

Фізіологія руху та механохімія м'язового скорочення



План

1. Загальна будова і функції м'язів.
2. Рівні організації скелетного м'язу:
 - скелетний м'яз як орган;
 - рухові (нейромоторні) одиниці;
 - м'язові клітини;
 - міофібрили і саркомір.
3. Скорочення м'язів.
Типи скорочення м'язів.

М'язова тканина – це тканина, яка відноситься до тканин спеціального призначення. Вона побудована зі структурних елементів, які містять органи спеціального призначення – **міофібрили**, які забезпечують скоротливість тканини.

Відповідно основною функцією цієї тканини є виконання всіх рухових процесів:

- переміщення організму і його частин у просторі,
- робота серця,
- просування їжі по травній трубці,
- переміщення повітря по дихальних шляхах,
- кровообіг і лімфообіг.

Поперечно-посмугована

Скелетна



Серцева



Гладенька



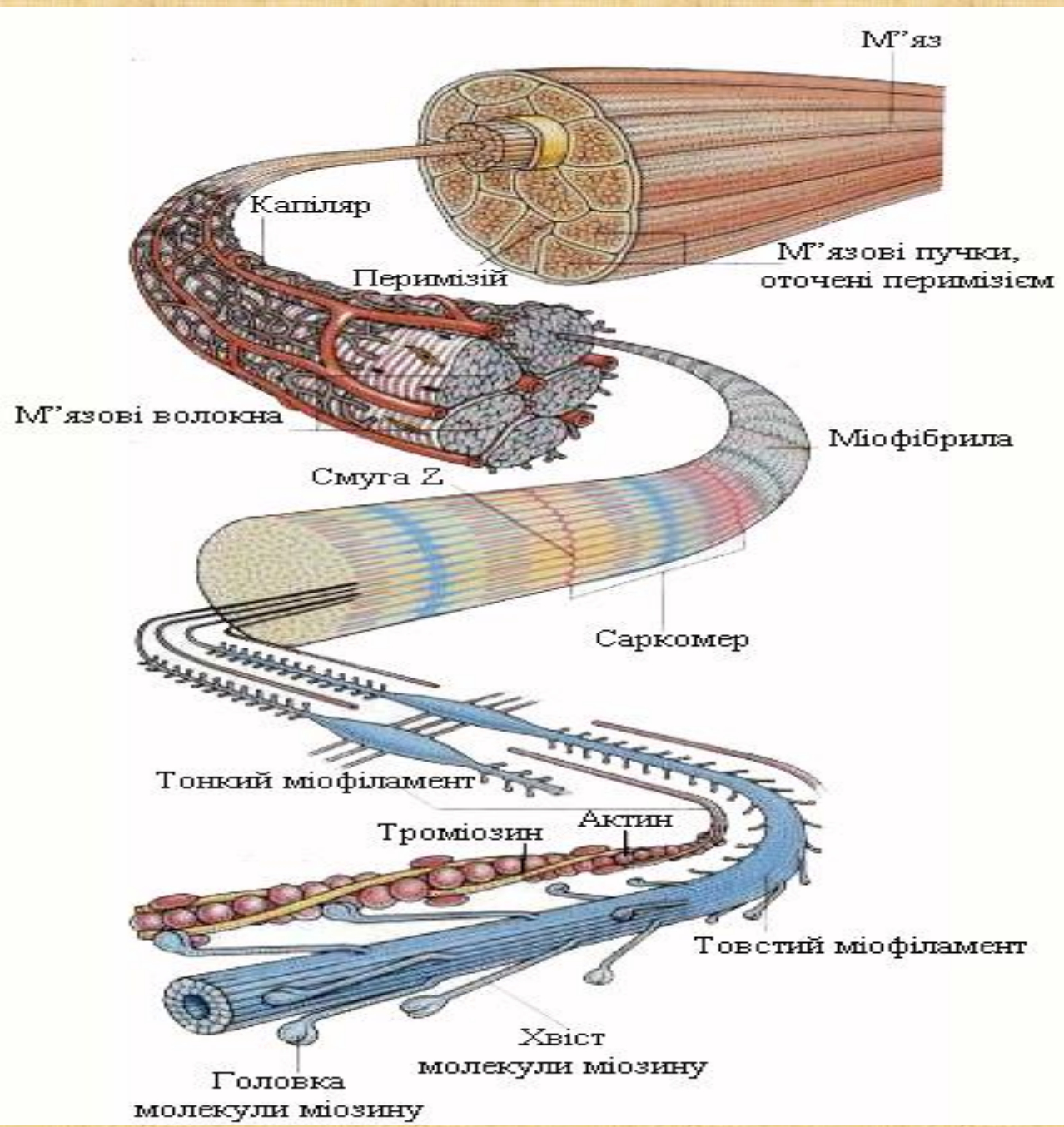
Рівні організації скелетного м'язу

1. **Органний** – кожний м'яз є окремим органом, ізольований від інших оболонкою.

2. **Тканинний** – м'яз складається з рухових одиниць, тобто груп м'язових клітин, поєднаних в пучки.

3. **Клітинний** – м'яз складається з м'язових клітин, ізольованих одна від одної.

4. **Субклітинний** – кожна клітина містить скорочувальні білки і органели.



Властивості скелетних м'язів

***збудливість** – здатність відповідати на дію подразника зміною іонної провідності і мембранного потенціалу (МП);

***провідність** – здатність проводити потенціал дії (ПД) у глиб м'язового волокна по Т-системі;

***скоротливість** – здатність вкорочуватись або розвивати напругу при збудженні;

***еластичність** – здатність розвивати напругу при розтягуванні.

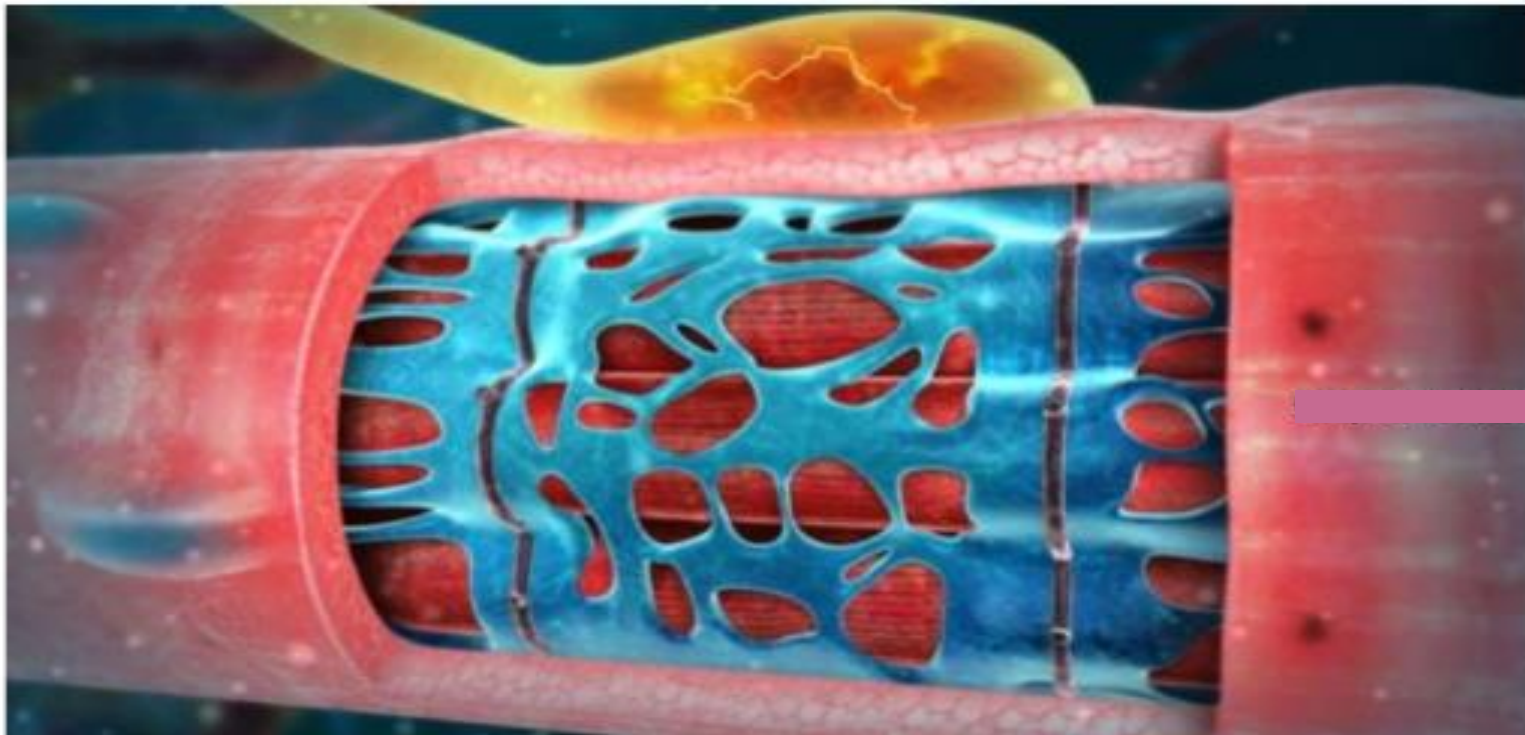
***регенерація або репарація.** М'язові волокна при травмуванні або некротизації здатні до відновлення.

Структурно-функціональна одиниця – м'язове волокно – симпласт

М'язове волокно має форму циліндра, його довжина часто співпадає з довжиною м'яза.

Волокно оточене **сарколемою**, яка складається:

- зовнішньої базальної мембрани
- плазмолемі міосимпласта



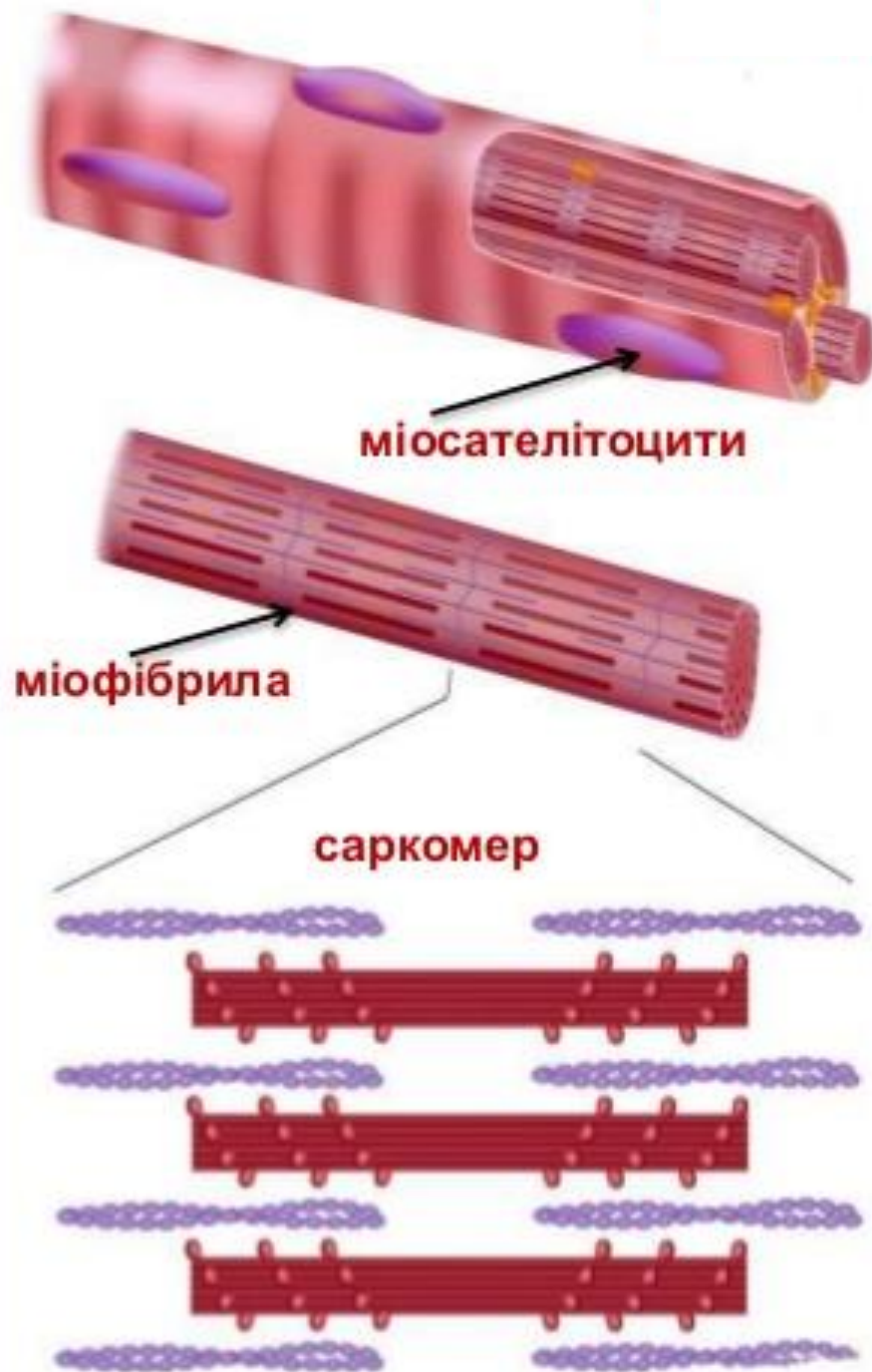
Функції базальної мембрани:

1) здійснює ферментні і трофічні функції у процесі розвитку і інервації м'язового волокна;

2) прикріплює м'язове волокно до ендомізію, закінчення рухового нерва, і кінці волокна – до м'язових сухожилок.

3) забезпечує основу для регенерації м'язових волокон шляхом розмноження клітин-сателітів у межах пошкодженого волокна;

4) регулює нервово-м'язове сполучення, тобто є фактором, що забезпечує розвиток і регенерацію цього сполучення.



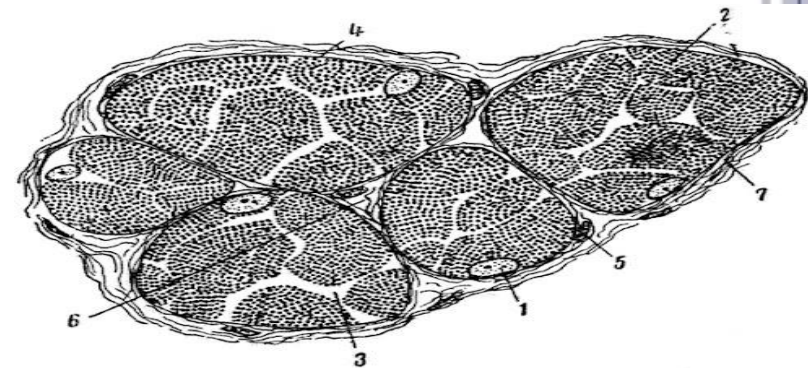
Між базальною мембраною і плазмолемою розташовані **міосателітоцити** – так звані “клітини-сателіти”, які є камбіальними елементами, за рахунок них відбувається ріст і репаративна регенерація скелетної м’язової тканини на протязі всього життя.

Цитоплазма **міосимпласта** (саркоплазма) містить:

- велику кількість ядер
- органели заг. призначення (крім клітинного центру)
- спеціальні органели- **міофібрили**
- включення
- **міоглобін** червоний пігмент, який зберігає кисень.

Структури м'язового волокна формують декілька функціональних апаратів:

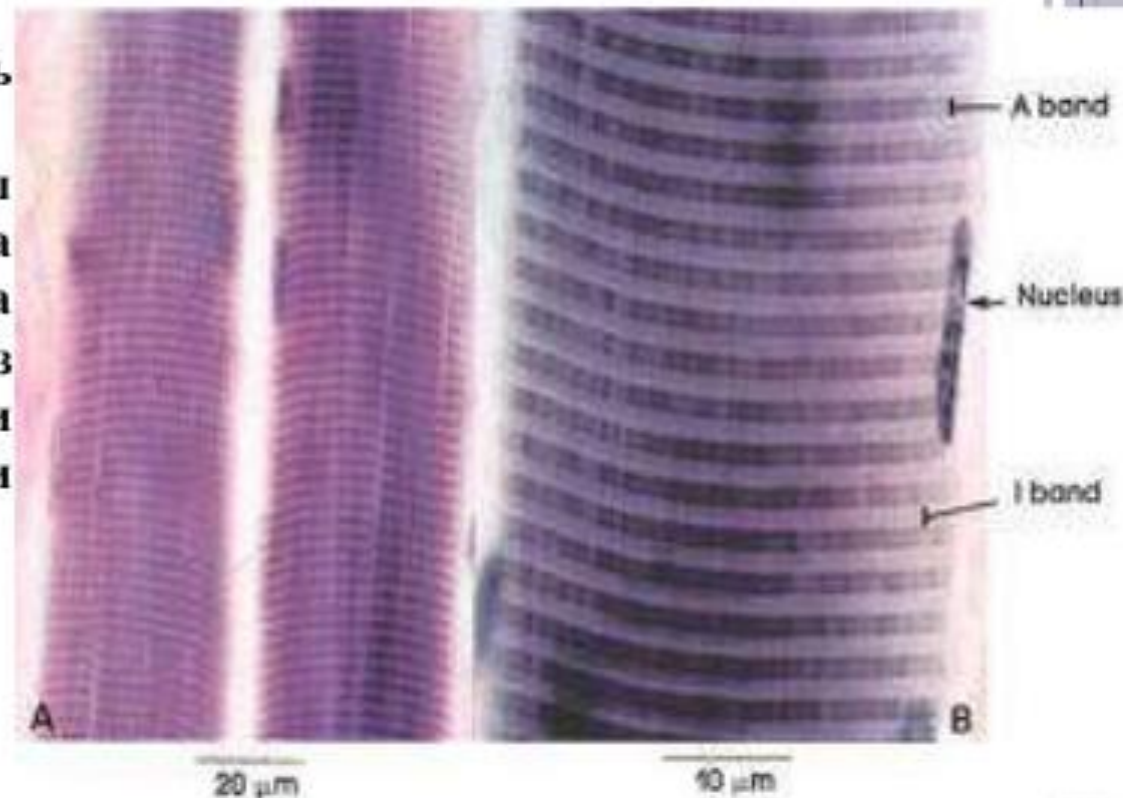
- скоротливий
- опорний
- енергетичний
- синтетичний
- лізосомальний
- апарат передачі збудження



Скоротливий апарат м'язового волокна представлений смугастими міофібрилами – спеціальними органелами, які мають вигляд ниток і проходять уздовж волокон.

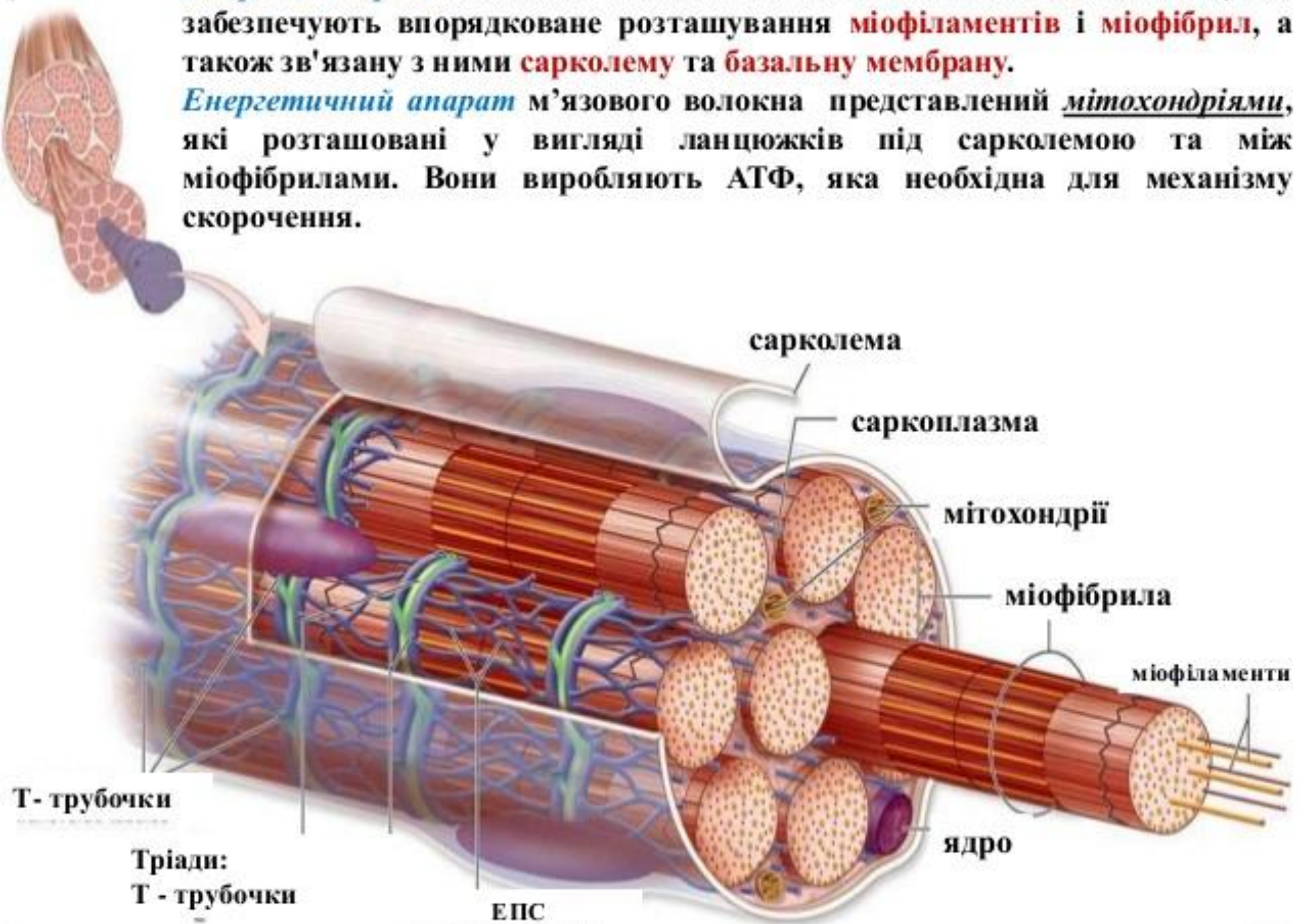
□ На поперечному зрізі утворюють групи - **поля Конгейма**.

