

융합 강좌

알기 쉬운 우리 몸의 이해

_ 제9장 근육생리학

의과대학 생리학
김영철

임상연구

마아(Mia)는 성형을 위한 보톡스(Botox) 주사를 맞기 위해 의사에게 갔다. 병원에서 그녀는 의사에게 발에 아파갈 다리에 경련이 일어난다고 말했고, 의사는 Ca^{2+} 보충제를 더 많이 복용하라고 권고했다. 또한, 의사는 마아에게 뛰지 말고 다리를 천천히 쭉 뻗으라고 권고하였다. 한 달 후 마아는 가슴통증과 두근거림을 경험하였고 그녀의 혈액에서 크레아틴 인산효소-MB(creatinine kinase-MB[muscle type and brain type, 근육형과 뇌형])와 트로포닌-T(troponin-T)를 검사하였다. 그 결과 CK-MB와 트로포닌-T는 정상이었지만 고혈압이 있는 것으로 확인되었다. 의사는 그녀의 두근거림과 고혈압에 대해 Ca^{2+} -통로 차단제를 처방하였다.

9.1 골격근

골격근(skeletal muscle)은 운동신경에 의해 자극받을 때 수축하는 각각의 근섬유(근육섬유, muscle fiber)들로 구성된다. 각 운동신경은 수많은 근섬유를 자극하고 모든 근섬유는 운동 신경세포(motor neuron)가 활성화될 때 수축한다. 다양한 수의 운동 신경세포와 근섬유를 활성화시키면 전체 근수축 강도의 차이가 나타난다.

골격근은 보통 튼튼한 결합조직인 힘줄(腱, tendon)에 의해 각 말단의 뼈에 부착되어 있다. 근육이 수축하면 길이가 짧아지면서 장력이 힘줄과 그것에 부착된 뼈에 전달된다. 골격의 움직임이 관절 종류와 근육의 부착에 따라 다양하게 일어난다. 예를 들어, 굴곡근(굴근, flexor muscle)은 수축할 때 관절의 각도를 감소시킨다. 펴근(신근, extensor muscle)의 수축으로 관절에 부착된 뼈의 각도가 증가하게 된다. 골격 운동의 가장 중요한 원동력을 작용근(주동근, agonist muscle)이라고 하는데, 굴곡작용에서는 굴곡근이 작용근이다. 동일한 관절에 상반된 작용을 하는 굴곡근과 펴근을 대항근(길항근, antagonistic muscle)이라고 한다.

골격근의 구조

힘줄 내 섬유성 결합조직 단백질은 근육 주변에 불규칙적 배열로 퍼져 있으며, 근육 바깥막(근외막, epimysium)을 이룬다. 이 근육 바깥막의 결합조직은 근육에 뻗어 나와 근육을 근섬유속(fascicle)으로 다시 나눈다. 각각의 근섬유속은 근주위막(근육다발막, perimysium)이라고 알려진 결합조직 보호막에 의해 둘러싸여 있다.

근섬유속은 많은 근섬유(근육섬유, muscle fiber 또는 myofiber)로 구성된다. 각각의 근섬유는 횡문근형질막(근섬유막 또는 근초, sar-

임상적용

뒤시엔느 근육퇴행위축(근위축증, Duchenne muscular dystrophy, DMD)은 다른 근육퇴행위축의 반을 차지하며 가장 심각한 병이다. 3,500명의 소년 중 1명꼴로 걸리고 증상은 보통 3~5세 사이에 나타난다. 이 병은 X 염색체상에 위치한 결성유전자의 돌연변이에 의해 일어나기 때문에 어머니에게서 아들에게 유전된다. 이 유전자는 79개의 엑손(exon)을 갖고 있는 큰 유전자이고 디스트로핀(dystrophin) 단백질을 암호화한다. 디스트로핀 단백질은 횡문근형질막(근섬유의 원형질막) 아래 보통 위치하는데, 그곳에서 근섬유의 세포골격과 근원섬유(그림 9.1)를 세포 외 기질과 연결함으로써 지지역할을 한다. 디스트로핀 유전자의 돌연변이는 위성세포(satellite cell)의 수선 재생능력이 미치지 못할 정도로 근섬유를 손상시킨다. 이는 근섬유 괴사(necrosis)와 섬유성 결합과 지방조직에 의한 대체를 일으킨다. 현재 DMD 치료법은 없지만 유전자와 줄기세포 치료법이 진행 중이다.

colemma)으로 둘러싸이고, 횡문근형질막은 근내막(근육섬유막, endomysium)이라고 하는 얇은 결합조직층으로 덮여 있다(그림 9.1).

바정상적으로 긴 모양의 구조인 근섬유는 다른 세포와 동일한 세포소기관, 즉 미토콘드리아, 세포내막, 글리코겐 과립 등을 갖고 있다. 대부분의 다른 세포와 달리 골격근섬유는 다핵세포이다. 각각의 근섬유는 여러 배아 근육모세포(근배아세포, embryonic myoblast cell)의 결합으로부터 형성된다. 골격근섬유의 가장 특이한 현상은 현미경 상에 나타나는 줄무늬(가로무늬, striation)이다(그림 9.2). 줄무늬는 어둡고 밝은 띠가 번갈아 교차하면서 생긴다.

어두운 띠는 A 띠(A band)이고 밝은 띠는 I 띠(I band)이다. 고배율 전자 현미경상에서 얇고 어두운 선이 I 띠 중앙에 보이는데, 이를 Z 선(Z line)이라고 한다. A와 I는 각각 비등방성(anisotropic)과 등방성(isotropic)을 나타내고, 편광선의 성질을 나타낸다.

운동 종말판과 운동단위

생체 안에서 각각의 근섬유는 체성운동 신경세포(몸운동 신경세포, somatic motor neuron, motoneuron)로부터 온 단일 종말단추(terminal bouton)를 수용한다. 운동 신경세포는 신경근육 이음부(신경근 접합부, neuromuscular junction)라고도 불리는 신경근육 시냅스(neuromuscular synapse)에서 아세틸콜린(ACh)을 방출함으로써 근섬유의 수축을 자극한다. 이는 운동 종말판(운동 종판, motor end plate)이라고 불리는 횡문근형질막(근섬유막, 근초, sarcolemma)의 특정 부위인 근섬유의 시냅스후 막을 자극한다(그림 9.3). 운동 종말판은 깊은 주름, ACh수용체가 풍부한 능선(crest), 고밀도의 전압-개문 Na^{+} 통로(voltage-gated Na^{+} channel)를 가지고 있는 관(trough)을 가진다.

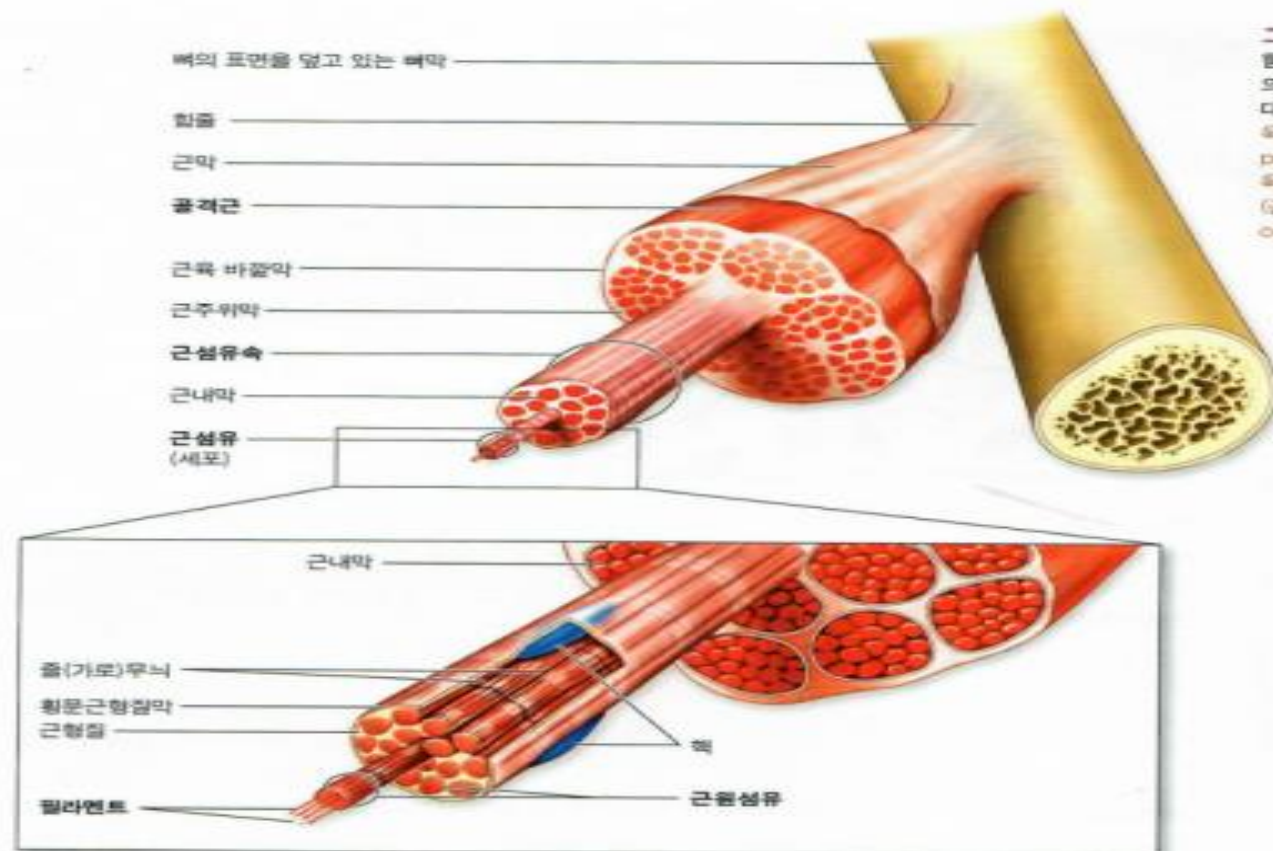


그림 9.1 골격근의 구조. 위 그림은 근섬유와 힘줄, 근육 바깥막, 근주위막과 근내막의 결합조직 사이의 관계를 나타낸 것이고 아래 그림은 단일 근섬유를 확대한 것이다. 뼈막(골막, periosteum): 근막(fascia): 근육 바깥막(근외막, epimysium): 근주위막(근육다발막, perimysium): 근섬유속(다발, fasciculus): 근내막(근육섬유막, endomysium): 줄무늬(striations): 근형질(근육세포질, sarcoplasm): 근원섬유(근육원섬유, myofibril).

