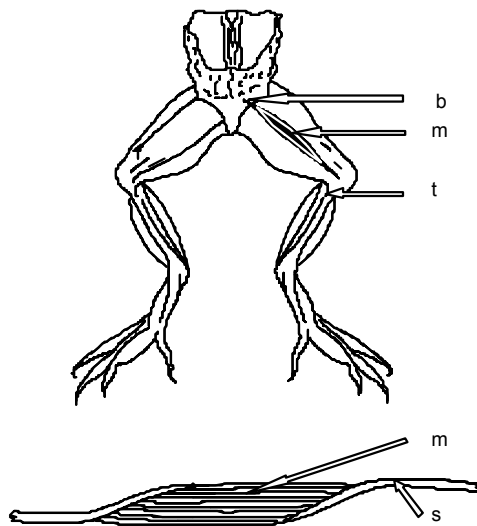


BIOFYSIKØVELSE 4**KONTRAKTION I TVÆRSTRIBET SKELETMUSKULATUR****(Isometrisk og isotonisk kontraktion)**

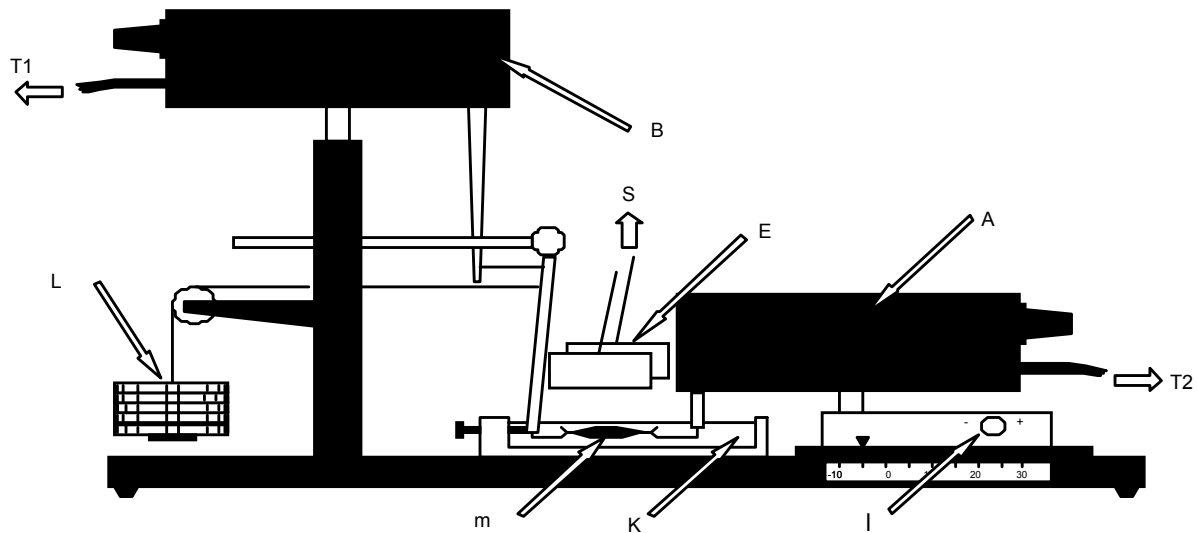
- 4.1. INTRODUKTION
 - 4.2. FORSØGSOPSTILLING
 - 4.3. ISOMETRISK ENKELTKONTRAKTION
 - 4.4. DET ISOMETRISKE LÆNGDE-SPÆNDINGSDIAGRAM
 - 4.5. SUMMATION
 - 4.6. KRAFTKURVE UNDER TETANUS MED ISOTONISK FASE
 - 4.7. ISOTONISK KONTRAKTION
 - 4.8. KONTRAKTION MED NEGATIV HASTIGHED (EXCENTRISK KONTRAKTION)
 - 4.9. RAPPORTVEJLEDNING
 - 4.10. RAPPORTENS UDFÆRDIGELSE
 - 4.11. SPØRGSMÅL
- TABELLER

4.1. INTRODUKTION

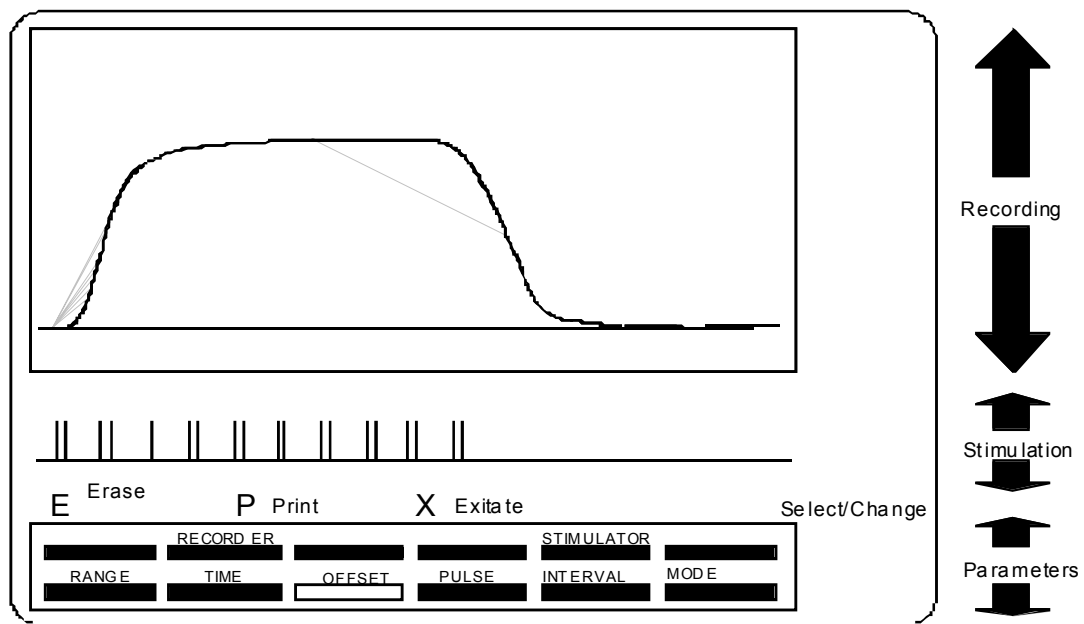
Formålet med øvelsen er at illustrere nogle mekaniske egenskaber ved den tværstribede muskel under **isometriske** og **isotoniske** kontraktioner. Under isometrisk kontraktion undersøges det tidsmæssige forløb af kontraktionskraftens udvikling. Endvidere undersøges kontraktionskraftens afhængighed af musklens strækningsgrad og af stimulationsfrekvensen. Under isotonisk kontraktion, hvor kontraktionskraften er konstant, undersøges belastningens indflydelse på musklens forkortningshastighed og ydre arbejde.

