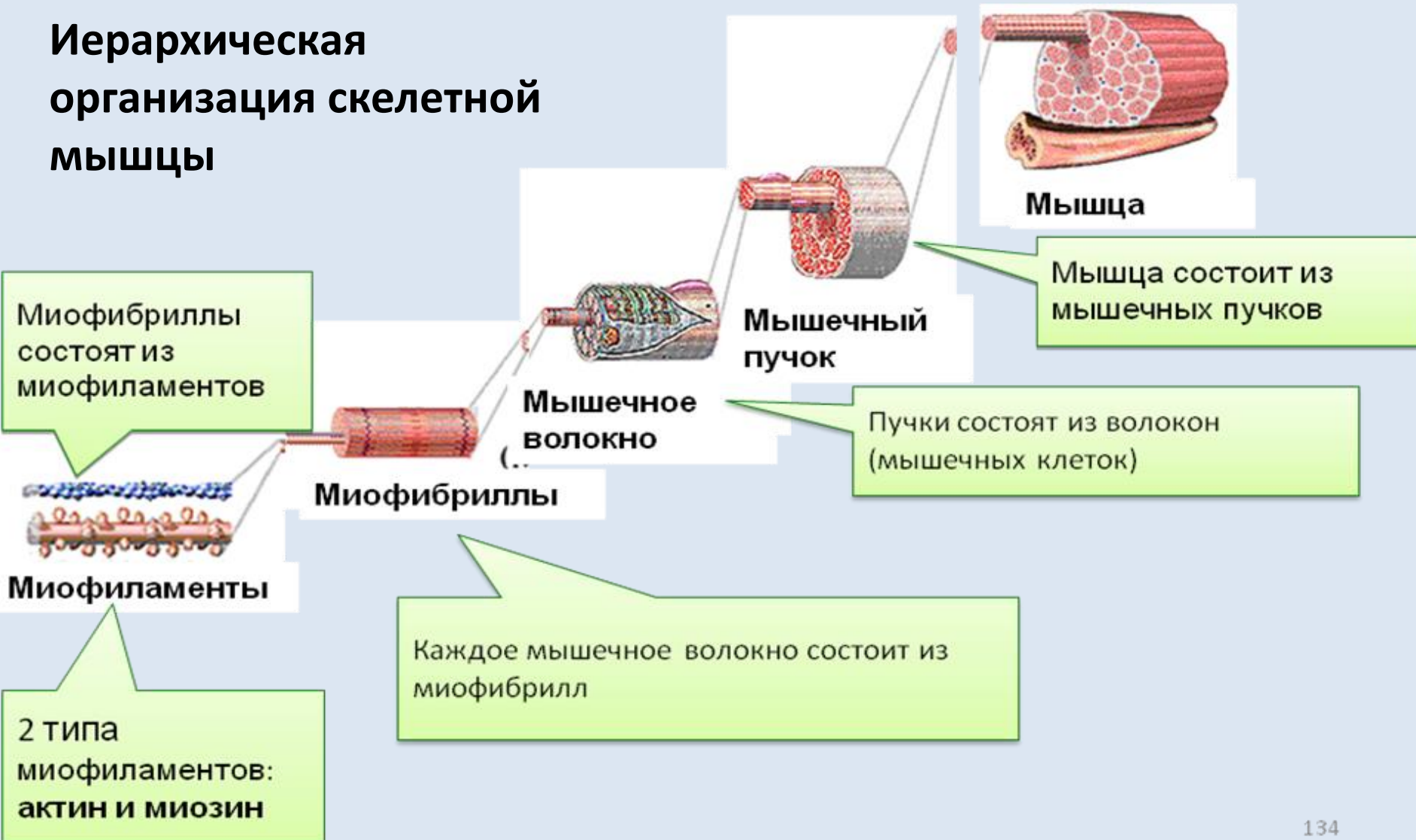


# Тема 5

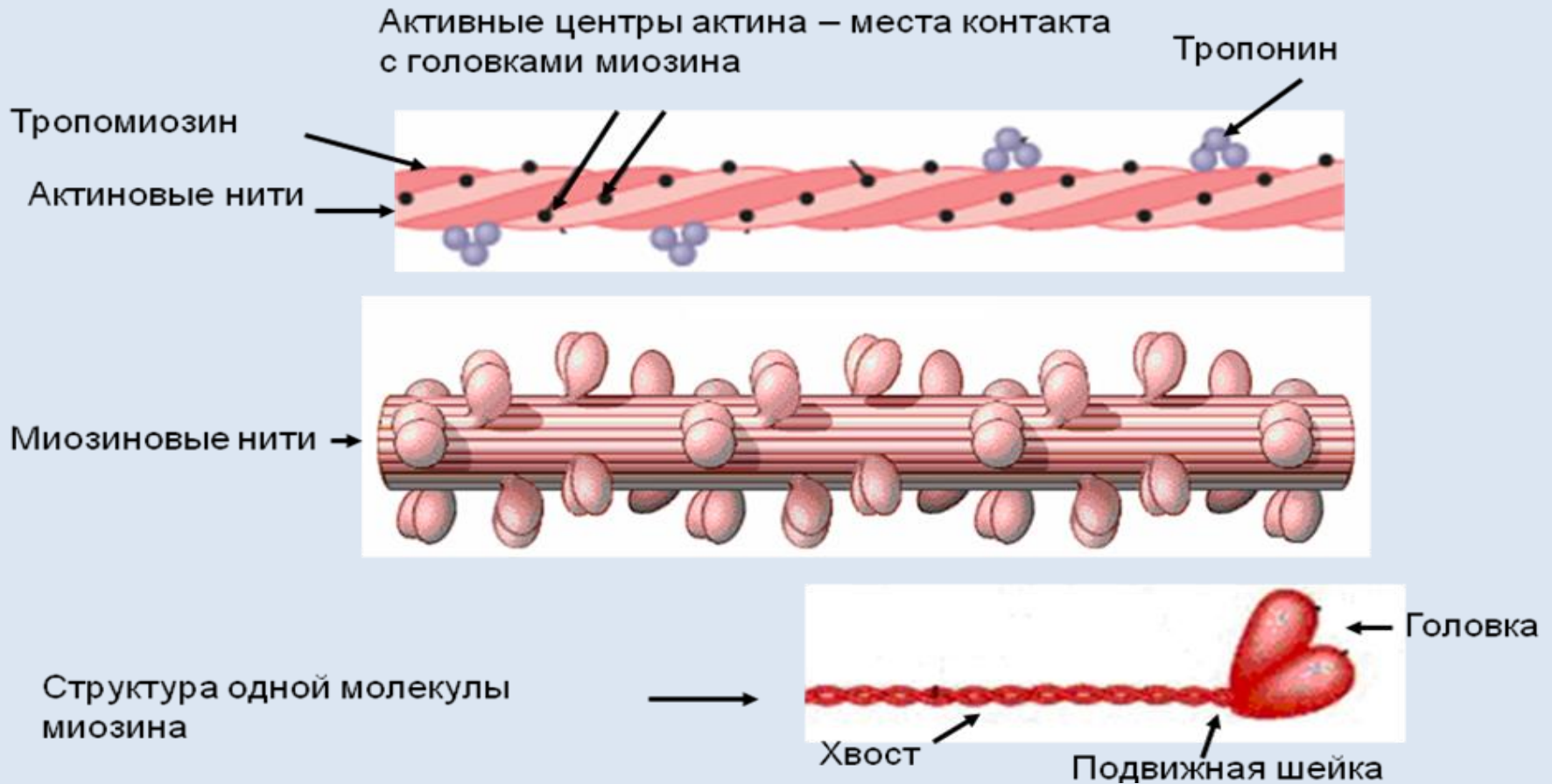
# ФИЗИОЛОГИЯ МЫШЦ

# 1. Морфофункциональная организация скелетных мышц

## Иерархическая организация скелетной мышцы

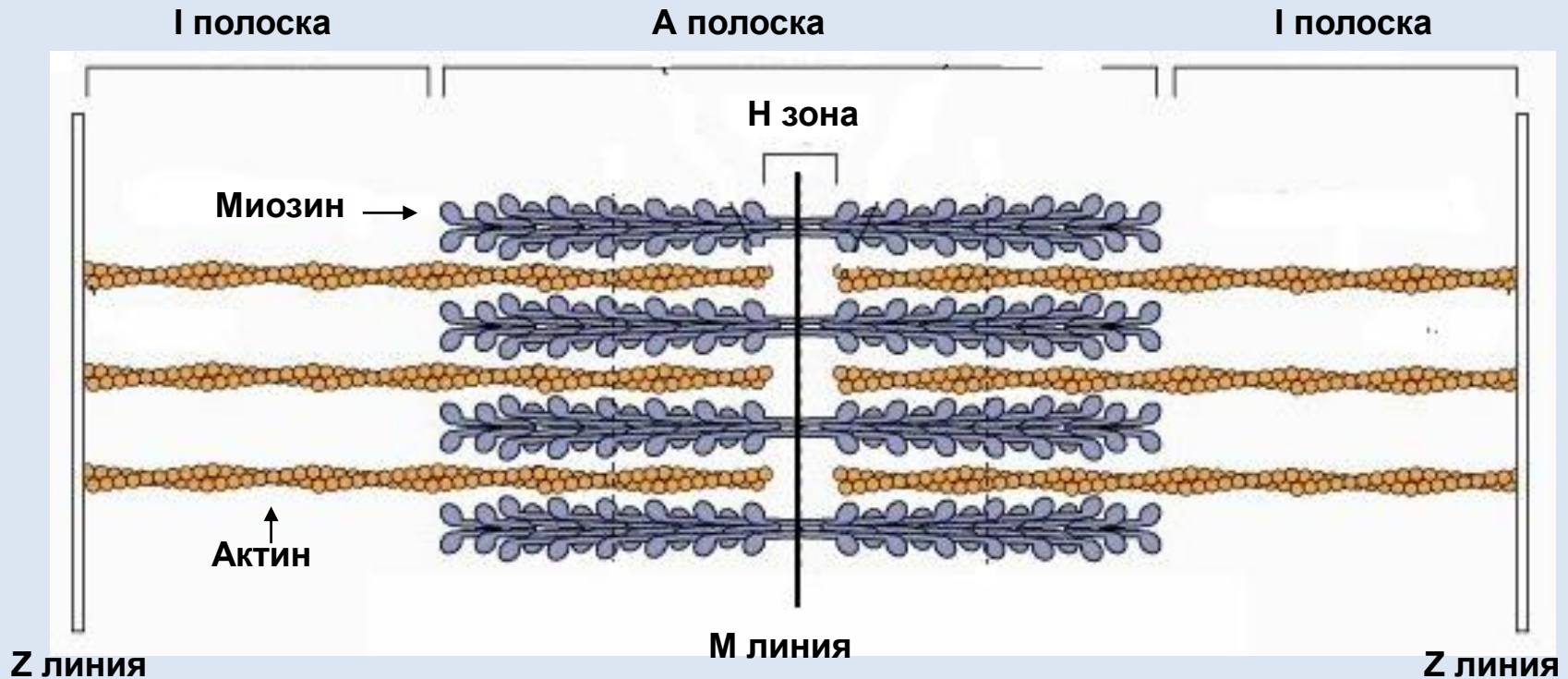


# Миофиламенты



С актиновыми филаментами ассоциирован **тропомиозин-тропониновый комплекс**, который в расслабленном состоянии мышцы покрывает активные центры актина, что предотвращает взаимодействие между актином и миозином. Одна из единиц **тропонина** (тропонин С) имеет участок, присоединяющий ионы кальция. Миозин обладает **АТФазной активностью**

