فيزيولوجيا العضلات

Physiology of Muscles

إنّ كل الحيوانات الفقارية بمافيها الطيور تمتلك ثلاثة أنواع من العضلات:

1- عضلات مخططة إدارية (كالعضلات الهيكلية).
2- عضلات مخططة لا إدارية (عضلات القلب).
3- العضلات الملساء (غير مخططة ولا إدارية) كالأعضاء الداخلية والأوعية الدموية والجلد.

1- العضلات المخططة الإدارية (الهيكلية):

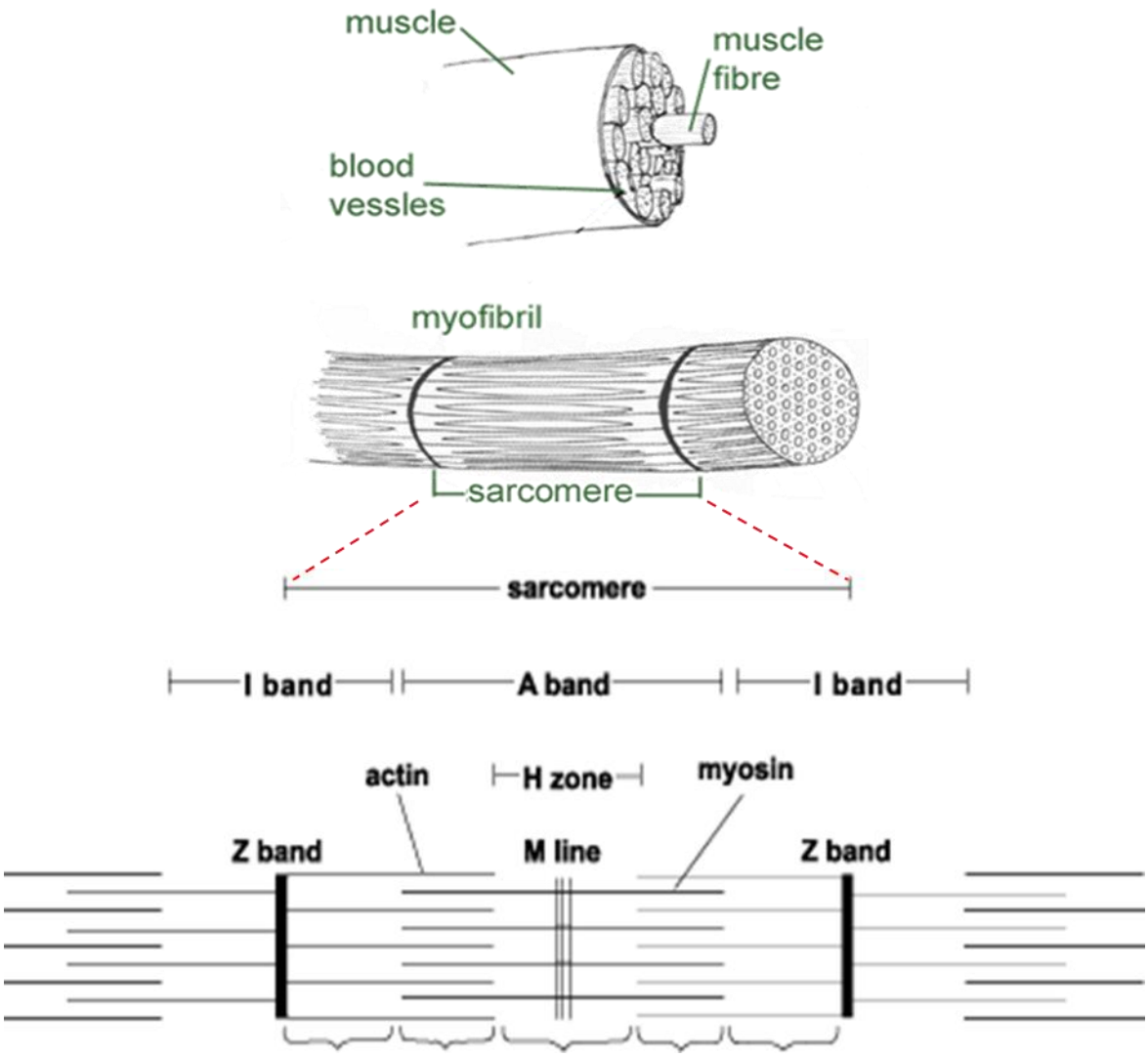
هي عبرة عن عضلات إرادية تتصل بالهيكل العظمي وهي الأساس في أداء الحركة عند الحيوانات.

