Передвижение животного, перемещение частей его тела относительно друг друга, работа внутренних органов, акты дыхания, кровообращения, пищеварения, выделения осуществляются благодаря деятельности различных групп мышц.

У высших животных имеются три типа мышц: поперечнополосатые скелетные (произвольные), поперечнополосатые сердечные (непроизвольные), гладкие мышцы внутренних органов, сосудов и кожи (непроизвольные).

Отдельно рассматриваются специализированные сократительные образования - миоэпителиальные клетки, мышцы зрачка и цилиарного тела глаза.

Помимо свойств возбудимости и проводимости, мышцы обладают сократимостью, т. е. способностью укорачиваться или изменять степень напряжения при возбуждении. Функция сокращения возможна благодаря наличию в мышечной ткани специальных сократимых структур.

УЛЬТРАСТРУКТУРА И БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ МЫШЦ

Скелетные мышцы. На поперечном сечении продольноволокнистой мышцы видно, что она состоит из первичных пучков, содержащих 20 - 60 волокон. Каждый пучок отделен соединительно тканной оболочкой - перимизиумом, а каждое волокно - эндомизиумом. В мышце животных насчитывается от нескольких сот до нескольких сот тысяч волокон с диаметром от 20 до 100 мкм и длиной до 12 - 16 см.

Отдельное волокно покрыто истинной клеточной оболочкой - сарколеммой. Сразу под ней, примерно через каждые 5 мкм по длине, расположены ядра. Волокна имеют характерную поперечную исчерченность, котораяобусловлена чередованием оптически более и менее плотных участков.

Волокно образовано множеством (1000 - 2000 и более) плотно упако ванных миофибрилл (диаметр 0,5 - 2 мкм), тянущихся из конца в конец. Между миофибриллами рядами расположены митохондрии, где происходят процессы окислительного фосфорилирования, необходимые для снабжения мышцы энергией. Под световым микроскопом миофибриллы представляют образования, состоящие из правильно чередующихся между собой темных и светлых дисков.Диски А называются анизотропными (обладают двойным лучепреломлением), диски И - изотропными (почти не обладают двойным лучепреломлением). Длина А-дисков постоянна, длина И-дисков зависит от стадии сокращения мышечного волокна. В середине каждого изотропного диска находится Х-полоска, в середине анизотропного диска - менее выраженная М-полоска.

За счет чередования изотронных и анизотропных сегментов каждая миофибрилла имеет поперечную исчерченность. Упорядоченное же расположение миофибрилл в волокне придает такую же исчерченность волокну в целом.

Электронная микроскопия показала, что каждая миофибрилла состоит из параллельно лежащих нитей, или протофибрилл (филаментов) разной толщины и разного химического состава. В одиночной миофибрилле насчитывае.тся 2000 - 2500 протофибрилл. Тонкие протофибриллы имеют поперечник 5 - 8 нм и длину 1 - 1,2 мкм, толстые - соответственно 10 - 15 нм и 1,5 мкм.

Толстые протофибриллы, содержащие молекулы белка миозина, образуют анизотропные диски. На уровне полоски М миозиновые нити связаны тончайшими поперечными соединениями. Тонкие протофибриллы, состоящие в основном из белка актина, образуют изотропные диски.

Нити актина прикреплены к полоске Х, пересекая ее в обоих направле ниях; они занимают не только область И-диска, но и заходят в промежутки между нитями миозина в области А-диска. В этих участках нити актина и миозина связаны между собой поперечными мостиками, отходящими от миозина. Эти мостики наряду с другими веществами содержат фермент АТФ-азу. Область А-дисков, не содержащая нитей актина, обозначается как зона Н. На поперечном разрезе миофибриллы в области краев А-дисков видно, что каждое миозиновое волокно окружено шестью актиновыми нитями.

 Структурно-функциональной сократительной единицей миофибриллы является саркомер - повторяющийся участок фибриллы, ограниченный двумя полосками Х. Он состоит из половины изотропного, целого анизотропного и половины другого изотропного дисков. Величина саркомера в мышцах теплокровных составляет около 2 мкм. На электронном микрофото саркомеры проявляются отчетливо.

