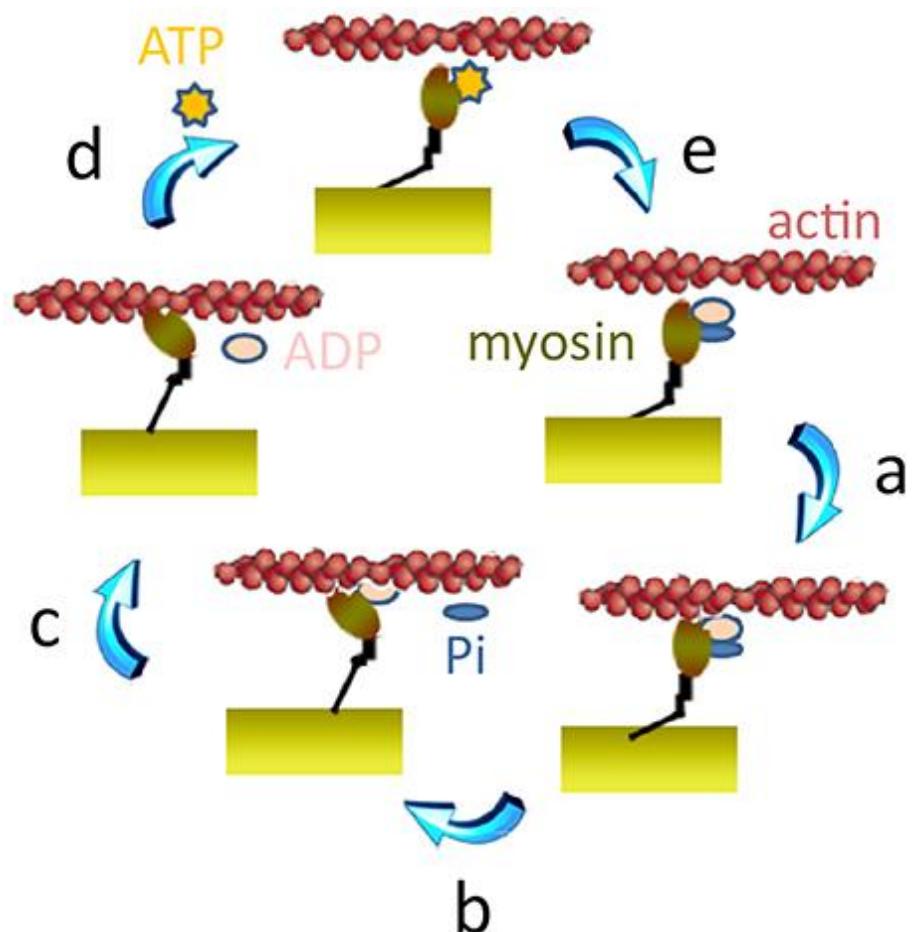


ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ  
ОБЩЕОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО  
ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«КАЗАНСКИЙ (ПРИВОЛЖСКИЙ) ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

# ФИЗИОЛОГИЯ МЫШЦ

Учебно-методическое пособие для магистров  
профиля «педагогическое образование»,  
специализации «биологическое образование»



Печатается по решению учебно-методической комиссии и кафедры охраны здоровья человека Института фундаментальной медицины и биологии Казанского (Приволжского) федерального университета

УДК 612.0.10

Зверев А.А. Аникина Т.А. Крылова А.В., Зефиров Т.Л.

Физиология мышц: учебно-методическое пособие для студ. высш. учебн. заведений / Казань, КФУ, 2016. – 41 с

Настоящее учебно-методическое пособие составлено в соответствии с требованиями ФГОС и программой дисциплины «физиология мышц» для магистров по направлению «Педагогическое образование», профиль «биологическое образование», с целью успешного освоения, самостоятельной работы и закрепления данного раздела физиологии. Пособие содержит краткую теоретическую часть, лабораторные занятия, словарь основных терминов, тестовые задания для контроля знаний и список литературы

**Составители:** **А.А. Зверев,**  
кандидат биологических наук,  
доцент КФУ  
**Т.А. Аникина,**  
доктор биологических наук,  
профессор КФУ  
**А.В. Крылова,**  
кандидат биологических наук,  
доцент КФУ  
**Т.Л. Зефиров,**  
доктор медицинских наук,  
профессор КФУ

**Рецензенты** **Ситдиков Ф.Г.**  
доктор биологических наук,  
профессор КФУ  
**Гайнутдинов Х.Л.**  
доктор биологических наук,  
профессор КФУ

© Зверев А.А., Т.А. Аникина, А.В. Крылова, Зефиров Т.Л.

Мышечная ткань осуществляет двигательные функции организма. Во всех сократительных элементах мышечных тканей (поперечно-полосатое скелетное мышечное волокно, кардиомиоциты, гладкомышечные клетки), а также в немышечных контрактильных клетках (миоэпителиальные клетки, миофибробласты и др.) функционирует актомиозиновый хемомеханический комплекс. У части гистологических элементов мышечной ткани видны сократительные единицы – саркомеры. Это обстоятельство позволяет различать два типа мышечных тканей: поперечно-полосатую, гладкую и сердечную. Сократительную функцию скелетной мышечной ткани контролирует нервная система. Непроизвольные мышцы имеют вегетативную двигательную иннервацию, а также развитую систему гуморального контроля их сократительной активности. Для гладких мышц характерна выраженная физиологическая и репаративная регенерация. В составе же скелетных мышечных волокон присутствуют стволовые клетки, поэтому скелетная мышечная ткань потенциально способна к регенерации. Кардиомиоциты находятся в фазе G0 клеточного цикла, а стволовые клетки в сердечной мышечной ткани отсутствуют; по этой причине регенерация кардиомиоцитов невозможна.

Источник развития скелетной мышечной ткани – миотомы, откуда выселяются и мигрируют в места закладки конкретных мышц самые ранние клетки миогенного клеточного типа. В области закладки мышц уже присутствуют клетки мезенхимы – источник соединительнотканых структур мышцы, сюда прорастают кровеносные капилляры, а позднее (при образовании мышечных трубочек) – аксоны двигательных и чувствительных нейронов

По морфологическим признакам в организме человека выделяют три группы мышц:

- 1) поперечно-полосатые мышцы (скелетные мышцы);
- 2) гладкие мышцы;
- 3) сердечная мышца (или миокард).

## Поперечно-полосатые мышцы:

У человека более 600 скелетных мышц (около 40% массы тела).

Скелетная мышечная ткань обеспечивает осознанные и осознаваемые произвольные движения тела и его частей.

## Функции:

- 1) двигательная (динамическая и статическая);
- 2) обеспечения дыхания;
- 3) мимическая;
- 4) рецепторная;
- 5) депонирующая;
- 6) терморегуляторная.

Поперечно-полосатая мышца состоит из множества функциональных единиц – мышечных волокон или мышечных клеток.

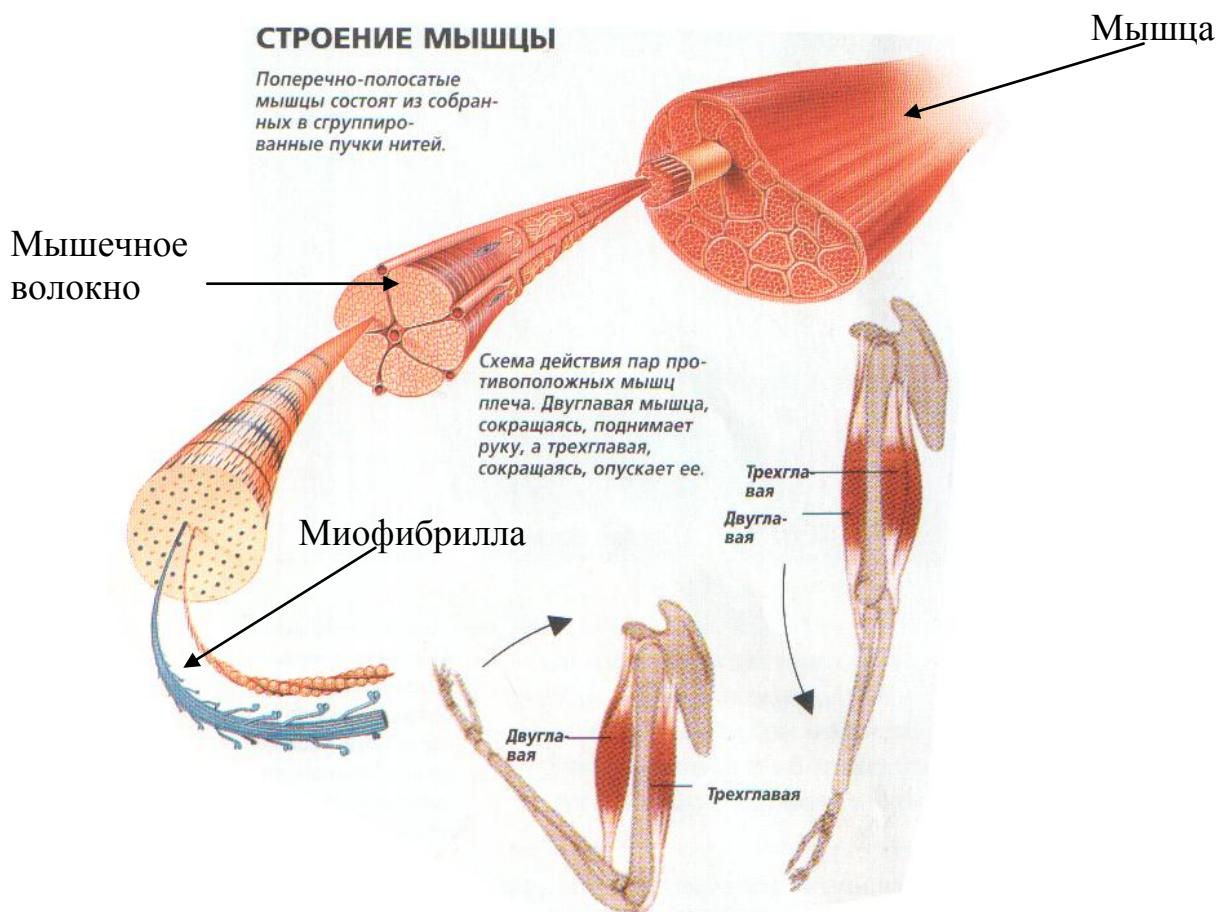
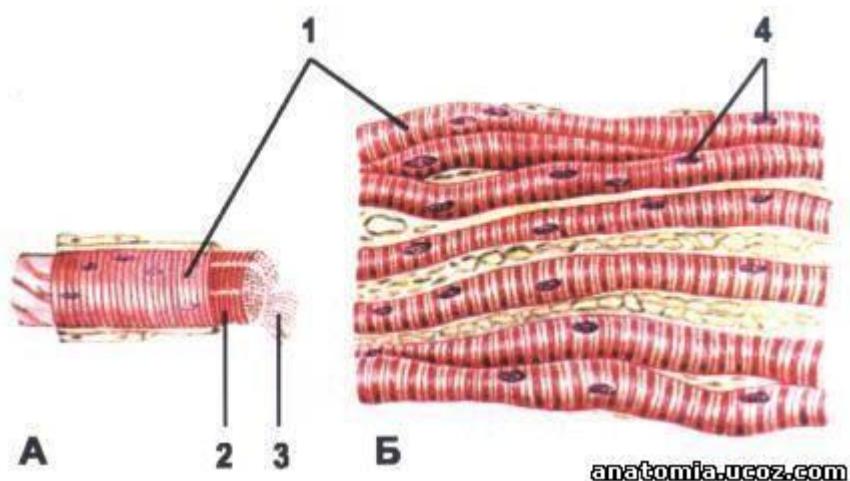


Рис. 1. Строение мышцы.

