

ЛЬВІВСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ФІЗИЧНОЇ КУЛЬТУРИ

Кафедра біохімії та гігієни

Трач В.М.

Сибіль М.Г.

Гложик І.З.

Біоенергетичне забезпечення м'язової роботи

Лекція з навчальної дисципліни

“Біохімічні основи рухової активності”

для студентів III курсу

спеціальності 024 хореографія

“ЗАТВЕРДЖЕНО”

на засіданні кафедри

біохімії та гігієни

„31” серпня 2018 р. протокол № 1

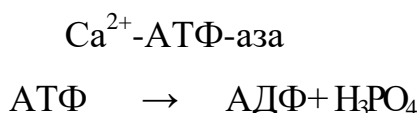
Зав.каф ____д.б.н. Борецький Ю.Р.

Тема: Біоенергетичне забезпечення м'язової роботи

План.

1. Загальна характеристика механізмів енергоутворення.
 2. Креатинфосфокіназний механізм ресинтезу АТФ.
 3. Гліколітичний механізм ресинтезу АТФ.
 4. Міокіназний механізм ресинтезу АТФ.
 5. Аеробний шлях відновлення запасів АТФ.
1. Послідовність залучення енергосистем при різних фізичних навантаженнях та їх адаптація в процесі тренувань.

Безпосередніми джерелом енергії при м'язовій діяльності є АТФ. Звільнення енергії відбувається при ферментативному гідролізі молекули АТФ до АДФ і ортофосфату:



Хімічна енергія в процесі м'язового скорочення перетвориться в механічну роботу м'язів, а при розслабленні забезпечує активний транспорт Ca^{2+} у саркоплазматичний ретикулум. Вміст АТФ у м'язах складає близько 5 ммоль/кг сирової маси тканини (0,25-0,40%). Підвищення її вмісту приводить до пригнічення АТФ-ази міозину, а відповідно і до перешкоджання утворення спайок між актином і міозином. Зниження нижче 2 ммоль/кг сирової маси веде до порушення роботи Ca^{2+} насосу в саркоплазматичному ретикулумі при розслабленні м'язів, фактор розслаблення втрапить свою активність і м'яз буде скорочуватись до повного вичерпання АТФ, поки не увійде у стан стійкого скорочення (рігора), що може спостерігатись, наприклад, при марафонському бігу або запливі.

Запаси АТФ у м'язових волокнах можуть забезпечувати виконання інтенсивної роботи тільки протягом дуже короткого часу - 0,5-1,5 с, або 3-4 поодиноких скорочень максимальної сили. Підтримка концентрації АТФ на певному рівні і подальше виконання м'язової роботи відбувається завдяки швидкому відновленню (*ресинтезу*) АТФ із продуктів її розпаду і такої кількості енергії, яка виділилася при розпаді:



Енергетичними джерелами для ресинтезу АТФ у скелетних м'язах та інших тканинах виступають багаті енергією фосфатвмісні речовини, що присутні в тканинах (креатинфосфат, АДФ) чи утворюються в процесі катаболізму глікогену, жирних кислот та інших енергетичних субстратів (наприклад, метаболіти дифосфогліцерінова і фосфопіровиноградна кислоти), а також енергія протонного (H^+) градієнту на мембрані мітохондрій, що утворюється в результаті аеробного окиснення різних речовин.

У залежності від того, за допомогою якого біохімічного процесу постачається енергія для утворення молекул АТФ, виділяють чотири механізми ресинтезу АТФ у тканинах. Кожен механізм має свої метаболічні та біоенергетичні особливості. У енергозабезпеченні м'язової роботи використовуються різні механізми в залежності від інтенсивності і тривалості вправи, що виконується.

Загальна характеристика механізмів енергоутворення.

Ресинтез АТФ може здійснюватися у реакціях, що протікають без участі кисню (*анаеробні механізми*) чи за участю кисню, що вдихається (*аеробний механізм*).

