

**Курс лекций по дисциплине
«Структурные и функциональные особенности
поперечно-полосатых и гладких мышц»**



**Институт теоретической
и экспериментальной
биофизики РАН
(ИТЭБ РАН)**

Лекция № 1,2

**Строение клетки, мембрана, каналы,
саркоплазматический ретикулум**

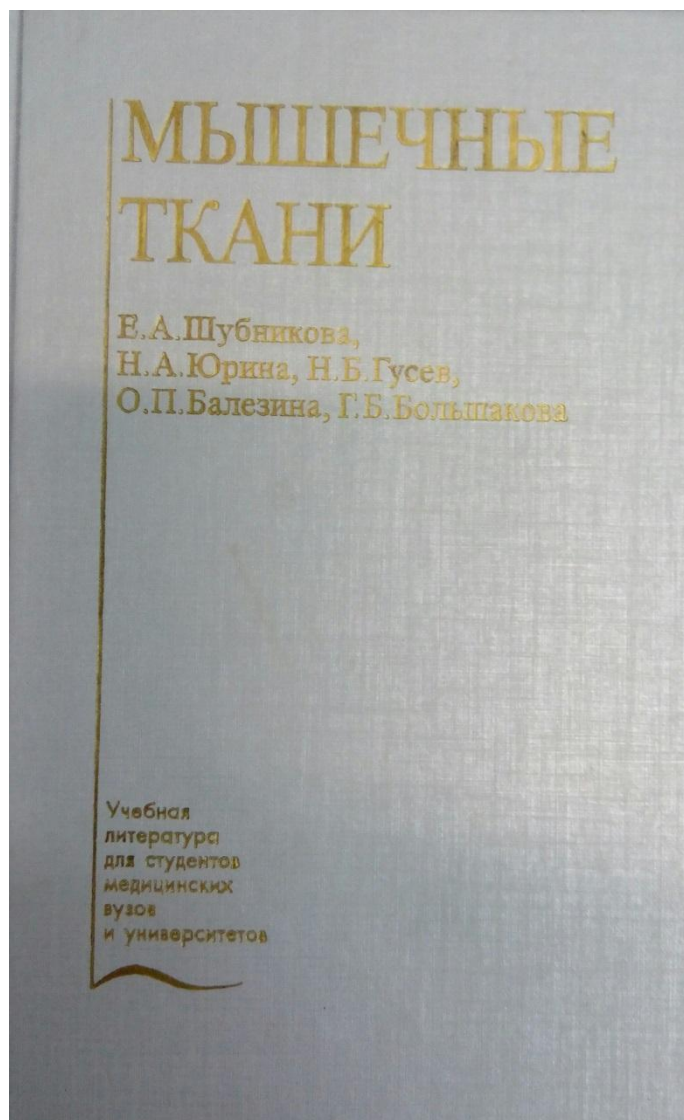
Литература

Основная Литература

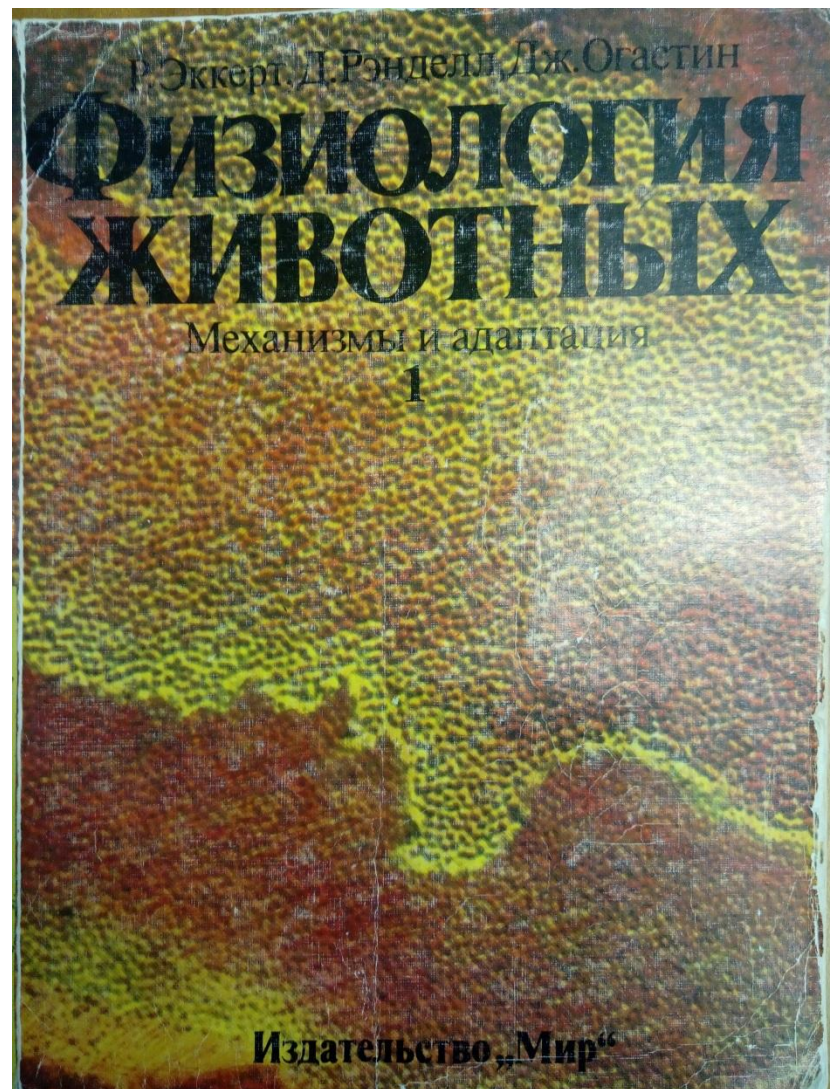


Лекции, поскольку на них будут представлены основные результаты научных исследований сотрудников лаборатории «Структуры и функций мышечных белков» и сотрудников других лабораторий.

Основной учебник



Основной в ряде вопросов



Литература

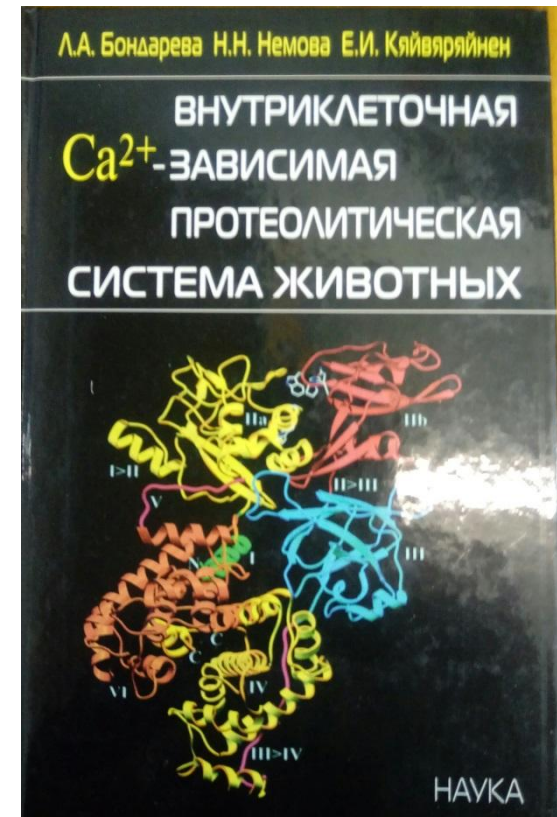
Хороший учебник



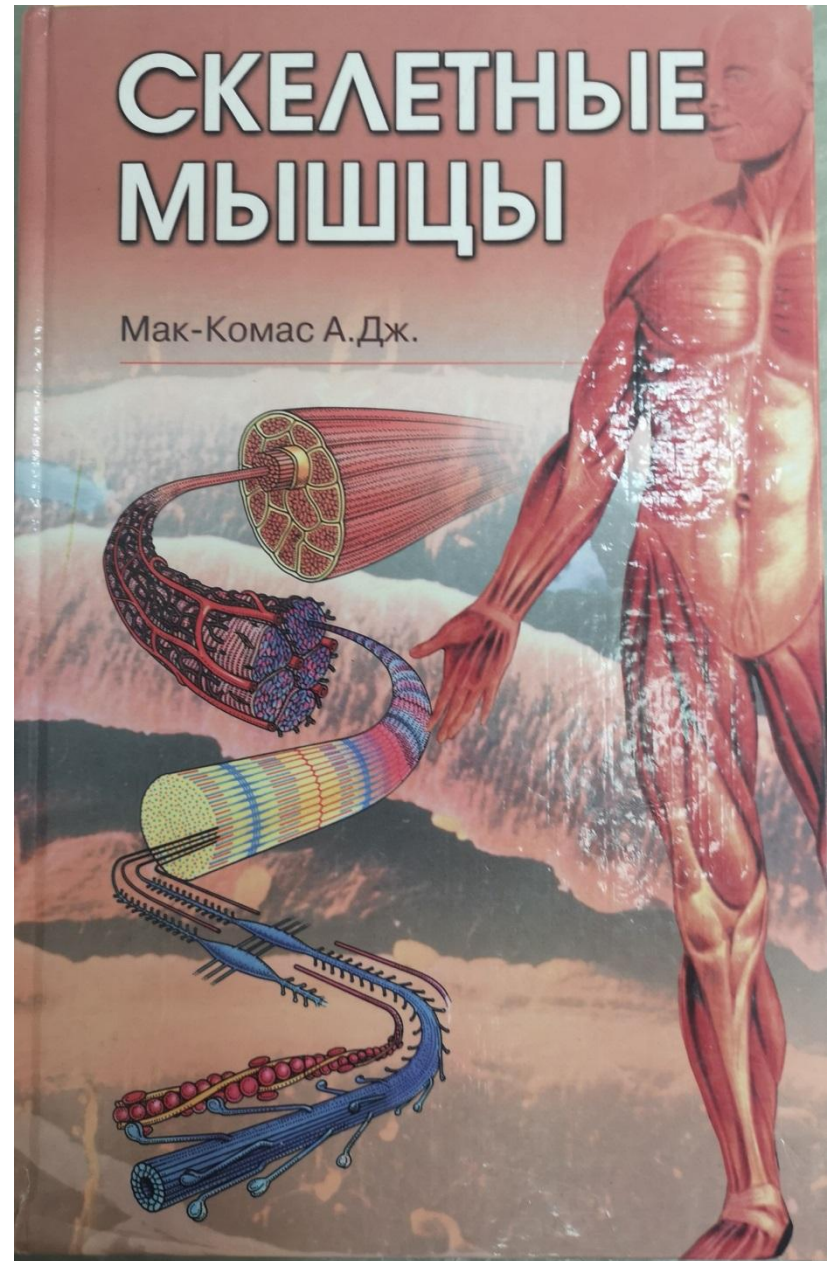
Под редакцией В.М. Покровского,
Г.Ф. Коротько

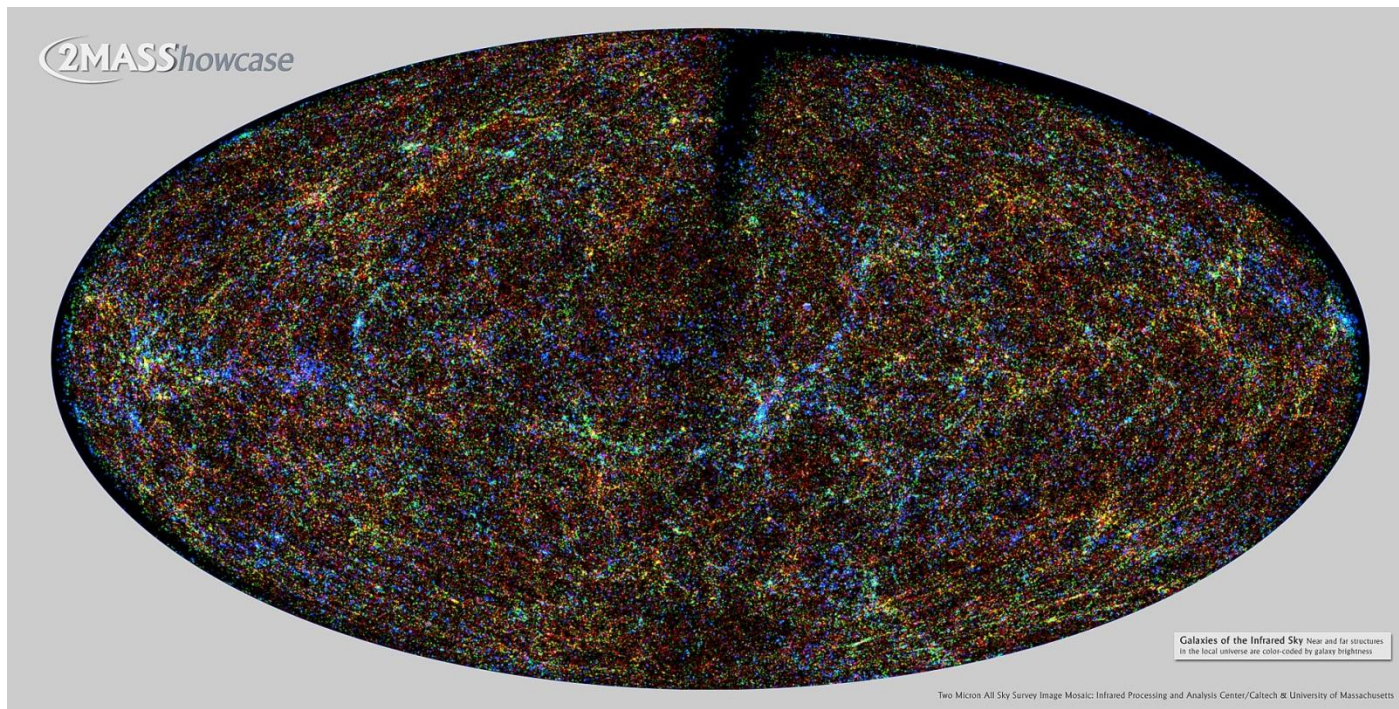
Второе издание учебника (первое вышло в 1997 году и трижды стереотипно тиражировано в 1998, 2000 и 2001 годах). Переработано в соответствии с последними достижениями науки. Представлены новые факты и концепции. Авторы учебника - высококвалифицированные специалисты в соответствующих областях физиологии. Особое внимание обращено на описание методов количественной оценки функционального состояния важнейших систем организма человека. Учебник соответствует программе, утвержденной МЗ России.

Тоже ничего!!!



Ещё один хороший учебник





Крупномасштабная структура Вселенной, как она выглядит в инфракрасных лучах с длиной волны 2,2 мкм — 1 600 000 галактик, зарегистрированных в Extended Source Catalog как результат Two Micron All-Sky Survey.

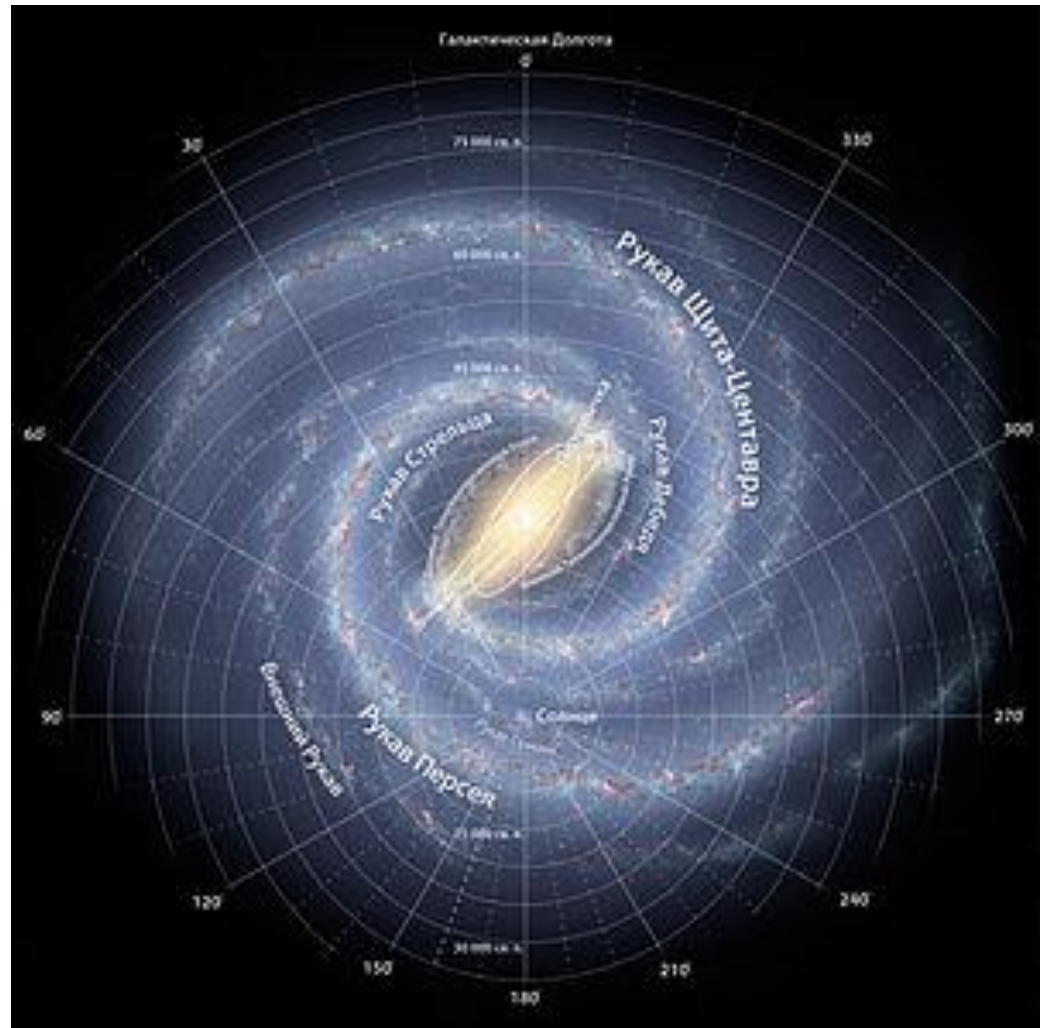
Яркость галактик показана цветом от синего (самые яркие) до красного (самые тусклые). Тёмная полоса по диагонали и краям картины — расположение Млечного Пути, пыль которого мешает наблюдениям.

Согласно современным представлениям, размер наблюдаемой Вселенной составляет примерно **45,7 миллиардов световых лет (или 14,6 гигапарсек)**. 1 пк = 30,8568 трлн км (петаметров) = 3,2616 светового года.

Галактика Млечный Путь

Млечный Путь –
галактика, в которой
находятся Земля,
Солнечная система и все
отдельные звёзды,
видимые невооружённым
глазом.

Диаметр 100 000 св. лет





Панорама Млечного Пути, сделанная в Долине Смерти, США, 2005 год



Панорама южного неба, сделанная около обсерватории Параналь, Чили, 2009 год

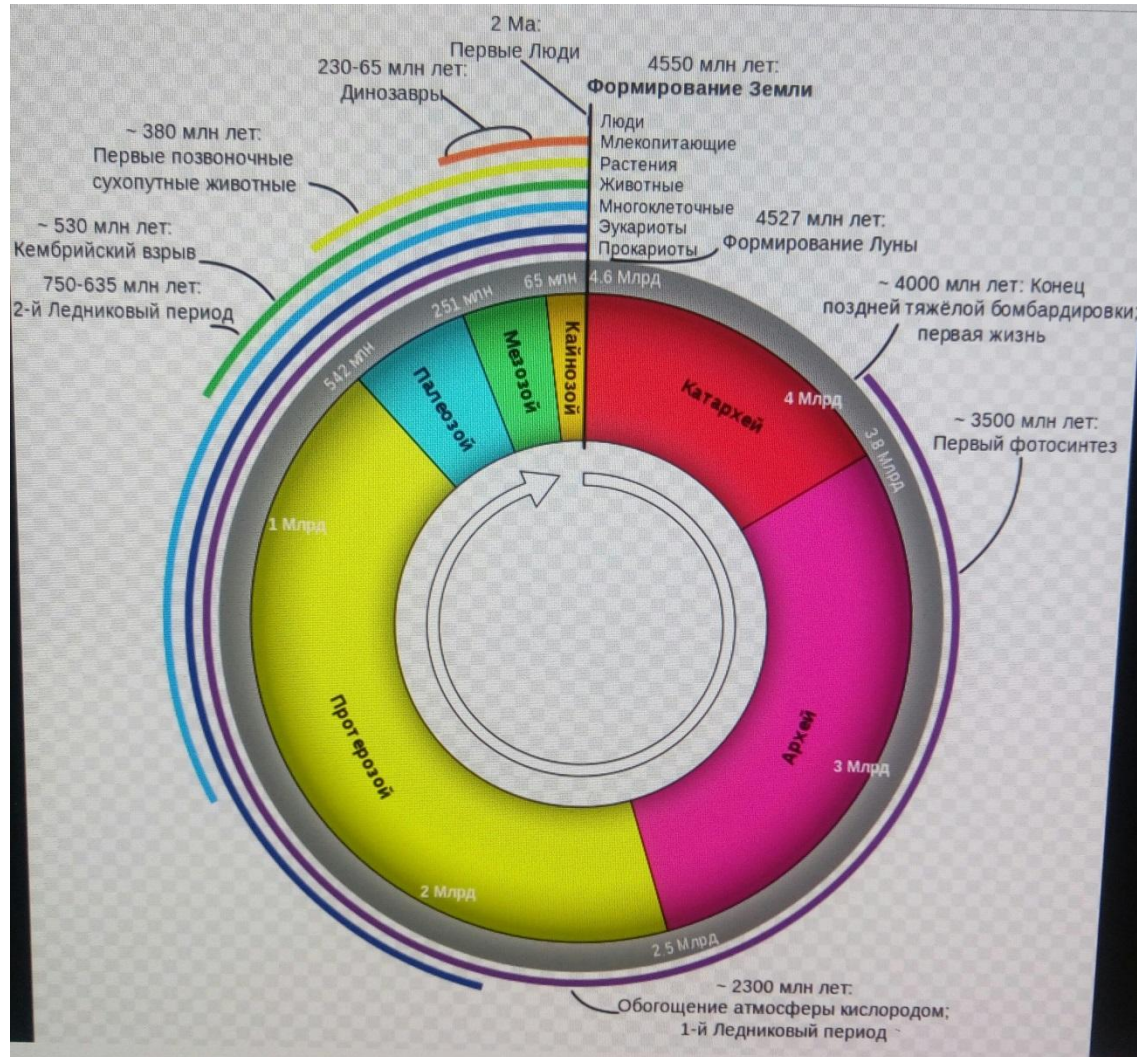
Солнечная система



Возраст $4,5682 \pm 0,0006$ млрд лет

История формирования Земли

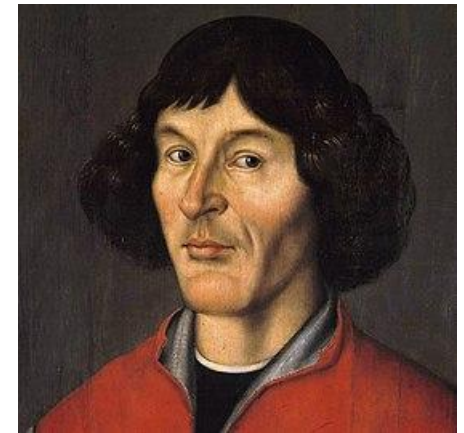
Земля образовалась около 4,567 млрд лет назад путём аккреции из протопланетного диска, дискообразной массы газа, пыли, оставшихся от образования Солнца, которая и дала начало Солнечной системе.



История формирования представлений о нашей планете и Солнечной системе

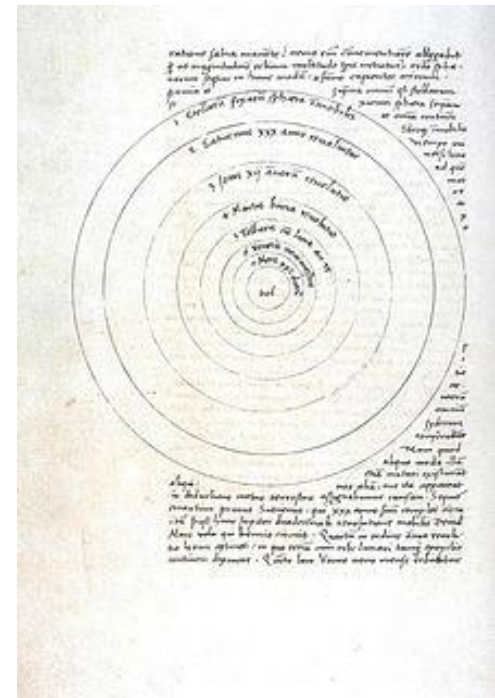
Никола́й Копе́рник (19 февраля 1473, Торунь — 24 мая 1543, Фромборк) — польский астроном, математик, механик, экономист, каноник эпохи Возрождения. Наиболее известен как автор гелиоцентрической системы мира, положившей начало первой научной революции.

