**ЛЕКЦИЯ 4**

**ФИЗИОЛОГИЯ МЫШЦ**

1. Физиологические свойства скелетных мышц.

2. Физиологические особенности гладких мышц.

3. Основные свойства сердечной мышцы.

4. Строение мышечного волокна.

У позвоночных и человека **три вида мышц**: поперечнополосатые скелетные мышцы, поперечнополосатые сердечные мышцы (миокард) и гладкие мышцы, образующие стенки полых внутренних органов и сосудов.

Анатомической и функциональной единицей скелетных мышц является **нейромоторная единица** – двигательный нейрон и иннервируемая им группа мышечных волокон. Импульсы, посылаемые мотонейроном, приводят в действие все образующие ее мышечные волокна.

**Скелетные мышцы** состоят из большого количества мышечных волокон. Волокно поперечнополосатой мышцы имеет вытянутую форму, диаметр его от 10 до 100 мкм, длина волокна от нескольких сантиметров до 10-12 см. Мышечная клетка окружена тонкой мембраной – **сарколеммой**, содержит **саркоплазму** (протоплазму) и многочисленные ядра. Сократительной частью мышечного волокна являются длинные мышечные нити – **миофибриллы**, состоящие в основном из актина, проходящие внутри волокна от одного конца до другого, имеющие поперечную исчерченность. Миозин в гладких мышечных клетках находится в дисперсном состоянии, но содержит много белка, играющего важную роль в поддержании длительного тонического сокращения.

В период относительного покоя скелетные мышцы полностью не расслабляются и сохраняют умеренную степень напряжения, т.е. **мышечный тонус**.

**Основные функции мышечной ткани:**

1. Двигательная – обеспечение движения;

2. Статическая – обеспечение фиксации, в том числе и в определенной позе;

3. Рецепторная – в мышцах имеются рецепторы, позволяющие воспринимать собственные движения;

4. Депонирующая – в мышцах запасаются вода и некоторые питательные вещества.

**Физиологические свойства скелетных мышц.**

**Возбудимость.** Ниже, чем возбудимость нервной ткани. Возбуждение распространяется вдоль мышечного волокна.

**Проводимость.** Меньше проводимости нервной ткани.

**Рефрактерный период** мышечной ткани более продолжителен, чем нервной ткани.

**Лабильность** мышечной ткани значительно ниже, чем нервной.

**Сократимость** – способность мышечного волокна изменять свою длину и степень напряжения в ответ на раздражение пороговой силы.

При **изотоническом сокращении** изменяется длина мышечного волокна без изменения тонуса. При **изометрическом сокращении** возрастает напряжение мышечного волокна без изменения его длины.

В зависимости от условий стимуляции и функционального состояния мышцы может возникнуть одиночное, слитное (тетаническое) сокращение или контрактура мышцы.

**Одиночное мышечное сокращение**. При раздражении мышцы одиночным импульсом тока возникает одиночное мышечное сокращение.

Амплитуда одиночного сокращения мышцы зависит от количества сократившихся в этот момент миофибрилл. Возбудимость отдельных групп волокон различна, поэтому пороговая сила тока вызывает сокращение лишь наиболее возбудимых мышечных волокон. Амплитуда такого сокращения минимальна. При увеличении силы раздражающего тока в процесс возбуждения вовлекаются и менее возбудимые группы мышечных волокон; амплитуда сокращений суммируется и растет до тех пор, пока в мышце не останется волокон, не охваченных процессом возбуждения. В этом случае регистрируется максимальная амплитуда сокращения, которая не увеличивается, несмотря на дальнейшее нарастание силы раздражающего тока.

**Тетаническое сокращение**. В естественных условиях к мышечным волокнам поступают не одиночные, а ряд нервных импульсов, на которые мышца отвечает длительным, тетаническим сокращением, или **тетанусом**. К тетаническому сокращению способны только скелетные мышцы. Гладкие мышцы и поперечнополосатая мышца сердца не способны к тетаническому сокращению из-за продолжительного рефрактерного периода.

Тетанус возникает вследствие суммации одиночных мышечных сокращений. Чтобы возник тетанус, необходимо действие повторных раздражений (или нервных импульсов) на мышцу еще до того, как закончится ее одиночное сокращение.

Если раздражающие импульсы сближены и каждый из них приходится на тот момент, когда мышца только начала расслабляться, но не успела еще полностью расслабиться, то возникает зубчатый тип сокращения (**зубчатый тетанус**).