У звичайних умовах ресинтез АТФ у тканинах відбувається переважно аеробно, а при напруженій м'язовій діяльності, коли транспорт кисню до м'язів утруднений, а потреба в ньому дуже висока, у тканинах активуються й три види анаеробних шляхів ресинтезу АТФ.

До анаеробних механізмів належать:

- *креатинфосфокіназний* (алактатний) механізм, що забезпечує ресинтез

АТФ за рахунок перефосфорилування між креатинфосфатом і АДФ;

- *гліколітичний* (лактатний) механізм, що забезпечує ресинтез АТФ у процесі ферментативного анаеробного розщеплення глікогену м'язів чи глюкози крові, що закінчується утворенням молочної кислоти, тому і називається лактатним;

- *міокіназний* механізм, що здійснює ресинтез АТФ за рахунок реакції перефосфорилування між двома молекулами АДФ за участю ферменту міокінази (аденілаткінази).

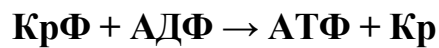
Аеробний механізм ресинтезу АТФ включає в основному реакції окисного фосфорилування, що протікають у мітохондріях. Енергетичними субстратами аеробного окиснення є глюкоза, жирні кислоти, частково амінокислоти, а також проміжні метаболіти гліколізу та окиснення жирних кислот – молочна кислота, кетонів тіла.

Кожен механізм має різні енергетичні можливості, які характеризуються за наступними критеріями оцінки механізмів енергоутворення: *максимальна потужність, швидкість розгортання, метаболічна ємність і ефективність*. *Максимальна потужність* - це найбільша швидкість утворення АТФ у даному метаболічному процесі. Вона лімітує граничну інтенсивність роботи, виконуваної за рахунок даного механізму. *Швидкість розгортання* оцінюється часом досягнення максимальної потужності даного шляху ресинтезу АТФ від початку роботи. *Метаболічна ємність* відображає загальну кількість АТФ, що може бути отримана в даному механізмі ресинтезу за рахунок величини запасів енергетичних субстратів; ємність лімітує обсяг роботи, що виконується. *Метаболічна ефективність* - це та частина енергії, що накопичується в макроергічних зв'язках АТФ; вона визначає економічність роботи, що виконується й оцінюється загальним значенням коефіцієнта корисної дії (ККД), що представляє відношення корисно витраченої енергії до її загальної кількості, що виділилась в даному метаболічному процесі.

Анаеробні механізми є основними в енергозабезпеченні короткотривалих вправ високої інтенсивності, а аеробні - при тривалій роботі помірної інтенсивності.

Сигналом для початку ресинтезу АТФ є поява продуктів гідролізу АТФ.

Креатинфосфокіназний механізм ресинтезу АТФ. Креатинфосфокіназний шлях ресинтезу АТФ (алактатний) забезпечує ресинтез АТФ за рахунок креатинфосфату, концентрація якого у м'язах у 3-4 рази вища ніж АТФ. Це реакція перифосфорилування між креатинфосфатом та АДФ, яку каталізує фермент креатинфосфокіназа:



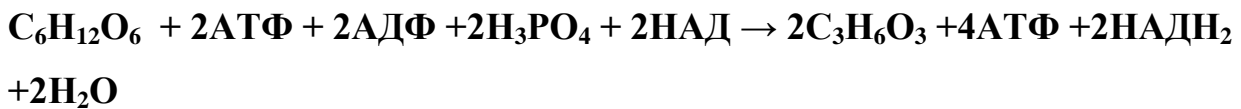
Висока швидкість цього шляху забезпечується високою спорідненістю КрФ і АДФ, реакція протікає безпосередньо на міофібрилах. Максимальна потужність розвивається на 0,5-0,7 с інтенсивної роботи, що свідчить про велику швидкість розгортання, і підтримується 10-15с у нетренованих, та 25-30с у високо тренованих спринтерів. З максимальною швидкістю креатинфосфокіназний механізм протікає до тих пір, поки не вичерпуються запаси креатинфосфату.

