

**МІНІСТЕРСТВО НАУКИ І ОСВІТИ УКРАЇНИ  
УЖГОРОДСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ**

**КАФЕДРА АНАТОМІЇ ЛЮДИНИ ТА ГІСТОЛОГІЇ**

**МЕТОДИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ**

*ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ РОБОТИ СТУДЕНТІВ І КУРСУ  
МЕДИЧНОГО ФАКУЛЬТЕТУ*

**З ГІСТОЛОГІЇ, ЦИТОЛОГІЇ ТА ЕМБРІОЛОГІЇ**

**Тема: «М'ЯЗОВА ТКАНИНА»**

**Ужгород 2022**

Методичні розробки підготували к.мед.н., доц. Палапа В.Й., к.мед.н., доц. Кочмарь М.Ю. і ас. Литвак Ю.В., Затверджені на засіданні кафедри анатомії людини та гістології, протокол № 5 від 28.12.2021р.

**Рецензенти:**

А. С. Головацький, доктор медичних наук, професор, заслужений працівник освіти України, професор кафедри анатомії людини та гістології медичного факультету ДВНЗ «Ужгородський національний університет»

О. М. Горленко, доктор медичних наук, професор, завідувач кафедри дитячих хвороб медичного факультету ДВНЗ «Ужгородський національний університет»

**Відповідальний за випуск:**

М. Ю. Кочмарь, кандидат медичних наук, доцент, завідувач кафедри анатомії людини та гістології медичного факультету ДВНЗ «Ужгородський національний університет»

Методичні рекомендації затверджені на методичній комісії медичного факультету Ужгородського національного університету протокол № 2021 - 4 від 23 березня 2022р.

Методичні рекомендації затверджені на Вченій раді медичного факультету Ужгородського національного університету протокол № 6 від 26 квітня 2022р.

## Вступ

М'язові тканини (як і нервова) відносяться до високоспеціалізованих. Особливістю їх є те, що вони *спеціалізувалися* на виконанні скоротливої функції. Хоча здатність змінювати свою форму мають еукаріотичні клітини багатьох тканин, однак у м'язових тканин ця властивість є головною функцією їх.

М'язові тканини завжди супроводжуються пухкою волокнистою сполучною тканиною. Вони забезпечують **рухову функцію** організму:

- приводять у рух важелі скелету,
- забезпечують ритмічну діяльність міокарду і циркуляцію крові в судинах,
- забезпечують перистальтику різних органів,
- забезпечують рух повітря у дихальних шляхах,
- забезпечують функціонування сфінктерів,
- підтримують нормальний тонус судин і порожнистих органів різних систем.

### Класифікація м'язової тканини

Існують дві класифікації м'язової тканини: генетична та морфофункціональна.

I. **Генетична класифікація**, в основі якої – походження м'язової тканини, виділяє 5 гістогенетичних типів:

1. **соматичний тип** – походить із міотомів спинної мезодерми; це скелетна м'язова тканина;
2. **целомічний тип** – походить з вентральної мезодерми (вісцерального листка спланхнотому); це серцева м'язова тканина;
3. **вісцеральний тип** – походить із мезенхіми; це гладка м'язова тканина внутрішніх органів;
4. **невральний тип** – походить із нервової трубки (крайової ділянки очного келиха); це гладкі міоцити райдужки ока;
5. **епідермальний тип** – походить із шкірної ектодерми; це міоепітеліальні, або кошикоподібні клітини кінцевих секреторних відділів потових, грудних, слинних і сльозових залоз.

II. **Морфофункціональна класифікація** виділяє два види м'язової тканини: гладку (непосмуговану), яка має в основному мезенхімне походження, і посмуговану, що має посмугованість структури і включає скелетну й серцеву мускулатуру.

Хоча м'язові тканини й мають різне походження, для них характерні також спільні риси:

- усі вони здатні до скорочення завдяки наявності в їхньому складі спеціальних органел, представлених скоротливими міофіламентами – актиновими і міозиновими волокнами, які можуть утворювати міофібрили;
- усі структури, що входять до їх складу, видовжені;
- мітохондрії розміщені поруч із скоротливими елементами;
- наявність включень глікогену, міоглобіну і ліпідів;
- в усіх можна виявити такі групи структур:
  - скоротливі (актинові і міозинові міофіламенти, міофібрили),
  - трофічні (ядро і загальні органели),
  - опорні (оболонка, телофрагми),
- містять рухові і чутливі нервові закінчення.

### **Навчальні цілі:**

1. Знати розвиток і будову гладкої і посмугової скелетної м'язової тканини.
2. Знати умови, необхідні для скорочення посмугового скелетного м'язового волокна.
3. Знати фізіологічну і репаративну регенерацію м'язової тканини.

### **Вміти дати відповідь на такі питання:**

1. Генетична і морфологічна класифікація м'язової тканини.
2. Загальна морфофункціональна характеристика м'язових тканин, джерела розвитку.
3. Гладка м'язова тканина: локалізація в організмі, будова та особливості скорочення.
4. Скелетна посмугована м'язова тканина: локалізація у організмі, гістогенез, особливості функціонування.
5. Загальний план будови посмугового скелетного м'язового волокна.
6. Будова міофібрили; тонка та ультратонка будова тонких і товстих міофіламентів.
7. Будова саркомера як структурно-функціональної одиниці посмугового м'язового волокна.
8. Саркоплазматична сітка і Т-система.
9. Умови, необхідні для скорочення м'язового волокна. Молекулярні механізми скорочення.
10. Характеристика червоних і білих м'язових волокон.
11. Будова м'яза як органа. Поняття про структурно-функціональну одиницю скелетного м'яза – міон. Особливості кровопостачання посмугового м'язового волокна.
12. Особливості іннервації гладкої і посмугової скелетної м'язових тканин.
13. Будова і функціональне значення міосателітоцитів.
14. Будова і функціональне значення спеціалізованих м'язових тканин.
15. Міоепітеліальні клітини, м'язи зіниці, ціліарний м'яз.

## 16. Регенерація м'язової тканини.

### Професійне орієнтування студентів

Завдяки наявності скоротливого апарату м'язові тканини можуть виконувати важливі для організму функції: переміщення тіла у просторі, скорочення серця, циркуляцію крові у судинах, пологи, проштовхування харчових мас по травній трубці, дихальні рухи тощо. Порушення нормального функціонування м'язових тканин призводить до виникнення ряду захворювань, а тому вимагає всебічного вивчення цього різновиду тканин майбутнім лікарем.

### Базовий рівень знань та умінь

Загальна морфологія: скелетні поперечно-посмуговані і гладкі м'язи (кафедра анатомії людини).

### ПОСМУГОВАНА СКЕЛЕТНА М'ЯЗОВА ТКАНИНА

Становить близько 35-40 % маси тіла дорослої людини.

Із посмугованої м'язової тканини (рис. 1) побудовані скелетні м'язи, скорочення яких залежить від свідомості (на відміну від мимовільних скорочень гладких м'язів). Їм властивий тетанічний тип скорочення, що характеризується

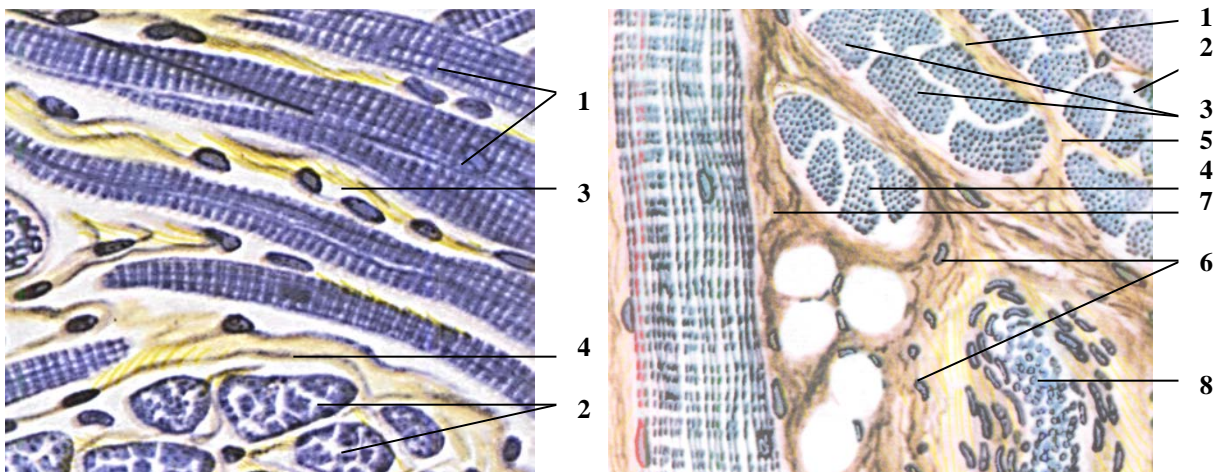
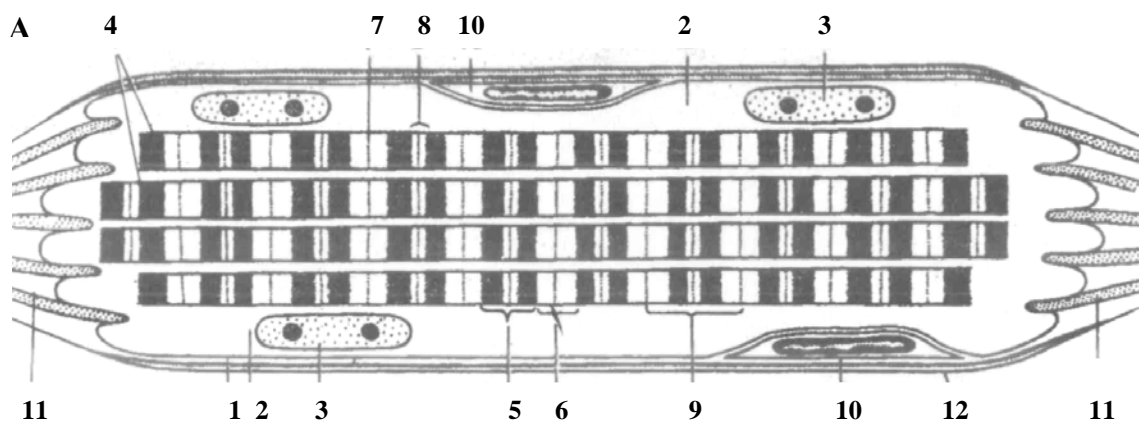


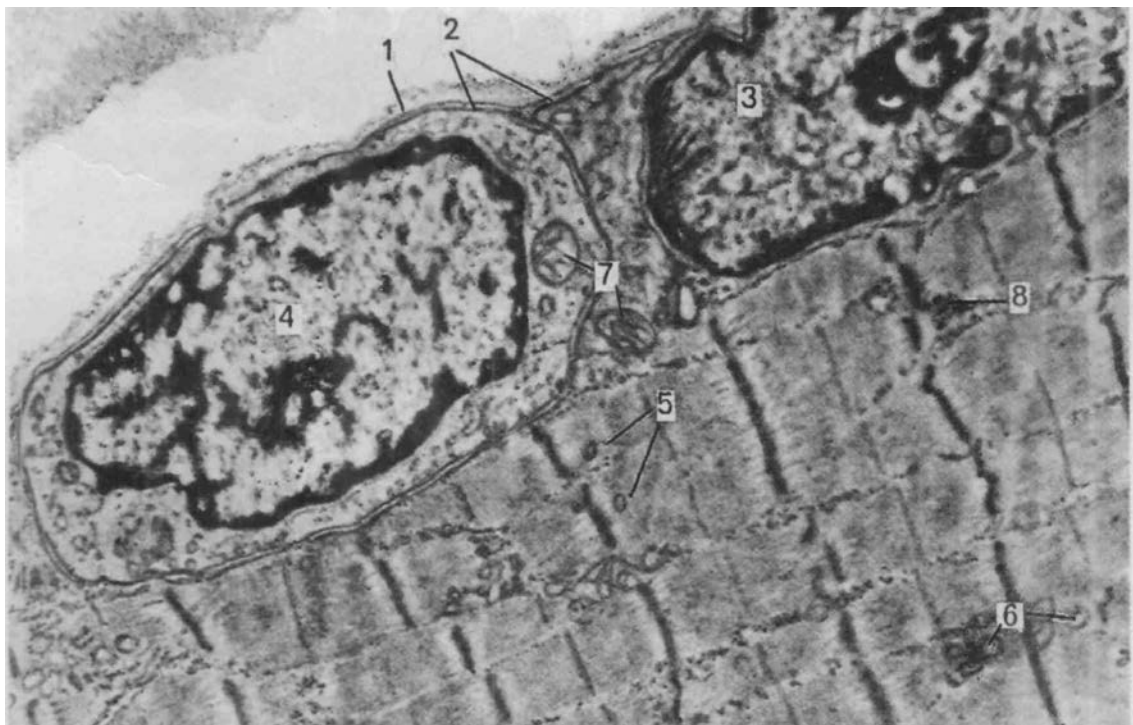
Рис. 1. Посмугована скелетна м'язова тканина. Обарвлення: залізним гематоксиліном; зб. х 400. А. Посмугована м'язова тканина язика (поздовжні і поперечні зрізи). 1 – м'язові волокна в поздовжньому розрізі; 2 – м'язові волокна у поперечному розрізі; 3 – прошарки пухкої сполучної тканини (ендомізій); 4 – прошарки сполучної тканини (перимізій); Б. Міофібрилярні поля, або поля Конгейма. Поперечний зріз посмугованих м'язових волокон язика); зб. х 600. 1 – сарколема; 2 – ядро м'язового волокна; 3 – міофібрилярні поля (поля Конгейма); 4 – саркоплазма між міофібрилярними полями; 5 – ендомізій; 6 – ядра клітин сполучної тканини; 7 – перимізій; 8 – кровоносна судина.

сильними і швидкими (у 10-25 разів швидше, ніж гладких м'язів) скороченнями. Одиницею будови скелетної м'язової тканини є м'язове волокно (рис. 2). Представлене воно двома складовими частинами – міосимпластом і міосателітами (міосателіоцитами). Тому волокно являє собою не істинний

симпласт, а клітинно-симпластичний комплекс довжиною від 10 мм до 12-13 см (у кравцевого м'яза) і діаметром від 10 до 150 мкм (у новонародженої дитини – 10 мкм, у дорослої людини – 40-80 мкм, у тренерованої людини, спортсмена може сягати 150 мкм).



**Б**



**Рис. 2. Посмуговане скелетне м'язове волокно**

**А. Схема (за А.Н.Студитським).** 1 – плазмолема; 2 – саркоплазма; 3 – ядра міосимпластна; 4 – міофібрили; 5 – анізотропний диск (диск А); 6 – ізотропний диск (диск І); 7 – телофрагма (лінія Z); 8 – світла зона (смужка Н), в середині якої проходить мезофрагма (лінія М); 9 – саркомер; 10 – міосателітоцит; 11 – сухожильні волокна; 12 – базальна мембрана. **Б. ТЕМ.** 1 – базальна мембрана; 2 - плазмолема; 3 – ядро міосимпласта; 4 – ядро міосателітоцита; 5 – міофібрили; 6 – каналці агранулярної ендоплазматичної (саркоплазматичної) сітки; 7 – мітохондрії; 8 – глікоген.

Довжина волокна може бути така, як і м'яза. Міосимпластична частина посмугованого м'язового волокна – один із найбільш високоспеціалізованих

утворів, який поєднує в собі одночасно дві властивості: проводити збудження і скорочуватися.

