

UYARILABİLİR DOKULAR

İSKELET KASLARINDA KASILMA MEKANİZMASI

Fizyoloji

Öğr. Gör. Seher EROL ÇELİK

İSKELET KASLARI

- İskelet kasları, **somatik motor nöronların uyarılması** ile kasılan farklı kas liflerinden oluşur.
- Her bir nöron dalı, çok sayıda kas liflerini innerve eder.
- Farklı sayıda motor nöronun aktivasyonu tüm kaslarda farklı derecelerde kasılma kuvveti ile sonuçlanır.

- İskelet kasları genellikle sıkı bağ dokusundan oluşan **tendon**la kemiklerin ucuna tutunurlar.
- Bir kas kasıldığında tendonlarda gerim meydana gelir.
- Kas gerimi, genellikle eklemi oluşturan kemiklerden birinde diğerinden daha fazla harekete neden olur.
- İskelet hareketleri, eklem tipine ve kas bağlantılarına bağlı olarak çeşitli şekillerde olabilir.

- İskelet kas lifleri, vücutta bulunan diğer hücrelerden farklı olarak çok çekirdeklidir.
- Bundan dolayı her bir kas lifi sinsityal yapı oluşturur. Yani, her kas lifi birkaç embriyonik miyoblast hücrelerinin bir araya gelmesinden oluşur.
- Bununla birlikte, iskelet kas liflerinin en önemli özelliği mikroskop altında çizgili karakter göstermesidir.
- Çizgiler, liflerin enine uzanan açık ve koyu bantları tarafından oluşturulur.

- Koyu bantlar **A bantları** olarak, açık bantlar ise **I bantları** olarak adlandırılır.
- Elektron mikroskopunda incelendiğinde, *I bantlarının ortasında* ince koyu çizgiler görülür. Bunlara **Z çizgileri** denir.

Motor Üniteler:

- Vücutta her bir kas lifi, somatik motor nöronun tek bir akson ucu tarafından innerve edilir.
- Motor nöron, kasılma oluşturmak için sinir-kas kavşağında asetilkolin serbestlenmesi ile kas lifini uyarır.
- Sinir-kas kavşağında, kas liflerinin sarkolemmasında özel bir bölge **motor son plak** olarak adlandırılır.

- Herbir somatik motor nöron ve innerve ettiği tüm kas lifleri bir **motor ünite** olarak tanımlanır.
- Bir motor nöron aktive olduğunda, innerve ettiği tüm kas liflerini kasılma oluşturmak için uyarır.
- İn vivo ortamda (canlı içinde), tüm kasların aktive olan motor ünite sayılarına bağlı olarak aşamalı kontraksiyonları meydana gelir.
- Bu aşamalı kontraksiyonların düzgün ve devamlı olması için, farklı motor ünitelerin hızlı ve eşzamanlı olmayan uyarılmaları gereklidir.

İSKELET KASLARINDA KASILMA MEKANİZMASI

Sinir-kas (Nöromüsküler) Kavşağı:

- Her bir iskelet kas lifi fonksiyonel olarak beyin veya medulla spinalis (MS) 'ten gelen bir motor nöron aksonu ile bağlantı kurar. Bu fonksiyonel bağlantıya **sinaps** denir.

- Sinaps bilgiyi aktarmaya yarayan bir alandır.
- Nöronların hücrelerle olan iletişimleri sinapslardan serbestlenen nörotransmitter denilen kimyasallar tarafından kontrol edilir.
- **Normal durumlarda bir iskelet kas lifinin kasılması ancak bir motor nöron tarafından uyarılmasına bağlıdır. Bir akson ve bir kas lifinin buluştuğu bu bölgeye sinir-kas (nöromüsküler) kavşağı denir.**

- Burada kas lifinin zarı, motor son plak olarak özelleşmeye uğrar; burada çekirdek ve mitokondri yoğunluğu ile sarkolemma katlantıları artar.
- Kas lifi zarı ile nöron zarı arasındaki küçük boşluğa **sinaptik yarık** denir.
- Sinir lifinin distal ucu mitokondri ve nörotransmitterleri depolayan **sinaptik vezikül** denilen küçük veziküller bakımından zengindir.

