

МИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ  
КЫРГЫЗСКОЙ РЕСПУБЛИКИ  
ГОСУДАРСТВЕННОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ  
КЫРГЫЗСКО-РОССИЙСКИЙ СЛАВЯНСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени первого Президента Российской Федерации Б.Н. Ельцина

МЕДИЦИНСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

Кафедра гистологии, эмбриологии, цитологии

# **ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ**

**Курс лекций**

**Учебное пособие**

Допущено Министерством образования и науки  
Кыргызской Республики в качестве учебного пособия  
для студентов высших учебных заведений

Бишкек 2021

УДК 616-092(075.8)  
ББК 28.86я73  
О 28

**Под редакцией**

*О.П. Калугиной*, канд. мед. наук, доцента

**Рецензенты:**

*З.М. Айдарбекова*, д-р мед. наук,  
профессор КГМА им. И.К. Ахунбаева,

*И.Ж. Сатылганов*, д-р мед. наук,  
профессор КГМА им. И.К. Ахунбаева,

*Б.Р. Джаналиев*, д-р мед. наук,  
профессор КРСУ им. Б.Н. Ельцина

**Составители:**

*О.П. Калугина*, канд. мед. наук, доцент,

*Е.Г. Филипченко*, канд. мед. наук, доцент,

*Е.В. Шарова*, канд. биол. наук, доцент,

*Е.В. Леонтьева*, преподаватель,

*А.Р. Рыскулов*, ст. преподаватель

Рекомендовано к изданию Ученым советом ГОУВПО КРСУ

О 28 ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ. Курс лекций: учебное пособие / сост.:  
О.П. Калугина, Е.Г. Филипченко, Е.В. Шарова, Е.В. Леонтьева,  
А.Р. Рыскулов. – Бишкек: Изд-во КРСУ, 2021. – 156 с.

ISBN 978-9967-19-825-8

Учебное пособие «Общая гистология. Курс лекций» составлено с учётом современного образовательного стандарта и учебной программы по дисциплине «Гистология» для медицинских вузов. Содержит основные положения тематики, информационные (71 рисунок, 5 таблиц, 27 схем) и дидактические материалы, необходимые для успешного освоения курса общей гистологии.

Содержание лекций соответствует квалификационным характеристикам выпускников медицинского вуза.

Материал предназначен для студентов медицинских вузов специальностей «Стоматология», «Лечебное дело» и «Педиатрия» с целью организации и повышения эффективности самостоятельной работы при подготовке к занятиям.

УДК 616-092(075.8)  
ББК 28.86я73

ISBN 978-9967-19-825-8

© ГОУВПО КРСУ, 2021

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Предисловие</b> .....	4
<b>Введение</b> .....	6
<b>Тема 1. Эпителиальная ткань</b> .....	9
<b>Тема 2. Кровь, кроветворение</b> .....	34
<b>Тема 3. Собственно соединительная ткань</b> .....	56
<b>Тема 4. Хрящевая ткань</b> .....	74
<b>Тема 5. Костная ткань</b> .....	84
<b>Тема 6. Мышечная ткань</b> .....	99
<b>Тема 7. Нервная ткань</b> .....	124
<b>Список литературы</b> .....	154

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Уважаемые коллеги!

Настоящее издание отражает многолетний опыт преподавания авторами курса гистологии. Необходимость в его издании – сконцентрировать современные научные знания по общей гистологии – назрела давно.

В курсе лекций к занятиям по общей гистологии изложены разделы: эпителиальная и соединительная ткани, мышечная ткань, нервная ткань. Подобная последовательность в изучении предмета студентами первого курса логически оправдана и способствует пониманию и усвоению в дальнейшем материалов по специальным частным разделам гистологии. Представлены современные сведения по излагаемым вопросам.

Преимущество данного издания заключается в том, что в каждой теме даётся основополагающий материал, который сопровождается многочисленными рисунками, облегчающими восприятие и запоминание учебного материала. В качестве иллюстраций нами используются наиболее важные рисунки из указанных литературных источников.

Главной целью составителей явилось обеспечение студентов компактным трудом, в котором строение тканей человека изложено кратко, конкретно, доходчиво, на высоком научном уровне.

Полнота изложения основного материала позволяет рекомендовать данное издание студентам медицинских вузов. Используя материалы лекций, студенты могут самостоятельно готовиться к занятиям по разделу «Общая гистология», а также осознанно использовать представления о жизнедеятельности организма в своей будущей профессии.

Мы пользуемся возможностью высказать свою благодарность всем авторам, которые поделились с нами своими научными знаниями и опытом преподавания гистологии.

Составители выражают благодарность ведущему специалисту кафедры гистологии, эмбриологии, цитологии М.М. Якубовой за оказание технической помощи при составлении курса лекций.

## ВВЕДЕНИЕ

Взаимодействие организма с окружающей средой, адаптация (приспособляемость) организма к различным условиям существования обусловили возникновение различных структур – клеток, тканей и органов, а также неразрывно связанных с ними определённых функций.

Общая гистология изучает общие закономерности строения тканей, или собственно учение о тканях.

Ткань – это исторически (филогенетически) сложившаяся система клеток и неклеточных структур, обладающая общностью строения и выполнения функций.

Для изложения материала о любой ткани необходимо ответить на 4 вопроса:

- 1) источники развития ткани;
- 2) локализация ткани;
- 3) строение;
- 4) функция.

В эмбриогенезе ткани развиваются из трех зародышевых листков. Превращение зачатка в ткань – гистогенез – это процесс, в течение которого клетки и межклеточные образования каждого зачатка специализируются в разных направлениях – дифференцируются, приобретают характерные для каждой ткани специфические структуры и соответствующие физиологические и химические свойства (дифференцировка временная, пространственная, биохимическая). Процесс дифференцировки клеток тканей регулируется нервной, эндокринной системами и тканевыми механизмами. К внутритканевым механизмам регуляции можно отнести кейлоны, вещества, вырабатываемые зрелыми (дифференцированными) клетками, способные подавлять дифференцировку недифференцированных клеток.

В состав ткани могут входить: клетки, надклеточные структуры (симпласты, синцитии), межклеточное вещество (коллагеновые, эластические, ретикулярные волокна, аморфное вещество). В каждой ткани – строго определённый набор перечисленных элементов и их конкретных представителей. В свою очередь, в каждом органе – определённый набор тканей (или их элементов) разных видов и (или) групп. При этом клетки одного и того же вида ткани в разных органах могут иметь те или иные особенности. Все ткани детерминированы (определённые), т. е. их свойства закреплены в эволюции и превращение одной ткани в другую в норме невозможно.

В 1857 году Ф. Лейдиг предложил классификацию тканей, согласно которой они подразделяются на четыре типа: эпителиальные, соединительные, мышечные и нервная.

По количеству выполняемых функций различают ткани общего и специального характера. Ткани общего характера выполняют множество функций. К ним относятся эпителиальные и соединительные ткани.

Ткани специального характера выполняют одну определённую функцию. К таким относятся мышечные и нервная ткани.

*Эпителиальные ткани* характеризуются морфологически тесным объединением клеток в пласты. Они выполняют функции защиты, всасывания и секреции.

*Мышечные ткани* обеспечивают движение внутренних органов и организма в целом. Различают гладкую мышечную ткань, состоящую из вытянутых в длину клеток, и поперечно-полосатую мышечную ткань, в составе которой выделяются скелетная мышечная ткань, состоящая из мышечных волокон – симпластов, и сердечную мышечную ткань, состоящую из клеток – кардиомиоцитов.

*Нервная ткань* состоит из нервных клеток – нейроцитов, основной функцией которых является восприятие и проведение возбуждения, и глиоцитов, выполняющих трофическую, опорную, защитную, разграничительную и секреторную функции.

В процессе жизнедеятельности на организм воздействует множество факторов, повреждающих ткани. Большинство тканей обладает способностью к регенерации, т. е. восстановлению после естественной гибели или повреждения (физиологическая и репаративная регенерация).

Регенераторный процесс в различных тканях протекает неодинаково. На этом основании можно выделить несколько типов регенерации – внутриклеточную, клеточную, гистотипическую, органотипическую. Например, эпителиальные ткани устойчивы к повреждающему действию внешних факторов, так как они обладают высокой степенью регенерации из-за наличия камбиальных клеток (стволовые клетки крови). В эпителии кожи идут активные митотические процессы и внутриклеточная регенерация. В мышечной сердечной ткани камбиальных клеток нет. При её повреждении происходит замещение мышечных клеток соединительной тканью.

Таким образом, детальное знание элементов общей гистологии позволит заложить основы научного структурно-функционального подхода в анализе жизнедеятельности организма человека в норме и патологии.

## Тема 1. ЭПИТЕЛИАЛЬНАЯ ТКАНЬ

Эпителиальные ткани покрывают поверхности и выстилают полости тела, образуют слизистые и серозные оболочки внутренних органов (желудка, кишечника, мочевого пузыря, почек, лёгких и пр.), а также входят в состав желёз организма.

Эпителий кожи выполняет защитную функцию, защищая от повреждений другие ткани организма. Кишечному эпителию свойственны трофическая и секреторная функции, потому что он принимает участие в процессах переваривания и всасывания питательных веществ. Эпителий лёгких выполняет функцию газообмена, а эпителий почек – выделительную функцию. Эпителию желёз свойственна секреторная функция.

Эпителиальной ткани присущи 7 отличительных признаков:

- 1) пограничность расположения с внешней и внутренней средой;
- 2) всегда лежит в виде пласта клеток;
- 3) связь с базальной мембраной;
- 4) обладает полярностью;
- 5) не имеет кровеносных сосудов;
- 6) высокая способность к регенерации;
- 7) отсутствие межклеточного вещества.

Во-первых, эпителиальная ткань занимает пограничное положение, так как располагается на границе с внешней и внутренней средой организма.

Во-вторых, эпителий состоит из эпителиальных клеток, которые образуют сплошные пласты.

В-третьих, эпителиальные клетки лежат на базальной мембране.

В-четвёртых, эпителиальным клеткам свойственна полярность – базальный полюс и апикальный полюс (рисунок 1.1).

Ядро всегда смещено к базальному полюсу и вытянуто по физиологической оси. К базальному полюсу смещается эндоплазматическая сеть. Базальный полюс примыкает к базальной мембране (рисунок 1.2).



Рисунок 1.1 – Полярность эпителия

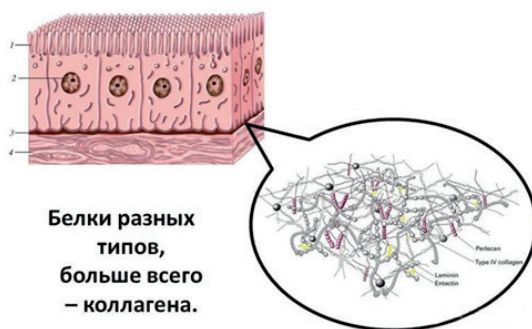


Рисунок 1.2 – Базальная мембрана

В-пятых, в эпителиальных пластах отсутствуют кровеносные сосуды, и питание клеток осуществляется путём диффузии питательных веществ из подлежащей соединительной ткани.

В-шестых, эпителиальные клетки очень быстро отмирают и также быстро размножаются.

В-седьмых, в эпителиальной ткани отсутствует межклеточное вещество – волокна и основное вещество.

## ГЕНЕТИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ЭПИТЕЛИАЛЬНОЙ ТКАНИ ПО Н.Г. ХЛОПИНУ

В основе классификации лежат источники развития эпителия (таблица 1.1). Различают эпидермальный (кожный), энтеродермальный (кишечный), целонефродермальный, эпендимоглиальный, ангиодермальный типы эпителия.

Таблица 1.1 – Классификация эпителия по происхождению  
(Н.Г. Хлопин)

№ п/п	Источник	Тип эпителия	Примеры
1.	Эктодерма	Эпидермальный	Эпителий кожи, сальные, потовые, слюнные железы
2.	Энтодерма	Энтеродермальный	Эпителий желудка, тонкой и почти всей толстой кишки; паренхима печени и поджелудочной железы
3.	Мезодерма	Целонефродермальный	Эпителий серозных оболочек, эпителий канальцев почек
4.	Нервная трубка	Эпендимоглиальный	Эпителий полостей мозга
5.	Мезенхима	Ангиодермальный	Эндотелий сосудов

**Эпидермальный (кожный) тип** эпителия развивается из кожной эктодермы (наружный зародышевый листок), имеет многослойное строение (многослойный плоский ороговевающий эпителий кожи), выполняет защитную функцию.

**Энтеродермальный (кишечный) тип** эпителия развивается из кишечной энтодермы (внутренний зародышевый листок), является по строению однослойный призматическим эпителием, выполняет функцию всасывания веществ (однослойный каёмчатый эпителий тонкой кишки).

**Целонефродермальный тип** эпителия развивается из мезодермы (средний зародышевый листок), по строению – однослойный плоский, кубический, призматический эпителий (плоский эпителий серозных оболочек – мезотелий, кубический и призматический эпителий в мочевых канальцах почек), выполняет экскреторную, барьерную функции.

**Эпендимоглиальный тип** эпителия, развивается из нервной трубки, представляет собой эпителий, выстилающий полости мозга.

**Ангиодермальный тип** эпителия развивается из мезенхимы, по строению – однослойный однорядный плоский эпителий (эпителий кровеносных сосудов), участвует в обмене веществ.

## МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ЭПИТЕЛИЯ

По месту расположения различают железистый эпителий и покровный эпителий (схема 1, рисунок 1.3).

Схема 1



Рисунок 1.3 – Эпителиальная ткань

Железистый секреторный эпителий образует большинство желёз (поджелудочная железа, слюнные железы и др.).

Покровный эпителий располагается на границе с внешней или внутренней средой организма.

Морфологическая классификация покровного эпителия основана на трёх признаках: на числе клеточных слоёв, на форме клеток и на особенностях строения их свободной (апикальной) поверхности. Исходя из количества клеточных слоёв, эпителий подразделяют на **однослойный** и **многослойный**. В однослойном эпителии все клетки связаны с базальной мембраной, а в многослойном эпителии только нижний (базальный) слой связан с базальной мембраной, остальные слои лишены такой связи и соединены друг с другом (рисунок 1.4).

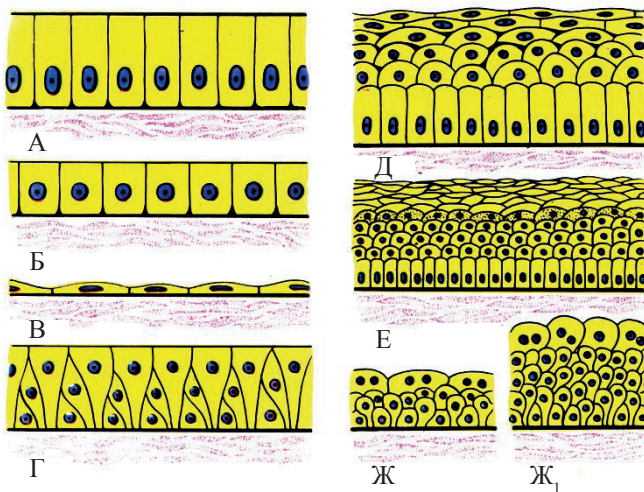


Рисунок 1.4 – Строение различных видов эпителия (по Котовскому):

А – однослойный цилиндрический эпителий; Б – однослойный кубический эпителий; В – однослойный плоский эпителий;

Г – многорядный эпителий; Д – многослойный плоский неороговевающий эпителий; Е – многослойный плоский ороговевающий эпителий;

Ж – переходный эпителий при растянутой стенке органа; Ж<sub>1</sub> – при спавшейся стенке органа

В свою очередь, однослойный эпителий по уровню расположения ядер подразделяют на **однорядный** и **многорядный**. В однорядном эпителии все ядра клеток располагаются на одном уровне, в один ряд. В многорядном эпителии ядра клеток располагаются на различных уровнях, в несколько рядов. По форме клеток эпителий подразделяется на **плоский, кубический, призматический** или **цилиндрический**. При этом в многослойном эпителии учитывается лишь форма наружных слоёв клеток, а не нижних слоёв.

Многослойный эпителий бывает **переходным, неороговевающим и ороговевающим**.

Примером переходного эпителия может быть эпителий мочевого пузыря человека, у которого различают два или три слоя в зависимости от растяжения стенок органа при изменении его объёма.

В многослойном плоском неороговевающем эпителии различают три слоя. В этом виде эпителия отсутствуют процессы ороговения.

Эпителий, в котором ороговение есть, называется многослойным плоским ороговевающим эпителием.

Процессы ороговения связаны с превращением клеток верхних слоёв в роговые чешуйки. В этом эпителии различают четыре или пять слоёв в зависимости от типа кожи (тонкая кожа – четыре слоя, толстая кожа – пять слоёв).

Эпителиальные клетки на своей свободной (верхней, апикальной) поверхности могут иметь реснички, микроворсинки. Эти особенности строения также учитываются при классификации эпителия.

Так эпителий дыхательных путей человека снабжён ресничками и поэтому его называют однослойным многорядным призматическим ресничным, или мерцательным эпителием.

Эпителий кишечника человека имеет микроворсинки, совокупность которых образует щёточную каёмку. Этот эпителий называют однослойным однорядным каёмчатым эпителием. Эпителиальные клетки прочно соединяются друг с другом при помощи десмосом.

## ОДНОСЛОЙНЫЙ ОДНОРЯДНЫЙ ПЛОСКИЙ ЭПИТЕЛИЙ (ООПЭ)

Этот вид эпителия имеет плоскую форму (рисунок 1.5). Ядра овальной формы, лежат ближе к базальному полюсу и расположены на одном уровне. Все эпителиальные клетки связаны с базальной мембраной. Выстилает поверхность легочных альвеол, заднюю поверхность роговицы глаза. Различают еще эндотелий и мезотелий.

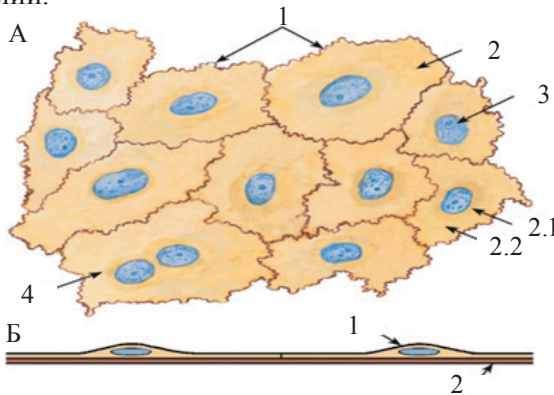


Рисунок 1.5 – Однослойный плоский эпителий (мезотелий брюшины):

- А – плоскостной препарат. 1 – границы эпителиоцитов;
- 2 – цитоплазма эпителиоцита: 2.1 – эндоплазма; 2.2 – эктоплазма;
- 3 – ядро эпителиоцита; 4 – двуядерная клетка;
- Б – схема строения на срезе: 1 – эпителиоцит; 2 – базальная мембрана. Окраска – азотнокислое серебро-гематооксилин

Эндотелий выстилает кровеносные сосуды, камеры сердца. Он представляет собой пласт плоских клеток – эндотелиоцитов, лежащих в один слой на базальной мембране. Органеллы немногочисленны и расположены в околоядерной зоне. Эндотелий регулирует обмен веществ между кровью и другими тканями.

Мезотелий покрывает серозные оболочки – листки плевры, висцеральную и париетальную брюшину, околосердечную сумку. Он представляет собой очень тонкий слой плоских клеток с небольшим утолщением в области расположения ядра.

Через мезотелий происходит выделение и всасывание серозной жидкости. Благодаря его гладкой поверхности легко осуществляется скольжение внутренних органов. Мезотелий препятствует образованию соединительно-тканых спаек, развитие которых возможно при нарушении его целостности.

## ОДНОСЛОЙНЫЙ ОДНОРЯДНЫЙ КУБИЧЕСКИЙ ЭПИТЕЛИЙ (ООКЭ)

Этот вид эпителия выстилает каналцы почки, мелкие протоки поджелудочной железы, печени, слюнных желёз, респираторных бронхиол. Клетки ООКЭ имеют кубическую форму. Ядра округлой формы, лежат ближе к базальному полюсу и располагаются на одном уровне (рисунок 1.6).

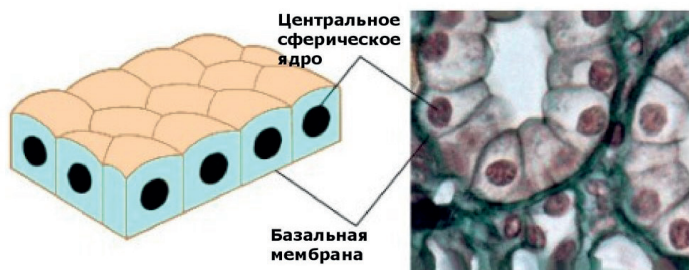


Рисунок 1.6 – Однослойный кубический эпителий почечных канальцев

В ООКЭ выводных канальцев почек клетки в базальной части имеют сильно складчатую базальную мембрану, которая глубоко вдаётся в цитоплазму, увеличивая базальную поверхность клеток и способствуя реабсорбции воды.

Клетки могут иметь базальную исчерченность, образованную внутренними складками цитолеммы в базальной части клетки и расположенными между ними митохондриями. Эпителий почечных канальцев выполняет функцию обратного всасывания (реабсорбция) ряда веществ из первичной мочи в кровь.

## ОДНОСЛОЙНЫЙ ОДНОРЯДНЫЙ ПРИЗМАТИЧЕСКИЙ ЭПИТЕЛИЙ (ООПЭ)

Этот вид эпителия чаще встречается в среднем отделе пищеварительной системы (желудок, тонкая кишка, толстая кишка, желчный пузырь (рисунок 1.7)).

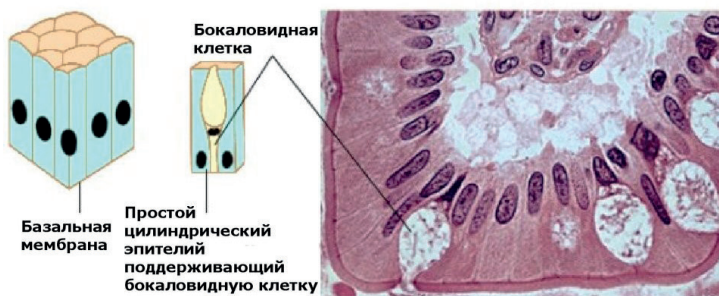
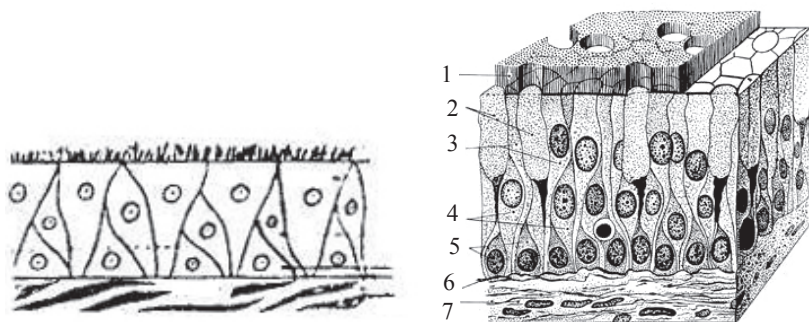


Рисунок 1.7 – Призматический (цилиндрический) эпителий

Эпителий образован призматическими (цилиндрическими) по форме клетками. Все клетки эпителия связаны с базальной мембраной. Ядра их овальной формы лежат ближе к базальному полюсу клетки и располагаются в один ряд. Однослойный однорядный призматический эпителий на апикальной части может иметь микроворсинки, в связи с чем такой эпителий называют каёмчатым эпителием. Этот эпителий выстилает кишечник, поэтому его называют кишечным эпителием. Совокупность микроворсинок образует щёточную каёмку. Наличие ворсинок увеличивает площадь свободной поверхности эпителиальной клетки. Микроворсинки играют исключительно важную роль в процессе пристеночного пищеварения: они адсорбируют на своей поверхности различные вещества, которые сосредотачиваются у основания микроворсинок, а затем поступают в цитоплазму клетки. Через эпителий образовавшиеся продукты всасываются в кровь.

## ОДНОСЛОЙНЫЙ МНОГОРЯДНЫЙ РЕСНИЧАТЫЙ ЭПИТЕЛИЙ (ОМРЭ)

Этот вид эпителия выстилает воздухоносные пути. В воздухоносных путях многорядный эпителий называется ещё реснитчатым, или мерцательным. В эпителии различают реснитчатые клетки (мерцательные), бокаловидные, базальные, эндокринные. Все клетки эпителия этого вида лежат на базальной мембране, а ядра эпителиальных клеток располагаются на различных уровнях. Базальные клетки имеют треугольную форму, мелкие, способные делиться и превращаться в реснитчатые и бокаловидные клетки. Их называют ещё камбиальными клетками, или вставочными (рисунок 1.8).



А

Б

Рисунок 1.8 – Строение многорядного реснитчатого эпителия:

- А – схема; Б – строение: 1 – мерцательные реснички;
- 2 – бокаловидные клетки; 3 – мерцательные клетки;
- 4 – вставочные клетки; 5 – базальные клетки;
- 6 – базальная мембрана; 7 – соединительная ткань

Реснитчатые клетки – мерцательные клетки. Форма их призматическая. На свободной поверхности каждой мерцательной клетки располагается до 250 ресничек. Движения ресничек совершаются волнообразно и очень быстро. Реснички мерцают в направлении, противоположном вдыхаемому воздуху, наиболее интенсивно при температуре 18–33 °С. Движение ресничек

способствует удалению пыли и микроорганизмов из воздухоносных путей.

Бокаловидные клетки – одноклеточные эндотелиальные слизистые железы. Они выделяют слизистый секрет (муцин) на поверхность мерцательного эпителия. Слизистый секрет увлажняет эпителий и создаёт условия для прилипания попадающих с воздухом пылевых частиц, удаляемых при откашливании. Ядра бокаловидных клеток смещены к базальной мембране.

В цитоплазме этих клеток находятся крупные капли секрета, которые постепенно смещаются к апикальному концу клетки, в связи с чем клетка приобретает бокаловидную форму.

Эндокринные (базально-зернистые) клетки имеют пирамидальную форму, округлое ядро и секреторные гранулы. Секреторные гранулы расположены на базальном полюсе клетки, в связи с чем эндокринную клетку называют базально-зернистой. Гранулы содержат гормоны и биогенные амины: норадреналин, серотонин, дофамин, которые регулируют сокращение мышечных клеток воздухоносных путей.

В однослойном многорядном призматическом реснитчатом эпителии можно выделить несколько рядов ядер. ОМРЭ состоит из клеток различной формы и высоты, ядра их лежат на разных уровнях, то есть в несколько рядов.

## **МНОГОСЛОЙНЫЙ ПЛОСКИЙ НЕОРОГОВЕВАЮЩИЙ ЭПИТЕЛИЙ (МПНЭ)**

Покрывает снаружи роговицу глаза, выстилает полость рта и пищевода. В нем различают три слоя: базальный, шиповатый, плоский. Базальный слой состоит из эпителиоцитов призматической формы, располагающихся на базальной мембране (рисунок 1.9).

Клетки способны к митотическому делению. Шиповатый слой состоит из эпителиоцитов неправильной многоугольной формы, которые прочно связаны между собой многочисленными десмосомами. В местах десмосом на поверхности клеток имеются мельчайшие выросты – «шипики», направленные

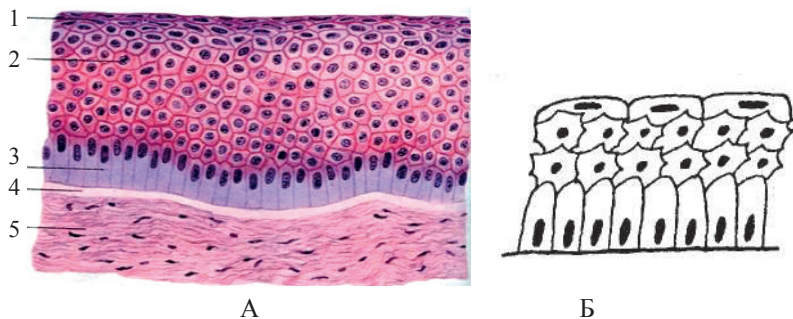


Рисунок 1.9 – Строение многослойного плоского неороговевающего эпителия роговицы глаза:

А – схема; Б – строение: 1 – клетки поверхностного слоя; 2 – клетки среднего слоя; 3 – клетки базального слоя; 4 – базальная мембрана; 5 – собственно вещество роговицы (соединительная ткань). Окраска гематоксилин-эозином.  $\times 280$

навстречу друг другу. В базальном и шиповатом слоях в клетках хорошо развиты тонофибриллы, а сами клетки интенсивно размножаются митозом, образуя ростковую зону.

Верхние слои эпителия образованы плоскими клетками. Их питание ухудшается, они отмирают и отпадают с поверхности эпителия.

## МНОГОСЛОЙНЫЙ ПЛОСКИЙ ОРОГОВЕВАЮЩИЙ ЭПИТЕЛИЙ (МПОЭ)

Покрывает поверхность кожи, образуя её эпидермис. В эпидермисе кожи ладоней и подошв различают 5 основных слоёв: базальный, шиповатый, зернистый, блестящий и роговой (рисунок 1.10).

Кожа остальных участков тела имеет эпидермис, в котором отсутствует блестящий слой. Базальный слой состоит из клеток цилиндрической формы, которые располагаются на базальной мембране и интенсивно размножаются митозом. Эти клетки прикреплены к базальной мембране полудесмосомами. Шиповатый слой образован клетками многоугольной формы, которые

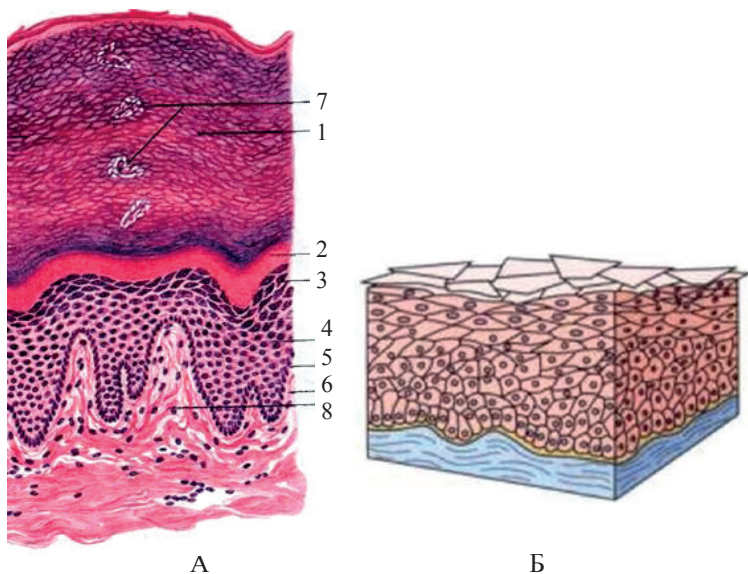


Рисунок 1.10 – Строение многослойного плоского ороговевающего эпителия кожи пальца человека:  
 А – схема; Б – строение: 1 – роговой слой; 2 – блестящий слой;  
 3 – зернистый слой; 4 – шиповатый слой; 5 – базальный слой;  
 6 – базальная мембрана; 7 – выводной проток потовой железы.  
 Окраска гематоксилин-эозином.  $\times 280$

соединяются между собой при помощи десмосом. Клетки шиповатого слоя способны к митотическому делению и их вместе с клетками базального слоя объединяют в один – ростковую зону. Зернистый слой состоит из уплощённых клеток, в цитоплазме которых содержатся тонофибриллы и зёрна кератогиалина. Блестящий слой образован плоскими клетками, содержащими белок элеидин. Ядро и органоиды в них исчезают. Роговой слой образован роговыми чешуйками, заполненными роговым веществом – мягким кератином. Отмершие эпителиальные клетки слущиваются и называются роговыми чешуйками.

Образование рогового вещества называется ороговением. Процесс ороговения включает превращение кератогиалина

в эленин, а затем в кератин – роговое вещество. Роговой слой эпителия имеет значение для защиты кожи от механических воздействий.

## **ПЕРЕХОДНЫЙ ЭПИТЕЛИЙ**

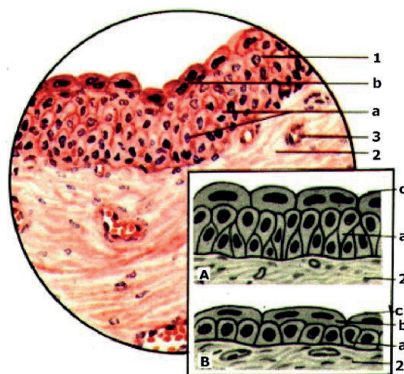
Этот вид эпителия выстилает мочевыводящие пути – мочеточники, мочевой пузырь, стенки которых подвержены значительному растяжению при заполнении мочой. Во время растяжения стенки органа эпителий становится более тонким – двухслойным (рисунок 1.11). При сокращении органа толщина эпителиального пласта резко возрастает, эпителий становится трёхслойным. При растяжении и спадании стенок органа форма клеток меняется, плоские клетки принимают куполообразную форму. Эта особенность эпителиальных клеток и нашла своё отражение в названии – переходный. В нём различают три слоя – базальный, промежуточный, поверхностный.

Базальный слой образован округлыми клетками, расположенными на базальной мембране. Клетки этого слоя являются малодифференцированными и постоянно митотически делятся. В промежуточном слое располагаются клетки различной полигональной формы. В состав этого слоя входит один-два ряда клеток неправильной формы, некоторые клетки связаны цитоплазматическими отростками с базальной мембраной. Клетки плотно прилегают друг к другу, чаще они грушевидной формы.

Поверхностный слой состоит из крупных многоядерных клеток, имеющих уплощённую или куполообразную форму в зависимости от состояния стенки органа. При растяжении стенки вследствие заполнения органа мочой, эпителий становится двухслойным и представлен базальным и поверхностным слоями. Клетки поверхностного слоя имеют несколько ядер и плоскую форму.

