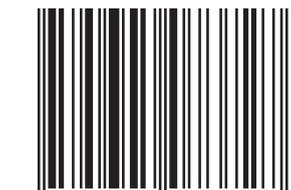


СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

- 1. Золотова Анастасия Владимировна**, к.б.н., доцент кафедры морфологии и ветеринарно-санитарной экспертизы, azolotova@rgau-msha.ru, 8(926)839-72-23
- 2. Черепанова Надежда Геннадьевна**, старший преподаватель кафедры морфологии и ветеринарно-санитарной экспертизы, ncherepanova@rambler.ru, +7 499 9761448
- 3. Панина Елена Витальевна**, к.б.н., доцент кафедры морфологии и ветеринарно-санитарной экспертизы, erpanina@rgau-msha.ru , +7 499 9761448
- 4. Просекова Елена Александровна**, к.б.н., доцент кафедры морфологии и ветеринарно-санитарной экспертизы, eproseкова@rgau-msha.ru, +7 499 9761448
- 5. Беляева Нина Петровна**, к.б.н., старший преподаватель кафедры морфологии и ветеринарно-санитарной экспертизы, nina_belyaeva@ro.ru, +7 499 9761448

ISBN 978-5-6050737-2-7

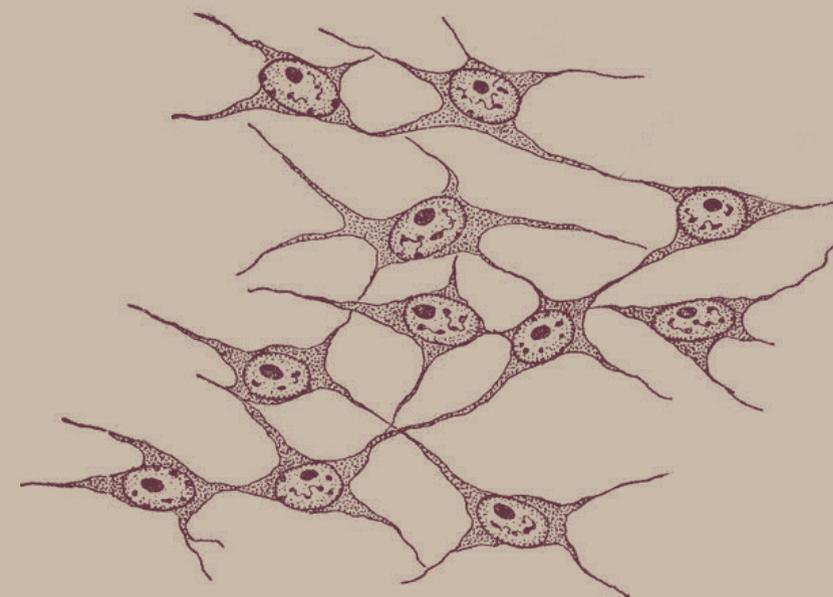


9 785605 073727 >

**А.В. ЗОЛотоВА, Н.Г. ЧЕРЕПАНОВА,
Е.В. ПАНИНА, Е.А. ПРОСЕКОВА, Н.П. БЕЛЯЕВА**

ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ



МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ –
МСХА имени К.А. ТИМИРЯЗЕВА

**А.В. Золотова, Н.Г. Черепанова,
Е.В. Панина, Е.А. Просекова, Н.П. Беляева**

ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ

Учебное пособие

Москва
ЭйПиСиПублишинг
2023

УДК 611.018
ББК 28.66
О 28

Рецензенты:

Никишиов А.А., к.с.-х.н., доцент Департамента ветеринарной медицины Аграрно-технологического института ФГАОУ ВО «Российского университета дружбы народов имени Патриса Лумумбы»;

Савчук С.В., к.б.н., доцент кафедры физиологии, этологии и биохимии животных Института зоотехнии и биологии ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева

Золотова А.В., Черепанова Н.Г., Панина Е.В., Просекова Е.А., Беляева Н.П.

О 28 Общая гистология: учебное пособие/ А.В. Золотова, Н.Г. Черепанова, Е.В. Панина, Е.А. Просекова, Н.П. Беляева; Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева. – Москва: ЭЙПиСиПабблишинг, 2023. – 108 с.

ISBN 978-5-6050737-2-7

Учебное пособие включают в себя подробное описание строения и функционирования различных тканей животных и человека. Особое внимание уделено вопросам крови и кроветворения.

Учебное пособие составлено в соответствии с программой и учебным планом дисциплины «Гистология» для студентов, обучающихся по направлению «Биология». Включает в себя материалы по строению, происхождению и функционированию эпителиальных, опорно-трофических, мышечных и нервной тканей. Предназначено для самостоятельной аудиторной и внеаудиторной работы студентов.

Рекомендовано к изданию учебно-методической комиссией института зоотехнии и биологии РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, протокол № 10 от 14.06. 2023 г.

УДК 611.018
ББК 28.66

ISBN 978-5-6050737-2-7

© Золотова А.В., Черепанова А.В., Панина Е.В.,
Просекова Е.А., Беляева Н.П., 2023
© ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, 2023
© Оформление. ООО «ЭЙПиСиПабблишинг», 2023

Введение

Общая гистология относится к морфологическим наукам. **Морфология** (греч. morphē - форма, logus - учение) – наука о форме и строении организмов; является разделом биологии – науки о жизни во всех ее проявлениях. Морфология животных тесно связана с зоологией, физиологией и экологией. Общая гистология – учение о строении, развитии и жизнедеятельности тканей организма. **Ткань**, с точки зрения гистологии, это совокупность клеток и межклеточного вещества, объединённых общим происхождением, строением и выполняемыми функциями. Предметом изучения общей гистологии является строение клеток и неклеточных структур, входящих в состав различных тканей организма. Задача общей гистологии – познание структуры и деятельности клеток и тканей организма с использованием новейших теоретических данных. Знания, полученные при изучении общей гистологии, необходимы для последующего изучения частной гистологии. Она обеспечивает основу для изучения и других общебиологических дисциплин, таких как физиология, биохимия и др.

В настоящее время гистологию не рассматривают как сугубо морфологическую науку. Благодаря новейшим методам исследования в цитологии и гистологии, стало возможным оценить и функциональные характеристики той или иной ткани, клетки или неклеточной структуры. Таким образом, гистологию можно отнести к **морфофункциональным дисциплинам**.

В учебном пособии рассмотрены четыре типа тканей организма. Комплексный подход в изложении материала позволяет не просто изучить строение ткани, но и обнаружить причинно-следственные связи в ее строении, развитии и функционировании.

При написании данного учебного пособия коллектив авторов старался руководствоваться современными сведениями о строении функционировании клеток и тканей.

РАЗДЕЛ 1. ЭПИТЕЛИИ

Эпителии получили свое название от двух греческих слов *epi*, что означает «над», и *thele* – «сосочек».

Эпителиальные ткани развиваются из всех трех зародышевых листков: эктодермальный эпителий покрывает тело снаружи и входит в состав кожи, верхних дыхательных путей, роговицы глаза, переднего и заднего конца отдела кишечной трубки; энтодермальный эпителий выстилает изнутри пищеварительную трубку, органы дыхания и является основной составной частью пищеварительных желез; мезодермальный эпителий входит в состав серозных оболочек (мезотелий) органов и полостей тела, половых органов, почек и мочевыводящих путей.

Основными признаками эпителиальных тканей являются:

1. пограничное положение, в результате чего эпителий, с одной стороны, отделяет организм от внешней или внутренней среды, а с другой - осуществляет их связь;
2. между клетками практически нет межклеточного вещества. В межмембранных щелях располагается гликокаликс.
3. расположение клеток в виде сплошного пласта, что является необходимым условием функционирования эпителия. Клетки в пласте соединяются различными контактами (десмосомы, плотные и щелевые контакты и т.д.);
4. расположение эпителия на четко выраженной базальной мембране, образованной деятельностью как клеток эпителия, так и подлежащей соединительной ткани. **Базальная мембрана** – сложное зернисто-фибрилярное образование, состоящее из гликопротеинов (ламинин), протеогликанов и коллагеновых фибрилл. Она препятствует врастанию эпителия в подлежащую соединительную ткань. Кровеносные и лимфатические сосуды не заходят внутрь эпителиального пласта, и питательные вещества проникают диффузно через соединительную ткань и базальную мембрану.

5. морфологическая и функциональная полярность клеток. Наличие двух полюсов: **базального** (от греч. basis – основание) – лежащего на базальной мембране и **апикального** (от греч. apex – верхушка) – обращенного наружу. У нормально функционирующего эпителиоцита ядро обычно сдвинуто к базальному полюсу, под ним располагается эндоплазматическая сеть, а над ним – пластинчатый комплекс. На апикальном полюсе у многих видов эпителиев имеются микроворсинки и реснички, на базальном – вдавления плазмолеммы. Соответственно, для разных участков клетки характерны определенные процессы: например, всасывание, движение ресничек, экструзия связаны с апикальным полюсом, синтез веществ происходит на базальном полюсе. Многослойным эпителиям свойственны неодинаковые морфофункциональные свойства клеток различных слоев эпителиального пласта.

6. Высокая способность к регенерации.

Основными функциями эпителиальных тканей являются: защитная, всасывательная, выделительная, секреторная и в некоторых случаях участие в восприятии раздражения и движении.

Помимо классификации по происхождению, существуют морфологическая и функциональная классификация эпителиев. В связи с преобладанием той или иной функции эпителиев делят на **покровный** (защитная функция), **всасывающий** (трофическая функция), **почечный** (выделительная функция), **железистый** (секреторная функция), **рецепторный** (слуховой, вкусовой - участие в восприятии раздражения) и др.

Морфологическая классификация эпителиев основана на количестве слоев и форме клеток (рис. 1). Принято различать следующие виды эпителия: однослойный эпителий, который делится на однорядный (плоский, кубический, призматический) и многорядный мерцательный; многослойный эпителий, в котором различают ороговевающий, неороговевающий и пере-

ходный.

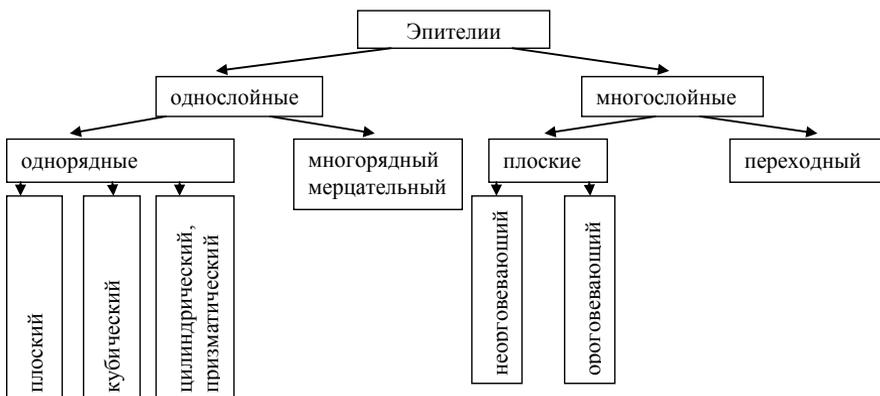


Рис. 1. Морфологическая классификация эпителиев

ГЛАВА 1. ПОКРОВНЫЕ И ВЫСТИЛАЮЩИЕ ЭПИТЕЛИИ

1.1. Однослойные эпителии.

Однослойный плоский эпителий (мезотелий) выстилает изнутри стенки грудной (плевральной) и брюшной (перитонеальной) полостей тела, сальников. Покрывает снаружи органы, расположенные в полостях тела, входя в состав их серозных оболочек. Высота его клеток меньше ширины (рис. 2). Морфофункциональная дифференцировка выражена в меньшей степени по сравнению с другими эпителиями. Однако на апикальной поверхности эпителиоцитов видны короткие редкие микроворсинки, пиноцитозные и фагоцитарные вакуоли.

Функции однослойных плоских эпителиев: разграничительная, защитная (путем выработки специфических веществ), участие в обмене веществ. Мезотелий, кроме того, препятствует сращению органов друг с другом и со стенками тела; способствует образованию серозной жидкости; благодаря пиноцитозной деятельности клеток происходит быстрый перенос веществ из серозной жидкости в лимфатическое русло. Вследствие малой толщины эпителиоцитов, через них легко диффундируют газы и быстро

транспортируются различные вещества (например, в альвеолах легких и тонкой части петли Генле в почках).

Однослойный кубический эпителий образует стенки почечных канальцев и мелких протоков желез, образует фолликулы щитовидной железы. Высота его клеток сопоставима с шириной. Функции этого эпителия могут быть разграничительными (в протоках поджелудочной железы, желчных протоках печени), осморегулирующими (в почках и солевых железах) и другими.

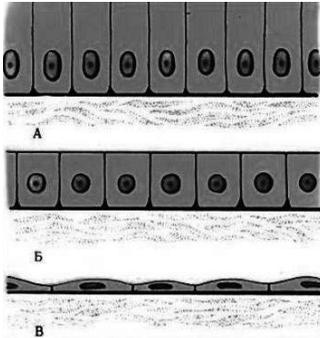


Рис. 2. Однослойные однорядные эпителии: А – призматический (цилиндрический); Б – кубический; В – плоский.

Однослойный цилиндрический (призматический) эпителий выстилает полости кишечной трубки, крупные выводные протоки желез, матку, собирательные трубочки почек и др. Все его клетки лежат на базальной мембране и обладают ярко выраженной морфофункциональной полярностью. Эллипсоидные ядра эпителиоцитов обычно сдвинуты к базальному полюсу. Высота клеток такого эпителия больше ширины. Кроме разграничительной, этот эпителий выполняет специальные функции, присущие тому или иному органу. Так, например, призматический эпителий слизистой оболочки желудка является железистым – вырабатывает слизь (слизистый эпителий). Призматический эпителий слизистой оболочки кишечника и желчного пузыря называется каемчатым, так как несет на апикальном полюсе микроворсинки – щеточную каемку, благодаря чему осуществляется всасывание веществ.

Многорядный мерцательный эпителий выстилает воздухоносные пути органов дыхания и некоторые участки половой системы – семявыносящие пути, яйцеводы. Состоит из трех видов клеток: реснитчатых, коротких и длинных вставочных (базальных) и бокаловидных (рис. 3).

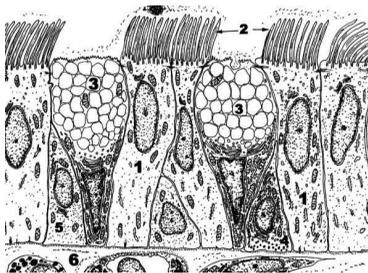


Рис. 3. Многорядный мерцательный эпителий: 1 – реснитчатая клетка, 2 – реснички, 3 – слизистый секрет бокаловидных клеток, 4 – низкая вставочная клетка, 5 – высокая вставочная клетка, 6 – рыхлая волокнистая соединительная ткань

Все клетки однослойного многорядного эпителия лежат на базальной мембране, но вставочные не доходят до наружной поверхности пласта. Низкие вставочные клетки – это стволовые и камбиальные элементы эпителия, которые в процессе роста дифференцируются и становятся реснитчатыми и бокаловидными клетками. Ядра реснитчатых, бокаловидных и вставочных клеток расположены рядами на разной высоте от базальной мембраны, что создает многорядность эпителия. Реснитчатые клетки несут на апикальном полюсе большое количество ресничек – органелл движения. Эти эпителиоциты – высокодифференцированные клетки и митотически неактивны. Бокаловидные клетки вырабатывают слизь (см. железистый эпителий). Слизь покрывает пласт мерцательного эпителия, не только защищая его от внешнего воздействия, но и способствуя склеиванию попавших в воздухоносные пути частиц и передвижению их в обратном направлении для удаления (кашель, чихание). В половых органах мерцание ресничек помогает продвижению половых клеток. Следовательно, мерцательный эпителий, кроме разграничительной, выполняет еще транспортную и защитную функции.

1.2. Многослойные эпителии

Многослойный плоский неороговевающий эпителий находится в

пищевод, роговице глаза, влагалище, преддверии носа и конечной (ампулярной) части прямой кишки. Пищевод и преджелудок выстланы таким же эпителием, но энтодермального происхождения. Он состоит из трех слоев: базального, шиповатого и плоского (рис. 4).

Базальный слой лежит на базальной мембране, образован призматическими клетками с ядрами, сдвинутыми к апикальному полюсу. Клетки базального слоя являются камбиальными, или стволовыми. Они делятся митозом и, выдвигаясь вверх, становятся клетками шиповатого слоя.

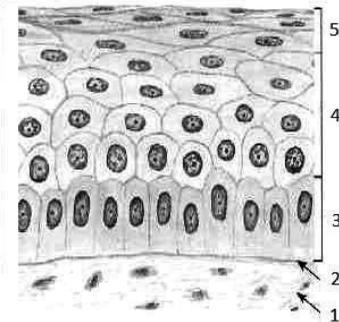


Рис. 4. Многослойный плоский неороговевающий эпителий. 1 – рыхлая волокнистая соединительная ткань, 2 – базальная мембрана, 3 – базальный слой клеток, 4 – ряды шиповатых клеток, 5 – ряды плоских клеток.

Шиповатый слой образован несколькими слоями клеток неправильной многоугольной формы с овальными или округлыми ядрами и с небольшими отростками – «шипиками», которые проникают между клетками, удерживая их в составе пласта. В цитоплазме шиповатых клеток хорошо развиты тонкие нити – **тонофибриллы**, органеллы специального значения, которые выполняют опорную функцию. В клетках наружных отделов накапливается кератогелин в виде мелких гранул. Эпителиоциты этого слоя не утратили митотической активности, но делятся они менее интенсивно. Базальный и шиповатый слои также называются ростковым слоем из-за их способности к делению.

Шиповатые клетки постепенно уплощаются и становятся клетками **плоского слоя**. Он состоит из 2-3 рядов клеток. Одна плоская клетка занимает площадь нескольких подлежащих базальных клеток этого эпителия.

Ядра уплощаются, становятся гетерохромными, органеллы редуцируются. Связь между клетками ослабевает, они отмирают и отпадают с поверхности эпителия. Слущивание клеток является защитным механизмом, при этом прикрепившиеся к ним патогенные микроорганизмы также отпадают и не могут внедриться в подлежащие ткани.

Многослойный плоский ороговевающий эпителий. Развивается из эктодермы и образует эпидермис кожи, у некоторых животных покрывает ротовую полость и конечный участок прямой кишки. В нем различают пять слоев: базальный, шиповатый, зернистый, блестящий и роговой (рис. 5).

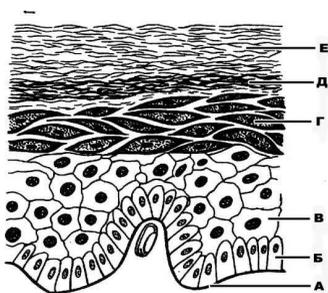


Рис. 5. Многослойный плоский ороговевающий эпителий. А – базальная мембрана, Б – базальный слой клеток, В – ряды шиповатых клеток, Г – зернистые клеток, Д – клетки блестящего слоя, Е – ряды плоских ороговевающих клеток.

Базальный слой как и у неороговевающего многослойного плоского эпителия, состоит из одного ряда кубических или призматических клеток, связанных десмосомами как между собой, так и с базальной мембраной. также между эпителиоцитами имеются щелевые и плотные контакты. В цитоплазме клеток много свободных рибосом, содержатся тонофибриллы и зерна меланина. Пигмент предохраняет организм от чрезмерного ультрафиолетового облучения. Эпителиоциты этого слоя обладают высокой митотической активностью.

Шиповатый слой имеет толщину в 4-8 рядов клеток. Образован крупными клетками неправильной формы, связанных между собой десмосомами и отростками – «шипиками», в которых содержатся пучки тонофибрилл. Шиповатые клетки еще сохраняют способность к

размножению, из-за чего базальный и шиповатый слои объединяют как ростковый слой.

Зернистый слой состоит из 2х-3х рядов клеток. Эпителиоциты этого слоя уплощенной формы, с плотными ядрами и резко базофильными зернами рогового белка кератогиалина, которые сливаются с тонофибриллами. Количество органелл в клетках зернистого слоя уменьшается. Зернистый слой переходит в блестящий.

Блестящий слой, состоит из 1-2 рядов погибающих клеток и встречается только в эпителии «толстой кожи» без волос. При этом базофильные зерна сливаются, органеллы деградируют, ядра распадаются, кератогиалин превращается в элаидин, окрашивающийся оксифильно и сильно преломляющий свет. Поэтому на микроскопическом уровне этот слой «блестит».

Роговой слой самый поверхностный, в коже без волос образован огромным количеством рядов (до 100) плоских мертвых «клеток» – механически прочных и химически устойчивых постклеточных структур. Они имеют вид роговых чешуек с сильно утолщенной плазмолеммой, заполненных роговым веществом – кератином. Десмосомы, связывающие клетки постепенно разрушаются, между клетками скапливаются нейтральные жиры. В коже, покрытой волосами роговой слой тонкий – из нескольких рядов роговых чешуек. С поверхности слоя роговые чешуйки слущиваются при окончательном разрушении десмосом.

Функции многослойного плоского ороговевающего эпителия:

- барьерная;
- защитная (оберегает глубже лежащие ткани от внешних воздействий: химических, термических, механических, патогенных и др.);
- обменная.

Специализация клетки выражается в ее ороговении и превращении в роговую чешуйку, содержащую большое количество химически устойчивых

белков и липидов и обладающую плохой теплопроводностью.

Многослойный переходный эпителий. Переходный эпителий выстилает стенки органов, способных растягиваться (почечные лоханки, мочеточники, мочевой пузырь), отчего его также называют уротелием.

Строение этого эпителия меняется в зависимости от степени растяжения стенки органа (рис.6). Этим объясняется и его название – переходный. В переходном эпителии четко различаются три слоя клеток – базальный, промежуточный и поверхностный.

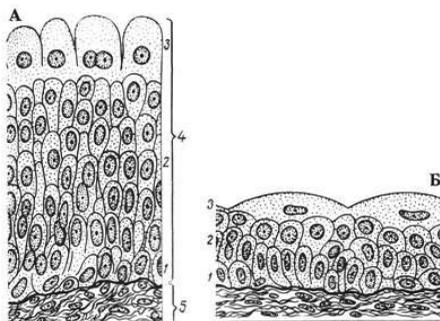


Рис. 6. Переходный эпителий: А – в свободном органе, Б – в наполненном органе. 1 – клетки базального слоя, 2 – клетки промежуточного слоя, 3 – клетки поверхностного слоя, 4 – пласт эпителия, 5 – рыхлая соединительная ткань

Базальный слой эпителия в наполненном органе состоит из мелких и расположенных между ними более крупных клеток многоугольной формы. Ядра клеток базального слоя округлые и лежат в 1-2 ряда в зависимости от высоты клетки. **Поверхностный слой** состоит из крупных, часто двуядерных клеток. В **промежуточном** слое клетки удлиненные, черепицеобразно накладываются друг на друга.

Высота эпителиального пласта стенки органа в сокращенном состоянии возрастает: часть клеток промежуточного и базального слоев как бы выдавливается в вышележащие слои, оставаясь соединенными с базальной мембраной тонкой ножкой, т.е. базальный слой принимает многорядное строение. Покрывающие клетки увеличиваются в высоту, но не

могут смещаться друг относительно друга.

Контрольные вопросы: 1. Общие признаки эпителиальных тканей, их классификация. 3. Покровные эпителии, их строение, происхождение и расположение в организме. Выстилающие эпителии, их строение, происхождение и расположение в организме. 4. Характеристика однослойных эпителиев по строению, расположению в организме и происхождению. 5. Строение, клеточный состав и функционирование однослойного многоядного (мерцательного) эпителия. 6. Строение, клеточный состав и функционирование многослойного плоского неороговевающего эпителия. 7. Строение, клеточный состав и функционирование многослойного плоского ороговевающего эпителия. 8. Этапы процесса ороговения. 9. Строение, клеточный состав и функционирование многослойного переходного эпителия.

ГЛАВА 2. ЖЕЛЕЗИСТЫЙ ЭПИТЕЛИЙ

Железистый эпителий широко распространен в организме, входит в состав слюнных желез, печени, семенников, яичников, гипофиза и др. Такие органы называют *железы*.

Клетки железистого эпителия – glanduloциты – специализируются на выработке различных веществ, названных секретом. Имеют различную форму и размеры, однако сохраняют все свойства эпителиальных тканей. Как и любые клетки, в которых идут активные синтетические процессы, имеют хорошо развитые гранулярную эндоплазматическую сеть, аппарат Гольджи, крупное ядро с одним или несколькими ядрышками и преобладанием эухроматина в кариоплазме. На апикальном полюсе часто видны скопления гранул, вакуолей, зерен секрета или его предшественника (рис. 7).

