

PENSUM:

MEDICAL PHYSIOLOGY. R.A. RHOADES & G.A. TANNER

MENNESKETS FYSIOLOGI – HVILE OG ARBEJDE. BENTE SCHIBYE OG KLAUS KLAUSEN, 2. UDGAVE, 2005

HISTOLOGI – PÅ MOLEKYLÆRBIOLOGISK GRUNDLAG. FINN GENESER, MUNKSGAARD DANMARK, 1. UDGAVE 2006

NOTERNE TIL TIMER I FYSIOLOGI. KLAUS MADSEN

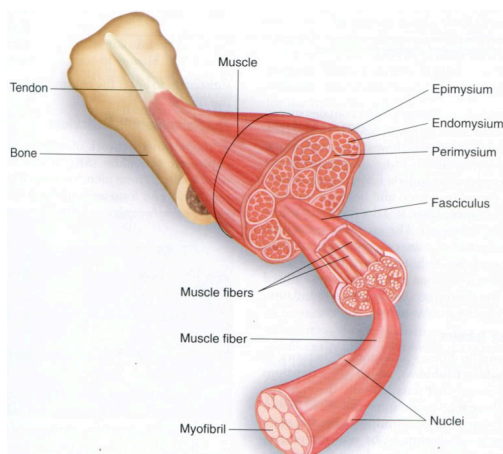
Hvilken funktion har skeletmusklerne i kroppen?

Skeletmuskulaturen har fået sit navn, fordi den hæfter sig på skelettet og har til opgave at skabe bevægelse eller stabilitet i ledforbindelserne mellem de enkelte knogler. Den er ansvarlig for bevægelser og arbejde. Den fungerer som link mellem kroppen og den ydre verden. En sekundær funktion er at producere varmen.

Beskriv opbygningen af en tværstribet muskulatur.

Tværstribet muskulatur er opbygget af mange muskelfiber. De kan være 100 μm i diameter og flere cm lange. Muskelfiberen kan indeholde mange perifere kerner. Fibrene indeholder rigeligt med mitokondrier, der er vigtigt for supplerings af kemisk energi i form af ATP til kontraktionssystem. I muskelfiberen (den cellulære enhed) findes bundter af myofibriller, der er sammensatte af lange serier af sarkomere, ca. 400 pr. millimeter muskellængde.

Muskelfiberen har den specielle egenskab, at den kan modtage en nerveimpuls, udbrede den over hele sin længde og reagere på impulsen ved at frembringe mekanisk spænding.



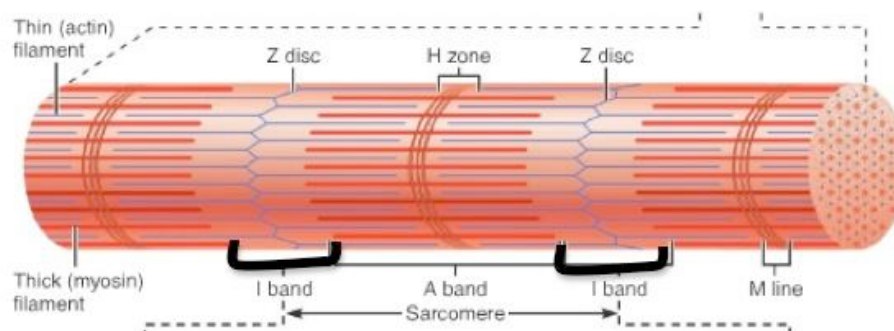
Beskriv opbygningen af en muskelfiber.

En muskel består af forskellige slags celler. Først og fremmest muskelceller, der kaldes muskelfibre, fordi de er tynde og lange. Hver enkelt muskelfiber er omgivet af bindevæv (endomysium). Muskelfibrene er samlet i bundter (fasciculi) med varierende antal fibre. Disse bundter er omgivet af grovere bindevævsstrøg (perimysium), og endelig er alle fiberbundterne i musklen omgivet af

en bindevævshinde (epimysium), der som regel er forstærket på ydersiden af et ekstra bindevævslag, en fascie.

Den enkelte muskelfiber kan indeholde 100 til 1000 tynde, parallelle, tværstribede myofibriller, der som regel er 1-2 μm tykke. På tværsnit ses de ofte grupperet i såkaldt Cohnheimske felter. Tværstriberingen skyldes, at hver myofibril består af myofilamenter, der regelmæssigt er arrangeret med vekslende segmenter med forskellige lysbrydning. Hele fiberen bliver tværstribet, fordi samme slags segmenter i de parallelle myofibriller er beliggende ud for hinanden.

