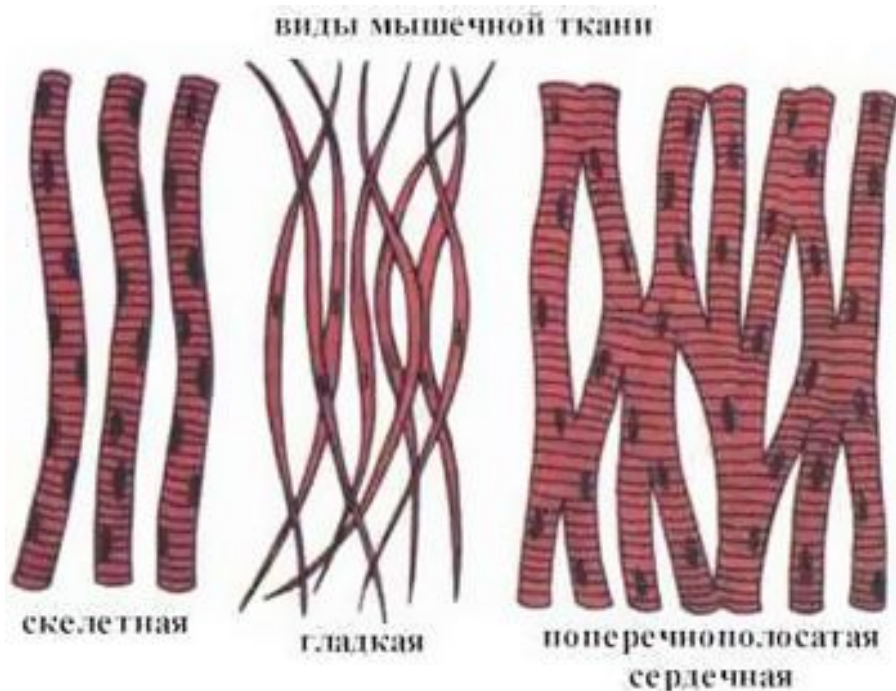
An anatomical illustration of skeletal muscle tissue. The background shows several muscle fibers with striations. In the foreground, a detailed view of myofibrils is shown, with yellow Z-discs and purple myofibrils. The text is overlaid in the center.

# Физиология мышечной ткани

# Классификация и функции мышечной ткани



- Существуют 3 вида мышечной ткани:
- поперечно-полосатая скелетная;
- поперечно-полосатая сердечная;
- гладкая.

# Функции мышечной ткани

- Поперечно-полосатая скелетная ткань - составляет примерно 40 % общей массы тела

## Ее функции:

- динамическая;
- статическая;
- рецепторная (например, проприорецепторы в сухожилиях - интрафузальные мышечные волокна (веретенovidные));
- депонирующая - вода, минеральные вещества, кислород, гликоген, фосфаты;
- терморегуляция;
- эмоциональные реакции.

## Поперечно-полосатая сердечная мышечная ткань.

### Основная функция

- нагнетательная.

Гладкая мускулатура - образует стенку полых органов и сосудов.

### Ее функции:

- поддерживает давление в полых органах;
- поддерживает величину кровяного давления;
- обеспечивает продвижение содержимого по желудочнокишечному тракту, мочеточникам.

# Физиологические свойства мышц

- **Возбудимость** мышечной ткани (-90 мВ) меньше возбудимости нервной ткани (-150 мВ).
- **Проводимость** мышечной ткани меньше проводимости нервной ткани, в скелетной ткани (5-6 м/с), а в нервной - 13 м/с.
- **Рефрактерность** мышечной ткани больше рефрактерности нервной ткани. Для скелетной ткани она равняется 30-40 мс (абсолютная примерно равна 5 мс, относительная - 30 мс). Рефрактерность гладкомышечной ткани равна нескольким секундам.
- **Лабильность** мышечной ткани (200-250), ниже лабильности нервной ткани.
- **Сократимость**, выделяют изотоническое (изменение длины) и изометрическое (изменение напряжения мышц) сокращение. Изотоническое сокращение может быть: концентрическим (мышца укорачивается), эксцентрическим (длина мышцы увеличивается).

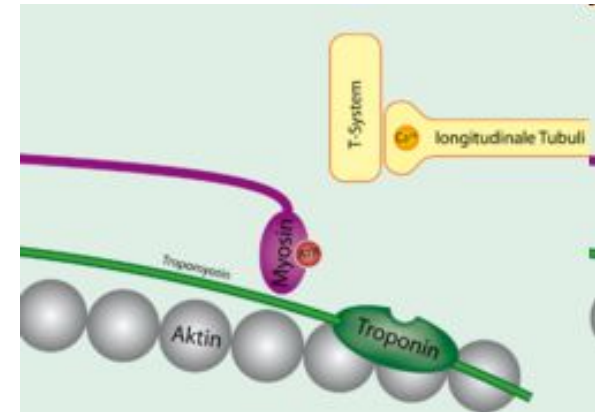


# Проводящая система мышечного волокна

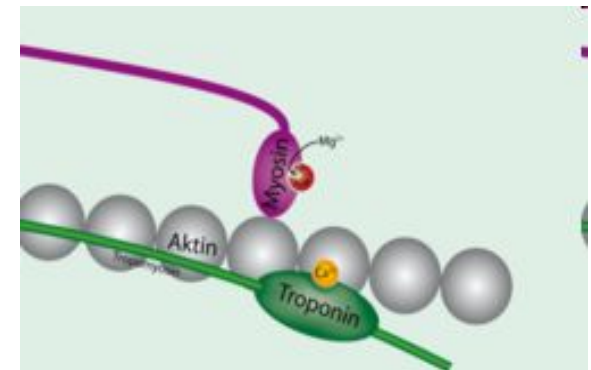
При нанесении раздражения на постсинаптической мембране мышцы возникает постсинаптический потенциал, который и генерирует потенциал действия мышцы.

Проводящий аппарат мышцы включает в себя:

- поверхностная плазматическая мембрана;
- Т-система;
- саркоплазматический ретикулум.



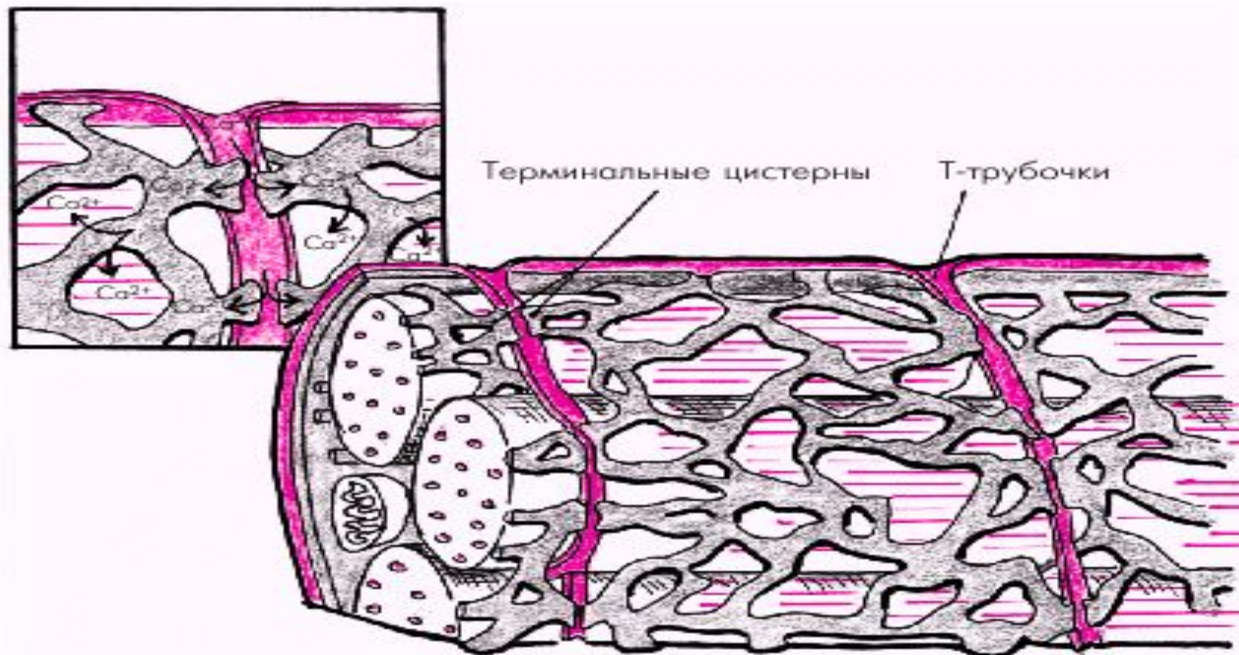
Tropomyosin and troponin bound to actin blocking myosin binding

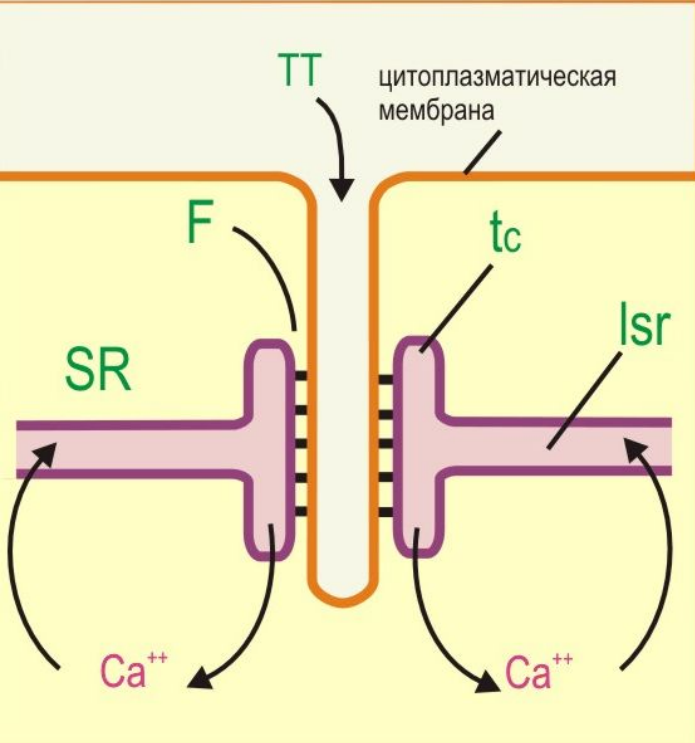


Troponin binds to calcium, releasing Tropomyosin from actin allowing myosin binding



- Поверхностная плазматическая мембрана- внутренний слой мембраны, покрывающий мышечное волокно. Она обладает электрогенными свойствами на всем протяжении. Возбуждение проходит как по безмиелиновому волокну.
- Саркоплазматический ретикулум - замкнутые цистерны с  $\text{Ca}^{2+}$  (в связанном, ионизированном виде - 50 %, в виде органических соединений - 50 %).
- T-система- это система поперечных трубочек, представляет собой выпячивание поверхностной плазматической мембраны вглубь мышечных волокон. Они проходят между миофибриллами на уровне Z-мембраны.