Создатель Гелиоцентрической системы Коперника



Главное сочинение Коперника, плод более чем 40-летней его работы, — **«О вращении небесных сфер»** (лат. *De revolutionibus orbium coelestium*).

Сочинение издано в Нюрнберге в 1543 году; оно печаталось под наблюдением лучшего ученика Коперника, Ретика.



Джордано Бруно (итал. Giordano Bruno; урождённый Филиппо Бруно, прозвище Бруно Ноланец; 1548, Нола близ Неаполя — 17 февраля 1600, Рим)



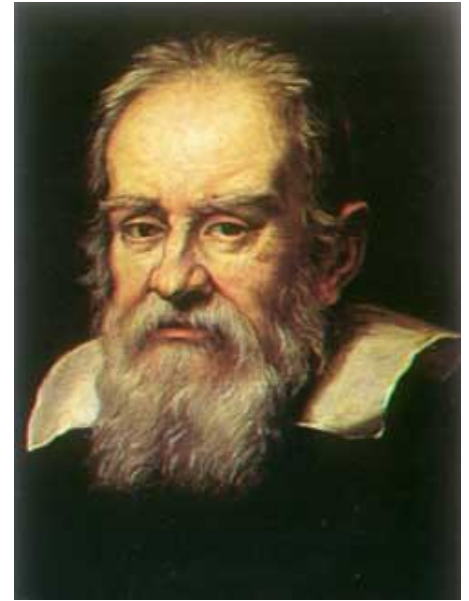
Из-за своей склонности к чтению сочинений, считавшихся католической церковью подозрительными, и по причине высказываемых сомнений относительно пресуществления и непорочного зачатия Девы Марии, а также своего неортодоксального подхода к трактованию Троицы, навлёк на себя подозрения в ереси и был вынужден покинуть орден доминиканцев (1576) и скитаться по Европе. Вернувшись в Италию (1592), был арестован в Венеции и выдан инквизиционному суду в Риме. Он отказался отречься от своих учений и после семилетнего тюремного заключения был сожжён на костре как еретик и нарушитель монашеского обета. В 1889 году на месте казни в Риме ему был воздвигнут памятник.

Одно из множества выставленных против него обвинений — **учение Бруно о бесконечности вселенной и множестве миров.**



Памятник Джордано Бруно на
площади Кампо деи Фиори в
Риме, установленный на месте
казни философа (скульптор
Эttore Феррари, 1889 г.)

Галиле́о Галиле́й (итал. Galileo Galilei; 15 февраля 1564, Пиза — 8 января 1642, Арчетри) — итальянский физик, механик, астроном, философ, математик, оказавший значительное влияние на науку своего времени. Он первым использовал телескоп для наблюдения небесных тел и сделал ряд выдающихся астрономических открытий. Галилей — основатель экспериментальной физики. Своими экспериментами он убедительно опроверг умозрительную метафизику Аристотеля и заложил фундамент классической механики].



При жизни был известен **как активный сторонник гелиоцентрической системы мира**, что привело Галилея к серьёзному конфликту с католической церковью.

24 февраля 1616 года одиннадцать квалификаторов (экспертов инквизиции) официально определили гелиоцентризм как опасную ересь:

«Утверждать, что Солнце стоит неподвижно в центре мира — мнение нелепое, ложное с философской точки зрения и формально еретическое, так как оно прямо противоречит Священному Писанию.

Утверждать, что Земля не находится в центре мира, что она не остаётся неподвижной и обладает даже суточным вращением, есть мнение столь же нелепое, ложное с философской и греховное с религиозной точки зрения».

«Вследствие рассмотрения твоей вины и сознания твоего в ней присуждаем и объявляем тебя, Галилей, за всё вышеизложенное и исповеданное тобою под сильным подозрением у сего Св. судилища в ереси, как одержимого ложною и противною Священному и Божественному Писанию мыслью, будто Солнце есть центр земной орбиты и не движется от востока к западу, Земля же подвижна и не есть центр Вселенной. Также признаем тебя ослушником церковной власти, запретившей тебе излагать, защищать и выдавать за вероятное учение, признанное ложным и противным Св. Писанию... Дабы столь тяжкий и вредоносный грех твой и ослушание не остались без всякой мзды и ты впоследствии не сделался бы ещё дерзновеннее, а, напротив, послужил бы примером и предостережением для других, мы постановили книгу под заглавием «Диалог» Галилео Галилея запретить, а тебя самого заключить в тюрьму при Св. судилище на неопределённое время».

Галилей был приговорён к тюремному заключению на срок, который установит Папа. Его объявили не еретиком, а «сильно заподозренным в ереси»; такая формулировка также была тяжким обвинением, однако спасала от костра. После оглашения приговора Галилей на коленях произнёс предложенный ему текст отречения. Копии приговора по личному распоряжению Папы Урбана были разосланы во все университеты католической Европы.

Папа не стал долго держать Галилея в тюрьме. Вскоре после вынесения приговора Галилея поселили на одной из вилл Медичи, откуда он был переведён во дворец своего друга, архиепископа Пикколомини в Сиене. Спустя пять месяцев Галилею было разрешено отправиться на родину, и он поселился в Арчетри, рядом с монастырём, где находились его дочери. Здесь он провёл остаток жизни под домашним арестом и под постоянным надзором инквизиции.

«И всё-таки она вертится»

Общеизвестна легенда, по которой после показного отречения Галилей сказал: «И всё-таки она вертится!» Однако доказательств тому нет.

Как обнаружили историки, данный миф был запущен в обращение в 1757 году журналистом Джузеппе Баретти и стал широко известен в 1761 году после перевода книги Баретти на французский.

Человек и его интерес к мышцам

Впервые о наличии в человеческом теле мышц говорили еще в древности. Египтяне, римляне, персы, китайцы упоминают в своих книгах об этих структурах, находящихся под кожей человека.

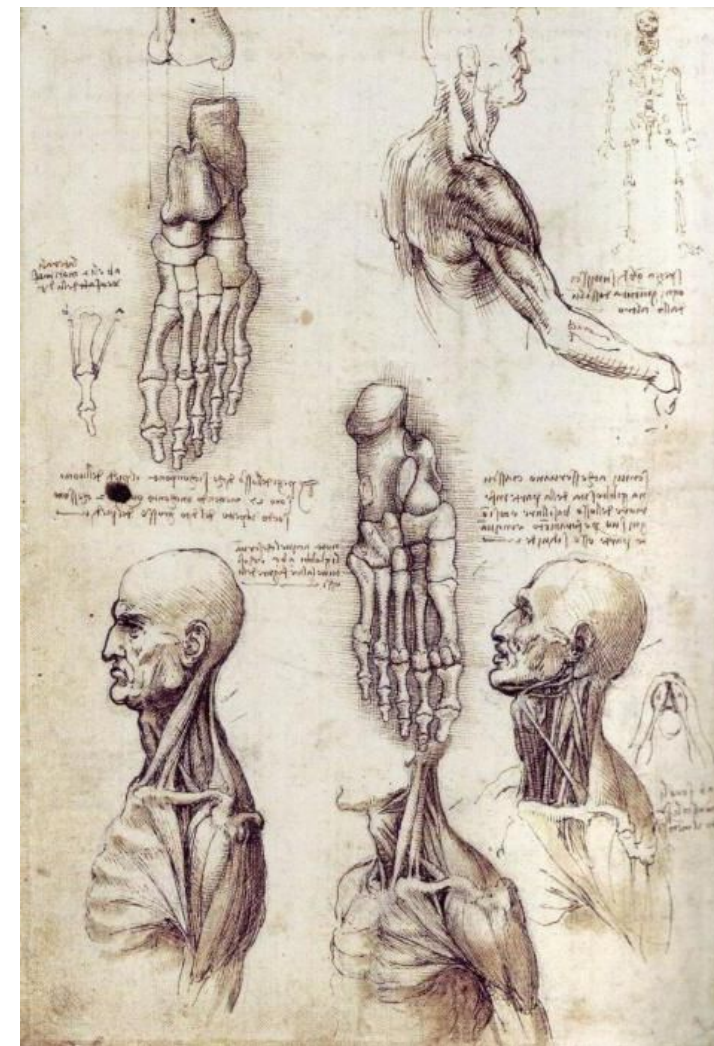
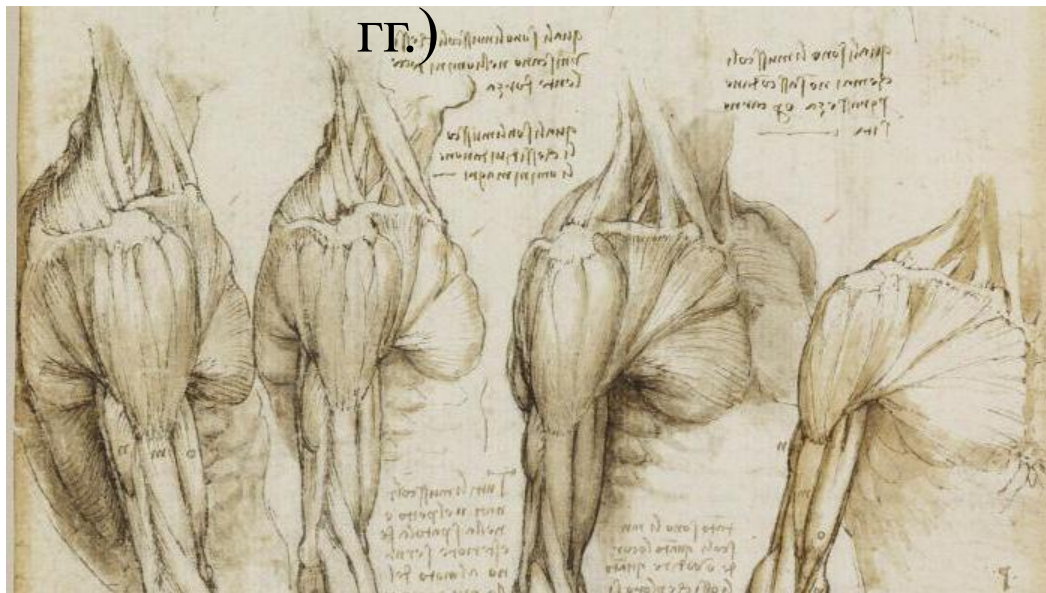
Среди первых известных истории ученых-анатомов следует назвать **Алкемона из Кратоны**, который жил в V в. до н. э. Он первый начал анатомировать (вскрывать) трупы животных, чтобы изучить строение их тела, и высказал предположение о том, что органы чувств имеют связь непосредственно с головным мозгом, и восприятие чувств зависит от мозга.

Гиппократ (ок. 460 — ок. 370 до н. э.) — один из выдающихся ученых медицины Древней Греции. Изучению анатомии, эмбриологии и физиологии он придавал первостепенное значение, считая их основой всей медицины. Он собрал и систематизировал наблюдения о строении тела человека, описал кости крыши черепа и соединения костей при помощи швов, строение позвонков, ребер, внутренние органы, орган зрения, **мышцы**, крупные сосуды.

Самым выдающимся ученым в разных областях медицины после Гиппократы стал римский анатом и физиолог **Клавдий Гален (ок. 130 — ок. 201)**. Он впервые начал читать курс анатомии человека, сопровождая вскрытием трупов животных, главным образом обезьян. **Вскрытие человеческих трупов в то время было запрещено**, в результате чего Гален, факты без должных оговорок, переносил на человека строение тела животного. Обладая энциклопедическими знаниями, он описал 7 пар (из 12) черепных нервов, соединительную ткань, нервы мышц, кровеносные сосуды печени, почек и других внутренних органов, надкостницу, связки.

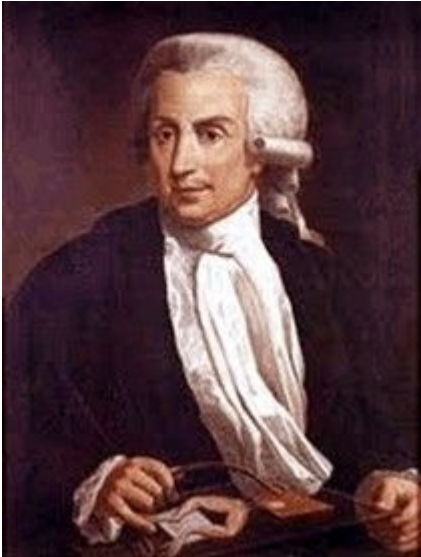
Однако описания конкретно мышц как таковых встречается гораздо позже. Огромный вклад в это внес **Леонардо да Винчи**. Из 600 с лишним рисунков по анатомии человека, которые он после себя оставил, большая часть посвящена именно мышцам, их расположению на теле, строению, внешнему виду.

Рисунки Леонардо да Винчи (1452-1519)



Физиологию мышц исследовали некоторые ученые XVIII-XX веков:

Луиджи Гальвани - открыл явление электрических импульсов в мышцах и животных тканях.



Пионером исследования мышечного сокращения и, в частности, роли электрического поля в живом организме был профессор анатомии из Болонского университета Луиджи Гальвани (1737-1798).

Начиная с 1775 года он стал интересоваться взаимосвязью между "электричеством и жизнью".

Много времени он посвятил изучению роли различных металлов в их способности вызывать мышечные сокращения. Гальвани пришел к выводу, что если нерв и мышца лежат на одинаковых металлических пластинах, то замыкание пластин проволокой не дает никакого эффекта. Но если пластины изготовлены из разных металлов, их замыкание сопровождается мышечным сокращением. Эти эксперименты привели к открытию животного электричества.



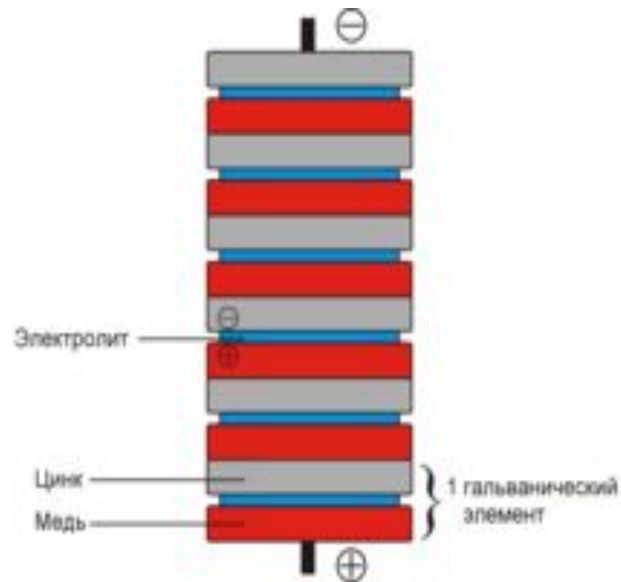
Алессандро Вольт (1745-1827) продолжил эти эксперименты.

Во́льтов сто́лб — устройство, применявшееся на заре электротехники для получения электричества.

В 1800 году итальянский учёный Алессандро Вольта опустил в банку с кислотой две пластинки — цинковую и медную — и соединил их проволокой. После этого цинковая пластина начала растворяться, а на медной стали выделяться пузырьки газа. Вольта предположил и доказал, что по проволоке протекает электрический ток.

Так был изобретён «элемент Вольта» — первый гальванический элемент. Для удобства Вольта придал ему форму вертикального цилиндра (столба), состоящего из соединённых между собой колец цинка, меди и сукна, пропитанных кислотой. Вольтов столб высотой в полметра создавал напряжение, чувствительное для человека.

Вольтов столб



Физиология мышц исследовали и другие ученые XIX-XX веков:

Н. Е. Введенский - описал и установил оптимум и пессимум электрического возбуждения в мышцах.

Г. Гельмгольц, Ю. Либих, Вислиценус, В. Я. Данилевский - подробно изучили и описали физиологические особенности функционирования мышечной ткани, в том числе теплоотдачу при физических нагрузках и питании мышц.

Наука о мышцах – миология!

Мышцам присуще свойство сократимости!

А присуще ли это свойство немышечным тканям?

Свойство сократимости обнаруживается не только в животном мире, но и у ряда растений (росянка, захватывающая насекомых), у микроорганизмов и одноклеточных (колебание жгутиков, амебоидные движения клеток).

Клетка – элементарная структурная единица живой материи

Клетка — структурно-функциональная элементарная единица строения и жизнедеятельности всех организмов (кроме вирусов и вироидов (инфекционных агентов, состоящих только из кольцевой РНК) — форм жизни, не имеющих клеточного строения).

Клетка обладает собственным обменом веществ, способна к самостоятельному существованию, самовоспроизведению (животные, растения и грибы).

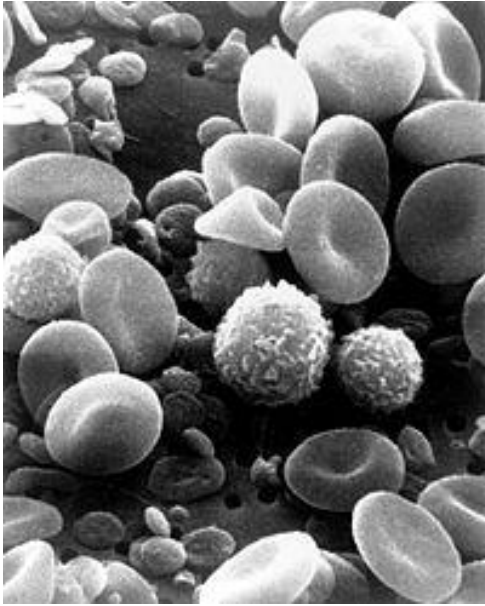
Т.о., клетка — это структурно-функциональная единица живого организма, способная к делению и обмену с окружающей средой. Она осуществляет передачу генетической информации путем самовоспроизведения.

Клеточная теория — одно из общепризнанных биологических обобщений, утверждающих единство принципа строения и развития мира растений, животных и остальных живых организмов с клеточным строением, в котором **клетка рассматривается в качестве единого структурного элемента живых организмов.**

Клеточная теория — основополагающая для биологии теория, сформулированная в середине XIX века, предоставившая базу для понимания закономерностей живого мира и для развития эволюционного учения. **Маттиас Шлейден и Теодор Шванн** сформулировали клеточную теорию, основываясь на множестве исследований о клетке (1838—1839 г.). Они ввели в науку основополагающее представление о клетке: **«вне клеток нет жизни».**

Рудольф Вирхов позднее (1855 г.) дополнил её важнейшим положением **«всякая клетка происходит от другой клетки».**

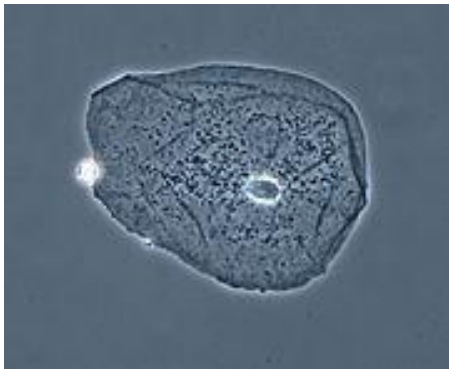
Как выглядят клетки



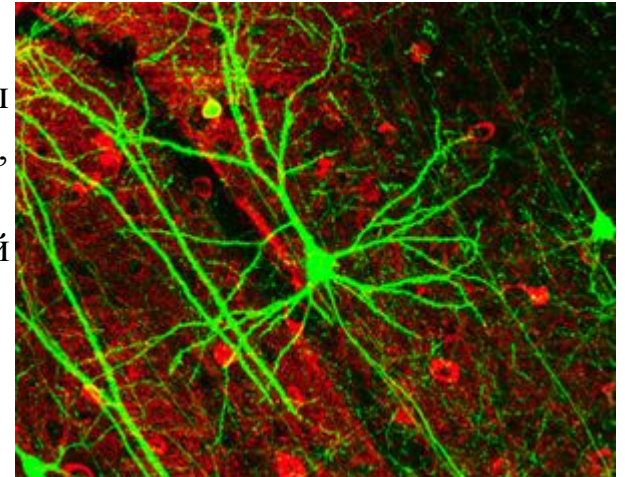
Клетки крови человека



Одноклеточная водоросль *Micrasterias radiata*
(дифференциальная интерференционно-контрастная
микроскопия)

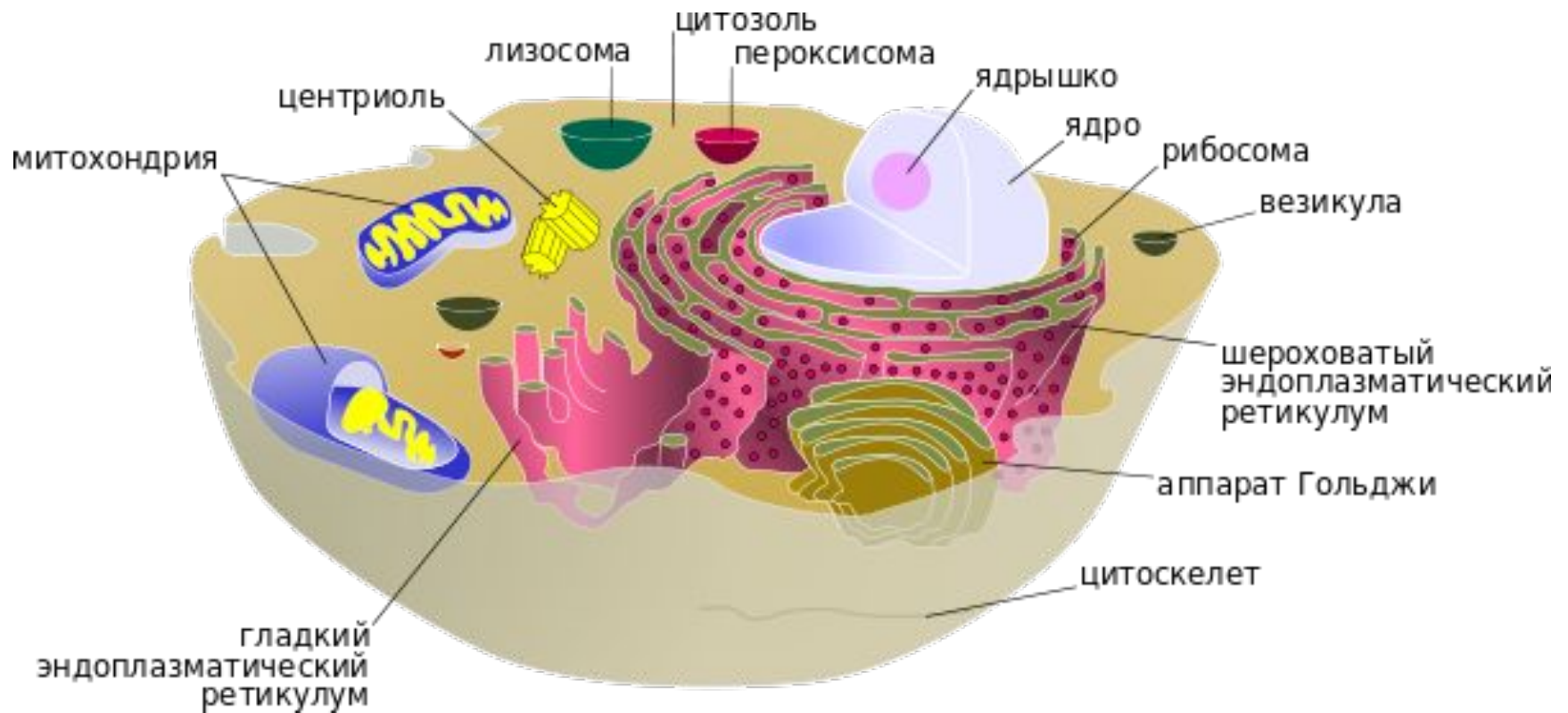


Клетки эпителия щеки (фазово-контрастная микроскопия)



Пирамидный нейрон коры
головного мозга мыши,
экспрессирующий
зелёный флуоресцентный
белок (GFP)

Схематическое изображение животной клетки



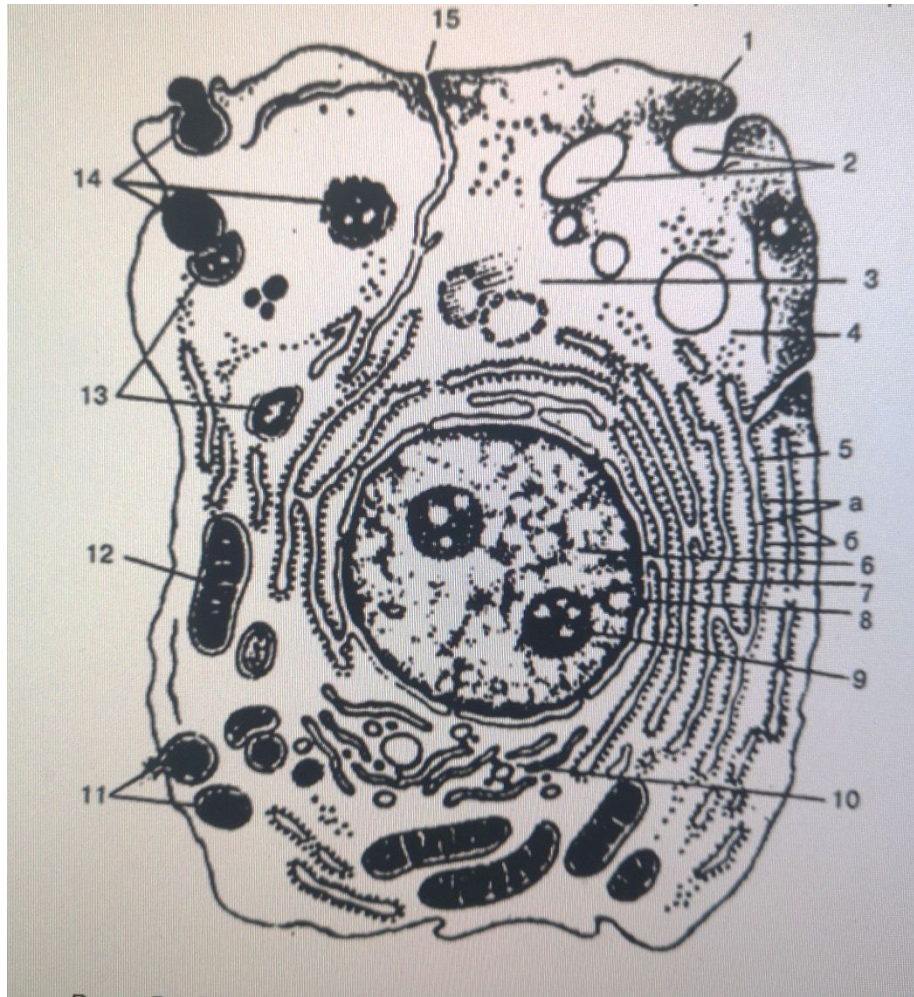


Схема ультрамикроскопического строения клетки (по М. Р. Сапину, Г. Л. Билич, 1989):

1 — цитолемма (плазматическая мембрана);
 2 — пиноцитозные пузырьки;
 3 — центросома (клеточный центр, цитоцентр); 4 — гиалоплазма;
 5 — эндоплазматическая сеть (а — мембраны эндоплазматической сети, б — рибосомы);
 6 — ядро; 7 — связь перинуклеарного пространства с полостями эндоплазматической сети;
 8 — ядерные поры; 9 — ядрышко;
 10 — внутриклеточный сетчатый аппарат (комплекс Гольджи);
 11 — секреторные вакуоли; 12 — митохондрии; 13 — лизосомы;
 14 — три последовательные стадии фагоцитоза;
 15 — связь клеточной оболочки (цитолеммы) с мембранами эндоплазматической сети.

