

ФИЗИОЛОГИЯ МЫШЦ

- Скелетные мышцы подразделяются на *белые* и *красные*: первые по функции являются быстро сокращающимися мышцами, а вторые — медленно сокращающимися. Большинство мышц тела человека являются смешанными и их функция обусловлена быстрыми и медленными мышечными волокнами.

- Гладкие мышцы подразделяются на два разных по строению и функции типа: унитарные и мультиунитарные. Первые образованы большим числом связанных между собой гладкомышечных клеток — так называемыми плотными контактами, а вторые состоят из отдельных гладкомышечных волокон. В унитарной гладкой мышце возбуждение отдельного гладкомышечного волокна способно распространяться на всю мышцу. Напротив, в мультиунитарной мышце каждое гладкомышечное волокно имеет собственную иннервацию, через которую управляется сократительная способность мышцы.

■ **СЕРДЕЧНАЯ МЫШЦА**

подразделяется на сократительные клетки, которые образуют предсердия и желудочки (миокард), и клетки, которые не обладают сократительной способностью, способны спонтанно генерировать электрические импульсы и проводить их к сократительным клеткам сердца.

Таблица 1. Сравнительная характеристика свойств скелетной, сердечной и гладкой мышц

Показатели	Скелетная мышца	Мышца сердца	Гладкая мышца
Хронаксия, мс	0,08–0,4	2–3	20–40
Длительность рефрактерного периода, с	0,005–0,01	0,3–0,4	десятые доли секунды
Скорость проведения возбуждения, мс	6–11	1–4	0,5–1
Длительность одиночных сокращений, с	0,05–0,1	0,5–0,8	десятки секунд

Функции скелетных мышц

- Передвижение тела в пространстве
- Перемещение частей тела относительно друг друга
- Поддержание позы
- Передвижение крови и лимфы
- Выработка тепла
- Участие мышц в акте вдоха и выдоха
- Депонирование воды и солей
- Защита внутренних органов

Функции гладких мышц

- Обеспечивают функции полых органов, стенки которых они образуют
- Обеспечивают сфинктерную функцию
- Поддерживают АД и тонус сосудов

- **1. ВОЗБУДИМОСТЬ** определяют по силе мышечного возбуждения, вызываемого через электроды, наложенные непосредственно на мышцу. Однако в этом случае раздражаются и мышечные и нервные волокна, поэтому величина не будет соответствовать фактической возбудимости мышцы. Для определения непосредственно возбудимости мышцы ее отравляют ядом кураре. Яд блокирует функцию нервно-мышечного синапса.

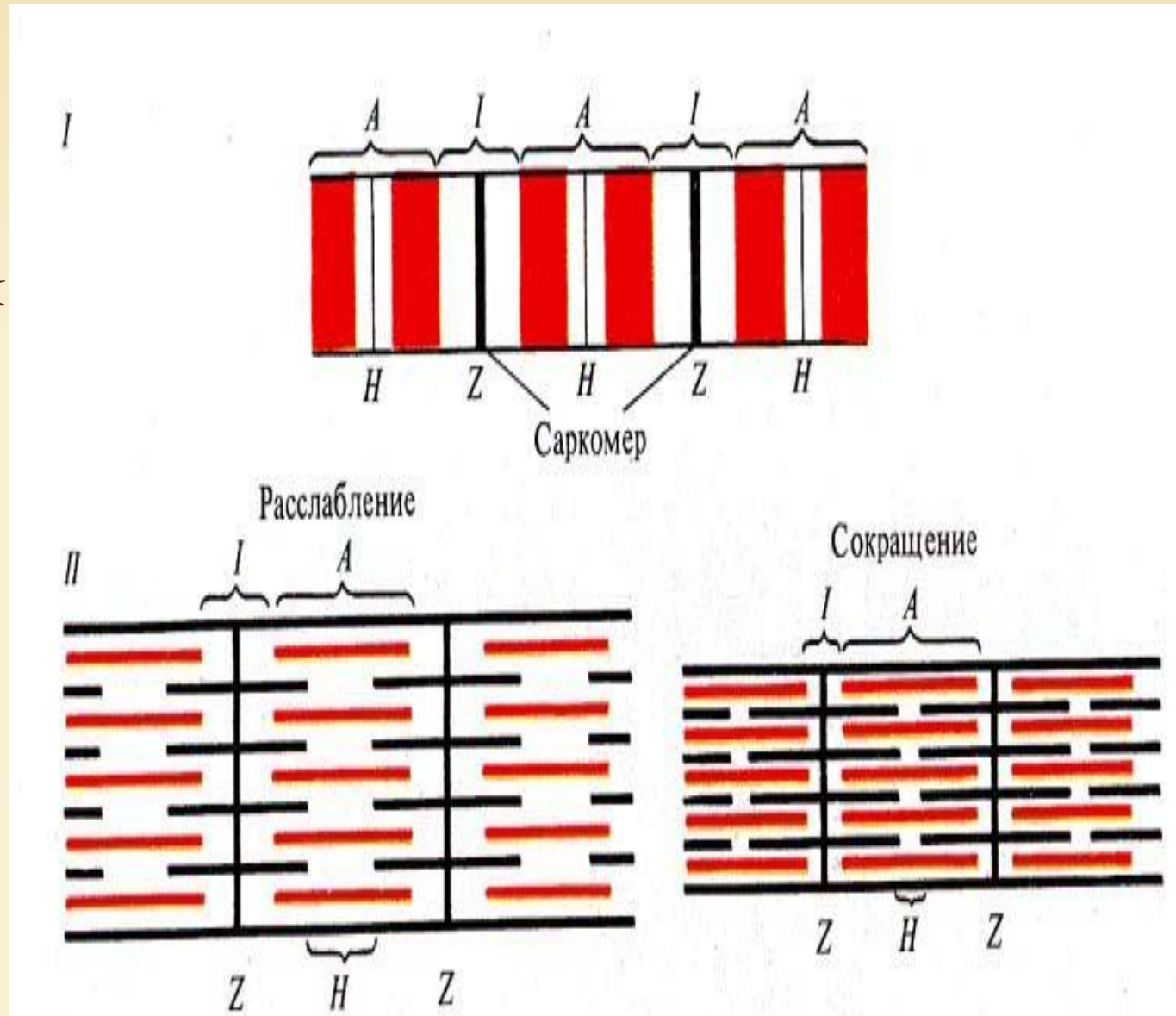
2.РАСТЯЖИМОСТЬ. Это свойство мышцы удлиняться под влиянием нагрузки. Степень растяжения мышцы зависит от величины груза. Растяжимость различных мышечных волокон неодинакова – красные растягиваются больше белых, мышцы с параллельными волокнами удлинняются больше перистых. В теле человека даже в состоянии покоя скелетные мышцы имеют слабое напряжение, так как они немного растянуты.

■ **3. ЭЛАСТИЧНОСТЬ.** Это свойство деформированного тела возвращаться к первоначальному своему состоянию после удаления силы, вызвавшей деформацию. Эластичность мышцы изучают, растягивая ее грузом. Белые волокна характеризуются большей эластичностью, чем красные.

■ **4. ПЛАСТИЧНОСТЬ.** Свойство тела сохранять приданную ему длину или вообще форму после прекращения действия внешней деформирующей силы. Пластичность мышц состоит не только в остаточном растяжении после растяжения, но и в остаточном укорочении после тетанического сокращения, или контрактуры. Больше выражено это свойство у красных волокон.