□ Феномен смугастості міофібрил складає чергування світлих та темних ділянок (ізотропних та анізотропних дисків) відповідно з різноманітними фізико-хімічними та оптичними властивостями заломлення світла.



Опорний апарат м'язового волокна включає елементи цитоскелета, які забезпечують впорядковане розташування **міофіламентів** і **міофібрил**, а також зв'язану з ними **сарколема** та **базальну мембрану**.

Енергетичний апарат м'язового волокна представлений мітохондріями, які розташовані у вигляді ланцюжків під сарколемою та між міофібрилами. Вони виробляють АТФ, яка необхідна для механізму скорочення.

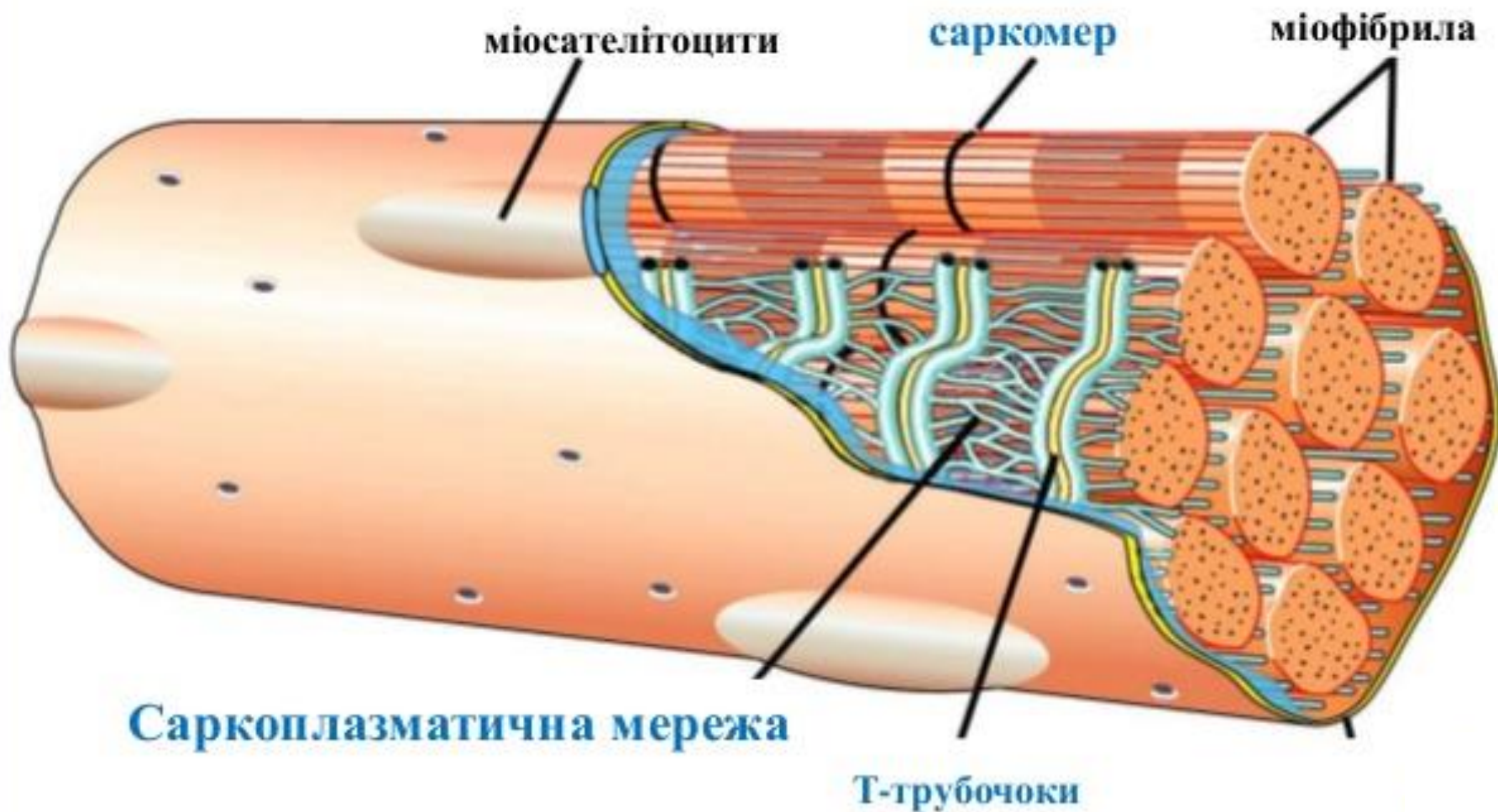


Апарат передачі збудження необхідний для роботи скоротливого апарату міофібрил. У м'язовому волокні зв'язок між збудженням і скороченням виконують дві спеціалізовані мембранні системи:

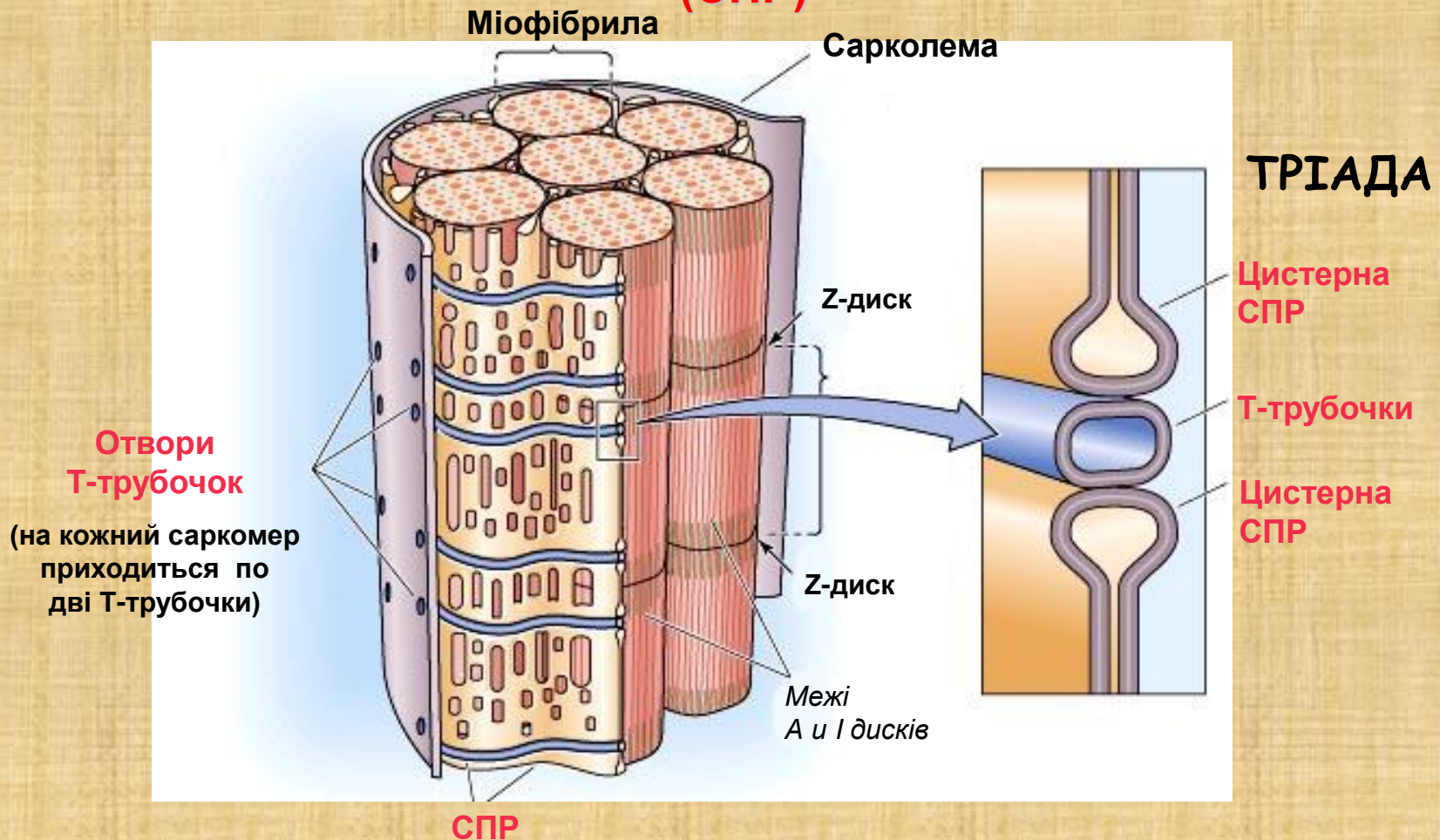
- саркоплазматична мережа
- поперечні Т-трубочки, які утворюють функціонально єдину саркотубулярну систему.



САРКОПЛАЗМАТИЧНА МЕРЕЖА



Поперечні трубочки (Т-трубочки) та саркоплазматичний ретикулум (СПР)



У м'язовій клітині є 2 специфічні мембранні системи: **Т-система** і саркоплазматичний ретикулум (**СПР**), які мають пряме відношення до м'язового скорочення.

Т-система - канали, які утворює плазматична мембрана уперек м'язового волокна. Контакт з **СПР** - система витягнутих каналів і цистерн, усередині яких міститься висока концентрація іонів кальцію, яку створює кальцієвий насос. СПР охоплює міофібрили на зразок муфти.

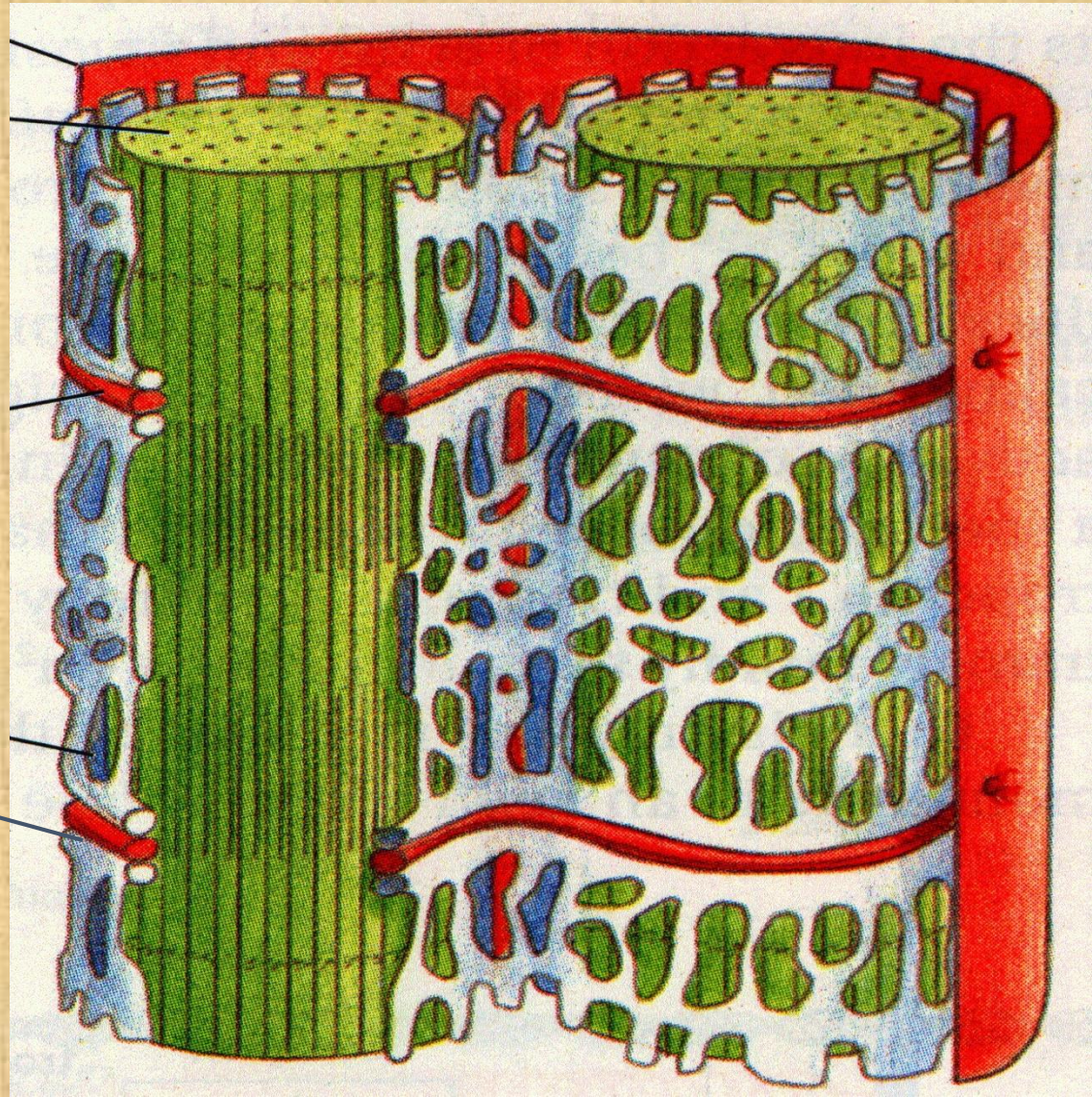
Будова тріади

Сарколема

Міофібрила

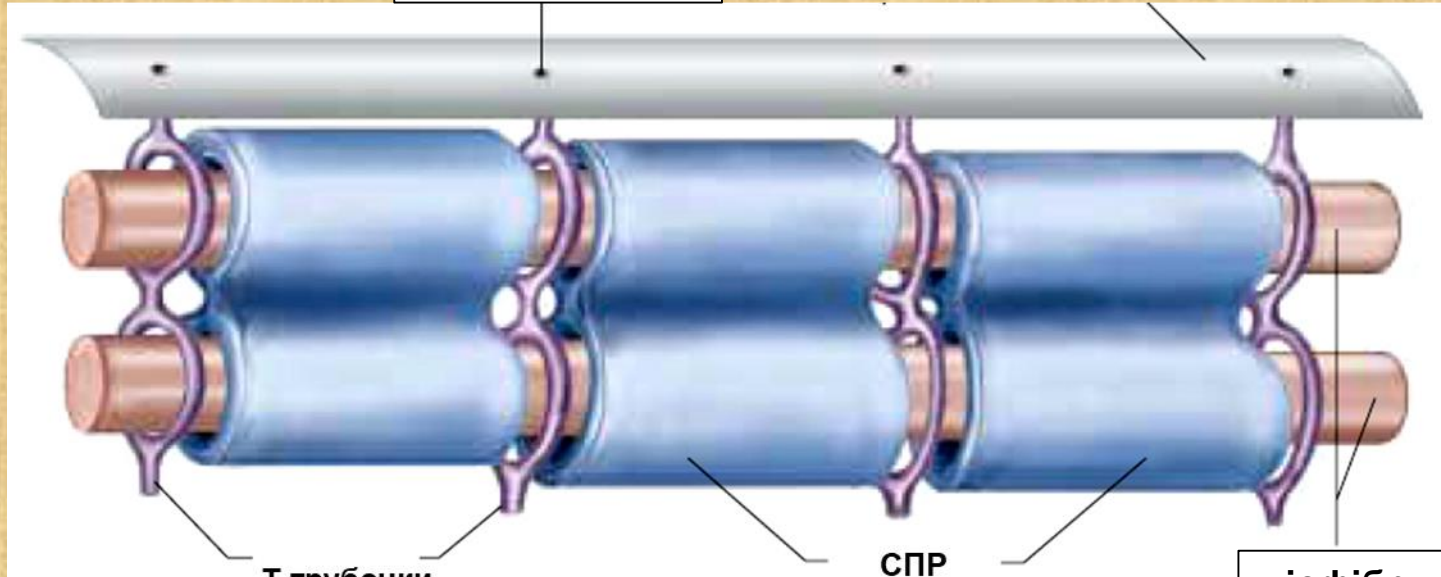
Т-трубочка
(випинання сарколеми)

Термінальні
цистерни
(саркоплазматичний
ретикулум)



Отвори
Т-трубочок

сарколема



Т-трубочки

СПР

міофібрили

Ультраструктура скелетного м'яза

* **М'язове волокно скелетних м'язів** має **поперечну посмугованість** - регулярно чергуються світлі і темні ділянки **через взаєморозташування актинових і міозинових ниток**.

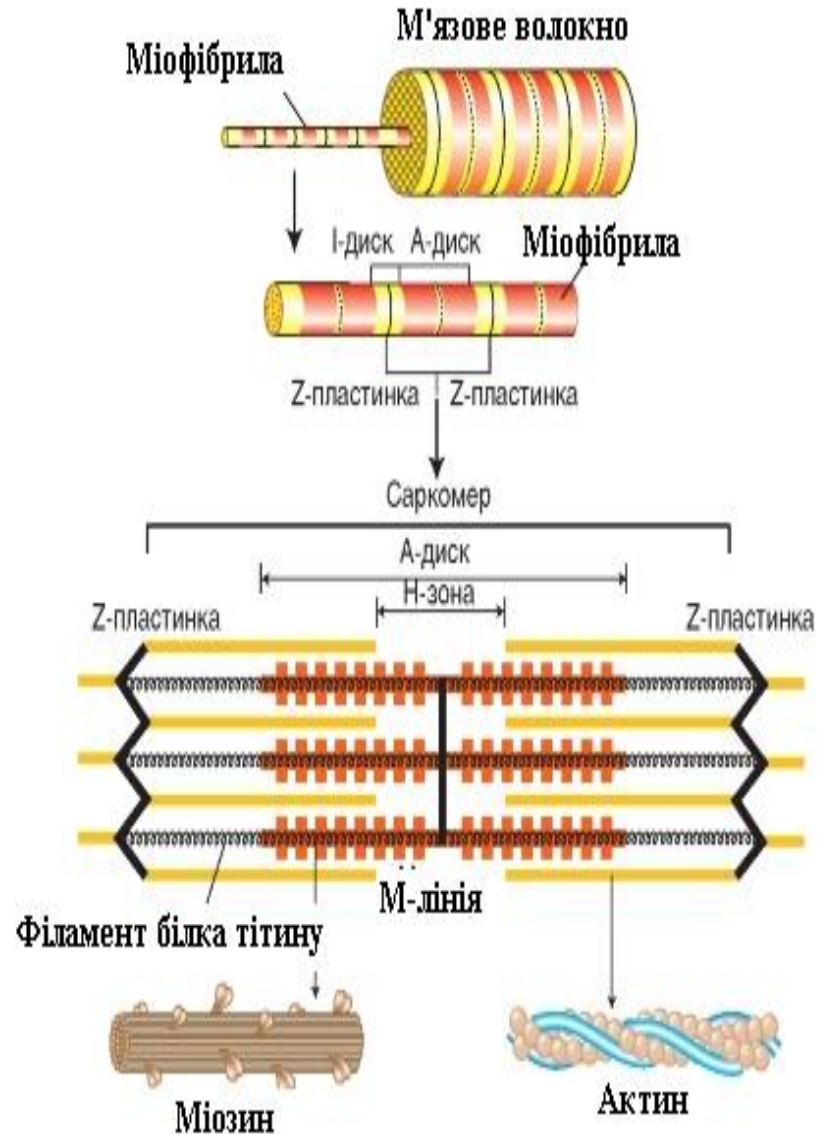
* **Відстань між двома сусідніми Z-мембранами** називається **саркомером**.

