

*fourth edition*



# Color Atlas of Histology

**LESLIE P. GARTNER, Ph.D.**

*Professor of Anatomy*

**JAMES L. HIATT, Ph.D.**

*Associate Professor of Anatomy (Retired)*

*Department of Biomedical Sciences  
Baltimore College of Dental Surgery  
Dental School  
University of Maryland  
Baltimore, Maryland*



**LIPPINCOTT WILLIAMS & WILKINS**

A **Wolters Kluwer** Company

Philadelphia • Baltimore • New York • London  
Buenos Aires • Hong Kong • Sydney • Tokyo



# Цветной атлас ГИСТОЛОГИИ

ЛЕСЛИ П. ГАРТНЕР

ДЖЕЙМС Л. ХАЙАТТ

*Под редакцией  
доктора медицинских наук,  
профессора В.П. Сапрыкина*



Москва  
«Логосфера»  
2008

УДК 611-018  
ББК 28.06  
Г-214

Данное издание представляет собой перевод  
с английского оригинального издания **Color Atlas of Histology**.  
Перевод опубликован по контракту с издательством Lippincott Williams & Wilkins, USA

**Научное редактирование**  
Доктор медицинских наук, профессор *В.П. Сапрыкин*

**Перевод с английского**  
*С.Б. Косаревич, Е.А. Александрова,*  
*И.А. Попова, И.С. Кузнецов*

Г-214 Гартнер, Л.П. Цветной атлас гистологии / Л.П. Гартнер, Дж. Л. Хайатт / Пер. с англ.; под ред. В.П. Сапрыкина. — М.: Логосфера, 2008. — 480 с. : ил. : 17,8 см. — ISBN 978-5-98657-012-9.

Предыдущие издания «Цветного атласа гистологии» помогали студентам изучать структуру и функцию тканей и органов на клеточном уровне. Четвёртое издание Атласа предоставляет медикам и биологам 390 микрофотографий, 39 электронограмм и 43 схем, раскрывающих гистологическое строение основных тканей и всех систем органов человека. Каждая глава атласа начинается с введения и включает цветные схематические иллюстрации, в которых кратко рассматриваются основные понятия, необходимые для понимания гистологии. Вставки «Клинические аспекты» по ходу изложения текста раскрывают связь гистологической информации с основами медицинской практики. Чтобы помочь студентам применять гистологические концепции на практике, в главы Атласа также включена информация о патологических аспектах.

«Цветной атлас гистологии», написанный чётко и кратко, широко известен сочетанием художественного оформления и клинического подхода к изложению материала. Студенты также оценят компактный размер книги, удобный для использования ее в лаборатории.

УДК 611-018  
ББК 28.06

**Предупреждение.** Все права защищены. Эта книга защищена авторским правом. Никакая часть книги не может быть воспроизведена в какой-либо форме и каким-либо образом, включая фотокопирование, а также не может быть использована в любой информационной системе без разрешения владельца авторского права.

Издатель не несёт ответственности (по типу ответственности за качество выпускаемой продукции, ответственности за небрежность или иной ответственности) за любые осложнения у пациентов, развившиеся вследствие

использования врачами любого материала этой книги. Данная публикация содержит информацию, касающуюся общих принципов медицинского обслуживания, которая не должна рассматриваться как конкретная инструкция для ведения отдельного пациента. При лечении конкретного больного должны учитываться сведения о медикаментах (в том числе о противопоказаниях, дозировках и мерах предосторожности), содержащиеся в инструкциях, вложенных производителем в упаковку лекарства.

ISBN 978-5-98657-012-9 (рус.)  
ISBN 0-7817-5216-7 (англ.)

© Lippincott Williams & Wilkins, 2006  
© ООО «Логосфера», 2008



## Предисловие

Благоприятный прием, оказанный предыдущим трём изданиям «Цветного атласа гистологии», о чём свидетельствует их тиражи и перевод на восемь иностранных языков, был приятным стимулом для подготовки нового издания. Мы получили от коллег и студентов многочисленные замечания и предложения, многие из которых были учтены при подготовке нового издания Атласа.

Все микрофотографии для данного издания были повторно пересняты с препаратов на цифровую фотокамеру, и для обеспечения высокой достоверности цветопередачи проведена компьютерная цветокоррекция. Кроме того, мы внесли в Атлас несколько изменений и дополнений, а также включили новые микрофотографии органов ротовой полости.

Каждая глава Атласа начинается с дидактической информации, необходимой для понимания гистологии. Чтобы подчеркнуть место и значимость гистологических исследований в клинике в этом издании Атласа мы добавили новые сведения о патологических и клинических аспектах. Кроме того, мы дали новое название разделу «Гистологическая организация» — «Краткое изложение гистологической организации», чтобы отразить истинное его содержание. В каждой

главе книги мы сохранили выделение ключевых слов жирным шрифтом, что облегчит студентам как быстрый выбор нужного материала в тексте, так и расширенный перекрёстный поиск терминов по предметному указателю.

Как и в предыдущих изданиях Атласа, большинство микрофотографий представлено органами и тканями, окрашенными гематоксилином и эозином. Многие гистологические препараты были изготовлены из тканей, залитых в пластмассу. Каждая фотография снабжена указанием суммарного увеличения микроскопа и фотоаппарата. Большинство электронограмм в Атласе любезно предоставлены нашими коллегами, что также отмечено в подписях.

Как и все наши учебники, Атлас написан таким образом, чтобы представленный в нём материал был полным и легко запоминался студентами. Мы хотим помочь студенту освоить гистологию и не быть при этом «раздавленным» предметом. Кроме того, Атлас можно использовать и в гистологической лаборатории в качестве дидактического и практического пособия при изготовлении препаратов. Нужно сказать, что, работая над книгой, мы попытались быть точными и дотошно отражать гистологические сведения, но вполне возможны некоторые упущения.



## От редактора издания на русском языке

К настоящему времени на русском языке по гистологии издано всего две фундаментальные книги зарубежных авторов: «Руководство по гистологии» А. Кормака и Д. Хэма (издательство «Мир», 1982) и «Иллюстрированная энциклопедия по гистологии человека» Р.В. Крстича (издательство «СОТИС», 2001). И хотя настоящий Атлас не является равноценным по фундаментальности указанным книгам, тем не менее, он представляет несомненный интерес как для студентов, изучающих цитологию и гистологию, так и для преподавателей. Фактически, это первый учебный атлас по гистологии, переведенный на русский язык.

Впервые изданный в 1990 г. издательством Lippincott Williams & Wilkins «Цветной атлас гистологии» на английском языке в настоящее время выдержал четыре издания. Он сочетает в себе черты, присущие двум различным типам учебных пособий: с одной стороны, Атлас может служить в качестве краткого руководства для слушателей лекционного курса по гистологии, с другой — в качестве наглядного пособия для самостоятельного изучения по гистологическим препаратам строения органов и тканей.

Своеобразием книги можно считать неоднократное повторение автором данных о строении органов и тканей как в теоретической ча-

сти, предшествующей иллюстративному материалу, так и в описании схем, микрофотографий и электроннограмм. Такую компоновку материала можно расценивать, как попытку авторов создать учебное пособие, представляющее в максимально доступной форме содержание предмета и облегчающее его усвоение студентами.

Перевод иностранного учебника всегда процесс трудный и неоднозначный. Это связано не столько с объёмом книги, сколько со сложностями приведения авторской терминологии в соответствие с устоявшимися взглядами в стране издания. В виду того, что настоящий Атлас — не научная монография, а учебное пособие для студентов, то при подготовке рукописи в печать мы были вынуждены отказаться от практики редакторских комментариев и использовали в тексте отечественные терминологические эквиваленты.

В заключение хочу выразить благодарность группе переводчиков книги за проделанную работу, а также главному редактору издательства «Логосфера» *Грableвской Елене Евгеньевне* за терпение, кропотливый труд и помощь в подготовке рукописи к изданию.

*В.П. Сапрыкин*



# Оглавление

Предисловие .....	vii
Благодарности .....	viii
От редактора издания на русском языке .....	ix

## 1

### Клетка 1

<i>СХЕМА</i> 1-1	Клетка .....	6
1-2	Органеллы .....	7
1-3	Мембраны и их рециркуляция в клетке .....	8
1-4	Синтез белка и экзоцитоз .....	9
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 1-1	Клетка .....	10
1-2	Клеточные органеллы и включения .....	12
1-3	Разновидности поверхности клетки .....	14
1-4	Митоз .....	16
1-5	Клетка .....	18
1-6	Ядро и цитоплазма .....	20
1-7	Ядро и цитоплазма .....	22
1-8	Аппарат Гольджи .....	23
1-9	Митохондрии .....	24

## 2

### Эпителиальные ткани и железы 25

<i>СХЕМА</i> 2-1	Межклеточные соединения .....	32
2-2	Слюнная железа .....	33
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 2-1	Однослойные эпителии .....	34
2-2	Многослойные эпителии .....	36
2-3	Многорядный (псевдомногослойный) реснитчатый цилиндрический эпителий .....	38
2-4	Межклеточные соединения .....	40
2-5	Железы .....	42
2-6	Трубчато-альвеолярные железы .....	46

## 3

### Соединительные ткани 48

<i>СХЕМА</i> 3-1	Коллаген .....	56
3-2	Клетки соединительной ткани .....	57
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 3-1	Эмбриональная соединительная ткань и собственно соединительная ткань I .....	58
3-2	Собственно соединительная ткань II .....	60

3-3	Собственно соединительная ткань III	62
3-4	Фибробласты и коллагеновые волокна	64
3-5	Тучная клетка	66
3-6	Дегрануляция тучной клетки	68
3-7	Развитие жировой клетки	70

## 4

### Хрящевые и костные ткани

72

<i>СХЕМА</i> 4-1	Пластинчатая кость	80
4-2	Развитие кости на месте хряща	81
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 4-1	Гиалиновый хрящ	82
4-2	Эластический и волокнистый хрящи	84
4-3	Компактное вещество кости	86
4-4	Компактное вещество кости и развитие кости непосредственно из мезенхимы	88
4-5	Непрямой остеогенез (энхондральное окостенение) I	90
4-6	Непрямой остеогенез (энхондральное окостенение) II	92
4-7	Гиалиновый хрящ	94
4-8	Остеобласты	95
4-9	Остеокласт	96

## 5

### Кровь и кроветворение

98

<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 5-1	Форменные элементы крови I	107
5-2	Форменные элементы крови II	108
5-3	Кровь и кроветворение	109
5-4	Красный костный мозг и кровь	110
5-5	Эритропоэз (эритропоэтический ряд)	112
5-6	Гранулоцитопоэз (гранулоцитопоэтический ряд)	113

## 6

### Мышечные ткани

114

<i>СХЕМА</i> 6-1	Молекулярная структура скелетной мышцы	120
6-2	Типы мышечных тканей	121
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 6-1	Скелетная мышца I	122
6-2	Скелетная мышца II	124
6-3	Нервно-мышечное соединение I	126
6-4	Нервно-мышечное соединение II	128
6-5	Мышечное веретено	130
6-6	Гладкая мышечная ткань I	132
6-7	Гладкая мышечная ткань II	136
6-8	Сердечная мышца I	138
6-9	Сердечная мышца II	140

## 7

### Нервная ткань. Нервная система

141

<i>СХЕМА</i> 7-1	Морфология спинномозгового нерва	148
7-2	Нейроны и нервно-мышечное соединение	149
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 7-1	Спинной мозг	150
7-2	Мозжечок. Синапс	152
7-3	Головной мозг. Глиальные клетки	154

7-4	Симпатические и чувствительные ганглии	156
7-5	Периферический нерв. Сосудистое сплетение	158
7-6	Периферический нерв	160
7-7	Тело нейрона	162

## 8

### Кровеносная система

163

<i>СХЕМА</i> 8-1	Артерия и вена	172
8-2	Типы капилляров	173
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 8-1	Артерия эластического типа	174
8-2	Артерия мышечного типа. Вена	176
8-3	Артериолы, венулы, капилляры, лимфатические сосуды	178
8-4	Сердце	180
8-5	Капилляр с непрерывной сосудистой стенкой	182
8-6	Фенестрированный (окончатый) капилляр	183

## 9

### Иммунная система

185

<i>СХЕМА</i> 9-1	Иммунная система	195
9-2	Лимфатический узел, тимус и селезёнка	196
9-3	Формирование В-лимфоцитов памяти и плазматических клеток	197
9-4	Активирование цитотоксического Т-лимфоцита и умерщвление клеток, поражённых вирусом	198
9-5	Активирование макрофагов Тх <sub>1</sub> -клетками	199
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 9-1	Лимфоидная инфильтрация. Лимфатический узелок	200
9-2	Лимфатический узел	202
9-3	Лимфатический узел. Миндалины	204
9-4	Лимфатический узел	206
9-5	Тимус	208
9-6	Селезёнка	210

## 10

### Эндокринная система

212

<i>СХЕМА</i> 10-1	Гипофиз и его гормоны	221
10-2	Эндокринные железы	222
10-3	Симпатическая иннервация внутренних органов и мозгового вещества надпочечника	223
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 10-1	Гипофиз I	224
10-2	Гипофиз II	226
10-3	Щитовидная и околощитовидная железы	228
10-4	Надпочечник	230
10-5	Надпочечник. Шишковидное тело	232
10-6	Гипофиз I	234
10-7	Гипофиз II	235

## 11

### Общий покров

236

<i>СХЕМА</i> 11-1	Кожа и её производные	242
11-2	Волосы. Потовые и сальные железы	243
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 11-1	Толстая кожа	244



11–2	Тонкая кожа .....	246
11–3	Волосяные фолликулы и связанные структуры. Потовые железы .....	248
11–4	Ноготь. Тельца Фатера–Пачини и Мейсснера .....	250
11–5	Потовая железа .....	252

## 12

### Дыхательная система

254

<i>СХЕМА</i> 12–1	Воздухоносные пути дыхательной системы .....	262
12–2	Респираторный отдел дыхательной системы .....	263
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 12–1	Обонятельная слизистая оболочка. Гортань .....	264
12–2	Трахея .....	266
12–3	Респираторный эпителий и реснички .....	268
12–4	Бронхи. Бронхиолы .....	270
12–5	Ткань лёгких .....	272
12–6	Аэрогематический барьер .....	274

## 13

### Пищеварительная система I

275

<i>СХЕМА</i> 13–1	Зуб и развитие зуба .....	280
13–2	Язык и вкусовые почки .....	281
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 13–1	Губа .....	282
13–2	Зуб и его пульпа .....	284
13–3	Связка периодонта и десна .....	286
13–4	Развитие зуба .....	288
13–5	Язык .....	290
13–6	Язык и нёбо .....	292
13–7	Зубы и носоглоточная сторона твёрдого нёба .....	294

