

ФИЗИОЛОГИЯ МЫШЦ

Кафедра нейротехнологий

Проф. Мухина И.В.

Лекция №9

Содержание

- 1. Структура скелетных мышц
- 2. Механизм развития сокращения мышц
- 3. Типы и виды мышечных сокращений
- 4. Двигательные единицы
- 5. Физические свойства скелетной мышцы и утомление
- 6. Особенности гладких мышц

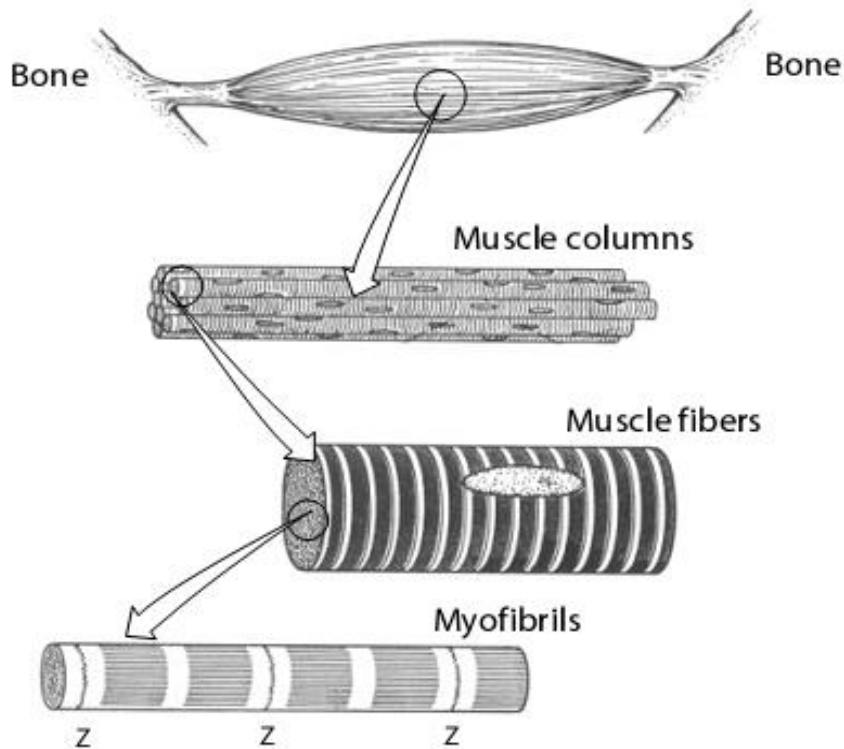
- 1. Структура скелетных мышц

Физиологические свойства мышц

- Кроме общих свойств, характерных для всех возбудимых систем - **возбудимость, проводимость, лабильность** ($200 - 300 \text{ с}^{-1}$), скелетные мышцы обладают специфическим свойством – **сократимостью**.
- Сократимость – способность мышцы изменять длину или напряжение в ответ на действие раздражителя.**

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

Скелетные мышцы



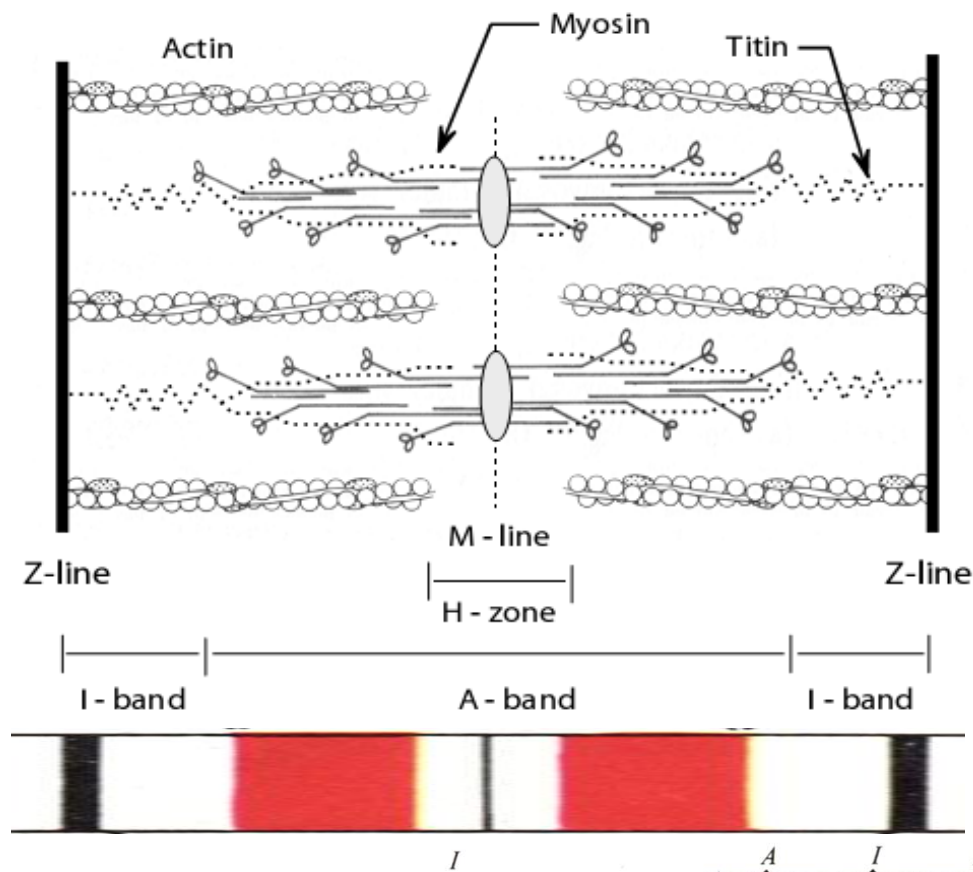
Мышечное волокно – многоядерное образование, имеет:

1. плазматическую мембрану (сарколемму) от которой внутрь отходят многочисленные поперечные трубочки – Т-система,
2. цитоплазму (саркоплазму), в которой находятся саркоплазматический ретикулум – продольные трубочки и их расширения – цистерны, ядра, миофибриллы, митохондрии и др. и многочисленные органеллы.
3. **миофибриллы** – сократительный аппарат мышцы (в одном волокне до 2000). Миофибриллы расположены параллельно друг другу так, что А- и I-диски (band) одних миофибрилл точно совпадают с другими, обуславливая поперечную исчерченность всего волокна.

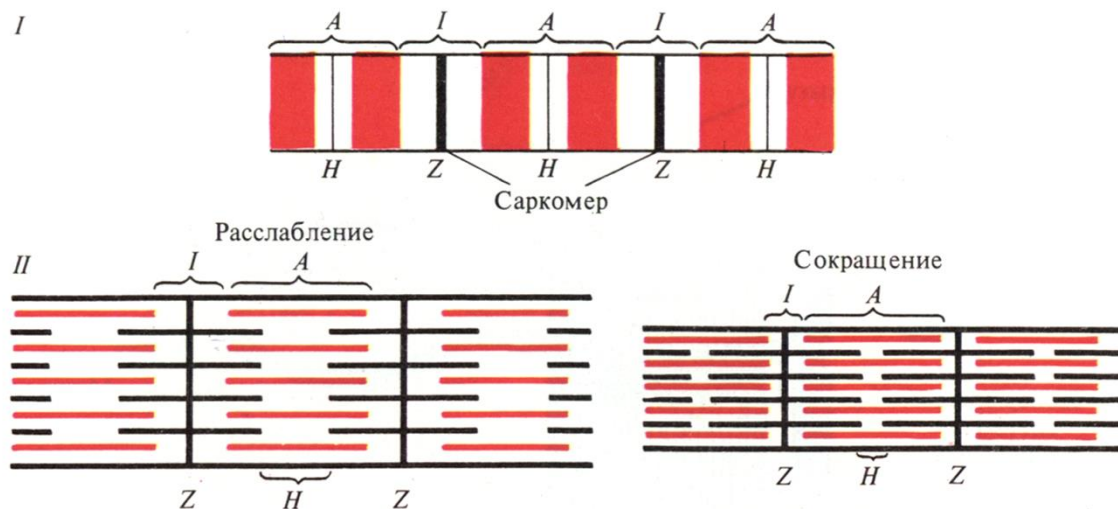
Каждая миофибрилла состоит в среднем из 2500 миофиламентов (протофибрилл) двух типов:

- тонких нитей сократительного белка **актина** (А),
- толстых нитей сократительного белка - **миозина** (М).