Процес забезпечує постійність АТФ при різкому її використанні під час інтенсивної роботи та при нагромадженні АТФ в період відпочинку (перифосфорилування АТФ і вільного креатину). Максимальна потужність його вища потужності анаеробного гліколізу в 1,5-2 рази і аеробного процесу в 3-4 рази. Швидкість розщеплення креатинфосфату пропорційна інтенсивності вправи або величині м'язового напруження. Метаболічна ємність креатинкіназної реакції невелика, бо запаси КрФ перевищують запаси АТФ лише у 3 рази. На 5-й с роботи вміст метаболіту знижується на 1/3, на 15-й с – наполовину. Після цього починається гліколітичний механізм. Метаболічна ефективність креатинфосфокіназної реакції становить 76%.

Креатинфосфокіназний механізм ресинтезу АТФ відіграє вирішальну роль в енергозабезпеченні короткотривалої роботи максимальної інтенсивності протягом 15-30с, наприклад біг на 100 м, плавання на короткі дистанції, стрибки, метання. Він забезпечує можливість швидкого переходу від спокою до роботи, раптових змін темпу по ходу її виконання, а також фінішного прискорення. Функціонує креатинфосфокіназна система переважно в швидкокоротливих м'язових волокнах, тому складає біохімічну основу швидкості та локальної м'язової сили.

Запаси креатинфосфату в організмі залежать від вмісту креатину, який можна поповнювати вживаючи харчові добавки. Вміст креатинфосфату у м'язах збільшується у 1,5-2 рази під час адаптації організму до швидкісних і силових фізичних навантажень, що збільшує ємність даного механізму ресинтезу АТФ.

Гліколітичний механізм ресинтезу АТФ. У ньому використовуються внутрішні запаси глікогену, і глюкоза, що надходить з крові. Дані метаболіти розщеплюються до молочної кислоти.



Більшість ферментів гліколізу локалізовані у саркоплазмі м'язових волокон. Фосфорилаза та гексокіназа активуються підвищеними концентраціями АДФ та неорганічного фосфату в саркоплазмі, також фосфорилаза активується катехоламінами та іонами Ca^{2+} , рівень яких зростає при м'язовому скороченні. У процесі гліколізу молекули глюкози активуються АТФ і перетворюються в субстрат окиснення – фосфогліцериновий альдегід. У результаті окиснення альдегід перетворюється в кислоту, енергія окиснення концентрується у макроергічних фосфатних зв'язках. У процесі гліколізу утворюються дві макроергічні сполуки, які беруть участь у синтезі АТФ: дифосфогліцеринова і фосфоенолпіровиноградна кислоти. За рахунок цих речовин ресинтезується 4 молекули АТФ в розрахунку на 1 молекулу глюкози. Енергетичний баланс гліколізу складається з врахуванням кількості АТФ, що витрачається на першочергове активування вуглеводу. При використанні в якості енергетичного джерела глюкози, за рахунок окиснення її молекули утворюється 2, а при використанні глікогену – 3 молекули АТФ, які можуть бути витрачені при м'язовій роботі. Утворення кінцевого продукту гліколізу – молочної кислоти – відбувається тільки за відсутності кисню, однак гліколіз може відбуватись і в присутності кисню і тоді він закінчується утворенням піровиноградної кислоти.

Гліколітичний механізм підключається з перших секунд роботи, про що свідчить підвищення концентрації молочної кислоти у м'язах. Активації гліколізу

сприяє зниження запасів КрФ та накопичення АМФ, що утворюється в міокіназній реакції ресинтезу АТФ. Вихід гліколізу – 2 мол АТФ, глікогенолізу – 3 мол АТФ.

Максимальна потужність гліколітичного механізму у два рази нижча за потужність креатинфосфокіназної реакції, та у 2-3 рази вища потужності аеробного процесу. Швидкість розгортання – 20-30с. До кінця 1-ї хвилини роботи це основний механізм ресинтезу АТФ. Але далі відбувається зниження активності ферментів гліколізу внаслідок дії молочної кислоти та зниження внутрішньоклітинного рН. Половинний час цього механізму, тобто час, за який швидкість процесу знижується наполовину становить 15 хв. Метаболічна ємність залежить від внутрішньом'язових запасів вуглеводів та ємності буферних систем, які стабілізують величину внутрішньоклітинного рН. Вона забезпечує виконання анаеробної роботи від 30 с до 2-3 хв.