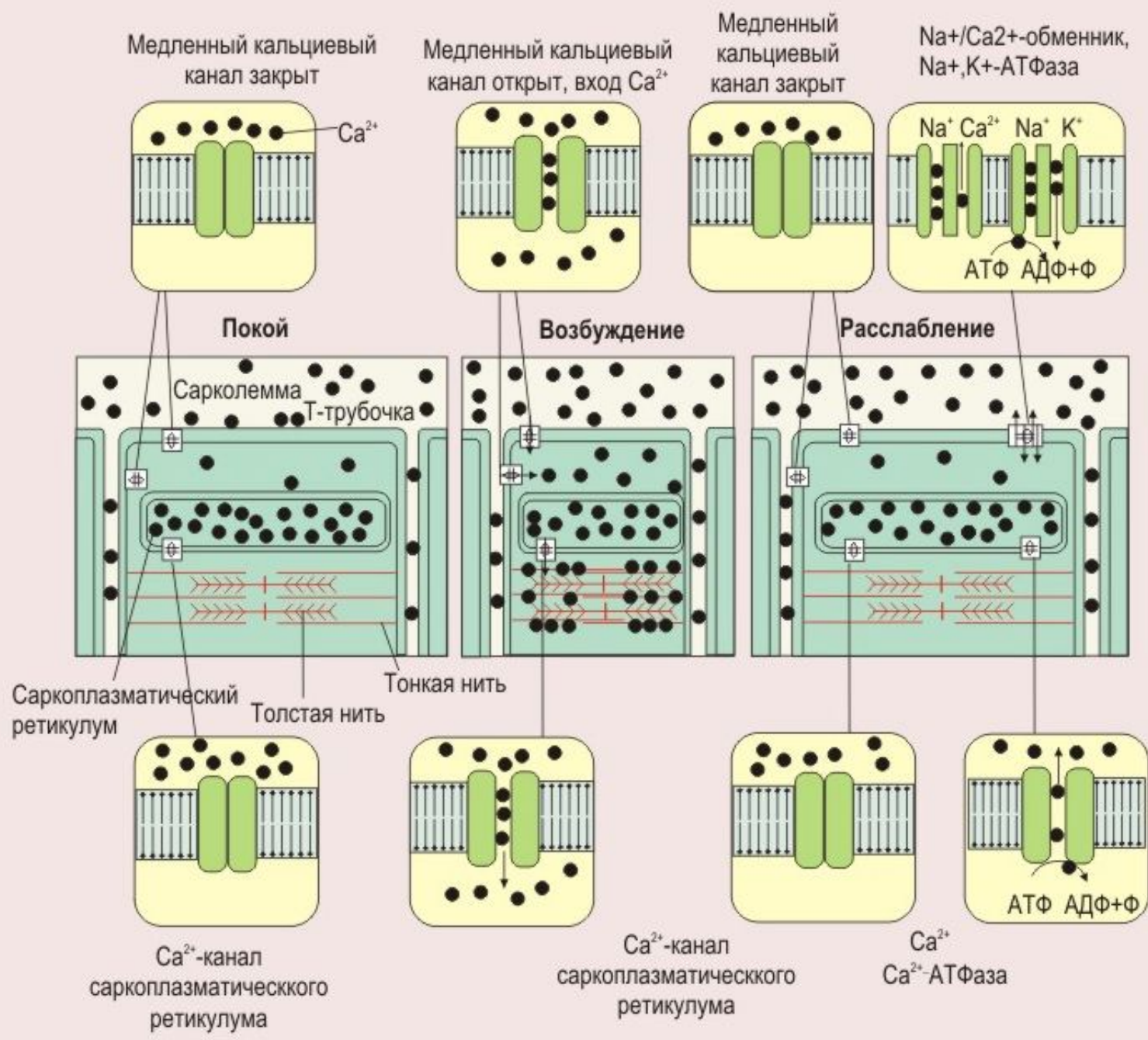




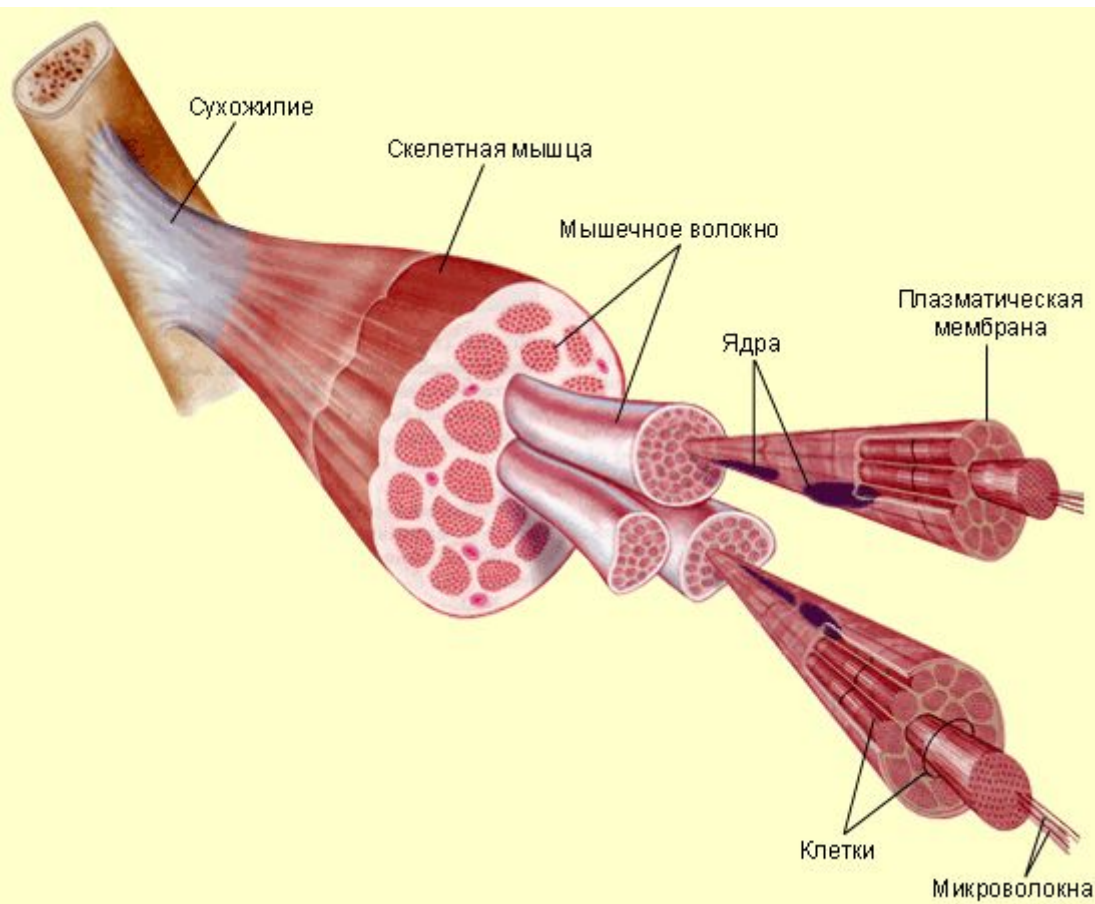
TT (transverse tubule)- поперечная трубочка, SR - саркоплазматический ретикулум, tc - терминальная цистерна, lsr - продольная трубочка SR, F - так называемая область "ножки" (foot-region)

- Триада- одна поперечная Т-трубочка и прилегающие к ней мембраны саркоплазматического ретикулума. Расстояние между Т-трубочками и мембраной саркоплазматического ретикулума равно 20 нм; функция триады - электрический синапс.
- При возникновении потенциала действия в мышце он распространяется по поверхностной плазматической мембране, как по безмиелиновому нервному волокну. Затем, по Т-системе потенциал действия распространяется вглубь волокна. Через электрический синапс возбуждение передается на мембрану саркоплазматического ретикулума. В результате повышается проницаемость саркоплазматического ретикулума для ионов  $Ca^{2+}$  и они выходят в межфибрилярное пространство.

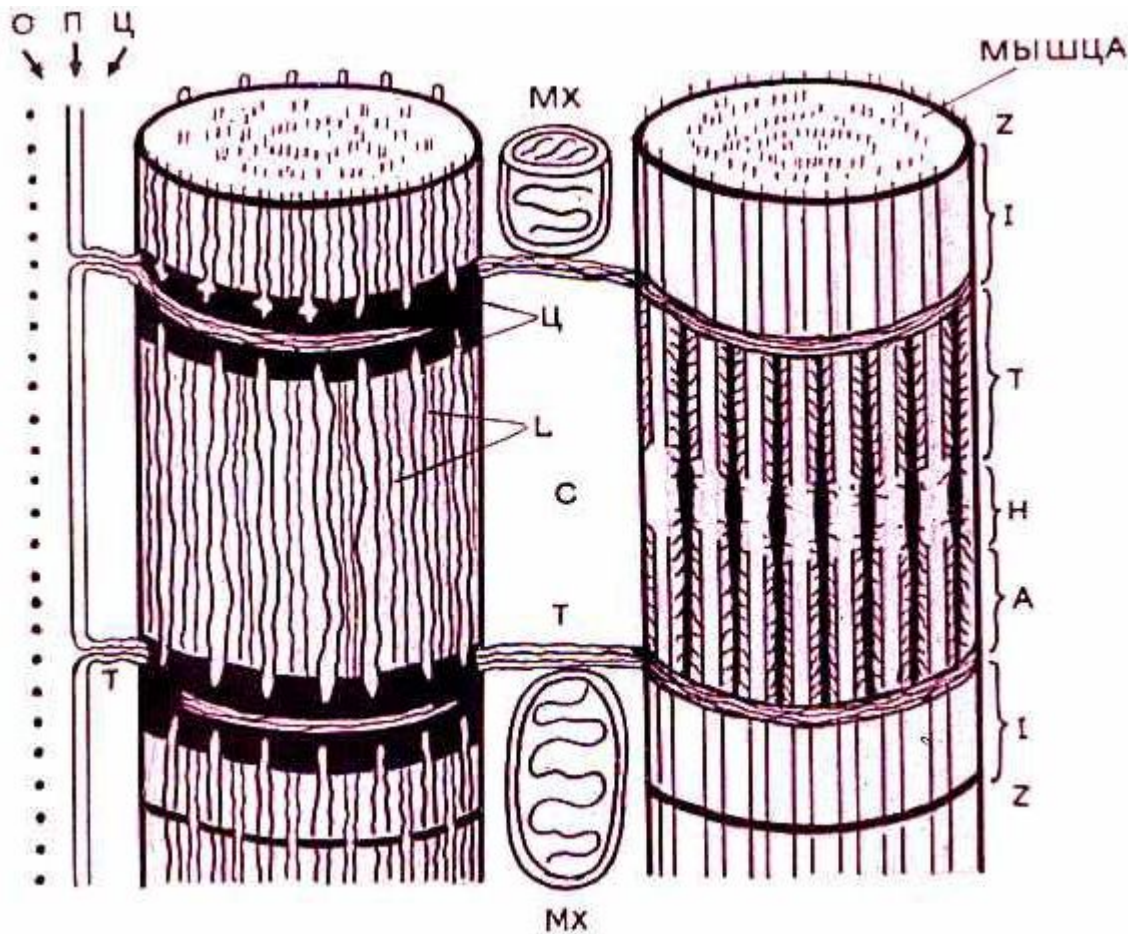




## Строение скелетных мышц



- Скелетные мышцы состоят из миофибрилл, которые с помощью Z-мембраны поделены на отдельные саркомеры.
- Саркомер - это основной сократительный элемент скелетных мышц.
- В саркомере различают:
  - темная часть в центре саркомера (диск А);
  - в центре диска А светлое пространство - H-мембрана;
  - светлые участки саркомера - диск J.

