

Введение

Вся жизнедеятельность животных и человека неразрывно связана с механическим движением, осуществляемым мышцами. Все телодвижения, кровообращение, дыхание и прочие акты возможны благодаря наличию в организме мышц, обладающих специальным белковым сократительным комплексом — актомиозином.

Однако наличие сократительных элементов имеет значение не только при совершении вышеперечисленных макродвижений. В настоящее время накапливается все больше и больше данных о роли сократительных элементов в микропроцессах, в частности при активном транспорте веществ через мембраны и при движении цитоплазмы. Как было установлено, цитоплазма всех клеток находится в постоянном движении. По данным Камия, цитоплазма обладает колебательным, циркуляционным, фонтанирующим и другими видами движения, что, несомненно, играет большую роль в протекании метаболических процессов в клетках. В настоящее время нет единой точки зрения на причины происхождения этих движений цитоплазмы, однако наиболее вероятной является гипотеза функционирования сократительных элементов, подобных мышечным.

- Основными физиологическими свойствами мышц являются их возбудимость, проводимость и сократимость. Последняя проявляется или в укорочении мышцы, или развитии напряжения.
- Миография Для регистрации мышечного сокращения применяется методика миографии, т.е. графической регистрации сокращения с помощью рычажка, присоединенного к одному концу мышцы. Свободный конец рычажка чертит на ленте кимографа кривую сокращения – миограмму.
- Точной методикой является также оптическая регистрация, производимая с помощью пучка света, отраженного от зеркальца, наклеенного на брюшко мышцы.

По своим механическим свойствам мышцы относятся к эластомерам — материалам, обладающим эластичностью (растяжимостью и упругостью). Если мышцу подвергнуть действию внешней механической силы, то она растягивается. Величина растяжения мышцы в соответствии с законом Гука будет пропорциональна величине деформирующей силы (в определенных пределах)

$$\frac{\Delta l}{l} = \alpha \frac{F}{S},$$

где Δl — абсолютное удлинение мышцы; l — начальная длина мышцы; F — деформирующая сила; S — площадь поперечного сечения мышцы; α — коэффициент упругости. Величина отношения F/S называется механическим напряжением, а величина l/α — модулем упругости; он показывает величину напряжения, необходимого для удлинения тела в 2 раза относительно начальной длины.

По своим свойствам мышца приближается к каучуку, модуль упругости для обоих этих материалов равен примерно 10 кгс/см^2 .

При сокращении мышцы развивается напряжение и совершается работа. Мышцы обладают сократительными и эластическими элементами. Поэтому возникающее напряжение и совершаемая работа обусловлены не только активным сокращением сократительного комплекса, но и пассивным сокращением, определяемым эластичностью или так называемым последовательным упругим компонентом мышцы. За счет последовательного упругого компонента работа совершается только в том случае, если мышца была предварительно растянута, и величина этой работы пропорциональна величине растяжения мышцы. Этим в большой степени объясняется то, что наиболее мощные движения совершаются при большой амплитуде, обеспечивающей предварительное растяжение мышц.

Мышечные сокращения делятся на изометрические – происходящие при неизменной длине мышцы, и изотонические – происходящие при неизменном напряжении. Чисто изометрические или чисто изотонические сокращения с большим или меньшим приближением можно получить только в лабораторных условиях при работе на изолированных мышцах. В организме сокращения мышц никогда не бывают чисто изометрическими или чисто изотоническими.

В зависимости от величины силы, которую преодолевает мышца, скорость сокращения (укорочения) мышцы бывает различной. Хилл на основе опытных данных, полученных при работе на изолированных мышцах, вывел так называемое основное уравнение сокращения мышцы. Согласно Хиллу, скорость сокращения мышцы v находится в гиперболической зависимости от величины нагрузки F :

$$(F + a)(v + b) = \text{const},$$

где a и b — константы, приблизительно равные $\frac{1}{4} F$ и соответственно $\frac{1}{4}$