 Гладкая эндоплазматическая сеть мышечных волокон, или саркоплазма тический ретикулум, образует единую систему трубочек и цистерн. Отдельные трубочки идут в продольном направлении, образуя в зонах Н мио фибрилл анастомозы, а затем переходят в полости (цистерны), опоясы вающие миофибриллы по кругу. Пара соседних цистерн почти соприкасается с поперечными трубочками (Т-каналами), идущими от сарколеммы поперек всего мышечного волокна. Комплекс из поперечн.ого Т-канала и двух цистерн, симметрично расположенных по его бокам, называется триадой. У амфибий триады располагаются на уровне Х-полосок, у млекопитающих - на границе А-дисков. Элементы саркоплазматического ретикулума участвуют в распространении возбуждения внутрь мышечных волокон, а также в процессах-сокращения и расслабления мышц.

В 1 г поперечнополосатой мышечной ткани содержится около 100 мг сократительных белков, главным образом миозина и актина, образуюших актомиозиновый комплекс. Эти белки нерастворимы в воде, но могут быть экстрагированы растворами солей. К другим сократительным белкам относятся тропомиозин и комплекс тропонина (субъединицы Т, 1, С), содержашиеся в тонких нитях.

В мышце содержатся также миоглобин, гликолитические ферменты и другие растворимые белки, не выполняющие сократительной функции

1. Белковый состав скелетной мышцы

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| Белок | Молекулярная масса, дальтон, тыс. | Содержание белка, % |
| Миозин | 460 | 55 - 60 |
| Актин-р | 46 | 20 - 25 |
| Тропомиозин | 70 | 4 - 6 |
| Комплекс тропонина (ТпТ, Тп1, Тпс) | 76 | 4 - 6 |
| Актинин-и Другие белки (миоглобин, ферменты и пр.) | 180 | 1 - 25 - 10 |

Гладкие мышцы. Основными структурными элементами гладкой мышечной ткани являются миодиты - мышечные клетки веретенообразной и звездчатой формы длиной 60 - 200 мкм и диаметром 4 - 8 мкм.Наибольшая длина клеток (до 500 мкм) ыаблюдается в матке во время беременности.

 Ядро находится в середине клеток. Форма его эллипсоидная, при сокращении клетки оно скручивается штопорообразно, Вокруг ядра сконцентрированы митохондрии и другие трофические компоненты.

 Миофибриллы в саркоплазме гладкомышечных клеток, по-видимому, отсутствуют. Имеются лишь продольно ориентированные, нерегулярно распределенные миозиновые и актиновые протофибриллы длиной 1 - 2 мкм.

 Поэтому поперечной исчерченности волокон не наблюдается. В протоплазме клеток находятся в большом количестве пузырьки, содержащие Са++, которые, вероятно, соответствуют саркоплазматическому ретикулуму поперечнополосатых мыщц.

 В стенках большинства полых органов клетки гладких мышц соединены особыми межклеточными контактами (десмосомами) и образуют плотные пучки, сцементированные гликопротеиновым межклеточным веществом, коллагеновыми и эластичными волокнами.

Такие образования, в которых клетки тесно соприкасаются, но цитоплазматическая и мембранная непрерывность между ними отсутствует (пространство между мембранами в области контактов составляет 20 - 30 нм), называют “функциональным синцитием”.

Клетки, образующие синцитий, называют унитарными; возбуждение может беспрепятственно распространяться с одной такой клетки на другую, хотя нервные двигательные окончания вегетативной нервноЙ системы раслоложены лишь на отдельных из них. В мышечных слоях некоторых крупных сосудов, в мышцах, поднимающих волосы, в ресничной мышде глаза находятся мультиунитарные клетки, снабженные отдельными нервными волокнами и функционирующие независимо одна от другой.

МЕХАНИЗМ МЫШЕЧНОГО СОКРАЩЕНИЯ

В обычных условиях скелетные мышцы возбуждаются импульсами, которые поступают по волокнам двигательных нейро нов (мотонейронов), находящихся в передних рогах спинного мозга или в ядрах черепномозговых нервов.

В зависимости от количества концевых разветнлений нервное волокно образует синаптические контакты с болыыим или меньшим числом мышечных волокон.

 Мотонейрон, его длинный отросток (аксон) и группа мышечных волокон, иннервируемых зтим аксоном, составляют двигательную, или нейромоторную, единицу.

 Чем более тонка, специализированна в работе мышца, тем меньшее количество мышечных волокон входит в нейромоторную единицу. Малые двигвтельные единицы включают лишь 3 - 5 волокон (например, в мышцах глазного яблока, мелких мышцах лицевой части головы), большие двигательные единицы - до волонно (аксон) нескольких тысяч волокон (в крупных мышцах туловища и конечностей). В большинстве мышц двигательные единицы соответствуют первичным мышечным пучкам, каждый из которых содержит от 20 до 60 мышечных волокон. Двигательные единицы различаются не только числом волокон, но и размером нейронов - большие двигательные единицы включают более крупный нейрон с относительно более толстым аксоном.

