

Мышечные ткани

Составители: зав. кафедрой гистологии, эмбриологии, цитологии, профессор С.Ю.Виноградов, профессор каф. гистологии, эмбриологии, цитологии С.В.Диндяев, доцент И. Ю.Торшилова

Одним из свойств живой системы является способность к *сокращению*, основой которого является взаимодействие белков *актомиозинового* комплекса. *Сократимость* в той или иной степени свойственна клеткам всех тканей благодаря наличию в их цитоплазме сократимых микрофиламентов. Но только мышечные ткани специализированы на этой функции.

Выделяют 3 уровня развития двигательной активности:

- 1) внутриклеточное движение – циклоз
- 2) клеточное движение – амебовидное, скольжение, реснички, жгутики
- 3) тканевое движение

Мышечные ткани представляют собой группу тканей различного происхождения и строения, но объединенных способностью к сокращению.

Общая морфофункциональная характеристика мышечных тканей

- 1) структурные элементы (клетки, волокна) обладают *удлиненной формой*;
- 2) наличие органелл специального назначения – *миофиламенты, миофибриллы*;
- 3) с сократительными органеллами связаны элементы *цитоскелета и плазмолемма*;
- 4) расположение *митохондрий* рядом с сократительными элементами (обеспечение энергией в виде макроэргических соединений - АТФ);
- 5) наличие *трофических включений* гликогена, липидов, которые являются источником энергии;
- 6) наличие *миоглобина* – кислород-связывающего железосодержащего белка (в некоторых мышечных тканях);
- 7) хорошо развиты структуры, осуществляющие *накопление и выделение ионов кальция* (кавеолы, гладкая ЭПС);
- 8) для *синхронизации сокращений* соседние мышечные элементы иннервируются из одного источника или (и) связаны многочисленными щелевыми соединениями, которые обеспечивают транспорт ионов.

Некоторые особенности терминологии

саркоплазма – цитоплазма мышечных волокон и клеток

сарколемма – наружная оболочка (базальная мембрана + плазмолемма)

саркоплазматическая сеть – эндоплазматическая сеть

саркосома – крупная митохондрия

Общие функции мышечных тканей

- 1) сократительная
- 2) защитная
- 3) формообразующая
- 4) терморегуляция
- 5) трофическая

Классификация мышечных тканей

Классификация	Эмбриональные источники развития
I. Гладкие мышечные ткани ←	зародышевая мезенхима
1. Висцеральный тип ←	спланхномезенхима
2. Сосудистый тип ←	спланхномезенхима
3. Нейральный тип ←	эктомезенхима
II. Поперечнополосатые мышечные ткани ←	зародышевая мезодерма
1. Скелетная мышечная ткань (соматический тип) ←	миотомы сомитов дорсальной мезодермы
2. Сердечная мышечная ткань (целомический тип) ←	миоэпикардальные пластинки висцеральных листков спланхнотомов

А. Гладкая мышечная ткань

Этот тип мышечной ткани широко распространен в организме.

Основные места ее *локализации*:

- 1) стенка сосудов
- 2) стенки внутренних органов пищеварительной, дыхательной, выделительной и половой систем
- 3) кожа (мышцы, поднимающие волос)
- 4) экзокринные железы (миоэпителиальные клетки)
- 5) радужная оболочка и цилиарное тело глаза

А.1. Эмбриональный миогистогенез

1 стадия – закладки – размножение СК (стволовых клеток), образовавшихся из спланхномезенхимы;

2 стадия – дифференцировки – СК дифференцируются в *миобласты* и *гладкие миоциты* (теряют отростчатость, удлинняются, синтезируют белки для образования миофиламентов);

3 стадия – образование *пластов* из гладких миоцитов.

А.2. Строение гладкой мышечной ткани

Структурно-функциональной единицей гладкой мышечной ткани является *гладкий миоцит* (ГМ) – веретеновидные, мало- и многоотростчатые (в эндокарде, аорте, мочевом пузыре).

Большинство ГМ имеет веретеновидную форму длиной от 15 до 500 мкм и диаметром от 2 до 20 мкм. Ядро - сигарообразной формы, расположено вдоль длинной оси клетки в её центральной утолщенной части. При сокращении миоцита ядро образует складки и может штопорообразно закручиваться.

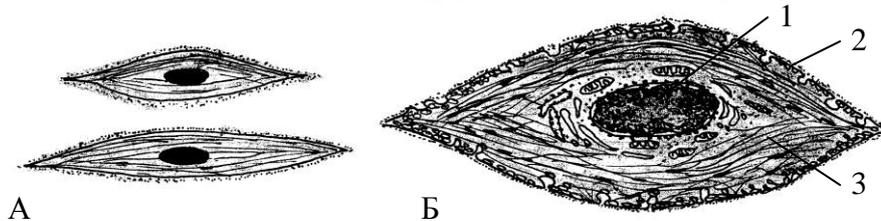


Рис. 1. Гладкая мышечная ткань. А – гладкий миоцит (светооптический уровень); Б – гладкий миоцит (ультраструктурный уровень): 1 – ядро; 2 – сарколемма; 3 – миофибриллы.