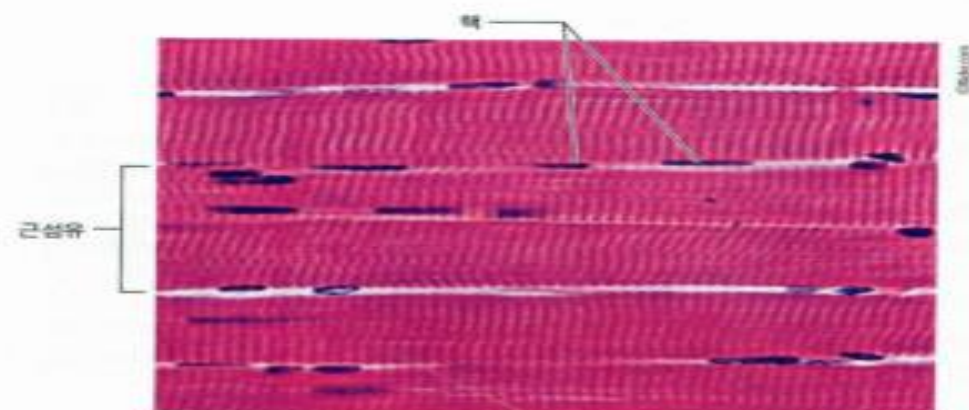
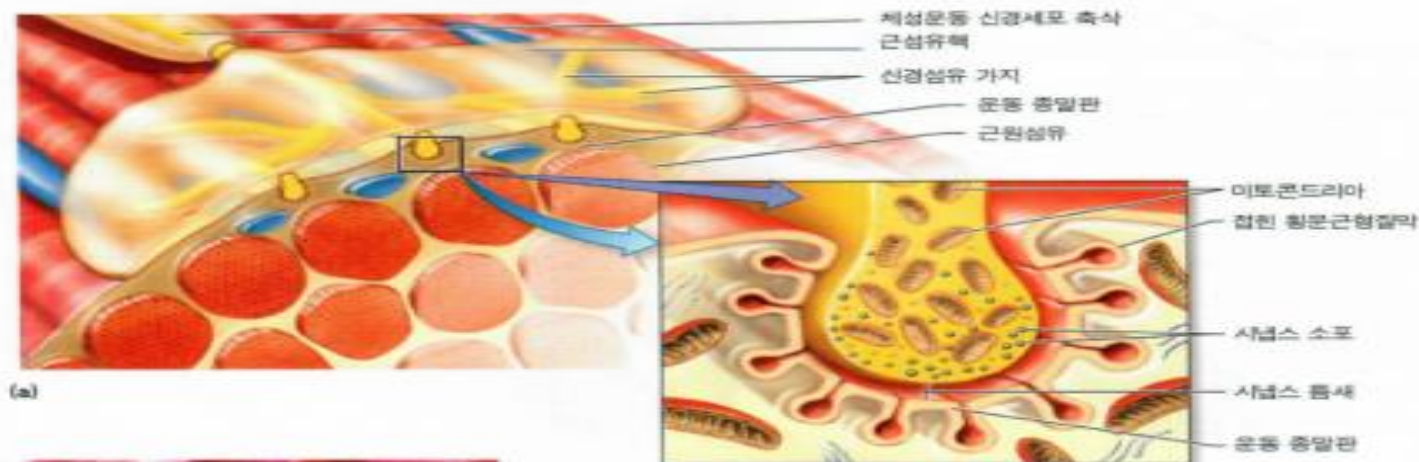
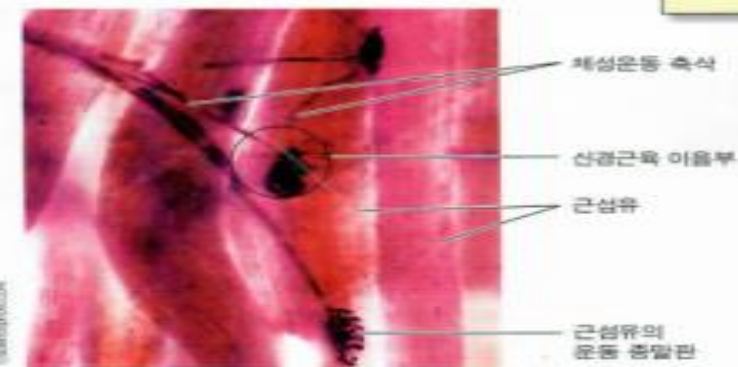


그림 9.2 골격근섬유의 광학 현미경 사진. 줄(가로)무늬는 규칙적으로 나타나는 어두운 A 띠와 밝은 I 띠에 의해 형성된다. (핵이 주변에 위치한다.)



(a)



(b)

ACh는 좁은 사냅스 틈새를 통해 빨리 확산하여 운동 종말판에서 접힌 횡문근형질막의 능선에서 수천 개의 수용체들과 결합하여 이 수용체들의 리간드-관문 통로들을 열도록 한다. 이는 Na^+ 와 K^+ 가 반대 방향으로 동시에 확산하도록 한다. 그 결과 Na^+ 의 유입이 더 두드러져 **종말판 전위**(종판 전위, end-plate potential)로 알려진 국소 탈분극(local depolarization)을 일으킨다. 이러한 국소 탈분극은 전압-관문 Na^+ 통로가 풍부한 운동 종말판 접합의 관으로 쉽게 확산하여 근섬유를 따라 퍼지는 활동 전위를 자극한다.

체성운동 신경세포의 세포체는 척수의 회색질(gray matter)의 배쪽 뿔(복각, ventral horn)에 위치하고 척수신경의 앞뿌리(복근, ventral root)에 나타나는 하나의 축삭돌기를 형성한다. 그러나 각각의 축삭돌기는 동일한 숫자의 근섬유를 자극시키기 위해 수많은 곁가지(측지, collateral branch)를 만들 수 있다. 각 체성운동 신경세포와 그 신경세포가 지배하는 근섬유 모두를 **운동단위**(motor unit)라고 한다(그림 9.4).

그림 9.3 신경근육 이음부의 운동 종말판. 신경근육 이음부는 신경섬유와 근섬유 사이의 사냅스에 해당한다. 운동 종말판은 축삭 종말을 둘러싸고 있는 횡문근형질막(근초)의 특정 부위이다. (a) 신경근육 이음부, (b) 근섬유와 신경근육 이음부의 사진.

체성운동 신경세포가 활성화될 때마다 이 신경세포에 의해 자극받은 근섬유는 모두 수축한다. 생체에서, 활성화되는 운동단위들을 변화시켜 근육의 차등적인 수축이 이루어진다. 차등적인 수축이 부드럽게 지속되려면 다양한 운동단위들이 빠르고 비동기적인 자극에 의하여 활성화되어야 한다.

크기가 작은 운동단위의 신경세포는 세포체가 작아서 크기가 큰 운동단위의 신경세포보다 낮은 수준의 흥분성 입력에 의하여 자극된다.

임상적용

보툴리눔 독소(botulinum toxin)는 *Clostridium botulinum* 세균에 의해 생산된 치명적인 독이다. 이 독소는 흥분성 글린 신경 말단으로 흡수되고 사냅스 소포의 세포유출에 필요한 SNARE 단백질(SNAP-25)을 절단한다. 이는 근육의 신경자극을 차단하여 이완마비를 일으킨다. 보툴리눔 독소는 과도한 신경 자극에 의한 근육인축(muscle spasm)을 완화하는 데 쓰인다. 예를 들어, 사시(사팔뜨기, strabismus)를 고치기 위해 사시가 생긴 바깥 눈근육에 보툴리눔 독소를 주사한다. 또한 피부 주름을 제거하는 미용 치료를 위해 **보톡스**(Botox: 보툴리눔 독소 상품명)를 근육에 주사한다. 피부가 노화, 탈수, 햇빛 손상과 흡연에 의해 탄력성이 떨어지면 안면근육의 수축에 의해 주름진 후에는 회복하기가 쉽지 않다.