Они имеют цилиндрическую форму и расположены параллельно друг другу. Это многоядерные клетки диаметром 0,01-0,1мм и длиной до нескольких сантиметров. Пучки мышечных волокон окружены коллагеновыми волокнами и соединительной тканью. На конце мышцы коллагеновые волокна и соединительная ткань образуют сухожилия. Каждое волокно окружено сарколеммой.



*Рис. 2. Поперечно-полосатая мышечная ткань*

1-мышечное волокно, 2-сарколемма, 3-миофибриллы, 4-ядра

Волокна состоят из большого количества миофибрилл, создающих характерную поперечно-полосатую исчерченность. В каждом мышечном волокне содержится до 1000 и более сократительных элементов, миофибрилл, толщина 1-3 мкм. Каждая миофибрилла состоит из множества параллельно лежащих толстых и тонких нитей-миофиламентов. Толстые нити состоят из молекул белка миозина, а тонкие из белка актина. Мышечное волокно состоит из миофибрилл, которое включает повторяющиеся блоки саркомеры. Актин состоит из 2 спирально закрученных белковых нитей. Одним концом актиновые филаменты прикреплены к Z- линии. В углублениях актиновых нитей лежат нитевидные молекулы белка тропомиозина, к каждой прикреплен глобулярный белок тропонин. Миозин состоит из хвоста, шейки и головки.

Головка обладает ферментативной и антисвязывающей активностью. Между миофибриллами находится множество митохондрий.

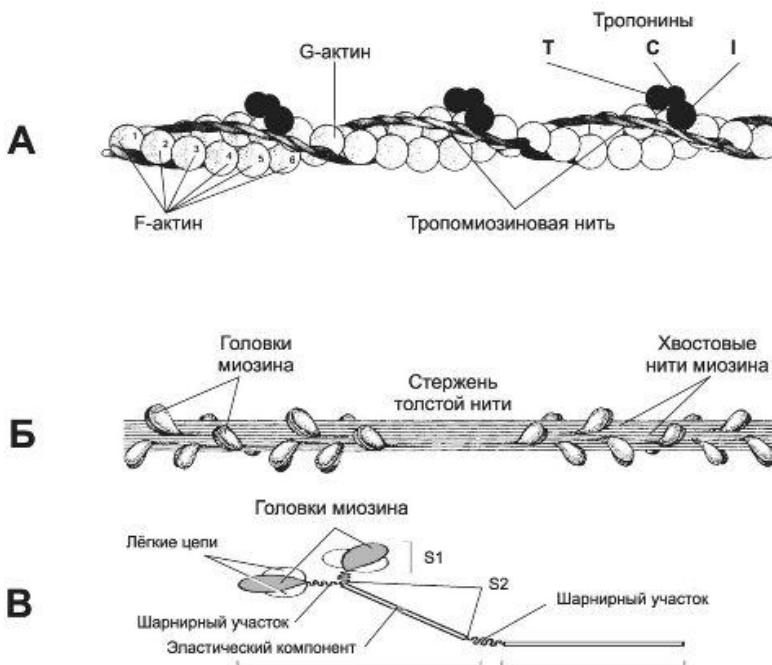


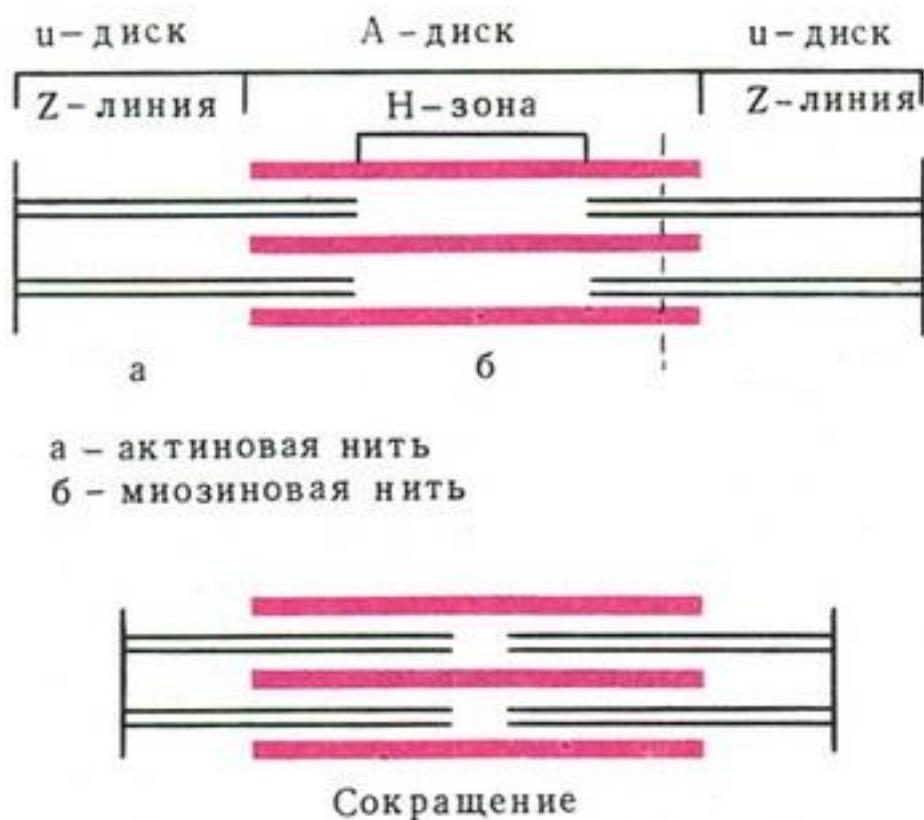
Рис 3. Пространственная конфигурация главных белковых компонентов: актина, тропомиозина и тропонина

Отличительной чертой мышечных клеток является наличие саркоплазматического ретикулума. Он представляет собой систему внутриклеточных трубочек и цистерн, окружающих каждую миофибриллу. В мемbrane саркоплазматического ретикулума находятся две транспортные системы, обеспечивающие освобождение от ретикулума ионов кальция при возбуждении и их возврат из миоплазмы обратно в ретикулум при расслаблении мышцы.

Отдельная замкнутая везикула СПР часто называется цистерной. Поперек волокна между миофибриллами проходит система трубочек, представляющих впячивания сарколеммы, называемые Т-системой. В определенных местах трубочки располагаются между двумя цистернами. Комплекс, состоящий из одной Т-трубочки и двух, тесно примыкающих к ней цистерн, представляет триаду. Трубочки и цистерны соединены между

собой поперечными мембранными мостиками. Саркоплазматический ретикулум, являясь хранилищем  $\text{Ca}^{2+}$ , выполняет функцию регулятора уровня свободных катионов  $\text{Ca}^{2+}$  в саркоплазме.

В световой микроскоп видна только поперечная исчерченность миофибрилл, включающая светлый диск I, темный диск A и Z-линию, разделяющую зону I. При гораздо большем увеличении, которое дает электронный микроскоп, видно, что такая картина полосатости обусловлена определенным расположением нитей актина и миозина.



*Рис. 4. Строение саркомера*

По способу ответа на возбуждающие нервные импульсы скелетные поперечно-полосатые мышцы подразделяют на тонические и фазные волокна. Тонические волокна имеют множественную иннервацию, т.е. на одном волокне по всей его длине располагаются несколько синапсов. Мембрана волокна не обладает электрической возбудимостью. Каждый импульс приводит к освобождению только небольшого количества ацетилхолина, поэтому степень деполяризации зависит от частоты

стимуляции, а механический ответ носит градуальный характер. Тонические волокна участвуют в сохранении позы.

Фазные волокна наоборот сокращаются по принципу «все или ничего». Как только нервный импульс достигнет надпороговой силы, происходит генерация распространяющегося потенциала действия, максимальное освобождение  $\text{Ca}^{2+}$  из везикул СПР и максимальное (одиночное) по силе сокращения которое уже не возрастает при увеличении интенсивности раздражения.

### **Механизм мышечного сокращения**

В 1954 г. Хаксли показал, что при мышечном сокращении миозиновые и актиновые нити не изменяют своей длины. Изменение саркомера происходит за счет взаимного перекрывания актина и миозина, т.е. скольжения нитей.

В присутствии АТФ, но при низкой концентрации  $\text{Ca}^{2+}$ , волокно находится в расслабленном состоянии, т.е. головки миозина не образуют связи с актином. Соединение актина и миозина препятствуют тропонин, который «закрывает» участки связывания на актине. При возбуждении мышечного волокна ионы кальция выходят из СПР и его концентрация вблизи миофибрилл возрастает. В момент увеличения концентрации  $\text{Ca}^{2+}$  вблизи головок ферментативная активность головок многократно увеличивается и в той же мере возрастает гидролиз АТФ. В скелетных мышцах тяжи тропомиозина закрывают активные участки актинового филамента, препятствуя взаимодействию миозиновых головок с мономерами актина, тем самым предотвращая сокращение. Повышение концентрации  $\text{Ca}^{2+}$  сопровождается его связыванием с тропонином. При этом молекулы комплекса тропонин-тропомиозин изменяют свое расположение таким образом, что обнажают активные участки на актиновом филаменте. За счет освобождающейся энергии происходит связывание головок с нитью актина, изгибание «ножки» и вследствие этого актиновые филаменты продольно перемещаются относительно

центрального миозинового стержня. Уменьшение же концентрации  $\text{Ca}^{2+}$  до прежнего минимального уровня вызывает размыкание поперечных мостиков и возвращение мышечного волокна (всей мышцы) в исходное расслабленное состояние.