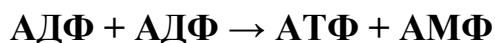
Гліколітичний механізм - це основний шлях енергоутворення у вправах субмаксимальної потужності (біг на середні дистанції, плавання на 100 і 200 м, велосипедні гонки на треку і т.п.). За рахунок гліколізу відбуваються тривалі прискорення по ходу вправи та на фініші дистанції. Саме цей механізм енергоутворення є біохімічною основою спеціальної швидкісної витривалості організму.

Гліколітичний механізм ресинтезу АТФ супроводжується нагромадженням молочної кислоти у м'язах, концентрація якої знаходиться в прямій залежності від потужності і загальної тривалості вправи. Молочна кислота володіє вираженою фізіологічною дією: вона нагромаджується у великих кількостях у працюючих м'язах, викликає різке підвищення осмотичного тиску, в результаті чого клітини набухають і стискають нервові закінчення, з'являється відчуття болю і свинцевого тягару у м'язах. Молочна кислота у водному середовищі піддається дисоціації на іони і викликає зміну концентрації водневих іонів і величини рН внутрішньоклітинного середовища. Помірне зрушення рН у кислу сторону активує роботу ферментів дихального циклу в мітохондріях і підсилює аеробне енергоутворення. Значна зміна рН середовища в м'язах від 7,35 у стані спокою до 6,5 при виснаженні пригнічує ферменти, що регулюють швидкість гліколізу і

скорочення м'язів. При значенні внутрішньом'язового рН 6,4 припиняється розщеплення глікогену, знижується рівень АТФ і розвивається втома. Молочна кислота може дифундувати через клітинні мембрани за градієнтом концентрації і надходити з працюючих м'язів у кров. Звичайно максимальне нагромадження молочної кислоти в крові спостерігається через 5-7 хв після роботи. Молочна кислота взаємодіє з бікарбонатною буферною системою крові, що приводить до утворення "неметаболічного" надлишку CO_2 . Збільшення концентрації іонів H^+ водню та підвищення тиску CO_2 у крові сприяють активації дихального центру, тому при виході молочної кислоти в кров різко посилюється легенева вентиляція й постачання кисню до працюючих м'язів. Значне нагромадження молочної кислоти, поява надлишкового CO_2 , зміна рН і гіпервентиляція легень, що відображають посилення гліколізу в м'язах, виявляється при збільшенні інтенсивності вправи, що виконується більше 50% максимальної аеробної потужності. Цей рівень навантаження позначається як *поріг анаеробного обміну (ПАНО)*, чи *поріг лактату (ПЛ)*. Чим раніш він буде досягнутий, тим швидше вступить в дію гліколіз, який супроводжується нагромадженням молочної кислоти та наступним розвитком втоми працюючих м'язів.

Величина ПАНО є важливим показником ефективності процесів енергоутворення у м'язах, інтенсивності тренуючих навантажень, росту ступеня тренуваності, що широко використовується при біохімічному контролі функціонального стану спортсмена. У багатьох спортсменів ПАНО відповідає рівню молочної кислоти, рівному 2-4 ммоль/л. З ростом ступеня тренуваності на витривалість поріг лактату збільшується, тобто настає при більш інтенсивній роботі.

Міокіназна реакція. Відбувається у м'язах, при значному збільшенні концентрації АДФ у саркоплазмі. Вона полягає в перенесенні макроергічної фосфатної групи з однієї молекули АДФ на іншу, з утворенням АТФ. Каталізує дану реакцію фермент міокіназа.



Механізм функціонує при вираженій м'язовій втомі, коли швидкість процесів ресинтезу АТФ не врівноважують швидкість розщеплення АТФ. З цього погляду міокіназну реакцію можна розглядати як аварійний механізм, що забезпечує ресинтез АТФ в умовах, коли інші шляхи ресинтезу вже неможливі.