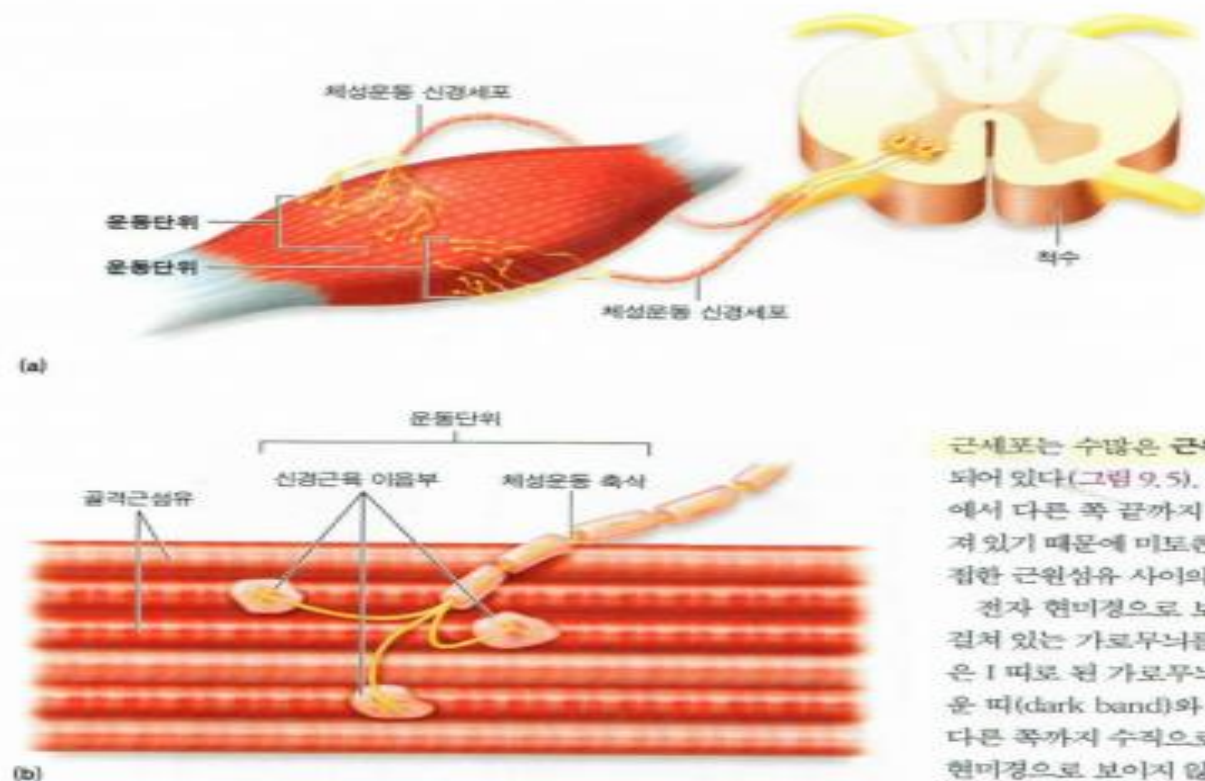


그림 9.4 운동단위. 운동단위는 체성운동 신경세포와 그것이 자극하는 근섬유로 구성된다. (a) 2개의 운동단위를 갖고 있는 근육 그림. 실제로 근육은 수백 개의 운동단위를 갖고 각 운동단위는 그림에 보이는 것보다 훨씬 더 많은 근섬유를 갖고 있다. (b) 가지가 있는 운동축삭과 3개의 근섬유로 구성된 단일 운동단위. 다른 근섬유들은 다른 운동단위의 일부분이 되고 다른 신경세포(그림에 나타나있지 않음)에 의해 자극받는다.

따라서 운동단위의 크기가 작을수록 근수축에 자주 사용된다. 더 큰 수축이 요구되면 더 큰 운동단위들이 활성화되는데 이 과정을 운동단위의 동원(recruitment)이라고 한다.

9.2 근수축의 기작

각 근섬유 내 A 띠(A band)는 굵은 필라멘트로 구성되고, I 띠(I band)는 가는 필라멘트로 되어 있다. 굵은 필라멘트로부터 가는 필라멘트에 걸쳐 있는 교차다리(cross bridge)의 움직임은 필라멘트의 미끄러짐(활주, sliding)을 일으켜 근긴장(muscle tension)과 단축(shortening)을 일으킨다. 교차다리의 활성화는 횡문근형질막에 의해 생산된 활동 전위에 의해 증가된 Ca^{2+} 의 이용도에 의해 조절된다.

근세포는 수많은 **근원섬유**(근육원섬유, myofibril)의 소단위로 구성되어 있다(그림 9.5). 이 섬유는 지름이 약 $1\ \mu m$ 이고 근섬유의 한쪽 끝에서 다른 쪽 끝까지 나란히 뻗어 있다. 근원섬유는 매우 뻥뻥이 채워져 있기 때문에 미토콘드리아와 세포 내 막 같은 다른 세포소기관이 인접한 근원섬유 사이의 좁은 세포질 공간에 제한되어 있다.

전자 현미경으로 보면 **근섬유**는 섬유의 한쪽으로부터 다른 쪽까지 걸쳐 있는 가로무늬를 갖고 있지 않다. 근원섬유는 어두운 A 띠와 밝은 I 띠로 된 가로무늬로 되어 있다(그림 9.6). 다른 근원섬유의 어두운 띠(dark band)와 밝은 띠(light band)가 근섬유의 한쪽으로부터 다른 쪽까지 수직으로 정렬되어 있고 개별적인 근원섬유는 보통 광학 현미경으로 보이지 않기 때문에, 전체 근섬유는 광학 현미경 아래에서 줄이 있는 것처럼 보인다.

각각의 근원섬유는 훨씬 더 작은 구조로 된 **근필라멘트**(근육필라멘트, myofilament) 또는 **필라멘트**(filament)로 되어 있다. 근원섬유를 고배율에서 종단면으로 관찰해보면 A 띠가 **굵은 필라멘트**(thick filament)를 갖는 것으로 보인다. 이 필라멘트의 두께는 약 $110\ \text{\AA}$ ($1\ \text{\AA} = 10^{-10}\ m$)이고 A 띠를 겹겹이 보이게 한다. 반대로 밝게 보이는 I 띠는 **가는 필라멘트**(thin filament, $50\text{--}60\ \text{\AA}$)이다. 굵은 필라멘트는 주로 **미오신**(myosin), 가는 필라멘트는 주로 **액틴**(actin) 단백질로 되어 있다.

근원섬유 내 I 띠는 굵은 필라멘트의 한쪽 끝에서부터 다른 쪽 끝에 걸쳐 있는 밝은 부분으로서, 가는 필라멘트로 되어 있다. 그러나 가는 필라멘트는 I 띠의 끝에서 끝나지 않는다. 그 대신 각각의 가는 필라멘트는 A 띠 중앙부까지 뻗어 있다. 굵은 필라멘트와 가는 필라멘트가 각 A 띠의 끝에서 중첩되기 때문에 A 띠의 끝부분이 중앙부보다 더 짙게 보인다. A 띠 중앙의 더 밝은 부분을 H 띠(H band)라고 하며, 이 H 띠는 가는 필라멘트로 겹쳐지지 않은 굵은 필라멘트만 갖고 있다.

각 I 띠의 중앙에는 얇고 검은 Z 선(Z line)이 있다. 한 쌍의 Z 선 사이의 두껍고 가는 필라멘트 배열은 가로무늬 수축의 기본적인 소단위로

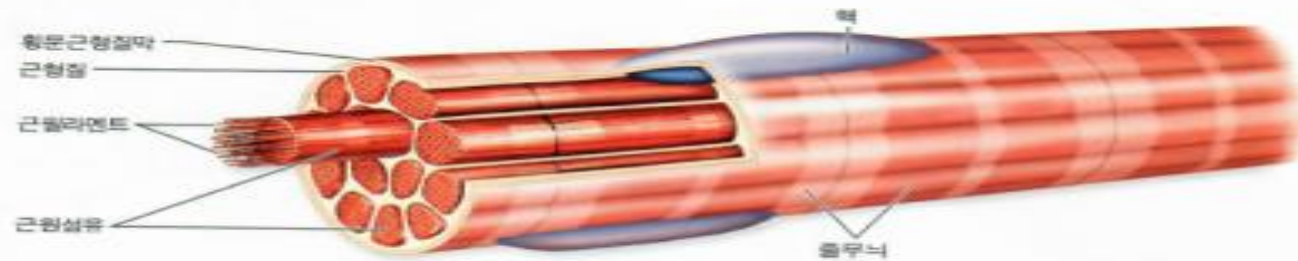


그림 9.5 골격근섬유의 구성. 골격근섬유는 액틴과 미오신의 근필라멘트를 포함하는 수많은 근섬유로 구성된다. 근필라멘트의 중첩은 물무늬 모양을 띠게 한다. 각 골격근섬유는 다핵세포이다.

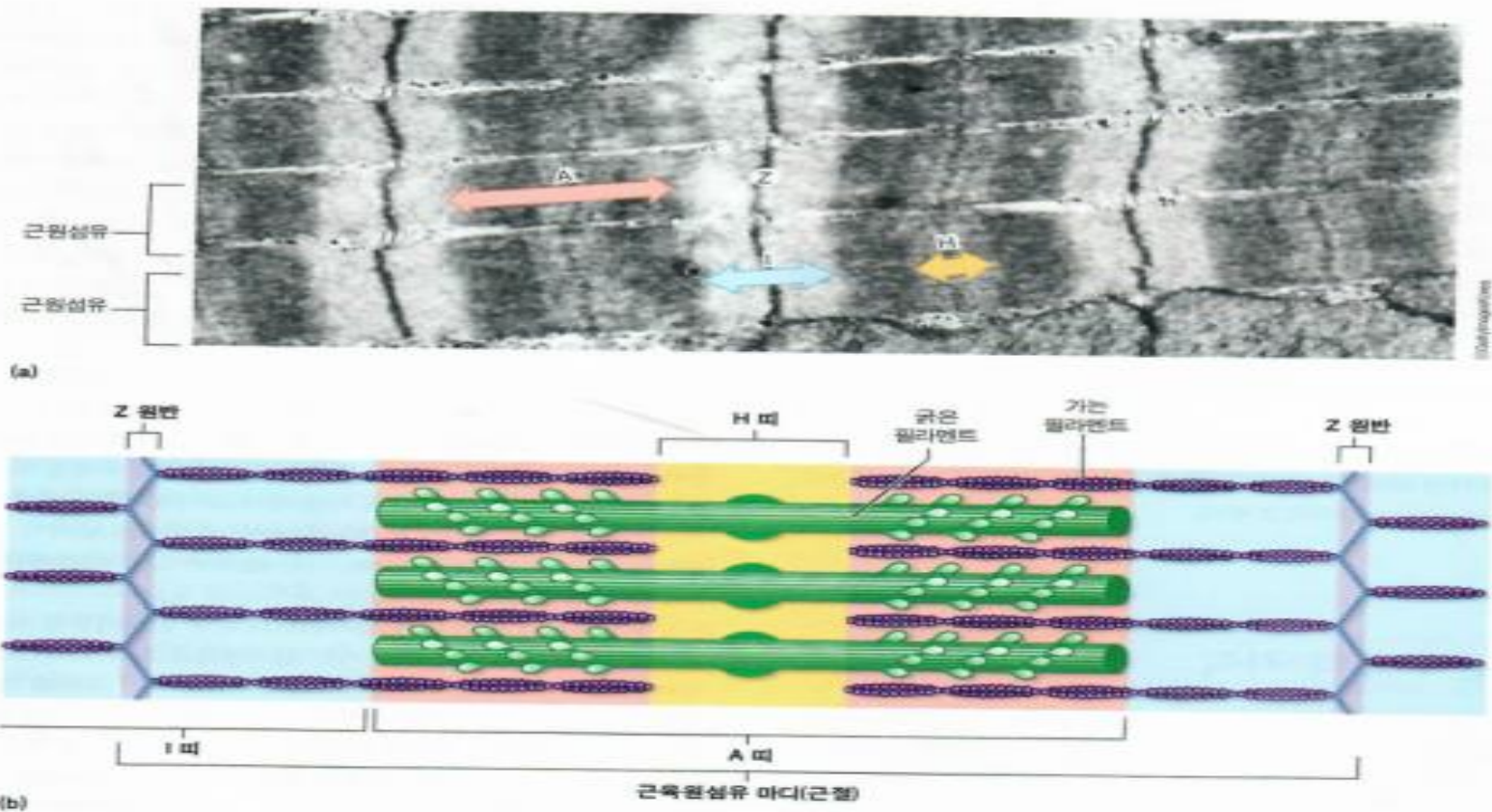


그림 9.6 골격근의 가로무늬는 굵고 가는 필라멘트에 의해 형성된다. A, H와 I 띠가 선명히 보인다. (a) 가로무늬근의 특징인 띠 양상을 보이는 근원섬유의 종단면 전자 현미경 사진. (b) 띠 양상을 형성하는 두 굵고 가는 다단 필라멘트의 배열을 보여주는 그림. 다른 띠와 구조를 그리는 데 사용한 색깔은 (b)의 색깔과 일치한다.