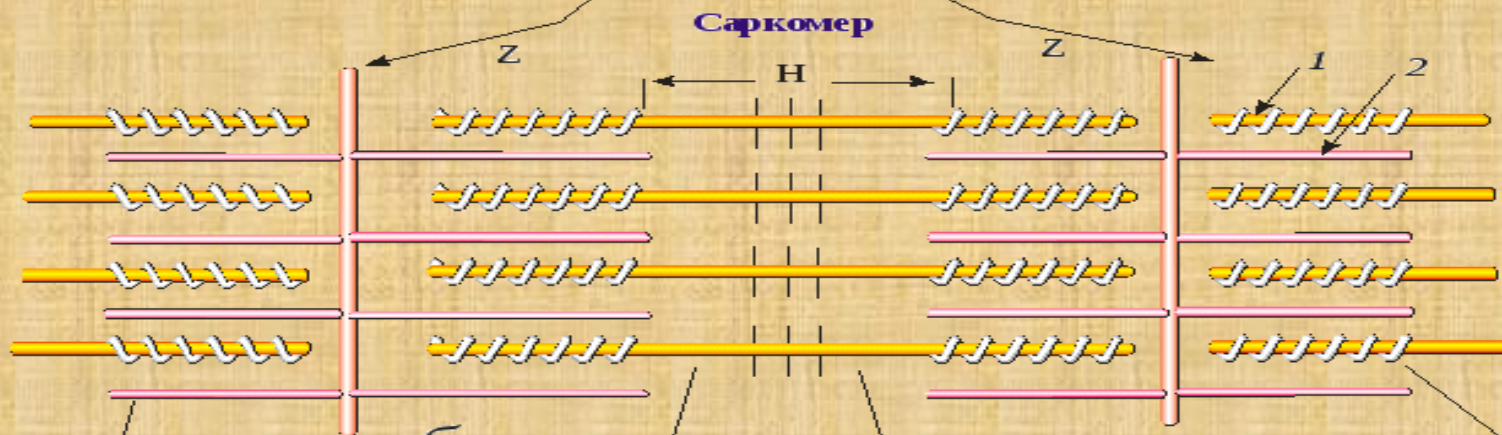
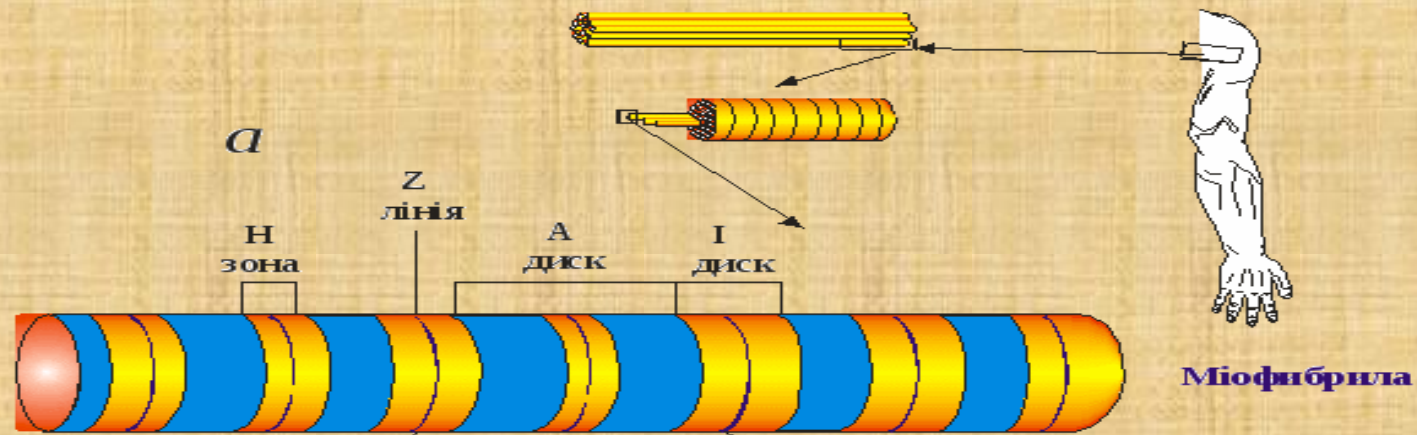
* **H-смуга** - ділянка, де у розслабленому стані м'яза тонкі міофіламенти не накладаються на товсті;

* **A-смуга** утворена сукупністю **міозинових філаментів**;

* **I-смуга** утворена сукупністю **актинових філаментів**;

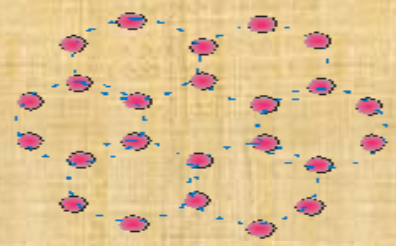
* **Z-пластинка** - тонка мембрана, яку видно на поперечному зрізі як темну лінію в центрі I-диску; (**для розмежування саркомерів** посмугованого м'яза).



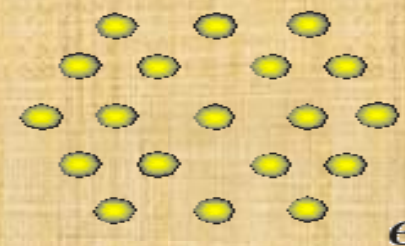


б

поперечні містки

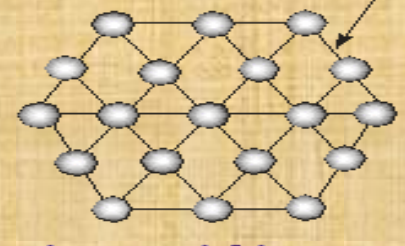


актинові філаменти

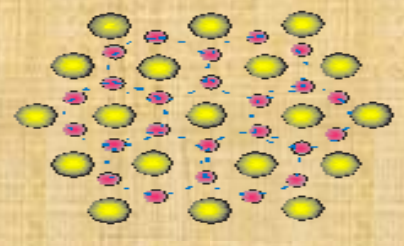


міозинові філаменти

в



міозинові філаменти в М-лінії

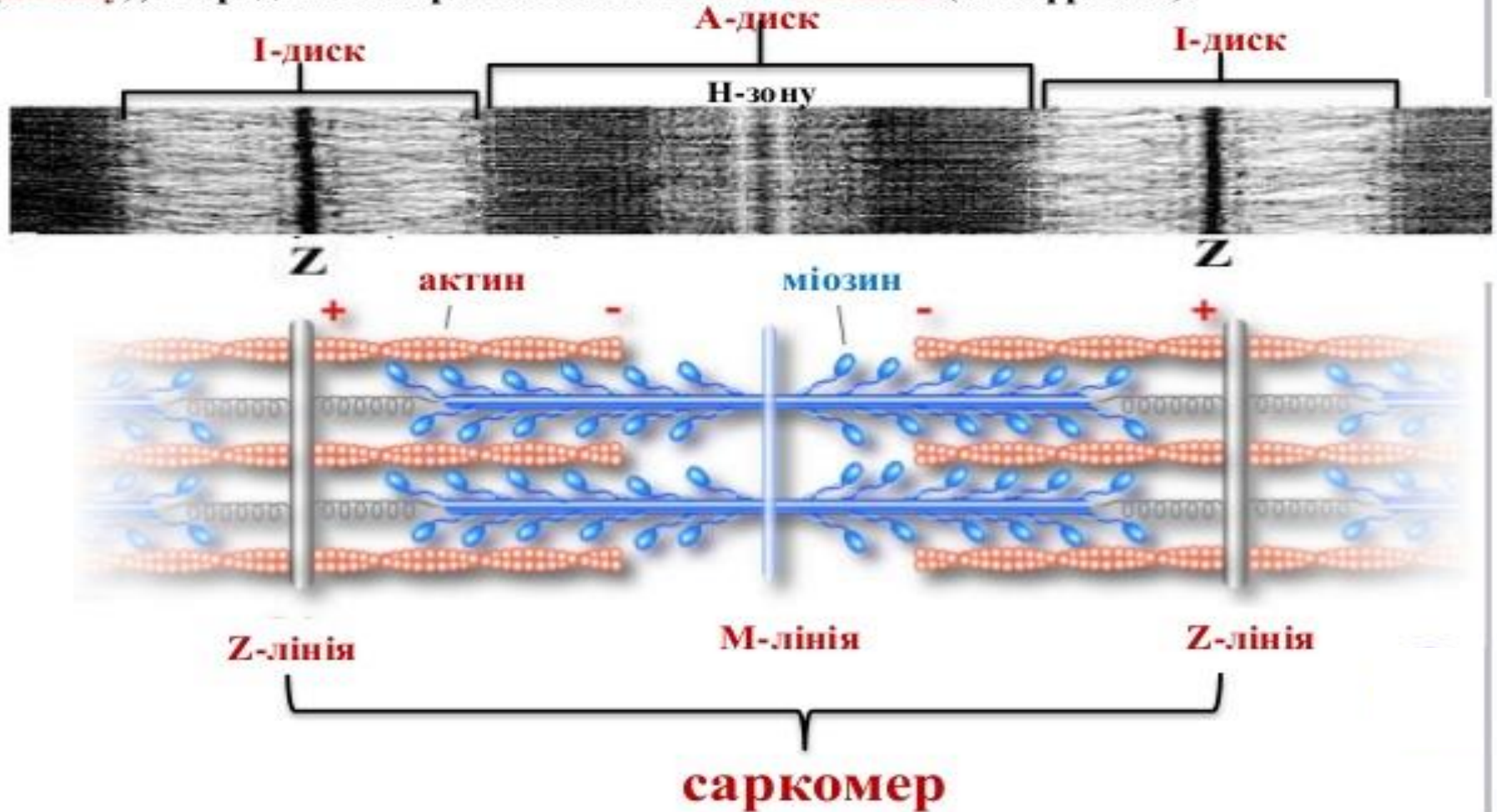


положення міозинових філаментів в А-диску

Структурно-функціональною одиницею міофібрили є **саркомер**.

Саркомер являє собою ділянку між двома **Z-лініями** (телофрагмами), які розташовані посередині кожного світлого ізотропного диска (**I-диск**).

Темний анізотропний диск (**A-диск**), у свою чергу, в центрі має світлу ділянку (**H-зону**), всередині якої розташована темна **M-лінія** (мезофрагма).



Опорні структури міофібрили:

А. **Z-лінія** (телофрагма)-з'єднує актинові філаменти

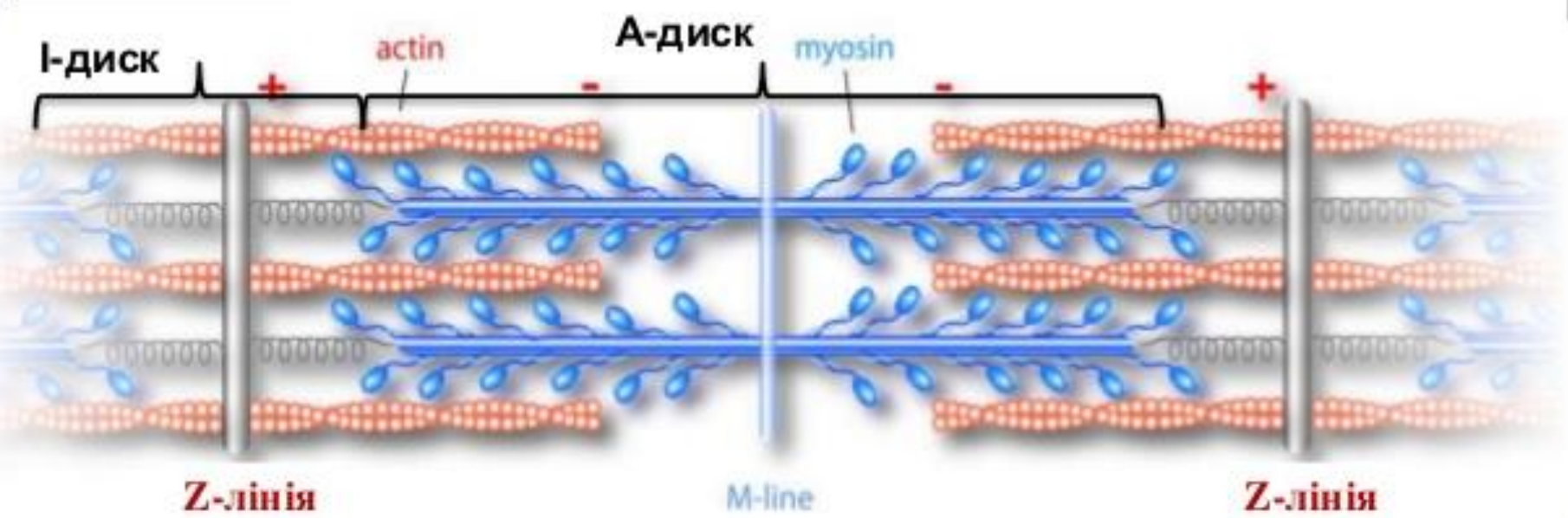
Б. **M-лінія** (мезофрагма) – з'єднує міозинові філаменти

➤ **Товсті** міофіламенти розташовані лише в середній частині А-диску, і мають два вільних кінці.

Білок із еластичними властивостями **коннектин** (тітін), приєднуються до товстих філаментів по усій їх довжині, продовжується в І-диски та кріпляться кінцями товстих філаментів до Z- ліній. Нитки **коннектину** зв'язують М- та **Z- лінії**, завдяки своїй еластичності перешкоджає перерозтягнення м'язів.

➤ **Тонкі** міофіламенти розташовані в І-диску і частково заходять між товстими нитками в А-диск до Н-зони. Одним кінцем вони прикріплюються до **Z-лінії**, а другий кінець у них вільний.

➤ Білок **небулін** – має вигляд витягнутих ниток, які розташовані по всій ширині І-диска паралельно тонким філаментам та відповідає за підтримку довжини всіх тонких філаментів та забезпечує їх механічну стабілізацію.



До складу **міофібрил** входять актинові та міозинові:

➤ тонкі **актинові** міофіламенти містять білок:

▪ **Актин** це полярні глобулярні субодиниці, які мають активні центри, що здатні зв'язуватися із молекулами міозину

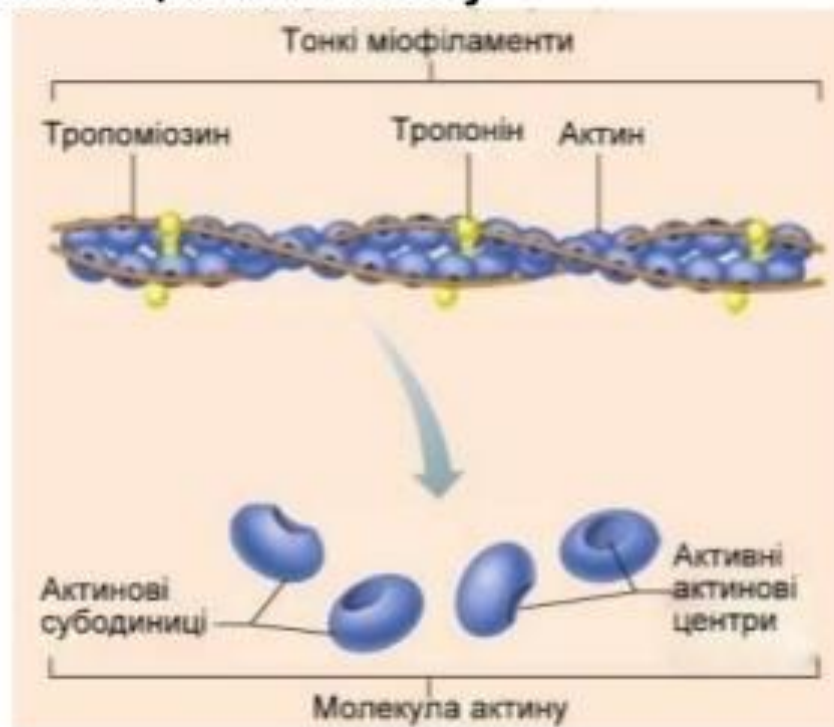
▪ **Тропонін** глобулярний білок, складається із 3-х субодиниць:

TnT – кріпиться до тропоміозину,

TnC – зв'язує кальцій,

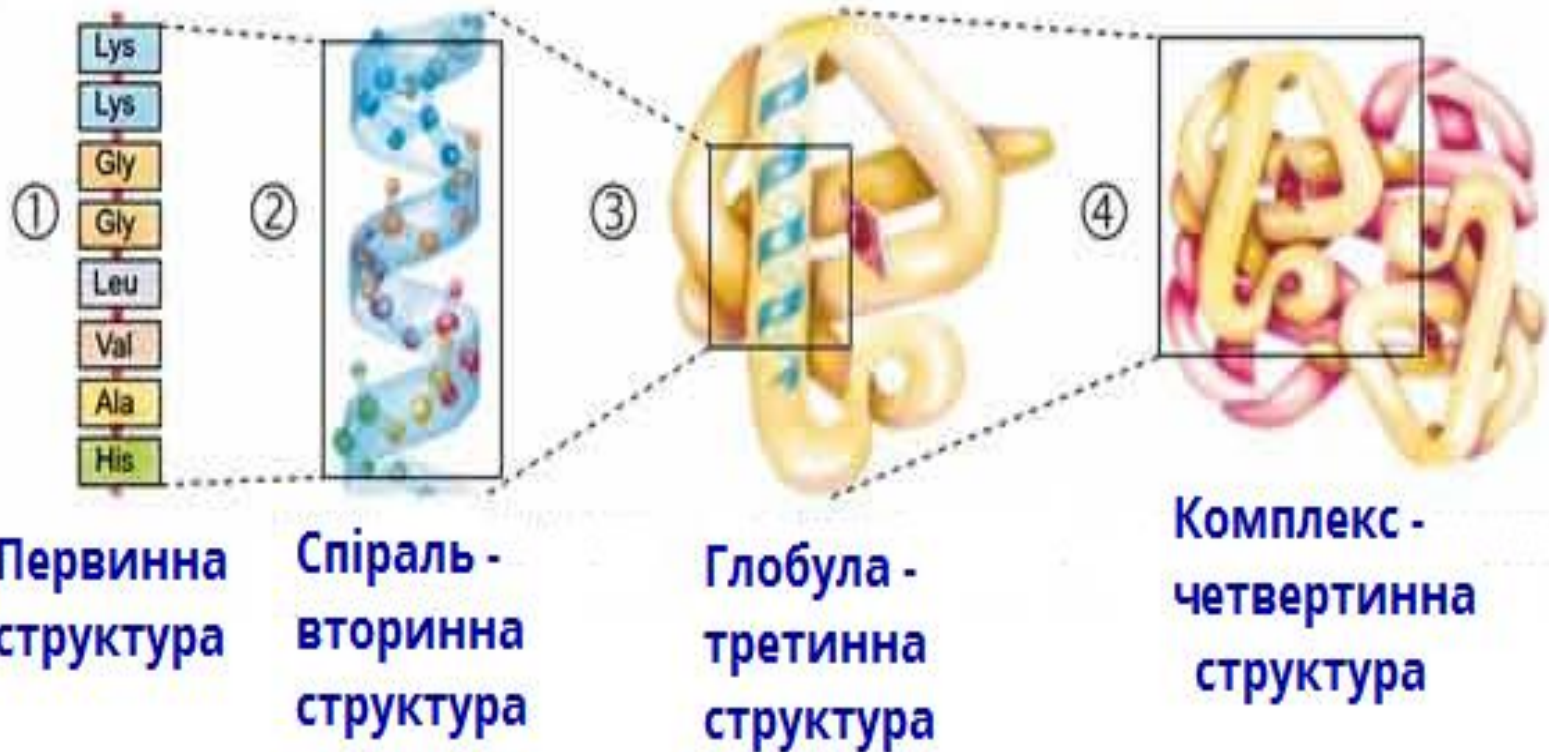
TnI – інгібує зв'язування міозину із актином.

▪ **Тропоміозин** представлений ниткоподібними молекулами, які з'єднуються своїми кінцями, утворюючи довгий тонкий тяж, що лежить в борозні перевитими ланцюгами актину



Рівні організації молекули білка

Послідовність амінокислот



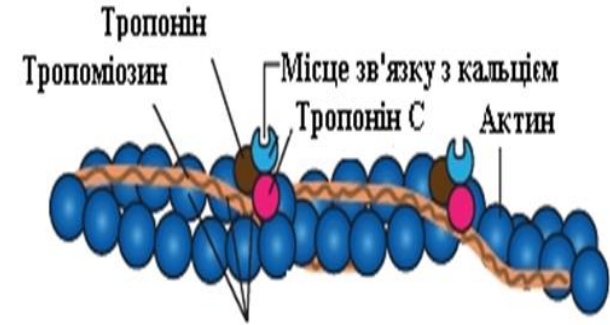
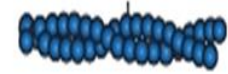
Будова і фізіологічна роль актину

Актинова нитка складається з глобулярних молекул білка актину, об'єднаних у два ланцюжки і закручених у подвійну спіраль.

