

Мышечные ткани

После изучения темы необходимо пройти тестирование по ссылке -

https://docs.google.com/forms/d/e/1FAIpQLSdrncpqXsMRkhHbriadYyU-tHu0H5gypSbNGPqYeuZx_egmNw/viewform

Общая характеристика. Классификация

Одним из свойств живой системы является способность к движению.

Выделяют три уровня развития двигательной активности:

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

Мышечные ткани – это группа возбудимых тканей, различных по происхождению и строению, но имеющих сходную функцию – способность к выраженным сокращениям.

Общие функции мышечных тканей

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

Общая морфофункциональная характеристика мышечных тканей

- 1) структурные элементы (клетки, волокна) обладают удлинённой формой,
- 2) наличие органелл специального назначения – миофиламентов, миофибрилл,
- 3) с сократительными органеллами связаны элементы цитоскелета и плазмолемма,
- 4) большое количество митохондрий, расположенных рядом с сократительными элементами,
- 5) наличие трофических включений (гликогена, липидов), являющихся источником энергии,
- 6) присутствие в некоторых мышечных тканях миоглобина – железосодержащего белка, который связывает кислород,

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.

Особенности терминологии!



саркоплазма – цитоплазма мышечных волокон и клеток

сарколемма – плазмолемма

саркоплазматическая сеть – агранулярная эндоплазматическая сеть

В сложных словах часто встречается корень *мио-* (от греч. *mys* – мышца), означающий *мышечное*.

Классификация мышечных тканей

Классификация мышечных тканей основана на признаках их строения и функции (морфофункциональная классификация) и происхождения (гистогенетическая) классификация.

Морфофункциональная классификация мышечных тканей

1. **Гладкие мышечные ткани** – состоят из клеток, не имеющих поперечной исчерченности.

2. **Поперечнополосатые мышечные ткани** – образованы клетками или волокнами, обладающих поперечной исчерченностью, которая обусловлена упорядоченным взаиморасположением миофиламентов разного типа. Поперечнополосатые мышечные ткани подразделяются на 2 группы:

- 1) **скелетная (соматическая)** мышечная ткань,
- 2) **сердечная** мышечная ткань.

Таблица 10

Гистогенетическая классификация мышечных тканей

Тип мышечной ткани	Эмбриональный источник 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. Соматический тип (скелетная мышечная ткань)	миотомы сомитов дорсальной мезодермы
2. Целомический тип (сердечная мышечная ткань)	миоэпикардимальные пластинки висцеральных листков спланхнотома

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.

Гистогенез гладкой мышечной ткани

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

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

3 стадия – образование *пластов* гладких миоцитов.

Строение гладкой мышечной ткани

Структурно-функциональной единицей гладкой мышечной ткани является *гладкий миоцит* (ГМ). Это одноядерные клетки, не обладающие поперечной исчерченностью; 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.

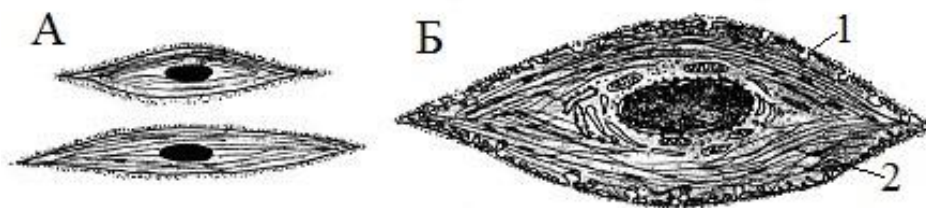


Рис. 52. Гладкие миоциты. А – гладкий миоцит (светооптический уровень); Б – гладкий миоцит (ультраструктурный уровень): 1 – кавеолы; 2 – миофибриллы.

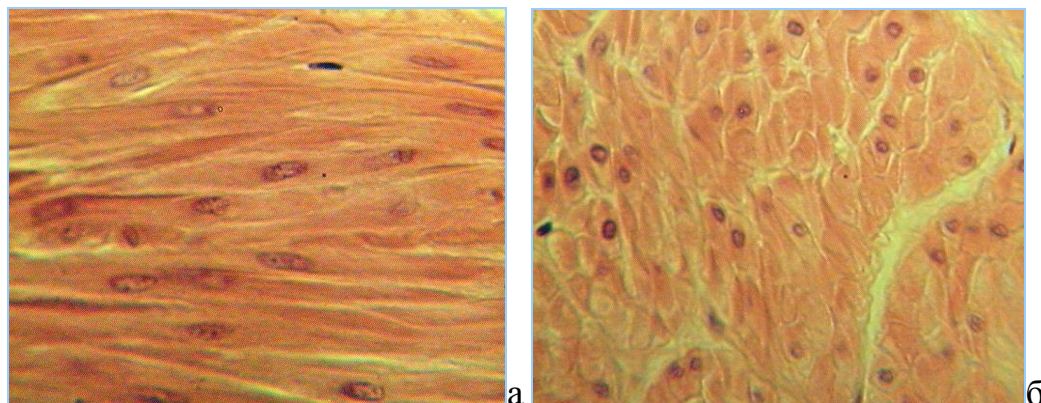


Рис. 53. Гладкая мышечная ткань в составе мышечной оболочки стенки мочевого пузыря. а - продольный срез, б - поперечный срез. Окраска гематоксилин-эозин, объектив 40.