Клеточный центр, или centrosoma — немембранный органоид в клетках эукариот, состоит из двух центриолей и перичентриолярного материала. Является главным **центром организации микротрубочек (ЦОМТ)** эукариотической клетки, играет важнейшую роль в клеточном делении, участвуя в формировании веретена деления. Из centrosomas образуются реснички и жгутики.

Centrosomas характерны для клеток животных, их нет у высших растений, у высших грибов, у некоторых простейших!

Гиалоплазма — жидкое содержимое цитозоля или цитоплазмы клетки.

Эндоплазматический ретикулум (ЭПР) или эндоплазматическая сеть (ЭПС), — внутриклеточная органелла эукариотической клетки, представляющая собой разветвлённую систему из окружённых мембраной уплощённых полостей, пузырьков и канальцев. При участии эндоплазматического ретикулума происходит трансляция и транспорт белков, синтез и транспорт липидов и стероидов.

Клеточное ядро — окружённый двумя мембранами компартмент эукариотической клетки (в клетках прокариот ядро отсутствует). В ядре (хромосомах) заключена большая часть генетического материала клетки, представленного несколькими линейными длинными молекулами ДНК, связанного с белками.

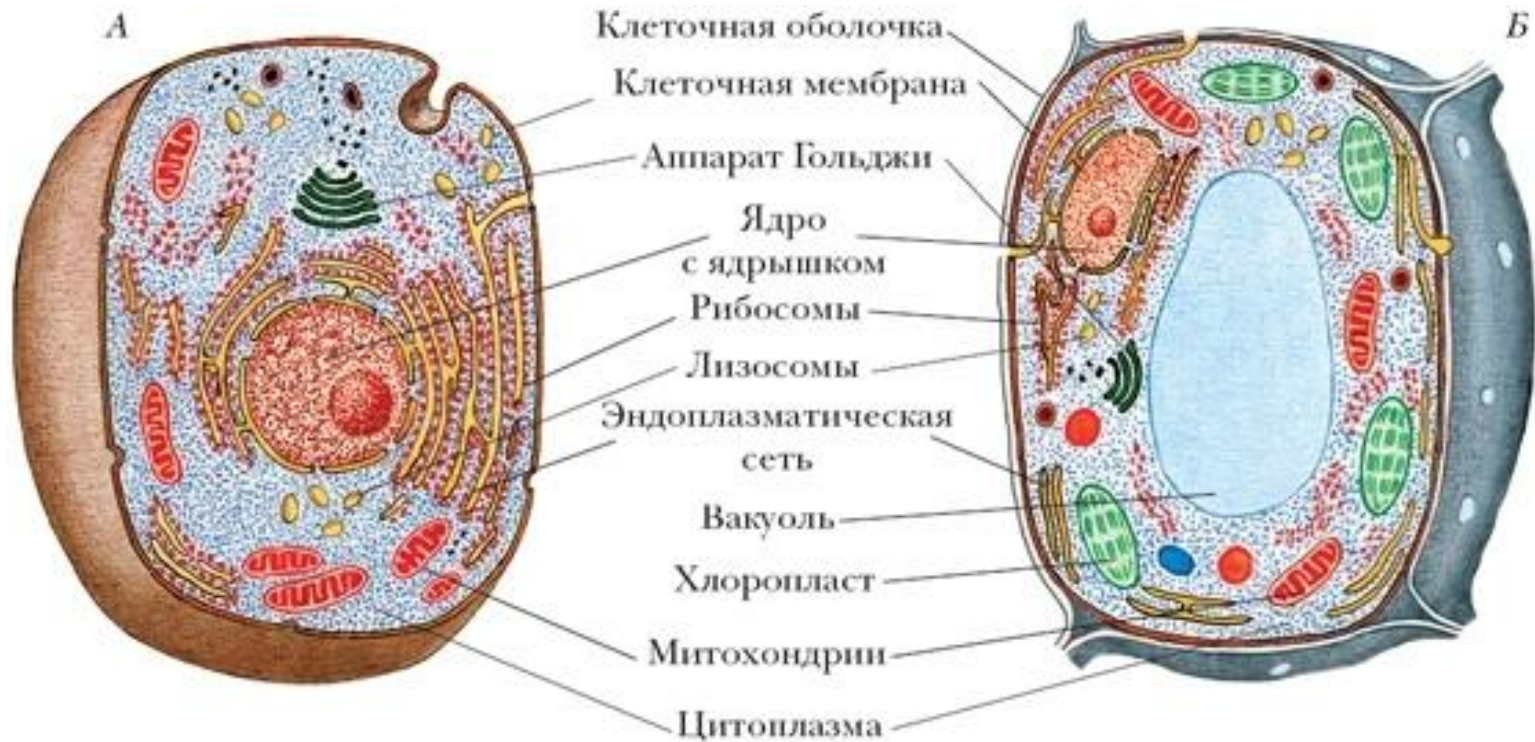
Ядрышко — немембранный внутриядерный субкомпаратмент, присущий всем без исключения эукариотическим организмам. Представляет собой комплекс белков и рибонуклеопротеидов, формирующийся вокруг участков ДНК, которые содержат гены рРНК — ядрышковых организаторов. **Основная функция ядрышка — образование рибосомных субъединиц.**

Аппара́т (ко́мплекс) Го́льджи — мембранная структура эукариотической клетки, органелла, в основном предназначенная для выведения веществ, синтезированных в эндоплазматическом ретикулуме. Аппарат Гольджи назван в честь итальянского учёного Камилло Гольджи, впервые обнаружившего его в 1898 году.

Функции: В аппарате Гольджи происходит формирование «трехнаправленного белкового потока»: созревание и транспорт белков плазматической мембраны; созревание и транспорт секретов; созревание и транспорт ферментов лизосом.

С помощью везикулярного транспорта прошедшие через аппарат Гольджи белки доставляются «по адресу» в зависимости от полученных ими в аппарате Гольджи «меток». Механизмы этого процесса также не до конца понятны. Известно, что транспорт белков из аппарата Гольджи требует участия специфических мембранных рецепторов, которые опознают «груз» и обеспечивают избирательную стыковку пузырька с той или иной органеллой!

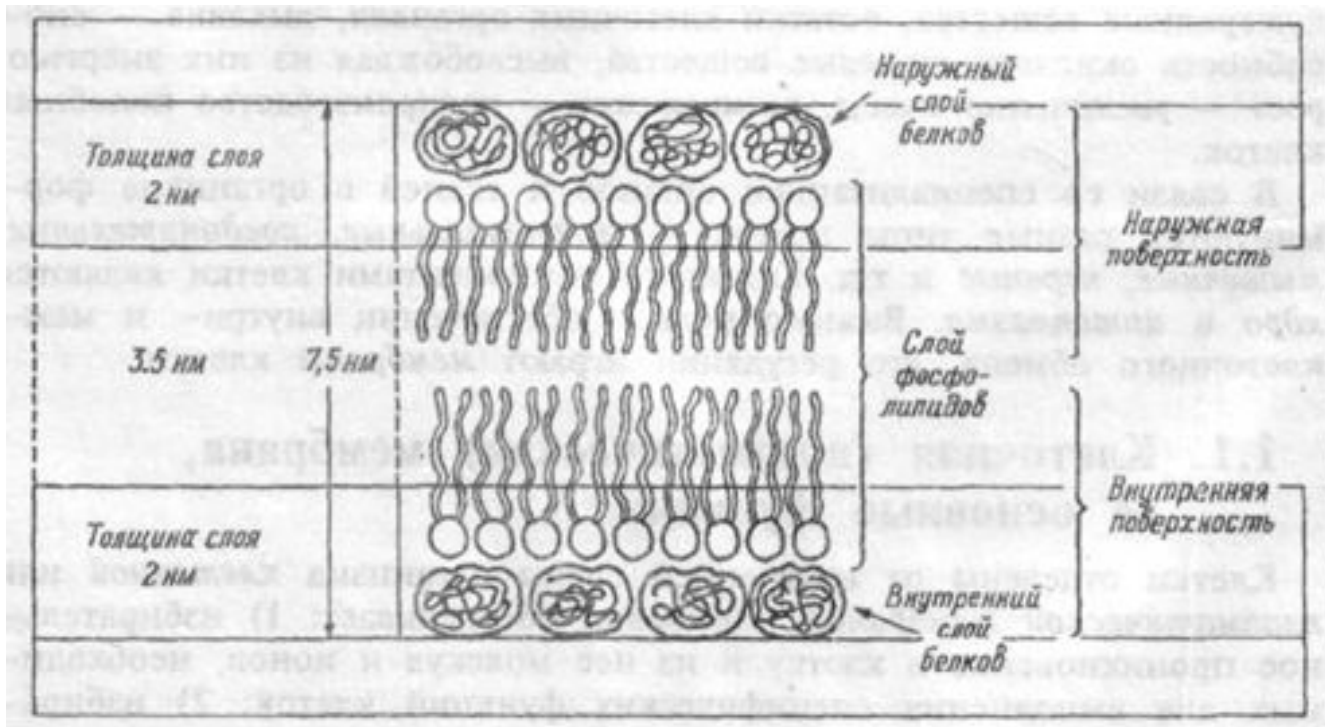
Отличия животной и растительной клеток



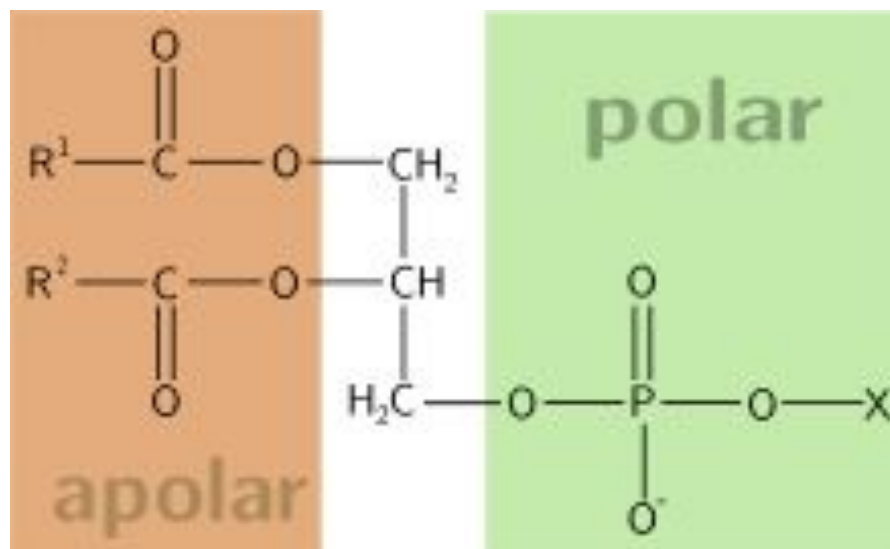
Строение животной (А) и растительной (Б) клеток

Каждая клетка имеет мембрану

Клеточная мембрана (или **цитолемма**, или **плазмалемма**, или **плазматическая мембрана**) отделяет содержимое любой клетки от внешней среды, обеспечивая её целостность; регулирует обмен между клеткой и средой; внутриклеточные мембраны разделяют клетку на специализированные замкнутые *отсеки* — *компартменты* или *органеллы*, в которых поддерживаются определённые условия среды.

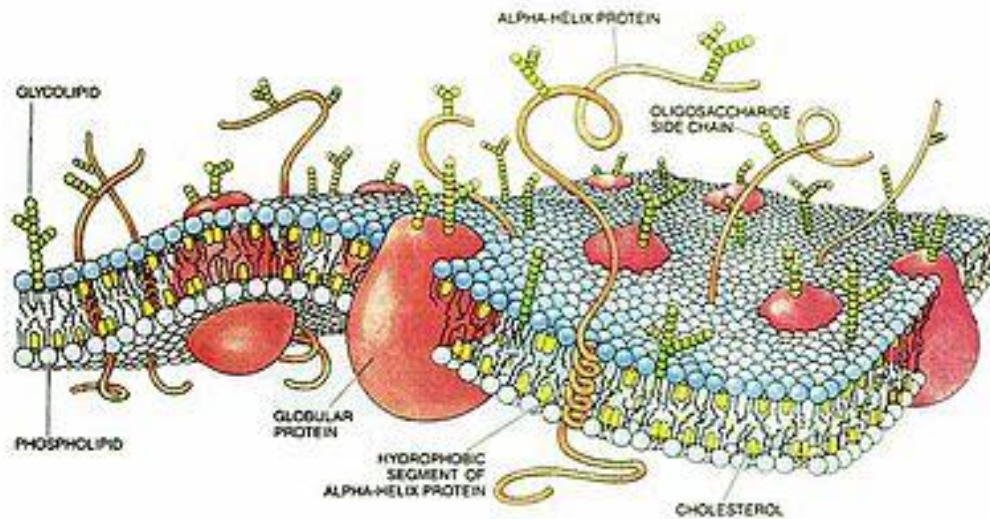


Строение мембраны (схема)



фосфолипид

Фосфолипиды — сложные липиды, сложные эфиры многоатомных спиртов и высших жирных кислот. Содержат **остаток фосфорной кислоты** и соединённую с ней добавочную группу атомов различной химической природы.



Изображение клеточной мембраны.

Маленькие голубые и белые шарики соответствуют гидрофильным «головкам» фосфолипидов, а присоединённые к ним линии — гидрофобным «хвостам». На рисунке показаны интегральные мембранные белки (красные глобулы и желтые спирали). Желтые овальные точки внутри мембраны — молекулы холестерина.

Жёлто-зеленые цепочки бусинок на наружной стороне мембраны — **цепочки олигосахаридов, формирующих гликокаликс.**

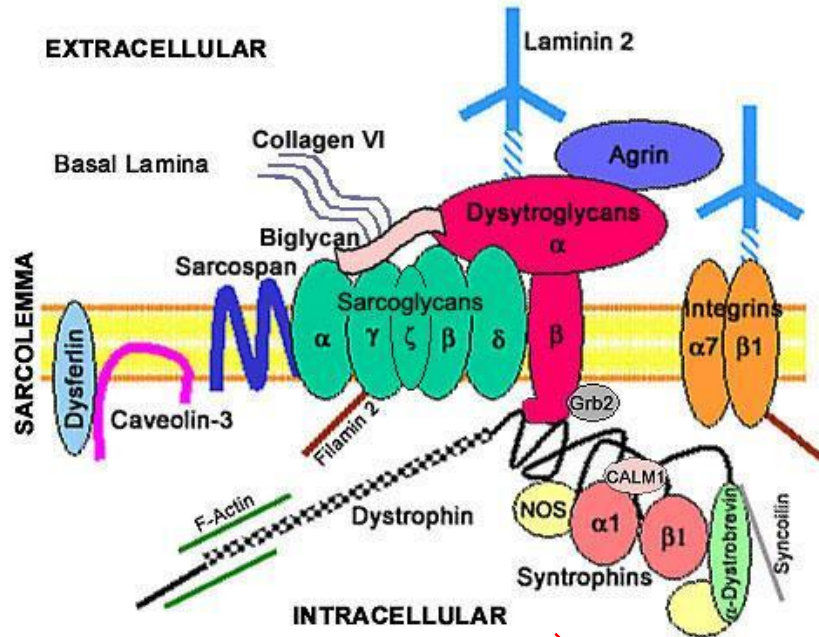
Современными методами электронной микроскопии была определена толщина клеточных мембран (6—12 нм). Химический анализ показал, что мембраны в основном состоят из липидов и белков.

Согласно жидкостно-мозаичной модели, мембрана представлена **бислоем фосфолипидных молекул**, ориентированных таким образом, что гидрофобные концы молекул находятся внутри бислоя, а гидрофильные направлены в водную фазу;

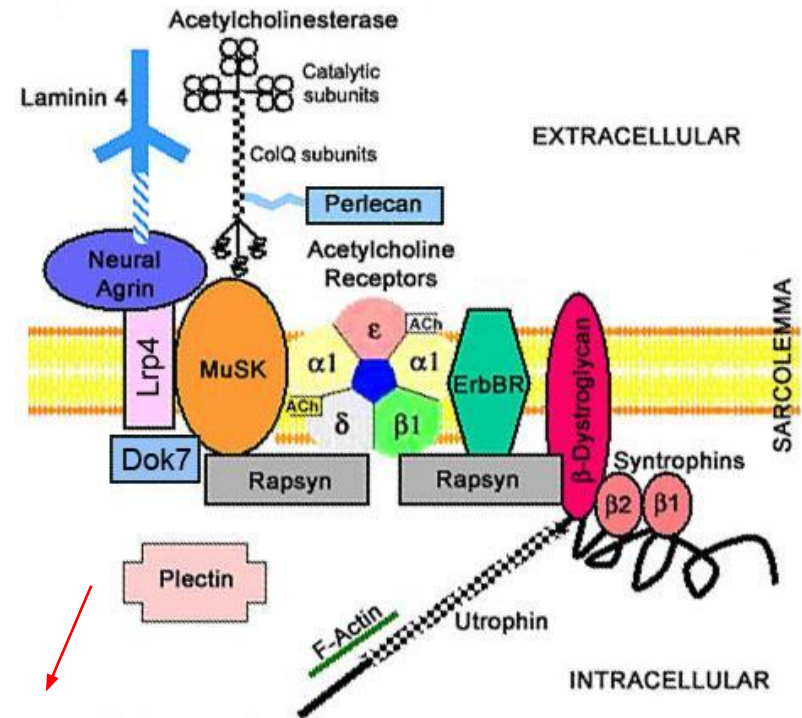
В фосфолипидном бислое **интегрированы глобулярные белки**, полярные участки которых образуют гидрофильную поверхность в водной фазе. Эти интегрированные белки выполняют различные функции, в том числе рецепторную, ферментативную, образуют ионные каналы, являются мембранными насосами и переносчиками ионов и молекул.

MEMBRANE-ASSOCIATED PROTEIN COMPLEXES IN SKELETAL MUSCLE FIBERS & CONNECTIVE TISSUE

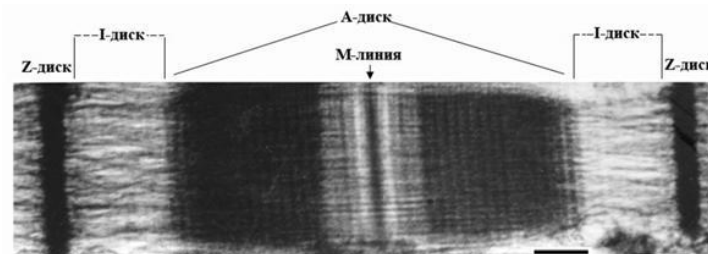
Extrajunctional muscle membrane: Associated proteins



Neuromuscular Junction: Associated proteins



миофибриллы
(саркомеры)



Функции мембраны

1. **Барьерная функция** выражается в том, что мембрана при помощи соответствующих механизмов участвует в создании концентрационных градиентов, препятствуя свободной диффузии. При этом мембрана принимает участие в механизмах электрогенеза. К ним относятся механизмы создания потенциала покоя, генерация потенциала действия, механизмы распространения биоэлектрических импульсов по однородной и неоднородной возбудимым структурам.
2. **Регуляторная функция** клеточной мембраны заключается в тонкой регуляции внутриклеточного содержимого и внутриклеточных реакций за счет рецепции внеклеточных биологически активных веществ, что приводит к изменению активности ферментных систем мембраны и запуску механизмов вторичных «месенджеров» («посредников»).
3. **Преобразование внешних стимулов незлектрической природы в электрические сигналы** (в рецепторах).
4. **Высвобождение нейромедиаторов в синаптических окончаниях.**

А какая функция не указана?

Виды транспорта веществ через мембрану клетки

Через мембрану должны проходить молекулы разных веществ. Они могут быть растворимыми в воде (гидрофильными) или в жирах (гидрофобными), заряженными (ионы K^+ , Na^+ , NO_3^- , Ca^{2+}) или незаряженными (CO_2 , O_2 , H_2O , аминокислоты, сахара), большими (белки, полисахариды) или маленькими.

Трудности транспорта веществ через мембраны связаны с тем, что многие элементы минерального питания клетка поглощает в ионной форме, а мембраны имеют электрический заряд.

Поэтому

Если транспортируемая молекула не заряжена, то направление ее движения определяется только разностью концентраций этого вещества по обеим сторонам мембраны (градиентом концентрации): молекулы передвигаются в сторону их меньшей концентрации.

Однако если молекула заряжена, то на ее транспорт влияет и разница электрических потенциалов на сторонах мембраны (электрический градиент).

Виды транспорта веществ через мембрану клетки

1. **Диффузия** — **пассивный транспорт**, она происходит по градиенту электрохимического потенциала без траты энергии. Такие молекулы, как **кислород**, легко растворяются в липидных бислоях и поэтому быстро проходят через мембрану. Также диффундируют через мембрану с большой скоростью молекулы **углекислого газа (44 Да), этанола (46 Да), мочевины (60 Да)**. Они проскакивают через отверстия, которые образуются между колеблющимися «хвостами» липидных молекул.
2. **Облегченная диффузия** — когда маленькие водорастворимые молекулы (сахара, аминокислоты, нуклеотиды) через гидрофобный бислой мембраны переносят специальные белки, которые называют мембранными транспортными белками (белками-переносчиками). При этом транспорт растворенных веществ через мембрану происходит по градиенту электрохимического потенциала (без затрат энергии).
3. **Пиноцитоз и фагоцитоз** — транспорт крупных молекул, например белков, полинуклеотидов, полисахаридов.
4. **Активный перенос** — когда специальные белки, находящиеся в мембране, транспортируют через нее растворенные вещества против градиента электрохимического потенциала с использованием энергии, освобождаемой, например, при гидролизе АТФ. Такие белки получили название **ионных насосов**.
5. **Ионные каналы** — порообразующие белки (одиночные либо целые комплексы), поддерживающие разность потенциалов, которая существует между внешней и внутренней сторонами клеточной мембраны всех живых клеток. Относятся к транспортным белкам.

В мембране по функциональному признаку различают следующие белки:

1. Структурные белки.

2. Рецепторы.

3. Ферменты.

4. Каналы.

5. Насосы

Структурные белки составляют остов или основу мембраны.

Остальные белки обеспечивают транспорт веществ через мембрану.