- Bir kas lifi daima tek bir motor son plađa sahiptir.
- Buna karřın, motor n6ron aksonları yođun dallara ayrılır ve bir akson bir7ok kas lifi ile bađlantı kurabilir.

Kasılmanın Kayan Filament Teorisi

Miyofilamentler:

- Her bir kas lifinde, **A bantları kalın filamentleri** ve **I bantları ince filamentleri** içerir.
- Çapraz köprüler kalın filamentten ince flamente doğru uzanır, filamentlerin birbiri üzerinde kayması ile kas kasılır ve gerilir.

- Her bir miyofibril **miyofilamentler** denen küçük yapılar içerir.
- Bir miyofibril yüksek büyütme ile uzunlamasına kesitlerle incelenecek olursa, koyu **A bantlarının kalın filamentler** içerdiği görülür. Bunlar yaklaşık 110 angstrom (\AA) kalınlığındadır.
- Açık **I bandı**, aksine **ince filamentler** içerir (50-60 \AA).

- **Kalın filamentler**, primer olarak **miyozin** proteininden ve **ince filamentler** ise **aktin** proteininden oluşur.
- Açık alanları ifade eden I bantları, kalın filament kümelerinin bir ucundan diğer kalın filament ucuna uzanan miyofibrillerin oluşturduğu alandır. Bu alan sadece ince filamentlerden oluştuğundan daha açık görünür.

- İnce filamentler I bantlarının ucunda sonlanmazlar. Bunun yerine, her bir ince filament A bandının bir bölümüne kadar uzanır. Bu yüzden kalın ve ince filamentler her bir A bandının kenarlarında üst üste binerler ve merkez bölgeden daha koyu görünürler.
- A bandının bu açık görünen merkez bölgesi **H bandı** (Almanca “Helle”=parlak demek) olarak adlandırılır.

- Merkez H bandı bu nedenle sadece kalın filamentler içerir ve ince filamentlerle üst üste binmez.
- I bandının merkezindeki ince çizgiye **Z çizgisi** denir ve iki Z çizgisi arasındaki ince ve kalın filamentlerden oluşan düzenleme, sürekli tekrarlayan bir kalıptır ve çizgili kas kasılmasının temel alt üniteleri olarak işlev görür.
- **Bir Z çizgisinden diğer Z çizgisine uzanan bu alt ünitelere “sarkomer” denir.**