2.1. Секреторный цикл – процесс образования и выведения секрета - состоит из четырех фаз, которые в некоторой степени могут взаимно перекрываться.

Первая фаза – накопление исходных продуктов через базальную мембрану и цитолемму базального полюса клетки.

Вторая фаза – фаза синтеза секрета из поступивших в клетку веществ. Белковый секрет синтезируется на грЭПС, а небелковый – на аЭПС.

Третья фаза – накопления секрета - происходит транспорт просекрета по ЭПС к комплексу Гольджи. От ЭПС отделяются транспортные пузырьки, которые доставляют синтезированные вещества в цистерны аппарата Гольджи. Там они «дозревают» – подвергаются химическим преобразованиям. Секреторные гранулы с готовым секретом отходят от транс-поверхности аппарата Гольджи и накапливаются на апикальном полюсе клетки.

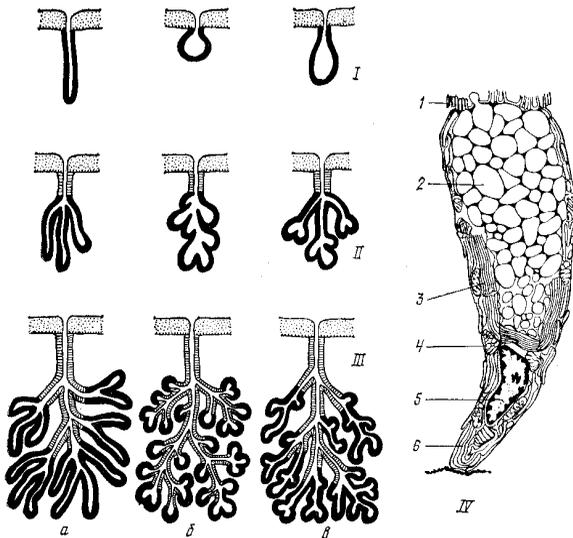


Рис. 7. Схема строения желез:

I – простые железы; II – простые железы с разветвленным концевым отделом; III – сложные железы; а – трубчатая железа; б – альвеолярная железа; в – альвеолярно-трубчатая железа; IV – одноклеточная железа – бокаловидная клетка; 1 – микроворсинки; 2 – гранулы секрета; 3 – комплекс Гольджи; 4 – митохондрии; 5 – ядро; 6 – эндоплазматическая сеть.

Четвертая фаза – выведения секрета – может происходить тремя способами (рис.8). Мерокринный тип выведения секрета осуществляется без нарушения целостности клетки. Секреторная вакуоль подходит к цитолемме и встраивается в нее. Образуется пора, через которую содержимое пузырька изливается наружу. Такой тип секреции характерен для слюнных, эндокринных и многих трубчатых желез организма.

Апокринный тип выведения секрета осуществляется с частичным разрушением клетки. При макроапокринной секреции отделяется апикальный полюс клетки и, вместе с синтезированным клеткой секретом, входит в состав секрета. Микроапокринный тип характеризуется разрушением только верхушек ворсинок glanduloцита. Такой тип секреции встречается у молочной и потовых желез.

При голокринном типе секреции наблюдается полное разрушение клетки и превращение ее в секрет, что характерно для сальных желез.

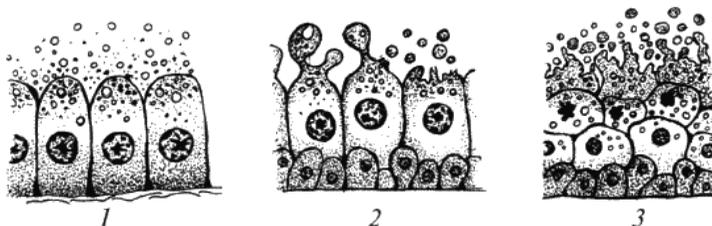


Рис. 8. Типы секреции: 1- мерокринный, 2 – апокринный, 3 – голокринный.

Пятая фаза - восстановление клетки, может отсутствовать у glanduloцитов, выделяющих секрет по мерокринному типу.

2.2. Классификация желез. Кроме того, что железистые клетки могут встречаться в покровных и выстилающих эпителиях, они образуют специфические органы – **железы**. Основной функцией железы является выработка секрета.

По числу клеток железы делятся на *одноклеточные* (например, бокаловидная клетка) и *многоклеточные* (основная масса желез). Бокаловидные клетки (рис. 7) встречаются в эпителии кишечника,

воздухоносных путей, половой системы. Имеет бокаловидную форму и сильно выраженную морфофункциональную полярность. На базальном полюсе всегда располагается ядро, а на апикальном – вакуоли секрета и редкие микроворсинки. Над ядром имеется хорошо развитый аппарат Гольджи. Секрет слизистый (муцин), выделяется мерокринным способом, без разрушения апикального полюса.

По расположению относительно эпителия железы делятся на *эндоэпителиальные* (в составе пласта) и *экзоэпителиальные* (за пределами пласта). Бокаловидная клетка относится к эндоэпителиальным железам, большинство же желез являются экзоэпителиальными.

Также железы бывают *пристенными* (в стенке органа) и *застенными* (самостоятельные органы, связанные со стенкой только выводным протоком). Потовые, фундальные железы желудка, крипты толстого кишечника – пристенные железы, а печень, поджелудочная, околоушная слюнная железы – застенные.

По способу выведения секрета железы делятся на *эндокринные* и *экзокринные*. Эндокринные выделяют свой секрет (гормоны) непосредственно в кровь, а экзокринные железы имеют выводные протоки, которые открываются на поверхности тела или в полости внутренних органов.

По типу секрета железы делятся на *слизистые* (бокаловидная клетка, небные слюнные железы), *серозные* (околоушная слюнная железа) и *смешанные*, выделяющие серозно-слизистый секрет (подъязычная и подчелюстная слюнные железы).

Строение многоклеточной железы. Все многоклеточные экзокринные железы состоят из концевых (секреторных) отделов и выводных протоков, связывающих концевые отделы с поверхностью эпителия и обеспечивающих выделение секрета на поверхность тела или в полость органа. Если концевые отделы напоминают мешочек, то железа – *альвеолярная*. При концевых отделах в виде трубочки железы называются

трубчатыми. Также существуют *альвеолярно-трубчатые* железы, в которых секрет образуется и в трубочках и в альвеолах.

По ветвлению выводных протоков железы делятся на *простые* (один проток) и *сложные* (разветвленные протоки).

По ветвлению концевых отделов железы различают *разветвленные* и *неразветвленные.*

Если в железе проток оканчивается одним концевым отделом, такая железа будет простой неразветвленной альвеолярной (сальная) или трубчатой железой (потовая, железы эндометрия). Если в проток открывается несколько концевых отделов, такую железу называют простой разветвленной, она также может иметь трубчатые концевые отделы (железы пищевода) или альвеолярные (сальная). Когда разветвляется выводной проток, образуется сложная железа, где существует целая система выводных протоков, объединяющихся, в конечном счете, в единый главный выводной проток. Различают сложные альвеолярные (простата, околоушная слюнная железа), трубчатые (дуоденальные) и трубчато-альвеолярные железы (молочная, подчелюстная слюнная).

Контрольные вопросы: 1. Железистые эпителии, их строение, происхождение и расположение в организме. 2. Классификация и характеристика желез. 3. Типы секреции. 4. Строение типичной железистой клетки, секреторный цикл. 5. Виды секретов, способы выведения секрета из клетки.

РАЗДЕЛ 2. ОПОРНО-ТРОФИЧЕСКИЕ ТКАНИ

Кровь, лимфа, эндотелий, собственно-соединительные ткани, хрящевые и костные ткани относятся к опорно-трофическим тканям (тканям внутренней среды) (рис. 9). Такие ткани не граничат с внешней средой и полостями тела. Они развиваются из зародышевой ткани – мезенхимы. Характеризуются высоким содержанием межклеточного вещества.



Рис. 9. Классификация опорно-трофических тканей

Мезенхима состоит из отростчатых клеток, которые продуцируют аморфное межклеточное вещество (рис. 10). Клетки образуют трехмерную сеть, соединяясь своими отростками при помощи контактов «по типу замка».

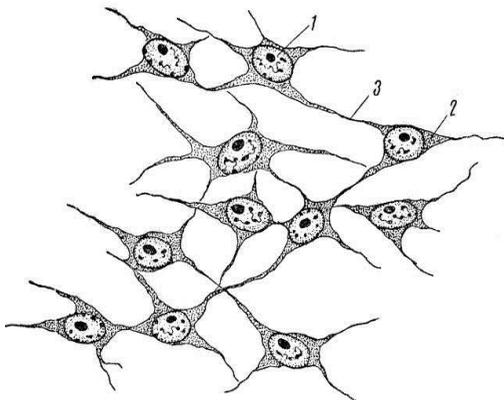


Рис. 10. Мезенхима: 1 – ядро клетки мезенхимы, 2 – цитоплазма клеток, 3 – отростки клеток.

Через межклеточное вещество осуществляется транспорт питательных веществ на ранних стадиях развития. Часть клеток мезенхимы, округляясь, становится клетками крови. Клетки вокруг них образуют сосуды. Возникновение кровеносной системы увеличивает скорость питания зародыша, что многократно ускоряет его рост. Другая часть клеток образует систему соединительных тканей. Таким образом, постепенно она исчезает и становится опорно-трофическими тканями.

В целом все ткани внутренней среды отличаются высокой степенью регенерации и лабильностью. Большая часть клеток не имеют морфофункциональной полярности, кроме клеток эндотелия.

Эндотелий выстилает полость сердца, а также кровеносные и лимфатические сосуды. В связи с разграничительной функцией, эндотелий приобрел сходство с плоским эпителием. Клетки – эндотелиоциты имеют уплощенную форму длиной от 5 до 175 мкм и высотой около 1-5 мкм. Между собой они соединяются десмосомами и контактами «по типу замка».

На полюсе, обращенном в просвет сосуда, находятся микроворсинки, особенно это характерно для вен. Обычно эндотелий лежит на базальной мембране, однако это не распространяется на лимфотические капилляры. В таких органах как печень, лимфоузел и селезенка клетки обладают высокой способностью к фагоцитозу.

ГЛАВА 1. КРОВЬ

Относится к соединительным тканям с жидким межклеточным веществом, что в значительной мере определяет ее функции. Все они в той или иной степени связаны с транспортом. Кровь циркулирует по замкнутой системе сосудов за счет ритмичного сокращения сердца. На нее приходится 6-8% массы тела.

Функции крови:

1. Транспортная – перенос различных веществ по организму. В зависимости от природы перемещаемых веществ можно выделить разные виды этой функции: *дыхательная* – транспорт кислорода из легких в ткани и углекислого газа из тканей в легкие; *питательная* (трофическая) – перемещение питательных веществ по организму из мест, где происходит их всасывание и накопление, к тканям и органам; *регуляторная* – перенос гормонов и биологически активных веществ к тканям; *терморегуляторная* – перенос и распределение тепла между тканями и органами, выделение его во внешнюю среду.

2. Гомеостатическая – поддержание постоянства температуры тела, водно-солевого баланса, осмотического равновесия, состава тканевых жидкостей.

3. Защитная – обезвреживание микроорганизмов в реакциях специфического и неспецифического иммунитета, нейтрализация антигенов, поступающих из внешней среды и образующихся внутри организма.

Разнообразие выполняемых функций крови определяет диагностическую ценность результатов ее исследования, а простота

получения проб позволяет широко использовать ее в клинической медицине и биологических исследованиях.

Как и все соединительные ткани, кровь состоит из *клеток*, которые называются *форменными элементами* и жидкого *межклеточного вещества* – *плазмы* крови.

1.1. Плазма крови. Она на 90% состоит из воды и 10% сухого вещества, основную массу которого составляют белки (около 7%), глюкоза – 1%, минеральные соли 0,9%. Белки плазмы крови выполняют несколько важных функций. Большая часть белков приходится на **альбумины**. Их функция – поддержание постоянства онкотического давления крови, также они участвуют в переносе различных веществ, таких как гормоны, некоторые ионы и другие метаболиты. Вторая группа белков – **глобулины** – представлена α -, β - и γ -глобулинами. **α -глобулины** и **β -глобулины** участвуют в транспорте липопротеинов и ионов металлов. **γ -глобулины**, в отличие от других белков, являются звеном иммунной системы, представляют собой антитела (иммуноглобулины), вырабатываемые плазматическими клетками, которые являются конечной стадией дифференцировки В-лимфоцитов. Кроме того, в плазме крови присутствуют фибриноген и белки компонента комплемента. **Фибриноген** участвует в реакциях свертывания крови. Он под действием *тромбина* превращается в нерастворимый белок *фибрин*. **Компоненты комплемента** – вещества, участвующие в реакциях неспецифического иммунитета. Все белки плазмы крови, кроме γ -глобулинов, образуются гепатоцитами печени.

Сыворотка крови – жидкая часть крови, которая образуется после ее свертывания. В отличие от *плазмы*, не содержит *фибриноген* и *факторы свертывания*.

Форменные элементы крови (рис. 11) делятся на три группы эритроциты, лейкоциты и тромбоциты. У млекопитающих только лимфоциты являются истинными клетками, содержащими ядра, и все необходимые органеллы. Эритроциты и тромбоциты являются

постклеточными структурами, в которых отсутствует ядро и необходимые для функционирования органеллы. Эритроциты и тромбоциты остальных позвоночных содержат овальные неактивные ядра, в которых преобладает гетерохроматин.

1.2. Эритроциты – красные клетки крови. Являются самыми многочисленными клетками крови, их количество измеряется миллионами в 1 мм^3 . Образуются эритроциты в красном костном мозге, разрушаются, главным образом, в селезенке и, частично, в других органах кроветворения (печень и красный костный мозг). У млекопитающих представляют собой безъядерные постклеточные структуры, ядро, как и органеллы, разрушается в процессе формирования эритроцита в красном костном мозге. Зрелые эритроциты млекопитающих меньше по размеру, чем у других позвоночных, и представляют собой округлые клетки в виде двояковогнутого диска. Такая форма существенно увеличивает площадь поверхности клетки и уменьшает диффузное расстояние, улучшая условия для газообмена. Также дает возможность увеличивать объем за счет накопления воды и обеспечивает возможность обратимой деформации при прохождении мелких сосудов. В процессе дифференцировки эритроцита в цитоплазме синтезируется и накапливается гемоглобин, а органеллы разрушаются. В зрелых эритроцитах цитоплазма полностью заполнена гемоглобином, что и определяет его основные функции – **дыхательную и регуляторную**. **Дыхательная** функция эритроцитов определяется способностью гемоглобина в цитоплазме обратимо связывать кислород (оксигемоглобин), что обуславливает яркий красный цвет крови. В тканях при низком парциальном давлении O_2 отщепляется от гемоглобина, образуется восстановленный дезоксигемоглобин, который придает венозной крови темно-красный цвет. Углекислый газ (CO_2) в тканях в незначительном количестве транспортируется в связанном с гемоглобином виде. Основная часть углекислого газа в эритроцитах связывается с водой, образуя угольную кислоту, она распадается до бикарбонатного иона – HCO_3^- . Он диффузно

проникает в плазму крови и в таком виде перемещается в легкие. Угарный газ (окись углерода, CO) связывается с гемоглобином в 200 раз активнее, чем кислород, образуя химически стабильный карбоксигемоглобин. Гемоглобин утрачивает способность связывать кислород, а быстрое выключение более 50% молекул гемоглобина из дыхательного процесса приводит к смерти. **Регуляторная и защитная функции эритроцита обусловлены способностью переносить на поверхности некоторые вещества (иммуноглобулины и иммунные комплексы), компоненты комплемента.**

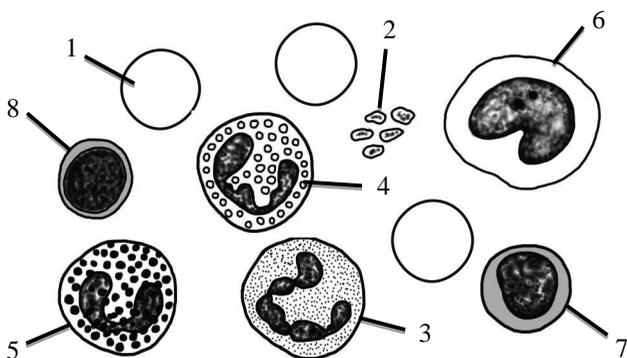


Рис. 11. Форменные элементы на мазке крови: 1 – эритроциты; 2 – тромбоциты; 3 – нейтрофильные гранулоциты; 4 – эозинофильные гранулоциты; 5 – базофильные гранулоциты; 6 – моноциты; 7 – средний лимфоцит; 8 – малый лимфоцит.

1.3. Лейкоциты – белые клетки крови, представляют собой популяцию морфологически разнообразных клеток, циркулирующих в крови и участвующих в защитных реакциях за пределами кровяного русла в соединительной ткани и эпителиях. Количество их в крови на порядок меньше, чем эритроцитов – в 1 мм^3 оно измеряется тысячами. Характеризуются наличием ядра, большой подвижностью и способностью формировать псевдоподии.

По наличию специфической зернистости в цитоплазме лейкоциты делятся на две группы: гранулярные (гранулоциты) и агранулярные (агранулоциты). В зависимости от того, как и какими красителями

окрашивается зернистость, выделяют нейтрофильные, эозинофильные и базофильные гранулоциты. В свою очередь агранулоциты включают в себя моноциты и лимфоциты. Следует отметить, что в цитоплазме агранулоцитов тоже присутствуют азурофильные гранулы, которые представляют собой лизосомы, но они не прокрашиваются так ярко, как зернистость гранулоцитов. Соотношение разных видов лейкоцитов определяют по мазку крови, который окрашивается смесью красителей, содержащих азур, эозин и метиленовый синий. Относительное содержание разных видов лейкоцитов на сто клеток называется *лейкоцитарной формулой* и записывается в процентах. Лейкоцитарная формула видоспецифична и зависит от многих факторов, но в целом прослеживается определенная закономерность – самым многочисленным видом лейкоцитов являются или нейтрофильные гранулоциты, или лимфоциты. В зависимости от того, какие клетки преобладают, различают нейтрофильный профиль крови или лимфоцитарный, может встречаться и промежуточный вариант, когда количество лимфоцитов и нейтрофильных гранулоцитов примерно равно. Такие клинические показатели, как количество лейкоцитов и лейкоцитарная формула являются очень переменными признаками. Они зависят от очень большого количества факторов, например возраста, питания, упитанности, сезонности, наличия патологических состояний, физиологического состояния, пола, активности и др.

1.3.1. Гранулярные лейкоциты

Нейтрофильные гранулоциты (нейтрофилы). Это самая многочисленная группа клеток среди гранулоцитов и одна из самых многочисленных среди всех лейкоцитов. В периферической крови циркулирует в основной массе зрелая форма клеток – сегментоядерный нейтрофильный гранулоцит. Ядро у зрелого нейтрофила состоит из 3-5 сегментов, соединенных узкими перетяжками, имеет интенсивную окраску. Цитоплазма слабоокисильная, содержит зернистость двух типов: первичные и вторичные гранулы. Первичные окрашиваются азуром, их не более 30%,

хорошо видны на светооптическом уровне. Вторичные преобладают по численности, окрашиваются сиреневым цветом, плохо видны в световой микроскоп. Оба типа гранул содержат вещества антимикробного действия, такие как лизоцим, пероксидазы, гидролазы, щелочную фосфатазу, а также другие биологически активные вещества, которые выделяются в межклеточное вещество и регулируют деятельность других клеток. В периферической крови возможно наличие и более молодых форм – палочкоядерных нейтрофилов, в которых сегментация слабо выражена и ядро имеет палочковидную (подкововидную) форму. Нейтрофильные гранулоциты образуются в красном костном мозге, в крови циркулируют 6-10 часов, далее выселяются через эндотелий в ткани, где выполняют свои функции. Время жизни в тканях он нескольких часов до 1-2 суток. При сильном воспалении время жизни нейтрофилов может сокращаться до нескольких минут.

Функции: 1. *Уничтожение микроорганизмов* путем фагоцитоза. Нейтрофилы являются основным звеном, клеточной формой неспецифического иммунитета. Также нейтрофилы могут уничтожать микроорганизмы без их фагоцитирования, внеклеточно, нефагоцитарными способами. 2. *Разрушение и переваривание поврежденных клеток и продуктов межклеточного вещества самого организма.* 3. *Регулируют деятельность других клеток,* вырабатывают вещества – цитокины – которые действуют на другие клетки и таким образом участвуют в реакциях иммунитета (специфического).

Нейтрофильные гранулоциты первыми появляются в местах повреждения тканей, активно поглощают микроорганизмы путем фагоцитоза, далее погибают и сами фагоцитируются макрофагами. При значительном превышении размеров микробов над нейтрофилами разрушение чужеродных агентов происходит нефагоцитарными механизмами. В этом случае нейтрофильные гранулоциты окружают микроорганизм и выбрасывают содержимое своих гранул в межклеточное

вещество, создавая повышенную концентрацию антимикробных веществ вокруг него. Значительная гибель нейтрофилов происходит как в процессе фагоцитоза, так и в результате действия нефагоцитарных механизмов. Такая смесь разрушенных тканей, погибших и живых нейтрофилов формирует *гной*.

Нейтропения – уменьшение количества этих клеток сигнализирует об угнетении костного мозга, которое может быть вызвано такими факторами, как облучение, токсическое и инфекционное поражение и др.

Нейтрофилия – увеличение количества этих клеток в крови. Возникает в результате резкого выброса в кровь в результате воспалительных инфекционных процессов, что вызвано значительной гибелью этих клеток.

Базофильные гранулоциты (базофилы). Самая малочисленная группа лейкоцитов. Образуются в красном костном мозге, в периферической крови циркулируют 6-24 часа, далее мигрируют в ткани. В тканях находятся в интервале от нескольких часов до нескольких дней. По сравнению с нейтрофилами обладают малой подвижностью и слабой фагоцитарной способностью, морфологически очень похожи на тучные клетки рыхлой соединительной ткани, хотя и не идентичны им. Гранулы цитоплазмы окрашиваются темно синим или фиолетовым цветом, при большом скоплении маскируют ядро. Ядро слабо сегментировано, не более 2,3 сегментов, часто бывает S-образное. Специфические базофильные гранулы, определяющие цвет, содержат биологически активные вещества, такие как гепарин, гистамин и другие активные соединения. Гепарин разжижает кровь и основное аморфное вещество соединительной ткани. Гистамин расширяет сосуды и увеличивает проницаемость их стенок, вызывает хемотаксис эозинофилов.

Функции: 1. *Гомеостатическая* – незначительное медленное выделение содержимого гранул регулирует местный обмен в тканях. 2. При резкой *массовой дегрануляции и выведении веществ за пределы клетки развивается аллергическая реакция*, которая выражается в сокращении

гладкомышечных клеток, а также сопровождается повреждением тканей, повышением проницаемости сосудов, их расширением, что вызывает отек.

Эозинофильные гранулоциты (эозинофилы). Образуются в красном костном мозге, в крови циркулируют 3-8 часов, далее они выселяются в ткани, главным образом, в кожу, слизистые дыхательных, пищеварительных и половых органов. Время жизни в тканях не установлено, предполагают, что оно больше, чем у нейтрофилов. Погибают в тканях путем апоптоза и фрагменты этих клеток разрушаются макрофагами. Зернистость цитоплазмы достаточно крупная, окрашивается эозином в красный цвет. Ядро сегментировано меньше, чем у нейтрофилов, обычно выявляется 2-3 сегмента.

Функции: 1. *Фагоцитарная.* Выражена в меньшей степени, чем у нейтрофилов. 2. *Уничтожение паразитов, простейших* и бактерий нефагоцитарными механизмами за счет веществ, содержащихся в гранулах. 3. *Иммунорегуляторная* – ограничение иммунной и аллергических реакций путем инактивации медиаторов этих реакции. Выработка медиаторов воспаления и цитокинов.

1.3.2. Агранулярные лейкоциты

Моноциты. Образуются в красном костном мозге, в периферической крови циркулируют от 8 часов до 4 суток, далее через эндотелий капилляров покидают кровяное русло, оседают в тканях, где под влиянием окружающих факторов приобретают определенное морфологическое строение и становятся тканевыми макрофагами. Моноциты вместе с макрофагами являются частью ретикуло-эндотелиальной системы (моноцитарно-макрофагальной или мононуклеарной системы). Являются самыми крупными лейкоцитами. Кроме размера от других агранулоцитов (лимфоцитов) отличаются формой ядра, оно может быть бобовидным, неправильной формы, подковообразным. Ядро светлое, с преобладанием эухроматина. Цитоплазма слабобазофильная, окрашивается голубым или светло-сиреневым цветом, не содержит специфически окрашиваемой зернистости.