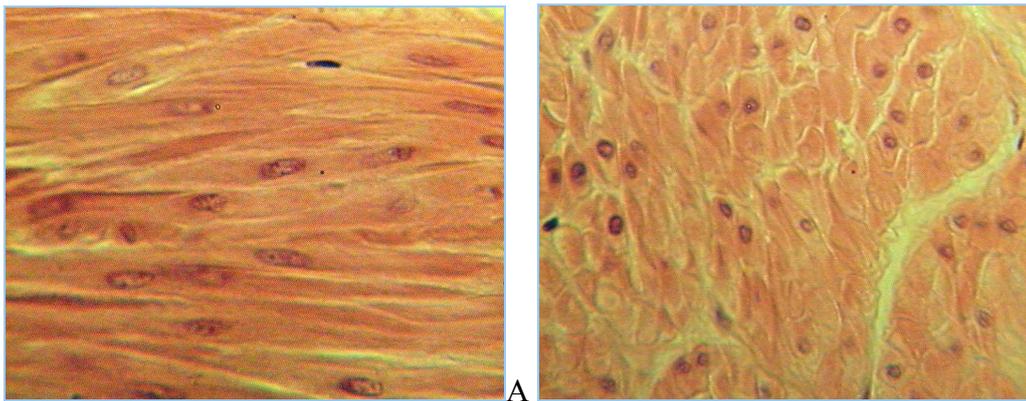


Рис. 2. Гладкие миоциты в составе мышечной оболочки стенки мочевого пузыря. А - продольный срез, Б - поперечный срез. Окраска гематоксилин-эозин. Объектив 40.

Щелевые контакты связывают соседние ГМ и необходимы для проведения возбуждения (ионный ток), запускающего сокращение ГМ.

В составе ГМ выделяют следующие **структурно-функциональные аппараты**:

1. *трофико-энергетический аппарат* – саркосомы, включения гликогена, липидов, миоглобина; обеспечивает энергией мышечное сокращение и другие энергоёмкие процессы, а также внутриклеточное депонирование и реализацию питательных веществ;
2. *опорный аппарат* – сарколемма, цитоскелет, плотные тельца (электронно-плотные структуры, расположенные в цитоплазме или связанные с сарколеммой, содержат белок α -актин) и межклеточные контакты (десмосомы, нексусы); обеспечивает формообразовательную, каркасную, локомоторную и интеграционную функции;

3. *аппарат внутриклеточного транспорта* – кавеолы (колбовидные впячивания сарколеммы диаметром 50-90 нм) и саркоплазматическая сеть (сообщающиеся между собой и с кавеолами мембранные каналы) – обеспечивают поступление-выведение ионов кальция и его внутриклеточный транспорт для индукции процессов сокращения-расслабления миофиламентов;
4. *аппарат синтеза, структуризации и регенерации* – свободные рибосомы, ЭПС, комплекс Гольджи, лизосомы; обеспечивает процессы внутриклеточной регенерации (в т.ч. ресинтез и сборку сократительных и регуляторных белков миофиламентов, а также секрецию компонентов базальной мембраны);
5. *нервный аппарат* – нервные волокна, чувствительные и двигательные нервные окончания вегетативной нервной системы; обеспечивает инициацию и регуляцию произвольного сокращения ГМ;
6. *сократительный аппарат* – актиновые (тонкие) и миозиновые (толстые) миофиламенты, способные к скольжению между собой; обеспечивает медленное длительное энергоёмкое кальций-зависимое сокращение-расслабление миоцита ("модель скользящих нитей").

Актин – глобулярный сократительный белок. Каждая молекула актина имеет активный центр, который прикрыт молекулами регуляторных белков – тропомиозином и тропонином. Эти белки действуют как запирающее устройство, которое не позволяет преждевременно взаимодействовать молекулам актина и миозина.

Молекулы актина формируют цепочку, а 2 цепочки обвивают друг друга, образуя двойную спираль (рис. 3).

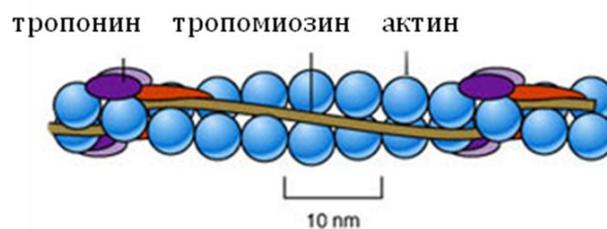


Рис. 3. Строение тонкого (актинового) миофиламента.

Тонкие филаменты в ГМ преобладают над толстыми по количеству и занимаемому объёму. Располагаются в саркоплазме пучками по 10-20 филаментов, лежащими параллельно или под углом к длинной оси клетки. Концы актиновых филаментов прикрепляются к плотным тельцам, которые представляют собой овальные или веретеновидные структуры, лежащие свободно в саркоплазме ГМ или связанные с внутренней поверхностью сарколеммы. Плотные тельца содержат высокие концентрации α -актинина и десмина. Из-за связи с актиновыми филаментами их рассматривают как

структуры, идентичные Z-полоскам в мышечных волокнах и кардиомиоцитах (см. далее).

Миозин – фибриллярный сократительный белок. Каждая молекула миозина имеет длинный хвост и 2 головки на одном из его концов (рис. 4). Молекула может сгибаться в 2-х местах: в области шейки (места соединения головок с хвостовой частью) и \approx через 60 нм в области стержня хвоста.

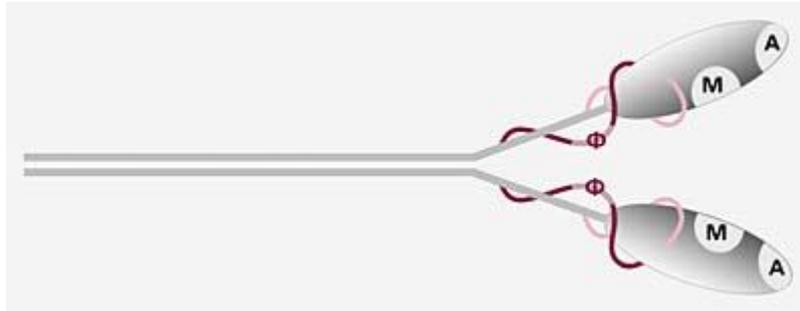


Рис. 4. Молекула миозина состоит из двух длинных полипептидов (тяжелых цепей), формирующих две глобулярные головки и стержнеобразный хвост, участвующий в образовании филаментов. Головки содержат актин-связывающие участки (А) и моторные области (М), где происходит связывание и расщепление АТФ. Вблизи головок с тяжелыми цепями ассоциированы две пары легких цепей, одна из которых содержит участок фосфорилирования (Ф).

