

**МИНИСТЕРСТВО ЗДРАВООХРАНЕНИЕ  
РЕСПУБЛИКИ УЗБЕКИСТАН**

**ТАШКЕНТСКИЙ ПЕДИАТРИЧЕСКИЙ  
МЕДИЦИНСКИЙ ИНСТИТУТ**

**Г И С Т О Л О Г И Я  
Ч Е Л О В Е К А**

**учебное пособие**

**Тошкент – 2013**

**Данное учебное пособие предназначено для студентов-бакалавров первого курса медвузов. Пособие написано в соответствии с рабочей программы по гистологии , цитологии и эмбриологии. В пособии включены следующие разделы гистологии общая цитология , частная цитология, эмбриология человека, общая гистология и три главы частной гистологии. Для составления пособия использованы данные интернета и рисунки из учебников Ю.Афанасьева, Н.А.Юриной, К.А.Зуфарова. В подготовке пособия принимали участие студенты Вафоев Дадахон и Минзагитова Сабина**

**Авторы и составители пособия**  
**проф. Э.А.Турсунов**  
**доцент Ш.Р.Абзалова**

**Рецензенты**            **д.м н. проф ТМА**            **Расулев К.И.**  
                                 **к.б.н, зав каф. биологии ТашПТИ**  
                                 **доц. Шертеев М.М.**

**Напечатано решением Учёного совета ТашПТИ**

**№\_\_\_от 27 марта 2013 года**

# **I-ГЛАВА**

## **ВВЕДЕНИЕ В ГИСТОЛОГИЮ**

### **1.1.Определение гистологии как науки. История предмета**

Гистология - наука о микроскопическом и субмикроскопическом строении, развитии и жизнедеятельности тканей животных организмов. Следовательно, гистология изучает один из уровней организации живой материи тканевой. Различают следующие иерархические уровни организации живой материи:

- клеточный;
- тканевой;
- структурно-функциональные единицы органов;
- органный уровень;
- системный уровень;
- организменный уровень.

**Гистология, как учебная дисциплина, включает в себя следующие разделы:**

Общую цитологию (изучает общие закономерности строение и функции клетки: частную цитологию; эмбриологию; общую гистологию (изучает строение и функции тканей); частную гистологию (изучает микроскопическое строение органов)).

Основным объектом изучения гистологии является организм здорового человека и потому данная учебная дисциплина именуется как гистология человека. Основная задача гистологии состоит в изучении строения клеток, тканей, органов, установления связей между различными явлениями, установление общих закономерностей.

Гистология, как и анатомия, относится к морфологическим наукам, главной задачей которых является изучение структур живых систем. В отличие от анатомии, гистология изучает строение живой материи на микроскопическом и электронно-микроскопическом уровне. При этом изучение строения различных структурных элементов проводится в настоящее время с учетом выполняемых ими функций. Такой подход к изучению структур живой материи называется гистофизиологическим, а гистология нередко именуется как гистофизиология. Цито- и гистохимическими методами нередко пользуются при изучении живой материи на клеточном, тканевом и органном уровнях. При

этом рассматривается не только форма, размеры и расположение интересующих структур, но и состав веществ, образующих эти структуры. Наконец, изучаемые структуры обычно рассматриваются с учетом их развития, как во внутриутробном (эмбриональном) периоде, так и на протяжении постэмбрионального онтогенеза. Именно с этим связана необходимость включения эмбриологии в курс гистологии.

Гистология, как любая наука, имеет свои объекты и методы их изучения. Непосредственными объектами изучения являются клетки, фрагменты тканей и органов, особым способом приготовленные для изучения их под микроскопом.

**В истории развития** гистологии условно выделяют три периода:

**1. Домикроскопический период** (с IV в. до н. э. по 1665 г.) связан с именами Аристотель, Гален, Авиценна, Везалий, Фаллопий и др. и характеризуется попытками выделения в организме животных и человека неоднородных тканей (твердых, мягких, жидких и так далее) и использованием методов анатомической препаровки;

**2. Микроскопический период** (с 1665 г. по 1950 г.). Начало периода связывают с именем английского физика Роберта Гука, который, во-первых, усовершенствовал микроскоп (полагают, что первые микроскопы были изобретены в самом начале XVII в.), во-вторых, использовал его для систематического исследования различных, в том числе биологических объектов и опубликовал результаты этих наблюдений в 1665 г. в книге "Микрография", в-третьих, впервые ввел термин "клетка" ("целлюля"). В дальнейшем осуществлялось непрерывное усовершенствование микроскопов и все более широкое использование их для изучения биологических тканей и органов. Особое внимание уделялось изучению строения клетки. Ян Пуркинье описал наличие в животных клетках "протоплазмы" (цитоплазмы) и ядра, а несколько позже Р. Броун подтвердил наличие ядра и в большинстве животных клеток. Ботаник М. Шлейден заинтересовался происхождением клеток цитогенезисом. Результаты этих исследований позволили Т. Шванну, на основании их сообщений, сформулировать клеточную теорию (1838-1839 гг.) в виде трех постулатов:

- все растительные и животные организмы состоят из клеток;
- все клетки развиваются по общему принципу из цитобластемы;

-каждая клетка обладает самостоятельной жизнедеятельностью, а жизнедеятельность организма является суммой деятельности клеток.

Однако вскоре Р. Вирхов (1858 г.) уточнил, что развитие клеток осуществляется путем деления исходной клетки (любая клетка из клетки). Разработанные Т. Шванном положения клеточной теории актуальны до настоящего времени, хотя формулируются по-иному.

### **1.2.Современные положения клеточной теории:**

- клетка является наименьшей единицей живого;
- клетки животных организмов сходны по своему строению;
- размножение клеток происходит путем деления исходной клетки;
- многоклеточные организмы представляют собой сложные ансамбли клеток и их производных, объединенные в системы тканей и органов, связанные между собой клеточными, гуморальными и нервными формами регуляции.

Дальнейшее совершенствование микроскопов, особенно создание ахроматических объективов, позволило выявить в клетках более мелкие структуры:

- клеточный центр Гертвиг, 1875 г.;
- сетчатый аппарат или пластинчатый комплекс Гольджи, 1898 г.;
- митохондрии Бенда, 1898 г.

### **Электронномикроскопический (современный) период.**

Современный этап развития гистологии начинается с 1950 г. с момента начала использования **электронного микроскопа** для изучения биологических объектов, хотя электронный микроскоп был изобретен раньше (Е. Руска, М. Кноль, 1931 г.). Однако для современного этапа развития гистологии характерно внедрение не только электронного микроскопа, но и других методов:

Цито - и гистохимии;

гисторадиографии;

других вышеперечисленных современных методов.

При этом обычно используется комплекс

разнообразных методик, позволяющий составить не только качественное представление об изучаемых структурах, но и получить точные количественные характеристики. Особенно



**ИБН СИНА**

широко в настоящее время используются различные морфометрические методики, в том числе автоматизированные системы обработки полученной информации с использованием компьютеров.

Следует отметить, что развитие гистологии в Узбекистане так же включает три периода:

**1. Домикроскопический период** - длится до 1918 годов, т.е. до открытия в Ташкенте Высшей Медицинской школы.

**2. Микроскопический период** –начинается с 1920-годов.

**3. Электронномикроскопический период**- с 1960 годов и этот период связан с именем академика К.Зуфарова.



Е.М. Шляхтин –первый зав каф. гистологии ТашМИ

Первые каф. гистологии появились в 1922 годах.

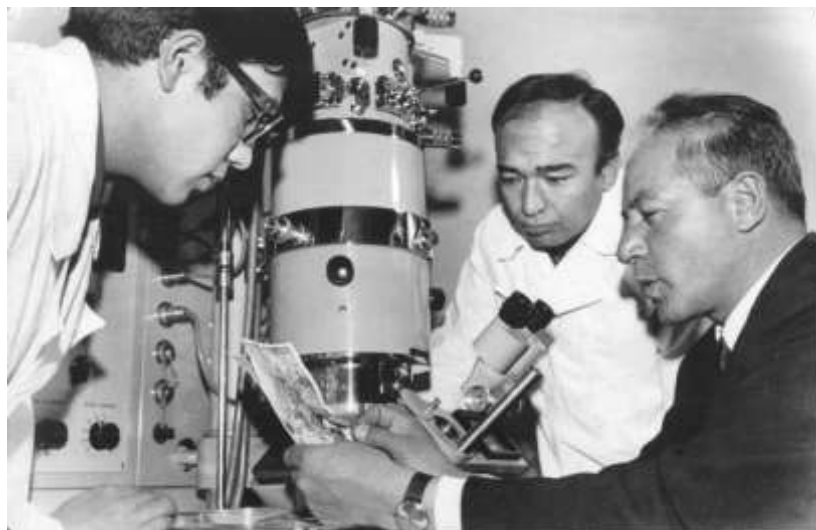
**2. Объекты исследования гистологии.** Объекты исследования подразделяются на: **живые** (клетки в капле крови, клетки в культуре и другие), **мертвые** или фиксированные, которые могут быть взяты как от живого организма (биопсия), так и от трупов.

В любом случае после взятия кусочков они подвергаются действию фиксирующих растворов или замораживанию. И в научных, и в учебных целях используются фиксированные объекты. Приготовленные определенным способом препараты, используемые для изучения под микроскопом, называются гистологическими препаратами.

Гистологический препарат может быть в виде: тонкого окрашенного **среза** органа или ткани; **мазка** на стекле; **отпечатка** на стекле с разлома органа; **тонкого пленочного** препарата.

### **1.3. Приготовление гистологических препаратов**

Гистологический препарат любой формы должен отвечать следующим требованиям:



**К.А.Зуфаров у электронного микроскопа  
со своими учениками 1968г.**

- сохранять прижизненное состояние структур;
- быть достаточно тонким и прозрачным для изучения его под микроскопом в проходящем свете;
- быть контрастным, то есть изучаемые структуры должны под микроскопом четко определяться;
- препараты для световой микроскопии должны долго сохраняться и использоваться для повторного изучения. Эти требования достигаются при приготовлении препарата.

**Выделяют следующие этапы приготовления гистологического препарата.**

• **Взятие материала** (кусочка ткани или органа) для приготовления препарата. При этом учитываются следующие моменты:

- забор материала должен проводиться как можно раньше - после смерти или забоя животного, а при возможности от живого объекта (биопсия), чтобы лучше сохранились структуры клетки, ткани или органа;
- забор кусочков должен производиться острым инструментом, чтобы не травмировать ткани;
- толщина кусочка не должна превышать 5 мм, чтобы фиксирующий раствор мог проникнуть в толщу кусочка;
- обязательно производится маркировка кусочка (указывается наименование органа, номер животного или фамилия человека, дата забора и так далее).

- **Фиксация** материала необходима для остановки обменных процессов и сохранения структур от распада. Фиксация достигается чаще всего погружением кусочка в фиксирующие жидкости, которые могут быть простыми спирты и формалин и сложными раствор Карнуа, фиксатор Цинкера, Бродского и другие. Фиксатор вызывает денатурацию белка и тем самым приостанавливает обменные процессы и сохраняет структуры в их прижизненном состоянии. Фиксация может достигаться также замораживанием (охлаждением в струе  $\text{CO}_2$ , жидким азотом и другие). Продолжительность фиксации подбирается опытным путем для каждой ткани или органа.
- **Заливка кусочков** в уплотняющие среды (парафин, целлоидин, смолы) или замораживание для последующего изготовления тонких срезов.
- **Приготовление срезов** на специальных приборах (микротоме или ультрамикротоме) с помощью специальных ножей. Срезы для световой микроскопии приклеиваются на предметные стекла, а для электронной микроскопии - монтируются на специальные сеточки.
- **Окраска срезов** или их контрастирование (для электронной микроскопии). Перед окраской срезов удаляется уплотняющая среда (депарафинизация). Окраской достигается контрастность изучаемых структур. Красители подразделяются на основные, кислые и нейтральные. Наиболее широко используются основные красители (обычно гематоксилин) и кислые (эозин). Нередко используют сложные красители.
- **Просветление срезов** (в ксилоле, толуоле),
- **Заключение (в смолы -бальзам, полистирол), закрытие покровным стеклом.**  
После этих последовательно проведенных процедур препарат может изучаться под световым микроскопом.

Для целей электронной микроскопии в этапах приготовления препаратов имеются некоторые особенности, но общие принципы

те же. Главное отличие заключается в том, что гистологический препарат для световой микроскопии может длительно храниться и многократно использоваться. Срезы для электронной микроскопии используются однократно. При этом вначале интересующие объекты препарата фотографируются, а изучение структур производится уже на электронограммах.

Из тканей жидкой консистенции (кровь, костный мозг и другие) изготавливаются препараты в виде мазка на предметном стекле, которые также фиксируются, окрашиваются, а затем изучаются.

**Из ломких паренхиматозных органов** (печень, почка и другие) изготавливаются препараты в виде отпечатка органа: после разлома или разрыва органа, к месту разлома органа прикладывается предметное стекло, на которое приклеиваются некоторые свободные клетки. Затем препарат фиксируется, окрашивается и изучается.

Наконец, из некоторых органов (брыжейка, мягкая мозговая оболочка) или из рыхлой волокнистой соединительной ткани изготавливаются **пленочные препараты** путем растягивания или раздавливания между двумя стеклами, также с последующей фиксацией, окраской и заливкой в смолы.

#### **1.4. Методы исследования**

Основным методом исследования биологических объектов, используемым в гистологии, является **микроскопирование**, т. е. изучение гистологических препаратов под микроскопом. Микроскопия может быть самостоятельным методом изучения, но в последнее время она обычно сочетается с другими методами (гистохимии, гисторадиографии и другие). Следует помнить, что для микроскопии используются разные конструкции микроскопов, позволяющие изучить разные параметры изучаемых объектов.

##### **Различают следующие виды микроскопии:**

- световая микроскопия (разрешающая способность 0,2 мкм) наиболее распространенный вид микроскопии;
- ультрафиолетовая микроскопия (разрешающая способность 0,1 мкм);
- люминесцентная (флюоресцентная) микроскопия для определения химических веществ в рассматриваемых структурах;
- фазово-контрастная микроскопия для изучения структур в неокрашенных гистологических препаратах;

- поляризационная микроскопия для изучения, главным образом, волокнистых структур;
- микроскопия в темном поле для изучения живых объектов;
- микроскопия в падающем свете для изучения толстых объектов;
- электронная микроскопия (разрешающая способность до 0,1-0,7 нм), две ее разновидности просвечивающая (трансмиссионная) электронная микроскопия и сканирующая или растровая микроскопии дает отображение поверхности ультраструктур.

**Гистохимические и цитохимические** методы позволяют определять состав химических веществ, и даже их количество в изучаемых структурах. Метод основан на проведении химических реакций с используемым реактивом и химическими веществами, находящимися в субстрате, с образованием продукта реакции (контрастного или флюоресцентного), который затем определяется при световой или люминесцентной микроскопии.

**Метод гистоавторадиографии** позволяет выявить состав химических веществ в структурах и интенсивность обмена по включению радиоактивных изотопов в изучаемые структуры. Метод используется чаще всего в экспериментах на животных.

**Метод дифференциального центрифугирования** позволяет изучать отдельные органеллы или даже фрагменты, выделенные из клетки. Для этого кусочек исследуемого органа растирают, заливают физиологическим раствором, а затем разгоняют в центрифуге при различных оборотах (от 2-х до 150 тыс.) и получают интересующие фракции, которые затем изучают различными методами.

**Метод интерферометрии** позволяет определить сухую массу веществ в живых или фиксированных объектах.

**Иммуноморфологические** методы позволяют с помощью предварительно проведенных иммунных реакций, на основании взаимодействия антиген-антитело, определять субпопуляции лимфоцитов, определять степень чужеродности клеток, проводить гистологическое типирование тканей и органов (определять гистосовместимость) для трансплантации органов.

**Метод культуры клеток** (in vitro, in vivo) - выращивание клеток в пробирке или в особых капсулах в организме и последующее изучение живых клеток под микроскопом.

**Единицы измерения, используемые в гистологии.** Для измерения структур в световой микроскопии используются в основном микрометры: 1 мкм составляет 0,001 мм; в электронной микроскопии используются нанометры: 1 нм составляет 0,001 мкм.

## **1.5. Клиническое значения методов исследования гистологии**

**1. Культура клеток** нашла широкое применение в исследованиях обменных процессов в нормальных и раковых клетках и при разработке новых лекарств. Этот метод также оказался полезным в исследованиях паразитов, которые растут только внутри клеток, таких, как вирусы, микоплазмы и некоторые простейшие. В цитогенетических исследованиях определение кариотипа человека (числа и морфологических особенностей хромосом обследуемого) достигается путем кратковременного культивирования лимфоцитов крови или фибробластов кожи. В результате изучения митотически делящихся клеток в культурах ткани и можно выявить аномалии числа и строения хромосом, которые связаны между собой и имеют значение в диагностике многочисленных заболеваний, называемых в совокупности генетическими нарушениями. Помимо этого, культура клеток занимает центральное место в современных методах молекулярной биологии и технологии рекомбинантной ДНК.

**2. Ряд гистохимических методов** часто используют в лабораторной диагностике заболеваний, которые приводят к накоплению железа, гликогена, гликозаминогликанов и других веществ. Примерами могут служить реакция Перлса на железо (например, при гемохроматозе и гемосидерозе), ШИК-реакция с амилазой на гликоген (при гликогенозе), окраска аль-циановым синим на гликозаминогликаны (при мукополисахаридозе) и окраска липидов (при сфинголипидозе).

**3. Иммуноцитохимия** внесла существенный вклад в исследования в области клеточной биологии и в совершенствование методов диагностики в медицине. Приведены примеры иммуноцитохимического выявления молекул. **Табл. 1-1 содержит данные о некоторых наиболее распространенных целях**

использования иммуноцитохимических методов в клинической практике.

## II- глава ОБЩАЯ ЦИТОЛОГИЯ

### 2.1. Понятие цитология.

Цитология - наука о строении, развитии и жизнедеятельности клеток. Следовательно, цитология изучает закономерности структурно- функциональной организации первого (клеточного) уровня организации живой материи. Клетка является наименьшей единицей живой материи, обладающей самостоятельной жизнедеятельностью и способностью к самовоспроизведению. Субклеточные образования (ядро, митохондрии и другие органеллы) хотя и являются живыми структурами, но не обладают самостоятельной жизнедеятельностью.

Основными структурными компонентами клетки являются: **плазмолемма, цитоплазма и ядро (Рис-1).**

**Рис-1.      Общая  
организация  
клетки.**

1-ядро

2-цитолемма

3-микроворсинки

4-гладкий

ретикулум

5-зернистый

ретикулум

6-комплекс

Гольджи

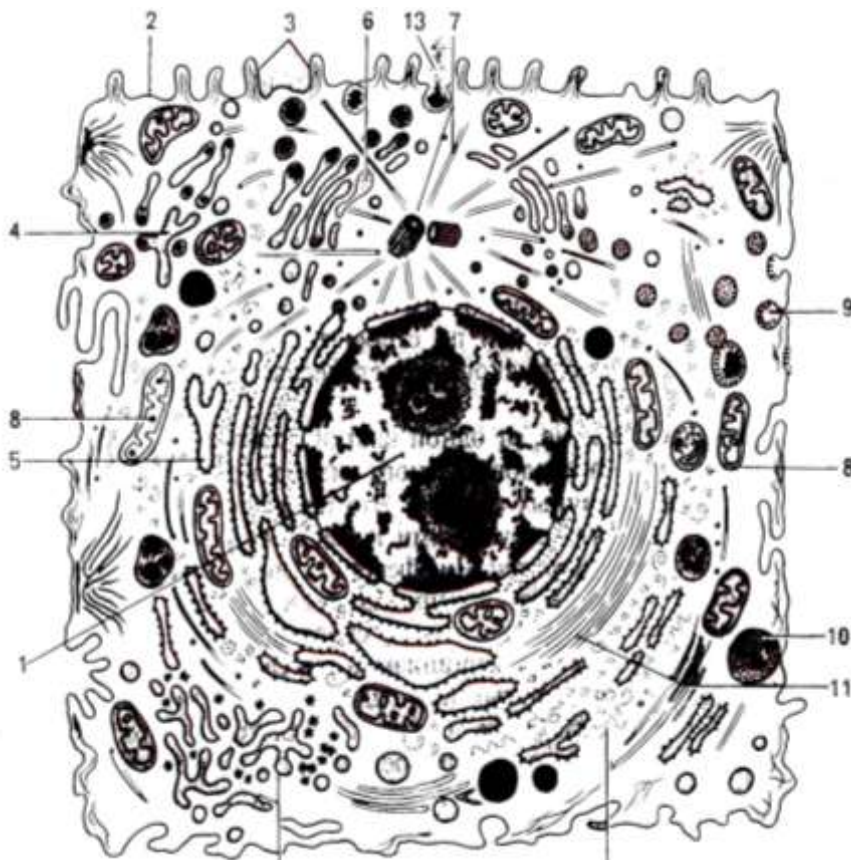
7-клеточный центр

8-митохондрий.

9-лизосома

10-фаголизосома

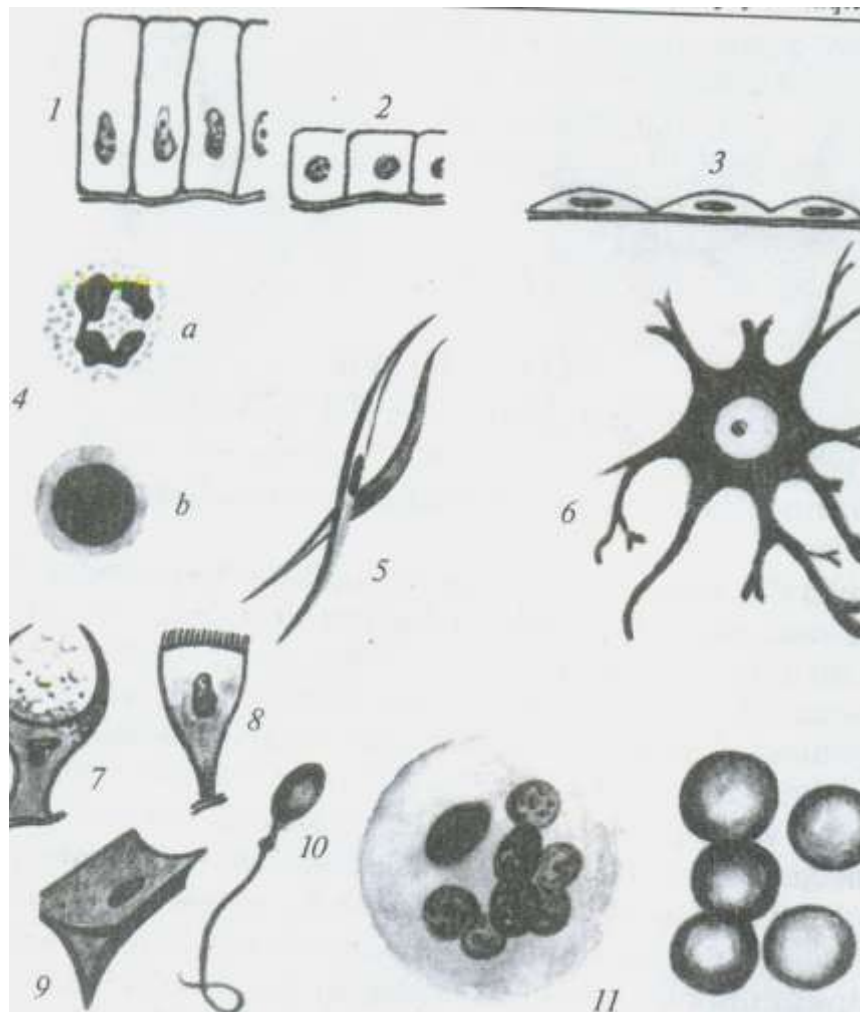
11-тонофибрилла



**Клетка** - элементарная единица живого, состоящая из цитоплазмы и ядра и являющаяся основой строения, развития и жизнедеятельности всех животных и растительных организмов. Основные компоненты клетки: плазмолемма - цитолемма, цитоплазма, ядро.

**По соотношению ядра и цитоплазмы** (ядерно-цитоплазматическое отношение) клетки подразделяются на: клетки ядерного типа (объем ядра преобладает над объемом цитоплазмы); клетки цитоплазматического типа (цитоплазма преобладает над ядром).

**По форме клетки** бывают: круглыми (клетки крови); плоскими; кубическими или цилиндрическими (клетки разных эпителиев); веретенообразными; отростчатыми (нервные клетки) и другие. Большинство клеток содержат одно ядро, однако могут быть в одной клетке 2, 3 и более ядер - многоядерные клетки. В организме имеются структуры (симпласты, синцитий), содержащие несколько десятков или даже сотен ядер. Однако эти структуры образуются или в результате слияния отдельных клеток (симпласты), или в результате неполного деления клеток (синцитий). Морфология этих структур будет рассмотрена при изучении тканей.



**Рис-2. Формы клеток:** 1-цилиндрическая.    2-кубическая.

3-плоская. 4а-сегментоядерная. 4б-округлая. 5-веретеновидная.  
6-многоотросчатая. 7-бокаловидная. 8-ресничатая. 9-треугольная.  
10-хвостатая. 11-многоядерная. 12-сферическая.

## **2.2. Структурные компоненты цитоплазмы животной клетки.** **Плазмолемма.**

**Функции плазмолеммы (цитолеммы):** разграничительная, транспортная, барьерно-рецепторная.

В тех тканях, в которых клетки или их отростки плотно прилежат друг к другу (эпителиальная, гладкомышечная и другие) между плазмолеммами контактирующих клеток формируются связи - межклеточные контакты. В свободной поверхности плазмолеммы могут быть микроворсинки, реснички.

Химический состав плазмолеммы: белки около 60%, липиды 4-5 и около 5% углеводов. Поступление веществ внутрь клетки – **эндоцитоз**; выделение веществ – **экзоцит**. Транспорт веществ внутрь клетки бывают – **активный** (при помощи энергии), **рецепторно-опосредованный** и **пассивный- путём диффузии**. При эндоцитозе поступают внутрь клетки крупные молекулы. Различают **фагоцитоз-захват** и **поступление крупных частиц**, **пиноцитоз-поступление жидких частиц**.

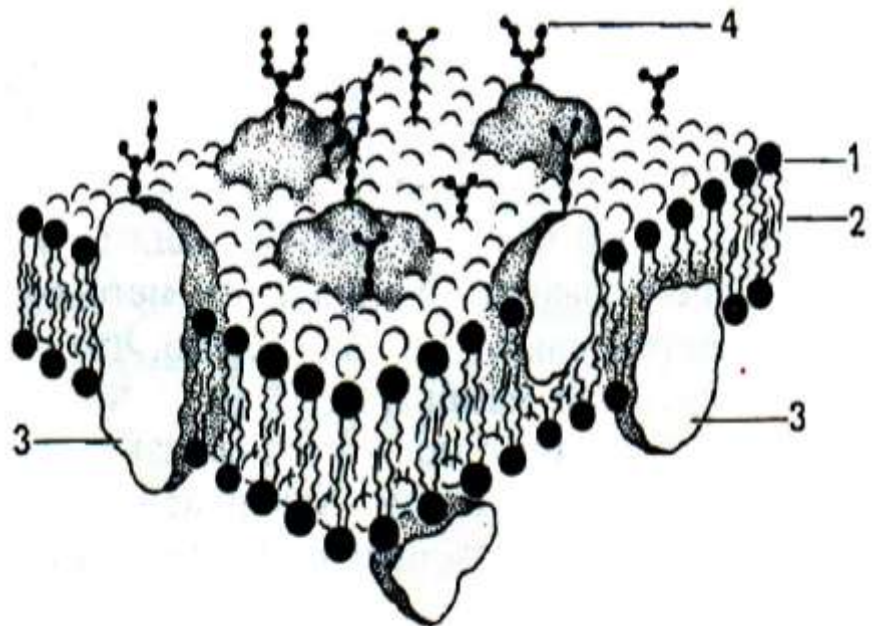
В строении плазмолеммы различают наружный - гликокаликс, средний - билипидный и внутренний - кортикальный слой

### **Рис-3. Строение плазмолеммы.**

1-2 билипидный слой.

3-интегральный белок.

4-рецептор



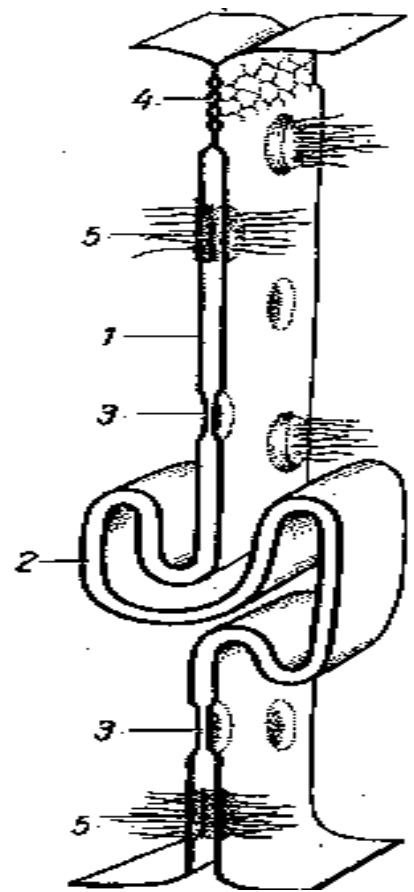
### **Строение межклеточных контактов**

### **Типы межклеточных контактов:**

- простой контакт;

- десмосомный контакт;
- плотный контакт;
- щелевидный или нексус; синаптический контакт или синапс.

**Простые контакты** занимают наиболее обширные участки соприкасающихся клеток. Расстояние между билипидными мембранами соседних клеток составляет 15-20 нм, а связь между клетками осуществляется за счет взаимодействия макромолекул соприкасающихся гликокаликсов. Посредством простых контактов осуществляется слабая механическая связь - адгезия, не препятствующая транспорту веществ в межклеточных пространствах.



**Рис-4. Клеточные контакты:**

- 1-тонофиламенты.
- 2-интердигитации.
- 3-полудесмосома.
- 4-плотный контакт.
- 5-десмосома.
- 7-простой контакт

Разновидностью простого контакта является контакт "типа замка", когда плазмолеммы соседних клеток вместе с участком цитоплазмы как бы впячивается друг в друга (интердигитация), чем достигается большая поверхность соприкосновения и более прочная механическая связь.

**Десмосомные контакты** или пятна сцепления представляют собой небольшие участки взаимодействия между клетками, диаметром около 0,5 мкм. Каждый такой участок (десмосома) имеет трехслойное строение и состоит из двух десмосом электронноплотных участков, расположенных в цитоплазме в местах контакта клеток, и скопления электронноплотного материала в межмембранном пространстве (15-20 нм). Количество десмосом на одной клетке может достигать 2000. Функциональная роль десмосом обеспечение механической связи между клетками.

**Плотные соединения** или замыкательные пластинки обычно локализуются между эпителиальными клетками в тех органах (в желудке, кишечнике и других), в которых эпителий отграничивает агрессивное содержимое этих органов (желудочный сок, кишечный сок). Плотные контакты находятся только между апикальными частями эпителиальных клеток, охватывая по всему периметру каждую клетку. В этих участках межмембранные пространства отсутствуют, а билипидные слои соседних плазмолемм сливаются в одну общую билипидную мембрану. В прилежащих участках цитоплазмы соприкасающихся клеток отмечается скопление электронноплотного материала. Функциональная роль плотных контактов - прочная механическая связь клеток, препятствие транспорту веществ по межклеточным пространствам.

**Щелевидные контакты или нексусы** ограниченные участки контакта соседних цитолемм, диаметром 0,5-3,0 мкм, в которых билипидные мембраны сближены на расстояние 2-3 нм, а обе мембраны пронизаны в поперечном направлении белковыми молекулами коннексонами, содержащими гидрофильные каналы. Через эти каналы осуществляется обмен ионами и микромолекулами соседних клеток, чем и обеспечивается их функциональная связь (например, распространение биопотенциалов между кардиомиоцитами, их содружественное сокращение в миокарде).

**Синаптические контакты или синапсы** - специфические контакты между нервными клетками (межнейронные синапсы) или между нервными и другими клетками (нервно-мышечные синапсы и другие). Функциональная роль синаптических контактов заключается в передаче возбуждения или торможения с одной нервной клетки на другую или с нервной клетки на иннервируемую клетку.

**2.2. Цитоплазма. Состав гиалоплазмы. Органеллы.** Цитоплазма состоит из гиалоплазмы, органелл и включений. **Гиалоплазма** или матрикс цитоплазмы составляет внутреннюю среду клетки. Она состоит из воды (90%) и различных биополимеров (7%) белков, нуклеиновых кислот, полисахаридов, липидов, из которых основную часть составляют белки различной

химической и функциональной специфичности. В гиалоплазме содержатся также аминокислоты, моносахара, нуклеотиды и другие низкомолекулярные вещества. Биополимерные соединения образуют с водой коллоидную систему, которая в зависимости от условий может быть более плотной (в форме геля) или более жидкой (в форме золя) как во всей цитоплазме, так и в отдельных ее участках. В гиалоплазме локализуются и взаимодействуют между собой и средой гиалоплазмы различные органеллы и включения. При этом расположение их чаще всего специфично для определенных типов клеток. Через билипидную мембрану гиалоплазма взаимодействует с внеклеточной средой. Осуществляется трансцеллюлярный транспорт веществ. Следовательно, гиалоплазма является весьма динамичной средой и играет важную роль в функционировании отдельных органелл и жизнедеятельности клетки в целом.

**Органеллы** - постоянные структурные элементы цитоплазмы клетки, имеющие специфическое строение и выполняющие определенные функции.

Классификация органелл:

1. Общие органеллы, присущие всем клеткам и обеспечивающие различные стороны жизнедеятельности клетки. Они в свою очередь делятся на:

**-мембранные органеллы:** митохондрии, эндоплазматическая сеть, пластинчатый комплекс, лизосомы, пероксисомы;

**немембранные органеллы:** рибосомы, клеточный центр, микротрубочки, микрофибриллы, микрофиламенты.

**Специальные органеллы**, имеющиеся в цитоплазме только определенных клеток и выполняющие специфические функции этих клеток, делятся на:

**цитоплазматические:** миофибриллы, нейрофибриллы, тонофибриллы;

**органеллы клеточной поверхности:** реснички, жгутики.

## 2.4.Общая характеристика мембранных органелл

Все разновидности мембранных органелл имеют общий принцип строения: они представляют собой замкнутые и изолированные участки в гиалоплазме (компарменты), имеющие свою внутреннюю среду, стенка их состоит из билипидной мембраны и белков, подобно плазмолемме, однако имеются и некоторые особенности толщина билипидных мембран органелл меньше (7 нм), чем в плазмолемме (10 нм); мембраны отличаются по количеству и качеству белков, встроенных в мембраны.



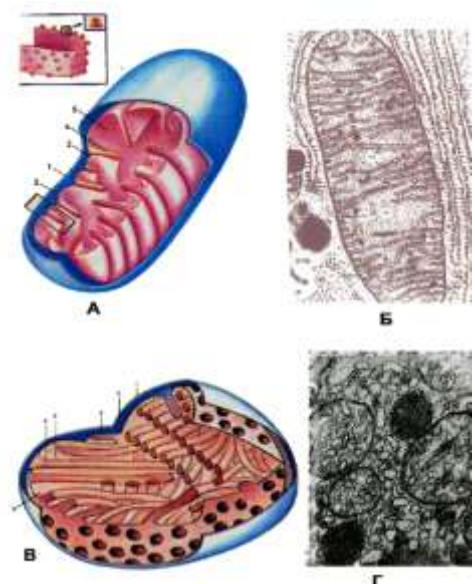
**5-рис.**

Однако тот факт, что мембраны имеют общий принцип строения позволяет мембранам органелл и плазмолеммы взаимодействовать друг с другом - встраиваться, сливаться, разъединяться, отшнуровываться. Этим достигается рециркуляция мембран. Общий принцип строения мембран объясняется тем, что все они образуются в эндоплазматической сети, а их структурная и функциональная специализация происходит в основном в пластинчатом комплексе.

### **Строение митохондрий**

Митохондрии наиболее обособленные структурные элементы цитоплазмы клетки, обладающие в значительной степени самостоятельной жизнедеятельностью. Существует даже точка зрения, что митохондрии в историческом развитии вначале представляли собой самостоятельные организмы, а затем

внедрились в цитоплазму клеток, где и ведут сапрофитное существование. Об этом свидетельствует, в частности,



### **Рис-6. Митохондрии и его разновидности митохондрии**

тот факт, что в митохондриях имеется самостоятельный генетический аппарат (митохондриальная ДНК) и синтетический аппарат (митохондриальные рибосомы). Однако сейчас уже достоверно установлено, что часть митохондриальных белков синтезируется в клетке.

Форма митохондрий может быть овальной, округлой, вытянутой и даже разветвленной, но преобладает овально-вытянутая. Стенка митохондрий образована двумя билипидными мембранами, разделенные пространством в 10-20 нм. При этом внешняя мембрана охватывает по периферии в виде мешка всю митохондрию и отграничивает ее от гиалоплазмы.

Внутренняя мембрана отграничивает внутреннюю среду митохондрии, при этом она образует внутрь митохондрии складки - кристы.

В некоторых клетках (клетки коркового вещества надпочечника) внутренняя мембрана образует не складки, а везикулы или трубочки - трубчато-везикулярные кристы. Внутренняя среда митохондрии (митохондриальный матрикс) имеет тонкозернистое строение и содержит гранулы (митохондриальные ДНК и рибосомы).

Функции митохондрий- образование энергии в виде АТФ. Источником образования энергии в митохондрии (ее "топливом") является пировиноградная кислота (пируват), которая образуется из углеводов, белков и липидов в гиалоплазме. Окисление пирувата происходит в митохондриальном матриксе в цикле трикарбоновых кислот, а на кристах митохондрий осуществляется перенос электронов, фосфорилирование АДФ и образование АТФ. Образующаяся в митохондриях и, частично, в гиалоплазме АТФ является единственной формой энергии, используемой клеткой для выполнения различных процессов.

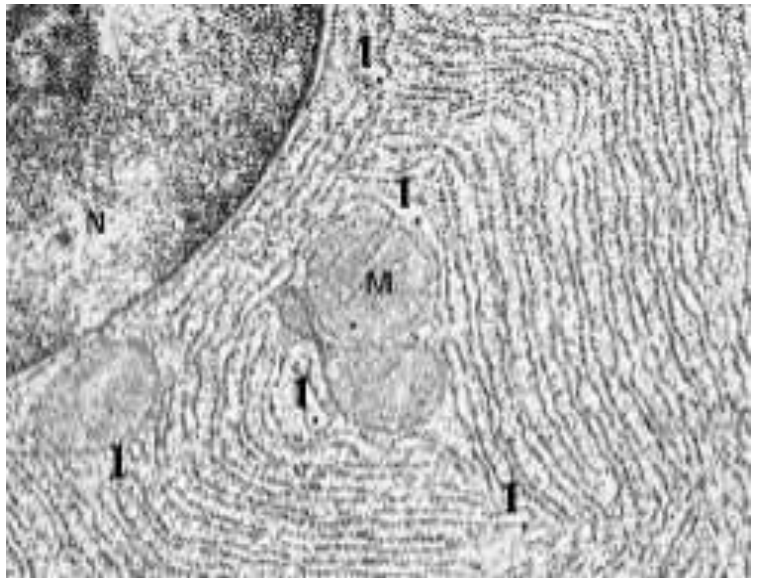
### **Эндоплазматическая сеть**

Эндоплазматическая сеть в разных клетках может быть представлена в форме уплощенных цистерн, канальцев или отдельных везикул. Стенка этих образований состоит из билипидной мембраны и включенных в нее некоторых белков и

отграничивает внутреннюю среду эндоплазматической сети от гиалоплазмы.

Различают две разновидности эндоплазматической сети: **зернистая (гранулярная или шероховатая), незернистая или гладкая.**

На наружной поверхности мембран зернистой эндоплазматической сети содержатся прикрепленные рибосомы. В цитоплазме могут быть обе разновидности эндоплазматической сети, но обычно преобладает одна форма, что и обуславливает функциональную специфичность клетки.



**Рис-7. Гранулярный ретикулум**

Следует помнить, что названные две разновидности являются не самостоятельными формами эндоплазматической сети, так как можно проследить переход зернистой эндоплазматической сети в гладкую и наоборот.

Функции зернистой эндоплазматической сети:

- синтез белков, предназначенных для выведения из клетки ("на экспорт");
- отделение (сегрегация) синтезированного продукта от гиалоплазмы;
- конденсация и модификация синтезированного белка;
- транспорт синтезированных продуктов в цистерны пластинчатого комплекса или непосредственно из клетки;
- синтез билипидных мембран.

Гладкая эндоплазматическая сеть представлена цистернами, более широкими каналами и отдельными везикулами, на внешней поверхности которых отсутствуют рибосомы.

Функции гладкой эндоплазматической сети:

- участие в синтезе гликогена;
- синтез липидов;
- дезинтоксикационная функция

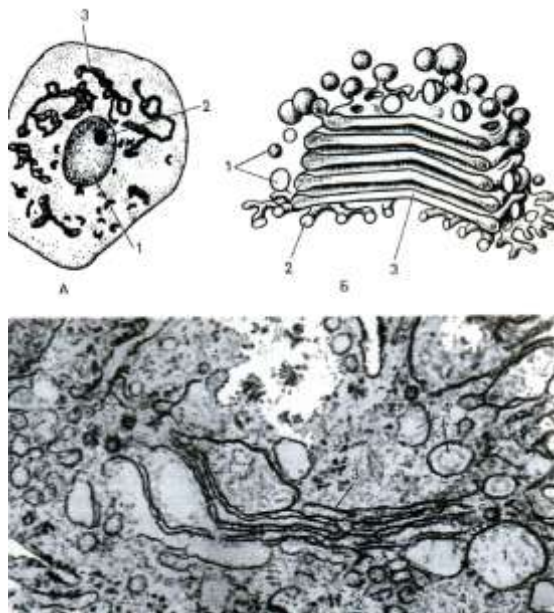
- нейтрализация токсических веществ, посредством соединения их с другими веществами.

### **Пластинчатый комплекс Гольджи –ПКГ-КГ**

ПКГ впервые описан Камилло Гольджи (сетчатый аппарат) и представлен скоплением уплощенных цистерн и небольших везикул, ограниченных билипидной мембраной. Пластинчатый комплекс подразделяется на субъединицы - диктиосомы. Каждая диктиосома представляет собой стопку уплощенных цистерн, по периферии которых локализуются мелкие пузырьки. При этом, в каждой уплощенной цистерне периферическая часть несколько расширена, а центральная сужена.

В диктиосоме различают два полюса: цис-полюс - направлен основанием к ядру; транс-полюс - направлен в сторону цитолеммы.

Установлено, что к цис-полюсу подходят транспортные вакуоли, несущие в пластинчатый комплекс продукты, синтезированные в зернистой эндоплазматической сети. От транс-полюса отшнуровываются пузырьки, несущие секрет к плазмолемме для его выведения из клетки. Однако часть мелких пузырьков, заполненных белками-ферментами, остается в цитоплазме и носит название лизосом (Рис-8).



**Рис-8 . Формы КГ**

### **Функции пластинчатого комплекса-КГ:**

- транспортная - выводит из клетки синтезированные в ней продукты;
- конденсация и модификация веществ, синтезированных в зернистой эндоплазматической сети;
- образование лизосом (совместно с зернистой эндоплазматической сетью);
- участие в обмене углеводов;
- синтез молекул, образующих гликокаликс цитолеммы;
- синтез, накопление и выведение муцина (слизи);

-модификация мембран, синтезированных в эндоплазматической сети и превращение их в мембраны плазмолеммы.

Среди многочисленных функций пластинчатого комплекса на первое место ставят транспортную функцию. Именно поэтому его нередко называют транспортным аппаратом клетки.

### **Лизосомы**

Лизосомы наиболее мелкие органеллы цитоплазмы (0,2-0,4 мкм) и поэтому открытые (де Дюв, 1949 г.) только с использованием электронного микроскопа. Представляют собой тельца, ограниченные липидной мембраной и содержащие электронноплотный матрикс, состоящий из набора гидролитических белков-ферментов (50 гидролаз), способных расщеплять любые полимерные соединения (белки, липиды, углеводы и их комплексы) на мономерные фрагменты. Маркерным ферментом лизосом является кислая фосфатаза. Функция лизосом - обеспечение внутриклеточного пищеварения, то есть расщепления как экзогенных, так и эндогенных веществ.

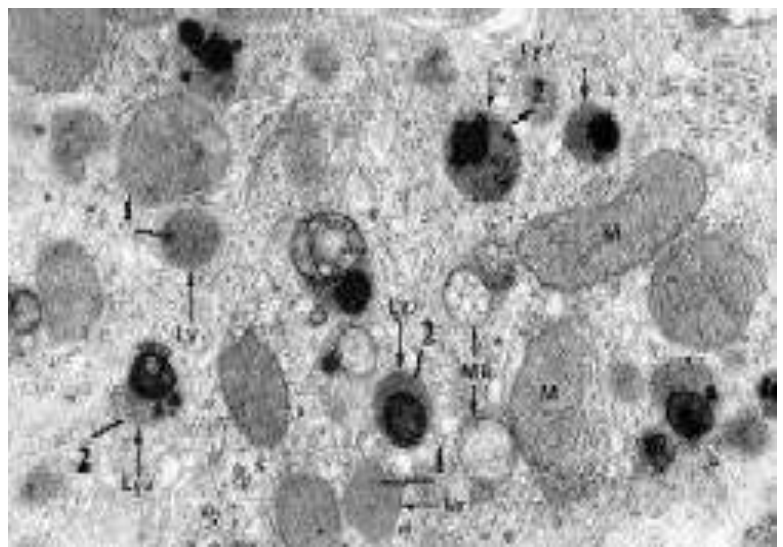
#### **Классификация лизосом:**

-первичные лизосомы - электронноплотные тельца;  
-вторичные лизосомы - фаголизосомы, в том числе аутофаголизосомы; -третичные лизосомы или остаточные тельца.

Истинными лизосомами являются мелкие электронноплотные тельца, образующиеся в пластинчатом комплексе.

Пищеварительная функция лизосом начинается только после слияния лизосомы с фагосомой, то есть фагоцитированным веществом, окруженным билипидной мембраной. При этом образуется единый пузырек - фаголизосома, в которой смешивается фагоцитированный материал и ферменты лизосомы. После этого начинается расщепление (рис-9,10)

(гидролиз) биополимерных соединений фагоцитированного материала на мономерные молекулы (аминокислоты, моносахара и так далее). Эти молекулы свободно проникают через мембрану фаголизосомы в



гиалоплазму и затем утилизируются клеткой, то есть используются или для образования энергии или на построение биополимерных структур. Но не всегда фагоцитированные вещества расщепляются полностью.

Дальнейшая судьба оставшихся веществ  
**клетки: первичные**

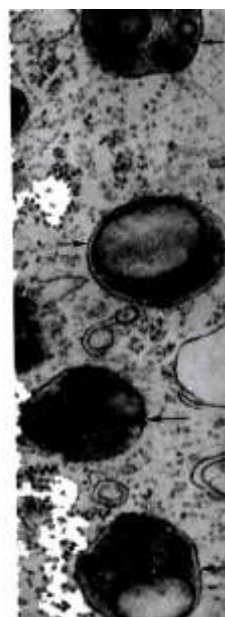
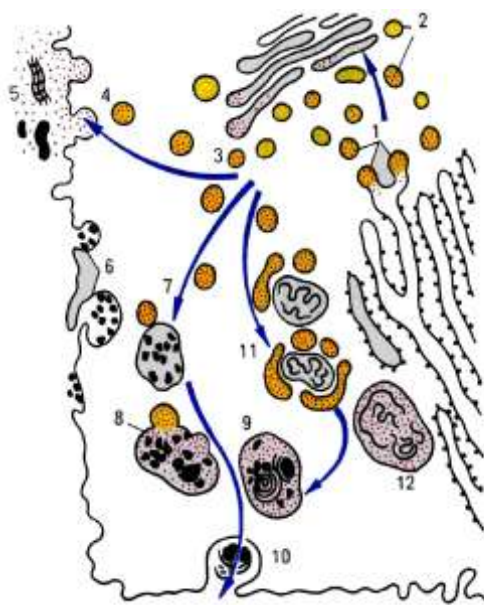
**Рис- 9. Фрагмент**

**(1) и вторичные (2) лизосомы**

может быть различной.

Некоторые из них могут быть выведены из клетки посредством экзоцитоза, по механизму, обратному фагоцитозу.

Некоторые вещества (прежде всего липидной природы) расщепляются лизосомальными гидролазами, а накапливаются и уплотняются в фаголизосоме (Рис-9 ).



не

).

**Рис-10. 2-3-первичные лизосомы. 4-5-поступление, веществ, 7-8-9-гетерофаго- лизосомы-вторичные, 10-третичные.**

Такие образования называются третичными лизосомами или остаточными тельцами (Рис-10).

В процессе фагоцитоза и экзоцитоза осуществляется регуляция мембран в клетке: в процессе фагоцитоза часть плазмолеммы отшнуровывается и образует оболочку фагосомы, в процессе экзоцитоза эта оболочка снова встраивается в плазмолемму. Установлено, что некоторые клетки в течение часа полностью восстанавливают свою мембрану.

Кроме рассмотренного механизма внутриклеточного расщепления фагоцитированных экзогенных веществ, таким же способом разрушаются эндогенные биополимеры - поврежденные

или устаревшие собственные структурные элементы цитоплазмы. Вначале такие органеллы или целые участки цитоплазмы окружаются билипидной мембраной и образуется вакуоль аутофаголизосома, в которой осуществляется гидролитическое расщепление биополимерных веществ, как и в фаголизосоме.

Следует отметить, что все клетки содержат в цитоплазме лизосомы, но в различном количестве. Имеются специализированные клетки (макрофаги), в цитоплазме которых содержится очень много первичных и вторичных лизосом. Такие клетки выполняют защитные функции в тканях и называются клетками-чистильщиками, так как они специализированы на поглощение большого числа экзогенных частиц (бактерий, вирусов), а также распавшихся собственных тканей.

### **Пероксисомы**

Пероксисомы- микротельца цитоплазмы (0,1-1,5 мкм), сходные по строению с лизосомами, однако отличаются от них тем, что в их матриксе содержатся кристаллоподобные структуры, а среди белков-ферментов содержится каталаза, разрушающая перекись водорода, образующуюся при окислении аминокислот.

### **2.5. Строение и функции немембранных органелл**

**Рибосомы** - аппарат синтеза белка и полипептидных молекул. По локализации подразделяются на:

- свободные (находятся в гиалоплазме);
- несвободные или прикрепленные (связаны с мембранами эндоплазматической сети).

Каждая рибосома состоит из малой и большой субъединиц. Каждая субъединица рибосомы состоит из рибосомальной РНК и белка рибонуклеопротеида, которые образуются в ядрышке. Сборка субъединиц в единую рибосому осуществляется в цитоплазме. Для синтеза белка отдельные рибосомы с помощью матричной или информационной РНК объединяются в цепочки рибосом - полисомы. Свободные и прикрепленные рибосомы, помимо отличия в их локализации, отличаются определенной функциональной специфичностью: свободные рибосомы синтезируют белки для внутренних нужд клетки (белки-ферменты,

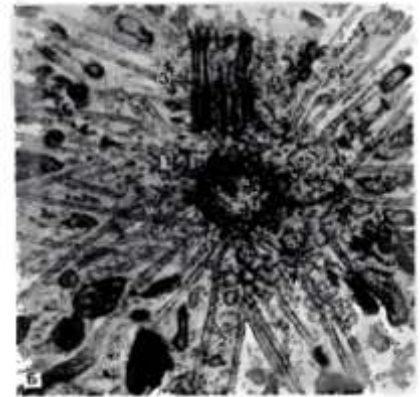
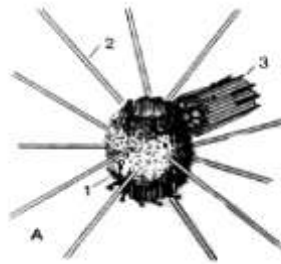
структурные белки), прикрепленные синтезируют белки "на экспорт".

**Клеточный центр** - цитоцентр, центросома, центриоли. В неделящейся клетке клеточный центр состоит из двух основных структурных компонентов: диплосомы, центросферы.

Диплосома состоит из двух центриолей - материнской и дочерней, расположенных под прямым углом друг к другу. Каждая центриоль состоит

из  
микротрубочек,  
образующих  
структуру в виде  
полого цилиндра  
(диаметром 0,2  
мкм, длиной 0,3-  
0,5 мкм).

Микротрубочки с  
помощью "ручек"  
объединяются в триплеты



**Рис-11. Клеточный центр**

(по три трубочки), образуя 9 триплетов. Центросфера - бесструктурный участок гиалоплазмы вокруг диплосомы, от которого радиально отходят микротрубочки (лучистая сфера) (Рис-11)

#### **Функции цитоцентра:**

- образование веретена деления в профазе митоза;
- положение центриолей в некоторых эпителиальных клетках предопределяется их полярную дифференцированность;
- участие в формировании микротрубочек клеточного каркаса;
- в реснитчатых эпителиальных клетках центриоли являются базальными тельцами ресничек.

**Микротрубочки** - полые цилиндры (внешний диаметр - 24 нм, внутренний - 15 нм), являются самостоятельными органеллами, образуя цитоскелет, или же входят в состав других органелл (центриолей, ресничек, жгутиков). Стенка микротрубочки состоит из глобулярного белка тубулина, который состоит из отдельных округлых образований - глобул, диаметром 5 нм. Такие глобулы могут находиться в гиалоплазме в свободном состоянии или же, под влиянием определенных факторов, соединяться между собой и

формировать микротрубочки, а затем снова распадаться. Так формируются, а затем распадаются микротрубочки веретена деления в разные фазы митоза. Однако, в составе центриолей, ресничек и жгутиков микротрубочки являются устойчивыми образованиями. Большая часть микротрубочек участвует в формировании внутриклеточного каркаса, который поддерживает форму клетки, обуславливает определенное положение органелл в цитоплазме, а также предопределяет направление внутриклеточных перемещений. Белки тубулины не обладают способностью к сокращению, а следовательно и микротрубочки не сокращаются. Однако в составе ресничек и жгутиков происходит взаимодействие между микротрубочками и их скольжением относительно друг друга, что и обеспечивает движение ресничек и жгутиков.

**Микрофибриллы или промежуточные филаменты**, представляют собой тонкие (10 нм) неветвящиеся нити, локализующиеся преимущественно в кортикальном (подмембранном) слое цитоплазмы. Они состоят из белка, но разного в разных клетках (в эпителиальных клетках кератина, в фибробластах виментина, в мышечных клетках десмина и другие). Функциональная роль микрофибрилл состоит в участии, наряду с микротрубочками, в формировании клеточного каркаса, выполняя опорную функцию. В некоторых клетках (эпидермоциты кожи) микрофибриллы объединяются в пучки и образуют тонофибриллы, которые рассматриваются как специальные органеллы, выполняющие опорную роль.

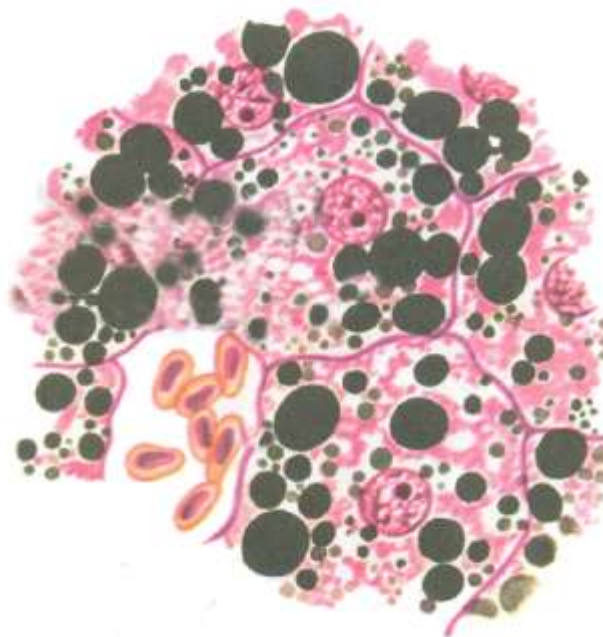
**Микрофиламенты** еще более тонкие нитчатые структуры (5-7 нм), состоящие из сократительных белков (актина, миозина, тропомиозина), неодинаковых в разных клетках. Локализуются преимущественно в кортикальном слое цитоплазмы. В совокупности микрофиламенты составляют сократительный аппарат клетки, обеспечивающий различные виды движений: перемещение органелл; ток гиалоплазмы; изменение клеточной поверхности; образование псевдоподий и перемещение клетки. Скопление микрофиламентов в мышечных волокнах образует специальные органеллы - миофибриллы.

## **2.6. Включения.**

Включения - непостоянные структурные компоненты цитоплазмы.

Классификация включений:

-трофические: лецитин в яйцеклетках, гликоген, липиды, (Рис-12)имеются почти во всех клетках,  
-секреторные: (секреторные гранулы в секретирующих клетках-зимогенные гранулы в ацинозных клетках поджелудочной железы, секреторные гранулы в эндокринных клетках и другие;  
-экскреторные: вещества, подлежащие удалению из



**Рис 12- жировые включения**

организма (например, гранулы мочевой кислоты в эпителии почечных канальцев);

-пигментные: меланин, гемоглобин; липофусцин; билирубин и другие.

В процессе жизнедеятельности в некоторых клетках накапливаются случайные включения:

-медикаментозные, частички угля, кремния и так далее.

Эти включения имеют определенный цвет и придают окраску всей клетке (меланин - черный или коричневый, гемоглобин - желто-красный и так далее). Необходимо отметить, что пигментные включения характерны только для определенных типов клеток (меланин содержится в меланоцитах, гемоглобин - в эритроцитах). Однако, липофусцин может накапливаться во многих типах клеток обычно при их старении. Его наличие в клетках свидетельствует о их старении и функциональной неполноценности.

## **2.7. Ядро. Репродукция клеток**

В организме человека содержатся только эукариотические (ядерные) типы клеток. Безъядерные структуры (эритроциты, тромбоциты, роговые чешуйки) являются вторичными (постклеточными) образованиями, так как они образуются из

ядерных клеток в результате их специфической дифференцировки. В подавляющем большинстве клеток содержится одно ядро, но встречаются двуядерные и даже многоядерные клетки. Форма ядра в большинстве клеток круглая (сферическая) или овальная. В некоторых клетках ядра имеют вытянутую или палочковидную форму. В зернистых лейкоцитах ядро подразделяется на сегменты (сегментоядерные лейкоциты). Локализуется ядро обычно в центре клетки, но в клетках эпителиальных тканей ядра нередко сдвинуты к базальному полюсу. Функция ядра это регуляция синтезе белка и передача наследственных признаков

### **Структурные элементы интерфазного ядра**

Структурные элементы ядра бывают четко выражены только в определенный период клеточного цикла в интерфазе. В период деления клетки (в период митоза или мейоза) одни структурные элементы исчезают, другие существенно преобразуются.

Классификация структурных элементов интерфазного ядра:

-хроматин, ядрышко, кариоплазма, кариолема.

**Кариолема (нуклеолема)** - ядерная оболочка отделяет содержимое ядра от цитоплазмы (барьерная функция), в то же время обеспечивает регулируемый обмен веществ между ядром и цитоплазмой. Ядерная оболочка принимает участие в фиксации хроматина.

**Кариолема** состоит из двух билипидных мембран - внешней и внутренней ядерной мембраны, разделенных перинуклеарным пространством, шириной от 25 до 100 нм. В кариолемме имеются поры, диаметром 80-90 нм. В области пор внешняя и внутренняя ядерные мембраны переходят друг в друга, а перинуклеарное пространство оказывается замкнутым. Просвет поры закрыт особым структурным образованием - комплексом поры, который состоит из фибриллярного и гранулярного компонента. Гранулярный компонент представлен белковыми гранулами диаметром 25 нм, располагающимися по краю поры в три ряда. От каждой гранулы отходят фибриллы и соединяются в центральной грануле, располагающейся в центре поры. Комплекс поры играет роль диафрагмы, регулирующей ее проницаемость. Размеры пор стабильны для данного типа клеток, но число пор может изменяться в процессе дифференцировки клетки. В ядрах

сперматозоидов ядерные поры отсутствуют. На наружной ядерной мембране могут локализоваться прикрепленные рибосомы. Кроме того, наружная ядерная мембрана может продолжаться в каналцы эндоплазматической сети.

**Хроматин** представляет собой вещество, хорошо воспринимающее краситель (хромос), откуда и произошло его название. Хроматин состоит из хроматиновых фибрилл, толщиной 20-25 нм, которые могут располагаться в ядре рыхло или компактно. На этом основании различают два вида хроматина:

-эухроматин - рыхлый или

деконденсированный хроматин, слабо окрашивается основными красителями;

-гетерохроматин - компактный или конденсированный хроматин, хорошо окрашивается этими же красителями.

При подготовке клетки к делению в ядре происходит спирализация хроматиновых фибрилл и превращение хроматина в хромосомы.

После деления в ядрах дочерних клеток происходит деспирализация хроматиновых фибрилл и хромосомы снова

преобразуются в хроматин. Следовательно, хроматин и хромосомы представляют собой различные фазы одного и того же вещества.

По химическому строению хроматин состоит из:

-дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) 40 %;

-белков около 60 %;

-рибонуклеиновой кислоты (РНК) 1 %.

**Ядерные белки** представлены формами:

-щелочными или гистоновыми белками 80-85 %;

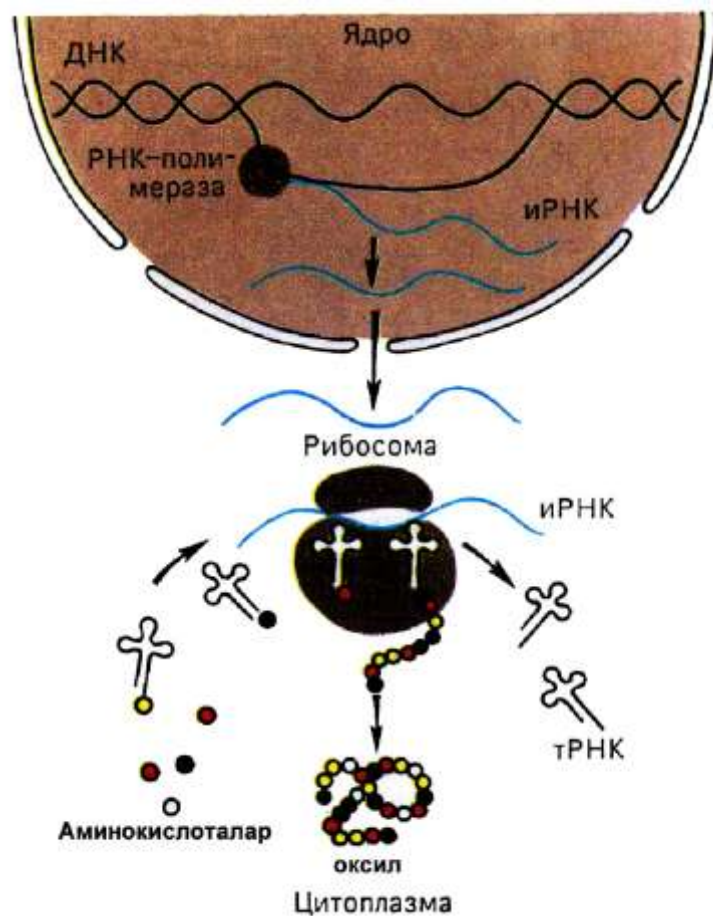
-кислыми белками 15-20 %.

Гистоновые белки связаны с ДНК и образуют полимерные цепи (ДНП), которые и представляют собой хроматиновые фибриллы, отчетливо видимые при электронной микроскопии. На определенных участках хроматиновых фибрилл осуществляется транскрипция с ДНК различных РНК, с помощью которых осуществляется затем синтез белковых молекул(13-рис) Процессы транскрипции в ядре осуществляются только на свободных хромосомных фибриллах, то есть в эухроматине. В конденсированном хроматине эти процессы не осуществляются и потому **гетерохроматин является неактивным хроматином**. Соотношение эухроматина и гетерохроматина в ядре является

показателем активности синтетических процессов в данной клетке. На хроматиновых фибриллах в S-периоде интерфазы осуществляется также процессы редупликации ДНК. Эти процессы происходят как в эухроматине, так и в гетерохроматине, но в гетерохроматине они протекают значительно позже.

**Ядрышко** - сферическое образование (1-5 мкм в диаметре) хорошо воспринимающее основные красители и располагающееся среди хроматина. В одном ядре может содержаться от 1 до 4-х и даже более ядрышек. В молодых и часто делящихся клетках размер ядрышек и их количество увеличены.

Ядрышко не является самостоятельной структурой. Оно формируется только в интерфазе в определенных участках некоторых хромосом - ядрышковых организаторах, в которых содержатся гены, кодирующие молекулу



**Рис-13.** Данная схема указывает на роль ядра в синтезе белка.

рибосомальной РНК. В области ядрышкового анализатора осуществляется транскрипция с ДНК рибосомальной РНК. В

ядрышке происходит соединение рибосомальной РНК с белком и образование субъединиц рибосом.

Микроскопически в ядрышке различают:

-фибриллярный компонент - локализуется в центральной части ядрышка и представляет собой нити рибонуклеопротеида (РНП);

-гранулярный компонент

- локализуется в

периферической части ядрышка и представляет скопление субъединиц рибосом.

В профазе митоза, когда происходит спирализация хроматиновых фибрилл и образование хромосом, процессы транскрипции РНК и синтеза субъединиц рибосом прекращаются и ядрышко исчезает. По окончании митоза в ядрах вновь образованных клеток происходит деконденсация хромосом и появляется ядрышко.

**Кариоплазма (нуклеоплазма) или ядерный сок** состоит из воды, белков и белковых комплексов (нуклеопротеидов, гликопротеидов), аминокислот, нуклеотидов, сахаров. Под световым микроскопом кариоплазма бесструктурна, но при электронной микроскопии в ней определяются гранулы (15 нм), состоящие из рибонуклеопротеидов. Белки кариоплазмы являются в основном белками-ферментами, в том числе ферментами гликолиза, осуществляющих расщепление углеводов и образование АТФ. Негистоновые (кислые) белки образуют в ядре структурную сеть (ядерный

белковый матрикс), которая вместе с ядерной оболочкой принимает участие в создании внутреннего порядка, прежде всего в определенной локализации хроматина. При участии кариоплазмы осуществляется обмен веществ в ядре, взаимодействие ядра и цитоплазмы. И так суммируя структур клетки можно составить следующую схему(Рис-14).

### **Функции ядер соматических и половых клеток**

#### Функции ядер соматических клеток:

-хранение генетической информации, закодированной в молекулах ДНК;

-репарация (восстановление) молекул ДНК после их повреждения с помощью специальныхрепаративных ферментов;

-редупликация (удвоение) ДНК в синтетическом периоде интерфазы;

-передача генетической информации дочерним клеткам во время митоза;



## **Рис-14**

### **14-рис.**

-реализация генетической информации, закодированной в ДНК, для синтеза белка и небелковых молекул: образование аппарата белкового синтеза информационной, рибосомальной и транспортной РНК.

Функции ядер половых клеток:

-хранение генетической информации;

-передача генетической информации при слиянии женских и мужских половых клеток.

## **2.8.Жизненный цикл клетки**

Клеточный, или жизненный, цикл клетки - это время существования клетки от деления до следующего деления, или от деления до смерти. Для разных типов клеток клеточный цикл различен.

В организме млекопитающих и человека различают следующие три группы клеток, локализирующиеся в разных тканях и органах:

-часто делящиеся клетки (малодифференцированные клетки эпителия кишечника, базальные клетки эпидермиса и другие);

-редко делящиеся клетки (клетки печени - гепатocytes)

-неделяющиеся клетки (нервные клетки центральной нервной системы, меланоциты и другие).

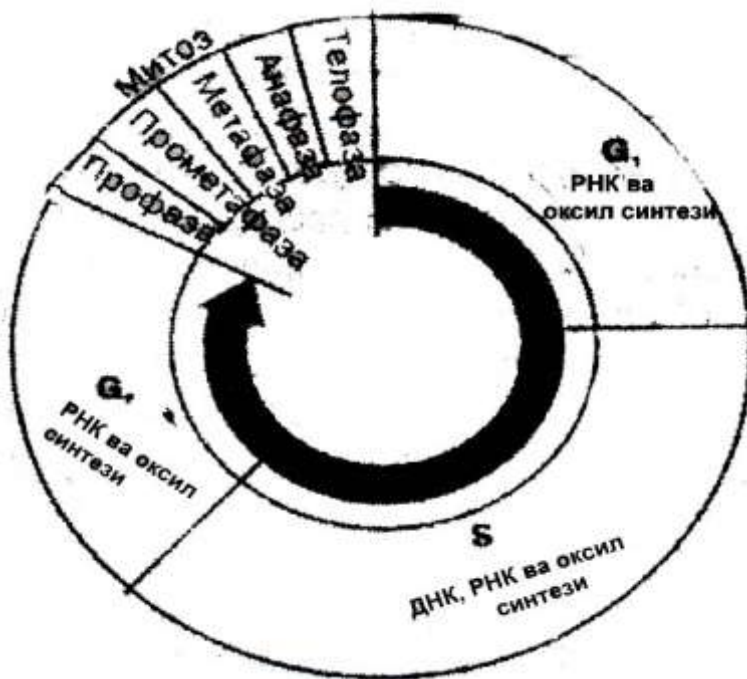
Жизненный цикл у этих клеточных типов различен.

Жизненный цикл у часто делящихся клеток - это время их существования от начала деления до следующего деления. Жизненный цикл таких

клеток нередко называют митотическим циклом. Такой клеточный цикл подразделяется на два основных периода:

-митоз или период деления;

-интерфаза - промежуток жизни клетки между двумя делениями.



**Рис-15**  
**Цикл клетки**

### **Репродукция клеток**

Различают два основных способа размножения клеток:

-митоз (кариокенез) - непрямоe деление клеток, которое присуще в основном соматическим клеткам;

-мейоз или редукционное деление - характерно только для половых клеток.

В литературе нередко описывают третий способ деления клеток - амитоз или прямоe деление клеток, которое осуществляется посредством перетяжки ядра и цитоплазмы, с образованием двух дочерних клеток или одной двуядерной. Однако в настоящее время принято считать, что прямой способ деления характерен только для старых и дегенерирующих клеток и является отражением патологии клетки. Возможен четвертый тип репродукции клетки - эндорепродукция, характеризуется увеличением объема клетки, увеличением количеством ДНК в хромосомах, увеличивается количество функциональных органелл. Клетка является

гипертрофированной, но к увеличению числа клеток эндорепродукция не приводит, а лишь повышается функциональная активность клеток. Она наблюдается в клетках печени - гепатоцитах, в эпителии мочевого пузыря.

Отмеченные выше два основных периода в жизненном цикле часто делящихся клеток (митоз и интерфаза) в свою очередь подразделяются на фазы или периоды.

Митоз подразделяется на 4 фазы и в каждой фазе происходят определенные структурные преобразования (Рис-16).

**1. Профаза** характеризуется морфологическими изменениями ядра и цитоплазмы. В ядре происходит: конденсация хроматина и образование хромосом, состоящих из двух хроматид, исчезновение ядрышка, распад кариолеммы на отдельные пузырьки. В цитоплазме отмечается редупликация (удвоение) центриолей и расхождение их к противоположным полюсам клетки, формирование

из  
микротрубочек  
веретена  
деления,  
репродукция  
зернистой

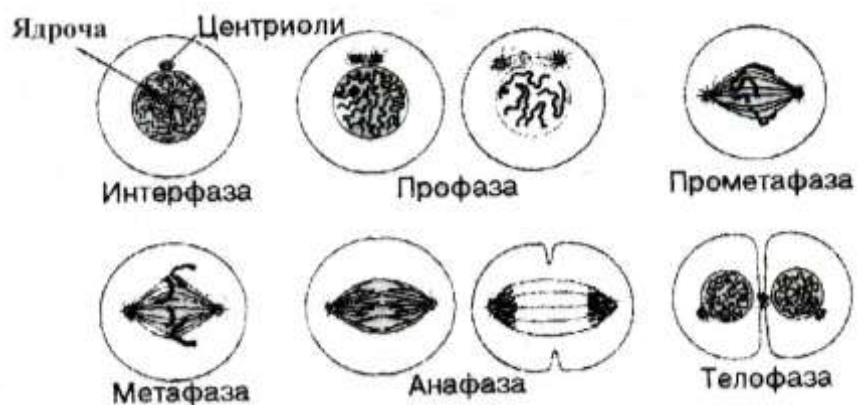


Рис-16

эндоплазматической сети, а также уменьшение числа свободных и прикрепленных рибосом.

**2. В метафазе** происходит образование метафазной пластинки, или материнской звезды, неполное обособление сестринских хроматид друг от друга.

**3. Анафаза** характеризуется полным обособлением (расхождением) хроматид и образованием двух равноценных диплоидных наборов хромосом, расхождением хромосомных наборов к полюсам митотического веретена и расхождением самих полюсов.

**4. Телофаза** характеризуется деконденсацией хромосом каждого хромосомного набора, формированием из пузырьков ядерной оболочки, цитотомией - перетяжкой двуядерной клетки на две дочерние самостоятельные клетки, появлением ядрышка в ядрах дочерних клеток.

Интерфаза подразделяется на 3 периода:

- J1, или пресинтетический;
- S, или синтетический;
- J2, или постсинтетический.

### **Особенности периодов митоза**

Каждый период митоза характеризуется прежде всего некоторыми функциональными особенностями. В J1 (пресинтетическом) периоде происходит:

- усиленное формирование синтетического аппарата клетки - увеличение числа рибосом, а также количества различных видов РНК (информационной, рибосомальной, транспортных);
- усиление синтеза белков, необходимых для роста клетки;
- подготовка клетки к синтетическому периоду - синтез ферментов, необходимых для образования новых молекул ДНК.

Для S-периода характерно удвоение (редупликация) ДНК, что приводит к удвоению пloidности диплоидных ядер и является обязательным условием для последующего митотического деления клетки.

J2-период (постсинтетический, или премитотический) характеризуется усиленным синтезом информационной РНК, а также усиленным синтезом всех клеточных белков, но особенно белков-тубулинов, необходимых для последующего (в профазе митоза) формирования митотического веретена деления. Описанные закономерности жизненного цикла характерны прежде всего для часто делящихся клеток.

Однако клетки некоторых тканей (например, клетки печеночной ткани - гепатоциты), по выходе из митоза, вступают в так называемый J0-период, во время которого они выполняют свои многочисленные функции в течение многих лет, не вступая в S-период. Однако при определенных обстоятельствах (при поражении или удалении части печени) они вступают в нормальный клеточный цикл, то есть в S-период, синтезируют ДНК, а затем митотически делятся.

Такие клетки относятся к редко делящимся клеткам, и **их жизненный цикл** подразделяется на:

- митоз;
- J0-период;
- S-период;
- J2-период.

Большинство клеток нервной ткани, особенно нейроны центральной нервной системы, по выходе из митоза еще в эмбриональном периоде, в дальнейшем не делятся. Жизненный цикл таких неделящихся клеток состоит из следующих периодов:

- митоза;
- роста;
- длительного функционирования;
- старения и смерти.

Однако на протяжении длительного жизненного цикла такие клетки постоянно регенерируют по внутриклеточному типу: белковые и липидные молекулы, входящие в разнообразные структурные компоненты клеток, постепенно заменяются новыми, а следовательно такие клетки постепенно обновляются. Вместе с тем на протяжении жизненного цикла в цитоплазме неделящихся клеток постепенно накапливаются различные, прежде всего липидные включения, в частности липофусцин, который рассматривается как пигмент старения.

Кроме рассмотренных двух основных способов размножения (репродукции) клеток различают еще третий способ - **эндорепродукцию**, который, хотя и не приводит к увеличению числа клеток, однако приводит к увеличению числа работающих структур и увеличению функциональной способности клетки. Именно поэтому он и называется эндорепродукцией. Этот способ характеризуется тем, что после митоза новообразованные клетки вступают как обычно в J1-период, затем и в S-период. Однако

после удвоения ДНК такие клетки не вступают в J2-период и в митоз. В результате количество ДНК оказывается вдвое увеличенным  $4n$ ,  $4c$  и такие клетки называются полиплоидными. Полиплоидные клетки могут снова вступать в S-период и снова увеличивать свою плоидность ( $8n$ ,  $8c$ ;  $16n$ ,  $16c$  и так далее). В полиплоидных клетках увеличивается размер ядра и цитоплазмы, то есть такие клетки являются гипертрофированными. Некоторые полиплоидные клетки после редупликации ДНК вступают в митоз, однако он не заканчивается цитотомией и такие клетки становятся двуядерными. Таким образом, при эндорепродукции увеличения числа клеток не происходит, но увеличивается количество ДНК, число органелл, а следовательно увеличивается и функциональная способность полиплоидной клетки. Способностью к эндорепродукции обладают не все клетки. Наиболее характерна эндорепродукция для печеночных клеток, особенно с увеличением возраста (в старости 80 % гепатоцитов у человека являются полиплоидными), а также для ацинозных клеток поджелудочной железы, эпителия мочевого пузыря.

## **2.9. Реакция клеток на внешнюю среду**

Описанная морфология клеток не является стабильной (постоянной). При воздействии на организм различных неблагоприятных факторов в строении различных структур проявляются различные изменения. В зависимости от факторов воздействия изменения клеточных структур проявляются неодинаково в клетках разных органов и тканей. При этом изменения клеточных структур могут быть адаптивными (приспособительными) и обратимыми, или же дезадаптивными, необратимыми (патологическими). Однако определить четкую грань между адаптивными и дезадаптивными изменениями не всегда возможно, так как приспособительные изменения могут перейти в патологические. Поскольку объектом изучения гистологии являются клетки, ткани и органы здорового организма человека, то здесь будут рассмотрены, прежде всего, адаптивные изменения клеточных структур.

Изменения отмечаются как в строении цитоплазмы так и ядра,.

### **Изменения в цитоплазме:**

-уплотнение, а затем набухание митохондрий;

- дегрануляция зернистой эндоплазматической сети (слищивание рибосом), а затем и фрагментация канальцев на отдельные вакуоли;
- расширение цистерн, а затем распад на вакуоли пластинчатого комплекса Гольджи;
- набухание лизосом и активация их гидролаз;
- увеличение числа аутофагосом;
- в процессе митоза - распад веретена деления и развитие патологических митозов.

Изменения цитоплазмы могут быть обусловлены структурными изменениями плазмолеммы, что приводит к усилению ее проницаемости и гидратации гиалоплазмы, нарушением обмена веществ, что сопровождается снижением содержания АТФ, снижением расщепления или увеличением синтеза включений (гликогена, липидов) и их избыточном накоплении.

#### **Изменения в ядре:**

- набухание ядра и сдвиг его на периферию клетки;
- расширение перинуклеарного пространства;
- образование инвагинаций кариолеммы (впячивание внутрь ядра его оболочки);
- конденсация хроматина.

#### **К патологическим изменениям ядра относят:**

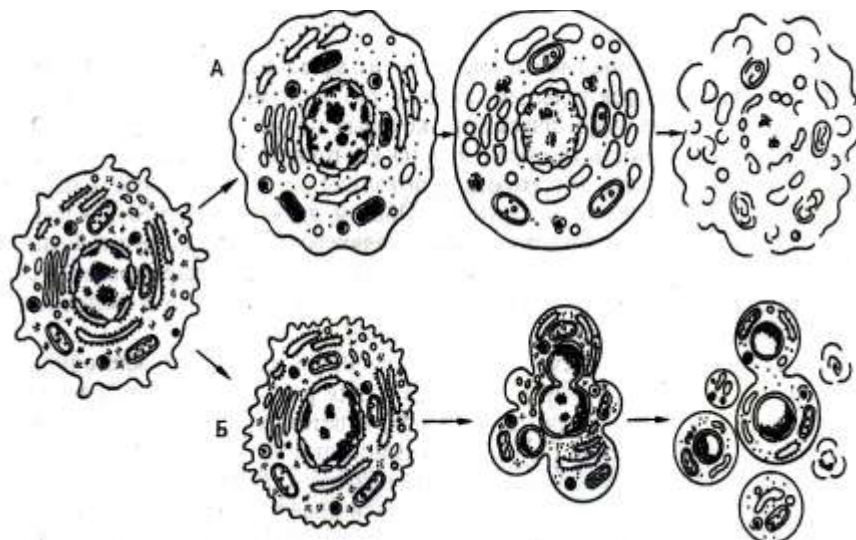
- пикноз - сморщивание ядра и коагуляция (уплотнение) хроматина;
- кариорексис - распад ядра на фрагменты;
- кариолизис - растворение ядра.

После устранения неблагоприятных воздействий на организм реактивные (адаптивные) изменения структур исчезают и морфология клетки восстанавливается. При развитии патологических (дезадаптивных) изменений даже после устранения неблагоприятных воздействий структурные изменения нарастают и клетка погибает.

**Смерть клетки** . Различают естественный гбель – **апоптоз** и патологический гибель **некроз** клетки. **Некроз** происходит под действием различных внешних факторов-механических, химических, физических, биологических (микробы, вирусы и др.) факторов , которые в первую очередь действуют на плазмолемму, и далее вызывают набухание клеточных структур с прекращением синтетических процессов, происходит активация лизосомальных ферментов и лизис клетки.

При апоптозе активизируются гены ответственные за гибель клетки, под действием активизированных ферментов разрушается ДНК, фрагментация ядра и потом цитоплазмы, образуются «апоптотические тельца», которые фагоцитируются макрофагами.

Рис-17. А-некроз  
клетки  
Б- Апоптоз клетки



### 2.10. Клиническое значение

Описаны несколько болезней, обусловленных недостаточной **деятельностью митохондрий**, причем большинство из них характеризуется нарушением функции мышц. Вследствие высокой активности энергетического обмена к митохондриальным дефектам очень чувствительны волокна скелетных мышц. Мутации ДНК или дефекты, которые могут возникать в митохондриях или клеточном ядре, вызывают **митохондриальные болезни**. Наследование митохондрий осуществляется по материнской линии, так как в цитоплазме зиготы митохондрии сперматозоида остаются в единичном числе или исчезают вовсе<sup>1</sup>. В случае дефектов ядерной ДНК их наследование может происходить от любого из родителей или от обоих родителей. Обычно при таких болезнях в митохондриях выявляются морфологические изменения.

Дефекты **белков пероксисом** являются причиной большого количества заболеваний, поскольку эта органелла активно участвует в нескольких метаболических путях. Вероятно, наиболее распространенной пероксисомной болезнью является связанная с X-хромосомой адренолейкодистрофия (X-A1\_0). Она вызвана дефектом

интегрального мембранного белка, который участвует в транспорте жирных кислот с очень длинной цепочкой в пероксисомы для их  $\beta$ -окисления. Накопление этих жирных кислот в жидкостях тела вызывает разрушение миелиновых оболочек в нервной ткани, обуславливая тяжелую неврологическую симптоматику. Недостаточность ферментов пероксисом служит причиной **синдрома Целлвегера**, который вызывает смерть больных. Этот синдром протекает с тяжелым повреждением мышц, печени и почек и дезорганизацией центральной и периферической нервной системы. У таких пациентов электронная микроскопия выявляет «пустые» пероксисомы в клетках печени и почек.

6. Описано несколько **мутаций белков реснички и жгутика**. Они ответственны за синдром неподвижных ресничек (**синдром Картагенера**) симптомы которого включают неподвижность сперматозоидов, мужское бесплодие и хронические инфекции дыхательных путей, вызванные отсутствием очищающего действия ресничек в респираторном тракте.

Присутствие конкретного типа **промежуточных филаментов** в опухолях может указать на то, какие клетки дали начало новообразованию. Эта информация важна для их диагностики и лечения. Идентификация белков промежуточных филаментов посредством иммуноцитохимических методов является стандартной диагностической процедурой.

### **Клеточные компоненты и болезни**

Многие болезни связаны с молекулярными изменениями в конкретных клеточных компонентах. При ряде таких болезней путем использования светового, электронного микроскопа или цитохимическими методами можно выявить структурные изменения. В табл. 2-5 перечислены некоторые из **этих болезней; приведенный материал указывает на важность** понимания функции многих клеточных компонентов в патобиологии.

**1. Исследование полового хроматина** выявляет генетический пол тех пациентов, у которых по виду наружных половых органов невозможно определить половую принадлежность,

как, например, при гермафродитизме и псевдогермафродитизме. Изучение полового хроматина помогает в исследовании других аномалий, затрагивающих половые хромосомы, например синдрома Клейнфельтера, при котором аномалии яичка, азооспермия (отсутствие сперматозоидов) и другие симптомы связаны с наличием хромосомного набора XXV!

**Количество и характеристики хромосом**, которые имеются у индивидуума, известны как карио-тип (Исследование кариотипов выявило хромосомные нарушения, связанные с опухолями, лейкозами и несколькими типами генетических болезней.

Разработка методов, которые обнаруживают в хромосомах поперечные сегменты, состоящие из неодинаково окрашивающихся полос, привела к более точной идентификации индивидуальных хромосом и изучению делеций и транслокации генов. Эти методы основаны преимущественно на изучении хромосом, предварительно обработанных соевым или ферментным раствором и окрашенных флюоресцентными красителями или по методу Гимзы для мазков крови. Ценной методикой для изучения локализации последовательностей ДНК (генов) в хромосомах является также гибридизация.

Крупные ядрышки встречаются в эмбриональных клетках в ходе их пролиферации, в клетках, активно синтезирующих белки, а также в клетках быстрорастущих злокачественных опухолей. Ядрышко исчезает во время профазы клеточного деления, но появляется вновь на стадии телофазы митоза.

**Некоторые факторы роста** используются в медицине. Примером может служить эритропоэтин, который усиливает пролиферацию, дифференцировку и жизнеспособность предшественников эритроцитов в красном **костном мозгу**. **модулирующего фактора (МСФ, или MPP)** который индуцирует начало митоза, конденсацию хромосом, разрыв ядерной оболочки и другие события, связанные с митозом.

## **111-глава**

### **Эмбриология человека**

Эмбриология - это наука, изучающая закономерности развития зародыша. **Эмбриология человека** изучает закономерности развития зародыша человека, структурные, метаболические и функциональные особенности плацентарного барьера (система мать-плацента-плод), причины возникновения уродств и других отклонений от нормы, а также механизмы регуляции эмбриогенеза.

Эмбриология изучает следующие периоды:

- предэмбриональный (прогенез-образование половых клеток
- эмбриональный (с момента оплодотворения и до рождения);
- ранний постнатальный.

Эмбриогенез является частью индивидуального развития, то есть онтогенеза. Он тесно связан с прогенезом, который делится на:  
**-гаметогенез; оплодотворение.**

### **3.1. Прогенез-гаметогенез. Половые клетки**

Зрелые половые клетки, в отличие от соматических, содержат одиночный (гаплоидный) набор хромосом. Все хромосомы гаметы, за исключением одной половой, называются аутосомами. В мужских половых клетках у млекопитающих содержатся половые хромосомы либо X, либо Y, в женских половых клетках - только хромосома X. Дифференцированные гаметы обладают невысоким уровнем метаболизма и неспособны к размножению.

Прогенез включает в себя сперматогенез и овогенез(18-рис).

#### **Сперматогенез**

Сперматогенез - это развитие и формирование мужских половых клеток. Сперматогенез протекает в извитых канальцах семенников, и его средняя продолжительность от 68 до 75 суток. Сперматогенез у человека начинается с момента полового созревания и продолжается в течение всего активного полового периода в больших количествах.

**Стадии сперматогенеза:** размножение; рост; созревание-деление; формирование.

Начальной фазой сперматогенеза является **размножение** сперматогоний путем митоза, большая часть клеток продолжает делиться, а меньшая часть вступает в **стадию роста**. В этот период клетки растут, накапливают питательные вещества, и потом превращаются в **сперматоциты 1-го порядка**. Следующая фаза созревание-деление, характеризуется двумя редукционными делениями, без интерфазы. В результате 1-го деления 1 сперматоцит 1-го порядка дает начало 2-м сперматоцитам 2-го порядка, а 2-ое деление-созревание приводит к появлению 4 сперматид. Фаза формирования происходит **в присутствии тестостерона и андрогена** происходит преобразование сперматид в сперматозоиды. Ядро сперматиды приобретает видоспецифическую форму, хроматин конденсируется. Комплекс

Гольджи мигрирует к вершине головки сперматозоида и образует чехлик и акросому. Центриоли идут к противоположному полюсу, проксимальная центриоль образует колечко в области шейки, а дистальная центриоль дает начало аксонемме - осевой нити сперматозоида. Митохондрии укладываются в промежуточной части хвостика. Микрофиламенты окружают аксонемму в главном отделе хвостика, терминальный отдел хвостика представляет собой ресничку. Акросома содержит сперматолитины (трипсин, гиалуронидаза).

**18-рис. Строение мужской половой системы. 1-головка 2-акросомальная гранула 3-«чехлик» 4-проксимальная центриоль 5-митохондрия 6-слой упругих фибрилл 7-аксонема 8-дистальная центриоль 9-циркулярные фибриллы**

**Сперматозоиды** - это мелкие, подвижные клетки, размером 30-60 мкм. В сперматозоиде различают головку и хвост. (18-рис). Головка сперматозоида имеет овоидную форму и включает в себя небольшое плотное ядро, окруженное тонким слоем цитоплазмы.

Ядра сперматозоидов характеризуются высоким содержанием нуклеопротаминов и нуклеогистионов. Передняя половина ядра покрыта плоским мешочком, составляющим "чехлик"-акробласт сперматозоида. В нем у переднего полюса располагается акросома. Чехлик и акросома являются производными комплекса Гольджи. Акросома содержит набор ферментов, среди которых важное место принадлежит **гиалуронидазе и протеазам, способным растворять оболочки, покрывающие яйцеклетку.** За головкой имеется кольцевидное сужение. Головка так же, как и



хвостовой отдел, покрыта клеточной мембраной. В мембране головки имеются рецепторы.

Хвостовой отдел сперматозоида состоит из связующих, промежуточных, главной и терминальной частей.

**В связующей части или шейке** располагаются центриоли - проксимальная и дистальная, от которой начинается осевая нить (аксонема). Промежуточная часть содержит 2 центральных и 9 пар периферических микротрубочек, окруженных расположенными по спирали митохондриями. Именно митохондрии обеспечивают энергией двигательную активность сперматозоидов, нарушение которой нередко связано с поражением процесса энергообразования в митохондриях. Главная часть по строению напоминает ресничку. Она окружена тонким фибриллярным влагалищем. Терминальная, или конечная часть содержит единичные сократительные филаменты(19-рис).

### **Овогенез**

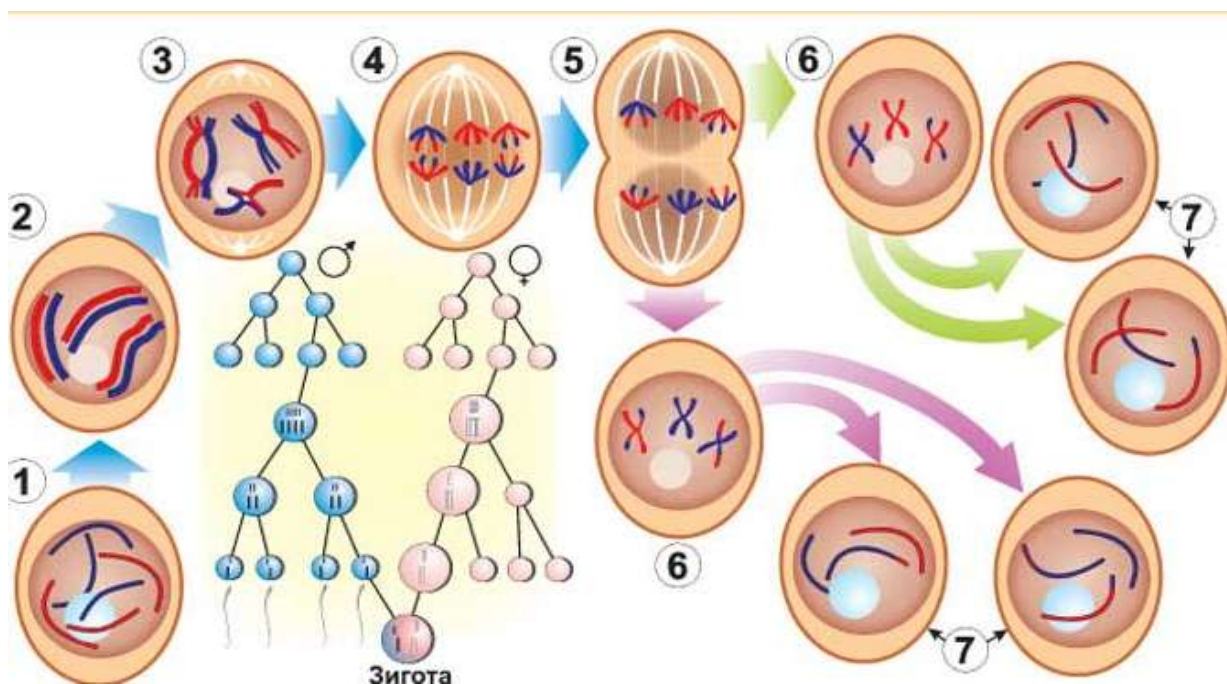
Овогенез - это процесс образования и развития женских половых клеток. Он включает в себя 3 фазы: **размножение; рост; созревание.**

**Фаза размножения** начинается в эмбриональном периоде и продолжается в течение 1-го года жизни девочки. К моменту рождения у девочки имеется около 2-х млн клеток. К периоду полового созревания остается около 40 тыс. половых клеток и в последующем 1 раз в 28-32 дня происходит созревание и выход одной яйцеклетки в маточную трубу - овуляция. Овуляция прекращается при наступлении беременности или менопаузы. Сущностью фазы размножения является митотическое деление овогоний.

**Фаза роста**, в конце 1-го года жизни девочки размножение овогоний останавливается и клетки яичника вступают в фазу малого роста, превращаясь в овоциты 1-го порядка. Наступает 1 блок роста, который снимается с наступлением полового созревания, то есть появлением женских половых гормонов. Далее овоциты 1-го порядка вступают в фазу большого роста.

**Фаза созревания**, как и во время сперматогенеза, включает в себя два деления, причем второе следует за первым без интеркинеза, что приводит к уменьшению (редукции) числа хромосом вдвое, и набор

из становится гаплоидным. При первом делении созревания овоцит 1-го порядка делится, в результате чего образуются овоцит 2-го порядка и небольшое редукционное тельце(19-рис).



**19-рис. Образование половых клеток Мейоз.** 1-Профаза I 2-метафаза I 3-анафаза I 4-телофаза I 5-профаза II 6-метафаза II 7-анафаза II 8-телофаза II

Овоцит 2-го порядка получает почти всю массу накопленного желтка и поэтому остается столь же крупным по объему, как и овоцит 1-го порядка. Редукционное же тельце представляет собой мелкую клетку с небольшим количеством цитоплазмы. При втором делении созревания в результате деления овоцита 2-го порядка образуются одна яйцеклетка и второе редукционное тельце. Первое редукционное тельце иногда тоже делится на две одинаковые мелкие клетки. В результате этих преобразований овоцита 1-го порядка образуются одна яйцеклетка и три редукционных тельца.