При сокращении стенки органа эпителий становится трёхслойным и представлен базальным, промежуточным и поверхностным слоями. Клетки поверхностного слоя имеют куполообразную форму. Между поверхностными клетками обнаружены

плотные контакты, имеющие значение для предотвращения проникновения жидкости сквозь стенку органа (например, мочевого пузыря).



Окраска: гематоксилин-эозин.

- 1 – эпителий,  
а – клетки базального и промежуточного слоев,  
b – слой поверхностных клеток,
- 2 – рыхлая волокнистая соединительная ткань,
- 3 – кровеносные сосуды,  
А – эпителий в нерастянутых стенках органа,  
В – эпителий в растянутых стенках органа

Рисунок 1.11 – Переходный эпителий мочевого пузыря

## ЖЕЛЕЗИСТЫЙ ЭПИТЕЛИЙ

Железистый эпителий состоит из секреторных клеток – glandулоцитов, в которых образуется секрет. Форма их разнообразна и меняется в зависимости от фазы секреции. Большинство клеток свойственна полярность, ядро располагается ближе к базальной мембране. Во всех секреторных клетках очень хорошо развита эндоплазматическая сеть. В цитоплазме клеток, которые вырабатывают секрет белкового характера, хорошо развита гранулярная эндоплазматическая сеть.

В клетках, синтезирующих липиды и углеводы, лучше развита агранулярная эндоплазматическая сеть. В апикальных отделах обычно присутствуют секреторные гранулы. Гландулоциты лежат на базальной мембране преимущественно в один слой или в несколько слоёв. Как, например, бокаловидные клетки, главные железистые клетки желёз желудка, добавочные слизистые клетки желёз дна желудка.

Гландулоциты осуществляют синтез и выделение из клеток веществ, необходимых для жизнедеятельности организма.

Функция железистого эпителия – секреция. Это сложный процесс, включающий 4 фазы:

- 1) поглощение исходных веществ glanduloцитами;
- 2) синтез и накопление в них секрета;
- 3) выделение секрета из glanduloцитов – экструзия;
- 4) восстановление структуры glanduloцитов.

Эти фазы могут происходить в glanduloцитах циклично, то есть одна за другой, в виде так называемого секреторного цикла.

**Фазы секреторного цикла.** Первая фаза – поглощение исходных веществ glanduloцитами. Эта фаза секреции заключается в том, что из крови в glanduloциты со стороны базальной поверхности поступают различные вещества – органические, неорганические, вода и др.

Вторая фаза – синтез и накопление в glanduloцитах секрета. Из этих веществ в эндоплазматической сети синтезируются секреты. Синтезируемый секрет по эндоплазматической сети перемещается в зону комплекса Гольджи, где постепенно накапливается и оформляется в виде гранул. Секреторные гранулы отшнуровываются от комплекса Гольджи.

Третья фаза – выделение секрета из glanduloцитов. Это происходит неодинаково, в связи с чем различают три типа секреции: мерокриновый, апокриновый, голокриновый (таблица 1.2).

При мерокриновом типе секреции железистые клетки полностью сохраняют свою структуру (клетки слюнных желёз). Секреторные гранулы перемещаются от комплекса Гольджи к цитолемме железистой клетки, далее происходит диффузия секрета через мембрану секреторной гранулы и цитолемму клетки (рисунок 1.12).

При апокриновом типе секреции происходит частичное разрушение glanduloцитов, разрушается апикальная часть клетки (рисунок 1.13).

Таблица 1.2 – Типы экзокринной секреции

Тип секреции	Отличительная черта	Схема	Пример
Мерокриновый (экриновый)	Клетки, выделяя секрет, сохраняют свою целостность		Слюнные железы
Апокриновый	Выделение секрета сопровождается частичным разрушением апикальных отделов секреторных клеток		Молочные железы
Голокриновые	Выделяя секрет, клетки полностью разрушаются		Сальные железы

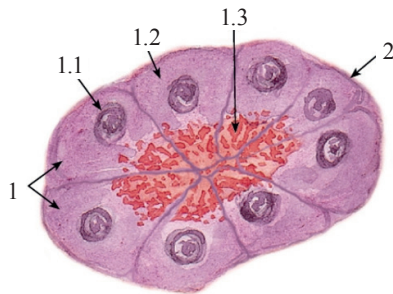


Рисунок 1.12 – Мерокринный тип секреции (концевой отдел поджелудочной железы – ацинус).

1 – секреторные (ацинарные) клетки – панкреатоциты: 1.1 – ядро, 1.2 – базофильная зона цитоплазмы, 1.3 – оксифильная зона цитоплазмы с гранулами секрета; 2 – базальная мембрана.

Окраска гематоксилин-эозином

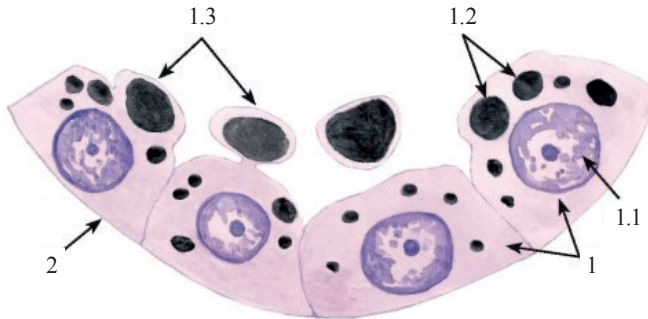


Рисунок 1.13 – Апокринный тип секреции (альвеола лактирующей молочной железы):

- 1 – секреторные клетки (галактоциты):  
 1.1 – ядро, 1.2 – липидные капли; 1.3 – апикальная часть с отделившимся от нее участком цитоплазмы;  
 2 – базальная мембрана. Окраска: судан черный-гематоксилин

При апокриновой секреции секрет скапливается в апикальной части клетки, вследствие чего образуются выросты цитоплазмы, которые отшнуровываются и отрываются от клетки, что ведёт к уменьшению её высоты. Вместе с секреторными гранулами отделяется апикальная часть glanduloцитов (клетки молочных желёз).

При голокриновом типе секреции происходит полное разрушение железистых клеток – glanduloцитов. Голокриновый тип секреции сопровождается накоплением жира в цитоплазме клетки. Всё содержимое glanduloцита превращается в секрет, и клетка погибает. Такой тип секреции наблюдается в сальных железах кожи (рисунок 1.14).

Четвёртая фаза секреции – восстановление структуры glanduloцитов. Эта фаза заключается в восстановлении исходного состояния железистых клеток.

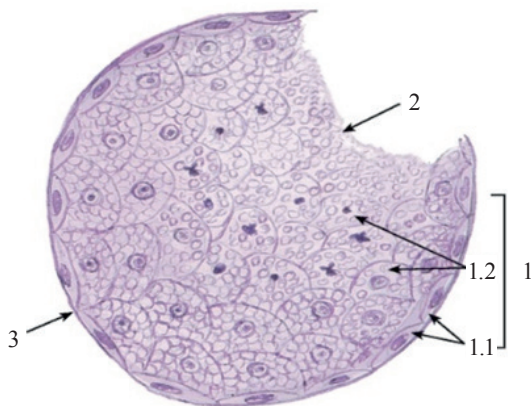


Рисунок 1.14 – Голокринный тип секреции (сальная железа кожи):

1 – клетки железы (себоциты):

1.1 – базальные (камбиальные) клетки, 1.2 – клетки железы на разных стадиях превращения в секрет, 2 – секрет железы;

3 – базальная мембрана. Окраска: гематоксилин-эозином

## ЖЕЛЕЗЫ

Производными железистого эпителия являются железы. Железы выполняют в организме секреторную функцию. Вырабатываемые в железах секреты имеют важное значение для процессов пищеварения, роста, развития, взаимодействия с внешней средой. Железы подразделяются на две группы: железы внутренней секреции, или эндокринные, и железы внешней секреции, или экзокринные (рисунок 1.15).

Эндокринные железы не имеют выводных протоков и их секрет (гормоны) поступает непосредственно в кровь. Эти железы состоят только из железистых клеток. Они образуют эндокринную систему организма (рисунок 1.16).

Экзокринные железы вырабатывают секреты, которые по выводным протокам выделяются во внешнюю среду – на поверхность кожи, слизистых оболочек, в полости внутренних органов.

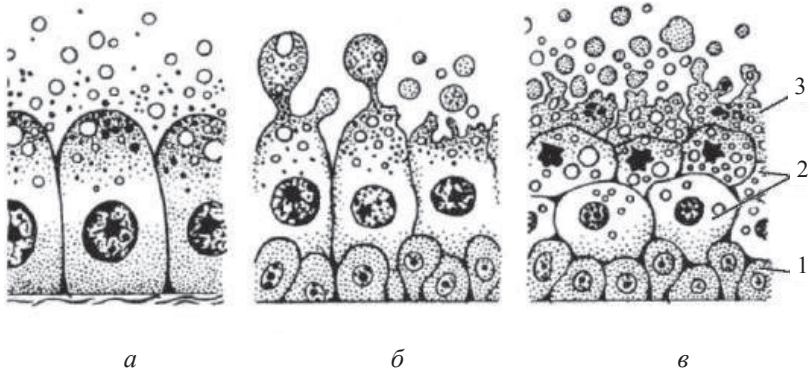


Рисунок 1.15 – Различные типы секреции (схема):  
*a* – мерокринный; *б* – апокринный;  
*в* – голокринный. 1 – малодифференцированные клетки;  
 2 – перерождающиеся клетки; 3 – разрушающиеся клетки

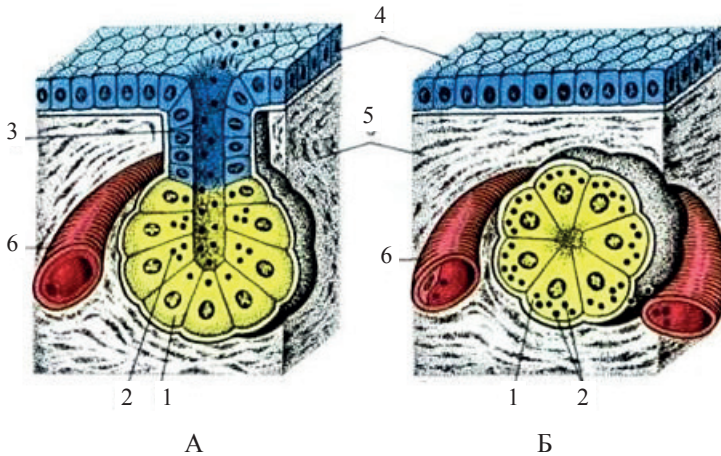


Рисунок 1.16 – Строение экзокринных и эндокринных желез  
 (схема по Е.Ф. Котовскому).  
 А – экзокринная железа; Б – эндокринная железа:  
 1 – концевой отдел; 2 – секреторные гранулы;  
 3 – выводной проток экзокринной железы; 4 – покровный эпителий;  
 5 – соединительная ткань; 6 – кровеносный сосуд

Экзокринные железы чрезвычайно разнообразны, отличаются друг от друга строением, типом секреции, то есть способом выделения секрета и его составом. Перечисленные признаки положены в основу классификации желёз.

**Экзокринные железы** подразделяются на эндоэпителиальные и экзоэпителиальные железы.

**Эндоэпителиальными** называются железы, когда эпителиальные железистые клетки не погружаются в подлежащие ткани, а располагаются в пределах пласта эпителиальных клеток. Экзокринные эндоэпителиальные железы могут быть **одноклеточными** и многоклеточными. Примером экзокринных эндоэпителиальных одноклеточных желёз могут быть бокаловидные клетки, расположенные в эпителиальной выстилке тонкой и толстой кишки, а также в эпителии трахеи и бронхов.

**Экзоэпителиальными** называются железы, когда железистые клетки погружаются из эпителия в подлежащую ткань. Экзокринные экзоэпителиальные **многоклеточные** железы представляют основную массу желёз организма – слюнные, потовые, сальные. Они состоят из двух частей: *секреторных*, или *концевых отделов*, и *выводных протоков*. Концевые отделы образованы glanduloцитами, лежащими на базальной мембране. Выводные протоки выстланы различными видами эпителиев в зависимости от происхождения желёз (из эктодермы – многослойный неороговевающий эпителий, из энтодермы – однослойный эпителий).

По строению экзокринные экзоэпителиальные многоклеточные железы в зависимости от количества выводных протоков подразделяются на *простые и сложные*. У простых желёз – один выводной проток и с ним непосредственно сообщаются секреторные отделы железы. У сложных желёз имеется система выводных протоков, которые вливаются в общий проток железы. Эти железы имеют выводные протоки сложного строения (таблица 1.3).

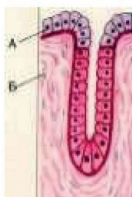
Таблица 1.3 – Морфологическая классификация экзокринных желёз

Признак классификации	Вид желёз
1. Ветвление выводных протоков	<p><b>Простые</b> – протоки не ветвятся.  <b>Сложные</b> – протоки разветвлённые.</p>
2. Ветвление концевых отделов	<p><b>Неразветвлённые.</b>  <b>Разветвлённые.</b>            (В частности, в разветвлённых железах разветвлёнными являются концевые отделы)</p>
3. Форма концевых отделов	<p><b>Трубчатые.</b>  <b>Альвеолярные.</b>  <b>Альвеолярно-трубчатые</b>            (есть и альвеолярные, и трубчатые отделы)</p>

В зависимости от количества секреторных отделов экзокринные железы подразделяются на *неразветвленные* и *разветвлённые*. Неразветвленные железы имеют один секреторный или концевой отдел. Разветвлённые железы имеют много концевых отделов. Простые железы могут быть неразветвленными и разветвленными, а сложные железы – только разветвлёнными. В зависимости от формы секреторных отделов экзокринные железы делятся на *трубчатые*, *альвеолярные*, *трубчато-альвеолярные* (рисунок 1.17).

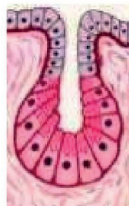
В зависимости от характера (химический состав) секрета экзокринные железы подразделяются на *белковые*, *слизистые*, *белково-слизистые*, *сальные*.

**Простая неразветвлённая  
трубчатая железа**



- а) "Простая" – проток неразветвлён,
- б) "неразветвлённая" – концевой отдел неразветвлён,
- в) "трубчатая" – по форме концевой отдела.

**Простая неразветвлённая  
альвеолярная железа**



- а) "Простая" ,
- б) "неразветвлённая"
- в) "альвеолярная" – по форме концевой отдела

**Простая разветвлённая  
трубчатая железа**



- а) "Простая" – проток неразветвлён,
- б) "разветвлённая" – концевой отдел разветвлён,
- в) "трубчатая" – по форме концевых отделов.

**Простая разветвлённая  
альвеолярная железа**



- а) "Простая" - проток неразветвлён,
- б) "разветвлённая" – концевой отдел разветвлён,
- в) "альвеолярная" – по форме концевых отделов.

**Сложная разветвлённая  
альвеолярно-трубчатая железа**



- а) "Сложная" - проток разветвлён,
- б) "разветвлённая" - концевые отделы разветвлены,
- в) "альвеолярно-трубчатая": концевые отделы - двух видов.

Рисунок 1.17 – Виды экзокринных желез

## РЕГЕНЕРАЦИЯ ЭПИТЕЛИАЛЬНОЙ ТКАНИ

Регенерация покровной эпителиальной ткани происходит очень интенсивно. Занимая пограничное положение, эпителиальная ткань всё время подвергается воздействию со стороны внешней среды, что ведёт к быстрому старению и гибели эпителиальных клеток. Погибшие эпителиальные клетки поверхностного слоя слущиваются, отторгаются и замещаются более молодыми эпителиальными клетками. Процесс замещения погибших эпителиальных клеток более молодыми клетками называется физиологической регенерацией эпителиальной ткани (рисунок 1.18). **Физиологическая регенерация** эпителия происходит путём митотического деления эпителиальных клеток. В однослойном эпителии большинство клеток способны к делению (эпителий крипт в тонкой кишке, эпителий шеек собственных желёз в желудке и т. д.). В многорядном эпителии способны к делению базальные клетки (короткие вставочные).

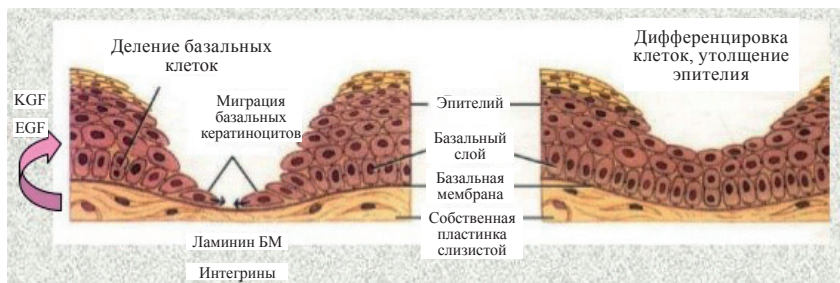


Рисунок 1.18 – Физиологическая регенерация эпителия

В многослойном эпителии физиологическая регенерация осуществляется за счёт митотического деления клеток базального слоя и шиповатого слоя (ростковая зона).

**Репаративная регенерация** происходит в случае повреждения эпителиального слоя. При повреждении однослойного однорядного плоского и кубического эпителия клетки в размерах уменьшаются, приобретают шаровидную форму, отходят друг

от друга и отрываются от базальной мембраны, освобождая путь макрофагам из подлежащей соединительной ткани, поскольку при повреждении начинается воспалительный процесс.

Процесс повреждения эпителиальной ткани сопровождается массовым amitotическим и mitotическим делением эпителиальных клеток по периферии очага повреждения, которые заполняют дефект.

Эпителизация раны в свою очередь тормозит чрезмерное разрастание соединительной ткани в зоне воспаления.

## Тема 2. КРОВЬ, КРОВЕТВОРЕНИЕ

### КРОВЬ – ЖИДКАЯ СОЕДИНИТЕЛЬНАЯ ТКАНЬ

К соединительной ткани с выраженными трофическими и защитными функциями относятся кровь и лимфа. Кровь и лимфа развиваются из мезенхимы мезодермального происхождения (из среднего зародышевого листка). Мезенхима быстро дифференцируется.

### РАЗВИТИЕ КРОВИ (ГЕМОПОЭЗ, КРОВЕТВОРЕНИЕ)

**Гемопоэз** – развитие крови. Различают эмбриональный и постэмбриональный гемопоэз. Эмбриональный гемопоэз происходит у эмбриона. Постэмбриональный **гемопоэз** – это процесс физиологической регенерации крови. Развитие эритроцитов называют **эритроцитопоэзом**, развитие гранулоцитов – **гранулоцитопоэзом**, развитие моноцитов – **моноцитопоэзом**, развитие лимфоцитов – **лимфоцитопоэзом**, развитие тромбоцитов – **тромбоцитопоэзом**. Если в эмбриональном периоде развития кровь формируется как ткань, то в период постнатального онтогенеза гемопоэз представляет собой процесс физиологической регенерации крови.

### ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ГЕМОПОЭЗ

Развитие крови как ткани происходит у эмбриона сначала в мезенхиме стенки желточного мешка, затем в печени, костном мозге и лимфоидных органах (тимус, селезенка, лимфатические узлы). Мезенхима существует лишь на ранних стадиях эмбрионального развития, являясь источником образования различных соединительных тканей. Она заполняет промежутки между зародышевыми листками. Клетки мезенхимы имеют звездчатую форму с отростками. Одни клетки контактируют с отростками

других клеток мезенхимы. Звездчатая форма клеток и характер их соединения между собой обуславливают сетчатое строение ткани. Мезенхима мезодермального происхождения (средний зародышевый листок) быстро дифференцируется в клетки крови. Клетки мезенхимы приобретают шаровидную форму, теряют отростки и превращаются в первичные кровяные клетки, которые возникают у зародыша человека в начале третьей недели развития в стенке желточного мешка. Размножаясь, первичные кровяные клетки образуют скопления, которые называются **кровяными островками** (схема 2, рисунок 2.1). Таким образом, у зародыша человека на 3–4-й неделе развития в стенке желточного мешка возникает первый центр кроветворения.

Схема 2

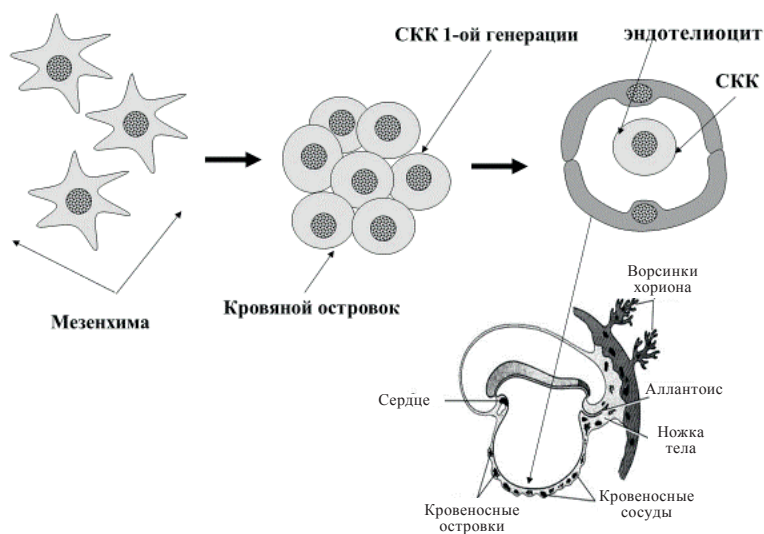


Рисунок 2.1 – Эмбриональное кроветворение.  
Мегалобластический гемопоэз

Первичные кровяные клетки в центре кровяного островка являются малодифференцированными клетками, которые могут митотически делиться, превращаться в процессе развития в любую клетку крови, в связи с чем их можно считать **стволовыми клетками крови (СКК)**.

В процессе развития стволовые клетки крови мигрируют из желточного мешка по кровяному руслу сначала в печень, а затем в костный мозг. С пятого месяца эмбрионального развития костный мозг становится основным центром кроветворения. Из стволовых клеток в костном мозге формируются все форменные элементы крови. Таким образом, костный мозг становится центральным органом, осуществляющим универсальный гемопоэз, и остается им в течение постнатальной жизни. Он обеспечивает стволовыми клетками тимус, селезенку, лимфатические узлы.

**Постэмбриональный гемопоэз** – физиологическая регенерация крови. В настоящее время распространена унитарная (unitaire – единый) теория кроветворения, согласно которой все форменные элементы крови происходят из единой стволовой клетки крови, популяция которой существует в течение всей жизни организма. Существование единого источника кроветворения было предсказано в начале XX века русским гистологом А.А. Максимовым. Стволовые клетки крови являются полипотентными предшественниками всех клеток крови и относятся к самоподдерживающейся популяции клеток. Они редко делятся. Стволовые клетки крови находятся главным образом в красном костном мозге. Эти клетки крови в процессе гемопоэза дифференцируются в двух направлениях. Одна группа клеток является исходной для развития эритроцитов, гранулоцитов, моноцитов и тромбоцитов. Их развитие получило название **миелопоэза**, а исходные клетки называются **клетками-предшественниками миелопоэза**. Миелопоэз происходит в миелоидной ткани, расположенной в эпифизах трубчатых и полостях многих губчатых костей. Здесь развиваются форменные элементы крови:

- 1) эритроциты;
- 2) гранулоциты и моноциты;
- 3) тромбоциты; предшественники лимфоцитов.

Другая группа клеток развивается в красном костном мозге, но в большей степени мигрирует в лимфоидные органы и является исходной для развития лимфоцитов.

Развитие лимфоцитов называют **лимфоцитопозом**, а исходные клетки – **клетками-предшественницами лимфоцитопоза**. Лимфоцитопоз происходит в лимфоидной ткани, расположенной в тимусе, селезенке, лимфатических узлах. Клетки-предшественницы лимфоцитопоза дифференцируются в двух направлениях: 1) в клетки-предшественницы В-лимфоцитов, 2) в клетки-предшественницы Т-лимфоцитов. Каждая стволовая клетка образует одну колонию и называется **колониобразующей единицей (КОЭ)**.

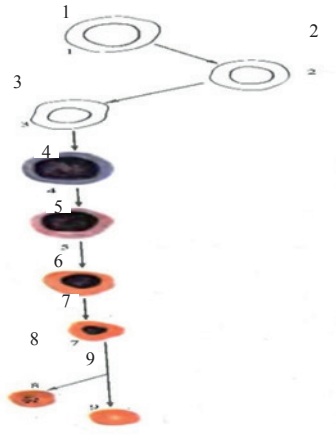
Различают две линии дифференцировки клеток колоний. Одна линия дает начало **полипотентной полустволовой клетке (ПСКК)** – предшественнице эритроцитарного, гранулоцитарного, моноцитарного и тромбоцитарного рядов гемопоэза. Вторая линия дает начало **полипотентной полустволовой клетке** – предшественнице лимфоцитопоза. Дифференцировка полипотентных полустволовых клеток в унипотентные определяется действием ряда специфических факторов – эритропоэтинов (для эритробластов), гранулопоэтинов (для миелобластов), тромбопоэтинов (для мегакариобластов), лимфопоэтинов (для лимфобластов). Стволовые, полустволовые и унипотентные клетки морфологически очень сходны. Это крупные клетки с большим ядром в центре. Различают 6 классов гемопоэза:

- 1 класс – класс стволовых клеток;
- 2 класс – класс полустволовых клеток;
- 3 класс – класс унипотентных клеток;
- 4 класс – класс бластов;
- 5 класс – класс созревающих клеток;
- 6 класс – класс зрелых клеток.

## Эритроцитопоз

Развитие эритроцитов протекает по схеме (схема 3, рисунок 2.2):

Схема 3



### Обозначения к рисунку

- 1 класс – стволовая клетка
- 2 класс – полустволовая клетка
- 3 класс – эритробласт
- 4 класс – проэритроциты:
  - базофильный;
  - полихроматофильный;
  - оксифильный;
- 6 класс – ретикулоциты 1%, эритроциты.

Рисунок 2.2 – Эритроцитопоз

В процессе развития можно выявить ряд морфологических особенностей: уменьшается размер клетки, уменьшается уплотняется и исчезает ядро, ослабляется базофилия цитоплазмы и появляется оксифилия цитоплазмы, связанная с накоплением гемоглобина. Ослабляется и теряется способность делиться митозом. Уменьшаются и исчезают органоиды.

**Эритробласты** – это крупные клетки с округлым ядром. Клетки способны делиться митотически и дифференцируются в проэритроциты. В базофильных проэритроцитах цитоплазма базофильна. Они энергично размножаются. В полихроматофильных проэритроцитах накапливается гемоглобин, а базофилия цитоплазмы ослабляется. Клетки делятся и дифференцируются. Оксифильный проэритроцит имеет маленькое ядро, в цитоплазме увеличивается количество гемоглобина, поэтому цитоплазма окрашивается оксифильно. Клетка не делится, но дифференцируется в ретикулоцит. Ретикулоцит не имеет ядра, в цитоплазме содержатся остатки органоидов, не способен делиться, затем образуется эритроцит – зрелая клетка. В норме из костного мозга в кровь поступают только эритроциты и ретикулоциты.

### Гранулоцитопоз

Развитие гранулоцитов (нейтрофилов, эозинофилов, базофилов) протекает по схеме (схема 4, рисунок 2.3):

1-й класс – стволовая клетка;

2-й класс – полустволовая клетка;

3-й класс – унипотентная клетка;

4-й класс – миелобласт (нейтрофильный, эозинофильный, базофильный);

5-й класс – промиелоцит (нейтрофильный, эозинофильный, базофильный):

- миелоцит (нейтрофильный, эозинофильный, базофильный);
- метамиелоцит (нейтрофильный, эозинофильный, базофильный);
- палочкоядерный (нейтрофильный, эозинофильный);

6-й класс – сегментоядерный (нейтрофил, эозинофил), базофил.

По мере созревания гранулоцитов клетки уменьшаются в размерах, изменяется форма ядер от округлой до сегментированной, в цитоплазме накапливается специфическая зернистость.

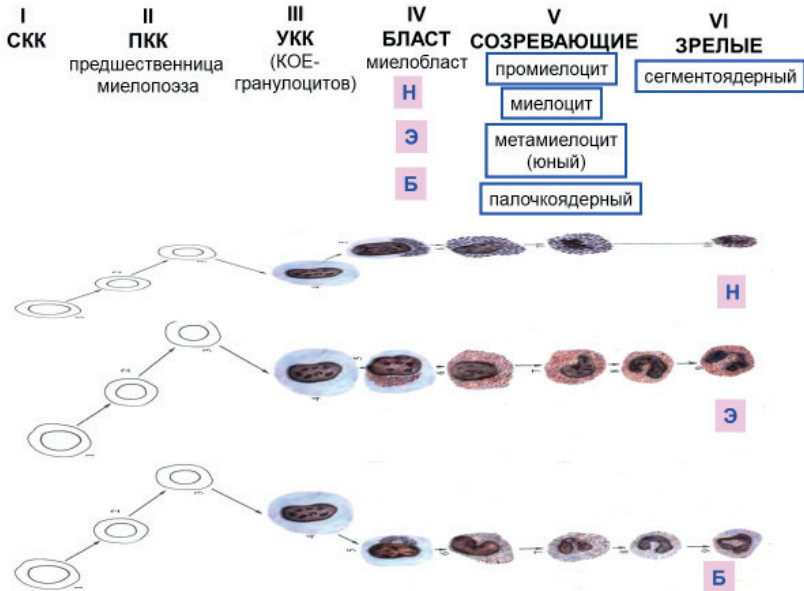


Рисунок 2.3 – Схема гранулоцитопоеза:  
 Н – нейтрофилы; Э – эозинофилы; Б – базофилы

Миелобласты, дифференцируясь в направлении того или иного гранулоцита, дают начало промиелоцитам. **Промие-лоциты** – это крупные клетки, содержащие округлое ядро. Цитоплазма имеет все органоиды общего значения, при этом лизосомы называются **первичными азурофильными гранулами**. Промиелоциты делятся митотически. Миелоциты различают нейтрофильные, эозинофильные, базофильные. В этих клетках появляется специфическая зернистость (вторичные гранулы), которые по-разному воспринимают красители. В миелоцитах обнаруживаются все органоиды общего значения. Ядро округлое. Эти клетки энергично размножаются митозом.

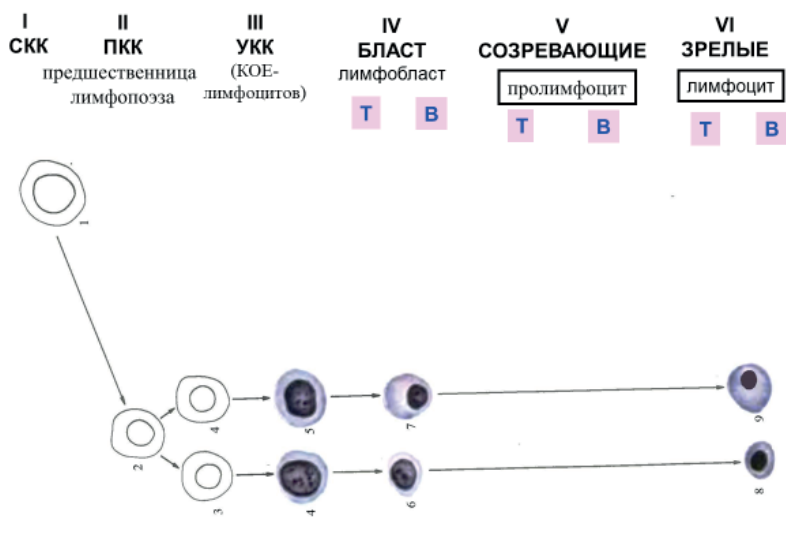
Метамиелоциты уже не делятся. Их называют **юными формами**. В цитоплазме увеличивается число специфических гранул. Ядро становится бобовидным. Количество вторичных специ-

фических гранул увеличивается. При дальнейшем созревании метамиелоциты дифференцируются в палочкоядерные нейтрофилы и эозинофилы. Ядро приобретает вид изогнутой палочки. Палочкоядерный нейтрофил и палочкоядерный эозинофил не способны делиться, а базофильный метамиелоцит по мере созревания превращается в зрелый базофильный лейкоцит. Специфические базофильные гранулы проявляют метахромазию. Палочкоядерные нейтрофилы и эозинофилы превращаются в сегментоядерные нейтрофилы и эозинофилы. Ядро сегментируется. Количество вторичных специфических гранул увеличивается. Это зрелые формы лейкоцитов (см. схему 4, рисунок 2.3).

### Лимфоцитопозз

Лимфоцитопозз проходит следующие стадии: стволовая клетка – полустволовая клетка – унипотентный предшественник лимфоцита – лимфобласт – пролимфоцит – лимфоцит (схема 5, рисунок 2.4).

Схема 5



## Рисунок 2.4 – Схема лимфоцитопоэза

Клетки предшественницы Т-лимфоцитов мигрируют с током крови из костного мозга в тимус и здесь дифференцируются. Возникающие из них лимфобласты, размножаясь, образуют пролимфоциты, которые превращаются в Т-лимфоциты, сначала большие, средние, а затем малые лимфоциты – киллеры, хелперы, супрессоры и Т-клетки памяти. Клетки-предшественницы лимфоцитопоэза в других лимфоидных органах дифференцируются в клетки-предшественницы В-лимфоцитов, из которых возникают В-лимфоциты – большие, средние, малые. При наличии антигенного стимула клетки предшественницы В-лимфоцитов дифференцируются в плазмобласты. Плазмобласт превращается в проплазмочит, а затем в плазмочит. Вся дифференцировка этих клеток связана с гранулярной эндоплазмической сетью, которая у плазмочитов хорошо развита. Таким же путем плазмочиты возникают из В-лимфоцитов.

### Моноцитопоэз

Образование моноцитов происходит из стволовых клеток костного мозга по схеме: стволовая клетка – полустволовая клетка – унипотентная клетка – монобласт – промоноцит – моноцит (схема 6, рисунок 2.5).