4.2. FORSØGSOPSTILLING**Muskelpræparatet**

Musculus semitendinosus (caput longum) (m) fra frøen *Rana Pipiens* (Leopardfrø) har ca. 1000 omtrent lige lange, parallelt arrangerede fibre. Musklen er på forhånd udpræpareret og forsynet med små trådløkker på senerne, og vil af instruktøren blive ophængt i muskelkammeret mellem kroge på den isometriske og den isotoniske transducers vægtarm.



Muskelkammeret (k), er fyldt med en "fysiologisk" saltopløsning (Ringers opløsning)
 Den isometriske krafttransducer (A) genererer en elektrisk spænding (T2). Ændring af muskellængden udføres ved forskydning af transduceren med stilleskruen (I).
 Den isotoniske bevægelsestransducer (B) genererer en spænding (T1). Musklen kan v. h. a. et snoretræk og vægtarmen (1:15) belastes med lodderne (L).
 Stimuluselektroderne (E) sender strøm gennem kammeret til samtidig aktivering af alle fibre. Samlekassen indeholder en "stimulator" og en omskifter til registrering fra de to måletransducere.
 En kraftpåvirkning på 1 N (Newton) resulterer i en udgangsspænding på 100 mV. Bevægelsestransduceren afgiver en spænding på 1 mV for 1 mm. Transducererne er hver forsynet med en 0-stillingsknop.



Skærmbillede.

På skærmen vises udgangssignalet fra den transducer, der er valgt (Recording) og stimulationsforløbet (Stimulation). Varigheden af de enkelte impulser er altid 1 ms. Nederst på skærmen vises de aktuelle forsøgsparametre, som udvælges med "vandrette" piltaster; med "lodrette" piltaster eller "Page-up" og "Page-down" ændres værdien.

RANGE=måleområde (=forstærkning)

TIME=registreringstid

OFF-SET =grundlinieforskydning

PULSE=stimulationsamplitude

INTERVAL =impulsafstand

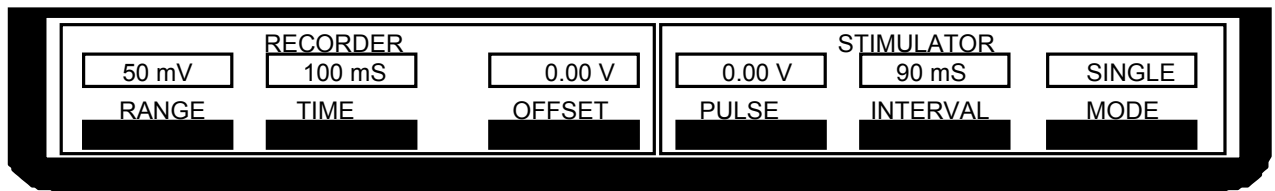
MODE=stimulusmønster.

"E"-tasten fjerner den sidst lagrede registrering. (max 10 lagrede registreringer). "X"-tasten udløser stimulus og den dertil hørende registrering lagres. En hvilken som helst anden taste, f.eks. "Mellemrum"-tasten, ("any key to continue") genstarter registrering. "P"-tasten udskriver på printeren de lagrede registreringer og tilhørende parametre.

Udskrivning er kun muligt efter "X". En forudsætning for at opnå reproducerbarhed og sammenlignelige resultater er, at flere registreringer i et forsøg udføres så hurtigt som muligt efter hinanden. **Unødigt stimulering af musklen bør undgås.**

4.3 ISOMETRISK ENKELTKONTRAKTION

Registreringsparametrene indstilles som vist nedenfor:



Bemærk at intervallet ved enkeltstimuli er uden betydning. **De angivne indstillinger er kun vejledende og må (og skal!) ændres** afhængig af den undersøgte muskels egenskaber, således at registreringskurven bliver så stor som mulig og at skærmen udnyttes.

Vægtarmen på den isotoniske myograf skal være fikseret ved belastning med alle (10-12) lodder (som musklen normalt ikke kan løfte).

Med omskifteren på "samlekassen" vælges målesignal kommende fra den isometriske myograf (krafttransducer) (omskifter pegende mod dennes tilslutning).

Kontrol af transducer

Da transducerens udgangssignal uden kraftpåvirkning skal være nul, forskydes krafttransduceren mod venstre ved hjælp af stilleskruen, indtil musklen er tydeligt slap. Registreringssporet bør ligge på skærmens 0-linie. Hvis ikke, skal transduceren nul-stilles således at registreringssporet ligger på nul-linien. Transducerens 0-stillingsknop er meget følsom og skal betjenes med rolig hånd, fordi grundlinien helt kan forsvinde. Derefter strækkes musklen lidt, indtil registreringssporet viser et svagt udslag på 0,5 -1,0 mV (normalt 2-3 mm mere end "ligevægtslængden", dvs. den længde, hvor musklen ikke mere hænger slap, men hvor grundlinien endnu ikke har flyttet sig).

Den *optimale stimulationsstyrke* bestemmes derefter ved at stimulere musklen under gradvis forøgelse af stimulationsstyrken efter følgende procedure.

1. Stimulationsamplitude (PULSE) øges fra 0 til 4V.
2. Stimuler musklen ved tryk på "X"-tasten.
3. Genoptag registrering med "Mellemrum"-tasten.

Sekvensen 1-3 gentages, idet stimulusamplituden (PULSE) øges i spring på 2V, indtil muskelkontraktionen på skærmen ikke mere forøges. Nu er stimulationsstyrken antagelig større end nødvendigt, hvorfor amplituden trinvis nedsættes med 1V indtil kurvens højde aftager. Derefter øges stimulusstyrken med 1-2 V ad gangen indtil denne bliver netop "supramaksimal".

Registreringsfølsomheden RANGE bør tilpasses således at udslaget fylder omkring 2/3 dele af skærmen.

Indstilling af optimal muskellængde (længden, som giver maksimal kontraktionskraft).

Ved tiltagende strækning fra ligevægtslængden stiger enkeltkontraktionens kraft, derefter forbliver den mere eller mindre konstant, og ved stærkere strækningsgrader falder den med aftagende overlappning af filamenterne til nul (se figur). Kurvens eksperimentelt bestemte form adskiller sig fra den form af længde-spændings-diagrammet, som er teoretisk baseret på aktin og myosinfilamenternes overlappning, dvs. kurven har ikke et maksimum men et plateau. Årsagen er bl.a. at ikke alle sarkomerer i en muskelfiber har den samme længde, og at fibreens længde varierer. Formålet med forsøget er at finde overgangen fra den opadgående del af kurven til plateauet, dvs. den mindste strækning som giver maksimal eller næsten maksimal kraft. Kurvens nøjagtige forløb bestemmes senere.

