

Физиология мышц

Мышцы делятся на гладкие и поперечнополосатые; к последним относятся скелетные и сердечная мышцы. О физиологии сердечной мышцы см. гл. 13. Здесь мы рассмотрим физиологию скелетных и гладких мышц.

Общий механизм мышечного сокращения

Общие принципы сокращения одинаковы для всех типов мышц и описываются так называемой **теорией скользящих нитей** (рис. 3.1).

- Морфологическим субстратом сократимости являются **сократительные белки — актин и миозин**.
- Актин и миозин — это нитевидные белки, расположенные в мышечном волокне параллельно друг другу. *При сокращении эти белки скользят друг относительно друга, но сами при этом не укорачиваются.*
- Взаимное скольжение нитей актина и миозина обусловлено следующим механизмом:
 - на нити миозина имеются **поперечные мостики**, состоящие из шейки и головки;
 - на нити актина имеются **активные центры**, к которым может присоединяться головка миозинового поперечного мостика;
 - после присоединения головки поперечного мостика к активному центру актина этот мостик делает **вращательное («гребковое»)** движение, при котором нить актина продвигается вдоль нити миозина.

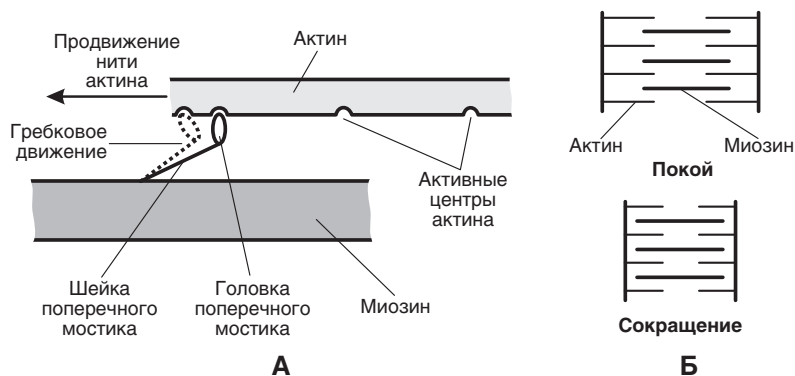


Рисунок 3.1. Взаимодействие актина с миозином. А. Механизмы. Б. Нити актина и миозина в состоянии покоя и сокращения. Подробнее см. в тексте.

- В покое актин с миозином не взаимодействуют, и сокращение не происходит. Реакция актина с миозином запускается Ca^{2+} .
- Этот ион действует не непосредственно на актин и миозин, а на те или иные регуляторные белки, разные для поперечнополосатой и гладкой мышц.
- Взаимодействие актина с миозином требует энергии АТФ.

Скелетные мышцы

Мышечное волокно

Строение

На рис. 3.2 схематично изображено поперечнополосатое мышечное волокно с основными структурами, обеспечивающими его возбуждение и сокращение. К этим структурам относятся:

- поверхностная мембрана (сарколемма), образующая продольные углубления — **Т-трубочки**;
- **саркоплазматический ретикулум**, служащий депо Ca^{2+} ;
- **миофибриллы** — пучки параллельных нитей актина и миозина.

Механизмы сокращения

Основные этапы

Этапы сокращения волокна скелетной мышцы следующие (рис. 3.2).