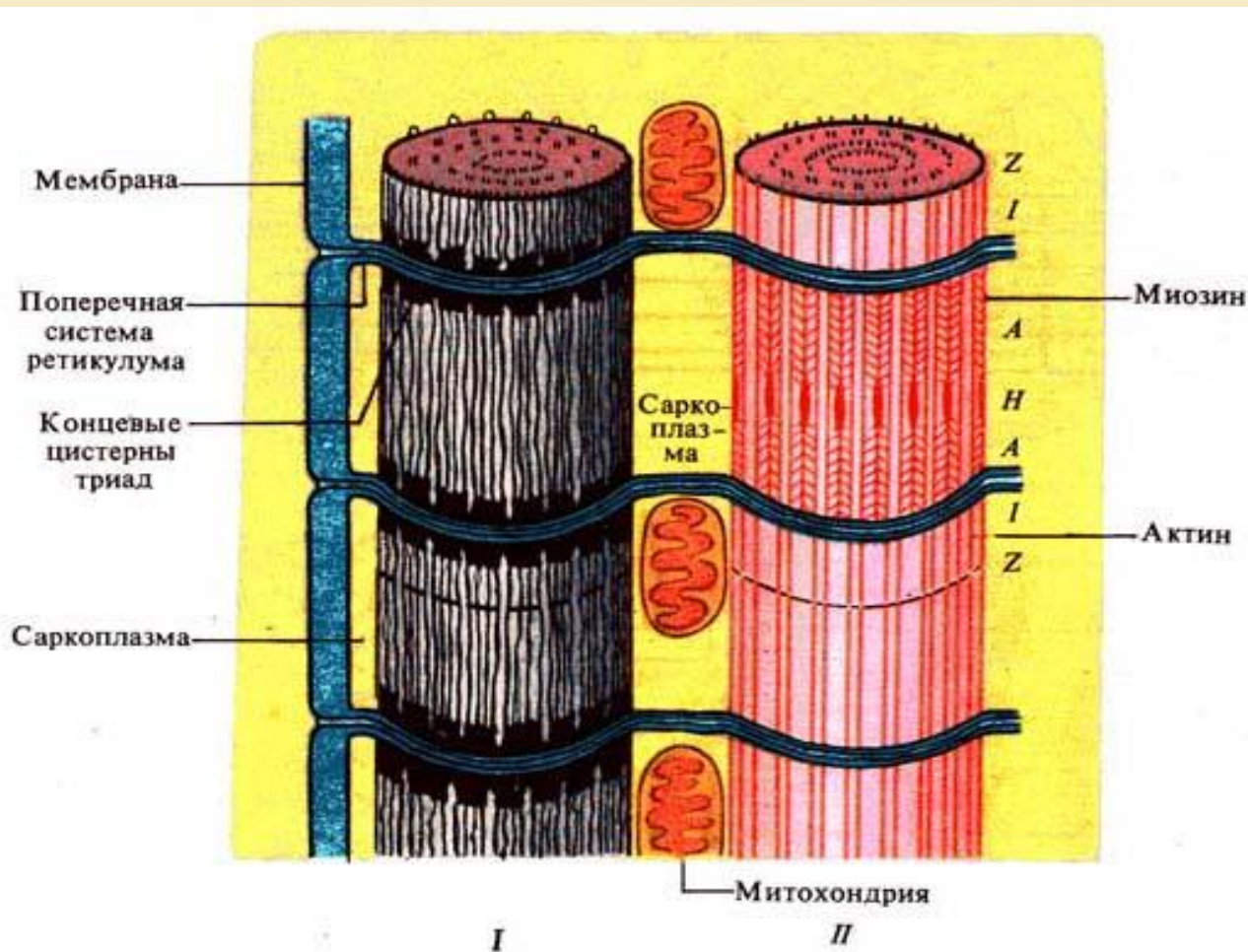
■ Строение мышечного волокна (I) и миофибриллы (II):

■ А — анизотропные диски, I — изотропные диски, H и Z — пластинки



Миофибриллы с саркоплазматическим ретикулулом (по Дж. Бендоллу, 1970):

I — саркомеры, II — саркомеры с удаленным ретикулулом; А — анизотропные диски, I — изотропные диски, H и Z — пластинки



СТРОЕНИЕ СКЕЛЕТНОЙ МЫШЦЫ

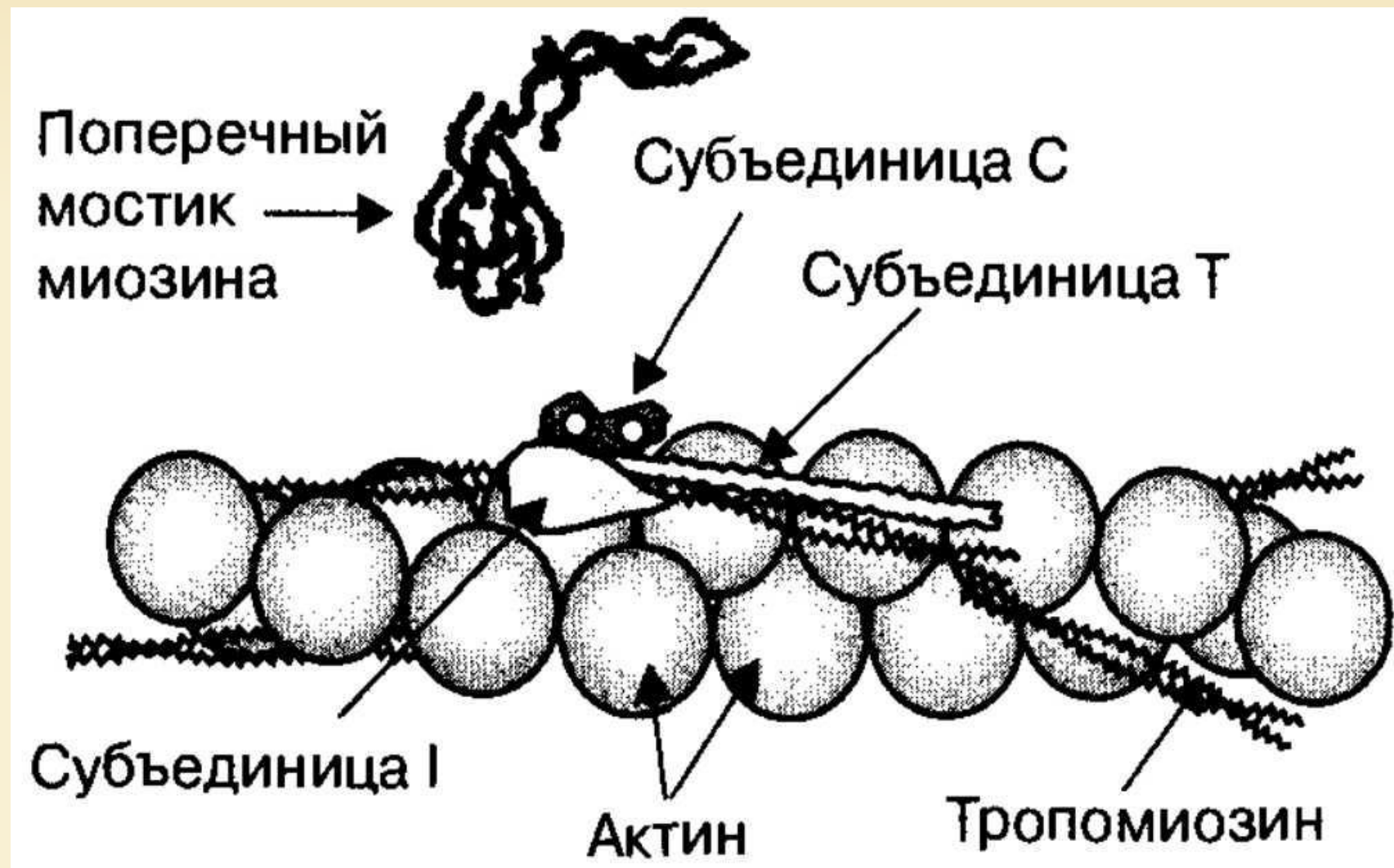
- Скелетная мышца представляет собой комплекс отдельных многоядерных мышечных клеток или *волокон*, которые состоят из функциональных единиц — *миофибрилл*, осуществляющих механизм сокращения в результате взаимодействия белковых филаментов миозина и актина. Скелетное мышечное волокно представляет собой вытянутую многоядерную клетку, которая содержит сократительные элементы, или *миофибриллы*. В каждом мышечном волокне содержится до 1000 *миофибрилл* и более, толщиной 1—3 мкм. Отдельная *миофибрилла* состоит, в свою очередь, из множества толстых и тонких *миофиламентов* - нитей белка *миозина* и белка *актина* соответственно. Взаимодействие между толстыми и тонкими *миофиламентами* является физической основой мышечного сокращения .

■ Кроме того, в состав нитей актина входят белки — тропоин и тропомиозин, которые необходимы для развития процессов сокращения и расслабления мышцы. Каждая миофибрилла содержит примерно 1500 миозиновых и около 3000 актиновых миофиламентов.