I første omgang undersøges, om muskellængden fra forrige forsøg er kortere eller længere end den optimale muskellængde. På skærmen findes allerede en enkeltkontraktion fra sidste forsøg. Musklen strækkes yderligere 0,5-1 mm og stimuleres. Bemærk at grundlinien har flyttet sig opad. Hvis amplituden af den nye kontraktion bliver større, strækkes muskelen endnu 0,5-1 mm og stimuleres. Strækningen og stimuleringen gentages indtil kontraktionskraften ikke mere stiger. Hvis kraften ikke stiger ved strækning eller endda falder, afslappes muskelen i trin på 0,5 mm indtil kraften begynder at aftage.

Den korteste længde, som giver maksimal kontraktionskraft (**optimal længde**) markeres ved længde-indstillingskrue: **den lille messingplade**, som findes på transducerens sokkel skubbes forsigtigt med en stift, så dens lodrette streg befinder sig ud for stregen 0 eller 10 eller 20 på millimeterskalaen. Pas på at transducerindstillingen ikke ændres! Tilkald i givet fald instruktøren **inden** transduceren bliver forskudt ved et uheld. Messingpladens position bibeholdes til det følgende forsøg. Muskelbugens længde (uden sener) i millimeter måles omtrentligt med en målepasse og noteres i **Tabel 4.1**.

For igen at kontrollere transducerens 0-stilling, afslappes muskelen. Hvis grundlinien derefter ikke er på 0-linien, indstilles den med transducerens 0-stillingsknap. Derefter strækkes muskelen igen til dennes optimale længde ved hjælp af markeringen fra før. Grundlinien bringes derefter til 0-linien med OFF-SET således at der kompenseres for musklens **hvilespænding**.

Alle lagrede registreringer slettes. Stimuler igen muskelen. Der skulle nu være optegnet en isometrisk enkeltkontraktion. Der foretages en **udskrift** ("P"-tasten).

Senere indføres i **Tabel 4.2** følgende tider, angivet i ms:

1. *Latenstiden*, dvs. tidsafstanden mellem stimulation og kontraktionens begyndelse.
2. *Tiden for udvikling af maksimal kontraktion* (efter latenstiden).
3. *Hele kontraktionsforløbet varighed* (hvis den kan aflæses).

I Tabel 4.3. indføres enkeltkontraktionens kontraktionskraft (toppunktet).

4.4. DET ISOMETRISKE LÆNGDE-SPÆNDINGS-DIAGRAM

Princippet: Forsøget går ud på at måle musklens kraft i relation til strækningsgraden. Den passive spænding (*hvilespænding*) ved de forskellige strækningsgrader (længder) aflæses som OFF-SET, når registreringssporet er bragt tilbage til 0-linien, og *kontraktionskraften* (ekstra-kraft), aflæses på registreringssporets udslag. Musklen afslappes trinvis indtil kraftudviklingen ved stimulation falder brat, men den må ikke strækkes mere end til en længde, hvor kontraktionskraften er faldet til ca. **1/3** af den maksimale værdi. Først stimuleres muskelen ved den længde, som giver maksimal kontraktion, og derefter udføres forsøget ved forskellige muskellængder i den rækkefølge, som er skitseret på figuren. Antallet af nødvendige registreringer afhænger af muskelen, dvs. der kan være flere eller færre registreringer end anført i figuren og i Tabel 4.4. Ved at følge dette system fås to målinger for hver muskellængde.

Det er vigtigt, at musklens optimale længde er markeret med den lille messingplade, som markerer transducerposition 0 (Tabel 4.4).

På skærmen findes allerede værdierne til måling 1; disse indføres i Tabel 4.4. Der indføres kun målinger i mV; omregningen i Newton foretages senere.

Forsøget bør udføres uden afbrydelse.

Forsøgets enkelte trin:

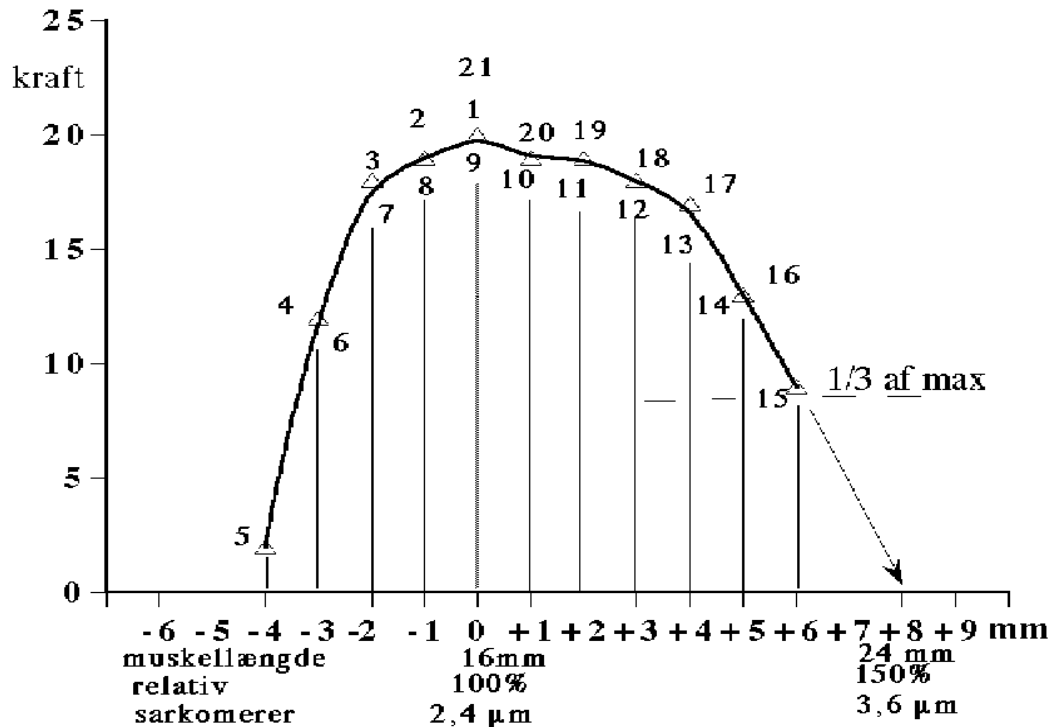
- A. 1. Musklen **afslappes** 1 mm ad gangen, transducerpositionen (-1,-2,-3 etc.,) noteres i Tabel 4.4, OFF-SET justeres hver gang og noteres i Tabel 4.4.
2. Musklen stimuleres efter hver ændring af længden.
3. Kontraktionskraft aflæses på skærmen og indføres i Tabel 4.4.

Afslapning af muskelen foretages indtil kraften falder til næsten nul

- B. 1. Musklen **strækkes** igen 1 mm ad gangen, transducerpositionen (-4,-3,-2,-1, 0,+1 etc.,) noteres i Tabel 4.4, OFF-SET justeres og noteres i Tabel 4.4.
2. Musklen stimuleres efter hver ændring af længden.
3. Kontraktionskraft aflæses på skærmen og indføres i Tabel 4.4.

