

МИНИСТЕРСТВО ЗДРАВООХРАНЕНИЯ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ
УЧРЕЖДЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ
«ГОМЕЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ МЕДИЦИНСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Кафедра гистологии, цитологии и эмбриологии

**Н. Г. МАЛЬЦЕВА, М. А. ШАБАЛЕВА,
И. Л. КРАВЦОВА**

ТКАНИ

**Учебно-методическое пособие
для студентов 1 курса
факультета по подготовке специалистов
для зарубежных стран медицинских вузов**

**Гомель
ГомГМУ
2016**

УДК 611-018 (075.8)

ББК 28.86

М 21

Рецензенты:

кандидат биологических наук, доцент кафедры морфологии человека
Белорусского государственного медицинского университета

В. В. Китель;

кандидат биологических наук, доцент кафедры
зоологии, физиологии и генетики

Гомельского государственного университета им. Ф. Скорины

А. В. Гулаков

Мальцева, Н. Г.

М 21 Ткани: учеб.-метод. пособие для студентов 1 курса факультета по подготовке специалистов для зарубежных стран медицинских вузов / Н. Г. Мальцева, М. А. Шабалева, И. Л. Кравцова. — Гомель: ГомГМУ, 2016. — 64 с.

ISBN 978-985-506-787-1

Учебно-методическое пособие содержит современные сведения о строении тканей. Учебный материал проиллюстрирован, что делает процесс обучения интересным и способствует прочному усвоению.

Предназначено для студентов 1 курса факультета по подготовке специалистов для зарубежных стран медицинских вузов.

Утверждено и рекомендовано к изданию научно-методическим советом учреждения образования «Гомельский государственный медицинский университет» 24 июня 2015 г., протокол № 4.

УДК 611-018 (075.8)

ББК 28.86

ISBN 978-985-506-787-1

© Учреждение образования
«Гомельский государственный
медицинский университет», 2016

ОГЛАВЛЕНИЕ

Эпителиальные ткани	4
Волокнистые соединительные ткани	18
Скелетные ткани	28
Мышечные ткани	40
Нервная ткань	52
Литература	63

ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ ТКАНИ

Различают три функциональных типа эпителиев:

- 1) **покровные** (занимают пограничное положение с внешними или внутренними средами организма);
- 2) **железистые** (формируют железы);
- 3) **сенсорные** (входят в состав органов чувств).

Покровными эпителиями называют клеточные пласты, занимающие пограничное положение с внешними или внутренними средами организма. Эпителии покрывают поверхность тела, выстилают все трубчатые структуры и все полости в нашем организме.

Их главная функция — разграничительная. Эпителий выполняет роль избирательного барьера, который регулирует транспорт веществ в обе стороны. Из этого свойства вытекают остальные функции — защитная, транспортная, всасывающая, секреторная, сенсорная и т. д.

Большинство эпителиев имеют одинаковые **морфологические признаки** (рисунок 1):

- 1) эпителиальные клетки образуют сплошные пласты;
- 2) между ними нет межклеточного вещества, и клетки плотно соединены межклеточными контактами;
- 3) эпителиальные пласты расположены на базальной мембране, под которой лежит слой рыхлой волокнистой соединительной ткани (РВСТ) с капиллярами;
- 4) эпителии не содержат кровеносных сосудов, питание диффузное из капилляров РВСТ;
- 5) эпителиям свойственна полярность;
- 6) эпителии обладают высокой способностью к регенерации и богато иннервированы.

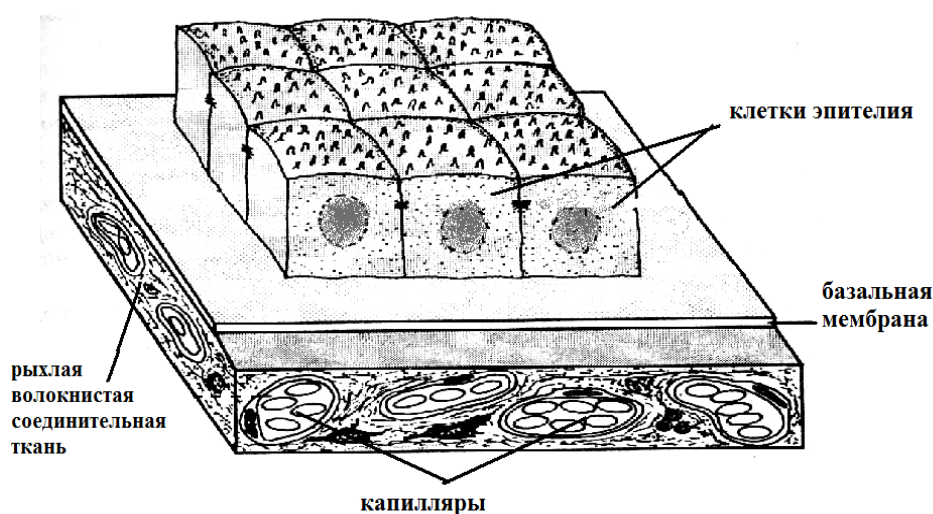


Рисунок 1 — Строение покровного эпителия

Обсудим подробнее эти признаки.

Клетки эпителиев образуют пласты и максимально сближены друг с другом за счет образования в их мембранах межклеточных соединений.

Межклеточные соединения бывают простые и сложные.

Простые соединения образуются при сближении клеток за счет взаимодействия между молекулами гликокаликса соседних мембран. Эти молекулы (интегрины, кадгерины) тканеспецифичны, поэтому одновременно являются рецепторами, объединяющими клетки только одного вида. Для соединения необходимы ионы кальция. Клетки также удерживаются вместе благодаря интердигитациям — комплементарным изгибам боковых поверхностей (рисунок 2).

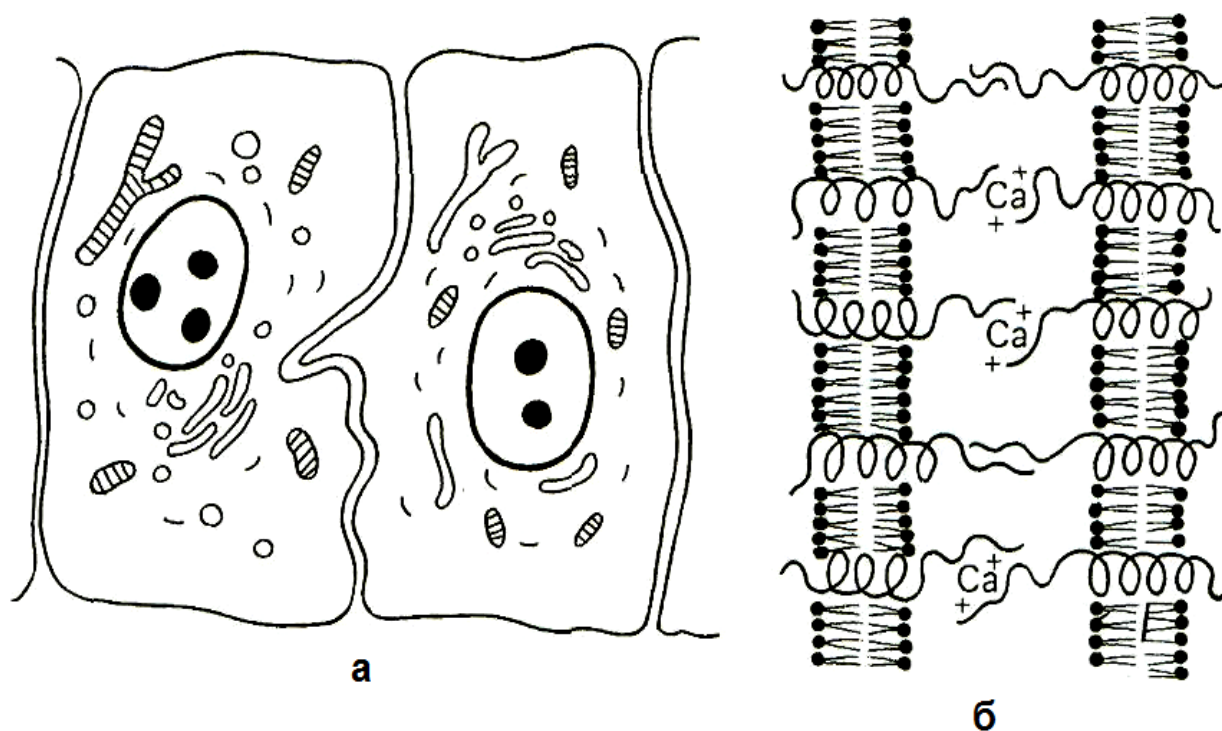


Рисунок 2 — Простое межклеточное соединение: а — простое соединение двух эпителиальных клеток; б — связывание интегральными гликопротеидами (интегринами и кадгеринами) плазматических мембран соседних клеток

Сложные межклеточные контакты подразделяют на механические и коммуникационные.

К **механическим** относят: плотные контакты, десмосомы и опоясывающие десмосомы.

Плотные контакты характерны для однослойных эпителиев. Они препятствуют потоку веществ по межклеточным пространствам. Имеют вид обруча, опоясывающего верхнюю часть клетки. Образуются за счет взаимодействия интегральных белков окклюдinov соседних плазмолемм (рисунок 3).

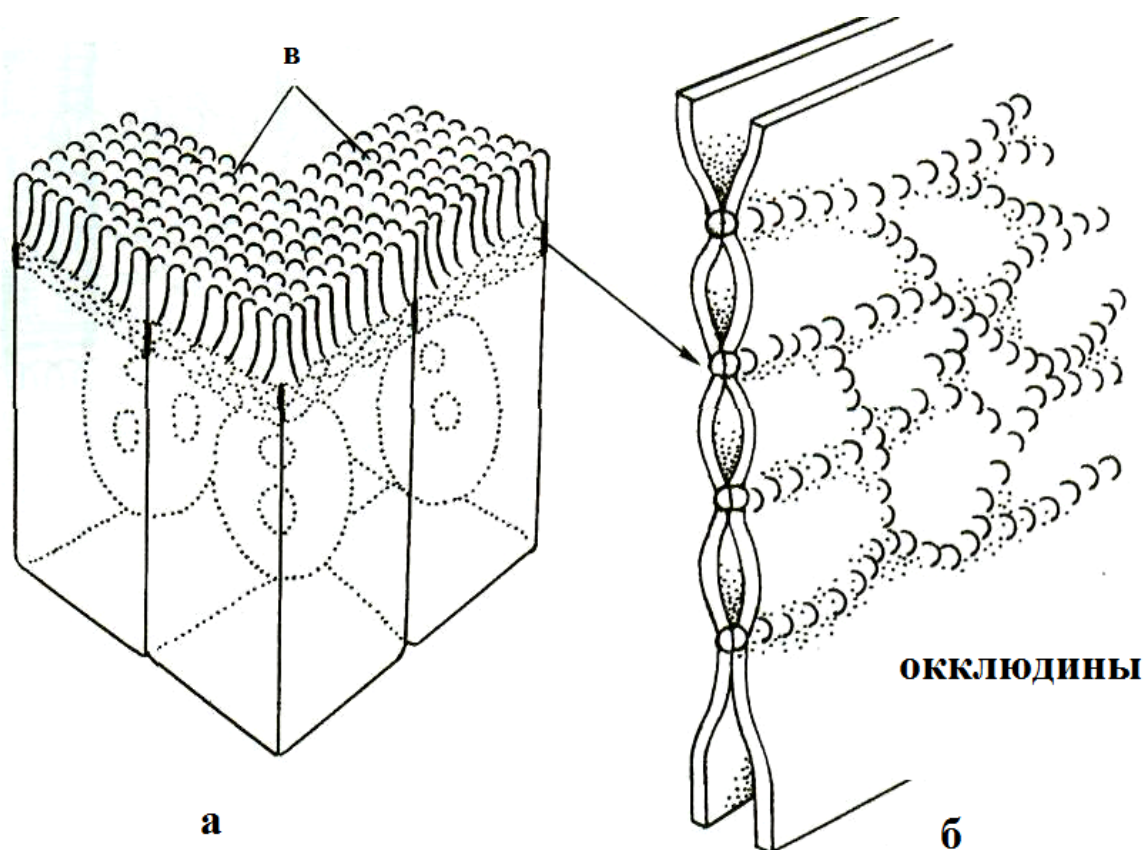


Рисунок 3 — Плотные контакты:

- а — расположение плотного соединения на клетках кишечного эпителия;
- б — участок плотного соединения в увеличительном виде;
- в — микроворсинки на поверхности эпителиальных клеток

Десмосомы представляют собой «кнопки» (0,5 мкм в диаметре), которые во многих местах и очень прочно скрепляют боковые поверхности эпителиальных клеток (рисунок 4). Со стороны каждой клетки под мембраной образуется **дисковидная пластинка прикрепления** (более 12 различных белков). В нее вплетаются **промежуточные филаменты** цитоскелета (**тонофиламенты**). Через межклеточную щель соседние пластинки соединяются адгезивными белками **десмоглеинами** (*якорные филаменты*). Десмосомы — наиболее прочные сцепляющие контакты и особенно многочисленны в многослойных эпителиях. *При тяжелом аутоиммунном заболевании — вульгарной пузырчатке — повреждаются десмосомальные белки, между клетками многослойных эпителиев образуются пузыри. Это приводит к незаживающим язвам.*

Опоясывающая десмосома (промежуточное соединение) имеет вид обруча и охватывает клетку ниже плотного контакта (рисунок 5). Сходна с десмосомой. Пластинка прикрепления содержит актин-связывающий белок. Поэтому в нее вплетаются актиновые микрофиламенты цитоскелета, а со стороны межклеточной щели трансмембранные молекулы Е-кадгерина. В присутствии кальция они прочно связывают соседние клетки.

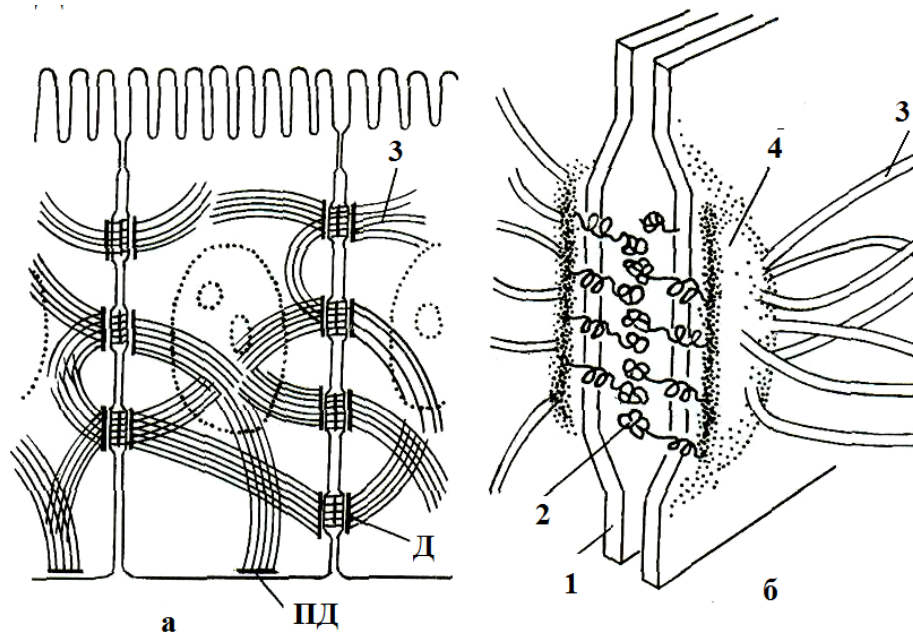


Рисунок 4 — Десмосома:

а — расположение десмосом в клетке; **б** — увеличенная схема одной десмосомы;
1 — плазмолемма; **2** — десмоглеиновый слой; **3** — тонофиламенты;
4 — пластинка прикрепления; **Д** — десмосома; **ПД** — полудесмосома

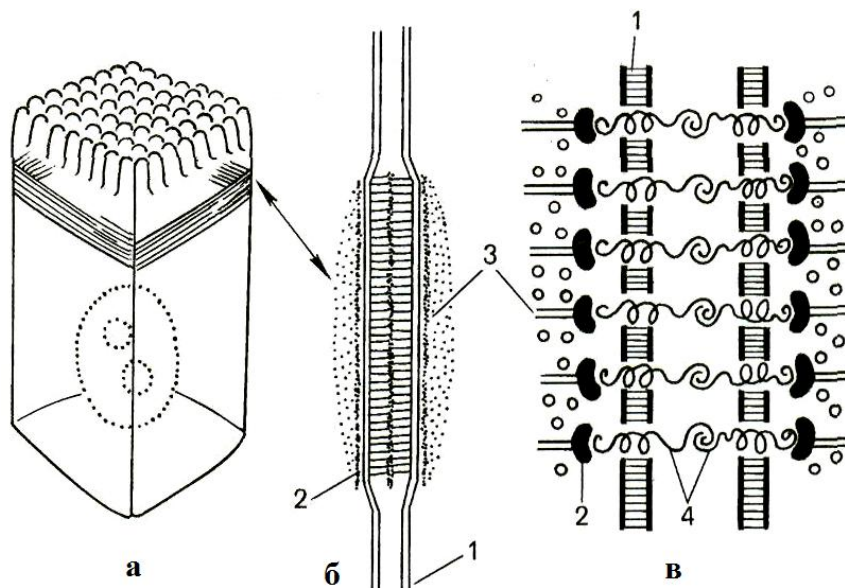


Рисунок 5 — Опоясывающая десмосома:

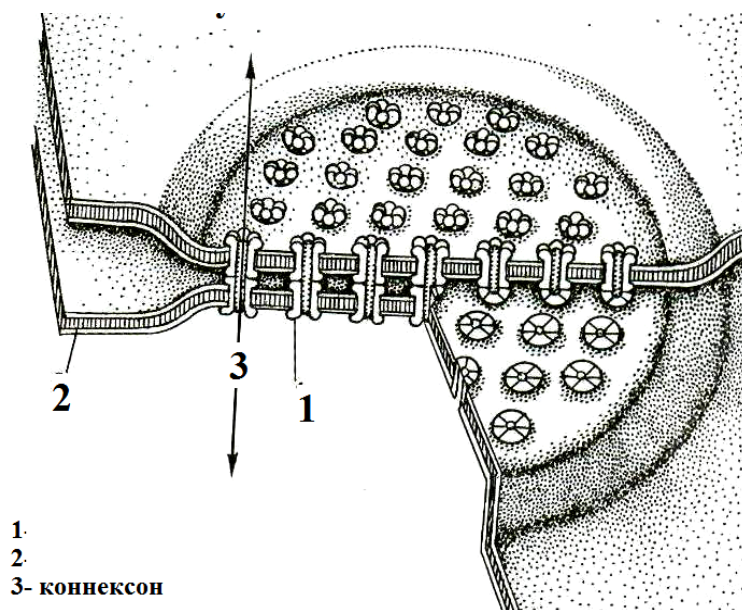
а — расположение опоясывающей десмосомы; **б** — вид на срезе;
в — схема молекулярной организации; **1** — плазмолемма;
2 — слой белков сцепления; **3** — актиновые микрофиламенты; **4** — Е-кадгерины

К коммуникационным соединениям относят:

1) Щелевидные контакты (нексусы). Они позволяют клеткам обмениваться низкомолекулярными веществами — сахарами, витаминами, АТФ, ионами и др. Встречаются во всех типах тканей, способствуя функ-

циональному единству клеток (например синхронное сокращение мышечных клеток сердца). **Нексус** — это округлое пятно, состоящее из сотен **коннексонов**. Каждый **коннексон** — трансмембранный каналец, образованный по периметру 6 белками коннексинами. Нексусы могут быстро распадаться и вновь собираться из мембранных белков. *Некоторые вещества, например ингибиторы окислительного фосфорилирования, могут разрушать нексусы (рисунок 6).*

2) **Синапсы** — характерны для нервных клеток.



1.
2.
3- коннексон

Рисунок 6 — Нексус:

1 — коннексин; 2 — плазмолемма; 3 — коннексон

Эпителиальные пласты расположены на базальной мембране, под которой лежит слой рыхлой волокнистой соединительной ткани с капиллярами. Эпителии не содержат кровеносных сосудов. Их питание диффузное из капилляров РВСТ.

Базальная мембрана — это слой межклеточного вещества толщиной 20–100 нм сложного белкового и полисахаридного состава (коллаген IV типа, фибронектин, ламинин, гликозаминогликаны, Ca^{2+} и др.). Эти вещества определяют адгезию, упругость, проницаемость, коллоидное состояние, электрический заряд и другие свойства базальной мембраны. В составе базальной мембраны выделяют **светлую пластинку**, к которой непосредственно крепятся эпителиоциты, и **темную пластинку**, в которую вплетены петли якорных коллагеновых фибрилл. Клетки прикреплены к базальной мембране специальными структурами — полудесмосомами. По общей организации они напоминают половинку десмосомы, ее *якорные филаменты закреплены на коллагеновых фибриллах темной пластинки* (рисунок 7).

Слой рыхлой волокнистой соединительной ткани практически всегда подстилает эпителиальный пласт. В слизистых оболочках она называется

собственная пластинка слизистой. Здесь расположены капилляры, из них питательные вещества диффузно через базальную мембрану поступают к эпителиальным клеткам. Сами эпителии кровеносных сосудов не имеют.

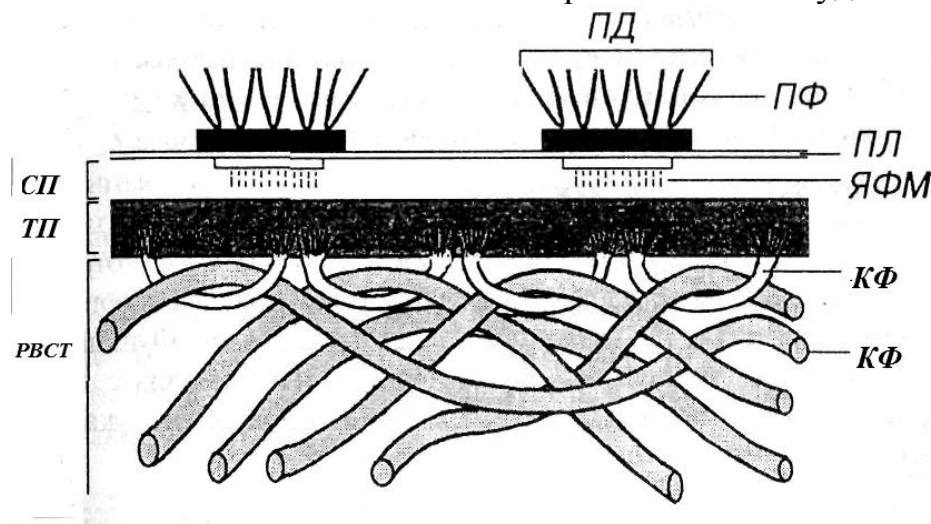


Рисунок 7 — Базальная пластинка:

СП — светлая пластинка; ТП — темная пластинка; КФ — коллагеновые фибриллы;
 ПЛ — плазмолемма эпителиальной клетки; ПД — полу десмосома;
 ЯФМ — якорные филаменты; ПФ — промежуточные филаменты;
 РВСТ — рыхлая волокнистая соединительная ткань

Функции базальной мембраны

1. Обеспечивает механическую связь между эпителиальной и соединительной тканью, регулирует транспорт веществ между ними.
2. Регулирует миграцию и дифференцировку клеток при делении и росте, не позволяет им прорасти в соединительную ткань. *При злокачественном росте эта функция нарушается и опухоль образует метастазы.*
3. Защитная, не пропускает антигены.

Изменения свойств базальной мембраны являются причиной целого ряда тяжелых заболеваний. Например, при сахарном диабете в стенке капилляров эта мембрана утолщается, что приводит к дегенеративным изменениям во многих органах — сетчатке, почках и др.

Полярность. В однослойных эпителиях каждая клетка имеет **апикальную** — верхнюю — поверхность и **базальную**, прилежащую к базальной мембране. Разные полюса клетки отличаются по своему строению и по функциям. Например, питательные вещества, гормоны диффундируют через базальный полюс.

Базальная поверхность клеток обычно **плоская**, но может образовывать складки, между которыми лежат митохондрии (**базальная исчерченность**) (рисунок 8). Такое строение свидетельствует об активном перекачивании ионов эпителиальными клетками (например, обратное всасывание первичной мочи в почечных канальцах). Базальная сторона клеток всегда связана с базальной мембраной специальными контактами — полу десмосомами.

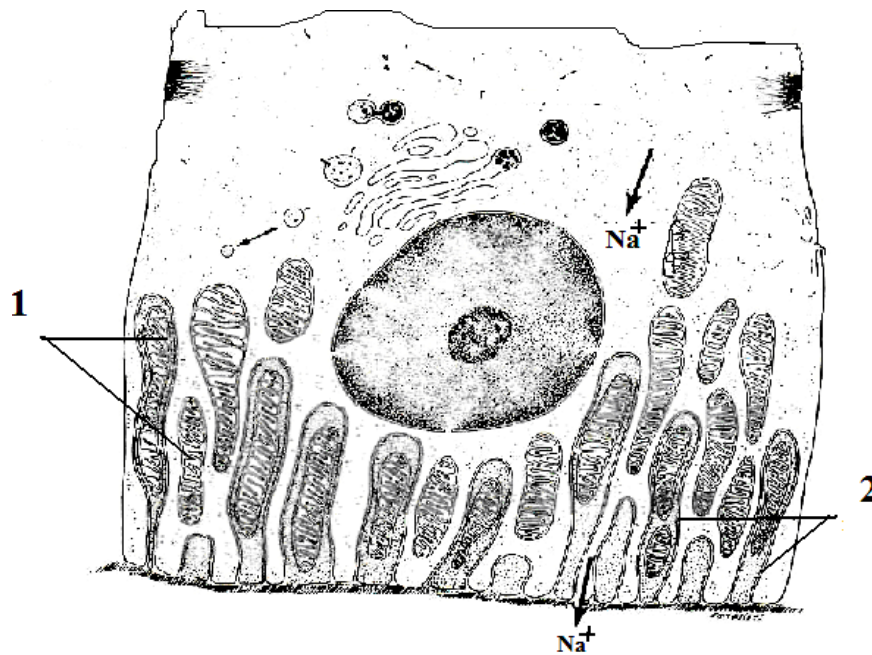


Рисунок 8 — Базальная исчерченность:
1 — митохондрии; 2 — инвагинации плазмолеммы

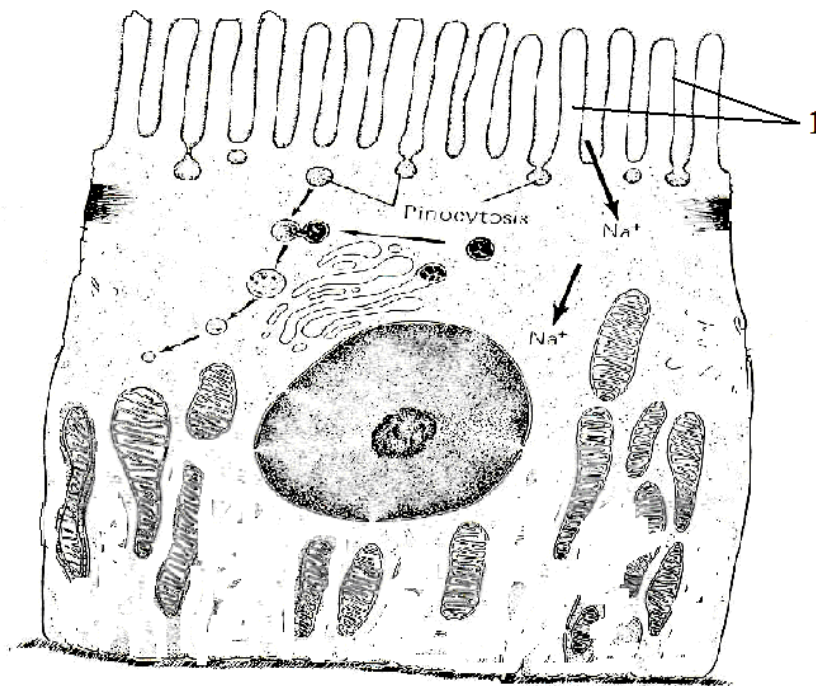


Рисунок 9 — Микроворсинки на апикальной стороне клетки:
1 — микроворсинки

Апикальная поверхность может выполнять функцию рецепции или, как в эпителии кишечника, образует **микроворсинки**, содержащие ферменты пристеночного пищеварения и увеличивающие поверхность всасывания (рисунок 9).

