

## Chương 10

# Sinh lý cơ và dây thần kinh

### 10.1. Sinh lý cơ

Vận động là một đặc trưng quan trọng của động vật và người. Nhờ có khả năng vận động mà động vật có thể di chuyển từ nơi này sang nơi khác để kiếm ăn, tìm nơi ở, tránh kẻ thù, tìm bạn đời trong mùa sinh sản. Ở động vật, sự vận động do một loại mô đã được chuyên hoá đảm nhiệm, đó là mô cơ. Dựa vào cấu tạo và chức năng cơ được chia làm 3 loại: cơ vân hay cơ xương, cơ trơn và cơ tim. Cơ chiếm khoảng 50% trọng lượng cơ thể, trong đó cơ vân chiếm 40%, số còn lại là cơ trơn và cơ tim.

#### 10.1.1. Sự tiến hoá chức năng của cơ

Trong quá trình tiến hoá của động vật, mô cơ ngày càng được biệt hoá theo hướng phân hoá dần về cấu tạo và chuyên hoá dần về chức năng. Nhờ vậy, sự vận động của động vật ngày càng trở nên nhanh hơn, chính xác hơn. Ở một số động vật nguyên sinh như amip, sự di chuyển của cơ thể thực hiện được là nhờ nguyên sinh chất. Ở một số động vật nguyên sinh khác như thảo trùng, trong các lớp ngoài của tế bào chất có các tơ cơ hay sợi cơ cứng. Ở các động vật đa bào, các tế bào cơ đã được hình thành, lúc đầu là các tế bào biểu mô - cơ hỗn hợp và đến giun dẹp đã có các tế bào cơ chuyên biệt. Ở giun và các động vật thân mềm bậc thấp, phần lớn các cơ trong cơ thể là cơ trơn, chỉ có cơ tim và một phần nhỏ cơ thân có vân ngang. Ở thân mềm bậc cao, hầu như toàn bộ hệ cơ đều có vân ngang. Ở động vật chân đốt đã phát triển cơ vân điển hình và từng cơ riêng bám chắc vào bộ xương làm cho động tác trở nên nhanh và mạnh hơn. Ở các động vật có dây sống, bắt đầu từ lưỡng tiêm, cơ đã được biệt hoá cao, được phân chia thành cơ vân thực hiện chức năng vận động của cơ thể và cơ trơn thực hiện chức năng co bóp của các cơ quan bên trong cơ thể.

Ở các động vật có xương sống, theo quá trình tiến hoá và sự phức tạp chức năng vận động đã xuất hiện thêm các cơ và nhóm cơ mới để thực hiện nhiều động tác mới khác nhau bảo đảm đời sống của con vật trong những điều kiện sống mới, đồng thời một số cơ do sự thay đổi điều kiện sống đã trở nên mất ý nghĩa nên bị thoái hoá.

#### 10.1.2. Các hình thức vận động khác nhau ở động vật

Cơ thể động vật có khả năng đáp ứng lại tác động của môi trường bên ngoài bằng vận động. Vận động của động vật có thể biểu hiện ở sự chuyển dời toàn bộ cơ thể, hoặc chuyển dời các cơ quan bên trong cơ thể.

Có hai loại vận động, đó là vận động tích cực và vận động thụ động. Vận động tích cực được gây ra bởi những biến đổi quá trình chuyển hoá vật chất, còn vận động thụ động là do những thay đổi môi trường bên trong cơ thể gây ra, nó không liên quan với sự biến đổi chuyển hoá vật chất. Trong vận động tích cực được phân ra vận động nguyên sinh chất, vận động lông, vận động roi, vận động cơ.

Vận động nguyên sinh chất hay vận động kiểu amip là vận động của các tế bào máu và mô liên hợp cũng như vận động của một số tế bào của phôi các động vật đa bào.

Vận động này được thực hiện nhờ các chân giả, đó là các phần lõi rất biến dạng của tế bào chất bảo đảm cho sự di chuyển và thực bào.

Vận động lông được thực hiện nhờ các lông trên bề mặt của mỗi tế bào, số lượng của chúng khoảng 20 - 30 chiếc. Chúng co tuần tự từ 2 đến 30 lần trong một giây. Vận động lông là vận động của thảo trùng và các tế bào của biểu mô có khả năng rung động các màng nhầy đường hô hấp, của hòm nhĩ (cavum tympani), tử cung, vòi trứng và của ống tuỷ sống. Nhờ sự vận động rung của các lông mà bụi có thể được loại ra ngoài cơ thể từ đường hô hấp, các tế bào trứng di chuyển được trong vòi trứng. Trong vận động lông các sợi lông đóng vai trò như các mái chèo.

Vận động roi giống vận động lông, nhưng có những khác biệt nhất định. Lông chuyển động và roi đều là các nhánh lõi ra của tế bào chất, trong chúng có các tơ chun giãn, đó là các sợi tế bào chất ở trạng thái gel được bao bọc bằng lớp tế bào chất co bóp loãng hơn (kinoplasma) ở trạng thái keo. Nghiên cứu cấu trúc siêu hiển vi của các sợi lông và roi cho thấy chúng được cấu tạo từ 9 sợi tơ ở ngoại vi và 2 sợi ở trung tâm có kích thước lớn hơn so với các sợi ngoại vi. Các sợi tơ chun giãn được gắn với các cấu trúc đặc hơn, đó là các tiểu thể ở đáy. Từ các tiểu thể này có thể có các sợi mỏng hướng vào bên trong tế bào. Roi thường gặp ở các tinh trùng của đa số động vật và ở các tế bào roi của hải miên và ruột khoang. Roi đóng vai trò như một mái chèo, đôi khi như chân vệt. Vận động cơ khác với vận động lông và vận động roi ở chỗ là sự vận động được thực hiện không phải bằng các nhánh lõi ra ngoài của tế bào chất, mà bằng các yếu tố co đặc biệt ở bên trong tế bào.

### *10.1.3. Cấu trúc, chức năng cơ trơn*

#### *10.1.3.1. Cấu trúc của cơ trơn*

Cơ trơn cấu tạo nên hệ cơ nội quan như ống tiêu hoá (thực quản, dạ dày, ruột), phế quản, bàng quang, niệu quản, niệu đạo, tử cung, thành mạch máu, cơ mỏng mắt, cơ mi, cơ dựng lông, các ống dẫn của các tuyến.

Cơ trơn của các cơ quan khác nhau thường rất khác nhau. Để đơn giản hoá có thể chia cơ trơn làm hai loại chính: cơ trơn nhiều đơn vị và cơ trơn một đơn vị. Cơ trơn nhiều đơn vị gồm nhiều sợi cơ trơn riêng rẽ, mỗi sợi hoạt động hoàn toàn độc lập, điều khiển bởi một tận cùng thần kinh độc lập. Ví dụ, cơ mi, cơ mỏng mắt, cơ dựng lông. Cơ trơn một đơn vị là loại cơ trơn mà toàn bộ khối lượng các sợi cơ cùng co đồng thời như một đơn vị duy nhất. Cơ trơn một đơn vị được gọi là cơ trơn hợp bào, thường gặp ở các thành của tạng rỗng như ruột, ống mật, niệu quản, tử cung, mạch máu, do đó cũng được gọi là cơ trơn tạng.

Cơ trơn được cấu tạo từ các sợi cơ trơn. Sợi cơ trơn là một tế bào kéo dài, hình thoi, có đường kính khoảng từ 2 đến 5 micromet và chiều dài từ 20 đến 500 micromet. Ở phần giữa tế bào có một nhân hình gậy, còn trong cơ tương dọc suốt tế bào có các tơ cơ mảnh, có cấu trúc đồng nhất nằm song song với nhau. Do đó, tế bào cơ trơn không có vân như các tế bào cơ vân. Các tơ cơ dày nằm ở các lớp ngoài của tế bào cơ được gọi là các tơ cơ ngoại biên. Dưới kính hiển vi điện tử thấy rõ trên tơ cơ có các vân ngang, nhưng những vân ngang đó không nhìn thấy dưới kính hiển vi quang học. Trong tế bào cơ trơn có một loại actomyosin khác với actomyosin ở cơ vân, đó là tonactomyosin. Mặt ngoài của các tế bào cơ trơn nhiều đơn vị được bao phủ bởi một lớp mỏng giống màng đáy, là hỗn hợp của những sợi collagen và glycoprotein, có tác dụng tách rời các sợi cơ. Ở cơ trơn một đơn vị các màng tế bào cơ nối thông với nhau bởi nhiều khe nối qua đó các ion

có thể vận chuyển tự do từ tế bào cơ này sang tế bào cơ kia và điện thế hoạt động cũng được truyền suốt tế bào cơ sang tế bào cơ lân cận làm cho các sợi cơ cùng co đồng thời.

#### 10.1.3.2. Đặc điểm sinh lý của cơ trơn

Khác với cơ vân, các cơ trơn có tính dẻo dai và tính tự động. Cơ trơn có khả năng duy trì chiều dài khi kéo căng mà không bị thay đổi sức căng. Tính dẻo của cơ trơn có ý nghĩa rất lớn đối với hoạt động bình thường của nó trên thành của các cơ quan rỗng, ví dụ như bàng quang. Nhờ đặc điểm này mà áp lực trong bàng quang ít bị thay đổi theo mức chứa trong nó. Tính tự động của cơ trơn có thể quan sát thấy ở cơ trơn dạ dày, ruột, túi mật, niệu quản và của nhiều cơ quan khác. Bản thân cơ trơn có đặc tính tự động, tuy nhiên trong cơ thể cơ trơn vẫn nằm dưới ảnh hưởng của các xung phát ra từ hệ thần kinh truyền đến. Do đó, khác với cơ vân, ở cơ trơn có các dây thần kinh ức chế chuyên biệt, chúng có tác dụng làm ngừng co hay gây giãn cơ trơn.