Strækningen af muskelen foretages indtil kraften er faldet til 1/3 af max

- C. 1. Musklen **afslappes** igen 1 mm ad gangen indtil stilling 0, transducerpositionen noteres i Tabel 4.4, OFF-SET justeres og noteres i **Tabel 4.4**.
2. Musklen stimuleres efter hver ændring af længden.
3. Kontraktionskraft aflæses på skærmen og indføres i Tabel 4.4.



Længe-spændings-diagram. Tallene angiver målingernes rækkefølge.

4.5. SUMMATION

Summation efter to stimuli.

TIME: 250 ms.

RANGE øges, således at der er plads til to enkeltkontraktioner oven på hinanden.

MODE : DOUBLE.

INTERVAL.: 110 ms.

Musklen stimuleres.

Hvis registreringen passer til skalaen (kontraktionsudslaget må ikke overstige 1/2 af skærmen), bevares registreringen, og de følgende kontraktioner udløses med INTERVAL 90 ms, 70 ms, 50 ms, 30 ms, 20 ms, 15 ms og 10 ms. Kurvens initiale fase flyttes dermed til venstre, dvs. den bliver stejlere og stejlere. Prøv også 8 ms INTERVAL og undersøg, om den initiale fase bliver endnu stejlere end ved 10 ms INTERVAL. Hvis kurven ved 8 ms INTERVAL ikke adskiller sig fra kurven med 10 ms INTERVAL, slettes den sidste kurve. Der foretages en udskrift. (Skriv forsøgsnr. 4.5.1) på udskriften)

Senere aflæses til **Tabel 4.3**: Tidsafstanden mellem stimuli (INTERVAL) for summationskurven som er stejlest på opadstigende fase. Beregn frekvenserne svarende til 10 ms og 8 ms INTERVAL.

Tetanisk kontraktion

Dette forsøg skal belyse, hvordan musklen opbygger en tetanisk kontraktion, hvis frekvens trinvis øges.

MODE: TRAIN. Herved afgiver stimulatoren et tog af impulser.

TIME: 500ms.

RANGE således at den er 4-6 gange større end enkeltkontraktionskraften.

INTERVAL sættes først svarende til en stimulationsfrekvens på 20 Hz.

Grundlinien bringes til 0-linien ved hjælp af OFF-SET (værdien af OFF-SET skal ikke noteres).

Musklen stimuleres.

Hvis kurven viser *stærkt* stigende tendens, skal muskelen muligvis afslappes 1-3 mm, fordi den optimale længde for tetaniske kontraktioner er i reglen 10-15% kortere end for enkeltkontraktioner. Hvis første og sidste udslag er nogenlunde lige store skal længden ikke ændres. Spørg en instruktør. Der skal nu på samme skærmbillede optegnes yderligere kurver af tetaniske muskelkontraktioner med stimulations-frekvenser 33 og 100 Hz. Hvis kurven for to stimuli med 8 ms INTERVAL i det foregående forsøg var stejlere end kurven for 10 ms INTERVAL registreres endnu en tetanisk kontraktion med 125 Hz (efter 1 minuts pause).

Hvis muskelen under stimulation med højeste frekvens er i stand til at løfte lodpanden med alle lodderne, fås en isotonisk i stedet for en isometrisk tetanus. Det ses ved, at tetanuskraften (kurven) efter et *skarpt knæk* bliver konstant (vandret, se forsøg 4.6.). Ved mistanke herom stimuleres muskelen igen, idet man sikrer isometriske forhold ved at fiksere den bevægelige arm ved at fastholde den med fingeren let mod stopskruen.

Der skulle nu være 3 eller 4 kurver, som muliggør en sammenligning af "takket" og "glat tetanus". Frekvensen som giver både glat tetanus og maksimal kraft betegnes som fusionsfrekvens. En yderligere forøgelse af stimulationsfrekvensen vil ikke forøge kraften.

Der foretages en udskrift.

Indfør senere i **Tablet 4.3.** det maksimale udslag i mV for den glatte tetanus (kraft P_0) til sammenligning med kontraktionskraften ved enkeltkontraktion.

Efter at en instruktør har set kurvesættet slettes registreringerne.

4.6. KRAFTKURVE UNDER TETANUS MED ISOTONISK FASE

Der udløses igen en glat isometrisk tetanus (evt. skal transducerens arm holdes mod stopskruen, se sidste forsøg). **Bevar registreringer.**

Fjern 4 - 9 lodder fra lodpanden (færre ved stærke og flere ved svage muskler), og stimuler muskelen igen.

Foretag en udskrift (Husk forsøgsnr. 4.6. på udskrift!)

Læg mærke til, at anden kontraktion indledes med en isometrisk fase, identisk med første kontraktion, og at kraften dernæst er konstant (*isotonisk*) svarende til belastningen i den fase, hvor muskelen forkorter sig og løfter lodderne.

4.7. ISOTONISK KONTRAKTION

Forkortning af muskelen kræver mere energi end kraftudvikling uden forkortning, da der udover kraft præsteres et ydre arbejde. For at sikre optimal ATP-forsyning under alle kontraktioner bør unødigt stimulation derfor undgås, og **musklens skal hvile mindst et minut mellem kontraktionerne.**

Forsøgene har to formål. i) Ved registrering af den initiale kontraktionshastighed under både enkeltkontraktion og glat tetanus undersøges, om kontraktionshastigheden er påvirket af stimulationsfrekvensen. ii) Dernæst undersøges belastningens indflydelse på forkortningshastighed, ydre arbejde og effekt.

TRANSDUCERSKIFT TIL ISOTONISKE TRANSDUCER.

TIME: 500ms.

RANGE: 10mV.

MODE: TRAIN.

INTERVAL: svarende til 100 Hz (evt. 125 Hz).

Fjern alle lodderne fra lodpanden. Dermed kan muskelen forkorte sig (næsten) uden belastning. Muskels strækning skal være maksimal uden at den trækker vægtarmen fra stopskruen - tilkald instruktøren.

Registreringsspolet bør være på 0-linie. Små afvigelser kan rettes med OFF-SET. Nulstillingsskruen på denne transducer er særligt følsom.

Der stimuleres! Kontraktionskurven skal udfylde skærmens højde mest muligt, hvorfor RANGE eventuelt må korrigeres. I givet fald kan grundlinien lægges helt i bunden af skærmen. Bemærk dog, at aflæsningen fra y-aksen i så fald skal korrigeres

Registreringen bevares.

Den initiale forkortningshastighed efter ét stimulus og under tetanisk stimulation.