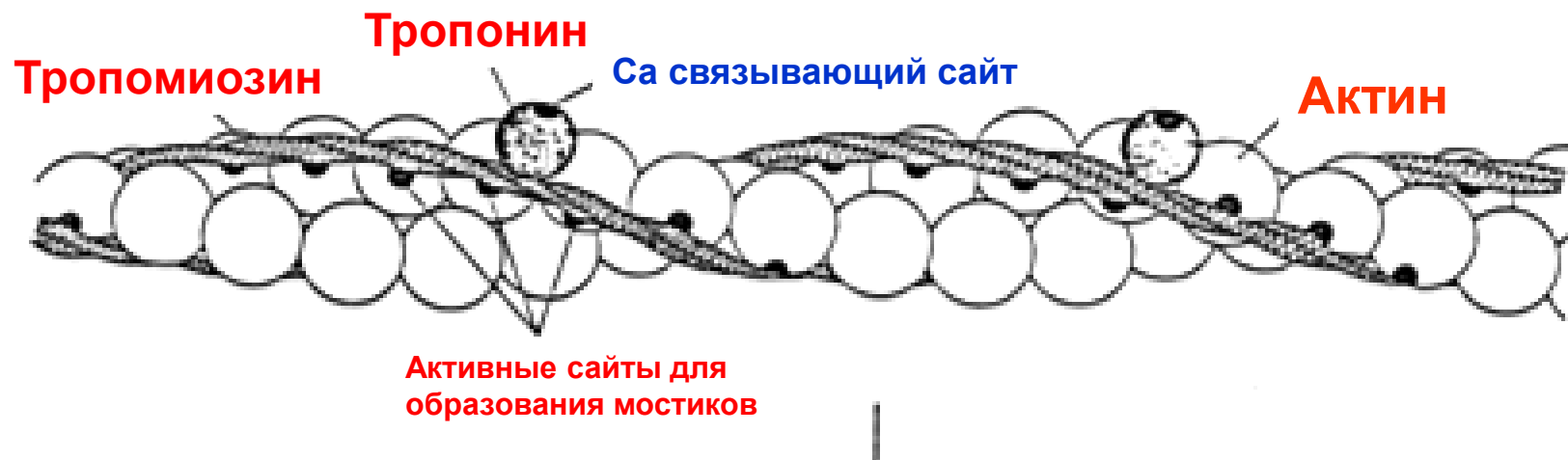
Мышца – мышечное волокно – миофибриллы - миофиламенты



