

表 7-2 紅肌纖維與白肌纖維的比較（續）

項 目	紅（慢）肌纖維	白（快）肌纖維
ATP 來源	氧化磷酸化	肝醣分解
ATP 水解酶活性	低	高
肌原纖維含量	低	高
每條神經支配肌纖維數目	多	少
支配神經纖維直徑	小	大
神經傳導及肌肉收縮速度	慢	快
收縮特性	耐久、不易疲勞	容易疲勞
功能	粗略動作	精細動作
常見例子	頸部、背部等維持姿勢肌肉	手部肌肉與眼球外在肌

第四節 骨骼肌的收縮生理學

滑動－肌絲理論

肌肉收縮是依據滑動－肌絲理論(sliding-filament theory)，此理論說明當肌肉收縮時， Ca^{2+} 與旋轉素C結合，而使粗肌絲的肌凝蛋白之橫橋與細肌絲的肌動蛋白相互結合，引起細肌絲滑向粗肌絲，細肌絲彼此靠近，Z 線被細肌絲牽引而造成肌節變短、I 帶變窄、H 區也變狹窄；若更加用力收縮甚至會使 H 區消失，產生最大收縮。肌肉收縮時，細肌絲、粗肌絲及 A 帶的長度未改變（圖 7-6）。

神經肌肉接合

傳遞刺激訊號至骨骼肌組織的神經元稱為運動神經元(motor neuron)，其軸突終端球與肌漿相當接近，其間僅以突觸裂(synaptic cleft)相隔，而造成神經訊號的傳導會有 200 毫秒的耽擱，稱為突觸延擱(synaptic delay)。神經元的軸突終端球和肌纖維相接觸的部位構成神經肌肉接合(neuromuscular junction；NMJ)（圖 7-7），而位於軸突終端球正下方的肌漿膜，則為運動終板(motor end plate；MEP)，而其電位則稱為終板電位(end-plate potential；EPP)。