 Нейромоторная единица работает как единое делое: импульсы, исходящие от мотонейрона, приводят в действие мышечные волокна.

Сокращению мышечных волокон предшествует их злектрическое возбуждение, вызываемое разрядом мотонейронов в области концевых пластинок.

 Возникающий под влиянием медиатора потенциал концевой пластинки (ПКГ1), достигнув порогового уровня (сколо - 30 мВ), вызывает генерацию потенциала действия, распространяющегося в обе стороны вдоль мышечного волокиа.

 Возбудимость мышечных волокон ниже возбудимости нервных волокон, иннервирующих мышцы, хотя критический уровень деполяризации мембран в обоих случаях одинаков. Это объясняется тем, что потенциал покоя мышечных волокон выше (около - 90 мВ) потенциала покоя нервных волокон ( - 70 мВ). Следовательно, для возникновения потенциала действия в мы шечном волокне необходимо деполяризовать мембрану на большую величину, чем в нервном волокне.

 Длительность потенциала действия в мышечном волокне составляет 5 мс (в нервном соответственно 0,5 - 2 мс), скорость проведения возбуждения до 5 м/с (в миелинизированных нервных волокнах - до 120 м/с).

Молекулярные механизмы сокращения. Сокращение - это изменение механического состояния миофибриллярного аппарата мышечных волокон под влиянием нервных ампульсов. Внешне сокращение проявляется в изме нении длины мышцы или степени ее напряжения, или одновременно того и другого.

 Согласно лринятой “теории скольжения” в основе сокращения лежит взаимодействие между актиновыми и миозиновымй нитями миофибрилл вследствие образования поперечных мостиков между ними. В результате происходит “втягивание” тонких актиновых миофиламентов между миози-

 новыми.

 Во время скольжения сами актиновые и миозиновые нити не укора чиваются; длина А-дисков также остается прежней, в то время как 3-диски и Н-зоны становятся более узкими. Не меняется длина нитей и при растя жении мышцы, уменьшается ли~иь степень их взаимного перекрывания.

 Эти движения основаны на обратимом изменении конформации концевых частей молекул миозина (поперечных выступов с головками), при котором связк между толстым филаментом миозина и тонким филаментом актина образуются, исчезают и возникают вновь.

 До раздражения или в фазе расслабления мономер актина недоступен для взаимодействия, так как этому мешает комплекс тропонина и определенная конформация (подтягивание к оси филамента) концевых фрагментов молекулы миозина.

 В основе молекулярного механизма сокращения лежит процесс так называемого электромеханического сопряжения, причем ключевую роль в процессе взаимодействия миозиновых и актиновых миофиламентов играют ионы Са++, содержащиеся в саркоплазматическом ретикулуме. Это подтверждается тем, что в эксперименте при инъекции кальция внутрь волокон возникает их сокращение.

 Возникший потенциал распространяется не только по поверхностной мембране мышечного волокна, но и по мембранам, выстилаюшим поперечные трубочки (Т-систему волокна). Волна деполяризации захватывает расположенные рядом мембраны цистерн саркоплазматического ретикулума, что сопровождается активацией кальциевых каналов в мембране и выходом ионов Са++ в межфибриллярное пространство.

 Влияние ионов Са+ + на взаимодействие актина и миозина опосредствовано тропомиозином и тропониновым комплексом которые локализованы в тонких нитях и составляют до 1/3 их массы. При связывании ионов Са++ с тропонином (сферические молекулы которого “сидят” на цепях актина) последний деформируется, толкая тропомиозин в желобки между двумя цепями актина. При этом становится возможным взаимодействие актина с головками миозина, и возникает сила сокращения. Одновременцо нроисходит гидролиз АТФ.

 Поскольку однократный поворот “головок” укорачивает саркомер лишь на 1/100 его длины (а при изотоническом сокращении саркомер мышцы может укорачиваться на 50 % длины за десятые доли секунды), ясно, что поперечные мостики должны совершать примерно 50 “гребковых” движений за тот же промежуток времени. Совокупное укорочение последовательно расположенных саркомеров миофибрилл приводит к заметному сокращению мышцы.