**Яйцеклетки**-это наиболее крупные клетки в организме человека, их размер составляет около 130-160 мкм. В цитоплазме яйцеклетки содержатся все органеллы (за исключением клеточного центра) и включения, основной из них - желток (лецитин). В яйцеклетке различают вегетативный полюс, в котором накапливается желток, и анимальный полюс куда смещается ядро.

**Желток** - это включение, которое используется в яйцеклетке в качестве питательного вещества, кроме того под оволеммой содержатся кортикальные гранулы, которые являются производными комплекса Гольджи и образуют оболочку оплодотворения. В ядре яйцеклетки имеется гаплоидный набор хромосом, 22 являются соматическими и 1 (X) половая.

Снаружи яйцеклетка покрыта 3-мя оболочками, у человека имеются следующие: оволемма; блестящая оболочка; оболочка, образуемая фолликулярными клетками - "лучистый венец" (20-рис).

**Блестящая оболочка** представляет собой в химическом отношении гликозаминогликаны и протеогликаны, которые являются продуктом жизнедеятельности яйцеклетки и фолликулярных клеток.

**Классификация яйцеклеток:** **По количеству желтка в цитоплазме:** алецитальные - безжелтковые; олиголецитальные - маложелтковые; полилецитальные - многожелтковые.

**По характеру расположения желтка в цитоплазме:**

изолецитальные - с равномерным распределением желтка;

центролецитальные - желток располагается в центре яйцеклетки;

телолецитальные - желточные зерна скапливаются у одного полюса яйцеклетки(20-рис).

**Яйцеклетка человека относится к олиголецитальной и изолецитальной.**

В эмбриональном периоде развития человека различают 3 этапа:

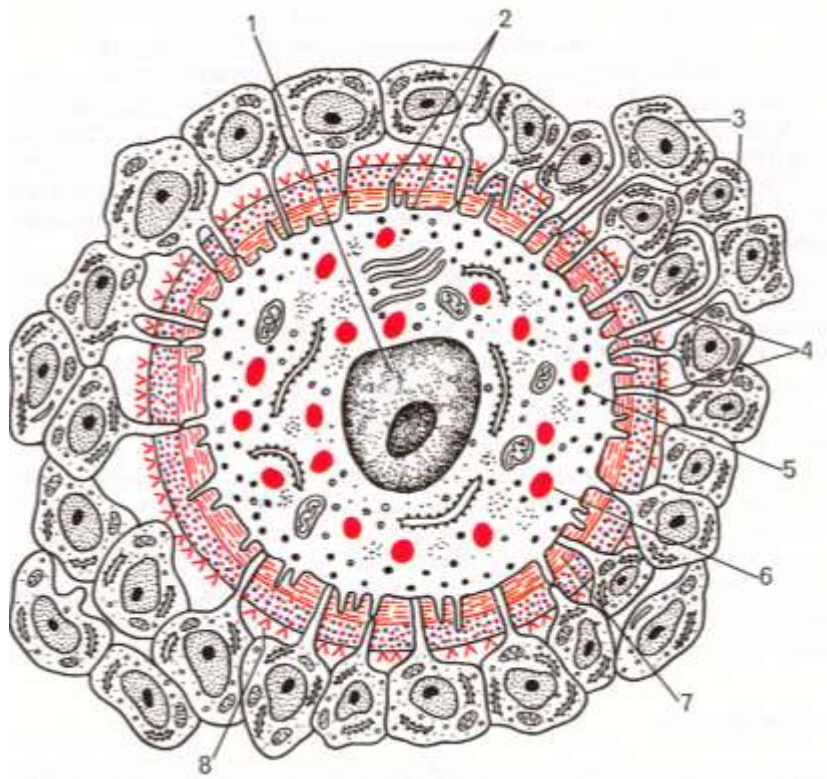
\*начальный - 1 неделя;

\*зародышевый-2-8 недели;

\*плодный период-с8 недели.

**20-рис. Строение женской половой клетки.**

|                        |                            |
|------------------------|----------------------------|
| 1-ядро                 | 2-                         |
| цитолемма              | 3-                         |
| фолликулярный эпителий | 4-лучистый венец           |
| 5-кортикальные гранулы | 6-желточные включения      |
| 7-                     | 8-                         |
| блестящая зона         | рецептор во фракции Zp3-N- |
| ацетилглюкозамин       |                            |



### 3.2.Эмбриогенез. Фазы эмбрионального периода

Эмбриональный период включает в себя следующие фазы:

-оплодотворение

(процесс заканчивается образованием зиготы);

-дробление (процесс заканчивается образованием морулы);

-гастрюляция (процесс заканчивается образованием 3-х зародышевых листков и осевого зачатка органов);

-гистогенез и органогенез, системогенез или образование систем органов.

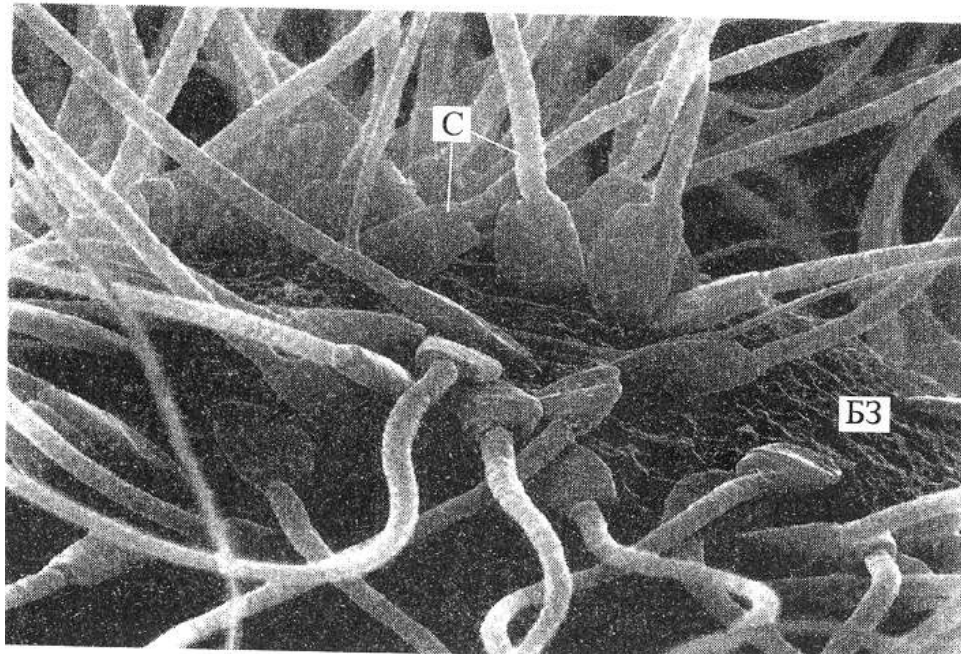
#### 3.2.1. Оплодотворение

Оплодотворение - процесс слияния мужской и женской гамет, приводящее к образованию зиготы. При оплодотворении взаимодействуют мужская и женская гаплоидные гаметы, при этом сливаются их ядра (пронуклеусы), объединяются хромосомы, и возникает первая диплоидная клетка нового организма - зигота. Начало оплодотворения - момент слияния мембран сперматозоида и яйцеклетки, окончание оплодотворения - момент объединения материала мужского и женского пронуклеусов.

**Оплодотворение происходит** в дистальном отделе маточной трубы и проходит 3 стадии.

**I стадия - дистантное взаимодействие, включает в себя 3 механизма:**

- хемотаксис - направленное движение сперматозидов навстречу к яйцеклетке (гинигамоны 1,2);
  - реотаксис - движение сперматозоидов в половых путях против тока жидкости;
  - капацитация усиление двигательной активности сперматозоидов,
- ПОД



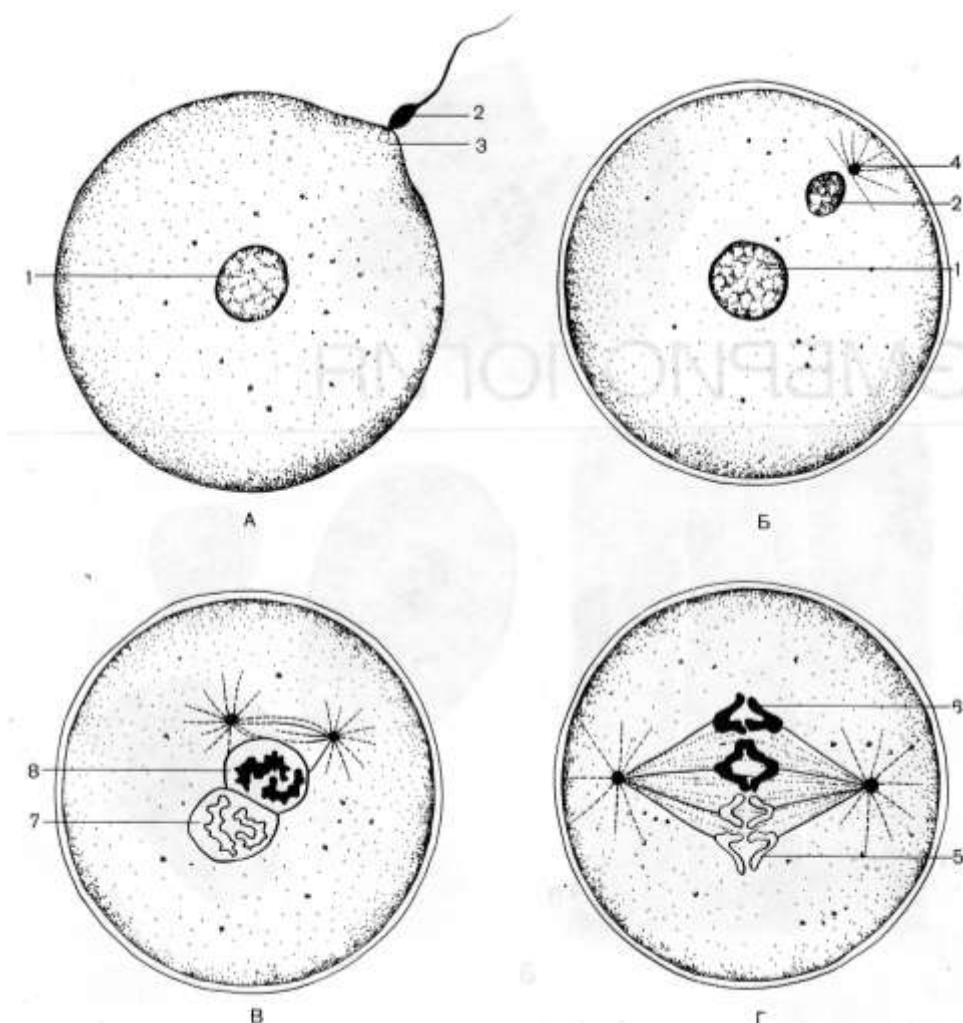
**21 -рис. Контактная стадия. С–сперматозоиды, БЗ–блестящая зона-оболочка.**

воздействием факторов женского организма (рН, слизь и другие).

**II стадия - контактное взаимодействие(21-рис)**, за 1,5-2 ч сперматозоиды приближаются к яйцеклетке, окружают ее и приводят к вращательным движениям, со скоростью 4 оборота в минуту. Одновременно из акросомы сперматозоидов выделяются сперматозилины, которые разрыхляют оболочки яйцеклетки. В том месте, где оболочка яйцеклетки истончается максимально, происходит оплодотворение, оволецма выпячивается и головка сперматозоида проникает в цитоплазму яйцеклетки, занося с собой центриоли, но оставляя снаружи хвостик.

**III стадия - проникновение**, самый активный сперматозоид проникает головкой в яйцеклетку, сразу после этого в цитоплазме яйцеклетки образуется оболочка оплодотворения, которая препятствует полиспермии. Затем происходит слияние мужского и женского пронуклеусов, этот процесс носит название синкарион. Этот процесс (сингамия) и есть собственно оплодотворение,

появляется диплоидная зигота (новый организм, пока одноклеточный) (22 -рис).



**22-рис. Этапы оплодотворения** 1-ядро яйцеклетки 2-ядро сперматозоида 3-оплодотворяющий бугорок 4- центросома 5-хромосомы яйцеклетки 6-хромосомы сперматозоида 7- женский пронуклеус 8-мужской пронуклеус

#### **Условия, необходимые для одотворения:**

- \*концентрация сперматозоидов в эякуляте, не менее 20-60 млн в 1 мл;
- \*проходимость женских половых путей;
- \*нормальная температура тела женщины;
- \*слабощелочная среда в женских половых путях.

**3.2.2.Дробление** - это последовательно протекающий митоз, без роста образовавшихся клеток до размеров исходной. При дроблении происходит относительно быстрое увеличение

количества клеток (бластомеры). Дробление идет до тех пор, пока не восстановится соотношение объема ядра к объему цитоплазмы, характерное для данного вида. Количество бластомеров увеличивается от 2 до примерно 12-16 к третьим суткам после оплодотворения, когда зигота достигает стадии морулы и входит в полость матки из маточных труб .

**Различают дробление:** полное, неполное; равномерное, неравномерное; синхронное, асинхронное.

**У человека дробление полное, асинхронное, неравномерное.** В результате первого деления образуются 2 бластомера, темный и светлый, светлые делятся быстро и обволакивают зиготу снаружи - трофобласт, а темные находятся внутри и делятся медленно: эмбриобласт. Дробление зиготы у человека прекращается на стадии 107 бластомеров.

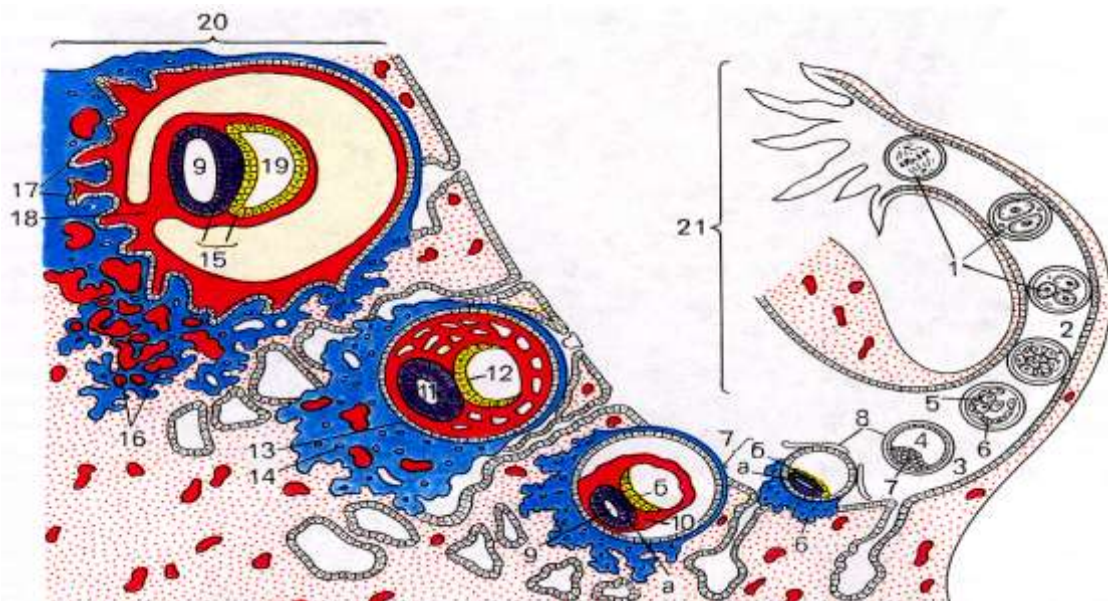
**Имплантация состоит из 2-х этапов:** \*адгезия - прилипание;  
\*инвазия - погружение.

На 4-ые сутки после оплодотворения в полость матки выпадает морула - группа клеток, возникших в ходе нескольких делений дробления и заключенных внутри прозрачной оболочки. Около 2-х суток морула находится в полости матки в неприкрепленном состоянии, при этом клетки трофобласта поглощают из окружающей среды питательные вещества и воду, жидкость накапливается в моруле и она превращается в бластоцисту. Бластоциста возникает с появлением бластоцеля (заполненной жидкостью полости), объем бластоцеля увеличивается и зародыш приобретает форму пузырька. Прозрачная оболочка истончается и исчезает (23-рис).

Адгезия осуществляется с помощью ферментов трофобласта, эти ферменты разрушают подготовленную слизистую оболочку матки в области прилипания, образуя имплантационную ямку, в которую погружается бластоциста - инвазия, которая происходит на 6-7 сутки после оплодотворения.

### **3.2.3. Гастрюляция**

Одновременно с процессом имплантации в зародыше начинается **гастрюляция**. Сущностью процесса является законченное перемещение бластомеров с образованием 3-х зародышевых листков (24 рис).



**23 -рис. Имплантация ,дробление ,гастроуляция.** 1- дробление. 2- морула. 3-бластоциста. 4-полость бластоцисты. 5-эмбриобласт 6- трофобласт. 7-зародышевый узелок а) эпибласт б) гипобласт 8- оболочка оплодотворения. 9-амниотический (экзодермальный) пузырьрёк. 10- внезародышевая мезодерма. 11-эктодерма. 12- энтодерма. 13-цитотрофобласт. 14-симпластотрофобласт. 15-зародышевый диск. 16-лакуны с материнской кровью. 17-хорион. 18-амниотическая ножк. 19-желточный пузырьрёк. 20-слизистая оболочка матки. 21-яйцевод.

У млекопитающих в гастроуляции различают следующие процессы:

- \*инвагинацию - вдавление;
- \*эпиболию - обрастание;
- \*эмиграцию - выселение, перемещение;
- \*деляминацию - расщепление.

В эмбриобласте на 6-7 сутки после оплодотворения протекает I фаза гастроуляции. **У человека гастроуляция осуществляется 2-я процессами:деляминацией; иммиграцией.** 25-рис.

С началом гастроуляции активируются первые тканеспецифические гены. Эмбриобласт расслаивается на эпибласт - слой цилиндрических клеток, ограничивающий вместе с трофобластом полость амниона, и гипобласт - слой кубических клеток, обращенных к бластоцеллю. Эпибласт и гипобласт вместе образуют двухслойный зародышевый диск или щиток. Из зародышевого

щитка в полость бластоцисты выселяются клетки внезародышевой паренхимы, часть из этих клеток оттесняется к цитотрофобласту, при этом образуется хорион

**II фаза гаструляции начинается на 14-15-е сутки и продолжается до 17-х суток эмбриогенеза.** В эпибласте вследствие размножения и перемещения клеток образуется первичная полоска и узелок. Клетки эпибласта расположенные кпереди от первичного узелка, мигрируют через первичную ямку под эпибласт, где образуется тяж из клеток - хорда. Хорда находится между эпибластом и гипобластом. Затем на протяжении первичной полоски образуется вдавление - первичная бороздка. Клетки первичной полоски мигрируют через первичную бороздку и укладываются между эпибластом и гипобластом в виде мезодермальных крыльев, так образуется 3-й зародышевый листок - мезодерма.

С 17 по 21 сутки происходит **дифференцировка зародышевых листков - пресомитный период.** Самой первой дифференцируется эктодерма, ее центральная часть от головного до каудального конца зародыша продавливается и образуется **нервная трубка.** Этот процесс называется **нейруляция** - процесс закладки нервной системы и осевых структур.

#### **Стадии нейруляции:**

- \*индукция нервной пластинки;
- \*приподнимание краев нервной пластинки и образование нервного желобка;
- \*появление нервных валиков;
- \*формирование нервного гребня и начало выселения из него клеток;
- \*слияние нервных валиков и образование нервной трубки;
- \*смыкание эктодермы над нервной трубкой.

Скопление клеток между эктодермой и нервной трубкой называется **ганглиозной пластинкой.** С 21 по 35-й день дифференцируется мезодерма - сомитный период. Наступление сомитного периода знаменуется образованием туловищной складки, которая отделяет зародыш от внезародышевых органов и способствует замыканию кишечной трубки. В начале мезодерма дифференцируется на 3 части:

**дорсальную; промежуточную; латеральную - дорсальная и вентральная.**

Клетки зародышевой мезодермы выселяются из эпибласта, формируется **пресомитная мезодерма**, из которой возникают сомиты (44 пары) - симметричные парные структуры по бокам от хорды и нервной трубки. В результате пролиферации клеток, их миграции и последующей агрегации из сомитомеров формируется дорсальная мезодерма. Образование сомитов происходит от головного к хвостовому концу зародыша. Новая пара сомитов образуется кзади от последней уже сформированной пары через определенный промежуток времени. Этот интервал составляет в среднем 6,5 часов. В каждом сомите различают **склеротом, дерматом и миотом**, их клетки имеют свои пути миграции и служат источником для различных структур.

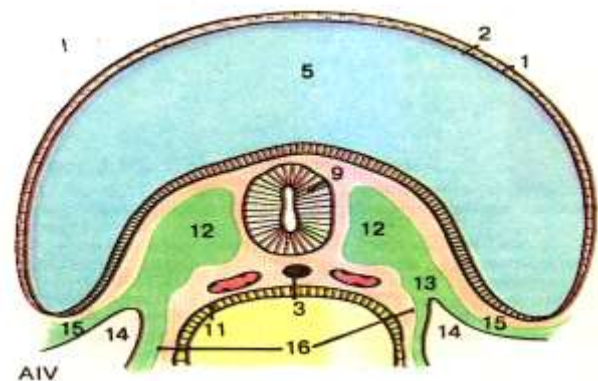
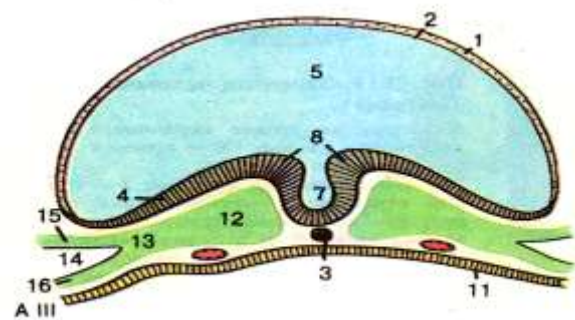
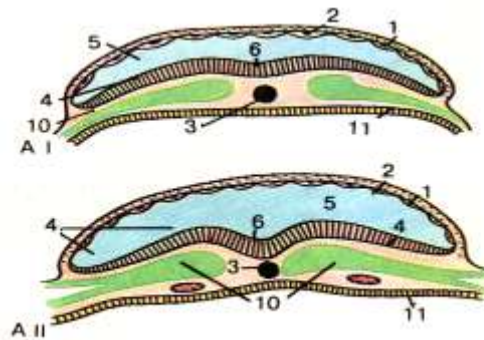
Под влиянием хорды и нервной трубки клетки вентромедиальной области сомитов интенсивно размножаются и выселяются из сомитов, окружая хорду и вентральную часть нервной трубки - **склеротом**. Выселившиеся клетки дифференцируются в **хрящевые** и образуют **позвонки, ребра, лопатки**.

В оставшейся дорсолатеральной части сомита выделяют миотом (внутренний слой клеток, образующий впоследствии скелетную мускулатуру) и дерматом (наружный слой - зачаток соединительнотканной части кожи).

В каудальном отделе зародыша дорсальная мезодерма не сегментируется и называется **нефрогенной тканью**. Промежуточная мезодерма сегментируется с образованием сегментарных ножек - нефротомов, зачаток мочевыделительной и половой систем.

Расположенная латеральнее нефротомы мезодерма, расщеплена на два листка - дорсальный и вентральный. Дорсальный листок - соматическая мезодерма, из нее образуются серозные оболочки. Вентральный листок, или **спланхическая мезодерма**, ее образуется сердце, кора надпочечников, строма гонад, соединительная и гладкомышечная ткани внутренних органов и кровеносных сосудов. ( 24, 25,26- рис).

из



## **24-рис. Процесс формирования**

**зародышевых листков и зачатков органов. AI-AIV. 7-21-ые дни развития, поперечный срез.**

**1-мезодерма амниона 2-эпителий амниона. 3-хорда.**

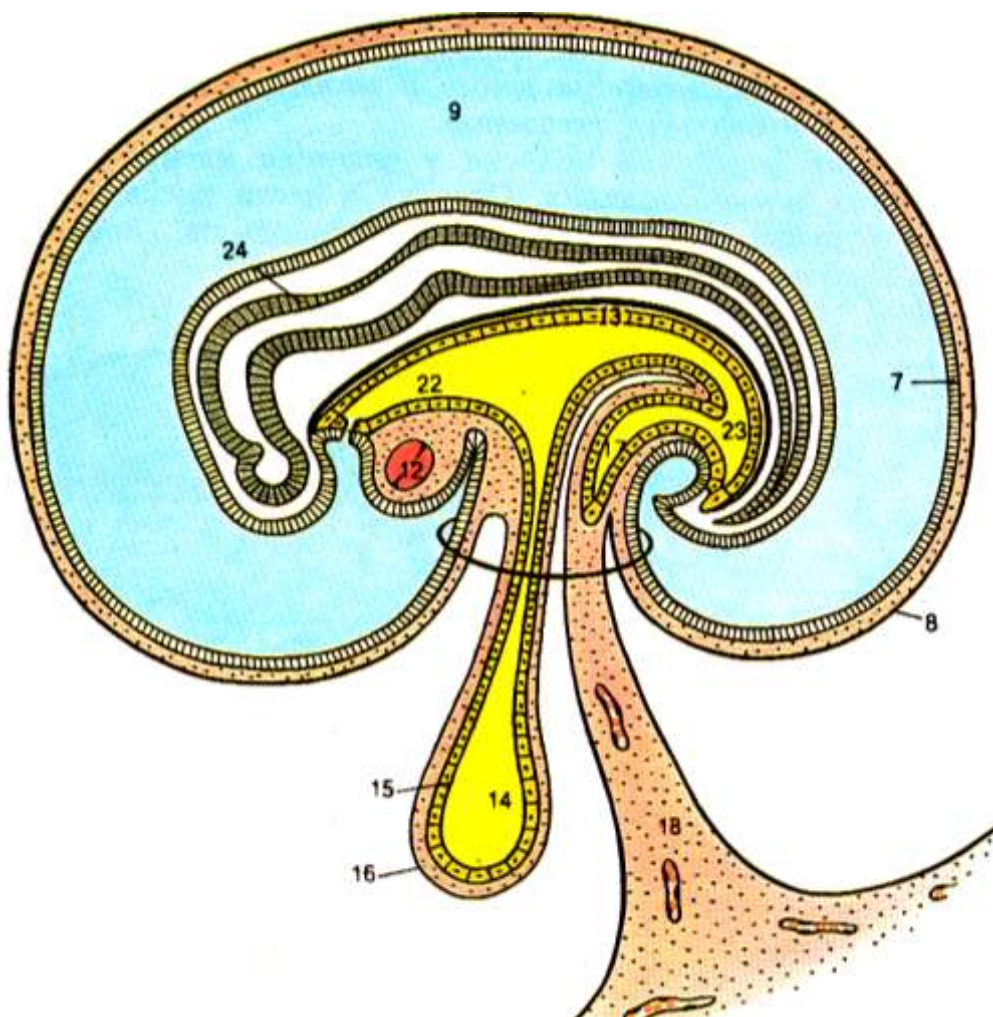
**4-эктодерма. 5-полость амниона. 6-нервная пластинка 7-нервный желобок 8-нервный валик. 9-нервная трубка. 10-мезодерма. 11-энтодерма. 12-сомиты. 13-сомитные ножки. 14-эмбриональный целом 15-соматоплевра. 16-сплахноплевра.**

**1-мезодерма амниона 2-эпителий амниона. 3-хорда.**

**4-эктодерма. 5-полость амниона. 6-нервная пластинка 7-нервный желобок 8-нервный валик. 9-нервная трубка. 10-мезодерма. 11-энтодерма. 12-сомиты. 13-сомитные ножки. 14-эмбриональный целом 15-соматоплевра. 16-сплахноплевра.**

**1-мезодерма амниона 2-эпителий амниона. 3-хорда.**

**4-эктодерма. 5-полость амниона. 6-нервная пластинка 7-нервный желобок 8-нервный валик. 9-нервная трубка. 10-мезодерма. 11-энтодерма. 12-сомиты. 13-сомитные ножки. 14-эмбриональный целом 15-соматоплевра. 16-сплахноплевра.**



**Формирование плода и провизорных органов.**

**25-рис. Дифференцировка зародышевых листков: образование первичной зачатки. Провизорные органы : амнион, аллантоис, желточный мешок. 7-эктодерма амниона. 8-мезодерма амниона 9-амниотическая полость. 12-зачаток сердца. 13-энтодерма. 14-полость желточного мешка. 15-энтодерма желточного мешка 16-мезодерма желточного мешка 17-аллантоис 18-соединительная ножка 22-передняя кишка 23-задняя кишка 24-нервная трубка.**

### **Провизорные органы**

Внутриматочный характер развития эмбриона требует быстрого установления связи между ним и матерью. Поэтому появляются и быстро дифференцируются ткани, предназначенные для выполнения этих функций.

Эти органы носят название провизорных органов, к ним относятся: **хорион; амнион; желточный мешок; аллантаис**(25,26-рис).

**26-рис. Зародыш человека на стадии образования туловищной складки и внезародышевых органов** (схема по

П.Петкову). 1-

симпластотрофобласт.

2-цитотрофобласт. 3-

внезародышевая

мезодерма. 4-место

амниотической ножки.

5-первичная кишка. 6-

полость амниона. 7-

эктодерма амниона. 8-

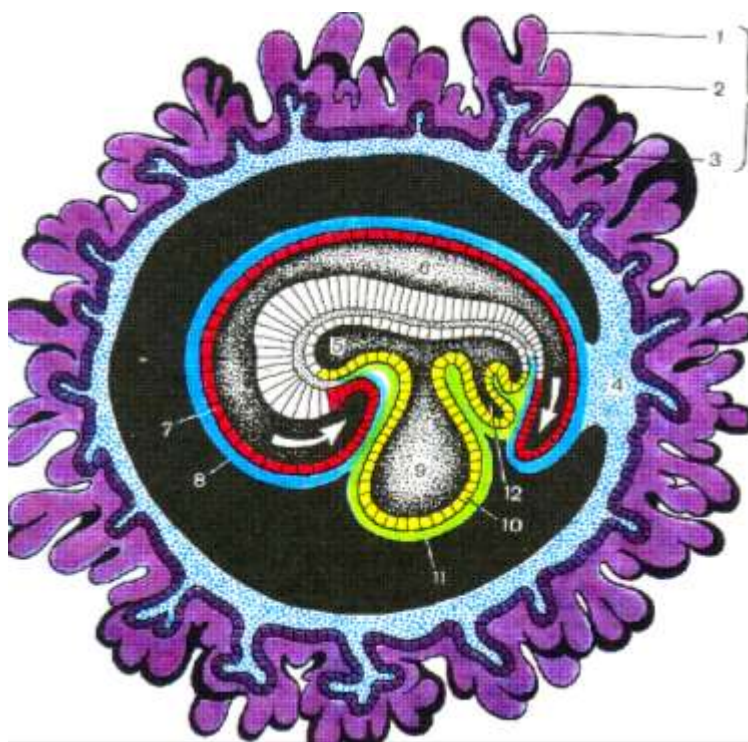
внезародышевая

мезодерма амниона. 9-полость желточного мешка. 10-энтодерма

желточного мешка.11-внезародышевая мезодерма желточного

мешка. 12-аллантаис. Стрелками обозначено направление

образования туловищной складки.



Они образуют оболочки зародыша, связывают его с организмом матери и выполняют некоторые специальные функции. **Первым** из провизорных органов **образуется хорион.**

Слизистая оболочка матки к моменту имплантации отекает и утолщается, слизистые железы достигают максимальной секреторной активности. При погружении бластоцисты в слизистую оболочку матки, ферменты трофобласта разрушают сосуды и железы. При этом образуется кровяная кашица, которая окружает бластоцисту. Кровяная кашица содержит все необходимые питательные вещества, таким образом трофобласт обеспечивает зародыш гистиотрофным типом питания. При погружении в имплантационную ямку питание клеток трофобласта максимально улучшается, что приводит их к митотическому делению. В результате этого образуется новая структура -

симпластотрофобласт, при этом образуются многочисленные выросты - первичные ворсины (27-рис).

**Трофобласт дифференцируется на цитотрофобласт**, который состоит из интенсивно размножающихся клеток. Симпластотрофобласт образуется путем слияния клеток цитотрофобласта

**Строение хориона:** внезародышевая мезенхима; цитотрофобласт; симпластотрофобласт. В последствии из хориона будет формироваться **плодная часть плаценты**. Другая часть отростчатых клеток расслаивает бластоцель разделяя ее на сектора, в результате такого расслоения к гипобласту прилежит пузырек заполненный жидкостью и то же самое к эпибласту. Из краев гипобласта выселяются клетки внезародышевой энтодермы и подрастают у ранее образовавшейся мезенхимальной закладки - **желточного мешка**. Из краев эпибласта выселяются клетки внезародышевой эктодермы, **образуется амнион**.

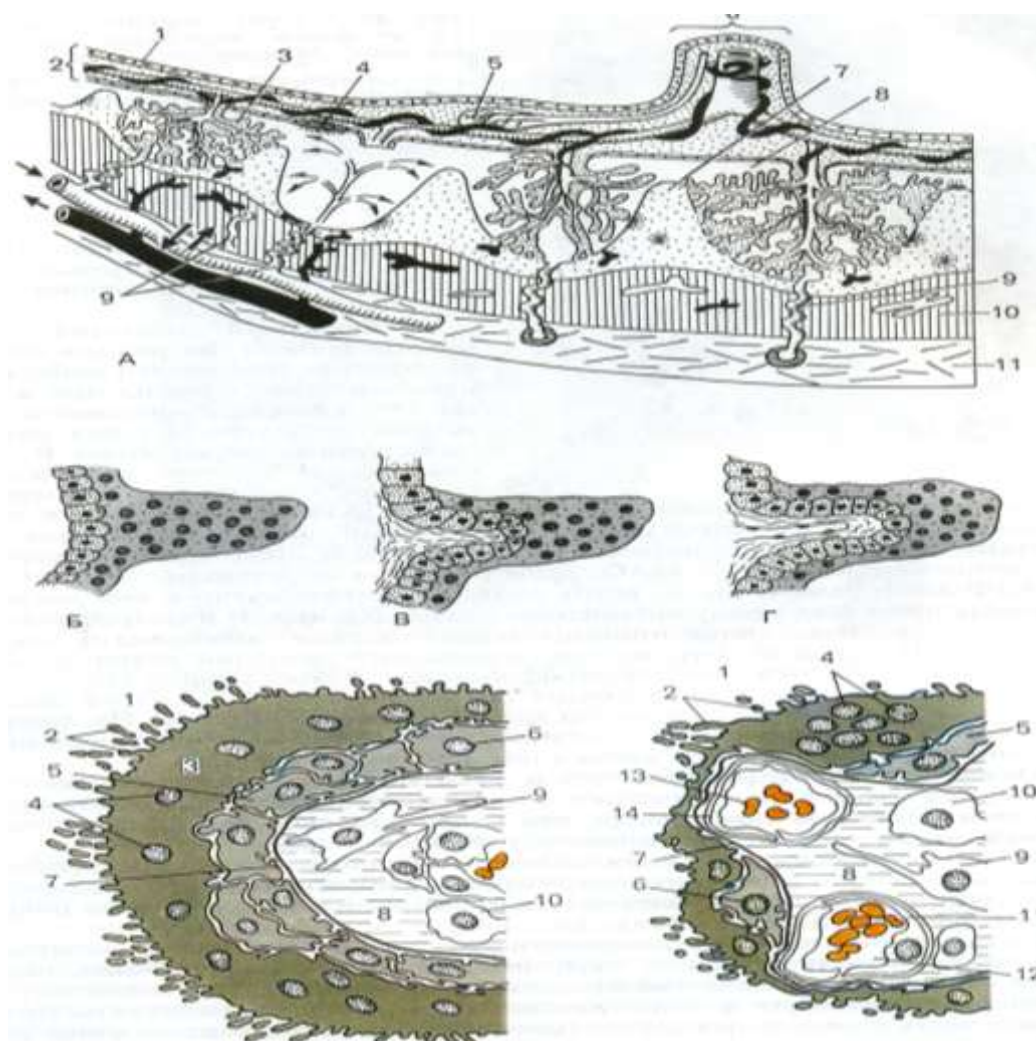
**Амнион** - образующий складки объемистый мешок, заполненный амниотической жидкостью. На брюшной стороне амнион прикреплен к телу зародыша. Сформированный амниотический мешок наполняется жидкостью, защищающей зародыш при сотрясении, позволяющей плоду совершать движения и предотвращающий слипание плода с окружающими тканями. Плод заглатывает амниотическую жидкость, которая таким образом попадает в кишечник. В амниотическую жидкость плод выделяет мочу.

Амнион состоит из: эпибласта - будущая эктодерма; внезародышевая мезенхима; внезародышевая эктодерма.

**Желточный мешок** - вынесенная за пределы зародыша часть первичной кишки. Стенка желточного мешка состоит из двух слоев. Внутренний слой образован внезародышевой энтодермой, а наружный - внезародышевой мезодермой. Складки амниона сдавливают желточный мешок, образуя узкую перемычку, соединяющую его с полостью первичной кишки - желточный стебелек. Эта структура удлиняется и вступает в контакт ножкой

тела, содержащей аллантаис. Желточный мешок обычно полностью зарастает к концу 3-го месяца развития плода.

Задняя стенка желточного мешка к 14-16-му дню развития формирует **небольшой вырост - аллантаис**, образованный внезародышевыми энтодермой и мезодермой. Дистальная часть аллантаиса по мере роста быстро расширяется и превращается в мешок, соединенный с кишкой при помощи ножки. У человека аллантаис рудиментарно участвует в формировании сосудистой сети плаценты. Его проксимальный отдел имеет отношение к образованию мочевого пузыря, что следует учитывать при аномалиях развития этого органа.



**27-рис. Плацента гемохориального типа. Показана динамика развития ворсин хориона. А-строение плаценты (стрелками указана циркуляция крови в сосудах и в одной из лакун, где удалена ворсинка): 1-эпителий амниона 2-хориальная пластинка 3-ворсинка 4-фибриноид 5-желточный мешок 6-пупочный канатик 7-**

перегородка плаценты 8-лакуна 9-спиральная артерия 10-базальный слой эндометрия 11-миометрий. Б-строение первичной ворсины трофобласта (1-я неделя). В-строение вторичной эпителиально-мезенхимальной ворсины хориона Г-строение третичной ворсины хориона – эпителиально-мезенхимальной с кровеносными сосудами (3-я неделя) Д- строение ворсины хориона (3-й месяц) Е-строение ворсин хориона (9-й месяц): 1-межворсинчатое пространство 2-микроворсинки 3-симпластотрофобласт 4-ядра симпластотрофобласта 5-цитотрофобласт 6-ядра цитотрофобласта 7-базальная мембрана 8-межклеточное пространство 9-фибробласт 10-макрофаги (клетки Кащенко-Гоффбауэра) 11-эндотелиоцит 12-просвет кровеносного сосуда 13-эритроцит 14-базальная мембрана гемокапилляра (по Э.М. Швиртсу).

### Функции провизорных органов

\*хорион выполняет защитную, трофическую, эндокринную, экскреторную функции;

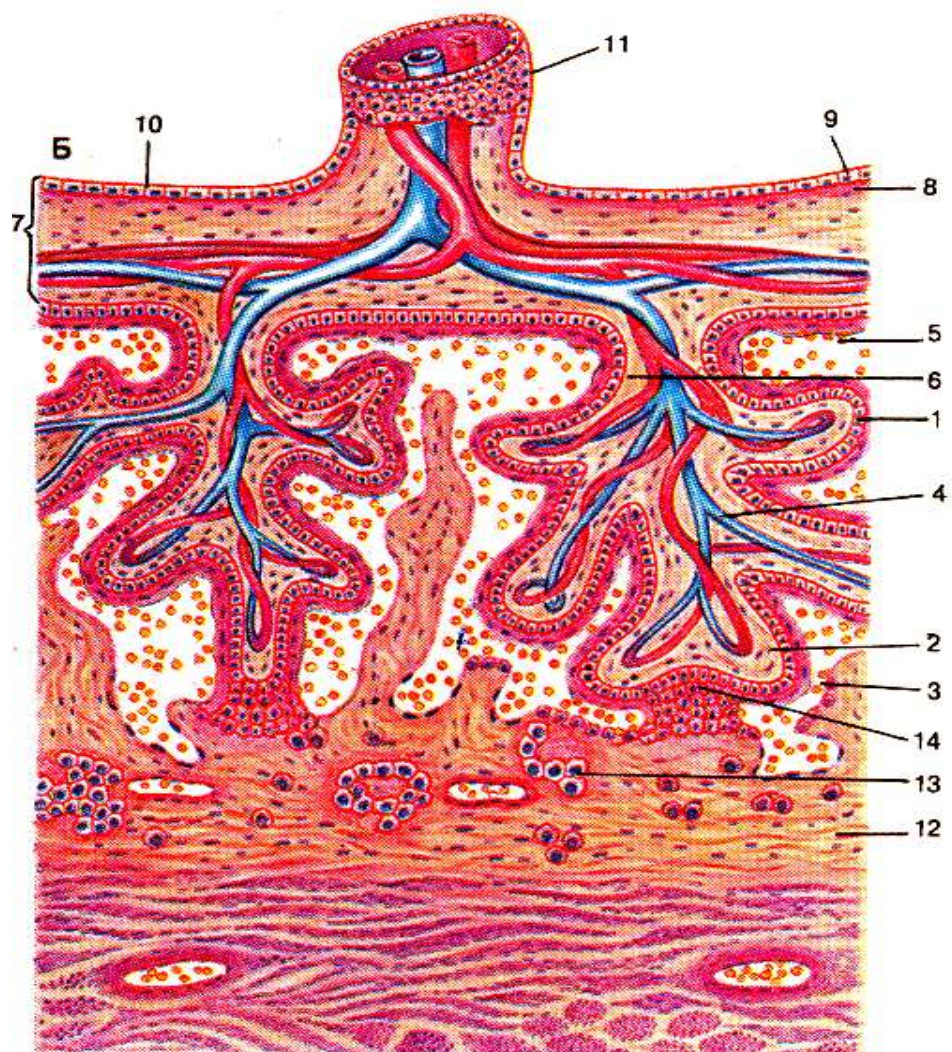
28-рис.

\*желточный

мешок

участвует в  
образовании  
первичных  
кровеносных  
сосудов и  
первичных  
половых  
клеток;

\*амнион -  
выработка  
колоплодных  
вод, защита  
плода от  
механических  
повреждений,  
поддержание  
определенной  
концентрации  
солей в



околоплодных водах;\*по аллантоису прорастают первичные кровеносные сосуды из зародыша к хориону, формируя плацентарный круг кровообращения.

**На рис-28 показана сформированная плацента**

**28-рис.** Схема строения плаценты 1- терминальная ворсинка хориона 2-соединительная ткань ворсинки 3-синцитиотрофобласт 4-капилляры 5-межворсинчатое пространство 6- 7-хориальная пластинка 8-соединительная ткань амниона 9-эпителий амниона. 10-амнион 11-пупочный канатик 12-соединительная ткань эндометрия 13-децидуальные клетки 14-цитотрофобласт

### **3.4. Гистогенез и органогенез**

Каждая клетка развивающегося зародыша содержит определенный набор генов - геном, совокупность генов организма - генотип.

В основе гистогенеза лежат следующие процессы: **пролиферация - размножение; рост; эмиграция; индукция; детерминация; дифференцировка.**

**Различают энтодерму** кишечную и желточного мешка. Из **кишечной энтодермы** развивается эпителий желудочно-кишечного тракта и крупные пищеварительные железы, печень, поджелудочная железа. Желточная энтодерма дает начало первичным клеткам крови и половым клеткам.

**Различают эктодерму кожную, нейроэктодерму и внезародышевую эктодерму.** Из кожной эктодермы развиваются эпидермис, волосы, ногти и железы кожи. Из нейроэктодермы развивается нервная трубка и ганглиозная пластинка. Из внезародышевой эктодермы развивается соединительная ткань.

Из мезодермы –дерматомов- сомитов образуется **дерма кожи, из миотомов- сомитов поперечно-полосатая мышечная ткань, из склеротомов- сомитов - костная и хрящевая ткани.** Из париетального листка спланхнотома развивается серозная оболочка брюшины, плевры, перикарда, из висцерального листка спланхнотома - эндокард, миокард. **Из мезенхимы** зародыша

образуются все виды соединительной ткани, гладкая мышечная ткань, кровеносные сосуды.

**Критические периоды онтогенеза:** гаметогенез; оплодотворение; имплантация - 7-8 сутки; плацентация - 3-8 недели; период усиленного роста головного мозга - 15-20 неделя; дифференцировка полового аппарата - 20-24 неделя; рождение; период новорожденности; период полового созревания.

## 1 У-г л а в а

### ЧАСТНАЯ ЦИТОЛОГИЯ

**Частная цитология изучает морфологические особенности строения и физиологические свойства специализированных клеток, выполняющие жизненно важные функции организма.** В организме многие специализированные клетки образуют специальные органы, некоторые встречаются в одиночном диффузном виде. Без специализированных клеток организм не может существовать. Специализированных клеток можно делить на 8 групп:

- 1. Секреторные клетки**
- 2. Всасывающие клетки,**
- 3. Транспортные клетки**
- 4. Сокращающиеся клетки,**
- 5. Импульс образующие и импульс проводящие клетки**
- 6. Иммунные клетки.**
- 7. Реснитчатые клетки**
- 8. Половые клетки**

Следует отметить, что некоторые функции, как секреция, всасывание, сокращение, транспорт могут происходить и в других клетках, но это их не основная функция. Например, гладкие миоциты, клетки протоков способны секретировать, и некоторые другие клетки способны к сокращению, миграции, но это не является их специфической функцией.

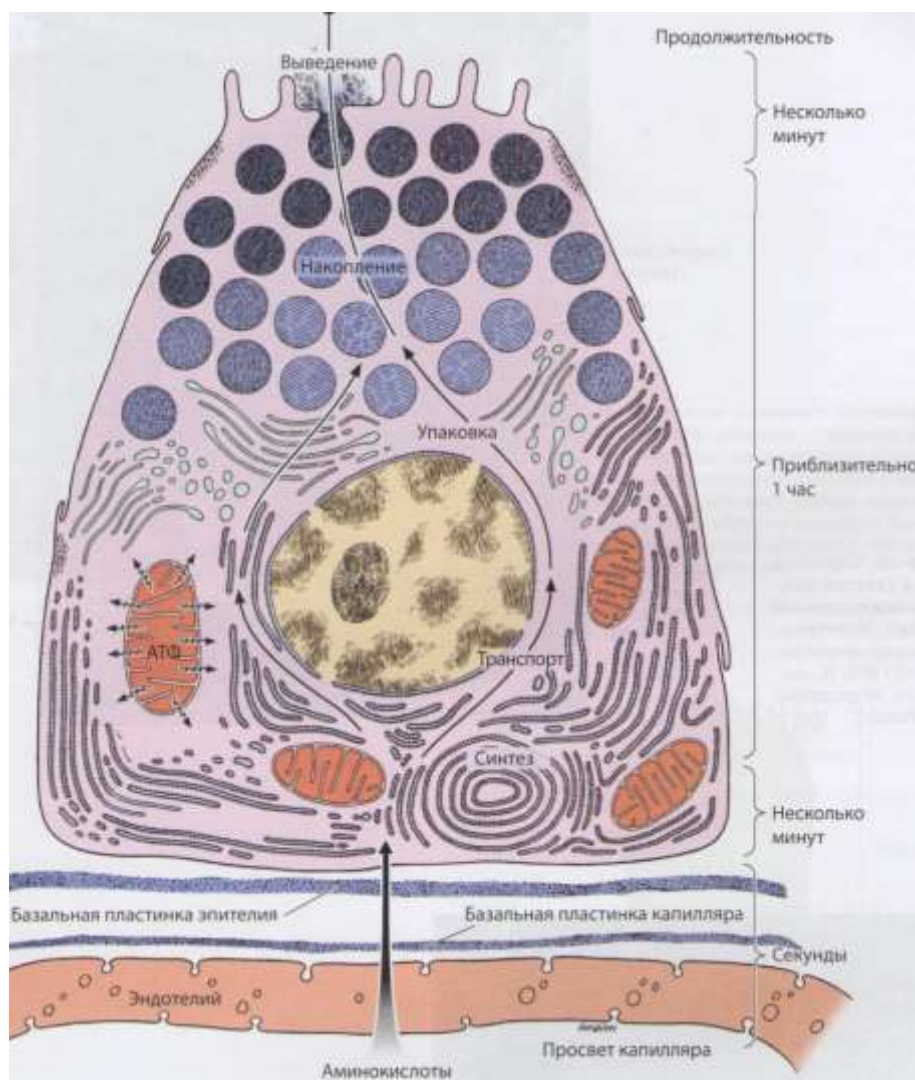
#### **4.1. Секреторные клетки.**

**Общая характеристика.** Секреторные клетки вырабатывают секрет (гормоны, ферменты, слизи, ионы и др. биологические активные вещества) и называются glanduloцитами –секреторными клетками. Общими для этих клеток являются: наличие в цитоплазме секреторных гранул и развитие органелл, участвующие в выработке того или иного секрета.

В зависимости от строения и куда выделяется секрет, они делятся на **экзокриноциты** и **эндокриноциты**. Секрет экзокриноцитов выделяется наружу, или в полость (оттуда в протоки), или сразу в протоки или на поверхность органа. Секрет эндокриноцитов выделяется в кровеносные капилляры, или в лимфу, или в интерстиций –окружающую соединительную ткань.

**Гландулоциты** по расположению могут встречаться одиночными или образуют органы , которые называются железами.

**Экзокриноциты.** Они находятся на базальной мембране, имеют полярность, имеют различные формы , от цилиндрических до округлой формы, на апикальной цитолемме могут встречаться микроворсинки (29-рис), разной высоты и разного размера, обязательными являются наличие секреторных гранул в апикальной части цитоплазмы, **гранулы различного размера и плотности в зависимости от стадии секреторного цикла**, иногда встречаются клазматозные структуры.



29-рис. Схема строения

секреторной клетки (поджелудочной железы). Обратите внимание на выраженную полярность клетки, в которой обширная грЭПС занимает базальную часть, а комплекс Гольджи и зимогенные гранулы – апикальную. Справа приведена шкала, которая указывает на примерное время, необходимое для каждого этапа синтеза и секреции.

Экзокриноциты классифицируются на одиночные и органообразующие. Процесс образование секрета –секреторный цикл имеет фазовый характер и состоит из нескольких этапов:

- фаза поглощение необходимого материала ,
- фаза образование секрета ,
- фаза накопление секрета,
- фаза выделение секрета,
- фаза восстановление.

Секреторный конвеер- это цепь структур, участвующих в секреторном цикле.

Типы выделения секрета в различных клетках разные: мерокриновые-без разрушения апиткальной цитолеммы, , апокриновые – с разрушением апикальной цитолеммы, , и голокриновые-полным разрушением клетки (30-рис).

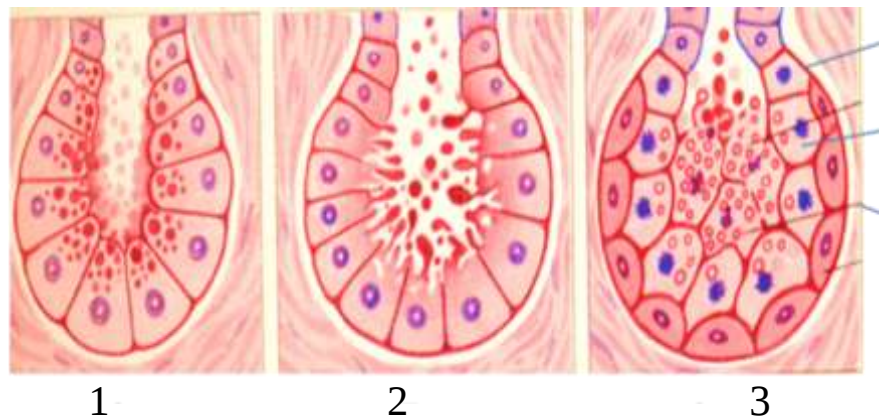
**30 -рис.**

**1- мерокриновый**

**2-апокриновый**

**3-голокриновый**

**тип секреции**



**1. Одиночные- они в основном встречаются в составе тканей органов. К ним относятся:**

### **1.1. Бокаловидные клетки**

**Бокаловидные клетки** ( сами клетки похоже на бокал) находятся в эпителии кишечника( 30а -рис), дыхательных путей, протоков и выделяют слизь-мукополисахарида на поверхность эпителия , которая защищает эпителия и подлежащие ткани от инфекционного, токсического, механического воздействия. Бокаловидные клетки в тонкой кишке участвуют в

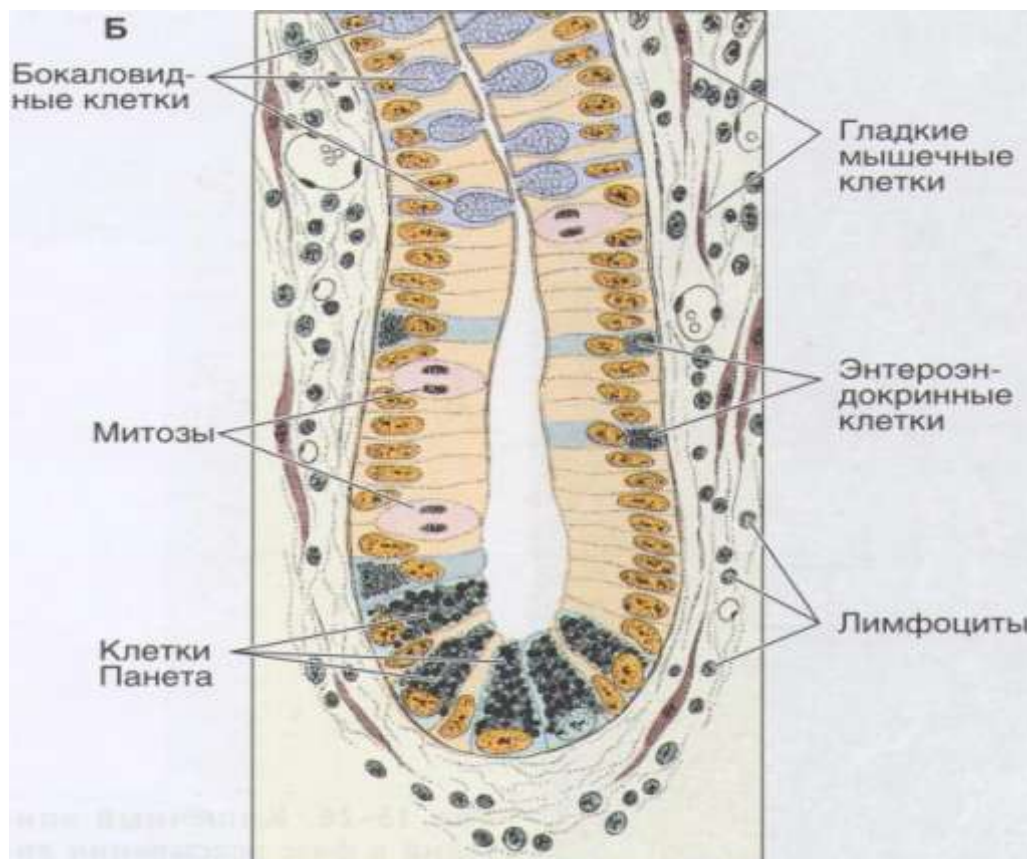


пищеварении, в дыхательных путях имеет защитный характер. Слизь содержит иммуноглобулин А, участвующий в иммунном процессе.

**30а-рис. Бокаловидная клетка (с видоизменением. Л.К.Жункейра, Ж.Карнейро, 2009 )**

### **1. 2. Клетки Панета**

**Клетки Панета** ( клетки с **ацидофильными гранулами**, описал впервые немецкий учёный Панет Йозеф), располагаются (группами или поодиночке) на дне крипт кишечника(30а-рис). Апикальная цитоплазма содержит плотные гранулы, Клетка вырабатывает фермент дипептидазу, расщепляющую дипептиды до аминокислот, лизоцим действующий антимикробно. В цитоплазме обнаружены ионы цинка и ряд кислых фосфатаз. Ацидофилия клетки связана с белком( больше аргинином).



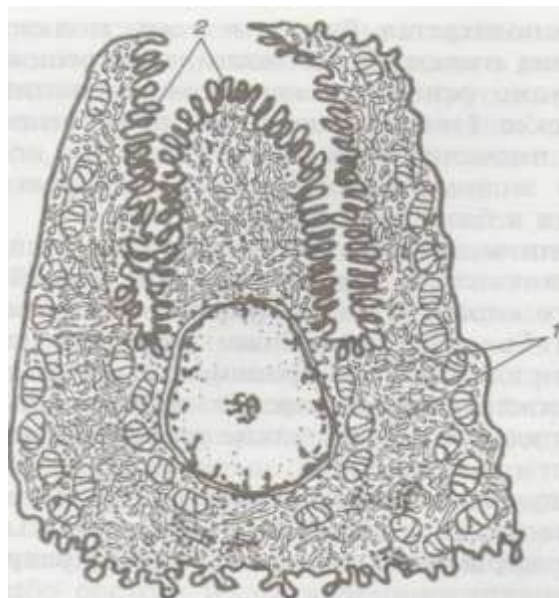
**30б – рис. Кишечная крипта (Л.К.Жункейра, Ж.Карнейро, 2009 )**

### **1.3. Ионообразующие клетки.**

Ионообразующие клетки встречаются в желудке и собирательных канальцах почки. В желудке они называются **париетальными** или **обкладочными клетками** и часто лежат поодиночке. Цитоплазма их окрашивается оксифильно, имеют одно или два ядра округлой формы. Цитоплазма содержит систему внутриклеточных канальцев с многочисленными микроворсинками, много митохондрий и гладких везикул (30б -рис). Роль париетальных клеток заключается в выработке ионов водорода и эти ионы соединяясь с ионами хлора образуют соляную кислоту.

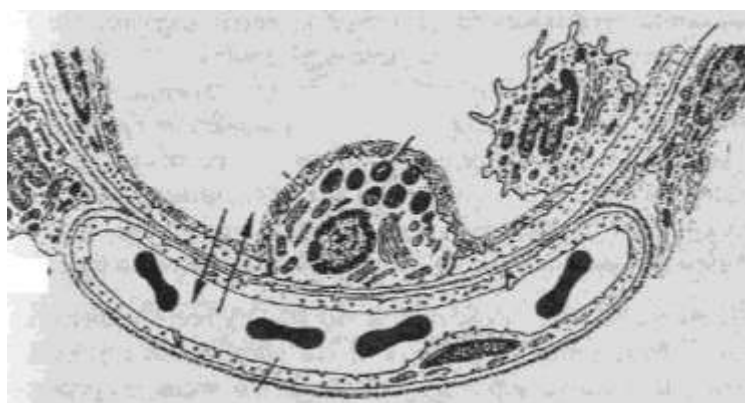
Аналогичные по строению клетки имеются в собирательных трубках почки и их называют **темными клетками**. Они вырабатывают ионы водорода для подкисления мочи.

30б-рис. Ультраструктура париетальной (обкладочной) клетки дна желудка: 1-АЭС. 2-микроворсинки, вдающиеся в просвет внутриклеточных канальцев.



#### 1.4. Альвеолоциты 2- типа

**Альвеолоциты 2- типа называются секреторными клетками альвеол.** Эти клетки (ещё называются **пневмоцитами 2 – типа**) имеют кубическую форму, на апикальной поверхности имеют микроворсинки вырабатывают сурфактант, вещество предотвращающий спадения альвеол после выдоха, проникновения через альвеол микроорганизмов из ыдыхаемого воздуха и переход



жидкости из окружающих капилляров в альвеолы. Цитоплазма клеток кроме органелл, характерных для секретирующих клеток, имеют осmioфильные пластинчатые тельца которые вырабатывают секрет(30в-рис).

**30в-рис .** На рисунке показана часть альвеолы.

1- алвеолоцит 2 типа.

### 1.5. Клетки Клара

**Клетки Клара** ( впервые описал австрийский учёный Клара Макс) –это безреснитчатая клетка терминальной бронхиолы легких, форма куполообразная, ресничек не содержит в апикальной цитоплазме содержит плотные гранулы , а гранулы – специфический белок (ферменты), участвующие в детоксикации. Клетки Клара содержит множество пузырьков и мультивезикулярных телец(30г-рис).

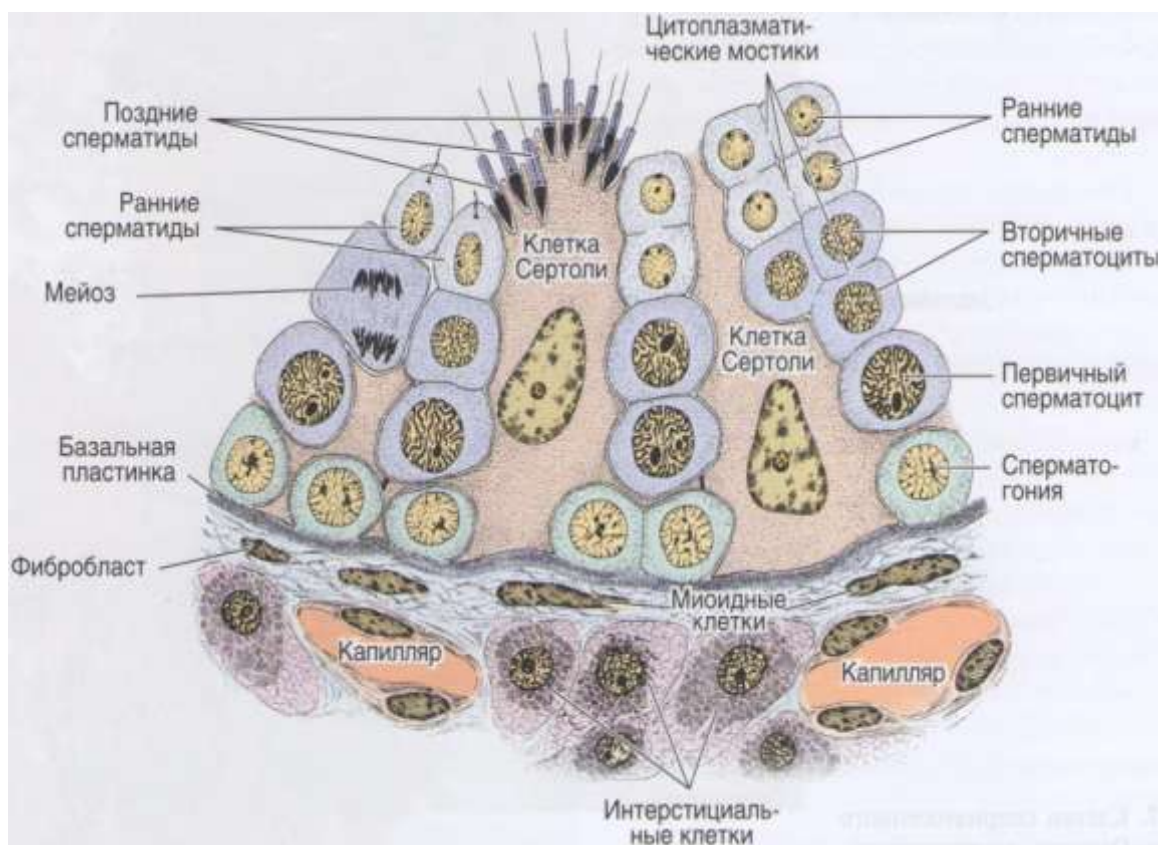
30г-рис. Клетки Клара в эпителии терминальной бронхиолы. Эти клетки содержат секреторные гранулы и имеют выпуклую апикальную поверхность.



### 1.6. Сустентоциты - клетки Сертоли

Эти клетки ( впервые описаны итальянским учёным Сертоли Энрико в 1865 году) синтезируют андроген связующий белок – АСБ, транспортирующий мужской половой гормон-тестерон к сперматидам, после чего сперматиды превращаются в сперматозоиды – в зрелые половые клетки.

Клетки имеют пирамидную форму(30д-рис). Лежат на базальной мембране, среди сперматогенного эпителия в семенных извитых канальцах яичка.



30-рис.1-Сустентоциты в составе сперматогенного эпителия

В цитоплазме хорошо развита агрулярная эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи. Обнаруживаются включения липидов, углеводов,, липофусцина.

Клетки соединяясь между собой при помощи отростков (плотными конктами) образует два отдела - наружный и внутренний) этих отделах лежат сперматогенные клетки. Клетки верхнего отдела питаются за счет клеток Сертоли и поэтому они эти клетки называются поддерживающими. Кроме этого сустентоциты способны к фагоцитозу, создают микросреду и для образования половых клеток и изолируют их от внешних антигенов.

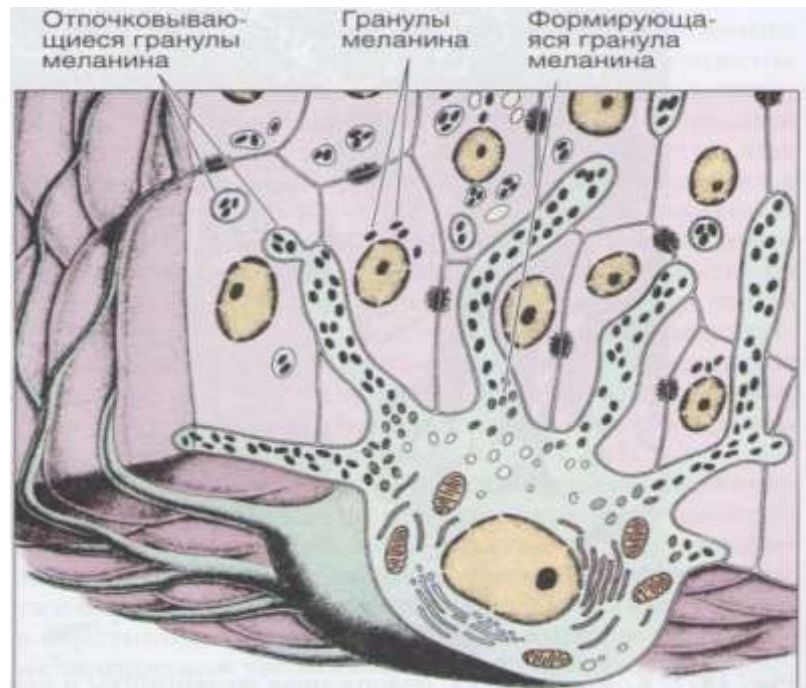
К секреторным экзокриноцитам можно отнести **фибробластов** ( вырабатывают межклеточное вещество соединительной ткани), **хондробластов** ( вырабатывает межклеточное вещество хрящевой ткани), **остеобластов** (вырабатывает межклеточное вещество костной ткани), дентинобластов ( вырабатывает дентин).

## 1.7. Меланоциты

**Меланоциты –меланин (пигмент) вырабатывающие клетки, располагаются в сетчатке глаза, в сосочках молочной железы (тут образуют пигментную ткань), так же в составе эпидермиса (30д-рис)**

**Кожи. Клетка отростчатая . Гранулы пигмента имеют черноватый цвет и в основном находятся в отростках клетки. Они опрееляют цвет кожи.**

**30д-рис.** Меланоцит среди эпителиоцитов эпидермиса кожи., в отростках гранулы меланоцита.



**11.**

**Органообразующие экзокриноциты**

**2.1.Образуют самостоятельные**

**железистые органы:** печень , слюнные железы, экзокринная часть поджелудочной железы и т.д.

**2.2. Образуют железы в составе органов:** дуоденальные (Бруннеровы-впервые описал Бруннер Йохан, швейцарский учёный в 1672 г.) железы располагаются в подслизистой основе 12-ти перстной кишки, желудочные железы - в желудке, пищеводные железы - в пищеводе и т.д.

### **1.8. Эпендимоциты**

Эпендимоциты выстилают спинномозговой канал и желудочки мозга, клетки цилиндрической формы. Вырабатывают спинномозговую жидкость, большинства из них имеют подвижные реснички, вызывающие ток жидкости. Среди эпендимоцитов имеются клетки –таннициты , лишенные ресничек и базальная часть этих клеток имеют длинный отросток , связывающий с нейронами.

**Э н д о к р и н о ц и т ы.** Они часто имеют округлую (иногда овальную) форму , редко находятся на базальной мембране, их секреторные гранулы распространены по всей цитоплазме, гранулы различного размера и плотности в зависимости от стадии секреторного цикла. Эндокриноциты делятся на : **одинокые и органообразующие.**

### **1. Интерстициальные клетки Лейдига**

. Клетки Лейдига располагаются между петлями семенных извитых анальцев (впервые описал фон Лейдиг, немецкий учёный в 1850 году), Клетки крупные, расположены вокруг капилляров, цитоплазма ацидофильная, содержит многочисленные митохондрии с трубчатыми и везикулярными кристами, хорошо развита гладкая эндоплазматическая сеть Клетки Лейдига вырабатывают мужской половой гормон-тестостерон

### **2.Секреторные клетки предсердия сердца**

Предсердные миоциты сердца имеют отростчатую форму, и меньше размеров. И меньше митохондрий, миофибрилл и саркоплазматической сети, плохо развита Т система.. В цитоплазме хорошо развита гранулярная эндоплазматическая сеть и аппарат Гольджи и секреторных гранул. Гранулы содержат гормоноподобное вещество – натрий уретический фактор, который участвует в регуляции внеклеточной жидкости и уровня кровяного давления.

### **3.Одиночные гормонпродуцирующие клетки -- апудоциты.**

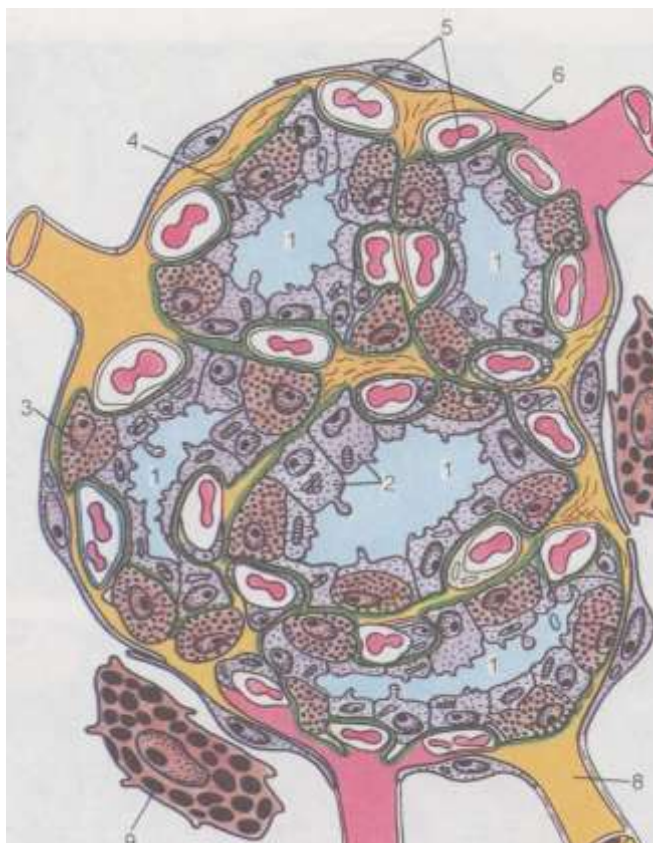
Эти железистые клетки содержатся в слизистой оболочке желудочно- кишечного тракта, , дыхательных, мочевых путей и в нервной ткани( разновидности этих клеток достигает более 20 видов и образует диффузную эндокринную систему – ДЭС или апудсистему). Апуд система –это совокупность эндокринных клеток, секретирующие пептидные гормоны. Этим клеткам присущи способность поглощать и декарбоксилировать предшественники аминов( англ. сокращ.АПУД). Для этих клеток характерны наличие специфических гранул, секретировать различных гормоноподобных веществ, которые оказывают местное

регулирующее действие. Описание структуры и функции клеток апудоцитов различных органов даётся в соответствующих главах.

#### 4. Кальциноциты щитовидной железы.

Эти клетки называются парафолликулярными эндокриноцитами или калциноцитами (К клетки) и располагаются между фолликулами или в стенке фолликулов щитовидной железы среди клеток-тироцитов (30е-рис). Они крупнее тироцитов, секреторные гранулы густо

**30е-рис.** Обратите внимание на гранулосодержащие клетки номером 3. Строение микродольки щитовидной железы (по Н.П.Федченко). А-схема. полость фолликула. 2- фолликулярные эндокриноциты (тироциты). 3- парафолликулярные эндокриноциты (кальцитониноциты). 4- базальная мембрана. 5- гемокапилляр. 6- соединительнотканная оболочка микродольки. 7-артериола. 8-лимфокапилляр. 9-тучная клетка.



1-

заполняют цитоплазму, у них хорошо развиты гранулярная эндоплазматическая сеть и аппарат Гольджи, вырабатывают гормон кальцитонин, соматостатин. Гормон кальцитонин увеличивает концентрацию кальция в крови.

#### 5. Эпителиоретикулоциты вилочковой железы

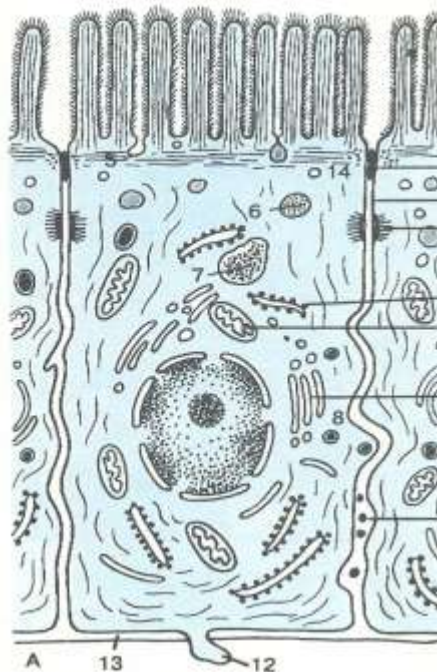
Известно, что Т-лимфоциты дифференцируются в тимусе в интердигитирующих клетках («клетках нянечек»), стимуляция этого процесса происходит при помощи гормонов тимопоэтина, тимозина, тималина, которые вырабатываются

эпителиоретикулоцитами железы. Эти клетки имеют звездчатую форму, цитоплазма имеет тонофибриллы(поэтому называются эпителиальными клетками), секреторные гранулы.

К эндокринным секреторным клеткам можно отнести миоэпителиодных клеток(ренин образующие клетки) почки, так же по характеру секреции тучных и плазматических клеток соединительной ткани. Они будут описаны в соответствующих главах .

#### 4.2. Всасывающие клетки

Всасывающие клетки находятся в тонкой кишке, в почечных канальцах и желчном пузыре. Они часто бывают цилиндрические, имеют полярность , лежат в базальной мембране, и самое главное-в **апикальной поверхности имеют щеточную каемку, состоящую из плотно лежащих микроворсинок. (31 рис).** Количество микроворсинок бывают от 2 до 4 тысяч и они увеличивают всасывающую поверхность, высота микроворсинок колеблется от 0.5 до 1.5 микрон, а их диаметр доходит до 1 микрона. Матрикс микроворсинок плотнее цитоплазмы и состоит из плотно упакованных фибрилл, идущих



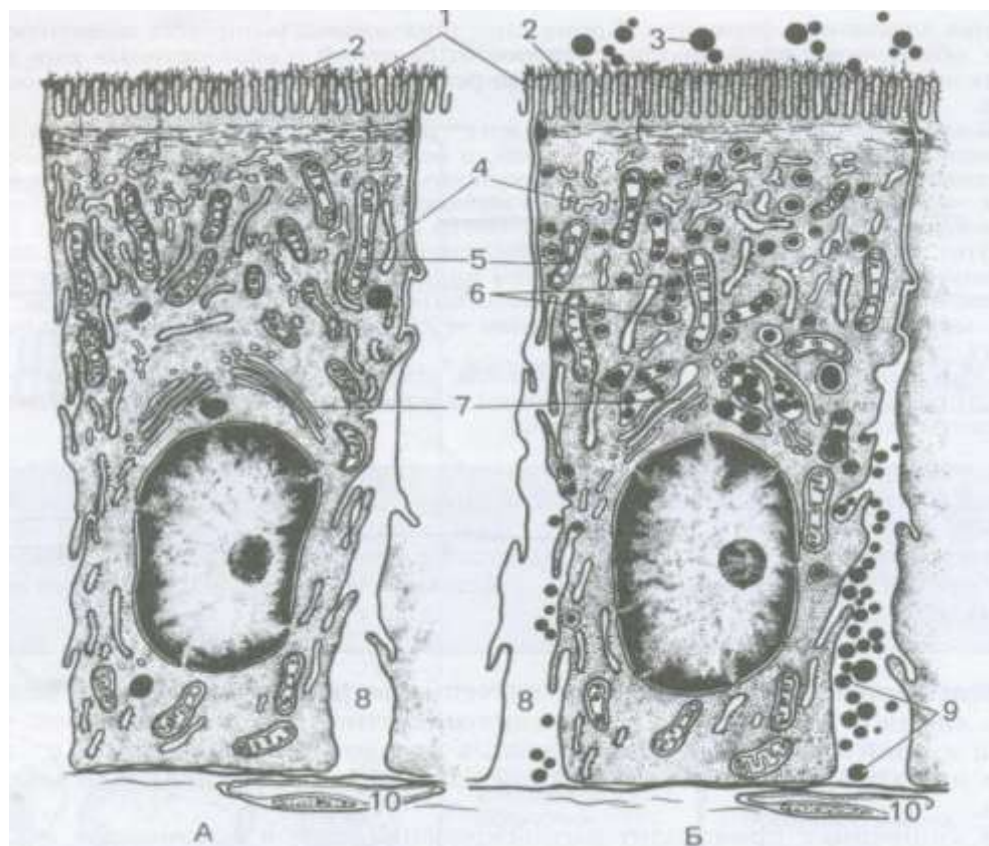
#### 31-рис.Каемчатая клетка.

Сверху -ультрасхема, снизу - ТЭМ.

параллельно длиной оси. На поверхности щеточной каемки находятся пищеварительные ферменты, которые расщепляют пищевой химус до мономеров. Мономеры при помощи активного транспорта поступают внутрь клетки. Углеводы и белки переходят в кровь транс целлюлярно, а жиры через латеральной поверхности (32-рис).

Следовательно, каемка не только увеличивает резорбирующий поверхность и участвует в переваривании подлежащих всасыванию веществ. Образующие мономеры транспортируются внутрь клетки. Плазматическая мембрана боковых поверхностей эпителиальных клеток вблизи их свободной поверхности образуют зону сцепления. Далее имеются простые контакты, десмосомы, интердигитации, в нижних частях имеются межклеточные лакуны. Большинство органелл находятся в надядерной зоне.

**32-рис. Процесс всасывания жира через эпителий тонкой кишки. А) каемчатый эпителиоцит после голодания животного Б) каемчатый эпителиоцит после приёма жирной пищи (схемы по Карделю и др. с изменениями) В) хиломикроны в лимфокапиллярах**



подслизистой основы двенадцатиперстной кишки крысы через 6ч после приёма пищи (по А. Н. Яцковскому): 1-микроворсики

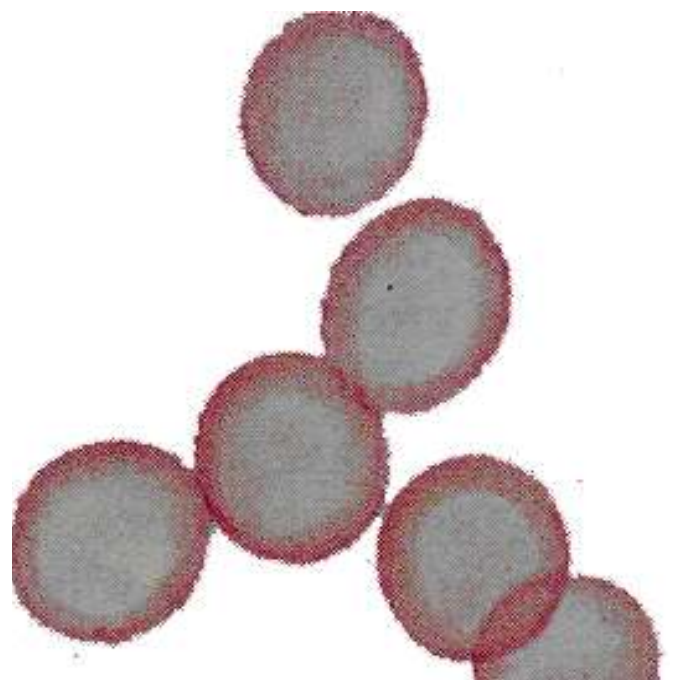
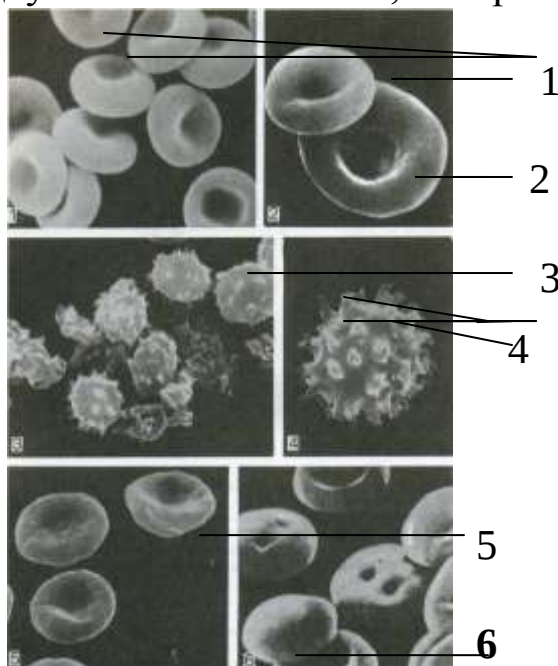
исчерченной каемки 2-гликокаликс 3-капли липидов 4-эндоплазматическая сеть 5-митохондрии 6-хиломикроны 7-аппарат Гольджи 8-межклеточное пространство 9 (10)- хиломикроны, поступающие через межклеточное пространство в лимфатическом капилляре 11-хиломикроны в соединительной ткани 12-хиломикроны в лимфокапилляре

### 4.3.Транспортные клетки.

К ним относятся эритроциты. Эритроциты человека это- без ядерные клетки (33-рис). Основной функцией эритроцитов является перенос кислорода от альвеол легких к тканям, углекислого газа от тканей к альвеолам. Транспортная функция - это перенос различных веществ: кислород, углекислый газ, питательные вещества , гормоны и.т.д. В транспорте веществ имеет значение специальные белковые молекулы мембраны и гемоглобин эритроцита.

Эритроциты имеют форму диска (80%) и называются дискоцитами, встречаются другие формы(33-рис) . В эритроцитах содержится 60 % воды и 40% сухого остатка. В патологии встречаются различные аномальные формы их.

Количество эритроцитов у мужчин  $4,0-5,0 \times 10^{12}/л$ , у женщин  $4,9-4,7 \times 10^{12}/л$ , количества гемоглобина 120-160 г/л. Гемоглобин состоит из белка глобина и 4 молекул гемма. Гем содержит двухвалентное железо, которое участвует в транспорте газов.



**33-рис. Эритроциты и их различные формы.** 1-дискоциты. 2-дискоцит-макроциты

3,4,эхиноциты.5-стоматоциты. 6-сфероциты.

Соединение гемоглобина с кислородом-оксигемоглобин происходит в капиллярах легких. Гемоглобин имеет более 15 видов белка глобина и встречается фетальный. К моменту рождения ребенка НбФ-фетальный гемоглобин составляет 80%, а НвА -20% У взрослых НвФ-фетальный гемоглобин около 2% .

В крови встречаются до 5,0% молодые эритроциты-ретикулоциты , бедных гемоглобином. Продолжительность жизни эритроцитов около 120 дней , ежедневно разрушаются около 200 млн эритроцитов. Освоболившиеся при этом железо используется для образования новых эритроцитов.

#### **4.4. Сократительные клетки**

Сократительные мышечные клетки образуют мышечную ткань. В цитоплазме этих клеток имеется большое количество сократительных белков, которые формируют **сократительные фибриллы–миофибриллы.** **Миофибриллы обеспечивают сокращение мышц и состоят из актиновых-тонких и толстых-миозиновых микрофибрилл.**

Актиновая микрофибрилла состоит из белка актина, и представляет тонкую нить, миозиновая толстая микрофибрилла состоит из белка миозина и она представляет пучок.

В миофибриллах имеется диски, полосы и линий. Это четко видно в кардиомиоцитах и в поперечно полосатой скелетной мышечной ткани.

**I**-изотропный диск-светлый диск представлен только актиновыми нитями.

**A**-диск анизотропный тёмный диск, в области которого имеются актиновые и миозиновые нити. Из-за чередования актиновых и миозиновых микрофибрилл образуется поперечная исчерченность в поперечно полосатых клетках.

**H**-полоска, светлая полоска, располагается в середине A диска , здесь имеются только миозиновые микрофибриллы.

**M**-линия(мезофрагма) –находится в середине H полосы, к этой линии прикрепляются миозиновые нити.

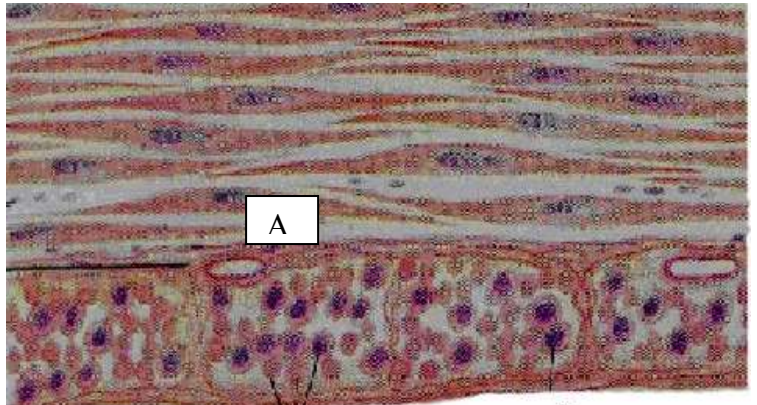
**Z-линия**(телофрагма) находится в середине 1 диска, у к этой линии прикрепляются актиновые нити.

**Саркомер**- это участок мышечного волокна между двумя зет линиями, структурно-функциональная единица миофибрилл поперечно-полосатой мышечной клетки .

Различают следующие мышечные клетки:

- гладкомышечные клетки внутренних органов,
- кардиомиоцит сердца,
- миоэпителиальные клетки желез,
- нейральные клетки роговицы

**4.4.1. Гладкий миоцит** имеет веретеновидную форму(34,35-рис), длиной 20- 500мкм, цитолемма-сартолемма образует многочисленные впячивания- пиноцитозные пузырьки и кавеолы и в них находятся ионы кальция. Актиновые миофиламенты идут в цитоплазме преимущественно продольно или под углом к длинной оси клетки. Места их прикрепления к цитолемме либо друг другу выглядит на электронограмме как электронноплотные тельца. Миозиновые миофиламенты располагаются продольно. При сокращении наблюдается перераспределение актиновых и миозиновых нитей относительно друг друга и актиновые нити смещаются на встречу друг другу, энергия тяги передается на цитолемму и клетка сокращается

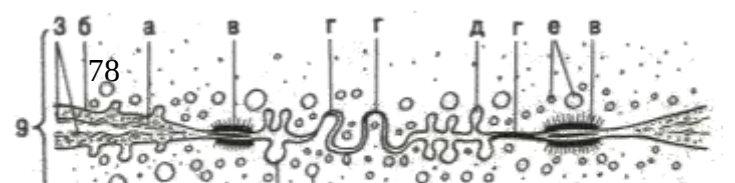
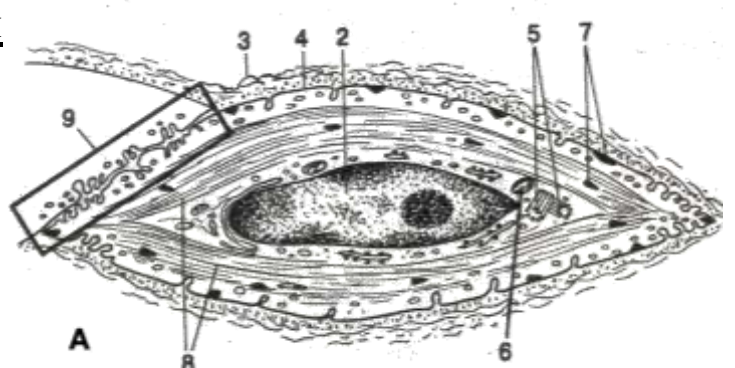


**34-рис. Гладкие**

**миоциты в продольном и поперечном разрезах**

В рис-35 показана ультраструктура гладкого миоцита

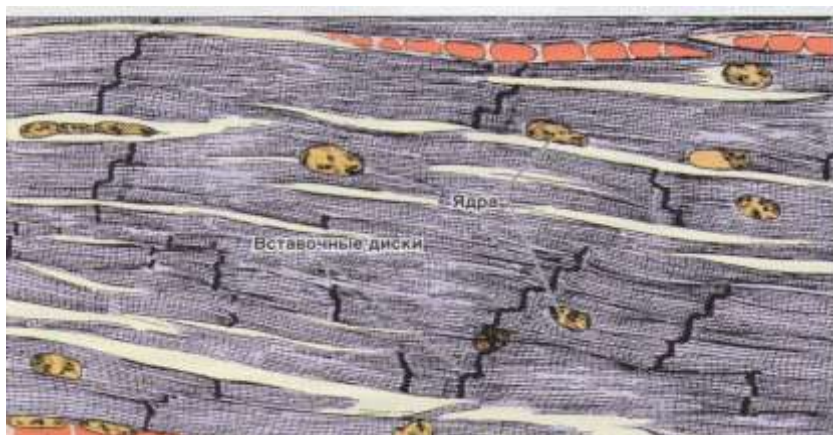
**35-рис. А-гладкий миоцит. Б-места контакта гладких миоцитов.**



Миоциты окружены базальной мембраной, которая состоит из тонких эластических и ретикулиновых волокон. В клетках различают **опорный аппарат**(плотные тельца, сарколемма, базальная мембрана),**трофический аппарат** ( включения, органеллы, ядро) и **сократительный аппарат** (миофибриллы).

**4.4.2. Поперечно-полосатый сократительный кардиомиоцит** имеет удлиненную цилиндрическую форму, их концы соединены вставочными дисками. Диски состоят из десмосомы, интердигитации и нексуса. Клетка имеет боковые аностомозы.. Саркоплазма богата агранулярной сетью, митохондриями, гликогеном.

Агранулярная сеть образует цистерны (компонент Т системы), в которых имеются ионы кальция. Ядро имеет овальную форму(36-рис).

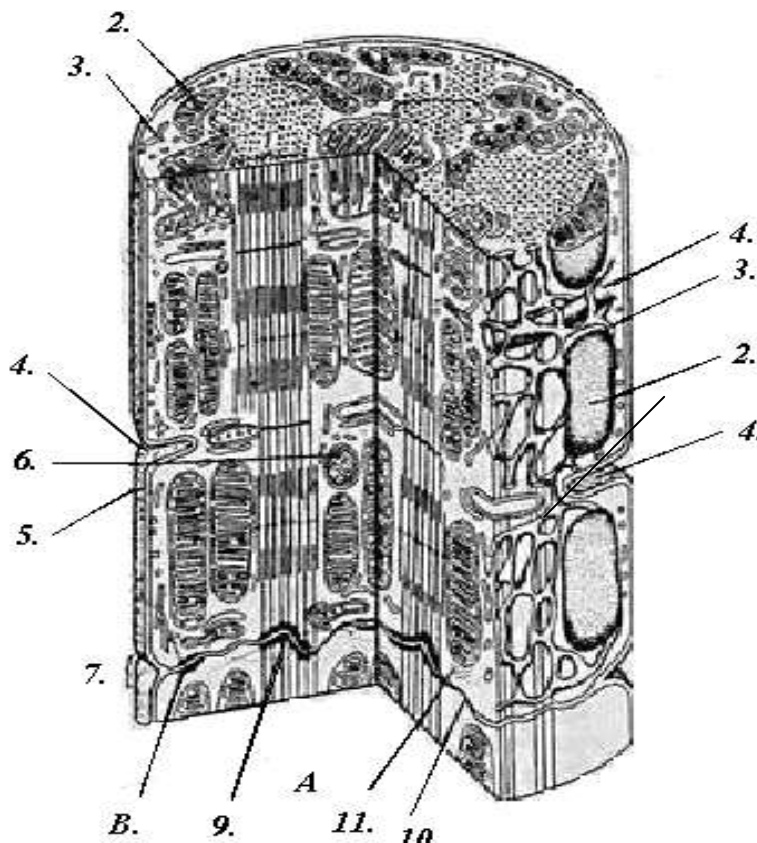


**Рис-36.**Нарисунке на концах цилиндрических клеток –черные извилистые линии-вставочные диски (окр. желез.гем).

В клетках хорошо развиты специальные органеллы – миофибриллы, имеющую поперечную исчерченность. Миофибрилла состоит из актиновых и миозиновых сократительных фибриллярных белков. А места их закрепления образуют телофрагму(зет линия, прикрепленная к цитолемме) и мезофрагму. Участок между двумя телофрагмами называют саркомером. Цитолемма на уровне телофрагм образует впячивание-Т-трубочки (37-рис), вокруг них находятся цистерны и образуется **Т- ситема**, имеющее важное значение в проведение импульса к миофибриллам. В момент сокращения импульс передается к Т системам, освобождаются

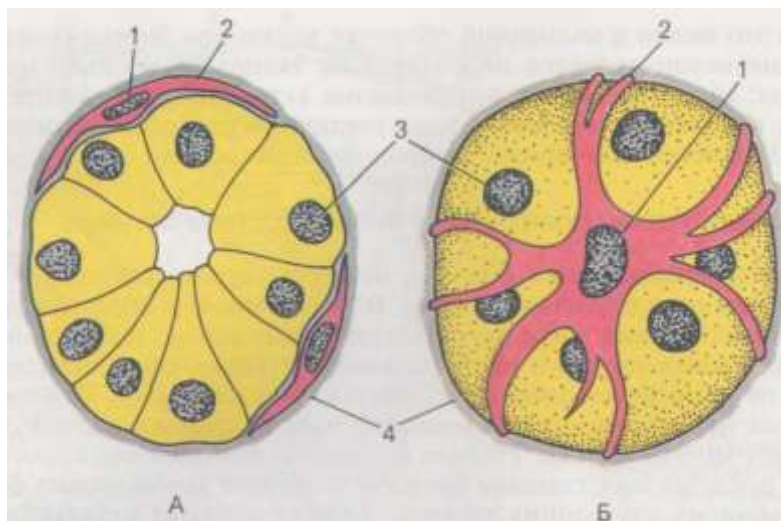
ионы кальция и они вызывают сокращения миофибрилл. При этом нити актина путём скольжения приближаются к Н полоске, и так происходит сокращение клетки. (теория скольжения).

**37-рис** . Строение кардиомиоцита-схема (Ю.И.Афанасьев, В.Л.Горячкина) . 1- миофибрилла ; 2- митохондрий 3 – саркоплазматическая сеть; 4- Т-трубочка ; 5- базальная мембрана . 6 – лизосома; 7- вставочный диск; 8- десмосома, 9- зона прикрепления миофибриллы ; 10 – нексусы; 11- гликоген.