## 14

### Пищеварительная система II

297

<i>СХЕМА</i> 14–1	Желудок и тонкая кишка .....	306
14–2	Толстая кишка .....	307
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 14–1	Пищевод .....	308
14–2	Желудок I .....	310
14–3	Желудок II .....	312
14–4	Двенадцатиперстная кишка .....	314
14–5	Тощая и подвздошная кишка .....	316
14–6	Ободочная кишка и червеобразный отросток .....	318
14–7	Ободочная кишка I .....	320
14–8	Ободочная кишка II .....	322

## 15

### Пищеварительная система III

323

<i>СХЕМА</i> 15–1	Поджелудочная железа .....	330
15–2	Печень .....	331
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 15–1	Слюнные железы .....	332
15–2	Поджелудочная железа .....	334
15–3	Печень .....	336
15–4	Печень. Желчный пузырь .....	338
15–5	Слюнная железа .....	340

15–6	Печень .....	342
15–7	Островок Лангерганса .....	344

## **16 Мочевыделительная система 345**

<i>СХЕМА</i> 16–1	Мочевыводящие каналыцы .....	354
16–2	Почечное тельце .....	355
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 16–1	Почка. Обзор и общая морфология .....	356
16–2	Корковое вещество почки .....	358
16–3	Клубочек .....	360
16–4	Почечное тельце .....	361
16–5	Мозговое вещество почки .....	362
16–6	Мочеточник и мочевой пузырь .....	364

## **17 Женская половая система 367**

<i>СХЕМА</i> 17–1	Женская половая система .....	376
17–2	Плацента и менструальный цикл .....	377
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 17–1	Яичник .....	378
17–2	Яичник и жёлтое тело .....	380
17–3	Яичник и маточная труба .....	382
17–4	Маточная труба .....	384
17–5	Матка I .....	386
17–6	Матка II .....	388
17–7	Плацента и влагалище .....	390
17–8	Молочная железа .....	392

## **18 Мужская половая система 394**

<i>СХЕМА</i> 18–1	Мужская половая система .....	402
18–2	Спермиогенез .....	403
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 18–1	Яичко .....	404
18–2	Яичко и его придаток .....	406
18–3	Придаток яичка, семявыносящий проток и семенной пузырьёк .....	408
18–4	Предстательная железа, половой член и мочеиспускательный канал .....	410
18–5	Придаток яичка .....	412

## **19 Органы чувств 414**

<i>СХЕМА</i> 19–1	Глаз .....	422
19–2	Ухо .....	423
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 19–1	Роговица, склера, радужка и цилиарное тело .....	424
19–2	Сетчатка .....	426
19–3	Центральная ямка, хрусталик, веко и слёзная железа .....	428
19–4	Внутреннее ухо .....	430
19–5	Улитка .....	432
19–6	Спиральный (кортиев) орган .....	434

## **Предметный указатель 437**

# Хрящевые и костные ткани

Хрящевые и костные ткани являются опорными тканями. В этих специализированных тканях, как и в других соединительных тканях, межклеточное вещество преобладает над клетками.

## ХРЯЩ

Хрящ формирует поддерживающие структуры некоторых органов, покрывает суставные поверхности костей, составляет основную часть скелета плода, хотя в дальнейшем в большинстве своём он замещается костью (схема 4–2).

Существует три вида хрящевых тканей: гиалиновая, эластическая и волокнистая (коллагеново-волокнистая). **Гиалиновая хрящевая ткань** располагается на суставных поверхностях большинства костей, в кольцах трахеи, хрящах гортани и носа, ребрах. **Эластическая хрящевая ткань** названа так благодаря её высокой эластичности, которая обусловлена содержанием в её матриксе большого количества эластических волокон. Эта ткань находится в надгортаннике, ушной раковине и наружном слуховом проходе, а также в некоторых мелких хрящах гортани (рожковидных, клиновидных). **Волокнистая хрящевая ткань** менее распространена. Она обнаруживается в симфизе, евстахиевой трубе, межпозвоночных дисках и в местах прикрепления сухожилий к костям (табл. 4–1).

Хрящ — бессосудистая, плотная и при этом несколько гибкая структура, состоящая из прочного **протеогликанового** матрикса, волокон и клеток. Главными **гликозаминогликанами** матрикса хряща являются хондроитин-4-сульфат и хондроитин-6-сульфат. Волокна и клетки хряща располагаются в толще матрикса. В зависимости от типа хряща волокна матрикса либо исключительно коллагеновые, либо представляет собой смесь коллагеновых и эластических волокон. Клетки хряща — **хондроциты**, диффузно рассеяны в матриксе и расположены в маленьких полостях матрикса — **лакунах**. **Хондроген-**

**ные клетки** — **хондробласты** и их предшественники — располагаются в **надхрящнице**.

Большинство хрящей окружено соединительнотканной оболочкой — **надхрящницей**, которая имеет наружный **волокнистый** и внутренний **хондрогенный** слой. Основная масса волокнистого слоя представлена коллагеновыми волокнами, клеток очень мало (главным образом фибробласты). Внутренний клеточный слой (**хондрогенный слой**) состоит из хондрогенных клеток, которые дают начало хондробластам — клеткам, продуцирующим **матрикс хряща**. Наличие этого слоя в надхрящнице позволяет хрящу расти кнаружи, т.е. **аппозиционно**.

Со временем, по мере секреции хондробластами матрикса и его волокон, они оказываются замурованными в продуктах собственной секреции. Такие клетки называют хондроцитами. Пространство матрикса, в котором располагается хондроцит, называют лакуной. Хондроциты, по крайней мере в молодом хряще, способны к митотическому делению, за счёт чего хрящ растёт изнутри, то есть **интерстициально**. В этом случае каждая лакуна содержит несколько **хондроцитов**, которые называют **изогенной группой** (гнездо клеток). **Интерстициальный рост** хряща обусловлен главным образом синтезом межклеточного вещества хондроцитами, а не их делением.

**Гиалиновый хрящ** окружён отчётливо выраженной **надхрящницей**. Коллагеновые волокна (коллаген II типа) этого хряща очень тонкие, поэтому в гистологических препаратах на фоне **гликозаминогликанов** матрикса они не видны. Вследствие этого матрикс однородного «гладкого» вида.

**Эластический хрящ** также имеет надхрящницу. В его матриксе, помимо коллагеновых волокон (коллаген II типа), содержится множество эластических волокон, которые придают ему характерный вид.

**Волокнистый хрящ** отличается от эластического и гиалинового хрящей тем, что: 1) он не имеет надхрящницы; 2) его хондроциты более

**ТАБЛИЦА 4–1** ■ Типы хрящей, их морфологические особенности и расположение в организме

Тип хряща	Характеристика	Надхрящница	Основные места локализации
Гиалиновый	Хондроциты расположены группами в толще базофильного матрикса, содержащего волокна коллагена II типа	Имеется, за исключением поверхностей суставных хрящей	Суставные концы длинных костей, хрящи ребер, матрица для последующего развития кости на месте хряща
Эластический	Хондроциты расположены в толще матрикса, содержащего эластические волокна и волокна коллагена II типа	Имеется	Ушная раковина, наружный слуховой проход, хрящи гортани
Волокнистый	Хондроциты, расположенные рядами в оксифильном матриксе, содержащем ряды пучков волокон коллагена I типа	Отсутствует	Межпозвоночные диски, лобковый симфиз

мелкие, чем у других типов хрящевой ткани, и расположены параллельными рядами; 3) матрикс волокнистого хряща содержит большое количество толстых пучков коллагеновых волокон между рядами хондроцитов (коллаген I типа) (табл. 4–1).

## КОСТЬ

Кость выполняет много функций, в том числе опорную, защитную, депонирующую (депо минеральных веществ), а также участвует в кроветворении. Специализированные участки костей, покрытые хрящом, участвуют в сочленении и движении костей. Костные ткани относят к скелетным соединительным тканям. Они, в отличие от хрящевых тканей, содержат кровеносные и лимфатические сосуды. Костная ткань состоит из клеток и кальцифицированного межклеточного вещества. В составе кости различают **компактное** и **губчатое вещество**. Губчатое вещество располагается в диафизах трубчатых костей, всегда окружено компактным веществом и имеет большие, свободные **костномозговые пространства**, ограниченные тонкими анастомозирующими между собой костными балками — **костными трабекулами**, состоящими из нескольких слоёв костных пластинок. Компактное вещество кости намного плотнее, чем губчатое. Свободные пространства в нём очень маленькие, костные пластинки более толстые, чем в губчатом веществе, их расположение более упорядочено. Кальцифицированный матрикс кости содержит равные части минеральных и органических веществ, а также связанную воду. Минеральный компонент представлен главным образом гидроксиапати-

том кальция, а органический компонент состоит из **коллагена** и **гликозаминогликанов, связанных с белком**.

Снаружи кость всегда покрыта соединительной тканью. Костномозговая полость выстлана **эндостом**, в котором расположены **остеогенные клетки** (клетки-предшественники и **остеобласты**) и единичные остеокласты. Наружная поверхность кости покрыта **надкостницей**. В ней имеется два слоя: **наружный волокнистый**, состоящий главным образом из коллагеновых волокон и единичных фибробластов, и **внутренний остеогенный (клеточный)**, представленный единичными коллагеновыми волокнами и остеогенными клетками: **камбиальными** клетками преостеобластами и **остеобластами**. **Надкостница** прикрепляется к кости при помощи **шарпеевых волокон (прободающих волокон)** — пучков коллагеновых волокон, отходящих от надкостницы и проникающих в кость, где они оказываются вмурованными в её матрикс.

Матрикс кости производится **остеобластами** — потомками менее дифференцированных **костных клеток-предшественников**. В процессе выработки костного матрикса остеобласты замуровываются в него и превращаются в **остециты**. В матриксе **остециты** расположены в пространствах (**лакунах**) чечевицеобразной формы, а их отростки размещаются в крошечных каналах или туннелях — **канальцах**. Кость, в отличие от хряща, содержит кровеносные сосуды. Перфорируя кость и проходя по **фолькмановым каналам**, они проникают в **гаверсовы каналы**. Гаверсов канал с окружающими его костными пластинками, в которых имеются лакуны, содержащие остециты, и каналцы с отростками остецитов, называют **гаверсовой системой**, или **остеоном**.

Остеоциты благодаря своим отросткам, расположенным в каналцах, контактируют между собой и имеют возможность получать из сосудов гаверсова канала  $O_2$ , питательные и прочие вещества, а также избавляться от продуктов своего обмена. Гаверсовы каналы лежат вдоль продольной оси длинных костей и связаны между собой **фолькмановыми каналами**.

Костные пластинки компактного вещества кости представлены следующими системами: **наружными и внутренними общими** (круговыми, генеральными) **пластинками, вставочными** (интерстициальными) **пластинками и пластинками остеонов** (схема 4-1).

### Формирование кости (остеогенез)

Различают прямой и непрямой остеогенез. **Прямой остеогенез** характеризуется образованием первичной перепончатой остеонидной костной ткани. Очаги окостенения возникают в богато васкуляризированной мезенхиме, где **мезенхимные клетки дифференцируются в остеобласты** (возможно, через костные клетки-предшественники), которые, вырабатывая матрикс кости, формируют костные трабекулы. Поскольку трабекул образуется все больше и больше, они сближаются и на отдельных участках, соединяясь между собой, формируют **первичную губчатую кость**. В дальнейшем она замещается вторичной губчатой костью, представленной **пластинчатой костной тканью**. На поверхности костных трабекул расположены остеобласты. Там же обнаруживаются и **остеокласты** — крупные многоядерные клетки моноцитарного происхождения, лежащие в мелких углублениях на поверхности костных трабекул — **лакунах Хаушипа**. Их функция заключается в резорбции костной ткани. Функционирование остеобластов и остеокластов тесно взаимосвязано, что обеспечивает постоянное remodelирование кости. Часть мезенхимы, которая не участвует в остеогенезе, даёт начало волокнистой соединительной ткани (т.е. надкостнице и эндосту).

Вновь сформированную костную ткань называют **первичной или грубоволокнистой (ретикулофиброзной)**, так как расположение коллагеновых волокон её матрикса беспорядочно, в отличие от строго ориентированного в зрелой

кости. В последующем совместными усилиями остеобластов и остеокластов грубоволокнистая костная ткань заменяется **вторичной или зрелой (пластинчатой) костной тканью**.

Путём **непрямого остеогенеза** формируются трубчатые кости. Для него необходимо наличие хрящевой модели (представленной гиалиновым хрящом), которая будет использоваться как матрица для формирования кости (схема 4-2). Хрящевая ткань не может напрямую превратиться в костную. Вначале вокруг талии хрящевой матрицы кости за счёт надхрящницы, а не из мезенхимы, формируется **костная манжетка**, которая постепенно увеличивается в размерах (перихондральное окостенение). Хондроциты в центре хрящевой матрицы кости, под костной манжеткой, **гипертрофируются**, резорбируя часть прилежащего к ним матрикса хряща. Вследствие этого лакуны хондроцитов настолько увеличиваются в размерах, что зачастую сливаются между собой. После обызвествления матрикса хряща гипертрофированные хондроциты дегенерируют и умирают, оставляя после себя пустые лакуны. В слившиеся между собой лакуны обызвествлённого матрикса хряща врастает **периостальная почка**, состоящая из кровеносных сосудов, мезенхимных и остеогенных клеток. Остеогенные клетки дифференцируются в остеобласты, которые вырабатывают костную ткань на поверхности кальцифицированного матрикса хряща. По мере того как костная манжетка утолщается и удлиняется, остеокласты резорбируют комплекс «костная ткань–кальцифицированный матрикс хряща», формируя костномозговую полость, которая затем будет заселена костномозговыми клетками. Процесс окостенения распространяется по обе стороны от первичного центра окостенения, и, в итоге, большая часть хряща замещается костью, т.е. формируется **диафиз** трубчатой кости. Формирование эпифиза происходит за счёт **вторичного центра окостенения**, при этом на суставной поверхности кости сохраняется хрящевая ткань. Рост трубчатой кости в длину происходит за счёт метафизарных пластинок роста — участков хряща, расположенных между эпифизами и диафизом.



# Гистофизиология

## ХРЯЩ

### Матрикс хряща (межклеточное вещество)

Вследствие того, что гиалиновый хрящ не содержит в себе кровеносных сосудов, транспорт питательных веществ и продуктов обмена из надхрящницы к хондроцитам и обратно обеспечивает его матрикс. Матрикс хряща представлен волокнами коллагена II типа, замурованными в аморфном (основном) веществе, состоящем из гликозаминогликанов и гиалуроновой кислоты, с которой связаны гидрофильные протеогликаны. Гликозаминогликановый компонент протеогликанов представлен главным образом хондроитин-4-сульфатом и хондроитин-6-сульфатом. Кислая природа протеогликанов, объединённых в громадный комплекс с гиалуроновой кислотой, позволяет им связывать значительные количества катионов и воды. В матриксе хряща содержатся и гликопротеины, которые обеспечивают сцепление хондроцитов с матриксом.

По своему строению эластический хрящ сходен с гиалиновым, однако в отличие от него в матриксе эластического хряща имеется значительное количество эластических волокон. Особенностью волокнистого хряща является то, что он не имеет надхрящницы, количество его ацидофильного матрикса по сравнению с эластическим и коллагеновым хрящами значительно меньше, волокна коллагена I типа расположены параллельными рядами.