Миозиновые нити формируются между актиновыми миофиламентами при сокращении ГМ. Сборку толстых (миозиновых) нитей и взаимодействие актиновых и миозиновых нитей активируют ионы кальция, поступающие из депо.

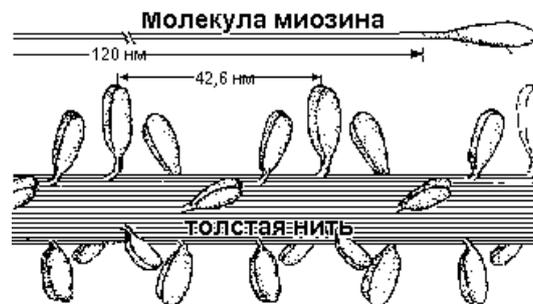


Рис. 5. Строение толстого (миозинового) миофиламента (А. Хэм, 1983). Образуя миофиламент, молекулы миозина лежат параллельно друг другу так, что их головки располагаются вдоль всего толстого миофиламента.

А.3. Механизм мышечного сокращения

Общепринятой теорией является модель мышечного сокращения Хаксли, или теория скольжения нитей.

При поступлении сигнала к ГМ сокращение клетки запускают ионы кальция, поступающие из кальциевых депо. Под их воздействием изменяется конфигурация тропонина, активные центра «открываются». Головки миозина, обладающие адгезивностью, приобретают возможность взаимодействовать с молекулами актина. Они сгибаются в шарнирных областях и присоединяются к молекулам актина, совершая при этом своеобразные гребковые движения и

создавая тянущее усилие. Далее они отсоединяются от активных участков и вновь присоединяются, но уже к новой молекуле актина. Это вызывает скольжение толстых филаментов вдоль тонких. При этом тонкие филаменты тянут за собой плотные тельца, в которые они погружены. Усилие передаётся на сарколемму и вся клетка укорачивается. Для возвращения головки в исходное положение необходима энергия АТФ.

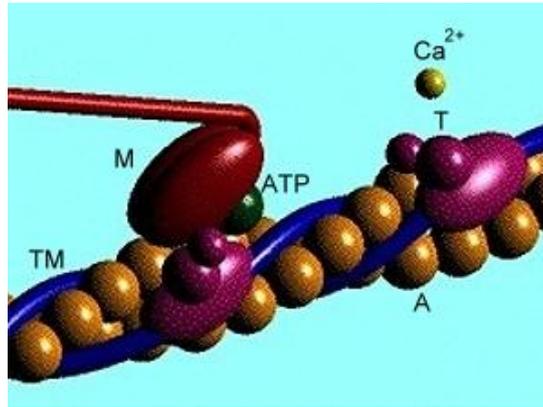


Рис. 6. Схема взаимодействия молекул миозина (М) и актина (А). Т - тропонин, ТМ - тропомиозин, АТФ - АТФ. Анимацию взаимодействия можно посмотреть по ссылке: http://biology.berkeley.edu/bio1a/topic/Muscle_Motility/actin_myosin.html.

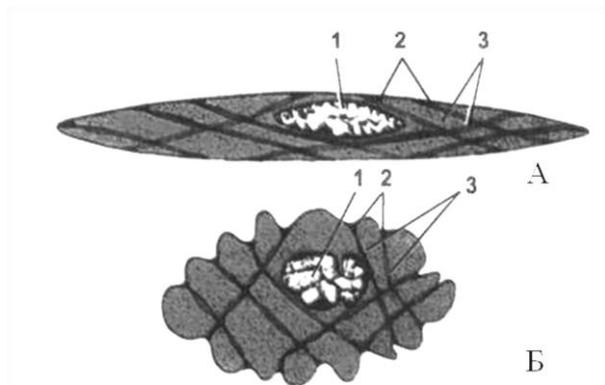


Рис. 7. Строение гладкого миоцита при расслаблении (А) и наибольшем сокращении (Б)

А.4. Регенерация гладкой мышечной ткани

А. Механизмы

1. *Эндопродукция* – внутриклеточное образование, обновление и восстановление структур (в т.ч. миофиламентов)
2. *Синтез компонентов базальной мембраны*
3. *Пролиферация миоцитов* (после их дедифференцировки)

Б. Виды

1. *Физиологическая (постэмбриональный миогенез)*

- Протекает постоянно
- Усиливается при повышении физиологической нагрузки на миоциты →

рабочая *гипертрофия* и *гиперплазия* миоцитов (напр.: миоциты матки при беременности)

2. Репаративная

- Возникает в неповрежденных миоцитах, окружающих очаг повреждения мышечной оболочки внутренних органов или сосудов → *гипертрофия* и *гиперплазия* миоцитов → замещение дефекта мышечной тканью
- Возникает в мышечных оболочках внутренних органов и сосудов над областью стеноза (непроходимости) → гипертрофия и гиперплазия миоцитов → локальное утолщение мышечной оболочки

А.5. Гладкая мышечная ткань в составе органов

Локализация	Структурные особенности	Функциональное назначение
В мышечных оболочках полостных органов	<p>Миоциты расположены слоями</p> <ul style="list-style-type: none"> • Каждый миоцит окружен <i>эндомизием</i> (тонкая прослойка РВСТ, вплетенная в базальную мембрану) • Пучки миоцитов окружены <i>перимизием</i> (РВСТ + сосуды) 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Изменение объемов внутренних полостей 2. Перистальтическая и миксерная моторика 3. Формообразование 4. Поддержание мышечного тонуса
В мышечных оболочках сосудов	<ul style="list-style-type: none"> • Миоциты расположены по спирали • <i>Эндомизий</i> очень тонкий, <i>перимизий</i> отсутствует • Имеется <i>коллагеново-эластический каркас</i> 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Изменение величины просвета сосуда 2. Регуляция кровяного давления в сосудах 3. Гемо- и лимфодинамика 4. Формообразование 5. Поддержание мышечного тонуса
В радужной оболочке и цилиарном теле глаза	<ul style="list-style-type: none"> • Миоциты расположены пучками • <i>Эндомизий</i> и <i>перимизий</i> тонкие, содержат <i>меланоциты</i> и <i>миопигментоциты</i> 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Сужение-расширение зрачка 2. Изменение кривизны хрусталика 3. Регуляция внутриглазного давления
Небольшими группами или одиночными миоцитами в различных органах	см. частную гистологию	см. частную гистологию