#### 4.4.3. Миоэпителиальные клетки экзокринных желёз.

**Миоэпителиальные клетки** имеют звездчатую форму, имеют отростки, которые охватывают концевые отделы и мелкие протоки желез(37а-рис). В теле клетки находятся ядро и органеллы, а в отростках сократительный



аппарат. Своими сокращениями они способствуют выделению секрета из концевых отделов желез( потовых, молочных, слюнных, слезных).

**37а-рис.** Миоэпителиальные клетки в концевом отделе слюнной железы (по Г.С.Катинасу). А-поперечный срез. Б-вид с поверхности: 1-ядра миоэпителиоцитов. 2-отростки миоэпителиоцитов. 3-ядра секреторных миоэпителиоцитов. 4-базальная мембрана.

#### **4.4.4.Нейральные мышцы роговицы.**

Нейральные мышечные клетки (они развиваются из нервной ткани) отростчатые, в отростках находятся сократительные аппараты, в зависимости от направления отростков клетки бывают суживающие зрачок и расширяющие зрачок.

Миоэпителиальные и нейральные мышцы фактически являются гладкими миоцитами, так как они не имеют исчерченности

### **4.5.Импульсообразующие и импульспроводящие клетки.**

К ним относятся **нейроны-нейроциты**(так же применяется термин **нейрон**). Нейроцитов в зависимости от локализации и функции можно разделить на:

- 1.Нейроциты, образующие органов и ганглий нервной системы. Это типичные нейроциты, образующие головной и спинной мозг, секреторные нейроциты, образующие гипоталамус.
2. Нейроциты, встречающиеся в тканях органов, не относящихся к нервной системе:

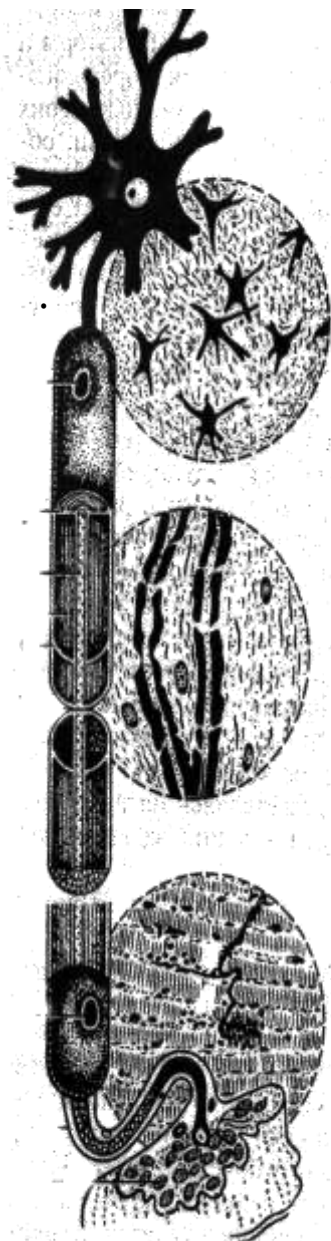
- Проводящие кардиомициты- (Пейсмеккеровые клетки,
- промежуточные клетки и клетки-волокна Пуркинье
- Клетки Меркеля.
- Миф клетка

#### **4.5.1. Типичные нейроциты**

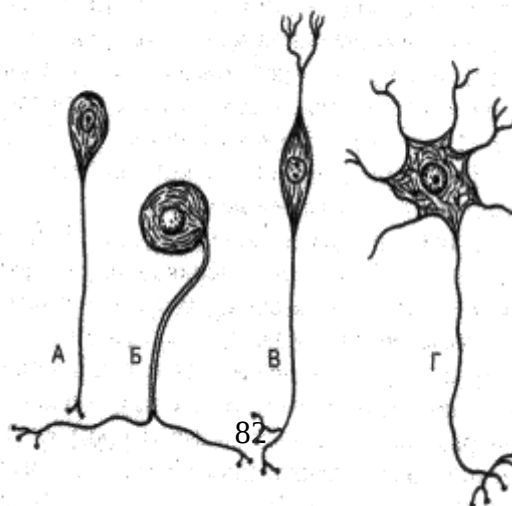
Нейроциты –это клетки неправильной формы , имеют 2 вида отростков –один длинный **аксон или нейрит** , вторые короткие, ветвящиеся отростки-**дендриты**. По количеству отростков нейроциты бывают: **униполярные, биполярные и мультиполярные(38,39,40-рис-38)**. В зависимости от функции делятся: на **\*рецепторные** (чувствительные или афферентные), они генерируют импульсы; на **\*ассоциативные** (вставочные)-осуществляют различные связи между нейроцитами; **\*эффекторные** – передают возбуждение на ткани. В целом , нейрон состоит из трёх частей: **тело клетки, отростки и нервные окончание-синапсы (Рис-39)-**

Плазмолемма нейронов специализированная, она проводит импульсы. Под воздействием раздражителя внутрь клетки входят ионы натрия и выводят ионы калия, что приводит к образованию волны деполяризации-импульса. Волны деполяризации очень быстро переводятся в другие участки плазмолеммы, далее от дендрита к телу клетки, и аксонам. Фактически аксоны являются передатчиками рабочего импульса органам.

Цитоплазма-нейроплазма богата органеллами, имеется специальная органелла – **нейрофибриллы**, так же **хроматофильная субстанция Ниссля**, которая состоит из упаковки гранулярной эндоплазматической сети. Здесь синтезируются специальные вещества – медиаторы, участвующие в процессе передачи импульса. В нейронах хорошо развиты КГ, митохондрии, нейрофибриллы. Нейрофибриллы состоят из пучков нейрофиламентов (диам. 6-10 нм)

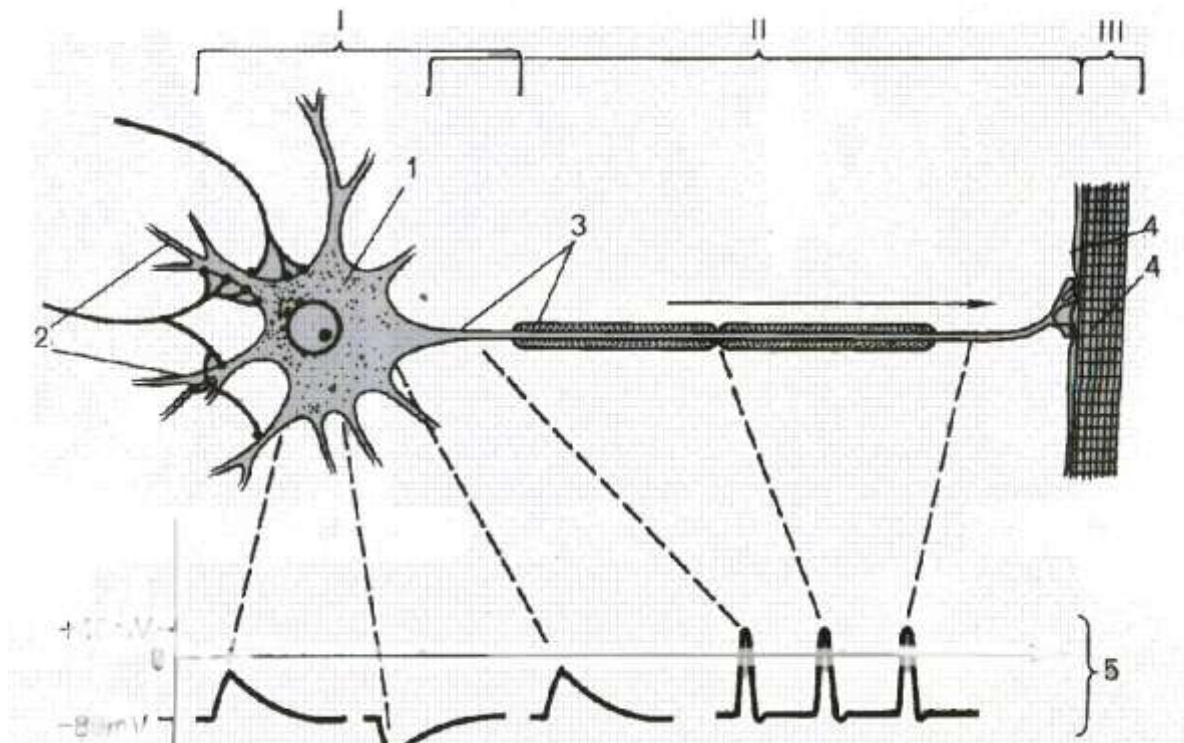
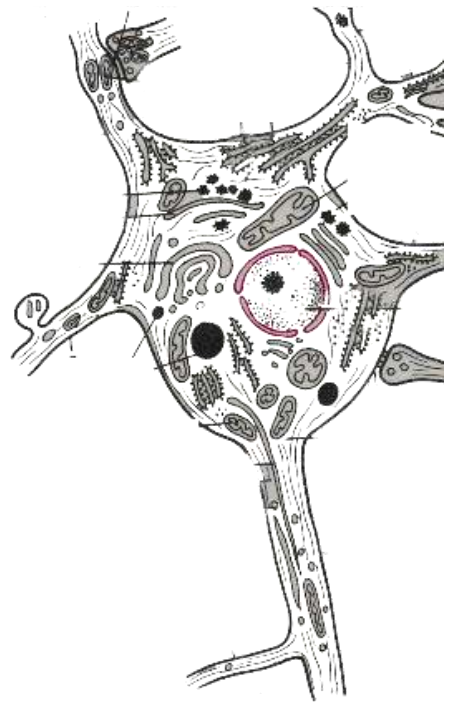


38-рис. Виды и строение строения нейронов



### 39-рис. Ультрасхема нейрона

- 1-дендриты.
- 2-синапсы.
- 3-тело клетки
- 4-субстанция Ниссля
- 5-лизосома
- 6-агранулярный ретикулум
- 7-гранулярный ретикулум
- 8-митохондрий
- 9-аксон.



Третий компонент нейрона –это **нервное окончание**. Каждое

### 40-рис. 1 –тело нейрона. II. Нервный отросток. III-нервное окончание.

1-нейрон. 2-дендрит. 3-аксон. 4-5-нервное окончание с синапсом

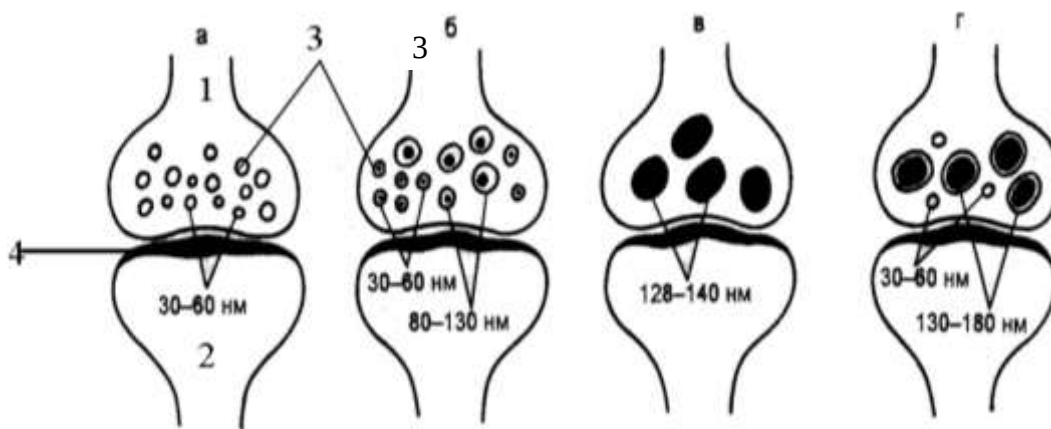
*Стрелкой показано направление импульса .*

Отростки нейронов, покрытые оболочками называются клетками Шванна-олигодендроглиоцитами

Миелиновая оболочка образуется нервными волокнами. Нервные волокна бывают **миелиновыми и безмиелиновыми**. В миелиновых нервных волокнах импульс проводится быстрее (5-12 м/сек.), чем в безмиелиновых (1-2 м/сек) нервное волокно заканчивается специальным аппаратом – нервным окончанием. Различают 3 вида окончаний: **рецепторы, межнейрональные синапсы и эффекторы**.

\*Рецепторные нервные окончания воспринимают раздражения и бывают двух видов: свободные и несвободные. Несвободные в свою очередь подразделяются на инкапсулированные и неинкапсулированные рецепторы. Если нервное окончание покрыто соединительнотканной капсулой тогда называют инкапсулированным. Не инкапсулированные не имеют капсулу

\* **Межнейрональные синапсы – эти структуры предназначены** для передачи импульса с одного нейрона на другой нейрон или на рабочие органы-мышцы и железы. Ультраструктурно синапсы состоят из трёх частей: пресинаптическая часть, синаптическая щель и постсинаптическая часть (41-рис). В пресинаптической зоне находятся синаптические пузырьки, содержащие медиаторы. Синапсы классифицируются по видам медиаторов, контактов нейронных структур. Дополнительные сведения будут даны в главе «Нервная ткань».



41-рис. Синапсы. 1-пресинаптическая часть. 2-постсинаптическая часть. 3-синаптические пузырьки. 4-синаптическая щель.

#### **4.5.2. Секреторные нейроны**

Секреторные нейроны образуют центральный вегетативный орган-гипоталамус. Эти клетки крупные, в цитоплазме и в отростках содержат гранулы различного размера-нейросекрет белкового характера. Нейросекрет выделяется в кровь или в в мозговую жидкость и выполняют нейрорегуляторную функцию.

#### **4.5.3. Чувствительные клетки – клетки Меркеля**

В организме , особенно в коже имеются одиночные чувствительные клетки-осязательные клетки Меркеля. Эти клетки восприняв осязание-соприкосновение, передают подходящим к ним афферентным волокнам , последние передают импульс к центру, откуда приходит рабочий импульс.

#### **4.5.4. МИФ клетка**

**МИФ клетка** – малая интенсивно флюоресцирующая клетка. Является разновидностью нейронов, встречается в вегетативных ганглиях, мало отростчатая, содержит множество крупных пузырьков, содержащих катехоламины.

#### **4.6. Иммуноциты- иммунные клетки**

**Специализированными иммунными клетками являются Т-лимфоциты, В-лимфоциты, плазматические клетки (41-рис).** Так же имеются ряд клеток, участвующие в иммунных реакциях- макрофаги, нейтрофильные лейкоциты, тучные клетки, эозинофилы и др.Т-лимфоциты составляют 70-90 % лимфоцитов крови и образуются в тимусе-вилочковой железе. Тлимфоциты обеспечивают клеточный иммунитет. Различают несколько групп клеток

**\*Т-киллеры-самые цитотоксические, уничтожают антигены.**

**\*Т-хелперы-помошники, стимулируют В лимфоцитов.**

**\*Т-супрессоры, подавляют дифференцировку В-лимфоцитов,**

**\*Т-памяти, сохраняют память об антигене.**

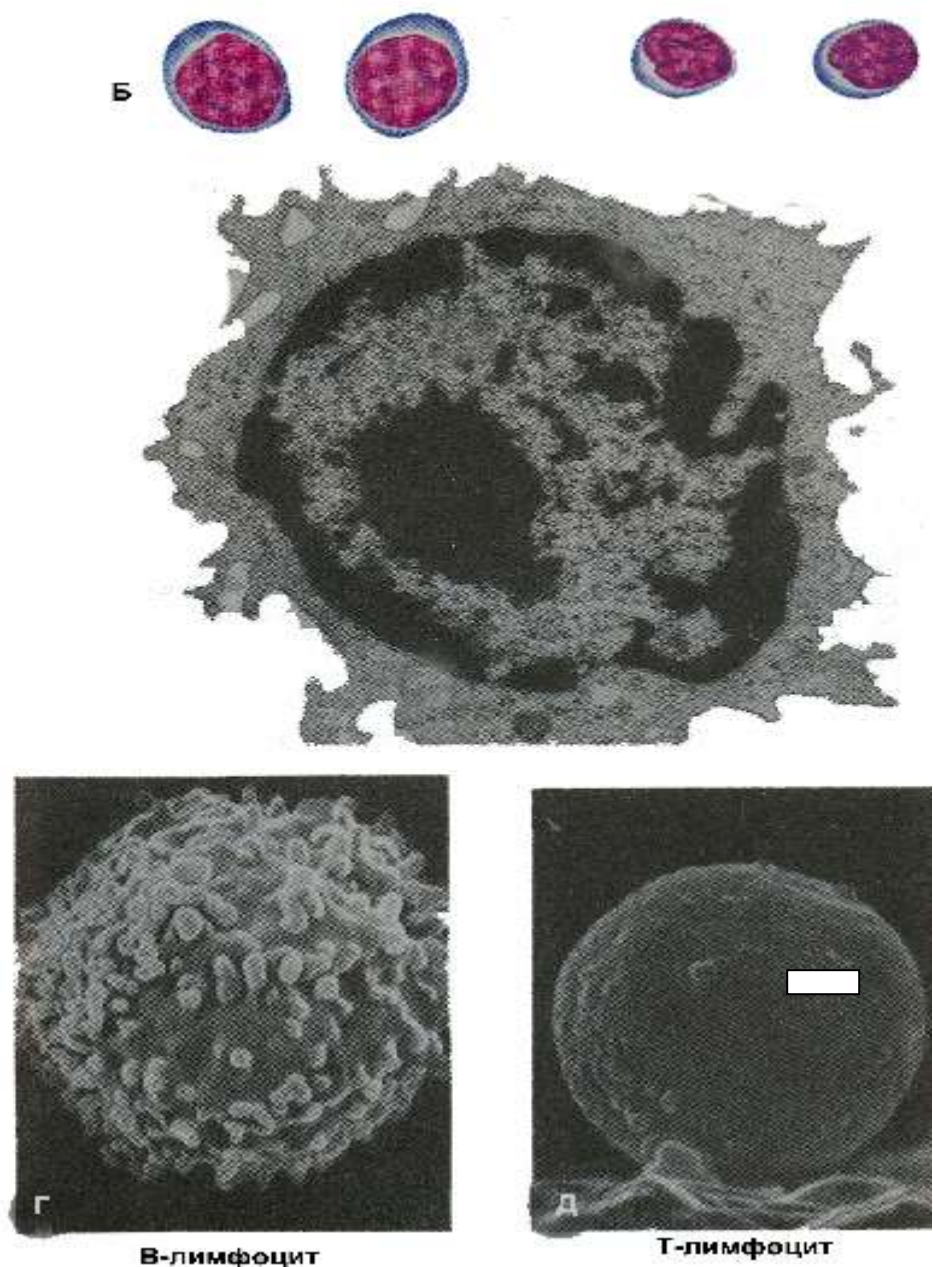
**Т-лимфоциты вырабатывают цитокины ,** оказывающие стимулирующие и тормозящие влияние на клетки, участвующие в иммунном ответе. Т-лимфоциты участвуют в регуляции гуморального иммунитета и на поверхности имеют рецепторы.

**В-лимфоциты** ответственные за гуморальный миммунитет. Они образуются из клеток костного мозга. Для них характерно наличие

большого количества иммуноглобулиновых рецепторов для антигена на поверхности клетки. Иммуноглобулиновые рецепторы бывают IgM, IgA, IgD, IgG, IgE. Иммуноглобулины бывают антигенспецифическими и на поверхности одной клетки количества их доходит до 150 000 шт. В-лимфоциты при действии антигена в периферических органах пролиферируют, и дифференцируются в активные эффекторные клетки – плазмоциты, которые активно синтезируют антитела – иммуноглобулины различного класса.

Особенностями лимфоцитов являются то, что цитоплазма Т-киллеров содержит больше лизосом, чем остальные, В-клетки богаты гранулярным ретикуломом.

**41-рис.Б-**  
моноциты, В-  
молодой  
макрофаг,  
Г.Д.  
лимфоциты

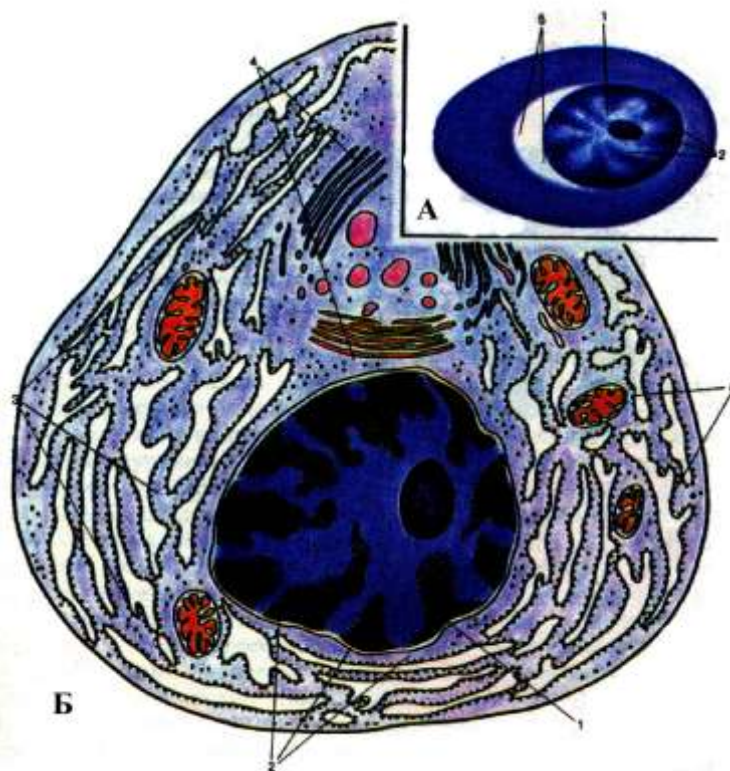


## Плазматические

**клетки** (плазмоциты, 42-рис.) обеспечивают выработку антител — гамма-глобулинов при появлении в организме антигена. Они

образуются в лимфоидных органах из В-лимфоцитов, обычно встречаются в рыхлой волокнистой соединительной ткани собственного слоя слизистых оболочек полых органов, сальнике,

интерстициальной соединительной ткани различных желез, лимфатических узлах, селезенке, костном мозге. Величина от 7 до 10 мкм, форма клеток округлая или овальная. Ядра расположены эксцентрично.



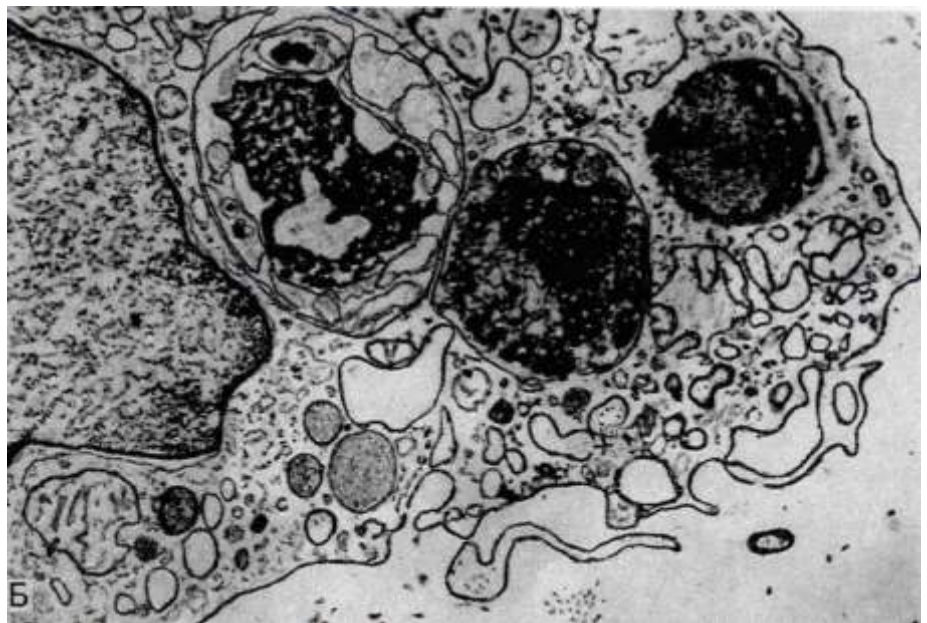
**42-рис.** Плазматическая клетка А-схема строения. 1-цитоплазма. 2-ядро. Б-ультрасхема клетки. 1-ядро. 2-перинуклеарное пространство. 3-гранулярный ретикулум. 4-КГ. 5-дворик. 6-митохондрий.

Цитоплазма резко базофильна, содержит хорошо развитую концентрически расположенную гранулярную эндоплазматическую сеть, в которой синтезируются белки-антитела (42-рис). Базофилия отсутствует только в небольшой светлой зоне цитоплазмы около ядра, образующей так называемую сферу или дворик. Здесь обнаруживаются центриоли и аппарат Гольджи.

Для плазматических клеток характерна высокая скорость синтеза и секреции антител, что отличает их от своих предшественников. Хорошо развитый секреторный аппарат позволяет синтезировать и секретировать несколько тысяч молекул иммуноглобулинов в секунду. Количество плазмоцитов увеличивается при различных инфекционно-аллергических и воспалительных заболеваниях.

**Макрофаги** участвуют в естественном и приобретенном иммунитете, образуются из клеток крови-моноцитов в тканях организма и встречаются различные их формы. Макрофаги способны своими мембранными рецепторами распознавать антигены и дать информацию о них лимфоцитам и сами фагоцитировать их. Макрофаги имеют многочисленных отростков, при помощи которых образуют ложные ножки для захвата антигена. Захваченные антигены лизируются в цитоплазме. Цитоплазма базофильна, богата лизосомами, фагосомами (что является их отличительным признаком) и пиноцитозными пузырьками (рис-43). Непосредственно под плазмолеммой находится сеть актиновых филаментов диаметром 5—6 нм. Через эту сеть проходят микротрубочки диаметром 20 нм, которые прикрепляются к плазмолемме и играют важную роль во внутриклеточных перемещениях лизосом, микропиноцитозных везикул и других структур. Макрофаги способны фагоцитировать как растворимые, так и корпускулярные антигены.

**Рис- 43.**  
**ТЭМ. Фрагмент**  
**активного**  
**макрофага. В**  
**цитоплазме**  
**много фагосом,**  
**пиноцитозных**  
**пузырьков.**



Макрофаги делятся на **свободные и фиксированные**. Свободные макрофаги подвижные, находятся в крови, в рыхлой соединительной ткани их называют гистиоцитами. Фиксированные называются органоспецифическими макрофагами. Различаются следующие фиксированные макрофаги:

- 1. Печеночные макрофаги – клетки Купфера-Высоковича**
- 2. Легочные макрофаги – альвеолярные макрофаги**
- 3. Макрофаги нервной ткани – микроглиоциты**
- 4. Макрофаги костной ткани- остеоциты,**

**5.Макрофаги хрящевой ткани- хондрокласты**

**6. Перитонеальные – макрофаги брюшной полости.**

**7. Макрофаги тимуса и Т и В зон лимфоидных органов-лимфатического узла и селезёнки- интердигитирующие и дендритные клетки.**

**8-Эпидермальные макрофаги кожи-клетки Лангерганса**

Источниками всех макрофагов является моноцит. В настоящее время все макрофаги объединяются в Мононуклеарную Макофагическую Систему - ММС.

### **Клетки Купфера**

Клетки Купфера ( впервые описан немецким учёным фон Купфером Карлом, одновременно эту клетку описал Высокович( украинский учёный) и поэтому в некоторых учебниках пишут клетки Купфера-Высоковича). Эти клетки, одно ядерные, находятся в синусоидных капиллярах печени и защищают печень от вирусов, микроорганизмов и других чужеродных веществ

### **Остеокласты**

Это многоядерные крупные клетки, богатые лизосомами, разрушают костные клетки и способствуют переходу ионов кальция в кровь. Этим самым участвуют в регенерации кости , На месте разрушенной кости появляются новые костные клетки за счет остеобластов.

### **Альвеолярные макрофаги,**

**Альвеолярные макрофаги** отличаются многочисленными складками цитолеммы, в цитоплазме содержат фагоцитированные пылевые частицы фрагменты клеток, микробы. Цитоплазма богата гетерофагосомами. . вакуолями, КГ, эндоплазматической сетью. Они находятся среди альвеолоцитов и в межальвеолярной перегородках(10-15 % всех клеток альвеолярных перегородок составляют макрофаги, проникают в просвет альвеолы из межальвеолярной соединительной ткани. Главная функция их не допускать микроорганизмам проникновение в легочную ткань из просвета альвеол.

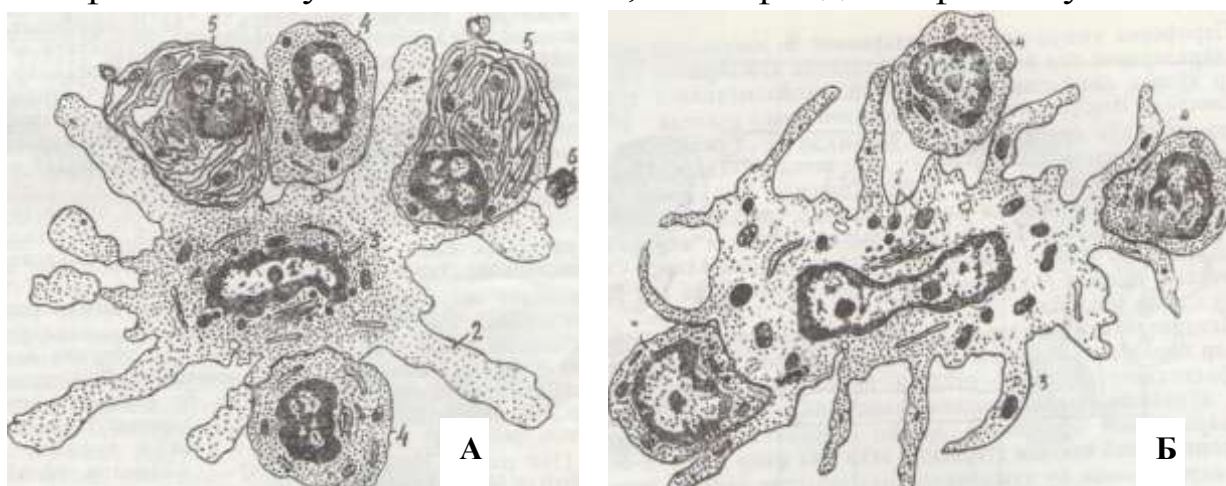
### **Перитонеальные макрофаги**

Они больше находятся в перитонеальной жидкости, предохраняют брюшную полость от микроорганизмов, имеют большое значение при оперативных вмешательствах в органах брюшной полости.

### **Эпидермальные-клетки Лангерханса.**

**Эти клетки** (впервые описаны немецким учёным Лангерхансом 1870 году) называются эпидермальными макрофагам. Они длинно отростчатые, воспринимают антиген, поступающие через эпидермис, в цитоплазме содержатся мембранные гранулы( гранулы Бирбека). Клетки выполняют иммунологическую (макрофагическую) функцию, антиген передают ( или передают информацию об антигене) в эпидермальные лимфоциты – лимфоцитам киллерам. Сами клетки Лангерганса и их отростки подвижные, допускается, что эти клетки даже переходят из эпидермиса в дерму, участвуют в регенерации кожи. Они вместе с кожными лимфоцитами образуя кооперацию . защищают кожу от антигенов, микроорганизмов. Клетки **Лангерханса** встречаются так же в верхних дыхательных путях и трахее.

**Дендритные макрофаги**-это специализированные клетки. Они многоотростчатые, на поверхности имеют рецепторы с антигенами, которые передаются В-лимфоцитам дифферируются из моноцитов, подвижные. В основном встречаются в В-зонах лимфатических узлов и селезенки, в лимфоидных фолликулах.



-рис. А-Дендритные клетки (К. Р. Тухтаев). 1-ядро. 2-отростки. 3-гранулы. 4-лимфоциты. 5-плазматические клетки. 6-часть цитоплазмы отделяющаяся от плазмоцита (плазмоцитоз). Б-

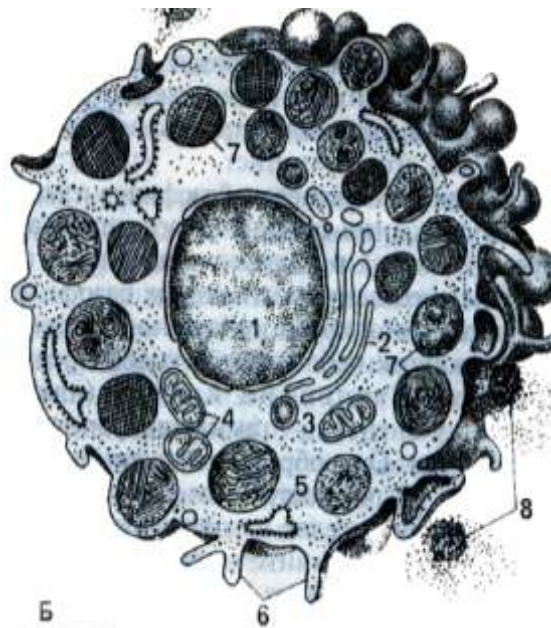
Интердигитирующая клетка. 1-ядро. 2-гранулы. 3-отростки. 4-лимфоциты.

**Интердигитирующие макрофаги** так же специализированные клетки, стимулируют дифференцировку Т-лимфоцитов. Они встречаются в тимусе, селезенке, в лимфатических узлах.

**Тучные клетки** так же принимают участие в иммунных, аллергических реакциях и сочли дать небольшую информацию о них .



А



Б

43,44-рис. Тучные клетки. А-светооптически и Б- ТЭМ. А. 1-ядро, 2-рецепторы. Б.1-ядро. 2-КГ. 3-созревающая гранула. 4-митохондрий.5-гранулярный ретикулум. 6-цитоплазматические выросты.7-зрелые гранулы. 8-дегранулированные гранулы.

**Цитоплазма тучных клеток** богата секреторными гранулами(44-рис) , гранулы содержат такие вещества, как серотонин, гистамин и гепарин. На цитолемме клетки имеется рецептор, содержащий IgE. Дегрануляция гранул обусловлена соединением антигена с антителами IgE. При этом увеличиваются эозинофилы , которые выделяя гистаминазу разрушают гистамин. Гистамин продукт тучных клеток

## Половые клетки

Половые клетки так же являются высокоспециализированными клетками и имеют свои специфические цитофизиологические особенности (см 3-главу «Эмбриология человека» , стр.)

### **Реснитчатые клетки**

К реснитчатым клеткам относятся реснитчатые клетки маточных труб, матки, дыхательных путей, респираторные клетки альвеол. Ресничка – это тонкий цитоплазматический вырост клетки длиной до 5-10 мкм, шириной 300 нм. Покрит плазматической мембраной. Реснички это органеллы движения. Белок ресничек динеин способствует движению реснички.

**Реснитчатые клетки дыхательных путей** своими движениями способствуют удалению пылевых частиц, микроорганизмов, мокроты,

Врожденная неподвижность ресничек, патология ресничек у курящих людей приводят к заболеваниям дыхательных путей и легких. Частота биения ресничек имеет важное значение в очищении вдыхаемого воздуха.

**Реснитчатые клетки маточных труб, матки** способствуют движению оплодотворенной и не оплодотворенной яйцеклетки. Патология ресничек маточной трубы и матки может привести к бесплодию.

45-рис. Выстилка  
яйцевода. Обратите  
внимание на  
многочисленные  
реснички. В центре  
располагается  
апикальная часть  
секреторной клетки,  
покрытая короткими  
микроворсинками.



## v-глава ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ

### 5.1. Общие принципы организации тканей. Эпителиальные ткани

Ткань - исторически (филогенетически) сложившаяся **система клеток и неклеточных структур**, обладающая общностью строения, а иногда и происхождения, и специализированная на выполнение определенных функций. Ткань - это новый (после клеток) уровень организации живой материи.

#### Компоненты ткани

**Клетки** являются основными, функционально ведущими компонентами тканей. Все остальные структурные компоненты тканей (**межклеточные вещества**) являются производными клеток. Практически все ткани состоят из нескольких типов клеток. Кроме того клетки каждого типа в тканях могут находиться на разных этапах зрелости - дифференцировки. Поэтому в тканях различают такие понятия как клеточная популяция и клеточный дифферон.

**Клеточная популяция** - это совокупность клеток данного типа. Например, в рыхлой соединительной ткани (самой распространенной в организме) содержится: популяция фибробластов, популяция макрофагов, популяция тканевых базофилов и другие.

**Клеточный дифферон** или гистогенетический ряд - это совокупность клеток данного типа (данной популяции), находящихся на разных этапах дифференцировки. Исходными клетками дифферона являются стволовые клетки, далее идут несколько переходных этапов - полустволовые, молодые (бластные) и созревающие клетки, и наконец, зрелые или дифференцированные клетки. Различают полный дифферон - когда в ткани содержатся клетки всех этапов развития (например, эритроцитарный дифферон в красном костном мозге или эпидермальный дифферон в эпидермисе кожи) и неполный дифферон - когда в тканях содержатся только переходные и зрелые или даже только зрелые формы клеток (например, **нетроциты** центральной нервной системы).

Однако ткань - это не просто скопление различных клеток. Клетки в тканях находятся в определенной взаимосвязи, и функция

каждой из них направлена на выполнение функции ткани. Например, макрофаги соединительной ткани, обладая высокой фагоцитарной способностью, выполняют роль "чистильщиков" ткани от чужеродных веществ или же от распадающихся собственных тканевых компонентов. При избыточном содержании таких веществ, макрофаги могут фагоцитировать в таком количестве, что неспособны их переваривать и потому гибнут.

Клетки в тканях оказывают влияние друг на друга или непосредственно через щелевидные контакты (нексусы), посредством синапсов или на расстоянии (дистантно) - посредством выделения различных биологически активных веществ (например, **лимфокинов**, **монокинов**, **кейлонов** и других). На функции клеток оказывают влияние также вещества, поступающие из крови (гормоны) или из нервных окончаний (медиаторы).

Производные клеток - это симпласт и синцитий.

**Симпласт** - образование (структура), содержащее в единой цитоплазме большое количество ядер и органелл (общих и специальных). Симпласт образуется посредством слияния отдельных клеток. Локализация в организме: симпластотрофобласт хориона, симпласт поперечно-полосатого мышечного волокна.

**Синцитий (соклетие)** - образование, состоящее из клеток, соединенных между собой отростками, через которые цитоплазма одной клетки продолжается в другую клетку. Синцитий образуется в результате неполной цитотомии делящихся клеток. Локализация в организме - сперматогенный эпителий извитых канальцев семенника, пульпа эмалевого (зубного) органа.

**Постклеточные образования** - эритроциты, тромбоциты, роговые чешуйки эпидермиса кожи. Представляют собой клетки, лишенные ядер и большинства органелл эритроциты, или фрагменты цитоплазмы клеток (мегакариоцитов) - тромбоциты или кровяные пластинки, или же клетки (эпидермоциты), трансформированные в роговые чешуйки эпидермиса кожи.

Межклеточное вещество - также является продуктом деятельности определенных клеток. Межклеточное вещество состоит из:

**аморфного вещества; волокон - коллагеновых, ретикулярных, эластических.**

Межклеточное вещество неодинаково выражено в разных тканях. Детальное строение и развитие структурных компонентов межклеточного вещества будет рассматриваться в разделе "Соединительные ткани".

### **Развитие ткани в онтогенезе и филогенезе**

В онтогенезе различают следующие этапы развития тканей:

**I этап** топической дифференцировки - презумптивные (предположительные) зачатки тканей оказываются в определенных зонах цитоплазмы яйцеклетки, а затем и зиготы;

**II этап** бластомерной дифференцировки - в результате дробления зиготы презумптивные зачатки тканей оказываются локализованными в разных бластомерах зародыша;

**III этап** зачатковой дифференцировки - в результате гастрюляции презумптивные зачатки тканей локализованы в различных участках зародышевых листков;

**IV этап** гистогенез - процесс преобразования зачатков тканей в ткани в результате пролиферации, роста, индукции, детерминации, миграции и дифференцировки клеток.

Имеется несколько теорий развития тканей в филогенезе. Наиболее значительными из них являются:

**\*закон параллельных рядов** (А. А. Заварзин) - ткани животных разных классов и видов, выполняющие одинаковые функции, имеют сходное строение, так как развиваются они параллельно у разных животных филогенетического древа;

**\*закон дивергентной эволюции тканей** (Н. Г. Хлопин) - в филогенезе происходит расхождение признаков тканей и появление новых разновидностей ткани в пределах тканевой группы, что приводит к усложнению животных организмов и увеличению разнообразия тканей.

Имеется несколько подходов к классификации тканей. Основными являются: **морфофункциональная, генетическая.**

**Общепринятой является морфофункциональная классификация,** в соответствии с которой выделяют четыре тканевых группы:

**\*эпителиальные ткани;**

**\*соединительные ткани (ткани внутренней среды, опорно-трофические ткани);**

**\*мышечные ткани;**

**\*нервные ткани.**

Некоторые авторы- (Ю. А. Афанасьев и другие) из группы соединительных тканей выделяют **кровь и лимфу**, как самостоятельный тканевой тип. В каждой тканевой группе (за исключением нервной ткани) выделяют несколько разновидностей или подтипов ткани, которые будут рассмотрены при изучении соответствующих тканей.

Состояние структурных компонентов тканей и их функциональная активность постоянно изменяются под воздействием внешних факторов. Прежде всего, отмечаются ритмические колебания структурно-функционального состояния тканей - биологические ритмы: **суточные; недельные; сезонные; годовые.**

Внешние факторы могут вызывать **адаптивные** (приспособительные) изменения и **дезадаптивные**, приводящие к распаду тканевых компонентов.

Имеются регуляторные механизмы (внутриклеточные, межклеточные, организменные), обеспечивающие поддержание структурного гомеостаза.

**Внутриклеточные регуляторные механизмы** обеспечиваются, в частности, способностью зрелых клеток выделять биологически активные вещества - киллоны, угнетающие размножение молодых (стволовых и бластных) клеток этой же популяции. При гибели значительной части зрелых клеток выделение киллонов уменьшается, что стимулирует пролиферативные процессы и приводит к восстановлению численности клеток данной популяции.

**Межклеточные регуляторные механизмы** обеспечиваются индуктивным взаимодействием, прежде всего с участием лимфоидной ткани (иммунной системы), в поддержании структурного гомеостаза. **Организменные регуляторные факторы** обеспечиваются влиянием эндокринной и нервной систем.

При некоторых внешних воздействиях может нарушиться естественная детерминация молодых клеток, что может привести к превращению одного тканевого типа в другой. Такое явление носит название **метаплазии**, и осуществляется только в пределах данной

тканевой группы. Например, замена однослойного призматического эпителия желудка однослойным плоским.

### **Регенерация тканей**

Регенерация - восстановление клеток, направленное на поддержание функциональной активности данной системы. В регенерации различают такие понятия, как **форма** регенерации, **уровень** регенерации, **способ** регенерации.

#### **Формы регенерации:**

\*физиологическая регенерация - восстановление клеток ткани после их естественной гибели (например, кроветворение);

\*репаративная регенерация - восстановление тканей и органов после их повреждения (травмы, воспаления, хирургического воздействия и так далее).

**Уровни регенерации** соответствуют уровням организации живой материи):

\*клеточный (внутриклеточный);

\*тканевой;

\*органный.

**Способы регенерации:** **клеточный способ** (размножением (пролиферацией) клеток); **внутриклеточный способ** (внутриклеточное восстановление органелл, гипертрофия, полиплоидия); **заместительный способ** (замещение дефекта ткани или органа соединительной тканью, обычно с образованием рубца, например: образование рубцов в миокарде после инфаркта миокарда).

#### **Факторы, регулирующие регенерацию:**

\*гормоны - биологически активные вещества;

\*медиаторы - индикаторы метаболических процессов;

\*кейлоны - это вещества гликопротеидной природы, которые синтезируются соматическими клетками, основная функция - торможение клеточного созревания;

\*антагонисты кейлонов - факторы роста;

\*микроокружение любой клетки.

### **Интеграция тканей**

Ткани, являясь одним из уровней организации живой материи, входят в состав структур более высокого уровня организации живой материи - структурно-функциональных единиц

органов и в состав органов, в которых происходит интеграция (объединение) нескольких тканей.

**Механизмы интеграции:** межтканевые (обычно индуктивные) взаимодействия; эндокринные влияния; нервные влияния.

Например, в состав сердца входят сердечная мышечная ткань, соединительная ткань, эпителиальная ткань. При заболеваниях органов вначале обычно поражается одна ткань, что затем может сказаться и на состоянии других тканей, благодаря индуктивным межтканевым взаимодействиям.

## **5.2 Эпителиальные ткани**

**Эпителиальные ткани или эпителий** образуют внешние и внутренние покровы организма, а также большинство желез.

**Функции эпителиальной ткани:**

- \*защитная (барьерная);
- \*секреторная (секретирует ряд веществ);
- \*экскреторная (выделяет ряд веществ);
- \*всасывающая (эпителий желудочно-кишечного тракта)

**Структурно-функциональные особенности эпителиальных тканей:**

- \*эпителиальные клетки всегда располагаются пластами;
- \*эпителиальные клетки всегда располагаются на базальной мембране;
- \*эпителиальные ткани не содержат кровеносных и лимфатических сосудов, исключение, сосудистая полоска внутреннего уха (кортиева орган);
- \*эпителиальные клетки строго дифференцированы на апикальный и базальный полюс;
- \*эпителиальные ткани имеют высокую регенераторную способность;
- \*в эпителиальной ткани имеется преобладание клеток над межклеточным веществом или даже его отсутствие.

**Структурные компоненты эпителиальной ткани:**

Эпителиоциты - являются основными структурными элементами эпителиальных тканей. Располагаются в эпителиальных пластах вплотную и связаны между собой различными типами межклеточных контактов:

**простыми; десмосомами; плотными; щелевидными (нексусами).**

К базальной мембране клетки прикрепляются посредством полудесмосом. В различных эпителиях, а часто и в одном типе эпителия, содержатся разные типы клеток (несколько клеточных популяций). В большинстве эпителиальных клеток ядро локализуется базально, а в апикальной части присутствует секрет, который вырабатывает клетка, в середине расположены все остальные органеллы клетки. Подобная характеристика каждого типа клеток будет дана при описании конкретного эпителия.

Базальная мембрана - толщина около 1 мкм, состоит из: тонких коллагеновых фибрилл (из белка коллагена 4 типа); аморфного вещества (матрикса), состоящего из углеводно-белково-липидного комплекса.

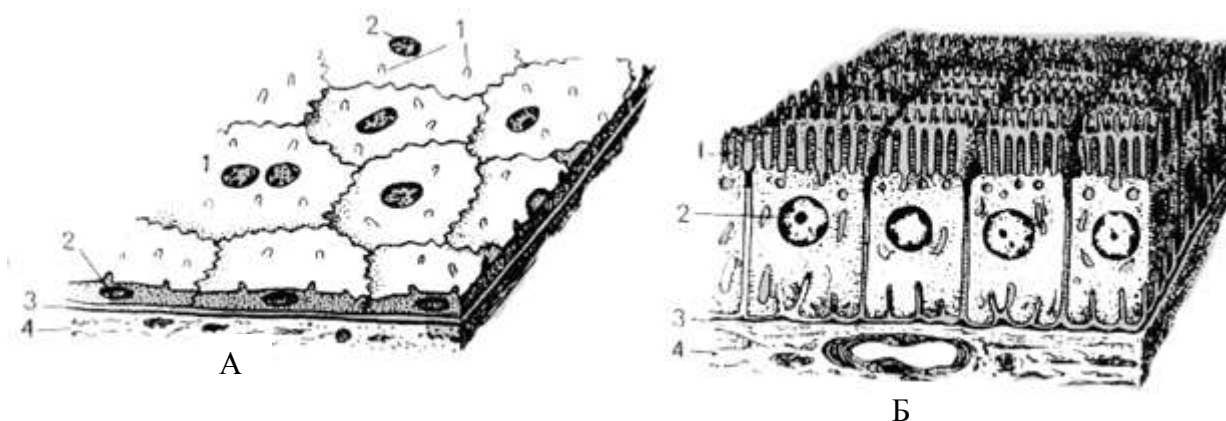
### **Виды эпителиальных тканей**

#### **Классификация эпителиальных тканей:**

покровные эпителии - образующие внешние и внутренние покровы;  
железистые эпителии - составляющие большинство желез организма.

Морфологическая классификация покровных эпителиев:

\*однослойный плоский эпителий (эндотелий - выстилает все сосуды; мезотелий - выстилает естественные полости человека: плевральную, брюшную, перикардальную) (45-рис).



**45-рис.Схема. Строение однослойных эпителиев. А- Плоский эпителий (мезотелий) Б- призматический каемчатый эпителий 1-микроворсинки (каемка) 2-ядро эпителиоцита 3-базальная мембрана 4-соединительная ткань**

\*однослойный кубический эпителий - эпителий почечных канальцев (46-рис).

\*однослойный однорядный цилиндрический эпителий - ядра располагаются на одном уровне(47-рис). Они бывают каемчатые(45Б,49-рис), секреторные, реснитчатые.

\*однослойный многорядный цилиндрический эпителий - ядра располагаются на разных уровнях (легочный эпителий 49-рис.);

\*многослойный плоский неороговевающий эпителий - полость рта, пищевод, влагалище(50-рис);

\*многослойный плоский ороговевающий эпителий - кожа; цилиндрический эпителий(51-рис)

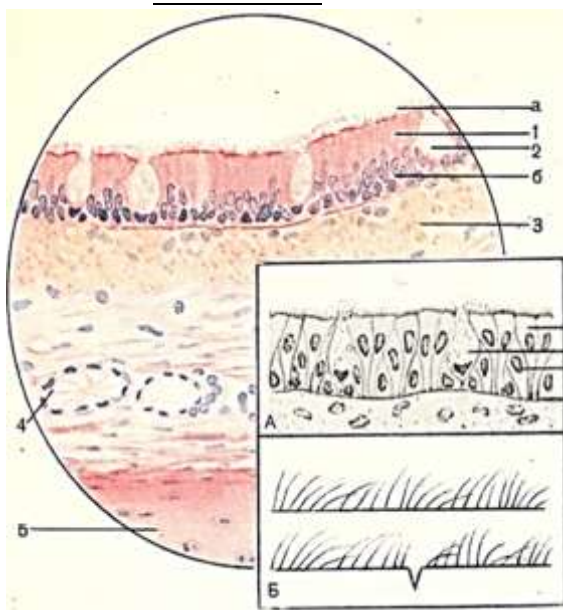
\*переходный эпителий - форма клеток этого эпителия зависит от функционального состояния органа, например, мочевого пузыря(52-рис).



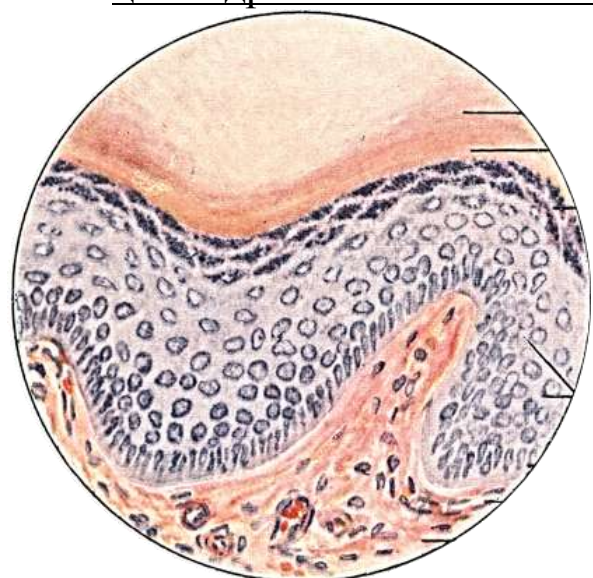
46-рис. Однослойный кубический эпителий



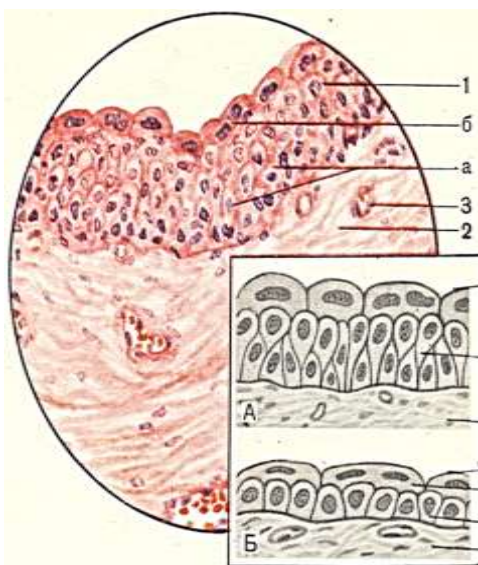
47-рис.Однослойный однорядный цилиндрический эпителий



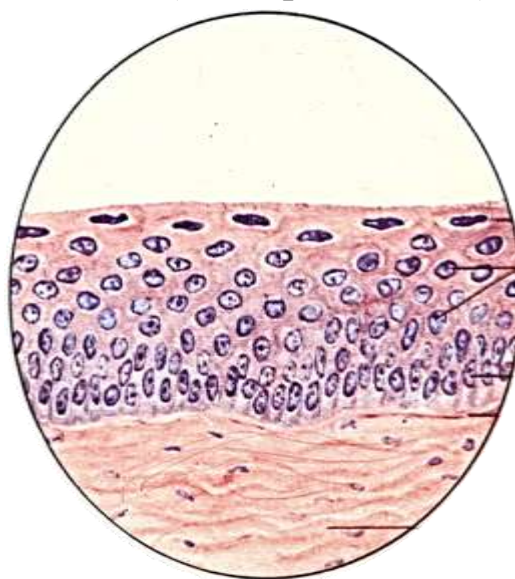
49-рис. Однослойный многорядный мерцательный эпителий



51-рис.Многослойный плоский ороговевающий



80-рис. Многослойный плоский  
неороговевающий эпителий



52-рис. Многослойный  
переходный эпителий

**Генетическая классификация эпителиев (по Н. Г. Хлопину):**

- \*эпидермальный тип, развивается из эктодермы - многослойный и многорядный эпителий, выполняет защитную функцию;
- \*энтеродермальный тип, развивается из энтодермы - однослойный цилиндрический эпителий, осуществляет процесс всасывания веществ;
- \*целонефродермальный тип - развивается из мезодермы - однослойный плоский эпителий, выполняет барьерную и экскреторную функции;
- \*пендимоглиальный тип, развивается из нейроэктодермы, выстилает полости головного и спинного мозга;
- \*ангиодермальный тип - эндотелий сосудов, развивается из мезенхимы.

***КЛИНИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ***

*Быстрорастущие ткани (например, эпителий кишки) часто содержат митотически делящиеся клетки, чего не наблюдается в медленно растущих тканях. Увеличенное количество фигур митоза и аномальные митозы в опухолях являются важными характеристиками, которые отличают злокачественные опухоли от доброкачественных. Организм обладает сложными регуляторными системами, которые контролируют репродукцию клеток, либо стимулируя, либо угнетая митоз. Нормальную пролиферацию и дифференцировку*

клеток контролирует группа генов — протоонкогены; нарушения структуры или экспрессии этих генов приводят к развитию опухолей. Измененные протоонкогены содержатся в вирусах, вызывающих опухоли, они, вероятно, имеют клеточное происхождение. Измененная активность онкогенов может возникнуть вследствие нарушения последовательности в молекуле ДНК (мутации), увеличения числа генов (амплификации генов), либо **реаранжировки** генов, при которой гены перемещаются в участок вблизи активного промотора. Была установлена связь между измененными онкогенами и развитием некоторых опухолей и гематологических новообразований. Белки, стимулирующие митотическую активность в различных типах клеток, включают фактор роста нервов, эпидермальный фактор роста, фактор роста фибробластов и предшественники фактора роста эритроцитов (эритропоэтина); список этих белков расширяется и быстро растет (см. главу 13).

Пролиферация клеток обычно регулируется точными механизмами, которые, когда необходимо, могут стимулировать или задерживать митоз в зависимости от потребности организма. Ряд факторов (например, химические вещества, некоторые виды облучения, вирусные инфекции) способен вызвать повреждение ДНК, мутацию и аномальную пролиферацию клеток, которые обходят нормальные регуляторные механизмы контролируемого роста и приводят к образованию опухолей.

Термин «опухоль», первоначально употреблявшийся для обозначения любой ограниченной припухлости в организме, вызванной воспалением или аномальной пролиферацией клеток, в настоящее время обычно используется как синоним терминов «новообразование, неоплазия» (греч. *neoz* — новый + *plazma* — образование). Новообразование можно определить как патологическую массу ткани, образованную вследствие нерегулируемой пролиферации клеток. Новообразования могут быть либо доброкачественными, либо злокачественными в зависимости от имеющихся у них признаков — медленного и неинвазивного роста (доброкачественные) или быстрого роста и выраженной способности врастать в другие ткани и органы

(злокачественные). Рак— это распространенный термин, которым обозначают все злокачественные опухоли

Большинство клеток организма способны активировать свою **программу апоптоза**, когда существенные изменения происходят в их ДНК, например, непосредственно перед появлением опухоли, когда в ДНК уже накопилось значительное число мутаций. Таким путем апоптоз предотвращает пролиферацию злокачественных клеток, которые возникают вследствие накопленных мутаций ДНК. Для того, чтобы сформировать клон и развиться в опухоль, злокачественным клеткам необходимо инактивировать гены, которые контролируют процесс апоптоза.

Гибель клеток в результате «несчастливого случая» — патологический процесс, который известен как **некроз**. Некроз может быть вызван действием микроорганизмов, вирусов, химических и других вредных факторов. Некротические клетки набухают; их органеллы увеличиваются в объеме; в конечном итоге они разрываются, выделяя свое содержимое во внеклеточное пространство. Макрофаги поглощают детрит некротических клеток посредством фагоцитоза, а затем секретируют молекулы, которые активируют другие клетки иммунной защиты, вызывая воспаление.

### **Метаплазия**

В некоторых патологических условиях один тип эпителиальной ткани может преобразовываться в другой. Такой обратимый процесс известен как метаплазия (греч. преобразование). Его можно проиллюстрировать следующими примерами. У людей, выкуривающих большое количество сигарет, многорядный реснитчатый эпителий, выстилающий бронхи, может преобразоваться в многослойный плоский эпителий. У пациентов с хронической недостаточностью витамина А эпителиальные ткани тех типов, что в норме имеются в бронхах и в мочевом пузыре, постепенно замещаются многослойным плоским эпителием. Метаплазия не ограничена

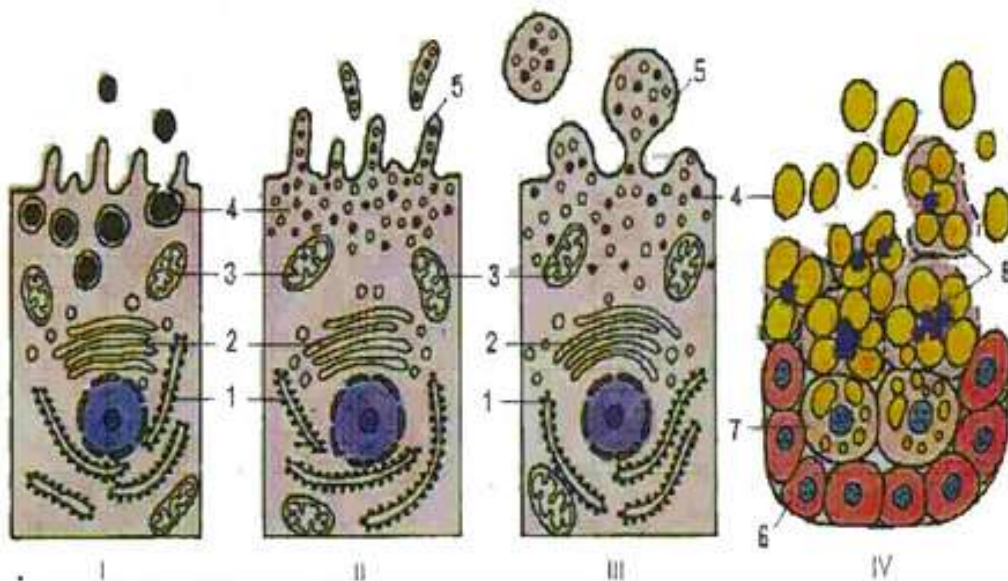
лишь эпителиальными тканями; она происходит также и в соединительной ткани.

**Анудомы**— это опухоли, которые развиваются из клеток ДНЭС, секретирующих полипептиды. Их клинические симптомы зависят от природы конкретного вырабатываемого химического посредника. Диагноз обычно подтверждается при использовании иммуноцитохимических методов окрашивания срезов биоптатов опухоли.

**Железистый эпителий** образует подавляющее большинство желез организма. Он состоит из: железистых клеток - glanduloцитов; базальной мембраны.

### Классификация желез

1. По количеству клеток: одноклеточные (бокаловидная железа); многоклеточные - подавляющее большинство желез.
2. По способу выведения секрета из железы и по строению:
  - \*экзокринные железы - имеют выводной проток;
  - \*эндокринные железы - не имеют выводного протока и выделяют инкреты (гормоны) в кровь и лимфу.
3. По способу выделения секрета из железистой клетки:
  - мерокриновые - потовые и слюнные железы;
  - апокриновые - молочная железа, потовые железы подмышечных впадин;
  - голокриновые - сальные железы кожи(53-рис).



53-рис. Типы секреции I мерокриновый II микроапокриновый III макроапокриновый IV голокриновый. 1-гранулярный ретикулум 2-комплекс Гольджи 3- митохондрии 4-секреторные гранулы 5-выход секрета 6-камбиальные клетки 7-начало голокриновой секреции голокриновая секреция

4. По составу выделяемого секрета:

- белковые (серозные);
- слизистые;
- смешанные белково-слизистые;
- сальные.

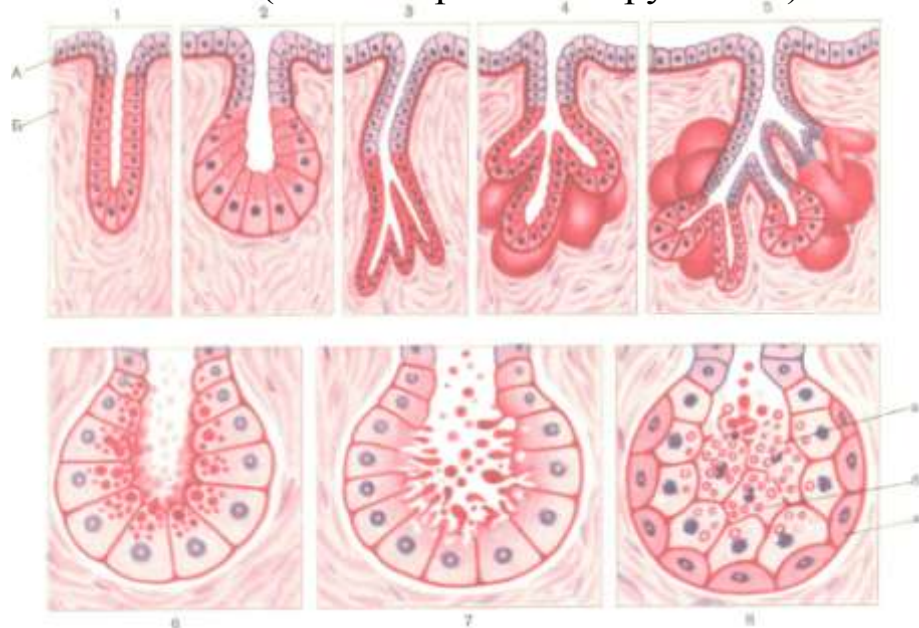
5. По источникам развития:

- эктодермальные;
- энтодермальные;
- мезодермальные.

6. По строению:

- простые;
- сложные;
- разветвленные;
- неразветвленные.

Экзокринные железы состоят из **концевых или секреторных отделов** и выводных протоков(54,55-рис). Концевые отделы могут иметь форму альвеолы или трубочки. Если в выводной проток открывается один концевой отдел - железа простая неразветвленная (альвеолярная или трубчатая).



54-рис. Строение и типы секреции экзокринных экзопителиальных желез. А-эпителий. Б-волокнистая соединительная ткань. 1-простая неразветвлённая трубчатая железа. 2-простая неразветвлённая альвеолярная железа. 3-простая трубчатая железа с разветвлённым концевым отделом. 4-простая альвеолярная железа с разветвлённым концевым отделом. 5-сложная альвеолорно-трубчатая железа. 6-мерокринный тип секреции. 7-апокринный тип секреции. 8-голокринный тип секреции. а-клетки росткового слоя, б-клетки в стадии гибели, в-распадающаяся клетка

**55-рис. Строение экзокринных и эндокринных**

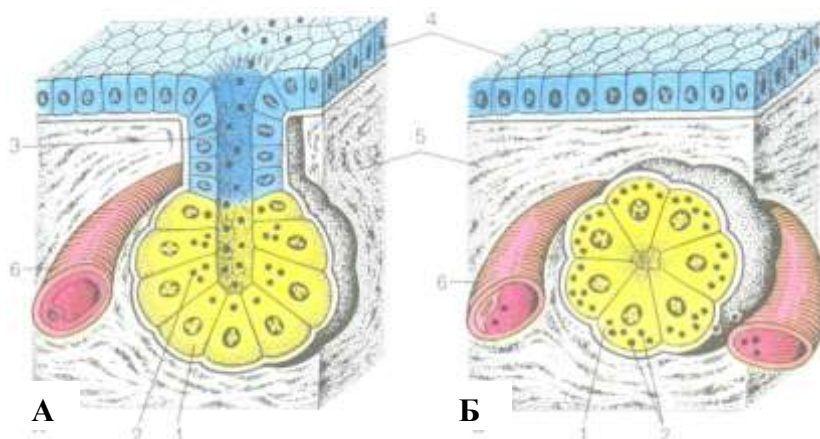
**желез (схема по Е. Ф. Котовскому).**

**А-экзокринная железа.**

**Б-эндокринная**

**железа: 1-концевой**

**отдел, 2-секреторные гранулы, 3-выводной проток экзокринной железы, 4-покровный эпителий, 5-соединительная ткань, 6-кровеносный сосуд.**



Если в выводной проток открываются несколько концевых отделов - железа простая разветвленная (альвеолярная, трубчатая или альвеолорно-трубчатая). Если главный выводной проток разветвляется - железа сложная, она же она разветвленная (альвеолярная, трубчатая или альвеолорно-трубчатая (54,55-рис)).

**Фазы секреторного цикла железистых клеток:** поглощение исходных продуктов, секретообразование; синтез и накопление секрета; выделение секрета (по мерокриновому или апокриновому типу); восстановление железистой клетки.

Примечание: клетки, секретирующие по голокриновому типу (сальных желез), полностью разрушаются, а из камбиальных (ростковых) клеток образуются новые железистые сальные клетки.

***Опухоли, развивающиеся из эпителиальных клеток***

*Из большинства типов эпителиальных клеток могут развиваться как доброкачественные, так и злокачественные опухоли. Карцинома (греч. **кагк/поз** — **рак** + **ота** — **опухоль**).*

*В отечественной медицине наибольшее распространение получил термин «рак». — злокачественной опухолью, которая развилась из эпителиальных клеток. Злокачественные опухоли, которые возникают из железистой эпителиальной ткани, обычно называют аденокарциномами. Эти опухоли в целом являются наиболее часто встречающимися опухолями у взрослых. У детей до 10 лет большая часть опухолей развиваются (в порядке убывания частоты) из кроветворных, нервных, соединительных и эпителиальных тканей. Эти соотношения постепенно изменяются, и после 45 лет более 90% всех развивающихся опухолей имеют эпителиальное происхождение. Карциномы (раки), состоящие из дифференцированных клеток, обладают специфическими для данных клеток морфологическими особенностями и характером поведения (например, выработкой цитокератинов, муцинов и гормонов). Недифференцированные карциномы часто трудно диагностировать на основании одного лишь морфологического анализа. Поскольку они обычно содержат цитокератины, выявление этих молекул иммуноцитохимическими методами часто помогает в постановке диагноза и лечении этих опухолей.*

### **V.3. Кровь и лимфа**

#### **Функция и состав крови**

Кровь и лимфа - это ткани внутренней среды организма, они являются разновидностью соединительной ткани.

У данных видов тканей имеются следующие особенности: мезенхимальное происхождение, большой удельный вес межуточного вещества, большое разнообразие структурных компонентов.

Функции крови: транспортная; трофическая; дыхательная; защитная; экскреторная; регуляция гомеостаза.

#### **Составные компоненты крови:**

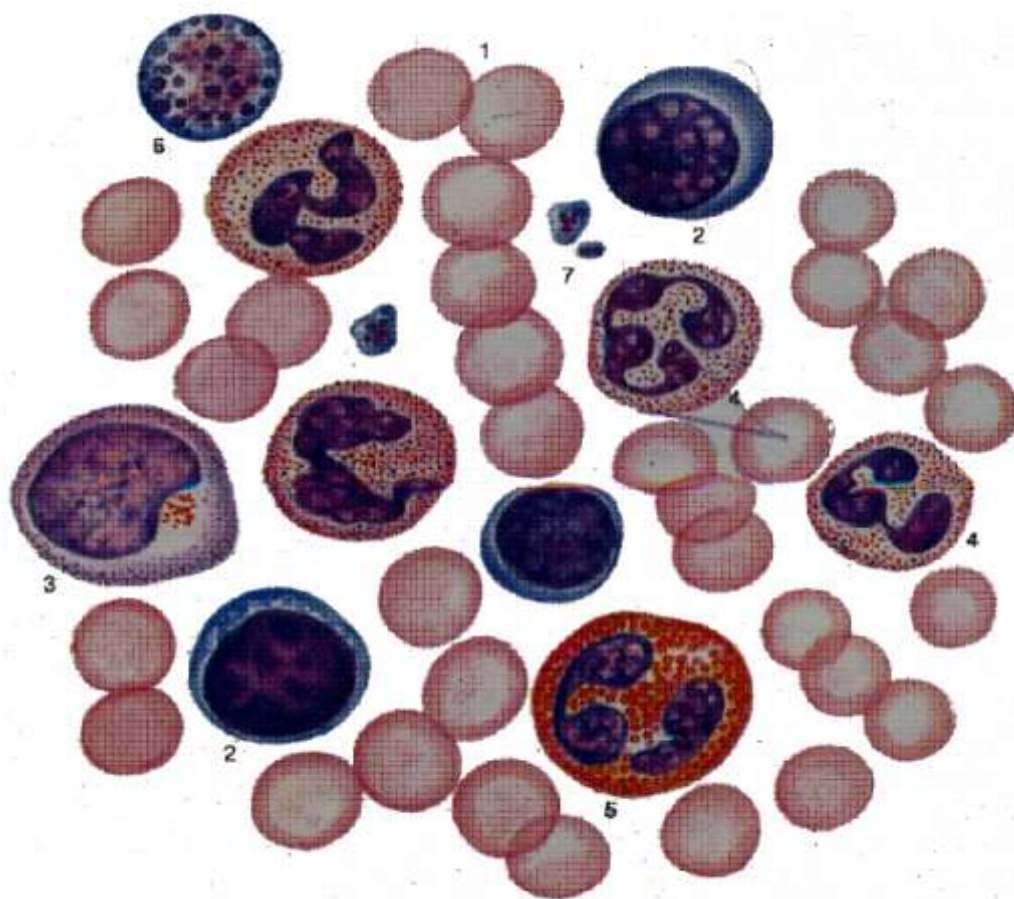
- клетки - форменные элементы;
- жидкое межклеточное вещество - плазма крови.

Масса крови составляет 5 % от массы тела человека, объем крови около 5,5 л. Депо крови - печень, селезенка, кожа и кишечник, в кишечнике может депонироваться до 1 л крови. Потеря человеком 1/3 объема крови ведет к смертельному исходу. Соотношение частей крови: плазма - 55-60 %, форменные элементы

- 40-45 %. Плазма крови состоит из воды на 90-93 % и содержащихся в ней веществ - 7-10 %. В плазме содержатся белки, аминокислоты, нуклеотиды, глюкоза, минеральные вещества, продукты обмена. Белки плазмы крови: альбумины, глобулины (в том числе иммуноглобулины), фибриноген, белки-ферменты и другие. Функции плазмы - транспорт растворимых веществ.

В связи с тем, что в крови содержатся как истинные клетки (лейкоциты), так и постклеточные образования - эритроциты и тромбоциты, принято именовать их в совокупности форменными элементами.

Классификация форменных элементов: эритроциты; тромбоциты; лейкоциты (56-рис).



56-рис. 1-эритроциты 2-лимфоциты 3-моноцит 4-сегментоядерный нейтрофильный гранулоцит 5-эозинофильный (ацидофильный) гранулоцит 6-базофильный гранулоцит 7-тромбоциты

Качественный состав крови (анализ крови) определяется такими понятиями как **гемограмма** и **лейкоцитарная формула**.

**Гемограмма - количественное содержание форменных элементов крови в одном литре или одном миллилитре.**

Гемограмма взрослого человека:

эритроцитов: у женщины - 3,7-4,9 млн в литре; у мужчины - 3,9-5,5 млн в литре; тромбоцитов 200-400 тыс. в литре; лейкоцитов 3,8-9,0 тыс. в литре.

### **Структурная и функциональная характеристика эритроцитов**

**Эритроциты** - преобладающая популяция форменных элементов крови. Морфологические особенности: не содержит ядра; не содержит большинства органелл; цитоплазма заполнена пигментным включением - гемоглобином: гемм - железо, глобин - белок.

**Размеры эритроцитов:** нормоциты 7,1-7,9 мкм (75 %); макроциты больше 8 мкм (12,5 %); микроциты меньше 6 мкм (12,5 %).

### **Форма эритроцитов:**

двояковогнутые диски - дискоциты (80 %); остальные 20 % составляют сфероциты, планоциты, эхиноциты, седловидные, двуюмочные, стоматоциты.

По насыщенности гемоглобином эритроциты различаются:

нормохромные; гипохромные; гиперхромные.

Различают две формы гемоглобина:

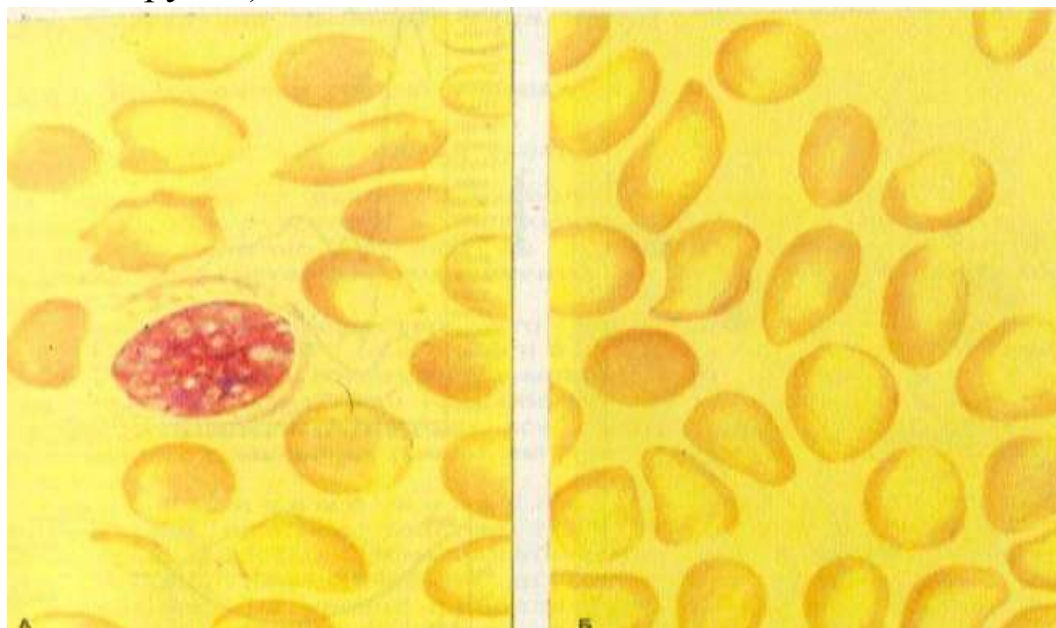
гемоглобин А; гемоглобин F - фетальный.

У взрослого человека гемоглобина А 98 %, гемоглобина F 2 %. У новорожденного ребенка гемоглобина А 20 %, гемоглобина F 80 %. Продолжительность жизни эритроцитов - 120 дней. Старые эритроциты разрушаются макрофагами, в основном, в селезенке, освобождающиеся из них железо используется созревающими эритроцитами. В периферической крови от 1 % до 5 % эритроцитов являются незрелыми и носят название ретикулоцитов. Их содержание отражает интенсивность эритроцитарного кроветворения и имеет важное диагностическое и прогностическое значение. **Пойкилоцитоз** - наличие в периферической крови большого количества эритроцитов разной формы. **Анизоцитоз** - наличие в периферической крови большого количества эритроцитов разного размера(57-рис).

Функции эритроцитов:

-дыхательная - транспорт газов (O<sub>2</sub> и CO<sub>2</sub>);

-транспорт других веществ, абсорбированных на поверхности цитолеммы (гормонов, иммуноглобулинов, лекарственных веществ, токсинов и других).



57-рис.Мазок периферической крови новорождённого (общий вид).  
А-бластная клетка. Б-полихромазия, анизоцитоз, пойкилоцитоз.

### **Структурная и функциональная характеристика тромбоцитов**

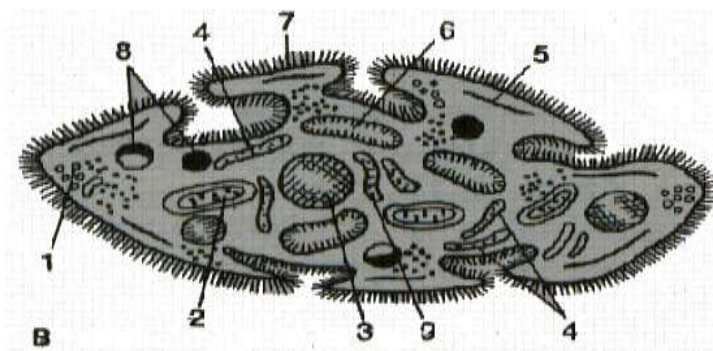
Тромбоциты или кровяные пластинки, представляют собой фрагменты цитоплазмы особых клеток красного костного мозга - мегакариоцитов.

Составные части тромбоцита:

\*гиаломер - основа пластинки, окруженная цитолеммой;

\*грануломер - зернистость, представленная специфическими гранулами, а также фрагментами зернистой эндоплазматической сети, рибосомами, митохондриями и другими(58-рис).

Размеры тромбоцитов - 2-3 мкм, форма округлая, овальная, отростчатая. По степени зрелости тромбоциты подразделяются на: юные; зрелые; старые; дегенеративные; гигантские.



**58-рис.Строение  
тромбоцита**

1. микротрубочки

2. митохондрий

3.гранулы (гликогена и  
ферритина)

4. плотная тубулярная  
сеть

5. микрофиламент

## 6.канальцы

## 7.гликокаликс

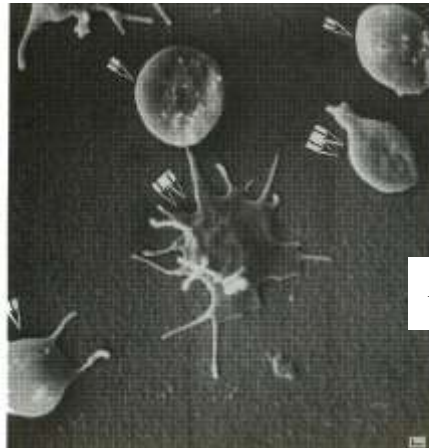
## 8. $\alpha$ - и $\beta$ -гранулы

### 58а-рис. А-тромбоциты Б-Образование тромбоцитов.

Продолжительность жизни тромбоцитов - 5-8 дней.

Функции тромбоцитов:

- \*участие в механизмах свертывания крови посредством склеивания пластинок и образования тромба;
- \*разрушения пластинок и выделения одного из многочисленных факторов, способствующих превращению глобулярного фибриногена в нитчатый фибрин.



А



Б

### **Структурная и функциональная характеристика лейкоцитов**

Лейкоциты или белые кровяные тельца, ядерные клетки крови, выполняющие защитную функцию. Содержатся в крови от нескольких часов до нескольких суток, а затем покидают кровяное русло и проявляют свои функции в основном в тканях. Лейкоциты представляют собой неоднородную группу и подразделяются на несколько популяций. Классификация лейкоцитов основана на:

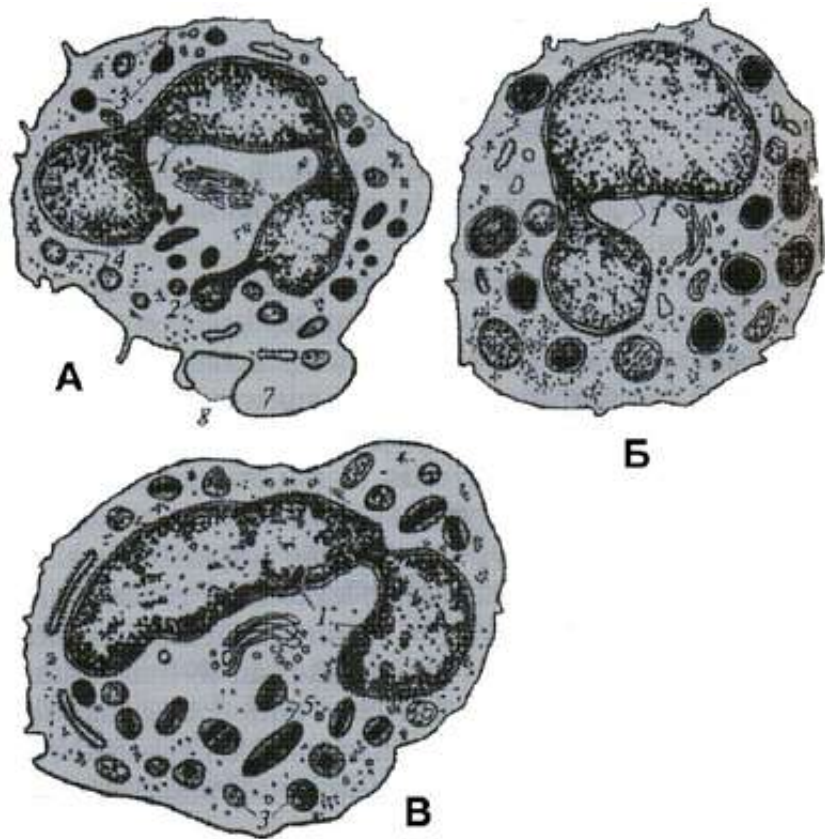
- \*содержание гранул в цитоплазме;
- \*отношение к красителям по тинкториальным свойствам;
- \*степени зрелости клеток данного типа;
- \*морфологии и функции клеток;
- \*размера клеток.

Классификация лейкоцитов:

- зернистые (гранулоциты) - нейтрофилы (65-75 %);
- юные (0-0,5 %);
- палочкоядерные (3-5 %);
- сегментоядерные (60-65 %);
- эозинофилы (1-5 %);
- базофилы (0,5-1,0 %) (59-рис).
- незернистые (агранулоциты):
- лимфоциты (20-35 %);
- Т-лимфоциты;

- В-лимфоциты;
- моноциты (6-8 %)(90-рис).

59-рис. Гранулоциты. А-нейтрофильный лейкоцит  
 Б-эозинофильный лейкоцит  
 В- базофильный лейкоцит  
 1. сегменты ядра  
 2. хроматин  
 3. Азурофильные (лизосомные) гранулы  
 4. специальные гранулы  
 5. Эозинофильные гранулы  
 6. Ложный секти североподий



**Лейкоцитарная формула**  
 - это процентное

соотношение различных форм лейкоцитов (к общему числу лейкоцитов - 100 %). В таблице классификации лейкоцитов представлена лейкоцитарная формула здорового организма.



Морфологические особенности нейтрофилов:

- сегментированное ядро;
- в цитоплазме имеются мелкие гранулы, окрашивающиеся в слабо **оксифильный** (розовый) цвет, среди которых различают неспецифические азурофильные гранулы - разновидность лизосом, специфические гранулы, другие органеллы развиты слабо. Размеры в мазке 10-12 мкм.

По степени зрелости нейтрофилы подразделяются на:

- юные (метамиелоциты) 0-5 %;
- палочкоядерные 3-5 %;
- сегментоядерные (зрелые) 60-65 %.

Увеличение процентного содержания юных и палочкоядерных форм нейтрофилов носит название **сдвига лейкоцитарной формулы** влево и является важным диагностическим показателем. По нейтрофилам определяют половую принадлежность крови - по наличию у одного из сегмента околядерного сателлита (придатка) в виде барабанной палочки (у женщин). Продолжительность жизни нейтрофилов 8 дней, из них 8-12 ч они находятся в крови, а затем выходят соединительную и эпителиальную ткани, где и выполняют основные функции.

#### **Функции нейтрофилов:**

- фагоцитоз бактерий;
- фагоцитоз иммунных комплексов (антиген-антитело);
- бактериостатическая и бактериолитическая;
- выделение келлонов и регуляция размножения лейкоцитов.

Морфологические особенности эозинофилов:

- размеры в мазках 12-14 мкм.
- двухсегментное ядро;

в цитоплазме крупная оксифильная (красная) зернистость, состоящая из двух типов гранул: специфические азурофильные - разновидность лизосом, содержащих фермент пероксидазу, неспецифические гранулы, содержащие кислую фосфатазу, другие органеллы развиты слабо.

Функции эозинофилов:

- участвуют в иммунологических (аллергических и анафилактических) реакциях;
- угнетают (ингибируют) аллергические реакции посредством нейтрализации гистамина и серотонина несколькими способами:

- фагоцитируют гистамин и серотонин, выделяемые базофилами и тучными клетками, а также адсорбируют эти биологически активные вещества на цитолемме;
  - выделяют ферменты, расщепляющие гистамин и серотонин внеклеточно;
  - выделяют факторы, препятствующие выбросу гистамина и серотонина базофилами и тучными клетками;
  - способны фагоцитировать бактерии, но в незначительной степени.
- Участвием эозинофилов в аллергических реакциях объясняется их повышенное содержание (до 20-40 % и более) в крови при различных аллергических заболеваниях (глистных инвазиях, бронхиальной астме, злокачественных новообразованиях и других). Продолжительность жизни эозинофилов 6-8 дней, из них нахождение в кровеносном русле составляет 3-8 ч.

### **Базофильные лейкоциты, или базофилы**

Это наименьшая популяция лейкоцитов (0,5-1 %), однако в общей массе в организме их огромное количество. Размеры в мазке 11-12 мкм.

Морфологические особенности базофилов:

- крупное слабо сегментированное ядро;
- в цитоплазме содержатся крупные гранулы, окрашивающиеся основными красителями, метакроматично, за счет содержания в них гликозаминогликанов - гепарина, а также гистамина, серотонина и других биологически активных веществ;
- другие органеллы развиты слабо.

Функции базофилов заключаются в участии в иммунных (аллергических) реакциях посредством выделения гранул (дегрануляции) и содержащихся в них вышеперечисленных биологически активных веществ, которые и вызывают аллергические проявления (отек ткани, кровенаполнение, зуд, спазм гладкой мышечной ткани и другие). При встрече с антигенами (аллергенами) некоторые В-лимфоциты и плазмоциты вырабатывают иммуноглобулины Е, которые адсорбируются на цитолемме базофилов и тучных клеток. При повторной встрече базофилов с тем же антигеном, на их поверхности образуются комплексы антиген-антитело, которые вызывают резкую дегрануляцию и выход в окружающую среду гистамина,

серотонина, гепарина. Базофилы также обладают способностью фагоцитоза, но это не основная их функция.

### **Структурная и функциональная характеристика агранулоцитов**

Агранулоциты не содержат гранул в цитоплазме и подразделяются на две различные клеточные популяции - лимфоциты и моноциты.

**Лимфоциты** являются клетками иммунной системы и потому в последнее время все чаще называются иммуноцитами. Лимфоциты (иммуноциты), при участии вспомогательных клеток (макрофагов), обеспечивают иммунитет - защиту организма от генетически чужеродных веществ. Лимфоциты являются единственными клетками крови, способными при определенных условиях митотически делиться. Все остальные лейкоциты являются конечными дифференцированными клетками. Лимфоциты весьма гетерогенная (неоднородная) популяция клеток.

Классификация лимфоцитов:

По размерам: малые 4,5-6 мкм; средние 7-10 мкм; большие - больше 10 мкм.

В периферической крови около 90 % составляют малые лимфоциты и 10-12 % средние лимфоциты. Большие лимфоциты в нормальных условиях в периферической крови не встречаются. Электронно-микроскопически малые лимфоциты подразделяются на светлые (70-75 %) и темные (12-13 %).

#### **Морфология малых лимфоцитов:**

- относительно крупное круглое ядро, состоящее в основном из гетерохроматина (особенно в мелких темных лимфоцитах);
- узкий ободок базофильной цитоплазмы, в которой содержатся свободные рибосомы и слабо выраженные органеллы - эндоплазматическая сеть, единичные митохондрии и лизосомы.

#### **Морфология средних лимфоцитов:**

- более крупное и более рыхлое ядро, состоящее из эухроматина в центре и гетерохроматина по периферии;
- в цитоплазме более развиты гранулярная и гладкая эндоплазматическая сеть, пластинчатый комплекс, больше митохондрий.

В крови содержится также 1-2 % плазмочитов, образующихся из В-лимфоцитов.

**По источникам развития лимфоциты подразделяются на:**

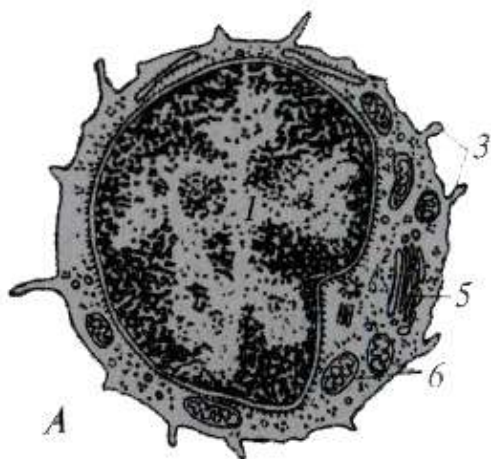
- Т-лимфоциты образование и дальнейшее развитие связано с тимусом (вилочковой железой);
- В-лимфоциты, их развитие у птиц связано с особым органом - фабрициевой сумкой, а у млекопитающих и человека пока точно не установленным ее аналогом.

Кроме источников развития Т- и В-лимфоциты отличаются между собой и по выполняемым функциям.

По функциям:

\*В-лимфоциты и плазмоциты обеспечивают гуморальный иммунитет - защиту организма от чужеродных корпускулярных антигенов (бактерий, вирусов, токсинов, белков и других);

\*Т-лимфоциты по выполняемым функциям подразделяются на: киллеров; хелперов; супрессоров. Для выявления Т-лимфоцитов применяют эритроциты барана (60-рис)



60-рис. А-Т-лимфоцит. Б- Т- лимфоциты образуют розетку с эритроцитами овца.

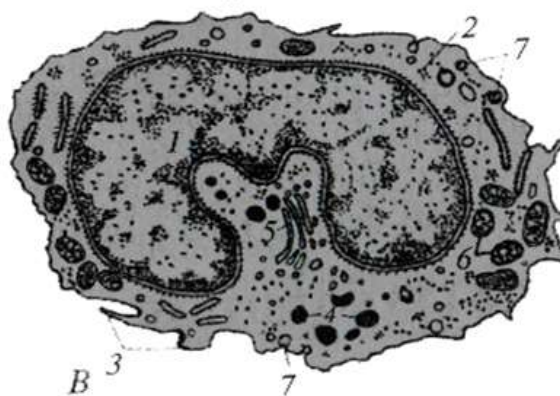
Киллеры или цитотоксические лимфоциты обеспечивают защиту организма от чужеродных клеток или генетически измененных собственных клеток, осуществляется клеточный иммунитет. Т-хелперы и Т-супрессоры регулируют гуморальный иммунитет: хелперы - усиливают, супрессоры - угнетают. Кроме того, в процессе дифференцировки и Т- и В-лимфоциты вначале выполняют рецепторные функции - распознают соответствующий

их рецепторам антиген, а после встречи с ним трансформируются в эффекторные или регуляторные клетки.

В пределах своих субпопуляций и Т- и В-лимфоциты различаются между собой по типу рецепторов к различным антигенам. При этом разнообразие рецепторов столь велико, что имеются лишь небольшие группы (клоны) клеток, имеющие одинаковые рецепторы. При встрече лимфоцита с антигеном, к которому у него имеется рецептор, лимфоцит стимулируется, превращается в лимфобласт, а затем пролиферирует в результате чего образуется клон новых лимфоцитов с одинаковыми рецепторами.

По продолжительности жизни лимфоциты подразделяются на: короткоживущие (недели, месяцы), преимущественно В-лимфоциты; долгоживущие (месяцы, годы), преимущественно Т-лимфоциты.

**Моноциты (61-рис)** это наиболее крупные клетки крови (18-20 мкм), имеющие круглое бобовидное или подковообразное ядро и хорошо выраженную базофильную цитоплазму, в которой содержатся множественные пиноцитозные пузырьки, лизосомы и другие общие органеллы. По своей функции моноциты являются фагоцитами. Моноциты являются не вполне зрелыми клетками. Они циркулируют в крови 2-е суток, после чего покидают кровеносное русло, мигрируют в разные ткани и органы и превращаются в различные формы макрофагов, фагоцитарная активность которых значительно выше моноцитов. Моноциты и образующиеся из них макрофаги объединяются в единую макрофагическую систему или мононуклеарную фагоцитарную систему (МФС).



61-рис. Моноцит

1. Ядро

2-рибосомы

3.-отростки

4-азурофильные тельца

5-комплекс Гольджи

6-митохондрии

7- пиноцитозные пузырьки

### **Возрастные особенности крови. У новорожденных:**

- эритроцитов 6-7 млн в 1 л (эритроцитоз);
- лейкоцитов 10-30 тыс. в 1 л (лейкоцитоз);
- тромбоцитов 200-300 тыс. в 1 л, то есть как у взрослых.

Через 2 недели содержание эритроцитов снижается к показателям взрослых (около 5 млн в 1 л). Через 3-6 месяцев число эритроцитов снижается ниже 4-5 мл в 1 л - это физиологическая анемия, а затем постепенно достигает нормальных показателей к периоду полового созревания. Содержание лейкоцитов у детей через 2 недели снижается до 9-15 тыс. в 1 л и к периоду полового созревания достигает показателей взрослых.

### **Лейкоцитарная формула у новорожденных детей**

Наибольшие изменения в лейкоцитарной формуле отмечаются в содержании нейтрофилов и лимфоцитов. Остальные показатели существенно не отличаются от показателей взрослых. После рождения ребёнка 4-сутки осуществляется первый, 4 года - второй перекрест на уровне 45-44 %.

Новорожденные: нейтрофилы 65-75 %; лимфоциты 20-35 %.

#### **4-е сутки - первый физиологический перекрест:**

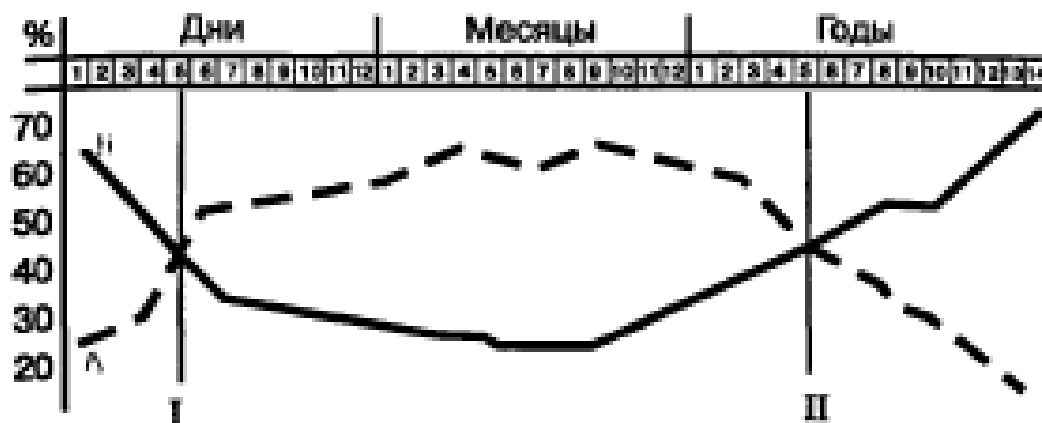
нейтрофилы 45 %; лимфоциты 45 %.