### Хондроциты

Хондроциты гиалинового и эластического хрящей имеют сходное строение. Они лежат в лакунах матрикса как поодиночке (в молодом хряще), так и в виде изогенных групп (в зрелом хряще). Хондроциты, расположенные по периферии изогенных групп, — двояковыпуклые, тогда как хондроциты, находящиеся в центре, — округлые. В цитоплазме хондроциты содержат значительное количество гликогена и митохондрий, часто встречаются крупные липидные капли. В связи с тем, что хондроциты постоянно обновляют матрикс хряща, у них хорошо развит аппарат синтеза белка (шероховатая ЭПС, комплекс Гольджи).

## КОСТЬ

### Костный матрикс

Кость — кальцифицированная соединительная ткань, содержащая кровеносные сосуды, клетки которой расположены в надкостнице, в эндосте и в двояковыпуклых полостях — лакунах костного матрикса. Тонкие каналы матрикса, известные как каналцы, содержат отростки остеоцитов, при помощи которых они передают друг другу питательные вещества, гормоны и другие необходимые вещества.

Органический компонент матрикса кости представлен главным образом коллагеном I типа, сульфатированными гликопротеинами и некоторыми протеогликанами. Коллаген костного матрикса кальцинируется кристаллами гидроксиапатита, что делает кость самой твёрдой структурой в организме. Наличие гидроксиапатитов превращает кость в депо кальция, фосфора и других неорганических веществ. Кость постоянно находится в динамическом состоянии потери и восполнения неорганических компонентов, что обеспечивает баланс кальция и фосфора в организме.

### Клетки кости

Камбиальные остеогенные клетки — уплощенные, недифференцированные клетки, которые расположены во внутреннем клеточном слое надкостницы, эндосте и выстилке гаверсовых каналов. Они дают начало остеобластам.

Остеобласты — кубические или низкопризматические клетки. Их функция — синтез матрикса кости. В процессе выработки костного матрикса остеобласты, замуровываясь в нем, превращаются в остеоциты. Матрикс кости кальцифицируется посредством матриксных пузырьков, выделяемых остеобластами. Когда остеобласты переходят в состояния относительного функционального покоя (то есть превращаются в остеоциты), они теряют большую часть аппарата синтеза.

Остеоциты — уплощённые, дисковидные клетки с многочисленными отростками. Их функция заключается в поддержании гомеостаза костного матрикса. Остеоциты располагаются в лакунах костного матрикса, а их

отростки — в канальцах матрикса. Отростки соседних остеоцитов формируют между собой щелевидные соединения (нексусы). Благодаря этому остеоциты объединены в единую систему, которая реагирует на изменения концентрации в крови не только кальция, но и кальцитонина, и паратгормона (гормонов щитовидной и околощитовидных желёз соответственно). Таким образом, остеоциты от-

ветственны за поддержание кратковременного баланса кальция и фосфора в организме.

**Остеокласты** — многоядерные клетки, происходящие из моноцитов. Они резорбируют кость. Взаимодействие остеокластов и остеобластов важно не только для формирования, перестройки и заживления кости, но и для поддержания в организме долговременного баланса кальция и фосфора.

## Клинические аспекты ■ ■ ■

### *Дегенерация хряща*

Гиалиновый хрящ начинает дегенерировать, когда хондроциты гипертрофируются и погибают. Дегенерация хряща — естественный процесс, который ускоряется с возрастом. Он приводит к болям в суставах и ограничению их подвижности.

### *Авитаминозы*

Дефицит витамина А вызывает нарушение нормального течения остеогенеза и роста кости, тогда как его избыток ускоряет окостенение эпифизарной пластинки роста, что обуславливает маленький рост пациента с гипервитаминозом А. Дефицит витамина D, необходимого для абсорбции кальция из кишечника, вызывает нарушение процесса кальцификации костей («мягкие» кости). В результате у детей развивается рахит, а у взрослых — остеомалация. Избыток витамина D приводит к резорбции кости. Следствием дефицита витамина С, необходимого для правильного формирования коллагена, является развитие цинги, при которой происходит задержка роста костей и замедляется заживление ран.

### *Гормональные влияния на кость*

Кальцитонин подавляет резорбцию матрикса кости, изменяя функцию остеокластов, чем предотвращает высвобождение кальция из кости. Паратгормон активизирует секрецию остеобластами фактора, стимулирующего остеокласты. В итоге активируется резорбция остеокластами кости, что приводит к повышению уровня кальция в крови. Повышенный уровень паратгормона в организме приводит к увеличению хрупкости костей и высокому риску их переломов.

### *Болезнь Педжета кости*

Болезнь Педжета кости — генерализованное заболевание скелета, которое обычно поражает пожилых людей и часто носит семейный характер. В результате этого заболевания утолщаются и размягчаются кости черепа и конечностей. Болезнь длительно протекает бессимптомно и обычно обнаруживается случайно при рентгенографическом исследовании костей либо при биохимическом исследовании крови (выявляется повышенный уровень щелочной фосфатазы), проведенных по поводу другой патологии. Для замедления прогрессирования болезни проводится лечение кальцитонином.

### *Остеопороз*

Остеопороз — системное заболевание скелета, характеризующееся снижением массы костей и нарушением их архитектоники, развивающееся в результате дисбаланса между скоростью формирования кости и скоростью её резорбции. Остеопороз обычно развивается в старости. Он также может возникать у женщин в постменопаузальный период в связи со снижением секреции эстрогенов. Эстрогены, воздействуя на соответствующие рецепторы остеобластов, стимулируют продукцию ими органического матрикса кости. Без достаточного уровня эстрогенов скорость резорбции кости в результате деятельности остеокластов превышает скорость её формирования остеобластами. В результате уменьшается масса костей, они становятся более хрупкими, и риск переломов увеличивается.



# Краткое изложение гистологической организации

## ХРЯЩ

### Хрящ эмбриона

#### *Надхрящница*

Надхрящница очень тонкая, содержит множество клеток.

#### *Матрикс*

Матрикс скудный, имеет гомогенный вид.

#### *Клетки*

Значительное количество мелких, округлых хондроцитов. Клетки размещены в небольших пространствах матрикса хряща — лакунах.

### Гиалиновый хрящ

#### *Надхрящница*

Надхрящница имеет два слоя: наружный — **волокнистый** (содержит коллагеновые волокна и фибробласты) и внутренний — **хондрогенный** (содержит хондрогенные клетки: **прехондробласты** и **хондробласты**).

#### *Матрикс*

Матрикс содержит значительное количество коллагеновых волокон, которые окрашиваются базофильно так же, как и основное вещество. Этим объясняется однородность окрашивания межклеточного вещества, в котором выделяют: **территориальный (капсульный) матрикс**, окружающий лакуны хондроцитов, и **межтерриториальный (межкапсульный) матрикс**. В препарате территориальный матрикс окрашен темнее, чем межтерриториальный.

#### *Клетки*

Хондроциты лежат в полостях матрикса (лакунах) либо поодиночке, либо группами (**изогенные группы**). Групповое расположение хондроцитов свидетельствует об **интерстициальном росте**. **Аппозиционный рост** хряща происходит за счёт **хондробластов** внутреннего (хондрогенного) слоя надхрящницы.

### Эластический хрящ

#### *Надхрящница*

Надхрящница имеет такое же строение, как и у гиалинового хряща.

#### *Матрикс*

В матриксе помимо **коллагеновых волокон** содержится значительное количество **тёмных эластических волокон**.

#### *Клетки*

Хондроциты, хондробласты и **прехондробласты** располагаются так же, как и в гиалиновом хряще.

### Волокнистый хрящ

#### *Надхрящница*

Надхрящница обычно отсутствует.

#### *Матрикс*

**Основное вещество** матрикса очень скудное. Оно представлено многочисленными толстыми пучками коллагеновых волокон, расположенными между параллельными рядами хондроцитов.

#### *Клетки*

Хондроциты волокнистого хряща более мелкие, чем у гиалинового или эластического. Они располагаются продольными рядами, параллельно пучкам толстых коллагеновых волокон.

## КОСТЬ

### Компактное вещество декальцинированной трубчатой кости

#### *Надкостница*

Надкостница (периост) имеет два слоя: наружный — **волокнистый** (содержит коллагеновые волокна и фибробласты) и внутренний — **остеогенный** (содержит **остеогенные клетки**). Она прикрепляется к кости при помощи **шарпеевых волокон**.

#### *Системы костных пластинок*

В компактном веществе кости выделяют **наружные и внутренние общие пластинки**, **пластинки системы гаверсова канала** (пластинки **остеонов**) и **вставочные пластинки**.

#### *Эндост*

Эндост — тонкая структура, выстилающая **костномозговую полость**, в которой располагается **костный мозг**.

#### *Клетки*

**Остеоциты** лежат в мелких полостях костного матрикса — лакунах. **Остеогенные клетки** находятся и в эндосте, и в остеогенном слое надкостницы, а также выстилают гаверсовы каналы. **Остеокласты** расположены в лакунах Хаушипа в участках резорбции кости. **Остеоид** — некальци-



нированный матрикс кости, локализуется между клетками кости и кальцинированным матриксом.

#### **Кровоснабжение**

Кровеносные сосуды находятся в надкостнице, костномозговой полости и гаверсовых каналах остеонов. Кровеносные сосуды гаверсовых каналов связаны между собой посредством фолькмановых каналов.

### **Шлиф недекальцинированного компактного вещества трубчатой кости**

#### **Системы костных пластинок**

Отчётливо видна пластинчатая организация матрикса кости. Костные пластинки выглядят как тончайшие слои матрикса. Они формируют наружные и внутренние общие, вставочные пластинки и пластинки остеонов.

Остеоны — цилиндрические структуры, состоящие из концентрически расположенных костных пластинок, вставленных друг в друга. В костных пластинках имеются лакуны, от которых отходят тонкие каналы. В лакунах располагаются остециты, а в каналах — их отростки. Каналы анастомозируют между собой и идут к гаверсову каналу, содержащему кровеносный сосуд, остеобласты и другие остеогенные клетки. Спайные линии обозначают периферические границы каждого остеона. Фолькмановы каналы связывают соседние гаверсовы каналы.

### **Губчатое вещество декальцинированной трубчатой кости**

#### **Системы костных пластинок**

Костные пластинки формируют костные трабекулы.

#### **Клетки**

Остеоциты расположены в лакунах. Остеобласты покрывают все костные трабекулы. Иногда встречаются крупные многоядерные остеокласты, расположенные в лакунах Хаушипа. Между клетками кости и костной тканью лежит остеоид — некальцинированный матрикс кости.

Костный мозг расположен в пространствах между костными трабекулами.

### **Развитие кости непосредственно из мезенхимы**

#### **Центры окостенения**

Центры окостенения — участки мезенхимы с повышенным содержанием кровеносных сосудов (обильная васкуляризация), где, как полагают, мезенхимные клетки дифференцируются в камбиальные остеогенные клетки, которые, в свою очередь, превращаются в остеобласты.

#### **Системы костных пластинок**

Первой формируется первичная (грубоволокнистая) костная ткань. Её остециты крупные, а волокнистый компонент матрикса расположен неупорядоченно. Образование пластинок происходит тогда, когда костные трабекулы начинают формировать вокруг кровеносных сосудов первичные (примитивные) остеоны.

#### **Клетки**

В развитии кости непосредственно из мезенхимы участвуют камбиальные остеогенные клетки, остеобласты, остециты и остеокласты. В этом процессе задействованы также мезенхимные и гемопоэтические клетки.

### **Вторичный остеогенез: перихондральное и энхондральное окостенение**

#### **Первичный (диафизарный) центр окостенения**

В надхрящнице диафиза хрящевой матрицы кости увеличивается количество кровеносных сосудов (повышается васкуляризация). Одновременно с этим хондрогенные клетки надхрящницы становятся остеогенными клетками, которые, в свою очередь, дифференцируются в остеобласты. Остеобласты формируют костную манжетку, вследствие чего надхрящница, лежащая над ней, превращается в надкостницу. Это сопровождается гипертрофией хондроцитов в центральных отделах хряща и последующей их гибелью. Матрикс хряща в зоне гибели хондроцитов обызвествляется, а лакуны, оставшиеся пустыми после гибели хондроцитов, сливаются между собой и образуют полости. Периостальная сосудистая почка врастает в диафиз, проникая в пустые сливные лакуны хондроцитов. Остеогенные клетки дифференцируются в остеобласты, которые откладывают костную ткань поверх трабекул обызвествлённого хряща. Формируется примитивная костномозговая полость, в которой начинается кроветворение. Появляющиеся остеокласты (некоторые исследователи считают их хондрокластами) резорбируют покрытые костью трабекулы обызвествлённого хряща. Костная манжетка утолщается и удлиняется.