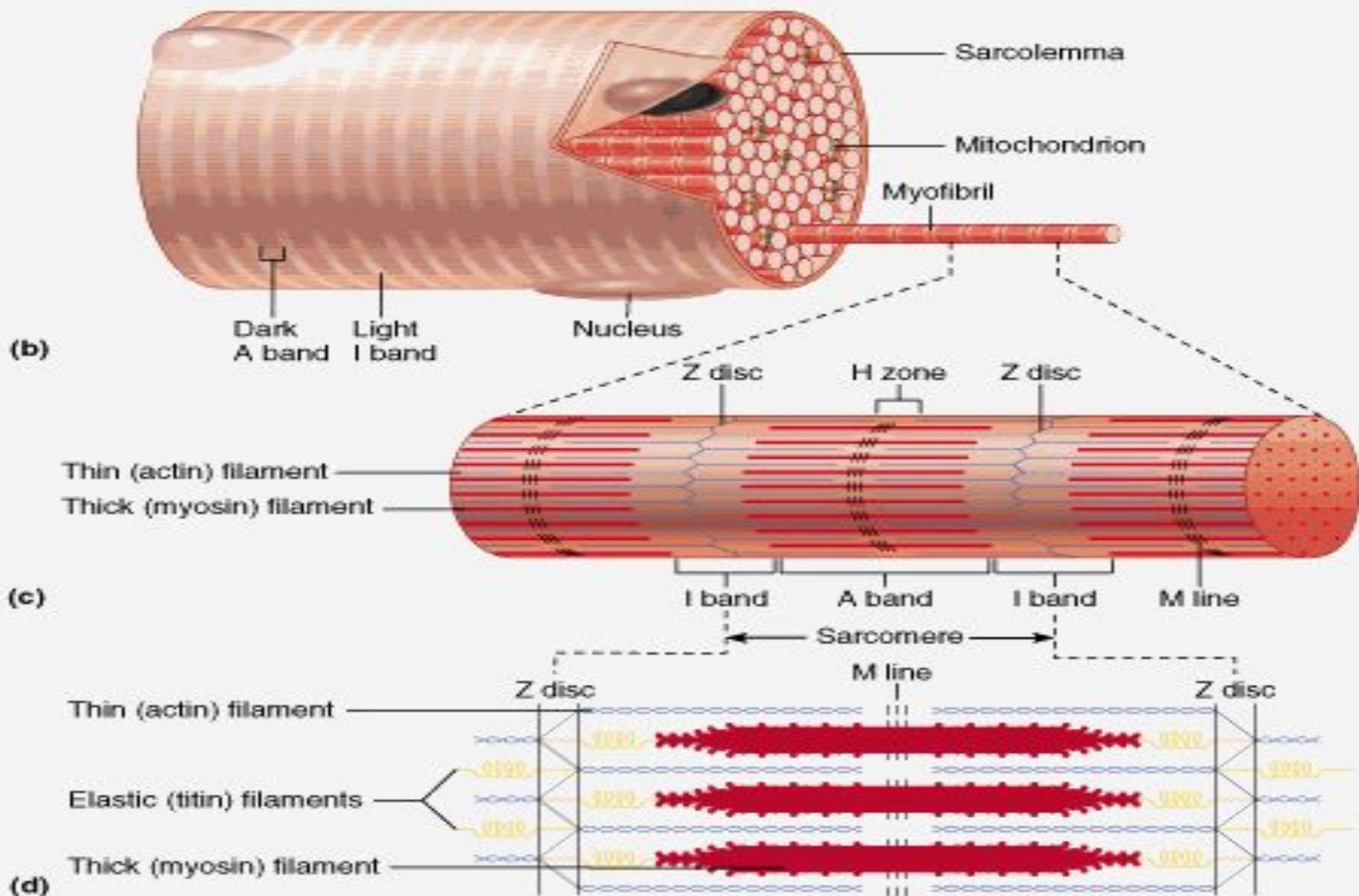


Каждая мышца состоит из большого количества волокон поперечно-полосатой скелетной мускулатуры, расположенных параллельно и связанных между собой прослойками рыхлой соединительной ткани, по которым к ним подходят нервные волокна и сосуды. Снаружи поперечно-полосатое мышечное волокно покрыто сарколеммой, внутри в саркоплазме расположены миофибриллы, сократительный аппарат мышечного волокна, а также митохондрии и другие органеллы клеток. Волокно разделено на правильно чередующиеся участки (диски), обладающие разными оптическими свойствами.

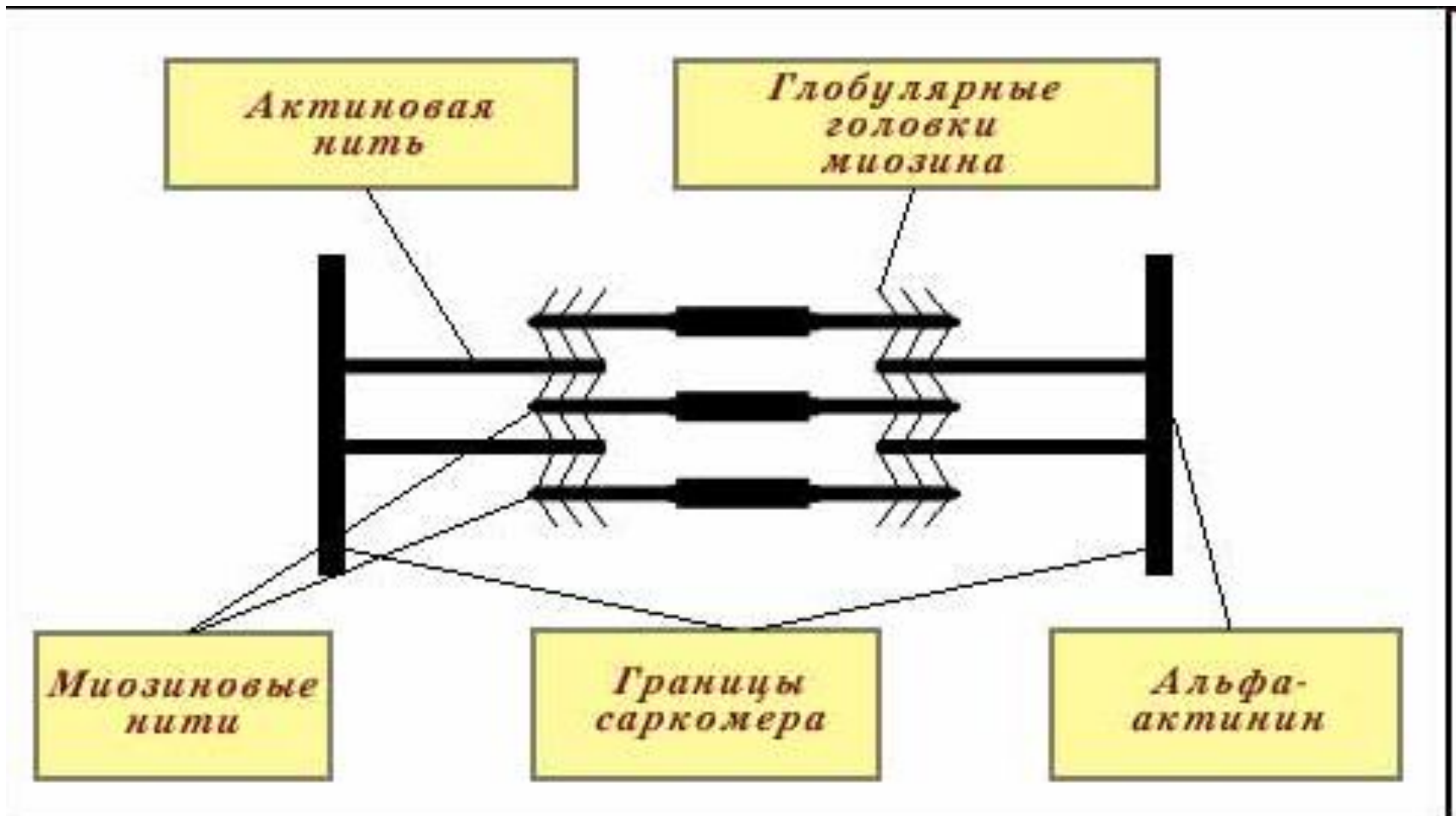
• Одни участки анизотропны (А), то есть в обыкновенном свете выглядят темными. Другие участки в обыкновенном свете выглядят светлыми - они изотропны (I). В середине диска А различается светлая полоска H, посередине диска I - темная полоса Z, представляющая собой ионную мембрану с проходящими через нее миофибриллами.

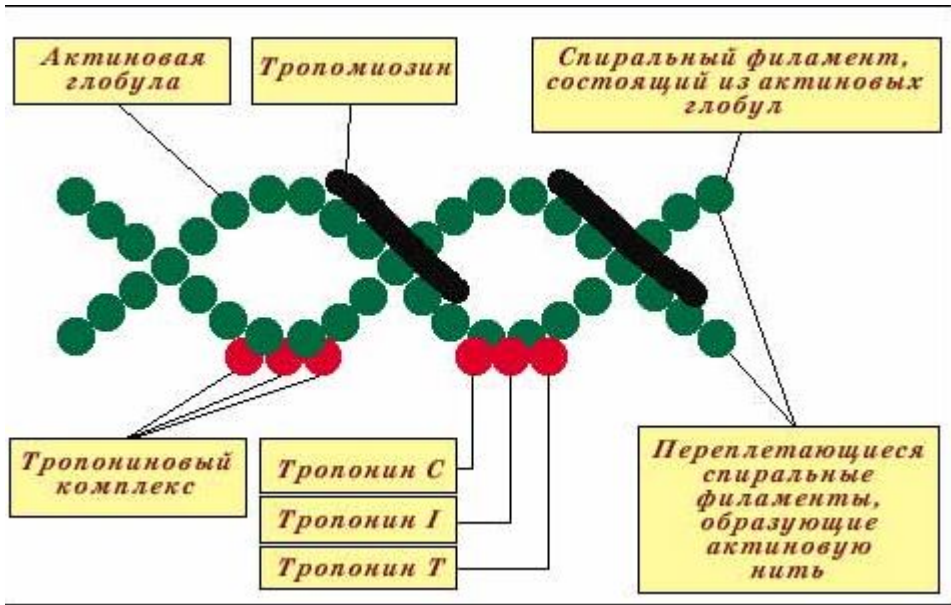


## структура саркомера



# Схема саркомера

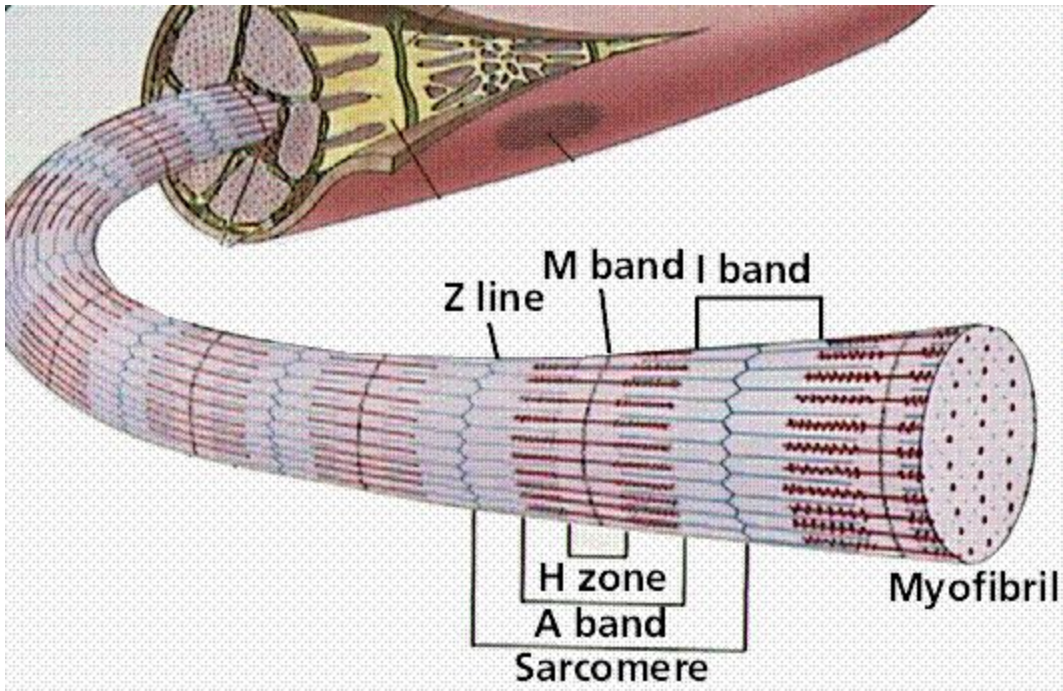




- Актин - это глобулярный белок, на долю которого приходится 25% массы от общего мышечного белка. При физиологической величине ионной силы и в присутствии магния актин полимеризуется с образованием двойной спирали, которая представляет собой актиновую нить (волокно), изображенную на схеме. Актиновые волокна имеют толщину 6 нанометров