**2 года:** нейтрофилы - 25 %; лимфоциты - 65 %.

#### **4 года - второй физиологический перекрест:**

нейтрофилы - 45 %; лимфоциты - 45 %.

**14-17 лет:** нейтрофилы 65-75 %; лимфоциты 20-35 %.



**62-рис. 1-11- физиологический перекрест**

## Функции и состав лимфы

Лимфа состоит из лимфоплазмы и форменных элементов, в основном лимфоцитов (98 %), а также моноцитов, нейтрофилов, иногда эритроцитов. Лимфоплазма образуется посредством проникновения (дренажа) тканевой жидкости в лимфатические капилляры, а затем отводится по лимфатическим сосудам различного калибра и вливается в венозную систему. По пути движения лимфа проходит через лимфатические узлы, в которых она очищается от экзогенных и эндогенных частиц, а также обогащается лимфоцитами.

По качественному составу лимфа подразделяется на:

- периферическую лимфу - до лимфатических узлов;
- промежуточную лимфу - после лимфатических узлов;
- центральную лимфу - лимфа грудного протока.

В области лимфатических узлов происходит не только образование лимфоцитов, но и миграция лимфоцитов из крови в лимфу, а затем с током лимфы они снова попадают в крови и так далее. Такие лимфоциты составляют рециркулирующий **пул** лимфоцитов.

**Функции лимфы:** дренирование тканей; обогащение лимфоцитами; очищение лимфы от экзогенных и эндогенных веществ.

## КЛИНИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Снижение числа эритроцитов в крови обычно связано с заболеванием, известным как **анемия**. Увеличение числа эритроцитов (**эритроцитоз**, или **полицитемия**) может быть физиологической адаптацией. Оно обнаруживается, например, у людей, которые живут в условиях больших высот, где напряжение кислорода снижено. При полицитемии (греч. **πο** — **много** + **κυ** — **клетка** + **βα** — **кровь**), которая часто связана с болезнями различной степени тяжести, увеличена вязкость крови. При ее тяжелом течении может нарушаться циркуляция крови в капиллярах. Полицитемию можно точнее охарактеризовать как увеличение гематокрита, т.е. нарастание объема, занимаемого эритроцитами. Эритроциты диаметром более 9 мкм описывают как **макроциты**, а диаметром менее 6 мкм — как **микроциты**. Увеличение числа

эритроцитов с большими колебаниями размеров известно как **анизоцитоз** (греч. ал/зо — **неравный** + ку — **клетка**).

Унаследованные изменения молекул гемоглобина ответственны за ряд патологических состояний, примером которых может служить **серповид-ноклеточная болезнь**. Это передающееся по наследству нарушение вызвано мутацией одно--о нуклеотида (**точечная мутация**) в ДНК гена 3-цепи гемоглобина. Триплет ГАА (кодирующий глутаминовую кислоту) заменен на ГУА, который кодирует валин. Вследствие этого транслируемый гемоглобин отличается от нормального присутствием валина на месте глутаминовой кислоты. Между тем, подмена этой единственной аминокислоты привела к глубочайшим сдвигам. Когда такой измененный гемоглобин (называемый НЬЗ) теряет кислород (что происходит в венозных капиллярах), он полимеризуется и формирует жесткие агрегаты, которые придают эритроциту характерную серповидную форму. Серповидный эритроцит не обладает гибкостью и достаточно хрупок, поэтому продолжительность его жизни снижена, что приводит к анемии. При этом происходит увеличение вязкости крови, и могут повреждаться стенки кровеносных сосудов, вызывая свертывание крови. Кровоток в капиллярах замедляется или останавливается совсем, приводя к тяжелой нехватке кислорода в тканях (**аноксия**).

Другой болезнью эритроцитов является **наследственный сфероцитоз**, для которого характерны сферические эритроциты, более ранимые при выделении и легче разрушаемые макрофагами, что приводит к анемии и другим симптомам. В некоторых случаях сфероцитоз связан с недостаточностью спектрина или дефектами его молекулы. Хирургическое удаление селезенки обычно облегчает симптомы наследственного сфероцитоза вследствие потери значительной части макрофагов, имеющих в организме.

**Анемия** является патологическим состоянием, которое характеризуется падением концентраций гемоглобина в крови ниже нормальных величин. Хотя анемии обычно связаны со сниженным числом эритроцитов, возможны также ситуации, в которых количество клеток остается нормальным, но

содержание гемоглобина в каждой клетке снижено (**гипохромная анемия**). Анемия может быть вызвана кровопотерей (кровотечением), недостаточной выработкой эритроцитов костным мозгом, образованием эритроцитов со сниженным содержанием гемоглобина, что обычно связано с дефицитом железа в рационе или с ускоренным разрушением клеток крови.

В незрелых нейтрофилах, которые недавно поступили в кровоток, ядро несегментированное, подковообразное (палочкоядерные формы). Повышенное содержание палочкоядерных нейтрофилов в крови указывает на усиленную выработку нейтрофилов, вероятно, в ответ на бактериальную инфекцию. Нейтрофилы, в которых ядро содержит более пяти долей (**гиперсегментированные**), обычно являются старыми клетками. Хотя в нормальных условиях по мере созревания нейтрофила происходит увеличение числа ядерных долей, при некоторых патологических состояниях появляются молодые клетки, в которых содержатся пять или более долей.

Нейтрофилы обнаруживают бактерии, охватывают их псевдоподиями и перемещают внутрь цитоплазмы, заключая в вакуоли, называемые фагосомами, мембрана которых происходит из плазмолеммы нейтрофила. Сразу же после этого специфические гранулы сливаются с фагосомами, выделяя в них свое содержимое. С помощью протонных насосов в мембране фагосомы рН внутри вакуоли снижается примерно до 5,0, что является оптимальным значением рН, обеспечивающим максимальную активность лизосомальных ферментов. Далее азурофиль-ные гранулы выбрасывают свои ферменты в кислую среду, убивая и переваривая микроорганизмы. Во время фагоцитоза взрыв потребления кислорода приводит к образованию супероксидных ( $O_2^-$ ) анионов и перекиси водорода ( $H_2O_2$ ). Супероксидный анион является короткоживущим свободным радикалом, возникающим при добавлении одного электрона к кислороду. Этот радикал высоко реактивен и убивает микроорганизмы, захваченные нейтрофилами. Совместно с миелопероксидазой и **ионами галидов** он образует мощную микробоцидную систему. Другие сильные окислительные агенты (например, гипохлорит) могут

инактивировать белки. Функция лизоцима заключается в специфическом расщеплении связи в молекуле пептидогликана, образующем клеточную стенку некоторых грампозитивных бактерий, вызывая тем самым их гибель. Лактоферрин активно связывает железо; поскольку железо является важнейшим элементом питания бактерий, его недоступность приводит к гибели бактерий. Кислая среда фагоцитарных вакуолей сама по себе может вызывать гибель некоторых микроорганизмов. Сочетанное действие этих механизмов способно убить большую часть микроорганизмов, которые затем перевариваются лизосомальными ферментами. Погибшие нейтрофилы, бактерии, полупереваренный материал и тканевая жидкость образуют густую, обычно желтую жидкость, называемую **гноем**. Описаны несколько наследственных дисфункций нейтрофилов. При одной из них актин не способен нормально полимеризоваться, в результате чего нейтрофилы являются вялыми. При другой выявляется неспособность к выработке супероксидных анионов, перекиси водорода и гипохлорита, что снижает способность клеток к уничтожению микробов. Эта дисфункция является следствием недостаточности НАДФ-Н-оксидазы (НАДФ-Н — восстановленная форма никотинамидадениндинуклеотидфосфата), которая приводит к неполноценному респираторному взрыву. Дети с такими дисфункциями подвержены постоянным бактериальным инфекциям. Более тяжелые инфекции являются результатом сочетания дисфункций нейтрофилов и макрофагов.

Увеличение содержания эозинофилов в крови (эозинофилия) связано с аллергическими реакциями и инвазией гельминтов (паразитов). В органах эозинофилы обнаруживаются в соединительной ткани, расположенной под эпителием бронхов, желудочно-кишечного тракта, матки и влагалища, а также вокруг паразитических червей. Помимо этого, эозинофилы вырабатывают вещества, которые влияют на воспаление, так как они инактивируют лейкотриены и гистамин, вырабатываемые другими клетками. Они также фагоцитируют комплексы антиген-антитело.

Кортикостероиды (гормоны коры надпочечника) вызывают быстрое снижение числа эозинофилов в крови, вероятно, нарушая их выделение из костного мозга в кровоток.

При дерматологическом заболевании, известном как гиперчувствительность кожных базофилов, базофилы являются главным клеточным типом в очаге воспаления.

**КОСТНЫЙ МОЗГ КАК ИСТОЧНИК СТВОЛОВЫХ КЛЕТОК ДЛЯ ДРУГИХ ТКАНЕЙ.** В отличие от данных ранее проведенных наблюдений, установлено, что красный костный мозг богат стволовыми клетками, которые могут образовывать различные ткани, а не только клетки крови. Обладая огромным потенциалом дифференцировки, эти клетки дают возможность получать специализированные клетки, которые не отторгаются организмом, поскольку они происходят из стволовых клеток костного мозга того же самого человека. Процедура заключается в получении костномозговых стволовых клеток, культивировании их в соответствующей среде для получения их дифференцировки в направлении клеточного типа, необходимого для трансплантации, а затем использовании клеток, полученных в тканевой культуре, с целью замещения клеток, в которых нуждается пациент. В этом случае донор и реципиент являются одним и тем же человеком, и имеется полная гистосовместимость, что исключает возможность отторжения. Хотя эти исследования находятся лишь на начальной стадии, к настоящему моменту уже получены многообещающие результаты.

Появление большого числа незрелых нейтрофилов (палочкоядерных клеток) в крови называется сдвигом влево и имеет клиническое значение, поскольку обычно указывает на бактериальную инфекцию омоложению крови.

Изменения содержания нейтрофилов в крови **необходимо** оценивать с учетом существования упомянутых компартментов. Так, **нейтрофилия** — увеличение числа нейтрофилов в кровотоке — не обязательно означает нарастание выработки нейтрофилов. Интенсивная мышечная работа или введение адреналина вызывают перемещение

нейтрофилов из маргинального компармента в циркулирующий компартмент, приводя к отчетливо выявляемой нейтрофилии, даже в отсутствие усиления выработки нейтрофилов. Однако глюкокортикоиды (гормоны надпочечника) увеличивают митотическую активность предшественников нейтрофилов в костном мозгу и повышают концентрацию нейтрофилов в крови.

**Нейтрофилия** может также стать результатом выделения большого количества нейтрофилов из костномозгового накопительного компартмента. Этот тип нейтрофилии является транзиторным, после которого наступает период восстановления, в течение которого нейтрофилы не выделяются в кровь.

При некоторых формах заболевания, известного как **тромбоцитопеническая пурпура**, которое характеризуется снижением содержания тромбоцитов в крови, обнаруживается, что тромбоциты сохраняют связь с цитоплазмой мегакариоцитов в результате нарушения механизма их выделения. Продолжительность жизни тромбоцитов составляет приблизительно 10 суток.

Одной из главных причин синдрома приобретенного иммунодефицита (СПИДа) является уничтожение Т-хелперов при заражении ретровирусом. В результате этого повреждается иммунная система пациентов, что делает их восприимчивыми к оппортунистическим инфекциям, которые обусловлены микроорганизмами, обычно не вызывающими заболеваний у людей с нормальной иммунной системой.

## V.4. Кроветворение

Кроветворение (гемоцитопоз) - процесс образования форменных элементов крови. Различают два вида кроветворения:

**Миелоидное кроветворение:** эритропоз; гранулоцитопоз; тромбоцитопоз; моноцитопоз.

**Лимфоидное кроветворение:** Т-лимфоцитопоз; В-лимфоцитопоз.

Кроме того, гемопоэз подразделяется на два периода:

**эмбриональный; постэмбриональный.**

Эмбриональный период гемопоэза приводит к образованию крови как ткани и потому представляет собой гистогенез крови. Постэмбриональный гемопоэз представляет собой процесс физиологической регенерации крови как ткани.

Эмбриональный период гемопоэза осуществляется поэтапно, сменяя разные органы кроветворения. В соответствии с этим эмбриональный гемопоэз подразделяется на три этапа:

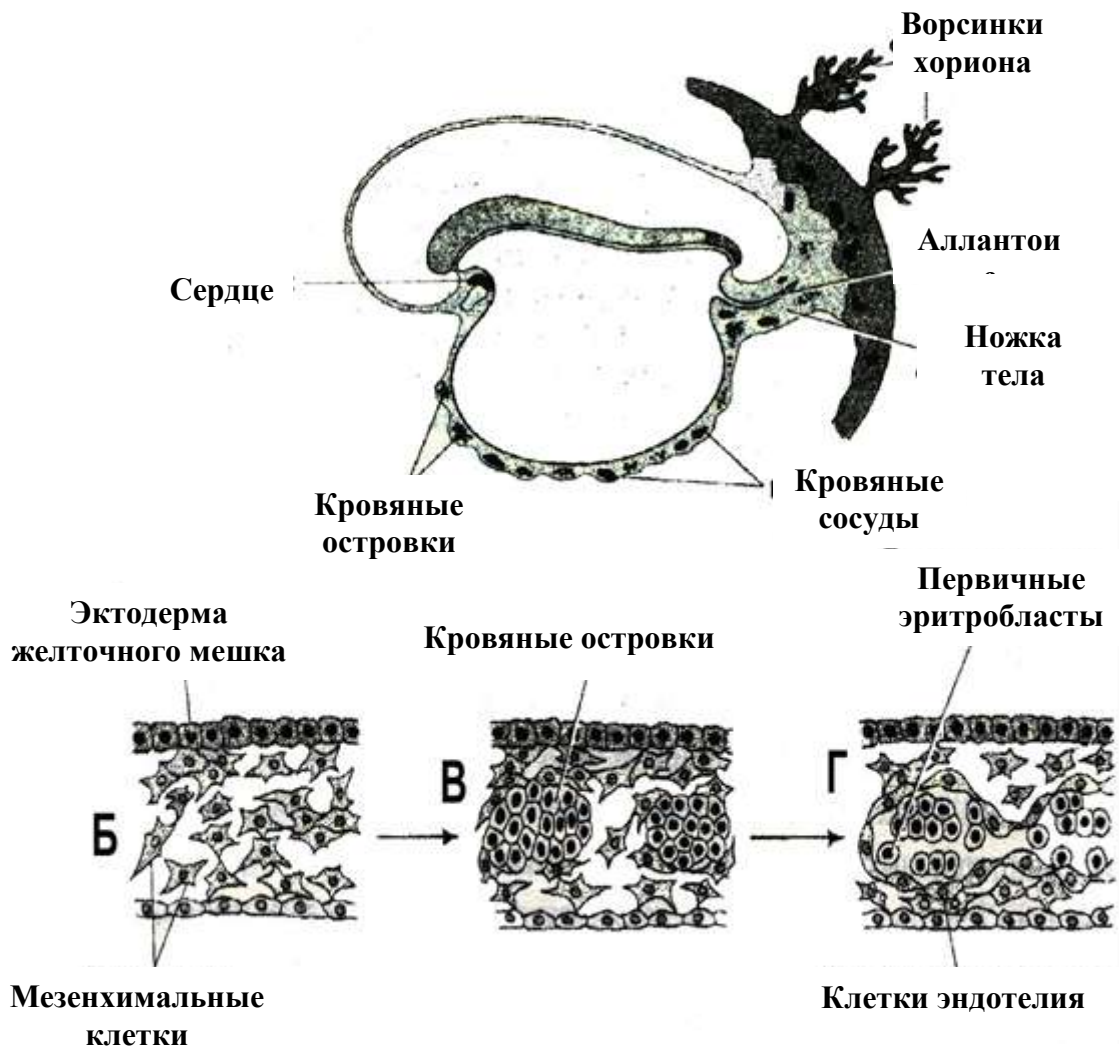
- желточный;
- гепато-тимусо-лиенальный;
- медулло-тимусо-лимфоидный.

**Желточный этап** осуществляется в мезенхиме желточного мешка, начиная со 2-3-ей недели эмбриогенеза, с 4-ой недели он снижается и к концу 3-го месяца полностью прекращается. Процесс кроветворения на этом этапе осуществляется следующим образом, вначале в мезенхиме желточного мешка, в результате пролиферации мезенхимальных клеток, образуются "кровяные островки", представляющие собой очаговые скопления отростчатых мезенхимальных клеток. Затем происходит дифференцировка этих клеток в двух направлениях - дивергентная дифференцировка (рис. 63):

- Периферические клетки островка уплощаются, соединяются между собой и образуют эндотелиальную выстилку кровеносного сосуда;
- Центральные клетки округляются и превращаются в стволовые клетки.

Из этих клеток в сосудах, то есть интраваскулярно, начинается процесс образования первичных эритроцитов (эритробластов, мегалобластов). Однако часть стволовых клеток оказывается вне

сосудов (экстравааскулярно) и из них начинают развиваться зернистые лейкоциты, которые затем мигрируют в сосуды. Довольно скоро сосуды желточного мешка соединяются с сосудами тела зародыша, по этим сосудам стволовые клетки мигрируют в тело зародыша и заселяют закладки.



**63-рис.**

Наиболее важными моментами желточного этапа являются:

- образование стволовых клеток крови;
- образование первичных кровеносных сосудов.

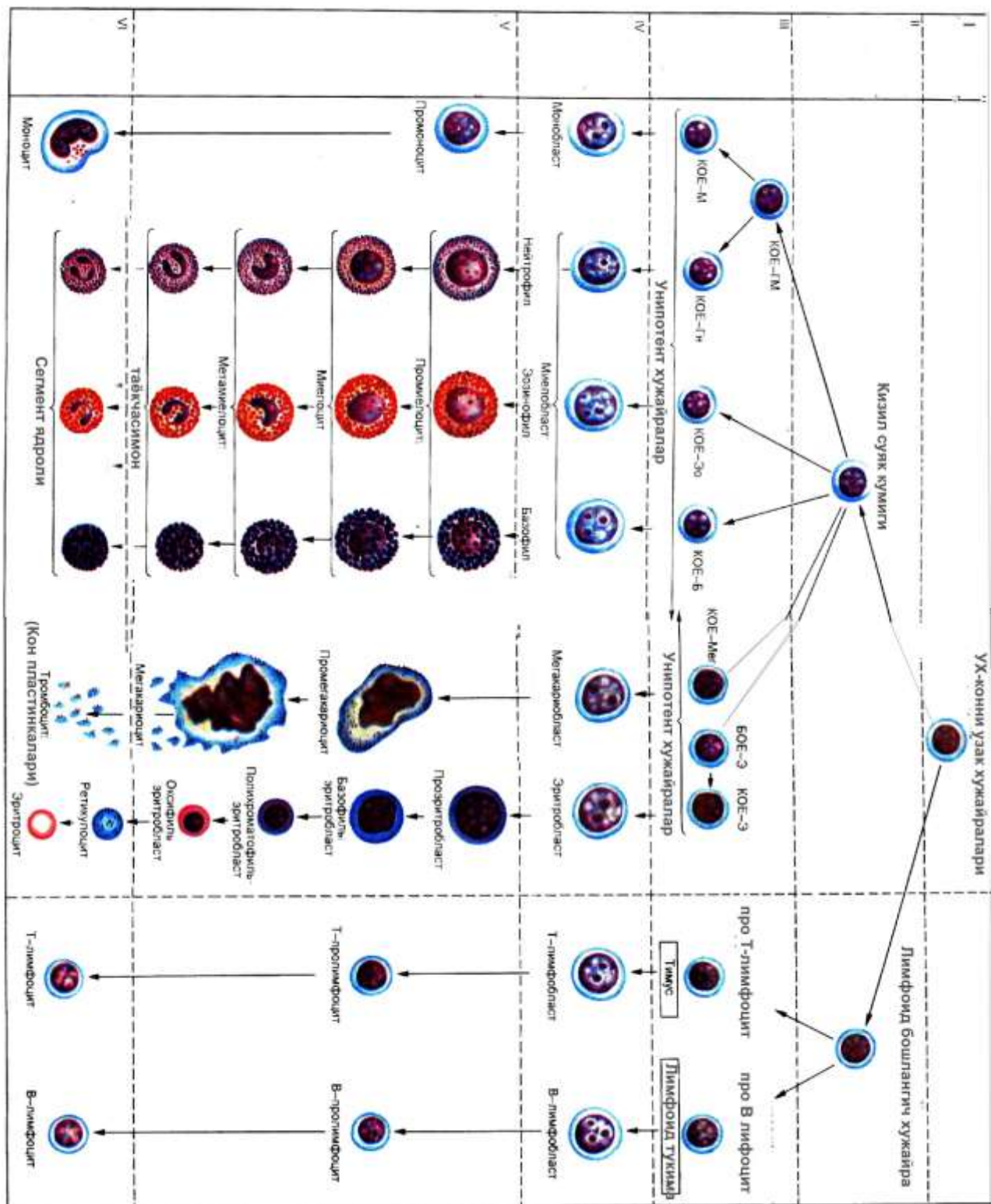
Несколько позже (на 3-ей неделе) начинают формироваться сосуды в мезенхиме тела зародыша, однако они являются пустыми будущих кроветворных органов (в первую очередь печень), в которых затем и осуществляется кроветворение.

**Гепато-тимусо-лиенальный** этап гемопоэза осуществляется в начале в печени, несколько позже в тимусе (вилочковой железе), а затем и в селезенке. В печени происходит (только экстраваскулярно) в основном миелоидное кроветворение, начиная с 5-ой недели и до конца 5-го месяца, а затем постепенно снижается и к концу эмбриогенеза полностью прекращается. Тимус закладывается на 7-8-й неделе, а несколько позже в нем начинается Т-лимфоцитопоэз, который продолжается до конца эмбриогенеза, а затем в постнатальном периоде до его инволюции (в 25-30 лет). Процесс образования Т-лимфоцитов в этот момент носит название антиген независимая дифференцировка. Селезенка закладывается на 4-й неделе, с 7-8 недели она заселяется стволовыми клетками и в ней начинается универсальное кроветворение, то есть и миелоилимфопоэз. Особенно активно кроветворение в селезенке протекает с 5-го по 7-ой месяцы внутриутробного развития плода, а затем миелоидное кроветворение постепенно угнетается и к концу эмбриогенеза (у человека) оно полностью прекращается. Лимфоидное же кроветворение сохраняется в селезенке до конца эмбриогенеза, а затем и в постэмбриональном периоде.

Следовательно, кроветворение на втором этапе в названных органах осуществляется почти одновременно, только экстраваскулярно, но его интенсивность и качественный состав в разных органах различны.

**Медулло-тимусо-лимфоидный** этап кроветворения. Закладка красного костного мозга начинается со 2-го месяца, кроветворение в нем начинается с 4-го месяца, а с 6-го месяца он является основным органом миелоидного и частично лимфоидного кроветворения, то есть является универсальным кроветворным органом. В то же время в тимусе, в селезенке и в лимфатических узлах осуществляется лимфоидное кроветворение. Если красный костный мозг не в состоянии удовлетворить возросшую потребность в форменных элементах крови (при кровотоке), то гемопоэтическая активность печени, селезенки может активизироваться - экстрamedуллярное кроветворение.

Постэмбриональный период кроветворения - осуществляется в красном костном мозге и лимфоидных органах (тимусе, селезенке, лимфатических узлах, миндалинах, лимфоидных фолликулах).



64-рис. Постэмбриональное кроветворение. На схеме показаны 6 классов(этапов) гемопоэтических клеток.

**Сущность процесса кроветворения заключается в пролиферации и поэтапной дифференцировке стволовых клеток в зрелые форменные элементы крови. Существует несколько теории кроветворения.**

I. Унитарная теория (А. А. Максимов, 1909 г.) - все форменные элементы крови развиваются из единого предшественника-стволовой клетки;

II. Дуалистическая теория предусматривает два источника кроветворения, для миелоидного и лимфоидного;

III. Полифилетическая теория предусматривает для каждого форменного элемента свой источник развития.

В настоящее время общепринятой является унитарная теория кроветворения, на основании которой разработана схема кроветворения (64-рис. И. Л. Чертков и А. И. Воробьев, 1973 г.).

В процессе поэтапной дифференцировки стволовых клеток в зрелые форменные элементы крови в каждом ряду кроветворения образуются промежуточные типы клеток, которые в схеме кроветворения составляют классы клеток. Всего в схеме кроветворения различают 6 классов клеток:

- 1 класс - стволовые клетки;
- 2 класс - полустволовые клетки;
- 3 класс - унипотентные клетки;
- 4 класс - бластные клетки;
- 5 класс - созревающие клетки;
- 6 класс - зрелые форменные элементы.

Морфологическая и функциональная характеристика клеток различных классов схемы кроветворения.

**1 класс** - стволовая полипотентная клетка, способная к поддержанию своей популяции. По морфологии соответствует малому лимфоциту, является полипотентной, то есть способной дифференцироваться в любой форменный элемент крови. Направление дифференцировки стволовой клетки определяется уровнем содержания в крови данного форменного элемента, а также влиянием микроокружения стволовых клеток - индуктивным влиянием стромальных клеток костного мозга или другого кроветворного органа. Поддержание численности популяции стволовых клеток обеспечивается тем, что после митоза стволовой

клетки одна из дочерних клеток становится на путь дифференцировки, а другая принимает морфологию малого лимфоцита и является стволовой. Делятся стволовые клетки редко (1 раз в полгода), 80 % стволовых клеток находятся в состоянии покоя и только 20 % в митозе и последующей дифференцировке. В процессе пролиферации каждая стволовая клетка образует группу или клон клеток и потому стволовые клетки в литературе нередко называются клон-образующие единицы - КОЕ.

**2 класс** - полустволовые, ограниченно полипотентные (или частично коммитированные) клетки - предшественницы миелопоэза и лимфопоэза. Имеют морфологию малого лимфоцита. Каждая из них дает клон клеток, но только миелоидных или лимфоидных. Делятся они чаще (через 3-4 недели) и также поддерживают численность своей популяции.

**3 класс** - унипотентные поэтин-чувствительные клетки - предшественницы своего ряда кроветворения. Морфология их также соответствует малому лимфоциту. Способны дифференцироваться только в один тип форменного элемента. Делятся часто, но потомки этих клеток одни вступают на путь дифференцировки, а другие сохраняют численность популяции данного класса. Частота деления этих клеток и способность дифференцироваться дальше зависит от содержания в крови особых биологически активных веществ - поэтинов, специфичных для каждого ряда кроветворения (эритропоэтины, тромбопоэтины и другие).

Первые три класса клеток объединяются в класс морфологически неидентифицируемых клеток, так как все они имеют морфологию малого лимфоцита, но потенции их к развитию различны.

**4 класс** - бластные (молодые) клетки или бласты (эритробласты, лимфобласты и так далее). Отличаются по морфологии как от трех предшествующих, так и последующих классов клеток. Эти клетки крупные, имеют крупное рыхлое (эухроматин) ядро с 2-4 ядрышками, цитоплазма базофильна за счет большого числа свободных рибосом. Часто делятся, но дочерние клетки все вступают на путь дальнейшей дифференцировки. По цитохимическим свойствам можно идентифицировать бласты разных рядов кроветворения.

**5 класс** - класс созревающих клеток, характерных для своего ряда кроветворения. В этом классе может быть несколько разновидностей переходных клеток - от одной (пролимфоцит, промоноцит), до пяти в эритроцитарном ряду. Некоторые созревающие клетки в небольшом количестве могут попадать в периферическую кровь (например, ретикулоциты, юные и палочкоядерные гранулоциты).

**6 класс** - зрелые форменные элементы крови. Однако следует отметить, что только эритроциты, тромбоциты и сегментоядерные гранулоциты являются зрелыми конечными дифференцированными клетками или их фрагментами. **Моноциты** окончательно дифференцированные клетки. Покидая кровеносное русло, они дифференцируются в конечные клетки - макрофаги. Лимфоциты при встрече с антигенами, превращаются в бласты и снова делятся.

Совокупность клеток, составляющих линию дифференцировки стволовой клетки в определенный форменный элемент, образуют его **дифферон** или гистологический ряд. Например, эритроцитарный дифферон составляет: **стволовая клетка-полустволовая клеткапредшественница миелопоэза - унипотентная эритропоэтинчувствительная клетка - эритробласт - созревающие клетки - пронормоцит, базофильный нормоцит - полихроматофильный нормоцит, оксифильный нормоцит, ретикулоцит- эритроцит.**

В процессе созревания эритроцитов в 5 классе происходит: синтез и накопление гемоглобина, редукция органелл, редукция ядра. В норме пополнение эритроцитов осуществляется в основном за счет деления и дифференцировки созревающих клеток пронормоцитов, базофильных и полихроматофильных нормоцитов. Такой тип кроветворения носит название гомопластического кроветворения. При выраженной кровопотери пополнение эритроцитов обеспечивается не только усиленным делением созревающих клеток, но и клеток 4, 3, 2 и даже 1 классов гетеропластический тип кроветворения, предшествующий собой уже репаративную регенерацию крови.

### **Т-лимфоцитопоэз**

В отличие от миелопоэза, лимфоцитопоэз в эмбриональном и постэмбриональном периодах осуществляется поэтапно, сменяя разные лимфоидные органы. В Т- и в В-лимфоцитопоэзе выделяют

три этапа: **1-костномозговой этап;** **2-этап** антиген-независимой дифференцировки, осуществляемый в центральных иммунных органах; **3-этап** антиген-зависимой дифференцировки, осуществляемый в периферических лимфоидных органах.

На первом этапе дифференцировки из стволовых клеток образуются клетки-предшественницы соответственно Т- и В-лимфоцитопоэза. На втором этапе образуются лимфоциты, способные только распознавать антигены. На третьем этапе из клеток второго этапа формируются эффекторные клетки, способные уничтожить и нейтрализовать антиген.

Процесс развития Т- и В-лимфоцитов имеет как общие закономерности, так и существенные особенности и потому подлежит отдельному рассмотрению.

**Первый этап** Т-лимфоцитопоэза осуществляется в лимфоидной ткани красного костного мозга, где образуются следующие классы клеток:

1 класс - стволовые клетки;

2 класс - полустволовые клетки-предшественницы лимфоцитопоэза;

3 класс - унипотентные Т-предшественники Т-лимфоцитопоэза, эти клетки мигрируют в кровеносное русло и с кровью достигают тимуса.

**Второй этап** - этап антиген-независимой дифференцировки осуществляется в корковом веществе тимуса. Здесь продолжается дальнейший процесс Т-лимфоцитопоэза. Под влиянием биологически активного вещества тимозина, выделяемого стромальными клетками, унипотентные клетки превращаются в Т-лимфобласты - 4 класс, затем в Т-пролимфоциты - 5 класс, а последние в Т-лимфоциты - 6 класс. В тимусе из унипотентных клеток развиваются самостоятельно три субпопуляции Т-лимфоцитов: **киллеры; хелперы; супрессоры.**

В корковом веществе тимуса все перечисленные субпопуляции Т-лимфоцитов приобретают разные рецепторы к разнообразным антигенным веществам (механизм образования Т-рецепторов остается пока невыясненным), однако сами антигены в тимус не попадают. Защита Т-лимфоцитопоэза от чужеродных антигенных веществ достигается двумя механизмами: наличием в тимусе

особого гемато-тимусного барьера; отсутствием лимфатических сосудов в тимусе.

В результате второго этапа образуются рецепторные (афферентные или T0) Т-лимфоциты - киллеры, хелперы, супрессоры. При этом лимфоциты в каждой из субпопуляций отличаются между собой разными рецепторами, однако имеются и клоны клеток, имеющие одинаковые рецепторы. В тимусе образуются Т-лимфоциты, имеющие рецепторы и к собственным антигенам, однако такие клетки здесь же разрушаются макрофагами. Образованные в корковом веществе Т-рецепторные лимфоциты (киллеры, хелперы и супрессоры), не заходя в мозговое вещество, проникают в сосудистое русло и током крови заносятся в периферические лимфоидные органы.

**Третий этап** - этап антиген-зависимой дифференцировки осуществляется в Т-зонах периферических лимфоидных органов - лимфоузлов, селезенки и других, где создаются условия для встречи антигена с Т-лимфоцитом (киллером, хелпером или супрессором), имеющим рецептор к данному антигену. Однако в большинстве случаев антиген действует на лимфоцит не непосредственно, а опосредованно - через макрофаг, то есть вначале макрофаг фагоцитирует антиген, частично расщепляет его внутриклеточно, а затем активные химические группировки антигена - антигенные детерминанты выносятся на поверхность цитолеммы, способствуя их концентрации и активации. Только затем эти детерминанты макрофагами передаются на соответствующие рецепторы разных субпопуляций лимфоцитов. Под влиянием соответствующего антигена Т-лимфоцит активизируется, изменяет свою морфологию и превращается в Т-лимфобласт, вернее в Т-иммунобласт, так как это уже не клетка 4 класса (образующаяся в тимусе), а клетка возникшая из лимфоцита под влиянием антигена.

Процесс превращения Т-лимфоцита в Т-иммунобласт носит название реакции бласттрансформации. После этого Т-иммунобласт, возникший из Т-рецепторного киллера, хелпера или супрессора, пролиферирует и образует клон клеток. Т-киллерный иммунобласт дает клон клеток, среди которых имеются:

Т-памяти (киллеры); Т-киллеры или цитотоксические лимфоциты, которые являются эффекторными клетками, обеспечивающими клеточный иммунитет, то есть защиту организма от чужеродных и генетически измененных собственных клеток.

После первой встречи чужеродной клетки с рецепторным Т-лимфоцитом развивается первичный иммунный ответ - бласттрансформация, пролиферация, образование Т-киллеров и уничтожение ими чужеродной клетки. Т-клетки памяти при повторной встрече с тем же антигеном обеспечивают по тому же механизму вторичный иммунный ответ, который протекает быстрее и сильнее первичного.

Т-хелперный иммунобласт дает клон клеток, среди которых различают Т-памяти, Т-хелперы, секретирующие медиатор - лимфокин, стимулирующий гуморальный иммунитет - индуктор иммунопоэза. Аналогичен механизм образования Т-супрессоров, лимфокин которых угнетает гуморальный ответ.

Таким образом, в итоге третьего этапа Т-лимфоцитопоза образуются эффекторные клетки клеточного иммунитета (Т-киллеры), регуляторные клетки гуморального иммунитета (Т-хелперы и Т-супрессоры), а также Т-памяти всех популяций Т-лимфоцитов, которые при повторной встрече с этим же антигеном снова обеспечат иммунную защиту организма в виде вторичного иммунного ответа. В обеспечении клеточного иммунитета рассматривают два механизма уничтожения киллерами антигенных клеток:

- контактное взаимодействие - "поцелуй смерти", с разрушением участка цитолеммы клетки-мишени;
- дистантное взаимодействие - посредством выделения цитотоксических факторов, действующих на клетку-мишень постепенно и длительно.

## **В-лимфоцитопоз**

**Первый этап** В-лимфоцитопоза осуществляется в красном костном мозге, где образуются следующие классы клеток:

- 1 класс - стволовые клетки;
- 2 класс - полустволовые клетки-предшественницы лимфопоза;
- 3 класс - унипотентные В-поэтинчувствительные клетки-предшественницы В-лимфоцитопоза.

**Второй этап** антигеннезависимой дифференцировки у птиц осуществляется в специальном центральном лимфоидном органе - фабрициевой сумке. У млекопитающих и человека такой орган отсутствует, а его аналог точно не установлен. Большинство исследователей считает, что второй этап также осуществляется в красном костном мозге, где из унипотентных В-клеток образуются В-лимфобласты - 4 класс, затем В-пролимфоциты - 5 класс и лимфоциты - 6 класс (рецепторные или В0). В процессе второго этапа В-лимфоциты приобретают разнообразные рецепторы к антигенам. При этом установлено, что рецепторы представлены белками-иммуноглобулинами, которые синтезируются в самих же созревающих В-лимфоцитах, а затем выносятся на поверхность и встраиваются в плазмолемму. Концевые химические группировки у этих рецепторов различны и именно этим объясняется специфичность восприятия ими определенных антигенных детерминант разных антигенов.

**Третий этап** - антиген-зависимая дифференцировка осуществляется в В-зонах периферических лимфоидных органов (лимфатических узлов, селезенки и других) где происходит встреча антигена с соответствующим В-рецепторным лимфоцитом, его последующая активация и трансформация в иммунобласт. Однако это происходит только при участии дополнительных клеток - макрофага, Т-хелпера, а возможно и Т-супрессора, то есть для активации В-лимфоцита необходима кооперация следующих клеток: В-рецепторного лимфоцита, макрофага, Т-хелпера (Т-супрессора), а также гуморального антигена (бактерии, вируса, белка, полисахарида и других). Процесс взаимодействия протекает в следующей последовательности:

- макрофаг фагоцитирует антиген и выносит детерминанты на поверхность;
- воздействует антигенными детерминантами на рецепторы В-лимфоцита;
- воздействует этими же детерминантами на рецепторы Т-хелпера и Т-супрессора.

Влияние антигенного стимула на В-лимфоцит недостаточно для его бласттрансформации. Это происходит только после активации Т-хелпера и выделения им активирующего лимфокина. **После такого дополнительного стимула наступает реакция**

**бласттрансформации**, то есть превращение В-лимфоцита в иммунобласт, который носит название плазмобласта, так как в результате пролиферации иммунобласта образуется клон клеток, среди которых различают:

-В-памяти;

-плазмоциты, которые являются эффекторными клетками гуморального иммунитета.

Эти клетки синтезируют и выделяют в кровь или лимфу иммуноглобулины (антитела) разных классов, которые взаимодействуют с антигенами и образуются комплексы антиген-антитело (иммунные комплексы) и тем самым нейтрализуют антигены. Иммунные комплексы затем фагоцитируются нейтрофилами или макрофагами.

Однако активированные антигеном В-лимфоциты способны сами синтезировать в небольшом количестве неспецифические иммуноглобулины. Под влиянием лимфокинов Т-хелперов наступает во-первых, трансформация В-лимфоцитов в плазмоциты, во-вторых, заменяется синтез неспецифических иммуноглобулинов на специфические, в третьих, стимулируется синтез и выделение иммуноглобулинов плазмоцитами. Т-супрессоры активируются этими же антигенами и выделяют лимфокин, угнетающий образование плазмоцитов и синтез ими иммуноглобулинов вплоть до полного прекращения. Сочетанным воздействием на активированный В-лимфоцит лимфокинов Т-хелперов и Т-супрессоров и регулируется интенсивность гуморального иммунитета. Полное угнетение иммунитета носит название толерантности или ареактивности, то есть отсутствия иммунной реакции на антиген. Оно может обуславливаться как преимущественным стимулированием антигенами Т-супрессора, так и угнетением функции Т-хелперов или гибелью Т-хелперов (например, при СПИДе).

### ***КЛИНИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ.***

***Одной из форм болезней крови является гемофилия. Гемофилии А и В клинически идентичны — они различаются только по фактору, вызывающему заболевание. Оба варианта обусловлены рецессивными генетическими дефектами, связанными с полом. У пациентов с гемофилией нарушена***

**гемокоагуляция**, при этом увеличено время свёртывания крови. У людей с этим заболеванием даже после небольших травм, таких, как порез кожи может возникнуть сильное кровотечение, а при более тяжелых повреждениях кровотечение может закончиться смертью. В плазме крови пациентов с гемофилией А либо отсутствует фактор свертывания VIII (один из белков плазмы, участвующих в образовании фибрина), либо содержится дефектный фактор VIII. При гемофилии В нарушение связано с дефектом фактора IX. В тяжелых случаях кровь не способна свертываться. У больных спонтанно возникают кровоизлияния в полостные структуры, например в большие суставы и мочевой тракт. Обычно гемофилия А поражает только мужчин, поскольку рецессивный ген фактора VIII находится в X-хромосоме. У женщин имеется только одна дефектная X-хромосома, тогда как другая обычно нормальна. Поэтому у женщин гемофилия может возникнуть только тогда, когда дефектный ген имеется в обеих X-хромосомах, что встречается редко. Однако женщины с дефектной X-хромосомой могут передавать болезнь своему мужскому потомству.

Факторы роста используют в клинических условиях для повышения содержания клеток в костном мозгу и в крови. Применение факторов роста с целью стимуляции пролиферации лейкоцитов вызывает широкие возможности для использования в клинической терапии. **Потенциальные области терапевтического применения** факторов роста включают увеличение содержания клеток крови при заболеваниях или индуцированных состояниях (например, при химиотерапии, облучении), которые приводят к снижению содержания форменных элементов в крови, повышения эффективности костномозговых трансплантатов за счет усиления клеточной пролиферации, стимуляцию защитных механизмов у пациентов со злокачественными новообразованиями, инфекционными заболеваниями и иммунодефицитными состояниями и повышение эффективности течения паразитарных заболеваний.

Болезни кроветворения обычно вызваны подавлением или стимуляцией образования некоторых

*недифференцированных клеток, с последующим снижением содержания или избыточной выработкой кроветворных клеток. При некоторых заболеваниях, однако, могут последовательно или одновременно происходить подавление и стимуляция пролиферации более одного типа стволовых клеток. В таких случаях имеется сниженное содержание клеток некоторых типов (например, при апластической анемии — заболевании, характеризующемся сниженной выработкой кроветворных клеток) или повышенное содержание других клеток (например, при лейкозе, когда происходит ненормальная пролиферация лейкоцитов). Начальные эксперименты по пересадке нормального костного мозга облученным мышам создали основу для трансплантации костного мозга, которая сейчас часто используется для лечения некоторых нарушений пролиферации кроветворных клеток.*

При патологии **костного мозга** возникают заболевания, связанные с теми клетками, которые в нем развиваются. **Лейкозы** характеризуются образованием злокачественных клонов предшественников лейкоцитов. Они могут возникать в лимфоидной ткани (**лимфолейкозы**) и в костном мозгу (**миелолейкозы** и **моноцитарные лейкозы**). При этих заболеваниях обычно происходит выделение в кровь больших количеств незрелых клеток. Симптомы лейкозов являются следствием сдвига пролиферации клеток, при котором одни типы клеток отсутствуют, а другие — вырабатываются в избыточном числе (что часто сопровождается нарушением их функции). Больной лейкозом обычно страдает анемией и склонен к инфекциям. Клиническим методом, который полезен при обследовании больных с лейкозами и другими нарушениями функций костного мозга, является **аспирация костного мозга**. Для этого через компактную кость вводят иглу (обычно в грудину) и получают пробу костного мозга. Материал наносят на предметное стекло, готовят мазок, который далее окрашивают. Использование маркированных моноклональных антител, специфичных к белкам, находящимся на мембране предшественников клеток крови, помогает идентифицировать клеточные типы, происходящие из стволовых клеток, и способствует более точной диагностике различных типов лейкозов.

## 5.5. Соединительные ткани

В понятие соединительные ткани (ткани внутренней среды, опорно-трофические ткани) объединяются неодинаковые по морфологии и выполняемым функциям ткани, но обладающие некоторыми общими свойствами и развивающиеся из единого источника - мезенхимы.

### **Структурно-функциональные особенности соединительных тканей:**

- внутреннее расположение в организме;
- преобладание межклеточного вещества над клетками;
- многообразие клеточных форм;
- общий источник происхождения - мезенхима.

### **Функции соединительных тканей:**

- трофическая (метаболическая);
- опорная;
- защитная (механическая, неспецифическая и специфическая – иммунологическая);
- репаративная (пластическая).

### **Классификация соединительных тканей:**

- \*кровь и лимфа;
- \*собственно соединительные ткани:
  - \*волокнистые: рыхлая, плотная (оформленная и неоформленная);
  - \* специальные: ретикулярная, жировая, слизистая, пигментная;
  - \*скелетные ткани - **хрящевые**: гиалиновая, эластическая, фиброзно-волокнистая; **костные**: пластинчатая, ретикуло-фиброзная.

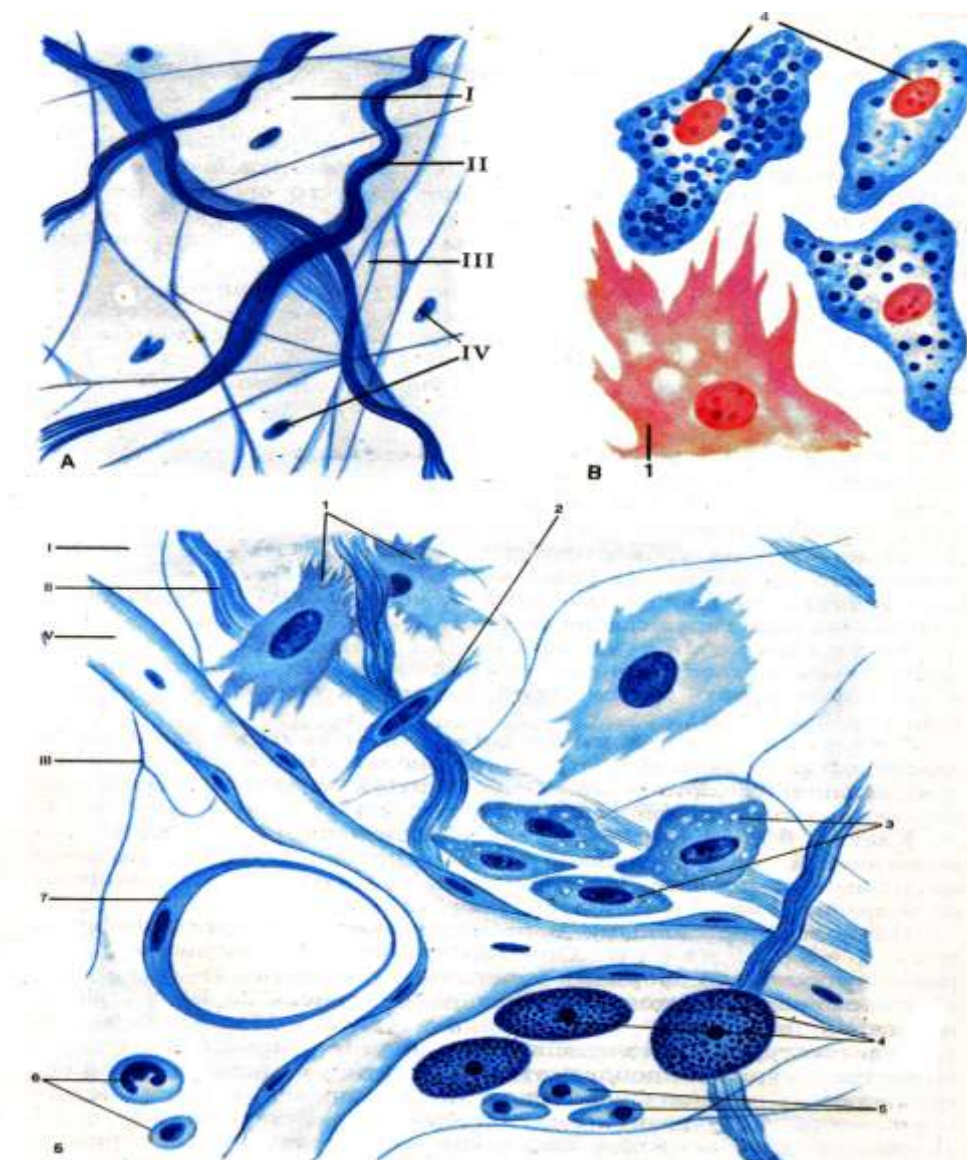
Несмотря на сходство в строении и развитии различных подгрупп соединительной ткани, они существенно различаются между собой и прежде всего по строению межклеточного вещества: от жидкого - кровь и лимфа, до плотного - хрящевая ткань, и даже минерализованного - костная ткань. Этими структурными особенностями обусловлены их функциональные отличия, которые будут отмечены при характеристике каждой тканевой подгруппы.

Наиболее распространенными в организме являются волокнистые соединительные ткани и, особенно, рыхлая волокнистая соединительная ткань, которая входит в состав практически всех

органов, образуя строму, слои и прослойки, сопровождая кровеносные сосуды.

### 5.5.1. Характеристика рыхлой волокнистой соединительной ткани - РВСТ

Она состоит из клеток и межклеточного вещества, которое в свою очередь состоит из волокон (коллагеновых, эластических, ретикулярных) и аморфного вещества (65-рис). Морфологические особенности, отличающие рыхлую волокнистую соединительную ткань от других разновидностей соединительных тканей:



**65-рис.** Рыхлая волокнистая соединительная ткань I- Основное вещество II-коллагеновые волокна III-Эластические волокна IV-Клетки V-кровеносный сосуд 1.Фибробласты 2. Макрофаги 3. Тучные клетки 4. плазматические клетки 5. Лейкоциты 6. Адипоциты

- многообразие клеточных форм (9 клеточных типов);
- преобладание в межклеточном веществе аморфного вещества над волокнами.

Функции РВСТ:

- трофическая;
- опорная: образует строму паренхиматозных органов;
- защитная - неспецифическая и специфическая (участие в иммунных реакциях) защита;
- депо воды, липидов, витаминов, гормонов;
- репаративная (пластическая).

Функционально ведущими структурными компонентами рыхлой волокнистой соединительной ткани являются клетки различной морфологии и функции, которые и будут рассмотрены в первую очередь, а затем уже межклеточное вещество.

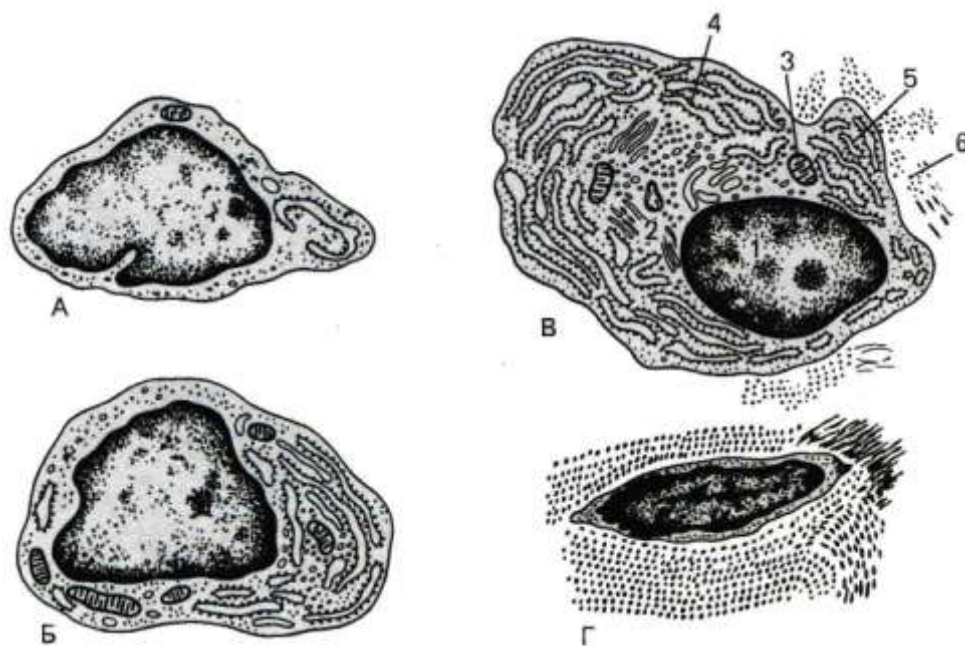
**Структурная и функциональная характеристика фибробластов.** Фибробласты - преобладающая популяция клеток рыхлой волокнистой соединительной ткани. Они неоднородны по степени зрелости и функциональной специфичности и потому подразделяются на следующие субпопуляции(66-рис):

- малодифференцированные клетки;
- дифференцированные или зрелые клетки, или собственно фибробласты;
- старые фибробласты (дефинитивные) фиброциты, а также специализированные формы фибробласты;
- миофибробласты;
- фиброкласты.

Преобладающей формой являются зрелые фибробласты, функция которых заключается в синтезе и выделении в межклеточную среду белков - коллагена и эластина, а также гликозаминогликанов, из которых внеклеточно осуществляется образование различных типов волокон и аморфного вещества. Следовательно, межклеточное вещество является в основном продуктом деятельности фибробластов, частично других клеток, а также плазмы крови.

Для структурной организации фибробластов **характерно выраженное развитие синтетического аппарата - зернистой эндоплазматической сети и транспортного аппарата - пластинчатого комплекса Гольджи.** Остальные органеллы развиты умеренно(66,67-рис). В фиброцитах зернистая

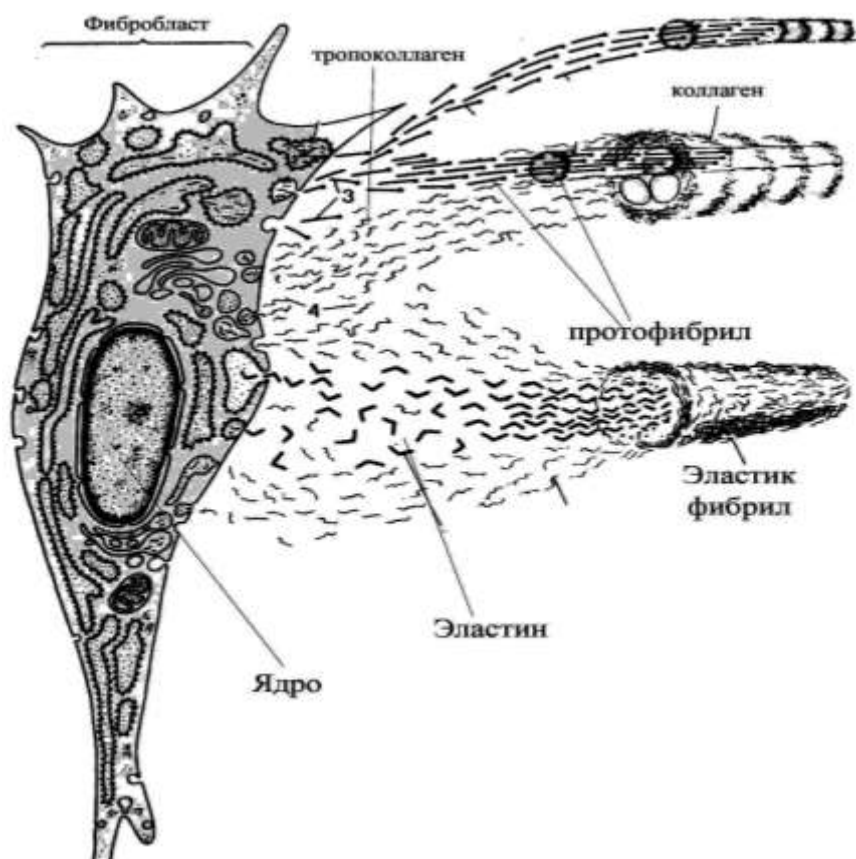
эндоплазматическая сеть и пластинчатый комплекс в значительной степени редуцированы. В цитоплазме фибробластов содержится микрофиламенты, содержащие сократительные белки (актин и миозин), но особенно развиты эти органеллы в миофибробластах, благодаря которым они осуществляют тракцию (стягивание, сморщивание) молодой соединительной ткани и образование рубца.



66-рис. Дифференцировка фибробласта

А- малодифференцированный Б- молодой В- зрелый Г-фиброцит  
1- фиброцит 2- Комплекс Гольджи 3-митохондрии. 4-рибо- и  
полисомы 5- гранулярная ЭС. 6- коллагеновые волокна.

Для фиброкластов характерно содержание в цитоплазме большого числа лизосом. Эти клетки способны выделять лизосомальные ферменты в межклеточную среду и с их помощью расщеплять коллагеновые или эластические волокна на фрагменты, а затем фагоцитировать и расщеплять эти ферменты внутриклеточно. Следовательно, для фиброкластов характерно (при определенных условиях) осуществление лизиса межклеточного вещества, в том числе волокон (например, при инволюциях матки после родов).



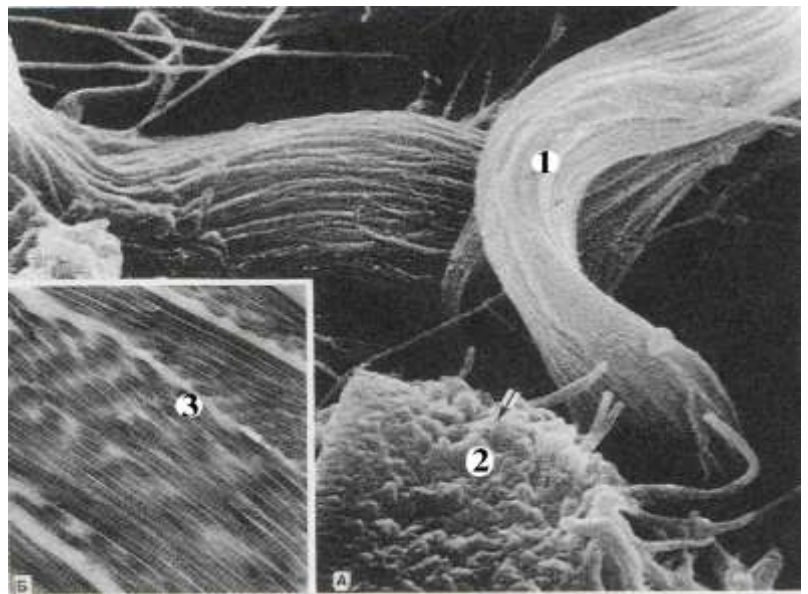
67-рис. Синтез коллагена и эластина в фибробластах.

Таким образом, различные формы фибробластов образуют межклеточное вещество соединительной ткани (фибробласты), поддерживают его в определенном структурном состоянии (фиброциты), и разрушают его при определенных условиях (фиброкласты). Благодаря этим свойствам фибробластов осуществляется одна из функций волокнистой соединительной ткани - репаративная (пластическая)(68-рис).

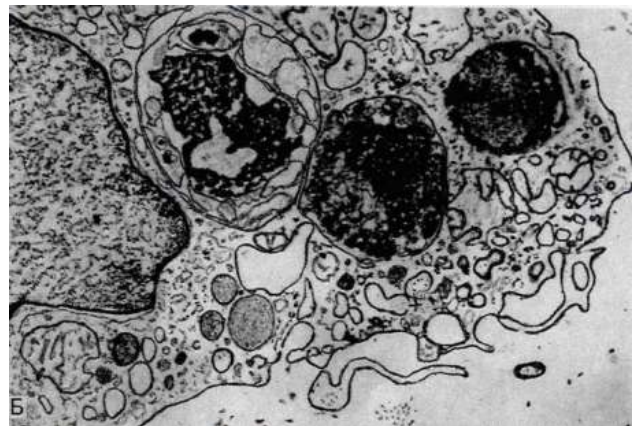
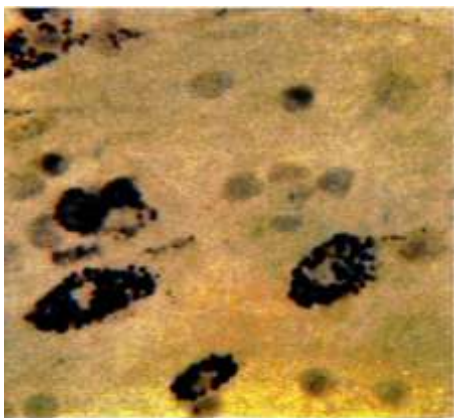
**Макрофаги** - клетки, осуществляющие защитную функцию, прежде всего посредством фагоцитоза крупных частиц, откуда и происходит их название. Однако фагоцитоз, хотя и важная, но далеко не единственная функция этих клеток. По современным данным макрофаги являются полифункциональными клетками. Образуются макрофаги из моноцитов крови после их выхода из кровеносного русла. Макрофаги характеризуются структурной и функциональной гетерогенностью в зависимости от степени зрелости, от области локализации, а также от их активации антигенами или лимфоцитами.

68-рис. Вид  
коллагеного пучка и  
коллагена 1,2-  
Коллагеновые волокна  
3. поперечнополосатые  
коллагеновые волокна

Прежде всего они  
подразделяются на  
фиксированные и  
свободные



(подвижные). Макрофаги соединительной ткани являются подвижными или блуждающими и называются гистиоцитами. Различают также макрофаги серозных полостей (перитонеальные и плевральные), альвеолярные, макрофаги печени - купферовские клетки, макрофаги центральной нервной системы - глиальные макрофаги, остеокласты. Все эти разнообразные формы макрофагов объединяются в мононуклеарную фагоцитарную систему (МФС) или макрофагическую систему организма.



А

Б

69-рис. Макрофаги А-под световым микровкопом Б- под  
электронным микроскопом

Наиболее характерной структурной особенностью макрофагов является выраженный лизосомальный аппарат, то есть в их цитоплазме содержится много лизосом и фагосом. (69-рис) Защитная функция макрофагов проявляется в разных формах:

- неспецифическая защита - защита посредством фагоцитоза экзогенных и эндогенных частиц и их внутриклеточного переваривания;
- выделение во внеклеточную среду лизосомальных ферментов и других веществ: пирогена, интерферона, перекиси водорода, синглетного кислорода и другие;
- специфическая или иммунологическая защита - участие в разнообразных иммунных реакциях.

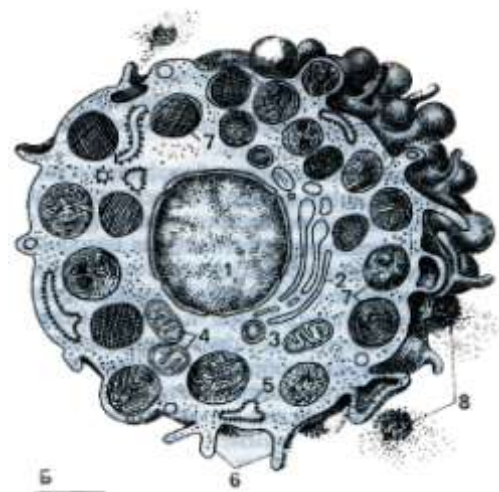
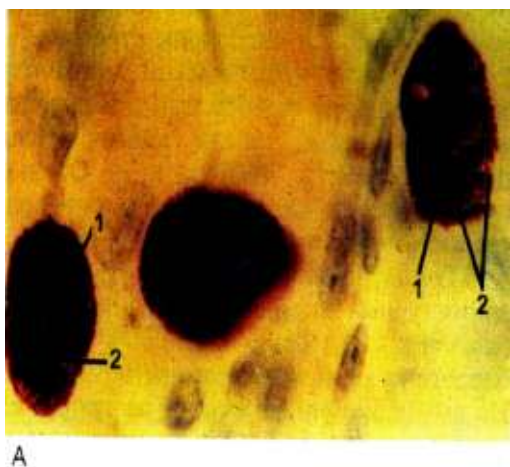
В гуморальном иммунитете они фагоцитируют иммунные комплексы антиген-антитело, в клеточном иммунитете под влиянием лимфокинов макрофаги приобретают киллерные свойства и могут разрушать чужеродные, в том числе опухолевые клетки. Таким образом, не являясь иммунными клетками, макрофаги принимают активное участие в иммунных реакциях.

Макрофаги также синтезируют и выделяют в межклеточную среду около ста различных биологически активных веществ. Поэтому макрофаги можно отнести к секреторным клеткам

**Тканевые базофилы** (тучные клетки, лаброциты) являются истинными клетками РВСТ. Функция этих клеток заключается в регуляции местного тканевого гомеостаза, то есть в поддержании структурного, биохимического и функционального постоянства микроокружения. Это достигается посредством синтеза тканевыми базофилами и последующим выделением в межклеточную среду гликозоаминогликанов (гепарина и хондроитинсерных кислот), гистамина, серотонина и других биологически активных веществ, которые оказывают влияние как на клетки и межклеточное вещество соединительное ткани, так и особенно на микроциркуляторное русло, повышая проницаемость гемокapилляров и, тем самым усиливая гидратацию межклеточного вещества. Кроме того продукты тучных клеток оказывают влияние на иммунные процессы, а также на процессы воспаления и аллергии. Источники образования тучных клеток пока не установлены.

При возбуждении тканевых базофилов из них выделяются биологически активные вещества двумя способами: посредством выделения гранул-дегрануляции;

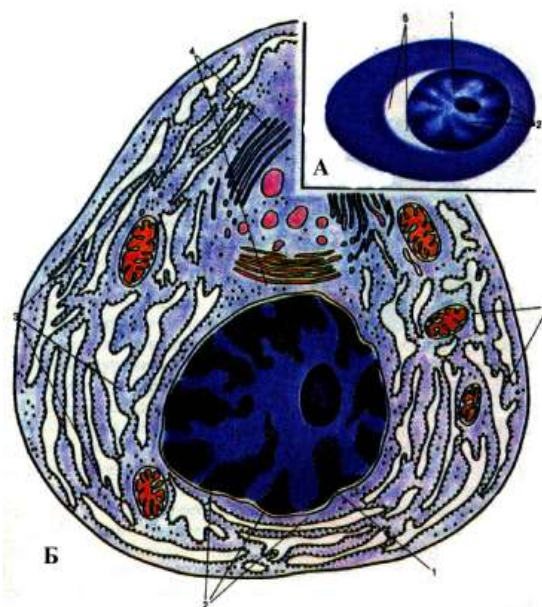
посредством диффузного выделения через мембрану гистамина, который усиливает сосудистую проницаемость и вызывает гидратацию (отек) основного вещества, усиливая тем самым воспалительную реакцию.



70-рис. Тучные клетки. А- подкожной соединительной ткани: 1-ядро 2-метахроматические гранулы в цитоплазме Б- схема строения: 1-ядро 2-аппарат Гольджи 3-лизосома 4-митохондрии 5-ЭДС 6-микроворсинки 7-гетерогенные гранулы 8-секреторные гранулы в межклеточном веществе

Тучные клетки принимают участие в иммунных реакциях. При попадании в организм некоторых антигенных веществ плазмоцитами синтезируются иммуноглобулины класса Е, которые затем адсорбируются на цитолемме тучных клеток. При повторном попадании в организм этих же антигенов на поверхности тучных клеток образуются иммунные комплексы антиген-антитело, которые вызывают резкую дегрануляцию тканевых базофилов, а выделяющиеся в большом количестве вышеназванные биологически активные вещества обуславливают быстрое развитие аллергических и анафилактических реакций.

71-рис. А-плазматическая клетка под световым микроскопом Б- плазматическая клетка под электронным микроскопом 1. Ядро 2- Гетерохроматин 3- Гранулярная ЭДС 4- комплекс Гольджи 5,6- митохондрий



**Плазматические клетки** (плазмоциты) являются клетками иммунной системы - эффекторными клетками гуморального иммунитета(66-рис). Образуются плазмоциты из В-лимфоцитов при воздействии на них антигенных веществ. Большинство их локализуется в органах иммунной системы (лимфоузлах, селезенке, миндалинах, фолликулах), но значительная часть плазмоцитов распределяется в соединительной ткани. Функции плазмоцитов заключаются в синтезе и выделении в межклеточную среду антител - иммуноглобулинов, которые подразделяются на пять классов. Исходя из названной функции можно предложить, что в этих клетках хорошо развит синтетический и выделительный аппарат. И действительно, на электронограммах плазмоцитов видно, что почти вся цитоплазма заполнена зернистой эндоплазматической сетью, оставляя небольшой участок, примыкающий к ядру, в котором расположен пластинчатый комплекс Гольджи и клеточный центр(98-рис). При изучении плазмоцитов под световым микроскопом при обычной гистологической окраске (гематоксилин-эозин) они имеют округлую или овальную форму, базофильную цитоплазму, эксцентрично расположенное ядро, содержащее **глыбки** гетерохроматина в виде треугольников (колесообразное ядро). К ядру прилежит бледно окрашенный участок цитоплазмы - "светлый дворик", в котором локализуется комплекс Гольджи. Число плазмоцитов отражает интенсивность иммунных реакций.

**Жировые клетки** (адипоциты) содержатся в рыхлой соединительной ткани в разных количествах, в разных участках тела и в разных органах. Располагаются они обычно группами вблизи сосудов микроциркуляторного русла. При значительном скоплении они образуют белую жировую ткань. Адипоциты имеют характерную морфологию - почти вся цитоплазма заполнена одной жировой каплей, а органеллы и ядро отодвигаются на периферию. При спиртовой фиксации и проводке жир растворяется и клетка приобретает форму перстня с печаткой, а скопление жировых клеток в гистологическом препарате имеет ячеистый, сотообразный вид. Выявляются липиды только после формалиновой фиксации гистохимическими методами (судан, осмий).

Функции жировых клеток:

- \* депо энергетических ресурсов;
- \* депо воды;
- \* депо жирорастворимых витаминов.

Источником образования жировых клеток являются адвентициальные клетки, которые при определенных условиях накапливают липиды и превращаются в адипоциты.

**Пигментные клетки** - (пигментоциты, меланоциты) это клетки отростчатой формы, содержащие в цитоплазме пигментные включения - меланин. Пигментные клетки не являются истинными клетками соединительной ткани, так как во-первых, они локализуются не только в соединительной ткани, но и в эпителиальной, а во-вторых, они образуются не из мезенхимальных клеток, а из нейробластов нервных гребешков. Синтезируя и накапливая в цитоплазме пигмент меланин (при участии специфических гормонов), пигментоциты выполняют защитную функцию - защиту организма от избыточного ультрафиолетового излучения.

**Адвентициальные клетки** локализуются в адвентиции сосудов. Имеют вытянутую и уплощенную форму. Цитоплазма слабо базофильна и содержит незначительное число органелл.

**Перициты** - клетки уплощенной формы, локализуются в стенке капилляров, в расщеплении базальной мембраны. Они способствуют передвижению крови в капиллярах, перенимая их.

Лейкоциты - лимфоциты и нейтрофилы. В норме в рыхлой волокнистой соединительной ткани обязательно содержатся в различных количествах клетки крови - лимфоциты и нейтрофилы. При воспалительных состояниях количество их резко увеличивается (лимфоцитарная или нейтрофильная инфильтрация). Эти клетки выполняют защитную функцию.

## **Межклеточное вещество соединительной ткани**

Его первый компонент - основное или **аморфное вещество**; второй компонент - **волокна**.

**Основное или аморфное вещество** состоит из белков: коллаген, Альбумины, глобулины; углеводов, которые представлены полимерными формами, в основном гликозаминогликанами;

сульфатированными: хондроитинсерными кислотами, дерматансульфатом, кератинсульфатом, гепаринсульфатом; несulfатированными: гиалуроновой кислотой.

Углеводные компоненты, образуя длинные полимерные цепи, способны удерживать воду в различном количестве. Количество воды зависит от качества углеводного компонента. В зависимости от содержания воды аморфное вещество может быть более или менее плотным (в форме золя или геля), что определяет и функциональную роль данной разновидности соединительной ткани. Аморфное вещество обеспечивает транспорт веществ из соединительной ткани к эпителиальной ткани и обратно, в том числе транспорт веществ из крови к клеткам и обратно. Аморфное вещество образуется прежде всего за счет деятельности фибробластов (коллаген, гликозаминогликаны), а также за счет веществ плазмы крови (альбумины, глобулины).

**Второй - волокнистый компонент** межклеточного вещества представлен волокнами: коллагеновыми; эластическими; ретикулярными.

В различных органах соотношение названных волокон неодинаково. В рыхлой соединительной волокнистой ткани преобладают коллагеновые волокна.

**Коллагеновые (клей-дающие) волокна** имеют белый цвет и различную толщину (от 1-3 до 10 и более мкм). Они обладают высокой прочностью и малой растяжимостью, не ветвятся, при помещении в воду набухают, при нахождении в кислотах и щелочах увеличиваются в объеме и укорачиваются на 30 %.

Каждое волокно состоит из двух химических компонентов:

-фибриллярного белка коллагена;

-углеводного компонента: гликозаминогликанов и протеогликанов.

Оба эти компонента синтезируются фибробластами и выделяются во внеклеточную среду, где и осуществляется их сборка и построение волокна(см. рис-67).

В зависимости от порядка расположения аминокислот в полипептидных цепочках, от степени их гидроксирования и от качества углеводного компонента различают 12 типов белка

коллагена, из которых хорошо изучены пять типов. При развитии некоторых патологических процессов происходит распад коллагена и поступление его в кровь. В плазме крови биохимически определяется тип коллагена, а следовательно определяется и предположительная область распада и его интенсивность.

**Эластические волокна** характеризуются высокой эластичностью, то есть способностью растягиваться и сокращаться, но незначительной прочностью, устойчивы к кислотам и щелочам, при погружении в воду не набухают. Эластические волокна тоньше коллагеновых (1-2 мкм), не имеют поперечной исчерченности, по ходу разветвляются и анастомозируют друг с другом, образуя часто эластическую сеть.

Химический состав: белок-эластин; гликопротеины.

Оба компонента синтезируются и выделяются фибробластами, а в стенке сосудов - гладкомышечными клетками. Белок-эластин отличается от белка-коллагена как составом аминокислот, так и их гидроксильностью.

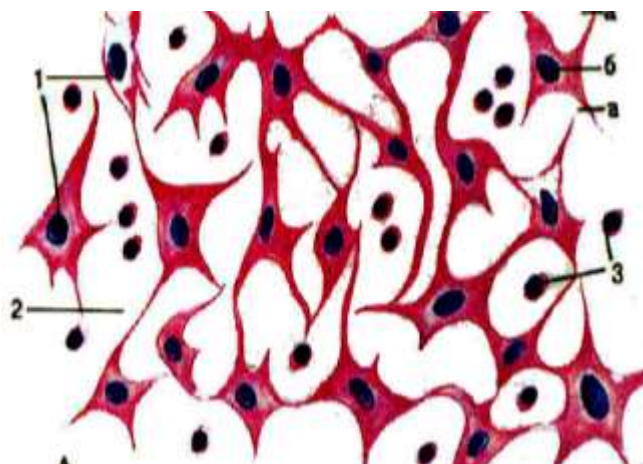
Структурно эластическое волокно организовано следующим образом: центральная часть волокна представлена аморфным компонентом из молекул эластина, периферическая часть представлена мелкофибриллярной сетью. В большинстве волокон преобладает аморфный компонент. При равенстве аморфного и фибриллярного компонентов волокна называются элауниновыми. Встречаются также эластические волокна - окситалановые, состоящие только из фибриллярного компонента. Локализуются эластические волокна прежде всего в тех органах, которые постоянно изменяют свой объем (в легких, сосудах, аорте, связки и другие).

**Ретикулярные волокна** по своему химическому составу близки к коллагеновым, так как они состоят из: белка коллагена (3 типа); углеводного компонента.

Ретикулярные волокна тоньше коллагеновых, имеют слабовыраженную поперечную исчерченность. Разветвляясь и анастомозируя, они образуют мелкопетлистые сети, откуда и происходит их название(72-рис).

В ретикулярных волокнах, в отличие от коллагеновых, более выражен углеводный компонент, который хорошо выявляется солями азотнокислого серебра и потому эти волокна еще называются аргирофильными.

72-рис. Ретикулярная  
ткань 1-ретикулярные  
клетки 2- Основное  
вещество 3- Лимфоциты 4-  
Ретикулярные волокна



Следует помнить однако, что аргирофильными свойствами обладают и незрелые коллагеновые волокна, состоящие из белка проколлагена. По своим физическим свойствам ретикулярные волокна занимают промежуточное положение между коллагеновыми и эластическими волокнами. Образуются они за счет деятельности не фибробластов, а ретикулярных клеток. Локализуется в основном в кроветворных органах, составляя их строю

### 5.5.2. Плотная волокнистая соединительная ткань

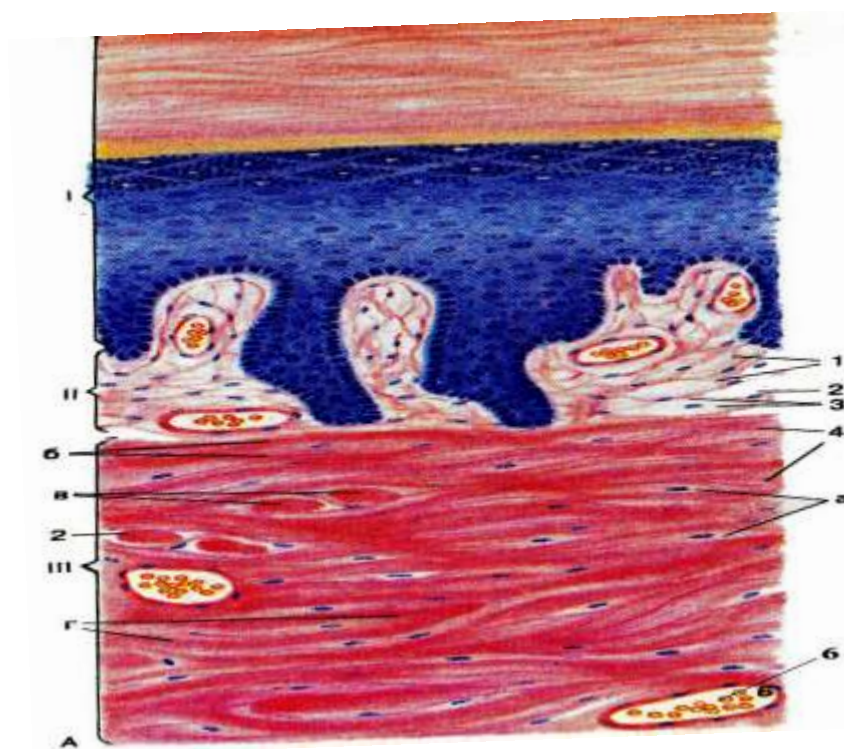
Она отличается от рыхлой преобладанием в межклеточном веществе волокнистого компонента над аморфным (73-рис).

В зависимости от характера расположения волокон плотная волокнистая соединительная ткань подразделяется на:

оформленную - волокна располагаются упорядочено, то есть обычно параллельно друг другу;

неоформленную - волокна расположены неупорядочено.

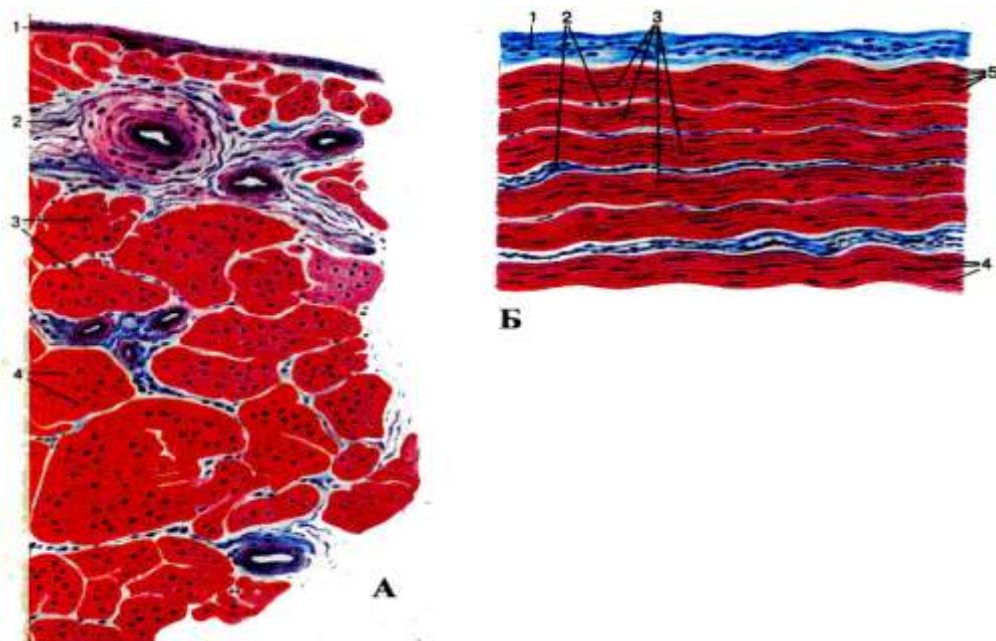
Плотная оформленная соединительная ткань представлена в организме в виде сухожилий, связок, фиброзных мембран. Плотная волокнистая соединительная неоформленная ткань образует сетчатый слой дермы кожи. Помимо содержания большого числа волокон, плотная волокнистая соединительная ткань характеризуется бедностью клеточных элементов, которые представлены в основном фиброцитами(74-рис).



73-рис. Плотно-волокнистая соединительная ткань А- общий вид  
кожи Б- Коллагеновые и эластичные волокна кожи А: I-  
Эпидермис II- ГВСТ III- ПВСТ 1-коллагеновые волокна 2-  
основное вещество 3-Клетки 4-пучок коллагеновых волокон 5-  
эластичные волокна 6-сосуды а) фиброциты Б: 1- коллагеновые  
волокна 2-эластичные волокна

### Сухожилие

Сухожилие состоит в основном из плотной оформленной соединительной ткани, но содержит также и рыхлую волокнистую соединительную ткань, образующую прослойки. На поперечном срезе сухожилия видно, что оно состоит из параллельно расположенных коллагеновых волокон, образующих пучки 1, 2, 3 и возможно 4 порядков. Пучки 1 порядка, наиболее тонкие, отделены друг от друга фиброцитами. Пучки 2 порядка состоят из нескольких пучков 1 порядка, окруженных по периферии прослойкой рыхлой волокнистой соединительной ткани, составляющей эндотений. Пучки 3 порядка состоят из пучков 2 порядка и окружены более выраженными прослойками рыхлой соединительной ткани - перитением. Все сухожилие окружено по периферии эпитением. В прослойках рыхлой волокнистой соединительной ткани проходят сосуды и нервы, обеспечивающие трофику и иннервацию сухожилия.



74-рис. ПВСТ 1- перитеноний 2- эндотеноний 3- вторичные пучки 4- фиброциты 5- первичные пучки

У новорожденных и детей в волокнистой соединительной ткани в аморфном веществе содержится много воды, связанной гликозаминогликанами. Коллагеновые волокна тонкие и состоят не только из белка коллагена, но и проколлагена. Эластические волокна хорошо развиты. Аморфный и волокнистый компонент соединительной ткани в совокупности обуславливает упругость и эластичность кожи у детей. С увеличением возраста в постнатальном онтогенезе содержание гликозаминогликанов в аморфном веществе уменьшается, а вместе с ними уменьшается и содержание воды. Коллагеновые волокна разрастаются и образуют толстые грубые пучки. Эластические волокна в значительной степени разрушаются, вследствие этого кожа у пожилых и старых людей становится неэластичной и дряблой.

### **5.5.3. Соединительные ткани со специальными свойствами**

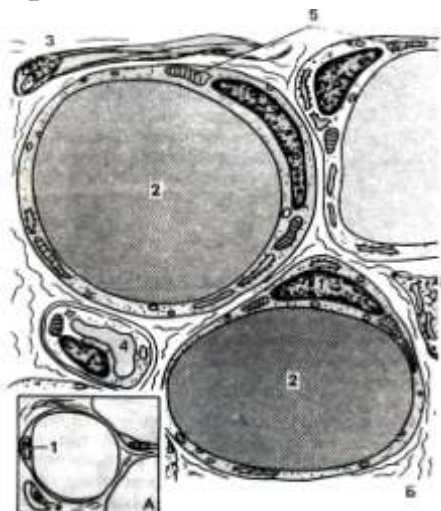
К соединительным тканям со специальными свойствами относятся ретикулярная, жировая, слизистая и пигментная ткани.

Ретикулярная ткань состоит из ретикулярных клеток и ретикулярных волокон (см рис- ). Эта ткань образует строму всех кроветворных органов (за исключением тимуса) и, помимо опорной функции, выполняет и другие функции: обеспечивает трофику

гемопозитических клеток, влияет на направление их дифференцировки в процессе кроветворения и иммуногенеза, осуществляет фагоцитоз антигенных веществ и представление антигенных детерминант иммунокомпетентным клеткам.

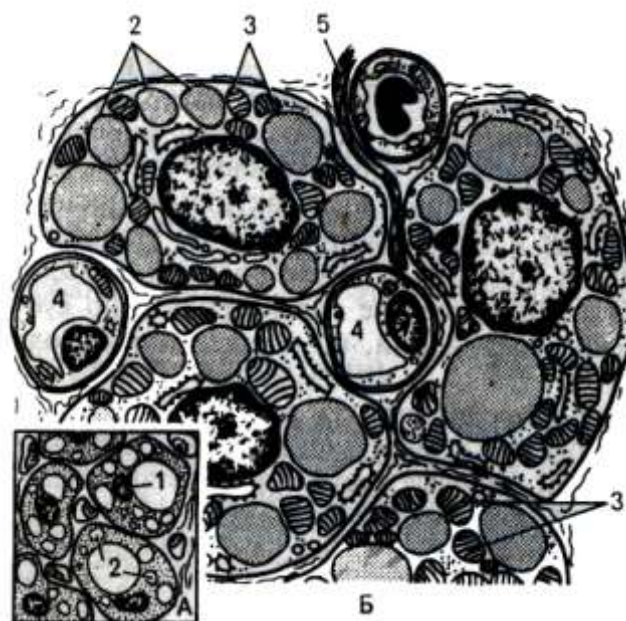
Жировая ткань состоит из скопления жировых клеток и подразделяется на две разновидности: белую и бурую жировую ткани (75,76,77-рис ).

Белая жировая ткань широко распространена в различных частях тела и во внутренних органах, неодинаково выражена у разных субъектов и на протяжении онтогенеза. Она состоит из скопления типичных жировых клеток-адипоцитов. Группы жировых клеток образуют дольки жировой ткани, между которыми проходят тонкие прослойки соединительной ткани, содержащие сосуды и нервы. В жировых клетках активно протекают обменные процессы.



75-рис. Клетки белой и бурой жировой тканей А- клетки Б- ультраструктура липоцита 1- ядро 2- Жировая капля 3- Нервное волокно 4- гемокапилляр 5- митохондрий

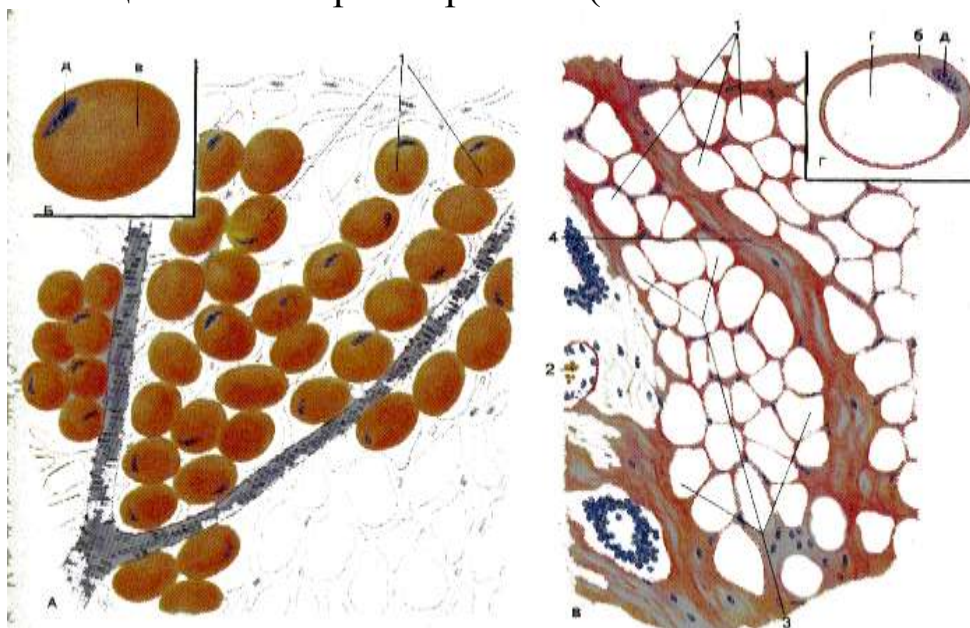
76-рис. Бурая жировая ткань А- клетки Б- ультраструктура липоцита 1- ядро 2- Липид 3- митохондрий 4- гемокапилляр 5- Нервное ВОЛОКНО



Функции белой жировой ткани:

- депо энергии (макроэргов);
- депо воды;
- депо жирорастворимых витаминов;
- теплозащита;
- механическая защита некоторых органов (глазного яблока и других).

77-рис. Белая  
жировая ткань  
1-жировые  
клетки 2-  
кровенной сосуд  
3-жировые  
дольки 4-



соединительная ткань а) плазмолемма б) цитоплазма в)жировые  
гранулы д) ядро

Бурая жировая ткань встречается только у новорожденных детей. Она локализуется только в определенных местах: за грудиной, около лопаток, на шее, вдоль позвоночника. Бурая жировая ткань состоит из скопления бурых адипоцитов и по морфологии, и по характеру обмена веществ в них. В цитоплазме бурых жировых клеток содержится большое количество мелких липосом, равномерно распределенных по всей цитоплазме. Ядро расположено в центре клетки. В цитоплазме содержится также большое число митохондрий, содержащих цитохромы, которые и придают ей бурый цвет. Окислительные процессы в бурых жировых клетках протекают в 20 раз интенсивнее, чем в белых. При этом образующаяся в результате окисления и фосфорилирования разобщены и энергия, образующаяся в результате окисления липидов, выделяется в виде тепла. Поэтому основная функция бурой жировой ткани заключается в

теплообразовании, которое особенно интенсивно протекает при понижении температуры окружающей среды.

Слизистая соединительная ткань встречается только в эмбриональном периоде в провизорных органах, и прежде всего в составе пупочного канатика(78-рис).

78-рис.

1-фибробласт,

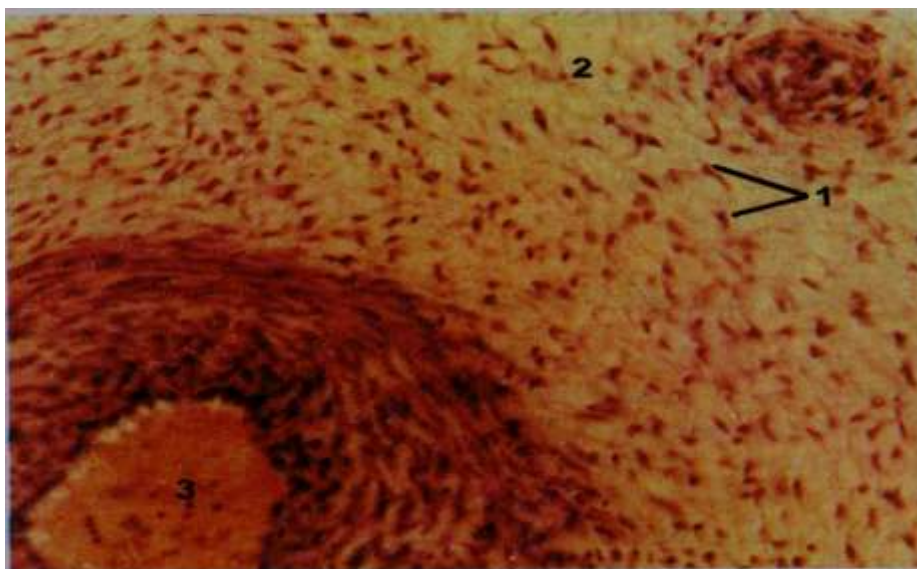
2-

межклеточное

вещество

3- кровяной

сосуд



Она состоит в основном из межклеточного вещества, в котором локализуются фибробластоподобные клетки, синтезирующие муцины (слизь). Аморфное вещество содержит в большом количестве гиалуроновую кислоту, которая связывает большое количество молекул воды. На поздних стадиях эмбрионального развития в межклеточном веществе определяются тонкие коллагеновые волокна. Содержанием большого количества воды в аморфном веществе обеспечивается упругость (тургор), которая препятствует сдавлению сосудов в пупочном канатике и нарушению плацентарного кровообращения.

Пигментная соединительная ткань представляет собой участки ткани, в которых содержится скопление меланоцитов: область сосков, мошонки и анального отверстия, сосудистая оболочка глазного яблока, родимые пятна. Значение скопления в этих участках меланоцитов остается не вполне выясненным. В составе радужки глазного яблока меланоциты препятствуют прохождению света через ее ткани.

## 5.6. Скелетные соединительные ткани

К скелетным соединительным тканям относятся хрящевые и костные ткани, выполняющие опорную, защитную и механическую функции, а также принимающие участие в обмене минеральных веществ в организме.

### 5.6.1. Хрящевая ткань

Хрящевая ткань состоит из клеток:

хондроцитов; хондробластов и плотного межклеточного вещества, состоящего из аморфного компонента и волокнистого компонента.

**Хондробласты** располагаются одиночно по периферии хрящевой ткани. Представляют собой вытянутые уплощенные клетки с базофильной цитоплазмой, содержащей хорошо развитую зернистую эндоплазматическую сеть и аппарат Гольджи. Эти клетки синтезируют компоненты межклеточного вещества, выделяют их в межклеточную среду и постепенно дифференцируются в дефинитивные клетки хрящевой ткани - хондроциты. Хондробласты обладают способностью митотического деления. В надхрящнице, окружающей хрящевую ткань, содержатся неактивные, малодифференцированные формы хондробластов, которые при определенных условиях дифференцируются в хондробласты, синтезирующие межклеточное вещество, а затем и в хондроцит

**Хондроциты** по степени зрелости, по морфологии и функции подразделяются на клетки I, II и III типа. Все разновидности хондроцитов локализуются в более глубоких слоях хрящевой ткани в особых полостях - лакунах. Молодые хондроциты (I типа) митотически делятся, однако дочерние клетки оказываются в одной лакуне и образуют группу клеток - изогенную группу. Изогенная группа является общей структурно-функциональной единицей хрящевой ткани. Расположение хондроцитов в изогенных группах в разных хрящевых тканях неодинаково.

Межклеточное вещество хрящевой ткани состоит из:

- волокнистого компонента (коллагеновых или эластических волокон);
- аморфного вещества, в котором содержатся главным образом сульфатированные гликозаминогликаны (прежде всего

хондроитинсерные кислоты), а также протеогликаны. Гликозоаминогликаны связывают большое количество воды и обуславливают плотность межклеточного вещества. Кроме того, в аморфном веществе содержится значительное количество минеральных веществ, не образующих кристаллы. Сосуды в хрящевой ткани в норме отсутствуют.