**Монобласты** – крупные шаровидные клетки, способные к митотическому делению. В дальнейшем ядро и цитоплазма монобласта дифференцируются. В периферической зоне цитоплазмы появляются мелкие единичные азурофильные гранулы. Такая клетка называется промоноцитом. При дальнейшем развитии ядро клетки становится бобовидным, возрастает количество мелких первичных азурофильных гранул – лизосом. Эта клетка называется моноцитом.

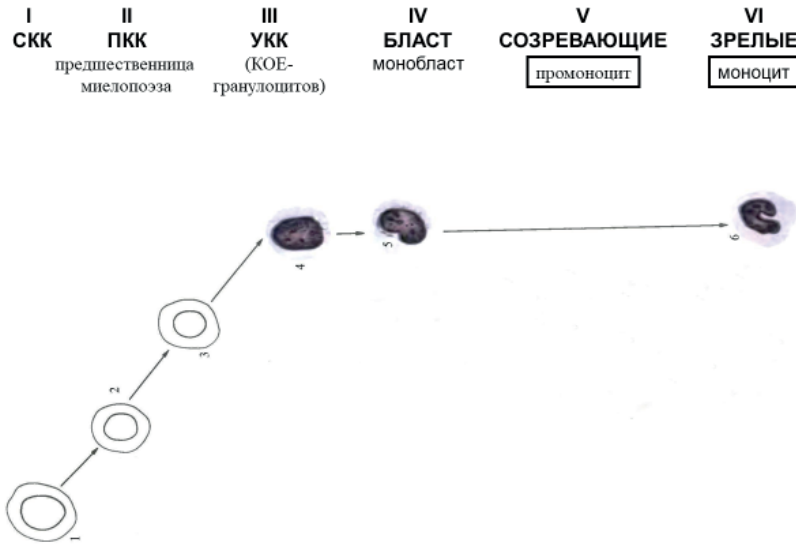


Рисунок 2.5 – Схема моноцитопоэза

### Тромбоцитопоэз

Тромбоциты образуются в костном мозге. Этот процесс складывается из следующих стадий: стволовая клетка – полустволовая клетка – унипотентная клетка – мегакариобласт – промегакариоцит – мегакариоцит – тромбоциты. В процессе тромбоцитопоэза клетки увеличиваются в размерах. Ядро увеличивается и сегментируется. Цитоплазма образует многочисленные псевдоподии, которые отшнуровываются (амитоз – почкование). В области псевдоподий происходит отделение участков цитоплазмы, т. е. тромбоцитов (кровяных пластинок) (схема 7, рисунок 2.6).

**Мегакариобласт** – крупная клетка с лапчатым ядром. Затем наблюдается дальнейшее увеличение размеров клетки, ядро становится изрезанным, и мегакариобласт превращается в промегакариоцит. На следующем этапе развития промегакариоцит превращается в мегакариоцит. Ядро мегакариоцита

образует многочисленные перетяжки и сегментируется (фрагментация ядра). Мегакариоцит-многоядерная клетка. Размеры клетки могут достигать нескольких десятков микрометров. Цитоплазма образует псевдоподии. По ним происходит отщепление кровяных пластинок от поверхности мегакариоцита путем почкования.

Схема 7

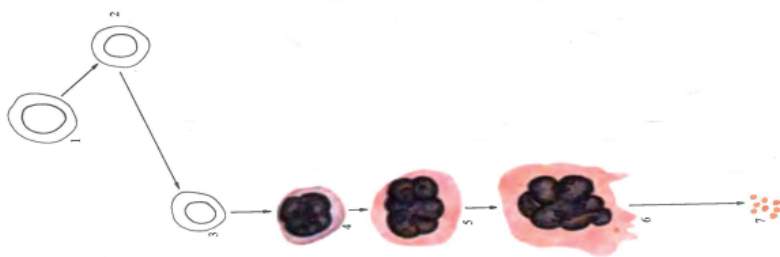
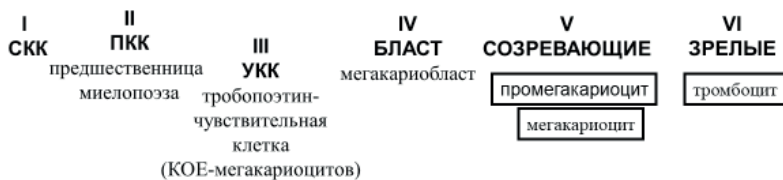


Рисунок 2.6 – Схема тромбоцитопоэза

## Кровь

Кровь состоит из клеток – форменных элементов и межклеточного вещества – плазмы. Форменные элементы составляют 40–45 % крови, а плазма – 55–60 %. Кровь в организме человека составляет 6–8 % массы тела, в среднем 4–5 литров крови.

**Функции крови:** основными функциями крови является: транспортная и защитная.

**Транспортная функция** включает следующие функции:

- 1) дыхательную – транспорт кислорода и углекислого газа;
- 2) трофическую – транспорт питательных веществ;
- 3) экскреторную – транспорт продуктов метаболизм;
- 4) гуморальную – транспорт гормонов;
- 5) терморегуляцию – перераспределение тепла в организме.

**Защитная функция** включает:

- 1) фагоцитоз;
- 2) клеточный и гуморальный иммунитет;
- 3) свертывание крови – защита от кровопотери.

**Кровь** – это подвижная система, обеспечивающая постоянство состава внутренней среды организма – гомеостаз.

### **Форменные элементы крови**

Форменные элементы крови подразделяются на эритроциты, лейкоциты и тромбоциты. Эритроциты или красные кровяные тельца (клетки) представляют собой безъядерные клетки, утратившие ядро и большинство органелл (схема 8, рисунок 2.7). Эритроциты являются высокодифференцированными клетками, не способными к делению. Основная функция эритроцитов – дыхательная – транспорт кислорода и углекислого газа, которая обеспечивается гемоглобином. Кроме того, эритроциты участвуют в транспорте антител, аминокислот, токсинов и ряда лекарственных веществ, адсорбируя их на поверхности цитолеммы. Количество эритроцитов у женщин 4–4,5 млн в 1 мм<sup>3</sup>, у мужчин 4,5–5 млн в 1 мм<sup>3</sup>. Развитие эритроцитов тормозят женские половые гормоны, поэтому эритроцитов у женщин меньше. Увеличение количества эритроцитов называется эритроцитоз, а уменьшение – эритропения. Количество эритроцитов у здоровых людей может зависеть от возраста, эмоциональной и мышечной нагрузки, гормонального фона, действия экологических факторов, обмена веществ, недостатка кислорода (гипоксия).

## Строение эритроцитов

Эритроциты имеют различные размеры. Диаметр большинства эритроцитов колеблется от 7,1 до 7,9 мкм – 75 %.

Различают:

- 1) нормоциты – диаметр 7–8 мкм – 75 %;
- 2) микроциты – диаметр 4,5–6 мкм – 12,5 %;
- 3) макроциты – диаметр свыше 8,0 мкм – 12,5 %.

Колебание размеров эритроцитов называется **анизоцитоз**.

Эритроциты обычно имеют форму двояковогнутых дисков и называются **дискоцитами**. Различают следующие формы эритроцитов (см. схему 8, рисунок 2.7):

- 1) дискоциты – 80 % – зрелые эритроциты;
- 2) сфероциты (шаровидные);
- 3) эхиноциты – (шиповидные) – стареющие;
- 4) planoциты (с плоской поверхностью);
- 5) стоматоциты (куполообразные);
- 6) седловидные;
- 7) двухъямочные;
- 8) серповидные.

Схема 8

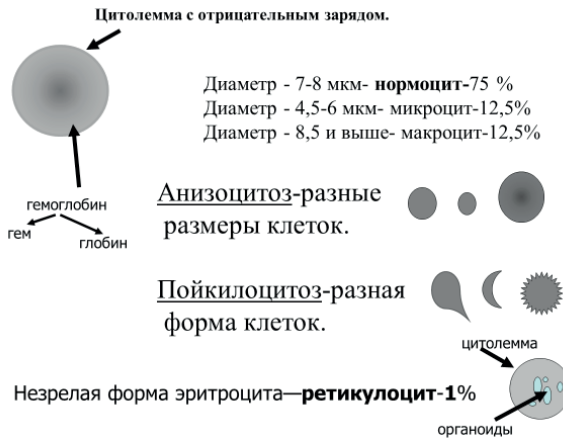


Рисунок 2.7 – Схематическое строение эритроцита

Колебание формы эритроцитов называется **пойкилоцитоз**.

В эритроците нет ядра и большинства органоидов, в гиалоплазме содержатся многочисленные гранулы гемоглобина, размером 4–5 нм. В большом количестве эритроциты за счет гемоглобина придают крови красный цвет. Гемоглобин – это окрашенный белок (хромопротеид), который составляет 90 % массы эритроцита. Наряду со зрелыми эритроцитами в периферической крови содержится 1 % молодых эритроцитов – ретикулоцитов. Ретикулоциты округлой формы, не имеют ядра. В цитоплазме содержатся остатки органоидов – эндоплазматической сети, рибосом, митохондрий, мало гемоглобина.

Продолжительность жизни эритроцитов составляет около 120 дней. В стареющих эритроцитах отмечается нарушение газообменной функции.

### **Общая характеристика и классификация лейкоцитов**

Все лейкоциты имеют шаровидную форму. В 1 мм<sup>3</sup> крови человека содержится 4000–9000 лейкоцитов. Лейкоциты способны к активному движению при помощи псевдоподий, не способны к делению. Увеличение содержания лейкоцитов называется **лейкоцитозом**.

Он может быть физиологическим (при физической нагрузке, стрессе, после еды, во время беременности, у новорожденных) и патологическим – при заболеваниях. Уменьшение количества лейкоцитов называется **лейкопенией**. Основная функция лейкоцитов – защитная.

**Лейкоциты** – это белые кровяные клетки, имеющие ядро. В цитоплазме содержатся все органоиды общего назначения, при этом лизосомы называются **первичными азурофильными гранулами**.

Различают две группы лейкоцитов в зависимости от наличия в цитоплазме специфических гранул – гранулоциты и агранулоциты. *Агранулоциты* не имеют специфических гранул. Они подразделяются на моноциты и лимфоциты. *Гранулоциты* имеют в цитоплазме специфические гранулы разного цвета и размера.

Различают три вида гранулоцитов в зависимости от средства гранул к кислым и основным красителям: нейтрофилы, эозинофилы, базофилы. Кровь окрашивают смесью кислого (эозин) и основного (азур) красителей по методу Романовского – Гимзы.

**Нейтрофилы** – это лейкоциты, в которых специфические гранулы имеют сродство к кислым и основным красителям.

**Эозинофилы** – лейкоциты, в которых специфические гранулы имеют сродство к кислым красителям.

**Базофилы** – лейкоциты, в которых специфические гранулы имеют сродство к основным красителям. В организме форменные элементы крови находятся в определенных количественных соотношениях, которые называются **гемограммой** (формулой крови), а процентное соотношение различных видов лейкоцитов в крови называют **лейкоцитарной формулой**.

При увеличении количества молодых форм нейтрофилов (юных) говорят о сдвиге лейкоцитарной формулы влево, а при увеличении зрелых форм (сегментоядерных) – о сдвиге вправо. При анализе крови, как правило, определяют процентное соотношение лейкоцитов, поскольку оно является одним из важнейших клинических показателей (таблица 2.1).

Таблица 2.1 – Лейкоцитарная формула

Базо- филы	Эози- нофилы	Нейтрофилы			Лим- фоциты	Моно- циты
		юные	палочко- ядерные	сегменто- ядерные		
0–1 %	1–5 %	0,5 %	3–5 %	60–65 %	20–35 %	6–8 %

### **Нейтрофильные лейкоциты (гранулоциты, нейтрофилы)**

В крови взрослого человека нейтрофилов больше, чем других лейкоцитов – 65–75 % от общего числа лейкоцитов.

Нейтрофилы имеют округлую форму, их диаметр 7–9 мкм. В цитоплазме содержатся все органоиды общего назначения и гранулы. Различают два вида гранул – первичные и вторичные.

**Первичные** азурофильные гранулы представляют собой первичные лизосомы размером 0,8 мкм.

**Вторичные** гранулы — это специфические нейтрофильные гранулы размером 0,2–0,5 мкм. Это мелкие пылевидные гранулы, которые окрашиваются кислыми и основными красителями в розово-фиолетовый цвет. В гранулах содержится фермент – щелочная фосфатаза. Различают три типа нейтрофилов: юные, палочкоядерные и сегментоядерные.

Схема 9

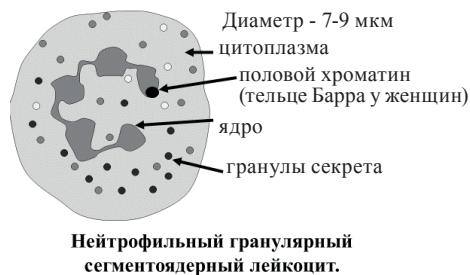
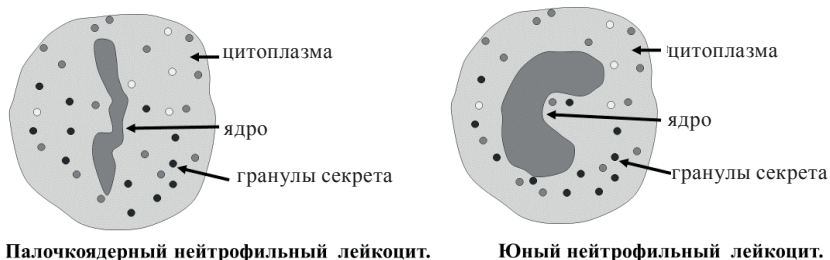


Рисунок 2.8 – Строение нейтрофилов

**Юные нейтрофилы** встречаются редко – 0,5 %. Ядро у них бобовидной формы.

**Палочкоядерные нейтрофилы** составляют 3–5 %. Ядро в виде изогнутой палочки или буквы S.

**Сегментоядерные нейтрофилы** (схема 9, рисунок 2.8) составляют подавляющую часть лейкоцитов – 60–65 %. Ядро сегментоядерное, состоит из 3–5 долек, связанных очень тонкими, иногда почти незаметными перемычками. Это зрелые клетки. В строении ядер нейтрофилов у человека существуют различия в зависимости от пола.

В ядрах нейтрофилов женщин имеются околядерные придатки в форме барабанной палочки. Околядерный придаток называют также половым хроматином, в котором заключена одна из X-хромосом.

В ядрах нейтрофилов мужчин околядерные придатки отсутствуют. Нейтрофильные гранулоциты – очень подвижные клетки, способные к амебоидному движению. Нейтрофилы обладают высокой способностью к фагоцитозу. Могут фагоцитировать до 30 микробов каждый, поэтому их называют **микрофагами**. Фагоцитируя микроорганизмы, нейтрофилы сами разрушаются под действием ферментов. Погибшие нейтрофилы вместе с остатками разрушенных клеток и тканей образуют гной. Продолжительность жизни нейтрофилов около 8 суток.

**Эозинофильные лейкоциты** (гранулоциты, оксифильные, ацидофильные, эозинофилы). Количество эозинофилов в периферической крови составляет 1–5 % от общего числа лейкоцитов. **Эозинофилы** – это крупные клетки размером 9–10 мкм (схема 10, рисунок 2.9). Ядро клетки состоит из двух сегментов, соединенных тонким перешейком. В цитоплазме содержатся все органоиды общего назначения и вторичные специфические оксифильные гранулы. Гранулы самые крупные, диаметром 1,5 мкм в виде закрученных цилиндров. Эти гранулы хорошо окрашиваются кислыми красителями в красный цвет.

В гранулах содержится фермент гистаминаза, тормозящий освобождение гистамина из базофилов и вызывающий инактивацию гистамина. Эозинофилы оказывают антиаллергическое и противовоспалительное действие, обладают противогель-

минтным действием. Количество эозинофилов увеличивается при аллергических реакциях, глистных инвазиях. Эозинофилы способны к фагоцитозу, однако их фагоцитарная активность ниже, чем у нейтрофилов.

Схема 10

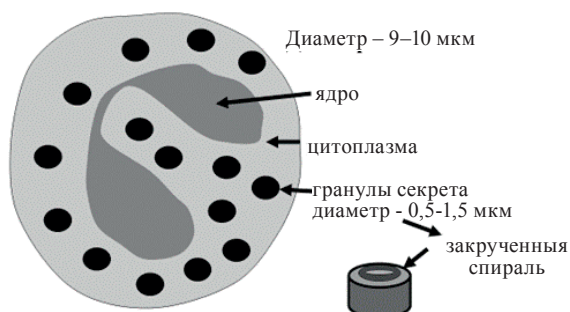


Рисунок 2.9 – Строение эозинофила

**Базофильные гранулоциты** (базофильные лейкоциты, или базофилы). Базофилы имеют диаметр 9 мкм (схема 11, рисунок 2.10). В крови человека они составляют 0,5–1 % от общего числа лейкоцитов. Клетки округлой формы. Ядро имеет форму «гусиной лапки». В цитоплазме содержатся все органоиды общего назначения. Лизосомы называются первичными азурофильными гранулами. Цитоплазма также заполнена вторичными специфическими базофильными гранулами диаметром 0,8–1,0 мкм. Гранулы обладают **метахромазией** – свойством клеток окрашиваться в тон, отличающийся от цвета красителя. Метахромазия гранул связана с наличием в них гепарина.

В гранулах содержится также гистамин. Гранулы окрашиваются основными красителями в темно-вишневый цвет. Гепарин препятствует свертыванию крови, является антикоагулянтом. Гистамин повышает проницаемость капилляров, вызывает воспаление. Базофилы участвуют в аллергических и воспалительных реакциях.

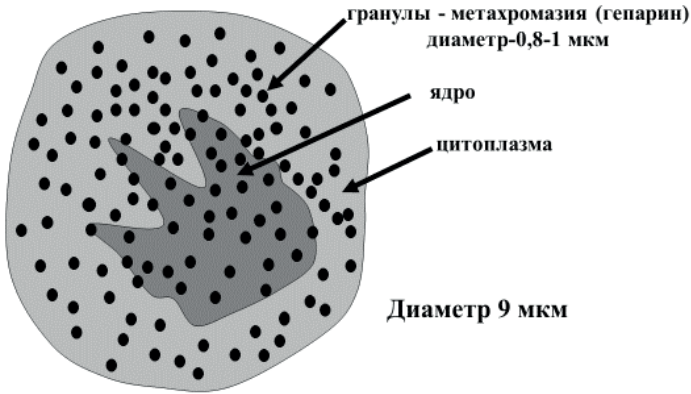


Рисунок 2.10 – Схематическое изображение строения базофила

### Лимфоциты (агранулоциты)

В крови взрослых людей лимфоциты составляют 20–35 %. Различают три вида лимфоцитов в зависимости от размера: 1) малые – диаметр 4,5–6 мкм; 2) средние – диаметр 7–10 мкм; 3) большие – диаметр 10 мкм и более. Они отличаются только размером цитоплазмы, а размер ядра у трех видов лимфоцитов одинаковый (схема 12, рисунок 2.11). Зрелыми считаются только малые лимфоциты, они и встречаются в периферической крови. Лимфоциты имеют округлую форму. Ядро круглое, расположено в центре. В цитоплазме содержатся все органоиды общего назначения (см. схему 12, рисунок 2.11).

Лимфоциты делятся по функции на Т- и В-лимфоциты. Различают 4 разновидности Т лимфоцитов:

- 1) киллеры – они фагоцитируют микробы;
- 2) хелперы – помощники, доставляющие информацию В-лимфоцитам;
- 3) супрессоры (угнетатели), подавляют реакции киллеров и В-лимфоцитов;

4) памяти, узнающие чужеродный антиген и дающие сигнал к началу иммунного ответа, могут жить 20 и более лет.

Функция В-лимфоцитов – обеспечение гуморального иммунитета. Образующиеся из В-лимфоцитов эффекторные клетки – плазмциты вырабатывают особые защитные белки – антитела, которые поступают в кровь.

Схема 12

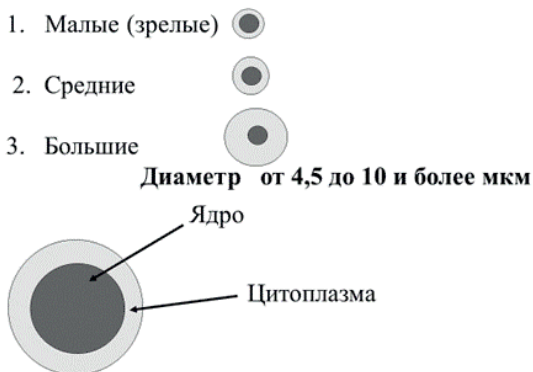


Рисунок 2.11 – Схематическое изображение строения лимфоцитов

### Моноциты (агранулоциты)

В крови человека количество моноцитов 6–8 % от общего числа лейкоцитов. Это крупные клетки размером 9–12 мкм (схема 13, рисунок 2.12). В цитоплазме моноцитов есть все органеллы общего назначения, хорошо развиты лизосомы. Ядро моноцита бобовидной формы. Моноциты способны к фагоцитозу и выполняют в организме защитные функции. Они фагоцитируют до 100 микробов, поэтому их называют **макрофагами**. Моноциты в крови живут до 3-х суток. Относятся к макрофагической системе организма.

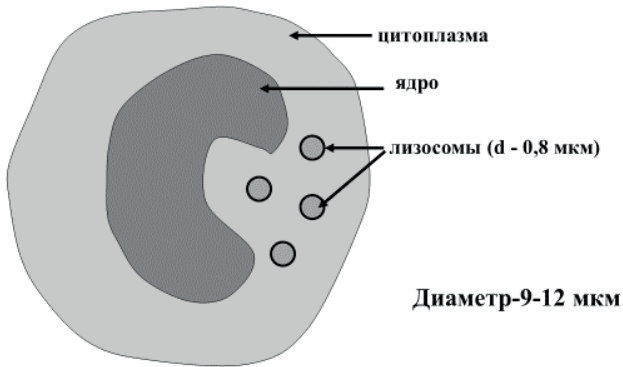


Рисунок 2.12 – Схематическое изображение строения моноцита

### Тромбоциты

Тромбоциты (кровяные пластинки) имеют разнообразную форму размером 2–3 мкм (схема 14, рисунок 2.13). Они представляют собой мельчайшие бесцветные тельца или безъядерные фрагменты цитоплазмы, отделившиеся от мегакариоцита. В 1 мм<sup>3</sup> крови человека их насчитывается от 200000 до 300000. Увеличение количества называется **тромбоцитозом**, уменьшение количества – **тромбоцитопенией**.

Различают 5 видов тромбоцитов:

- 1) юные;
- 2) зрелые;
- 3) старые;
- 4) дегенеративные;
- 5) гигантские.

Каждый тромбоцит состоит из гиаломера и грануломера. *Гиаломер* – это остаток цитоплазмы. *Грануломер* содержит гранулы диаметром 0,2 мкм. Гранулы содержат ферменты и факторы свертывания крови. Продолжительность жизни тромбоцитов 5–8 дней.

**Функция тромбоцитов** – участие в процессе свертывания крови. Они способны склеиваться в конгломераты.

Схема 14

### **Тромбоциты – кровяные пластинки!**

Диаметр-2-3 мкм.

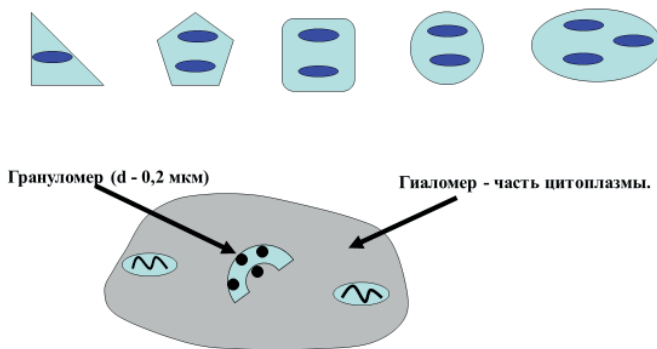


Рисунок 2.13 – Схематическое изображение строения тромбоцитов

### **Плазма крови**

**Плазма крови** – это жидкое межклеточное вещество. Она представляет собой вязкую жидкость желтоватого цвета. Плазма состоит из воды – 90–92 % и сухого остатка – 8–10 %. Сухой остаток состоит из белков – 6–8 %, органических веществ – 1 %, неорганических веществ – 1 %. К белкам относятся:

- альбумины – 4–4,5 %;
- глобулины – 2–2,5 %;
- фибриноген – 0,2–0,4 %.

**Органические вещества** – это глюкоза, аминокислоты, жирные кислоты, липиды, витамины, полипептиды, мочевины.

**Неорганические вещества** – натрий, калий, хлор, кальций, магний и другие микроэлементы.

### Тема 3. СОБСТВЕННО СОЕДИНИТЕЛЬНАЯ ТКАНЬ

Собственно соединительную ткань образуют клетки и межклеточное вещество. Межклеточное вещество состоит из волокон и основного вещества.

Различают рыхлую и плотную соединительную ткань, а плотная ткань делится на неоформленную и оформленную.

В основе классификации собственно соединительной ткани на рыхлую и плотную лежит принцип соотношения клеток и межклеточного вещества.

Если в собственно соединительной ткани много клеток и относительно немного волокон межклеточного вещества, то такую ткань называют рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью, в которой волокна располагаются хаотично, в разных направлениях.

*Рыхлая волокнистая соединительная ткань* обнаруживается во всех органах, так как она сопровождает кровеносные сосуды и образует строму многих органов.

Если в собственно соединительной ткани над клетками преобладают волокна межклеточного вещества, то такую ткань называют *плотной соединительной тканью*.

**Классификация** плотной соединительной ткани на неоформленную и оформленную зависит от степени упорядоченности расположения волокон межклеточного вещества. Расположение волокон межклеточного вещества в плотной соединительной ткани может быть различным. Если волокна межклеточного вещества плотной соединительной ткани располагаются в различных направлениях, то такую плотную ткань называют *неоформленной*, а если в одном направлении – *оформленной*.

Собственно соединительные ткани – это ткани общего назначения, так как выполняют много важных функций – механическую, опорную и формообразующую. Они образуют капсулу и строму многих органов, сухожилия, защитную функцию (фагоцитоз, механическая защита), пластическую (регенерация, заживление ран), трофическую (участие в обмене веществ).

### **Клетки собственно соединительной ткани**

В собственно соединительной ткани различают: фибробласты, фиброциты, макрофаги, гистиоциты, лаброциты, адипоциты, пигментоциты, плазмоциты, ретикулярные клетки, адвентициальные клетки, перициты и эндотелиоциты. Все клетки собственно соединительной ткани развиваются из мезенхимы, кроме пигментоцитов, которые имеют нейтральное происхождение.

**Адвентициальные клетки** – малодифференцированные клетки (рисунок 3.1). Обнаруживаются в наружном слое кровеносных капилляров, снаружи от перицитов. Они имеют уплощённую или веретеновидную форму. Ядро овальной формы, цитоплазма со слабо развитыми органеллами.

В процессе дифференцировки эти клетки могут превращаться в фибробласты, адипоциты.

**Перициты** имеют отростчатую или корзинчатую форму (см. рисунок 3.1). Обнаруживаются в среднем слое капилляров между эндотелием и адвентициальными клетками. Перициты, или периваскулярные клетки, являются малодифференцированными клетками. Они способны набухать и отбухать, тем самым изменять просвет капилляра.

**Эндотелиоциты** (эндотелий, эндотелиальные клетки) имеют вытянутую или полигональную форму (см. рисунок 3.1). Обнаруживаются во внутренней стенке кровеносных капилляров, лежат на базальной мембране. Они участвуют в регуляции кровенаполнения капилляров.

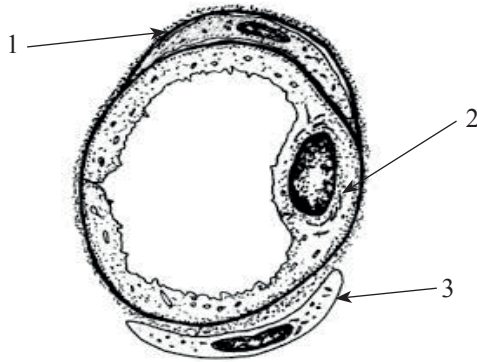


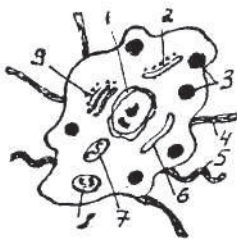
Рисунок 3.1 – Гемокапилляр: 1 – перицит; 2 – эндотелиоцит;  
3 – адвентициальная клетка

**Фибробласты** – наиболее многочисленные клетки (50 % от общего количества клеток). Различают малодифференцированные фибробласты, дифференцированные фибробласты, миофибробласты и фиброкласты (рисунок 3.2).

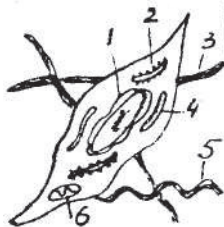
*Малодифференцированные фибробласты* – это молодые, незрелые малоотростчатые клетки. Цитоплазма содержит слабо развитые органеллы. Эти клетки способны к размножению митотическим путём.

*Дифференцированные фибробласты* – это зрелые, активно функционирующие, специализированные клетки. Фибробласты имеют уплощённую форму, в виде «кленового листа». Это крупные клетки, их цитоплазма содержит все органоиды, хорошо развитую гранулярную эндоплазматическую сеть – эндоплазму. В цитоплазме фибробластов по периферии содержатся микрофиламенты, содержащие белки типа актина и миозина (эктоплазма). Фибробласты способны к скользящему движению. Функция – синтез коллагеновых и эластических волокон, а также основного межклеточного вещества.

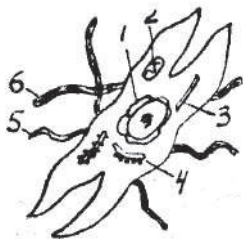
*Миофибробласты* развиваются из фибробластов. Они по функции похожи на гладкие мышечные клетки. Миофибробласты, в отличие от гладких мышечных клеток, имеют



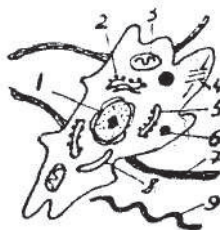
Фибробласт



Фиброцит



Миофибробласт



Фиброкласт

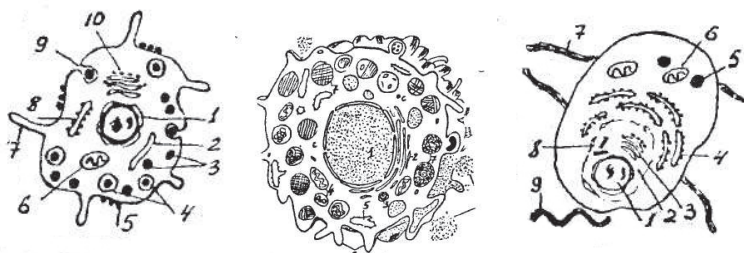
Рисунок 3.2 – Клетки собственно соединительной ткани

хорошо развитую эндоплазматическую сеть. Такие клетки встречаются в грануляционной ткани при раневом процессе и в матке при развитии беременности.

**Фиброкласты** – клетки с высокой фагоцитарной активностью, в которых содержатся в большом количестве лизосомы. Эти клетки способны «рассасывать» волокна и основное межклеточное вещество. Фиброкласты встречаются в матке после окончания беременности.

**Фиброциты** – это старые, дефинитивные клетки, закончившие цикл развития. Они имеют веретеновидную форму. Фиброциты не способны синтезировать межклеточное вещество. Они утрачивают способность к митотическому делению.

**Лаброциты** – тучные клетки, тканевые базофилы, гепариноциты (рисунок 3.3). Они происходят из стволовых кроветворных клеток красного костного мозга. Эти клетки имеют разнообразную форму – овальную, неправильную, иногда с короткими широкими отростками. Ядро округлой или овальной формы. В цитоплазме лаброцита имеются все органоиды общего значения, но они слабо развиты. Цитоплазма содержит многочисленные гранулы, которые окрашиваются метакроматически. Величина и количество гранул варьируют. Большинство гранул содержат гепарин и гистамин. Гранулы имеют сетчатое, пластинчатое, кристаллоидное и смешанное строение.



Тучная клетка

Макрофаг

Плазмоцит  
(лаброцит)

Рисунок 3.3 – Клетки собственно соединительной ткани

Тканевые базофилы могут дегранулировать, т. е. утрачивать свои гранулы. В процессе дегрануляции выделяется гепарин, препятствующий свёртыванию крови. Секреция гистамина, напротив, происходит без нарушения целостности клеточной оболочки и гранул. Гистамин повышает проницаемость межклеточного вещества, оказывает воспалительное действие. Лаброциты часто располагаются группами по ходу кровеносных сосудов микроциркуляторного русла – капилляров, артериол, венул.

**Плазмоциты** (плазматические клетки) образуются из В-лимфоцитов. Форма клеток овальная (см. рисунок 3.3). Ядро круглое, расположено эксцентрично. Цитоплазма содержит все органоиды общего значения, хорошо развита гранулярная

эндоплазматическая сеть – эргастоплазма. Цитоплазма резко базофильна. Лишена базофилии только небольшая зона около ядра, которая называется «светлый дворик». Здесь обнаруживается клеточный центр и комплекс Гольджи. Хроматин в ядре расположен в виде «спиц в колесе телеги». Функция – синтез антител, вырабатываемых при появлении в организме антигена и обезвреживающие его. Эти клетки обеспечивают гуморальный иммунитет.

**Адиipoциты** (рисунок 3.4) (липоциты, жировые клетки) развиваются из адвентициальных клеток, прилегающих к кровеносным капиллярам. Развитие начинается с того, что в цитоплазме адвентициальных клеток появляются мелкие капельки жира, которые увеличиваясь в размерах, постепенно сливаются в более крупные капли. В цитоплазме по мере увеличения жировой капли эндоплазматическая сеть и комплекс Гольджи редуцируются, а ядро адиipoцита сдавливается и уплощается.