작용하는 반복 패턴을 형성한다. Z와 Z 사이의 이 소단위를 **근육원섬유 마디(근절 또는 근섬유 분절, sarcomere)**라고 한다.

근수축의 필라멘트 활주설

근육이 수축할 때 각각의 섬유가 짧아짐에 따라 그 길이는 감소한다. 근섬유의 단축(shortening)은 근원섬유의 단축에 의해 일어나며, 이는 Z 원반과 Z 원반 사이의 거리가 짧아지면서 생기게 된다. 그러나 근육원섬유 마디의 길이가 짧아지면서 A 띠는 짧아지는 것이 아니라 서로 더 근접해 움직인다. 연속적인 근육원섬유 마디의 A 띠들 사이의 거리를 나타내는 I 띠의 길이는 감소한다.

근육원섬유 마디의 단축은 필라멘트의 단축에 의해 일어나는 것이 아니라 굵은 필라멘트 위로의 가는 필라멘트 활주와 굵은 필라멘트 사이의 활주에 의해 일어난다. 수축과정에서 각 A 띠의 양쪽 가는 필라멘트가 가운데를 향해 더 깊게 활주하여 굵은 필라멘트와의 중첩을 증가시키게 된다. 따라서 I 띠(가는 필라멘트만 보유한)와 H 띠(굵은 필라멘트만 보유한)는 근수축 동안 더 짧아진다(그림 9.7).

교차다리

필라멘트의 활주는 미오신으로부터 액틴을 향해 연결시키는 수많은 **교차다리(교차결합 또는 연결다리, cross bridge)**의 작용에 의해 일어난다. 이 교차다리는 굵은 필라멘트의 측으로부터 뻗어 나온 미오신 단백질의 일부로서 '팔(arm)'을 형성하고, 그 끝은 구형상의 '머리(head)'로 이루어져 있다(그림 9.8). 미오신 단백질은 교차다리로 작

용하는 2개의 구형상 머리를 갖고 있다. 근육원섬유 마디의 한쪽에 있는 미오신 머리의 위치는 다른 쪽과 반대쪽에 있다. 따라서 미오신 머리가 근육원섬유 마디의 한쪽에 있는 액틴과 결합해 교차다리를 형성할 때 중앙을 향해 액틴을 끌어당길 수 있다.

교차다리의 각 구형상 미오신 머리는 액틴 결합 부위와 밀접하게 연결된 ATP-결합 부위를 갖고 있다(그림 9.8, 왼쪽 참조). 구형상 머리는 ATP를 ADP와 P_i 로 분해하는 **미오신 ATPase(myosin ATPase)** 효소로 작용한다.

이 반응은 미오신 머리가 액틴에 결합하기 전에 일어나야 한다. ATP가 ADP와 P_i 로 가수분해될 때 미오신 머리는 총의 공이치기처럼 당긴다. 미오신 머리의 위치는 변하고 이제 수축에 필요한 위치 에너지를 갖게 된다. 더 적절한 비유는 활과 화살이다. 즉, 에너지로 충전한 미오신 머리는 마치 당겨진 활시위와 같고 액틴(그림 9.8, 오른쪽 참조)과 결합하여 저장된 에너지를 다음 단계에서 방출한다.

일단 미오신 머리가 액틴과 결합하여 교차다리를 형성하면 결합한 P_i (무기인산)가 방출된다. 이는 미오신 구조의 변화를 일으켜 교차다리가 강력한 **동력발생(power stroke)**을 생산하도록 만든다(그림 9.9). 이는 가는 필라멘트를 A 띠의 중앙으로 당기는 힘이다.

미오신 머리가 구부러진 위치에 있는 상태에서 강력한 동력발생 운동을 한 후 결합된 ADP는 새로운 ATP 분자가 미오신 머리와 결합되면서 방출된다. 동력발생 운동 후 ADP 방출과 새로운 ATP와의 결합은 미오신 머리가 액틴과의 결합을 풀기 위해 필요하다. 만약 이 과정이 방해를 받게 되면, 미오신 머리는 액틴과 결합된 상태로 남는다(사후경직에 관한 임상적용 참조). 그다음 미오신 머리는 ATP를 ADP와

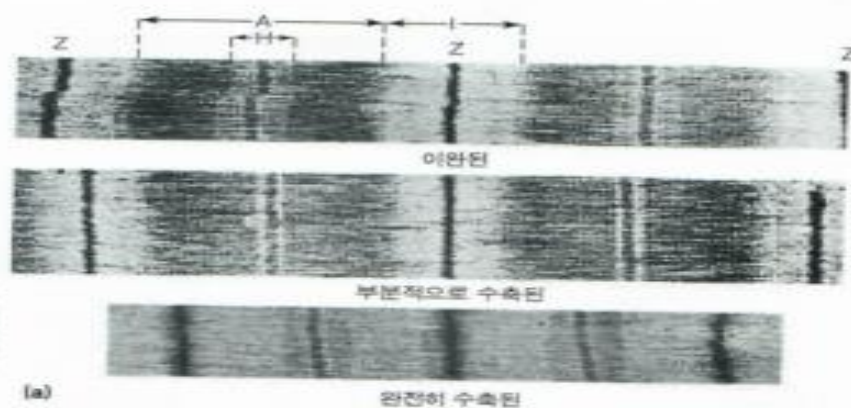
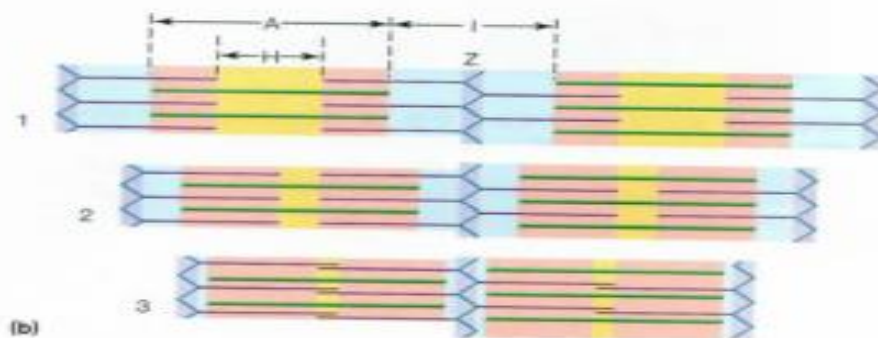


그림 9.7 근수축의 활주 필라멘트 모형. (a) 제일 위의 사진은 이완된 근육에서 근육원섬유 마디의 전자 현미경 사진이다. 아래 2개의 사진들은 수축이 일어나는 동안 변화를 나타낸 사진들이다. (b) 이완된 섬유①가 부분적으로 수축하고② 완전히 수축하면서 나타나는 가로무늬근육 수축의 활주 필라멘트 모형을 나타낸다.



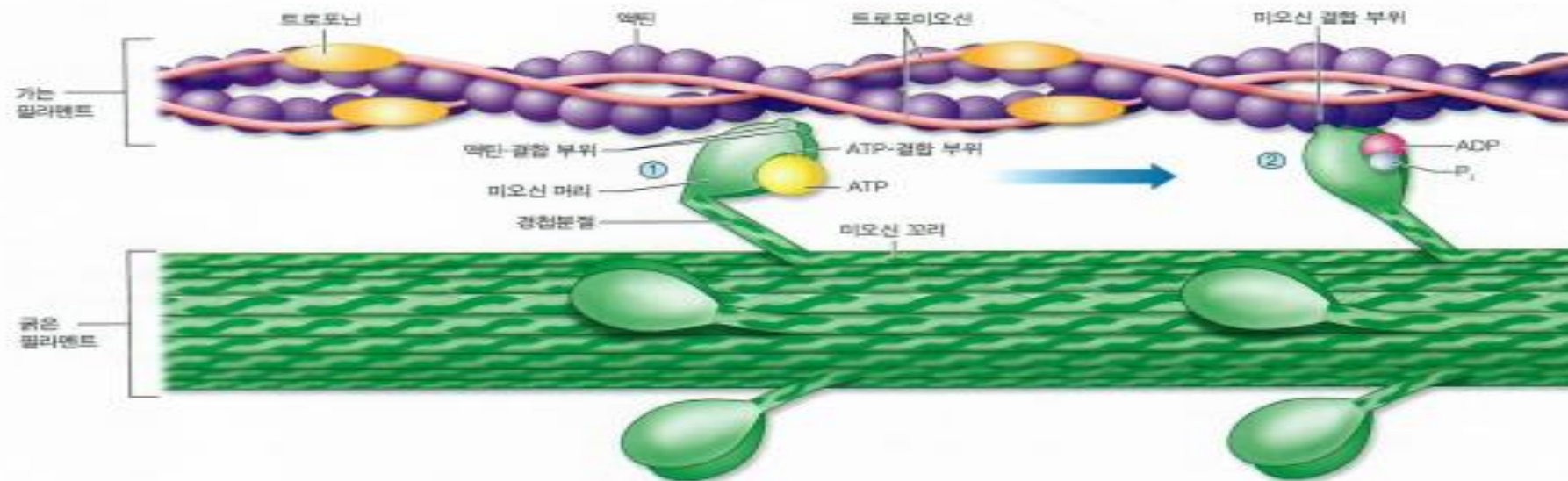


그림 9.8 마이오신 머리의 활성화. ① 마이오신 머리는 액틴-결합 부위와 ATP-결합 부위(ATP를 가수분해하는 ATPase로 작용)를 가진다. ② ATP가 ADP와 P_i 로 가수분해될 때, 마이오신 머리는 활성화되어 마이오신 머리의 위치와 방향이 변한다. 이제 마이오신 머리는 액틴 소단위와 결합하고 ADP와 P_i 는 아직도 마이오신 머리에 붙어 있다.