Một tính chất đặc biệt nữa của cơ trơn là chúng rất nhạy cảm với một số chất hoá học, đặc biệt là các chất truyền đạt thần kinh như acetylcholin và noradrenalin. Acetylcholin là chất truyền đạt kích thích đối với các sợi cơ trơn của một số cơ quan, nhưng lại là chất truyền đạt ức chế đối với các cơ trơn trong một số cơ quan khác. Khi acetylcholin kích thích một sợi cơ, noradrenalin thường ức chế sợi cơ đó và ngược lại. Ngoài ra, các sợi cơ trơn còn đáp ứng với nhiều chất khác, ví dụ như adrenalin, serotonin, histamin,... Adrenalin có tác dụng gây co cơ trơn mạch máu dưới da, làm giãn cơ trơn mạch vành, mạch não, làm giãn cơ trơn ruột non, dạ con, phế quản, bàng quang. Histamin gây co cơ trơn phế quản, gây giãn cơ trơn mạch máu. Oxytocin gây co cơ trơn tử cung. Pilocarpin gây co cơ trơn đồng tử, atropin gây giãn cơ trơn đồng tử. Serotonin, vasopressin gây co cơ trơn thành mạch v.v...

#### 10.1.3.3. Chức năng của cơ trơn

Cơ trơn có khả năng thực hiện các cử động tương đối chậm và co trương lực kéo dài. Cử động tương đối chậm thường có tính nhịp điệu, đó là cử động của cơ trơn cấu tạo nên thành của các cơ quan rỗng: dạ dày, ruột, các ống dẫn của các tuyến tiêu hoá, niệu quản, ống mật,... Các cử động đó, ví dụ như cử động quả lắc, cử động nhu động của ruột non bảo đảm cho sự dịch chuyển chất chứa trong các cơ quan đó.

Co trương lực kéo dài của cơ trơn đặc biệt thể hiện rõ ở các cơ thắt của các cơ quan rỗng. Sự co trương lực kéo dài của các cơ đó làm cản trở chất chứa đi ra từ các cơ quan đó. Nhờ đó mà có được sự tích tụ mật ở túi mật, nước tiểu trong bàng quang, sự hình thành phân ở trong ruột già,... Cơ trơn của thành các mạch máu, đặc biệt là các động mạch và tiểu động mạch thường xuyên ở trạng thái co trương lực. Sức trương của lớp cơ thành các động mạch điều hoà đường kính của chúng và như vậy nó điều hoà huyết áp và sự cung cấp máu cho các cơ quan.

Trương lực và chức năng cử động của cơ trơn được điều hoà bởi các xung động đi theo các dây thần kinh thực vật và chịu ảnh hưởng của cơ chế điều hoà thể dịch.

#### 10.1.3.4. Sự co cơ trơn

Cơ trơn cũng chứa cả hai sợi actin và myosin, có những đặc trưng hoá học tương tự, nhưng không hoàn toàn giống như các sợi của cơ vân. Các sợi actin và myosin của cơ trơn tác động qua lại với nhau để gây co cơ. Hơn nữa co cơ trơn cũng được hoạt hoá bởi  $\text{Ca}^{++}$  và năng lượng cung cấp cho co cơ là do sự phân giải ATP. Tuy nhiên, có một số

điểm khác nhau về thời gian tiềm tàng, về thời gian co cơ, lực co cơ, năng lượng và sự khởi động co cơ.

Sự khởi đầu quá trình co cơ và giãn cơ trơn đều chậm: cơ trơn điển hình bắt đầu co sau 50 đến 100 miligiây kể từ khi kích thích, cơ đạt đến trạng thái co hoàn toàn sau đó khoảng 0,5 giây rồi giảm lực co trong 1 đến 2 giây. Như vậy, toàn bộ thời gian co cơ là từ 1 đến 3 giây, dài hơn thời gian co đơn độc của một cơ vân trung bình khoảng 30 lần. Sự khởi đầu chậm và thời gian co cơ kéo dài là do các cầu nối của sợi myosin gắn vào và tách ra khỏi sợi actin đều chậm. Hơn nữa cơ chế ghép đôi kích thích - co cơ cũng chậm hơn nhiều so với cơ vân.

Lực co cơ: mặc dù cơ trơn có ít sợi myosin và thời gian quay vòng của các cầu nối chậm, nhưng lực co cơ trơn tối đa thường lớn hơn của cơ vân. Nguyên nhân do thời gian gắn của các cầu nối myosin với sợi actin kéo dài.

Năng lượng co cơ: Năng lượng để duy trì co cơ trơn chỉ bằng 1/300 đến 1/10 năng lượng cần cho cơ vân do sự quay vòng chậm của các cầu nối và mỗi vòng quay dù kéo dài cũng chỉ cần một phân tử ATP. Sự tiết kiệm năng lượng của cơ trơn rất quan trọng đối với cơ thể vì các cơ quan như ruột, bàng quang, túi mật và các nội quan khác phải duy trì co cơ trương lực suốt ngày.

Sự khởi động của co cơ: yếu tố khởi động co cơ trơn cũng là sự tăng nồng độ  $Ca^{++}$  trong dịch nội bào. Sự tăng  $Ca^{++}$  có thể do kích thích dây thần kinh của sợi cơ trơn, do kích thích của hormon, do sự căng sợi cơ hoặc do những thay đổi môi trường hoá học của sợi cơ. Nhưng cơ trơn không có troponin, nên sự co cơ trơn được hoạt hoá bởi một cơ chế hoàn toàn khác so với cơ vân. Cụ thể như sau:

$Ca^{++}$  gắn với calmodulin, một protein điều hoà của cơ trơn tương tự như troponin của cơ vân.

Phức hợp calmodulin – calci gắn với myosinkinase, một enzym phosphoryl hoá, rồi hoạt hoá enzym này.

Myosinkinase sẽ phosphoryl hoá 1 trong 2 chuỗi nhẹ của đầu myosin (gọi là chuỗi điều hoà) làm cho đầu có khả năng gắn với sợi actin và tiếp tục toàn bộ quá trình quay vòng để gây co cơ.

Khi nồng độ  $Ca^{++}$  dịch nội bào giảm thấp, quá trình đã mô tả ở trên tự động xảy ra theo chiều ngược lại ngoại trừ bước phosphoryl hoá đầu myosin. Dưới tác dụng của enzym myosinphosphatase, phosphat được tách khỏi chuỗi nhẹ điều hoà. Chu kỳ dừng lại và co cơ dừng lại. Thời gian cần để giãn cơ phụ thuộc một phần lớn vào số lượng myosinphosphatase hoạt động ở trong tế bào.

#### *10.1.4. Cấu trúc, chức năng cơ vân*

##### *10.1.4.1. Cấu trúc của cơ vân*

Cơ vân hay cơ xương gồm nhiều bó sợi xếp song song theo chiều dài của cơ. Mỗi sợi cơ là một tế bào có chiều dài từ 10 đến 40 mm, đường kính từ 10 đến 100 micromet, có nhiều nhân hình bầu dục, được bao bọc bởi màng sợi cơ (sarcolemma). Cơ tương (sarcoplasma) chứa nhiều tơ cơ (myofibril) nằm song song theo chiều dọc của sợi cơ và các bào quan khác. Bao quanh mỗi tơ cơ là một hệ thống ống (hệ thống T) mở ra ngoài sợi cơ. Mỗi sợi cơ được điều khiển bởi một tận cùng thần kinh duy nhất nằm ở khoảng giữa sợi cơ.

##### *1). Màng sợi cơ*

Màng sợi cơ gồm một màng tế bào thực sự gọi là màng sinh chất (plasma membrane) và một lớp vỏ mỏng bao bọc bên ngoài, lớp vỏ này chứa nhiều sợi collagen. Ở mỗi tận cùng của sợi cơ, lớp vỏ mỏng hoà màng với gân. Sau đó các sợi gân tập trung thành từng bó để tạo ra gân của cơ và bám vào xương.

## 2). Tơ cơ

Trong cơ tương có rất nhiều tơ cơ. Mỗi sợi cơ chứa khoảng vài trăm đến vài ngàn tơ cơ. Mỗi tơ cơ lại gồm khoảng 1500 sợi myosin và 3000 sợi actin. Đó là những protein trùng hợp có tác dụng gây co cơ. Sợi myosin là sợi dày, sợi actin là sợi mỏng. Các sợi myosin và actin cài vào nhau một phần, làm cho tơ cơ có những giải tối và sáng xen kẽ nhau. Giải sáng chỉ gồm sợi actin gọi là đĩa I, có cấu trúc đồng hướng tính (isotrope). Giải tối chứa sợi myosin và các tận cùng của sợi actin cài vào giữa các sợi myosin. Giải tối gọi là đĩa A, có cấu trúc dị hướng tính (anisotrope). Ở phần giữa đĩa A có một vùng sáng gọi là vùng H. Từ hai bên của sợi myosin có những phần nhô ra gọi là những cầu nối ngang (cross - bridges). Chính sự tác động qua lại giữa các cầu nối này với các sợi actin đã gây ra sự co cơ. Những tận cùng của các sợi actin gắn vào vạch Z. Từ vạch Z, các sợi actin đi về hai phía và cài vào giữa các sợi myosin. Vạch Z đi qua tất cả tơ cơ và bám vào màng sợi cơ. Vạch Z có nhiệm vụ gắn các tơ cơ của sợi cơ lại với nhau làm cho sợi cơ cũng có những giải tối và sáng. Phần của tơ cơ nằm giữa hai vạch Z liên tiếp được gọi là đơn vị co cơ (sarcomere). Sợi myosin gồm nhiều phân tử myosin. Mỗi phân tử myosin có trọng lượng phân tử khoảng 450.000, dài 150-160 nm gồm 6 chuỗi polypeptid, trong đó hai chuỗi nặng và 4 chuỗi nhẹ. Hai chuỗi nặng xoắn vào nhau tạo ra dây xoắn kép. Ở một đầu dây, mỗi chuỗi nặng gấp lại tạo thành phần đầu hình cầu của phân tử myosin. Như vậy, mỗi dây xoắn kép của phân tử myosin có hai đầu nằm cạnh nhau. Phần kéo dài của dây xoắn gọi là đuôi. Bốn chuỗi nhẹ nằm ở phần đầu myosin, mỗi đầu có hai chuỗi. Những chuỗi nhẹ này giúp kiểm soát chức năng của đầu myosin trong quá trình co cơ.