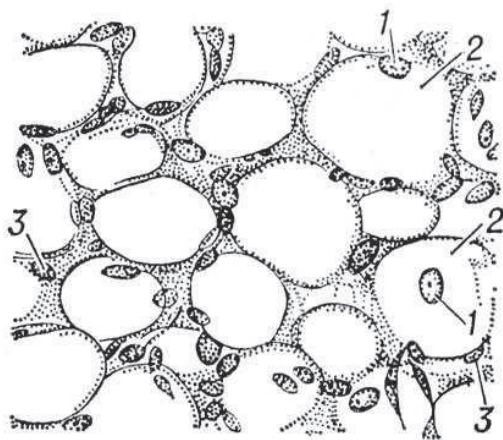


Рисунок 3.4 – Адиipoциты в составе жировой ткани

Адиipoциты имеют шаровидную форму. Зрелая жировая клетка содержит одну большую каплю нейтрального жира, занимающую всю центральную часть клетки. Липиды хорошо

окрашиваются суданом III в оранжевый цвет или осмиевой кислотой – в чёрный.

Ядро расположено резко эксцентрично, имеет серповидную форму или в виде полулуния. С накоплением жировых включений в жировой клетке редуцируются органоиды и резко возрастают её размеры. Подвержены значительным колебаниям как количество жировых включений в адипоцитах, так и число самих жировых клеток. При усиленном питании увеличивается количество адипоцитов. Адипоциты могут потерять жировые включения при голодании. Липоциты располагаются группами около кровеносных сосудов. Эти клетки обладают способностью накапливать в больших количествах резервный жир, принимающий участие в трофике, энергообразовании и метаболизме воды.

**Пигментоциты** (пигментные клетки) развиваются из нервных гребешков, а не из мезенхимы (рисунок 3.5). Они образуются из меланобластов, которые выделяются в эмбриогенезе из нервного гребня.

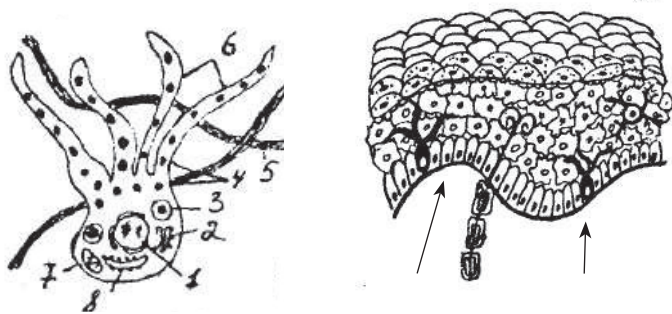


Рисунок 3.5 – а) Пигментная клетка – меланоцит;  
б) Пигментные клетки в эпидермисе кожи

Различают меланоциты и хроматофоры. **Меланоциты** имеют нейрогенное происхождение, они отростчатой или корзинчатой формы, больших размеров. Ядро находится в центре. В цитоплазме меланоцита содержатся все органоиды общего значения, но они слабо развиты. Цитоплазма имеет пигментные включения

коричневого и чёрного цвета в виде мелких зёрен или коротких палочек – меланина, который синтезируется меланоцитами. Способность меланоцитов синтезировать меланин даёт положительную реакцию на ДОФА-оксидазу. Меланин обладает высокой ультрафиолетовой абсорбцией, поэтому он защищает организм от повреждающего действия ультрафиолетового излучения.

Меланоциты находятся в эпидермисе кожи. Количество кожного пигмента в эпидермисе может меняться в зависимости как от внешних, так и от внутренних факторов. Распределение пигмента в коже неравномерное: сильнее пигментирована кожа лица, шеи, спины, слабее – живота, ладоней и подошв. Количество пигмента меланина возрастает при длительном облучении кожи солнечными лучами, в результате чего у людей белой расы образуется загар. У людей черной и желтой рас цвет кожи остаётся неизменным из-за большего количества меланина. Люди, организм которых лишён пигмента, называются альбиносами.

Пигментные пятна на коже часто появляются во время беременности вследствие гормональных изменений, наступающих в организме в этот период.

**Хроматофоры** имеют мезенхимное происхождение. Встречаются в дерме кожи в области анального отверстия и в околососковых кружках. Они имеют отростчатую форму или вид «ромашки». Ядро расположено в центре клетки. В цитоплазме имеются все органоиды, но они слабо развиты. Цитоплазма содержит пигментные включения – меланин. Хроматофоры не способны к синтезу меланина и поэтому не дают положительной реакции на ДОФА-оксидазу.

Они захватывают уже готовый меланин при выделении его из меланоцитов. В связи с этим пигментные клетки дермы содержат, но не синтезируют меланин.

Пигментный обмен в коже тесно связан с содержанием в ней витаминов (А, С, РР), а также зависит от эндокринных факторов. Непосредственное влияние на уровень меланиновой пигментации кожи оказывают гормоны гипофиза, надпочечников, щитовидной и половых желёз.

**Макрофаги** (макрофагоциты) образуются из стволовой гемопоэтической клетки, промоноцитов, затем моноцитов (схема 15, рисунок 3.6). Эти клетки непосредственно образуются путём дифференцировки и размножения вышедших в ткани из кровотока моноцитов. Полное обновление макрофагов осуществляется примерно в 10 раз быстрее, чем фибробластов.

Схема 15

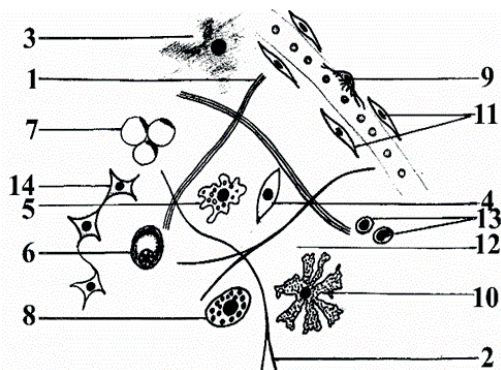


Рисунок 3.6 – Строение рыхлой волокнистой неоформленной соединительной ткани (РВНСТ):

- 1 – коллагеновые волокна; 2 – эластические волокна;
- 3 – фибробласт; 4 – фиброцит; 5 – макрофаг; 6 – плазмоцит;
- 7 – жировая клетка; 8 – тканевой базофил (тучная клетка);
- 9 – пероцит; 10 – пигментная клетка;
- 11 – адвентициальная клетка; 12 – основное вещество;
- 13 – клетки крови (лейкоциты); 14 – ретикулярная клетка

Форма макрофагов различная: неправильная, вытянутая, уплощённая, округлая. Их границы всегда четко очерчены, а края неровные. Цитолемма макрофагов образует глубокие складки и длинные микровыросты, с помощью которых эти клетки захватывают инородные частицы. На поверхности цитолеммы макрофага имеются рецепторы для иммуноглобулинов, Т- и В-лимфоцитов, антигенов, опухолевых клеток. Наличие рецепторов к иммуноглобулинам обуславливает их участие в иммунных реакциях. Вступая в контакт с иммунокомпетентными

клетками (лимфоцитами) макрофаги передают им антигенную информацию, необходимую для образования антител.

Обычно макрофаги имеют одно ядро. В цитоплазме макрофагов обнаруживаются все органоиды общего значения, но особенно хорошо развиты лизосомы. Макрофаги секретируют в межклеточное вещество биологические активные факторы и ферменты: интерферон, лизоцим, пирогены, протеазы, кислые гидролазы и др., чем обеспечиваются их разнообразные защитные функции. Пирогены – вещества, повышающие температуру тела при воспалении. Лизоцим – бактерицидный фермент.

Макрофаги – активно фагоцитирующие клетки. Они способны при помощи псевдоподий цитолеммы к амёбоидным движениям. Макрофагов много в участках, богато снабжённых кровеносными сосудами. Количество их значительно возрастает при воспалении.

**Гистиоциты** имеют округлую форму. Цитолемма образует отростки, при помощи которых они охватывают и фагоцитируют различные частицы. Цитоплазма богата лизосомами, пищеварительными вакуолями или фагосомами, но другие органоиды развиты слабо. Гистиоциты интенсивно фагоцитируют инородные частицы и белки, переваривая их при помощи гидролитических ферментов лизосом.

Гистиоциты часто встречаются в непосредственной близости от мелких кровеносных сосудов, выполняют защитную функцию. Гистиоцит – это макрофаг в покое.

**Макрофагическая система** (ретикулоэндотелиальная система) – это совокупность клеток организма, выполняющих функцию фагоцитоза и развивающихся из моноцитов крови. Эти клетки, способные к активному фагоцитозу, захватывают, накапливают и переваривают инородные частицы, погибающие клетки, неклеточные структуры, бактерии, продукты распада клеток и межклеточного вещества, принимают участие в создании иммунитета и выполняют важную роль в защитных реакциях организма. К таким клеткам относятся макрофаги (гистиоциты) рыхлой волокнистой соединительной ткани,

звездчатые клетки синусоидных сосудов печени (клетки Купфера), макрофаги кровеносных органов (костного мозга, селезёнки, лимфатических узлов), альвеолярные макрофаги легких, остеокласты, глиальные макрофаги нервной ткани (микроглия). Ещё в прошлом столетии русский учёный И.И. Мечников предложил объединить клетки, которые выполняют функцию фагоцитоза, в единую систему, названную макрофагической. Эта система представляет собой мощный защитный аппарат, принимающий участие как в общих, так и в местных защитных реакциях организма. Она играет важную роль в образовании иммунитета, в передаче информации лимфоцитам.

**Межклеточное вещество** соединительной ткани состоит из коллагеновых, ретикулярных, эластических волокон, а также из основного вещества.

**Коллагеновые волокна** входят в состав разных видов соединительной ткани и определяют их прочность на разрыв. Они встречаются в дерме кожи, кости, роговице глаза, склере, стенке кровеносных сосудов. Образуют коллагеновые волокна фибробласты, которые синтезируют белок тропоколлаген. Коллагеновые волокна – это тяжи толщиной 1–3 мкм, обладающие поперечной исчерченностью (64–70 нм). В состав коллагенового волокна входят пучки тонких волокон – фибрилл. В свою очередь, коллагеновые фибриллы состоят из множества еще более тонких микрофибрилл. Каждая микрофибрилла состоит из 5–6 протофибрилл. Протофибрилла состоит из трёх белковых цепочек белка – тропоколлагена (схема 16, рисунок 3.7).

**Эластические волокна.** Наличие их в соединительной ткани определяет её эластичность и растяжимость. Толщина эластических волокон обычно меньше коллагеновых – 1–2 мкм. Фибробласты, которые синтезируют белок эластин, образуют эластические волокна.

Эластическое волокно состоит из двух компонентов – аморфного – центральная гомогенная часть и микрофибриллярного (по периферии) (схема 17, рисунок 3.8).

**Триплет белка тропоколлагена.**

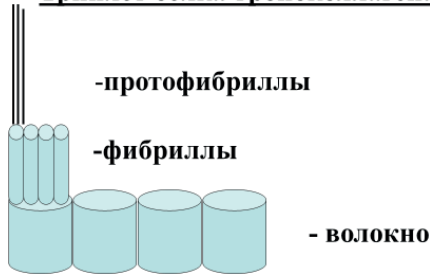


Рисунок 3.7 – Строение коллагенового волокна

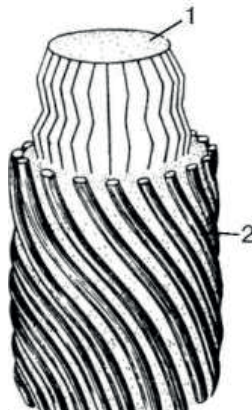


Рисунок 3.8 – Строение эластического волокна:

1 – эластин; 2 – микрофибриллы

Аморфный компонент представлен белком эластином, который занимает центральную часть волокна. Молекулы эластина располагаются без определённой ориентировки. По периферии волокна находится микрофибриллярный компонент, состоящий из микрофибрилл.

**Плотная волокнистая соединительная ткань (ПВНСТ)** характеризуется тем, что в ней волокна межклеточного вещества

превалируют над клетками и основным веществом. Эта ткань подразделяется на два вида в зависимости от расположения волокон: плотную неоформленную и плотную оформленную соединительную ткань.

**В плотной волокнистой неоформленной соединительной ткани** пучки волокон межклеточного вещества располагаются в различных направлениях и не имеют строгой, закономерной ориентации. Плотная волокнистая неоформленная соединительная ткань характеризуется неупорядоченным расположением волокон. Эта ткань образует дерму кожи. Вследствие постоянного и всестороннего механического воздействия пучки волокон располагаются в различных плоскостях и переплетаются. Клеток в этой ткани мало, они, в основном, представлены фибробластами, фиброцитами, изредка встречаются и другие клетки, которые наблюдаются в рыхлой волокнистой неоформленной соединительной ткани.

**Плотная волокнистая оформленная соединительная ткань** характеризуется строго упорядоченным расположением волокон. Эта ткань встречается в связках, фиброзных мембранах, в сухожилиях.

**Сухожилие** состоит из плотно лежащих параллельных пучков коллагеновых волокон (рисунок 3.9). Между этими пучками располагаются фиброциты. Фиброциты сухожильных пучков называются сухожильными клетками. Сухожильные клетки имеют треугольную форму, располагаются цепочками между пучками коллагеновых волокон первого порядка. Сухожилие представлено пучками первого, второго, третьего и четвёртого порядков, окружённых прослойками рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью с наличием кровеносных сосудов, питающих сухожилие.

**Пучок первого порядка** – это пучок коллагеновых волокон, разделённый фиброцитами или сухожильными клетками.

**Пучок второго порядка** – это несколько пучков первого порядка, окружённые прослойкой рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью. Прослойки рыхлой во-

локнистой соединительной ткани, разделяющие пучки второго порядка называются *эндотенонием*. За счет него осуществляется регенерация.

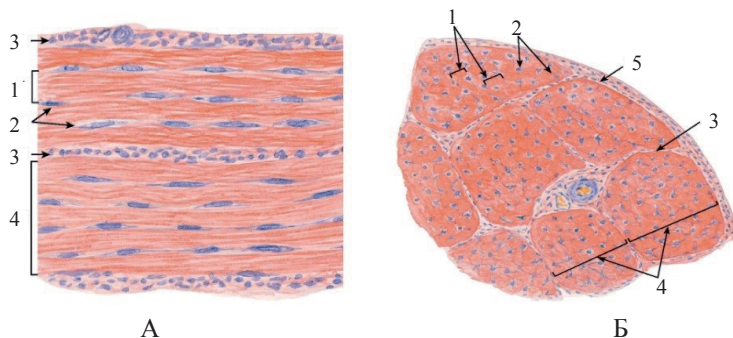


Рисунок 3.9 – Плотная волокнистая оформленная соединительная ткань. Строение сухожилия:

- А. 1 – первичный сухожильный пучок;  
 2 – сухожильные клетки (фиброциты); 3 – эндотеноний;  
 4 – вторичный сухожильный пучок. Б. 1 – первичные сухожильные пучки; 2 – сухожильные клетки (фиброциты); 3 – эндотеноний;  
 4 – вторичные сухожильные пучки; 5 – перитеноний

*Пучок третьего порядка* – это несколько пучков второго порядка, окруженные рыхлой волокнистой соединительной тканью. Прослойки рыхлой волокнистой соединительной ткани, разделяющей пучки третьего порядка, называются *перитенонием*.

*Пучок четвертого порядка* – это несколько пучков третьего порядка, окружённые рыхлой волокнистой соединительной тканью. Прослойки рыхлой волокнистой соединительной ткани, окружающие снаружи сухожилие называются *эпитенонием*.

## СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ СО СПЕЦИАЛЬНЫМИ СВОЙСТВАМИ

К соединительным тканям со специальными свойствами относят ретикулярную, жировую, слизистую и пигментную. Эти ткани характеризуются преобладанием однородных клеток, с которыми связано само название этих разновидностей тканей.

**Ретикулярная ткань.** Этот вид соединительной ткани имеет сетчатое строение, что отразилось в названии ретикулярной ткани (*reticulum* – сетка). Ретикулярная ткань состоит из ретикулярных клеток и межклеточного вещества – ретикулярных волокон и основного вещества (рисунок 3.10).

Развивается ретикулярная ткань из мезенхимы. В процессе эмбрионального гистогенеза клетки мезенхимы зародыша дифференцируются в ретикулобласты, отличающиеся от клеток мезенхимы тем, что образуют ретикулярные волокна – первые опорные элементы, которые обеспечивают нормальное функционирование тканей зародыша. Впоследствии ретикулобласты превращаются в ретикулярные клетки. Последние, в свою очередь, могут дифференцироваться в макрофаги, приобретая способность к фагоцитозу.

Различают: ретикулярные клетки и фагоцитирующие клетки.

**Ретикулярные клетки** имеют отростчатую форму. Ядро клетки крупное, овальной формы. Цитоплазма имеет многочисленные полиморфные отростки, которые контактируют с другими ретикулярными клетками и переплетаются с ними, обуславливая сетевидное строение ткани. Эти клетки неподвижные, находящиеся в связи друг с другом. Цитоплазма содержит хорошо развитую гранулярную эндоплазматическую сеть (эргастоплазму). Ретикулярные клетки прикреплены к ретикулярным волокнам и стыкуются друг с другом отростками, образуя рыхлую сеть.

**Фагоцитирующие клетки** полиморфны. В цитоплазме много лизосом. Это свободно лежащие клетки моноцитарного происхождения, способны к фагоцитозу.

**Ретикулярные волокна** являются производными ретикулярных клеток. Они обнаруживаются при импрегнации солями серебра, поэтому называются ещё аргирофильными (argentum – серебро). По химическому составу эти волокна близки к коллагеновым, но отличаются от них меньшей толщиной, ветвистостью и анастомозами.

Различают два вида ретикулярных волокон: собственно ретикулярные и преколлагеновые.

*Собственно ретикулярные волокна* – зрелые, дефинитивные, окончательные образования, содержащие коллаген III типа.

*Преколлагеновые волокна* представляют собой начальную форму образования коллагеновых волокон в эмбриогенезе и при регенерации. По растяжимости ретикулярные волокна занимают промежуточное положение между коллагеновыми и эластическими.

Ретикулярная ткань образует строму кроветворных органов и микроокружение для развивающихся в них клеток крови.

Ретикулярные клетки могут развиваться из адвентициальных клеток, прилегающих к кровеносным капиллярам.

Адвентициальные клетки в течение онтогенеза сохраняют потенции к дифференциации в ретикулярные клетки, являясь основным источником для их регенерации.

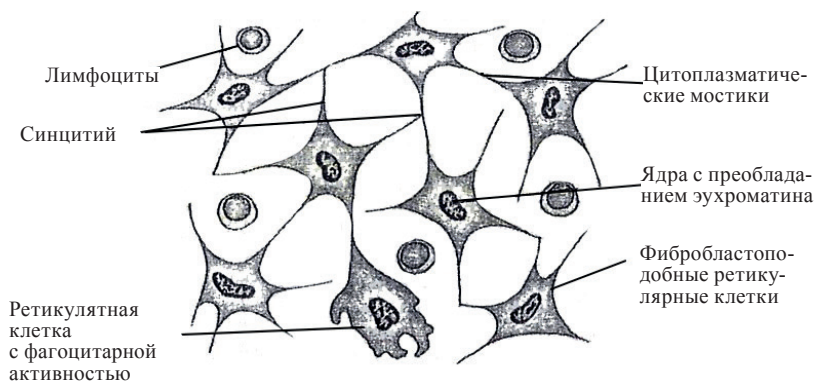


Рисунок 3.10 – Строение ретикулярной ткани

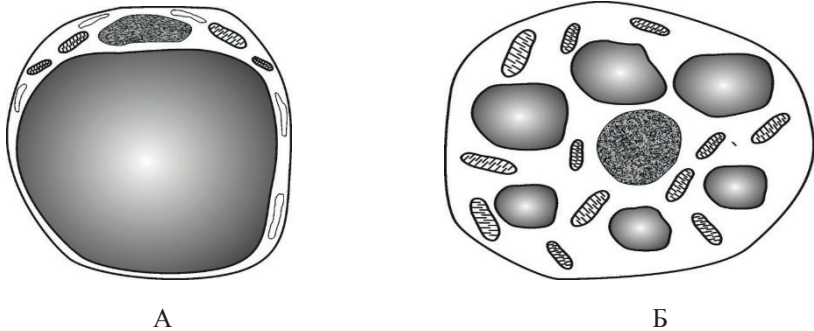


Рисунок 3.11 – Клетки жировой ткани:

А – клетка бурой жировой ткани; Б – клетка белой жировой ткани

**Жировая ткань** – это скопление жировых клеток. Различают две разновидности жировой ткани – белую и бурую (рисунок 3.11).

**Белая жировая ткань** у человека располагается под кожей, особенно в нижней части брюшной стенки, на ягодицах и бёдрах, где она образует подкожно-жировой слой, в сальнике и брыжейке. Жировая ткань делится прослойками рыхлой волокнистой неоформленной соединительной ткани на дольки различных размеров и формы.

Жировые клетки внутри долек располагаются настолько плотно, что их форма становится многоугольной. Кровеносные капилляры тесно охватывают группы жировых клеток или дольки белой жировой ткани. В белой жировой ткани происходят активные процессы обмена жирных кислот, углеводов и образование жира из углеводов. При распаде жиров высвобождается большое количество воды и выделяется энергия. Количество белой жировой ткани изменяется в зависимости от питания. Во время голодания жировая ткань теряет запасы жира, легко отдаёт липиды. Функция – трофическая, депо воды. Однако в коже ладоней и подошв жировая ткань выполняет механическую функцию, сохраняясь даже во время голодания.

**Бурая жировая ткань** обнаружена у новорожденных детей в области лопаток, вдоль позвоночника, за грудиной, на шее, под кожей и между мышцами. Она состоит из жировых клеток, густо оплетённых гемокапиллярами. В отличие от клеток белой жировой ткани эти жировые клетки имеют меньшие размеры, а жировые включения представлены мелкими каплями, которые сплошь окружены митохондриями. В митохондриях содержатся пигменты – цитохромы, придающие бурый цвет жировой клетке. Ядро округлой формы и располагается в центре клетки. Окислительная способность бурых жировых клеток примерно в 20 раз выше белых. При понижении температуры окружающей среды активность окислительных процессов в бурой жировой ткани повышается. При этом выделяется тепло, обогревающее кровь, протекающую в многочисленных капиллярах между липоцитами. При голодании бурая жировая ткань изменяется меньше, чем белая. Бурая жировая ткань принимает участие в процессах теплопродукции.

**Слизистая, или студенистая, соединительная ткань** встречается только у зародыша. Вартонов студень пупочного канатика человеческого плода содержит слизистую ткань.

Клетки слизистой ткани представлены клетками типа фибробластов – мукоцитами. Они слабо синтезируют белок коллаген.

Межклеточное вещество состоит из коллагеновых волокон и основного вещества. Коллагеновые волокна расположены рыхло, их количество увеличивается по мере развития зародыша. Основное вещество имеет желеобразную консистенцию. В основном веществе в большом количестве обнаруживается гиалуроновая кислота. Функция – защитная (механическая).

**Пигментная соединительная ткань** содержит многочисленные пигментные клетки – меланоциты. К ней относятся соединительно-тканые участки кожи в области сосков, мошонки, около ануса, а также в сосудистой оболочке и радужке глаза, родимых пятнах. Функция – защитная (от УФО – ультрафиолетового облучения).

## Тема 4. ХРЯЩЕВАЯ ТКАНЬ

К скелетным соединительным тканям относят хрящевую и костную ткани. Хрящевая ткань входит в состав органов дыхательной системы, суставов, межпозвоночных дисков. Она составляет основную массу хрящей и является исходной тканью для развития в процессе эмбрионального гистогенеза трубчатых костей скелета. Хрящам свойственна опорная функция, и поэтому они входят в состав различных частей скелета. Они также выполняют защитную, механическую функции, принимают участие в водно-солевом обмене веществ.

### Развитие хрящевой ткани – хондрогистогенез

Источник развития – мезенхима склеротома дорзальной мезодермы. Различают три стадии развития.

**Первая** – стадия образования хондрогенного островка. В тех местах тела зародыша, где образуется хрящ, клетки мезенхимы уплотняются, теряют свои отростки, усиленно размножаются и плотно прилегают друг к другу. Такие участки называют хондрогенным островком. В дальнейшем мезенхимные клетки, входящие в их состав, дифференцируются в хондробласты – клетки, образующие хрящевую ткань.

**Вторая** – стадия образования первичной хрящевой ткани. Клетки, располагающиеся в центре хондрогенного островка, округляются, увеличиваются в размере и становятся молодыми хондроцитами – первичными хондроцитами. В цитоплазме хондроцитов развивается гранулярная эндоплазматическая сеть, с участием которой происходят синтез и секреция белков (коллагена). Образуется межклеточное вещество, которое оксифильно. Это первичная хрящевая ткань.

**Третья** – стадия дифференцировки хрящевой ткани. В дальнейшем процессе дифференцировки хрящевой ткани молодые хондроциты синтезируют и выделяют в межклеточное вещество

гликозаминогликаны и протеогликаны. По периферии хрящевой закладки возникает надхрящница. Клетки внутреннего слоя надхрящницы интенсивно делятся и наслаиваются на уже имеющийся хрящ по его периферии. Так происходит рост хряща способом наложения, или **аппозиционный рост** (от лат. appositio – прибавление), – рост хряща по периферии (периферический рост). Хрящевые клетки, лежащие в центре молодого хряща, делятся и увеличивается количество этих клеток. Происходит рост хряща изнутри – **интерстициальный рост** (по типу интуссусцепции). По мере роста и развития хряща центральные участки его начинают испытывать затруднения питания, так как оно осуществляется диффузно со стороны сосудов надхрящницы. Вследствие этого хондроциты чаще не расходятся, а образуют изогенные группы из 2–4 хондроцитов путём деления одной клетки, окружённые общей капсулой.

### Строение хрящевой ткани

Хрящевая ткань состоит из клеток и межклеточного вещества и характеризуется тем, что её межклеточное вещество очень плотное.

### Клетки хрящевой ткани

Различают два вида клеток хрящевой ткани: хондробласты и хондроциты.

**Хондробласты** – это мелкие клетки. Они имеют веретеновидную или уплощённую форму. Цитоплазма содержит все органоиды общего значения. В цитоплазме хондробластов очень хорошо развита гладкая и гранулярная эндоплазматическая сеть. Клетки способны делиться. Размножаясь митозом хондробласты вытесняют часть клеток и постепенно дифференцируются в хондроциты.

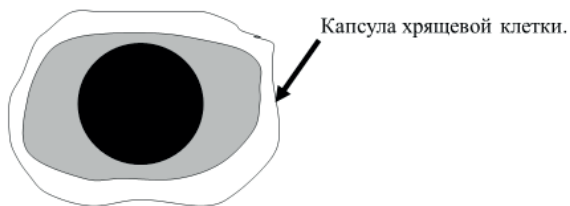
Хондробласты встречаются только во внутреннем (клеточном, камбиальном) слое надхрящницы (схема 18, рисунок 4.1).

Схема 18

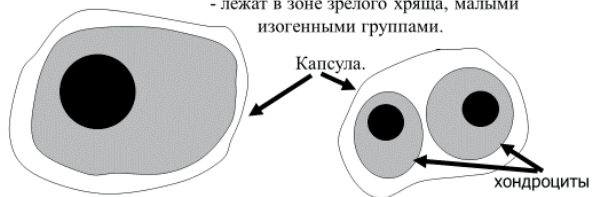
1. Хондробласты (схема) встречаются только во внутреннем (клеточном, камбиальном) слое надхрящницы.



2. Хондроциты с высоким ядерно-цитоплазматическим соотношением лежат в зоне молодого хряща.



3. Хондроциты со средним ядерно-цитоплазматическим отношением - лежат в зоне зрелого хряща, малыми изогенными группами.



4. Хондроциты с низким ядерно-цитоплазматическим отношением.

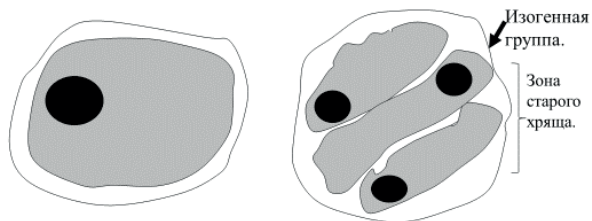


Рисунок 4.1 – Схематическое изображение хондробластов и хондроцитов

Функции – синтез межклеточного вещества, участие в периферическом (аппозиционном) росте хряща, способны к пролиферации и дифференцировке в хондроциты.

**Хондроциты** – основной вид клеток хрящевой ткани. Расположены в особых полостях (лакунах) в межклеточном веществе в одиночку или группами. Группы клеток, лежащие в общей полости, называются изогенными. Изогенные группы бывают малые, двойные и большие.

Различают три типа хондроцитов в изогенных группах (первый, второй, третий типы). Они отличаются размерами цитоплазмы, а их ядра имеют одинаковый диаметр.

**Первый тип** – хондроциты с высоким ядерно-цитоплазматическим отношением (площадь ядра больше площади цитоплазмы). Они имеют округлую форму. Ядро круглое, расположено в центре клетки. Цитоплазма содержит все органоиды общего значения, но они слабо развиты. Клетки способны к размножению и являются источником репродукции изогенных групп. Количество хондроцитов первого типа преобладает в молодом, развивающемся хряще.

**Второй тип** – хондроциты со средним ядерно-цитоплазматическим отношением (площадь ядра соответствует площади цитоплазмы). Клетки имеют овальную форму. Ядро круглое, расположено эксцентрично. В цитоплазме хондроцитов имеются все органоиды общего значения. Хорошо развита гладкая (агранулярная) эндоплазматическая сеть. Функция – образование и секреция гликозаминогликанов и протеогликанов межклеточного вещества.

**Третий тип** – хондроциты с низким ядерно-цитоплазматическим отношением (площадь ядра меньше площади цитоплазмы). Хондроциты имеют полигональную форму. Ядро круглое, расположено резко эксцентрично. Цитоплазма содержит все органоиды общего значения. Очень хорошо развита гранулярная эндоплазматическая сеть, в которой цилиндры и цистерны расположены параллельно друг другу, упорядоченно. Такая гранулярная эндоплазматическая сеть называется эргастоплазма.

Функция – образование и секреция белка, межклеточного вещества.

### **Межклеточное вещество хряща**

Межклеточное вещество хрящевой ткани состоит из волокон и основного вещества. Различают два вида волокон – коллагеновые (белок коллаген) и эластические (белок эластин) волокна. Основное вещество представлено белками, липидами, гликозамингликанами, протеогликанами, хондроитинсерной кислотой.

Если происходит минерализация межклеточного вещества, то хрящ погибает. В хрящевой ткани содержится 70–80 % воды, 10–15 % органических веществ и 4–7 % минеральных солей.

### **Классификация хрящевой ткани**

Различают три вида хрящевой ткани: гиалиновую, эластическую, волокнистую. Это деление хрящевой ткани основано на особенностях строения её межклеточного вещества.

### **Гиалиновая хрящевая ткань**

Во взрослом организме гиалиновая хрящевая ткань встречается в местах соединения рёбер с грудиной, в воздухоносных путях, на суставных поверхностях, в местах соединения эпифиза и диафиза трубчатых костей (метаэпифизарный хрящ), в гортани.

Гиалиновая хрящевая ткань называется также стекловидной в связи с её прозрачностью и голубовато-белым цветом. Строение гиалиновой хрящевой ткани различных органов имеет много общего (строение клеток, диффузное питание), но отличающееся расположением клеток, строением межклеточного вещества. Это наиболее твёрдый и упругий из всех видов хрящей. В связи с этим чаще говорят о хряще как об анатомическом образовании, а не о хрящевой ткани.

### Строение гиалинового хряща

Снаружи гиалиновый хрящ покрыт надхрящницей. Собственно хрящ состоит из трёх зон: зона молодого хряща, зона зрелого хряща, зона старого хряща (схема 19, рисунок 4.2). Особенностью собственно хряща является то, что он не имеет кровеносных сосудов, питание хряща осуществляется диффузно за счёт сосудистой сети надхрящницы.

Гиалиновая хрящевая ткань, как и любой другой вид хрящевой ткани, состоит из клеток, называемых хондробластами и хондроцитами, а также межклеточного вещества. Волокна межклеточного вещества представлены коллагеновыми волокнами, которые погружены в основное вещество, состоящее из кислых мукополисахаридов – гиалуриновой и хондроитинсерной кислот и их соединений с протеинами типа хондромукоида. При световой микроскопии коллагеновые волокна не видны из-за одинакового коэффициента преломления их и основного вещества. Коллагеновые волокна обнаруживаются лишь при поляризационной микроскопии, а также при специальной обработке хрящевой ткани.

Схема 19

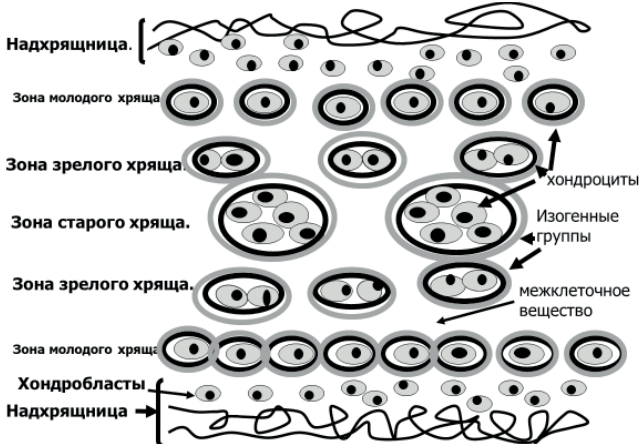


Рисунок 4.2 – Схематическое изображение строения гиалинового хряща

### ***Надхрящница, или перихондрий***

В надхрящнице выделяют два слоя: наружный (волокнистый) и внутренний (клеточный, камбиальный, хондробластический).