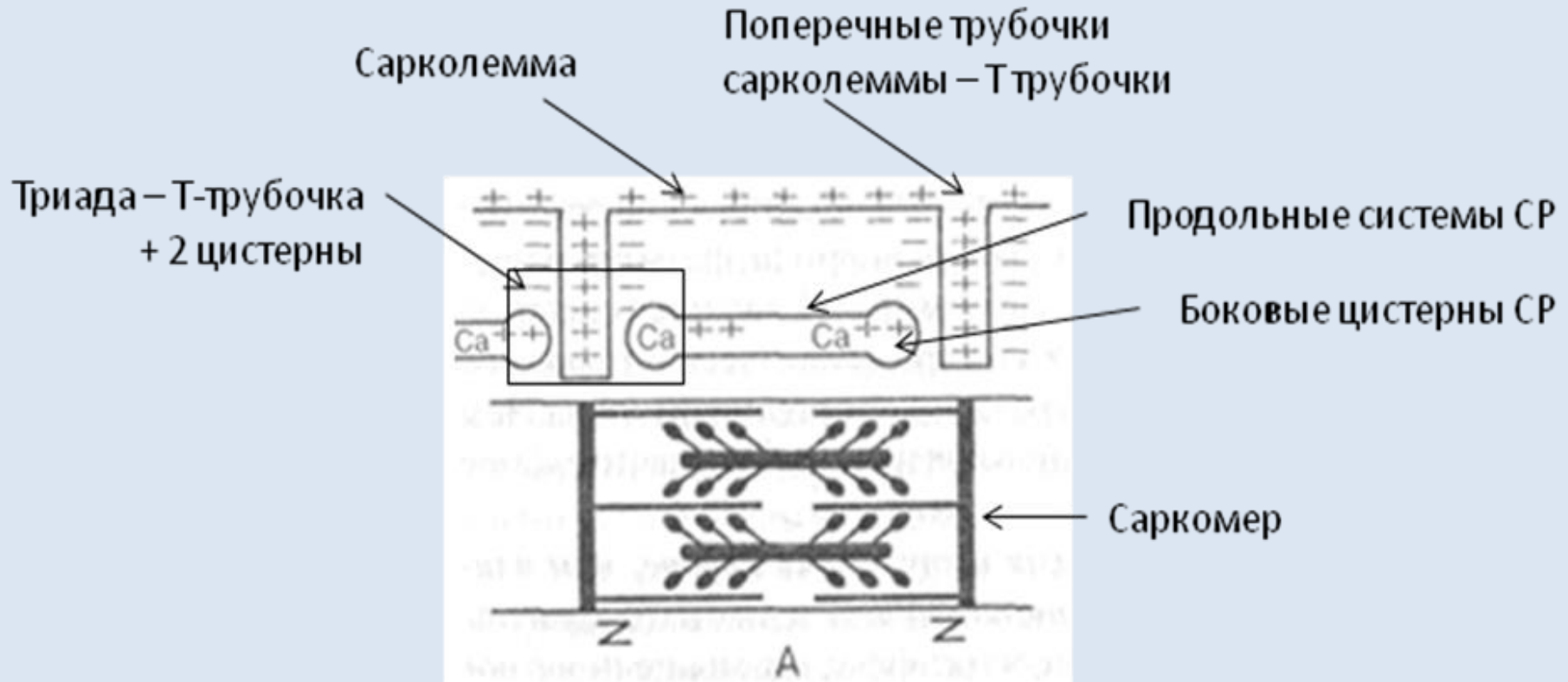
# Саркомер - морфо-функциональная сократительная единица мышцы



**Саркомер** – это повторяющийся участок волокна между 2-мя Z дисками (линиями).

Сократительные компоненты обладают сократимостью, упругостью, вязкостью и другими механическими свойствами; **развивают силу тяги при сокращении**

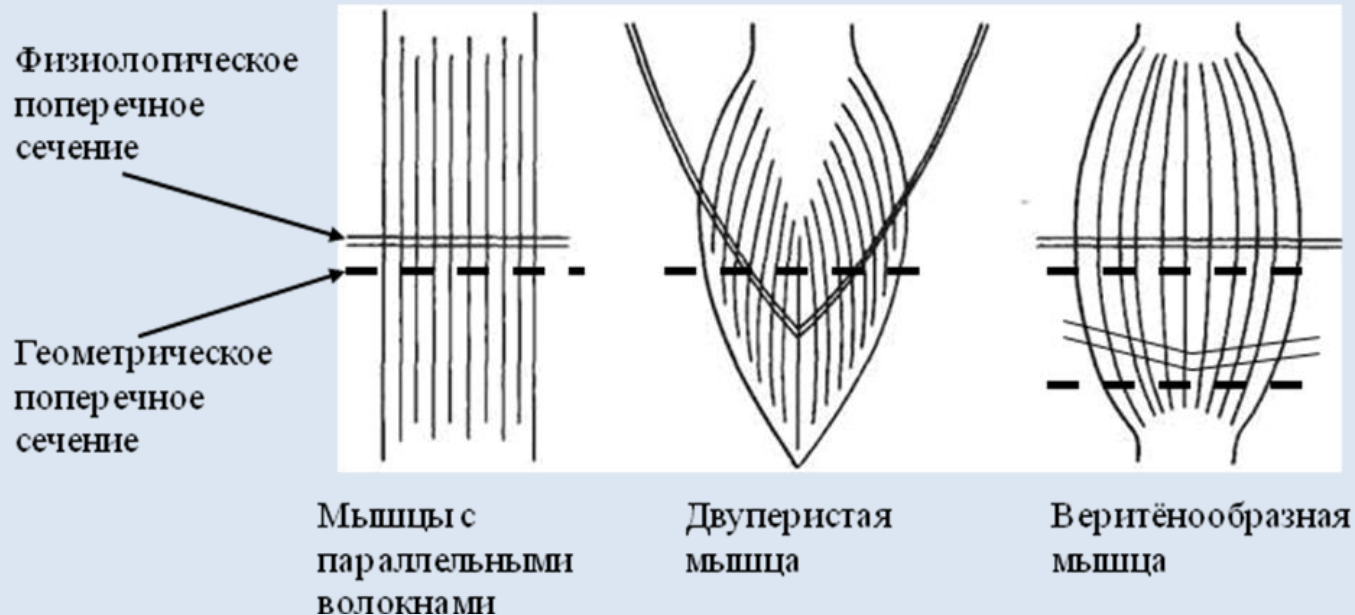
# Мембрана мышечного волокна и саркоплазматический ретикулум



# 4. Классификация мышц

По направлению мышечных волокон:

- прямые;
- косые;
- двуперистая; многоперистая; поперечные; веретенообразные; круговые и др.
- Направление мышечных волокон изменяет **площадь физиологического сечения и силу мышцы**.
  - **Атомическое (геометрическое) сечение** – это поперечное сечение мышцы.
  - **Физиологическое сечение** – сумма сечений всех волокон, образующих мышцу.



- **По функции:**
  - сгибатели и разгибатели; пронаторы и супинаторы; ротаторы; сжиматели (сфинктеры) и др.
- **По типу группового взаимодействия:**
  - **антагонисты** – мышцы, оказывающие противоположное действие (например, сгибатели и разгибатели);
  - **синергисты** – мышцы, выполняющие однотипные движения (расположены по одну сторону оси сустава).