Гладкие миоциты окружены сарколеммой, которая снаружи покрыта базальной мембраной.

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,
- 2) сократительный аппарат,
- 3) опорный аппарат,
- 4) аппарат внутриклеточного транспорта,
- 5) аппарат синтеза, структуризации и регенерации,
- 6) нервный аппарат.

1. Трофико-энергетический аппарат

Включает в себя саркосомы, включения гликогена, липидов, миоглобина. Обеспечивает энергией мышечное сокращение и другие энергоёмкие процессы, а также внутриклеточное депонирование и реализацию питательных веществ.

2. Сократительный аппарат

Представлен тонкими (актиновыми) и толстыми (миозиновыми) филаментами, которые не образуют миофибрилл, в отличие от поперечно-полосатых мышечных тканей.

Тонкие миофиламенты преобладают над толстыми как по количеству, так и по занимаемому объёму. Они располагаются в саркоплазме пучками по 10-20 филаментов, которые лежат параллельно или под углом к длинной оси клетки и образуют сетевидные структуры. Концы тонких филаментов закреплены в *плотных тельцах*.

Толстые миофиламенты обладают различной длиной, покрыты миозиновыми головками по всей длине, в связи с чем у них отсутствует центральная гладкая часть.



Некоторые авторы считают, что миозиновые филаменты гладких миоцитов окончательно собираются непосредственно перед сокращением и распадаются после него.

Сокращение гладких миоцитов индуцируется притоком в саркоплазму ионов кальция и происходит в соответствии с моделью скользящих нитей. В отличие от скелетной мышцы, оно происходит в миоцитах более медленно и длится дольше. Это связано с более низкой скоростью гидролиза АТФ.

В гладких миоцитах Ca^{2+} оказывает основное влияние на миозиновые, а не на актиновые филаменты. Ионы кальция активируют особый фермент – *киназу лёгких цепей миозина*, который вызывает фосфорилирование лёгких цепи молекулы миозина. Только после этого миозин способен взаимодействовать с актином.

Фермент фосфатаза миозина вызывает дефосфорилирование миозина, что обуславливает прекращение взаимодействия между актином и миозином и, как следствие, расслабление гладких миоцитов. При этом часть миозиновых мостиков не отсоединяется от актина, а остается с ним связанной. За счет этого гладкая мышца способна к длительному поддержанию тонуса без особых дополнительных энергетических затрат.

Это важно!



Активацию фермента киназы лёгких цепей миозина вызывает не только Ca^{2+} , но и цАМФ. Поэтому гормоны, повышающие уровень цАМФ в гладких миоцитах, усиливают их сократительную активность. Так, эстрогены повышают, а прогестерон снижает уровни цАМФ в миоцитах матки.

3. Опорный аппарат

Опорный аппарат включает сарколемму, цитоскелет, промежуточные филаменты, плотные тельца и межклеточные контакты (десмосомы, нексусы). Он обеспечивает формообразовательную, каркасную, локомоторную и интеграционную функции.

Плотные тельца - электронно-плотные структуры, расположенные в цитоплазме или связанные с сарколеммой, содержат α -актинин и десмин. Тонкие филаменты прикреплены к этим молекулам связующими белками (например, *филамином*).

Плотные тельца, свободно лежащие в саркоплазме, располагаются вдоль длинной оси клетки в виде цепочек с интервалом около 2 мкм. Пучки тонких филаментов проникают в тельца под углом, а промежуточные филаменты окружают их по периферии. Из-за связи с актиновыми филаментами плотные тельца рассматриваются как структуры, гомологичные Z-полоскам в поперечно-полосатых мышечных тканях.

4. Аппарат внутриклеточного транспорта

К нему относятся:

1) кавеолы – колбовидные впячивания сарколеммы диаметром 50-90 нм, расположенные перпендикулярно длинной оси клетки, они очень многочисленны (до нескольких сотен тысяч в одной клетке);

2) саркоплазматическая сеть – сообщающиеся между собой и с кавеолами мембранные цистерны и пузырьки.

Эти структуры обеспечивают поступление и выведение ионов кальция и их внутриклеточный транспорт для индукции процессов сокращения-расслабления миофиламентов.

5. Аппарат синтеза, структуризации и регенерации

Этот аппарат включает свободные рибосомы, ЭПС, комплекс Гольджи, лизосомы. Он обеспечивает процессы внутриклеточной регенерации (в т.ч. ресинтез и сборку сократительных и регуляторных белков миофиламентов), а также секрецию компонентов базальной мембраны. Гладкие миоциты продуцируют и выделяют (подобно фибробластам) коллагены, эластин, компоненты аморфного вещества, а также ряд факторов роста и цитокины.

Это важно!



В патологических условиях синтетическая активность гладких миоцитов может резко возрастать, например, при развитии атеросклероза в артериях.

6. Нервный аппарат

Он включает нервные волокна, чувствительные и двигательные нервные окончания вегетативной нервной системы. Обеспечивает инициацию и регуляцию непроизвольного сокращения гладких миоцитов.