Б. Поперечнополосатые мышечные ткани

Б.1. Скелетная поперечно-полосатая мышечная ткань

По своей массе превышает любую другую ткань организма. У детей она составляет около 25 % массы тела, у взрослых женщин – 35 %, у мужчин – более 40 %, при старении ее относительная масса падает ниже 30 %.

Б.1.1. Гистогенез скелетной поперечно-полосатой мышечной ткани

1 стадия – миобластическая – из клеток миотомов сомитов образуются СКМ (стволовые клетки миогенеза). Большая часть их превращается в миобласты, активно делящиеся митозом. Другая, меньшая, часть обособляется в виде миосателлитобластов, которые превращаются в миосателлитоциты.

2 стадия – миотубул – Миобласты в местах закладки будущих мышц располагаются в виде цепочек и сливаются, образуя трубочки. В цитоплазме появляются миофибриллы

3 стадия – миосимпластов – увеличиваются число миофибрилл, объем зачатка

4 стадия – зрелого мышечного волокна = миосимпласт + миосателлитоцит. Увеличивается объем миофибрилл, они смещаются в центр, увеличивается размер митохондрий.

Б.1.2. Строение скелетной поперечно-полосатой мышечной ткани

Структурно-функциональной единицей является мышечное волокно. Имеет удлиненную сигаровидную форму. Длина до 20-30 см, ширина – около 50 мкм.

На светооптическом уровне после окраски в волокне наблюдается чередование участков разной интенсивности – темные и светлые (их чередование и придает волокну поперечную исчерченность).

В расщеплениях сарколеммы (между базальной мембраной и плазмолеммой) располагаются миосателлитоциты.

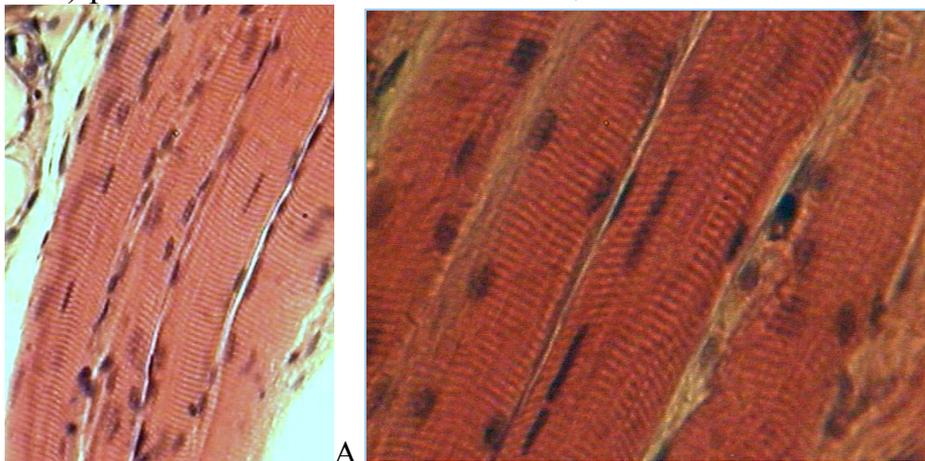


Рис. 8. Скелетная поперечно-полосатая мышечная ткань языка кролика (окраска: гематоксилин-эозин, объектив 40 (А), 90 (Б)).

Структурно-функциональные аппараты мышечного волокна:

1. **Трофико-энергетический аппарат.** Представлен *саркосомами* и *включениями* гликогена, миоглобина, липидов.

Обеспечивает *энергией* мышечное сокращение и другие энергоемкие процессы, а также внутриклеточное *депонирование* и реализацию питательных веществ.

2. **Аппарат синтеза, структуризации и регенерации.** Представлен *рибосомами, ЭПС, κГ, лизосомами*. Обеспечивает процессы *регенерации* (в т.ч. ресинтез и сборку сократительных и регуляторных белков миофиламентов, а также секрецию компонентов базальной мембраны).
3. **Нервный аппарат.** Представлен *нервными волокнами, чувствительными и двигательными нервными окончаниями* соматической нервной системы. Обеспечивает инициацию и регуляцию *произвольного* сокращения мышечных волокон
4. **Транспортный аппарат.** Обеспечивает транспорт ионов кальция. Его состав:
 - 1) поперечные мембранные каналцы (Т-система, поперечные впячивания плазмолеммы),
 - 2) продольные мембранные каналцы (L-система, или саркоплазматическая сеть),
 - 3) зоны контактов Т и L каналцев (триады).
5. **Опорный аппарат.** В его состав входят сарколемма, цитоскелет, телофрагмы, мезофрагмы, краевые зоны мышечного волокна. Обеспечивает формообразовательную, каркасную, локомоторную и интеграционную функции.
6. **Сократительный аппарат** – представлен миофибриллами. Обеспечивает быстрое энергоемкое кальцийзависимое *сокращение ↔ расслабление* волокна («модель скользящих нитей»).

Миофибриллы имеют вид нитей диаметром 1-2 мкм. Они обладают собственной поперечной исчерченностью, причем в мышечном волокне они располагаются столь упорядоченно, что темные и светлые участки одних миофибрилл совпадают с аналогичными участками других, обуславливая в итоге поперечную исчерченность всего волокна.

