



国防科技图书出版基金

骨骼肌力产生机理、 仿生及应用

Force Generation Mechanism,
Bionics and Applications of Skeletal Muscle

殷跃红 著



国防工业出版社

National Defense Industry Press



国防科技图书出版基金

骨骼肌力产生机理、仿生及应用

Force Generation Mechanism, Bionics and
Applications of Skeletal Muscle

殷跃红 著

国防工业出版社

· 北京 ·

图书在版编目(CIP)数据

骨骼肌力产生机理、仿生及应用 / 殷跃红著. —北京:
国防工业出版社, 2017. 8

ISBN 978-7-118-11399-0

I. ①骨… II. ①殷… III. ①肌肉骨骼系统-肌力-
研究 IV. ①R322.7

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2017)第 198982 号

※

国防工业出版社出版发行

(北京市海淀区紫竹院南路 23 号 邮政编码 100048)

腾飞印务有限公司印刷

新华书店经售

*

开本 710×1000 1/16 印张 21 $\frac{3}{4}$ 字数 430 千字

2017 年 8 月第 1 版第 1 次印刷 印数 1—2000 册 定价 108.00 元

(本书如有印装错误,我社负责调换)

国防书店: (010)88540777

发行邮购: (010)88540776

发行传真: (010)88540755

发行业务: (010)88540717

致 读 者

本书由中央军委装备发展部国防科技图书出版基金资助出版。

为了促进国防科技和武器装备发展,加强社会主义物质文明和精神文明建设,培养优秀科技人才,确保国防科技优秀图书的出版,原国防科工委于1988年初决定每年拨出专款,设立国防科技图书出版基金,成立评审委员会,扶持、审定出版国防科技优秀图书。这是一项具有深远意义的创举。

国防科技图书出版基金资助的对象是:

1. 在国防科学技术领域中,学术水平高,内容有创见,在学科上居领先地位的基础科学理论图书;在工程技术理论方面有突破的应用科学专著。
2. 学术思想新颖,内容具体、实用,对国防科技和武器装备发展具有较大推动作用的专著;密切结合国防现代化和武器装备现代化需要的高新技术内容的专著。
3. 有重要发展前景和有重大开拓使用价值,密切结合国防现代化和武器装备现代化需要的新工艺、新材料内容的专著。
4. 填补目前我国科技领域空白并具有军事应用前景的薄弱学科和边缘学科的科技图书。

国防科技图书出版基金评审委员会在中央军委装备发展部的领导下开展工作,负责掌握出版基金的使用方向,评审受理的图书选题,决定资助的图书选题和资助金额,以及决定中断或取消资助等。经评审给予资助的图书,由中央军委装备发展部国防工业出版社出版发行。

国防科技和武器装备发展已经取得了举世瞩目的成就。国防科技图书承担着记载和弘扬这些成就,积累和传播科技知识的使命。开展好评审工作,使有限的基金发挥出巨大的效能,需要不断地摸索、认真地总结和及时地改进,更需要国防科技和武器装备建设战线广大科技工作者、专家、教授、以及社会各界朋友的热情支持。

让我们携起手来,为祖国昌盛、科技腾飞、出版繁荣而共同奋斗!

国防科技图书出版基金
评审委员会

国防科技图书出版基金 第七届评审委员会组成人员

主 任 委 员	潘银喜			
副 主 任 委 员	吴有生	傅兴男	赵伯桥	
秘 书 长	赵伯桥			
副 秘 书 长	许西安	谢晓阳		
委 员	才鸿年	马伟明	王小谟	王群书
(按姓氏笔画排序)	甘茂治	甘晓华	卢秉恒	巩水利
	刘泽金	孙秀冬	芮筱亭	李言荣
	李德仁	李德毅	杨 伟	肖志力
	吴宏鑫	张文栋	张信威	陆 军
	陈良惠	房建成	赵万生	赵凤起
	郭云飞	唐志共	陶西平	韩祖南
	傅惠民	魏炳波		