Соотношение актиновых и миозиновых нитей в саркомере



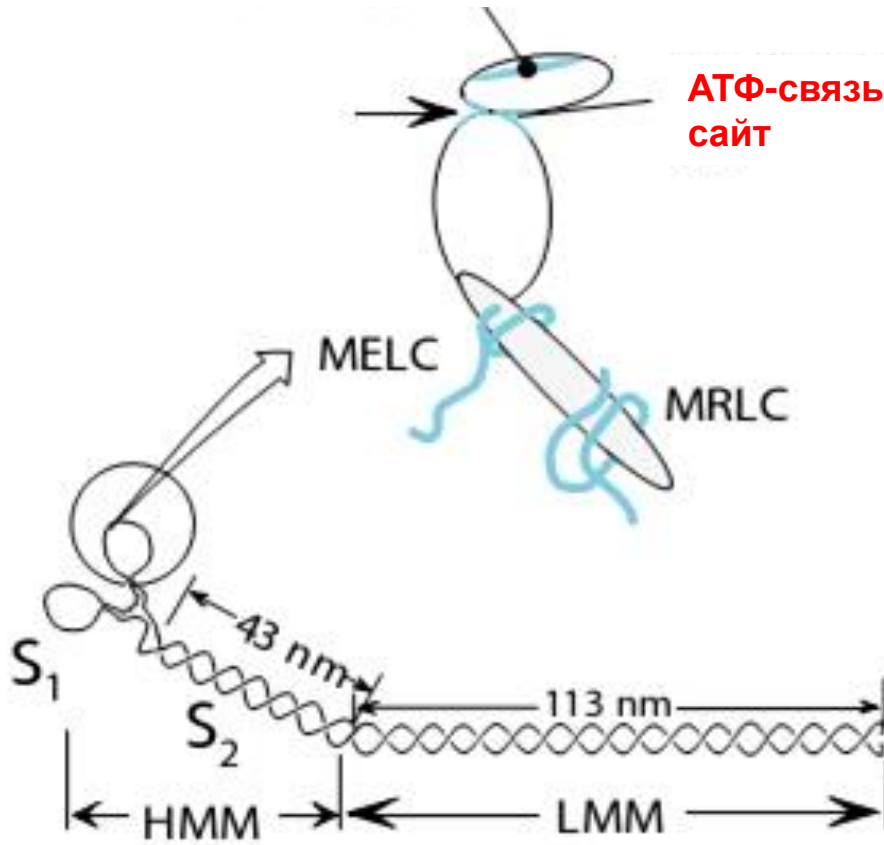
Строение актиновых нитей



Строение молекулы миозина

Актин-связывающий сайт
для образования мостиков

АТФ-связывающий
сайт



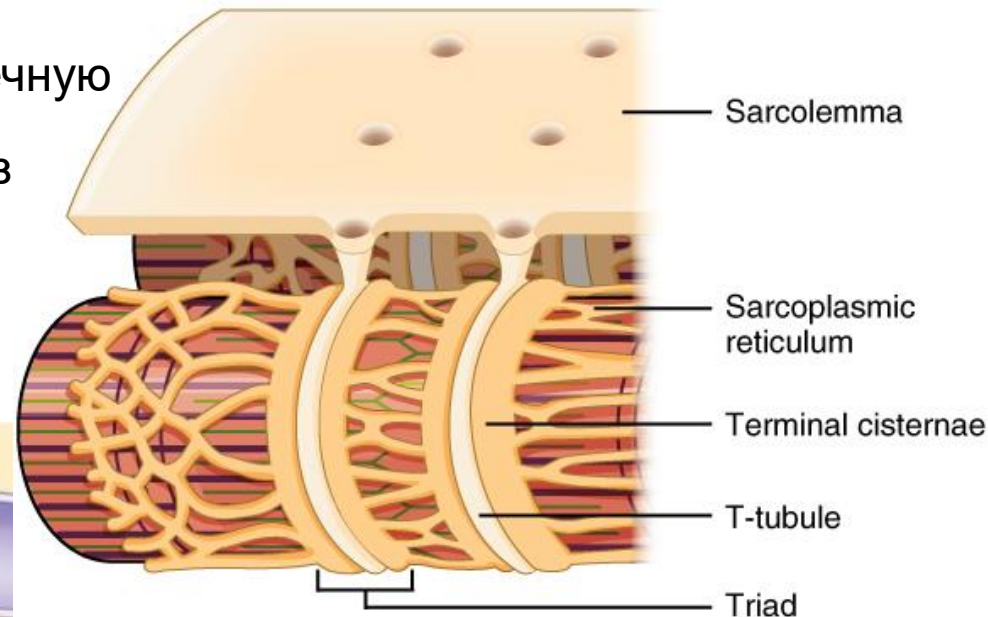
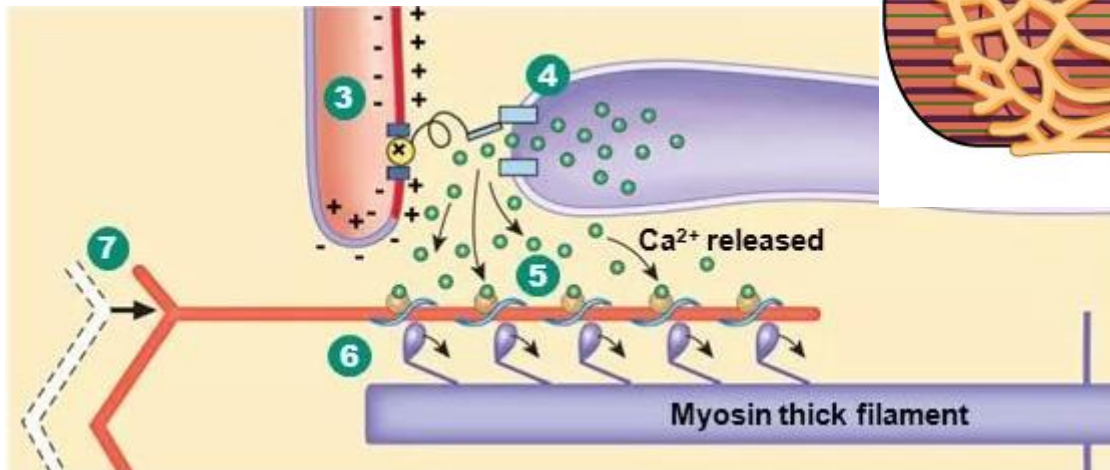
АТФ – аденозинтрифосфат;
HMM – тяжелые цепи
меромиозина;
LMM – легкие цепи мeroмиозина;
MELC – миозиновые
эссенциальные легкие цепи;
MRLC – миозиновые
регуляторные легкие цепи

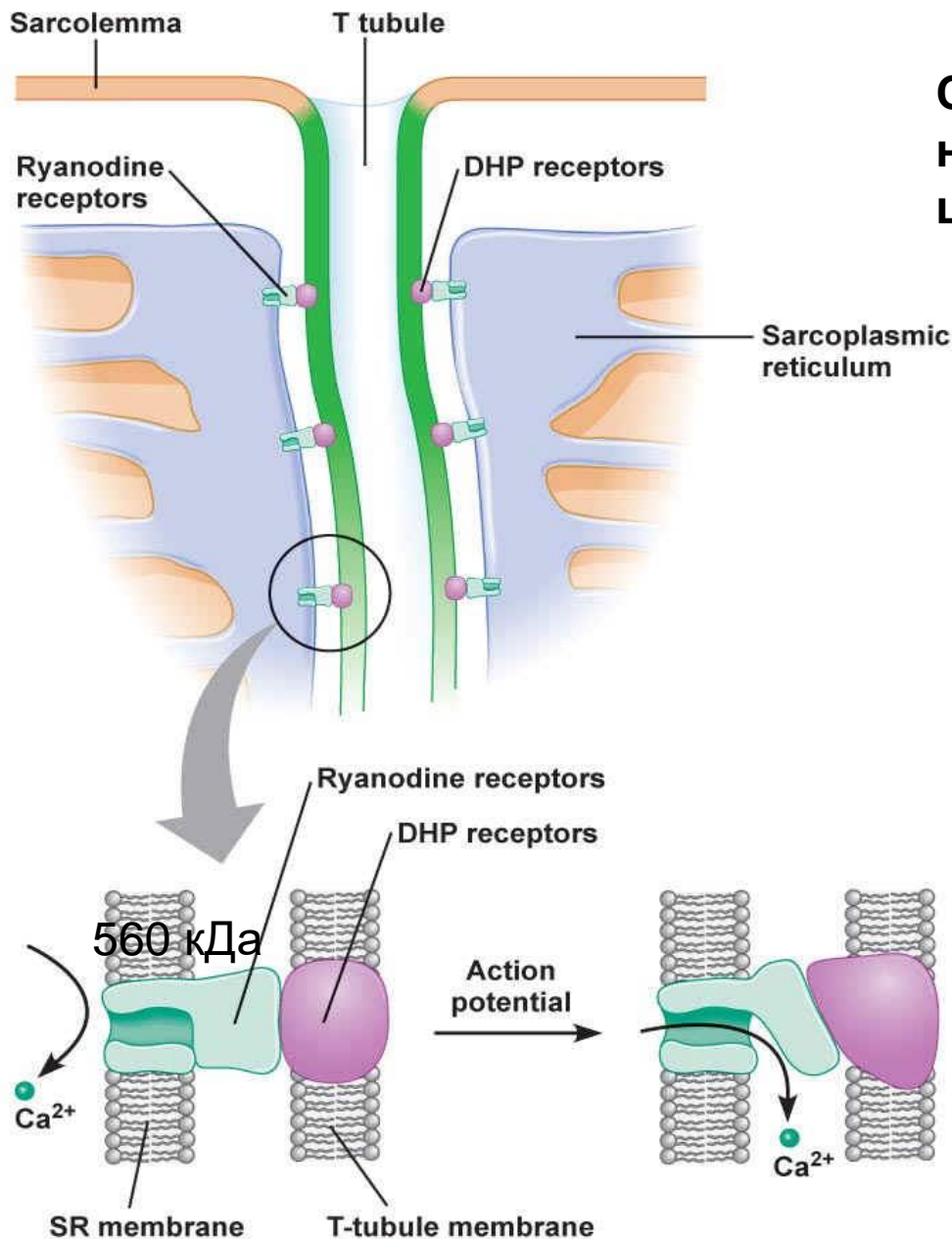
- 2. Механизм развития сокращения
мышц

Механизм развития сокращения мышцы

При сокращении актиновые и миозиновые нити не укорачиваются, а **скользят относительно друг друга**. Причиной скольжения является поступление к актиновым филаментам ионов кальция.

1. При распространении **ПД** по мембране миофибриллы на поперечную трубочку, продольную систему происходит высвобождение **Ca²⁺** из цистерн СПР (с 10^{-7} до 10^{-5} М).



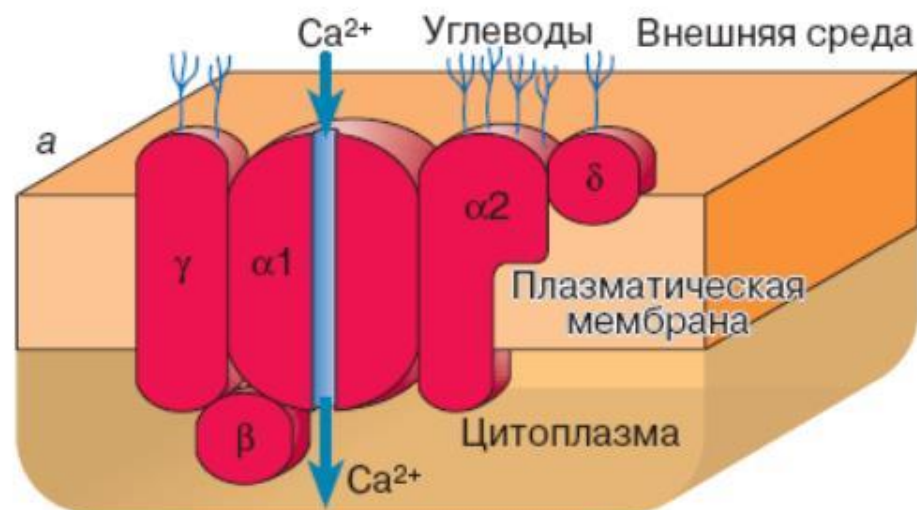


© 2011 Pearson Education, Inc.