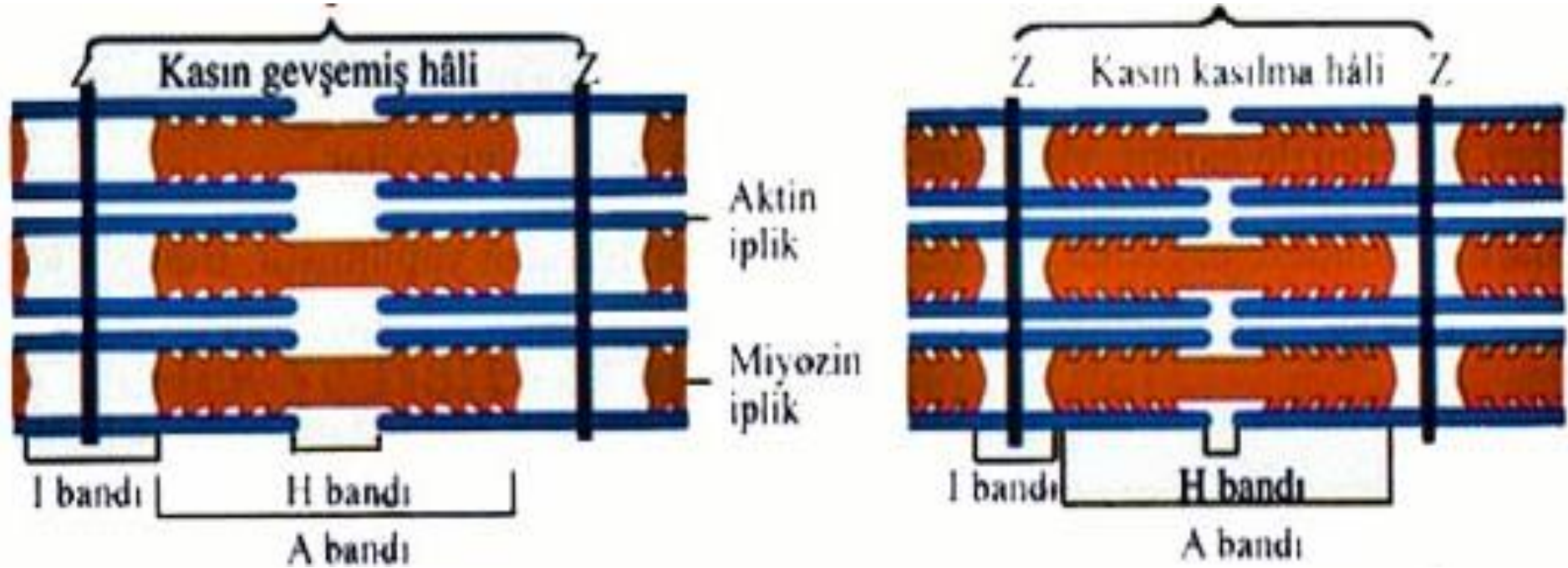
- Sarkomerde, kalın filamentlerin (A bandı) ortasında bulunan **M çizgisi** bazı protein filamentlerden oluşur.
- Bu proteinler kalın filamentlere tutunur ve bir kasılma sırasında kalın filamentin sabit kalmasını sağlar.
- Aynı zamanda elastik bir protein olan **titin filamenti** kalın filamentlerden M çizgisinden başlayıp Z diskinde sonlanır.

Kayan Filament

Teorisi:

- Bir kas kasıldığında liflerin kışalmasına bağlı olarak kas boyu azalır.
- **Kas liflerinin kışalması**; sırasıyla önce iki Z çizgisi arasındaki mesafenin kışalması, sonra miyofibrillerin kışalması sonucunda meydana gelir.
- Bununla birlikte, sarkomer boyunun kışalması sırasında **A bantları kışalmaz**, ancak birbirlerini kapatırlar.

- Sarkomerin kısılması filamentlerin kısılmasından ziyade **ince filamentlerin kalın filament üzerinde kaymasından** oluşur. Kasılma sürecinde, ince filamentler A bandında gittikçe daha derine kayar ve merkeze doğru yaklaşır.
- I bantları (sadece ince filamentlerden oluşur) ve H bantları (sadece kalın filament içerir) kasılma sırasında kısalırlar.



Çapraz Köprüler:

- Filamentlerin kayması, miyozinden aktine doğru hareket eden çok sayıda **çapraz köprünün** aktivitesi ile oluşturulur.
- Bu çapraz köprüler, kalın filament ekseninden kaynaklanıp globüler proteinlerden oluşan baş kısmıyla devam eder.
- Bir miyozin proteini, çapraz köprüye hizmet eden iki globüler başa sahiptir.

Kayan Filament Teorisi Mekanizması

KASILMANIN DÜZENLENMESİ:

- Çapraz köprüler aktine bağlandığında güç vurumuna uğrar ve kas kasılması gerçekleşir.
- Kas gevşemesi için bu yüzden, miyozin çapraz köprüsünün aktinden ayrılması gerekir.
- Çapraz köprünün aktine bağlanmasının düzenlenmesi **ince filamentlerden** olan ve **aktinle ilişkili iki proteinin** fonksiyonudur.

- Tropomiyozinin aktine bağlanması, direkt olmaktan ziyade **troponin** olarak adlandırılan proteinlerin üç tipi ile olur.
- Troponin gerçekte üç protein kompleksinden oluşur.
- Bunlardan biri ***troponin I*** (çapraz köprünün aktine bağlanmasını önler), diğerleri ***troponin T*** (tropomiyozine bağlanır) ve **troponin C**'dir (Ca⁺ bağlar).

