles.
2. العضلات المخططة الإرادية (الهيكلية) Striated Voluntary Muscles.
3. العضلات المخططة اللاإرادية (العضلة القلبية) Striated Involuntary Muscles (Cardiac muscle).

الوصل العصبي العضلي - مثال على المشبك الكيميائي Neuromuscular Junction - Example of a Chemical Synapse

الوحدات المحركة Motor Units

تعصّب العصبونات المحركة Motoneurons الألياف العضليّة. تتألف الوحدة المحركة motor unit من عصبون محرّك وحيد والألياف العضليّة التي يعصّبها.

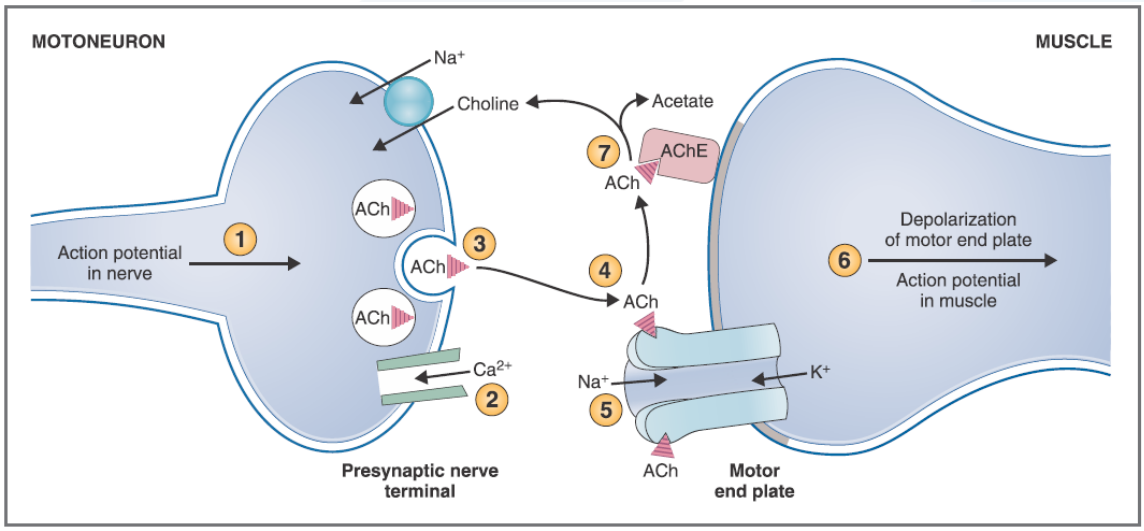
تختلف الوحدات المحركة في الأحجام؛ إذ يمكن لعصبون محرّك واحد أن يُفعّل بضع ألياف عضلية أو آلاف الألياف العضلية. وكما هو متوقع، تتدخّل الوحدات المحركة الصغيرة في النشاطات الحركية الدقيقة (مثال: التعابير الوجهية)، وتتدخل الوحدات المحركة الكبيرة في النشاطات العضليّة الكبيرة (مثال: عضلات مربّعة الرؤوس المُستخدمة أثناء الجري).

سلسة الأحداث في الوصل العصبي العضلي Sequence of Events at the Neuromuscular Junction

يُدعى المشبك بين عصبون محرّك وليف عضي بالوصل العصبي العضلي Neuromuscular Junction الشكل (1). يُولد كمون عمل في العصبون المحرّك كمونَ عمل في الليف العضلي الذي يُعصّبه تبعاً للتسلسل التالي للأحداث: ترتبط الخطوات المرقّمة مع الأرقام المحاطة بدائرة في الشكل (1).

1. تمتد كمونات العمل عبر العصبون المحرّك، تزيل التيّارات الموضعيّة استقطاب كل منطقة مُجاورة وصولاً إلى العتبة. أخيراً، يسبب زوال الاستقطاب هذا فتح قنوات الكالسيوم Ca^{+2} المبوّبة الفولطية المتواجدة على الغشاء قبل المشبكي.
2. عندما تفتح قنوات الكالسيوم، تزداد نفوذيّة النهاية قبل المشبكيّة لشوارد Ca^{+2} لتتدفّق داخل النهاية تبعاً لمدروجها الكيميائي الكهربائي.
3. يسبب قبط Ca^{+2} في نهاية المحوار تحرّر الناقل العصبي أستيل كولن Acetylcholine ACh، الذي تمّ تصنيعه وتخزينه مسبقاً في حويصلات مشبكيّة .لتحرير ACh ، يلتحم الحويصل المشبكي مع الغشاء الهيولي ويقوم بإفراغ محتواه نحو الشق المشبكي عبر الايماس الخلوي Exocytosis.
4. ينتشر ACh عبر الشق المشبكي إلى الغشاء بعد المشبكي .تُدعى هذه المنطقة المتخصّصة من الليف العضي باللوحة المحركة الانتهائية Motor end plate ، والتي تحوي مستقبلات نيكوتينيّة لـ ACh .