М'язове волокно має форму циліндра з закругленими, скошеними або зазубреними кінцями (торцями). Вкрите сарколемою, яка ззовні оточена шаром ретикулярних волокон. Вона утворена двома листками: внутрішнім – клітинною оболонкою товщиною 8-10 нм і зовнішнім – базальною мембраною (товщиною 30-40 нм, яка зв'язана з тонкими колагеновими і еластичними волокнами. Між цими листками знаходиться простір шириною 15-20 нм. Місцями ці два листки розходяться і охоплюють міосателітоцити – камбіальні елементи посмугованого м'язового волокна.

Цитоплазма (саркоплазма) міосимпласта оксифільна, містить численні (до кількох десятків тисяч) великі видовжено-овальні світлі ядра з добре помітним ядрцем; ядра локалізуються безпосередньо під плазмолемою.

Цитоплазма містить три групи організованих структур: органели загального призначення, включення і органели спеціального призначення.

1. **Органели загального призначення** розміщуються переважно біля полюсів ядер, а також між міофібрилами. Вони представлені численними орієнтованими в основному вздовж міофібрил мітохондріями, які мають добре розвинені кристи, пероксисомами, рибосомами (70 % усього об'єму рибосом утворюють полісоми). Лізосом небагато (приймають участь в оновленні структур симпласта). Гранулярна ендоплазматична сітка і комплекс Гольджі розвинені слабо, центросома відсутня (з цієї причини ядра міосимпласта ділитися не можуть). Гладка ендоплазматична сітка (саркоплазматичний ретикулум) досягає значного розвитку, має специфічну будову і функцію. До складу саркоплазми також входять проміжні філаменти, побудовані із білка коннектину. Вони розміщуються вздовж і впоперек міофібрил, забезпечуючи скорочення м'язового волокна як єдиного комплексу. У підмембранному шарі наявні білки вінкулін і спектрин, що також входять до складу опорного апарату міосимпласта.

2. **Включення.** Саркоплазма містить велику кількість включень крапельок жиру; багато міоглобіну (подібний до гемоглобіну еритроцитів, тобто здатний приєднувати кисень, тим самим створюючи запаси його), і особливо багато глікогену.

3. **Органели спеціального призначення** представлені міофібрилами, які є структурно-функціональними одиницями посмугованого скелетного м'язового волокна.

**Міофібрили** займають великий об'єм міосимпласта. Вони добре помітні під світловим мікроскопом: мають вигляд поздовжньо направлених тонких (від 0,5 до 2 мкм) ниток, що мають таку ж довжину, як і саме волокно. Вони локалізуються, як правило, щільним пучком у центральних відділах міосимпласта. У складі волокна кількість міофібрил може досягати 1-2 тисяч. За допомогою електронного мікроскопа було виявлено, що вони складаються з тонких і товстих міофіламентів (відношення 2:1), побудованих із скоротливих білків.

**Тонкий міофіламент** (рис.6) має довжину 1 мкм і товщину 5 нм. Основу його складає подвійна спіраль молекул скоротливого білка актину, з яким

зв'язаний інший білок – тропоміозин, що залягає в жолобках, утворених нитками актину. До тропоміозину на певних відстанях приєднані молекули білка тропоніну.

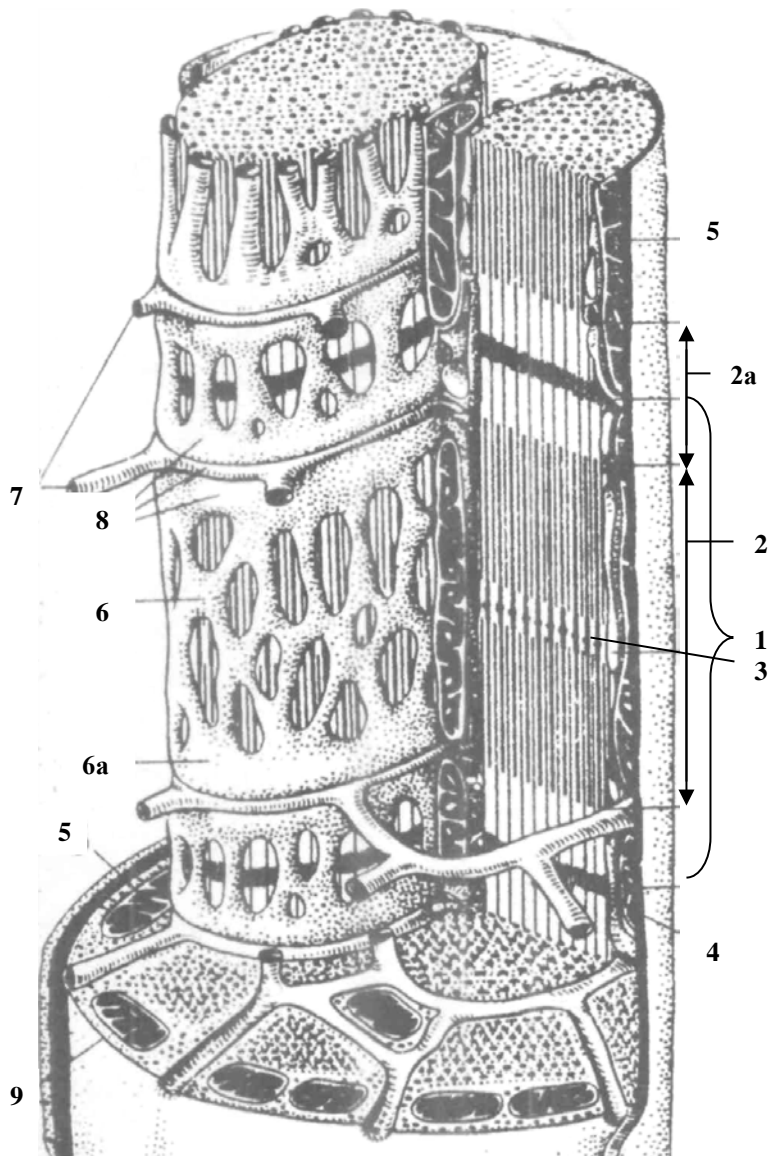
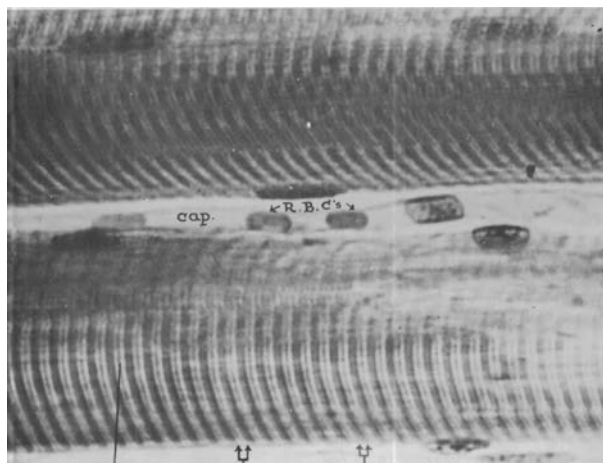


Рис. 4. Схема ультрамікроскопічної будови міосимпласта

1 – саркомер; 2 – анізотропний диск (смужка А); 2а – ізотропний диск (смужка І); 3 – лінія М (мезофрагма) в середині анізотропного диска; 4 – лінія Z (телофрагма) всередині ізотропного диска; 5 – мітохондрії; 6 – саркоплазматична сітка; 6а – кінцева цистерна; 7 – поперечна трубочка (Т-трубочка); 8 – триада; 9 – сарколема.



Z-лінія І-смужка А-смужка



**Рис. 5.** Мікрофотографія посмугованого скелетного м'язового волокна (велике збільшення). Зверніть увагу на дугоподібну форму смуг, яка обумовлена тим, що зріз пройшов під невеликим кутом по відношенню до довгої осі волокна. В нижньому волокні ясно помітно всі А-смужки (темні) і І-смужки (світлі), а також Z – лінії в середині І-смужки

*Товстий міофіламент* (рис.7) має довжину 1,5 мкм і діаметр 10-15 нм. Він складається із пучка паралельно орієнтованих молекул білка міозину (виявляються також М-, С- і Н-білки). Молекули його мають подвійну головку і довгий хвіст, і можуть згинатися у двох місцях: безпосередньо біля головки і у проксимальній частині хвоста. Це дає можливість головкам обертатися, як на шарнірі. Половина молекул обернена головками до одного кінця пучка, а друга – до другого кінця. Внаслідок того, що молекули міозину дещо зсунуті одні відносно інших по довжині, головки розміщуються вздовж усього пучка (за винятком ділянки М-лінії) по спіралі, формуючи 6 рядів. При цьому на поперечному зрізі виникає картина правильного шестикутника, у центрі якого розміщений пучок молекул міозину, а по кутах – головки; напроти кожного ряду головок розміщений один тонкий міофіламент, тобто кожний товстий міофіламент оточений 6 тонкими міофіламентами.

М'язові волокна неоднорідні за своїми оптичними властивостями – вони виглядають посмугованими. Поздовжня смугастість обумовлена особливим розміщенням у складі міофібрил, що формують пучки, міофіламентів; поперечна смугастість обумовлена наявністю темних і світлих ділянок – дисків (відповідно А-диски і І-диски), які правильно чергуються. Завдяки тому, що у складі пучка міофібрили розміщені так, що світлі диски розміщені навпроти світлих, а темні – навпроти темних, увесь пучок виглядає посмугованим впоперек.

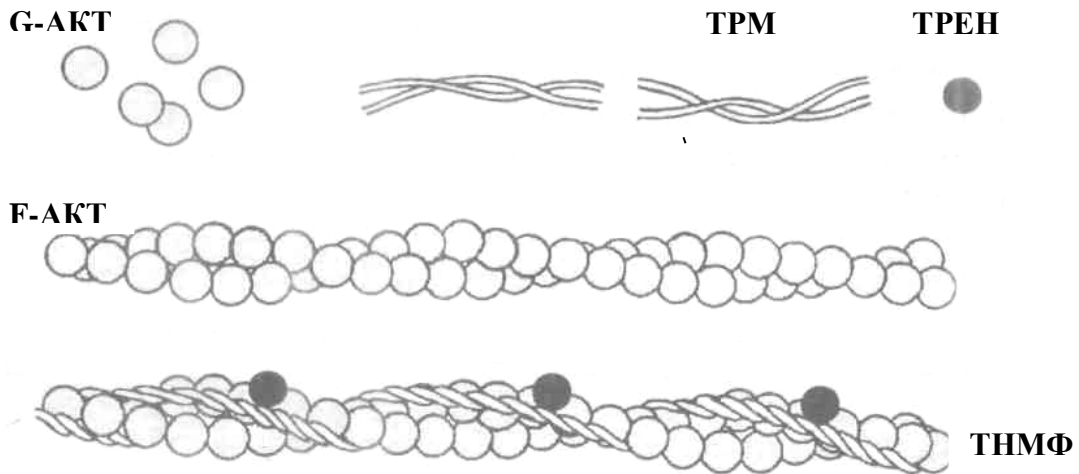
Світлі диски у поляризованому світлі є однопроменезаломлюючими – **ізотропними (І)**; у поперечному напрямку вони пересікається посередині темною смужкою – телофрагмою (Z-лінія). Темні диски у поляризованому світлі мають подвійне променезаломлення, тому одержали назву **анізотропних (А)**; у центральних ділянках вони містять світлу смужку Гензена (Н-зона), яка ділиться навпіл поперечно розміщеною темною лінією – мезофрагмою (М-лінія).

Електронномікроскопічними дослідженнями було встановлено ультратонку будову мезо- і телофрагм, а також зон перикриття.

Мезофрагма представлена тонкими міомезиновими філаментами, які утворюють сітку і сполучають серединні ділянки сусідніх товстих філаментів. Телофрагма зигзагоподібна; точки прикріплення тонких міофіламентів на одному боці її розташовані напроти проміжків між точками прикріплення таких же міофіламентів на другому боці. Побудована вона із білків альфа-актиніну, десміну і віментину які, сполучаючись між собою, утворюють решітку, з якою з'єднуються молекули актину. Сітки сусідніх міофібрил зв'язані між собою проміжними філаментами. Вони підходять до внутрішньої поверхні плазмолемі і закріплюються у кортикальному шарі її, тому саркомери (див. нижче) розміщені на одних рівнях.

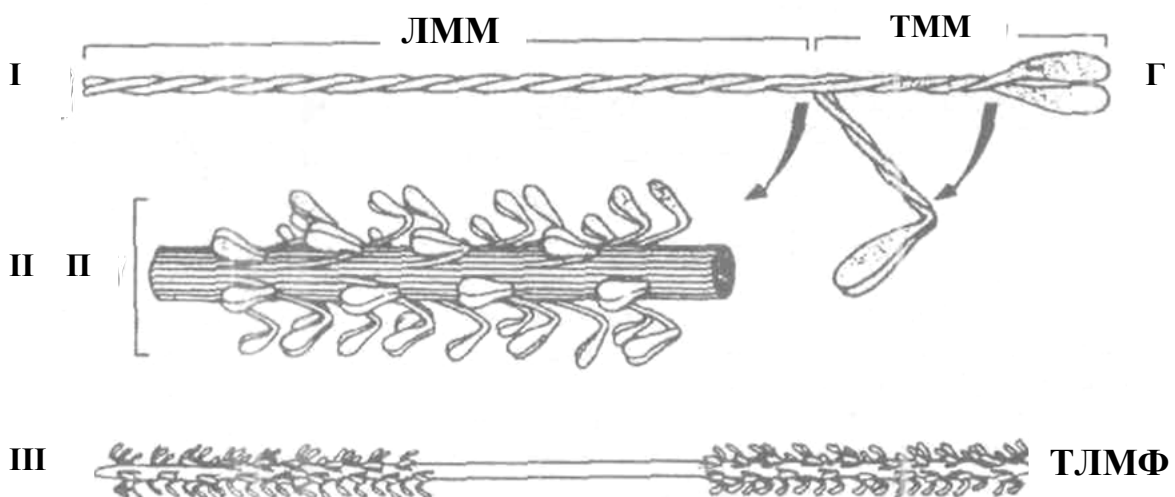
У зонах перекриття виявлені поперечні містки, що сполучають між собою тонкі і товсті філаменти (положення їх змінюється під час скорочення саркомера).

**М'язовий сегмент, або саркомер** (від гр. „саркос” – м'ясо і „мерос” – частина). Оскільки темні і світлі диски у складі міофібрили правильно чергуються (рис. 4, 5, 6) вздовж усього волокна, для характеристики останнього



**Рис. 6. Будова тонких філаментів**

Тонкі міофіламенти (ТНМФ) містять скоротливий білок актин (АКТ) і 2 регуляторних білки – тропонін (ТРН) і тропоміозин (ТРМ). Глобулярні субодиниці АКТ (G-АПКТ), агрегують з утворенням фібрилярного АКТ (F-АКТ), молекула якого має вигляд двох скручених ниток. ТРМ утворені ниткоподібними молекулами, які з'єднуються своїми кінцями і утворюючими тяж, що лежить у борозні молекули F-АКТ. ТРН – глобулярний білок, зв'язаний з молекулою ТРН і формуючий з нею функціонально єдиний комплекс ТРН – ТМ.



