

Гистология

Мышечные ткани



Мышечные ткани

- Основное свойство – способность к сокращению

Классификация мышечных тканей

Поперечнополосатые (исчерченные) мышечные ткани	Скелетная мышечная ткань
	Сердечная мышечная ткань
Гладкие (неисчерченные) мышечные ткани	Гладкая мышечная ткань сосудов и внутренних органов
	Мышечная ткань нейрального происхождения (мышцы радужки глаза)

Скелетная мышечная ткань

- Развивается из миотомов
- Иннервируется соматической НС
- Состоит из истинных мышечных волокон, включающих:
 - Миосимпласты – многоядерные длинные структуры, способные к сокращению
 - Миосателлиты – мелкие одноядерные камбиальные клетки
 - Базальную мембрану, окружающую симпласт и миосателлиты



Рис. 82. Скелетное мышечное волокно (схема)

1 – базальная мембрана; 2 – сарколемма; 3 – миосател-
литоцит; 4 – ядро миосимпласта; 5 – изотропный диск;
5.1 – телофрагма; 6 – анизотропный диск; 7 – поперечный
срез миофибрилл

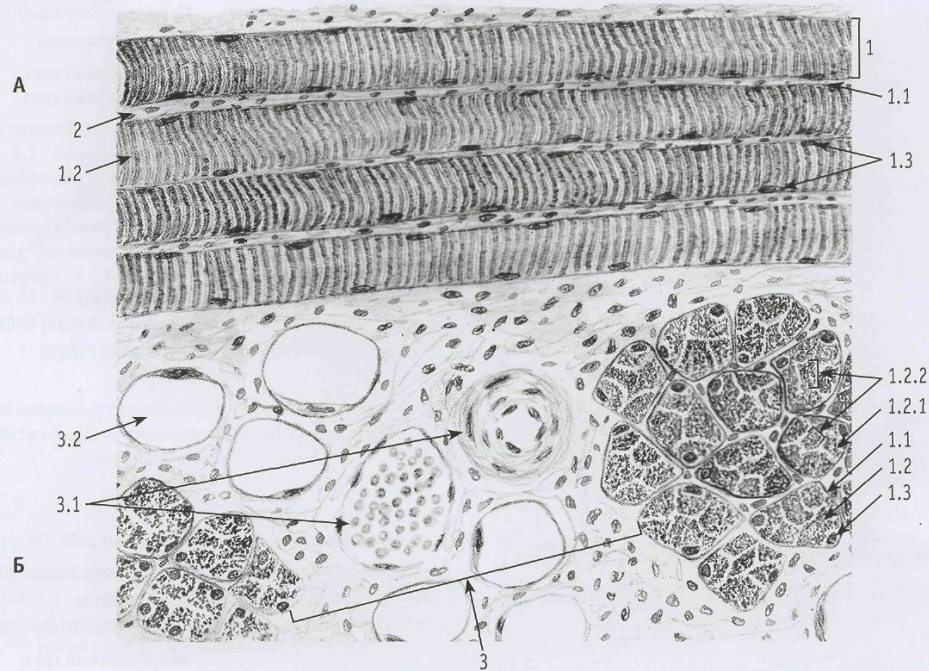
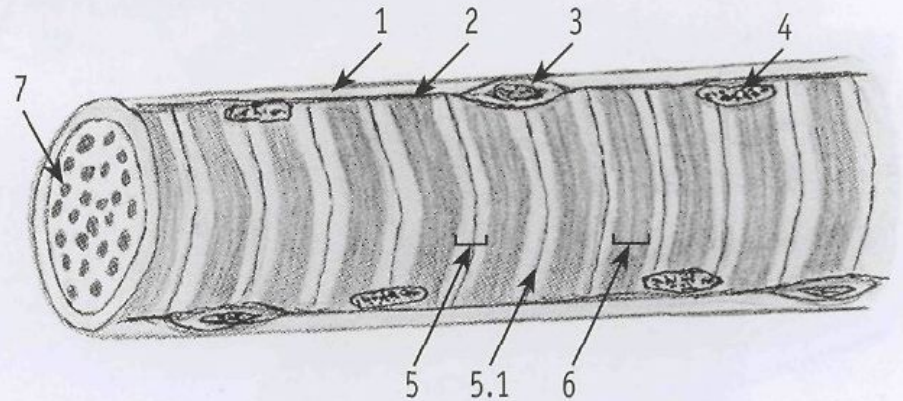


Рис. 81. Скелетная мышечная ткань

Окраска: железный гематоксилин

А: продольный срез; Б: поперечный срез

1 – мышечное волокно: 1.1 – сарколемма, покрытая базальной мембраной, 1.2 – саркоплазма, 1.2.1 – миофибриллы, 1.2.2 – поля Конгейма; 1.3 – ядра миосимпласта и миосателлитоцитов; 2 – эндомизий; 3 – прослойки рыхлой волокнистой соединительной ткани между пучками мышечных волокон: 3.1 – кровеносные сосуды, 3.2 – жировые клетки

Сердечная мышечная ткань

- ▣ Развивается из миоэпикардальной пластинки (висцеральный листок спланхнотома)
- ▣ Образует миокард – иннервируется ВНС
- ▣ Состоит из кардиомиоцитов, которые не сливаются и образуют функциональные волокна

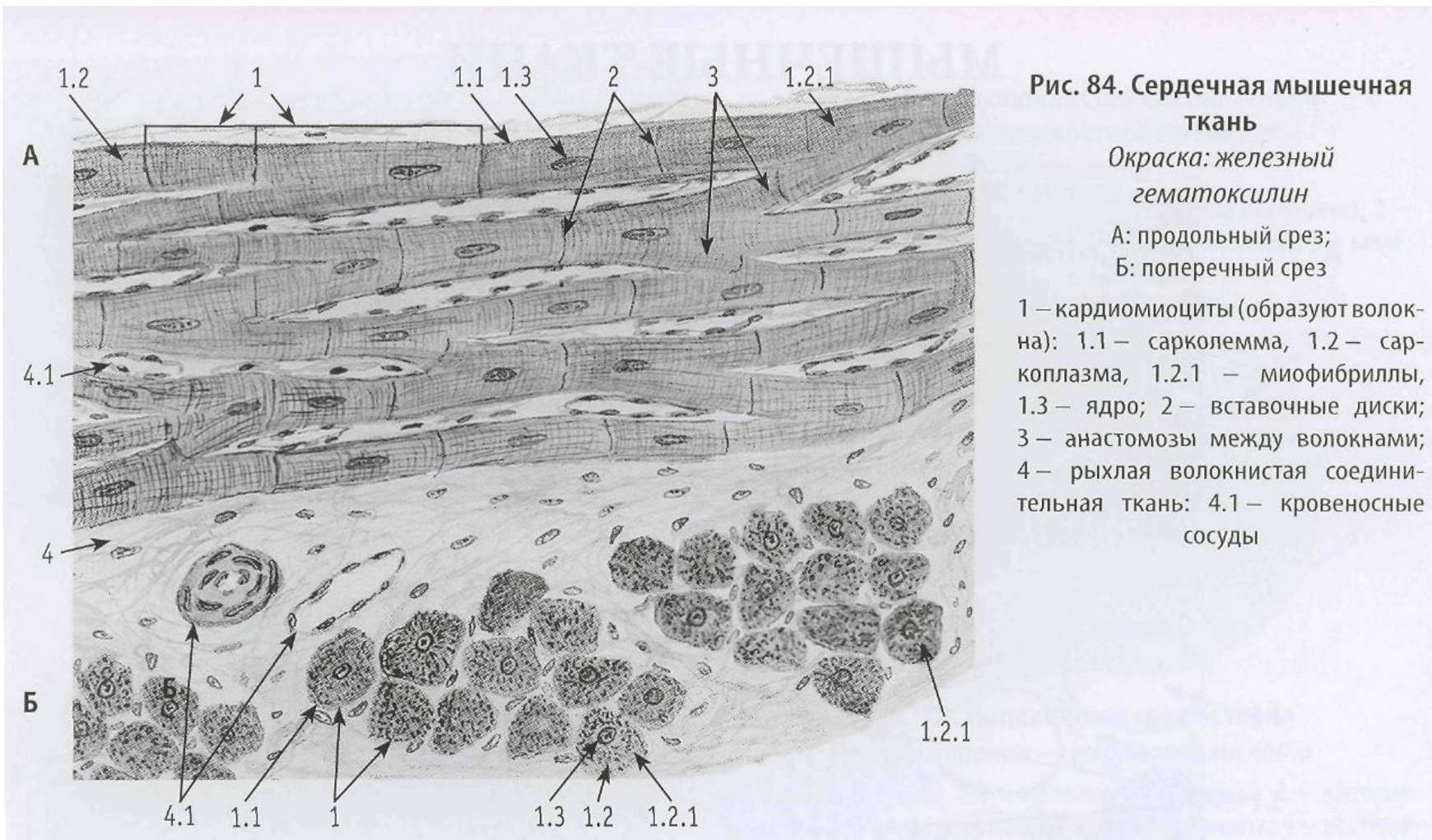


Рис. 84. Сердечная мышечная ткань

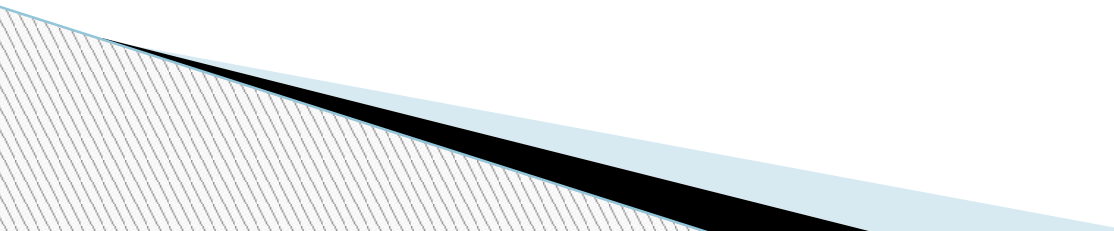
Окраска: железный гематоксилин

A: продольный срез;

Б: поперечный срез

1 – кардиомиоциты (образуют волокна): 1.1 – сарколемма, 1.2 – саркоплазма, 1.2.1 – миофибриллы, 1.3 – ядро; 2 – вставочные диски; 3 – анастомозы между волокнами; 4 – рыхлая волокнистая соединительная ткань: 4.1 – кровеносные сосуды

Сократительные элементы - миофибриллы

- Длинные тяжёлые органеллы – такие же длинные, как миосимпласт или клетка
 - Расположены вдоль длинной оси волокна (клетки)
 - Занимают 40% объема в кардиомиоцитах, 70% объема в миосимпластах
- 


Сократительные элементы - миофибриллы

- ▣ Обладают поперечной исчерченностью:
 - Светлые полосы – I-диски
 - Темные полосы – А-диски
- ▣ Во всех миофибриллах положение полос совпадает – поэтому мы наблюдаем поперечную исчерченность мышечных волокон и кардиомиоцитов

Миофиламенты

- Сократительные миофиламенты – актин (тонкие) и миозин (толстые). Именно особенностями их расположения обуславливается и способность мышц к сокращению, и поперечная исчерченность.
- Нужно обязательно понимать, как именно расположены актиновые и миозиновые нити – тогда и гистология, и физиология мышц будет очень логичной и понятной.