На апикальной поверхности могут находиться реснички (например, в эпителии воздухоносных путей). Реснички способны отклоняться. Их синхронное движение перемещает вещества на поверхности (рисунок 10).

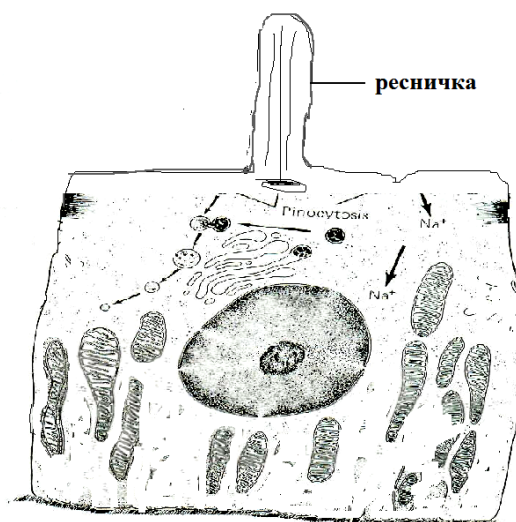


Рисунок 10 — Ресничка на апикальной стороне клетки

Виды межклеточных контактов также изменяются сверху вниз.

В многослойных эпителиях полярность проявляется в морфологической неоднородности клеток разных слоев.

Физиологическая регенерация, т. е. естественное обновление эпителиев идет интенсивно за счет малодифференцированных **камбиальных клеток**, способных к делению.

Скорость регенерации регулируют различные факторы. **Цитокины** — вещества, которые ускоряют деление и дифференцировку клеток (например, ростовые факторы); **кейлоны** — тормозят.

Высокая регенерационная способность имеет и отрицательное значение. Эпителии чаще всего являются источником злокачественных опухолей. Это касается и покровных и железистых (аденокарциномы) эпителиев.

Гистогенетическая классификация эпителиев, предложенная академиком Н. Г. Хлопиным, берет за основу происхождение эпителия, т. е., из какого эмбрионального зачатка они образуются. Согласно этой классификации выделяют:

1. **Эпидермальный тип** (образуется из эктодермы и прехордальной пластинки). Эпителии имеют многослойное или многорядное строение и их клетки способны к ороговению. Это эпидермис кожи, эпителий ротовой полости, глотки, пищевода, влагалища, роговицы глаза, выстилка воздухоносных путей.

2. **Энтеродермальный** (образуется из энтодермы). Имеет однослойное строение. Это эпителий среднего отдела пищеварительной трубки: эпителии желудка, кишечника и связанных с ними желез.

3. **Целонефродермальный тип** (образуется из листков спланхнотома и из нефротомы). Обычно однослойный, выполняет барьерную функцию. Это мезотелий серозных оболочек и эпителии почечных канальцев, семявыносящих путей, выстилки маточных труб, матки, шейного канала, поддерживающие клетки (суспендоциты) извитых семенных канальцев. Фолликулярный эпителий яичников многослоен.

4. **Ангиодермальный** (из ангиодермального зачатка в составе мезенхимы). Это эндотелий кровеносных и лимфатических сосудов. Этот эпителий однослойный плоский (его особенности описываются в теме «Сосудистая система»). Исключение составляют посткапиллярные венулы с высоким (кубическим) эндотелием в органах иммунной системы и синусы селезенки с палочковидными эндотелиальными клетками.

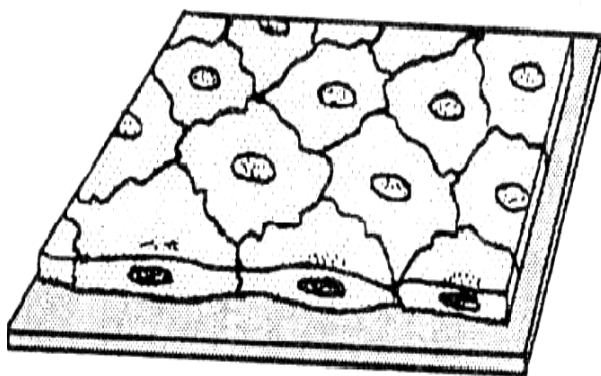
5. **Эпендимоглиальный** (из нервной трубки). Эпителий, который выстилает центральный канал спинного мозга и желудочки мозга.

Ткани, относящиеся к одному гистогенетическому типу, благодаря общему происхождению, потенциально имеют общие структурные и функциональные особенности. Эти особенности не всегда заметны в обычных физиологических условиях, но могут ярко проявляться при регенерации, в случае патологических процессов, при злокачественном росте. В то же время метapлазия — превращение одного вида эпителия (ткани) в другой обычно возможна только в пределах одного гистогенетического типа.

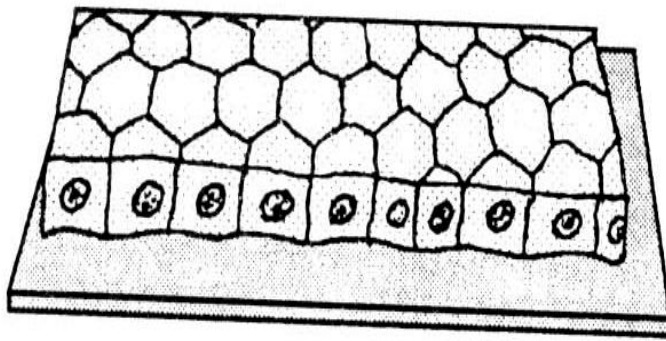
Существует также **морфологическая классификация**, где за основу берется количество слоев и форма клеток (таблица 1).

Таблица 1 — Морфологическая классификация эпителиев

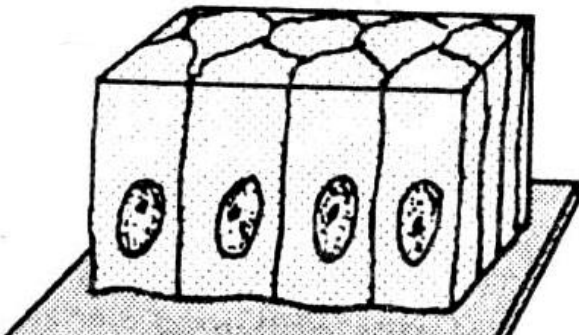
ОДНОСЛОЙНЫЕ ЭПИТЕЛИИ (каждая клетка связана с базальной мембраной)		
	Однорядные (клетки одной формы, их ядра лежат на одном уровне)	
	Плоские	
	Кубические	
	Призматические	
	Многорядные (ядра из-за высоты клеток лежат на разных уровнях)	
МНОГОСЛОЙНЫЕ ЭПИТЕЛИИ (только нижний пласт клеток связан с базальной мембраной)		
	Плоские	
		ороговевающие
		неороговевающие
	Кубические	
	Призматические	
	Переходный	



Однослойные плоские эпителии: мезотелий (эпителий серозных оболочек), эндотелий (эпителий кровеносных сосудов), эпителий петли Генле в нефронах, альвеолярный эпителий.

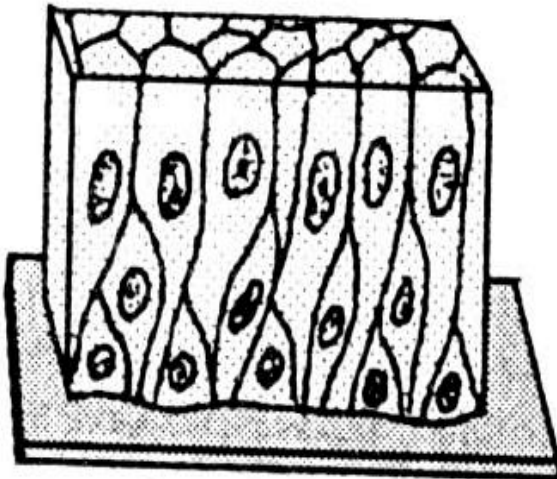


Однослойные кубические эпителии: эпителии почечных канальцев, мелких протоков поджелудочной железы и печени.

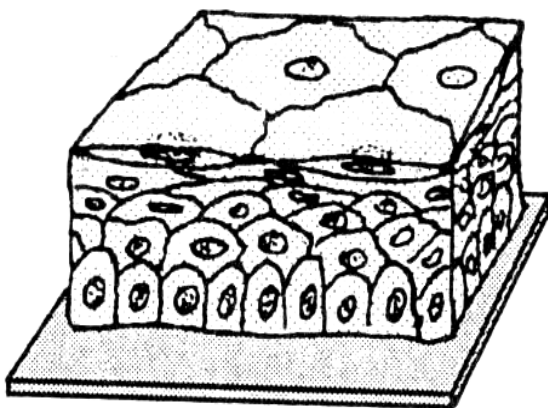


Однослойные цилиндрические или призматические эпителии:

Эпителии поверхности желудка, кишки, крупных протоков поджелудочной железы, желчных протоков, выстилка маточных труб.

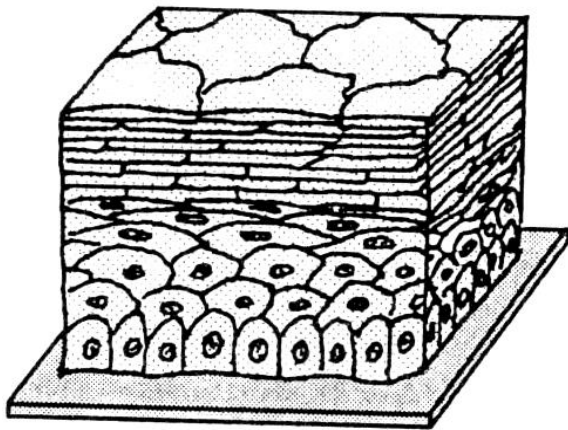


Однослойный многорядный эпителий образует особую группу. В нем все клетки контактируют с базальной мембраной, но клетки разной высоты. Поэтому ядра оказываются на разных уровнях. Таков эпителий дыхательных путей. *Двурядный* призматический эпителий встречается в протоке придатка яичка, семявыносящем протоке, семенных пузырьках.

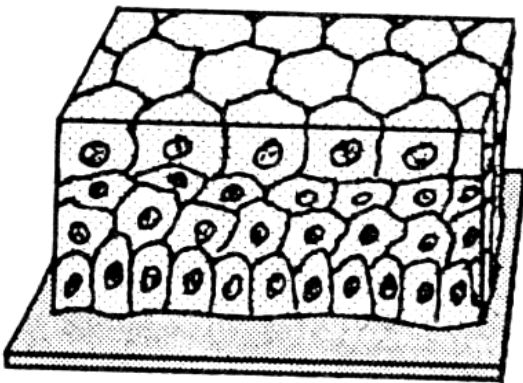


Многослойный эпителий описывают по форме поверхностных клеток.

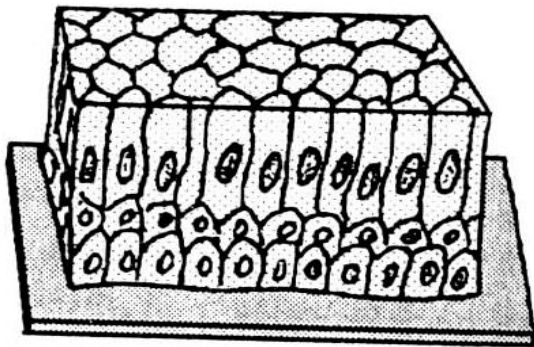
Обычно это **многослойный плоский эпителий**. Он может быть *неороговевающим* — тогда его поверхностные клетки живые. Им выстланы слизистые оболочки полости рта, пищевода, влагалища, часть мочеиспускательного канала и шейки матки, роговица глаза.



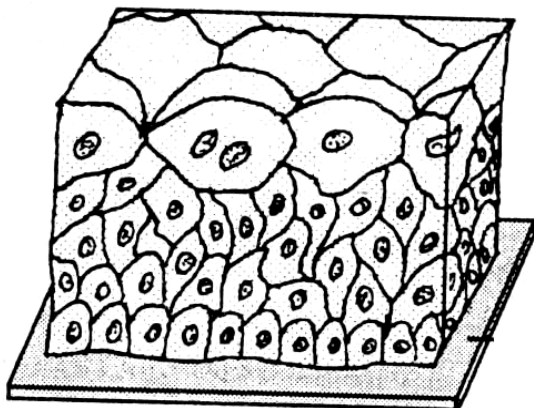
Многослойный плоский эпителий может быть *ороговевающим* — тогда верхние клетки отмирают и превращаются в роговые чешуйки. Это эпидермис кожи.



Многослойный кубический эпителий образует протоки сальных и потовых желез.



Многослойный цилиндрический эпителий встречается редко — в конъюнктиве глаза и в протоках крупных слюнных и молочных желез.



Многослойный переходный эпителий, выстилает мочевыводящие пути. Его поверхностные клетки могут менять форму (способны к растяжению) при наполнении органа мочой.

Железистые эпителии

Клетки этих тканей синтезируют и выводят за пределы клетки вещества (секреты), которые важны для всего организма. В этих клетках хорошо развит аппарат синтеза и находятся многочисленные секреторные гранулы. Особенности строения зависят от химической природы секрета.

По составу секрета железы бывают:

1. Белковые.
2. Слизистые.
3. Смешанные.

Железы также классифицируют и *по расположению относительно эпителиального пласта*. Одноклеточные железы могут лежать в пределах пласта (**интраэпителиальные**), но большинство желез — **экзоэпителиальные**.

По размерам железы также очень различны. Есть одноклеточные железы, т.е. железистые клетки поодиночке располагаются среди других клеток покровного эпителия (бокаловидные клетки эпителия кишечника). Есть железы, входящие в состав других органов. Есть железы, которые являются самостоятельными анатомическими органами.

По способу выделения секрета железы разделяют на (рисунок 11):

1) **мерокринные** (экзоцитоз без нарушения структуры клетки), их большинство;

2) **голокринные** (сальные железы), где клетки полностью разрушаются при секреции, восстановление происходит за счет камбиальных клеток;

3) **апокринные** (молочные и часть потовых желез) — в секрет отделяется часть апикальной цитоплазмы.

Из железистого эпителия построено большинство желез. Чаще всего железы представляют собой многоклеточные структуры и образуются путем деления клеток покровного эпителия и впячивания их в подлежащую соединительную ткань, где нижние клетки дифференцируются как секреторные.

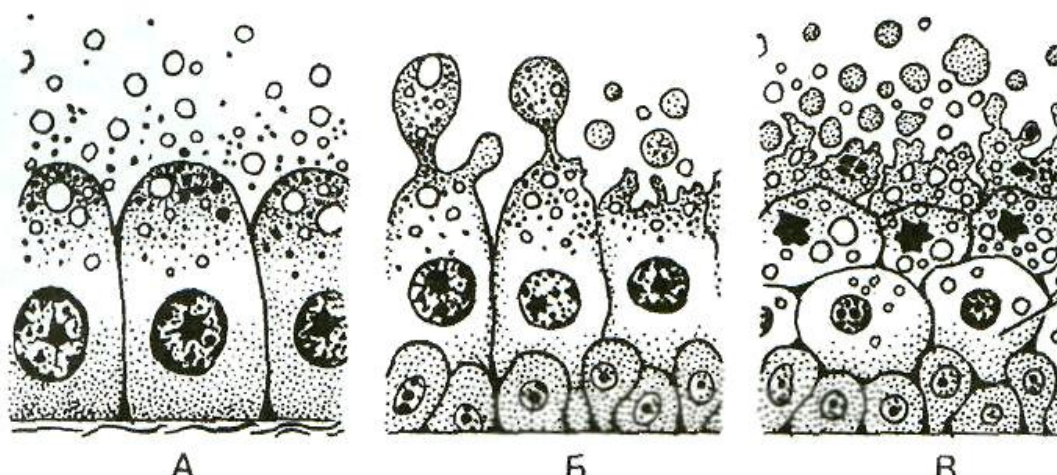


Рисунок 11 — Типы секреции клеток:
А — мерокринные; Б — апокринные; В — голокринные

Есть **экзокринные железы**, которые сохраняют связь с поверхностью. В этом случае формируется трубчатый проток, по которому выводится секрет и соответственно в такой железе различают *секреторный (концевой) отдел* и *выводной проток* (рисунок 12).

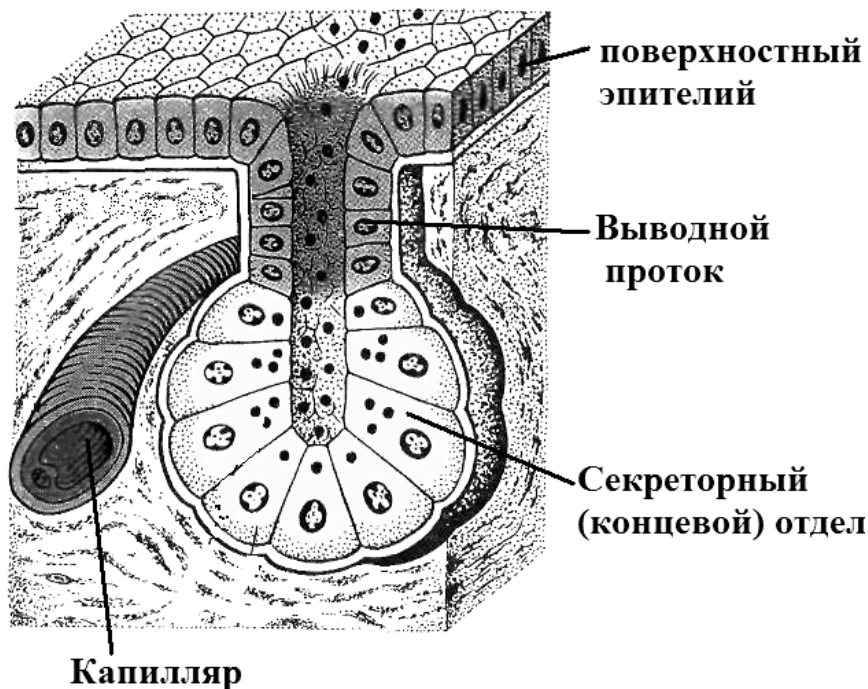


Рисунок 12 — Экзокринная железа

В **эндокринных железах** выводных протоков нет. Их секрет (*гормоны*) из секреторных отделов диффузно сразу поступает в кровеносные капилляры (рисунок 13).

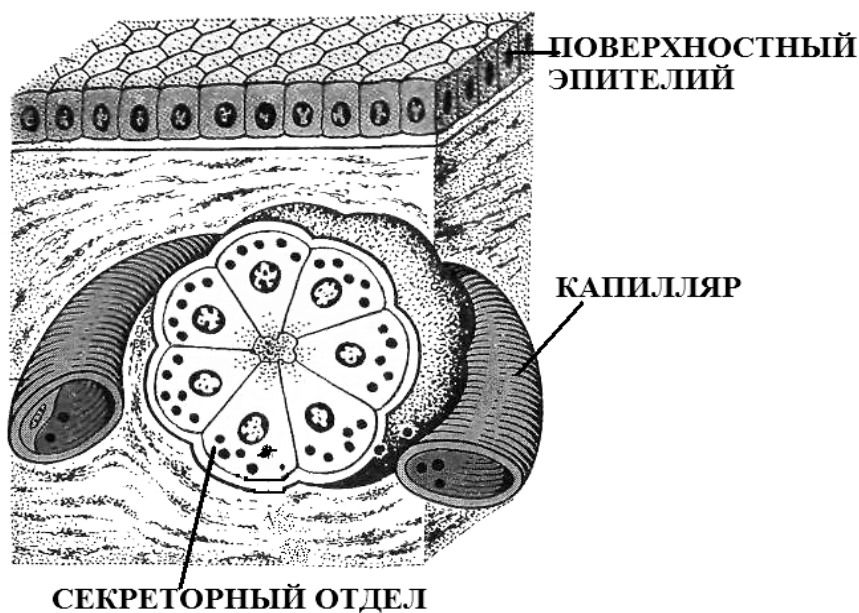


Рисунок 13 — Эндокринная железа

Согласно *морфологической классификации* экзокринные железы подразделяют (рисунок 14) по количеству концевых отделов на: **неразветвленные** (один секреторный отдел); **разветвленные** (несколько секреторных отделов).

По количеству выводных протоков на: **простые** (один выводной проток); **сложные** (несколько выводных протоков).

По форме концевых отделов на: **трубчатые** (секреторный отдел в форме трубочки); **альвеолярные** (секреторный отдел в форме шарика).

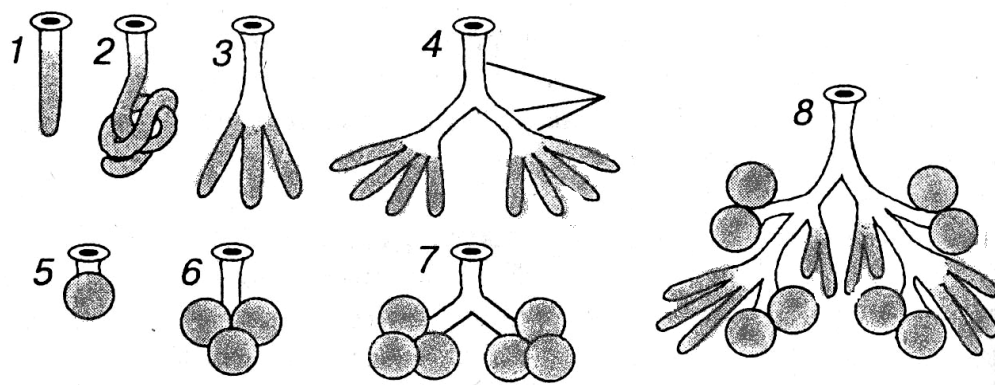


Рисунок 14 — Морфологическая классификация экзокринных желез

- 1 — простая неразветвленная трубчатая; 2 — простая неразветвленная трубчатая;
3 — простая разветвленная трубчатая; 4 — сложная разветвленная трубчатая;
5 — простая неразветвленная альвеолярная; 6 — простая разветвленная альвеолярная;
7 — сложная разветвленная альвеолярная; 8 — сложная разветвленная альвеолярно-трубчатая

В железе как в органе принято различать **строму** — это соединительная ткань, которая образует поверхностную капсулу и сеть перегородок с сосудами и нервами и делит железу на дольки, и **паренхиму** — железистую ткань самих долек (рисунок 15).

Активность железистых клеток регулируется со стороны нервной и эндокринной систем.

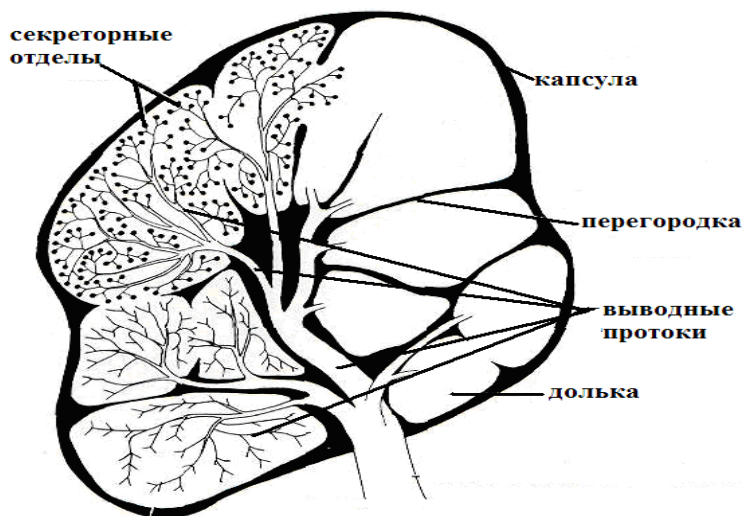


Рисунок 15 — Железа

ВОЛОКНИСТЫЕ СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Соединительные ткани организма (ткани внутренней среды) классифицируются следующим образом (рисунок 16):

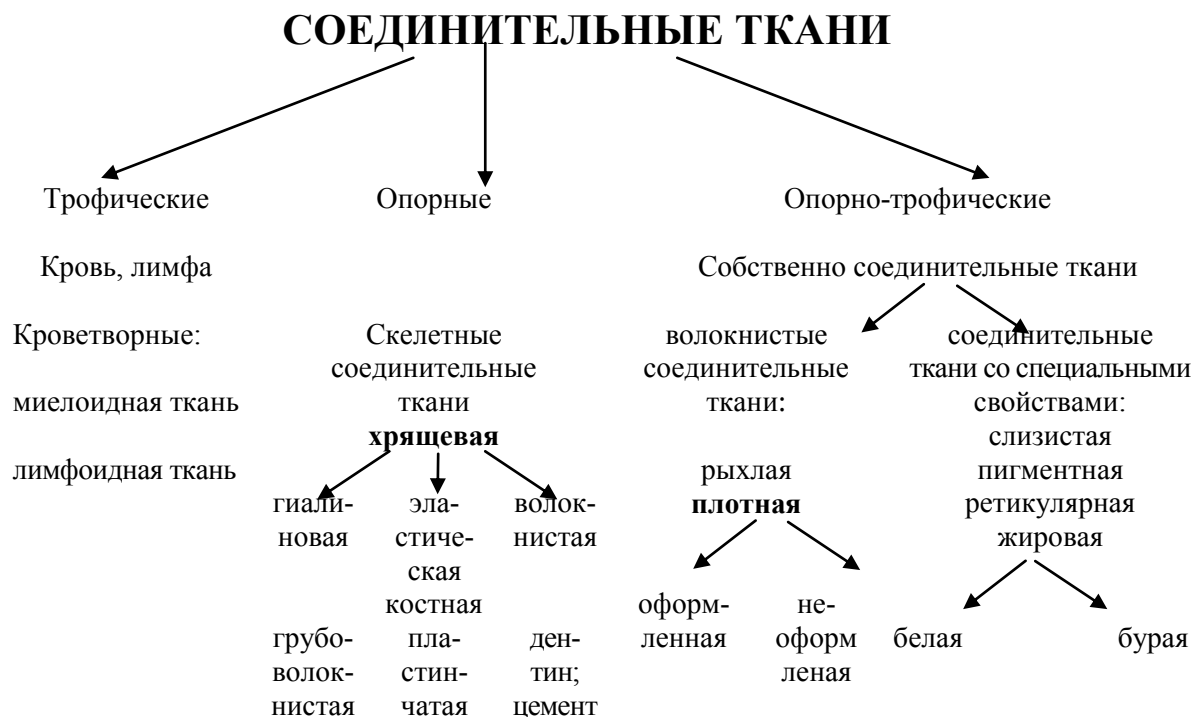


Рисунок 16 — Классификация соединительных тканей

Отличительные особенности соединительных тканей:

- 1) главная функция — поддержание гомеостаза;
- 2) происхождение из одного эмбрионального зачатка — мезенхимы;
- 3) состоят из клеток и межклеточного вещества;
- 4) клетки лежат свободно, пластов не образуют;
- 5) клетки неполярны;
- 6) тип питания сосудистый;
- 7) обладают высокой регенерационной способностью;
- 8) хорошо иннервированы.