*Наружный слой* состоит из плотной волокнистой неоформленной соединительной ткани с кровеносными сосудами.

*Внутренний слой* содержит хондробласты.

**Собственно хрящ.** Под надхрящницей в поверхностном слое хряща располагается **зона молодого хряща**, представленная одиночно расположенными хондроцитами. Клетки окружены капсулой из коллагеновых волокон, пропитанных основным веществом. Межклеточное вещество оксифильно. **Зона зрелого хряща** представлена малыми двойными изогенными группами, окружёнными общей капсулой. Межклеточное вещество оксифильно и базофильно из-за неравномерного распределения химических компонентов межклеточного вещества – белков, хондроитинсерной кислоты и гликозаминогликанов. **Зона старого хряща** представлена большими изогенными группами, состоящими из 4-х хондроцитов, окружённых общей капсулой.

Межклеточное вещество базофильно. Эта зона располагается глубоко в хряще. С возрастом в результате изменений состава межклеточного вещества и отложения в нём солей кальция проницаемость его резко падает, что ведёт к дистрофическим изменениям и гибели клеток, расположенных в центре хряща.

### ***Гиалиновый хрящ суставной поверхности***

Особенность строения – отсутствие надхрящницы (схема 20, рисунок 4.3). Суставной хрящ снаружи покрыт: 1) блестящим слоем основного аморфного вещества, состоящего главным образом из протеогликанов. Глубже располагаются: 2) поверхностный клеточный слой, состоящий из малодифференцированных клеток, и 3) – волокнистый слой.

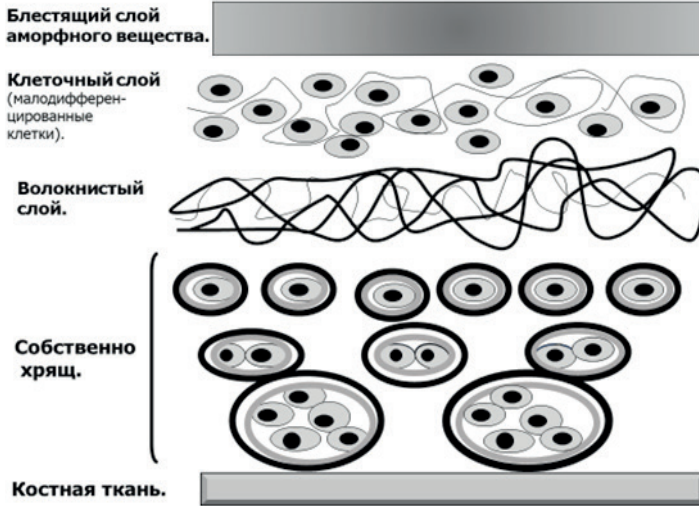


Рисунок 4.3 – Схематическое изображение строения гиалинового хряща суставной поверхности

В собственно хряще различают три зоны: наружную, среднюю, глубокую.

В наружной зоне расположены одиночно лежащие хондроциты. В средней зоне расположены изогнутые группы в виде колонок перпендикулярно поверхности. Глубокая зона суставного хряща состоит из кальцинированного хряща. Только в этой зоне обнаруживаются кровеносные сосуды.

Питание суставного хряща лишь частично осуществляется из сосудов глубокой зоны, а в основном из синовиальной жидкости полости сустава.

### Эластическая хрящевая ткань

Эластическая хрящевая ткань встречается в ушной раковине, в надгортаннике, в наружном слуховом проходе, в слуховых трубах.

Эластическая хрящевая ткань образует эластический, или сетчатый, хрящ (схема 21, рисунок 4.4). Она построена по тому же принципу, что и гиалиновая, но отличается от последней тем, что непрозрачна, окрашена в желтоватый цвет. Самое главное, в межклеточном веществе вместе с коллагеновыми волокнами располагается сеть эластических волокон, видимых в световой микроскоп. В зоне зрелого и старого хряща изогнутые группы расположены в виде колонок или «монетного столбика». Изогенных групп в эластическом хряще меньше, чем в гиалиновом. В эластическом хряще в отличие от гиалинового никогда не наблюдается отложение солей кальция и не происходит обызвествления.

Схема 21

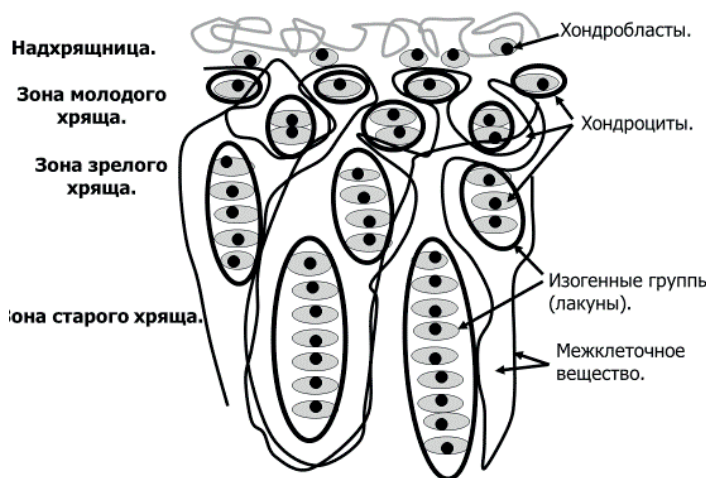


Рисунок 4.4 – Схематическое изображение строения гиалинового хряща суставной поверхности

### Волокнистая хрящевая ткань

Волокнистая хрящевая ткань образует волокнистый, или соединительно-тканый, хрящ (схема 22, рисунок 4.5). Этот вид хрящевой ткани встречается в межпозвоночных дисках, ниже-

челюстном суставе, а также в тех местах, где сухожилия и связки переходят в гиалиновый хрящ, прикрепляясь к костям.

Волокнистый хрящ построен из тех же структурных компонентов, что и гиалиновый, но с тем отличием, что коллагеновые волокна межклеточного вещества образуют настолько крупные пучки, что становятся видимыми при световой микроскопии. Межклеточное вещество содержит параллельно направленные видимые коллагеновые волокна.

Схема 22

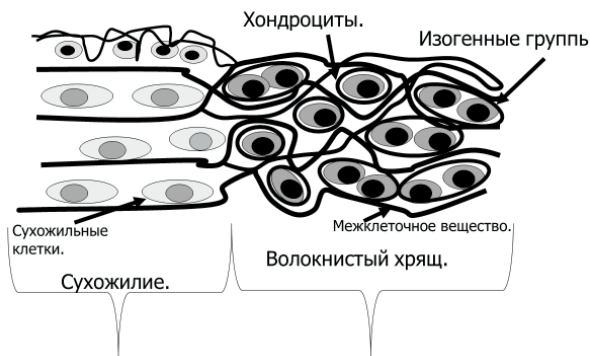


Рисунок 4.5 – Схематическое изображение строения волокнистого хряща

### Регенерация хрящевой ткани

Регенерация хрящевой ткани идёт за счёт надхрящницы, перicyты которой, располагаясь вокруг кровеносных сосудов, дифференцируются в хондробласты. Последние размножаются и дифференцируются. Однако этот процесс идёт очень медленно.

## **Тема 5. КОСТНАЯ ТКАНЬ**

Костная ткань – это скелетная соединительная ткань, указанный вид которой имеется у всех позвоночных животных и человека. Костная ткань выполняет опорную функцию, принимает участие в минеральном обмене, образуя костный скелет и скелет конечностей, определяет форму тела организма, защищает органы, расположенные в черепе, в грудной и тазовой полостях. Кости являются защитным аппаратом.

Костная ткань состоит из клеток и минерализованного межклеточного вещества.

Межклеточное вещество состоит из оссеиновых (коллагеновых) волокон и основного вещества. Межклеточное вещество содержит 33 % органических и 67 % неорганических веществ.

Органические и неорганические вещества в сочетании друг с другом дают очень прочную опорную ткань. Костная ткань обладает высокой прочностью и упругостью. Из всех разновидностей соединительных тканей костная ткань обладает наиболее выраженной опорной, механической, защитной функциями для внутренних органов, а также является депо солей кальция, фосфора и др.

### **Развитие костной ткани – остеогенез**

Источник развития – мезенхима склеротома дорзальной мезодермы. Костная ткань развивается из мезенхимы двумя способами: 1) прямой остеогенез – непосредственно из мезенхимы склеротома и 2) непрямого остеогенез – на месте ранее заложенного хряща.

## **Прямой остеогенез – развитие кости из мезенхимы**

Развитие кости из мезенхимы склеротома дорзальной мезодермы наблюдается при образовании костей лицевого черепа и покровных костей мозгового черепа.

Развитие костной ткани непосредственно из мезенхимы включает 4 стадии:

1 стадия – образование остеогенного островка;

2 стадия – остеоидная стадия, или стадия образования органической матрицы;

3 стадия – минерализация;

4 стадия – образование пластинчатой костной ткани (рисунков 5.1).

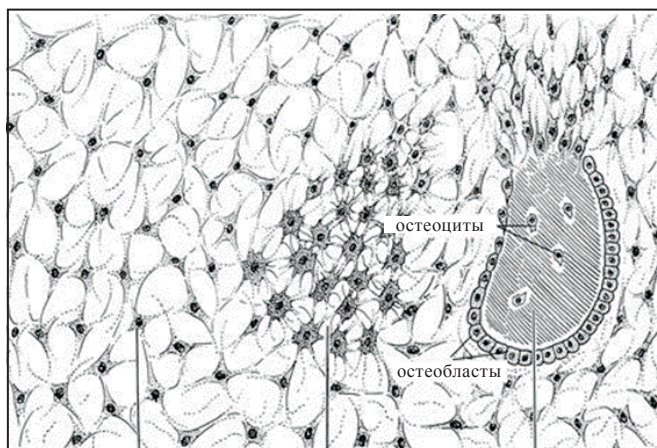
*1 стадия – образование остеогенного островка.* В первой стадии на месте закладки будущей кости клетки мезенхимы начинают интенсивно размножаться, образуя плотные скопления клеток – остеогенный островок.

*2 стадия – остеоидная стадия, или стадия образования органической матрицы.* В эту стадию происходит дифференцировка клеток островков. Клетки остеогенного островка дифференцируются в остеобласты – клетки, создающие кость. Вначале остеобласты образуют студневидное межклеточное вещество, в котором появляются тонкие коллагеновые волокна. С увеличением синтетической способности остеобласты интенсивно продуцируют аморфное межклеточное вещество и коллагеновые волокна. Эти волокна образуют тонкие первичные костные перекладины, вокруг которых располагаются остеобласты, продолжая образовывать новые коллагеновые волокна и аморфное межклеточное вещество.

*3 стадия – стадия минерализации.* Многие остеобласты, оказавшиеся между коллагеновыми волокнами, замуровываются в них и превращаются в костные клетки – остециты. Дальнейшее развитие костной ткани сопровождается обызвествлением межклеточного вещества. Этот процесс начинается с того, что в межклеточном веществе появляется большое количество фермента фосфатазы, который синтезируют остеобласты.

В дальнейшем образуется фосфат кальция, который вместе с карбонатом кальция откладывается в аморфном и волокнистом межклеточном веществе в виде мелких кристаллов. Формируется грубоволокнистая костная ткань, в которой коллагеновые волокна располагаются в различных направлениях.

**4 стадия – стадия развития пластинчатой костной ткани.** Внутри грубоволокнистой костной ткани возникают первичные остеоны – вокруг сосуда возникает подобие костных цилиндров, вставленных один в другой. С момента появления остеонов грубоволокнистая костная ткань перестаёт развиваться и заменяется пластинчатой костной тканью, в которой коллагеновые волокна располагаются упорядоченно.



мезенхима      остеогенный островок      грубоволокнистая кость

Рисунок 5.1 – Прямой остеогенез –  
развитие костной ткани из мезенхимы

### **Непрямой остеогенез – развитие кости на месте хряща**

По этому типу развиваются трубчатые кости, скелет. В процессе эмбрионального гистогенеза хрящевая ткань возникает раньше костной.

Различают 4 стадии развития кости на месте хряща (рисунок 5.2):

- 1 стадия – перихондральное окостенение;
- 2 стадия – стадия дистрофических изменений;
- 3 стадия – эндохондральное окостенение;
- 4 стадия – замена грубоволокнистой костной ткани на пластинчатую.

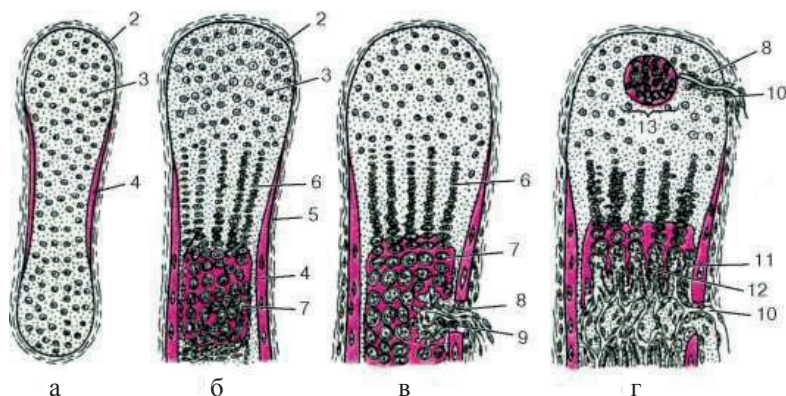


Рисунок 5.2 – Непрямой (хрящевой) остеогенез.

Образование хрящевой модели кости и перихондральной костной манжетки (по Ю. И. Афанасьеву): *a–г* – стадии остеогенеза.

- 1 – первичная хрящевая модель трубчатой кости;
- 2 – надхрящница;
- 3 – хрящевая ткань;
- 4 – перихондральная костная манжетка;
- 5 – надкостница;
- 6 – колонки хрящевых клеток;
- 7 – зона пузырчатых клеток;
- 8 – врастающая в хрящ мезенхима с дифференцирующимися остеокластами (9) и кровеносными капиллярами (10);
- 11 – остеобласты;
- 12 – эндохондрально образованная костная ткань;
- 13 – точка окостенения в эпифизе

**1 стадия – перихондральное окостенение.** Развитие костной ткани на месте хрящевой модели кости начинается с того, что в надхрящнице разрастаются кровеносные сосуды

и появляются остеобласты. Зачаток будущей кости состоит из эмбрионального гиалинового хряща, покрытого по периферии надхрящницей. Остеобласты в надхрящнице образуют грубоволокнистую костную ткань. Возникшая грубоволокнистая костная ткань называется костной манжеткой или перихондральным костным кольцом, так как кольцеобразно охватывает зачаток будущей кости, а сам процесс – перихондральное окостенение.

**2 стадия – стадия дистрофических изменений.** Образование костной манжетки нарушает питание хряща. Вследствие этого в центре хряща возникают дистрофические изменения. Хрящ разрушается, хондроциты вакуолизируются, их ядра пикнотизируются.

**3 стадия – эндохондральное окостенение.** Под влиянием ферментов, выделяемых остеокластами, происходит растворение хряща.

В дальнейшем остеобласты с кровеносными сосудами врастают через отверстия костной манжетки. В хряще возникают удлиненные пространства – полости резорбции, в которых поселяются остециты. Вокруг кровеносных сосудов начинают образовываться концентрические пластинки, состоящие из параллельно ориентированных коллагеновых волокон и минерализованного межклеточного вещества. Так возникают первичные остеоны. Процесс отложения кости внутри хрящевого зачатка называется эндохондральным окостенением. Такая кость имеет пластинчатое строение.

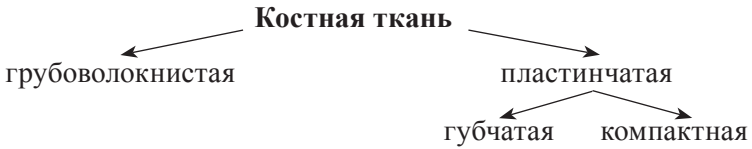
**4 стадия – замена грубоволокнистой костной ткани на пластинчатую.**

### **Классификация костной ткани**

Существует два основных типа костной ткани – *грубоволокнистая* и *пластинчатая*.

Различают два вида пластинчатой костной ткани – *губчатую* и *компактную*). Данные разновидности костной ткани различаются строением межклеточного вещества, в зависимости от расположения коллагеновых волокон в межклеточном веществе.

## Классификация костной ткани



## Строение костной ткани

Костная ткань состоит из клеток и межклеточного вещества. Различают три вида клеток – остеоциты, остеобласты и остеокласты.

**Остеоциты.** Во взрослом организме остеоциты являются основными клетками костной ткани. Они имеют отростчатую форму с многочисленными длинными цитоплазматическими отростками, которые контактируют с отростками других остеоцитов (рисунок 5.3). В цитоплазме содержатся органоиды общего значения, но они слабо развиты. Клеточного центра нет. Ядро овальной формы, расположено в центре клетки. Остеоциты не размножаются митозом. Костные клетки лежат в костных полостях или лакунах, которые повторяют контуры остеocyта. Канальцы костных полостей анастомозируют между собой. Функции – обеспечение целостности матрикса – межклеточного вещества, освобождение кальция из костной ткани.

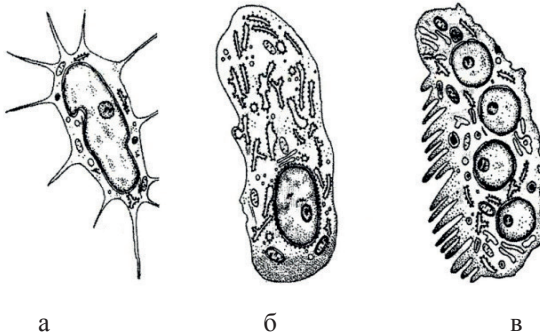


Рисунок 5.3 – Виды клеток костной ткани:  
а – остеоциты; б – остеобласты; в – остеокласты

**Остеобласты.** Это крупные клетки. Они бывают различной формы: кубической, пирамидальной, многоугольной. Ядро округлой или овальной формы, часто располагается эксцентрично. Цитоплазма содержит все органоиды общего значения. В цитоплазме остеобластов очень хорошо развита гранулярная эндоплазматическая сеть (эргастоплазма). Остеобласты не делятся, а дифференцируются в остеоциты. В сформировавшейся кости остеобласты встречаются только в глубоких слоях надкостницы и в местах регенерации костной ткани после её травмы.

Остеобласты – это клетки, создающие костную ткань.

Функции – синтез и секреция межклеточного вещества, участие в процессе минерализации.

**Остеокласты.** Источник развития – моноцит крови.

Остеокласт – крупная, многоядерная клетка неправильной формы.

Цитоплазма содержит все органоиды общего значения, хорошо развиты лизосомы. В остеокласте различают 4 зоны:

- 1) базальная – зона расположения ядер и органоидов;
- 2) везикулярная – зона расположения лизосом;
- 3) светлая – зона цитоплазмы без органоидов;
- 4) гофрированная каёмка – представлена цитоплазматическими выростами.

Остеокласты – клетки, разрушающие кость. Это костный макрофаг. Они содержатся в эндосте, выстилающем кость со стороны костного мозга. Функция – лизис, резорбция костной ткани.

### **Грубоволокнистая костная ткань**

У взрослых грубоволокнистую костную ткань можно обнаружить на месте черепных швов, в местах прикрепления сухожилий к костям. В этой ткани оссеиновые (коллагеновые) волокна, собранные в толстые, грубые пучки, располагаются в межклеточном веществе в различных направлениях.

Грубоволокнистая костная ткань представлена остеоцитами, которые контактируют друг с другом своими отростками (рисунок 5.4). Остеоциты находятся в костных полостях или лакунах, с длинными анастомозирующими каналцами.

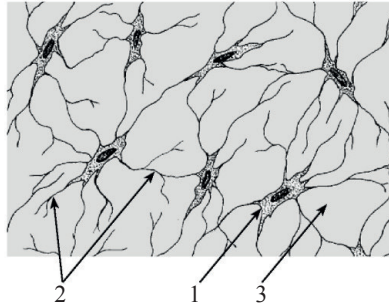


Рисунок 5.4 – Грубоволокнистая костная ткань:  
 1 – тело остеоцита; 2 – отростки остеоцита,  
 3 – межклеточное вещество

**Пластинчатая губчатая костная ткань** состоит из костных пластинок, которые идут в различных направлениях (рисунок 5.5). Этот вид костной ткани характерен для эпифизов трубчатых костей.

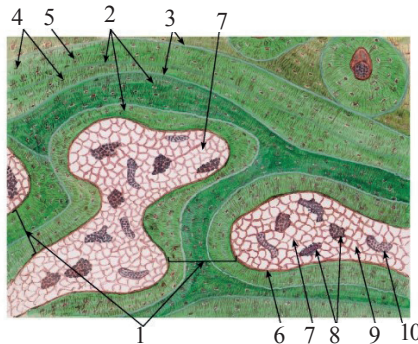


Рисунок 5.5 – Пластинчатая костная ткань. Участок губчатого вещества (диафиз декальцинированной трубчатой кости):  
 1 – костные трабекулы; 2 – пакеты костных пластинок;  
 3 – цементирующие линии; 4 – лакуны остеоцитов, содержащие их тела; 5 – костные каналы с отростками остеоцитов;  
 6 – эндост; 7 – межтрабекулярные пространства;  
 8 – костный мозг; 9 – жировая ткань; 10 – кровеносный сосуд.  
 Окраска: тионин-пикриновая кислота

В костных пластинках коллагеновые волокна располагаются под углом  $90^\circ$  по отношению к соседней костной пластинке. Остеоциты лежат между костными пластинками, пронизывая их костными каналцами. Каждая пластинка состоит из параллельно расположенных оссеиновых (коллагеновых) волокон.

**Пластинчатая компактная костная ткань** состоит из костных пластинок, которые упорядоченно (компактно) прилегают друг к другу. Этот вид ткани можно обнаружить в диафизе или средней части трубчатых костей.

### Строение диафиза

В диафизе различают следующие слои: надкостница, наружный слой общих генеральных пластин, остеонный слой, внутренний слой общих генеральных пластин, эндост (рисунок 5.6).

**Надкостница или периост.** В надкостнице различают два слоя: наружный (волокнистый) и внутренний (клеточный). Наружный слой образован плотной волокнистой неоформленной соединительной тканью с кровеносными сосудами, питающими кость (рисунок 5.7).

Внутренний (клеточный, камбиальный) слой содержит остеобласты различной степени дифференцировки.

Надкостница связывает кость с окружающими тканями и принимает участие в её трофике, развитии, росте и регенерации.

**Наружный слой общих или генеральных пластин** состоит из нескольких слоёв костных пластинок, располагающихся параллельно.

**Остеонный** – средний слой, образован остеонами – концентрически наслоенными вокруг сосудов костными пластинками (рисунок 5.8). В среднем слое костные пластинки располагаются главным образом в остеонах, формируя остеонные пластинки, а также вставочные пластинки, лежащие между остеонами.

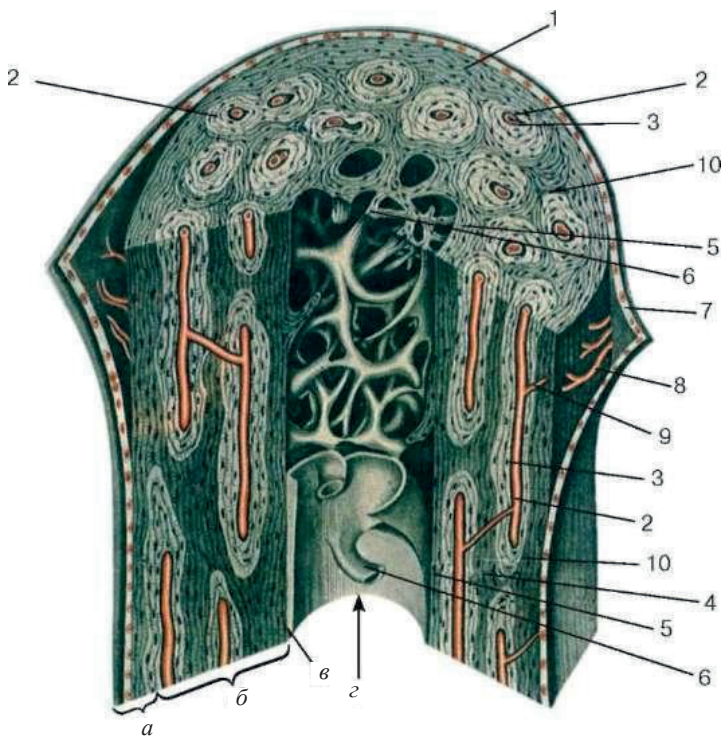


Рисунок 5.6 – Строение трубчатой кости (по В.Г. Елисееву, Ю.И. Афанасьеву, Е.Ф. Котовскому):  
*a* – надкостница; *б* – компактное вещество кости; *в* – эндост;  
*г* – костномозговая полость. 1 – слой наружных общих пластинок;  
 2 – остеон; 3 – канал остеона; 4 – вставочные пластинки;  
 5 – слой внутренних общих пластинок;  
 6 – костная трабекула губчатого вещества;  
 7 – волокнистый слой надкостницы;  
 8 – кровеносные сосуды надкостницы;  
 9 – прободающий канал; 10 – остеоциты



Рисунок 5.7 – Надкостница (по Ю. И. Афанасьеву):  
 1 – наружный (волокнистый) слой;  
 2 – внутренний (клеточный) слой; 3 – остеогенные клетки;  
 4 – костная ткань

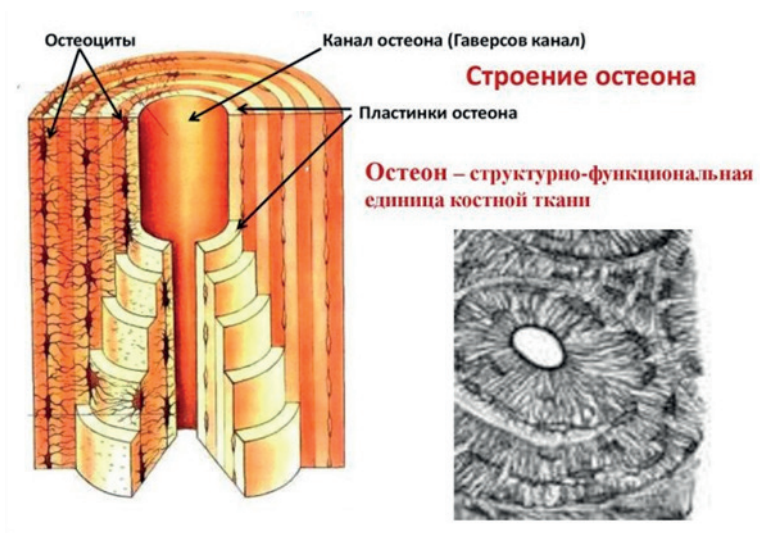


Рисунок 5.8 – Строение остеона костной ткани

**Остеон** – структурно-функциональная единица диафиза кости. Остеон – концентрические слои костных пластинок, располагающиеся вокруг центрального канала остеона, или Гаверсова канала, в котором проходят кровеносные сосуды микроциркуляторного русла (рисунок 5.9). Центральные каналы анастомозируют друг с другом. Соединяющие каналы называют прободающими (питательными), или Фолькмановскими каналами. Каждый остеон ограничен от соседних остеонов так называемой спаечной линией. Между остеонами наблюдаются остатки разрушенных остеонов или вставочные (интерстициальные) костные пластинки.

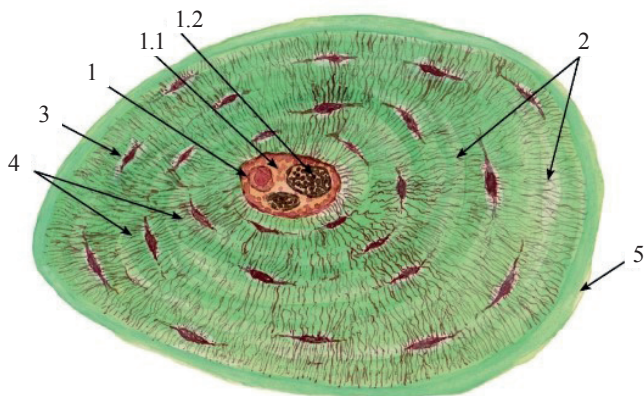


Рисунок 5.9 – Поперечный срез остеона (диафиз декальцинированной трубчатой кости):

- 1 – канал остеона: 1.1 – соединительная ткань;
- 1.2 – кровеносные сосуды; 2 – концентрические костные пластинки;
- 3 – лакуна остеócита, содержащее его тело;
- 4 – костные каналцы с отростками остеócитов;
- 5 – цементирующая линия.

Окраска: тионин-пикриновая кислота

**Внутренний слой общих, или генеральных пластин** состоит из нескольких слоёв костных пластинок, располагающихся параллельно. Внутренние общие пластинки хорошо развиты

только там, где компактное вещество кости непосредственно граничит с костномозговой полостью.

**Эндост** образован рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью, а также содержит большое количество остеокластов. Это оболочка, выстилающая кость со стороны костного мозга.

### Регенерация костной ткани

**Физиологическая регенерация** костной ткани происходит в течение всей жизни. Она связана с процессами разрушения и созидания (рисунок 5.10). Одной из причин, вызывающих процесс перестройки остеонов, является изменение физической нагрузки на кость в течение жизни. Отсутствие физической нагрузки на костную ткань (продолжительная иммобилизация, пребывание в состоянии невесомости) приводит к повышению функции остеокластов и выведению солей.

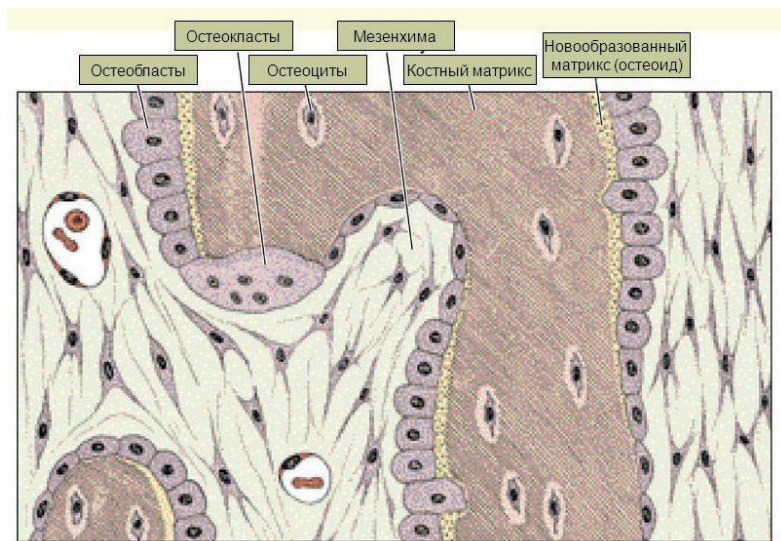


Рисунок 5.10 – Физиологическая регенерация костной ткани

Большое влияние на костную ткань оказывает пищевой режим. Если в питании человека мало витамина D, то кальций, поступающий с пищей, не всасывается или плохо всасывается в желудочно-кишечном тракте, что вызывает остеопороз и кости легко ломаются. При недостаточном количестве витамина С происходит снижение образования коллагеновых волокон, что приводит к невозможности образования костных пластинок.

Иногда у женщин после наступления климактерического периода развивается остеопороз, связанный с недостатком эстрогена.

Под влиянием остеокластов, активированных различными факторами, костные пластинки остеона разрушаются и на его месте образуется полость. Этот процесс называется резорбцией костной ткани.

В образовавшейся полости вокруг оставшегося сосуда появляются остеобласты и начинается построение новых пластинок, концентрически наслаивающихся друг на друга (остеоны). Между остеонами располагаются вставочные пластинки – это остатки ранее разрушенных остеонов.

**Репаративная регенерация** костной ткани происходит при повреждении кости. Нарушение целостности кости сопровождается повреждением костных пластинок, кровеносных сосудов, нервов, надкостницы (рисунок 5.11). В зоне повреждения костная ткань вследствие нарушения кровообращения отмирает. В надкостнице и эндосте, а также вокруг кровеносных сосудов уже через два дня после повреждения наблюдается массовое размножение перицитов, которые затем дифференцируются в остеобласты. Они, в свою очередь, начинают образовывать грубоволокнистую костную ткань, соединяющую обломки кости. При значительных нарушениях целостности кости, с большим повреждением кровеносных сосудов, на месте дефекта развивается вначале хрящевая ткань, которая затем заменяется костной тканью. Хрящевая ткань и костная ткань, образующиеся на месте дефекта, называются костной мозолью. Костная мозоль заменяется костными пластинками и превращается в пластинчатую костную ткань.

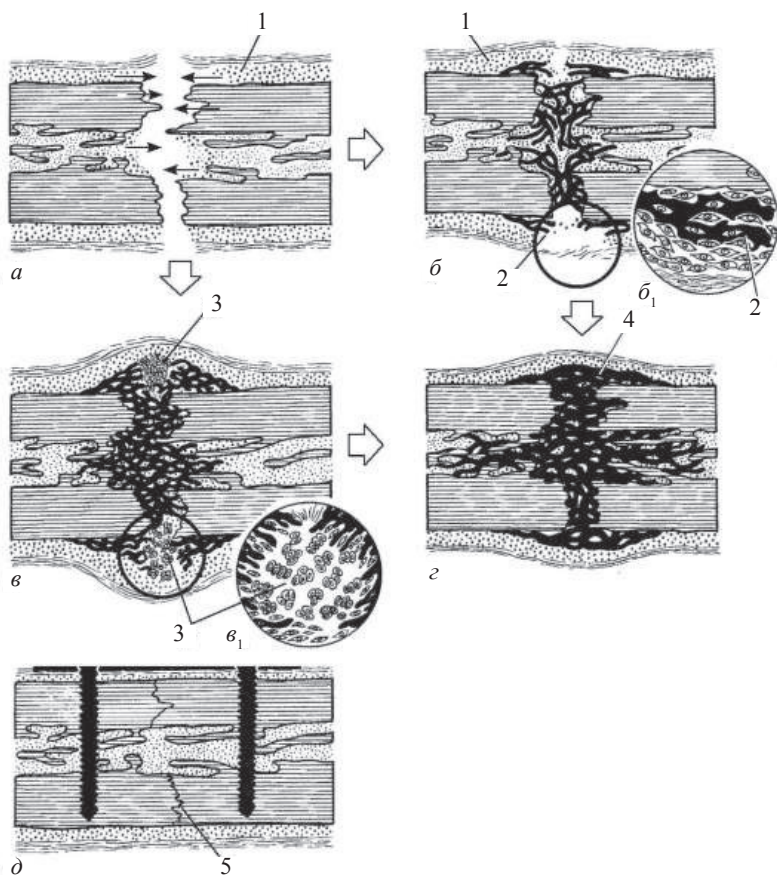


Рисунок 5.11 – Посттравматическая регенерация трубчатой кости:  
*а* – локализация травмы; *б-г* – последовательные стадии регенерации без жесткой фиксации репонированных костей (*б<sub>1</sub>*, *в<sub>1</sub>* – фрагменты);  
*д* – регенерация после фиксации отломков.