De mørke bånd kaldes for A-bånd (anisotropisk). Den har en midterzone kaldet H zone, som kan indeholde en M-linie. Mellem A-bånd ligger der mindre mørke I-bånd (isotropisk), der i midten har en Z-linie. Afstand mellem 2 Z-linier kaldes for sarkomer (fundamental enhed). A-bånd indeholder tykke myosin filamenter, og I-bånd indeholder tynde aktin filamenter.



Aktin filamenter er opbygget af et globulært protein, betegnet G-aktin, som polymeriserer til 2 identiske strenge. Når de to danner en dobbeltspiral, kaldes det F-aktin. Denne udgør ryggraden i aktin filamentet. Aktin filamenterne har polaritet med en plus-ende og en minus-ende. Plus-enden er bundet til hver side af Z-skiven, mens minus-enden peger væk fra denne.

To proteiner af betydning for regulation af kontraktionen er bundet til aktin filamenterne. Tropomyosin er et 40 nm langt proteinmolekyle (bestående af 2 polypeptidkæder snoet om hinanden), der er lokaliseret til furerne mellem de 2 strenge i F-aktin filamentet. Troponin er et stort globulært protein, der er lokaliseret til den ene ende af hvert tropomyosinmolekyle dvs. for hver 7. aktin molekyle. Troponin består af 3 subenheder. Troponin-T binder sig til tropomyosin og binder herved hele troponin-komplekset til tropomyosin. Troponin-I binder til aktin, hvorved det forhindrer bindingen af aktin til myosin. Troponin-C binder calcium. Når calcium binder sig til troponin, sker der konformationsændring, så tropomyosin flyttes væk fra de reaktive steder på aktinmolekylerne. Jo flere calcium molekyler, der bindes til troponin, desto flere reaktive steder blotlægges på aktintrådene, og jo flere tværbroer kan der dannes. Når calcium fjernes fra sarcoplasmaet, vil troponin igen antage sin oprindelige facon, og tropomyosinet vil igen dække for de reaktive steder på aktinmolekylerne.

Myosin-filamenterne er opbygget af proteinet myosin, der består af 2 tunge kæder og 4 lette kæder. Myosinmolekylet består af en stavformet del eller hale hvor de 2 tunge kæder snor sig om hinanden med dannelse af en coiled coil, der giver halen en vis stivhed. For enden af halen går de 2 tunge kæder fra hinanden og danner hver et globulært myosinhoved. Til hvert myosinhoved er knyttet 2 lette kæder, hvoraf den essentielle lette kæde menes at have strukturel betydning ved at stabilisere myosinhovedet og er vigtigt for aktin og myosin interaktion, og den regulatoriske lette kæde bliver fosforyleret under muskelaktivitet og modulerer muskelfunktion. Deres haler vender ind mod centrum, og hoveder hver sin retning.

Ud over aktin og myosin-filamenter indeholder sarcomerer en tredje type, titinfilamenter, der strækker sig fra M-linien til Z-linien, holder myosinfilamenter på plads i midten af sarcomerer og forhindrer overextensionen. Dystrofin menes at have lignende mekanisk stabiliserende virkning på sarcolemma, og mangel på eller ændringer i dystrofin medfører muligvis øget tilbøjelighed til beskadigelse i forbindelse med kontraktion samt muligvis også øget permeabilitet for calcium.

Den enkelte muskelfiber ses at være omgivet af en tynd, gennemsigtig membran, der er ca. 1 μm tyk, og som udgøres af plasmalemma og den eksterne lamina tilsammen, betegnes i muskelceller for sarcolemma. Sarcolemma indeholder udover myofibrillerne de almindelige organeller og sarcoplasmatiske reticulum, der som et net omgiver myofibrillerne, og som svarer til det glatte endoplasmatiske reticulum i andre celletyper. Den danner i muskelfiberen et tætmasket net af såkaldte sarcotubuli overvejende længdeforløbende og anastomoserer med hinanden, men desuden dannes der ved sammensmeltning et større rør, benævnt kontaktretiklet (indeholder lager af calciumioner svagt bundet til indeholdende protein calsequestrin). To af disse rør løber rundt om myofibrillen på hver side af et tyndere rør, transverselle tubulus eller T-tubulus. Tilsammen betegnes de 3 rør en triade. Via T-tubulus kan et aktionspotential (en depolariseringsbølge) hurtigt forplantes fra fiberens overflade til dennes indre, hvor det udløser frigørelse af calcium fra retiklet til det omgivende sarcoplasma. Hver sarkomer indeholder 2 portioner af SR, der omslutter myofibrillerne.