Рецепторы – это белковые образования, расположенные на мембране и обладающие избирательной чувствительностью к определенным химическим веществам.

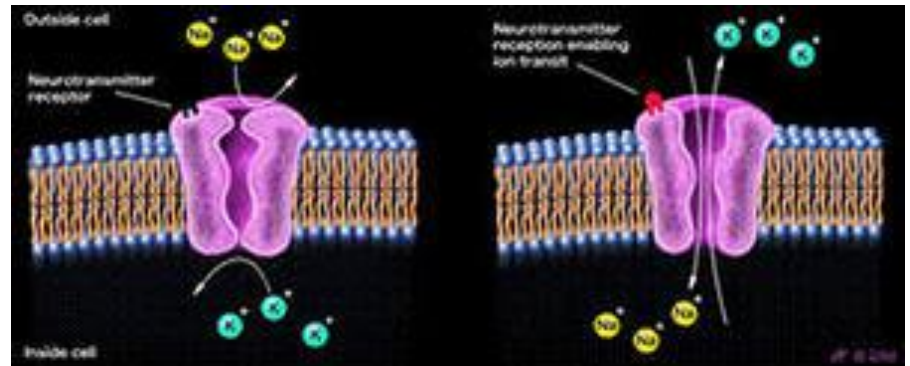
При взаимодействии медиатора (лиганда) с этим рецептором может происходить открытие ионных каналов (Рецепторы, связанные с гетеротримерными G-белками, рецептор инсулина или эпидермального фактора роста).

Ферменты – это белковые структуры, выполняющие роль переносчиков химических веществ через мембрану. Некоторые из них обладают АТФ-азной активностью, т.е. способны расщеплять АТФ и высвобождать энергию, которая затрачивается на перенос вещества.

Ионный канал – это транспортирующая система для соответствующего иона, которая образована интегративными белками мембраны.

Ионные каналы подразделяются на:

1. Ионоселективные
2. Каналы "утечки"
3. Каналы "насосы"



Ионоселективные каналы:

1. Осуществляют пассивный транспорт ионов
2. Участвуют в формировании на мембране электрических потенциалов
3. Обладают селективностью – избирательной пропускной способностью для ионов Na⁺, K⁺, Cl⁻, Ca²⁺

Каналы "утечки":

1. Осуществляют пассивный транспорт
2. Не обладают селективностью
3. Не имеют ворот (т.е. всегда открыты)
4. Обладают низкой проницаемостью

Каналы "насосы" (Na-K; Са насосы):

1. Осуществляют активный транспорт
2. Как правило, работают против градиента концентраций
3. Поддерживают ионную асимметрию
4. Их работа осуществляется с затратой энергии (АТФ)



Ионные каналы обеспечивают два важных свойства мембраны: **селективность и проводимость.**

Мембранный потенциал

Мембранный потенциал, также трансмембранный потенциал или напряжение мембраны, иногда потенциал Нернста — разница в электрическом потенциале (электрический градиент), возникающая между зарядами внутренней и внешней стороны полупроницаемой мембраны (в частном случае мембраны клетки).



Электрический потенциал

Электрический потенциал — временная компонента четырёхмерного электромагнитного потенциала, называемый также иногда скалярным потенциалом (скалярным — в трёхмерном смысле; скаляром в релятивистском смысле — инвариантом группы Лоренца — он не является, то есть не является неизменным при смене системы отсчёта).

Через электрический потенциал выражается напряжённость электрического поля:



В современной физике электромагнитный потенциал обычно означает четырёхмерный потенциал электромагнитного поля, являющийся 4-вектором (1-формой). Именно в связи с векторным (4-векторным) характером электромагнитного потенциала электромагнитное поле относится к классу векторных полей в том смысле, который употребляется в современной физике по отношению к фундаментальным бозонным полям (например, гравитационное поле является в этом смысле не векторным, а тензорным полем).

? Ну что, стало понятным, что такое мембранный потенциал?

В 1948 г А. Ходжкин, А. Хаксли и Б. Катц (английские электрофизиологи) получили Нобелевскую премию за «оперирование на аксонах нейронов». Именно эти ученые разработали современную мембранную теорию возникновения биоэлектрических потенциалов, или *теорию калий-натриевого насоса*.

Потенциал покоя. Мембранный потенциал покоя — электрический потенциал (дисбаланс между положительно и отрицательно заряженными ионами) между внутренней стороной плазматической мембраны и наружной поверхностью клеточной мембраны. По отношению к наружной поверхности в покое внутренняя сторона мембраны заряжена всегда отрицательно. У теплокровных потенциал покоя составляет: в волокнах скелетных мышц — 90 мВ, в клетках миокарда — 80, в нервных клетках и волокнах — 60–70, в клетках гладких мышц — 30–70 мВ.

То, что внешняя мембрана заряжена положительно, а внутренняя отрицательно можно легко убедиться, если ввести внутрь клетки микроэлектрод, соединённый с регистрирующей установкой.

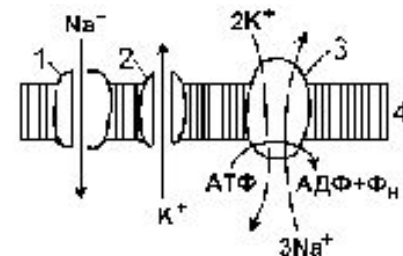
Как только электрод попадает внутрь клетки, он мгновенно приобретает некоторый постоянный электроотрицательный потенциал по отношению к электроду, расположенному в окружающей клетку жидкости.

Величина внутриклеточного электрического потенциала у нервных клеток и волокон, например, гигантских нервных волокон кальмара, в покое составляет около -70 мВ. Эту величину называют мембранным потенциалом покоя (МПП).

(Ноздрачёв А.Д. и др.)

! Согласно современной мембранной теории потенциал покоя возникает за счет пассивного и активного движения ионов через мембрану.

Активный перенос ионов осуществляется в результате деятельности ионного калий-натриевого насоса («помпы»). Активный транспорт ионов натрия из клетки связан со входом ионов калия в клетку. В сопряженном калий-натриевом насосе движение ионов осуществляется переносчиками, а последние транспортируются с участием метаболической энергии распада АТФ. **За счет энергии гидролиза одной молекулы АТФ три иона натрия выводятся наружу, а два иона калия поступают внутрь клетки.**



В мышечных волокнах в состоянии покоя на обеспечение работы ионных насосов тратится до 20% энергетических ресурсов клетки.

Мембрана (**особенно в мышечных волокнах!**) также проницаема и для ионов Cl^- . Распределение ионов хлора по обе стороны мембраны клетки противоположно распределению ионов калия. В клетках с высокой проницаемостью для ионов хлора ионы K^+ и Cl^- в равной степени участвуют в создании потенциала покоя, в других клетках вклад в этот потенциал ионов Cl^- невелик.

Таким образом, свойственный клетке потенциал покоя обусловлен главным образом движением ионов K^+ по градиенту концентрации.

Потенциал покоя является основой возникновения распространяющегося возбуждения (импульса) в возбудимых тканях.

Снижение величины мембранного потенциала (покоя) называется **деполяризацией мембраны**, а увеличение — **гиперполяризацией**.

Пассивное движение ионов осуществляется по градиенту концентрации и не требует затрат энергии. В состоянии покоя клеточная мембрана более проницаема для ионов калия. Цитоплазма мышечных и нервных клеток содержит в 30–50 раз больше ионов калия, чем в межклеточной жидкости. Ионы калия в цитоплазме находятся в свободном состоянии и согласно градиенту концентрации диффундируют через клеточную мембрану во внеклеточную жидкость, в ней они не рассеиваются, а удерживаются на внешней поверхности мембраны внутриклеточными анионами.

Ионов натрия в 8–10 раз больше во внеклеточной жидкости, чем в клетке, проницаемость их через мембрану незначительно.

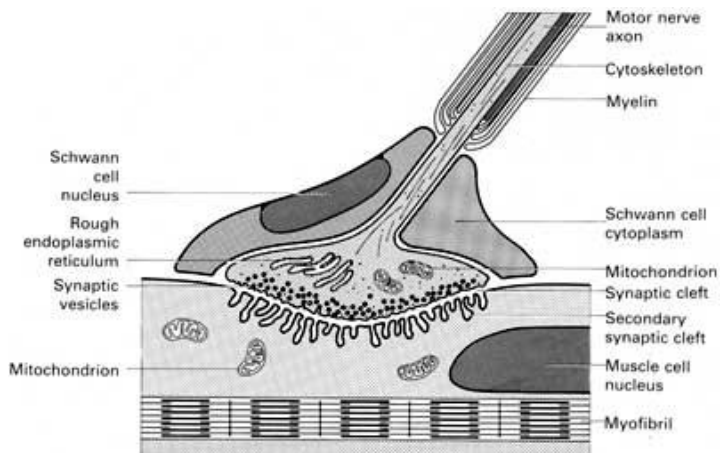
**Ионы натрия и калия имеют положительные заряды!
Почему же возникает потенциал покоя? Что его создает?**

! Внутри клетки содержатся в основном **анионы органических кислот: аспарагиновой, уксусной, пировиноградной и др.** Анионы не могут проникать через мембрану и остаются в клетке, располагаясь на внутренней поверхности мембраны и участвуя в формировании отрицательного заряда.

Итак, подытожим:

- 1.Первый этап создания внутренней отрицательности мембраны: обмен Na^+ на K^+ ...
- 2.Второй этап создания отрицательности: утечка ионов K^+ из клетки (по градиенту концентрации)
- 3.Натрий не может свободно пройти внутрь клетки (натриевые каналы в норме закрыты), а вот калий как раз может легко выходить из клетки наружу через калиевые каналы утечки. Он уносит с собой положительные заряды. Из-за этого внутри клетки нарастает отрицательность...
4. Анионы органических веществ пройти через мембрану не могут и создают внутри клетки отрицательный заряд у мембраны.

Электромеханическое сопряжение



Синапс (греч. σύναψις, от συνάπτειν — обнимать, обхватывать, пожимать руку) — место контакта между двумя нейронами или между нейроном и получающей сигнал эффекторной клеткой. Служит для передачи нервного импульса между двумя клетками.

Когда нервный импульс достигает окончания аксона, на деполяризованной пресинаптической мембране открываются **потенциалзависимые Ca^{2+} каналы**. Вход Ca^{2+} в аксональное расширение (пресинаптическую мембрану) способствует высвобождению химических нейромедиаторов, находящихся в виде везикул (пузырьков) из окончания аксона. Медиаторы (в нервно-мышечном синапсе это всегда **ацетилхолин**) синтезируются в соме нервной клетки и путем аксонального транспорта транспортируются к окончанию аксона, где и выполняют свою роль. **Медиатор диффундирует через синаптическую щель и связывается со специфическими рецепторами на постсинаптической мембране**. Так как медиатором в нервно-мышечном синапсе является **ацетилхолин**, то **рецепторы постсинаптической мембраны называют холинорецепторами**. В результате этого процесса на постсинаптической мембране открываются **хемочувствительные Na^{+} -каналы**, возникает **деполяризация**, величина которой различна, и зависит от количества выделенного медиатора. Чаще всего возникает локальный процесс, который называют **потенциалом концевой пластинки (ПКП)**. При повышении частоты стимуляции нервного волокна, усиливается деполяризация пресинаптической мембраны, а, следовательно, возрастает количество выделяемого медиатора и число активированных хемочувствительных Na^{+} -каналов на постсинаптической мембране. Таким образом, возникают ПКП, которые по амплитуде деполяризации суммируются до порогового уровня, после чего, на мембране мышечного волокна, окружающей синапс, возникает **Потенциал Действия**, который обладает способностью к распространению вдоль мембраны мышечного волокна.

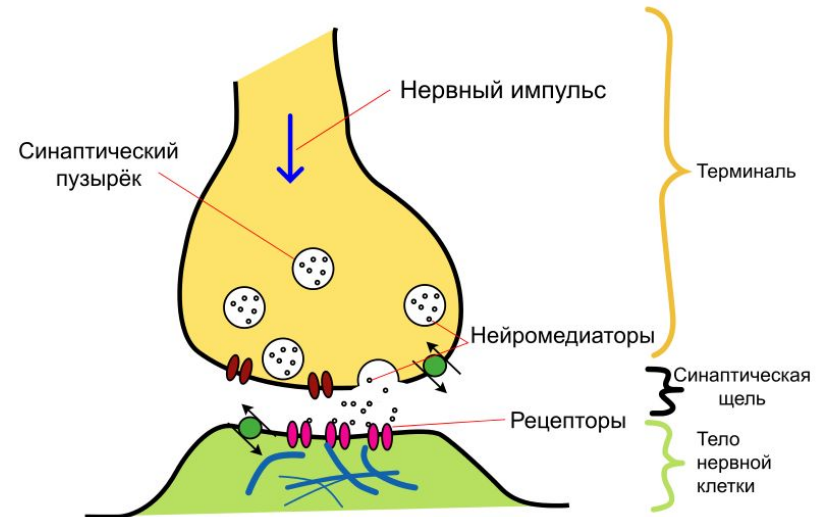
Потенциал действия. Потенциалом действия называют быстрое колебание мембранного потенциала, возникшее при возбуждении нервных и мышечных клеток. Обязательный признак возбуждения — изменение электрического состояния клеточной мембраны. Под влиянием раздражителя заряд мембраны начинает быстро уменьшаться до нуля и затем вновь появляться, но только с обратным знаком. Происходит **реверсия** заряда мембраны: **внутренняя ее сторона заряжается положительно, а наружная — отрицательно.** Затем вновь восстанавливаются первоначальные заряды мембраны. **Вот это пикообразное колебание потенциала, возникающее при перезарядке мембраны, с последующим восстановлением ее исходного заряда и есть потенциал действия.**

Пик потенциала действия связан с процессом возбуждения, он имеет восходящую и нисходящую фазы. Во время восходящей фазы вначале исчезает исходная поляризация мембраны, поэтому ее называют фазой *деполяризации*, затем изменяется знак потенциала — *реверсия*. Во время нисходящей фазы заряд мембраны возвращается к уровню покоя, и ее называют ***реполяризацией*.**

Фаза реполяризации длится 1–2 миллисекунды.

Чувствительность постсинаптической мембраны регулируется активностью фермента – **ацетилхолинэстеразы (АЦХ-Э)**, который гидролизует медиатор АЦХ на составные компоненты (ацетил и холин) и возвращает назад – в пресинаптическую бляшку для ресинтеза. Без удаления медиатора на постсинаптической мембране развивается длительная деполяризация, которая ведет к нарушению проведения возбуждения в синапсе – синаптической депрессии.

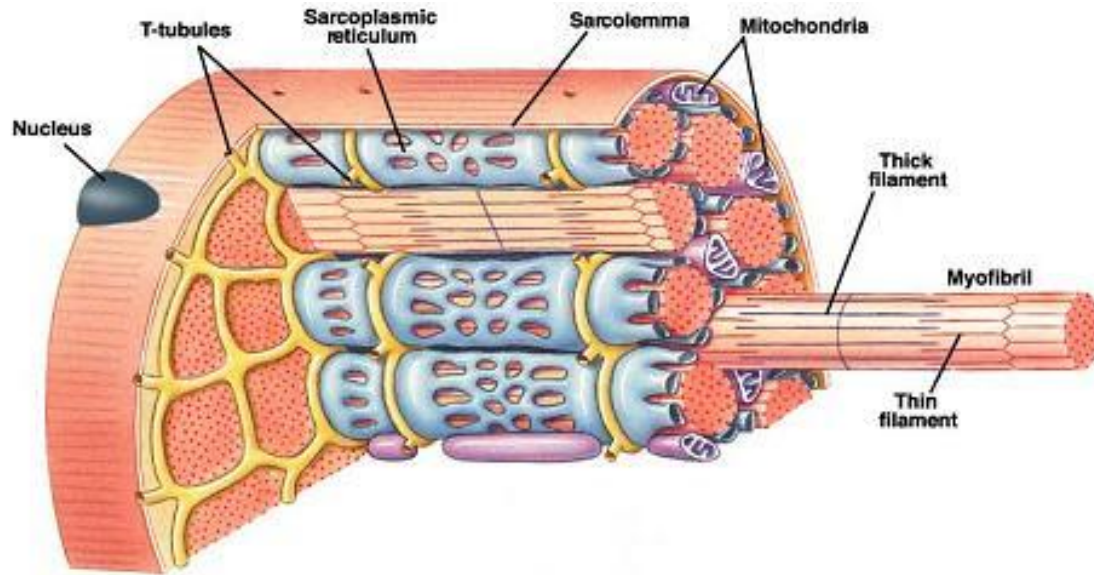
Таким образом, синаптическая связь обеспечивает одностороннее проведение возбуждения с нерва на мышцу, однако на все эти процессы расходуется время (синаптическая задержка), что приводит к низкой лабильности синапса по сравнению с нервным волокном.



А что является первотолчком для нервного импульса?

Дальше на второй лекции
рассказывать

Саркоплазматический ретикулум



Мышечные клетки имеют специализированную, подобную гладкому эндоплазматическому ретикулуму, органеллу, называемую **саркоплазматическим ретикулумом**, которая захватывает из цитозоля ионы кальция. Основной мембранный белок саркоплазматического ретикулума - **кальций-АТР-аза**, накачивающаяся внутрь ионы кальция. Быстрое сокращение и расслабление миофибрилл в каждом цикле мышечного сокращения опосредуется высвобождением ионов кальция из саркоплазматического ретикулума и затем повторным захватом его из цитозоля.

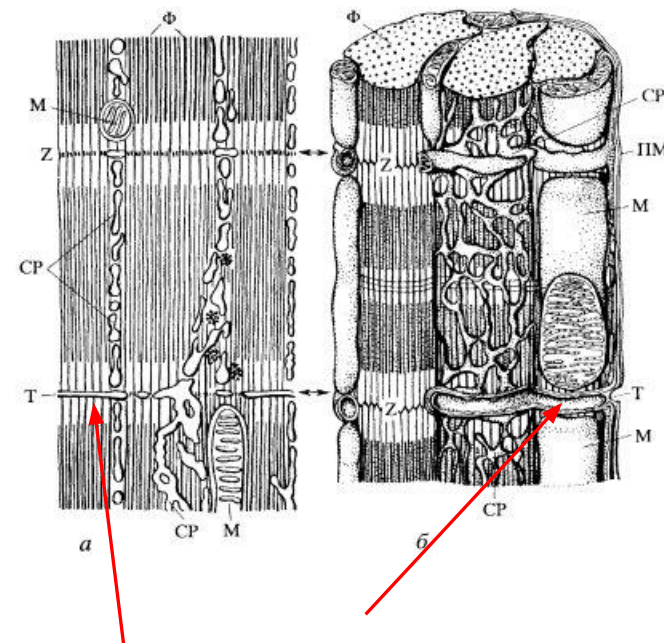
Саркоплазматический ретикулум мышц гомологичен эндоплазматическому ретикулуму других клеток. Он располагается вокруг каждой миофибриллы наподобие "рваного рукава", **сегментами** которого окружены А-диски и I-диски. Концевые части каждого сегмента расширяются в виде так называемых **латеральных цистерн**, соединенных друг с другом серией более тонких трубок (**Т-трубочек**).

В латеральных цистернах депонируется Ca^{2+} ; после возбуждения плазматической мембраны он высвобождается.

В гладкой мышце саркоплазматический ретикулум развит слабее, чем в скелетной, и не имеет специфической организации, которая коррелировала бы с расположением толстых и тонких филаментов.

Кроме того, в гладкой мышце отсутствуют Т-трубочки, соединенные с плазматической мембраной.

А для чего нужны Т-трубочки?



Наружная мембрана мышечного волокна (сарколемма) образует многочисленные трубчатые впячивания, пронизывающие все волокно в поперечных направлениях. Их совокупность называют Т-системой. Т-трубочки тесно контактируют с мембранами ЭПС, образуя единую саркотубулярную систему.

Миозин – (от греч. *myos*-мышца) – основной сократительный белок.

Актин – другой сократительный белок.

Chittenden RH, Goodwin R J Physiol. 1891
Apr;12(1):34-41.
Myosin-Peptide.

Gorter E1, Van Ormondt H Biochem J.
1935;29(1):48-52.
The spreading of myosin.

Bailey K Biochem J. 1937 Aug;31(8):1406-13.
Composition of the myosins and myogen of skeletal muscle.

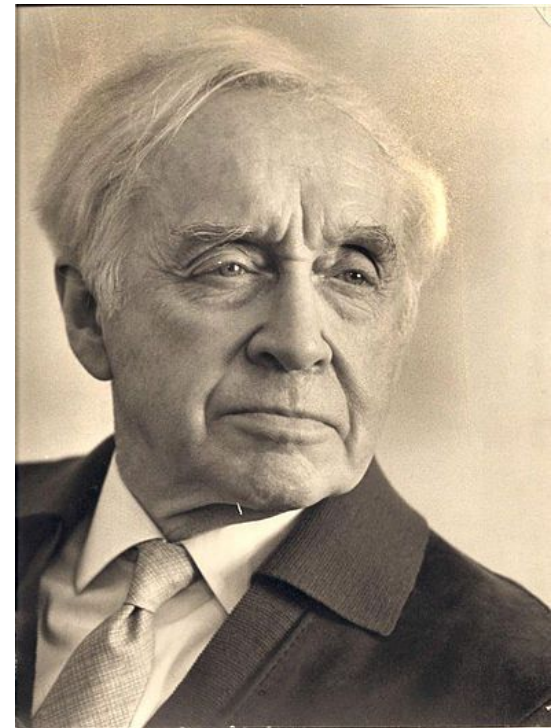
Sharp JG. Biochem J. 1939 May;33(5):679-93.
The amino-acid composition of rabbit myosin.

Needham DM Biochem J. 1942
Feb;36(1-2):113-20. The
adenosinetriphosphatase activity of
myosin preparations.

JAKUS MA, HALL CE J Biol
Chem. 1947 Mar;167(3):705-14.
Studies of actin and myosin.

Владимир Александрович Энгельгардт
(1894—1984) — выдающийся советский
биохимик, специалист в области молекулярной
биологии. Академик Академии наук СССР,
академик АМН СССР. Герой Социалистического
Труда.

Милица Николаевна Любимова
(1898—1975) — советский учёный-
биохимик, профессор, доктор
биологических наук. Лауреат Сталинской
премии 1943 года. Жена и многолетний
сотрудник В. А. Энгельгардта.



В 1920-е годы аспирантка профессора В. А. Энгельгардта. После защиты диссертации вышла за него замуж.

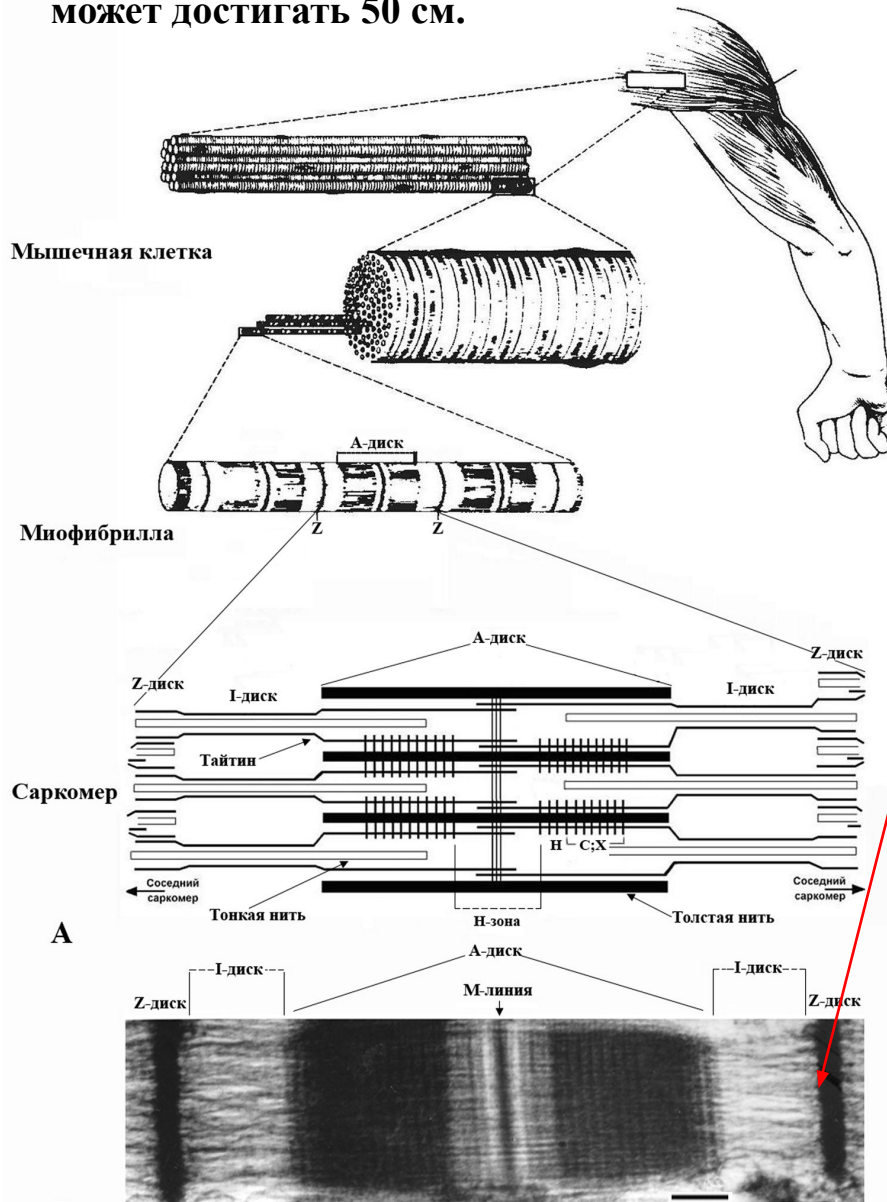
Вместе занимались научной деятельностью. Доказали в 1939 году, что белок миозин, из которого в основном состоят мышцы, обладает свойствами фермента — расщепляет аденозинтрифосфорную кислоту, и выделяемая энергия обеспечивает сокращение мышечных волокон.