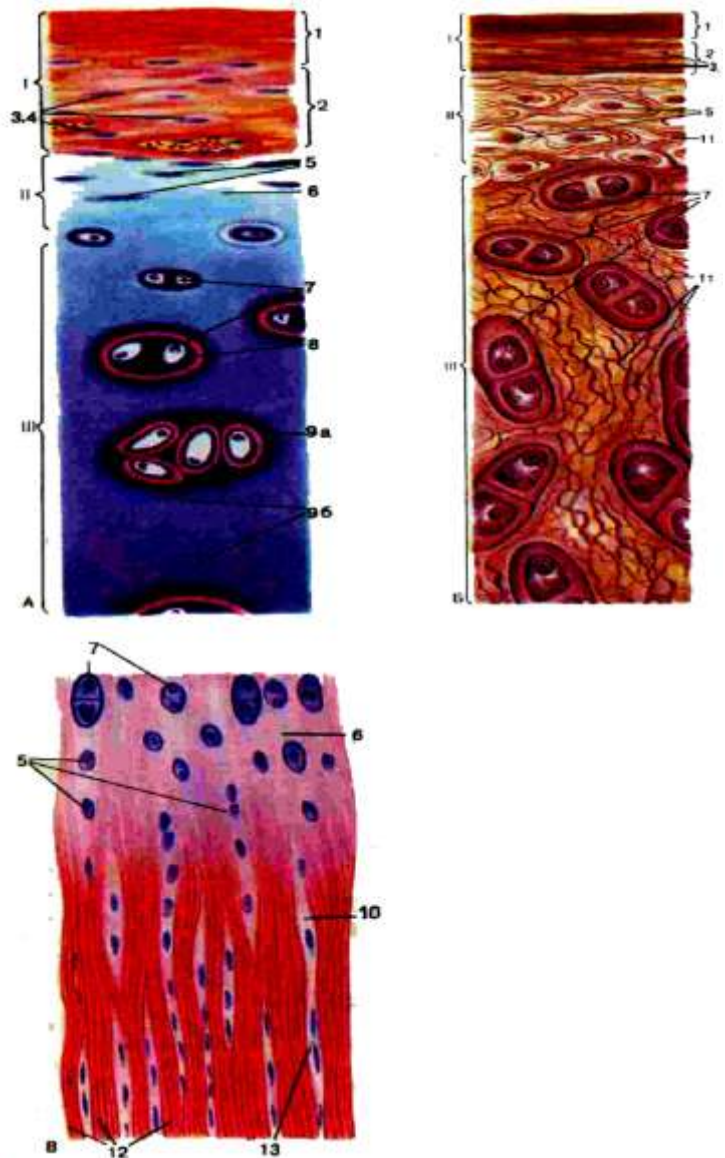
В зависимости от строения межклеточного вещества хрящевые ткани подразделяются на: гиалиновую; эластическую; волокнистую хрящевую ткань(79-рис).

**Гиалиновая хрящевая ткань** характеризуется наличием в межклеточном веществе только коллагеновых волокон. При этом коэффициент преломления волокон и аморфного вещества одинаков и потому на гистологических препаратах волокна в межклеточном веществе не видны. Этим же объясняется определенная прозрачность хрящей, состоящих из гиалиновой хрящевой ткани. Хондроциты в изогенных группах гиалиновой хрящевой ткани располагаются в виде розеток. По физическим свойствам гиалиновая хрящевая ткань характеризуется прозрачностью, плотностью и малой эластичностью. В организме человека гиалиновая хрящевая ткань широко распространена и входит в состав: крупных хрящей гортани (щитовидный и перстневидный); трахеи и крупных бронхов; составляет хрящевые части ребер; покрывает суставные поверхности костей.

Кроме того, почти все кости организма в процессе своего развития проходят через стадию гиалинового хряща.

**Эластическая хрящевая ткань** характеризуется наличием в межклеточном веществе как коллагеновых, так и эластических волокон. При этом коэффициент преломления эластических волокон отличается от преломления аморфного вещества и потому эластические волокна хорошо видны в гистологических препаратах. Хондроциты в изогенных группах в эластической ткани располагаются в виде столбиков или колонок. По физическим свойствам эластическая хрящевая ткань непрозрачна, эластична, менее плотная и менее прозрачная, чем гиалиновая хрящевая ткань. Она входит в состав эластических хрящей: ушной раковины и хрящевой части наружного слухового прохода; хрящей наружного носа; мелких хрящей гортани и средних бронхов; а также составляет основу надгортанника.

79-рис. Хрящевая ткань А- гиалиновая Б-эластичная В- волокнистая I- надхрящевая II-молодая хрящевая зона III- зрелая хрящевая зона 1-Перихондральная хрящевая ткань 2- Перихондральная клеточная ткань 3,4- Хондробласты 5,6- подхрящница 7,8- изогенные клетки 9- базофильная зона 10- основное вещество 11- эластичные волокна 12- Коллагеновые волокна



### Волокнистая хрящевая ткань

характеризуется содержанием в межклеточном веществе мощных пучков из

параллельно расположенных коллагеновых волокон. При этом хондроциты располагаются между пучками волокон в виде цепочек. По физическим свойствам характеризуется высокой прочностью. В организме встречается лишь в ограниченных местах: составляет часть межпозвоночных дисков (фиброзное кольцо); также локализуется в местах прикрепления связок и сухожилий к гиалиновым хрящам.

В этих случаях четко прослеживается постепенный переход фиброцитов соединительной ткани в хондроциты хрящевой ткани.

Различают следующие два понятия, которые нельзя путать: хрящевая ткань и хрящ.

Хрящевая ткань - это разновидность соединительной ткани, строение которой изложено выше.

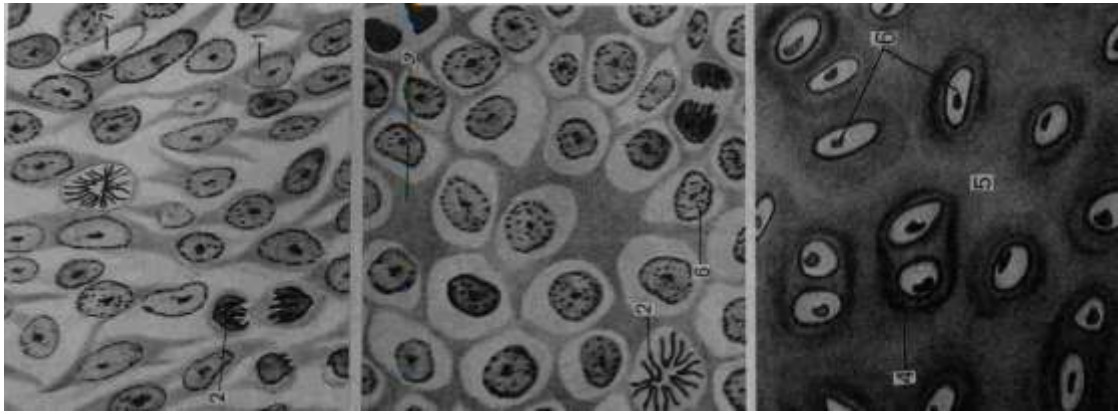
Хрящ - это анатомический орган, который состоит из хрящевой ткани и надхрящницы. Надхрящница покрывает хрящевую ткань снаружи (за исключением хрящевой ткани суставных поверхностей) и состоит из волокнистой соединительной ткани.

В надхрящнице выделяют два слоя: **наружный - фиброзный; внутренний - клеточный или камбиальный (ростковый).**

Во внутреннем слое локализуются малодифференцированные клетки - прехондробласты и неактивные хондробласты, которые в процессе эмбрионального и регенерационного гистогенеза превращаются вначале в хондробласты, а затем в хондроциты. В фиброзном слое располагается сеть кровеносных сосудов. Следовательно, надхрящница, как составная часть хряща, выполняет следующие функции: обеспечивает трофикой бессосудистую хрящевую ткань; защищает хрящевую ткань; обеспечивает регенерацию хрящевой ткани при ее повреждении.

Трофика гиалиновой хрящевой ткани суставных поверхностей обеспечивается синовиальной жидкостью суставов, а также из сосудов костной ткани.

Развитие хрящевой ткани и хрящей (хондрогистогенез) осуществляется из мезенхимы. Вначале мезенхимные клетки в местах закладки хрящевой ткани усиленно пролиферируют, округляются и образуют очаговые скопления клеток - хондрогенные островки. Затем эти округленные клетки дифференцируются в хондробласты, синтезируют и выделяют в межклеточную среду фибриллярные белки. Затем хондробласты дифференцируются в хондроциты I типа, которые синтезируют и выделяют не только белки, но и гликозаминогликаны и протеогликаны, то есть формируют межклеточное вещество. Следующей стадией развития хрящевой ткани является стадия дифференцировки хондроцитов, при этом появляются хондроциты II, III типа и формируются лакуны. Из мезенхимы, окружающей хрящевые островки, формируется надхрящница(79-рис.).



**79-рис.** 1-хондрогенные островки 2-образование хондронов 3-образование изогенных групп 1) Мезенхимальные клетки 2) Митотические деления

- В процессе развития хряща отмечается два вида роста хряща: интерстициальный рост - за счет размножения хондроцитов и выделения ими межклеточного вещества

- оппозиционный рост - за счет деятельности хондробластов надхрящницы и наложения хрящевой ткани по периферии хряща.

Возрастные изменения в большей степени отмечаются в гиалиновой хрящевой ткани. В пожилом и старческом возрасте в глубоких слоях гиалинового хряща отмечается отложение солей кальция (омеление хряща), прорастание в эту область сосудов, а затем замещение обызвествленной хрящевой ткани костной тканью - оссификация. Эластическая хрящевая ткань не подвергается обызвествлению и окостенению, однако эластичность хрящей в пожилом возрасте также снижается.

### **КЛИНИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ**

Хрящевые клетки могут давать начало доброкачественным (**хондрома**) или злокачественным (**хондросомам**) опухолям.

**Дегенеративные изменения.** В отличие от других тканей, гиалиновый хрящ весьма подвержен дегенеративным процессам, связанным со старением. В некоторых хрящах очень часто происходит **обызвествление матрикса**, которому предшествует увеличение размеров и объема хондроцитов и за которым следует их гибель. Так называемая **асбестовая дегенерация**, часто развивающаяся в хряще при старении, обусловлена формированием очаговых скоплений толстых аномальных коллагеновых фибрилл.

### **Грыжи межпозвонкового диска**

*Разрыв фиброзного кольца, который чаще всего происходит в его заднем участке, где коллагеновые пучки менее многочисленны, приводит к выпячиванию студенистого ядра с одновременным уплощением диска. Вследствие этого диск часто смещается или соскальзывает, меняя свое нормальное положение между позвонками. Если он сдвинется в сторону спинного мозга, он может сдавить нервы, что приведет к тяжелым болям и неврологическим расстройствам. Боль, которая сопровождает смещение диска, может ощущаться в участках, иннервируемых сдавленными нервными волокнами, — обычно в области низа поясницы.*

*Ожирение вызывает существенные перегрузки суставного хряща, ускоряя его дегенерацию. Заболевания суставов значительно чаще поражают людей с ожирением.*

### **5.6.2. Костная ткань**

Костная ткань является разновидностью соединительной ткани и состоит из клеток и межклеточного вещества, в котором содержится большое количество минеральных солей, главным образом фосфат кальция. Минеральные вещества составляют 70 % от костной ткани, органические - 30 %.

**Функции** костных тканей: опорная; механическая; защитная; участие в минеральном обмене организма - депо кальция и фосфора.

#### **Клетки костной ткани**

- остеобласты;
- остециты;
- остеокласты.

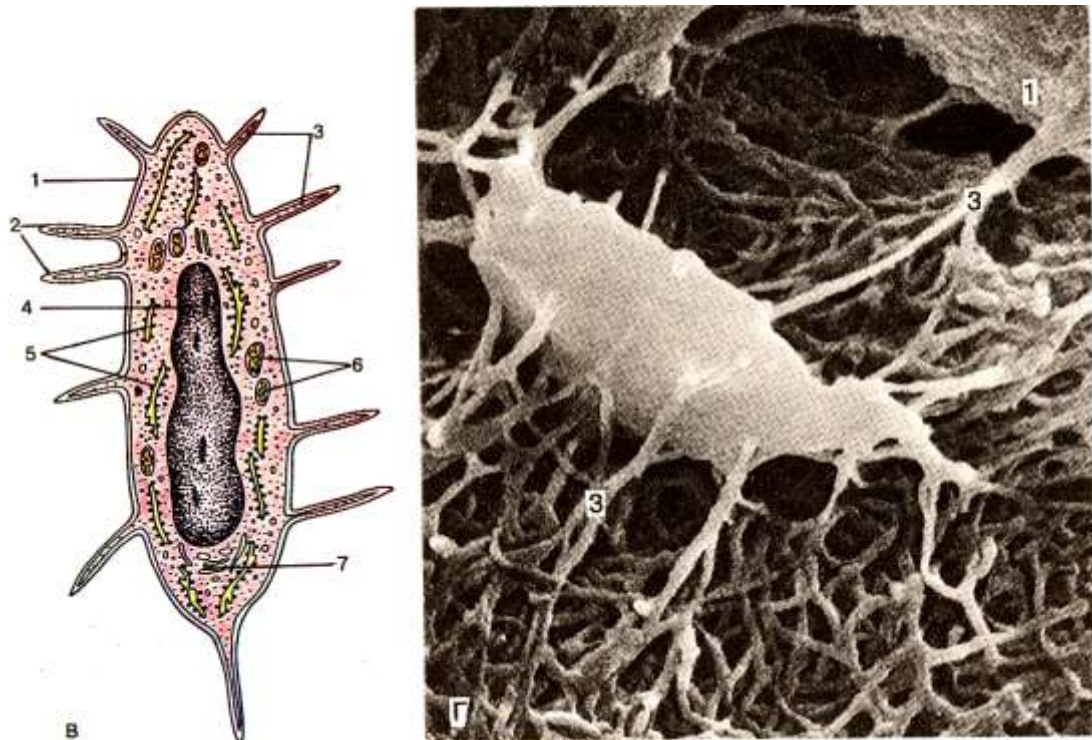
Основными клетками в сформированной костной ткани являются **остеоциты**. Это клетки отростчатой формы с крупным ядром и слабовыраженной цитоплазмой (клетки ядерного типа). Тела клеток локализуются в костных полостях - лакунах, а отростки - в костных канальцах. Многочисленные костные канальцы, анастомозируя между собой, пронизывают всю костную ткань, сообщаясь с периваскулярными пространствами, и образуют дренажную систему костной ткани. В этой дренажной системе содержится тканевая жидкость, посредством которой обеспечивается обмен веществ не только между клетками и тканевой жидкостью, но и межклеточным веществом. Для ультраструктурной организации

остеоцитов характерно наличие в цитоплазме слабовыраженной зернистой эндоплазматической сети, небольшого числа митохондрий и лизосомы, центриоли отсутствуют. В ядре преобладает гетерохроматин. Все эти данные свидетельствуют о том, что остеоциты обладают незначительной функциональной активностью, которая заключается в поддержании обмена веществ между клетками и межклеточным веществом. Остеоциты являются дефинитивными формами клеток и не делятся. Образуются они из остеобластов (80-рис).

**Остеобласты** содержатся только в развивающейся костной ткани. В сформированной костной ткани они отсутствуют, но содержатся обычно в неактивной форме в надкостнице. В развивающейся костной ткани они охватывают по периферии каждую костную пластинку, плотно прилегая друг к другу, образуя подобие эпителиального пласта. Форма таких активно функционирующих клеток может быть кубической, призматической, угловатой. В цитоплазме остеобластов содержится хорошо развитая зернистая эндоплазматическая сеть и пластинчатый комплекс Гольджи, много митохондрий.

Такая ультраструктурная организация свидетельствует о том, что эти клетки являются синтезирующими и секретирующими. Действительно, остеобласты синтезируют белок коллаген и гликозоаминогликаны, которые затем выделяют в межклеточное пространство. За счет этих компонентов формируется органический матрикс костной ткани. Затем эти же клетки обеспечивают минерализацию межклеточного вещества посредством выделения солей кальция. Постепенно, выделяя межклеточное вещество, они как бы замуровываются и превращаются в остеоциты. При этом внутриклеточные органеллы в значительной степени редуцируются, синтетическая и секреторная активность снижается и сохраняется функциональная активность, свойственная остеоцитам. Остеобласты, локализующиеся в камбиальном слое надкостницы, находятся в неактивном состоянии, синтетические и транспортные органеллы слабо развиты. При раздражении этих клеток (в случае травм, переломов костей и так далее) в цитоплазме быстро развивается зернистая эндоплазматическая сеть и пластинчатый комплекс, происходит активный синтез и выделение коллагена и гликозоаминогликанов, формирование органического матрикса (костная мозоль), а затем и формирование дефинитивной

костной ткани. Таким способом за счет деятельности остеобластов надкостницы, происходит регенерация костей при их повреждении.



80-рис. А) Ультрасхема остеоцита Б) остеоцит (РЭМ) 1- остеоцит 2,3-отростки остеоцита 4-ядро 5-гранулярная эндоплазматическая сеть 6-митохондрий

**Остеокласты** - костеразрушающие клетки, в сформированной костной ткани отсутствуют. Но содержатся в надкостнице и в местах разрушения и перестройки костной ткани. Поскольку в онтогенезе непрерывно осуществляются локальные процессы перестройки костной ткани, то в этих местах обязательно присутствуют и остеокласты(81-рис). В процессе эмбрионального остеогистогенеза эти клетки играют важную роль и определяются в большом количестве. Остеокласты имеют характерную морфологию:

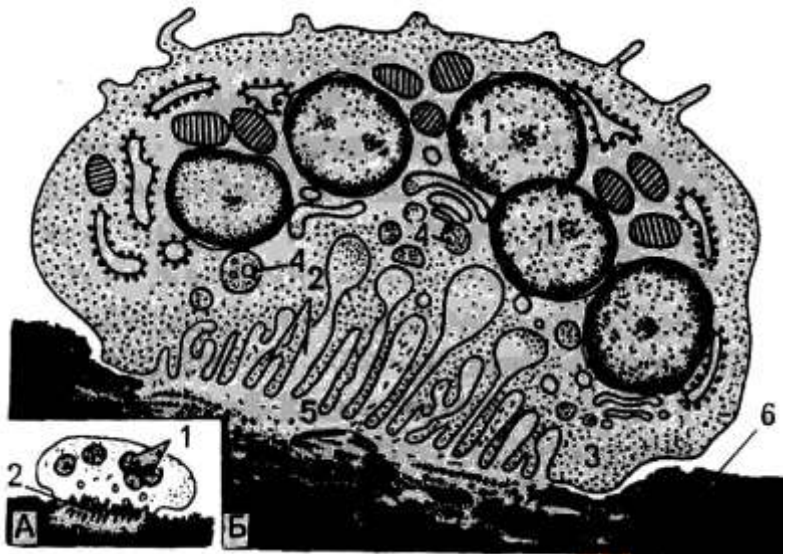
- эти клетки являются многоядерными (3-5 и более ядер);
- это довольно крупные клетки (диаметром около 90 мкм);
- они имеют характерную форму - клетка имеет овальную форму, но часть ее, прилежащая к костной ткани, является плоской.

При этом в плоской части выделяют две зоны:

центральная часть - гофрированная, содержит многочисленные складки и островки;

периферическая (прозрачная) часть тесно соприкасается с костной тканью.

81-рис.                      Строение  
остеокласта    А)    под  
световым    микроскопом  
Б)  
ультрамикроскопическое  
строение    1-ядро    2-  
гаврированная часть    3-  
светлая зона    4-лизосомы  
5-зона    резорбции    6-  
минерализованная зона



В цитоплазме клетки, под ядрами, располагаются многочисленные лизосомы и вакуоли разной величины. Функциональная активность остеокласта проявляется следующим образом: в центральной (гофрированной) зоне основания клетки из цитоплазмы выделяются угольная кислота и протеолитические ферменты. Выделяющаяся угольная кислота вызывает деминерализацию костной ткани, а протеолитические ферменты разрушают органический матрикс межклеточного вещества. Фрагменты коллагеновых волокон фагоцитируются остеокластами и разрушаются внутриклеточно. Посредством этих механизмов происходит резорбция (разрушение) костной ткани и потому остеокласты обычно локализуются в углублениях костной ткани. После разрушения костной ткани за счет деятельности остеобластов, выселяющихся из соединительной ткани сосудов, происходит построение новой костной ткани.

Межклеточное вещество костной ткани состоит из: основного вещества и волокон, в которых содержатся соли кальция.

Волокна состоят из коллагена I типа и складываются в пучки, которые могут располагаться параллельно (упорядочено) или неупорядочено, на основании чего и строится гистологическая классификация костных тканей.

Основное вещество костной ткани, как и других разновидностей соединительных тканей, состоит из: гликозаминогликанов и протеогликанов.

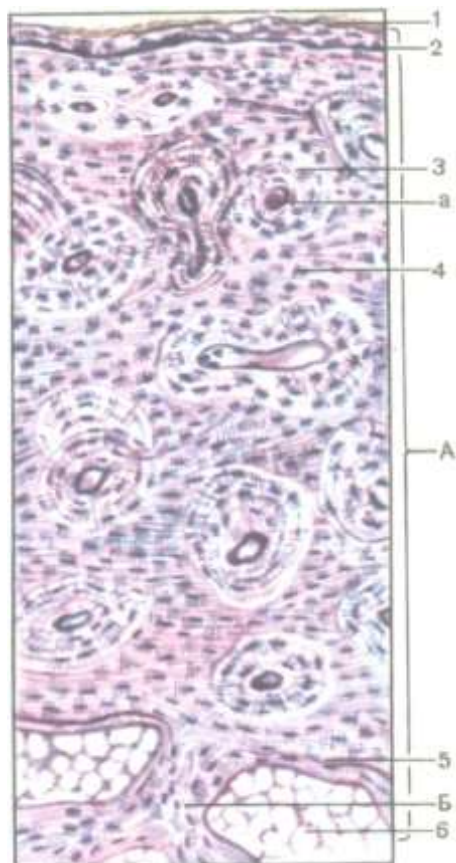
Однако химический состав этих веществ отличается. В частности в костной ткани содержится меньше хондроитинсерных кислот, но больше лимонной и других кислот, которые образуют комплексы с солями кальция. В процессе развития костной ткани вначале образуется органический матрикс-основное вещество и коллагеновые (оссеиновые, коллаген II типа) волокна, а затем уже в них откладываются соли кальция (главным образом фосфорнокислые). Соли кальция образуют кристаллы гидроксиапатита, откладывающиеся как в аморфном веществе, так и в волокнах, но небольшая часть солей откладывается аморфно. Обеспечивая прочность костей, фосфорнокислые соли кальция одновременно являются депо кальция и фосфора в организме. Поэтому костная ткань принимает участие в минеральном обмене.

#### Классификация костных тканей

Различают две разновидности костных тканей:

- ретикулофиброзную (грубоволокнистую);
- пластинчатую (параллельно волокнистую).

В ретикулофиброзной костной ткани пучки коллагеновых волокон толстые, извилистые и располагаются неупорядоченно. В минерализованном межклеточном веществе в лакунах беспорядочно располагаются остециты(87-рис.).



**Пластинчатая костная ткань** состоит из костных пластинок, в которых коллагеновые волокна или их пучки располагаются параллельно в каждой пластинке, но под прямым углом к ходу волокон в соседних пластинках. Между пластинками в лакунах располагаются остециты, тогда как их отростки проходят в канальцах через пластинки (82-рис.).

#### 82-рис. Пластинчатая костная ткань.

А-плотное (компактное) вещество кости.

1-надкостница, 2-наружные общие пластинки, 3-остеоны, а-канал остеона,

4-система вставочных пластинок,

Б-губчатое вещество кости. 6-жёлтый костный мозг.

В организме человека костная ткань представлена почти исключительно пластинчатой формой. Ретикулофиброзная костная ткань встречается только как этап развития некоторых костей (теменных, лобных). У взрослых людей они находятся в области прикрепления сухожилий к костям, а также на месте окостеневших швов черепа (стреловидный шов чешуи лобной кости).

При изучении костной ткани следует дифференцировать понятия костная ткань и кость.

### **Строение кости**

Кость - это анатомический орган, основным структурным компонентом которого является костная ткань. Кость как орган состоит из следующих элементов: костная ткань; надкостница; костный мозг (красный, желтый); сосуды и нервы.

Надкостница (периост) окружает по периферии костную ткань (за исключением суставных поверхностей) и имеет строение сходное с надхрящницей. В надкостнице выделяют наружный фиброзный и внутренний клеточный или камбиальный слои. Во внутреннем слое содержатся остеобласты и остеокласты.

В надкостнице локализуется выраженная сосудистая сеть, из которой мелкие сосуды через прободающие каналы проникают в костную ткань.

Красный костный мозг рассматривается как самостоятельный орган и относится к органам кроветворения и иммуногенеза.

Костная ткань в сформированных костях представлена только пластинчатой формой, однако в разных костях, в разных участках одной кости она имеет разное строение. В плоских костях и эпифизах трубчатых костей костные пластинки образуют перекладины (трабекулы), составляющие губчатое вещество кости. В диафизах трубчатых костей пластинки прилегают друг к другу и образуют компактное вещество. Однако и в компактном веществе одни пластинки образуют остеоны, другие пластинки являются общими.

### **Строение диафиза трубчатой кости**

На поперечном срезе диафиза трубчатой кости различают следующие слои: надкостница (периост); наружный слой общих

или генеральных пластин; слой остеонов; внутренний слой общих или генеральных пластин; внутренняя фиброзная пластинка (эндост) (83-рис).

**83-рис.** Строение

трубчатой кости

(схема по В. Г.

Енисееву, Ю. И.

Афанасьеву, Е. Ф.

Котовскому) А)

надкостница Б)

компактное вещество

кости В) Эндост Г)

костомозговая

полость 1-слой

наружных общих

пластинок 2- остеон

3- канал остеона 4-

вставочные

пластинки 5- слой

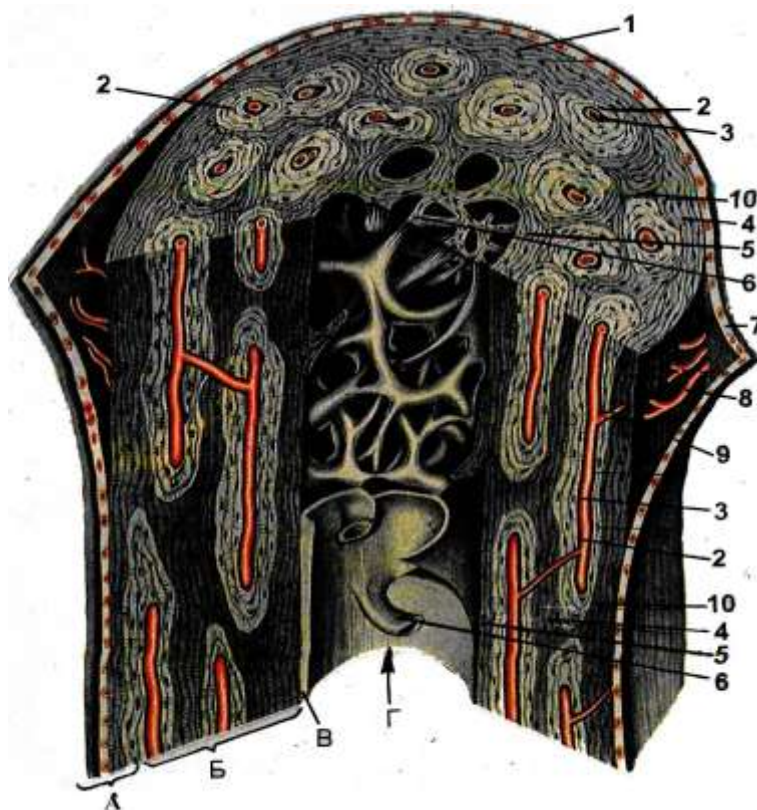
внутренних общих

пластинок 6- костная

трабекула губчатой кости 7-волокнистый слой надкостницы 8-

кровеностные сосуды надкостницы 9- пропадающий канал 10-

остеоциты



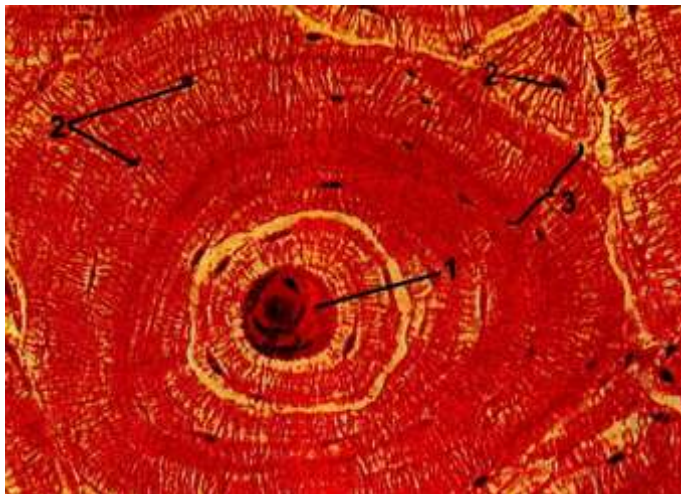
Наружные общие пластинки располагаются под надкостницей в несколько слоев, не образуя однако полные кольца. Между пластинками располагаются в лакунах остеоциты. Через наружные пластинки проходят прободающие каналы, через которые из надкостницы в костную ткань проникают прободающие волокна и сосуды. С помощью прободающих сосудов в костной ткани обеспечивается трофика, а прободающие волокна связывают надкостницу с костной тканью.

Слой остеонов состоит из двух компонентов: остеонов и вставочных пластин между ними. Остеон является структурной единицей компактного вещества трубчатой кости (84-рис). Каждый остеон состоит из:

5-20 концентрически наложенных пластин;

канала остеона, в котором проходят сосуды (артериолы, капилляры, венулы).

**84-рис.** Строение остеона. Электронограмма. Фрагмент остеона (по Н.П.Омельяненко) 1-канал остеона 2-остеоциты 3-костные пластинки 4-поперечные и продольные срезы коллагеновых волокон



Между каналами соседних остеонов имеются анастомозы. Остеоны составляют основную массу костной ткани диафиза трубчатой кости. Они располагаются продольно по трубчатой кости соответственно силовым и гравитационным линиям и обеспечивают выполнение опорной функции. При изменении направления силовых линий в результате перелома или искривления костей остеоны не несущие нагрузку разрушаются остеокластами. Однако такие остеоны разрушаются не полностью, а часть костных пластин остеона по его длине сохраняется, и такие оставшиеся части остеонов называются вставочными пластинками. На протяжении постнатального онтогенеза постоянно происходит перестройка костной ткани - одни остеоны разрушаются (резорбируются), другие образуются и потому всегда между остеонами находятся вставочные пластины, как остатки предшествующих остеонов.

Внутренний слой общих пластинок имеет строение аналогичное наружному, но он менее выражен, а в области перехода диафиза в эпифизы общие пластинки продолжают в трабекулы.

Эндост - тонкая соединительно-тканная пластинка, выстилающая полость канала диафиза. Слои в эндосте четко не выражены, но среди клеточных элементов содержатся остеобласты и остеокласты.

### Остеогистогенез

Все разновидности костной ткани развиваются из одного источника - из мезенхимы, но развитие разных костей осуществляется неодинаково. Различают два способа остеогистогенеза:

- развитие непосредственно из мезенхимы - прямой остеогистогенез;
- развитие из мезенхимы через стадию хряща - непрямой остеогистогенез.

Посредством прямого остеогистогенеза развиваются небольшое количество костей (покровные кости черепа). При этом вначале образуется ретикулофиброзная костная ткань, которая вскоре разрушается и замещается пластинчатой (85-рис).

Прямой остеогистогенез протекает в IV стадии:

I стадия образования скелетогенных островков в мезенхиме;

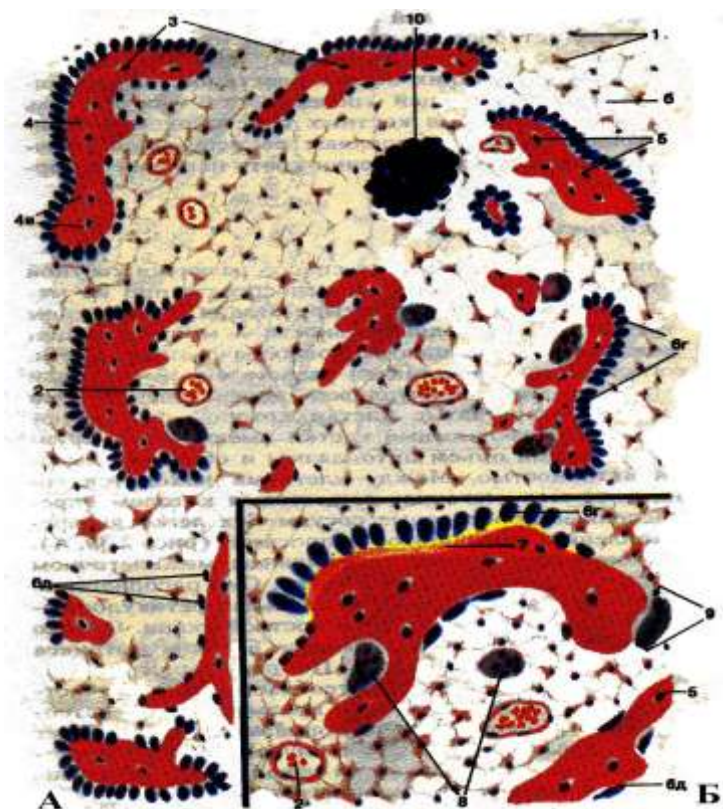
II стадия образования оссеоидной ткани - органического матрикса;

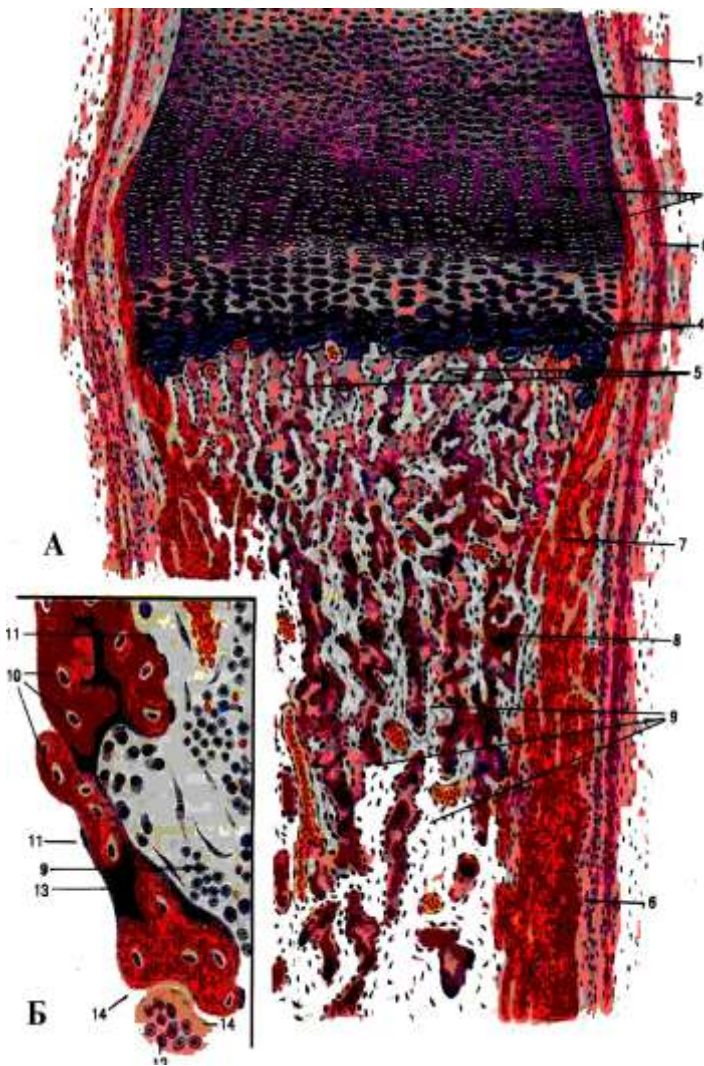
III стадия минерализации (кальцификации) оссеоидной ткани и образование ретикулофиброзной костной ткани;

IV стадия преобразования ретикулофиброзной костной ткани в пластинчатую костную ткань.

Непрямой остеогистогенез начинается со 2-го месяца эмбриогенеза. Вначале в мезенхиме за счет деятельности хондробластов закладывается хрящевая модель будущей кости из гиалиновой хрящевой ткани, покрытая надхрящницей. Затем происходит замена хрящевой ткани костной, вначале в диафизах, а затем в эпифизах (86-рис).

**85-рис.** Прямой остеогистогенез А) общий вид Б) фрагмент под большим увеличением 1-мезенхима (а-клетки б-межклеточное вещество) 2-кровеносный сосуд 3-остеоцит 4-минерализованный матрикс 5-остеоцит. 6-остеобласт 7-остеоид — минерализованный матрикс 8-остеокласты 9-резорбцированная лакуна 10-остеогенный островок.





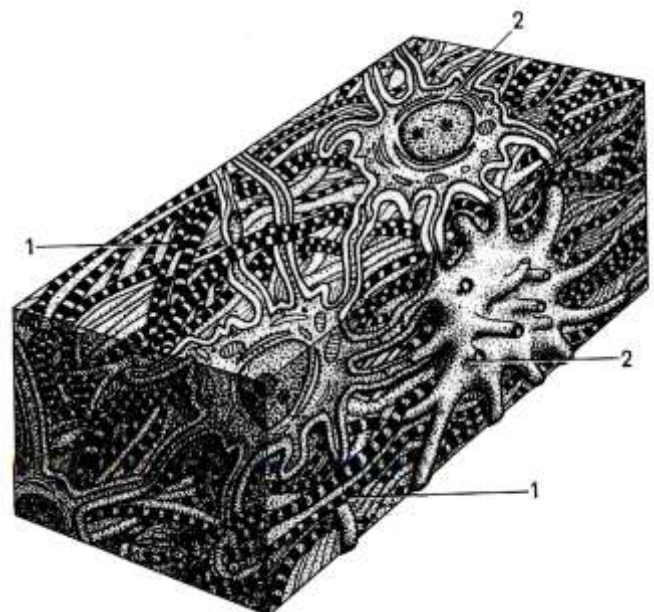
**86-рис.** Непрямой остеогистогенез (развитие кости на месте хряща) А) общий вид Б) фрагмент под большим увеличением 1-перихондр надхрящницы 2-зона нормального хряща 3-столбчатая зона 4-пузырчатая зона 5-зона резорбции 6-периост 7-перихондральная кость 8-эндохондральная кость 9-полость первичного костного мозга 10-остеоциты 11-остеобласты 12-остеокласты 13-остаток хрящевой ткани 14-резорбционная лакуна

Окостенение в диафизе осуществляется двумя способами:

- перихондрально;
- энхондрально.

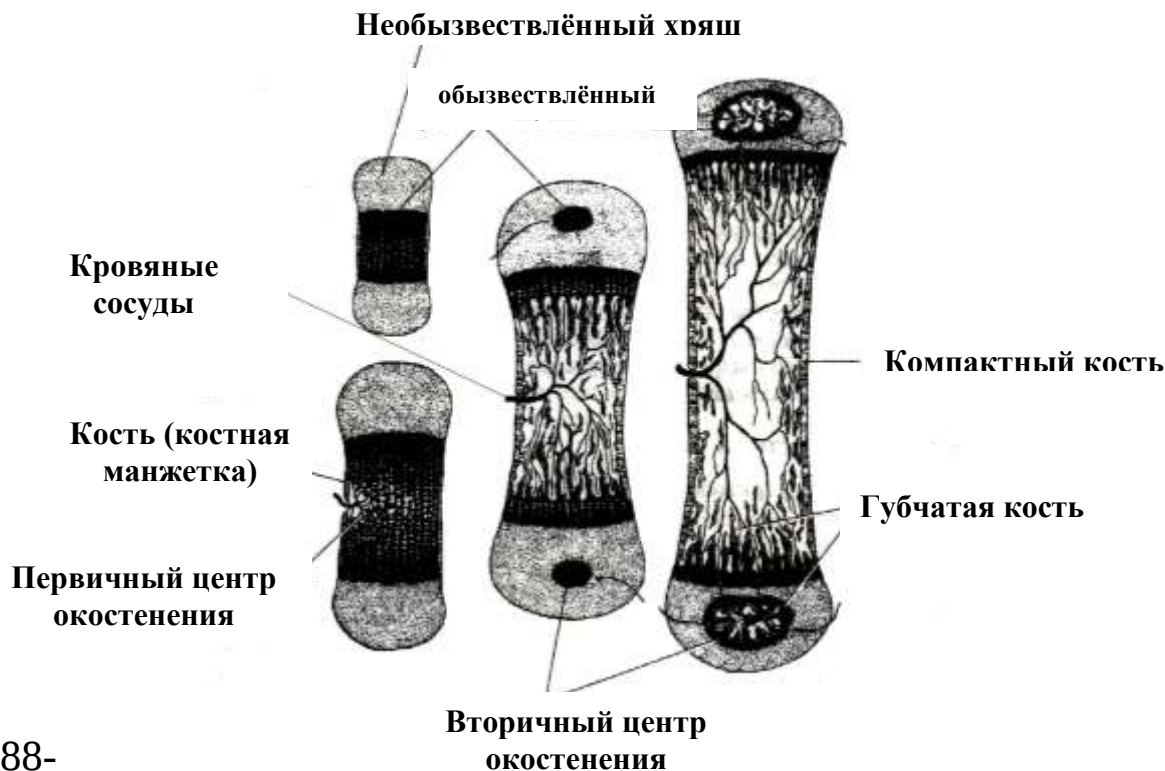
Вначале в области диафиза хрящевой закладки кости из надхрящницы выселяются остеобласты и образуют ретикулофиброзную костную ткань (87-рис), которая в виде манжетки охватывает по периферии хрящевую ткань.

**87-рис.** Ретикулофиброзная костная ткань (по Ю.И.Афанасьеву) 1-беспорядочно-



В результате этого надхрящница превращается в надкостницу. Такой способ образования костной ткани называется перихондральным. После образования костной манжетки нарушается трофика глубоких частей гиалинового хряща, в области диафиза, в результате чего здесь происходит отложение солей кальция - омеление хряща. Затем, под индуктивным влиянием обызвествленного хряща, в эту зону из надкостницы через отверстие в костной манжетке прорастают кровеносные сосуды, в адвентиции которых содержатся остеокласты и остеобласты. Остеокласты разрушают омелевший хрящ, за счет деятельности остеобластов, формируется пластинчатая костная ткань в виде первичных остеонов, которые характеризуются широким просветом (каналом) в центре и нечеткими границами между пластинками. Такой способ образования костной ткани в глубине хрящевой ткани и носит название энхондрального. Одновременно с энхондральным окостенением происходит перестройка грубоволокнистой костной манжетки в пластинчатую костную ткань, составляющую наружный слой генеральных пластин. В результате перихондрального и энхондрального окостенения хрящевая ткань в области диафиза замещается костной. При этом формируется полость диафиза, заполняющаяся вначале красным костным мозгом, сменяющимся затем на желтый костный мозг.

Эпифизы трубчатых костей и губчатые кости развиваются только энхондрально. Вначале в глубоких частях хрящевой ткани эпифиза отмечается омеление. Затем туда проникают сосуды с остеокластами и остеобластами и за счет их деятельности происходит замена хрящевой ткани пластинчатой в виде трабекул. Периферическая часть хрящевой ткани сохраняется в виде суставного хряща. Между диафизом и эпифизом длительное время сохраняется хрящевая ткань - метаэпифизарная пластинка, за счет постоянного размножения клеток метафизарной пластинки происходит рост костей в длину (88-рис).



88- Энхондральный остеогистогенез (по Э.Г.Улумбекову и Ю.А.Челышеву) рис.

В метаэпифизарной пластинке выделяют три зоны клеток:

**пограничная зона; зона столбчатых клеток; зона пузырчатых клеток.**

Примерно к 20-ти годам метаэпифизарные пластинки редуцируются, происходит синостозирование эпифизов и диафиза, после чего рост костей в длину прекращается. В процессе развития костей за счет деятельности остеобластов надкостницы происходит рост костей в толщину.

**Регенерация** костей после их повреждения и переломов осуществляется за счет деятельности остеобластов надкостницы. Перестройка костной ткани осуществляется постоянно на протяжении всего онтогенеза - одни остеоны или их части разрушаются, другие образуются.

**Факторы**, влияющие на процесс остеогистогенеза и состояние костной ткани:

- содержание витаминов С, D, А. Недостаток в пище витамина С приводит к нарушению синтеза коллагеновых волокон и к распаду уже существующих, что проявляется хрупкостью и усиленной ломкостью костей. Недостаточное образование витамина D в коже приводит к нарушению кальцинации костной ткани и сопровождается недостаточностью костей, их гибкостью

(при рахите). Избыточное содержание витамина А активирует деятельность остеокластов, что сопровождается резорбцией костной ткани;

- содержание гормонов паращитовидной и щитовидной железы (паратина и кальцитонина), которые регулируют содержание кальция в костях и плазме крови. На состояние костной ткани оказывают влияние также половые гормоны;

- искривление костей приводит к развитию пьезоэлектрического эффекта, стимуляции остеокластов и резорбции костной ткани;

- социальные факторы - питание, освещение и другие;

- факторы окружающей среды - экология.

### **Возрастные изменения костей:**

С увеличением возраста изменяется соотношение органических и неорганических элементов костной ткани в сторону увеличения неорганических и уменьшения органических, что сопровождается повышенной ломкостью костей. Именно этим объясняется значительная большая частота переломов у пожилых людей.

**КЛИНИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ.** Флюоресцирующий антибиотик тетрациклин с высоким сродством взаимодействует с недавно образованным минерализованным костным матриксом. На основе этого взаимодействия разработан метод измерения скорости аппозиции кости, которая является важным параметром в изучении роста кости и диагностике его нарушений. Тетрациклин вводят пациентам дважды с интервалом между инъекциями длительностью 5 сут. Затем выполняют биопсию кости, и срезы изучают при использовании флюоресцентной микроскопии. Расстояние между двумя флюоресцирующими слоями пропорционально скорости аппозиции кости. Эта процедура имеет значение при диагностике таких заболеваний, как **остеомалация**, при которой нарушается минерализация, и **фиброзно-кистозный остеит** для которого характерна усиленная активность остеокластов, вызывающая удаление костного матрикса и фиброзную дегенерацию.

**Генетическое заболевание остеопетроз** характеризуется плотными, тяжёлыми костями («мраморные

кости»); в костях таких больных остеокласты не содержат гофрированной каёмки и резорбция кости нарушена.

#### *Заживление переломов*

При переломе кости разрушается костный матрикс и погибают костные клетки вблизи перелома. В результате повреждения кровеносных сосудов происходит локальное кровоизлияние и формируется кровяной сгусток.

Во время заживления кровяной сгусток, разрушенные клетки и поврежденный костный матрикс удаляются макрофагами. Надкостница и эндост вокруг перелома реагируют активной пролиферацией клеток, в результате чего образуется ткань, которая окружает область перелома и проникает между краями сломанной кости.

Затем происходит образование первичной кости механизмами **эндохондрального и внут-римембранного (перепончатого) окостенения**, причем заживление переломов обеспечивается одновременно обоими этими процессами. В ходе продолжающейся регенерации трабекулы первичной кости, имеющие неправильную форму, временно связывают края сломанной кости— образуется **костная мозоль** ). Нагрузки, которые воздействуют на кость во время заживления и в течение постепенного возвращения пациента к активности, способствуют перестройке костной мозоли. Если эти нагрузки идентичны имевшимся во время роста кости — и соответственно воздействуют на ее структуру, — первичная костная ткань мозоли постепенно резорбируется и замещается вторичной тканью. При этом происходит перестройка кости и восстановление её первоначальной структуры. В отличие от других соединительных тканей костная ткань заживает без образования рубца.

Поскольку **концентрация кальция** в тканях и крови должна поддерживаться на постоянном уровне, недостаток кальция в рационе приводит к декальцификации костей, такие кости в большей степени подвержены переломам и более прозрачны для рентгеновских лучей.

## **5.7.Мышечные ткани**

### **5.7.1. Общая характеристика**

Свойством сократимости обладают практически все виды клеток, благодаря наличию в их цитоплазме сократительного аппарата, представленного сетью тонких микрофиламентов (5-7 нм), состоящих из сократительных белков - актина, миозина, тропомиозина и других. За счет взаимодействия названных белков микрофиламентов осуществляются сократительные процессы и обеспечивается движение в цитоплазме гиалоплазмы, органелл, вакуолей, образование псевдоподий и инвагинаций плазмолеммы, а также процессы фаго- и пиноцитоза, экзоцитоза, деления и перемещения клеток. Содержание сократительных элементов, а, следовательно, и сократительные процессы неодинаково выражены в разных типах клеток. Наиболее выражены сократительные структуры в клетках, основной функцией которых является сокращение. Такие клетки или их производные образуют мышечные ткани, которые обеспечивают сократительные процессы в полых внутренних органах и сосудах, перемещение частей тела относительно друг друга, поддержание позы и перемещение организма в пространстве. Помимо движения при сокращении выделяется большое количество тепла, а, следовательно, мышечные ткани участвуют в терморегуляции организма.

Мышечные ткани неодинаковы по строению, источникам происхождения и иннервации, по функциональным особенностям. Наконец, следует отметить, что любая разновидность мышечной ткани, помимо сократительных элементов (мышечных клеток и мышечных волокон) включает в себя клеточные элементы и волокна рыхлой волокнистой соединительной ткани и сосуды, которые обеспечивают трофику мышечных элементов, осуществляют передачу усилий сокращения мышечных элементов на скелет. Однако, функционально ведущими элементами мышечных тканей являются мышечные клетки или мышечные волокна. Классификация мышечных тканей:

- специальная - нейрального происхождения и эпидермального происхождения;
- поперечно-полосатая (исчерченная):  
скелетная; сердечная.
- гладкая (неисчерченная) - мезенхимная;

Как видно из представленной классификации мышечная ткань подразделяется по строению на две основные группы - гладкую и поперечно-полосатую. Каждая из двух групп в свою очередь подразделяется на разновидности, как по источникам происхождения, так и по строению и функциональным особенностям.

**Гладкая мышечная ткань**, входящая в состав внутренних органов и сосудов, развивается из мезенхимы (см. так же част цитологию).

**К специальным мышечным тканям** нейрального происхождения относятся гладкомышечные клетки радужной оболочки, эпидермального происхождения - миоэпителиальные клетки слюнных, слезных, потовых и молочных желез (89-рис).

#### **5.7.2. Специальные гладкомышечные ткани**

Специальные гладкомышечные ткани нейрального происхождения развиваются из нейроэктодермы, из краев стенки глазного бокала, являющегося выпячиванием промежуточного мозга. Из этого источника развиваются миоциты, которые образуют две мышцы радужной оболочки глаза - мышцу суживающую зрачок и мышцу расширяющую зрачок. По своей морфологии миоциты радужной оболочки не отличаются от мезенхимных миоцитов, однако, отличаются по иннервации. Каждый миоцит получает вегетативную эфферентную иннервацию (мышца, расширяющая зрачок - симпатическую, мышца, суживающая зрачок - парасимпатическую). Благодаря этому, названные мышцы сокращаются быстро и координировано, в зависимости от мощности светового пучка.

Эпидермального происхождения развиваются из кожной эктодермы и представляют собой не типичные веретенovidные миоциты, а клетки звездчатой формы - миоэпителиальные клетки, располагающиеся в концевых отделах слюнных, молочных, слезных и потовых желез, снаружи от секреторных клеток. В своих отростках миоэпителиальные клетки содержат актиновые и миозиновые филаменты, благодаря взаимодействию которых отростки клеток сокращаются и способствуют выделению секрета из концевых отделов и мелких протоков названных желез в более

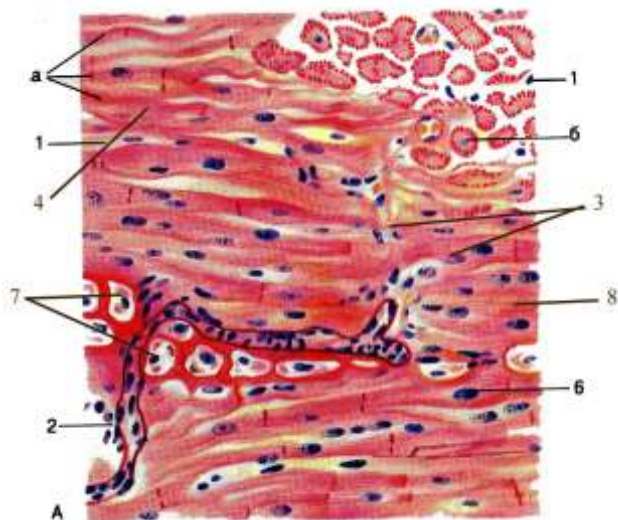
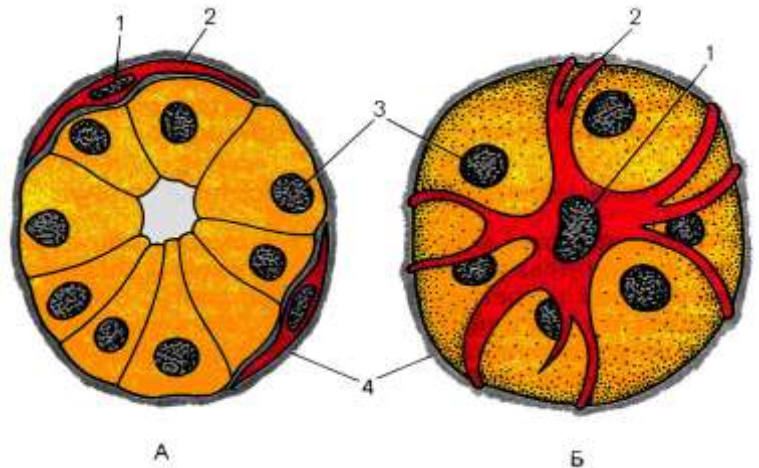
крупные протоки. Эфферентную иннервацию получают также из вегетативного отдела нервной системы.

89-рис.

Миоэпителиальные  
клетки в концевом  
отделе слюнной  
железы (схема по Г.С.  
Катинасу)

А)поперечный срез  
Б)вид сверху 1-ядра  
миоэпителиоцитов 2-  
отростки

миоэпителиоцитов 3-ядра секреторных миоэпителиоцитов 4-  
базальная мембрана



### **Поперечно-полосатая**

**мышечная** ткань подразделяется на скелетную и сердечную (90-рис). Обе эти разновидности развиваются не только из мезодермы, но из разных ее частей:

скелетная - из миотомов сомитов;  
сердечная - из висцерального листка спланхнотома.

90-рис. Поперечно-полосатая

мышца сердца. Общий вид. 1-эндомизий 2-перимизий 3-  
Вставочный диск 4-боковой анастомоз 5-кардиомиоцит 6-Ядро  
кардиомиоцита 7- проводящие кардиомиоциты 8- миофибрилла

Каждая разновидность мышечной ткани имеет свою структурно-функциональную единицу. Структурно-функциональной единицей гладкой мышечной ткани внутренних органов и радужной оболочки является гладкомышечная клетка - **миоцит**; специальной мышечной ткани эпидермального происхождения - корзинчатый **миоэпителиоцит**; сердечной мышечной ткани - **кардиомиоцит**; скелетной мышечной ткани - **мышечное волокно**.

### 5.7.3. Организация поперечно-полосатой скелетной мышечной ткани

Структурно-функциональной единицей поперечно полосатой мышечной ткани является мышечное волокно((91-рис). Оно представляет собой вытянутое цилиндрическое образование с заостренными концами длиной от 1 мм до 40 мм (а по некоторым данным до 120 мм), диаметром 0,1 мм. Мышечное волокно окружено оболочкой - сарколеммой, в которой под электронным микроскопом отчетливо выделяются два листка: внутренний - является типичной плазмолеммой, а наружный представляет собой тонкую соединительнотканную пластинку - базальную пластинку. В узкой щели между плазмолеммой и базальной пластинкой располагаются мелкие клетки - миосателлиты. Таким образом, мышечное волокно является комплексным образованием и состоит из следующих основных структурных компонентов:

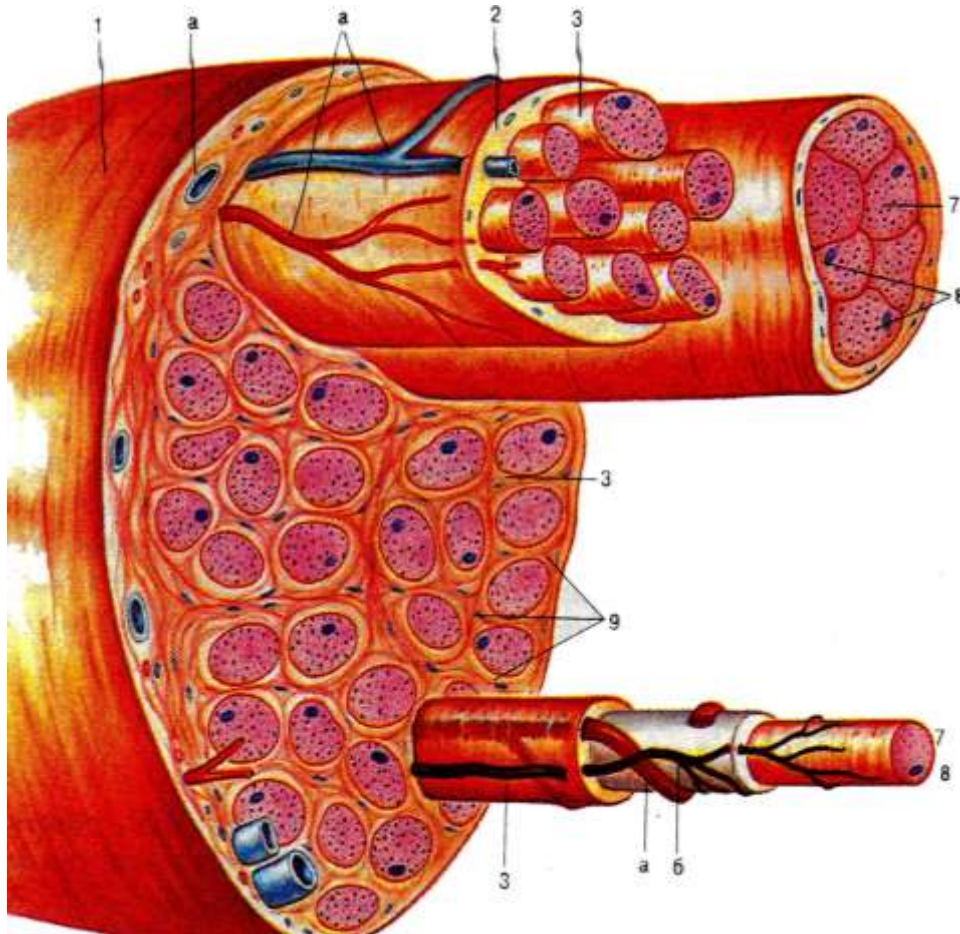
- миосимпласта;
- клеток миосателлитов;
- базальной пластинки.

Базальная пластинка образована тонкими коллагеновыми и ретикулярными волокнами, относится к опорному аппарату и выполняет вспомогательную функцию передачи сил сокращения на соединительнотканые элементы мышцы.

Клетки миосателлиты являются камбиальными (ростковыми) элементами мышечных волокон и играют роль в процессах их физиологической и репаративной регенерации.

Миосимпласт является основным структурным компонентом мышечного волокна как по объему, так и по выполняемым функциям. Он образуется посредством слияния самостоятельных недифференцированных мышечных клеток - миобластов. Миосимпласт можно рассматривать как вытянутую гигантскую многоядерную клетку, состоящую из большого числа ядер, цитоплазмы (саркоплазмы), плазмолеммы, включений, общих и специальных органелл(91-рис). В миосимпласте содержится несколько тысяч (до 10 000) продольно вытянутых светлых ядер, располагающихся на периферии под плазмолеммой. Вблизи ядер локализуются фрагменты слабовыраженной зернистой

эндоплазматической сети, пластинчатого комплекса и небольшое число митохондрий. Центриоли в симпласте отсутствуют.



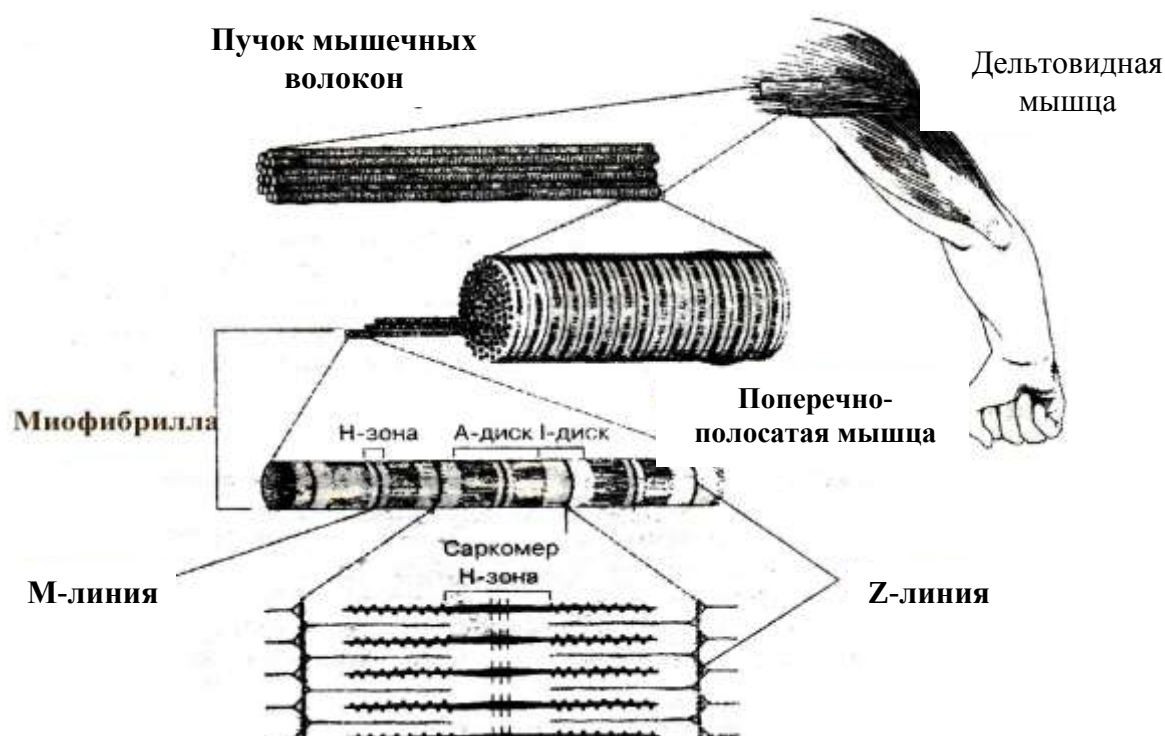
**91-рис.** Строение поперечно-полосатой мышцы языка. 1-эпимизий 2-перимизий 3-эндомизий а)сосуды б) нервы 4-мышечное волокно 5-6-сарколемма 7-цитоплазма (саркоплазма) 8-ядро волокна 9-ядро фиброцита

В саркоплазме содержатся включения гликогена и миоглобина, аналога гемоглобина эритроцитов.

Отличительной особенностью миосимпласта является также наличие в нем специализированных органелл, к которым относятся:

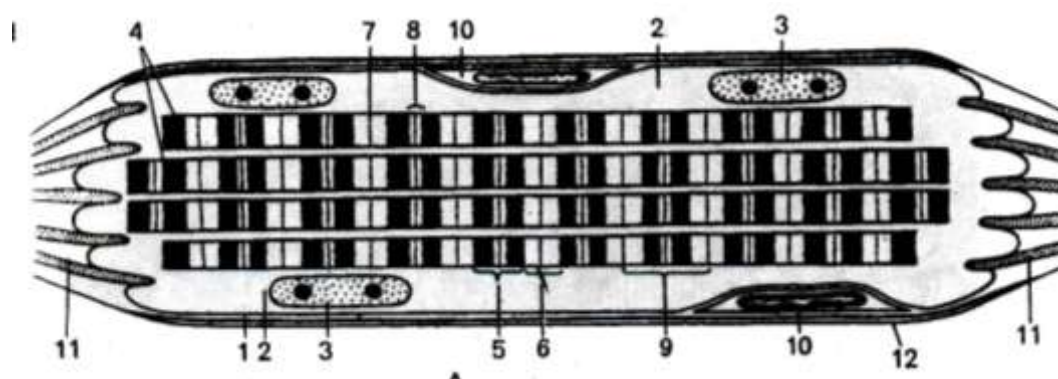
- миофибриллы;
- саркоплазматическая сеть;
- каналцы Т-системы(92-рис).

Миофибриллы - сократительные элементы миосимпласта - в большом количестве (до 1000-2000) локализуются в центральной части саркоплазмы миосимпласта.



**92-рис. Принцип строения скелетной мышцы**

Они объединяются в пучки, между которыми содержатся прослойки саркоплазмы. Между миофибриллами локализуется большое число митохондрий (саркосом, 93-рис). Каждая миофибрилла простирается продольно на протяжении всего миосимпласта и своими свободными концами прикрепляется к его плазмолемме у конических концов. Диаметр миофибриллы составляет 0,2-0,5 мкм.



**93-рис.**

Волокно поперечно-полосатой мышцы. 1-сарколемма 2-саркоплазма 3-миосимпластные ядра 4-миофибрилла 5-анизатроп

А-диск 6-изотроп I-диск 7-телофрагма 8-Н-зона 9-саркомер 10-миосателлиоцит 11- волокна сустава 12-базальная мембрана

По своему строению миофибриллы неоднородны по протяжению и подразделяются на:

- темные (анизотропные) или А-диски, которые образованы более толстыми миофиламентами (10-12 нм), состоящими из белка миозина;

- светлые (изотропные) или I-диски, которые образованы тонкими миофиламентами (5-7 нм), состоящими из белка актина.

Темные и светлые диски всех миофибрилл располагаются на одном уровне и обуславливают поперечную исчерченность всего мышечного волокна. Темные и светлые диски в свою очередь состоят из еще более тонких волоконцев - протофибрилл или миофиламентов. Посредине I-диска поперечно актиновым миофиламентам проходит темная полоска - телофрагма или Z-линия, посредине А-диска проходит менее выраженная М-линия или мезофрагма. Актиновые миофиламенты по средине I-диска скрепляются белками, составляющими Z-линию, свободными концами частично входит в А-диск между толстыми миофиламентами. При этом, вокруг одного миозинового филамента располагаются 6 актиновых. При частичном сокращении миофибриллы актиновые миофиламенты как бы втягиваются в А-диск и в нем образуется светлая зона или Н-полоска, ограниченная свободными концами актиновых миофиламентов. Ширина Н-полоски зависит от степени сокращения миофибриллы.

Участок миофибриллы, расположенный между двумя Z-линиями носит название саркомера и является структурно-функциональной единицей миофибриллы. Саркомер включает в себя А-диск и расположенные по сторонам от него две половины I-диска. Следовательно, каждая миофибрилла представляет собой совокупность саркомеров. Именно в саркомере осуществляется процесс сокращения. Следует отметить, что конечные саркомеры каждой миофибриллы прикрепляются к плазмолемме миосимпласта актиновыми миофиламентами. Структурные элементы саркомера в расслабленном состоянии можно выразить формулой:  $Z + 1/2I + 1/2A + M + 1/2A + 1/2I + Z$ .

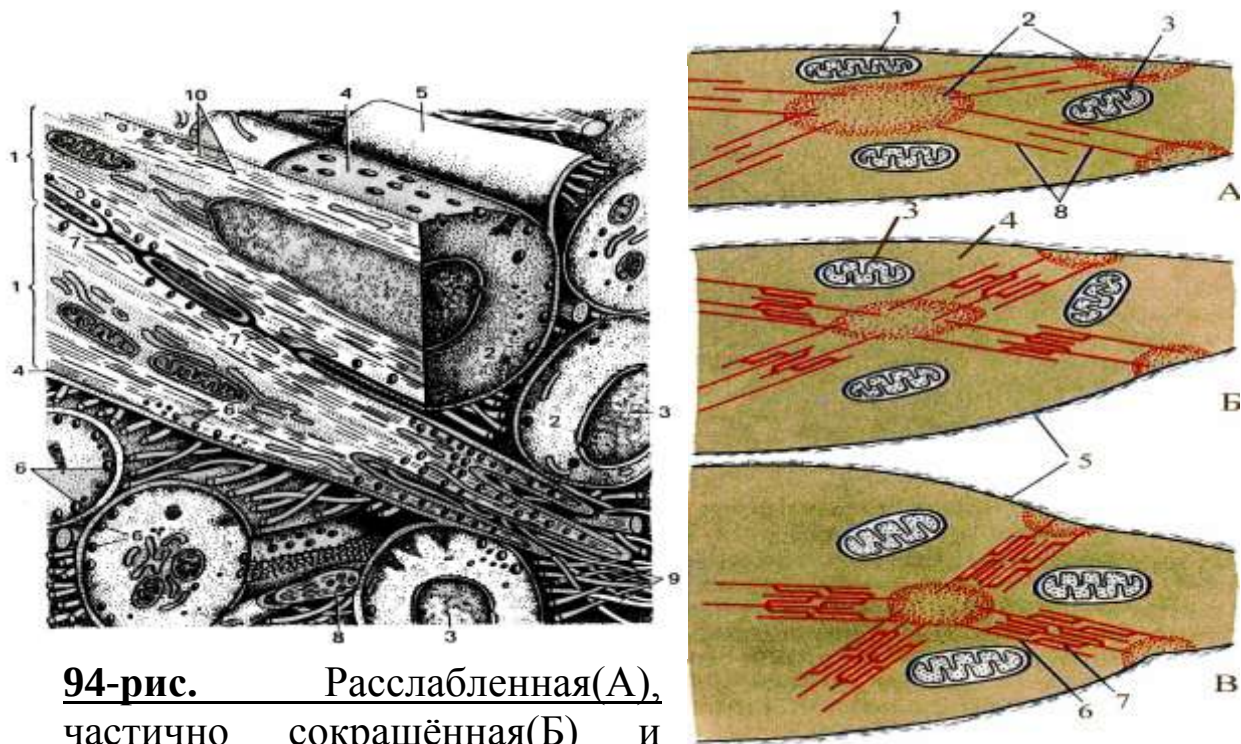
## **Мышечные сокращения**

Процесс сокращения осуществляется посредством взаимодействия актиновых и миозиновых филаментов и образования между ними актин-миозиновых мостиков, посредством которых происходит втягивание актиновых миофиламентов в А-диски укорочение саркомера. Для развития этого процесса необходимы три условия: наличие энергии в виде АТФ; наличие ионов кальция; наличие биопотенциала. АТФ образуется в саркосомах (митохондриях) в большом числе локализованных между миофибриллами. Выполнение двух последних условий осуществляется с помощью еще двух специализированных органелл - саркоплазматической сети и Т-каналцев (94-рис).

Саркоплазматическая сеть представляет собой видоизмененную гладкую эндоплазматическую сеть и состоит из расширенных полостей и анастомозирующих каналцев, окружающих миофибриллы. При этом саркоплазматическая сеть подразделяется на фрагменты, окружающие отдельные саркомеры. Каждый фрагмент состоит из двух терминальных цистерн, соединенных полами анастомозирующими каналцами - L-каналцами. При этом терминальные цистерны охватывают саркомер в области I-дисков, а каналцы - в области А-диска. В терминальных цистернах и каналцах содержатся ионы кальция, которые при поступлении нервного импульса и достижении волны деполяризации мембран саркоплазматической сети, выходят из цистерн и каналцев и распределяются между актиновыми и миозиновыми миофиламентами, инициируя их взаимодействие. После прекращения волны деполяризации ионы кальция устремляются обратно в терминальные цистерны и каналцы. Таким образом, саркоплазматическая сеть является не только резервуаром для ионов кальция, но и играет роль кальциевого насоса.

Волна деполяризации передается на саркоплазматическую сеть от нервного окончания вначале по плазмолемме, а затем по Т-каналцам, которые не являются самостоятельными структурными элементами. Они представляют собой трубчатые выпячивания плазмолеммы в саркоплазму. Проникая вглубь, Т-каналцы разветвляются и охватывают каждую миофибриллу в пределах одного пучка строго на одном уровне, обычно на уровне Z-полоски

или несколько медиальнее - в области соединения актиновых и миозиновых миофиламентов. Следовательно, к каждому саркомеру подходят и окружают его два Т-канальца. По сторонам от каждого Т-канальца располагаются две терминальные цистерны саркоплазматической сети соседних саркомеров, которые вместе с Т-канальцами составляют триаду. Между стенкой Т-канальца и стенками терминальных цистерн имеются контакты, через которые волна деполяризации передается на мембраны цистерн и обуславливает выход из них ионов кальция и начало сокращения. Таким образом, функциональная роль Т-канальцев заключается в передаче биопотенциала с плазмолеммы на саркоплазматическую сеть.



**94-рис.** Расслабленная(А), частично сокращённая(Б) и полностью сокращённая гладкая мышца 1- сарколемма 2- плотные тельца 3- саркосома 4- саркоплазма 5- базальная мембрана 6- актиновые нити 7- миозиновые нити

Для взаимодействия актиновых и миозиновых миофиламентов и последующего сокращения кроме ионов кальция необходима также энергия в виде АТФ, которая вырабатывается в саркосомах, в большом количестве располагающихся между миофибриллами. Процесс взаимодействия актиновых и миозиновых филаментов упрощенно можно представить в следующем виде. Под влиянием

ионов кальция стимулируется АТФ-азная активность миозина, что приводит к расщеплению АТФ, с образованием АДФ и энергии. Благодаря выделившейся энергии устанавливаются мостики между актином и миозином (а конкретнее, образуются мостики между головками белка миозина и определенными точками на актиновом филаменте) и за счет укорочения этих мостиков происходит подтягивание актиновых филаментов между миозиновыми. Затем эти связи распадаются (опять же с использованием энергии) и головки миозина образуют новые контакты с другими точками на актиновом филаменте, но расположенными дистальнее предыдущих. Так происходит постепенное втягивание актиновых филаментов между миозиновыми и укорочение саркомера. Степень этого сокращения зависит от концентрации ионов кальция вблизи миофиламентов и от содержания АТФ. После смерти организма АТФ в саркосомах не образуется, ее остатки расходуются на образование актин-миозиновых мостиков, а на распад уже не хватает, следствием чего наступает посмертное окоченение мышц, которое прекращается после аутолиза (распада) тканевых элементов.

При полном сокращении саркомера актиновые филаменты достигают М-полоски саркомера. При этом исчезают Н-полоски и I-диски, а формула саркомера может быть выражена в следующем виде:  $Z + 1/2IA + M + 1/2AI + Z$ .

При частичном сокращении формулу саркомера можно представить в следующем виде:  $Z + 1/nI + 1/nIA + 1/2H + M + 1/2H + 1/nAJ + 1/nI + Z$ .

Одновременное содружественное сокращение всех саркомеров каждой миофибриллы приводит к сокращению всего мышечного волокна. Крайние саркомеры каждой миофибриллы прикрепляются актиновыми миофиламентами к плазмолемме миосимпласта, которая на концах мышечного волокна имеет складчатый характер. При этом, на концах мышечного волокна базальная пластинка не заходит в складки плазмолеммы. Ее прободают тонкие коллагеновые и ретикулярные волокна, проникают в углубления складок плазмолеммы и прикрепляются в тех ее местах, к которым с внутренней стороны прикрепляются актиновые филаменты дистальных саркомеров. Благодаря этому создается прочная связь миосимпласта с волокнистыми структурами эндомизия.

Коллагеновые и ретикулярные волокна концевых мышечных волокон, вместе с волокнистыми структурами эндомизия и перимизия в совокупности образуют сухожилия мышц, которые прикрепляются к определенным точкам скелета или вплетаются в сетчатый слой дермы в области лица. Благодаря сокращению мышц происходит перемещение частей или всего организма, а также изменение рельефа лица.

### **Типы мышечных волокон**

В мышечной ткани различают два основных типа мышечных волокон, между которыми имеются промежуточные, отличающиеся между собой, прежде всего особенностями обменных процессов и функциональными свойствами и в меньшей степени - структурными особенностями.

- **Волокна I типа** - красные мышечные волокна - характеризуются прежде всего высоким содержанием в саркоплазме миоглобина (что и придает им красный цвет), большим числом саркосом, высокой активностью в них сукцинатдегидрогеназы (СДГ), высокой активностью АТФ-азы медленного типа. Эти волокна обладают способностью медленного, но длительного тонического сокращения и малой утомляемостью;

- **Волокна II типа** - белые мышечные волокна - характеризуются незначительным содержанием миоглобина, но высоким содержанием гликогена, высокой активностью фосфоорилазы и АТФ-базы быстрого типа. Функционально характеризуются способностью быстрого, сильного, но непродолжительного сокращения. Между двумя крайними типами мышечных волокон находятся промежуточные, характеризующиеся различными сочетаниями названных включений и разной активностью перечисленных ферментов.

Мышца как орган состоит из мышечных волокон, волокнистой соединительной ткани, сосудов и нервов. Мышца - это анатомическое образование, основным и функционально ведущим структурным компонентом которого является мышечная ткань. Поэтому не следует рассматривать как синонимы понятия мышечная ткань и мышца.

РВСТ образует прослойки в мышце: эндомизий; перимизий; эпимизий (см 91-рис).

**Эндомизий** окружает каждое мышечное волокно, состоит из рыхлой волокнистой соединительной ткани и содержит кровеносные и лимфатические сосуды, в основном капилляры, посредством которых обеспечивается трофика волокна. Коллагеновые и ретикулярные волокна эндомизия проникают в базальную пластинку мышечного волокна, тесно с ним связаны и передают силы сокращения волокна на точки скелета.

**Перимизий** окружает несколько мышечных волокон, собранных в пучки. В нем содержатся более крупные сосуды (артерии и вены, а также артериоло-венулярные анастомозы).

**Эпимизий** или фасция окружает всю мышцу, способствует функционированию мышцы, как органа. Любая мышца содержит все типы мышечных волокон в различном количественном соотношении. В мышцах, обеспечивающих поддержание позы, преобладают красные волокна. В мышцах, обеспечивающих движение пальцев и кистей, преобладают белые или переходные волокна. Характер мышечного волокна может меняться в зависимости от функциональной нагрузки и тренировки. Установлено, что биохимические, структурные и функциональные особенности мышечного волокна зависят от иннервации. Перекрестная пересадка эфферентных нервных волокон и их окончаний с красного волокна на белое и наоборот приводит к изменению обмена, а также структурных и функциональных особенностей в этих волокнах на противоположный тип.

### **Гистогенез и регенерация мышечной ткани**

Из миотомов мезодермы в определенные участки мезенхимы выселяются малодифференцированные клетки - миобласты, часть из которых выстраивается в виде цепочки в стык друг к другу. В области контактов миобластов цитолеммы исчезает и образуется симпластическое образование - миотрубка, в которой ядра в виде цепочки располагаются в середине, а по периферии начинают дифференцироваться из миофиламентов миофибриллы. К миотрубке подрастают нервные волокна, образуя двигательные нервные окончания. Под влиянием эфферентной нервной импульсации начинается перестройка мышечной трубки в мышечное волокно: ядра перемещаются на периферию симпласта к плазмолемме, а миофибриллы занимают его центральную часть, из

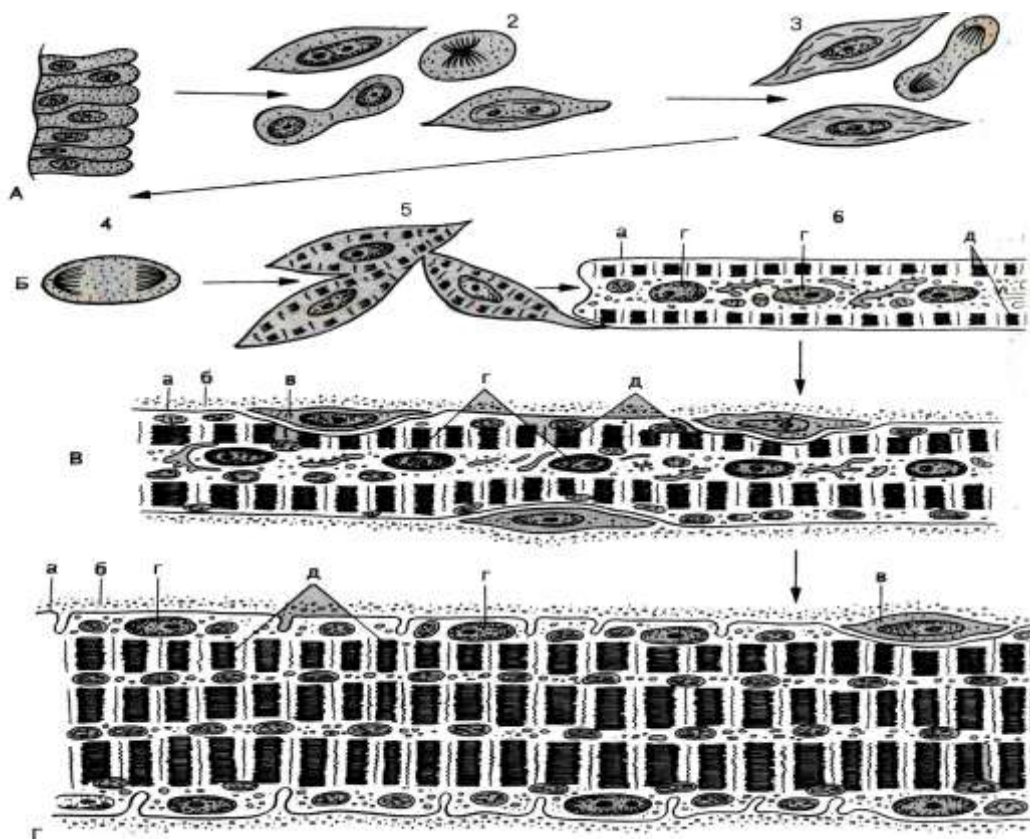
гладкой эндоплазматической сети развивается саркоплазматическая сеть, окружающая каждую миофибриллу на всем ее протяжении. Плазмолемма миосимпласта образует глубокие трубчатые впячивания - Т-каналы. За счет деятельности зернистой эндоплазматической сети вначале миобластов, а затем и мышечных труб синтезируются и выделяются с помощью пластинчатого комплекса белки и полисахариды, из которых формируется базальная пластинка мышечного волокна (95-рис).

Следует отметить, что при формировании миотрубки, а затем и дифференцировки мышечного волокна часть миобластов не входит в состав симпласта, а прилежит к нему, располагаясь под базальной пластинкой. Эти клетки носят название миосателлитов и играют важную роль в процессах физиологической и репаративной регенерации. Установлено, что закладка поперечно-полосатых скелетных мышечных волокон (миогенез) происходит только в эмбриональный период. В постнатальном периоде осуществляется их дальнейшая дифференцировка и гипертрофия, но количество мышечных волокон даже в условиях интенсивной тренировки не увеличивается.

### **Регенерация скелетной мышечной ткани**

В мышечной, как в других тканях, различают два вида регенерации - физиологическую и репаративную. Физиологическая регенерация проявляется в форме гипертрофии мышечных волокон, что выражается в увеличении их толщины и даже длины, увеличение числа органелл, главным образом миофибрилл, а также нарастании числа ядер, что в конечном счете проявляется увеличением функциональной способности мышечного волокна. Радиоизотопным методом установлено, что увеличение числа ядер в мышечных волокнах в условиях гипертрофии достигается за счет деления клеток миосателлитов и последующего вхождения в миосимпласт дочерних клеток.

Увеличение числа миофибрилл осуществляется посредством синтеза актиновых и миозиновых белков свободными рибосомами и последующей сборки этих белков в актиновые и миозиновые миофиламенты параллельно с соответствующими филаментами саркомеров



95-рис. Развитие скелетной мышцы. А) стадия миобласта Б) стадия миосимпласта В) стадия мышечной трубочки Г) дефинитивная стадия 1- миотомные клетки 2-промиобласт 3-миобласт 4-делящиеся клетки 5- слияние сиобластов 6-образование миобластов а) сарколемма б) базальная мембрана в) миосателлит г) ядро миосимпласта д) миофибриллы

. В результате этого вначале происходит утолщение миофибрилл, а затем их расщепление и образование дочерних миофибрилл. Кроме того возможно образование новых актиновых и миозиновых миофиламентов не параллельно, а встык предшествующим миофибриллам, чем достигается их удлинение. Саркоплазматическая сеть и Т-каналцы в гипертрофирующемся волокне образуются за счет разрастания предшествующих элементов. При определенных видах мышечной тренировки может формироваться преимущественно красный тип мышечных волокон (у стайеров) или белый тип мышечных волокон (у спринтеров). Возрастная гипертрофия мышечных волокон интенсивно проявляется с началом двигательной активности организма (1-2 года), что обусловлено прежде всего усилением нервной стимуляции. В старческом возрасте, а также в условиях малой

мышечной нагрузки наступает атрофия специальных и общих органелл, истончение мышечных волокон и снижение их функциональной способности.

Репаративная регенерация развивается после повреждения мышечных волокон. При этом способ регенерации зависит от величины дефекта. При значительных повреждениях на протяжении мышечного волокна миосателлиты в области повреждения и в прилежащих участках растормаживаются, усиленно пролиферируют, а затем мигрируют в область дефекта мышечного волокна, где выстраиваются в цепочки, формируя миотрубку. Последующая дифференцировка миотрубки приводит к восполнению дефекта и восстановлению целостности мышечного волокна. В условиях небольшого дефекта мышечного волокна на его концах, за счет регенерации внутриклеточных органелл, образуются мышечные почки, которые растут навстречу друг другу, а затем сливаются, приводя к закрытию дефекта. Однако, репаративная регенерация и восстановление целостности мышечных волокон могут осуществляться при определенных условиях: во-первых, при сохраненной двигательной иннервации мышечных волокон, во-вторых, если в область повреждения не попадают элементы соединительной ткани (фибробласты). Иначе на месте дефекта мышечного волокна развивается соединительно-тканый рубец.

Советским ученым А. Н. Студитским доказана возможность аутотрансплантации скелетной мышечной ткани и даже целых мышц при соблюдении определенных условий:

- механическое измельчение мышечной ткани трансплантата, с целью растормаживания клеток-сателлитов и последующей их пролиферации;
- помещение измельченной ткани в фасциальное ложе;
- подшивание двигательного нервного волокна к измельченному трансплантату;
- наличие сократительных движений мышц-антагонистов и синергистов.

Иннервация и кровоснабжение скелетных мышц

Скелетные мышцы получают двигательную, чувствительную и трофическую (вегетативную) иннервацию

Двигательную (эфферентную) иннервацию скелетные мышцы туловища и конечностей получают от мотонейронов передних рогов спинного мозга, а мышцы лица и головы - от двигательных нейронов определенных черепных нервов. При этом к каждому мышечному волокну подходит или ответвление от аксона мотонейрона, или же весь аксон. В мышцах, обеспечивающих тонкие координированные движения (мышцы кистей, предплечий, шеи), каждое мышечное волокно иннервируется одним мотонейроном. В мышцах, обеспечивающих преимущественно поддержание позы, десятки и даже сотни мышечных волокон получают двигательную иннервацию от одного мотонейрона, посредством разветвления его аксона.

Двигательное нервное волокно, подойдя к мышечному волокну, проникает под эндомизию и базальную пластинку и распадается на терминали, которые вместе с прилежащим специфическим участком миосимпласта образуют аксо-мышечный синапс или моторную бляшку. Под влиянием нервного импульса волна деполяризации с нервного окончания передается на плазмолемму миосимпласта, распространяется далее по Т-канальцам и в области триад передается на терминальные цистерны саркоплазматической сети, обуславливая выход ионов кальция и начало процесса сокращения мышечного волокна.

Чувствительная (афферентная) иннервация скелетных мышц осуществляется псевдоуниполярными нейронами спинальных ганглиев, посредством разнообразных рецепторных окончаний дендритов этих клеток. Рецепторные окончания скелетных мышц можно разделить на две группы:

Специфические рецепторные приборы, характерные только для скелетных мышц: мышечное веретено; сухожильный орган Гольджи; неспецифические рецепторные окончания кустиковидной или древовидной формы, распределяющиеся в рыхлой соединительной ткани эндомизия, перимизия и эпимизия.

Мышечные веретена - довольно сложно устроенные инкапсулированные приборы. В каждой мышце содержится от нескольких единиц до нескольких десятков и даже сотен мышечных веретен. Каждое мышечное веретено содержит не только нервные элементы, но также 10-12 специфических мышечных волокон - интрафузальных, окруженных капсулой. Эти волокна располагаются параллельно сократительным мышечным волокнам (экстрафузальным) и получают не только чувствительную, но и специальную двигательную иннервацию. Мышечные веретена воспринимают раздражения как при растяжении данной мышцы, вызванном сокращением мышц-антагонистов, так и при ее сокращении.

Сухожильные органы представляют собой специализированные инкапсулированные рецепторы, включающие несколько сухожильных волокон, окруженных капсулой, среди которых распределяются терминальные ветвления дендрита псевдоуниполярного нейрона. При сокращении мышцы сухожильные волокна сближаются и сдавливают нервные окончания. Сухожильные органы воспринимают только степень сокращения данной мышцы. Посредством мышечных веретен и сухожильных органов при участии спинальных центров обеспечивается автоматизм движений (например, при ходьбе).

Трофическая иннервация обеспечивается вегетативной нервной системой (ее симпатической частью) и осуществляется в основном опосредованно, посредством иннервации сосудов.

Скелетные мышцы богато снабжаются кровью. В рыхлой соединительной ткани перимизия в большом количестве содержатся артерии и вены, артериолы, венулы и артериоло-венулярные анастомозы. В эндомизии располагаются только капилляры, преимущественно узкие (4,5-7 мкм), которые и обеспечивают трофику мышечного волокна. Мышечное волокно, вместе с окружающими его капиллярами и двигательным окончанием составляют мион. В мышцах содержится большое количество артериоло-венулярных анастомозов, обеспечивающих адекватное кровоснабжение при различной мышечной активности.

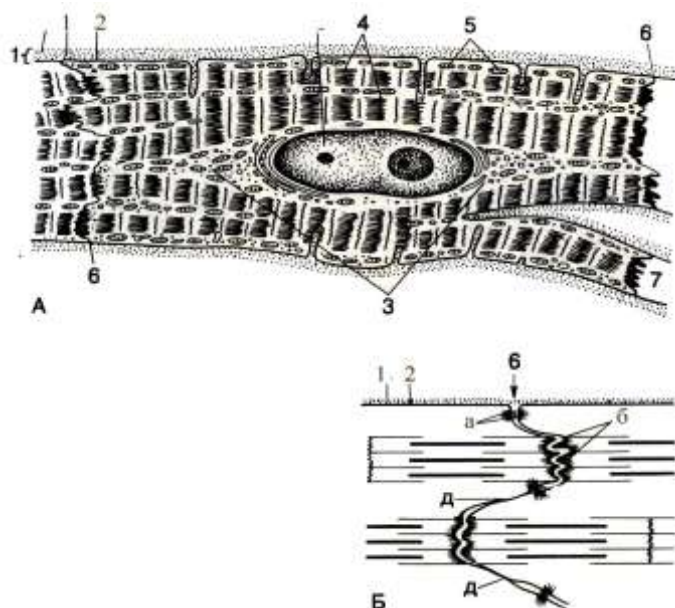
#### 5.7.4. Сердечная поперечно-полосатая мышечная ткань

Структурно-функциональной единицей сердечной поперечно-полосатой мышечной ткани является клетка - кардиомиоцит. По строению и функциям кардиомиоциты подразделяются на две основные группы:

- типичные или сократительные кардиомиоциты, образующие своей совокупностью миокард;
- атипичные кардиомиоциты, составляющие проводящую систему сердца и подразделяющиеся в свою очередь на три разновидности.

Сократительный кардиомиоцит представляет собой почти прямоугольную клетку 50-120 мкм в длину, шириной 15-20 мкм, в центре которой локализуется обычно одно ядро. Покрыт снаружи базальной пластинкой. В саркоплазме кардиомиоцита по периферии от ядра располагаются миофибриллы, а между ними и около ядра локализуются в большом количестве митохондрии. В отличие от скелетной мышечной ткани, миофибриллы кардиомиоцитов представляют собой не отдельные цилиндрические образования, а по существу сеть, состоящую из анастомозирующих миофибрилл, так как некоторые миофиламенты как бы отщепляются от одной миофибриллы и наискось продолжают в другую. Кроме того, темные и светлые диски соседних миофибрилл не всегда располагаются на одном уровне, и потому поперечная исчерченность в кардиомиоцитах выражена не столь отчетливо, как в скелетных мышечных волокнах. Саркоплазматическая сеть, охватывающая миофибриллы, представлена расширенными анастомозирующими канальцами. Терминальные цистерны и триады отсутствуют. Т-канальцы имеются, но они короткие, широкие и образованы не только углублением плазмолеммы, но и базальной пластинки. Механизм сокращения в кардиомиоцитах практически не отличается от такового в скелетных мышечных волокнах (96-рис).

Сократительные кардиомиоциты, соединяясь встык друг с другом, образуют функциональные мышечные волокна, между которыми имеются многочисленные анастомозы. Благодаря этому из отдельных кардиомиоцитов формируется сеть - функциональный синтиций. Наличие щелевидных контактов между кардиомиоцитами обеспечивает одновременное и содружественное их сокращение вначале в предсердиях, а затем и в желудочках.



**96-рис.** Строение типичных кардиомиоцитов. А) сокращающийся — типичный кардиомиоцит Б) Вставочный диск 1- базальная мембрана 2- сарколемма 3-ядро 4- миофибрилла 5- митохондрий (саркосома) 6- вставочный диск а) десмосома б) интердигитация

Области контактов соседних кардиомиоцитов носят название вставочных дисков. Фактически, никаких дополнительных структур (дисков) между кардиомиоцитами нет. Вставочные диски - это места контактов цитолеммы соседних кардиомиоцитов, включающие в себя простые, десмосомные и щелевидные контакты. Обычно во вставочных дисках различают поперечный и продольный фрагменты. В области поперечных фрагментов имеются расширенные десмосомные соединения. В этих же местах с внутренней стороны плазмолеммы прикрепляются актиновые филаменты саркомеров. В области продольных фрагментов локализуются щелевидные контакты. Посредством вставочных дисков обеспечивается как механическая, так и метаболическая (прежде всего ионная) связь кардиомиоцитов.

Сократительные кардиомиоциты предсердий и желудочков несколько отличаются между собой по морфологии и функциям. Так, кардиомиоциты предсердий в саркоплазме содержат меньше миофибрилл и митохондрий, в них почти не выражены Т-каналцы, а вместо них под плазмолеммой выявляются в большом числе везикулы и кавеолы - аналоги Т-каналцев. Кроме того, в саркоплазме предсердных кардиомиоцитов у полюсов ядер локализуются специфические предсердные гранулы, состоящие из гликопротеиновых комплексов. Выделяясь из кардиомиоцитов в кровь предсердий, эти вещества влияют на уровень давления крови в сердце и сосудах, а также препятствуют образованию тромбов в предсердиях. Следовательно, предсердные кардиомиоциты, кроме

сократительной, обладают и секреторной функцией. В желудочковых кардиомиоцитах более выражены сократительные элементы, а секреторные гранулы отсутствуют.

Вторая разновидность кардиомиоцитов - атипичные кардиомиоциты образуют проводящую систему сердца, состоящую из: синусо-предсердный узел; предсердно-желудочковый узел; предсердно-желудочковый пучок (пучок Гиса), ствол, правую и левую ножки; концевые разветвления ножек - волокна Пуркинье.

Атипичные кардиомиоциты обеспечивают генерирование биопотенциалов, их проведение и передачу на сократительные кардиомиоциты.

По своей морфологии атипичные кардиомиоциты отличаются от типичных рядом особенностей: они крупнее (длина 100 мкм, толщина 50 мкм); в цитоплазме содержится мало миофибрилл, которые расположены неупорядочено и потому атипичные кардиомиоциты не имеют поперечной исчерченности; плазмолемма не образует Т-каналцев; во вставочных дисках между этими клетками отсутствуют десмосомы и щелевидные контакты.

Атипичные кардиомиоциты различных отделов проводящей системы отличаются между собой по структуре и функциям и подразделяются на три основные разновидности:

- Р-клетки (пейсмекеры) - водители ритма (I типа);
- переходные клетки (II типа);
- клетки пучка Гиса и волокон Пуркинье (III тип).