Регенерация гладкой мышечной ткани

А. Механизмы

1. *Эндорепродукция* – 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 регенерация (постэмбриональный миогенез)*
 - Протекает постоянно.
 - Усиливается при повышении физиологической нагрузки на миоциты, что вызывает их рабочую *гипертрофию* и *гиперплазию* (например, миоциты матки при беременности).
2. *Репаративная регенерация*
 - Механизмы репаративной регенерации те же, что и в физиологических условиях. Способность к полноценной регенерации определяется объёмом повреждения. При больших зонах повреждения (например, в мышечной оболочке матки при операции кесаревого сечения) на месте погибшей мышечной ткани формируется соединительнотканый рубец.

Это важно!



В патологических условиях наблюдается неравномерное разрастание гладкой мышечной ткани. Во многом оно объясняется различиями чувствительности отдельных гладких миоцитов и их групп к действию гормонов. Например, такие изменения нередко наблюдаются в мышечной оболочке матки и проявляются образованием узлов мышечной ткани – *миом*, имеющих в своем составе элементы соединительной ткани (при выраженности последних такие новообразования называются *фибромиомами*).

Гладкая мышечная ткань в составе органов

В органах гладкая мышечная ткань преимущественно представлена пластами, слоями и пучками. В отдельных случаях, например, в ворсинке тонкой кишки, гладкие миоциты располагаются поодиночке или мелкими

группами.

В пластах гладкие миоциты располагаются очень компактно за счет того, что узкая часть одной клетки прилежит к широкой части другой. Такое расположение миоцитов способствует обеспечению максимальной площади их взаимных контактов и высокой прочности ткани.

Формированию пластов гладких миоцитов способствует образование ими межклеточных контактов по типу миоцит-миоцит, миоцит-клетка другого типа. В области межклеточных соединений отсутствует базальная мембрана миоцитов.

Межклеточные контакты гладких миоцитов обеспечивают механическую и химическую (ионную) связь между ними, а также между миоцитами и другими типами клеток.

Механическую связь осуществляют интердигитации и адгезивные соединения, а химическую – щелевые контакты (нексусы). Последние обеспечивают распространение возбуждения от клетки к клетке и синхронизацию их сокращений.

Это важно!



Благодаря щелевым соединениям с гладкими миоцитами эндотелиоциты могут влиять на тонус мышечной оболочки сосудов, выделяя факторы, вызывающие сокращение и расслабление миоцитов.

Таблица 11

Морфофункциональные особенности гладкой мышечной ткани в зависимости от локализации в органах

Локализация	Структурные особенности	Функциональное назначение
В мышечных оболочках полостных органов	<ul style="list-style-type: none">• Миоциты расположены пластами и слоями• Каждый миоцит окружен <i>эндомизием</i> (тонкая прослойка рыхлой волокнистой соединительной ткани, вплетенная в базальную мембрану)• Пучки миоцитов окружены <i>перимизием</i> (рыхлая волокнистая соединительная ткань, сосуды, нервные волокна)	<ol style="list-style-type: none">1. Изменение объемов внутренних полостей2. Перистальтическая и миксерная моторика3. Формообразование4. 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

5.3. Поперечнополосатые мышечные ткани

Поперечнополосатая скелетная мышечная ткань

Поперечнополосатая скелетная мышечная ткань превышает по своей массе любую другую ткань организма.

Таблица 12

Локализация и функциональное назначение скелетной мышечной ткани

Локализация	Функциональное назначение
1. Скелетная мускулатура	<ol style="list-style-type: none"> 1) статика и динамика тела и конечностей в пространстве, 2) формообразование тела, 3) теплопродукция
2. Мускулатура челюстно-лицевой области и рта	<ol style="list-style-type: none"> 1) мимика, 2) жевание, 3) артикуляция
3. Диафрагма	<ol style="list-style-type: none"> 1) активные дыхательные экскурсии легких, 2) регуляция кровотока в венах,

	3) регуляция внутрибрюшного давления
4. Мышцы глаза и век	1) движения глазного яблока, 2) смыкание-размыкание век, 3) регуляция выделения слезной жидкости
5. Мышечные оболочки пищеварительного тракта	1) продвижение пищевого комка (глотка, пищевод), 2) регуляция дефекации (прямая кишка)

Гистогенез поперечнополосатой скелетной мышечной ткани

Источник развития поперечнополосатой скелетной мышечной ткани – клетки миотомов сомитов дорсальной мезодермы.

1-я стадия миогенеза – миобластическая – из клеток миотомов сомитов образуются СКМ (стволовые клетки миогенеза). СКМ мигрируют в область расположения будущих мышц. Большая часть их превращается в миобласты, активно делящиеся митозом. Другая, меньшая, часть обособляется в виде миосателлитобластов, которые дифференцируются в миосателлитоциты.

2-я стадия – формирование миотубул – миобласты располагаются в виде цепочек и сливаются, образуя мышечные трубочки (миотубулы). В цитоплазме образуются миофибриллы. Часть миотубул гибнет механизмом апоптоза.

3-я стадия – образование миосимпластов – происходит увеличение содержания миофибробластов, которые постепенно занимают центральную часть симпласта, оттесняя ядра к его периферии.

