

# ГЛАВА 6

## БІОФІЗИКА СКОРОЧУВАЛЬНИХ ПРОЦЕСІВ

---

М'язова активність є однією із загальних властивостей високоорганізованих живих організмів. Уся життєдіяльність людини пов'язана з м'язовою активністю, бо вона забезпечує роботу окремих органів і цілих систем: роботу опорно-рухового апарату, легенів, судинну активність, роботу шлунково-кишкового тракту, скорочувальну властивість серця тощо.

Порушення роботи м'язів може призвести до патології, а припинення їх роботи – навіть, до летального кінця (наприклад, смерть при електричній травмі від задушення через параліч дихальних м'язів).

### § 6.1. МЕХАНІЧНА БУДОВА М'ЯЗУ

Як відомо, м'язи є різними за формою, розмірами, особливостями прикріплення, величиною максимальної сили, яка ними розвивається. При цьому саме анатомічні особливості будови м'язів різних типів визначають їхні механічні властивості. Кількість м'язів перевищує кількість ланок тіла.

До складу м'язів входить сукупність м'язових клітин (волокон):

- *тонкі* (діаметром 7 нм і довжиною 1 мкм), які складаються з трьох видів білку: актин, тропоміозин, тропонін (*рис. 6.1.1.*);
- *товсті* (діаметром 15 нм, довжиною 1,5 мкм), які мають у своєму складі лише один білок – міозин (весь комплекс міозинових молекул є однією з найбільших біологічних молекулярних структур, які відомі у природі) (*рис. 6.1.2.*);
- сполучна тканина *ендомізій*, яка складається з волокон колагену і еластину, а також густа мережа нервових волокон і кровоносних судин. М'язові волокна через ендомізій утворюють спочатку первинний пучок, які, об'єднуючись, утворюють вторинний пучок. Товщина м'язових пучків залежить від кількості волокон. М'яз скріплюється з кісткою через сухожилля, яке тісно пов'язане з ендомізієм і сарколемою (поверхневою клітинною мембраною). Сухожилля складається з міцної волокнистої тканини.

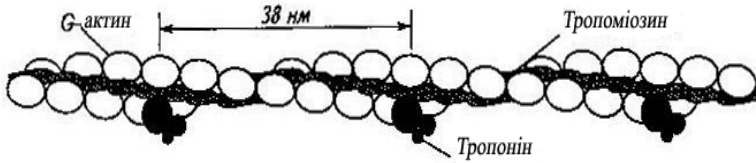


Рис. 6.1.1. Будова тонкої ниті міофібрили

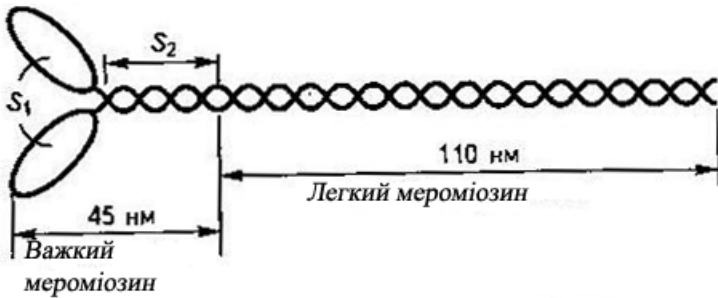


Рис. 6.1.2. Будова молекули міозину

Скорочувальний апарат клітини м'язу – це *міофібрили*. Міофібрили – це скорочувальні пучки нитей (товстих – міозінових і тонких – актинових) діаметром приблизно 1 мкм; через спеціальні перегородки, які мають назву *Z-пластинок*, вони поділяються на *саркомери* довжиною біля 2,5 мкм) (рис. 6.1.3.).

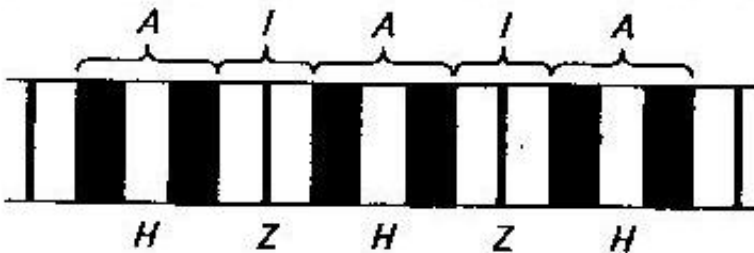


Рис. 6.1.3. Будова міофібрили (поперечний зріз): *A* – темні анізотропні ділянки (складаються з товстих і тонких нитей), *I* – світлі ізотропні ділянки (складаються з тонких нитей); *H* – світла зона, яка не містить тонких нитей; *Z* – тонка пластина (мембрана), яка скріплює між собою кінці тонких нитей. Ділянки між двома *Z* – лініями – це *саркомер*.

За будовою м'язи поділяються на 2 види: гладкі паралельно-волокнисті та поперечно-смугасті (поперечно-волокнисті.).

Основу *паралельно-волокнистих* м'язів складають веретеноподібні клітини з подовженим ядром, тонкі м'язові волокна представлені білками актину і тропоміозину. Ці м'язи характеризуються тривалим скороченням і малою стомлюваністю. До них відносяться кишковик, стінки внутрішніх органів (судин, шлунка, сечового міхура, деяких залоз).

*Поперечно-волокнисті* м'язи складаються або з довгих (декілька см) багатоядерних волокон (скелетні м'язи), або з відносно коротких волокон (серцеві м'язи) з поперечно розташованими міофібрилами; тонкі ниті цих м'язів представлені, крім актину і тропоміозину, ще й тропоніном. До них відносяться скелетні м'язи, м'язи серця, м'язи, що міцно прикріплені до кісток і забезпечують рухи голови, тулуба, кінцівок. Поперечно-смугасті м'язи дуже тісно (анатомічно і фізіологічно) пов'язані зі скелетом, утворюючи разом з ним систему органів опори і руху.

М'язи, як фізичне тіло, мають ряд механічних (пружність, жорсткість, міцність і релаксація) і біологічних (збудження<sup>8</sup>, скорочення<sup>9</sup>) властивостей, які відіграють важливу роль при виконанні рухів. Скорочуючись м'яз стає коротшим та товстішим, наближуючи точки прикріплення та розвиваючи при цьому силу.

З точки зору рухової діяльності м'яз складається з великої кількості рухових одиниць (волокон), кожна з яких управляється через власний мотонейрон (рис. 6.1.4.).

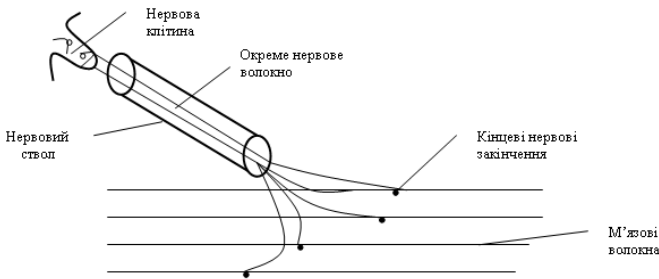


Рис. 6.1.4. Будова м'язу з точки зору рухової діяльності

<sup>8</sup> Збудження – властивість м'язу переходити в стан збудження, що проявляється у зміні його напруги, пружності, в'язкості тощо.

<sup>9</sup> Скорочення – властивість м'язу при збудженні скорочуватися, тобто при тому ж навантаженні змінювати довжину.

Через це кількість управляючих впливів у м'язовій (нервово-м'язовій) системі є великою. Незважаючи на це, система володіє унікальною надійністю і здатністю не тільки багаторазово повторювати одні й ті ж самі стандартні рухи, але і виконувати нестандартні рухи.

Кожне нервово волокно може подразнювати не одну, а цілу групу м'язових волокон. Така група має назву *моторної одиниці*. Кількість м'язових волокон, що входять до складу моторної одиниці у різних м'язах людини варіює в широких межах. Так, найменша кількість волокон – у моторних одиницях тих м'язів, які забезпечують здійснення дуже швидких і точних рухів (м'язи очного яблука, в яких м'язи складаються з 3-6 м'язових волокон, пальці рук – де одне нервово волокно збуджує 10-25 м'язових волокон). У м'язах тулуба і кінцівок, від яких залежить здійснення відносно нешвидких рухів і які не потребують такого контролю, моторні одиниці складаються з 500 і більше м'язових волокон. Моторні одиниці ікроножного м'язу складаються з 2 000 волокон.