Аеробний механізм енергоутворення. Основна частина енергії, яка необхідна для життєдіяльності організму, звільняється у аеробних окисних процесах, які називаються окисним фосфорилуванням. Він забезпечує 90% загальної кількості АТФ, що ресинтезується в організмі. Ферменти окисного фосфорилування знаходяться у мітохондріях. В якості субстрату аеробного окиснення використовуються глюкоза, молочна та піровиноградна кислоти, гліцерин, жирні кислоти, амінокислоти, кетонів тіла та інші недоокиснені продукти метаболізму. Всі ці речовини перетворюються у ацетил-КоА, який далі окиснюється в циклі лимонної кислоти до кінцевих продуктів CO_2 і H_2O за участю великої кількості ферментів та кисню, що вдихається. Енергія окиснення накопичується у відновленій формі переносників водню НАДН₂ і ФАДН₂ які передають високо енергетичні електрони по дихальному ланцюгу на кисень, а протони водню створюють на мембрані мітохондрій протонний градієнт (H^+), який є рушійною силою для генерування АТФ у процесі окисного фосфорилування.

Важливою характеристикою будь-якого процесу енергозабезпечення є його енергетична ефективність – доля всієї вмістимої в речовині енергії, яка може бути перетворена в енергію макроергічних зв'язків і використана для виконання роботи. Підрахунок кількості АТФ, яка може ресинтезуватися при повному окисненні одного глюкозного еквіваленту глікогену в аеробних умовах (38 АТФ) показують, що аеробне окиснення у 12-18 разів більш ефективне, ніж гліколіз, що дає енергію для ресинтезу 2-3 молекул АТФ. При аеробному окисненні пальмітинової кислоти синтезується 131 молекула АТФ, а при окисненні одної молекули стеаринової кислоти - 148 молекул АТФ.

Оскільки на окиснення жирів потрібно на 12% кисню більше, то при використанні однакової кількості кисню, об'єм роботи буде більшим якщо субстратом окиснення будуть вуглеводи.

Швидкість утворення АТФ у процесі окисного фосфорилування залежить від наступних факторів: співвідношення АТФ/АДФ; кількості кисню в клітині, та ефективності його використання; кількості систем дихальних ферментів у мітохондріях; цілісності мембран; кількості мітохондрій; концентрації гормонів, іонів Ca^{2+} .