بنية العضلات المخططة الهيكلية:

تتكون العضلة من مجموعة من الحزم العضلية المحاطة بنسيج ضام ليفي وتتكون كل حزمة تتكون من مجموعة من الألياف العضلية fibers يغلفها أيضاً نسيج ضام ليفي.

أما الليف، فله شكل إسطواني يحيط به غلاف مطاطي يسمى (ساركوليما) بداخله توجد الليفات العضلية القابلة للإنقباض وتتكون الليفات من عدد كبير من الخيوط البروتينية الدقيقة والغليظة والتي تسمى أيضاً بالليفات الأولية (microfibrils), وتتكون الليفات الأولية الغليظة من بروتين الميوسين بينما تتكون الليفات الأولية الدقيقة (أو الرفيعة) من بروتين الأكتين.

عند عمل مقطع عرضي في الليف العضلي تظهر خيوط الميوسين والأكتين على شكل سداسي إذ يحيط بكل خيط ميوسين ستة خيوط من الأكتين وتظهر تحت المجهر بشكل أقراص نيرة (أو مناطق فاتحة I-Band) وأقراص عاتمة (أو غامقة A-Band)، تقسم المناطق العاتمة بواسطة الخط Z والمسافة بين خطي Z تدعى الساركومر(الشكل 1).

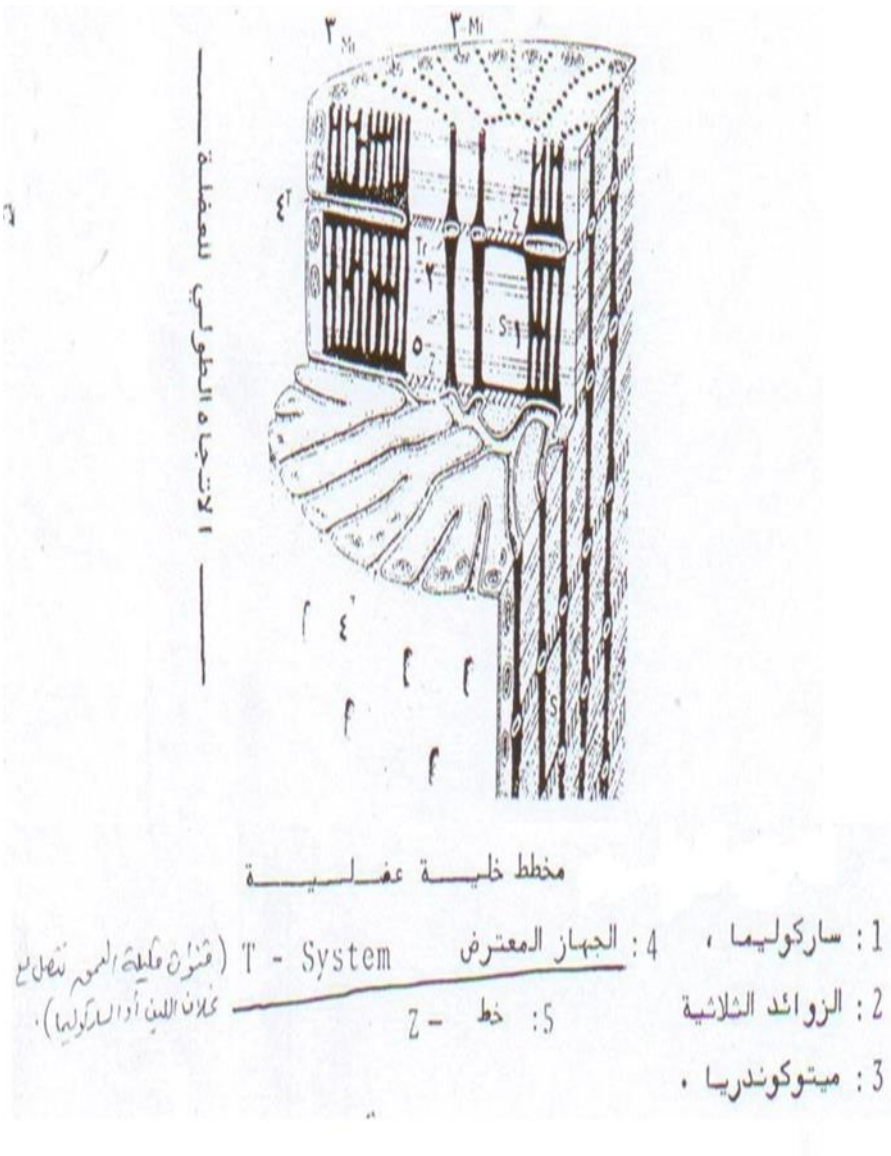


الشكل (1): شكل تخطيطي يوضح بنية العضلات الهيكلية.

