**ЛЕКЦИЯ 23**

**МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ**

*Общая характеристика. Классификации мышечной ткани.Поперечно-полосатая скелетная мышечная ткань. Типы мышечных волокон. Сердечная мышечная ткань. Гладкая мышечная ткань. Типы мышечных волокон.*

Мышечные ткани – это сократимые структуры, участвующие в выполнении функции движения. Они имеют различное происхождение и объединяются по признаку сократимости. Скелетные мышцы являются активной частью опорно-двигательного аппарата, построены они из поперечнополосатых (исчерченных) мышечных волокон. Мышцы прикрепляются к костям скелета и при своем сокращении (укорочении) приводят костные рычаги в движение. Они удерживают положение тела и его частей в пространстве, перемещают костные рычаги при ходьбе, беге и других движениях, выполняют жевательные, глотательные и дыхательные движения, участвуют в артикуляции речи и мимике, вырабатывают тепло. Масса скелетных мышц у взрослого человека достигает 35-40% массы тела. У новорожденных и у детей на долю мышц приходится до 20-25% массы тела. В пожилом и старческом возрасте масса мышечной ткани не превышает 25-30%.

Основные морфологические признаки элементов мышечных тканей –удлиненная форма, наличие продольно расположенных миофибрилл и миофиламентов – специальных органелл, обеспечивающих сократимость, расположение митохондрий рядом с сократительными элементами, наличие включений гликогена, липидов и миоглобина. Специальные сократительные органеллы – миофиламенты обеспечивают сокращение, которое возникает при взаимодействии в них двух основных фибриллярных белков –актина и миозина при обязательном участии ионов кальция.

Сократительный аппарат мышечных тканей характеризуется общими свойствами, среди которых можно выделить:

- сократительные волокна занимают большую часть объема цитоплазмы,

- высокоупорядоченное и компактное расположение актиновых и миозиновых филаментов,

- формирование из филаментов особых органелл специального назначения – миофибрилл.

Митохондрии обеспечивают эти процессы энергией. Запас источников энергии образуют гликоген и липиды. Передача усилий сокращения на скелет осуществляется посредством сухожилий или прикрепления мышц к надкостнице. Между мышечными волокнами находятся тонкие прослойки рыхлой волокнистой [соединительной ткани](http://www.morphology.dp.ua/_mp3/connective.mp3) – эндомизий. Коллагеновые волокна наружного листка базальной мембраны вплетаются в него, что способствует объединению усилий при сокращении миосимпластов. Более толстые прослойки рыхлой соединительной ткани окружают по нескольку мышечных волокон, образуя перимизий и разделяя мышцу на пучки.

Несколько пучков объединяются в более крупные группы, разделенные более толстыми соединительнотканными прослойками. Соединительную ткань, окружающую поверхность мышцы, называют эпимизием. В эндомизии расположены капилляры. Они идут вдоль мышечных волокон, анастомозируя друг с другом.

В основу классификации мышечных тканей положены два принципа – морфофункциональный и гистогенетический. В соответствии с морфофункциональным принципом, в зависимости от структуры органелл сокращения, мышечные ткани подразделяют на две группы:

* поперечно-полосатая (исчерченная) мышечная ткань, постоянно содержит комплексы актиновых и миозиновыхмиофиламентов (миофибриллы) и имеет поперечную исчерченность.
* гладкая (неисчерченная) мышечная ткань, состоящая из клеток, которые постоянно содержат только актиновыемиофиламенты и не имеют поперечной исчерченности;

Согласно генетической классификации (по происхождению) выделяют четыре типа мышечных тканей:

* мезенхимные (находятся во внутренних органах и сосудах);
* нейральные (развиваются из нервной трубки, к ним принадлежат также гладкие миоциты мышц радужной оболочки глаза);
* соматические (развиваются из миотомов сомитов мезодермы и образуют скелетную мышечную ткань);
* целомические (развиваются из висцерального листка спланхнотома и образуют сердечную мышечную ткань).

Источником развития элементов скелетной (соматической) поперечнополосатой мышечной ткани являются миобласты. Одни из них дифференцируются на месте и участвуют в образовании так называемых аутохтонных мышц. Другие клетки мигрируют из миотомов в мезенхиму. Они уже детерминированы, хотя внешне не отличаются от других клеток мезенхимы. Их дифференцировка продолжается в местах закладки других мышц тела.