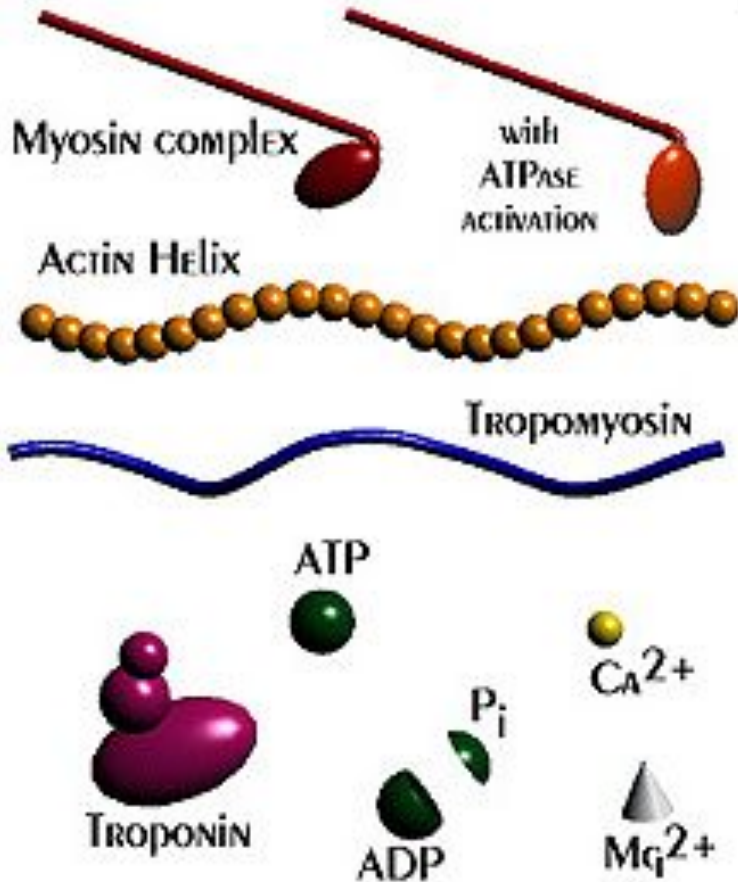
• В комплексе с актином работают и другие белки, имеющие не такое значение, но, тем не менее, играющие важную роль в процессе мышечного сокращения. Это тропомиозин, представляющий собой вытянутую в виде тяжа молекулу, примыкающую к актину. Этот белок имеется во всех мышечных структурах. Так же к актину прилегает тропоновый комплекс, состоящий из тропомина Т, тропомина I и тропомина С. Структура белковых комплексов, входящих в актиновую нить, представлена на следующей схеме:



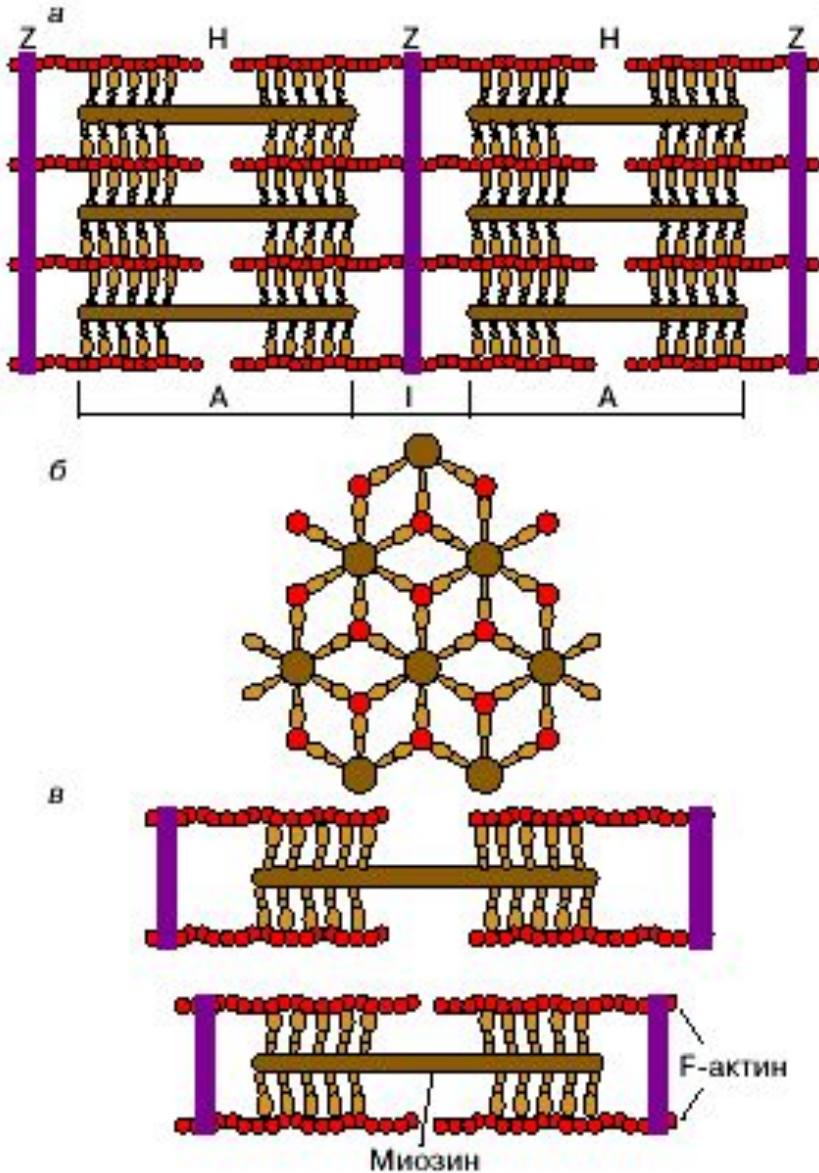


- Диски А и J образованы отдельными протофибриллами. А-фибриллы толстые из белка миозина, J - тонкие из белка актина. Молекула миозина представляет собой тело из тяжелого меромиозина и головку - из легкого меромиозина. На головке фиксирована молекула АТФ, которая в покое заряжена отрицательно. В основании головки фиксируется молекула фермента АТФ-азы, также заряжена отрицательно. Молекулы отталкиваются - головка находится в расправленном состоянии.

# структура саркомера



- Толстые протофибриллы состоят из 3-х белков - тропомиозиновая нить, на которую накручена двойная спираль глобулярного актина. Через равномерные промежутки располагается белок тропонин - "щит" закрывающий А-центр тонкой протофибриллы. Тропонин обладает высоким сродством к  $Ca^{2+}$  тропониновые центры располагаются в виде спирали примерно через каждые 15 нм. За счет этих тропониновых комплексов происходит открытие А-центра протофибриллы и образуются мостики между актиновыми и миозиновыми нитями.



Схематическое изображение строения саркомеров мышечного волокна

- а - продольный разрез,
- б - поперечный разрез в области пересечения толстых и тонких нитей,
- в - изменение длины саркомера в результате движения толстых и тонких нитей

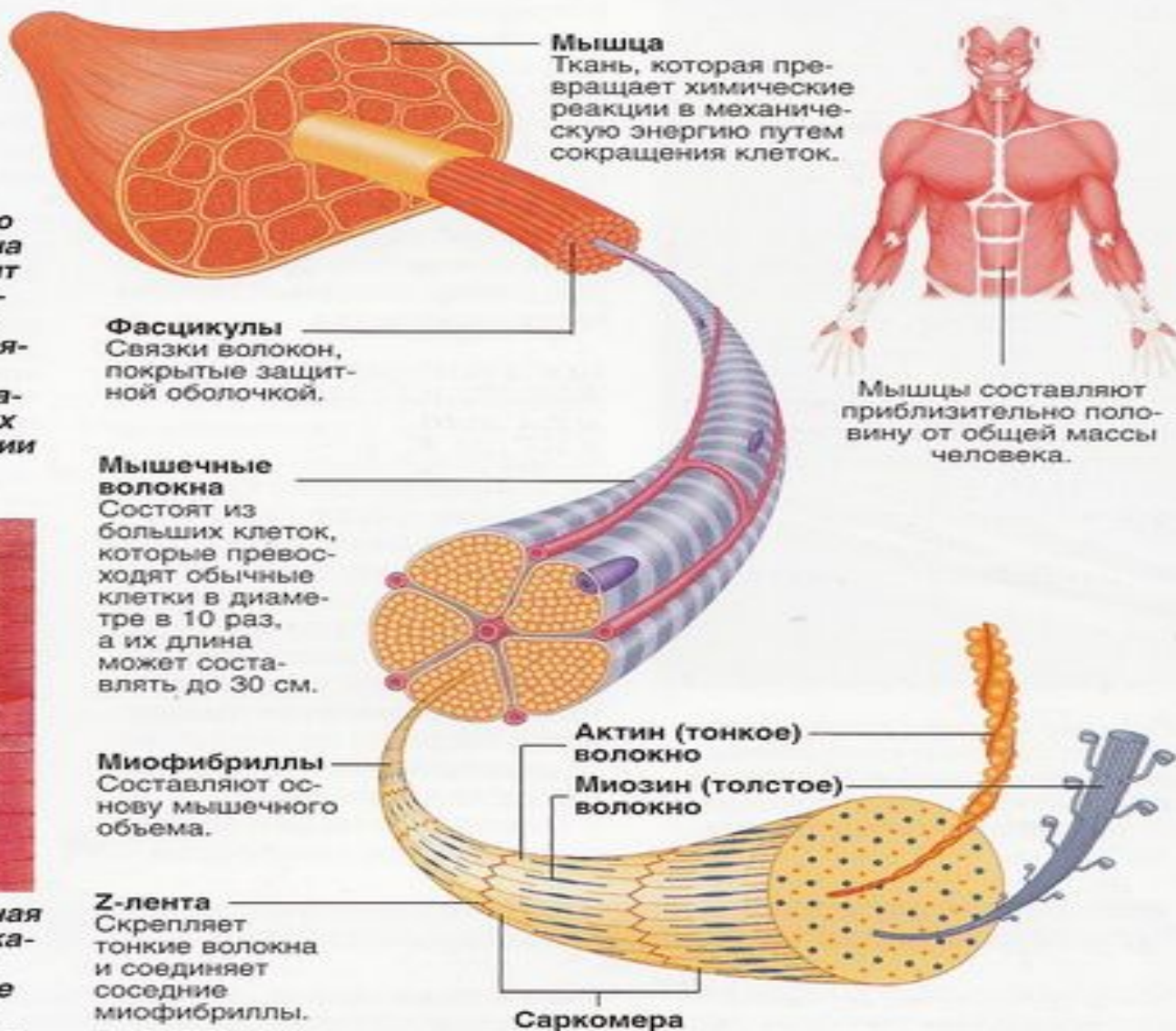


# Структура мышц

Мышцы состоят из большого числа отдельных мышечных клеток. Из клеток составляются пучки, которые называются фасцикулами (от лат. букв. «ленточка»), а каждая клетка в свою очередь разделяется на миофибриллы. Сегмент миофибриллы называется саркомера – наименьшая сокращающаяся часть мышцы. Этот рисунок показывает структуру скелетных мышц при рассмотрении в микроскоп.

