

Лекция №2

ФИЗИОЛОГИЯ ПОПЕРЕЧНО-ПОЛОСАТЫХ И ГЛАДКИХ МЫШЦ. ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВНЫХ ВОЛОКОН И СИНАПСОВ.

Цель: - Дать классификацию мышечных волокон;

- Объяснить физические и физико-химические свойства мышц;
- Изложить типы мышечных сокращений;
- Охарактеризовать возрастные особенности мышечной системы ребенка.

-Изучить строение миелиновых и без миелиновых волокон,

-Механизм проведения возбуждений по нервным волокнам.

-Изучить строение синапса, механизм передачи импульса по синапсу. Медиаторы, их действие.

-Постсинаптические рецепторы и постсинаптический потенциал.

Задачи: - Дать классификацию мышечных волокон;

- Охарактеризовать физиологические функции скелетной мускулатуры;

- Изложить физиологические свойства поперечно - полосатых мышц;
- Объяснить механизм сокращения мышц;
- Дать характеристику типам и видам мышечных сокращений;
- Изложить возрастные особенности мышц ребенка.

План:

- физиология мышц
- функции поперечно - полосатой мускулатуры;
- физиологические свойства поперечно -полосатых мышц;
- механизм мышечного сокращения;
- механизм мышечного расслабления;
- типы сокращения мышц;
- различие между поперечно -полосатыми и гладкими мышцами;
- понятие о нейроне, классификация нервных волокон;
- законы проведения возбуждения по нерву
- нервно-мышечные синапсы, их классификация
- морфо - функциональная характеристика нервно-мышечного синапса

В организме различают три вида мышц:

1. Гладкая мускулатура внутренних полых органов и сосудов;
2. Поперечно - полосатая мускулатура сердца;
3. Поперечно - полосатая скелетная мускулатура.

Скелетная мускулатура обеспечивает:

1. Передвижение организма в пространстве;
2. Перемещение частей тела друг относительно друга;
3. Поддержание позы в пространстве;
4. Выработку тепла.

Физиологические свойства:

1. Возбудимость;
2. Проводимость;
3. Сократимость.

Возбудимость – способность отвечать на действия раздражителя генерацией ПД. Возбудимость в скелетных мышцах значительно варьирует. Она больше в так называемых «быстрых» мышечных волокнах и меньше в «медленных»: при этом возбудимость и тех и других ниже возбудимости их нервных волокон. Это объясняется следующим образом: критический уровень деполяризации E_k , при котором возникает распространяющийся ПД, и в мышечном и в нервном волокне примерно одинаков. ПП E_0 в мышечном волокне больше (примерно на 20 mV) ПП нервных волокон.

Отсюда понятно, что для возникновения ПД мембраны мышечного волокна необходима деполяризация на большую величину, чем нервного волокна. Это значит, что порог раздражения для мышцы выше, чем для нервного волокна.

ПД в мышечном волокне достигает 110-130 mV. Длительность его в мышцах конечностей и туловища около 3-5 мсек. В мышцах глазного яблока, способных к наиболее быстрому сокращению, ПД составляет около 1 мсек. Соответственно этому максимальное число импульсов, которое может устойчиво воспроизводить мышечное волокно, составляет для большинства мышц туловища и конечностей 200-250 в сек, а для мышц глаза – свыше 500 в сек. Скорость распространения ПД в скелетном мышечном волокне составляет всего 5 м/сек.

Распространение возбуждения в мышечном волокне двухстороннее и бездекрементное, т.е. незатухающее вдоль мышечного волокна.

Моторная (двигательная) единица – двигательный нейрон и его аксон вместе с мышечными волокнами, которые он иннервирует. В *m triceps* большая моторная единица (на 1 нейрон приходится сотня мышечных волокон), а в глазодвигательной мышце моторная единица маленькая, т.к. движения глаз должны быть тонко координированы (1 нервное волокно иннервирует 5-6 мышечных).

Механизм мышечного сокращения

Мышца состоит из миофибрилл.

Миофибриллы – это способные к сокращению пучки нитей диаметром около 1 мкм. Перегородки. Называемые Z-пластинками, разделяют их на несколько компартментов, длиной по 2,5 мкм, которые называются саркомерами.