# 3. Механические и биологические свойства скелетных мышц

**Биологические свойства** - возбудимость, проводимость и сократимость.

**Механические свойства** - упругость, вязкость, ползучесть, релаксация, прочность и твёрдость.

## **Функции скелетных мышц**

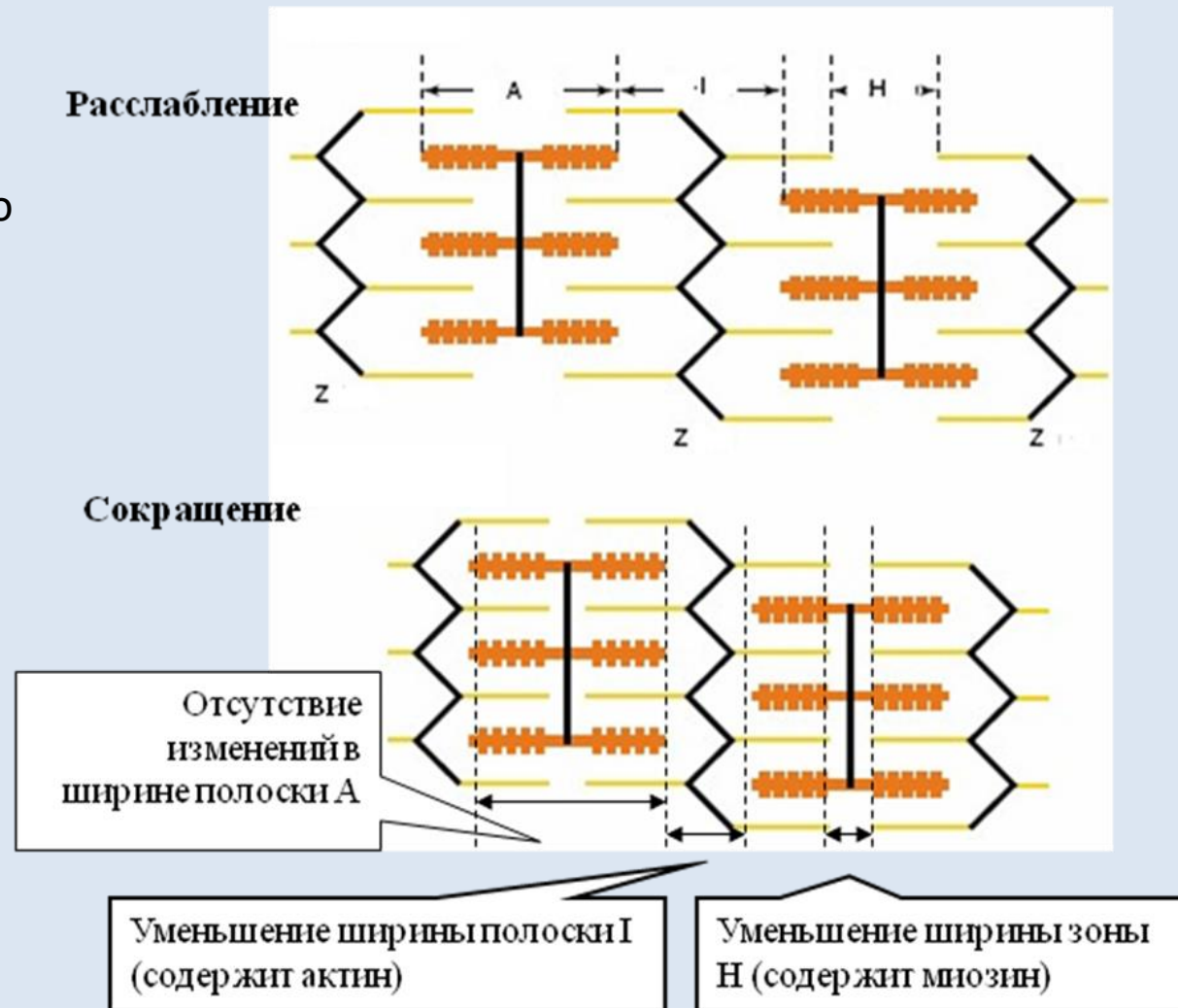
- Обеспечение позы тела
- Передвижение тела в пространстве
- Перемещение отдельных частей тела относительно друг друга
- Теплообразование и терморегуляция.



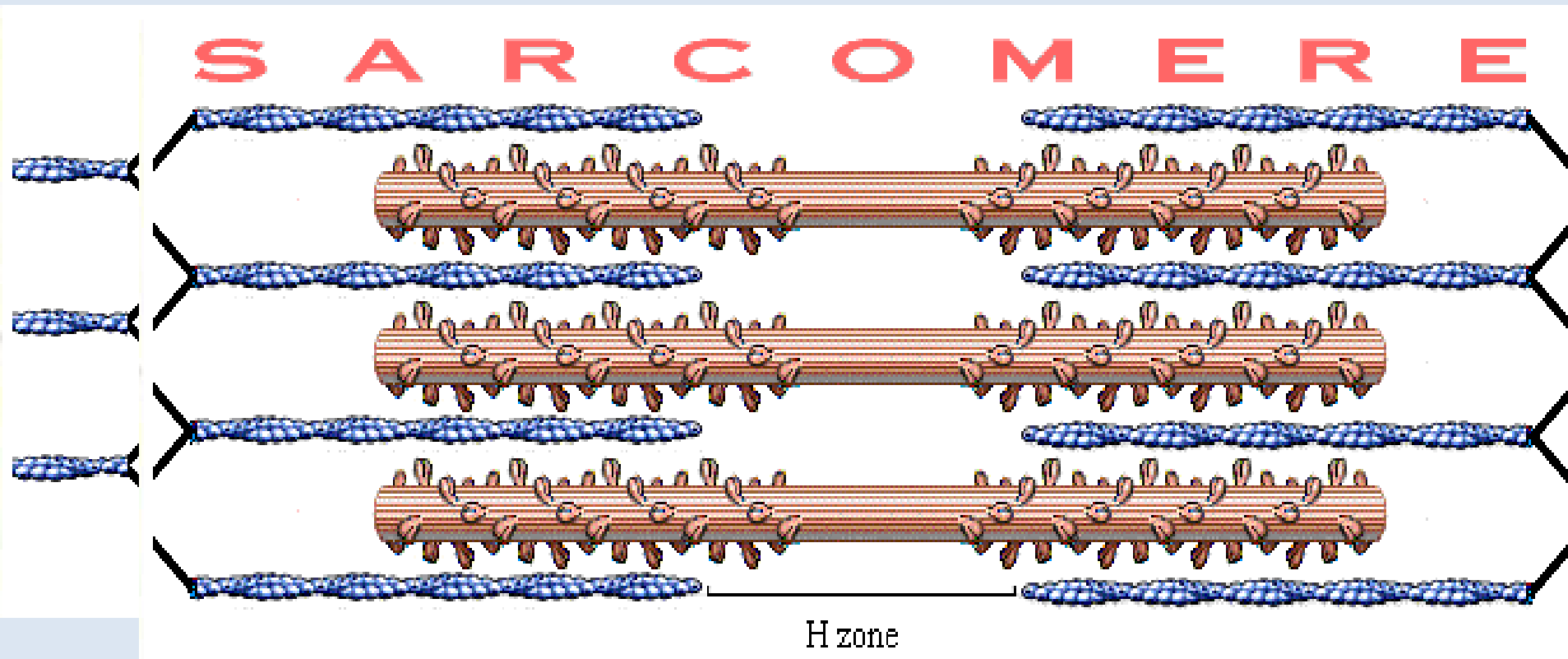
# 4. Биомеханика и физиология мышечного сокращения

## Теория скользящих филаментов

- Во время мышечного сокращения и расслабления длина саркомеров изменяется, но **длина актиновых и миозиновых филаментов остаётся неизменной.**
- Изменения в длине саркомеров является следствием **скольжения актиновых и миозиновых нитей друг относительно друга.**
- При сокращении происходят процессы **электрохимического и хемомеханического сопряжения.**

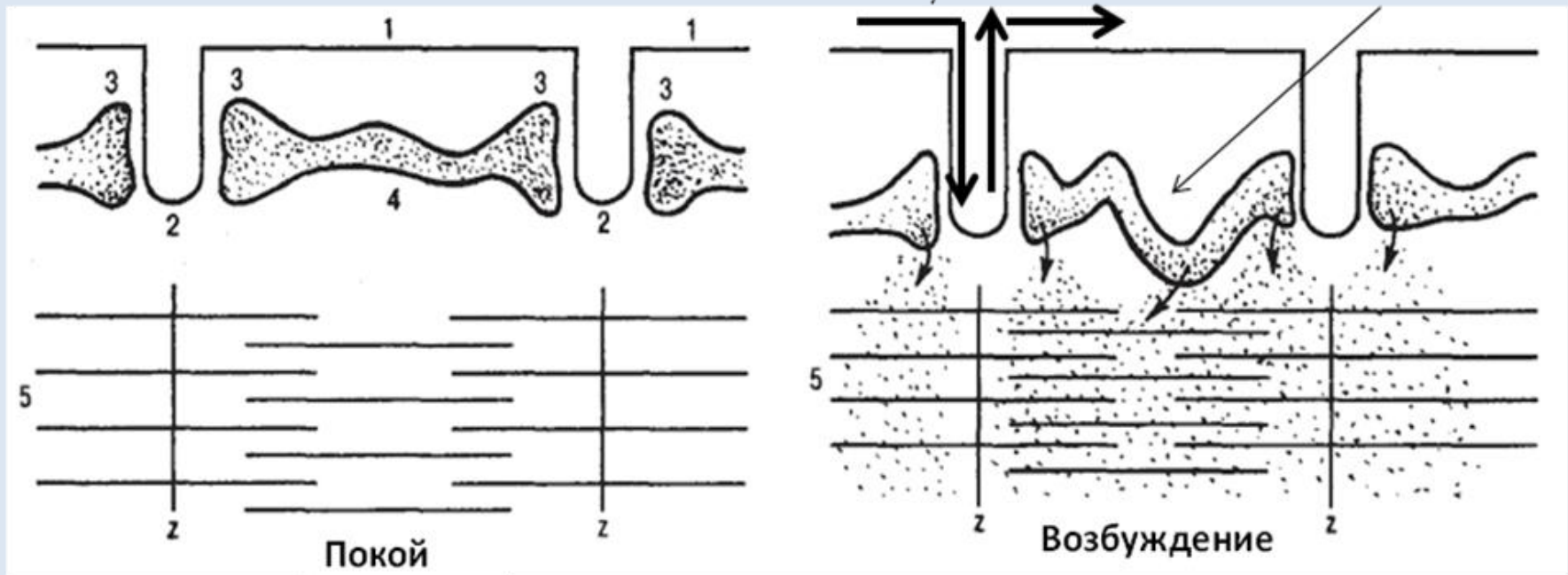


# Теория скольжения миофиламентов: анимация



## Электрохимическое сопряжение

- В **естественных условиях** генерация ПД мышечной мембраной происходит в результате возбуждения мотонейрона, и передачи возбуждения в нервно-мышечном синапсе с окончания мотонейрона на мембрану мышечного волокна.
- ПД распространяется по сарколемме, включая Т-трубочки.
- Деполяризация мембраны Т-трубочек вызывает **выделение ионов кальция** из СР мышечной клетки и повышению концентрации внутриклеточного кальция .



1 – сарколемма, 2 - Т трубочки, 3 – боковые цистерны СР, 4 – продольные рубочки СР

## Хемомеханическое сопряжение

- В результате **увеличения концентрации ионов** кальция в саркоплазме мышечного волокна **происходит активация процесса хемомеханического сопряжения** – циклов формирования и разъединения **поперечных мостиков** между актином и миозином: освобождение активных центров актина в результате связывания кальция с тропонином С; формирование поперечных мостиков между актином и миозином; скольжение миофиламентов; укорочение саркомеров и волокна.
- Поперечные мостики между актиновыми и миозиновыми нитями, формируются, движутся и рассоединяются по принципу, схожему с **греблей веслом при плавании на лодке**.