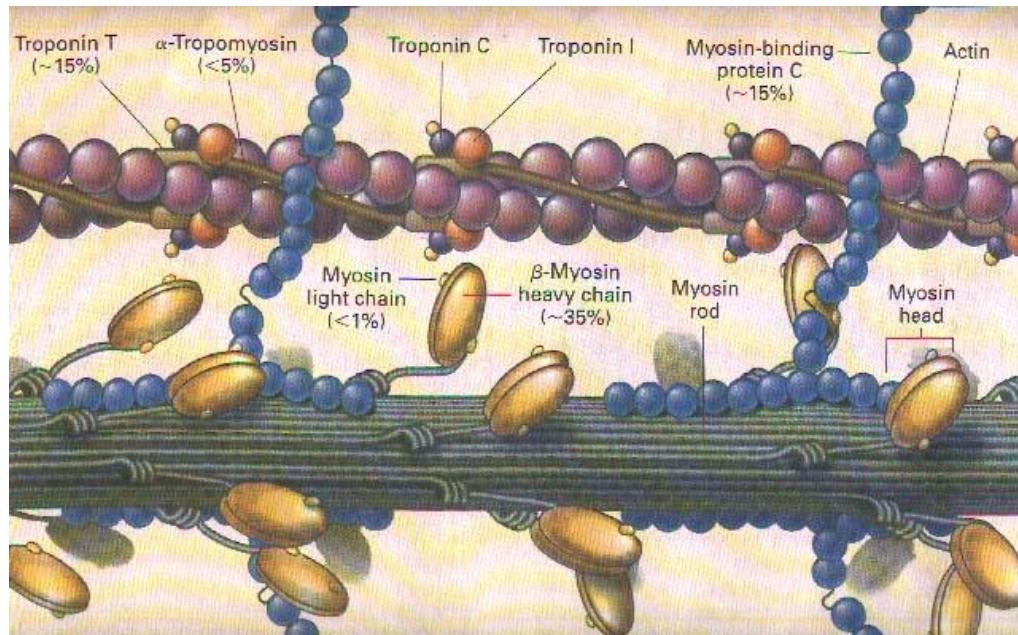


Рис. 5. Строение актиновых и миозиновых нитей

Описанное взаимодействие глобулярной головки миозина и активным участком молекулы актина называют циклом поперечного мостика. Один цикл поперечного мостика происходит в следующей последовательности:

- активация миозиновой головки;
- обнажение активного участка молекулы актина в присутствии кальция;
- самопроизвольное формирование поперечного мостика;
- поворот глобулярной головки, сопровождающийся продвижением актиновой нити и укорочением саркомера;

Цикл после завершения может повториться или остановиться. Если бы все поперечные мостики в отдельной мышце прошли одновременно только один цикл, мышца укоротилась бы всего на 1% от ее длины в состоянии покоя. Однако многие мышцы способны укорачиваться до 60%

длины покоя. Это показывает, что цикл поперечного мостика происходит в них многократно. При этом каждый раз миозин захватывает и тянет новый участок актина. Именно такая многократность повторения цикла замыкания-размыкания мостика вызывает более выраженное укорочение и генерирует большую силу. В результате циклов поперечных мостиков саркомер укорачивается, и концы мышцы подтягиваются к ее центру. Прочная соединительнотканная фасциальная оболочка, прикрепляющая мышцу посредством сухожилия к костям, передает вызываемую сокращением силу костям. Линейно направленная мышечная сила тянет кость и вызывает ее вращение в плоскости, перпендикулярной оси сустава. Поскольку мышца обычно проходит, по крайней мере, через один сустав, более свободный сегмент костного скелета будет перемещаться, вызывая вращательное движение в суставе.

Трансформация возбуждения в сокращение, по существу представляющая передачу сигнала о начале сокращения от возбужденной сарколеммы, называется электромеханическим сопряжением.

**Электромеханическое сопряжение** происходит посредством распространения возбуждения (потенциала действия) по системе поперечных трубочек внутрь волокна. При этом информация о возбуждении (фактически о перезарядке мембранны) очень быстро достигает продольной системы СПР, в конечном итоге вызывая открытие в мембране цистерн  $\text{Ca}^{2+}$ -каналов и залповый выброс катиона кальция, быстро диффундирующего к миофибриллам. Последующее связывание головок миозина с актином вызывает напряжение волокна или генерацию силы. Высвобождение  $\text{Ca}^{2+}$  из СПР поперечно-полосатых мышц во время сопряжения возбуждения и сокращения происходит благодаря взаимодействию Т-трубочек и концевых цистерн СПР. Предполагают, что развивающаяся при передаче потенциала действия по Т-трубочке деполяризация вызывает конформационные изменения белков ножки концевой цистерны. Эти конформационные изменения приводят к

открытию  $\text{Ca}^{2+}$ -каналов в СПР и обеспечивают выход ионов  $\text{Ca}^{2+}$  в цитоплазму по электрохимическому градиенту.

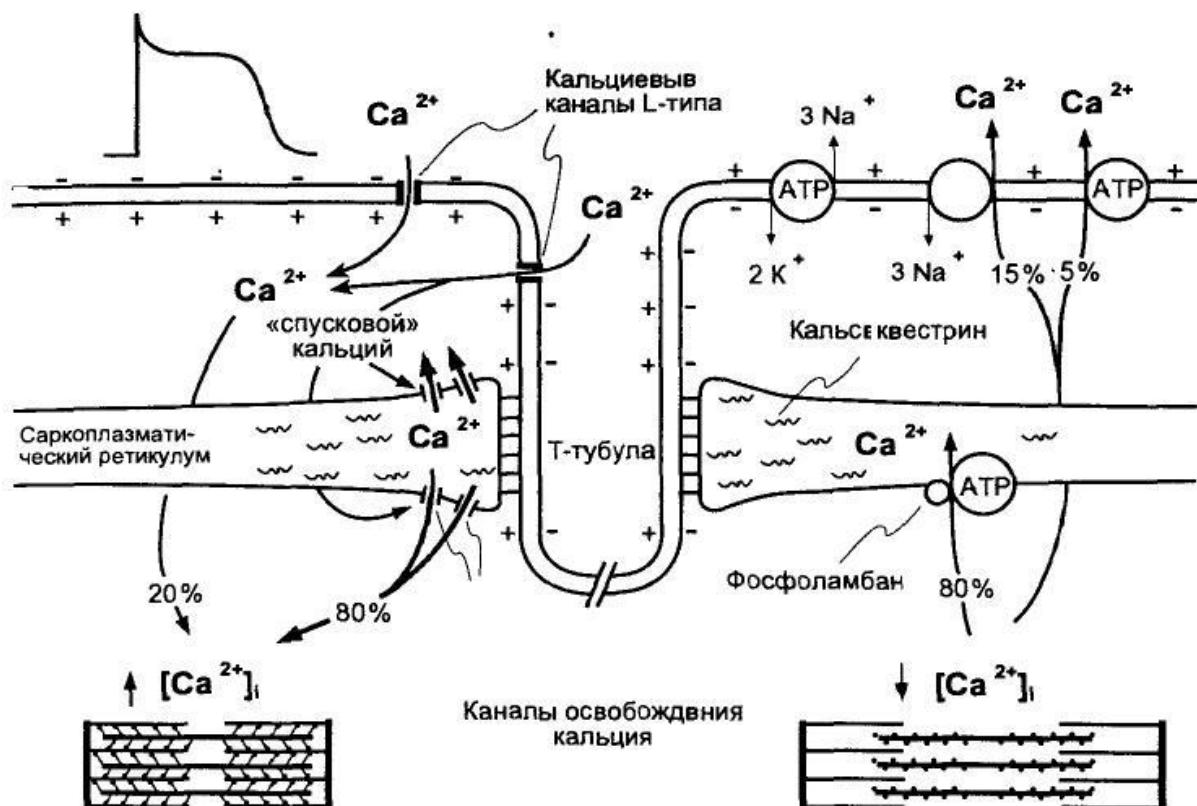


Рис. 6. Схема движения ионов кальция при электромеханическом сопряжении в сердечной мышце

Сигналом к остановке сокращения скелетной мышцы служит прекращение нервного импульса в двигательной концевой пластинке нервно-мышечного соединения. Прекращение импульса означает устранение сигнала к высвобождению кальция. Циклическое образование поперечных мостиков продолжается до тех пор, пока в волокне имеются в достаточном количестве свободных катионов кальция и АТФ. Все, что снижает концентрацию  $\text{Ca}^{2+}$  и АТФ, будет ослаблять мышечное сокращение, что происходит при утомлении мышцы. Таковыми факторами, например, является низкая концентрация калия, яды и токсины, нарушающие выработку АТФ в окислительном фосфорилировании.

Полное отсутствие АТФ вызывает устойчивое сокращение, называемое трупным окоченением. Такое состояния устойчивого сокращения обусловлено двумя обстоятельствами. Во-первых, в отсутствие АТФ невозможна откачка  $\text{Ca}^{2+}$  из саркоплазмы в везикулы СПР. Во-вторых, без АТФ не может произойти повторная активация миозиновой головки, требующаяся для разрыва поперечного мостика между актином и миозином. В итоге поперечные мостики остаются замкнутыми, а мышца в сокращенном состоянии.

На одиночный стимул мышца отвечает одиночным мышечным сокращением. Раздражение, наносимое на мышцы характеризуется следующими параметрами: 1) длительностью, 2) интенсивностью, 3) частотой. Длительность единичного мышечного сокращения составляет примерно 0,1 с. Если на мышцу наносить повторные раздражения постоянной силы и длительностью с частотой, несколько ниже той, при которой возникает тетанус, то можно наблюдать феномен лестницы.

Электрический ответ мышцы на раздражение характеризуется периодом рефрактерности, когда мышца не отвечает на раздражение, в механическом же сокращении скелетной мышцы такого периода нет. Поэтому если на мышцу наносить повторное раздражение в тот момент, когда она еще не полностью расслабилась после предшествующего сокращения, можно наблюдать усиление сокращения, или суммацию.