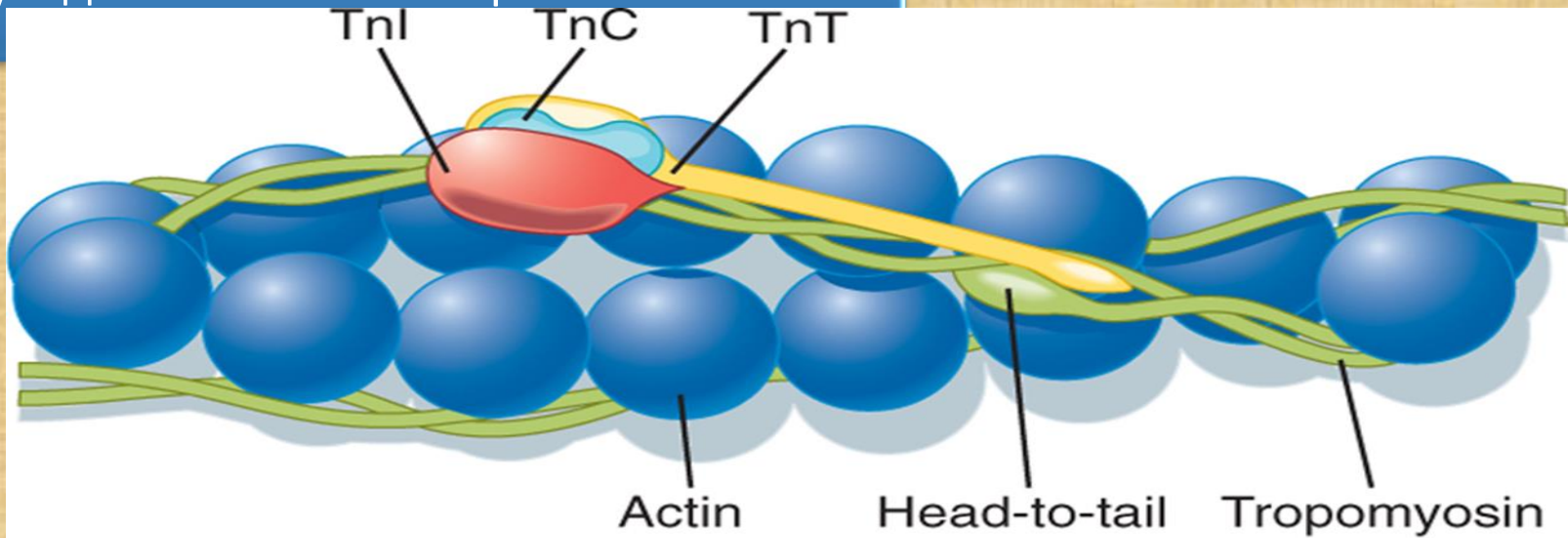
У борозенках цієї спіралі через рівні проміжки розташований інший білок - **тропонін**, що складається з **3х субодиниць**, одна з яких у спокої закриває активний центр актину, тому міозинові містки не можуть приєднатися до нього.

Тропонін-С має підвищену спорідненість до іонів кальцію, у разі з'єднання з яким змінює свою просторову конфігурацію і відкриває активний центр актину під час м'язового скорочення.

Молекула актину

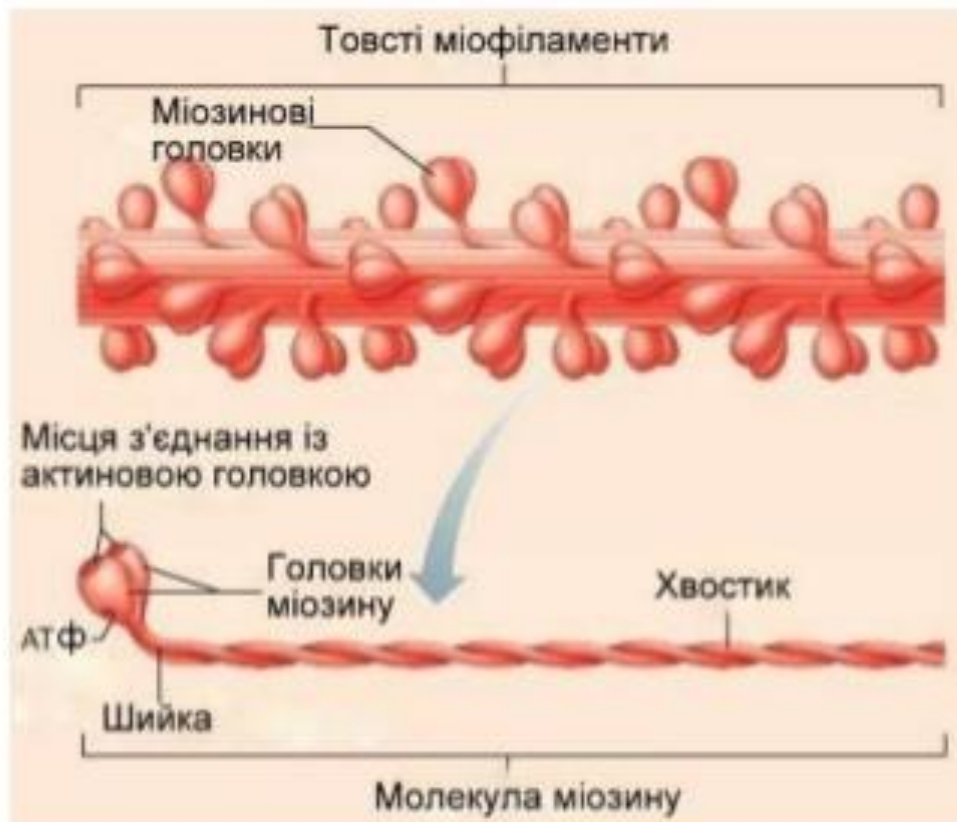


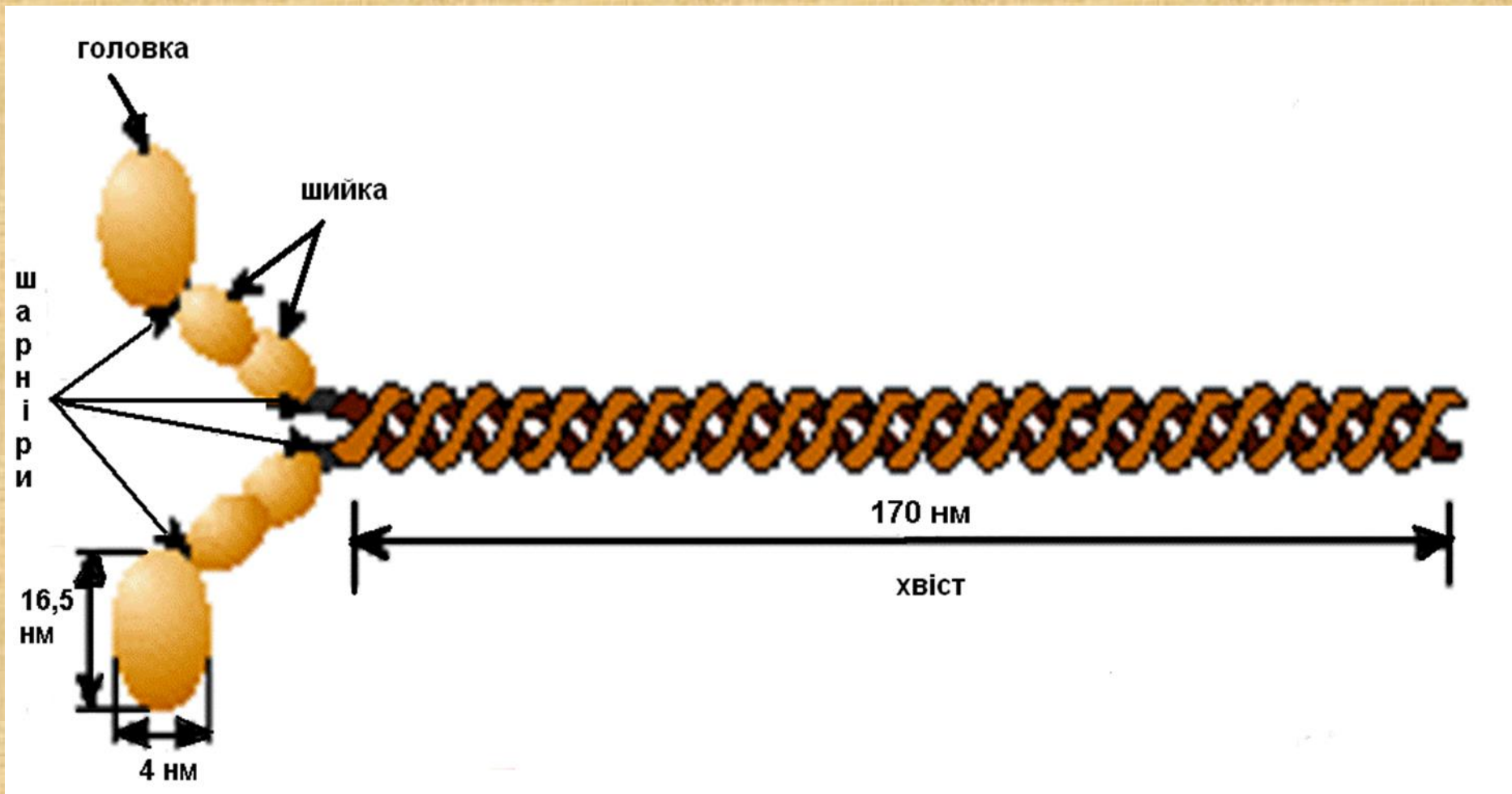
Центри зв'язування поперечних мостиків



До складу **міофібрил** входять:

- Товсті **міозинові** міофіламенти утворені впорядковано упакованими молекулами фібрилярного білка **міозину**.
- Молекула міозину має вигляд нитки довжиною **150 нм** і товщиною **2 нм**. На одному із кінців ця молекула містить дві округлі голівки. Молекула міозину може згинатися як на шарнірах в місці з'єднання шийки із хвостиком та шийки із головкою.
- **Міозин головок** володіє АТФ-азною активністю (здатністю розщеплювати молекулу АТФ), але швидкість розщеплення низька без взаємодії із актином.





Будова міозинової міофіламенти

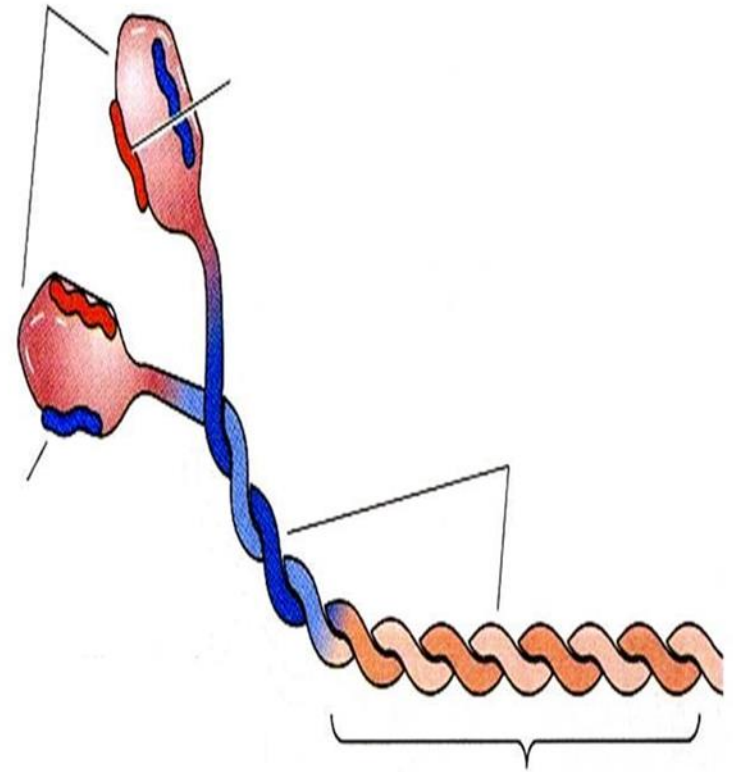
Будова і фізіологічна роль міозину

Молекула міозину складається з 2-х великих поліпептидів (важких ланцюгів) і 4-х менших (легких ланцюгів).

Ці поліпептиди складають молекулу з двома глобулярними «головками», які містять обидва види ланцюгів, і довгим стрижнем («хвостом») з двох переплетених важких ланцюгів (поперечні містки).

На кожній глобулярній голівці знаходяться по 2 ділянки зв'язування: для актину і для АТФ.

Ділянки зв'язування з АТФ володіють також властивостями ферменту АТФ-ази, який гідролізує молекулу АТФ.



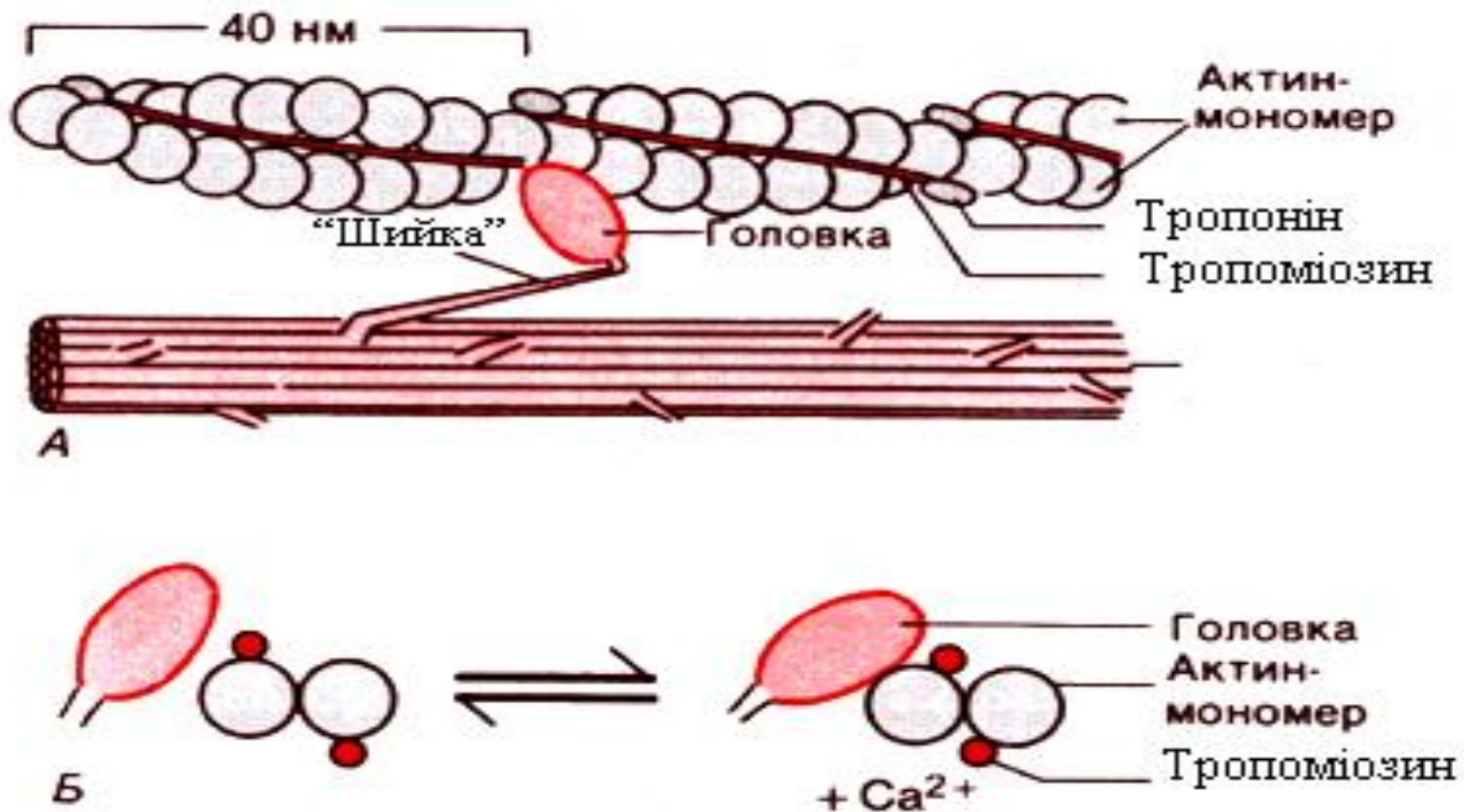
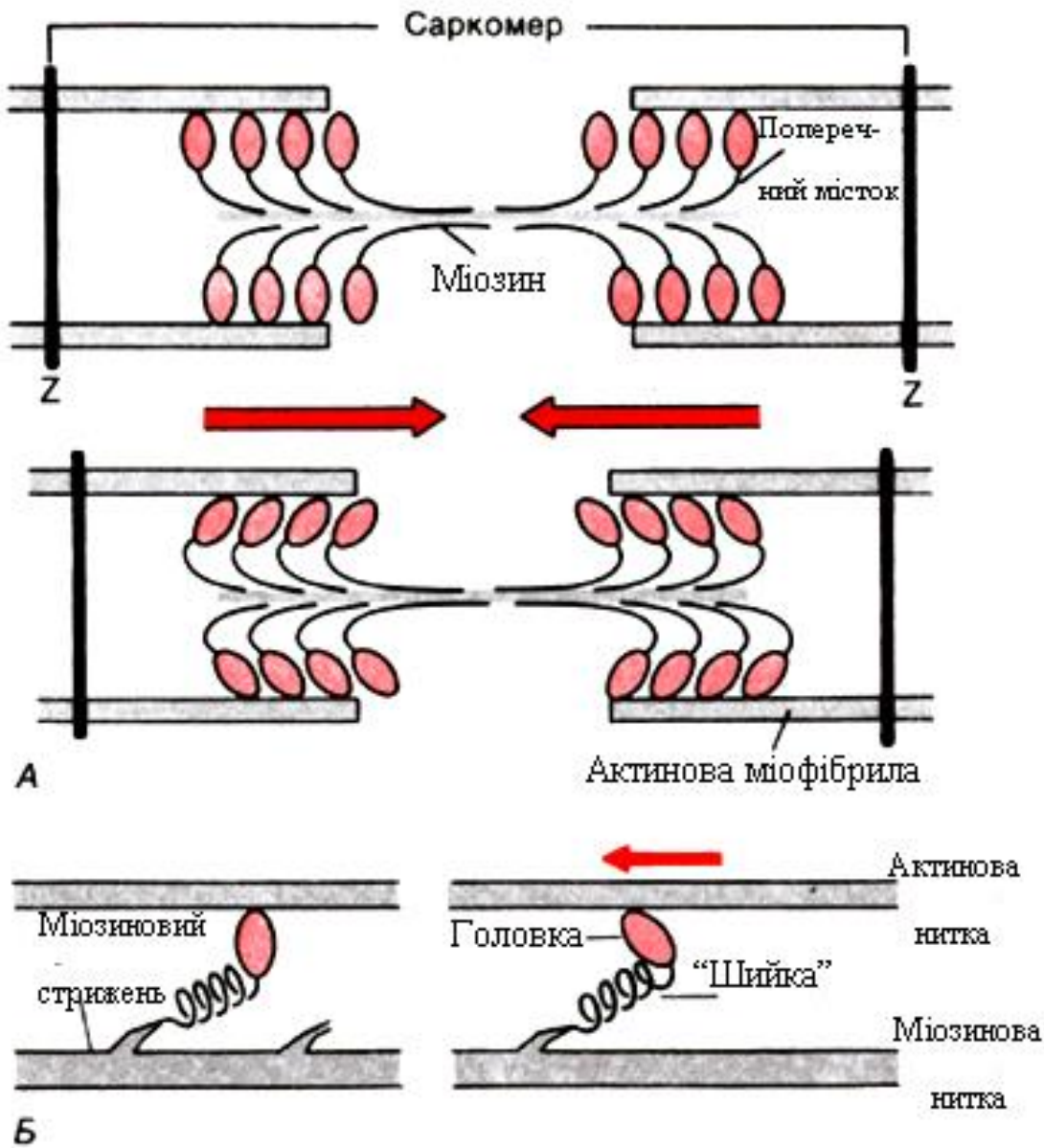


Рис. Механізм утворення акто-міозинового комплексу.

А- зображення актинової і міозинової ниток у продольному перетині; Б – поперечний перетин волокна.



А – модель механізму руху:
 міозинова нитка з поперечними містками, що прикріплені до сусідніх актинових ниток;

Б - модель механізму створення сили поперечними містками;
 Міозинова “головка” повертається на 45° відносно міозинового стрижня у ділянці “шийки”.

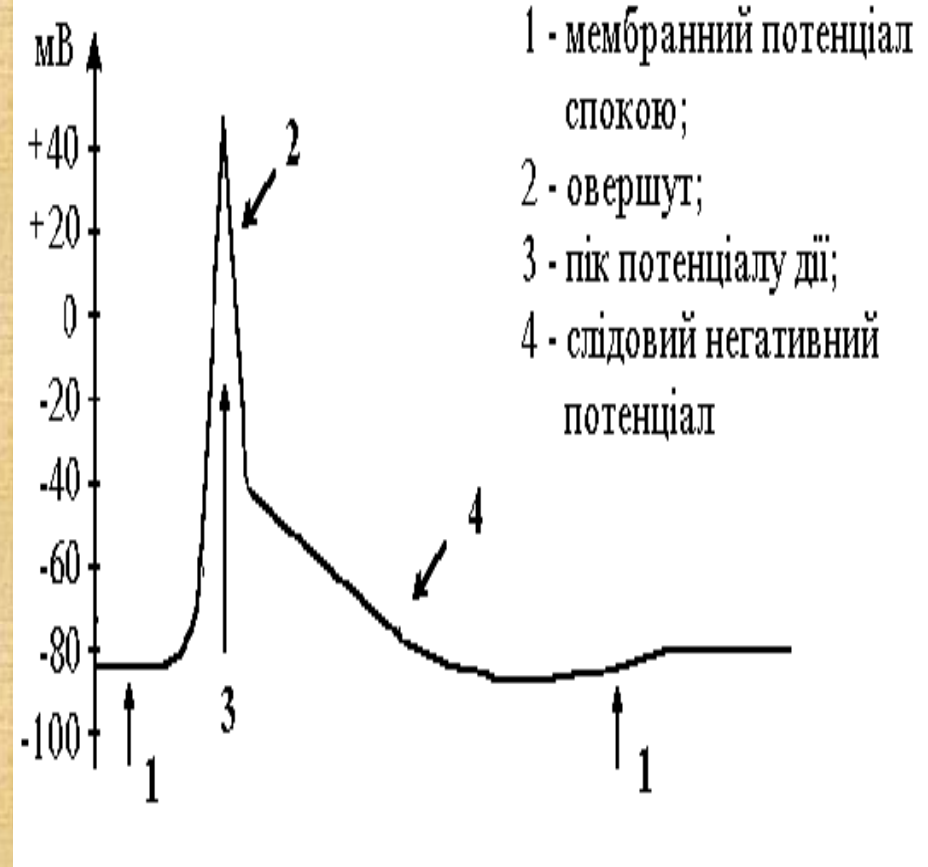
Рис. Схема утворення поперечних містків.