**Рис. 7. Будова товстих міофіламентів (за К.Д.Дювом, 1987, зі змінами)**

1 – молекула міозину має вигляд нитки з двома головками (Г) на одному кінці. Міозин включає легкий мероміозин (ЛММ), що утворює стрижневу частину молекули, і важкий мероміозин (ВММ), що відповідає ділянкам Г і зв'язуючої шейки. Ділянки згинання молекули міозину показані стрілками. 2 – стрижневі

**ділянки молекул міозину зібрані в пучки (П), назовні від яких розміщуються міозиніві Г. З – товсті міофіламенти (ТЛМФ) утворені П молекул міозину, які з'єднані дзеркально кінцями одна з одною. Центральна частина ТЛМФ – гладка, периферичні містять чисельні міозиніві Г.**

виділяють ділянки довжиною 2-3 мкм, які повторюються; обмежені вони сусідніми телофрагмами (Z-лініями) і мають назву м'язового сегмента, або саркомера (рис. 6). Отже, саркомер включає в себе один темний (А) диск і дві половини світлих (І) дисків, що можна відобразити умовною формулою:  $\frac{1}{2}$  І-диска + А-диск +  $\frac{1}{2}$  І-диска. Саркомер є елементарною скоротливою (структурно-функціональною) одиницею міофібрили. Він скорочується завдяки тому, що може зменшувати свою довжину в 2 рази.

Із-за високого вмісту у складі телофрагм ГАГ міофібрили при мацерації розпадаються на саркомери.

Посередині саркомера розміщена мезофрагма (М-лінія), від якої у бік телофрагми відходять нитки міозину; актинові нитки прикріплені одним кінцем до телофрагми (Z-лінії) за допомогою молекул небуліну (фібрилярного білка), а

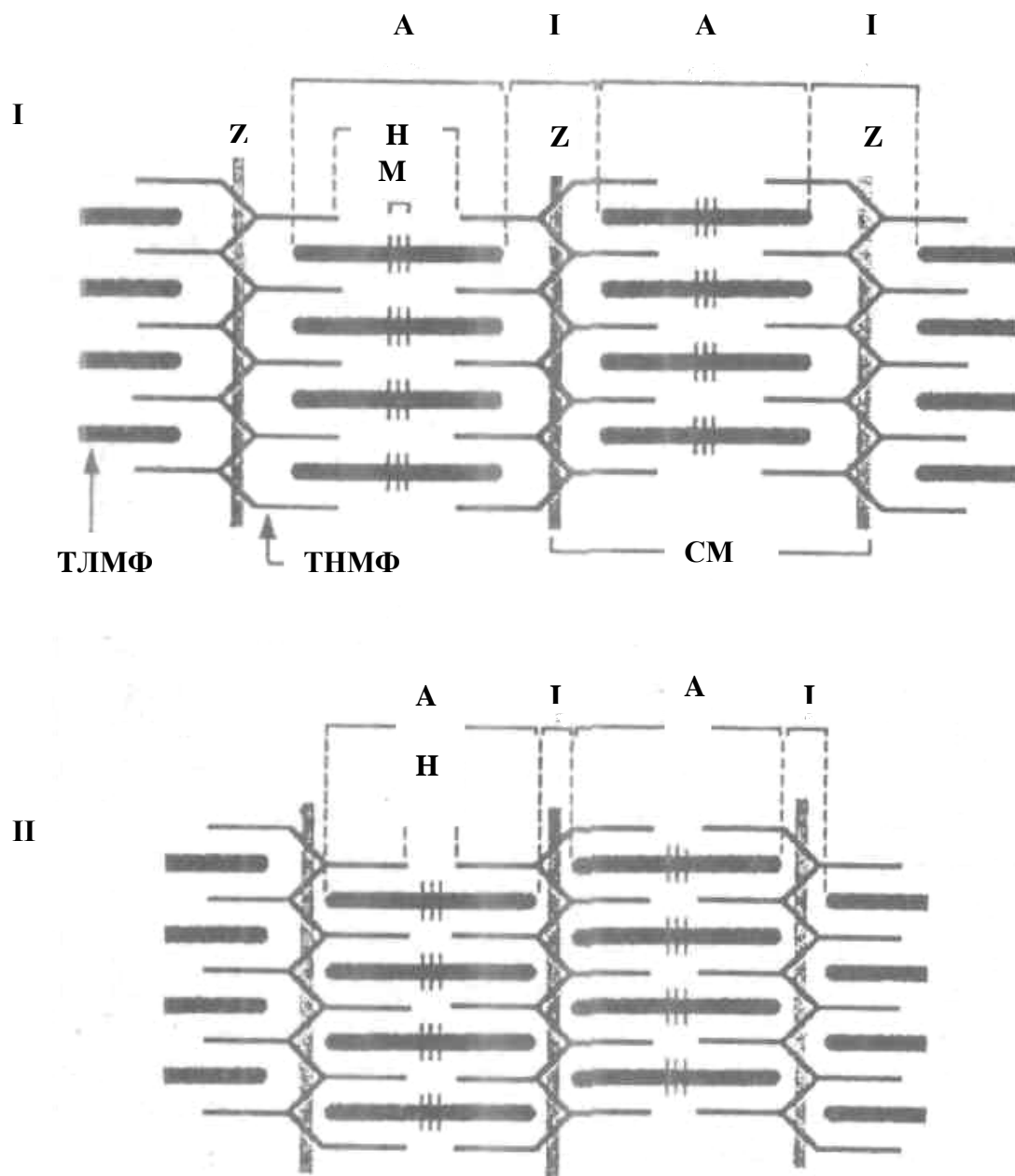
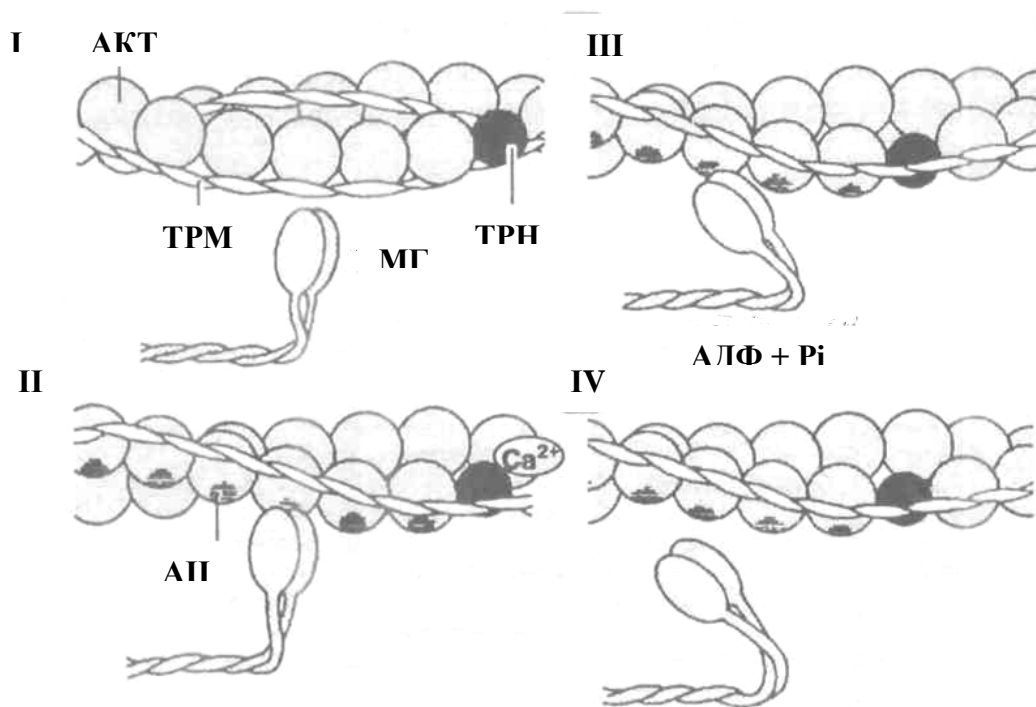


Рис. 8. Механізм м'язового скорочення у відповідності з теорією ковзних ниток. Вкорочення саркомерів (СМ) при скороченні (2) у порівнянні з їх станом у спокої (1), відбувається завдяки тому, що тонкі міофіламенти (ТНМФ) всуваються у проміжки між товстими (ТЛМФ) без зміни довжини їх.



**Рис.. 9. Молекулярні механізми м'язового скорочення**

1 – у спокої міозинові головки (МГ), із якими зв'язані молекули АТФ, не здатні взаємодіяти із активними центрами (АЦ) на молекулі актину (АКТ), тому що останні вкриті комплексом пропонін-пропоміозин (ТРН – ТРМ). 2 – М'язове скорочення починається внаслідок підвищення концентрації іонів кальцію, які діють на ТРН. Зміни конформації ТРН, що виникають, і зміщення молекули зв'язаного з ним ТРМ демаскує АЦ на молекулі АКТ, якими зв'язуються МГ, утворюючи поперечні містки. 3 – за рахунок згинання МГ в ділянці їх прикріплення до молекули АКТ розвивається зусилля, що зміщує тонкі міофіламенти (ТНМФ) вздовж товстих ТЛМФ до центру саркомера (див. рис.8). АТФ при цьому гідролізується до АДФ і фосфату (Рі). 4 – розмикання містка і його відділення від ТНМФ наступають внаслідок зв'язування з ним нової молекули АТФ. Потім місток приймає початкове положення (перпендикулярне ТНМФ) і починається новий цикл скорочення. Циклічна взаємодія МГ і ТНМФ буде продовжувати-ся при збереженні високої концентрації іонів кальцію і наявності АТФ.

другим, вільним кінцем направлені назустріч міозиновим ниткам. Нитки міозину розміщуються тільки у ділянці диска А і своїми кінцями заходять між актинові нитки; у них, на відміну від актинових ниток, обидва кінці вільні. Однак дані електронної мікроскопії вказують, що вони також фіксовані до телофрагми за допомогою гігантських білкових молекул титину. Тонкі міофіламенти займають увесь диск І і периферичну темну частину диска А (до зони Н). Та ділянка саркомера, яка містить тільки міозинові нитки, відповідає Н-зоні темного диска.

Якщо саркомер перебуває у розслабленому стані, найтемнішими його частинами є зони перекриття актинових і міозинових мікрофіламентів, розміщені у периферичних ділянках темних (А) дисків.

**Гладка ендоплазматична (саркоплазматична) сітка (ретикулум) і Т-система.** Гладка ендоплазматична сітка міосимпласта оточує міофібрили. Вона добре розвинена і представлена системою компонентів, які характеризуються різною формою – від трубочок до сплюснених цистерн, які навколо саркомера

формують щось на зразок манжетки. Порожнина цієї манжетки сполучається з аналогічними порожнинами, що оточують саркомери різних міофібрил на одному і тому ж рівні. Таким чином, на будь-якому рівні усі саркомери, що належать різним міофібрилам, об'єднані за допомогою саркоплазматичної сітки

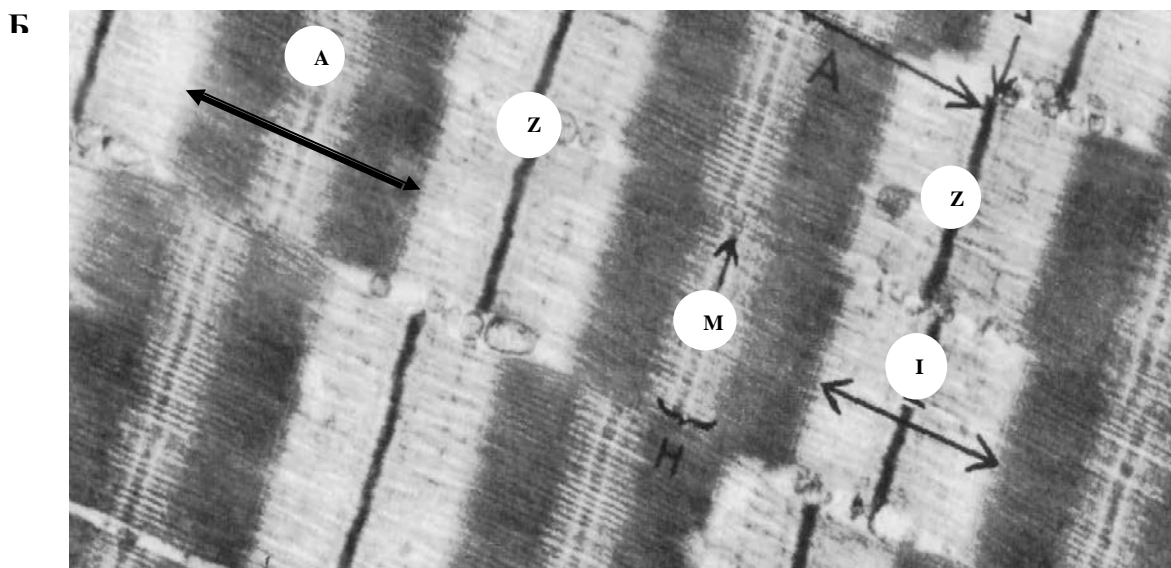
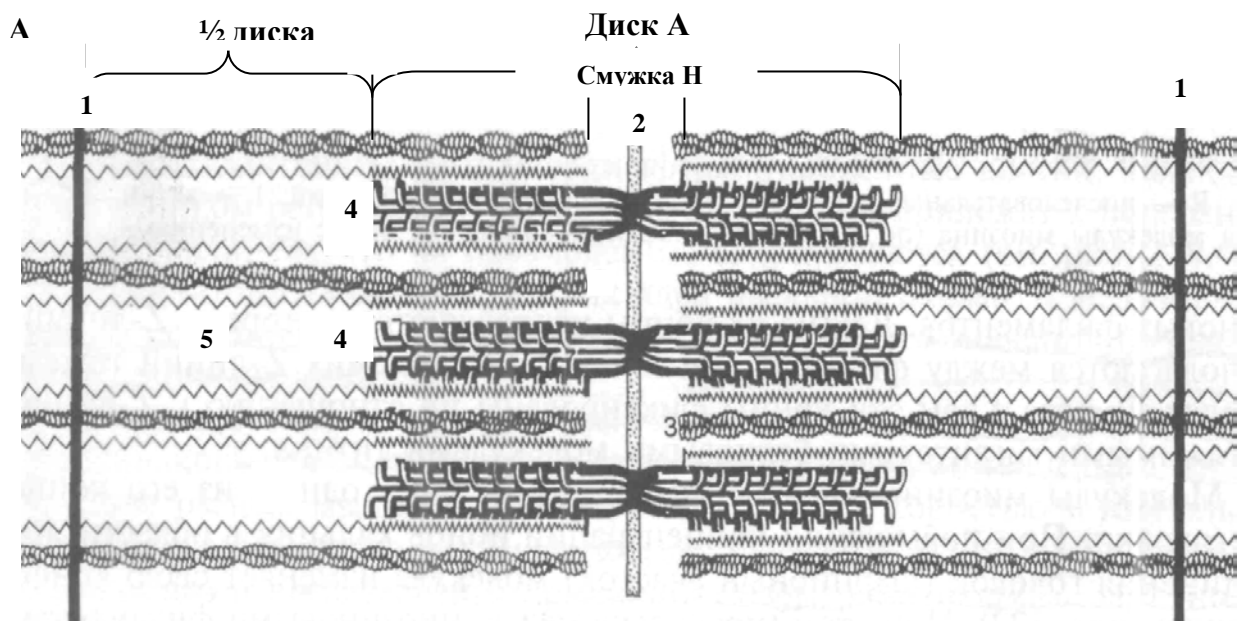
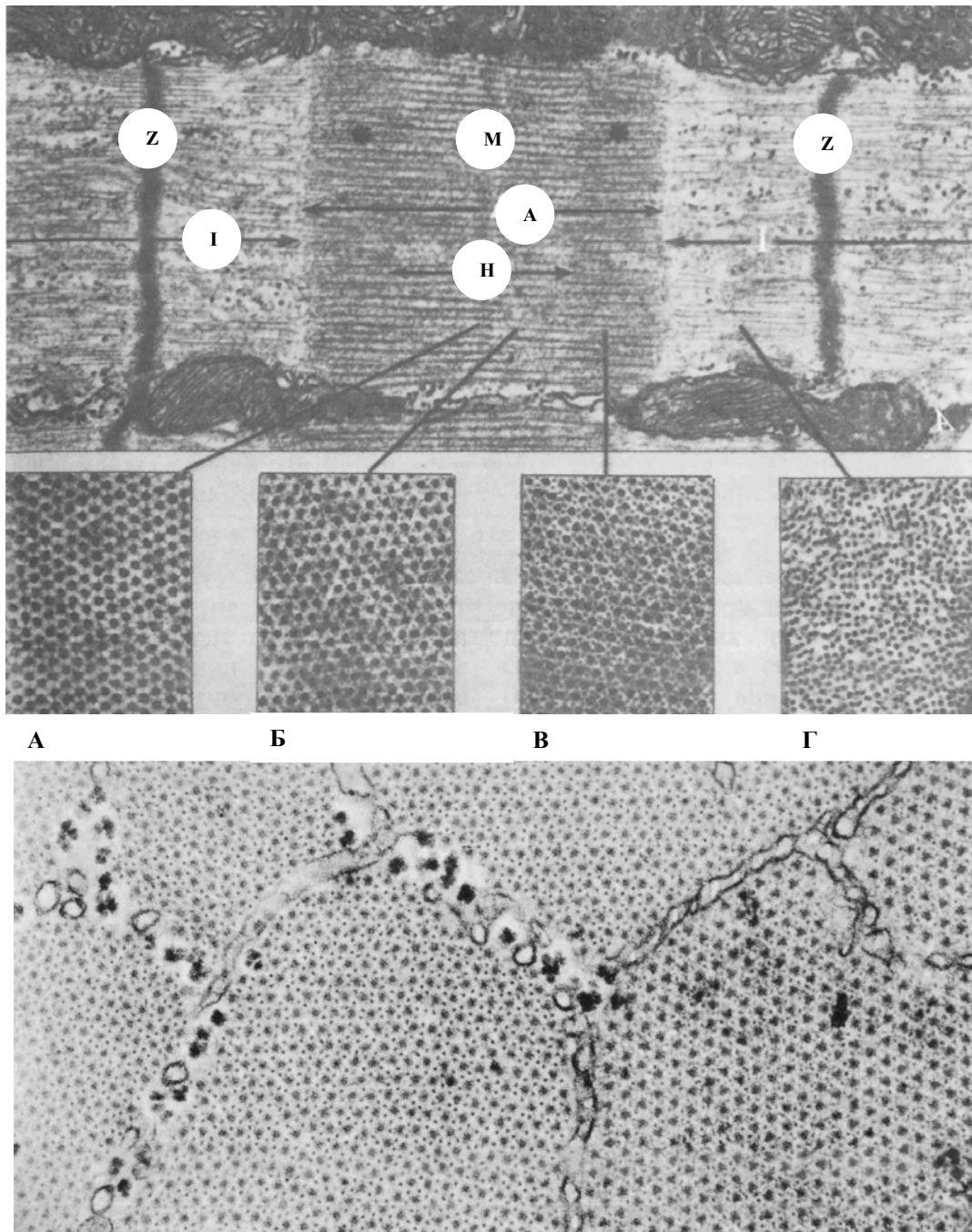