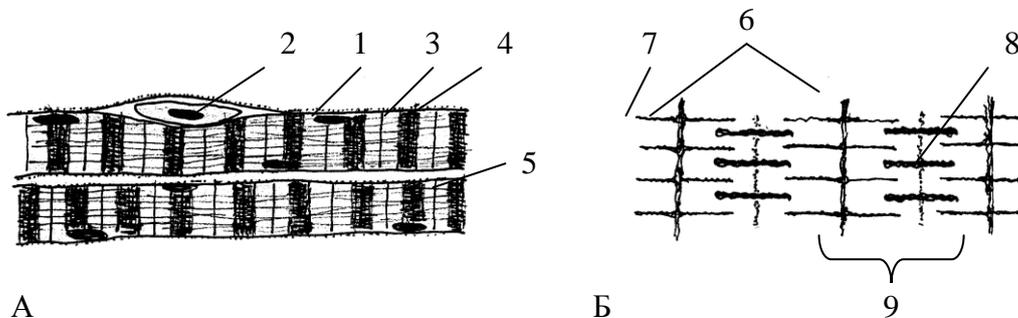


Рис. 9. Скелетная поперечнополосатая мышечная ткань. **А** – мышечное волокно (светооптический уровень); **Б** – миофибрилла (ультраструктурный уровень): 1 – ядро мышечного волокна; 2 – миосателлитоцит; 3 – темные диски, 4 – светлые диски; 5 – миофибриллы; 6 – телофрагмы; 7 – тонкие

Каждая миофибрилла состоит из тонких и толстых миофиламентов, образованными соответственно сократительными белками миозин и актин. Миофиламенты располагаются параллельно друг другу, но не на всем протяжении – имеются участки, которые состоят только из толстых миофиламентов, и участки, состоящие из тонких.

Для их закрепления имеются специальные структуры – мезофрагмы и телофрагмы.

Телофрагма (Z-линия) проходит через тонкие филаменты. Она образована белками α -актин, десмин, виментин.

Через толстые филаменты проходит мезофрагма (M-линия), состоящая из белка M-протеин (миомезин). В узлах этой M-линии закреплены концы миозиновых филаментов. Другие их концы направляются в сторону Z-линий и располагаются между филаментами актина, но до самих Z-линий они не доходят. Но эти концы фиксированы по отношению к Z-линиям растяжимыми гигантскими белковыми молекулами титина.

Участок миофибриллы между 2 телофрагмами называется **саркомером**. Его центральная часть образована толстыми миофиламентами, а периферическая – тонкими. При этом одна половина тонких филаментов находится в одном саркомере, другая – в соседнем.

В центральной части саркомера миофиламенты встречаются и на некотором расстоянии располагаются параллельно. При этом каждый толстый миофиламент сопровождается 6 тонкими. Эта часть саркомера обладает анизотропией и соответствует темному диску миофибриллы (диск А).

В связи с тем, что центральная часть саркомера вне сокращения образована только толстыми миофиламентами, двойное лучепреломление в этом участке отсутствует. Он светлый и называется H-полоска.

Участки двух соседних саркомеров, разделенные телофрагмой, которые содержат только тонкие филаменты, образуют светлый изотропный диск (I-диск).

Формула саркомера - $\frac{1}{2} I + A + \frac{1}{2} I$.

Сокращение мышечного волокна

Волна деполяризации распространяется с поверхности сарколеммы по T-трубочкам вглубь волокна, вызывая выделение кальция. Это в свою очередь обеспечивает освобождение активного центра на молекуле актина. Головки молекул миозина связываются с активными центрами, образуя мостики. Под влиянием этого комплекса происходит гидролиз АТФ и наклонение головки миозина, которая тянет за собой актиновую молекулу, а следовательно, и весь тонкий филамент по направлению к мезофрагме.

Под влиянием АТФ мостик размыкается, головки миозина возвращаются в исходное положение. Потом все повторяется. Процесс присоединения-отсоединения идет со скоростью 500 раз в секунду.

В зависимости от количества миоглобина и митохондрий выделяют 3 типа волокон:

I. Красные (первый тип)

Их характеристика:

- малый диаметр волокна
- много миосателлитоцитов
- тонкие миофибриллы
- много миоглобина, мало гликогена
- много митохондрий
- аэробный тип метаболизма
- медленное сокращение-расслабление
- устойчивость к утомлению

II. Белые (второй тип)

Характеристика белых волокон:

- большой диаметр волокна
- мало миосателлитоцитов
- толстые миофибриллы
- мало миоглобина, много гликогена
- мало митохондрий
- анаэробный тип метаболизма
- быстрое сокращение-расслабление
- быстрая утомляемость

III. Смешанные (третий тип)

Для них характерно среднее значение всех параметров.

Локализация и функциональное назначение скелетной мышечной ткани

1. **В составе скелетной мускулатуры:** а) статика и динамика тела и конечностей в пространстве, б) формообразование тела, в) теплопродукция
2. **В составе мускулатуры челюстно-лицевой области и рта:** а) мимика, б) жевание, в) артикуляция
3. **В составе диафрагмы:** а) активные дыхательные экскурсии легких, б) регуляция кровотока в венах, в) регуляция внутрибрюшного давления
4. **В составе мышц глаза и век:** а) движения глазного яблока, б) смыкание-размыкание век, г) регуляция выделения слезной жидкости
5. **В мышечных оболочках пищеварительного тракта:** а) продвижение пищевого комка (глотка, пищевод), б) регуляция дефекации (прямая кишка).

Б.1.4. Строение скелетной мышцы как органа

Мышцы человека содержат все типы мышечных волокон. Каждое мышечное волокно окружено эндомизием (прослойкой рыхлой волокнистой соединительной ткани - рвст) (рис. 10). Пучки мышечных волокон объединены

перимизием (оболочкой из рвст). Вся мышца покрыта эпимизием – оболочкой из плотной волокнистой соединительной ткани.