Если принять $F' = F + a$ и $v' = v + b$. Произведение $F \times v'$ представляет собой общую мощность, развиваемую мышцей при сокращении. Так как Fv меньше $F'v'$, т. е. внешняя мощность меньше общей мощности, то следует предположить, что мышца совершает не только внешнюю работу, но еще и некоторую внутреннюю работу, проявляющуюся в том, что нагрузка как бы увеличивается на величину a , а скорость сокращения на величину b . Эту внутреннюю работу можно интерпретировать как потерю энергии на внутримолекулярное трение в форме теплового рассеивания. Тогда с учетом высказанных замечаний можно отметить, что общая мощность мышцы в физиологических пределах является постоянной величиной, не зависящей от величины нагрузки и скорости сокращения.

Потенциал покоя и потенциал действия скелетного мышечного волокна

- Мембранный потенциал покоя мышечного волокна составляет 80—90 мв, а потенциал действия—120—135 мв. Условием возникновения потенциала действия является критическая деполяризация мембраны. При непрямом раздражении мышцы критическая деполяризация мембраны осуществляется ацетилхолином, выделяющимся в нервных окончаниях при поступлении к ним нервного импульса. Возникший в области нервно-мышечного соединения потенциал действия распространяется далее вдоль всего мышечного волокна. При прямом раздражении электрическим током потенциал действия в мышечном волокне возникает под катодом и распространяется из этой точки по волокну.

- ⦿ Длительность потенциала действия мышечного волокна — 3—5 мсек, т. е. в 5—10 раз больше продолжительности потенциала действия двигательных нервных волокон, иннервирующих мышцу. Поэтому максимальное число импульсов, которое может воспроизводить мышца, не превышает 200—250 в секунду.
- ⦿ В возникновении потенциала покоя в скелетном мышечном волокне главную роль играют ионы K^+ , диффундирующие из клетки в окружающую среду, и ионы Cl^- диффундирующие в противоположном направлении. Потенциал действия обусловлен повышением натриевой проницаемости мембраны и потоком ионов Na^+ внутрь волокна.

Одиночное сокращение

- В ответ на одиночное раздражение — прямое или не прямое — мышца отвечает одиночным сокращением. Последнее подразделяют на три фазы: латентный период сокращения, фаза сокращения и фаза расслабления.
- Началу сокращения каждого мышечного волокна предшествует потенциал действия.
- При обычном способе миографической регистрации сокращения мышцы латентный период составляет примерно 0,01 секунды.
- При более совершенных методах — при оптической регистрации сокращения — латентный период короче (около 0,0025 секунды).

В естественных условиях в организме скелетная мышца получает обычно из нервной системы не одиночные раздражения, а ряд быстро следующих друг за другом нервных импульсов. Под влиянием ритмических сражений наступает сильное и длительное укорочение мышцы. Такое сокращение называется тетаническим сокращением, или тетанусом. То, что длительное укорочение действительно возникает в результате большого числа отдельных вспышек возбуждения, легко доказать, регистрируя потенциалы действия в тетанически сокращенной мышце. Так, при произвольных движениях конечностей человека число потенциалов действия, возникающих в его мышцах во время сокращения, составляет 50—70 в секунду.

- Каждое моторное нервное волокно, являющееся отростком двигательной клетки передних рогов спинного мозга, иннервирует не одно, а целую группу мышечных волокон. Такая группа получила название моторной единицы. Количество мышечных волокон, входящих в состав моторной единицы в разных мышцах человека, варьирует от 10 до 3000.
- Вследствие того что скорость распространения возбуждения в нервных волокнах, иннервирующих скелетные мышцы, очень велика, мышечные волокна, составляющие моторную единицу, приходят в состояние возбуждения практически одновременно. Электрическая активность моторной единицы имеет вид частотокола, в котором каждому пику соответствует суммарный потенциал действия многих одновременно возбужденных волокон.

Как уже отмечалось, при сокращении мышцы происходит теплообразование. Хиллом с помощью термоэлектрических методов было установлено, что при каждом раздражении вначале выделяется постоянная по величине и не зависящая от нагрузки теплота активации Q , а затем теплота сокращения $k\Delta l$, пропорциональная сокращению мышцы Δl и не зависящая от нагрузки (k -коэффициент пропорциональности).