5. عندما تُفتَح هذه القنوات، يتدفق كل من Na^+ و K^+ تبعاً لمدروجهما الكيميائي الكهربائي، Na^+ داخلاً إلى اللوحة المحركة وK^+ خارجاً منها، تحاول كل شاردة أن تدفع كمون اللوحة المحركة الانتهائية motor end plate potential EPPنحو كمون توازنها.
6. ثُمّ ينتشر زوال استقطاب اللوحة المحركة الانتهائية EPP بوساطة تيّارات موضعيّة إلى الألياف العضلية المجاورة، التي يزول استقطابها وصولاً إلى العتبة لإطلاق كمونات عمل.
7. ينتهي EPP في اللوحة المحركة الانتهائية عندما يتدرّك ACh إلى كولين وأسيتات بوساطة أنزيم أستيل كولين استراز AChE Acetylcholinesterase في اللوحة المحركة الانتهائية.



الشكل (1): تسلسل الأحداث في النقل العصبي العضلي.

العضلات الهيكلية Skeletal Muscle

يخضع تقلص العضلة الهيكلية للتحكّم الإرادي والانعكاسي. تُعصَب كل خلية عضلية هيكلية بفرع من عصبون حركي. تتقدم كمونات العمل على طول العصبونات الحركية، مسببةً تحرر ACh في الوصل العضلي العصبي، زوال استقطاب اللوحة المحركة الانتهائية، وبدء كمونات العمل في ليف العضلة.

الخيوط العضلية Muscle Filaments

يسلك كل ليف عضلي سلوك وحدة واحدة، وهو متعدد الأنوية، ويحوي لييفات عضلية .تُحاط اللييفات العضلية بالشبكة الهيولية الملساء وتنغلف فيها النبيبات المعترضة (نبيبات T) يحوي كل لييف عضلي خيوطاً ثخينةً ورفيعةً متداخلةً، تكون مصطفةً طولياً وبشكل مقاطع عرضية في قسيمات عضلية الشكل (2)، تعد الوحدات المتكررة في القسيمات العضلية مسؤولةً عن نمط الحزم المميز المُشاهد في العضلات المخططة (الذي يتضمن كل من نوعي العضلات الهيكلية والقلبية).

الألياف الثخينة Thick Filaments

تتضمن الألياف الثخينة بروتيناً عالي الوزن الجزيئي يُدعى الميوزين myosin، يحوي ست سلاسل عديد ببتيد، متضمناً زوجاً من السلاسل الثقيلة heavy chains وزوجين من السلاسل الخفيفة light chains تملك معظم سلسلة

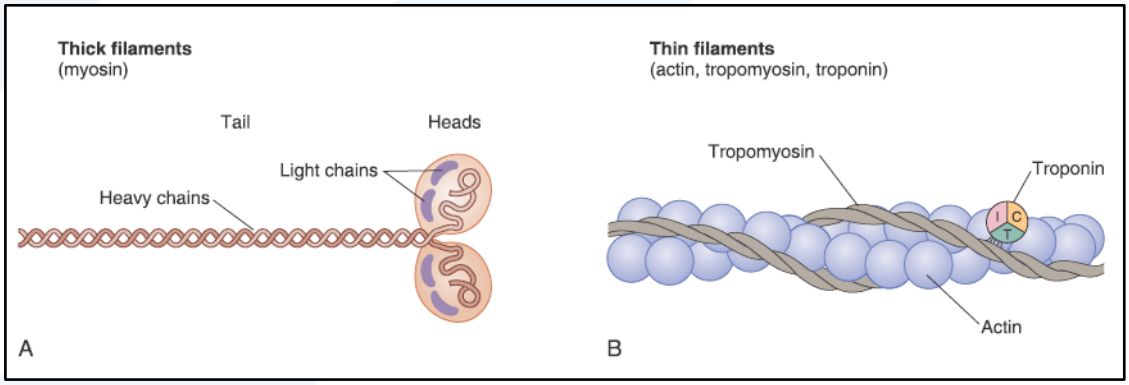
الميوزين الثقيلة بنيةَ ألفا الحلزونية، التي تلتف فيها سلسلتان حول بعضهما ليشكلا "ذيل tail " جزيئة الميوزين. تُشكل السلاسل الأربعة الخفيفة والنهاية N لكل سلسلة ثقيلة رأسي heads جزيئة الميوزين الكرويين. تمتلك هذه الرؤوس الكروية موقعاً رابطاً للأكتين، الذي يُعد ضرورياً لتشكيل الجسور التصالبية، وموقعاً يربط ATP ويحلمه myosin ATPase، الشكل (2).