4-я стадия – формирование зрелого мышечного волокна – увеличивается объем симпластов, в которых нарастает число миофибрилл, митохондрий, формируется саркоплазматическая сеть.

Миосателлитоциты не участвуют в образовании миосимпластов, но они входят в состав мышечных волокон, располагаясь между базальной мембраной и миосимпластом. Эти клетки являются малодифференцированными и выполняют роль камбиальных элементов скелетной мышечной ткани.

Строение поперечнополосатой скелетной мышечной ткани

Структурно-функциональной единицей поперечно полосатой скелетной мышечной ткани является **мышечное волокно**. Оно имеет удлиненную сигаровидную форму, длину до 20-30 см, ширину – около 50 мкм. В мышцах мышечные волокна формируют пучки, в которых они лежат параллельно и достаточно плотно, в связи с чем деформируют друг друга и могут приобретать многогранную форму.

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

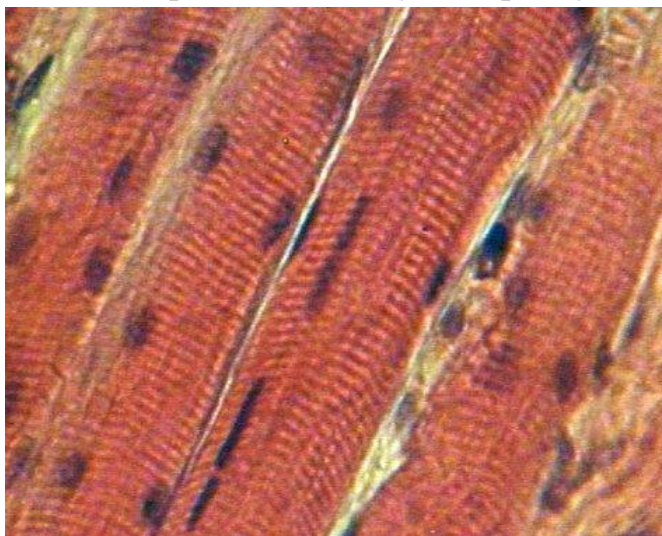


Рис. 54. **Поперечно-полосатая скелетная мышечная ткань** языка кролика. Окраска гематоксилин-эозин. Объектив 40.

Компоненты мышечного волокна:

- 1) *миосимпласт* – занимает основной объем и ограничен сарколеммой;
- 2) *миосателлитоциты* – мелкие, уплощенные клетки, которые лежат в углублениях сарколеммы;
- 3) *базальная мембрана* – покрывает снаружи сарколемму и миосателлитоциты.

Структурно-функциональные аппараты мышечного волокна:

- 1) трофико-энергетический,
- 2) аппарат синтеза, структуризации и регенерации,
- 3) сократительный аппарат,
- 4) транспортный аппарат,
- 5) опорный аппарат,
- 6) нервный аппарат.

1. Трофико-энергетический аппарат

Трофико-энергетический аппарат представлен митохондриями и трофическими включениями.

Митохондрии вырабатывают энергию, необходимую для сокращения, а также для осуществления различных процессов жизнеобеспечения. Располагаются митохондрии в виде цепочек под сарколеммой и между миофибриллами. Их содержание и размеры больше в красных волокнах, чем в белых и увеличиваются при физических тренировках.

Источником энергии служит расщепление гликогена и липидов, а при кратковременных резких нагрузках – глюкоза, получаемая в основном в результате расщепления гликогена.

Гликоген находится в саркоплазме в виде β -частиц диаметром 20-30 нм, образующих скопления между миофибриллами.

Липидные капли располагаются по всей толщине волокна между миофибриллами.

Миоглобин – железосодержащий пигмент, способный связывать кислород и придающий мышечным волокнам красный цвет. По строению и функции он сходен с гемоглобином эритроцитов. В более высоких концентрациях миоглобин находится в красных волокнах, что и определяет их цвет.

2. Аппарат синтеза, структуризации и регенерации

Основными элементами волокна, обеспечивающими процессы синтеза и структуризации, являются свободные рибосомы, гранулярная ЭПС, комплекс Гольджи.

Постоянно происходящие процессы обновления структурных элементов мышечного волокна обеспечивают *лизосомы*. Количество их связано с функциональной активностью мышцы и возрастом человека. При старении и, особенно, при резком снижении функциональной активности мышцы, в саркоплазме увеличивается количество остаточных телец лизосомального происхождения, содержащих липофусцин.

Как уже отмечалось выше, камбиальными элементами скелетной мышечной ткани являются *миосателлитоциты*. Они располагаются в небольших углублениях сарколеммы миосимпласта и покрыты вместе с ним общей базальной мембраной. Ядро плотное, занимает почти всю клетку.

Миосателлитоциты активируются при повреждении мышечного волокна и обеспечивают его репаративную регенерацию. При усиленной нагрузке они, сливаясь с миосимпластом, участвуют в его гипертрофии.

3. Сократительный аппарат

Сократительный аппарат представлен специальными органеллами – миофибриллами, которые располагаются продольно в центральной части миосимпласта и отделяются друг от друга рядами митохондрий и элементами саркоплазматической сети.