그림 9.9 고차다리의 동력발생 운동. ① 마이오신 머리는 ATP가 ADP와 P_i 로 가수분해되면서 활성화되는데, 이때 ADP와 P_i 는 마이오신 머리에 붙어 있다. 이 시점에서 마이오신 머리는 액틴에 결합한 채 굽은 필라멘트와 가는 필라멘트 사이에 교차다리를 형성한다. ② 인산기(P_i group)가 교차다리를 떠난 후, 마이오신 머리는 그 위치와 방향을 변화시켜 액틴 필라멘트를 움직이는 동력발생을 일으킨다.

임상적용

사후강직(rigor mortis)은 온도에 따라 사후(after death) 2시간에 시작하여 2일 동안 지속하는 몸의 강직현상이다. 사후강직에서 마이오신 머리는 분리하지 않는 액틴과 강직 복합체(rigor complex)를 형성한다. 이는 ATP가 죽은 세포에서 결핍하고 ATP 없이 Ca^{2+} 를 세포질로부터 근막(근육세포질 세망, sarcoplasmic reticulum)으로 이동시키는 데 필요한 능동 수송 펌프가 작용할 수 없기 때문이다. 그 결과 Ca^{2+} 는 트로포닌(troponin)에 붙어 있기 때문에 트로포미오신(tropomyosin)은 교차다리 형성을 억제할 수 없다. 잠시 후 마이오신 머리는 새로운 ATP를 결합할 수 없기 때문에 액틴으로부터 방출할 수 없다.

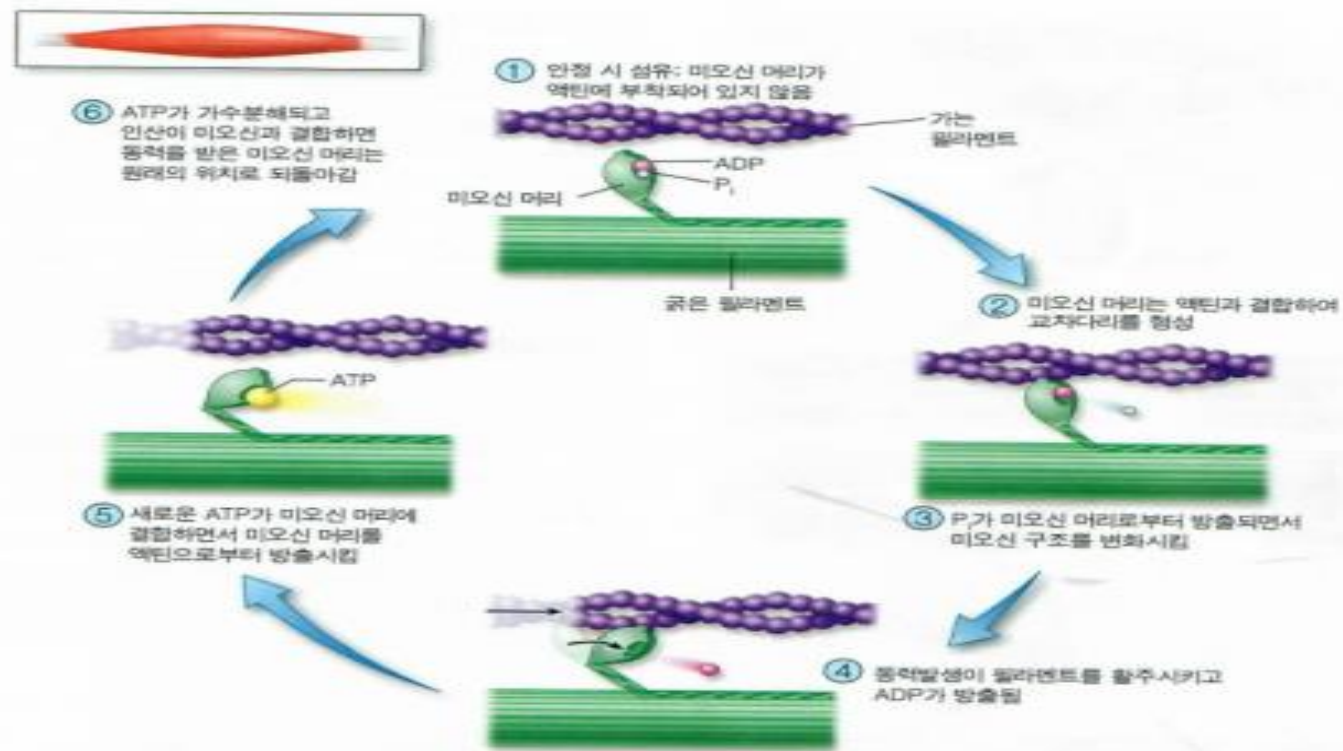


그림 9.10 교차다리 주기. ATP 가수분해와 그 결과로 일어나는 미오신 머리의 인산화 반응은 교차다리의 활성화에 필요한다. 미오신 머리로부터의 인산기(P_i)의 방출 즉, 탈인산화(dephosphorylation) 반응은 동력발생을 일으키는 미오신의 형태 변화를 일으킨다. 새로운 ATP의 미오신 머리와 결합은 교차다리가 액틴으로부터 방출하도록 한다.

P_i로 분해하고 만약 아무것도 미오신 머리가 액틴의 결합하는 것을 막지 않으면 새로운 교차다리 주기가 일어나게 된다(그림 9.10).

교차다리가 액틴과 결합하고 강력한 동력발생 운동을 하기 전에 ATP 분해가 일어나야 하며, 또한 교차다리가 강력한 동력발생 운동 후 액틴으로부터 방출되려면 새로운 ATP와의 결합이 필요하다.

근수축의 조절

교차다리가 액틴에 부착할 때 동력발생을 일으켜 근수축을 일으킨다. 따라서 근육이 이완되려면 미오신 교차다리가 액틴과 부착되어 있으면 안 된다. 액틴에 교차다리를 부착하는 것을 조절하는 것은 가는 필라멘트의 액틴과 연관된 2개의 단백질 기능 때문이다.

액틴 필라멘트(F-actin)는 두 줄로 배열되고 나선형을 이루는 300~400개의 구상(구형상) 소단위(G-actin)로 구성된 중합체이다(그림 9.11). **트로포미오신(tropomyosin)**은 G-액틴의 두 줄 사이에 위치한

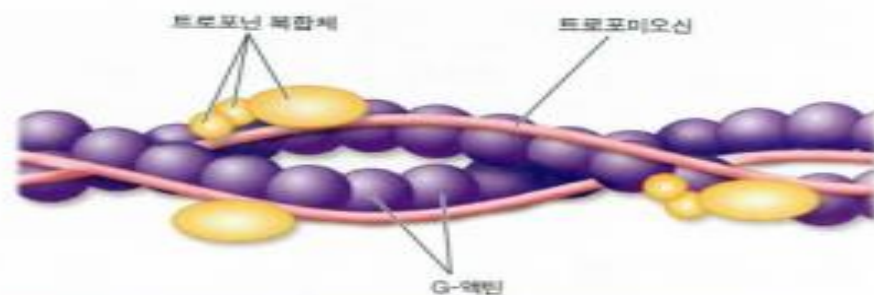
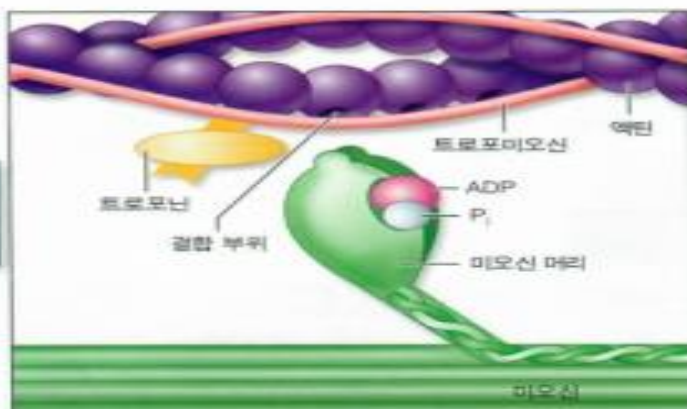


그림 9.11 트로포닌, 트로포미오신, 액틴 사이의 구조적 상관관계. 트로포미오신은 액틴에 부착하는 한편, 3개 소단위의 트로포닌 복합체는 트로포미오신에 부착한다(직접 액틴에 결합하지 않음).

이완된 근육:
트로포미오신이
결합 부위를
막는다.



수축하는 근육:
미오신 머리가
액틴에 결합
한다.