Рис. 6. Субмікроскопічна будова міофібрили. Саркомер  
 А. 1 – лінія Z; 2 – лінія М; 3 – філаменти актинові; 4 – філаменти міозинові; 5 – фібрилярні молекули титину. Б – Електронограма (ТЕМ): А – А-диск; І – І-диск; Z – Z-лінія, М – М-лінія.

в єдиний комплекс.

Кожна манжетка складається з трьох компонентів (рис. 9, 10):

1. *термінальних цистерн* – плоских, розширених по краях манжетки;
2. *саркотубул* – трубочок (L-каналці), що відходять від термінальних цистерн і йдуть назустріч одна одній;



**Рис. 7. Електронна мікрофотографія міофібрили**

**А.** Поздовжній зріз розслабленого саркомера. По обидва боки Z-ліній видно половинки \слабо\ обарвлених I-смужок, які містять тільки тонкі філаменти, які протягуються від Z-ліній і проходять деяку відстань між товстими філаментами, що трозміщуються в більш темній А-смужці. Ділянки А-смужки, позначені зірочками, містять як товсті, так і тонкі філаменти, тому здаються більш темнішими, ніж та ділянка, де проходять тільки товсті філаменти – Н-зона. Через середину А-смужки проходить більш щільна М-лінія. **Б-Д.** Поперечні зрізи (x 33 000), проведені на рівнях, показаних стрілками. **Б.** Показані тонкі філаменти в I-смужці. **В.** Зріз пройшов через А-смужку, позначений зірочкою; тонкі філаменти утворюють шестикутну фігуру, у центрі якої знаходиться товстий філамент. **Г.** Показані товсті філаменти у Н-зоні. **Д.** Між товстими філаментами, зрізаними на рівні М-лінії видно тонкі нитки, що з'єднують їх.

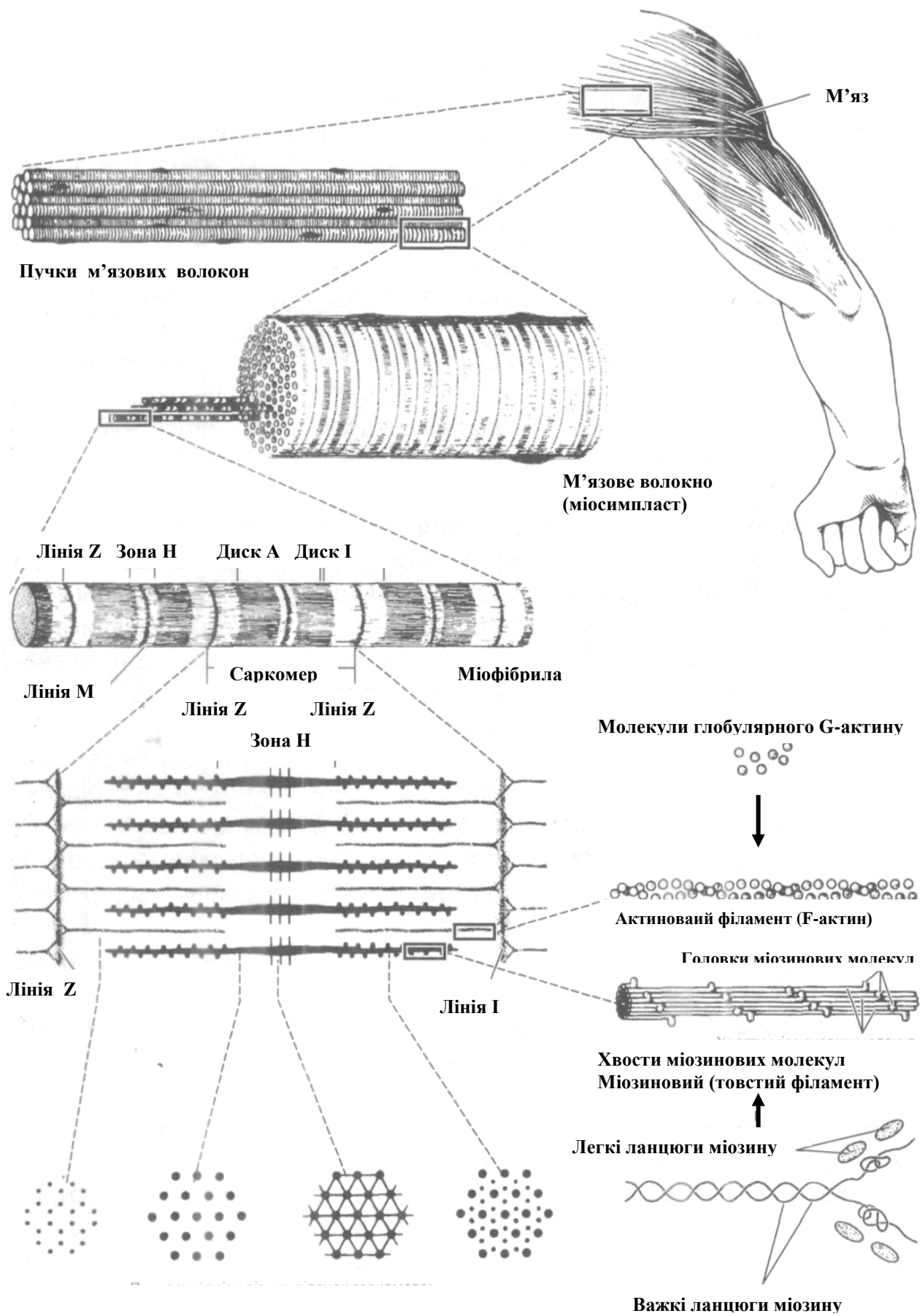
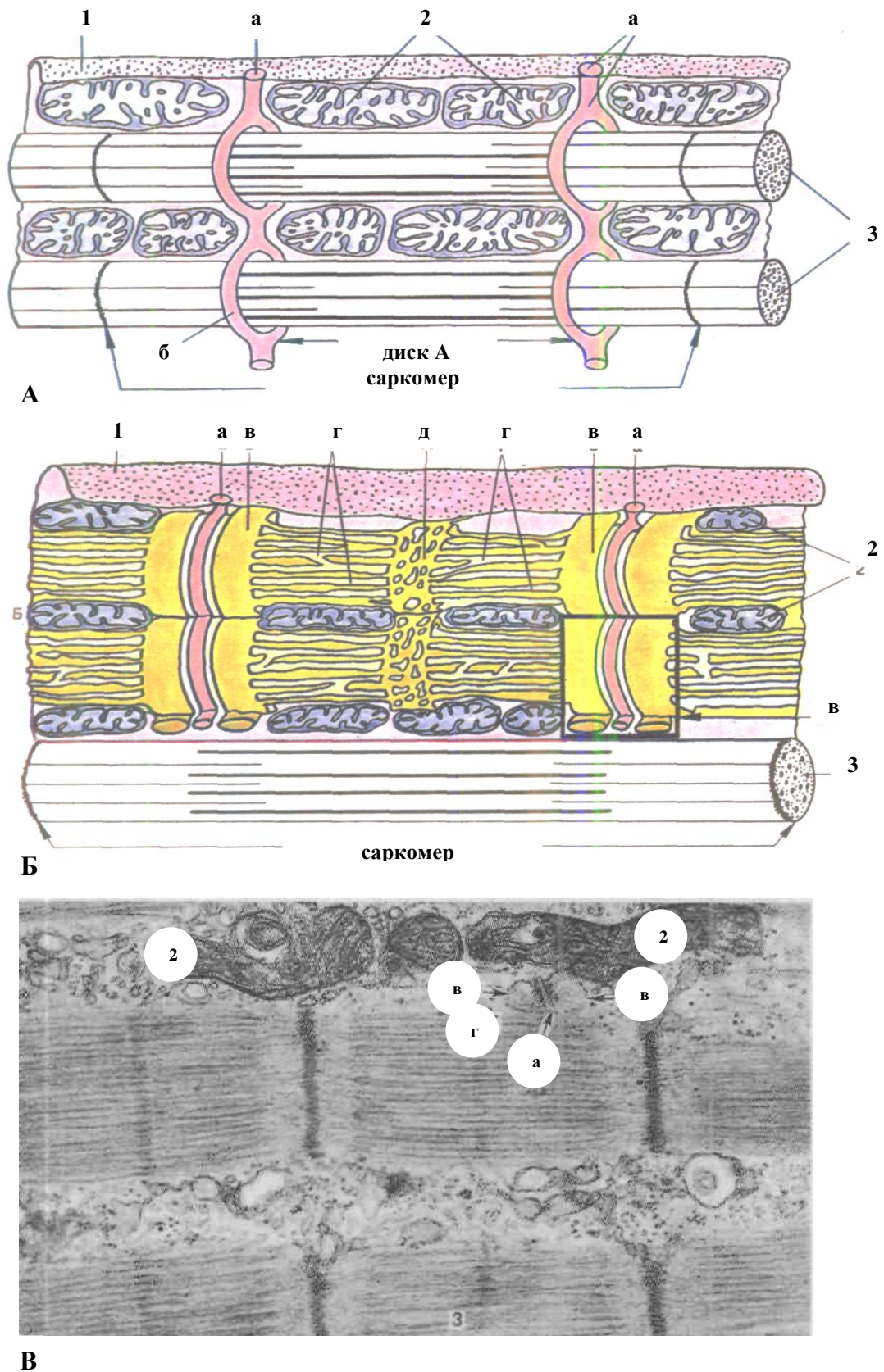


Рис. 8. Схема молекулярно-сироуктурної організації скелетного м'язу





**Рис. 9. Компоненти тріад міосимпласта**

А – Т-система. Б – гранулярна ендоплазматична сітка. В, Г – тріада (В – схема, Г – ТЕМ за Л. П. Сідельніковою). 1 – плазмолема міосимпласта; 2 – мітохондрії; 3 – міофібрили; а – поперечні трубочки, б – «комірки» Т-системи, в – термінальні цистерни, г – трубчасті елементи, д – сітчастий елемент.

1. **центральної частини** – ділянки розміщення численних анастомозів між саркотубулами, що нагадують мереживо.

У цілому увесь описаний комплекс структур саркоплазматичної сітки нагадує мереживну манжетку або подертий рукав.

У людини і ссавців термінальні цистерни локалізовані на межі А- та І-дисків саркомера, завдяки чому у одному саркомері виявляється один цілий елемент (манжетка) на рівні диска А і половини двох сусідніх на рівні півдисків І. Інакше кажучи, елементи саркоплазматичної сітки, що оточують А-диски, правильно чергуються з елементами, що оточують І-диски. Елементи навколо І-диска охоплюють кінцеві ділянки суміжних саркомерів.

Характерним для посмугованого м'язового волокна є те, що внутрішній шар сарколеми (плазмолема міосимпласта) на рівні телофрагми саркомерів вп'ячується всередину симпласта, утворюючи поперечні трубочки (Т-трубочки), які є складовою частиною Т-системи.

Т-трубочки знаходяться між двома сусідніми цистернами саркоплазматичного ретикулума. Вони мають вигляд системи вузьких каналців, що проходять у поперечному напрямку приблизно на однакових відстанях. Всередині міосимпласта вони розгалужуються. У людини гілки двох сусідніх поперечних трубочок оточують кожний саркомер на межі темного і світлого дисків. Вони контактують із двома термінальними цистернами саркоплазматичної сітки, формуючи так звану тріаду, представлену однією Т-трубочкою і двома термінальними цистернами.

Значення Т-системи полягає в тому, що по ній нервовий імпульс, який поширюється по плазмолемі, проникає у глибину м'язового волокна, охоплюючи усі міофібрили. Нервовий імпульс, що поширюється у вигляді хвилі деполяризації, зумовлює зміну проникливості мембран саркоплазматичної сітки і вихід іонів кальцію у саркоплазму.

Основними **необхідними умовами скорочення** посмугованого скелетного м'язового волокна є наявність нервового імпульсу, іонів кальцію і енергії.

### **Процес скорочення.**

1. Нервовий імпульс, що надходить до м'язового волокна по аксону рухового нейрона, поширюється по Т-системі всередину волокна до ендоплазматичного ретикулуму.

2. Під впливом нервового імпульсу із цистерн ендоплазматичного ретикулуму виходять у саркоплазму іони кальцію;

3. На міофібрили іони кальцію діють так, що „розмикають актин”: взаємодіють з регуляторними білками пропоміозином і тропоніном, зумовлюючи зміну просторової орієнтації молекул тропоніну так, що вони оголюють здатні до взаємодії з міозином ділянки актину.