Основной объект исследования - мышцы



При толщине мышечных клеток ~0,1 мм их длина может достигать 50 см.

Строение саркомера поперечно-полосатых мышц позвоночных



А – схема расположения саркомера в миофибриллах и его строение. Толстые нити, состоящие в основном из миозина, расположены в А-диске. Тонкие нити, состоящие в основном из актина, располагаются в I-диске саркомера, а также в А-диске, где они перекрываются с толстыми нитями. Н-зона – центральная часть А-диска, свободная от тонких нитей. Молекулы тайтина располагаются от М-линии до Z-диска саркомера. Указаны поперечные полосы миозин-связывающих белков (Н, С, Х) в А-диске саркомера.

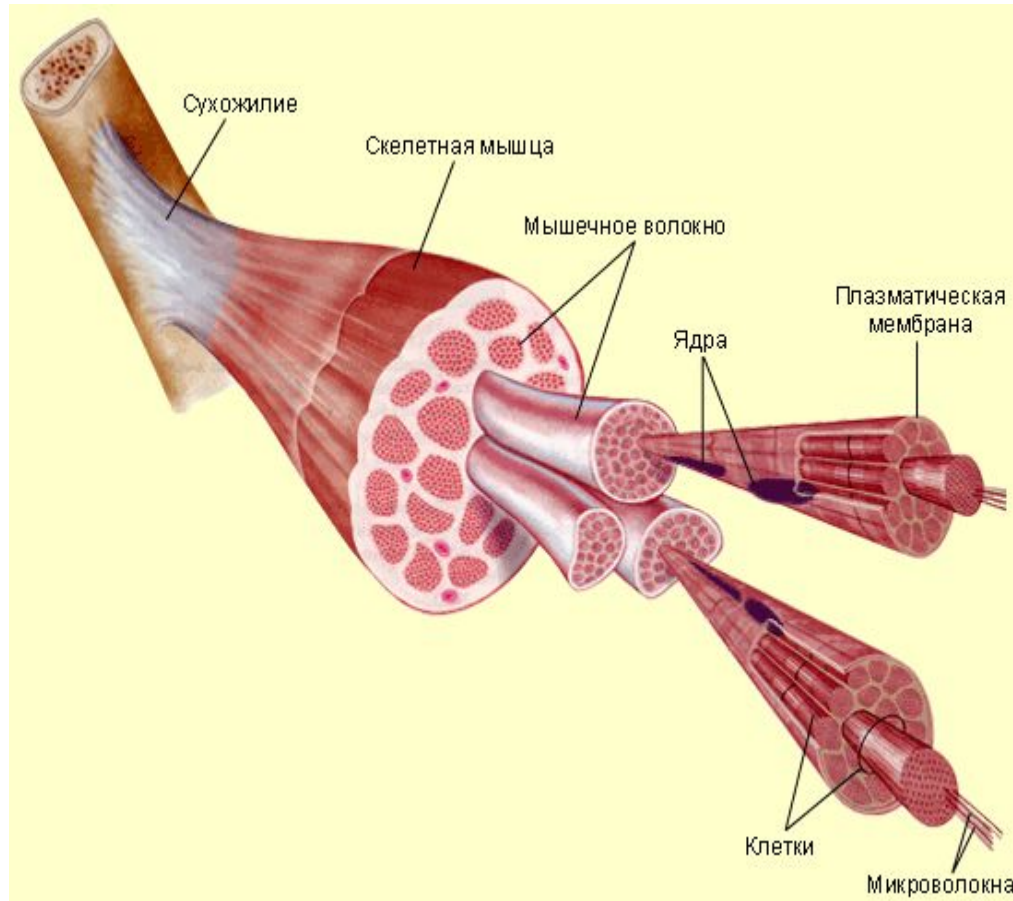
Б – микрофотография саркомера демембранизированной поясничной мышцы кролика. Шкала 200 нм.

Типы мышц и их функциональные особенности

У человека более **600 скелетных мышц** (около 40% массы тела). Скелетная мышечная ткань обеспечивает осознанные и осознаваемые произвольные движения тела и его частей. Основные гистологические элементы: скелетные мышечные волокна (функция сокращения) и клетки-сателлиты (камбиальный резерв).

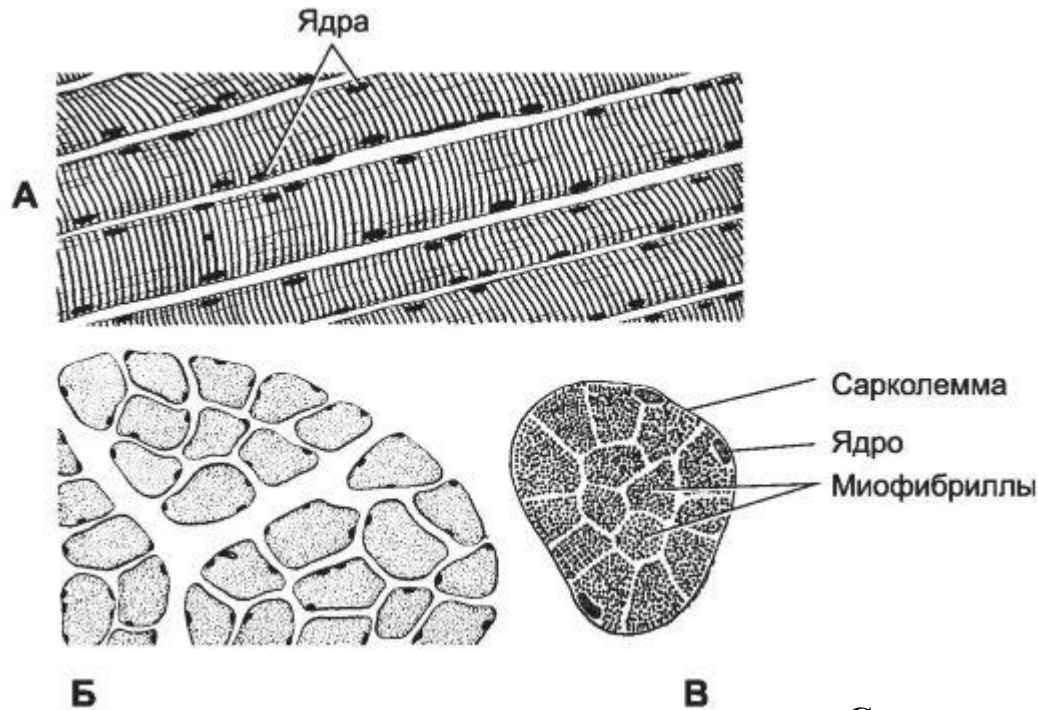
Перемещение тела в пространстве, поддержание определенной позы, работа сердца и сосудов и пищеварительного тракта у человека и позвоночных животных осуществляются мышцами двух основных типов: **поперечнополосатыми (скелетной, сердечной) и гладкими**, которые отличаются друг от друга клеточной и тканевой организацией, иннервацией и в определенной степени механизмами функционирования. В то же время в молекулярных механизмах мышечного сокращения между этими типами мышц есть много общего.

Особенности строения и функционирования скелетных мышц

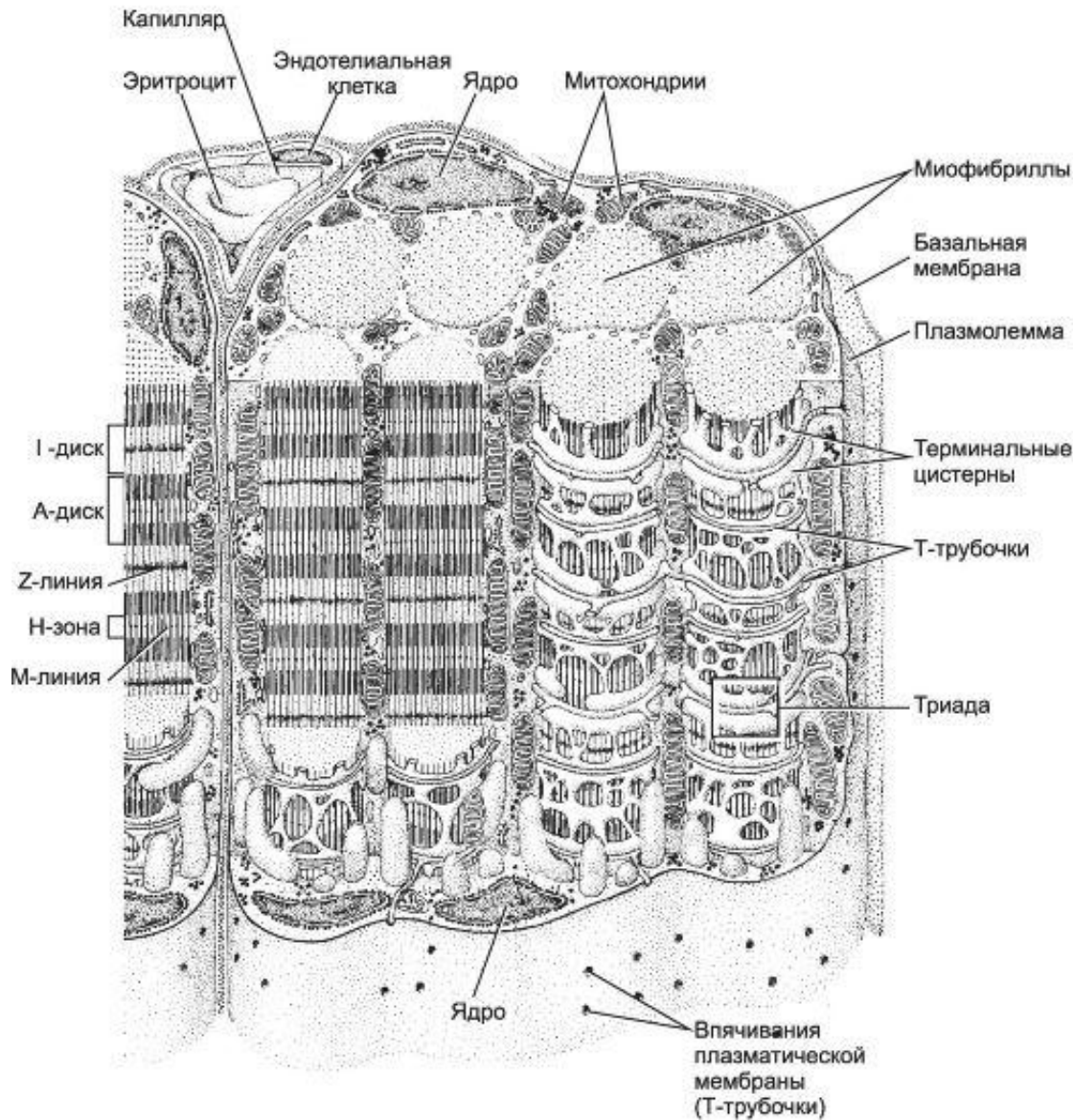


Структурно-функциональная единица скелетной мышцы - **симпласт** - скелетное мышечное волокно, имеет форму протяжённого цилиндра с заострёнными концами. Этот цилиндр достигает в длину 40 мм при диаметре до 0,1 мм. Термином «оболочка волокна» (**сарколемма**) обозначают две структуры: плазмолемму симпласта и его базальную мембрану. Между плазмолеммой и базальной мембраной расположены **клетки-сателлиты** с овальными ядрами. Палочковидной формы ядра мышечного волокна лежат в цитоплазме (саркоплазма) под плазмолеммой. В саркоплазме симпласта расположен сократительный аппарат - **миофибриллы**, депо Ca^{2+} - **саркоплазматическая сеть** (гладкий эндоплазматический ретикулум), а также митохондрии и гранулы гликогена. От поверхности мышечного волокна к расширенным участкам саркоплазматического ретикулума направляются трубковидные впячивания сарколеммы - поперечные трубочки (**Т-трубочки**).

Рыхлая волокнистая соединительная ткань между отдельными мышечными волокнами (**эндомизий**) содержит кровеносные и лимфатические сосуды, нервные волокна. Группы мышечных волокон и окружающая их в виде чехла волокнистая соединительная ткань (**перимизий**) формируют пучки. Их совокупность образует мышцу, плотный соединительнотканый чехол которой именуют **эпимизий**.



Скелетная мышца в продольном и поперечном разрезе. **А** - продольный разрез; **Б** - поперечный разрез; **В** - поперечный срез отдельного мышечного волокна.



Фрагмент скелетного мышечного волокна. Цистерны саркоплазматического ретикулума окружают каждую миофибриллу. Т-трубочки подходят к миофибриллам на уровне границ между тёмными и светлыми дисками и вместе с терминальными цистернами саркоплазматического ретикулума образуют триады. Между миофибриллами залегают митохондрии.

ИННЕРВАЦИЯ СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦ

В скелетных мышцах различают экстрафузальные и интрафузальные мышечные волокна.

- **Экстрафузальные мышечные волокна**, осуществляющие функцию сокращения мышцы, имеет прямую двигательную иннервацию - нервно-мышечный синапс, образованный терминальным ветвлением аксона α -мотонейрона и специализированным участком плазмолеммы мышечного волокна (концевая пластинка, постсинаптическая мембрана).
- **Интрафузальные мышечные волокна** входят в состав чувствительных нервных окончаний скелетной мышцы - мышечных веретён. Интрафузальные мышечные волокна образуют нервно-мышечные синапсы с эфферентными волокнами γ -мотонейронов и чувствительные окончания с волокнами псевдоуниполярных нейронов спинномозговых узлов. **Двигательная соматическая иннервация** скелетных мышц (мышечных волокон) осуществляется α - и γ -мотонейронами передних рогов спинного мозга и двигательных ядер черепных нервов, а **чувствительная соматическая иннервация** - псевдоуниполярными нейронами чувствительных спинномозговых узлов и нейронами чувствительных ядер черепных нервов. **Вегетативная иннервация** мышечных волокон не обнаружена,

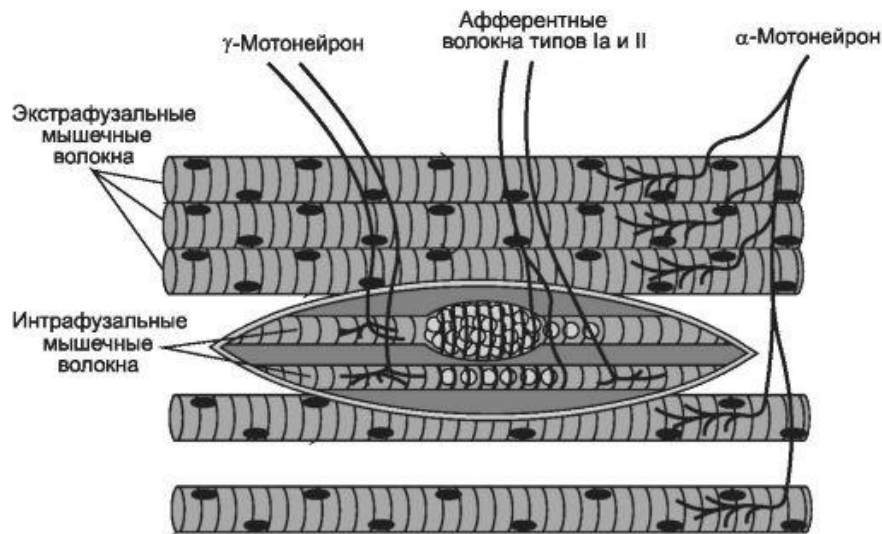


Рис. Иннервация экстрафузальных и интрафузальных мышечных волокон.

Экстрафузальные мышечные волокна скелетных мышц туловища и конечностей получают двигательную иннервацию от α -мотонейронов передних рогов спинного мозга. Интрафузальные мышечные волокна в составе мышечных веретён имеют как двигательную иннервацию от γ -мотонейронов, так и чувствительную (афферентные волокна Ia и II типов чувствительных нейронов спинномозгового узла).



Функциональное значение интрафузальных мышечных волокон

Интрафузальные мышечные волокна специализированы для **детектирования натяжения**. Они получают спиральные окончания чувствительных нервных волокон групп Ia и II, образуя **рецептор натяжения (растяжения) - мышечное веретено**. Фактически существует три типа интрафузальных волокон: два типа волокон с ядерной сумкой (динамические и статические) и волокон с ядерной цепочкой. Обычно два волокна с ядерной сумкой и большое количество волокон с ядерной цепочкой, объединенные окружающей их рыхлой соединительнотканной капсулой, образуют окончание веретена.

Меньшие по размеру гамма-мотонейроны иннервируют **интрафузальные мышечные волокна**. Активация гамма-мотонейронов увеличивает растяжение мышечных веретен, тем самым облегчая **сухожильные** (участвующие в коротких мышечных сокращениях) и другие рефлексy, замыкающиеся через альфа-мотонейроны.

Судя по характеру ответов, первичные афферентные окончания сигнализируют **как о мышечной длине, так и о скорости ее изменения, а вторичные афферентные окончания передают информацию только о длине**.

Как подсказывает название "рецептор растяжения", мышечное веретено реагирует на растяжение мышцы. Рис. демонстрирует изменение активности афферентного аксона при переходе мышечного веретена от укороченного состояния (без нагрузки; во время сокращения экстрафузальных волокон) к состоянию удлинения при растяжении мышцы. Сокращение заставляет мышечное веретено укорачиваться, поскольку оно лежит параллельно экстрафузальным волокнам.

Активность афферентов мышечных веретен зависит от механического растяжения афферентных окончаний на интрафузальных волокнах. При сокращении экстрафузальных волокон мышечное волокно укорачивается, расстояние между витками афферентного нервного окончания уменьшается и частота разряда в афферентном аксоне падает. И наоборот, когда вся мышца подвергается растяжению, мышечное веретено тоже удлиняется (потому что его концы прикреплены к соединительнотканной сети внутри мышцы) и растягивание афферентного окончания повышает частоту его импульсного разряда.

Частота разряда в афферентах групп Ia и II пропорциональна длине мышечного веретена; это заметно как во время линейного растяжения, так и при расслаблении мышцы после растяжения. Такая реакция называется статическим ответом афферентов мышечного веретена. Однако первичные и вторичные афферентные окончания отвечают на растяжение по-разному.

Первичные окончания чувствительны и к степени растяжения, и к его скорости, тогда как вторичные реагируют преимущественно на величину растяжения. Эти различия определяют характер активности окончаний двух типов. Частота разряда первичного окончания достигает максимума во время растяжения мышцы, а при расслаблении он прекращается. Реакция такого типа называется динамическим ответом афферентных аксонов группы Ia, средний ряд записей). Постукивание по мышце (либо по ее сухожилию) или синусоидальное растяжение более эффективно вызывают разряд в первичном афферентном окончании, чем во вторичном.

Судя по характеру ответов, первичные афферентные окончания сигнализируют **как о мышечной длине, так и о скорости ее изменения, а вторичные афферентные окончания передают информацию только о длине**. Эти различия зависят в основном от разницы в механических свойствах интрафузальных волокон с ядерными сумкой и цепочкой. Первичные и вторичные окончания есть на волокнах обоих типов, тогда как вторичные находятся преимущественно на волокнах с ядерной цепочкой. Средняя (экваториальная) часть волокна с ядерной сумкой лишена сократительных белков из-за скопления клеточных ядер, поэтому легко растягивается. Однако сразу после растяжения она стремится вернуться к своей исходной длине, хотя концевые части волокна удлиняются. Феномен, который называется "оползание", обусловлен вязко-упругими свойствами этого интрафузального волокна. В результате наблюдается вспышка активности первичного окончания с последующим ослаблением активности до нового статического уровня частоты импульсов.

В отличие от волокон с ядерной сумкой у волокон с ядерной цепочкой длина изменяется в более близком соответствии с изменениями длины экстрафузальных мышечных волокон, потому что средняя их часть содержит сократительные белки. Следовательно, вязко-упругие характеристики волокна с ядерной цепочкой более однородны, оно не подвержено оползанию и его вторичные афферентные окончания генерируют только статические ответы.

До сих пор мы рассматривали поведение мышечных веретен только в отсутствие активности гамма-мотонейронов. Вместе с тем их эфферентная иннервация чрезвычайно значима, поскольку определяет чувствительность мышечных веретен к растяжению. Например, на рис. 38.5, а представлена активность афферента мышечного веретена во время постоянного растяжения. Как уже говорилось, при сокращении экстрафузальных волокон веретена перестают испытывать нагрузку и разряд их афферентов прекращается. Однако влиянию разгрузки противодействует эффект стимуляции гамма-мотонейронов. Такая стимуляция заставляет мышечное веретено укорачиваться вместе с экстрафузальными волокнами. Точнее, укорачиваются только два конца мышечного веретена; срединная (экваториальная) его часть, где находятся клеточные ядра, не сокращается из-за отсутствия сократительных белков. В результате срединная часть веретена удлиняется, так что афферентные окончания растягиваются и возбуждаются. Этот механизм очень важен для нормальной деятельности мышечных веретен, так как в результате нисходящих двигательных команд от головного мозга происходит, как правило, одновременная активация альфа-мотонейронов и гамма-мотонейронов и, следовательно, сопряженное сокращение экстрафузальных и интрафузальных мышечных волокон. Другой способ влияния афферентов на рефлекторную активность - через их взаимодействие с интрафузальными волокнами с ядерной сумкой и с ядерной цепочкой.

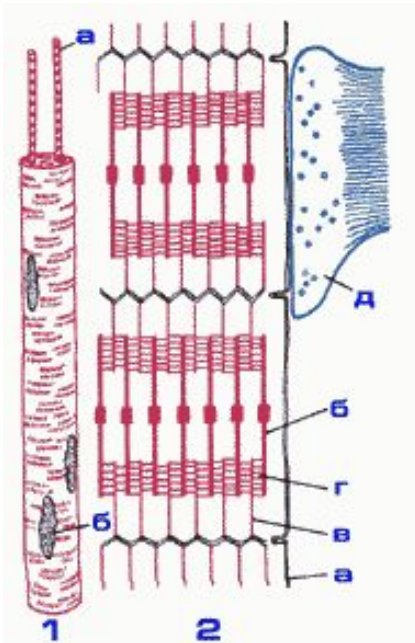
Существует два типа гамма-мотонейронов: динамические и статические. Динамические двигательные гамма-аксоны оканчиваются на интрафузальных волокнах с ядерной сумкой, а статические - на волокнах с ядерной цепочкой. При активации динамического гамма-мотонейрона усиливается динамический ответ афферентов группы Ia, а при активации статического гамма-мотонейрона возрастают статические ответы афферентов обеих групп - Ia и II, и одновременно может снижаться динамический ответ. Разные нисходящие пути оказывают предпочтительное влияние на динамические либо статические гамма- мотонейроны, изменяя таким образом характер рефлекторной активности спинного мозга .

Скелетные мышцы

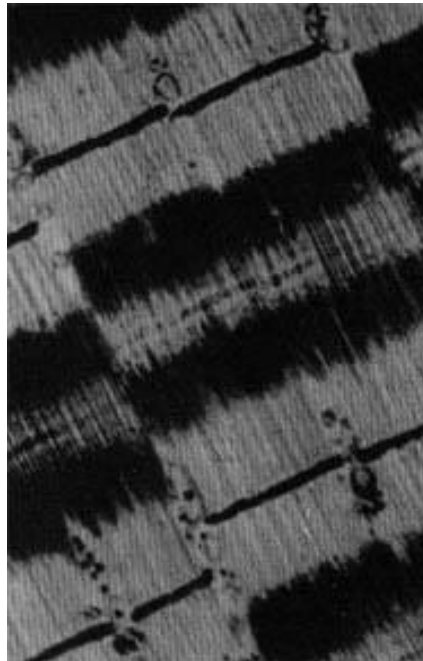
Скелетная мускулатура человека и позвоночных животных состоит из мышечных волокон нескольких типов, отличающихся друг от друга структурно-функциональными характеристиками. В настоящее время выделяют четыре основных типа мышечных волокон

- I Медленные фазические волокна окислительного типа;
- II Быстрые фазические волокна окислительного типа;
- III Быстрые фазические волокна с гликолитическим типом окисления;
- IV Тонические волокна.