Если сокращение изотоническое, то мышца производит работу A , равную произведению нагрузки F на величину сокращения: $A = F\Delta l$. Согласно первому закону термодинамики, изменение внутренней энергии ΔU мышцы будет равняться сумме выделенного тепла и совершенной работы:

$$-\Delta U = Q + k\Delta l + F\Delta l = Q + \Delta l (F + k) \quad \text{КПД} = \frac{A}{\Delta U} = \frac{F\Delta l}{Q + \Delta l (F + k)}$$

Тогда КПД мышечного сокращения будет равен:

Учитывая, что величины Q и k не зависят от F , из последнего уравнения следует, что в определенных пределах КПД мышечного сокращения будет увеличиваться при увеличении нагрузки.

Методы раздражения мышц.

Для того чтобы вызвать сокращение мышцы, ее подвергают раздражению. Непосредственное раздражение самой мышцы (например, электрическим током) называется прямым раздражением; раздражение двигательного нерва, ведущее к сокращению иннервированной этим нервом мышцы, называется непрямым раздражением. Ввиду того, что возбудимость мышечной ткани меньше, чем нервной, приложение электродов раздражающего тока непосредственно к мышце еще не обеспечивает прямого раздражения: ток, распространяясь по мышечной ткани, действует в первую очередь на находящиеся в ней окончания двигательных нервов и возбуждает их, что ведет к сокращению мышцы. Чтобы получить сокращение мышцы под влиянием прямого раздражения, необходимо либо выключить в ней двигательные нервные окончания ядом кураре, либо прикладывать стимул через введенный внутрь мышечного волокна микроэлектрод.

Тонкая структура мышц.

Скелетная мышца позвоночных состоит из нескольких тысяч параллельных мышечных волокон диаметром 10—100 мкм, заключенных в общую оболочку. К каждому мышечному волокну через концевую пластинку присоединено окончание нервного волокна. Мышечное волокно способно к сокращению под действием нервного импульса и представляет собой функциональный элемент мышечной системы. Протяженность волокна может быть равна длине самой мышцы или значительной ее части. Волокна на каждом конце мышцы переходят в сухожилие, которое принимает на себя напряжение при сокращении.

Мышечное волокно в свою очередь содержит 1000—2000 параллельных мышечных фибрилл (миофибрилл) диаметром около 1 мкм. Весь пучок миофибрилл обтянут мембраной мышечного волокна — плазмалеммой. Плазмалемма, подобно мембранам всех других клеток, состоит из трех слоев белков и липидов общей толщиной около 10 нм и электрически поляризована. Мембранный потенциал достигает 100 мВ. Сверху плазмалемма покрыта тонким слоем коллагеновых нитей, обладающих упругими свойствами.

Теории механизма мышечного сокращения.

До получения данных о тонкой структуре мышц процессы мышечного сокращения пытались объяснить деформацией изолированных молекулярных цепей белков, т. е. удлинением или укорочением отдельных белковых молекул или агрегатов молекул. Часто данные о деформации различных полимеров переносили на мышечное сокращение, без учета структуры мышечных волокон.

Г.Хаксли и Хэнсон выдвинули гипотезу скольжения нитей. Ими было отмечено, что в широком интервале деформаций как при сокращении, так и при растяжении миофибрилл ширина А-диска остается постоянной. Напротив, при изменении длины саркомера изменяется ширина I-диска. Светлая H-зона в А-диске также изменяется, но замечательно, что до тех пор, пока она существует, расстояние от конца одной H-зоны через Z-мембрану до начала следующей H-зоны (а это расстояние равно длине тонких нитей в миофибрилле) также остается постоянным. Если вспомнить, что А-диски образованы нитями миозина, а тонкие нити состоят их актина, то можно заключить, что в большой области деформаций мышцы длина миозиновых и актиновых нитей остается постоянной. Это можно объяснить только тем, что при сокращении мышцы нити просто скользят друг относительно друга без изменения своей длины.