前言

力觉力控制技术一直是科学界与工程界竞相研究的热点,并且在机器人学、超精密制造等领域应用十分广泛。然而,自诞生以来,力觉力控制技术就在力感知、力产生与力控制等方面面临着诸多挑战与难题。从本质上看,力觉力控制技术是一种仿生行为,力触觉是人的重要感觉之一,涉及力信号的感知、处理与响应,而力信号往往具有全局性、统计性与模糊性。可见,成熟的力觉力控制技术应当具备充分的智能性与自适应能力,这需要深入研究其生物近似——人体肢体的力产生的机理、感知与控制原理。对人体的运动来说,力觉力控制主要由运动神经元、骨骼肌以及运动感受器来实现,其中骨骼肌是人体动力之源,人体运动是由骨骼肌协调收缩而产生的综合结果。

在生物力学领域,骨骼肌收缩力的产生机理是最具吸引力和挑战性的研究课题之一。通过分析骨骼肌收缩力学原理,建立合理的骨骼肌力学模型,在肢体运动康复医学和人工肌肉等仿生领域中具有重要应用价值。从本质上来讲,骨骼肌的收缩行为源于肌球蛋白分子马达,它是一种纳米尺度的分子机器,分子马达通过水解三磷酸腺苷(ATP)产生作用力推动细肌丝与粗肌丝相对运动,大量的分子马达集体做功使肌肉产生收缩。目前肌肉收缩的微观机理研究主要集中在分子马达循环过程的定性描述上,很难对分子马达微观动态力学行为进行精确解析。另外,现有骨骼肌生物力学模型主要由 Hill 的宏观能量模型与 Huxley 的微观横桥模型发展而来。Hill 模型描述简单,并已广泛应用于生物医学工程领域,但属于准静态范畴,不够精确;Huxley 模型基于分子马达能态跃迁,能够给出肌小节的动态收缩力。然而,实际上肌肉是由大量肌小节串并联构成,其动力学特性与单个肌小节存在显著差别。可见,现有生物力学模型在微观描述与宏观描述之间尚存在一个断层;更重要的是,这些模型大多集中于解释性功能,由于其高度的复杂性与大量非线性参数,难以用于人体运动过程的在线精确预测,造成虽然各类模型一直经历着补充与修正,其理论完善性与应用价值至今未出现本质上的突破。另一方面,骨骼肌收缩的调控机制与募集策略尚未揭示清楚。单根肌纤维的收缩是典型的非线性闭环变频调控过程,影响因素包括频率实时变化的动作电位,以及肌梭与高尔基腱器官等

感受器的反馈电位。当前,学界对于肌肉的兴奋-收缩偶联(Excitation-Contraction Coupling, ECC)已有了大量研究,骨骼肌生物力学模型亦是针对前向的 ECC 过程,但大多未考虑动态变化的激活量,也并未给出感受器的反馈对运动神经元放电行为的影响规律,即反馈环节的模型尚未建立。以往的研究大多集中于开环定性描述,缺少有效的定量模型,相关研究一直进展缓慢,远未达成共识。

在骨骼肌生物力学理论的工程应用中,肢体运动康复医学与人工肌肉仿生设计这两大领域亦取得了长足进步,并且拥有广阔的应用前景。熊林平教授在《老龄化趋势下中国城镇老年医疗保障的模式》中指出,我国自 1999 年便开始逐步迈入老龄化阶段,而且老龄化的速度已经高居全球首位。随着老龄人口的不断增加,慢性疾病患者的数量也急剧增加。而与之相对的是,随着社会的不断进步和发展,人们对自身健康水平和生活质量的要求越来越高。但是,医疗资源的增加远远无法跟上对其需求的快速增长,因此很多患者无法及时得到有效治疗,往往造成身体永久性损伤等惨剧。熊教授在文中还指出,我国 65 岁及以上人群的慢性病患者病率高达 64.5%,年住院率为 15.3%,而其中应住院却由于资源有限而未住院的比例高达 28%。更为严重的是,对于一些疾病,如果不能得到及时有效的治疗将会导致终身残疾甚至死亡。其中,最为人们所熟知的疾病便是中风。目前对于中风及脊髓损伤患者的治疗,早期仅集中于药物治疗,同时对后期的功能训练也不够重视,从而延误了康复的最佳时机,致使部分患者丧失劳动能力和生活能力。究其原因,临床治疗过程中,以下两个问题尤其突出:①针对患者个体化需求的康复策略还有待完善。目前已有多种针对中风及脊髓损伤患者的运动治疗方法,但是这些方法单独治疗往往侧重于某一方面,效果不佳,需要针对不同患者的病情,制订合理的复合康复策略,提高康复疗效。②多功能康复机器人还有待进一步开发。通过康复机器人技术能够有效节省康复治疗过程中的人力投入,增强康复过程中的安全性。但现有的下肢康复机器人功能单一,患者使用不方便,康复效果不佳,大多医院和康复中心的设备为进口,价格昂贵,难以推广应用。