1 – надкостница; 2 – перекладины из грубоволокнистой костной ткани; 3 – соединительно-тканый регенерат с островками хрящевой ткани; 4 – костный регенерат из грубоволокнистой костной ткани; 5 – линия сращения  
 (по Р. В. Крстичу, с изменениями)

## Тема 6. МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ

Мышечная ткань возникла в процессе исторического развития многоклеточных организмов на более поздних стадиях, чем рассмотренные ранее эпителиальные и соединительная ткани. Главная функция мышечных тканей – обеспечение перемещения в пространстве организма в целом и его частей. Мышечная ткань тесно связана с нервной тканью как в филогенезе, так и в онтогенезе. Связи этих двух тканей выражаются в их одновременном появлении в филогенезе у одних и тех же систематических групп многоклеточных организмов. Становление мышечной и нервной ткани в онтогенезе идёт также параллельно. Мышечная ткань тесно связана с нервной тканью не только структурно, но и функционально. Обе ткани характеризуются хорошо выраженной возбудимостью и способностью к распространению возбуждения.

**Генетическая классификация мышечной ткани** (классификация по происхождению, таблица 6.1).

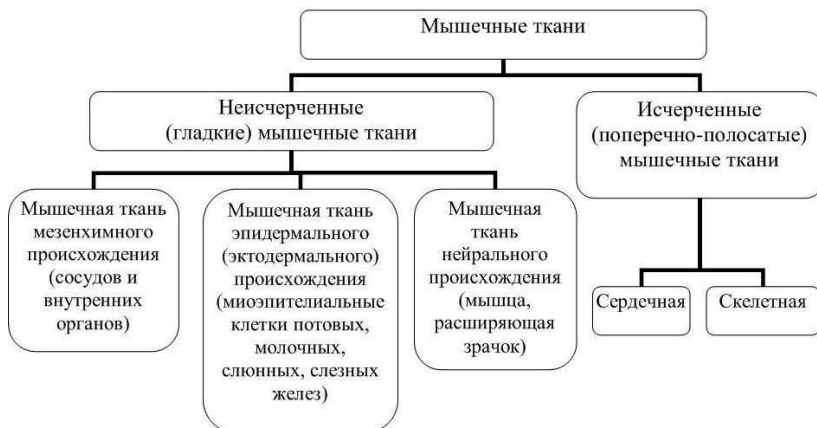
Таблица 6.1 – Гистогенетическая классификация мышечных тканей

Эктодермальная ткань		Мезодермальная ткань		
эпидермальная	нейральная	спланхнотомная	миотомная	целомическая
Гладкие мышечные клетки экзокринных желез	Гладкие мышечные клетки радужной оболочки глаза	Гладкие мышечные клетки во внутренних органах и сосудах	Поперечно-полосатые мышечные волокна	Поперечно-полосатые сердечные мышечные клетки

Мышечная ткань развивается из пяти источников и подразделяется на 5 гистогенетических типов:

- 1) мезенхимные – развиваются из мезенхимы;
- 2) эпидермальные – развиваются из кожной эктодермы;
- 3) нейральные – развивается из нервной трубки;
- 4) целомические – развиваются из висцерального листка спланхнотома;
- 5) соматические – развиваются из сомитов (миотом).

### Морфологическая классификация мышечной ткани (по строению миофибрилл)



Все мышечные ткани в зависимости от структуры органелл сокращения (миофибрилл) делятся на две группы – гладкие и поперечнополосатые. **Гладкие** (неисчерченные) мышечные ткани содержат сократительные миофибриллы, не имеющие поперечной исчерченности. Гладкая мышечная ткань делится на **собственно гладкую, миоэпителиальную** и **мионейральную** мышечные ткани.

**Поперечнополосатые** (исчерченные) мышечные ткани содержат упорядоченно расположенные миофибриллы с поперечной исчерченностью. В свою очередь, поперечнополосатая

мышечная ткань разделяется на сердечную и скелетную. Исчерченные мышечные ткани сокращаются быстрее, чем гладкие.

## **Собственно гладкая мышечная ткань**

### **Развитие**

Собственно гладкая мышечная ткань развивается из мезенхимы вентральной мезодермы – спланхнотома. В этом эмбриональном зачатке клетки мезенхимы интенсивно размножаются, у них уменьшается количество отростков, клетки приобретают удлинённую веретеновидную форму и сближаются. Дифференциация клеток мезенхимы в миообласти начинается с момента появления в их цитоплазме первых миофибрилл.

В дальнейшем количество миофибрилл увеличивается и миообласти превращаются в клетки гладкой мышечной ткани – миоциты. К девятой неделе эмбрионального развития человека гладкомышечная ткань приобретает все дефинитивные черты строения. Дифференцировка гладкой мышечной ткани сопровождается сближением гладкомышечных клеток до очень плотного, обычно послойного расположения.

### **Строение собственно гладкой мышечной ткани**

**Собственно гладкая** мышечная ткань состоит из гладких мышечных клеток – миоцитов. Миоцит имеет веретеновидную форму в большинстве, иногда звёздчатую форму (матка) или по форме расщеплённых на концах веретён (мочевой пузырь).

В центре миоцита располагается удлинённое, палочковидное ядро. При сокращении клетки ядро может приобрести штопорообразную форму (рисунок 6.1).

Цитоплазма миоцита содержит все органоиды общего значения и органоид специального значения – *гладкие миофибриллы*. Миофибриллы состоят из миофиламентов, которые в гладкой мышечной клетке не имеют строгой упорядоченности,

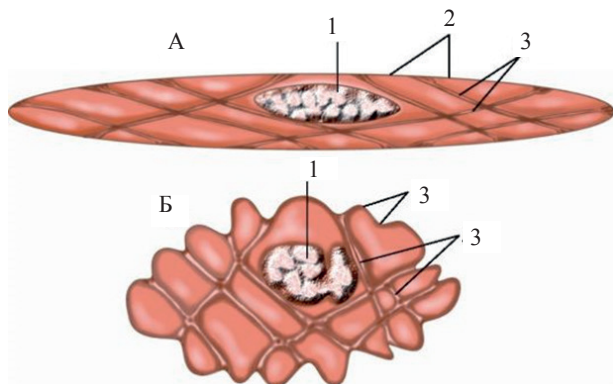


Рисунок 6.1 – Гладкая мышечная клетка (миоцит) в расслабленном (А) и сокращенном (Б) состояниях: 1 – ядро; 2 – плотные поля (прикрепительные тельца), прикрепленные к цитолемме; 3 – промежуточные филаменты (по А. Хэму и Д. Кормаку)

а разбросаны по всей цитоплазме. Различают два вида миофиламентов – тонкие актиновые и толстые миозиновые, которые прикрепляются к цитолемме. Цитолемма образует многочисленные впячивания – пиноцитозные пузырьки. Миоциты плотно прилегают друг к другу и соединяются при помощи щелевидных соединений (нексусов). Между клетками располагается опорная строма – коллагеновые и эластические волокна, образующие плотные сети вокруг каждой клетки. Гладкие мышечные клетки объединяются в пучки, состоящие из 10–12 клеток. Группы гладких мышечных клеток объединяются при помощи рыхлой волокнистой неоформленной соединительной ткани, между которыми проходят сосуды и нервы (рисунок 6.2).

Гладкая мышечная ткань входит в состав мышц, расположенных в стенках сосудов и полых внутренних органов (пищеварительной трубки, легких, бронхиального дерева, мочеполовых органов). Она сокращается медленно (непроизвольно) и может длительное время находиться в состоянии сокращения, которое называется тоническим сокращением.



Рисунок 6.2 – Гладкомышечная ткань

### Регенерация мышечной ткани

Различают два вида регенерации – физиологическую и репаративную. *Физиологическая регенерация* – это восстановление тканей в здоровом организме. *Репаративная регенерация* – восстановление тканей после повреждения.

Физиологическая регенерация собственно гладкой мышечной ткани идёт путём:

- гиперплазии – увеличение количества клеток в результате митотического деления;
- компенсаторной гипертрофии – увеличение размеров клеток в условиях повышенных функциональных нагрузок (в матке во время беременности миоциты увеличиваются в размерах в 10 раз – от 50 до 500 мкм в длину);
- фибробласты соединительной ткани превращаются в миобласты, а затем в клетки гладкой мышечной ткани;
- перициты, сопровождающие капилляры, дифференцируются в миобласты, а потом – в миоциты.

При репаративной регенерации восстановление ткани происходит теми же путями.

### Миоэпителиальная мышечная ткань

Источник развития – кожная эктодерма.

Структурно-функциональная единица – миоэпителиальная клетка, которая имеет звездчатую форму и охватывает

отростками секреторные отделы и мелкие выводные протоки экзокринных желёз. Их называют также корзинчатыми. Ядро располагается в центре клетки, цитоплазма содержит все органоиды общего значения, а в отростках – органоиды специального значения – миофибриллы, не имеющие поперечной исчерченности, в виде гладких нитей.

Миоэпителиальные клетки при сокращении сдавливают секреторные концевые отделы и, следовательно, облегчают выделение из них секрета. Эти клетки непосредственно прилегают к секреторным эпителиальным клеткам концевых отделов желёз и сверху покрыты общей базальной мембраной. Основная функция миоэпителиальных клеток – это способность сокращаться. Они располагаются в потовых, молочных, слюнных и слёзных железах (рисунок 6.3).

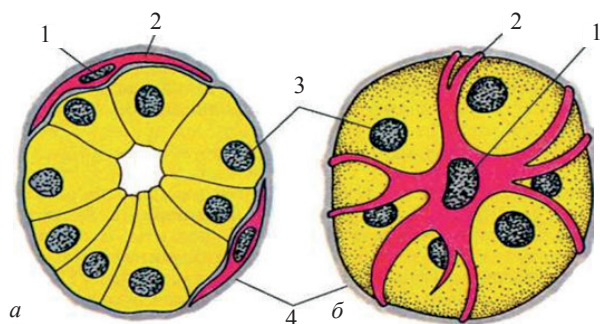


Рисунок 6.3 – Миоэпителиальные клетки слюнной железы (схема по Г.С. Катинасу)

### **Мионевральная мышечная ткань**

Источник развития – нервная трубка. Структурно-функциональная единица – мионевральные клетки. Мионевральные клетки имеют веретеновидную форму. Цитоплазма содержит все органоиды общего значения и органоид специального значения – гладкие миофибриллы (рисунок 6.4).



Рисунок 6.4 – Миоэпителиальная ткань: А – радужки; Б – цилиарного тела; В – цилиарного тела при большем увеличении; Г – пигментоцит

Различают два вида миоэпителиальных клеток: *сфинктеры* и *дилататоры*. Они входят в состав двух мышц радужки глаза – суживающей и расширяющей зрачок. Сфинктеры – мышцы, суживающие зрачок, расположены продольно зрачку. Дилататоры – мышцы, расширяющие зрачок, расположены перпендикулярно зрачку.

### Сердечная поперечнополосатая мышечная ткань

Эта ткань входит в состав миокарда сердца. Источник развития – миоэпикардальная пластинка. Развитие поперечнополосатой сердечной рабочей мышечной ткани происходит из несегментированной мезодермы, из висцерального листка

спланхнотомы. Висцеральный листок спланхнотомы образует закладку сердца, называемую миоэпикардальной пластинкой (рисунок 6.5). Из её клеточного материала возникает поперечно-полосатая сердечная рабочая мышечная ткань.



Рисунок 6.5 – Источники развития сердечной мышечной ткани

Клетки мезенхимы миоэпикардальной пластинки дифференцируются в миобласты, которые приобретают способность к сокращению. В дальнейшем, с появлением в цитоплазме миобластов миофибрилл, они превращаются в кардиомиоциты, имеющие поперечную исчерченность. Кардиомиоциты способны митотически делиться только в эмбриогенезе. Часть из них дифференцируется в кардиомиоциты сердечной проводящей мышечной ткани. У проводящих кардиомиоцитов не наблюдается дальнейшего увеличения количества миофибрилл и митохондрий. В ходе гистогенеза дифференцируются сократительные и проводящие кардиомиоциты, а также секреторные предсердные кардиомиоциты.

## Строение сократительных кардиомиоцитов

Основная масса миокарда состоит из поперечнополосатой сердечной рабочей мышечной ткани, которая состоит из мышечных клеток – сократительных рабочих *кардиомиоцитов* (рисунок 6.6).

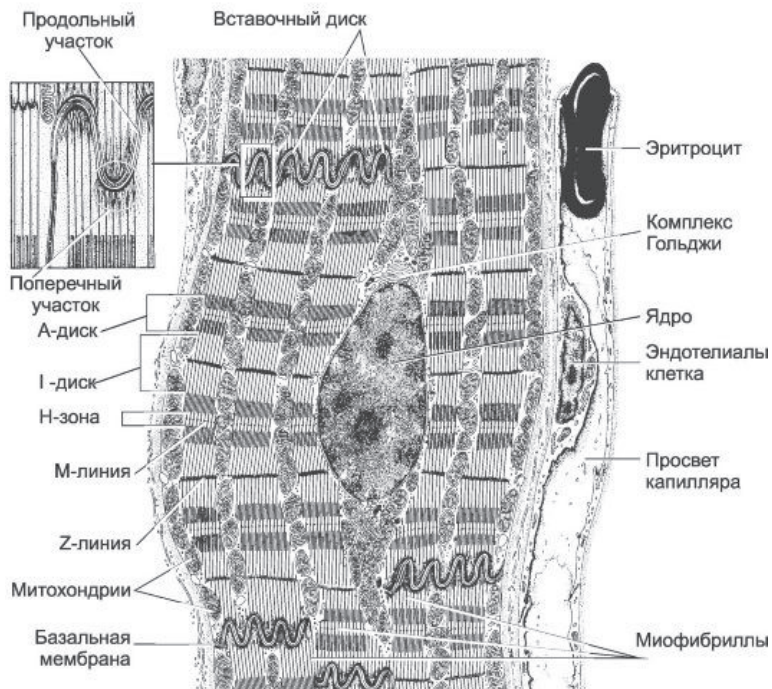


Рисунок 6.6 – Схема строения кардиомиоцита

Кардиомиоциты имеют прямоугольную форму. Ядро овальной формы, располагается в центральной части клетки. Цитоплазма содержит все органоиды общего значения, органоид специального значения – миофибриллы, а также включения миоглобина, гликогена и липидов. Для кардиомиоцита характерно обилие митохондрий, миофибриллы располагаются продольно, упорядоченно, на периферии клетки. Кардиомиоциты не способны делиться.

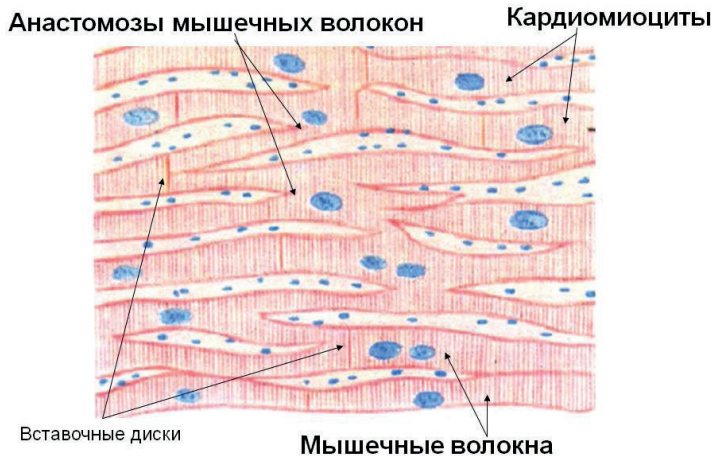


Рисунок 6.7 – Строение сердечного синцития



Рисунок 6.8 – Сердечная мышечная ткань

Цитолемма образует глубокие каналообразные впячивания – Т-губочки, в которые заходит и базальная мембрана, покрывающая снаружи поверхность кардиомиоцита. Кардиомиоциты соединяются между собой при помощи особых соединений, называемых вставочными дисками. Каждый вставочный диск имеет вид зигзагообразной линии, или пальцевидных впячиваний (по типу «замка»). Вставочный диск построен неодинаково: на поперечных участках различают соединения – десмосомы, а на продольных участках – щелевые контакты (нексусы). Кардиомиоциты связаны посредством отростков в виде сети, образуя функциональный синцитий и способствуя синхронизации сокращения (рисунки 6.7, 6.8).

Эти клетки окружены прослойками рыхлой волокнистой неоформленной соединительной ткани (РВНСТ). В РВНСТ располагается очень много кровеносных сосудов, контактирующих с кардиомиоцитами.

### **Строение проводящих атипичных кардиомиоцитов**

Проводящие кардиомиоциты могут иметь круглую, многоугольную, уплощённую, овальную, веретеновидную, грушевидную формы и крупные размеры (рисунок 6.9). Ядро расположено немного эксцентрично. Цитоплазма содержит все органеллы общего значения, органоид специального значения – миофибриллы. Митохондрий в проводящих кардиомиоцитах очень мало, отсутствует Т-система. Миофибриллы немногочисленные, не имеют строго линейной ориентации, перекрещиваются под острым углом. Поперечная исчерченность кардиомиоцитов выражена очень слабо. Все перечисленные особенности строения говорят о том, что эта разновидность сердечной мышечной ткани не способна к активному сокращению.

Основная функция проводящих кардиомиоцитов состоит в том, что они воспринимают возбуждающие импульсы и передают их к сократительным рабочим кардиомиоцитам. Атипичные кардиомиоциты формируют проводящую систему сердца. Располагаются группами, окружённые прослойками рыхлой волокнистой неоформленной соединительной ткани.



Рисунок 6.9 – Виды кардиомиоцитов. А:  
 а – водители ритма (пейсмеккерные);  
 б – переходные, в – кардиомиоциты из пучка Гиса;  
 г – проводящие волокна Пуркинье;  
 Б – типичные и атипичные кардиомиоциты

### Строение секреторных кардиомиоцитов

Предсердные кардиомиоциты имеют отростчатую форму. Цитоплазма содержит все органеллы общего значения и органоид специального значения – миофибриллы. В предсердных кардиомиоцитах мало митохондрий и миофибрилл. Отличительной особенностью этих кардиомиоцитов является относительно хорошо развитая гранулярная эндоплазматическая сеть. Предсердные кардиомиоциты секретируют вещество – натрийуретический фактор. Натрийуретический фактор увеличивает выведение ионов натрия почками и снижает артериальное давления.

### Регенерация сердечной мышечной ткани

**Физиологическая** регенерация осуществляется в миокарде главным образом путём внутриклеточной регенерации, без увеличения количества клеток. При повышенных систематических функциональных нагрузках общее количество клеток

не возрастает, но увеличивается их размер, происходит функциональная компенсаторная гипертрофия.

При *репаративной* регенерации незначительно повреждённая сердечная мышечная ткань замещается вначале рыхлой, а затем плотной волокнистой неоформленной соединительной тканью. Значительные повреждения миокарда оказываются смертельными.

Если кардиомиоциты гибнут (инфаркт) вследствие травмы или прекращения поступления по кровеносным сосудам питательных веществ и кислорода, то они не восстанавливаются.

Дефекты миокарда зарастают соединительной (рубцовой) тканью (рисунок 6.10).

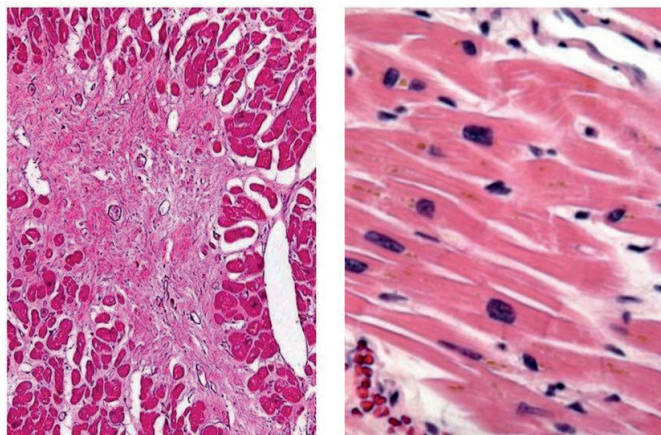


Рисунок 6.10 – Регенерация миокарда

### **Скелетная поперечнополосатая мышечная ткань**

Скелетная произвольная мышечная ткань у млекопитающих животных и человека входит в состав мускулатуры скелета, мышц: лица, рта, языка, глотки, верхней трети пищевода.

## Развитие скелетной мышечной ткани (по Студнитскому А.Н.)

Источник развития – дорзальная сегментированная мезодерма – сомит миотом (рисунк 6.11).

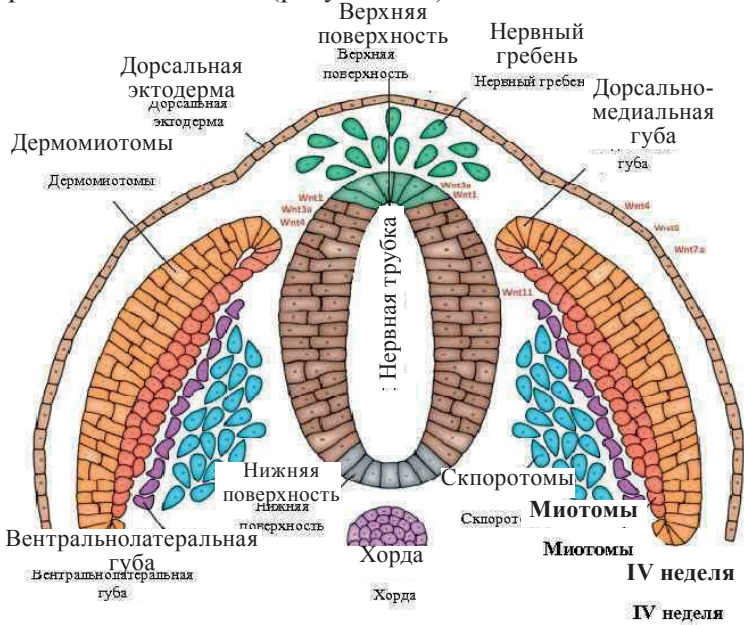


Рисунок 6.11 – Источник развития скелетной мышечной ткани

Скелетная мышечная ткань проходит в своем развитии три стадии.

**1-я стадия – стадия развития миобластов, или генерации миобластов.**

Клетки центральных участков миотомов, размножаясь, образуют плотную клеточную массу, в их цитоплазме появляются миофибриллы, и эти клетки дифференцируются в миобласты, которые уже способны к сокращению.

Далее миобласты начинают мигрировать из миотомов в окружающую их мезенхиму. Количество миофибрилл в них увеличивается. Их дифференцировка продолжается в местах закладки будущих мышц. При этом возникают две линии дифференцировки. Клетки одной линии остаются самостоятельными, дифференцируются в миосателлитоциты. Клетки другой линии делятся митозом. Из одного миобласта в результате митотического деления образуется 8 миобластов. (рисунок 6.12).

### **2 стадия – стадия мышечной трубки.**

В процессе дифференцировки миобластов они сливаются друг с другом и образуют многоядерные симпласты. Последние удлиняются, их саркоплазма и ядра занимают центральное положение, а миофибриллы располагаются по периферии. Такие миосимпласты называются мышечными трубочками. К поверхности миосимпласта прилежат миосателлитоциты. Параллельно с развитием скелетной мышечной ткани развивается соединительная ткань, формирующая соединительнотканную капсулу.

### **3 стадия – стадия мышечного волокна.**

В процессе дальнейшего развития мышечных трубок наблюдается возрастание количества миофибрилл в саркоплазме, возникает поперечная исчерченность. В дальнейшем миофибриллы оттесняют ядра из центра на периферию и занимают центральное положение. Мышечные трубки превращаются в поперечно-полосатые мышечные волокна.

Поперечнополосатое мышечное волокно (мион) – это удлинённый многоядерный симпласт, к которому прилежат миосателлиты, окружаясь соединительно-тканной капсулой, в которую врастают кровеносные сосуды и нервы.

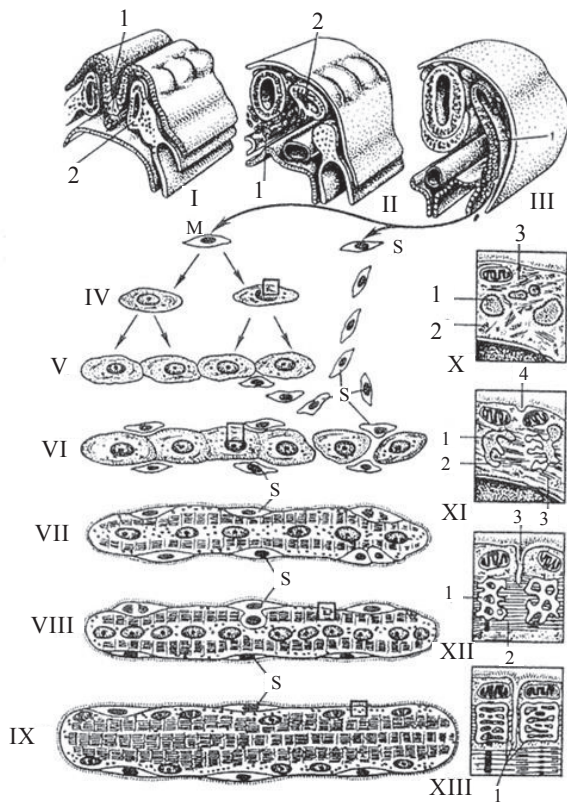


Рисунок 6.12 – Гистогенез скелетной ткани:

I – ранняя стадия: 1 – углубление нервной трубки, 2 – образование сомитов; II – образование склеротома: 1 – хорда, 2 – сомиты;

III – образование миотомов; IV – деление миобластов;

V – объединение миобластов; VI – образование мышечных трубочек; VII – неслившиеся миобласты S под базальной мембраной мышечных трубочек; VIII – формирование волокна; IX – мышечное волокно;

X–XIII – ультраструктура фрагментов клеток и волокон в процессе гистогенеза: X – миобласт с грЭПС, XI – миобласт с грЭПС, глЭПС, миофиламентами, вдавлением плазмолеммы;

XII – фрагмент незрелого мышечного волокна с саркоплазматическим ретикулумом, миофиламентами, закладкой T-каналов; XIII – закладка мышечного волокна с триадой

## Строение скелетной мышечной ткани

Структурно-функциональной единицей скелетной мышечной ткани является **поперечнополосатое скелетное мышечное волокно**, или **мион** (миосимпласт, схема 23, рисунок 6.13).

Схема 23

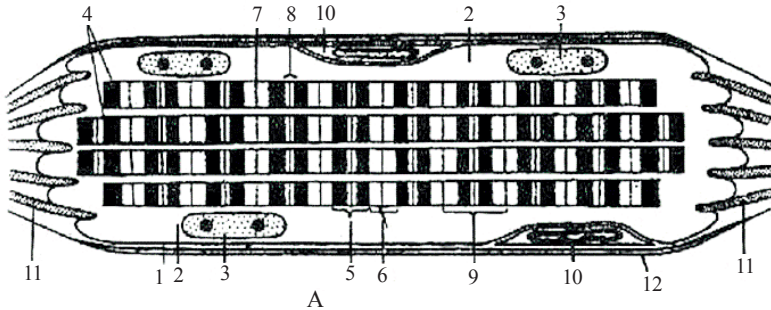


Рисунок 6. 13 – Поперечнополосатые мышечные волокна – миосимпласт: 1 – плазмолемма; 2. – саркоплазма; 3 – ядра миосимпласта; 4 – миофибриллы; 5 – анизотропный диск (диск А); 6 – изотропный диск (полоска I); 7 – телофрагма (линия Z); 8 – светлая зона (полоса H), в середине которой проходит мезофрагма (линия M); 9 – саркомер; 10 – миосателлиоцит; 11 – сухожильные волокна; 12 – базальная мембрана

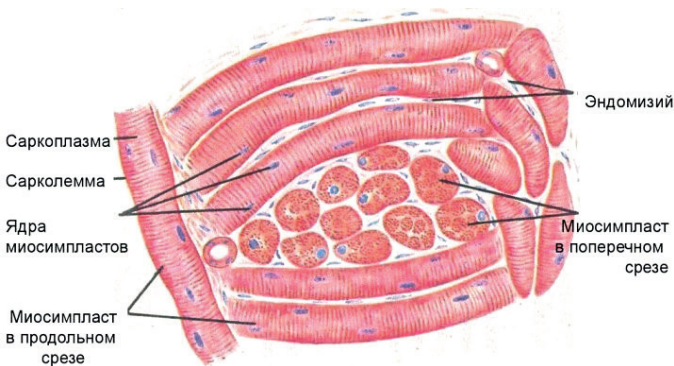


Рисунок 6.14 – Строение поперечнополосатой мускулатуры человека

Поперечнополосатое мышечное волокно имеет цилиндрическую форму с закругленными концами или концы волокна образуют несколько небольших отростков. Оболочка скелетного мышечного волокна называется *сарколеммой* (рисунок 6.14). К сарколемме прилежат миосателлитоциты, а снаружи лежит базальная мембрана и окружающая соединительная ткань. Под сарколеммой располагаются овальные ядра, которых имеется от нескольких десятков до нескольких сотен в зависимости от длины мышечного волокна.

Скелетное мышечное волокно состоит из пяти аппаратов: трофического, специфического мембранного, сократительного, опорного и нервного.

### **Трофический аппарат**

Представлен саркоплазмой с органоидами общего значения и ядрами. Митохондрии или саркосомы составляют наиболее развитый компонент, эндоплазматическая сеть называется *саркоплазматической сетью*. Клеточного центра нет.

### **Специфический мембранный аппарат**

Сарколемма скелетного мышечного волокна через равные промежутки впячивается в виде трубочек внутрь саркоплазмы. Эту систему поперечных трубочек, пронизывающих саркоплазму, называют Т-системой. Цистерны гладкой саркоплазматической сети близко примыкают к трубочкам Т-системы. Трубочка Т-системы в центре и две цистерны гладкой саркоплазматической сети с двух сторон образуют триады – их называют специфическим мембранным аппаратом мышечного волокна. Базальная мембрана в Т-трубочки не проникает.

### **Сократительный аппарат**

Состоит из миофибрилл, расположенных упорядоченно в центре мышечного волокна. В составе миофибрилл обнаружи-

ваются два типа миофиламентов – толстые миозиновые и тонкие актиновые. Состоит миофибрилла из последовательно чередующихся темных (миозиновых) и светлых (актиновых) участков.

Тёмные участки миофибрилл дважды преломляют свет, проходящий через них, вследствие чего они получили название *анизотропных участков*, или дисков А (схема 24, рисунок 6.15). Светлые участки миофибрилл обладают однолучепреломлением и называются *изотропными* участками или дисками I. У параллельно идущих миофибрилл расположение светлых и тёмных участков совпадает. Это совпадение и обуславливает поперечную исчерченность поперечнополосатого мышечного волокна. В центре анизотропного диска миозиновые миофибриллы несколько утолщены ввиду особой исходной ориентации молекул миозина. Эти слившиеся утолщения имеют вид линии, разделяющей диски А пополам, в результате чего данная линия получила название *срединной полоски*, или *мезофрагмы* (fragmentum – кусок, обломок), или линии М.

Изотропные светлые диски – диски I – состоят из тонких, актиновых миофибрилл, в их центре видна темная полоска – линия Z, или телофрагма.

Схема 24

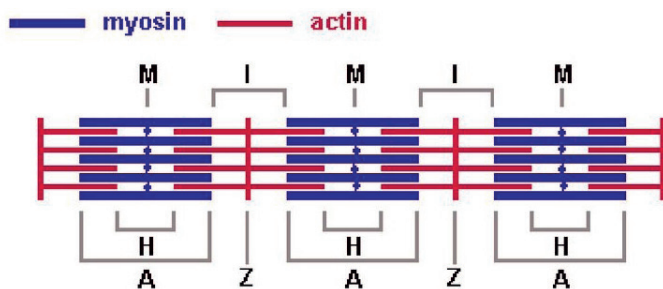
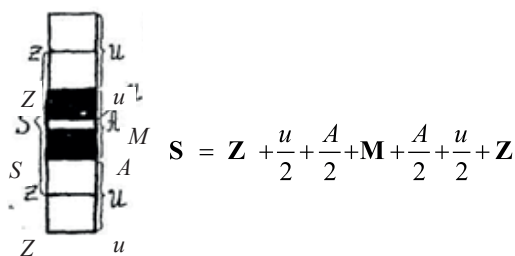


Рисунок 6.15 – Изотропные и анизотропные участки саркомера

**Саркомер** – это отрезок волокна между двумя Z-линиями, или телофрагмами. Телофрагмы как бы прошивают поперёк

и фиксируют миофибриллы. Актиновые миофиламенты соседних саркомеров соединяются в области линии Z друг с другом посредством белка тропомиозина. Кроме этого белка в состав актиновых миофиламентов входит белок тропонин. Актиновые миофиламенты короче и тоньше миозиновых. От линии Z актиновые миофиламенты проходят через половину диска I в диск A, располагаясь вокруг миозиновых.