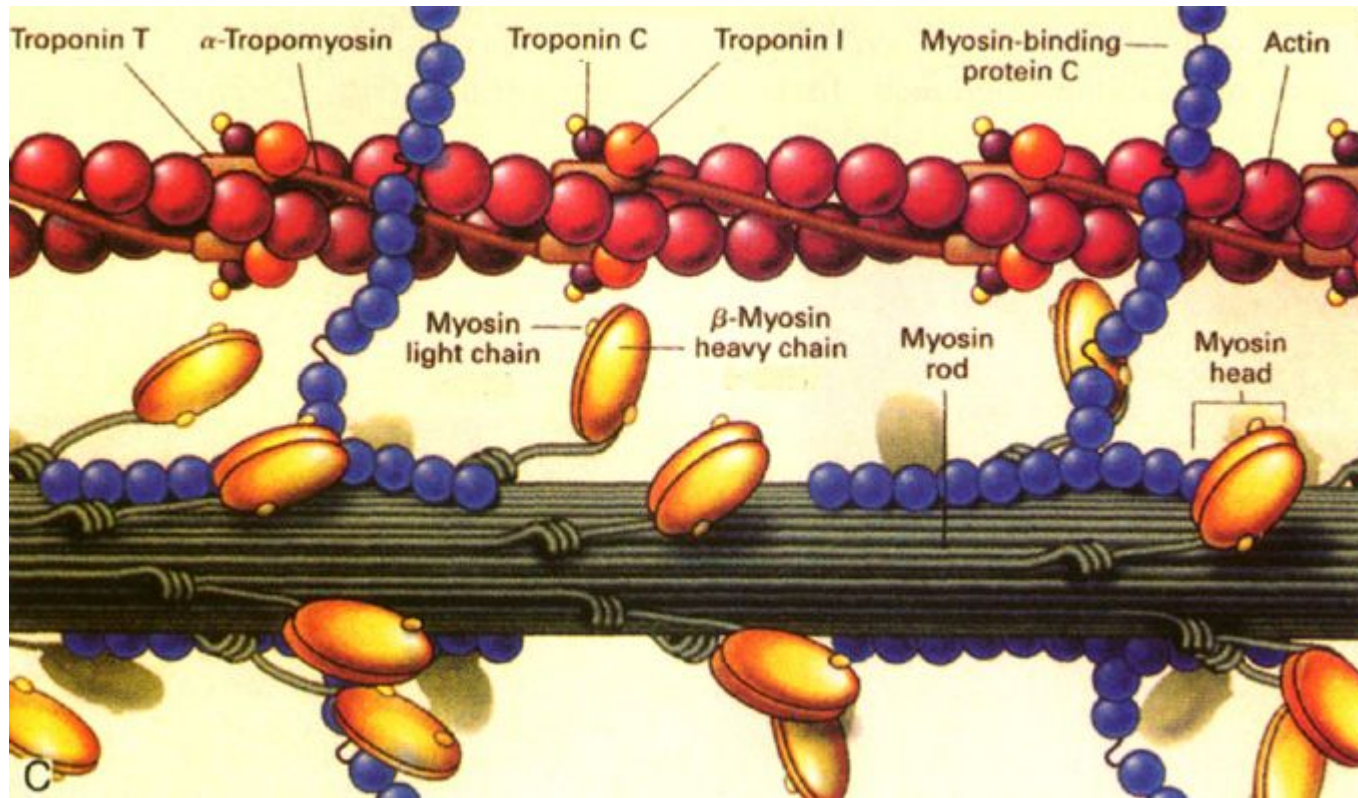


Эта цветная электронная микрофотография показывает структуру скелетных мышц. Толстые красные линии разделяют саркомеры (сокращающиеся части). Они состоят из движущихся волокон: миозина (обозначен розовым цветом) и актина (обозначен желтым цветом).



Мышцы составляют приблизительно половину от общей массы человека.

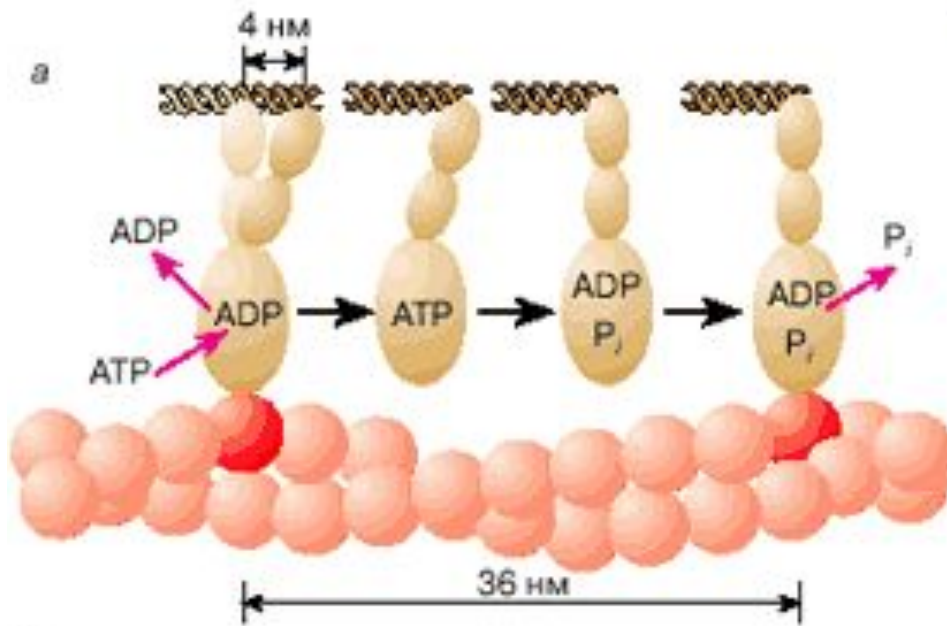
# Механизм мышечного сокращения



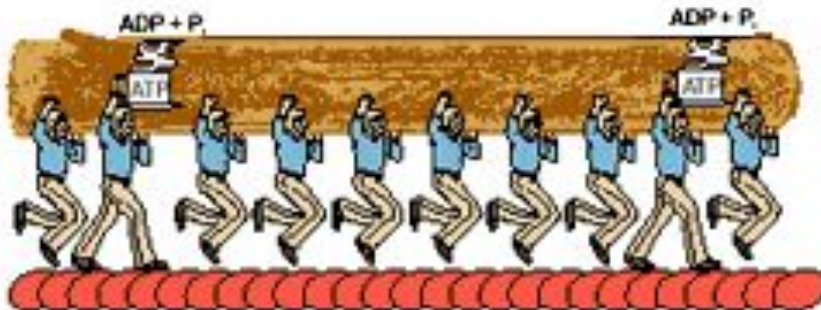
- В 1954 г. Хаксли предложил теорию скольжения при сокращении длина А-диска не изменяется, сокращение происходит за счет изменения длины J-дисков. Таким образом, в основе мышечного сокращения лежит скольжение актиновых нитей между миозиновыми, а затем возвращение обратно.



- Схема перемещения молекулы миозина вдоль нити актина



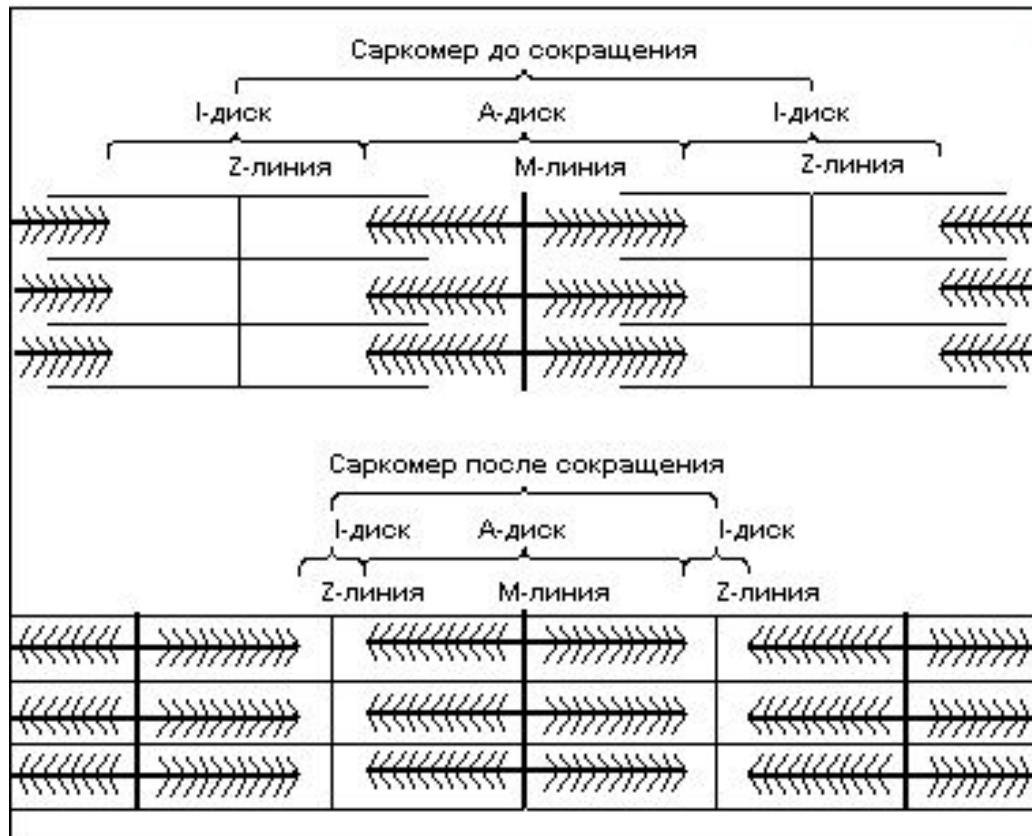
b



Механизм  
скольжения  
предложен  
в 1963 г. Девис



# Механизм скольжения



- В основе - освобождение ионов  $\text{Ca}^{2+}$  и выход их в межфибрилярное пространство. Там они (ионы  $\text{Ca}^{2+}$ ) взаимодействуют с белком тропонином обладающим высоким сродством к  $\text{Ca}^{2+}$ .

• В результате высвобождается А-центр актиновых протофибрилл. А-центр - сорбированная молекула АДФ, несущая на себе отрицательный заряд. Под действием  $\text{Ca}^{2+}$  уменьшается отрицательный заряд АДФ.