Структура соединительных ножек между СПР и цитоплазматической мембраной

Эффективными активаторами Ca -каналов СПР являются низкие (**микромольные**) концентрации Ca^{2+} , АТФ и его аналоги, **кофеин**, полиамины, ионы тяжелых металлов, **жирные кислоты** и их производные. Из ингибиторов Ca -каналов СПР наиболее известны **рианодин**, рутениевый красный, локальный анестетик прокаин, ионы Mg^{2+} и Ca^{2+} (в **миллимолярных** концентрациях), а также несколько токсинов полипептидной природы.

«Внешняя» часть ножки –
ДИГИДРОПИРИДИНОВЫЙ
РЕЦЕПТОР (потенциал-
управляемый кальциевый
канал L-типа)



Цитоплазматическая петля,
формирующая ножку («foot»), которая и
является сенсором напряжения,
взаимодействующим с рианодиновым
рецептором

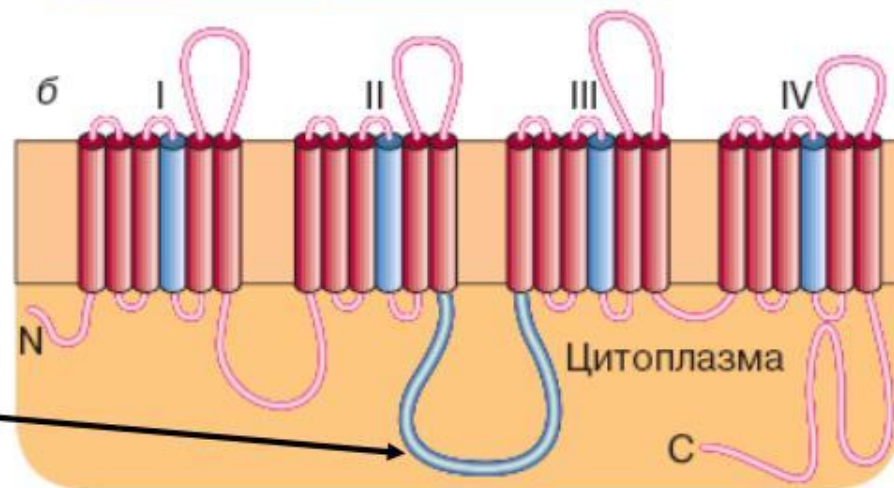


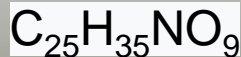
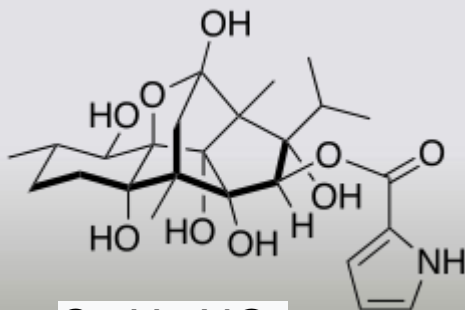
Рис. 4. Структура медленного потенциалзависимого Са-канала ПМ L-типа (а) и предполагаемая модель расположения в мембране его α1-субъединицы (б) (по: Catterall, с упрощениями и модификациями)

Рианодиновый рецептор



Ryania speciosa

Рианодин –
алкалоид
растительного
происхождения



Рианодиновые рецепторы (RyR) -
особый тип хемоактивируемых Ca^{2+} -каналов,
имеющихся в мембране саркоплазматического ретикулула.
Выполняют важнейшую функцию
сопряжения потенциала действия с мышечным сокращением.

RyR активируется:

Ca^{2+} (в микромолярных концентрациях),
АТФ,
кофеином,
жирными кислотами,
рианодином (в низкой концентрации).

RyR инактивируется:

Ca^{2+} (в миллимолярных концентрациях),
рианодином (в высокой концентрации).

Изоформы рецепторов, кодируемые разными генами.

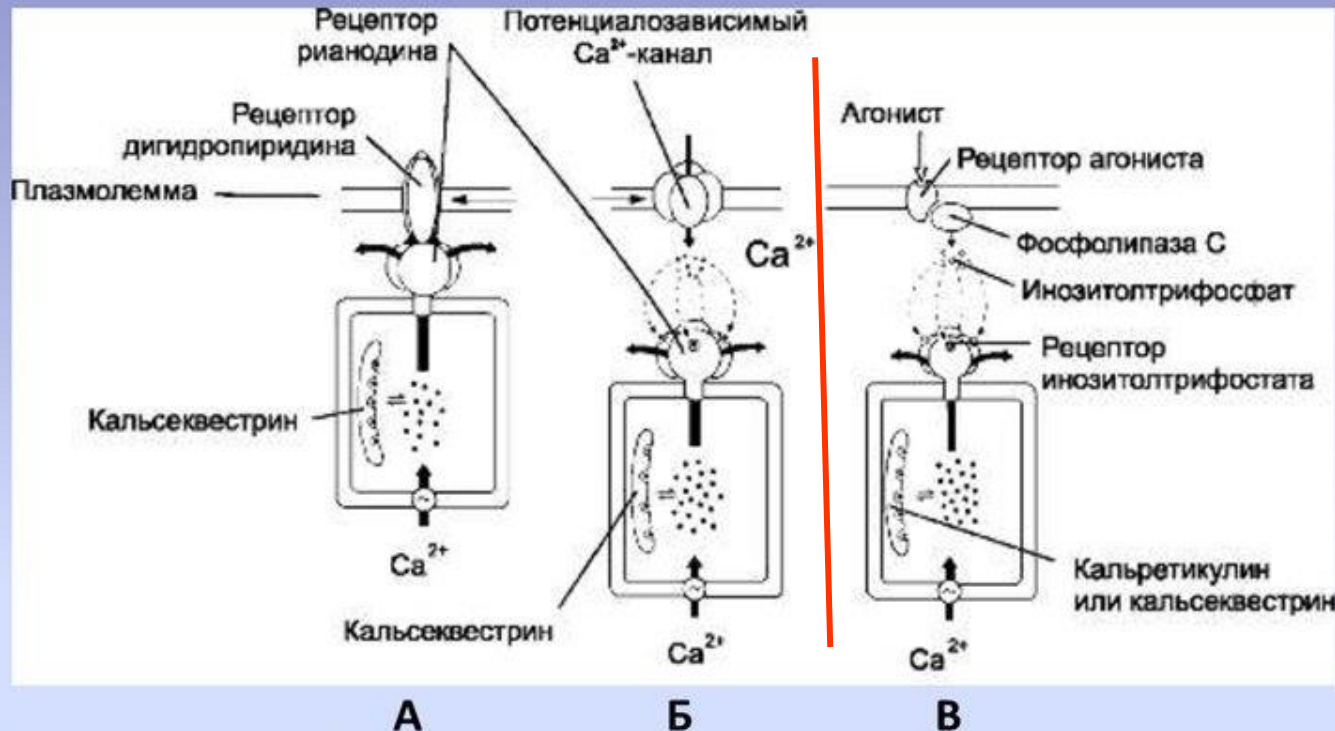
RyR1 – в скелетной мускулатуре,

RyR2 – в миокарде,

RyR3 – в головном мозге и диафрагме.