Електрофізіологічні особливості скелетного м'яза

У фазних м'язових волокнах величина мембранного потенціалу спокою становить -80-90 мВ за рахунок дифузії іонів K^+ і Cl^- , але основна роль належить іонам Cl^- .

У генерації потенціалу дії (ПД) основну участь приймають іони Na^+ і K^+ .

У потенціалі дії розрізняють пік, який складається з висхідної (деполяризація) і низхідної (реполяризація) частини. У кінці потенціалу дії є слідовий негативний потенціал.



Мембранним потенціалом називається різниця потенціалів між внутрішньою і зовнішньою поверхнями мембрани.

Мембранний потенціал

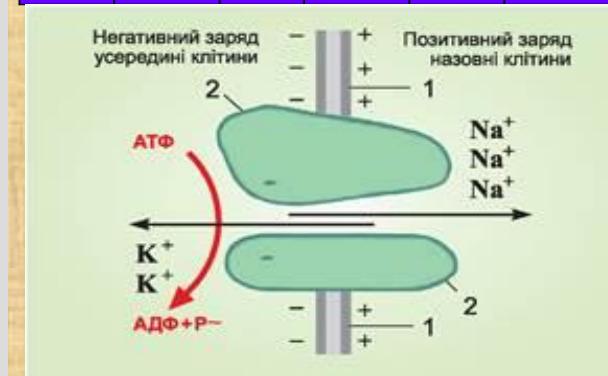
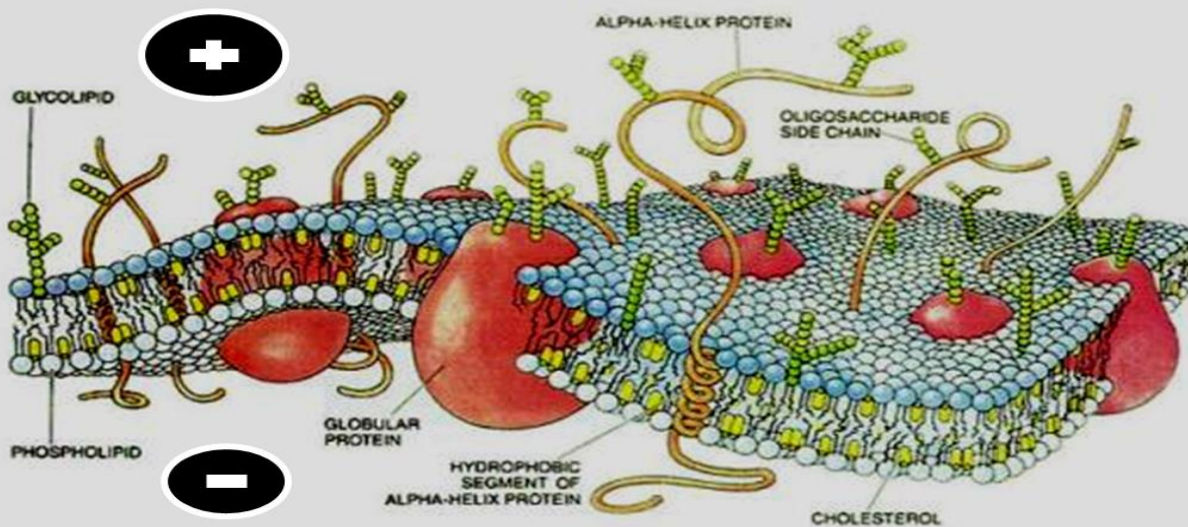
↙ ↘
Потенціал спокою Потенціал дії

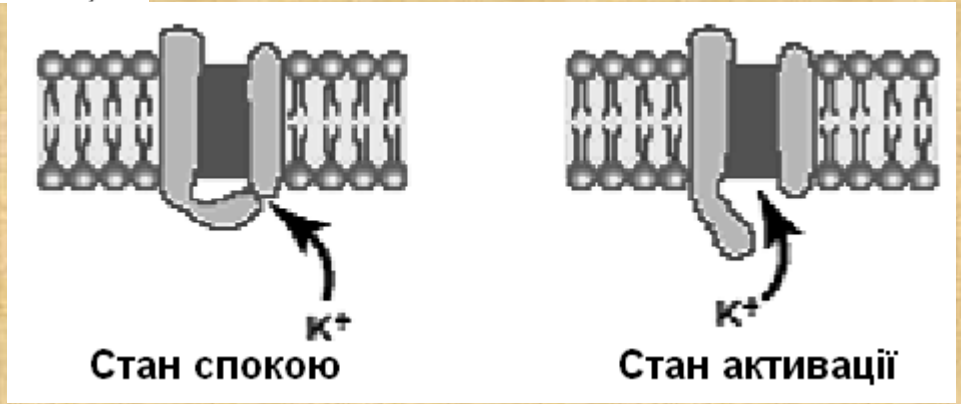
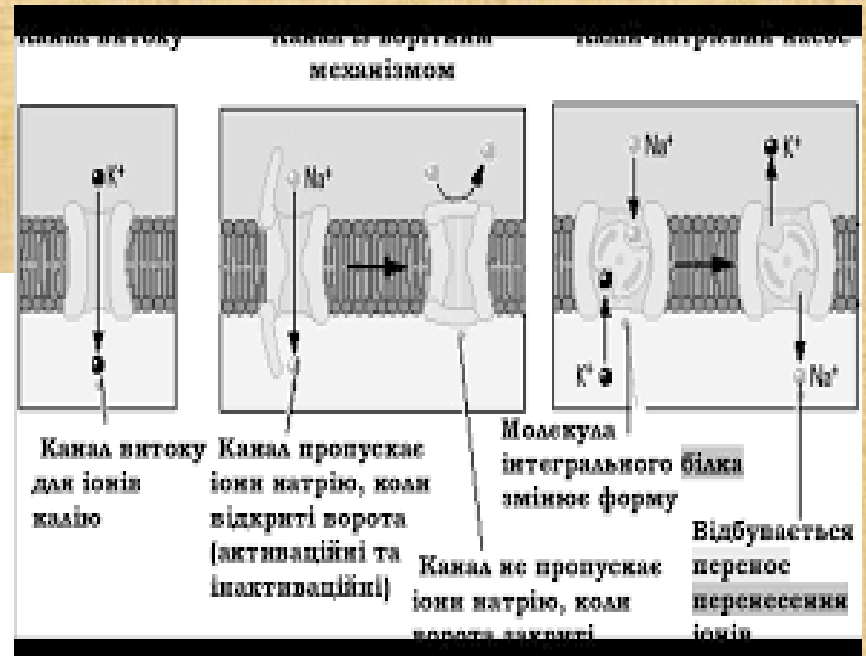
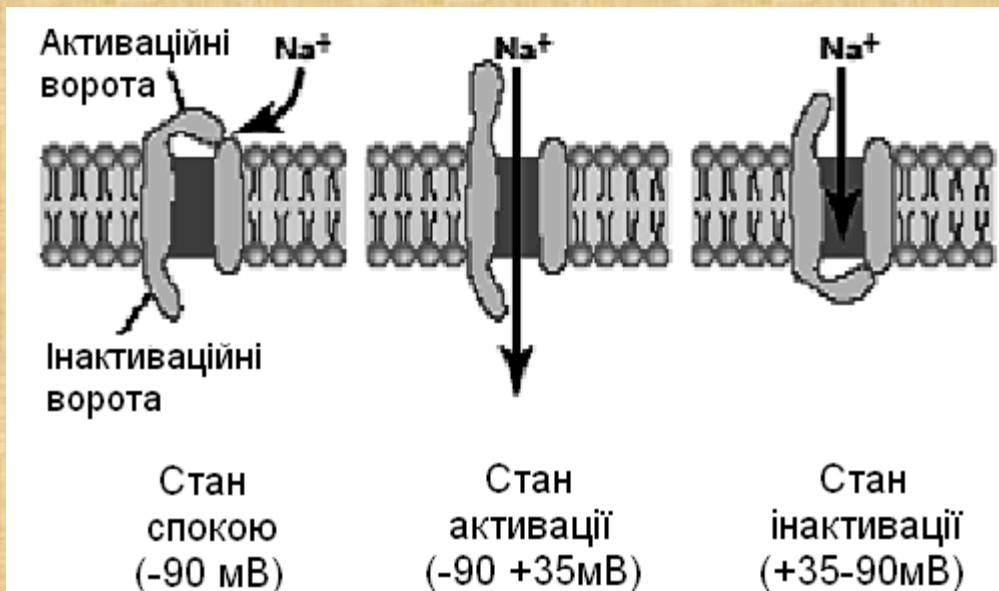
Потенціал спокою і потенціал дії є за своєю природою мембранними потенціалами, зумовленими

***напівпроникними властивостями клітинної мембрани і**

***нерівномірним розподілом іонів між клітиною і середовищем, який підтримується механізмами активного транспорту, локалізованими у самій мембрані.**

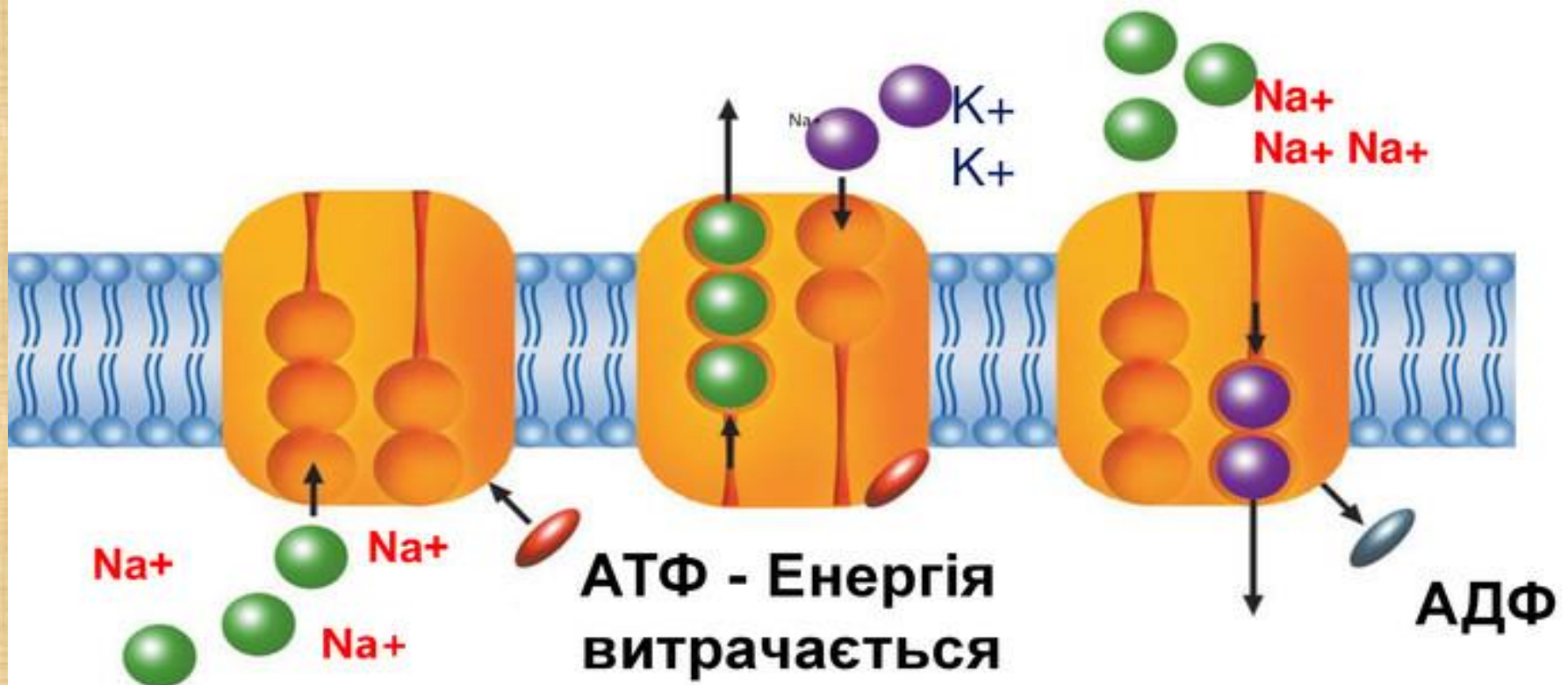
Концентрація (ПС), ммоль/л					
[K ⁺]		[Na ⁺]		[Cl ⁻]	
сер.	зов.	сер.	зов.	сер.	зов.
360	10	70	420	160	500



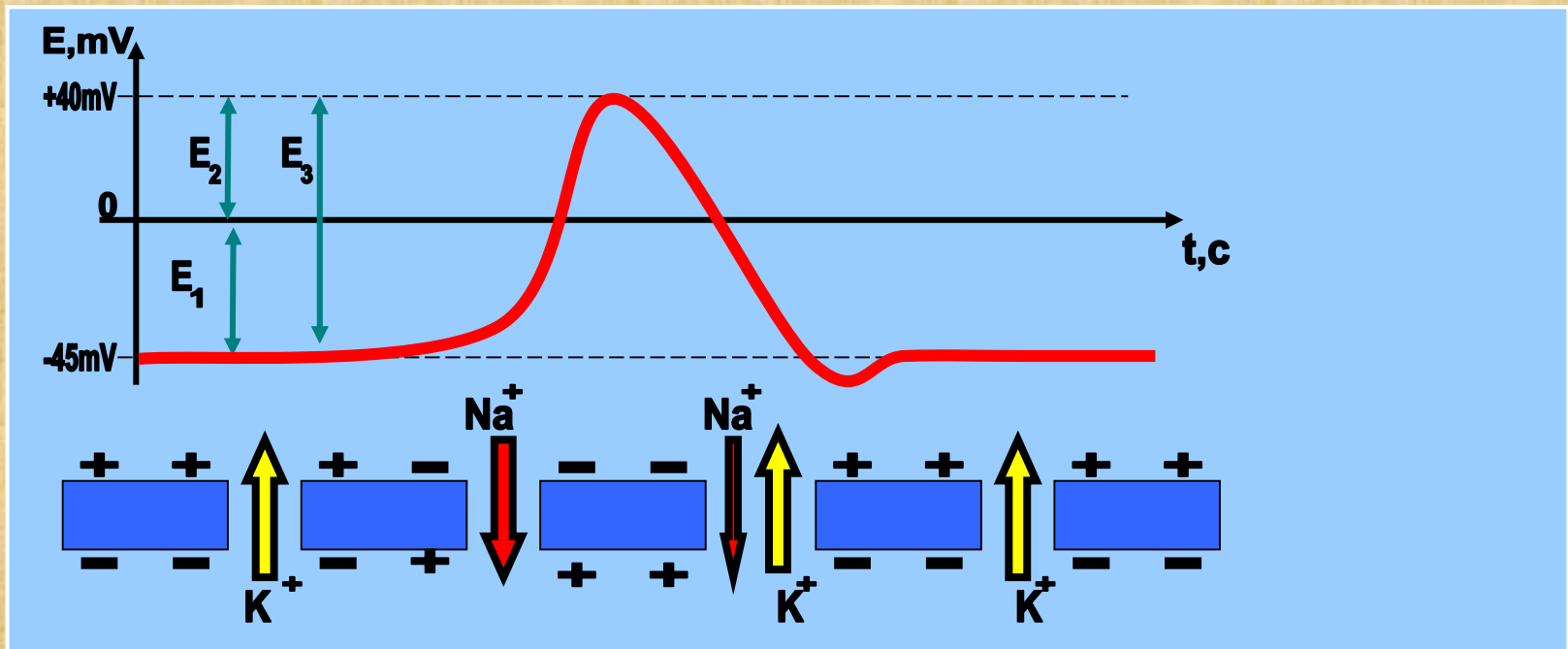


Натрій-калієвий насос

За один цикл роботи насос **викачує з клітини 3 Na⁺** і **закачує 2 K⁺** за рахунок енергії однієї молекули **АТФ**.



Формування **потенціалу дії (ПД)** обумовлено двома іонними потоками через мембрану: потік іонів натрію всередину клітини призводить до перезарядження мембрани, а протилежно спрямований потік іонів калію обумовлює відновлення вихідного потенціалу спокою.



**Послідовність процесу
скорочення м'яза згідно теорії
ковзання**



Активаци́йний потенціал

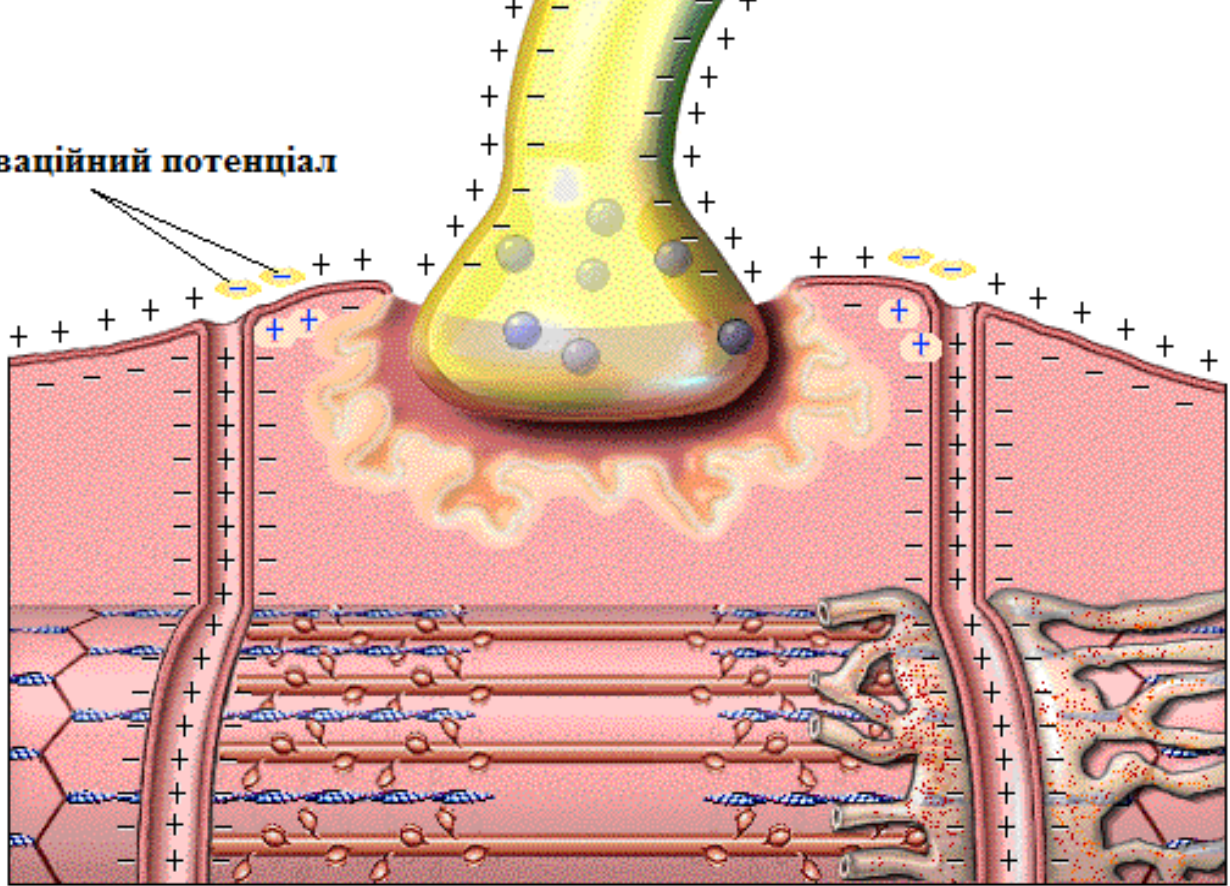
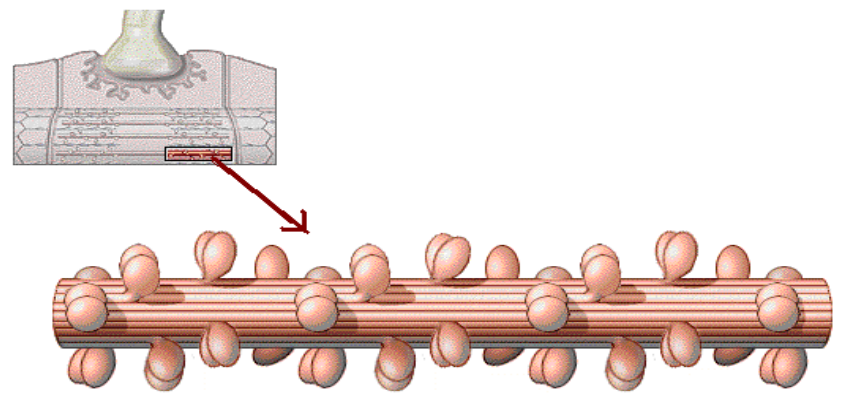