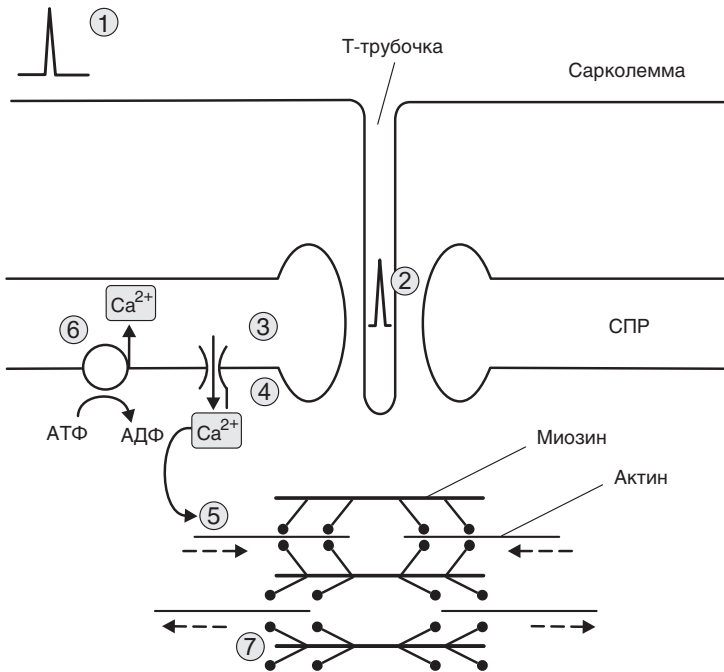


Рисунок 3.2. Этапы мышечного сокращения. САР — саркоплазматический ретикулум. Подробнее см. в тексте.

1. На сарколемме возникает ПД, по своим параметрам и механизмам в основном сходный с ПД нервных клеток.
2. ПД проводится по сарколемме, что приводит к деполяризации Т-трубочек.
3. Деполяризация Т-трубочек приводит к открыванию кальциевых каналов саркоплазматического ретикулума.
4. Из саркоплазматического ретикулума выходит Ca^{2+} .
5. Ca^{2+} запускает взаимодействие актина с миозином, происходит их скольжение друг относительно друга и мышца сокращается.
6. Ca^{2+} закачивается обратно в саркоплазматический ретикулум с помощью Ca^{2+} -АТФазы (кальциевого насоса).
7. Взаимодействие актина с миозином прекращается; мышца расслабляется.

Механизмы действия Ca^{2+}

Как уже говорилось, Ca^{2+} действует на сократительные белки (актин и миозин) не непосредственно, а через регуляторные белки. В поперечнополосатой мышце этими белками являются **тропонин и тропомиозин**.

Регуляторные белки, сократительные белки и Ca^{2+} взаимодействуют следующим образом (рис. 3.3):

- в отсутствие Ca^{2+} активные центры нитей актина прикрыты нитями тропомиозина. С нитями тропомиозина связан тропонин;
- при поступлении к миофибриллам Ca^{2+} этот ион связывается с тропонином;
- взаимодействие Ca^{2+} с тропонином приводит к смещению нитей тропомиозина; активные центры открываются и становятся доступными для присоединения миозиновых поперечных мостиков.

Из этого механизма следуют две важные особенности сокращения одиночного волокна скелетной мышцы.

- *Сила сокращения пропорциональна концентрации Ca^{2+} в цитоплазме (саркоплазме): чем больше эта концентрация, тем больше открывается активных центров на актине и больше к ним присоединяется миозиновых мостиков.*
- *Сила сокращения одиночного мышечного волокна не зависит от силы раздражителя, то есть подчиняется закону «все или ничего». Это связано с тем, что одиночный раздражитель независимо от его силы вызывает один ПД, а ко-*

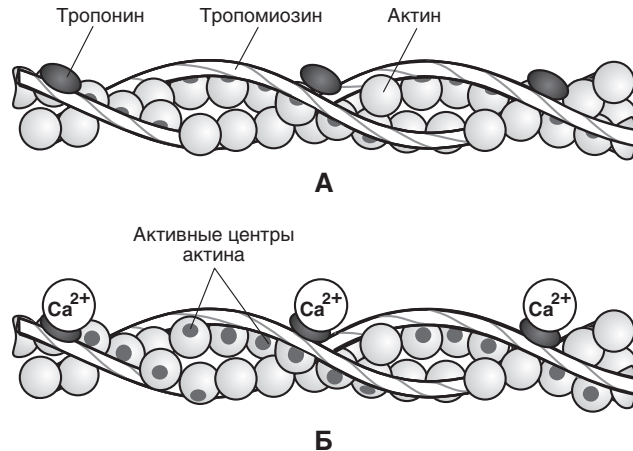


Рисунок 3.3. Взаимодействие сократительных белков, регуляторных белков и Ca^{2+} в скелетной мышце.