تقسم المناطق الفاتحة بواسطة خط z (Z-line) الذي يقسم الليف العضلي إلى قطع مستقلة تدعى ساركومير (Sarcomer). يلاحظ في الجزء المركزي من الأقراص العاتمة هو جزء نير أو فاتح ويسمى بالمنطقة H (H-zone) كما تقسم منطقة H-Zone بواسطة الخط M (M-line) والذي يظهر على جانبيه خطوط نيرة إلى حد ما.

وتمتد خيوط الميوسين من بداية إلى نهاية الأقراص العاتمة, أما خيوط الأكتين فإنها تبدأ عند الخط Z وتمتد عبر الأقراص النيرة وتنتهي في الأقراص العاتمة بحيث تحيط نهاياتها الحرة بمنطقة H-Zone (الشكل 1).

كما يمكن ملاحظة وجود أوعية معترضة أو ثنيات تدعى بالجهاز المعترض أو العرضي أو مايسمى T-System أو T-tubules وهي عبارة عن قنوات قليلة العمق متصلة بغلاف الليف أو الساركوليما والتي تصبح مع الوقت أعمق فأعمق خلال تطور أو نمو العضلات حتى تصبح متصلة مع شبكة الساركوليما (Sarcoplasmic reticulum) (الشكل 2).

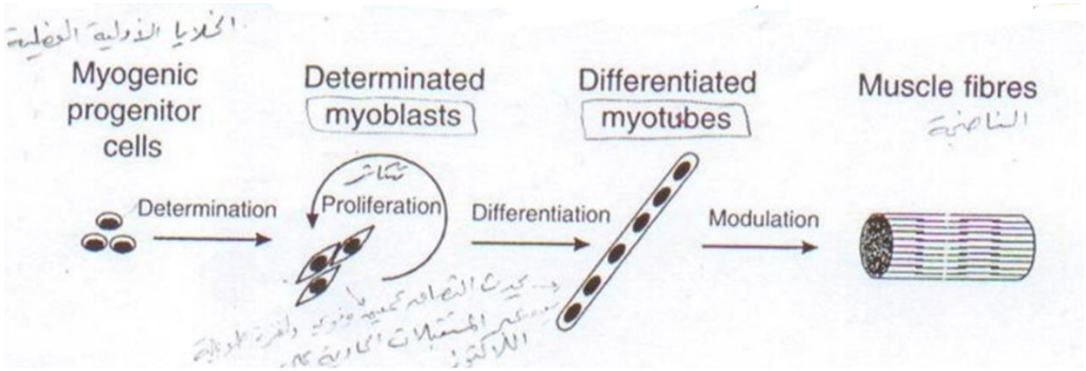


الشكل (2): مخطط الخلية العضلية.

تطور (تمايز) العضلات:

تنشأ الألياف العضلية Muscle fibers من الخلايا الأولية العضلية (Myogenic precursor cells) والتي تتمايز وتتطور لتكوّن الميوبلاست Myoblasts وخلال عملية لتطور تلتحم الميوبلاست مع بعضها البعض وتكون الميوتوب Myotubes ولكي يتم الإلتحام واتحاد الميوبلاست يجب أن يحصل التصاق عميق وقوي ولفترة طويلة فيما بين أغشية الميوبلاست ويعتقد أن هذا الالتصاق يتم عبر المستقبلات الخاصة الحاوية على اللاكتوز الموجودة في الغشاء الخارجي

لغشاء الميوبلاست كما تساهم معقدات اللاكتوز واللاكتين الموجودة في الغشاء في عملية الالتحام بشكل جيد ومن ثم في المرحلة الأخيرة يتم تمايز الميوتوب والتي تعطي الألياف العضلية الناضجة (الشكل 3).



الشكل (3): شكل تخطيطي يوضح تمايز العضلات (Rehfeldt et al., 2000).