4. Молекули актину, взаємодіючи з головками молекул міозину, утворюють актино-міозиновий комплекс. Актинові нитки, ковзаючи назустріч по відношенню до міозинових, просуваються у смужку Н. Це відбувається внаслідок того, що головки молекул міозину, які зв'язані з актином, нахиляються і тягнуть їх за собою у бік М-лінії. Коли саркомер скорочений повністю, вільні

кінці актинових міофіламентів майже досягають середини саркомера, внаслідок чого смужка Н значно звужується і від неї залишається тільки вузька **смужка скорочення** (розміри диску А при цьому не змінюються). У результаті зустрічного руху актинових і міозинових ниток дві сусідні телофрагми зближуються між собою. Поскілки у всіх інших саркомерах відбуваються аналогічні процеси, скорочується вся міофібрила, а, отже, й усе м'язове волокно.

5. Енергію, необхідну для скорочення м'язового волокна, забезпечує АТФ. Молекули міозину здатні зв'язувати молекули АТФ і мають АТФ-азну активність. Енергія, що вивільнюється при розщепленні АТФ до АДФ, необхідна для забезпечення таких процесів: згинання молекул міозину у „шарнірних” ділянках, їхнє приєднання до актинових міофіламентів і просування останніх вздовж міозинових міофіламентів. Комплекс актину з міозином та АТФ нестабільний і швидко розпадається на актин і міозин-АТФ. Очевидно, поперечні містки розпадаються у той період, коли молекули міозину зв'язують молекули АТФ. Цей цикл повторюється з величезною швидкістю – 50-100 разів за 1 секунду. Після смерті внаслідок припинення синтезу АТФ актино-міозиновий комплекс вже не може розірватися (актин і міозин фіксуються у стані скорочення) і стабілізується на кілька годин. Це явище одержало назву трупного одубіння. Воно триває до тих пір, поки не розірвуться аутолітичні процеси, після чого м'язи стають здатними до пасивних рухів.

6. Іони кальцію транспортуються від міофібрил до саркоплазматичної сітки, де утримуються білком кальсеквестрином. При цьому актин знову „замикається”. „Замикання” відбувається тому, що молекули протоміозину і тропоніну при відсутності іонів кальцію діють як своєрідний молекулярний замикальний пристрій, який під час розслаблення м'язового волокна не дає можливості молекулам актину взаємодіяти з міозиновими головками товстих міофіламентів.

7. Відбувається ресинтез АТФ з АДФ.

Особливостями енергетичного балансу посмугованих м'язових волокон є утворення АТФ анаеробним (без участі кисню) шляхом у мітохондріях, однак можливий і аеробний шлях синтезу її. Для скорочення м'язів необхідне також посилене кровопостачання, тому кожне м'язове волокно оточено густою сіткою капілярів.

**Міосателітоцити.** Кількість їх залежить від віку й типу м'яза. У молодій м'язовій тканині вони представлені двома основними морфологічними різновидами – темними і світлими.

I. **Темні** міосателітоцити мають вузьке витягнуте ядро, у якому переважає гетерохроматин (темне). Невеликий об'єм цитоплазми оточує ядро у вигляді вузької смужки (тобто ядерно-цитоплазматичне відношення високе). Цитоплазма містить малу кількість мітохондрій із слабо розвиненими кристами, вільні рибосоми, слабо розвинену ендоплазматичну сітку, сплющений комплекс Гольджі, центросому. Фібрилярний компонент відсутній.

II. **Світлі** міосателітоцити мають дещо більші розміри; ядро подібне до ядер симпласта, однак значно менше, світліше і дещо кругліше. Цитоплазма

розвинена краще, містить усі органели загального призначення; спеціальні органели відсутні.

Обидва різновиди – це послідовні етапи трансформації (диференціації) міосателітоцитів, безперервний перехід однієї форми в іншу (протікає у тісному єднанні з дозріванням міосимпластів).

З віком співвідношення міосателітоцитів міняється у бік переважання темних різновидів.

#### **Функції:**

- приймають участь у розвитку симпластичної частини волокон у якості джерела нових ядер;
- трофічне забезпечення внутрішньосимпластичних процесів;
- являючись клітинною частиною скелетної м'язової тканини, що диференціюється, формують її камбіальний резерв.

#### **Класифікація посмугованих м'язових волокон**

Існують дві класифікації посмугованих м'язових волокон – морфологічна і функціональна.

Згідно з **морфологічною** класифікацією, в основу якої покладено співвідношення міофібрил, мітохондрій і міоглобіну, розрізняють червоні, білі та проміжні волокна (рис. 10). **Функціонально** розрізняють швидкі, повільні і проміжні волокна.

**Червоні м'язові волокна** характеризуються такими властивостями:

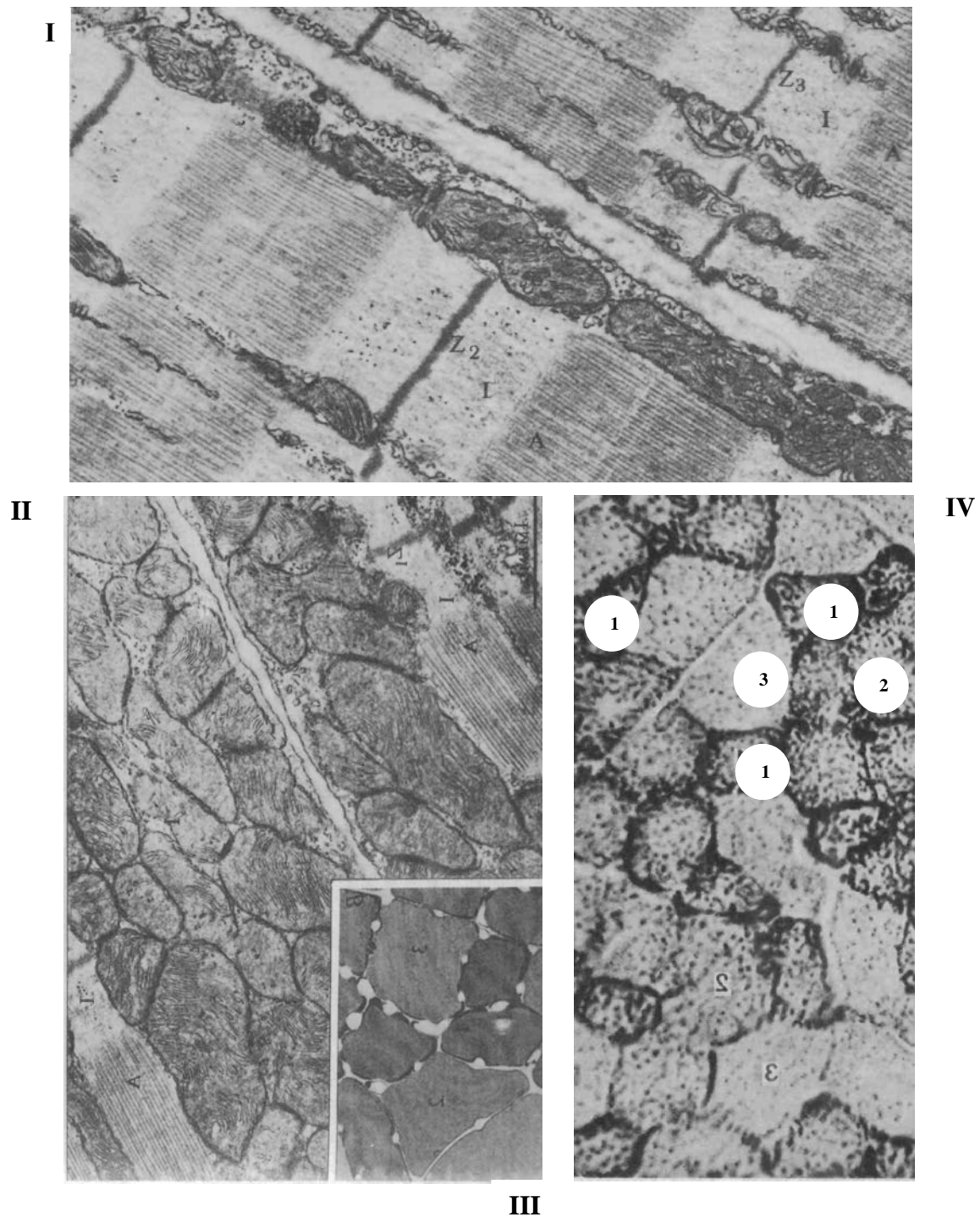
- містять значну кількість міоглобіну повільного типу, численні мітохондрії й порівняно мало міофібрил, АТФ-азу;
- мають високу активність ферментів анаеробного окислення;
- характеризуються високим вмістом включень глікогену;
- скорочуються повільно, але у скороченому стані можуть знаходитися тривалий час;
- тонші від інших типів м'язових волокон.

**Білі м'язові волокна:**

- містять численні міофібрили, розвинену гладку ендоплазматичну (саркоплазматичну) сітку, порівняно мало міоглобіну швидкого типу і мітохондрій, АТФ-азу;
- активність ферментів анаеробного окислення нижча;
- містять більше глікогену;
- скорочуються швидко, але швидко й виснажуються.

Якщо за основу взяти основну ознаку м'язових волокон – молекулярну форму міоглобіну (повільна і швидка), тоді усі волокна можна розділити на два типи – швидкі і повільні (з цією ознакою корелює активність окислювальних ферментів).

У **повільних** волокнах активність окислювальних ферментів незначна, вони містять більше міоглобіну (повільна форма), тому виглядають червоними. Характеризуються малою силою і швидкістю скорочення, але значною витривалістю. Вони утворюють міони невеликого діаметра, що іннервуються



**Рис. 10. Три типи волокон посмугованого скелетного м'яза**  
**Електронні мікрофотографії; x 33 000.** I. На поздовжньому зрізі вверху справа видно біле волокно (Z<sub>3</sub>), у якому відносно мало мітохондрій, які лежать головним чином між міофібрилами на рівні Z-ліній; внизу зліва – волокно проміжного типу (Z<sub>2</sub>). II. Поздовжній зріз червоних волокон (Z<sub>1</sub>), які містять велику кількість мітохондрій (1) як на периферії, так і між міофібрилами. III. Поперечний зріз через червоне (1), біле (2) і проміжне (3) волокна. Зверніть увагу на їх відносні діаметри. Округлі світлі ділянки між волокнами являють собою капіляри. IV. Активність сукцинатдегідрогенази у м'язових волокнах різного типу. 1 – висока; 2 – середня; 3 – низька.

малими руховими нейронами (мотонейронами) ядер передніх стовпів сірої речовини спинного мозку.

У *швидких* волокнах переважають гліколітичні процеси, вони значно багатші на глікоген, в них менше міоглобіну (білі волокна). Вони утворюють міони великих діаметрів, іннервуються великими моторними альфа-нейронами спинного мозку.

Якщо за основу класифікації взяти іншу важливу ознаку, яка вар'ює в значних межах – активність окислювальних ферментів, тоді у складі волокон доведеться виділити ще одну групу волокон – *проміжні*.

**Проміжні м'язові волокна** займають проміжне положення між червоними і білими.

Для людини характерні волокна усіх трьох типів, які у складі м'язів розміщуються мозаїчно.

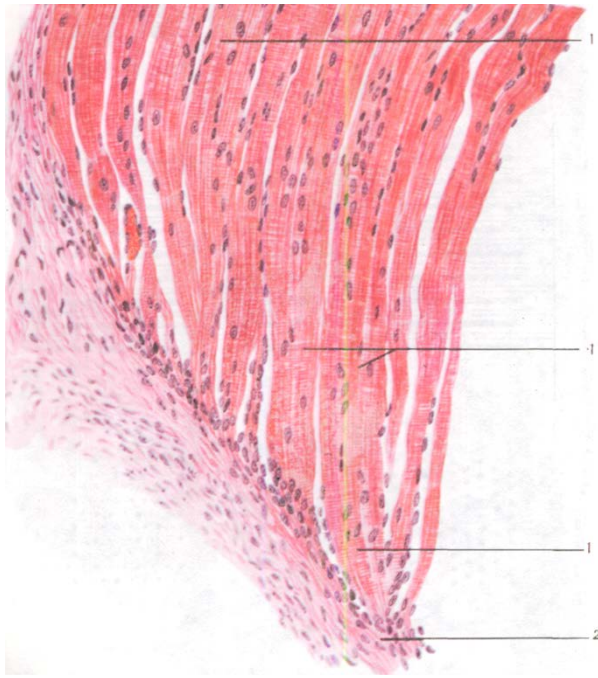
**Будова м'яза як органу.** М'яз – це орган, у складі якого окремі м'язові волокна об'єднані пухкою волокнистою сполучною тканиною в пучки (рис.12).

М'яз складається з м'язових волокон, вкритих ендомізієм – пухкою волокнистою сполучною тканиною, в якій розміщуються судини і нерви. Особливістю є те, що кожне м'язове волокно оточене густою сіткою гемокапілярів і має самостійну іннервацію. Сполучна тканина ендомізію містить тоненькі колагенові і еластичні фібрили, які переплітаються з колагеновими фібрилами, що зв'язані із сарколемою (це об'єднує зусилля під час скорочення міосимпластів). Комплекс волокна з прилеглим ендомізієм є структурно-функціональною одиницею скелетного м'яза і носить назву **міон** (рис.12А, Д).

Кінець кожного м'язового волокна має глибокі вп'ячування плазмолемі, куди проникають колагенові і еластичні волокна (рис.2). Проникнувши крізь базальну мембрану, вони прикріплюються до плазмолемі, і, зробивши петлю, знову пронизують базальну мембрану у протилежному напрямку. Опинившись назовні волокна вони тісно переплітаються між собою і переходять безпосередньо у сухожилок (рис. 11).

Окремі м'язові волокна утворюють пучки I порядку (рис. 12); декілька таких пучків утворюють пучки II порядку, а останні об'єднуються у пучки III порядку і т.д. Проміжки між пучками заповнені ширшими, ніж окремі волокна, прошарками пухкої волокнистої сполучної тканини, що носять назву перимізію. Ззовні м'яз оточений товстим прошарком щільної неоформленої сполучної тканини – епімізієм, у складі якого виявляються еластичні волокна.

**Васкуляризація м'яза.** Артерії проникають у м'яз по прошарках пухкої волокнистої сполучної тканини, поступово потончуючись. Гілки 5-6 порядків розпадаються у перимізії на артеріоли, які віддають капіляри, що проникають у ендомізію і направляють вздовж м'язового волокна, анастомозуючи між собою. Артерії супроводжуються венулами, венами і лімфатичними судинами. Характерною особливістю є те, що кровonosні судини супроводжуються також великою кількістю тканинних базофілів, які приймають активну участь у регуляції проникливості судинної стінки мікроциркуляторного русла.