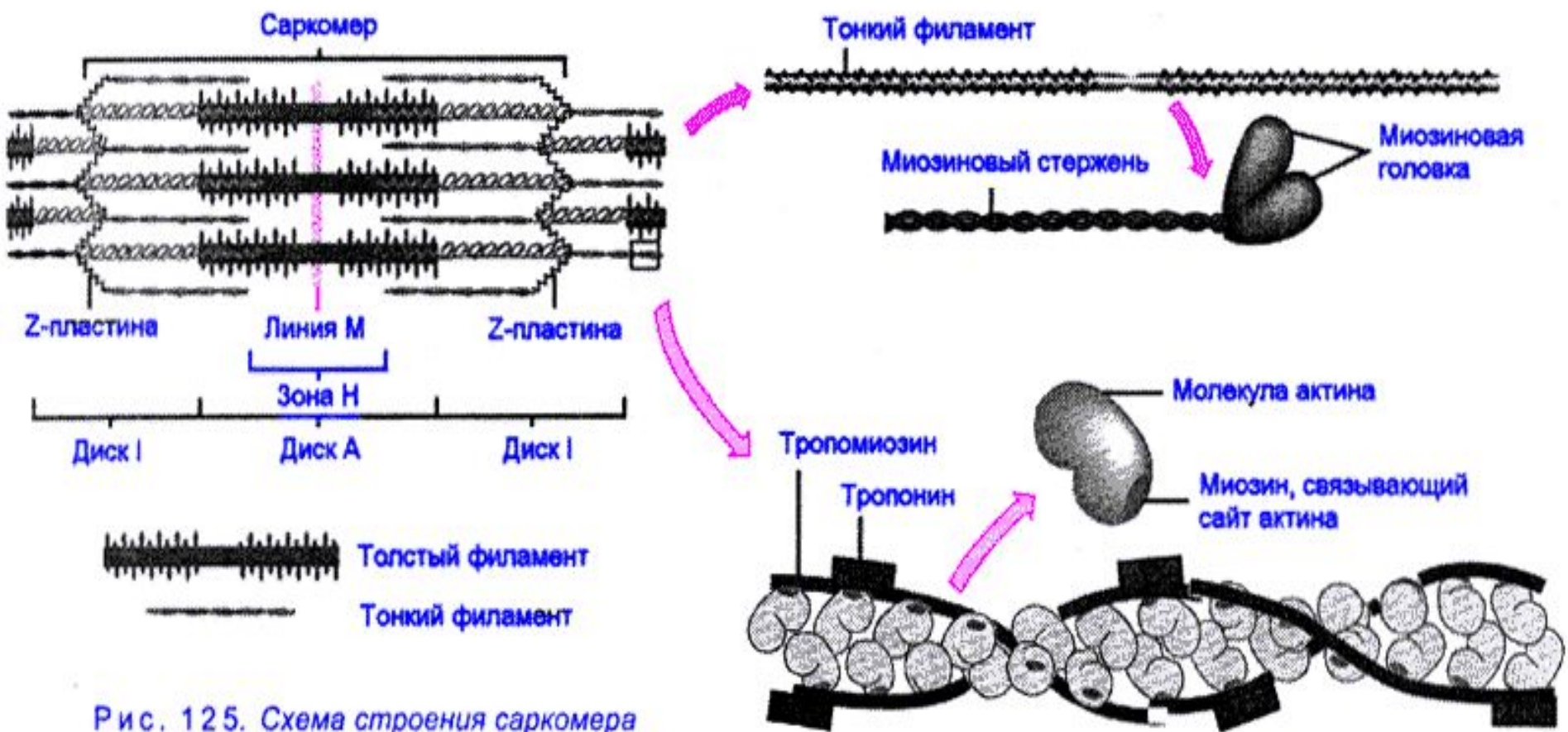
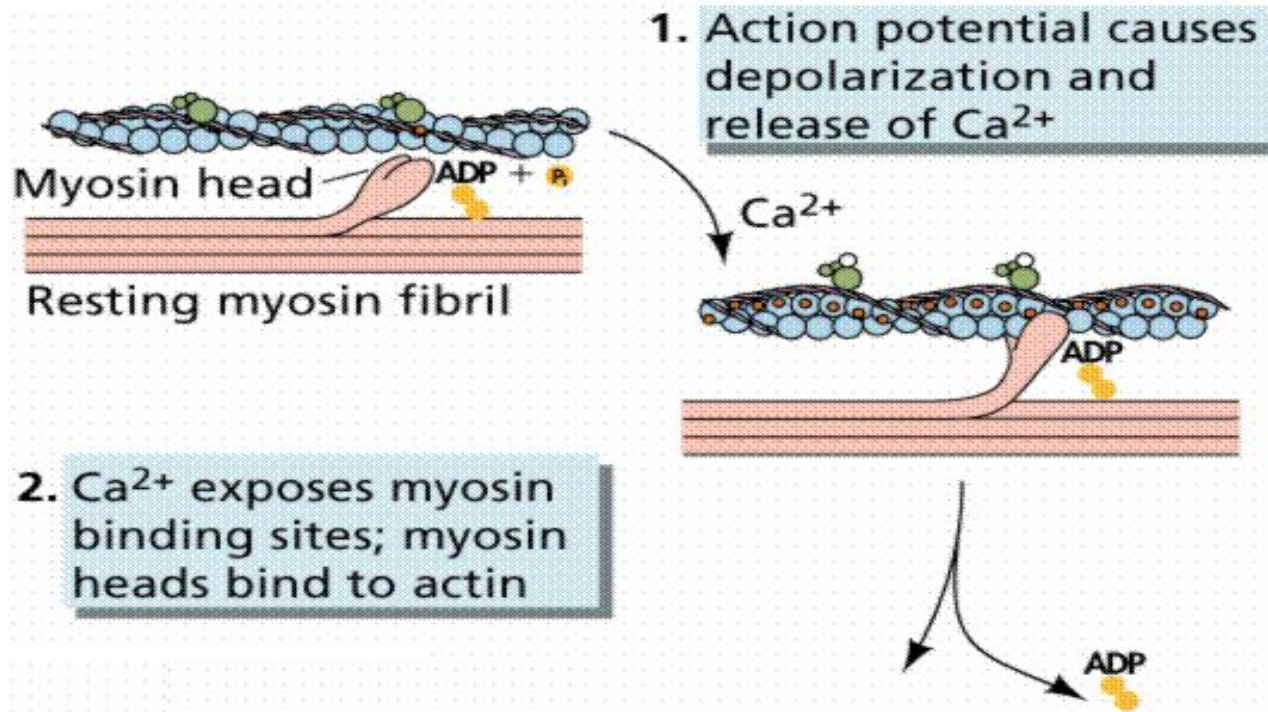


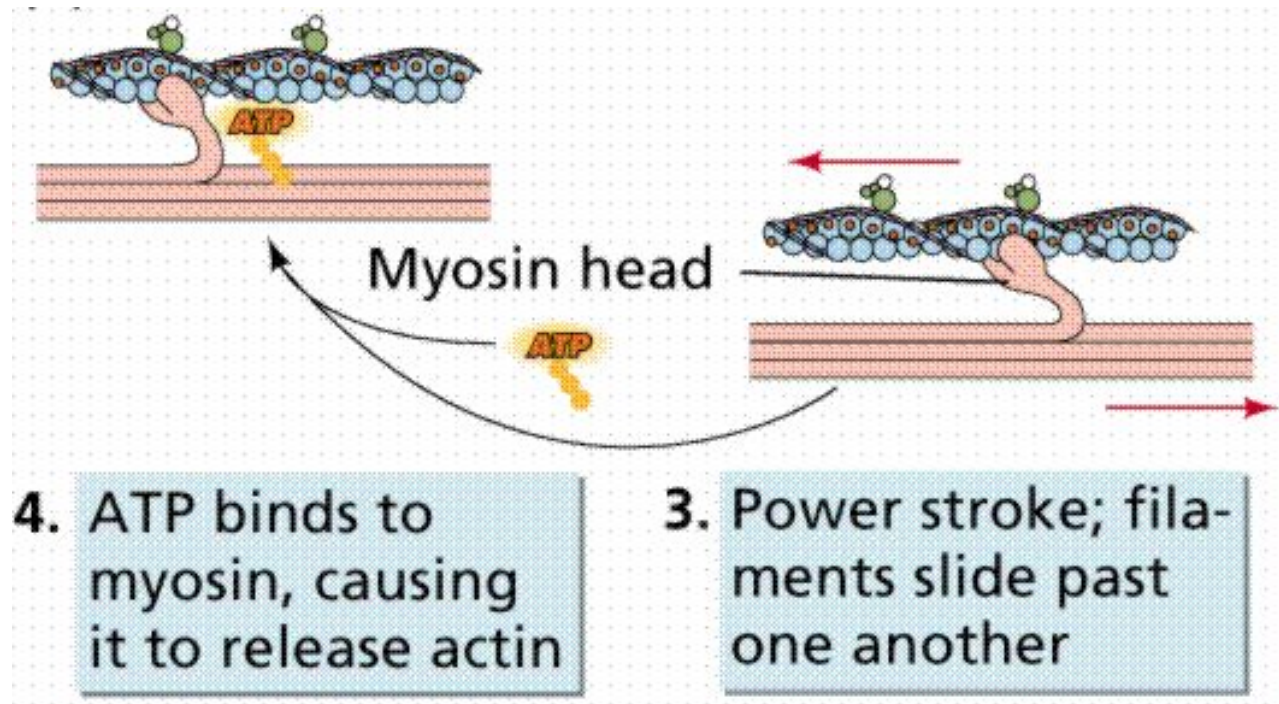
Рис. 125. Схема строения саркомера

## Механизм скольжения (продолжение)



Через  $\text{Ca}^{2+}$  образуется мостик между АДФ и АТФ. В результате уменьшается отрицательный заряд АТФ и он взаимодействует с молекулой АТФ-азы. Головка толстой протофибриллы уплощается, а тонкая протофибрилла продвигается по отношению к толстой на один межмостиковый промежуток (около 15 нм).





- Затем кальциевый мостик разрушается, т. к. АТФ под влиянием АТФ-азы превращается в АДФ. После этого образуется новый мостик с соседней головкой толстой протофибриллы. В процессе мышечного сокращения образуется энергия, которая частично расходуется на само мышечное сокращение. Инициатором мышечного сокращения является  $Ca^{2+}$ .