此外,在仿生学领域,骨骼肌被称为自然界最完美高效的生物驱动器。骨骼肌作为动物运动系统(以人类为例)的重要组成部分,占人体近 40% 的体重。多年来,骨骼肌仿生设计一直是国内外学者竞相研究的热点,因为它可以极大地推进仿人机器人的研究,实现对人类复杂肢体动作的模拟,比如复杂环境下的人类行走,复杂而精密的手术操作等,而这些都是常规驱动(电机、液压等)形式不能或者很难做到的。与普通人工驱动器相比,骨骼肌具有其无法比拟的独特特性。比如,骨

骨骼肌不仅具有驱动功能,还兼具传感、储能以及缓冲功能。此外,骨骼肌还集成了柔性、大功率密度、变弹性系数等特点。多年来,从传统的电机、液压驱动,到气动人工肌肉驱动,再到时下的压电陶瓷、电聚合物、碳纳米管以及形状记忆合金等智能驱动材料,都被用来进行仿生肌肉研究。然而,微纳尺度下的骨骼肌结构仿生受到微纳技术以及仿生材料的限制而很难实现。对于宏观尺度下的骨骼肌仿生,由于传统驱动装置(电机、液压、气动)的大体积、力-重量比较低等缺点,人工骨骼肌普遍存在控制不精确、与生物骨骼肌动力学不匹配及结构笨重等问题。此外,单一的智能驱动材料,比如压电陶瓷、电聚合物等,由于受各自缺陷制约也无法实现骨骼肌仿生。因此,大多数仿生设计仅停留在初步的驱动层面或者构想层面。骨骼肌仿生研究不仅需要对骨骼肌的生物力学特性进行全面而详细的研究、辨识,而且需要抽取和建立合适的仿生模型。在选择合适的仿生材料进行人工骨骼肌设计的同时,还必须克服仿生材料的不足,这进一步需要对仿生材料的驱动特性进行深入的研究。

针对上述问题,本书主要围绕三个方面展开论述:骨骼肌的力产生机理与生物力学模型、基于骨骼肌生物力学模型的人机交互接口与外骨骼机器人技术,以及基于骨骼肌生物力学模型的仿生骨骼肌设计。本书的章节安排如下:第1章综述了骨骼肌收缩的力产生机理,包括骨骼肌的解剖学形态以及兴奋-收缩偶联流程,旨在由浅入深地引导读者了解骨骼肌收缩的生物学原理。第2章是第1章内容的深入延续,介绍了骨骼肌收缩的生物力学建模研究。主要包括肌肉收缩的控制与驱动机理以及力产生机理研究,并对本领域已有的重要研究与进展进行了重点讨论;在此基础上,系统介绍了作者近几年来所总结的从微观到宏观进行生物力学建模的方法,以供读者参考。第3章讨论了sEMG信号在骨骼肌收缩状态预测方面的应用研究,包括sEMG信号的产生机理以及各类特征提取方法,对作者所在的研究组提出的微分式提取方法以及原创的能量核提取方法亦作了详细介绍。第4章首先综述了下肢外骨骼康复机器人的发展现状,结合作者多年来对康复机器人的深入研究,进而总结了此领域的关键技术,并重点介绍了本研究组开发的基于多源信号的生机电一体化人机交互接口。第5章为基于外骨骼机器人的临床康复应用研究。第6章着眼于仿生骨骼肌技术,首先综述了仿生设计的方法论与人工肌肉的研究现状,而后详细介绍了SMA作为仿生肌肉材料的关键技术,以及本研究组设计的驱动-传感-结构一体化的人工骨骼肌,包括SMA自传感模型与迟滞模型等。