Длительность напряжения мышцы приводит к её утомлению и неспособности совершать дальнейшую работу. Поступление нервных импульсов к мышце может быть нормальным, однако механическое сокращение мышцы в ответ на эту импульсацию угнетено вследствие истощения основного источника энергии – АТФ.

#### **Физиологические свойства скелетных мышц:**

- 1) возбудимость (ниже, чем в нервном волокне, что объясняется низкой величиной мембранныго потенциала);
- 2) низкая проводимость, порядка 10–13 м/с;

3) рефрактерность (занимает по времени больший отрезок, чем у нервного волокна);

4) лабильность;

5) сократимость (способность укорачиваться или развивать напряжение).

#### **Виды сокращения:**

а) изотоническое сокращение (изменяется длина, тонус не меняется);  
б) изометрическое сокращение (изменяется тонус без изменения длины волокна). Различают одиночные и титанические сокращения. Одиночные сокращения возникают при действии одиночного раздражения, а титанические возникают в ответ на серию нервных импульсов;

в) эластичность (способность развивать напряжение при растягивании).

### **Сравнительная характеристика гладкой, сердечной и скелетной мышцы**

#### **Функции гладких мышц:**

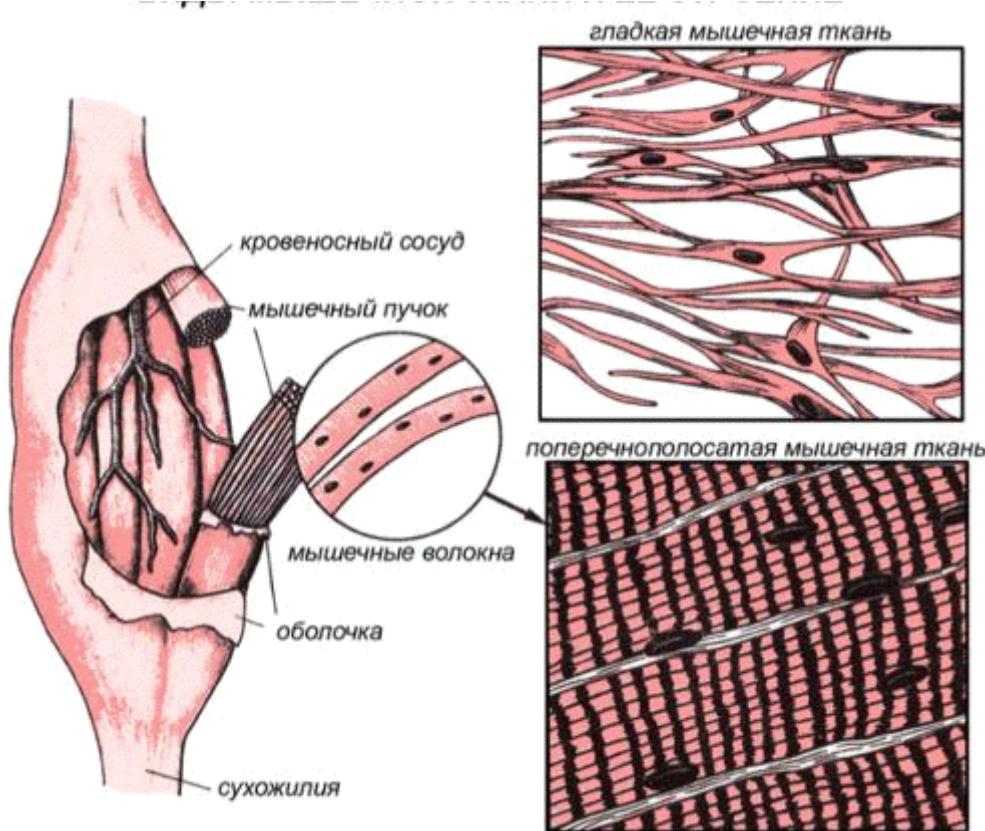
1) поддержание давления в полых органах;

2) регуляция давления в кровеносных сосудах;

3) опорожнение полых органов и продвижение их содержимого.

Строение гладкомышечной клетки довольно значительно отличается от скелетной. Гладкомышечные клетки имеют веретеновидную форму (длиной 20-500 мкм и шириной 5-8 мкм) и располагаются параллельно друг другу таким образом, что толстая средняя часть одной клетки прилежит к тонкому концу соседней клетки. Центральная часть гладкомышечной клетки занята ядром удлиненной формы, кроме этого имеется одно или два ядрышка. В саркоплазме находятся продольно или косо ориентированные вдоль длинной оси актиновые, миозиновые и промежуточные миофиламенты. Кроме этого, в саркоплазме имеются тонкие митохондрии, комплекс Гольджи, короткие цистерны гранулярной эндоплазматической сети, лизосомы, гликоген, свободные рибосомы.

Каждую гладкомышечную клетку окружает тонкая сеть, состоящая из коллагеновых, эластичных волокон и ретикулярных микрофибрилл.



*Рис. 7. Виды мышечной ткани и её строение*

Снаружи гладкомышечную клетку покрывают базальная мембрана, которая отсутствует в области плотных контактов – нексусов. **Нексус** – это область плотного контакта, своеобразное соединительное устройство между двумя соседними клетками, которая обеспечивает передачу сигналов от клетки к клетке. Зрелая гладкомышечная клетка способна к делению на протяжении всей жизни организма, в отличие от скелетной мышцы, которая имеет многоядерные волокна и к делению не способна.

Несмотря на то, что в гладкой мышце наряду с нитями миозина присутствуют нити актина, взаимоотношения между сократительными белками не имеют такой высокой организованности, как в скелетной мышце. Нити актина ориентированы главным образом параллельно, но в некоторых случаях имеют косое направление по отношению к продольной

оси клетки. Многочисленные актиновые нити связываются с электронно-плотными областями, именуемыми плотными тельцами, которые являются гомологами Z –линий скелетных мышечных волокон, соединяются друг с другом при помощи довольно упругих десминовых промежуточных филаментов и располагаются либо свободно в саркоплазме, либо в контакте с сарколеммой.

Актиновые миофиламенты окружают миозиновые миофиламенты, количество последних в гладкомышечных клетках гораздо меньше, чем в скелетных и сердечных мышцах.

После инициации сокращения в саркоплазме появляются миозиновые миофиламенты, относительно которых начинают скользить актиновые миофиламенты. Плотные тельца смещаются, гладкомышечная клетка укорачивается, утолщается, поверхность клетки деформируется, ядро клетки закручивается. Во время расслабления миозиновые филаменты становятся трудно различимы и количество их уменьшается.

### **Физиологические особенности гладких мышц.**

Гладкие мышцы имеют те же физиологические свойства, что и скелетные мышцы, но имеют и свои особенности:

- 1) нестабильный мембранный потенциал, который поддерживает мышцы в состоянии постоянного частичного сокращения – тонуса;
- 2) самопроизвольную автоматическую активность;
- 3) сокращение в ответ на растяжение;
- 4) пластичность (уменьшение растяжения при увеличении растяжения);
- 5) высокую чувствительность к химическим веществам.

**Функция сердечной мышцы** – насосная, обеспечение движения крови по сосудам.

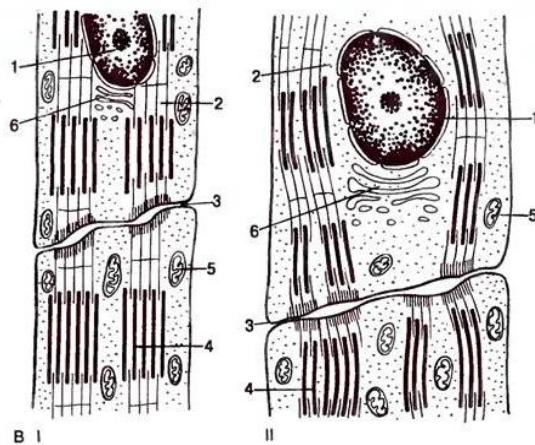


Рис. 8. Строение исчерченной сердечной мышечной ткани. Схема ультромикроскопического строения I-тиpичные мышечные волокна (рабочие); II- атипичные мышечные волокна: 1-ядра кардиомиоцита; 2- цитоплазма; 3- вставочный диск; 4- миофибриллы; 5- митохондрии; 6- Комплекс Гольджи; 7- анастомозы

Сердечная мышца состоит из рабочих кардиомиоцитов цилиндрической формы, которые состоят из миофибрилл, Z линий, саркомеров, саркомеры, саркоплазмы и саркоплазматического ретикулума. Каждая из миофибрилл имеет повторяющиеся участки – саркомеры, которые состоят из филаментов. Эти филаменты двух типов – толстые филаменты содержат преимущественно миозин и тонкие содержат преимущественно актин. Сарколеммы отделяются один от другого Z линиями. Саркомеры соединяются в миофибрилле конец в конец. Повторяющиеся саркомеры создают поперечную исчерченность сердечной мышце, т.е. сердечная мышца нами видится как поперечно-полосатая.

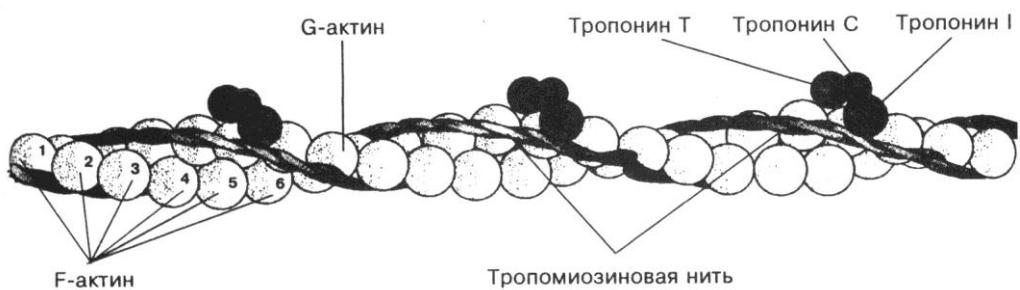


Рис. 9. Тонкая нить – две спирально скрученные нити F-актина. В канавках спиральной цепочки залегает двойная спираль тропомиозина, вдоль которой располагаются молекулы тропонина

Тонкие филаменты состоят из актина, тропомиозина и тропонина. Тропонин это гетеротример , состоящий из тропонина Т тропонина С и тропонина I который связывает актин и ингибитирует сокращение. Таким образом, каждый гетеротример тропонина взаимодействует с одной молекулой тропомиозина, которые взаимодействуют с семью мономерами актина. Согласованное взаимодействие между тропонином, тропомиозином и актином приводит к актин-миозиновому взаимодействию, которое регулируется изменением концентрации кальция внутри клетки.