Функции: 1. *Защитная* – являются универсальными макрофагами в тканях, участвуют в реакциях неспецифического иммунитета. Они осуществляют защиту от бактерий, опухолевых и зараженных вирусами клеток. 2. Могут *дифференцироваться, в антиген-представляющие клетки*, которые принимают участие в реакциях специфического иммунитета. 3. *Регуляторная функция* осуществляется путем выделения веществ, которые контролируют состояние межклеточного вещества и влияют на функциональную активность других клеток. 4. *Захват и разрушение старых, погибших клеток* и постклеточных структур, переработка и утилизация продуктов их распада.

Лимфоциты являются одним из самых многочисленных видов лейкоцитов. Они представляют собой клетки с округлым ядром, небольшим участком цитоплазмы голубого цвета, не содержат специфически окрашиваемой зернистости. При морфологической однотипности строения специальными иммуноцитохимическими методами различают функционально разнообразные группы этих клеток. Морфологически различают *большие* (незрелые), *средние* (более зрелые) и *малые* лимфоциты (зрелые). Считается, что **большие лимфоциты** — это молодая форма клеток, для них характерно крупное светлое ядро с преобладанием эухроматина, цитоплазма хорошо развита. В крови обычно отсутствуют, встречаются в центральных органах кроветворения. В значительном количестве они присутствуют только в лимфоидной ткани, где они представляют активно делящиеся бластные формы развития клеток лимфоидного ряда – лимфобласты или иммунобласты. При дальнейшем развитии происходит уменьшение ядра, уплотнении хроматина в нем, уменьшение объема цитоплазмы и размера самой клетки. Она становится **средним лимфоцитом**, он немного крупнее малого, отличается более крупным ядром и большим объемом цитоплазмы. У **малого лимфоцита** большую часть объема клетки занимает гетерохромное округлое ядро, цитоплазма в виде

тонкого ободка располагается вокруг ядра. Часть светлой цитоплазмы непосредственно около ядра называется перинуклеарной зоной.

По функциональному признаку различают Т-лимфоциты, В-лимфоциты и НК-клетки. Т-лимфоциты отвечают за клеточный иммунитет и в свою очередь делятся на несколько групп клеток: т-киллеры, т-супрессоры, т-хелперы.

Т-киллеры представляют собой эффекторные клетки, уничтожающие антигены контактными нефагоцитарными способами. 1. Образование пор в плазмолемме клеток-мишеней, при помощи секреции специализированных белков – перфоринов. Образование пор приводит к нарушению осмотического давления в клетках-мишенях и их дальней гибели. 2. Индукция апоптоза клеток-мишеней ферментами. Ферменты вводятся в клетку через поры и вызывают апоптоз клетки. 3. Индукция апоптоза клеток-мишеней, опосредованная поверхностными рецепторами на их цитолемме. Механизмы данного вида воздействия до конца не выяснены. **Т-хелперы** узнают антигены, запускают реакции клеточного и гуморального иммунитета. Осуществляют регуляцию взаимодействия Т-лимфоцитов друг с другом и с В-лимфоцитами. **Т-супрессоры** угнетают иммунные реакции путем путём выделения супрессорных факторов или контактного взаимодействия с В-лимфоцитами, Т-хелперами и Т-киллерами. Эти клетки также подавляют аутоиммунные реакции.

В-лимфоциты в периферических органах кроветворения дифференцируются в плазматические клетки, которые вырабатывают антитела, то есть осуществляют гуморальный иммунитет.

НК-клетки осуществляют контактное разрушение клеток-мишеней не опосредованное антителами. Функции этих клеток: обеспечение противоопухолевого иммунитета, противоифекционный иммунитет, участие в гемопоэзе.

Функции лимфоцитов: 1. *Обеспечение иммунных реакций.* Лимфоциты являются главными клетками иммунной системы, они

обеспечивают реакции специфического иммунитета, которые направлены на уничтожение чужеродных или собственных антигенов (измененных клеток и структур) путем выработки антител (гуморальный иммунитет) или путем контактного взаимодействия специализированных эффекторных клеток (клеточный иммунитет). 2. *Регуляторная функция* заключается в способности определенных видов лимфоцитов влиять на деятельность других клеток в ходе иммунных реакций путем контактных взаимодействий или путем выделения цитокинов. Все эти клетки находятся в тесной взаимосвязи друг с другом и с другими клетками, такими, как антиген представляющие клетки (АПК), моноцитами, эозинофилами и др.

1.4. Тромбоциты. У млекопитающих представляют собой кровяные пластинки – безъядерные округлые двояковыпуклые постклеточные структуры, которые образуются в красном костном мозге путем фрагментации цитоплазмы специализированных полиплоидных клеток – мегакариоцитов. Время жизни в крови 5-10 дней, фагоцитируются макрофагами селезенки и легких. **Функции** – остановка кровотечения при повреждении стенки сосудов и обеспечение свертываемости крови, кроме того, тромбоциты принимают участие в заживлении ран, реакциях воспаления и обеспечивают нормальное функционирование сосудов. Кровяная пластинка млекопитающих состоит из двух частей: снаружи светлая – гиаломер, внутри окрашенная – грануломер. Гиаломер содержит элементы цитоскелета и систему канальцев и трубочек. Цитоскелет представлен микротрубочками, микрофиламентами и промежуточными филаментами. Они формируют оболочку, поддерживающую форму тромбоцита. Канальцы и трубочки образуются комплексом Гольджи мегакариоцитов в процессе формирования тромбоцитов в красном костном мозге. В грануломере располагаются гранулы разных типов, которые содержат активные вещества, такие как фибриноген, фибронектин, тромбоглобулин и др., определяющие функцию клетки. Кроме того, ряд гранул содержит АТФ, АДФ, ионы кальция, магния, гистамин и серотонин.

При повреждении стенки сосуда последовательно происходит ряд реакций: *адгезия* тромбоцитов, *агрегация* тромбоцитов с образованием белого тромба, *гемокоагуляция* (свертывание крови) с формированием красного тромба, *ретракция тромба*, *разрушение тромба* (рис. 12).

Адгезия – прилипание тромбоцитов к стенке, вызывается взаимодействием коллагеновых белков базальной мембраны и подэндотелиального слоя разрушенного сосуда. Происходит активация тромбоцитов, которая включает изменение формы, секреторную и метаболические реакции. Тромбоциты распластаются и приобретают отростчатую форму. Секреторная реакция сопровождается выделением веществ, находящихся в гранулах, которые обеспечивают дальнейшее течение процессов адгезии, агрегации, гемостаза и регенерации стенок сосудов. Далее происходит метаболическая реакция активации ряда ферментов, которые с одной стороны вызывают спазм сосудов и усиливают адгезию, с другой стороны расширяют сосуды и инактивируют тромбоциты. Процессы свертывания крови в дальнейшем определяются балансом этих веществ. **Агрегация тромбоцитов** – слипание их друг с другом и теми тромбоцитами, которые уже прикрепились к стенке сосуда. Формируется сгусток – белый, или тромбоцитарный тромб, который быстро закрывает дефект сосуда и часто заполняет весь просвет сосуда. **Свертывание крови (гемокоагуляция)** – это каскадный процесс ферментных реакций, приводящих к тому, что кровь из жидкой становится желеобразной. Тромбоциты принимают непосредственное участие в процессе свертывания крови, при этом факторы свертывания крови содержатся, как в гранулах тромбоцитов, так и непосредственно в плазме крови. В заключении этого процесса, под влиянием тромбина в плазме крови, растворимый белок фибриноген становится нерастворимым фибрином, нити фибрина располагаются в виде трехмерной сети и в ней задерживаются форменные элементы крови, среди которых преобладают эритроциты, что придает формирующемуся тромбу красный цвет. Торможение и самоограничение

этого процесса происходит путем активации факторов противосвертывающей системы крови. **Ретракция тромба** – уменьшение объема тромба за счет работы элементов цитоскелета тромбоцитов. **Разрушение тромба** – происходит после регенерации стенки сосуда путем *фибринолиза*. *Фибринолиз* осуществляется рядом ферментов плазмы крови и ферментами некоторых гранул тромбоцитов.

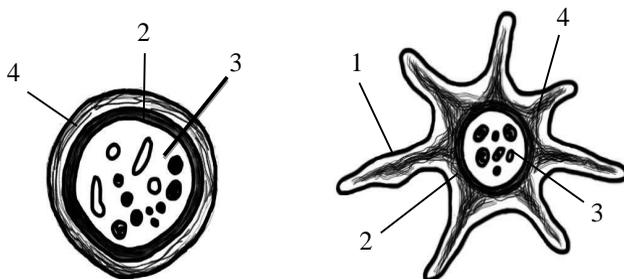


Рис. 12. Изменения тромбоцита в процессе активации: образуются псевдоподии (1), кольцо из микротрубочек (2) сжимается, грануломер (3) содержащий гранулы, уменьшается и смещается к центру. Микрофиламенты (4) пучками располагаются как по кольцу вокруг микротрубочек, так и в псевдоподиях.

Контрольные вопросы: 1. Опишите строение, происхождение и функции клеток мезенхимы. 2. Кровь как ткань: происхождение, состав, функции. 3. Плазма крови. 4. Строение и функции эритроцитов. 5. Строение и функции гранулоцитов. 6. Строение и функции агранулоцитов. 7. Строение и функции тромбоцитов.

ГЛАВА 2. ОСНОВЫ ГЕМОПОЭЗА

Гемопоэз – образование форменных элементов крови, которое обеспечивает физиологическую регенерацию крови. В разные периоды онтогенеза последовательно проходит разные стадии, которые частично могут перекрывать друг друга во времени. Первые островки кроветворения возникают в стенках желточного мешка, мезенхимные клетки которого

дифференцируются в клетки крови, вокруг которых из тех же мезенхимных клеток формируются стенки сосудов. Далее с развитием сосудов этот процесс из стенки желточного мешка перемещается в тело зародыша, и в разное время проходит в печени, селезенке и тимусе. В процессе развития костей при появлении красного костного мозга процесс гемопоэза полностью переходит в него и затухает в других органах. После рождения у млекопитающих гемопоэз проходит в красном костном мозге, который становится центральным органом кроветворения для практически всех лейкоцитов. Для развития Т-лимфоцитов, кроме красного костного мозга, центральным органом гемопоэза становится также и тимус. Кроме того, развиваются периферические органы кроветворения, такие как селезенка, лимфоузлы, миндалины и другие, в которых завершают свою дифференцировку лимфоциты.

В настоящее время поддерживается *унитарная теория кроветворения*. В зависимости от способности к делению, самоподдержанию своей популяции и дальнейшей дифференцировке, выделяется семь групп (классов) клеток. Предшественником всех клеток крови является *плюрипотентная стволовая клетка крови (СКК)*, которая может дифференцироваться в любую клетку – это **1 класс клеток**. Популяция этих клеток отличается стабильной численностью. Они делятся редко, могут полностью поддерживать свою популяцию без притока других клеток. Устойчивы к действию повреждающих факторов больше, чем дифференцированные клетки. У взрослого организма располагаются в красном костном мозге, который хорошо снабжается кровью и защищен трабекулами костной ткани, но могут выходить в периферическую кровь и попадать в другие органы кроветворения. Далее начинается детерминация генома (выбор пути развития) и эти клетки начинают формировать следующую популяцию – **2 класс клеток**, частично детерминированных *мульти-, или полипотентных (полустволовых) клеток*, они приобретают вектор определенного развития, хотя в пределах своего вектора тоже могут образовывать разные популяции

клеток. Так как эти клетки вступают на путь дифференцировки, они не могут поддерживать свою популяцию несмотря на то, что активно делятся. Пополнение этой популяции происходит за счет плюрипотентных стволовых клеток. Клетки, относящиеся к данному классу, называются **колониеобразующими единицами (КОЕ)**. Полипотентные стволовые клетки подразделяются на два типа: родоначальные клетки лимфоцитопоэза (**КОЕ-Лимфоцитов**) и миелопоэза – **КОЕ-ГЭММ** (КОЕ-гранулоцитов, эритроцитов, моноцитов и мегакариоцитов). Морфологически они выглядят одинаково, как малый лимфоцит.

Далее детерминация усиливается, и формируются группы клеток, которые могут развиваться только в одном направлении. Это **3 класс клеток – унипотентные (коммитированные) родоначальные клетки**. Эти клетки тоже называются **колониеобразующими единицами (КОЕ)**, они пока еще все морфологически не различимы и выглядят одинаково, как малые лимфоциты, но детерминированы только в одном направлении развития. Выделяют **КОЕ** эритроцитов, эозинофилов, базофилов, мегакариоцитов, клетки лимфоцитопоэза – про-В-лимфоциты и протимоциты. Исключение составляют только **КОЕ-ГМ** (КОЕ-нейтрофилов и моноцитов), они будут в свою очередь давать начало нейтрофилам и моноцитам. Все клетки этого класса обладают низким потенциалом самоподдержания и требуют постоянного притока клеток 2 класса.

Следующий уровень детерминации представлен **4 классом клеток – бластными формами**. Они начинают приобретать определенные особенности строения, хотя морфологически они остаются сходны друг с другом. Это крупные клетки со светлым ядром, хорошо выраженным ядрышком и базофильной цитоплазмой. Эта популяция не способна к самоподдержанию, интенсивность деления у них значительно ниже, чем у предшествующих групп.

5 класс клеток. На следующем этапе происходит дифференцировка клеток. Они приобретают черты строения, характерные для каждого вида

клеток. В процессе структурной и функциональной дифференцировки они теряют способность к делению, кроме моноцитов и лимфоцитов.

Последняя стадия гемопоэза это окончание дифференцировки и выход **зрелых форменных элементов** через фенестры синусоидных капилляров сосудов красного костного мозга в периферическую кровь. Это **6 класс клеток**, они не способны к делению.

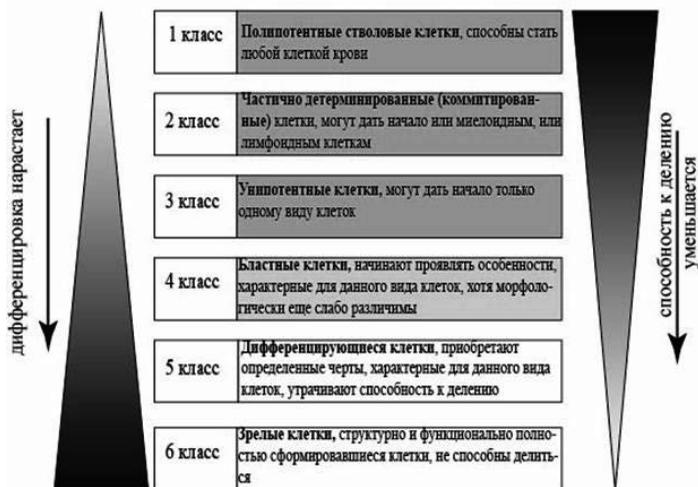


Рис. 13. Классы кроветворных клеток.

Первые три стадии гемопоэза однотипны для разных видов клеток и описаны выше, поэтому ниже представлены особенности структурных преобразований различных популяций клеток в ходе гемопоэза, начиная со стадии бластных форм.

2.1. Эритропоэз. Клетки **4 класса**, *проэритробласты*, в процессе дифференцировки уменьшаются в размерах, начинается синтез гемоглобина и *проэритробласт* претерпевает морфологические изменения проходя последовательно стадии *базофильного*, *полихроматофильного* и *ацидофильного эритробласта*. В цитоплазме *базофильного эритробласта*

хорошо развит аппарат синтеза белка, который участвует в образовании гемоглобина, что определяет сильную базофилию. Далее начинает формироваться комплексное соединение гемоглобин и цитоплазма начинает менять окраску сначала появляются оксифильные участки и образуется *полихроматофильный эритробласт*. Затем образуется *ацидофильный эритробласт*, в нем происходит дальнейшее накопление гемоглобина и разрушение органелл, цитоплазма окрашивается оксифильно. У млекопитающих на последней стадии выталкивается ядро и молодой эритроцит – *ретикулоцит* – выходит в периферическую кровь. Вся его цитоплазма наполнена гемоглобином и содержит остатки органелл, которые выявляются при окраске в виде базофильной сеточки.

2.2. Гранулоцитопоз происходит в красном костном мозге, в процессе начавшейся дифференцировки уменьшается размер клетки, и происходит потеря способности к делению, начинает накапливаться зернистость соответствующего цвета, изменяется форма ядра, оно сегментируется. Все эти изменения для разных гранулоцитов происходят однотипно. Все гранулоциты последовательно проходят, начиная от миелобласта, стадии: промиелоцит, миелоцит, метамиелоцит, палочкоядерный нейтрофильный гранулоцит, сегментоядерный нейтрофильный гранулоцит. При развитии базофилов и эозинофилов обычно не выделяют отдельно стадию палочкоядерных и сегментоядерных гранулоцитов.

Промиелоцит отличается своим размером, он значительно крупнее, чем остальные клетки этой группы, отличается светлой слабобазофильной цитоплазмой, светлым крупным ядром, в цитоплазме начинают появляться специфичные гранулы – нейтрофильные, эозинофильные и базофильные.

На стадии *миелоцита* происходит уменьшение размера клетки, ядро располагается эксцентрично, на его внутренней поверхности появляется вдавление, не только начинает меняться форма ядра, но и увеличивается количество гетерохроматина. В цитоплазме продолжают накапливаться

специфичные гранулы – появляется заметная зернистость. На этой стадии у гранулоцитов заканчивается митотическая активность.

В *метамиелоците* (юный нейтрофильный гранулоцит) продолжает уменьшаться размер клетки, ядро приобретает более темную окраску из-за увеличения конденсации хроматина и вытягивается, приобретая бобовидную форму. В следующих стадиях *палочко-* и *сегментоядерного* гранулоцита продолжает сегментироваться ядро, и увеличивается в цитоплазме зернистость соответствующего цвета.

2.3. Моноцитопоз происходит в красном костном мозге. *Промоноцит* представляет собой крупную клетку с базофильной цитоплазмой, содержащей отдельные азурофильные гранулы – лизосомы. ядро вогнутой формы, светлое, хорошо просматриваются ядрышки. Промоноциты активно делятся и дифференцируются в моноциты. В процессе дифференцировки происходит увеличение размера клетки и уменьшение базофилии цитоплазмы, форма ядра становится бобовидной. Моноциты покидают миелоидную ткань и циркулируют в крови, далее они выселяются в ткани, где становятся тканевыми макрофагами.

2.4. Тромбоцитопоз – процесс образования тромбоцитов, происходит в красном костном мозге. У млекопитающих тромбоциты (кровяные пластинки) образуются путем фрагментации цитоплазмы *мегакариоцитов*. В *мегакариобласте* начинаются эндомитозы, увеличивается плоидность, ядро становится дольчатым, доли между собой связаны тонкими перемычками. Размер клетки тоже увеличивается с нарастанием полиплоидности, чаще всего достигается плоидность 16 или 32n, но могут быть и более значительные показатели. После достижения определенного уровня полиплоидии цитоплазма мегакариоцитов дифференцируется на три зоны: окооядерную, промежуточную и периферическую (краевую). В окооядерной зоне располагаются ЭПС, аппарат Гольджи, митохондрии и центриоли. Промежуточная зона самая большая по размеру, содержит специфические гранулы и демаркационные каналы. Периферическая

(краевая) зона содержит элементы цитоскелета, через нее проходят демаркационные каналы, связанные с поверхностью клетки. Предполагают, что эти каналы формируются в результате инвагинации плазмолеммы и соответствуют границам будущих тромбоцитов. Мегакариоциты всегда располагаются вплотную к синусоидным капиллярам, через поры которых в просвет капилляра проникают отростки мегакариоцитов – филоподии, которые в дальнейшем распадаются на кровяные пластинки, которые затем циркулируют в периферической крови.

2.5. Лимфоцитопоз – развитие лимфоцитов – начинается в красном костном мозге, а завершается в лимфоидной ткани периферических органов кроветворения. Уже на второй стадии гемопоэза *плюрипотентные стволовые клетки (СКК)* дают начало *полипотентным стволовым клеткам КОЕ-Л*, которые будут родоначальниками лимфоцитов. Те, в свою очередь, дают начало *унипотентным коммитированным клеткам*, которые будут давать три разные группы клеток *про-В-лимфоциты, про-Т-лимфоциты (протимоциты) и предшественники НК-клеток*.

Дальнейшее развитие лимфоцитов делится на две фазы: антиген-независимая и антиген-зависимая.

Антиген-независимая стадия развития лимфоцитов проходит при отсутствии антигенов в центральных органах кроветворения: красном костном мозге, тимусе, а у птиц – в фабрициевой сумке. В процессе дифференцировки клетки проходят несколько этапов: *Миграция унипотентных предшественников* из красного костного мозга в тимус. У млекопитающих это относится к развитию Т-лимфоцитов, так как эта стадия развития В-лимфоцитов происходит в красном костном мозге. Для В-лимфоцитов у млекопитающих только красный костный мозг является центральным органом кроветворения. *Приобретение клетками набора специфических антиген-распознающих рецепторов* на плазмолемме. Этот процесс характеризуется активным митотическим делением клеток, при котором происходит реаранжировка части генома, отвечающей за

антигенную специфичность. В этом процессе образуется огромное количество вариантов антиген-распознающих рецепторов, большая часть которых или бесполезны для организма, или обладают сродством к собственным клеткам и тканям организма и представляет опасность, так как такие клетки могут вызвать аутоимунную реакцию. Поэтому следующим этапом является *процесс отбора (селекции) клеток с необходимым набором рецепторов*, остальные лимфоциты, которые не прошли селекцию погибают путем апоптоза и утилизируются макрофагами. На цитологическом уровне этот процесс выглядит как последовательное преобразование лимфобласта, который соответствует большому лимфоциту, в незрелый лимфоцит, морфологически соответствующий среднему лимфоциту. Завершается этот процесс образованием зрелого лимфоцита, который морфологически соответствует малому лимфоциту. Далее происходит выселение прошедших отбор зрелых лимфоцитов в кровь и через кровь перемещение из центральных органов кроветворения в периферические, где клетки заселяют соответственно В- и Т-зависимые зоны. Так как эти клетки не встречались ещё с антигенами, они называются *наивные* или *девственные* лимфоциты.

Антиген-зависимая фаза развития лимфоцитов проходит в периферических органах кроветворения, таких как лимфатические узлы, селезенка, пейеровы бляшки, миндалины и др. На этой стадии антиген-представляющие клетки представляют детерминанты антигенов (опознаваемые части, эпитопы) зрелым наивным лимфоцитам. Происходит взаимодействие антигенов со специфическими рецепторами на поверхности лимфоцита, его активация. Далее лимфоциты превращаются в бластную форму – иммунобласт – приобретают способность к пролиферации (активному митотическому делению). Морфологически они соответствуют большому лимфоциту. Этот процесс называется бласттрансформация. В завершении этого процесса образуются все виды Т-лимфоцитов (эффекторные и регуляторные), плазматические клетки, Т- и В-клетки памяти. Все эти клетки морфологически соответствуют малым лимфоцитам.