在本书完成之际,作者衷心感谢各位学术前辈、师长和同事们的支持和帮助,

特别是朱剑英教授多年来的关心和指点。本书的文字整理过程中得到曾岩、陈幸、范渊杰、郭朝和张健军的帮助,在此一并表示谢意。

感谢 973 项目(2011CB013203)、国家自然科学基金(61075101、61375098)、国家自然科学基金主任基金(60643002)、863 项目(2006AA04Z240)、科技部中德国际合作重点项目(2003DF000017)、上海交通大学医工交叉研究基金(YG2010ZD101、YG2007MS20)、上海交通大学理工交叉研究基金(LG2011ZD106)、上海市教育委员会“曙光学者”人才计划(07SG14)以及机械系统与振动国家重点实验室(开放课题资助项目 MSV-2010-01)等对相关研究工作的支持。

为使广大读者能从本书中获得启发,在撰写与叙述的过程中,笔者尽量做到通俗易懂。本书为生机电跨学科专著,希望读者具备基本的机电工程、控制学知识,若读者对生理学有所了解则阅读效果更佳。在内容安排上,本书尽量做到全面与深入,并将作者多年的研究心得与成果呈现给读者,以促进本领域的学术交流。由于作者的学识有限,书中的叙述难免有不当之处,若有谬误,衷心欢迎广大读者指正。

殷跃红
2017 年 2 月

目 录

第 1 章 骨骼肌收缩的力产生机理	1
1.1 骨骼肌的解剖学形态	1
1.1.1 宏观结构	1
1.1.2 介观结构	2
1.1.3 微观结构	2
1.2 骨骼肌收缩的力产生机理:兴奋-收缩偶联	3
1.2.1 运动神经元与神经-肌肉接头	4
1.2.2 肌梭传入神经突触后的动力系统-Markov 模型	14
参考文献	25
第 2 章 骨骼肌收缩的生物力学建模	29
2.1 驱动与控制过程建模	31
2.2 骨骼肌的力产生建模	44
2.2.1 经典模型	44
2.2.2 单分子马达运行的多力场耦合机理	51
2.2.3 分子马达的集体运行特性	60
2.2.4 骨骼肌收缩的 4M 模型	69
2.2.5 肌小节收缩的新型半唯象模型	80
参考文献	92
第 3 章 基于 sEMG 信号的骨骼肌激活状态与收缩力估计	96
3.1 sEMG 信号的产生机理	96
3.2 sEMG 信号实时特征提取与收缩力估计	97
3.2.1 传统提取方法	97
3.2.2 微分式提取方法	98
3.2.3 信号实时特征提取实验及各方法的效果比较	99
3.2.4 基于相图的能量核提取方法与收缩力估计	105
参考文献	118

第4章 基于骨骼肌生物力学模型的人机力交互接口及外骨骼机器人技术	121
4.1 下肢外骨骼康复机器人	123
4.1.1 发展现状	124
4.1.2 关键技术	128
4.1.3 人体下肢解剖学结构与步态特征	134
4.1.4 下肢外骨骼机器人本体仿生设计	139
4.1.5 下肢外骨骼机器人硬件系统	159
4.1.6 下肢外骨骼机器人软件系统	166
4.2 基于多源信号的生机电一体化人机交互接口与主动柔顺控制	170
4.2.1 研究对象	171
4.2.2 膝关节骨肌系统	172
4.2.3 基于力交互的多源信号融合	175
4.2.4 人机协调控制原理	186
4.2.5 生机电一体化协调控制策略	189
4.2.6 主动柔顺控制效果	192
参考文献	206
第5章 基于力控制的外骨骼机器人临床康复技术	214
5.1 下肢外骨骼康复机器人系统集成	214
5.1.1 康复机器人机械本体结构	215
5.1.2 康复机器人控制系统	216
5.1.3 康复策略的制订	218
5.1.4 康复机器人系统软件	219
5.2 复合康复策略	220
5.2.1 被动康复策略	221
5.2.2 主动康复策略	222
5.2.3 递进式康复策略	223
5.2.4 基于物联网的远程康复策略	225
5.3 临床康复试验	228
5.3.1 外骨骼机器人空载检测	228
5.3.2 外骨骼康复机器人应用实验	228
5.3.3 实验装置及病人选取	235
5.3.4 临床实验目的、过程及方法	236
5.3.5 实验评价指标及统计方法	236
5.4 对照实验结果与分析	237