Гладкая мышечная ткань

- Происходит из мезенхимы
 - Исключение – мышечная ткань радужки (нейральное происхождение)
 - Иннервируется вегетативной НС
 - Более медленные, но более продолжительные сокращения
 - Содержит актиновые и миозиновые миофиламенты, но они лишены регулярной организации
 - Поэтому отсутствует поперечная исчерченность
- 

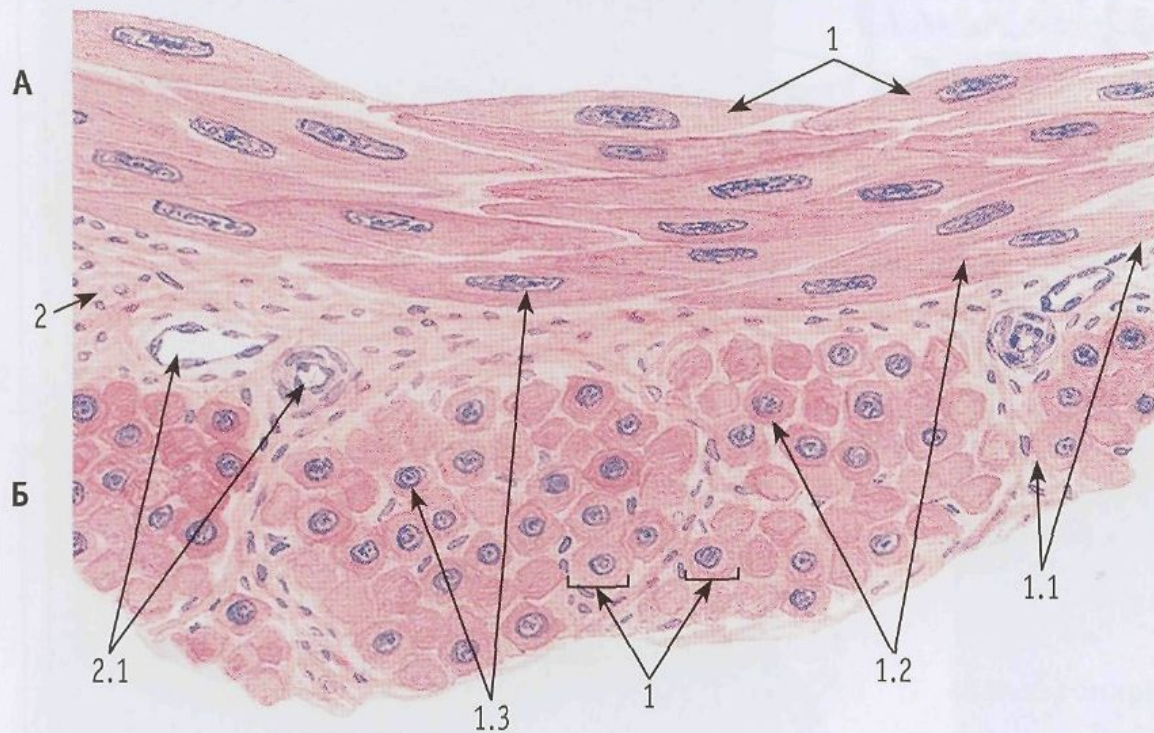


Рис. 85. Гладкая мышечная ткань

Окраска: гематоксилин – эозин

А: продольный срез;

Б: поперечный срез

1 – гладкие миоциты: 1.1 – сарколемма, 1.2 – саркоплазма, 1.3 – ядро;
2 – прослойки рыхлой волокнистой соединительной ткани между пучками гладких миоцитов: 2.1 – кровеносные сосуды

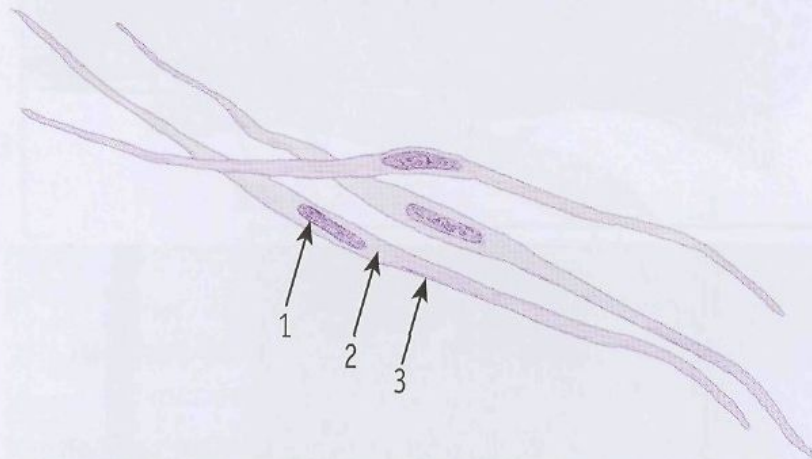


Рис. 86. Изолированные гладкие мышечные клетки

Окраска: гематоксилин

1 – ядро; 2 – саркоплазма; 3 – сарколемма

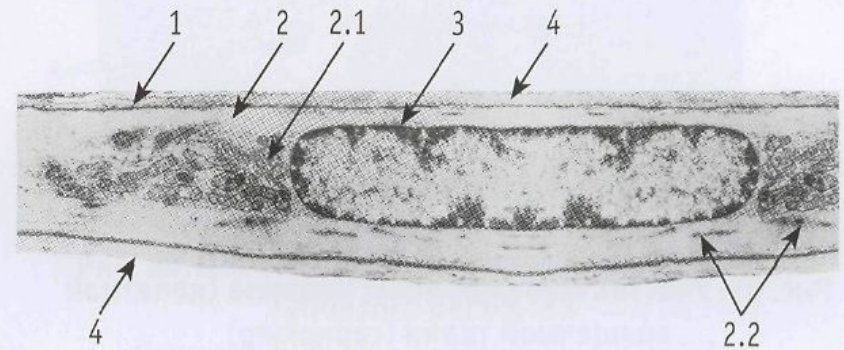
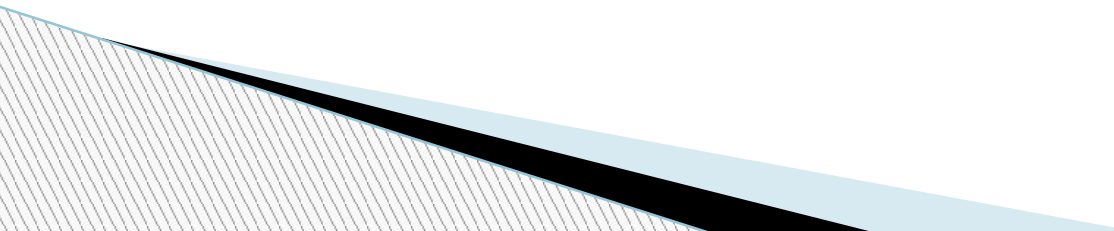


Рис. 87. Гладкий миоцит (участок клетки)

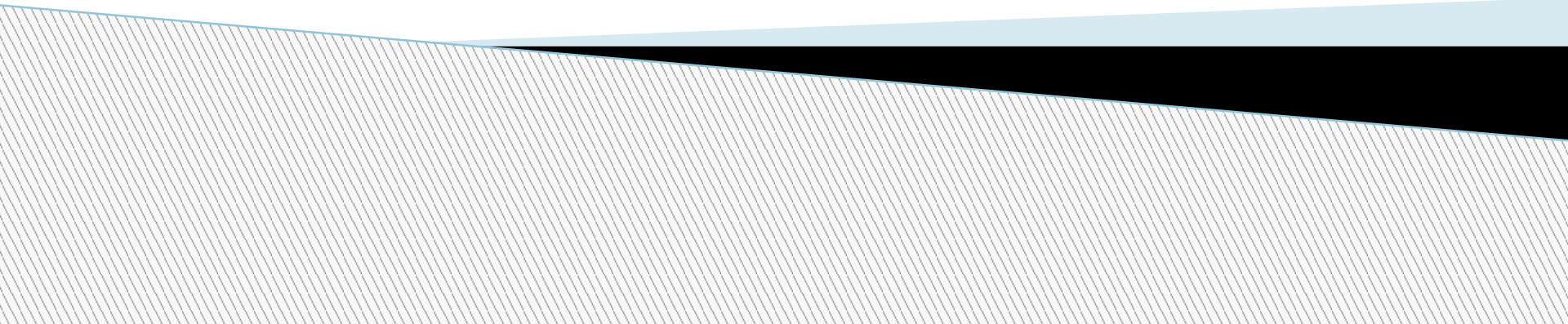
Рисунок с ЭМФ

1 – сарколемма; 2 – саркоплазма: 2.1 – митохондрии, 2.2 – плотные тельца; 3 – ядро; 4 – базальная мембрана

Общие свойства мышечных тканей

- Принцип сокращения – встречное взаимное скольжение толстых и тонких миофиламентов, приводящее к уменьшению длины саркомера
 - Участие ионов Са
 - Энергообеспечение (митохондрии, запасы гликогена/липидов, креатинфосфат)
 - Базальная мембрана
- 

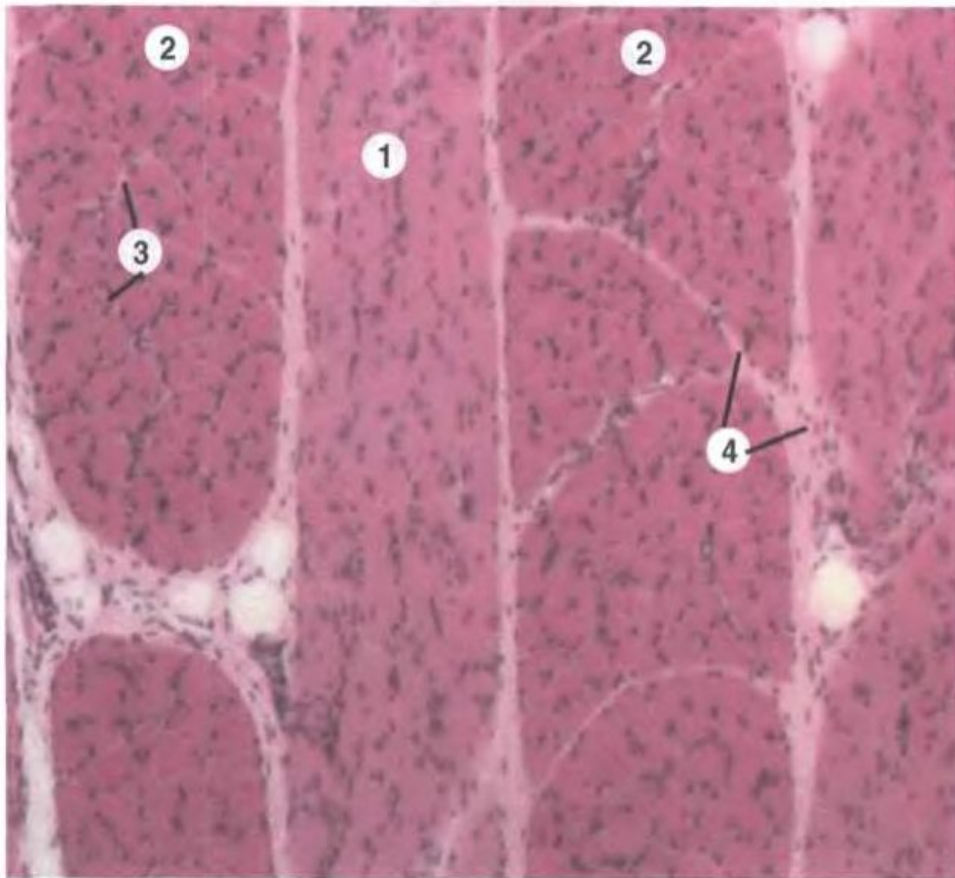
Поперечнополосатая скелетная мышечная ткань



11.1. Поперечнополосатая скелетная мышечная ткань

Рис. 114. Срез языка

Окраска гематоксилином и эозином



а) Малое увеличение

1 — продольно срезанные пучки мышечных волокон;

2 — поперечно срезанные пучки мышечных волокон;

3 — эндомизий: прослойки рыхлой соединительной ткани между мышечными волокнами;

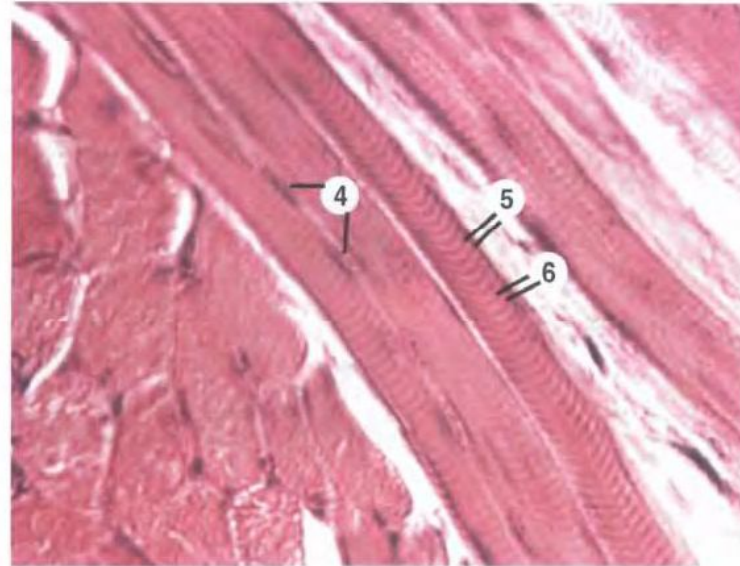
4 — перимизий: прослойка рыхлой соединительной ткани между пучками мышечных волокон.

б) Среднее увеличение

У продольно срезанных волокон наблюдаются признаки, характерные для скелетной мышечной ткани.

4 — ядра: в волокне (симпласте) их много, а располагаются они на периферии волокна, непосредственно под сарколеммой;

5 и 6 — темные и светлые полосы в волокнах; их чередование придает волокнам поперечную исчерченность.



в) Большое увеличение

7 — миофибриллы: на поперечном сечении мышечного волокна имеют вид точек и заполняют почти все сечение волокна.