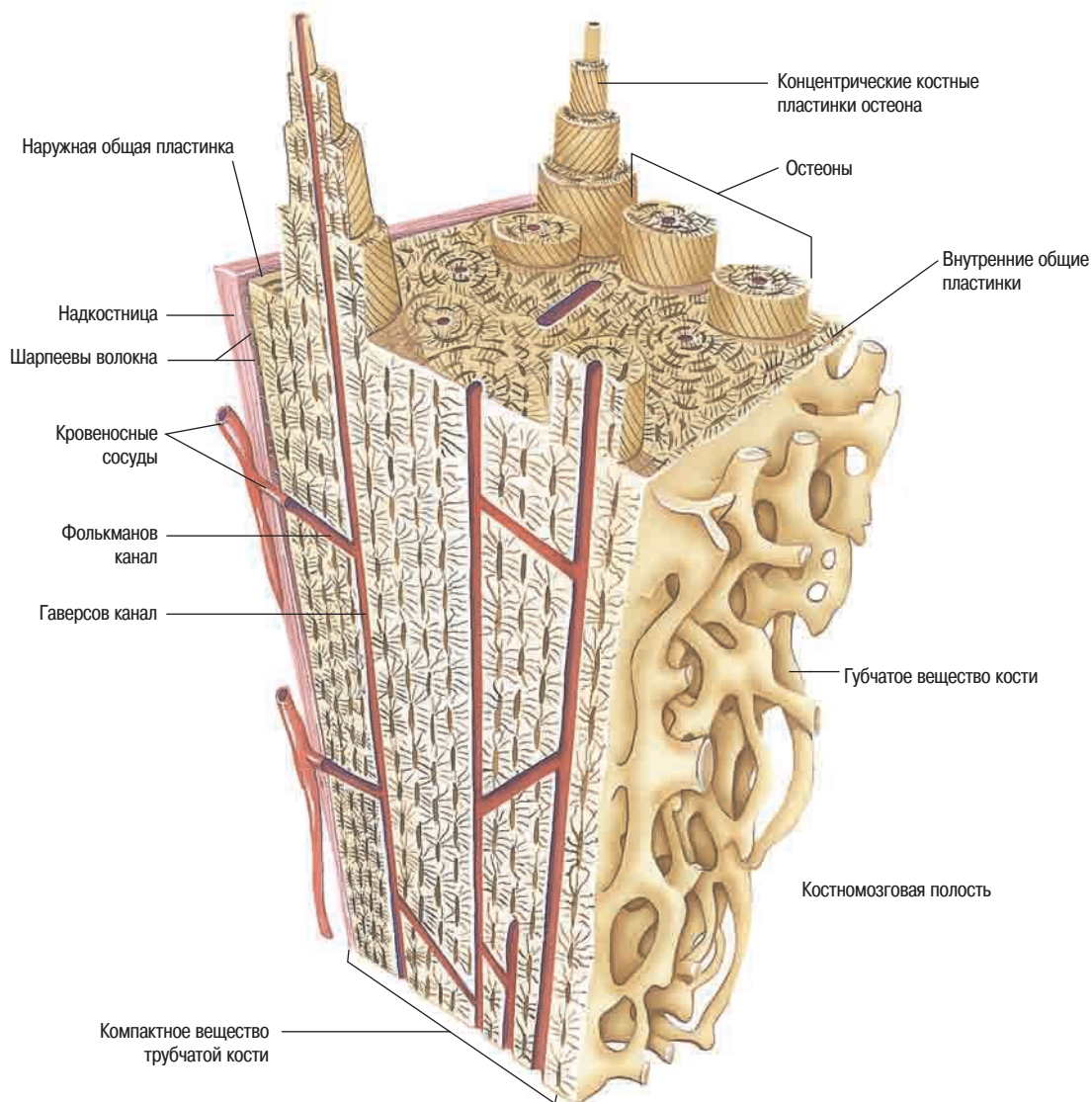
#### **Вторичный (эпифизарный) центр окостенения**

Вторичный (эпифизарный) центр окостенения возникает через некоторое время после рождения в центре эпифиза и распространяется в радиальных направлениях, захватывая весь эпифиз хрящевой модели кости. В процессе окостенения эпифиза хрящевая ткань остаётся только на суставных поверхностях и в областях контакта эпифиза и диафиза (место будущей метафизарной пластинки роста).

### *Эпифизарная пластинка роста*

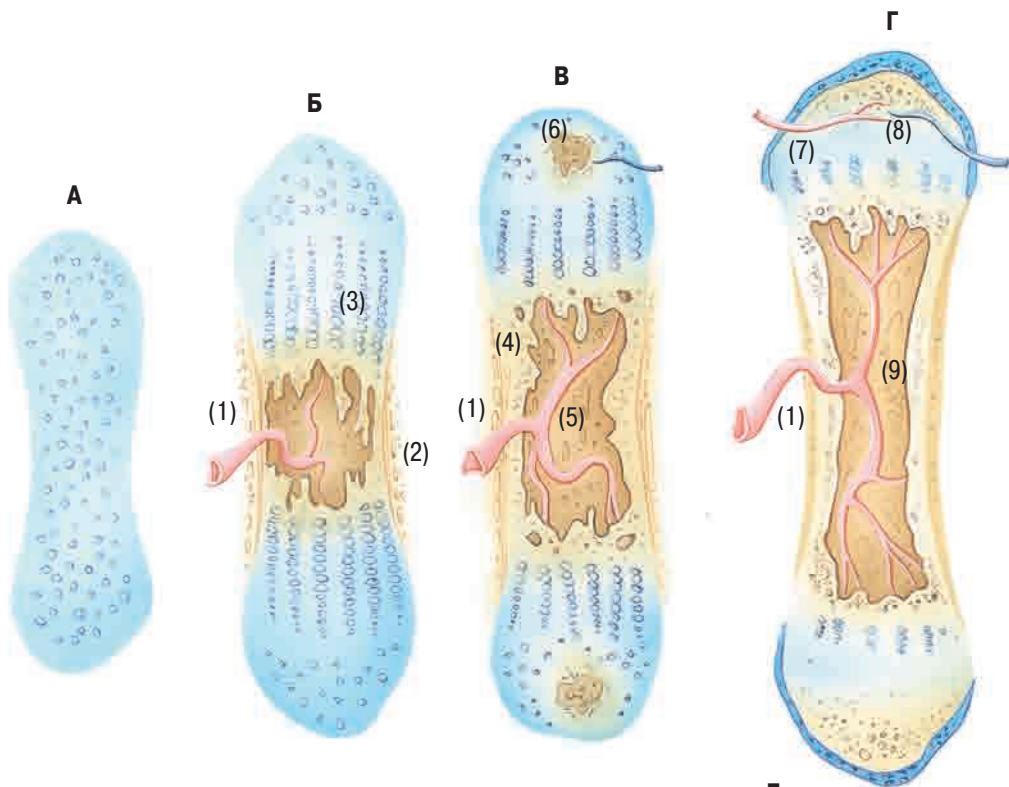
Эпифизарная пластинка роста ответственна за рост длинных трубчатых костей. В ней выделяют пять зон. **Зона неизменённого (резервного) хряща** характеризуется случайным расположением хондроцитов. **Зона пролиферации клеток** (хрящевых колонок) отличается тем, что хондроциты образуют продольные ряды, расположенные параллельно оси роста кости. **Зона гипертрофии клеток** (зона пузырьчатого хряща) — увеличением размеров хондроцитов и уменьшением объёма матрикса между

клетками. **Зона обызвествлённого хряща** характеризуется кальцинированием матрикса хряща и гибелью хондроцитов, вследствие чего в матриксе остаются пустые лакуны, некоторые из которых сливаются друг с другом. **Зона временного окостенения** — зона, где остеобласты откладывают кость на обызвествлённый матрикс хряща стенок лакун резорбции, а одновременно с этим остеокласты (некоторые авторы считают их хондрокластами) резорбируют комплекс «костная ткань–кальцинированный матрикс хряща».



### Компактное вещество трубчатой кости

Снаружи компактное вещество трубчатой кости окружено плотной неоформленной коллагеновой соединительной тканью, **надкостницей**, которая **шарпеевыми волокнами** присоединена к **наружным общим пластинкам**. Кровеносные сосуды надкостницы проникают в кость через большие питательные или маленькие **фолькмановы каналы**. Фолькмановы каналы не только доставляют кровеносные сосуды в **гаверсовы каналы остеонов**, но и связывают последние между собой. Каждый остеон состоит из ряда концентрических костных пластинок, коллагеновые волокна в которых расположены перпендикулярно к волокнам смежных пластинок остеона. **Внутренние общие пластинки** выстланы эндостом. Губчатое вещество кости выступает в костномозговую полость.



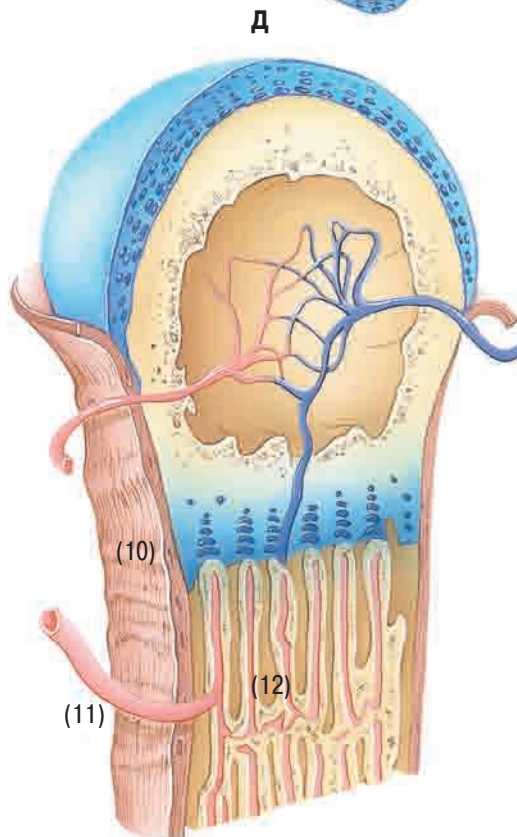
**Развитие кости на месте хряща**

**А.** Формирование хрящевой модели кости.

**Б.** Резкое увеличение количества кровеносных сосудов в надхрящнице диафиза (2) вызывает трансформацию хондрогенных клеток в остеогенные, что в дальнейшем приводит к формированию остеобластов, которые путём интрамембранозного остеогенеза образуют **костную манжетку** (1), в которой остеокласты формируют многочисленные перфорации. Хондроциты в центре хряща гипертрофируются (3), а их лакуны становятся сливными.

**В.** Костная манжетка (1) увеличивается в длину и ширину, в сливные лакуны хряща проникает **periosteальная сосудистая почка** (4), а за счёт активности остеокластов формируется примитивная костномозговая полость (5), стенка которой покрыта комплексом «костная ткань—кальцинированный хрящ». В эпифизах начинают формироваться **вторичные центры окостенения** (6).

**Г и Д.** Костная манжетка (1) растёт и становится достаточно большой, чтобы поддержать форму развивающейся трубчатой кости, при том что большая часть гиалинового хряща, за исключением **эпифизарной пластинки роста** (7) и поверхности **эпифиза** (8), уже резорбирована. Окостенение в эпифизах происходит из их центра (9), благодаря чему надкостница (10) не покрывает поверхность будущего суставного хряща. Кровеносные сосуды (11) проникают в эпифизы, не васкуляризируя хрящ, составляя сосудистую сеть (12), вокруг которой в дальнейшем будет формироваться губчатое вещество кости.



**ФОТО 1** ■ Гиалиновый хрящ эмбриона свиньи. Заливка в парафин. × 132

Развивающийся гиалиновый хрящ окружён мезенхимой (эмбриональной соединительной тканью). В формировании этого хряща участвовали мезенхимные клетки. Отметьте, что развивающаяся надхрящница, окружая хрящ, сливается и с мезенхимой, и с формирующимся хрящом. Мелкие клетки (хондроциты) лежат в круглых, близко расположенных лакунах (стрелка), отделенных друг от друга тонкими прослойками однородно окрашенного матрикса (острие стрелки).

**ФОТО 3** ■ Гиалиновый хрящ кролика. Заливка в парафин. × 270

Надхрящница состоит из волокнистого и хондрогенного слоёв. Волокнистый слой представлен в основном коллагеновыми волокнами и единичными фибробластами, в то время как в хондрогенном слое клеток значительно больше (пре- и хондробласты) (стрелки). Поскольку хондробласты секретируют матрикс, они замуровываются в межклеточном веществе, превращаясь в хондроциты. Отметьте, что хондроциты, расположенные по периферии хряща, — маленькие удлинённые клетки, вытянутые параллельно надхрящнице, в то время как хондроциты, расположенные в толще хряща, — большего размера, овальной либо округлой формы (острие стрелки). Зачастую они лежат гнёздами (изогенными группами).

**ФОТО 2** ■ Гиалиновый хрящ трахеи обезьяны. Заливка в парафин. × 132

Трахея выстлана многоядным реснитчатым цилиндрическим эпителием. В соединительной ткани, лежащей под эпителием, видна крупная, заполненная кровью вена. В центре микрофотографии виден гиалиновый хрящ. В лакунах его матрикса располагаются как одиночные, так и лежащие группами (изогенными группами) хондроциты — признак интерстициального роста хряща. Отметьте, что территориальный матрикс (стрелка), расположенный вокруг лакун, окрашивается темнее, чем межтерриториальный матрикс (звёздочка). Снаружи весь хрящ окружён надхрящницей.

**ФОТО 4** ■ Гиалиновый хрящ трахеи обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

В многоядном реснитчатом цилиндрическом эпителии содержатся многочисленные бокаловидные клетки (стрелки). Реснички на поверхности эпителиальных клеток видны отчётливо. Лежащая под эпителием соединительная ткань сливается с фиброзным (волокнистым) слоем надхрящницы. Внутренний слой надхрящницы содержит многочисленные хондрогенные клетки. Хондробласты, продуцируя матрикс, замуровываются в нём, превращаясь в хондроциты. Хондроциты, расположенные по периферии хряща, вытянуты параллельно надхрящнице, в то время как хондроциты, расположенные в толще хряща, — овальные либо округлые и больших размеров. При изготовлении гистологических препаратов некоторые из хондроцитов «выпали» из лакун (артефакт), и в этих случаях лакуны видны в виде пустых пространств. Хотя матрикс гиалинового хряща содержит много коллагеновых волокон, в препарате он выглядит однородным. Это обусловлено тем, что коллагеновые волокна и гликозаминогликаны основного вещества окрашиваются с одинаковой интенсивностью. Богатый протеогликанами матрикс, прилежащий к стенкам лакун, окрашивается более интенсивно, чем территориальный матрикс. Это особенно заметно на фото 2 и 3.

## ■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

C	хондроцит	EP	многоядный реснитчатый цилиндрический эпителий	IG	изогенная группа
CG	хондрогенный слой надхрящницы	F	волокнистый слой надхрящницы	M	матрикс
CT	соединительная ткань			P	надхрящница
ECT	мезенхима			V	вена



ФОТО 1

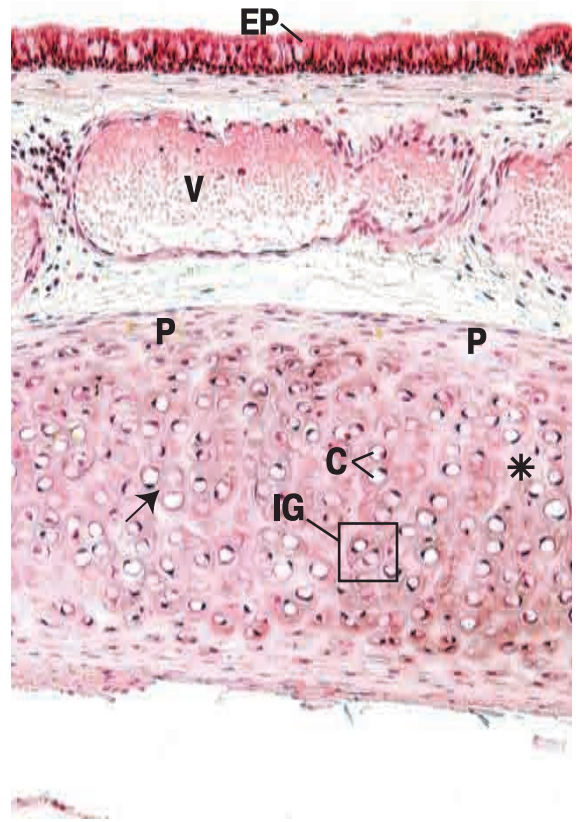


ФОТО 2



ФОТО 3

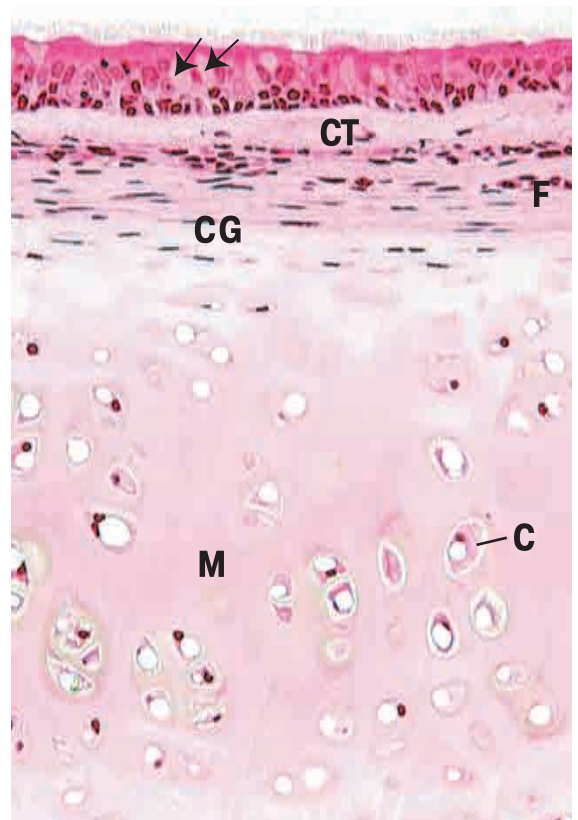


ФОТО 4

**ФОТО 1** ■ *Эластический хрящ надгортанника человека. Заливка в парафин. × 132*

Эластический хрящ так же, как и гиалиновый, покрыт надхрящницей. Хондроциты расположены в лакунах матрикса (стрелка). Между хондроцитами и стенкой лакуны видны пустоты — артефакт, возникший при изготовлении гистологического препарата. В отдельных лакунах лежит по два хондроцита (звездочка), которые образуют изогенную группу (свидетельство интерстициального роста хряща). Матрикс хряща содержит многочисленные эластические волокна, придающие хрящу характерный внешний вид и обеспечивающие его эластичность. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 3.