В скелетных мышцах рианодиновые рецепторы активируются
посредством специализированного механизма прямого
электрохимического сопряжения,
а сокращение сердечной мышцы запускается по механизму
 Ca^{2+} -индуцированного выброса Ca^{2+} .

Рианодинорый рецептор



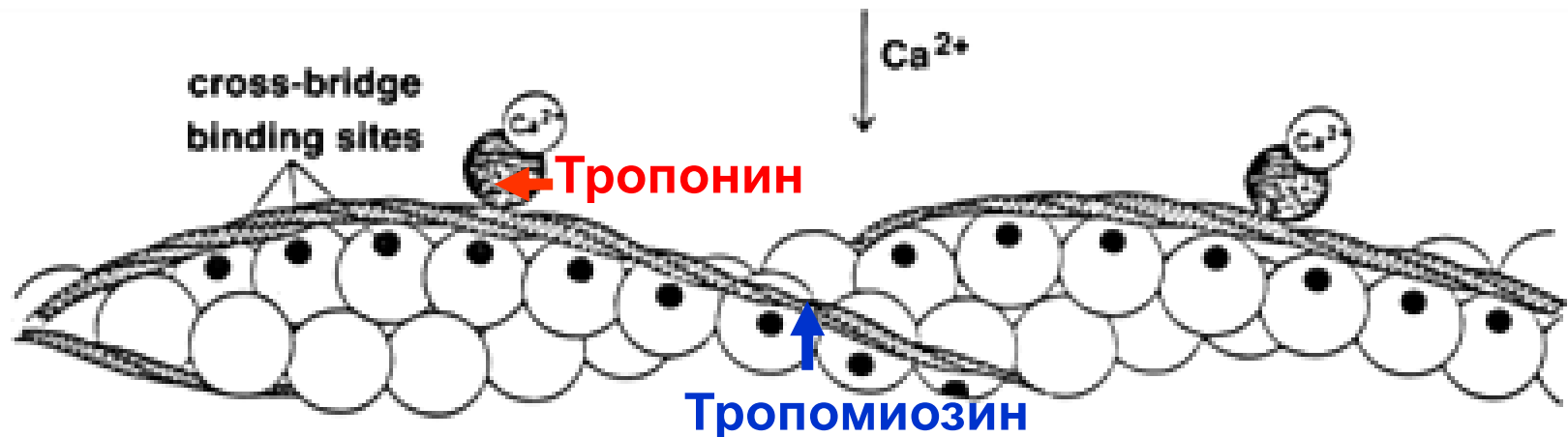
Механизм высвобождения Ca^{2+} из цистерн саркоплазматического ретикулума.

А - рецептор рианоидина в мембране цистерны связан с Ca^{2+} -каналом. Работу канала контролируют рецепторы диидропиридина плазмолеммы, в ответ на деполяризацию активирующие рецепторы рианоидина, что и приводит к высвобождению Ca^{2+} (скелетные мышцы);

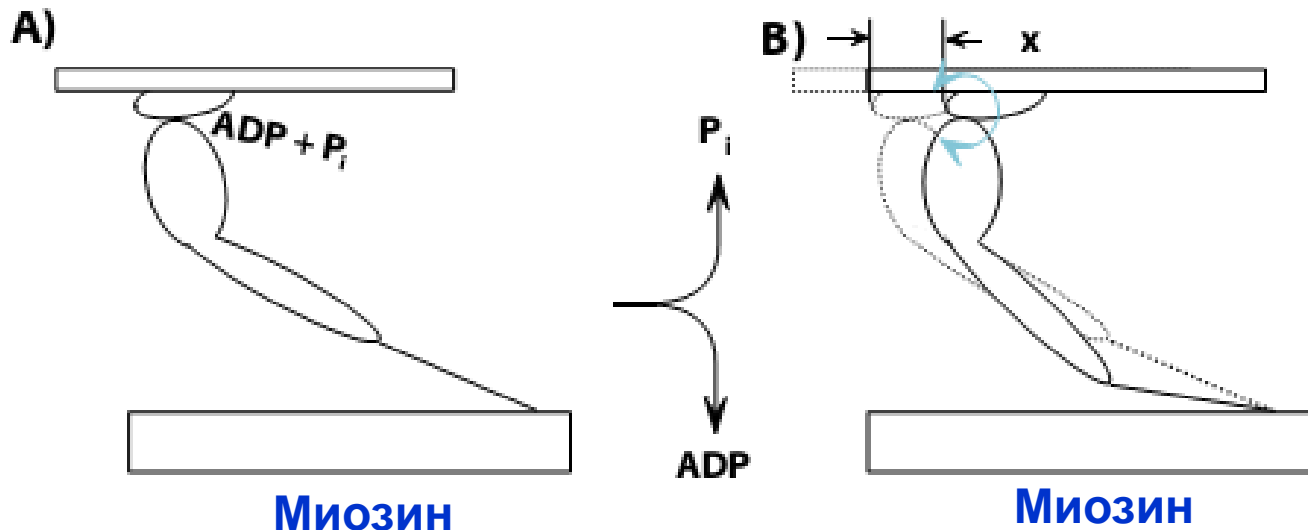
Б - рецептор рианоидина в мембране цистерны непосредственно не связан с белками плазмолеммы, но активируется Ca^{2+} при незначительном повышении концентрации этого катиона в цитозоле за счёт поступления в клетку через потенциалозависимые Ca^{2+} -каналы (миокард);

В - Ca^{2+} освобождается из цистерн при активации рецепторов ИТФ. Этот второй посредник образуется при участии фосфолипазы С в ответ на взаимодействие агониста со своим рецептором в плазмолемме (гладкие мышцы)