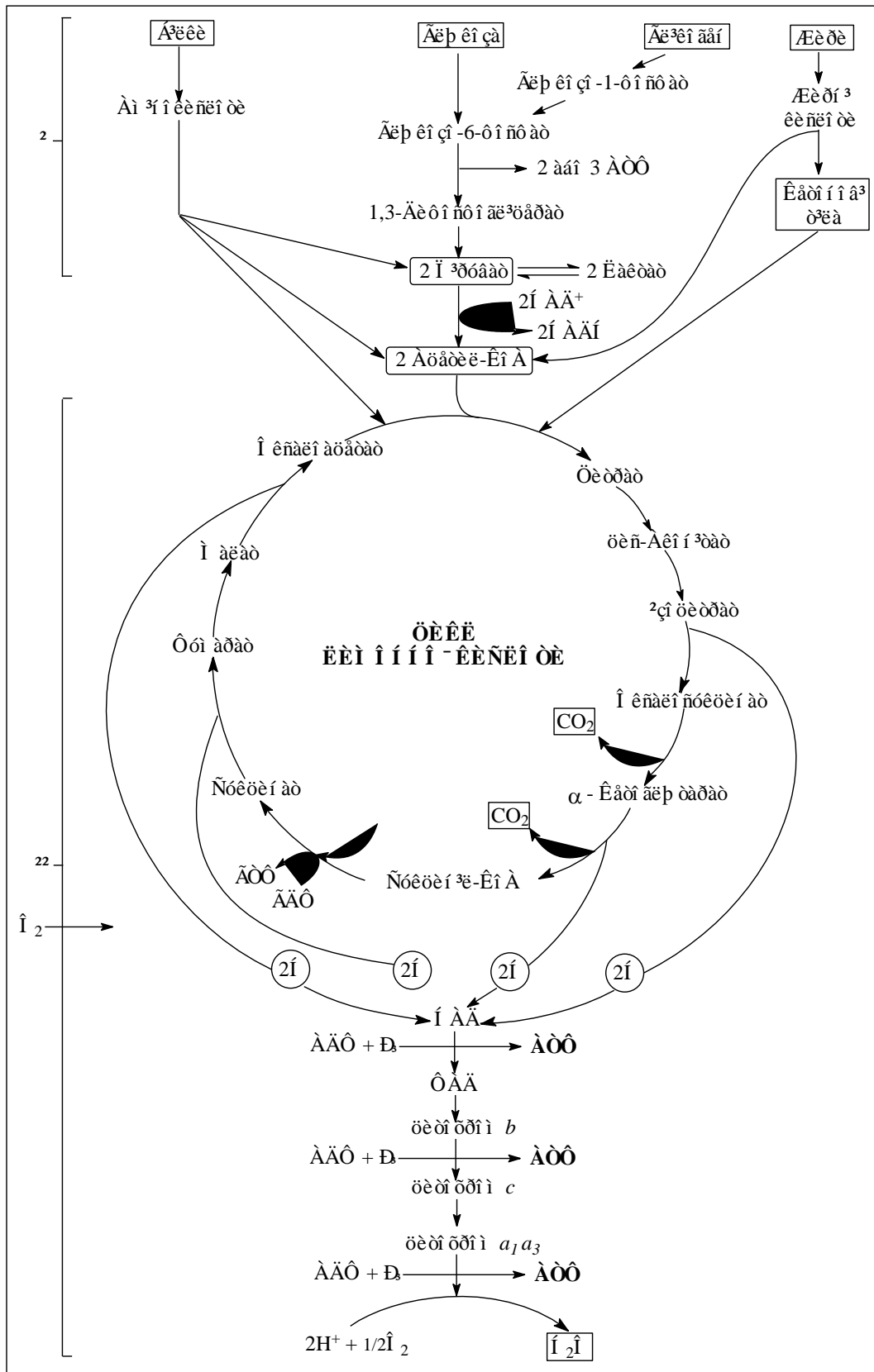


Схема аеробного механізму ресинтезу АТФ, що включає процеси анаеробного перетворення (I) і аеробне окиснення - тканинне дихання (II)

Зниження концентрації АТФ, що спостерігається відразу після початку виконання інтенсивного фізичного навантаження, активує дихальну систему, що

постачає кисень. Кількість кисню, що використовується легенями є пропорційна кількості кисню, який використовується для окисного фосфорилування. Частота дихання та ЧСС нормалізуються після нормалізації підвищених потреб клітин у АТФ.