**ФОТО 3** ■ *Эластический хрящ надгортанника человека. Заливка в парафин. × 540*

На этой фотографии при большем увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 1. Хондроциты — крупные, овальные либо округлые клетки с эксцентрично расположенным ядром. В цитоплазме они часто накапливают липиды в форме капель, что придаёт клеткам вакуолизированный вид. Эластические волокна матрикса местами расположены столь тесно и в таких количествах, что скрывают его аморфный компонент. Эластические волокна имеют разную толщину, что хорошо видно на поперечных срезах (стрелки).

**ФОТО 2** ■ *Эластический хрящ надгортанника человека. Заливка в парафин. × 270*

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область надхрящницы и прилежащего к ней хряща с фото 1. Слои надхрящницы (наружный волокнистый и внутренний хондрогенный) видны чётко. Обратите внимание, что хондроциты (стрелка) непосредственно под хондрогенным слоем надхрящницы имеют веретеновидную форму. По мере отдаления от надхрящницы их форма округляется тем сильнее, чем глубже они расположены в хряще. Отметьте, что количество и толщина эластических волокон, окружающих хондроциты, увеличиваются вместе с увеличением размеров клеток.

**ФОТО 4** ■ *Волокнистый хрящ межпозвоночного диска человека. Заливка в парафин. × 132*

Хондроциты волокнистого хряща лежат поодиночке в отдельных лакунах, при этом они образуют параллельные ряды. Ядра хондроцитов хорошо заметны, в то время как их цитоплазма видна не столь чётко (стрелка). В матриксе волокнистого хряща содержатся толстые пучки коллагеновых волокон, которые расположены равномерно между рядами хондроцитов. В отличие от эластического и гиалинового хрящей волокнистый хрящ не покрыт надхрящницей.

## ■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

C	хондроцит	E	эластическое волокно	N	ядро
CF	коллагеновые волокна	F	волокнистый слой надхрящницы	P	надхрящница
CG	хондрогенный слой надхрящницы				

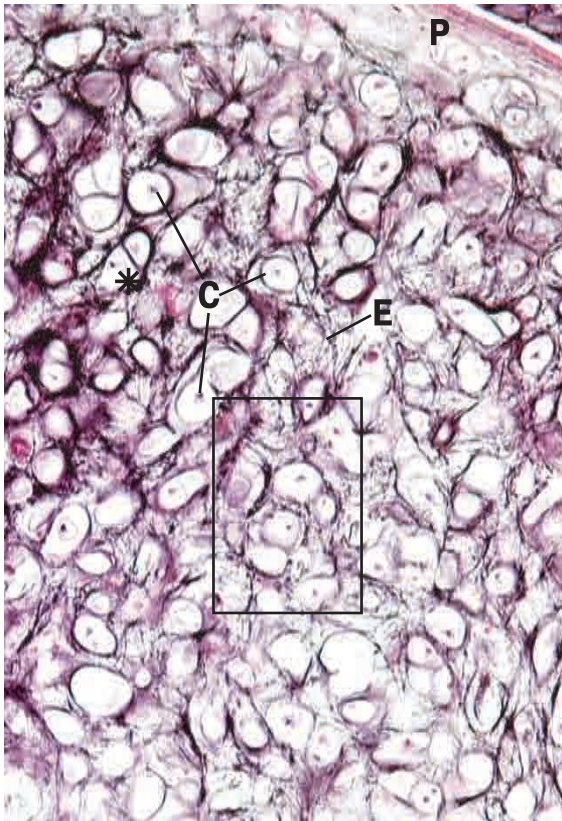


ФОТО 1

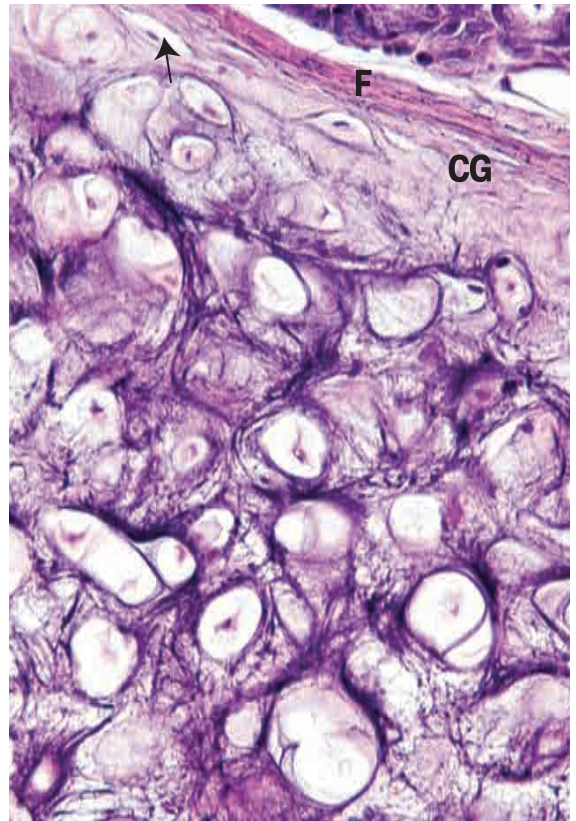


ФОТО 2

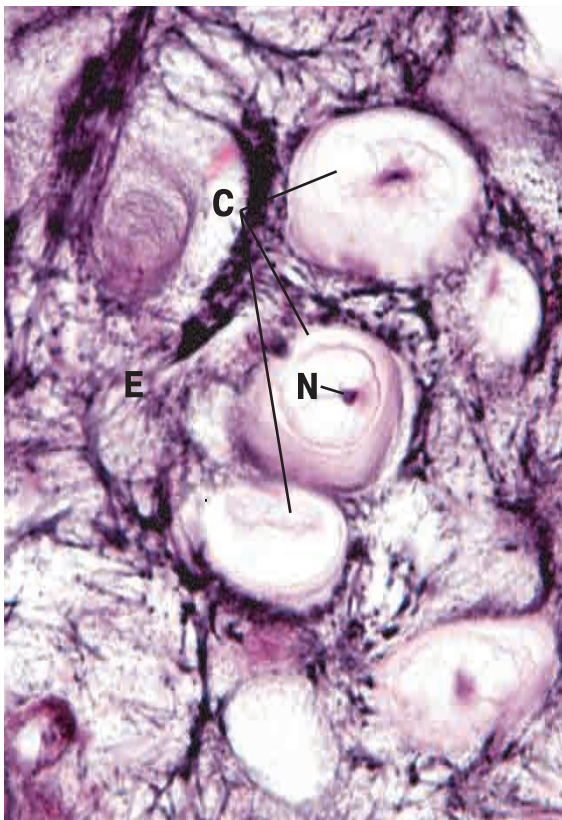


ФОТО 3

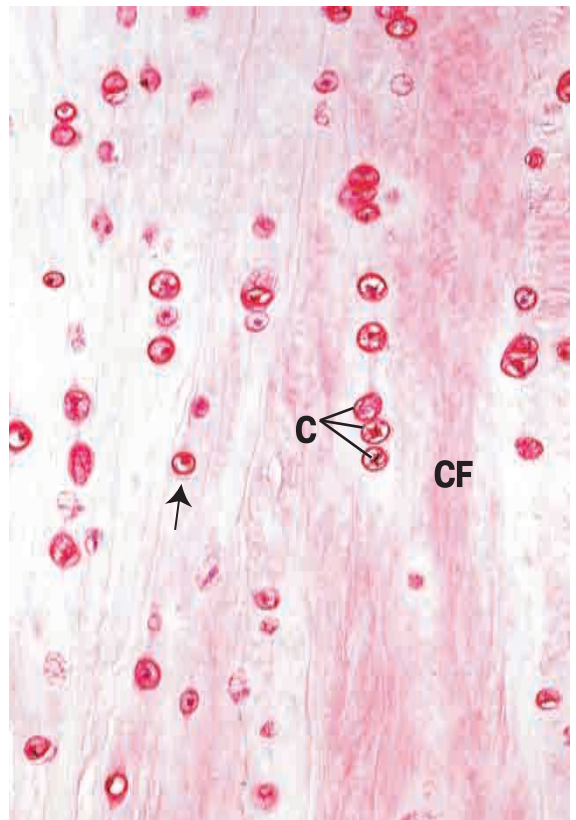


ФОТО 4



**ФОТО 1** ■ Декальцинированная трубчатая кость человека. Заливка в парафин. × 132

На микрофотографии представлен поперечный срез кости. В самом верху видны скелетномышечные волокна, под которыми определяется надкостница. В ней различимы наружный волокнистый и внутренний остеогенный слои благодаря выраженному волокнистому компоненту в первом слое и высокому содержанию клеток во втором. В компактном веществе кости внутренние общие пластинки, остеоны и вставочные пластинки (звёздочка). Костномозговая полость выстлана эндостом (стрелка) и содержит красный костный мозг.

**ФОТО 3** ■ Компактное вещество декальцинированной трубчатой кости человека. Заливка в парафин. × 540

Небольших размеров остеон чётко ограничен спайной линией (остриё стрелки). Остеоциты, по форме напоминающие чечевицу, располагаются в пространствах костного матрикса — лакунах. Лакуны изнутри выстланы остеоидом — некальцинированным костным матриксом.

*Вставка. Гаверсов канал остеона.* × 540.

Гаверсов канал остеона содержит мелкий кровеносный сосуд, окруженный малым количеством соединительной ткани. Гаверсов канал изнутри выстлан уплощенными остеобластами и, возможно, другими остеогенными клетками.

**ФОТО 2** ■ Компактное вещество декальцинированной трубчатой кости человека. Заливка в парафин. × 132

На поперечном срезе компактного вещества кости видны остеоны (гаверсовы системы) и вставочные пластинки. В центре каждого остеона расположен гаверсов канал, окружённый несколькими концентрическими слоями костных пластинок. Граница каждого остеона, спайная линия (остриё стрелки), видна отчётливо. Некоторые соседние гаверсовы каналы соединены друг с другом фолькмановыми каналами, благодаря чему кровеносные сосуды остеонов связаны между собой.

**ФОТО 4** ■ Компактное вещество недекальцинированной трубчатой кости человека. Поперечный шлиф. × 132

Для того чтобы подчеркнуть некоторые морфологические особенности компактного вещества кости, этот препарат окрасили тушью. Гаверсовы каналы и лакуны (стрелки) окрашены в чёрный цвет. Сверху, в центре, виден фолькманов канал, соединяющий между собой два гаверсовых канала. Канальцы остеоцитов имеют вид тонких линий, идущих от лакун к гаверсовым каналам. Канальцы одного остеона анастомозируют как друг с другом, так и с канальцами других остеоцитов того же остеона.

## ■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BV	кровеносный сосуд	IL	вставочные пластинки	OP	остеогенный слой надкостницы
C	канальцы остеоцита	L	костная пластинка	Os	остеон
FP	волокнистый слой надкостницы	M	красный костный мозг	SM	скелетномышечное волокно
HC	гаверсов канал	Ob	остеобласт	VC	фолькманов канал
IC	внутренние общие пластинки	Oc	остеоцит		
		Op	остеогенная клетка		