5.4.1	临床实验结果与案例	237
5.4.2	实验结果分析	240
	参考文献	241
第6章	基于骨骼肌生物力学模型的仿生骨骼肌设计	243
6.1	骨骼肌仿生技术概况	244
6.2	生物骨骼肌特性辨识及建模	255
6.2.1	骨骼肌生物特性辨识	255
6.2.2	骨骼肌收缩特性建模	259
6.3	驱动-传感-结构一体化的 SMA 人工骨骼肌	265
6.3.1	SMA 关键技术	265
6.3.2	基于 SMA 的人工骨骼肌设计实现	268
6.3.3	SMA 自传感特性	275
6.3.4	SMA 自传感模型的应用	290
6.4	SMA 人工骨骼肌迟滞模型与补偿控制	292
6.4.1	迟滞特性描述	293
6.4.2	迟滞模型	298
6.4.3	SMA 的 SBH 模型	302
6.4.4	逆 SBH 模型及前馈补偿	307
6.5	SMA 人工骨骼肌在踝足康复系统中的应用	309
6.5.1	SMA-AM 踝足矫形装置(SMA-AFO)	310
6.5.2	SMA-AFO 系统综合动力学建模	312
6.5.3	SMA-AFO 的滑模控制	314
6.5.4	实验研究	319
	参考文献	322

Contents

Chapter 1	Force generation mechanism of skeletal muscle contraction	1
1.1	Anatomy of skeletal muscle	1
1.1.1	Macrostructure	1
1.1.2	Mesostructure	2
1.1.3	Microstructure	2
1.2	Force generation mechanism of skeletal muscle contraction; the excitation-contraction coupling	3
1.2.1	Motoneuron and neuromuscular junction	4
1.2.2	A dynamical system-Markov model for active postsynaptic responses of muscle spindle afferent nerve	14
	References	25
Chapter 2	Biomechanical modelling of muscular contraction	29
2.1	Modelling of driving and control processes	31
2.2	Modelling the force producing mechanism of skeletal muscle	44
2.2.1	Classical models	44
2.2.2	Coupling mechanism of multi-force interactions of a single myosin motor	51
2.2.3	The collective operation mechanism of molecular motors	60
2.2.4	The 4M model of muscular contraction	69
2.2.5	The new semiphenomenological model of sarcomere	80
	References	92
Chapter 3	Estimation of skeletal muscle activation and contraction force based on EMG signals	96
3.1	Generation mechanism of sEMG signals	96
3.2	Real-time feature extraction and contraction force estimation of sEMG signals	97

3. 2. 1	Traditional extraction methods	97
3. 2. 2	Differentiated extraction method	98
3. 2. 3	Real-time signal feature extraction experiment and effect comparing of the different methods	99
3. 2. 4	Phase portrait based energy kernel method for feature extraction and contraction force estimation	105
References		118

Chapter 4 Human-machine force interactive interface and exoskeleton robot techniques based on biomechanical model of skeletal muscle ... 121

4. 1	Lower extremity exoskeleton robot	123
4. 1. 1	State of the art	124
4. 1. 2	Key technologies	128
4. 1. 3	Anatomical structure and gait feature of human lower limbs ...	134
4. 1. 4	Bionic design of the lower extremity exoskeleton robot	139
4. 1. 5	Hardware system for lower extremity exoskeleton robot	159
4. 1. 6	Software system for lower extremity exoskeleton robot	166
4. 2	Multi-source signal based bio-electromechanical human-machine interface and active compliance control	170
4. 2. 1	Research object	171
4. 2. 2	Musculoskeletal system of knee joint	172
4. 2. 3	Multi-source information fusion based on force interaction	175
4. 2. 4	Human-machine coordinated control mechanism	186
4. 2. 5	Bioelectromechanical integrated coordination control strategy ...	189
4. 2. 6	Experimental results of active compliance control	192
References		206

Chapter 5 Clinical rehabilitation technologies for force control based exoskeleton robot 214

5. 1	System integration for lower extremity exoskeleton rehabilitation robot ...	214
5. 1. 1	Mechanical structure of rehabilitation robot	215
5. 1. 2	Rehabilitation robot control system	216
5. 1. 3	Rehabilitation strategy generation	218
5. 1. 4	Rehabilitation robot system software	219
5. 2	Compound rehabilitation strategy	220
5. 2. 1	Passive rehabilitation strategy	221