# Строение молекулы миозина

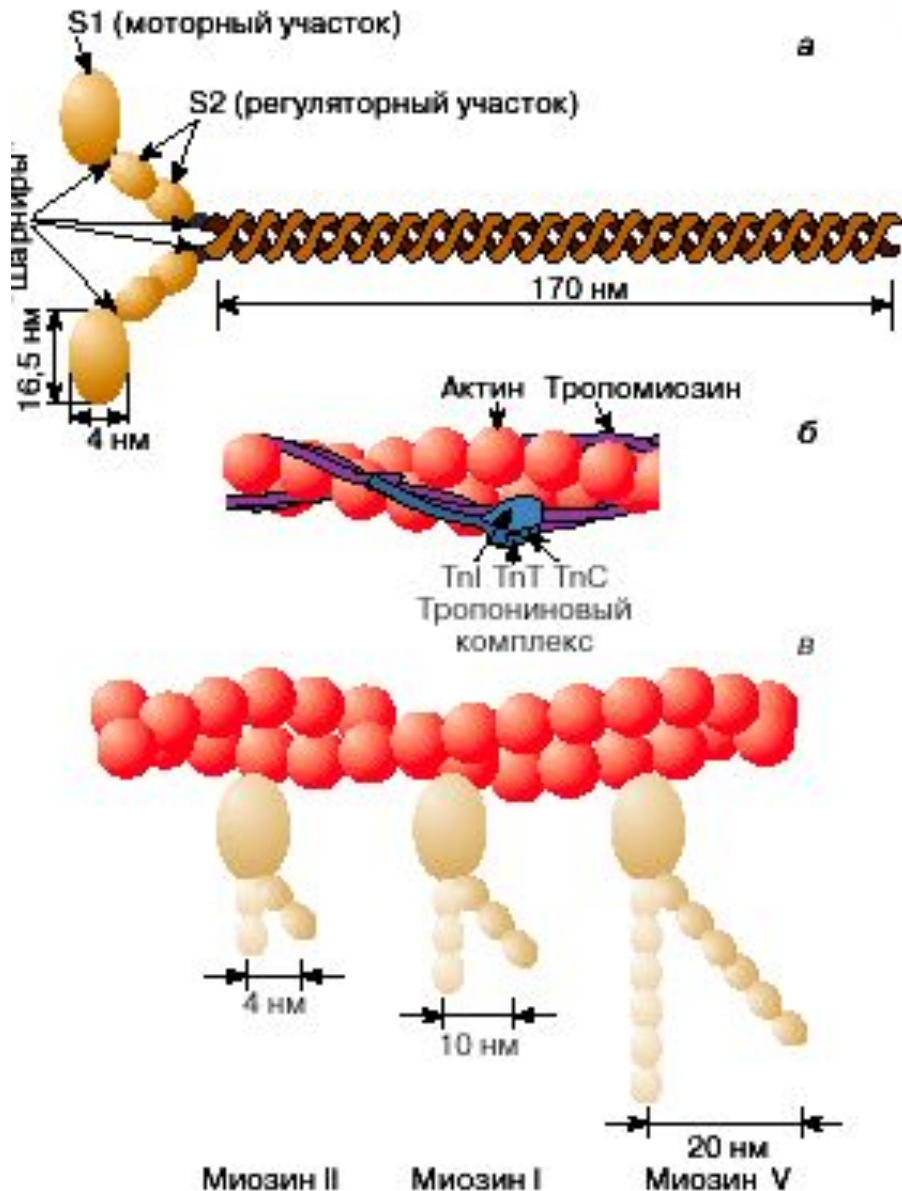
## (а) и тонкой нити (б)

В расслабленной мышце тропомиозин препятствует взаимодействию головки миозина с актином. Внизу (в) схематически показано различие геометрических характеристик моторных участков молекул миозина трех разных типов

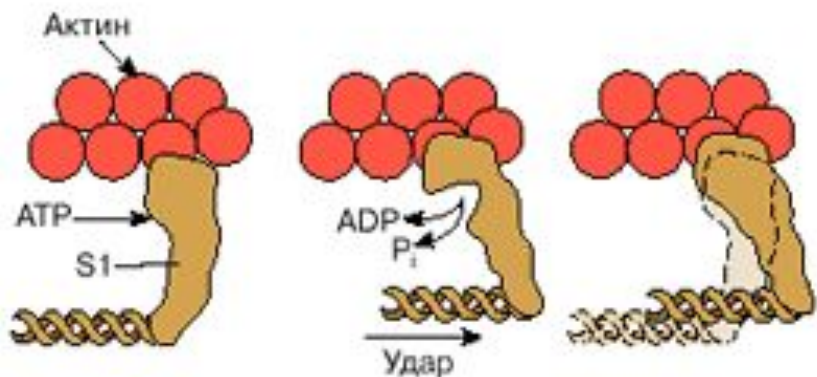
Моторный фрагмент миозина (S1) непосредственно взаимодействует с тонкой актиновой нитью. Фрагмент S1 включает в себя каталитический центр, с которым связывается молекула АТФ и где происходит ее гидролиз до АДФ и  $P_i$ . В ходе реакции гидролиза АТФ выделяется энергия, за счет которой работает миозин.

Фрагмент S1 представляет собой глобулу размером 16,5 x 6,5 x 4 нм. На картине трехмерного строения S1 видны место посадки АТФ и выступающий наружу участок полипептидной цепи, который непосредственно взаимодействует с актином.

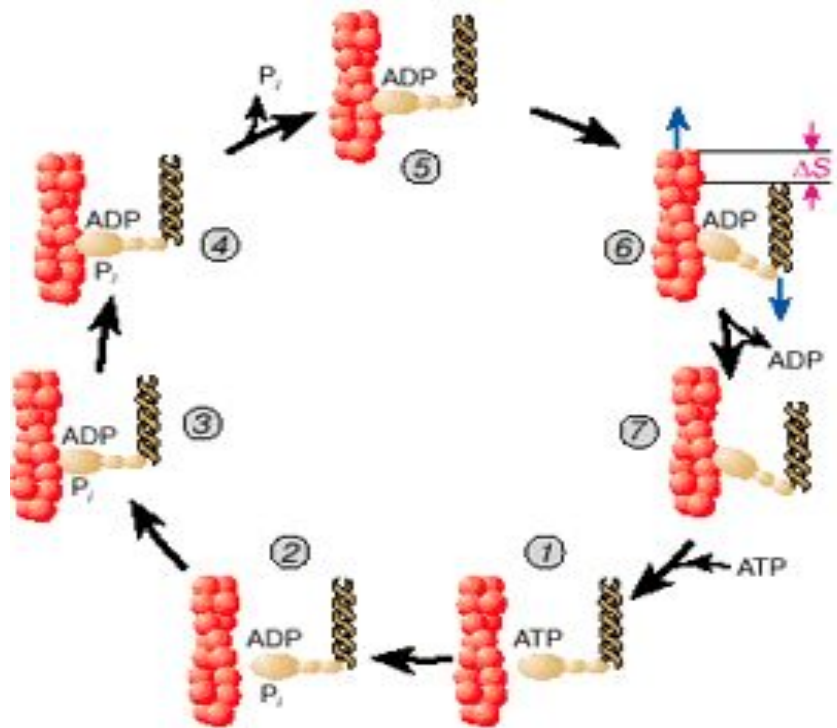
Вращательная подвижность головки миозина обеспечивается за счет шарниров, которые представляют собой гибкие участки полипептидной цепи. Один из них находится в месте соединения фрагментов S1 и S2, другой расположен между фрагментом S2 и хвостом миозина (а).



- Наличие молекулярных шарниров дает возможность фрагменту S1 присоединяться и отсоединяться от нити актина, а также изменять свою ориентацию в ходе сократительного цикла

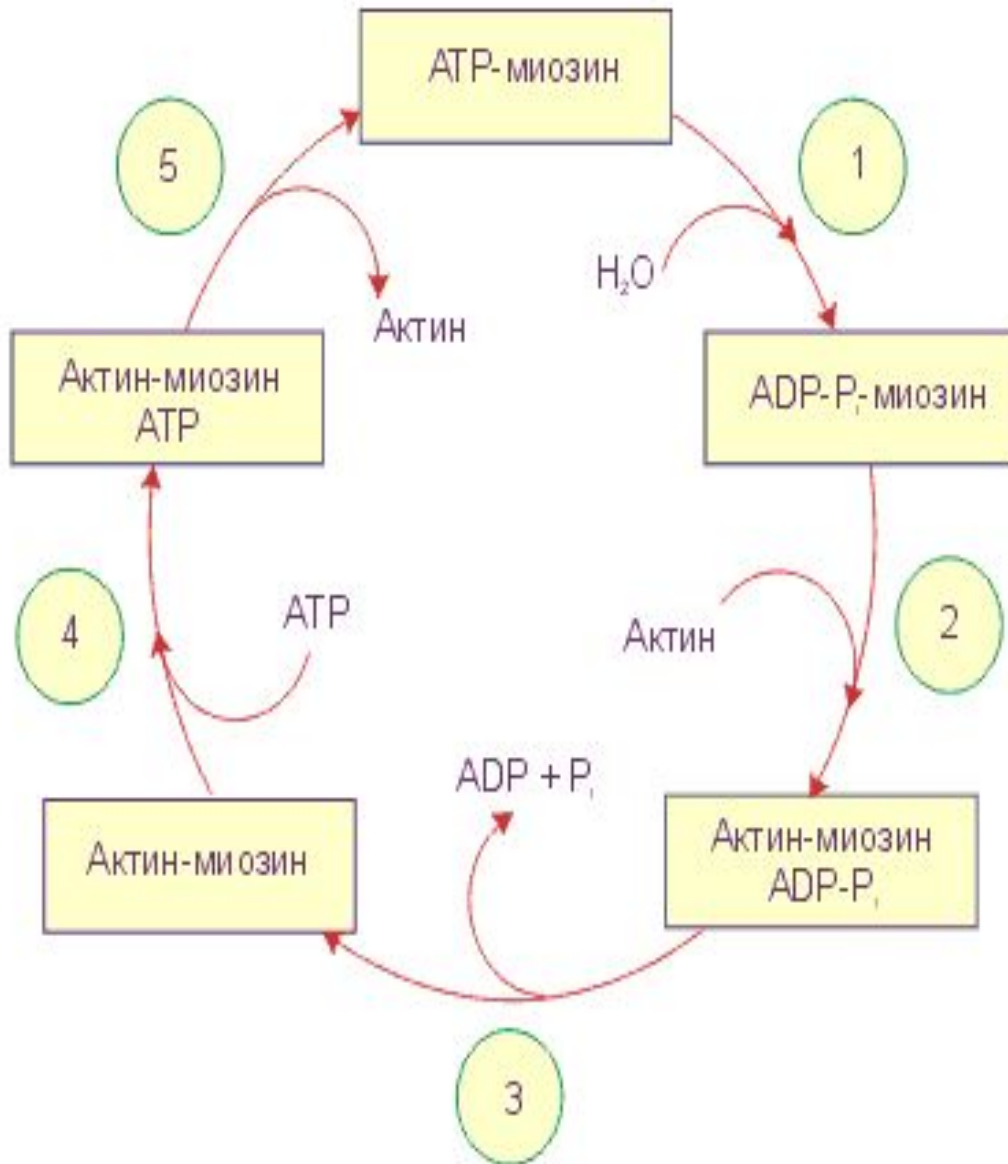


Схема, показывающая изменение положения головки миозина (S1) относительно тонкой нити в ходе структурных перестроек актомиозинового комплекса, которые приводят к возникновению силы, тянущей хвост миозина



Цикл структурных превращений актомиозинового комплекса, приводящих к смещению молекулы миозина вдоль нити актина





- **ЦИКЛ АССОЦИИИ-ДИССОЦИИИ НИТЕЙ АКТИНА И МИОЗИНА**
- (1) АТФ-аза миозина гидролизует АТФ до АДФ и неорганического фосфата.
- (2) Миозиновая головка взаимодействует с F-актином.
- (3) Головка миозина совершает гребковое движение по актиновой нити, продвигая ее к центру миоцита. Комплекс миозин-F-актин освобождает продукты гидролиза (АДФ и неорганический фосфат), образовавшиеся в первой стадии и
- (4) связывает новую молекулу АТФ.
- (5) Так как комплекс миозин-АТФ обладает низким сродством к актину, взаимодействие миозина с актиновой нитью блокируется.