Если раздражающие импульсы сближены настолько, что каждый последующий приходится на время, когда мышца еще не успела перейти к расслаблению от предыдущего раздражения, то есть происходит на высоте ее сокращения, то возникает длительное непрерывное сокращение, получившее название **гладкого тетануса**.

**Гладкий тетанус** – нормальное рабочее состояние скелетных мышц обусловливается поступлением из ЦНС нервных импульсов с частотой 40-50 в 1 сек.

Зубчатый тетанус возникает при частоте нервных импульсов до 30 в 1 сек. Если мышца получает 10-20 нервных импульсов в 1 сек, то она находится в состоянии мышечного тонуса, т.е. умеренной степени напряжения.

**Утомление мышц**. При длительном ритмическом раздражении в мышце развивается утомление. Признаками его являются снижение амплитуды сокращений, увеличение их латентных периодов, удлинение фазы расслабления и, наконец, отсутствие сокращений при продолжающемся раздражении.

Еще одна разновидность длительного сокращения мышц – **контрактура**. Она продолжается и при снятии раздражителя. Контрактура мышцы наступает при нарушении обмена веществ или изменении свойств сократительных белков мышечной ткани. Причинами контрактуры могут быть отравление некоторыми ядами и лекарственными средствами, нарушение обмена веществ, повышение температуры тела и другие факторы, приводящие к необратимым изменениям белков мышечной ткани.

**Физиологические особенности гладких мышц.**

Гладкие мышцы образуют стенки (мышечный слой) внутренних органов и кровеносных сосудов. В миофибриллах гладких мышц нет поперечной исчерченности. Это обусловлено хаотичным расположением сократительных белков. Волокна гладких мышц относительно короче.

Гладкие мышцы **менее возбудимы**, чем поперечнополосатые. Возбуждение по ним распространяется с **небольшой скоростью** – 2-15 см/с. Возбуждение в гладких мышцах может **передаваться с одного волокна на другое**, в отличие от нервных волокон и волокон поперечнополосатых мышц. Сокращение гладкой мускулатуры происходит более **медленно** и **длительно**. Рефрактерный период в гладких мышцах **более продолжителен**, чем в скелетных.

Важным свойством гладкой мышцы является ее **большая пластичность**, т.е. способность сохранять приданную растяжением длину без изменения напряжения. Данное свойство имеет существенное значение, так как некоторые органы брюшной полости (матка, мочевой пузырь, желчный пузырь) иногда значительно растягиваются.

Характерной особенностью гладких мышц является их способность к **автоматической деятельности**, которая обеспечивается нервными элементами, заложенными в стенках гладкомышечных органов.

Адекватным раздражителем для гладких мышц является их быстрое и сильное **растяжение**, что имеет большое значение для функционирования многих гладкомышечных органов (мочеточник, кишечник и другие полые органы)

Особенностью гладких мышц является также их **высокая чувствительность** к некоторым биологически активным веществам (ацетилхолин, адреналин, норадреналин, серотонин и др.).

Гладкие мышцы иннервируются симпатическими и парасимпатическими вегетативными нервами, которые, как правило, оказывают противоположное влияние на их функциональное состояние.

**Основные свойства сердечной мышцы.**

Сердечная мышца, как и скелетные мышцы, обладает свойством **возбудимости**, способностью проводить возбуждение и **сократимостью**. К физиологическим особенностям сердечной мышцы относятся **удлиненный рефрактерный период** и **автоматизм**.

**Возбудимость сердечной мышцы**. Сердечная мышца менее возбудима, чем скелетная. Для возникновения возбуждения в сердечной мышце необходим более сильный раздражитель, чем для скелетной.

**Проводимость**. Возбуждение по волокнам сердечной мышцы проводится с меньшей скоростью, чем по волокнам скелетной мышцы.

**Сократимость**. Реакция сердечной мышцы не зависит от силы наносимых раздражений. Сердечная мышца максимально сокращается и на пороговое и на более сильное по величине раздражение.

**Рефрактерный период**. Сердце, в отличие от других возбудимых тканей, имеет значительно выраженный и удлиненный рефрактерный период. Он характеризуется резким снижением возбудимости ткани в период ее активности. Благодаря этому сердечная мышца не способна к тетаническому (длительному) сокращению и совершает свою работу по типу одиночного мышечного сокращения.