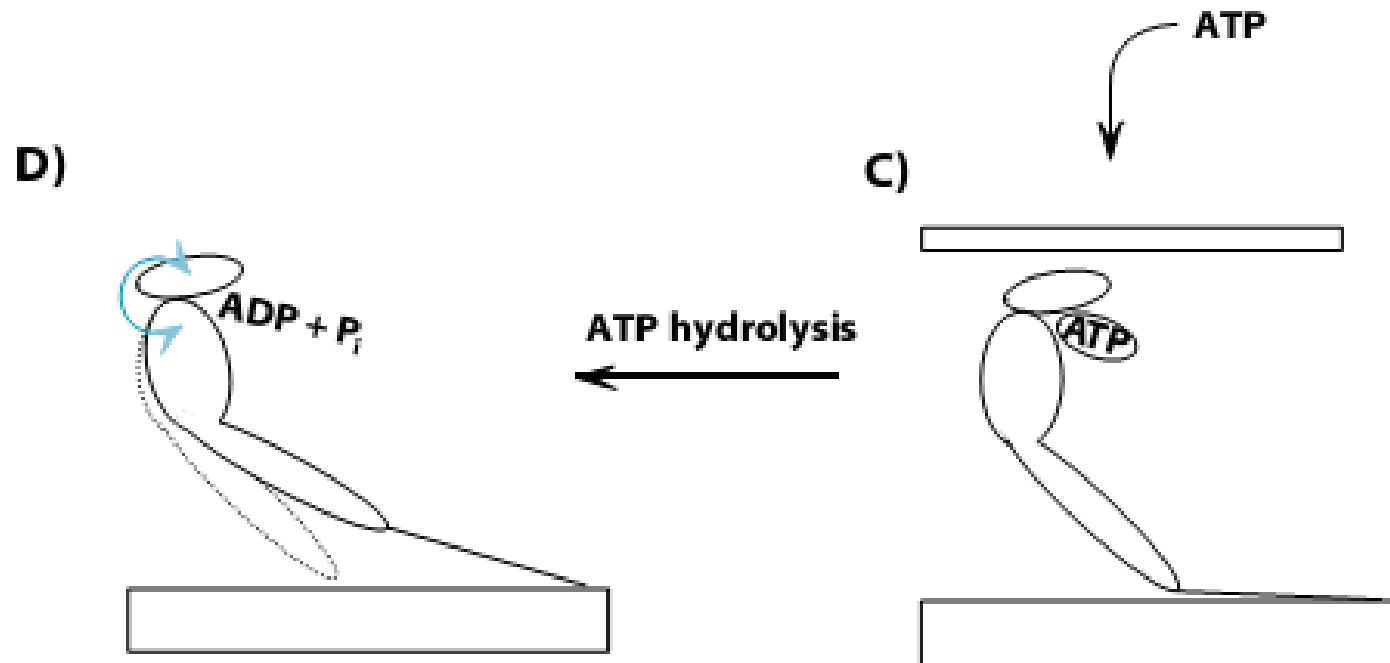
2. При связывании Ca^{2+} с тропонином (кальмодулином) молекула деформируется таким образом, что тропомиозин как бы заталкивается в желобок между двумя цепочками актина, открывая участки для прикрепления миозиновых поперечных мостиков.



3. В результате освобождения активного центра актина к нему присоединяется головка миозина. При этом активируется **АТФаза**, расположенная в головке миозина. Полный гидролиз «**АДФ·Фн**» сопровождается поворотом головки на 45° . При повороте миозин продвигается по актину на один «шаг» или **«гребок»**, равный 10-20 нм.



- 4. АДФ и Фн отходят, а на их место присоединяется новая молекула **АТФ**, что приводит к разрыву связи миозина с актином. После присоединения молекулы АТФ сразу же происходит ее частичный гидролиз и образуется высокоэнергетическое соединение «**АДФ·Фн**».



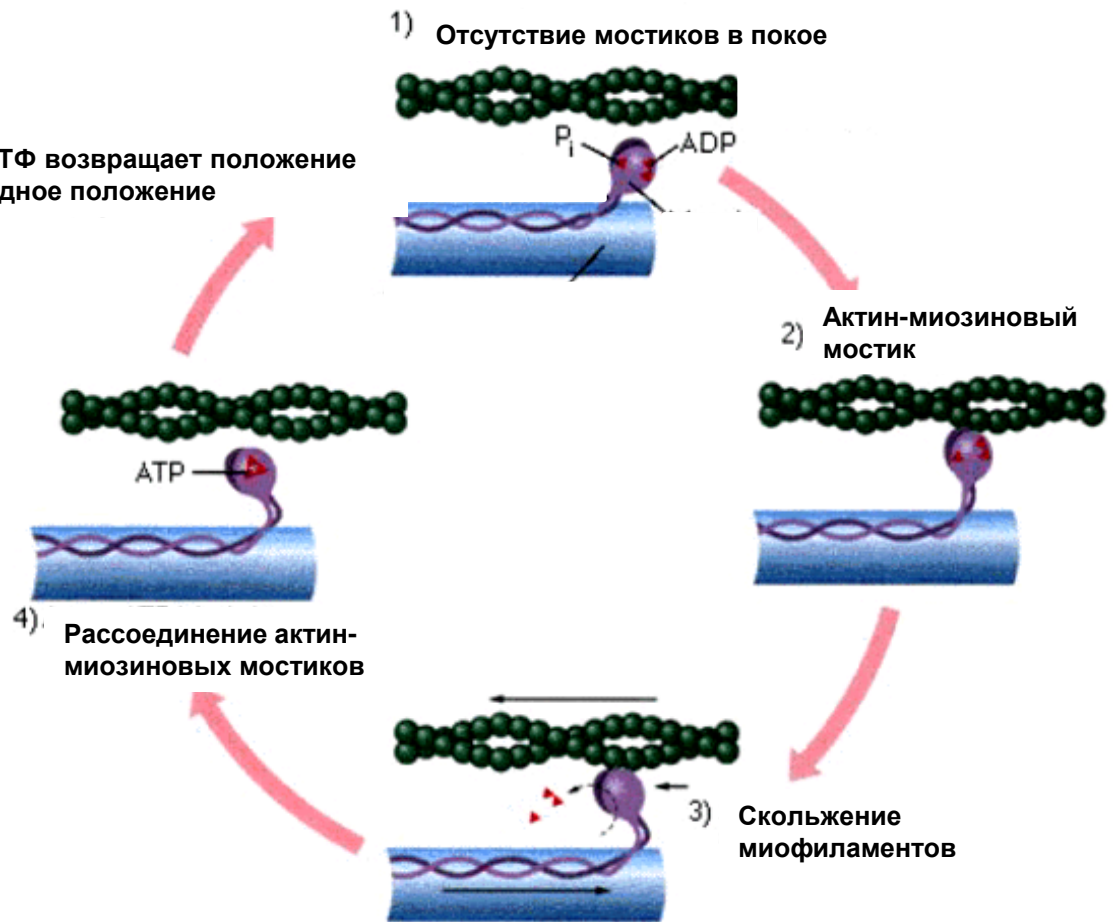
- 5. Накоплению в системе продольных трубочек Ca^{2+} и поддержанию его низкой концентрации в цитоплазме у протофибрилл способствует Са-насос - Са-активируемая Mg-зависимая АТФ-аза (*Sarcoplasmic Reticulum Ca^{2+} ATPase, SERCA*).

В активации этой АТФ-азы принимают участие:

- 1) большая концентрация кальция в присутствии ионов магния;
- 2) фосфаты, которые образуются при гидролизе АТФ;
- 3) белок кальсеквестрин, который находится в мембране цистерн СПР и принимает участие в секвестрации

Электромеханическое сопряжение

Частичный гидролиз АТФ возвращает положение миофиламентов в исходное положение



Контрактура - стойкое длительное сокращение мышцы, сохраняющееся после прекращения действия раздражителя.

Кратковременная контрактура может развиваться после тетанического сокращения в результате накопления в саркоплазме большого количества Ca^{2+} ; длительная (иногда необратимая) контрактура может возникать в результате отравления ядами, нарушений метаболизма.