# Механизм мышечного расслабления

**Активный транспорт  $\text{Ca}^{++}$  (кальциевый насос) из саркоплазмы в СР**



**Уменьшение концентрации свободного  $\text{Ca}^{++}$  в саркоплазме → Диссоциации  $\text{Ca}^{++}$  от тропонина С**

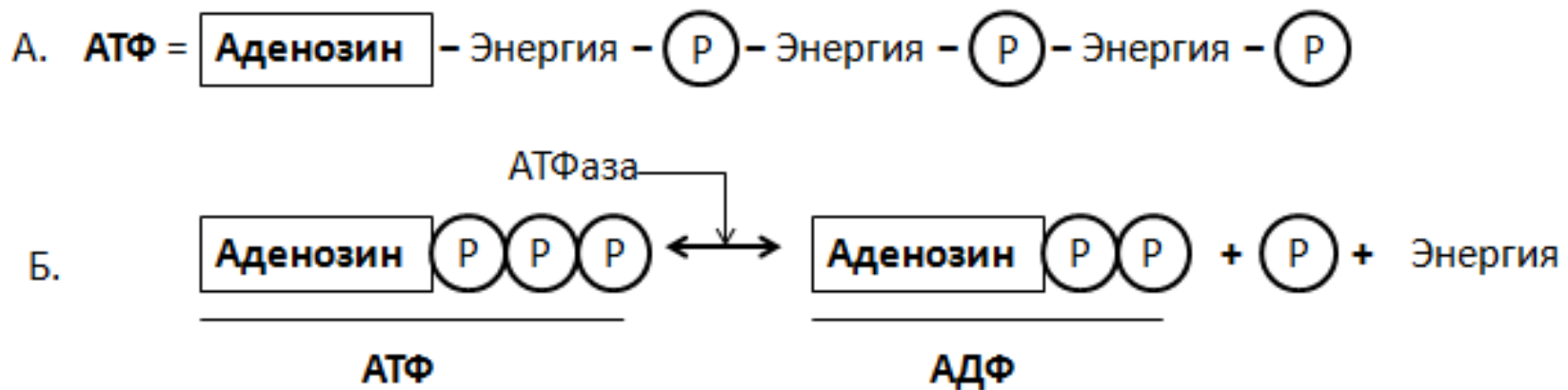


**Тропонин-тропомиозиновый комплекс блокирует миозин-присоединяющие участки актина**



**Поперечные мостики не могут быть снова сформированы, как только они отсоединяются от актина → расслабление**

# 5. Энергетика мышечного сокращения



Роль АТФ в сокращении

1. Перед началом сокращения 1 молекула АТФ гидролизуется АТФазой каждой головки миозина → перевод головки в высокоэнергетическое состояние.

Энергия, запасённая в высокоэнергетическом состоянии головки миозина используется для формирования поперечного мостика и его сгибания.

2. Связывание новой молекулы АТФ с миозиновой головкой во время цикла.

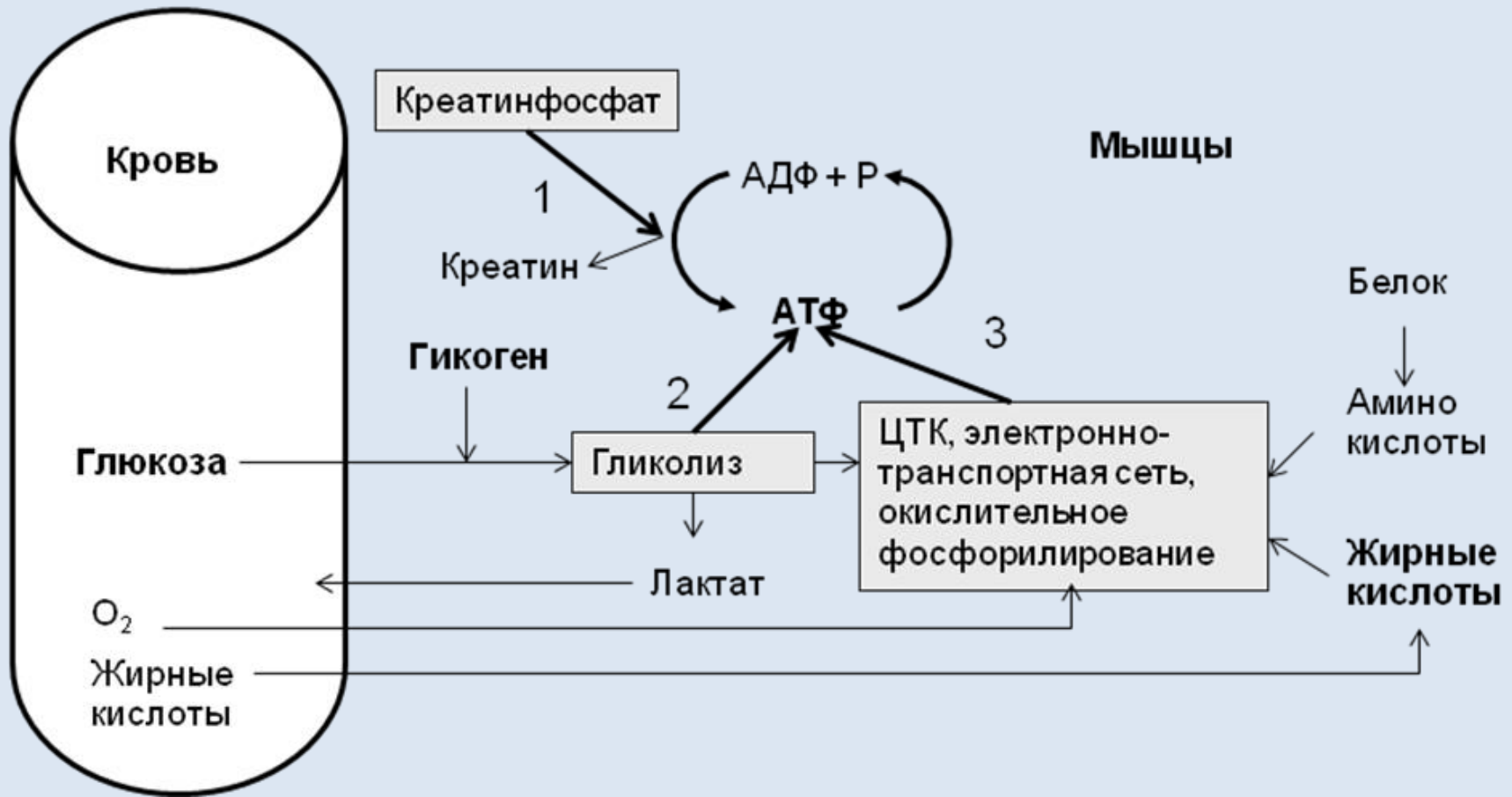
Разъединение мостика.  
Гидролиз этой молекулы АТФ переводит миозиновую головку в высокоэнергетическое состояние (используется в следующем цикле).

Роль АТФ в расслаблении

Активный транспорт  $\text{Ca}^{++}$  в СР (кальций-зависимая АТФаза)

# Энергетическая ценность макронутриентов

- **Физиологический калорический коэффициент** : 1 г белка или 1 г углеводов высвобождают 4,1 ккал/г энергии, а жиры – 9,3 ккал/г.
- **Углеводы**
  - Расщепляются до глюкозы. Депо - гликоген в печени и мышцах.
  - Запасы гликогена 1200-2000 ккал: гликоген печени 110 г, мышц – 250 г + глюкоза в жидких средах организма – около 15 г.
- **Жиры**
  - Основной источник – триглицериды. Депо - жировая ткань. Подкожная жировая клетчатка: 70000 - 75000 ккал).
- **Белки**
  - Расщепляются до аминокислот (АК), которые используются для образования энергии.
  - Обеспечивают 5-10% энергии при интенсивной мышечной работе.



**Три основных пути преобразования энергии в организме (3 источника АТФ) на примере скелетной мышцы. 1 - регенерирование АТФ креатинфосфатом, 2 - анаэробный гликолиз, 3 - ЦТК**