В середине каждого саркомера расположено несколько тысяч нитей миозина (M). на обоих концах саркомера находится около 200 нитей актина (A), прикрепленных к Z – пластинкам наподобие щетинок в щетке. Пучок лежащих в определенном порядке нитей M в середине саркомера выглядят в световом микроскопе как темная полоска, благодаря свойству двойного

лучепреломления в поляризованном свете (т.е. анизотропии), она называется *A* -диск. По обе стороны от *A* - диска, находится участки, которые содержат только тонкие нити *A* и поэтому кажется светлыми. Это изотропные диски – *I* - диски. Именно благодаря такому периодическому чередованию светлых и темных полос в саркомерах, миофибриллы волокон сердечной и скелетной мышц выглядят исчерченными (поперечно-полосатыми).

Миофибрилла покрыта мембраной, называемой сарколеммой, внутри находится саркоплазма. Расстояние от одной мембраны *Z* до другой называется саркомером. У *Z* – мембраны сарколемма имеет выпячивания, называемые поперечными трубочками (Т-система), которые вместе с цистернами саркоплазматического ретикулума (СР), находящимися очень близко к мембране поперечной системы, образуют так называемые «триады». Миофибрилла состоит из протофибрилл, которые в свою очередь состоят из сократительных белков актина (*A*) и миозина (*M*). Миозиновые нити толстые и короткие, имеют протоплазматические выросты «мосты». Актиновые нити тонкие и длинные, состоят из двух закрученных один вокруг другого и напоминающего нити бус, мономеров актина. В желобках между двумя цепями (*A*) через равные промежутки лежат нити белка тропомиозина, заканчивающегося головками белка тропонина.

Свойства белка тропонина –

1. Препятствуют взаимодействию (*A*) и (*M*) нитей;
2. Обладает сродством к ионам Ca^{2+} ;
3. Комплекс тропонин – Ca^{2+} смещает положение тропомиозина на актине;
4. Комплекс тропонин - Ca^{2+} снимает ингибирующее действие с фермента миозин – АТФ-азы.

В спокойном состоянии тропомиозин создает препятствие для образования акто-миозинового комплекса. При возбуждении происходит деполяризация сарколеммы, боковые цистерны саркоплазматического ретикулума открываются, давая выход Ca^{2+} , который проникает в промежутки между актином и миозином. Ca^{2+} связывает молекулу тропонина и деформирует её так, что она толкает тропомиозин в желобок между двумя цепями актина, тропомиозин как бы «тонет», открывая участки прикрепления мостиков миозина. В результате миозиновые мостики прикрепляются к актиновым нитям, АТФ расщепляется и развивается мышечная сила. Мышца сокращается на 1 % длины (1 гребок – на 20 нм). Мышца сокращается в результате сокращения множества саркомеров.

Затем АТФ-аза, находящаяся на миозиновых мостиках, расщепляя АТФ, «запускает» работу кальциевого насоса. Насос выкачивает Ca^{2+} в систему каналов саркоплазматического ретикулума, тропонин некому связать, тропомиозин возвращается на своё место, вновь создавая препятствие для образования акто-миозинового комплекса.

Происходит расслабление мышцы (рис.).

Таким образом, последовательность событий, ведущих к сокращению, а затем к расслаблению мышечного волокна, рисуется в настоящее время в следующем виде:

Раздражение > возникновение ПД > проведение ПД вдоль клеточной мембраны и вглубь волокна по трубочкам саркоплазматического ретикулула > высвобождение Ca^{2+} из триад и диффузия его к миофибриллам > взаимодействие (скольжение) актиновых и миозиновых нитей, приводящие укорочению миофибрилла > активация Ca^{2+} насоса > понижение концентрации свободных ионов Ca^{2+} в саркоплазме > расслабление миофибриллы.

Энергия АТФ используется во время деятельности скелетной мышцы для 3-х основных процентов.

1) работы К-На – насоса, обеспечивающего поддержание постоянства градиента концентраций K^+ и Na^+ по обе стороны мембраны;

2) процесса скольжения актиновых и миозиновых нитей, ведущего к укорочению миофибриллы;

3) работы Ca^{2+} - насоса, необходимой для расслабления мышечного волокна.