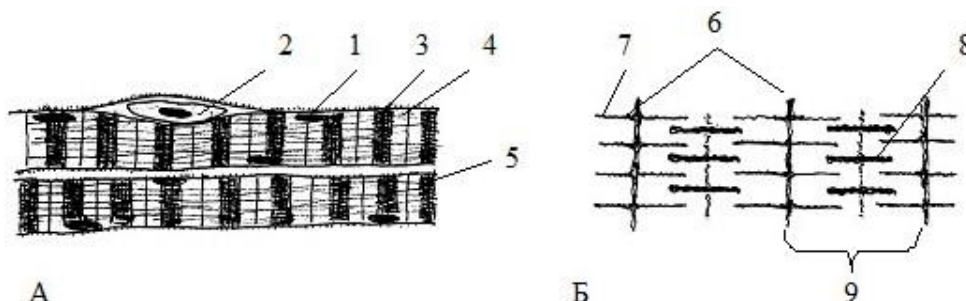


Рис. 55. Скелетная поперечнополосатая мышечная ткань. А – мышечное волокно (светооптический уровень); Б – миофибрилла (ультраструктурный уровень): 1 – ядро мышечного волокна; 2 – миосателлитоцит; 3 – темные диски, 4 – светлые диски; 5 – миофибриллы; 6 – телофрагмы; 7 – тонкие (актиновые) и 8 – толстые (миозиновые) миофиламенты; 9 – саркомер.

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

Каждая миофибрилла состоит из тонких и толстых миофиламентов, образованными соответственно сократительными белками миозин и актин.

Строение миофиламентов

Толстые миофиламенты образованы молекулами фибриллярного белка *миозина*. Молекула миозина имеет вид нити длиной 150 нм и толщиной 2 нм. На одном из концов она содержит две округлые головки. Миозин включает легкий меромиозин, образующий стержневую часть молекулы, и тяжелый меромиозин, формирующий головки и связующую шейку. Молекула может сгибаться, как на шарнирах, в двух местах: в области шейки (места соединения головок с хвостовой частью) и примерно через 60 нм в области стержня хвоста (в месте соединения тяжелого меромиозина с легким).

Стержневые части молекул миозина собраны в пучки, зеркально соединяясь концами друг с другом, таким образом, что центральная часть миофиламента гладкая, а периферические части содержат многочисленные миозиновые головки.

Тонкие миофиламенты содержат сократительный белок *актин* и два регуляторных белка – *тропонин* и *тропомиозин*. Регуляторные белки образуют *тропонин-тропомиозиновый комплекс*. Актин – глобулярный белок. Каждая молекула актина имеет активный центр, способный связываться с молекулами миозина и прикрытый тропонин-тропомиозиновым комплексом. Этот комплекс действует как запирающее устройство, которое не позволяет преждевременно взаимодействовать молекулам актина и миозина.

Молекулы актина формируют цепочку, а две цепочки обвивают друг друга, образуя двойную спираль.

Миофиламенты располагаются параллельно друг другу, но не на всем протяжении – имеются участки, которые состоят только из толстых миофиламентов, и участки, состоящие из тонких. Для закрепления миофиламентов 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. 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.

Титин (коннектин) – белок с эластическими свойствами, нити которого присоединены к толстым филаментам по всей их длине и, переходя в I-диски, прикрепляют толстые филаменты к Z-линии. Таким образом, титин связывает M- и Z-линии и за счет своей эластичности препятствует перерастяжению мышцы. Нити титина образуют внутри саркомера решетчатую структуру и обеспечивают упорядоченное взаимное расположение тонких и толстых филаментов.

Участок миофибриллы между двумя 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, каждый тонкий филамент частично входит в окружение трех соседних толстых. Эта часть саркомера обладает анизотропией (двойным лучепреломлением в поляризованном свете) 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 (не обладающий двойным лучепреломлением) диск (I-диск).

Таким образом, саркомер включает в себя один А-диск и две половины I-дисков – по одной половине с каждой стороны («формула» саркомера - $\frac{1}{2}$ I

+ A + ½ I). В расслабленной мышце длина саркомера составляет 2-3 мкм, при сокращении мышцы – около 1,5 мкм.

Сокращение мышечного волокна

Механизм мышечного сокращения описывается теорией скользящих нитей, согласно которой укорочение каждого саркомера при сокращении происходит благодаря тому, что тонкие филаменты вдвигаются в промежутки между толстыми без изменения их длины.

Волна деполяризации распространяется с поверхности сарколеммы по Т-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 миозиновые 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 трупных мышцах в связи с отсутствием АТФ миозиновые мостики не могут разомкнуться, и мышца переходит в состояние трупного окоченения (*rigor mortis*).

Изменение длины саркомера при сокращении является результатом относительного продольного смещения толстых и тонких филаментов. При этом ширина А-диска не меняется, по мере проникновения в него тонких нитей происходит укорочение I-диска. Соответственно значительно сужается H-полоска.

Расслабление мышечного волокна происходит в результате снижения концентрации ионов кальция в области саркомеров, которое вызывает возвращение тропонина в первоначальное конформационное состояние. При этом тропомиозин вновь закрывает активные центры на молекулах актина, что вызывает прекращение образования миозиновых мостиков.