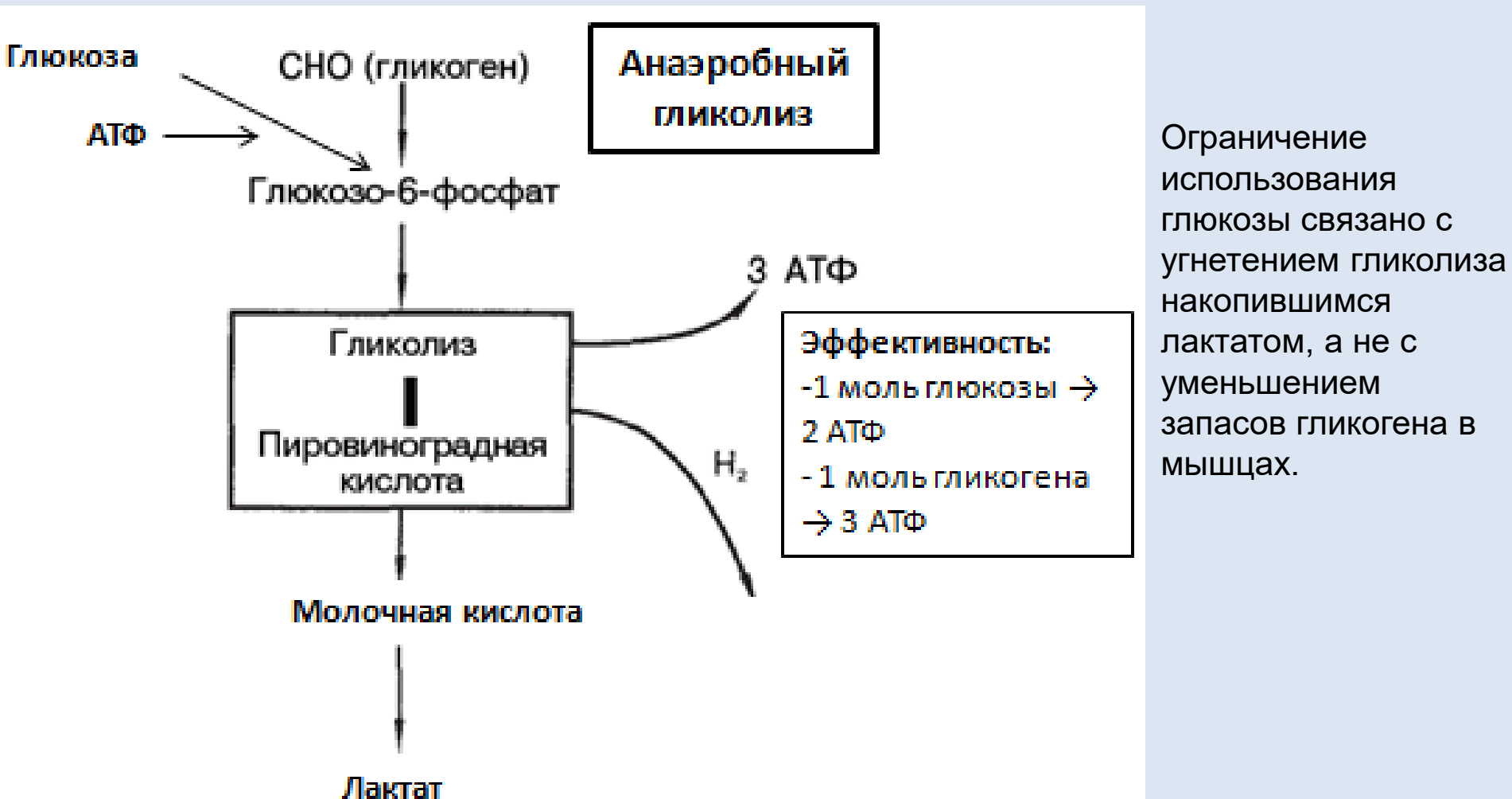


# 1. Расщепление креатинфосфата (КрФ) и анаэробное фосфорилирование АДФ (регенерирование АТФ)



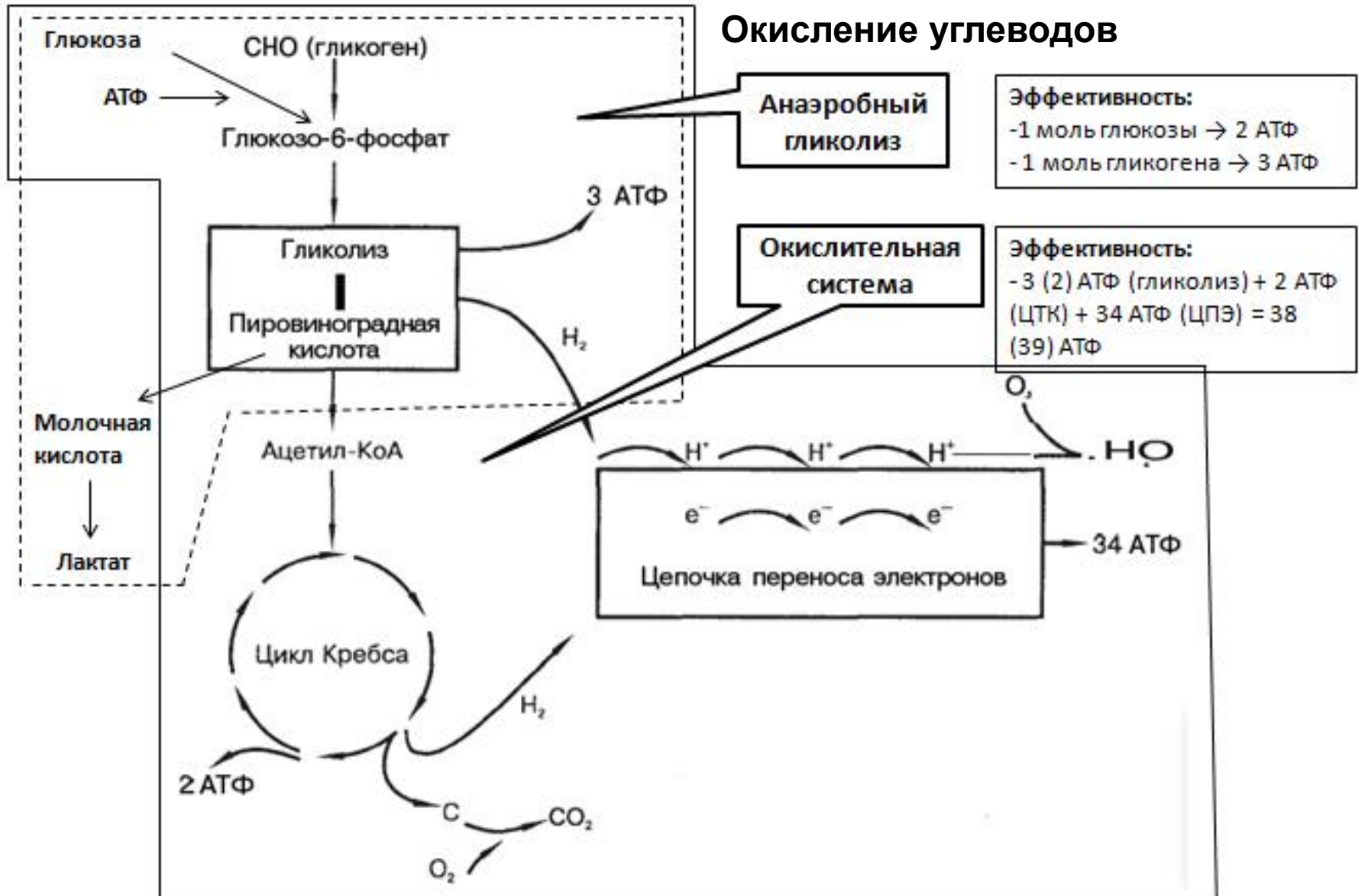
## 2. Анаэробный гликолиз:

- Гликолиз - ферментативное расщепление глюкозы, поступающей в клетки из крови, или внутриклеточного гликогена для производства АТФ и рефосфорилирования креатина.



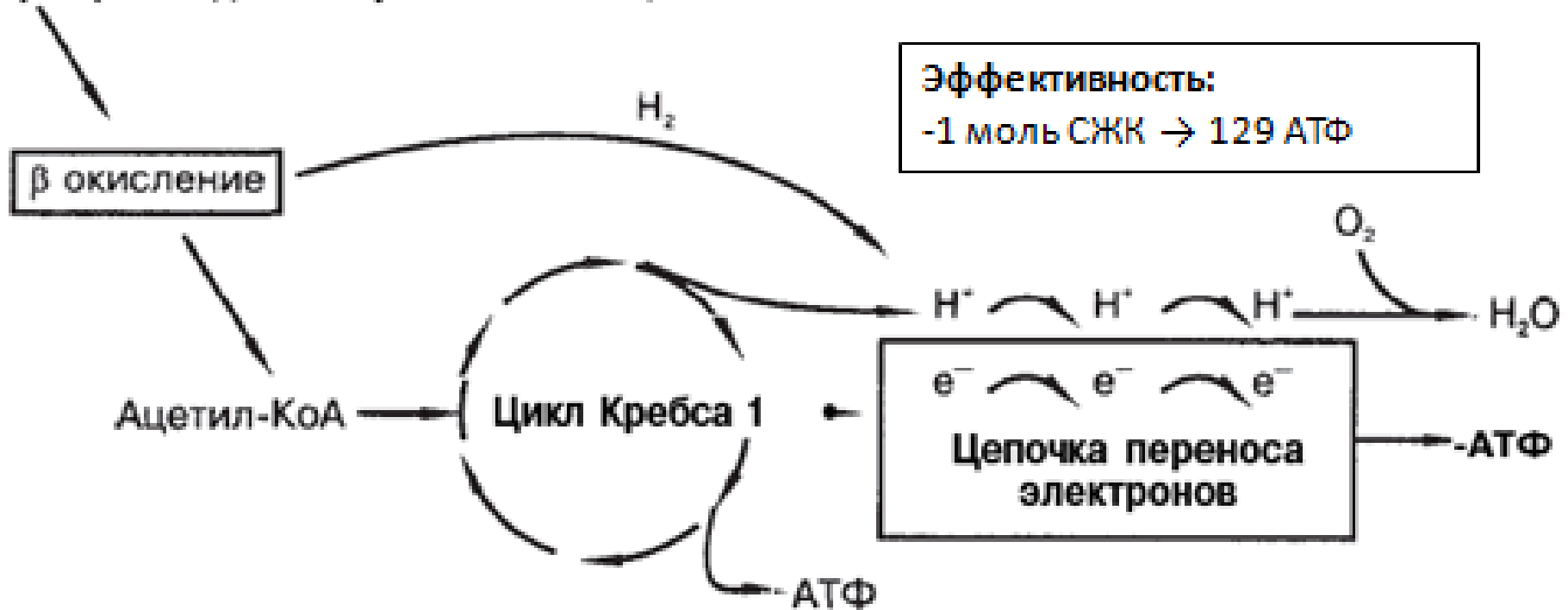
Ограничение использования глюкозы связано с угнетением гликолиза накопившимся лактатом, а не с уменьшением запасов гликогена в мышцах.

### 3. Окислительная система: цикл трикарбоновых кислот - ЦТК (цикл Кребса), сопряжённый с электронно-транспортной цепью и процессами окислительного фосфорилирования АДФ



# Окисление жиров

Жиры (свободные жирные кислоты)