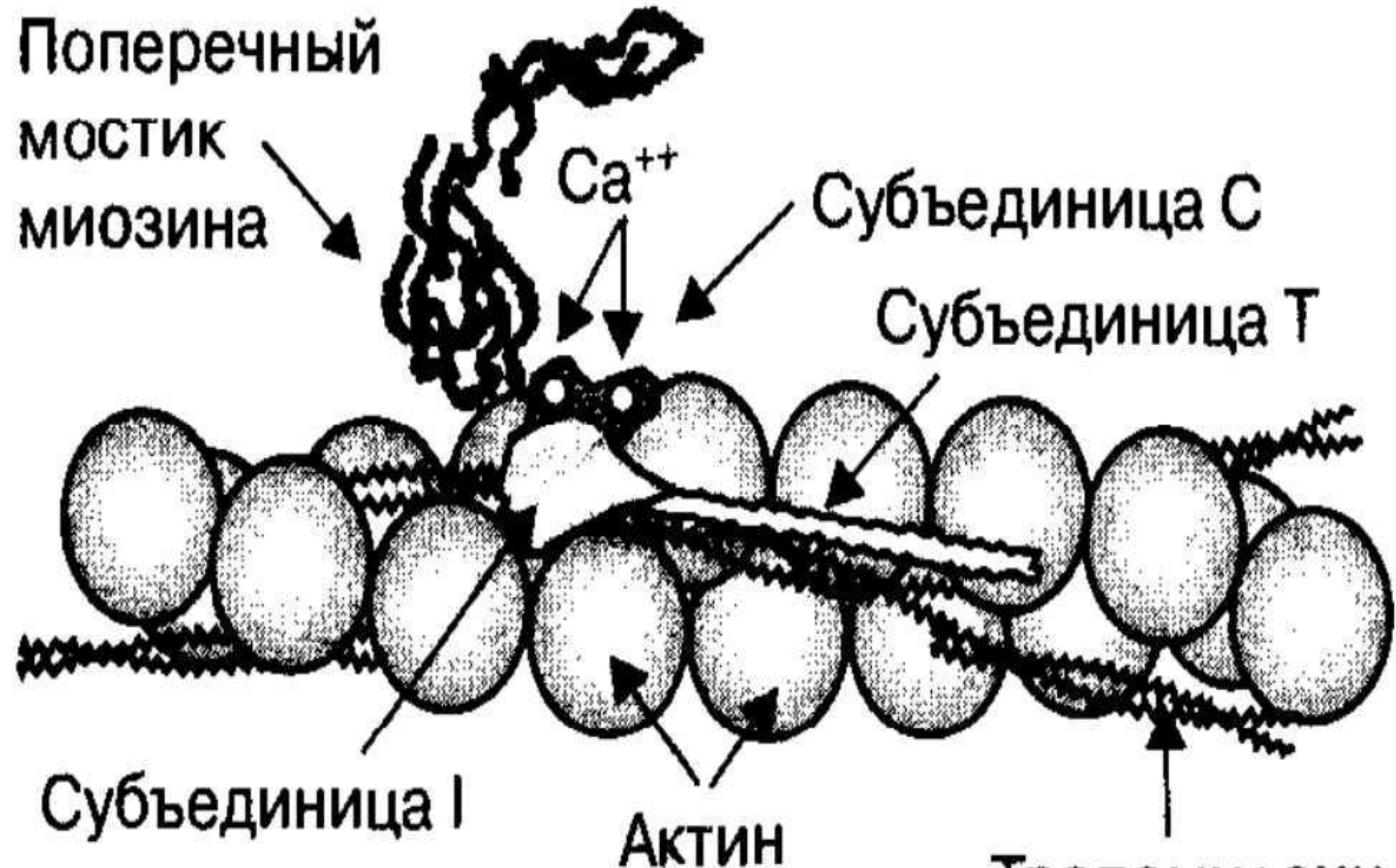
По всей длине мышечной клетки миофиламенты миофибриллы разделены на структурно-функциональные единицы, которые называются саркомерами. Актиновые филаменты представляют собой двойные белковые спирали F-актина, каждая из которых образована примерно 200 единицами (мономерами) глобулярного G-актина. Каждый G-актин состоит из четырех субдоменов. Два больших субдомена (3-й и 4-й) актина выполняют функцию связывания между собой белковой спирали F-актина, а два маленьких (1-й и 2-й), локализованные на периферии глобулярного G-актина, являются местами взаимодействия каждого мономера G-актина с толстым филаментом. Основную роль в связывании актина с миозином во время сокращения мышцы выполняет субдомен 1, содержащий NH₂ COOH терминали актина. Этот субдомен актина выполняет функцию связывающего центра.

- Поэтому каждый глобулярный G-актин представляет собой место связывания с миозином при сокращении мышцы. В состоянии покоя скелетной мышцы центры связывания на каждом глобулярном G-актине закрыты белками тропонином и тропомиозином. Эти белки функционально связаны между собой и образуют *тропонин-тропомиозиновый комплекс*, который расположен вдоль всей двойной белковой спирали F-актина. Тропомиозин связан электростатически с актиновым филаментом. Эта связь является прочной только во время расслабления мышцы. Эта связь теряется в присутствии ионов Ca, тропомиозин становится более активным. Подвижность тропомиозина относительно актинового филамента регулируется тропонином. Тропонин состоит из трех белковых субъединиц : С, I и Т. Субъединица С является своеобразным сенсором для ионов Ca в регуляции сокращения как в скелетной, так и в сердечной мышцах. Функция субъединицы I- связать тропонин с актином. Субъединица Т прочно удерживает тропонин –тропомиозиновый комплекс на нитях актина.

СХЕМАТИЧЕСКОЕ ИЗОБРАЖЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОГО
РАСПОЛОЖЕНИЯ АКТИНА, МИОЗИНА, ТРОПОНИНА,
ТРОПОМИОЗИНА (РАССЛАБЛЕНИЕ)



ПОСЛЕ СВЯЗЫВАНИЯ ДВУХ ИОНОВ КАЛЬЦИЯ



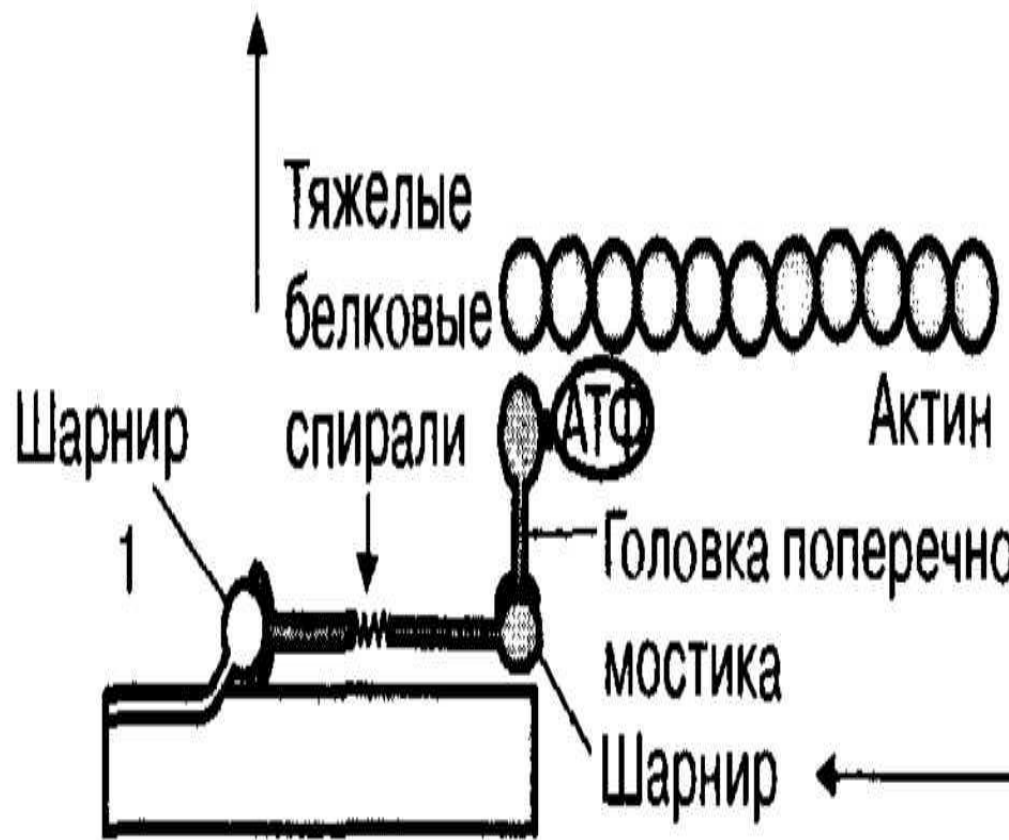
■ **Толстый филамент** представляет собой биполярный полимер белка **миозина**, который способен взаимодействовать с актином и развивать в результате этого взаимодействия силу и укорочение мышцы. Двигательный белок миозин состоит из двух тяжелых и четырех легких полипептидных цепей. **Тяжелые полипептидные цепи** образуют спираль миозина. Глобулярные концевые NH₂ области называются *головками*, с помощью которых происходит взаимодействие между центрами связывания на актиновом филаменте с миозином во время сокращения мышцы. Одна пара легких полипептидных цепей связана с каждой головкой. Основа толстого филамента представлена **миозиновым стержнем**, который скручен из множества белковых нитей.