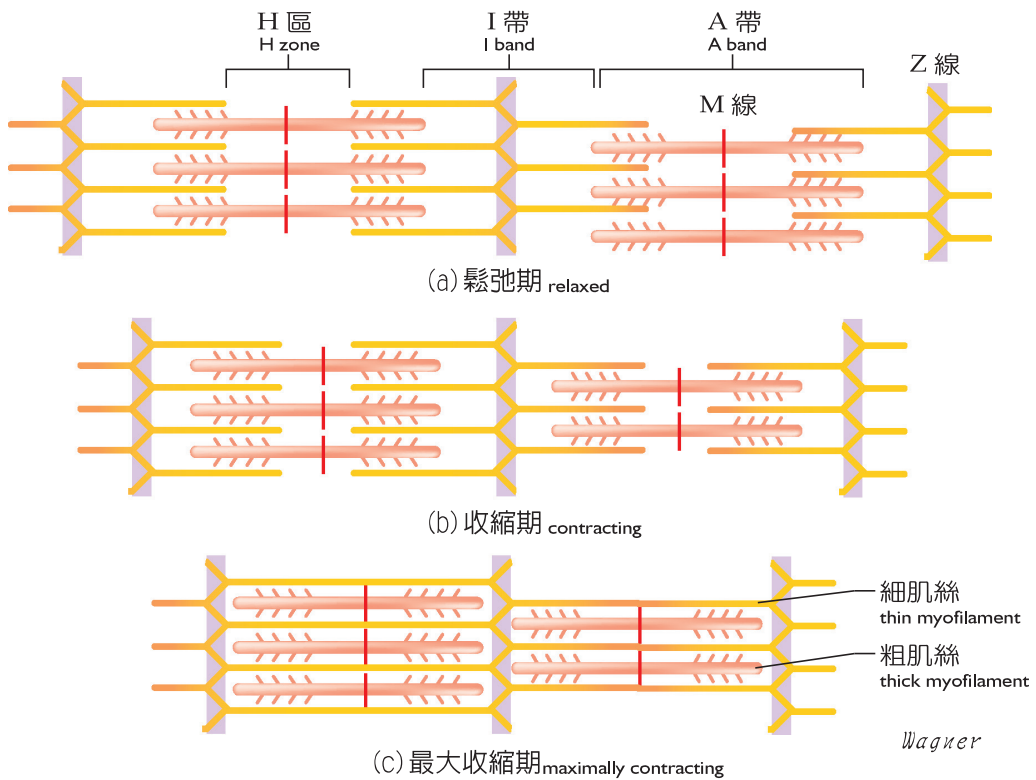


圖 7-6 滑動—肌絲理論

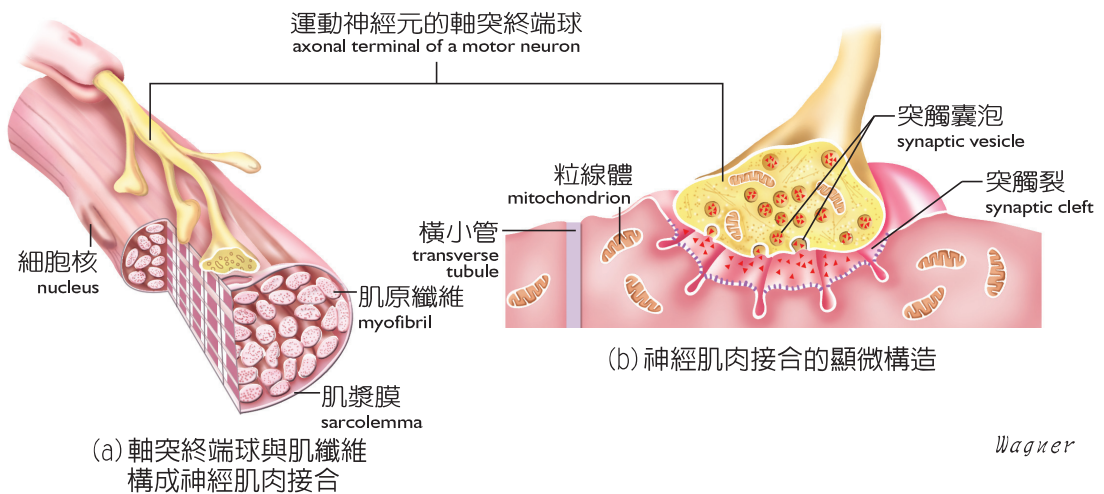


圖 7-7 神經肌肉接合

運動單位

一個運動神經元與其所支配的全部肌肉纖維共同組成一個**運動單位(motor unit)**（圖 7-8）。負責精細動作的肌肉，如白（快）肌其每一個運動神經元僅能支配 3~6 條肌纖維，例如：手指的肌肉、眼球的外在肌；然而，負責執行粗略動作的肌肉，如紅（慢）肌，其一個運動神經元所能支配的肌纖維數目很多，約 200~500 條，甚至可高達 2,000 條，例如：維持姿勢時，背部及臀部的肌肉。