личество Ca^{2+} , выбрасываемое из саркоплазматического ретикулума в ответ на один ПД, всегда одинаково¹.

Энергетика сокращения

На один цикл поперечного мостика (связывание миозинового мостика с актином — гребковое движение — отсоединение) требуется одна молекула АТФ. Важно, что она присоединяется к мостику, когда он связан с актином, и только после этого мостик приобретает способность отсоединиться. *В отсутствие АТФ миозиновые мостики постоянно связаны с актином*; таков механизм трупного окоченения. Эта особенность имеет большое значение для сокращения гладких мышц (см. ниже, разд. «Гладкие мышцы»).

Характеристики мышечного сокращения

При одновременной записи мембранного потенциала и сокращения мышцы (рис. 3.4) видны следующие важные особенности.

- Длительность ПД (миллисекунды) гораздо меньше длительности сокращения (десятки или сотни миллисекунд).
- На кривой сокращения можно выделить три фазы:

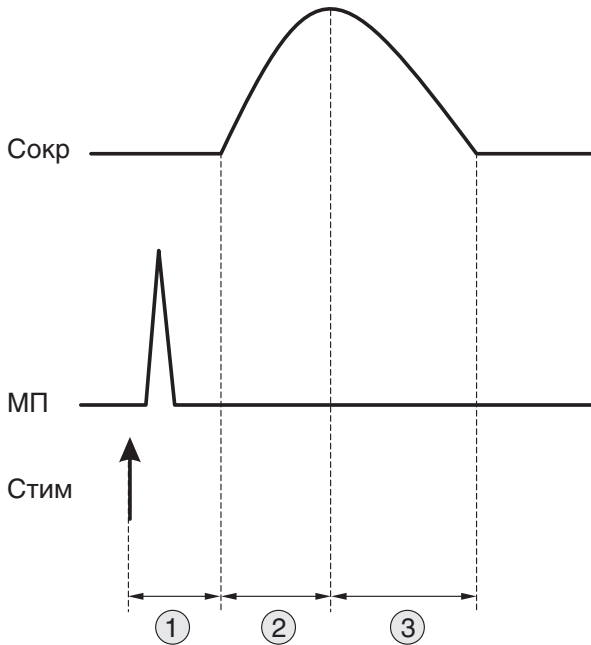


Рисунок 3.4. Фазы мышечного сокращения. 1 — латентный период; 2 — фаза укорочения; 3 — фаза расслабления. МП — мембранный потенциал; Сокр — сокращение; Стим — стимул.

¹ Понятие «сила сокращения» по отношению к мышцам используется достаточно произвольно, лишь в особых условиях (при изометрическом сокращении, см. ниже) совпадая с физическим понятием силы, равной произведению массы на ускорение и измеряемой в ньютонах. На самом деле часто речь фактически идет об *энергии* сокращения — чем больше образуется актомиозиновых связей, тем больше тратится АТФ и больше общая энергия. В то же время чем больше энергия сокращения, тем большую силу при необходимости может развить мышца (например, поднять вес или сжать пружину).

- **латентный период** (от нанесения раздражения до начала сокращения). Он включает время, необходимое для высвобождения Ca^{2+} , его диффузии к нитям актина, связывания с тропонином и пр.);
- **фаза укорочения;**
- **фаза расслабления.**

Суммация и тетанус

Повторный раздражитель, нанесенный на мышцу во время сокращения, способен вызвать новое возбуждение и сокращение (рис. 3.5). Это повторное сокращение складывается с предыдущим, то есть происходит **временная суммация** сокращений (сложение сокращений во времени). Суммация нескольких сокращений называется **тетанусом**.

Если повторный раздражитель попадает в фазу расслабления предшествующего сокращения, то возникает **зубчатый тетанус** (рис. 3.5, А), если в фазу укорочения — **гладкий тетанус** (рис. 3.5, Б). Таким образом, гладкий тетанус возникает в ответ на раздражители большей частоты, чем зубчатый.