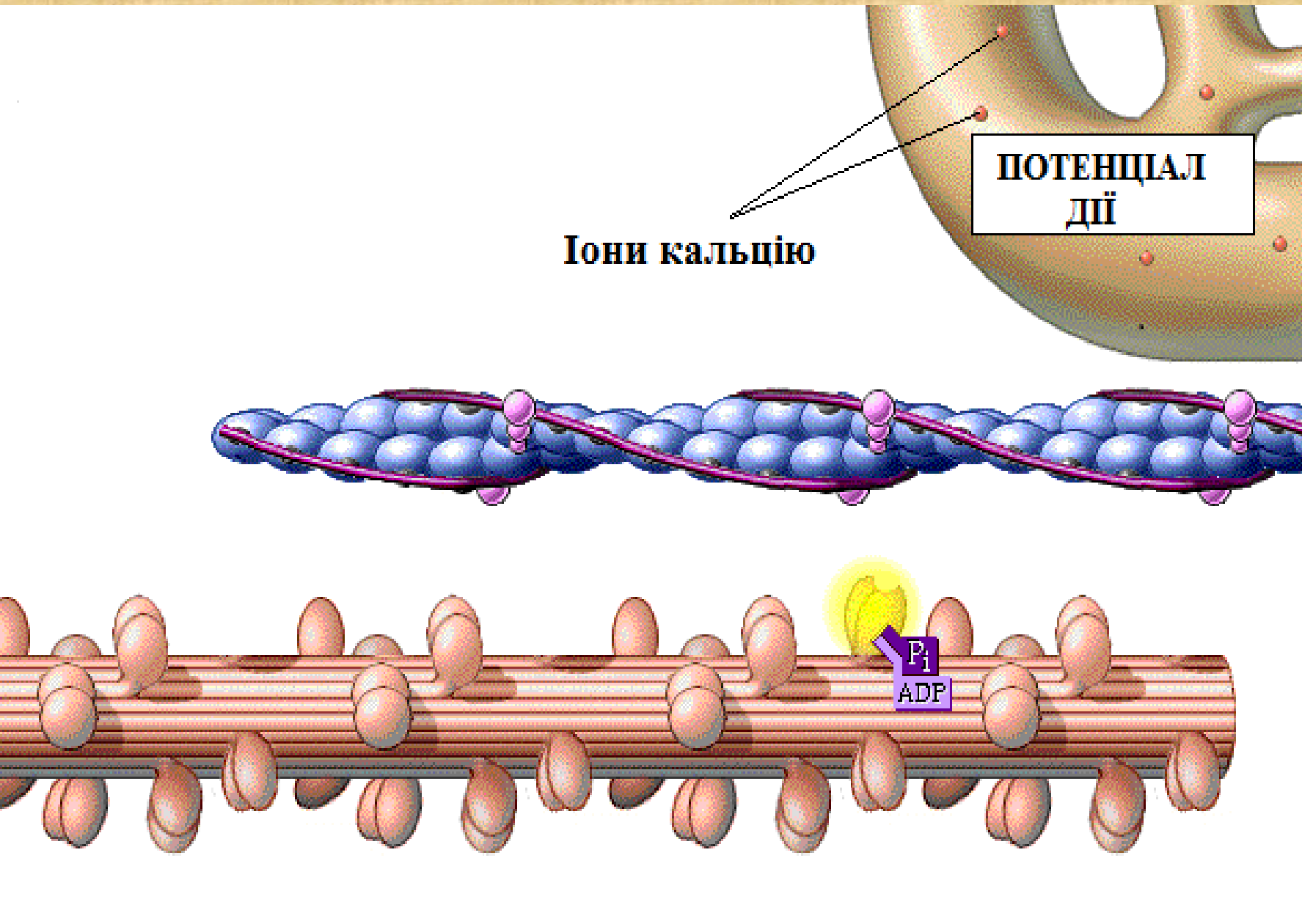
Рис. Передача ПД через нервово-м'язовий синапс

MIOZIN



Іони кальцію

ПОТЕНЦІАЛ
ДІЇ



При деполяризації мембрани м'язового волокна із цистерн виходить Ca^{2+} , його концентрація у ділянці міофібрил зростає у 1000 разів →

Зв'язок тропоніну I з актином значно послаблюється, і внаслідок цього, молекули тропоміозину зміщуються вбік → на актині оголюються сайти зв'язування з головками міозину (зв'язування однієї молекули тропоніну з іоном Ca^{2+} призводить до оголення семи сайтів зв'язування міозину)

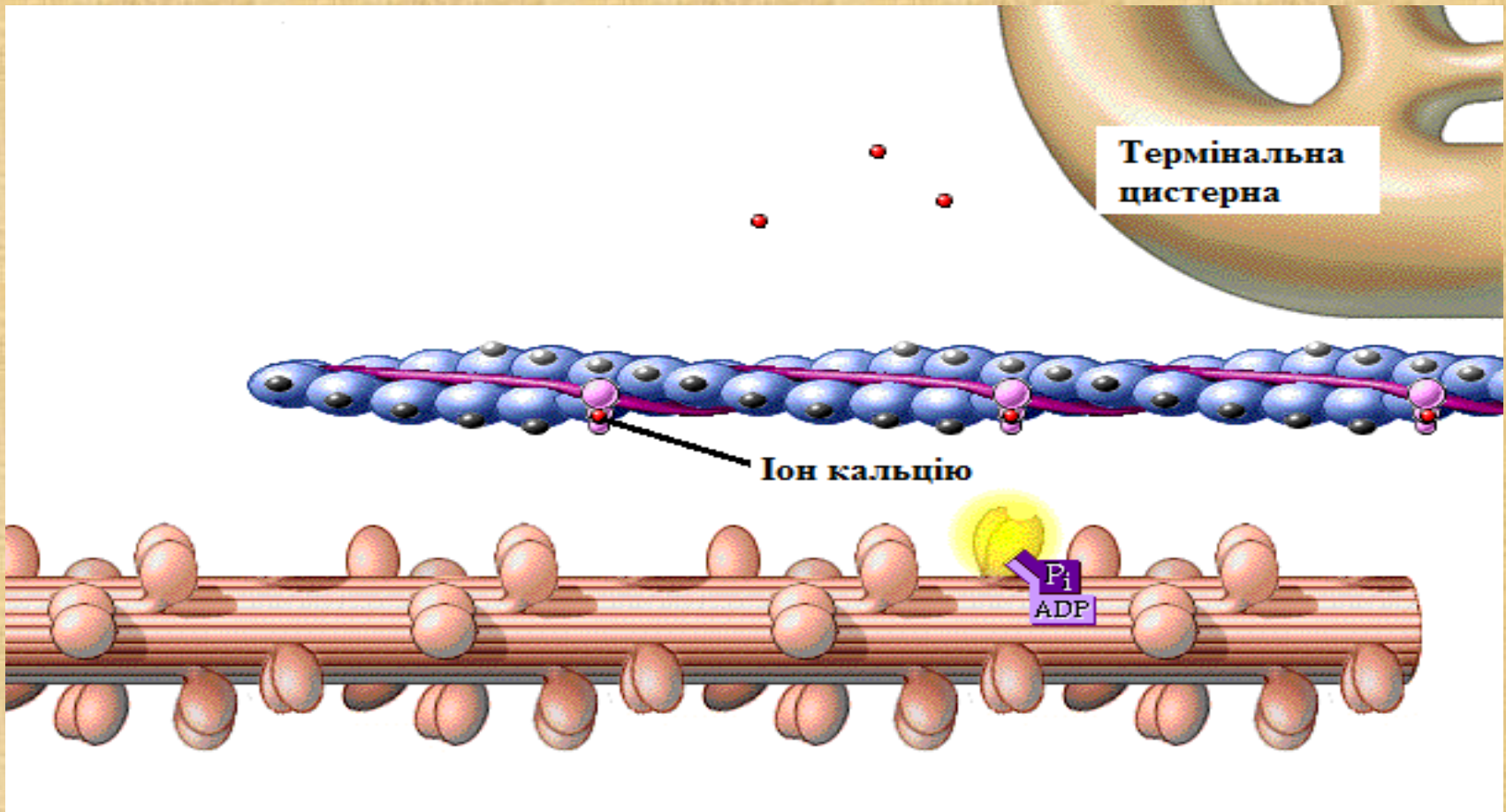


Рис. Вихід кальцію із СР і приєднання до актину

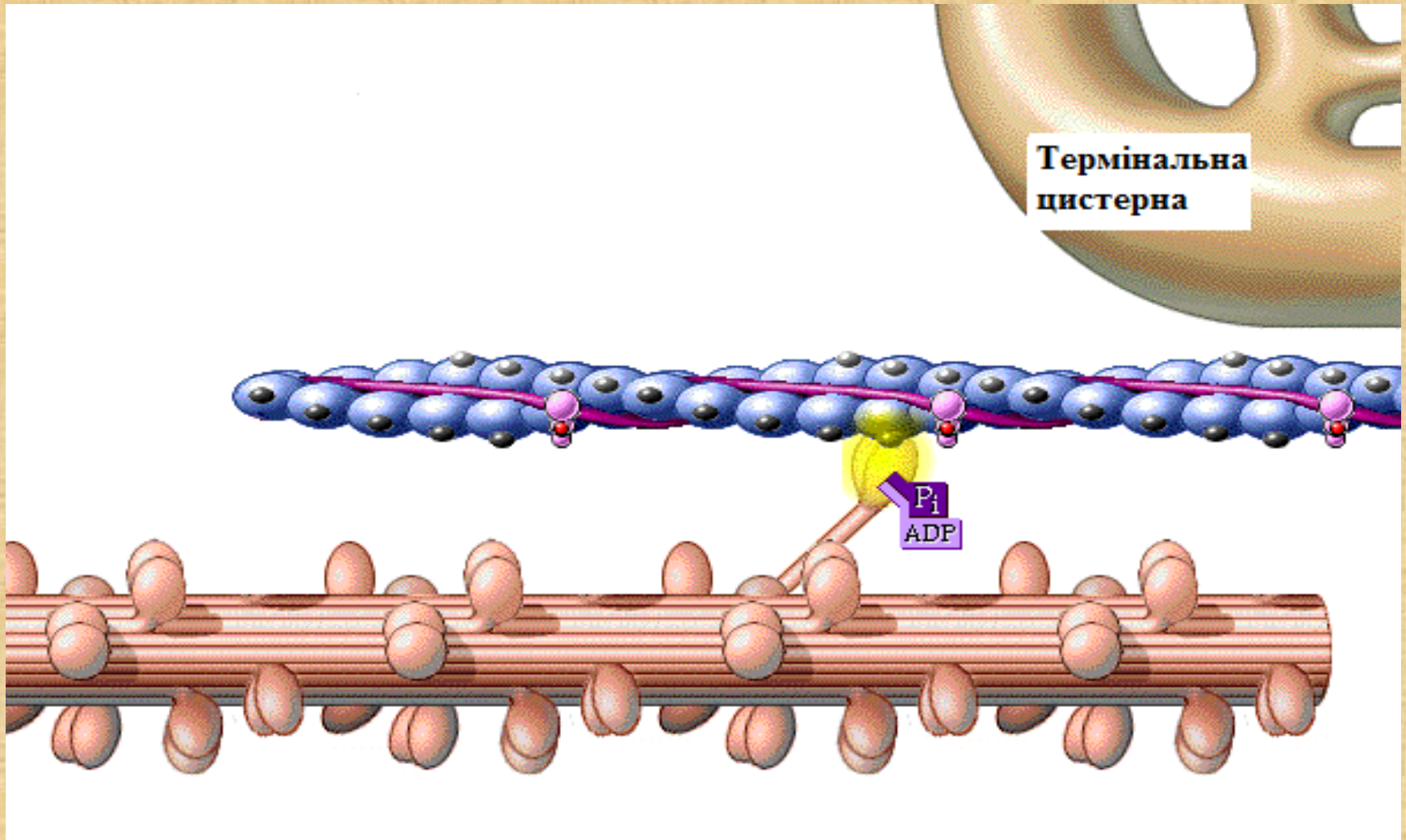


Рис. Приєднання міозинової головки до актину

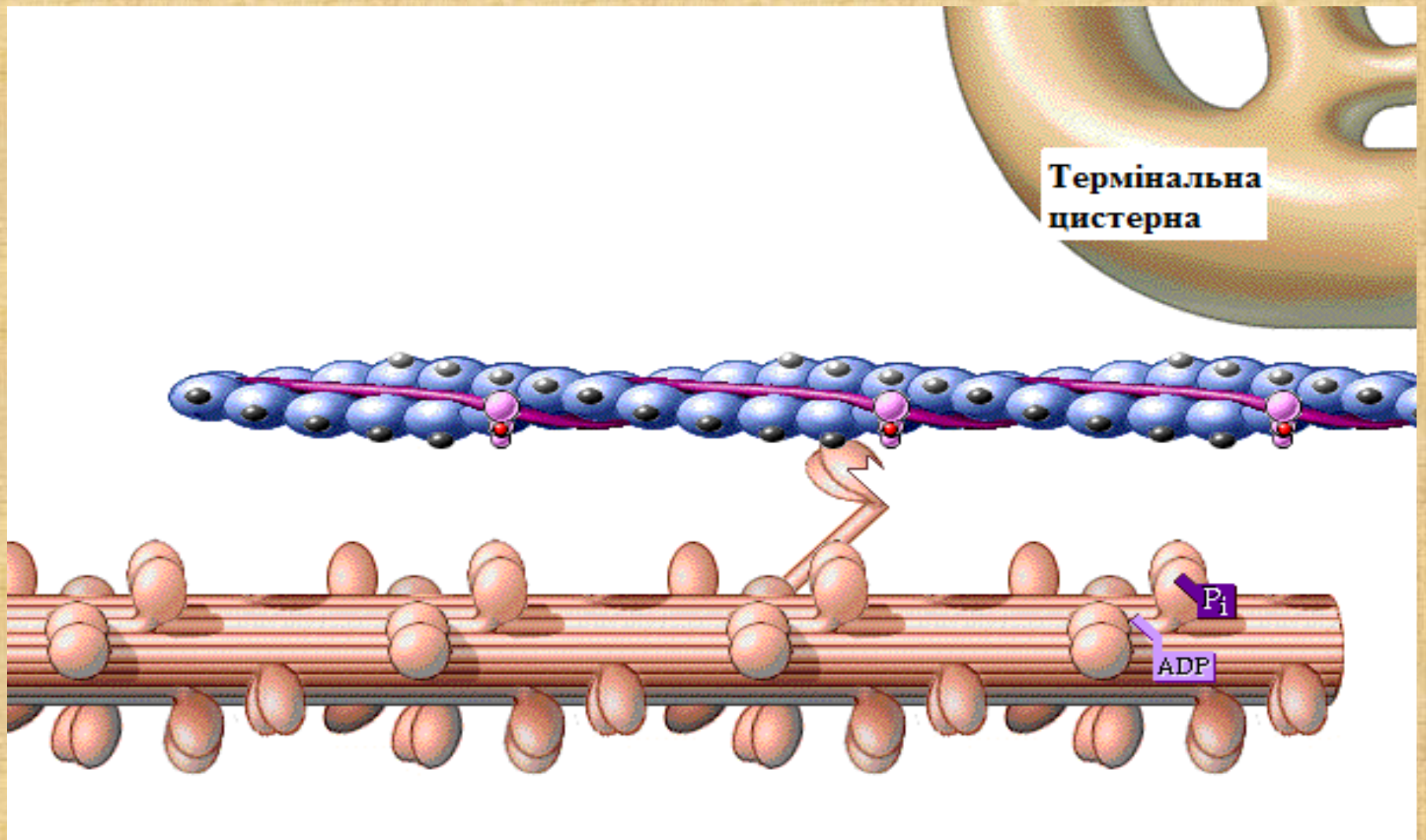


Рис. Поворот міозинової головки

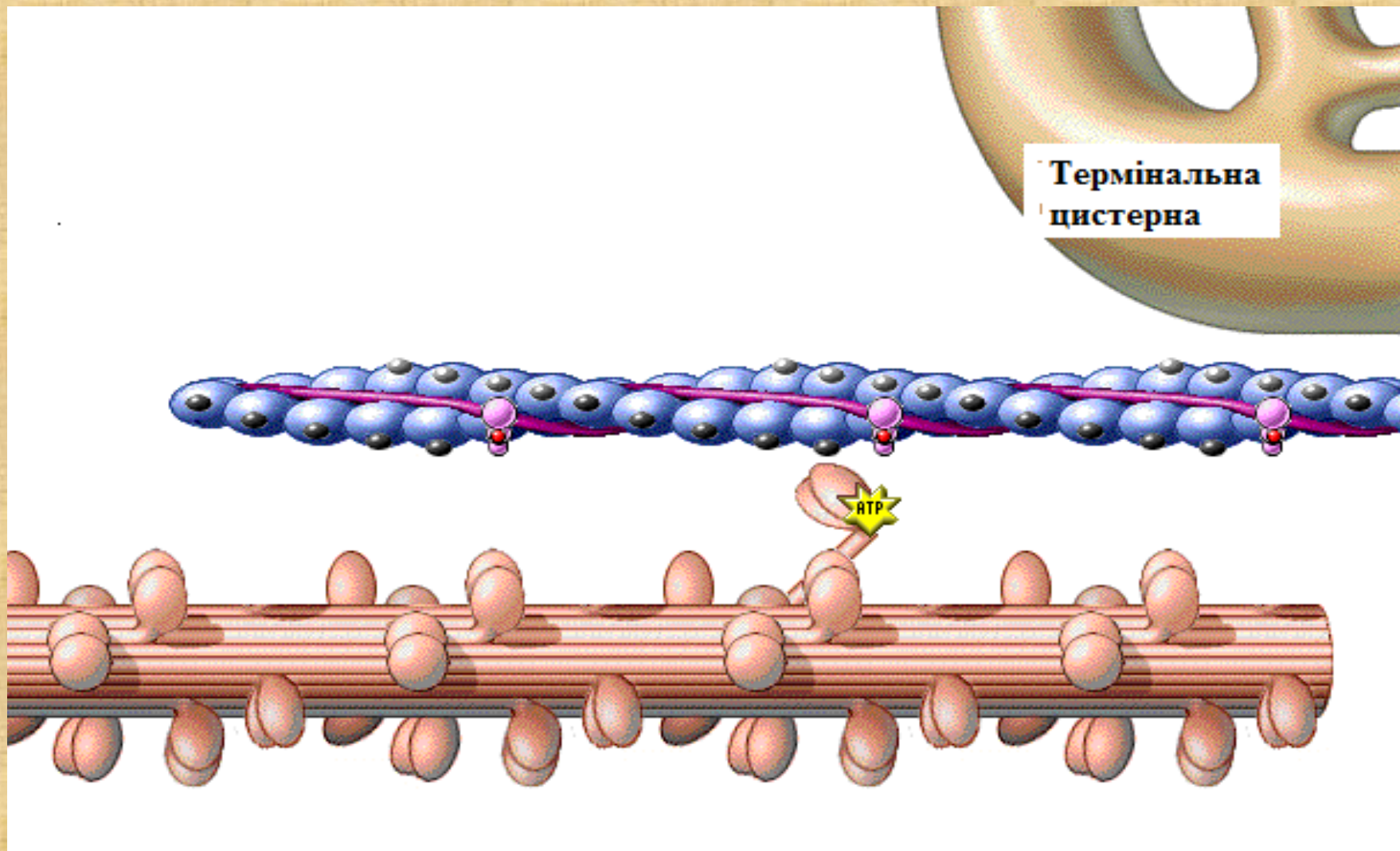


Рис. Роз'єднання акто-міозинового містка

Відразу ж після вивільнення Ca^{2+} СРР починає відновлювати його запас шляхом активного транспортування в довгасту частину сітки (помпа)