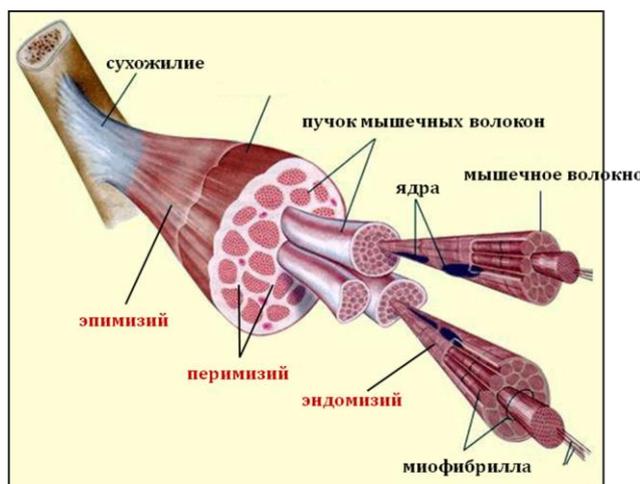


Рис. 10. Строение скелетной мышцы как органа.

В прослойках и оболочках имеются сосуды и нервный аппарат. Мышечные волокна соединяются с сухожилиями или надкостницей.

Б.1.5. Регенерация скелетной поперечно-полосатой мышечной ткани

А. Механизмы

1. *Эндорепродукция* – внутрисимпластическое образование, обновление и восстановление структур (в т.ч. миофиламентов)
2. *Синтез компонентов базальной мембраны*
3. *Пролиферация миосателлитоцитов* → формирование новых миотубул, а из них мышечных волокон

Б. Виды

1. Физиологическая (постэмбриональный миогенез)

- Протекает постоянно, обеспечивает рост
- Усиливается при повышении нагрузки на мышечные волокна → их рабочая *гипертрофия* (мускулатура спортсменов)

2. Репаративная

- Встречный рост и срастание концов поврежденных мышечных волокон в следствии усиления эндорепродукции
- Миграция в зону повреждения миосателлитоцитов → повторение эмбрионального миогенеза → восполнение дефекта мышечной тканью

Б.2. Сердечная поперечно-полосатая мышечная ткань

Эта ткань локализуется в мышечной оболочке сердца (миокарде) и устьях связанных с ним крупных сосудов.

Функциональные особенности

- 1) автоматизм,

- 2) ритмичность,
- 3) произвольность,
- 4) малая утомляемость.

На активность сокращений оказывают влияние гормоны и нервная система (симпатическая и парасимпатическая).

Б.2.1. Гистогенез сердечной мышечной ткани

Источником развития сердечной мышечной ткани является миоэпикардальная пластинка висцерального листка спланхнотома. В ней образуются СКМ (стволовые клетки миогенеза), дифференцирующиеся в кардиомиобласты, активно размножающиеся митозом. В их цитоплазме постепенно образуются миофиламенты, формирующие миофибриллы. С появлением последних клетки именуется *кардиомиоцитами* (или *сердечными миоцитами*). Способность кардиомиоцитов человека к полному митотическому делению утрачивается к моменту рождения или в первые месяцы жизни. В этих клетках начинаются процессы *полиплоидизации*. Сердечные миоциты выстраиваются в цепочки, но не сливаются друг с другом, как это происходит при развитии скелетного мышечного волокна. Клетки формируют сложные межклеточные соединения - вставочные диски, связывающие кардиомиоциты в *функциональные волокна (функциональный синцитий)*.

Б.2.2. Строение сердечной мышечной ткани

Как уже отмечалось, сердечная мышечная ткань образована клетками - кардиомиоцитами, связанными друг с другом в области вставочных дисков и образующими трехмерную сеть ветвящихся и анастомозирующих функциональных волокон.

Разновидности кардиомиоцитов

1. сократительные

- 1) желудочковые (призматические)
- 2) предсердные (отростчатые)

2. кардиомиоциты проводящей системы сердца

- 1) пейсмекеры (Р-клетки, водители ритма 1 порядка)
- 2) переходные (водители ритма 2 порядка)
- 3) проводящие (водители ритма 3 порядка)

3. секреторные (эндокринные)

Типы кардиомиоцитов	Локализация и функции кардиомиоцитов
А. Сократительные кардиомиоциты (СКМЦ) 1. Желудочковые (призматические) 2. Предсердные (отростчатые)	<ul style="list-style-type: none"> • Сократительный миокард желудочков и предсердий • Мышечные оболочки устьев аорты и легочной артерии • Непроизвольное ритмичное сокращение – расслабление в автоматическом круглосуточном режиме
Б. Кардиомиоциты	<ul style="list-style-type: none"> • В структурных компонентах

<p>проводящей системы сердца (ПСС) 1. Пейсмекеры (Р- клетки, водители ритма I порядка) 2. Переходные (водители ритма II порядка) 3. Проводящие (водители ритма III порядка)</p>	<p>ПСС (узлы, пучки, ножки и др.) • Ритмичная генерация биопотенциалов (в автоматическом режиме), их проведение в сердечной мышце и передача на СКМЦ</p>
<p>В. Секреторные (эндокрин-ные) кардиомиоциты</p>	<p>• В миокарде предсердий • Секреция натрийуретического фактора (регулирует функцию почек)</p>

Сократительные кардиомиоциты (СКМЦ)

- Форма - удлинённая призматическая или отростчатая
- Размер - по длиннику 40 - 120 мкм, в ширину 5 - 20 мкм
- Сарколемма (базальная мембрана + плазмолемма): плазмолемма образует мембранные инвагинации в толщу саркоплазмы (*T- трубочки*)
- В саркоплазме:
 - *ядро* (эллипсоидное эухроматичное, часто полиплоидное), расположено в центре кардиомиоцита, м.б. двуядерность)
 - *саркоплазматическая сеть* и *миофибриллы* построены по типу аналогичных структур скелетного мышечного волокна
 - *органеллы* общего значения и включения
- Межклеточные контакты:
 - *вставочные диски* – комплексные постоянные соединения торцовых концов миоцитов (*интердигитации, десмосомы и щелевые контакты*).
 - *анастомозы* – комплексные постоянные соединения боковых поверхностей миоцитов (*интердигитации и щелевые контакты*)
 - соединённые между собой сократительные кардиомиоциты в составе миокарда формируют трехмерную сетевидную структуру – *функциональный синцитий*