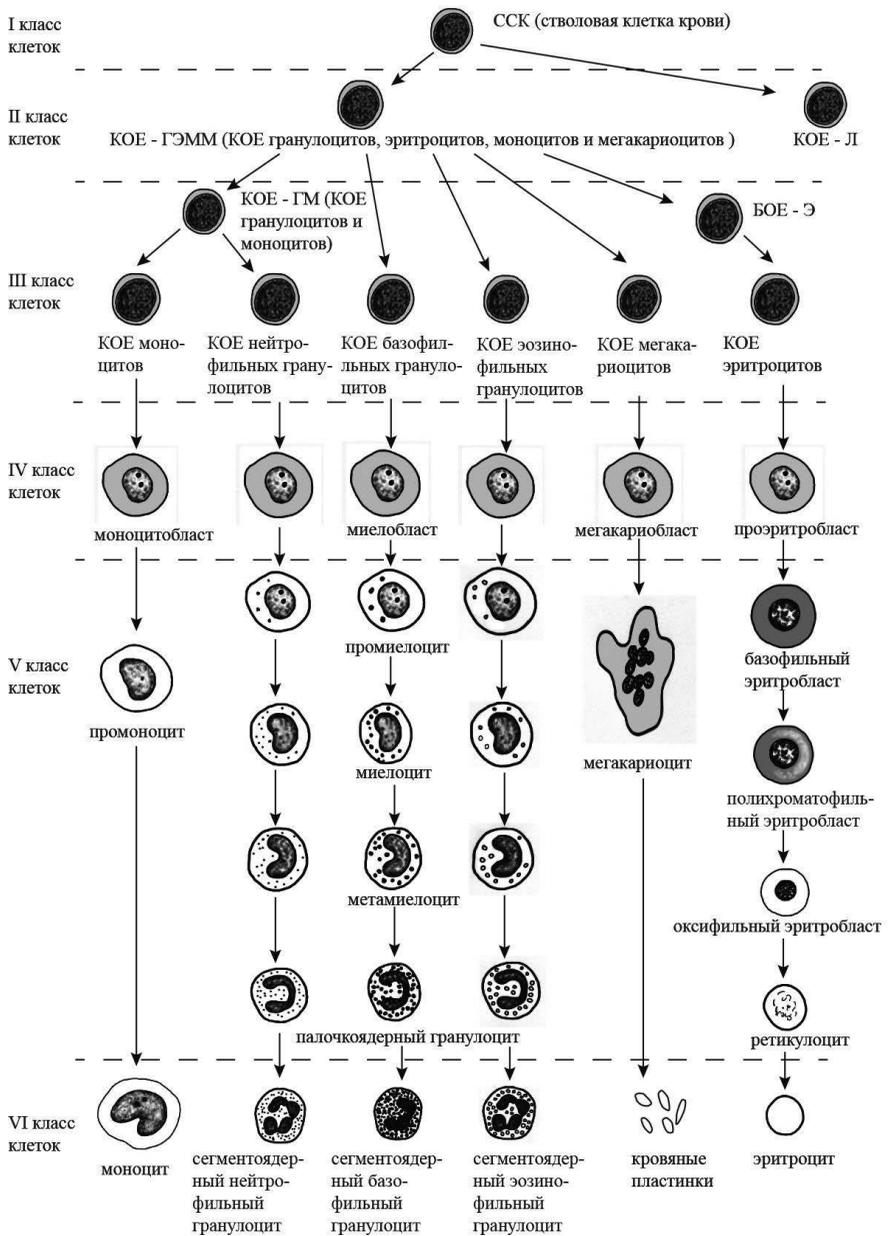


Рис.14. Схема гемопоэза (миелопоэз): КОЕ – колониеобразующая единица

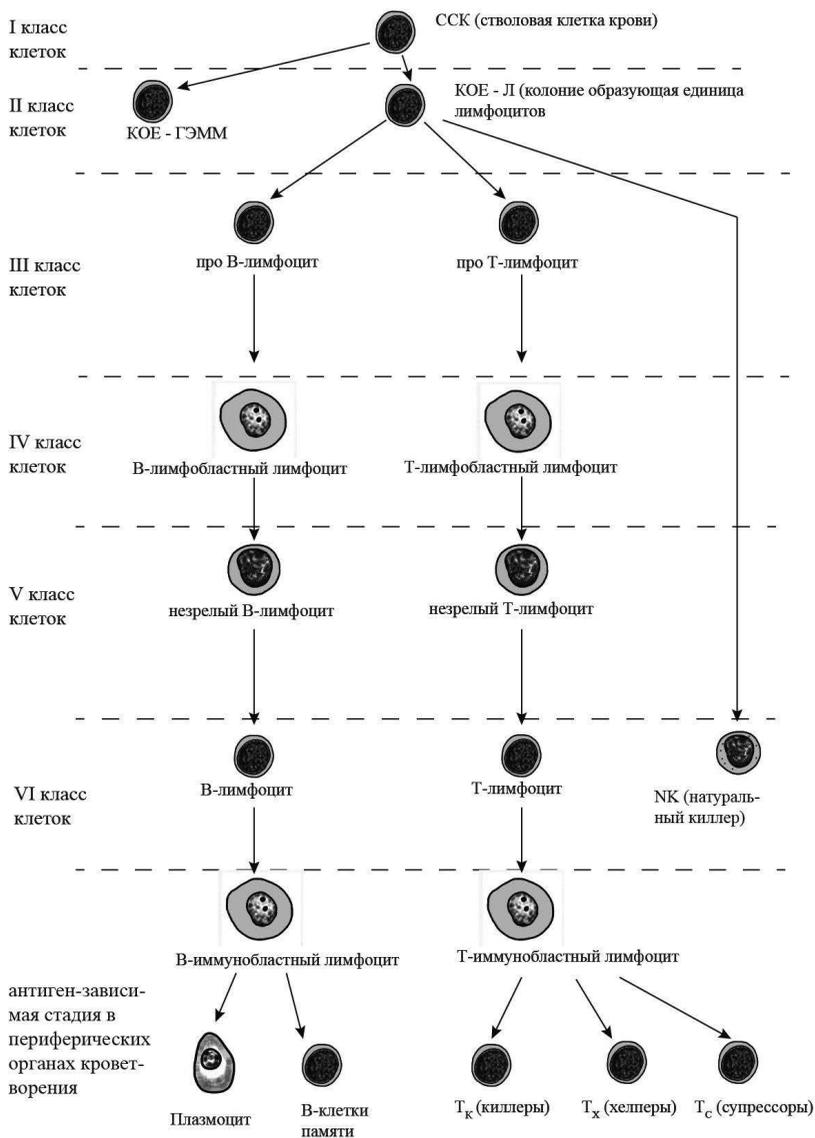


Рис. 15. Схема гемопоэза (лимфопоэз): КОЕ-ГЭММ – колониюобразующая единица гранулоцитов, эритроцитов, моноцитов и мегакариоцитов.

Контрольные вопросы: 1. Опишите стадии эритропоэза. 2. Опишите стадии гранулоцитопоэза. 3. Опишите стадии моноцитопоэза. 4. Опишите стадии тромбопоэза. 5. Опишите стадии лимфоцитопоэза.

ГЛАВА 3. МОНОНУКЛЕАРНАЯ СИСТЕМА

Мононуклеарная, она же моноцитарно-макрофагальная, она же ретикуло-гистиоцитарная, она же ретикуло-эндотелиальная система представляет собой единую систему защиты, рассредоточенную по всему организму. Эта система является одним из важнейших приспособлений для поддержания стабильности внутренней среды. Несмотря на то, что ее элементы разбросаны по всему организму, они работают слаженно и однотипно реагируют на появление раздражающего агента. В мононуклеарную систему входят клетки крови и рыхлой соединительной ткани, выполняющие фагоцитарную функцию. Моноциты циркулируют по кровяному руслу, далее выселяются в ткани, где под влиянием окружения они становятся тканевыми макрофагами. Некоторые авторы считают, что перед дифференцировкой моноциты могут несколько раз делиться. Макрофаги обладают общими чертами, такими как увеличение размера клетки, преобразование плазмолеммы с увеличением количества рецепторов, увеличение подвижности, адгезивных свойств, способности к фагоцитозу, увеличения чувствительности к гормонам. В цитоплазме располагается большое количество лизосом, содержащих ферменты для переработки фагоцитированного материала. Но кроме общих черт, макрофаги в различных местах локализации приобретают морфологические особенности, связанные с особенностями строения и функционирования соответствующих тканей и органов.

В соединительной ткани моноциты становятся макрофагами соединительной ткани – гистиоцитами. В нервной ткани – клетками микроглии. В костной ткани – остеокластами, в печени – звездчатыми макрофагами – клетками Купфера, альвеолярными макрофагами в органах

дыхательной системы, макрофагами красного костного мозга, тимуса и периферических органов кроветворения. Предположительно обладают способностью к делению, но основная масса пополняется за счет новых моноцитов, поступающих из кровяного русла.

Макрофаги принимают участие в воспалительных реакциях, в очаге воспаления они становятся доминирующими клетками. Они фагоцитируют инородные частички, бактерии и погибшие клетки, одновременно с этим выделяют вещества, стимулирующие активность фибробластов.

Кроме непосредственного фагоцитоза, клетки этой системы участвуют в реакциях иммунитета. Главным звеном в этом процессе являются дендритные антиген-представляющие клетки (АПК), которые в результате межклеточного взаимодействия представляют антигены Т- и В- лимфоцитам. Образуются АПК путем дифференцировки моноцитов. Они разбросаны по всему организму, в основном концентрируясь в местах проникновения антигенов во внутреннюю среду. Их много в коже, в слизистых дыхательной и пищеварительной систем. Антиген-представляющие клетки подвижны, захватив антигенный материал путем фагоцитоза, подвергают его частичному протеолизу (процессингу) с помощью лизосом. В результате высвобождаются эпитопы антигенов (антигенные детерминанты), синтезируются необходимые молекулы на поверхности клетки для дальнейшего представления этих детерминант наивным лимфоцитам. После этого антиген-представляющие клетки перемещаются в периферические органы кроветворения и там взаимодействуют с лимфоцитами, помогая им пройти антиген-зависимую стадию развития. Основной морфологический признак АПК – это наличие подвижных ветвящихся цитоплазматических отростков, что и дало название этим клеткам. Эти отростки проникают между клетками в тканях и обладают большой совокупной площадью поверхности для контакта с антигенами.

Кроме того, макрофаги являются активными участниками гемопоэза. В красном костном мозге они передают накапливаемое железо клеткам

эритроидного ряда, поглощают ядра эритроцитов и старые эритроциты, уничтожают остатки мегакариоцитов после отделения кровяных пластинок, участвуют в селективном отборе лимфоцитов. Макрофаги селезенки и других периферических органов кроветворения уничтожают погибшие эритроциты, плазмциты и лимфоциты.

Вся эта система регулируется нервной, эндокринной системами и местными клеточными механизмами.

Контрольные вопросы: 1. Что такое мононуклеарная система. 2. В каких тканях и органах встречаются элементы мононуклеарной системы?

ГЛАВА 4. ЛИМФА

Лимфа, как и кровь, является жидкой разновидностью опорно-трофических тканей. Она образуется из интерстициальной (тканевой) жидкости. Образование лимфы тесным образом связано с непрерывной фильтрацией плазмы крови из капилляров в интерстициальное пространство. Часть плазмы возвращается в кровь непосредственно через стенки кровеносных сосудов, часть через лимфатическую систему, сначала попадая в мелкие лимфатические капилляры. Они объединяются в сосуды, проходя на своем пути через лимфоузлы, где лимфа обогащается клетками крови и очищается. Сосуды объединяются в более крупные сосуды, которые в итоге соединяются с кровеносной системой, и лимфа соединяется с кровью краниальной поллой вены.

Функции лимфы: **защитная** – перенос антигенов, антител, макрофагов, АПК, лимфоцитов. Таким образом лимфа участвует в иммунных реакциях. **Гомеостатическая** – регуляция объема и состава тканевой жидкости, удаление избытка тканевой жидкости. **Метаболическая** – транспорт ферментов, воды, белков и других молекул биологически активных веществ, которые регулируют местный обмен веществ. **Трофическая** – транспорт питательных веществ, главным образом липидов, от органов пищеварения в кровь.

Состав лимфы: **Форменные элементы:** 90% лимфоциты, 5% моноциты, 2% эозинофилы 1% сегментоядерных нейтрофилов, 2% других клеток. В норме в лимфе отсутствуют эритроциты.

Плазма – жидкая часть лимфы по составу солей и по консистенции очень похожа на плазму крови, щелочная реакция. Но белков меньше и состав отличается. В лимфе присутствуют тромбоциты, фибриноген и другие факторы свертывания, поэтому она при свертывании образует сгусток.

В разных участках тела лимфа может различаться как по химическому составу лимфоплазмы, так и по клеточному составу. Лимфа сосудов до лимфатических узлов называется *периферической*, после прохождения лимфоузлов *промежуточная*, в ней больше клеток. Лимфа основных магистральных лимфатических сосудов (грудного протока и правого лимфатического ствола называется *центральной*. В лимфе, оттекающей от кишечника, содержится много жиров в виде хиломикронов.

Контрольные вопросы: 1. Функции лимфы. 2. Особенности плазмы лимфы. 3. Охарактеризуйте клеточные элементы лимфы.

ГЛАВА 5. СОБСТВЕННО СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Различают рыхлую и плотную соединительные ткани.

5.1. Рыхлая волокнистая соединительная ткань широко распространена в организме животных. Она является неотъемлемой частью компактных и трубкообразных органов. Располагается вокруг сосудов и нервов, образует строму большинства компактных органов. В трубкообразных органах пищеварительной, дыхательной и других систем является основой для формирования слизистой и подслизистой оболочек.

Рыхлая волокнистая соединительная ткань может выполнять все основные функции тканей внутренней среды. Ткань участвует в обменных процессах и регуляции питания клеток, тем самым выполняя *трофическую* функцию. Клетки способны к участию в иммунных реакциях, в том числе путем фагоцитоза, что является *защитной* функцией ткани. *Пластическая* функция заключается в участии в восстановительных процессах при повреждениях тканей.

Структура рыхлой соединительной ткани, как и остальных тканей, входящих в опорно-трофическую группу, имеет характерную особенность – количество межклеточного вещества сильно преобладает над клеточными структурами. При этом, в зависимости от месторасположения ткани и функций органов, в состав которых она входит, структура может варьироваться. В органах, для которых более актуальна опорная функция рыхлой соединительной ткани, в составе межклеточного вещества возрастает объём волокнистых структур. При необходимости преобладания трофической функции наблюдается увеличение объёма основного аморфного межклеточного вещества. Если в органах существует необходимость активного клеточного иммунитета в составе его рыхлой соединительной ткани, увеличивается количество клеточных форм.

5.1.1. Клетки рыхлой соединительной ткани.

Основными клетками рыхлой волокнистой соединительной ткани являются **фибробласты и фиброциты** (рис. 16).

Фибробласты дифференцируются из мезенхимы в эмбриогенезе. В постнатальный период предшественниками являются способные к делению молодые фибробласты, ретикулярные и адвентициальные клетки. Основной

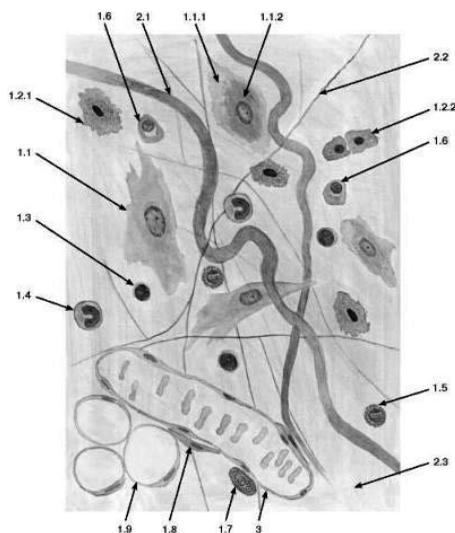


Рис. 16. Рыхлая волокнистая соединительная ткань (по В.Л.Быкову)

1 – клетки: 1.1 – фибробласт, 1.1.1 – эктоплазма, 1.1.2 – эндоплазма, 1.2 – гистиоцит (макрофаг), 1.2.1 – активированный гистиоцит, 1.2.2 – неактивные гистиоциты, 1.3 – лимфоцит, 1.4 – моноцит, 1.5 – эозинофил, 1.6 – плазмочит, 1.7 – тучная клетка, 1.8 – адвентициальная клетка, 1.9 – адипоцит;
2 – межклеточное вещество: 2.1 – коллагеновое волокно, 2.2 – эластическое волокно, 2.3 – основное (аморфное) вещество; 3 – кровеносный сосуд

функцией данной клетки является активный синтез и экструзия составных частей межклеточного вещества.

Зрелый фибробласт на препаратах достаточно хорошо дифференцируется среди других клеточных структур за счёт наличия характерных особенностей. Всё дело в том, что данные клетки активно участвуют в синтезе компонентов межклеточного вещества. Размер клеток достаточно крупный, обычная форма для этого вида клеток – веретеновидная или отросчатая. Ярко выраженное овальное ядро занимает центральное положение. В ядре хорошо различимы до 3-х крупных ядрышек и диффузный слабобазофильный хроматин.

Цитоплазма клетки имеет *эндоплазму* (часть цитоплазмы, располагающаяся ближе к ядру) и *эктоплазму* (менее плотная часть

периферической цитоплазмы). Эндоплазма содержит в себе большое число органелл, которые принимают участие в синтезе веществ. В их число входят хорошо развитые эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи и митохондрии. По причине высокой плотности эндоплазма окрашивается интенсивнее. В эктоплазме в основном располагаются хорошо выраженные части эндоскелета клетки и секреторные пузырьки. Именно наличие светлой, слабоокрашенной эктоплазмы делает границы клетки под микроскопом размытыми, очертания неясными.

К основным функциям зрелых фибробластов относится синтез, перестройка и частичное разрушение межклеточного вещества ткани. Фибробласты способны синтезировать такие компоненты как коллагены, эластины, гликозаминогликаны и другие. Дополнительно фибробласты могут оказывать влияние на деятельность окружающих клеток. Последнее осуществляется за счёт выработки фибробластами гуморальных факторов. Они могут активно влиять на процессы роста, дифференцировки и функциональную активность различных видов клеточных структур (макрофаги, моноциты, гладкомышечные и эпителиальные клетки). Основная масса фибробластов разрушается в процессе жизнедеятельности по причине активного синтеза, но часть их превращается в фиброциты – в малоактивную долгоживущую форму клеток.

Фиброцит – конечная форма развития фибробласта. Со временем фибробласты теряют способность к активному синтезу веществ, и вокруг них происходит накопление межклеточного вещества. По мере старения в цитоплазме фибробласта происходит уменьшение элементов синтетического аппарата, за исключением лизосом, количество которых только увеличивается. По этой причине наблюдается сужение зоны эндоплазмы. Ядро становится плотным и хорошо различимым за счёт преобладания гетерохроматина. Оно занимает центральное положение в вытянутой веретеновидной клетке. Границы фиброцитов яркие и чёткие, в отличие от фибробластов.

Фиброциты не имеют способности к делению и дальнейшей дифференцировке. Основная функция этих клеток заключается в поддержании стабильности межклеточного вещества путём регуляции обмена веществ.

Гистиоцит является тканевым макрофагом и принадлежит к мононуклеарной системе. До выселения в соединительную ткань данные клетки были моноцитами кровяного русла. Гистиоциты являются вторыми по распространённости в рыхлой соединительной ткани клеточными формами. На препаратах можно наблюдать данные клетки в двух состояниях. В состоянии покоя клетка имеет веретеновидную или овальную форму с хорошо различимым ядром овальной или бобовидной формы. Хроматин сосредоточен в виде крупных глыбок. Границы клеток хорошо различимы. В цитоплазме имеются хорошо развитые эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, митохондрии и лизосомы. Количество последних достаточно велико. Существует мнение, что дифференцированные гистиоциты в неактивном состоянии способны к делению. Активная фаза для данных клеточных структур начинается с момента попадания в соединительную ткань раздражающего агента (чужеродные белки, инфекции, погибшие тканевые элементы и др.). В активном состоянии клетка приобретает характерные черты макрофага. В цитоплазме активного гистиоцита увеличивается количество лизосом. Меняется форма клетки, её очертания. Образуются псевдоподии и ундулирующие мембраны. С их помощью клетки проявляют способность к амебoidному движению и фагоцитарной активности. После попадания в цитоплазму фагоцитируемых объектов вокруг них образуются пищеварительные вакуоли (фагосомы). Для инактивации и разрушения захваченных частиц, клетка использует лизосомы.

Помимо основных клеточных структур, описанных ранее, в рыхлой соединительной ткани всегда встречаются малодифференцированные клетки. Именно они придают ткани лабильность – способность к быстрой

регенерации и изменению своей структуры в зависимости от влияния различных факторов. К таким клеточным структурам относятся перициты, адвентициальные, ретикулярные и лимфоцитоподобные клетки.

Перициты (периваскулярные клетки) имеют удлинённую форму с отростками и овальным ядром. Перициты всегда прилежат с внешней стороны к стенкам мелких капилляров. Прикрепляясь таким образом к эндотелию сосудов, перициты могут участвовать в регуляции их просвета, чаще в сужении. Происходит это путём увеличения размера клеток при соответствующей нервной регуляции. Есть сведения, что перициты способны к делению и могут при необходимости дифференцироваться как в другие клетки соединительной ткани, так и в гладкие миоциты.

Адвентициальные клетки являются схожими по внешнему виду и месторасположению с перицитами. Вытянутая форма свойственна клетке и ядру, имеются отростки и небольшое количество органелл. Данные клетки также располагаются вблизи кровеносных сосудов. Но в отличие от перицитов, они закрепляются на внешней стороне эндотелия менее прочно и способны перемещаться. Основная функция адвентициальных клеток – камбиальная. Именно эта клеточная форма чаще всего является предшественником фибробластов, тучных, жировых и других клеток рыхлой соединительной ткани. Существует мнение, что адвентициальные клетки могут быть не самостоятельными клеточными структурами, а исключительно ранней стадией дифференцировки фибробластов.

Ретикулоцит (ретикулярная клетка) – клетка удлинённая и отросчатая, цитоплазма слабобазофильная. Ядро овальной формы с ядрышком и диффузным расположением хроматина. Ретикулярные клетки способны делиться и дифференцироваться в другие клетки соединительной ткани. Наряду с этим они обладают чертами высоко специализированных клеток: способны синтезировать ретикулярные волокна, образуя ткань со специальными свойствами – ретикулярную. Часто встречаются в кроветворных органах, образуя их строму. Их можно обнаружить в красном

костном мозге, селезёнке и лимфоузлах. Ретикулоциты также встречаются в слизистой оболочке всех трубкообразных органов. При активации клетка может проявлять способность к фагоцитозу.

В соединительных тканях есть и другие специализированные клетки. Они могут развиваться в ней с самого начала, как жировые и тучные клетки, а могут мигрировать из сосудистого русла для выполнения определённых функций.

Плазмоцит (плазматическая клетка) – клетка небольшого размера. Часто имеет округло-овальную форму и эксцентрически расположенное ядро. В нём хорошо заметны глыбки хроматина, которые образуют рисунок, напоминающий спицы колеса. Цитоплазма базофильна за счёт гранулярной эндоплазматической сети. Данную клетку легко отличить от остальных по характерной особенности – наличию светлого участка цитоплазмы возле ядра – «светлого дворака». В области «светлого дворака» расположен комплекс Гольджи, имеющий менее интенсивную окраску, чем окружающая цитоплазма. Развитие данных органелл указывает на активную секреторную функцию плазмоцита. Клетка способна вырабатывать антитела (иммуноглобулины), участвуя тем самым в обеспечении гуморального иммунитета.

В большом количестве плазматические клетки обнаруживаются в рыхлой соединительной ткани серозных оболочек в составе миндалин, селезёнки, лимфоузлов, печени, слизистых оболочках трубкообразных органов, а также вокруг концевых отделов и выводных протоков экзокринных желёз. Предшественниками плазматических клеток являются В-лимфоциты, выселившиеся в соединительную ткань.

Тучная клетка (лаброцит, тканевый базофил) — крупная клетка овальной формы с небольшим ядром, расположенным по центру. В цитоплазме присутствуют митохондрии и аппарат Гольджи. Лаброцит можно отличить от других клеточных форм благодаря заметному скоплению в цитоплазме крупных базофильных гранул. Часто они перекрывают ядро и

другие структурные компоненты клетки. Именно благодаря наличию данных гранул тучная клетка получила своё название. В гранулах клетки содержатся биологически активные вещества: гистамин, гепарин, серотонин, дофамин и др. Этим набором веществ и своими функциями лаброциты схожи с базофилами крови, но не идентичны им. Однако гранулы их мельче, чем в базофилах и более многочисленны.

В первую очередь, тучные клетки выполняют гомеостатическую функцию, которая осуществляется за счёт выделения биологически активных веществ в небольших количествах. Вещества, синтезируемые лаброцитами способны влиять на проницаемость и тонус сосудов, поддержание баланса жидкостей в тканях, путём оводнения основного межклеточного вещества соединительной ткани. Тучные клетки располагаются в первую очередь вблизи мелких сосудов в коже, пищеварительном тракте, печени, матке и т.д. Это позволяет клеткам одними из первых реагировать на проникновение антигенов из крови и принимать участие в иммунных реакциях. Таким образом осуществляется защитная функция. Клетки способны выделять вещества, обеспечивающие активацию эозинофилов и влияющие на рост соединительной ткани в зоне воспаления. Лаброциты способны принимать участие в развитии аллергических реакций, поскольку на их цитолемме обнаруживаются высокоэффективные рецепторы к иммуноглобулинам.

Пигментная клетка в соединительной ткани млекопитающих в первую очередь встречаются в сосочковом слое дермы кожи. В большом количестве их можно встретить у рыб, амфибий и рептилий. Клетки имеют отросчатую форму. В центре клетки располагается округлое ядро, а цитоплазма заполнена зёрнами пигмента меланина. Цвет пигментов может варьировать от коричнево-черного (эумеланины) до желто-коричневого (феомеланины). Выделяют два вида пигментных клеток – меланоциты и меланофоры. Первые способны самостоятельно вырабатывать пигмент и накапливать его в выростах цитоплазмы или выводить за пределы клетки. Меланофоры способны только к накоплению пигмента в цитоплазме. Его

синтез им недоступен. Размер и форма пигментных клеток видоспецифичны. У свиньи и крупного рогатого скота преобладают крупные клетки звёздчатой формы. У овец клетки мелкие и их форма скорее веретеновидная. Форма клеток может изменяться под воздействием гормонов или нервной регуляции. Повышенное содержание пигментных клеток особенно заметно в дерме мошонки, сосков и перианальной области.

Преобладание пигментных клеток над другими клеточными элементами соединительной ткани характерно для радужки и сосудистой оболочки глаза. Именно в этих участках говорят о наличии ткани со специальными свойствами – пигментной.

Жировая клетка (липоцит) – клетка округлой формы и обычно крупного размера, который может варьировать в зависимости от количества жировых включений в ней. Незрелые липоциты могут содержать только несколько отдельных жировых капель. Такие клетки имеют округлое крупное ядро, располагающееся по центру. Все органеллы развиты. Активный синтез и накопление липидов свидетельствует о созревании клетки. В ходе этого процесса мелкие жировые капли увеличиваются в размерах, после чего сливаются в единую жировую каплю. В зависимости от её размера клетка может достигать 150 мкм в диаметре. Жировая капля занимает собой всю цитоплазму, что приводит к снижению количества органелл и, как следствие, уменьшению синтетической активности клетки. Вслед за этим, происходит процесс уменьшения и уплощения ядра. Из центрального положения оно перемещается на периферию клетки, где представляет собой веретеновидную структуру.

В норме жировые клетки содержатся в рыхлой волокнистой соединительной ткани в небольшом количестве. Могут располагаться отдельными клетками, либо залегать небольшими группами. Образуются липоциты из адвентициальных клеток и фибробластов. Большие скопления жировых клеток являются основой жировой ткани, которая относится к одному из видов соединительных тканей со специальными свойствами.

5.1.2 Межклеточное вещество рыхлой соединительной ткани представлено основным аморфным веществом и несколькими видами волокон – коллагеновыми, эластическими и ретикулярными. Все составляющие межклеточного вещества синтезируются клеточными элементами ткани, в первую очередь, фибробластами. Состав и структура межклеточного вещества определяет физико-химические и механические свойства ткани. Межклеточное вещество является местом расположения чувствительных нервных окончаний и кровеносных сосудов, участвует в обменных процессах, сборке и перестройки волокон и т.д.

Основное аморфное вещество представляет собой микроскопически бесструктурную основу, заполняющую промежутки между волокнистыми компонентами межклеточного вещества и окружающую клетки. Оно имеет вид студенистой массы, но может принимать форму плёнок и пластинок. При изучении под микроскопом оно имеет однородное строение низкой плотности. По химическому составу вещество представляет собой сложный комплекс веществ, различных по молекулярной массе, природе и свойствам. На молекулярном уровне оно состоит из протеогликанов, гликозаминогликанов, структурных гликопротеинов и гликопротеидов – комплексы белково- углеводной природы, которые придают аморфному веществу свойства геля. В его состав также входят белки плазмы крови, гормоны, свободные электролиты, аминокислоты, сахара, вода и другие предшественники и продукты распада более сложных соединений.

Жидкая часть основного вещества – тканевая жидкость. Она постоянно циркулирует, поступая из артериальных концов капилляров и всасываясь венозными концами и лимфатическими капиллярами. Таким образом основное аморфное вещество соединительной ткани является местом для активного обмена веществ. Нарушение оттока жидкости, уплотнение межклеточного вещества уменьшают диффузионные процессы, приводят к снижению уровня или нарушения обмена веществ.

Помимо этого, к основным функциям межклеточного вещества рыхлой волокнистой соединительной ткани можно отнести объединение в единую систему всех клеток соединительной ткани и обеспечение передачи информации между ними. Здесь накапливаются факторы роста, которые будут оказывать влияние на клеточные структуры ткани, в том числе на их дифференцировку, подвижность, синтетическую и секреторную активность.

Волокна, входящие в состав межклеточного вещества соединительной ткани имеют разный состав и структуру, в связи с этим они обуславливают различные физико-химические и механические особенности ткани.

Коллагеновые волокна (рис.17) образованы молекулами белка тропоколлагена. Они получили своё название из-за способности белка при длительной термической обработке в воде превращаться в животный клей – желатин (от греч. kolla – клей и genes – рождающий).

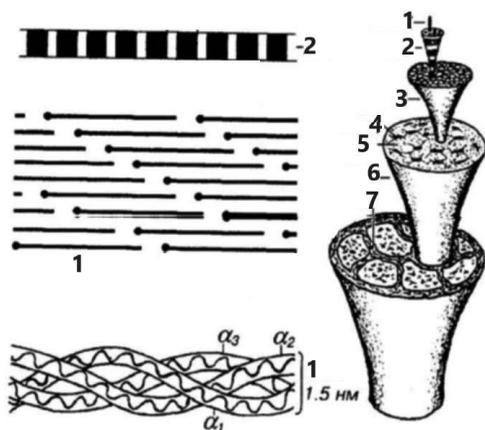


Рис. 17. Образование коллагеновой фибриллы и сборка фибрилл в коллагеновые структуры более высокого порядка. (По В.Л. Быкову). 1 – молекула тропоколлагена; 2 – коллагеновая фибрилла; 3 – коллагеновое волокно; 4 – фиброциты; 5 – коллагеновый пучок; 6 – пучок коллагена второго порядка; 7 – прослойки рыхлой соединительной ткани (эндотений).

Коллаген относится к фибриллярным белкам, в его составе три полипептидные цепочки (α -цепи), которые скручиваются в тройную спираль.

В состав полипептидов входят различные аминокислоты, в том числе глицин, пролин, лизин, гидроксипролин и гидроксизин. По причине большой вариабельности преобладающих в составе аминокислот, различается несколько десятков разновидностей α -цепей коллагена (у позвоночных, например, выделяют до 32 видов цепей).

Аминокислотный состав цепей и форма их объединения в тройную спираль определяют различные типы коллагена. Их насчитывается 19 штук. Некоторые типы коллагена называются фибриллярными, так как они образуют фибриллы, которые входят в состав соединительных тканей. Существует тип коллагена, который относится к аморфным и проявляет способность образовывать плоские сети.

В коллагеновом волокне наблюдается несколько этапов укладки аминокислот. Так, на первом уровне молекулы тропоколлагена распределяются друг за другом по принципу «хвост к голове» и формируют протофибриллу коллагена. В свою очередь протофибриллы, прикрепляясь друг к другу с помощью гликозаминогликанов образуют следующий уровень – коллагеновых фибрилл. Последние, объединяясь друг с другом, формируют непосредственно коллагеновые волокна, которые уже и собираются в заметные под световым микроскопом пучки.

При микроскопировании хорошо заметно, что из-за особенностей своего строения коллагеновые волокна имеют поперечную и продольную исчерченность. Размер коллагеновых волокон может варьировать как по толщине (от 0,1 до 15 мкм), так и по длине. Особенностью таких волокон является способность собираться в пучки, но не создавать анастомозов друг с другом. Коллагеновые волокна могут незначительно удлиняться за счёт закрученных спирально молекул тропоколлагена. Эта способность проявляется особенно ярко в плотных оформленных видах соединительной ткани. При сильном растягивании ткани, волокно может немного раскручиваться и удлиняться. Прочность коллагеновых волокон достаточно высокая, около 6 кг/мм².

Со структурой волокна также связана его неспособность препятствовать химическим и термическим воздействиям. В слабых кислотах и щелочах коллаген сильно набухает. Коллаген хорошо усваивается в качестве продукта питания, поскольку он активно переваривается пепсином желудочного сока и хорошо усваивается организмом. При длительной варке коллаген преобразуется в желатин.

Коллаген является одним из самых распространённых белков в организме. Он присутствует во всех типах собственно соединительных тканей, поэтому участвует в формировании стромы компактных органов и большинства (слизистая, подслизистая, серозная) оболочек трубкообразных органов. Помимо этого, коллаген располагается в дерме кожи, в хрящах и костях, входит в состав суставов, связок и сухожилий мышц, а также встречается в составе стенок сосудов и оболочек мозга и нервов. Во всех местах его нахождения он выполняет свою основную функцию – опорную.

Основными клетками, вырабатывающими коллаген являются фибробласты. Они синтезируют α -цепи на гранулярной эндоплазматической сети, после чего в комплексе Гольджи происходит их созревание до тропоколлагена, который уже и экскретируется клетками. Основная сборка молекул тропоколлагена в фибриллы и волокна происходит в межклеточном пространстве в присутствии ферментов и углеводов. Помимо фибробластов, коллаген способны выделять и другие клетки, в том числе хондробласты, ретикулярные клетки, остеобласты, одонтобласты, клетки периневрия. Коллагены, являющиеся компонентами базальной мембраны, могут продуцироваться эпителиальными клетками, гладкими и кардиомиоцитами, волокнами скелетной мышечной ткани, клетками нейроглии.

Эластические волокна легко можно отличить от коллагеновых даже по внешнему виду. Лежат они самостоятельно, не объединяясь в пучки. При этом легко могут ветвиться и создавать анастомозы с соседними волокнами, образуя широкопетлистые сети. На обычных препаратах окрашиваются слабо, для выявления эластических волокон используются специальные

красители (орсеин). Эластические волокна в соединительной ткани обычно содержатся в значительно меньшем количестве, чем коллагеновые, за исключением участков, обладающих подвижностью. *Эластин* — главный белковый компонент эластических волокон. Он имеет вид гликопротеиновых молекул, которые в покое представляют собой скрученные нити. При растяжении ткани они распрямляются, а после прекращения действия нагрузки — вновь закручиваются.

В структуре волокна выделяется два основных компонента: аморфный и фибриллярный. Последний состоит из гликопротеинов фибриллин, которые располагаются на периферии и образуют стенки каркаса волокна. Аморфный компонент образован эластином, который заполняет каркас, располагаясь в центре (рис. 18). Элементы микрофибрилярного компонента частично погружены в аморфный компонент. Таким образом, в волокнах не наблюдается исчерченности, поскольку нет упорядоченного расположения элементов. Толщина эластических волокон в рыхлой соединительной ткани может достигать до 1-3 мкм.

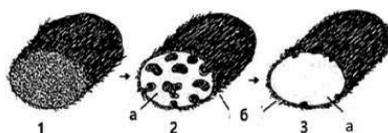


Рис. 18. Ультраструктурная организация эластического волокна (по В.Л. Быкову): 1 – окситалановые волокна; 2 – алауниновые волокна; 3 – зрелые эластические волокна; а – эластин; б –

Прочность эластического волокна небольшая – $0,06 \text{ кг/мм}^2$. За счёт своей структуры волокна не разрушаются при воздействии слабыми кислотами и щелочами, не перевариваются пищеварительными ферментами, за исключением эластазы поджелудочной железы. При этом волокна обладают высокой эластичностью – способностью к обратимой деформации после растяжения или сдавливания. Это свойство эластических волокон

является важным для структур, которые часто подвергаются растяжению в силу своих функциональных особенностей, например, стенок крупных артерий.

Ретикулярные (аргирофильные) волокна по химическому составу и структуре похожи на коллагеновые, что является одной из причин считать их незрелыми вариантами коллагеновых волокон. К отличительным особенностям ретикулярных волокон относятся способность анастомозировать друг с другом и ветвиться. Волокна не могут образовывать пучки, не способны перевариваться пепсином. По способности к растяжимости волокна занимают промежуточное место между коллагеновыми и эластическими.

Ретикулярные волокна имеют малый диаметр (0.1-2 мкм) и способны формировать тонкие трехмерные сети, способные к растяжению. Эти волокна не обнаруживаются на препаратах, окрашенных гематоксилином и эозином, они окрашиваются солями серебра. К основным функциям ретикулярных волокон относится опорная. Волокна находятся в составе рыхлой соединительной и ретикулярной тканей, в составе стромы органов кровотока, в базальных мембранах (образуя их ретикулярную пластинку), а также вокруг кровеносных сосудов, мышечных и нервных волокон.

Ретикулярные волокна вырабатываются клетками ретикулоцитами, фибробластами, жировыми и другими клетками.

5.2. Соединительные ткани со специальными свойствами

В некоторых соединительных тканях, находящихся в организме животного, наблюдается преобладание определённых клеточных структур, обуславливающих их специфические свойства. Их объединяют в группу тканей *со специальными свойствами*. Из основных можно назвать пигментную, ретикулярную и жировую ткани.

Ретикулярная ткань образует строму в органах кроветворения – красный костный мозг, селезёнка, лимфоузлы. В ней в качестве клеточных структур преобладают – ретикулоциты. Они выполняют функцию выработки ретикулярных волокон. Ретикулоциты имеют отростчатую форму. В качестве межклеточного вещества в данной ткани выступают ретикулярные волокна и основное аморфное вещество. Своими отростками клетки соединяются друг с другом и переплетаются с волокнами, образуя ретикулярную ткань, которая имеет вид ажурной сети.

Пигментная ткань имеет в качестве основных, два вида преобладающих клеточных элементов: меланофоры (хроматофоры) и меланоциты. В пигментной соединительной ткани, помимо данных клеток, обнаруживаются многочисленные фибробласты, фиброциты, гистиоциты, тучные клетки и другие.

Меланоциты, располагающиеся в пигментной ткани, имеют вид отростчатых клеток, которые активно вступают в контакт с волокнами межклеточного вещества, друг с другом и другими клетками. Клетки имеют удлинённое ядро, на котором отчётливо видны вдавления кариолеммы. Меланоциты способны не только накапливать, но и активно синтезировать пигмент, именно поэтому в цитоплазме наблюдается развитый синтетический аппарат и большое число гранул (меланосом). Гранулы в процессе созревания клетки заполняются тёмным пигментом – *меланином*.

Клетки меланофоры также могут иметь отростки и удлинённую форму, при этом в цитоплазме не наблюдается активное развитие органелл, участвующих в синтезе. Эти клетки не способны к синтезу меланина. Меланиновые гранулы, располагающиеся в цитоплазме в большом количестве, являются зрелыми. Они фагоцитируются меланофорами после их выделения меланоцитами.

Межклеточное вещество пигментной ткани, как и большинства соединительных тканей, включает в себя многочисленные коллагеновые, ретикулярные и эластические волокна, которые будут формировать

трехмерные сети. Между клетками и волокнами располагается основное аморфное вещество.

У млекопитающих пигментная ткань локализована в радужке и сосудистой оболочке глаза. Отдельные скопления пигментных клеток в сосочковом слое кожи определяют её цвет. Пигменты меланины по цвету варьируются и могут быть представлены желтыми, коричневыми, чёрными и другими цветами.

Жировая ткань входит в группу соединительных тканей со специальными свойствами и является основным депо жира и воды в организме. В связи с этим, жировая ткань имеет большое количество функций, среди которых:

- терморегуляторная — жировая ткань обладает свойствами теплоизолятора, благодаря чему она может препятствовать как чрезмерному перегреванию, так и переохлаждению отдельных органов и организма в целом.

- депонирующая — жировая ткань является депо воды, накапливает жирорастворимые витамины (А, D, Е, К) и стероидные гормоны.

- опорная и защитная— жировая ткань, окружая внутренние органы, в том числе анализаторы нервной системы, и заполняя пространства между ними, формирует местоположение органов для их защиты и амортизации, препятствует механическим травмам.

- трофическая — липиды служат в организме резервными источниками энергии;

- теплопродуцирующая — часть энергии, образованной вследствие окисления энергоемких молекул жиров, превращается в тепло, особенно это характерно для бурой разновидности жировой ткани.

Основной объём данной ткани занимают плотно лежащие жировые клетки – адипоциты. Их скопления разделены на дольки рыхлой соединительной тканью, в которых располагаются сосуды и нервы. В

процессе эмбриогенеза жировые клетки дифференцируются из клеток мезенхимы, в постэмбриональный период их предшественниками являются адвентициальные клетки, сопровождающие кровеносные сосуды, ретикулоциты и фибробласты. Различные функции жировой ткани связаны со строением их клеточных структур, по этой особенности выделяют две разновидности жировой ткани: бурая и белая (рис. 19).

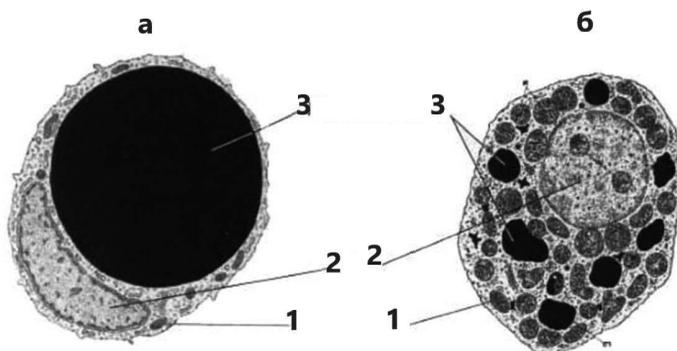


Рис. 19. Строение адипоцита белой и бурой жировой ткани

Белая жировая ткань является преобладающим видом жировой ткани у большинства млекопитающих и распределяется неодинаково. Она образует скопления, которые могут располагаться на поверхности или в глубоких слоях мускулатуры и в полостях. Поэтому, ткань по расположению классифицируют на подкожную (шпик у свиньи, курдюк у овцы, горб у верблюда), межмышечную и внутреннюю (околопочечную, околосердечную, большого и малого сальников, внутримышечную).

В первую очередь появляется в плодном периоде жировая ткань вокруг почек, а затем на сальниках и вокруг других внутренних органов. Позже других при внутриутробном развитии образуется подкожная жировая клетчатка. После рождения белая жировая ткань может активно откладываться и в межмышечном пространстве. При кастрации происходит увеличение жировых отложений под кожей в мошонке. Относительная масса

жировой ткани в организме крупного рогатого скота составляет 10-15%, а свиней – до 30%.

У молодых животных идёт активный жировой обмен. У взрослых животных интенсивность обмена снижается, особенно во внутренних жировых депо. В них становится меньше воды и белка и большее количество жира и пигментов – каротиноидов. Последние придают белой жировой ткани желтоватый цвет.

Адиipoциты белой жировой ткани у молодых животных имеют вид округлых клеток с центрально расположенным крупным ядром и диффузно разбросанными по цитоплазме жировыми вакуолями. В таких клетках имеются в большом количестве митохондрии. Чем старше становится животное, тем активнее происходит созревание жировых клеток. У взрослых животных адипоциты становятся крупными, ядро их уплощается и перемещается в периферическую часть клетки. Мелкие жировые вакуоли сливаются в единую жировую каплю, которая заполняет всю цитоплазму. По этой причине происходит уменьшения количества органелл, в том числе и митохондрий, с чем связано и снижение активного расщепления жира.

При стандартных методах обработки гистологического материала липиды, находящиеся в жировой капле, растворяются спиртами и ксилолом, в результате чего адипоцит приобретает вид пустого пузырька с одним утолщенным краем в области расположения ядра и основных органелл.

Количество, размеры клеток и химический состав жира изменяются при различном физиологическом состоянии. При родах, продолжительном стрессе, лактации происходит резкое снижение жировых запасов в организме.

Бурая жировая ткань является не столь распространённой. Этот вид жировой ткани характерен для новорождённых, грызунов и зимнеящих животных. Она располагается обычно на шее, вдоль позвоночника, за грудиной, в области лопаток и между мышцами. Бурая жировая ткань, как и

белая, образована дольками, состоящими из адипоцитов, между которыми располагаются очень тонкие соединительнотканые прослойки. Внутри долек между адипоцитами располагаются в большом количестве кровеносные капилляры и симпатические нервные волокна. Бурая ткань связана как с ее обильным кровоснабжением, так и с высоким содержанием окрашенных окислительных ферментов — цитохромов — в митохондриях адипоцитов.

Адипоциты бурой жировой ткани представляют собой клетки небольшого размера округлой формы. Ядра крупные округлой формы. В цитоплазме располагаются 5-15 мелких жировых вакуолей, которые не сливаются в единую жировую каплю. Между ними располагается большое количество митохондрий и значительное количество гликогена. Митохондрии содержат много ферментов для окисления липидов и небольшое количество для синтеза АТФ. По этой причине большая часть энергии, образующаяся при окислении, идёт не на синтез молекул АТФ, а превращается в тепло, которое служит для поддержания температуры тела животного. В бурой жировой ткани такие процессы протекают активнее, именно по причине небольших размеров жировых капель и большого числа митохондрий, вступающих во взаимодействие с ними.

5.3. Плотная волокнистая соединительная ткань. По своему составу схожа с рыхлой соединительной тканью. Зачастую, имеет те же клеточные элементы. Отличительная особенность плотной соединительной ткани – содержание в межклеточном веществе большого количества волокон. При этом снижается количество аморфного межклеточного вещества и общий объём клеточных элементов. Выявляется резкое преобладание среди них фиброцитов.

По причине плотного межклеточного вещества, основным свойством данного вида ткани является повышенная механическая прочность. Расположение волокон в ткани зависит от направления действия сил

натяжения. Если действия сил происходит в одном направлении, то волокна будут располагаться параллельно друг другу по вектору действия сил, образуя плотную оформленную соединительную ткань. Если действующие силы разнонаправленны, то волокна вместо пучков, образуют сложную сеть, таким образом формируется плотная неоформленная соединительная ткань. Рост и восстановление плотной соединительной ткани происходит за счёт элементов рыхлой соединительной ткани, которая всегда присутствует вокруг волокон и отвечает за васкуляризацию и иннервацию.

Плотная неоформленная волокнистая соединительная ткань состоит из большого количества коллагеновых волокон, которые собираются в неупорядоченно располагающиеся пучки. Таким образом в межклеточном веществе данного типа ткани формируется трехмерная сеть. Именно она обеспечивает прочность ткани при воздействии деформирующих сил любой направленности. Между волокнами коллагена обнаруживаются в небольшом количестве клетки фиброциты (рис. 20).

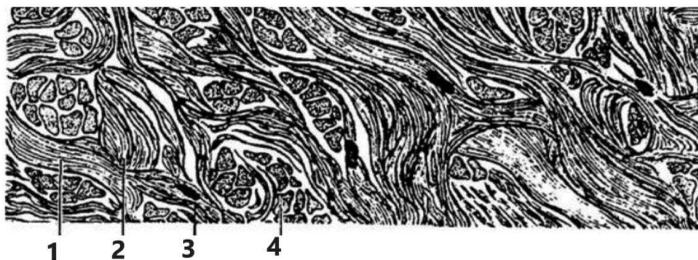


Рис. 20. Плотная волокнистая неоформленная соединительная ткань (по В.Л. Быкову): 1 – продольные; 2 – косые; 3 – фиброциты; 4 – поперечные сечения пучков коллагеновых волокон.

Также в пространствах сети волокон находится небольшое количество аморфного межклеточного вещества и отдельные эластические волокна. Наличие последних обуславливает способность плотной неоформленной соединительной ткани к растяжению и способность восстанавливать форму. Такая ткань образует сетчатый слой дермы и капсулы различных органов.

При этом чёткую границу между рыхлой и плотной неоформленными соединительными тканями провести невозможно, поскольку соотношения клеток и межклеточного вещества меняется постепенно.

Плотная оформленная соединительная ткань представлена в организме двумя видами: фиброзной (коллагеновой) и эластической.

Плотная оформленная фиброзная соединительная ткань содержит толстые упорядоченно расположенные пучки коллагеновых волокон. Они располагаются параллельно друг другу и занимают большую часть ткани. Между пучками волокон располагаются ряды фиброцитов. Клетки имеют веретеновидную форму и длинные отростки, поскольку их тела, сильно сдавлены располагающимися вокруг волокнами. Пучок коллагеновых волокон, отграниченный фиброцитами, называется пучком I порядка. Прослойки рыхлой соединительной ткани проходят в виде тонких пластинок и одевают несколько пучков I порядка, образуя пучок II порядка (рис. 21). В свою очередь, несколько пучков II порядка, одетые широкими прослойками рыхлой соединительной ткани образуют пучки следующего порядка.

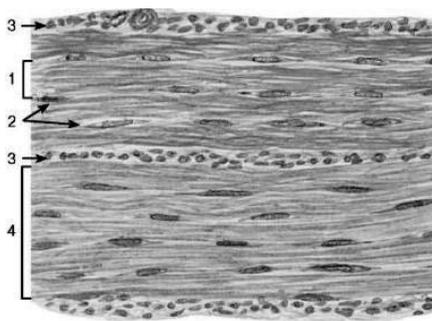


Рис. 21. Плотная волокнистая оформленная соединительная ткань (сухожилие, продольный срез): 1 – первичный сухожильный пучок; 2 – сухожильные клетки (фиброциты); 3 – эндотелий (эндотеноний); 4 – вторичный сухожильный пучок

Из такого вида ткани построены сухожилия и связки. Её часто можно встретить в фасциях и капсулах органов. В крупных сухожилиях

коллагеновые волокна могут формировать пучки IV порядка. В рыхлой соединительной ткани, образующей прослойки между пучками, могут располагаться сосуды, нервы и молодые недифференцированные клетки.