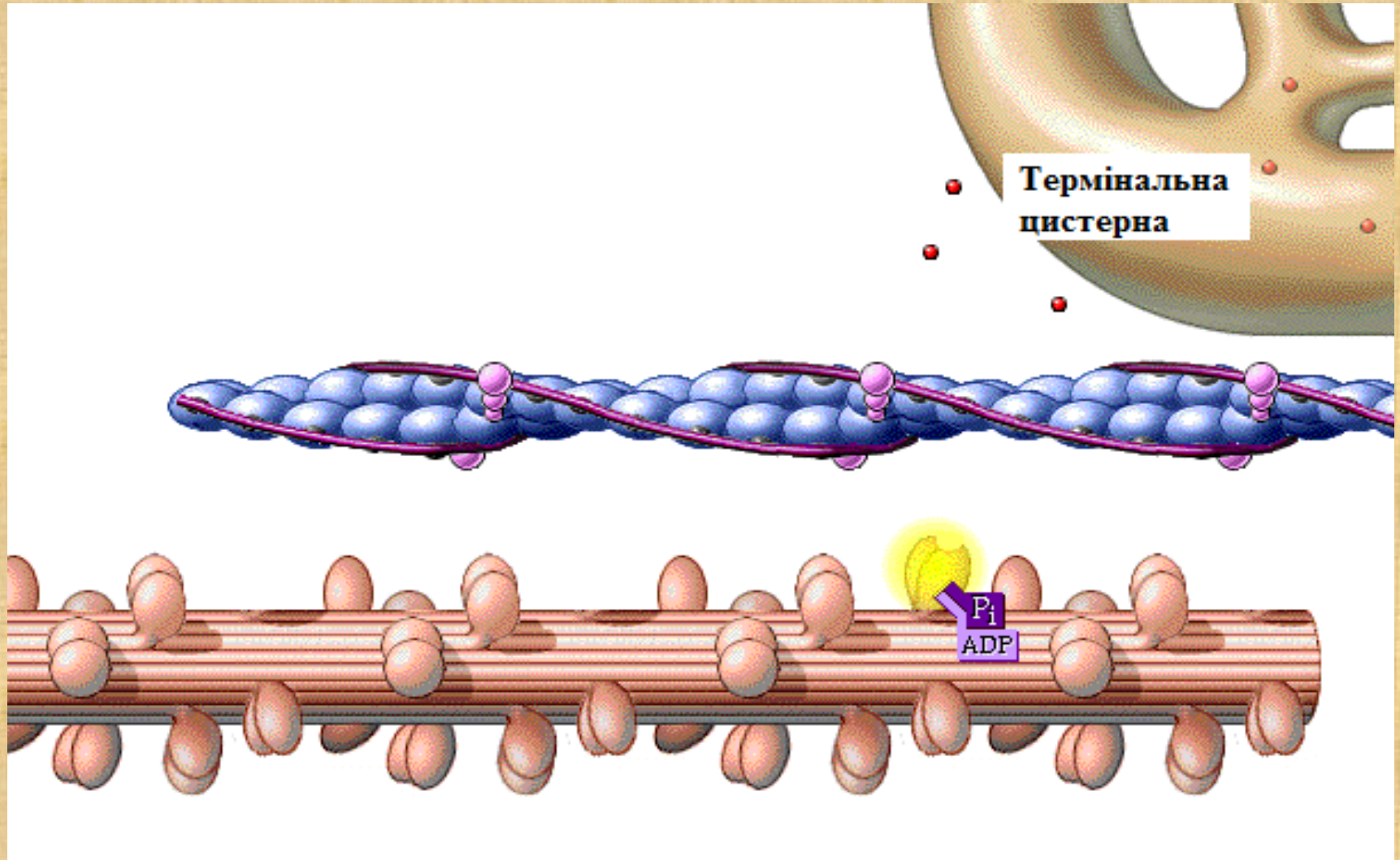


Рис. Повернення кальцію у СР

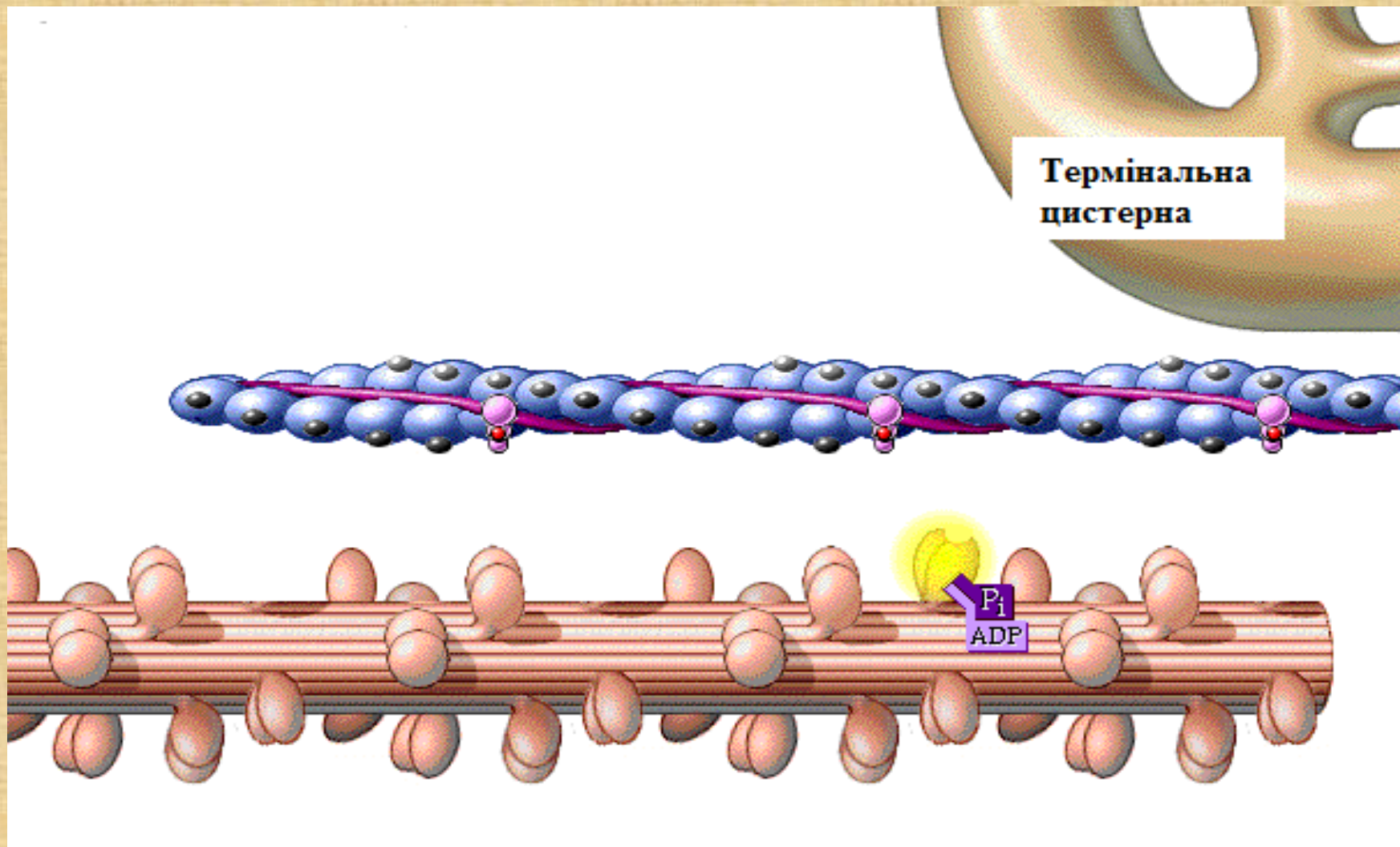


Рис. Відновлення початкового положення м'язинової головки

Механізм скорочення скелетних м'язів

- 1.** Іони кальцію із цистерн CP за градієнтом концентрації надходять усередину міофібрил і розподіляються між актиновими та міозиновими нитками.
- 2.** Тут іони кальцію зв'язуються з тропоніном С → відкривається активний центр актину, з яким тут же вступає у реакцію міозиновий місток.
- 3.** Одночасно іде розщеплення АТФ, енергія якої витрачається на поворот містка, який уже зв'язаний з актином і він від'єднується від актину.
- 4.** На їх місце приєднується нова молекула АТФ, що призводить до розриву зв'язку міозину з активним центром актину, - відбувається ковзання ниток актину і міозину одна відносно іншої (на "один крок").
- 5.** Водночас інший місток приєднується до наступного актинового центру і т.д. У результаті скорочується кожен саркомер окремо і все м'язове волокно у цілому.

Механізм розслаблення скелетних м'язів

Розслаблення м'яза настає після фази реполяризації.

Під час цього активується кальцієва помпа на мембранах СР, яка активно перекачує туди іони кальцію.

Актоміозинові зв'язки розриваються і м'яз, завдяки своїй пружності та еластичності, видовжується.

Оскільки робота помпи вимагає затрат енергії, процес м'язового розслаблення супроводжується розпадом АТФ.

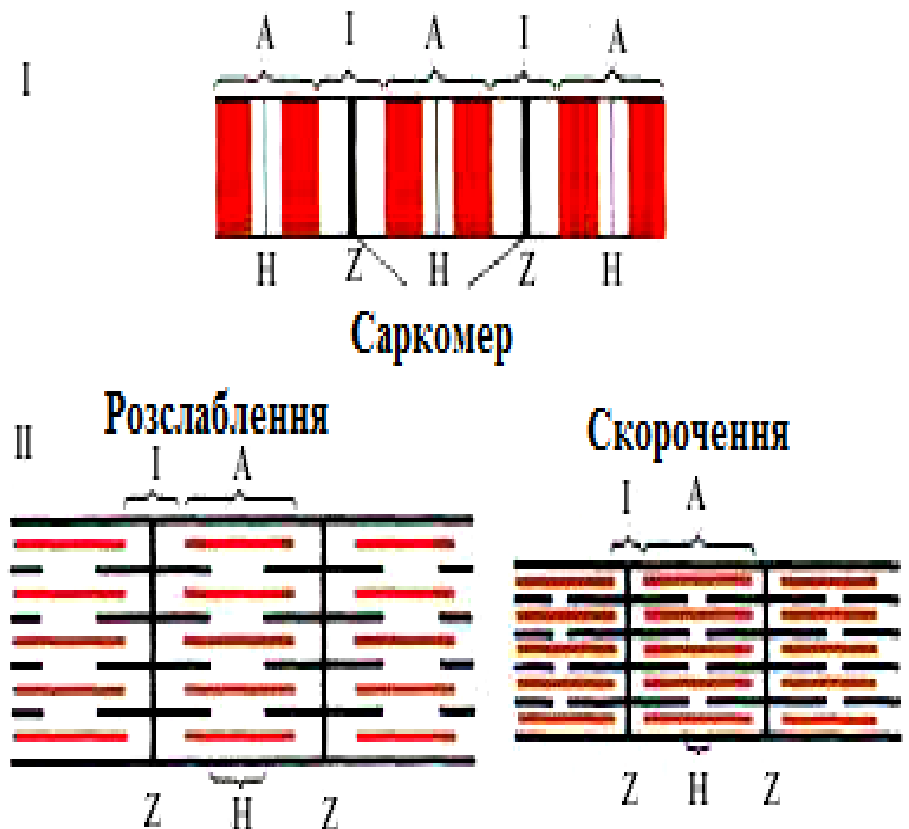
Механізм скорочення і розслаблення скелетних м'язів

Таким чином, **енергія АТФ** під час м'язового скорочення і розслаблення **витрачається на:**

* роботу Na-K-помпи на поверхні мембрани м'язового волокна;

* забезпечення роботи кальцієвої помпи на мембранах СР (створення надлишку іонів кальцію у порожнинах СР);

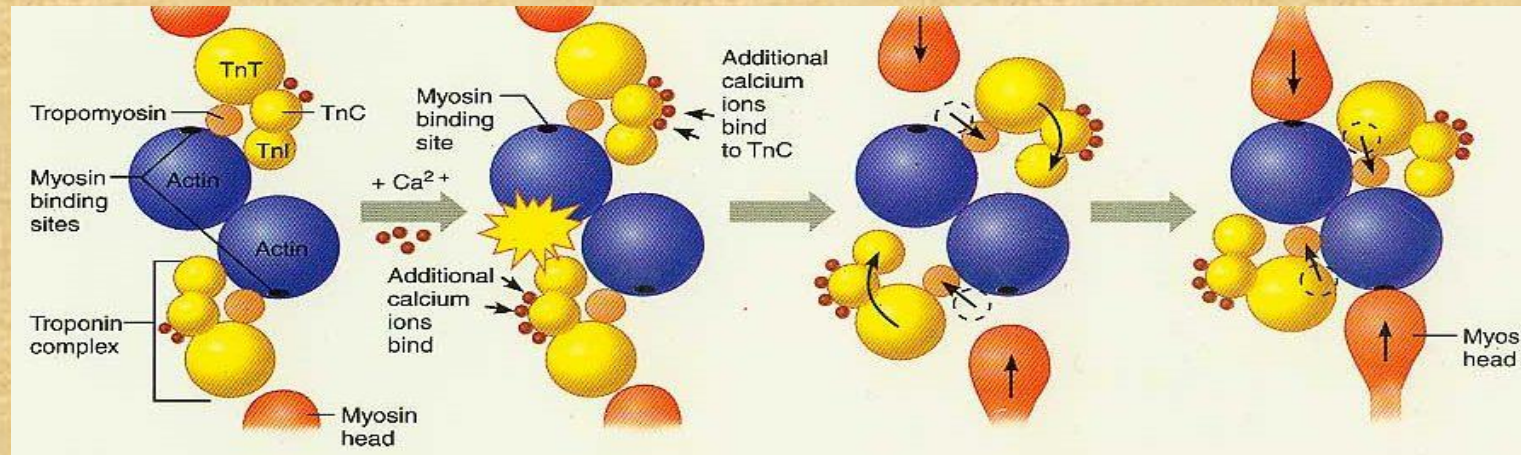
* саме м'язове скорочення (поворот міозинового містка і ковзання протофібрил).



Роль Ca^{2+} у скороченні м'язів

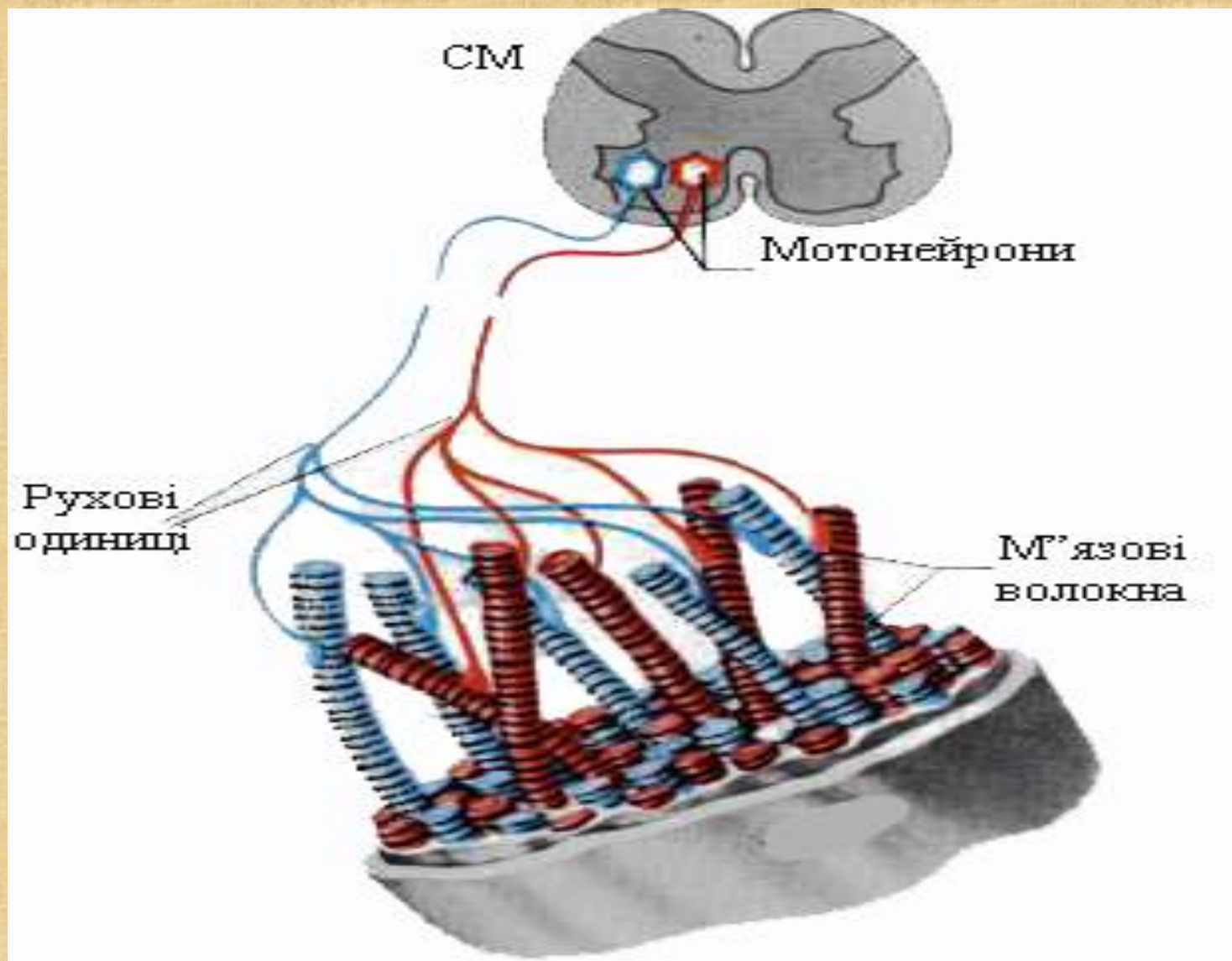
➤ При низьких концентраціях Ca^{2+}

- Тропоміозин блокує активні сайти на актині
- Міозинові голівки не можуть приєднатися до актину
- М'язове волокно розслаблене



➤ При високих концентраціях Ca^{2+}

- Ca^{2+} зв'язується з тропоніном С
- Тропонін змінює форму і відсуває тропоміозин від активних сайтів
- Виникають поперечні містки між актином та міозином
- Коли нервова стимуляція припиняється Ca^{2+} відкачується назад в СПР і скорочення закінчується



Будова рухової одиниці.

Нейро-моторні одиниці

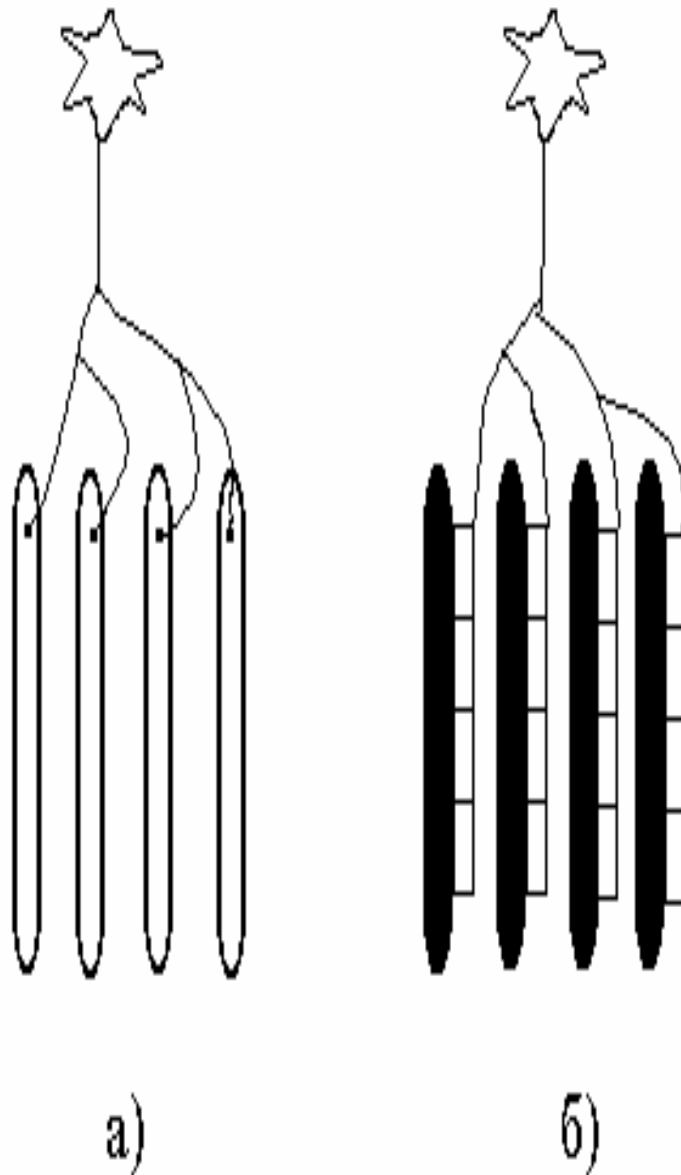
Аксон рухового нейрона інервує багато м'язових волокон.

Група м'язових волокон, які інервуються одним мотонейроном утворюють рухову або нейромоторну одиницю.

Кількість м'язових волокон у такій одиниці може бути різною. Рухові одиниці (РО), які контролюють точні рухи, як правило, складаються з невеликої кількості м'язових волокон (*м'язи пальців рук*).

Сила скорочення м'яза регулюється кількістю збуджених рухових одиниць.

Усі РО скелетних м'язів ділять на 2 групи: **фазні або швидкі і тонічні або повільні**. У фазних - поодинокий тип інервації (мал. а), а в тонічних - множинний (мал. б).