- В скелетных мышцах от миозинового стержня по его окружности отходят с равным интервалом в 14,3 нм пары головок поперечных, а расстояние между головками по одной линии толстого филамента составляет 43 нм. При этом каждая пара головок на филаменте миозина ориентирована на 180° относительно другой. Подобная «геометрия» расположения поперечных мостиков на толстом филаменте обуславливает их взаимодействие с любой из шести окружающих его тонких филаментов с интервалом в 14,3 нм. В основании головки миозина находится АТФ-аза, а на самой головке – молекула АТФ.
- **Во время укорочения мышцы уменьшается длина саркомеров. При этом филаменты актина и миозина, входящие в состав саркомеров, не изменяют своей длины.**

МЕХАНИЗМ ОДИНОЧНОГО МЫШЕЧНОГО СОКРАЩЕНИЯ

1. Процесс, при котором потенциалы действия, генерируемые на сарколемме в области нервно-мышечного синапса, активируют сокращение мышцы, называется электромеханическим сопряжением. В состоянии покоя мышечного волокна Са-АТФаза саркоплазматического ретикулума активно закачивает ионы Са из саркоплазмы в его цистерны, где большинство ионов находится в обратимо связанном состоянии с белком кальсеквестрином. В саркоплазме мышечного волокна концентрация ионов Са снижена до уровня порядка 0,1 мкМ/л или 10^{-7} М, при котором тропонин-тропомиозиновый комплекс закрывает места связывания актина с головками поперечных мостиков миозина.

■ В состоянии покоя поперечный мостик расположен параллельно миозиновому стержню, а его головка — перпендикулярно последнему, и не прикреплена к актиновому филаменту.

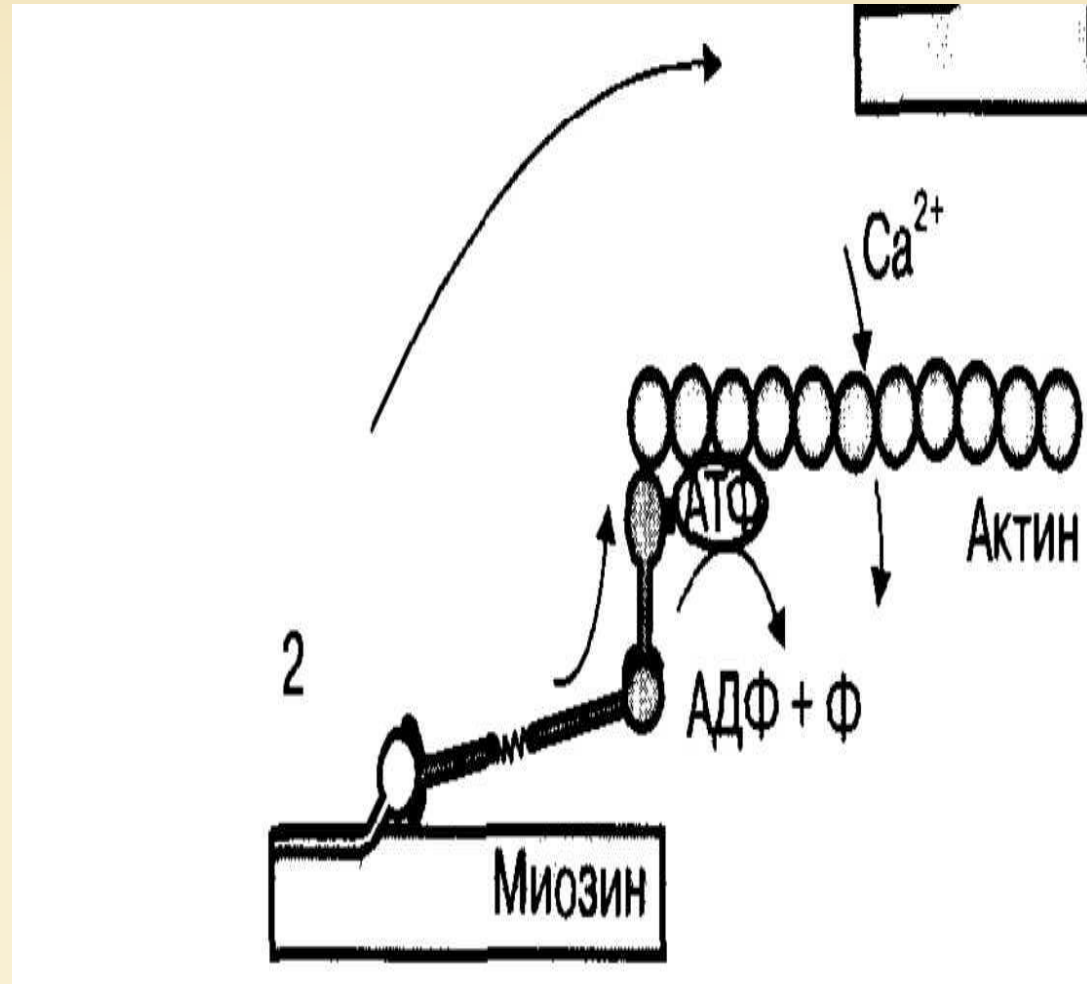


2. Для того чтобы вызвать сокращение, потенциал действия мышцы, вызываемый двигательным нервом, распространяется по сарколемме мышечной клетки и внутрь поперечных трубочек (Т-система), открывая кальциевые ионные каналы мембраны.

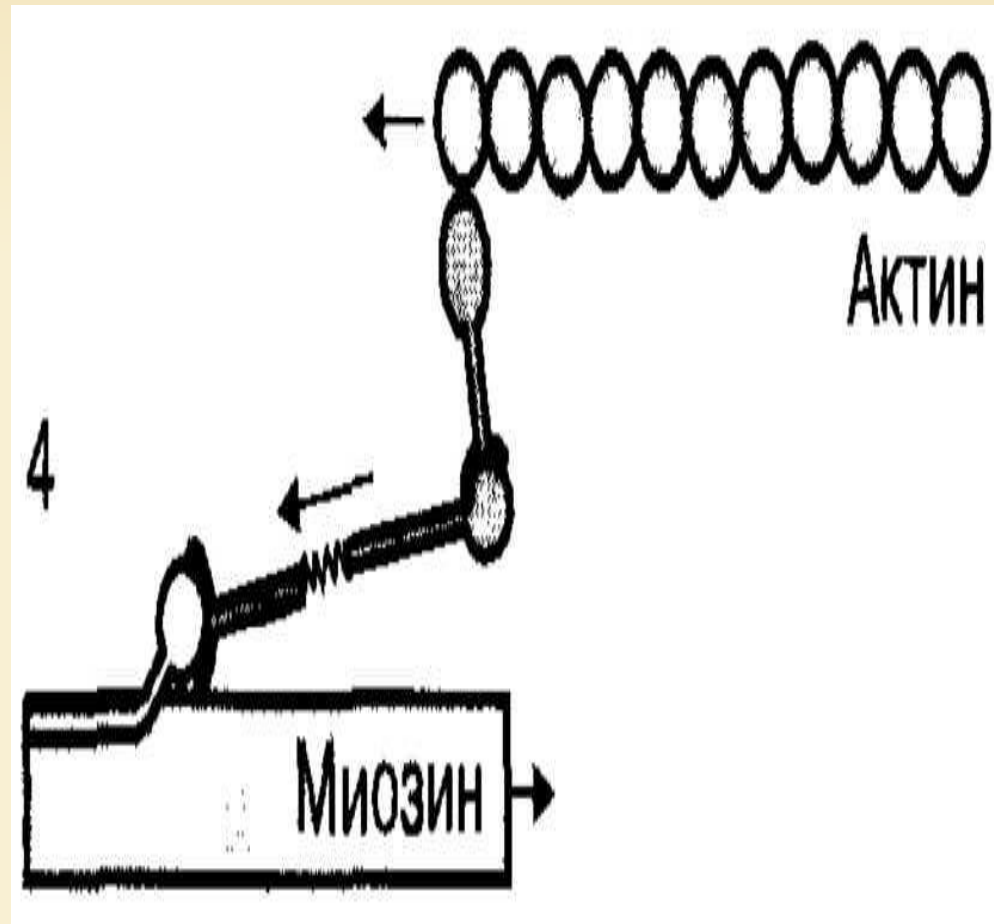
В фазу деполяризации потенциала действия сарколеммы в области Т-системы открывается L-тип потенциалзависимых кальциевых ионных каналов, которые, в свою очередь, вызывают открытие кальциевых ионных каналов саркоплазматического ретикулума.

- 3. Когда концентрация ионов Ca^{2+} в межфибрилярном пространстве, т. е. в саркоплазме между нитями актина и миозина, увеличивается до 10 мкМ/л (10^{-5} М) и более, ионы Ca^{2+} начинают связываться с тропонином С. Активация тропонина С при связывании с ионами Ca^{2+} вызывает смещение тропонин-тропомиозинового комплекса примерно на 25° вокруг поверхности актинового филамента и погружение молекул тропомиозина вглубь между белковыми цепями актина. В результате на актиновых филаментах открываются места связывания для головок поперечных мостиков миозина и начинается цикл их сокращения.

■ После того, как ионы Ca^{2+} высвобождаются из саркоплазматического ретикулума и активируют сокращение мышцы, активный филамент может связываться с миозиновой головкой.