**Формула саркомера:**



При сокращении актиновые миофиламенты скользят вдоль миозиновых навстречу друг другу по саркомерам. Эта теория мышечного сокращения называется «Теорией скользящих нитей».

Саркомер – структурно-функциональная единица миофибриллы. Линия шивки соседних саркомеров соответствует Z-линии (телофрагме), которая состоит из белков – α-актинина, десмина, виментина. Средняя часть миозинового диска, куда не доходят актиновые миофиламенты, более светлая и называется H-полоской. Ее пересекает M-линия (мезофрагма), скрепляющая миозиновые нити посередине саркомера (рисунок 6.16).

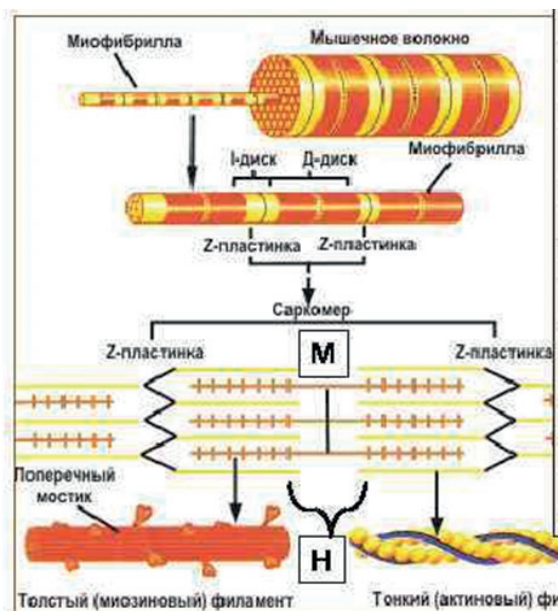


Рисунок 6.16 – Структурно-функциональная единица миофибриллы

### Опорный аппарат

Поперечнополосатая скелетная мышечная ткань входит в состав мышц. Наряду с сократительной функцией мышечные волокна несут опорную функцию, которая выражается в поддержке и восстановлении формы.

Собственно опорный аппарат мышечного волокна состоит из соединительно-тканной оболочки, а также внутренних опорных конструкций, входящих в состав Z-линий, или телофрагм. Поперечнополосатые мышечные волокна объединяются при помощи соединительной ткани в орган, который называется мышцей. Снаружи мышца покрыта соединительно-тканной оболочкой – *эпимизием*. Он внедряется вглубь мышцы, формируя оболочки вокруг крупных пучков мышечных волокон – *перимизий*. Соединительная ткань, располагающаяся непосредственно между

мышечными волокнами, называется *эндомизий* (рисунок 6.17). Соединительно-тканые оболочки представлены рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью (РВНСТ).

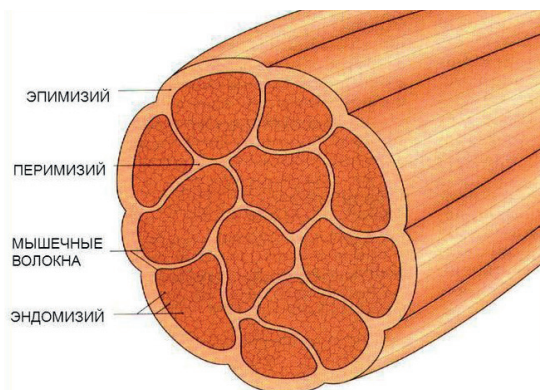


Рисунок 6.17 – Опорная соединительная ткань скелетной мышцы

### **Нервный аппарат мышечного волокна**

Нервы, вступающие в мышцу, содержат эфферентные (двигательные) и афферентные (чувствительные) волокна.

Отросток нервной клетки, приносящий эфферентный нервный импульс, проникает через базальную мембрану и ветвится между ней и сарколеммой мышечного волокна, участвуя в образовании так называемой двигательной или моторной бляшки. Каждое мышечное волокно иннервируется самостоятельно и окружено сетью гемакапилляров (рисунок 6.18). Этот комплекс образует морфофункциональную единицу скелетной мышцы – мион.

Афферентный (чувствительный) нервный аппарат представлен нервно-мышечными веретенами. Чувствительные нервные окончания располагаются не на рабочих мышечных волокнах, а связаны со специализированными мышечными волокнами в так называемых мышечных веретенах. Мышечные веретена подразделяются на два типа: волокна с ядерной сумкой

и волокна с ядерной цепочкой. В волокнах с ядерной сумкой ядра симпласта образуют скопления в утолщённой средней части волокна. В волокнах с ядерной цепочкой ядра симпласта расположены в центре волокна и лежат одно за другим. Миофибриллы находятся в концах мышечного волокна.

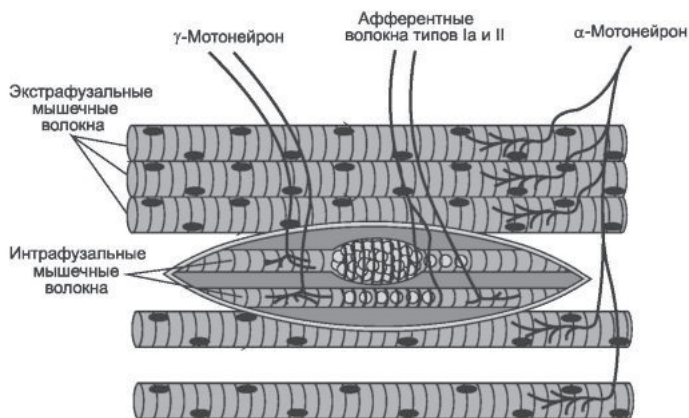


Рисунок 6.18 – Иннервация экстрафузальных и интрафузальных мышечных волокон

### Строение миосателлитоцита

Миосателлит прилежит к поверхности миосимпласта так, что сарколемма соприкасается с цитолеммой.

**Миосателлитоцит** – одноядерная клетка. Ядро мельче, чем ядро миосимпласта и более округлое. Цитоплазма содержит все органоиды общего значения. Специальные органеллы отсутствуют. Миосателлиты – камбиальные элементы скелетной мышечной ткани. Количество миосателлитоцитов в мышечных волокнах меняется в зависимости от возраста и напряжения рабочей активности мышц. У человека в молодом возрасте и при высокой функциональной нагрузке мышц миосателлитов в мышечных волокнах больше, чем в пожилом и при слабой мышечной нагрузке.

## Регенерация скелетной мышечной ткани

В мышечном волокне отсутствует клеточный центр, поэтому оно не способно делиться. Камбиальными элементами служат миосателлитоциты. При перерезке мышечного волокна на некотором протяжении от места травмы возникает полное разрушение сарколеммы, саркоплазмы и миосателлитов, за пределами же этой зоны волокно сохраняет жизнеспособность.

Макрофаги фагоцитируют некротизированные фрагменты. Восстановление структур мышечных волокон осуществляется посредством двух механизмов: 1) реактивных изменений сохранившейся части миосимпласта и 2) размножения миосателлитов.

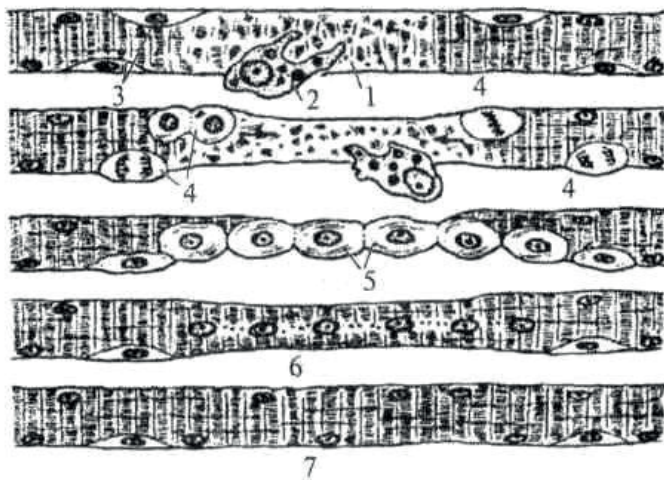


Рисунок 6.19 – Регенерация мышечного волокна:

- 1 – поврежденный участок; 2 – макрофаг; 3 – миосателлиты;
- 4 – делящийся сателлит; 5 – молодые миобласты; 6 – миотубула,  
в которой ядра расположены центрально;
- 7 – восстановленное мышечное волокно

Концы миосимпластов утолщаются и растут навстречу друг другу. Образуются так называемые мышечные почки. Миосателлитоциты, сохранившиеся рядом с повреждением, делятся. Одни

из них мигрируют к концам повреждённых волокон и включаются в мышечные почки (рисунок 6.19). Другие сливаются (так же, как миобласты в ходе миогенеза) и образуют мышечные трубки, которые затем дифференцируются в мышечные волокна (миосимпласты).

Миосателлитоциты – основные источники регенерации, так как способны к размножению (рисунок 6.20). Считают, что за их счёт также идёт пополнение мышечных волокон в организме. Пространство между концами поврежденных мышечных волокон заполняется соединительно-тканными регенератом раньше, чем сблизятся концы мышечных волокон, возникает соединительно-тканный рубец (ПВНСТ). Регенерация соединительной ткани протекает быстрее, чем мышечной.

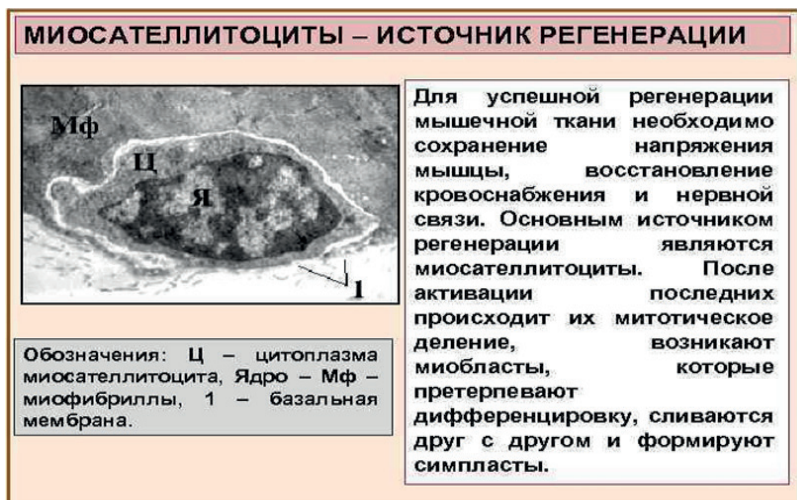


Рисунок 6. 20 – Миосателлитоциты – источник регенерации

## Тема 7. НЕРВНАЯ ТКАНЬ

Для согласования деятельности различных частей такой сложной системы, как организм, необходима координационная система соответствующей сложности. Нервная система, которая интегрирует деятельность всех частей тела, является, безусловно, самой сложной из всех систем организма.

Нервная ткань, из которой построена нервная система, способна к восприятию информации и обеспечивает реакцию на неё всего организма. В состав нервной системы входят два вида клеток: нервные клетки, или нейроны (нейроциты), и глиальные клетки – глии (нейроглия). Количество клеток нейроглии в 10 раз превышает количество нейронов.

Нейронам присуща функция возбуждения и проведения нервного импульса. Нейроглия осуществляет опорную, разграничительную, трофическую, секреторную и защитную функции.

Клетки нейроглии подразделяются на две группы: макроглия и микроглия. В свою очередь, клетки макроглии подразделяются на эпендимоциты, астроциты и олигодендроциты, которые соответственно образуют эпендимоглию, астроглию и олигодендроглию (рисунок 7.1).

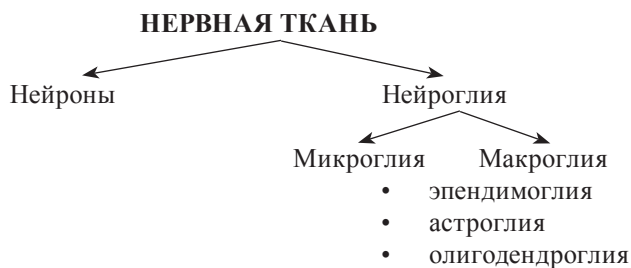


Рисунок 7.1 – Строение нервной ткани

## Развитие нервной ткани

Эмбриональным зачатком, из которого развивается нервная ткань, является дорзальное утолщение эктодермы. В процессе развития зародыша различают четыре стадии развития нервной ткани: первая стадия – нервной пластинки, вторая стадия – нервного желобка, третья стадия – нервной трубки, четвёртая стадия – дифференцировки нервной трубки.

**Стадия нервной пластинки.** На четвёртой неделе внутриутробного развития увеличивается высота клеток дорзальной эктодермы, клетки становятся призматическими, а не кубическими. Такое утолщение дорзальной эктодермы называется нервной пластинкой.

**Стадия нервного желобка.** Клетки нервной пластинки интенсивно размножаются, делятся митозом, увеличивается количество клеток (рисунок 7.2).

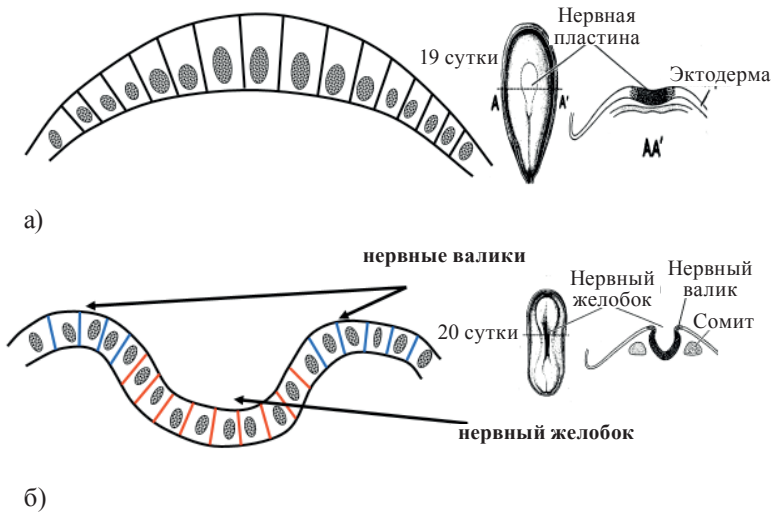


Рисунок 7.2 – Формирование:  
а) нервной пластинки и б) нервного желобка

**Стадия нервной трубки.** Клетки нервного желобка двигаются на встречу друг другу и смыкаются, образуя нервную трубку. Клетки нервного валика тоже двигаются на встречу друг другу и, смыкаясь, образуют ганглиозную пластинку. Оставшаяся часть эктодермы формирует кожную эктодерму.

**Стадия дифференцировки клеток нервной трубки.** Нервная трубка на ранней стадии своего развития состоит из одного слоя клеток цилиндрической формы, которые в дальнейшем интенсивно размножаются митозом и увеличиваются в количестве. В результате стенка нервной трубки утолщается. На этой стадии развития в ней можно выделить три слоя:

- 1) внутренний – эпендимный;
- 2) средний – мантийный (плащевой) слой;
- 3) наружный – краевая вуаль.

Нервная пластинка, прогибаясь, превращается в нервный желобок. Боковые края нервного желобка приподнимаются и формируют нервные валики (рисунок 7.3).

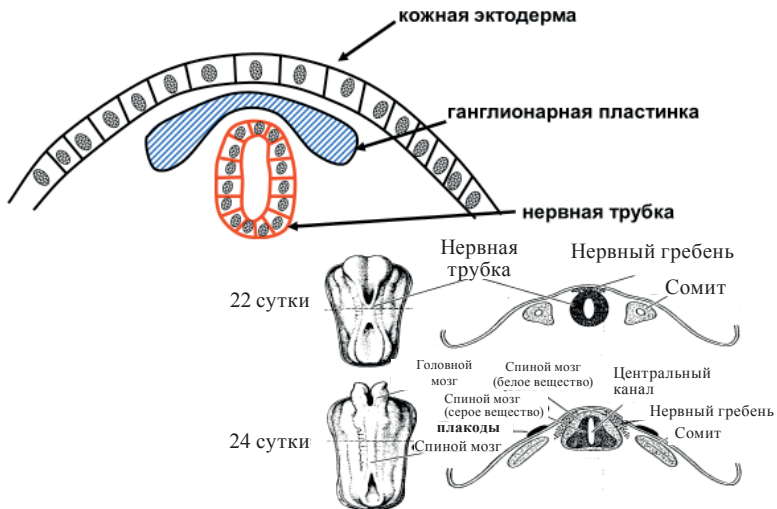


Рисунок 7.3 – Формирование нервной трубки

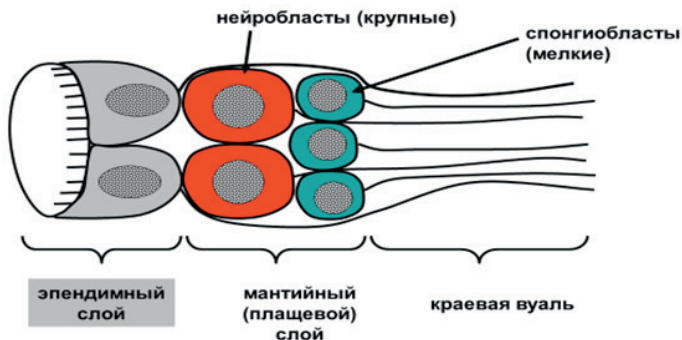


Рисунок 7.4 – Стадия дифференцировки клеток нервной трубки

Внутренний эпендимный слой характеризуется активным митотическим делением клеток (рисунок 7.4). В дальнейшем, клетки внутреннего слоя превращаются в цилиндрические эпендимные (глиальные клетки), выстилающие центральный канал спинного мозга. Эпендимоциты до поздних стадий эмбриогенеза сохраняют потенции к образованию нейробластов и спонгиобластов.

Клетки среднего мантийного (плащевой) слоя дифференцируются в двух направлениях – в нейробласты и спонгиобласты. Клеточный состав пополняется как за счёт митотического деления клеток этого слоя, так и за счёт их перемещения из внутреннего эпендимного слоя. Нейробласты дифференцируются в нейроны, а спонгиобласты – в астроциты и олигодендроциты.

Дифференциация нейробластов начинается с того, что клетка приобретает грушевидную форму, а от его заострённого конца начинает развиваться отросток – нейрит (аксон). Позднее дифференцируются другие отростки – дендриты. Появление в цитоплазме клетки нейрофибрилл свидетельствует о том, что она завершила дифференцировку в нейробласт. Дальнейшее развитие нейробластов ведёт к удлинению их отростков, которые образуют пучки нервных волокон, причём рост аксонов идёт быстрее, чем рост дендритов (рисунок 7.5).

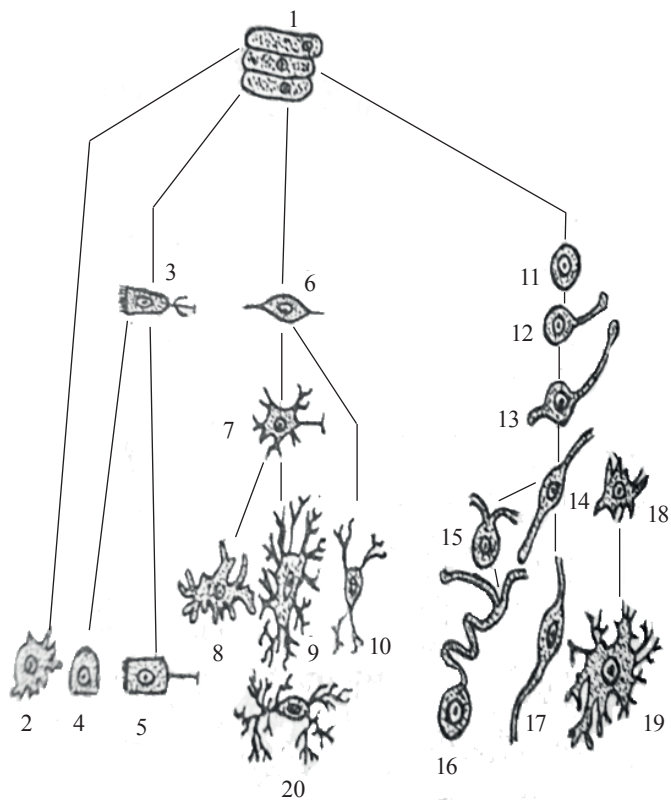


Рисунок 7.5 – Схема гистогенеза клеточных элементов центральной нервной системы:

- 1 – стенка нервной трубки; 2 – пинеальные клетки (паренхима эпифиза); 3 – эпендимальный спонгиобласт; 4 – эпителий (эпендимные клетки сосудистых сплетений желудочков мозга); 5 – эпендимогилия; 6 – биполярный спонгиобласт; 7 – астробласт; 8 – протоплазматический коротколучистый астробласт; 9 – волокнистый длинноручистый астроцит; 10 – олигодендроцит; 11 – аполярный нейробласт; 12 – униполярный нейробласт; 13 и 14 – биполярный нейробласт; 15 и 16 – развивающийся и уже развившийся псевдоуниполярный нейрон; 17 – биполярный нейрон; 18 – мультиполярный нейробласт; 19 – мультиполярный нейрон; 20 – микроглия

Из плащевого слоя в дальнейшем развивается серое вещество головного мозга.

Наружный слой – краевая вуаль, образован отростками клеток двух предыдущих слоёв, из него в дальнейшем формируется белое вещество головного мозга.

Из ганглиозной пластинки формируются спинномозговые и вегетативные узлы.

В начале отростки нейробластов ещё лишены мягкотных оболочек, клетки нейроглии образуют их на более поздних стадиях эмбриогенеза. На пятом месяце эмбрионального развития человека образуются синапсы, в клетках увеличивается количество нейрофибрилл и начинают возникать мягкотные оболочки. С появлением этих структурных компонентов завершается дифференциация нейробластов в нейроны. Нейробласты и нейроны в период эмбрионального развития делятся митозом. В процессе эмбрионального гистогенеза развивающиеся астроциты и олигодендроциты также образуют отростки, однако эти клетки отличаются от нейробластов тем, что в их цитоплазме не наблюдается нейрофибрилл.

По мере дифференциации клеток микроглии вся ткань приобретает губчатое строение, и этот признак лёг в основу наименования этих клеток – спонгиобласты (*spongiosa* – губка). Дальнейшее развитие спонгиобластов ведёт к возникновению клеток астроглии и олигодендроглии.

Клетки микроглии являются производными мезенхимы. Они появляются в составе нервной ткани во время развития центральной нервной системы, когда кровеносные сосуды врастают в спинной и головной мозг. Клетки мезенхимы таким образом оказываются в нервной ткани. В дальнейшем клетки мезенхимы, моноциты, являются источниками образования клеток микроглии.

## Нейроны, или нервные клетки

У человека и млекопитающих животных нервные клетки сосредоточены в сером веществе головного и спинного мозга, а также в нервных узлах, или ганглиях. Форма нейронов может быть разнообразной в связи с тем, что от них отходит различное количество отростков. Среди них можно выделить пирамидные звёздчатые, веретенообразные, корзинчатые, грушевидные. Нервные клетки в подавляющем большинстве содержат одно ядро. В цитоплазме нейронов имеются все органоиды общего и органоиды специального назначения – нейрофибриллы, синаптические пузырьки.

Цитоплазма нейронов базофильна, содержит хорошо развитую эндоплазматическую сеть – эргастоплазму. Это базофильное вещество, или вещество Ниссля, или тигроид, названное так от того, что при окраске цитоплазма напоминает пятнистость шкуры тигра. Тигроид представлен в виде крупных базофильных глыбок. Эргастоплазма характерна для клеток, активно синтезирующих секреторные белки.

Нервным клеткам свойствен интенсивный белковый обмен. Весь белок в головном мозге человека и млекопитающих животных полностью обновляется в течение 14 суток. Синтезированные белки переносятся от тела нервной клетки по аксону на периферию со скоростью до 2 мм в сутки. Кроме того, всем нейронам присуща секреторная активность. Они образуют химические вещества – медиаторы, которые накапливаются в пузырьках, главным образом, в окончаниях аксонов, в области синапса, в связи с чем называются синаптическими пузырьками. Нервные клетки также образуют гормоны, примером которых могут быть нейросекреторные гормоны млекопитающих.

В цитоплазме нейронов проходят тончайшие нити, диаметр которых составляет 6–10 нм. При фиксации нервной ткани и обработке раствором нитрата серебра, эти нити склеиваются в пучки и восстанавливают серебро, от чего они становятся видны при световой микроскопии и получили название нейрофибрилл. Нейрофибриллы расположены в теле нейрона хаотично, а в отростках – параллельно.

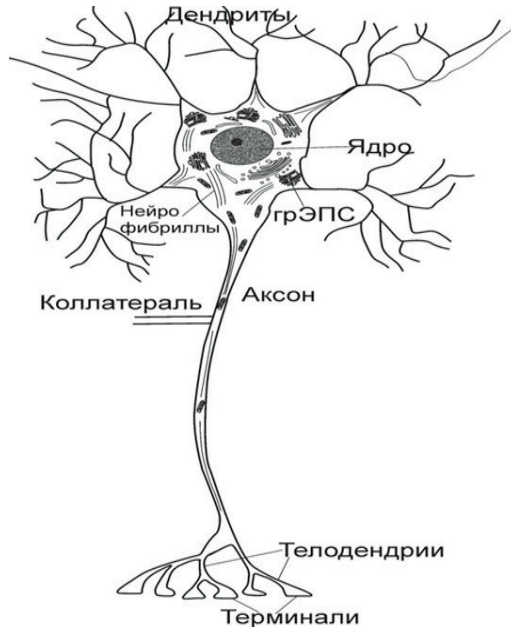


Рисунок 7.6 – Строение нейрона

Характерной чертой для всех зрелых нервных клеток является наличие у них отростков. Они обеспечивают проведение нервного импульса по телу человека из одной части в другую, подчас весьма удалённую, а поэтому длина их колеблется в больших пределах. Отростки нервных клеток могут иметь значительную длину и достигать у взрослого человека 1,5 м (рисунок 7.6).

По функциональному значению отростки нервных клеток делятся на 2 вида – аксоны и дендриты. Они имеют одинаковое строение, но различаются по функции.

*Аксон* не ветвится древовидно, но от него отходят боковые отростки (коллатерали), а конец его распадается на короткие тонкие веточки. Этот отросток называется нейритом, или аксоном (axis – ось, осевой цилиндр), проводит возбуждение от тела нервной клетки к тканям рабочего органа или к другому нейрону. Все нейроны имеют один нейрит.

*Дендриты* могут древовидно ветвиться (dendron – дерево). Эти отростки воспринимают раздражение и проводят его к телу нейрона. Дендриты чувствительных клеток имеют на своём периферическом конце специфически устроенные воспринимающие аппараты – чувствительные нервные окончания – рецепторы. Дендриты ассоциативных и моторных нейронов вступают в синаптическую связь с нейритами других нейронов.

В связи с функцией, которую выполняют нейроны, они делятся на три группы:

- 1) рецепторные (чувствительные, афферентные);
- 2) ассоциативные (вставочные);
- 3) эффекторные (эфферентные, двигательные).

К *первой группе* относят нейроны, передающие нервные импульсы под влиянием различных воздействий внешней и внутренней среды организма. Они называются рецепторными (чувствительными, афферентными) нейронами.

*Вторую группу* составляют ассоциативные (вставочные) нейроны, осуществляющие различные связи между нервными клетками.

К *третьей группе* относятся нейроны, передающие возбуждение от центральных отделов нервной системы на ткани рабочих органов (мышцы, железы), побуждая их к действию. Они называются эффекторными (двигательными, эфферентными) нейронами.

По количеству отростков нейроны делятся на униполярные (с одним отростком), биполярные (с двумя отростками – аксоном и дендритом), псевдоуниполярные (ложно униполярные), мультиполярные (имеют три и более отростков) (рисунок 7.7). Последних в нервной системе больше всего. Из многих отростков такого нейрона один представлен нейритом, тогда как все остальные являются дендритами.

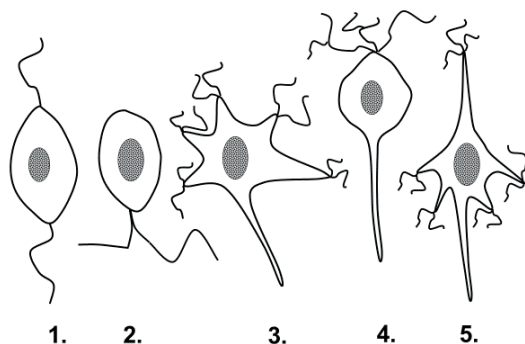


Рисунок 7.7 – Виды нейронов: 1 – биполярный (сетчатка глаза);  
 2 – псевдоуниполярный (спинномозговой узел);  
 3 – мультиполярный (моторный); 4 – грушевидный (мозжечок);  
 5 – пирамидный (кора больших полушарий)

Униполярные нейроны встречаются только в эмбриогенезе: эту форму имеют лишь нейробласты до периода образования дендритов. В организме человека их нет.

Псевдоуниполярными нейроны называют, потому что, отходя от тела, аксон и дендрит вначале плотно прилегают друг к другу, создавая впечатление одного отростка, и лишь потом Т-образно расходятся (к ним относятся все рецепторные нейроны спинальных и краниальные ганглиев). Истинные биполярные нейроны в организме человека – биполярные клетки сетчатки глаза, спирального и вестибулярного ганглиев.

Таким образом возбуждение по нервной клетке проходит в такой последовательности: по дендриту к телу (сома) и от него по аксону(нейрит). В противоположном направлении импульсы не проходят, а тормозятся.

### Нейроглия

Нейроглия (neuron – нейрон, glia – клей) – это вспомогательная и очень важная составная часть нервной ткани, связанная

с нейронами генетически, морфологически, функционально. Клетки нейроглии не проводят нервных импульсов, однако в нервной ткани они выполняют опорную, разграничительную, трофическую, секреторную, изоляционную и защитные функции.

По своему происхождению нейроглия делится на два вида: макроглию (глиоциты) и микроглию (глиальные макрофаги). Макроглия, как и нейроны, возникает из эктодермы, а микроглия развивается из мезодермы и является производной мезенхимы.

В состав **макроглии** входят эпендимоциты, астроциты и олигодендроглиоциты.

**Эпендимоциты** выстилают спинномозговой канал и все желудочки мозга. Клетки располагаются в один ряд и имеют призматическую форму. От апикального полюса эпендимоцита, обращенной в сторону спинномозгового канала и полостей желудочков мозга, отходят реснички, количество которых составляет до 40 на одну клетку (рисунок 7.8). С возрастом их количество уменьшается, затем почти везде они исчезают и наблюдаются лишь в водопроводе среднего мозга, вместо ресничек сохраняются лишь выросты цитоплазмы. Реснички способствуют движению цереброспинальной жидкости.

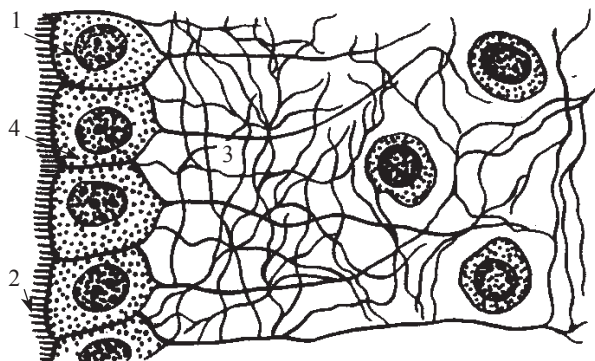


Рисунок 7.8 – Строение эпендимоцитов:  
1 – эпендимоцит; 2 – реснички; 3 – отростки клеток;  
4 – контакты между клетками – десмосомы

Базальный конец эпендимоцитов суживается, и от него отходит цитоплазматический отросток, который идёт радиально вглубь нервной ткани и заканчивается небольшим утолщением.

Отростки эпендимоцитов, соединяясь между собой, образуют наружную пограничную мембрану, ограничивающую полость нервной трубки. В цитоплазме клеток хорошо развита гранулярная эндоплазматическая сеть. Эпендимоциты соединяются между собой с помощью десмосом. Эпендимоциты выполняют секреторную функцию, выделяя различные активные вещества (секрет) непосредственно в полость мозговых желудочков либо в кровь, тем самым принимая участие, наряду с сосудистыми сплетениями желудочков головного мозга, в образовании и движении спинномозговой жидкости.

У **астроцитов** различают 2 вида: 1) протоплазматические (плазматические, короткоотростчатые) и 2) волокнистые (фибриллярные, длинноотростчатые).

Протоплазматические астроциты имеют многочисленные сильно разветвлённые короткие отростки (рисунок 7.9). Эти астроциты лежат преимущественно в сером веществе головного и спинного мозга, выполняют трофическую и разграничительную функции.

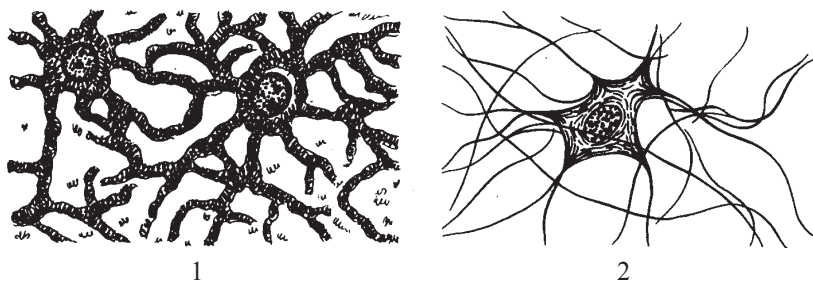


Рисунок 7.9 – Строение астроцитов:  
1 – протоплазматический; 2 – волокнистый

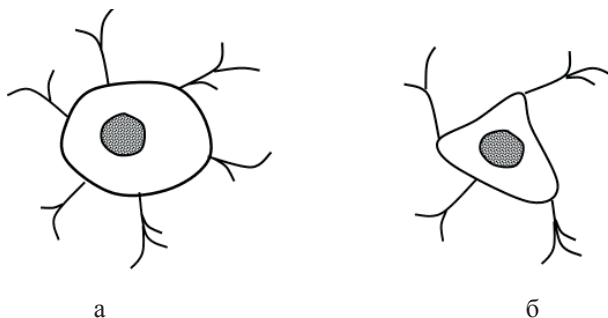


Рисунок 7.10 – Строение олигодендроцитов:  
а – овальная форма; б – угловатая форма

Волокнистые астроциты имеют немногочисленные, слабоветвящиеся длинные тонкие отростки. Эти клетки располагаются в основном в белом веществе мозга. Выполняют опорную и разграничительную функции.