В ходе дифференцировки возникают две клеточные линии. Клетки одной из линий сливаются, образуя удлиненные симпласты–мышечные трубочки (миотубы). В них происходит дифференцировка миофибрилл. В это время в миотубах отмечается хорошо развитая гранулярная эндоплазматическая сеть.

Миофибриллы сначала располагаются под плазмолеммой, а затем заполняют большую часть миотубы. Ядра, напротив, из центральных отделов смещаются к периферии. Клеточные центры и микротрубочки при этом полностью исчезают. Гранулярная эндоплазматическая сеть редуцируется в значительной степени. Такие дефинитивные структуры называют

миосимпластами. Клетки другой линии остаются самостоятельными и дифференцируются в *миосателлитоциты* (или миосателлиты). Эти клетки располагаются на поверхности миосимпластов.

|  |  |
| --- | --- |
| Основной структурной единицей скелетной мышечной ткани является мышечное волокно, состоящее из миосимпласта и миосателлитоцитов, покрытых общей базальной мембраной. Длина всего волокна может измеряться сантиметрами при толщине всего 50–100 мкм. Комплекс, состоящий из плазмолеммы миосимпласта и базальной мембраны, называют сарколеммой. Миосимпласт имеет множество продолговатых ядер, расположенных под сарколеммой. |  |
| Рисунок 18 – Мышечные волокна |

Их количество в одном симпласте может достигать нескольких десятков тысяч. У полюсов ядер располагаются органеллы общего значения – аппарат Гольджи и небольшие фрагменты гранулярной эндоплазматической сети. Миофибриллы заполняют основную часть миосимпласта и расположены продольно.



Рисунок 19 – Схема саркоплазматического ретикулума (саркомера)

Каждая миофибрилла состоит из отдельных структурных и сократительных элементов – саркомеров, разделенных друг от друга Z-линиями (телофрагма). Саркомер – это структурная единица миофибриллы. Длина саркомера в состоянии покоя 1,8-2 мкм. В состав миофибрилл входят два вида сократительных белков: тонкие нити актина и толстые нити миозина. Они расположены таким образом, что вокруг миозиновых нитей на­ходится 6 актиновых нитей, в вокруг каждой актиновой – 3 миози­новых. Толстые нити миозина диаметром 15 нм образуют центральную полосу А. Они состоят из длинных молекул, которые образуются двумя пептидными цепями легкого меромиозина, свернутыми в двойную спираль (легкие цепи). На конце каждой молекулы пептида находится головка, состоящая из двух пептидных цепей тяжелого меромиозина. Эти головки выступают парами по обе стороны толстой нити через каждые 14 нм и вступают в соединение с молекулами актина.



Рисунок 20 – Толстые нити миозина

Головки миозина содержат миофибриллярную АТФ-азу – фермент, расщепляющий АТФ для обеспечения энергии сокращения мышцы, и обладающий способностью обратимо связываться с актином и образованием актимиозина.



Рисунок 21 – Тонкие нити актина

Тонкие нити актина диаметром 6 нм образуют полосы I, состоят из актина. Его молекула представляет собой белок сферической формы, который полимеризуется с образованием цепочки. Две цепи молекул актина образуют структуру спиральной формы. В желобе этой спирали находится молекула тропомиозина. К каждой 7-й молекуле актина прикрепляется молекула тропонина, которая состоит из трех частей:

- тропонин С, обладающий высоким сродством к ионам кальция, связывает их и тем самым запускает процесс сокращения,

- тропонин I, ингибирует, стимулируемую ионами магния, АТФ-азу миозина, препятствует взаимодействию актина с миозином,

- тропонин Т связывает тропониновый комплекс с тропомиозином.

Сокращение мышцы является результатом скольжения толстых и тонких миофибрилл относительно друг друга благодаря индуцируемому кальцием многократному образованию и отсоединению актомиозиновых связей (мостиков).

Источником ионов кальция служат цистерны агранулярной эндоплазматической сети. Они вытянуты вдоль миофибрилл около каждого саркомера и образуют саркоплазматическую сеть. Именно в ней аккумулируются ионы кальция, когда миосимпласт находится в расслабленном состоянии. На границе А- и I-дисков канальцы сети меняют направление и располагаются поперечно, образуя расширенные терминальные L-цистерны.