- **Troponin ve tropomiyozin çapraz köprünün aktine bağlanmasını birlikte düzenler ve kas kasılması ile gevşemesine hizmet eder.**
- Bir gevşemiş kasta, ince filamentlerden tropomiyozinin esas rolü fiziksel olarak çapraz köprülerin aktinin özgün bölgesine bağlanmasını bloke etmektedir.
- Böylece, miyozin çapraz köprüsünün aktine bağlanması için tropomiyozin hareketli olmalıdır.
- Bunun için, troponin ile Ca^{2+} ' un karşılıklı ilişkisine gereksinim duyulur.

KAS GEVŞEMESİ:

- Aksiyon potansiyelleri devam ettiği sürece - kasın nöronlarla uyarılmasının sürdürülmesi durumunda- kalsiyumun serbestlenmesi için sarkoplazmik retikulumdaki kanallar açık kalmaya devam edecek, Ca^{2+} sarkoplazmik retikulumdan pasif olarak difüze olacak ve sarkoplazmik retikulumda Ca^{2+} konsantrasyonu yüksek kalacaktır.

- Böylece, Ca^{2+} troponine bağı kalmaya devam edecek ve kasılmayı devam ettirmek için çapraz köprü oluşumu sürdürülecektir.
- Bu aktiviteyi durdurmak için aksiyon potansiyeli oluşumu kesilmeli ve kalsiyumu serbestleyen kanallar kapanmalıdır.
- Bu oluştuğunda, sarkoplazmik retikulumdaki taşıyıcıların etkileri baskın hale gelir.

İSKELET KASINDA KASILMA ŞEKİLLERİ

Kas Sarsısı:

- Kas kasılması, kasın kısılmasını sağlar ve gerim oluşur; böylece bir iş gerçekleştirilebilir.
- İskelet kaslarının kontraksiyon kuvveti, kasın kısaltılabilmesi için kasa yüklenen kuvveti geçebilecek kadar yüksek olmalıdır.

- İzole kasların elektriksel uyarılara verdiği yanıtlar, vücutta oluşturdukları kasılma davranışlarını taklit ederler.
- **Kas lifi, yeterli voltajda tek bir elektriksel uyarı ile stimüle edildiğinde hızlıca kasılır ve gevşer.**
- **Bu elde edilen cevaba bir «kas sarsısı» adı verilir.**

Sumasyon ve Tetanus:

- Uyarıların voltajının artırılması kas sarsısının şiddetini artırır ve sonuçta maksimum bir değere ulaşır.
- Bir kas kontraksiyonunun şiddeti bu nedenle dereceli olabilir veya çeşitli olabilir. İskelet hareketlerinin kontrolünde bu gereklidir.

- Birinciden hemen sonra ikinci bir elektrik uyarısı verilecek olursa, kısmen birincinin üstüne binen ikinci bir kas sarsısı oluşacaktır. Bu yanıt **sumasyon** olarak adlandırılır.

- Bir kas lifinin in vitro olarak bir elektrik stimülatörü ile veya in vivo motor akson ucu ile uyarılması sıklıkla liflerin tam bir kontraksiyonu ile sonuçlanır.
- **Daha güçlü kasılmalar, daha büyük sayıdaki kas liflerinin uyarılması ile oluşturulur.**
- İskelet kasları böylece dereceli kontraksiyonlar oluşturabilirler.

- **Oluşan kuvvet, tek bir kas lifinin kasılma kuvvetinden ziyade uyarılan kas liflerinin sayısına bağlıdır.**
- Stimülatörde elektriksel şoklar otomatik olarak artan frekansta ayarlanacak olursa, sarsıların arasında gevşeme zamanı gittikçe kısalır ve kasılma kuvveti amplitüdünün sürekli artması başarılabilir.
- Bu etki **tam olmayan tetanus** olarak bilinir.

- Sonuç olarak, stimülasyonun “kaynaşma frekansında” sarsılar arasında gevşeme görülemez.
- Kasılma, in vivo olarak normal kasılmalar iken düz ve devamlı karakter kazanır.
- Bu düz ve devamlı kontraksiyon **tam tetanus** olarak adlandırılır.