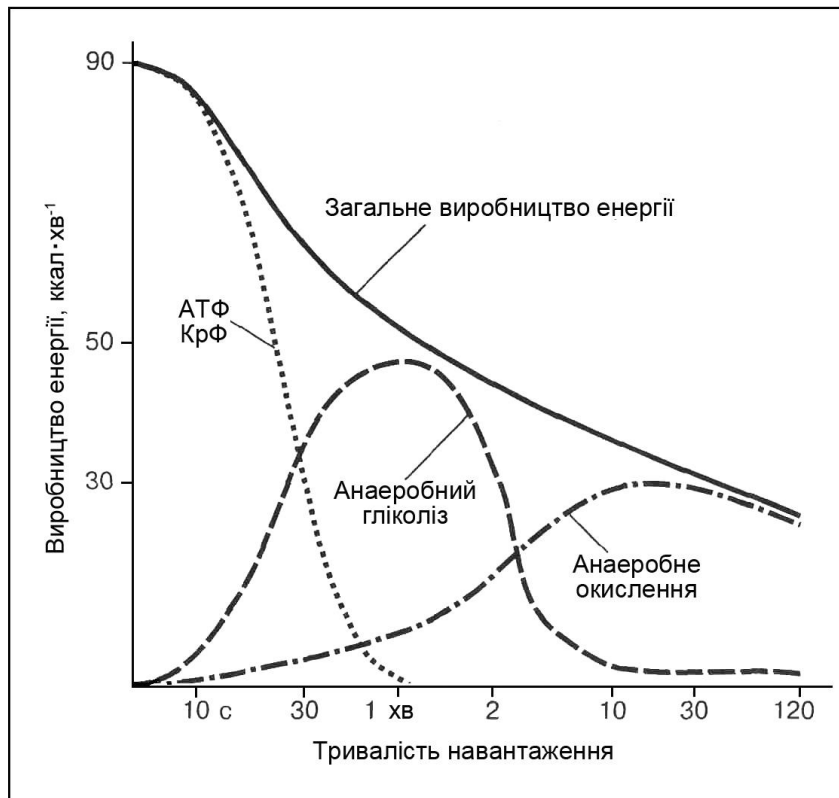
Максимальна потужність даного процесу залежить від швидкості надходження та утилізації кисню в клітині. Вона досягається на 2-3 хв неінтенсивної роботи у спортсменів та 4-5 хв у неспортсменів. Цей процес активно протікає у повільноскоротливих волокнах. Метаболічна ємність – безмежна, оскільки існують великі запаси енергетичних джерел.

Аеробний механізм є основним при тривалій роботі великої і помірної потужності: бігу на дистанції 5 і 10 км, марафонському бігу, велогонках, плаванні на 800 і 1500 м. Він є біохімічною основою загальної витривалості.

Підключення енергетичних систем при різних фізичних навантаженнях та їх адаптація в процесі тренування.

В умовах відносного спокою і при роботі помірної інтенсивності АТФ у скелетних м'язах відновлюється за допомогою аеробного механізму. На максимальну потужність він виходить на 2-4-й хвилині роботи у неспортсменів і вже на 1-й хвилині - у спортсменів, підтримуючи її протягом декількох годин. При зміні потужності роботи активуються анаеробні механізми. Робота різної потужності і тривалості забезпечується різними механізмами енергоутворення.

Послідовність та вклад механізмів анаеробного та аеробного енергоутворення в енергетику різних вправ зображено на рисунку:



Це добре прослідковується по загальному енергетичному внеску кожного механізму в енергозабезпечення бігу на різні дистанції.

Біг на короткі дистанції (100 і 200 м) є вправою

максимальної потужності, тривалість виконання якої не перевищує 25с. Основним механізмом енергозабезпечення організму під час бігу на 100 м є креатинфосфокіназний, при виконанні бігу на 200 м крім цього механізму істотну роль у ресинтезі АТФ відіграє гліколіз. Тому у м'язах спостерігається різке зниження вмісту креатинфосфату і глікогену при одночасному збільшенні концентрації креатину, неорганічного фосфату, молочної кислоти і підвищенні активності ферментів реакцій гліколізу. Вклад аеробного механізму на таких дистанціях може складати лише 10-20%.

При бігу на 400 м 10% затрат енергії забезпечує креатинфосфокіназний механізм, особливо в період стартового розбігу та прискорення на фініші. 60% енергії забезпечує анаеробний гліколіз. На долю аеробного процесу припадає 25% загального енергетичного запиту.

Біг на середні дистанції (800, 1000 і 1500 м) характеризується субмаксимальною потужністю, тривалістю роботи від 40-50 с до 3-5 хв і гліколітичним ресинтезом енергії в організмі (45%-75%).

При бігу на 5 та 10 км аеробне окиснення вуглеводів є основним механізмом енергозабезпечення роботи (87-97%). Вклад анаеробних джерел ще досить високий і становить 15% загальних витрат енергії.

При *марафонському* бігу затрати енергії поповнюються лише за рахунок аеробного механізму ресинтезу. Значна частина енергії утворюється за рахунок окиснення жирів, при чому ступінь їх використання залежить від тренуваності спортсмена.