Клетки I типа (Р-клетки) составляют основу синусо-предсердного узла, а также в небольшом количестве содержатся в атриовентрикулярном узле. Эти клетки способны самостоятельно генерировать с определенной частотой биопотенциалы и передавать их на переходные клетки (II типа), а последние передают импульсы на клетки III типа, от которых биопотенциалы передаются на сократительные кардиомиоциты.

Источники развития кардиомиоцитов - миоэпителиальные пластинки, представляющие собой определенные участки

висцеральных листков спланхнотома, а конкретнее из целомического эпителия этих участков.

### **Иннервация** сердечной мышечной ткани

Биопотенциалы сократительные кардиомиоциты получают из двух источников:

- из проводящей системы сердца (прежде всего из синусо-предсердного узла);
- из вегетативной нервной системы (из ее симпатической и парасимпатической части).

### **Регенерация** сердечной мышечной ткани

Кардиомиоциты регенерируют только по внутриклеточному типу. Пролиферации кардиомиоцитов не наблюдается. Камбиальные элементы в сердечной мышечной ткани отсутствуют. При поражении значительных участков миокарда (в частности, при инфаркте миокарда) восстановление дефекта происходит за счет разрастания соединительной ткани и образования рубцов (пластическая регенерация). Естественно, что сократительная функция в этих участках отсутствует. Поражение проводящей системы сопровождается нарушением ритма сердечных сокращений.

### **5.7.5. Гладкая мышечная ткань**

Подавляющая часть гладкой мышечной ткани организма (внутренних органов и сосудов) имеет мезенхимальное происхождение.

Структурно-функциональной единицей гладкой мышечной ткани внутренних органов и сосудов является миоцит. Представляет собой чаще всего веретенообразную клетку (длиной 20-500 мкм, диаметром 5-8 мкм), покрытую снаружи базальной пластинкой, но встречаются и отростчатые миоциты. В центре располагается вытянутое ядро, по полюсам которого локализуются общие органеллы: зернистая эндоплазматическая сеть, пластинчатый комплекс, митохондрии, цитоцентр. В цитоплазме содержатся толстые (17 нм) миозиновые и тонкие (7 нм) актиновые миофиламенты, которые располагаются в основном параллельно друг другу вдоль оси миоцита и не образуют А и I диски, чем и объясняется отсутствие поперечной исчерченности миоцитов. В

цитоплазме миоцитов и на внутренней поверхности плазмолеммы встречаются многочисленные плотные тельца, к которым прикрепляются актиновые, миозиновые, а так же промежуточные филаменты. Плазмолемма образует небольшие углубления - кавеолы, которые рассматриваются как аналоги Т-канальцев. Под плазмолеммой локализуются многочисленные везикулы, которые вместе с тонкими канальцами цитоплазмы являются элементами саркоплазматической сети.

Механизм сокращения в миоцитах в принципе сходен с сокращением саркомеров в миофибриллах в скелетных мышечных волокнах. Он осуществляется за счет взаимодействия и скольжения актиновых миофиламентов вдоль миозиновых. Для такого взаимодействия также необходимы энергия в виде АТФ, ионы кальция и наличие биопотенциала. Биопотенциалы поступают от эфферентных окончаний вегетативных нервных волокон непосредственно на миоциты или опосредованно от соседних клеток через щелевидные контакты и передаются через кавеолы на элементы саркоплазматической сети, обуславливая выход из них ионов кальция в саркоплазму. Под влиянием ионов кальция развиваются механизмы взаимодействия между актиновыми и миозиновыми филаментами, аналогичные тем, которые происходят в саркомерах скелетных мышечных волокон, в результате чего происходит скольжение названных миофиламентов и перемещение плотных телец в цитоплазме. В миоцитах, кроме актиновых и миозиновых филаментов, имеются еще промежуточные, которые одним концом прикрепляются к цитоплазматическим плотным тельцам, а другим - прикрепительным тельцам на плазмолемме и таким образом передают усилия взаимодействия актиновых и миозиновых филаментов на сарколемму миоцита, чем и достигается его укорочение.

Миоциты окружены снаружи рыхлой волокнистой соединительной тканью - эндомизием и связаны друг с другом боковыми поверхностями. При этом, в области тесного контакта соседних миоцитов базальные пластинки прерываются. Миоциты соприкасаются непосредственно плазмолеммами и в этих местах имеются щелевидные контакты, через которые осуществляется ионная связь и передача биопотенциала с одного миоцита на

другой, что приводит к одновременному и содружественному их сокращению. Цепь миоцитов, объединенных механической и метаболической связью, составляет функциональное мышечное волокно. В эндомизии проходят кровеносные капилляры, обеспечивающие трофику миоцитов, а в прослойках соединительной ткани между пучками и слоями миоцитов в перимизии проходят более крупные сосуды и нервы, а также сосудистые и нервные сплетения.

Эфферентная иннервация гладкой мышечной ткани осуществляется вегетативной нервной системой. При этом, терминальные веточки аксонов эфферентных вегетативных нейронов, проходя по поверхности нескольких миоцитов, образуют на них небольшие варикозные утолщения, которые несколько прогибают плазмолемму и образуют мионевральные синапсы. При поступлении нервных импульсов в синаптическую щель выделяются медиаторы (ацетилхолин или норадреналин), и обуславливают деполяризацию мембран миоцитов и последующее их сокращение. Через щелевидные контакты биопотенциалы переходят из одного миоцита на другой, что сопровождается возбуждением и сокращением и тех гладкомышечных клеток, которые не содержат нервных окончаний. Возбуждение и сокращение миоцитов обычно продолжительны и обеспечивают тоническое сокращение гладкой мышечной ткани сосудов и полых внутренних органов, в том числе гладкомышечных сфинктеров. В этих органах содержатся и многочисленные рецепторные окончания в виде кустиков, деревьев или диффузных полей.

**Регенерация** гладкой мышечной ткани осуществляется несколькими способами:

- посредством внутриклеточной регенерации гипертрофии при усилении функциональной нагрузки;
- посредством митотического деления миоцитов при их повреждении (репаративная регенерация);
- посредством дифференцировки из камбиальных элементов - из адвентициальных клеток и миофибробластов.

## **КЛИНИЧЕСКИЕ ЗНАЧЕНИЯ**

**Миастения)** представляет собой аутоиммунное заболевание, которое характеризуется нарастающей мышечной слабостью, вызванной снижением количества функционально активных рецепторов ацетилхолина на саркомере в нервно-мышечных соединениях. Это снижение вызвано циркулирующими антителами, которые связываются с рецепторами ацетилхолина в складках соединения и угнетают нормальное взаимодействие между нервом и мышцей. Организм пытается исправить это состояние, причем сегменты мембраны с пораженными рецепторами захватываются внутрь саркоплазмы, перевариваются лизосомами и заменяются новообразованными рецепторами. Эти рецепторы, однако, вновь теряют свою чувствительность к ацетилхолину вследствие взаимодействия с теми же антителами, и заболевание продолжает прогрессировать

## 5.8. Нервная ткань

Значение нервной ткани в организме определяется основными свойствами нервных клеток (нейронов, нейроцитов) воспринимать раздражение, приходить в состояние возбуждения, вырабатывать импульс и передавать его. Нервная ткань осуществляет регуляцию деятельности тканей и органов, их взаимосвязь и связь с окружающей средой.

Нервная ткань состоит из **нейроцитов**, выполняющих специфическую функцию, и **нейроглии**, обеспечивающей существование и специфическую функцию нервных клеток и осуществляющей опорную, трофическую, разграничительную, секреторную и защитную функции. Особенностью нервной ткани является полное отсутствие межклеточного вещества.

**5.8.1. Развитие нервной ткани.** Нервная ткань развивается из дорсального утолщения эктодермы - нервной пластинки. Края пластинки утолщаются и приподнимаются как нервные валики, между ними образуется нервный желобок. Затем нервные валики сближаются и сливаются, при этом нервная пластинка замыкается в нервную трубку и отделяется от лежащей над ней эпидермальной эктодермы. Часть клеток нервной пластинки располагается между эпидермальной эктодермой и нервной трубкой, в виде рыхлого скопления клеток - нервный гребень. Клетки гребня головного отдела участвуют в формировании ядер черепных нервов, вторым источником развития которых являются нейральные плакоды. В туловищном отделе клетки гребня распадаются на два потока клеток. Один из них, поверхностный, распространяется между эктодермой и мезодермой и дает начало пигментным клеткам кожи. Другой направляется вглубь и вентрально, проходя между сомитом и нервной трубкой, а также между мезенхимными клетками, которые выселяются из сомита. Из этих клеток формируются нейроны спинальных ганглиев и ганглиев автономной нервной системы, а также нейроглия - леммоциты.

Нейральными плакодами называются утолщения эктодермы по бокам головы. Они участвуют в формировании ганглиев 5, 7, 9, 10 пар черепных нервов.

Нервная трубка на ранних стадиях эмбриогенеза представляет собой многорядный нейроэпителий, представленный вентрикулярными и нейроэпителиальными клетками. Морфологически сходные, вентрикулярные клетки неоднородны по способности к дифференцировке в различные типы клеток зрелой нервной ткани. Часть из них дает начало нейробластам, другая глиальным клеткам: эпендимоцитам, астроцитам и олигодендроглиоцитам. Глиальные клетки на протяжении всей своей жизни, в отличие от нейроцитов, сохраняют высокую пролиферативную активность. По мере дифференцировки нейробласта изменяется субмикроскопическое строение его ядра и цитоплазмы. В ядре возникают участки различной электронной плотности в виде зерен и нитей. В цитоплазме выявляются в большом количестве каналцы и цистерны эндоплазматической сети, уменьшается количество свободных рибосом и полисом, хорошего развития достигает комплекс Гольджи. Специфическим признаком начавшейся специализации нервных клеток следует считать появление в их цитоплазме тонких фибрилл - пучков нейрофиламентов и микротрубочек. Количество нейрофиламентов в процессе специализации увеличивается. Тело нейробласта постепенно приобретает грушевидную форму, а от его заостренного конца начинает развиваться отросток-аксон. Позднее дифференцируются другие отростки-дендриты. Нейробласты превращаются в зрелые нервные клетки - нейроны. Между нейронами устанавливаются синаптические контакты.

### **5.8.2. Структура нейронов-нейроцитов**

Нейроны, или нейроциты, различных отделов нервной системы значительно отличаются друг от друга по функциональному значению и морфологическим особенностям.

В зависимости от функции нейроны делятся на:

- рецепторные (чувствительные, афферентные) - генерируют нервный импульс под влиянием различных воздействий внешней или внутренней среды организма;
- вставочные (ассоциативные) - осуществляют различные связи между нейронами;
- эффекторные (эфферентные, двигательные) - передают возбуждение на ткани рабочих органов, побуждая их к действию.

Характерной чертой для всех зрелых нейронов является наличие у них отростков. Эти отростки обеспечивают проведение нервного импульса по телу человека из одной его части в другую, подчас весьма удаленную, и потому длина их колеблется в больших пределах - от нескольких микрометров до 1-1,5 м.

По функциональному значению отростки нейронов делятся на два вида. Одни выполняют функцию отведения нервного импульса обычно от тел нейронов и называются аксонами или нейритами. Нейрит заканчивается концевым аппаратом или на другом нейроне, или на тканях рабочего органа, мышцах, железах.

Второй вид отростков нервных клеток называется дендритами. В большинстве случаев они сильно ветвятся, чем и определяется их название. Дендриты проводят импульс к телу нейрона.

По количеству отростков нейроны делятся на три группы:

- униполярные - клетки с одним отростком;
- биполярные - клетки с двумя отростками;
- мультиполярные - клетки, имеющие три и больше отростков. (97-рис).

**97-рис. Морфологическая классификация нейронов.**

А) по количеству отростков  
Б) по строению клеток

1- Псевдоуниполярный

2-Биполярный

3-Мультиполярный

4- Круглый

5- веретенообразный

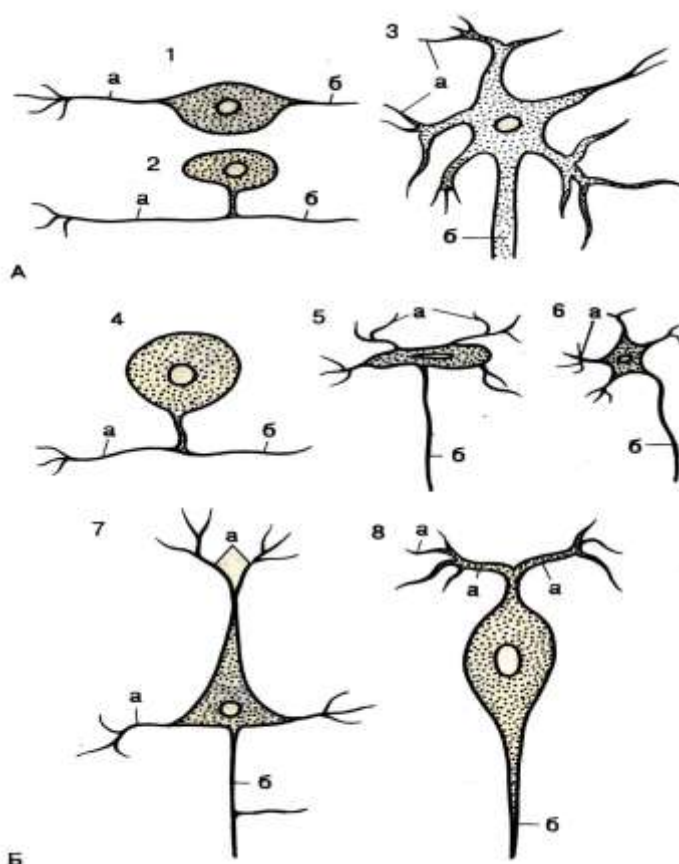
6-звёздчатый

7-Пирамидный

8-пулевидный а) дендрит

б) аксон

Мультиполярные клетки наиболее распространены у млекопитающих животных и человека. Из



многих отростков такого нейрона один представлен нейритом, тогда как все остальные являются дендритами.

Биполярные клетки имеют два отростка - нейрит и дендрит. Истинные биполярные клетки в теле человека встречаются редко. К ним относятся часть клеток сетчатки глаза, спирального ганглия внутреннего уха и некоторые другие. Однако по существу своего строения к биполярным клеткам должна быть отнесена большая группа афферентных, так называемых псевдоуниполярных нейронов краниальных и спинальных нервных узлов. Псевдоуниполярными они называются потому, что нейрит и дендрит этих клеток начинается с общего выроста тела, создающего впечатление одного отростка, с последующим Т-образным делением его.

Истинных униполярных клеток, то есть клеток с одним отростком - нейритом, в теле человека нет.

Нейроны человека в подавляющем большинстве содержат одно ядро, расположенное в центре, реже - эксцентрично. Двухядерные нейроны и тем более многоядерные встречаются крайне редко, например: нейроны в предстательной железе и шейке матки. Форма ядер нейронов округлая. В соответствии с высокой активностью метаболизма хроматин в их ядрах диспергирован. В ядре имеется 1, а иногда 2 и 3 крупных ядрышка. В соответствии с высокой специфичностью функциональной активности нейронов они имеют специализированную плазмолемму, их цитоплазма богата органеллами. В цитоплазме хорошо развита эндоплазматическая сеть, рибосомы, митохондрии, комплекс Гольджи, лизосомы, нейротубулы и нейрофиламенты.

Плазмолемма нейронов, кроме функции, типичной для цитолеммы любой клетки, характеризуется способностью проводить возбуждение. Сущность этого процесса сводится к быстрому перемещению локальной деполяризации плазмолеммы по ее дендритам к перикариону и аксону.

Обилие гранулярной эндоплазматической сети в нейронах соответствует высокому уровню синтетических процессов в цитоплазме и, в частности, синтеза белков, необходимых для

поддержания массы их перикарионов и отростков. Для аксонов, не имеющих органелл, синтезирующих белок, характерен постоянный ток цитоплазмы от перикариона к терминалям со скоростью 1-3 мм в сутки. Это медленный ток, несущий белки, в частности ферменты, необходимые для синтеза медиаторов в окончаниях аксонов. Кроме того, существует быстрый ток (5-10 мм в час), транспортирующий главным образом компоненты, необходимые для синаптической функции. Помимо тока веществ от перикариона к терминалям аксонов и дендритов наблюдается и обратный (ретроградный) ток, посредством которого ряд компонентов цитоплазмы возвращается из окончаний в тело клетки. В транспорте веществ по отросткам нейроцитов участвуют эндоплазматическая сеть, ограниченные мембраной пузырьки и гранулы, микротрубочки и актиномиозиновая система цитоскелета.

Комплекс Гольджи в нервных клетках определяется как скопление различных по форме колечек, извитых нитей, зернышек. Клеточный центр чаще располагается между ядром и дендритами. Митохондрии расположены как в теле нейрона, так и во всех отростках. Особенно богата митохондриями цитоплазма нейроцитов в концевых аппаратах отростков, в частности в области синапсов.

**Нейрофибриллы.** При импрегнации нервной ткани серебром в цитоплазме нейронов выявляются нейрофибриллы, образующие плотную сеть в перикарионе клетки и ориентированные параллельно в составе дендритов и аксонов, включая их тончайшие концевые ветвления. Методом электронной микроскопии установлено, что нейрофибриллам соответствуют пучки нейрофиламентов диаметром 6-10 нм и нейротубул (нейротрубочек) диаметром 20-30 нм, расположенных в перикарионе и дендритах между хроматофильными глыбками и ориентированных параллельно аксону.

### **Секреторные нейроны**

Способность синтезировать и секретировать биологически активные вещества, в частности медиаторы, свойственная всем нейроцитам. Однако существуют нейроциты, специализированные преимущественно для выполнения этой функции - секреторные нейроны, например клетки нейросекреторных ядер

гипоталамической области головного мозга. Секреторные нейроны имеют ряд специфических морфологических признаков:

- секреторные нейроны - это крупные нейроны;
- в цитоплазме нейронов и в аксонах находятся различной величины гранулы секрета - нейросекрета, содержащие белок, а в некоторых случаях липиды и полисахариды;
- многие секреторные нейроны имеют ядра неправильной формы, что свидетельствует об их высокой функциональной активности.

### 5.8.3. Нейроглия

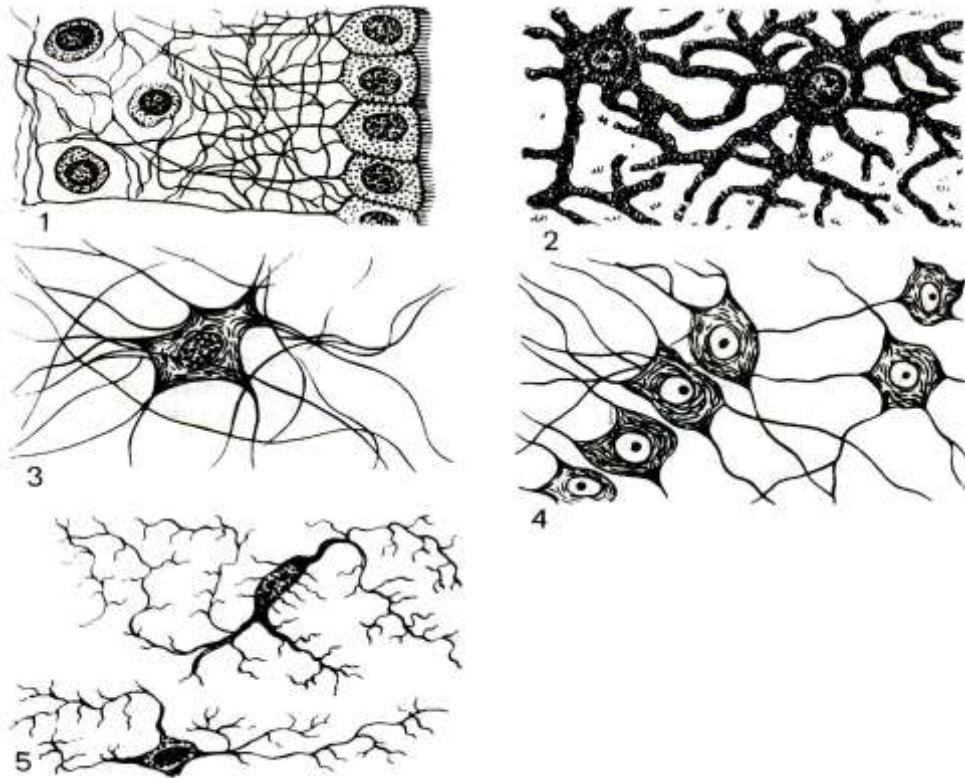
Классификация нейроглии: макроглия (глиоциты), эпендимоциты; астроциты; олигодендроциты; микроглия. (98-рис)

**Эпендимоциты** образуют плотный слой клеточных элементов, выстилающих спинномозговой канал и все желудочки мозга (99-рис). Эпендимоциты, покрывающие сосудистые сплетения желудочков мозга, кубической формы. У новорожденных они имеют на своей поверхности реснички, которые позднее редуцируются. Основной функцией эпендимоцитов является процесс образования цереброспинальной жидкости и регуляция ее состава.

**Астроциты** образуют опорный аппарат центральной нервной системы (100-рис). Они представляют собой мелкие клетки с многочисленными расходящимися во все стороны отростками. Различают два вида астроцитов:

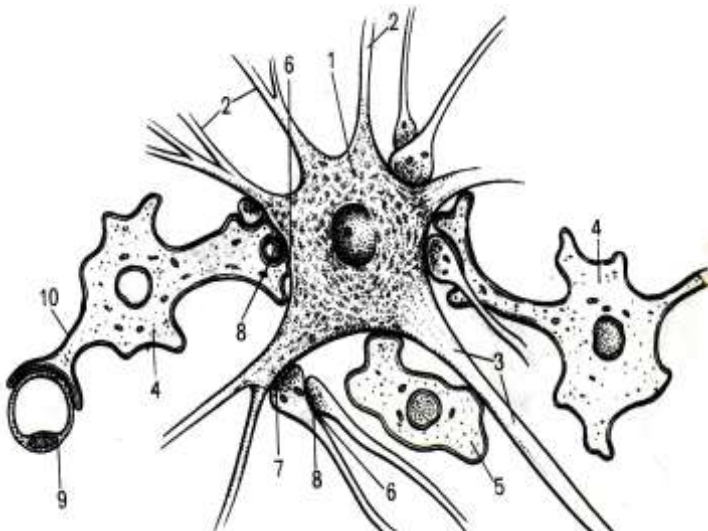
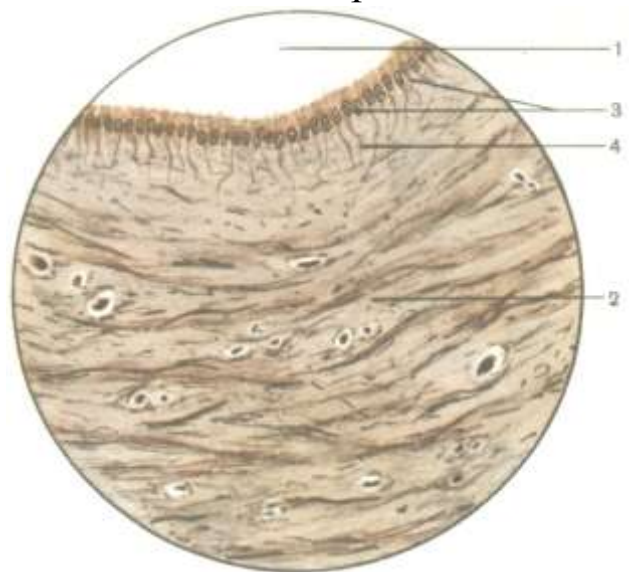
- протоплазматические
- волокнистые.

**Протоплазматические астроциты** располагаются преимущественно в сером веществе центральной нервной системы. Они характеризуются наличием крупного округлого ядра и множеством сильно разветвленных коротких отростков. Протоплазматические астроциты несут разграничительную и трофическую функции.



**98-рис.** Типы нейроглий (глиоцитов) (по Т.А.Радостиной и Л.Н.Румянцевой). 1-Эпендимоглиозиты 2-Протоплазматические астроциты 3-Волокнистые астроциты 4-Олигодендроглиозиты 5-Микроглии (микроглиозиты)

**99-рис.** Эпендимная нейроглия. 1-центральный канал. 2-серое вещество спинного мозга, 3-эпендимные клетки. 4-отростки эпендимных клеток.



**100-рис.** Астроциты. (по Г.Р. Нобаку и др.) 1- тело нейрона 2-дендрит 3-аксон 4-астроцит 5-олигодендроцит 6-аксоаксальный синапс 7-аксодендритический синапс 8-аксосоматический синапс 9-капилляр. 10-преваскулярная

## ножка астроцита

**Волокнистые астроциты** располагаются главным образом в белом веществе мозга. Эти клетки имеют 20-40 гладкоконтурированных, длинных, слабоветвящихся отростков, которые формируют глиальные волокна, образующие в совокупности плотную сеть - поддерживающий аппарат мозга. Отростки астроцитов на кровеносных сосудах и на поверхности мозга своими концевыми расширениями формируют периваскулярные глиальные пограничные мембраны.

Основная функция астроцитов - опорная и изоляция нейронов от внешних влияний, что необходимо для осуществления специфической деятельности нейронов.

**Олигодендроциты** - это самая многочисленная группа клеток нейроглии. Они окружают тела нейронов в центральной и периферической нервной системе, находятся в составе оболочек нервных волокон и в нервных окончаниях.

В разных отделах нервной системы олигодендроциты имеют различную форму и представлены тремя разновидностями:

- мантийные клетки, они формируют разные структуры в нервной ткани;
- леммоциты, они окружают отростки нервных клеток, формируя чехлы из миелиновых структур (101-рис);
- концевые, они расположены на конце отростков - концевые глиальные компоненты, например, инкапсулированные нервные окончания в сосочковом слое дермы.

**Микроглия** - это клетки прищельцы, предполагается, что они имеют промоноцитарное происхождение, то есть из красного костного мозга. Микроглия являются глиальными макрофагами, они имеют небольшие размеры, преимущественно отростчатой формы, способны к амебоидным движениям. Таким образом на поверхности микроглии имеются 2-3 более крупных отростка, которые в свою очередь делятся на вторичные и третичные ветвления. В составе микроглии имеются все органеллы, но наиболее активен лизосомальный аппарат. При раздражении клеток микроглии их форма меняется, отростки втягиваются, клетки

приобретают специфический характер, округляются. В таком виде они называются зернистыми шарами.

#### 5.8.4. Нервные волокна

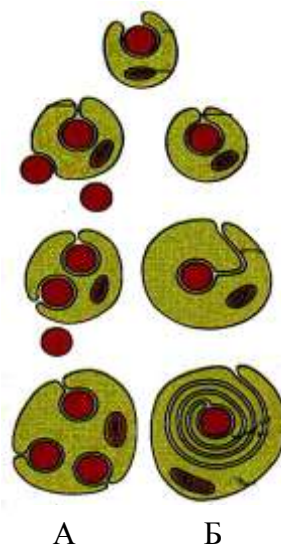
Отростки нервных клеток, обычно покрытые оболочками, называются нервными волокнами. В различных отделах нервной системы оболочки нервных волокон значительно отличаются друг от друга по своему строению, поэтому в соответствии с особенностями их строения все нервные волокна делятся на две основные группы: миелиновые и безмиелиновые. Те и другие состоят из отростка нервной клетки, который лежит в центре волокна и поэтому называется **осевым цилиндром**, и **оболочки**, образованной клетками олигодендроглии, которые здесь называются нейролеммоцитами (шванновскими клетками).

Миелиновые нервные волокна встречаются как в центральной, так и в периферической нервной системе. Они значительно толще безмиелиновых нервных волокон. Диаметр поперечного сечения их колеблется от 1 до 20 мкм. Они также состоят из осевого цилиндра, "одетого" оболочкой из нейролеммоцитов, но диаметр осевых цилиндров этого типа волокон значительно толще, а оболочка сложнее.

В сформированном миелиновом волокне принято различать два слоя оболочки: внутренний, более толстый, миелиновый слой и наружный, тонкий, состоящий из цитоплазмы и ядер нейролеммоцитов - нейролемму.

Миелиновое нервное волокно представляется однородным цилиндром, в котором на определенном расстоянии друг от друга располагаются светлые линии-насечки миелина. Через некоторые интервалы встречаются участки волокна, лишенные миелинового слоя - узловые перехваты - перехваты Ранвье. Перехваты соответствуют границе смежных нейролеммоцитов. Отрезок волокна, заключенный между смежными перехватами, называется межузловым сегментом, а его оболочка представлена одной глиальной клеткой (101, 102, 103, 104-рис.). В процессе развития миелинового волокна осевой цилиндр, погружаясь в нейролеммоцит, прогибает его оболочку, образуя глубокую складку, при этом формируется мезаксон. При дальнейшем

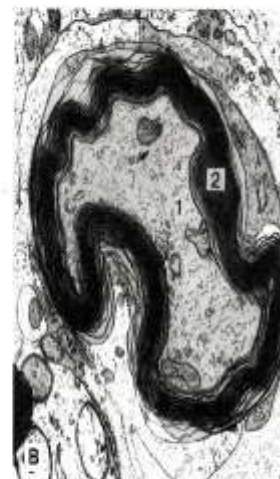
развитии мезаксон удлиняется, concentrically наслаивается на осевой цилиндр и образует вокруг него плотную слоистую зону - миелиновый слой. Наружным слоем (нейролемма) называется периферическая зона нервного волокна, содержащая оттесненную сюда цитоплазму нейролеммоцитов (шванновских клеток) и их ядра.



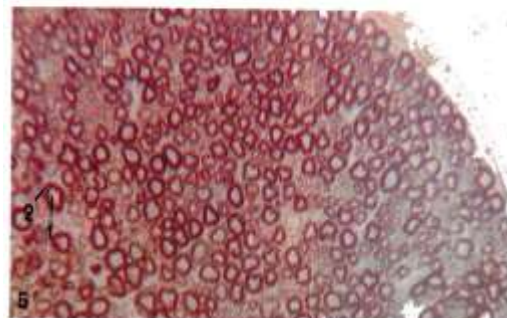
**101-рис.**

Динамика образования миелиновой и безмиелиновых оболочек. А-безмиелиновый, Б-миелиновый нерв.

Осевой цилиндр нервных волокон состоит из нейроплазмы - цитоплазмы нервной клетки, содержащей продольно ориентированные нейрофиламенты и нейротубулы. В нейроплазме осевого цилиндра лежат митохондрии, которых больше в непосредственной близости к перехватам и особенно много в концевых аппаратах волокон. С поверхности осевой цилиндра покрыт мембраной - аксолеммой, обеспечивающей проведение нервного импульса. Скорость передачи импульса миелиновыми волокнами больше, чем безмиелиновыми. Тонкие волокна, бедные миелином и безмиелиновые волокна проводят нервный импульс со скоростью 1-2 м/с, тогда как толстые миелиновые волокна со скоростью 5-120 м/с.



**102-рис.** Миелиновое нервное волокно. Образование и строение миелиновой оболочки  
А,Б- нервное волокно.  
В- строение миелинового волокна. 1-цитоскелет.



## 2-миелиновая оболочка. 3-перехват Ранвье

Нерв сверху покрыт соединительно-тканной оболочкой - эпимизием(эпиневрием) который богат сосудами, несколько пучок волокон перимизием (периневрием). Перимизий входит внутрь волокон и образует эндомизий-эндонеурий(103-рис).

**103-рис.** Миелиновый (мякотный) нерв в поперечном срезе.

1-мякотные нервные волокна.

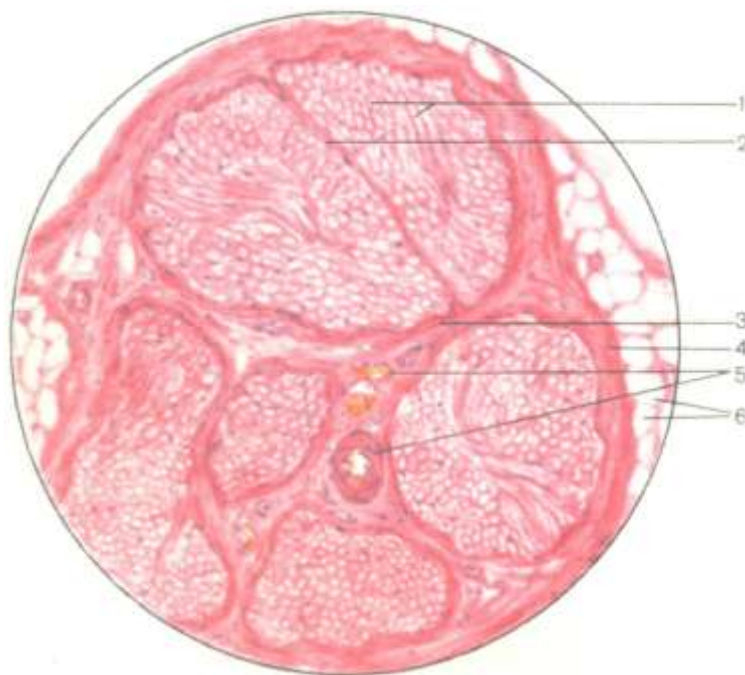
2-эндонеурий

3-перинеурий.

4-эпинеурий.

5-кровеносные сосуды.

6-жировые клетки.



Безмиелиновые нервные волокна находятся преимущественно в составе вегетативной нервной системы. Клетки олигодендроглии оболочек безмиелиновых нервных волокон, располагаясь плотно, образуют тяжи, в которых на определенном расстоянии друг от друга видны овальные ядра. В нервных волокнах внутренних органов, как правило, в таком тяже располагается не один, а несколько (10-20) осевых цилиндров, принадлежащих различным нейронам. Они могут, покидая одно волокно, переходить в смежное, такие волокна, содержащие несколько осевых цилиндров, называются волокнами кабельного типа. При электронной микроскопии безмиелиновых нервных волокон видно, что по мере погружения осевых цилиндров в тяж леммоцитов последние одевают их как муфтой. Оболочки леммоцитов при этом прогибаются, плотно охватывают осевые цилиндры и, смыкаясь над ними, образуют глубокие складки, на дне которых и

располагаются отдельные осевые цилиндры. Сближенные в области складки участки оболочки нейролеммоцита образуют сдвоенную мембрану - мезаксон, на которой как бы подвешен осевой цилиндр. Оболочки нейролеммоцитов очень тонкие, поэтому ни мезаксона, ни границ этих клеток под световым микроскопом нельзя рассмотреть, и оболочка безмиелиновых нервных волокон в этих условиях выявляется как однородный тяж цитоплазмы, "одевающий" осевые цилиндры. С поверхности каждое нервное волокно покрыто базальной мембраной.

**104-рис. Олигодендроглиоцит и образование миелиновой оболочки.**

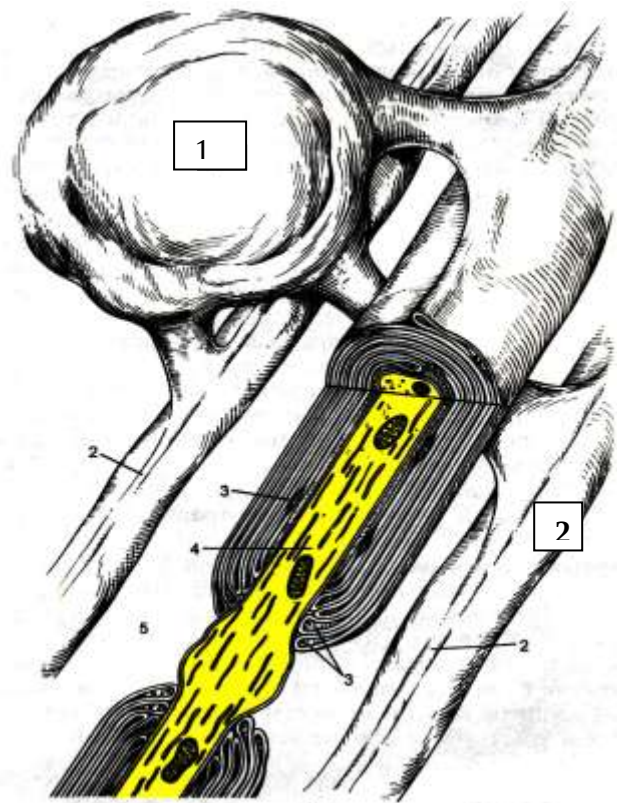
1-олигодендроглиоцит

2-нервное волокно

3-цитоплазма

олигодендроглиоцита

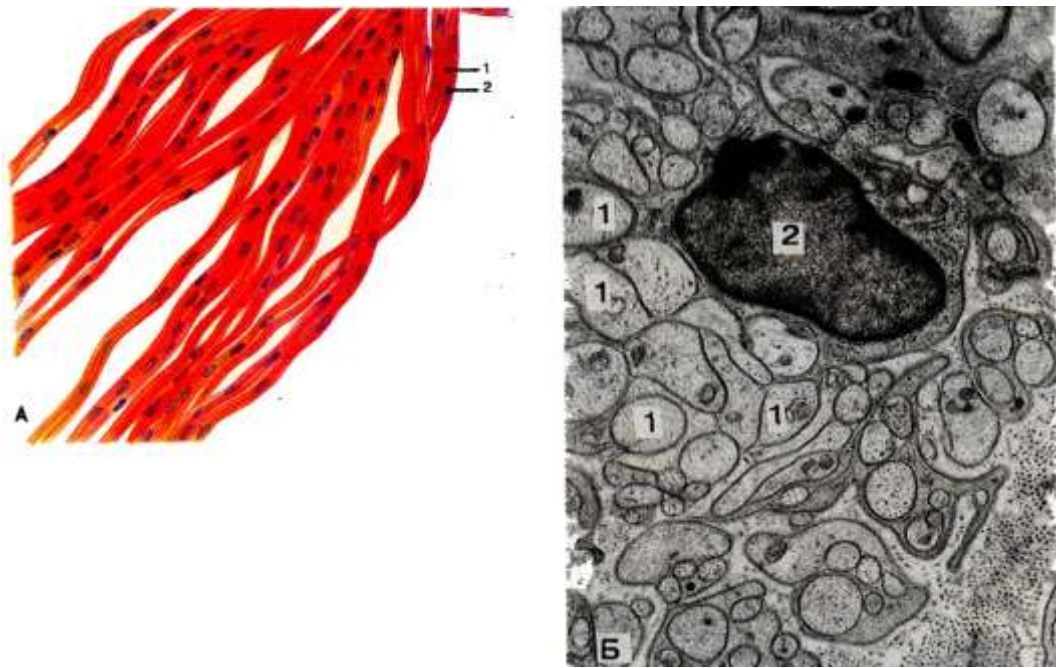
4- аксон.5-перечват Ранвье



В безмиелиновом волокне(105-рис) волна деполяризации мембраны идет по всей плазмолемме, не прерываясь, а в миелиновом волокне возникает только в области перехвата. Таким образом, для миелиновых волокон характерно сальтаторное проведение возбуждения, то есть прыжками. Между перехватами по аксолемме идет электрический ток, скорость которого выше, чем прохождение волны деполяризации.

**Регенерация нейронов и нервных волокон**

Нейроны являются несменяемой клеточной популяцией. Им свойственна только внутриклеточная физиологическая регенерация, заключающаяся в непрерывной смене структурных белков цитоплазмы.



**105-рис.** Безмиелиновые нервные волокна. А) общий вид Б) поперечный срез 1-аксон. 2-ядро леммоцита

Отростки нейронов и соответственно периферические нервы обладают способностью к регенерации в случае их повреждения. При этом регенерации нервных волокон предшествуют явления дегенерации. Нейролеммоциты периферического отрезка волокна уже в первые сутки резко активизируются. В цитоплазме нейролеммоцитов увеличивается количество свободных рибосом и полисом, эндоплазматической сети. В цитоплазме нейролеммоцитов образуется значительное количество шарообразных слоистых структур различных размеров. Миелиновый слой как обособленная зона нейролеммоцита исчезает. В течение 3-4 суток нейролеммоциты значительно увеличиваются в объеме. Нейролеммоциты интенсивно размножаются, и к концу 2-й недели миелин и частицы осевых цилиндров рассасываются. В резорбции продуктов принимают участие как глиальные элементы, так и макрофаги соединительной ткани.

Осевые цилиндры волокон центрального отрезка образуют на концах булавовидные расширения - колбы роста и врастают в лентовидно расположенные нейролеммоциты периферического отрезка нерва и растут со скоростью 1-4 мм в сутки. Рост нервных волокон замедляется в области терминалей. Позднее происходит

миелинизация нервных волокон и восстановление терминальных структур(106-рис).

# **106-рис.**

*А- нормальное  
нервное волокно.*

*Б.В-  
повреждённое  
нервное волокно  
через 2х недель.*

*Г-через 3х недель*

*Д-через 3х мес. .*

*Е-нарушение  
роста аксона и  
образование  
рубца.*

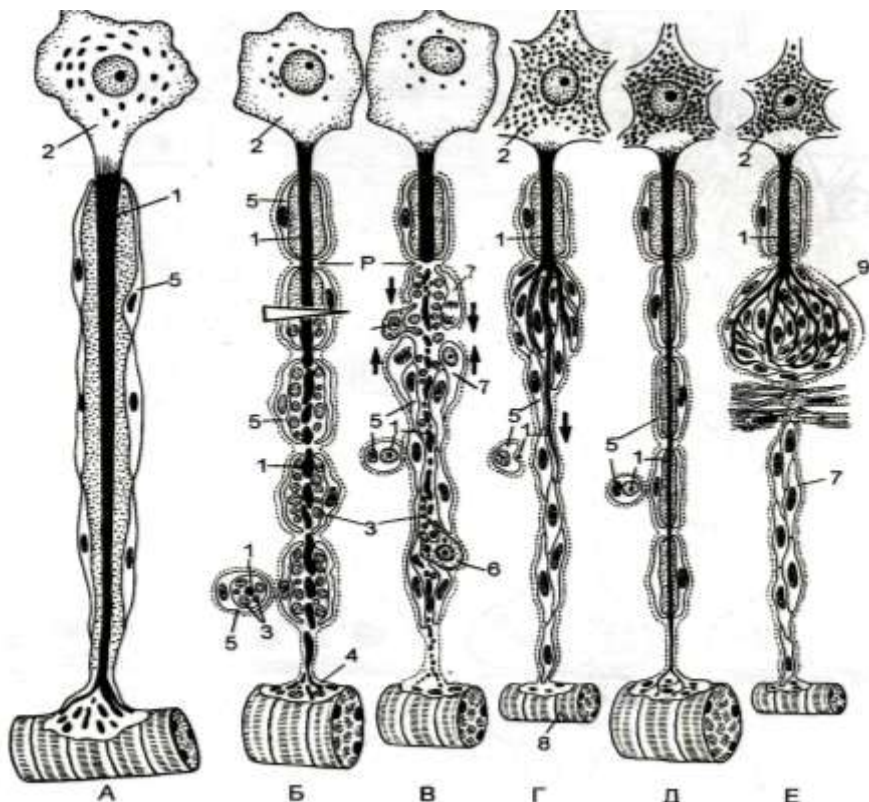
*1-осевой  
цилиндр.2-  
перикарион.*

*3-фрагментация миелиновой оболочки и образование*

*жировых клеток .4-моторная бляшка.5- клетки Шванна.6 –микроглия.7-*

*митоз в клетках Шванна и образование ва Бюнгнера ленты. 8-*

*мышечное волокно. 9-ампутационная неврома.*



## **5.8.5. Нервные окончания**

Все нервные волокна заканчиваются концевыми аппаратами, которые получили название нервные окончания.

По функциональному значению нервные окончания можно разделить на три группы:

- эффекторные (эффекторы);
- рецепторные (аффекторные или чувствительные) (107-рис.);
- концевые аппараты, образующие межнейронные синапсы, осуществляющие связь нейронов между собой.

Эффекторные нервные окончания представлены двумя типами:

- двигательные
- и секреторные.

**Двигательные нервные окончания** - это концевые аппараты аксонов двигательных клеток соматической или

вегетативной нервной системы. При их участии нервный импульс передается на ткани рабочих органов. Двигательные окончания в поперечно-полосатых мышцах называются нервно-мышечными окончаниями (моторная бляшка). Они представляют собой окончания аксонов клеток двигательных ядер передних рогов спинного мозга или моторных ядер головного мозга. Нервно-мышечное окончание состоит из концевого ветвления осевого цилиндра нервного волокна и специализированного участка мышечного волокна. Миелиновое нервное волокно, подойдя к мышечному волокну, теряет миелиновый слой и погружается в мышечное волокно, вовлекая за собой его плазмолемму. Соединительнотканые элементы при этом переходят в наружный слой оболочки мышечного волокна. Плазмолеммы терминальных ветвей аксона и мышечного волокна разделены синаптической щелью шириной около 50 нм(107-рис).

В области окончания мышечное волокно не имеет типичной поперечной исчерченности и характеризуется обилием митохондрий, скоплением круглых или слегка овальных ядер. Саркоплазма с митохондриями и ядрами в совокупности образует постсинаптическую часть синапса.

Терминальные ветви нервного волокна в мионевральном синапсе характеризуются обилием митохондрий и многочисленными пресинаптическими пузырьками, содержащими характерный для этого вида окончаний медиатор - ацетилхолин. При возбуждении ацетилхолин поступает через пресинаптическую мембрану в синаптическую щель на холинорецепторы постсинаптической (мышечной) мембраны, вызывая ее возбуждение (волну деполяризации).

Постсинаптическая мембрана моторного нервного окончания содержит фермент ацетилхолинэстеразу, разрушающий медиатор и ограничивающий этим срок его действия. Двигательные нервные окончания в гладкой мышечной ткани построены проще. Здесь тонкие пучки аксонов или их одиночные терминалы, следуя между мышечными клетками, образуют четкообразные расширения (варикозы), содержащие холинергические или адренергические пресинаптические пузырьки.



**107-рис.** Мотонейрон и его синапс в скелетной мышце. (по Е.А.Шубниковой). А)общий вид Б)Схема синапса 1-аксон мотонейрона 2-миелин 3-мышечное волокно 4-инвагинация сарколеммы 5-митохондрий 6-синаптическая щель 7-синаптические пузырьки 8-базальная мембрана мышечного волокна 9-базальная мембрана нервного волокна 10-базальная мембрана в синаптической щели 11-леммоцит 12-ядра мускульного волокна 13-миофобрилла.

**Секреторные нервные окончания** имеют простое строение и заканчиваются на железе. Они представляют собой концевые утолщения, или четковидные расширения волокна с синаптическими пузырьками, содержащими главным образом ацетилхолин.

### **Рецепторные нервные окончания**

Главная функция афферентных нервных окончаний является восприятие сигналов поступающих из внешней и внутренней среды. Рецептор - это терминальное ветвление дендрита чувствительной (рецепторной) нервной клетки.

*Классификация рецепторов*

По происхождению:

- нейросенсорные - нейральный источник происхождения, представляют собой рецепторы нервных клеток - первичночувствительные;
- сенсоэпителиальные - имеют не нейральное происхождение, представлены специальными клетками которые способны воспринимать раздражение - вторичночувствительные, например: инкапсулированные и неинкапсулированные нервные окончания.

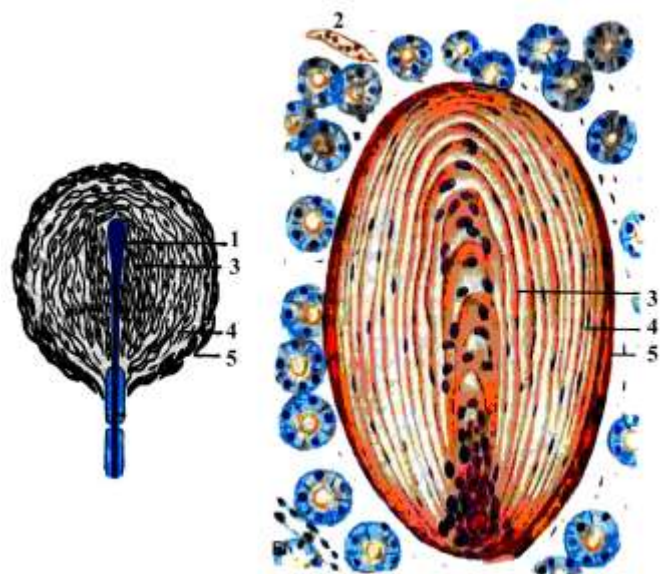
По локализации: экстерорецепторы; интерорецепторы; проприорецепторы.

По морфологии: свободные; несвободные (инкапсулированные: пластинчатые тельца (107-рис), Фатера-Пачини, осязательные тельца Мейснера, концевые колбы Краузе, сухожильные органы Гольджи; неинкапсулированные).

По специфичности восприятия (по модальности): терморецепторы; барорецепторы; хеморецепторы; механорецепторы; болевые рецепторы(108-рис).

По количеству воспринимающих раздражителей: мономодальные; полимодальные.

107-рис. Капсульные рецепторы. 1- терминальная часть дендрита 2- кровеносный сосуд 3- внутренняя колба 4- наружная колба 5-капсула



### **Межнейронные синапсы**

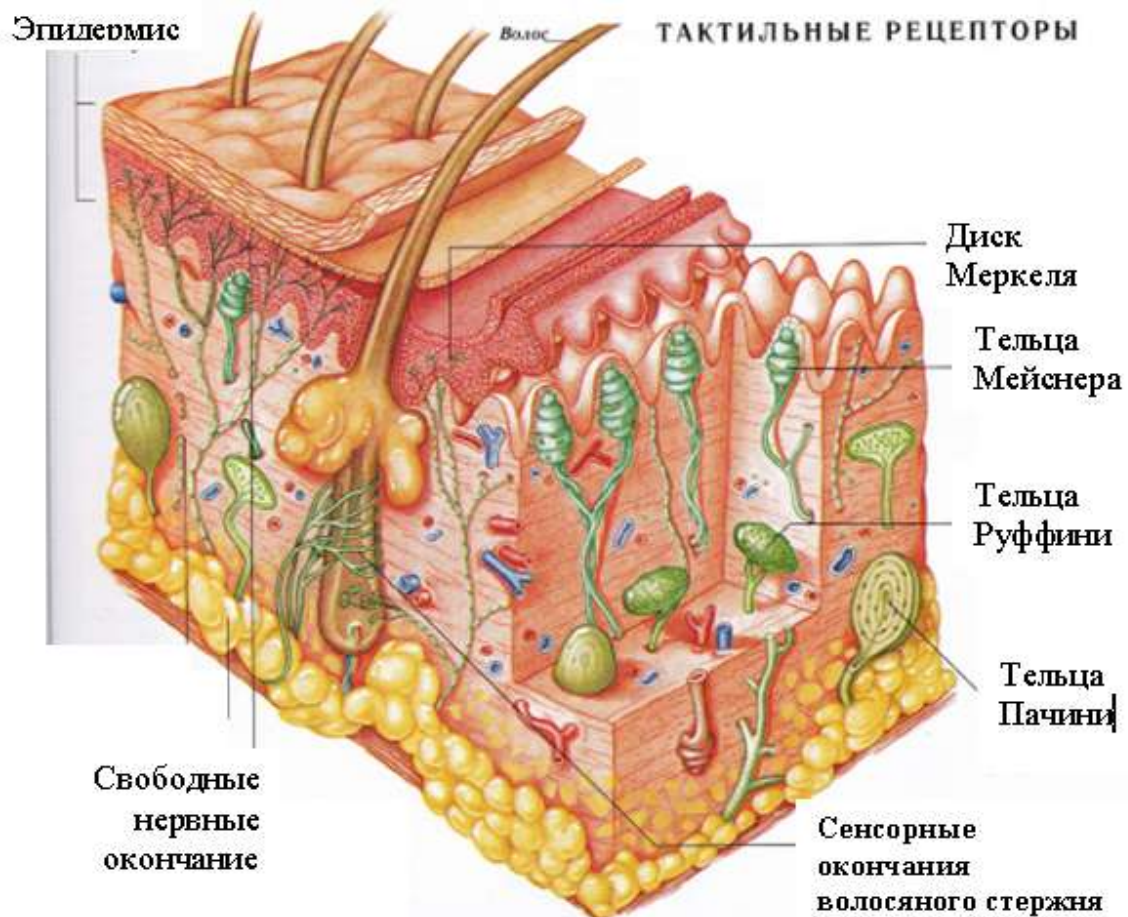
Поляризация проведения нервного импульса по цепи нейронов определяется их специализированными контактами — синапсами (109-рис).

### **Классификация синапсов.**

По способу передачи:

Химические - проводят нервный импульс в одну сторону;

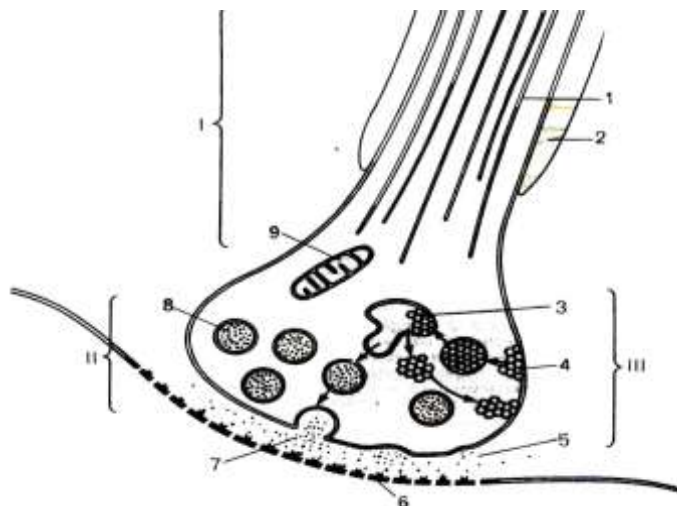
Электрические - проводят нервный импульс в обе стороны.



108-рис. Рецепторные нервные окончания.

По локализации:

- аксодендритические синапсы;
- аксоаксональные синапсы;
- аксосоматические синапсы
- сомасоматические синапсы;
- дендродендритические синапсы.
- пуринергические синапсы;
- дофаминергические синапсы.



109-рис. Циклические изменения синаптического пузырька. I нервное волокно II синапс III пресинаптическая часть  
1- микротрубочки (нейротубули) 2- миелиновая оболочка 3-развитие цистерн, образующих синаптические пузырьки 4-образование новых

|                   |               |                 |                 |    |
|-------------------|---------------|-----------------|-----------------|----|
| синаптических     | мембран       | 5-синаптическая | щель            | 6- |
| постсинаптическая | мембрана      | 7-экзоцитоз     | 8-синаптические |    |
| пузырьки          | 9-митохондрий |                 |                 |    |

По составу медиатора:

- адренергические синапсы - норадреналин;
- холинергические синапсы - ацетилхолин;
- пептидергические синапсы;
- пуринергические синапсы;
- дофаминергические синапсы

По выполняемым функциям:

- возбуждающие;
- тормозящие.

**5.8.6. КЛИНИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ.** Местные анестетики представляют собой гидрофобные молекулы, которые связываются с натриевыми каналами, угнетая транспорт натрия и соответственно также и потенциал действия, отвечающий за возникновение нервного импульса.

При множественном (рассеянном) склерозе миелиновая оболочка разрушается неизвестным механизмом с тяжелыми неврологическими последствиями. При этом заболевании микроглия фагоцитирует и разрушает продукты распада миелина посредством рецепторно-опосредованного фагоцитоза и лизосомальной активности. Помимо этого, комплекс деменции при СПИДе обусловлен инфекцией центральной нервной системы, вызванной вирусом иммунодефицита человека 1 типа (ВИЧ-1). Многочисленные экспериментальные данные показывают, что ВИЧ-1 заражает клетки микроглии. Ряд цитокинов, таких, как интерлейкин-1 и фактор некроза опухолей- $\alpha$  (ФНО $\alpha$ ), активируют и усиливают репликацию ВИЧ в микроглии.

Так как нервы широко распределены по всему телу, они часто повреждаются. При перерезке аксона происходят дегенеративные изменения, после которых наступает фаза репарации.

*В поврежденном нервном волокне важно различать изменения, происходящие в проксимальном и дистальном сегментах. Проксимальный сегмент сохраняет свою связь с трофическим центром (перикарионом) и часто регенерирует. Дистальный сегмент, отделенный от тела нервной клетки, дегенерирует*

*Повреждение аксона вызывает ряд изменений в перикарионе: хроматолиз, т.е. растворение субстанции Ниссля с последующим уменьшением базофилии цитоплазмы, увеличение объема перикариона и миграцию ядра к его периферии. Проксимальный сегмент аксона вблизи раны дегенерирует на небольшом протяжении, однако как только макрофаги удалят детрит, начинается его рост. Макрофаги вырабатывают интерлейкин-1, стимулирующий шванновские клетки, которые секретируют вещества, обеспечивающие рост нерва.*

*В оставшейся части нервного волокна, дистальнее места повреждения, как аксон (отделенный от своего трофического центра), так и миелиновая оболочка полностью дегенерируют, а их остатки, за исключением соединительнотканной и периневральной оболочек, удаляются макрофагами<sup>2</sup>. В то время как происходят эти регрессивные изменения, шванновские клетки пролиферируют внутри оставшегося тяжа из соединительной ткани, давая начало солидным клеточным колонкам. Эти ряды шванновских клеток служат в качестве направляющих элементов для пускающих ростки аксонов, которые формируются в течение репаративной фазы<sup>3</sup>.*

*После регрессивных изменений проксимальный сегмент аксона растет и ветвится, образуя несколько филаментов, которые продолжают двигаться в направлении колонок из шванновских клеток. Только те волокна, которые проникнут сквозь эти колонки шванновских клеток, будут расти и достигнут эффекторного органа*

*В том случае, если между дистальным и проксимальным сегментами имеется значительный промежуток или когда дистальный сегмент исчезает полностью (как, например, при ампутации конечности), из появившихся в результате роста новых нервных волокон может образоваться опухоль, или*

**неврома**, которая способна стать источником спонтанных болей.

*Гибель нейронов в физиологических условиях у взрослого человека осуществляется механизмом апоптоза и значительно ускоряется у в старости, приводя к потере 20-40 % клеток в некоторых участках головного мозга. При дегенеративных заболеваниях как Болезнь Альцгеймера, паркинсонизме и др. повышается активность апоптоза. При СПИДе неврологические симптомы связаны гибелью (до 40-50%) нейронов в коре мозга.*

*В мозге человека количество глиоцитов в 5-10 раз превышает количества нейронов и они способны к делению. В повреждённых участках мозга они размножаются заполняя дефекты и образуют глиальные рубцы-глиоз, опухоли-глиомы. Последние составляют 50 процентов внутричерепных новообразований (Л.В.Быков 2003) .*

## VI-глава ЧАСТНАЯ ГИСТОЛОГИЯ

### 6.1. Нервная система

#### 6.1.1. Общая характеристика

**Нервная система** осуществляет объединение частей организма в единое целое (**интеграцию**), обеспечивает **регуляцию** разнообразных процессов, **координацию** функции различных органов и тканей и **взаимодействие организма с внешней средой**. Нервная система воспринимает многообразную информацию, поступающую из внешней среды и из внутренних органов, **перерабатывает ее и генерирует сигналы**, обеспечивающие ответные реакции, адекватные действующим раздражителям.

Анатомически нервную систему подразделяют на:

-центральную нервную систему, которая включает в себя головной и спинной мозг;

-периферическую нервную систему, к которой относят периферические нервные узлы (ганглии), нервы и нервные окончания.

Физиологически (в зависимости от характера иннервации органов и тканей) нервную систему подразделяют на:

**-соматическую** (анимальную) нервную систему, которая регулирует преимущественно функции произвольного движения;  
**-автономно-вегетативную** нервную систему, которая регулирует деятельность внутренних органов и желез. Влияя на активность обмена веществ в различных органах и тканях в соответствии с меняющимися условиями их функционирования и внешней среды, она осуществляет адаптационно-трофическую функцию.

**Вегетативная нервная система** подразделяется на взаимодействующие друг с другом отделы: симпатический и парасимпатический отделы, которые различаются локализацией центров в мозге и периферических узлов, а также характером влияния на внутренние органы.

В соматическую и автономную нервную систему входят звенья, расположенные в центральной и периферической нервных системах.

Функционально ведущей тканью органов нервной системы является нервная ткань, включающая нейроны и глию. Скопление нейронов в центральной нервной системе обычно называются ядрами, а в периферической нервной системе - узлами (ганглиями). Пучки нервных волокон в центральной нервной системе носят название трактов, в периферической нервной системе они образуют нервы.

**Нервные центры** - это скопление нервных клеток в центральной и периферической нервных системах, в которых между ними осуществляется синаптическая передача. Они обладают сложной структурой, богатством и разнообразием внутренних и внешних связей и специализированы на выполнении определенных функций.

По характеру морфофункциональной организации различают:

- **нервные центры ядерного типа**, в которых нейроны располагаются без видимой упорядоченности (вегетативные ганглии, ядра спинного и головного мозга);
- **нервные центры экранного типа**, в которых нейроны, выполняющие однотипные функции, собраны в виде отдельных слоев, сходных с экранами, на которых проецируются нервные

импульсы (кора мозжечка, кора полушарий большого мозга, сетчатка глаза). Внутри слоев и между ними имеются многочисленные ассоциативные связи.

В нервных центрах происходят процессы конвергенции и дивергенции нервного возбуждения, функционируют механизмы обратной связи.

**Конвергенция** - схождение различных путей проведения нервных импульсов к меньшему числу нервных клеток. На нейронах могут иметься окончания клеток разных типов, что обеспечивает конвергенцию влияний из различных источников.

**Дивергенция** - образование связей одного нейрона с большим числом других, на деятельность которых он оказывает влияние, обеспечивая перераспределение импульсов с иррадиацией возбуждения.

Механизмы обратной связи дают возможность нейронам самим регулировать величину поступающих к ним сигналов благодаря связям их аксонных коллатералей со вставочными клетками. Последние оказывают влияние (обычно тормозное) как на нейроны, так и на терминалы конвергирующих к ним волокон.

### **Рефлекторная дуга**

Рефлекторная дуга является функциональной единицей нервной системы, они представляют собой цепочки нейронов, которые обеспечивают реакции рабочих органов (органов-мишеней) в ответ на раздражение рецепторов.

В рефлекторных дугах нейроны, связанные друг с другом синапсами, образуют три звена:

- рецепторное (афферентное);
- эффекторное;
- расположенное между ними ассоциативное (вставочное), которое в простейшем варианте дуги может отсутствовать.

На различные звенья дуги оказывают регуляторные воздействия, связанные с ними нейроны вышележащих центров, вследствие чего рефлекторные дуги имеют сложное строение. Рефлекторные дуги в

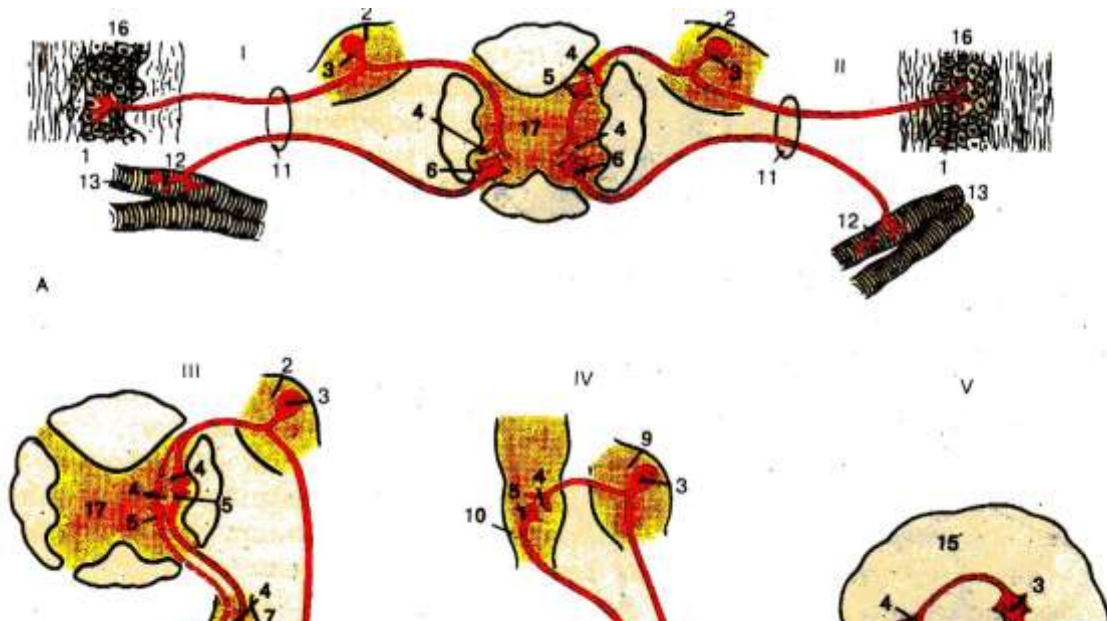
соматическом (анимальном) и автономном (вегетативном) отделах нервной системы обладают рядом особенностей (110-рис).

### **Соматическая (анимальная) рефлекторная дуга**

**Рецепторное звено** образовано афферентными псевдоуниполярными нейронами, тела которых располагаются в спинальных ганглиях. Дендриты этих клеток образуют чувствительные нервные окончания в коже или скелетной мускулатуре, а аксоны вступают в спинной мозг в составе задних корешков и направляются в задние рога его серого вещества, образуя синапсы на телах и дендритах вставочных нейронов. Некоторые веточки (коллатерали) аксонов псевдоуниполярных нейронов проходят (не образуя связей в задних рогах) непосредственно в передние рога, где оканчиваются на мотонейронах (формируя с ними двухнейронные рефлекторные дуги).

**Ассоциативное звено** представлено мультиполярными вставочными нейронами, дендриты и тела которых расположены в задних рогах спинного мозга, а аксоны направляются в передние рога, передавая импульсы на тела и дендриты эффекторных нейронов.

**Эффекторное звено** образовано мультиполярными мотонейронами, тела и дендриты которых лежат в передних рогах, а аксоны выходят из спинного мозга в составе передних корешков, направляются к спинальному ганглию и далее в составе смешанного нерва - к скелетной мышце, на волокнах которой их веточки образуют нервно-мышечные синапсы (моторные, или двигательные, бляшки).



**110-рис. Типы рефлекторных дуг. А) соматическая Б) вегетативная**  
**I простая II сложная III соматическая IV парасимпатическая**  
**V местная 1-рецептор 2-спинальный ганглий 3- Афферентный**  
**нейрон 4- синапс 5- ассоциативный нейрон 6- мотонейрон**  
**(эфферентный) 7- ганглий вегетативного симпатического ствола**  
**8- вегетативное нервное сплетение 9- афферентный ганглий**  
**блуждающего нерва 10- Продольный мозг 11- периферический**  
**нерв 12- эфферентное нервное окончание 13,15- стенка внутреннего**  
**органа 14- гладкая мышца 16-Эпителий. 17- спинной мозг**

### **Автономная (вегетативная) рефлекторная дуга**

**Рецепторное звено**, как и в соматической рефлекторной дуге, образовано афферентными псевдоуниполярными нейронами, тела которых располагаются в спинальных ганглиях, однако дендриты этих клеток образуют чувствительные нервные окончания в тканях внутренних органов, сосудов и желез. Их аксоны вступают в спинной мозг в составе задних корешков и, минуя задние рога, направляются в боковые рога серого вещества, образуя синапсы на телах и дендритах вставочных нейронов.

**Ассоциативное звено** представлено мультиполярными вставочными нейронами, дендриты и тела которых расположены в боковых рогах спинного мозга, а аксоны (преганглионарные волокна) покидают спинной мозг в составе передних корешков, направляясь в один из вегетативных ганглиев, где и оканчивается на дендритах и телах эффекторных нейронов.

**Эффекторное звено** образовано мультиполярными нейронами, тела которых лежат в составе вегетативных ганглиев, а аксоны

(постганглионарные волокна) в составе нервных стволов и их ветвей направляются к клеткам рабочих органов - гладких мышц, желез, сердца.

## **Нервы**

Нервы (нервные стволы) связывают нервные центры головного и спинного мозга с рецепторами и рабочими органами. Они образованы пучками нервных волокон, которые объединены соединительнотканными компонентами (оболочками): эндоневрием; периневрием; эпиневрием.

Большинство нервов являются смешанными, то есть включают афферентные и эфферентные нервные волокна. Пучки нервных волокон содержат до нескольких тысяч миелиновых и безмиелиновых волокон, соотношение между которыми в различных нервах неодинаково; по функциональному признаку они относятся к анимальной и вегетативной нервной системе.

Эндоневрий - тонкие прослойки рыхлой волокнистой соединительной ткани, окружающие отдельные нервные волокна и связывающие их в единый пучок. В нем содержатся немногочисленные клетки и волокна (преимущественно ретикулярные), проходят мелкие кровеносные сосуды.

Периневрий - оболочка, покрывающая каждый пучок нервных волокон снаружи и отдающая перегородки вглубь пучка. Он образован 2-10 концентрическими пластами уплощенных клеток, связанных плотными и щелевыми соединениями. Цитоплазма клеток, в особенности наружных слоев, содержит многочисленные пиноцитозные пузырьки. Между слоями клеток в щелевидных пространствах, заполненных жидкостью, располагаются компоненты базальной мембраны и продольно ориентированные коллагеновые волокна. В терминальной части нерва периневрий образован лишь одним слоем плоских клеток, который дистально резко обрывается и имеет вид открытой манжетки.

Эпинеvrier - это наружная оболочка нерва, связывающая воедино пучки нервных волокон (число которых зависит от диаметра нерва и варьирует от одного до нескольких десятков). Он состоит из

плотной волокнистой соединительной ткани, содержащей жировые клетки, кровеносные и лимфатические сосуды.

### **6.1.2. Нервные узлы: чувствительные нервные узлы**

Нервные узлы (ганглии) - скопление нейронов вне центральной нервной системы. Они разделяются на чувствительные (сенсорные) и автономные (вегетативные).

Чувствительные (сенсорные) нервные узлы содержат псевдоуниполярные или биполярные (в спиральном и вестибулярном ганглиях) афферентные нейроны и располагаются по ходу задних корешков спинного мозга (спинномозговые, или спинальные, узлы) и черепномозговых нервов (5, 7, 8, 9, 10).

### **Спинномозговые узлы**

Спинномозговой (спинальный) узел (ганглий) имеет веретеновидную форму и покрыт капсулой из плотной волокнистой соединительной ткани. По его периферии находятся плотные скопления тел псевдоуниполярных нейронов, а центральная часть занята их отростками и расположенными между ними тонкими прослойками эндоневрия, несущими сосуды (111-рис).

### **111-рис.Строение спинального ганглия**

А-продольный разрез ганглия  
и корешков. Ультраструктурная  
организация псевдоуниполяр-  
ного нейрона и его микро-  
окружения

1-задний корешок

2-передний корешок

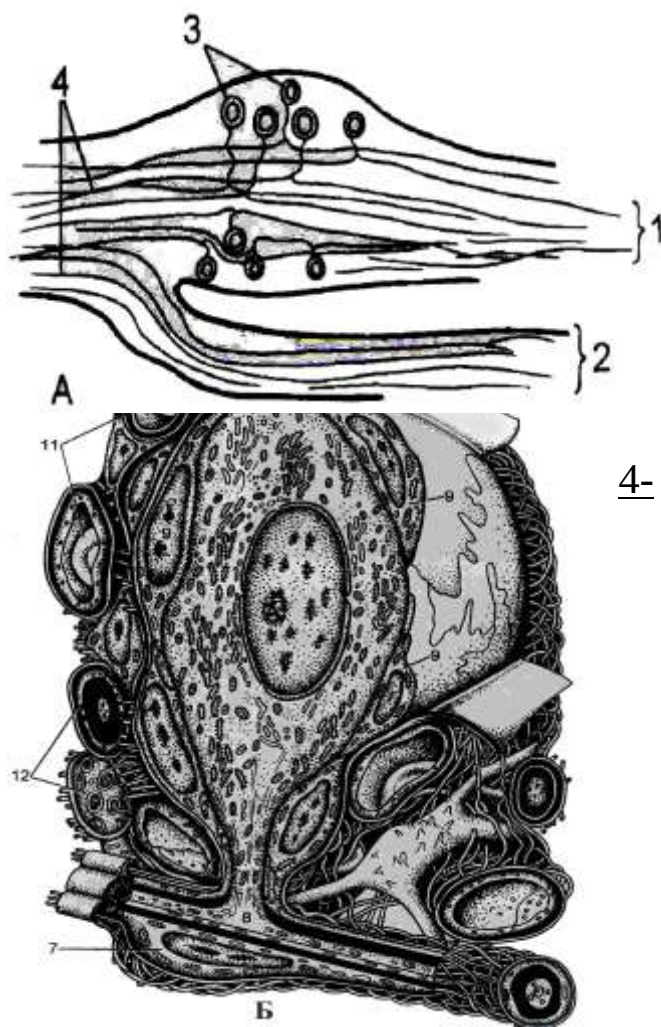
3-псевдоуниполярные нейроны  
(нервные волокна)

5-соединительнотканная  
капсула

6-ганглий

7-леммоцит

8-Т-образное разветвление  
отростка



9-нейролеммоциты ганглия

10-базальная мембрана

11-гемокапилляры

12-миелиновые и безмиелиновые волокна

Псевдоуниполярные нейроны характеризуются сферическим телом и светлым ядром с хорошо заметным ядрышком. Выделяют крупные и мелкие клетки, которые, вероятно, различаются видами проводимых импульсов. Цитоплазма нейронов содержит многочисленные митохондрии, цистерны гранулярной эндоплазматической сети, элементы комплекса Гольджи, лизосомы. Каждый нейрон окружен слоем прилежащих к нему уплощенных клеток олигодендроглии (мантийными глиоцитами, или клетками-сателлитами) с мелкими округлыми ядрами; снаружи от глиальной оболочки имеется тонкая соединительнотканная оболочка. От тела псевдоуниполярного нейрона отходит отросток, разделяющийся Т-образно на афферентную (дендритную) и эфферентную (аксональную) ветви, которые покрываются миелиновыми оболочками. Афферентная ветвь заканчивается на периферии рецепторами, эфферентная в составе заднего корешка вступает в спинной мозг. Так как переключения нервного импульса с одного нейрона на другой в пределах спинномозговых узлов не происходит, они не являются нервными центрами. Нейроны спинномозговых узлов содержат такие нейромедиаторы как ацетилхолин, глутаминовая кислота, вещество Р, соматостатин, холецистокинин, гастрин, вазоинтестинальный пептид.

**Нервные узлы: автономные (вегетативные) нервные узлы**  
Автономные (вегетативные) нервные узлы (ганглии) могут располагаться вдоль позвоночника (паравертебральные ганглии) или впереди него (превертебральные ганглии), а также в стенке органов: сердца, бронхов, пищеварительного тракта, мочевого пузыря и других (интрамуральные ганглии), или вблизи их поверхности. Иногда они имеют вид мелких (от нескольких клеток до нескольких десятков клеток) скоплений нейронов, расположенных по ходу некоторых нервов или лежащих интрамурально (микроганглии). К вегетативным узлам подходят преганглионарные волокна (миелиновые), содержащие отростки клеток, тела которых лежат в центральной нервной системе. Эти волокна сильно ветвятся и образуют многочисленные синаптические окончания на клетках вегетативных узлов.

Благодаря этому осуществляется конвергенция большого числа терминалей преганглионарных волокон на каждый нейрон ганглия. В связи с наличием синаптической передачи вегетативные узлы относят к нервным центрам ядерного типа.

Вегетативные нервные узлы по функциональному признаку и локализации подразделяются на: **симпатические, парасимпатические.**

**Симпатические** нервные узлы (пара- и превертебральные) получают преганглионарные волокна от клеток, расположенных в вегетативных ядрах грудных и поясничных сегментов спинного мозга. Нейромедиатором преганглионарных волокон является ацетилхолин, а постганглионарных - норадреналин (за исключением потовых желез и некоторых кровеносных сосудов, имеющих холинергическую симпатическую иннервацию). Помимо этих нейромедиаторов, в узлах выявляются энкефалины, вещество Р, соматостатин, холецистокинин.

**Парасимпатические** нервные узлы (интрамуральные, лежащие вблизи органов или узлы головы) получают преганглионарные волокна от клеток, расположенных в вегетативных ядрах продолговатого и среднего мозга, а также крестцового отдела спинного мозга. Эти волокна покидают центральную нервную систему в составе 3, 7, 9, 10 пар черепномозговых нервов и передних корешков крестцовых сегментов спинного мозга. Нейромедиатором пре- и постганглионарных волокон является ацетилхолин. Кроме него роль медиаторов в этих ганглиях играют серотонин, АТФ, возможно, некоторые пептиды.

**Общий план строения** симпатических и парасимпатических нервных узлов сходен. Вегетативный узел покрыт соединительнотканной капсулой и содержит диффузно или группами расположенные тела мультиполярных нейронов, их отростки в виде безмиелиновых или, реже, миелиновых волокон и эндоневрий. Тела нейронов имеют неправильную форму, содержат эксцентрично расположенное ядро, окружены (обычно не полностью) оболочками из глиальных клеток-сателлитов (мантийных глиоцитов). Часто встречаются многоядерные и полиплоидные нейроны.

Интрамуральные узлы и связанные с ними проводящие пути в виду их высокой автономии, сложности организации и особенностей медиаторного обмена некоторыми авторами выделяются в самостоятельный метасимпатический отдел вегетативной нервной системы. В частности, общее число нейронов в интрамуральных узлах кишки выше, чем в спинном мозге, а по сложности их взаимодействия в регуляции перистальтики и секреции их сравнивают с миникомпьютером.

В интрамуральных узлах описаны нейроны трех типов(112-рис):

- **длинноаксонные** эфферентные нейроны (клетки Догеля I типа) численно преобладают. Это крупные или средних размеров эфферентные нейроны с короткими дендритами и длинным аксоном, направляющимся за пределы к рабочему органу, на клетках которого он образует двигательные или секреторные окончания;

- **равноотростчатые** афферентные нейроны (клетки Догеля II типа) содержат длинные дендриты и аксон, уходящий за пределы данного ганглия в соседние и образующий синапсы на клетках I и III типов. Эти клетки, по-видимому, входят в качестве рецепторного звена в состав местных рефлекторных дуг, которые замыкаются без захода нервного импульса в центральную нервную систему. Наличие таких дуг подтверждается сохранением функционально активных афферентных, ассоциативных и эфферентных нейронов в трансплантированных органах (например, сердце);

**112-рис- Нейроны и  
нервные волокна  
вегетативной нервной  
системы.**

1-длинноаксонный нейрон  
2-аксон  
3-равноотростчатые нейроны  
4-ядра глиоцитов

- **ассоциативные клетки**  
(клетки Догеля III типа) -  
местные вставочные  
нейроны, соединяющие  
своими отростками



несколько клеток I и II типа, морфологически сходные с клетками Догеля II типа. Дендриты этих клеток не выходят за пределы узла, а аксоны направляются в другие узлы, образуя синапсы на клетках I типа.

### **6.1.3. Спинной мозг**

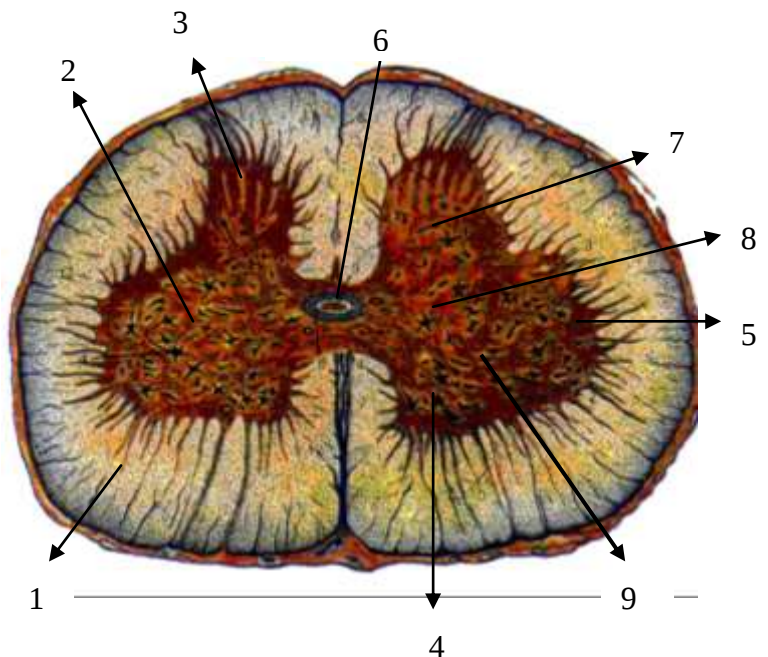
**Спинной мозг** располагается в позвоночном канале и имеет вид округлого тяжа, расширенного в шейном и поясничном отделах, и пронизанного центральным каналом. Он состоит из двух симметричных половин, разделенных спереди срединной щелью, сзади срединной бороздой, и характеризуется сегментарным строением; с каждым сегментом связана пара передних (вентральных) и пара задних (дорсальных) корешков.

В спинном мозге различают: **серое вещество**, расположенное в его центральной части; **белое вещество**, лежащее по периферии (113-рис).

Серое вещество на поперечном разрезе имеет вид бабочки и включает: парные передние (вентральные); задние (дорсальные);

**113-рис. Строение спинного мозга**

- 1-белое вещество.
- 2-серое вещество.
- 3-задний рог.
- 4-передний рог.
- 5-боковой рог.
- 6-спинномозговой канал.
- 7-пучковые нейроны.
- 8-ассоциативные нейроны.
- 9-мотонейроны.



боковые (латеральные) рога (в действительности представляют собой непрерывные столбы, идущие вдоль спинного мозга). Рога серого вещества обеих симметричных частей спинного мозга связаны друг с другом в области центральной серой комиссуры

(спайки). В сером веществе находятся тела, дендриты и (частично) аксоны нейронов, а также глиальные клетки. Между телами нейронов находится нейропиль - сеть, образованная нервными волокнами и отростками глиальных клеток.

### **Цитоархитектоника спинного мозга**

Нейроны располагаются в сером веществе в виде (не всегда резко) разграниченных скоплений (ядер), в которых происходит переключение нервных импульсов с клетки на клетку (в связи с этим их относят к нервным центрам ядерного типа). В зависимости от топографии аксонов нейроны спинного мозга подразделяются на:

- корешковые** нейроны, аксоны которых образуют передние корешки;
- внутренние** нейроны, отростки которых заканчиваются в пределах серого вещества спинного мозга;
- пучковые нейроны**, отростки которых образуют пучки волокон в белом веществе спинного мозга в составе проводящих путей. Задние рога содержат несколько ядер, образованных мультиполярными вставочными нейронами мелких и средних размеров, на которых оканчиваются аксоны псевдоуниполярных клеток спинальных ганглиев, несущие разнообразную информацию от рецепторов, а также волокна нисходящих путей из лежащих выше (супраспинальных) центров(114-рис).

**В задних рогах** выявляются высокие концентрации таких нейромедиаторов, как серотонин, энкефалин, вещество Р.

**Аксоны вставочных нейронов:**

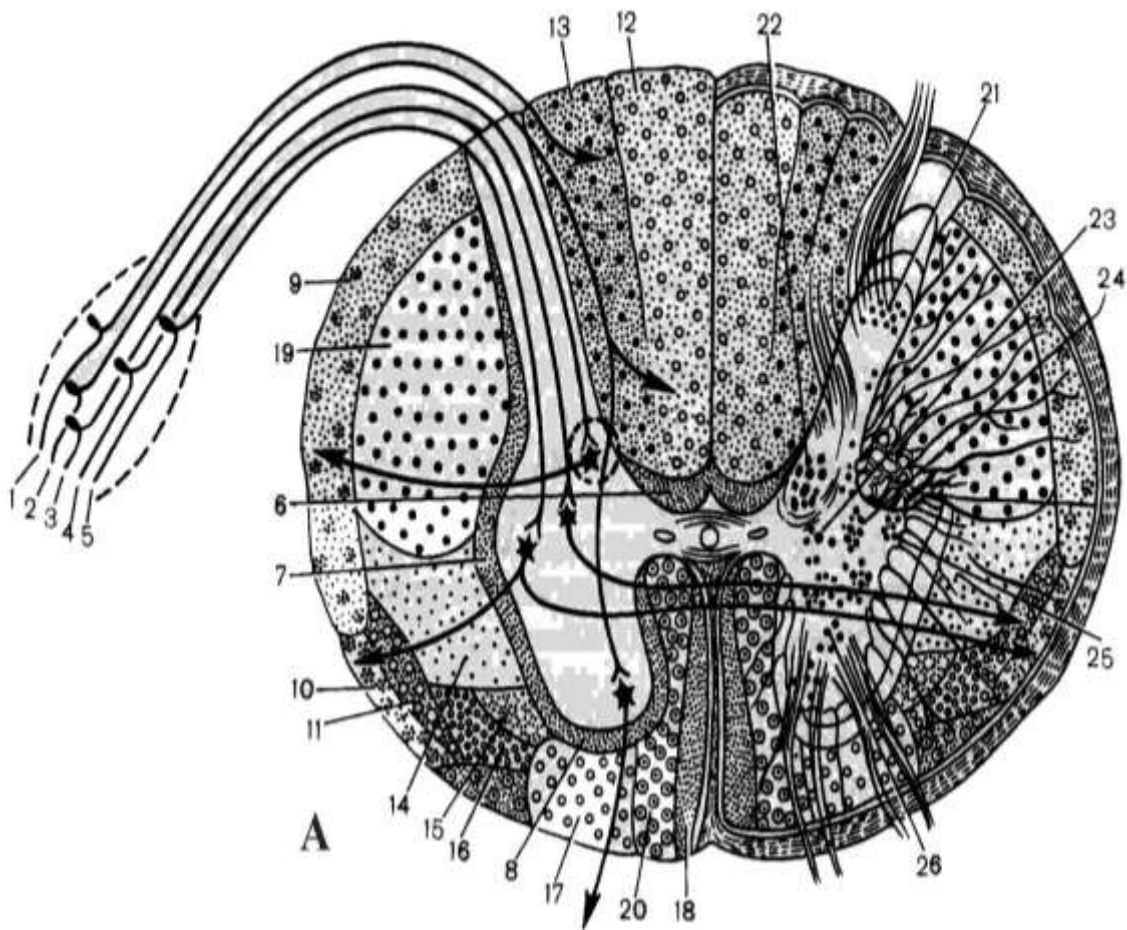
- оканчиваются в сером веществе спинного мозга на мотонейронах, лежащих в передних рогах;
- образуют межсегментарные связи в пределах серого вещества спинного мозга;
- выходят в белое вещество спинного мозга, где образуют восходящие и нисходящие проводящие пути, часть аксонов при этом переходит на противоположную сторону спинного мозга.

**Боковые рога** хорошо выражены на уровне грудных и крестцовых сегментов спинного мозга, содержат ядра, образованные телами вставочных нейронов, которые относятся к симпатическому и парасимпатическому отделам вегетативной

нервной системы. На дендритах и телах этих клеток оканчиваются аксоны:

- псевдоуниполярных нейронов, несущих импульсы от рецепторов, расположенных во внутренних органах;
- нейронов центров регуляции вегетативных функций, тела которых находятся в продолговатом мозге.

Аксоны вегетативных нейронов, выходя из спинного мозга в составе передних корешков, образуют преганглионарные волокна, направляющиеся к симпатическим и парасимпатическим узлам. В нейронах боковых рогов основным медиатором является ацетилхолин, выявляется также ряд нейропептидов - энкефалин, нейротензин, вещество Р, соматостатин.



## **114-рис. Строение спинного мозга.**

### **А)Разрез спинного мозга и спинального ганглия**

1,2-рефлекторные пути сознательных проприоцептивных ощущений и осязания 3,4- рефлекторные пути сознательных проприоцептивных импульсов 5-рефлекторные пути температурной и болевой чувствительности 6-задний собственный пучок 7-боковой собственный пучок 8- передний собственный пучок 9-задний спинно-мозжечковый путь 10-передний спинно-мозжечковый путь 11-спинно-таламический путь 12- нежный пучок (пучок Голля) 13-клиновидный пучок (пучок Бурдаха) 14-руброспинальный путь 15-таламоспинальный путь 16-вестибуло-спинальный путь 17-ретикуло-спинальный путь 18-тectosпинальный путь 19-кортико-спинальный (пирамидный) боковой путь 20-кортикоспинальный пирамидный передний путь 21-собственное ядро заднего рога 22-грудное ядро 23,24-ядро промежуточной зоны 25-боковое ядро(симпатическое) 26-ядро переднего рога

### **Б- микрофотография двигательных нейронов переднего рога**

**Передние рога** содержат мультиполярные двигательные клетки (мотонейроны) общим числом около 2-3 млн. Мотонейроны объединяются в ядра, каждое из которых обычно тянется на несколько сегментов. Различают крупные (диаметр тела 35-70 мкм) альфа-мотонейроны и рассеянные среди них более мелкие (15-35 мкм) гамма-мотонейроны.

На отростках и телах мотонейронов имеются многочисленные синапсы (до нескольких десятков тысяч на каждом), оказывающие на них возбуждающие и тормозные воздействия. На мотонейронах оканчиваются:

-коллатерали аксонов псевдоуниполярных клеток спинальных узлов, образующие с ними двухнейронные (моносинаптические) рефлекторные дуги;

-аксоны вставочных нейронов, тела которых лежат в задних рогах спинного мозга;

-аксоны клеток Реншоу, образующие тормозные аксо-соматические синапсы. Тела этих мелких вставочных нейронов располагаются в середине переднего рога и иннервированы коллатеральными аксонами мотонейронов;

-волокна нисходящих путей пирамидной и экстрапирамидной систем, несущие импульсы из коры большого мозга и ядер ствола мозга.

Гамма-мотонейроны, в отличие от альфа-мотонейронов, не имеют непосредственной связи с чувствительными нейронами спинальных узлов.

**Аксоны альфа-мотонейронов** отдают коллатерали, оканчивающиеся на телах вставочных клеток Реншоу, и покидают спинной мозг в составе передних корешков, направляясь в смешанных нервах к соматическим мышцам, на которых они заканчиваются нервномышечными синапсами (моторными бляшками). Более тонкие аксоны гамма-мотонейронов имеют такой же ход и образуют окончания на интрафузальных волокнах нервно-мышечных веретен. Нейромедиатором клеток передних рогов является ацетилхолин.

**Центральный спинномозговой канал** проходит в центре серого вещества в центральной серой комиссуре (спайке). Он заполнен спинномозговой жидкостью и выстлан одним слоем кубических или призматических клеток эпандимы, апикальная поверхность которых покрыта микроворсинками и (частично) ресничками, а латеральные связаны комплексами межклеточных соединений.

### **Проводящие пути спинного мозга**

Белое вещество спинного мозга окружает серое и разделяется передними и задними корешками на симметричные дорсальные, латеральные и вентральные канатики. Оно состоит из продольно идущих нервных волокон (преимущественно миелиновых), образующих нисходящие и восходящие проводящие пути (тракты). Последние отделены друг от друга тонкими прослойками соединительной ткани и астроцитов (встречаются и внутри трактов).

Для каждого тракта характерно преобладание волокон, образованных одноптипными нейронами, поэтому тракты существенно различаются содержащимися в их волокнах нейромедиаторами и (как и нейроны) подразделяются на - моноаминергические, холинергические, глутаматергические, глицинергические и пептидергические. Проводящие пути включают две группы:

- *проприоспинальные;*
- *супраспинальные пути.*

Проприоспинальные проводящие пути-**собственные проводящие пути спинного мозга**, которые образованы аксонами вставочных нейронов, они осуществляют связь между его различными отделами. Эти пути проходят, в основном, на границе белого и серого вещества в составе латеральных и вентральных канатиков.

**Супраспинальные проводящие пути** обеспечивают связь спинного мозга со структурами головного мозга и включают восходящие **спинно-церебральные** и нисходящие **церебро-спинальные тракты**.

Спинно-церебральные тракты обеспечивают передачу в головной мозг разнообразной сенсорной информации. Часть их этих 20 трактов образована аксонами клеток спинномозговых узлов, большинство же представлено аксонами различных вставочных нейронов, тела которых, расположены в той же или противоположной стороне спинного мозга.

Церебро-спинальные тракты обеспечивают связь головного мозга со спинным и включают **пирамидную и экстрапирамидную системы**.

**Пирамидная система** образована длинными аксонами пирамидных клеток коры большого мозга и насчитывает у человека около миллиона миелиновых волокон, которые на уровне продолговатого мозга большей частью переходят на противоположную сторону и формируют латеральный и вентральный кортико-спинальные тракты. Волокна этих трактов проецируются не только на мотонейроны, но и на вставочные нейроны серого вещества. Пирамидная система контролирует

точные произвольные движения скелетной мускулатуры, в особенности конечностей.

**Экстрапирамидная система** образована нейронами, тела которых лежат в ядрах среднего и продолговатого мозга и моста, а аксоны оканчиваются на мотонейронах и вставочных нейронах. Она контролирует преимущественно тонус скелетных мышц, а также деятельность мышц, обеспечивающих поддержание позы и равновесия тела.

**Наружная (поверхностная) пограничная** глиальная мембрана, состоящая из слившихся уплощенных отростков астроцитов, образует внешнюю границу белого вещества спинного мозга, отделяющую центральную нервную систему от периферической нервной системы. Эту мембрану пронизывают нервные волокна, составляющие передние и задние корешки.

#### **6.1.4. Ствол мозга**

Головной мозг состоит из ствола мозга, который является продолжением спинного плащевой части, образованной полушариями мозга (включает продолговатый, задний, средний и промежуточный мозг) и мозжечком. В стволе головного мозга серое вещество представлено многочисленными ядрами, окруженными белым веществом: лишь в каудальном отделе продолговатого мозга еще обнаруживается продолжение передних и задних рогов спинного мозга, однако в краниальном направлении единые скопления нейронов разделяются проводящими путями, формируя ядра. От ствола отходят десять пар (с 3 по 12) черепно-мозговых нервов, ядра которых располагаются в пределах продолговатого и среднего мозга.

**Ядра ствола мозга** подразделяются на: **чувствительные; двигательные; ассоциативные.**

Чувствительные ядра являются гомологами ядер задних рогов спинного мозга - в них сосредоточены тела и дендриты мультиполярных вставочных нейронов, на которых оканчиваются аксоны псевдоуниполярных или биполярных клеток, несущие сенсорную информацию.

Двигательные ядра содержат мотонейроны, аксоны которых оканчиваются на волокнах соматической мускулатуры. К двигательным ядрам часто относят и вегетативные ядра продолговатого и среднего мозга, содержащие тела нейронов, аксоны которых образуют преганглионарные волокна, направляющиеся в парасимпатические нервные узлы в составе 3, 7, 9, 10 пар черепно-мозговых нервов.

Ассоциативные (переключательные,) ядра содержат скопления ассоциативных мультиполярных клеток, которые обеспечивают формирование многонейронных рефлекторных дуг путем переключения нервных импульсов, идущих к коре полушарий или мозжечка, или в обратном направлении от коры к стволу мозга и центрам спинного мозга.

Белое вещество ствола мозга имеет то же гистологическое строение, что и в спинном мозге и состоит из пучков нервных волокон, образующих восходящие и нисходящие тракты, которые связывают разные отделы центральной нервной системы. Наряду с особенностями топографии и строения, отдельные ядра ствола мозга и его проводящие пути различаются химической спецификой нейромедиаторов.

Особым отделом центральной нервной системы, обладающим специфической организацией и связывающим ее различные уровни, является ретикулярная формация.