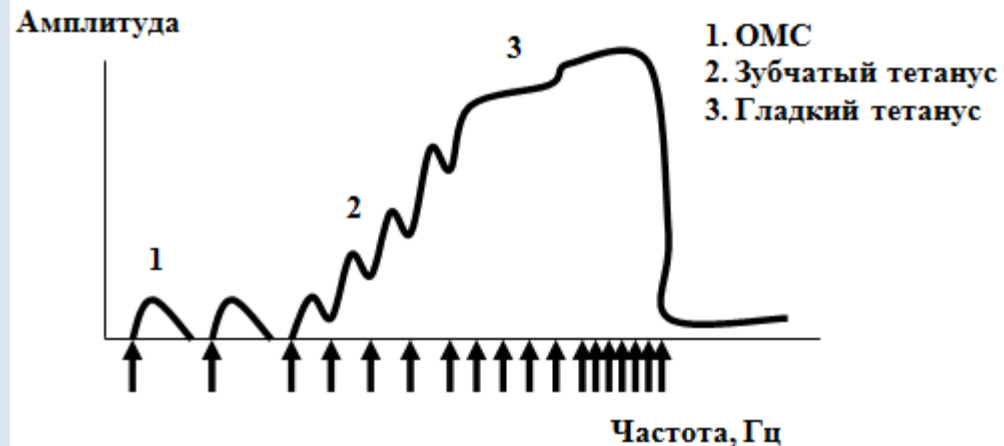
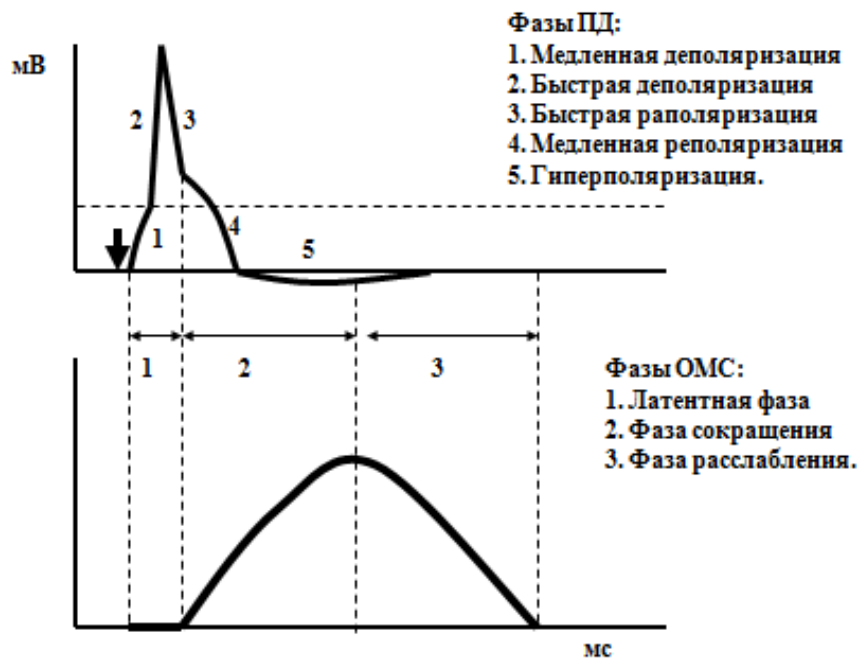
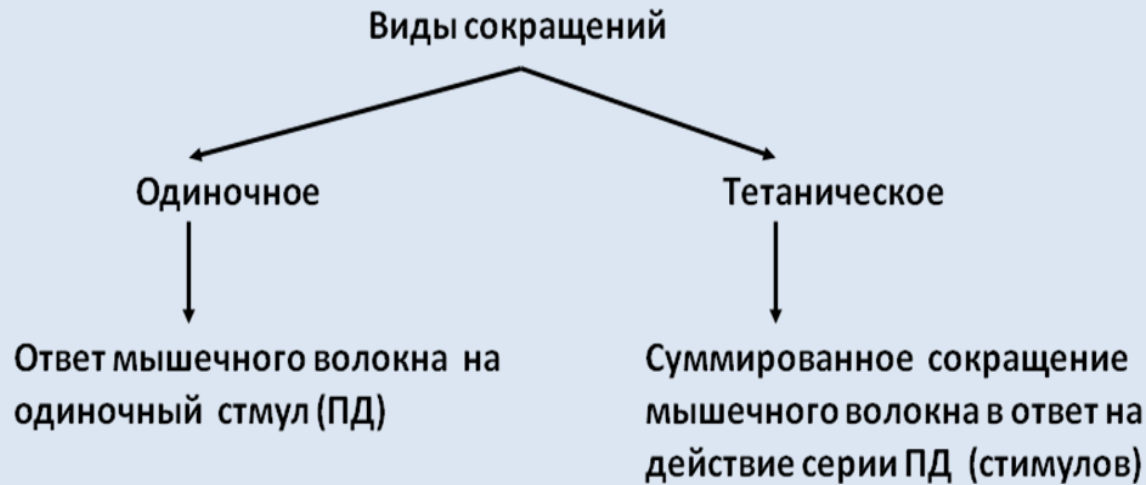


## Окисление белков

Процесс окисления белков более сложный, поскольку белки (аминокислоты) содержат азот, который не окисляется.

Вклад белков в образование энергии относительно незначителен, поэтому обмен белков часто не принимают во внимание.

# 6. Виды мышечных сокращений



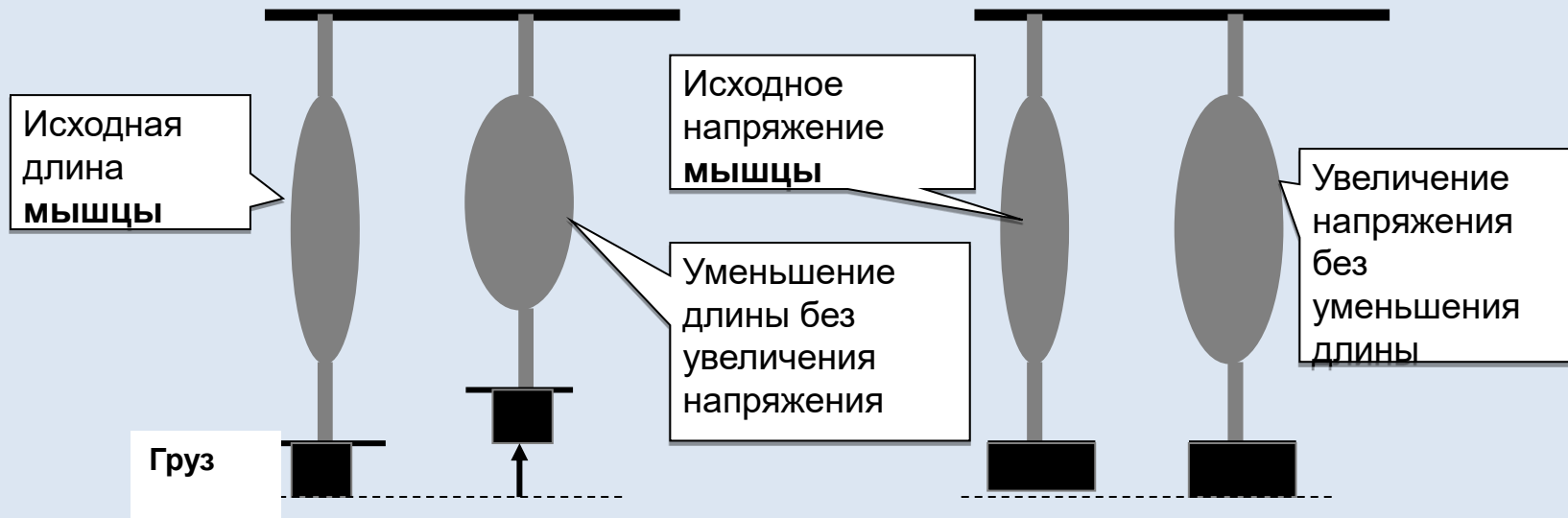
## Влияние силы стимуляции на амплитуду сокращения мышцы

- **Одиночное мышечное волокно подчиняется закону «всё или ничего»:** при подпороговом сокращении волокно не сокращается, а при пороговом и надпороговом – возникает сокращение максимальной амплитуды.
- **Мышца в целом подчиняется закону силы (градуальному закону):** при увеличении силы раздражения амплитуда сокращения градуально растет и достигает максимума (оптимум силы).

# 7. Режимы мышечных сокращений

Изотоническое сокращение

Изометрическое сокращение



**Ауксотонический (смешанный)** – при сокращении мышцы происходит и укорочение и увеличение напряжения.

**Уступающий** – мышца сокращается, но приложенная нагрузка растягивает (удлиняет) её, несмотря на развиваемое сокращение.

# Тонические и фазные сокращения

- **Тонические сокращения:**

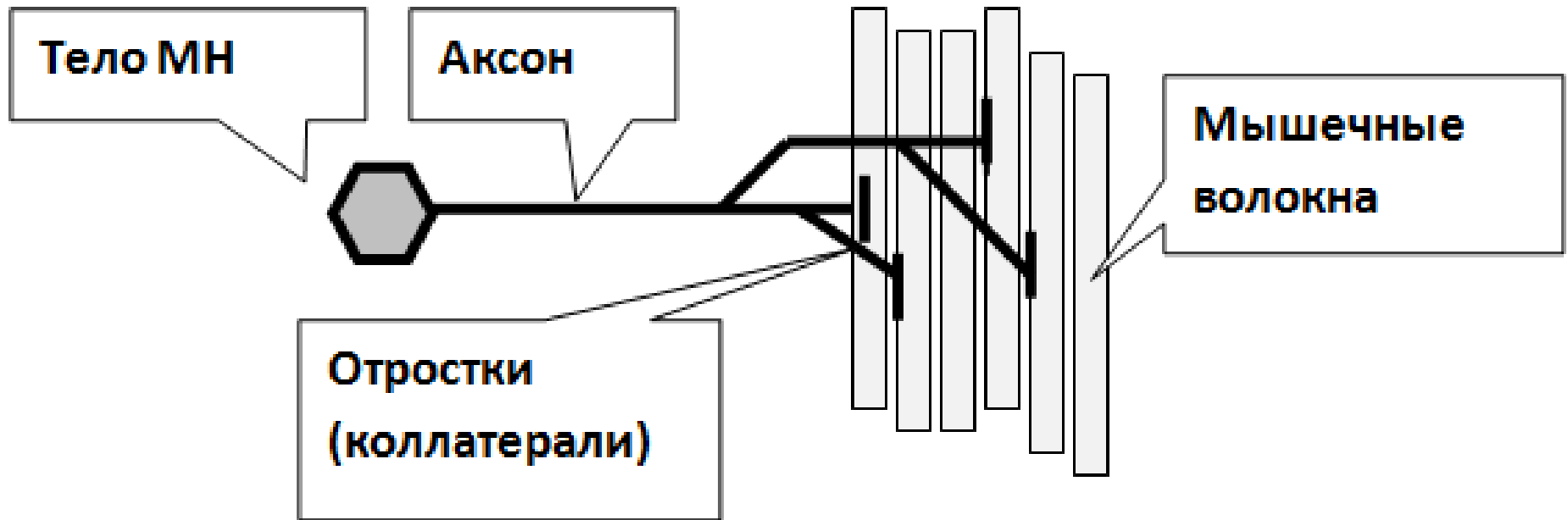
- длительные, медленные и низкоамплитудные сокращения мышц, зависящие от активности небольшого количества тонических ДЕ;
- участвуют в обеспечении мышечного тонуса, поддержании позы и равновесия тела.

- **Фазные сокращения:**

- кратковременные, быстрые и высокоамплитудные сокращения мышц, зависящие от активности большого количества фазных ДЕ;
- участвуют в перемещении звеньев тела друг относительно друга и движении всего тела в пространстве.



## 8. Двигательные единицы. Типы двигательных единиц



### Принцип рекрутирования (вовлечения) ДЕ в процесс сокращения мышцы

- ДЕ вовлекаются в процесс возбуждения и сокращения в соответствии с их размером. В начале активируются самые маленькие и наиболее возбудимые ДЕ. Увеличение силы стимуляции мышцы приводит к рекрутированию более крупных и менее возбудимых ДЕ и увеличению напряжения/сокращения мышцы.