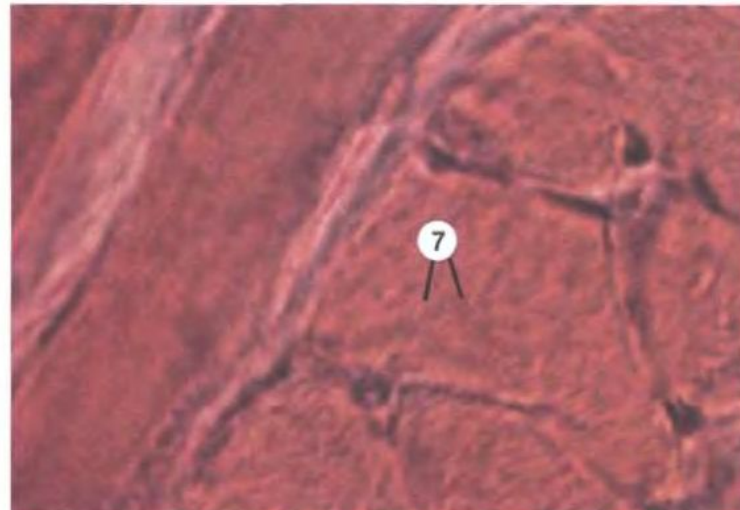
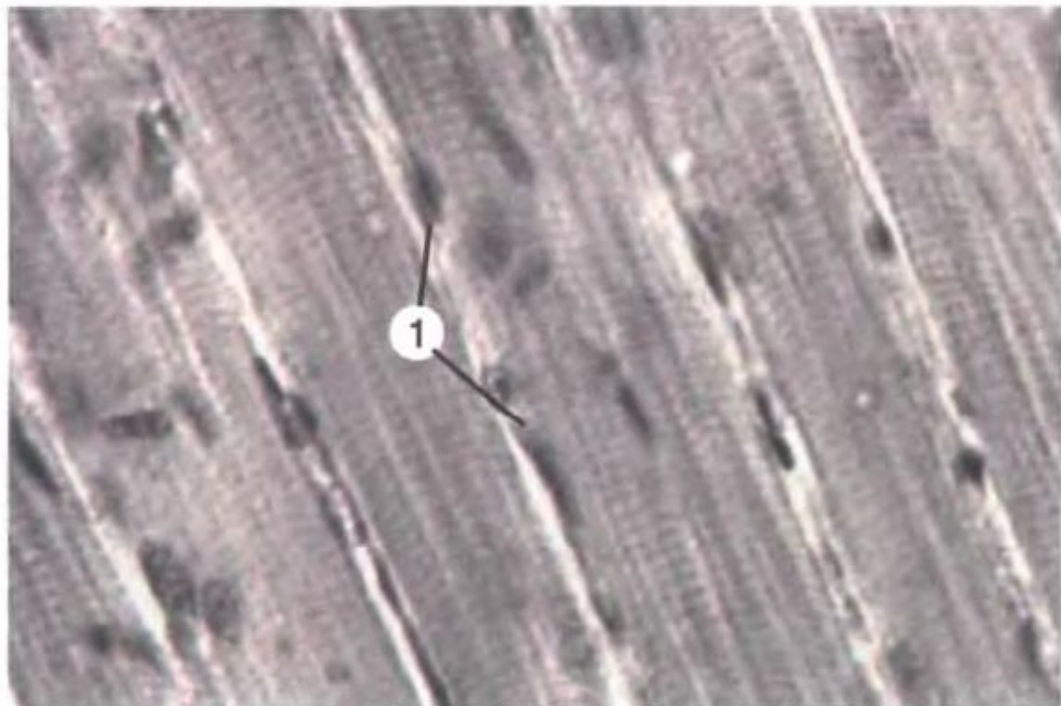


Рис. 115. Срез языка

Окраска железным гематоксилином

1 — ядра: занимают периферическое положение в волокнах.

Видна поперечная исчерченность волокон.



Образование в эмбриогенезе

- ▣ Миосимпласты образуются по схеме:
 - Клетки миотомов -> промиобласты -> миобласты -> мышечные трубочки -> миосимпласты
- ▣ Накопление миофибрилл приводит к оттеснению ядер на периферию
- ▣ Миосателлиты развиваются по схеме:
 - Клетки миотомов -> промиобласты -> миосателлиты

Регенерация скелетной мышечной ткани

- Сначала – фагоцитоз фрагментов разрушенных волокон, восстановление целостности сосудов
- Затем – два возможных сценария:
 - Рост концов поврежденного волокна навстречу друг другу
 - Или образование новых волокон: размножение миосателлитов, превращение их в миобласты, которые сливаются, накапливают миофибриллы и становятся мышечными волокнами

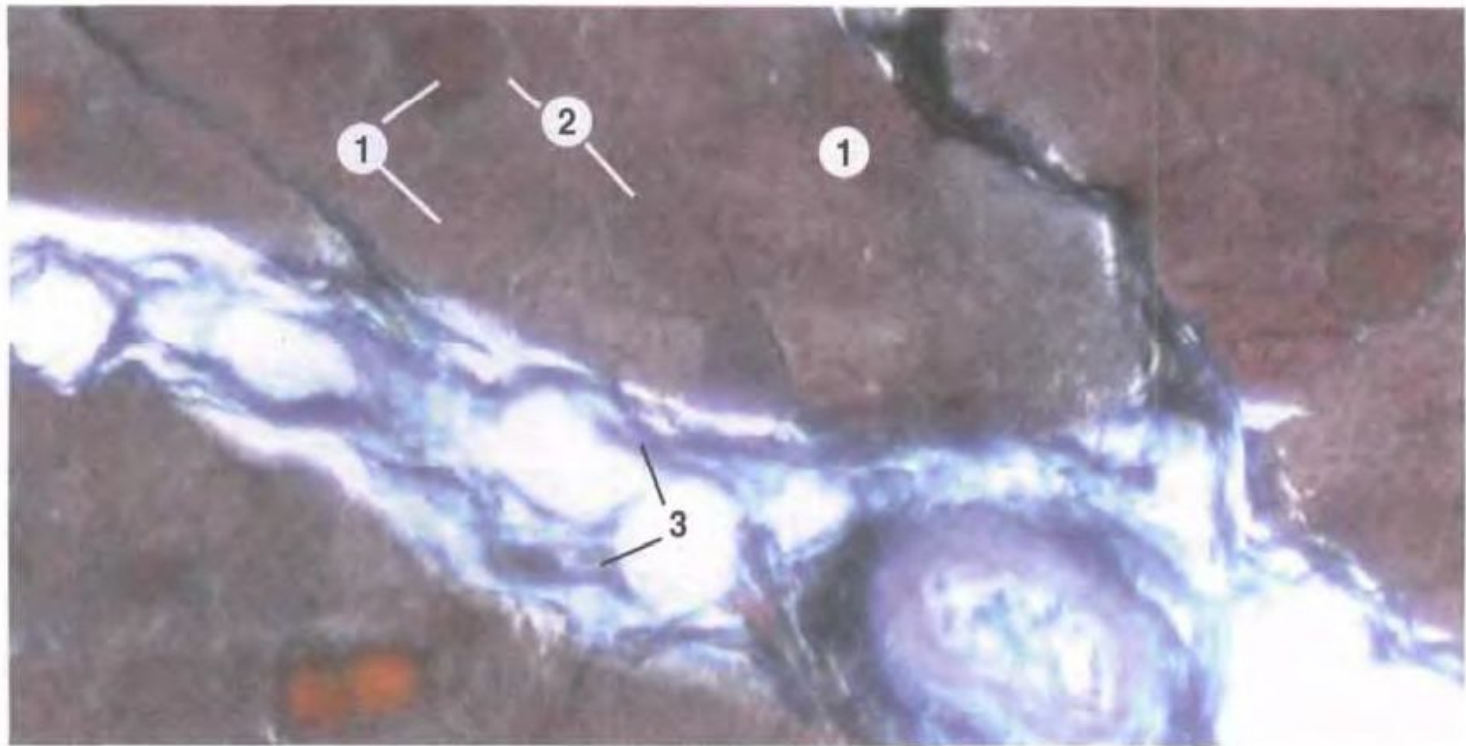
Мышца как орган

- Помимо мышечных волокон, в скелетных мышцах есть:
 - Эндомизий – узкие прослойки рыхлой соединительной ткани между волокнами
 - Перимизий – более толстые прослойки рыхлой соединительной ткани между волокнами
 - Эпимизий – плотная оформленная соединительная ткань, окружающая мышцу

- Лучше всего эти структуры видны при окраске по Маллори (но видны и при обычной)

Рис. 121. Мышца как орган

Окраска пикрофуксином по методу Маллори



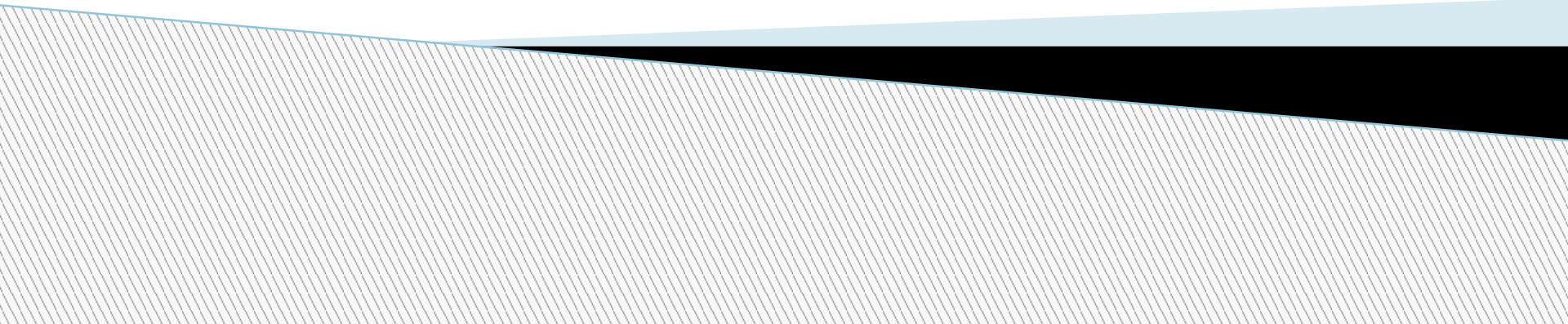
1 — мышечные волокна. При данном методе окраски имеют красный цвет (а соединительнотканые элементы — синий);

2 — эндомизий: узкие прослойки рыхлой волокнистой соединительной ткани вокруг каждого мышечного волокна;

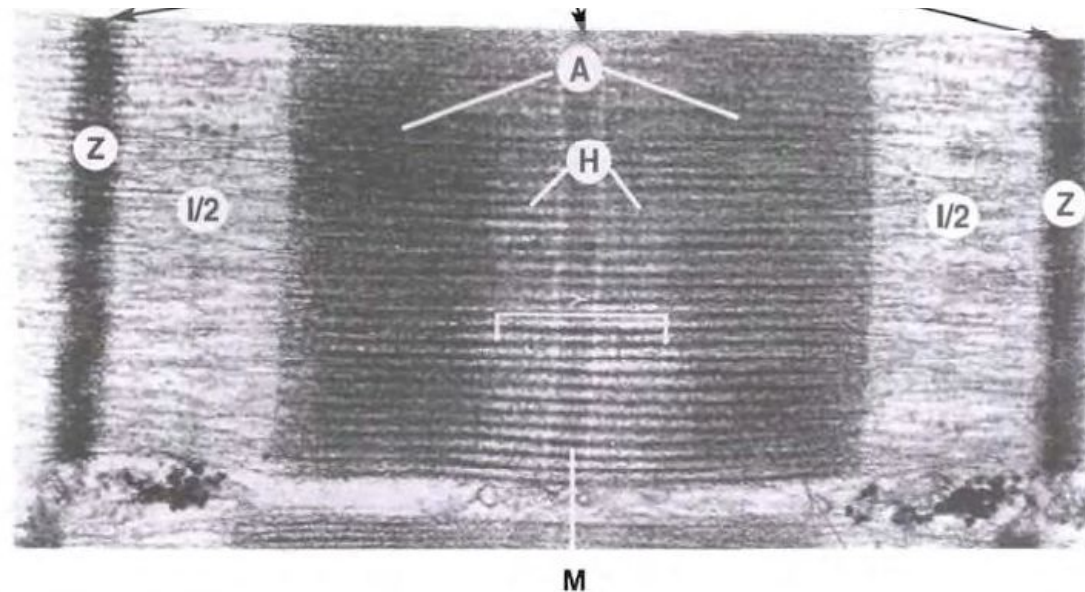
3 — перимизий: более толстые прослойки рыхлой соединительной ткани вокруг пучков мышечных волокон.

Кроме эндо- и перимизия, различают эпимизий — плотную волокнистую соединительную ткань вокруг всей мышцы (на снимке не виден).

Ультрамикроскопическая структура мышечных волокон



Ультрамикроскопическая структура мышечных волокон



- 1 — ядро;
- 2 — миофибриллы и в них:
 - I — светлая полоса, или диск I (изотропный);
 - A — темная полоса, или диск A (анизотропный);
 - Z — Z-линия, или телофрагма: находится посередине I-диска.