С поверхности миосимпласта плазмолемма образует длинные трубочки, идущие поперечно в глубину клетки (Т-трубочки) на уровне границ между темными и светлыми дисками. Когда клетка получает сигнал о начале сокращения, этот сигнал перемещается по плазмолемме в виде потенциала действия и распространяется отсюда на мембрану Т-трубочек. Поскольку эта мембрана сближена с мембранами саркоплазматической сети, состояние последних меняется, кальций освобождается из цистерн сети и взаимодействует с актино-миозиновыми комплексами (они сокращаются). Когда потенциал действия исчезает, кальций снова аккумулируется в цистернах саркоплазматического ретикулума и сокращение миофибрилл прекращается. Для развития усилия сокращения нужна энергия. Она освобождается за счет АТФ- АДФ-превращений. Роль АТФазы выполняет миозин. Источником АТФ служат главным образом митохондрии, поэтому они и располагаются непосредственно между миофибриллами.

Большую роль в деятельности миосимпластов играют включения миоглобина и гликогена. Гликоген служит источником энергии, необходимой не только для совершения мышечной работы, но и поддержания теплового баланса всего организма. Миоглобин связывает кислород, когда мышца расслаблена и через мелкие кровеносные сосуды свободно протекает кровь. Во время сокращения мышцы сосуды сдавливаются, а запасенный кислород освобождается из миоглобина и участвует в биохимических реакциях.

Миосателлитоциты – это малодифференцированные клетки, являющиеся источником регенерации мышечной ткани. Они прилежат к поверхности миосимпласта, так что их плазмолеммы соприкасаются. Миосателлитоциты одноядерные, их ядра овальной формы и мельче, чем в симпластах. Они обладают всеми органеллами общего значения (в том числе и клеточным центром).

Типы мышечных волокон. Разные мышцы (как органы) функционируют в неодинаковых биомеханических условиях. Поэтому и мышечные волокна в составе разных мышц обладают разной силой, скоростью и длительностью сокращения, а также утомляемостью. Ферменты в них обладают разной активностью и представлены в различных изомерных формах. Заметно различие в них содержания дыхательных ферментов – гликолитических и окислительных.

По соотношению миофибрилл, митохондрий и миоглобина различают белые, красные и промежуточные волокна. По функциональным особенностям мышечные волокна подразделяют на быстрые, медленные и промежуточные. Наиболее заметно мышечные волокна различаются особенностями молекулярной организации миозина. Среди различных его изоформ существуют две основных – «быстрая» и «медленная». При постановке гистохимических реакций их различают по АТФазной активности. С этими свойствами коррелирует и активность дыхательных ферментов. Обычно в быстрых волокнах преобладают гликолитические процессы, они более богаты гликогеном, в них меньше миоглобина, поэтому их называют также белыми. В медленных волокнах, напротив, выше активность окислительных ферментов, они богаче миоглобином, выглядят более красными.

В мышечной ткани возможна физиологическая регенерация, которая проявляется в форме гипертрофии мышечных волокон, что выражается в увеличении их толщины и длины, увеличение числа органелл, главным образом миофибрилл, а также нарастании числа ядер, что, в конечном счете, проявляется увеличением функциональной способности мышечного волокна. Увеличение числа миофибрилл осуществляется посредством синтеза актиновых и миозиновых белков свободными рибосомами и последующей сборки этих белков в актиновые и миозиновыемиофиламенты параллельно с соответствующими филаментамисаркомеров. В результате этого вначале происходит утолщение миофибрилл, а затем их расщепление и образование дочерних миофибрилл. Кроме того возможно образование новых актиновых и миозиновыхмиофиламентов не параллельно, а встык предшествующим миофибриллам, чем достигается их удлинение. Саркоплазматическая сеть и Т-канальцы в гипертрофирующемся волокне образуются за счет разрастания предшествующих элементов.

Источником развития сердечной поперечно-полосатой мышечной ткани являются симметричные участки висцерального листка спланхнотома в шейной части зародыша – так называемые *миоэпикардиальные пластинки*. Из них дифференцируются также клетки мезотелия эпикарда. В ходе гистогенеза возникает три вида кардиомиоцитов:

* рабочие, или типичные, или же сократительные, кардиомиоциты;
* атипичныекардиомиоциты (пейсмекерные, проводящие и переходные кардиомиоциты);
* секреторныекардиомиоциты.