В соответствии с этим – ферменты, расщепляющие АТФ, локализируются в 3-х основных структурах мышечного волокна:

1. Клеточной мембране;
2. В миозиновых нитях;
3. В мембране саркоплазматического ретикулула.

Виды сокращений мышц

1. Одиночное;
2. Тетаническое.

«Тетанус» - слитное, длительное сокращение мышцы. В основе его лежит повышение концентрации Ca^{2+} внутри клетки, что позволяет осуществляться реакции взаимодействия актина и миозина и генерации мышечной силы поперечными мостиками достаточно длительное время.

Если нанести второй стимул в период укорочения или развития мышечного напряжения, происходит суммация двух следующих друг за другом сокращений.

В результате ответ по амплитуде становится выше, чем при одиночном стимуле; если мышечное волокно или мышцу стимулировать с такой чистотой, что повторные стимулы будут приходиться на период укорочения или развития напряжения, то происходит полная суммация одиночных сокращений и развивается гладкий тетанус.

При уменьшении частоты стимулов возможен вариант, когда повторный стимул наносят в период расслабления. В этом случае также возникает суммация мышечных сокращений, но будет наблюдаться неполная суммация или зубчатый тетанус.

Чтобы понять, чем отличается зубчатый тетанус от гладкого, необходимо знать строение кривой одиночного сокращения мышцы (рис.).

Она состоит из трёх частей:

а-б – латентный (скрытый) период;

б-в – фаза укорочения;

в-г – фаза расслабления. (Шмидт,69-84, Н.Н.Алипов, 3 гл).

Отличия гладкого тетануса от зубчатого

№	Гладкий тетанус	№	Зубчатый тетанус
1	Частота раздражения больше	1	Частота раздражения меньше
2	Отсутствует фаза расслабления	2	Имеется фаза расслабления (начальная ее часть)
3	Амплитуда сокращений выше	3	Амплитуда сокращений ниже

Различие между поперечно-полосатыми и гладкими мышцами

№	Гладкие мышцы	Поперечно-полосатые мышцы
1	Образует мышечные слои стенок желудка, кишечника, мочеточников, бронхов, сосудов и др. внутренних органов	Образуют двигательный аппарат скелета
2	Состоят из одноядерных мышечных клеток. Не имеют поперечно-полосатой исчерченности и мембраны Z	Состоят из мышечных волокон, каждая из которых является симпластом, т.к. имеет много ядер. Имеют поперечно-полосатую исчерченность и мембрану Z
3	Являются непроизвольными, т.е. не подчиняются сознанию. Иннервируются вегетативными (симпатическими и парасимпатическими) нервами. Кроме того в них имеется собственная интрамуральная или метасимпатическая нервная сеть, которая может работать без участия ЦНС	Полностью контролируются ЦНС. Являются произвольными, т.е. подчиняются сознанию. Иннервируются соматическими нервами
4	Обладают автоматией, т.е. могут сокращаться за счет импульсов биотонов, которые образуются в них самих, в особых пейсмекерных	Не обладают автоматией

	клетках	
5	Менее возбудимы – их пороги раздражения выше и хронаксия длиннее	Более возбудимы – их пороги раздражения ниже и хронаксия короче
6	ПП – 50-60 mV. ПД имеет меньшую амплитуду (до 60 mV) и большую продолжительность	ПП – 80 mV. ПД имеет большую амплитуду (до 120 mV) и малую продолжительность (3-5 мсек)
7	Латентный период одиночного сокращения длинный (0,002 с). в начальной стадии сокращения участвует белок <u>кальмодулин</u>	Латентный период одиночного сокращения очень короткий (0,001 с). в начальной стадии сокращения участвует белок <u>тропонин</u>
8	Сокращаются медленно (до 1 мин). После сокращения расслабляются медленно, т.к. обратный Ca^{2+} насос срабатывает медленно	Сокращаются быстро (до 0,1 с). После сокращения расслабляются быстро, т.к. обратный Ca^{2+} насос в ретикулуме срабатывает быстро
9	Слитное длительность сокращение называется тонус, требует в 100-500 раз меньше энергии, чем тетанус	Слитное длительность сокращение называется тетанус, требует больших затрат энергии
10	Обмен веществ низкий	Обмен веществ высокий
11	Обладают пластичностью, т.е. способностью сохранять приданную форму. Если повесить груз, а затем снять, то мышца очень долго остается растянутой. Это свойство имеет особое значение для нормальной работы желчного и мочевого пузырей	Не обладают пластичностью. Если к мышце повесить груз, она растянется, но после снятия груза быстро восстановит свою прежнюю длину