- Böylece, eğer aksiyon potansiyelleri ardışık olacak şekilde hızla oluşturulursa, Ca^{+2} sitoplazmada artarak troponine bağlanmaya ve çapraz köprüler oluşmaya devam edecektir.
- Bu durumda, kas lifleri tam tetanustaki gibi kasılmayı devam ettirebilecektir.

Merdiven Etkisi (Treppe)

- İzole bir kas lifinde, elektriksel uyarıların voltajı sıfırdan dereceli olarak artırılırsa, kas sarsılarının kuvveti uyumlu olarak artış gösterecektir ve *kas liflerinin tümü uyarıldığında maksimal bir değere ulaşacaktır.*
- Bu, kas kasılmasının kademeli niteliğini gösterir.

- Eğer maksimal voltajda bir seri elektrik şokları, her bir şok ayrı bir sarsı oluşturacak şekilde yeni bir kas lifine verilecek olursa, sarsıların her biri birbirine eklenerek ardışık olarak daha da güçlenecek ve bir maksimum değere ulaşacaktır.
- Buna **merdiven etkisi (treppe)** adı verilir.

İSKELET KASLARINDA ENERJİ İHTİYACI

- İskelet kasları, hücre solunumu yoluyla **ATP** üretir ve **kreatin fosfat** oluşturmak için fosfat gruplarını kullanır.
- İskelet kası lifleri, aerobik yeteneği, kasılma hızı, rengi ve temel enerji metabolizması çeşidi gibi özelliklerine göre lif tiplerine ayrılır.

- **Kas lifleri istirahat sırasında, enerjisinin büyük çoğunluğunu yağ asitlerinden aerobik solunum ile elde eder.**
- **Egzersiz sırasında, kas glikojeni ve kan glikozu da aynı zamanda enerji kaynağı olarak kullanılır.**

- Hücre solunumu ile elde edilen enerji ATP yapımında kullanılır.
- ATP ise hızlı enerji kaynağı olarak,
 - **1) Kas kasılması için çapraz köprü oluşumunda,**
 - **2) Kasın gevşemesi için Ca^{+2} 'un sarkoplazmik retikuluma pompalanmasında kullanılır.**

Kas Metabolizması:

- İskelet kasları **orta-ağır derecedeki egzersizlerin ilk 45 ile 90 saniyesinde enerjisini anaerobik yolla sağlar**; çünkü kardiyopulmoner sistem egzersizdeki kaslar için yeterli miktarda oksijene gereksinim duyar.
- Eğer egzersiz **orta derecede ise aerobik sistem egzersizin ilk iki dakikasını takiben iskelet kaslarının gereksindiği enerjinin büyük bir bölümünü karşılar**.

Oksijen Borcu:

- Bir kiři egzersizi tamamladıđında, vücuttaki oksijen oranı egzersiz öncesi düzeylerine hemen dönmez.
- İstirahat düzeylerine dönüş daha yavaş olarak gerçekleşir.
- Kiři bir süre daha hızlı ve derin solumaya devam eder.

- Bu ek O_2 , egzersiz sırasında harcanan O_2 'in yerine geri konmasında kullanılır.
- O_2 borcu, depo edilmiş O_2 , kastaki miyoglobin ve kandaki hemoglobine bağlı O_2 'i içerir.
- Ek O_2 , egzersiz sırasında ısınan dokuların metabolizması ve anaerobik metabolizma sırasında üretilen laktik asidin metobolizması için gereklidir.

Fosfokreatin:

- Sürekli kas aktiviteleri sırasında, ATP kullanımı hücrenin aerobik enerji üretiminden daha hızlıdır.
- Bu durumlarda, hızlı bir şekilde ATP 'nin yenilenmesi çok önemlidir.
- Bu, yüksek enerjili fosfat bileşiği içeren fosfokreatindeki fosfatın ADP 'ye aktarılması ile sağlanır.

- Fosfokreatinin konsantrasyonu, kas hücreleri içinde ATP konsantrasyonundan üç kez daha fazladır ve direkt olarak ADP 'ye aktarılabilen yüksek enerjili fosfat bağlarını hazır bulundurur.
- ADP 'den ve fosfokreatinden ATP üretimi, egzersizde ATP yıkım oranı istirahattaki düzeyine oranla daha fazla olmasına rağmen oldukça etkilidir.