Mỗi sợi myosin gồm khoảng 200 phân tử myosin, trong đó đuôi của các phân tử bó lại với nhau tạo thành thân của sợi myosin, còn các đầu myosin thì nhô ra phía ngoài của thân. Một phần của dây xoắn kép nhô ra ngoài cùng với đầu myosin gọi là tay (arm). Đầu myosin và tay tạo thành cầu nối ngang (cross- bridge). Cầu nối có thể uốn được ở hai điểm gọi là bản lề, một ở chỗ tay nối với thân và một ở chỗ đầu nối với tay. Bản lề ở tay làm cho đầu myosin có thể vươn ra xa hoặc đưa lại gần thân myosin còn bản lề ở đầu tham gia vào quá trình co cơ.

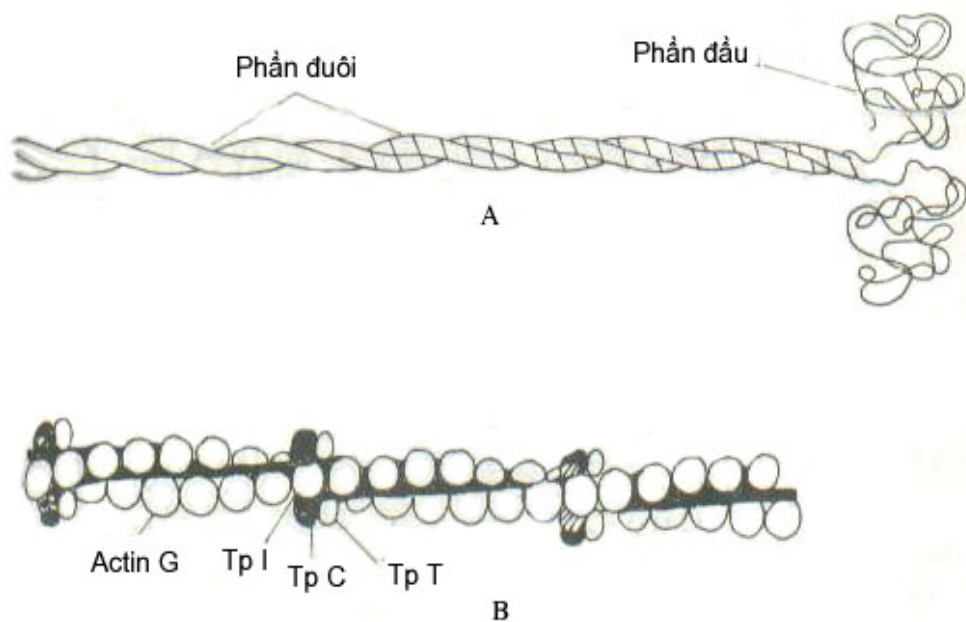
Chiều dài của mỗi sợi myosin khoảng 1,6 micromet. Ở phần chính giữa của sợi myosin với chiều dài khoảng 0,2 micromet, các cầu nối không có đầu, vì ở đây các tay xuất phát từ trung tâm và hướng về hai đầu của sợi myosin. Bản thân sợi myosin cũng bị vặn xoắn sao cho mỗi cầu nối bị lệch khỏi trục  $120^0$  so với cầu nối ở trước nó. Như vậy, các cầu nối trải ra theo mọi hướng quanh sợi myosin. Myosin có hai đặc tính quan trọng, đó là đầu myosin hoạt động như một enzym ATPase và có khả năng kết hợp với actin.

Sợi actin cấu tạo từ actin, tropomyosin và troponin. Actin tồn tại dưới hai dạng: actin G (hình cầu) và actin F (hình sợi). Actin F là polyme của các actin G. Khung của sợi actin là phân tử actin F xoắn kép. Chiều dài của mỗi vòng xoắn khoảng 70 nm. Mỗi chuỗi của dây xoắn kép actin F gồm nhiều phân tử actin G trùng hợp (có khoảng 13 phân tử actin G trong mỗi vòng xoắn). Actin G có trọng lượng phân tử 46.000. Gắn với mỗi phân tử actin G là một phân tử ADP. Chính các phân tử ADP này là những vị trí hoạt

động của các sợi actin, là nơi các cầu nối của sợi myosin sẽ tác động vào để gây co cơ. Các vị trí hoạt động xếp theo hình chữ chi trên toàn bộ sợi actin, cách nhau khoảng 2,7 nm. Mỗi sợi actin dài khoảng 1 micromet. Một đầu của sợi luôn sâu vào vạch Z, đầu kia cài vào khoảng giữa các sợi myosin của sarcomere ở kề bên.

Tropomyosin là protein có trọng lượng phân tử 70.000. Các phân tử này nổi lỏng lẻo với dây xoắn kép actin F và quấn quanh nó. Ở trạng thái nghỉ, các phân tử tropomyosin nằm ở đỉnh của các vị trí hoạt động của dây xoắn actin để ngăn không cho sự tác động qua lại giữa sợi actin và myosin có thể xảy ra. Mỗi phân tử tropomyosin phủ lên 7 vị trí hoạt động.

Troponin là một phân tử hình cầu gồm 3 tiểu đơn vị: troponin I (TpI), troponin T (TpT) và troponin C (TpC). Mỗi tiểu đơn vị là một chuỗi polypeptid có chức năng riêng biệt. Troponin I có tác dụng ức chế sự tương tác giữa actin và myosin, troponin T có chức năng kết hợp với tropomyosin và troponin C với ion  $Ca^{++}$ .



**Hình 10.1. Sơ đồ cấu tạo của sợi myosin (A) và sợi actin (B)**

### 3). Hệ thống T và lưới cơ tương

Từ màng tế bào cơ có nhiều ống lồi vào trong tế bào. Các ống này chạy ngang qua tế bào, tới vạch Z của cơ hoặc tới chỗ nối A-I. Ống ngang chính là sự mở rộng của màng tế bào vào bên trong, do đó khi điện thế hoạt động lan truyền qua màng sợi cơ, nó sẽ truyền qua các ống ngang vào sâu bên trong của sợi cơ. Hệ thống phức tạp của các ống ngang này được gọi là hệ thống T.

Bao quanh mỗi sarcomere là một khoang màng kép, nhăn, có lỗ. Ở các loài động vật có vú khoang này bao bọc cơ ở vùng giữa hai chỗ nối A-I. Ở hai cực khoang có các bề mặt. Các bề mặt của khoang nối thông với nhau và với hệ thống T. Hệ thống các khoang này được gọi là lưới cơ tương. Trong mạng lưới cơ tương có enzym  $Ca^{++}$  - ATPase. Chức năng của enzym này là vận chuyển các  $Ca^{++}$ . Trong lưới cơ tương còn có các protein kết hợp với  $Ca^{++}$ . Một trong các protein này được gọi là calsequestrin. Nhờ hệ

thống T và lưới cơ tương mà các xung động thần kinh từ dây thần kinh đến cơ vân được nhanh chóng truyền từ màng tế bào cơ qua hệ thống T đến lưới cơ tương, gây giải phóng các ion  $\text{Ca}^{++}$  từ các bể tận đến tiếp xúc với các tơ cơ.

#### 10.1.4.2. Những đặc tính và chức năng của cơ vân

Cơ vân là phần chủ động của bộ máy đỡ - vận động mà thành phần của nó bao gồm cơ vân, xương và gân. Kết quả hoạt động cơ của cơ vân xảy ra dưới ảnh hưởng của các xung động đi từ hệ thần kinh trung ương có thể dẫn tới sự di chuyển của cơ thể trong không gian, sự chuyển dời các bộ phận trong cơ thể tương đối với nhau và duy trì tư thế. Ngoài ra, một trong những kết quả của sự co cơ là sản sinh ra nhiệt, bởi vậy khi cơ làm việc giải phóng một lượng nhiệt rất lớn. Cơ vân ở người cũng như ở tất cả động có xương sống có các đặc tính chủ yếu sau đây: tính hưng phấn, tính dẫn truyền, tính co và tính đàn hồi.

Tính hưng phấn của cơ vân đó là khả năng đáp ứng lại tác dụng của các kích thích bằng sự thay đổi tính thấm của màng đối với các ion và điện thế màng. Trong điều kiện tự nhiên cơ hưng phấn dưới ảnh hưởng của các xung động thần kinh được truyền theo các dây thần kinh vận động đến cơ. Cơ hưng phấn khi kích thích trực tiếp hay gián tiếp lên cơ bằng các kích thích khác nhau như cơ học, nhiệt học, hoá học, dòng điện v.v...

Tính dẫn truyền của cơ vân đó là khả năng dẫn truyền điện thế hoạt động dọc theo toàn bộ sợi cơ. Tốc độ dẫn truyền hưng phấn của cơ ếch 3-4 m/giây, còn ở cơ của động vật đồng nhiệt là 12-13 m/giây.

Tính co của cơ vân đó là khả năng co hay thay đổi trương lực cơ khi hưng phấn.

Tính đàn hồi của cơ vân được thể hiện bằng khả năng chống lại sự biến dạng khi co và giãn để duy trì trạng thái ban đầu. Dưới tác dụng của một lực, cơ thay đổi hình dạng, ngừng tác dụng của lực, cơ trở về trạng thái ban đầu. Tính đàn hồi của cơ vân có giới hạn, quá giới hạn đó cơ không thể trở lại hình dáng ban đầu được nữa. Nếu cơ bị kéo dài quá 40% chiều dài của nó thì các vạch Z bị phá huỷ, cơ mất tính đàn hồi và chết. Bình thường, ở trạng thái nghỉ cơ luôn chịu sức kéo từ hai đầu bám của nó, nên cơ luôn ở trạng thái trương lực nhất định. Trạng thái trương lực này còn được duy trì nhờ có cơ chế điều hoà trương lực cơ từ phía hệ thần kinh trung ương.