Однако *при очень высокой частоте раздражения повторный раздражитель может наноситься в тот момент, когда еще не закончился ПД, вызванный предыдущим раздражителем, то есть попадать в период рефрактерности. В этом случае повторный раздражитель вовсе не вызывает ПД, а следовательно, и сокращения.*

Механизмы

Суммация и тетанус обусловлены тем, что при частых повторных раздражениях Ca^{2+} не успевает закачиваться обратно в саркоплазматический ретикулум и накапливается в цитоплазме, не позволяя мышце расслабиться и вызывая все более сильное сокращение.

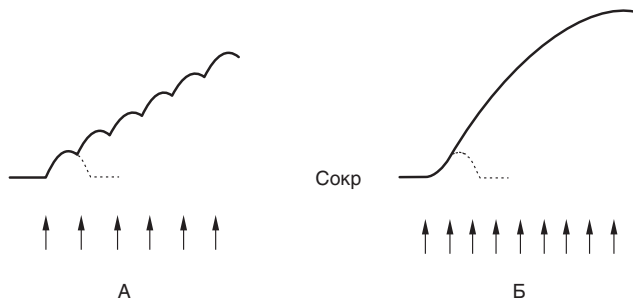


Рисунок 3.5. Тетанус. **А.** Зубчатый тетанус. **Б.** Гладкий тетанус. Пунктиром изображено одиночное сокращение, которое возникло бы в ответ на одиночный раздражитель.

Мышца в целом

Физиологические свойства

Основные свойства скелетной мышцы в целом обусловлены тремя факторами:

- особенностями проводимости;
- особенностями иннервации;
- особенностями клеточного состава.

Проводимость

Возбуждение, возникающее в одном мышечном волокне, распространяется только в пределах данного волокна и не переходит на соседние волокна. Следовательно, при слабых раздражениях возбуждается и сокращается меньшее количество

волокон, а при сильных — большее. Это увеличение количества сокращающихся волокон при увеличении силы раздражителя называется **пространственной суммацией**, или **вовлечением**.

Иннервация

Ветвления аксона двигательного нейрона (мотонейрона), иннервирующего скелетную мышцу, подходят не к одному, а ко многим мышечным волокнам (от нескольких десятков в мышцах, участвующих в особенно тонких движениях, например глазодвигательной мышце, до 2 тыс в крупных мышцах туловища). Совокупность мышечных волокон, иннервируемых одним мотонейроном, называется **двигательной единицей**. Таким образом, в иннервированной мышце:

- сокращается столько двигательных единиц, сколько возбуждается мотонейронов;
- при вовлечении происходит пространственная суммация сокращений не отдельных волокон, а отдельных двигательных единиц;
- синхронность сокращения двигательных единиц может быть различной.

Клеточный состав

Существуют два типа мышечных волокон:

- **белые**, или быстрые;
 - **красные**, или медленные.
- Белые мышечные волокна обеспечивают быстрые короткие сокращения, красные — более медленные длительные сокращения. Цвет красных волокон обусловлен большим содержанием **миоглобина** — аналога гемоглобина; миоглобин связывает и запасает кислород, необходимый для длительного сокращения.
 - Любая мышца содержит оба типа волокон, но в каждой мышце тот или иной тип преобладает. Например, в быстрых глазодвигательных мышцах содержатся в основном белые волокна, а в медленных мышцах спины — красные (но при этом в каждой двигательной единице все волокна одного типа).

Регуляция силы сокращения

В естественных условиях *мышечное сокращение запускается только поступлением импульса по аксону мотонейрона, то есть управляется исключительно нервной системой*.

- Существуют три основных способа регуляции силы сокращений целой мышцы:
- пространственная суммация, то есть вовлечение: возбуждается большее или меньшее количество мотонейронов;
 - временная суммация, то есть тетанус: увеличивается или уменьшается частота импульсов, поступающих по аксонам мотонейронов;
 - изменение степени синхронности сокращения отдельных двигательных единиц.