Рабочие (сократительные) кардиомиоциты образуют свои цепочки. Укорачиваясь, они обеспечивают силу сокращения всей сердечной мышцы. Рабочие кардиомиоциты способны передавать управляющие сигналы друг другу. Синусные (пейсмекерные) кардиомиоциты способны автоматически в определенном ритме сменять состояние сокращения на состояние расслабления. Они воспринимают управляющие сигналы от нервных волокон, в ответ на что изменяют ритм сократительной деятельности. Синусные (пейсмекерные) кардиомиоциты передают управляющие сигналы переходным кардиомиоцитам, а последние – проводящим. Проводящие кардиомиоциты образуют цепочки клеток, соединенных своими концами. Первая клетка в цепочке воспринимает управляющие сигналы от синусных кардиомиоцитов и передает их далее – другим проводящим кардиомиоцитам. Клетки, замыкающие цепочку, передают сигнал через переходные кардиомиоциты рабочим.

Секреторные кардиомиоциты выполняют особую функцию. Они вырабатывают гормон – натрийуретический фактор, участвующий в процессах регуляции мочеобразования и в некоторых других процессах. Сократительные кардиомиоциты имеют удлиненную (100–150 мкм) форму, близкую к цилиндрической. Их концы соединяются друг с другом, так что цепочки клеток составляют так называемые функциональные волокна (толщиной до 20 мкм). В области контактов клеток образуются так называемые вставочные диски. Кардиомиоциты могут ветвиться и образуют трехмерную сеть. Их поверхности покрыты базальной мембраной, в которую снаружи вплетаются ретикулярные и коллагеновые волокна. Ядро кардиомиоцита (иногда их два) овальное и лежит в центральной части клетки. У полюсов ядра сосредоточены немногочисленные органеллы общего значения. Миофибриллы слабо обособлены друг от друга, могут расщепляться. Их строение аналогично строению миофибрилл миосимпласта скелетного мышечного волокна. От поверхности плазмолеммы в глубь кардиомиоцита направлены Т-трубочки, находящиеся на уровне Z-линии. Их мембраны сближены, контактируют с мембранами гладкой эндоплазматической (т.е. саркоплазматической) сети. Петли последней вытянуты вдоль поверхности миофибрилл и имеют латеральные утолщения (L-системы), формирующие вместе с Т-трубочками триады или диады. В цитоплазме имеются включения гликогена и липидов, особенно много включений миоглобина. Механизм сокращения кардиомиоцитов такой же, как у миосимпласта.

Кардиомиоциты соединяются друг с другом своими торцевыми концами. Здесь образуются так называемые вставочные диски: эти участки выглядят как тонкие пластинки при увеличении [светового микроскопа](http://www.laboratorium.dp.ua/cat/14). Фактически же концы кардиомиоцитов имеют неровную поверхность, поэтому выступы одной клетки входят во впадины другой. Поперечные участки выступов соседних клеток соединены друг с другом интердигитациями и десмосомами. К каждой десмосоме со стороны цитоплазмы подходит миофибрилла, закрепляющаяся концом в десмоплакиновом комплексе. Таким образом, при сокращении тяга одного кардиомиоцита передается другому. Боковые поверхности выступов кардиомиоцитов объединяются нексусами (щелевыми соединениями).

Это создает между ними метаболические связи и обеспечивает синхронность сокращений. При длительной усиленной работе (например, в условиях постоянно повышенного артериального давления крови) происходит рабочая гипертрофия кардиомиоцитов. Стволовых клеток или клеток-предшественников в сердечной мышечной ткани не обнаружено, поэтому погибающие кардиомиоциты (в частности, при инфаркте миокарда) не восстанавливаются, а замещаются элементами соединительной ткани.

Структурно-функциональной единицей гладкой, или неисчерченной, мышечной ткани является гладко-мышечная клетка, или гладкий миоцит– это веретеновидная клетка длиной 20–500 мкм, шириной 5–8 мкм. Ядро клетки палочковидное, находится в ее центральной части. Когда миоцит сокращается, его ядро изгибается и даже закручивается. Органеллы общего значения, среди которых много митохондрий, сосредоточены в цитоплазме около полюсов ядра. Аппарат Гольджи и гранулярная эндоплазматическая сеть развиты слабо, что свидетельствует о малой активности синтетических функций. Рибосомы в большинстве своем расположены свободно.