Тонус скелетных мышц

В покое (вне работы) мышцы не являются полностью расслабленными, а сохраняют некоторое напряжение, называемое тонус. Внешним выражением тонуса является определенная степень упругости мышц. Электрофизиологические исследования показали, что тонус скелетных мышц связан с поступлением к мышце редких нервных импульсов, возбуждающих попеременно различные мышечные волокна.

Эти импульсы возникают в мотонейронах спинного мозга, активность которых, в свою очередь, поддерживается и регулируется импульсами, исходящими как от вышележащих центров, так и с периферии от проприорецепторов (мышечные веретена, находящиеся в самих мышцах) (Шмидт, 69-84).

Физические свойства поперечно-полосатых мышц

Сила мышц определяется грузом, который сразу одновременно мышца может поднять за одно сокращение. Сила мышц зависит от строения мышцы (в основном, от расположения поперечных и продольных волокон).

Работа мышц определяется при подъеме определенного груза в определенный промежуток времени.

Силу и работу мышц можно измерить динамометром.

Изотоническое сокращение мышцы – такое сокращение при котором меняется длина мышцы, а напряжение остается прежним.

Изометрическое сокращение – когда длина мышцы не изменяется, а меняется напряжение (например, фиксированная с обоих концов мышца).

Возрастные изменения мышечной системы у ребенка

Функция двигательного аппарата в онтогенезе совершенствуется в связи с развитием ЦНС, формированием иннервации мышц, структурными и функциональными изменениями иннервации мышц и самой мышечной ткани.

В возрасте 5 недель внутриутробного развития начинается синтез мышечных белков актина и миозина. Одновременно начинается синтез мышечных белков актина и миозина. Одновременно начинается синтез холинорецепторных белков, которые встраиваются в клеточную мембрану и обуславливают появление ее чувствительности к АХ. С 20-недельного возраста появляются сокращения мышц, на ранних стадиях развития они необходимы для правильного развития суставов и регуляции роста конечностей.

Мышечные волокна у плода образуются в первую очередь в языке, губах, диафрагме, межреберных мышцах и мышцах спины. К рождению самые толстые волокна в диафрагме, самые тонкие – в мышцах голени. Ускоренно формируются мышцы которые необходимы для выполнения жизненно важных функций.

У детей 1-2 лет происходит интенсивный рост мышц. Рост мионов в длину происходит благодаря почкам роста на концах волокон, примыкающих к сухожилиям. К миофибриллам на концах пристраиваются новые саркомеры без изменения длины самих саркомеров. Рост мышц в толщину происходит без увеличения числа мионов, за счет увеличения их диаметра, увеличивается количество миофибрилл в мионе.

Возбудимость мышечных волокон

Потенциал покоя (ПП) – низкий – 55 mV, зависит от способности клеточной мембраны к активному транспорту Na^+ из клетки и K^+ в клетку. Концентрации ионов определяются деятельностью $\text{Na}^+\text{-K}^+$ насоса поверхностной мембраны, активность которого у новорожденных еще невелика, в волокнах K^+ почти в 2 раза меньше, чем Na^+ . Только в 3 мес.

соотношении концентраций изменяется в пользу K^+ , и лишь в более позднем возрасте достигаются величины, свойственные мионами взрослых.

Параллельно становлению внутриклеточных концентраций K^+ и Na^+ и возрастанию ПП происходит увеличение пассивной проницаемости мембраны для K^+ относительно проницаемости для Na^+ . По сравнению со взрослыми проницаемость покоящейся мембраны для Cl^- очень низкая и они не влияют на величину ПП.