MODE: SINGLE

Kontroller om grundlinjen er samme sted som før, ellers trykkes vægtarmen forsigtigt mod stopskruen.

Musklen stimuleres.

På skærmen ses en isotonisk tetanus og en isotonisk enkeltkontraktion.

Udskrift.

Registreringen af enkeltkontraktion slettes, men den **tetaniske kurve bevares**. (skriv forsøgsnr. 4.7.1. på udskrift).

Hastigheds-belastningsrelation

MODE: TRAIN

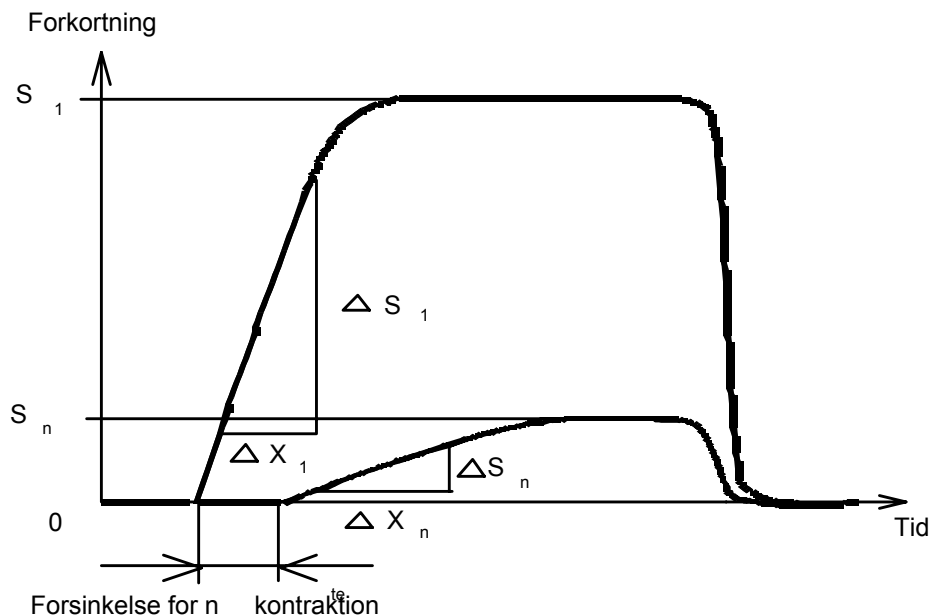
Forsøget gennemføres med **stigende belastning** (1 lod at gangen) og **bevarelse af alle kurver**.

Belastningen noteres i **Tabel 4.5**. Første kontraktion under belastning med lodpanden alene (**0,015 N**) findes på skærmen. (Hvert lod belaster muskelen med 0,04 N)

Vent mindst 1 minut mellem kontraktionerne, og belastningen øges trinvis.

Musklen stimuleres igen.

Når belastningen bliver så stor, at muskelen ikke længere forkortes ved stimulation, foretages en udskrift (skriv forsøgsnr. 4.7.2. på udskrift)

**4.8. KONTRAKTION MED NEGATIV HASTIGHED (EXCENTRISK KONTRAKTION)**
(DEMONSTRATION SOM UDFØRES AF EN INSTRUKTØR)

Muskler med ikke mere en 40 mV max. tetanisk kraft er bedst egnede.

Alle lodder sættes på.

TRANSDUCERSKIFT TIL ISOMETRISK TRANSDUCER.

RANGE: 100 mV

TIME: 500 ms

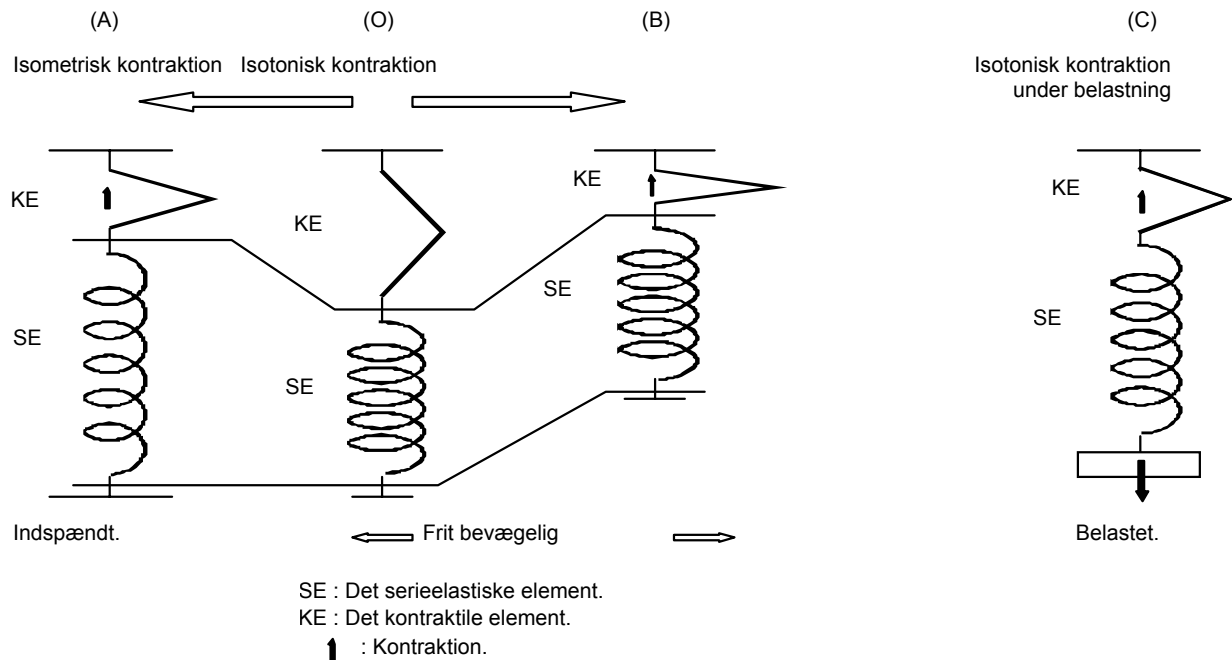
INTERVAL: svarende til 100 Hz

MODE: TRAIN

Krafttransduceren forskydes således, at stimulation igen frembringer en isometrisk tetanisk kurve som i forsøgene 4.5. eller 4.6.

Længdetransducerens arm forskydes med venstre pegefingers spids 3-6 mm til højre, således at fingeren erstatter stopskruen. Fingeren skal holdes helt stille. Krafttransduceren forskydes tilsvarende til højre, således at en ny tetanus svarer nogenlunde til den først udløste. Muligvis er flere forsøg nødvendige for at finde den rigtige transducerposition. Fingeren må ikke røres. Bemærk at kontraktionen kan føles i fingerspidsen. Der udløses endnu en tetanus og fingeren fjernes hurtigt så snart kontraktionen kan føles. Loddernes fulde last skal strække musklen midt under kontraktionen. Den nye kurve burde vise en stejl stigning af kraften ca. 200 ms efter kurvens begyndelse. Hvis dette ikke er tilfældet, fjernes den sidste kurve og forsøget gentages (evt. med en instruktør med kortere reaktionstid). Kurven udskrives til alle hold som overværer demonstrationen.

