В.В. Давыдов
М.М. Лапкин
В.О. Самойлов
В.А. Черешнев

Учебное пособие

Морфология тканей

20 лет с Вами
ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ГРУППА «ГЭОТАР-Медиа»

В.В. Давыдов, М.М. Лапкин,
В.О. Самойлов, В.А. Черешнев

Морфофизиология тканей

Учебное пособие

Министерство образования и науки РФ

Рекомендовано ГБОУ ВПО «Первый Московский государственный медицинский университет им. И.М. Сеченова» в качестве учебного пособия для студентов образовательных учреждений высшего профессионального образования, обучающихся по направлению «Фармация» по дисциплине «Физиология с основами анатомии»

Регистрационный номер рецензии 325 от 01 июля 2014 года
ФГАУ «Федеральный институт развития образования»

Москва
ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ГРУППА
«ГЭОТАР-Медиа»
2015

УДК 611-018 (075.8)
ББК 28.706
Д138

Авторы:

В.В. Давыдов — д-р мед. наук, проф. кафедры патофизиологии ГБОУ ВПО «Рязанский государственный медицинский университет им. акад. И.П. Павлова» Минздрава России;

М.М. Лапкин — д-р мед. наук, проф., зав. кафедрой нормальной физиологии с курсом психофизиологии ГБОУ ВПО «Рязанский государственный медицинский университет им. акад. И.П. Павлова» Минздрава России;

В.О. Самойлов — д-р мед. наук, проф., чл.-кор. РАН, зав. кафедрой нормальной физиологии ФГБВОУ ВПО «Российская военно-медицинская академия им. С.М. Кирова» Минобороны России;

В.А. Черешнев — д-р мед. наук, проф., акад. РАН, директор ФГБНУ «Институт иммунологии и физиологии» Уральского отделения РАН.

Рецензенты:

К.В. Судаков — д-р мед. наук, проф., акад. РАМН, зав. кафедрой нормальной физиологии ГБОУ ВПО «Первый Московский государственный медицинский университет им. И.М. Сеченова» Минздрава России;

Л.В. Кактурский — д-р мед. наук, проф. ФГБНУ «Научно-исследовательский институт морфологии человека» РАМН, чл.-кор. РАН.

Д138 **Морфофизиология тканей** : учеб. пособие / В. В. Давыдов [и др.]. – М. : ГЭОТАР-Медиа, 2015. – 112 с.

ISBN 978-5-9704-3362-1

В данном учебном пособии рассмотрены основные виды и свойства живых тканей человека. Даны понятия: ткань, клетка, симпласт, синцитий, межклеточное вещество, а также морфологические, метаболические и функциональные связи тканей. Представлены и охарактеризованы основные разновидности эпителиальных, соединительных, мышечных и нервной тканей. Кратко изложены онтогенетические особенности развития этих структур. Пособие завершается разделом, посвященным интеграции тканей в органы и системы. Рекомендованы основные общекультурные и профессиональные компетенции, а также формы и методы контроля и оценки результатов обучения. В конце каждого раздела сформулированы основные проблемные вопросы.

Предназначено для студентов, аспирантов и преподавателей фармацевтических вузов и факультетов. Может быть полезно студентам и преподавателям медицинских и биологических вузов, а также всем, кто интересуется данным вопросом.

УДК 611-018 (075.8)
ББК 28.706

Права на данное издание принадлежат ООО Издательская группа «ГЭОТАР-Медиа». Воспроизведение и распространение в каком бы то ни было виде части или целого издания не могут быть осуществлены без письменного разрешения ООО Издательская группа «ГЭОТАР-Медиа».