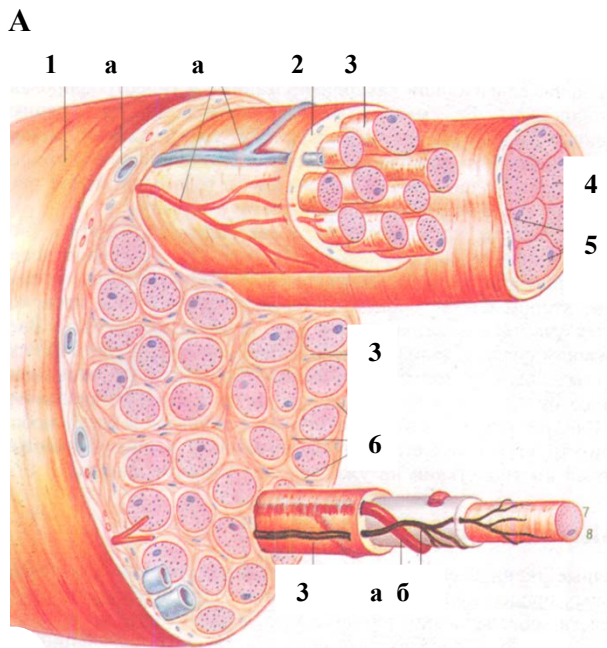


1

1

1

**Рис. 11. Зв'язок поперечно-посмугованого м'язу із сухожилком; заб. Гематоксилін-еозином; зб. х 280. 1 – поперечно-посмуговані м'язові волокна; 2 – пучки колагенових волокон сухожилка.**



**В**

**Г**

**Б**

2

1

2

1

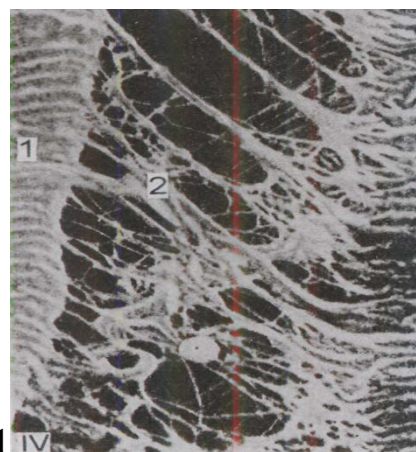
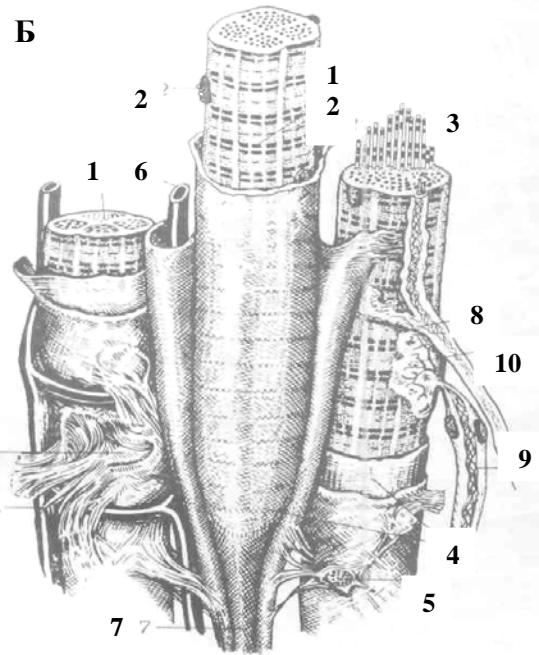
6

5

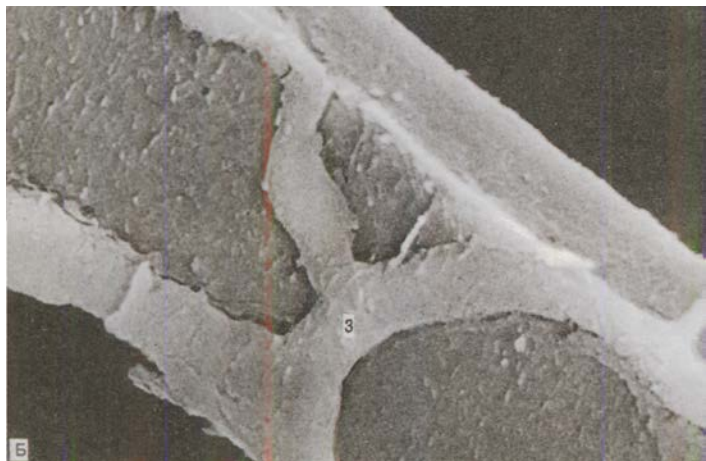
6

7

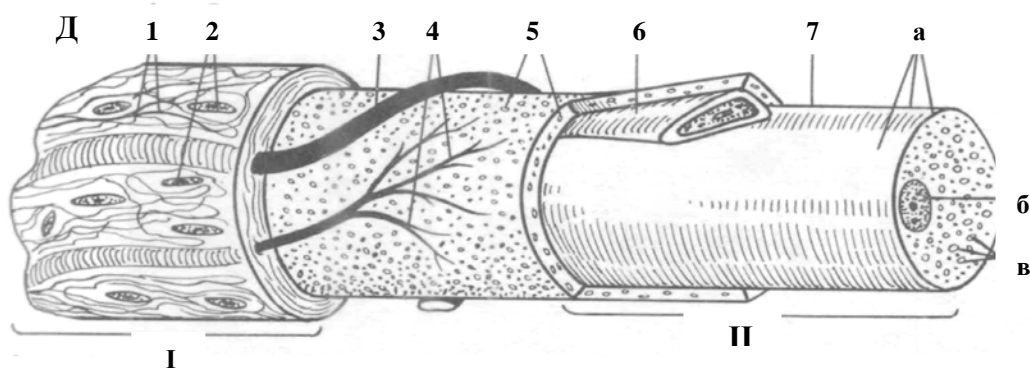
7



1 IV



Б



**Рис. 12. Будова поперечно-посмугованого скелетного м'язу як органа**  
**А.** Гістопрепарат; заб. гематоксилином і еозином; зб. х 100. 1 – епімізій; 2 – перимізій; 3 – ендомізій; а – судини; б – нерви; 4 – цитоплазма; 5 – ядро волокна; 6 – ядра фіброцитів. **Б.** Схема (за Крилінгом і Грау): 1 – м'язові волокна; 2 – ядра м'язових волокон; 3 – міофібрили; 4 – сарколема; 5 – ендомізій; 6 – кровоносні капіляри; 7 – сухожильна нитка; 8 – вегетативне нерве волокно; 9 – соматичне (рухове) нерве волокно; 10 – моторна бляшка. **В.** Ендомізій; СЕМ: м'язове волокно; 2 – колагенові фібрили. Структурні компоненти міона. **Г.** Гемокапіляр міона; **Д.** Схема міона (за Карагановим Я.Г.): I – ендомізій: 1 – колагенові волокна; 2 – ядра фіброцитів; 3 – гемокапіляр; 4 – моторна бляшка; II – м'язове волокно: 5 – базальна мембрана; 6 – міосателітоцит; 7 – міосимпласт: а – плазмолема; б – ядро; в – міофібрили.

**Іннервація м'яза.** У складі посмугованих м'язів присутні всі типи нервових волокон: соматичні (чутливі та рухові) і вегетативні. Аксон рухового нейрона, проникнувши в перимізій, галузиться. Кожна із його гілочок проникає крізь базальну мембрану і на плазмолемі кожного міосимпласта утворює терміналі – приймає участь в організації нервово-м'язового синапса, або моторної бляшки (див. розділ „Нервова тканина”). При надходженні імпульсу із терміналей виділяється нейромедіатор ацетилхолін, який викликає збудження (потенціал дії), що поширюється по плазмолемі міосимпласта.

Таким чином, кожне скелетне м'язове волокно має самостійну іннервацію і оточено сіткою гемокапілярів, утворюючи комплекс – міон. Група м'язових волокон, що іннервується одним руховим нейроном, носить назву нервово-м'язової одиниці. М'язові волокна, що належать до однієї нервово-м'язової одиниці, розміщені не поруч, а мозаїчно серед волокон, що відносяться до інших аналогічних одиниць.

Чутливі нервові закінчення зв'язані не із робочими (екстрафузальними) м'язовими волокнами, а із спеціалізованими (інтрафузальними) м'язовими волокнами, розміщеними у складі чутливих нервових закінчень перимізій – нервово-м'язових веретенах (див. „Нервові закінчення”).

### **Регенерація посмугованих м'язових волокон**

**Фізіологічна регенерація.** Коли організм росте, міосателітоцити поділяються і дочірні клітини включаються в склад міосимпласта, що формується. З припиненням росту організму мітотична активність їх затухає.

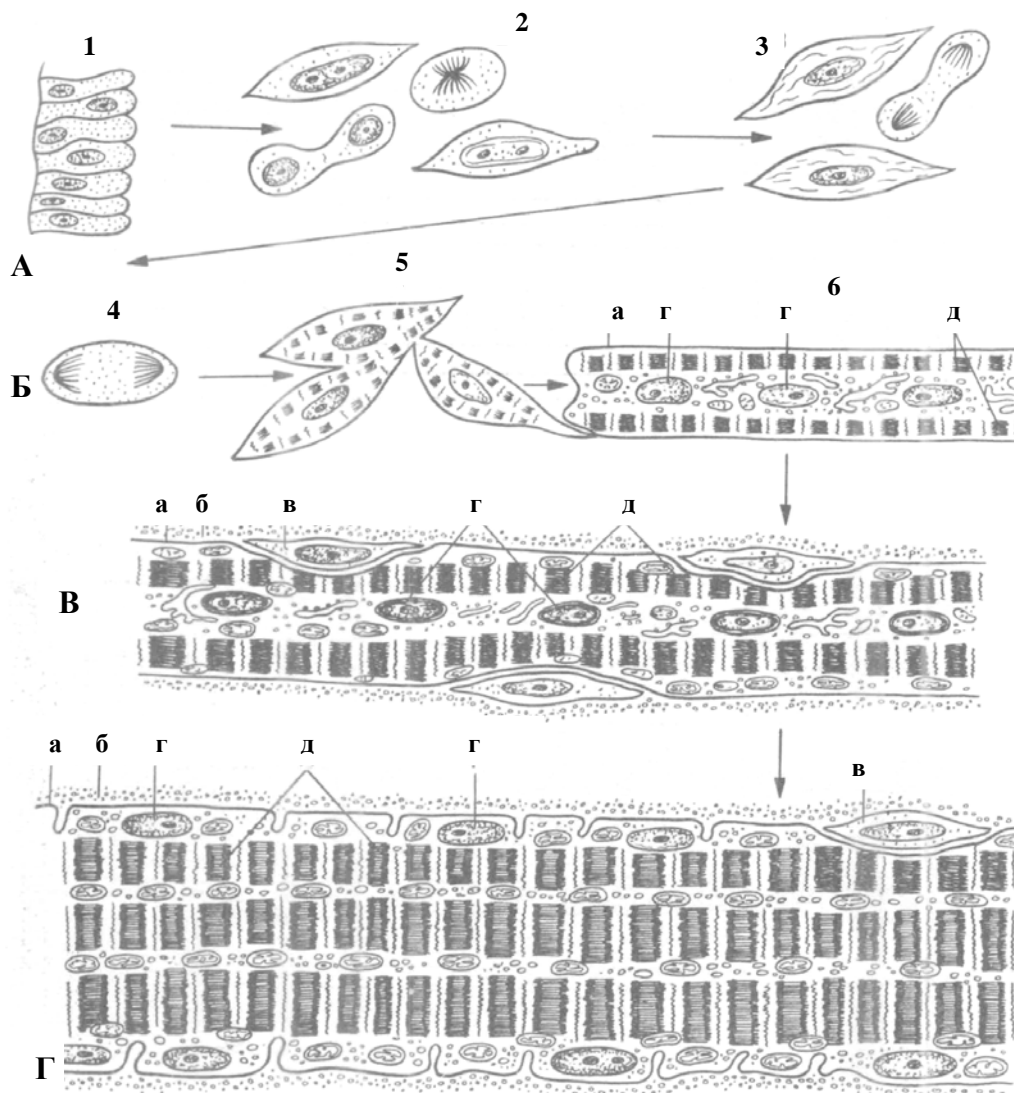
**Репаративна регенерація.** Безпосередньо після ушкодження м'язове волокно на певному проміжку від місця ушкодження руйнується і його



фрагменти фагоцитуються макрофагами. Відновлення структури ушкоджених волокон може відбуватися за рахунок тієї частини симпласта, яка збереглася, і розмноження міосателітів.

У симпласті активується гранулярна ЕС і комплекс Гольджі, відбувається синтез речовин, необхідних для відновлення саркоплазми і міофібрил, збирання мембран для відновлення цілості плазмолема. Ушкоджений кінець міосимпласта при цьому потовщується, утворюючи м'язову бруньку. Одночасно відмічається підвищення активності міосателітоцитів, що розміщуються поруч: вони активно проліферують; частина з них мігрує в ушкоджену ділянку – до м'язової бруньки і вбудовуються в неї; інші міосателітоцити зливаються між собою, формуючи симпластичну структуру – міотубули, які потім входять до складу новоутворених м'язових волокон або формують нові волокна.

**Гістогенез.** У процесі розвитку посмугової скелетної мускулатури



**Рис. 13. Схема гістогенезу скелетної м'язової тканини**  
 А – міобластична стадія. Б – міосимпластична стадія. В – стадія м'язових трубок. Г – стадія формування дефінітивних м'язових волокон. 1 – епітеліоподібні клітини міото-ма; 2 – проміобласти; 3 – міобласти; 4 – квантальний, або диференціюючий, мітоз; 5 – злиття міобластів і початок синтезу міофібрил; 6 – утворення міосимпласта; а – плазмолема; б – базальна мембрана; в – міосателітоцит; г – ядра міосимпласта; д – міофібрили.

відбувається трансформація структур від вихідної клітинної форми до симпластичної (рис. 13).

Розвиваються усі скелетні м'язи з одного джерела – матеріалу міотомів. Частина міобластів, що диференціюються із мезодермальних клітин міотомів, розвиваються на місці, у складі міотомів, даючи аутохтонну мускулатуру – осьову і міжреберну; інша частина міобластів мігрує у мезенхіму зачатків кінцівок; вони вже детерміновані, хоча за зовнішніми ознаками не відрізняються від мезенхімних клітин.

У обох випадках гістогенез протікає аналогічно.

Диференціювання клітин міотомів відбувається по двох лініях.

**I лінія** – у симпластичні структури – м'язові трубочки. Цей процес включає два етапи:

1. клітини зливаються між собою, формуючи симпластичні структури – м'язові трубочки, у складі яких починають з'являтися міофібрили, які локалізуються по периферії; ядра діляться амітотично і розміщуються у центрі м'язової трубочки; одночасно із мезенхіми формується ендомізій;

2. м'язові трубочки перетворюються у волокна; при цьому відбувається інтенсивне новоутворення міофібрил, що починають локалізуватися у центральних відділах волокон, а ядра відтискаються на їх периферію; центросоми і мікротрубочки зникають, гранулярна ендоплазматична сітка значно редукується;

**II лінія** – у міосателітоцити.

### **Гладка м'язова тканина**

Як вже було сказано, розрізняють три групи гладких м'язових тканин: мезенхімні, нейральні і епідермальні.

**I. Гладка м'язова тканина мезенхімного походження** (рис. 14, 15, 16, 17) входить до складу стінок порожнистих органів травного каналу, сечовивідних, статевих і повітроносних шляхів, стінок кровоносних судин, знаходиться у власне шкірі (дермі), капсулі селезінки і лімфатичних вузлів, а також утворює окремі дрібні м'язи.

Гладка м'язова тканина побудована із гладких міоцитів, які є структурно-функціональними одиницями її. Клітини мають веретеноподібну форму, загострені кінці, де плазмолема утворює вузькі трубчасті вп'ячування; не мають поперечної посмугованості. У матці, ендокарді, аорті, сечовому міхурі виявляються міоцити зірчастої (відростчастої) форми. Довжина їх становить в середньому від 15-20 мкм (у малих кровоносних судинах) до 200 мкм; у міометрії вагітної матки можуть сягати 500 мкм; діаметр – 3-8 мкм.