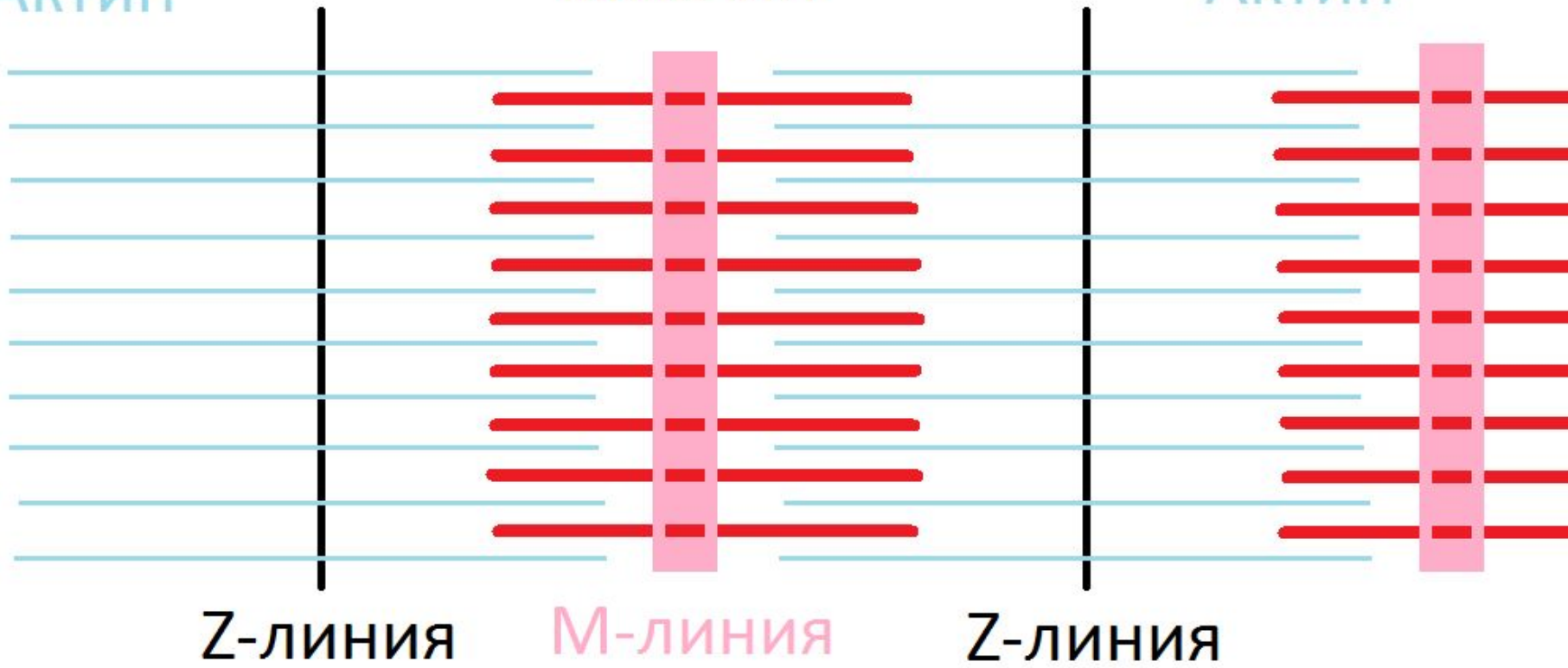
САРКОМЕР — участок миофибриллы между двумя соседними телофрагмами.

- I/2 — I-полудиски (на них I-диск разделяется Z-линией);
- H — H-зона: относительно светлая область посередине A-диска;
- M — M-линия: находится в центре H-зоны.

Актин

Миозин

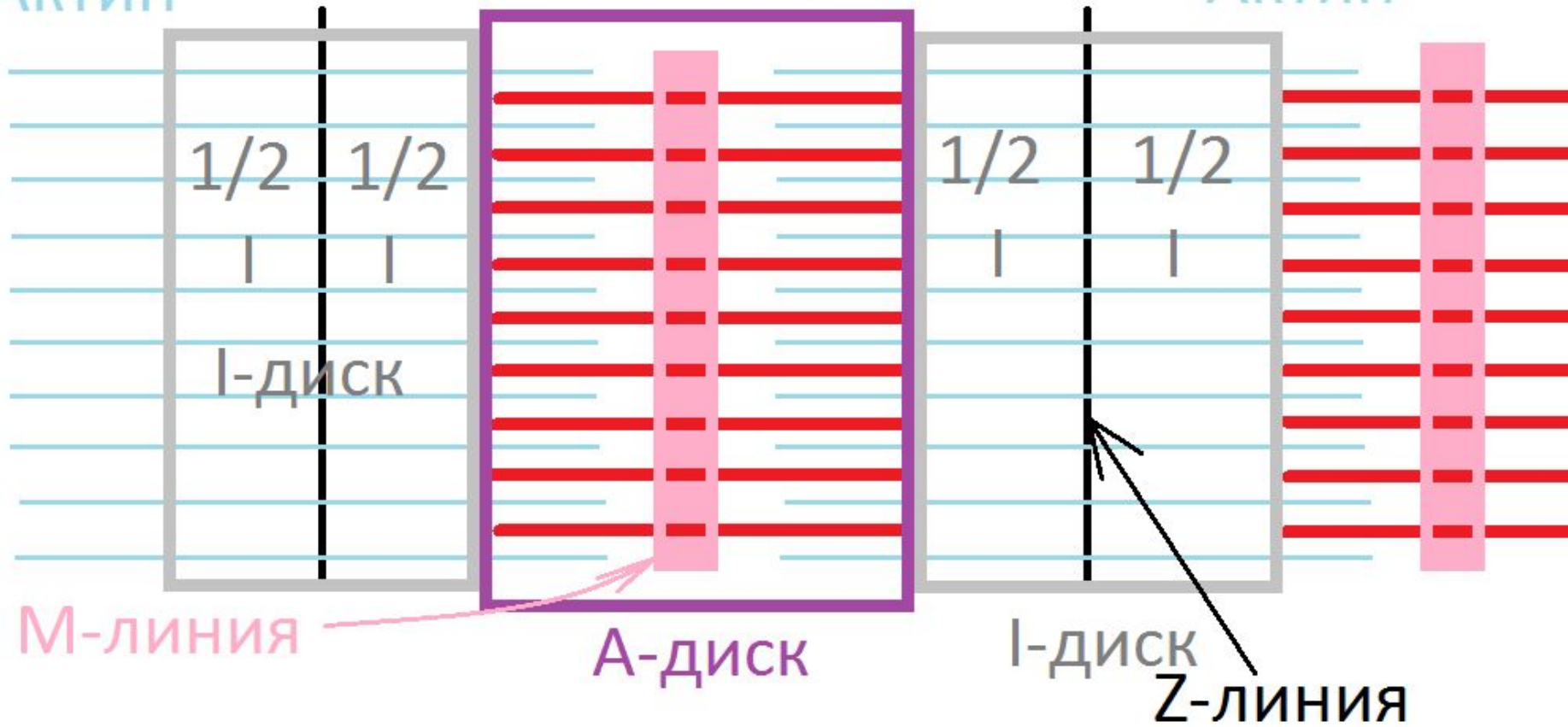
Актин

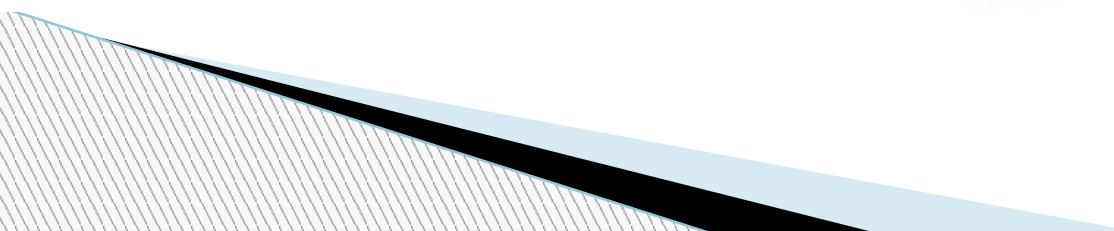
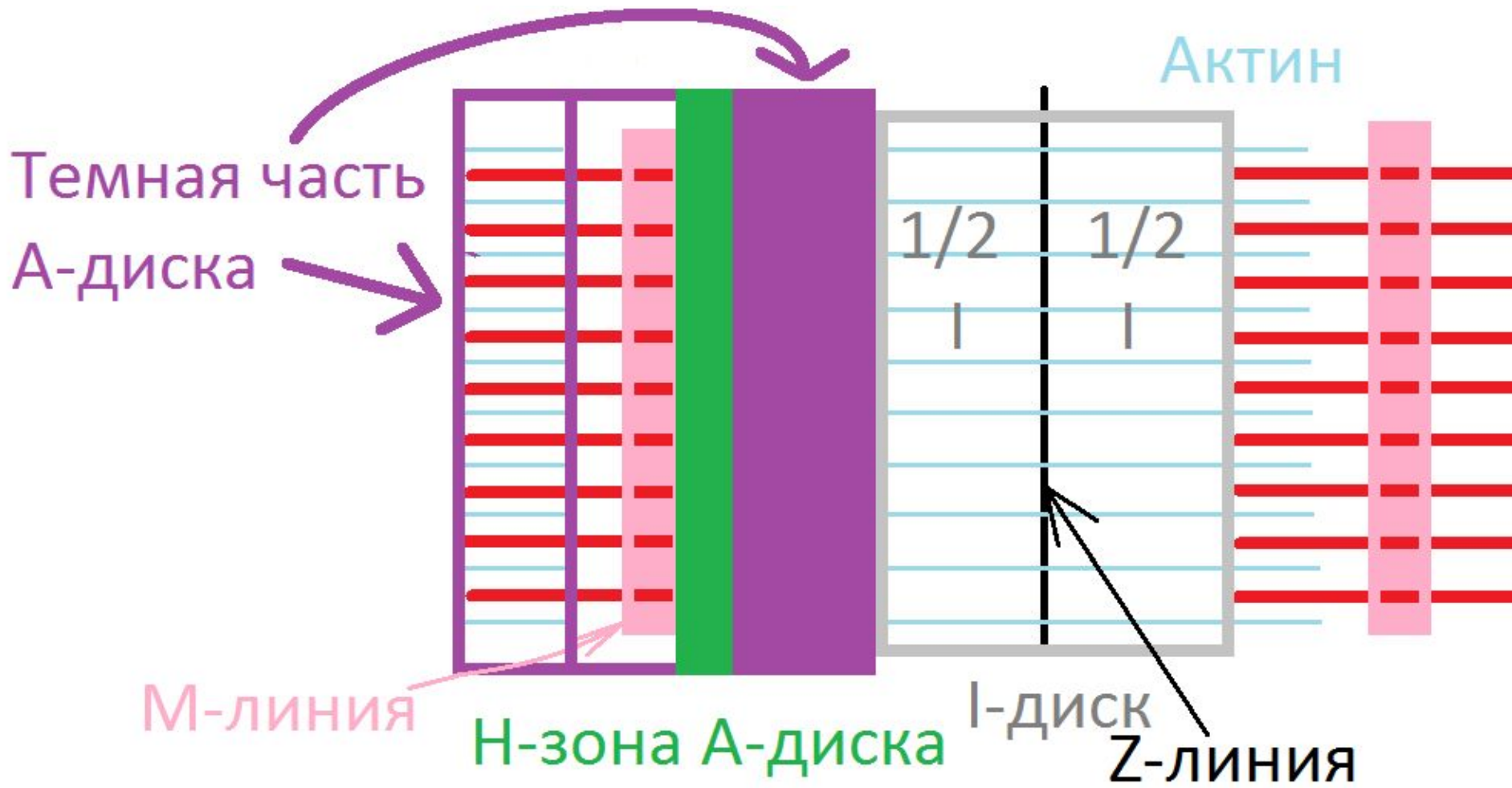


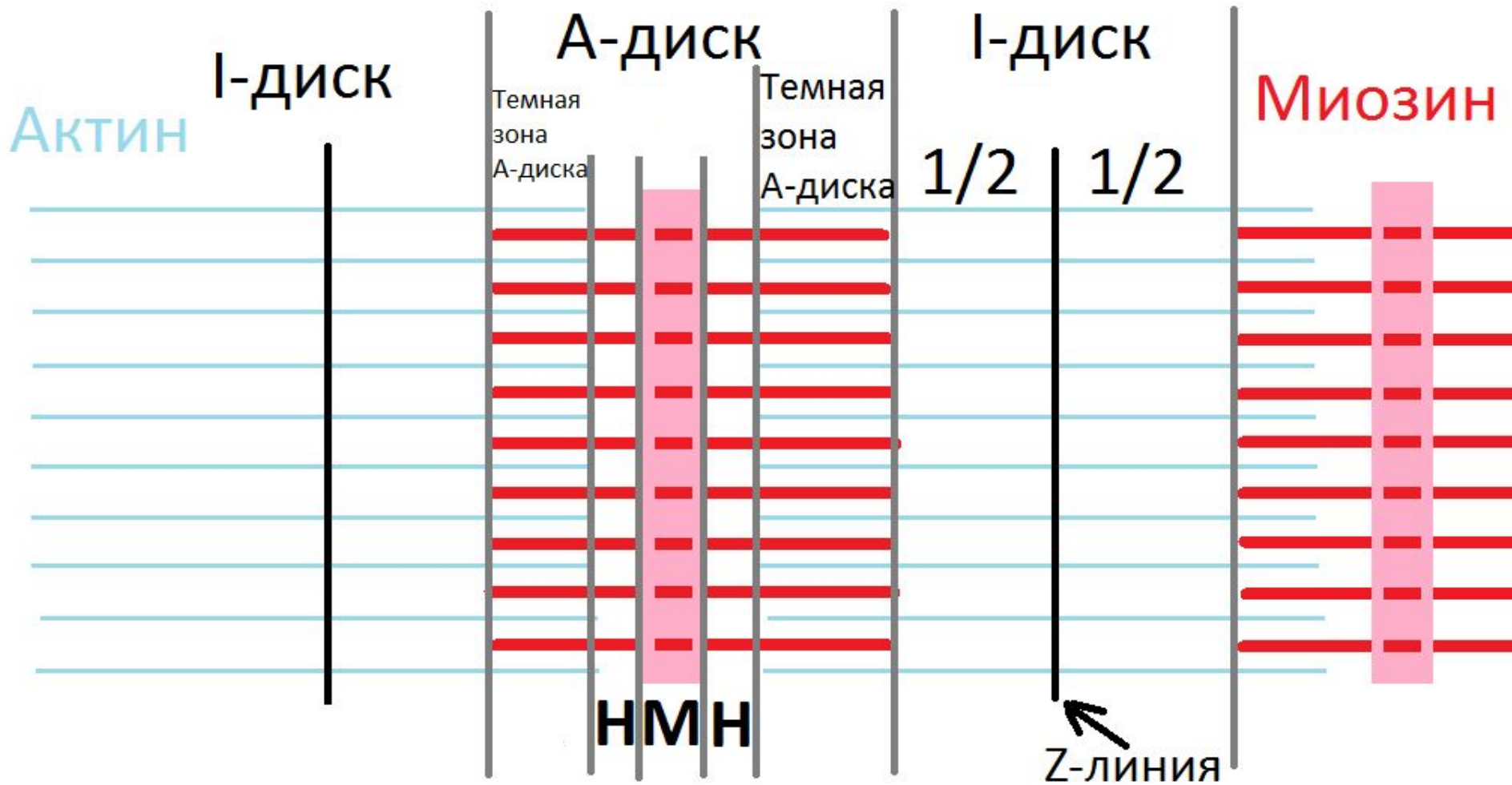
АКТИН

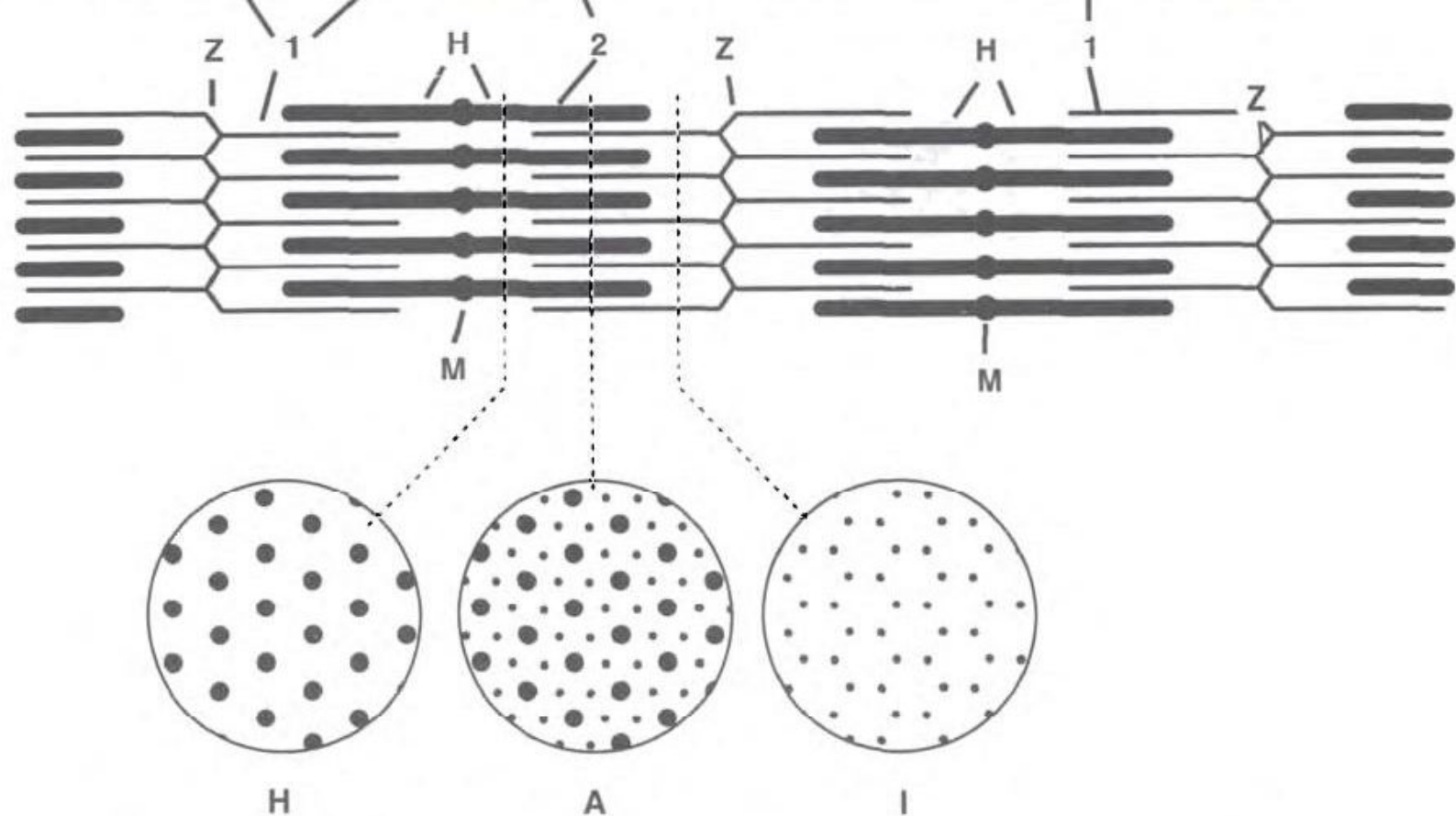
МИОЗИН

АКТИН









Z — телофрагма (Z-линия) — сетчатая белковая пластинка, расположенная поперек миофибриллы.

1 — тонкие (актиновые) миофиламенты: прикрепляются к телофрагме с обеих сторон.

H — H-зона — промежуток между концами тонких миофиламентов, идущих навстречу друг другу от соседних телофрагм.

2 — толстые (миозиновые) миофиламенты: расположены параллельно тонким и образуют темный A-диск.

M — мезофрагма (M-линия): является опорным элементом для толстых миофиламентов.

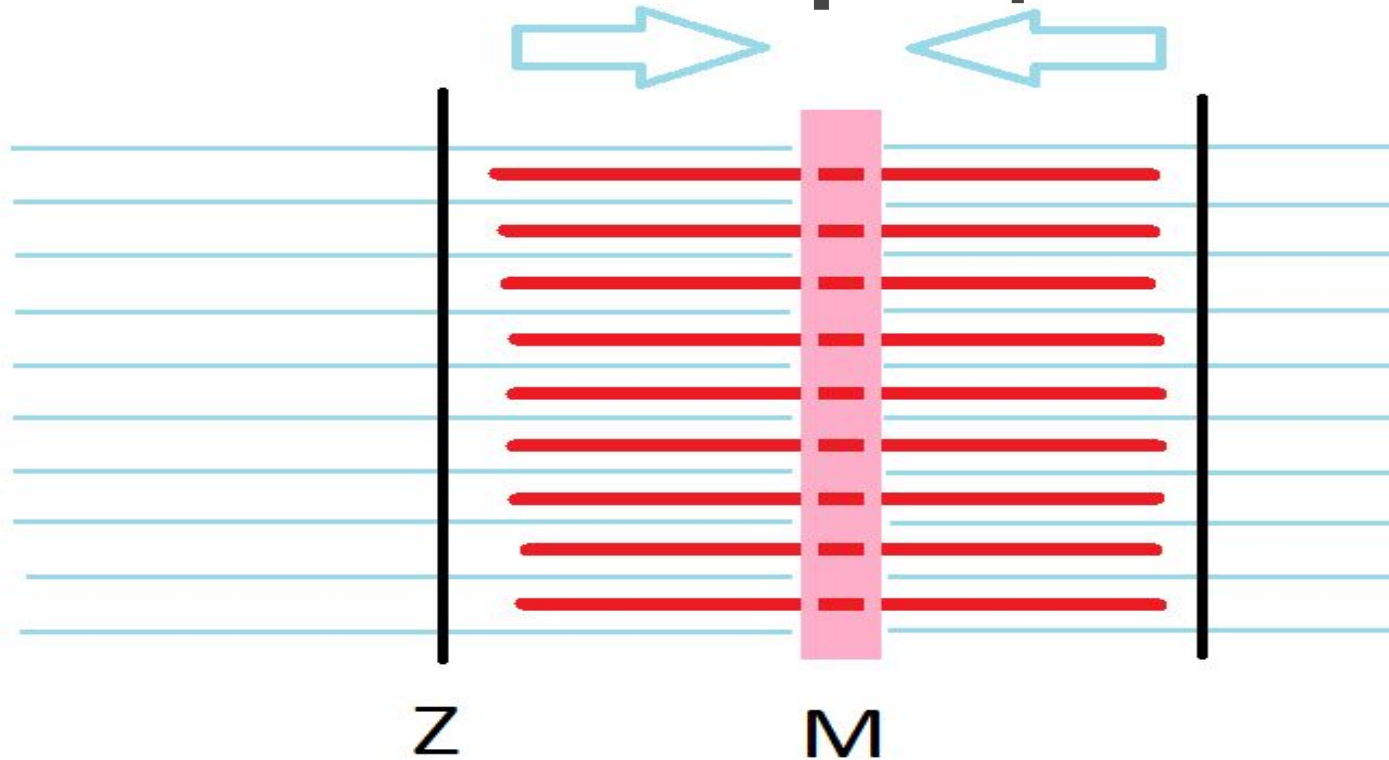
На схеме снизу — поперечные срезы миофибриллы в области:

H-зоны (в срезе — только толстые миофиламенты),

A-диска вне H-зоны (здесь вокруг каждой толстой миофиламенты расположено 6 тонких),

I-диска (в срезе — только тонкие миофиламенты).

Механизм сокращения



Принцип сокращения – все большее перекрывание областей локализации толстых и тонких миофиламентов



Рис. 82. Скелетное мышечное волокно (схема)

1 – базальная мембрана; 2 – сарколемма; 3 – миосателлитоцит; 4 – ядро миосимпласта; 5 – изотропный диск; 5.1 – телофрагма; 6 – анизотропный диск; 7 – поперечный срез миофибрилл

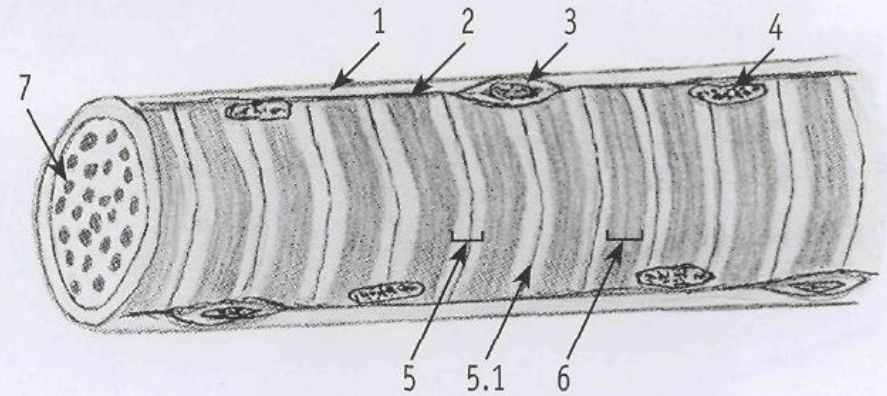
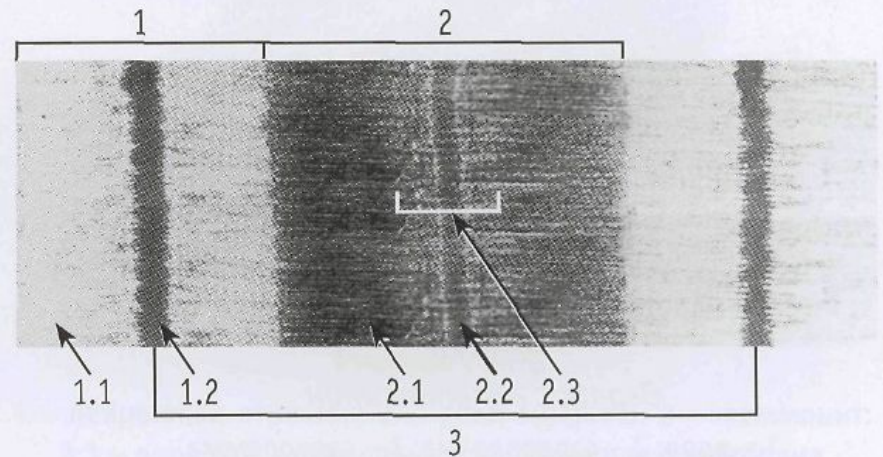


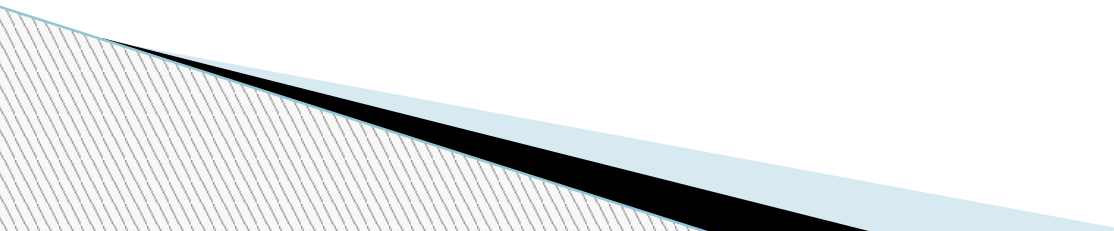
Рис. 83. Участок миофибриллы волокна скелетной мышечной ткани (саркомер)

Рисунок с ЭМФ

1 – изотропный диск: 1.1 – тонкие (актиновые) миофиламенты, 1.2 – телофрагма; 2 – анизотропный диск: 2.1 – толстые (миозиновые) миофиламенты, 2.2 – мезофрагма, 2.3 – полоска Н; 3 – саркомер

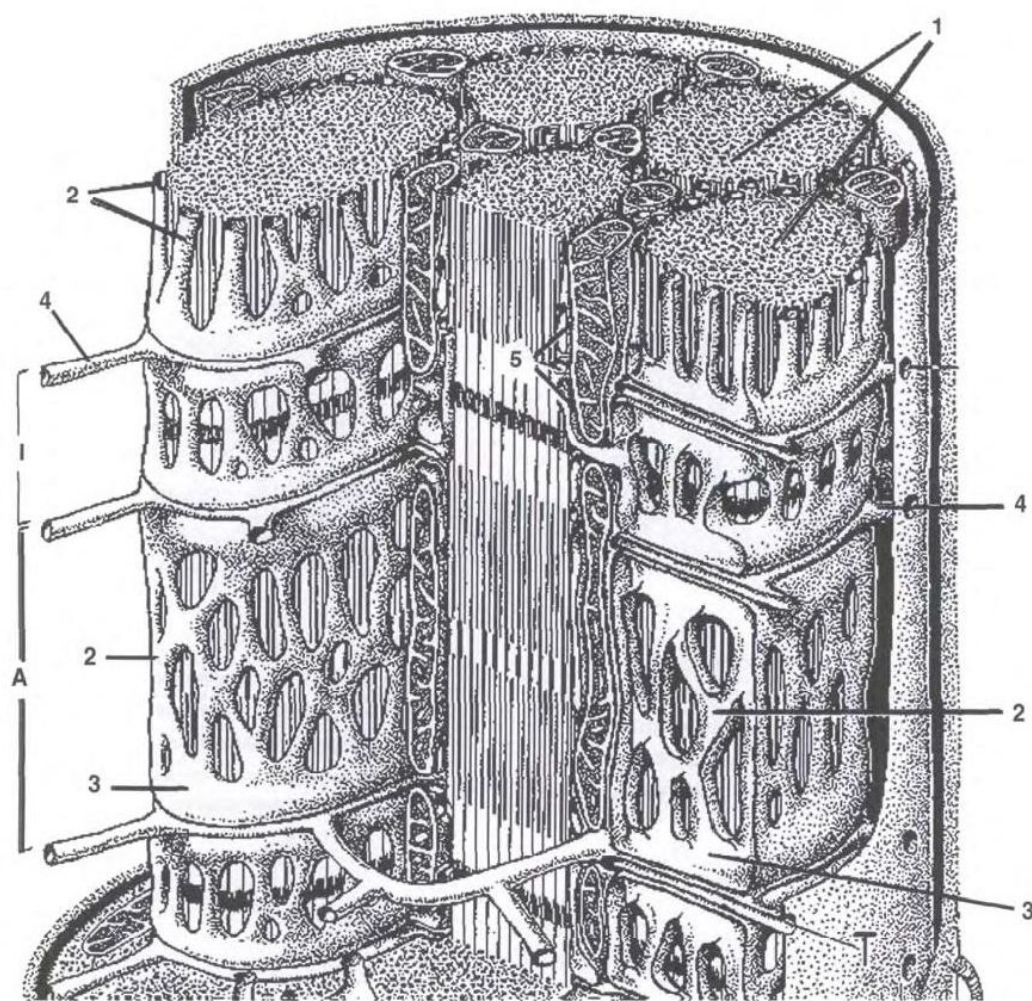


Когда мышца расслаблена:

- Периферические части саркомера заняты только тонкими актиновыми филаментами
 - Центральная часть – только толстыми миозиновыми
 - В промежуточных частях миофиламенты перекрываются
- 

Мембранные системы МИОСИМПЛАСТОВ

- Для проведения возбуждения необходимы:
 - Т-трубочки – глубокие впячивания плазмолеммы, идущие в поперечном направлении вокруг миофибрилл
 - L-каналы – компонент гладкой ЭПС Каналы окружают каждую миофибриллу, в области Т-трубочек они переходят в терминальные цистерны. Внутри – высокая концентрация Са за счет Са-насоса, который активно закачивает кальций вовнутрь



- 1 — миофибриллы;
- 2 — саркоплазматическая сеть — разновидность гладкой эндоплазматической сети;
- 3 — конечные (терминальные) цистерны — конечные участки саркоплазматической сети, концентрирующие ионы Ca^{2+} ;
- 4 — Т-трубочки: глубокие впячивания плазмолеммы, контактирующие с конечными цистернами. (Через Т-трубочки возбуждение с плазмолеммы передается на мембраны саркоплазматической сети и вызывает освобождение ионов Ca^{2+} из цистерн).
- 5 — митохондрия.

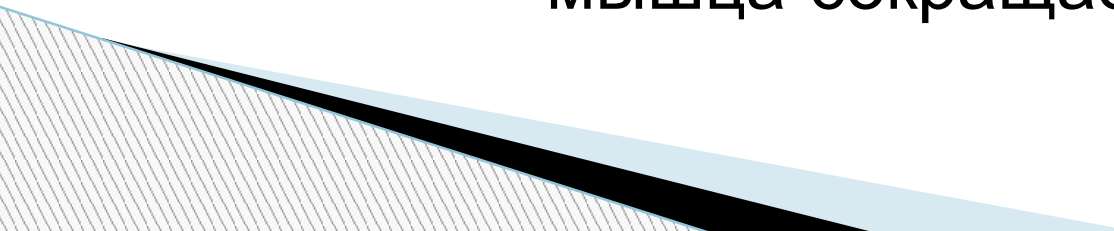
А — А-диск (темный);

І — І-диск (светлый): разделен посередине телофрагмой (Z-линией).

Инициация сокращения

- Возбуждение передается по Т-трубочкам
- Импульс вызывает открытие Са-каналов в L-системе
- Ионы Са пассивно поступают в саркоплазму и стимулируют мышечные сокращения

Роль кальция

- В покое с актиновыми филаментами связаны белки тропонин и тропомиозин – они не позволяют актину связаться с миозином
 - При поступлении возбуждения кальций выходит из L-системы, изменяет конфигурацию тропонина-тропомиозина
 - Теперь актин может связаться с миозином
мышца сокращается
- 

Гистохимия мышечных волокон

- В одной и той же мышце встречаются:
 - Красные мышечные волокна (волокна I типа, медленные)
 - Белые мышечные волокна (волокна II типа, быстрые)

Сравнение красных и белых мышечных волокон

- Эти различия и определяют физиологию волокон

Таблица 11.1. Красные и белые мышечные волокна

	КРАСНЫЕ ВОЛОКНА (I-го, или МЕДЛЕННОГО, ТИПА)	БЕЛЫЕ ВОЛОКНА (II-го, или БЫСТРОГО, ТИПА)
а) РАБОТА, КОТОРУЮ МОГУТ ВЫПОЛНЯТЬ ВОЛОКНА	Не очень интенсивная, но продолжительная	Интенсивная, но кратковременная
б) ПРЕОБЛАДАЮЩИЙ СПОСОБ РАСПАДА ЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ СУБСТРАТОВ	Аэробный	Анаэробный (распад гликогена или глюкозы до молочной кислоты)
в) СОДЕРЖАНИЕ МИОГЛОБИНА	Высокое	Низкое
г) СОДЕРЖАНИЕ ГЛИКОГЕНА	Низкое	Высокое
д) АКТИВНОСТЬ СДГ	Высокая	Низкая
е) АТФазная АКТИВНОСТЬ	Относительно небольшая	Высокая

Рис. 119. Гликоген в скелетных мышечных волокнах

ШИК-реакция

На снимке — поперечно срезанные мышечные волокна.

1 — глыбки гликогена в саркоплазме: окрашены в темно-малиновый цвет.

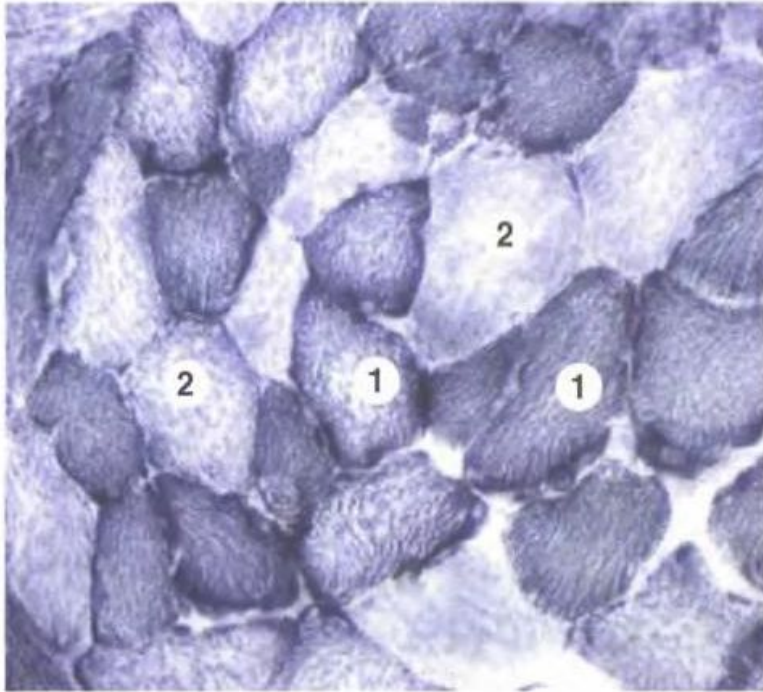
Содержатся, в основном, в волокнах II (быстрого) типа, или в т.н. белых мышечных волокнах (которые при данной окраске выглядят, напротив, темными).

2 — волокна I (медленного) типа, или т.н. красные волокна (при данной окраске — светлые).

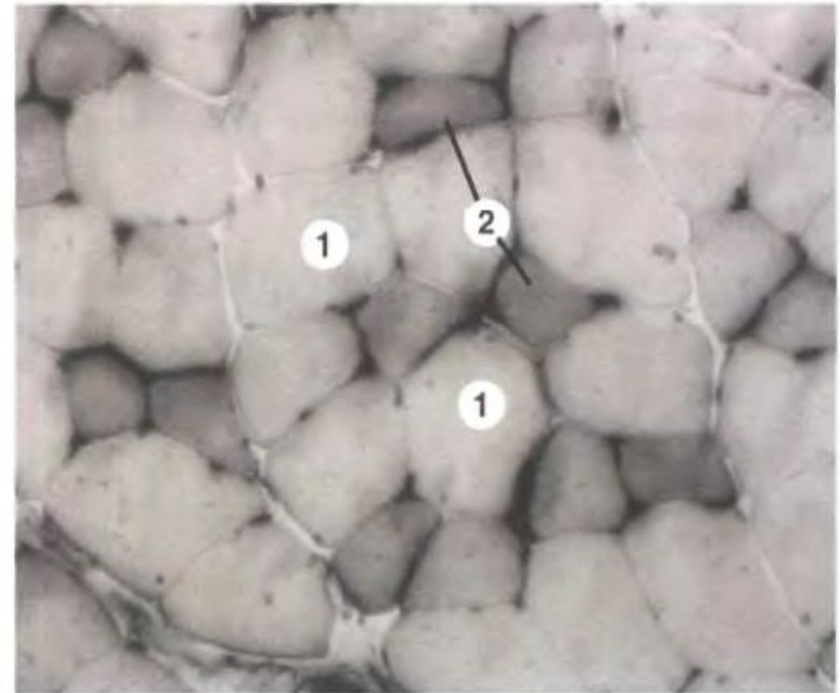


Рис. 120. Типы мышечных волокон

а) Реакция на сукцинат-дегидрогеназу (СДГ)



б) Реакция на АТФазную активность



1 — волокна I (медленного) типа, или красные мышечные волокна.

Способны к не очень интенсивной, но длительной работе — за счет аэробного (окислительного) распада энергетических субстратов.

Активность СДГ (одного из митохондриальных ферментов) — высока, а АТФазная активность (способность расщеплять АТФ) относительно невелика.