© Коллектив авторов, 2015
© ООО Издательская группа «ГЭОТАР-Медиа», 2015
© ООО Издательская группа «ГЭОТАР-Медиа», оформление, 2015

ISBN 978-5-9704-3362-1

СОДЕРЖАНИЕ

Содержание 3
Список сокращений 5
Предисловие 6
Введение 7
Ткань (понятие, основные свойства, типы живых тканей, виды их связей), адгезия, межклеточные контакты (понятие, виды) 7
Роль процессов адгезии и межклеточных контактов в динамике формирования и функционирования различных типов тканей 9
Исходы жизни клеток и внеклеточных структур 12
Вопросы и задания для самоконтроля 12
Раздел 1. Эпителиальные ткани (эпителии) 13
Вопросы и задания для самоконтроля 22
Раздел 2. Соединительные ткани 23
2.1. Понятие, функции, виды, основное вещество, волокна, базальная мембрана, клетки соединительных тканей. 23
2.2. Характеристика волокнистых соединительных тканей 32
2.3. Характеристика соединительных тканей со специальными свойствами 34
2.4. Характеристика скелетных (твердых) соединительных тканей. . . 35
2.4.1. Хрящевая ткань (хрящ) 35
2.4.2. Костная ткань 39
2.4.2.1. Рост костей. 43
2.4.2.2. Соединения костей. 44
Вопросы и задания для самоконтроля 45
Раздел 3. Мышечные ткани 46
3.1. Значение, свойства, типы, морфофизиологические особенности мышечных тканей 46
3.2. Характеристика скелетной мышечной ткани. 48
3.3. Характеристика сердечной мышечной ткани. 61
3.4. Характеристика гладкой мышечной ткани. 66
3.5. Краткая характеристика немышечных сокращающихся клеток 71
Вопросы и задания для самоконтроля 72
Раздел 4. Нервная ткань 74
4.1. Значение, состав и свойства нервной ткани. 74
4.2. Развитие нервной ткани. 75
4.3. Нейроны и их морфофункциональная характеристика 78
4.4. Синапс. Понятие. Классификация 85

4.4.1. Строение и функции химических синапсов 87
4.4.2. Строение и функции электрических синапсов 91
4.4.3. Механизмы возникновения мембранного потенциала . . . 92
4.4.4. Отличия местного (локального) ответа (мембранного потенциала) и распространяемого возбуждения (потенциала действия) 94
4.4.5. Основные закономерности проведения возбуждения по нервным волокнам 96
4.5. Нейроглия. Морфофункциональная характеристика. Основные клетки нейроглии и их краткая характеристика . . . 100
Вопросы и задания для самоконтроля 108
Раздел 5. Интеграция тканей в органы и системы 109
Вопросы и задания для самоконтроля 110
Список рекомендуемой литературы 111

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

АДФ — аденозиндифосфат
АТФ — аденозинтрифосфорная кислота
ВПСП — возбуждающий постсинаптический потенциал
ГАМК — γ-аминомасляная кислота
ГБОУ ВПО — государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования
ДНК — дезоксирибонуклеиновая кислота
ИЛ — интерлейкин
и-РНК — информационная рибонуклеиновая кислота
КРФ — креатинфосфат
МНС — антиген главного комплекса гистосовместимости
НИИ — научно-исследовательский институт
ОК — общекультурные компетенции
ПК — профессиональные компетенции
РАМН — Российская академия медицинских наук
РАН — Российская академия наук
РНК — рибонуклеиновая кислота
РязГМУ — Рязанский государственный медицинский университет
ТПСП — тормозной постсинаптический потенциал
т-РНК — транспортная рибонуклеиновая кислота
ФАВ — физиологически активные вещества
ФГБУ — федеральное государственное бюджетное учреждение
ФГОС — Федеральный государственный образовательный стандарт
GM-CSF — колониестимулирующие факторы гранулоцитов и макрофагов
M-CSF — колониестимулирующий фактор макрофагов
NGF — фактор роста нервов
NMDA — N-метил-D-аспартат
PG — простагландин

ПРЕДИСЛОВИЕ

В связи с требованиями федерального государственного образовательного стандарта (ФГОС) высшего профессионального образования (ВПО) по медицинскому направлению, в частности по физиологии с основами анатомии, рекомендовано следующее.