Зовні гладкий міоцит оточений базальною мембраною, яка містить отвори, у ділянці яких плазмолема сусідніх клітин контактують між собою. У місцях дотикання міоцитів знаходяться щілинні контакти (нексуси), які відіграють важливу роль у процесі скорочення (проведять нервовий імпульс).

Зовні до базальної мембрани прикріплюються колагенові волокна.

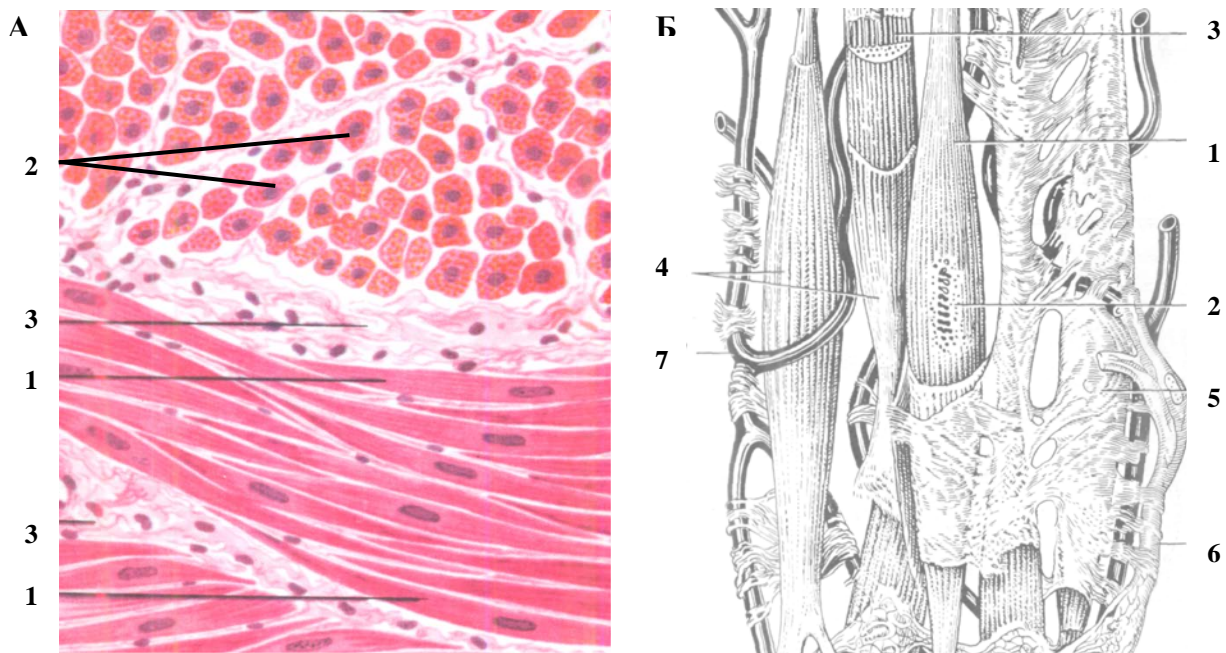
Цитоплазмі притаманна оксифілія з базофільним відтінком; у нативному стані вона має червонуватий колір завдяки наявності білка міоглобіну, який є аналогом гемоглобіну крові, тобто здатний переносити кисень і депонувати його в м'язах.

Ядро розміщене у центральній розширеній частині міоцита, має паличкоподібну або еліпсоподібну форму, світле; ядерце добре помітне. Ядро містить подвійний набір хромосом; зустрічаються також тетраплоїдні ядра; поліплоїдні зустрічаються дуже рідко. Під час скорочення клітини ядро вигинається або навіть штопороподібно закручується.

Цитоплазма утворює чисельні вип'ячування – піноцитозні міхурці і кавеоли. Останні приймають участь у проведенні нервового імпульсу: через них всередину клітини проникають іони кальцію.

У цитоплазмі (саркоплазмі) також містяться три групи **організованих структур**: органели загального призначення, включення і органели спеціального призначення.

1. **Органели загального призначення** локалізуються біля полюсів ядра; мітохондрій багато, вони мають великі розміри; комплекс Гольджі і гранулярна ендоплазматична сітка розвинені слабо, однак міоцити здатні синтезувати і секретувати структурні компоненти позаклітинного матриксу білкової природи. Гладка ендоплазматична сітка розвинена краще і становить 3 - 7 % об'єму



**Рис. 14. Гладка м'язова тканина мезенхімного походження**

**А.** Гістологічний препарат м'язової тканини сечового міхура; заб. гематоксиліном і еозином; зб. х 400: 1 – гладкі м'язові клітини у поздовжньому розрізі; 2 – гладкі м'язові клітини у поперечному розрізі; 3 – прошарки пухкої сполучної тканини з кровоносними судинами. **Б.** Схема будови гладкої м'язової тканини (за Крекінгом і Грау). 1 – гладка м'язова клітина; 2 – ядро гладком'язової клітини; 3 – міофібрили у саркоплазмі; 4 – сарколема; 5 – ендомізій; 6 – нерв; 7 – кровоносний капіляр.

клітини. Виявляються вільні рибосоми.

2. **Включення** представлені ліпідними і пігментними, особливо багато глікогену.

3. **Органели спеціального призначення** добре виявляються під електронним мікроскопом. Вони представлені тонкими актиновими і товстими міозиновими мікрофіламентами (співвідношення їх 12:1), здатними до скорочення. Вони орієнтовані (рис.18) переважно вздовж клітини, але не так впорядковано, як у посмугованих м'язових волокнах, і міофібрил не формують. Тонкі **актинові** філаменти, яких значно більше, окрім альфа-актину, у своєму складі містять також білки тропоміозин, кальдесмон і кальпонін (тропонін відсутній). Вони розміщуються поздовжньо або під кутом до поздовжньої осі, утворюючи тривимірну сітку. Фіксуються тонкі міофіламенти до плазмолемі за допомогою приткріплювальних пластинок (займають 30-50% поверхні міоцита), а один до одного – за допомогою електроннощільних тілець. Обидва типи структур побудовані із „зшиваючого” білка в основному альфа-актиніну; наявний також „нем'язовий” актин і кальпонін. Така структура дає можливість розглядати їх як функціональний аналог телофрагм (Z-ліній) скелетних м'язових волокон. Прикріплювальні пластинки фіксуються до внутрішньої поверхні плазмолемі за допомогою проміжних філаментів, що містять у своєму складі білки десмін і віментин.

Мономери **міозину** розміщуються поруч з філаментами актину і орієнтовані тільки поздовжньо. Сигнал до скорочення надходить, як правило, по нервових волокнах. Медіатор, що виділяється з терміналей, змінює стан плазмолемі, яка утворює вип'ячування – кавеоли, у яких концентруються іони кальцію. Кавеоли відшнуровуються і мігрують у бік цитоплазми у вигляді міхурців, з яких тут звільнюється кальцій. Це стимулює одразу два процеси – полімеризацію міозину і взаємодію актину з міозином. Актинові філаменти починають рухатися назустріч один одному вздовж міозинових, щільні тільця зближаються між собою, тяга передається на плазмолему і клітина скорочується. Коли поступлення нервового імпульсу по нервових волокнах припиняється, іони кальцію виходять із кавеол, міозин деполімеризується і тимчасові „міофібрили” розпадаються і скорочення припиняється. Отже, актино-міозинові комплекси у гладких міоцитах існують тільки у період скорочення.

Гладкі міоцити здатні розвивати скорочення великої сили, наприклад, міометрію матки під час пологів.

У механізмі скорочення гладких міоцитів важливу роль відіграє процес фосфорилування міозину (його легкого ланцюга), який залежить від концентрації іонів кальцію. В свою чергу, регуляція концентрації останніх відбувається за допомогою спеціального білка, що зв'язує кальцій, – кальмодуліну, який у комплексі з кальцієм активує фермент, що фосфорилує міозин. Тільки у фосфорильованому стані міозин здатний взаємодіяти з актином.

До складу гладкої м'язової тканини входять також малодиференційовані попередники, що знаходяться у стані спокою, тісно контактуючи із гладкими міоцитами. Це малі клітини з високим ядерно-цитоплазматичний показником і слабо розвиненими органелами.

Іннервується гладка мускулатура вегетативним відділом нервової системи,

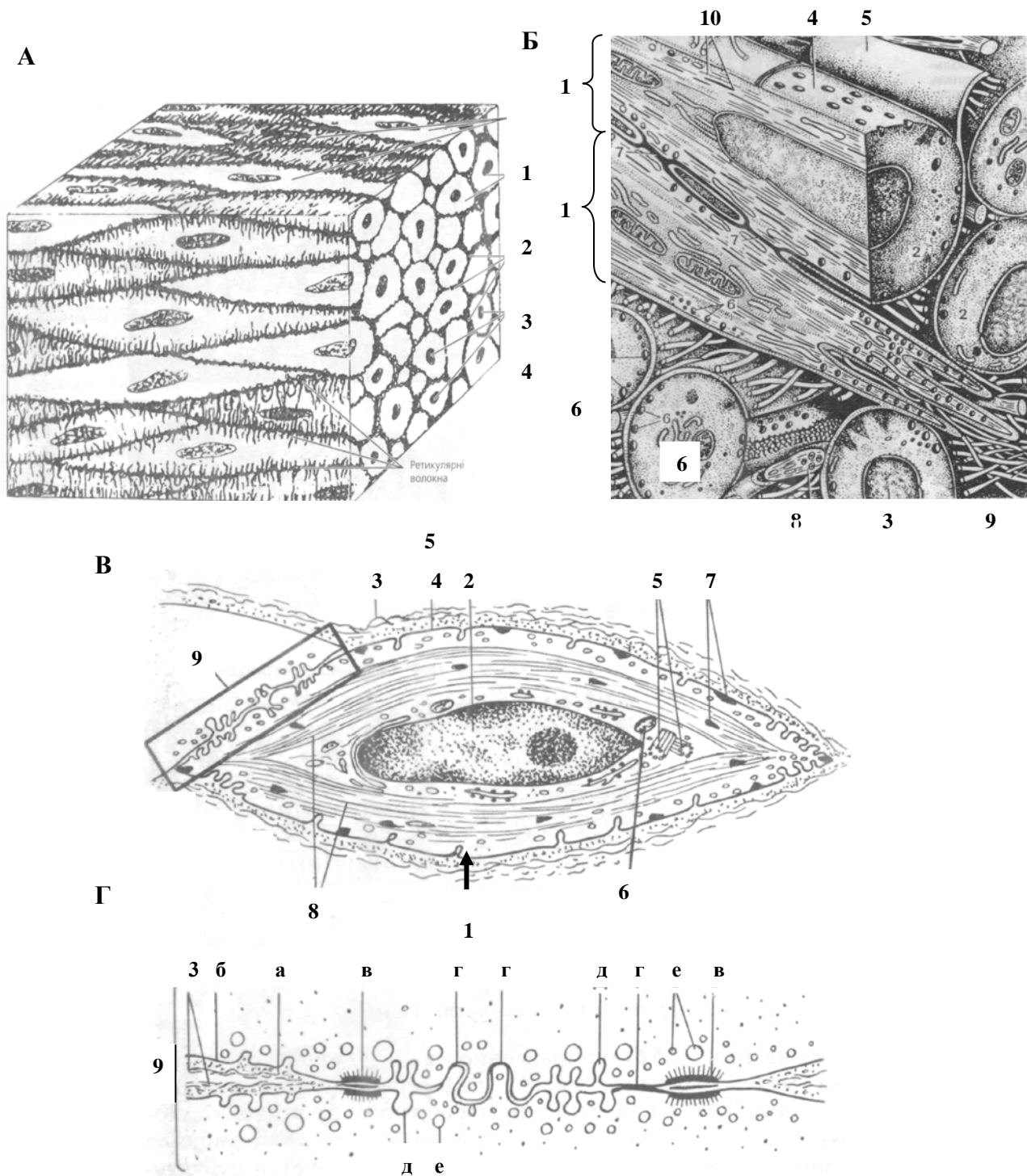
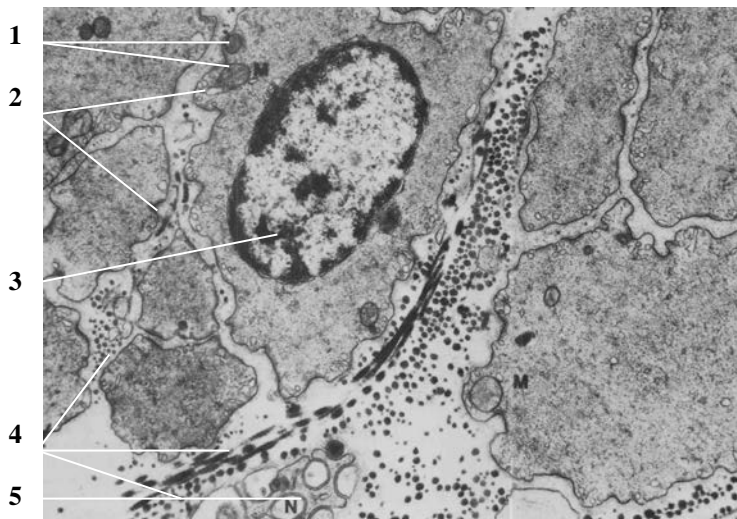


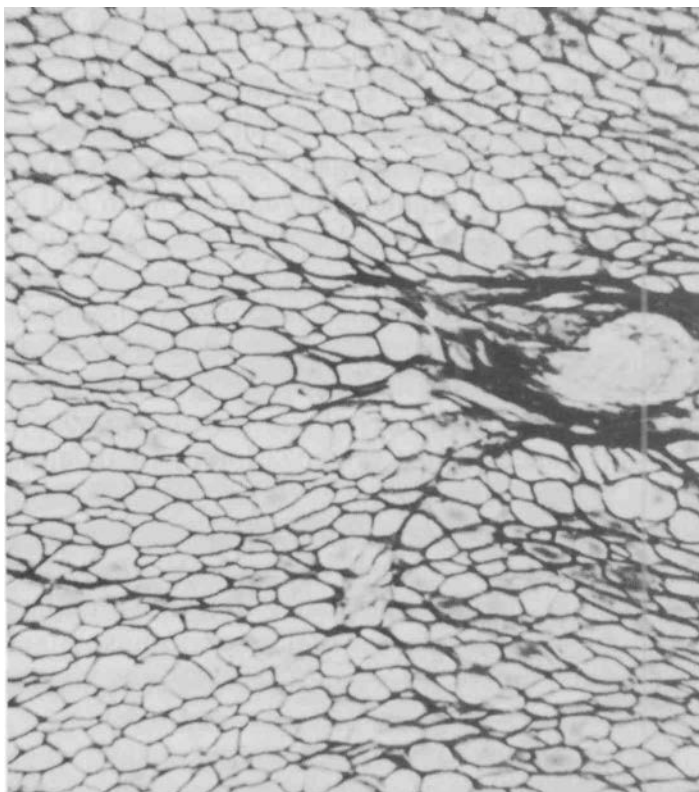
Рис. 15. Гладка м'язова тканина мезенхімного походження.