لقد تم دراسة تطور وتمايز العضلات بشكل مفصل لدى صيصان الفروج منذ المرحلة الجنينية, حيث استخدمت عدة طرق لإجراء هذه الدراسات مثل طريقة In-vivo أو عن طريق الزراعة الخلوية وكان ذلك أكثر صعوبة بطريقة In-situ حيث ستشكل الخلايا الأولية ألياف الهيكل العضلي, ولكن معظم المعلومات المستحصل عليها حول المراحل المبكرة لتكون العضلات myogenesis تم الحصول عليها بطريقة الزراعة الخلوية لخلايا عضلة في مرحلة التطور.

تشير الدراسات أن المجموعات الخلوية Clones التي يمكن أن يمكن تنمو في المزارع الخلوية تنشأ عن خلايا قادرة على تشكيل العضلة ويمكن تحديدها والتعرف عليها بشكل جيد. حيث تظهر هذه الخلايا والتي تدعى الميوبلاست بشكل واضح في اليوم الثالث للزراعة والتي يزداد عددها 6 – 7 مرات بعد اليوم السادس.

بشكل عام, سواء كانت الدراسة بطريقة In-vivo أو In-vitro فإننا نلاحظ أنّ تشكل العضلات يعتمد على التحام خلايا الميوبلاست المغزلية الشكل كما موضح في الشكل (الشكل 4) وبالتالي ينتج عن هذا الاتحاد تشكيل الميوتوب عديد الأنوية والتي ستشكل الألياف العضلية الناضجة.

الشكل (4): تشكل العضلات عن طريق التحام خلايا الميوبلاست المغزلية.

لقد تم دراسة هذه التحولات الشكلية على الألياف العضلية لصيصان الفروج في المرحلة الجنينة بطرية الزراعة الخلوية In Culture وباستخدام المجهر الالكتروني وبشكل مفصل منذ عام 1972,

حيث تشير الدراسات أنّ الخلايا العضلية الأولية Myogenic cells تنمو بشكل متلاصق أو متقارب بحيث تكون المسافات بين الخلايا تتراوح بين 2.5 – 10 نانومتر حيث افتُرِضَ أنّ سطوح هذه الخلايا تحتوي مواد معينة يمكن أن تكون مسؤولة عن الالتصاق الخلوي بين هذه الخلايا.

من الممكن أن عملية الالتحام Fusion بين الخلايا, تبدأ عن طريق تشكل مناطق التماس أولاً ويتبع ذلك ظهور حويصلات أو تجاويف Vesicles وكذلك قنوات Tubules بين الهيولى الخلوية أو السيتوبلاسمية المتجاورة أو المتلاصقة. في المرحلة النهائية, تبدأ بقايا الأغشية الخلوية بالاختفاء ويتشكل بالنتيجة سيتوبلاسما موحد أو مشترك Common cytoplasm. تتشكل خيوط الميوسين الثخينة والتي يبلغ قطرها 15 – 16 نانومتر وخيوك الأكتين الرفيعة والتي يبلغ قطرها 5 – 6 نانومتر عن طريق تجمع الريبوزومات السيتوبلاسمية Cytoplasmic ribosomes والتي تشكل عند تجمعها ما يسمى بـ بوليسوم Polysomes وهي عبارة عن بروتينات قابلة للتقلص حيث يزداد تركيب أو تصنيع هذه البروتينات بشكل كبير بعد عملية التحام خلايا الميوبلاست.

تشير الدراسات أن انتظام الليفات العضلية يزداد بشكل تدريجي خلال فترة النمو العضلي حتى يعطي في النهاية الشكل المخطط بشكل عرضي للألياف العضلية في الهيكل العضلي الناضج (Cross-striated).

خلال مرحلة الميوتوب المبكرة لدى عضلة الصوص في المرحلة الجنينة فتشير الدراسات في كلا الحالتين In-vivo و In-vitro فإنّ شبكة الساركومير السيتوبلاسمية تتطور على شكل أجزاء منفصلة داخل سيتوبلاسما الخلية, ومن ثم تلتحم هذه الأجزاء المنفصلة مع بعضها البعض لتكون شبكة تحيط بالألياف أو الخيوط القابلة للتقلص وهي خيوط الأكتين والميوسين.

أما بالنسبة لمجموعة القنوات المعترضة أو مايسمى بالجهاز المعترض T-system فإنها تتطور بشكل أكثر بطئاً مما هو عليه الحال لدى شبكة الساركوبلاسما حيث أنّ الغشاء السطحي للميوتوب ينطوي على نفسه ليشكل مايسمى بقنوات T وهي عبارة عن قنوات أو تجاويف قليلة العمق متصلة بالساركوليما ولكن مع الوقت تصبح أعمق فأعمق داخل الميوتوب حيث تصبح متصلة مع شبكة الساركوبلاسما Sarcoplasmic reticulum.