Типы мышечных сокращений

Характеристики мышечного сокращения зависят не только от самой мышцы, но и от нагрузки, которую она при сокращении преодолевает. В зависимости от особенностей нагрузки выделяют несколько типов мышечных сокращений, главные из которых следующие (рис. 3.6).

- **Изотоническое сокращение.** На мышцу действует постоянная небольшая нагрузка. Пример: к мышце подвешен грузик, который она поднимает при сокращении. Развиваемая мышцей сила постоянна и равна силе тяжести, длина мышцы меняется (рис. 3.6, А). Поскольку нагрузка действует на мышцу еще до начала сокращения, она называется **преднагрузкой**.
- **Изометрическое сокращение.** Сокращению препятствует нагрузка, которую мышца не способна преодолеть. Пример: оба конца мышцы закреплены. Развиваемая мышцей сила растет, а длина мышцы не меняется (рис. 3.6, Б).

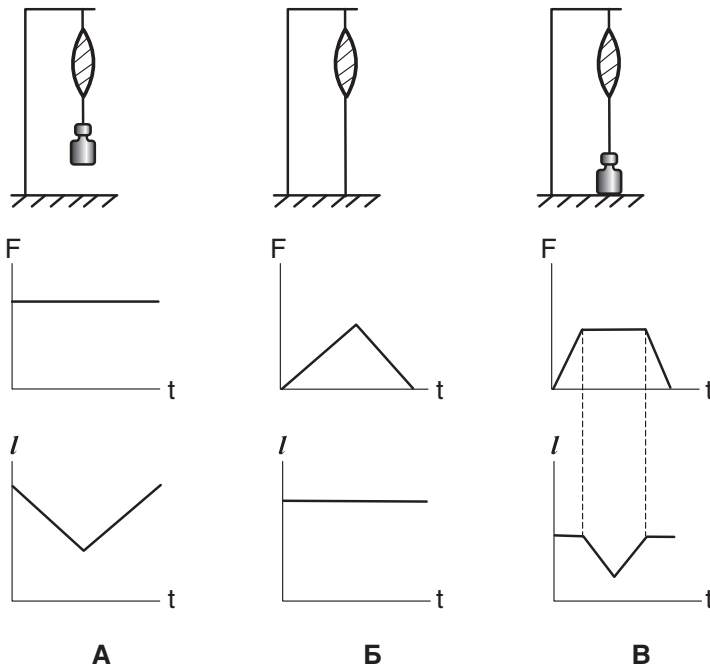


Рисунок 3.6. Типы мышечных сокращений. Кривые в центре: зависимость силы мышцы F от времени t ; нижние кривые: зависимость длины мышцы l от времени t . **А.** Изотоническое сокращение. Сила мышцы при сокращении постоянна и равна силе тяжести груза; длина мышцы сначала уменьшается, затем (при расслаблении) возвращается к прежней. **Б.** Изометрическое сокращение. Длина мышцы при сокращении постоянна; сила сначала увеличивается, затем (при расслаблении) вновь снижается. **В.** Сокращение с поствазгрузкой. Пока развиваемая мышцей сила меньше силы тяжести груза, сила мышцы растет, но длина остается неизменной; затем мышца поднимает груз и укорачивается, сила при этом постоянна и равна силе тяжести; далее мышца расслабляется, длина ее увеличивается, но, пока груз не опустился на подставку, сила остается постоянной; наконец, когда груз опускается на подставку, сила падает, а длина остается неизменной.

- **Сокращение с поствазгрузкой.** Постоянная небольшая нагрузка действует на мышцу только во время сокращения. Пример: к мышце прикреплен грузик, стоящий на подставке, и только после некоторого укорочения мышца начинает поднимать этот грузик. Сила и длина мышцы меняются в несколько фаз. Поскольку такая нагрузка начинает действовать на мышцу только после начала сокращения, она называется **поставзгрузкой** (послеазгрузкой) (рис. 3.6, В).

Гладкие мышцы

Строение и иннервация

Микроскопическое строение

Типичная гладкомышечная клетка изображена на рис. 3.7, А. Основные структурные черты, обуславливающие ее физиологические особенности, следующие: