Тема: "Мышечные ткани"

Вопрос 1. **Общие структурные особенности мышечных тканей**

Объединяет несколько разных видов, но основное свойство общее – сократимость. Поэтому все мышечные ткани имеют сходные структурные особенности:

1. Клетки вытянутой формы и объединены в тяжи, или даже в симпласты (мышечные волокна).
2. Цитоплазма заполнена миофиламентами – нитями из сократительных белков (миозин и актин), взаимное скольжение которых обеспечивает сокращение. Характер расположения миофиламентов зависит от вида мышечной ткани.
3. Высокие энергетические запросы требуют множества митохондрий, включений миоглобина, жира и гликогена.
4. Гладкая ЭПС специализирована на накоплении Сa2+, который иницииирует сокращение.
5. Плазмолемма мышечных клеток обладает возбудимостью.

Согласно морфо-функциональной классификации выделяют:

1. Поперечно-полосатые мышечные ткани. В их цитоплазме главный компонент – миофибриллы (органеллы общего значения), который и создают эффект исчерченности. Этих тканей два вида:

* скелетная. Образуется из миотомов сомитов.
* сердечная. Образуется из висцерального листка спланхнотома.

1. Гладкая мышечная ткань. Ее клетки не содержат миофибрилл. Образуется из мезенхимы.

К этой же группе относят миоэпителиальные клетки, которые имеют эктодермальное происхождение и мышцы радужки глаза, которые имеют нейральное происхождение.

Вопрос 2**. Скелетная мышечная ткань Организация мышечного волокна**

Структурно-функциональной единицей этой ткани является мышечное волокно. Это длинный цитоплазматический тяж со множеством ядер, которые лежат сразу под плазмолеммой. Мышечное волокно в эмбриогенезе образуется при слиянии клеток – миобластов, т.е., представляет собой клеточное производное –симпласт.

Мышечное волокно сохраняет общий план клеточной организации. В нем есть все органеллы общего значения, много включений, а также органеллы специального значения. Все компоненты волокна адаптированы для выполнения главной функции – сокращения – и подразделяются на несколько аппаратов.

Сократительный аппарат состоит из миофибрилл. Это органеллы, которые тянутся вдоль всего волокна и занимают большую часть всего объема цитоплазмы. Они способны значительно изменять свою длину.

Аппарат белкового синтеза представлен, в основном, свободными рибосомами и специализирован на выработке белков для построения миофибрилл.

Аппарат передачи возбуждения образован саркотубулярной системой. Она включает гладкую ЭПС и Т-трубочки. Гладкая ЭПС (саркоплазматическая сеть) имеет вид плоских цистерн, которые оплетают все миофибриллы. Она служит для накопления Сa2+. Ее мембраны способны быстро выпускать кальций наружу, что необходимо для укорочения миофибрилл, а затем активно закачивает его внутрь. Наружная мембрана мышечного волокна (сарколемма) образует многочисленные трубчатые впячивания, пронизывающие все волокно в поперечных направлениях. Их совокупность называют Т-системой. Т-трубочки тесно контактируют с мембранами ЭПС, образуя единую саркотубулярную систему. К каждой Т-трубочке …..

Энергетический аппарат составлен митохондриями и включениями. Митохондрии крупные вытянутые и лежат, в основном цепочками, заполняя все пространство между миофибриллами. Субстратами для получения АТФ служит гликоген и липидные капли. Включения миоглобина – специфического мышечного пигмента, обеспечивают волокна кислородом в случае длительной и напряженной работы мышц.

Лизосомальный аппарат развит слабо. Служит, главным образом, для процессов внутриклеточной регенерации.

Вопрос 3 **Механизм мышечного сокращения**

Для его понимания необходимо ознакомиться с молекулярной организацией миофибрилл – органелл, специализированных на сокращении. Это длинные тяжи, образующие продольные пучки по тысяче и более миофибрилл, которые почти полностью заполняют цитоплазму волокна.

Каждая миофибрилла построена из огромного числа актиновых и миозиновых филаментов.

Тонкие актиновые нити построены из глобулярных молекул белка актина, которые объединяются в две спирально закрученные цепочки. Более толстая миозиновая нить построена из 300-400 молекул белка миозина. Каждая молекула включает длинный хвост, к которому с одного края прикреплена подвижная головка. Головки могут менять угол своего наклона. Хвосты множества молекул укладываются плотным пучком, формируя стержень филамента. Головки при этом остаются на поверхности. На двух краях нити головки лежат разнонаправленно.