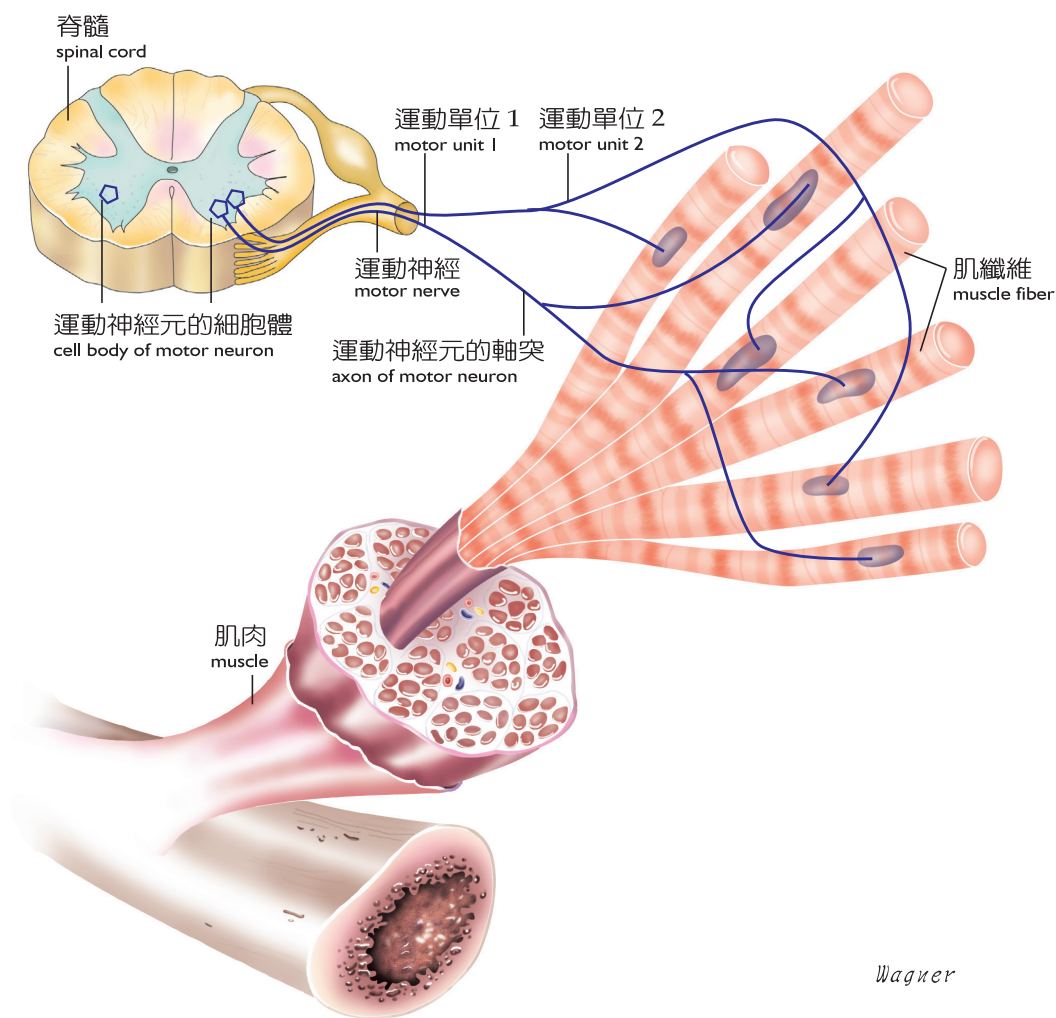


圖 7-8 運動單位

骨骼肌的收縮及鬆弛過程

肌肉運動機制可概分為收縮期及鬆弛期兩個過程（圖 7-9）：

- 一、**肌肉收縮期**：當神經衝動到達運動神經元的軸突終端球，少量鈣離子由細胞外液進入軸突終端球，使突觸小泡釋放**乙醯膽鹼**(acetylcholine：ACh)進入突觸裂，經由擴散作用，與運動終板之肌漿膜上的乙醯膽鹼接受器結合，使運動終板產生動作電位，並沿著肌漿膜表面進入橫小管，再傳到肌漿網使鈣離子被動運輸到肌漿中，並與**旋轉素 C** 結合，使肌動蛋白（細肌絲）的肌凝蛋白結合位置暴露出來，此時肌凝蛋白（粗肌絲）之橫橋的 ATPase 分解 ATP 釋放能量而活化橫橋，促使肌動蛋白與肌凝蛋白相互結合，因而引發細肌絲滑向 H 區，肌節長度變短。
- 二、**肌肉鬆弛期**：當肌肉收縮完成後，位於突觸裂的乙醯膽鹼就被**乙醯膽鹼酯酶**(acetylcholinesterase：AChE)分解，神經衝動因而終止，接著鈣離子經鈣幫浦(calcium pump)被主動運輸回到肌漿網儲存；消耗 ATP 使肌動蛋白與肌凝蛋白分開，細肌絲滑回鬆弛時的位置。

全或無原理

給予運動單位內的個別肌纖維刺激後，肌纖維會做最大程度的收縮或完全不收縮，此即為**全或無原理**(all or none principle)。運動神經元能夠引起肌纖維收縮的最小刺激，稱為**閾刺激**(threshold stimulus)；若不能引起收縮的刺激即是低於閾刺激，稱為**閾下刺激**(subthreshold stimulus)。