- 4. Энергия гидролиза АТФ вызывает движение головки поперечного мостика, она наклоняется, что является основной силой поперечного мостика, которая растягивает его эластический компонент для того, чтобы произвести энергию движения вдоль активного филамента.



- В результате головка мостика совершает движение на 40° к центру саркомера и перемещает при этом на 10 нм нить актина. В это время от головки высвобождаются АДФ и монофосфат, что необходимо для захвата головкой миозина новой молекулы АТФ. Только после этого головка миозина отделяется от молекула актина, необходимой для размыкания поперечного мостика с актином. Цикл будет продолжаться до тех пор, пока концентрация ионов Са в межфибрилярном пространстве не снижается до подпороговой величины, т. е. 10^{-7} М, что приведет к расслаблению мышцы, или пока не будут исчерпаны запасы АТФ.

- **В результате одиночного мышечного сокращения :**
- Актиновые и миозиновые нити не укорачиваются
- Взаимодействие актина и миозина приводит к взаимному вхождению нитей в промежутки между ними
- В результате две соседние Z-мембраны сближаются друг с другом
- При уменьшении длины саркомер расширяется, так как заключенная внутри саркоплазма не сжимается

Расслабление скелетной мышцы

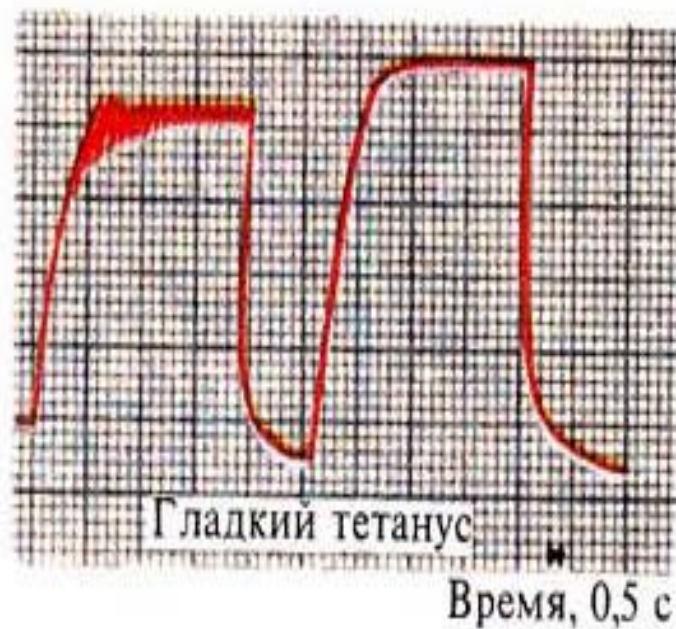
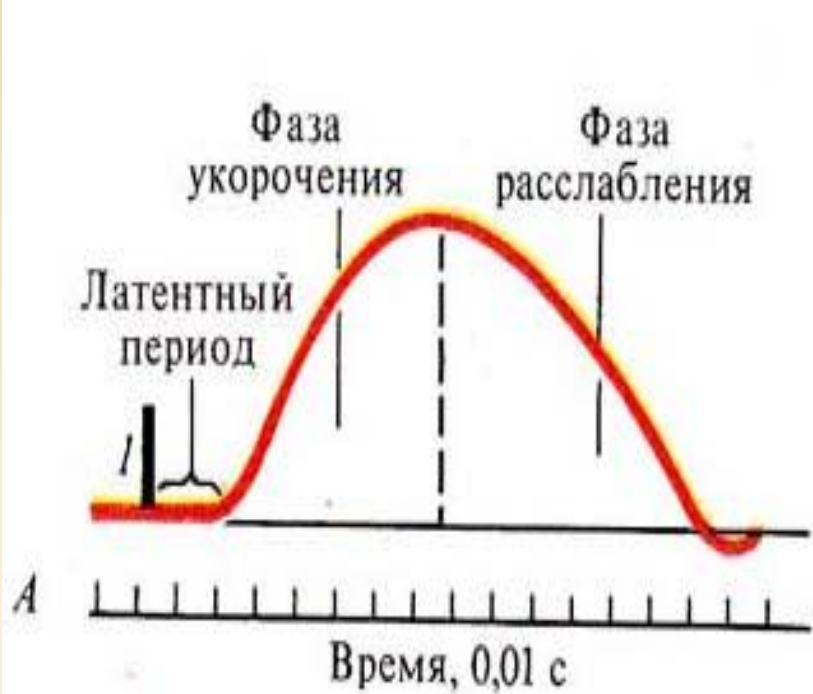
Расслабление скелетной мышцы начинается только после того, как концентрация ионов Ca в саркоплазме мышечных клеток снижается ниже порогового уровня, т. е. ниже 10 мкМ/л , или 10^{-7} М . Расслабление мышцы обуславливают три процесса:

- 1. Отсоединение (диссоциация) ионов Ca от субъединицы C тропонина.
- 2. Диффузия ионов Ca в сторону саркоплазматического ретикулума.
- 3. Активный транспорт ионов Ca внутрь саркоплазматического ретикулума при участии Ca -АТФазы.

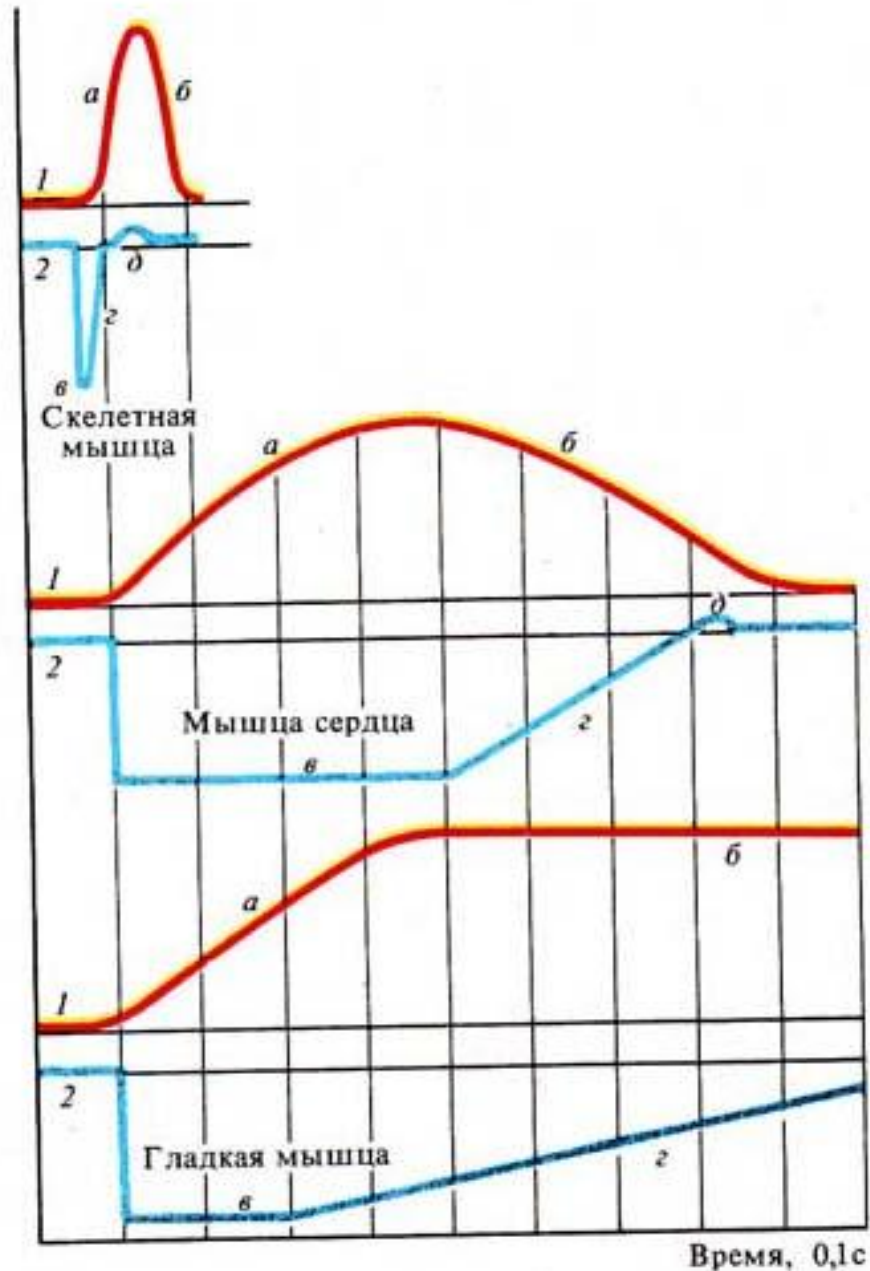
На 1 ион Ca – 2 молекулы АТФ.