Hvilken funktion har T-rørene og det sarcoplasmatiske reticulum?

I den hvilende muskelfiber er koncentrationen af calcium uendelig lille, og der vil bogstavelig talt ingen bindinger finde sted mellem troponin og calcium. Derimod vil koncentrationen af calcium være meget stor i det sarcoplasmatiske reticulum. Det er et lukket rørsystem med sækformede udposninger, som omgiver alle myofibriller i en muskelfiber efter et ganske bestemt mønster.

T-rørene sørger for spredning af aktionspotentialer fra cellens overflade til de centrale dele af cellen. Spredningen finder sted i begge retninger, idet endepladen som regel er placeret nær midten af muskelfiberen. Aktionspotentialer aktiverer de spændingsfølsomme calciumkanaler DHPR (Dihydropyridin receptor), der er

lokaliseret i T-rør i bundter af 4 stykker. De er lokaliseret der i triade hvor T-tubuli og SR membranen er tættest. DHPR er i tæt kontakt med RyR (Ryanodin receptor) der er lokaliseret i sarkoplasmatiske reticulum (SR). Et bundt af 4 DHPR er koblet til 1 RyR. De tilsammen danner en funktionel enhed, kaldes junktional kompleks.

Påvirkningen af DHPR resulterer i en åbning af RyR og calcium strømmer ud fra SR til cytosol. Dette bevirker at Calcium-koncentrationen rundt om myosin-filamenterne øges. Calcium binder sig til troponin C, og fremkalder herved en konformationsændring i tropomyosinmolekylet, så det ikke længere dækker over bindingsstedet for myosin på aktin. Der sker nu en kobling mellem aktin og myosin molekylerne og tværbrocycklus starter.

Se trinene på tværbrocycklussen i nedenunder.

Hvor og hvordan overføres aktionspotentialer fra en motorisk nerveråd til en muskelfiber?

Aktionspotentialer løber til neuronets ende der hæfter på muskelcellens overflade. Calcium løber fra ekstracellulærrummet ind i neuronets ende pga. det lave membranpotentialer. Det får ved neuronets ende (præsynaptisk) til at frigive vesikler med acetylcholin (ACh) til synaptisk kløft. Acetylcholin binder sig til nicotinisk ACh receptoren på muskelcellen (postsynaptisk), hvilket øger natriums permeabiliteten og natrium strømmer ind i muskelcellen, som derved depolariseres. Samtidigt strømmer kalium ud af muskelcellen (natrium-kalium-pumpen). Aktionspotentialer er dermed overført til muskelcellen.

Den acetylcholin der bliver diffunderet ud i synaptisk kløft ved den motoriske endeplade, vil efter i løbet af få millisekunder blive nedbrudt til cholin og acetat af et enzym, acetylcholinesterase, der findes bundet til endepladens overflade. Cholin bliver opfanget igen af præsynaptisk terminal hvor den bliver resyntetiseres til ACh og acetat bliver diffunderes væk med ekstracellulærvæsken.

Aktionspotentialers størrelse er afhængig af antallet af receptorer bundet med ACh. Hvis der er få frigivelse af vesikler med ACh, vil aktionspotentialer også være reduceret.

Forklar "sliding filament" teorien.

Længden af sarcomerer aftager under kontraktion, og undersøgelser med røntgenmikroskopi har fastslået, at under forkortning af sarcomeret glider aktinfilamenter længere ind mod midten af A-båndet. Hvorved bliver H-båndet og I-båndet smallere, mens A-båndet forbliver af uændret længde. Z-linien trækker nærmere til hinanden og hele myofibrillen og dermed fiberen forkortes. Man kan også sige på en anden måde, at aktin og myosin filamenternes længde bevares, men pga. overlappningen forkortes musklen.

Hvad er en tværbrocycklus?

Tværbrocycklus er serier af kemiske reaktioner, der transformerer kemisk energi bevaret som ATP til mekanisk

energi, der producerer muskelkontraktionen.