- Формирование компетенций.
  - Общекультурные компетенции (ОК):
    - ✧ способность и готовность анализировать социально значимые проблемы и процессы (ОК-1);
    - ✧ использование на практике методов гуманитарных, естественно-научных, медико-биологических и клинических наук в различных видах профессиональной и социальной деятельности (ОК-1).
  - Профессиональные компетенции (ПК):
    - ✧ способность и готовность получать информацию из различных источников, в том числе с использованием современных компьютерных средств, сетевых технологий, баз данных и знаний (ПК-1);
    - ✧ способность и готовность работать с научной литературой, анализировать информацию, вести поиск, превращать прочитанное в средство для решения задач (выделять основные положения, следствия из них и предложения) (ПК-48).
- Виды использования форм и методов контроля и оценки результатов обучения.
  - Внеаудиторная самостоятельная работа по конспектированию ответов на проблемные вопросы.
  - Оформление основного понятийного словаря.
  - Решение ситуационных задач по разделам учебного пособия.
  - Подготовка рефератов и докладов по основным разделам пособия.
- Формулировка основных проблемных вопросов в конце каждого раздела (главы) пособия.

ВВЕДЕНИЕ

Ткань (понятие, основные свойства, типы живых тканей, виды их связей), адгезия, межклеточные контакты (понятие, виды)

Организм человека, его органы и системы органов состоят из тканей. Учение о тканях именуют термином «**гистология**» (от греч. *histos* — ткань, *logos* — учение, наука).

Ткань — сформированная в процессе эволюции (фило- и онтогенеза) совокупность гистологических элементов (клеток, симпластов, синцитиев, межклеточного вещества), обладающих одинаковым происхождением, строением, метаболизмом и функцией. Все ткани включают также тканевую (внутриклеточную, межклеточную и трансклеточную) жидкость и продукты жизнедеятельности клеток, различные метаболиты и физиологически активные вещества (ФАВ).

Основные (отличительные) свойства живых тканей обусловлены особенностями строения (морфологии), метаболизма и функционирования клеток и межклеточных структур.

Основные свойства живых тканей

- **Специфическая организация**, в основе которой лежат особенности главным образом строения клеток (понятие, виды, состав, структурная организация). Клетка способна размножаться, видоизменяться, реагировать на раздражители и поддерживать жизнь тканей, органов, систем и организма в целом.
- **Специфический метаболизм** присущ всем биологическим системам. Для него характерны матричный синтез и многоконтурные обратные связи, тонкая координация процессов анаболизма и катаболизма. Упорядоченность этих процессов возможна благодаря *компартментализации* (разделения на отсеки) *клеток*.
- **Способность клеточно-тканевых структур поддерживать постоянство химического состава.** Это осуществляется благодаря обмену веществами между:
  - органеллами клетки;
  - клетками и межклеточными структурами тканей;
  - органами и системами органов;
  - организмом и окружающей средой.
- **Способность к саморегуляции и самоорганизации**. Она присуща не только тканям, но и всем другим уровням организации организма

(субклеточный, клеточный, органный, системный, организменный).

- **Подвижность** как целого организма, так и его отдельных частей, вплоть до внутриклеточных ультраструктур. Общеизвестно, что двигательную активность всех представителей живых организмов обеспечивают всего три внутриклеточные системы — актин-миозиновая, тубулин-динеиновая и тубулин-кинезиновая.
- **Упорядоченные рост и развитие клеток и межклеточных структур тканей**. Они происходят на протяжении всей их жизни и осуществляются по определенной генетической программе, благодаря процессам репродукции и самообновления клеток, а также межклеточных структур.
- **Наследственность** — способность клеток из поколения в поколение передавать свои признаки, свойства и особенности развития. Это обеспечивается благодаря стабильности молекул дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК), функционирующих в клеточном ядре на протяжении жизни разнообразнейших клеток целостного организма.
- **Изменчивость** — способность различных живых структур приобретать новые признаки и свойства для лучшего приспособления целостного организма к беспрестанно изменяющейся внешней и внутренней среде.
- **Реактивность** (служит основой изменчивости) — способность клеток и целостного организма избирательно реагировать на изменения окружающей и внутренней среды.