ТИПЫ МЫШЕЧНЫХ СОКРАЩЕНИЙ

Сокращение мышцы в целом является результатом суммации одиночных мышечных сокращений. Сократительный ответ мышечного волокна или отдельной мышцы на одно раздражение называется одиночным сокращением. Одиночное сокращение имеет *латентный период*, *фазу развития напряжения*, или *укорочения*, и *фазу удлинения*, или *расслабления*. Длительность каждой фазы зависит от морфофункциональных свойств мышечных волокон: у быстро сокращающихся волокон глазных мышц фаза напряжения составляет 7—10 мс, а у волокон камбаловидной мышцы — 50—100 мс. Фаза укорочения в одиночном мышечном сокращении всегда меньше по времени, чем фаза расслабления. Одиночное мышечное сокращение возникает в том случае, если интервал времени между последовательными разрядами мотонейронов, вызывающими подобный тип сокращения, равен или превышает время одиночного сокращения.



■ Сократимость и возбудимость мышц разного вида:
1 — кривая сокращения, 2 — кривая возбудимости; а — период укорочения, б — период расслабления, в - абсолютный рефракторный период, г — относительный рефракторный период, д — фаза экзальтации



- Тетаническим называется сокращение мышцы, при котором происходит суммация одиночных мышечных сокращений в результате ее раздражения частыми (тетаническими) стимулами. Различают зубчатый и гладкий тетанусы. Зубчатый тетанус возникает в том случае, если мышца раздражается серией электрических стимулов с частотой, при которой каждый из последующих импульсов приходится на фазу расслабления. При тетаническом сокращении мышцы фаза напряжения сменяется фазой неполного расслабления в течение всего периода раздражения. Сила сокращения, развиваемая мышцей при зубчатом тетанусе, больше, чем при одиночном мышечном сокращении.

- Гладкий тетанус возникает в том случае, если нерв или мышцу раздражать серией электрических импульсов с частотой, при которой каждый последующий импульс приходится на фазу напряжения. При гладком тетаническом сокращении мышца не расслабляется и в ней поддерживается постоянное напряжение. Это происходит в результате наложения фазы укорочения мышцы, возникающей в мышце после каждого последующего раздражения. В результате при гладком тетанусе мышца развивает силу в 2—4 раза больше, чем при одиночном мышечном сокращении. В разных мышцах сокращение по типу гладкого тетануса возникает при различной частоте раздражения. Гладкий тетанус быстрой глазодвигательной мышцы проявляется при частотах свыше 150—200 Гц, а у медленной камбаловидной мышцы — при частоте около 30 Гц.

РЕЖИМЫ МЫШЕЧНЫХ СОКРАЩЕНИЙ



Изотонический
режим



Изометрический
режим



Смешанный
режим

■ Если мышца развивает напряжение в условиях чрезмерной нагрузки, то ее длина не изменяется и такое сокращение называется изометрическим.

Согласно теории скольжения, при изометрическом мышечном сокращении укорачивается длина саркомеров. Однако общая длина мышцы не изменяется, поскольку на такую же величину удлиняется последовательно связанный с сократительными филаментами эластический компонент мышцы.

Если мышца до начала сокращения отягощен грузом, а масса груза и развиваемое мышцей напряжение во время сокращения не изменяются, то такое сокращение называется изотоническим.

- Во время перемещения тела в пространстве имеет место смешанный, или ауксотонический, или анизотонический тип сокращения, при котором мышца развивает напряжение и укорачивается. Изотонический и анизотонический типы сокращения лежат в основе *динамической работы* локомоторного аппарата человека. Если внешняя нагрузка на мышцу меньше, чем развиваемое во время сокращения напряжение, то мышца укорачивается и совершается движение (*концентрический тип сокращения*). Если при чрезмерной внешней нагрузке мышца, напрягаясь, все же растягивается (удлинняется), то такой тип сокращения называется эксцентрическим.

ЭНЕРГЕТИКА МЫШЕЧНОГО СОКРАЩЕНИЯ

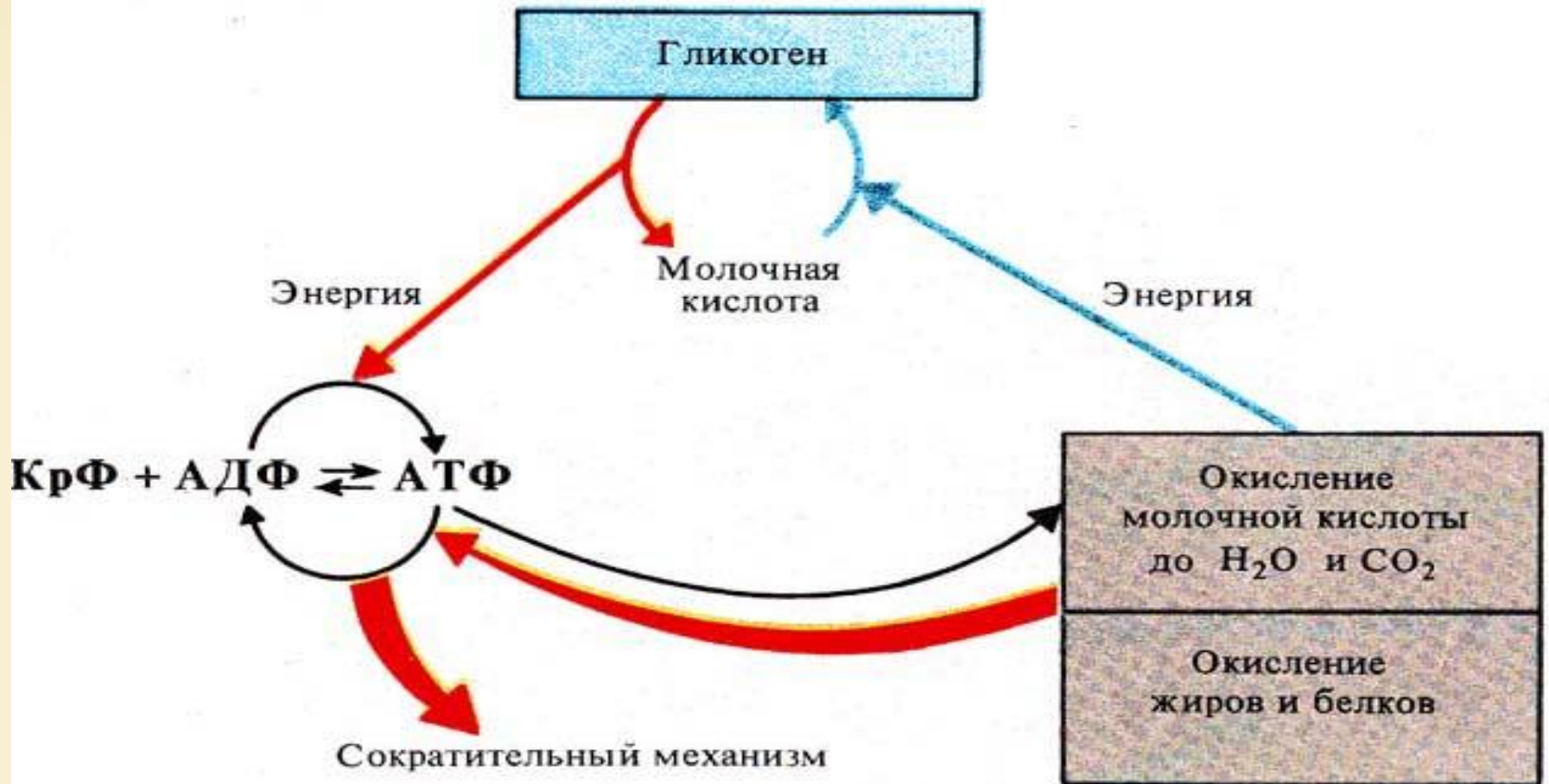
АТФ в мышце необходима для:

- Сокращения (образования мостиков)
- Расслабления (разрыва мостиков)
- Работы Са-насоса
- Работы Na-K насоса (для ликвидации нарушенных ионных градиентов в результате поступления возбуждения)