## Механизм мышечного расслабления

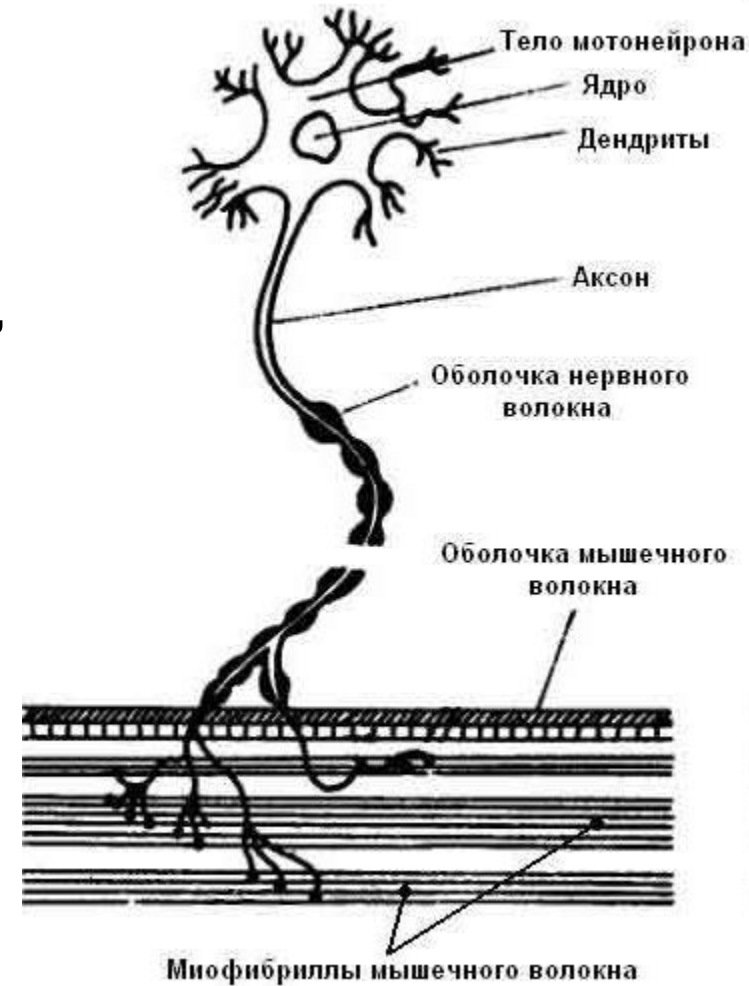
- В настоящее время расслабление считается активным процессом, причем расход энергии больше, чем при сокращении. Источник сокращения - АТФ, расщепляющийся при сокращении.
- Доказательства:
- появление мышечных контрактур при утомлении (т.е. при деятельном сокращении);
- явления трупного окоченения (отсутствие энергии).

# Факторы, обеспечивающие расслабление

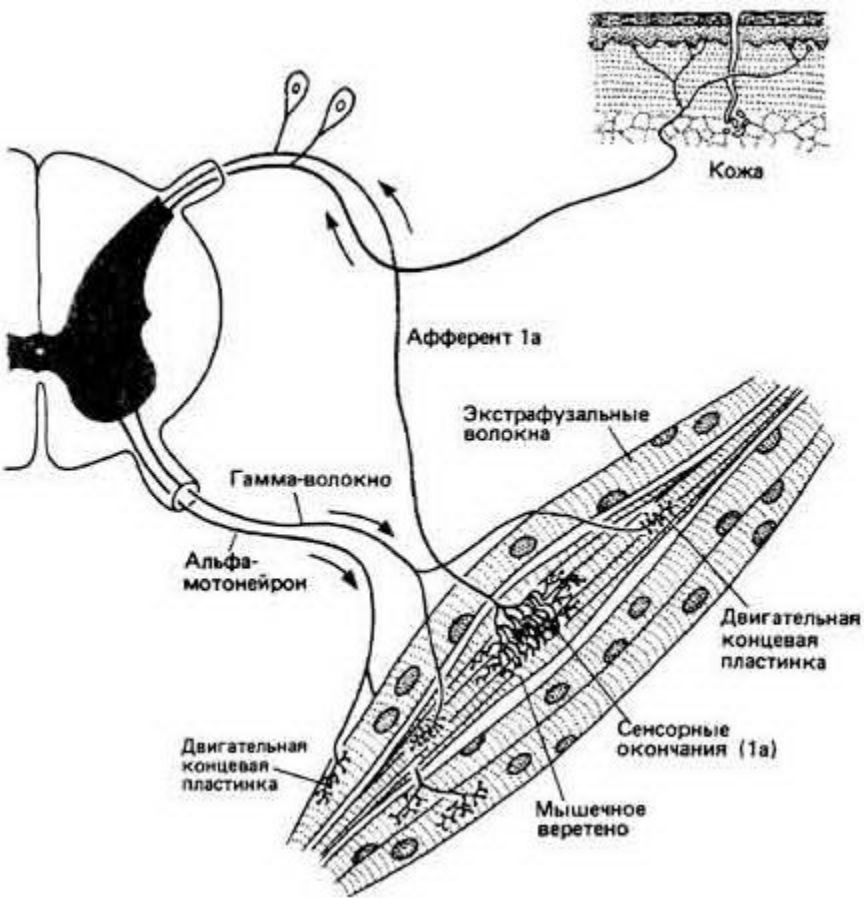
- Биохимические вещества, способствующие расслаблению:
- АТФ (источник энергии) - 90 % энергии расходуется на работу Са-насоса, который закачивает  $Ca^{2+}$  из межфибрилярного пространства обратно в саркоплазматический ретикулум против градиента концентрации. В результате количество  $Ca^{2+}$  в межфибрилярном пространстве снижается ниже пороговой величины, поэтому рвутся кальциевые мостики. АТФ является биологической "смазкой". Молекулы фосфора обладают способностью стимулировать упругие свойства мышцы. Стимулирующим действием на расслабление мышцы обладает фактор Моррея-Бендалла, предполагают, что это белковое вещество, обладающий способностью влиять на проницаемость саркоплазматического ретикулума, т. к. при разрушении саркоплазматического ретикулума фактор Моррея-Бендалла не оказывают никакого действия;
- Биомеханические факторы - за счет упругих свойств - после мышечных сокращений тонкие протофибриллы стремятся вернуться в свое прежнее положение.

# Понятие о нейромоторных единицах

- Нейромоторная единица - совокупность нейрона и группы мышечных волокон, иннервируемых аксоном этого нейрона.
- В состав нейромоторной единицы входят:
  - нервная клетка - в основном мотонейроны, тела которых лежат в передних рогах спинного мозга;
  - аксон мотонейрона - миелиновые волокна;
  - группа мышечных волокон - в зависимости от вида деятельности количества волокон различно. Если тонкая работа 2-4, если грубая - до нескольких тысяч.



# Виды нейромоторных единиц



- По характеру возбуждения, возникающего в мышечных волокнах все нейромоторные единицы делятся на 2 группы.

## Фазные и тонические

- **Фазные нейромоторные единицы-** образуются альфа-мотонейронами. Это самые крупные мотонейроны (диаметр 10-20 мкм). Скорость проведения возбуждения по отростку этого аксона - 120 м/с. Аксон обеспечивает одиночную иннервацию, образуя на каждом волокне 1-2 синапса. В каждом синапсе при возбуждении возникает достаточный потенциал концевой пластинки, который обеспечивает возникновение потенциала действия в мышце (импульсное возбуждение). Лучше работают под действием одиночного возбуждения (импульса), при котором возникает распространяющееся возбуждение.

- Среди фазных нейромоторных единиц выделяют быстрые и медленные.
- **Быстрые** - продолжительность потенциала действия в 2 раза меньше, чем в медленных. Волна сокращения в 5 раз меньше, чем в медленных. Скорость распространения возбуждения в быстрых нейромоторных единицах в 2 раза больше, чем в медленных. Таким образом, быстрые фазные нейромоторные единицы обеспечивают динамическую работу, когда быстрое сокращение сменяется быстрым расслаблением. Для этого вида нейромоторных единиц характерно анаэробное образование энергии. Эти мышечные волокна практически не содержат миоглобина - светлые, белые мышцы;
- **Медленные**- обеспечивают в основном статическую работу, медленное, длительное сокращение мышц. Основной поставщик энергии окислительно-восстановительные процессы. Содержит миоглобин, который депонирует кислород. По цвету темные, красные мышцы.



## Тонические нейромоторные единицы

- образуются гамма-мотонейронами передних рогов спинного мозга (самые мелкие, диаметр 4-6 мкм).
- Скорость проведения импульса по отросткам этих нейронов - 30 м/с, в синапсах возникает местный потенциал концевой пластинки (местное возбуждение).
- Аксоны тонических нейронов обеспечивают множественную иннервацию, т. е. на каждом мышечном волокне образуются несколько десятков синапсов и за счет суммации местных потенциалов и возникает потенциал действия.
- Возбуждение тонической нейромоторной единицы происходит под влиянием серии импульсов (частота около 10 Гц).
- Тонические нейромоторные единицы обеспечивают медленное сокращение мышц, участвуют в возникновении тонуса.

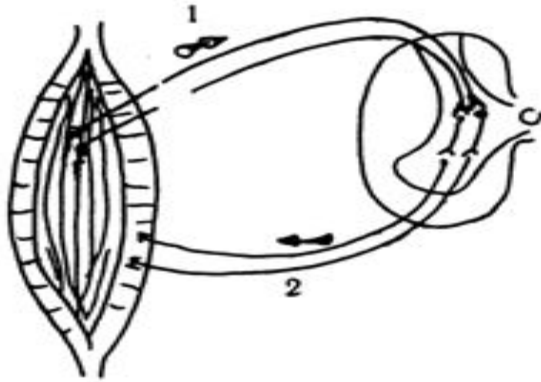


Рис. 1.4. Миотатический рефлекс:  
1. афферентные волокна типа IA  
2. эфферентные альфамотонейроны.

- Скелетные мышцы образуются различными мышечными волокнами, которые входят в состав фазных и тонических нейромоторных единиц. Попеременное включение нейромоторных единиц обеспечивает изменение функционального состояния мышцы. В состоянии покоя работают тонические нейромоторные единицы, в состоянии активности - фазные нейромоторные единицы.
- Кроме двигательной иннервации присутствует вегетативная. Все скелетные мышцы получают импульсы из симпатической нервной системы, которая регулирует обменные процессы.

## Тонус мышц. Механизм возникновения мышечного тонуса

- **Тонус** - умеренное напряжение мышц, когда они находятся в состоянии относительного покоя. Тонус поддерживается за счет нервных импульсов, поступающих из центральной нервной системы даже в состоянии покоя. Источники импульсов - мотонейроны (альфа и гамма) передних рогов спинного мозга. Они должны сами находиться в состоянии тонуса.

# Причины тонуса нейронов

- рефлекторное происхождение тонуса мышц - мотонейроны получают импульсы от рецепторов скелетных мышц.
- Доказательство: исчезновение тонуса скелетных мышц при перерезке задних корешков спинного мозга; действие гуморальных факторов - активность мотонейронов поддерживается за счет действия метаболитов (например,  $\text{CO}_2$ , лактат - накапливается в спинном мозге, возбуждая нейроны);
- влияние вышележащих отделов центральной нервной системы - они поддерживают тонус мышц и регулируют его уровень и распределение.
- Доказательство: удаление головного мозга у лягушки.