4.9. RAPPORTVEJLEDNING



Teoretisk grundlag for rapportens udfærdigelse

For at lette forståelsen af de isometriske og isotoniske kontraktionsforløb samt den indbyrdes sammenhæng mellem disse to kontraktionstyper er det bekvemt at betragte den tværstribe muskel i form af en simpel mekanisk analog, bestående af et kontraktile element (KE) i serieforbindelse med et ret stift elastisk element, det *serieelastiske* element (SE).

Figuren er en funktionel men på ingen måde en strukturel analog. Det kontraktile element er afbildet som en vinkel, der symboliserer de glidende filamenters position og bevægelse i forhold til hinanden: Vinklen formindskes (=sarkomerforkortning) under kontraktion og kan åbnes i hvile under passiv strækning. Det serieelastiske element er vist som en spiralfjeder, der symboliserer elasticiteten af sener samt selve myofibrilstruktur. Disse strukturer udstrammes, når musklen kontraheres mod en ydre belastning.

Kontraktion

Ved muskelaktivitet sker der under alle omstændigheder en forkortning af det kontraktile element, hvorimod muskelbugen som helhed ikke behøver at forkortes (isometrisk kontraktion). Graden af forkortning bestemmes af belastningens størrelse, og de mekaniske egenskaber, som modellen skal illustrere, ses bedst ved først at betragte to ekstreme situationer ved aktivitet:

(I) Kontraktion uden ydre belastning (**maksimal forkortning af muskelbugen**).

(II) Kontraktion med fikserede seneenheder (**forkortning af musklen er ikke mulig**).

(i) **Maksimal forkortningshastighed (V_{max}) og minimal kraftudvikling.**

(Foranstående figur, 0 B).

Når musklen kontraherer sig uden ydre belastning, altså uden ydre modstand, sker der en maksimal forkortning med maksimal hastighed. Det ubelastede serieelastiske element følger med uden udstramning, dvs. at der ikke opstår nogen ekstra mekanisk spænding i dette. Det kontraktile element udfører under disse betingelser ikke andet arbejde, end der kræves til at overvinde en svag indre modstand ved muskelbugens formændring.

(II) Maksimal kraft (P_0), ingen muskelforkortning. (Foranstående figur, 0 A)

Når muskelen kontraheres uden mulighed for forkortning af muskelen som helhed, vil forkortningen af det kontraktile element resultere i en tilsvarende udstrømning af det serieelastiske element. S er meget stift elastisk, og udspændingsgraden er stærkt overdrevet på figuren. Den tilsyneladende forkortning af KE under isometrisk kontraktion (A) er ligeledes stærkt overdrevent tegnet; normalt er den kun ca. 2%. Ved den isometriske kontraktionskurves toppunkt er forkortningen af det kontraktile element og udstrømningen af serieelasticiteten netop ophørt, og kraften i det kontraktile element er da i ligevægt med serieelasticitetens spænding. Kraften P_0 registreres ved isometrisk tetanus ved stimulation med fusionsfrekvens.

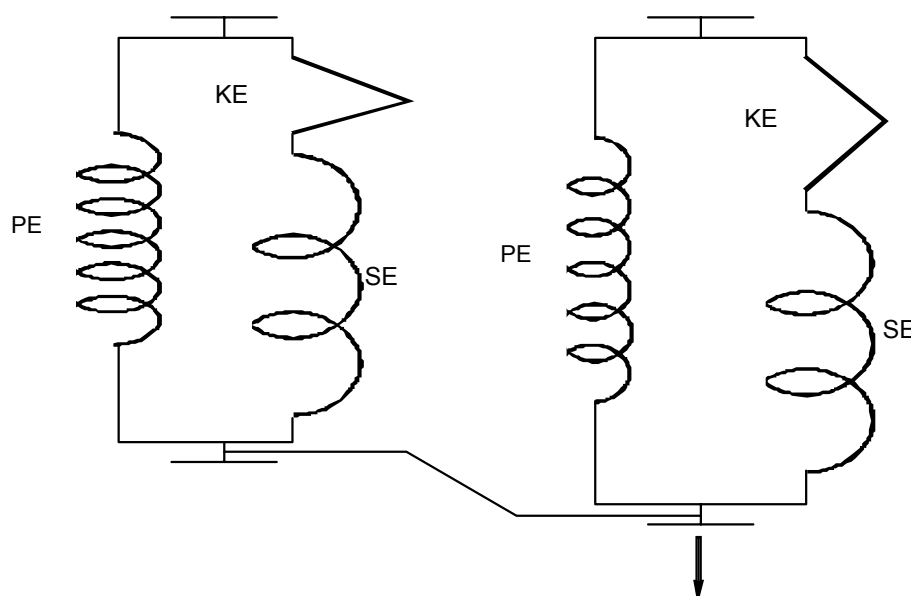
Betragtes herefter en gradvis overgang mellem disse to ydersituationer, dvs. muskelkontraktioner med stigende efterbelastning (belastning, som ikke medfører strækning af den hvilende muskel, hvilket i øvelsen er sikret med stopskruen bag den bevægelige arm), ses følgende:

Når muskelen er i stand til at forkorte sig mod den ydre belastning P (Foranstående figur, 0 C), vil den først kontraheres uden forkortning, altså **isometrisk**, indtil muskelkraften (= spændingen i serieelasticiteten) bliver lige så stor som den ydre belastning.

Kraften kan stige over P_0 , hvis forkortningshastigheden bliver negativ, dvs. hvis en maksimal kontraheret muskel bliver yderligere belastet og dermed strakt. Dette betyder, at muskelen kan "holde" en højere spænding end den selv kan udvikle. Sådanne "excentriske" kontraktioner er hyppige ved normal brug af muskulaturen, og de kan beskadige muskulaturen eller senerne (fibersprængning, seneruptur).