Із збільшенням тривалості бігу зменшується частка анаеробних механізмів енергоутворення і збільшується частка аеробного енергоутворення. Однак, в умовах змагань спостерігається максимальне посилення всіх систем, що забезпечують спеціальну працездатність, а передомінування якоїсь окремої системи залежить від тривалості вправи.

Потужність роботи зв'язана обернено пропорційною залежністю з її тривалістю. Чим більша потужність, тим швидше відбуваються біохімічні зміни, які ведуть до втоми і припинення роботи. Виходячи з потужності роботи і механізмів енергозабезпечення усі циклічні вправи, згідно класифікації В.С. Фарфеля (1970) поділені на зони: *максимальну, субмаксимальну, велику та помірну*:

Зона потужності	Тривалість роботи	Основні шляхи ресинтезу АТФ	Основні джерела енергії	Тривалість відновного періоду
Анаеробно-алактатна спрямованість				
Максимальна	Від 2-3 до 25-30 с	КрФ-реакція, гліколіз	АТФ, КрФ, глікоген	40-60 хв
Анаеробно-гліколітична спрямованість				
Субмаксимальна	Від 30-40 с до 3-5 хв	Гліколіз, КрФ-реакція	КрФ, глікоген м'язів і печінки,	2-5 год

			ліпіди	
Змішана анаеробно-аеробна спрямованість				
Велика	Від 3-5 до 40-50 хв	Аеробне окиснення, гліколіз	Глікоген м'язів і печінки, ліпіди	5-24 год
Аеробна спрямованість				
Помірна	Від 50-60 до 4-5 год і більше	Аеробне окиснення	Глікоген печінки і м'язів, ліпіди	Доба, декілька діб

Зона максимальної потужності. Тривалість роботи в цій зоні становить 20-30с. Робота забезпечується енергією АТФ, креатин фосфату, частково гліколізу. Швидкість гліколізу у цій зоні не досягає максимальних значень, тому і рівень молочної кислоти не перевищує 1,5 г/л. Вміст глюкози в крові не змінюється.

Зона субмаксимальної потужності. Тривалість роботи в цій зоні становить 30с – 3-5хв. Енергетичне забезпечення здійснюється за рахунок гліколізу, через що у крові зростає рівень молочної кислоти до 2,5 г/л. Збільшується доля аеробних реакцій. Посилюється мобілізація глікогену печінки, у крові збільшується вміст глюкози (до 2г/л). Збільшення проникності клітинних мембран для білків під впливом продуктів анаеробного гліколізу, веде до зростання їх вмісту в крові та до появи у сечі.

Зона великої потужності. Тривалість роботи в цій зоні становить 3-5 хв – 50 хв. Головна роль в енергозабезпеченні належить аеробному механізму, проте на досить високому рівні залишається гліколіз. По мірі збільшення тривалості роботи доля анаеробних процесів знижується.

Зона помірної потужності. Тривалість роботи в цій зоні становить 50 хв – 4-5 год. Основний механізм енергозабезпечення аеробний. Вміст молочної кислоти та глюкози в крові знижується. В сечі з'являються продукти розпаду білків. Відбувається втрата організмом води.

Згідно Я.М. Коцу (1986), фізичні вправи ділять на 8 груп: три анаеробні та п'ять аеробних.

Анаеробні: 1- вправи максимальної анаеробної потужності (до 15-20 с); 2- близької до максимальної (до 20-45с); 3-субмаксимальної анаеробної потужності (до 45-120с).

Аеробні: 1- максимальної аеробної потужності (3-4хв); 2-близької до максимальної (10-30 в); 3-субмаксимальної (30-80хв); 4-середньої (80-120хв); 5- малої аеробної потужності (більше 2 год).

Програмні питання

6. Загальна характеристика механізмів енергоутворення.
7. Креатинфосфокіназний механізм ресинтезу АТФ.
8. Гліколітичний механізм ресинтезу АТФ.
9. Міокіназний механізм ресинтезу АТФ.
10. Аеробний шлях відновлення запасів АТФ.
2. Послідовність залучення енергосистем при різних фізичних навантаженнях та їх адаптація в процесі тренувань.