Толстые нити подобно тонким нитям являются полимерами белков. Толстые нити являются биполярным образованием, состоящим из молекул миозина II, каждая молекула которого состоит из двух головок тяжелых цепей миозина, двух цепей регуляторных легких цепей и двух основных легких цепей. Тяжелые цепи имеют три участка: головку, шарнирную часть и хвостовую часть. Легкая цепь регулирует АТФазную активность миозина. Активность легкой цепи миозина регулируется фосфорилированием  $Ca^{2+}$  - зависимых и  $Ca^{2+}$ -независимых киназ. Сокращение миофибрилл объясняется теорией «скольжения» нитей актина и миозина относительно друг друга.

Потенциал действия запускает мышечное сокращение, деполяризуя Т трубочки – инвагинации клеточной мембранны, через которые в клетку поступает  $Ca^{2+}$ . Достигая саркоплазматического ретикулума, ионы  $Ca^{2+}$  связываются с риадиновыми рецепторами , что вызывает еще большее освобождение  $Ca^{2+}$  в саркоплазму.  $Ca^{2+}$  диффундирует к миофибриллам, где связывается с Са-связывающим белком – тропонином. После активации актиновых филаментов ионы кальция, головки поперечных мостиков, расположенных на миозине, немедленно прикрепляются к активным местам на актине и происходит одно «гребковое» движение. Затем эти движения ритмически повторяются, нити актина скользят между нитями миозина и мышца укорачивается. После сокращения свободные ионы

$\text{Ca}^{2+}$  активно заканчиваются обратно в саркоплазматический ретикулум и мышца расслабляется.

Вход неклеточного  $\text{Ca}^{2+}$  запускает освобождение  $\text{Ca}^{2+}$  из саркоплазматического ретикулума, инициируя сокращение кардиомиоцитов. Длительность мышечного сокращения определяется временем, в течении которого концентрация  $\text{Ca}^{2+}$  остается повышенной. Механизм, с помощью которого процесс возбуждения преобразуется в процесс сокращения назвали электромеханическим сопряжением.

Деполяризация плазматической мембранны кардиомиоцитов распространяется по Т-трубочкам, расположенным поперек продольной оси миоцитов. В кардиомиоцитах есть также аксиальные Т-трубочки, расположенные параллельно продольной оси и соединяющие поперечные трубочки между собой. Т-трубочки имеют четкую организацию и проникают в мышцу в каждом саркомере в двух местах- там, где соединяются А и И полоски. Саркоплазматический ретикулум – это органелла, которая содержит запасы внутриклеточного кальция. Деполяризация мембранны Т-трубочки вызывают освобождение  $\text{Ca}^{2+}$  из саркоплазматического ретикулума. Деполяризация мембранны Т-трубочки активирует L-тип  $\text{Ca}^{2+}$ -каналов, которые организованы в кластеры из четырех каналов, поэтому их называют тетрадами. Эти потенциал зависимые каналы играют главную роль в сопряжении электрического возбуждения и сокращения, так как являются сенсорами потенциала.

По мере того, как L-тип  $\text{Ca}^{2+}$ -каналы мембранны открывает  $\text{Ca}^{2+}$ -освобождающий канал мембранны саркоплазматического ретикулума, запасенного в нем ионы  $\text{Ca}^{2+}$  покидают цистерны саркоплазматического ретикулума, что приводит к быстрому увеличению  $\text{Ca}^{2+}$ . Ионы  $\text{Ca}^{2+}$  активируют тропонин С и инициируют цикл образования поперечных мостиков. Таким образом, процесс электро-механического сопряжения охватывает период от деполяризации Т-трубочек до начала цикла образования поперечных мостиков.

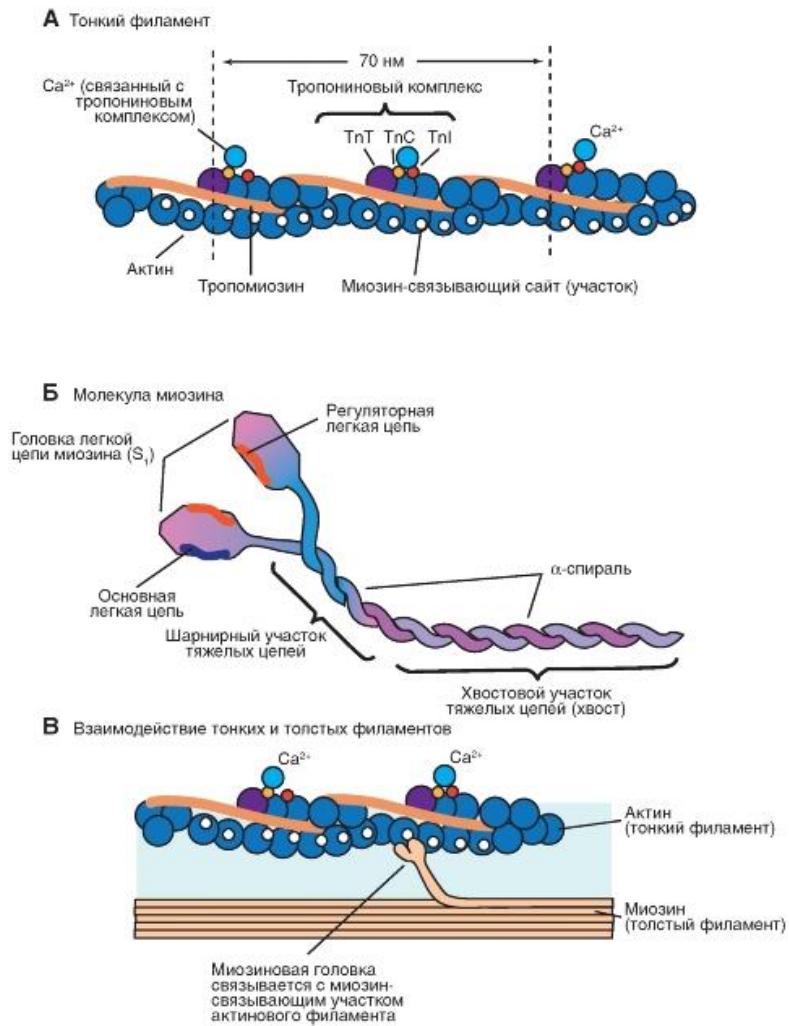
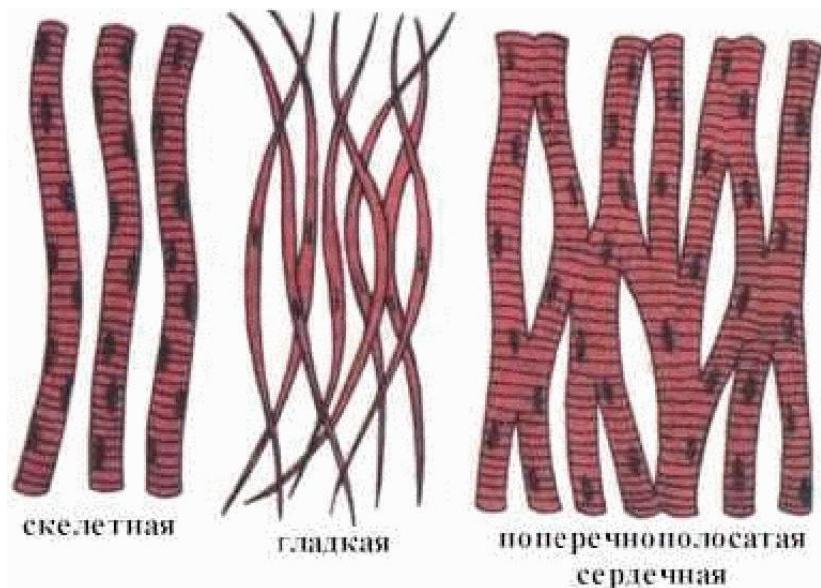


Рис.10. Пространственная конфигурация главных белковых компонентов: актина, тропомиозина и тропонина

Одним из важных различий между скелетной и сердечной мышцами является то, что для нормального сокращения сердечной мышцы необходимо поступления внеклеточного кальция. В скелетной мышце весь запас  $\text{Ca}^{2+}$  находится в саркоплазматическом ретикулуме. В то время как сердечной мышце этого недостаточно. Сначало в клетку через Т – трубочки поступает внеклеточный  $\text{Ca}^{2+}$ , а затем он запускает высвобождение еще большего количества  $\text{Ca}^{2+}$  из саркоплазматического ретикулума. Именно поэтому блокаторы  $\text{Ca}^{2+}$  каналов могут изменить сократимость сердечной мышцы, но не обладают столь выраженным влиянием на скелетную мускулатуру.



*Рис. 11. Виды мышечной ткани*

Физиологической особенностью сердечной мышцы является ее автоматизм. Возбуждение возникает периодически под влиянием процессов, протекающих в самой мышце. Способностью к автоматизму обладают определенные атипические мышечные участки миокарда, бедные миофибриллами и богатые саркоплазмой.

## Лабораторная работа №1

### Утомление и работоспособность мышц человека (эргография)

**Работоспособность** отражает потенциальные возможности человека совершить работу в определенный отрезок времени.

**Утомление** - временное понижение работоспособности клетки, органа или целого организма, наступающего вследствие тяжелой или длительной работы и исчезающее после отдыха. Мышечное (физическое) и центральное (нервно-психическое) утомление обычно сочетаются. Утомление характеризуется уменьшением силы и выносливости мышц, нарушением координации движений, ослаблением оперативной памяти, внимания, снижением скорости переработки информации.