- ◎ В дальнейшем данные электронного микроскопирования были подтверждены результатами рентгеноструктурного анализа. Основные рефлексы рентгенограммы не изменяются при сокращении мышц. Это указывает на то, что длина нитей при сокращении не меняется. Приведенные данные очень важны, так как в отличие от электронно-микроскопических исследований, проводимых на фиксированных препаратах мышц, рентгенографические исследования проводились и на живых сокращающихся мышцах, и на нефиксированных ее препаратах.

Работа и сила мышц

- Величина сокращения (степень укорочения) мышцы при данной силе раздражения зависит как от ее морфологических свойств, так и от физиологического состояния. Длинные мышцы сокращаются на большую величину, чем короткие. Умеренное растяжение мышцы увеличивает ее сократительный эффект, при сильном же растяжении сокращение мышцы ослабляется. Если в результате длительной работы развивается утомление мышцы, то величина ее сокращения падает.

- Для измерения силы мышцы определяют тот максимальный груз, который она в состоянии поднять. Эта сила может быть очень велика. Так, установлено, что собака мышцами челюсти может поднять груз, превышающий вес ее тела в 8,3 раза. О силе икроножных мышц человека судят по величине груза, положенного ему на плечи, с которым он в состоянии приподняться на носки.

- ⦿ Работа мышцы измеряется произведением поднятого груза на величину укорочения мышцы, т. е. выражается в килограммометрах или граммсантиметрах.
- ⦿ Между грузом, который поднимает мышца, и выполняемой ею работой существует следующая зависимость. Внешняя работа мышцы равна нулю, если мышца сокращается без нагрузки. По мере увеличения груза работа сначала увеличивается, а затем постепенно падает. При очень большом грузе, который мышца не способна поднять, работа становится равной нулю.
- ⦿ Мощность мышцы, измеряемая величиной работы в единицу времени, также достигает максимальной величины при средних нагрузках. Поэтому зависимость работы и мощности от нагрузки получила название правила средних нагрузок.

Утомление мышцы

- Утомлением называется временное понижение работоспособности клетки, органа или целого организма, наступающее в результате работы и исчезающее после отдыха.
- Если длительно раздражать ритмическими электрическими стимулами изолированную мышцу, в которой подвешен небольшой груз, то амплитуда ее сокращений постепенно убывает, пока не дойдет до нуля. Полученная таким образом кривая называется кривой утомления. Измерив и суммировав высоту всех сокращений, можно узнать общую высоту подъема груза, а умножив груз на эту величину, определить количество работы, выполненной мышцей до наступления полного утомления.

Гладкие мышцы

- ◎ Гладкая мускулатура в организме высших животных и человека находится во внутренних органах, в сосудах и в коже. Гладкие мышцы способны осуществлять относительно медленные движения и длительные тонические сокращения.

- Относительно медленные, часто имеющие ритмический характер сокращения гладких мышц стенок полых органов: желудка, кишок, протоков пищеварительных желез, мочевого пузыря, желчного пузыря и др.— обеспечивают передвижение и выбрасывание содержимого этих полых органов. Примером являются маятникообразные и перистальтические движения мускулатуры кишечника.

Сокращение гладкой мышцы.

- При большой силе одиночного раздражения может возникать сокращение гладкой мышцы. Скрытый период одиночного сокращения этой мышцы значительно больше, чем скелетной мышцы, достигая, например, в кишечной мускулатуре кролика 0,25—1 секунды. Продолжительность самого сокращения тоже велика: в желудке кролика она достигает 5 секунд, а в желудке лягушки - 1 минуты и более. Особенно медленно протекает расслабление после сокращения. Волна сокращения распространяется по гладкой мускулатуре тоже очень медленно, она проходит всего около 3 см в секунду. Но эта медленность сократительной деятельности гладких мышц сочетается с большой их силой. Так, мускулатура желудка птиц способна поднимать 1 кг на 1 см² своего поперечного сечения.