Yavaş ve Hızlı Kasılan Kas Lifleri

- iskelet kas lifleri, kasılma hızlarına (maksimum gerime ulaşılması için gerekli zaman) göre **yavaş-kasılan (Tip I lifleri)** ve **hızlı-kasılan (Tip II lifleri)** olmak üzere iki alt gruba ayrılabilir.
- Bu farklılıklar *farklı miyozin ATPaz izoenzimleri* ile ilişkilidir.

- Böylece, Tip I (yavaş-kasılan) lifleri sıklıkla yavaş oksidatif kaslar olarak ifade edilirler.
- Bu lifler, zengin kapillerler, çok sayıda mitokondri ve aerobik solunum enzimleri ile yüksek konsantrasyonda miyoglobulin içerir.
- Miyoglobulin kırmızı kan hücrelerindeki hemoglobine benzer şekilde kırmızı pigment içerir ve yavaş kas liflerine O₂ taşınmasında aracı olur.
- Yüksek miyoglobin içeriği nedeniyle **yavaş kas liflerine aynı zamanda kırmızı lifler de denir.**
- Kalın ve hızlı-kasılan (Tip II) lifler, yavaş liflere oranla daha az mitokondri, daha az kapiller damar içerirler ve miyoglobin seviyeleri fazla değildir.

- Bundan dolayı bu liflere **beyaz lifler** adı verilir.
- Hızlı kasılan lifler, anaerobik metabolizmaya adapte olmuşlardır ve büyük ölçüde glikojen depolarlar ve yüksek konsantrasyonda glikolitik enzimler içerirler.

KAS YORGUNLUĐU

- Kas yorgunluđu, geri dönüřtürülebilir bir olay olarak tanımlanır ve egzersizle kasın kuvvet oluřturma yeteneđinde azalma önlenebilir.
- *Yorgunluk, devamlı bir maksimal kasılma sırasında, tüm motor üniteler kullanıldıđında ve nöral deřarjlar maksimal hıza ulařtıđında (örneđin oldukça ağır bir yükün kaldırılması durumunda) hücre dıřı K^+ birikimi nedeniyle ortaya çıkan bir durumdur.*

KAS HASARI VE ONARILMASI

- izgili kas liflerinin yıkılması önemli hasarlar bırakır; çünkü sağlıklı kas liflerinin bölünerek yeni lifleri oluşturması mümkün değildir.
- Aynı zamanda, iskelet kasları **satellit hücreler** adı verilen kök hücreler içerirler.

- Bunlar sarkolemma ve bazal lamina (bazal lamina sarkolemma'nın hemen dışındadır) arasında lokalizedir.
- **Kas yaralanmaları sırasında, bu satellit hücreler miyoblastlara dönüşürler ve hasarlanmış kas lifleri ile birleşebilirler.**

- Eğer yara çok büyükse, çok sayıda satellit hücre miyoblastlara farklılaşır ve yeni kas lifleri üretirler.
- Yeni eklenen miyoblastlar nedeniyle yeni kas liflerinin eklenmesi sonucunda kas kalınlaşır.

- Kasta hipertrofi olduğunda ve genişlediğinde, sonuç olarak lif kalınlığı artar.
- Büyük hacme bağlı olarak hücre çekirdeklerinin sayısı da artma gösterir.
- Bu **yeni çekirdekler** **satellit hücreler tarafından oluşturulur.**

İSKELET KASLARININ SİNİRSEL KONTROLÜ

- İskelet kasları, bir kas lifi gerildiği zaman duysal nöronlarda sinyal oluşumuna neden olan **kas iğcikleri** adı verilen gerim reseptörleri içerirler.
- Bu duysal nöronlar, alfa motor nöronlarla sinaptik bağlantı kurarlar ve kas gerimine yanıt olarak kasılma oluşturmak için kası uyarırlar.