**Ретикулярная формация** образована группами мелких, средних и крупных мультиполярных вставочных нейронов с различным характером ветвления дендритов и аксонов, содержащих различные нейромедиаторы и окруженных сетями нервных волокон. Она начинается в спинном мозге и протягивается до промежуточного, достигая в краниальном направлении все большего развития. При этом диффузное расположение ее элементов сменяется более компактным с формированием отдельных ядер, число которых, по разным классификациям, составляет от нескольких десятков до сотни.

**Нейроны ретикулярной** формации характеризуются большим количеством афферентных связей, идущих от сенсорных образований, и богатством эфферентных проекций. Их отростки направляются в кору больших полушарий, в ядра различных отделов ствола, конечного мозга и мозжечка, объединяя их в одну систему (интегративная функция ретикулярной формации).

**Обширные восходящие** проекции, в том числе, непосредственно в кору большого мозга, обеспечивают **активирующее влияние** ретикулярной формации на высшие центры нервной системы. Совокупность нисходящих проекций ретикулярной формации рассматривают как систему, угнетающую активность нижележащих центров. Основной объем этих проекций представлен волокнами ретикулоспинального тракта, которые угнетают активность мотонейронов спинного мозга. Ретикулярной формации приписывают участие в восприятии боли, агрессивном и половом поведении. Основными медиаторами в ней являются ацетилхолин, норадреналин, дофамин, серотонин.

**Гипоталамус** - участок промежуточного мозга, содержащий ядра, часть из которых объединяет тела особых нейронов, специализированных на выработке нейрогормонов. Последние транспортируются по аксонам и выделяются в капиллярную сеть срединного возвышения или нейрогипофиза. Таким образом, не все связи между центральной нервной системой и органами-мишенями осуществляются с помощью нервных волокон.

## **Мозжечок**

Мозжечок располагается над продолговатым мозгом и варолиевым мостом и представляет собой центр равновесия, поддержания мышечного тонуса, координации движений и контроля сложных и автоматически выполняемых двигательных актов. Он образован двумя полушариями с большим числом бороздок и извилин на поверхности и узкой средней частью (червем) и связан с другими частями мозга тремя парами ножек. Серое вещество образует кору мозжечка и ядра, которые залегают в глубине его белого вещества.

Кора мозжечка является нервным центром экранного типа и характеризуется высокой упорядоченностью расположения

нейронов, нервных волокон и глиальных клеток. В ней различают три слоя -снаружи внутрь(115-рис).:

-**молекулярный слой**, содержащий сравнительно небольшое количество мелких клеток;

-**ганглионарный слой**, образованный одним рядом тел крупных грушевидных клеток (клеток Пуркинье);

-**зернистый слой**, с большим количеством плотно лежащих клеток.

### **Молекулярный слой коры мозжечка**

Молекулярный слой содержит тела корзинчатых и звездчатых клеток (коротко- и длинноаксонных).

**Корзинчатые клетки** располагаются во внутренней части молекулярного слоя. Их короткие дендриты образуют связи с параллельными волокнами в наружной части молекулярного слоя, а длинный аксон идет поперек извилины, отдавая через определенные интервалы коллатерали, которые спускаются к телам клеток Пуркинье и, разветвляясь, охватывают их наподобие корзинок, образуя тормозные аксо-соматические синапсы.

**Звездчатые клетки** - мелкие нейроны, тела которых лежат выше тел корзинчатых клеток. У короткоаксонных звездчатых клеток дендриты образуют связи с параллельными волокнами, а разветвления аксона формируют тормозные синапсы на дендритах клеток Пуркинье. У длинноаксонных звездчатых клеток аксон может участвовать в образовании корзинки вокруг тела клетки Пуркинье.

### **Ганглионарный слой коры мозжечка**

Ганглионарный слой содержит лежащие в один ряд тела клеток Пуркинье (грушевидных нейронов), оплетенные коллатералими аксонов корзинчатых клеток ("корзинками").

Клетки Пуркинье (грушевидные нейроны) - крупные клетки с телом грушевидной формы, содержащим хорошо развитые органеллы. От него в молекулярный слой отходят 2-3 первичные (стволовые) дендрита, интенсивно ветвящиеся в плоскости, перпендикулярной направлению извилины, с образованием конечных (терминальных) дендритов, достигающих поверхности молекулярного слоя. На дендритах находятся 60-100 тыс. шипиков - контактных зон возбуждающих синапсов, образуемых

параллельными волокнами (аксонами клеток-зерен) и возбуждающих синапсов, образуемых лазающими волокнами.

Аксон клетки Пуркинье отходит от основания ее тела, одевается миелиновой оболочкой, пронизывает зернистый слой и проникает в белое вещество, являясь единственным эфферентным путем его коры. По ходу аксон отдает коллатерали, возвращающиеся в область расположения тел клеток Пуркинье и образующие тормозные синапсы на телах соседних клеток Пуркинье и клеток Гольджи. Количество клеток Пуркинье **заметно снижается при старении** - на 20-40 %, к 70-90 годам (по сравнению с их числом у

### 115-рис.Мозжечок

#### А-извилины

#### Б-Кора мозжечка.

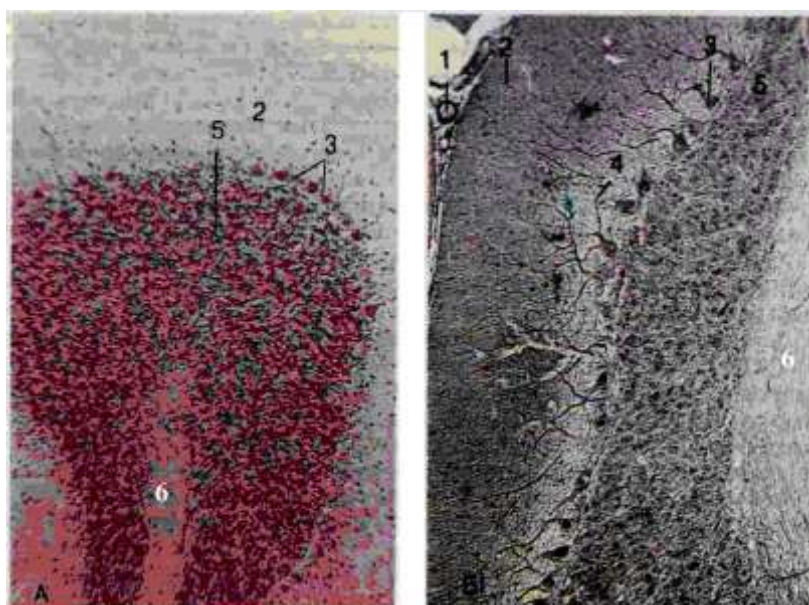
1-мягкая оболочка.

2-молекулярный слой.

3-ганглионарный слой.

5-зернистый слой.

6-белое вещество.



40-50 летних),

вероятно, служит

одной из причин нарушения функции мозжечка у пожилых людей.

**Зернистый слой** содержит близко расположенные тела клеток-зерен, больших клеток-зерен (клеток Гольджи), а также клубочки мозжечка - особые округлые сложные синаптические контактные зоны между моховидными волокнами, дендритами клеток-зерен и аксонами больших клеток-зерен.

Клетки-зерна - наиболее многочисленные нейроны коры мозжечка. Это мелкие нейроны со слабо развитыми органеллами и короткими дендритами, имеющими вид "птичьей лапки", на которых в клубочках мозжечка розетки моховидных волокон образуют многочисленные синаптические контакты. Аксоны клеток-зерен направляются в молекулярный слой, где Т-образно делятся на две ветви, идущие параллельно длине извилины (параллельные

волокна), образуя возбуждающие синапсы на дендритах клеток Пуркинье, корзинчатых и звездчатых клеток и больших клеток-зерен. Через дендритное дерево каждой клетки Пуркинье проходит до 200-300 тыс. параллельных волокон, образуя на каждой клетке 60-100 тыс. синапсов (не все волокна образуют синапсы). Аксон каждой клетки-зерна образует связи с дендритами 250-500 клеток Пуркинье.

**Большие клетки-зерна (клетки Гольджи)** крупнее клеток-зерен, содержат хорошо развитые органеллы. Их аксоны в пределах клубочков мозжечка образуют синапсы на дендритах клеток-зерен, а длинные дендриты поднимаются в молекулярный слой, где ветвятся и образуют связи с параллельными волокнами. Большие клетки-зерна оказывают угнетающее влияние на активность клеток-зерен.

**Афферентные волокна** коры мозжечка включают моховидные (мшистые) и лазающие.

**Моховидные (мшистые) волокна** мозжечка проходят в составе спинно- и мостомозжечковых путей и, разветвляясь, заканчиваются расширениями (розетками) в особых контактных зонах - клубочках мозжечка, образуя синаптические контакты с дендритами клеток-зерен, на которых оканчиваются также и аксоны больших клеток-зерен. Клубочки мозжечка снаружи не полностью окружены плоскими отростками астроцитов.

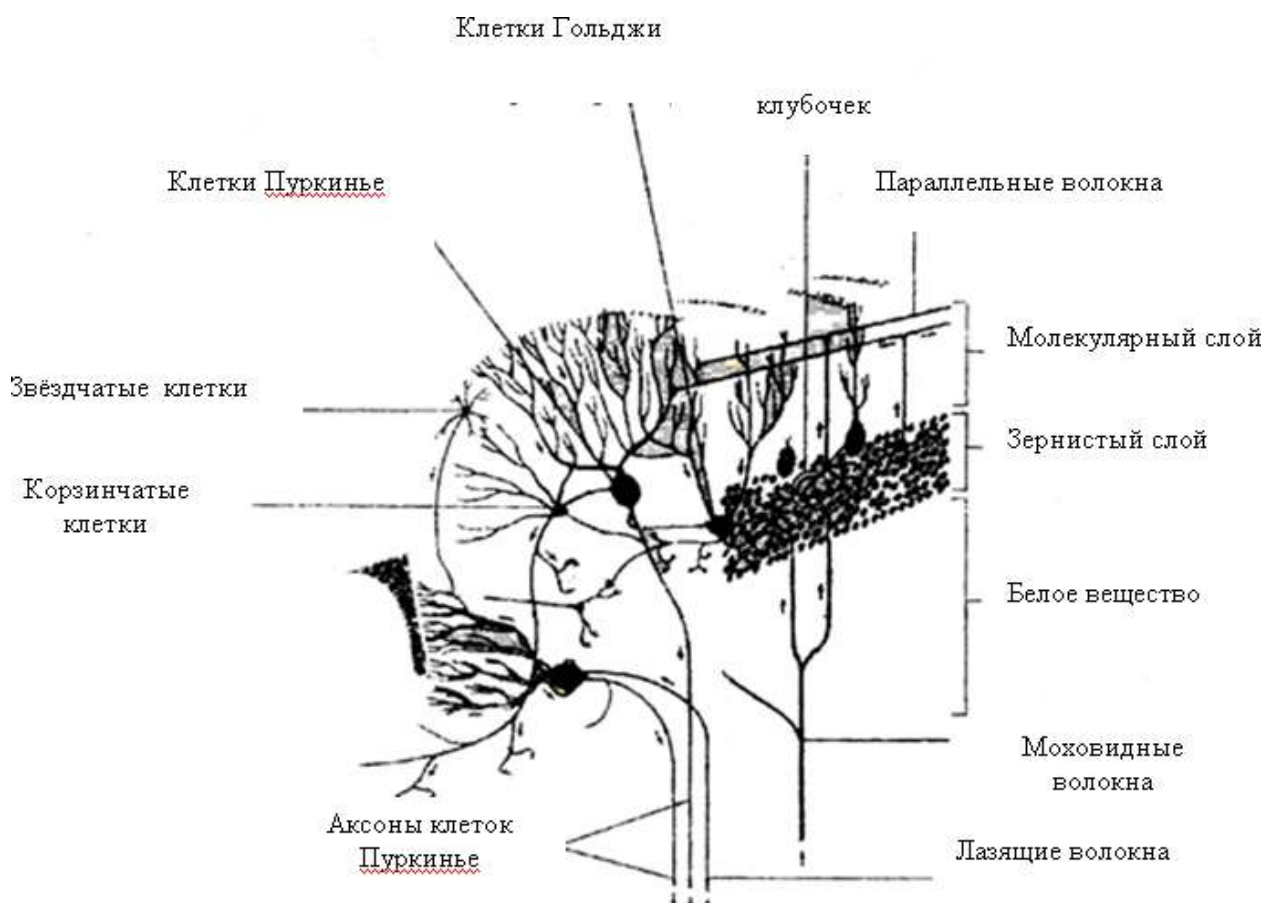
**Лазающие (лиановидные) волокна** мозжечка идут в составе оливомозжечковых путей и проникают в кору из белого вещества, проходя через зернистый слой до ганглионарного и стелясь по телам и дендритам клеток Пуркинье, на которых они заканчиваются возбуждающими синапсами. Коллатеральные ветки лазающих волокон образуют синапсы на других нейронах всех типов, включая клетки-зерна, клетки Гольджи, звездчатые и корзинчатые клетки. С каждой клеткой Пуркинье обычно контактирует одно лазающее волокно.

**Эфферентные волокна** коры мозжечка представлены аксонами клеток Пуркинье, которые в виде миелиновых волокон направляются в белое вещество и достигает глубоких ядер мозжечка и вестибулярного ядра, на нейронах которых они

образуют тормозные синапсы (клетки Пуркинье являются тормозными нейронами).

**Межнейронные связи** в коре мозжечка благодаря своему богатству обеспечивают переработку поступающей в нее разнообразной сенсорной информации(116-рис). Возбуждающие импульсы поступают в кору мозжечка по лазающим и моховидным волокнам. В первом случае возбуждение передается на дендриты клеток Пуркинье непосредственно, во втором - через клубочки мозжечка - на дендриты клеток-зерен и далее по их аксонам (параллельным волокнам). Последние образуют возбуждающие синапсы также на дендритах корзинчатых и звездчатых клеток и больших клеток-зерен. Аксоны корзинчатых клеток образуют тормозные синапсы

**116-рис. Схема строения мозжечка. Показаны межнейронные взаимосвязи**



**116 -рис**

на телах клеток Пуркинье, а аксоны звездчатых клеток на их дендритах. Аксоны больших зернистых клеток в клубочках

мозжечка образуют тормозные синапсы на дендритах клеток-зерен. Сформированные в коре мозжечка тормозные сигналы передаются с клеток Пуркинье на ядра мозжечка и вестибулярные ядра, а через них в конечном итоге контролируют активность нисходящих двигательных путей. В качестве основных медиаторов в возбуждающих синапсах используется глутамат и аспартат, в тормозных - гамма-аминомасляная кислота.

**Глиальные элементы** коры мозжечка обеспечивают функции нейронов, располагаются во всех ее слоях и весьма разнообразны; они включают олигодендроциты (участвуют в образовании миелиновых оболочек нервных волокон), астроциты, микроглию. Астроциты своими уплощенными на концах отростками образуют периваскулярные пограничные мембраны (компонент гемато-энцефалического барьера) и оболочки вокруг клубочков мозжечка. Особый тип астроцитов (клетки, или волокна Бергмана) располагаются вблизи тел клеток Пуркинье; их отростки охватывают тела нейронов и идут к поверхности молекулярного слоя, формируя поверхностную пограничную глиальную мембрану, окружают и поддерживают дендриты клеток Пуркинье

#### **6.1.5. Кора больших полушарий головного мозга**

Кора больших полушарий мозга представляет собой высший и наиболее сложно организованный нервный центр экранного типа, деятельность которого обеспечивает регуляцию разнообразных функций организма и сложные формы поведения.

Кора образована слоем серого вещества толщиной 3-5 мм на поверхности извилин (30 %) и в глубине борозд (70 %) общей площадью 1500-2500 см<sup>2</sup> при объеме около 300 см<sup>3</sup>. Серое вещество содержит нервные клетки (около 10-15 млрд), нервные волокна и клетки нейроглии (более 100 млрд). (107-рис)

На основании различий плотности расположения и строения клеток (цитеоархитектоники), хода волокон (миелоархитектоники) и функциональных особенностей различных участков коры в ней выделяют 52 нерезко разграниченные поля.

Нейроны коры - мультиполярные, различных размеров и форм, включают более 60 видов, среди которых выделены два основных типа: пирамидные и непиримидные.

**Пирамидные клетки** - специфический для коры полушарий тип нейронов; по разным оценкам, составляет 50-90 % всех нейроцитов коры. От апикального полюса их конусовидного (на срезах - треугольного) тела, который обращен к поверхности коры, отходит длинный (апикальный) покрытый шипиками дендрит, направляющийся в молекулярный слой коры, где он ветвится. От базальной и латеральных частей тела вглубь коры и в стороны от тела нейрона расходятся 5-16 более коротких боковых (латеральных) дендритов, которые, ветвясь, распространяются в пределах того же слоя, где находится тело клетки. От середины базальной поверхности тела отходит длинный и тонкий аксон, идущий в белое вещество, который на расстоянии 60-90 мкм начинает давать коллатерали. Размеры пирамидных нейронов варьируются от 10 до 140 мкм; различают гигантские, крупные, средние и малые пирамидные клетки.

**Непиримидные клетки** располагаются практически во всех слоях коры, воспринимая поступающие афферентные сигналы, а их аксоны распространяются в пределах самой коры, передавая импульсы на пирамидные нейроны. Эти клетки весьма разнообразны и преимущественно являются разновидностями звездчатых клеток. Они включают шипиковые, звездчатые, корзинчатые, аксоаксональные клетки, клетки-"канделябры", клетки с двойным букетом дендритов, горизонтальные клетки Кахаля, клетки Мартинотти и другие. Основная функция непиримидных клеток - интеграция нейронных цепей внутри коры.

### **Цитоархитектоника коры** полушарий большого мозга

Нейроны коры располагаются нерезко разграниченными слоями (пластинками), которые обозначаются римскими цифрами и нумеруются снаружи внутрь(117-рис).

**I. Молекулярный слой** располагается под мягкой мозговой оболочкой; содержит сравнительно небольшое число мелких нейронов - горизонтальных клеток Кахаля с длинными ветвящимися дендритами, отходящими в горизонтальной плоскости от веретеновидного тела. Их аксоны участвуют в

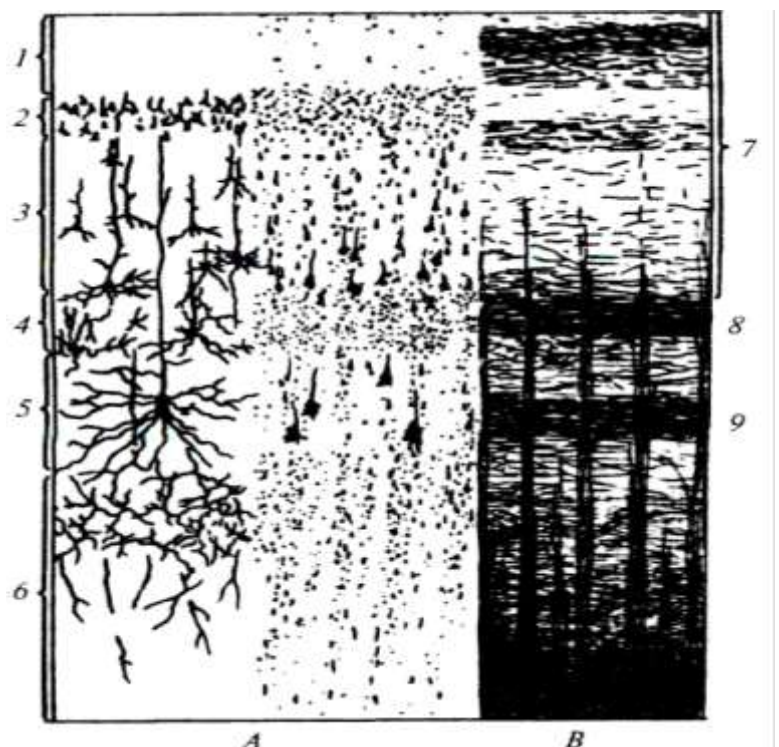
образовании тангенциального сплетения волокон этого слоя. В молекулярном слое имеются многочисленные дендриты, и аксоны клеток более глубоко расположенных слоев, образующих межнейронные связи.

**II. Наружный зернистый слой** образован многочисленными мелкими пирамидными и звездчатыми клетками, дендриты которых ветвятся и поднимаются в молекулярный слой, а аксоны либо уходят в белое вещество, либо образуют дуги и также направляются в молекулярный слой.

**III. Пирамидный слой** значительно варьирует по ширине и максимально выражен в ассоциативных и сенсомоторных областях коры. В нем преобладают пирамидные клетки, размеры которых увеличиваются вглубь слоя от мелких до крупных. Апикальные дендриты пирамидных клеток направляются в молекулярный слой, а латеральные образуют синапсы с клетками данного слоя. Аксоны этих оканчиваются в пределах серого вещества или направляются в белое. Помимо пирамидных клеток, слой содержит разнообразные непиримидные нейроны. Слой выполняет преимущественно ассоциативные функции, связывая клетки как в пределах данного полушария, так и с противоположным полушарием.

**IV. Внутренний зернистый слой** широкий в зрительной и слуховой областях коры, а в сенсомоторной области практически отсутствует. Он образован мелкими пирамидными и звездчатыми клетками. В этом слое заканчивается основная часть таламических (шипиковых) афферентных волокон. Аксоны клеток этого слоя образуют связи с клетками выше- и нижележащих слоев коры.

**V. Ганглионарный слой** образован крупными, а в области моторной коры (прецентральной извилины) - гигантскими пирамидными клетками



(Беца). Апикальные дендриты пирамидных клеток достигают I слоя, образуя там вершечные букеты, латеральные дендриты распространяются в пределах того же слоя. Аксоны гигантских и крупных пирамидных клеток проецируются на ядра головного и спинного мозга, наиболее длинные из них в составе пирамидных путей достигают каудальных сегментов спинного мозга. В V слое сосредоточено большинство корковых проекционных эфферентов.

**117-рис. Цито- и миелоархитектоника коры полушарий  
большого мозга человека**

А-расположение клеток (цитоархитектоника)

Б-расположение волокон (миелоархитектоника)

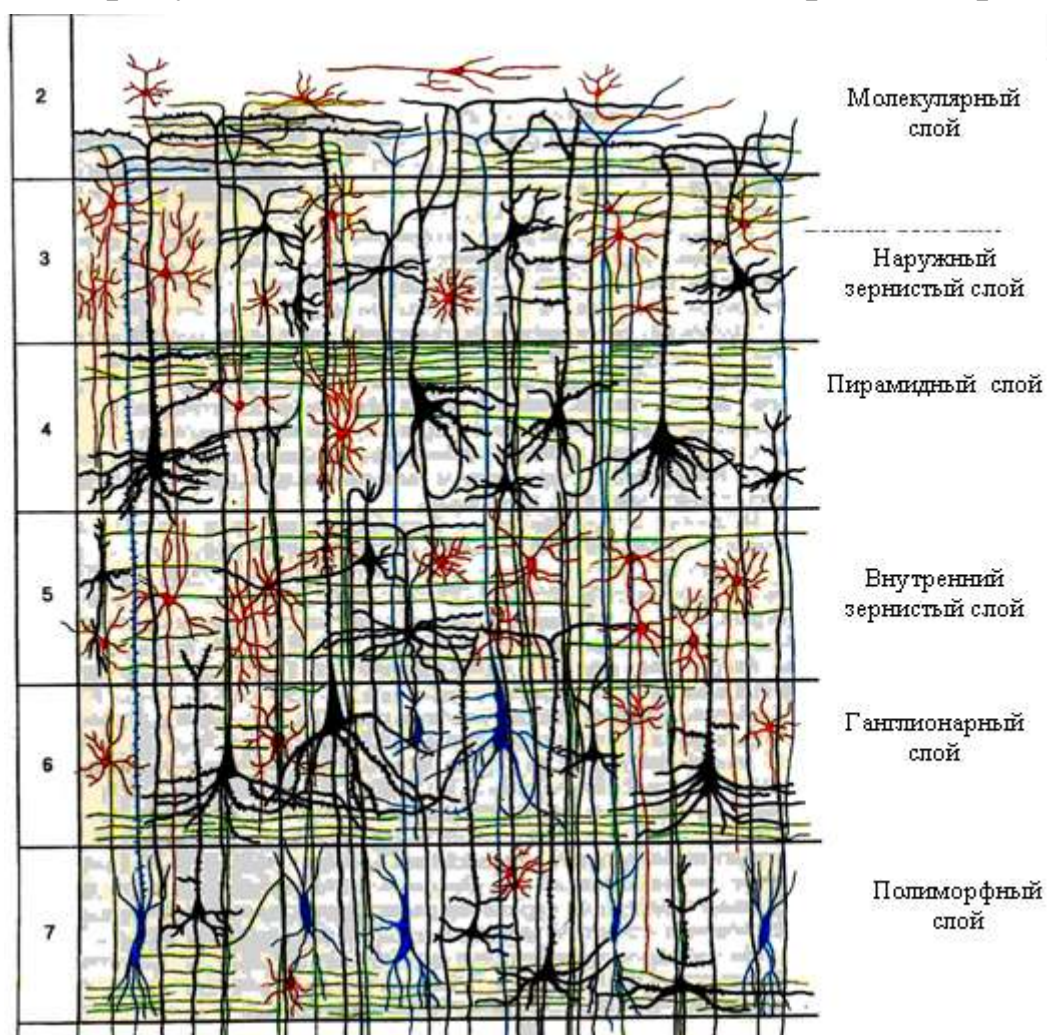
1,2,3,4,5,6-слои (пластинки коры)

7-наружный главный слой волокон

8-полоска внутренней зернистой пластинки

9- полоска внутренней пирамидной пластинки

**В 118-рисунке показаны взаимосвязи нейронов коры мозга**



## 118- рис.

**VI. Слой полиморфных клеток** образован разнообразными по форме нейронами (веретеновидными, звездчатыми, клетками Мартинотти). Наружные участки слоя содержат более крупные клетки, внутренние - более мелкие и редко расположенные. Аксоны этих клеток уходят в белое вещество в составе эфферентных путей, а дендриты проникают до молекулярного слоя. Аксоны мелких клеток Мартинотти поднимаются к поверхности коры и ветвятся в молекулярном слое.

Миелоархитектоника и организация коры

Нервные волокна коры полушарий большого мозга включают три группы: афферентные; ассоциативные и комиссуральные; эфферентные волокна.

**Афферентные волокна** в виде пучков в составе радиальных лучей приходят в кору от ниже расположенных отделов головного мозга, в частности, от зрительных бугров и коленчатых тел. Большая часть этих волокон заканчивается на уровне IV слоя.

**Ассоциативные и комиссуральные** волокна - внутрикорковые волокна, которые соединяют между собой различные области коры в том же или в другом полушариях, соответственно. Эти волокна образуют пучки, которые проходят параллельно поверхности коры в I слое (тангенциальные волокна), во II слое (полоска Бехтерева), в IV слое (наружная полоска Байярже) и в V слое (внутренняя полоска Байярже). Последние две системы являются сплетениями, образованными конечными отделами афферентных волокон.

**Эфферентные волокна** связывают кору с подкорковыми образованиями. Эти волокна идут в нисходящем направлении в составе радиальных лучей (например, пирамидные пути).

**Типы строения коры больших полушарий**

В отдельных участках коры, связанных с выполнением разных функций, преобладает развитие тех или иных ее слоев, на основании чего различают **агранулярный и гранулярный** типы коры.

Агранулярный тип коры характерен для ее моторных центров и отличается наибольшим развитием III, V и VI слоев коры при слабом развитии II и IV (зернистых) слоев. Такие участки коры служат источниками нисходящих проводящих путей центральной нервной системы.

Гранулярный тип коры характерен для областей расположения чувствительных корковых центров. Он отличается слабым развитием слоев, содержащих пирамидные клетки, при значительной выраженности зернистых (II и IV) слоев.

Модульный принцип организации коры полушарий большого мозга

В коре полушарий большого мозга описаны повторяющиеся **блоки (модули) нейронов**, которые рассматриваются как ее морфофункциональные единицы, способные к относительно автономной деятельности. Они имеют форму цилиндров, или колонок, диаметром 200-300 мкм (по некоторым данным, до 500 мкм и более), проходящих вертикально через всю толщу коры. В коре большого мозга человека имеется около 2-3 млн таких колонок, каждая содержит примерно **5000 нейронов**. Внутри колонки выделяют также более мелкие мини-колонки, включающие структуры, непосредственно окружающие апикальные дендриты пирамидных клеток.

Колонка включает в себя следующие структуры:

- **афферентные пути;**
- **систему локальных связей;**
- **эфферентные пути.**

**Афферентные пути.** В центре колонки проходят примерно 100 возбуждающих кортико-кортикальных волокон - аксонов пирамидных клеток других колонок данного и противоположного полушарий. Они образуют окончания во всех слоях колонки (в том числе на клетках Мартинотти, шипиковых звездчатых клетках, латеральных дендритах пирамидных клеток) и проходят до I слоя, где образуют ветви, уходящие за ее пределы.

**Специфические афферентные** импульсы по таламокортикальным волокнам поступают на тела и дендриты пирамидных клеток и на шипиковые звездчатые клетки IV слоя (последние по своим аксонам передают их на апикальные и базальные дендриты пирамидных клеток).

**Система локальных связей** формируется вставочными нейронами колонки, которые включают более десятка типов клеток. Часть из них обладает тормозной функцией и регулирует преимущественно активность пирамидных клеток.

**Эфферентные пути.** Аксоны средних пирамидных клеток III слоя колонки устанавливают связи преимущественно с соседними колонками и колонками противоположного полушария, а аксоны крупных и гигантских пирамидных клеток V слоя, помимо этого, направляются в подкорковые центры, образуя вместе с аксонами веретеновидных клеток VI слоя систему эфферентных волокон коры.

**Белое вещество** головного мозга представлено пучками нервных волокон, которые поднимаются к серому веществу коры из ствола мозга и спускаются к стволу мозга от корковых центров серого вещества.

### **Глия головного мозга**

Головной мозг содержит все виды макроглии (астроцитарную, эпендимную и олигодендроглию), а также микроглию.

Астроцитарная глия обеспечивает микроокружение нейронов, выполняет опорную и трофическую функции в сером и белом веществе, участвует в метаболизме нейромедиаторов. Астроциты уплощенными пластинчатыми концевыми участками своих отростков образуют три вида пограничных глиальных мембран:

периваскулярные;  
поверхностную;  
субэпендимальную.

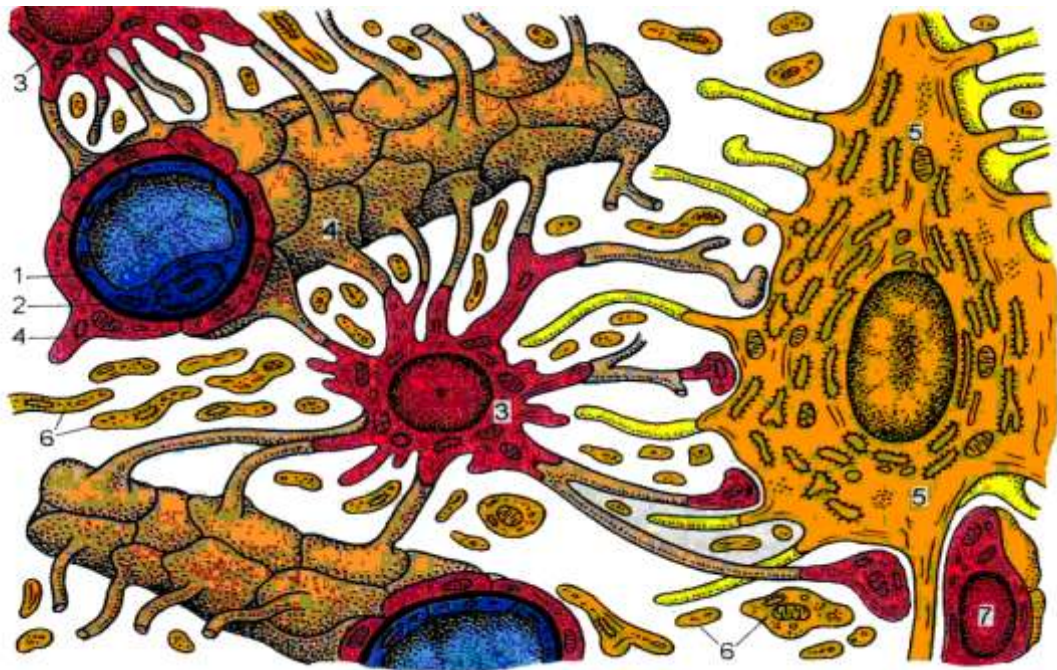
### **Гемато-энцефалический барьер**

Периваскулярные пограничные мембраны окружают капилляры головного мозга и входят в состав гемато-энцефалического барьера, отделяющего нейроны центральной нервной системы от крови и тканей внутренней среды. Гемато-энцефалический барьер препятствует проникновению в центральную нервную систему

переносимых кровью токсических веществ, нейромедиаторов, гормонов, антибиотиков (что затрудняет лечение инфекционных поражений мозга и его оболочек), поддерживает электролитный баланс мозга, обеспечивает избирательный транспорт ряда веществ (глюкозы, аминокислот) из крови в мозг.

Гемато-энцефалический барьер включает в себя следующие компоненты:

- эндотелий кровеносных капилляров (с непрерывной выстилкой) - главный компонент гемато-энцефалического барьера. Его клетки связаны мощными плотными соединениями, образование которых индуцируется контактом с астроцитами. Эндотелий препятствует переносу одних веществ, содержит специфические транспортные системы для других и метаболически изменяет третьи, превращая их в соединения, неспособные проникнуть в мозг;
- базальную мембрану капилляров;
- периваскулярную пограничную глиальную мембрану из отростков астроцитов(119-рис).



**119-рис. Строение гематоэнцефалического барьера**

1-эндотелий гемокapилляра. 2- базальная мембрана.

3-телo астроцита 4-пластинчатые окончания отростков астроцитов.

5-нейрон.6-отростки нейронов (нейропилы) 7- олигодендроглиoцит.

Поверхностная пограничная глиальная мембрана (краевая глия) мозга, расположена под мягкой мозговой оболочкой, образует наружную границу головного и спинного мозга, отделяя ткани центральной нервной системы от мозговых оболочек.

Субэпендимальная (перивентрикулярная) пограничная глиальная мембрана располагается под слоем эпендимы и входит в состав нейро-ликворного барьера, который отделяет нейроны от спинномозговой жидкости, называемой также ликвором. Этот барьер представлен эпендимной глией, ее базальной мембраной (присутствует не везде) и отростки астроцитов.

Эпендимная глия образует выстилку желудочков головного мозга и входит в состав гематоликворного барьера (между кровью и спинномозговой жидкости).

**Олигодендроглия** встречается в сером и белом веществе; она обеспечивает барьерную функцию, участвует в формировании миелиновых оболочек нервных волокон, регулирует метаболизм нейронов, захватывает нейромедиаторы.

**Микроглия** – специализированные макрофаги центральной нервной системы, обладающие значительной подвижностью. Активируется при воспалительных и дегенеративных заболеваниях. Выполняет в центральной нервной системе роль антиген-представляющих дендритных клеток.

#### **4. Строение и функции желудочков мозга**

Желудочки головного мозга – система анастомозирующих полостей, сообщающихся с центральным каналом спинного мозга и субарахноидальным пространством, содержащих спинномозговую жидкость и выстланных однослойным пластом клеток эпендимой глии низкопризматической или кубической формы с микроворсинками и ресничками на апикальной поверхности. В отдельных участках эпендимоциты обладают специфическими структурно-функциональными особенностями и принимают участие в выработке спинномозговой жидкости и химической сигнализации.

**Сосудистые сплетения** желудочков головного мозга – структуры в области крыши III и IV желудочков, а также части стенок боковых желудочков, которые обеспечивают выработку 70-90 % спинномозговой жидкости (10-30 % вырабатываются тканями центральной нервной системы и выделяются эпендимой вне области сосудистых сплетений). Они образованы ветвящимися выпячиваниями мягкой мозговой оболочки, которые вдаются в просвет желудочков и покрыты особыми кубическими хороидными эпендимоцитами.

Хороидные эпендимоциты содержат большое количество митохондрий, умеренно развитый синтетический аппарат, многочисленные пузырьки и лизосомы. Их выпуклая апикальная поверхность покрыта многочисленными микроворсинками, латеральные формируют интердигитации и связаны комплексами соединений, а базальная образует переплетающиеся выросты (базальный лабиринт). По поверхности эпендимы сосудистых сплетений перемещаются уплощенные отростчатые клетки Кольмера с хорошо развитым лизосомальным аппаратом, которые, очевидно, являются макрофагами. Слой эпендимоцитов располагается на базальной мембране, отделяющей его от подлежащей рыхлой волокнистой соединительной ткани мягкой мозговой оболочки, в которой находятся многочисленные фенестрированные капилляры и встречаются слоистые обызвествленные тельца (конкреции). Избирательная ультрафильтрация компонентов плазмы крови с образованием спинномозговой жидкости происходит из капилляров в просвет желудочков через гемато-ликворный барьер. Установлено, что клетки эпендимы способны также секретировать некоторые белки в спинномозговой жидкости и частично поглощать вещества из спинномозговой жидкости (очищая ее от продуктов метаболизма мозга, лекарств, в частности, антибиотиков).

**Гемато-ликворный барьер включает в себя:**

- цитоплазму фенестрированных эндотелиальных клеток капилляров;
- базальную мембрану эндотелия капилляров;
- перикапиллярное пространство - широкое, содержащее рыхлую волокнистую соединительную ткань мягкой мозговой оболочки с большим количеством макрофагов;

- базальную мембрану эпендимы;
- слой хороидных эпендимных клеток.

**Спинномозговая жидкость** циркулирует в субарахноидальном пространстве желудочках головного мозга и центральном канале спинного мозга. Ее общий объем у взрослого составляет 140-150 мл. Она вырабатывается в количестве 500 мл в сутки, полностью обновляясь каждые 4-7 ч и по составу отличается от сыворотки крови – в ней резко снижено содержание белка и повышены концентрации натрия, калия и хлора. Спинномозговая жидкость содержит отдельные лимфоциты (не более 5 клеток на 1 мл). Всасывание компонентов спинномозговой жидкости в кровь происходит в области ворсинок паутинного сплетения, вдающихся в расширенные субдуральные пространства по средней линии головного мозга; в незначительной части оно осуществляется эпендимой сосудистых сплетений. Нарушение нормального оттока и всасывания спинномозговой жидкости приводит к развитию гидроцефалии (характеризуется расширением желудочков и сдавлением мозга, а во внутриутробном периоде и раннем детстве – до закрытия швов черепа также увеличением размеров головы).

#### **Функции спинномозговой жидкости:**

- защитная (амортизация ударов и сотрясений мозга);
  - образование гидростатической оболочки вокруг мозга и его нервных корешков и сосудов, которые свободно взвешены в окружающей их спинномозговой жидкости (в силу небольшого различия плотности спинномозговой жидкости и тканей мозга), благодаря этому уменьшается натяжение корешков и сосудов;
  - создание оптимальной жидкой среды, окружающей органы центральной нервной системы, в частности, поддержание постоянства ионного состава, обеспечивающего нормальную активность нейронов и глии;
  - удаление метаболитов, выделяемых тканями мозга;
- интегративная - благодаря переносу гормонов и других биологически активных веществ.

**Танцициты** - специализированные клетки эпендимы в латеральных участках стенки III желудочка, инфундибулярного кармана и срединного возвышения, которые обеспечивают связь между спинномозговой жидкостью в просвете желудочков мозга и кровью. Они имеют кубическую или призматическую форму, их

апикальная поверхность покрыта микроворсинками и отдельными ресничками, а от базальной отходит длинный отросток, оканчивающийся пластинчатым расширением на кровеносном капилляре. Танициты поглощают из спинномозговой жидкости и транспортируют их по своему отростку в просвет сосудов.

### **Мозговые оболочки**

Головной мозг защищен костями черепа, а спинной - позвонками и межпозвоновыми дисками; они окружены тремя мозговыми оболочками (снаружи внутрь):

**твердой; паутинной; мягкой**, которые фиксируют эти органы в черепе и позвоночном канале и выполняют защитную, амортизирующую функции, обеспечивают выработку и всасывание спинномозговой жидкости.

**Твердая мозговая оболочка** (dura mater) образована плотной волокнистой соединительной тканью с высоким содержанием эластических волокон. В позвоночном канале между ней и телами позвонков имеется эпидуральное пространство, заполненное рыхлой волокнистой соединительной тканью, богатой жировыми клетками, и содержащее многочисленные кровеносные сосуды. Твердая оболочка головного мозга плотно сращена с надкостницей костей черепа, эпидуральное пространство отсутствует. Со стороны, обращенной к паутинной оболочке, она покрыта пластом плоских глиальных клеток (менинготелием). Твердая оболочка головного мозга образует ряд отростков, которые проникают между частями мозга, отделяя их друг от друга. Между ее складками имеются выстланные эндотелием пространства, заполненные венозной кровью - синусы (пазухи) твердой мозговой оболочки.

**Паутинная мозговая оболочка** (arachnoidea) неплотно прилежит к твердой мозговой оболочке, от которой ее отделяет узкое субдуральное пространство, содержащее небольшое количество тканевой жидкости отличной от спинномозговой жидкости. Паутинная оболочка образована соединительной тканью с высоким содержанием фибробластов; между ней и мягкой мозговой оболочкой располагается заполненное спинномозговой жидкостью широкое субарахноидальное пространство, которое пересекают многочисленные тонкие ветвящиеся соединительнотканые тяжи (трабекулы), отходящие от паутинной оболочки и вплетающиеся в мягкую мозговую оболочку. В этом пространстве проходят крупные кровеносные сосуды, ветви которых питают мозг. На

поверхностях, обращенных в субдуральное и субарахноидальное пространство, паутинная оболочка выстлана слоем плоских глиальных клеток, покрывающим и трабекулы.

Ворсинки паутинной оболочки - (наиболее крупные из них - пахионовы грануляции - видны макроскопически) служат участками, через которые вещества из спинномозговой жидкости возвращаются в кровь. Они представляют собой бессосудистые выросты паутинной оболочки головного мозга грибовидной формы, содержащие сеть щелевидных пространств и выпячивающиеся в просвет синусов твердой мозговой оболочки. В них спинномозговая жидкость отделяется от крови слоем глиальных клеток и эндотелием синуса. Количество и размеры этих ворсинок увеличиваются с возрастом.

**Мягкая мозговая оболочка** (pia mater), образованная тонким слоем соединительной ткани с высоким содержанием мелких сосудов и нервных волокон, непосредственно покрывает поверхность мозга, повторяя его рельеф и проникая в борозды. На обеих поверхностях (обращенной в субарахноидальное пространство и прилежащей к тканям мозга) она покрыта менинготелием. Мягкая мозговая оболочка окружает сосуды, проникающие в мозг, образуя вокруг них периваскулярную павильную мембрану, которая в дальнейшем (по мере уменьшения калибра сосуда) сменяется периваскулярной пограничной глиальной мембраной, образованной астроцитами. От тканей центральной нервной системы мягкая мозговая оболочка отделяется наружной пограничной глиальной мембраной и базальной мембраной, образуемыми астроцитами.

В области крыши III и IV желудочков, и некоторых участков стенки боковых желудочков головного мозга мягкая мозговая оболочка совместно с эпендимой принимает участие в образовании сосудистых сплетений, вырабатывающих спинномозговую жидкость.

**Клиническое значение.** При черепно-мозговых травмах в результате повреждения сосудов кровь может скапливаться под надкостницей (эпидуральная гематома), в субдуральном пространстве (субдуральная гематома). Разрыв стенки сосудов, проходящих по поверхности мозга, вызывает кровотечение в

субарахноидальное пространство с появлением крови в спинномозговую жидкость. Оболочки мозга нередко поражаются инфекционными процессами (менингитами), которые могут осложняться образованием спаек в субарахноидальном пространстве с нарушением оттока спинномозговой жидкости и развитием гидроцефалии. Менинготелий часто становится источником развития доброкачественной опухоли.

### **Опухоли нервной системы**

Фактически все клетки нервной ткани могут давать начало опухолям. Из глиальных клеток образуются **глиомы**, незрелые нервные клетки дают **медуллобластомы**, а шванновские клетки **шванномы**. Поскольку нейроны у взрослых не делятся, они не образуют опухолей.

## **VI.2. Органы чувств**

### **VI.2.1.Общая характеристика**

Сенсорная система обеспечивает восприятие организмом информации о состоянии внешней и внутренней среды, а также ее обработку и трансформацию в ощущения. Все эти функции осуществляются анализаторами и их **периферическими отделами - органами чувств**.

Анализаторы - это сложные структурно-функциональные системы, связывающие центральную нервную систему с внешней и внутренней средой. Они являются афферентной частью рефлекторных дуг. Каждый анализатор состоит из трех частей: периферической, в которой происходит восприятие раздражения; промежуточной или кондуктивной, представленной проводящими путями и подкорковыми образованиями; центральной, образованной участком коры головного мозга, где идет анализ информации и синтез ощущения; Органы чувств являются периферическими частями анализаторов.

Выделяют три типа органов чувств:

**I тип** образован органами, развивающимися из нейроэктодермы. Рецепторные клетки в этих органах являются нервными клетками и называются первичночувствующими (первичночувствующие рецепторы). Такими органами являются органы зрения и обоняния; **II тип** органов чувств представлен органами слуха, равновесия, вкуса. В этих органах раздражения воспринимают эпителиальные

клетки, которые называются сенсоэпителиальными, развивающиеся из кожной эктодермы. Сенсоэпителиальные клетки называются вторичночувствующими (вторичночувствующие рецепторы). С ними контактируют дендриты чувствительных нервных клеток, которые передают воспринятое раздражение на свой нейрон;

**III тип** органов чувств представлен инкапсулированными и неинкапсулированными нервными окончаниями. Их строение, как правило, не имеет органного принципа (исключение - инкапсулированные нервные окончания). Все они являются дендритами нейронов чувствительных ганглиев.

### **VI.2.2. Орган слуха и равновесие**

В состав органа слуха и равновесия входит: **наружное; среднее; внутреннее ухо**, которые воспринимают звуковые, гравитационные, вибрационные стимулы, а также линейные и угловые ускорения.

**Наружное ухо** состоит из: раковины; наружного слухового прохода; барабанной перепонки.

**Ушная** раковина образована эластическим хрящом, покрытым кожей.

**Наружный** слуховой проход также представлен эластической хрящевой тканью, являющейся продолжением хряща ушной раковины и переходящей в костную ткань височной кости. Он выстлан кожей со щетинистыми волосами и серными (церуминозными) железами, продуцирующими ушную серу. В коже слухового прохода содержатся также сальные железы.

**Барабанная** перепонка состоит из двух слоев коллагеновых волокон, наружный слой радиальный, внутренний - циркулярный и расположенных между ними фибробластов. Снаружи покрыта тонким эпидермисом, изнутри - слизистой оболочкой с однослойным плоским эпителием. С барабанной перепонкой с помощью ручки сращен молоточек - одна из слуховых косточек.

**Среднее ухо** состоит из: барабанной полости; слуховых косточек; слуховой трубы.

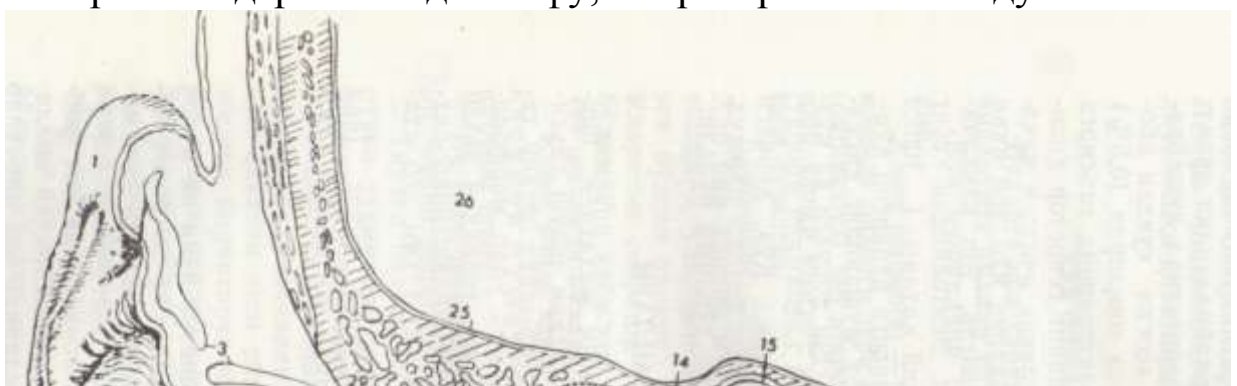
**Барабанная** полость покрыта однослойным плоским или кубическим эпителием. Эпителий лежит на базальной мембране, а последняя на тонкой собственной пластинке, плотно связанной с надкостницей. На медиальной стенке барабанной полости,

образованной костной стенкой внутреннего уха, имеются 2 отверстия или окна: овальное и круглое. Овальное окно закрывается основанием стремечка. Оно отделяет барабанную полость от вестибулярной лестницы улитки. Круглое окно закрыто волокнистой мембраной и отделяет барабанную полость от барабанной лестницы улитки.

**Слуховые косточки** - молоточек, наковальня и стремечко - образованы пластинчатой костной тканью, на суставных поверхностях покрытой гиалиновым хрящом. Снаружи косточки покрыты однослойным плоским эпителием. Они передают слуховые колебания от барабанной перепонки к овальному окну и барабанной лестнице. С косточками связаны мелкие поперечно-полосатые мышцы.

**Слуховая (евстахиева) труба** соединяет барабанную полость с носоглоткой. Образована костной стенкой, покрытой многорядным реснитчатым эпителием, лежащим на собственной пластинке. Собственная пластинка содержит простые слизистые железы, а также скопление лимфоидной ткани, образующей трубные миндалины. Через трубу регулируется давление воздуха в барабанной полости. Глоточное отверстие трубы закрыто и открывается только при глотании, что уравнивает давление на барабанную перепонку.

**Внутреннее ухо** располагается в пирамиде височной кости. Состоит из **костного** и расположенного в нем **перепончатого** лабиринта. **Костный лабиринт** - система полостей, которые включают в себя: преддверие, улитку, полукружные каналцы. В перепончатом лабиринте находятся рецепторные клетки органов слуха и равновесия. Они лежат в особых участках: рецепторные клетки органа слуха в спиральном (кортиевоу) органе (улитке), а рецепторные клетки органа равновесия в эллиптической мешочке (маточке), сферической мешочке (саккулюсе), а также в ампулярных гребешках полукружных каналцев. Перепончатый лабиринт содержит эндолимфу, а пространство между костным и

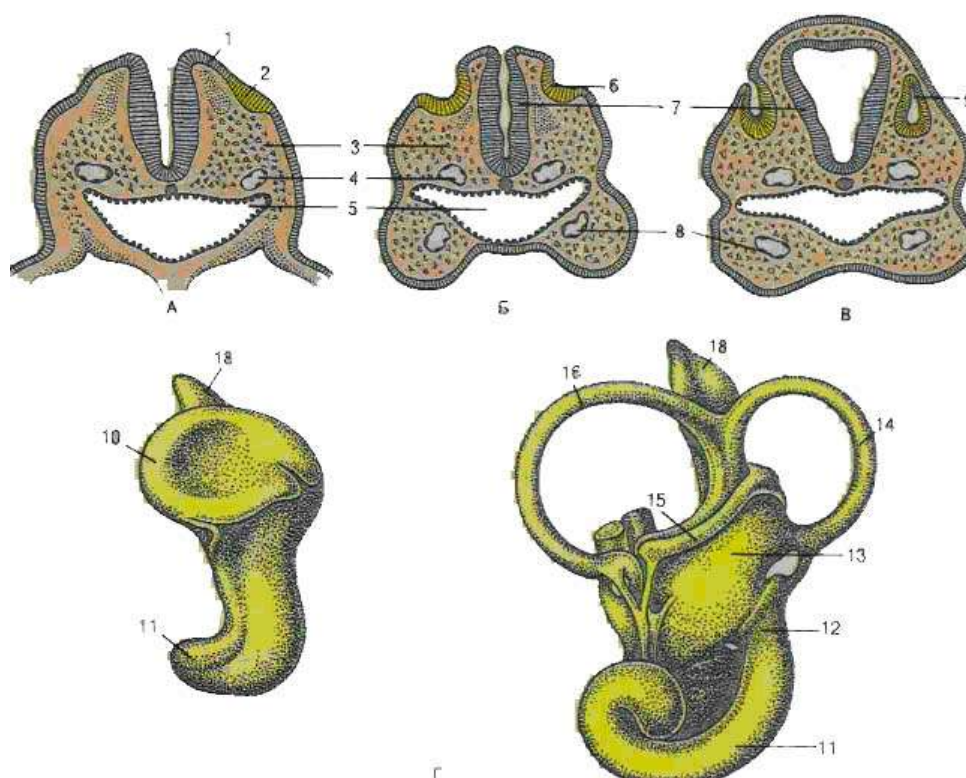


122-рис. Орган слуха. 1-ушная раковина. 2- ушной раковины. 3-хрящ. 4-наружный слуховой проход. 5-барабанная перепонка. 6-барабанная полость. 7-молоточек. 8-наковальня. 9-стремячко. 10-овальное окно. 11-лицевой нерв. 12-вестибулярная лестница. 13-маточка (с пятном). 14-боковой (горизонтальный) полукружный канал и ампулярные гребешки. 15- передний (вертикальный) полукружный канал и ампулярные гребешки. 16-задний (вертикальный) полукружный канал и ампулярные гребешки. 17-эндолимфатический проток. 18-мешочек. 19-пятно мешочка. 20-соединительный проток. 21-улитка. 22-улитковый канал. 23-круглое окно. 24-внутренняя слуховая кость. 25-твёрдое вещество. 26-краниальная полость. 27-слуховая труба (Евстахиева труба). 28-околоушная железа. 29-височная кость.

**Развитие.** Перепончатый лабиринт, в котором находятся орган слуха и равновесия, образуется из эктодермы. При этом по бокам тела зародыша в области головы образуются парные утолщения эктодермы - плакоды. Они впячиваются в мезенхиму и превращаются в слуховые пузырьки

Каждый пузырек выстлан многорядным эпителием и заполнен эндолимфой. Затем пузырьки делятся на 2 части: вестибулярную (маточку с полукружными каналами) и мешочек с улитковым каналом. Позднее улитка увеличивается в размерах и отделяется от мешочка. Внутренняя выстилка пузырьков дифференцируется под влиянием слухового ганглия.

Этот ганглий затем делится на 2 части: вестибулярный ганглий и спиральный (улитковый) ганглий. В определенных участках маточки, мешочка, ампул полукружных каналов, улитки образуются рецепторные зоны, содержащие чувствительные (сенсоэпителиальные) клетки(121-рис). Эти клетки специализируются на выполнении рецепции звуковых, гравитационных, вибрационных раздражителей



### **121-рис. Развитие внутреннего уха.**

А-развитие слуховой площадки.  
(стадия 9 сомитов).

Б-образование слуховой ямки (стадия 16 сомитов).

В-развитие слухового пузыря (стадия 30 сомитов).

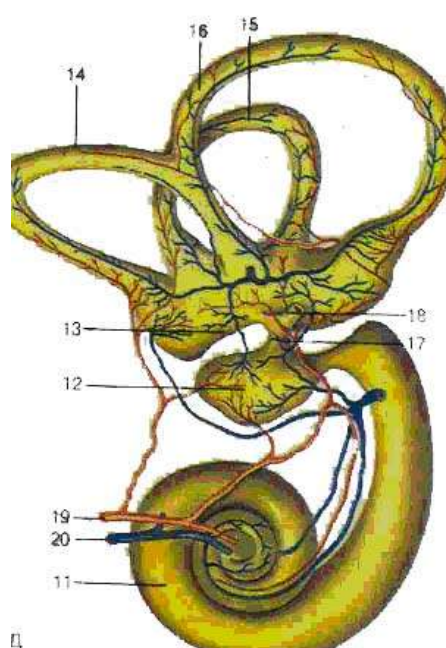
Г-развитие перепончатого лабиринта.  
Д- развитый перепончатый лабиринт  
правого уха.

1-эктодерма. 2-плакода. 3-мезодерма.

4-дорзальная аорта. 5,6- глотка.

7-мозговой пузырь. 8-вентральная

аорта. 9-слуховой пузырёк. 10-начало



развития вестибули. 11-улитка. 12-сферический пузырёк. 13-эллиптический мешок. 14-верхний продольный полукружный канал. 15-наружный горизонтальный полукружный канал. 16-задний полукружный канал. 17-межмешковый канал. 18-эндоплазматический канал. 19-артерия. 20-вена

### **Орган слуха**

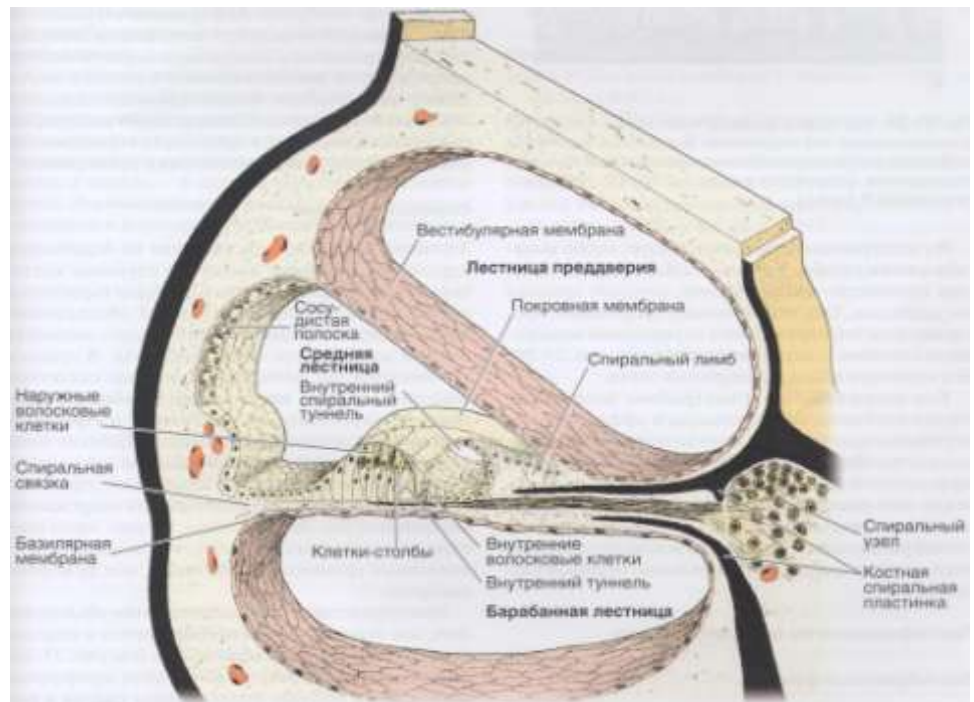
Орган слуха располагается в улитковом канале перепончатого лабиринта по всей его длине. На поперечном срезе этот канал имеет форму треугольника, обращенного к центральному костному стержню улитки. Улитковый канал имеет длину около 3,5 см, делает по спирали 2,5 витка вокруг центрального костного стержня и слепо заканчивается на вершине. Канал заполнен эндолимфой. Снаружи от улиткового канала находятся пространства, заполненные перилимфой. Эти пространства называются лестницами. Сверху лежит вестибулярная лестница, снизу - барабанная. Вестибулярная лестница отделяется от барабанной полости овальным окном, куда вставлено основание стремечка, а барабанная лестница отделяется от барабанной полости круглым окном. Обе лестницы и улитковый канал окружены костью костной улитки.

**Стенка улиткового канала**, обращенная к вестибулярной лестнице, называется вестибулярной мембраной. Эта мембрана состоит из соединительнотканной пластинки, покрытой с обеих сторон однослойным плоским эпителием. Боковая стенка улиткового канала образована спиральной связкой, на которой лежит сосудистая полоска - многорядный эпителий с кровеносными капиллярами. Сосудистая полоска продуцирует эндолимфу, обеспечивает транспорт к кортиеву органу питательных веществ и кислорода, поддерживает ионный состав эндолимфы, необходимый для нормальной функции волосковых клеток.

Стенка улиткового канала, лежащая над барабанной лестницей, имеет сложное строение. На ней находится рецепторный аппарат - Кортиев орган. Основу этой стенки составляет базилярная мембрана, покрытая со стороны барабанной лестницы плоским эпителием. Базилярная мембрана состоит из тонких коллагеновых волокон слуховых струн. Эти струны натянуты между спиральной

костной пластинкой, отходящей от модиолуса улитки, и спиральной связки, лежащей на наружной стенке улитки. Их длина неодинакова: у основания улитки они короче (100 мкм), а на вершине в 5 раз длиннее. Базилярная мембрана со стороны улиткового канала покрыта пограничной базальной мембраной, на которой лежит спиральный Кортиев орган. Он образован рецепторными и опорными клетками разной формы (122-рис).

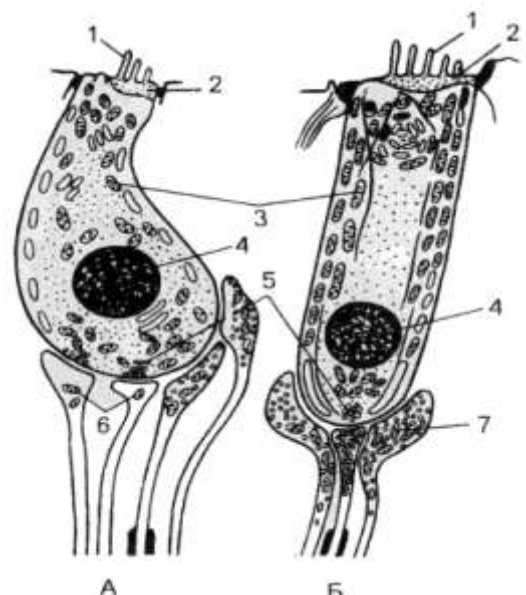
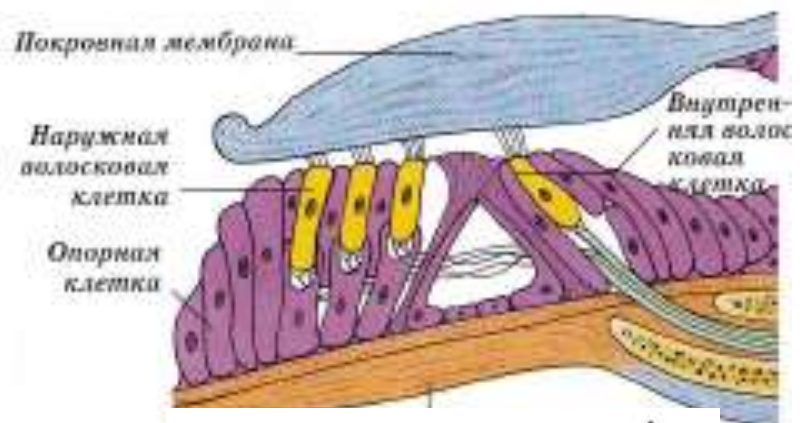
122-рис. Строение улитки.



Рецепторные клетки делятся на:

- внутренние;
- наружные волосковые клетки (123-рис).

Внутренние клетки имеют грушевидную форму. Их ядра лежат в расширенной нижней части. На поверхности суженной апикальной части есть кутикула и проходящие через нее 30-60 коротких стереоцилий, расположенных линейно в три ряда. Волоски неподвижны. Общее количество внутренних



волосковых клеток составляет около 3500. Они лежат в один ряд вдоль всего спирального органа. Внутренние волосковые клетки лежат в углублениях на поверхности внутренних опорных фаланговых клеток.

**123-рис.(А)внутренний и (Б) внешний волосковые сенсорные эпителиоциты**

1-волоски 2-кутикула

3-митохондрии 4-ядра

5-синаптические пузырьки рецепторных клетках 6-светлые нервные окончания 7-тёмные нервные окончания

Наружные волосковые клетки имеют цилиндрическую форму. На апикальной поверхности этих клеток также имеется кутикула, через которую проходят стереоцилии. Они лежат в несколько рядов. Их количество на каждой клетке около 70. Своими вершинами стереоцилии прикрепляются к внутренней поверхности покровной (текториальной) мембраны. Эта мембрана нависает над спиральным органом и образуется путем голокриновой секреции клеток лимба, от которого она отходит. Наружные волосковые клетки лежат в виде трех параллельных рядов по всей длине спирального органа. В них обнаруживается большое количество актиновых и миозиновых филаментов, которые встроены в кутикулу. Хорошо развиты митохондрии, а также гладкая эндоплазматическая сеть.

Различна и иннервация двух видов волосковых клеток. Внутренние волосковые клетки получают в основном чувствительную иннервацию, тогда как к наружным подходят в основном эфферентные нервные волокна. Количество наружных волосковых клеток составляет 12 000-19 000. Они воспринимают звуки большей интенсивности, а внутренние могут воспринимать и слабые звуки. В вершине улитки волосковые клетки принимают низкие, а в основании ее - высокие звуки. К наружным и внутренним волосковым клеткам подходят дендриты биполярных нейронов спирального ганглия, который лежит между губами спиральной костной пластинки.

**Опорные клетки** спирального органа различаются по строению. Есть несколько разновидностей этих клеток:  
- внутренние и наружные фаланговые;

- внутренние и наружные клетки-столбы;
- наружные и внутренние пограничные клетки Гензена;
- наружные поддерживающие клетки Клаудиуса и клетки Беттхера.

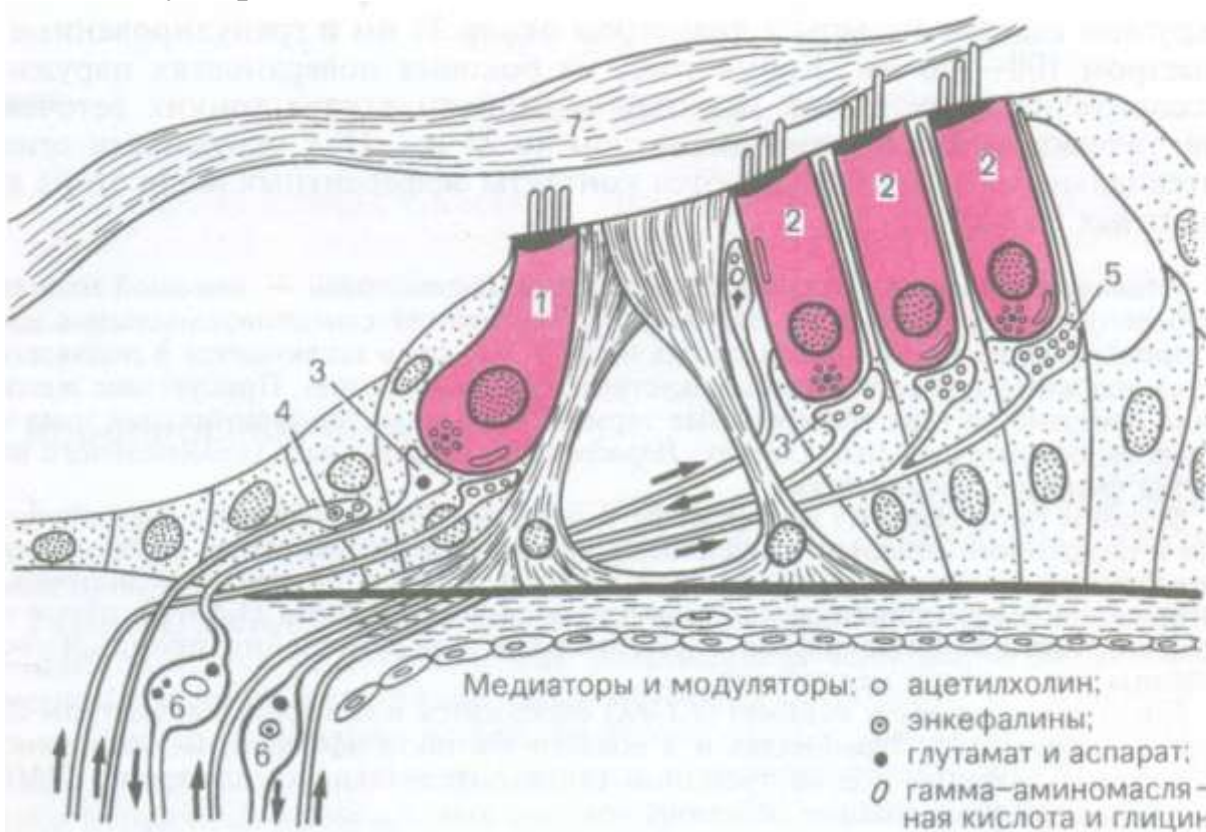
Название "фаланговые клетки" связано с тем, что они имеют тонкие пальцевидные отростки, которые отделяют друг от друга сенсорные клетки. Клетки-столбы имеют широкое основание, лежащее на базальной мембране, и узкие центральную и апикальную части. Последними наружные и внутренние клетки соединяются друг с другом, образуя треугольной формы туннель, через который к волосковым клеткам подходят дендриты чувствительных нейронов. Наружные и внутренние пограничные клетки Гензена лежат соответственно снаружи от наружных и внутри от внутренних фаланговых клеток. Поддерживающие клетки Клаудиуса находятся снаружи от наружных пограничных клеток Гензена и лежат на клетках Беттхера. Все эти клетки выполняют опорные функции. Клетки Беттхера лежат под клетками Клаудиуса, между ними и базальной мембраной.

**Спиральный ганглий** находится в основании спиральной костной пластинки, отходящей от модиолуса, которая разделяется на две губы, образуя полость для ганглия. Ганглий построен по общему принципу чувствительных ганглиев. В отличие от спинальных ганглиев его образуют биполярные чувствительные нейроны. Их дендриты через тоннель подходят к волосковым клеткам, образуя на них нейроэпителиальные синапсы. Аксоны биполярных клеток образуют улитковый нерв.

**Гистофизиология слуха.** Звуки определенной частоты воспринимаются наружным ухом и передаются через слуховые косточки и овальное окно перилимфе в барабанной и вестибулярной лестницах. При этом приходят в колебательные движения вестибулярная и базилярная мембраны, а следовательно, и эндолимфа. В результате движения эндолимфы смещаются волоски сенсорных клеток, так как они прикреплены к текториальной мембране. Это приводит к возбуждению волосковых клеток(124-рис), а через них - биполярных нейронов спирального ганглия, которые передают возбуждение в слуховые ядра ствола мозга, а затем в слуховую зону коры больших полушарий.

Нейронный состав анализаторов слуха и равновесия следующий:

- нейрон - биполярный нейрон спирального (орган слуха) или вестибулярного (орган равновесия) ганглиев;
- нейрон - вестибулярные ядра продолговатого мозга;
- нейрон в зрительном бугре, аксон его идет к нейронам коры полушарий.



**124-рис. Иннервация и медиаторное обеспечение спирального органа (схема). 1-внутренняя сенсоэпителиальная клетка.**

2-наружные сенсоэпителиальные клетки. 3-рецепторы на сенсоэпителиальных клетках. 4-эфферентные окончания на дендритах рецепторного нейрона. 5-эфферентные окончания на наружных сенсоэпителиальных клетках. 6-биполярные нейроны спирального узла. 7-покровная мембрана

## Орган равновесия

Орган равновесия состоит из сферического пузырька - мешочка или саккулюса, эллиптического пузырька маточки или утрикулуса и трех полукружных каналов. В месте соединения этих каналов с маточкой образуются расширения - ампулы. Мешочек соединяется с каналом улитки. В ампуле находятся рецепторные участки в виде гребешков или крист. В маточке и мешочке рецепторные участки имеют вид пятен или макул. В этих участках эпителий имеет особое строение, а вся остальная часть вестибулярного

перепончатого лабиринта выстлана однослойным плоским эпителием.

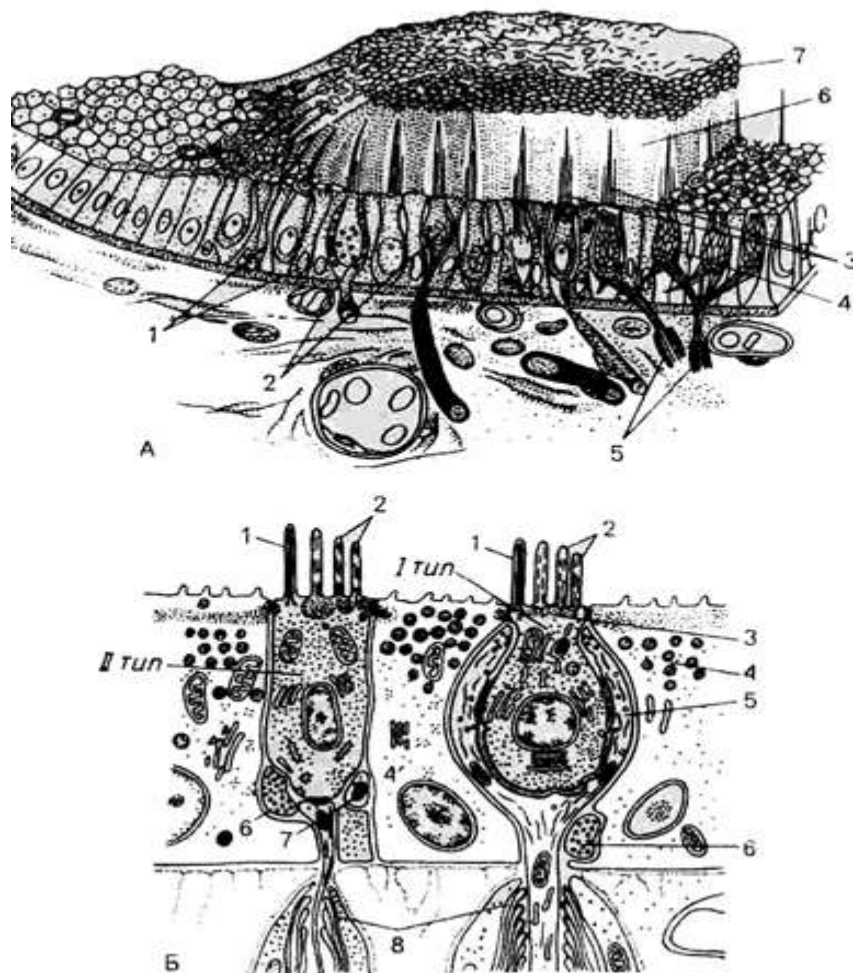
Эпителий макул состоит из 7000-9000 сенсорных волосковых эпителиоцитов и расположенных между ними опорных клеток. Над поверхностью эпителия находится имеющая студенистую консистенцию отолитовая мембрана, содержащая кристаллы углекислого кальция (отолиты или статоконии). В отолитовую мембрану вмонтированы волоски рецепторных клеток, которые при смещении мембраны изгибаются. При этом волосковые клетки возбуждаются и передают электрические импульсы на дендриты биполярных нейроцитов вестибулярного ганглия.

Различают два вида волосковых клеток:

**-грушевидные клетки** имеют широкое основание и узкую апикальную часть. На апикальной поверхности имеется кутикула с 60-80 неподвижными волосками - стереоцилиями. Кроме того, на поверхности клеток имеется и подвижный волосок - киноцилия, представляющая собой эксцентрично расположенную ресничку. К основанию каждой грушевидной клетки подходит нервное окончание в виде чаши - чашеобразное нервное окончание;

**-цилиндрические клетки** имеют призматическую форму, и на них оканчиваются нервные окончания дендритов **- биполярных клеток** точечного типа. В остальном строение этих клеток похоже на строение грушевидных(125-рис).

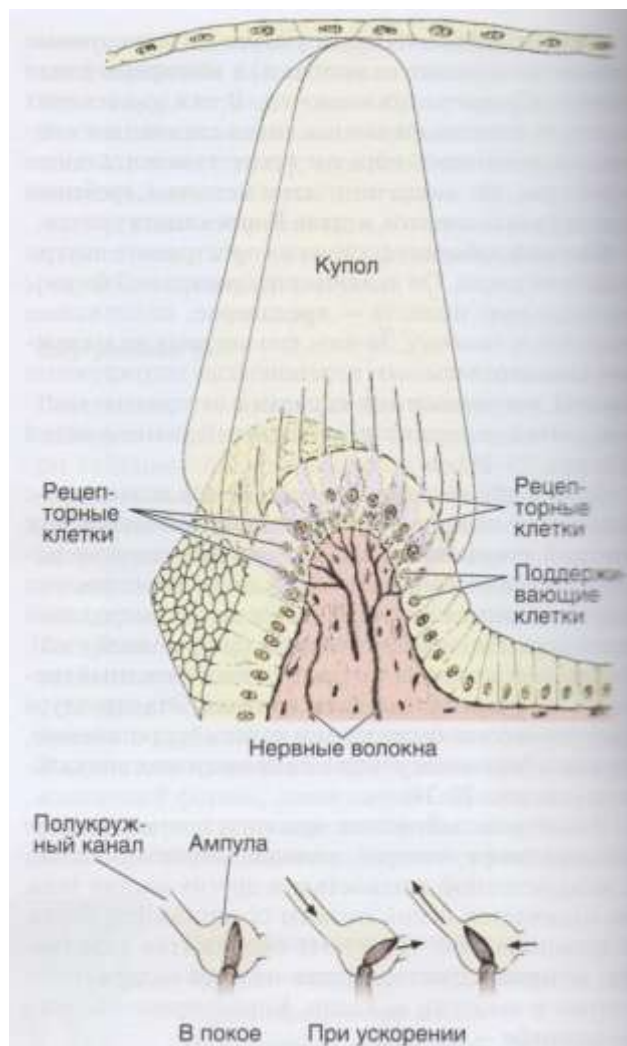
**125-рис. Макула.**  
А-строение на  
светооптическом



уровне 1-поддерживающие эпителиоциты. 2- сенсоэпителиальные клетки 3-волоски 4-нервные окончания 5-миелиновые нервные волокна 6-студенистая отолитовая мембрана 7-отолиты. Б-строение на ультрамикроскопическом уровне 1-киноцилия 2-стереоцилия 3-кутикула 4-поддерживающий эпителиоцит 5-чашевидное нервное окончание 6-эфферентное нервное окончание 7-афферентное нервное окончание 8- миелиновое нервное волокно (дендрит)

Также в макуле имеется третий вид клеток это **опорные клетки**, которые имеют призматическую форму и многочисленные микроворсинки на апикальной поверхности. Ее основной функцией является голокриновая секреция компонентов отолитовой мембраны. Морфологически пятна маточки и мешочка мало отличаются друг от друга. Тем не менее функция их различна. Пятно сферического мешочка воспринимает вибрационные колебания и земное притяжение (рецептор гравитации). Пятно маточки воспринимает только изменения вертикального положения тела по отношению к гравитационному полю Земли, то есть только рецептор гравитации.

Гребешки в ампулах полукружных каналов принципиально построены так же, как и пятна. В их составе имеются рецепторные волосковые (цилиндрические и грушевидные) и опорные клетки(126-рис). Общее число волосковых клеток равно 15 000-17 000. Вместо отолитовой мембраны здесь формируется желатинообразное вещество в



126-рис. Строение гребешка.

виде купола. Купол является продуктом голокриновой секреции опорных клеток, он в отличие от отолитовой мембраны не содержит отолитов. В купол погружены киноцилии и стереоцилии. При движении головы и ускоренном движении тела купол отклоняется из-за перемещения эндолимфы в полукружных каналах.

Основная функция гребешков - восприятие угловых ускорений.

## 6.3. Орган зрения

### 6.3.1. Общая характеристика

Орган зрения состоит из: глазного яблока, вспомогательного аппарата (веки, слезные железы, глазодвигательные мышцы).

Глазное яблоко с морфологической точки зрения является органом слоистого типа. Оно состоит из трех оболочек(127-рис).

**-наружная оболочка -склера**, которая на большем протяжении непрозрачна, но в переднем отделе глазного яблока переходит в прозрачную роговицу;

**-средняя оболочка** - сосудистая, в свою очередь, подразделяется на 3 части: собственно сосудистую оболочку, реснитчатое тело и радужную оболочку;

**-внутренняя оболочка:** сетчатка, зрительная часть и слепая часть.

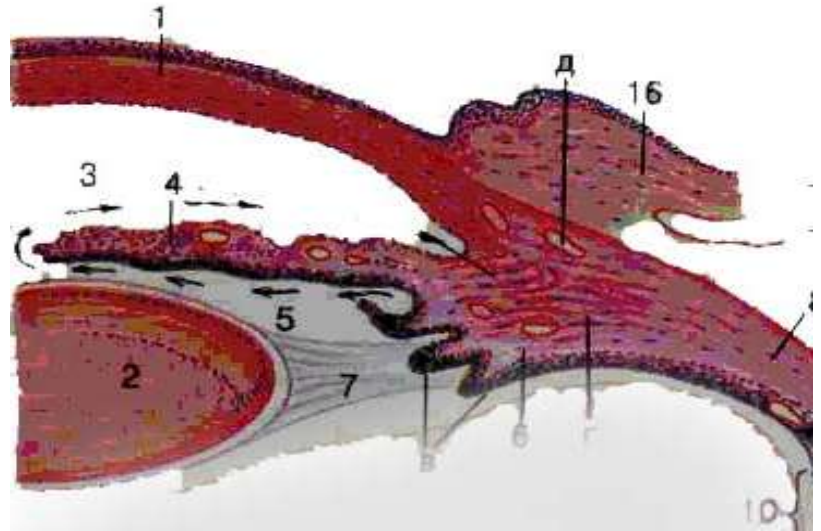
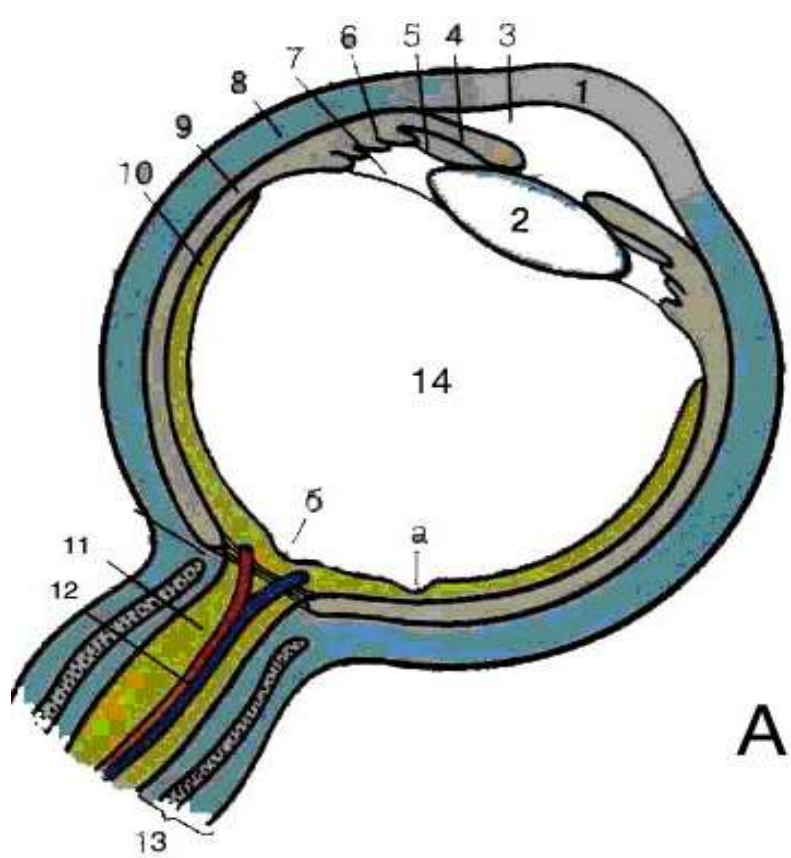
Кроме того, в состав глазного яблока входит:

хрусталик, стекловидное тело, жидкость передней и задней камер глаза.

**127-рис.Строение  
глаза.** А-строение  
глазного яблока

Б-угол глаза.

1-роговица. 2-  
хрусталик. 3-передняя  
камера. 4-радужка. 5-  
задняя камера. 6-  
ресничное тело. 7-  
ресничный поясok 8-  
склера. 9-сосудистая  
оболочка. 10-  
сетчатый слой. 11-  
сосуды сетчатого  
слоя 12-зрительный  
нерв. 13-мозговая  
оболочка,  
покрывающая нерв.  
14-стекловидное  
тело.16-конъюктива  
а-жёлтое пятно, б-  
слепое пятно в-  
отростки ресничного  
тела, г-цилиарная  
мышца, д-венозный  
синус



С физиологической точки зрения в глазу выделяют несколько функциональных аппаратов:

- **диоптрический или светопреломляющий аппарат:** роговица; хрусталик; стекловидное тело; жидкость камер глаза;
- **аккомодационный аппарат:** радужка; хрусталик; реснитчатое тело;
- **рецепторный аппарат - сетчатка**
- **вспомогательный аппарат:** веки; ресницы; слезные железы; глазодвигательные мышцы.

**Развитие.**

*Орган зрения развивается достаточно рано из нескольких источников. Сетчатка и зрительный нерв развиваются из выпячивания стенки переднего мозгового пузыря, которое имеет вид глазных пузырьков. Эти пузырьки путем впячивания превращаются в глазные бокалы. Из наружной стенки глазного бокала развивается пигментный эпителий сетчатки, из внутренней - собственно сетчатка. Края глазного бокала служат для образования гладких мышц радужки (мышцы, суживающие и расширяющие зрачок) и реснитчатого тела. Хрусталик развивается из эктодермы, которая образует вначале утолщение - хрусталиковую плакodu, а затем хрусталиковый пузырек. Хрусталиковый пузырек отпочковывается от остальной эктодермы и постепенно смещается в полость глазного бокала. Сросшаяся над ним эктодерма участвует в образовании переднего эпителия роговицы. Склера, сосудистая оболочка и ее производные (радужная оболочка, реснитчатое тело) развиваются из мезенхимы. Эпителий конъюнктивы глаза, слезные железы развиваются из кожной эктодермы.*

### **6.3.2. Диоптрический аппарат глаза**

Роговица - прозрачная часть наружной фиброзной оболочки глаза склеры. Она состоит из пяти слоев(128-рис):

- наружный эпителий является многослойным плоским неороговевающим эпителием, который состоит из трех слоев - базального, шиповатого и слоя плоских клеток. В эпителии содержится большое количество свободных нервных окончаний, обуславливающих высокую чувствительность роговицы. Передний эпителий роговицы в области лимба переходит в эпителий конъюнктивы глаза;
- передняя пограничная (боуменова) мембрана. Образована, упорядочено, в виде трехмерной сети, расположенными коллагеновыми волокнами. Играет роль базальной мембраны;
- собственное вещество роговицы. Образовано оформленной плотной волокнистой соединительной тканью. Оно состоит из параллельно лежащих коллагеновых волокон, основного вещества и расположенных между волокнами фиброцитов. Собственное

вещество роговицы продолжается в склеруплотную непрозрачную оболочку. Место перехода называется лимбом. Здесь содержится большое количество сосудов, из которых питаются наружные отделы роговицы. Питание ее центральных отделов происходит за счет веществ, содержащихся в жидкости передней камеры глаза;

- задняя пограничная (десцеметова) мембрана имеет такое же строение, как и наружная мембрана;

- задний эпителий - однослойный плоский эпителий (часто называется эндотелием).

В роговице нет собственных сосудов, питание идет за счет диффузии веществ из передней камеры глаза и кровеносных сосудов лимба. При воспалении сосуды из лимба могут проникать в собственное вещество роговицы, что создает ее непрозрачность (катаракта). Роговица богато иннервируется, нервы лежат не только в собственном веществе, но и в переднем эпителии(128-рис).

128-рис. Роговица глаза.

1-многослойный

плоский

неороговевающий

эпителий. 2-базальная

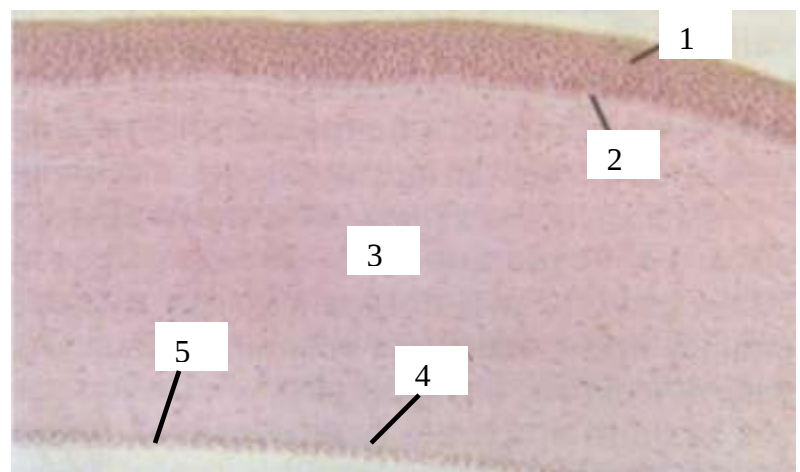
мембрана переднего

отдела роговицы. 3-

собственное вещество.

4-задняя пограничная

мембрана. 5-задний эпителий роговицы.



Факторы, обеспечивающие прозрачность роговицы:

- идеально ровная поверхность переднего эпителия, при травмах, образовании язв роговицы эта ровная поверхность нарушается, что ведет к появлению непрозрачных участков;
- отсутствие в собственном веществе сосудов, при воспалении они могут врастать в него из лимба, что нарушает прозрачность;

- низкое содержание в собственном веществе роговицы воды, при воспалениях роговицы (кератитах) происходит увеличение содержания воды, и прозрачность роговицы теряется (катаракта);
- высокая степень упорядоченности расположения коллагеновых волокон в пограничных мембранах и собственном веществе роговицы.

**Стекловидное тело** - это основная преломляющая среда глаза. Помимо этой наиболее важной функции стекловидное тело участвует в обменных процессах сетчатки, а также фиксирует хрусталик и препятствует (в норме) отслоению сетчатки от пигментного эпителия. Оно представлено межклеточным веществом (99% воды и белок витреин), которое преобладает, и единичными клетками (фиброциты, макрофаги и лимфоциты).

### 6.3.3. Аккомодационный аппарат

*Хрусталик развивается из материала эктодермы, превращающейся под влиянием глазного бокала в хрусталиковый пузырек. Этот пузырек отделяется от эктодермы и погружается в полость глазного бокала. Передняя стенка хрусталикового пузырька состоит из однослойного кубического эпителия, а заднюю стенку образуют удлинённые клетки, которые называются хрусталиковыми волокнами. По мере их роста полость пузырька исчезает. В центре хрусталика из первичных хрусталиковых волокон образуется ядро хрусталика. В дальнейшем за счет пролиферации клеток, находящихся в экваториальной части, образуются вторичные хрусталиковые волокна.*

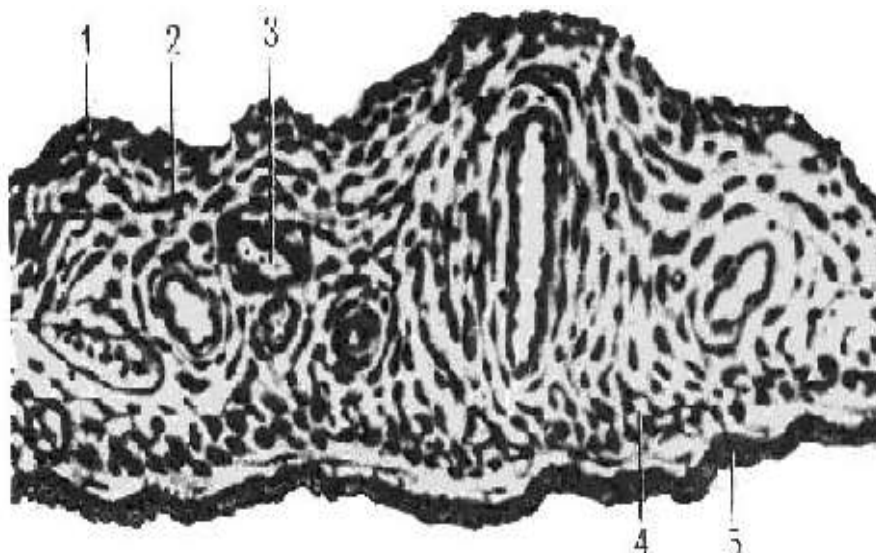
**Хрусталик снаружи** покрыт капсулой - утолщенной базальной мембраной. Капсула содержит гликопротеины и сеть микрофиламентов, обеспечивающие эластичность хрусталика. На передней поверхности хрусталика под его капсулой сохраняется однослойный эпителий. На экваторе его клетки способны к митотическому делению (ростковая зона). После его завершения эти клетки формируют новые хрусталиковые волокна. Клетки заднего эпителия также формируют хрусталиковые волокна. Цитоплазма хрусталиковых волокон содержит прозрачное вещество кристаллин. В центре хрусталиковые волокна уплотняются, теряют ядра, наслаиваются друг на друга и формируют ядро хрусталика.

Внутри хрусталика отсутствуют нервы и кровеносные сосуды, что обеспечивает его прозрачность. Внутри глаза хрусталик поддерживается с помощью нитей цилиарной (цинновой) связки, которая прикрепляется к капсуле. Изменение степени натяжения нитей меняет кривизну хрусталика, при этом изменяется и его преломляющая способность. Благодаря этому возможна аккомодация - способность четкого видения различно удаленных предметов. У молодых людей хрусталик обладает высокой эластичностью, которая постепенно теряется с возрастом. Это ведет к нарушению восприятия близко расположенных объектов (пресбиопия). При старении также может нарушаться прозрачность хрусталика и его капсулы - возникает хрусталиковая катаракта.

**Сосудистая оболочка** состоит из трех частей: собственно сосудистой оболочки; цилиарного (реснитчатого) тела; радужки. Главная функция собственно сосудистой оболочки - питание сетчатки. Она также участвует в регуляции внутриглазного давления. Пигмент, содержащийся в этой оболочке, поглощает избыток света. В результате сокращения цилиарной мышцы (части сосудистой оболочки) может изменяться длина оптической оси глаза, таким образом, сосудистая оболочка участвует в аккомодации.

**Радужная оболочка** лежит перед хрусталиком. Имеет вид пластинки, в центре которой находится зрачок. В радужке выделяют 5 слоев(129-рис).

- передний эпителий - продолжение заднего эпителия роговицы;
- наружный пограничный слой содержит рыхлую волокнистую неоформленную соединительную ткань с фибробластами и меланоцитами;
- сосудистый слой также образован рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью, содержит сосуды, меланоциты;
- внутренний пограничный слой имеет такое же строение, как и наружный пограничный слой;
- внутренний эпителий или пигментный слой.



**129-рис.** 1-однослойный плоский эпителий 2-наружный пограничный слой 3-сосудистый слой 4-внутренний пограничный слой 5-задний пигментный эпителий

В радужке содержатся две мышцы - суживающая и расширяющая зрачок. Эти мышцы образованы мионевральной тканью и находятся: первая - в околозрачковой зоне сосудистого слоя; вторая - в сосудистом и частично внутреннем пограничном слоях. Мышца, суживающая зрачок, иннервируется парасимпатической нервной системой, а мышца, расширяющая зрачок - симпатической нервной системой.

В месте прикрепления передней поверхности радужки к склере и реснитчатому телу (угол передней камеры глаза) находятся трабекулы, которые составляют гребенчатую связку. Между трабекулами имеются фонтановы пространства, через них осуществляется отток влаги из передней камеры глаза в шлеммов канал, который в свою очередь сообщается с венозным синусом. Венозный синус располагается циркулярно вокруг шлеммова канала. Шлеммов канал и венозный синус обеспечивают отток внутриглазной жидкости в венозную систему глаза. Сужение просвета канала при патологии ведет к повышению внутриглазного давления, что в тяжелых случаях вызывает гибель нейронов сетчатки и слепоту.