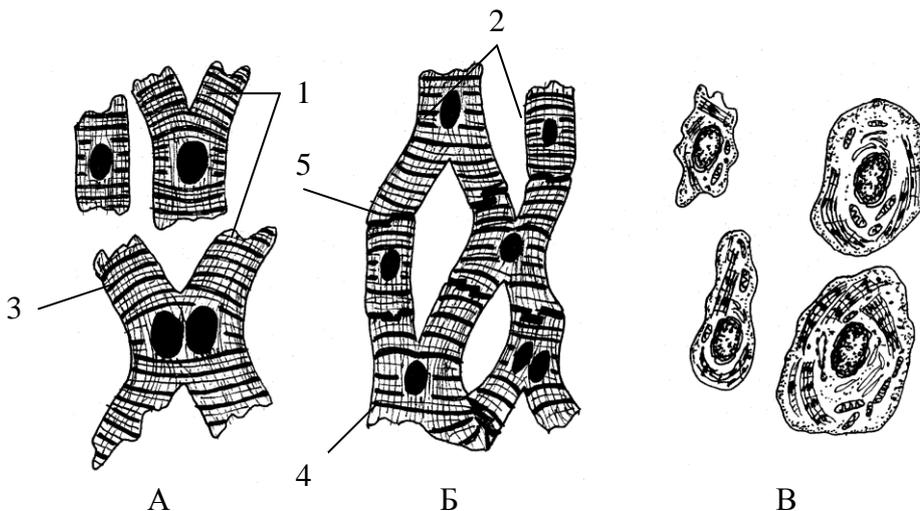


Рис. 14. Сердечная поперечнополосатая мышечная ткань. **А** – типы сократительных кардиомиоцитов; **Б** – соединение сократительных кардиомиоцитов в составе миокарда: 1 – отростки кардиомиоцитов; 2 – ядро; 3 – темные и светлые диски; 4 – миофибриллы; 5 – вставочные диски; **В** – типы проводящих кардиомиоцитов (водители ритма различных порядков).

Кардиомиоциты проводящей системы сердца (ПСС)

- Неправильная призматическая форма
- Размер по длиннику 8- 20 мкм, в ширину 2-5 мкм
- Общий план строения (см. выше СКМЦ)
- Слабое развитие всех органелл (в т.ч. миофибрилл)
- Вставочные диски имеют меньше десмосом

Секреторные (эндокринные) кардиомиоциты

- Отростчатая форма
- Размер по длиннику 15-20 мкм, в ширину 2-5 мкм
- Общий план строения (см. выше СКМЦ)
- Развиты органеллы экспортного синтеза
- Много секреторных гранул
- Миофибриллы развиты слабо

Структурно-функциональные аппараты кардиомиоцитов

1. Сократительный аппарат (наиболее развит в СКМЦ)

Представлен **миофибриллами**, каждая из которых состоит из тысяч последовательно соединенных телофрагмами **саркомеров**, содержащих **актиновые** (тонкие) и **миозиновые** (толстые) миофиламенты. Конечные участки миофибрилл прикрепляются со стороны цитоплазмы к вставочным дискам с помощью **полосок слияния** (расщепления и вплетения актиновых нитей в подмембранные области плазмолеммы миоцитов)

Обеспечивает сильное ритмичное энергоемкое кальцийзависимое **сокращение** ↔ **расслабление** («модель скользящих нитей»)

2. Транспортный аппарат (развит в СКМЦ) - аналогичен таковому в скелетных мышечных волокнах

3. Опорный аппарат

Представлен **сарколеммой, вставочными дисками, полосками слияния, анастомозами, цитоскелетом, телофрагмами, мезофрагмами.**

Обеспечивает **формообразовательную, каркасную, локомоторную и интегративную** функции.

4. Трофико-энергетический аппарат – представлен **саркосомами и включениями гликогена, миоглобина и липидов.**

5. Аппарат синтеза, структуризации и регенерации.

Представлен **свободными рибосомами, ЭПС, κГ, лизосомами, секреторными гранулами** (в секреторных кардиомиоцитах)

Обеспечивает **ресинтез** сократительных и регуляторных белков миофибрилл, другие эндорепродукционные процессы, **секрецию** компонентов базальной мембраны и ПНУФ (секреторные кардиомиоциты)

6. Нервный аппарат

Представлен **нервными волокнами, рецепторными и двигательными нервными окончаниями** вегетативной нервной системы.

Обеспечивает адаптационную регуляцию сократительной и других функций кардиомиоцитов.

Б.2.3. Регенерация сердечной мышечной ткани

А. Механизмы

1. Эндорепродукция
2. Синтез компонентов базальной мембраны
3. Пролиферация кардиомиоцитов возможна в эмбриогенезе

Б. Виды

1. Физиологическая

- Протекает постоянно, обеспечивает возрастное (в т.ч. у детей) увеличение массы миокарда (рабочая гипертрофия миоцитов без гиперплазии)
- Усиливается при повышении нагрузки на миокард → рабочая гипертрофия миоцитов без гиперплазии (у людей физического труда, у беременных)

2. Репаративная

- Дефект мышечной ткани кардиомиоцитами не восполняется (на месте повреждения образуется соединительнотканый рубец)

Регенерация кардиомиоцитов (и физиологическая, и репаративная) осуществляется только по механизму эндорепродукции. Причины:

- 1) отсутствуют малодифференцированные клетки,
- 2) кардиомиоциты не способны к делению,
- 3) они не способны к дедифференцировке.