Glidningen af aktin-filamenterne i forhold til myosinfilamenterne under kontraktion kommer i stand ved, at myosinmolekylet binder sig til aktin, trækker i aktinfilamentet (ved en konformationsændring i myosinmolekylet) og herefter igen ophæver bindingen. Ved gentagelse af denne cyklus (binding-træk- ophævelse af binding) bevæges aktin-filamentet langs myosinfilamentet i retning mod H-båndet. Energien til processen leveres ved spaltning af ATP, katalyseres af ATPasedelen af myosinhovedet.

Gennemgå trinene i en tværbrocyklus.

1. ATP kobles på ATPase – derved afkobles aktin og myosin. (ATPase findes på myosinhovederne)
2. ATP hydrolyseres og myosinhovedet rykker tilbage, en konformationsændring.
3. Når Pi frigives, myosinhovedet binder til en ny position på aktin molekylet.
4. Samtidigt frigives ADP fra myosinhovedet og der sker en konformationsændring, hvor myosinhovedet sætter sig godt fast.

Øget koncentrationen af calcium igangsætter kontraktionscyklus. Myosinhovedet binder sig til det ledige bindingssted på aktin, hvilket fremkaldes af frigivelse af ADP og Pi fra myosinhovedets ATPase og samtidigt udløser myosinhovedet fra det opspændte position, som det har under hvile. Bøjningen af myosinhovedet bevirker samtidigt, at bindingsstedet for ATP i myosinhovedets ATPase bliver tilgængeligt, hvorfor ATP bindes til dette. Dette fremkalder en konformationsændring i aktinbindingens sted på myosinhovedet, og bindingen til aktin ophæves. Efter ophævelse af bindingen mellem myosinhovedet og aktin-filamentet, spaltes ATP og den frigjorte energi opspænder nu igen myosinhovedet, hvorved vi er tilbage ved udgangspunktet for cyklus.

ATP har en afgørende betydning for 3 faser i kontraktionsprocessen. For det første er det energi fra spaltningen ATP, som bliver til mekanisk arbejde, når myosinhovederne drejes. For det andet må ATP bindes til myosinhovederne for at disse kan slippe taget i aktinfilamenterne. For det tredje er energi fra ATP nødvendig for at calcium-pumpen kan fjerne calcium fra sarkoplasmaet så kontraktionen afsluttes (muskel relaksation).

Hvis der mangler ATP, vil tilbagetransporten af calcium og frakoblingen af myosinhoveder fra aktinmolekylerne ikke kunne ske. Denne situation opstår nogen tid efter dødens indtræden, hvor muskelstofskiftet og dermed ATP-dannelsen går i stå. De ubrudte tværbroer viser sig som dødstivhed.

Beskriv muskelfiberens mekaniske reaktion under 1) isometrisk og 2) koncentrisk kontraktion.

Isometrisk kontraktion – under isometrisk kontraktion er muskelfiberen fastspændt i begge ender og forbundet til en kraftmåler, således at man registrerer spændingsændringer i løbet af musklens aktive periode.

Koncentrisk kontraktion – en koncentrisk kontraktion, er det musklens forkortning, der registreres vha. en pen, således man får et billede af længde-ændringer i løbet af den tid muskel er aktiv.

Definer herunder begreberne latensperiode og time-to-peak.

Der går en vis latenstid fra udløsning af aktionspotentialer til den mekaniske spændingsudvikling begynder. Grunden til at det tager en vis tid før spændingen begynder at stige, er at der skal ske en udspænding af elastiske elementer, før der kan registreres en ydre spænding. De elastiske elementer i

muskel fiber er knyttet til sarcolemma, titin og tværbroer. For det første tager det en vis tid, før aktionspotentialer har bredt sig fra endepladen til alle muskelfiberens sarcomerer, og for det andet tager det også tid, før antallet af aktive tværbroer inden for det enkelte sarcomer er maksimal. Herefter stiger spændingen til et maksimum i løbet af 30 millisekunder, time-to-peak, men denne tid varierer meget, afhængig af hvilken type muskelfiber der er tale om.