К рождению мышечные волокна генерируют обычные ПД, правда, с некоторыми особенностями: меньше амплитуда, больше длительность, чем у взрослых, амплитуда ПД часто бывает меньше величины ПП. ПД мышечных волокон новорожденных не блокируется специфическим блокатором натриевых каналов – тетродотоксином.

Нейрон (Н)

Нейрон служит морфологической и функциональной единицей нервной ткани. Он состоит из тела (1), множества коротких отростков, называемых дендритами (2), длинного отростка – аксона (3) и концевых пластинок (4). Дендриты передают возбуждение к нейрону, а аксоны к периферии.

Отростки представляют собой полые трубки, образованные мембраной и наполненные цитоплазмой, которая течёт внутри аксона по направлению к концевым пластинкам (4). Цитоплазма увлекает с собой белки (ферменты), образовавшиеся в структурах гранулярного и эндоплазматического ретикулума и катализирующие синтез медиаторов в концевых пластинках. Будучи окруженными мембраной, медиаторы биологически инертны.

Различают (Н) униполярные (имеют 1 отросток, отходящий от сомы), биполярные (2 отростка) и мультиполярные (имеют более двух отростков). Функция нервных клеток состоит в передаче информации (сообщений, приказов или запретов) с помощью нервных импульсов.

Нервные импульсы распространяются по отросткам нейронов и передаются через синапсы. (Шмидт, 51-69)

Синапс – это место переключения, в котором происходит передача информации от (Н) к клетке, мышце или др. (Н) с помощью химических передатчиков – медиаторов (хим. синапс).

Синапсы состоят из двух частей: бляшкообразного утолщения, принадлежащего окончанию аксона, покрытого пресинаптической мембраной (1) и рецепторной области на поверхности др. (Н), мышцы или клетки, покрытой постсинаптической мембраной (2).

Мембраны разделены синаптической щелью шириной около 200 нм (3).

Концевая бляшка содержит синаптические пузырьки, в каждом из которых содержится несколько тысяч молекул химического медиатора. Синаптические пузырьки группируются вблизи пресинаптической мембраны. Заполненные пузырьки движутся к синаптической щели; под действием нервных импульсов сливаются с пресинаптической мембраной. Медиатор, в частности АХ, выливается в синаптическую щель и связывается АХ-вым

рецептором – внутренним мембранным белком, встроенным в постсинаптическую мембрану. Рецептор является одновременно каналным белком, химически управляемым АХ- ном, открывая каналы для Na^+ , происходит деполяризация постсинаптической мембраны, т. е. возникает постсинаптический потенциал (ПСП). Слившийся с мембраной пузырёк в дальнейшем отделяется от неё и быстро наполняется АХ – ном, чтобы затем вновь излиться.

Остатки неиспользованного АХ разрушаются в синаптической щели ферментом холинэстеразой. Пресинаптическое окончание поглощает медиатор обратно. Рецептор постсинаптической мембраны блокируется.

Время открытия каналов в нервно-мышечном синапсе - 0,001 сек.

Типичный нейрон может иметь от 1000 до 10 000 синапсов и получать информацию от 1000 др. нейронов.

Хотя в большинстве своём синапсы образуются между (аксонами) одной клетки и (дендритами) другой, существуют и иные типы синаптических контактов: между аксоном и аксоном, дендритом и дендритом и дендритом, аксоном и дендритом, аксоном и телом клетки. Соответственно они называются аксо-аксональными, дендро-дендритическими, аксо-дендритическими, аксо – соматическими.

Существуют так называемые электрические синапсы. Синаптическая щель в них почти отсутствует. Импульс может передаваться в двух направлениях, отсутствует синаптическая задержка. Также имеются смешанные синапсы.