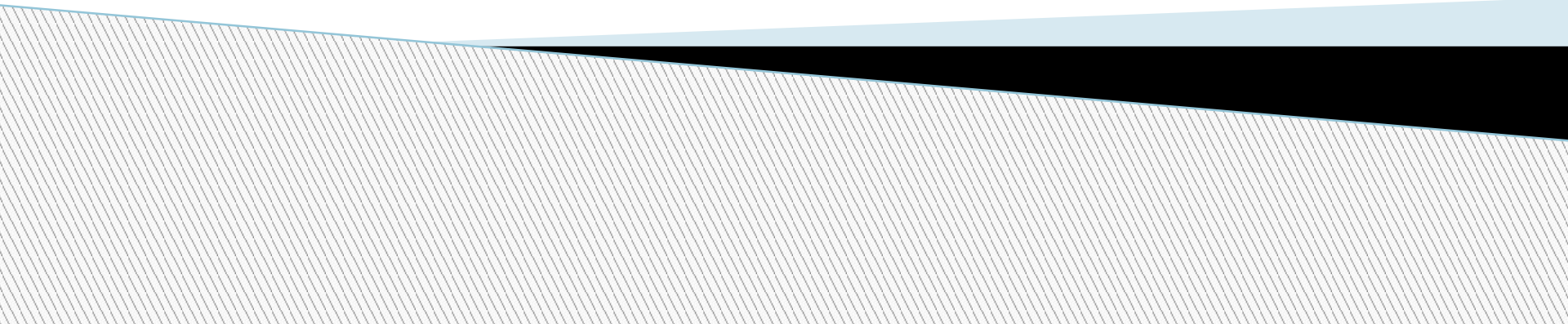
Поэтому на левом снимке эти волокна темные, а на правом светлые.

2 — волокна II (быстрого) типа, или белые мышечные волокна. Способны к интенсивной, но кратковременной работе — за счет анаэробного (неокислительного в целом) распада веществ.

Активность СДГ невелика, а скорость распада АТФ высока.

Поэтому на левом снимке эти волокна светлые, а на правом — темные.

Сердечная поперечнополосатая мышечная ткань



Клеточная организация ткани

- Основная масса клеток – типичные кардиомиоциты:
 - Клетки цилиндрической формы, стыкуются друг с другом и образуют функциональные волокна
 - Причем сами волокна имеют анастомозы – вставочные диски (на препарате выглядят как темные полосы)
 - В области вставочных дисков имеют контакты:
 - Интердигитации
 - Десмосомы
 - Нексусы
 - Функциональные волокна окружены базальной мембраной

Строение типичных кардиомиоцитов

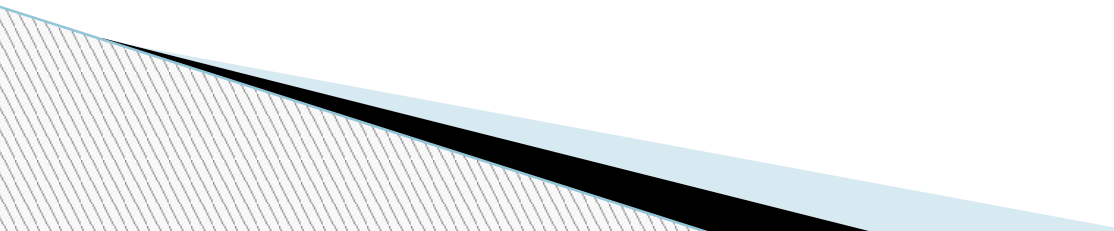
- ▣ Миофибриллы имеют точно такую же организацию
 - ▣ Те же самые мембранные системы: Т-трубочки и L-система
 - ▣ Меньше миофибрилл – 40% от объема
 - ▣ Ядра в центре (часть клеток - полиплоидные)
 - ▣ В области вставочных дисков миофибриллы прикрепляются к плазмолемме
- 

Таблица 11.2. Сопоставление поперечнополосатых мышечных тканей

	СКЕЛЕТНАЯ МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ	СЕРДЕЧНАЯ МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ
1. ПРОИСХОЖДЕНИЕ	Из миотомов	Из миоэпикардальной пластинки
2. ОСНОВНЫЕ СТРУКТУРНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ТКАНИ	Миосимпласты — основа мышечных волокон	Типичные кардиомиоциты, объединяющиеся в функциональные волокна
3. ПРИМЕРНЫЙ ДИАМЕТР ВОЛОКОН	50–70 мкм	20 мкм
4. СОДЕРЖАНИЕ МИОФИБРИЛЛ	70 % объема волокна	40 % объема кардиомиоцита
5. ХАРАКТЕРИСТИКА МЫШЕЧНЫХ ВОЛОКОН ПРИ СВЕТОВОЙ МИКРОСКОПИИ	а) Нет вставочных дисков б) Ядра расположены на периферии	а) Имеются вставочные диски б) Ядра расположены в центре
6. ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ КЛЕТОЧНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ	Миосателлиты — камбиальные клетки: обеспечивают способность к регенерации	Атипичные (проводят возбуждение) и секреторные кардиомиоциты
7. СПОСОБ РАСПАДА ЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ СУБСТРАТОВ	Преимущественно аэробный или анаэробный — в зависимости от типа волокон	Только аэробный
8. ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ СУБСТРАТЫ	Гликоген, глюкоза, жирные кислоты	Жирные кислоты, кетоновые тела, лактат, глюкоза

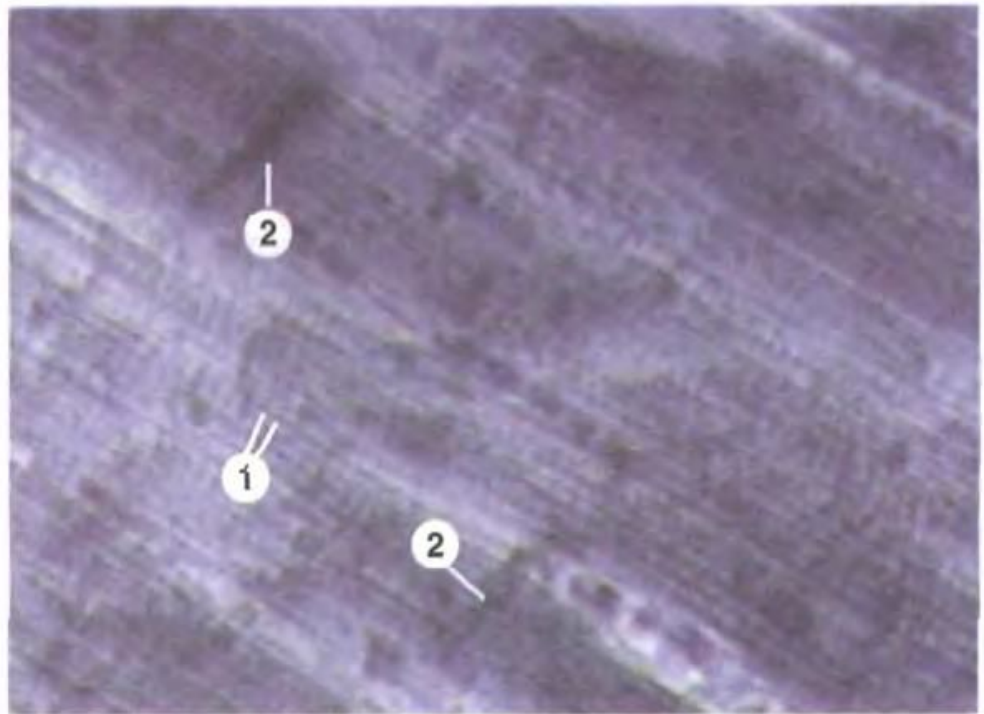
Рис. 124. Поперечнополосатая сердечная мышечная ткань

Окраска железным гематоксилином

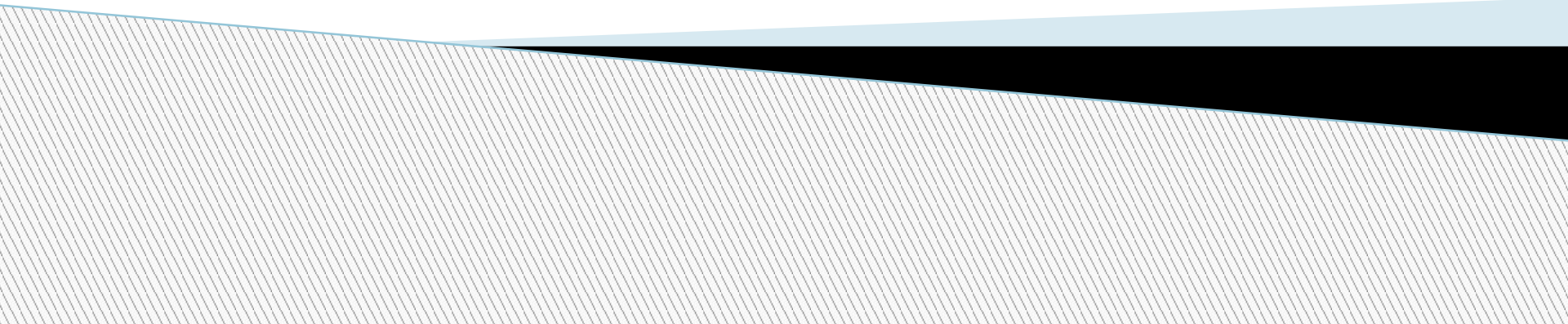
1 — поперечная исчерченность в функциональных волокнах миокарда.

2 — вставочные диски: имеют вид темных полос и разделяют функциональные волокна на отдельные клетки — кардиомиоциты.

В клетках ядра занимают центральное положение.



Гладкая мышечная ткань



Клеточная организация

- Клетки – гладкие миоциты:
 - Имеют веретеновидную или звездчатую (реже) форму
 - Ядро – единственное, палочковидной формы, расположено в центре клетки
 - Лишены поперечной исчерченности
 - Расположены пучками/пластами, имеют межклеточные контакты

- Клетки окружены базальной мембраной и узкой прослойкой соединительной ткани - эндомизием

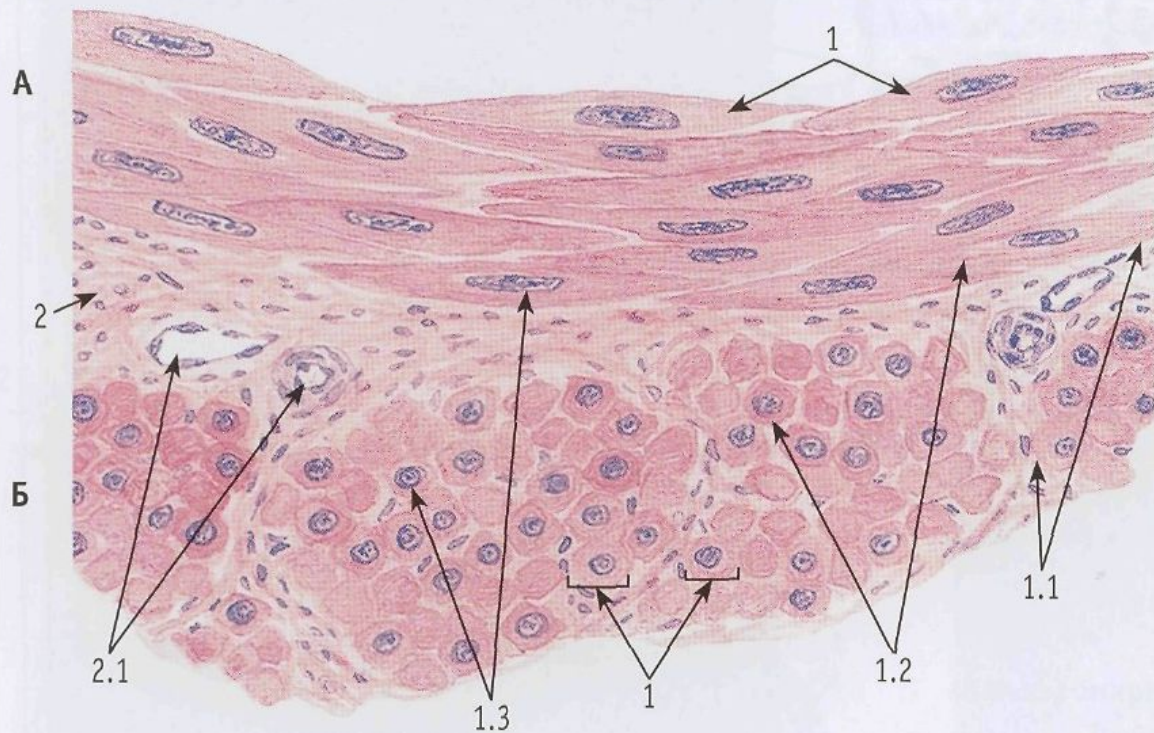


Рис. 85. Гладкая мышечная ткань

Окраска: гематоксилин – эозин

А: продольный срез;

Б: поперечный срез

1 – гладкие миоциты: 1.1 – сарколемма, 1.2 – саркоплазма, 1.3 – ядро;
2 – прослойки рыхлой волокнистой соединительной ткани между пучками гладких миоцитов: 2.1 – кровеносные сосуды