Розрізняють *швидкі* та *повільні* моторні одиниці, які складаються відповідно зі швидких і повільних м'язових волокон. Тривалість електричного збудження у повільних волокнах є приблизно у 2 рази більшою, ніж у швидких; тривалість хвилі скорочення – у 5 разів більшою, а швидкість скорочення приблизно у 2 рази меншою. Швидкість скорочення м'язів є неоднаковою залежно від їх функції. Так, ікроножний м'яз скорочується швидше, ніж камбаловидний, який відповідає за повільні реакції, а м'яз ока скорочується ще швидше.

## § 6.2. МЕХАНІЗМ М'ЯЗОВОГО СКОРОЧЕННЯ. ІЗОТОНІЧНЕ ТА ІЗОМЕТРИЧНЕ СКОРОЧЕННЯ

*Молекулярний механізм скорочення.* Один грам тканини скелетного м'язу містить приблизно 100 мг «скорочувальних» білків – *актину* (молекулярна маса 42 000) і *міозину* (молекулярна маса 50 000). Механізм взаємодії під час м'язового скорочення був пояснений *теорією ковзних (змінних) нитей*, яка була розроблена Х. Хакслі і Дж. Хансоном (1954 р.). Суть цієї теорії полягає у тому, що скорочувальні білки (тонкі актинові волокна і товсті міозинові волокна) при скороченні, як і при розтягуванні м'язу, не скорочуються, а рухаються паралельно один одному. Тобто довжина актинових і міозинових волокон не змінюється. М'яз скорочується в результаті скорочення багатьох послідовно з'єднаних саркомерів у міофібрилах (*рис. 6.2.1.*) При скороченні можлива зміна довжини саркомеру приблизно від 2,5 до 1,7 мкм.

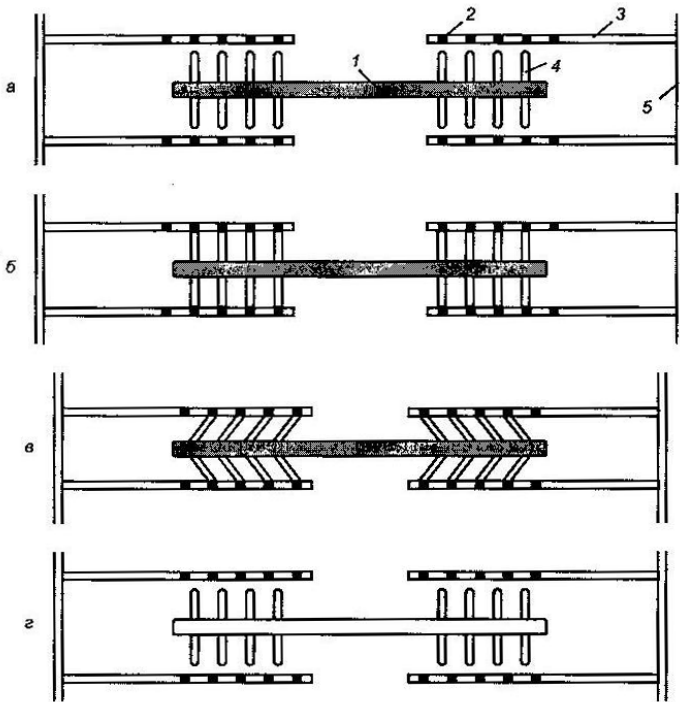
*Біохімічне обґрунтування механічного скорочення м'язів.* Механічному скороченню м'язу передує його збудження, яке викликано руховими нейронами в районі нервово-м'язового з'єднання, тобто у місці контакту нерву і м'язу. Тут вивільнюється медіатор ацетилхолін, який взаємодіє з постсинаптичною мембраною і викликає потенціал дії. Під впливом потенціалу дії вивільнюється кальцій, який і запускає механізм скорочення.

Таким чином, для того, щоб актинові і міозинові волокна могли взаємодіяти, необхідна присутність іонів кальцію. У стані спокою вони знаходяться у саркоплазматичному ретикулумі. Ця органела являє собою обмежені мембранами порожнини, які містять кальцієвий насос, який за рахунок АТФ транспортує іони кальцію всередину саркоплазматичного ретикулуму. Його внутрішня порожнина містить білки, які здатні зв'язувати  $Ca^{2+}$ , через що декілька зменшується різниця концентрацій цих іонів між цитоплазмою і порожниною саркоплазматичного ретикулуму. Потенціал дії, який розповсюджується внаслідок цього по клітинній мембрані, активує близько розташовані до поверхні клітини мембрани саркоплазматичного ретикулуму і викликає вихід  $Ca^{2+}$  у цитоплазму.

Молекула тропоніну характеризується високою схожістю із кальцієм. За її допомогою відбувається взаємодія актину з міозином (вони з'єднуються між собою, і тонка актинова нитка протягується відносно міозинової на  $\sim 10$  нм). Для подальшого руху актинової нитки вздовж міозинової потрібно їх розірвати, для чого потрібна енергія. Це можливо за рахунок енергії, яка виробляється при гідролізі АТФ за допомогою міозину (міозин володіє АТФ-фазною активністю). Після розриву міозинові ниті взаємодіють з іншими ділянками волокон актину, що сприяє просуванню останніх крізь волокна міозину.

При розслабленні м'язу активізується робота кальцієвого насосу, що знижує концентрацію  $Ca^{2+}$  у цитоплазмі, тому зв'язки між тонкими і товстими нитями вже не можуть утворитися. У цих умовах при розтягуванні м'язу ниті просто ковзають вздовж одна одної. Однак така розтяжність можлива лише при наявності АТФ. Якщо у клітині відсутня АТФ, то актин-міозиновий комплекс не може розірватися. Ниті залишаються зчепленими між собою. Це явище спостерігається при трупному окоченні.

Таким чином, м'яз – це машина, яка перетворює хімічну енергію безпосередньо на механічну (роботу) і тепло. Діяльність їх, механізм скорочення і генерація сили доведено на молекулярному рівні. Збудженість і здібність до проведення потенціалу дії є функціями поверхової клітинної мембрани – сарколеми, а скорочення – міофібрил, розташованих в його сарколемі.



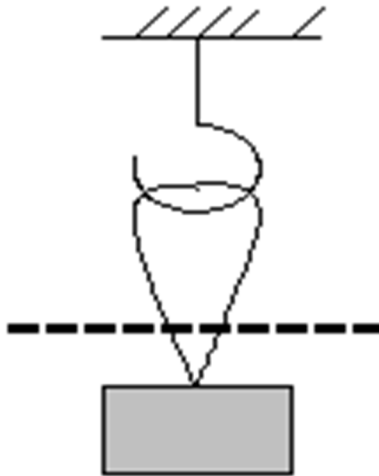
**Рис. 6.2.1.** Скорочення саркомеру: 1 – міозинова нить, 2 – активний центр, 3 – актинова нить, 4 – міозинова голівка, 5 – Z-лінія;  
*a* – взаємодія між тонкими і товстими нитями відсутня, *б* – в присутності  $Ca^{2+}$  міозинові голівка зв'язується з активним центром на актиновій ниті; *в* – поперечні мостики схиляються і протаскують тонку нить відносно товстої, внаслідок чого довжина саркомеру зменшується; *г* – зв'язки між нитями розриваються за рахунок енергії АТФ, міозинові голівки є готовими до взаємодії з новими активними центрами [33].

На одиночний стимул м'яз відповідає одиночним скороченням. Тривалість одиночного скорочення – 0,1 с. Як правило, у швидких м'язевих волокнах більш розвинений саркоплазматичний ретикулум, і вони є менш вакуолорязованими – через що відбувається швидкий викид кальцію. Повільні м'язи побудовані з більш мілких волокон. Вони називаються червоними через колір, що пов'язаний з високим вмістом міоглобіну.

Електрична відповідь м'язу на подразнення (потенціал дії) характеризується періодом рефлексорності – коли м'яз не відповідає на подразнення; в механічному ж скороченні такого періоду немає. Тому, якщо на м'яз наносити вторинне подразнення у той час, коли він ще не розслабився після попереднього скорочення, можна спостерігати підвищення скорочення або сумачію. Розвинена при цьому напруга буде вищою, ніж при одиночному скороченні.