**Автоматизм сердца**. Вне организма при определенных условиях сердце способно сокращаться и расслабляться, сохраняя правильный ритм. Способность сердца ритмически сокращаться под влиянием импульсов, возникающих в нем самом, носит название автоматизма.

**Строение мышечного волокна**

Основной структурный элемент мышечного волокна – миофибриллы. Миофибриллы образуют структуру с чередованием светлых и темных дисков, пространственно совпадающих у многих волокон в мышце, что и дало основание для термина исчерченные.

В соответствии со схемой Хаксли, а также биохимическими исследованиями, миофибриллы содержат сократительные белки. Толстые и тонкие нити миозина и актина вдвигаются в промежутки между собой за счет скольжения в присутствии АТФ и ионов Са2+.

**Миозин** – сократительный белок, массой 490000, имеет две фракции, легкого и тяжелого миозина, 2 альфа-спирали. Длина молекулы до 1400 ангстрем. По массе составляет 54 % от массы мышцы.

**Актин** – белок с массой 46000, образует одну закрученную цепь, состоящую из двух спиралей. Различают G-актин, глобулярный, и F-актин, составленный из отдельных глобул. По массе занимает 21 % мышцы.

**Тропомиозин** (нить) и **тропонин** (глобула), выполняют регуляторную роль, без кальция препятствуют сокращению, составляют 15 % массы мышцы.

Миозиновые и актиновые нити составляют основу сократительного механизма. Кроме нитей, в мышечном волокне имеется тубулярная система, или система канальцев. Образована впячиваниями наружной мембраны (Т-канальцы) и саркоплазматическим ретикулумом – сетью продольно ориентированных каналов и цистерн между миофибриллами.

Поперечнополосатые мышцы способны сокращаться в двух режимах – изотоническом (постоянная тяга) и изометрическом (постоянная длина), хотя эти понятия по механизму перекрываются. Ауксотонический режим более часто встречается, при сокращении меняется и тяга, и геометрия мышцы.

Исчерченные мышцы обладают широким диапазоном скоростей сокращения, поэтому их можно делить на **быстрые** (фазические) и **медленные** (тонические).

Скорость сокращения мышц зависит от их биохимических свойств и иннервации. У позвоночных мышцы бывают богатыми миоглобином (депо кислорода) и белыми. Красные миоглобиновые мышцы сокращаются медленно и не так скоро утомляются. По набору ферментов белые мышцы приспособлены к анаэробному гликолизу, а красные к окислительному фосфорилированию. Для красных мышц характерен запас липидов, много крупных митохондрий, высокая активность фосфорилазы, цитохромоксидазы, сукцинатдегидрогеназы. Для белых быстрых мышц характерно малое число митохондрий, много гликогена, высокая активность мышечной лактатдегидрогеназы. Сердечная мышца относится к красному типу, содержит мало гликогена, но много ферментов аэробного обмена. Во всех мышцах имеются быстрые и медленные волокна.

Как правило, быстрые мышечные волокна иннервированы более толстыми нервными волокнами, они имеют более высокий потенциал покоя. У медленных мышечных волокон обнаруживается большая емкость, и высокое удельное сопротивление мембраны, что дает большую постоянную времени. Тонические медленные мышцы получают много двигательных нервных пресинаптических окончаний, поэтому возбуждение обеспечивается нервным механизмом.

Медленные волокна сокращаются градуально, продолжительно с меньшим утомлением. Нервный импульс и последующее высвобождение ацетилхолина в синапсе запускает процесс сокращения, но это совсем не обязательно приводит к возникновению потенциала действия.

Иннервация поперечнополосатых мышц осуществляется мотонейронами, локализованными в вентральных рогах спинного мозга. Один нейрон коллатералями своего аксона иннервирует несколько мышечных волокон. Комплекс, включающий один мотонейрон и иннервируемые им мышечные волокна, носит название моторной или двигательной единицы. В одну мышцу объединены многие двигательные единицы. Плотность иннервации отражает количество нервных волокон, приходящихся на одно мышечное волокно. Плотность иннервации велика в мышцах пальцев, языка, глаз, в тех мышцах, которые выполняют «тонкие» движения.