#### 10.1.4.3. Các kiểu co cơ

Theo sự thay đổi sức căng và chiều dài của cơ, người ta chia ra co đẳng trương và co đẳng trường.

Co cơ đẳng trương (isometric) là co cơ mà các sợi cơ không thể co ngắn lại, nhưng sức căng của cơ tức trương lực tăng lên.

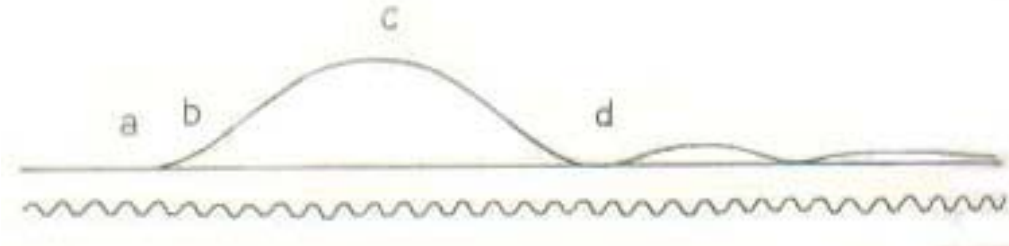
Co cơ đẳng trường (isotonic) là sự co cơ, trong đó các sợi cơ ngắn lại, nhưng sức căng của cơ không thay đổi.

Trong cơ thể, các cơ có thể co cả đẳng trương và đẳng trường. Nhưng hầu hết co cơ là sự hỗn hợp của cả hai loại co. Khi đứng, người ta căng cơ tứ đầu để xiết chặt khớp gối và giữ cho chân cứng. Đó là co đẳng trương. Ngược lại, khi người ta nâng tự do một vật nhẹ bằng cơ nhị đầu, đó là co cơ đẳng trường. Co các cơ chân trong lúc chạy là sự hỗn hợp của co cơ đẳng trương và co cơ đẳng trương: co đẳng trương giữ cho chân cứng khi chân chạm lên mặt đất và co đẳng trương để chuyển động các chân.

Theo cách tác động vào cơ cũng như hình thức co, người ta chia ra co cơ đơn độc và co cứng.

### 1). Co cơ đơn độc

Kích thích trực tiếp lên cơ hoặc lên dây thần kinh vận động của cơ bằng một kích thích đơn lẻ với cường độ đủ mạnh sẽ gây ra co cơ đơn độc. Một lần co cơ đơn độc có 3 giai đoạn hay còn gọi là 3 pha: giai đoạn tiềm tàng, giai đoạn cơ co và giai đoạn cơ giãn.



**Hình 10.2. Đường co cơ vân đơn độc**

*a: thời điểm kích thích; a-b: thời gian tiềm tàng;*

*b-c: thời gian cơ co; c-d: thời gian cơ giãn.*

*Đường dưới đồ thị co cơ là đường đánh dấu thời gian (0,01 giây).*

Giai đoạn tiềm tàng là khoảng thời gian ngắn kể từ lúc tác nhân kích thích bắt đầu tác động lên cơ cho đến khi cơ bắt đầu co. Theo phương pháp ghi cơ cơ thường dùng trên trụ ghi thời gian tiềm tàng chiếm khoảng 0,01 giây, còn theo phương pháp ghi bằng máy ghi điện cơ hiện đại thời gian tiềm tàng chỉ khoảng 0,0025 giây.

Giai đoạn cơ co diễn ra ngay sau giai đoạn tiềm tàng. Thời gian giai đoạn co của cơ thường vào khoảng 0,04 giây. Tuy nhiên, thời gian giai đoạn co của cơ tùy thuộc vào các loài động vật. Ví dụ, giai đoạn co của cơ cánh côn trùng là 0,003-0,004 giây, cơ của ếch là 0,04 giây, của thỏ 0,07 giây, của rùa 4 giây.

Thời gian co của cùng một cơ còn phụ thuộc vào trạng thái chức năng của cơ, vào nhiệt độ và các điều kiện khác. Khi tăng nhiệt độ thời gian cơ co giảm xuống, khi một môi trường thời gian co của cơ tăng lên.

Lực cơ co thể hiện trên đồ thị bằng biên độ co cơ. Lực co cơ đơn độc của một sợi cơ độc lập không phụ thuộc vào cường độ kích thích, nghĩa là tuân theo quy luật “tất cả hay không có gì”. Song lực co của cơ được cấu tạo từ nhiều sợi cơ lại có sự phụ thuộc vào cường độ kích thích. Kích thích gián tiếp chế phẩm cơ - thần kinh bằng dòng điện dưới ngưỡng, cơ không co. Kích thích dòng điện ngưỡng cơ co lại. Tiếp tục tăng cường độ dòng điện lên trên ngưỡng cơ sẽ co mạnh hơn. Hiện tượng này được giải thích bằng sự liên quan giữa cường độ kích thích với số lượng các sợi cơ được hưng phấn. Tuy nhiên, khi cơ co tối đa, thì dù dòng điện có lớn mấy đi nữa, lực co của cơ cũng không thể tăng hơn nữa.

Giai đoạn cơ giãn xảy ra tiếp sau giai đoạn cơ co, thời gian giãn ở cơ ếch là 0,05 giây. Ở các động vật khác nhau, ở các cơ khác nhau thời gian cơ giãn khác nhau. Ngoài ra thời gian cơ giãn còn phụ thuộc vào trạng thái chức năng của cơ và vào tuổi tác.

### 2). Co cứng

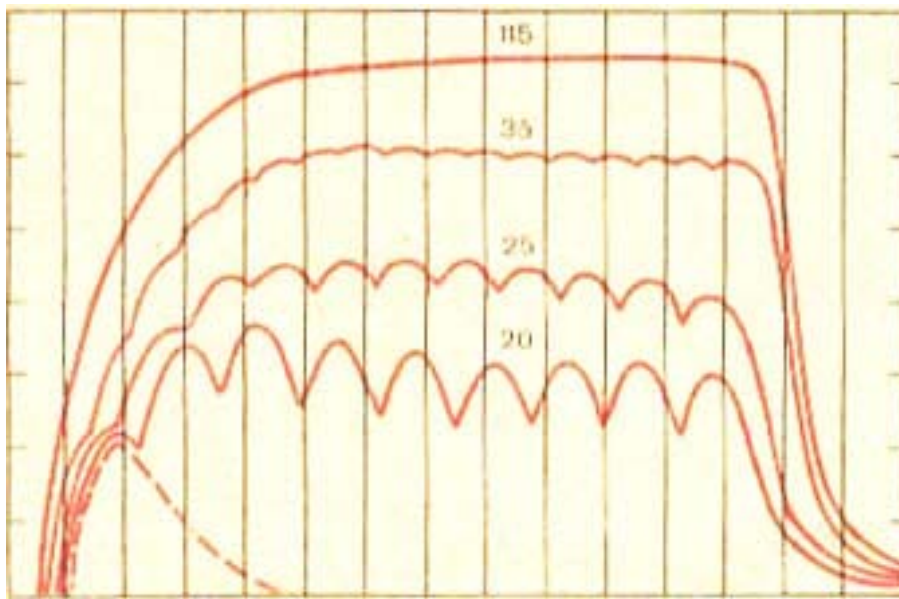
Trong điều kiện tự nhiên các cơ vân trong cơ thể thường nhận từ hệ thần kinh trung ương không phải một xung động, mà một loạt các xung động nối tiếp nhau. Dưới ảnh hưởng của những loạt xung động như vậy sẽ gây ra co cơ mạnh và kéo dài, được gọi



là co cứng. Co cứng cơ vân ở người được gây ra bằng một loạt xung thần kinh với tần số không dưới 20 xung/giây. Tần số các xung thích hợp nhất để gây co cứng ở người giao động từ 115 đến 200 xung/giây. Kích thích cơ dếp của ếch với tần số 20-30 xung/giây gây được co cứng cơ này. Cơ của một số loài côn trùng co cứng xảy ra khi kích thích có tần số đạt trên 300 xung/giây.

Co cứng cơ vân ở người được gây ra bằng một loạt xung thần kinh với tần số không dưới 20 xung/giây. Tần số các xung thích hợp nhất để gây co cứng ở người giao động từ 115 đến 200 xung/giây. Cơ chế tạo ra co cứng được giải thích như sau: Khi khoảng cách giữa các xung kích thích vào dây thần kinh vận động truyền đến cơ dài hơn thời gian cơ co đơn giản, thì cơ vân kịp co lại và giãn ra. Trong trường hợp này ta ghi được co cơ đơn độc. Khi khoảng cách giữa các xung kích thích ngắn hơn thời gian cơ co đơn giản, thì cơ co lại khi nhận được kích thích và chưa kịp giãn ra đã bị một xung động mới truyền đến gây co tiếp. Các lần co cơ nối tiếp nhau trong trường hợp này sẽ chồng lên nhau và tạo ra một đường co cơ tổng hợp có biên độ cao dần.

Tùy thuộc vào tần số các xung kích thích sẽ nhận được co cứng răng cưa hay co cứng trơn.



**Hình 10.3. Đồ thị ghi co cơ vân khi kích thích bằng các tần số khác nhau**

*Đồ thị co cơ đơn độc được biểu thị bằng đường cong ngắt quãng. Số trên các đồ thị là tần số kích thích. Kích thích bằng tần số 20-35 xung/giây gây ra co cứng răng cưa, còn bằng tần số 115 xung/giây gây ra co cứng trơn.*

Co cứng răng cưa xảy ra trong trường hợp tần số kích thích tương đối thấp, khoảng cách giữa hai kích thích nhỏ hơn thời gian cơ co và cơ giãn, nhưng lớn hơn thời gian cơ co. Trong trường hợp tần số kích thích cao, thời gian giữa hai kích thích bằng hoặc ngắn hơn thời gian cơ co, sẽ nhận được co cứng trơn. Sau khi ngừng kích thích gây co cứng, các sợi cơ lúc đầu không giãn ra hoàn toàn, chiều dài của chúng chỉ trở lại bằng mức ban đầu sau một thời gian nhất định. Hiện tượng này được gọi là co cứng tồn dư.