Реснитчатое (цилиарное) тело состоит из двух частей:

- внутренняя - цилиарная корона;
- наружная - цилиарное кольцо.

Основу цилиарного тела составляет цилиарная мышца, образованная гладкой мышечной тканью. Ее пучки имеют циркулярное направление во внутренних отделах и радиальное в наружных. От поверхности цилиарного тела отходят цилиарные отростки, к которым прикрепляются нити цинновой связки. Расслабление цилиарной мышцы вызывает натяжение цинновой связки и уплощение хрусталика. Сокращение мышцы, наоборот, вызывает расслабление цинновой связки, и хрусталик в силу своей упругости становится более выпуклым, его преломляющая способность увеличивается. Покрывающий цилиарные отростки двухслойный кубический эпителий образован внутренним слоем непигментированных и наружным слоем пигментированных клеток. Клетки каждого слоя имеют собственную базальную мембрану.

Этот эпителий выполняет две основные функции:

- вырабатывает внутриглазную жидкость;
- участвует в формировании барьера между кровью и внутриглазной жидкостью.

**Стекловидное тело** - это основная преломляющая среда глаза. Помимо этой наиболее важной функции стекловидное тело участвует в обменных процессах сетчатки, а также фиксирует хрусталик и препятствует (в норме) отслоению сетчатки от пигментного эпителия. Оно представлено межклеточным веществом (99% воды и белок витреин), которое преобладает, и единичными клетками (фиброциты, макрофаги и лимфоциты).

#### **6.3.4.Рецепторный аппарат.**

Сетчатка состоит из задней (зрительной) и передней (слепой) частей. Слепая часть сетчатки состоит из двух пластов кубического глиального эпителия. Граница между слепой и зрительной частями неровная и называется зубчатым краем. Зрительная (оптическая) часть имеет сложное слоистое строение, характерное для экранных нервных центров. Основной частью сетчатки является трехчленная нейронная цепь. Она состоит из фоторецепторного, биполярного и ганглионарного нейронов. Тела этих нейронов образуют три ядерных слоя сетчатки (наружный и внутренний зернистые и ганглионарный). Имеются также слои, образованные отростками нейронов, межнейронными связями и глиальными элементами слоев.

палочек и колбочек, наружный и внутренний сетчатые слои, слой нервных волокон, две глиальные пограничные мембраны. Всего в сетчатке насчитывается 10 слоев(130-рис).

**1. Слой пигментного** эпителия находится между базальной пластинкой сосудистой оболочки, с одной стороны, и слоем палочек и колбочек сетчатки, с другой. Пигментоциты, формирующие слой, лежат на базальной мембране. Их основания прилегают к сосудистой оболочке. От вершин клеток отходят отростки в виде "бороды", которые также содержат пигмент меланин, способный мигрировать сюда из тел клеток. На свету количество пигмента увеличивается, и он перемещается в отростки, которые окружают палочки и колбочки фоторецепторных нейронов, глубоко проникая между ними. При этом пигмент поглощает часть света и препятствует перевозбуждению фоторецепторных нейронов.

В темноте отростки исчезают, а пигмент перемещается к телу клетки, что способствует большему возбуждению фоторецепторов.

Функции пигментного слоя:

- трофическая функция по отношению к фоторецепторным нейронам, обеспечение диффузии питательных веществ и кислорода из сосудистой оболочки;
- защитная функция - защита палочек и колбочек прежде всего от избыточного светового потока, участие в гематоофтальмическом барьере;
- фагоцитоз и переваривание подвергающихся постоянному разрушению наружных частей палочконесущих нейронов и, следовательно, участие в обновлении их дисков;
- биосинтез ретиналя (составной части зрительного пигмента родопсина) и транспорт его к фоторецепторным нейронам.

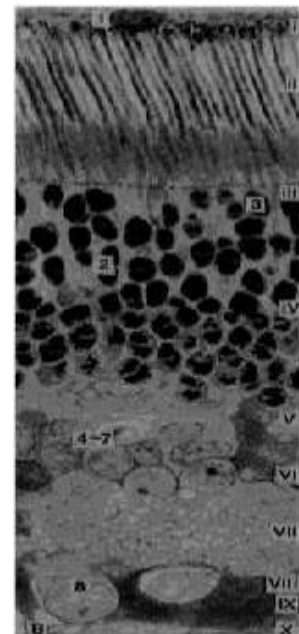
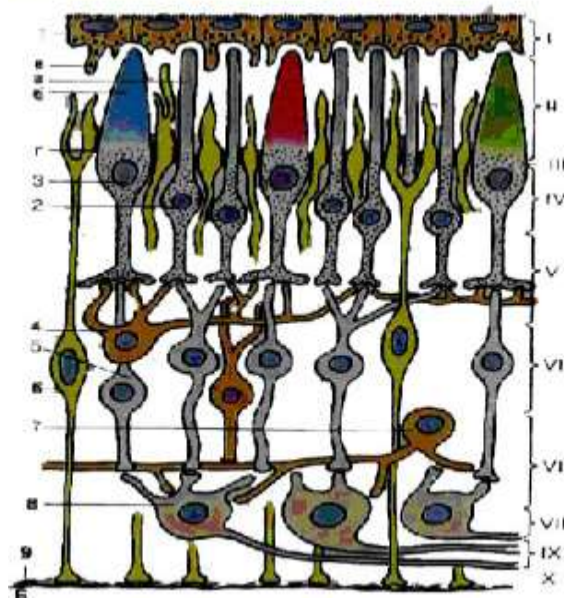
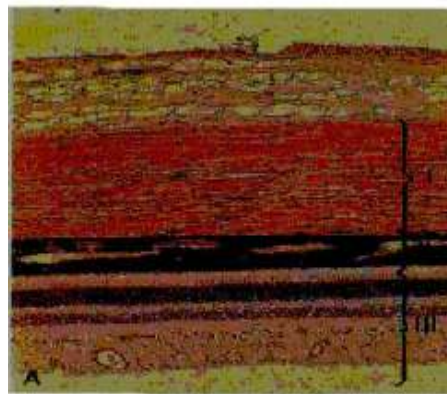
**Слой палочек и колбочек** образован дендритами фоторецепторных нейронов, имеющими форму или палочек, или колбочек. В палочке выделяют наружный и внутренний сегменты. В наружном сегменте находится большое количество сдвоенных поперечных мембран, расположенных в виде стопки плоских мембранных пузырьков. Их называют дисками. В дисках наружного сегмента содержится зрительный пигмент родопсин, состоящий из белка опсина и альдегида витамина А - ретиналя. Под действием энергии света родопсин распадается, что ведет к увеличению проницаемости мембраны клетки для ионов и

возникновению электрического потенциала. В темноте происходит регенерация родопсина, сопровождающаяся затратой энергии АТФ. Диски палочек постоянно обновляются. Их новообразование происходит в проксимальных отделах, откуда новообразованные диски смещаются в дистальном направлении, "стареют" фагоцитируются клетками пигментного эпителия. Для новообразования мембран дисков необходим витамин А, при недостатке которого происходит их разрушение, и возникает "куриная слепота" - неспособность видеть в ночное время.

### **Световоспринимающий аппарат глаза**

Палочки - рецепторы черно-белого ночного зрения. Их количество около 130 млн. Расположены палочки в периферических отделах сетчатки.

В колбочке строение наружного сегмента несколько отличается от палочки. Во-первых, наружные сегменты состоят не из изолированных дисков, а из полудисков, образованных глубокими инвагинациями цитолеммы, напоминающими гребенку. Во-вторых, они имеют не цилиндрическую, а коническую форму. В-третьих, во внутреннем сегменте имеется эллипсоидлипидное включение, окруженное митохондриями (131 -рис).



**130-рис. Задняя стенка глаза.** А) общий вид. I сосудистая оболочка. II склера. III сетчатка. Б)сетчатка и её слои. В) продольный разрез сетчатки. I пигментная оболочка II фоторесенсорный слой III наружный пограничный слой IV наружный ядерный слой V наружный сетчатый слой VI внутренний ядерный слой VII внутренний сетчатый слой VIII ганглионарный слой IX слой нервных волокон X внутренний пограничный слой.  
1-пигментоцит 2,3-палочковидные и колбочковидные отростки  
 а) палочковидный б) колбочковидный в) отростковидный  
 4,8-горизонтальный нейрон 5-биполярный нейрон 6-радиальный нейрон 7-амокринный нейрон 9- базальная пластинка  
 10- внутренний пограничный слой

В-четвертых, в колбочках полудиски содержат зрительный пигмент йодопсин. Этот пигмент распадается под воздействием красного, синего или зеленого света. В-пятых, мембраны колбочек не подвергаются обновлению. Внутренний сегмент колбочек имеет такое же строение, как и в палочках, отличие заключается в том, что ядро колбочковых клеток более крупное, чем ядро палочковых. Общее число колбочковых нейронов составляет около 7 млн. Они лежат в центре сетчатки. Особенно велико их содержание в желтом пятне - области лучшего видения(132-рис). Колбочковые клетки реагируют на свет высокой интенсивности, обеспечивая цветное дневное зрение.

Механизм фоторецепции связан с распадом молекул родопсина и йодопсина под воздействием световой энергии. Это запускает цепь реакций, изменяющих проницаемость мембран для ионов и вызывающих формирование нервного импульса.

**3. Наружная глиальная мембрана** находится между слоем палочек и колбочек и наружным зернистым слоем. Образована отростками глиальных клеток-волокон.

**4. Наружный зернистый (ядерный) слой** образован телами и ядрами фоторецепторных нейронов. Это наиболее выраженный из трех ядерных слоев сетчатки.

**131-рис. Строение (А) палочковой и (Б) колбочковой нейросенсорных клеток.**

I наружный сегмент II связующий отдел III

внутренний сегмент IV перикарион V аксон

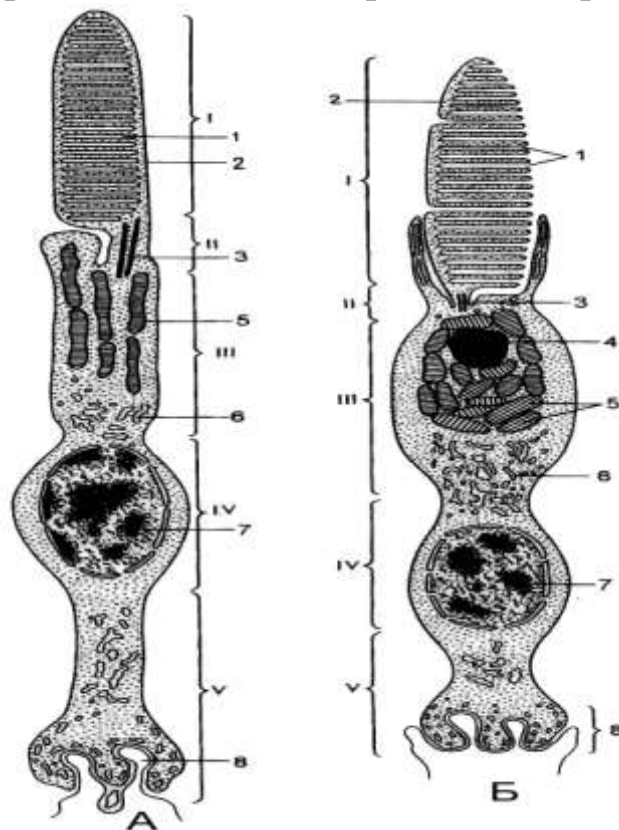
1-диски и полудиски 2-плазмолемма 3-базальные тельца ресничок

4-липидное тело 5-митохондрии 6-эндоплазматическая сеть 7-ядро

8-синапс

**5. Наружный сетчатый слой** сформирован аксонами фоторецепторных нейронов, дендритами биполярных нейронов и синапсами между ними.

**6. Внутренний зернистый слой** образован телами нескольких нейронов: биполярных, горизонтальных, амакриновых, интерплексиформных, а также ядрами глиальных клеток-волокон Мюллера. Дендриты биполярных нейронов образуют синапсы с аксонами фоторецепторных нейронов в наружном сетчатом слое, а их аксоны формируют синапсы с дендритами ганглионарных нейронов во внутреннем сетчатом слое.



Горизонтальные нейроны имеют множество горизонтально идущих дендритов, которые образуют синапсы с несколькими

фоторецепторными нейронами. Аксон горизонтального нейрона формирует синапс на границе между биполярной и фоторецепторной клетками. Через такие синапсы может проходить торможение, что увеличивает контрастность изображения.

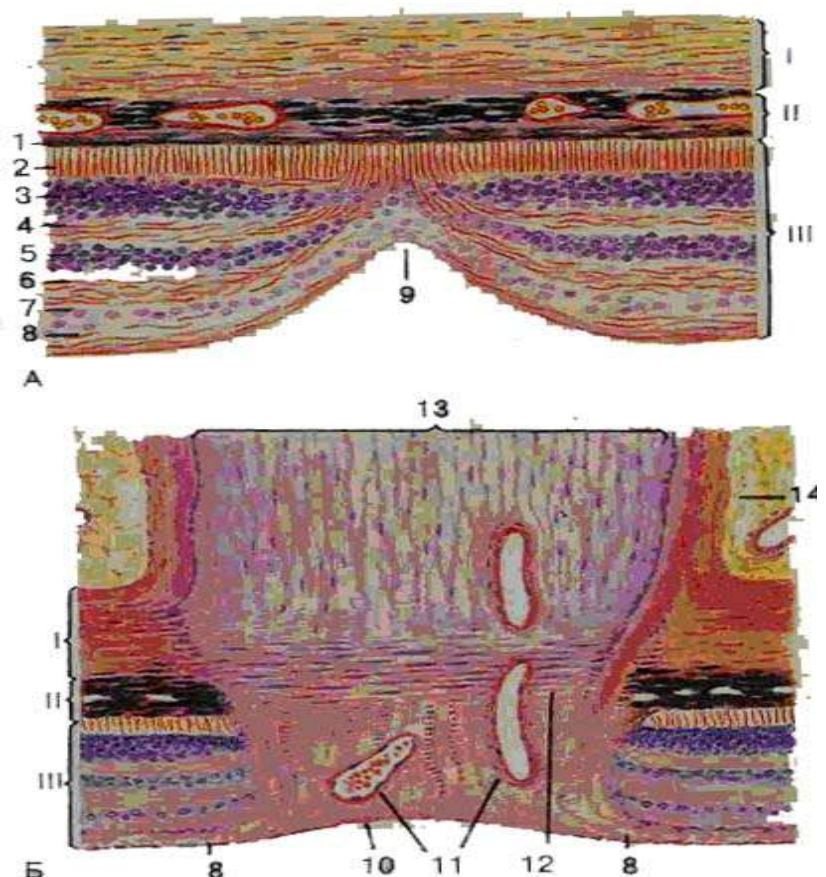
Амакриновые нейроны не имеют дендритов, их заменяет тело клетки, выполняющее роль синаптической поверхности. Аксон ветвится и образует связи с несколькими ганглионарными, а также биполярными нейронами. Функция амакриновых нейронов та же, что и у горизонтальных клеток. Интерплексиформные нейроны выполняют ассоциативную функцию. Глиальные клетки-волокна Мюллера имеют протяженные отростки, которые идут вверх и вниз, соединяясь между собой на уровне 2 и 3 слоями. Эти соединения формируют наружную глиальную пограничную мембрану. Внутренняя глиальная мембрана образована основаниями клеток-волокон Мюллера и их базальной мембраной. Она находится за слоем нервных волокон, отделяя его от стекловидного тела. От основных отростков клеток Мюллера отходит многочисленные вторичные отростки, которые окружают тела нейронов сетчатки и их синапсы, выполняя опорную функцию. Кроме того, отростки окружают стенки ретинальных капилляров, участвуя в формировании гематоретинального барьера. Несмотря на такое разнообразие клеток его формирующих, внутренний ядерный слой заметно тоньше, чем наружный.

## 7. Внутренний

**сетчатый** слой образован аксонами биполярных нейронов и дендритами ганглионарных нейронов. Здесь же находятся синапсы между этими отростками.

**132-рис.**  
**глаза**

**Сетчатка**



А-жёлтое пятно.

В-слепое пятно (выход зрительного нерва).

I.склера

II.сосудистая оболочка

III.Сетчатка

1-пигментный слой.

2-слой фоторецепторов.

3-наружный ядерный слой.

4-наружный сетчатый слой.

5-внутренний ядерный слой.

6- внутренний сетчатый слой. 7-ганглионарный слой. 8-слой нервных волокон. 9-жёлтое пятно 10- выход зрительного нерва.

11-центральная артерия и вена.

12-сетчаточная пластинка.

13-зрительный нерв. 14-РВСТ

**8. Ганглионарный слой** образован ядрами ганглионарных нейронов. Эти нейроны самые крупные в сетчатке, но их меньше всего. В результате убывания клеток от наружных слоев к внутренним происходит конвергенция нервных импульсов в сетчатке. Так, на одном биполярном нейроне образуются синапсы нескольких фоторецепторных клеток. В свою очередь, несколько биполярных клеток контактируют с одним ганглионарным нейроном. В результате число нервных волокон в зрительном нерве примерно в 100 раз меньше числа фоторецепторных нейронов. Конвергенция отсутствует в области желтого пятна, где каждому фоторецепторному соответствует отдельный биполярный нейрон.

**9. Слой нервных волокон** образован аксонами ганглионарных нейронов. Нервные волокна сетчатки находятся в слепом пятне, окружаются миелиновой оболочкой, проходят через всю сетчатку и формируют зрительный нерв, в котором волокна перекрещиваются и идут в таламус.

**10. Внутренняя глиальная пограничная мембрана** находится ниже слоя нервных волокон. Образована соединением оснований и отростков клеток-волокон Мюллера и их базальной мембраной.

Нейронный состав зрительного анализатора:

- 1 нейрон - фоторецепторный;
- 2 нейрон - биполярный;
- 3 нейрон - ганглионарный;
- тело 4 нейрона расположено в зрительном бугре, аксон этого нейрона идет к нейронам зрительной зоны коры больших полушарий.

**Гемоофтальмический барьер** - это барьер между кровью в кровеносных капиллярах сетчатки, нейронами сетчатки и волокнами зрительного нерва. Гемоофтальмический барьер находится в трех различных участках:

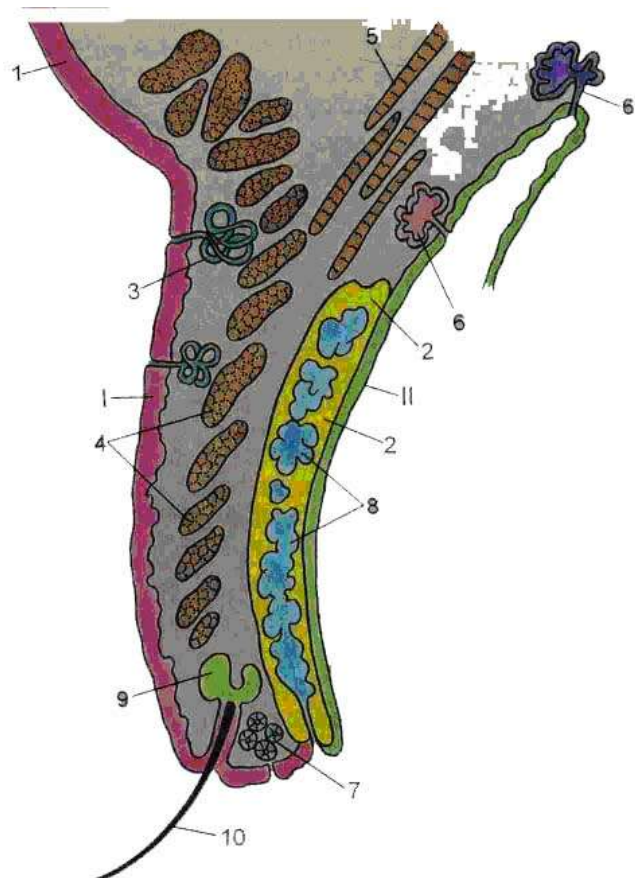
- между сосудами сосудистой оболочки и фоторецепторными нейронами. В состав данного барьера входят эндотелий и базальная мембрана капилляров сосудистой оболочки, соединительная ткань базальной пластинки, базальная мембрана пигментного эпителия, пигментный эпителий;
- внутри сетчатки, этот барьер образован эндотелием внутрисетчаточных гемокапилляров и их базальной мембраной, наружной глиальной пограничной мембраной, образованной отростками астроцитарной глии сетчатки, отростками клеток-волокон Мюллера, окружающими как гемокапилляры, так и тела нейронов сетчатки;
- в зрительном нерве, он образован эндотелием и базальной мембраной капилляров нерва.

#### **Вспомогательный аппарат**

#### **133-рис.**

#### **Веко(сагитальный срез)**

I передняя кожная  
поверхность II внутренняя  
поверхность (конъюктива)  
1- многослойный плоский  
ороговевающий эпителий  
(эпидермис) и  
соединительная ткань  
(дерма) 2-рудиментальная  
хрящевая пластинка 3-  
трубчатые мерокриновые  
потовые железы 4-круговая  
мышца века 5-мышца,



поднимающая веко 6-слёзные железы 7-апокриновые потовые железы 8-простые трубчато-альвеолярные (мейбомиевы) железы, вырабатывающие сальный секрет 9-простые разветвлённые альвеолярные галокриновые (ресничные) железы, выделяющие сальный секрет 10-ресница

### **Клиническое значение**

Любое затруднение оттока водянистой влаги, вызванное непроходимостью дренирующих каналов, приводит к повышению внутриглазного давления, вызывая заболевание, известное как **глаукома**.

С возрастом эластичность хрусталика снижается, что затрудняет аккомодацию при рассмотрении близко расположенных объектов. Это — нормальный процесс старения (**пресбиопия**, или **старческая дальнозоркость**), который можно скорректировать с помощью очков с выпуклыми линзами. В старости у людей в хрусталиковых волокнах накапливается коричневатый пигмент, отчего они становятся менее прозрачными. Если хрусталик становится непрозрачным, то такое состояние известно как **катаракта**; это поражение может возникнуть также вследствие избыточного воздействия ультрафиолетового облучения. При сахарном диабете развитию катаракты, как предполагают, способствуют высокие уровни глюкозы.

Поскольку ни один из указанных типов **выростов** анатомически не связан с фоторецепторами, эти участки могут отделяться друг от друга, например, когда развивается **отслойка сетчатки**. Это распространенное и серьезное заболевание человека можно эффективно лечить с использованием лазерной хирургии.

Клинические наблюдения повреждения сетчатки при ее отслойке показывают, что светочувствительные клетки получают питательные вещества из хориокапиллярного слоя. Поверхностное расположение сосудов сетчатки дает возможность легко изучать их с помощью офтальмоскопа. Такое исследование имеет большую ценность в диагностике и оценке заболеваний, влияющих на кровеносные сосуды, таких, как сахарный диабет и повышенное кровяное давление.

## **6.3. Эндокринная система**

### **6.3.1. Общая характеристика**

Эндокринная система относится к числу регуляторно-интегрирующих систем организма наряду с сердечно-сосудистой, нервной и иммунной, выступая с ними в теснейшем единстве (рис). В ее ведении находится регуляция важнейших вегетативных функций организма: роста, репродукции, размножения и дифференцировки клеток, обмена веществ и энергии, секреции, экскреции, всасывания, поведенческих реакций и других. В целом функция эндокринной системы можно определить как поддержание гомеостаза организма.

**Эндокринная система состоит из:**

- эндокринных желез - органов, вырабатывающих гормоны (щитовидная железа, надпочечники, эпифиз, гипофиз и другие);
- эндокринных частей неэндокринных органов (островки Лангерганса поджелудочной железы);
- одиночных гормонпродуцирующих клеток, расположенных диффузно в различных органах - диффузная эндокринная система.

**Общие принципы** структурно-функциональной организации эндокринных желез:

- не имеют выводных протоков, так как выделяют гормоны в кровь;
- имеют богатое кровоснабжение;
- имеют капилляры фенестрированного или синусоидного типа;
- являются органами паренхиматозного типа, в большинстве своем образованы эпителиальной тканью, формирующей тяжи и фолликулы;
- в эндокринных органах преобладает паренхима, строма же развита слабее, то есть органы построены экономно;
- вырабатывают гормоны - биологически активные вещества, оказывающие выраженные эффекты в малых количествах.

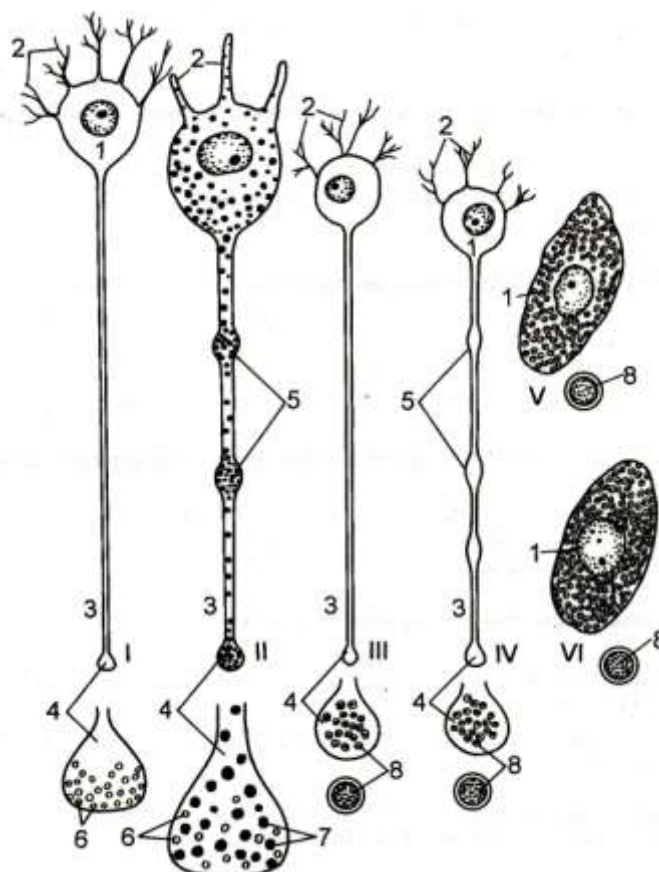
### **Классификация гормонов:**

- белки и полипептиды - гормоны гипофиза, гипоталамуса, поджелудочной железы и некоторых других желез;
- производные аминокислот - гормоны щитовидной железы (тироксин и трийодтиронин), гормон мозгового вещества надпочечников адреналин, серотонин, вырабатываемый многими эндокринными железами и клетками и другие;
- стероиды (производные холестерина) - половые гормоны, гормоны коры надпочечников, витамин D<sub>2</sub> (кальцитриол).

Действующие вещества органов эндокринной системы по характеру близки к веществам нейронов и нейросекреторных клеток (134-рис) которые

**134-рис.** Строение нервных, нейросекреторных и эндокринных клеток

1- перикарион  
2-дендриты  
3-аксон  
4-терминаль аксоны  
5-зоны накопления нейросекрета



6-синаптические пузырьки

7-гранулы нейрогормона

8-структура секреторных гранул

### **Особенности действия гормонов:**

- дистантность - могут вырабатываться далеко от клеток-мишеней;
- специфичность;
- избирательность;
- высокая активность в малых дозах.

### **Механизм действия гормонов**

Попадая в кровь, гормоны с ее током достигают регулируемых клеток, тканей, органов, которые называются мишенями. Можно выделить два основных механизма действия гормонов:

**Первый механизм** - гормон связывается на поверхности клеток с комплементарными ему рецепторами и изменяет пространственную ориентацию рецептора. Последние являются трансмембранными белками и состоят из рецепторной и каталитической части. При связывании с гормоном активируется каталитическая субъединица, которая начинает синтез вторичного посредника (мессенджера). Мессенджер активирует целый каскад ферментов, что ведет к изменению внутриклеточных процессов. Например, аденилатциклаза вырабатывает циклический аденозинмонофосфат, регулирующий ряд процессов в клетке. По данному механизму функционируют гормоны белковой природы, молекулы которых гидрофильны и не могут проникать через клеточные мембраны.

**Второй механизм** - гормон проникает в клетку, связывается с белком-рецептором и вместе с ним попадает в ядро, где изменяет активность соответствующих генов. Это ведет к изменению метаболизма клетки. Эти же гормоны могут действовать на отдельные органеллы, например, митохондрии. По этому механизму действуют жирорастворимые стероидные и тиреоидные гормоны, которые благодаря липотропным свойствам легко проникают внутрь клетки через ее оболочку.

### **Классификация эндокринных желез по иерархическому принципу:**

1. Центральные - гипоталамус, эпифиз и гипофиз. Они осуществляют контроль за деятельностью других (периферических) эндокринных желез;

2. Периферические, которые осуществляют непосредственный контроль за важнейшими функциями организма.

В зависимости от того, находятся ли они под регулирующим действием гипофиза или нет, периферические эндокринные железы делятся на две группы:

1- группа – аденогипофизнезависимые: кальцитониноциты щитовидной железы, паращитовидная железа, мозговое вещество надпочечников, островковый аппарат поджелудочной железы, тимус, эндокринные клетки диффузной эндокринной системы;

2- группа – аденогипофиззависимы: щитовидная железа, кора надпочечников, гонады.

#### **По уровню структурной организации:**

-эндокринные органы (щитовидная и паращитовидные железы, надпочечники, гипофиз, эпифиз);

-эндокринные отделы или ткани в составе органов, сочетающих эндокринные и неэндокринные функции (гипоталамус, островки Лангерганса поджелудочной железы, ретикулоэпителий и тельца Гассалья в тимуса, клетки Сертоли извитых канальцев яичка и фолликулярный эпителий яичка);

-клетки диффузной эндокринной системы.

### **6.3.2. Центральные эндокринные органы**

#### **Строение гипоталамуса**

**Гипоталамус является центром регуляции вегетативных функций и высшим эндокринным центром.** Он оказывает трансаденогипофизарное влияние (через стимуляцию выработки гипофизом тропных гормонов) на аденогипофиззависимые эндокринные железы и парааденогипофизарное влияние на аденогипофизнезависимые железы. Гипоталамус осуществляет контроль за всеми висцеральными функциями организма, объединяет нервные и эндокринные механизмы регуляции.

Гипоталамус занимает базальную часть промежуточного мозга - находится под зрительным бугром (таламусом), образуя дно 3 желудочка. Полость 3 желудочка продолжается в воронку, направленную в сторону гипофиза. Стенка этой воронки называется гипофизарной ножкой. Ее дистальный конец продолжается в заднюю долю гипофиза (нейрогипофиз). Кпереди от гипофизарной ножки утолщение дна 3 желудочка образует срединное возвышение

(медиальную эминенцию), содержащую первичную капиллярную сеть.

**В гипоталамусе выделяют:** передний; средний (медиобазальный); задний отделы. Основную массу гипоталамуса составляют нервные и нейросекреторные клетки (135-рис). Они образуют более 30 ядер.

**Передний гипоталамус** содержит наиболее крупные парные супраоптические и паравентрикулярные ядра, а также ряд других ядер. **Супраоптические ядра** образованы в основном крупными пептидхолинергическими нейронами. Аксоны пептидхолинергических нейронов идут через гипофизарную ножку в заднюю долю гипофиза и образуют синапсы на кровеносных сосудах - аксовазальные синапсы. Нейроны супраоптических ядер секретируют в основном антидиуретический гормон или вазопрессин. По аксону гормон транспортируется в заднюю долю гипофиза и накапливается в расширении аксона, которое лежит выше аксовазального синапса и называется накопительным тельцем Геринга. При необходимости отсюда он поступает в синапс, а затем в кровь. Органами-мишенями вазопрессина являются почки и артерии. В почках гормон усиливает обратную реабсорбцию воды (в канальцах нефрона и собирательных трубочках) и тем самым уменьшает объем мочи, способствуя задержке жидкости в организме и повышению артериального давления. В артериях гормон вызывает сокращение гладких миоцитов мышечной оболочки и повышение артериального давления.

**Паравентрикулярные ядра** наряду с крупными пептидхолинергическими нейронами содержат также мелкие пептидадренергические. Первые вырабатывают гормон окситоцин, который поступает по аксонам в тельца Геринга задней доли

### 135-рис.

#### Гипоталамо-гипофизарная

система и

действие

тропных

гормонов на

органы -

мишеней 1-

Зрительная

хиазма. 2-

Медиальная

эменсия (с

первичной

капиллярной

сетью). 2-

полость III-

желудочка. 4-

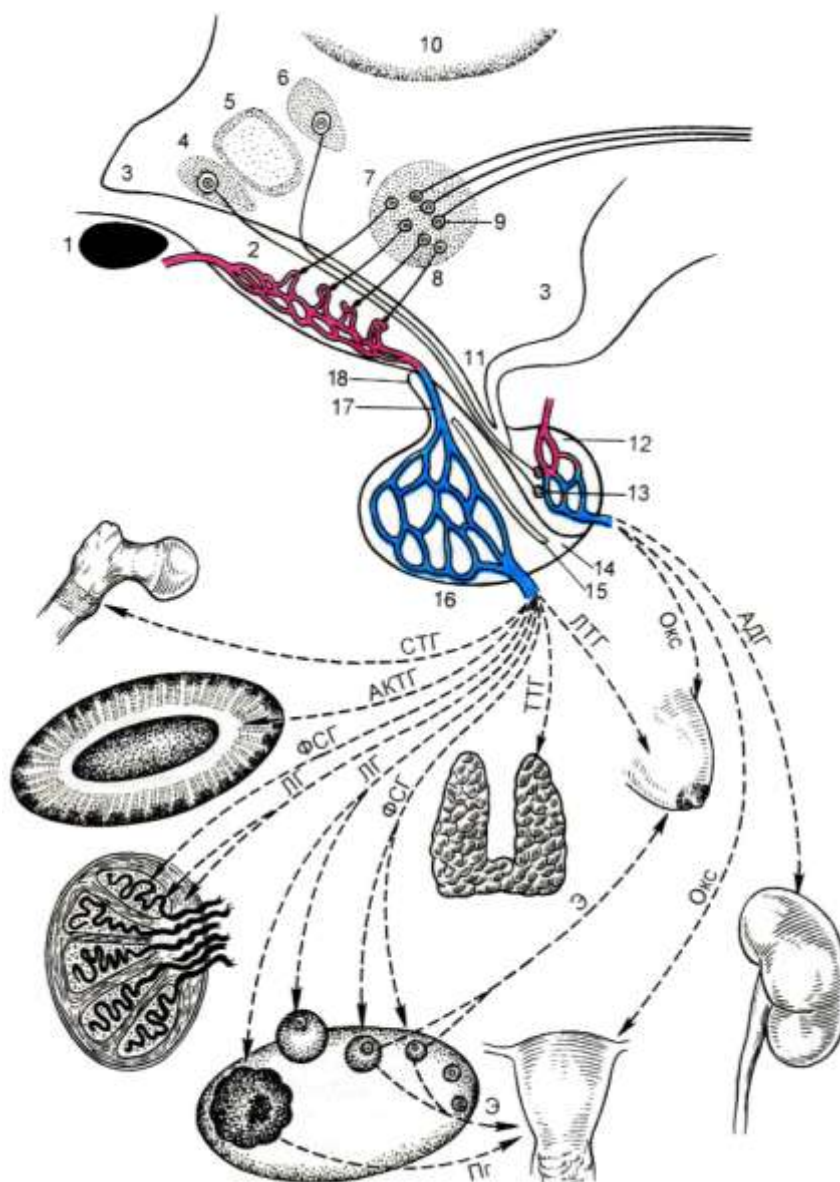
супраоптическое

ядро. 5-переднее

преоптическое

ядро.

6-



Паравентрикулярное ядро. 7-аркуатно-вентромедиальный комплекс  
8-таламус. 9-пептидно-адренэргические нейресекреторные клетки  
(медиобазальная часть). 10- адренэргические нейроны  
медиобазальной части. 11-воронка III-желудочка и гипофизарная  
ножка. 12-задняя доля гипофиза. 13-накопительное тельце  
Херринга. 14-средняя доля гипофиза 15-гипофизарная щель 16-  
передняя доля гипофиза со вторичной капиллярной сетью 17-  
портальная (воротная) вена 19-туберальная часть аденогипофиза.  
Аденогипофизарные гормоны и места их приложения: СТГ-  
стимулирует рост организма и его отдельных органов (в том числе  
рост скелета) АКТГ – стимулирует пучковую и сетчатую зоны коры  
надпочечников ЛГ – стимулирует овуляцию, образование жёлтого  
тела и продукцию последним прогестерона, стимулирует

продукцию тестостерона в семеннике ФСГ – активирует рост фолликулов и обработку ими эстрогенов в яичнике, стимулирует сперматогенез в семеннике ТТГ – активирует продукцию и секрецию тиреоидного гормона щитовидной железы ЛТГ – активирует выработку молока в молочных железах. Гормоны, содержащиеся в задней доле гипофиза: Окс – вызывает сокращение матки и отдачу молока молочными железами АДГ – стимулирует обратную реабсорбцию воды из первичной мочи в почках (уменьшает диурез) и одновременно повышает артериальное давление Э – эстрогены яичника, стимулирующие развитие матки и молочных желез

гипофиза. Окситоцин вызывает синхронное сокращение мускулатуры матки во время родов и активирует миоэпителиоциты молочной железы, что усиливает выделение молока во время кормления ребенка.

**Средний гипоталамус** содержит ряд ядер состоящих из мелких нейросекреторных пептидадренергических нейронов. Наиболее важны аркуатное и вентромедиальное ядра, образующие так называемый аркуатно-медиобазальный комплекс. Нейросекреторные клетки этих ядер вырабатывают аденогипофизотропные гормоны, регулирующие функцию аденогипофизарилизинг-гормоны. Гипофизотропные рилизинг - гормоны являются олигопептидами и подразделяются на две группы: либерины, усиливающие секрецию гормонов аденогипофизом, и статины, тормозящие ее. Из либеринов выделены гонадолиберин, кортиколиберин, соматолиберин. В то же время, описаны только два статина: соматостатин, который подавляет синтез гипофизом гормона роста, адренокортикотропина и тиреотропина, и пролактиностатин.

**Задний гипоталамус** включает маммиллярные тела и перифорникальное ядро. Этот отдел не относится к эндокринному, он регулирует содержание глюкозы и ряд поведенческих реакций.

### **Строение гипофиза**

Гипофиз представляет собой паренхиматозный орган со слабым развитием стромы. Он состоит из аденогипофиза и нейрогипофиза.

Аденогипофиз включает три части: переднюю, промежуточную доли и туберальную часть.

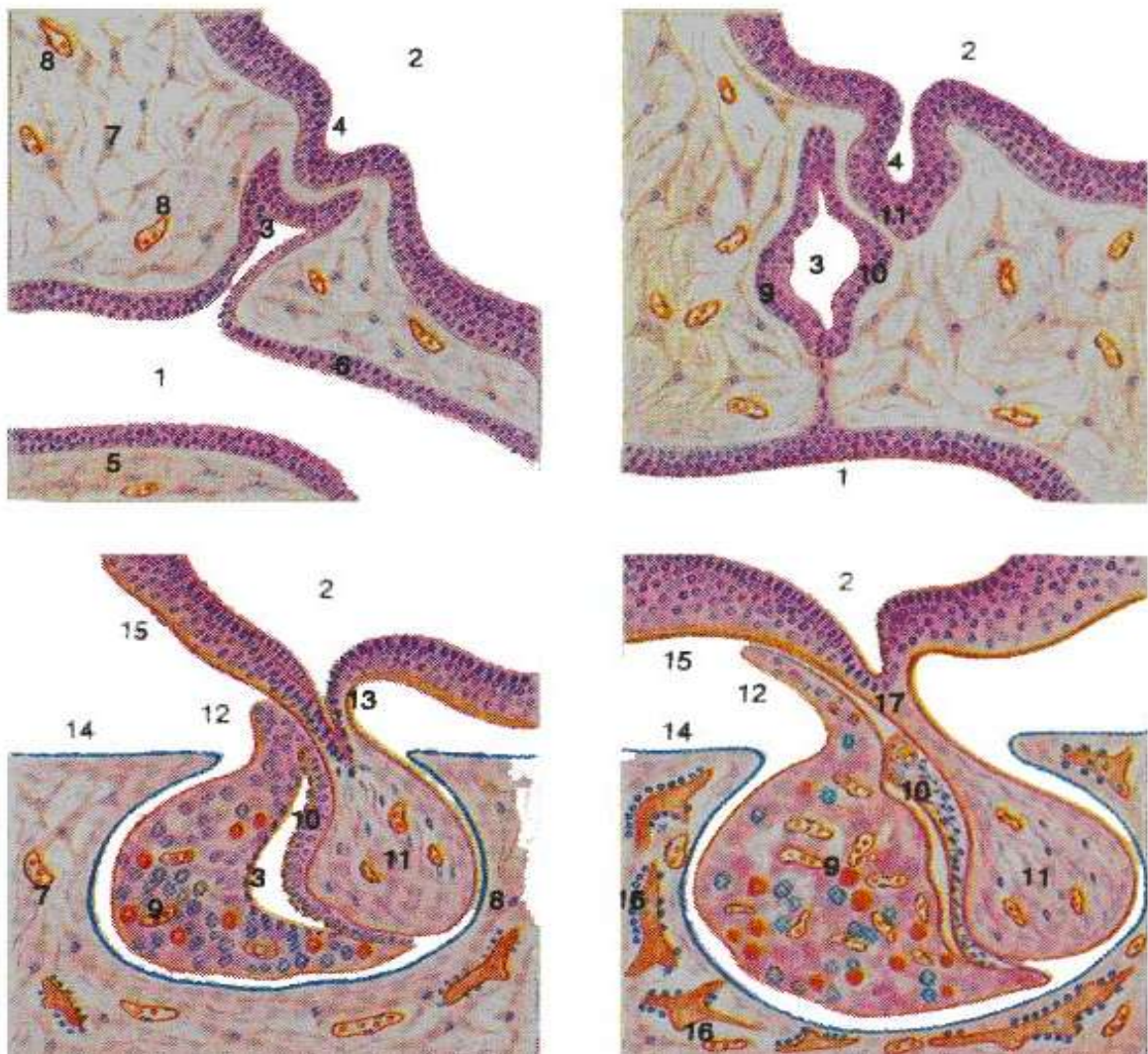
***Развитие.** Аденогипофиз развивается из эпителия крыши ротовой полости, имеющей эктодермальное происхождение. На 4-й неделе эмбриогенеза образуется эпителиальное выпячивание этой крыши в виде кармана Ратке. Проксимальный отдел кармана редуцируется, и ему навстречу выпячивается дно 3 желудочка, из которого образуется задняя доля. Из передней стенки кармана Ратке образуется передняя доля, из задней - промежуточная. Соединительная ткань гипофиза формируется из мезенхимы(136-рис).*

**Функции гипофиза:**

- регуляция деятельности аденогипофиззависимых эндокринных желез;
- накопление для нейрогормонов гипоталамуса вазопрессина и окситоцина;
- регуляция пигментного и жирового обмена;
- синтез гормона, регулирующего рост организма;
- выработка нейропептидов (эндорфинов).

**Передняя доля** состоит из эпителиальных тяжей трабекул, между которыми проходят фенестрированные капилляры. Клетки аденогипофиза называются аденоцитами.

В передней доле их 2 вида:



### 136-рис. Стадии развития гипофиза

1-ротовая полость. 2-полость желудочка мозга 3-карман Ратке. 4-промежуточный мозг. 5-Язык. 6-Эпителий ротовой полости. 7-мезенхима. 8-кровеносные сосуды. 9-передняя стенка кармана Ратке. 10- задняя стенка кармана Ратке 11-задняя доля гипофиза. 12-Туберальная часть. 13-Эпандима. 14-Твёрдая мозговая оболочка. 15- Мягкая мозговая оболочка. 17- Гипофизарная ножка

**Хромофильные** аденоциты располагаются по периферии трабекул и содержат в цитоплазме гранулы секрета, которые интенсивно окрашиваются красителями и делятся на: **оксифильные, базофильные.**

**Оксифильные аденоциты** делятся на две группы:

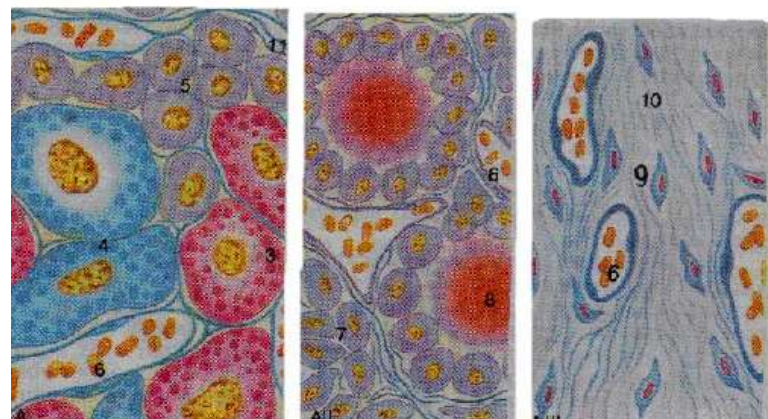
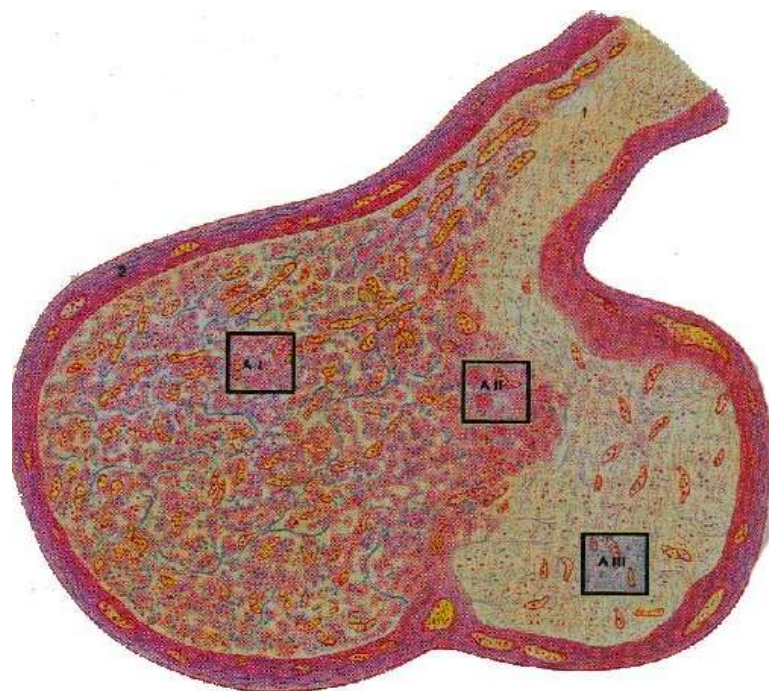
-соматотропоциты вырабатывают гормон роста (соматотропин), стимулирующий деление клеток в организме и его рост;

-лактотропоциты вырабатывают лактотропный гормон (пролактин, маммотропин). Этот гормон усиливает рост молочных желез и секрецию ими молока во время беременности и после родов, а также способствует образованию в яичнике желтого тела и выработке им гормона прогестерона.

**Базофильные аденоциты** подразделяются также на два вида:

-тиротропоциты - вырабатывают тиреотропный гормон, этот гормон стимулирует выработку щитовидной железой тиреоидных гормонов;

-гонадотропоциты подразделяются на два вида - фоллитропоциты вырабатывают фолликулостимулирующий гормон, в женском организме он стимулирует процессы овогенеза и синтез женских половых гормонов эстрогенов. В мужском организме фолликулостимулирующий гормон активирует сперматогенез. Лютропоциты вырабатывают лютеотропный гормон, который в женском организме стимулирует развитие желтого тела и секрецию им прогестерона.



### **137-рис. Гипофиз**

А-общий вид . АI-передняя. АII-средняя. АIII-задняя части.

1-ножка гипофиза. 2-капсула. 3-оксифильные клетки -аденоциты. 4-базофильные клетки -аденоциты. 5-хромофобные клетки. 6-кровяные капилляры. 7-клетки средней части. 8-фолликулы 9-питуициты. 10-нервные волокна

---

Еще одна группа хромофильных аденоцитов - **адренокортикотропоциты**. Они лежат в центре передней доли и вырабатывают адренокортикотропный гормон, стимулирующий секрецию гормонов пучковой и сетчатой зонами коры надпочечников. Благодаря этому адренокортикотропный гормон участвует в адаптации организма к голоданию, травмам, другим видам стресса.

**Хромофобные** клетки сосредоточены в центре трабекул. Эта неоднородная группа клеток, в которой выделяют следующие разновидности:

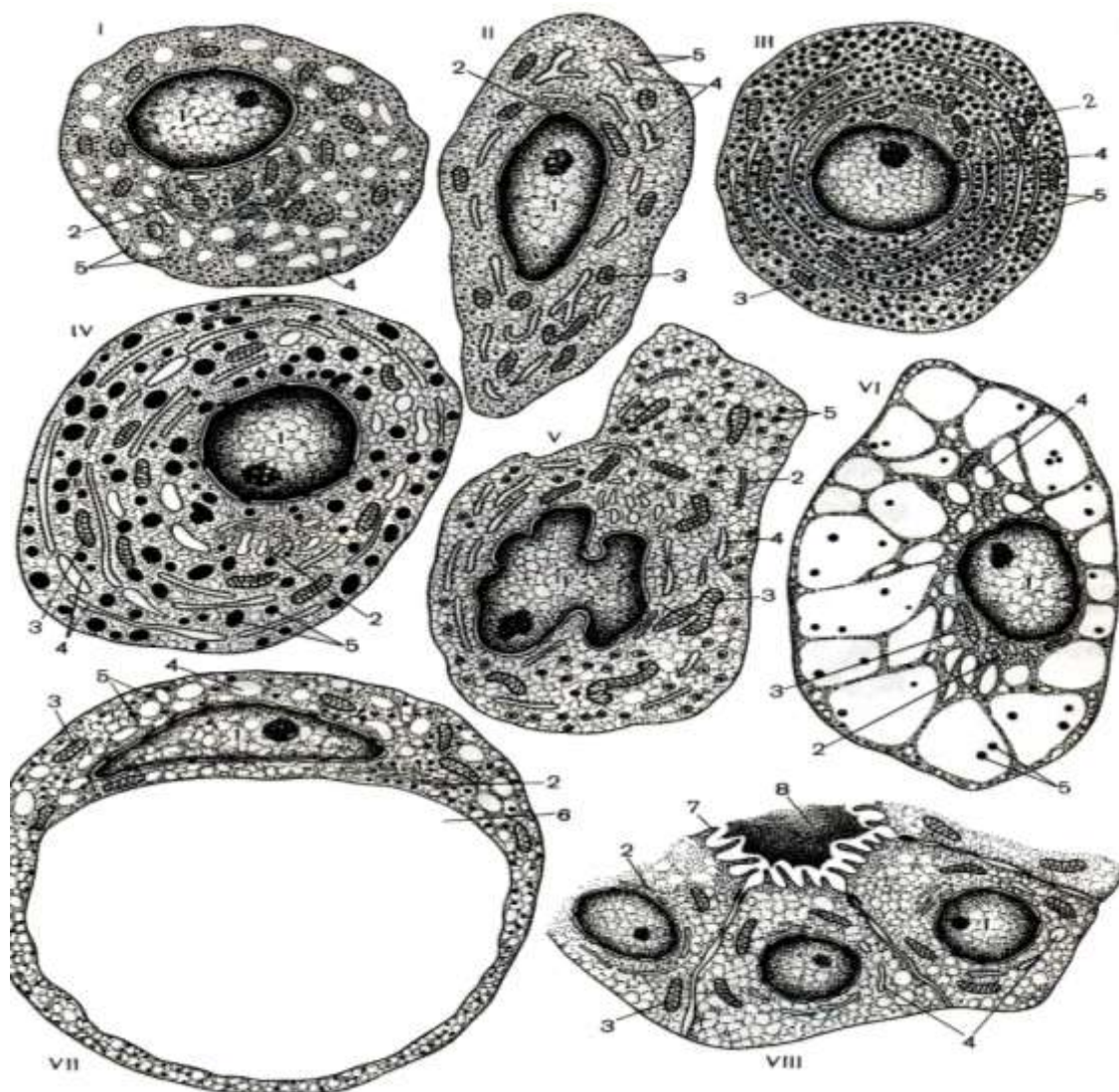
- незрелые, малодифференцированные клетки, играющие роль камбия для аденоцитов;
- выделившие секрет и потому не окрашивающиеся в данный момент хромофильные клетки;
- фолликулярно-звездчатые клетки - небольших размеров, имеющие небольшие отростки, при помощи которых они соединяются друг с другом и образуют сеть. Функция их не ясна.

**Средняя доля** состоит из прерывистых тяжей базофильных и хромофобных клеток. Имеются кистозные полости, выстланные реснитчатым эпителием и содержащие коллоид белковой природы, в котором отсутствуют гормоны. Аденоциты промежуточной доли вырабатывают два гормона:

**1. меланоцитостимулирующий гормон**, он регулирует пигментный обмен, стимулирует выработку меланина в коже, адаптирует сетчатку в видению в темноте, активирует кору надпочечников;

**2. липотропин**, который стимулирует жировой обмен.

**Туберальная зона** образована тонким тяжом эпителиальных клеток, окружающих эпифизарную ножку. В туберальной доле проходят гипофизарные порталы вены, соединяющие первичную капиллярную сеть медиального возвышения с вторичной капиллярной сетью аденогипофиза.



**138-рис. На рисунке показаны ультраструктура железистых клеток аденогипофиза. I гонадотропная фолликулостимулирующая клетка II тиреотропная клетка III самототропная клетка IV лактотропная клетка V кортикотропная клетка VI клетка пиреоидэктомии VII клетка кастрации VIII фолликулярно-звёздчатые клетки псевдофилликула 1- ядро 2-аппарат Гольджи 3-митохондрии 4-ЭДТ 5-секреторные гранулы 6- вакуоль 7-микроворсинка 8-полость псевдофолликулы заполнённой коллоидоподобной массой**

**Задняя доля или нейрогипофиз** имеет нейроглиальное строение. В ней гормоны не вырабатываются, а лишь накапливаются. Сюда поступают по аксонам и депонируются в тельцах Геринга **вазопрессин и окситоцин** нейрогормоны переднего гипоталамуса. Состоит нейрогипофиз из эпендимных клеток - **питуицитов и**

**аксонов нейронов паравентрикулярных и супраоптических ядер гипоталамуса**, а также кровеносных капилляров и телец Геринга - расширений аксонов нейросекреторных клеток гипоталамуса. Питуициты занимают до 30 % объема задней доли. Они имеют отростчатую форму и образуют трехмерные сети, окружая аксоны и терминали нейросекреторных клеток. Функциями питуицитов является трофическая и поддерживающая функции, а также регуляция выделения нейросекрета из терминалей аксонов в гемокапилляры.

**Кровоснабжение** аденогипофиза и нейрогипофиза изолированное. Аденогипофиз кровоснабжается из верхней гипофизарной артерии, которая вступает в медиальную эминенцию гипоталамуса и распадается на первичную капиллярную сеть. На капиллярах этой сети заканчиваются аксовазальными синапсами аксоны нейросекреторных нейронов медиобазального гипоталамуса, вырабатывающих релизинг-факторы. Капилляры первичной капиллярной сети и аксоны вместе с синапсами образуют первый нейрогемальный орган гипофиза. Затем капилляры собираются в порталные вены, которые идут в переднюю долю гипофиза и там распадаются на вторичную капиллярную сеть фенестрированного или синусоидного типа. По ней релизинг-факторы достигают аденоцитов и сюда же выделяются гормоны аденогипофиза. Эти капилляры собираются в передние гипофизарные вены, которые несут кровь с гормонами аденогипофиза к органам-мишеням. Поскольку капилляры аденогипофиза лежат между двумя венами (портальной и гипофизарной), они относятся к "чудесной" капиллярной сети. Задняя доля гипофиза кровоснабжается нижней гипофизарной артерией. Эта артерия распадается до капилляров, на которых образуются аксовазальные синапсы нейросекреторных нейронов - второй нейрогемальный орган гипофиза. Капилляры собираются в задние гипофизарные вены.

### **Строение эпифиза**

Эпифиз расположен между передними буграми четверохолмия. В эмбриогенезе образуется на 5-6-й неделе внутриутробного развития, как выпячивание крыши промежуточного мозга.

**Эпифиз** - паренхиматозный дольчатый орган. Снаружи покрыт капсулой из рыхлой волокнистой соединительной ткани, от

которой отходят септы, разделяющие эпифиз на дольки. Паренхима долек образована анастомозирующими клеточными тяжами, островками и фолликулами и представлена клетками двух типов: **пинеалоцитами и глиоцитами**. Пинеалоциты составляют до 90 % клеток. Глиоциты эпифиза, относящиеся, очевидно, к астроглии, составляют до 5 % всех клеток паренхимы. Они распределены по всей паренхиме дольки, иногда формируя группы по 3-4 клетки. Функция глиоцитов - опорная, трофическая, регуляторная.

Наиболее активно эпифиз функционирует в молодом возрасте. **При старении орган уменьшается**, в нем могут откладываться в виде кристаллов фосфаты и карбонаты кальция, которые связаны с органическим матриксом разрушенных клеток (эпифизарный песок, 139-рис)).

Эпифиз синтезирует следующие **гормоны: серотонин и мелатонин** регулируют "биологические часы" организма. Гормоны являются производными аминокислоты триптофана. Вначале из триптофана синтезируется серотонин, а из последнего образуется мелатонин. Он является антагонистом меланоцитостимулирующего гормона гипофиза, продуцируется в ночное время, тормозит секрецию гонадолиберина, тиреоидных гормонов, гормонов надпочечников, гормона роста, настраивает организм на отдых.

**139-рис.Общий вид эпифиза.**

1-капсула.

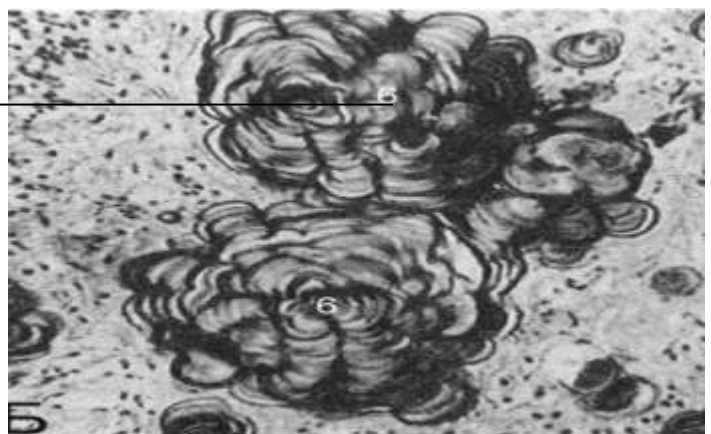
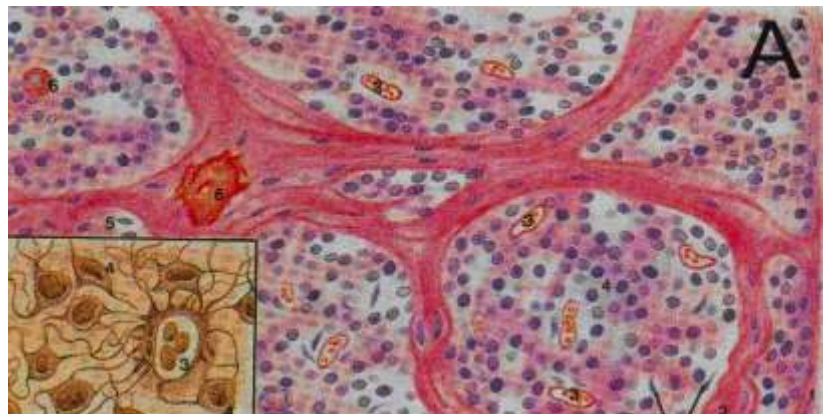
2-междольковая соединительная ткань.

3-кровенной сосуд.

4-меланоциты.

5-глиоциты.

6-мозговые пески.



У мальчиков содержание мелатонина снижается при половом созревании. У женщин наибольший

уровень мелатонина определяется в менструацию, наименьший - при овуляции. Продукция серотонина существенно преобладает в дневное время. При этом солнечный свет переключает эпифиз с образования мелатонина на синтез серотонина, что ведет к пробуждению и бодрствованию организма (серотонин является активатором многих биологических процессов).

Около 40 гормонов пептидной природы, из которых наиболее изучены:

**гормон, регулирующий обмен кальция; гормон аргинин-вазотоцин, регулирующий тонус артерий и угнетающий секрецию гипофизом фолликулостимулирующего гормона и лютеинизирующего гормона.**

Показано, что гормоны эпифиза подавляют развитие злокачественных опухолей. Свет снижает функцию эпифиза, а темнота стимулирует его. Выявлен нейронный путь: сетчатка глаза - ретиногипоталамический тракт - спинной мозг - симпатические ганглии - эпифиз.

Таким образом, функциональная активность наиболее выражена в детском возрасте. В это время он **предотвращает преждевременное половое** созревание, позволяя организму ребенка окрепнуть физически. Функции эпифиза подавляются световым воздействием. Очевидно, избыточная инсоляция тормозит угнетающее действие эпифиза на гонады, чем и объясняется более раннее половое созревание детей в южных странах.

### **6.3. Периферические эндокринные органы**

#### **6.3.3. Строение щитовидной железы**

Щитовидная железа вырабатывает несколько гормонов:

- тиреоидные гормоны - **тетрайодтиронин и трийодтиронин**. Они регулируют основной обмен, а также процессы развития, роста и дифференцировки тканей. Тиреоидные гормоны ускоряют катаболизм белков (с одновременной активацией из синтеза), жиров и углеводов, увеличивают потребление кислорода клетками. Мишенями тиреоидных гормонов являются практически все клетки организма; в щитовидной железе находятся клетки, вырабатывающие гормоны **тирокальцитонин, соматостатин и серотонин**. Тирокальцитонин является функциональным

антагонистом гормона паращитовидных желез паратирина. Они понижают уровень кальция в крови в результате стимуляции клеток костной ткани (остеобластов). При этом кальций откладывается в костях, что приводит к их повышенной минерализации. Одновременно тирокальцитонин стимулирует экскрецию кальция почками. **Соматостатин подавляет** рост и размножение клеток, секрецию ряда других желез, а серотонин обладает множественными эффектами: регулирует функцию ряда эндо- и экзокринных желез, микроциркуляцию, функции соединительной ткани, иммунных реакций.

**Строение.** Щитовидная железа является паренхиматозным органом дольчатого строения. Строму формирует капсула из плотной неоформленной соединительной ткани и отходящие от нее трабекулы, образованные рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью. Кроме того, к строме относится поддерживающий паренхиму внутридольковый каркас из рыхлой волокнистой соединительной ткани, содержащий кровеносные, лимфатические сосуды и нервы. Трабекулы делят железу на доли. Паренхиму образуют: скопления фолликулов, интерфолликулярные островки.

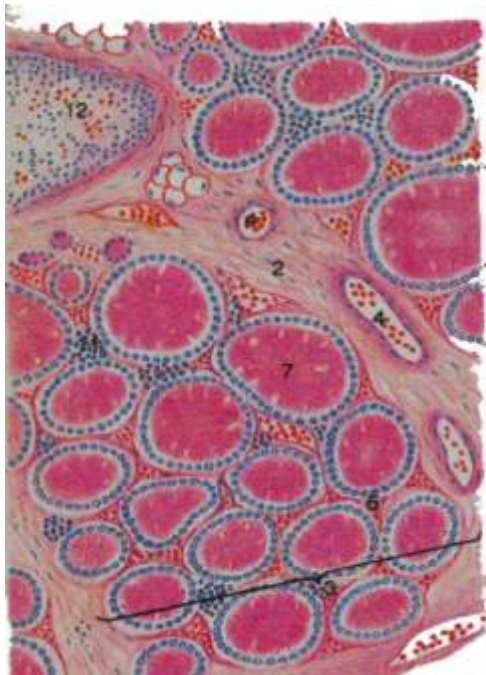
**Фолликул** является структурно-функциональной единицей щитовидной железы. Он образован двумя видами клеток: тироциты, парафолликулярные С-клетки(140-рис).

Оба вида клеток лежат на базальной мембране, однако С-клетки своими апикальными полюсами не достигают просвета фолликула. Внутри фолликула находится коллоидоксифильная субстанция, представляющая собой депонированную форму тиреоидных гормонов.

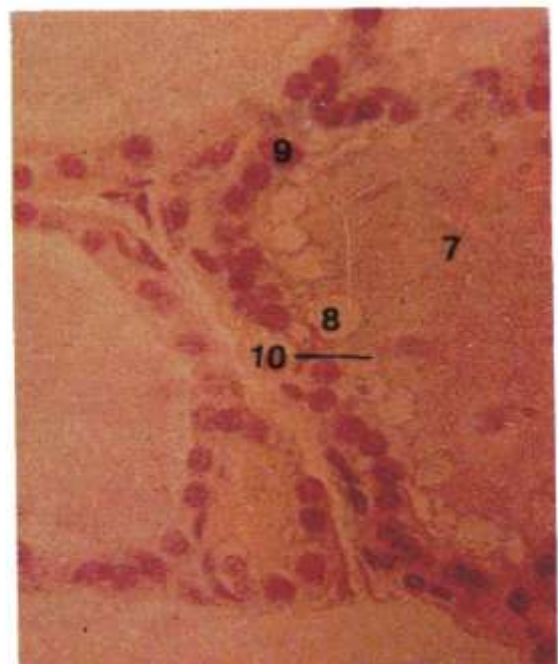
Форма тироцитов зависит от функционального состояния железы. При нормофункции клетки имеют кубическую форму, а в коллоиде обнаруживаются участки резорбции, что говорит об расходовании коллоида. При гипофункции тироциты уплощаются, фолликулы увеличиваются в размерах, а в коллоиде исчезают резорбционные зоны, что свидетельствует о депонировании больших количеств гормонов. При гиперфункции тироциты приобретают цилиндрическую форму, а количество коллоида резко уменьшается, в нем появляется множество резорбционных вакуолей.

Тироциты имеют хорошо развитые органеллы белкового синтеза: гранулярную эндоплазматическую сеть, комплекс Гольджи, митохондрии. В цитоплазме находятся несколько видов пузырьков:

- секреторные - содержат нейодированный тироглобулин, они отсоединяются от комплекса Гольджи и переносят синтезированный тироглобулин в полость фолликула;
- окаймленные - содержат незрелый, нейодированный тироглобулин, который захвачен тироцитом из полости фолликула для йодирования в апикальной части клетки;
- эндоцитозные - содержат зрелый йодированный коллоид, который захвачен тироцитом из полости фолликула для деградации лизосомами и последующего выделения готовых тиреоидных гормонов.



А



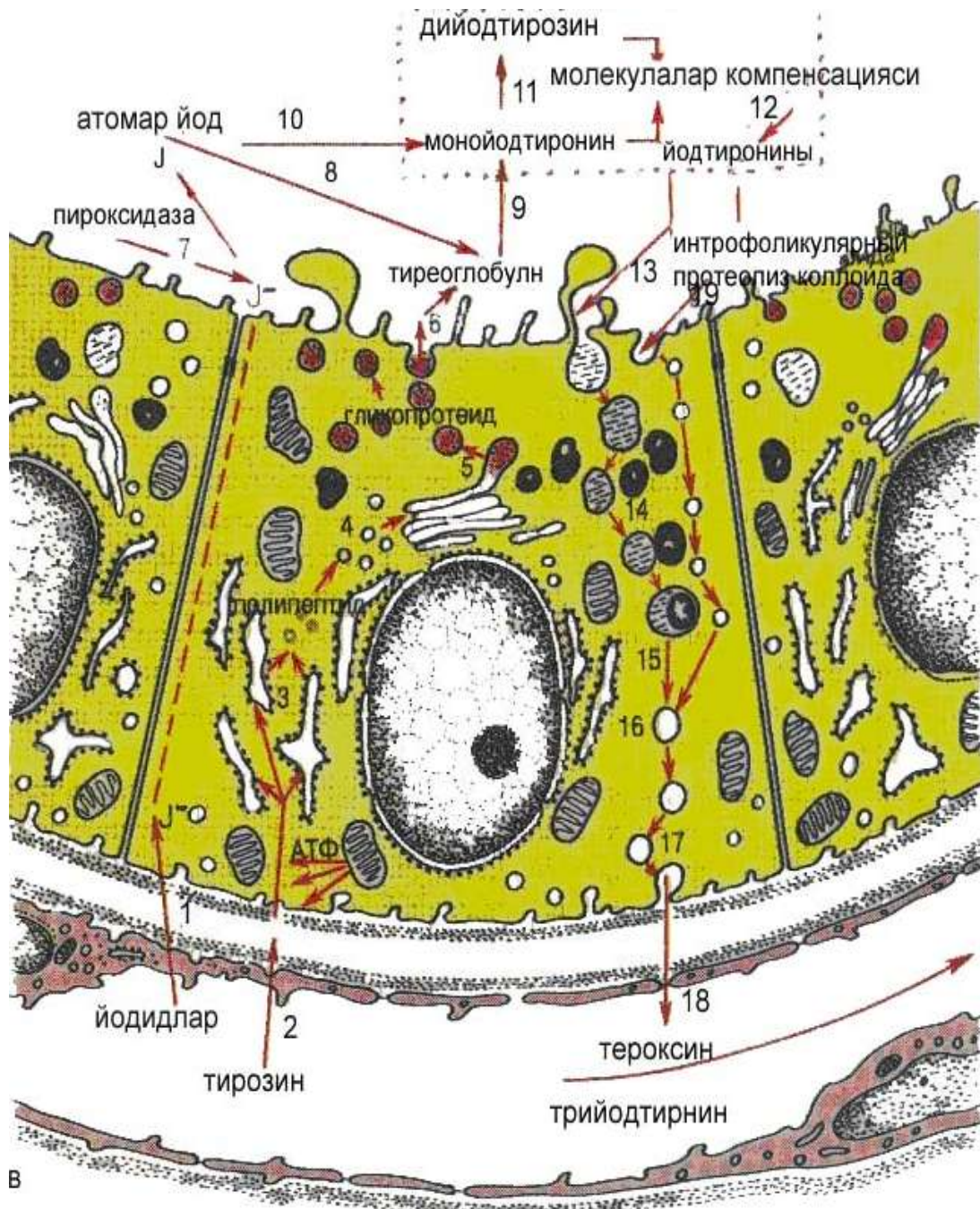
Б

**140-рис.** Щитовидная железа. А-общий вид. Б-фолликулярная стенка

1-Капсула. 2-межполостевый септа. 3-долька. 4-междольковый сосуд. 5-капилляр. 6-фолликула. 7-коллоид. 8-резорбционные макуоли. 9-тироциты фолликула. 10-парафолликулярные тироциты. 11-межфолликулярный островок. 12-околощитовидная железа.

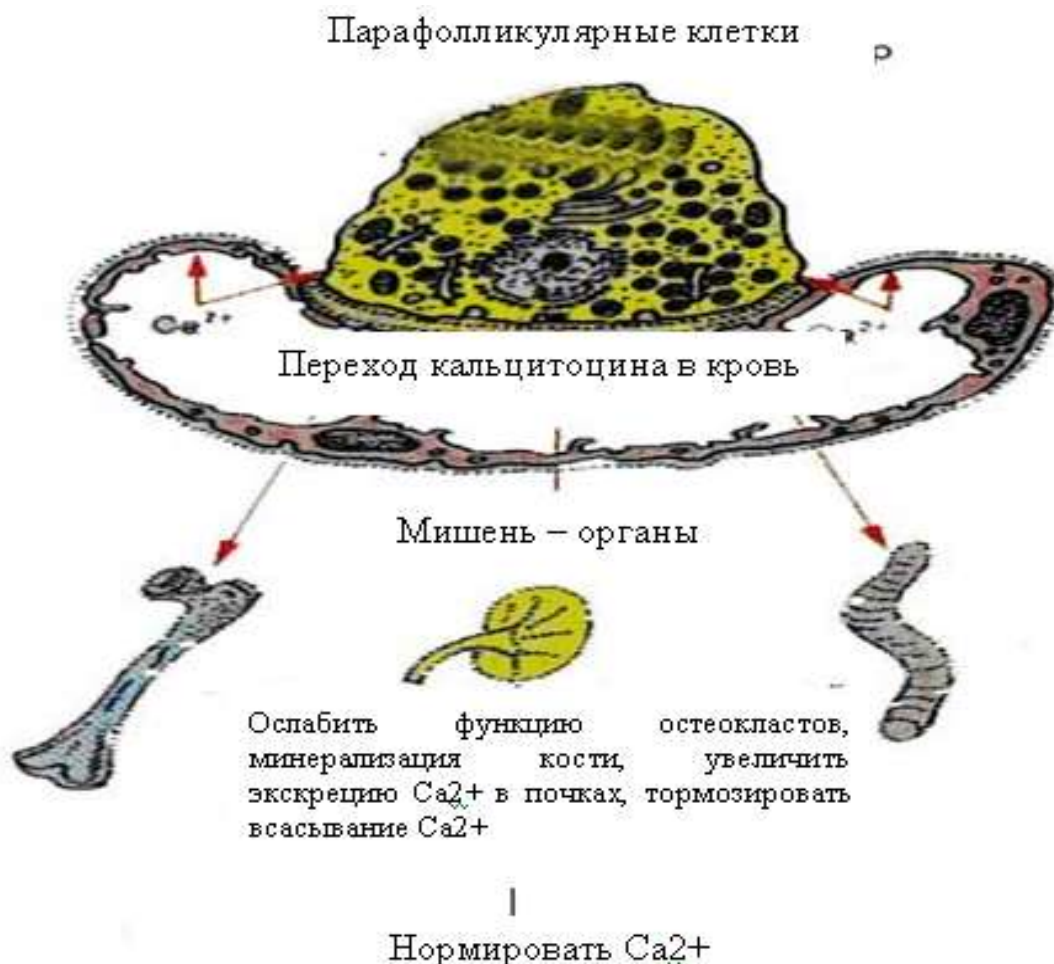
Выделяют три фазы секреторного цикла:

- биосинтез тироглобулина - органической основы гормонов Т3 и Т4;
- выделение тироглобулина в полость фолликула, йодирование органической основы тиреоидных гормонов и депонирование тироглобулина в фолликуле;
- выведение гормонов из клетки в кровь, при этом большая часть молекулы тироглобулина остается в тироците(141 рис).



**141 -рис.** Показаны фазы синтеза и секреции в тироцитах

**Парафолликулярные клетки (С-клетки)** составляют около 0,1 % от общего количества паренхиматозных клеток железы. Их относят к APUD-системе. Они вырабатывают белковые гормоны тирокальцитонин, соматостатин и биогенный амин серотонин. Эти клетки могут входить в состав фолликула, но при этом их апикальные поверхности полости фолликула не достигают. Кроме



того, эти клетки входят в состав интерфолликулярных островков, а также лежат изолированно.

**Интерфолликулярные островки** - это скопление тироцитов без полости. Тироциты островков в небольшом количестве продуцируют тиреоидные гормоны. При функциональной нагрузке на железу эти островки могут активироваться, при этом тироциты начинают вырабатывать коллоид, и островок превращается в фолликул. Таким образом, островки являются резервом для образования новых фолликулов. Среди тироцитов островков находятся С-клетки.

**Васкуляризация щитовидной железы.** Щитовидная железа получает обильное кровоснабжение. Питающие ее артерии обильно ветвятся, их ветви входят в междольковую соединительную ткань. От междольковых артерий отходят межфолликулярные артерии, идущие между фолликулами и образующие перифолликулярные анастомозирующие капилляры, имеющие вид корзинок, обильно оплетающих фолликулы. У человека каждая капиллярная "корзинка" является самостоятельной структурой и не связана с соседними. Кровь из капиллярных "корзинок" оттекает или в межфолликулярные, или сразу в междольковые вены, сливающиеся в щитовидные вены.

### **Строение паращитовидной железы**

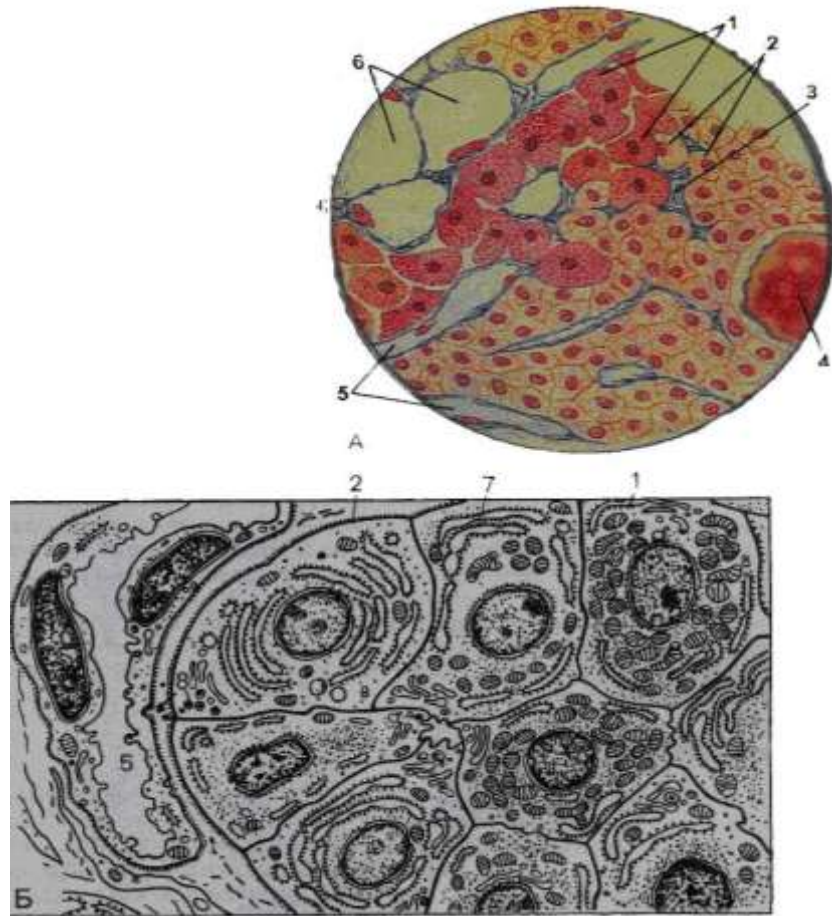
Основная функция паращитовидных желез - секреция гормонов.

Гормон паратирин, который является антагонистом тирокальцитонина, он повышает уровень кальция в крови двумя способами:

- путем разрушения минерального компонента кости за счет активации остеокластов, при этом кальций идет в кровь, где его содержание повышается;
- путем активации образования в кишечнике витамина D, которые усиливает всасывание кальция.

Строма железы образована капсулой с отходящими трабекулами из рыхлой волокнистой оформленной соединительной ткани, которые не обеспечивают полного разделения органа на дольки. В строме много сосудов и жировых скоплений. Паращитовидная железа

- это паренхиматозный орган, паренхима имеет трабекулярное строение. Трабекулы состоят из клеток паратириоцитов, которые делятся на два вида: оксифильные, главные (базофильные)(142-рис). Главные клетки делятся в зависимости от функционального состояния на: **ветлые и темные**. Темные являются активно функционирующими, содержат более развитые гранулярную эндоплазматическую сеть и комплекс Гольджи. В их цитоплазме обнаруживается большое количество секреторных гранул размером до 400 нм, содержащих паратирин. Светлые клетки являются функционально малоактивными. Секреторная активность главных клеток по принципу обратной связи регулируется содержанием кальция в крови: она возрастает при снижении и подавляется при повышении его уровня.



142--рис. Строение околощитовидной железы.

1-оксифильные паратироциты 2-главные паратироциты 3-соединительнотканная прослойки 4-фолликул с коллоидоподобным содержимым 5-гемокапилляры 6-адипоциты 7-промежуточные клетки 8-пресекреторные гранулы

Кровоснабжающие железы артерии распадаются на обильную капиллярную сеть, со всех сторон окружающую паратироциты. Капилляры собираются в вены, формирующие петлистую сеть и анастомозирующие друг с другом. Вены изливаются в субкапсулярные венозные сплетения, связанные с венами щитовидной железы.

## Строение надпочечников

### Функции надпочечников:

-выработка минералокортикоидов (альдостерона, дезоксикортикостерона ацетата и других), регулирующих водно-солевой обмен, а также активирующих воспалительные и иммунные реакции.

Минералокортикоиды стимулируют реабсорбцию натрия почками, что ведет к задержке в организме воды и повышению артериального давления;

-выработка глюкокортикоидов (кортизола, гидрокортизона и других). Эти гормоны повышают уровень глюкозы в крови за счет синтеза ее из продуктов распада жиров и белков. Гормоны подавляют воспалительные и иммунные реакции, что используется в медицине для лечения аутоиммунных, аллергических реакций и так далее;

-выработка половых гормонов, в основном андрогенов (дегидроэпиандростерона и андростендиона), которые имеют слабо выраженный андрогенный эффект, но выделяясь при стрессе, стимулируют рост мускулатуры. Выработку и секрецию андрогенов стимулирует адренкортикотропный гормон;

-мозговое вещество продуцирует катехоламины - гормон адреналин и нейромедиатор норадреналин, которые вырабатываются при стрессе.

Таким образом, надпочечники являются жизненно важными органами, их полное удаление или разрушение патологическим процессом приводит к несовместимым с жизнью изменениям и смерти

Надпочечники являются парными паренхиматозными органами зонального типа. Снаружи покрыты капсулой из плотной волокнистой неоформленной ткани, от которой отходят прослойки вглубь органа - трабекулы. В капсуле находятся гладкие миоциты, вегетативные ганглии, скопления жировых клеток, нервы, сосуды. Капсула и прослойки рыхлой волокнистой неоформленной соединительной ткани образуют строму органа. Паренхима представлена совокупностью клеток: **кортикоцитов** в корковом веществе и **хромаффиноцитов** в мозговом. Надпочечники отчетливо подразделяются на две структурно и функционально различные зоны ( -рис):

**Корковое вещество**- состоит из нескольких зон:

**-субкапсулярная зона** образована мелкими малодифференцированными кортикоцитами, играющими роль камбия для коры;

**-клубочковая зона** составляет 10 % коры надпочечников. Образована небольшими кортикоцитами, формирующими клубочки. В них умеренно развита гладкая эндоплазматическая сеть место синтеза кортикостероидных гормонов. Функции клубочковой зоны выработка минералокортикоидов, а если говорить точнее, то в этой зоне происходит только завершающий этап биосинтеза минералокортикоидов из их предшественника кортикостерона, который поступает сюда из пучковой зоны;

**-пучковая зона** - это наиболее выраженная зона коры надпочечников. Образована оксифильными кортикоцитами крупных размеров, формирующими тяжи и пучки. Между пучками в тонких прослойках рыхлой волокнистой соединительной ткани лежат синусоидные капилляры. Различают два вида пучковых кортикоцитов: **темные и светлые**. Это один тип клеток, находящихся в разных функциональных состояниях. Функция пучковой зоны - выработка глюкокортикоидов (преимущественно кортизола и кортизона).

**-сетчатая зона** занимает около 10-15 % всей коры. Состоит из мелких клеток, которые лежат в виде сети. В сетчатой зоне образуются глюкокортикоиды и мужские половые гормоны, в частности, андростендион и дегидроэпиандростерон, а также в небольшом количестве женские половые гормоны (эстрогены и прогестерон). Андрогены коры надпочечников, в отличие от андрогенов половых желез, обладают слабо выраженным андрогенным эффектом, однако их анаболический эффект на скелетную мускулатуру сохранен, что имеет важное адаптивное значение.

Гормоны надпочечников являются жирорастворимыми веществами и легко преодолевают клеточную оболочку, поэтому в кортикоцитах секреторные гранулы отсутствуют.

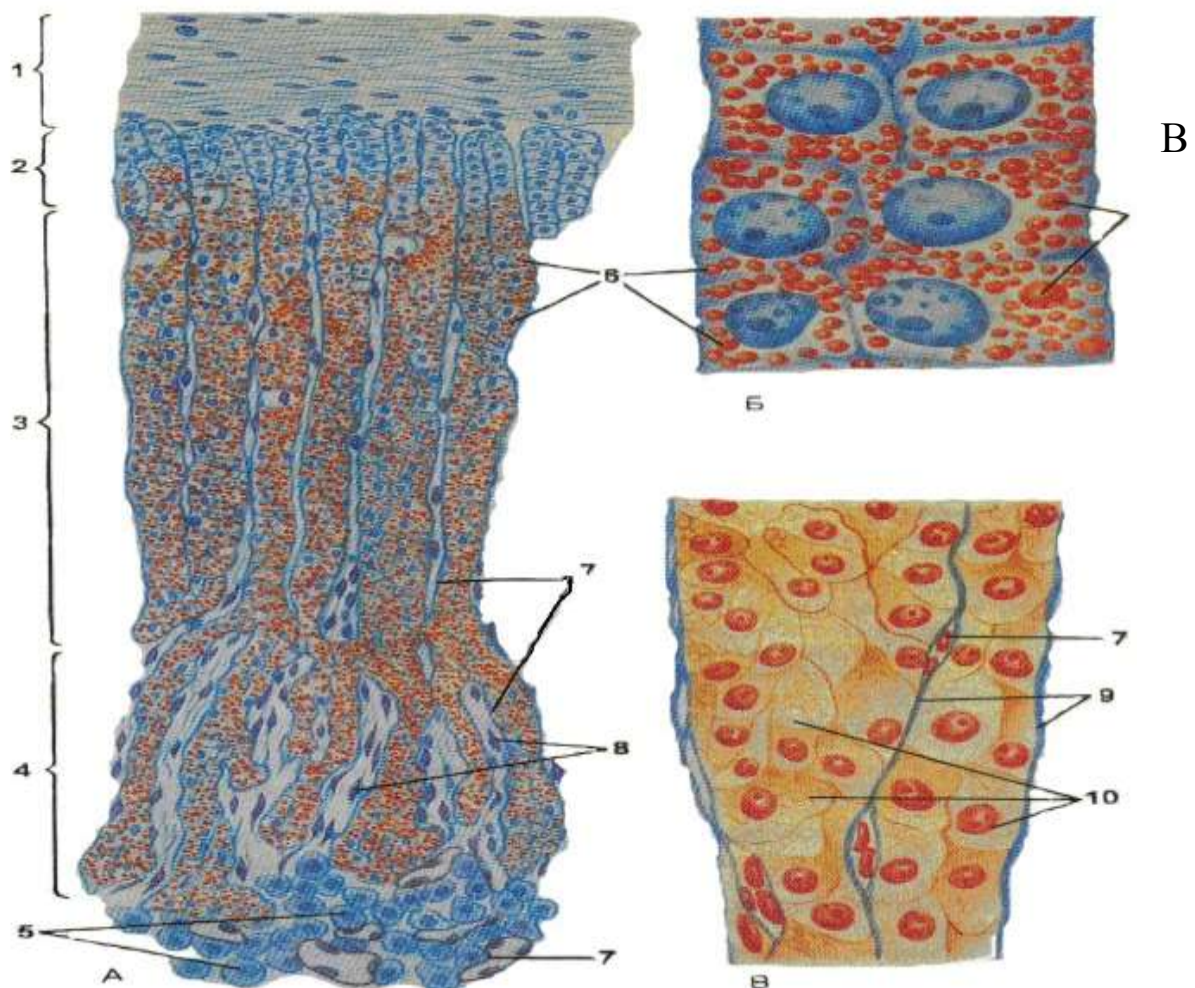
**Мозговое вещество** отделяется от коркового тонкой капсулой из рыхлой волокнистой соединительной ткани. Оно образовано скоплением клеток хромаффиноцитов, которые хорошо окрашиваются солями хрома.

Эти клетки делятся на два вида:

-крупные светлые клетки-продуценты гормона адреналина (А-клетки), содержащие в цитоплазме умеренно электронноплотные гранулы;

-темные мелкие хроматоффиноциты (НА-клетки), содержащие большое число плотных гранул, они секретируют норадреналин.

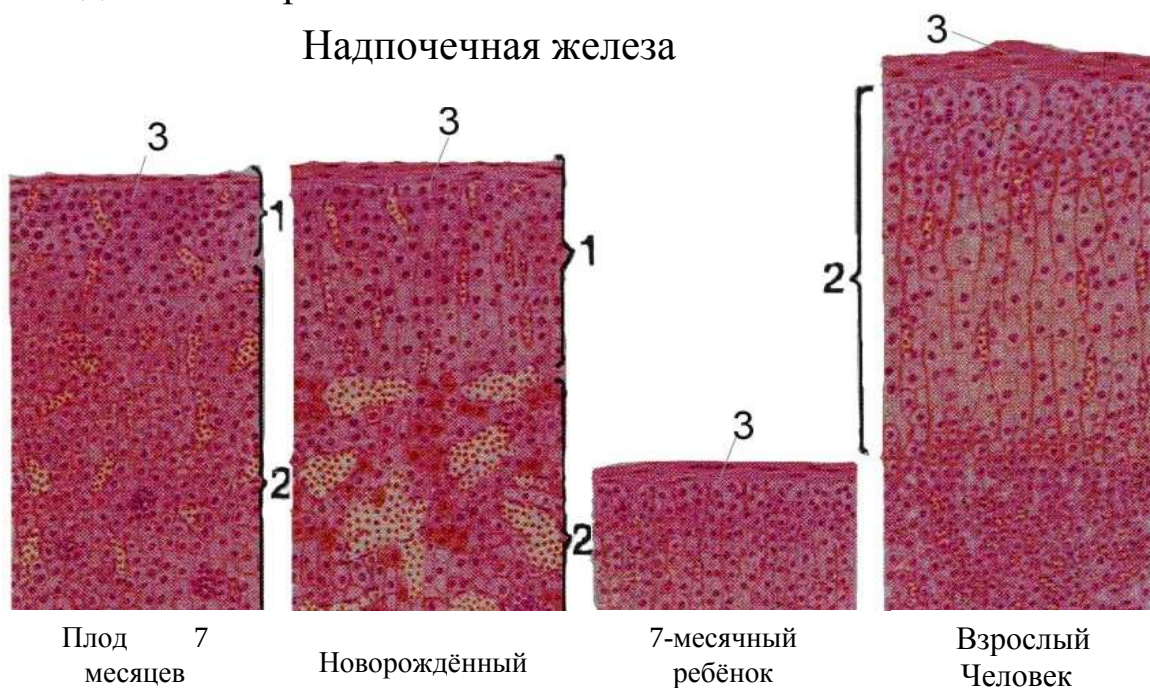
обнаруживаются также вегетативные нейроны (ганглиозные клетки) и опорные клетки - разновидность нейроглии. Своими отростками они окружают хромаффиноциты .



**143-рис.** Строение надпочечника .А,Б-накопление липидов в адренокортикоцитах В- адренокортикоциты пучковой зоны после растворения липидов

1-капсула 2-клубочковая зона 3-пучковая зона 4-сетчатая зона 5-хромофильные клетки мозгового вещества 6-капли липидов в адренокортикоцитах 7-капилляры 8-эндотелий 9-соединительнотканная прослойка между тяжек адренокортикоцитов 10-спонгиоциты

**Кровоснабжение надпочечников.** Артерии, входящие в капсулу, распадаются до артериол, образующих густую субкапсулярную сеть, и капилляров фенестрированного и синусоидного типа, снабжающих кровью кору. Из сетчатой зоны капилляры проникают в мозговое вещество, где превращаются в широкие синусоиды, сливающиеся в венулы. Венулы переходят в вены, формирующие венозное сплетение мозгового вещества. Из подкапсулярной сети в мозговое вещество проникают также артериолы, распадающиеся в нем до капилляров.



144-рис. 1-Фетал (эмбриональная кора) 2-Постоянная кора 3-Капсула

**Клиническое значение.** *Гиперпаратиреоз* характеризуется снижением концентрации фосфата и повышением концентрации  $Ca^{2+}$  в крови. При этом состоянии в различных органах, таких, как почки и артерии, часто образуются патологические отложения кальция. Заболевание костей, вызванное гиперпаратиреозом, которое характеризуется повышением числа остеокластов и множественными

полостями в костях, известно как **фиброзно-кистозный остеит**. Кости пациентов с фиброзно-кистозным остеитом менее прочные и часто ломаются. **Гипопаратиреоз** — это заболевание, при котором концентрации фосфата в крови повышены, а концентрации  $\text{Ca}^{2+}$  в крови — снижены. Кости становятся более плотными, их минерализация усиливается. Такое состояние вызывает спастические сокращения скелетных мышц и генерализованные конвульсии, известные как тетания. Эти симптомы вызваны повышенной возбудимостью нервной системы в следствии недостаточного уровня  $\text{Ca}^{2+}$  в крови. Пациентов с гипопаратиреозом лечат солями кальция и витамином Д.

## Содержание

### 1-ГЛАВА. ВВЕДЕНИЕ В ГИСТОЛОГИЮ

|                                                           |   |
|-----------------------------------------------------------|---|
| 1.1.Определение гистологии как науки. История предмета--- | 1 |
| 1.2.Современные положения клеточной теории-----           | 3 |
| 1.3. Приготовление гистологических препаратов-----        | 4 |
| 1.4. Методы исследования -----                            | 7 |
| 1.5.Клиническое значения методов исследования гистологии- | 9 |

### 11- глава. ОБЩАЯ ЦИТОЛОГИЯ

|                                                                           |    |
|---------------------------------------------------------------------------|----|
| 2.1. Понятие цитология. Цитолемма-----                                    | 10 |
| 2.2.Структурные компоненты цитоплазмы животной<br>клетки.Плазмолемма----- | 12 |
| 2.3.Цитоплазма.Состав гиалоплазмы.Органеллы-----                          | 14 |
| 2.4.Общая характеристика мембранных органелл-----                         | 15 |
| 2.5. Строение и функции немембранных органелл-----                        | 22 |
| 2.6. Включения.-----                                                      | 24 |
| 2.7. Ядро. Репродукция клеток-----                                        | 25 |
| 2.8. Жизненный цикл клетки-----                                           | 29 |
| 2.9. Реакция клеток на внешнюю среду-----                                 | 35 |
| 2.10. Клиническое значение-----                                           | 37 |

### 111-глава.Эмбриология человека

|                                                    |     |
|----------------------------------------------------|-----|
| 3.1. Прогенез-гаметогенез-----                     | 40  |
| 3.2.Эмбриогенез. Фазы эмбрионального периода ----- | 45  |
| 3.2.1. Оплодотворение-----                         | 45. |
| 3.2.2. Дробление-----                              | 48  |
| 3.2.3. Гастрюляция-----                            | 49  |
| 3.2.4 Провизорные органы-----                      | 53  |
| 3.2.5. 2.4. Гистогенез и органогенез-----          | 58  |

### 1У-г л а в а ЧАСТНАЯ ЦИТОЛОГИЯ

|                                                        |    |
|--------------------------------------------------------|----|
| 4.1. Секреторные клетки.-----                          | 61 |
| 4.2. Всасывающие клетки -----                          | 62 |
| 4.3. Транспортные клетки -----                         | 64 |
| 4.4. Сократительные клетки-----                        | 65 |
| 4.5 Импульсообразующие и импульспроводящие клетки----- | 68 |
| 4.6.Иммунные клетки-иммуноциты-----                    | 71 |
| 4.7. Половые клетки -----                              | 76 |

|                                  |         |
|----------------------------------|---------|
| У- ГЛАВА. ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ-----  | 80-209  |
| У! ГЛАВА ЧАСТНАЯ ГИСТОЛОГИЯ----- | 210-299 |
| Содержание -----                 | 210-21  |