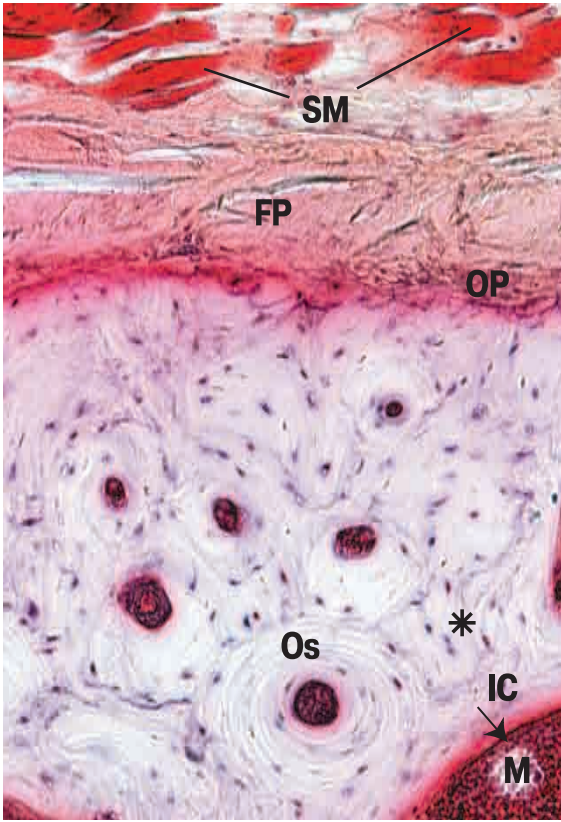


ФОТО 1

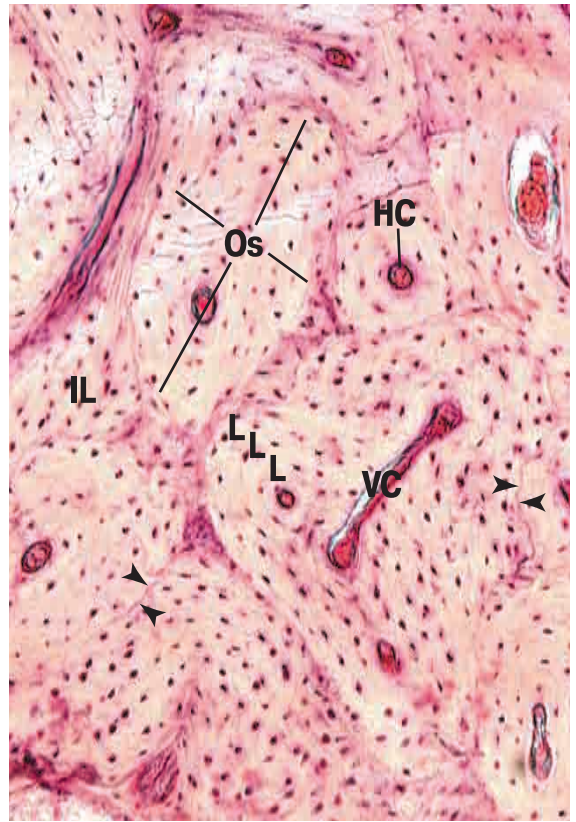


ФОТО 2

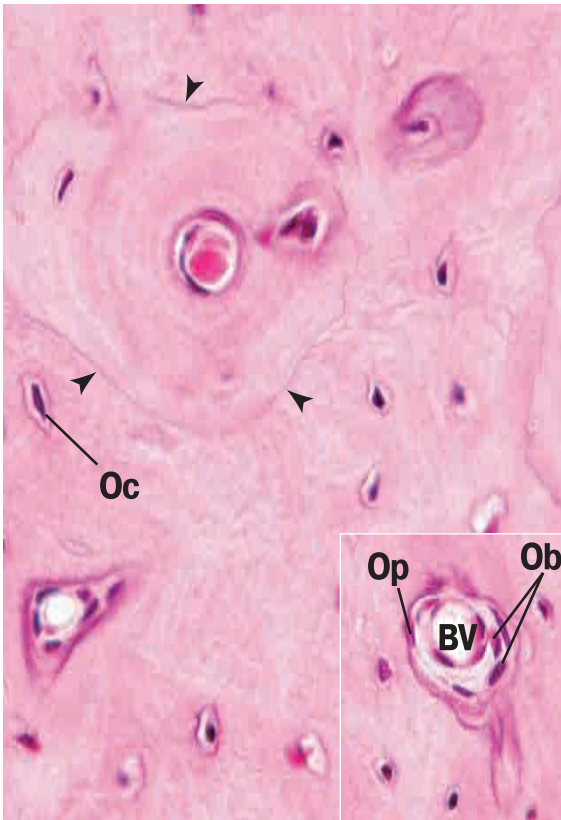


ФОТО 3

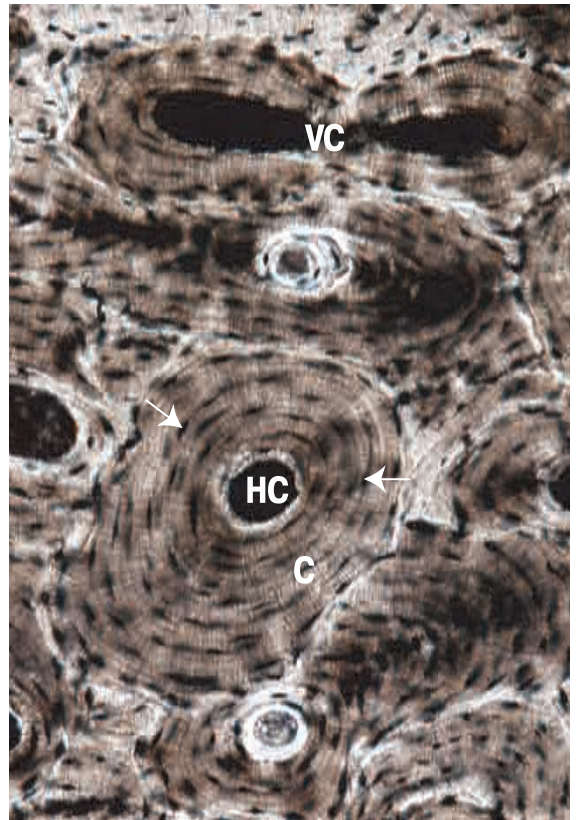


ФОТО 4

## ИЛЛЮСТРАЦИЯ 4–4 ■ Компактное вещество кости и развитие кости непосредственно из мезенхимы

**ФОТО 1** ■ Недекальцинированная кость человека. Поперечный шлиф. × 270

Этот препарат окрашен тушью. На поперечном шлифе в остеоне отчетливо видны костные пластинки, окружающие гаверсов канал, лакуны и каналцы остеоцитов. Граница остеона представлена четкой спайной линией. Канальцы, содержащие отростки остеоцитов, видны в виде тонких черных линий, отходящих от лакун. Они анастомозируют как друг с другом, так и с канальцами других остеоцитов того же остеона. Отметьте, что канальцы остеоцитов, отходящие от самых крупных лакун на периферии остеона, в большинстве своём не анастомозируют с канальцами остеоцитов соседних остеонов.

**ФОТО 3** ■ Развитие кости из мезенхимы (прямой остеогенез). Череп плода свиньи. Заливка в парафин. × 270

На этой микрофотографии представлена периферическая область развития кости из мезенхимы. В верхнем углу слева видна развивающаяся примитивная надкостница. Под ней расположены остеобласты, вырабатывающие остеоид — некальцифицированный матрикс. По мере того как остеобласты синтезируют матрикс, они замуровываются в его лакунах, превращаясь в остециты. Такая кость считается незрелой (первичной) и в дальнейшем замещается зрелой костью. Остециты и костный матрикс незрелой и зрелой костей отличаются. В незрелой кости остеоцитов больше, чем в зрелой, при этом они крупнее и более овальной формы. Кроме того, в отличие от зрелой кости, коллагеновые волокна матрикса незрелой кости расположены менее упорядоченно.

**ФОТО 2** ■ Развитие кости из мезенхимы (прямой остеогенез). Череп плода свиньи. Заливка в парафин. × 132

На фоне мезенхимы трабекулы вновь формирующейся кости кажутся интенсивно окрашенными. Мезенхима обильно васкуляризирована. Обратите внимание, что в костных трабекулах формируются первичные (примитивные) остеоны, в центре которых видны большие примитивные гаверсовы каналы, содержащие кровеносные сосуды. Расположение остеоцитов в костных трабекулах неупорядоченное. Каждая трабекула снаружи покрыта остеобластами.

**ФОТО 4** ■ Развитие кости из мезенхимы (прямой остеогенез). Череп плода свиньи. Заливка в парафин. × 540

На этой микрофотографии представлена область, сходная с таковой на фото 2 и 3. Поверхность костной трабекулы покрыта многочисленными остеобластами. В толще костной ткани расположены остециты, отделённые остеоидом от кальцифицированного матрикса кости. Вследствие этого перичеселлюлярная зона (место расположения остеоида) более светлая, чем окружающий кальцифицированный матрикс. На отдельных участках видны остеобласты (звёздочка), замуровывающиеся в матрикс, который они сами же и вырабатывают. Справа, на поверхности костной трабекулы, расположены две крупные многоядерные клетки — остеокласты, которые активно резорбируют кость, о чём свидетельствует наличие на поверхности трабекулы лакун Хаушипа (острие стрелки) — углублений в костной ткани под остеокластами. Взаимодействия между остеокластами и остеобластами очень четко регулируются при нормальном формировании и при физиологической перестройке кости.

### ■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BV	кровеносный сосуд	L	костная пластинка	Os	остеон
C	канальцы остеоцита	Ob	osteобласт	Ot	osteоид
ECT	мезенхима	Oc	osteоцит	P	надкостница
HC	гаверсов канал	Ocl	osteокласт	T	трабекула

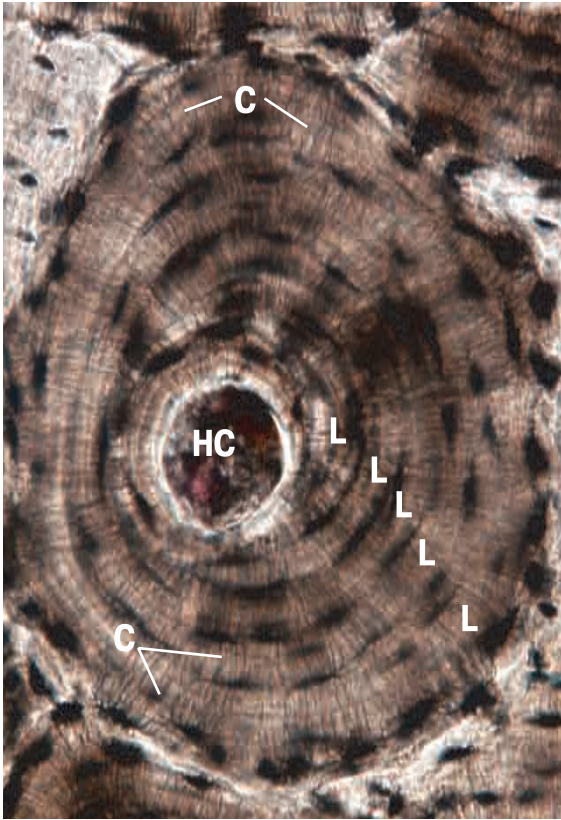


ФОТО 1

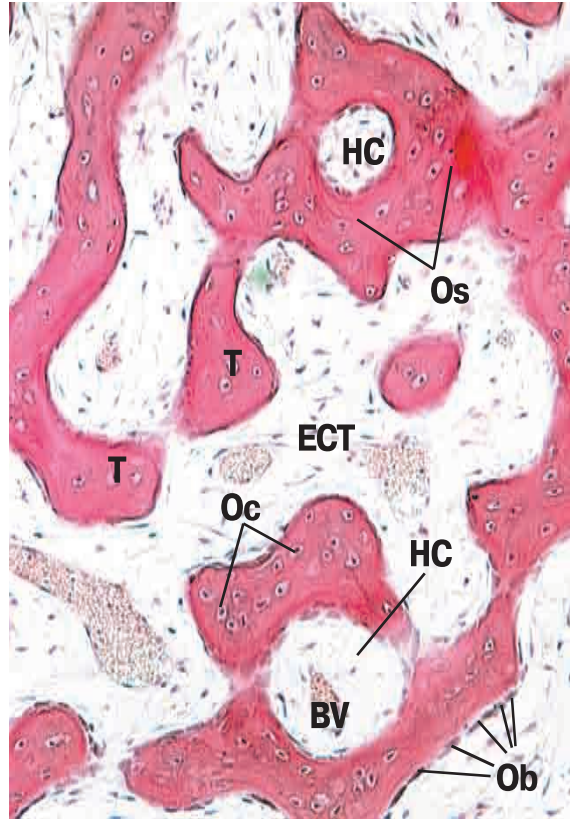


ФОТО 2

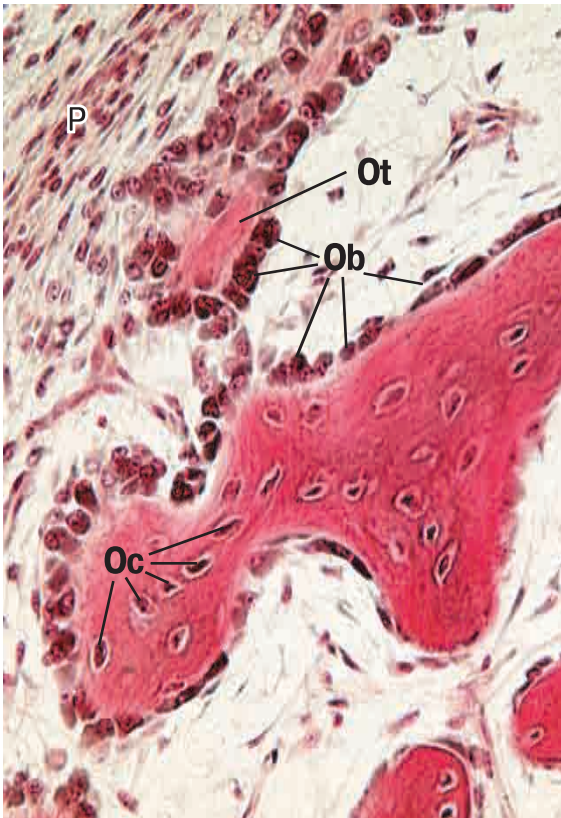


ФОТО 3

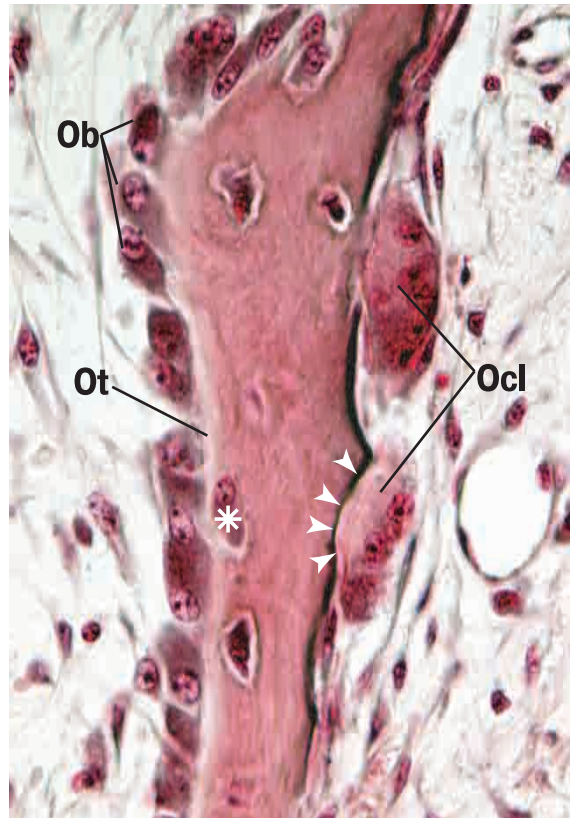


ФОТО 4

**ФОТО 1** ■ Эпифизарная пластинка окостенения. Продольный срез пальца плода обезьяны. Заливка в парафин. × 14

Большинство длинных костей образуется в процессе непрямого остеогенеза, в результате которого происходит замена костной тканью хрящевой модели кости. На этой микрофотографии при малом увеличении видно, что диафиз дистальной фаланги представлен вновь образующейся костной тканью. В нём также видна и костномозговая полость, заполненная костным мозгом. Эпифиз этой фаланги подвергается окостенению (в нём определяется вторичный центр окостенения). Между окостеневающими эпифизом и диафизом располагается участок хряща — эпифизарная пластинка роста. На диафизной стороне эпифизарной пластинки роста отчётливо видны костные трабекулы.

**ФОТО 2** ■ Энхондральное окостенение. Продольный срез пальца плода обезьяны. Заливка в парафин. × 14

В диафизе этой формирующейся кости большая часть хрящевой ткани уже замещена костной. Отчётливо видны многочисленные костные трабекулы и костный мозг в образующейся костномозговой полости. Окостенение продвигается в направлении эпифиза, в котором пока еще отсутствует вторичный центр окостенения. Надкостница имеет вид четкой линии между костной манжеткой и прилежащей соединительной тканью. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 3.