### 3). Đơn vị vận động

Mỗi sợi thần kinh vận động thường phân bố đến nhiều sợi cơ khác nhau. Tất cả các sợi cơ cùng với sợi thần kinh vận động điều khiển chúng được gọi là đơn vị vận động. Số lượng các sợi cơ trong một đơn vị vận động trong các cơ vân của người giao động trong phạm vi rất lớn. Nhìn chung, những cơ nhỏ, vận động nhanh và cần bảo đảm tính chính xác cao có ít sợi cơ trong một đơn vị vận động. Ví dụ, một số cơ thanh quản chỉ có 2 đến 3 sợi cơ trong một đơn vị vận động, trong đó mỗi sợi cơ nhận sự điều khiển của một số sợi thần kinh. Ngược lại những cơ lớn vận động tương đối chậm và không cần sự kiểm soát chính xác thì có nhiều sợi cơ hơn, có thể đến 3000 sợi trong một đơn vị vận động. Ví dụ, phần lớn cơ bụng và chân trung bình có hàng trăm sợi cơ, còn cơ dạng cá bơn có đến 2000 sợi cơ trong một đơn vị vận động.

Do tốc độ dẫn truyền hưng phấn trong các sợi thần kinh điều khiển cơ vân rất lớn, nên các sợi cơ hợp thành đơn vị vận động, thực tế được chuyển sang trạng thái hưng phấn cùng một lúc. Trên đường ghi điện thế của đơn vị vận động có nhiều điện thế hoạt động của các sợi cơ cùng hưng phấn. Điện thế hoạt động của các sợi cơ cùng một đơn vị vận động khác với điện cơ tổng hợp do điện thế của nhiều đơn vị vận động tạo nên.

#### 10.1.4.4. Cơ chế co cơ

Có nhiều thuyết về co cơ, nhưng thuyết được thừa nhận hiện nay là thuyết trượt và lồng vào nhau giữa các sợi actin và myosin làm cho đơn vị co cơ ngắn lại do Szent – Gyorgyi đề xuất. Căn cứ của thuyết trượt là sự thay đổi cấu trúc - hình dạng của myosin và sự tương tác giữa myosin và actin trong quá trình co cơ. Phân tử myosin tồn tại dưới hai dạng, đó là dạng bền vững và dạng không bền vững. Có hai dạng như vậy là vì trong phân tử myosin có chứa ATP và ATPase. ATP và ATPase đều mang điện tích âm, giữa chúng có một lực tĩnh điện đẩy nhau, làm cho chuỗi polypeptid ở một đầu của phân tử myosin có dạng duỗi thẳng, đó là dạng không bền. Khi có mặt của ion  $\text{Ca}^{++}$ , ATP ở đầu tự do của chuỗi polypeptit gắn với ADP có trên phân tử actin làm mất điện tích âm và lực tĩnh điện giữa ATPase và ATP, nên chuỗi polypeptit sẽ có dạng xoắn là dạng bền vững.

Trong điều kiện cơ nghỉ, đầu tự do của chuỗi polypeptid của myosin gắn với ATP và do có lực đẩy tĩnh điện, nên phân tử myosin ở dạng không bền. Các phân tử actin G gắn với ADP. Do đầu tự do của chuỗi polypeptid của phân tử myosin có ATP mang điện tích âm và phân tử actin G có ADP mang điện tích âm, nên lực đẩy tĩnh điện ngăn cản sự tương tác giữa actin và myosin. Sự tương tác đó không xảy ra lúc nghỉ còn do tác dụng của troponin I (TpI).

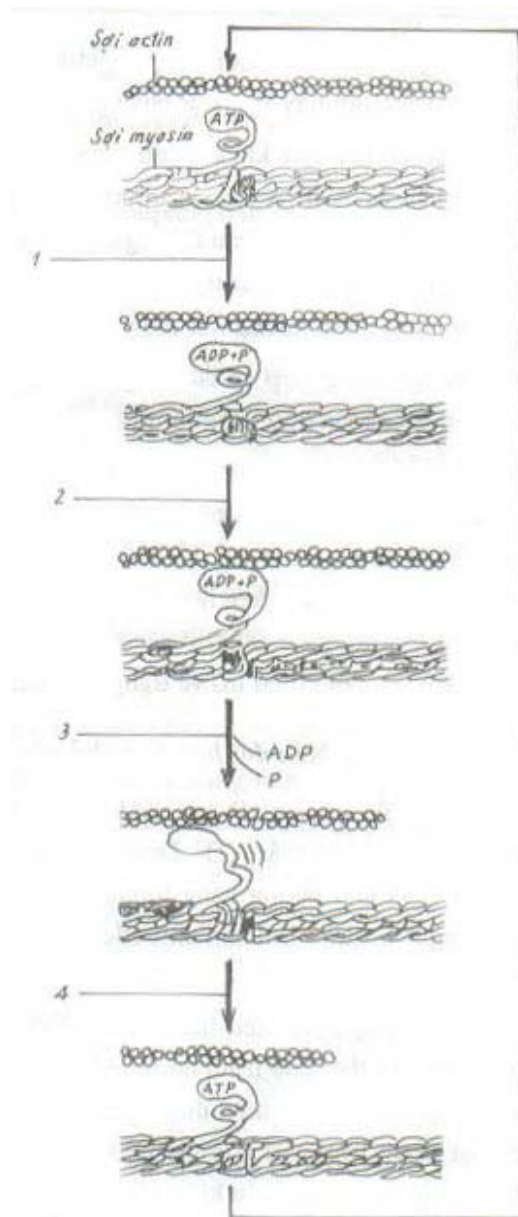
Khi cơ bị kích thích, điện thế từ màng sợi cơ truyền theo hệ thống T vào bên trong sợi cơ sẽ gây khử cực lan rộng trên toàn bộ lưới cơ tương, làm giải phóng các  $\text{Ca}^{++}$  từ các bể chứa vào cơ tương, đến khoảng trung gian giữa các phân tử actin và myosin. Một hợp chất được tạo thành giữa  $\text{Ca}^{++}$  với một bên là  $\text{ATP}^{(-)}$  của myosin và một bên là  $\text{ADP}^{(-)}$  của actin. ATP của myosin bị trung hoà, lực đẩy giữa ATPase và ATP trên phân tử myosin không còn nữa, nên ATPase tiến sát vào ATP, phân giải ATP thành ADP và  $\text{H}_3\text{PO}_4$ . Năng lượng được giải phóng từ phản ứng này sẽ cắt đứt liên kết giữa actin và myosin, chuỗi polypeptid của myosin xoắn lại và sợi actin trượt ngược chiều so với myosin, cơ co lại. Ngoài tác dụng tạo phức hợp  $\text{Ca}^{++}$  - ATP - ADP, các  $\text{Ca}^{++}$  còn gắn với troponin C (TpC) làm cho chất này mất tác dụng ức chế sự tương tác giữa actin và myosin, nghĩa là có tác dụng gây co cơ.

Sau khi cơ co, bơm  $\text{Ca}^{++}$  - ATPase bắt đầu hoạt động, nhanh chóng bơm các  $\text{Ca}^{++}$  trở lại các ống dọc và dự trữ trong các bể chứa. ADP ở đầu tự do của chuỗi polypeptid của myosin được phosphoryl hoá thành ATP. Sự tái tổng hợp ATP làm xuất hiện lực đẩy tĩnh điện, chuỗi polypeptid trên myosin được duỗi thẳng thành dạng không bền. Đồng thời, do nồng độ  $\text{Ca}^{++}$  ở các tơ cơ giảm thấp, lực đẩy giữa các sợi actin và myosin được thiết lập trở lại, sợi cơ trở về dạng ban đầu.

Cơ chế co cơ được trình bày ở trên quá thiên về lực tương tác tĩnh điện, chưa chú ý đến sự biến đổi năng lượng hoá học thành lực và công cơ học trong co cơ. Hiện nay một số nhà khoa học như A.L.Lehninger, D.I.Nelson, M.M.Cox đưa ra cách giải thích khác về cơ chế co cơ. Theo họ, khi có xung động thần kinh đến cơ, các  $\text{Ca}^{++}$  từ lưới cơ tương được giải phóng vào cơ tương. Ở đây  $\text{Ca}^{++}$  kết hợp với TpC (tại vị trí gắn calci của troponin). Sự gắn của  $\text{Ca}^{++}$  làm cho troponin thay đổi cấu hình, vị trí kết hợp với myosin của actin G được bộc lộ, làm cho nó sẵn sàng kết hợp với đầu myosin được năng lượng hoá. Đầu myosin được năng lượng hoá là nhờ sự phân giải ATP thành ADP và phosphat dưới tác dụng của ATPase được hoạt hoá bởi  $\text{Ca}^{++}$ . Cả ADP và phosphat đều gắn với đầu của myosin. Tiếp theo, actin G và myosin kết hợp với nhau và tạo thành phức hợp sinh lực. Lúc này đầu myosin trải qua sự thay đổi cấu hình, các cầu ngang thay đổi các liên kết với trục của sợi myosin từ  $90^\circ$  thành  $45^\circ$ , tạo ra lực và sinh công, làm cho các sợi myosin và actin di chuyển ngược chiều nhau. Đồng thời đầu myosin chuyển từ cấu hình năng lượng hoá thành cấu hình khử năng lượng (ADP và phosphat tách khỏi đầu myosin). Một phân tử ATP mới đến kết hợp với đầu myosin và quá trình trở lại giống như ban đầu.