Волокнистые соединительные ткани состоят из клеток и межклеточного вещества (аморфный компонент, коллагеновые, эластические и ретикулярные волокна).

Рыхлая и плотная волокнистые соединительные ткани отличаются соотношением клеток и волокон в межклеточном веществе: в рыхлой ткани больше клеток и аморфного вещества, в плотной — больше волокон.

Рыхлая волокнистая соединительная ткань (РВСТ) сопровождает кровеносные сосуды и нервные волокна, образует строму внутренних органов, обеспечивает связь между различными тканями.

Рассмотрим, клетки и межклеточное вещество РВСТ.

Клетки рыхлой волокнистой соединительной ткани

Клетки подразделяют на 3 основные линии (или дифферона): 1) линия механоцитов (резиденты); 2) потомки стволовой клетки крови (мигранты); 3) клетки нейрального происхождения.

1. Линия механоцитов включает следующие клетки:

- адвентициальную клетку;
- юный фибробласт;
- зрелый фибробласт;
- фиброцит;
- фиброкласт;
- миофибробласт;
- адипоцит.

Клетки линии механоцитов развиваются по следующей схеме, начиная от стволовой (адвентициальной) клетки до зрелых клеток (рисунок 17).

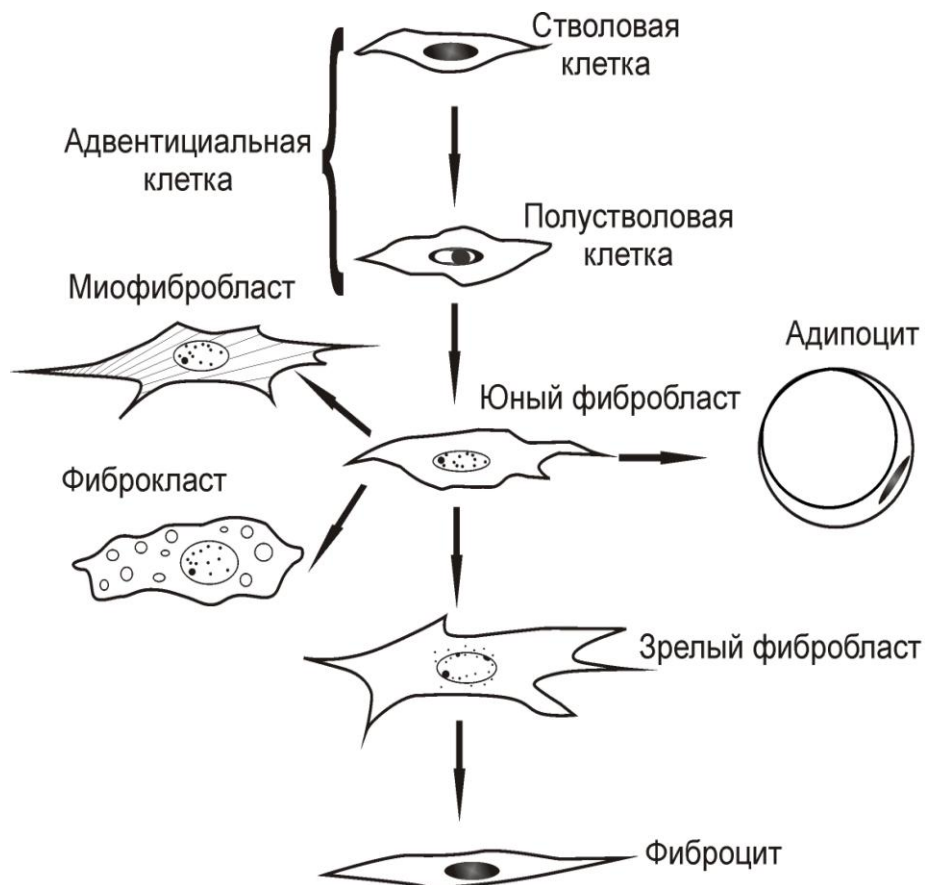


Рисунок 17 — Схема развития клеток линии механоцитов

Стволовой для линии механоцитов является **адвентициальная** клетка, которая находится в адвентициальной оболочке сосудов.

Юный фибробласт

Функции: 1) деление; 2) синтез межклеточного вещества.

Развит аппарат белкового синтеза. Это первая клетка линии механоцитов, которая попадает к месту повреждения.

Зрелый фибробласт (рисунок 18). Утрачивает способность к делению. Его **функции**:

- 1) продукция и перестройка меж-клеточного вещества;
- 2) регуляторные воздействия на другие клетки.

В этой клетке хорошо развит аппарат белкового синтеза и элементы цитоскелета. Фибробласты могут перемещаться в ткани, вдоль волокнистых структур. На препарате имеет вид клетки с нерезкими границами и светлым ядром.

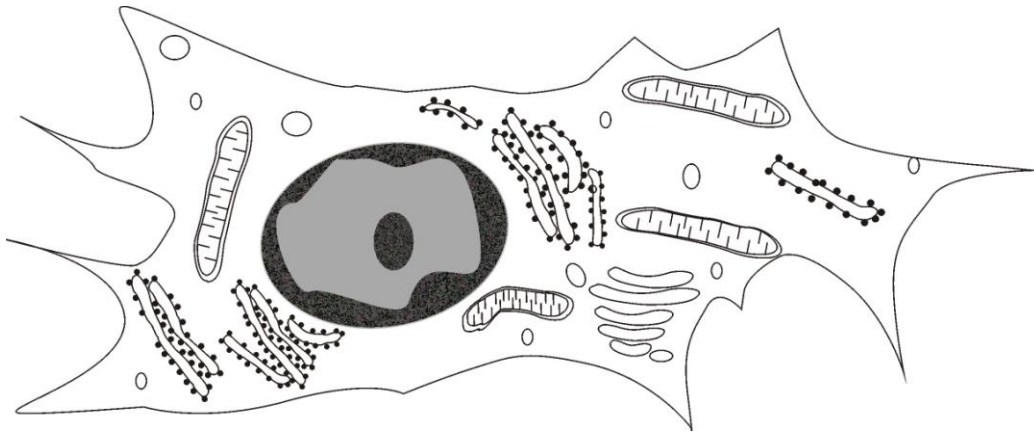


Рисунок 18 — Зрелый фибробласт

На последней стадии развития зрелый фибробласт превращается в **фиброцит** (рисунок 19). Его **функция**: регуляция метаболизма и поддержание стабильности межклеточного вещества.

Имеет вид узкой веретеновидной клетки с уплощенным темным ядром.

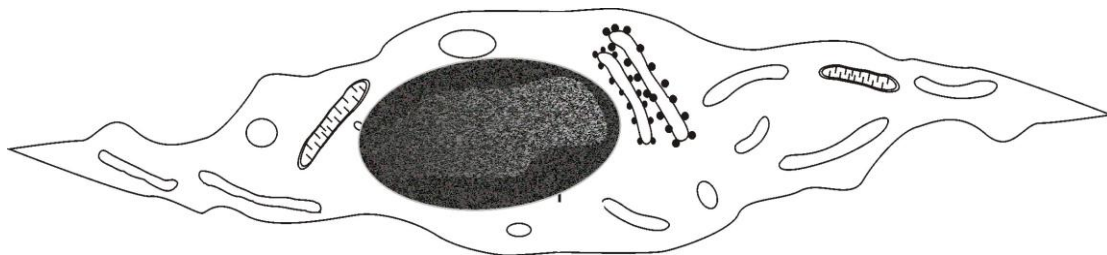


Рисунок 19 — Фиброцит

При повреждении юный фибробласт может также превратиться в **миофибробласт**. Его отличительный признак — хорошо развитый сократительный аппарат. **Функция** миофибробласта — сокращение, например, при стягивании краев раневой поверхности, и выработка коллагена, который заполняет поврежденные участки.

Также из юного фибробласта может образоваться **фиброкласт**, основная **функция** которого — разрушение межклеточного вещества. Для этой клетки характерно большое количество лизосом с литическими ферментами. Пример: разрушение соединительной ткани в эмбриогенезе.

Липоцит или **адипоцит**. Жировая клетка, которая образуется из юных фибробластов. Липоциты могут располагаться поодиночке или образуют скопления — *жировую ткань*.

2. Линия потомков стволовой клетки крови (СКК) — блуждающие клетки, которые попадают в РВСТ из кровотока, включает следующие клетки:

- гистиоцит;
- тучную клетку;
- плазмоцит;
- лейкоциты, численность которых увеличивается при воспалении.

Гистиоцит — макрофаги РВСТ.

Функции: 1) фагоцитоз поврежденных, погибших и опухолевых клеток;
2) представление антигена лимфоцитам;
3) выработка до 100 биологически активных веществ.

Внешняя отличительная особенность — развитые псевдоподии, мощный цитоскелет (т. к. клетка активно передвигается) и большое количество лизосом с литическими ферментами. На препарате имеет вид клетки с четкими контурами и небольшим плотным темным ядром (рисунок 20).

Разновидностями макрофагов, появляющимися в патологических случаях, являются гигантские многоядерные и эпителиоидные клетки.

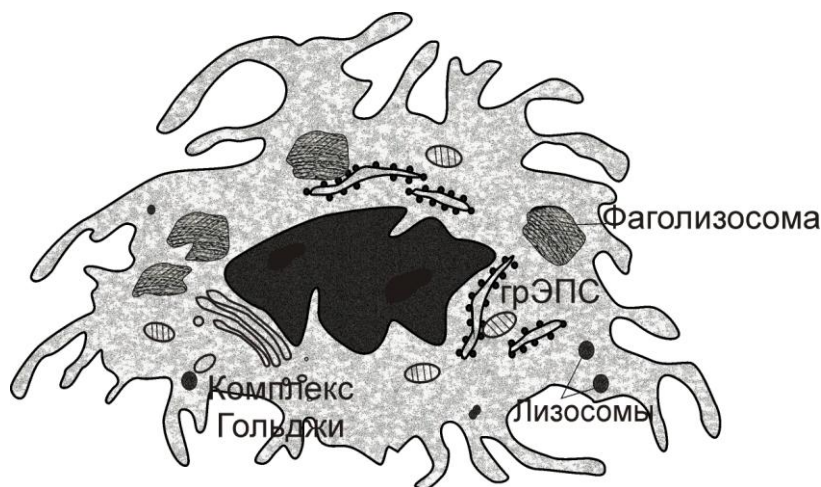


Рисунок 20 — Гистиоцит

Тучная клетка (тканевые базофилы, лаброциты) (рисунок 21). Располагаются вдоль мелких сосудов.

Функции: 1) *гомеостатическая* — воздействуют на тонус и проницаемость сосудов микроциркуляторного русла, состояние межклеточного вещества и базальных мембран, баланс тканевой жидкости;

2) *защитная и регуляторная*. Связаны с синтезом медиаторов воспаления, а также выделением хемотаксических факторов для нейтрофилов и эозинофилов (при медленной дегрануляции). Влияют на другие типы клеток (крови, эндотелия);

3) *участие в аллергических реакциях.* Специальные рецепторы их мембран легко связываются с Ig E, который взаимодействует с аллергеном. Это вызывает дегрануляцию тучных клеток, а также их активацию. *(Клинические проявления аллергии — бронхоспазм, острый ринит, отеки, кожный зуд, падение кровяного давления вплоть до анафилактического шока и смерти).*

Внешняя отличительная особенность — светлое ядро и большое количество гранул, напоминающих гранулы базофила крови, которые содержат гистамин, гепарин и др.

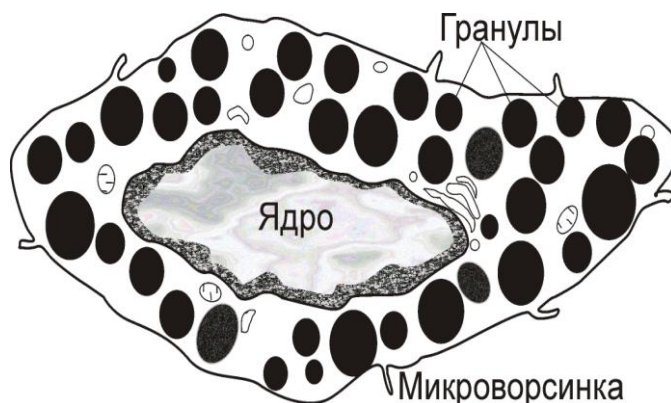


Рисунок 21 — Тучная клетка

Плазматические клетки (плазмоциты) обычно локализованы в слизистых оболочках и вдоль протоков желез.

Функции: вырабатывают антитела (иммуноглобулины), являются эффекторными клетками гуморального иммунитета.

Форма округлая. Ядро эксцентрично. Чередующиеся участки эу- и гетерохроматина придают ядру специфическую окраску в виде «спиц колеса» (рисунок 22). Хорошо развит синтетический аппарат: гранулярная ЭПС, комплекс Гольджи (в зоне светлого «дворика»).

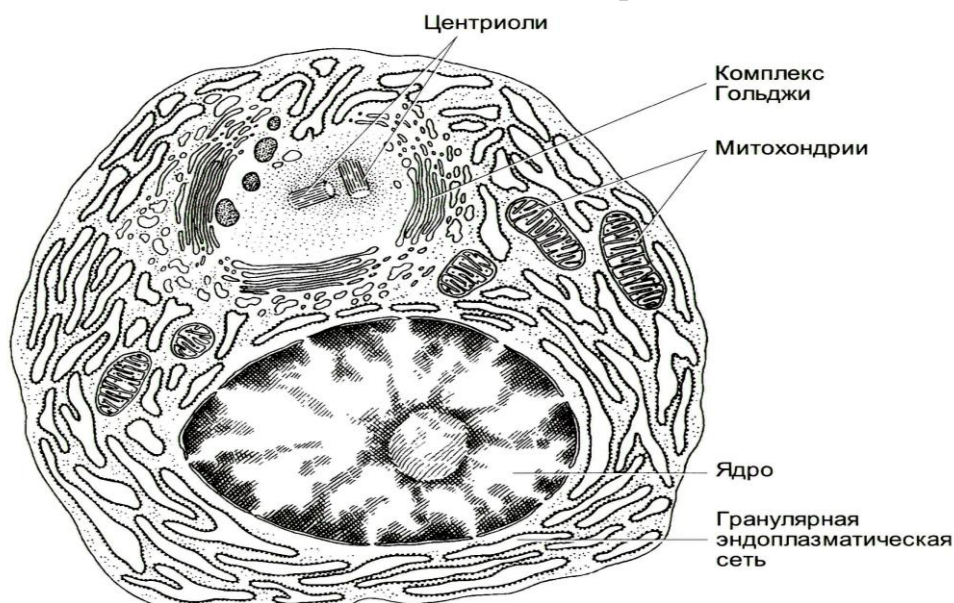


Рисунок 22 — Плазматическая клетка

Среди **лейкоцитов** наиболее часто встречаются **лимфоциты** — мелкие округлые клетки с круглым темным ядром, окруженным тонким слоем цитоплазмы. **Функции:** участвуют в клеточном и гуморальном иммунитете.

3. Линия клеток нейрального происхождения. Выделяют два вида этих клеток — меланоциты, которые сами синтезируют пигмент, и меланофоры, которые лишь его накапливают. В составе РВСТ у человека пигментных клеток мало, за исключением отдельных участков.

Межклеточное вещество рыхлой волокнистой соединительной ткани

Основная функция — обеспечивает механические и физико-химические свойства ткани; создает микроокружение для клеток, оказывает на них регуляторное воздействие и объединяет все компоненты ткани в единое целое.

Включает основное аморфное вещество и волокна: коллагеновые, эластические и ретикулярные.

В составе **основного аморфного вещества** выделяют: 1) гликозаминогликаны (гиалуроновая кислота, гепарансульфат и др) 2) структурные *гликопротеины* (фибронектин и ламинин) и 3) *протеогликаны* (декорин, синдекан, CD44).

Молекула протеогликана образована осевой пептидной цепочкой, с которой связаны многочисленные молекулы гликозаминогликанов (хондроитинсульфата, гепарансульфата, гепарина, кератансульфата и др.). Различные протеогликаны, как листья, крепятся на молекулу гиалуроновой кислоты.

Коллагеновые волокна. Основная функция — обеспечивать прочность, т. е. механические свойства соединительной ткани. Также коллагеновые волокна отвечают за взаимодействие клеток и межклеточного вещества, регулируют деление, миграцию и созревание клеток. На препарате оксифильны.

Известно около 30 разных типов коллагена. Их обозначают римскими цифрами (от I до XXX). Наибольшее значение имеют первые 5 типов. Коллаген I типа характерен для плотных и рыхлых волокнистых соединительных тканей, костей, зубных тканей, роговицы глаза; II типа — для хрящевых тканей; III тип образует тонкие ретикулярные волокна, которые встречаются в составе различных органов. Коллаген IV типа называют аморфным, он образует не фибриллы, а плоские сети. Входит в состав базальных мембран. Коллаген V типа присутствует в хорионе, амнионе, а также вокруг фибробластов, эндотелиальных, гладкомышечных клеток.

Коллагеновые волокна синтезируются фибробластами. Процесс синтеза включает внутриклеточный этап, в ходе которого образуется растворимый проколлаген, и внеклеточный этап. За пределами клетки образуется нерастворимый тропоколлаген, затем протофибриллы, микрофибриллы, фибриллы и коллагеновые волокна (рисунок 23).

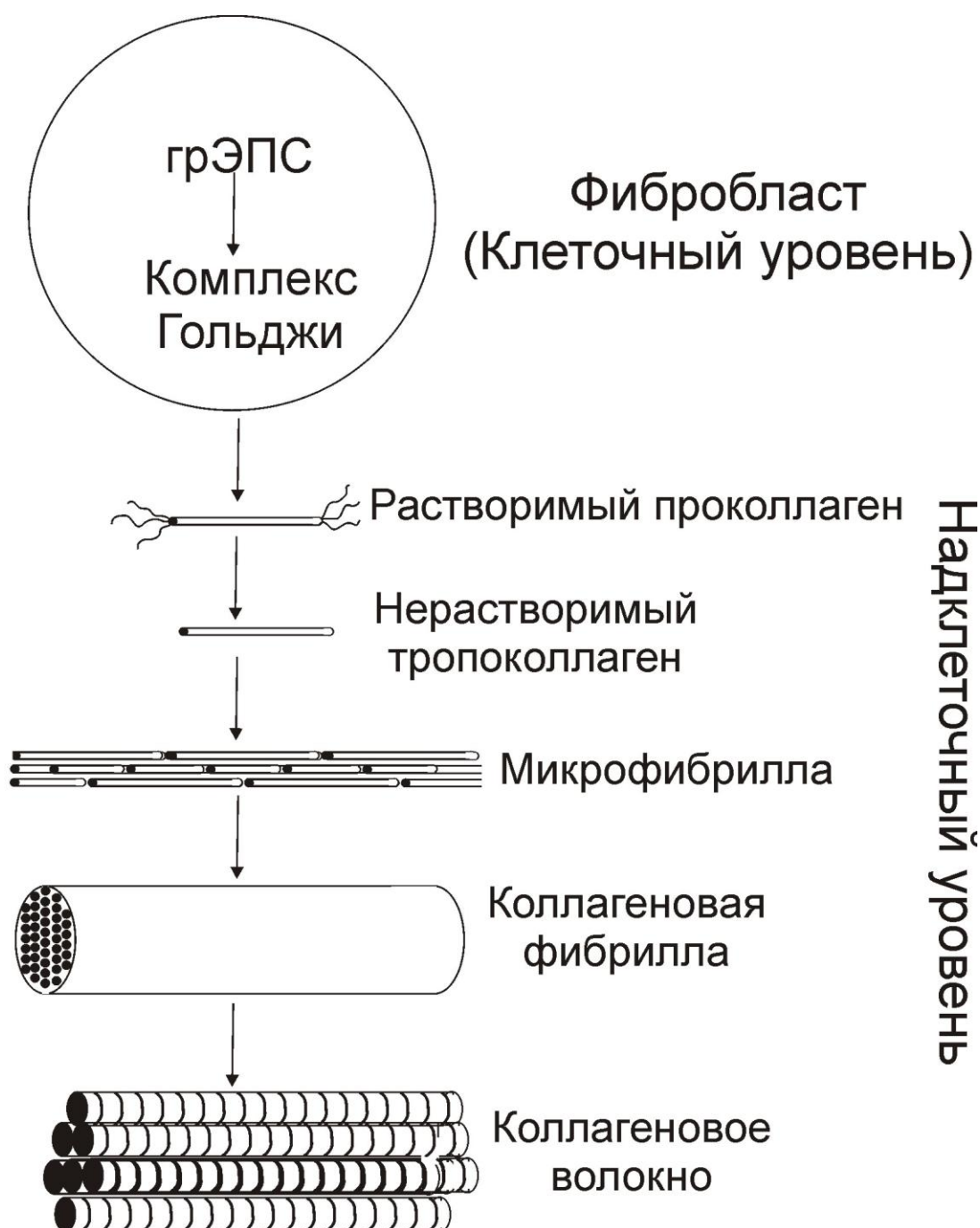


Рисунок 23 — Синтез коллагена

Ретикулярные волокна состоят из коллагена III типа, образуют трехмерные сети и выполняют опорные функции. В кроветворных органах вместе с ретикулярными клетками образуют поддерживающий каркас для развивающихся клеток крови.

Эластические волокна поддерживают структуру соединительной ткани и обеспечивают их способность к обратимой деформации (т. е. эластичность). Эластических волокон меньше, чем коллагеновых.

Общая схема строения РВСТ представлена на рисунке 24.

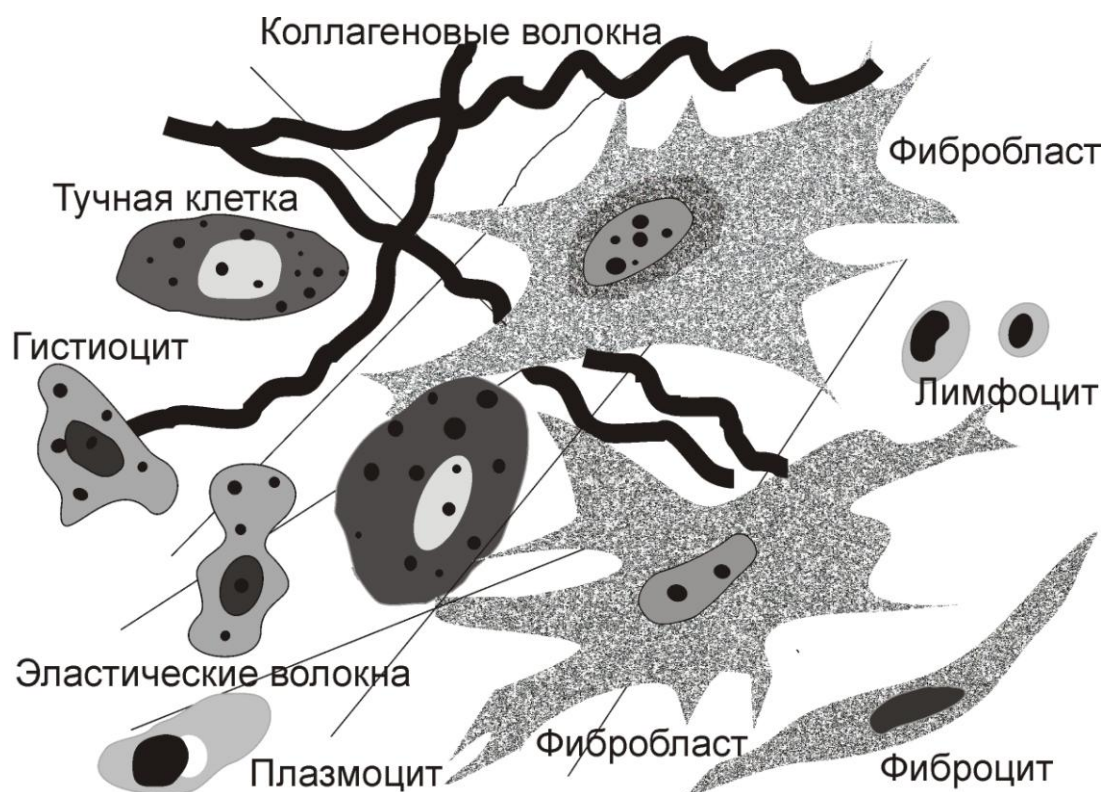


Рисунок 24 — Рыхлая волокнистая соединительная ткань

Наряду со структурной функцией, РВСТ является ареной для протекания защитных, в том числе иммунных реакций. При повреждении тканей в различных органах РВСТ быстро заполняет поврежденные участки, способствуя восстановлению сосудов и целостности органа.