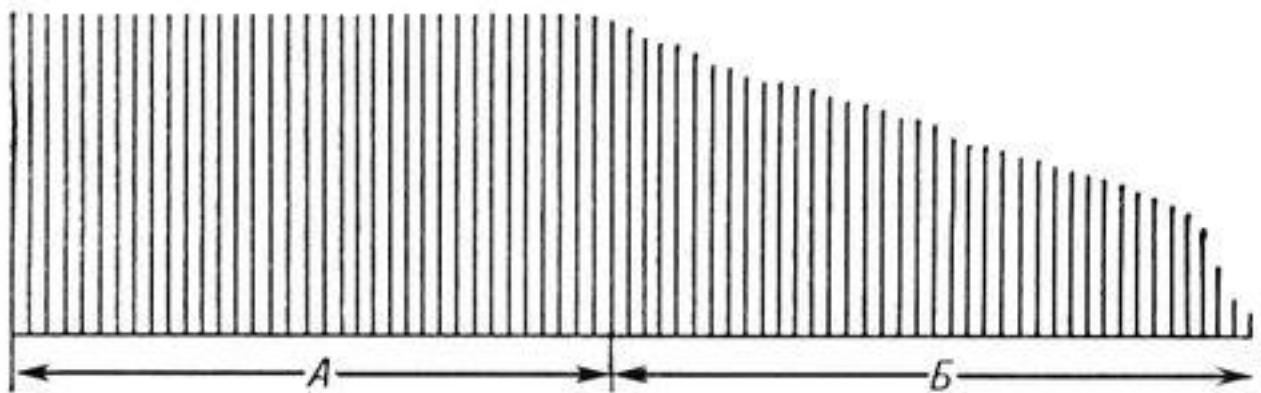
**Причинами утомления** могут быть истощение депо гликогена и ослабление процесса АТФ, накопление кислых продуктов метаболизма (фосфорная и молочная кислоты), истощение депо кальция и утомление нервных центров, регулирующих сокращение отдельных групп мышц. Субъективно утомление ощущается в виде усталости и потребности во сне.

В эксперименте утомление мышцы развивается вследствие длительного ритмического раздражения. Его признаками являются амплитуда сокращения и прекращение сокращений при продолжающемся раздражении. Чем сильнее утомление мышцы, тем больше продолжительность этих периодов. В некоторых случаях расслабления не наступает. Развивается **контрактура**. Это состояние длительного непроизвольного сокращения мышцы.

Утомление мышц и влияние на их работоспособность ритма сокращений и величины нагрузки изучал русский физиолог И.М.Сеченов. Он выяснил, что при выполнении физической работы очень важно подобрать средние величины ритма и нагрузки. При этом производительность будет высокой, а утомление наступает позже.

Работа и утомление мышц исследуются с помощью **эргографии**.

**Эргограмма** – кривая записи деятельности мышечного органа.



*Рис. 12 A- фаза оптимальной работоспособности, B - фаза развивающегося утомления*

**Отдых** – состояние покоя или такого вида деятельности, которое снимает утомление и способствует восстановлению работоспособности.

Распространено мнение, что лучший способ восстановления работоспособности – это полный покой. И.М.Сеченов доказал ошибочность такого представления. Он сравнил, как восстанавливается работоспособность в условиях полного пассивного отдыха и при смене одного вида деятельности другим, т.е. в условиях активного отдыха. Оказалось, что утомление приходит скорее и работоспособность восстанавливается раньше при активном отдыхе.

Действительно эти факторы способствуют утомлению в экспериментах на изолированных мышцах. В них нарушается ресинтез АТФ, накапливается молочная и пировиноградная кислоты, недостаточно содержание кислорода. Однако в организме интенсивно работающие мышцы получают необходимый кислород, питательные вещества, освобождаются от метаболитов за счет усиление общего и регионального кровообращения. Поэтому были предложены другие теории утомления. В частности, определенную роль в утомлении принадлежит нервно-мышечным синапсам. Утомление в синапсе развивается из-за истощения запасов нейромедиатора. Однако главную роль в утомлении двигательного

аппарата принадлежит моторным центрам ЦНС. В прошлом веке И.М.Сеченов установил, что если наступает утомление мышц одной руки, то их работоспособность восстанавливается быстрее при работе другой рукой или ногами. Он считал, что это связано с переключением процессов возбуждения с одних двигательных центров на другие. Отдых с включением других мышечных групп он назвал активным.

**Активный отдых** - это отдых, заполненный каким-либо видом деятельности, отличным от выполняемого труда.

В настоящее время установлено, что двигательное утомление связано с торможением соответствующих нервных центров, в результате метаболических процессов в нейронах, ухудшением синтеза нейромедиаторов, и угнетением синаптической передачи.

**Цель:** определить продолжительность работы после пассивного и активного отдыха.

**Приборы и материалы:** эргограф, кимограф, метроном, набор грузов (1-3 кг), циркуль, линейка.

### **Порядок работы**

Работоспособность мышц человека и лимитирующее утомление с помощью эргографа Моссо, записывающий движение указательного пальца. Эргограф Моссо состоит из пишущего устройства с грузом и приспособлением для фиксации руки. В зависимости от исследуемых мышц различают пальцевой, кистевой, ножной, становой, глазной Эргограф. Впервые эргограф был сконструирован в 1890 итальянским физиологом А. Моссо. Принцип работы эргографа заключается в регистрации с помощью специальных механических или электрических датчиков амплитуды и времени сокращения и расслабления мышц, функционирующих в заданном темпе при выполнении определенной работы, например поднятие и опускание груза, сжатие пружины, перемещение объекта фиксации между ближней и ближайшей точкой

ясного видения. Обычно работу на эргографе совершают до утомления, которое проявляется снижением амплитуды движений.

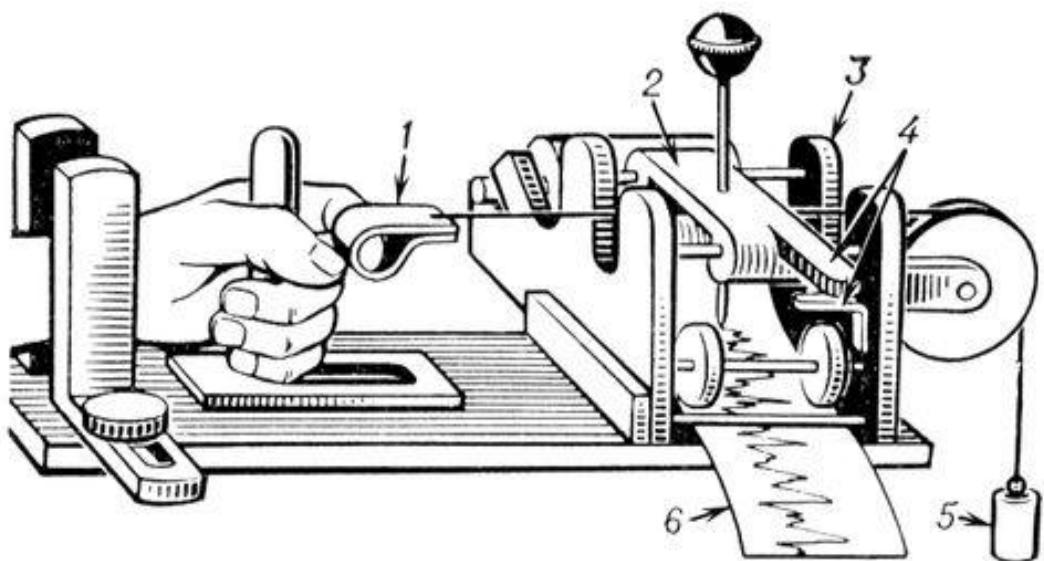


Рис. 13. Эргограф Моссо пальцевой: 1 — датчик движения; 2 — записывающее устройство; 3 — салазки; 4 — части механизма для движения ленты; 5 — груз; 6 — лента для записи эргограммы.

1. В стенке эргографа укрепите предплечье. На указательный палец руки, в средней его части, наденьте кожаное кольцо, соединенное с грузом и пишущим устройством, 2-ой и 4-ой пальцы закрепляются в трубках.

2. Сгибая и разгибая палец при фиксированном положении руки, испытуемый поднимает и опускает подвешенный к пальцу груз в определенном, заданном ритме (например, в ритме ударов метронома. Испытуемый должен поднимать груз в такт метронома с частотой 60 раз в минуту. Заметьте время и произведите работу до полного утомления).

3. Дайте 5-минутный отдых утомленной руке и снова запишите кривую утомления после отдыха.

4. После повторного утомления снова дайте отдых утомленной руке той же длительности (5 мин), заполнив этот промежуток работой другой руки (левой).

5. Вновь запишите кривую утомления правой руки после активного отдыха. Сравните работоспособность мышцы после пассивного и

активного отдыха. Убедитесь, что работоспособность утомленной мышцы левой руки восстанавливается быстрее, если в этот момент активируется сокращение мышцы другой руки.

6. После соответствующего отдыха повторите исследования с большим грузом или тем же грузом, но с более высоким ритмом работы.

### **Протокол эксперимента**

1. Зарисуйте и опишите кривые утомления. Сделайте заключение о влиянии величины нагрузки и ритма работы на быстроту развития утомления.

2. Определите продолжительность работы при разной нагрузке. Отметьте более быстрое восстановление работоспособности в утомленной мышце левой руки при вовлечении в работу правой ноги.

3. Используя записанные на барабане кимографа кривые вычислите работу, произведенную сгибателями пальца. Для этого вычислите высоту каждого подъема кривой, сложите эти величины и сумму умножьте на массу груза.

### **Вопросы**

1. Какой отдых называют «активным»?
2. Почему активный отдых восстанавливает работоспособность на более продолжительное время?
3. Какое влияние на развитие утомления оказывает величина груза и темпа работы?
4. Можно ли отдалить развитие утомления и как?

## **Лабораторная работа №2**

### **Кистевая динамометрия**

#### **Определение динамометрического индекса**

Одним из показателей физического развития организма служит **сила мышц**. В настоящее время хорошо изучена сила различных мышц. Однако чаще всего используются определением силы мышц кисти (кистевая сила) и спины (становая сила), которые являются суммарными

показателями силы мышц, участвующих в осуществлении движения определенного типа. Сила мышц имеет прямую зависимость от количества мышечных волокон, т. е. от толщины мышцы (диаметра физиологического сечения). Сила мышц с возрастом увеличивается. Так наиболее интенсивно мышечная сила увеличивается в подростковом возрасте. С 18 лет рост силы замедляется и 25-26 годам заканчивается. После 40 лет сила мышц постепенно снижается и наиболее значительное снижение силы мышц отмечается после 50 лет. Интенсивность развития мышечной силы зависит и от пола. **Силовая выносливость** - это способность человека к продолжительному мышечному сокращению. Силовая выносливость с возрастом также увеличивается. Резкий прирост выносливости приходится на возраст 7-10 лет. Далее до 17 лет данный показатель увеличивается более плавно. В целом выносливость к 16-19 годам составляет 85% уровня взрослого, максимальных значений она достигает к 25-29 годам. Далее этот показатель снижается и к 70 годам достигает четверти максимальных величин.