Плотная оформленная эластическая соединительная ткань так же в своём составе имеет большое количество волокон, но в отличие от фиброзного вида ткани, волокна эти в основном эластические. Данный вид волокон не способен образовывать пучки, но волокна залегают упорядоченно и создают между собой анастомозы. Помимо эластических волокон, в ткани встречаются и коллагеновые, но в небольших количествах. В качестве клеточных структур выделяют фиброциты, располагающиеся в тонких прослойках рыхлой соединительной ткани. Плотная оформленная эластическая соединительная ткань имеет хорошую способность к растяжению, из нее состоят выйная связка и истинные голосовые связки. Данная ткань также встречается в стенках крупных артерий.

Контрольные вопросы: 1. Общая характеристика рыхлой соединительной ткани. 2. Характеристика клеток рыхлой соединительной ткани. 3. Характеристика межклеточного вещества рыхлой соединительной ткани. 4. Соединительные ткани со специальными свойствами. 5. Плотные соединительные ткани: виды, строение, расположение в организме.

ГЛАВА 6. СКЕЛЕТНЫЕ ОПОРНО-ТРОФИЧЕСКИЕ ТКАНИ

Скелетные опорно-трофические ткани образуются из мезенхимы, состоят из клеток и межклеточного вещества. В эту группу объединяются хрящевые и костные ткани, так как они обладают высокой прочностью и образуют части скелета, выполняя опорную функцию.

6.1. Хрящевые ткани. Хрящевые ткани плотные, упругие, не содержат кровеносных сосудов.

Клетки хрящевых тканей – *хондробласты* (молодые хондроциты) – вырабатывают межклеточное вещество, способны к делению митозом. Взрослые клетки – *хондроциты* – выполняют функцию поддержания

постоянства межклеточного вещества. Межклеточное вещество состоит из основного аморфного вещества и волокон. На основании различий в составе и упорядоченности волокон межклеточного вещества выделяют три группы хрящевых тканей: гиалиновый, эластический и волокнистый хрящ.

6.1.1. Гиалиновый хрящ образует хрящевую носовую перегородку, хрящи носа, некоторые хрящи гортани, хрящи трахеи и крупных бронхов, реберные хрящи, надлопаточный хрящ, а также покрывают суставные поверхности костей. Макроскопически хрящ полупрозрачный белого-голубоватого цвета.

Хондробласты (молодые хондроциты) – вытянутые, с хорошо развитым синтетическим аппаратом, вырабатывают компоненты межклеточного вещества, способны к делению митозом, располагаются по периферии хрящевой ткани. За счет своей деятельности они обеспечивают рост хрящевой ткани (*интерстициальный рост*, рост изнутри). Взрослые клетки – **хондроциты** – округло-овальные, крупные, с редкими короткими отростками содержат много органелл синтеза и гранулы гликогена (рис. 22).

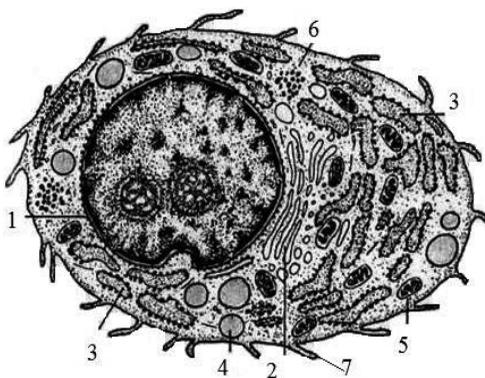


Рис.22. Строение хондроцита. 1 – ядро, 2 – комплекс Гольджи, 3 – цистерны гРЭПС, 4 – липидные капли, 5 – митохондрии, 6 – скопления гликогена, 7 – микроворсинки.

Выполняют функцию поддержания постоянства межклеточного вещества. В периферических участках хряща располагаются одиночно, в

глубине хряща хондроциты лежат группами по 8-12 клеток и образуют изогенные группы (произошедшие в результате деления одной клетки). Межклеточное вещество гиалиновой хрящевой ткани (матрикс) на 60-80 % состоит из воды. Коллагеновые волокна II типа не образуют пучков и не видны в световой микроскоп. В пространствах между изогенными группами коллагеновые волокна располагаются по направлению сил, действующих на хрящ, внутрь изогенных групп не проходят, окружая их и формируя лакуны. Сеть коллагеновых волокон придает хрящу прочность, они составляют 20-25% межклеточного вещества (рис. 23). В основном аморфном веществе проходят длинные молекулы гиалуроновой кислоты, через каждые 30 нм от них отходят осевые белки, связанные с молекулами хондроитинсульфатов и кератансульфатов (гликозаминогликаны).

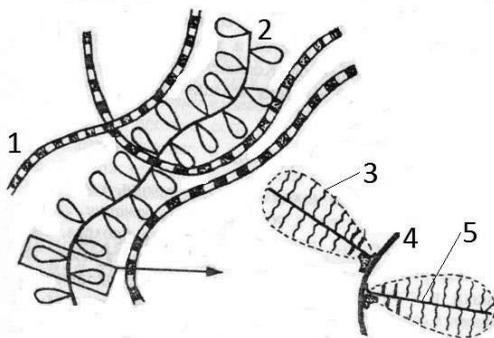


Рис. 23. Межклеточное вещество хрящевой ткани. 1 – коллагеновое волокно, 2 – протеогликановый агрегат, 3 – гликозаминогликаны, 4 – гиалуроновая кислота, 5-центральный белок.

Осевые белки с отходящими от них молекулами образуют протеогликаны. Протеогликаны составляют 5-10% межклеточного вещества и связывают большое количество воды. Свободная вода (не связанная с протеогликанами) свободно перемещается по матриксу хрящевой ткани, в ней растворены кислород, ионы и низкомолекулярные молекулы. Благодаря подвижности свободной воды хондроциты получают питательные вещества,

и хрящевая ткань может существовать без кровеносных сосудов. Также несжимаемость воды обеспечивает упругость хряща.

Хрящ как орган

Хрящевые ткани могут образовывать структуры органного порядка. Гиалиновые хрящи (кроме суставных хрящей) покрыты надхрящницей (рис. 24). Надхрящница состоит из двух слоев – наружный – *волокнистый* – более толстый, из плотной неоформленной соединительной ткани с небольшим содержанием кровеносных сосудов, служит для прикрепления хряща к окружающим структурам. Внутренний – *хондрогенный* – из рыхлой волокнистой соединительной ткани, тонкий, содержит кровеносные сосуды для питания хряща и малодифференцированные клетки (прехондробласты), которые могут становиться хондробластами. За счет этого слоя может происходить рост (*аппозиционный* рост, рост путем наслоения новых участков на уже имеющиеся) или регенерация хряща.

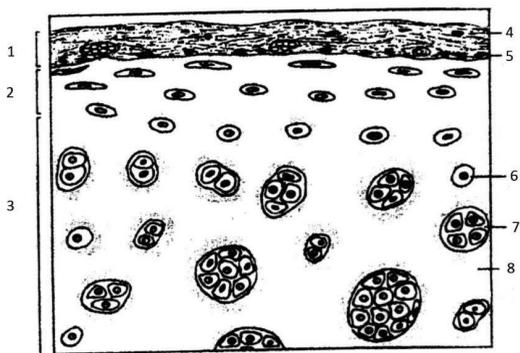


Рис. 24. Гиалиновый хрящ: 1 – надхрящница, 2 – зона молодого хряща, 3 – зона зрелого хряща, 4 – волокнистый слой надхрящницы, 5 – хондрогенный слой надхрящницы, 6 – молодой хондроцит, 7 – изогенная группа, 8 – межклеточное вещество.

Под надхрящницей располагается зона молодого хряща. Здесь располагаются единичные хондробласты (молодые хондроциты) вытянутые

вдоль поверхности хряща. Клетки способны к выработке межклеточного вещества и к делению митозом, благодаря этим процессам происходит *интерстициальный* рост хрящевой ткани. Зона молодого хряща хорошо выражена у молодых животных, с возрастом она уменьшается. Основная часть гиалиновой хрящевой ткани представлена зоной зрелого хряща, где хондроциты располагаются **изогенными группами** (образуются в результате митотического деления одной клетки), изогенные группы оплетены коллагеновыми волокнами, формирующими лакуны, внутри лакуны между клетками находятся протеогликаны, между лакунами матрикс хрящевой ткани.

Суставные хрящи примыкают к костям и не покрыты синовиальным слоем капсулы сустава. В полость сустава обращена пластинка межклеточного вещества, не содержащая клеток. Под ней в матриксе появляются единичные вытянутые вдоль поверхности клетки, а еще глубже изогенные группы.

6.1.2. Эластический хрящ непрозрачный, желтого цвета, образует ушную раковину, хрящевую часть наружного слухового прохода, частично евстахиеву трубу, некоторые хрящи гортани (надгортанник), хрящи средних бронхов (рис.25).

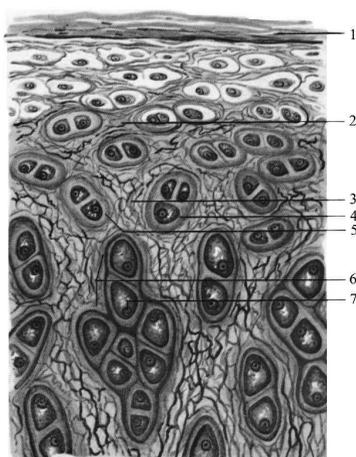


Рис. 25. Эластический хрящ: 1 – надхрящница, 2 – основное аморфное вещество, 3 – эластические волокна, 4 – хондроцит, 5 – изогенная группа хондроцитов, 6 – ядро хондроцита, 7 – капсула изогенной группы.

Эластический хрящ покрыт надхрящницей, под которой последовательно располагаются зоны молодого и зрелого хряща. Изогенные группы включают до 4 клеток. В межклеточном веществе 90% приходится на ветвящиеся эластические волокна. Толщина волокон больше в глубоких участках хряща. Коллагеновых волокон и основного вещества мало. Коллагеновые и эластические волокна вплетаются в надхрящницу.

6.1.3. Волокнистый хрящ образует межпозвоночные диски, лонный симфиз, находится в местах прикрепления сухожилий мышц к костям или хрящам. Волокнистый хрящ всегда прирастает к плотной соединительной или хрящевой ткани. Хондроциты удлиненные, лежат поодиночке, или

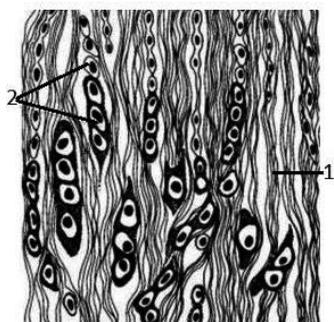


Рис. 26. Волокнистый хрящ: 1 – пучки коллагеновых волокон, 2 – хондроциты.

образуют вытянутые в цепочку изогенные группы, которые содержат до 4 клеток. В межклеточном веществе преобладают коллагеновые волокна (90% коллаген I типа и 10% - II типа). Волокна собраны в пучки, лежащие под углом друг к другу. Небольшое количество основного вещества окружает клетки (рис. 26). Зоны молодого и зрелого хряща не образуются.

6.2. Костные ткани образуют скелет, отличаются высокой прочностью, являются депо минеральных веществ, здесь сосредоточено около 99% всего кальция.

Клетки костных тканей. *Остеобласты* – клетки, способные к выработке и минерализации межклеточного вещества. Могут быть активными и неактивными (покоящимися). *Неактивные (покоящиеся) остеобласты* – плоские клетки, лежат на поверхности кости, обеспечивают регенерацию костной ткани.

Активные остеобласты присутствуют в костной ткани при ее образовании или в местах перестройки. Это крупные клетки призматической формы, с хорошо развитой граналярной ЭПС и крупным аппаратом Гольджи, содержат много митохондрий (рис. 27). С помощью длинных тонких отростков связываются друг с другом. Остеобласты синтезируют компоненты матрикса: гликопротеины основного аморфного вещества и коллагеновые волокна I типа. Также способствуют минерализации межклеточного вещества. По мере уплотнения межклеточного вещества вокруг остеобластов, они оказываются замурованными в костные лакуны, и становятся зрелыми клетками костной ткани – *остеоцитами*.

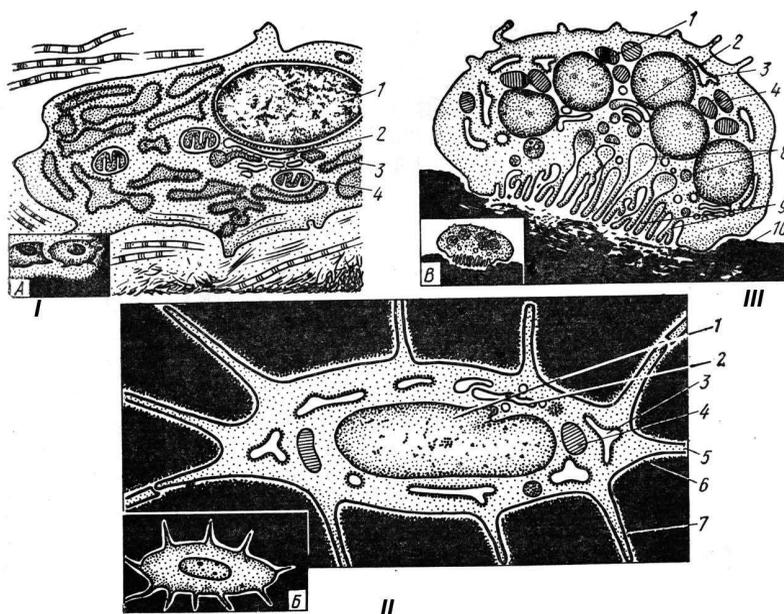


Рис. 27. Клетки костной ткани: остеобласт (I), остеоцит (II) и остеокласт (III) – А, Б, В, - то же в световом микроскопе; 1 – ядро; 2 – комплексе Гольджи; 3 – граналярная эндоплазматическая сеть; 4 – митохондрии; 5 – отростки; 6 – лакуна; 7 – костный каналец; 8 – лизосома; 9 – гофрированная каемка; 10 – межклеточное вещество.

Остеоциты – основные клетки костной ткани, небольшие уплощенные с многочисленными тонкими и длинными отростками, которыми связаны друг с другом. Располагаются в лакунах, а их отростки – в костных канальцах. Содержат мало органелл, не способны к выработке межклеточного вещества, но поддерживают его состояние (рис.27).

Остеокласты – симпласты костномозгового происхождения, образуются при слиянии нескольких десятков моноцитов. Выполняют функцию резорбции (разрушения) костной ткани. Крупные (диаметр около 100мкм) обнаруживаются в местах перестройки костной ткани, где собираются группами. Для резорбции костной ткани остеокласты прикрепляются к ней, образуют подвижные отростки, направленные к кости и через них выводят в межклеточное вещество ферменты лизосом. Внешне отростки похожи на базальный лабиринт, но отличаются от него подвижностью. В противоположной части остеокласта собираются многочисленные мелкие ядра, и органеллы синтеза (рис. 27). При разрушении костной ткани остеокласты способствуют выведению кальция в образующиеся в результате их деятельности каналы.

Межклеточное вещество (матрикс) костной ткани состоит из основного аморфного и коллагеновых волокон. После минерализации становится прочным. При минерализации в матрикс выводятся кристаллы гидроксиапатита, фосфаты кальция и фермент щелочная фосфатаза. 95% солей кальция включается в состав коллагеновых волокон и 5 % находится в основном аморфном веществе. Минерализованные коллагеновые волокна называют оссеиновыми, а минерализованное основное аморфное вещество – оссеомукоидом.

На основании упорядоченности расположения клеток и межклеточного вещества выделяют два типа костных тканей: **грубоволокнистую** и **пластинчатую**.

6.2.1. Дентиноидная ткань. Также существует разновидность костной ткани – **дентиноидная**, составляющая дентин зуба. в ее состав входит 78%

минеральных веществ (фосфаты кальция и магния, фторид кальция) и 22% органических веществ (в основном коллаген). Дентин – это межклеточное вещество, продуцирующееся клетками одонтобластами. Они расположены на границе с пульпой, от которой получают питание. При образовании межклеточного вещества сначала образуется предентин, далее он обызвествляется и становится дентином. Дентин пронизан дентиновыми трубочками. В трубочках замурованы отростки одонтобластов, по которым осуществляется питание самого дентина.

6.2.2. Грубоволокнистая костная ткань. Образует скелет плода, находится в швах между костями черепа, цементе зуба, костном лабиринте внутреннего уха. Ее клетки и волокна располагаются неупорядоченно, хаотично, без образования каких либо структур (рис. 28). Менее прочная по

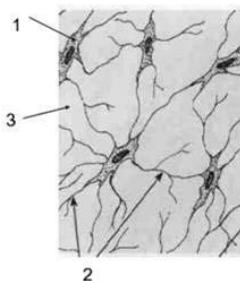


Рис. 28. Грубоволокнистая костная ткань: 1 – тело остеоцита, 2 – отростки остеоцитов, 3 – межклеточное вещество.

сравнению с пластинчатой костной тканью.

6.2.3. Пластинчатая костная ткань. Образует кости скелета. В костях на поверхности лежит *компактное вещество*, внутри – *губчатое вещество* костной ткани. При организации компактного вещества клетки располагаются таким образом, что межклеточное вещество между ними формирует пласты – *костные пластинки*. Клетки, ограничивающие костные пластинки, связаны между собой отростками так, что пластинки оказываются пронизанными костными каналцами, окружающими отростки (и разграниченные лакунами). В соседних костных пластинках коллагеновые

волокна располагаются под углом 90° друг к другу, что придает этому виду костной ткани прочность. При образовании компактного вещества костей костные пластинки образуют структуры трех видов. Основная из них – *остеон* – цилиндрическая структура, вытянутая вдоль кровеносного сосуда, длиной около 2 см и диаметром 100-170 мкм у разных видов животных. Костные пластинки в составе остеона имеют вид цилиндров разного диаметра, вставленных друг в друга (рис. 29).

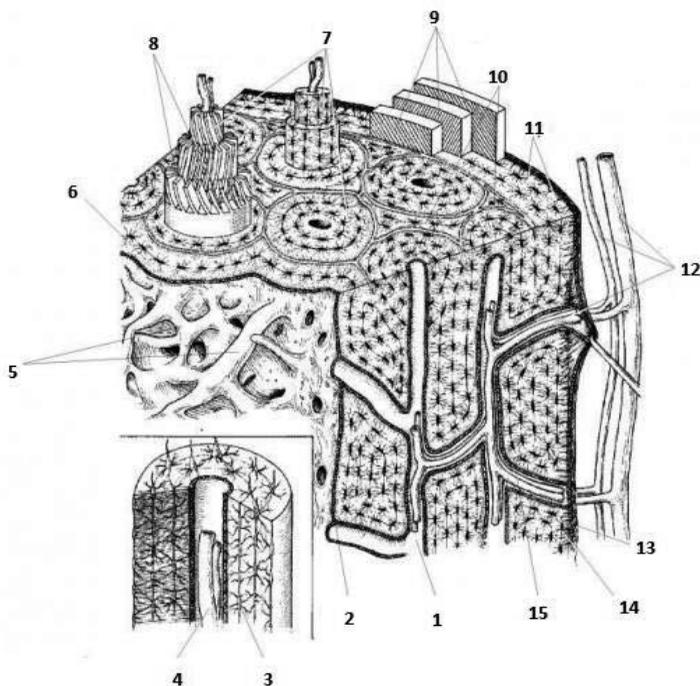


Рис. 29. Пластинчатая костная ткань: 1 – канал остеона (Гаверсов), 2 – эндост, 3 – остеоцит в лакуне, 4 – сосуды в канале остеона, 5 – костные трабекулы, 6 – система общих внутренних костных пластинок, 7 – остеоны, 8 – взаимно перпендикулярное расположение волокон в костных пластинках, 9 – генеральные пластинки, 10 – вставочные пластинки, 11 – костные каналы, 12 – кровеносные сосуды, 13 – волокнистый слой надкостницы, 14 – остеогенный слой надкостницы, 15 – каналы Фолькмана.

Губчатое вещество костной ткани состоит из тонких *костных трабекул*, которые переплетаясь между собой образуют ячеистую сеть, в которой располагается костный мозг. Костные трабекулы состоят из нескольких костных пластинок, не содержащих кровеносного сосуда. Костные пластинки, располагаясь вокруг сосуда от меньшего к большему, формируют остеон. Обычно в составе остеона бывает 3 – 8 цилиндрических костных пластинок. В центре остеона имеется канал диаметром 20-30 мкм для кровеносного сосуда. Существуют также каналы Фолькмана, сосуды по которым идут от надкостницы к гаверсовым каналам. Вокруг таких каналов не образуются остеоны.

Вставочные пластинки – образуются при перестройке костной ткани, это остатки разрушенных остеонов. Не содержат кровеносного сосуда в центре. Вокруг кости образуются *генеральные пластинки* – идут параллельно поверхности кости, кровеносного сосуда нет.

Кость как орган

Снаружи кость покрыта *надкостницей*, в которой выделяют два слоя – наружный – *волокнистый* – более мощный образован плотной неоформленной соединительной тканью, пучки коллагеновых волокон в ней идут параллельно поверхности кости и соединяются с наружными генеральными пластинками. Внутренний слой – *остеогенный* – тонкий и состоит из рыхлой волокнистой соединительной ткани, здесь располагаются покоящиеся остеобласты. Изнутри кость выстлана *эндостом* – здесь содержатся покоящиеся остеобласты. Внутри кость заполнена костным мозгом.

6.2.4. Развитие костной ткани.

Развитие кости на месте мезенхимы (перепончатый остеогенез). Из мезенхимы (зародышевой соединительной ткани) развиваются покровные кости черепа мозгового отдела черепа, кости лицевого отдела черепа, часть ключицы. В месте образования будущей кости клетки мезенхимы активно

размножаются и образуют *остеогенный островок*. Часть клеток островка преобразуются в остеобласты, они вырабатывают межклеточное вещество и минерализуют его. Образуются *костные трабекулы*, имеющие вид переплетенных тяжей костной ткани, в лакунах которой лежат зрелые остециты (рис. 30).

Между трабекулами остаются клетки остеогенного островка, на поверхности трабекул они постепенно превращаются в остеобласты, вырабатываются следующие порции межклеточного вещества, в результате трабекулы сливаются между собой и формируется кость, вокруг кости из мезенхимы образуется надкостница. Первоначально кость образована грубоволокнистой костной тканью, которая со временем замещается на пластинчатую.

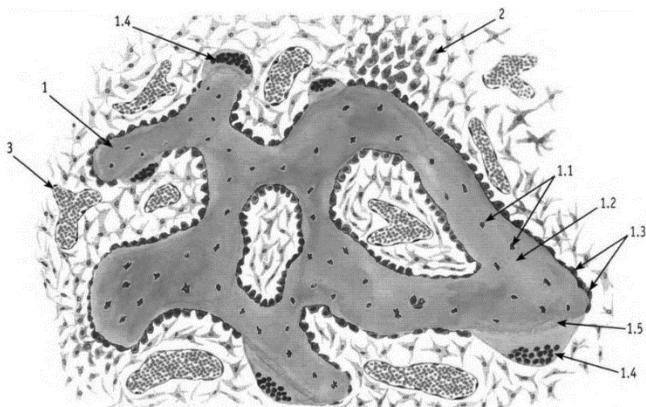


Рис. 30. Развитие кости из мезенхимы (по Быкову В.Л.): 1 – костная трабекула, 1.1 – остециты в лакунах, 1.2 – обызвествленное межклеточное вещество, 1.3 – остеобласты, 1.4 – остеокласты, 1.5 – резорбционная лакуна, 2 – клетки остеогенной соединительной ткани, 3 – кровеносный сосуд.

Развитие кости на месте хряща

При *хрящевом остеогенезе (непрямой остеогенез)* первоначально из гиалинового хряща формируется модель кости, которая заменяется костной тканью. При развитии кровеносной системы, сосуды заходят в надхрящницу

и она начинает преобразовываться в надкостницу, продуцируя остеобласты. Это происходит сначала вокруг центральной части хрящевой модели, где образуется костная ткань в виде *костной манжетки*. Образование грубоволокнистой костной ткани вокруг хряща называют *перихондральным окостенением* (рис. 31).