الخيوط الرفيعة Thin Filaments

تتكون الخيوط الرفيعة من ثلاثة بروتينات: أكتين، تروبوميوزين، وتروبونين، **الأكتين Actin** هو بروتين كروي، يُدعى في هذه البنية الكروية بـ G-actin. في الألياف الرفيعة، يتبلمر G-actin إلى حبلين يلتفان على هيئة حلزون ألفا لتشكيل أكتين خيطي، يدعى F-actin . يمتلك الأكتن مواقع ربط مع الميوزين. عندما تكون العضلة بحالة راحة، تكون مواقع ربط الميوزين مغطاةً بالتروبوميوزين بحيث لا يستطيع الأكتين والميوزين أن يتآثرا.

تروبوميوزين Tropomyosin هو بروتين خيطي يتواجد بمحاذاة ميزابة كل خيط أكتينيّ مُلتف. في الرّاحة، تتمثل وظيفته بحصر مواقع ربط الميوزين المتواجدة على الأكتين. إن كان التقلص سيحدث، يجب إبعاد التروبوميوزين ليتمكن الأكتين والميوزين من التآثر.

تروبونن Troponin هو معقّد من ثلاثة بروتينات كروية متواجدة على طول خيوط التروبوميوزين وبمسافات منتظمة. التروبونين C (تدل C على Ca^{2+}) وهو بروتين رابط لشوارد Ca^{2+}، والذي يلعب دوراً أساسياً في بدء التقلص. عندما يزداد تركيز شوارد Ca^{2+} داخل الخلوية، ترتبط الشوارد Ca^{2+} بالتروبونن C، منتجةً تغيُّراً تصاوغياً في بنية معقّد التروبونين. يحرّك هذا التغير التروبوميوزين بعيداً، سامحاً بارتباط الأكتين على رؤوس الميوزين.



الشكل (2): بنية الخيط الثخين (A) ، والرفيع (B) للعضلات الهيكلية.

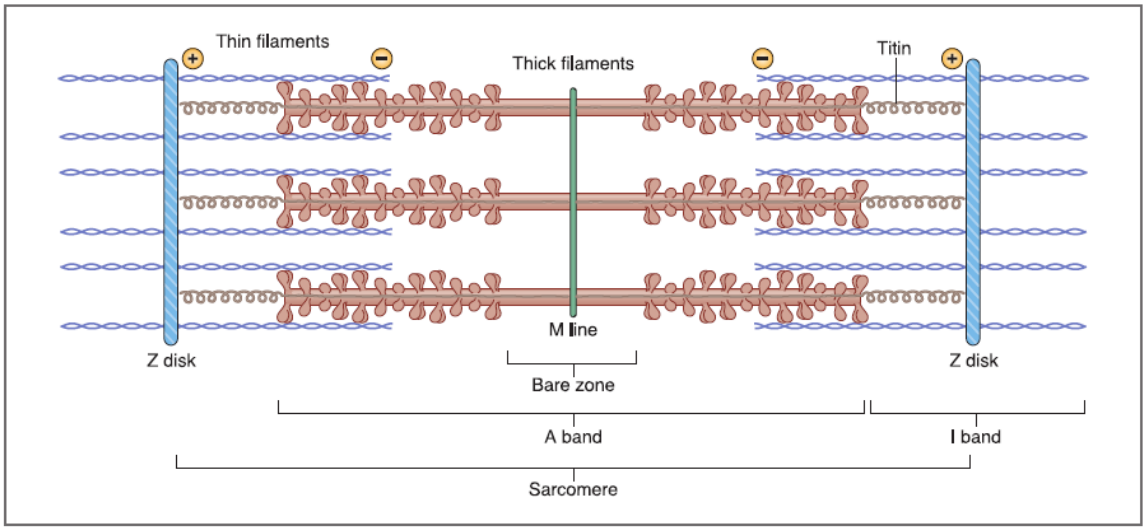
توضّع الخيوط الثخينة والرفيعة في القسيم العضلي Sarcomere