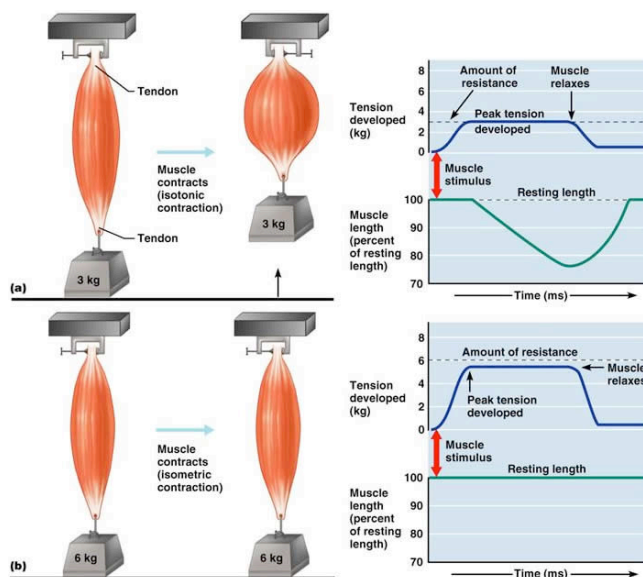
Efter at spændingen har nået sit maksimum under enkeltkontraktionen, varer det forholdsvis lang tid, før spændingen igen er vendt tilbage til nul. Det skyldes, at tilbagestrømningen af calcium til det sarcoplasmatiske reticulum er relativt langsom.

Hvilken betydning har stimuleringsfrekvensen for muskelfiberens mekaniske reaktion?

Hvis man øger irritationsfrekvensen, således at aktionspotentialer udløses med f.eks. 100 ms mellemrum, så vil det næste irritament ramme fiberen før den første enkeltkontraktion er overstået med efterfølgende refraktær perioden. Resultatet bliver, at spændingen i muskelfiberen stiger for hver gang, den stimuleres pga. høje koncentration af calcium, indtil der er opstået en slags ligevægt, hvor spændingen varierer med irritationsfrekvensen uden på noget tidspunkt at blive nul. Denne tilstand kaldes for en takket tetanus. Hvis irritationsfrekvensen øges yderligere, vil muskelfiberen udvikle den største mulige vedvarende spænding, kaldes for en glat tetanus eller bare tetanus. I tilstanden tetanus, opnår musklen også fuld kraft.

Forklar betydningen af en muskelfibers udgangslængde for dens maksimale isometriske spænding.

Under isometrisk kontraktion vil der ikke udføres noget arbejde, da muskelfibers længde vil være den samme.



Musklen vil dog være aktiv under hele perioden og optage energi, producerer og opbygger (bevarer) spænding.

Ved isotonisk kontraktion vil muskelen forkorte sig, mens spændingen vil være den samme.

Man siger, når muskelen stimuleres til at bære en vægt, vil den først udvikle nok spændingen, før den kan løfte vægten. Det vil sige, at kontraktionen i starten er isometrisk. Efter sufficient spænding vil muskelen begynde at forkorte sig og løfte vægten, hvor kontraktionen er blevet isotonisk.

Isometrisk spænding er proportionel med vægten, det vil sige, jo lavere vægten er, jo kortere vil isometriske fase være, og isotoniske fase vil være lang. Isotonisk spænding er omvendt proportionel med vægten. Sagt på en anden måde, den 1. fase er isometrisk og den 2. fase er isotonisk. Ved 3. fase begynder afslapningen, stadig isotonisk, hvor kraften er konstant, og muskelen extenderer igen pga. vægten. Når muskelen er extenderet sufficient, er tilstanden isometrisk igen, den 4. fase.

Forholdet mellem kraft og længde er meget anderledes i en stimulerede muskel. I naturlig længde under spænding, vil den producere maksimal kraft. Hvis muskel er blevet kortere, og derfra stimuleres, vil den producere mindre kraft (ved endnu kortere længde vil den slet ikke danne kraft). Ved længere længde end normal, vil den også producere mindre kraft.

Beskriv sammenhængen mellem hastighed og effekt ved maksimal koncentrisk kontraktion.

Der går en vis tid, latenstid, fra stimuleringstidspunktet til at spændingen i muskelfiberen er stor nok til, at løftet af loddet kan begynde. Jo større vægt loddet har, desto længere bliver latensperioden, jo mindre bliver løftehøjden. Dette betyder, at den hastighed, hvormed fiberen kan foretage en koncentrisk enkeltkontraktion, bliver mindre og mindre, jo større vægt loddet har. Også ved maksimal stimulering vil muskelfiberens forkortningshastighed aftage med stigende belastning, indtil man belaster fiberen med et lod, der svarer til dens maksimale, isometriske spænding. Her vil hastigheden selvfølgelig blive nul. Omvendt ved ingen vægt vil den maksimale hastighed være lig med V_{max} .