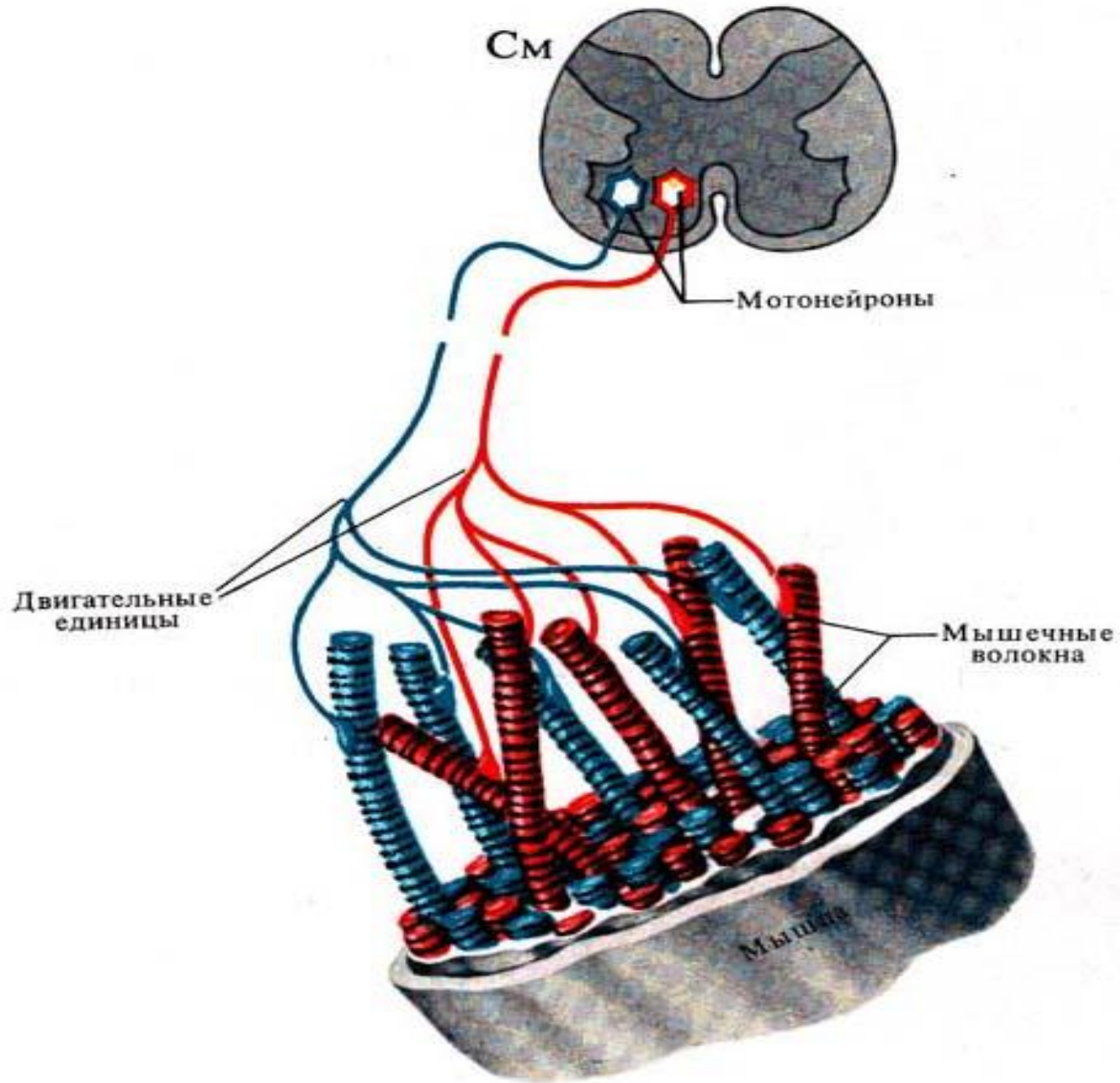
МЕХАНИЗМЫ ВОССТАНОВЛЕНИЯ АТФ

- Креатинфосфокиназный. 3,6 моль АТФ/мин
- Гликолитический. 1,2 моль АТФ/мин
- Окислительный.
 - - при окислении глюкозы 0,8 моль АТФ/мин
 - - при окислении жиров 0,4 моль АТФ/мин

■ ПЕРЕДАЧА НА РАБОЧИЙ МЕХАНИЗМ МЫШЕЧНОГО ВОЛОКНА ЭНЕРГИИ, ОСВОБОЖДАЮЩЕЙСЯ ПРИ ОКИСЛИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССАХ



ДВИГАТЕЛЬНАЯ ЕДИНИЦА



■ *Единичное двигательное волокно мотонейрона и иннервируемые им мышечные волокна – ДВИГАТЕЛЬНАЯ ЕДИНИЦА (ДЕ).* В большинстве скелетных мышц в ДЕ входят

несколько сотен или тысяч мышечных волокон.

Лишь в очень маленьких мышцах, от которых требуется высокая точность движений (глаз, кисть), в ДЕ может быть 10-20 мышечных волокон.

По типу выполняемых функций ДЕ делят на:

■ БЫСТРЫЕ

■ МЕДЛЕННЫЕ

ОТЛИЧИЯ В НЕРВНЫХ КОМПОНЕНТАХ

- Возбудимость мотонейронов одной и той же мышцы находится в обратной зависимости от размеров их тела: чем меньше мотонейрон, тем выше его возбудимость. Такие мотонейроны иннервируют сравнительно небольшое количество медленных мышечных волокон. Большие мотонейроны с высокой частотой импульсации и аксонами большого диаметра иннервируют быстрые двигательные волокна, которых в одной ДЕ, как правило, много.

ОТЛИЧИЯ МЫШЕЧНЫХ ВОЛОКОН ДЕ

- В быстрых мышечных волокнах :
- Больше ёмкость саркоплазматического ретикулума
- При поступлении ПД меньше латентное время до начала сокращения
- Выше «плотность» упаковки актиновых и миозиновых филаментов
- Повышена активность ферментов гликолиза
- В медленных мышечных волокнах :
- Выше активность ферментов окисления
- Вокруг них большая плотность кровеносных капилляров

- Внутри этих волокон содержится большое количество миоглобина (придающего им красный цвет), являющегося депо кислорода в момент, когда мышца работает.

Таким образом, медленные двигательные единицы отличаются более легкой возбудимостью, меньшей силой и скоростью сокращения при малой утомляемости и высокой выносливости.

Соотношение числа быстрых и медленных двигательных единиц в одной мышце определено генетически.

Физиологические показатели сокращения скелетной мышцы

- **Сила**
- **Скорость развития силы и
укорочения мышцы**
- **Мощность**
- **Работа**

■ Скорость укорочения скелетной мышцы находится в обратной зависимости от величины нагрузки. Эта взаимосвязь описывается классическим *уравнением Хилла*. Укорочение мышечных волокон обуславливает силу мышцы во время сокращения. При этом чем больше укорочение мышцы, тем меньшую она развивает силу. Скелетная мышца тела человека способна поднять груз определенной величины. Максимальная сила, которую мышца развивает при мышечном сокращении в случае, если она не в состоянии поднять груз, называется *абсолютной силой мышцы*. Измеряется абсолютная сила мышцы величиной минимального груза, который она не способна поднять.

■ Работа мышц равна произведению силы, развиваемой мышцей, на путь перемещения груза, либо механическая работа мышц равна произведению поднятого груза на величину укорочения мышцы. Между величиной нагрузки мышцы и ее укорочением нет пропорциональной зависимости. При постепенном увеличении нагрузки мышцы, которая при сокращении развивает максимальную силу, величина работы мышцы сначала растет, а затем уменьшается. При максимальном исходном растяжении мышцы (максимальная длина саркомеров) в ней отсутствует оптимальное число поперечных мостиков, которые могут сокращаться и развивать мышечное напряжение. При постепенном уменьшении исходного растяжения мышцы поперечные мостики миозина во все большей степени перекрываются с тонкими филаментами актина, что ведет к увеличению укорочения мышцы и росту работы мышцы.

- Оптимальная скорость укорочения скелетной мышцы зависит от *оптимальной исходной длины* саркомеров перед началом сокращения, которая в среднем составляет 1,7—2,7 мкм. Однако при минимальной исходной длине саркомеров, когда миозиновые филаменты занимают всю их длину, вновь отсутствует оптимальное число поперечных мостиков, которые могут сокращаться, развивать мышечное напряжение, а следовательно, совершать работу.

Величина мышечной работы зависит от количества мышечных волокон в мышце. При этом чем больше поперечное сечение мышцы с параллельным расположением мышечных волокон, тем большую она совершает работу.

- Мощность мышечной работы как физиологический параметр сокращения мышцы измеряется произведением величины силы мышцы на скорость укорочения мышцы при сокращении.