## Сравнительная характеристика 3-х типов мышечных волокон

Характеристики	I тип медленные оксидативные	IIa тип быстрые оксидативно-гликолитические (промежуточные)	IIb тип быстрые гликолитические
Диаметр	Маленький	Средний	Большой
Содержание миоглобина	Высокое	Высокое	Низкое
Цвет	Красные (много миоглобина и митохондрий)	Светло-красный (красный)	Белые (мало миоглобина и митохондрий)
Плотность митохондрий	Высокая	Высокая	Низкая
Оксидативные возможности и плотность капилляров	Высокие	Высокие	Низкие
АТФаза миозина	Медленная	Быстрая	Очень быстрая
Гликолитические возможности и содержание гликогена	Низкие	Промежуточные	Высокие

Характеристики	I тип медленные оксидативные	IIa тип быстрые оксидативно-гликолитические (промежуточные)	IIb тип быстрые гликолитические
Обмен веществ	Окислительный	Смешанный (окислительно-гликолитический)	Гликолитический
Порог активации	Низкий	Средний	Высокий
Скорость сокращения	Медленная (частота нервных импульсов до 25 Гц)	Средняя (25-50 Гц)	Высокая (частота нервных импульсов 50-100 Гц)
Устойчивость к утомлению	Высокая Снижение силы на 50% через несколько часов	Средняя Снижение силы на 50% через 10 мин	Низкая Снижение силы на 50% через 1,5 мин
Сила сокращений*	Низкая	Высокая	Высокая
Функции (примеры)	Поза, активность на выносливость; медленные и длительные сокращения антигравитационных мышц шеи, спины и конечностей (в основном разгибателей)	Ходьба; длительные фазные движения (в основном сгибатели)	Кратковременные анаэробные нагрузки; кратковременные фазные движения (в основном сгибатели)

# Влияние физических тренировок на ДЕ

- Тренировка не меняет количество тех или других мышечных волокон.
- Возможна гипертрофия волокон и некоторое изменение свойств промежуточных волокон. Тренировка способствует увеличению оксидативных возможностей **быстрых гликолитических волокон (IIb тип) и их переходу в быстрые гликолитические волокна**. Переход волокон из быстрого в медленный типы (и наоборот) не возможен.
- При силовой направленности тренировочного процесса происходит нарастание объема быстрых волокон, что и обеспечивает повышение силы тренируемых мышц.

### Сила мышц

- **Общая сила** определяется максимальным грузом, который мышца в состоянии поднять, или максимальным напряжением, которое мышца способна развить.
- **Удельная (или абсолютная) сила** – отношение общей силы к площади физиологического поперечного сечения. Используется для сравнения силы различных мышц.

**Работа мышц** – это энергия, затрачиваемая на перемещение тела с определенной силой ( $F$ ) на определенное расстояние ( $h$ ):  $A = F \cdot h$  (кгм).

**Правило средних нагрузок:** мышца совершает максимальную работу при нагрузках и темпах средней величины.

- **Виды работы**

- **Статическая.**

- **Динамическая**

- преодолевающая (концентрическую) работа.

- уступающая (эксцентрическую) работа.

В чисто изометрическом режиме механическая работа равна 0 ( $h = 0$ ), как в изотоническом ( $F=0$ ).

**Мощность** мышцы равна произведению скорости и силы сокращения.

## Коэффициент полезного действия мышцы (КПД)

- **КПД** – это отношение полезной мощности к затраченной мощности (энергия, затраченная мышцей за единицу времени).
- КПД мышц = 25-33%.

## Теплообразование в мышце

- **Компоненты**
  - Тепло активации.
  - Тепло сокращения.
  - Тепло расслабления.

# 11. Факторы, определяющие величину силы тяги мышц.

## Зависимость «сила-длина»

- **Механические факторы**
  - Внешняя нагрузка: отягощение, инерция и пр.
- **Анатомические факторы**
  - **Строение мышцы**, определяющее площадь физиологического поперечного сечения.
  - **Расположение мышцы относительно оси сустава и костного звена** - определяет величину плеча силы, величину момента силы тяги и направление тяги мышцы.



# Морфо-функциональные факторы, определяющие силу сокращения мышцы

## Факторы, определяющие силу сокращения каждого волокна

Частота генерации ПД  
(суперпозиция сокращений –  
тетанус) и сила раздражения

Начальная длина волокна  
(взаимосвязь длины и силы)

Диаметр волокон

Утомление

## Факторы, определяющие количество активных мышечных волокон

Размер ДЕ (количество волокон)

Рекрутирование новых ДЕ в процесс сокращения

- **Мышечная сила** увеличивается при увеличении частоты и силы стимуляции мышц (суммация сокращений), при рекрутировании новых ДЕ в процесс сокращения, увеличении диаметра волокон и количества волокон в мышце. Оптимальная длина мышцы перед сокращением также увеличивает силу сокращения.

### **Характер нервных импульсов изменяет силу сокращения мышц тремя способами:**

- увеличением числа активных ДЕ - рекрутирование ДЕ (сначала происходит вовлечение медленных и более возбудимых ДЕ, затем - высокопороговых быстрых ДЕ);
- увеличением частоты нервных импульсов, что приводит к суперпозиции сокращений – тетанусу.
- увеличением синхронизации ДЕ → увеличение силы сокращения целой мышцы за счет одновременной тяги всех активных мышечных волокон.

## Утомление

- **Утомление** – это вызванное работой временное снижение работоспособности, проходящее после отдыха.
- Выражается в уменьшении силы сокращений, увеличении латентного периода сокращения и периода расслабления.
- Статический режим работы более утомителен, чем динамический.

## Причины утомления

- **Периферические (мышечные):** накопление метаболитов; снижение энергетических запасов и возможности ресинтезировать АТФ; неадекватное кровоснабжение и др.
- **Синаптические:** истощение запасов нейромедиатора в нервно-мышечном синапсе.
- **Центральные:** торможение, ухудшение синтеза нейромедиаторов, угнетение синаптической передачи и др. процессы в двигательных центрах.

# 12. Факторы, влияющие на скорость сокращения мышцы

- **Длина мышечного волокна:** чем длиннее волокно, тем выше скорость его сокращения.
  - Увеличение физиологического поперечника мышцы приводит к увеличению силы без изменения скорости укорочения. Увеличение длины мышцы приводит к увеличению скорости сокращения без изменения силы.
- **Тип волокна** (быстрое или медленное).
- **Нагрузка на мышцу:** зависимость скорости от нагрузки. Чем больше нагрузка на мышцу, тем меньше скорость её сокращения.

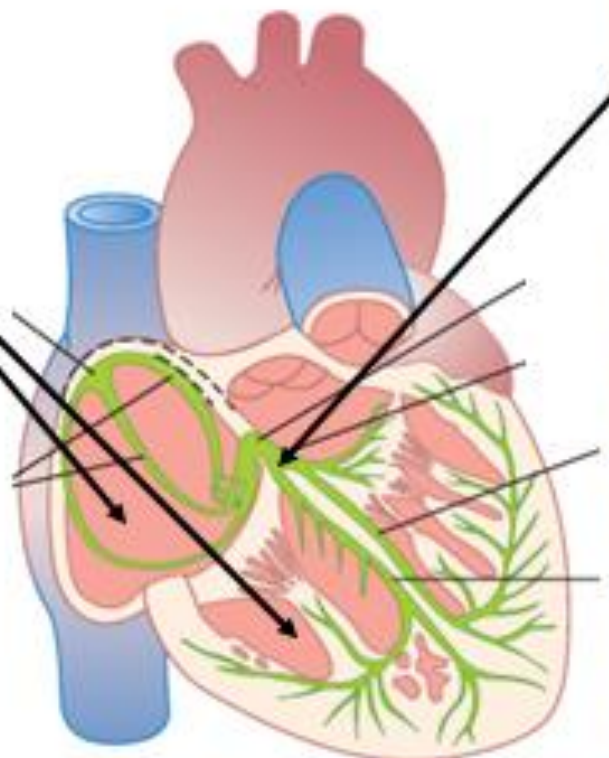


## Сердечная мышца – миокард: морфофункциональные особенности

- 2 типа клеток – типичные и атипичные кардиомиоциты. Атипичные кардиомиоциты обладают **автоматией**.