При местном повреждении любой природы развивается стереотипная защитно-приспособительная реакция — **воспаление**. Ее назначение — устранить повреждающий фактор и восстановить ткань. Если фактор долго не удастся устранить, то острое воспаление переходит в хроническое. Клинические признаки воспаления хорошо известны: покраснение, отек, повышение температуры, боль, нарушение функции органа. В воспалении выделяют три фазы:

1. *Альтерация* — повреждение ткани, выделение тканевыми базофилами медиаторов воспаления.

2. *Экссудация*. Резко увеличивается проницаемость стенки сосудов и давление крови. Из крови в очаг воспаления поступают бактерицидные и противовирусные агенты, факторы привлечения лейкоцитов, а затем лейкоциты. В первые сутки преобладают нейтрофилы. На 2–3 сутки активно мигрируют моноциты, которые быстро дифференцируются в гистиоциты. Последними включаются лимфоциты и плазматические клетки.

3. *Репарация*. На месте воспаления активизированные фибробласты образуют молодую рыхлую соединительную ткань (грануляционную ткань), в которой сравнительно мало волокон. Закрытие дефекта происходит на 7–14 сутки.

Грануляционная ткань быстро заменяется регенерирующими функциональными тканями (эпителиальной, мышечной и т. д.). Структурная целостность органа восстанавливается. Если тканевая регенерация не успевает за ростом соединительной ткани, возникает рубец. Это происходит, например, после инфаркта миокарда.

Плотная волокнистая соединительная ткань характеризуется бóльшим количеством волокон и меньшим количеством клеток и основного аморфного вещества. В связи с этим отличительная особенность плотной соединительной ткани — высокая механическая прочность.

В *плотной волокнистой неоформленной соединительной* ткани волокна имеют различную направленность и образуют трехмерную сеть. Из клеток преобладают фиброциты и фибробласты. Данная ткань встречается в сетчатом слое дермы кожи (рисунок 25) и капсулах внутренних органов.

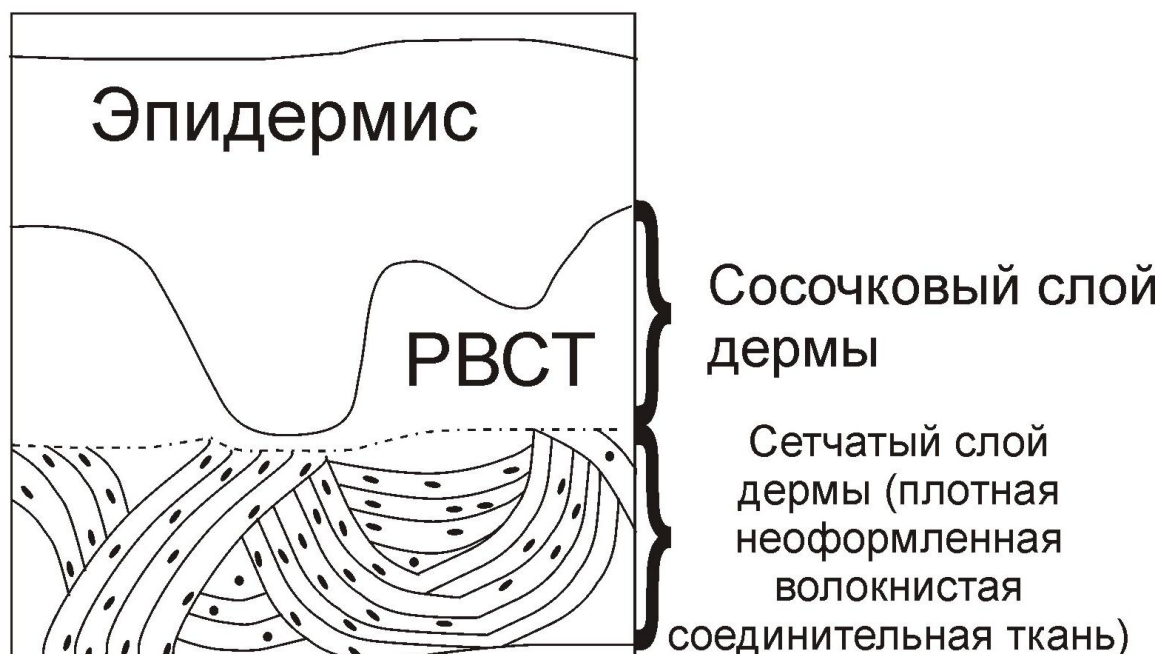


Рисунок 25 — Дерма кожи

В *плотной волокнистой оформленной соединительной* ткани коллагеновые волокна направлены параллельными пучками, между которыми в небольшом количестве находятся клетки фиброциты. Данная ткань образует сухожилия, связки, фасции и апоневрозы.

В сухожилиях коллагеновые волокна образуют пучки разных порядков. Первичные сухожильные пучки образуются между рядами фиброцитов. Группы первичных пучков, окруженные прослойкой РВСТ с кровеносными сосудами и нервами (эндотенонием), образуют вторичные пучки. Несколько пучков, окруженных оболочкой из плотной волокнистой неоформленной соединительной ткани (перитенонием), образуют третичные пучки (рисунок 26). Сухожилие в целом окружено оболочкой эпите-
нием.

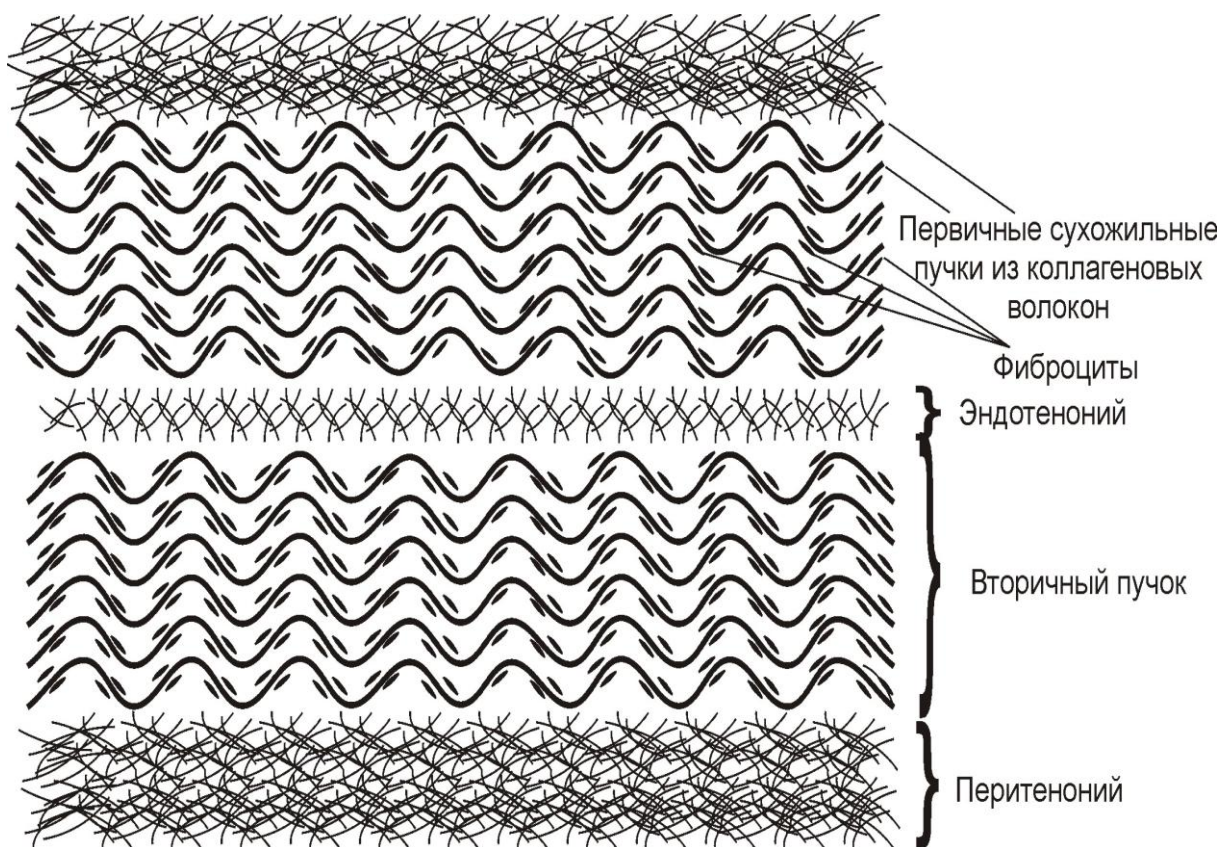


Рисунок 26 — Строение сухожилия

Соединительные ткани со специальными свойствами

- **Жировая ткань** подразделяется на белую и бурую.

Функции *белой жировой* ткани: она может быть источником энергии, выполняет опорную, защитную, теплоизолирующую функции, накапливает жирорастворимые витамины (А, D, Е и К), выполняет эндокринную функцию (синтезирует женские половые гормоны — эстрогены).

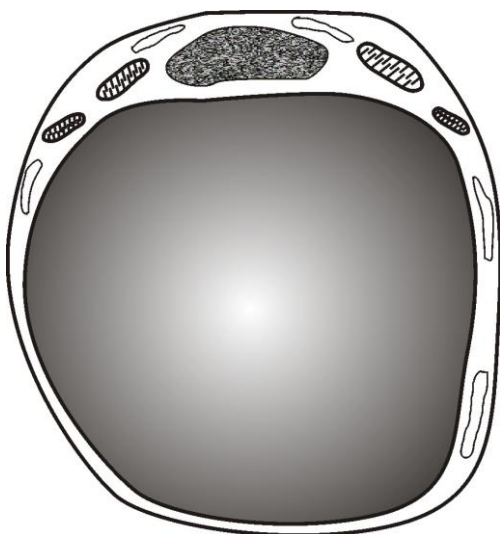


Рисунок 27 — Липоцит белой жировой ткани

Клетки **адипоциты (липоциты)** **белой жировой** ткани способны к накоплению резервного жира, принимают участие в трофике, энергообразовании и метаболизме.

Липоцит содержит липидные капли, которые потом сливаются в большую жировую каплю. Небольшой ободок цитоплазмы с ядром сохраняется на периферии клетки (рисунок 27). Из органелл развита агранулярная эндоплазматическая сеть, с участием которой накапливаются жиры.

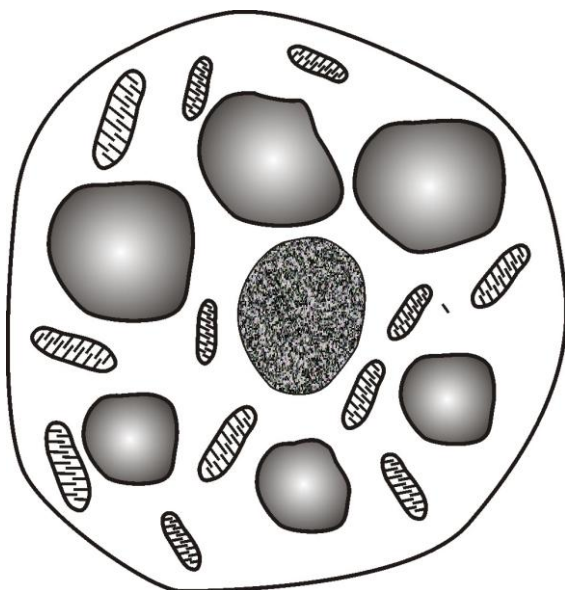


Рисунок 28 — Липоцит бурой жировой ткани

Бурая жировая ткань больше выражена у плода человека и новорожденного, встречается у некоторых животных (например, у медведя). Главная функция этой ткани — поддержание постоянства температуры тела.

Липоцит или адипоцит бурой жировой ткани характеризуется большим количеством жировых капель, а также значительным количеством митохондрий, которые содержат железо в цитохромах. Они придают окраску бурой ткани. Округлое ядро располагается в центре (рисунок 28).

- **Ретикулярная ткань** является структурной основой миелоидной и лимфоидной тканей, т. е. тканей кроветворных органов. Ее составные компоненты — ретикулярные клетки и ретикулярные волокна.
- **Слизистая ткань** характеризуется преобладанием в межклеточном веществе гиалуроновой кислоты. Образует вартонов студень пупочного канатика.
- В **пигментной ткани** преобладают пигментные клетки — меланоциты. Содержится в радужке, сосудистой оболочке глаза и др. В цитоплазме клеток находятся гранулы с пигментом меланином, способным задерживать УФ-лучи.

СКЕЛЕТНЫЕ ТКАНИ

Основная функция **скелетных тканей** — опорно-механическая. Состоят из клеток и межклеточного вещества. Обширное межклеточное вещество этих тканей обладает высокой механической прочностью. Источник развития — склеротомная мезенхима. Ткани не изолированы, образуют органы. Имеют фиброзные оболочки. Тип питания в костной — сосудистый, в хрящевой — диффузный.



Рисунок 27 — Классификация скелетных тканей

ХРЯЩЕВЫЕ ТКАНИ

Их свойства:

1. Низкий уровень метаболизма.
2. Отсутствие сосудов.
3. Способность к непрерывному росту.
4. Прочность и эластичность.

Хрящевые ткани состоят из клеток (хондробластов, хондроцитов, хондрокластов) и межклеточного вещества (волокон: коллагеновых, эластических и аморфного компонента)

Классификация хрящевых тканей

Различный состав межклеточного вещества позволяет выделить три вида хрящевой ткани:

1) гиалиновая (в межклеточном веществе преобладает аморфный компонент);

2) эластическая (в межклеточном веществе преобладают эластические волокна);

3) волокнистая (в межклеточном веществе преобладают коллагеновые волокна).

Клетки:

Хондробласты — клетки с развитым синтетическим аппаратом. Их функция — выработка межклеточного вещества (матрикса). Хондробласты активно делятся. Обеспечивают развитие, рост, обновление ткани.

Хондроциты — лежат в небольших полостях (лакунах), разбросанных в межклеточном веществе. Это овальные клетки, которые обычно располагаются по несколько штук, образуя изогенную группу. Хондроцит представляет собой конечную стадию развития хондробласта. Их способность к делению и синтезу межклеточного вещества значительно ниже, чем у хондробластов. Хондроциты поддерживают структурную организацию зрелых тканей.

Хондрокласты. Их функция резорбция — (разрушение) межклеточного вещества.

Снаружи хрящи покрывает **надхрящница**. Она состоит из двух слоев:

1. *Наружный* — плотная волокнистая ткань с кровеносными сосудами.
2. *Внутренний* — хондрогенные клетки-предшественницы, преобразующиеся в активно делящихся хондробластов.

Так как хрящевые ткани не имеют кровеносных сосудов, питание их клеток происходит диффузно из сосудов надхрящницы. Чем дальше расположены клетки от сосудов — тем хуже их питание, а соответственно меньше способность к делению и синтезу межклеточного вещества.

Таблица 2 — Межклеточное вещество хрящевой ткани

Виды хрящевой ткани	Состав межклеточного вещества
Гиалиновая	Волокна <i>Коллаген II типа</i> (образует волокна, определяет прочность) Аморфное вещество <i>Протеогликаны</i> (главный компонент аморфного вещества. Связывают большое количество воды, определяют упругость) <i>Вода, связанная протеогликанами</i> (85 % от общей массы. Способствует диффузии питательных веществ и газов) <i>Хондронектин</i> (Адгезивный белок). Связывает компоненты матрикса и клетки в единую систему)
Эластическая	Эластические волокна (Тонкие ветвящиеся волокна, придающие эластичность. Более 90 % от общей массы) Основное аморфное вещество
Волокнистая	Волокна Коллаген I типа (90 %) Коллаген II типа Аморфное вещество (Лежит только вблизи хондроцитов)

Механизмы роста хрящевой ткани:

Аппозиционный (снаружи) — за счет деления хондробластов надхрящницы.

Интерстициальный (изнутри) — за счет деления хондроцитов в лакунах.

Рассмотрим различные типы хрящевой ткани.

Гиалиновый хрящ

В межклеточном веществе преобладает аморфный компонент. Локализация: места соединения ребер с грудиной, хрящи гортани и воздухоносных путей, суставная поверхность костей.

В межклеточном веществе гиалинового хряща с возрастом могут появляться зоны обызвествления. Гиалиновый хрящ суставных поверхностей не имеет надхрящницы. Его питание осуществляется диффузно из синовиальной жидкости и из сосудов кости.

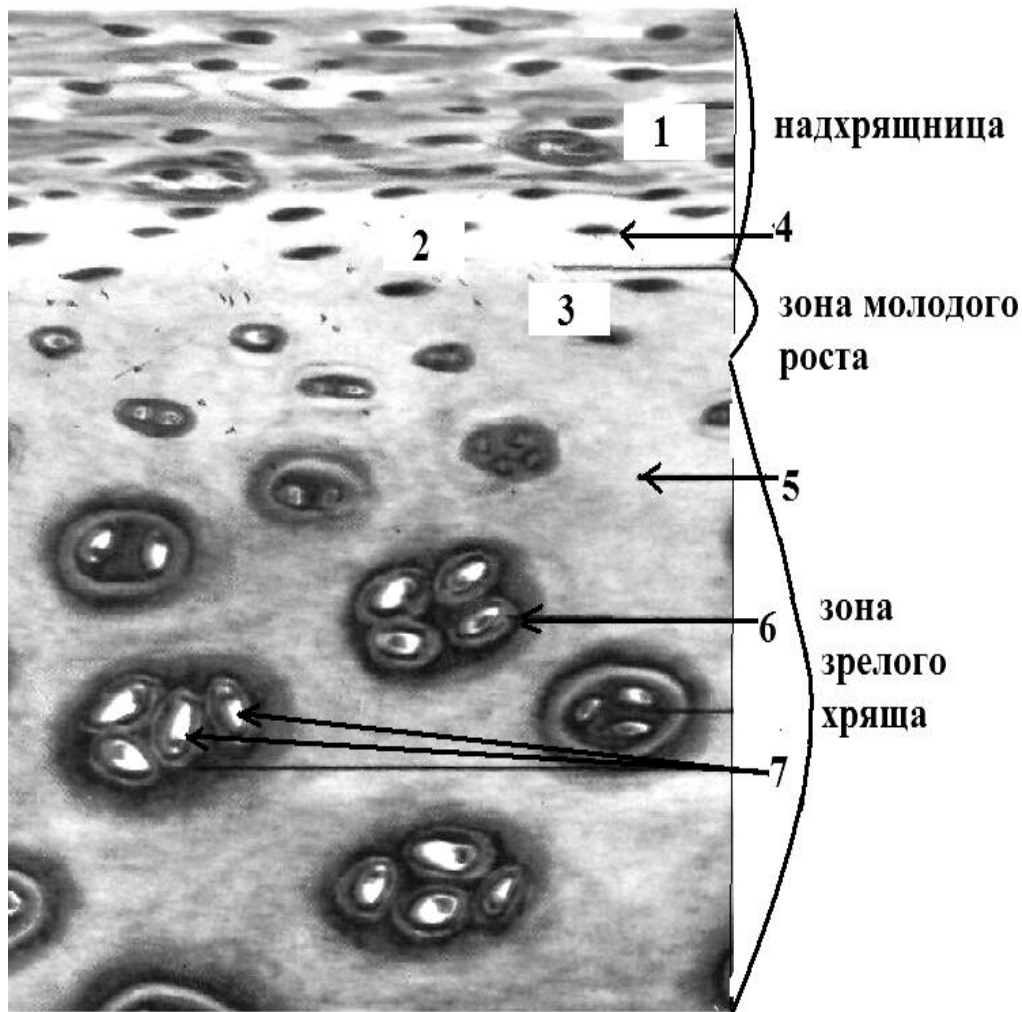


Рисунок 29 — Гиалиновый хрящ:

- 1 — плотная волокнистая соединительная ткань с кровеносными сосудами;
- 2 — камбиальная зона делящихся хондробластов надхрящницы;
- 3,4 — делящиеся хондробласты; 5 — межтерриториальный матрикс;
- 6 — территориальный матрикс; 7 — изогенная группа хондроцитов

Эластический хрящ

Локализация: ушная раковина, рожковидные и клиновидные хрящи гортани и др.

Эластическая хрящевая ткань обладает высокой гибкостью (например, ушная раковина). Хондроциты также лежат небольшими изогенными группами. Их межклеточное вещество, помимо коллагеновых фибрилл, более чем на 90 % состоит из плотной сети эластических волокон различной толщины (рисунок 30). Эластический хрящ никогда не обызвествляется.

Эластическая хрящевая ткань обладает высокой гибкостью (например, ушная раковина). Хондроциты также лежат небольшими изогенными группами. Их межклеточное вещество помимо коллагеновых фибрилл, более чем на 90 % состоит из плотной сети эластических волокон различной толщины. Эластический хрящ никогда не обызвествляется.

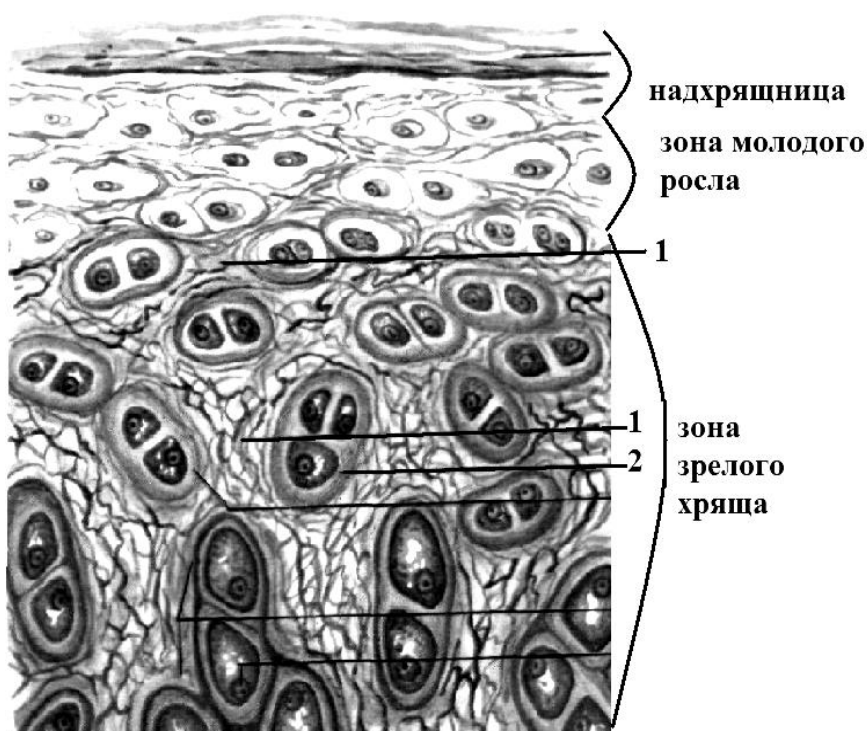


Рисунок 30 — Эластический хрящ

1 — эластические волокна; 2 — изогенные группы хондроцитов (лакуны)

Волокнистый хрящ

Волокнистая хрящевая ткань наиболее прочная, т. к. в межклеточном веществе преобладают коллагеновые волокна I типа (рисунок 31). Локализация: межпозвоночные диски, полуподвижные сочленения, в местах, где сухожилия прикрепляются к костям или гиалиновым хрящам и плавно переходит в них.

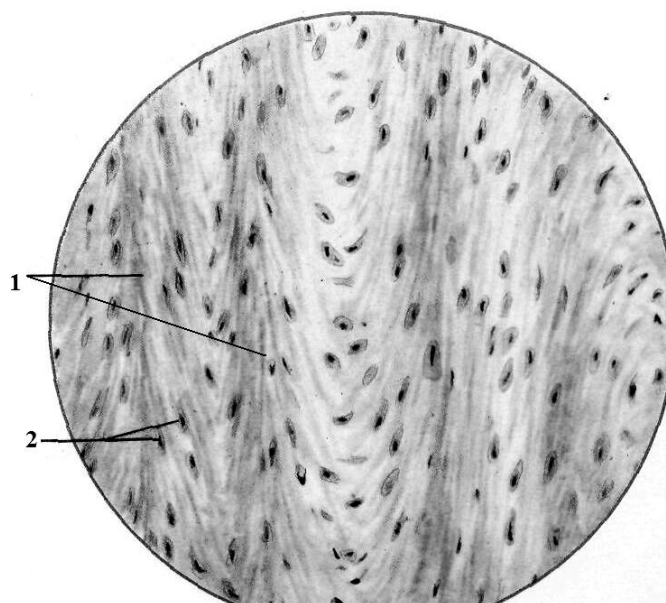


Рисунок 31 — Волокнистый хрящ

1 — коллагеновые волокна; 2 — хондроциты

КОСТНЫЕ ТКАНИ

Образуют скелет и являются важнейшим депо минеральных веществ.

Костные ткани состоят из **клеток (остеобластов, остеоцитов и остеокластов)** и **межклеточного вещества** (органический и неорганический матрикс) (рисунок 31).

Состав межклеточного вещества костной ткани

• органический матрикс (остеоид).

Продукт синтеза и секреции остеобластов. Составные компоненты: 90 % — коллаген I типа (коллагеновые волокна), неколлагеновые белки (остеонектин и др.), протеогликаны.

• неорганический матрикс.

Соли кальция и фосфора формируют стандартные кристаллы гидроксиапатита, которые оседают вдоль коллагеновых волокон. Процесс минерализации контролируется неколлагеновыми белками и протеогликанами. Они инициируют образование и рост кристаллов, и их связывание (остеонектин) с коллагеновыми волокнами.

При этом 95 % солей кальция включается в состав коллагеновых волокон. Кальций может замещаться другими элементами, в частности радиоактивными изотопами, которые могут попадать в организм из внешней среды и приводить к внутреннему облучению, в первую очередь, костного мозга.