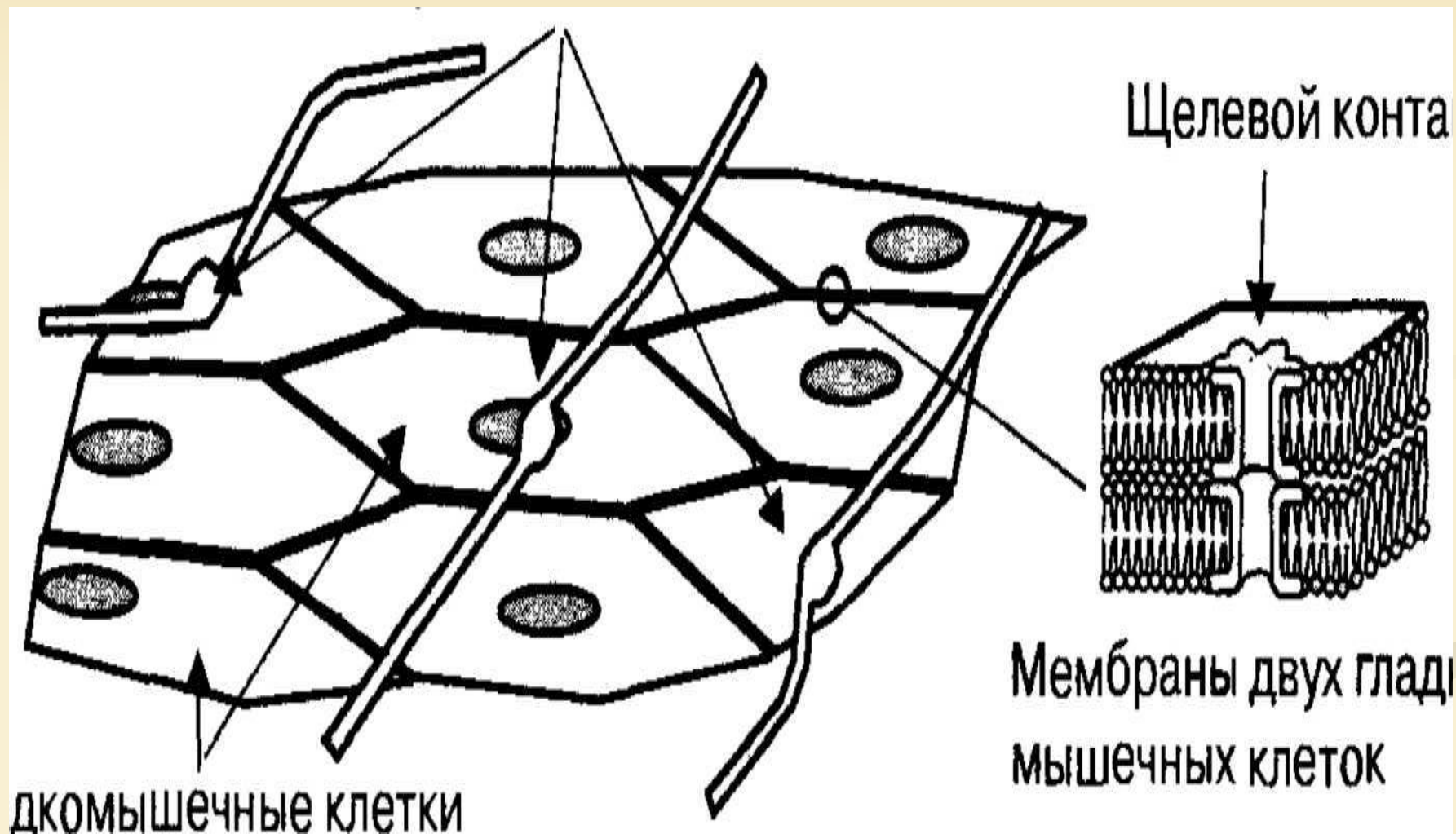
Утомление скелетной мышцы

- **Утомлением** называется временное снижение способности мышцы развивать усилие в результате предшествующей физической активности. При этом происходит снижение всех физиологических параметров сокращения: скорости нарастания и снижения силы мышцы, скорости укорочения мышцы, работы и мощности. Снижение мощности, наряду с другими параметрами, является наиболее значимым для изменения количественных параметров способности мышцы выполнять движение.

■ Унитарная гладкая мышца называется *висцеральной*, так как она окружает полые органы — желудок, кишечник, мочевой пузырь — и некоторые сосуды.

Гладкомышечные клетки унитарной мышцы взаимодействуют собой с помощью различных молекулярных соединений (нексусы, десмосомы, щелевые соединения, адгезия), однако большинство клеток осуществляют межклеточное взаимодействие с помощью щелевых соединений. *Щелевые соединения* выполняют две важные функции — образуют единый гладкомышечный синтиций, в пределах которого потенциалы действия через эти же контакты передаются от одной клетки к другой, вызывая сокращение во всей гладкой мышце. Каждое щелевое соединение состоит из двух белковых гексамеров, соединенных между собой *коннексонами*.

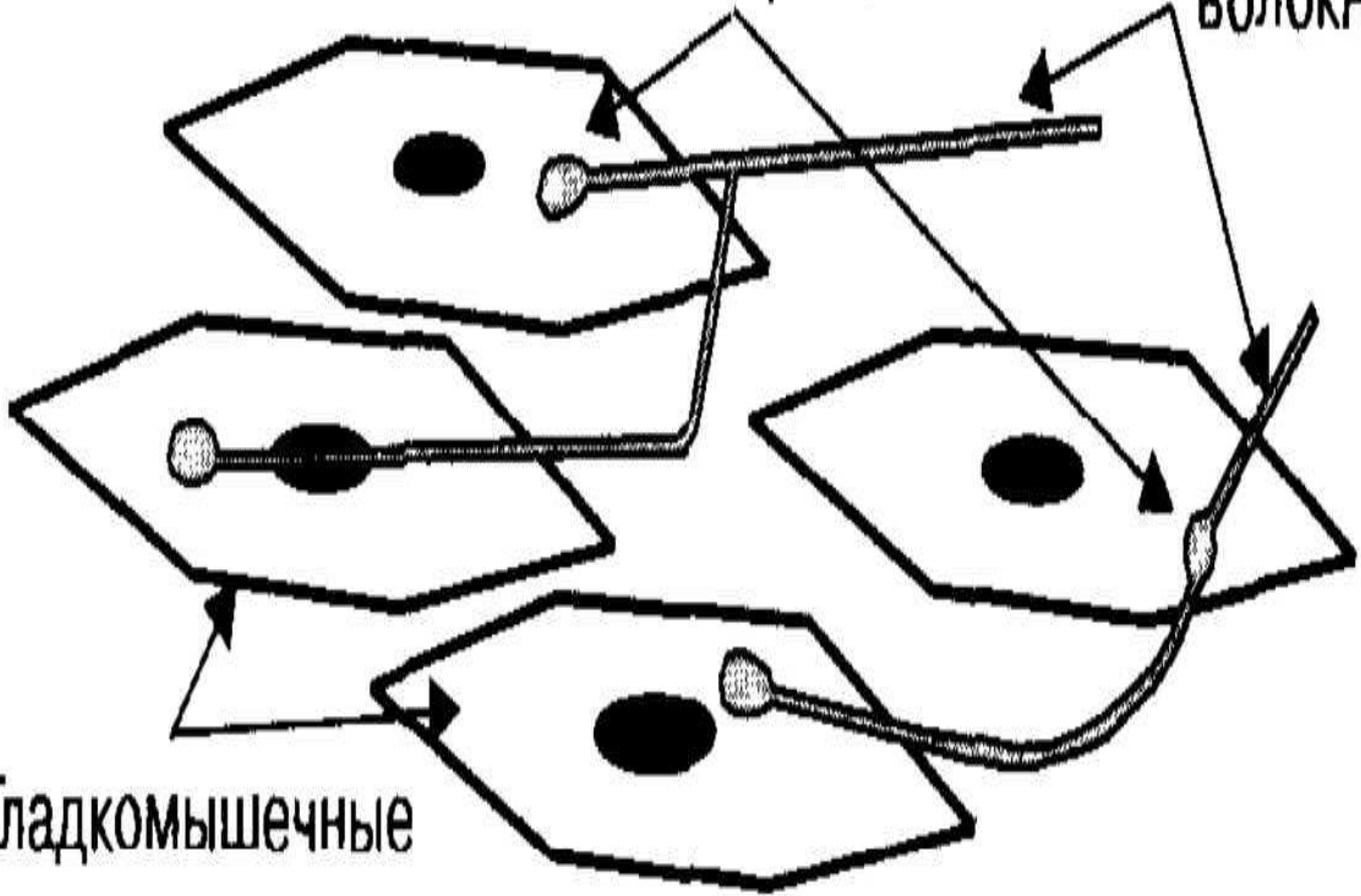
ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЛАДКОМЫШЕЧНЫХ КЛЕТОК УНИТАРНОЙ МЫШЦЫ



- *Мультиунитарная гладкая мышца* образована отдельными гладкомышечными клетками, каждая из которых иннервирована отдельным нервным волокном вегетативной нервной системы. Поэтому электрическая активность и сокращение мультиунитарной мышцы возникают под влиянием импульсов, поступающих к отдельным гладкомышечным клеткам. К такому типу гладких мышц относятся цилиарная мышца глаза, мышца радужной оболочки, гладкие мышцы сосудов.

Первые
волокна

Варикозы



гладкомышечные