إنّ هذه المراحل يتبعها مرحلة رئيسية هامة خلال مرحلة نمو العضلة وهي مرحلة تمايز الألياف العضلية differentiation لأشكال مختلفة من الألياف.

تتطاول الألياف أو يزداد طولها عن طريق إضافة ساركومير جديد كل مرّة, بينما يزداد عرضها عن طريق زيادة عدد الليفات العضلية (micro-fibrils) داخل كل ليف عضلي Fiber. فعلى سبيل المثال, عند الدجاج, وجد أنّ متوسط قطر الليف يزداد حوالي 10 مرات أي من 4 - 6 ميكرون بعمر 18 يوم من عمر الجنين والذي يصل إلى 40 – 60 ميكرون عندما يصل الدجاج لعمر 8 أشهر.

كما أنّ هناك تغيرات بنيوية في بنية الأقراص Z خلال نمو الطيور, حيث وجد أنّ القوة الميكانيكية لهذه الأقراص تزداد في الأسابيع التالية للفقس حيث تصبح هذه الأقراص الموجودة في عضلات رجل الطير أقوى من تلك الموجودة في عضلات الصدر. من المعروف حالياً أنّ الأقراص Z متصلة بنوع من البروتينات يدعى بالتاينين (Tinin) أو الكونكتين (Connectin) وهو عبارة عن بروتين يحوي عدد كبير من الجزيئات يتم وصلهم بواسطة الخيوط الثخينة.

عملية الإلتحام تتم على الشكل التالي:

تشكل مناطق تماس ثم ظهور حويصلات أو تجاويف وقنوات بين الهيول أو السيتوبلازما المتجاورة أو المتلاصقة، في المرحلة النهائية تبدأ بقايا الأغشية الخلوية بالاختفاء ويتشكل سيتوبلازما موحد أو مشترك.

تتشكل خيوط الميوسين الثخينة (قطرها 15-16 نانومتر) وخيوط الأكتين الرفيعة (5-6 نانومتر) عن طريق تجميع الريبوزمات السيتوبلازمية التي تشكل عند تجمعها مايسمى بـ بوليسوم وهي عبارة عن بروتينات قابلة لتقلص.

-يزداد طول الألياف العضلية عن طريق إضافة ساركومير جديد كل مرة.

-بينما يزداد عرض الليف عن طريق زيادة عدد الليفات العضلية Microfibil داخل كل ليف Fiber.

-تزداد القوة الميكانيكية للأقراص Z مع العمر (مثال:عند الفراريج).

-كذلك تصبح الأقراص Z الموجودة في عضلات رجل الطير أقوى مما هي عليه في تلك الوجودة في عضلات الصدر.

أنواع الألياف العضلية:

- النوع (type I).
- النوع (type II).
- النوع (type III).

- تختلف نسبة هذه الألياف في العضلة الواحدة و من نوع لآخر وقد يتواجد نوعان أو أكثر بجوار بعضهم في العضلة الواحدة. حيث تختلف هذه الألياف من الناحية الوظيفية والنسيجية والبيوكيميائية والشكلية (الجدول 1).
- أغلب العضلات تحتوي مزيج من ألياف مختلفة الأنواع وغالباً أكثر من نوعين يمكن تمييزها.
- أنواع الألياف العضلية لدى الفروج تتشابه بشكل كبير مع تلك الموجودة في عضلات الثديات.
- الألياف البيضاء والحمراء لدى الطيور تختلف من حيث التركيب البنيوي الدقيق.