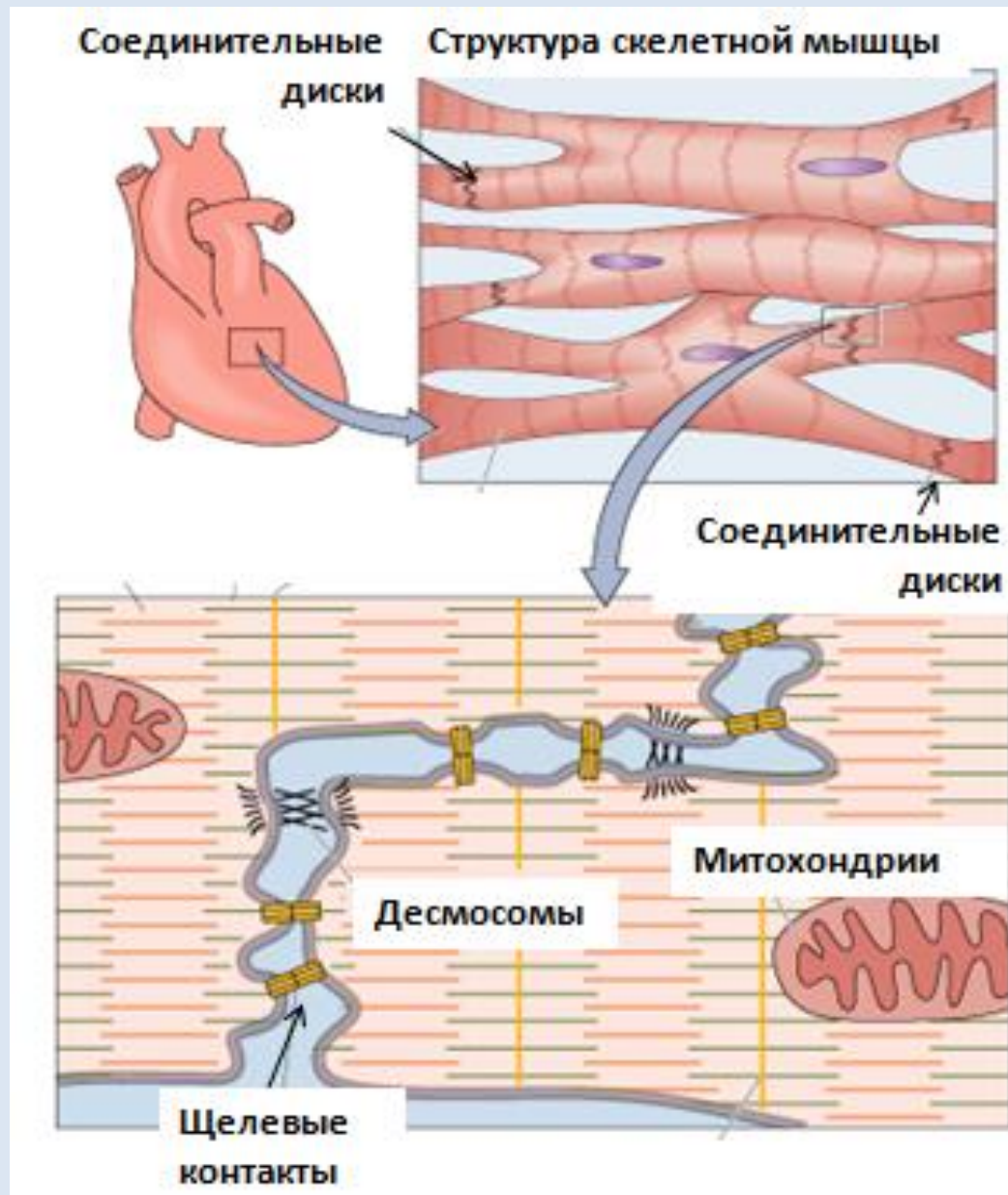
### Гетерогенность - 2 типа клеток

**Типичные кардиомиоциты (рабочий миокард)**  
- Сокращаются, генерируют силу, выполняют механическую функцию насоса



**Проводящая система (атипичные кардиомиоциты)**  
- Обладают ритмической автоматической активностью (генерирование ритма возбуждения и сокращения сердца); проведение импульсов к рабочему миокарду; координация возбуждения и сокращения камер сердца.

- По строению сердечная мышца является промежуточной между скелетной и гладкой – волокна имеют поперечную исчерченность, но имеются многочисленные контакты между волокнами – **вставочные диски**.
- Межклеточные соединения делают сердечную мышцу **функциональным синцитием**.



# 15. Функциональные методы исследования нервно-мышечного аппарата

**Динамометрия** – метод исследования силы определённых групп мышц.

Например, **кистевая** динамометрия - исследование силы мышц сгибателей кисти; **становая** динамометрия – исследование силы мышц разгибателей спины.

**Позволяет определить**

- **Максимальную произвольную силу мышц ( $F_{абс}$ )** – силу максимального воздействия на соответствующее устройство динамометра (рукоятку).
- **Относительную силу ( $F_{отн}$ )** – отношение абсолютной силы к массе тела:  
$$F_{отн} = F_{абс} / P \times 100\%$$
- **Силовую выносливость к статическому напряжению** определяется по временному интервалу удержания усилия равного 75% от максимальной произвольной силы.
- **Максимальная мышечная работоспособность** – произведение заданной силы на время её удержания.

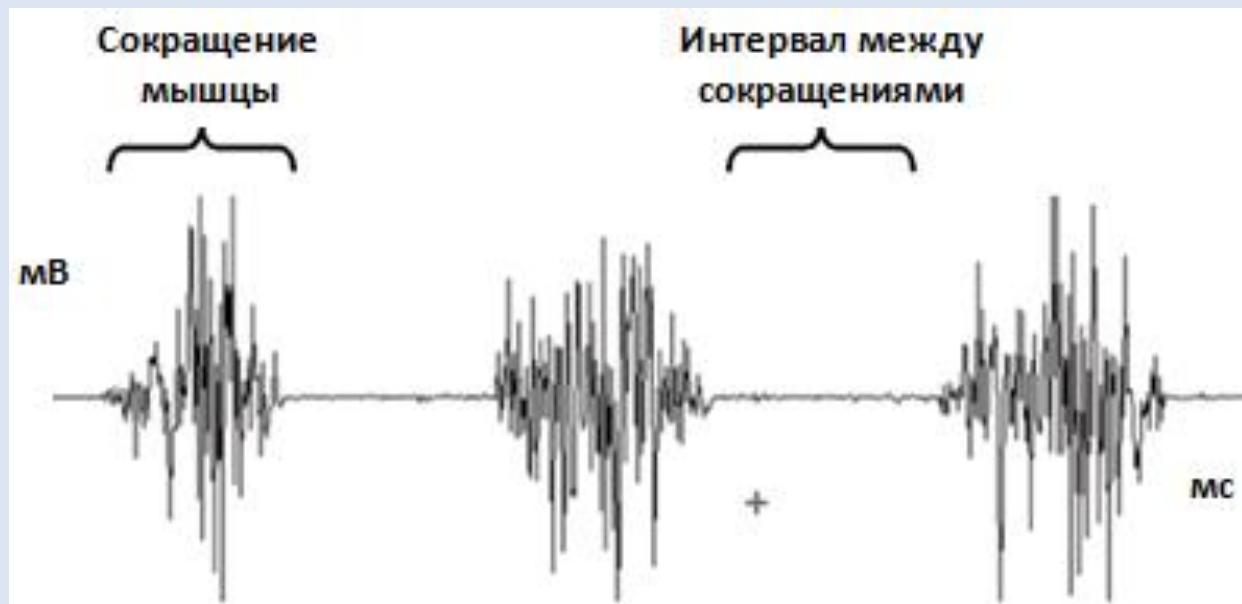
# Определение электрической активности нервов и мышц – электромиографические исследования

- **Электромиография (ЭМГ)** – группа методов оценки функционального состояния нервно-мышечной системы путём исследования и качественно-количественного анализа биоэлектрической активности нервов и мышц.

## Интерференционная (суммарная) поверхностная ЭМГ

Регистрация суммарной биоэлектрической активности мышц (множества ДЕ) с поверхности тела с помощью накожных электродов.

Регистрирует активность только возбуждённых ДЕ. В расслабленном состоянии ЭМГ активность отсутствует.



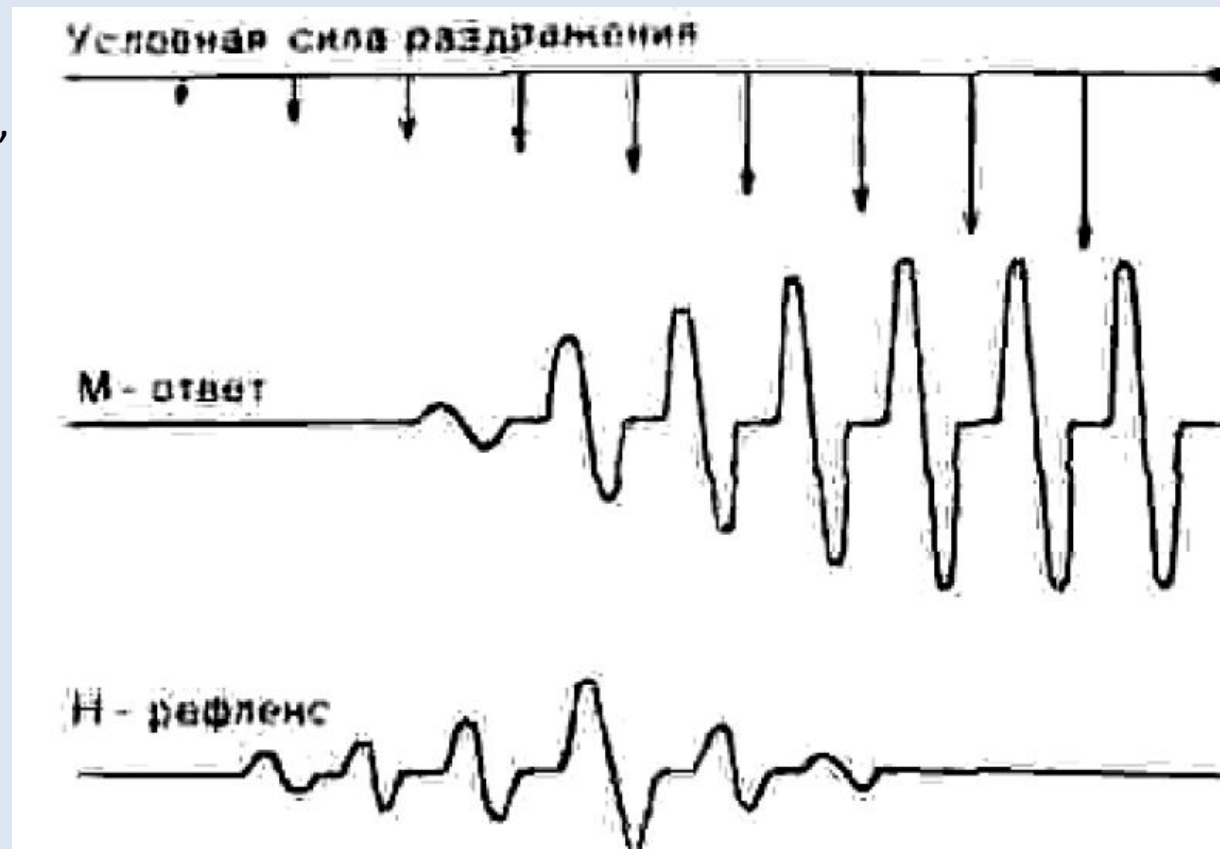


- **Локальная (игольчатая) ЭМГ** - отведение потенциалов с помощью введенных в мышцу игольчатых электродов; позволяет исследовать потенциалы отдельных двигательных единиц (ПДЕ).
- **Электронейрография** – исследование электрических потенциалов нерва (изучение проводимости).

- **Стимуляционная ЭМГ – электронейромиография (ЭНМГ).**
  - Комбинация ЭМГ и ЭНГ
  - Сущность метода - электрическая стимуляция нерва в точках, где нерв близко подходит к поверхности с регистрацией и анализом вызванных потенциалов (ВП) в самом нерве и/или в иннервируемой им мышце..

Позволяет:

- регистрировать ПД нерва, а также мышечные потенциалы - М-ответ, Н-рефлекс, F-волну и др.
- оценивать состояние нерва на разных его участках;
- определять состояние терминалей аксонов;
- оценивать состояние самой мышцы.



## Электротонометрия (миотонометрия)

- **Электротонометрия** – исследование тонуса скелетных мышц (эластичности, твёрдости, упругости) с помощью электротонометра (миотонометра).
- **Принцип действия:** при нажиме на мышцу металлического стержня (щупа, датчика) степень его погружения будет тем меньше, чем тверже мышца.