3. Типы и виды мышечных сокращений

ТИПЫ МЫШЕЧНЫХ СОКРАЩЕНИЙ

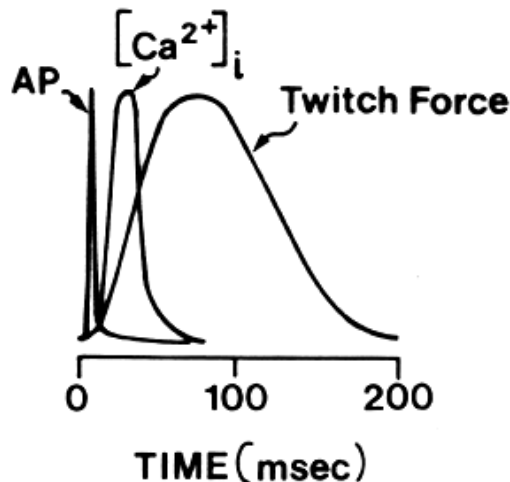
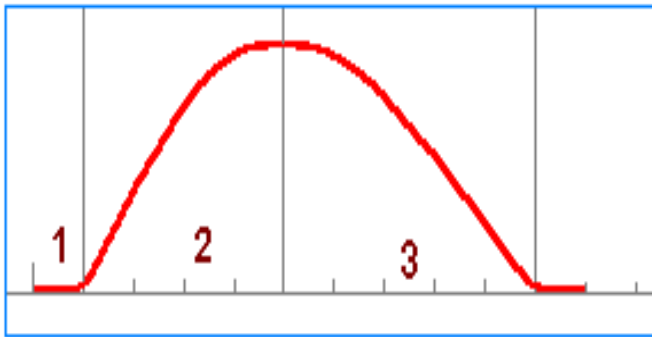
В зависимости от условий, в которых мышца осуществляет сокращение, принято различать следующие типы (режимы):

- 1. **изотоническое** – неизменное напряжение при изменении длины,
- 2. **изометрическое** - неизменная длина при изменении напряжения,
- 3. **смешанное** – *ауксотоническое* или *ауксометрическое*.

В целостном **организме** наблюдаются в основном смешанные сокращения с преобладанием изменения либо длины, либо напряжения

ВИДЫ МЫШЕЧНЫХ СОКРАЩЕНИЙ

1. *Одиночное сокращение;*
2. *Тетаническое сокращение.*



При раздражении одиночным стимулом мышца отвечает одиночным сокращением, в котором выделяют три фазы:

- **1. Латентная** (скрытая) – от начала раздражения до начала укорочения. Она длится около 2,5-10 мс. Именно в этот период происходит генерация ПД и выброс Ca²⁺ из цистерн в саркоплазму мышечного волокна.
- **2. Фаза укорочения** (напряжения) - до 40 – 50 мс у медленных двигательных единиц.
- **3. Фаза расслабления** - до 50 – 60 мс.

Тетаническое сокращение

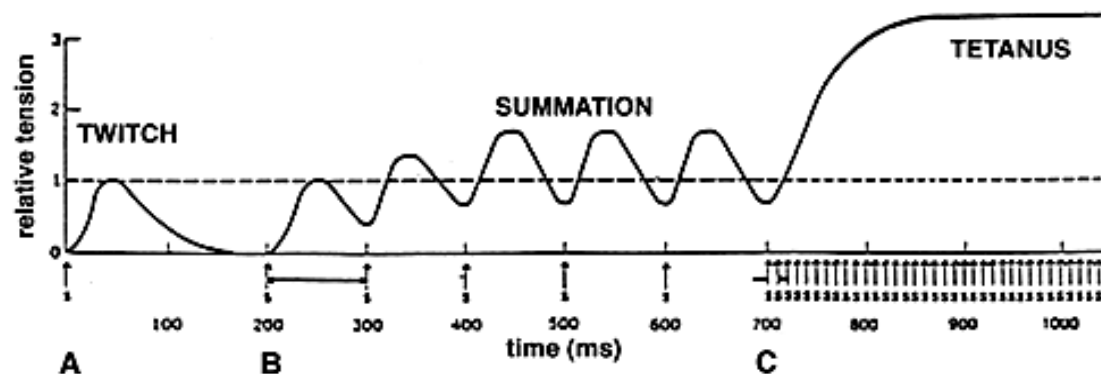
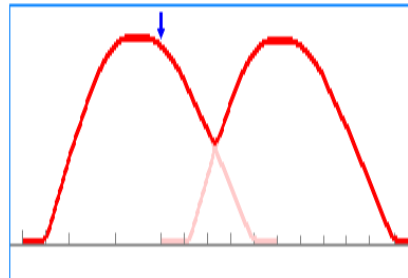
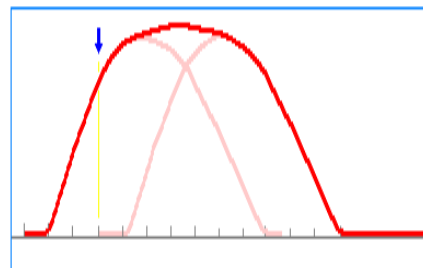


Схема формирования одиночных и тетанических сокращений скелетной мышцы



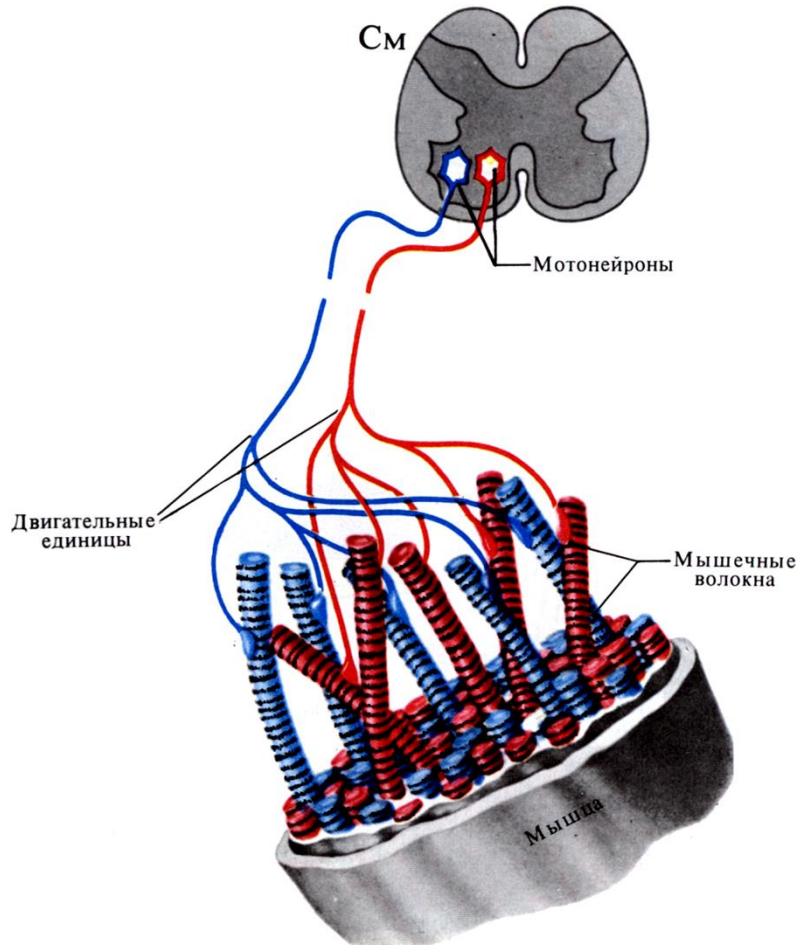
- **Зубчатый** – если очередной импульс приходится на фазу расслабления - происходит неполная суммация.



- **Гладкий** - если очередной импульс приходится на фазу укорочения - происходит полная суммация.

- 4. Двигательные единицы

ДВИГАТЕЛЬНЫЕ ЕДИНИЦЫ



Мышцы иннервируются **мотонейронами**. Каждый аксон мотонейрона иннервирует группу мышечных волокон.