*Ізотонічне та ізометричне скорочення.* Розповсюдження потенціалу дії за м'язовим волокном активізує його скорочувальний апарат, внаслідок чого волокно скорочується. Залежно від умов, за яких відбувається скорочення, розрізняють два його типи: ізотонічне та ізометричне скорочення

*Ізотонічним* називають таке скорочення м'язу, за якого його волокна скорочуються, а напруга залишається постійною. Прикладом є вільне підняття м'язом важкого тіла, що зумовлює його поступову напругу (рис. 6.2.2.).



**Рис. 7.2.2.** Ізотонічне скорочення

*Ізометричним* називається таке скорочення, за якого м'яз скоротитися не може, наприклад, якщо обидва його кінці нерухомо закріплені. В цьому випадку довжина м'язових волокон залишається незмінною, але напруга зростає (рис. 6.2.3.).

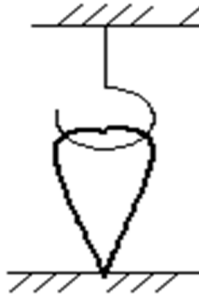


Рис. 6.2.3. Ізометричне скорочення

Природні скорочення м'язів ніколи не бувають чисто ізотонічним або ізометричним через те, що м'язи, піднімаючи вантаж (наприклад, згинаючи кінцівку у суглобі), скорочуються і разом з тим змінюють свою напругу. При виконанні роботи з переміщення вантажу м'яз звичайно скорочується спочатку ізометрично, потім – ізотонічно. Максимальний коефіцієнт корисної дії при ізотонічних скороченнях дорівнює приблизно 25 %. М'язи-згиначі типа двоголового м'язу плеча скорочуються ізотонічно, тобто зменшуються у довжині, а чотирьох-головий м'яз стегна напружується і скорочується в ізометричному режимі.

### § 6.3. МЕХАНІЧНІ ВЛАСТИВОСТІ М'ЯЗОВОЇ ТКАНИНИ. МОДЕЛЮВАННЯ М'ЯЗІВ

#### 6.3.1. Моделювання м'язів різних типів

Для розгляду механічних властивостей розглянемо модель м'язу.

Поведінка *гладких м'язів* на напругу відповідає *моделі Максвела*, що являє собою послідовне з'єднання поршня з пружиною (рис. 6.3.1.1.).

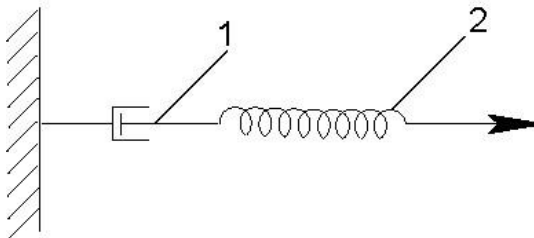
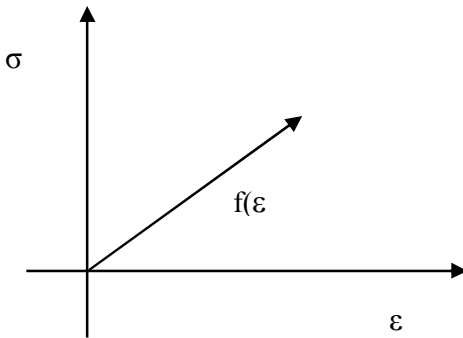


Рис. 6.3.1.1. Механічна модель гладких м'язів (модель Максвела): 1 – скорочувальний компонент (актинові ниті), 2 – пружний компонент (сухожилля, міофібрили)



Тому гладкі м'язи можуть значно розтягуватись без особливої напруги, що сприяє підвищенню об'єму порожнистих органів, наприклад, сечового міхура.

Залежність  $\sigma=f(\varepsilon)$  для цієї моделі є лінійною, тобто виконується закон Гука (рис. 6.3.1.2.):



$\sigma$  – напруга

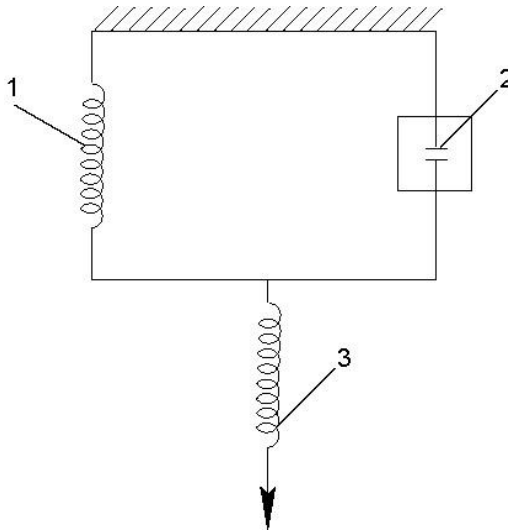
$\varepsilon$  – деформація

$E$  – модуль Юнга ( $E = 10^5 \text{ Па}$ )

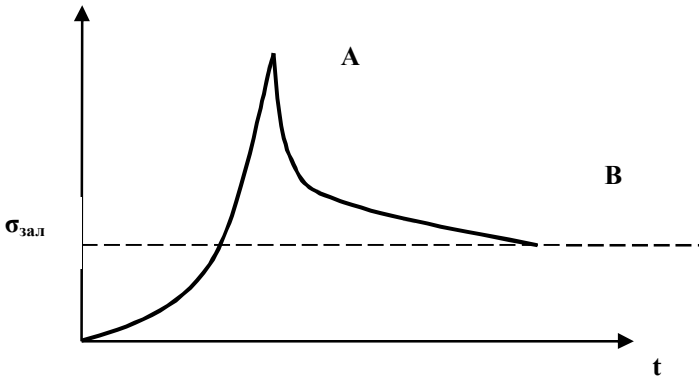
**Рис. 6.3.1.2.** Залежність між деформацією і напругою для гладких м'язів

Для поперечно-волокнистих м'язів властива трикомпонентна модель (рис. 6.3.1.3.) м'язу, в якій сполучнотканинні утворення мають механічний аналог у вигляді пружини (паралельний пружний компонент 1 на рис. 6.3.1.3.). До цих сполучнотканинних утворень відносяться: оболонка м'язових волокон і її пучків, сарколема і фасції. При скороченні м'язу утворюються поперечні актин-міозинові мостики, від кількості яких залежить сила скорочення м'язів. Актин-міозинові мостики скорочувальної компоненти зображуються на моделі у вигляді циліндру, за яким рухається поршень (2 рис. 6.3.1.3.). Послідовна пружна компонента (3 рис. 6.3.1.3.) моделює сухожилля і ті міофібрили (скорочувальні ниті, які складають м'яз), які на даний час не беруть участі у скороченні.

Графічно механічну поведінку поперечно-волокнистих м'язів на напруження наведено на рис. 6.3.1.4.



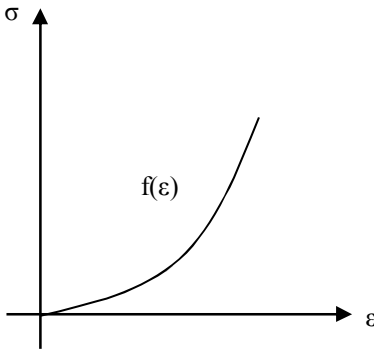
**Рис. 6.3.1.3.** Трикомпонентна модель поперечно-волокнистого м'язу:  
1 – паралельний пружний компонент (сарколема, фасції); 2 – скорочувальний компонент (міозин-актинові ниті); 3 – послідовний пружний компонент (сухожилля, міофібрили)



**Рис. 6.3.1.4.** Поведінка поперечно-волокнистих м'язів після напруження

При швидкому розтягуванні м'язів на деяку величину напруга різко зростає, а потім зменшується до  $\sigma_{\text{зал}}$ .

Залежність  $\sigma = f(\epsilon)$  для поперечно-волокнистих м'язів є нелінійною (рис. 6.3.1.5.):



**Рис. 6.3.1.5.** Залежність між деформацією і напругою для поперечно-волокнистих м'язів:  $\sigma$  – напруга,  $\epsilon$  – деформація

Обидві моделі відображують пружні властивості м'язу, тобто його здатність відновлювати початкову довжину після припинення дії деформуючої сили.