肌肉收縮的類型

單次收縮

單次收縮（或稱為牽扯收縮、抽動收縮、顫搐收縮；twitch contraction），是指一次刺激引發肌肉產生一次收縮反應。收縮過程可分為三期：

- 一、**潛伏期(latent period)**：或稱為延遲期指肌肉受到刺激後，尚未產生收縮反應之前的一段時間，是屬於沒有任何反應的階段。
- 二、**收縮期(contraction period)**：指肌肉開始收縮到最大強度收縮為止。
- 三、**鬆弛期(relaxation period)**：指肌肉最大強度收縮後到恢復原有強度為止（圖 7-10）。

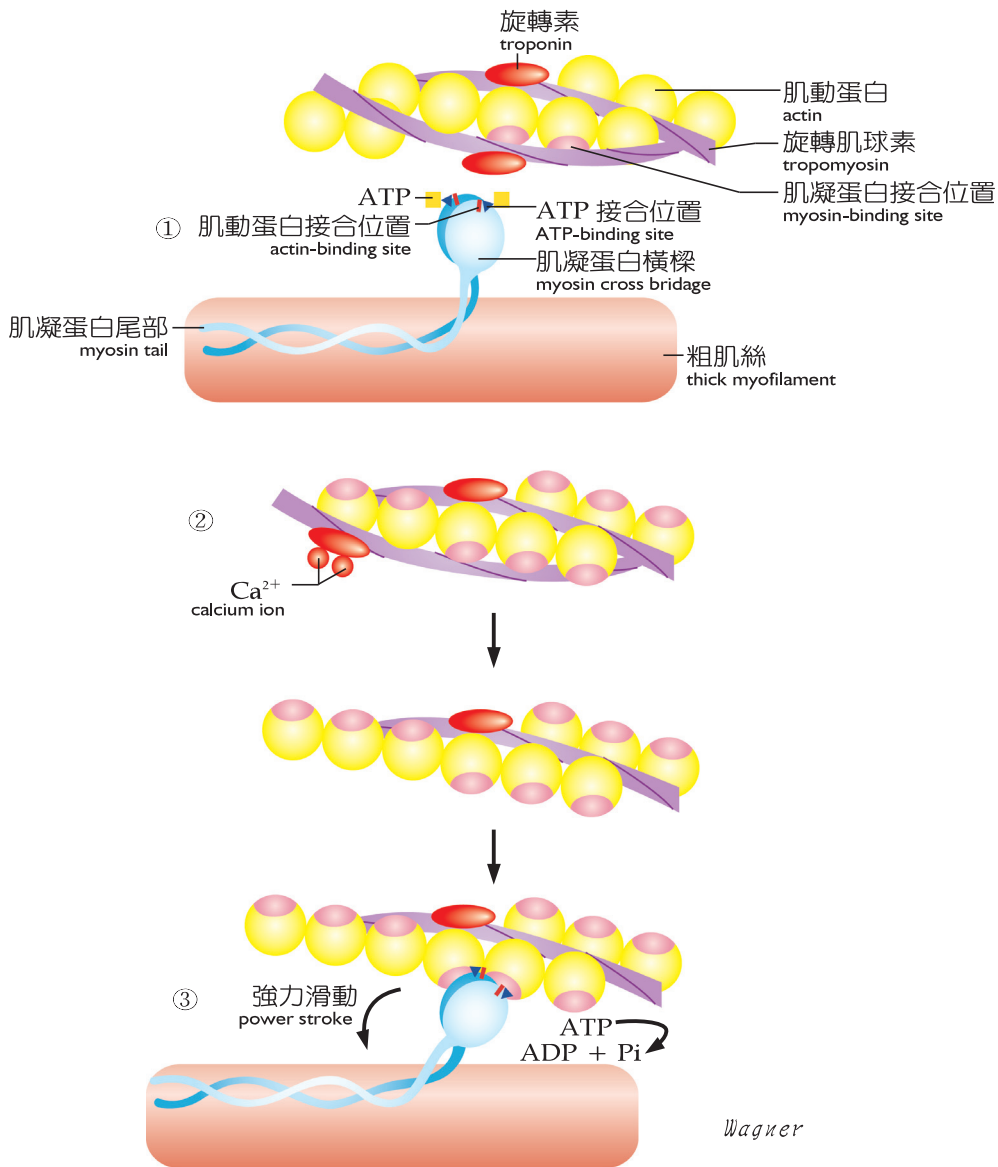


圖 7-9 肌肉收縮的過程

- 註：①肌纖維處於鬆弛狀態時，旋轉素－旋轉肌球素複合體蓋住肌動蛋白的肌凝蛋白接合位置，而肌凝蛋白之橫樑的 ATP 接合位置與 ATP 結合。
- ②鈣離子結合上旋轉素 C 後，此時旋轉素－旋轉肌球素複合體產生移動，而暴露出肌凝蛋白的結合位置。
- ③ ATP 接合位置具有 ATPase 的酵素功能，可以將 ATP 分解： $\text{ATP} \rightarrow \text{ADP} + \text{P}_i$ 產生能量，而活化肌凝蛋白之橫橋。橫橋與肌動蛋白的肌凝蛋白接合位置結合，因而引發強力滑動使細肌絲滑向粗肌絲。

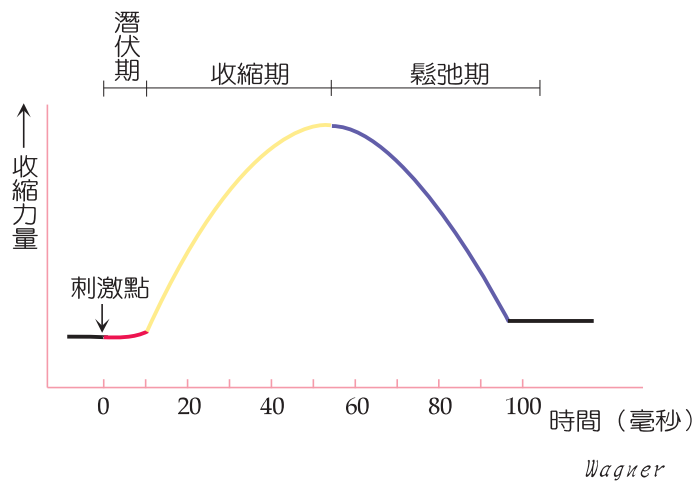