Благодаря дополнительным белкам, миофиламенты имеют стабильный диаметр и стабильную длину около 1 мкм. Филаменты одного вида образуют аккуратно подогнанные пучки или стопки. Миофибриллы образованы из многократно чередующихся пучков актиновых и миозиновых нитей. Высокая упорядоченность в расположении миофиламентов достигается с помощью различных белков цитоскелета. Например, белок актинин формирует Z-линию (телофрагму), к которой с обеих сторон присоединяются края тонких актиновых нитей. Так образуется актиновая стопка. Другие белки организуют в стопку толстые миозиновые нити, прошнуровывая их в середине. Они образуют М-линию (мезофрагму). При чередовании стопок свободные концы тонких и толстых нитей заходят друг за друга, обеспечивая взаимное скольжение друг относительно друга в момент сокращения. В результате такой организации в миофибрилле многократно повторяются светлые участки, называемые I-дисками (изотропные), и темные участки, называемые А-дисками (анизотропные). Это и создает эффект поперечной исчерченности. Изотропные участки соответствуют центральной части актиновой стопки и содержат только тонкие нити. Анизотропные диски соответствуют целой миозиновой стопке, и в них входят чисто миозиновая часть (Н-полоска) и те участки, где концы тонких и толстых нитей перекрываются.

Участок между двумя Z-линиями называют саркомером. Саркомер является структурной единицей миофибриллы. (20 тысяч саркомеров на миофибриллу). Строгая организация миофибрилл обеспечивается широким набором различных белков цитоскелета.

При сокращении длина миофибриллы уменьшается за счет одновременного укорочения всех I-дисков. Длина каждого саркомера при этом уменьшается в 1,5-2 раза. Процесс сокращения объясняется теорией скольжения Хаксли, согласно которой в момент сокращения свободные, заходящие друг за друга концы актиновых и миозиновых нитей вступают в молекулярные взаимодействия и глубже задвигаются друг относительно друга. Скольжение начинается с того, что выступающие миозиновые головки образуют мостики с активными центрами актиновых филаментов. Затем угол наклона головки уменьшается, мостики совершают как бы гребковые движения, смещая и актиновую нить. После этого мостик размыкается, что сопровождается гидролизом 1 молекулы АТФ. Связывание миозиновых головок с актиновой нитью регулируется специальными белками. Это тропонин и тропомиозин, которые встроены в актиновую нить, и препятствуют контакту с миозиновыми головками. При повышении в гиалоплазме концентрации Са2+ происходит изменение конформационного состояния этих регуляторных белков и их блокирующее действие снимается. Гребковые движения повторяются сотни раз за одно мышечное сокращение. Расслабление наступает только после того, как снизится концентрация Ca2+.

Вопрос 4. **Аппарат передачи возбуждения**

Сокращение запускается нервным импульсом, который через моторную бляшку передается на мембрану мышечного волокна, вызывая волну деполяризации, которая мгновенно охватывает и Т-трубочки. Они тянутся от поверхности сквозь все волокно, по пути колечками окружая миофибриллы. Полости гладкой ЭПС, заполненные кальцием, чехлом оплетают миофибриллы, тесно контактируя с Т-трубочками. С двух сторон к каждой Т-трубочке прилежат обширные мембранные полости ЭПС (терминальные цистерны). Такой комплекс называют триадой. На каждый саркомер приходится две триады. Благодаря мембранным контактам деполяризация Т-трубочек изменяет состояние мембранных белков ЭПС, что приводит к открытию кальциевых каналов и выходу кальция в гиалоплазму. Происходит сокращение. Триады сопрягают процессы возбуждения и сокращения. После выброса специальные мембранные насосы активно закачивают Ca2+ обратно в ЭПС, где он соединяется с Са-связывающим белком.

Вопрос 5. **Сердечная мышечная ткань**

образует мышечную стенку сердца – миокард. Ее морфо-функциональная единица – отдельная клетка – кардиомиоцит. Клетки соединены друг с другом особыми структурами – вставочными дисками, и в результате образуется трехмерная сеть из клеточных тяжей (функциональный синцитий), что обеспечивает синхронность сокращения во время систолы.

Кардиомиоциты – вытянутые клетки с несколькими ответвлениями, покрытые поверх плазмолеммы базальной мембраной. Их ядра (1 или 2) лежат центрально.

В составе миокарда выделяют несколько популяций кардиомиоцитов:

А) сократительные или рабочие

Б) проводящие

В) секреторные

Вопрос 6. **Рабочие кардиомиоциты**

составляют основную массу миокарда и обеспечивают сокращение. Их организация сходна с мышечными волокнами , но имеет ряд отличий.