Існування пружних властивостей пояснюється тим, що при розтягуванні в м'язах (за рахунок актин-міозинової системи) виникає *енергія пружної деформації*. Тут м'яз можна порівняти з пружиною або з резиновим джгутом: чим сильніше розтягнутий м'яз, тим запас енергії у ньому є більшим. Це явище широко використовується у спортивній практиці: наприклад, при метанні чи штовханні важкого предмета попереднє розтягування м'язів призводить до розтягування і паралельної, і послідовної пружної компоненти. В останніх запасється енергія пружної деформації, яка у фінальній частині переходить в енергію руху (кінетичну енергію). Таким чином, актин-міозинова система представляє собою важливий приклад *біологічної перебудови хімічної енергії в механічну роботу*.

### 6.3.2. Пружність, в'язкість, повзучість та релаксація м'язів

Пружна деформація виникає у м'язі під дією навантаження і зникає при його знятті. При цьому у м'язі виникають пружні сили. Від цих сил, сил тяги збуджених м'язів і величини їхнього скорочення залежить рухова діяльність людини. Робота, що витрачається на деформацію, переходить у потенційну енергію пружної деформації. Пружні сили, при підвищенні деформуючого навантаження, зростають і, наприкінці, зупиняють деформацію. Після зняття навантаження вони ж і поновлюють

початкову форму деформованого (розтягнутого) м'язу. Кожній величині деформації (довжині розтягнутого м'язу) відповідає відповідна напруга.

*I властивість* м'язу – *пружність*. Напруга м'язу залежить лише від пружної деформації. З підвищенням навантаження ( $F$ ) збільшується і довжина м'язу ( $l$ ) (рис. 6.3.2.1.). Щоб розтягнути м'яз, необхідно прикласти до нього силу. М'яз, подовжуючись під дією навантаження, підвищує свою напругу. Отже, підвищити напругу м'язу (без його збудження) можна тільки при підвищенні навантаження на нього.

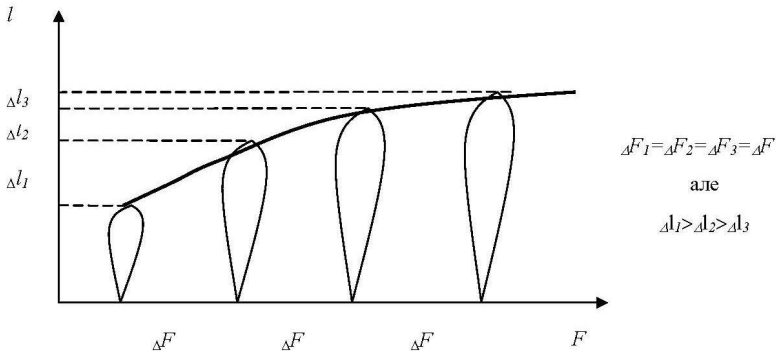


Рис. 6.3.2.1. Прояв пружності м'язу

З графіку видно, що при розтягуванні м'язу одну й ту саму добавку напруги ( $\Delta F_1 = \Delta F_2 = \Delta F_3$ ) викликають усе менші добавки її довжини ( $\Delta l_1 > \Delta l_2 > \Delta l_3$ ) – що вказує на те, що *пружність* м'язу є *нелінійною*. Нелінійність подовження м'язу від значення розтягуючої сили зумовлюється залежністю Гука (рис. 6.3.2.2.). Ця крива (її називають «сила – довжина») є однією з характеристичних залежностей, що описують закономірності м'язового скорочення.

*II властивість* м'язу – *в'язкість*. Для цієї механічної властивості м'язів характерним є те, що в'язкість м'язу проявляється у запізненні деформації м'язу при зміні навантаження. На рис. 6.3.2.3. жирною лінією (A) зображено співвідношення «довжина – напруга» в ідеальному випадку, коли нема опору внутрішнього тертя у незбудженому м'язі. Преривчаста лінія (B) показує, як при наявності в'язкості для кожного напруження м'язу її довжина відстає від «ідеального». Штрихова лінія (B) характеризує м'яз з ще більшою в'язкістю: запізнення деформації є ще більшим, ніж у випадку (B). Більш того, м'яз з великою в'язкістю після зняття навантаження може не зразу повернутися до вихідної

довжини ( $l_1$ ) – у ньому залишається залишкова деформація:  $\Delta l_1 = l_2 - l_1$ . Криві ( $B$  і  $B'$ ) утворюють так звані «петлі гістерезису». Вони характеризують, по-перше, запізнення деформації і при розтягуванні, і при скороченні ( $B_2$  і  $B_1$ ). Крім того, вони показують, яка робота витрачається на перемагання в'язкості. Ця робота відповідає втраті енергії у цьому циклі, що числено дорівнює площині, яку обмежує петля гістерезису.

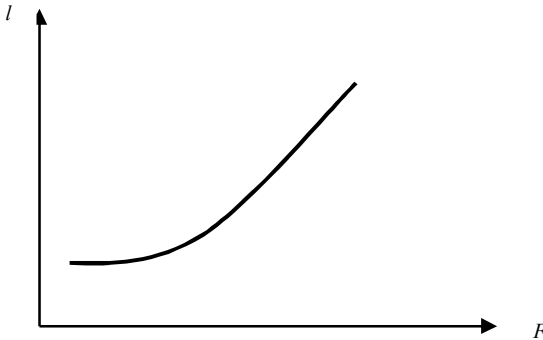


Рис. 6.3.2.2. Зв'язок між силою тяги і довжиною м'язів

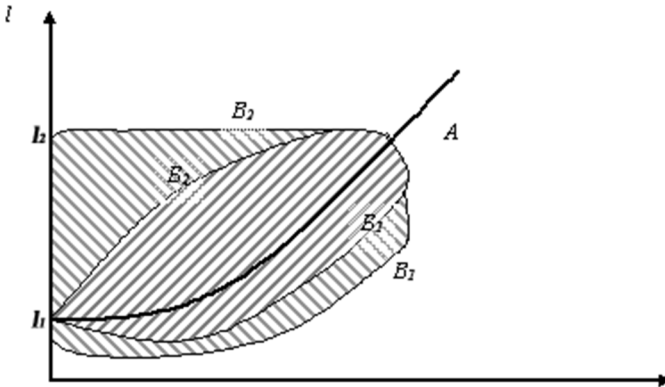


Рис. 6.3.2.3. Прояв в'язкості м'язу

III властивість м'язу – повзучість. Повзучість м'язу проявляється у подовженні м'язу з часом при незмінній напрузі. Ця властивість характеризує мінливість співвідношення «довжина – напруга» м'язу,

що не залежить безпосередньо від його збудження, тобто від управління м'язом як живим органом. Так, залишкова деформація теж може бути розглянута як прояв повзучості.

*IV властивість м'язу – релаксація.* Релаксація проявляється у зменшенні його напруги, хоча довжина його не змінюється. Вона проявляється, наприклад, при зістрибуванні і стрибках людини догори, якщо під час глибокого присідання людина робить паузу. Чим пауза є довшою, тим сила відштовхування і висота вистрибування є меншими.

Взагалі, прояви повзучості і релаксації м'язу розглядаються не в прямій залежності від його збудження. Для живого організму такий підхід є чисто умовним. Зміст його заключається в тому, що навіть з позицій механіки не потрібно розуміти зв'язок між напругою і довжиною м'язу як постійні співвідношення. Пружні сили, які виникають у м'язі можуть складати переважну частину сили тяги м'язу, тому на використання пружних властивостей м'язу при аналізі рухів потрібно приділяти особливу увагу.

*V властивість м'язу – жорсткість.* Жорсткість – це здатність протидіяти прикладеним силам. Коефіцієнт жорсткості визначається як відношення приросту відновлюючої сили до приросту довжини м'язу під дією зовнішньої сили:  $K_{ж} = \Delta F / \Delta l$  (Н/м). Величина, що є зворотною до жорсткості, має назву *податливості* м'яза. Коефіцієнт податливості:  $K_{п} = \Delta l / \Delta F$  (м/н) вказує, як збільшиться довжина м'яза при зміні зовнішньої сили на 1 Н. Наприклад, податливість згинача передпліччя є близькою до 1 мм/Н.