Схема строения мышечного волокна



Продольный срез поперечно-полосатой мышцы. Саркомеры.



Поперечный срез поперечно-полосатой мышцы.



Медленные фазические волокна окислительного типа. Волокна этого типа характеризуются большим содержанием белка миоглобина (мышечный гемоглобин), который способен связывать O₂. Мышцы, которые преимущественно состоят из волокон этого типа, за их темно-красный цвет **называют красными**. Они выполняют очень важную функцию поддержания позы человека и животных. Предельное утомление у волокон данного типа и, следовательно, мышц наступает очень медленно, что обусловлено наличием миоглобина и большого числа митохондрий. Нейромоторные единицы этих мышц состоят из большого числа мышечных волокон.

Быстрые фазические волокна окислительного типа. Мышцы, которые преимущественно состоят из волокон этого типа, выполняют быстрые сокращения без заметного утомления, что объясняется большим количеством митохондрий в этих волокнах и способностью образовывать АТФ путем окислительного фосфорилирования. Как правило, число волокон, входящих в состав нейромоторной единицы, в этих мышцах меньше, чем в предыдущей группе. Основное назначение мышечных волокон данного типа заключается в выполнении быстрых, энергичных движений.

Быстрые фазические волокна с гликолитическим типом окисления. Волокна данного типа характеризуются тем, что АТФ в них образуется за счет гликолиза. Волокна этой группы содержат митохондрий меньше, чем волокна предыдущей группы. Мышцы, содержащие эти волокна, развивают быстрое и сильное сокращение, но сравнительно быстро утомляются. **Миоглобин в данной группе мышечных волокон отсутствует, вследствие чего мышцы, состоящие из волокон этого типа, называют белыми.**

Для мышечных волокон всех перечисленных групп характерно наличие одной, в крайнем случае нескольких концевых пластинок, образованных одним двигательным аксоном.

Тонические волокна. В отличие от предыдущих мышечных волокон в тонических волокнах **двигательный аксон образует множество синаптических контактов** с мембраной мышечного волокна. Развитие сокращения происходит медленно, что обусловлено низкой активностью миозиновой АТФазы. Также медленно происходит и расслабление. Мышечные волокна данного типа эффективно работают в изометрическом режиме. Эти мышечные волокна не генерируют потенциал действия и не подчиняются закону «всё или ничего». Одиночный пресинаптический импульс вызывает незначительное сокращение. Серия импульсов вызовет суммацию постсинаптического потенциала и плавно возрастающую деполяризацию мышечного волокна. У человека мышечные волокна этого типа входят в состав наружных мышц глаза.

Между структурой и функцией мышечных волокон существует тесная связь. Показано, что **быстрые фазические волокна имеют высоко развитую саркоплазматическую сеть и обширную сеть Т-системы**, в то же время медленные волокна имеют менее развитые саркоплазматическую сеть и сеть Т-системы.

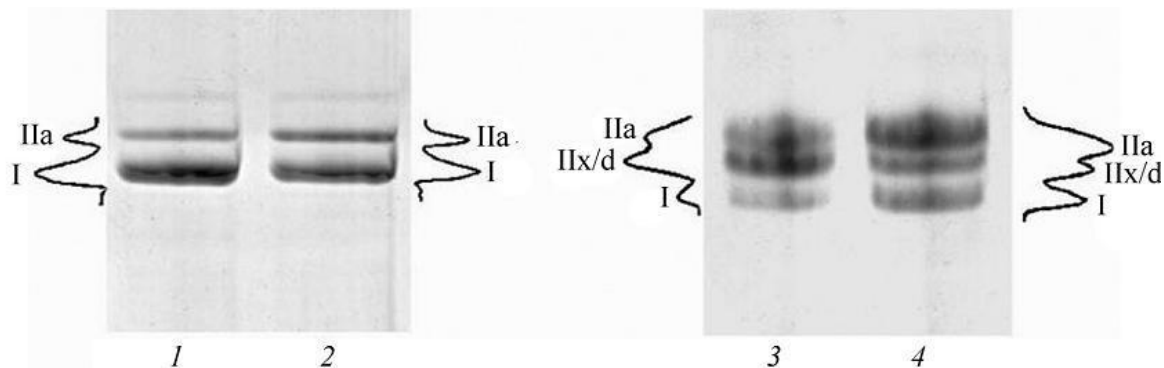
Кроме того, существует различие в активности кальциевых насосов саркоплазматической сети: в **быстрых волокнах она значительно выше**, что позволяет этим мышечным волокнам быстро расслабляться. Большинство скелетных мышц человека состоит из мышечных волокон различных типов с преобладанием одного из типов в зависимости от функций, которые выполняет та или иная мышца.

Мышечные волокна не являются функциональной единицей скелетной мускулатуры. Эту роль выполняет **нейромоторная, или двигательная, единица**, которая включает мотонейрон и группу мышечных волокон, иннервируемых разветвлениями аксона этого мотонейрона, расположенного в ЦНС. Число мышечных волокон, входящих в состав двигательной единицы, различно и зависит от функции, которую выполняет мышца в целом.

В мышцах, обеспечивающих наиболее точные и быстрые движения, двигательная единица состоит из нескольких мышечных волокон, в то время как в мышцах, участвующих в поддержании позы, двигательные единицы включают несколько сотен и даже тысяч мышечных волокон.

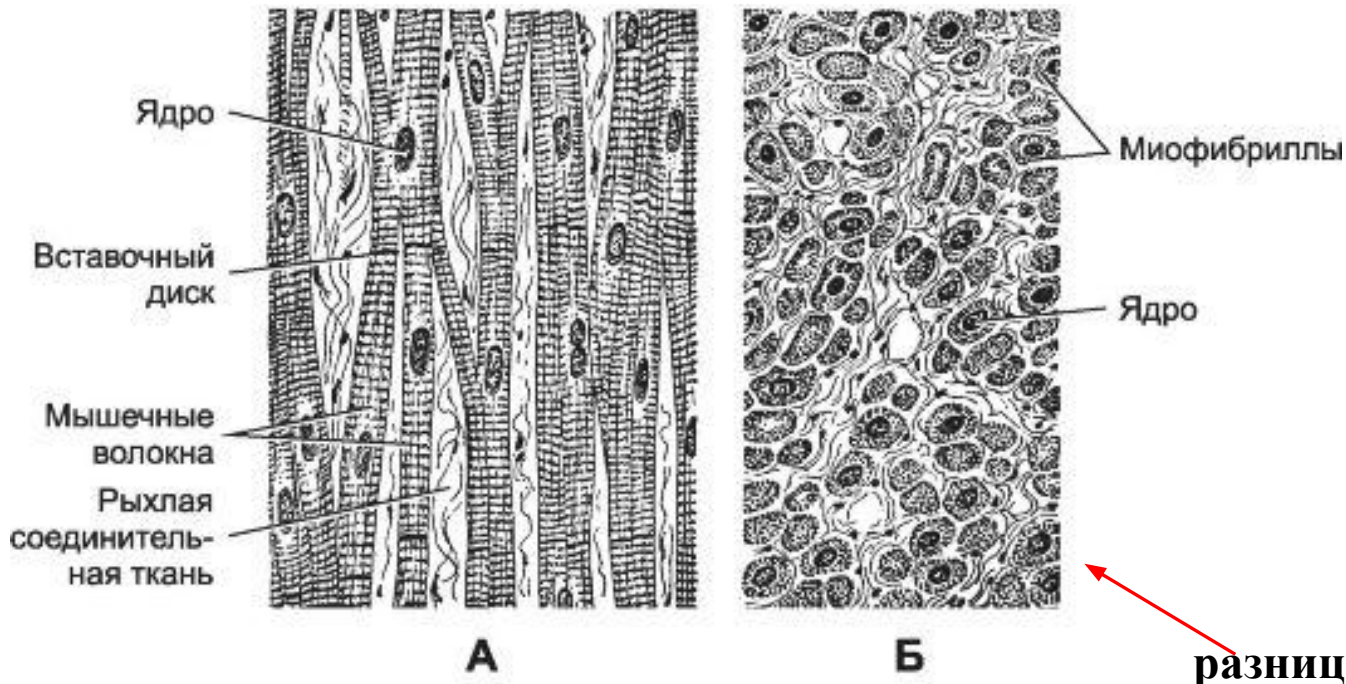
Величина потенциала покоя мышечных волокон составляет примерно — 90 мВ, потенциала действия — 120—130 мВ. Длительность потенциала действия 1—3 мс, величина критического потенциала — 50 мВ.

Электрофореграммы тяжелых цепей миозина скелетных мышц



1,2 – m. soleus,
3,4- m. gastrocnemius

Особенности строения и функционирования сердечной мышцы



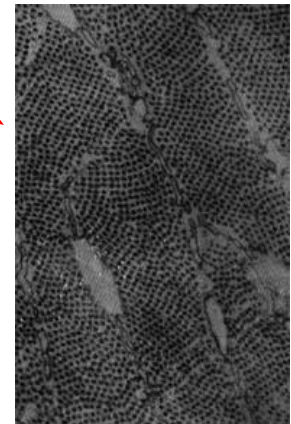
КАРДИОМИОЦИТЫ

Клетки расположены между элементами **рыхлой волокнистой соединительной ткани**, содержащей многочисленные **кровеносные капилляры** бассейна венечных сосудов и **терминальные ветвления двигательных аксонов** нервных клеток вегетативного отдела нервной системы.

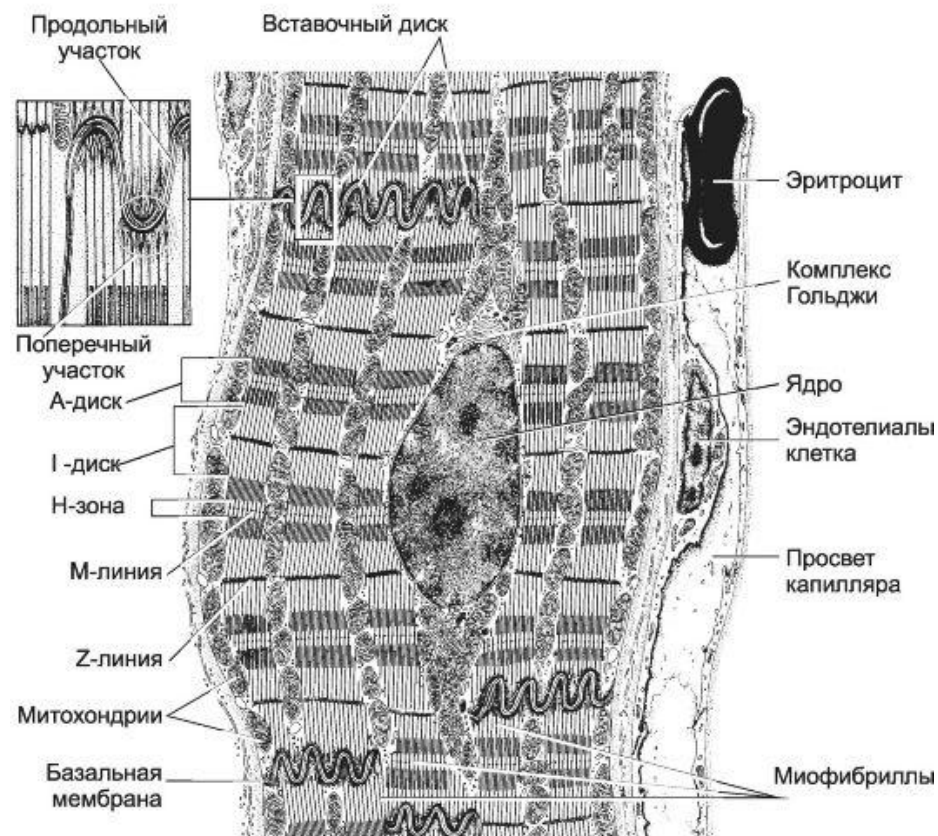
разница

Сердечная мышца в продольном (А) и поперечном (Б) разрезе. [17] системы. Каждый миоцит имеет сарколемму (базальная мембрана + плазмолемма).

Различают **рабочие, атипичные и секреторные кардиомиоциты**.



Рабочие кардиомиоциты - морфо-функциональные единицы сердечной мышечной ткани, имеют цилиндрическую ветвящуюся форму диаметром около 15 мкм. При помощи межклеточных контактов (**вставочные диски**) рабочие кардиомиоциты объединены в так называемые сердечные мышечные волокна - функциональный синцитий - совокупность кардиомиоцитов в пределах каждой камеры сердца. Клетки содержат центрально расположенные, вытянутые вдоль оси одно или два ядра, миофибриллы и ассоциированные с ними цистерны саркоплазматического ретикулума (депо Ca^{2+}). **Многочисленные митохондрии залегают параллельными рядами между миофибриллами.** Их более плотные скопления наблюдают на уровне I-дисков и ядер. Гранулы гликогена сконцентрированы на обоих полюсах ядра. Т-трубочки в кардиомиоцитах - в отличие от скелетных мышечных волокон - проходят на уровне Z-линий. В связи с этим Т-трубочка контактирует только с одной терминальной цистерной. В результате вместо триад скелетного мышечного волокна формируются диады.



Сократительный аппарат. Организация миофибрилл и саркомеров в кардиомиоцитах такая же, что и в скелетном мышечном волокне. Одинаков и механизм взаимодействия тонких и толстых нитей при сокращении. **Вставочные диски.** На концах контактирующих кардиомиоцитов имеются интердигитации (пальцевидные выпячивания и углубления). Вырост одной клетки плотно входит в углубление другой. На конце такого выступа (поперечный участок вставочного диска) сконцентрированы контакты двух типов: десмосомы и промежуточные. На боковой поверхности выступа (продольный участок вставочного диска) имеется множество щелевых контактов (*nexus*, нексус), передающих возбуждение от кардиомиоцита к кардиомиоциту. **Вставочные диски служат для скрепления кардиомиоцитов и синхронизации их сокращения.**

Предсердные и желудочковые кардиомиоциты. Предсердные и желудочковые кардиомиоциты относятся к разным популяциям **рабочих кардиомиоцитов**.

Предсердные кардиомиоциты относительно мелкие, 10 мкм в диаметре и длиной 20 мкм. В них слабее развита система Т-трубочек, но в зоне вставочных дисков значительно больше щелевых контактов.

Желудочковые кардиомиоциты крупнее (25 мкм в диаметре и до 140 мкм в длину), они имеют хорошо развитую систему Т-трубочек. В состав сократительного аппарата миоцитов предсердий и желудочков входят разные изоформы миозина, актина и других kontraktilных белков.

Секреторные кардиомиоциты. В части кардиомиоцитов предсердий (особенно правого) у полюсов ядер располагаются хорошо выраженный комплекс Гольджи и секреторные гранулы, содержащие **атриопептин - гормон, регулирующий артериальное давление (АД)**. При повышении АД стенка предсердия сильно растягивается, что стимулирует предсердные кардиомиоциты к синтезу и секреции атриопептина, вызывающего снижение АД.

Атипичные кардиомиоциты

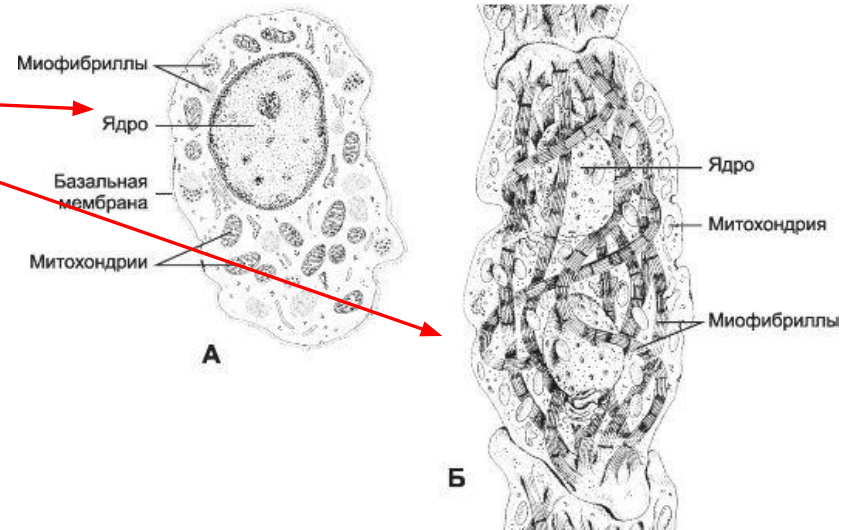
Этот устаревший термин относится к миоцитам, **формирующим проводящую систему сердца**. Среди них различают **водители ритма** и **проводящие миоциты**.

Водители ритма (пейсмейкерные клетки, пейсмейкеры,) - совокупность специализированных кардиомиоцитов в виде тонких волокон, окружённых рыхлой соединительной тканью. По сравнению с рабочими кардиомиоцитами они имеют меньшие размеры. В саркоплазме содержится сравнительно мало гликогена и небольшое количество миофибрилл, лежащих в основном по периферии клеток. Эти клетки имеют богатую васкуляризацию и двигательную вегетативную иннервацию. Главное свойство водителей ритма - **спонтанная деполяризация плазматической мембраны**. При достижении критического значения возникает потенциал действия, распространяющийся через электрические синапсы (щелевые контакты) по волокнам проводящей системы сердца и достигающий рабочих кардиомиоцитов.

Проводящие кардиомиоциты - специализированные клетки предсердно-желудочкового пучка Гиса и волокон Пуркинье образуют длинные волокна, выполняющие функцию проведения возбуждения от водителей ритма.

Предсердно-желудочковый пучок. Кардиомиоциты этого пучка проводят возбуждение от водителей ритма к волокнам Пуркинье, содержат относительно длинные миофибриллы, имеющие спиральный ход; мелкие митохондрии и небольшое количество гликогена.

Волокна Пуркинье. Проводящие кардиомиоциты волокон Пуркинье - самые крупные клетки миокарда. В них содержатся редкая неупорядоченная сеть миофибрилл, многочисленные мелкие митохондрии, большое количество гликогена. Кардиомиоциты волокон Пуркинье не имеют Т-трубочек и не образуют вставочных дисков. Они связаны при помощи десмосом и щелевых контактов. Последние занимают значительную площадь контактирующих клеток, что обеспечивает высокую скорость проведения импульса по волокнам Пуркинье.



Атипичные кардиомиоциты. А - водитель ритма синусно-предсердного узла; **Б** - проводящий кардиомиоцит предсердно-желудочкового пучка

ДВИГАТЕЛЬНАЯ ИННЕРВАЦИЯ СЕРДЦА

На деятельность сердца - сложной авторегуляторной и регулируемой системы - оказывает модулирующее влияние множество факторов, в т.ч. двигательная вегетативная иннервация - парасимпатическая и симпатическая.

Парасимпатическая иннервация осуществляется блуждающим нервом, а **симпатическая** - адренергическими нейронами шейного верхнего, шейного среднего и звездчатого (шейно-грудного) ганглиев. Терминальные отделы аксонов вблизи кардиомиоцитов имеют варикозные расширения. Варикозности содержат нейромедиаторы, откуда и происходит их секреция. Молекулы нейромедиаторов высвобождаются в межклеточное пространство и путём диффузии достигают своих рецепторов в плазмолемме кардиомиоцитов.

Парасимпатическая иннервация сердца. Преганглионарные волокна, идущие в составе блуждающего нерва, заканчиваются на нейронах сердечного сплетения и в стенке предсердий. Постганглионарные волокна преимущественно **иннервируют синусно-предсердный узел, предсердно-желудочковый узел и предсердные кардиомиоциты.** Парасимпатическое влияние вызывает уменьшение частоты генерации импульсов пейсмейкерами (отрицательный хронотропный эффект), снижение скорости проведения импульса через предсердно-желудочковый узел (отрицательный дромотропный эффект) в волокнах Пуркинье, уменьшение силы сокращения рабочих предсердных кардиомиоцитов (отрицательный инотропный эффект).

Симпатическая иннервация сердца. Преганглионарные волокна нейронов интермедиолатеральных столбов серого вещества спинного мозга образуют синапсы с нейронами паравертебральных ганглиев. Постганглионарные волокна нейронов среднего шейного и звездчатого ганглиев иннервируют **синусно-предсердный узел, предсердно-желудочковый узел, предсердные и желудочковые кардиомиоциты.** Активация симпатических нервов вызывает увеличение частоты спонтанной деполяризации мембран водителей ритма (положительный хронотропный эффект), облегчение проведения импульса через предсердно-желудочковый узел (положительный дромотропный эффект) в волокнах Пуркинье, увеличение силы сокращения предсердных и желудочковых кардиомиоцитов (положительный инотропный эффект).

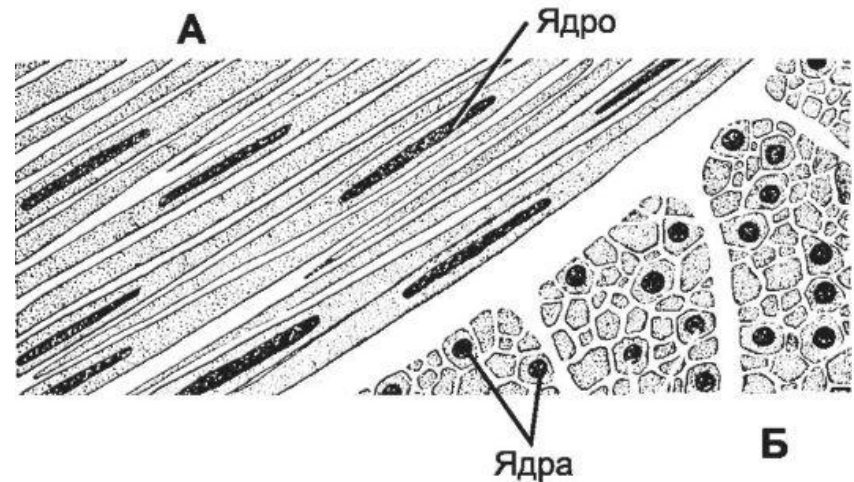
Что еще влияет двигательную на деятельность сердца ?

Особенности строения и функционирования гладкой мышцы

Морфо-функциональная единица гладкой мышечной ткани – **ГладкоМышечная Клетка (ГМК)**.

Заострёнными концами ГМК вклиниваются между соседними клетками и образуют мышечные пучки, в свою очередь формирующие слои гладкой мускулатуры. В волокнистой соединительной ткани между миоцитами и мышечными пучками проходят нервы, кровеносные и лимфатические сосуды. Встречаются и единичные ГМК, например, в подэндотелиальном слое сосудов.

Форма ГМК - вытянутая веретеновидная, часто оторостчатая. Длина ГМК от 20 мкм до 1 мм (например, ГМК матки при беременности). Овальное ядро локализовано центрально. В саркоплазме у полюсов ядра расположены хорошо выраженный комплекс Гольджи, многочисленные митохондрии, свободные рибосомы, саркоплазматический ретикулум. Миофиламенты ориентированы вдоль продольной оси клетки. Базальная мембрана, окружающая ГМК, содержит протеогликаны, коллагены типов III и V. Компоненты базальной мембраны и эластина межклеточного вещества гладких мышц синтезируются как самими ГМК, так и фибробластами соединительной ткани.



Гладкая мышца в продольном (А) и поперечном (Б) разрезе.

На поперечном срезе миофиламенты видны как точки в цитоплазме гладкомышечных клеток.