5.2.2	Active rehabilitation strategy	222
5.2.3	Progressive rehabilitation strategy	223
5.2.4	IoT based remote rehabilitation strategy	225
5.3	Clinical rehabilitation experiments	228
5.3.1	Zero-load check of exoskeleton robot	228
5.3.2	Application experiment of exoskeleton rehabilitation robot	228
5.3.3	Experiment device and patient selection	235
5.3.4	Aim, process and method of clinical experiment	236
5.3.5	Evaluation index and statistical method	236
5.4	Experimental results and analysis	237
5.4.1	Clinical experimental results and cases	237
5.4.2	Results analysis	240
	References	241

Chapter 6	Bionic design of artificial muscle based on biomechanical models of skeletal muscle	243
6.1	Brief introduction of skeletal muscle bionics	244
6.2	Skeletal muscle character identification and modelling	255
6.2.1	Biological character identification of skeletal muscle	255
6.2.2	Contraction property modelling of skeletal muscle	259
6.3	Actuating-sensing-structure integrated SMA artificial skeletal muscle	265
6.3.1	Key technologies of SMA	265
6.3.2	SMA based AM design realization	268
6.3.3	Self-sensing properties of SMA	275
6.3.4	Application of SMA self-sensing model	290
6.4	Hysteresis properties of SMA-AM	292
6.4.1	Hysteresis properties	293
6.4.2	Hysteresis model	298
6.4.3	SMA SBH model	302
6.4.4	Inverse SBH model and feedforward compensation	307
6.5	SMA-AM application in ankle-foot rehabilitation system	309
6.5.1	SMA-AFO	310
6.5.2	Comprehensive dynamic model of SMA-AFO system	312
6.5.3	Sliding-mode control of SMA-AFO system	314
6.5.4	Experimental study	319
	References	322

第1章 骨骼肌收缩的力产生机理

从狭义上讲,骨骼肌力产生机理研究的目的在于对骨骼肌收缩的动力学特性及现象给出准确的理论解释,并与实验研究以验证-修正的循环方式相互促进;而从广义上看,这项研究的意义在于为生物力学与生物医学工程等实际应用提供理论指导,包括肌肉疾病的诊断与评估、外骨骼机器人的人机一体化协调控制、人体运动的动力学建模、人工肌肉与类机器人的仿生设计等。由此可见,骨骼肌力产生机理的研究兼具重大的理论意义与广阔的应用前景。

在此领域最早取得突破性进展的是诺贝尔奖得主 Hill^[1] 和 Huxley^[2] 的研究工作,其成果奠定了骨骼肌生物力学原理研究的基础。近年来,随着微纳技术及单分子操作技术的发展,骨骼肌收缩的微观机制得到越来越深入的揭示。到目前为止,骨骼肌力产生机理的研究已涉及生理学、物理化学、分子生物学、分子动力学、统计热力学、控制学、非线性数学等学科,属于典型的跨学科研究,故其复杂度与难度很高,理论与技术挑战并存。本章首先介绍人体骨骼肌在各尺度下的形态结构,在此基础上,系统地阐述了骨骼肌收缩的生物力学原理,即兴奋-收缩偶联(ECC)过程,最后讨论骨骼肌感受器以及人体运动的本体反馈,旨在引导读者由浅入深地理解骨骼肌的收缩原理及过程。

1.1 骨骼肌的解剖学形态

对于生物系统,其形态与所拥有的功能密不可分,即系统结构决定了系统的大部分功能。因此,骨骼肌的收缩行为建立在其特有的形态结构之上。若要深入理解骨骼肌的收缩与力产生机理,首先需要从宏观到微观对其结构进行全面的了解。在本书中,空间尺度的量级划分依次为:宏观尺度($10^2\mu\text{m}$ 以上),介观尺度($10^{-1}\sim 10^2\mu\text{m}$)与微观尺度($10^{-1}\mu\text{m}$ 以下)。