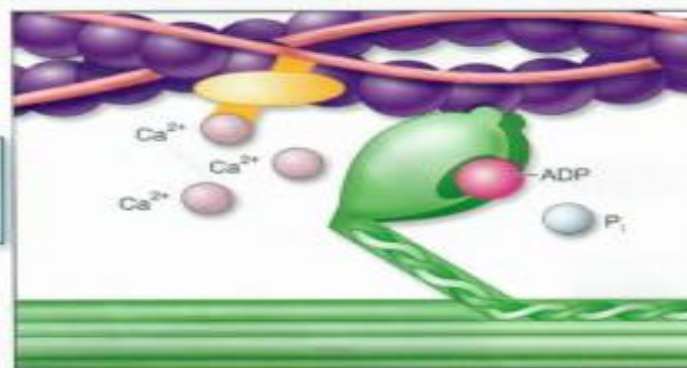


그림 9.12 근수축에서 Ca^{2+} 의 역할. 트로포닌에 Ca^{2+} 의 부착은 트로포닌-트로포미오신 복합체의 이동을 일으켜 액틴의 결합 부위를 노출시킨다. 그다음 미오신 교차다리는 액틴에 부착할 수 있어 동력발생을 일으킨다.

다. 각각의 가는 필라멘트당 약 40~60개의 트로포미오신 분자가 있으며, 각 트로포미오신은 약 7개의 액틴 소단위 길아마다 분포한다.

세 번째 타입의 단백질인 **트로포닌(troponin)**은 액틴에 직접 부착하지 않고 오히려 트로포미오신에 부착한다. 트로포닌은 실제 3개의 단백질로 구성된 복합체이다. 트로포닌과 트로포미오신은 서로 작용하여 교차다리를 액틴에 부착시키고 근수축과 이완을 개폐(開閉)시키는 조절 작용을 한다.

근수축의 Ca^{2+} 역할

이완된 근육에서 트로포미오신이 교차다리가 액틴에 부착하는 것을 봉쇄할 때 근형질(sarcoplasm) 내 Ca^{2+} 농도는 매우 낮다. 근세포가 자극을 받아 수축할 때 근형질 내 Ca^{2+} 농도가 급속히 증가하는데, 이

때 약간의 Ca^{2+} 는 트로포닌에 부착함으로써 트로포닌 복합체 및 부착한 트로포미오신을 원래의 위치에서 벗어나도록 야기한다. 그 결과로 교차다리는 액틴과 결합할 수 있게 된다(그림 9.12). 이때 미오신 교차다리는 노출된 액틴과 결합하여 수축한다.

만약 Ca^{2+} 이온이 트로포닌에 부착하지 않으면, 트로포미오신은 교차다리가 액틴에 부착하는 것을 억제하는 위치에 놓여 결국 근수축을 방해한다. 그러나 Ca^{2+} 이온이 트로포닌에 부착하면 트로포닌-트로포미오신 복합체(troponin-tropomyosin complex)는 그 위치를 변경하여 교차다리가 액틴에 부착할 수 있게 된다.

흥분-수축 결합

충분한 양의 Ca^{2+} 가 트로포닌에 결합할 때 근수축이 일어난다. 이는 근형질(근육세포질, sarcoplasm)의 Ca^{2+} 농도가 10^{-6} M 이상일 때 일어난다. 따라서 근이완(muscle relaxation)이 일어나려면 근형질의 Ca^{2+} 농도가 이 수준 이하로 감소되어야 한다. 근이완은 근형질로부터 **근형질 세망**(근육세포질 세망, 근소포체, 근세포질 그물, sarcoplasmic reticulum)으로의 Ca^{2+} 의 능동 수송에 의해 일어난다(그림 9.13).

이완된 근섬유 속 대부분의 Ca^{2+} 는 말단 시스terna(terminal cisternae)라는 근형질 세망의 확장된 부위에 저장된다. 근섬유가 *in vivo*에서 운동신경이나 *in vitro*에서 전기적 충격에 의해 자극을 받아 수축할

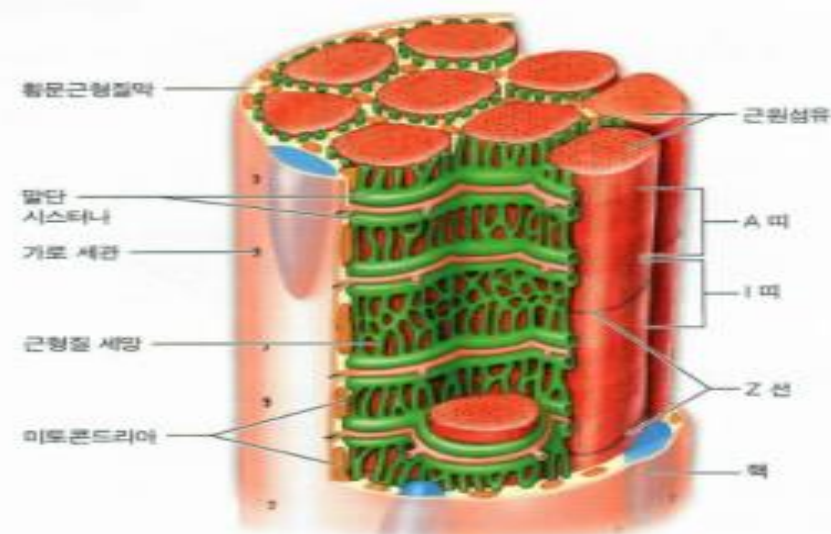


그림 9.13 근형질 세망. 이 그림은 근원섬유, 가로 세관과 근형질 세망 사이의 관계를 보여준다. 근형질 세망(녹색)은 Ca^{2+} 를 저장하고 가로 세관에 도달하는 활동 전위에 의해 Ca^{2+} 를 방출하도록 자극을 받는다.

때 저장된 Ca^{2+} 가 Ca^{2+} -방출 통로(calcium release channel, 그림 9.14)라고 하는 막 통로를 통해 수동 확산에 의해 근형질 세막으로부터 방출되는데, 이를 또한 리아노딘수용체(ryanodine receptor)라고 한다. Ca^{2+} -방출 통로는 전압-작동 Ca^{2+} 통로보다 10배나 더 커서 매우 높은 속도의 Ca^{2+} 확산이 근형질 내로 유입된다. 그다음 Ca^{2+} 는 트로포닌과 결합하고 수축을 촉진한다. 근섬유가 더 이상 자극받지 않을 때 Ca^{2+} 는 근형질 세막으로 활발하게 재수송된다.

근형질 세막의 말단 시스타나(terminal cisternae)는 가로 세관(횡행소관, transverse tubule: 횡문근형질막으로부터 형성된)과는 매우 좁은 간격을 두고 떨어져 있다. 따라서 가로 세관은 세포 표면의 구멍을 통해 외부에 열려 있고 활동 전위(action potential)를 전도할 수 있다.

가로 세관은 다이하이드로피리딘수용체(dihydropyridine receptor)라고 하는 전압-작동 Ca^{2+} 통로(전압-관문 Ca^{2+} 통로, voltage-gated calcium channel)를 갖고 있는데 막 탈분극에 반응한다. 가로

세관이 활동 전위를 전도할 때 전압-작동 Ca^{2+} 통로는 형태 변화를 겪는다. 최근 연구에 따르면, 가로 세관의 전압-작동 Ca^{2+} 통로와 근형질 세막의 Ca^{2+} -방출 통로(리아노딘수용체) 사이에 직접적인 분자 결합이 있는 것으로 알려졌다. 가로 세관 내 전압-작동 통로의 형태 변화가 근형질 세막의 Ca^{2+} -방출 통로를 직접 열게 한다. 이는 Ca^{2+} 를 세포질로 방출하여 세포질 Ca^{2+} 농도를 증가시키고 근수축을 자극한다(그림 9.14 참조). 활동 전위가 수축을 일으키게 하는 과정을 **흥분-수축 짝지음**(흥분-수축 결합, excitation-contraction coupling)이라고 한다(그림 9.15).

골격근에서 이 흥분-수축 짝지음을 전기기계 방출 기작(electromechanical release mechanism)이라고 하는데 그 이유는 전압-작동 Ca^{2+} 통로와 Ca^{2+} -방출 통로가 물리적(기계적)으로 결합되어 있기 때문이다. 그 결과 Ca^{2+} 는 Ca^{2+} 가 저장된 근형질 세막으로부터 세포질로 들어간다.

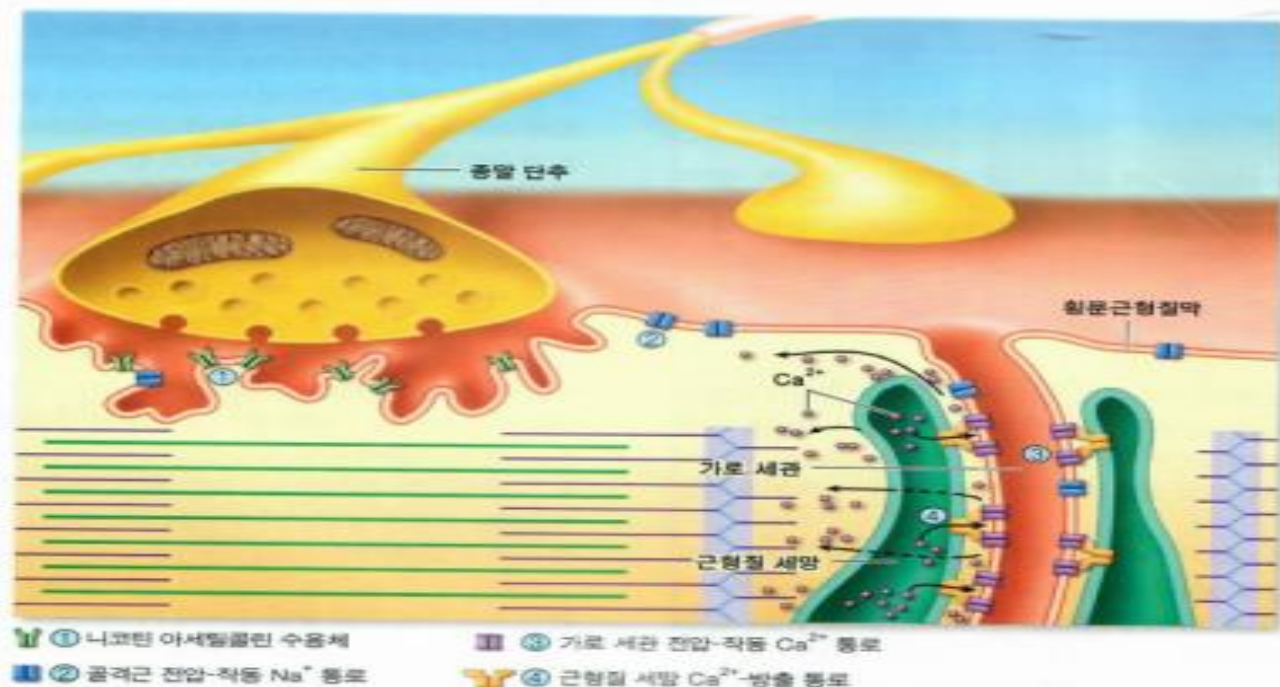


그림 9.14 골격근에서 흥분-수축 짝지음. ① 체성운동 신경세포에 의해 방출된 아세틸콜린(ACh)은 횡문근형질막에서 니코틴 ACh 수용체(nicotinic ACh receptor)에 결합해 탈분극을 일으킨다. ② 탈분극은 전압-작동 통로(전압-관문 통로, voltage-gated channel)를 자극해 활동 전위를 일으킨다. ③ 가로 세관을 따라 활동 전위의 전도는 전압-작동 Ca^{2+} 통로의 열림을 자극한다. ④ 가로 세관에서 이 통로는 근형질 세막에서 Ca^{2+} 방출 통로와 기계적으로 연관되어 통로를 열게 만든다. 이제 Ca^{2+} 는 근형질 세막으로부터 확산해 트로포닌(troponin)과 결합하고 근수축을 자극할 수 있다.