Мембранный потенциал покоя мышечного волокна определяется двумя ионами, находящимися в определенных соотношениях, ионами K+ и Cl-. Мембрана мышечной клетки проницаема для этих двух ионов в состоянии покоя. Мембранный потенциал определяется суммой концентраций электрогенных катионов и анионов, но зависит от K+ и Cl- в большей степени, чем от других. Градиенты калия и хлора (калия больше в саркоплазме, хлора в интерстиции) выровнены таким образом, что пока не произойдет изменение концентрации одного из них относительно другого, мембранный потенциал сдвинуться не может (правило Доннана). Например, рост концентрации К+ во внеклеточной среде не снижает мембранный потенциал немедленно, сначала в волокно должен поступить хлор, чтобы выровнять градиент концентраций анионов и катионов по обе стороны клеточной мембраны.

Но механизм генерации потенциала концевой пластинки и потенциала действия сходен с тем, который реализуется и в других возбудимых клетках. Большая емкость мембраны обусловливает большую амплитуду потенциала дейстивя, большую его длительность и большой рефрактерный период. Большие токи, генерируемые мышцами, дают возможность регистрировать миограмму с поверхности тела.

Возникновение потенциала действия необходимо для осуществления сокращения. Необходимым условием сокращения мышцы, то есть условием перемещения актиновых и миозиновых нитей относительно друг друга, является повышение в саркоплазме концентрации ионов Са2+.

В состоянии покоя концентрация кальция в цитоплазме мышечного волокна мала, весь кальций с помощью кальциевых ионных насосов «закачан» в цистерны саркоплазматического ретикулума. Пройти в саркоплазму ионы кальция могут только по потенциалзависимым кальциевым ионным каналам. Т-система и предназначена для передачи потенциала, открывающего эти ионные каналы. Инициация процесса обусловлена возникновением потенциала действия.

Итак, потенциал действия запускает деполяризацию мембран Т-системы, из полостей саркоплазматического ретикулума по каналам кальций подходит к актиновым и миозиновым нитям. Актиновые и миозиновые нити скользят, тратится АТФ. Перемещение (протягивание) актиновых и миозиновых нитей происходит за счет «гребковых» движений головок миозина, несущих заряд и периодически прикрепляющихся к тонким нитям. Амплитуда одного гребка 20 нм, частота до 50 событий в секунду.

В покое головка миозинового «мостика» фосфориллирована, но не может прикрепится к актину из-за помехи в виде нити тропомиозина и глобулы тропонина. Для устранения этой помехи нужен кальций. Са2+ входит в пространство, окружающее миофибриллы, и в присутствии АТФ тропонин отодвигает нить тропомиозина. Миозиновая головка соединяется с актином. В этот момент мостик сгибается из-за конформации белка, осуществляется сдвиг на 1 шаг. Далее происходит отрыв мостика, снова идет фосфориллирование, и процесс повторяется. АТФ фосфориллирует миозин, тропонин блокирует актин. Все это описание отражает наиболее вероятный механизм мышечного сокращения, но он до конца не доказан. Доказана только роль АТФ и ионов кальция, а также факт скольжения нитей.

Считается, что на 1 шаг перемещения сократительных белков тратится энергия 1 молекулы АТФ, роль АТФ-азы играет актомиозин, т.е. комплекс актина и миозина. Необходимо присутствие Са2+ и Mg2+. АТФ тратится и на расслабление мышцы, для работы кальциевых ионных насосов, перекачивающих кальций во внутриклеточные депо. Механизм расслабления мышц изучен слабее, чем механизм сокращения. Есть мнение, что мышцы расслабляются из-за действия внешних сил (активность мышц-антагонистов) и пластификации.

Мышцы способны сокращаться в нескольких режимах, в зависимости от частоты прихода управляющих стимулов. При 15 Гц регистрируется зубчатый тетанус, при частоте, превышающей 25 Гц – гладкий. Одиночные сокращения происходят при частотах, близких к 1 Гц. Для каждой из мышц имеется оптимум и пессимум частоты, при оптимальной частоте стимуляции она укорачивается на 20 % первоначальной длины и развивает максимальное усилие. При этом часть волокон может сокращаться по гладкому тетанусу, часть – по зубчатому.

**Вопросы для самоконтроля**

1. Перечислите основные функции мышечной ткани. 2. Какие свойства выделяют у скелетных мышц? 3. Каким бывает одиночное мышечное сокращение? 4. Расскажите о физиологических особенностях гладких мышц. 5. Какие свойства выделяют у сердечной мышцы? 6. Расскажите о строении мышечного волокна.