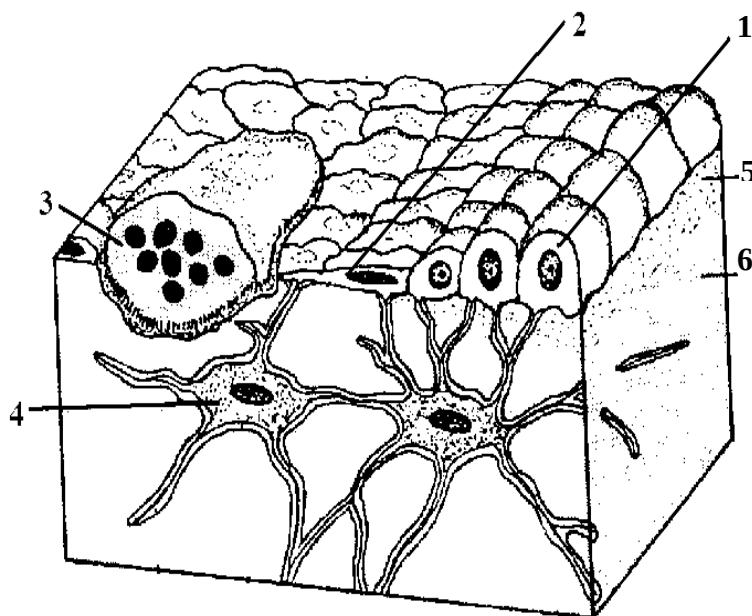


Рисунок 31 — Структурная организация костной ткани:

- 1) активные остеобласты; 2) неактивные остеобласты (клетки, выстилающие кость);**
- 3) остеокласт; 4) остеоциты, лежащие в костных полостях (лакунах);**
- 5) остеоид (органический матрикс);**
- 6) обызвествленное межклеточное вещество (неорганический матрикс)**

Остеобласты секретируют органическую часть межклеточного вещества (*остеоид*) и участвуют в его обызвествлении. Они расположены на костной поверхности. Различают активные и неактивные остеобласты (рисунок 32).

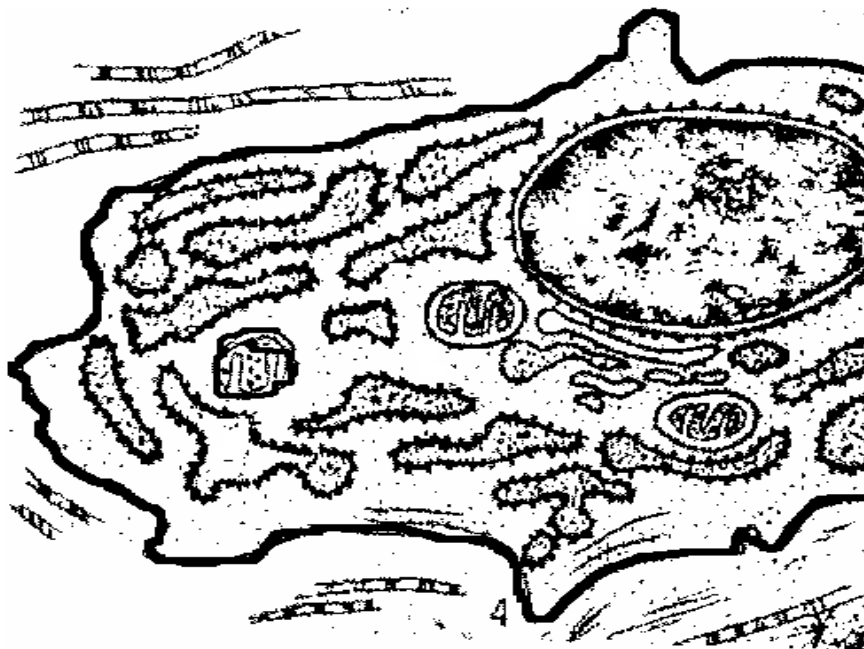


Рисунок 32 — Остеобласт

Активные остеобласты — кубические базофильные клетки с развитым синтетическим аппаратом. Занимают 2–8 % поверхности кости.

Функции:

1. Секретируют органический матрикс (остеоид) и контролируют его минерализацию.
2. Клетки делятся, обеспечивая рост кости в толщину.

Неактивные остеобласты образуются из активных. Это плоские клетки с редуцированными органеллами. Занимают до 95 % кости. Под ними находится слой неминерализованного матрикса (эндостальная мембрана), которая предохраняет кость от атаки остеокластов.

Функции: Секретируют органический матрикс (остеоид) и контролируют его минерализацию.

Остеобласты могут служить источниками образования как доброкачественных, так и злокачественных опухолей.

В результате своей синтетической активности и процессов минерализации остеобласты оказываются замурованными в твердом межклеточном веществе. Они уменьшаются в размерах, уплощаются, перестают делиться, синтетическая активность падает и они превращаются в остеоциты.

Остеоциты — основные клетки зрелой костной ткани. Они лежат в узких полостях — лакунах и имеют многочисленные отростки, которые тянутся по костным каналцам и соединяют клетки друг с другом (рисунок 33).

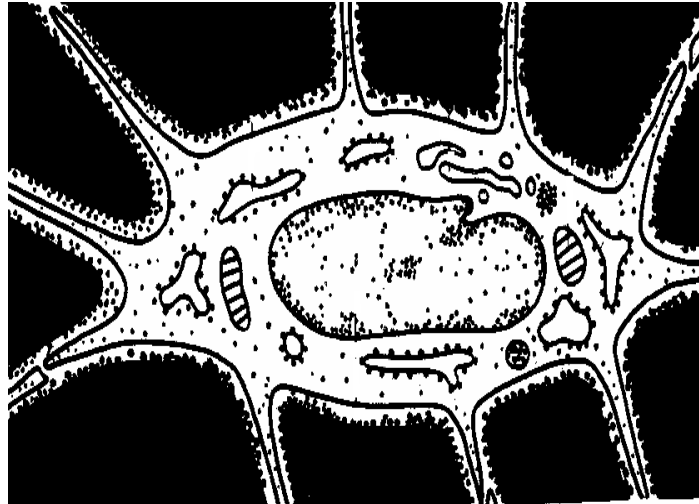


Рисунок 33 — Остеоцит

Функция: поддержание нормального состояния костного матрикса. Воспринимая изменения в механическом напряжении, они запускают процессы перестройки костной ткани.

Остеокласты — многоядерные гигантские клетки.

Функция: разрушение (резорбция) межклеточного вещества.

Это макрофаги костной ткани, образующиеся при слиянии моноцитов. Они имеют оксифильную пенистую цитоплазму с многочисленными лизосомами. Клетки полярны. Одна их сторона прилежит к кости и образует гофрированный край, который состоит из постоянно изменяющихся выростов цитоплазмы. Краевые области образуют гладкие светлые зоны, плотно прилипающие к кости (рисунок 34).

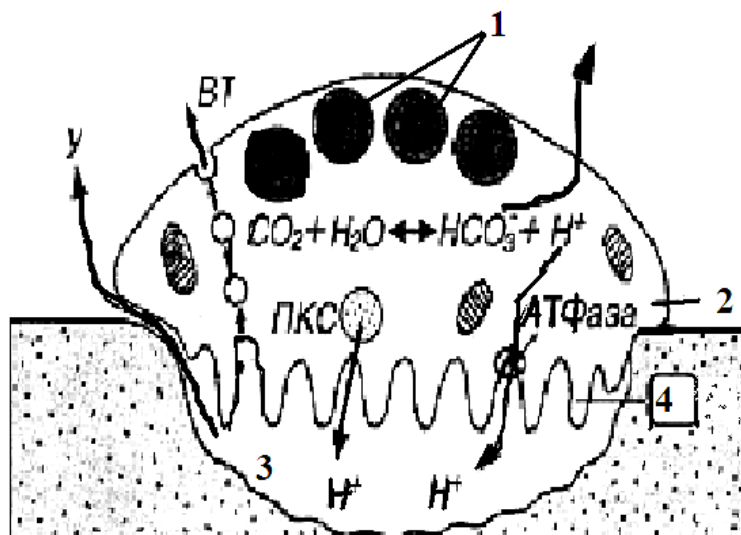


Рисунок 34 — Остеокласт:

1) ядра; 2) краевые светлые зоны (места плотного прикрепления остеокласта);

3) зона резорбции костного матрикса; 4) гофрированная каемка;

H^+ — протоны, создающие кислую среду; У — удаление продуктов разрушения;

ВТ — везикулярный транспорт продуктов разрушения

Процесс разрушения отличается от классического фагоцитоза. Благодаря адгезивным белкам и перестройке цитоскелета светлые зоны плотно прикрепляются к кости и герметизируют область резорбции. Межклеточное пространство в области гофрированного края закисляется. Это происходит за счет экзоцитоза кислого содержимого вакуолей и благодаря протонным насосам, которые накачивают сюда H^+ . Кислая среда разрушает минеральный компонент матрикса. Затем в полость выделяются лизосомальные ферменты, растворяя органическую часть кости. Продукты резорбции либо просто вытекают из лакуны, либо выводятся остеокластами по механизму транцитоза.

Благодаря деятельности остеокластов и остеобластов у человека в течение всей жизни происходит **физиологическая регенерация костной ткани**. За 10–20 лет у нас обновляется примерно половина скелета. Процессы разрушения и образования кости взаимно скоординированы. Это обеспечено прямым воздействием остеокластов и остеобластов друг на друга, а также влиянием гормонов и ростовых факторов.

Постоянная перестройка кости обеспечивает:

1. Постоянное обновление и адаптацию к изменениям в механических нагрузках.
2. Поддержание гомеостаза минеральных веществ за счет депонирования и извлечения кальция и другой неорганики.

С возрастом процессы резорбции начинают преобладать, что может привести к остеопорозу — избыточной потере костной ткани. После 70 лет им поражается до 80 % людей, особенно женщин. Кости становятся ломкими и легко деформируются.

Классификация костных тканей основана на различиях в строении межклеточного вещества. Выделяют **грубоволокнистую и пластинчатую костные ткани**.

В **грубоволокнистой костной ткани** нет упорядоченности в расположении коллагеновых волокон и лакун с клетками (рисунок 35). Она характерна для плода, а затем замещается пластинчатой, сохраняясь лишь в швах черепа. Также она образуется в местах костных переломов.



Рисунок 35 — Строение грубоволокнистой костной ткани

Пластинчатая костная ткань — основная ткань скелета. Она состоит из костных пластинок толщиной 3–10 мкм. В каждой пластинке минерализованные коллагеновые волокна лежат параллельно.

Но в соседних пластинках они расположены под разными углами. Между пластинками находятся лакуны с остеоцитами. Костные каналы с отростками этих клеток пронизывают пластинки под прямым углом (рисунок 36).

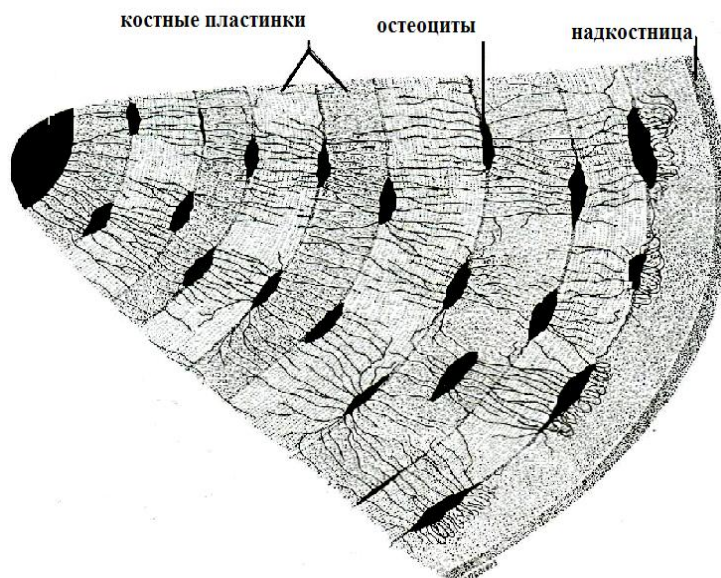


Рисунок 36 — Строение пластинчатой костной ткани

Кость как орган

Снаружи кость покрыта надкостницей (**периостом**). Наружный слой надкостницы составлен неоформленной волокнистой соединительной тканью. Внутренний слой состоит из рыхлой волокнистой соединительной ткани, в которой находятся покоящиеся остеобласты.

Функции надкостницы:

- 1) трофическая;
- 2) регенераторная;
- 3) механическая и опорная (крепятся сухожилия и связки).

Пластинчатая костная ткань кости образует губчатое и компактное вещество.

Компактное вещество очень прочное. Располагается под периостом. Оно состоит из остеонов (они рассматриваются как морфо-функциональная единица), вставочных пластинок и общих пластинок.

Сразу под надкостницей находится **слой наружных общих костных пластинок**. Они не замкнуты и располагаются стопками. За ними идет широкая зона, состоящая из **остеонов и вставочных пластинок**. В состав остеона входит 3–20 костных пластинок, свернутых в цилиндры и вставленных друг в друга. В центре остеона расположен канал (**гаверсов канал**) с рыхлой волокнистой соединительной тканью, в которой находятся кровеносные сосуды, нервные волокна, неактивные остеобласты (рисунок 37).

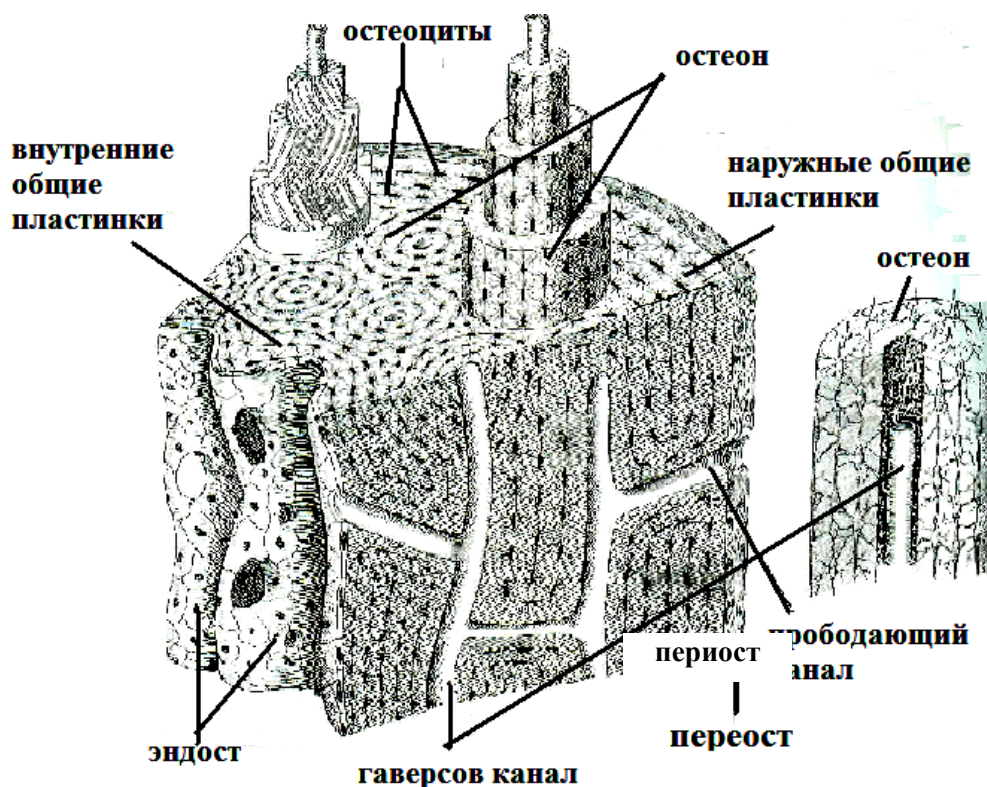


Рисунок 37 — Строение компактного вещества трубчатой кости

Каналы остеонов соединяются **прободающими каналами**. Из кровеносных сосудов питательные вещества диффундируют к остеоцитам, по их отросткам. Наружной границей остеонов является тонкая спайная линия. **Вставочные пластинки** заполняют пространства между остеонами. Это остатки остеонов, разрушенных в ходе перестройки костной ткани.

Внутренние общие пластинки лежат параллельно границе с костномозговой полостью. Изнутри это полость выстлана **эндостом** — тонким слоем остеогенных клеток и остеокластов.

Губчатое вещество — это трехмерная сеть трабекул, состоящих из костных пластинок. Пространство между трабекулами заполнено красным костным мозгом. Губчатое вещество перестраивается динамичнее компактного, и здесь чаще возникают патологические изменения.

Единственным механизмом, путем которого происходит рост кости, является аппозиционный рост.

Остеогенез у эмбриона идет двумя путями:

3. непосредственно из мезенхимы (прямой остеогенез);
3. на месте хрящевой модели кости (непрямой остеогенез).

Прямой остеогенез (рисунок 38):

1. Дифференцировка мезенхимных клеток в остеогенные клетки вокруг кровеносных сосудов с формированием остеогенного островка.
2. Выработка остеоида, который раздвигает клетки.
3. Обызвествление остеоида.

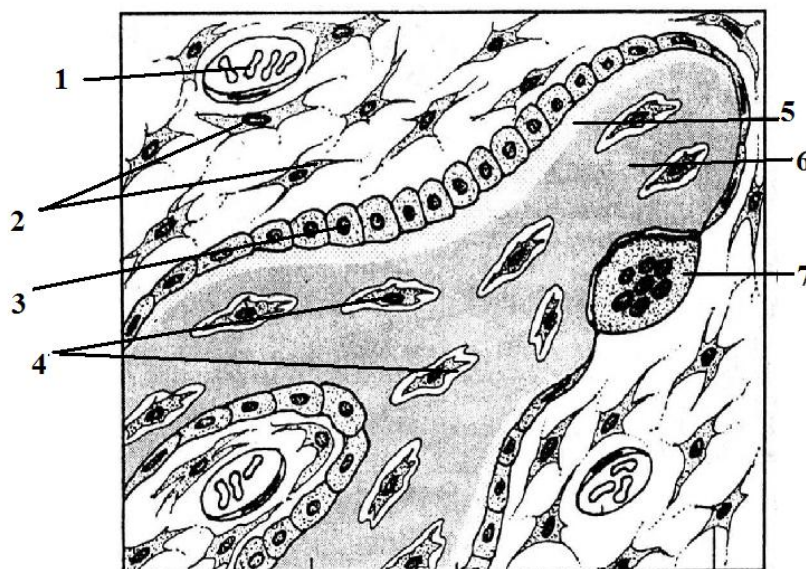


Рисунок 38 — Прямой остеогенез:

1) кровеносный сосуд; 2) клетки мезенхимы; 3) остеобласты; 4) остеоциты; 5) остеоид; 6) минерализированное межклеточное вещество; 7) остеокласт

В результате этих процессов формируется грубоволокнистая губчатая кость из костных перекладин-трабекул. Внутри лакуны с остеоцитами. Снаружи остеобласты, обеспечивающие аппозиционный рост. В дальнейшем ткань сменяется на пластинчатую при участии остеокластов.

Непрямой остеогенез

1. Из мезенхимы образуется модель кости из гиалинового хряща.

2. Вокруг диафиза формируется перихондральная костная манжетка. Сначала она состоит из грубоволокнистой губчатой ткани. Затем перихондральная кость начинает утолщаться за счет своей накости и заменяется пластинчатой тканью.

3. Из-за нарушения питания хрящ дистрофически изменяется, а его клетки погибают, аморфное вещество теряет плотность и упругость. Со стороны надкости сюда начинают вращать сосуды, а вместе с ними остеокласты и остеобласты. Остеобласты начинают формировать участки костной ткани внутри разрушающегося хряща (энхондральная кость). Позднее остеокласты разрушают энхондральную кость в центре диафиза. Так образуется костномозговая полость. Энхондральная кость остается только вдоль линии окостенения, которая вытесняет хрящ, надвигаясь в сторону хряща. Дегенерирующие хрящевые клетки в этих участках образуют вертикальные колонки, в которых можно различить 4 зоны: неизменный хрящ, зона хрящевых колонок, зона пузырьчатого хряща, обызвестленный хрящ. Пока окостенение не охватит зону активно делящихся хрящевых клеток — наши кости растут в длину.

4. В эпифизах сходным образом образуется энхондральное окостенение.

МЫШЕЧНЫЕ ТКАНИ

Мышечные ткани объединяют несколько разных видов, но основное их общее свойство — сократимость. Структурные особенности мышечных тканей:

1. Вытянутые клетки объединены в тяжи, или в симпласты (мышечные волокна).

2. Цитоплазма заполнена миофиламентами — нитями из сократительных белков (миозина и актина), взаимное скольжение которых обеспечивает сокращение. Характер расположения миофиламентов зависит от вида мышечной ткани.

3. Для обеспечения энергетических затрат имеется множество митохондрий, включений миоглобина, жира и гликогена.

4. Гладкая ЭПС накапливает Ca^{2+} , необходимый для сокращения.

5. Плазмолемма обладает возбудимостью.

Морфофункциональная классификация мышечных тканей:

1. Поперечно-полосатые мышечные ткани: скелетная и сердечная. В их цитоплазме органеллы специального значения — миофибриллы создают эффект исчерченности.

2. Гладкая мышечная ткань. Миофиламенты ее клеток не формируют миофибрилл. Нет эффекта исчерченности.

Гистогенетическая классификация:

• **Мезенхимальные** (образуются из мезенхимы, структурная единица — клетка гладкий миоцит). Это мышцы внутренних органов и сосудов.

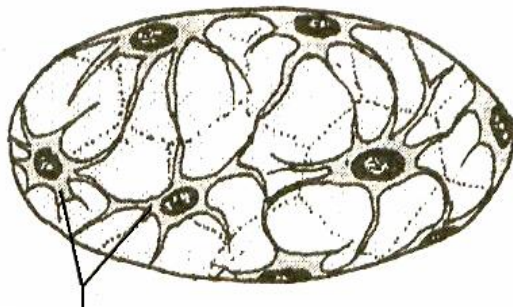


Рисунок 39 — Миоэпителиальные клетки в секреторном отделе экзокринной железы

• **Эпидермальные** (образуются из эктодермы, структурная единица — миоэпителиальная клетка). Гладкие. Охватывают секреторные отделы и выводные протоки эктодермальных желез (слюнных, сальных, потовых, молочных). Клетки имеют отростки, сокращение которых помогает выводить секрет из желез.

• **Нейральные** (образуются из нервной трубки, структурная единица — клетка нейромиоцит). Гладкие. Это мышцы радужки глаза, суживающие и расширяющие зрачок.

• **Целомические** (образуются из висцерального листка спланхнотома, структурная единица — клетка кардиомиоцит). Поперечнополосатые сердечные.

• **Соматические** (образуются из миотомов сомитов. Структурная единица — надклеточная структура — миосимпласт). Поперечнополосатые скелетные.

Скелетная мышечная ткань.

Структурно-функциональной единицей этой ткани является **мышечное волокно** (рисунок 40). Это длинный цитоплазматический тяж с множеством ядер, которые лежат сразу под оболочкой, состоящей из плазмолеммы и базальной мембраны. Мышечное волокно в эмбриогенезе образуется при слиянии клеток — миобластов, т. е., представляет собой надклеточную структуру — *миосимпласт*.

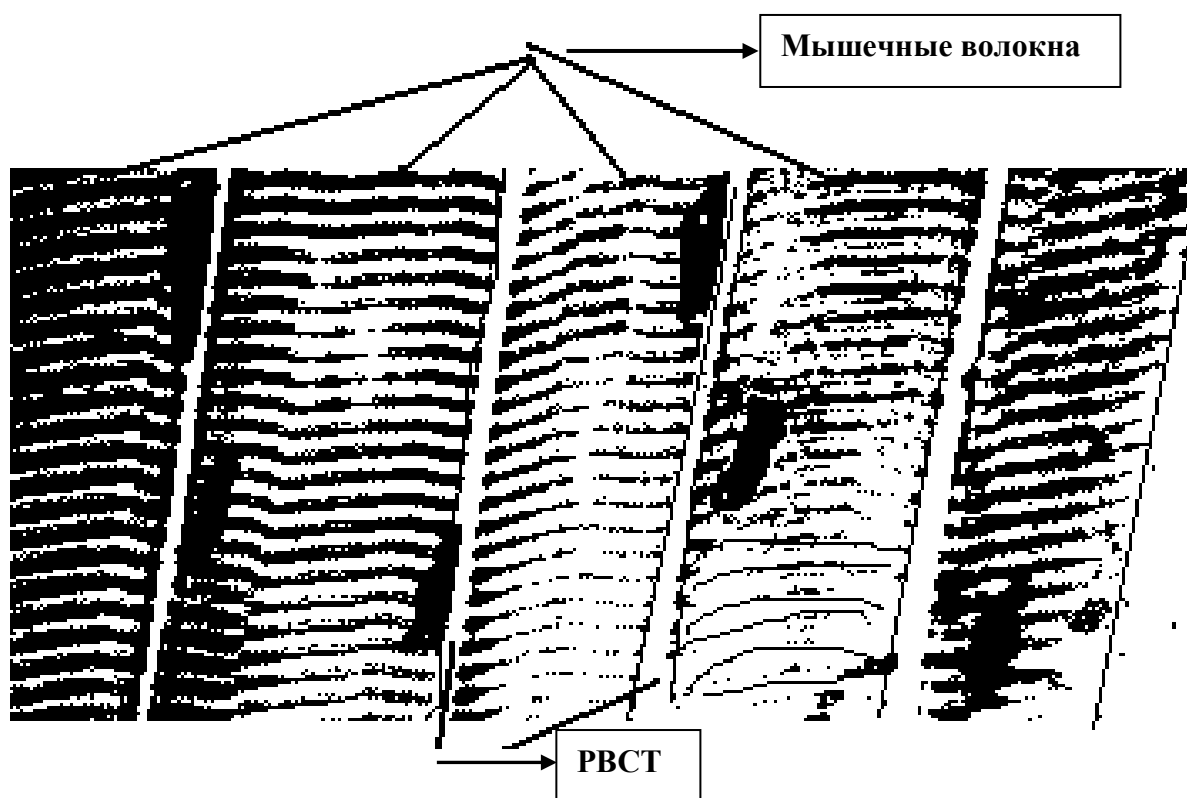


Рисунок 40 — Мышечные волокна

В процессе гистогенеза из миотомов сомитов дифференцируются одноядерные активно делящиеся клетки — миобласты. Они сливаются в цепочки — мышечные трубочки, многочисленные ядра которых уже не делятся. В трубочках начинается активный синтез сократительных белков и формирование миофибрилл, которые постепенно заполняют всю цитоплазму, оттесняя ядра на периферию. Образуется мышечное волокно, внутри которого миофибриллы постоянно обновляются. Между плазмолеммой и покрывающей ее базальной мембраной кое-где сохраняются одноядерные клетки — миосателлиты — камбиальные клетки, которые могут делиться и включать свои ядра в состав волокон. Рост мышечной ткани у взрослого человека происходит в основном за счет гипертрофии волокон, а их число остается постоянным. После повреждения мышечного волокна миосателлиты могут сливаться, образуя новые волокна (рисунок 41).