#### 10.1.4.5. Năng lượng co cơ

Cơ co bóp được là nhờ năng lượng của quá trình hoá học. Quá trình này được chia làm 2 pha: pha không có sự tham gia của oxy, còn gọi là pha yếm khí và pha có sự tham gia của oxy, còn gọi là pha hiếu khí. Trong mỗi pha đều có sự phân giải các chất, sự giải phóng năng lượng và sự tái tổng hợp các chất bị phân giải trước đó. Trong pha yếm khí sự thuỷ phân ATP bởi ATPase chiếm vị trí đầu tiên. ATP bị tách nhóm acid phosphoric lúc đầu chuyển thành ADP, sau đó mất nhóm acid phosphoric thứ hai sẽ chuyển thành acid adenylic.



**Hình 10.4. Sơ đồ cơ chế co cơ có tính đến vai trò của năng lượng hoá học trong việc sinh lực và công cơ học (theo A.L.Lehninger và cộng sự).**

1. ATP bị thuỷ phân thành ADP và P chúng vẫn còn gắn với đầu myosin;
2. Đầu myosin gắn với sợi actin;
3. P và ADP được giải phóng, đầu myosin trải qua một sự thay đổi cấu hình làm dịch chuyển sợi myosin và actin;
4. ATP gắn với đầu myosin làm cho sợi actin tách khỏi sợi myosin.

Thủy phân 1 mol ATP thành ADP và acid phosphoric giải phóng 7 kcal/mol, còn thành acid adenylic giải phóng khoảng 14 kcal/mol. Năng lượng được giải phóng khi phân giải ATP được sử dụng để cơ cơ. Trong cơ cơ ATP bị tiêu hao, do đó cần phải có sự tái tổng hợp ATP mới có thể bảo đảm hoạt động của cơ kéo dài được. Năng lượng cần cho tái tổng hợp ATP được lấy từ quá trình khử nhóm phosphoryl của creatinphosphat thành creatin và acid phosphoric. Khi khử 1 mol creatinphosphat như vậy sẽ giải phóng được khoảng 6,5 kcal. Một quá trình khác diễn ra chậm hơn đó là tách hexosophosphoric thành acid phosphoric và acid lactic, đồng thời giải phóng khoảng 14,5 kcal. Acid phosphoric được giải phóng do khử creatinphosphat và tách hexosophosphoric kết hợp với acid adenylic để tạo thành ATP. Việc tái tổng hợp ATP diễn ra trong một thời gian rất ngắn, chỉ vài phần nghìn giây. Tái tổng hợp creatinphosphat được thực hiện do sự kết hợp creatin với acid phosphoric.

Trong pha hiếu khí, năng lượng được giải phóng với số lượng nhiều nhất. Năng lượng này được sử dụng cho việc cơ cơ và tái tổng hợp các chất bị thủy phân trong pha yếm khí. Ở pha này có sự thủy phân glucose và tách hexosophosphat tạo ra các acid lactic. Chỉ khoảng 1/6 lượng acid lactic được tạo ra được oxy hóa thành  $\text{CO}_2$  và  $\text{H}_2\text{O}$ . Khi oxy hoá mỗi mol acid lactic sẽ giải phóng được 204,3 kcal. Năng lượng của phản ứng oxy hoá này được sử dụng để tái tổng hợp glucose và glycogen từ lượng acid lactic còn lại, để tái tổng hợp ATP và creatinphosphat. Như vậy, khi cơ hoạt động, năng lượng được giải phóng nhiều nhất là do oxy hoá glucid. Ngoài ra cũng có sự thủy phân một phần protein và lipid. Khi tuần hoàn máu đến cơ tốt, lượng glucose và oxy đầy đủ, cơ sẽ hoạt động bằng năng lượng của quá trình oxy hoá, sự tái tổng hợp các chất bị phân giải khi cơ hoạt động sẽ được tăng cường nên việc sử dụng các chất và năng lượng sẽ tiết kiệm hơn và cơ lâu mệt hơn.

#### 10.1.4.6. Lực và công của cơ

Lực cơ là chỉ số biểu hiện khả năng hoạt động của cơ. Người ta thường đánh giá lực cơ bằng hai chỉ số là lực tuyệt đối và lực tương đối của cơ. Lực tuyệt đối của một cơ được đo bằng trọng lượng cực đại mà cơ đó có khả năng nâng lên. Lực của cơ phụ thuộc vào chiều dài, thiết diện chức năng (mặt cắt vuông góc với sợi cơ), cấu tạo, trạng thái hoạt động, điều kiện làm việc của cơ. Lực của cơ còn phụ thuộc vào các xung động thần kinh gây ra cơ cơ, vào quá trình chuyển hoá vật chất và vào lứa tuổi.

Để có thể so sánh lực của các cơ khác nhau trong cùng một cơ thể, hoặc lực của những cơ tương ứng ở các cơ thể khác nhau, người ta thường tính lực tương đối của cơ. Lực tương đối được tính bằng công thức:

Lực tương đối ( $\text{kg}/\text{cm}^2$ ) = lực tuyệt đối (kg)/thiết diện chức năng của cơ ( $\text{cm}^2$ ). Ví dụ, ở người lực tương đối của cơ nhai là  $10 \text{ kg}/\text{cm}^2$ , của cơ nhị đầu cánh tay là  $11,4 \text{ kg}/\text{cm}^2$ , của cơ tứ đầu cánh tay là  $16,8 \text{ kg}/\text{cm}^2$ .

Công của cơ được xác định bằng tích số trọng lượng được nâng lên với trị số co ngắn lại của cơ. Công của cơ được biểu thị bằng công thức:

$$W = L \times D$$

trong đó W là công (kg/m hay g/cm), L là trọng lượng (kg hay g), D là trị số co ngắn lại của cơ (m hay cm). Khi cơ không mang trọng lượng thì công của cơ bằng không, còn mang trọng lượng thì cơ sẽ sản sinh ra một công. Nếu tăng dần trọng lượng do cơ nâng lên thì lúc đầu công của cơ tăng dần rồi sau đó giảm dần. Khi trọng lượng rất lớn, cơ không thể nâng lên được, công của cơ bằng không.

Năng lượng cần để thực hiện công là từ các phản ứng hoá học ở các tế bào cơ trong lúc cơ co. Tuy vậy, không phải tất cả năng lượng đó được chuyển thành công, chỉ khoảng 15-30% được chuyển thành công, phần còn lại được chuyển thành nhiệt.

Hiệu suất cơ cơ hay hệ số công có ích là tỷ số giữa năng lượng được chuyển thành công và toàn bộ năng lượng được giải phóng trong cơ lúc co. Hiệu suất cơ cơ ở cơ người từ 15 đến 25%, nếu luyện tập tốt hiệu suất đó có thể tăng đến 30%, còn ở gia súc trung bình khoảng 20-30%.

#### 10.1.4.7. Sự mệt mỏi của cơ

Sự mệt mỏi được hiểu là sự giảm tạm thời khả năng hoạt động của các tế bào, cơ quan và toàn bộ cơ thể. Sự mệt mỏi xuất hiện khi hoạt động và mất đi sau khi nghỉ ngơi. Cơ cơ mạnh và kéo dài sẽ dẫn đến tình trạng mệt cơ. Ở những vận động viên điền kinh, người ta nhận thấy hiện tượng mệt cơ tăng tỷ lệ thuận với mức giảm glycogen cơ. Mệt cơ là do những biến đổi trong cơ gây ra bởi thiếu oxy và bởi sự tích lũy các chất chuyển hóa trong cơ. Tuần hoàn máu có thể chống lại những biến đổi này, nhưng sự lưu thông của máu trong lúc cơ đang co có thể bị giảm vì khi cơ co, sức căng trong cơ tăng lên đè vào các mạch máu. Thực nghiệm cho thấy sự dẫn truyền xung động qua xinap thần kinh - cơ có thể bị giảm sau những hoạt động cơ kéo dài, do đó cũng làm giảm khả năng cơ cơ. Xinap thần kinh - cơ thường bị mệt sớm hơn so với cơ. Ngoài ra sự giảm hoạt động cơ của cơ còn liên quan tới sự mệt mỏi của các trung khu thần kinh điều hoà hoạt động của các cơ.

### 10.2. Sinh lý dây thần kinh

#### 10.2.1. Cấu trúc và đặc điểm của sợi thần kinh

Sợi thần kinh là các nhánh của tế bào thần kinh gồm sợi trục hay axon và sợi nhánh hay dendrit. Chiều dài các sợi trục từ vài micromet đến vài chục centimet, còn chiều dài của các sợi nhánh có thể tới 1mm. Chiều dày của sợi trục bằng nhau theo suốt chiều dài của sợi và bằng khoảng vài micromet. Các sợi thần kinh được chia thành hai loại: sợi có myelin hay sợi trắng và sợi không có myelin hay sợi xám.

Sợi thần kinh có myelin tính từ giữa ra biên gồm có sợi trục, bao myelin và một màng bao bọc ngoài cùng. Sợi trục xuất phát trực tiếp từ thân neuron, gồm có nhiều tơ thần kinh nằm suốt dọc chiều dài của sợi thần kinh. Các tơ thần kinh nằm trong nguyên sinh chất bán lỏng (neuroplasma). Xung quanh sợi trục là tế bào Schwann. Màng của tế bào Schwann cuộn quanh sợi trục, tạo thành nhiều lớp có chứa myelin. Giữa sợi trục và bao myelin còn có một bao nguyên sinh chất nữa gọi là bao Mauthner. Bao myelin không liên tục trên sợi trục mà có những chỗ ngắt quãng, thường ở chỗ ranh giới của hai tế bào Schwann, chỗ ngắt quãng đó gọi là eo Ranvier. Khoảng cách giữa hai eo Ranvier dài khoảng 1,5 – 2 mm. Eo Ranvier là nơi trao đổi các ion và các chất dinh dưỡng giữa sợi trục và dịch kẽ. Ở cuối sợi thần kinh, sợi trục chia ra nhiều nhánh nhỏ không có myelin, các nhánh nhỏ tận cùng bằng một đầu phình to gọi là cúc tận cùng.