*VI властивість м'язу – міцність.* Міцність м'язу оцінюється величиною розтягуючої сили, при якій відбувається розривання м'язу. Сила, при якій відбувається розривання м'язу (в перерахунку на 1 мм<sup>2</sup> його поперечного перетину) складає від 0,1 до 0,3 Н/мм<sup>2</sup>. Для порівняння – границя міцності сухожилля біля 50 Н/мм<sup>2</sup>, а фасцій – від 0,1 до 0,3 Н/мм<sup>2</sup>. Однак при дуже швидких рухах можливе розривання сухожилля, а м'яз залишається цілим. Це відбувається через те, що м'яз встигає амортизувати, а сухожилля – ні.

## § 6.4. РЕЖИМИ РОБОТИ М'ЯЗІВ ТА ККД ЇХ РОБОТИ

### 6.4.1. Режими роботи м'язів

Розрізняють 3 основних види таких режимів:

- ізометричний;
- ізотонічний (анізометричний);
- ауксотонічний.

При ізометричному (підтримуючому) режимі довжина м'язу не змінюється, при ізотонічному скороченні м'яз скорочується до деякої довжини, а потім розслаблюється, подовжується. Наприклад, у режимі ізометричного скорочення працюють м'язи людини у випадках:

- якщо людина підтягнулася і утримує своє тіло в цьому положенні;
- при утримуванні штанги;
- жувальні м'язи при стиснутих щелепах;
- скорочення міокарду шлуночків при зачинених клапанах.

У цьому режимі функціонують м'язи бігуна, плавця, гребця, велосипедиста тощо (скорочення біцепсу плеча). При цьому скороченні кут тяги м'язу змінюється => змінюється момент сили м'язу і момент сили опору (навантаження). У цих умовах зберегти напругу м'язів постійною дуже важко, та і необхідності в цьому теж немає. При цьому режимі маємо наступне: чим більшим є навантаження  $F$ , тим меншим є скорочення м'язу і коротшим є час, наприклад, утримання якогось вантажу при його підйомі. При деякому навантаженні  $F=F_0$  м'яз зовсім перестає піднімати об'єкт. Це значення є *максимальною силою ізометричного скорочення* для певного м'язу. На кривій Хілла (рис. 6.4.1.1.) ізометричному режиму відповідає величина статичної сили ( $F_0$ ), при якій скорочення м'язу дорівнює 0.

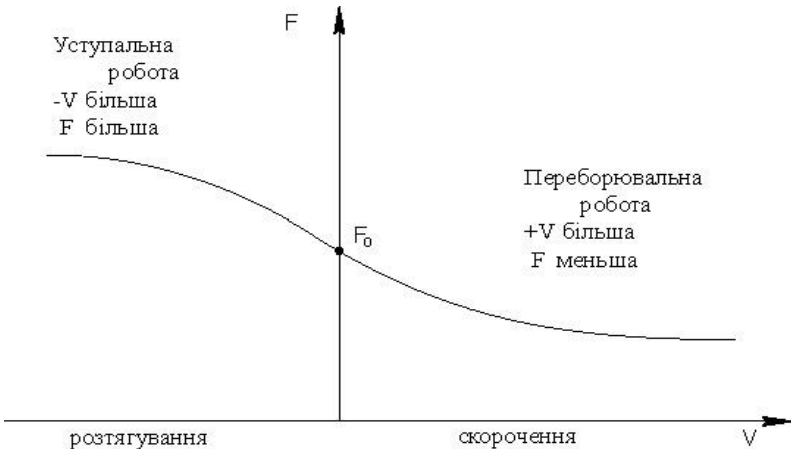


Рис. 6.4.1.1. Взаємозв'язок між силою  $F$  і швидкістю скорочення  $V$  м'язу (крива Хілла)

У рухах людини зазвичай відбувається зміна і довжини, і напруги м'язів. Це *ауксотонічний* режим. У цьому випадку довжина м'яза і його напруга змінюються під впливом багатьох факторів (як біологічних, так і механічних).

В ізотонічному режимі є 2 види. У переборювальному (переможному) режимі довжина м'язу зменшується в результаті скорочення, а в уступальному режимі м'яз розтягується зовнішньою силою. Наприклад, ікроножний м'яз функціонує в режимі уступання при взаємодії ноги з опорою у фазі амортизації, а у режимі перемоги – у фазі відштовхування. Права частина кривої Хілла (див. *рис. 6.4.1.1.*) відображає закономірності переборювальної роботи, при якій зростання швидкості скорочення м'язу викликає зменшення сили тяги. В режимі уступання спостерігається зворотня картина: підвищення швидкості розтягнення м'язу супроводжується підвищенням сили тяги. Це є причиною чисельних травм у атлетів (наприклад, розрив ахілового сухожилля у спринтерів і стрибунів у довжину).

#### 6.4.2. Потужність і швидкість скорочення м'язу

Важливими характеристиками роботи м'язу є сила і швидкість його скорочення. Рівняння, які виражають ці характеристики, були отримані емпірично А. Хіллом і потім підтверджені кінетичною теорією м'язового скорочення. **Рівняння Хілла** пов'язує між собою силу ( $F$ ) і швидкість скорочення м'язу ( $v$ ) при ізотонічному скороченні м'язу:

$$(F+a)(v+b) = (F_o+a)b = a(v_{max}+b) \quad (6.4.2.1)$$

де:  $v$  – швидкість скорочення м'язу,

$F$  – м'язева сила або зовнішня сила прикладеного навантаження,

$v_{max}$  – максимальна швидкість скорочення м'язу;

$a$  – константа, що має розмірність сили;

$b$  – константа, що має розмірність швидкості;

$F_o$  – максимальна сила ізометричного скорочення.

Це рівняння має вигляд гіперболи (*рис. 6.4.2.1.*).

Виразимо  $v$  з рівняння (6.4.2.1.):

$$v = \frac{(F_o+a) \cdot b}{F+a} - b = \frac{(F_o-F) \cdot b}{F+a} \quad (6.4.2.1.')$$

З рівняння (6.4.2.1.) маємо:

1. При навантаженні  $F = 0$ :  $v = v_{max} = F_o \frac{b}{a}$  – це максимальна швидкість м'язового скорочення.



2. При  $F=F_0$  :  $v=0$  – скорочення м'язу не відбувається (ізометричний режим).

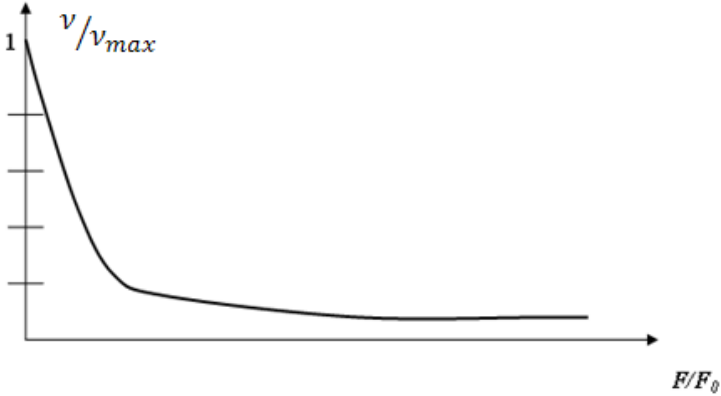


Рис. 6.4.2.1. Графічний опис рівняння Хілла

Розглянемо *енергетичні характеристики* процесу: при скороченні за час  $t$  м'яз виконує роботу  $A$ :

$$A = F \cdot v \cdot t \quad (6.4.2.2.)$$

Виразивши  $v$  з рівняння Хілла, маємо:

$$A = b F \frac{F_0 - F}{F + a} t \quad (6.4.2.3.)$$

Під час скорочення м'язу виділяється певна кількість теплоти  $Q$ . Ця величина називається *теплопродукцією*. Як показав Хілл, теплопродукція залежить лише від зміни довжини  $x$  м'язу і не залежить від навантаження  $P$ :

$$Q = a \cdot x \quad (6.4.2.4.)$$

Загальна потужність  $N_{заг}$ , яка розвивається м'язом, визначається швидкостями виконання м'язом роботи і виділення теплоти:

$$N_{заг} = \frac{dA}{dt} + \frac{dQ}{dt} = F \cdot v + \frac{dQ}{dt} \quad (6.4.2.5.)$$