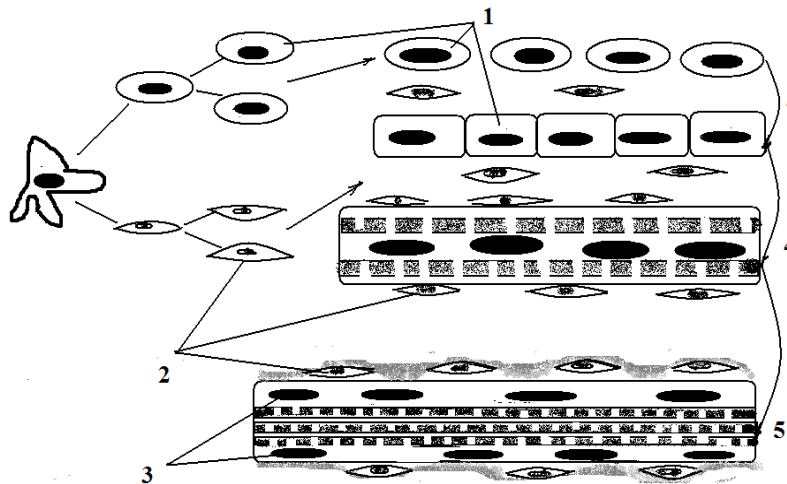


Рисунок 41 — Гистогенез скелетной мышечной ткани:
1) миобласты; 2) миосателлиты; 3) ядра миобластов;
4) мышечная трубочка; 5) мышечное волокно

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

Снаружи мышечное волокно покрыто сарколеммой. Это двойная мембрана, состоящая из плазмолеммы и находящейся над ней базальной мембраны. Множество вытянутых ядер миосимпласта расположены непосредственно под сарколеммой (рисунок 42).

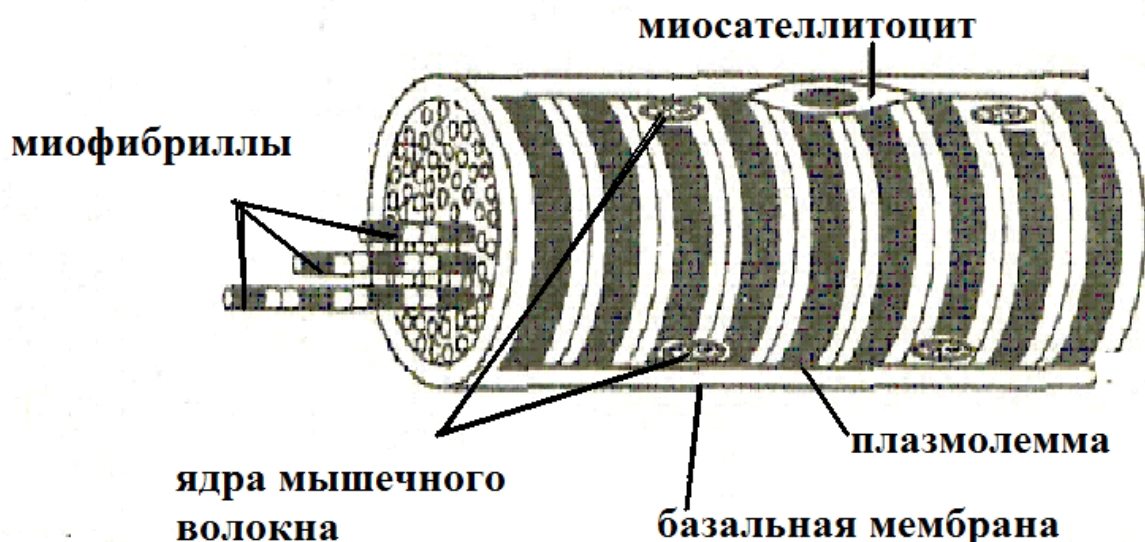


Рисунок 42 — Мышечное волокно

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

- **Аппарат белкового синтеза** представлен, в основном, свободными рибосомами, слабо развитыми гранулярной ЭПС и комплексом Гольджи, специализированными на выработке белков для построения миофибрилл.

- **Энергетический аппарат** составлен митохондриями и включениями. Митохондрии заполняют все пространство между миофибриллами. Субстратами для получения АТФ служат гликоген и липидные капли. Включения миоглобина — специфического мышечного пигмента, обеспечивают волокна кислородом в случае длительной и напряженной работы мышц.

- **Лизосомальный аппарат** развит слабо. Служит для процессов пищеварения и внутриклеточной регенерации.

- **Аппарат передачи возбуждения** образован саркотубулярной системой. Она включает гладкую ЭПС и Т-трубочки. Гладкая ЭПС (саркоплазматическая сеть) имеет вид плоских цистерн, которые оплетают миофибриллы. Она служит для накопления Ca^{2+} . Наружная мембрана мышечного волокна (сарколемма) образует многочисленные поперечные впячивания Т-трубочки.

Механизм мышечного сокращения

Миофибриллы — органеллы, специализированные на сокращении. Они образуют продольные пучки по тысяче и более миофибрилл, заполняя цитоплазму волокна. Каждая миофибрилла построена из огромного числа актиновых и миозиновых филаментов.

Тонкие актиновые миофиламенты построены из глобулярных молекул белка актина, связанных белком тропомиозином. Имеется белок тропонин (рисунок 43).



Рисунок 43 — Актиновый миофиламент

Толстые **миозиновые миофиламенты** построены из 300–400 молекул белка миозина. Каждая молекула включает длинный хвост и одну подвижную головку. Миозиновые головки могут менять угол своего наклона, используя энергию распада АТФ. Благодаря дополнительным белкам, миофиламенты имеют стабильный диаметр и стабильную длину около 1 мкм (рисунок 44).

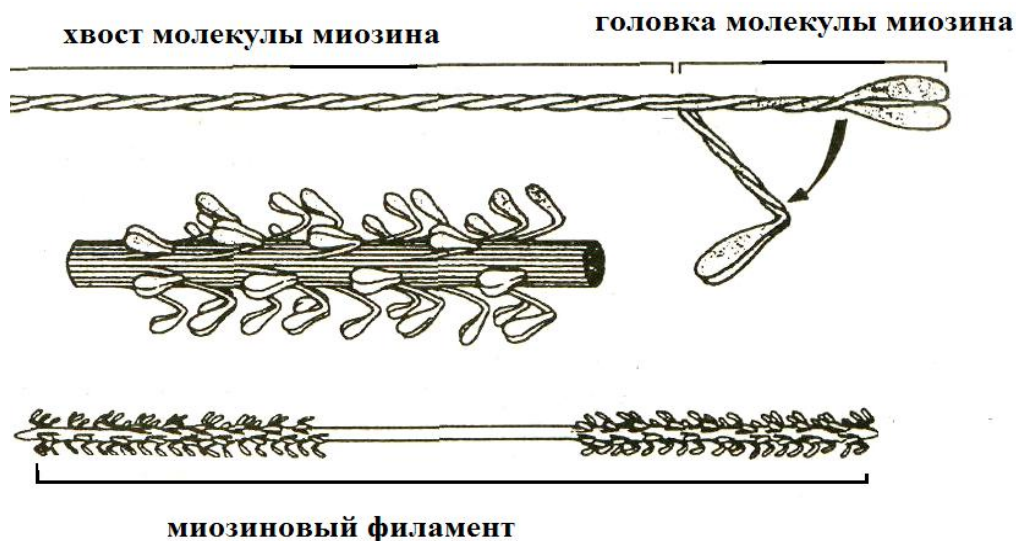


Рисунок 44 — Миозиновый филамент

Параллельно расположенные филаменты одного вида образуют аккуратно подогнанные чередующиеся светлые и темные стопки-диски.

Светлые I-диски (изотропные) состоят из параллельно расположенных актиновых миофиламентов, которые в середине диска крепятся к белку цитоскелета актинину, формирующему **Z-линию или (телофрагму)**.

Темные анизотропные A-диски состоят из миозиновых миофиламентов и заходящих в них актиновых нитей. Миозиновые нити в середине диска крепятся к **M-линии (мезофрагме)**.

Чисто миозиновая часть диска, куда не доходят актиновые нити, называется **H-полоска**. Участок между двумя Z-линиями называют **саркомером**.

Саркомер является структурной единицей миофибриллы. (20 тысяч саркомеров на одну миофибриллу). Чередующиеся диски создают эффект поперечной исчерченности (рисунок 45).

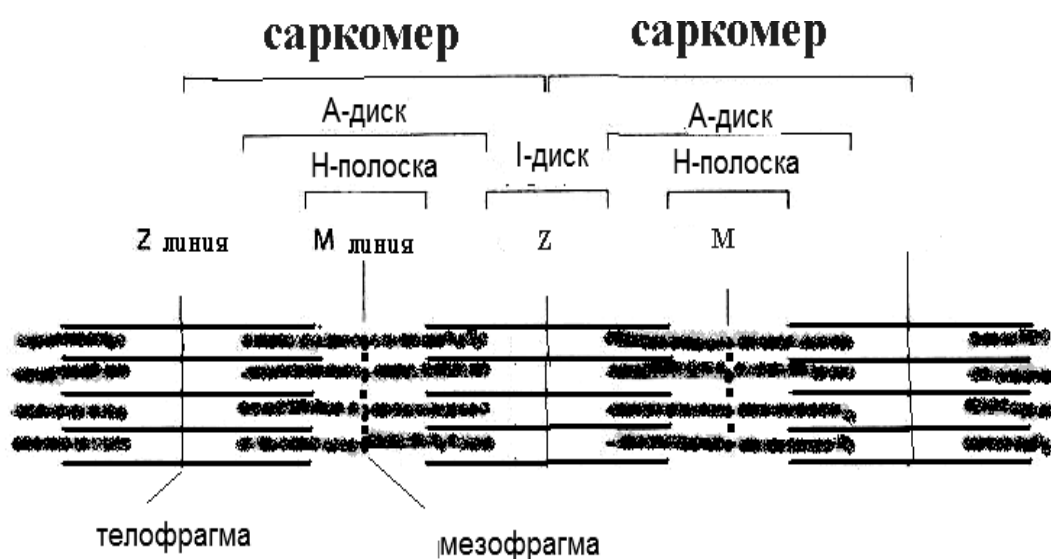


Рисунок 45 — Строение миофибриллы

При сокращении длина миофибриллы уменьшается за счет одновременного укорочения всех I-дисков (рисунок 46).

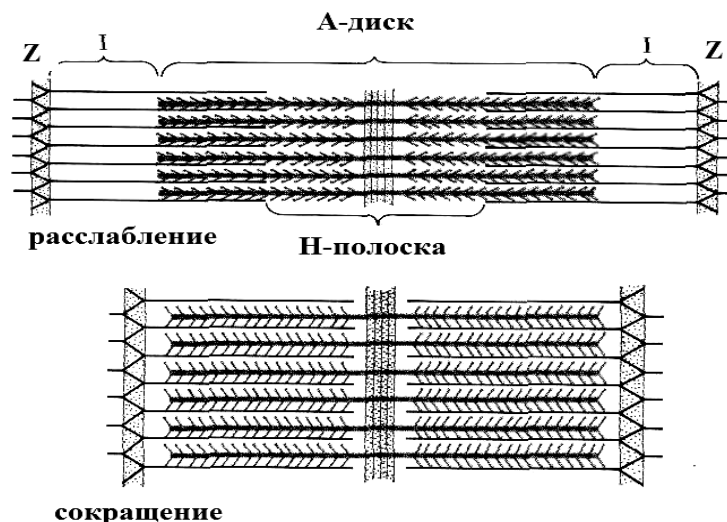


Рисунок 46 — Сокращение миофибриллы

Согласно теории скольжения Хаксли свободные концы актиновых нитей задвигаются в миозиновые диски, Длина каждого саркомера при этом уменьшается в 1,5–2 раза.

Скольжение начинается с того, что при повышении в гиалоплазме концентрации Ca^{2+} происходит изменение конформационного состояния регуляторных белков тропонина и тропомиозина, встроенных в актиновую нить. В результате открываются активные центры и образуются связи (мостики) с головками молекул миозина (2). При гидролизе одной молекулы АТФ головка молекулы миозина наклоняется и тянет за собой актиновую нить (3). Гидролиз еще 1 молекулы АТФ разрушит связь миозиновой головки с актиновым центром (4). Этот процесс гребковых движений повторяются сотни раз за одно мышечное сокращение. Расслабление наступает только после того, как снизится концентрация Ca^{2+} (рисунок 47).

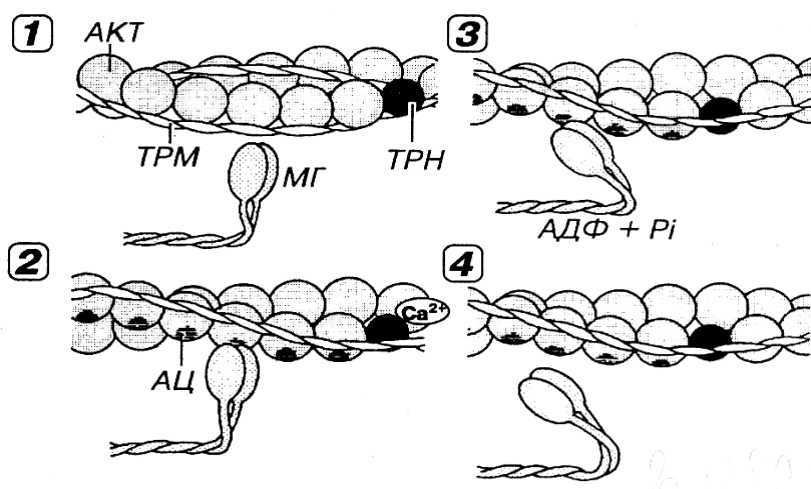


Рисунок 47 — Молекулярный механизм сокращения

Аппарат передачи возбуждения

Сокращение запускается воздействием гормона или нервным импульсом.

Нейромедиатор через нервное окончание (моторную бляшку) передается на мембрану мышечного волокна, вызывая волну деполяризации, которая мгновенно охватывает и Т-трубочки (рисунок 48).

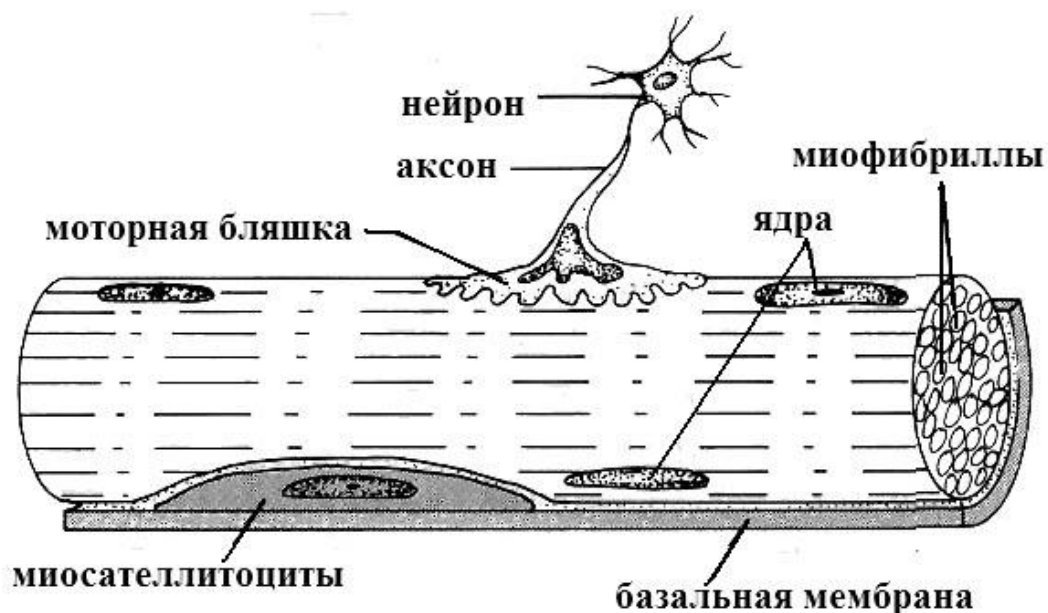


Рисунок 48 — Аппарат передачи возбуждения

С двух сторон к каждой Т-трубочке прилежат мембраны расширенных цистерн гладкой ЭПС две (L-трубочки). Такой комплекс называют триадой. На каждый саркомер приходится две триады. Благодаря мембранным контактам деполяризация Т-трубочек изменяет состояние мембранных белков гладкой ЭПС, что приводит к открытию кальциевых каналов и выходу кальция в гиалоплазму. Происходит сокращение (рисунок 49).

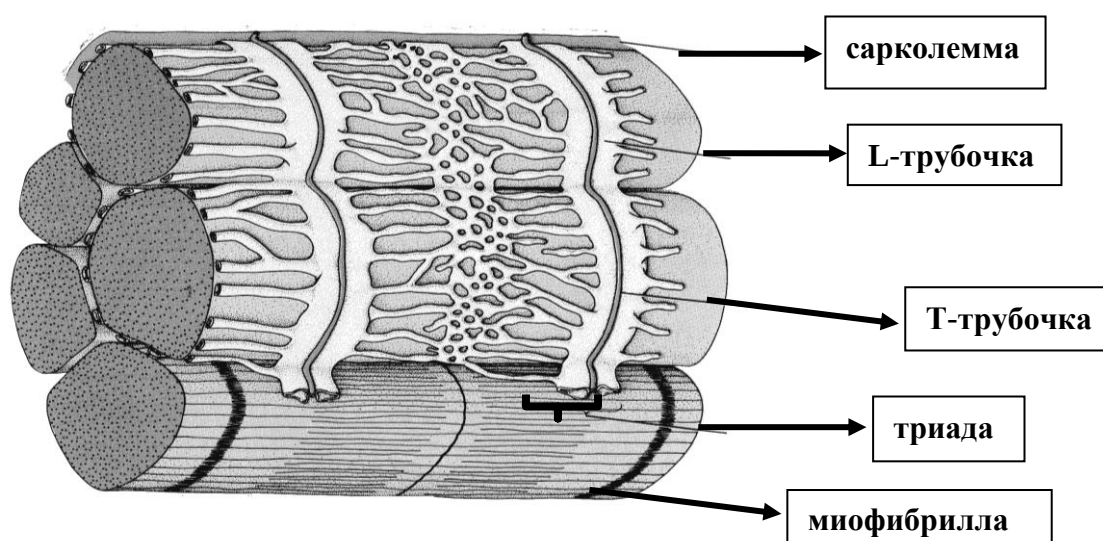


Рисунок 49 — Триада мышечного волокна

После распада нейромедиатора специальные мембранные насосы активно закачивают Ca^{2+} обратно в ЭПС, актиновые центры миофибрилл рассоединяются с миозиновыми головками, актиновые нити выскальзывают из миозиновых дисков, происходит расслабление, и длина мышечного волокна восстанавливается.

Сердечная мышечная ткань образует мышечную стенку сердца — миокард. Ее морфо-функциональная единица — отдельная клетка — кардиомиоцит. Клетки соединены друг с другом особыми структурами — вставочными дисками, и в результате образуется трехмерная сеть из клеточных тяжей (функциональный синцитий), что обеспечивает синхронность сокращения во время систолы (рисунок 50).

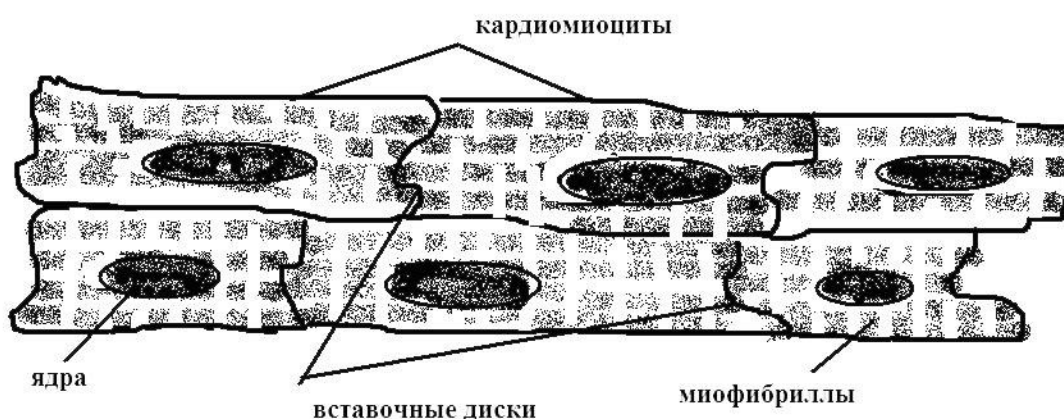


Рисунок 50 — Сердечная мышечная ткань

Кардиомиоциты — вытянутые клетки с несколькими ответвлениями, покрытые поверх плазмолеммы базальной мембраной. Их ядра (1 или 2) лежат центрально. Имеются все органеллы общего назначения и миофибриллы, придающие клеткам поперечную исчерченность.

В составе миокарда выделяют несколько популяций кардиомиоцитов:

- а) сократительные или рабочие;
- б) проводящие;
- в) секреторные.

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

Сократительный аппарат. Миофибриллы в целом имеют продольное направление, но многократно анастомозируют друг с другом.

Энергетический аппарат. Митохондрий много, они крупные с плотно упакованными кристами. Между собой митохондрии объединены особыми соединениями — межмитохондриальными контактами и образуют единую функциональную систему — митохондрион. Такая интеграция исключительно важна для быстрого и синхронного сокращения миокарда. Субстраты для получения АТФ поставляются липидными каплями, вклю-

чениями гликогена и миоглобина. Сами митохондрии способны накапливать кальций.

Саркотубулярная сеть развита слабее. Т-трубочки более широкие, лежат реже и каждая контактирует только с одной цистерной ЭПС, образуя **диады**. При возбуждении часть Ca^{2+} поступает в гиалоплазму из межклеточного пространства и через нексусы из соседних клеток, лишь после этого происходит выброс Ca^{2+} из гладкой ЭПС.

Концы соседних клеток соединяются **вставочными дисками**. Диск имеет ступенчатую форму. В месте вставочных дисков отсутствует базальная мембрана, а мембраны соседних клеток соединены различными видами контактов: десмосомами, нексусами и др. Благодаря ионным каналам нексусов возбуждение быстро распространяется вдоль всей мышцы.

Все промежутки между кардиомиоцитами заполнены рыхлой соединительной тканью, в которой находятся капилляры (коронарные сосуды сердца) и волокна вегетативной нервной системы. На сократительную активность кардиомиоцитов нервная система оказывает лишь регуляторное влияние. Симпатический отдел увеличивает частоту и силу сердечных сокращений, парасимпатический отдел уменьшает.

Сердце способно сокращаться независимо от нервных стимулов — **автоматия сердца**. Постоянство сокращений обеспечивают специальные **атипичные кардиомиоциты проводящей системы**. К ним относят:

1. Пейсмекерные клетки, (Р-клетки) или водители ритма. Пейсмекерные кардиомиоциты — мелкие светлые клетки с крупным ядром. Их сократительный аппарат развит слабо. Их главное свойство — неустойчивые потенциал покоя наружной мембраны. Благодаря К/Na -насосу натрия всегда больше внутри клетки, а калия снаружи. Эта разность ионов и создает электрический потенциал по обе стороны плазмолеммы. При определенной стимуляции в мембране открываются натриевые каналы, натрий устремляется наружу и мембрана деполяризуется. У пейсмекерных клеток благодаря постоянной небольшой утечке ионов плазмолемма регулярно деполяризуется без всяких внешних сигналов. Это вызывает потенциал действия, распространяющийся и на соседние клетки, вызывая их сокращение. *Главные водители ритма располагаются в синусно-предсердном узле и в центре предсердно-желудочкового узла. Каждую минуту они генерируют вокруг себя электрический импульс, который заставляет сокращаться рабочие кардиомиоциты с частотой 60–90 сокращений в минуту (наш пульс).*

2). Водители ритма второго порядка, промежуточные или переходные кардиомиоциты образуют предсердно-желудочковый узел и основание пучка Гиса. Они генерируют импульсы с частотой 40 импульсов в минуту, и в норме их активность подавляется главными пейсмекерами. Клетки среднего размера с редкими длинными извилистыми миофибриллами и мелкими митохондриями. Они связаны между собой как простыми контактами, так и вставочными дисками (рисунок 51).

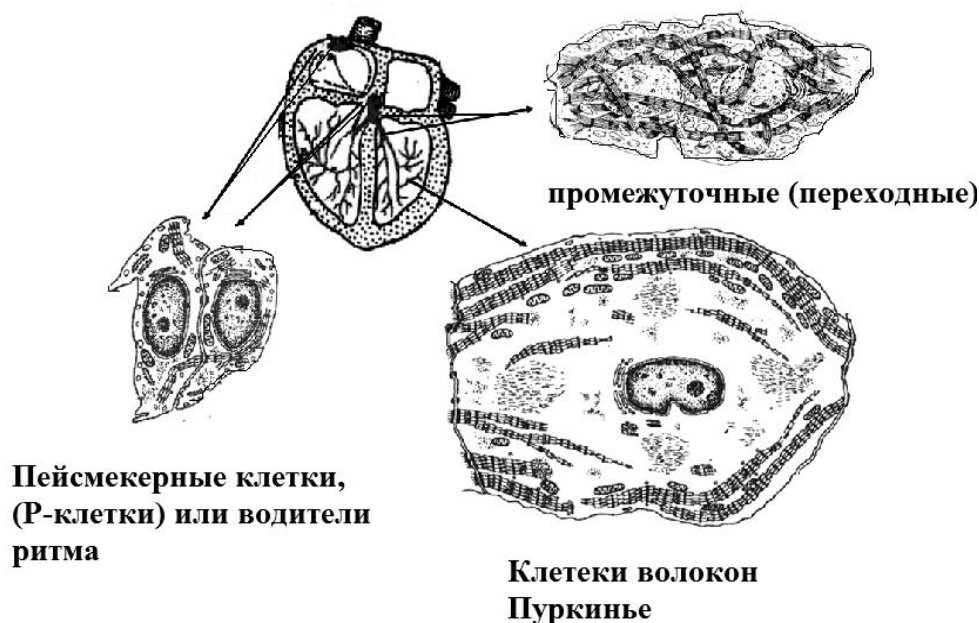


Рисунок 51 — Кардиомиоциты проводящей системы

При инфаркте миокарда и других патологиях эта связь нарушается.

Переходные кардиомиоциты обеспечивают быструю передачу возбуждения от водителей ритма к рабочим кардиомиоцитам. При инфаркте миокарда и других патологиях эта связь нарушается. У таких больных сердце сокращается с частотой 30–40 в минуту и не может отвечать на повышение физической нагрузки учащением ритма. Это требует применения специальных приборов кардиостимуляторов.