Филаменты актина образуют в цитоплазме трехмерную сеть, вытянутую преимущественно продольно. Концы филаментов скреплены между собой и с плазмолеммой специальными сшивающими белками. Эти участки хорошо видны на электронных микрофотографиях как плотные тельца. Миозиновые филаменты находятся в деполимеризованном состоянии. Мономеры миозина располагаются рядом с филаментами актина. Сигнал к сокращению обычно поступает по нервным волокнам. Медиатор, который выделяется из их терминалей, изменяет состояние плазмолеммы. Она образует впячивания –кавеолы, в которых концентрируются ионы кальция. Кавеолы отшнуровываются в сторону цитоплазмы в виде пузырьков (здесь из пузырьков освобождается кальций). Это влечет за собой как полимеризацию миозина, так и взаимодействие миозина с актином. Актиновые филаменты смещаются друг другу навстречу, плотные пятна сближаются, усилие передается на плазмолемму, и вся клетка укорачивается. Когда поступление сигналов со стороны нервной системы прекращается, ионы кальция эвакуируются из кавеол, миозин деполимеризуется и «миофибриллы» распадаются. Таким образом, актино-миозиновые комплексы существуют в гладких миоцитах только в период сокращения. Гладкиемиоциты располагаются без заметных межклеточных пространств и разделены базальной мембраной. На отдельных участках в ней образуются «окна», поэтому плазмолеммы соседних миоцитов сближаются. Здесь формируются нексусы, и между клетками возникают не только механические, но и метаболические связи. Поверх «чехликов» из базальной мембраны между миоцитами проходят эластические и ретикулярные волокна, объединяющие клетки в единый тканевой комплекс. Ретикулярные волокна проникают в щели на концах миоцитов, закрепляются там и передают усилие сокращения клетки всему их объединению.

Гладкая мышечная ткань эпидермального происхождения. Миоэпителиальные клетки развиваются из эпидермального зачатка. Они встречаются в потовых, молочных, слюнных и слезных железах и имеют общих предшественников с железистыми секреторными клетками. Миоэпителиальные клетки непосредственно прилежат к собственно эпителиальным и имеют общую с ними базальную мембрану. При регенерации те и другие клетки восстанавливаются из общих малодифференцированных предшественников.

Большинство миоэпителиальных клеток имеют звездчатую форму. Эти клетки нередко называют корзинчатыми: их отростки охватывают концевые отделы и мелкие протоки желез. В теле клетки располагаются ядро и органеллы общего значения, а в отростках – сократительный аппарат, организованный, как и в клетках мышечной ткани мезенхимного типа. Гладкая мышечная ткань нейрального происхождения. Миоциты этой ткани развиваются из клеток нейрального зачатка в составе внутренней стенки глазного бокала. Тела этих клеток располагаются в эпителии задней поверхности радужки. Каждая из них имеет отросток, который направляется в толщу радужки и ложится параллельно ее поверхности. В отростке находится сократительный аппарат, организованный так же, как и во всех гладких миоцитах. В зависимости от направления отростков (перпендикулярно или параллельно краю зрачка) миоциты образуют две мышцы – суживающую и расширяющую зрачок.

Физиологическое восстановление гладкой мышечной ткани проявляется в условиях повышенных функциональных нагрузок. Наиболее отчетливо это видно в мышечной оболочке матки при беременности. Такая регенерация осуществляется не столько на тканевом, сколько на клеточном уровне.Миоциты растут, в цитоплазме активизируются синтетические процессы, количество миофиламентов увеличивается (рабочая гипертрофия клеток).

**Вопросы для самоконтроля**

1. Перечислите основные морфологические признаки мышечной ткани. 2. На какие группы делится мышечная ткань согласно морфологической и генетической классификации? 3. Какие линии клеточной дифференцировки образуют мышечную ткань? 4. Какую функцию выполняют миосателлитоциты? 5. Что такое миотубы? Какие функции они выполняют? 6. Что служит источником развития мышечной ткани? 7. Что является структурно-функциональной единицей мышечного волокна? Охарактеризуйте строение саркомера? 8. Что такое миосимпласт? 9. Какие особенности имеют актиновые и моизиновые филаменты? 10. Какую роль играю ионы кальция в работе актин-миозинового комплекса? 11. Какие типы мышечных волокон участвуют в образовании мышечной ткани? 12. Какие особенности имеет скелетная поперечно-полосатая мышечная ткань? 13. Какие особенности имеет гладкая мышечная ткань?