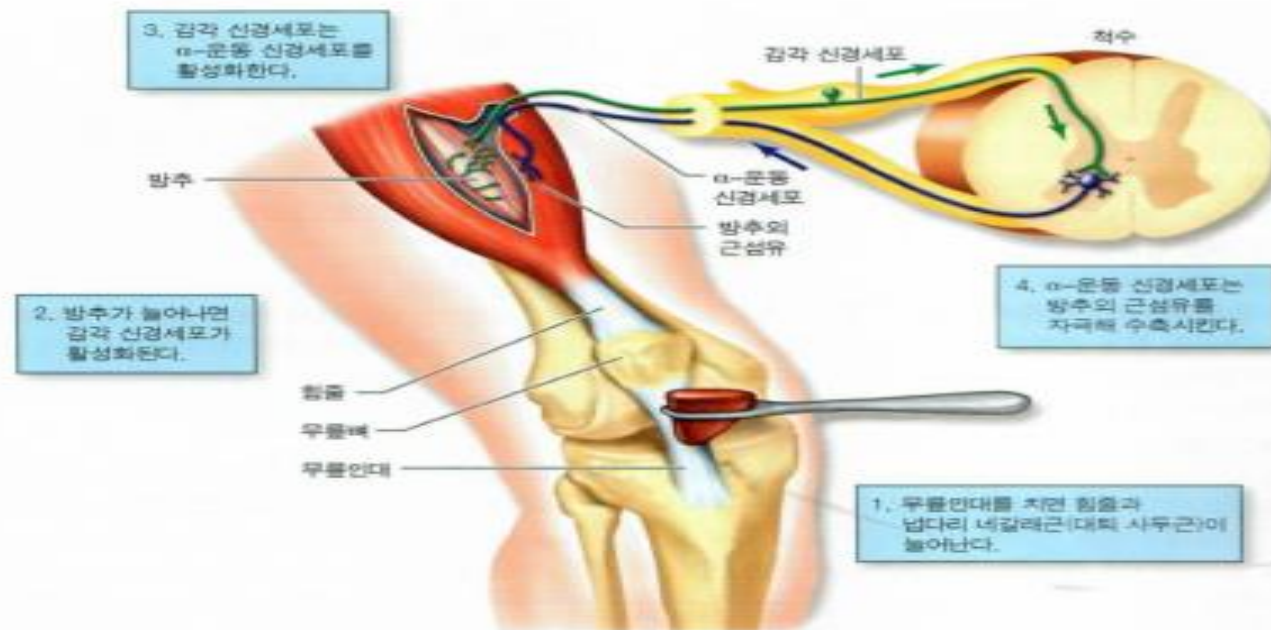


그림 9.19 무릎반사. 무릎반사는 단일 시냅스 반사반사의 대표적인 예이다. 고무망치로 치면 넓다리 네갈래근을 일시적으로 받게 해서 그 반추를 뻗고 무릎 꿇을 일으키게 하는 빠른 반사 수축을 일으킨다. 무릎뼈(patella); 무릎인대(patellar ligament); 넓다리 네갈래근(대퇴 사두근, quadriceps femoris muscle); 반추의 근섬유(근방추의 섬유, extrafusal muscle fiber).

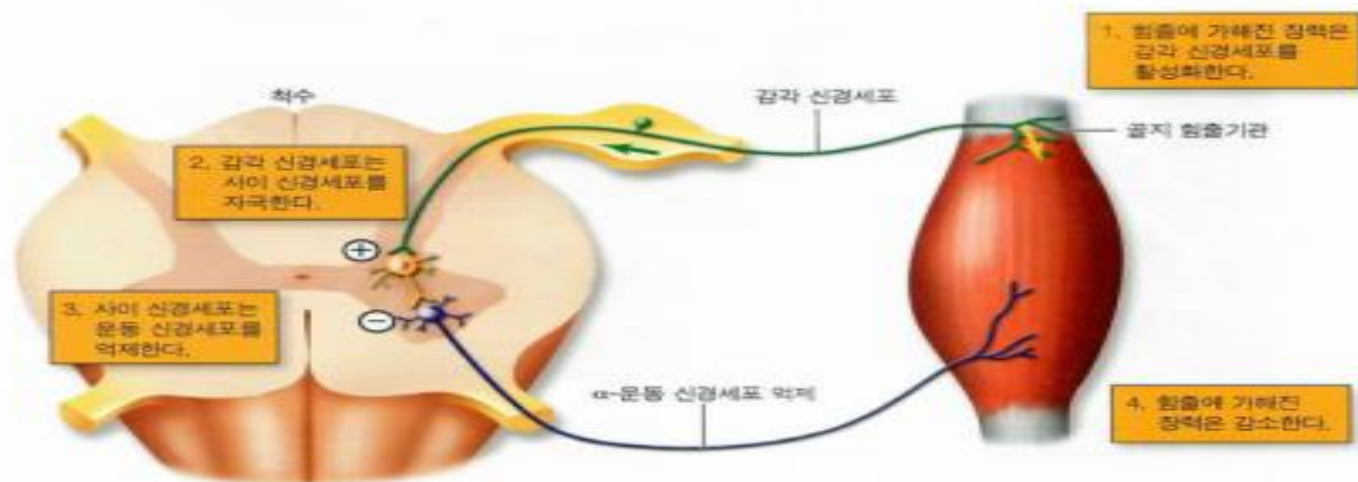


그림 9.20 골지 힘줄기관의 작용. 근육 긴장의 증가는 골지 힘줄기관 속의 감각신경 종말을 활성화시킨다. 이 감각 입력은 사이 신경세포를 자극시켜 그 근육을 자극하는 운동 신경세포의 활성을 억제하는데 이것이 이종시냅스 반사이다.

근육 생리학 문제풀이

심장근과 평활근은 다른 기전으로 수축한다

- 심근세포들은 짧고 가지가 있고 사이원판(intercalated disc)으로 연결되어 있다. 또한 틈새연접(gap junction, 전기시냅스)이 있는데 사이원판에 모여 있다.
- 서로 연결되어 있는 심근세포들은 1개의 심근(myocardium)으로 알려진 기능적 단위를 형성한다. 심근에는 활동전위가 한 세포에서 다른 세포로 전달되어 1개의 세포처럼 된다.
- 심근세포에는 자동적이고 자발적인 탈분극되는 맥박발생기 영역이 있고, 이 곳은 활동전위를 만들어 심박수를 결정한다; 자율신경계통은 이 박동수를 조절하는 것이지 심박수를 만들지는 않는다.
- 심근은 줄무늬근이고 골격근처럼 근절을 가지고 있다. 따라서 골격근과 같이 세포질 내 Ca^{2+} 농도를 높여 트로포닌과 결합하므로 수축이 일어난다.
- 평활근은 액틴과 미오신을 가지고 있고, 굵은 또는 가는 필라멘트를 가지고 있지만 가는 필라멘트는 길고 세포막 또는 골격근의 Z판과 흡사한 조밀체(dense body)에 연결되어 있다.
- 미오신 단백질은 평활근과 다르게 구성되어 있어 그것이 크게 늘어날 때에도 평활근들을 수축하게 한다.
- 세포막에 있는 전압성 Ca^{2+} 통로를 통해 세포질로 들어가는 칼슘은 평활근을 수축하게 만든다; 그러나 흥분-수축 연합기전은 줄무늬근과 평활근이 다르다.
- (피장관에 있는 근육과 같은) 단일단위 평활근들은 틈새연접에 의해 합쳐져 있는 세포들을 가지고 있고 맥박발생기 활동을 한다; 자율신경계통은 이러한 평활근의 수축을 조절할 뿐이다.
- (눈의 섬모근과 같은) 다단위 평활근들은 틈새연접이 일반적으로 부족하다; 이들 각 세포들은 수축하기 위해서 자율신경계통에 의해 별도로 자극되어야 한다.

복습

객관식 문제: 지식 평가

- 다음 문항 중 크기가 가장 큰 것부터 작은 순서로 바르게 되어 있는 것은?
 - 섬유, 근원섬유, 근다발, 근필라멘트
 - 섬유, 근원섬유, 근필라멘트, 근다발
 - 근다발, 섬유, 근원섬유, 근필라멘트
 - 근필라멘트, 근원섬유, 섬유, 근다발
- 다음 근절에 관한 설명 중 맞지 않는 것은?
 - 한 개의 근절은 Z판에서 다음 판까지를 일컫는다.
 - A띠는 굵은 필라멘트만을 가지고 있다.
 - I띠는 가는 필라멘트만을 가지고 있다.
 - 굵은 필라멘트는 미오신으로 구성되어 있다.