1.1.1 宏观结构

骨骼肌的宏观结构如图 1-1(a) 所示,按照上述尺度的划分,其所指范围为肌肉至单根肌束。一块肌肉由含有血管与神经组织的肌外膜包裹,并伸入肌肉内部,将其分隔为肌束组织。每个肌束由肌束膜包裹,包含数十至上百根肌纤维,即肌细胞。因此,肌束的最大直径数百微米。骨骼肌具有不同的形态,根据肌纤维排列方式的不同,可分为平行肌、梭状肌、单羽状和多羽状肌等,骨骼肌的两端一般通过肌

腱与骨骼连接。通常用佩恩角和生理横截面面积两个参数描述肌肉的结构特征,佩恩角是肌纤维与肌腱之间的夹角,肌肉的最大横截面面积称为生理横截面面积,所以生理横截面越大,肌肉包含的肌纤维数量越多。

1.1.2 介观结构

骨骼肌的介观结构如图 1-1(b) 所示,所指尺度范围为肌纤维至肌小节。从本质上讲,骨骼肌主要由肌纤维并联而成,肌纤维之间由肌内膜连接,每根直径约 $1 \sim 2 \mu\text{m}$,并由肌纤维膜包裹,其内包含数十至上百根肌原纤维。肌纤维膜附着有运动本体感受器与神经-肌肉接头,以及横管(T管)开口等组织。每根肌原纤维由大量肌小节串联而成,其外部由肌质网(SR)包裹,并且每个肌小节外都环绕着两圈T管。

1.1.3 微观结构

骨骼肌的微观结构指的是肌小节的形态,主要包括细肌丝(图 1-1(c))、粗肌丝(图 1-1(d))与肌球蛋白马达(亦称分子马达)(图 1-1(e)),其在肌小节中的纵向与横向空间关系如图 1-2(a)与图 1-2(b)所示。M 线一般被认为是肌小节的中心,粗肌丝由 M 线出发向肌小节两端延伸,细肌丝由肌小节两端的 Z 线出发向 M 线延伸。因此,粗细肌丝具有相互交叠的结构。细肌丝又称为肌动蛋白丝,主体由肌动蛋白单体以 α -双螺旋形式构成。细肌丝上周期性缠绕着原肌球蛋白(Tm)以及肌钙蛋白(Tn)。粗肌丝本质上是由分子马达的尾部缠绕形成,分子马达周期性

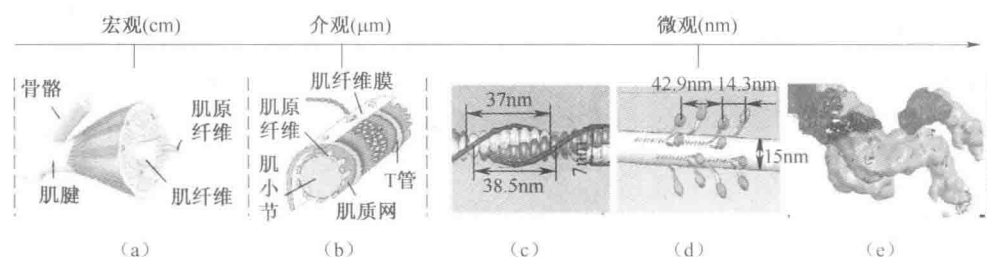


图 1-1 骨骼肌在各空间尺度下的形态

(a)宏观;(b)介观;(c)微观细肌丝;(d)微观粗肌丝;(e)微观分子马达头部基团。

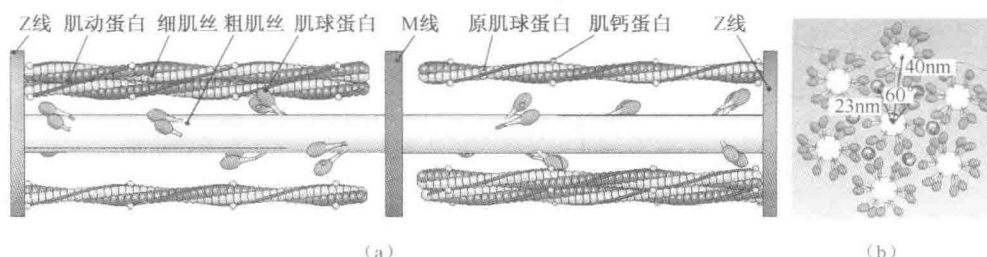


图 1-2 肌小节纵向、横向结构

(a)肌小节纵向结构;(b)肌小节横向结构。