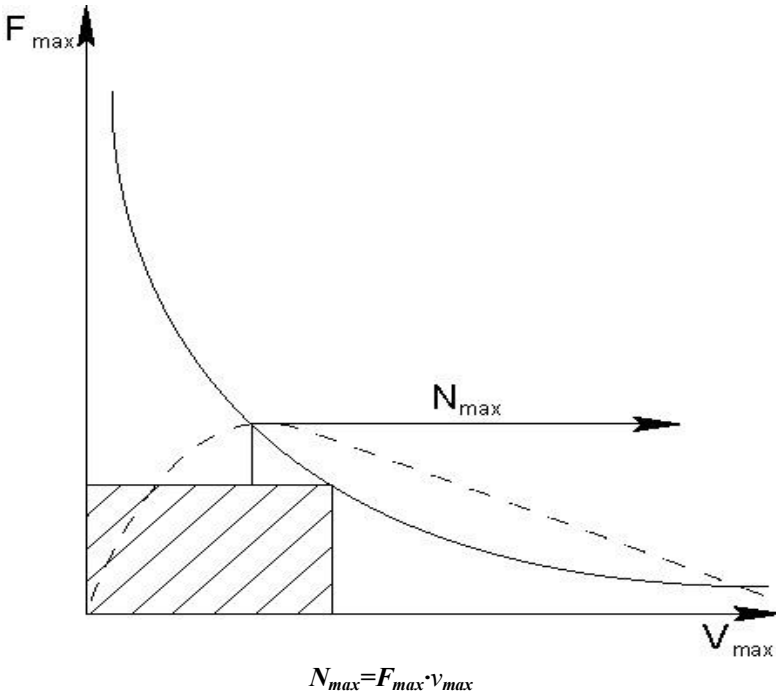
Підставивши вираз (6.4.2.4.) у (6.4.2.5.), отримаємо наступне:

$$N_{заг} = F \cdot v + a \cdot \frac{dx}{dt} = (F + a) \cdot v \quad (6.4.2.6.)$$

або, як виходить з рівняння Хілла:

$$N_{заг} = (F + a) \cdot v = b \cdot (F_0 - F) \cdot v \quad (6.4.2.7.)$$

Останнє свідчить, що залежність потужності  $N_{заг}$  від навантаження  $F$  є лінійною (рис. 6.4.2.2. ).



**Рис. 6.4.2.2.** Залежність потужності скорочення  $N$  від сили, що розвивається  $F$  і швидкості скорочення  $v$  (заштрихований прямокутник відповідає максимальній потужності)

Константа  $b$  у значній мірі залежить від температури, наприклад, при нагріванні на  $10^0C$  поблизу  $0^0C$  константа  $b$  подвоюється. Константа  $a$  знаходиться у діапазоні значень від  $0,25 F_0$  до  $0,4 F_0$ .

За цими даними легко оцінити максимальну швидкість скорочення для певного м'язу. Через те, що  $v_{max} = b \frac{F_0}{a}$ , то  $v_{max}$  перевищує константу  $b$  у 2,5-4,0 рази.

Графік функції (6.4.2.3.) має колоколоподібну форму, і у відносних одиницях має вигляд:

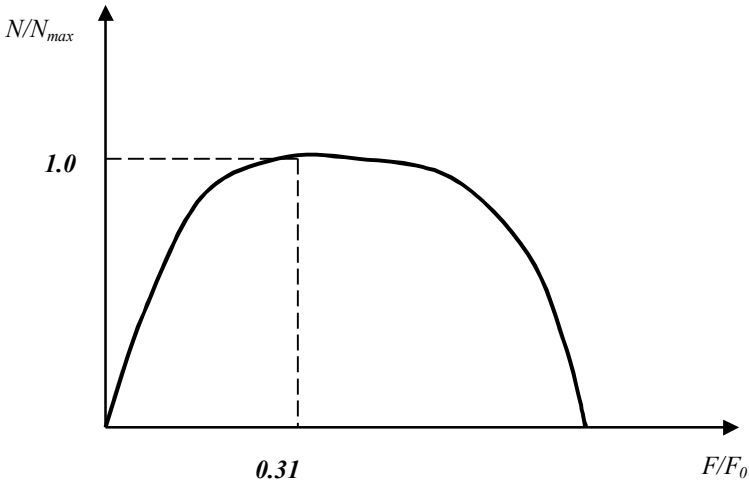


Рис. 6.4.2.3. Залежність потужності м'язу від навантаження

Ця крива добре погоджується з експериментальними даними. Залежно від  $F$  потужність має різні значення:

1. при  $F = F_0 : N = 0$

2.  $N$  досягає свого максимального значення при  $F_{opt} = \sqrt{a(F_0 + a)} - a$ ,

коли  $F = 0,31F_0$ .

Тобто потужність м'язового скорочення є максимальною, коли і сила, і швидкість складають  $\sim 30\%$  від максимально можливих величин (рис. 6.4.2.4.).

Це використовують, наприклад, спортсмени-велогонщики: при переході з рівнини на гірську ділянку навантаження на м'язи підвищується, і спортсмен переключає швидкість на найменшу передачу. Тим самим зменшується  $P$ , наближуючи до  $P_{opt}$ .

Коефіцієнт корисної дії м'язу  $\eta$  записується у вигляді:

$$\eta = \frac{A}{A+Q} = \frac{P \cdot v}{N_{zag}}, \quad (6.4.2.8.)$$

де  $Pv = N_{кор}$  – корисна потужність.

ККД м'язу  $\eta$  зберігає постійне значення (біля 40 %) у діапазоні значень сили від  $0,2F_0$  до  $0,8F_0$ . Практично ККД може досягти 40-60 % для різних типів м'язів.

## § 6.5. АНАТОМО-ФІЗІОЛОГІЧНІ ФАКТОРИ, ЩО ВИЗНАЧАЮТЬ МЕХАНІЧНІ ВЛАСТИВОСТІ М'ЯЗІВ

Як зазначено вище, рухова діяльність людини визначається, в основному, силою тяги збуджених м'язів, швидкістю і величиною їхнього скорочення. Довжина, сила і швидкість скорочення є найбільш важливими характеристиками механічних властивостей м'язів. Розглянемо анатомо-фізіологічні фактори, що визначають величину цих характеристик.

1. Відносно сили м'язів. Сила тяги м'язів залежить від сукупності механічних, анатомічних і фізіологічних умов. Основною механічною умовою, що визначає тягу м'язу, є навантаження. Без навантаження у м'язі виникне напруга, а через це – і сила тяги.

Першим правилом м'язової механіки є *принцип Вебера*: *Сила м'язів, при інших однакових умовах пропорційна його поперечному перетину*. Тобто чим більша кількість волокон входять до складу м'язу, тим більшою є його сила. Через це товсті волокна розвивають більш високу напругу, ніж тонкі. Одинокі нейромоторні одиниці, яка включає, наприклад, до 100 м'язових волокон, може розвинути силу у 10-20 г. Багато скелетних м'язів володіють силою, яка переважає вагу тіла. Така велика сила необхідна в зв'язку з тим, що ланки рухового апарату в більшості випадків працюють за принципом важелів III роду, де шляхом програшу у силі досягається виграш у величині амплітуди руху і швидкості руху.