**ФОТО 3** ■ Энхондральное окостенение. Продольный срез пальца плода обезьяны. Заливка в парафин. × 132

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 2. Отчётливо видна граница между надкостницей и надхрящницей (острие стрелки). Под надкостницей расположена костная манжетка, которая формируется в результате перихондрального окостенения. В толще хрящевой матрицы кости отчётливо наблюдается процесс энхондрального окостенения. В верхней половине фотографии виден хрящ, в котором процесс окостенения отсутствует. Тем не менее, в нём можно выделить несколько чётко различимых зон будущей эпифизарной пластинки роста. Так, в хряще имеется участок, в котором хондроциты лежат рядами в виде длинных столбиков (стрелки), что свидетельствует об их интенсивном делении митозом. Это будущая зона пролиферации клеток — зона хрящевых колонок. Под ней видна зона, в которой хондроциты увеличиваются в размерах, — это зона гипертрофии клеток (зона пузырчатого хряща). В зоне обызвествлённого хряща хондроциты умирают, а оставшиеся от них лакуны сливаются между собой. Здесь активно происходит резорбция матрикса хряща и появляются полости резорбции. В формирующейся костномозговой полости располагаются кровеносные сосуды, костный мозг, остеогенные клетки и остеокласты. Камбиальные остеогенные клетки, дифференцируясь в остеобласты, строят кость на минерализованном матриксе хряща стенок полостей резорбции. В нижней части микрофотографии видны покрытые костью трабекулы матрикса обызвествлённого хряща (звёздочки).

## ■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BC	костная манжетка	M	костный мозг	ZH	зона гипертрофии клеток
D	диафиз	P	надкостница	ZP	зона пролиферации клеток
E	эпифиз	T	трабекула		
ED	эпифизарная пластинка роста	ZC	зона обызвествлённого хряща	2	вторичный центр окостенения



ФОТО 1

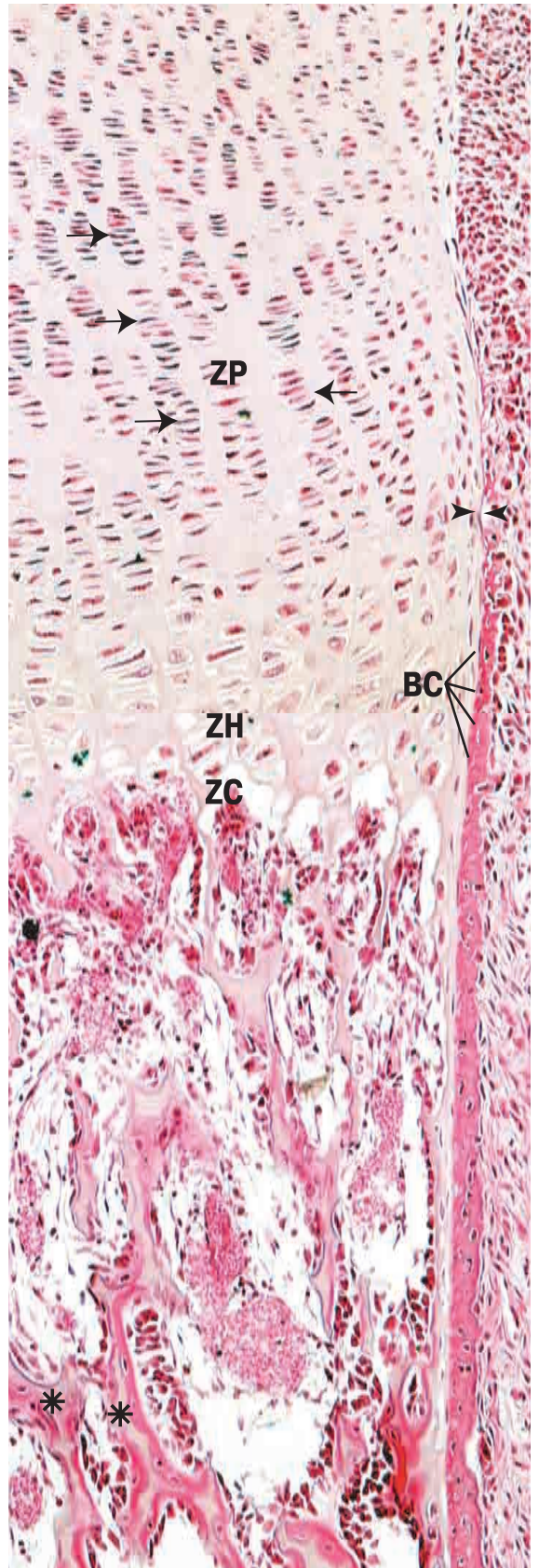


ФОТО 3

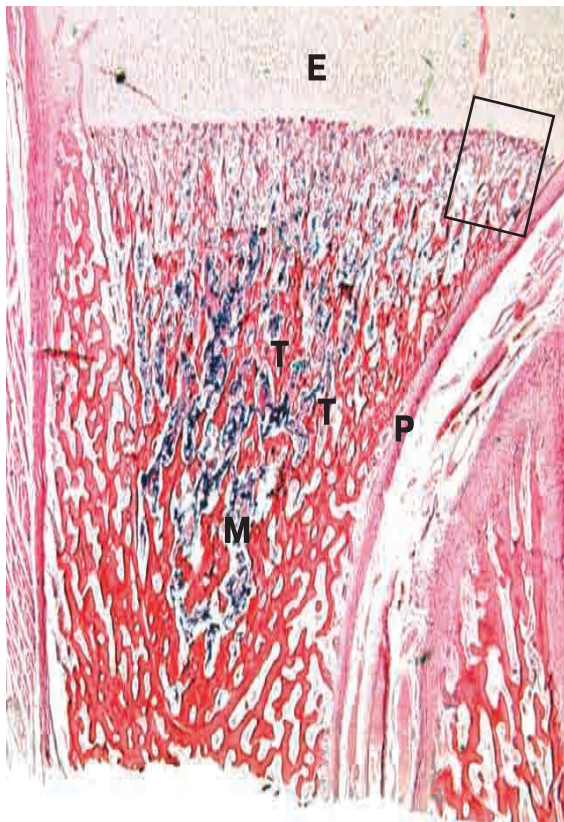


ФОТО 2

**ФОТО 1** ■ *Непрямой остеогенез. Продольный срез пальца плода обезьяны. Заливка в парафин. × 132*

На этой микрофотографии представлена область из фото 3, иллюстрации 4–5. В правом нижнем углу виден многоядерный остеокласт (острие стрелки), резорбирующий трабекулы обызвествлённого хряща, которые покрыты костной тканью. По правому краю микрофотографии отчётливо определяется костная манжетка и надкостница, а также соединение между костной манжеткой и хрящом (стрелки). Видна формирующаяся костномозговая полость с многочисленными кровеносными сосудами, остеогенными клетками, остеобластами и гемопоэтическими клетками.

**ФОТО 3** ■ *Энхондральное окостенение. Поперечный срез пальца плода обезьяны. Заливка в парафин. × 196*

На поперечном срезе участка энхондрального окостенения в обызвествлённом матрикс хряща видны множественные округлые пространства, ограниченные костной тканью (звёздочки). Они представляют собой слившиеся лакуны в хрящевой матрице кости, в которой располагались гипертрофированные и погибшие хондроциты. Остеогенные клетки, вторгшиеся в обызвествлённый хрящ, дифференцировались в остеобласты (стрелки) и покрыли обызвествлённый хрящ костной тканью. Так как соседние лакуны отделены друг от друга стенками из обызвествлённого хряща, костная ткань откладывается остеобластами прямо на по-

**ФОТО 2** ■ *Энхондральное окостенение. Продольный срез пальца плода обезьяны. Заливка в парафин. × 270*

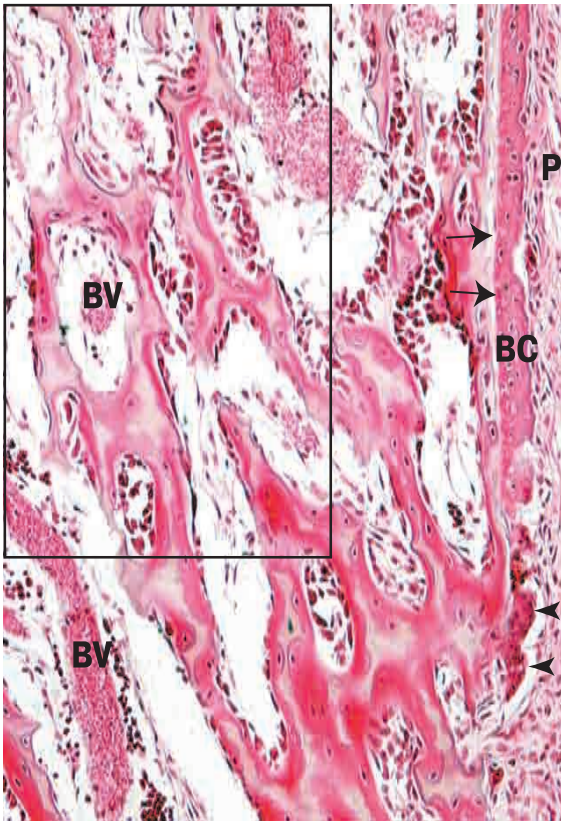
На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 1. Обратите внимание, что остатки обызвествлённого хряща покрыты тонким слоем кости. Интенсивно окрашенная костная ткань (стрелка) содержит остециты, в то время как обызвествлённый матрикс хряща окрашен менее интенсивно. Хрящевая ткань не содержит клеток, так как хондроциты погибли, оставив после себя в матриксе пустые лакуны, некоторые из которых слились между собой. Остеобласты покрывают трабекулы, при этом они отделены от костной ткани тонким слоем остеоида. По мере того как костная манжетка утолщается, а остатки матрикса обызвествлённого хряща в трабекулах резорбируются, хрящевая матрица превращается в кость. Единственные места в кости, где останется хрящ, — метафизарная пластинка роста и суставная поверхность.

верхность лакун. Поэтому костные трабекулы, которые на продольном срезе напоминают костные сталактиты, содержат в своей основе минерализованный матрикс хряща. Фактически, лакуны в хрящевой матрице кости выстланы костной тканью. Стенки между лакунами являются остатками кальцинированного хряща, ставшими основой, на которую была выработана кость.

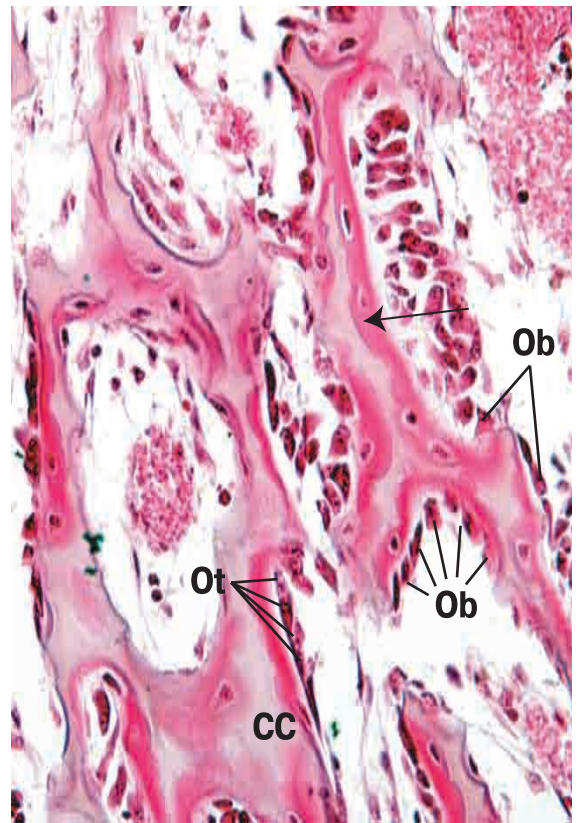
Найдите формирующуюся костномозговую полость, содержащую кровеносные сосуды, гемопоэтическую ткань, камбиальные остеогенные клетки и остеобласты (острие стрелки). Костная манжетка выражена чётко. Снаружи она покрыта надкостницей, в которой хорошо различимы два слоя: волокнистый и остеогенный.

## ■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

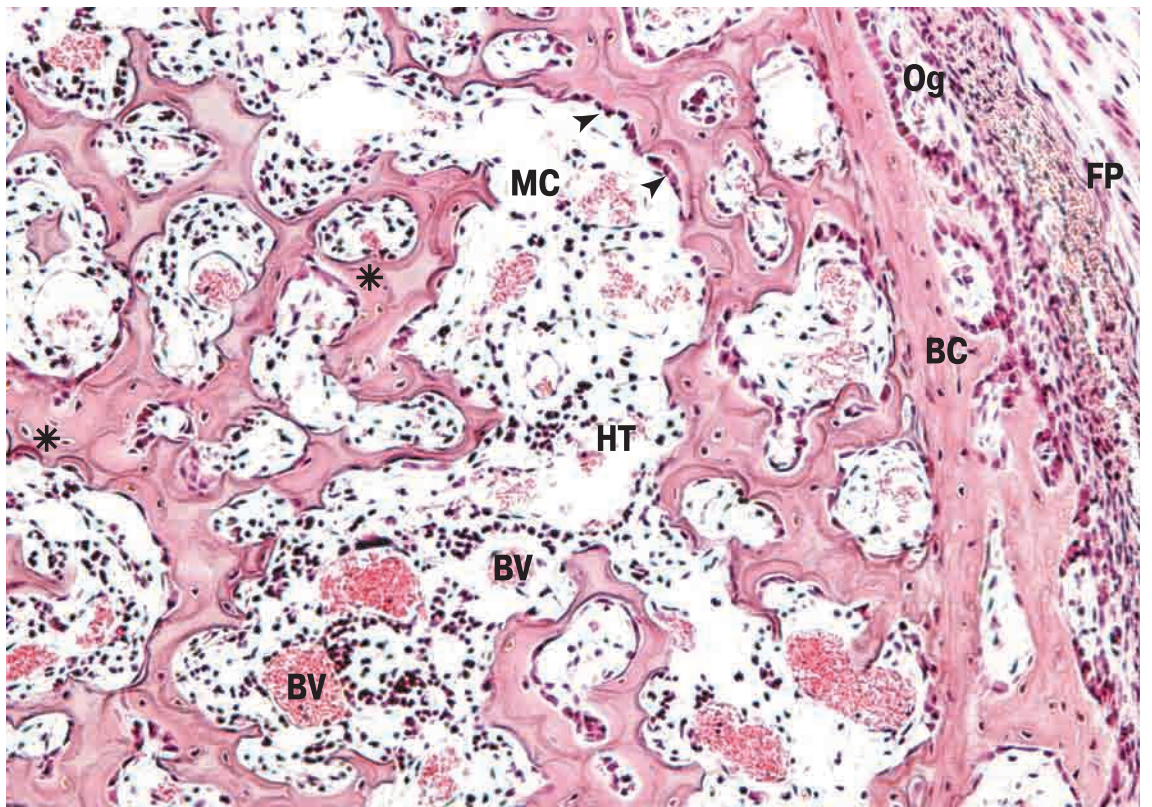
BC	костная манжетка	HT	гемопоэтическая ткань	Ot	остеоид
BV	кровеносный сосуд	MC	костномозговая полость	P	надкостница
CC	обызвествлённый матрикс хряща	Ob	остеобласт		
FP	волокнистый слой надкостницы	Og	остеогенный слой надкостницы		