Т. обр., синапсы обладает следующими основными свойствами:

- 1) возбуждение в синапсе передается только в одном направлении – от пресинаптической мембраны к постсинаптической;
- 2) передача возбуждения осуществляется с помощью специфических химических передатчиков – медиаторов;
- 3) количество медиатора пропорционально частоте приходящей нервной импульсации;
- 4) синаптическая передача не подчиняется закону «Всё или ничего»;
- 5) во всех синапсах, образованных нервными окончаниями одного нейрона, выделяется лишь один вид медиатора – либо возбуждающего, либо тормозного действия;
- 6) скорость проведения возбуждения значительно ниже, чем в нервном волокне (это явление получило название синаптической задержки);
- 7) в синапсе происходит трансформация ритма, т. к. частота происходящих по пресинаптическим волокнам импульсов отличается от частоты потенциалов действия в постсинаптических волокнах;
- 8) синапсы обладают низкой лабильностью и высокой чувствительностью ко многим химическим веществам, гипоксии и т.д.

Различают мякотные (миелиновые) и безмякотные (безмиелиновые) нервные волокна.

Шванновская клетка, накручивается на аксон и, теряя в намотанной части цитоплазму, формирует из своей мембраны плотный многослойный миелиновый футляр.

«Голый» осевой цилиндр, не покрытый миелином – перехват Ранвье, покрытый обычной клеточной мембраной. Шванн. Клетка выполняет трофическую функцию, миелин – и трофическую и изоляторную. Миелин. нерв. Волокно проводит возбуждение очень быстро. Миелин значительно увеличивает сопротивление мембраны. Поэтому при сдвиге мембранного потенциала ток, по – существу, не идет через мембрану межперехватных участков и ПД от одного перехвата Ранвье к соседнему перехвату распространяется через межперехватные участки электротонически; время проведения через межперехватные участки практически = 0. (возбуждение перескакивает от одного перехвата к следующему). Это сальтаторное проведение. Мембрана перехвата специализированна для генерации возбуждения: плотность Na^+ - каналов здесь примерно в 100 раз выше, чем в безмиелиновом. Скорость проведения возбуждения 50-120 м/с. Свойства синапсов во многом определяют механизм переработки информации в ЦНС. Поразительно количество синапсов, которые можно обнаружить на одном нейроне ЦНС (40 000 и более), а также число синаптических окончаний (до 10 000), образованных одним аксоном, имеющим соответствующее количество веточек. Известно, что в ЦНС насчитывается около 10^{10} нейронов. Если учесть астрономическую численность контактов между этими нейронами, становится ясно, несколько сложны механизмы и закономерности функционирования этой системы. (Шмидт, 51-67)

Законы проведения возбуждения по нерву

Различают 3 закона проведения возбуждения в нерве: закон двустороннего проведения, закон изолированного проведения возбуждения и закон анатомической и физиологической непрерывности нерва.

I - Закон двустороннего проведения возбуждения по нервному волокну: при нанесении раздражения в средней части нерва потенциалы действия регистрируются по обе стороны от места раздражения.

II- Закон изолированного проведения возбуждения, т. е. возбуждение, распространяющиеся по определенному волокну, не передаётся на соседние волокна. Благодаря этому свойству, афферентные и эфферентные возбуждения, распространялись по волокнам одного и того же нерва, не смешиваются и обеспечивают нормальное проведение рефлексов. Невозможность передачи возбуждения с одного волокна на другое обусловлено тем, что биоэлектрические потенциалы, генерируемые возбужденным волокном в среде, окружающей волокно, очень быстро и сильно затухают. При этом потенциалы возбужденного волокна не могут деполяризовать мембрану соседнего волокна до критического уровня.

III - Проведение возбуждения по нервному волокну возможно только при его анатомической и физиологической целостности (непрерывности). При

нарушении этой целостности, вызванной перерезкой или сдавливанием, чрезмерным нагреванием, действием местных анестетиков и пр., нервные волокна утрачивают способность проводить возбуждение.

Возбуждение по нервным волокнам проводится без затухания (без декремента), и ПД на всём протяжении волокна имеют одинаковые амплитудные и временные параметры. Нервные волокна, по сравнению с другими структурами организма, обладают наиболее высокой лабильностью и способны реагировать на раздражения следующие с частотой до 2000 имп /с. Они являются практически неутомляемыми структурами и способны проводить возбуждение при длительном непрерывном раздражении. Нервные волокна менее чувствительны, чем нейрон и синапсы, к недостатку кислорода, т. к. обмен веществ у них невысок. (David R.Bell,17-20)