Клетки — волокна Пуркинье — самые крупные атипичные кардиомиоциты, которые могут контактировать сразу с несколькими рабочими клетками. Миофибриллы здесь образуют редкую неупорядоченную сеть, Т-система не развита. Вставочных дисков нет, но клетки объединены множеством нексусов, что обеспечивает высокую скорость проведения импульсов. Эти клетки расположены в пучке Гиса и в волокнах Пуркинье. Их функция — передача электрического импульса от переходных кардиомиоцитов к рабочим. Эти клетки также генерируют электрические импульсы с частотой 20 и менее импульсов в минуту.

Секреторные кардиомиоциты располагаются в предсердиях. Это отростчатые клетки, в которых хорошо развита грЭПС, комплекс Гольджи и содержатся секреторные гранулы. Миофибриллы развиты очень слабо, поскольку основной функцией является выработка гормона (натрийуретический фактор), регулирующего обмен электролитов и снижающий артериальное давление.

Регенерация сердечной мышечной ткани

Деление кардиомиоцитов заканчивается вскоре после рождения, но в последующие 10 лет могут формироваться полиплоидные и двуядерные клетки. Поскольку камбиальных клеток нет, то репаративной регенерации нет. Физиологическая регенерация **внутриклеточная** и за счет деления от-

дельных кардиомиоцитов. Возможна **гипертрофия кардиомиоцитов**. Она происходит в результате длительных физических нагрузок, либо в патологических состояниях (гипертония, пороки сердца и т. д.). После гибели кардиомиоцитов (**инфаркт миокарда**) формируется соединительно-тканый рубец.

Гладкая мышечная ткань

Состоит из клеток — гладких миоцитов. Сократительные филаменты в этих клетках не имеют жесткой упорядоченности и миофибриллы в них не образуются. Нет поперечной исчерченности (рисунок 52).

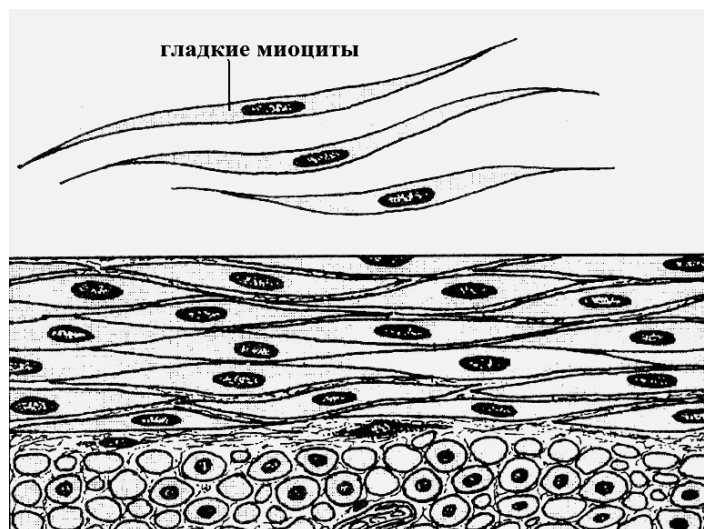


Рисунок 52 — Гладкая мышечная ткань

Гладкие миоциты довольно крупные клетки веретеновидной формы, покрытые двойной мембраной — сарколеммой, состоящей из плазмолеммы и базальной мембраной, которая соединена с межклеточным веществом. В центре миоцитов вытянутое ядро, у полюсов грЭПС, комплекс Гольджи и рибосомы. Клетки секретируют компоненты межклеточного вещества для своей наружной оболочки, а также некоторые ростовые факторы и цитокины. Много мелких митохондрий. Саркоплазматическая сеть (гладкая ЭПС) развита слабее, выполняет роль кальциевого депо. Системы Т-трубочек нет, и их функцию выполняют кавеолы — мелкие впячивания плазмолеммы в виде пузырьков. Они содержат высокие концентрации кальция, который захватывают из межклеточного пространства. В момент возбуждения Ca^{2+} из кавеол выходит наружу, что инициирует освобождение Ca^{2+} из саркоплазматической сети (рисунок 53).

В миоците существует система плотных телец. Это округлые опорные образования из белка α -актинина и десмина. В них одним концом закреплено по 10–20 тонких актиновых филаментов.

Одни тельца образуют прикрепительные пластинки в сарколемме, другие цепочками лежат прямо в гиалоплазме. Так в миоците формируется стабильная сеть из актиновых нитей. Толстые миозиновые нити имеют разную длину и проявляются только при сокращении (рисунок 54).

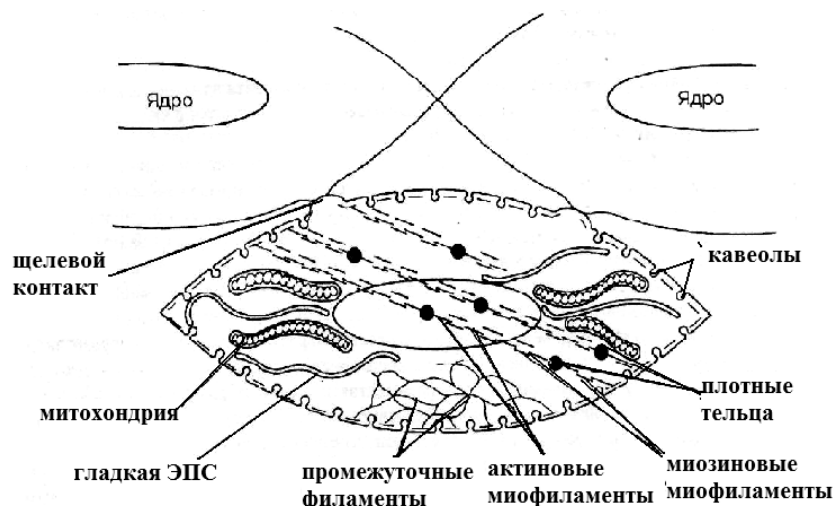


Рисунок 53 — Строение гладкого миоцита

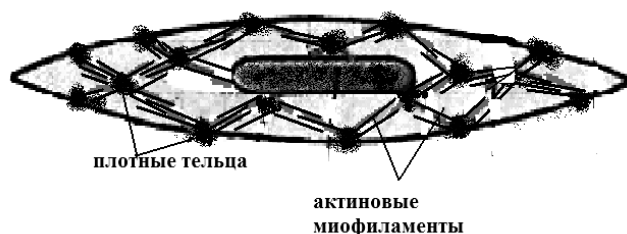


Рисунок 54 — Плотные тельца гладкого миоцита

К группе из 10–15 миоцитов подходит аксон двигательного нейрона. При нервном импульсе нейромедиатор выходит из варикозных расширений аксона и попадает на мышечные клетки, вызывая волну деполяризации мембран. В результате кальций из кавеол и через нексусы (которыми соединены мышечные клетки) попадает в цитоплазму гладких миоцитов. Часть кальция выходит из гладкой ЭПС. В цитоплазме кальций связывается с особым белком — кальмодулином. Это активирует фермент, обеспечивающий быструю сборку миозиновых филаментов. Они встраиваются между актиновыми нитями, образуют с ними мостики, и их головки начинают совершать гребковые движения. При взаимном скольжении нитей плотные тельца сближаются и тянут за собой плазмолемму, клетка укорачивается. Сокращение длится пока есть нейромедиатор. При его распаде происходят действия в обратном порядке. Кальций закачивается в ЭПС, мостики между актином и миозином распадаются, происходит дефосфорилирование миозина, он как бы растворяется в цитоплазме, клетка принимает изначальную форму.

Гладкомышечные клетки сокращаются медленно, но длительно (тонические сокращения). Между собой клетки объединены рыхлой волокнистой соединительной тканью с кровеносными сосудами и нервными волокнами. Сократительная активность миоцитов находится под контролем нервных и гуморальных факторов.

Гладкомышечная ткань регенерирует как за счет гипертрофии (увеличение объема гладких миоцитов), так и за счет гиперплазии (деления гладких миоцитов).

НЕРВНАЯ ТКАНЬ

Основное свойство нервной ткани — возбудимость и сократимость.

Нервная ткань состоит из клеток: 10–20 % составляют нейроны; 80–90 % — клетки нейроглии. Нейроны отвечают за возбуждение и проведение нервного импульса, а клетки глии выполняют защитную, опорную, трофическую, барьерную функции.

В эмбриогенезе источником развития нервной ткани является нервная трубка, которая образуется из эктодермы. Нервная трубка включает 3 слоя: внутренний (эпиндимный), мантийный (плащевой) и маргинальный (краевая вуаль).

Строение нейрона. Нейрон имеет тело или перикарион и отростки: дендриты и аксон. Дендриты проводят импульсы *к телу* нейрона, их может быть несколько. Аксон (другое название нейрит) проводит импульсы *от тела* нейрона, аксон всегда один и может достигать значительной длины (рисунок 55).

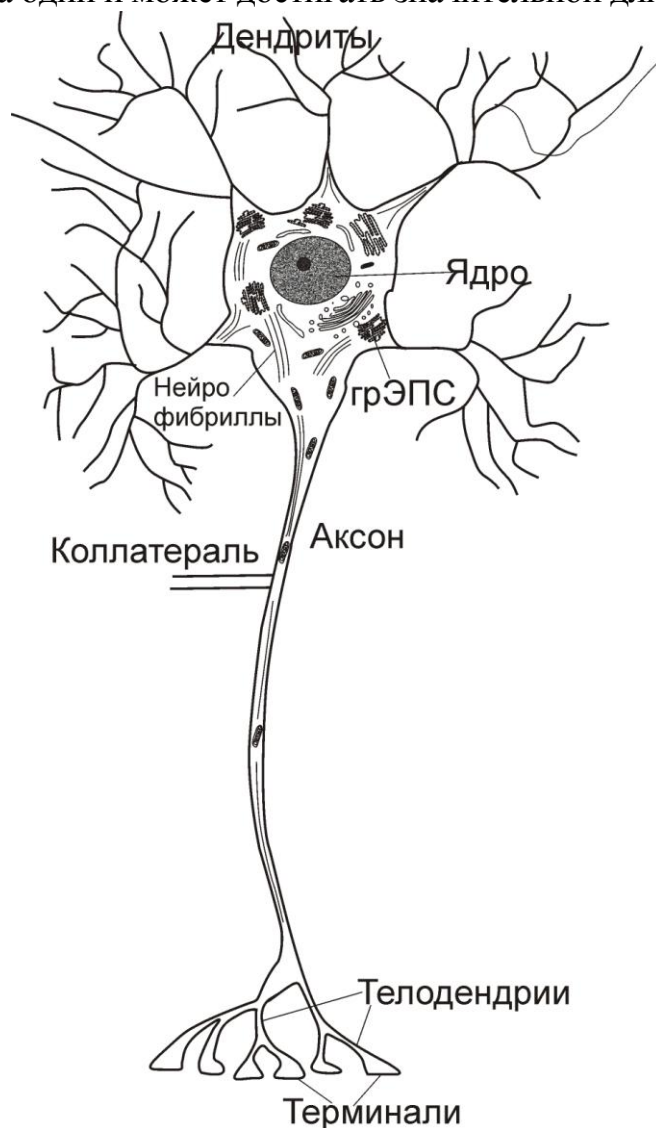


Рисунок 55 — Строение нейрона

Утолщенная часть тела нейрона, от которой отходит аксон, называется аксонный холмик, ответвления по ходу аксона называются коллатерали, тонкие разветвления концевой части аксона называются телодендрии. Аксон заканчивается на другом нейроне или рабочем органе терминалями или нервными окончаниями.

Тело нейрона содержит ядро и органеллы общего значения: митохондрии, лизосомы, аппарат Гольджи, включения, аЭПС.

Отличительная особенность нейрона — сильно развитая гранулярная ЭПС. При окрашивании анилиновыми красителями она проявляется в виде *хроматофильной субстанции*, которую называют также *субстанция Ниссля*, *тигроид*. Тигроид отсутствует в аксоне и аксонном холмике.

Второй важной отличительной особенностью нейрона является развитый цитоскелет: микротрубочки (нейротрубочки), микрофиламенты и промежуточные филаменты (нейрофиламенты). Нейротрубочки и нейрофиламенты связаны мостиками и хорошо прокрашиваются солями серебра, образуя *нейрофибриллы*.

Аксон не только проводит нервный импульс, по его длине идет также передвижение различных веществ и органелл, которое называется аксонный транспорт. Он подразделяется на антероградный (из тела нейрона) и ретроградный (к телу).

Классификация нейронов. Нейроны по числу отростков подразделяются на униполярные (один отросток), биполярные (два отростка — дендрит и аксон), псевдоуниполярные (один общий отросток, который затем раздваивается на дендрит и аксон) и мультиполярные (один аксон и много дендритов) (рисунок 56).

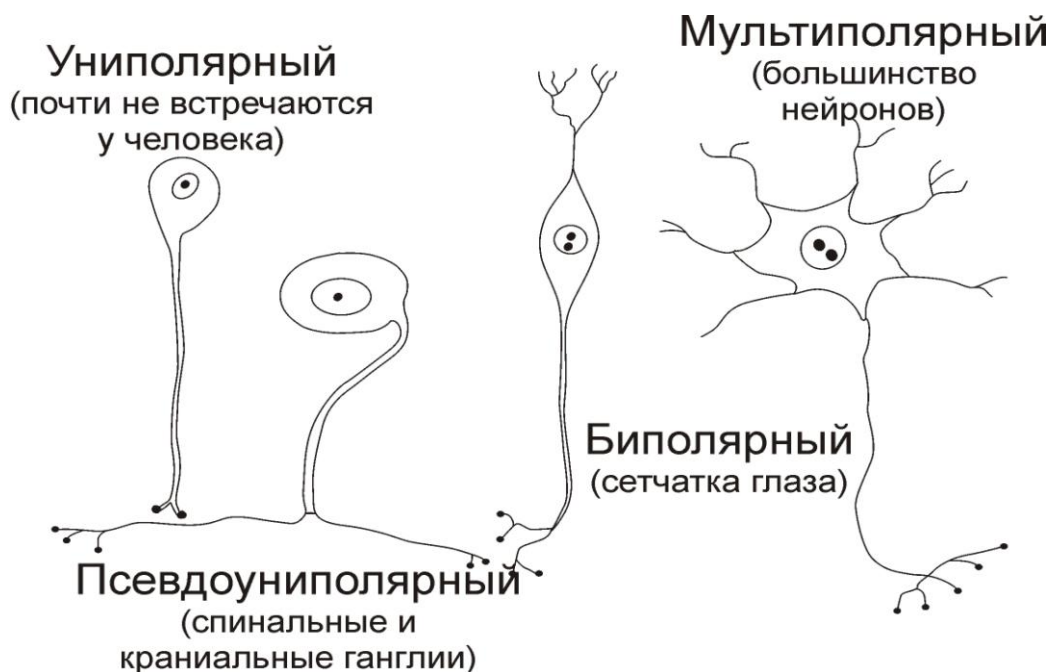


Рисунок 56 — Виды нейронов

Для проведения нервного импульса в нейронах вырабатываются медиаторы. По типу медиатора нейроны подразделяются на адренергические (медиатор — норадреналин), холинергические (медиатор — ацетилхолин), серотонинергические (медиатор — серотонин) и т. д.

По выполняемой функции нейроны подразделяются на чувствительные (афферентные), двигательные (эфферентные), вставочные (ассоциативные, их 99,98 %) и секреторные (кроме медиатора вырабатывают гормон).

Нейроглия выполняет опорную, защитную, трофическую, барьерную и секреторную функции. Ее классификация представлена на рисунке 57.

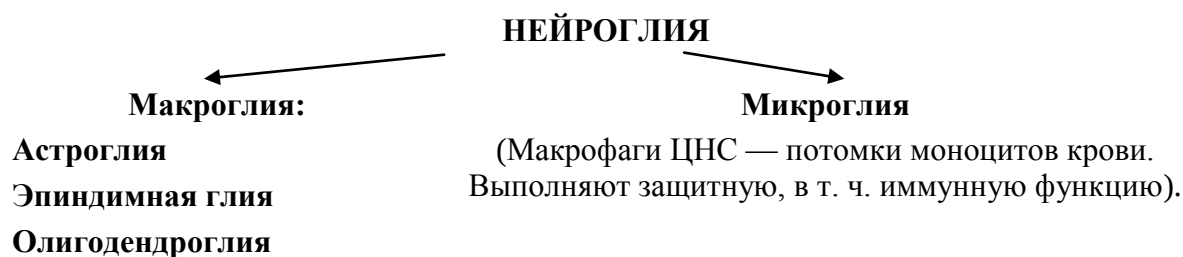


Рисунок 57 — Классификация нейроглии

Астроциты подразделяются на протоплазматические (серое вещество ЦНС) и волокнистые (белое вещество ЦНС) (рисунок 58).

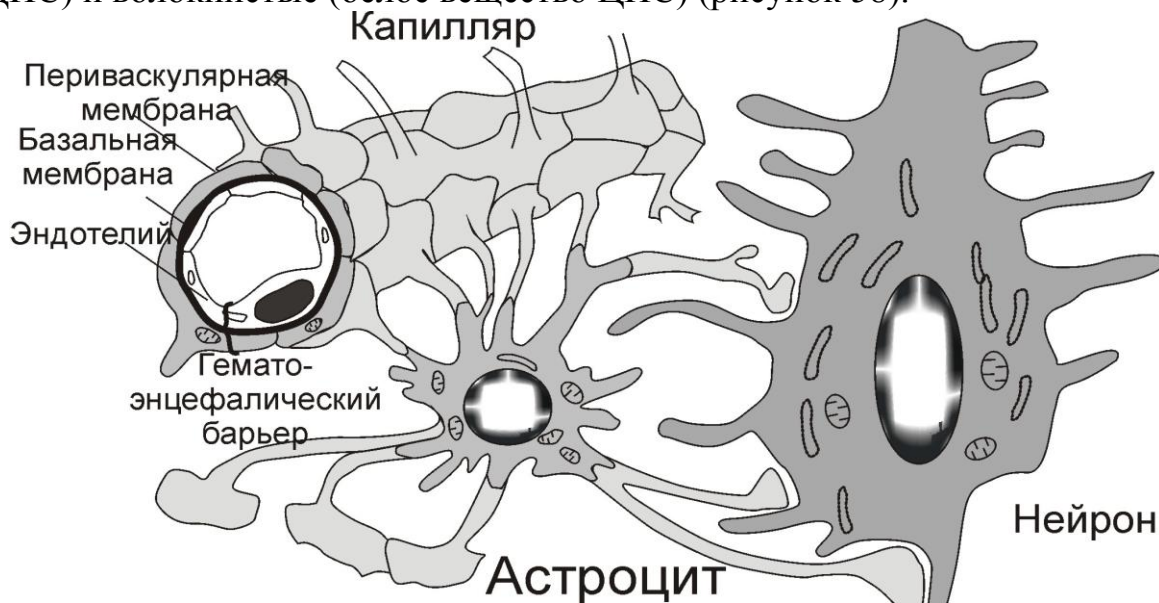


Рисунок 58 — Астроцит

Их функции: опорная, трофическая, защитная (как и клетки микроглии, астроциты способны к фагоцитозу и могут быть антигенпредставляющими клетками), регуляторно-метаболическая (создают микроокружение нейронов) и барьерная.

Барьерная функция связана с тем, что уплощенные отростки (ножки) астроцитов охватывают снаружи капилляр, образуя его периваскулярную мембрану. Так формируется гемато-энцефалический барьер, который ограничивает нейроны от крови и включает:

- эндотелий капилляра;
- базальную мембрану капилляра;
- периваскулярную мембрану.

Эпиндимная глия — это клетки кубической и цилиндрической формы, которые выстилают канал спинного мозга, полости желудочков головного мозга, а также образуют выстилки мозговых оболочек. Эти клетки формируют пласты, поэтому по функциям и морфологическим особенностям их относят к эпителиальным тканям.

Функцией эпиндимной глии является образование нейро-ликворного и гемато-ликворного барьеров. Нейро-ликворный барьер разделяет спинномозговую жидкость (ликвор) и нервную ткань, а гемато-ликворный — кровь и спинномозговую жидкость.

К **олигодендроглии** относят *мантийные глиоциты, леммоциты (или шванновские клетки) и олигодендроциты*.

Мантийные глиоциты входят в состав нервных ганглиев, окружают нейроны и регулируют проведение нервного импульса.

Леммоциты участвуют в образовании нервных волокон в периферической нервной системе, а олигодендроциты — в центральной нервной системе.

Нервные волокна

Нервные волокна представляют собой отростки (аксоны и дендриты) нейронов, окруженные клетками олигодендроглии (рисунок 59).

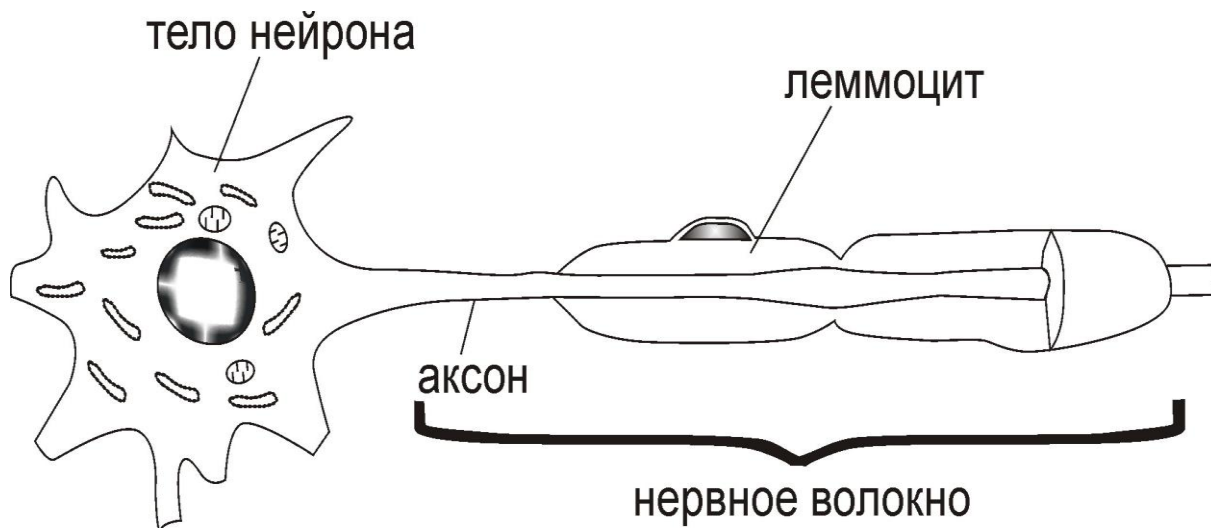


Рисунок 59 — Нервное волокно

Выделяют 2 типа нервных волокон: **безмиелиновые и миелиновые**. **Безмиелиновые волокна** находятся в составе вегетативной нервной системы и отличаются низкой скоростью проведения импульса. Образуются путем погружения аксона (осевого цилиндра) в шванновскую клетку (леммоцит). Если несколько осевых цилиндров погружены в леммоцит, они образуют волокно кабельного типа (рисунок 60).

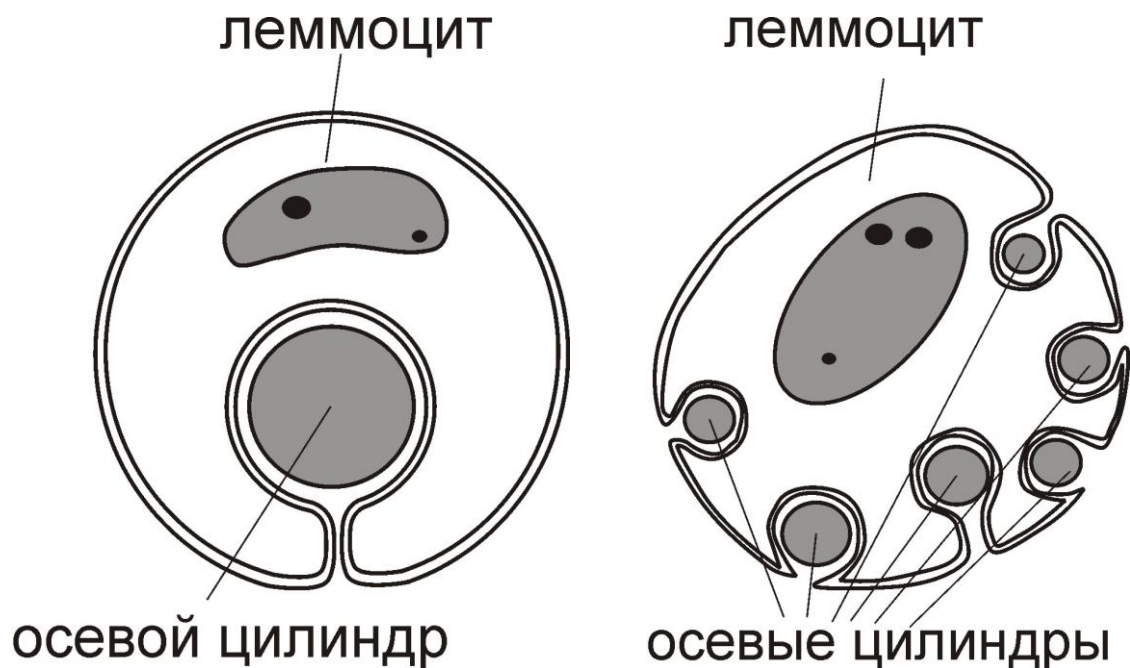


Рисунок 60 — Безмиелиновые нервные волокна

Миелиновые волокна встречаются и в ЦНС и в ПНС и характеризуются высокой скоростью проведения импульса (рисунок 61).