ΦΟΤΟ 1

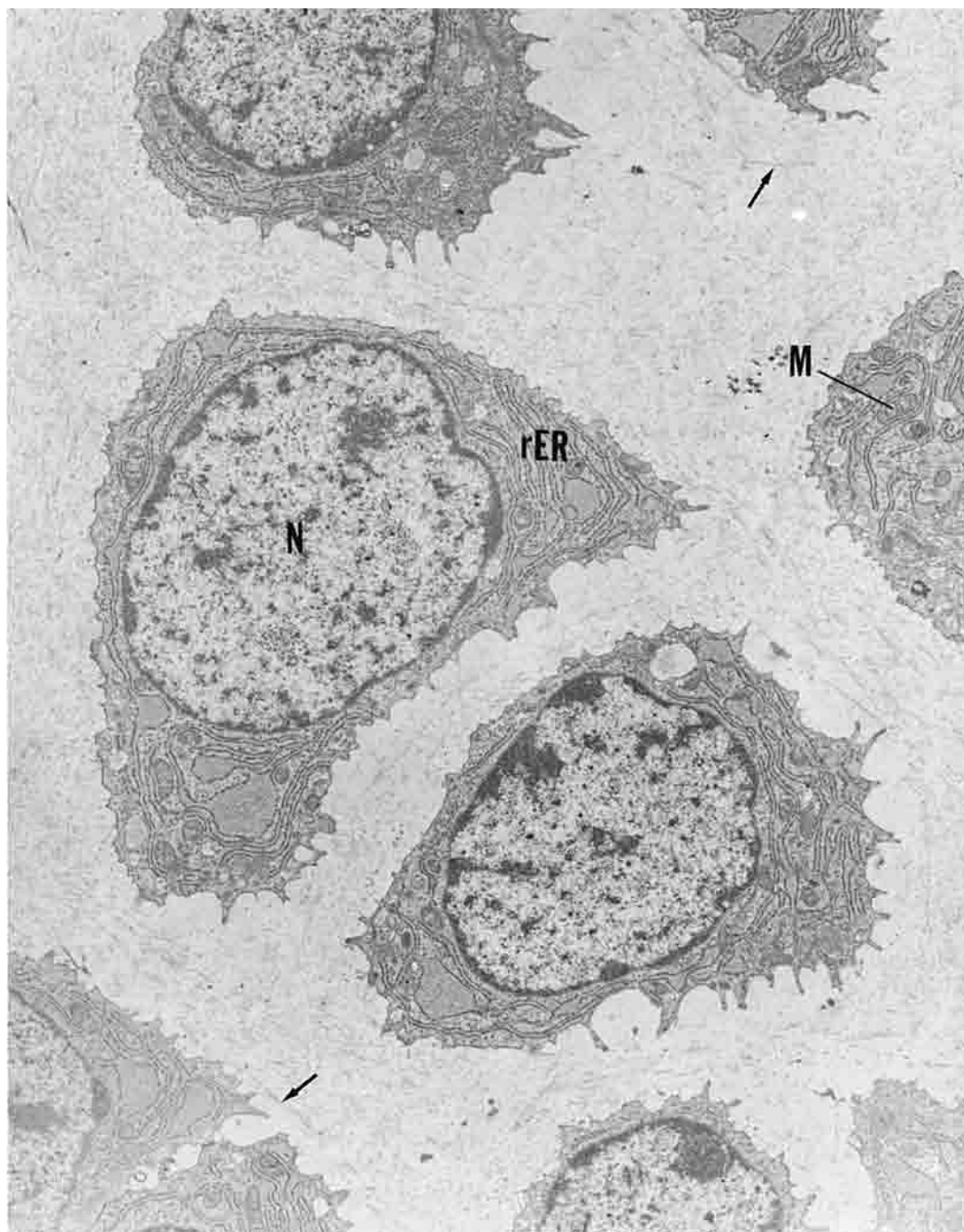


ΦΟΤΟ 2



ΦΟΤΟ 3





**ФОТО 1** ■ Гиалиновый хрящ трахеи мыши. Электронная микроскопия.  $\times 6\ 120$

В гиалиновом хряще трахеи новорожденного мышонка видны хондроциты, в центре которых расположены ядра. В них также хорошо развита шерохо-

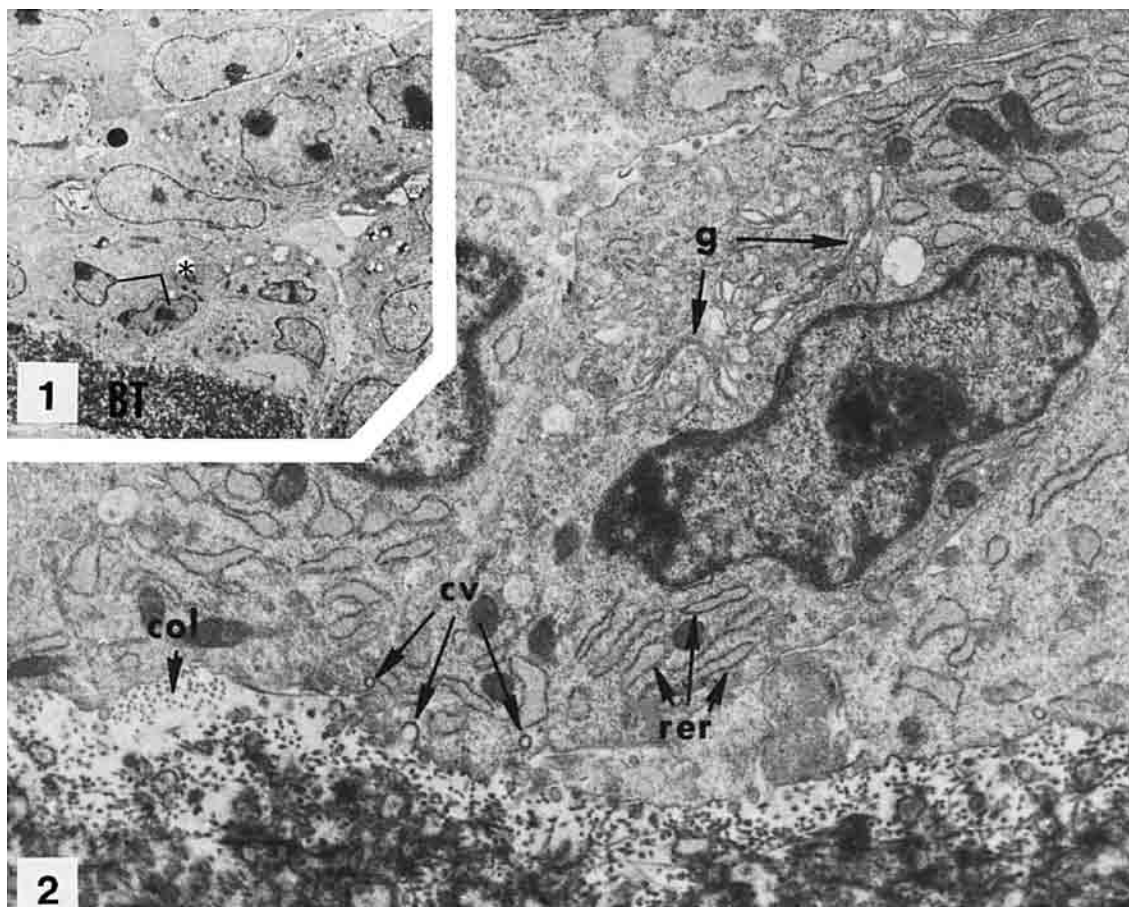
ватая ЭПС и содержатся многочисленные митохондрии. Матрикс хряща содержит аморфное вещество и тонкие коллагеновые волокна (стрелки) [Seegmiller R., Ferguson C., Sheldon H. *J Ultrastruct Res* 38:288–301, 1972].

#### ■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

М митохондрия

N ядро

rER шероховатая ЭПС



**ФОТО 1** ■ Остеобласты трубчатой кости крысы. Электронная микроскопия.  $\times 1\,350$

На этой электронограмме при малом увеличении показаны многочисленные фибробласты и остеобласты, расположенные по поверхности костной трабекулы. Зона, отмеченная звёздочкой, при большем увеличении представлена на фото 2 [Ryder M., Jenkins S., Horton J. *J Dent Res* 60:1349–1355, 1981].

**ФОТО 2** ■ Остеобласты трубчатой кости крысы. Электронная микроскопия.  $\times 9\,450$

На этой электронограмме при большем увеличении представлена зона, отмеченная звёздочкой на фото 1. В цитоплазме остеобласта определяются хорошо развитые аппарат Гольджи и шероховатая ЭПС, а также несколько окаймлённых пузырьков, расположенных рядом с цитолеммой. В костном матриксе, рядом с остеобластом, видны поперечные срезы многочисленных коллагеновых волокон [Ryder M., Jenkins S., Horton J. *J Dent Res* 60:1349–1355, 1981].

## ■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BT	костная трабекула	cv	окаймлённые пузырьки	rer	шероховатая ЭПС
col	коллагеновые волокна	g	аппарат Гольджи		

**ФОТО 1А** ■ *Остеокласт трубчатой кости крысы. Электронная микроскопия. × 1 800*

Остеокласт с трёх сторон окружает костную балку (звёздочка). В цитоплазме остеокласта видны два ядра. Область одного из ядер (остриё стрелки) при большем увеличении представлена на фото 1Б.

**ФОТО 1Б** ■ *Остеокласт трубчатой кости крысы. Электронная микроскопия. × 10 800*

На этой электронограмме при большем увеличении представлена область, отмеченная стрелкой на фото 1А. В остеокласте хорошо видны ядра, содержащие ядрышки, гофрированная каёмка и светлая зона. В цитоплазме заметны многочисленные вакуоли различного размера [Ryder M., Jenkins S., Horton J. *J Dent Res* 60:1349–1355, 1981].

**ФОТО 2** ■ *Остеокласты кости человека. Заливка в парафин. × 600*

В этих многоядерных клетках ядра расположены в базальной части, находящейся напротив лакун Хаушипа. Отметьте, что гофрированная каёмка (стрелки) находится в близком контакте с лакунами Хаушипа (предоставлено J. Hollinger).

## ■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BR	базальная часть цитоплазмы остеокласта	HL	лакуны Хаушипа	RB	гофрированная каёмка
CZ	светлая зона	N	ядро	v	вакуоли
		n	ядрышко		

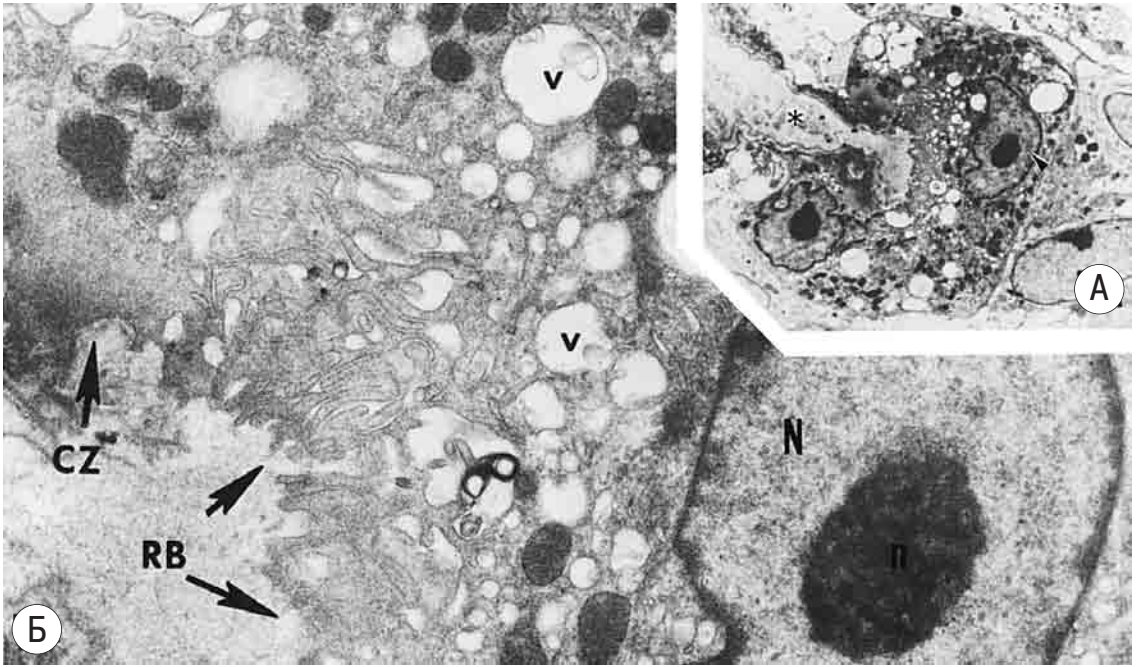


ФОТО 1

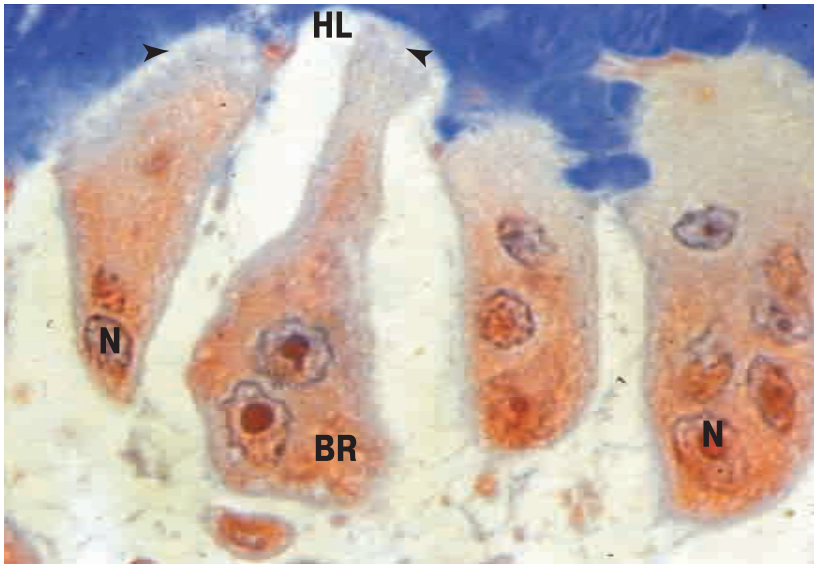


ФОТО 2