القسيم العضلي هو الوحدة التقلصية الأساسية، وهو محدّد بخطي (قرصي) Z، الشكل (3). يحتوي كل قسيم عضلي على عصابة A (A band) كاملة في المركز ونصفي عصابتي I كلٌ على أحد جانبيّ عصابة A تتواجد عصابات A في مركز القسيم العضلي وتحتوي الخيوط الثخينة (الميوزين)، التي تُشاهَد عاتمةً عندما تُرى تحت الضوء المستقطب. قد تتداخل الخيوط الثخينة والرفيعة في عصابة A؛ هذه المناطق المتداخلة هي مناطق محتملة لتشكّل الجسور التصالبية.

توجد عصابات I على جانبي العصابة A، وتشاهد نيرةً عندما تُرى تحت الضوء المستقطب. تحتوي على الخيوط الرفيعة (الأكتين) والبروتينات الخيطية المتوسطة، وأقراص Z. ولا تحتوي على خيوط ثخينة.

الأقراص Z هي بُنى مصطبغة بشكل عاتم موجودة في منتصف كل عصابة I (I band)، تحدد نهايتي كل قسيم عضلي. توجد المنطقة العارية (Bare zone) في مركز كل قسيم عضلي. لا توجد الخيوط الرفيعة في المنطقة العارية، وبالتالي لا يوجد تداخل بين الخيوط الثخينة والرفيعة أو تشكّل للجسور التصالبية في هذه المنطقة.

يشطر الخط M المنطقة العارية ويحتوي على بروتينات مصطبغة بشكل عاتم والتي تربط الأجزاء المركزية للخيوط الثخينة مع بعضها البعض.



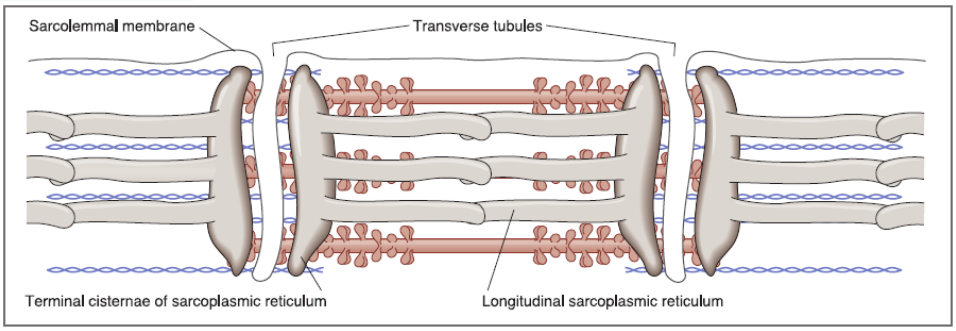
الشكل (3): ترتيب الخيوط الثخينة والرفيعة في العضلات الهيكلية في القسيم العضلي.

اقتران الاستثارة بالتقلص في العضلات الهيكلية

تسمى العملية التي تترجم كمون عمل العضلة إلى إنتاج التقلص أو الشد هي باقتران الاستثارة بالتقلص.