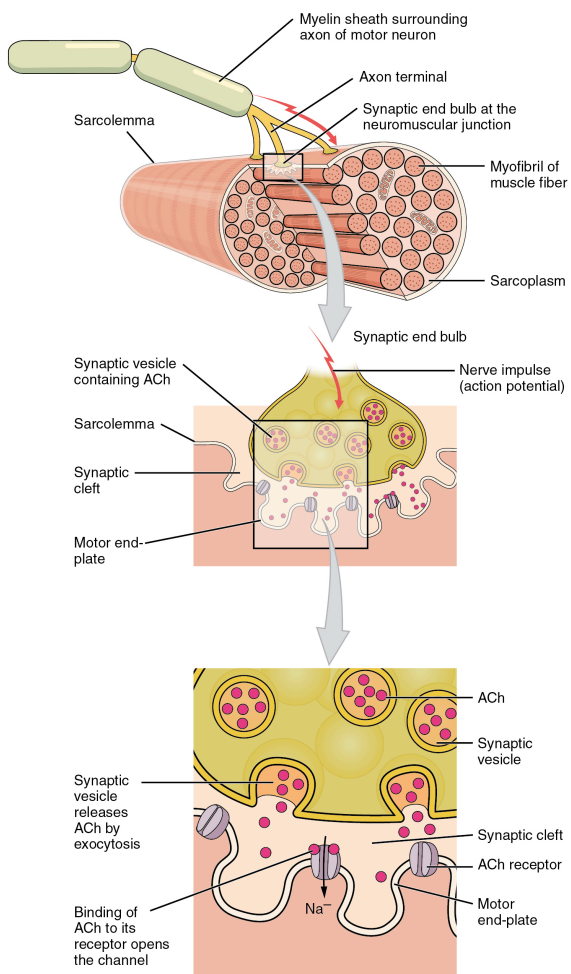
Hvordan er fordelingen af de forskellige muskelfibertyper i menneskekroppen? Hvad er årsagen til, at fibertypefordelingen kan variere fra person til person?

Hos mennesket består de fleste muskler af en blanding af fibertyper, hvilket komplicerer forståelsen af den naturlige muskelfunktion. Man kan inddele muskelfibre efter 1) den tid det tager at nå maksimal spænding under en enkeltkontraktion i hurtige og langsomme fibre (opstår pga. forskel i aktomyosin ATPase aktivitet) og 2) ud fra den måde ATP-resyntesen hovedsagelig sker, i aerobe (oxidative) og anaerobe (glykolytiske) fibre. ST-fibre går i tetanus ved en lavere irritationsfrekvens end FT-fibre. Der er temmelig stor variation i time to

peak, især blandt FT-fibre, der normalt opdeles i to typer: FTb der er langt de hurtigste og som hovedsagelig dækker energiforbruget ved anaerobe processer (glykolyse) og FTa der er knap så hurtige, og som overvejende dækker energiforbruget ved aerob (oxidative) processer. De langsomme ST-fibre arbejder fortrinsvis aerobt og kan yderligere kendes på deres røde farve, der skyldes en høj koncentration af myoglobin, der fungerer som O₂-depot. ST-fibre kaldes ofte for røde fibre og FT-fibre for hvide fibre. Der findes dog også myoglobin i FTa-fibre som måske så skulle hedde lyserøde fibre.

FTa-fibre er relativt dårligere til fedtforbrænding, og desuden har de også en lavere koncentration af de enzymer, der findes i citronsyrecyklus og elektrontransportkæden. Dette indebærer at antallet af mitokondrier er noget større i ST- end i FTa-fibre. Både ST- og FTa-fibre er på grund af deres aerobe stofskifte mere udholdende end FTb og de er da også omgivet af flere kapillærer end FTb.

Fordelen ved aerobe processer er, at de påvirker muskelfiberens indre miljø meget lidt, og vil derfor kunne arbejde i lang tid uden at trættes.



Fiberfordelingen er lidt forskellig fra muskel til muskel, men er stort set 50% ST og 50% FT.

Hvad er en motorisk enhed?

Ved en motorisk enhed forstås et alfa-motorisk forhornsneuron, dets axon samt de tværstribede muskelfibre, axonets med sine grene innoverer i. Den kaldes også myoneural junction. Kontraktion i kun nogle få fibre i en motorisk enhed er umuligt, så den motoriske enhed er den mindste funktionel enhed af musklen.

Hvad er en motorpulje?

De alfa-neuroner, der innoverer en muskel, ligger samlet et ganske bestemt sted i rygmarven som en motor-puljen og alfa-neuronerne i en sådan pulje har forskellige størrelser.