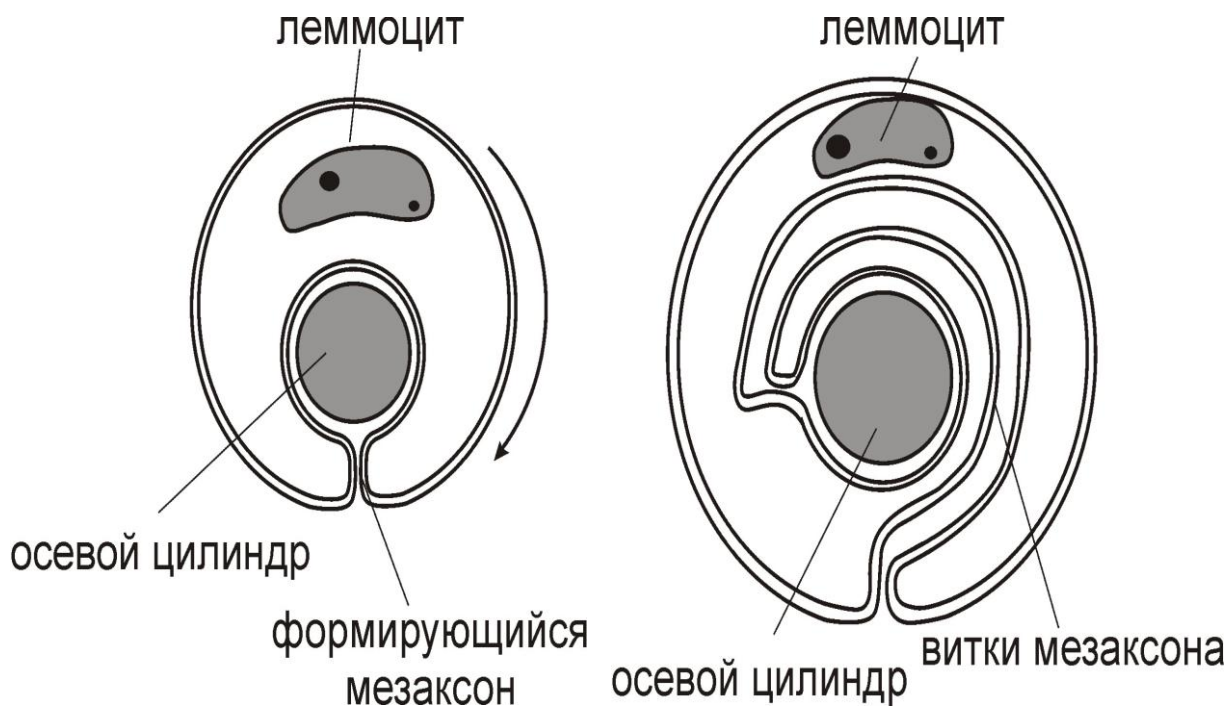


Рисунок 61 — Образование миелинового нервного волокна в ПНС

При погружении осевого цилиндра в леммоцит образуется мезаксон, который начинает закручиваться вокруг осевого цилиндра. Так образуется миелин. Вначале в виде рыхлых витков, затем по мере созревания витки располагаются все более плотно (рисунок 62).

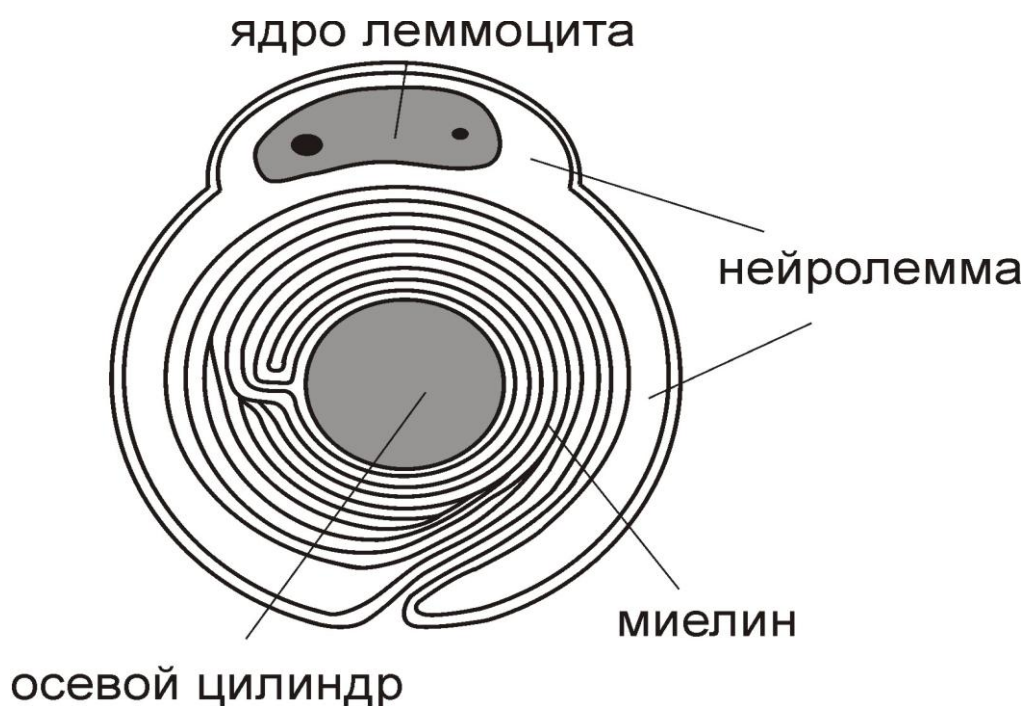


Рисунок 62 — Строение миелинового нервного волокна (поперечный срез)

Участки цитоплазмы между витками образуют *насечки миелина*, которые хорошо видны на продольном срезе волокна. Оставшаяся на периферии волокна цитоплазма образует *нейролемму*, в которой видно *ядро леммоцита*. На границе между соседними леммоцитами вдоль волокна образуются *перехваты Ранвье* (рисунок 63). Волна деполяризации по миелиновому нервному волокну идет от одного перехвата Ранвье до другого, т. е. скачкообразно или сальтаторно.

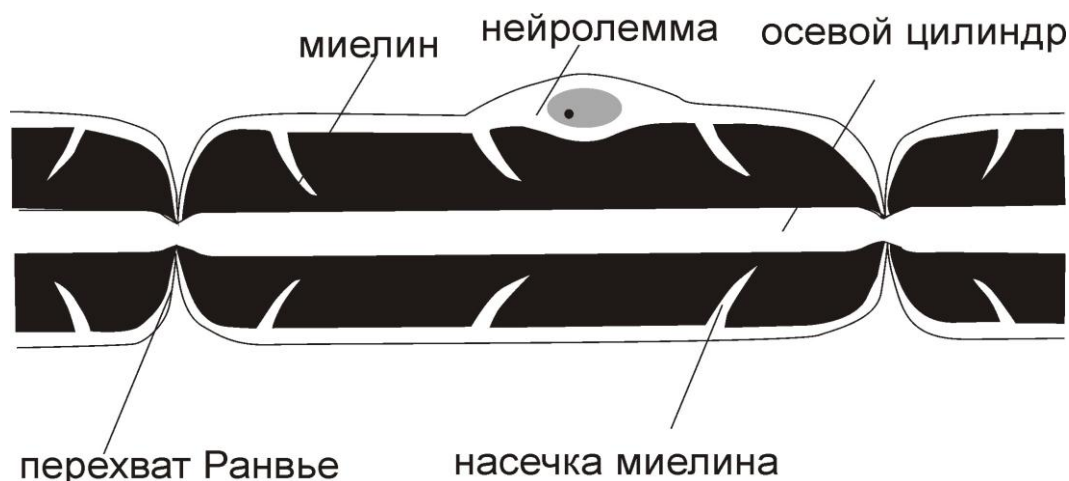


Рисунок 63 — Строение миелинового нервного волокна (продольный срез)

В ЦНС миелиновое нервное волокно образуется за счет того, что вокруг аксона (осевого цилиндра) накручиваются отростки клеток олигодендроцитов. При этом одна клетка образует отростки вокруг нескольких осевых цилиндров (рисунок 64).

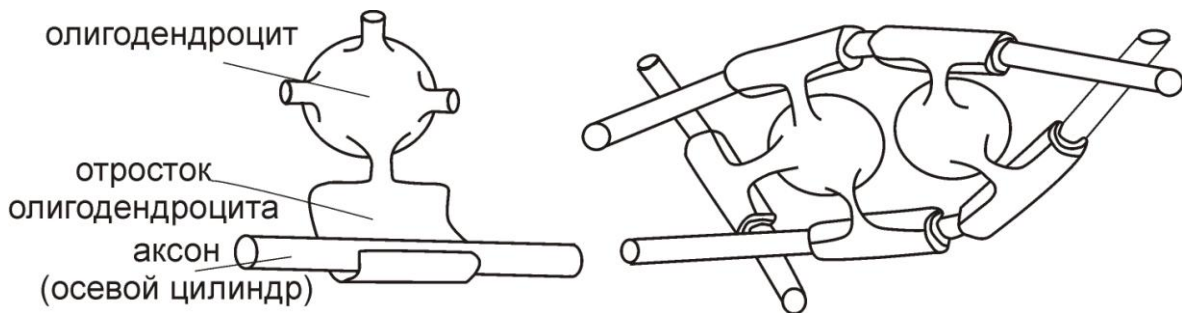


Рисунок 64 — Образование миелинового нервного волокна в ЦНС

Нервные окончания подразделяются на следующие типы (рисунок 65).

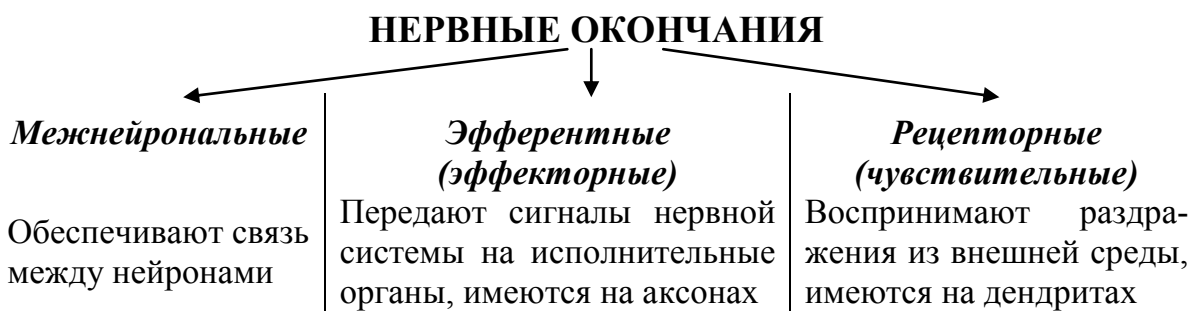


Рисунок 65 — Классификация нервных окончаний

Межнейрональные нервные окончания (**синапсы**). По способу передачи нервного импульса подразделяются на *электрические* (электрический ток пассивно протекает от одной клетки к другой) и **химические**, где нервный импульс передается с участием нейромедиатора, т. е. электрический сигнал преобразуется в химический, а затем вновь в электрический (рисунок 65).



Рисунок 66 — Химический синапс

Проведение нервного импульса в химических синапсах всегда односторонне. Начинается с поступления ионов кальция в пресинаптическую часть. После этого синаптические пузырьки сливаются с пресинаптической мембраной, а их содержимое (нейромедиатор) поступает в синаптическую

щель. Затем медиатор сливается с рецепторами на постсинаптической мембране, и там возникает потенциал действия.

По типу нейромедиатора межнейрональные синапсы могут быть *возбуждающими*, например, адренергические (медиатор — норадреналин), холинергические (медиатор — ацетилхолин), серотонинергические (медиатор — серотонин) и т. д. Также синапсы могут быть *тормозными* (медиатор ГАМК — гамма-аминомасляная кислота или глицин).

По локализации синапсы могут быть аксо-дендритными (аксон одного нейрона заканчивается на дендрите другого), аксо-соматическими (аксон одного нейрона заканчивается на теле другого) и аксо-аксональными (аксон одного нейрона заканчивается на аксоне другого) (рисунок 67).

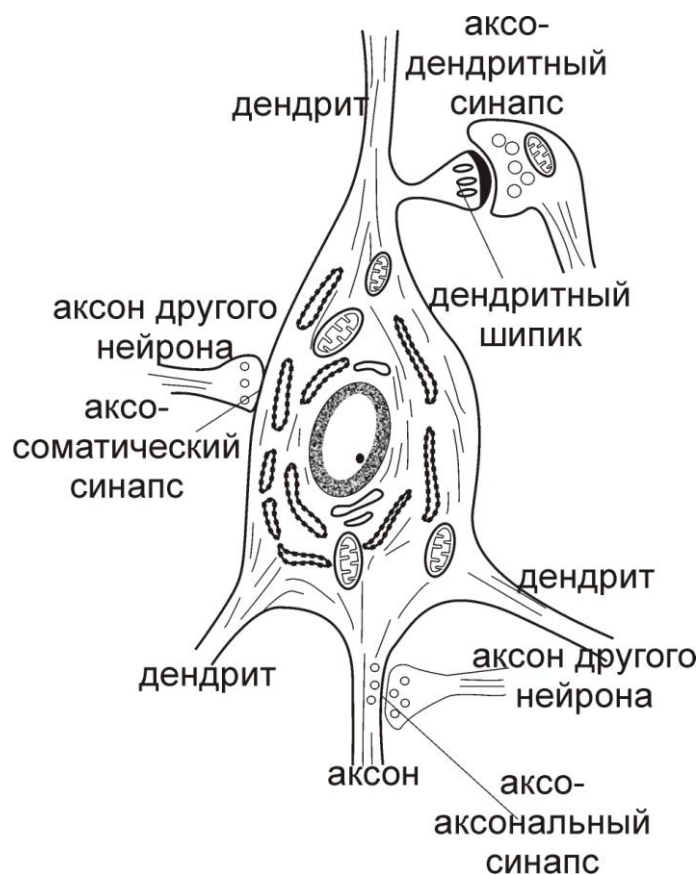


Рисунок 67 — Классификация синапсов по локализации

Эфферентные (эффекторные) двигательные нервные окончания подразделяются на нервно-мышечные синапсы (моторные бляшки), нервные окончания на гладких миоцитах и кардиомиоцитах и секреторные.

Нервно-мышечные синапсы — это нервные окончания на волокнах поперечно-полосатой мышечной ткани. Здесь постсинаптическая часть представлена плазмолеммой мышечного волокна, которая образует многочисленные складки (вторичные синаптические щели). Синаптическая щель расположена между плазмолеммой разветвленного аксона и сарколеммой мышечного волокна (рисунок 68).

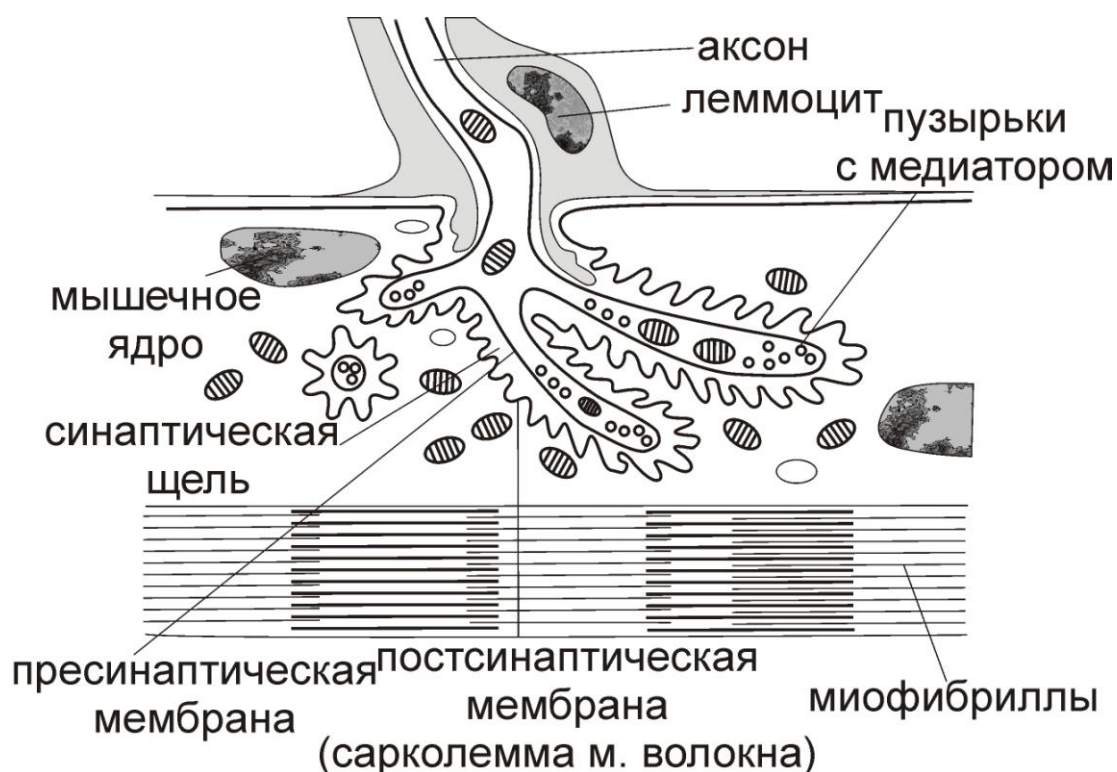


Рисунок 68 — Моторная бляшка

В *сердечной и гладкой мышечной ткани* двигательные окончания имеют вид варикозов — расширенных участков аксонов с большим количеством митохондрий и синаптических пузырьков. Синаптическая щель широкая (100 нм). Обычно иннервированы лишь отдельные клетки, а от них возбуждение с помощью щелевых соединений передается на соседние миоциты (рисунок 69).

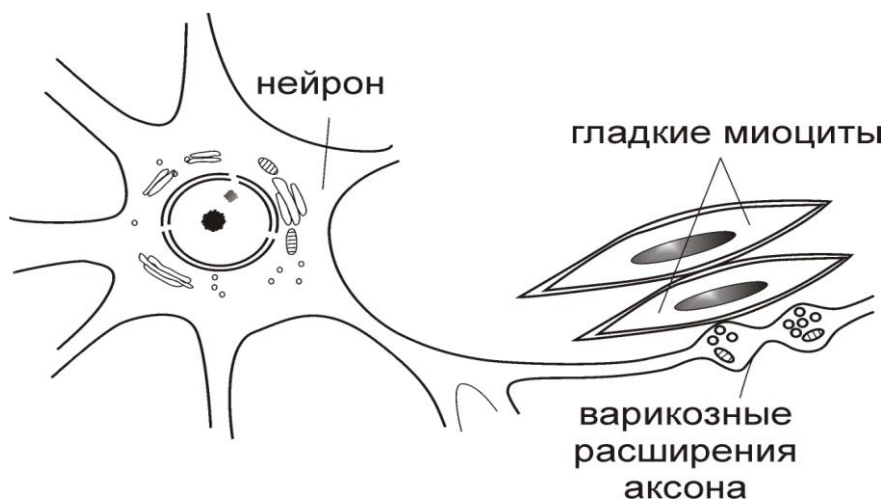


Рисунок 69 — Двигательное нервное окончание на гладкой мышечной ткани

Секреторные нервные окончания — это концевые части аксонов на железистых клетках. Также выделяют нервные окончания секреторных нейронов, которые образуют аксо-вазальные синапсы в гипофизе и гипоталамусе (рисунок 70).

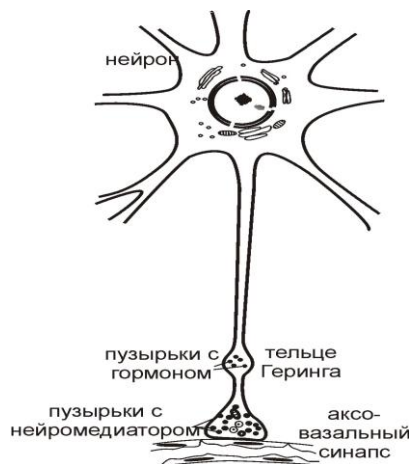


Рисунок 70 — Секреторное нервное окончание

Афферентные (чувствительные, рецепторные) нервные окончания подразделяются на экстерорецепторы (воспринимают информацию из внешней среды) и интерорецепторы (воспринимают информацию из внутренней среды). Экстерорецепторы: слуховые, зрительные, обонятельные, вкусовые, осязательные. Интерорецепторы: висцерорецепторы (сигналы от внутренних органов) и вестибулопроприорецепторы (сигналы от опорно-двигательного аппарата).

В зависимости от природы раздражения различают термо-, механо-, хемо-, ноцицепторы (болевые).

По морфологическим признакам используют следующую классификацию (рисунок 71).

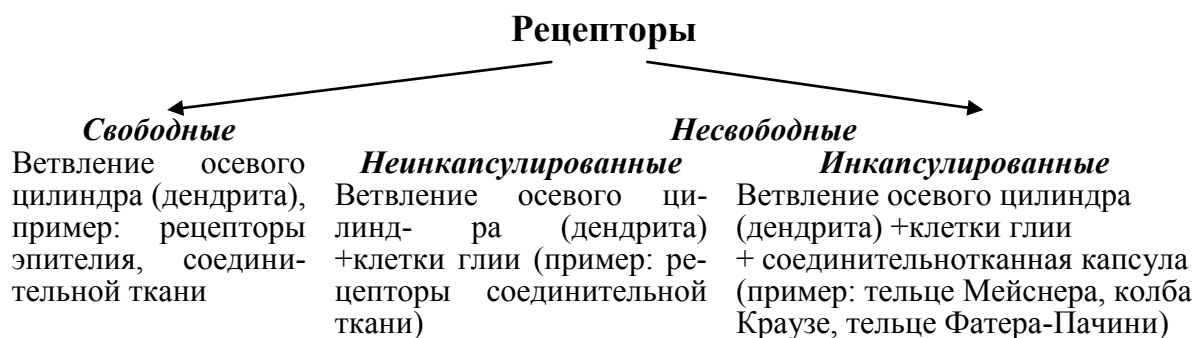
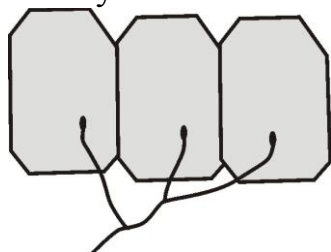
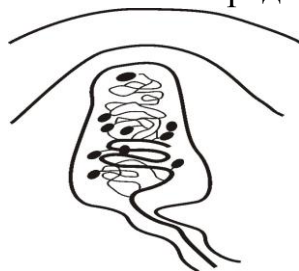


Рисунок 71 — Классификация рецепторов

Чувствительные нервные окончания представлены на рисунках 72 и 73:



Свободное нервное окончание в эпидермисе



Тельце Мейснера (рецептор осязания) в сосочковом слое дермы



Колба Краузе (механорецептор)

Рисунок 72 — Чувствительные нервные окончания

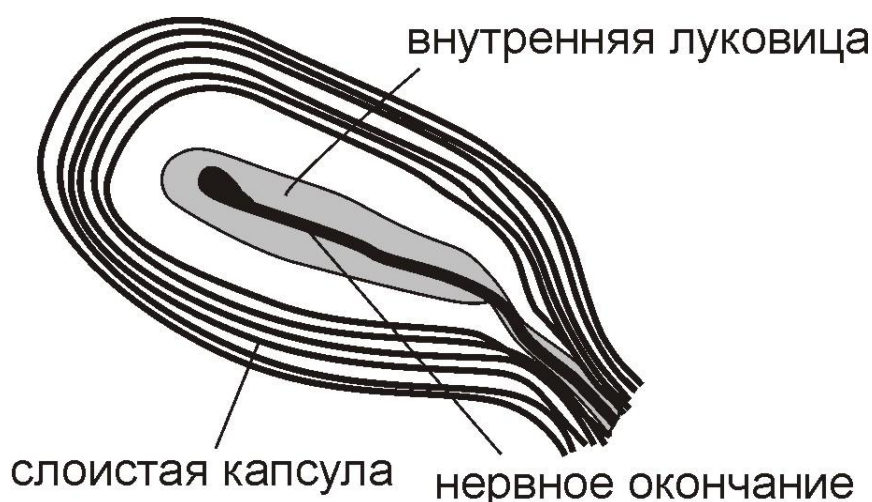


Рисунок 73 — Пластинчатое тельце Фатера–Почини
(рецептор давления в соединительной ткани органов и кожи)

В сухожилиях и мышцах чувствительными инкапсулированными нервными окончаниями являются **нервно-сухожильные и нервно-мышечные веретена**.

Нервно-мышечные веретена в поперечно-полосатой мышечной ткани образованы *интрафузальными мышечными волокнами*, которые идут параллельно обычным (экстрафузальным) мышечным волокнам. Существует 2 типа волокон внутри веретена: с ядерной сумкой (имеются скопления ядер в центральной расширенной части) и ядерной цепочкой (ядра располагаются в виде цепочек). Снаружи веретено окружено соединительнотканной капсулой. К мышечным волокнам подходят либо кольцеспиральные, либо гроздьевидные (только на волокнах с ядерной цепочкой) нервные окончания (рисунки 74, 75).

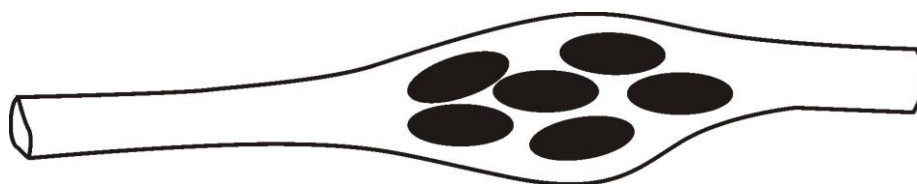


Рисунок 74 — Интрафузальное мышечное волокно с ядерной сумкой



Рисунок 75 — Интрафузальное мышечное волокно с ядерной цепочкой

ЛИТЕРАТУРА

1. Гистология: учебник / Ю. И. Афанасьев [и др.]; под ред. Ю. И. Афанасьева, Н. А. Юриной. — 5-е изд. перераб. и доп. — М.: Медицина, 1999. — 744 с.
2. Гистология / под ред. Э. Г. Улумбекова, Ю. А. Челышева. — М.: Гэотар, 1997. — 947 с.
3. *Быков, В. Л.* Цитология и общая гистология / В. Л. Быков. — СПб: Sotis, 1998. — 519 с.
4. Гистология в вопросах и ответах / А. А. Артишевский [и др.]. — Мозырь: «Белый ветер», 2000. — 337 с.
5. Молекулярная биология клетки / Б. Альбертс [и др.]. — М.: Мир, 1986–1987. — Т. 1–5. — 1260 с.
6. *Данилов, Р. К.* Гистология. Эмбриология. Цитология: учебник / Р. К. Данилов. — М.: Медицинское информационное агентство, 2006. — 456 с.

Учебное издание

Мальцева Наталья Геннадьевна
Шабалева Марина Александровна
Кравцова Ирина Леонидовна

ТКАНИ

**Учебно-методическое пособие
для студентов 1 курса
факультета по подготовке специалистов
для зарубежных стран медицинских вузов**

Редактор ***Т. М. Кожемякина***
Компьютерная верстка ***Ж. И. Цырыкова***

Подписано в печать 14.01.2016.
Формат 60×84^{1/8}. Бумага офсетная 80 г/м². Гарнитура «Таймс».
Усл. печ. л. 7,44. Уч.-изд. л. 8,13. Тираж 385 экз. Заказ № 12.

Издатель и полиграфическое исполнение:
учреждение образования «Гомельский государственный медицинский университет».
Свидетельство о государственной регистрации издателя,
изготовителя, распространителя печатных изданий № 1/46 от 03.10.2013.
Ул. Ланге, 5, 246000, Гомель