Таблица 1

Возрастные изменения силы мышц кисти правой руки

Возраст (год)	Сила мышц кисти правой руки (кг)	
	Мальчики	Девочки
3	4	3,8
4	5,1	4,6
5	6,8	6,1
6	7,7	6,9
7	9,3	8,6
8	11,1	9,5
10	14,7	11,8
12	18,4	15,7
14	26,5	23,5

17	40,3	27,3
----	------	------

**Динамометрия** – метод измерения мышечной силы.

**Динамосметрический индекс (ДИ)** отражает силовую характеристику двигательного аппарата и зависит от использования мышц и уровня здоровья в целом.

**Цель:** овладеть методом кистевой динамометрии и измерить силу мышц кисти. Рассчитать динамометрические индексы.

**Приборы и материалы:** кистевой динамометр, секундомер.

### Порядок работы

1. Кистевой динамометр имеет овальную форму и представлен стальной пружиной, степень сжатия которой регулируется стрелкой.



*Рис. 14. Кистевой динамометр*

Возмите кистевой динамометр кистью правой руки, которую отведите от туловища до получения с ним прямого угла. Вторую руку отпустите вниз вдоль туловища. Сожмите с максимальной силой пальцы

правой кисти 5 раз, делая интервалы в несколько минут и каждый раз фиксируя положения стрелки. Наибольшее отклонение стрелки динамометра является показателем максимальной силы мышц кисти. Сделайте эти же определения для левой руки. Определите среднюю величину силы мышц правой и левой руки по сигналу экспериментатора дважды выполните максимальное усиление на динамометре. Силу мышц оцените по лучшему результату. Затем выполните 10-кратные усилия с частотой один раз в 5 секунд. Результаты запишите и определите уровень работоспособности мышц по формуле:

$$P = (f_1 + f_2 + f_3 + f_n) / n,$$

где  $P$  уровень работоспособности;

$f_1, f_2, f_3, f_n$  – показатели динамометра при отдельных мышечных условиях;

$n$  – число попыток.

2. Используя формулу  $S = [(f_1 - f_{\min}) / f_{\max}] \cdot 100$  рассчитайте показатель снижения работоспособности мышц.

Где  $S$  – показатель работоспособности мышц;  $f_1$  – величина начального мышечного усилия;  $f_{\min}$  – минимальная величина усилия;  $f_{\max}$  – максимальная величина усилия.

Таблица 2

Показатели динамометрического индекса

Показатель	Мужчины	Женщины
Отличный	Более 0,8	Более 0,6
Хороший	0,7-0,8	0,56-0,6
Удовлетворительный	0,6-0,69	0,4-0,55
Плохой	Менее 0,6	Менее 0,4

3. Подсчитайте динамометрический индекс кисти ведущей руки по формуле:

$$ДИ = P/M,$$

где ДИ динамометрический индекс; М- масса тела испытуемого; Р показатель мышечной силы.

4. Подсчитайте индекс относительной силы (ИОС) по формуле:

Индекс

относительной = сила сильнейшей кисти  $\times 100\%$  / масса тела  
силы

Норма для мужчин – 65-80 %, для женщин – 45-50%

### **Протокол эксперимента**

1. Определите мышечную силу.
2. Вычислите и запишите уровень работоспособности и показатель работоспособности мышц по результатам 10-кратных усилий.
3. Рассчитайте динамометрический индекс и сравните силовые характеристики испытуемого с нормальными.
4. Подсчитайте индекс относительной силы и сопоставьте его с нормой.
5. Сделайте выводы о соответствии полученных показателей норме.

### **Вопросы**

1. Что такое динамометрия?
2. Какие факторы определяют величину мышечной силы?
3. Почему кистевая сила правой руки, как правило, больше левой?
4. Как изменяется мышечная сила в возрастно-половом аспекте?
5. На какой возрастной период приходится наибольшая сила мышц?
6. Почему сила мышц юношей больше силы мышц девушек?

таблица 3.

Основные сравнительные характеристики скелетной, сердечной и гладкой мускулатуры

<i>Скелетная мышца</i>	<i>Сердечная мышца</i>	<i>Гладкая мышца</i>
Актин и миозин организованы в саркомеры; характерна поперечная исчерченность	Актин и миозин организованы в саркомеры; характерна поперечная исчерченность	Нет поперечной исчерченности; актина больше, чем миозина
Хорошо развит саркоплазматический ретикулум и поперечные трубочки	Умеренно развит саркоплазматический ретикулум и поперечные трубочки	Слабо развит саркоплазматический ретикулум, отсутствуют поперечные трубочки
Содержит тропонин в тонких филаментах	Содержит тропонин в тонких филаментах	Содержит кальмодуллин, который связывается с ионами $Ca^{2+}$ и активирует киназу легких цепей миозина
Величина мембранных потенциала составляет -80 -90 мВ	Величина мембранных потенциала покоя составляет -70 мВ для атипичных и -90 мВ для рабочих кардиомиоцитов	Величина мембранных потенциала покоя -50 -60 мВ
Амплитуда потенциала действия равна около 120 мВ	Амплитуда потенциала действия равна около 120 мВ	Амплитуда потенциала действия равна около 70 мВ
Длительность потенциала действия составляет 1-2 мс	Длительность потенциала действия составляет 200-400 мс	Длительность потенциала действия составляет 10-300 мс
$Ca^{2+}$ освобождается в цитоплазму из саркоплазматического ретикулума	$Ca^{2+}$ попадает в цитоплазму из саркоплазматического ретикулума и из внеклеточной жидкости	$Ca^{2+}$ попадает в цитоплазму из саркоплазматического ретикулума и из внеклеточной жидкости
Электро-механическое сопряжение процессов сокращения и расслабления	Электро-механическое сопряжение процессов сокращения и расслабления	Электро-механическое и фармако-механическое сопряжение процессов сокращения и

		расслабления
Мостики между актином и миозином разрушаются при гидролизе АТФ	Мостики между актином и миозином разрушаются при гидролизе АТФ	Дефосфорилирование миозина фосфатазой легких цепей миозина
Не обладают пластичностью	Не обладают пластичностью	Обладают пластичностью-способность находиться в расслабленном состоянии при умеренном растяжении
В основе ПД лежит увеличение проницаемости для ионов $\text{Na}^+$	В основе ПД лежит увеличение проницаемости для ионов $\text{Ca}^{2+}$ и $\text{Na}^+$	В основе ПД лежит увеличение проницаемости для ионов $\text{Ca}^{2+}$
Ионы $\text{Ca}^{2+}$ удаляются в саркоплазматический ретикулум	Ионы $\text{Ca}^{2+}$ удаляются в саркоплазматический ретикулум (Ca-насос) и выводятся наружу (Na-Ca обмен).	Ионы $\text{Ca}^{2+}$ удаляются в саркоплазматический ретикулум (Ca-насос) и выводятся наружу (Na-Ca обмен, Ca-насос).
Не обладают спонтанной электрической активностью (автоматией)	Автоматия характерна для пейсмейкерных клеток проводящей системы сердца	Для унитарных гладкомышечных клеток характерна автоматия.
Характерна высокая частота импульсации для возникновения тетануса (больше 15 Гц).	Тетануса нет.	Характеризуется редкой частотой возникновения тетануса (меньше 1Гц).
Интенсивное потребление энергии АТФ	Интенсивное потребление энергии АТФ	Энергосберегающий механизм сокращения (потребность в АТФ в 500 раз меньше, чем в скелетной мышце).
Не может сокращаться без нервной стимуляции, денервация приводит к мышечной атрофии.	Может сокращаться без нервной стимуляции, потенциал действия генерируется в пейсмейкерных клетках	Поддерживает тоническое сокращение в отсутствии нервной стимуляции; после денервации возникает гиперчувствительность
Иннервация только	Иннервация может	Иннервация может

возбуждающая	быть как возбуждающей, так и тормозной	быть как возбуждающей, так и тормозной
Мышечные волокна стимулируются независимо друг от друга; отсутствуют нексусы.	Имеются нексусы во вставочных дисках	для унитарного типа мышц характерно наличие большого количества нексусов.
Окислительный, гликолитический и окислительно-гликолитический пути образования АТФ	Окислительный путь образования АТФ	Окислительный путь образования АТФ

## КОНТРОЛЬНО-ИЗМЕРИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

1. Потенциалзависимые  $\text{Ca}^{2+}$  каналы активируются в течение
  - А. 10-20 мсек
  - Б. 25-50 мсек
  - В. 50-100 мсек
  - Г. 100-150 мсек
2. Какую форму имеют кардиомиоциты:
  - А. цилиндрическую
  - Б. овальную
  - В. округлую
3. Чем отделены саркомеры в сердечных мышцах:
  - А. Z-линиями
  - Б. Т-линиями
  - В. А-линиями
4. Из чего не состоят тонкие нити кардиомиоцитов:
  - А. миозина
  - Б. актина
  - В. тропонина
5. Из чего состоят толстые нити кардиомиоцитов:
  - А. миозина
  - Б. актина
  - В. тропонина
6. Из чего состоит тропонин:
  - А. тропонин С
  - Б. тропонин А
  - В. тропонин В
7. С чем напрямую взаимодействует тропониновый комплекс:
  - А. актин
  - Б. миозин
8. Чем регулируется актин-миозиновое взаимодействие:

А.  $\text{Ca}^{2+}$

Б.  $\text{Na}^+$

В.  $\text{K}^+$

9. Какую форму имеют гладкомышечные клетки:

А. цилиндрическую

Б. веретеновидную

В. овальную

10. Как располагаются гладкомышечные клетки:

А. параллельно

Б. перпендикулярно

В. хаотично

11. Какая длина гладкомышечной клетки:

А. 10-20 мкм

Б. 20-500 мкм

В. 500-750 мкм

12. перечислите функции поперечно-полосатых мышц:

А. двигательная (динамическая и статическая);

Б. дыхательная

В. мимическая

А. митохондрии

Б. лизосомы

В. саркоплазматический ретикулум

14. Добавьте пропущенные термины:

Для осуществления мышечных сокращений необходимы  
участие \_\_\_\_\_ и ионов \_\_\_\_\_.