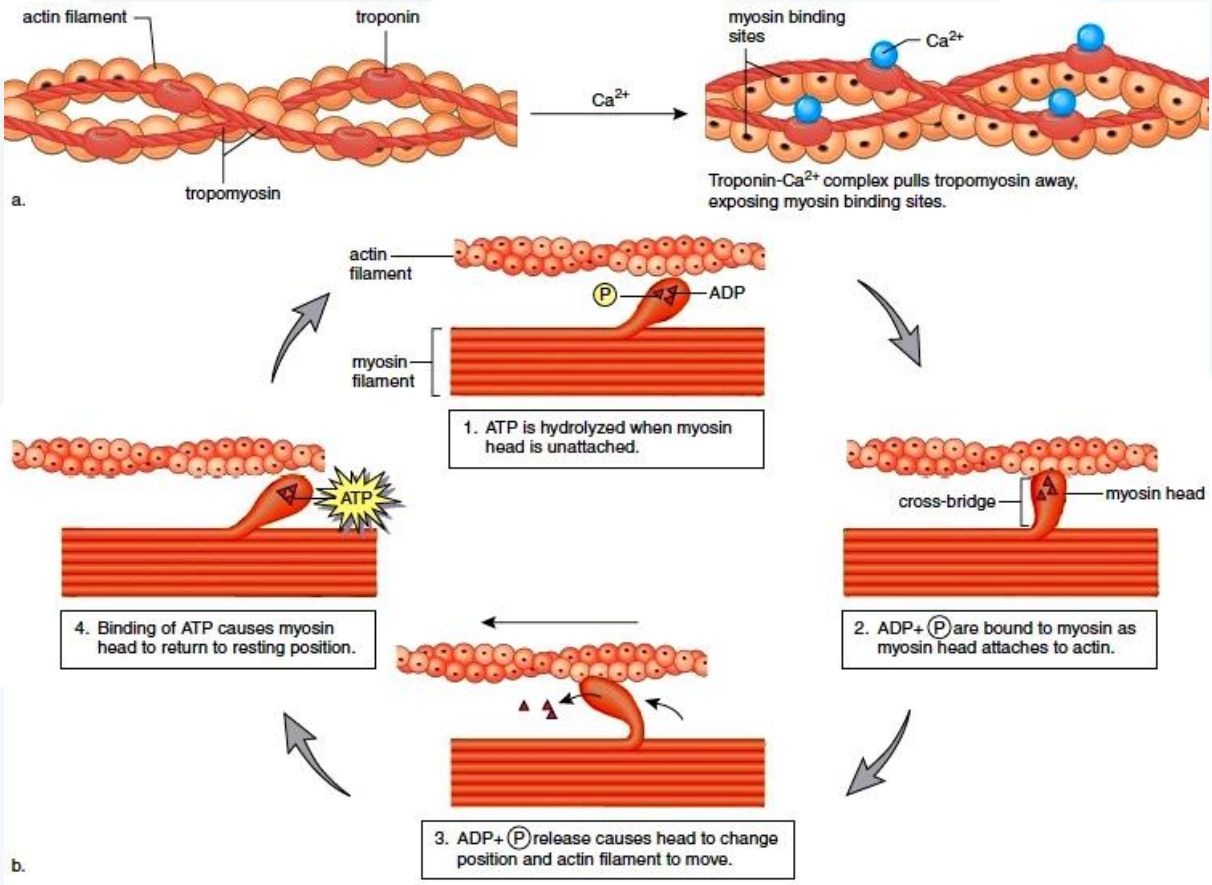
إنّ الخطوات المعنية في اقتران الاستثارة بالتقلص موصوفة فيما يأتي، الشكل (5):

1. تتقدم كمونات العمل في ليف العضلة إلى النبيبات T بانتشار التيارات المحلية، الشكل (4). ومن ثم تتابع النبيبات T مع الغشاء العضلي وتحمل نزع الاستقطاب من السطح إلى داخل عمق الليف العضلي.



الشكل (4): النبيبات المسعترضة والشبكة الهيولية العضلية (SR) للعضلات الهيكلية.

2. يسبب نزع استقطاب النبيبات T تفتح قنوات تحرير الكالسيوم هذه، يتحرر Ca^{2+} من موقع تخزينه في الشبكة الهيولية الباطنية (الداخلية) الملساء SR نحو السائل الداخل خلوي ICF لليف العضي، منتجاً ارتفاعاً في تركيز Ca^{2+} داخل الخلوي. في وضع الراحة.
3. يرتبط Ca^{2+} بالتروبونين C على الخيوط الرفيعة. مسبباً تغيراً شكلياً في معقّد التروبونين.
4. يسبب التغير الشكلي للتروبونين تحرّك التروبوميوزين (والذي كان سابقاً يحجب مواقع ارتباط الأكتين والميوزين) بعيداً لتبدأ دورة الجسور التصالبية. عند تحرّك التروبوميوزين بعيداً، فإنّ مواقع ارتباط الميوزين الموجودة على الأكتين، المغطاة سابقاً،تصبح مكشوفةً.
5. دورة الجسور التصالبية: عند ارتباط Ca^{2+} بالتروبونين C وتحرّك التروبوميوزين بعيداً، يمكن الآن لرؤوس الميوزين الارتباط بالأكتين وتشكل ما يسمّى بالجسور التصالبية. يترافق تشكل الجسور التصالبية بحلمهة ATP وتوليد الطاقة اللازمة لذلك.
6. يحصل الاسترخاء عندما يعاد تجميع Ca^{2+} ضمن الشبكة العضلية SR عن طريق مضخة Ca^{2+} - ATPase لغشاء SR.



الشكل (5): آلية التقلص العضلي.

انتهت المحاضرة ... بالتوفيق للجميع