- 다음 근절에 관한 기술 중 틀린 것은?
 - 근육이 짧아지기 위해 우선 늘어나야 한다.
 - 탄성(elastic property)을 가지고 있다.
 - 근육이 이완될 때 탄성 회복을 나타낸다.
 - 위의 서술 모두 옳다.
- 근육의 길이 변화가 별로 없이 일어나는 근육 수축을 무엇이라 하나?
 - 동길이 수축(isometric contraction)
 - 동강력 수축(isotonic contraction)
 - 동심원 수축(concentric contraction)
 - 편심원 수축(essetric contraction)
- 다음 중 어떤 것이 동심원 수축을 나타내는가?
 - 체조선수가 그의 다리를 'L' 모양으로 고정할 때
 - 벤치프레스를 한 후 역기를 가슴으로 내려놓을 때
 - 체조선수가 한 다리를 들어 그녀의 머리 위로 들어올릴 때
 - 위의 서술 모두 옳다.
- 다음 예쁘르게 유지되는 수축에 관한 기술 중 틀린 것은?
 - 이를 강직이라 한다.
 - 이를 강축이라 한다.
 - 근육의 연축이 빠르게 합쳐지는 것을 말한다.
 - 근단위가 빠르게 연속적으로 활성화되는 것을 말한다.
- 근육이 수축하여 짧아질 때 다음 중 일어나지 않는 것은?
 - 근절이 짧아진다.
 - 근필라멘트가 짧아진다.
 - 근원섬유가 짧아진다.
 - I띠가 짧아진다.
- 교차다리는 ____
 - 액틴 단백질의 일부다.
 - 트로포미오신으로 구성된다.
 - 가는 필라멘트에서 나온다.
 - 굵은 필라멘트에서 나온다.
- 교차다리가 활성화되기 시작할 때 다음 중 어떤 것이 바로 일어나나?
 - 액틴과 결합해야 한다.
 - P_i 를 유리해야 한다.
 - ADP를 유리하고 새로운 ATP와 결합하여야 한다.
 - ATP가 ADP와 P_i 로 가수분해되어야 한다.
- 교차다리가 파워스트로크 중일 때 다음 중 어떤 것이 바로 일어나나?
 - 액틴과 결합해야 한다.
 - P_i 를 유리해야 한다.
 - ADP를 유리하고 새로운 ATP와 결합하여야 한다.
 - ATP가 ADP와 P_i 로 가수분해되어야 한다.

미에서 어떻게 형성되는지를 설명하라.

5. 점자적인 골격근수축이 어떻게 만들어지는지와 생체외(in vivo)에서 그들이 어떻게 정상적으로 만들어지는지를 설명하라.
6. 동장이 수축과 등장력 수축을 구분하여 설명하라.
7. 동심원 수축과 편심원 수축을 구분하여 설명하라.
8. 안정시 근육의 근절을 그리는 데 하나는 부분적으로 수축된 근육을, 하나는 완전히 수축한 근육을 그리라. 그리고 A띠와 I띠, Z판과 H영역을 표시하라.
9. 수축의 슬라이딩 학설을 설명하고 이 기전에서 교차다리의 역할을 설명하라.
10. 미오신 머리의 구조와 기능을 서술하고 그들이 가는 필라멘트와 어떻게 교차다리를 만드는지를 설명하라.
11. 미오신 머리가 액틴과 결합할 때 일어나는 교차다리의 주기를 단계별로 설명하라.
12. 줄무늬근의 길아-장력 관계를 설명하라. 골격근에서 이상적인 안정 상태의 근육 길이는 어떻게 유지되는가?
13. 트로포닌과 트로포미오신의 구조와 기능을 서술하고 그 위치를 확인하라.
14. 근소포체는 무엇이고, 근육의 수축과 이완에서 그것은 어떤 기능을 하는가?
15. 전압성 Ca^{2+} 통로와 Ca^{2+} 유리 통로의 위치를 확인하고 그들의 기능적 관계를 설명하라.
16. 제1 운동신경세포가 골격근을 자극하여 어떻게 수축하는지, ACh 분비에서 시작하여 미오신 머리가 액틴과 결합할 때까지 즉, 흥분-수축 결합을 단계별로 설명하라.
17. 근육의 수축과 이완 과정에서 ATP가 요구되는 모든 경우를 설명하라.
18. 전압성 Ca^{2+} 통로가 열려 Ca^{2+} 유리 통로를 열리게 하는 2가지 경로를 설명하라.
19. 근육이 에너지를 얻기 위해 유산소 호흡과 젖산 발효를 어떻게 이용하는지를 서술하고 어떤 상황에서 각각 이용되는지를 서술하라.
20. 크래티딘과 인크래티딘의 생리학적 의미를 설명하라.
21. 산소부채를 정의하고 그것이 왜 일어나는지를 설명하라.
22. 다른 근육섬유의 형태들을 구분하고 근섬유의 내구력과 저항훈련의 효과를 기술하라.
23. 심근의 구조를 기술하고, 심근이 1개의 단위로 기능할 수 있는 방법을 설명하라.
24. 심근과 골격근이 어떻게 비슷한지를 설명하고, 그들이 어떻게 다른지를 설명하라.
25. 단일단위 평활근과 다단위 평활근을 구별하고 자율신경이 각각 어떻게 영향을 미치는지를 설명하라.

서술형 문제 2: 분석능력 평가

1. 동장이 수축과 등장력 수축, 동심원 수축 과정에서 H영역에 무슨 일이 일어나는지를 비교하라. 두 종류의 수축에서 교차다리의 작용을 기술하라.
2. 어떤 사람이 무거운 역기를 가지고 이두박근을 구부리는 운동을 하는데 도중에 팔이 떨리기 시작한다고 가정해보자. 계속 떨린다면 내려놓고 무게를 낮춰야 한다. 그 근육 수축 과정의 각 단계에서 일어나는 근수축의 떨림을 포함하여 기술하라.
3. 제2 선수가 '매달려 있는' 평행봉에서 내려올 때 스텝 없이 착지한다고 가정해보자. 그는 충격을 흡수하기 위해 약간은 몸을 움크리고 내려온 다음 몸을

를 꼭 꺾어야 한다. 이러한 착지 과정에서 대퇴사두근의 수축 형태와 이 근육에 작용하는 힘을 기술하라.

4. ATPase는 무엇인가? ATP가 골격근 수축의 단계에 작용하는 2개의 위치가 있는데 그곳은 어디이며 그들의 기능은 무엇인가?
5. ATP는 근수축에 필요하지만 어떤 특정 시기에 일어나는 수축에는 관여하지 않는다. 이러한 경우를 설명하라.
6. 사후강직은 무엇이고, 왜 우리가 살아 있을 때는 이것이 생기지 않는가? 여기서 인크래티딘은 무슨 역할을 하는가?
7. 길아-장력 관계를 이용하여 근육이 수축할 수 있는 능력의 근방추 반사와 근긴장도의 효과를 설명하라.
8. 교차다리 주기와 더 유사한 것은 어느 것인가? 한 보트의 경쟁적인 노 젓는 팀인가 아니면 줄다리기에 참가한 팀인가?
9. 트로포미오신은 종종 총의 안전 자물쇠와 비교된다. 이것과의 유사점을 설명하라.
10. ATP의 가수분해에 의해 미오신 머리의 활성화는 활의 시위를 뒤로 쫓는 것과 같다. 이러한 유사점을 설명하라.
11. 골격근과 심장을 분리하여 비정상적으로 고농도인 Ca^{2+} 용액에 담근다면 수축과 이완에 무슨 일이 일어나는가? 설명하라.
12. 골격근과 심장을 분리하여 비정상적으로 고농도인 K^{+} 이 담긴 용액에 담근다면 이들의 수축능력에 무슨 일이 일어나는가? 설명하라. (힌트: 4장에 나오는 안정막전위에서의 고칼륨의 효과를 복습하라.)
13. Ca^{2+} 은 호르몬의 작용(8장 참조)에서의 2차전령자와 유사하게, 근수축에서 2차전령자로 여겨질 수 있다. 이 같은 유사점에서 1차전령자는 무엇이고 그 반응에 Ca^{2+} 이 어떻게 매개 역할을 하는가?
14. 달리기선수는 운동을 시작한지 약 2분 후에 '제2호흡(second wind)'새로운 활력'을 경험하게 된다. 무엇이 이러한 효과를 일으키는가? 설명하라.
15. 단거리선수 또는 마루 운동을 하는 제2호흡은 대퇴사두근이 잘 발달되어 있는 경우가 종종 있는데 반해 마라톤선수의 경우에는 일반적으로 그 근육들이 없다. 이러한 현상을 근섬유 형태와 그에 해당하는 특정 운동을 들어 설명하라.
16. 운동을 위해 오래 견게 되면 단기간의 고강도 운동보다 지방 축적을 줄이는데 더욱 효과적이며, 이는 고강도의 운동이 비록 분당 소모되는 칼로리가 더 많은 경우라도 그렇다. 여기에 관여하는 대사경로를 가져고 이 같은 사실을 설명하라.
17. '육상선수는 태어나는 것이 아니라 만들어진다'라는 말을 근육의 형태와 물리적 훈련의 효과로 설명하라.
18. 심근이 골격근처럼 배열되고 골격근처럼 신경지배를 받는다면 심장 기능이 맥박발생기로 효과적으로 작용할 수 있는가? 설명하라.
19. 심장에는 맥박발생기 부위 외에 (비정상적인 상태에서) 활동전위를 자동적으로 만들 수 있는 다른 부위가 있지만 그곳은 정상적인 맥박발생기보다 느린 리듬을 가지고 있다. 불응기와 활동전위가 심근으로 전도된다면 이들 부위 대신에 정상 맥박발생기의 리듬을 따르게 되는지를 설명하라.
20. 임신 중에는 자궁의 평활근들에서 콜라겐의 수가 증가한다. 이 같은 변화의 생리학적 결과를 설명하라.
21. 위장관의 평활근은 그 기능, 신경지배에서 심근과 매우 비슷한데, 눈에 보이는 세포체의 평활근은 그 기능과 신경지배가 골격근과 비슷하다. 이 사실을 설명하라.