15. Кто изучал утомление мышц:

А. И.М. Сеченов

Б. И.П.Павлов

В. Аристотель

16. Что может явиться причинами утомления:

А. истощение гликогена

Б. истощение АТФ

В. истощение кальция

17. Какой прибор используется для записи эргограммы

А. эргограф Моско

Б. эргограф Алье

18. Что лучше всего устраниет усталость мышц:

А. активный отдых

Б. пассивный отдых

В. полный отдых

19. Что измеряет кистевая динамометрия:

А. силу мышц

Б. длительность мышц

В. становую силу

20. Когда мышечная сила возрастает наиболее интенсивно

А. подростковом возрасте

Б. юношеском возрасте

В. детском возрасте

21. Отчего зависит сила мышц:

А. количества мышечных волокон

Б. толщины одного мышечного волокна

В. и того и другого

22. Какие мышцы имеют особенность автоматизма:

А. поперечно-полосатые

Б. гладкие

В. сердечные

23. Назовите основную функцию сердечной мышцы:

А. насосная

Б. мимическая

В. дыхательная

24. По какому закону сокращаются фазные волокна:

- А. все или ничего
- Б. все и сразу
- В. все или сразу

25. Что такое нексус:

- А. область плотного контакта
- Б. область контакта двух нейронов
- В. область не плотного контакта

26. Гликоген в мышцах расщепляется до:

- А.  $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$
- Б. пирувата
- В. лактата

27. Релаксация мышц (возврат системы сокращения в исходное состояние) обеспечивается:

- А. необходимым количеством АТФ
- Б. уменьшением концентрации ионов кальция в саркоплазме
- В. увеличением содержания гликогена в мышцах
- Г. мобилизацией жирных кислот на окисление

28. Утомление мышц связано с:

- А. отсутствием АТФ
- Б. накоплением молочной кислоты
- В. накоплением жирных кислот
- Г. увеличением запаса гликогена
- Д. увеличением продукции кетоновых тел

29. Основной субстрат, поставляющий энергию в сердечную мышцу:

- А. жирные кислоты
- Б. углеводы
- В. белки
- Г. кетоновые тела

30. Чем регулируется сокращение саркомера:

А. ионами кальция

Б. актином

В. тропомиозином

Г. тироксином

31. В каких мышцах отсутствует тетанус:

А. скелетная мышца

Б. сердечная мышца

В. гладкая мышца

32. В каких мышцах наименьшая величина мембранныго потенциала покоя:

А. скелетная мышца

Б. сердечная мышца

В. гладкая мышца

33. Какие мышцы обладают пластичностью:

А. скелетная мышца

Б. сердечная мышца

В. гладкая мышца

34. В каких мышцах имеются нексусы:

А. скелетная мышца

Б. сердечная мышца

В. гладкая мышца

35. Какие мышцы способны сокращаться без нервной стимуляции:

А. скелетная мышца

Б. сердечная мышца

В. гладкая мышца

## Словарь

**Активный отдых** — это отдых, заполненный каким-либо видом деятельности, отличным от выполняемого труда.

**Актин** — белок, полимеризованная форма которого образует микрофиламенты — один из основных компонентов цитоскелета эукариотических клеток.

**Гидролиз** — это химическая реакция взаимодействия вещества с водой, при которой происходит разложение этого вещества и воды с образованием новых соединений.

**Динамометрия** — метод измерения мышечной силы.

**Динамосметрический индекс** отражает силовую характеристику двигательного аппарата и зависит от использования мышц и уровня здоровья в целом.

**Коллаген** — фибриллярный белок, составляющий основу соединительной ткани организма и обеспечивающий её прочность и эластичность.

**Миозин** — фибриллярный белок, один из главных компонентов сократительных волокон мышц — миофибрилл. Составляет 40—60 % общего количества мышечных белков.

**Миофибрillы** — органеллы клеток поперечнополосатых мышц, обеспечивающие их сокращение.

**Мышцы** — органы тела животных и человека, состоящие из упругой, эластичной мышечной ткани, способной сокращаться под влиянием нервных импульсов.

**Небулин** — фибриллярный белок, ассоциированный с тонкими нитями.

**Нексус** — это область плотного контакта, своеобразное соединительное устройство между двумя соседними клетками, которая обеспечивает передачу сигналов от клетки к клетке.

**Отдых** – состояние покоя или такого вида деятельности, которое снимает утомление и способствует восстановлению работоспособности.

**Потенциал действия** — волна возбуждения, перемещающаяся по мембране живой клетки в процессе передачи нервного сигнала.

**Рефрактерность** - кратковременное снижение возбудимости нервной и мышечной тканей непосредственно вслед за потенциалом действия.

**Саркомер**- структурно-функциональная единица миофибриллы, находящаяся между соседними Z-линиями.

**Саркоплазматический ретикулум** – это внутриклеточная мембранный система взаимосвязанных уплощенных пузырьков и канальцев (цистерн), которая окружает саркомеры (миофибрилл)

**Силовая выносливость** - это способность человека к продолжительному мышечному сокращению.

**Симпласт**- структурно-функциональная единица скелетной мышцы.

**Тропонин** (Tn) – комплекс, образованный тремя глобулярными СЕ: TnT, TnI TnC.

**Утомление** - временное понижение работоспособности клетки, органа или целого организма, наступающего вследствие тяжелой или длительной работы и исчезающее после отдыха.

**Цитоплазма** — полужидкое содержимое клетки, внутренняя среда живой или умершей клетки, кроме ядра и вакуоли, ограниченная плазматической мембраной.

**Эргограмма** – кривая записи деятельности мышечного органа.

## Использованная литература

Гладкая мышца: современный взгляд на строение и механизмы функционирования / Э.Н.Телина, Н.К. Хабибуллина, А.Л. Зефиров. – Казань, Арт- кафе, 2007. – 126 с

Основы физиологии: пер с английского под редакцией Косицкого Г.Ию. – М.: Мир; 1984.-.556 с

Клеточно-молекулярные механизмы функционирования и регуляции сердца: учебно-методическое пособие / Р.Р. Нигматуллина, С.З. Земскова, А.Л. Зефиров, А.В. Смирнов. – Казань: КГМУ, 2004. – 100 с.

Физиология возбудимых тканей и центральной нервной системы: Руководство к практическим занятиям по физиологии человека и животных: Учебно-методическое пособие / Т.А. Аникина, Т.Л. Зефиров, А.В. Крылова, Ф.Г. Ситдиков. – Казань: ТГГПУ, 2011. – 96 с.

<http://bse.sci-lib.com/article126942.html> (дата обращения 14.11.15)

[http://images.rambler.ru/search?query=%D0%BA%D0%B8%D1%81%D1%82%D0%B5%D0%B2%D0%BE%D0%B9%20%D0%B4%D0%B8%D0%BD%D0%BD%D0%BC%D0%BE%D0%BC%D0%B5%D1%82%D1%80&utm\\_source=rambler-search&utm\\_medium=mixup&utm\\_campaign=images\\_up](http://images.rambler.ru/search?query=%D0%BA%D0%B8%D1%81%D1%82%D0%B5%D0%B2%D0%BE%D0%B9%20%D0%B4%D0%B8%D0%BD%D0%BD%D0%BC%D0%BE%D0%BC%D0%B5%D1%82%D1%80&utm_source=rambler-search&utm_medium=mixup&utm_campaign=images_up)

(дата обращения 14.11.15)

[http://images.rambler.ru/search?query=%D1%81%D1%82%D1%80%D0%BE%D0%B5%D0%BD%D0%BD%D0%BC%D0%BE%D0%BC%D0%B5%D1%82%D1%80%D0%BD%D0%BD%D0%BC%D0%BE%D0%BC%D0%B5%D1%82%D1%80&utm\\_source=rambler-search&utm\\_medium=mixup&utm\\_campaign=images\\_up](http://images.rambler.ru/search?query=%D1%81%D1%82%D1%80%D0%BE%D0%B5%D0%BD%D0%BD%D0%BC%D0%BE%D0%BC%D0%B5%D1%82%D1%80%D0%BD%D0%BD%D0%BC%D0%BE%D0%BC%D0%B5%D1%82%D1%80&utm_source=rambler-search&utm_medium=mixup&utm_campaign=images_up)

(дата обращения 14.11.15)

<http://gilead.org.il/hcm/sarcomere.jpg> (дата обращения 14.11.15)

<http://gistologija.odn.org.ua/B4559Part10-167.html> (дата обращения 14.11.15)

[http://www.studfiles.ru/html/2706/741/html\\_Y9s52\\_j4Xv.SdXq/htmlconv-d-gnPoC0\\_html\\_m766b96c2.gif](http://www.studfiles.ru/html/2706/741/html_Y9s52_j4Xv.SdXq/htmlconv-d-gnPoC0_html_m766b96c2.gif) (дата обращения 14.11.15)

[http://www.studfiles.ru/html/2706/374/html\\_wvLIEfXuDe.x0a1/htmlconvd-cVsAMV\\_html\\_c7dbadd.jpg](http://www.studfiles.ru/html/2706/374/html_wvLIEfXuDe.x0a1/htmlconvd-cVsAMV_html_c7dbadd.jpg) (дата обращения 14.11.15)

<http://mypresentation.ru/documents/fe6dc36b67d0eb5aa57706adc0fb2ca1/img18.jpg> (дата обращения 14.11.15)

[http://refereed.ru/files/29/images\\_34/image012.jpg](http://refereed.ru/files/29/images_34/image012.jpg) (дата обращения 14.11.15)

<http://pp.vk.me/c608117/v608117166/6203/lRYBwEh9yOk.jpg> (дата обращения 14.11.15)

[http://kk.convdocs.org/pars\\_docs/refs/36/35243/35243\\_html\\_m495d1fbc.jpg](http://kk.convdocs.org/pars_docs/refs/36/35243/35243_html_m495d1fbc.jpg) (дата обращения 14.11.15)

[http://vmede.org/sait/content/Fiziologiya\\_atlas\\_kamakin\\_2010/6\\_files/mb4.jpeg](http://vmede.org/sait/content/Fiziologiya_atlas_kamakin_2010/6_files/mb4.jpeg) (дата обращения 14.11.15)

<http://www.medical-enc.ru/anatomy/img/myologia/154.jpg> (дата обращения 14.11.15)