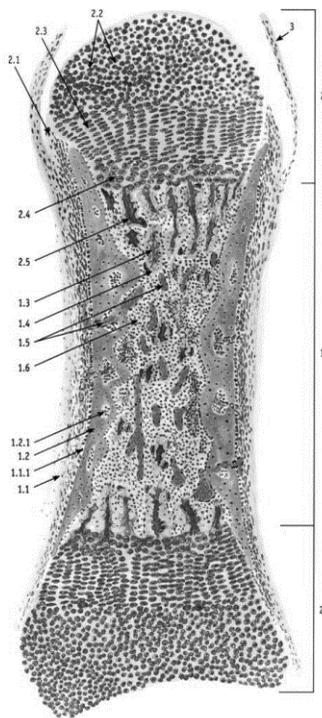


Рис. 31. Развитие кости на месте хряща (по Быкову В.Л.): 1 – диафиз, 1.1 – надкостница, 1.1.1 – остеогенная ткань (внутренний слой надкостницы), 1.2 – перихондральная костная манжетка, 1.2.1 – канал, 1.3 – остатки обызвествленного хряща, 1.4 – эндохондральная кость, 1.5 – кровеносные сосуды, 1.6 – формирующийся костный мозг, 2 – эпифизы, 2.1 – надхрящница, 2.2 – зона неизменного хряща, 2.3 – зона клеточных хрящевых колонок, 2.4 – зона пузырчатых хондроцитов, 2.5 – зона обызвествленного хряща, 3 – суставная сумка

Костная манжетка не пропускает к хрящевой ткани питательные вещества, и в хряще возникают дистрофические изменения и обызвествление. Погибающие хондроциты увеличиваются в размерах и становятся круглыми, поэтому их называют пузырчатыми. На границе погибающего хряща с нормальным хрящом на эпифизах остается слой колонок хондроцитов, которые активно делятся и вырабатывают межклеточное вещество. Окостенение расходитя от середины кости к

эпифизам. В измененный хрящ проникают кровеносные сосуды и остеогенные клетки по каналам, которые образуют остеокласты (в данном случае, правильнее хондрокласты). Их деятельность приводит к образованию грубоволокнистой костной ткани внутри хряща. Этот процесс будет называться *эндохондральным окостенением*. Деятельность остеокластов в теле будущей кости приводит к образованию костномозговой полости, которую начинает заполнять красный костный мозг.

Грубоволокнистая кость со временем замещается на пластинчатую. Векторами, вокруг которых образуются остеоны, являются кровеносные сосуды.

Между эпифизами и диафизом остается хрящевая ткань – *эпифизарные хрящевые пластинки роста*. Дальнейший рост кости в длину осуществляется за счет постоянного деления клеток *хрящевых колонок* (пластинка роста), которые со временем замещаются костной тканью. Рост кости в толщину обеспечивается аппозиционным ростом – за счет выселения остеогенных клеток из надкостницы на наружной поверхности диафиза.

Контрольные вопросы: 1. Виды хрящевых тканей, их строение и состав. 2. Свойства, функции и расположение в организме хрящевых тканей разных видов. 3. Виды костных тканей. 4. Свойства, функции и расположение в организме пластинчатой костной ткани. 5. Опишите развитие кости на месте хряща. 6. Опишите развитие кости из мезенхимы.

РАЗДЕЛ 3. МЫШЕЧНЫЕ ТКАНИ

Мышечные ткани выносят в отдельную группу на основании их уникальных свойств: возбудимости и сократимости. Мышечные ткани способствуют движению внутренних органов (перистальтика кишечника, сокращение сердца, транспорт слюны и желчи по выводным протокам и т.д.), а также обеспечивают перемещение тела животного (и отдельных его частей) в пространстве. Несмотря на различия во внутреннем строении и особенностях функционирования все мышечные ткани имеют общие черты: 1) происходят из мезодермы (среднего зародышевого листка); 2) имеют развитый сократительный аппарат из миофиламентов; 3) содержат большое количество митохондрий для обеспечения энергией в процессе сокращения; 4) в их структурных элементах (клетках или волокнах) присутствуют трофические включения (липиды, гликоген) в качестве субстрата для сокращения; 5) обладают системами, способными осуществлять накопление и выделение ионов кальция; 6) одеты базальной мембраной поверх плазмолеммы структурных элементов для предохранения от разрыва при растяжении; 7) всегда сопровождаются рыхлой соединительной тканью с кровеносными сосудами и нервами.

Среди мышечных тканей различают гладкую, поперечнополосатую скелетную и поперечнополосатую сердечную.

ГЛАВА 1. ПОПЕРЕЧНОПОЛОСАТАЯ СКЕЛЕТНАЯ МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ

Образуется из миотомов сомитов мезодермы в эмбриональный период. Она формирует скелетную мускулатуру, мышцы языка, глазных яблок, ушей, глотки, гортани, входит в состав передней части пищевода и диафрагмы. Способствует перемещению тела и его частей в пространстве, а также принимает участие в терморегуляции организма (поскольку коэффициент полезного действия (КПД) этой разновидности мышечной ткани составляет только 30-40%, остальная энергия превращается в тепловую).

Структурной единицей поперечнополосатой скелетной ткани является *мышечное волокно* – цилиндрическое образование длиной от 1-2 мм до 10-20 см и диаметром от 10 до 150 мкм (рис. 32).

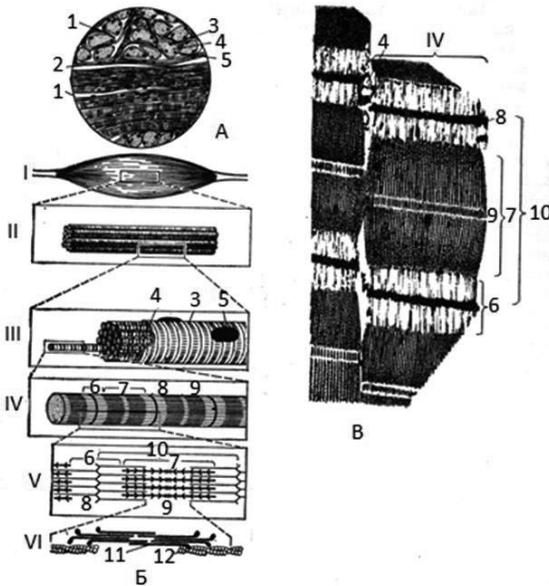


Рис. 32. Строение поперечнополосатой мышечной ткани (Морфология с/х животных): *A* – гистологический срез; *Б* – схема строения миофибрилл; *В* – электроннограмма участка мышечного волокна; *I* – мышца; *II* – пучок мышечных волокон; *III* – мышечное волокно; *IV* – миофибрилла; *V* – саркомер; *VI* – актомиозиновый комплекс; *1* – эндомизий; *2* – перимизий; *3* – сарколемма; *4* – саркоплазма; *5* – ядро; *6* – I-диск; *7* – А-диск; *8* – Z-полоска (телофрагма); *9* – М-полоска (мезофрагма); *10* – саркомер; *11* – протофибрилла из молекул миозина; *12* – протофибрилла из молекул актина.

Оболочка мышечного волокна состоит из двух слоёв: наружного – базальной мембраны и внутреннего – *сарколеммы* (от греч. *sarkos* – мясо). Мышечное волокно, будучи симпластическим образованием (соклетием), может содержать десятки или сотни ядер удлинённой формы, расположенных под сарколеммой. В *саркоплазме* мышечного волокна имеются все органеллы общего значения (кроме centrosom), липидные включения, гликоген и мышечный связывающий кислород белок –

миоглобин. Основной объём саркоплазмы занимают *миофибриллы* – органеллы специального значения. На светооптическом уровне упорядоченное расположение миофибрилл создаёт картину поперечной исчерченности, за что ткань получила свое название. Скелетная поперечнополосатая мышечная ткань имеет пучковое строение. Когда несколько штук (или десятков) мышечных волокон окружаются рыхлой соединительной тканью, образуется *первичный мышечный пучок* (*пучок I порядка*). Коллагеновые и эластические волокна, оплетая базальную мембрану волокон, формируют *эндомизий* (в нём проходят капилляры). Несколько пучков I порядка, объединённые более толстыми прослойками соединительной ткани (*перимизиум*), формируют пучки II порядка. Поверх мышцы располагается *эпимизий* – ещё один слой соединительной ткани. Функциональной единицей скелетной мышечной ткани является *мион* – совокупность мышечных волокон, иннервируемых разветвлениями одного нервного волокна. Сокращение и расслабление скелетной поперечнополосатой мышечной ткани контролируется сознанием (из-за соматической иннервации). Ткань способна сильно и быстро сокращаться, но и утомляется довольно быстро.

На субмикроскопическом уровне (рис. 32-В) перпендикулярно к оси мышечного волокна через равные промежутки внутрь сарколеммы обнаруживаются впячивания, называемые *T-каналами* (или *T-трубочками*). Они играют важную роль в обмене веществ и проведении нервного импульса. Под сарколеммой вокруг ядер располагаются цистерны эндоплазматической (*саркоплазматической*) сети и аппарата Гольджи. Центральную часть саркоплазмы занимают *миофибриллы* – специальные органеллы в виде нитей, лежащих параллельно друг другу вдоль всего волокна. Вокруг них и между ними лежат митохондрии (*саркосомы*).

Миофибрилла образована чередующимися участками белков актина и миозина. Миозиновый участок миофибриллы состоит из молекул фибриллярного белка миозина в виде параллельно лежащих нитей –

миофиламентов. Миозин обладает свойством *анизотропии* (двойного лучепреломления), поэтому на светооптическом уровне миозиновые участки миофибриллы выглядят тёмными и называются *A-диски* (анизотропные диски). В центре A-диска имеется тёмная поперечная полоса – *мезофрагма* (*M-полоска*) – участок A-диска, где миозиновые миофиламенты удерживаются друг около друга. Актиновый участок миофибриллы состоит из тонких актиновых нитей, построенных из молекул глобулярного белка актина. Актин не обладает двойным лучепреломлением и формирует светлые (изотропные) *I-диски*. В середине I-диска видна тёмная поперечная полоса – *телофрагма* (*Z-полоска*), на которой закреплены актиновые миофиламенты. Свободные концы актиновых и миозиновых миофиламентов двух соседних дисков в расслабленной миофибрилле слегка заходят друг за друга. При сокращении миофибриллы актиновые нити глубоко заходят между миозиновыми, возникает *зона перекрытия*. При размягчении, разваривании или воздействии фермента трипсина, миофибрилла распадается на фрагменты по Z-полоскам. Такой фрагмент от Z-полоски до Z-полоски назван *саркомером* и считается структурной и функциональной единицей миофибриллы. Саркомер состоит из половины I-диска, целого A-диска и половины следующего I-диска.

Механизм мышечного сокращения объясняется *теорией скользящих нитей*, согласно которой укорочение (сокращение) мышечного волокна происходит за счёт того, что в миофибриллах *тонкие (актиновые) нити* вдвигаются между *толстыми (миозиновыми)*, при этом увеличивается *зона перекрытия*, а сама длина нитей не меняется. Во время скольжения между миофиламентами возникают временные связи в виде мостиков, которые позволяют удерживать миофибриллы в их новом положении – образуется *актомиозиновый комплекс* (рис. 33). Процессы эти протекают со значительной затратой энергии при обязательном присутствии ионов кальция. Когда нервное возбуждение через двигательное нервное окончание достигает сарколеммы, происходит деполяризация мембраны волокна,

которая с помощью T-каналов быстро распространяется по всему волокну и приводит к изменению направления ионных потоков. Возникает ток действия. Под его влиянием из цистерн саркоплазматической сети в гиалоплазму выходят ионы кальция. Когда их концентрация поднимается выше пороговой величины, кальций включает механизм перемещения миофиламентов друг относительно друга. Ионы кальция связываются с регуляторным белком *тропонин* на тонких актиновых нитях, тропонин изменяет свою пространственную конфигурацию, смещает молекулу *тропомиозина* (ещё одного местного регуляторного белка) и открывает *активные центры* (места связывания миозина). Находящиеся на миозиновых нитях головки связываются с активными центрами актиновых филаментов и формируют мостики – *актомиозиновый комплекс*. Под его влиянием разрушается молекула АТФ и изменяется угол наклона мостика относительно продольной оси нити. Это вызывает смещение тонких актиновых нитей к центру саркомера. Связывание новой молекулы АТФ с мостиком ведёт к его отсоединению от актиновой нити, он может замкнуться со следующим активным центром. «Рабочий ход» миозинового мостика за один цикл позволяет переместиться актиновым нитям примерно на 1/200 длины саркомера. Каждое смыкание-размыкание происходит с расщеплением одной молекулы АТФ. Сокращение идет с затратой энергии АТФ до тех пор, пока длится потенциал действия и в саркоплазме достаточно много ионов кальция.

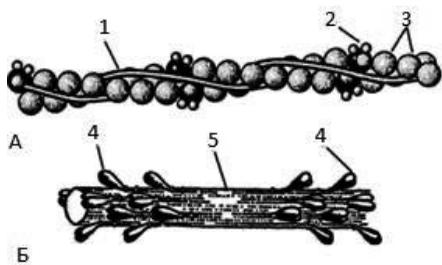


Рис. 33. Молекулярная организация протофибрилл (по Быкову В.Л., 2007):

- А – актиновая протофибрилла;
- Б – миозиновая протофибрилла;
- 1 – тропомиозин;
- 2 – тропонин;
- 3 – глобулы актина;
- 4 – головка миозиновой молекулы;
- 5 – хвостовая часть миозиновой молекулы;

При исчезновении потенциала действия ионы кальция устремляются из саркоплазмы в саркоплазматическую сеть и мышечное волокно расслабляется.

Для работы мышечного волокна необходима энергия. В зависимости от используемого источника, в составе скелетной мускулатуры принято выделять три типа волокон: *белые, красные и промежуточные*. Белые волокна характеризуются малым содержанием миоглобина и митохондрий, большей толщиной за счёт большего количества миофибрилл. Энергия получается в результате гликолиза, обеспечивающего возможность очень быстрой, но непродолжительной, анаэробной выработки АТФ. Красные волокна имеют меньший диаметр, но большое количество *миоглобина*, который и придаёт волокнам красный цвет. Между пучками миофибрилл залегают множество митохондрий и жировые включения. Для получения энергии красные волокна используют окислительное фосфорилирование, которое требует большего времени, чем гликолиз и наличия кислорода, но может продолжаться длительное время. Промежуточные по окраске волокна являются промежуточными и по функциональным особенностям.

Контрольные вопросы: 1. Строение поперечнополосатой скелетной мышечной ткани. 2. Строение мышечного волокна. 3. Строение миофибриллы и механизм мышечного сокращения.

ГЛАВА 2. СЕРДЕЧНАЯ ПОПЕРЕЧНОПОЛОСАТАЯ МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ

Она развивается из висцерального листка спланхнотомы (несегментированной части мезодермы). Образует мышечную оболочку сердца – *миокард*. Структурной единицей этой ткани является клетка – *сердечный миоцит (кардиомиоцит)*. В составе сердечной мышечной ткани имеется несколько разновидностей кардиомиоцитов: рабочие (сократительные), проводящие и секреторные. Форма рабочих (сократительных) кардиомиоцитов (рис. 34) преимущественно цилиндрическая. Длина клеток, в среднем 100-150 мкм, диаметр – около 20 мкм. В местах соединения имеются многочисленные клеточные контакты разных видов: десмосомы, интердигитации (соединения по типу замка), щелевые контакты. Место соединения двух клеток имеет неровную поверхность и называется *вставочный диск*. Место соединения двух клеток имеет неровную поверхность и называется *вставочный диск*. В центральной части кардиомиоцитов располагаются одно или два ядра (иногда полиплоидные).

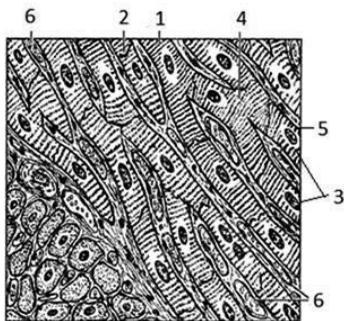


Рис. 34. Сердечная поперечнополосатая мышечная ткань (Морфология с/х животных):
1 – кардиомиоциты;
2 – вставочные диски;
3 – мышечные волокна и
4 – их анастомозы;
5 – сарколемма;
6 – кровеносные капилляры в эндомизии

В кардиомиоцитах хорошо развиты митохондрии, в меньшей степени – агранулярная эндоплазматическая сеть и аппарат Гольджи. Из-за слабого развития эндоплазматической сети требуется постоянный приток ионов

кальция извне для сокращения кардиомиоцитов. Миофибрилл меньше, чем в скелетной мышечной ткани, устроены они аналогично, расположены они по периферии кардиомиоцитов, поперечная исчерченность видна слабо. В цитоплазме много включений гликогена и липидов, а также миоглобин. Таким образом, клетки способны вырабатывать энергию как в процессе окислительного фосфорилирования, так и гликолиза. Функциональными единицами сердечной мышечной ткани являются *сердечные мышечные волокна*, состоящие из кардиомиоцитов, соединённых друг с другом вставочными дисками, что позволяет им сокращаться как единое целое. Сердечные волокна могут анастомозировать (срастаться) друг с другом так, что образуют единую систему в пределах предсердий или желудочков. Между волокнами располагается *эндомизий* – прослойки рыхлой соединительной ткани с большим количеством сосудов и нервно-мышечными проводящими структурами. Сердечная поперечнополосатая мышечная ткань способна ритмично сокращаться всю жизнь животного и практически не утомляется.

Контрольные вопросы: 1. Структурная и функциональная единицы сердечной поперечнополосатой мышечной ткани. 2. Опишите межклеточное вещество сердечной поперечнополосатой мышечной ткани. 3. Особенности мышечного сокращения сердечной поперечнополосатой мышечной ткани.

ГЛАВА 3. ГЛАДКАЯ МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ

Она образуется из мезенхимы (клеток, выселяющихся из мезодермы в период её дифференцировки). Образует мышечный слой трубнообразных (например, кишечника, мелких бронхов, мочеточников, стенок кровеносных сосудов), входит в состав стромы некоторых компактных (паренхиматозных) органов (селезёнка, предстательная железа).

Структурной единицей ткани является клетка – *гладкий миоцит* (от греч. *mys* – мышца), имеющая форму веретена (утолщена в середине и сужена по краям) (рис. 35). В расслабленном состоянии длина миоцита колеблется от 20 до 1000 мкм (в среднем 200 мкм), а толщина – от 2 до 20

мкм. Снаружи миоцит покрыт цитолеммой (плазмолеммой или *сарколеммой*), окружённой базальной мембраной с вплетающимися в неё тонкими коллагеновыми и эластическими волокнами.

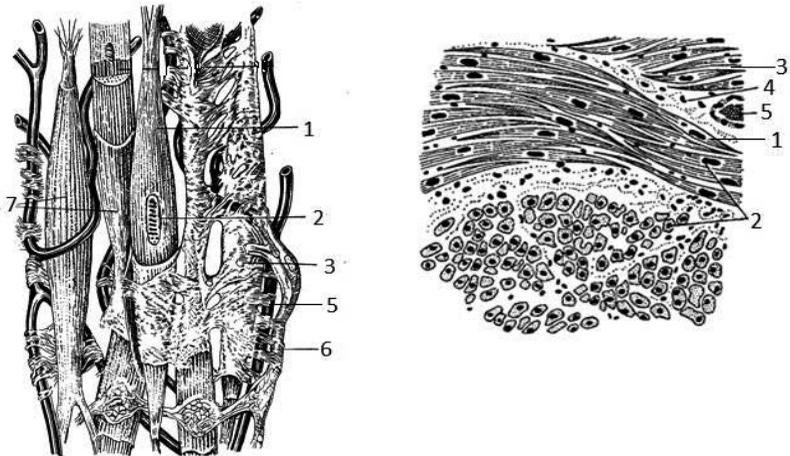


Рис. 35. Гладкая мышечная ткань (А) и схема строения пучка гладких миоцитов (Б) (Морфология с/х животных): 1 – гладкий миоцит и 2 – его ядро; 3 – эндомизий; 4 – перимизий; 5 – кровеносный капилляр; 6 – нервное волокно; 7 – протофибриллы.

Содержит цитоплазму (*саркоплазму*) с органеллами, среди которых помимо органелл общего значения есть периферически расположенные актиновые (тонкие) и миозиновые (толстые) филаменты (протофибриллы), не формирующие, однако, миофибрилл как это происходит в поперечнополосатой скелетной мышечной ткани. Только во время сокращения образуется комплекс, работа которого приводит к изменению продольного размера клетки (до 20% от начального). Здесь же в саркоплазме находятся трофические включения в виде жировых капель и гранул гликогена. В центре миоцита располагается одно удлинённое ядро, часто диплоидное и 1-2 ядрышками. Гладкие миоциты оплетаются волокнами рыхлой соединительной ткани, соединяющей их в пучки – функциональные

единицы гладкой мышечной ткани. Пучки миоцитов образуют слои мышечной оболочки трубкообразных органов (внутренний кольцевой (циркулярный) и наружный – продольный). Сокращается такой тип ткани медленно, волнообразно (продолжительность сокращения может достигать от 3 секунд до 5 минут), но и медленно же устаёт. Сокращение происходит под действием нервных импульсов, гуморальном воздействии (гистамин, серотонин, окситоцин и др.) и механическом растяжении при наличии достаточного количества ионов кальция. Достигая сарколеммы, возбуждение передаётся на сократительный аппарат при участии эндоплазматической (*саркоплазматической*) *сети* и *кавеол* (колбообразных впячиваний сарколеммы вдоль длинной оси клетки с высокой концентрацией ионов кальция). Взаимодействие актиновых и миозиновых миофиламентов и притоком ионов кальция в саркоплазму ведёт к укорочению не только одной клетки, но и целого пучка, связанного с нервным окончанием.

Контрольные вопросы: 1. Строение и функционирование гладкого миоцита. 2. Особенности сокращения гладкой мышечной ткани.

РАЗДЕЛ 4. НЕРВНАЯ ТКАНЬ

Нервная ткань составляет ещё одну группу тканей организма из-за её способности воспринимать раздражения из внешней и внутренней среды, возбуждаться под их влиянием, генерировать и проводить импульсы, вырабатывать ответные реакции. Развивается нервная ткань из эктодермы (наружного зародышевого листка), точнее из *нейроэктодермы*, обособляющейся на спинной стороне зародыша, формируя сначала *нервную пластинку*, затем *нервную трубку* с располагающимися по бокам *нервными гребнями*. Из нервной трубки образуется вся центральная нервная система (головной и спинной мозг), из клеток нервных гребней образуются нервы, связанные с ними ганглии и клетки оболочек нервов. Нервная ткань состоит из нейронов, генерирующих и проводящих нервные импульсы, и нейроглии, выполняющей вспомогательные функции (опорную, защитную и трофическую).

Нейрон (нейроцит) – основная структурная и функциональная единица нервной ткани (рис. 36). В нём различают *тело (перикарион)* и *отростки*. По функции нейроны бывают *чувствительные* (рецепторные, или афферентные), *двигательные* (эффекторные, или эфферентные) и *вставочные* (ассоциативные). Размеры нейронов очень вариабельны (от 4 мкм у клеток-зёрен мозжечка до 130 мкм у гигантских пирамид коры больших полушарий головного мозга). Плазмолемма нейрона выполняет все функции, присущие ей в любых клетках. Кроме того, она способна к возбуждению при деполяризации в результате перемещения ионов натрия в клетку. Деполяризация возникает локально (в одном месте) и волнообразно перемещается от одного отростка (дендрита) к телу (перикариону) и другому отростку (аксону), передавая с той же скоростью нервный импульс. Торможение наступает при увеличении заряда мембраны под влиянием потоков ионов хлора⁻ (в клетку) и калия (из клетки).

В цитоплазме нейрона много митохондрий, микротрубочек, есть центросома, лизосомы, хорошо развиты рибосомы и гранулярная

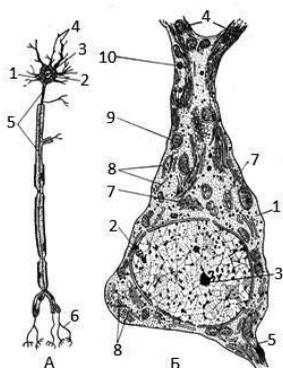
эндоплазматическая сеть. При окрашивании основными красителями скопления органелл аппарата синтеза белка образуют картину, напоминающую полосатую кожу тигра (на светооптическом уровне), за что и названы *тигroidным веществом* или *субстанцией Ниссля*.

Рис. 36. Схема строения нейрона

(Морфология с/х животных):

А – на светооптическом и
Б – на ультрамикроскопическом
уровне:

- 1 – перикарион;
- 2 – ядро; 3 – ядрышко;
- 4 – дендриты; 5 – аксон,
- 6 – его конечные разветвления,
- 7 – комплекс Гольджи;
- 8 – гранулярная
эндоплазматическая сеть;
- 9 – митохондрии;
- 10 – нейрофибриллы.