Sợi thần kinh không có myelin chỉ được bao quanh một màng liên kết mỏng. Giữa sợi trục và màng liên kết có nhân, khiến cho sợi thần kinh có dạng sần sùi. Ở động vật có xương sống các sợi thần kinh không có myelin chủ yếu là các sợi thần kinh thực vật. Các sợi thần kinh cảm giác và vận động có myelin là thành phần của các dây thần kinh đi đến các cơ quan cảm giác và cơ vận. Các sợi thần kinh đi chung với nhau tạo thành một bó, được bao bọc bởi màng mô liên kết gọi là dây thần kinh. Tỷ lệ giữa các sợi thần kinh

không có myelin và các sợi có myelin trong dây thần kinh khác nhau giao động từ 1/1 đến 4/1. Ở động vật không xương sống các sợi thần kinh không có myelin chiếm đa số.

Theo chức năng, các sợi thần kinh được chia làm 3 loại: sợi cảm giác (hay hướng tâm), sợi liên hợp (hay trung gian), sợi vận động (hay ly tâm).

Các sợi cảm giác dẫn truyền các xung thần kinh từ các thụ cảm thể (receptor) ở các cơ quan cảm giác vào hệ thần kinh trung ương. Thân neuron có sợi thần kinh cảm giác nằm trong các hạch thần kinh ở ngoài hệ thần kinh trung ương.

Các sợi thần kinh liên hợp xuất phát từ thân neuron nằm trong hệ thần kinh trung ương. Cả sợi trục và sợi nhánh thuộc neuron này cùng nằm trong hệ thần kinh trung ương, chúng nối các neuron trong hệ thần kinh với nhau. Các sợi vận động xuất phát từ các neuron nằm trong hệ thần kinh trung ương hoặc trong các hạch thần kinh ở ngoài hệ thần kinh trung ương, sợi trục của neuron hướng đến các cơ quan thực hiện.

Theo cấu trúc - chức năng, các sợi thần kinh ngoại vi được chia thành 3 nhóm: A, B và C.

- Các sợi thần kinh nhóm A có myelin, đường kính từ 1 đến 22 micromet. Thuộc nhóm A có các sợi thần kinh vận động chạy đến cơ vân và các sợi thần kinh hướng tâm truyền hưng phần từ các thụ cảm thể xúc giác, áp lực, cảm giác cơ - khớp, các thụ cảm thể của các nội tạng.

- Các sợi thần kinh nhóm B có màng myelin mỏng, đường kính từ 1 đến 3,5 micromet. Thuộc nhóm này có các sợi thần kinh thực vật trước hạch.

- Các sợi thần kinh nhóm C không có myelin, đường kính từ 0,5 đến 2 micromet. Thuộc nhóm này có các sợi thần kinh thực vật sau hạch, các sợi thần kinh hướng tâm truyền cảm giác đau, cảm giác nhiệt, áp lực.

Các sợi thần kinh không thể tồn tại được khi tách khỏi thân neuron. Khi sợi thần kinh bị đứt, thì phần ngoại vi của nó bị thoái hóa, tiêu biến. Khi nối đoạn ngoại vi bị thoái hóa với đoạn trung tâm còn giữ mối liên hệ với thân neuron, đoạn ngoại vi bắt đầu tái sinh. Sợi thần kinh bắt đầu mọc từ đoạn trung tâm ra ngoại vi khoảng 2-3 ngày sau khi bị cắt đứt và được nối lại. Sự tái sinh các sợi thần kinh diễn ra rất chậm, mỗi ngày chỉ phát triển được 0,3-1 mm.

Ở các cơ quan khác nhau thời gian phục hồi chức năng của các sợi thần kinh sau khi bị đứt khác nhau. Ở cơ những dấu hiệu đầu tiên về sự phục hồi chức năng của sợi thần kinh bắt đầu sau khoảng 5-6 tuần, sự phục hồi hoàn toàn xảy ra chậm hơn nhiều, phải sau mấy tháng, có khi cả năm.

### 10.2.2. Dẫn truyền hưng phần trong các sợi thần kinh

#### 10.2.2.1. Các quy luật dẫn truyền trong các sợi thần kinh

Qua các nghiên cứu sự dẫn truyền hưng phần trong các sợi thần kinh người ta đã xác định được một số quy luật của quá trình này như sau:

- Quy luật toàn vẹn và liên tục về sinh lý. Để có thể dẫn truyền hưng phần trên các sợi thần kinh, điều kiện bắt buộc là sự toàn vẹn về cấu tạo giải phẫu và chức năng sinh lý của sợi thần kinh. Vì vậy, khi bị cắt đứt hay bị tác dụng bởi một số yếu tố bất kỳ nào làm rối loạn tính toàn vẹn về giải phẫu thì sợi thần kinh sẽ mất đi khả năng dẫn truyền hưng phần. Ví dụ, thắt dây thần kinh, làm căng quá mức các sợi thần kinh đều làm mất khả năng dẫn truyền hưng phần. Sợi thần kinh cũng không thể dẫn truyền hưng phần khi có các tác động gây rối loạn đến sự phát sinh xung động thần kinh. Ví dụ, làm lạnh hay nóng

quá, tác động của các hoá chất khác nhau, đặc biệt là các chất gây tê ... đều có tác dụng ngăn cản sự dẫn truyền hưng phấn theo các sợi thần kinh.

- Quy luật dẫn truyền hai chiều. Khi kích thích vào sợi thần kinh, hưng phấn sẽ được truyền theo hai chiều của nó, nghĩa là hưng phấn được truyền ra ngoại vi và truyền vào trung tâm. Sự dẫn truyền hưng phấn hai chiều của sợi thần kinh có thể chứng minh bằng thí nghiệm sau:

Trong các cơ đùi của ếch (*m. gracilis*) có hai nửa, mỗi nửa nhận được các nhánh khác nhau được tách từ các sợi thần kinh vận động. Ta tách cơ *gracilis* ra làm hai phần, chúng chỉ liên hệ với nhau bằng các nhánh của các sợi thần kinh. Sau đó ta kích thích một nửa của cơ bằng dòng điện và thấy hai nửa cơ *gracilis* đều co lại. Điều đó chứng tỏ rằng hưng phấn đã được truyền theo các nhánh của cùng một axon, lúc đầu theo chiều hướng tâm, sau đó theo chiều ly tâm.

Quy luật dẫn truyền hai chiều trên các sợi thần kinh không mâu thuẫn với trường hợp dẫn truyền trong cung phản xạ là dẫn truyền một chiều từ ngoại vi về trung ương, rồi từ trung ương ra ngoại vi. Dẫn truyền trong cung phản xạ không chỉ đơn thuần diễn ra ở trên các sợi thần kinh mà còn phải qua các xinap - cấu trúc chỉ cho phép hưng phấn truyền theo một chiều nhất định.

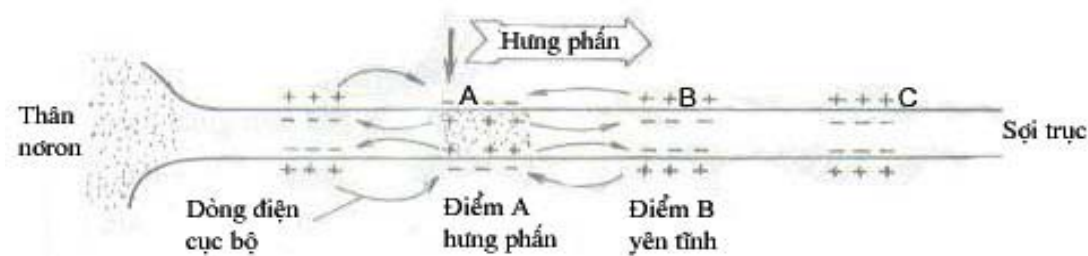
- Quy luật dẫn truyền riêng biệt. Các sợi thần kinh ngoại vi đều được cấu tạo từ rất nhiều các sợi thần kinh, trong đó có các sợi thần kinh vận động, các sợi thần kinh cảm giác và các sợi thần kinh thực vật. Các sợi thần kinh nằm trong cùng một dây thần kinh có thể được bắt nguồn từ các cấu trúc ở ngoại vi ở xa nhau. Ví dụ, dây thần kinh hông điều khiển tất cả các cơ, xương, mạch máu và da của chân. Các cơ quan và các mô ở ngoại vi hoạt động bình thường được là nhờ các xung động được dẫn truyền theo từng sợi thần kinh riêng biệt, mà không truyền hưng phấn từ sợi này sang sợi khác và chỉ thể hiện tác dụng trên những tế bào nào có sợi thần kinh đến để chi phối mà thôi. Sự dẫn truyền hưng phấn riêng biệt trong từng sợi thần kinh của dây thần kinh pha có thể chứng minh bằng thí nghiệm trên cơ vân được chi phối bởi dây thần kinh pha được cấu tạo từ một số rễ của tủy sống. Nếu kích thích một trong số các rễ đó, thì không phải toàn bộ các cơ đều co, mà chỉ có nhóm cơ được điều khiển bởi rễ bị kích thích co lại. Các thí nghiệm ghi điện thế hoạt động từ các sợi thần kinh khác nhau trong một dây thần kinh đã chứng minh một cách chính xác sự dẫn truyền hưng phấn riêng biệt theo các sợi thần kinh cùng nằm trong một dây thần kinh.

#### 10.2.2.2. Cơ chế dẫn truyền hưng phấn trên sợi thần kinh

##### 1). Dẫn truyền hưng phấn trên sợi thần kinh không có myelin

Sợi thần kinh cũng như các tế bào khác trong cơ thể, ở trạng thái nghỉ ngơi, mặt ngoài màng tích điện dương và mặt trong của màng tích điện âm. Khi bị kích thích, tại nơi kích thích (điểm A) màng của sợi trục đã bị thay đổi tính thấm đối với các  $\text{Na}^+$ . Kết quả là màng từ trạng thái phân cực chuyển thành trạng thái đảo cực, tạo ra sự chênh lệch điện thế giữa điểm hưng phấn (điểm A) và điểm còn yên tĩnh (điểm B), làm phát sinh dòng điện hoạt động gọi là dòng điện cục bộ. Dòng điện cục bộ này sẽ là tác nhân kích thích để gây hưng phấn cho điểm B, sau đó cho điểm C. Những biến đổi này cứ thế diễn ra cho đến tận cùng của sợi thần kinh. Nói cách khác, trạng thái hưng phấn tại một điểm trên sợi thần kinh đã dẫn đến sự hưng phấn của các điểm kế tiếp và cứ như thế hưng phấn được lan truyền.