Comparison of Different Fiber Types in Chicken Muscle[a]

	Twitch fibers			Tonic fibers	
	I	IIA	IIB	IIIA	IIIB
Histochemical criteria					
ATPase (pH 9.4)	No staining	Strong	Strong	Medium	Strong
ATPase (pH 4.6)	Strong	No or weak	Weak	Weak	Medium
ATPase (pH 4.3)	Strong	No staining	No staining	Weak	Medium
NADH-TR[b]	Medium	Weak or medium	No staining	Medium	Medium or strong
Phosphorylase	None or weak	Strong	Srong	Weak	Medium
Fiber innervation	Multiple	Focal	Focal	Multiple	Multiple
Histological characteristics					
Fiber shape	Polygonal	Polygonal	Polygonal	Rounded	Rounded
Fascicle shape	Polygonal	Polygonal	Polygonal	Rounded	Rounded
Mitochondrial density	Very high	High	Low	Very high	Very high
Fiber lipid droplets	No	Yes	No	No	No
Relative fiber size	Small/medium	Medium	Medium	Large	Medium
Myonuclei distribution	Peripheral	Usually peripheral	Usually central	Peripheral	Peripheral
Fiber type composition (%)					
Pectoral	0	<1	>99	0	0
PLD	<3	5–20	80–95	0	0
ALD	0	0	0	65–80	20–35
Sartorius (red)	30–45	35–50	15–25	0	0
Sartorius (white)	0	10–20	80–90	0	0
Plantaris	0	0	0	65–75	25–35

[a]Adapted from Barnard *et al.* (1982) with permission.
[b]NADH-tetrazolium reductase.

الجدول (1): مقارنة بين عدة أنواع من الألياف العضلية عند الفروج (Bernard et al., 1982).

الألياف البيضاء:

- لها شكل محدد وثابت وواضح وتدعى Fibrillen Structure ومشابه لما هو عليه في عضلات الثديات.
- الخطوط العرضية واضحة بشكل جيد، وتظهر الشرائط العاتمة والنيرة بشكل واضح.
- خيوط الأكتين والميوسين يتلاقيان على طرفي المنطقة H بحيث تصبح منطقة الساركومير أكثر كثافة.

الألياف الحمراء:

- لها شكل حُبيبي وظهور غير واضح أو محدد وتدعى Felder Structure.
- الليفات غير منتظمة لا في الحجم ولا في التوزيع.
- تكون الليفات على شكل رفيع وضيق في المقطع العرضي وغير محاط بشكل منتظم بالساركوبلازم والحبيبات.
- الخطوط Z فإنها تأخذ شكل متعرج zig zag عبر عرض الليف.
- الخط M أقل تميزاً في الألياف الحمراء منها في البيضاء.

الارتباطات العضلية العصبية:

- هناك ارتباط داخلي وثيق بين التركيب البنيوي للعضلة والنظام العصبي الموجود فيها.
- عند نضج الألياف العضلية بشكل كامل يحدث تطور الارتباطات العصبية العضلية.
- لوحظت الألياف العصبية في مرحلة الميوبلاست (أثناء التطور العضلي).
- بشكل عام عندما يبدأ الميوتوب بالتطور فإنه بالإمكان رؤية أو ملاحظة بعض الإتصالات العصبية العضلية.
- عند الثديات وكذلك الطيور، فإن نموزج الارتباطات العصبية العضلية يختلف باختلاف أنواع الألياف العضلية فعند الألياف البيضاء يوجد واحد أو فقط عدد قليل من النهايات العصبية وعند الألياف الحمراء فإنها ترتبط بالكثير من النهايات العصبية.

خصائص العضلات المخططة الهيكلية:

تتمتع العضلات الهيكلية بالعديد من الخصائص نذكر منها:

1. المرونة: القدرة على العودة للوضع الطبيعي الأولي بعد زوال القوى المختلفة المطبقة عليها.

2. قابلية التنبيه: وتقاس من خلال الأقطاب الكهربائية المتوضعة عليها وهي عملية بيولوجية معقدة تؤدي لتغيير مجرى عمليات استقلاب المواد، وهي تستجيب للمثيرات الميكانيكية الحرارية الكيمائية والكهربائية وتستجيب بالانقباض.
3. قابلية الانقباض أو التقلص: وتتعلق قوة التقلص للعضلة بالأكتين والميوسين.

النقل العصبي العضلي:

- الناقل العصبي في مناطق الارتباط العضلي العصبي هو أنزيم الأستيل كولين الذي يتكون من الأستيل كولين ترانسفيرار.
- هذا الأستيل كولين يخزن ضمن أوعية أو حويصلات تتواجد عند نقاط التشابك (أي مكان الارتباط العضلي-العصبي).
- يخزن الأستيل كولين عبر آلية مكونة من مرحلتين، حيث تدخل الجزيئات المشحونة إيجابياً إلى هذه الأوعية أو الحويصلات بآلية نقل فعالة مشركة معها الـ ATPase وإن الجزئيات المشحونة إيجابياً تتبادل بالأستيل كولين عبر نواقل الأستيل كولين.