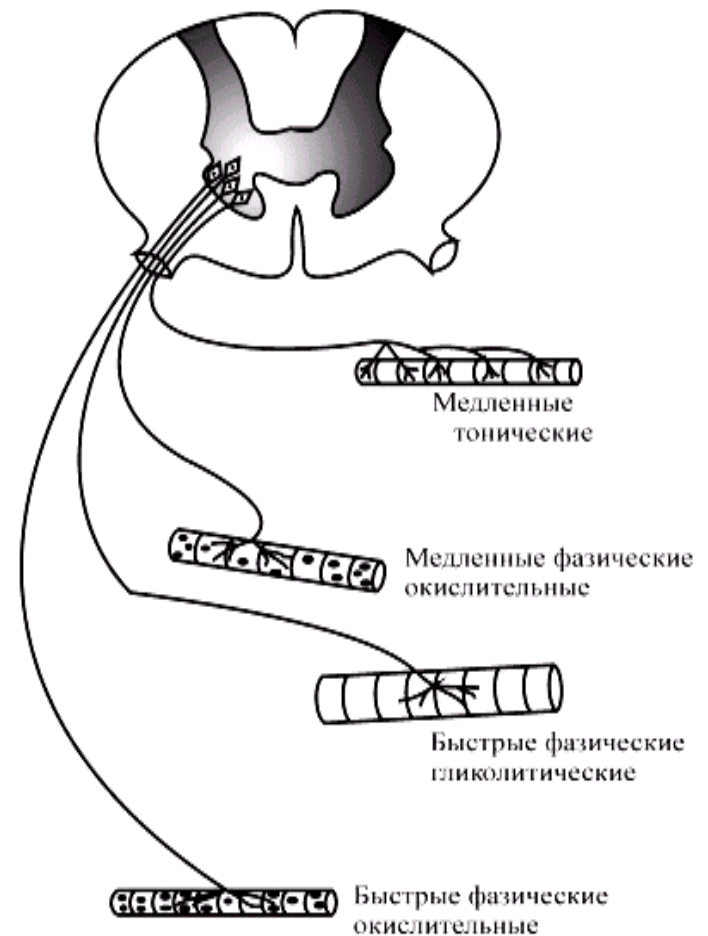
- **Мотонейрон вместе с иннервируемыми им мышечными волокнами называется двигательной единицей.**

Количество мышечных волокон колеблется от 10-20 (мышцы глаза, кисти) до 2000 (камбаловидная мышца).

- Различают **быстрые и медленные двигательные единицы**.
- **Время** сокращения быстрых двигательных единиц - 10-30 мс, медленных – 100 мс и более.

Мышечные волокна, которые входят в состав двигательных единиц, неоднородны

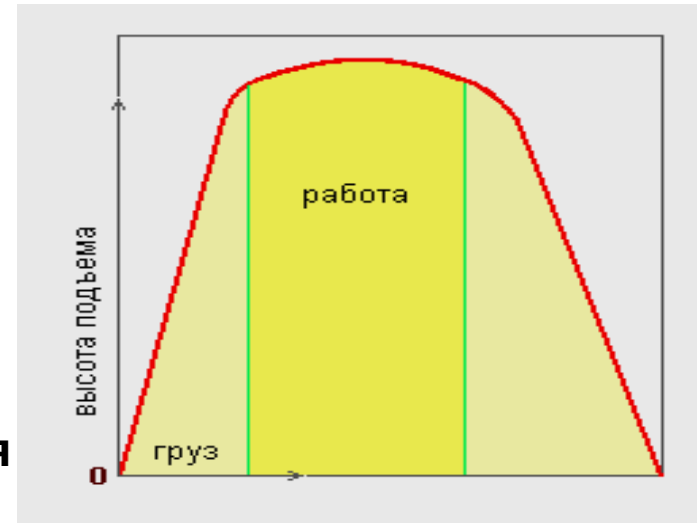
- Волокна, входящие в состав одной мышцы, могут отличаться по многим признакам: по количеству митохондрий и гликогена, по степени развития саркоплазматического ретикулума, по характеру иннервации и т.д. Детальное изучение биохимических, метаболических и гистохимических характеристик мышечных волокон, входящих в состав поперечнополосатых мышц млекопитающих позволило выделить четыре основные группы волокон:
- **Медленные тонические мышечные волокна;**
- **Медленные фазические волокна;**
- **Быстрые фазические гликолитические волокна;**
- **Быстрые фазические окислительные волокна.**



- **5. Физические свойства скелетной мышцы и утомление**

Физические свойства скелетной мышцы

- 1. Растяжимость – способность изменять длину под действием растягивающей силы.
- 2. Эластичность – способность принимать первоначальную длину или форму после прекращения растягивающей или деформирующей силы.
- 3. Работоспособность. Совершаемая мышцей работа измеряется в кг·м и представляет собой произведение величины груза на высоту подъема (величину укорочения). Работа увеличивается с возрастанием груза до некоторого его значения, после чего дальнейшее увеличение груза ведет к снижению работы за счет уменьшения высоты подъема груза. *Работа окажется равной 0, когда груза нет или мышца не сможет поднять груз.*



Сила мышц - максимальная величина груза, который она в состоянии поднять. Для сравнения силы разных мышц определяют их удельную силу, для чего максимальный груз относится к физиологическому поперечному сечению.

Утомление

- – физиологическое состояние мышцы, которое развивается после совершения длительной работы и проявляется снижением амплитуды сокращений, удлинением латентного периода сокращения и фазы расслабления.

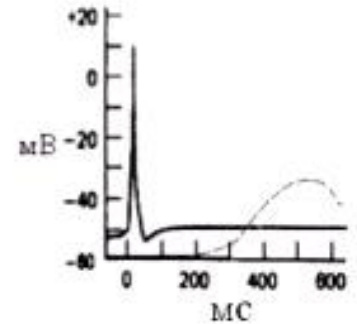
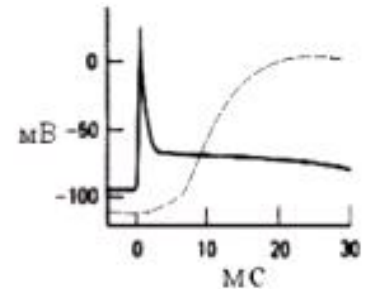
Причинами утомления являются:

1. истощение запаса АТФ,
 2. накопление в мышце продуктов метаболизма.
- Утомляемость мышцы при ритмической работе меньше, чем утомляемость синапсов. Поэтому при совершении организмом мышечной работы утомление первоначально развивается на уровне синапсов ЦНС и нейро-мышечных синапсов.

- 6. Особенности гладких мышц

ГЛАДКИЕ МЫШЦЫ

- Гладкие мышцы построены из веретенообразных одноядерных мышечных клеток, связанных между собой **нексусами**. Нексусы обеспечивают распространение ПД с одного мышечного волокна на другое.



Гладкомышечная ткань представляет собой **функциональный синтиций**.

ОСОБЕННОСТИ ГЛАДКИХ МЫШЦ

- 1. Распространение возбуждения происходит за счет **нексусов**. Эти области с низким электрическим сопротивлением обеспечивают электротоническую передачу деполяризации от возбужденных клеток к соседним.
- 2. Гладкие мышцы осуществляют **медленные движения** (от с до мин) и длительные тонические сокращения (например, сфинктер мочевого пузыря).
- 3. Гладкие мышцы обладают **пластичностью**, несвойственной скелетным мышцам. Пластичность – способность сохранять приданную мышце при растяжении длину. Например, пластичность мышцы мочевого пузыря предотвращает избыточное повышение давления внутри его по мере наполнения.
- 4. Гладким мышцам свойственна **автоматия** – способность самовозбуждаться. Автоматия обусловлена наличием спонтанно самовозбуждающихся **клеток (пейсмейкеров)**. У гладких мышц артерий, семенных протоков, радужки, а также у ресничных мышц спонтанная активность обычно слабая или ее вообще нет. Поэтому природа их активности не миогенная, а нейрогенная.