4. Транспортный аппарат

Транспортный аппарат, обеспечивающий депонирование и выделение ионов кальция, представлен следующими элементами:

- 1) поперечные мембранные каналцы (Т-система),

2) саркоплазматическая сеть (продольные мембранные каналы, L-система),

3) зоны контактов T и L каналов (триады).

Поперечные мембранные каналы (T-система), представляют собой впячивания сарколеммы, отходящие от нее под прямым углом к оси волокна и расположенные вблизи границы I- и A-дисков.

Саркоплазматическая сеть (L-система) – система уплощенных, вытянутых и анастомозирующих мембранных трубочек и мешочков, которая наподобие муфты окружает каждый саркомер миофибриллы. В области границы I- и A-дисков трубочки сливаются и образуют пары плоских *терминальных цистерн*. В итоге, на каждый саркомер приходится по две такие пары.

Конечные участки T-трубочек проникают в промежуток между двумя терминальными цистернами и образуют вместе с ними особые структуры – *триады*. В области триады между мембранами T-трубочек и терминальных цистерн имеются специализированные контакты, служащие каналами выделения кальция.

После того, как волна деполяризации с поверхности сарколеммы распространяется по T-трубочкам вглубь волокна, происходит выделение кальция. В области триад возбуждение передается на мембрану саркоплазматической сети и вызывает повышение её проницаемости. В результате, происходит быстрое выделение ионов кальция, в основном, в области терминальных цистерн. Ионы кальция диффундируют в миофибриллы, присоединяются там к тропонину и запускают механизм взаимодействия молекул актина и миозина.

Одновременно с процессом выделения кальция происходит активный обратный транспорт его в саркоплазматическую сеть. Этот процесс осуществляется благодаря деятельности кальциевых насосов в мембране L-системы. Снижение концентрации ионов кальция приводит к возвращению тропонина в первоначальное состояние, прекращению взаимодействия миозиновых мостиков с актином и расслаблению мышечного волокна.

5. Опорный аппарат

В его состав входят базальная мембрана, сарколемма, цитоскелет, телофрагмы, мезофрагмы, краевые зоны мышечного волокна. Обеспечивает формообразовательную, каркасную, локомоторную и интеграционную функции.

Важным элементом цитоскелета являются *промежуточные филаменты*. Они имеют диаметр около 10 нм и образованы белком десмин. В зависимости от расположения различают:

- 1) продольно расположенные промежуточные филаменты, которые связывают соседние телофрагмы одной миофибриллы,
- 2) поперечно ориентированные филаменты, входящие в состав мезофрагмы,
- 3) поперечные филаменты, прикрепляющие телофрагмы к сарколемме, элементам Т-системы и саркоплазматической сети.

За счет такой пространственной организации промежуточных филаментов обеспечивается упорядоченное расположение саркомеров соседних миофибрилл и других компонентов мышечного волокна.

В краевых зонах мышечного волокна сарколемма, покрытая базальной мембраной, образует многочисленные впячивания, в которые вдаются коллагеновые волокна сухожилия. Эти волокна вплетаются в базальную мембрану и прочно связывают сухожилие с мышечными волокнами.

6. Нервный аппарат

Нервный аппарат обеспечивает инициацию и регуляцию произвольного сокращения мышечных волокон.

Эфферентные нервные волокна (аксоны α -мотонейронов) образуют на мышечных волокнах специализированные нейромышечные окончания (*нейромышечные синапсы*, или *моторные бляшки*), которые осуществляют передачу импульса с нервного волокна на мышечное (подробнее см. в разделе 6 «Нервная ткань»).

Афферентная иннервация обеспечивается нейромышечными веретенами – рецепторами растяжения волокон поперечно-полосатых мышц, которые представляют собой сложные инкапсулированные нервные окончания (подробнее см. в разделе 6 «Нервная ткань»).

Типы мышечных волокон

В зависимости от количества миоглобина и митохондрий выделяют три типа мышечных волокон:

I. Красные (первый тип)

Морфофункциональная 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)

Морфофункциональная характеристика:

- 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.

Строение скелетной мышцы как органа

Мышцы человека содержат все типы мышечных волокон. Каждое мышечное волокно окружено эндомизием (прослойкой рыхлой волокнистой соединительной ткани). Пучки мышечных волокон объединены перимизием (оболочкой, также образованной прослойкой рыхлой волокнистой соединительной тканью). Вся мышца покрыта эпимизием – оболочкой из плотной волокнистой соединительной ткани.

В прослойках и оболочках имеются сосуды и нервный аппарат.

Мышечные волокна соединяются с сухожилиями или надкостницей.

Регенерация скелетной поперечнополосатой мышечной ткани

A. Механизмы

1. *Эндорепродукция* – внутрисимпластическое образование, обновление и восстановление структур (в т.ч. миофиламентов)
2. *Синтез компонентов базальной мембраны*

3. *Пролиферация миосателлитоцитов*, приводит к формированию новых миотубул, а из них мышечных волокон

Б. Виды

1. Физиологическая регенерация (постэмбриональный миогенез)

- Протекает постоянно, состоит в самообновлении органелл и других структурных компонентов мышечных волокон, обеспечивает их рост.