* сократительный аппарат. Миофибриллы в целом имеют продольное направление, но многократно анастомозируют друг с другом.
* Саркотубулярная сеть развита слабее. Т-трубочки более широкие, лежат реже и каждая контактирует только с одной цистерной ЭПС (диада). При возбуждении часть Ca2+ поступает в гиалоплазму из межклеточного пространство через плазмолемму и мембраны Т-трубочек и лишь после этого происходит Са-индуцированный выброс Ca2+ из ЭПС.
* Энергетический аппарат. Митохондрии много, они крупные с плотно упакованными кристами, поскольку энергетические запросы миокарда очень высоки. Между собой они объединены особыми соединениями – межмитохондриальными контактами и образуют единую функциональную систему – митохондрион. Такая интеграция исключительно важна для быстрого и синхронного сокращения миокарда. Субстраты для получения АТФ поставляются липидными каплями, включениями гликогена и миоглобина. Сами мотохондрии способны накапливать кальций.

Концы соседних клеток или их стыкующиеся ответвления соединяются вставочными дисками. Диск имеет ступенчатую форму. Поперечные участки образованы десмосомами и придают соединению механическую прочность. Продольные участки содержат множество щелевых контактов – нексусов, которых особенно много в предсердиях. Благодаря ионным каналам нексусов возбуждение быстро распространяется вдоль всей мышцы.

Миокард обильно кровоснабжается. Все промежутки между кардиомиоцитами заполнены рыхлой соединительной тканью, в которой ветвятся капилляры. Здесь же заканчиваются ветвления нервных волокон вегетативной нервной системы. В отличие от скелетной мышечной ткани здесь образуются не нейро-мышечные синапсы (моторные бляшки), а лишь варикозные расширения. На сократительную активность кардиомиоцитов нервная система оказывает лишь регуляторной влияние. Вегетативная система лишь увеличивает (симпатический отдел) или уменьшает (парасимпатический отдел) частоту и силу сердечных сокращений.

Ритмичная генерация импульсов, которые заставляют сердце постоянно сокращаться, обеспечивается специальными клетками самого миокарда. Совокупность этих клеток называется проводящей системой сердца, а способность сердца сокращаться независимо от нервных стимулов – автоматией сердца.

Вопрос 7**. Проводящая система**

включает специализированные кардиоммиоциты, называемые также атипичными. К ним относят:

* пейсмекерные клетки или водители ритма. Их главное свойство – неустойчивые потенциал покоя наружной мембраны. Благодаря К/Na -насосу натрия всегда больше внутри клетки, а калия снаружи. Эта разность ионов и создает электрический потенциал по обе стороны плазмолеммы. При определенной стимуляции в мембране открываются натриевые каналы, натрий устремляется наружу и мембрана деполяризуется. У пейсмекерных клеток благодаря постоянной небольшой утечке ионов плазмолемма регулярно деполяризуется без всяких внешних сигналов. Это вызывает потенциал действия, распространяющийся и на соседние клетки, вызывая их сокращение. Главные водители ритма – это кардиомиоциты синусно-предсердного узла. Каждую минуту они генерируют 60-90 импульсов. Водители ритма второго порядка образуют предсердно-желудочковый узел. Они генерируют импульсы с частотой 40 импульсов в минуту, и в норме их активность подавляется главными пейсмекерами. Пейсмекерные кардиомиоциты – мелкие светлые клетки с крупным ядром. Их сократительный аппарат развит слабо.
* Проводящие кардиомиоциты обеспечивают быструю передачу возбуждения от водителей ритма к рабочим кардиомиоцитам. Эти клетки объединены в длинные тяжи, формирующие пучок Гиса и волокна Пуркинье. Пучок Гиса составлен клетками среднего размера с редкими длинными извилистыми миофибриллами и мелкими митохондриями. Волокна Пуркинье содержат самые крупные кардиомиоциты, которые могут контактировать сразу с несколькими рабочими клетками. Миофибриллы здесь образуют редкую неупорядоченную сеть, Т-система не развита. Вставовных дисков нет, но клетки объединены множеством нексусов, что обеспечивает высокую скорость проведения импульсов.

Вопрос 8. **Секреторные кардиомиоциты**

В предсердиях встречаются отросчатые клетки, в которых хорошо развита грЭПС, комплекс Гольджи и содержатся секреторные гранулы. Миофибриллы развиты очень слабо, поскольку основной функцией является выработка гормона (натрийуретический фактор), регулирующего обмен электролитов и артериальное давление.