Для характеристики здібності до напруги важливим є визначення *абсолютної сили м'язу* – це сила, що припадає на 1 см<sup>2</sup> поперечного перетину через м'язові волокна. Для її визначення потрібно величину сили, що розвивається м'язем в цілому, поділити на величину її фізіологічного поперечника. *Фізіологічний поперечник* – площа поперечного перетину через всі волокна м'язу – не завжди співпадає з анатомічним поперечником (площа поперечного перетину через м'яз). Співпадання спостерігається лише у паралельно-волокнистих м'язів. Для поперечно-волокнистих м'язів, за типом яких побудована більшість скелетних м'язів, фізіологічний поперечник дуже перевищує анатомічний. Завдяки цьому ці м'язи є відносно більш сильними, ніж паралельно-волокнисті. Абсолютна сила м'язів людини має такі величини: для ікроножного – 6,24 кг, для розгиначів шиї – 9,0 кг, жувального – 10 кг, двоголового плеча – 11,4 кг, плечового – 12,1 кг, триголового – 16,87 кг. Це визначає анатомічні умови прояву сили тяги м'язів: фізіологічний поперечник визначає сумарну тягу всіх волокон з врахуванням їх взаємного розташування, тобто їх пружної деформації. Розташування м'язу у кожний момент руху визначає кут його тяги відносно кісткового

важело, тобто впливає на значення моменту сили тяги м'язу. При кутах, що відрізняються від прямого, крім обертальної, є ще і підкріплююча складова тяги м'язу. З появою підкріплюючої складової зменшується обертальна.

*Фізіологічні умови* прояву тяги м'язу, в основному можна звести до його збудження і стомлення, які відображуються на можливостях м'язів у підвищенні чи зниженні його напруги.

Крім того, сила напруги м'язу може бути різною залежно від:

– *впливу на неї нервових імпульсів*: центральна нервова система може змінювати силу напруги м'язу як через залучення в роботу різної кількості рухових (моторних) одиниць, так і через зміну частоти імпульсів, що вона посилає. Тобто сила тяги м'язового скорочення залежить від кількості моторних одиниць, які залучаються одночасно і від частоти збудження кожної з них;

– *вихідної довжини м'язу*: якщо попередньо зблизити кінці м'язу, то він, при інших однакових умовах, буде розвивати меншу напругу. І, навпаки, якщо м'яз попередньо розтягнути, то він становиться здібним розвинути більш високу напругу. Однак при дуже великому розтягуванні м'язова сила знов падає.

У стані спокою м'язи не є повністю розслабленими, а зберігають деяку напругу, яка називається *тонусом* (ступінь пружності м'язу).

2. Відносно швидкості скорочення м'язів. Величина тяги м'язу пов'язана зі швидкістю його деформації.

Це залежить:

– *від величини внутрішнього тертя*, тобто в'язкості: м'язи, що складаються зі «швидких» волокон, наприклад, ікроножний, скорочується з більш великою швидкістю, ніж ті, що побудовані з «повільних» волокон;

– *від сили, яка розвивається м'язами*;

– *від навантаження*: чим більшою є сила напруження і чим меншою є маса частин тіла, що переміщується, тим більшою є швидкість скорочення (при інших однакових умовах).

Ця закономірність визначається кривою Хілла (*рис. 6.4.1.2.*). При переборювальній його роботі при підвищенні швидкості скорочення м'язу його гранична напруга спадає. При роботі із виконання відступальних дій підвищення швидкості розтягування м'язу підвищує його напругу. Це, як вказано вище, дуже важливо при оцінці напруги м'язу при швидких рухах.

3. Відносно величини скорочення м'язу. Тут діє *принцип Бернуллі*: *Величина скорочення м'язу пропорційна довжині його волокон.*

Найбільше за величиною скорочення дають м'язи, які побудовані з довгих волокон – паралельно-волокнисті. Скорочення м'язу залежить також від сили, що виникає у ньому при збудженні, і від величини вантажу, який він переміщує. Чим більшою є активна сила м'язу і чим меншою є протидіюча йому зовнішня сила, тим більшим є його скорочення.

Сила напруги, величина і швидкість скорочення м'язу не є константами. У початковий період м'язової роботи відбувається підвищення сили напруги, швидкості і величини скорочення м'язів. При стомленні ці показники зменшуються. Також вони зменшуються через систематичні заняття фізичними вправами.

### **§ 6.6. ДІЯ ОДНОСУГЛОБНИХ І БАГАТОСУГЛОБНИХ М'ЯЗІВ. М'ЯЗОВА КООРДИНАЦІЯ**

М'язи бувають односуглобні і багатосуглобні. Односуглобні прикріплюються своїми сухожиллями на двох сусідніх частинах скелету і переходять тільки через один суглоб. При своєму скороченні ці м'язи безпосередньо можуть викликати активний рух лише в одному суглобі. Багатосуглобні м'язи мають прикріплені не на сусідніх, а на віддалених одна від одної частинах скелету і переходять через два і більше суглобів. Скорочуючись ці м'язи можуть робити активний рух у декількох суглобах. Так, наприклад, прямий м'яз стегна може одночасно робити згинання у тазостегновому суглобі і розгинання – в колінному.

Багатосуглобні м'язи відіграють важливу роль у роботі кінематичних ланцюгів рухового апарату: так, односуглобні м'язи-антагоністи, згинаючись і розгинаючись, своєю одночасною напруженою скріплюють і фіксують суглоб, тобто роблять його нерухомим.

Багатосуглобні м'язи, які переходять через два або декілька суглобів, не мають достатньої довжини волокон, щоб забезпечити повну дугу рухів у всіх суглобах, якщо ці рухи відбуваються одночасно. В синергістів недостатньо для цього здібності скорочуватися, а в антагоністів – розтягуватися. Так, наприклад, піднімання прямої ноги уперед з положення стоячи можливо лише приблизно до горизонталі (90 градусів). Подальший підйом гальмується гранично розтягнутими двосуглобними м'язами стегна (напівсухожилною, напівперепончастою довгою голівкою двоголового м'язу стегна). При сильному стисканні пальців у кулак не можна зробити долоньового стискання кисті через граничне розтягування м'язів розгиначів пальців.

Недостатня здатність скорочуватися у багатосуглобних м'язів може бути компенсована роботою односуглобних м'язів. Недостатню здатність розтягуватися у багатосуглобних м'язах не можна компенсувати. Особливість дії багатосуглобних м'язів, що пов'язана з недостатньою довжиною волокон, отримала назву – «активна недостатність» (при скороченні) і «пасивна недостатність» (при розтягуванні).

Інша особливість багатосуглобних м'язів заключається у передачі ними руху від одного суглоба на інший, з однієї ланки кінематичного ланцюга на інші без скорочення – тільки завдяки звичайному м'язовому тону. Насправді, усякий рух у суглобі пов'язаний з розтягуванням односуглобних м'язів-антагоністів. По-іншому можуть вести при цьому багатосуглобні м'язи-антагоністи: замість того, щоб розтягуватися, вони можуть викликати компенсаторний рух у сусідньому суглобі, через який вони переходять, і за рахунок цього руху зберегти майже незмінною свою довжину. Так, наприклад, при згинанні ноги в тазостегновому суглобі (шляхом скорочення підвздошно-поясничного м'язу, гребінкового та інших односуглобних м'язів) відбувається одночасне згинання ноги у колінному суглобі (внаслідок тону багатосуглобних м'язів – напівсухожильної, напівперепончастої, довгої голівки двоголового м'язу стегна) і деяке сильне згинання ступні (внаслідок тону передніх м'язів голени та ступні і завдяки розслабленню ікроножних м'язів). При зворотному русі в тазостегновому суглобі (шляхом скорочення сідничних м'язів) відбувається розгинання у колінному суглобі (внаслідок тону прямого м'язу стегна), а в голеностопному суглобі – підшовне згинання (внаслідок тону ікроножних м'язів).

При жильному згинанні кисті одночасно відбувається згинання пальців (в п'ясно-фалангових і міжфалангових суглобах) внаслідок тону м'язів-згиначів пальців. При долоневому згинанні кисті одночасно відбувається розгинання пальців внаслідок тону м'язів-розгиначів. Така особливість дії багатосуглобних м'язів названа Бейером «*м'язова координація*».

«М'язова координація» є корисною особливістю багатосуглобних м'язів, яка економить витрати енергії тоді, коли викликані нею рухи відповідають руховій задачі. Наприклад, при ходьбі і бігу, особливо вгору або по сходах, для виносу зігнутої ноги вперед-вверх потрібна активна робота тільки односуглобних м'язів у тазостегновому суглобі, а рухи у колінному і голеностопному суглобі будуть забезпечені в основному «м'язовою координацією» і силою тяжіння.

Тримання ручки або олівця при письмі зігнутими пальцями полегшується проявом м'язової координації завдяки жильному згинанню

кисті. При виконанні письмової діяльності з сильним нажиманням на олівець чи ручку, коли приходиться значно підвищувати активну роботу згиначів пальців, м'язи швидко стомлюються.