Из специальных органелл имеются *нейрофиламенты*, пучки которых с микротрубочками формируют *нейрофибриллы*, участвующие в создании цитоскелета и передвижении веществ по клетке и её отросткам. Ядро нейрона (как правило одиночное) крупное и округлое, со светлой кариоплазмой, расположено обычно в центре клетки. Вокруг ядра размещаются многочисленные комплексы Гольджи. Среди отростков в нейроне различают *дендриты* и *аксон (нейрит)*. Дендриты, как правило, сильно ветвятся, их может быть разное количество. Аксон в клетке всегда один. По нему возбуждение распространяется от тела нервной клетки (по дендриту – к телу). Аксон, не ветвится, но может отдавать *коллатерали* – ответвления, идущие параллельно. В зависимости от количества отростков различают следующие их разновидности (рис. 37): 1) *униполярные*, с округлым телом и одним единственным отростком (обычно это молодые нервные клетки на стадии, когда дендриты еще не образовались, среди

дифференцированных клеток встречаются редко); 2) *ложноуниполярные*, с округлым телом и одним отростком, который затем разветвляется Т-образно на дендрит и нейрит (такие клетки распространены в нервных узлах (ганглиях)); 3) *биполярные*, с веретеновидным телом и двумя отростками – дендритом и нейритом (подобные клетки встречаются в органе зрения, обоняния и среди ассоциативных нейронов); 4) *мультиполярные*, с телами разнообразной формы и несколькими отростками, среди которых только один аксон, а остальные дендриты (это все двигательные (моторные) и большинство ассоциативных нейронов).

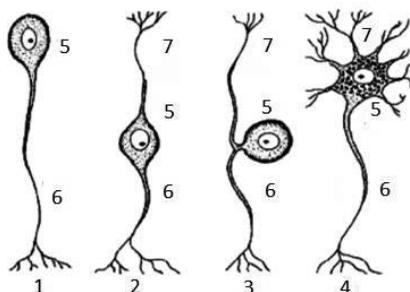


Рис. 37. Виды нейронов (по

Быкову В.Л., 2002)

- 1 – униполярный;
- 2 – биполярный;
- 3 – ложноуниполярный;
- 4 – мультиполярный;
- 5 – перикарион;
- 6 – аксон;
- 7 – дендрит.

Передача нервного импульса от одного нейрона к другому осуществляется в месте их контакта – *синапсе* (греч. *sinapsis* – соединение) (рис. 38). У всех синапсов (как возбуждающих, так и тормозных) общие принципы строения: концевая веточка аксона передающего импульс нейрона в месте синапса образует колбовидное утолщение – *пресинаптический полюс*. В нём содержится много митохондрий и *синаптических пузырьков*, содержащих *медиатор* – вещество, возбуждающее второй нейрон (например, серотонин, ацетилхолин, адреналин).

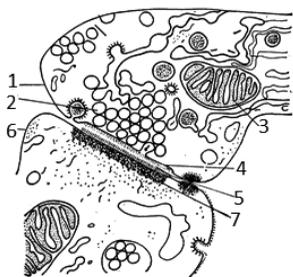


Рис. 38. Схема строения синапса.

(Морфология с/х животных)

- 1 – пресинаптический полюс;
- 2 – синаптические пузырьки;
- 3 – митохондрия;
- 4 – пресинаптическая мембрана;
- 5 – синаптическая щель;
- 6 – постсинаптический полюс;
- 7 – постсинаптическая мембрана.

Участок второго нейрона, воспринимающий импульс, называется *постсинаптическим полюсом*. В нём отсутствуют синаптические пузырьки и митохондрии. Между двумя полюсами находится узкая *синаптическая щель*, ограниченная *контактирующими мембранами* двух полюсов: *пресинаптической* и *постсинаптической*. Эти мембраны имеют специальные структурные приспособления, обеспечивающие передачу нервного импульса только в одном направлении. Нервный импульс от рецептора деполяризует мембраны нейрона и его отростков. Из цистерн эндоплазматической сети нейрона по аксону ионы кальция устремляются к синапсам, медиатор из синаптических пузырьков проникает в синаптическую щель. Мембрана постсинаптического полюса, реагируя на медиатор, либо деполяризуется (возникает потенциал действия и нервный импульс передается следующему нейрону или рабочему органу), либо гиперполяризуется (тогда возникает реакция торможения).

Нейроглия заполняет всё пространства между нейронами, их отростками и кровеносными капиллярами, образуя оболочки. Она выполняет опорную, изолирующую, трофическую, защитную, обменную и др. Нейроглиальные клетки (*глиоциты*) называют вспомогательными клетками нервной ткани, поскольку они не проводят нервный импульс (рис. 39). Но их функции жизненно необходимы, так как повреждение нейроглии делает невозможной работу нейронов. Существуют две разновидности нейроглии: макроглия и микроглия. *Макроглия*, как и нейроны, развивается из клеток нервной трубки и нервных гребней. Среди глиоцитов различают

эпендимоциты, астроциты и олигодендроциты. *Эпендимоциты* – глиальные клетки кубической или цилиндрической формы, на апикальном полюсе имеют реснички, от базального полюса отходит длинный отросток. Клетки плотно прилегают друг к другу, выстилая стенки желудочков мозга и спинномозгового канала. Движениями ресничек создается ток цереброспинальной жидкости.

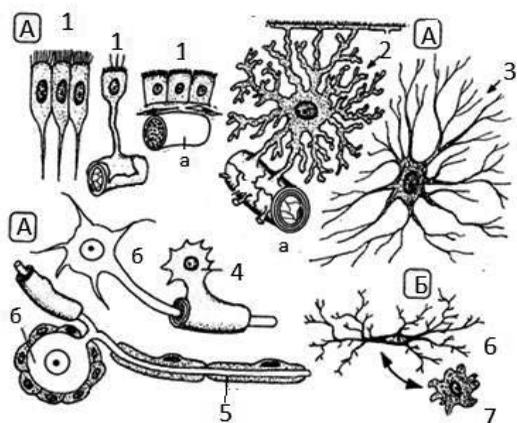


Рис. 39. Нейроглия:
(по Быкову В.Л., 2007)

- А – макроглия:
 1 – эпендимоциты;
 2 – плазматический и
 3 – волокнистый астроцит;
 4 – олигодендроцит из ЦНС;
 5 – макрофаг из периферической
 НС; а – кровеносный капилляр, б –
 нейрон;
 Б – микроглия: 6 – глиальный
 макрофаг в покое и
 7 – в активном состоянии.

Предполагают, что эпендимоциты способны продуцировать и выделять секрет в цереброспинальную жидкость, а также регулировать её состав. *Астроциты* – клетки с округлыми или овальными ядрами и многочисленными, расходящимися в разные стороны отростками. Различают плазматические и волокнистые астроциты. *Плазматические астроциты* залегают в сером веществе мозга (вокруг тел нейронов). У них светлая цитопlasма, короткие и толстые отростки. *Волокнистые астроциты* находятся в белом веществе мозга (в области нервных волокон). У этих клеток цитопlasма темнее, более длинные, тонкие и слабовеетвящиеся отростки. Оба вида астроцитов выполняют опорную и разграничительную функции, участвуют в водном обмене и транспорте веществ из капилляров к

нейронам. *Олигодендроциты* – мелкие клетки угловатой или овальной формы с небольшим количеством коротких тонких отростков. В периферической нервной системе эти клетки называют *леммоциты* (шванновские клетки). Они участвуют в образовании оболочек вокруг дендритов и аксонов нейронов. Олигодендроциты выполняют разграничительную, трофическую и гомеостатическую функции, поскольку способны накапливать в себе жидкость и другие вещества.

Микроглия (глиальные макрофаги) – мелкие клетки, происходящие из мезенхимы, а затем из клеток крови, возможно, путём трансформации моноцитов. Это тканевые макрофаги центральной нервной системы. Количество их невелико (около 5% глиальных клеток). В спокойном состоянии у них удлинённое тело и небольшое число ветвящихся отростков. При возбуждении отростки втягиваются, клетки округляются, увеличиваются в объёме, приобретают подвижность и способность к фагоцитозу.

Нервные волокна. Отростки нервных клеток (аксоны и дендриты), покрытые оболочками из глиоцитов называются нервными волокнами. В головном и спинном мозге оболочку волокон образуют олигодендроциты, в остальных частях – леммоциты. При образовании нервного волокна клетки глии располагаются вдоль отростка нейрона, плотно прилегая как к отростку, так и друг к другу. Отросток нервной клетки, входящий в состав волокна, называется *осевым цилиндром*. В зависимости от особенностей строения различают безмиелиновые и миелиновые нервные волокна. При образовании *безмиелинового нервного волокна* (рис.40). отросток нейрона продавливают в месте прилегания к леммоциту его оболочку, как бы повисает в складке его плазмолеммы – *мезаксоне*, которую видно только в электронный микроскоп. В безмиелиновых волокнах может проходить несколько осевых цилиндров. Они погружаются в леммоцит на разную глубину и имеют разной длины мезаксон. Такие волокна называются волокнами *кабельного типа*. Изоляция осевых цилиндров внутри волокон кабельного типа невелика, нервный

импульс может распространяться диффузно – на все осевые цилиндры
 волокна. Скорость прохождения нервного импульса 0,2- 2 м/с.

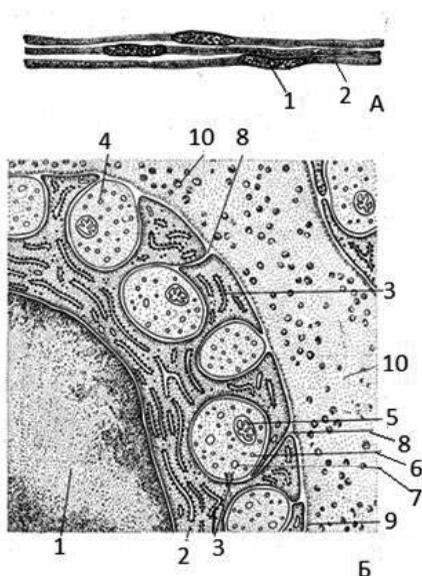


Рис. 40. Безмиелиновые нервные волокна (Морфология с/х животных). А – на светооптическом уровне, Б – схема субмикроскопического строения безмиелинового волокна кабельного типа.
 1 – ядро и 2 – цитоплазма леммоцита;
 3 – гранулярная эндоплазматическая сеть;
 4 – разрезанные поперёк осевые цилиндры (отростки нервных клеток);
 5 – митохондрии;
 6 – нейрофиламенты;
 7 – нейротубулы;
 8 – мезаксон; 9 – базальная мембрана;
 10 – эндоневрий.

При образовании *миелинового нервного волокна* (рис. 41) к осевому цилиндру (отростку нервной клетки) снаружи плотно прилегает леммоцит и, накручиваясь на него, образует миелиновую оболочку. При этом цитоплазма леммоцита выдавливается на периферию и вместе с ядром образует *неврилемму*. На один осевой цилиндр может намотаться несколько леммоцитов, образуя *межузловые сегменты*. В месте контакта соседних леммоцитов, где волокно резко истончается возникают *узловые перехваты* (так как миелиновая оболочка здесь отсутствует и волокно покрыто только неврилеммой) Миелиновые волокна толще безмиелиновых, их диаметр может составлять 7-20 мкм. Нервный импульс по ним проходит со скоростью до 5-120 м/с. Он как бы перескакивает от одного узлового перехвата до другого, в то время как в области межузловых сегментов миелиновая оболочка изолирует осевой цилиндр как в электрическом проводнике.

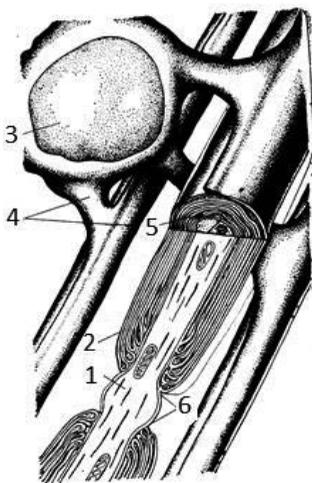


Рис. 41. Схема строения миелинового нервного волокна:

(Морфология с/х животных)

- 1 – осевой цилиндр;
- 2 – неврилема; 3 – ядро
- 4 – отростки леммоцита;
- 5 – миелиновая оболочка;
- 6 – узловой перехват;
- 7 – межузловой сегмент.

Несколько нервных волокон (как миелиновых, так и безмиелиновых) объединённые тончайшими прослойками соединительной ткани – *эндоневрием*, образуют пучки (или стволики). Пучки нервных волокон одеваются *периневрием* – более широкими прослойками соединительной ткани с упорядоченным расположением волокон и с проходящими в ней сосудами. Образуется *нерв*. Снаружи он покрыт *эпиневрием* – волокнистой соединительной тканью с фибробластами, макрофагами, жировыми клетками, кровеносными, лимфатическими сосудами и нервами нервов. Нервы бывают чувствительные (образованные дендритами чувствительных нейронов), двигательные (образованные аксонами моторных нейронов) и смешанные (в их состав входят отростки и чувствительных, и двигательных нейронов). Они встречаются среди как черепно-мозговых, так спинномозговых нервов.

Нервные окончания. Место контакта отростка нервной клетки с различными структурами не нервной природы (например, мышечные волокна, клетки покровного или железистого эпителия) называется нервное окончание (рис. 42). В зависимости от функции различают чувствительные

(рецепторные, афферентные) и двигательные (эффекторные, эфферентные) нервные окончания.

Чувствительные нервные окончания (*рецепторы*) образованы конечными разветвлениями дендритов чувствительных нейронов. Если рецепторы реагируют на раздражения из внешней среды, то они называются *экстерорецепторы*, если от органов аппарата движения – *проприорецепторы*, из внутренней среды (внутренних органов) – *интерорецепторы*. Так как рецепторы чувствительны лишь к определенному виду раздражителей, то различают механо-, термо-, фото-, баро-, хемо- и другие рецепторы. При чрезмерном раздражении любых рецепторов ощущения воспринимаются как болевые. По структуре рецепторы делят на свободные и несвободные.

Свободные нервные окончания в виде кустиков, петелек, колечек и клубочков располагаются между клетками иннервируемой ткани и образованы только конечными разветвлениями дендритов. Чаще всего они встречаются в эпителии и соединительной ткани (например, в эпидермисе носового зеркала у лошадей, носогубного зеркала у коров, вокруг волосяных фолликулов). Они обеспечивают восприятие тепловых, холодových, тактильных и болевых воздействий. *В несвободных нервных окончаниях* конечные разветвления дендрита окружены дополнительными структурами. Среди таких рецепторов различают неинкапсулированные и инкапсулированные нервные окончания

В неинкапсулированных нервных окончаниях разветвления дендрита обрамляют эпителиальные или глиальные клетки (например, осязательные мениски пятка свиньи, в которых конечные разветвления дендрита оплетены особыми клетками в многослойном эпителии, чувствительны к прикосновению и давлению).

В инкапсулированных нервных окончаниях осевой цилиндр окружен не только клетками глии, но и соединительнотканной капсулой. Существует много разновидностей инкапсулированных нервных окончаний:

осязательные тельца (тактильные рецепторы), пластинчатые тельца (барорецепторы), концевые колбы (терморекцепторы), нервно-мышечные и нервно-сухожильные веретена.

В *пластинчатом тельце* конечные разветвления дендрита окружены глиальными клетками, которые, плотно наслаиваясь друг на друга, образуют *внутреннюю колбу*. Внутренняя колба одета слоистой соединительнотканной *капсулой (наружной колбой)*, состоящей из нескольких пластинок (10-60 слоёв фибробластов и коллагеновых волокон). Пластинчатые тельца реагируют на любые изменения давления в тканях (давление жидкостей, при опоре, нажатии, ударе и т. д.). Они залегают в соединительной ткани опорно-двигательного аппарата, внутренних органов, кровеносных сосудов, нервов.

Нервно-мышечные и нервно-сухожильные веретена представляют собой несвободные инкапсулированные нервные окончания в мышцах и сухожилиях. Они реагируют на растяжение мышц в области брюшек или сухожилий, сходны по строению и расположены по ходу пучков мышечных либо сухожильных волокон. Разветвления дендрита (часто покрытые леммоцитами) оплетают группу видоизмененных мышечных или сухожильных волокон в центральной утолщенной части веретена. Наружная колба в обоих видах веретен образована тонкой соединительнотканной капсулой.

В гладкой мышечной ткани и железах встречаются *двигательные нервные окончания (эффекторы)* построенные то типу свободных нервных окончаний. В поперечнополосатой мышечной ткани они называются *нервно-мышечными синапсами (моторными бляшками)*, имеют более сложное строение.

Осевой цилиндр аксона моторного нейрона, подойдя к мышечному волокну, разветвляется на *терминали*, которые вдавливаются в мышечное волокно и образуют с его плазмолеммой контакт, подобный синапсу (плазмолемма аксона в месте контакта – это *пресинаптическая мембрана*, плазмолемма мышечного волокна – *постсинаптическая мембрана*).



Рис. 42. Типы нервных окончаний

(Морфология с/х животных):

I – чувствительные нервные окончания – неинкапсулированные:

A – в эпителии роговицы;

Б – в эпителии пяточка свиньи;

В – в перикарде лошади;

инкапсулированные: Г – тельце Фатер-Пачини; Д – тельце Мейснера;

Е – тельце из соска овцы; II –

двигательные нервные окончания:

Ж – в поперечнополосатом мышечном

волокне; З – в гладкой мышечной клетке;

1 – эпителий; 2 – соединительная ткань; 3 –

нервные окончания; 4 – меркелевская

клетка; 5 – дискоидальное концевое

расширение нервного окончания;

6 – нервное волокно; 7 – разветвление

осевого цилиндра; 8 – капсула; 9 – ядро

леммоцита;

10 – мышечное волокно.

Рефлекторная дуга. Возбуждение в нервной ткани и в нервной системе распространяется не хаотично, а по определённым путям – рефлекторным дугам (рис. 43). *Рефлекторная дуга* образована чувствительным, одним или несколькими ассоциативными и двигательным нейронами. Возбуждение в рефлекторной дуге идёт всегда в строго определенном направлении: от рецептора (чувствительного нервного окончания) по дендриту чувствительного нейрона к его телу, расположенному в ганглии (нервном узле), откуда по его аксону – к дендриту ассоциативного нейрона через синапс, пропускающий нервный импульс только в одном направлении (от пресинаптического полюса к постсинаптическому).

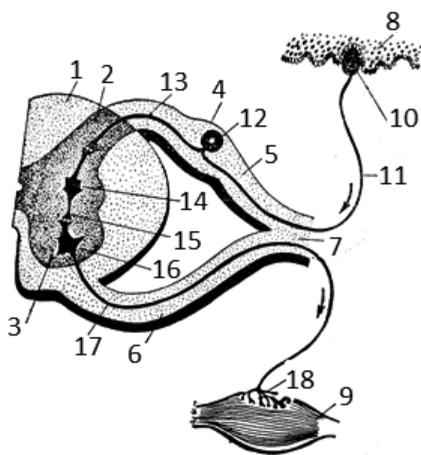


Рис. 43. Рефлекторная дуга

(Морфология с/х животных):

1 – спинной мозг; 2 – дорсальный и 3 – вентральный рог серого вещества; 4 – спинномозговой ганглий; 5 – чувствительный и 6 – двигательный корешки спинномозгового нерва; 7 – смешанный спинномозговой нерв; 8 – кожа; 9 – мышца; 10 – чувствительное нервное окончание; 11 – дендрит; 12 – тело и 13 – аксон чувствительного нейрона; 14 – вставочный нейрон и его (15) аксон; 16 – двигательный нейрон и его аксон (17); 18 – двигательное нервное окончание.

Нервный импульс последовательно переходит на дендрит, тело и аксон ассоциативного нейрона, а оттуда – через синаптическую связь на дендрит, тело и аксон моторного нейрона. Ассоциативные нейроны с отростками, дендриты и тела моторных нейронов располагаются в центральной нервной системе. Аксоны же моторных нейронов покидают ее и направляются к иннервируемым тканям и органам, где их конечные разветвления формируют двигательные нервные окончания – эффекторы. Раздражение рецептора (например, пластинчатого тельца при надавливании на кожу) приводит к волне возбуждения, которая проходит путь по рефлекторной дуге и, дойдя до эффектора (мышцы), организует ответное действие, названное *рефлексом*.

Контрольные вопросы: 1. Общая характеристика нервной ткани. 2. Строение нейрона. 3. Виды нейронов по структуре и по функции. 4. Строение и характер функционирования безмиелиновых и миелиновых нервных

волокон. 5. Строение нерва. Нервные окончания, их классификация по структуре и функции.

Рекомендуемая литература

1. Быков В.Л. Цитология и общая гистология/ В.Л. Быков – Санкт-Петербург: Издательство «СОТИС», 2002. – 237 с.
2. Быков В.Л. Гистология, цитология и эмбриология. Атлас (электронный ресурс): учебное пособие/ В.Л. Быков, С.И. Юшканцев. – М.: ГЭОТАР – Медиа, 2015. – 296 с.
3. Гистология, эмбриология, цитология (Электронный ресурс): 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, 2016. – 800 с.
4. Сидорова М.В. Морфология сельскохозяйственных животных. Анатомия и гистология с основами цитологии и эмбриологии/ М.В. Сидорова, В.П. Панов, А.Э. Семак – 4-е изд., стер. – Санкт-Петербург: Лань, 2023. – 544 с.

Оглавление

Введение	3
Раздел 1. Эпителии	4
Глава 1. Покровные и выстилающие эпителии	6
1.1. Однослойные эпителии.....	6
1.2. Многослойные эпителии.....	8
Глава 2. Железистый эпителий	13
2.1. Секреторный цикл.....	13
2.2. Классификация желез.....	15
Раздел 2. Опорно-трофические ткани	18
Глава 1. Кровь	20
1.1. Плазма крови.....	21
1.2. Эритроциты.....	22
1.3. Лейкоциты.....	23
1.3.1. Гранулярные лейкоциты.....	24
1.3.2. Агранулярные лейкоциты.....	27
1.4. Тромбоциты.....	30
Глава 2. Основы гемопоэза	32
2.1. Эритропоэз.....	35
2.2. Гранулоцитопоэз.....	36
2.3. Моноцитопоэз.....	37
2.4. Тромбоцитопоэз.....	37
2.5. Лимфоцитопоэз.....	38
Глава 3. Мононуклеарная система	40
Глава 4. Лимфа	42
Глава 5. Собственно соединительные ткани	46
5.1. Рыхлая волокнистая соединительная ткань.....	46
5.1.1. Клетки рыхлой соединительной ткани.....	46
5.1.2. Межклеточное вещество.....	54

5.2. Соединительные ткани со специальными свойствами.....	59
5.3. Плотная волокнистая соединительная ткань.....	64
Глава 6. Скелетные опорно-трофические ткани.....	67
6.1. Хрящевые ткани.....	67
6.1.1. Гиалиновый хрящ.....	68
6.1.2. Эластический хрящ.....	71
6.1.3. Волокнистый хрящ.....	72
6.2. Костные ткани.....	72
6.2.1. Дентиноидная ткань.....	74
6.2.2. Грубоволокнистая костная ткань.....	75
6.2.3. Пластинчатая костная ткань.....	75
6.2.4. Развитие костной ткани.....	77
Раздел 3. Мышечные ткани.....	81
Глава 1. Поперечнополосатая скелетная мышечная ткань.....	81
Глава 2. Сердечная поперечнополосатая мышечная ткань.....	87
Глава 3. Гладкая мышечная ткань.....	88
Раздел 4. Нервная ткань.....	91
Рекомендуемая литература.....	104
Оглавление.....	105
Список использованных источников.....	107

Список использованных источников

1. Быков В.Л. Цитология и общая гистология/ В.Л. Быков – Санкт-Петербург: Издательство «СОТИС», 2002. – 237 с.
2. Сидорова М.В. Морфология сельскохозяйственных животных. Анатомия и гистология с основами цитологии и эмбриологии/ М.В. Сидорова, В.П. Панов, А.Э. Семак – 4-е изд., стер. – Санкт-Петербург: Лань, 2023. – 544 с.
3. Быков В.Л. Гистология, цитология и эмбриология. Атлас (электронный ресурс): учебное пособие/ В.Л. Быков, С.И. Юшканцев. – М.: ГЭОТАР – Медиа, 2015. – 296 с.

Учебное издание

Золотова Анастасия Владимировна
Черепанова Надежда Геннадьевна
Панина Елена Витальевна
Просекова Елена Александровна
Беляева Нина Петровна

ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования "Российский государственный аграрный университет –

МСХА имени К.А. Тимирязева"

Адрес: Москва, ул. Тимирязевская, 49

Тел.: +7-499-976-07-48

Факс.: +7-499-976-07-48

Отпечатано в ООО «ЭйПиСиПабблишинг»
127550, г. Москва, ул. Онежская, д. 24, оф. 7
www.apcpublishing.com
sales@apcpublishing.com
+74951049728

Подписано в печать 18.10.2023
Формат 60×90/16
Объем 6.21 усл. печ. л. Тираж 300 экз.
Номер заказа
2211023