Hvilespænding

En hvilende muskel yder en passiv elastisk modstand, hvis den bliver strakt. Hvilespændingen stiger ikke lineær med strækningsgraden, men kurvens stigning forøges ved tiltagende muskellængde. Denne modstand, som tilskrives det parallel-elastik element, PE, er parallel med kæden kontraktile element (KE) - serieelastisk komponent (SE) (se figur nedenfor). PE forkortes under kontraktionen og spiller derfor ingen rolle ved isometrisk eller isometrisk kontraktion. Denne operationelle definition af PE siger ikke noget om, hvilke strukturer i muskelen der yder modstand ved passiv strækning. Principielt kunne denne modstand bestå i, at myosin- og aktinfilamenterne også i hvile var bundet til hinanden, men man ved, at A- og I-filamenter glider let i forhold til hinanden så længe muskelen ikke er aktiveret. Man har tidligere påstået, at den passive hvilespænding (som målt som OFF-SET ved bestemmelse af længde-spændings-diagrammet) beror på udspænding af sarkolemma og det interstitielle bindevæv. Det er dog vist, at hvilespændingen ikke ændrer sig, hvis man fjerner bindevæv og sarkolemma fra en muskelfiber, og i dag menes generelt at det parallel-elastiske element ligger i titin-filamenterne. Disse filamenter forbinder A-filamenterne med Z-skiverne (se Alberts).



4.9. RAPPORTENS UDFÆRDIGELSE

Definer begreberne isometrisk og isotonisk kontraktion.

A. Isometrisk kontraktion

a. Udvikling af isometrisk kraft (P Newton).

Beskriv det tidsmæssige forløb af enkeltkontraktionen fra udskrift fra forsøg 4.3 og data i Tabel 4.2. og angiv hvilken proces latenstiden dækker over.

Ud fra udskriften af isometrisk enkeltkontraktion og tetanus beregnes og sammenlignes den maksimale kraftudviklingshastighed, dP/dt_{max} ($N s^{-1}$). Dette er den stejleste hældning af den opadstigende kurvegren for isometrisk enkeltkontraktion og for glat isometrisk tetanus. Kommenter forholdet mellem de to størrelser.

Hvis det kontraktile system i skeletmuskulatur aktiveres fuldstændigt efter ét aktionspotential, burde dP/dt_{max} være omtrent ens for enkeltkontraktion og glat tetanus: dP/dt er udtryk for hastigheden, hvormed det kontraktile element (KE) udspænder det serieelastiske element (SE). dP/dt_{max} er ved tetanus hyppigt væsentligt større end ved enkeltkontraktion; dette skyldes at aktiveringen under enkeltkontraktionen er komplet kun i frømuskler undersøgt ved $0^\circ C$.

b. Kontraktionskraftens afhængighed af musklens strækningsgrad.

Med data fra Tabel 4.4 tegnes et længde-spændings-diagram på millimeterpapir. Afsæt i samme koordinatsystem med muskellængden ud af x-aksen og kraften op ad y-aksen punkterne til følgende tre kurver, idet man først kun anvender målingerne fra den del af forsøget, hvor musklen gradvist **strækkes** fra mindste til største længde:

1. hvilekraften (hvilespænding),
2. kontraktionskraft og
3. total muskelkraft (1 + 2).

Tegn de tre kurver op. Sæt derpå resten af punkterne på kurve 1 og 2 med særlige symboler, hvorved man i koordinatsystemet får to målinger af begge kraftbidrag ved hver undersøgt muskellængde. Angiv, hvilket kraftbidrag - hvilespænding eller kontraktionskraft - der bedst reproduceredes ved højere strækningsgrader. Kommenter observationen.

Normalt falder kontraktionskraften næsten lineært mod nul ved strækning. Find ved ekstrapolation, hvor mange procent længde-forøgelse der vil medføre kontraktionskraft 0 regnet fra optimal længde (L_0), som giver maksimal kontraktionskraft.

Som illustration af kontraktionskraftens afhængighed af sarkomerlængden tegnes to skitser af de glidende filamenters indbyrdes position 1) ved den længde, som medfører størst kontraktionskraft og 2) ved den længdeforøgelse, hvor kontraktion ikke mere er mulig. Den optimale sarkomerlængde ved L_0 angives normalt som 2,2-2,5 μm , og ved en sarkomerlængde på 3.6 μm bliver kraften 0. Derfor burde en længdeforøgelse på 40-60% medføre ophør af kontraktionskraftudvikling. Den fundne værdi er ofte mindre. Beregn ud fra de målte størrelser sarkomerlængden ved den undersøgte muskels optimal længde (se figuren på side 4-8).

c. Kontraktionskraftens afhængighed af stimulationsfrekvensen

(Udskrift fra forsøgene 4. samt data i Tabel 4.3).

Angiv forholdene mellem den maksimale tetanuskraft og enkeltkontraktionskraften, hvilket er udtryk for forholdet mellem den største og mindste kraft, som en muskelfiber kan levere afhængig af stimulationsfrekvensen (innervationsfrekvens).

Find ved betragtning af summationskurverne (to stimuli; forsøg 4.5.1) tidsrummet mellem stimulation og begyndende inaktivering af det kontraktile system under enkeltkontraktionen. Inaktiveringen begynder når enkeltkontraktionskurven afviger (falder) fra summationskurven med kortest interval. Tiden *fra begyndelsen af kraftudvikling (efter latenstiden) til begyndende inaktivering* bestemmer det maksimale interval mellem stimuli som kan opretholde fuld aktivering (**fusionsfrekvens** ved tetanisk kontraktion). Angiv ud fra dette tidsrum den mindste stimulationsfrekvens, der kræves for at opretholde fuld aktivering af det kontraktile system. Angiv tillige, om den fundne frekvens er i rimelig overensstemmelse med den frekvens, som medførte glat (maksimal) isometrisk tetanus.

Prøv at forklare årsagen til at det tager tid for musklen at opbygge isometrisk kraft, således at maksimal kraft ikke opnås efter et eller to stimuli (tænk på samspillet mellem det "kontraktile element" og det "serieelastiske element").

d. Muskens maksimale specifikke kraft

Beregn ud fra data i Tabel 4.1 og 4.3 musklens specifikke kraft, dvs. den maksimale isometrisk tetaniske kraft per tværsnitsarealenhed ved optimal muskellængde angivet i $\text{newton} \cdot \text{cm}^{-2}$ ($\text{N} \cdot \text{cm}^{-2}$). (Normalt udvikler næsten alt kontraktilt væv en specifik kraft på 20-50 $\text{N} \cdot \text{cm}^{-2}$).

B. Kontraktion med forkortning af musklen.

a. Kraftudvikling under kontraktion med muskelforkortning

Beskriv sammenhængen mellem de to kurver på udskrift fra forsøg 4.6, som illustrerer kraftudviklingens forløb under en glat isometrisk tetanus og under en tetanus, som omfatter en isotonisk fase. Normalt har begge kurver samme initiale forløb, men forskellige maksima. Forklar hvorfor.