圖 7-10 單次收縮的肌電圖

肌纖維接受閾值以上的刺激而產生收縮時，會暫時失去興奮性，無法再接受下一個刺激而產生收縮反應，此時期為**不反應期**或**乏興奮期**(refractory period)，亦即神經或肌肉細胞無法對於刺激產生反應的期間。不反應期的時間越長越不容易產生強直收縮，然而，**心肌**的不反應期長達 300 毫秒，**骨骼肌**卻只有 5 毫秒，因此心肌不容易出現強直或疲勞的現象。

不反應期包括：(1)絕對不反應期：對於所有的刺激無論刺激強度有多大，都不會發生反應，即該細胞處於去極化與再極化的初期；(2)相對不反應期：對於原來的刺激強度不反應，只對強度更大的刺激有反應，此時該細胞處於再極化的後期。

強直收縮

每一次肌肉收縮的不反應期結束後，給予連續快速而反覆的刺激，使肌肉不鬆弛，而產生一個連續性的收縮，稱為**強直收縮**(tetanic contraction)。心肌及平滑肌的不反應期很長，不會出現強直收縮，此種收縮反應只有發生在骨骼肌。強直收縮又可分為：(1)完全強直：即連續刺激之後，肌肉產生連續性收縮而沒有任何鬆弛現象發生；(2)不完全強直：若有部份鬆弛現象稱之（圖 7-11）。

階梯性收縮

骨骼肌在收縮數次之後，再給予同樣強度的連續性刺激，但頻率不要快到足以引起強直收縮，此時可使肌肉產生更有力的收縮，稱為**階梯性收縮**(treppe)（圖 7-12），如運動員的熱身運動即是典型例子。