- Усиливается при повышении нагрузки на мышечные волокна, в результате преобладания анаболических процессов происходит их рабочая *гипертрофия*.

При бездействии (вследствие денервации или гипокинезии), а также при голодании происходит *атрофия* мышечных волокон.

2. Репаративная регенерация

Репаративная регенерация мышечных волокон осуществляется после их повреждения. Она включает в себя последовательную цепь следующих процессов (В.Л.Быков, 2001):

- 1) миграция фагоцитов (нейтрофильных гранулоцитов и макрофагов) в область повреждения, осуществляется под действием хемотаксических веществ, выделяемых поврежденными волокнами;

- 2) восстановление целостности сосудов (реваскуляризация);

- 3) фагоцитоз некротизированных мышечных волокон;

- 4) собственно регенерация мышечных волокон; может осуществляться несколькими механизмами:

- Встречный рост и срастание концов поврежденных мышечных волокон вследствие усиления эндорепродукции.

- Миграция в зону повреждения миосателлитоцитов, пролиферация и дифференцировка их в миобласты с последующим слиянием последних и формирование мышечных трубочек.

- 5) образование зрелых мышечных волокон,

- 6) восстановление иннервации.

Это важно!



Полноценная регенерация мышечных волокон возможна лишь при их незначительных дефектах при условии сохранения целостности базальной мембраны.

Базальная мембрана служит барьером для проникновения фибробластов в поврежденное волокно, а также выполняет роль направляющей, поддерживающей и

ориентирующей структуры для мигрирующих миосателлитоцитов и для формирующихся мышечных трубочек.

Неполноценная регенерация мышечных волокон наблюдается при значительной травме мышцы, когда повреждаются не только мышечные волокна, но и структуры соединительной ткани. В этом случае в области дефекта образуется соединительнотканый рубец, а функция мышцы остаётся нарушенной.

Это интересно!



В последние годы стало реальным использование миосателлитоцитов для стимуляции регенерации мышечной ткани. Разрабатываются методы введения этих клеток в повреждённые скелетные мышцы. В эксперименте использованы миосателлитоциты для замещения погибшей сердечной мышечной ткани. В частности, установлено, что при их введении в поврежденный миокард формируются волокна скелетной мышечной ткани, устанавливающих связи с кардиомиоцитами.

Сердечная мышечная ткань

Сердечная мышечная ткань локализуется в мышечной оболочке сердца (миокарде) и устьях связанных с ним крупных сосудов. Эта ткань образована клетками – *кардиомиоцитами*.

Функциональные особенности сердечной мышечной ткани:

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

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

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*).

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.

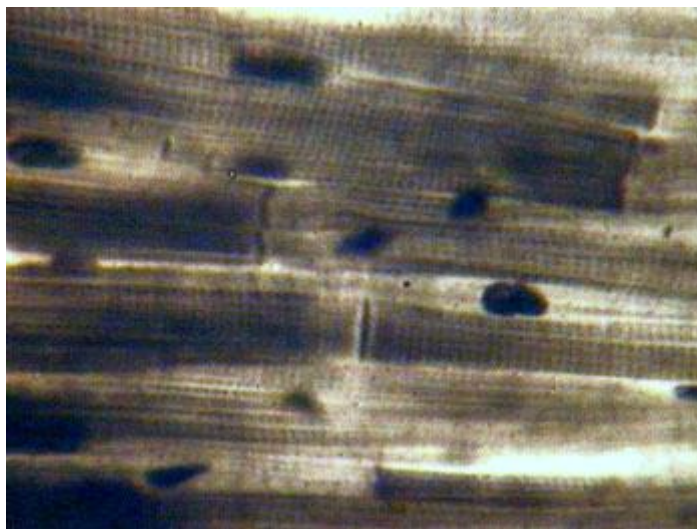


Рис. 56. Поперечно-полосатая сердечная мышечная ткань лошади.
Окраска: железный гематоксилин, объектив 90, имм.

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)

Таблица 13

Типы, локализация и функции кардиомиоцитов

Типы кардиомиоцитов	Локализация кардиомиоцитов	Функции кардиомиоцитов
А. Сократительные		

кардиомиоциты (СКМЦ)		
1. Желудочковые (призматические)	Сократительный миокард желудочков и мышечные оболочки устьев аорты и легочной артерии	Непроизвольное ритмичное сокращение – расслабление в автоматическом круглосуточном режиме
2. Предсердные (отростчатые)	Сократительный миокард предсердий	
Б. Кардиомиоциты проводящей системы сердца (ПСС)	В структурных компонентах ПСС (узлы, пучки, ножки и др.)	Ритмичная генерация биопотенциалов (в автоматическом режиме), их проведение в сердечной мышце и передача на СКМЦ
1. Пейсмекеры (Р-клетки, водители ритма I порядка)		
2. Переходные (водители ритма II порядка)		
3. Проводящие - а) малые клетки Пуркинье (водители ритма III порядка), а) большие клетки Пуркинье (водители ритма IV порядка)		
В. Секреторные (эндокринные) кардиомиоциты	В миокарде предсердий	Секреция натрийуретического фактора (регулирует функцию почек)

Особенности строения сократительных кардиомиоцитов (СКМЦ)

Сократительные кардиомиоциты имеют удлинённую призматическую или отростчатую форму. Размер: в длину 40-120 мкм, в ширину 5-20 мкм.