Illustrer denne sammenhæng ved at tegne tre *kraftudviklingskurver*:

1. En kurve, som angiver en fuldstændig isometrisk tetanus med det maksimale kraftniveau på 0,5 N.
2. En kurve, som angiver kraften ved den kontraktion uden ydre belastning.
3. En kurve, som angiver kraften under kontraktion med forkortning mod en belastning på 0,3 N.

b. Kontraktionshastigheden under isotonisk enkeltkontraktion og tetanus

Beskriv på grundlag af udskriften fra forsøg 4.7.1. den isotoniske enkeltkontraktion og den isotoniske tetanus med hensyn til maksimal forkortningshastighed (initial hældning af kurvernes opadstigende del) og forkortning (maksimalt udslag).

c. Relationen mellem forkortningshastighed og belastning (Hastighed - belastnings-diagrammet)

Udfyld Tabel 4.6 ud fra data og omregninger i Tabel 4.5. Δt og ΔS til bestemmelse af maksimal hældning (hastighed) samt forkortningsveje kan måles på udskriften fra forsøg 4.7.2 af forkortningskurverne ved forskellige belastninger.

På millimeterpapir tegnes i et koordinatsystem med hastigheden (V) op ad y-aksen og belastningen (P) ud ad x-aksen den bedste kurve gennem de fundne koordinater for hastighedsbelastningsrelationen. Kurven skærer x-aksen i punktet $(P_0, 0)$, hvor P_0 er musklens isometriske tetaniske kraft (forkortningshastigheden er da nul). Værdien aflæses på kurven fra forsøg 4.6. Kurven skærer y-aksen ved V_{\max} ; dette punkt skal findes ved ekstrapolation, fordi belastningen ved forsøget på grund af lodpanden ikke var 0.

d. Muskens arbejdsydelse og effekt. Tegn to kurver for muskelns arbejde og effekt (Y-aksen) som funktioner af belastningen (X-aksen). Angiv i hvor stor en del af belastningsområdet arbejde og effekt er over 50% af maksimum, samt ved hvilke belastninger (i procent af P_0) effekten og arbejdet er størst.

C. Kontraktion med passiv strækning (excentrisk kontraktion med negativ hastighed). Kommenter kurvens udseende og angiv hvor meget kraften i kurvens sidste del overstiger P_0 . Skitser situationen i et kraft-hastigheds-diagram og angiv hvad der er sket i myofibrillerne. Benyt forsøgets resultat for at forklare mekanismen ved fibersprængning og muskel- eller senerupturer.

4.10. SPØRGSMÅL

1. Kan en forøgelse af stimulationsfrekvensen fra 1 til 100 per sekund medføre forøget isometrisk kontraktionskraft?
2. Vil en stimulationsfrekvens bestemt af et tidsinterval (periodetid) på størrelse med tiden mellem enkeltkontraktionens start og toppunkt kunne medføre glat tetanus?
3. Hvad sker der med det serieelastiske element ved: a. Isometrisk kontraktion? b. Kontraktion uden ydre belastning? c. Isotonisk kontraktion mod en belastning på 0,1 N?
4. Hvor stor en masse (kg) kan en normal muskel med et tværsnitsareal på 1 cm^2 og en specifik kraft på $40 \text{ N}\cdot\text{cm}^{-2}$ maksimalt løfte?
5. Hvorledes kan kontraktionskraftens nedsættelse ved forkortet hvilelængde forklares ved de glidende filamenters position?
6. Udspændes det serieelastiske element ved strækning af den hvilende muskel?
7. Hvilken principiel, funktionel forskel er der på latenstid for isometrisk kraftudvikling og "latenstid" (forsinkelse) for muskelforkortning?
8. Hvorledes afhænger forkortningshastigheden af muskelbelastningen ved isotonisk kontraktion? Angiv om relationen er lineær.
9. Hvad ville den i øvelsen anvendte forsøgsmuskels forkortningshastighed ($\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$) omtrentligt have været ved isotonisk kontraktion uden belastning (V_{\max})?
10. Hvornår bliver kraften i en muskel større end P_0 ?
11. Angiv hvordan musklens kraft reguleres in situ og hvilket af forsøgene der illustrerer en af mekanismerne.

Tabel 4.1. Mål for musklens størrelse ved den strækningsgrad, som giver maksimal kontraktionskraft. (Forsøg 4.3.)

MUSKELBUGENS LÆNGDE, MM	
Muskelbugens vægt, mg	30
*Tværsnitsareal, cm ²	

*Beregnes ud fra længde og vægt under antagelse af, at musklen har vægtfylden 1.0 og samme tværsnitsareal i hele muskelbugens længde.

Tabel 4.2 Reaktionstider for isometrisk enkeltkontraktion ved stuetemperatur. (Forsøg 4.3.)

	ms
Latensid	
Tid for udvikling af maksimal kontraktionskraft	
Enkeltkontraktionens fulde varighed	

Tabel 4.3. Stimulationsfrekvens og isometrisk kontraktionskraft. (Forsøg 4.3. og 4.5.1.)

	Stimulations- frekvens	Kontraktionskraft		
			Aflæst i mV	** Omregnet til newton
	*Tidsafstand mellem stimuli ms <u>Hz</u>			
Enkeltkontraktion	- -			
Summation af to stimuli (maksimal)				
Glat tetanus				

* Tidsafstanden mellem stimulationerne er lig med INTERVAL ved både summation efter 2 stimuli og ved tetanus.

** Krafttransducernes udgangssignal er 100 mV · N⁻¹.

Tabel 4.5 Isotonisk kontraktion (Forsøg 4.7.2)

Kontraktion	MÅLINGER					OMREGNINGER		
	A Belastning af musklen	B Forkortning (S) mV	C Hastighedskoordinater ΔS mV	D ΔX ms	E Kontraktionsforsinkelse ms	Forkortning* L mm	Hastighedskoordinater ΔS^1 mm ΔX^1 ms	
Nr.	N							
1	0.015				0			
2								
3								
4								
5								
6								
7								
8								
9								
10								
Isometrisk	$P_0^{**})$ =	0	0	-	-	0	0	-

* Transducerens udgangssignal er 1 mV/mm forkortning.

** P_0 overføres fra Tabel 4.3, glat tetanus.

Tabel 4.6

Beregnet forkortningshastighed, arbejde og effekt under isoton tetanisk kontraktion

Kontrak- tion	Muskel- belastning	Forkortnings- hastighed	Udført ydre arbejde	Maksimal effekt
Nr.	P [N]	V [cm · s ⁻¹]	W [N · cm]	E [N · cm · s ⁻¹]
1				
2				
3				
4				
5				
6				
7				
8				
9				
10				
11				
12				
13				

P overføres direkte fra Tabel 4.5.

$$V = \Delta y / \Delta x \cdot 100 \text{ [cm} \cdot \text{s}^{-1}\text{]}$$

$$W = L \cdot P \cdot 0,1 \text{ [N} \cdot \text{cm]}$$

$$E = P \cdot V \text{ [N} \cdot \text{cm} \cdot \text{s}^{-1}\text{]}$$