В інших випадках «м'язова координація» може статися небажаною. Наприклад, при відштовхуванні під час стрибка вгору більш вигідно робити маховий рух вільною ногою у випрямленому, а не у зігнутому положенні. Щоб забезпечити випрямлене положення ноги, необхідно не припускати прояв «м'язової координації» шляхом вільної напруги чотирьохголового розгинача голені, тобто проти «м'язової координації» застосувати нервово-м'язову координацію.

### КОНТРОЛЬНІ ПИТАННЯ

1. Охарактеризуйте механічні властивості м'язової тканини.
2. Поясніть, як актин-міозина система м'язу справляє біологічну перебудову хімічної енергії в механічну роботу. Завдяки чому м'язи можуть запасати енергію пружної деформації, що відображується на якості руху?
3. Яка залежність між швидкістю, точністю рухів та складом моторних одиниць м'язового волокна?
4. Які відмінності між механічними моделями та у механічній поведінці гладких та поперечно-волокнистих м'язів? Відповідь обґрунтуйте.
5. Поясніть, чому м'язовий двигун характеризують, як двигун хемо-динамічний?
6. Опишіть механізм м'язового скорочення. Як можна збільшити напругу при скороченні м'язу?
7. Що таке ізотонічне та ізометричне скорочення м'язу? В чому полягають відмінності між ними?
8. Охарактеризуйте анатомо-фізіологічні фактори, які визначають механічні властивості м'язів.
9. У чому полягає принцип Вебера та принцип Бернуллі м'язової механіки?
10. Яка міцність кісток і м'язів?
11. Намалюйте криву Хілла і вкажіть на ній ділянки, які відповідають переможному, уступальному та ізометричному (утримуючому) режимам м'язового скорочення.
12. Охарактеризуйте режими роботи м'язів та ККД їх роботи.
13. При яких умовах є найбільш ефективним скорочення м'язів? Відповідь обґрунтуйте аналітично.



14. У якому режимі м'язового скорочення проявляється максимальна сила? Як це пов'язано з небезпекою отримання травм?

15. За якої умови досягається найбільша потужність м'язового скорочення?

16. Обґрунтуйте явища сінергізму і антагонізму у груповій взаємодії м'язів. Поясніть, у чому полягає різниця між дією одно- та багатосуглобних м'язів, у чому позитивізм та негативізм м'язової координації за Бейером.

### ПИТАННЯ ТЕСТОВОГО КОНТРОЛЮ

1. Залежність  $\sigma=f(\epsilon)$  («деформація-напруга») для паралельно-волокнистих м'язів  $\epsilon$ :
  - a) лінійною;
  - b) експоненційною;
  - c) гіперболічною;
  - d) іншою.
2. Залежність  $\sigma=f(\epsilon)$  («деформація-напруга») для поперечно-волокнистих м'язів  $\epsilon$ :
  - a) лінійною;
  - b) експоненційною;
  - c) гіперболічною;
  - d) іншою.
3. Роль пружної компоненти при скороченні м'язу відіграють:
  - a) актин-міозинові мостики;
  - b) з'єдно-тканинні утворення (сарколема, фасції).
4. Роль скорочувальної компоненти при скороченні м'язу відіграють:
  - a) актин-міозинові мостики;
  - b) з'єдно-тканинні утворення (сарколема, фасції).
5. Пружність м'язу залежить від прикладеної сили:
  - a) лінійно;
  - b) нелінійно.
6. В'язкість м'язу характеризує:
  - a) запізнення деформації м'язу при зміні навантаження;
  - b) наявність залишкової деформації після зняття навантаження;
  - c) інше.

7. Повзучість м'язу характеризує:
- a) запізнення деформації м'язу при зміні навантаження;
  - b) наявність залишкової деформації після зняття навантаження;
  - c) інше.
8. Принцип Вебера м'язової механіки полягає у наступному:
- a) сила м'язів пропорційна його поперечному (фізіологічному) перетину;
  - b) сила м'язів залежить від виду м'язу;
  - c) сила м'язів залежить лише від прикладеного навантаження.
9. Фізіологічними умовами, що визначають силу тяги м'язу  $\epsilon$ :
- a) кількість моторних одиниць, які залучаються одночасно;
  - b) частота збудження кожної моторної одиниці;
  - c) вірними є відповіді a) і b);
  - d) жодна з відповідей не є вірною.
10. Принцип Бернуллі щодо м'язової механіки полягає у наступному:
- a) величина скорочення м'язу є пропорційною довжині його волокон;
  - b) величина скорочення м'язу не залежить від довжини його волокон.
11. За принципом Бернуллі щодо м'язової механіки найбільшому скороченню підлягають:
- a) поперечно-волокнисті м'язи;
  - b) паралельно-волокнисті м'язи.
12. Рівняння Хілла має наступний вигляд:
- a)  $(F+a)(v+b) = (F_0 + a) \cdot b = a \cdot (v_{max} + b)$  ;
  - b)  $(F+a) \cdot (v+b) = \frac{(F_0 - b) \cdot a}{b \cdot (v_{max} - b)}$  ;
  - c)  $(F+a) \cdot (v+b) = \frac{(F_0 + b) \cdot a}{b \cdot (v_{max} + b)}$  ;
  - d)  $(F+a) \cdot (v+b) = F_0 - a \cdot b = a \cdot v_{max}$ .
13. Загальна потужність  $N_{заг}$ , яка розвивається м'язом, дорівнює:
- a)  $N_{заг} = \alpha F - \frac{dQ}{dt}$  ;

b)  $N_{заг} = bF - \frac{dQ}{dt}$ ;

c)  $N_{заг} = (F-a) \cdot v = b \sqrt{F_0 - F}$  ;

d)  $N_{заг} = a v + \frac{dQ}{dt}$  .

14. ККД м'язу дорівнює:

a)  $\eta = \frac{N_{заг} \cdot v}{F}$  ;

b)  $\eta = \frac{F \cdot N_{заг}}{v}$  ;

c)  $\eta = \frac{F \cdot v}{N_{заг}}$  ;

d)  $\eta = \sqrt{\frac{N_{заг}}{P \cdot v}}$  .

### ЗАДАЧІ ДЛЯ САМОСТІЙНОГО РОЗВ'ЯЗКУ

#### Задача № 1.

М'яз, скорочуючись зі швидкістю  $v = 6$  мм/с, розвиває загальну потужність  $N_{заг} = 2,7$  мВт. Навантаження в ізометричному режимі скорочення для цього м'язу складає  $F_0 = 0,8$ Н, константа  $b$  дорівнює 23 мм/с. Обчисліть роботу  $A$ , яку виконує м'яз за  $t = 0,5$  сек.

#### Задача № 2.

В ізотонічному режимі м'яз піднімає вантаж масою  $m = 100$  г на висоту  $h = 20$  см. Розрахуйте теплопродукцію  $Q$  м'язу, якщо його ККД  $\eta = 40$  %.

#### Задача № 3.

Який максимальний вантаж може підняти м'яз на висоту  $h = 1$  м за рахунок енергії  $Q = 1$  кДж тепла? ККД м'язу  $\eta = 40$  %.

#### Задача № 4.

При скороченні м'язу за час  $t = 0,3$  с було виділено  $Q = 5,5$  кДж тепла. Обчисліть корисну потужність  $N_{кор}$ , яка розвивається м'язом, якщо його ККД  $\eta = 45$  %.

**Задача № 5.**

Максимальна загальна потужність, яка розвивається м'язем, складає  $N_{\text{загmax}} = 10$  Вт, а навантаження в ізометричному режимі скорочення  $F_0 = 300$ Н. Обчисліть загальну потужність  $N_{\text{кор}}$  м'язу при навантаженні  $F = 180$ Н.

**Задача № 6.**

В експериментах на м'язі лягушки було визначено, що навантаження в ізометричному режимі дорівнює  $F_0 = 0,65$ Н, максимальна швидкість скорочення  $v_{\text{max}} = 50$  мм/с, а при навантаженні  $F = 0,3$ Н швидкість скорочення склала  $v = 10$  мм/с. Обчисліть значення констант  $a$  і  $b$  для даного м'язу.