 При одиночном сокращении процесс укорочения вскоре закэнчивается. Кальциевый насос, приводимый в действие энергией АТФ, снижает концентрацию Са++ в цитоплазме мышц до 10 М и повышает ее в сарколлазматическом ретикулуме до 10 М, где Са++ связывается белком кальсек вестрином.

 Снижение уровня Са++ в саркоплазме подавляет АТФ-азную актив ность актомиозина; при этом поперечные мостики миозина отсоединяются от актина. Происходит расслабление, удлинение мышцы, которое является пассивным процессом.

 Б случае, если стимулы поступают с высокой частотой {20 Гц и более), уровень Са++ в саркоплазме в период между стймулами остается высоким, так как кальциевый насос не успевает “загнать” все ионы Са++ в систему саркоплазматического ретикулума. Это является причиной устойчивого тетанического сокращения мышц.

 Таким образом, сокрашение и расслабление мышцы представляет собой серию процессов, развертывающихся в следующей последовательности: стимул -> возникновение потенциала действия - >электромеханическое со пряжение (проведение возбуждения по Т-трубкам, высвобождение Са++ и воздействие его на систему тропонин - тропомиозин - актин) - > образование поперечных мостиков и “скольжение” актиновых нитей вдоль миози новых - > сокращение миофибрилл - > снижение концентрации ионов Са++ вследствие работы кальциевого насоса - > пространственное изменение белков сократительной системы - > расслабление миофибрилл.

 После смерти мышды остаются напряженными, наступает так называемое трупное окоченение. При этом поперечные связи между филаментами актина и миозина сохраняются и не могут разорваться по причине снижения уровня АТФ и невозможности активного транспорта Са++ в саркоплазматический ретикулум.

СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ НЕЙРОНА

 Материалом для построения ЦНС и ее проводников является нервная ткань, состоящая из двух компонентов - нервных клеток (нейронов) и нейроглии. Основными функциональными элементами ЦНС являются нейроны: в теле животных их содержится примерно 50 млрд, из которых лишь небольшая часть расположена на периферических участках тела.

Нейроны составляют 10 - 15 % общего числа клеточных элементов в нервной системе. Основную же часть ее занимают клетки нейроглии.

У высших животных в процессе постнатального онтогенеза дифферен цированные нейроны не делятся. Нейроны существенно различаются по форме (пирамидные, круглые, звездчатые, овальные), размерами (от 5 до 150 мкм), количеству отростков, однако они имеют и общие свойства.

 Любая нервная клетка состоит из тела (сомы, перикариона) и отростков разного типа - дендритов (от лат. дендрон - дерево) и аксона (от лат. аксон - ось). В зависимости от числа отростков различают униполярные (одноотростковые), биполярные (двухотростковые) и мультиполярные (многоотростковые) нейроны. Для ЦНС позвоночных типичны биполярные и особенно мультиполярные нейроны.

Дендритов может быть много, иногда они сильно ветвятся, различной толщины и снабжены выступами - “шипиками”, которые сильно увеличивают их поверхность.

 Аксон (нейрит) всегда один. Он начинается от сомы аксонным холмиком, покрыт специальной глиальной оболочкой, образует ряд аксональных окои чаний - терминалий. Длина аксона может достигать более метра. Аксонный холмик и часть аксона, не покрытая миелиновой оболочкой, составляют начальный сегмент аксона; его диаметр невелик,(1 - 5 мкм).

 В ганглиях спинно- и черепномозговых нервов распространены так называемые псевдоуниполярные клетки; их дендрит и аксон отходят от клетки в виде одного отростка, который затем Т-образно делится.

 Отличительными особенностями нервных клеток являются крупное ядро (до 1/3 площади цитоплазмы), многочисленные митохондрии, сильно развитый сетчатый аппарат, наличие характерных органоидов - тигроидной субстанции и нейрофибрилл. Тигроидная субстанция имеет вид базофильных глыбок и представляет собой гранулярную цитоплазматическую сеть с множеством рибосом. Функция тигроида связана с синтезом клеточных белков. При длительном раздражении клетки или перерезке аксонов это вещество исчезает. Нейрофибриллы - это нитчатые, четко выраженные структуры, находящиеся в теле, дендритах и аксоне нейрона. Образованы еще более тонкими элементами - нейрофиламентами при их агрегации с нейротрубочками. Выполняют, по-видимому, опорную функцию. В цитоплазме аксона отсутствуют рибосомы, однако имеются митохондрии, эндоплазматический ретикулум и хорошо развитый аппарат нейрофиламентов и нейротрубочек. Установлено, что аксоны представляют собой очень сложные транспортные системы, причем за отдельные виды транспорта (белков, метаболитов, медиаторов) отвечают, по-видимому, разные субклеточные структуры. В некоторых отделах мозга имеются нейроны, которые вырабатывают гранулы секрета мукопротеидной или гликопротеидной природы. Они обладают одновременно физиологическими признаками нейронов и железистых клеток. Эти клетки называются нейросекреторными.