Контрольные вопросы

1. Назовите разновидности мышечные ткани, их классификацию и функции.
2. Какими структурами представлен сократительный аппарат мышечных клеток и мышечных волокон?
3. Какими структурами осуществляется транспорт кальция в рабочих элементах мышечной ткани?
4. Гладкая мышечная ткань. Источник происхождения, строение, топография, характер сокращения. Способы и механизмы регенерации.
5. Поперечнополосатая скелетная мышечная ткань. Источник происхождения, строение, место локализации, характеристика сокращения. Способы и механизмы регенерации.
6. Скелетная мышечная ткань в составе скелетных мышц.
7. Поперечнополосатая сердечная мышечная ткань. Источник происхождения, место локализации.
8. Структурно-функциональные разновидности кардиомиоцитов.
9. Сократительные кардиомиоциты. Их сократительный аппарат и характеристика сокращения. Способы и механизмы регенерации.

Примеры тестов первого уровня

1. Какая из названных мышечных тканей обладает произвольностью сокращения: а) сердечная; б) гладкая; в) поперечнополосатая скелетная; г) миоэпителиальная?
2. Назовите источник эмбрионального происхождения гладкой мышечной ткани: а) миотомы; б) энтодерма; в) мезенхима; г) склеротом
3. Всё названное является компонентами миофибриллы мышечного волокна, кроме: а) саркомер; б) миозиновые миофиламенты; в) актиновые миофиламенты; г) гиаломер.

4. Миосателлитоциты являются: а) вспомогательными клетками гладкой мышечной ткани; б) специальной разновидностью гладких миоцитов; в) разновидностью кардиомиоцитов; г) камбиальными клетками скелетной мышечной ткани.
5. Сократительные кардиомиоциты способны ко всему, кроме: а) сокращаться; б) подвергаться апоптозу; в) подвергаться некрозу; г) делиться.
6. Саркоплазматическая сеть это: а) сократительный аппарат гладкого миоцита; б) аппарат внутриклеточного транспорта кальция сократительного кардиомиоцита; в) аппарат внутриклеточного транспорта кальция гладкого миоцита; г) опорный аппарат скелетного мышечного волокна?

Примеры тестов второго уровня

1. Назовите основные разновидности мышечной ткани (а, б, в). Подчеркните ткань мезенхимального происхождения.
2. Что называется миофибриллой (а) и саркомером (б)? Имеются ли саркомеры в составе гладких (в) и сердечных (г) миоцитов?
3. Эмбриональный источник развития скелетной мышечной ткани (а). Что с морфологических позиций представляет из себя поперечнополосатое мышечное волокно (б)? Где располагаются миосателлитоциты (в)? Способны ли они к делению (г)? Каково их биологическое значение (д, е)?
4. Эмбриональный источник развития кардиомиоцитов (а). Каковы их разновидности (б,в,г)? Подчеркните разновидность с наиболее развитыми миофибриллами.

Примеры практико-ориентированных задач

1. В ходе хирургической операции на желудке был удален фрагмент мышечной оболочки его стенки. Какая мышечная ткань входит в состав мышечной оболочки желудка (а)? Какой соединительной тканью представлены прослойки между мышечными пучками (б)? Возможно ли заполнение дефекта мышечной оболочки новыми мышечными клетками? Обоснуйте свое заключение (в). Возможно ли на месте операционной раны образование соединительнотканного рубца? Обоснуйте свое заключение (г). Как называется процесс восстановления тканей после операции (д)?
2. Расстройство коронарного кровообращения может привести к некрозу кардиомиоцитов (инфаркт миокарда). В дальнейшем в очаге поражения некротизированные клеточные массы будут уничтожены, а на их месте возникнет соединительно тканый рубец. Какие клетки уничтожают некротизированные массы (а), а какие участвуют в образовании соединительной ткани в составе рубца (б)? Возможно ли восполнение очага поражения новыми кардиомиоцитами? Обоснуйте Ваше заключение (в).
3. Скелетная мышечная масса спортсменов и людей физического труда возрастает за счет образования новых мышечных волокон и умножения элементов их сократительного аппарата. Какая мышечная ткань входит в состав скелетной мускулатуры человека (а)? Каковы структурные механизмы образования новых мышечных волокон (б)? Как называются основные структурные элементы их сократительного аппарата (в) и каковы механизмы увеличения их количества (г)? Возможна ли репаративная регенерация этого вида мышечной ткани? Обоснуйте свое заключение (д).

ОТВЕТЫ

Ответы к тестам первого уровня

1. в)

2. в)
3. б)
4. г)
5. г)
6. г)
7. б)

Ответы к тестам второго уровня

1. а) гладкая; б) скелетная; в) сердечная.
2. а) сократительная органелла специального значения; б) участок миофибриллы между соседними телофрагмами; в) нет; г) да.
3. а) миотомы дорзальной мезодермы; б) симпласт; в) в расщеплениях сарколеммы; г) да; д) рост мышечных волокон; е) образование новых мышечных волокон.
4. а) висцеральный листок мезодермы (миоэпикардимальные пластинки); б) сократительные; в) проводящие; г) секреторные.

Ответы к задачам

1. а) гладкая; б) РВСТ; в) да – гладкие миоциты способны к дедифференцировке и последующей пролиферации; г) да – за счет активизации функции фибробластов; д) репаративная регенерация.
2. а) макрофаги; б) фибробласты; в) нет - кардиомиоциты утратили способность к дедифференцировке и пролиферации, поэтому новых мышечных клеток для заполнения дефекта не образуется
3. а) поперечнополосатая скелетная; б) пролиферация миосателлитоцитов; в) миофибриллы; г) усиление процессов внутриклеточного синтеза сократительных белков и их сборки в миофибриллы; д) да – имеются камбиальные клетки (миосателлитоциты).