Hvordan er tærskelirritamentet for små og store motoriske forhornsceller?

Tærskelirritamentet er lavt hos de små alfa-neuroner og

stigende med neuronstørrelsen, således at de største motoriske enheder har det højeste tærskelirritament. Hvis der nu sendes en serie aktionspotentialer f.eks. fra motorcortex, vil de fleste alfa-neuroner i en motorpulje blive ramt, men kun den med den laveste tærskel vil depolariseres tilstrækkeligt til at de kan udsende aktionspotentialer til deres muskelfibre, der alle er ST-fibre. Ved kraftigere innervation af motorpuljen vil frekvensen i de allerede aktive motoriske enheder sættes i vejret, og desuden vil større alfa-neuroner efterhånden blive aktiveret. Ved maksimal aktivering vil selv de største alfa-neuroner være aktive.

Frekvensen (antal AP) øges gradvist i en ST- og i en FT-fiber. Hvilken fiber går først i tetanus?

ST-fibre. *Se forklaringen ovenpå.*

Hvordan kan muskelstyrken øges under vilkårlige kontraktioner?

Den store fremgang i styrke, man som regel ser i begyndelsen af en træningsperiode, skyldes at man lærer at aktivere sine motorpuljer maksimalt under de forskellige træningsøvelser. Ved længerevarende styrketræning vil fremgangen i styrke desuden skyldes en vækst af muskelfibre. De bliver tykkere og deres indhold af myofibriller øges, så der kan dannes flere tværbroer.

Gør rede for rækkefølgen af de processer, der ved stimulering af den motoriske endeplade fører til muskelfiberens kontraktion.

Se forklaringen ovenpå.

Beskriv de forskellige fibertypers mekaniske og stofskiftemæssige egenskaber samt deres innervation.

Multi-enhedstypen består af enkeltfibre, der fungerer uafhængigt af hinanden og ofte innerveres af en enkelt nerveende. Aktivering sker ved udbredning af et aktionspotential, og kontraktionen er hurtig og efterfølges af fuldstændig relaksation, betegnet fasisk kontraktion. Multi-enhedstypen har hver axon flere forgreninger, der udbreder sig imellem de glatte muskelfibre.

Enkelt-enhedstypen består af tætte bundter der er forbundne med nexuser. Denne type er karakteristisk ved at kontrahere sig spontant, bl.a. ved strækning udover en vis grænse. Kontraktionshastigheden er langsom, og der opretholdes en langvarig, konstant kontraktion, betegnet tonisk kontraktion eller bare tonus. Her kommer axons terminalforgreninger aldrig i kontakt med de glatte muskelfibre. Grenene snor sig ud og ind imellem disse. Innervationen sker via det autonome nervesystems sympatiske og parasympatiske dele.

Forklar hvordan muskelkontraktioner kan have et glat forløb, når det mekaniske udgangspunkt er serier af enkeltkontraktioner. Kom herunder ind på hvad årsagen er til, at spændingen under glat tetanus bliver

flere gange større end under en enkeltkontraktion.

Når muskelkontraktionen har et glat forløb, skyldes det at de enkelte motoriske enheder arbejder ude i takt med hinanden. Dette betyder at der i et givet øjeblik vil være muskelfibre, som er ved at forkorte sig, andre der er ved at afslappes og nogen der er helt i ro. Da der er tale om et stort antal fibre, vil det samlede resultat blive en udadtil helt jævnt, konstant grad af muskelkontraktion.

Gør rede for glatte muskulatur.

Disse fibre modsat skeletmuskulatur kontrollerer det indre miljø i kroppen. De største glatte fibre forekommer i uterus under graviditet og i urinblæren. De er 100 til 300 μm lange, tenformede celler med tilspidsede ender med kerne placeret i midten, ca. 10 μm i diameter. Kernen er også ligesom fibre aflang. Der er rigelige af mitokondrier og SR, men ingen organiserede T-tubuli.

Aktin filamenter ligner dem fra skeletmuskulatur, men de mangler troponin-komplekset, derfor kontrol af kontraktion er styret af myosin-linked regulation, hvor kontraktionen af skeletmuskulatur er aktin-linked regulation. Myosin filamenter synes at være flere og længere end dem fra skeletmuskulaturen. Intermediate filamenter fungerer til gengæld som cytoskeleton. Fibrene mangler den sarcomer struktur. Fibrene står blandt andet i forbindelse med hinanden ved hjælp af såkaldte gap junction (elektrisk forbindelse), der bevirker at cytosolen i de forskellige celler står i forbindelse med hinanden.