А. Схема тривимірної реконструкції сегмента гладкої м'язової тканини. 1 – подовжньо і 2 – поперечно зрізані гладкі міоцити; 3 – ретикулярні волокна; 4 – ядра гладких міоцитів. Б. Схема будови гладкої м'язової тканини. 1 – веретеноподібні гладкі міоцити; 2 – цитоплазма міоцита; 3 – ядра міоцитів; 4 – плазмолема; 5 – базальна мембрана; 6 – поверхневі піноцитозні пухирці; 7 – міжклітинні з'єднання; 8 – нервові закінчення; 9 – колагенові фібрили; 10 – мікрофіламенти. В. Ультраструктура гладкого міоцита (схема). Г. Зона міо-міоцитарного контакту (схема). 1 – гладкий міоцит; 2 – ядро; 3 – еластичні волокна; 4 – міолема; 5 – клітинний центр; 6 – мітохондрії; 7 – щільні тільця; 8 – міофіламенти; 9 – міо-міоцитарний контакт: а – базальна мембрана; б – плазмолема; в – десмосома; г – нексус; д – кавеоли; е – везикули.



**Рис. 16.** Трансмисійна електронна мікроскопія гладких міоцитів; поперечний зріз, зб. х 4 500

**1 – мітохондрії; 2 – мікропіноцитозні міхурці; 3 – ядро міоцита; 4 – ретикулярні волокна; 5 – безмієліновий нерв.**



**Рис. 17.** Поперечний зріз гладкого м'яза; імпрегнація сріблом

**На препараті добре помітна густа сітка ретикулярних волокон у складі ендомізію, що оточує гладкі міоцити.**

тому скорочується мимовільно. Нервові закінчення до кожного міоцита не підходять, а імпульс передається від клітини до клітини за допомогою щілинних контактів (нексусів). Завдяки цьому скорочується одночасно ціла група клітин. Для гладкого міоцита характерне тонічне скорочення (хвиля скорочення повільно і плавно поширюється по довжині клітини) і розслаблення. Такий характер скорочення гладких міоцитів обумовлений:

- відсутністю міофібрил і тріад,
- іншим хімічним складом міофіламентів і їх організацією,
- принципом іннервації,
- особливостями регуляції акту скорочення.

Входячи до складу стінок нутрощів, розміщуються пучками.

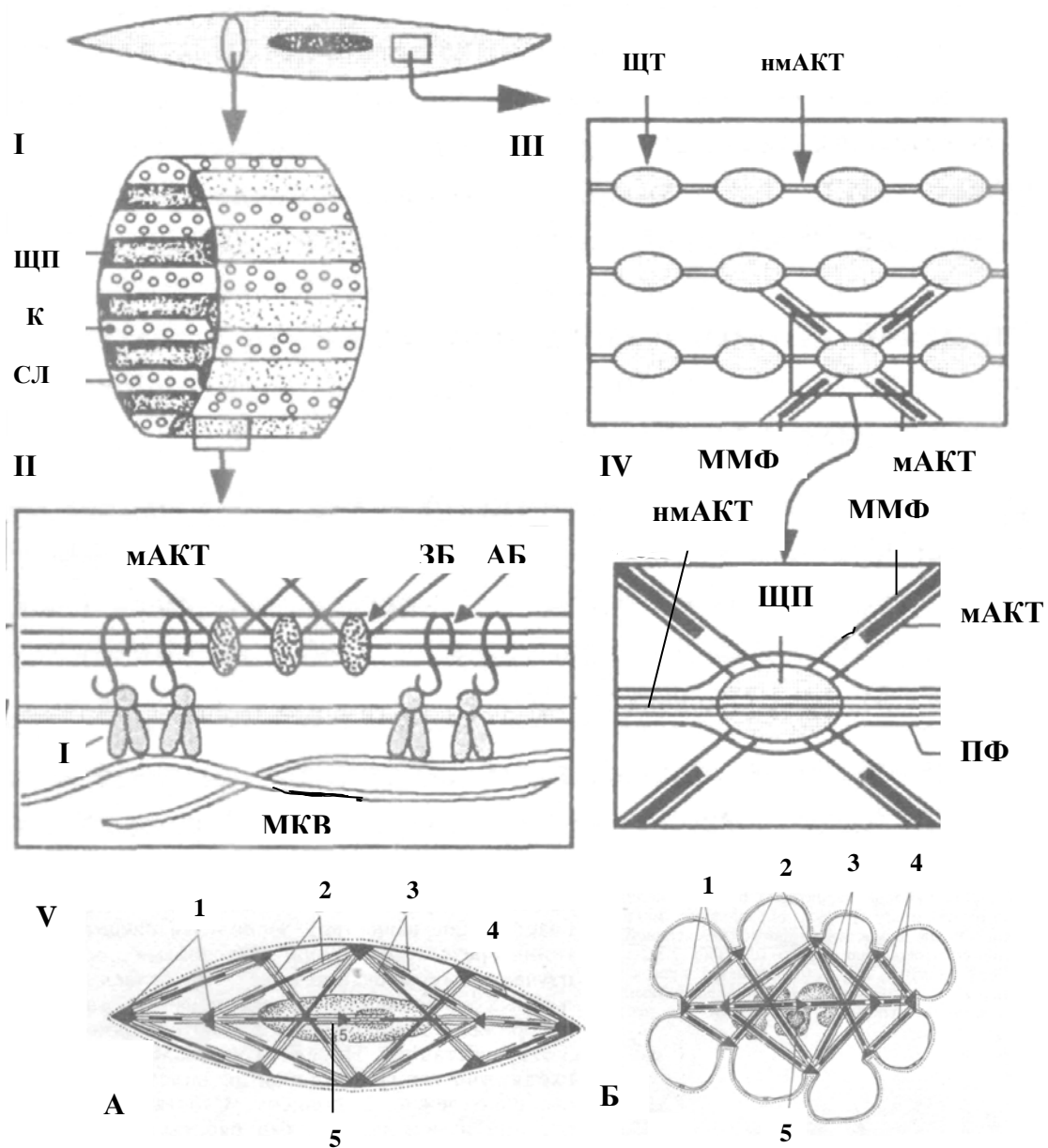


Рис. 18. Взаємозв'язок елементів цитоскелету і скоротливого апарату гладкого міоцита I – щільні пластинки (ЩП) у вигляді «ребер» йдуть паралельно одні по відношенню до інших по внутрішній поверхні сарколеми (СЛ) вздовж довгої осі міоцита. Кавеоли (К) розміщуються в зонах між ЩП. II. ЩП включає периферичний і глибокий шари. Перший прилягає до СЛ і утворений філаментами нем'язового актину (нМАКТ), які зв'язані з трансмембранними білками інтегрини (І) за допомогою комплексу адгезивних білків (АБ). В глибокому шарі філаменти м'язового актину (МАКТ) прикріплені до молекул нМАКТ зв'язуючими білками (ЗБ). МКР – міжклітинна речовина (фібрили, що взаємодіють з І). III. Щільні тільця (ЩТ) за допомогою філаментів нМАКТ зв'язані між собою в ланцюжки, які в саркоплазмі лежать поздовжньо. IV – пучки філаментів МАКТ проникають в ЩТ під кутом (на фрагменті «III» зображені частково), а проміжні філаменти (ПФ) оточують їх по периферії. Скорочення клітини забезпечується взаємодією актинових і розміщених між ними міозинових міофіламентів (ММФ) у відповідності з моделлю ковзних ниток. V – гладкий міоцит: А: фаза розслаблення; Б – фаза скорочення. 1 – щільні тільця; 2 – проміжні філаменти; 3 – актинові міофіламенти; 4 – міозинові міофіламенти; 5 – ядро.

Кожний міоцит оточений ендомізієм – тоньким прошарком пухкої волокнистої сполучної тканини, що містить добре розвинуте мікроциркуляторне

русло, нервові, тонькі еластичні і ретикулярні волокна, що об'єднують клітини у єдиний тканинний комплекс. Ретикулярні волокна проникають у трубчасті вгинання плазмолемми на кінцях міоцитів, закріплюються там і передають зусилля скорочення клітини всьому клітинному комплексу. Міоцити розміщуються настільки щільно, що міжклітинні простори майже не помітні.

Пучки гладких міоцитів з 10-12 клітин, в свою чергу, об'єднуються у м'язові пласти, оточені перимізієм. Останній містить великі кровоносні судини і нерви. Терміналі останніх закінчуються не на міоцитах, а між ними. Тому після поступлення нервового імпульсу медіатор поширюється дифузно, збуджуючи одночасно багато клітин.

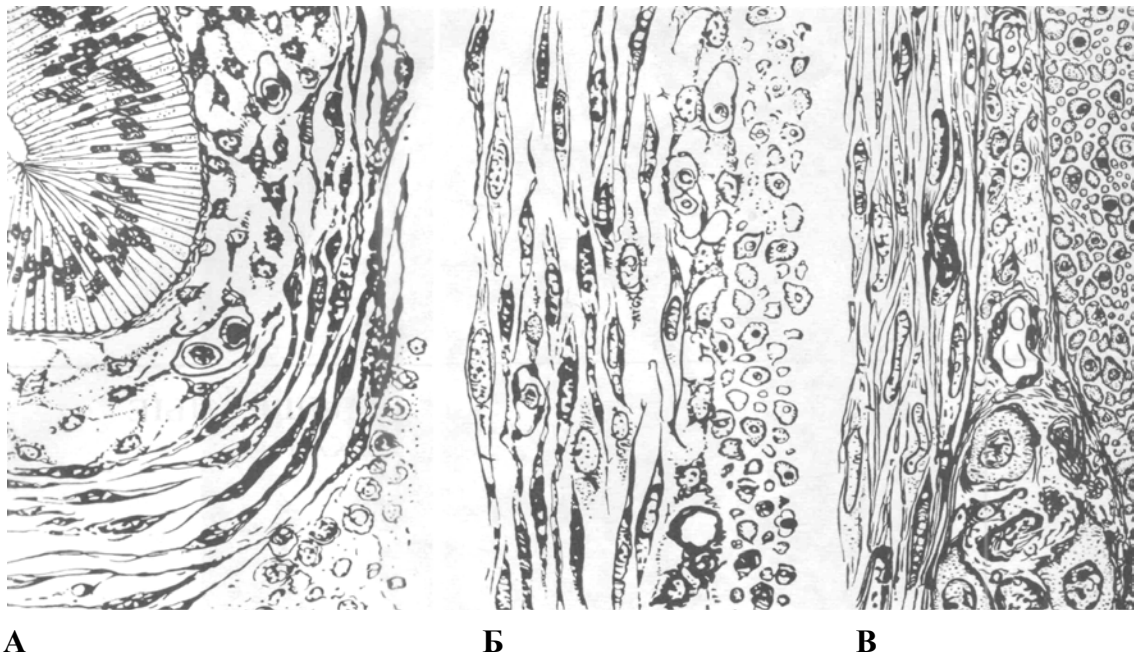
У складі різних органів гладка м'язова тканина мезенхімного походження характеризується різними функціональними властивостями, що пов'язано в основному з двома факторами:

1. з тим, що на поверхні різних органів розміщені рецептори до різних, конкретних біологічно активних речовин, що мають стимулюючий вплив на них;
2. з конкретною молекулярною організацією актинових мікрофіламентів.

У гладкій мускулатурі внутрішніх органів наявна група клітин, яка одержала назву інтерстиціальних клітин Кахаля. Вони за будовою відрізняються від гладких міоцитів і утворюють тісні контакти як з м'язовими клітинами, так і з варикозно розширеними нервовими терміналями. Вважають, що вони є пейсмейкерами (задають ритм) вісцеральної гладкої мускулатури.

Гладкі міоцити вісцеральної мускулатури і судинної стінки дуже чутливі до екстремальних факторів.

**Гістогенез.** Стовбурові клітини і клітини-попередники гладкої м'язової



**Рис. 12. Гістогенез гладкого м'язу**

**А – стінка кишки ембріона довжиною 14,8 мм; Б – невелика ділянка м'язової оболонки кишки ембріона довжиною 33 мм; В - ділянка м'язової оболонки тонкої кишки дорослої людини, що включає фрагмент нервового ганглія.**



тканини мезенхімного походження на даний час ще не ідентифіковані. Передбачають, що вони відносяться до однієї групи з механоцитами (фібробластами) тканин внутрішнього середовища організму. Можливо, вони у мезенхімі мігрують, будучи вже детермінованими, до місця кінцевої локалізації – місць закладки внутрішніх органів. Вони диференціюються і починають продукувати компоненти матриксу та колаген базальної мембрани, а також еластин. У міоцитів здатність до синтезу значно знижена, однак повністю не зникла.

Гладкі міоцити добре **регенерують**.

**Фізіологічна регенерація** проявляється за умови підвищеного функціонального навантаження. Найяскравіше це може бути продемонстровано на прикладі м'язової оболонки (міометрію) вагітної матки. Така регенерація здійснюється не стільки на тканинному, як на клітинному рівні: міоцити збільшуються у розмірах (ростуть), у цитоплазмі активуються синтетичні процеси, кількість міофіламентів збільшується. Це явище носить назву робочої гіпертрофії. Проліферація клітин (міобластів) також можлива.

Отже, регенерація може проявлятися компенсаторною гіпертрофією і поділом міобластів. Можливий також ще один шлях – диференціація міофібробластів у гладкі міоцити.

**II. Гладка м'язова тканина епідермального походження** представлена міоепітеліальними клітинами, які, як і секреторні клітини (гландулоцити), розвивається із епідермального зачатка і мають спільного попередника. Вони зустрічаються у слинних, грудних, потових, слізних залозах.

Міоепітеліоцити безпосередньо прилягають до зовнішньої поверхні епітеліоцитів і оточені спільною базальною мембраною. Більшість міоепітеліальних клітин мають зірчасту форму; їх часто називають кошиковими, бо їх відростки охоплюють, як кошик, кінцеві секреторні відділи залоз і дрібні протки.

Міоепітеліальні клітини мають тіло, де розміщено ядро і органели загального призначення, і відростки, що галузяться і містять скоротливий апарат.

Під час регенерації міоепітеліальні і епітеліальні клітини розвиваються із спільних малодиференційованих попередників.

**III. Гладка м'язова тканина нейрального походження** розвивається із клітин нейрального зачатка у складі внутрішньої стінки очного келиха і розміщується у райдужці та війковому тілі.

Структурно-функціональною одиницею м'язів райдужки є гладкий одноядерний міоцит (міопігментоцит), подібний за будовою до гладкого міоцита мезенхімного походження.

Тіла міопігментоцитів оточені базальною мембраною; розміщені у складі епітелію задньої поверхні райдужки (задній епітелій). Від тіла відходить один або кілька відростків, що направляються у товщу райдужки, розміщуючись паралельно до її поверхні. У відростках розміщений скоротливий апарат (побудований так само, як і в гладкій м'язовій тканині іншого походження).

В залежності від напрямку розміщення відростків розрізняють два м'язи райдужки: звужувач і розширювач зіниці.

У складі **звужувача зіниці** клітини мають численні поздовжні заглиблення цитолемі і пальцеподібні відростки, які розміщені паралельно до краю зіниці (циркулярно). У цитоплазмі можуть зустрічатися гранули меланіну.

У складі **розширювача зіниці** відростки міопігментоцитів розміщені перпендикулярно до краю зіниці (радіально). Клітини мають пігментоване тіло, що містить ядро, винесене за межі веретеноподібної скоротливої частини, що утворює задній граничний шар райдужки. Цитоплазма цих клітин містить велику кількість мітохондрій і гранул пігменту меланіну.

## ЗМІСТ

ВСТУП.....	3
Навчальні цілі.....	4
Професійна орієнтація студентів.....	4
Базовий рівень знань.....	5
I. Посмугована скелетна м'язова тканина. Загальні відомості.....	5
1. Класифікація.....	5
2. Морфофункціональна характеристика.....	19
3. Будова м'язу як органа.....	21
4. Розвиток.....	24
II. Гладка м'язова тканина.....	25
1. Морфофункціональна характеристика.....	25
2. Розвиток.....	31