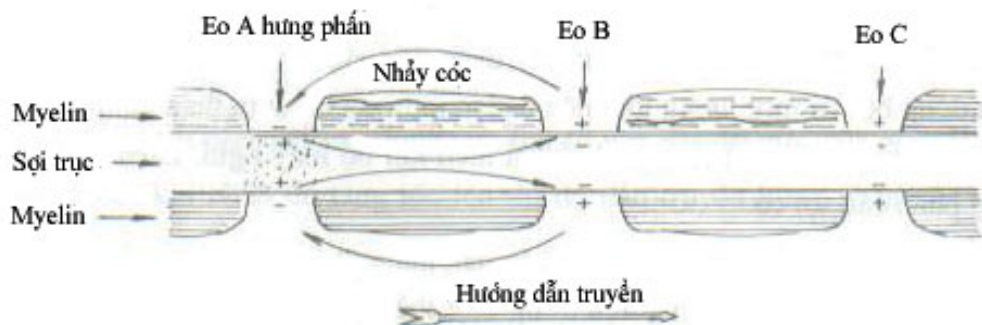


**Hình 10.5. Sự dẫn truyền hưng phấn trên sợi thần kinh không có myelin**

## 2). Dẫn truyền hưng phấn trên các sợi thần kinh có myelin

Sự dẫn truyền hưng phấn trên sợi thần kinh có myelin về bản chất giống như dẫn truyền hưng phấn trên sợi thần kinh không có myelin: điện thế được truyền từ điểm hưng phấn đến điểm chưa hưng phấn. Tuy nhiên, do cấu trúc khác nhau, nên dẫn truyền hưng phấn trên sợi thần kinh có myelin và không có myelin có sự khác biệt nhất định. Trên các sợi thần kinh không có myelin hưng phấn được truyền liên tục dọc theo toàn màng còn trên các sợi thần kinh có myelin hưng phấn chỉ có thể truyền theo kiểu "nhảy cóc" qua các phần sợi bị bọc bởi màng myelin có tính cách điện.

Ở trạng thái nghỉ, bề mặt ngoài của màng ở tất cả các eo Ranvier đều được tích điện dương và mặt trong màng tích điện âm. Giữa các eo Ranvier cạnh nhau không có sự chênh lệch điện thế. Khi eo Ranvier A hưng phấn thì tại đó đã xảy ra hiện tượng đảo cực. Điều này làm xuất hiện dòng điện hoạt động chạy trong sợi trục chiều từ eo Ranvier A đến eo Ranvier B và qua eo Ranvier B nhảy về eo Ranvier A. Khi đi qua eo Ranvier B, dòng điện hoạt động làm cho nó hưng phấn bằng cách làm thay đổi điện tích ở màng. Lúc này tại eo Ranvier A hưng phấn vẫn còn được tiếp tục, tạm thời trở thành tro. Do đó, eo Ranvier B chỉ có khả năng gây hưng phấn ở eo Ranvier C và quá trình cứ thế tiếp tục diễn ra cho đến tận cùng sợi thần kinh. Sự dẫn truyền hưng phấn bằng phương thức "nhảy cóc" trên các sợi thần kinh có myelin ưu việt hơn so với dẫn truyền hưng phấn trên các sợi không có myelin. Dẫn truyền hưng phấn theo phương thức "nhảy cóc" có tốc độ cao hơn so với dẫn truyền liên tục, đồng thời tiết kiệm được năng lượng hơn, vì sự chuyển dịch các  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  chỉ diễn ra ở các eo Ranvier, gây ra sự đảo cực, chứ không diễn ra trên toàn sợi như ở sợi không có myelin.



**Hình 10.6. Sự dẫn truyền hưng phấn trên sợi thần kinh có myelin**

Tốc độ dẫn truyền hưng phấn tỷ lệ thuận với đường kính và tùy thuộc vào loại và tính chất của sợi thần kinh. Các sợi thần kinh nhóm A $\alpha$  có đường kính 12-22 micromet, có myelin có tốc độ dẫn truyền rất lớn, đạt 70-120 m/giây, trong khi đó các sợi thần kinh nhóm C không có myelin, có đường kính 0,5- 2 micromet, có tốc độ dẫn truyền hưng phấn thấp, chỉ khoảng 0,5-3 m/giây.

#### 10.2.2.3. Dẫn truyền hưng phấn từ sợi thần kinh sang sợi cơ

Sự dẫn truyền hưng phấn trong các sợi thần kinh và các sợi cơ được thực hiện là nhờ sự lan truyền các xung động theo bề mặt của màng sợi thần kinh và sợi cơ. Khác với sự dẫn truyền hưng phấn theo các sợi thần kinh có myelin và không có myelin được trình bày ở trên, sự dẫn truyền hưng phấn trong trường hợp này được thực hiện bằng sự biến đổi chức năng của xinap thần kinh - cơ (nơi tiếp xúc giữa sợi thần kinh và sợi cơ) dưới tác dụng của chất trung gian hoá học (chất dẫn truyền).

Xinap thần kinh - cơ còn được gọi là bộ máy thần kinh - cơ. Về mặt cấu tạo một xinap bao gồm 3 phần là màng trước xinap, khe xinap và màng sau xinap. Màng trước xinap là đầu tận cùng nhánh thần kinh của sợi trục trong tế bào thần kinh vận động. Phần này thường phình to ra và được gọi là cúc xinap. Trong cúc xinap có nhiều túi với đường kính khoảng 50 nm chứa acetylcholin và có nhiều ty thể có kích thước lớn hơn so với các ty thể trong sợi trục. Trong một xinap thần kinh - cơ của động vật có vú có chứa khoảng 20.000 túi acetylcholin, chiếm khoảng 30% thể tích của nó. Khe xinap là khoảng gian bào ở giữa màng trước xinap và màng sau xinap, thường rộng khoảng 50 nm. Màng sau xinap là màng của sợi cơ, chứa khoảng 4 triệu cholinoreceptor và chứa nhiều enzym cholinesterase. Diện tích của xinap thần kinh - cơ ở các động vật có vú khoảng 2-3  $\mu\text{m}^2$ . Khi các receptor tiếp xúc với acetylcholin, kênh  $\text{Na}^+$  được hoạt hoá, tính thấm của màng đối với ion này tăng lên.

Acetylcholin là chất dẫn truyền hưng phấn, bảo đảm cho các xung động thần kinh từ sợi thần kinh gây hoạt hoá màng sau của xinap thần kinh - cơ. Khi acetylcholin bị thủy phân bởi cholinesterase thì sự dẫn truyền hưng phấn qua xinap thần kinh - cơ sẽ không thực hiện được. Dẫn truyền hưng phấn được dễ dàng khi có sự cộng các "lượng tử" được giải phóng từ các túi chứa nó (mỗi "lượng tử" chứa khoảng 2000 phân tử acetylcholin), cũng như có sự tăng lượng acetylcholin trong khe xinap.

Lúc nghỉ, không có các xung động thần kinh truyền đến, tại xinap thần kinh - cơ chỉ có một lượng nhỏ acetylcholin được bài xuất và bài xuất một cách rời rạc, không đồng bộ, nên chỉ làm xuất hiện các vi điện thế sau xinap với biên độ khoảng 0,5 mV. Các điện thế này không thể tạo được điện thế hoạt động sau xinap.

Khi có một xung động thần kinh truyền đến, các "lượng tử" acetylcholin được bài xuất một cách đồng bộ với một lượng lớn khoảng vài triệu phân tử nên đã tạo ra trong xinap thần kinh - cơ một điện thế lớn gấp 50 - 80 lần biên độ của vi điện thế xuất hiện khi bộ máy nghỉ. Điện thế này có khả năng gây ra hưng phấn các sợi cơ.

Trong trường hợp có kích thích gây co cơ kéo dài, hưng phấn trong xinap thần kinh - cơ không bị ngừng ngay, mà còn có thể tiếp tục trong một thời gian nhất định nữa. Sau đó có sự suy giảm tạm thời sự dẫn truyền các xung động do đã bài xuất một lượng lớn acetylcholin. Ngược lại, trong trường hợp cơ không co kéo dài và lượng acetylcholin được bài xuất ít, thì khi ngừng kích thích dây thần kinh, hưng phấn trong xinap cơ - thần kinh được tăng lên. Trong trường hợp với nhịp kích thích tối ưu dây thần kinh vận động

thì khi dẫn truyền hưng phấn từ dây thần kinh sang cơ lượng acetylcholin sẽ được tiết kiệm hơn và hoạt động cơ diễn ra tốt hơn.

Dẫn truyền hưng phấn qua xinap thần kinh - cơ có hai đặc điểm cơ bản: hưng phấn chỉ dẫn truyền một chiều từ sợi thần kinh sang sợi cơ và tốc độ dẫn truyền qua xinap bị chậm lại so với tốc độ dẫn truyền trên sợi thần kinh. Sự dẫn truyền một chiều qua xinap là do khe xinap tương đối rộng làm cho điện thế hoạt động xuất hiện ở sợi cơ không có khả năng tác dụng gây hưng phấn sợi thần kinh. Tốc độ dẫn truyền qua xinap bị chậm lại là do quá trình này có nhiều giai đoạn, bao gồm thời gian bài xuất chất trung gian hoá học, khuếch tán nó qua khe xinap đến màng sau xinap, hoạt hoá màng sau xinap làm xuất hiện điện thế hoạt động. Ở các xinap thần kinh - cơ vân chậm xinap khoảng 0,2 - 0,5 miligiây, còn ở xinap thần kinh - cơ trơn khoảng 5 - 10 miligiây.