Вопрос 9. **Гладкая мышечная ткань**

Построена из гладких миоцитов. Сократительные филаменты в этих клетках не имеют жесткой упорядоченности и миофибриллы в них не образуются. Вследствие этого отсутствует и поперечная исчерченность. Гладкие миоциты довольно крупные клетки веретеновидной формы, покрытые сверху базальной мембраной, которая соединена с межклеточным веществом. В центре вытянутое ядро, у полюсов грЭПС, комплекс Гольджи и рибосомы. Клетки секретируют компоненты межклеточного вещества для своей наружной оболочки, а также некоторые ростовые факторы и цитокины. Много мелких митохондрий. Саркоплазматическая сеть (гладкая ЭПС) развита слабо, она выполняет роль кальциевого депо. Системы Т-трубочек нет, и их функцию выполняют кавеолы. Кавеолы – это мелкие впячивания плазмолеммы в виде пузырьков. Они содержат высокие концентрации кальция, который захватывают из межклеточного пространства. В момент возбуждения Ca2+ из кавеол выходит наружу, что инициирует освобождение Ca2+ из саркоплазматической сети.

Организация и функционирование сократительного аппарата своеобразны. Актиновые и миозиновые филамента очень многочисленны, но не образуют миофибрилл. Для их упорядочивания в миоците существует система плотных телец. Это округлые опорные образования из белка α-актинина и десмина. В них одним концом закреплено по 10-20 тонких актиновых филаментов. Одни тельца образуют прикрепительные пластинки в сарколемме, другие цепочками лежат прямо в гиалоплазме. Так в миоците формируется стабильная сеть из актиновых нитей. Толстые миозиновын нити имеют разную длину и очень лабильны.

Каждому сокращению предшествует выброс кальция, который связывается с особым белком – кальмодулином. Это активирует фермент, обеспечивающий быструю сборку миозиновых филаментов. Они встраиваются между актиновыми нитями, образуют с ними мостики, и их головки начинают совершать гребковые движения. При взаимном скольжении нитей плотные тельца сближаются, а клетка в целом укорачивается. Таким образом в гладких миоцитах кальций взаимодействует с миозиновыми нитями, а не с актиновыми, как в поперечно-полосатых. АТФ-азная активность миозина намного ниже. Вместе с постоянной сборкой и разборкой миозиновых филаментов это приводит к тому, что гладкомышечные клетки сокращаются медленнее, но могут длительно поддерживать этот состояние (тонические сокращения). Между собой клетки объединены рвст, которая вплетается в их базальные мембраны, а также различными межклеточными контактами, в том числе и нексусами. Сократительная активность миоцитов находится под контролем нервных и гуморальных факторов. В соединительно-тканных прослойках расположены варикозные расширения аксонов вегетативной нервной системы. Их медиаторы деполяризуют ближайшие миоциты, а к остальным возбуждение передается по щелевидным контактам.

Благодаря широкому набору мембранных рецепторов гладкие миоциты чувствительны ко многим биологически активным веществам (адреналин, гистамин и т.д.) и реагируют по разному, в зависимости от органной специфичности.

Вопрос 10. **Гистогенез и регенерация**

Скелетная мышечная ткань. Из миотома сомитов дифференцируются одноядерные активно делящиеся клетки – миобласты. Они сливаются в цепочки - мышечные трубочки, многочисленные ядра которых уже не делятся. В трубочках начинается активный синтез сократительных белков и формирование миофибрилл, которые постепенно заполняют всю цитоплазму, оттесняя ядра на периферию. Образуется мышечное волокно, внутри которго миофибриллы постоянно обновляются. Между плазмолеммой и покрывающей ее базальной мембраной кое-где сохраняются одноядерные клетки – миосаттелиты – камбиальные клетки, которые могут делиться и включать свои ядра в состав волокон. Рост мышечной ткани у взрослого человека происходит, в основном за счет гипертрофии волокон, а их число остается постоянным. После повреждения миосаттелиты могут сливаться, образуя новые волокна.

Сердечная мышечная ткань образуется из миоэпикардиальной пластинки в составе висцерального листка спланхнотома. Деление кардиомиоцитов заканчивается вскоре после рождения, но в последующие 10 лет могут формироваться полиплоидные и двуядерные клетки. Поскольку камбиальных клеток нет, то возможна только внутриклеточная регенерация и гипертрофия кардиомиоцитов. Она происходит в результате длительных физических нагрузок, либо в патологических состояниях (гипертония,, пороки сердца и т.д.). После гибели миоцитов (инфркт миокарда) формируется соединительно-тканный рубец. В последнее время установлено, что отдельные предсердные миоциты сохраняют способность к митозам.

Гладкомышечная ткань регенерирует как за счет гипертрофии, так и за счет гиперплазии