Сарколемма образует мембранные инвагинации в толщу саркоплазмы (Т- трубочки), снаружи окружена базальной мембраной.

Ядро эллипсоидное эухроматичное, часто полиплоидное, расположено в центре кардиомиоцита. Некоторые клетки содержат два ядра.

Саркоплазма содержит:

- саркоплазматическую сеть и миофибриллы, которые построены по типу аналогичных структур скелетного мышечного волокна
- органеллы общего значения и включения.

Связь кардиомиоцитов друг с другом осуществляют *вставочные диски*. Под световым микроскопом они имеют вид поперечных прямых или зигзагообразных полосок, пересекающих функциональные волокна сердечной мышечной ткани. При электронной микроскопии выявляется их сложная организация, включающая несколько типов межклеточных контактов - *интердигитации, десмосомы и щелевые контакты*. Первые два типа контактов обеспечивают механическую связь кардиомиоцитов, а

щелевые соединения – ионную связь клеток и передачу импульса.

Боковые поверхности кардиомиоцитов формируют анастомозы, включающие интердигитации и щелевые контакты.

Соединенные между собой сократительные кардиомиоциты в составе миокарда формируют трехмерную сетевидную структуру – *функциональный синцитий*.

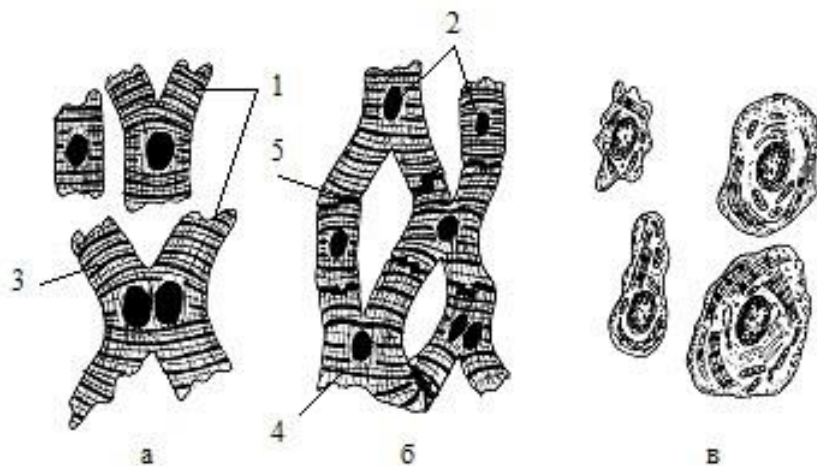


Рис. 57. **Сердечная поперечнополосатая мышечная ткань.** а – типы сократительных кардиомиоцитов; б – соединение сократительных кардиомиоцитов в составе миокарда: 1 – отростки кардиомиоцитов; 2 – ядро; 3 – темные и светлые диски; 4 – миофибриллы; 5 – вставочные диски; в – типы проводящих кардиомиоцитов (водители ритма различных порядков).

Особенности строения кардиомиоцитов проводящей системы сердца (ПСС)

Кардиомиоциты ПСС имеют неправильную призматическую форму, размер в длину 8-20 мкм, в ширину 2-5 мкм. В этих клетках слабо развиты все органеллы, в т.ч. миофибриллы. Для вставочных дисков характерно меньшее количество десмосом.

Особенности строения секреторных кардиомиоцитов

Для секреторных кардиомиоцитов характерна отростчатая форма, размер в длину 15-20 мкм, в ширину 2-5 мкм. Развиты органеллы экспортного синтеза. В саркоплазме много секреторных гранул. Слабо развиты миофибриллы.

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 слипания (расщепления и вплетения актиновых нитей в подмембранные области плазмолеммы миоцитов).

Обеспечивает сильное ритмичное энергоемкое кальцийзависимое сокращение и последующее расслабление.

2. Транспортный аппарат (развит в СКМЦ) - аналогичен таковому в скелетных мышечных волокнах, но имеет ряд особенностей:

- саркоплазматическая сеть не образует терминальных цистерн,
- во время расслабления саркоплазматическая сеть выделяет ионы кальция в саркоплазму с низкой скоростью, что обеспечивает автоматизм кардиомиоцитов,
- в предсердных кардиомиоцитах практически отсутствуют Т-трубочки.

3. Опорный аппарат

Представлен сарколеммой, вставочными дисками, полосками слипания, анастомозами, цитоскелетом, телофрагмами, мезофрагмами.

Обеспечивает формообразовательную, каркасную, локомоторную и интеграционную функции.

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

5. Аппарат синтеза, структуризации и регенерации

Представлен свободными рибосомами, ЭПС, комплексом Гольджи, 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.

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, как следствие, развивается 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 являются высокодифференцированными клетками, не способными к делению,

3) кардиомиоциты не способны к дедифференцировке.

После изучения темы необходимо пройти тестирование по ссылке -

https://docs.google.com/forms/d/e/1FAIpQLSdrncpqXsMRkhHbriadYyU-tHu0H5gypSbNGPqYeuZx_egmNw/viewform