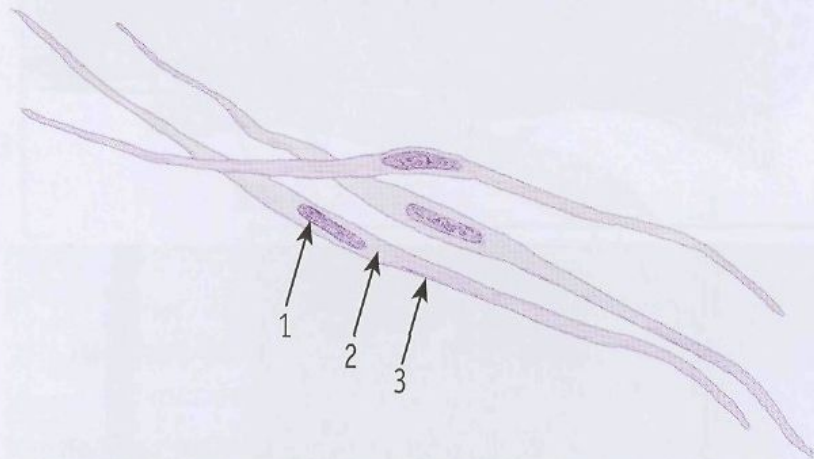


Рис. 86. Изолированные гладкие мышечные клетки

Окраска: гематоксилин

1 – ядро; 2 – саркоплазма; 3 – сарколемма

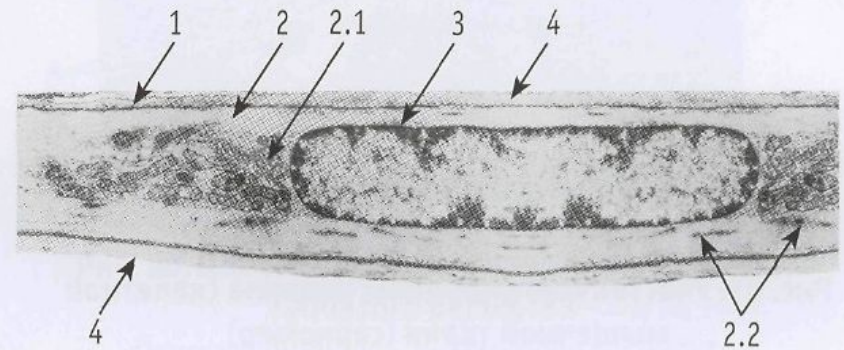


Рис. 87. Гладкий миоцит (участок клетки)

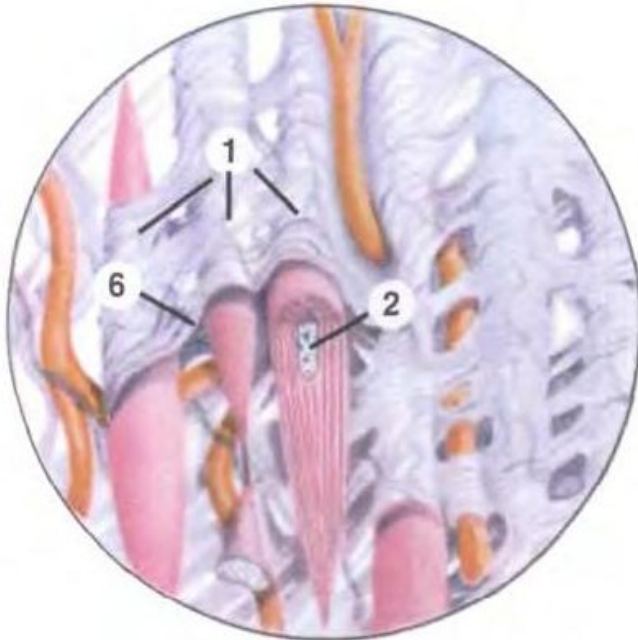
Рисунок с ЭМФ

1 – сарколемма; 2 – саркоплазма: 2.1 – митохондрии, 2.2 – плотные тельца; 3 – ядро; 4 – базальная мембрана

Рис. 125. Гладкая мышечная ткань (схемы)

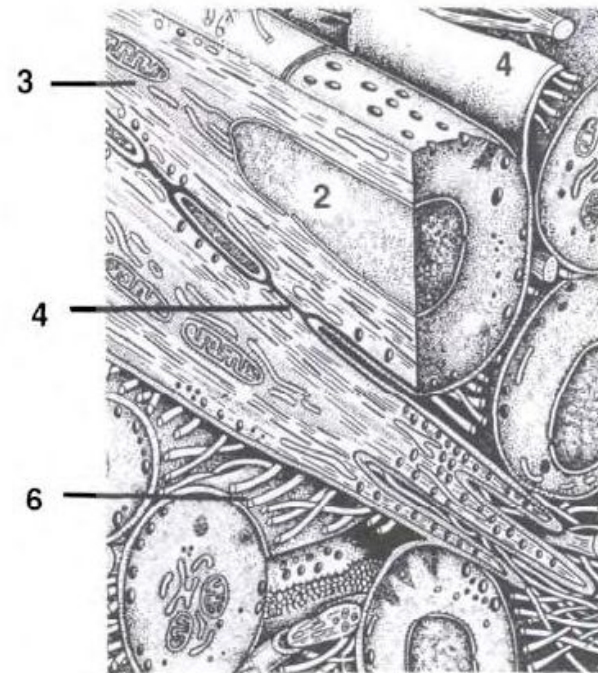
а) Светооптический уровень

(по В.Г.Елисееву, Ю.И.Афанасьеву, Е.Ф.Котовскому)



б) Ультрамикроскопический уровень

(по Г.С.Катинасу)



1 — гладкие миоциты (клетки, образующие гладкую мышечную ткань): имеют веретеновидную форму и часто объединяются в пучки. Толстые и тонкие миофиламенты не формируют миофибриллы, поэтому клетки лишены поперечной исчерченности. Прочие внутриклеточные структуры:

2 — ядро: по форме — палочковидное, расположено в центре клетки;

3 — гранулярная ЭПС (эндоплазматическая сеть): участвует в синтезе компонентов межклеточного вещества — протеогликанов и др.

Контакты и окружение клеток:

4 — нексусы: контакты, соединяющие соседние миоциты в пучке;

5 — базальная мембрана: окружает каждый гладкий миоцит;

6 — эндомизий: прослойки соединительной ткани вокруг миоцитов.

Происхождение

- Гладкие миоциты развиваются из мезенхимы:
 - Мезенхимная стволовая клетка -> гладкий промиобласт -> гладкий миобласт -> малодифференцированный гладкий миоцит -> зрелый гладкий миоцит

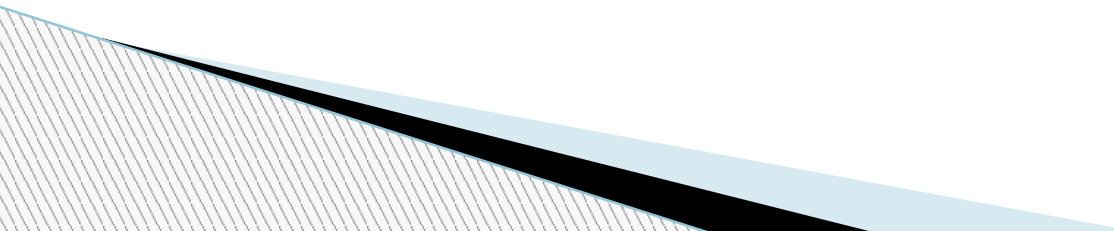
Иннервация

- Иннервация гладких миоцитов зависит от их локализации:
 - В одних случаях эффекторное нервное окончание подходит к каждому миоциту (в сосудах)
 - В иных случаях миоциты образуют миоцитарный комплекс из 10-12 клеток, при этом эффекторное нервное волокно иннервирует лишь одну клетку, но импульс передается с миоцита на миоцит посредством нексусов (в кишечнике)

Регенерация

- В обычных условиях новообразования гладких миоцитов не происходит
- При нагрузке или патологии масса гладкомышечной ткани увеличивается:
 - За счет гиперплазии (число клеток)
 - За счет гипертрофии (объем)

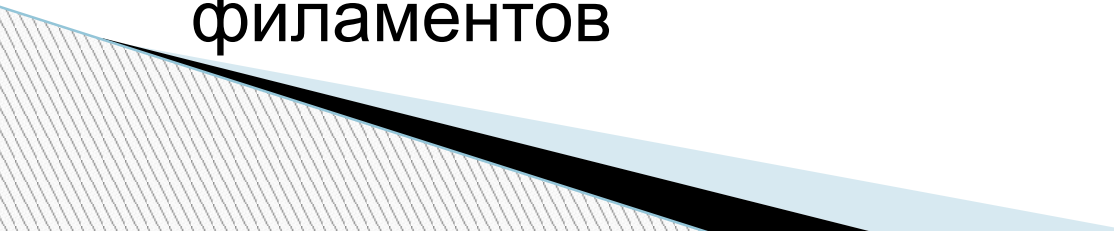
Мембранные системы гладких миоцитов

- Гранулярная ЭПС – помимо сократительной функции, гладкие миоциты выполняют секреторную функцию
 - Нет Т-трубочек и Л-систем
 - Кальций поступает не только из ЭПС, но и из межклеточного вещества
- 

Сократительный аппарат

- Гладкие миоциты содержат тонкие (актиновые) миофиламенты, которые:
 - Не содержат тропонина и тропомиозина
 - Прикреплены к **плотным тельцам** (аналог телофрагмы, или Z-линии)
- В гладких миоцитах есть только фрагменты толстых (миозиновых) миофиламентов
- В покое они «в разобранном виде» и не упорядочены – оттого и нет поперечной исчерченности

Плотные тельца

- Специфические компоненты цитоскелета гладких миоцитов (аналоги телофрагмы)
 - Плотные пластинки плазмолеммы – находятся под плазмолеммой, формируют каркас миоцита
 - Плотные тельца цитоплазмы – находятся в цитоплазме, имеют овальную форму, зафиксированы с помощью промежуточных филаментов
- 

Механизм сокращения

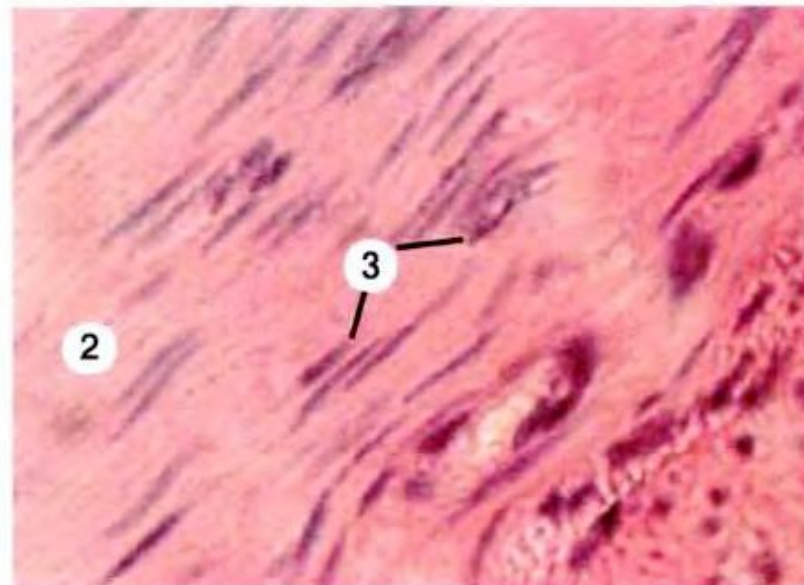
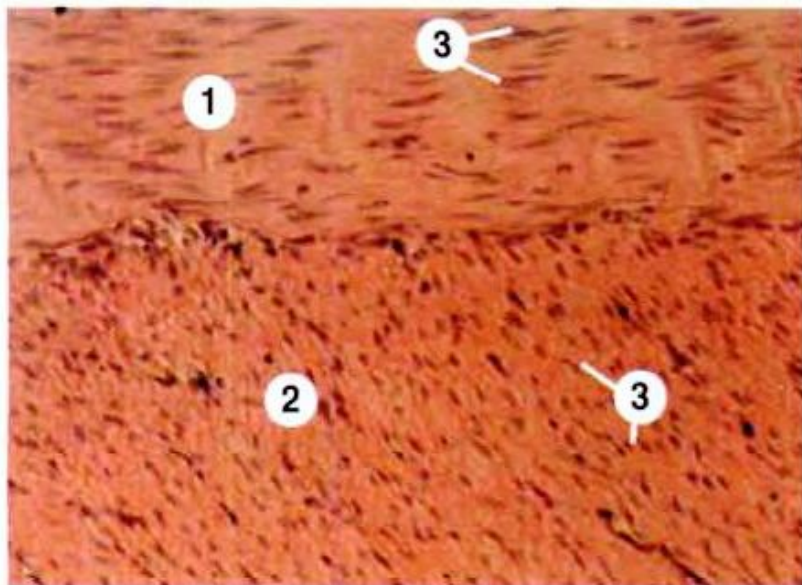
- Ионы Ca^{2+} поступают в цитоплазму из ЭПС и межклеточного вещества (медленно)
- Кальций здесь влияет на толстые, а не на тонкие миофиламенты:
 - Ионы Ca^{2+} связываются с кальмодулином и активируют миозинкиназу
 - При этом миозин объединяется в толстые миофиламенты, которые взаимодействуют с тонкими
- Затем происходит сокращение по общему принципу – взаимное перекрывание миофиламентов

Рис. 126. Гладкая мышечная ткань тонкой кишки

Окраска гематоксилином и эозином

а) Малое увеличение

б) Большое увеличение



Продольно (1) и поперечно (2) срезанные пучки гладких миоцитов,
3 — ядра миоцитов.