 Функция нейронов заключается в восприятии сигналов от рецепторов или других нервных клеток, хранении и переработке информации и передаче нервных импульсов к другим клеткам - нервным, мышечным или секреторным. Соответственно имеет место специализация нейронов. Их подразделяют на 3 группы:

 чувствительные (сенсорные, афферентные) нейроны, воспринимающие сигналы из внешней или внутренней среды;

 ассоциативные (промежуточные,вставочные) нейроны,связывающие разные нервные клетки друг с другом;

 двигательные (эффекторные) нейроны, передающие нисходящие влияния от вышерасположенных отделов ЦНС к нижерасположенным или из ЦНС к рабочим органам.

 Тела сенсорных нейронов располагаются вне ЦНС:в спинномозговых ганглиях и соответствующих им ганглиях головного мозга. Эти нейроны имеют псевдоуниполярную форму с аксоном и аксоноподобным дендритом.

К афферентным нейронам относятся также клетки, аксоны которых составляют восходящие пути спинного и головного мозга.

 Ассоциативные нейроны - наиболее многочисленная группа нейронов. Они имеют более мелкий размер, звездчатую форму и аксоны с многочисленными разветвлениями; расположены в сером веществе мозга. Осуществляют связь между разными нейронами, например чувствительным и двигательным в пределах одного сегмента мозга или между соседними сегментами; их отростки не выходят за пределы ЦНС.

 Двигательные нейроны также расположены в ЦНС. Их аксоны участвуют в передаче нисходящих влияний от вышерасположенных участков мозга к нижерасположенным или из ЦНС к рабочим органам (например, мотонейроны в передних рогах спинного мозга). Имеются эффекторные нейроны и в вегетативной нервной системе. Особенностями этих ней ронов являются разветвленная сеть дендритов и один длинный аксон. Воспринимающей частью нейрона служат в основном ветвящиеся дендриты, снабженные рецепторной мембраной. В результате суммации местных процессов возбуждения в наиболее легковозбудимой триегерной зоне аксона возникают нервные импульсы (потенциалы действия), которые распространяются по аксону к концевым нервным окончаниям. Таким образом, возбумсдение проходит по нейрону в одном направлении - от дендритов к соме и аксону.

 Нейроглия. Основную массу нервной ткани составляют глиальные элементы, выполняющие вспомогательные функции и заполняющие почти все пространство между нейронами. Анатомически среди них различают клетки нейроглии в мозге (олигодендроциты и астроциты) и шванновские клетки в периферической нервной системе. Олигодендроциты и шванновские клетки формируют вокруг аксонов миэлиновые обалочки.

 Между глиальными клетками и нейронами имеются щели шириной 15 - 20 нм, которые сообщаются друг с другом, образуя интерстициальное пространство, заполненное жидкостью. Через это пространство происходит обмен веществ между нейроном и глиальными клетками, а также снабжение нейронов кислородом и питательными веществами путем диффузии. Глиальные клетки, по-видимому, выполняют лишь опорные и защитные функции в ЦНС, а не являются, как предполагалось, источни ком их питания или хранителями информации.

 По свойствам мембраны глиальные клетки отличаются от нейронов: они пассивно реагируют на электрический ток, их мембраны не генери руют распространяющегося импульса. Между клетками нейроглии существуют плотные контакты (участки низкого сопротивления), которые обеспечивают прямую электрическую связь. Мембранный потенциал глиальных клетов выше, чем у нейронов, и зависит главным образом от концентрации ионов К+ в среде. Когда при активной деятельности нейронов во внеклеточном пространстве увеличивается концентрация К+, часть его поглощается деполяризованными глиальными элементами. Эта буферная функция глии обеспечивает относительно постоянную вне клеточную концентрацию К+.

 Клетки глии - астроциты - расположены между телами нейронов и стенкой капилляров, их отростки контактируют со стенкой последних. Эти периваскулярные отростки являются элементами гематоэнцефалического барьера.

 Клетки микроглии выполняют фагоцитарную функцию, число их резко возрастает при повреждении ткани мозга.