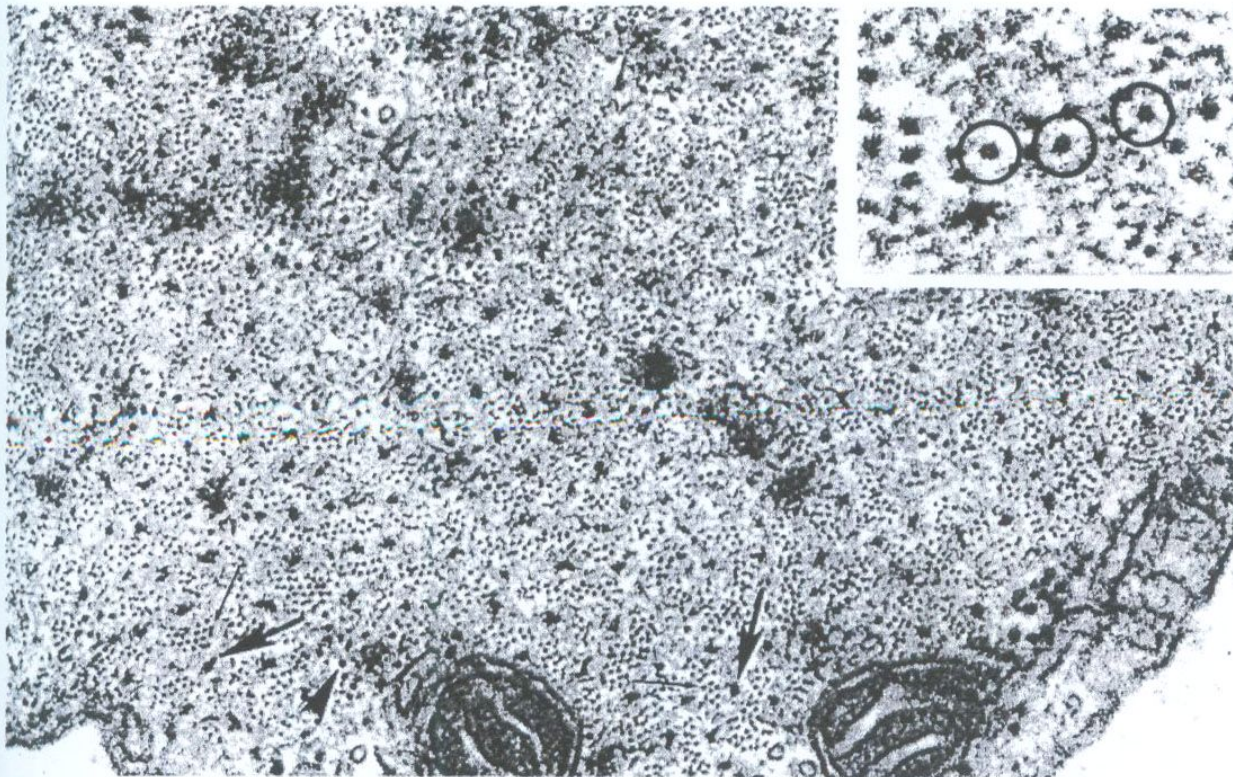
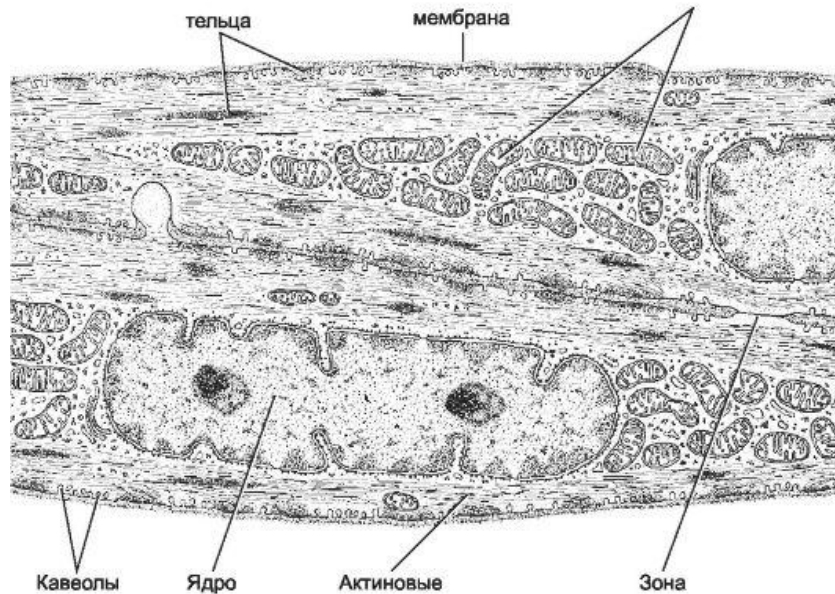


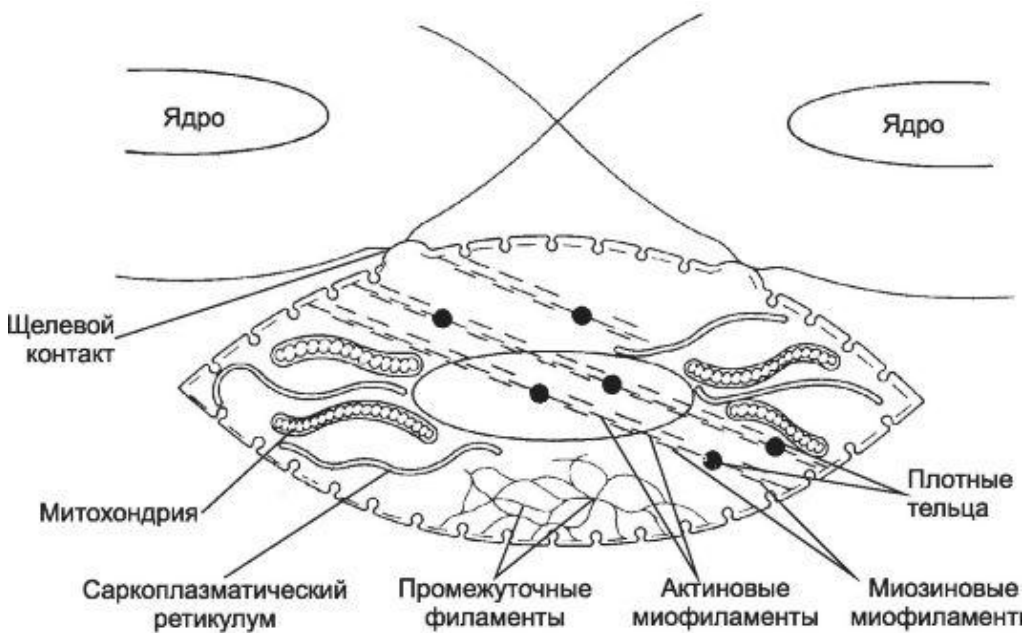
Рис. 2. Поперечный срез сосудистой гладкомышечной клетки млекопитающего.

Толстые, миозиновые филаменты (большие стрелки) имеют диаметр 15.5 ± 2 нм. Тонкие, актиновые филаменты (маленькие стрелки) имеют средний диаметр 6.4 ± 0.8 нм. Промежуточные филаменты, состоящие из десмина и/или виментина (острые стрелки), имеют средний диаметр 9.7 ± 1.0 нм и обычно ассоциированы с плотными тельцами. Увеличение $\times 96,000$. Вставка: Промежуточные филаменты при увеличении 204,800. (Из: Bagby, R.M. in: Biochemistry of Smooth Muscle, v. 1, Stephens, N.L., ed., CRC Press, Boca Raton, FL, 1983, 1-84).



Центральное положение в ГМК занимает крупное ядро. У полюсов ядра находятся митохондрии, эндоплазматический ретикулум и комплекс Гольджи. Актиновые миофиламенты, ориентированные вдоль продольной оси клетки, прикреплены к плотным тельцам. Миоциты формируют между собой щелевые контакты.

В ГМК актиновые и миозиновые нити не формируют миофибрилл, характерных для поперечно-полосатой мышечной ткани. Молекулы гладкомышечного актина образуют стабильные актиновые нити, прикреплённые к плотным тельцам и ориентированные преимущественно вдоль продольной оси ГМК. Миозиновые нити формируются между стабильными актиновыми миофиламентами только при сокращении ГМК. Сборку толстых (миозиновых) нитей и взаимодействие актиновых и миозиновых нитей активируют ионы кальция, поступающие из депо Ca^{2+} . Непременные компоненты сократительного аппарата - кальмодулин (Ca^{2+} -связывающий белок), киназа и фосфатаза лёгкой цепи гладкомышечного миозина.



Сократительный аппарат гладкомышечной клетки.

Плотные тельца содержат α -актинин, это аналоги Z-линий поперечно-полосатой мышцы. В саркоплазме они связаны сетью промежуточных филаментов, в местах их прикрепления к плазматической мембране присутствует винкулин. Актиновые нити прикреплены к плотным тельцам, миозиновые миофиламенты формируются при сокращении.

Депозит Ca^{2+} - совокупность длинных узких трубочек (саркоплазматический ретикулум) и находящихся под сарколеммой многочисленных мелких пузырьков (кавеолы). Ca^{2+} -АТФаза постоянно откачивает Ca^{2+} из цитоплазмы ГМК в цистерны саркоплазматического ретикулума. Через Ca^{2+} -каналы кальциевых депо ионы Ca^{2+} поступают в цитоплазму ГМК. Активация Ca^{2+} -каналов происходит при изменении мембранного потенциала и при помощи рецепторов рианодина и инозитолтрифосфата.

Плотные тельца. В саркоплазме и на внутренней стороне плазмолеммы находятся плотные тельца - аналог Z-линий поперечно-полосатой мышечной ткани. Плотные тельца содержат α -актинин и служат для прикрепления тонких (актиновых) нитей.

Щелевые контакты связывают соседние ГМК и необходимы для проведения возбуждения (ионный ток), запускающего сокращение ГМК.

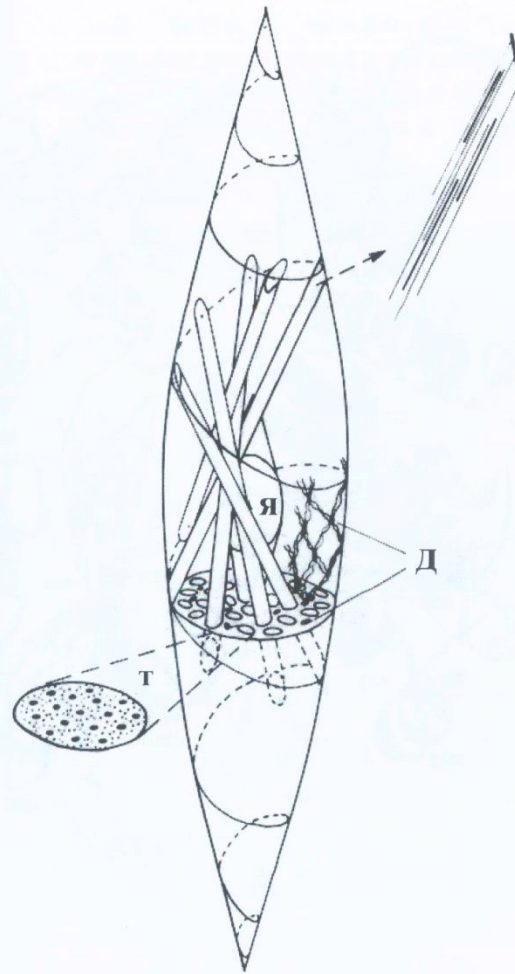


Рис. 4. СМ

Рис. 4. Одна из моделей ультраструктурной организации сократительного аппарата гладкомышечной клетки.

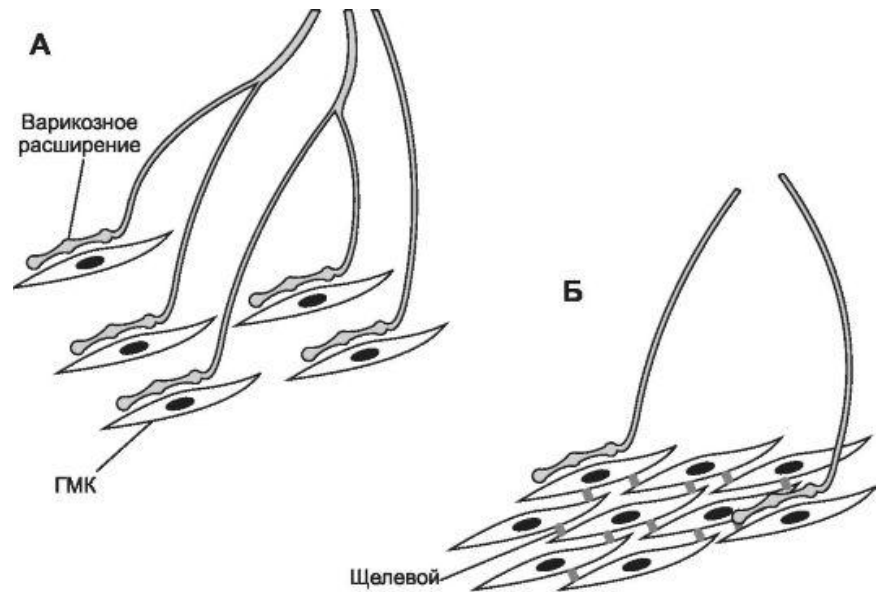
Сократительные единицы образованы исключительно из тонких и толстых филаментов (Т) и присоединены концами к плотным бляшкам сарколеммы. Спиральное распределение плотных бляшек - гипотетическое. Сеть промежуточных филаментов и плотных телец (Д) структурирует пространство между сократительными элементами и также присоединяется к сарколемме. Я - ядро. (Из: Bagby, R.M. in: Biochemistry of Smooth Muscle, v. 1, Stephens, N.L., ed., CRC Press, Boca Raton, FL, 1983, 1-84).

ИННЕРВАЦИЯ ГЛАДКОЙ МЫШЦЫ

Симпатические (адренергические) и отчасти парасимпатические (холинергические) нервные волокна иннервируют **ГМК**. Нейромедиаторы диффундируют из варикозных терминальных расширений нервных волокон в межклеточное пространство. Последующее взаимодействие нейромедиаторов с их рецепторами в плазмолемме вызывает сокращение либо расслабление ГМК. Существенно, что в составе многих гладких мышц, как правило, иннервированы (точнее находятся рядом с варикозными терминалями аксонов) далеко не все ГМК. Возбуждение ГМК, не имеющих иннервации, происходит двояко: в меньшей степени - при медленной диффузии нейромедиаторов, в большей степени - посредством щелевых контактов между ГМК.

ГУМОРАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ

Рецепторы плазмолеммы **ГМК** многочисленны. В мембрану ГМК встроены рецепторы ацетилхолина, гистамина, атриопептина, ангиотензина, адреналина, норадреналина, вазопрессина и множество других. Агонисты, связываясь со своими рецепторами в мембране ГМК, вызывают сокращение или расслабление ГМК. ГМК разных органов различно реагируют (сокращением либо расслаблением) на одни и те же лиганды. Это обстоятельство объясняется тем, что существуют разные подтипы конкретных рецепторов с характерным распределением в разных органах.



Иннервация гладкомышечной ткани. А. Множественно иннервированная гладкая мышца. Каждая ГМК получает двигательную иннервацию, щелевые контакты между ГМК отсутствуют. **Б. Единично иннервированная гладкая мышца.**

Следующая лекция
Электромеханическое сопряжение

Запасник

Различают следующие типы и виды транспорта веществ через плазматическую мембрану.

I. Пассивный транспорт – без затрат энергии:

- 1) осмос – процесс перемещения молекул растворителя, например, воды, через полупроницаемую мембрану (пропускает молекулы растворителя, но не пропускает молекулы растворенного вещества) в сторону большей концентрации растворенного вещества;
- 2) диффузия – ионы или вещества перемещаются по градиенту концентрации
 - а) простая диффузия – без участия мембранных белков
 - б) диффузия через канал с участием транспортных
 - в) облегченная диффузия белков.

II. Активный транспорт – с затратой энергии, обычно против градиента концентрации:

- 1) активный перенос – с участием отдельных молекул белков-переносчиков
- 2) транспорт в мембранной упаковке – вещества перемещаются в составе мембранного пузырька; участвуют ионы Ca^{2+} , специальные белки и микротрубочки:
 - а) эндоцитоз – перемещение веществ внутрь клетки:
 - фагоцитоз – перемещение относительно крупных структур (бактерии, вирусы)
 - пиноцитоз – перемещение капель жидкости с растворенными в ней веществами
 - опосредованный рецепторами эндоцитоз – перемещение химических соединений, предварительно связавшихся с рецепторными белками в специальных участках мембраны
 - б) экзоцитоз – перемещение веществ из клетки наружу
 - в) транскитоз – перемещение веществ транзитом через клетку с одной стороны клетки на противоположную в составе мембранного пузырька.

Функции и свойства скелетных мышц

Скелетная мускулатура является составной частью опорно-двигательного аппарата человека. При этом мышцы выполняют следующие функции:

- 1) обеспечивают определенную позу тела человека;
- 2) перемещают тело в пространстве;
- 3) перемещают отдельные части тела относительно друг друга;
- 4) являются источником тепла, выполняя терморегуляционную функцию.

В настоящей главе мы рассмотрим функциональные свойства мышц, связанные с участием в работе опорно-двигательного аппарата. Скелетная мышца обладает следующими важнейшими свойствами:

- 1) возбудимостью — способностью отвечать на действие раздражителя изменением ионной проводимости и мембранного потенциала. В естественных условиях этим раздражителем является медиатор ацетилхолин, который выделяется в пресинаптических окончаниях аксонов мотонейронов. В лабораторных условиях часто используют электрическую стимуляцию мышцы. При электрической стимуляции мышцы первоначально возбуждаются нервные волокна, которые выделяют ацетилхолин, т. е. в данном случае наблюдается не прямое раздражение мышцы. Это обусловлено тем, что возбудимость нервных волокон выше мышечных. Для прямого раздражения мышцы необходимо применять миорелаксанты — вещества, блокирующие передачу нервного импульса через нервно-мышечный синапс;
- 2) проводимостью — способностью проводить потенциал действия вдоль и в глубь мышечного волокна по Т-системе;
- 3) сократимостью — способностью укорачиваться или развивать напряжение при возбуждении;
- 4) эластичностью — способностью развивать напряжение при растягивании.

Осмоз – основной способ поступления воды в клетки и организм. Основной силой, обуславливающей перемещение воды через наружную мембрану, является осмотическое давление. Оно зависит от концентрации растворенных в воде ионов и молекул, которые сами не могут пройти через мембрану, так как она для них непроницаема, но формируют силу, заставляющую воду перемещаться в сторону большей концентрации растворенных веществ. Чем больше концентрация растворенных ионов и веществ, тем выше осмотическое давление раствора

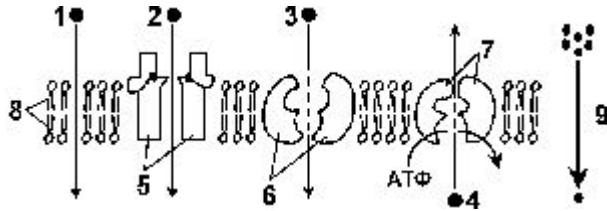


Рис. 11. Основные способы переноса ионов и малых молекул химических соединений через наружную плазматическую мембрану.

1 – простая диффузия

2 – диффузия через открытый канал

3 – облегченная диффузия

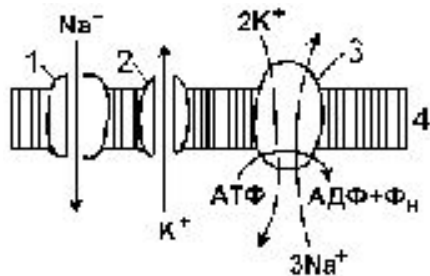
4 – активный перенос

5 – каналообразующие белки

6 и 7 – белки-переносчики

8 – два липидных слоя мембраны

9 – градиент концентрации транспортируемых ионов и химических соединений: снаружи клетки их больше, чем в цитоплазме.



Путем простой диффузии в клетку проникают половые гормоны и гормон тироксин, аминокислоты с гидрофобными радикалами, моносахариды. При возбуждении нервной клетки в ней открываются электрочувствительные каналы для ионов Na^+ и K^+ (рис.12). Ионы Na^+ путем диффузии перемещаются в клетку, а ионы K^+ - из клетки. Происходит локальное изменение электрического потенциала наружной мембраны, называемое нервным импульсом, или потенциалом действия, распространяющимся по мембране аксона.

Рис.12. Перемещение ионов Na^+ и K^+ через ионные каналы путем диффузии в момент возбуждения и посредством активного переноса в период восстановления.

1 – каналобразующий белок для ионов Na^+

2 – каналобразующий белок для ионов K^+

3 – фермент АТФ-аза

4 – двойной липидный слой мембраны

Путем облегченной диффузии в клетку проникает глюкоза и некоторые аминокислоты. Особенностью процесса облегченной диффузии является то, что максимальная скорость транспорта вещества ограничена количеством молекул белка–переносчика.

Путем активного переноса из клеток слизистой оболочки желудка в полость желудка перемещаются ионы H^+ , необходимые для создания в ней кислой среды. В нервных и мышечных клетках путем активного переноса перемещаются ионы Na^+ и K^+ , ранее пересекавшие ее через каналные белки (рис.11).

Фагоцитоз имеет место при поглощении бактерий лейкоцитами, при проникновении вирусов и некоторых бактерий и простейших в клетки человека. Путем пиноцитоза клетки эпителия поглощают небольшие белки в тонком кишечнике и извитых канальцах нефрона в почках.

Путем экзоцитоза покидают клетку высокомолекулярные химические соединения, которые синтезируются в специализированных клетках для нужд определенного органа или всего организма. Это гормоны белковой природы в клетках желез внутренней секреции, пищеварительные ферменты в секреторных клетках желудка, кишечника и поджелудочной железы.

Путем транцитоза в клетках кровеносных капилляров перемещаются вещества из крови в тканевую жидкость.

Важнейшим способом поступления веществ в клетку является опосредованный рецепторами эндоцитоз (рис.13). Сначала транспортируемые вещества избирательно связываются со своими рецепторами. Избирательно связывающееся с рецептором вещество называется лигандом этого рецептора. Затем участок мембраны, содержащий рецепторы, погружается внутрь клетки и отделяется от мембраны в виде пузырька с транспортируемым веществом. В этом процессе принимают участие ионы Ca^{2+} , АТФ, специальные белки и микротрубочки. Затем с пузырьком сливается лизосома, ферменты которой разрушают комплекс лиганд-рецептор, после чего рецепторы возвращаются в наружную мембрану. С помощью такого механизма в клетки поступают белки, транспортирующие с кровью ионы железа и холестерин; с помощью такого механизма происходит инактивация рецепторов, предотвращающая излишнюю активацию рецептора сигнальной молекулой, например, молекулой инсулина.