Den har et mindre negativt membranpotentiale, -50 mV , som resulterer i inaktivitet af natrium kanaler. Den glatte muskulatur indeholder ikke samme struktur af neuromuskulære junction som skeletmuskulatur. Først og fremmest er de kemiske faktorer (IP_3), der har indflydelse på glatte muskulatur, der er med at frigøre calcium fra SR og fremmer kontraktionen (dvs. depolariseringen er ikke forårsaget først og fremmest af natrium) og repolariseringen er forårsaget af kaliumioner. Kontraktionen og relaksation er langsommere i glatmuskulatur end skeletmuskulatur og er ikke kontrolleret.

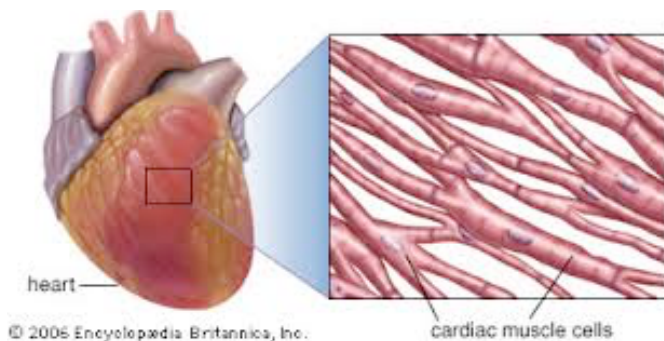
Igangsætningen af muskelkontraktion indledes med, at calcium-koncentrationen i cytosolen stiger ved, at der diffunderer calcium ind i cellen fra ekstracellulærrummet eller ud af det sarcoplasmatiske reticulum, der indeholder et calciumdepot. Den øgede koncentration af calcium bevirker, at disse binder sig til calmodulin, og komplekset af calcium-calmodulin aktiverer herefter enzymet myosin-letkæde-kinase, som fosforylerer den regulatoriske lette kæde i myosinhovedet. Dette fremkalder en konformationsændring i myosinmolekylet, som herefter bliver i stand til at binde sig til aktin, hvorved kontraktionen indtræder. Når koncentrationen af calcium igen falder i cytosolen, inaktiveres MLC-kinasen og samtidig fraspaltes fosfat fra den regulatoriske lette myosinkæde, katalyseret af enzymet myosin-letkæde-fosfatase, der er konstant aktivt uafhængigt af calcium. Efter fraspaltningen af fosfatgrupperne er myosinmolekylet ikke længere i stand til at binde sig til aktin,

kontraktionen ophører, og muskelcellen relaxeres. Denne form for regulation af muskelkontraktion betegnes også myosin-bundet regulation.

Nogle typer af glatte muskelceller har også en supplerende regulationsmekanisme, betegnet aktin-bundet regulation. Her fremkalder stigning i calciumkoncentrationen med dannelse af calcium-calmodulin- komplekset og aktivering af proteinet caldesmon, som er et regulatorisk protein bundet til aktin, hvor det forhindrer binding af myosin til aktin. Aktiveringen af caldesmon fremkalder imidlertid en konformationsændring i dette, hvorefter det løsnes fra aktin og derved gør bindingsstedet for myosin tilgængeligt. Herved krydsbindes myosin til aktin, og kontraktionen går i gang.

Afslutningen af kontraktionen indtræder som følge af et fald i koncentrationen af intracellulære calcium og skyldes fjernelse af disse ved genoptagelse i SR, formidlet af en calcium-aktiveret ATPase, samt udpumpning fra cellen gennem en tilsvarende pumpe i plasmalemma. En mindre del bringes ud af cellen ved en natrium-calcium-udvekslingsmekanisme, hvor 3 natriumioner fra ekstracellulærrummet udveksles med 1 calcium fra cytosolen.

Man siger, at kontraktionen foregår langsom, men til gengæld er kontraktion af glatte muskulatur økonomisk, hvilken er en af de vigtigste egenskaber.



Hjertemuskulatur

Hjertemuskulatur har fundamentale ultrastrukturelle træk fælles med skeletmuskulatur. Disse fibre findes kun i hjertet. Kontraktion er ikke kontrolleret. Pumpen starter inde i hjertet, og er ikke initieret af nervesystemet. Men nervesystemet deltager dog i regulation af rytmen og pumpen.