- Beyindeki ara nöronlar, inen motor yolların uyanlarına katkıda bulunurlar.
- **Alt motor nöronlar böylece son ortak yol olarak ifade edilir ve duysal uyarılar ile üst merkezler iskelet hareketleri üzerinde önemli bir kontrol gerçekleştirirler.**

- **Hücre gövdesinden çıkan aksonlar, spinal sinirleri oluşturmak üzere ventral kökü terk ederler.**
- **Spinal sinirin dorsal kökü duysal sinirleri içerir ve bunların hücre gövdeleri dorsal kök gangliyonlarında lokalize olmuşlardır.**

- Hem duysal (aferent) hem de motor (eferent) lifler, ortak bir bağ dokusu kılıfı ile her bir spinal kord segmentinde spinal sinire bağlanır.
- Lomber bölgede, her bir spinal sinirde yaklaşık 12.000 duysal ve 6.000 motor lif vardır.

KAS İĐCİĐİ

- Sinir sistemi iskelet hareketlerinin düzgün bir şekilde kontrolü için, iskelet aktivitesi ile ilgili devamlı olarak duysal geribildirim bilgisi almak zorundadır.

- Bu duysal bilgi,

1) Kasın tendonlar üzerine gösterdiği gerimle Golgi tendon organı tarafından sağlanır.

ve

2) Kas uzunluđu kas iđciđi aygıtı tarafından belirlenir. Kas iđciđi aygıtı denmesinin nedeni, geniş bir merkez ve uzun, sivri bir son ucun olmasındandır ve bu aygıt bir uzunluk ölçer gibi fonksiyon görür.

- Her bir kas iğciği, **intrafusallifler** olarak adlandırılan birçok ince kas hücreleri içerir ve bir bağ dokusu kılıfı ile kaplanır.
- Daha kuvvetli ve daha fazla sayıda sıradan kas lifleri, iğciğin dışındaki (**ekstrafusallifler**) kas liflerinin son ucunda tendonların içine girerler.
- Bu nedenle iğciklerin, ekstrafusalliflere paralel oldukları söylenebilir.

- Uzunluđu boyunca miyofibril ieren ekstrasfasal liflerden farklı olarak, intrasfasal liflerin merkezi blgesinde kasılmaya uygun aygıt bulunmaz.
- Kasılma özelliđi olmayan intrasfasal liflerin bu merkezi blgesi ekirdek ierirler.
- İki tip intrasfasal lif bulunur;
- ***Birinci tip, nkleer torba lifler***, liflerin merkezi blgesinde gevşek dzenlenmiř ekirdeklere sahiptir.

- ***Diğer tip intrafusal lifler, nükleer zincir lifler*** olarak adlandırılır ve çekirdekleri bir sıra halinde düzenlenmiştir.
- İki tip duysal nöron bu intrafusal liflere hizmet eder.
- Primer veya annulospiral duysal sonlanmalar nükleer torba ve zincir liflerin merkezi bölgesini sarar ve sekonder veya çiçek-püsküllü sonlanmalar ise, nükleer zincir liflerin kasılabilir kutuplarında lokalize olurlar.

- Kas iğcikleri ekstrasfasal liflere paralel uzandıklarından dolayı, bir kas gerilmesi kas iğciğinin gerilmesine de neden olur.
- Bu uyarı hem primer hem de sekonder duysal sonlanmalarda gerçekleşir.
- Böylece kas iğciği uzunluk ölçer gibi fonksiyon görür; çünkü primer ve sekonder sonlanmalarda üretilen sinyaller kas uzunluğuna orantılıdır.
- Bununla birlikte primer sonlanmalar, gerim başlangıcında en fazla uyarılır; buna karşın sekonder sonlanmalar gerim devam ettiği sürece daha tonik olarak yanıt verir.

- Bir kas aktivitesi ile kasın ani ve hızlı olarak gerilmesi her iki tip duysal sonlanmayı aktive eder ve böylece kas iğciği için daha hızlı uyarılar, primer duysal sonlanmalar üzerinde daha yavaş olan aşamalı gerilmelerden daha az etki oluşturur.
- Böylece, refleks kasılmalarda hızlı gerilmelere verilen yanıtların gücü aşamalı gerilmelerden daha büyüktür.