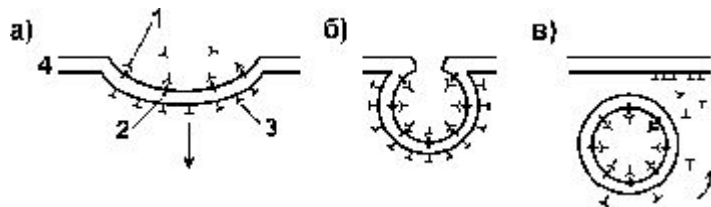
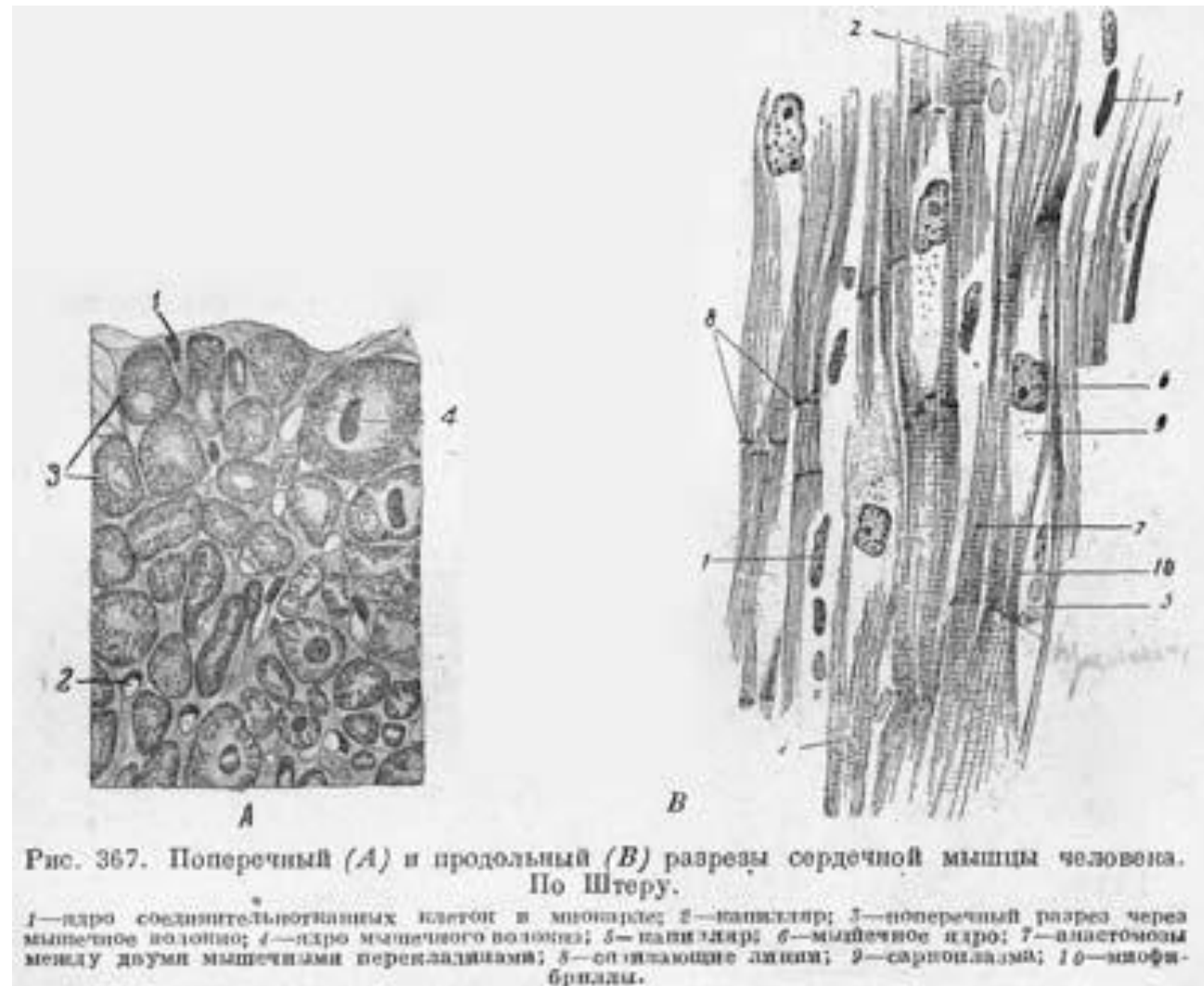


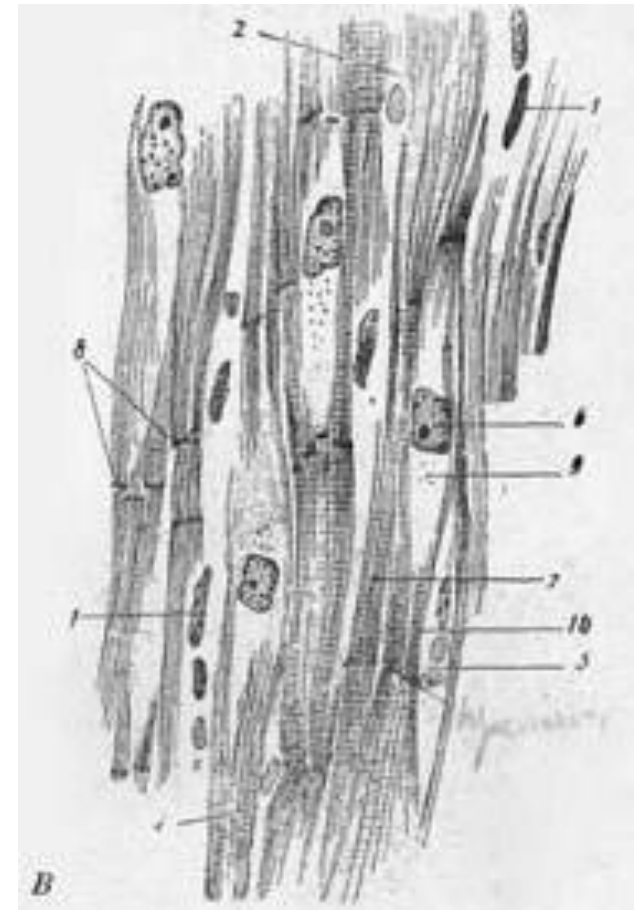
рис.13. Опосредованный рецепторами эндоцитоз

Сердечная мышца

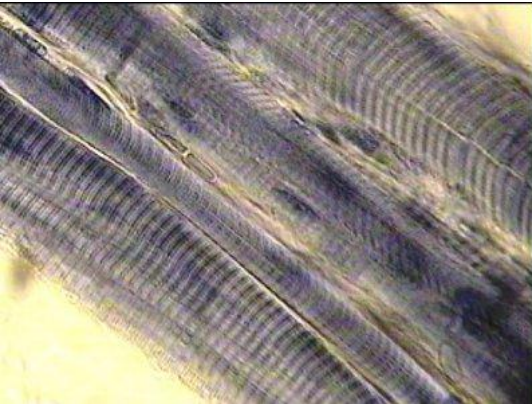
В клетках сердечной мышцы млекопитающих имеется **одно ядро в центре клетки**, около него расположены элементы пластинчатого комплекса. Для этих клеток характерно высокое содержание саркоплазмы с большим количеством саркосом и гликогена, что связано с непрерывной активностью сердечной мышцы и интенсивностью протекающих в ней метаболических процессов



По структуре сократительных элементов **сердечная мышца** сходна с поперечно полосатыми мышцами, хотя по своим физиологическим свойствам от них и отлична: **сердечная мышца**, как гладкая мускулатура, обладает свойством ритмического сокращения. Кроме того, она отличается и некоторыми особенностями строения. Ее своеобразная структура заключается в наличии так называемых вставочных полосок, идущих поперек мышечных волокон. Полоски эти проходят через группы миофибрилл на разном уровне, образуя своеобразную сетевую структуру. Долго оставался неясным и спорным вопрос о значении вставочных полосок. Он разрешен электронной микроскопией, установившей, что полоски образованы плазматическими мембранами двух смежных мышечных клеток, разделенных межклеточным пространством. Миофибриллы через этот слой не проходят, и нет никаких признаков их непрерывного перехода из одной клетки в другую. Таким образом, подтвердилось предположение о том, что территории, ограниченные вставочными полосками, представляют отдельные клетки.



Структурным элементом **поперечно полосатых мышечных тканей** служит уже не клетка, а волокно, которое легко можно изолировать при мацерации. Волокно имеет форму цилиндра с ровной, гладкой поверхностью и с закругленными концами. В мышце волокна располагаются продольно, причем длина их различна и достигает в некоторых случаях 12,5 см. В коротких мышцах она совпадает с их длиной, в длинных же волокна обычно заканчиваются, не доходя до их конца. Толщина волокон колеблется от 10 до 100 мкм. Снаружи мышца покрыта сарколеммой (sarcos – мясо, lemma – оболочка). Плазматическая мембрана сарколеммы через определенные промежутки вдается в цитоплазму (саркоплазму) волокна, пересекая его. Образующаяся таким образом система поперечных трубок получила название Т-системы. Подобная структура способствует быстрому распространению импульса в мышечном волокне.



Основную массу мышечного волокна составляют миофибриллы, расположенные в цитоплазме, которая в мышечном волокне получила специальное название саркоплазмы. В волокне много ядер, число которых в зависимости от длины волокна доходит до нескольких десятков и даже сотен. Но, несмотря на это, общая масса ядер по сравнению с массой волокна невелика.

Ядра обычно овальной формы, иногда слегка вытянуты, с небольшим содержанием хроматина. В мышечных волокнах птиц, млекопитающих и человека ядра занимают периферическое положение. Что касается нижних позвоночных и всех беспозвоночных, то у одних ядра лежат по всей толще волокна, у других занимают исключительно центральное положение.

При исследовании в электронном микроскопе в саркоплазме обнаружена хорошо развитая система трубочек и цистерн, ограниченных мембранами. По сходству строения с эндоплазматическим ретикулумом других клеток ее называют саркоплазматическим ретикулумом. В нем синтезируется гликоген и содержатся ионы кальция. Трубочки и цистерны ретикулула располагаются вдоль мышечного волокна в определенной связи с миофибриллами. В местах прохождения трубочек Т-системы компоненты саркоплазматического ретикулула вступают с ними в тесный контакт, и возникает единая проводящая система.

В мышечном волокне обнаруживается большое количество митохондрий, называемых здесь саркосомами. Высокое содержание в них окислительных ферментов определяет важную роль саркосом, как и митохондрий других клеток, в окислительном обмене и образовании энергии. Саркосомы имеются в мышцах любого типа, но количество их различно: чем выше двигательная активность мышцы, тем интенсивнее в ней обмен веществ и тем больше саркосом.

В цитоплазме имеются различные включения. Особенно много гликогена – основного источника энергии при сокращении мышц. Обнаруживается также жир. Наиболее важным в функциональном отношении структурным элементом служат миофибриллы, которые обуславливают сократимость. В поперечно полосатых мышцах в отличие от гладких они неоднородны. Строение поперечно-полосатых миофибрилл вы знаете из курса цитологии.

Строение скелетной мышцы. Так же как и сухожилие, поперечно полосатая скелетная мышца имеет сложное пучковое строение. Группы мышечных волокон объединяются в пучки сначала 1-го, а затем 2-го, 3-го и следующих порядков. Между пучками 1-го порядка находится рыхлая соединительная ткань, которая прочно связывает их между собой. Пучки 2-го и следующих порядков объединяются уже более плотными прослойками соединительной ткани, которая переходит в плотную оболочку, покрывающую всю мышцу в целом. По [соединительной ткани](#) проникают кровеносные сосуды, питающие мышцу, и нервы, которые передают раздражение. Таким образом, мышца складывается из структурных элементов – мышечных волокон и соединительной ткани и имеет значение органа.

Соединение мышцы со скелетом осуществляется при помощи сухожилий. Величина мышц постоянно изменяется. От упражнения они становятся толще. Тонкое [гистологическое исследование](#) показало, что при увеличении мышцы утолщаются отдельные мышечные волокна, но количество их остается то же. Если мышца не функционирует, например, при перерезке нерва, она делается тоньше и постепенно атрофируется вследствие истончения ее волокон. При временном прекращении работы мышца атрофируется частично, и работоспособность ее легко восстанавливается.

Электромеханическое сопряжение скелетных мышц

состоянии покоя в мышечном волокне концентрация свободного ионизированного Ca^{2+} в цитоплазме вокруг толстых и тонких филаментов очень низка, около одной десятичной миллионной доли моля/л. При такой низкой концентрации ионы Ca^{2+} занимают очень небольшое количество участков связывания на молекулах тропонина, поэтому тропомиозин блокирует активность [поперечных мостиков](#). В состоянии покоя в мышечном волокне концентрация свободного ионизированного Ca^{2+} в цитоплазме вокруг толстых и тонких филаментов очень низка, около одной десятичной миллионной доли моля/л. При такой низкой концентрации ионы Ca^{2+} занимают очень небольшое количество участков связывания на молекулах тропонина, поэтому тропомиозин блокирует активность поперечных мостиков. После потенциала действия концентрация ионов Ca^{2+} в цитоплазме быстро возрастает, и они связываются с [тропонином](#). В состоянии покоя в мышечном волокне концентрация свободного ионизированного Ca^{2+} в цитоплазме вокруг толстых и тонких филаментов очень низка, около одной десятичной миллионной доли моля/л. При такой низкой концентрации ионы Ca^{2+} занимают очень небольшое количество участков связывания на молекулах тропонина, поэтому тропомиозин блокирует активность поперечных мостиков. После потенциала действия концентрация ионов Ca^{2+} в цитоплазме быстро возрастает, и они связываются с тропонином, устраняя блокирующий эффект [тропомиозина](#). В состоянии покоя в мышечном волокне концентрация свободного ионизированного Ca^{2+} в цитоплазме вокруг толстых и тонких филаментов очень низка, около одной десятичной миллионной доли моля/л. При такой низкой концентрации ионы Ca^{2+} занимают очень небольшое количество участков связывания на молекулах тропонина, поэтому тропомиозин блокирует активность поперечных мостиков. После потенциала действия концентрация ионов Ca^{2+} в цитоплазме быстро возрастает, и они связываются с тропонином, устраняя блокирующий эффект тропомиозина и иницируя цикл поперечных мостиков. Источником поступления Ca^{2+} в цитоплазму является [саркоплазматический ретикулум](#) мышечного волокна.

Саркоплазматический ретикулум мышц гомологичен [эндоплазматическому ретикулуму](#) других клеток. Он располагается вокруг каждой [миофибриллы](#). Саркоплазматический ретикулум мышц гомологичен эндоплазматическому ретикулуму других клеток. Он располагается вокруг каждой миофибриллы наподобие "рваного рукава", сегментами которого окружены [А-диски](#). Саркоплазматический ретикулум мышц гомологичен эндоплазматическому ретикулуму других клеток.

Он располагается вокруг каждой миофибриллы наподобие "рваного рукава", сегментами которого окружены А-диски и [I-диски](#). Саркоплазматический ретикулум мышц гомологичен эндоплазматическому ретикулуму других клеток. Он располагается вокруг каждой миофибриллы наподобие "рваного рукава", сегментами которого окружены А-диски и I-диски ([рис. 30.15](#)). Концевые части каждого сегмента расширяются в виде так называемых [латеральных цистерн](#), соединенных друг с другом серией более тонких трубок. В латеральных цистернах депонируется Ca^{2+} ; после возбуждения плазматической мембраны он высвобождается.

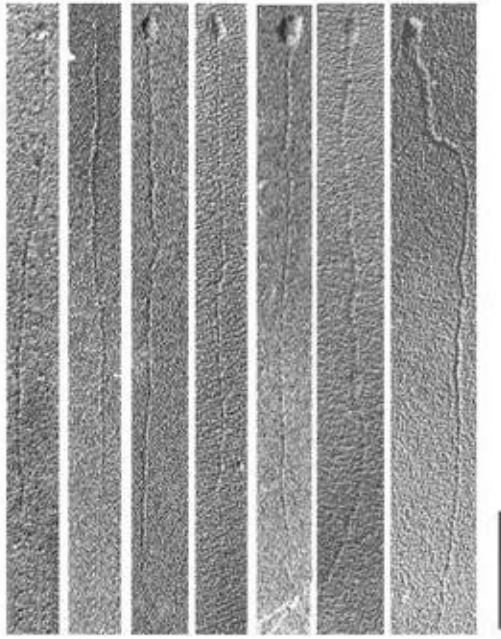
Отдельную систему составляют [поперечные трубочки \(Т-трубочки\)](#). Отдельную систему составляют поперечные трубочки (Т-трубочки), которые пересекают [мышечное волокно](#). Отдельную систему составляют поперечные трубочки (Т-трубочки), которые пересекают мышечное волокно на границе [А-дисков](#). Отдельную систему составляют поперечные трубочки (Т-трубочки), которые пересекают мышечное волокно на границе А-дисков и [I-дисков](#). Отдельную систему составляют поперечные трубочки (Т-трубочки), которые пересекают мышечное волокно на границе А-дисков и I-дисков, проходят между [латеральными цистернами](#). Отдельную систему составляют поперечные трубочки (Т-трубочки), которые пересекают мышечное волокно на границе А-дисков и I-дисков, проходят между латеральными цистернами двух смежных [саркомеров](#) и выходят на поверхность волокна, составляя единое целое с плазматической мембраной. Просвет Т-трубочки заполнен внеклеточной жидкостью, окружающей мышечное волокно. Ее мембрана, как и плазматическая, способна к проведению потенциала действия. Возникнув в плазматической мембране, потенциал действия быстро распространяется по поверхности волокна и мембране Т-трубочек в глубь клетки. Достигнув области Т-трубочек, прилегающих к латеральным цистернам, потенциал действия активирует потенциалзависимые "воротные" белки их мембраны, физически или химически сопряженные с кальциевыми каналами мембраны латеральных цистерн. Таким образом, деполяризация мембраны Т-трубочек, обусловленная потенциалом действия, приводит к открыванию кальциевых каналов мембраны латеральных цистерн, содержащих Ca^{2+} в высокой концентрации, и ионы Ca^{2+} выходят в цитоплазму. Повышение саркоплазматического уровня Ca^{2+} обычно бывает достаточным для активации всех поперечных мостиков мышечного волокна.

Процесс сокращения продолжается, пока ионы Ca^{2+} связаны с [тропонином](#). Процесс сокращения продолжается, пока ионы Ca^{2+} связаны с тропонином, т.е. до тех пор, пока их концентрация в цитоплазме не вернется к исходному низкому значению. Мембрана [саркоплазматического ретикулума](#). Процесс сокращения продолжается, пока ионы Ca^{2+} связаны с тропонином, т.е. до тех пор, пока их концентрация в цитоплазме не вернется к исходному низкому значению. Мембрана саркоплазматического ретикулума содержит [\$\text{Ca}^{2+}\$ -АТФазу](#). Процесс сокращения

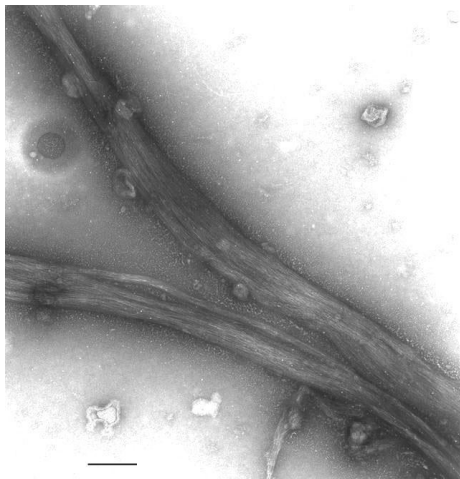
Электромеханическое сопряжение глад мышцы

Тайтин и миозин in vitro

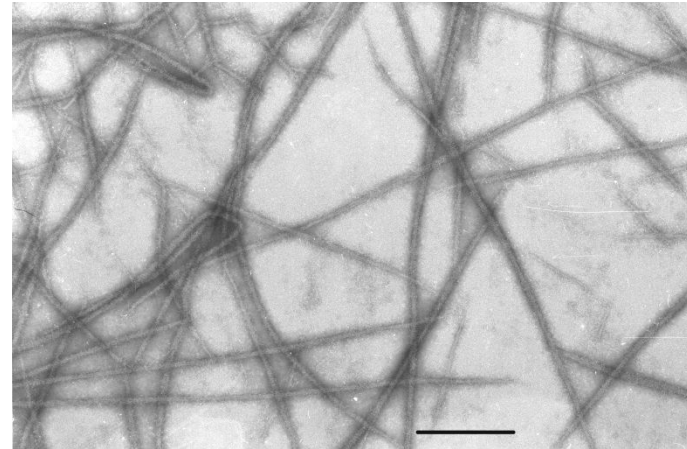
Выпрямленные молекулы тайтина



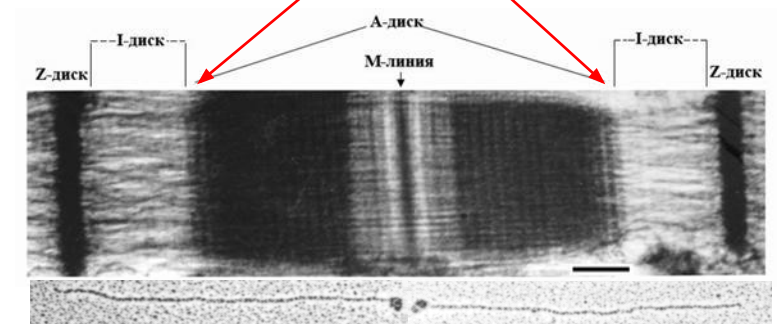
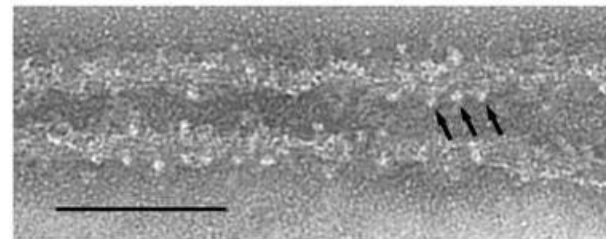
Агрегаты тайтина



Нити миозина

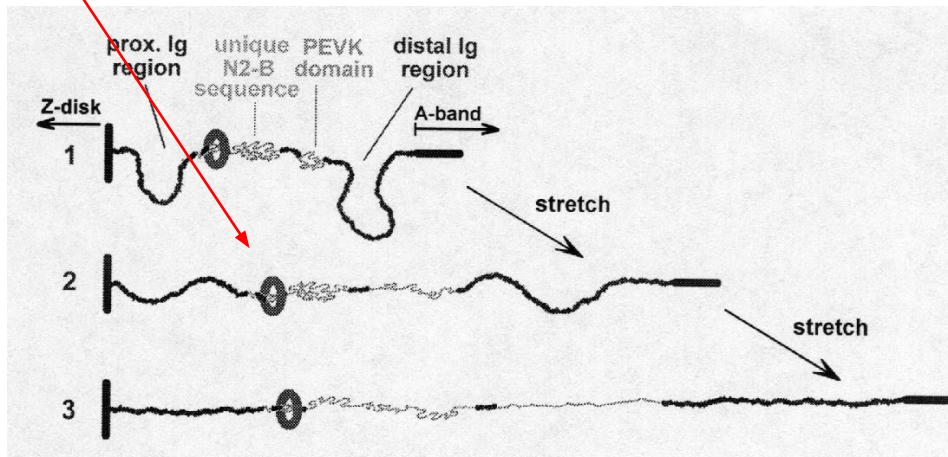
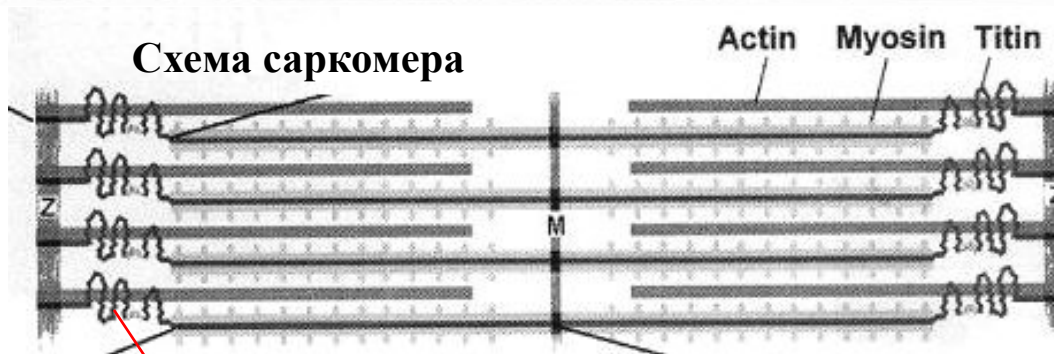
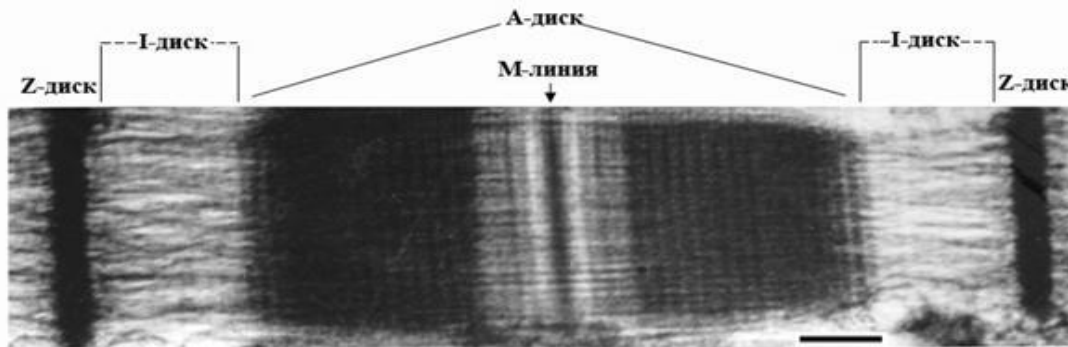


Нити миозина при большем увеличении



Шкала 200 нм

Функции тайтина



1.
Функция эластичного саркомерного цитоскелета

- Тайтин вносит вклад в пассивное напряжение, развиваемое мышцей при растяжении и развивает возвратную силу при сокращении саркомера

**Благодарю
за
внимание!**

Белки мембраны клеток представлены, в основном, гликопротеинами.

Различают ***интегральные белки***, проникающие через всю толщу мембраны и ***периферические белки***, прикрепленные только к поверхности мембраны, в основном, к внутренней ее части.

Периферические белки почти все функционируют как ферменты (ацетилхолинэстераза, кислая и щелочная фосфатазы и др.). Но некоторые ферменты также представлены интегральными белками — АТФ-аза.

Интегральные белки обеспечивают селективный обмен ионов через каналы мембран между экстрацеллюлярной и интрацеллюлярной жидкостью, а также действуют как белки — переносчики крупных молекул.

Рецепторы и антигены мембраны могут быть представлены как интегральными, так и периферическими белками.

Белки, примыкающие к мембране с цитоплазматической стороны, относятся к ***цитоскелету клетки (в частности, актин)***. Они могут прикрепляться к мембранным белкам.

Углеводные выступы гликопротеинов являются носителями антигенов групп крови, других антигенных детерминант клетки, они действуют как рецепторы, связывающие гормоны. Гликопротеины образуют адгезивные молекулы, обуславливающие прикрепление клеток одна к другой, т.е. тесные межклеточные контакты.

Наука о мышцах — миология!

Мышцам присуще свойство сократимости!

А присуще ли это свойство немышечным тканям?

В организме энергия запасается в виде энергии Р-О-Р-связи между вторым и третьим остатками фосфорной кислоты, находящейся в молекуле аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ). АТФ для «биохимических машин» (мышечная ткань) является источником энергии, так как при разрыве Р-О-Р-связи в молекуле АТФ выделяется значительное количество энергии (8—10 ккал на 1 моль). Эта энергия используется на сокращение мышц, возбуждение нерва, секреторную деятельность клеток, синтез сложных молекул и т. д. Таким образом, химическая энергия Р-О-Р-связи способна превращаться во многие виды энергии, в том числе и в механическую энергию для сокращения мышцы.