**Олигодендроциты** – самая многочисленная группа клеток нейроглии (рисунок 7.10). Клетки её имеют разную форму, мельче астроцитов, от их тел отходят немногочисленные слабо древовидно ветвящиеся отростки. Лучше всего у них развита эндоплазматическая сеть. Олигодендроциты синтезируют вещество белого цвета, липоидной природы, которое называется миелином. Последний входит в состав цитолеммы олигодендроцитов и ему присущи хорошие изоляционные свойства. Изолируя отростки нервных клеток, олигодендроциты препятствуют рассеиванию нервного возбуждения и принимают участие в питании нейронов, а также в водном обмене мозга. Эти клетки находятся как в белом, так и в сером веществе головного и спинного мозга, а также за пределами центральной нервной системы.

Олигодендроциты располагаются вокруг нейронов и их отростков, плотно контактируя с ними и образуя вокруг них капсулы и оболочки. При этом они называются нейролеммоцитами (леммоцитами, шванновскими клетками). Выполняют трофическую, изоляционную, защитную (механическую) функции.

В процессах дегенерации и регенерации нервных волокон олигодендроглии принадлежит важная роль: в составе нервных окончаний эти клетки участвуют в процессах рецепции (восприятия) и передачи нервных импульсов.

Клетки **микроглии** (глиальные макрофаги, клетки Гортгега, зернистый шар) небольшие по размеру, преимущественно отростчатой формы, способны к амёбоидным движениям. Глиальные макрофаги имеют относительно небольшие короткие древовидные отростки. При раздражении клеток микроглии их форма меняется: отростки втягиваются, клетки округляются. В таком виде они называются зернистыми шарами (рисунок 7.11). Микроглия выполняет защитную функцию – фагоцитоз.



Рисунок 7.11 – Строение микроглии:  
а – глиальные макрофаги; б – зернистый шар

### Нервные волокна

Нервные волокна – это отростки нервных клеток, окружённые оболочкой олигодендроглиоцитов, или леммоцитов, или шванновских клеток.

Нервные волокна образуют в спинном и головном мозге проводящие пути, а на периферии – нервы. По нервным волокнам осуществляется проведение нервных импульсов. Нервные волокна, в зависимости от строения покрывающих оболочек, делятся на два вида: безмиелиновые (безмякотные) и миелиновые

(мякотные). Отросток нервной клетки, лежащий в центре нервного волокна, называется осевым цилиндром.

**Безмиелиновые** (безмякотные) нервные волокна находятся преимущественно в составе вегетативной нервной системы. Такое волокно состоит из 10–20 осевых цилиндров, которые вдавлены в леммоцит. Оболочка леммоцита при этом прогибается, плотно охватывает осевые цилиндры, смыкается над ними, образуя глубокие складки. Сближенные в области складки участки оболочки леммоцита образуют двойную мембрану – мезаксон. Снаружи безмиелиновое нервное волокно покрыто тонкой соединительно-тканной базальной мембраной (рисунок 7.12). Безмиелиновые нервные волокна проводят нервный импульс со скоростью 1–2 м/сек.

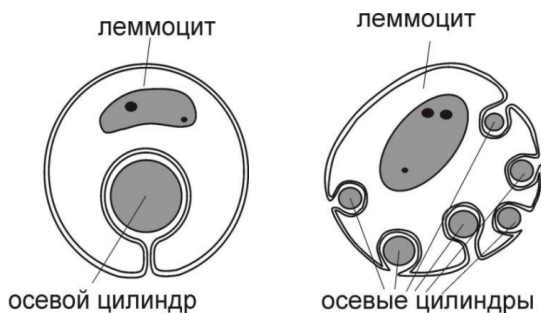


Рисунок 7.12 – Строение безмиелинового нервного волокна

Если несколько осевых цилиндров погружены в леммоцит, они образуют волокно кабельного типа.

### **Миелиновые (мякотные) нервные волокна**

Миелиновые нервные волокна значительно толще безмиелиновых (1–20 мкм). Они находятся в центральной и периферической нервной системе.

**Процесс миелинизации.** В процессе развития миелинового волокна осевой цилиндр вдавливается в шванновскую клетку,

оболочка этой клетки прогибается, образуя глубокую складку, при этом формируется мезаксон – двойная цитолемма (рисунок 7.13 *а*).

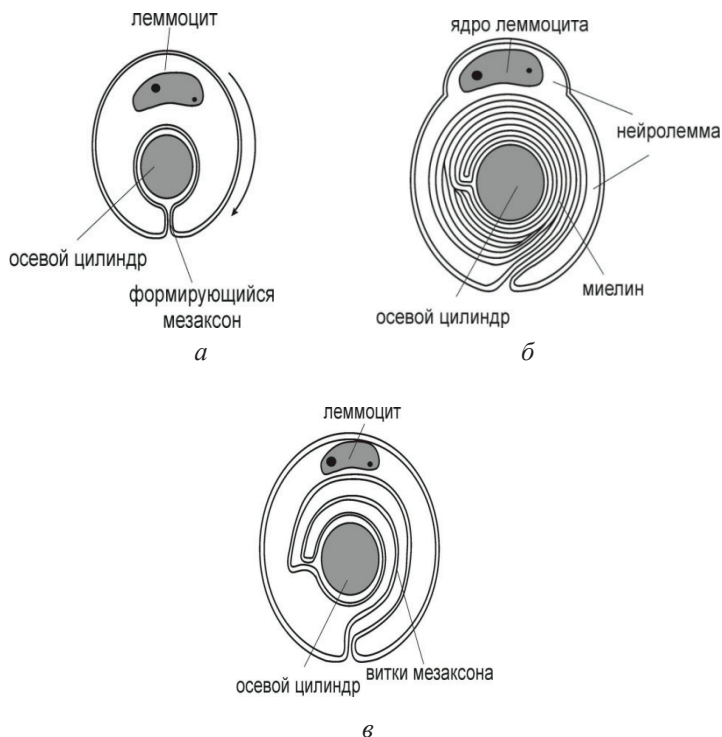


Рисунок 7.13 – Формирование и строение миелинового нервного волокна (поперечный срез)

При дальнейшем развитии мезаксон удлиняется (рисунок 7.13, *б*) и concentrically наслаивается на осевой цилиндр. Мезаксон закручивается вокруг одного отростка нервной клетки – осевого цилиндра, образуя вокруг него до двадцати витков. Шванновская оболочка и образованный ею мезаксон имеют в своём составе липоид **миелин**, поэтому оболочка получила название – миелиновая (мякотная) (рисунок 7.13, *в*).

## Строение миелинового (мякотного) нервного волокна

В сформированном миелиновом волокне различают 2 слоя: внутренний, более толстый – миелиновый слой, и наружный – тонкий, состоящий из цитоплазмы и ядер шванновских клеток. В центре находится осевой цилиндр.

Миелиновый слой содержит в своём составе липиды – миелин, что при обработке нервного волокна осмиевой кислотой интенсивно окрашивает его в тёмно-коричневый цвет. Участки, которые не окрашиваются, в своём составе содержат белки и образуют косо ориентированные светлые линии – насечки Шмидта – Лантермана. Границы между шванновскими клетками представлены суженными участками – перехватами Ранвье, лишенными миелиновой оболочки. При переходе от одной шванновской клетки к другой миелиновая оболочка прерывается. В месте контакта шванновских клеток миелин отсутствует, и нервные волокна суживаются. Участок между перехватами Ранвье называется межзловым сегмент.

Схема 25

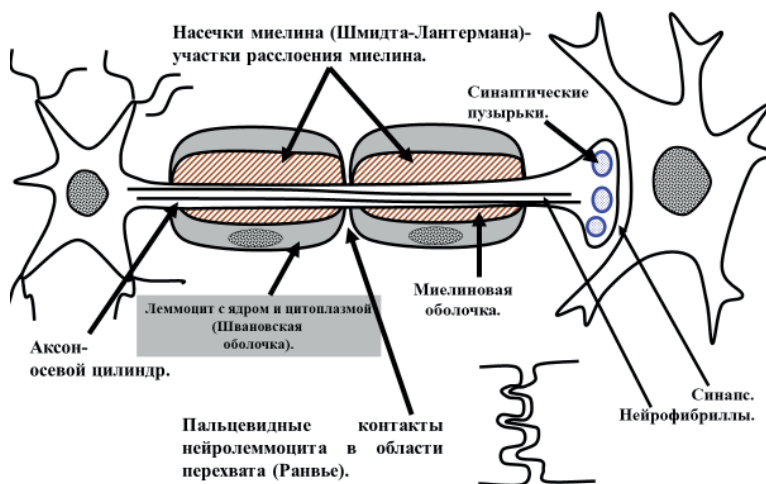


Рисунок 7.14 – Строение миелинового нервного волокна (продольный срез)

В каждом межузловом сегменте нервного волокна имеется лишь одна шванновская клетка, ядро и основная масса цитоплазмы которой располагаются на периферии миелинового нервного волокна (схема 25, рисунок 7.14).

Наличие в нервном волокне только одного отростка нервной клетки, хорошо изолированного миелиновой оболочкой, а также перехватов Ранвье, обеспечивает быстрое (до 120 м/сек) и точное проведение нервных импульсов.

Нервы образованы многочисленными пучками миелиновых и безмиелиновых нервных волокон, которые объединяются соединительной тканью, образующей соединительно-тканые оболочки. На поперечном разрезе нерва видны сечения осевых цилиндров нервных волокон и одевающие их глиальные оболочки.

## НЕРВЫ

Между нервными волокнами располагаются прослойки рыхлой волокнистой неоформленной соединительной ткани (РВНСТ). Эта ткань называется **эндоневрий**. Отдельные пучки из 5–6 нервных волокон покрыты **периневрием** – РВНСТ. Наружная оболочка нерва – **эпиневрй**, представляет собой РВНСТ, богатую фибробластами, макрофагами и жировыми клетками. Соединительно-тканые оболочки нерва содержат кровеносные сосуды и нервные окончания (рисунок 7.15).

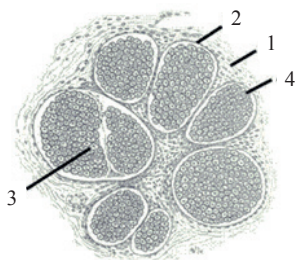


Рисунок 7.15 – Строение нерва  
(по Гаврилову Л.Ф., Татаринovu В.Г., 1978 г.):

- 1 – эпиневрй; 2 – периневрий;  
3 – прослойка рыхлой волокнистой соединительной ткани между волокнами – эндоневрий; 4 – нервные волокна

## Регенерация нервного волокна

Регенерация нервной ткани у млекопитающих животных и человека затруднена, так как в процессе эмбрионального гистогенеза все нейробласты дифференцируются в нервные клетки. В связи с отсутствием в нервной ткани камбиальных элементов новые нервные клетки не образуются.

Нервные клетки не могут увеличиваться в своей численности и в постэмбриональный период. Не наблюдается также регенерации тел нервных клеток в связи с высокой дифференциацией нейронов. Регенерировать могут лишь отростки нервных клеток, не утратившие после повреждения связи с телом нервной клетки.

После того как нерв перерезан или разорван, нервные отростки, утратившие связь с телом нейрона, истончаются во многих местах и распадаются на фрагменты, а спустя 10 суток разрушаются и фагоцитируются макрофагами и шванновскими клетками. Шванновские клетки накапливают в связи с этим в своей цитоплазме много миелина и уже с пятого дня после повреждения переходят к митотическому делению.

Если перерезать нерв, т. е. отростки нервных клеток, то вначале наблюдается дегенерация периферических нервных отростков, утративших связь с телом нейрона, после чего наступает регенерация отростков нервной клетки, связанных с телом (схема 26, рисунок 7.16).

***Первичное раздражение*** заключается:

1. В увеличении объёма тела нейрона.
2. Идёт хроматолиз – исчезает базофильное вещество.
3. Экцентричное смещение ядра в нейроне.

***Ретроградные изменения*** заключаются в:

4. Набухание осевого цилиндра.
5. Фрагментация осевого цилиндра.
6. Распад миелиновой оболочки.
7. Фагоцитоз клетками микроглии распавшегося миелина.

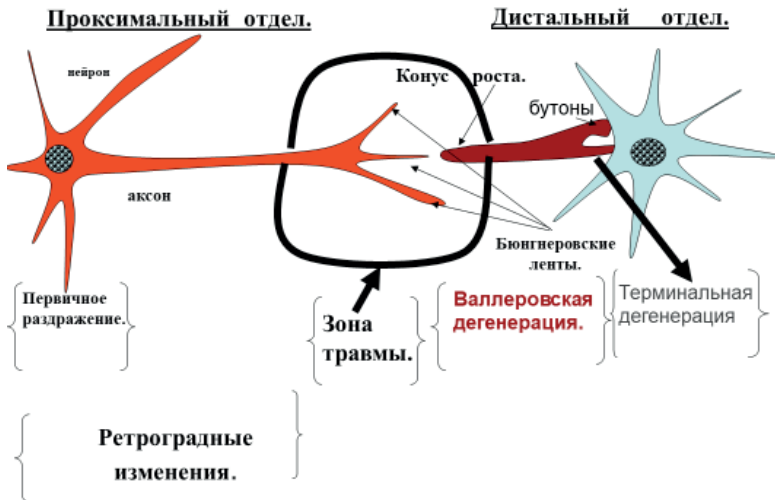


Рисунок 7.16 – Схема регенерации нерва

**Зона повреждения:**

1. Фагоцитоз микроглией распавшегося участка.
2. Образование соединительно-тканного рубца – ленты Бюнгнера.
3. Появление конуса – собственно регенерация нервного волокна.

Скорость роста – 1–4 мм/сутки. Условия для роста – сближенные отростки.

**Валлеровская дегенерация:**

1. Набухание осевого цилиндра.
2. Появление на нём вздутия.
3. Распад осевого цилиндра на фрагменты.
4. Фагоцитоз – активация клеток микроглии.
5. Исчезновение миелиновой оболочки, в результате рассасывания её клетками глии.

### ***Терминальная дегенерация:***

1. Увеличение количества нейрофибрилл.
2. Набухание аксолеммы.
3. Сморщивание окончаний.

Шванновские клетки, размножаясь, образуют вокруг остатков миелинового волокна капсулы, в которых и рассасывается миелин. После резорбции миелина капсулы исчезают, а шванновские клетки на месте бывшего нервного волокна образуют плоский тонкий клеточный тяж, называемый лентой Бюнгнера. Эти тяжи шванновских клеток начинают расти в сторону нервных отростков, связанных с телом, прокладывая себе путь через соединительно-тканый рубец, возникший на месте дефекта.

### **Нервные окончания**

Все нервные волокна заканчиваются концевыми аппаратами, которые получили название нервных окончаний. ***По функциональному значению*** нервные окончания делят на три группы:

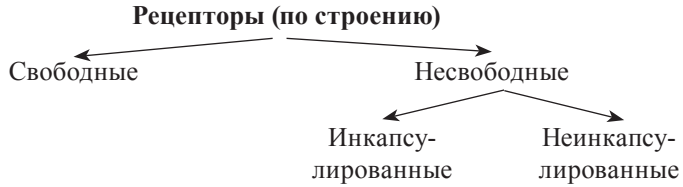
- 1) чувствительные (рецепторы);
- 2) межнейронные синапсы;
- 3) эффекторные (эффекторы).

***Чувствительные нервные окончания*** – это рецепторы, представляющие собой концевые аппараты дендритов чувствительных нейронов.

***По месту расположения*** выделяют две группы рецепторов:

- 1) экстерорецепторы – воспринимают раздражение из внешней среды;
- 2) интерорецепторы – воспринимают раздражение из внутренних органов.

***По восприятию*** различают следующие виды рецепторов: механорецепторы, барорецепторы, терморецепторы, хеморецепторы.



Свободные нервные окончания состоят из конечных ветвлений осевого цилиндра и не сопровождаются клетками нейроглии (олигодендроглии).

Несвободные нервные окончания содержат осевой цилиндр и клетки нейроглии (олигодендроглии).

Они могут быть покрыты соединительно-тканной капсулой и называются инкапсулированными.

Несвободные нервные окончания, не имеющие соединительно-тканной капсулы, носят название неинкапсулированных.

### Свободные нервные окончания

Такие окончания характерны для эпителия. Миелиновые нервные волокна, подходя к эпителию, теряют миелин, а осевые цилиндры проникают в эпителий и распадаются на терминальные ветви. В эпидермисе имеются специальные осязательные чувствительные клетки – клетки Меркеля. Терминали рецепторов подходят к этим клеткам и соединяются с ними (рисунок 7.17).

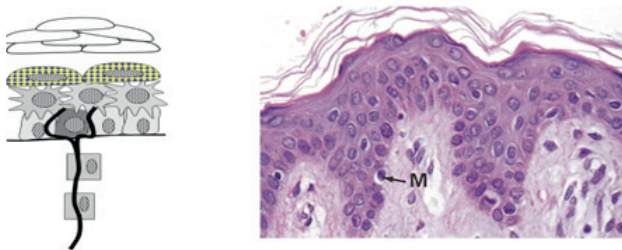


Рисунок 7.17 – Клетка Меркеля: слева – схема; справа – микрофото клетки Меркеля в эпидермисе

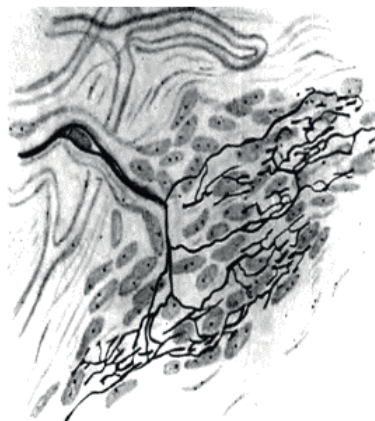
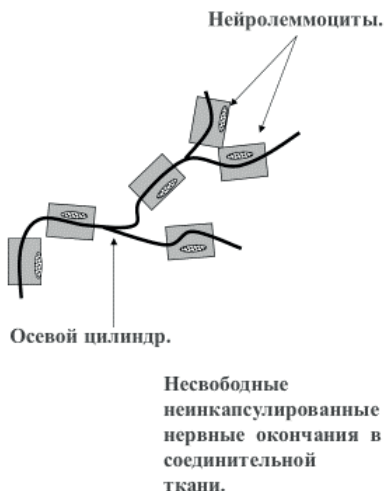


Рисунок 7.18 – Несвободные (неинкапсулированные) нервные окончания

**Несвободные (неинкапсулированные) нервные окончания** представлены ветвлениями осевого цилиндра в виде кустиков, сопровождаемые нейролеммоцитами. Такие рецепторы имеются в соединительной ткани (рисунок 7.18).

### **Несвободные инкапсулированные нервные окончания**

Состоят из ветвлений осевого цилиндра и нейролеммоцитов. Снаружи такие рецепторы покрыты соединительно-тканной капсулой. Соединительно-тканная капсула состоит преимущественно из фибробластов и коллагеновых волокон. К несвободным инкапсулированным чувствительным нервным окончаниям, располагающимися в соединительной ткани, относятся осязательные тельца Мейснера, пластинчатые тельца Фатера – Пачини, луковичеобразные тельца Гольджи – Маццони, концевые колбы Краузе, тельца Руффини, генитальные тельца Догеля.

К несвободным инкапсулированным рецепторам скелетной мышечной ткани относятся нервно-мышечные веретена.

Осязательные тельца Мейснера расположены в сосочковом слое дермы кожи. Дендрит чувствительного нейрона, лишенный миелиновой оболочки, разветвляется в тельце в виде плоской спирали. В плоскости этой спирали располагаются олигодендроглиоциты, тесно окружающие дендриты и образующие вместе с ним внутреннюю глиальную колбу. Наружная колба образована соединительно-тканной капсулой (рисунок 7.19).

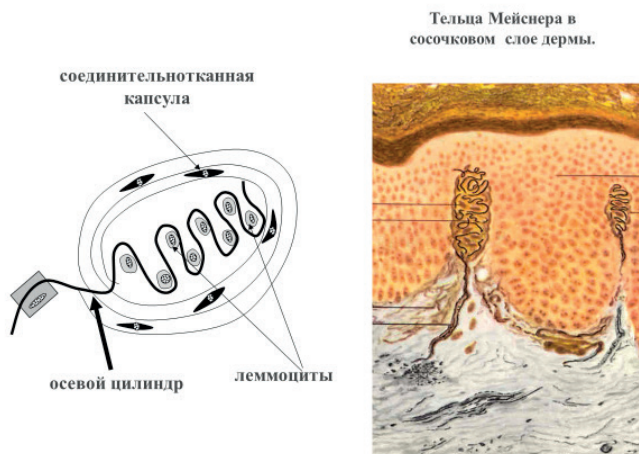


Рисунок 7.19 – Строение тельца Мейснера

### **Рецепторы скелетных мышц – нервно-мышечные веретена**

Это проприорецепторы, которые сигнализируют о степени расслабления или растяжения окружающих их мышечных волокон. Лежат на волокнах скелетной мышечной ткани. Такие волокна называются интрафузальными. Они состоят из нескольких скелетных мышечных волокон, покрытых соединительно-тканной капсулой. Интрафузальные волокна имеют миофибриллы только на концах, которые и сокращаются. Рецепторной частью интрафузального мышечного волокна является центральная, несокращающаяся часть. Различают интрафузальные волокна 2-х типов – 1) ядерно-сумчатый и 2) ядерно-цепочечный.

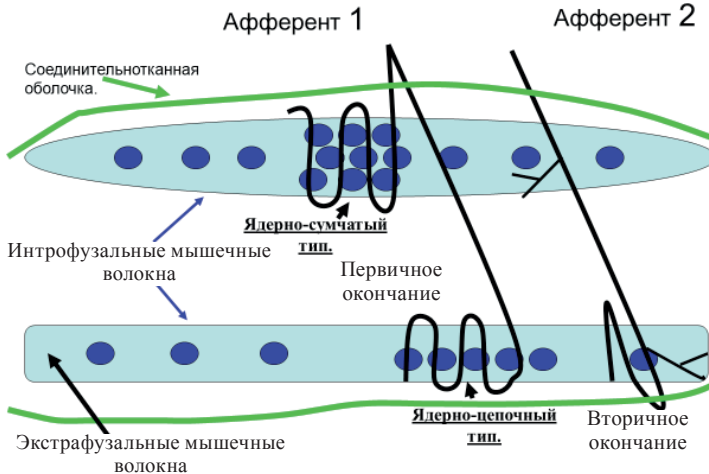


Рисунок 7.20 – Строение нервно-мышечного веретена

**Ядерно-сумчатый тип** содержит в центральной экваториальной расширенной части много ядер. Это утолщение называется экваториальной зоной.

**Ядерно-цепочечный тип** содержит в центральной части ядра, расположенные цепочкой по всей рецепторной части.

К интрафузальным мышечным волокнам подходят афферентные волокна двух типов – первичные и вторичные волокна.

**Первичные волокна** – кольцеспиральные окончания в виде спирали оплетают ядерно-сумчатый и ядерно-цепочечный типы интрафузальных волокон и расположенные там же нейроглиальные клетки.

**Вторичные волокна** – гроздьевидные окончания в виде «розетки» оплетают только ядерно-цепочечный тип интрафузальных волокон и расположенные там же леммоциты.

Кольцеспиральные окончания реагируют на изменения длины мышечного волокна и на скорость этого изменения. При расслаблении или растяжении мышцы увеличивается и длина интрафузальных волокон.

Гроздьевидные окончания реагируют только на изменение длины мышечного волокна (схема 27, рисунок 7.20).

### Межнейронные синапсы

Нервные клетки своими отростками контактируют с другими нейронами. Места таких контактов называют синапсами. Межнейронные синапсы подразделяются на аксодендритические, аксосоматические, аксоаксональные (схема 28, рисунок 7.21).

Несмотря на разнообразие форм синапсов в их строении наблюдают общие черты. Конечные участки аксонов и дендритов в области синапса не имеют миелиновой оболочки и расширены. В этой части аксона располагаются многочисленные митохондрии и синаптические пузырьки.

Если аксон одного нейрона контактирует с дендритом другого нейрона, то такие синапсы называют **аксодендритическими**.

Если аксон одного нейрона контактирует с телом другого нейрона, то такой синапс называют **аксосоматическим**.

Если аксон одного нейрона контактирует с аксоном другого нейрона, то такой синапс называется **аксоаксональным**. Последние тормозят передачу импульса.

Схема 28

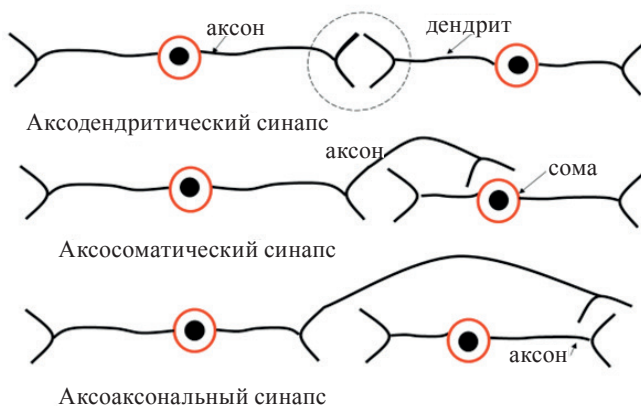


Рисунок 7.21 – Виды синапсов

Различают синапсы с химической и электрической передачей.

### Строение синапса

В синапсах аксолема называется пресинаптической мембраной. А контактирующая с ней дендрилемма называется постсинаптической мембраной. Между пресинаптической и постсинаптической мембранами имеется промежуток 10–50 нм, называемый синаптической щелью (схема 29, рисунок 7.22).

Химические синапсы передают импульс с помощью специальных биологически активных веществ – нейромедиаторов, находящихся в синаптических пузырьках. Форма и содержимое синаптических пузырьков связаны с функцией синапса. Ацетилхолин и норадреналин – наиболее распространённые медиаторы, но существует и множество других. Электрические синапсы в нервной системе млекопитающих встречаются относительно редко.

Схема 29

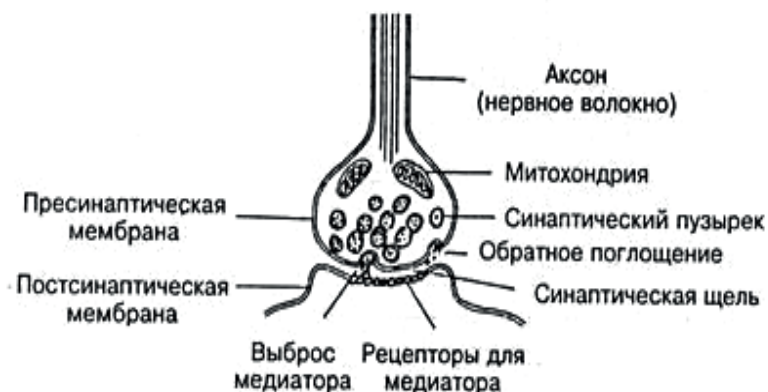


Рисунок 7.22 – Строение синапса

## **Эффекторные нервные окончания**

Эффекторные нервные окончания бывают двух типов – двигательные и секреторные.

*Двигательные*, или моторные, нервные окончания – это синаптическое соединение между аксоном двигательного нейрона и поперечнополосатыми мышечными волокнами. Они называются нервно-мышечными (аксомышечными) синапсами, или моторными бляшками.

Аксомышечный синапс состоит из концевого разветвления аксона двигательного нейрона и специализированного участка мышечного волокна. Аксон двигательного нейрона, подходя к поперечнополосатому мышечному волокну, теряет миелиновую оболочку и ветвится, погружаясь в мышечное волокно.

Аксолемма несколько утолщается и является пресинаптической мембраной.

Мембрана мышечного волокна (сарколемма) является постсинаптической мембраной, которая образует многочисленные складки, переходящие в Т-систему.

Пресинаптическая и постсинаптическая мембраны разделены синаптической щелью шириной около 50 нм.

Цитоплазма аксона в области синаптического контакта чрезвычайно богата митохондриями и синаптическими пузырьками.

Саркоплазма поперечнополосатого мышечного волокна в области синаптического контакта не имеет типичной поперечной исчерченности и характеризуется обилием митохондрий, скоплением ядер.

## **Секреторные нервные окончания**

Секреторные нервные окончания – это синаптические соединения между аксонами двигательного нейрона и секреторными клетками. Аксон двигательного нейрона образует колбовидные конечные расширения. Секреторные окончания эффекторных нейронов представлены аксонами, вступающими в синаптический контакт с железистыми клетками (рисунок 7.23).

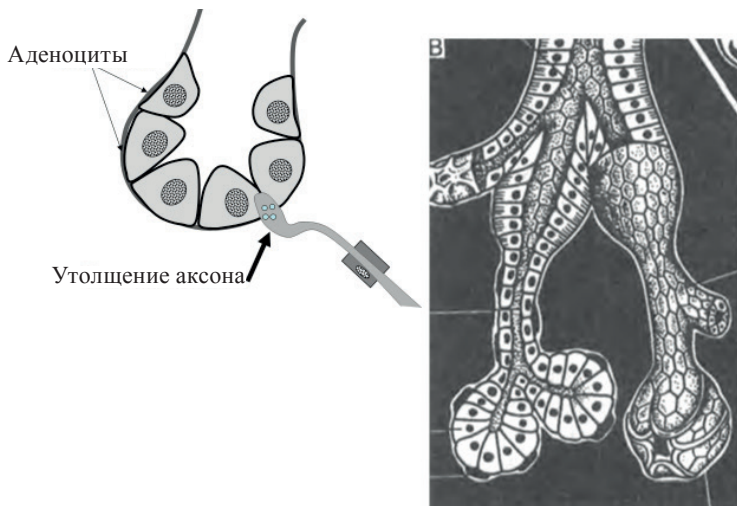


Рисунок 7.23 – Схематическое строение секреторного нервного окончания

Концевые разветвления аксона или подходят вплотную к секреторной клетке, или глубоко вдавливаются в неё. Аксолемма и цитолемма секреторной клетки образуют соответственно пресинаптическую и постсинаптическую мембраны, разделённые узкой синаптической щелью.

### Понятие о рефлексорных дугах

Рефлекторная дуга – цепь нейронов, связанных друг с другом синапсами и обеспечивающих проведение нервного импульса от рецептора чувствительного нейрона до эфферентного окончания в рабочем органе.

Строение нервных клеток и синаптических контактов способствует тому, что нервные импульсы распространяются по определённым путям, которые называются рефлекторными дугами.

Рефлекторная дуга – это путь, по которому проходят нервные импульсы от рецептора к исполнительному органу. В состав

рефлекторной дуги входит не менее двух нервных клеток, одна из которых чувствительная, а другая – эффекторная.

Раздражения воспринимаются дендритами, идут к телу чувствительного нейрона и по аксону передаются от тела к дендриту другой, эффекторной нервной клетки, а по аксону последней – к исполнительному органу.

Самая простая рефлекторная дуга состоит из двух нейронов – чувствительного и двигательного.

В подавляющем большинстве случаев между чувствительными и двигательными нейронами включены вставочные или ассоциативные нейроны.

Рефлекторная дуга может быть более сложной в зависимости от того, сколько ассоциативных нейронов располагается между чувствительными и эффекторными нейронами.

У высших животных рефлекторные дуги состоят обычно из многих нейронов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Афанасьев Ю.И.* Гистология, эмбриология, цитология: учебник / Ю.И. Афанасьев, Н.А. Юрина, Е.Ф. Котовский и др.; под ред. Ю.И. Афанасьева, Н.А. Юриной. 6-е изд., перераб. и доп. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2018. – 800 с.
2. *Быков В.Л.* Гистология, цитология и эмбриология. Атлас: учебное пособие / В.Л. Быков, С.И. Юшканцева. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2015. – 296 с.
3. *Зиматкин С.М.* Гистология, цитология и эмбриология / С.М. Зиматкин, Я.Р. Мацюк, Л.А. Можейко. – Минск: Вышэйшая школа, 2012. – 462 с.
4. *Кузнецов С.Л.* Лекции по гистологии, цитологии и эмбриологии: учебное пособие / С.Л. Кузнецов, М.К. Пугачёв. – М.: ООО Изд-во «Медицинское информационное агентство», 2009. – 477 с.
5. *Кузнецов С.Л.* Гистология, цитология и эмбриология (краткий курс) / С.Л. Кузнецов, Н.Н. Мушкамбаров. – М.: ООО Изд-во «Медицинское информационное агентство», 2014. – 176 с.
6. *Мальцева Н.Г.* Ткани: учеб.-метод. пособие для студентов I курса факультета по подготовке специалистов для зарубежных стран медицинских вузов / Н.Г. Мальцева, М.А. Шабалева, И.Л. Кравцова. – Гомель: ГомГМУ, 2016. – 64 с.

Составители:  
*Ольга Петровна Калугина,  
Елена Григорьевна Филипченко,  
Елена Валерьевна Шарова,  
Екатерина Владимировна Леонтьева,  
Азамат Рыскулович Рыскулов*

ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ. КУРС ЛЕКЦИЙ  
Учебное пособие

Редактор *Н.В. Шумкина*  
Компьютерная верстка *А.Ш. Мельниковой*

Подписано в печать 19.11.2021  
Печать офсетная. Формат 60 × 84 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>.  
Объем 9,75 п. л. Тираж 100 экз. Заказ 3

Издательство КРСУ  
720000, г. Бишкек, ул. Киевская, 44

Отпечатано в типографии КРСУ  
720048, г. Бишкек, ул. Анкара, 2а