Розмір і кількість РО у м'язах людини значно різняться (у залежності від функцій цих м'язів і необхідності у точній регуляції їх скорочення)

М'язи	Кількість РО у м'язі	Кількість м'язових волокон у РО
External rectus	2,970	9
Platysma	1,096	25
First lumbrical	96	108
First dorsal interosseous	119	340
Thenar group	203	—
Brachioradialis	333	>410
Tibialis anterior	445	562
Gastrocnemius (medial)	579	1,934

*Зовнішній прямий
м'яз ока*

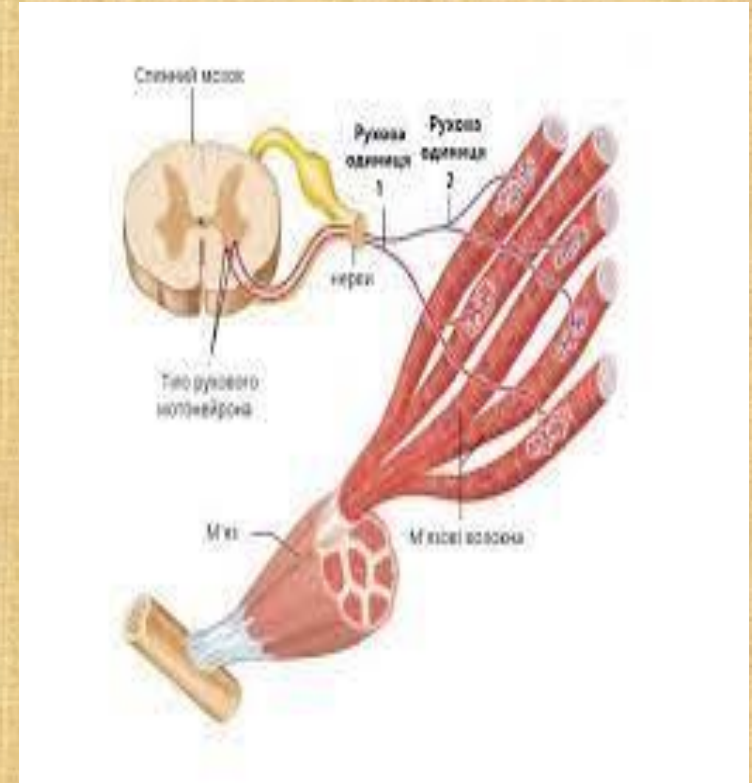
Литковий

Рухова одиниця – основна структурно-функціональна одиниця м'язу

Функціональне значення рухових
одиниць:

* при збудженні загального нейрона, його м'язові волокна одночасно скорочуються, тобто скелетні м'язи працюють руховими одиницями, а не окремими волокнами.

* кількість рухових одиниць, що напружені, і їх метаболічні особливості (аеробні або анаеробні) визначають ступінь навантаження на гомеостаз і організм у цілому.



Різновиди рухових одиниць

Головними ознаками рухових одиниць є поріг збудження і спротив втомі, за якими їх поділяють на:

FF (fast fatigable) – швидкі, які швидко втомлюються, вміщують м'язові волокна типу IIб (швидкі, гліколітичні; білі)

FR (fast fatigue resistant) – швидкі, які мало втомлюються, вміщують м'язові волокна типу IIа (швидкі, окисно-гліколітичні; проміжні)

S (slow) – повільні, вміщують м'язові волокна типу I (повільні, окисні; червоні)

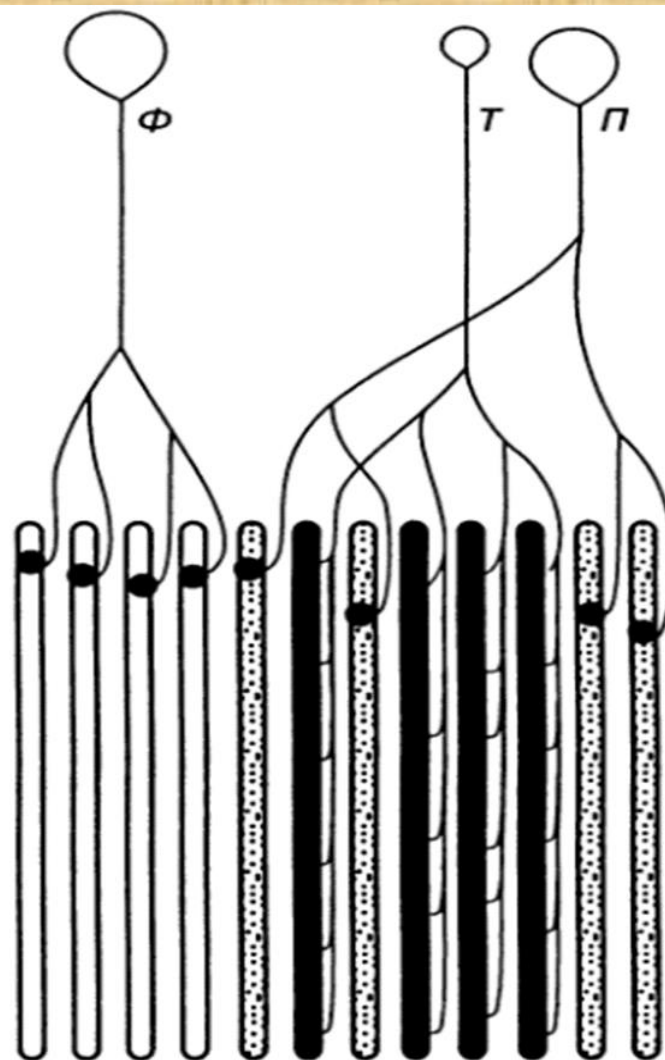
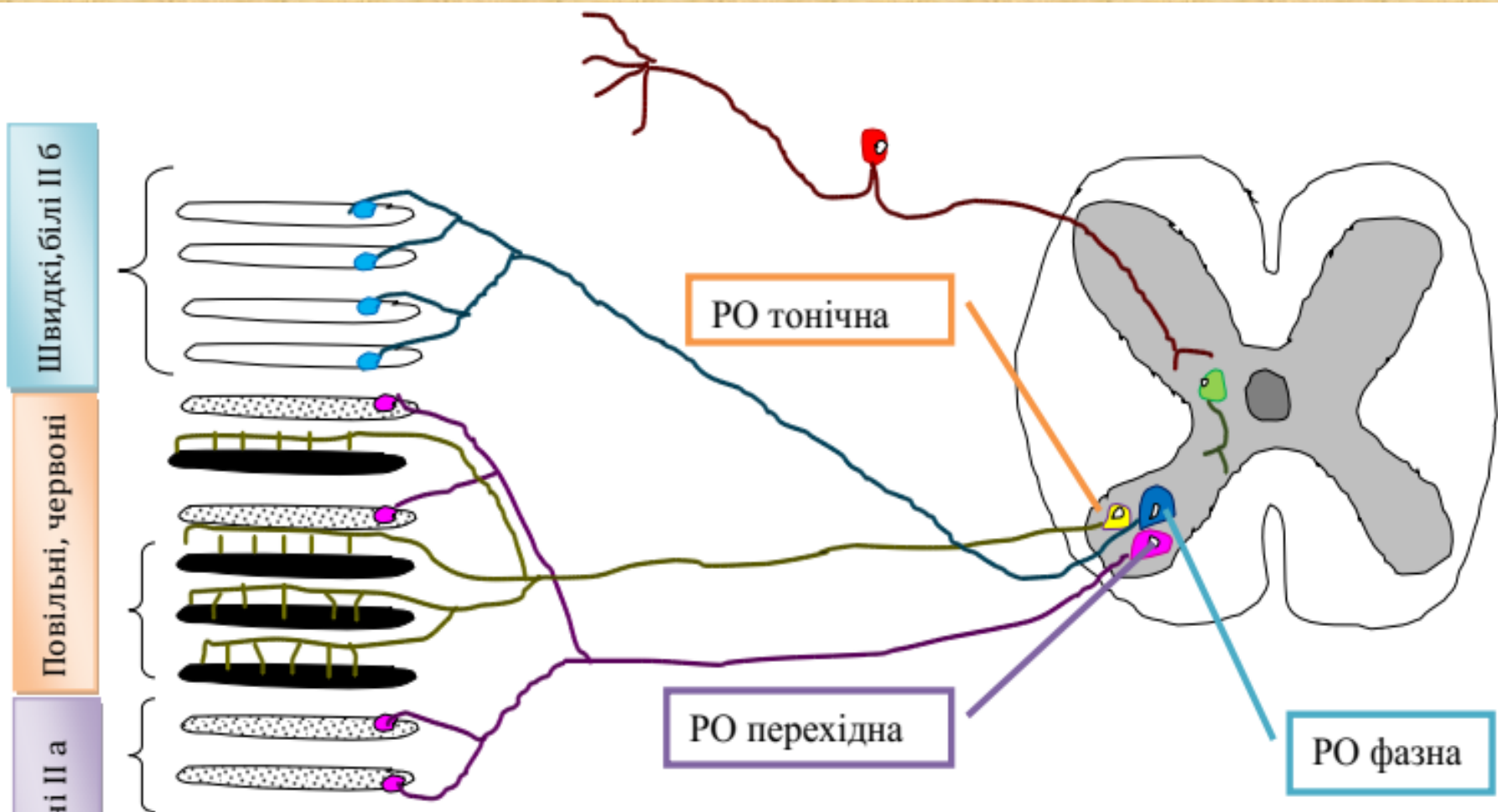


Рис. Нервово-рухові одиниці різних типів:
Ф – фазна (швидка), Т – тонічна (повідьна),
П – перехідна



- ✓ За будовою розрізняють малі й великі РО;
- ✓ За іннервацією– повільні (тонічні) й швидкі (фазні).

Порівняльна характеристика повільних і швидких РО

Повільні (тонічні) РО

Швидкі (фазні) РО

За кількістю м'язових волокон

Включають декілька сотень і навіть тисяч м'язових волокон

Включають декілька м'язових волокон.

За будовою м'язових волокон

Містять багато мітохондрій. Саркоплазматичний ретикулум розвинений погано. Є червоні внаслідок наявності міоглобіну і цитохромових пігментів. Уміст глікогену невеликий. Тісний контакт із кровоносними капілярами для прискорення обміну речовин.

Містять мало мітохондрій. Саркоплазматичний ретикулум розвинений добре. Є білими – міоглобіну і цитохромових пігментів мало або немає. Багато глікогенових гранул.

За розміщенням у товщі м'язу

У глибоких шарах м'язів кінцівок.

Ближче до поверхні м'язів.

За характером іннервації

Повільні мотонейрони малі за величиною, характеризуються:

- високою збудливістю, низьким порогом збудження і включення у імпульсну активність,
- відносно низькою частотою імпульсації,
- вузьким частотним діапазоном між мінімальною і максимальною частотою імпульсації,
- порівняно невисокою швидкістю проведення імпульсу по аксону (2-8 м/с),
- меншим діаметром аксону (5 мкм),
- високою витривалістю й невтомлюваністю.

• Здатні до тривалого (*протягом десятків хвилин*) підтримання стабільної низькочастотної імпульсації без зниження частоти.

На одному м'язовому волокні розміщуються декілька кінцевих пластинок (множинний тип іннервації).

Швидкі мотонейрони – крупніші нервові клітини з товстішим аксоном (10-20 мкм у діаметрі).

Характеризуються:

- низькою збудливістю,
- високим порогом включення у імпульсну активність,
- відносно високою частотою імпульсації,
- широким діапазоном між мінімальною й максимальною частотою,
- порівняно високою швидкістю проведення імпульсів по аксону (8-40 м/с).

Є втомлюваними і маловитривалими. Не можуть стійко підтримувати високочастотну імпульсацію: за високочастотним розрядом слідує швидке падіння частоти.

На одному м'язовому волокні - одна, рідше дві кінцеві пластинки (поодинокий тип іннервації).

За збудливістю мембрани м'язового волокна

Мембрана характеризується помірною й низькою електричною збудливістю. Кожний електричний імпульс призводить до вивільнення лише невеликої кількості АХ. У відповідь на подразнення в межах кінцевої пластинки виникає локальна деполяризація. Міра деполяризації мембрани залежить від частоти стимулів. ПД не генерується у зв'язку з відсутністю потенціалзалежних натрієвих каналів на мембрані волокна. Локальний потенціал здатний до електротонічного поширення вздовж волокна.

Мембрана відзначається високою електричною збудливістю. У відповідь на подразнення генерується ПД, що поширюється по волокну. ПД розвивається за принципом “все або нічого”.

За типом відповіді м'язового волокна

Повільне градуальне скорочення і повільне розслаблення.

Сильне, швидке скорочення і швидке втомлення.

За характером енергетичного забезпечення

Джерело АТФ – аеробне дихання. При нестачі кисню м'язове волокно продовжує працювати за рахунок анаеробного гліколізу.

Джерело АТФ – анаеробні процеси (гліколіз)

За функцією, що виконують

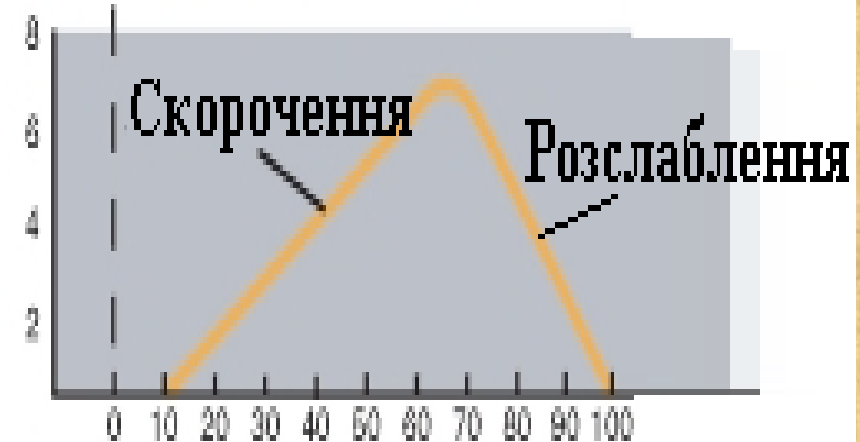
Забезпечують тривале скорочення м'язу, що використовується для підтримання пози.

Забезпечують великі за силою статичні й динамічні м'язові скорочення, а також швидкісні напруження з високим градієнтом сили. Дуже важливі при локомоції.

Співвідношення збудження і скорочення скелетного м'язу

У нормальних умовах Пд фазного м'язового волокна супроводжується одиноким скороченням. Це скорочення починається після закінчення пікової частини потенціалу дії і триває 200-300 мс при тривалості потенціалу дії 3-5 мс.

Час від початку виникнення потенціалу дії до початку появи скорочення називається латентним періодом скорочення.



Латентний період Час, мс

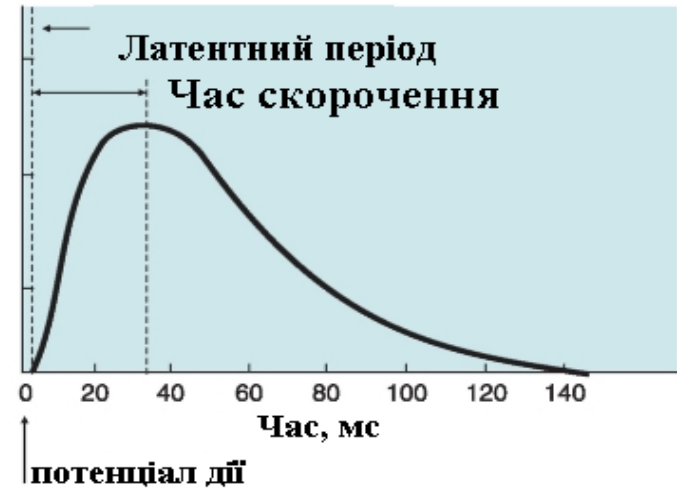
Типи скорочення м'язів

Ізотонічними називаються скорочення, під час яких довжина м'яза зменшується, а напруження не змінюється. Чисто ізотонічних скорочень за звичайних умов не існує.

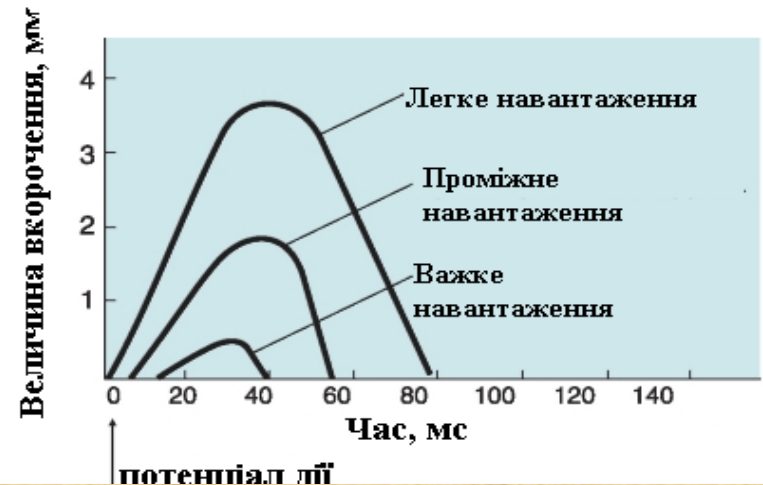
У разі **ізометричних скорочень** довжина м'яза не змінюється, а напруження його зростає (н-д, скорочення м'яза, у якого нерухомо закріплено обидва кінці).

Концентричними називаються скорочення, за яких м'яз скорочується, і **ексцентричними**, якщо м'яз подовжується (н-д, у разі опускання вантажу).

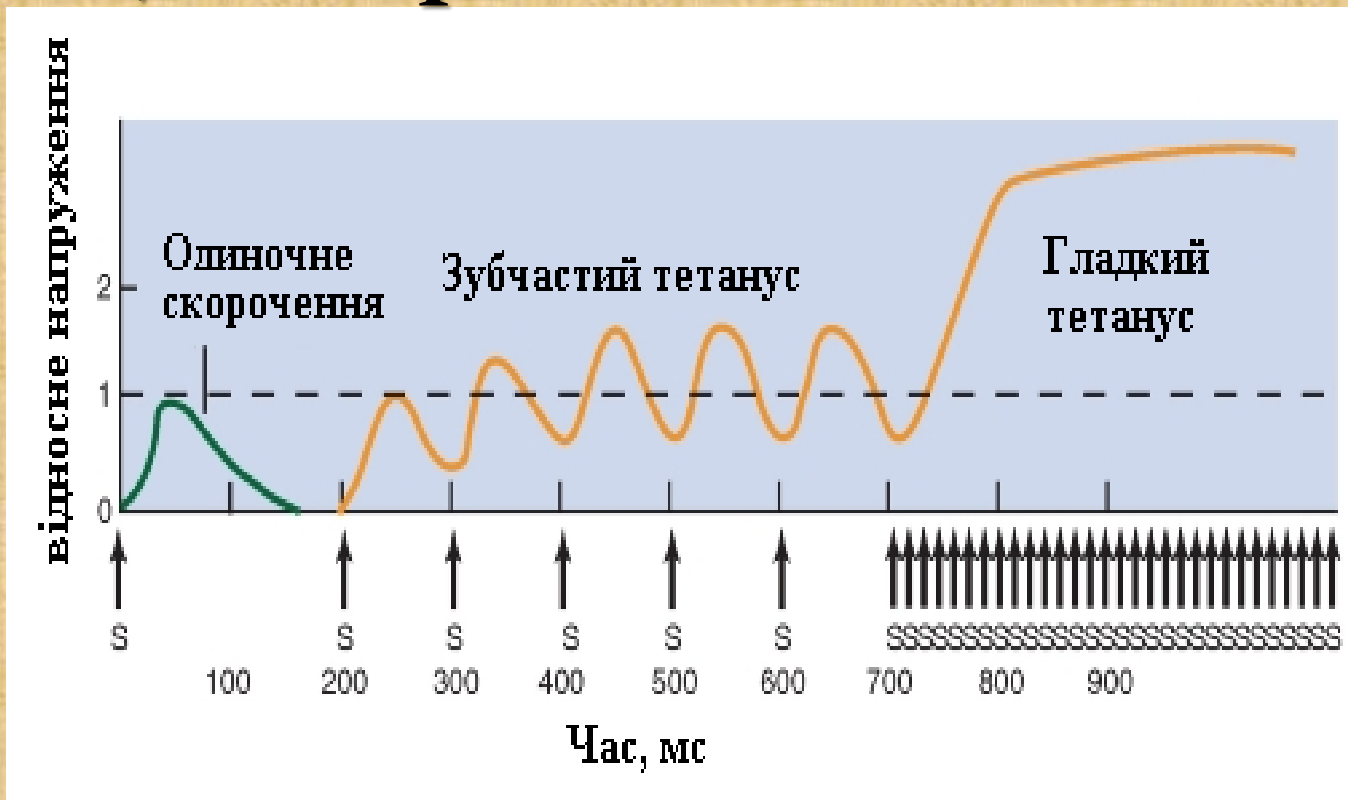
Ізометричне скорочення



Ізотонічне скорочення при різному навантаженні



Сумація скорочень м'язів



Зубчастий тетанус виникає при такій частоті, коли кожен наступний імпульс застає м'яз у періоді розслаблення.

Суцільний тетанус спостерігається, коли нова хвиля скорочення починається до початку розслаблення. У природних умовах від рухових нейронів до м'яза надходить серія імпульсів. Тому тетанічний режим для скелетних м'язів є фізіологічним.

Надзвичайно висока частота подразнень викликає зниження сили скорочень м'яза.