Все живые ткани обладают свойством **раздражимости**, а возбудимые ткани (нервная, мышечная, железистая) — **возбудимости**.

Клетка служит не только основной тканеобразующей единицей, но и главным гистологическим элементом органов, их систем и организма в целом.

Симпласт — многоядерная структура, образованная в результате слияния однотипных клеток (поперечнополосатое мышечное волокно скелетных мышц, остеокласт и др.).

Синцитий — структура, состоящая из клеток, которые соединены цитоплазматическими мостиками.

Межклеточное вещество (тканевый матрикс) представлено основным веществом и содержащимися в нем волокнами (коллагеновые, эластические, ретикулиновые). Межклеточное вещество образуется клетками и содержит различные ФАВ, которые, в свою очередь, контролируют пролиферацию и дифференцировку клеток.

Клеточный тип. Совокупность клеток, имеющих одинаковую морфофизиологическую характеристику и идентичный набор разрешенных к экспрессии генов, составляют ***единый клеточный тип***. Совокупность клеточных форм, составляющих определенную линию дифференцировки, представляют ***дифферон*** (гистогенетический ряд). В последнем последовательно различают следующие клетки: стволовые → полустволовые (коммитированные) → клетки-предшественницы → растущие (созревающие) → зрелые.

Клеточный клон — группа клеток, которая происходит от одной родоначальной клетки-предшественницы.

Клеточные популяции. На основании способности клеток к обновлению (пролиферации) Леблон (C.P. Leblond) в 1964 г. выделил следующие четыре категории клеточных популяций:

- эмбриональную;
- статическую (клетки не проявляют митотической активности);
- растущую (клетки делятся, но их митотическая активность постепенно снижается);
- обновляемую (клетки отличаются множественными митозами и довольно быстрой гибелью).

Типы тканей. В зависимости от сходного происхождения (гистогенеза), структуры и функции различают четыре основных (с общими свойствами) типа тканей:

- эпителиальную ткань;
- систему соединительных тканей (тканей внутренней среды);
- мышечную ткань;
- нервную ткань.

Виды связей тканей организма. Все ткани организма тесно связаны между собой морфологически, метаболически и функционально. ***Морфологическая связь*** обусловлена тем, что различные ткани входят в состав одних и тех же органов. ***Метаболическая связь*** определена наличием в различных тканях и органах энергетических и пластических процессов. ***Функциональная связь*** характеризуется согласованностью деятельности разных тканей, входящих в состав различных органов.

Роль процессов адгезии и межклеточных контактов в динамике формирования и функционирования различных типов тканей

В процессе формирования и функционирования тканей большое значение имеют процессы адгезии и межклеточных контактов.

Исходы жизни клеток и внеклеточных структур

Как клеточные, так и внеклеточные структурные элементы тканей в процессе своей жизнедеятельности не только изнашиваются и отмирают (**физиологический апоптоз**), но и восстанавливаются (**физиологическая регенерация**). Причем одни ткани регенерируют хорошо (к ним относят эпителиальную, гладкую мышечную и особенно соединительную ткань, включая клетки крови). Другие ткани (например, поперечнополосатая мышечная ткань) восстанавливаются плохо и лишь при определенных условиях. В нервной ткани тела нейронов не регенерируют, а глиальные клетки и волокна нейронов обычно восстанавливаются.

Вопросы и задания для самоподготовки

1. Дайте определение понятия «ткань».
2. Перечислите основные типы тканей.
3. Назовите и кратко охарактеризуйте основные виды связей между тканями организма.
4. Каковы основные свойства живых тканей?
5. Что понимается под терминами «симпласт», «синцитий», «межклеточное вещество»?
6. Что означают термины «клеточный тип», «клеточный клон», «клеточные популяции»?
7. Что понимается под термином «адгезия»?
8. Перечислите и охарактеризуйте основные межклеточные контакты.
9. Каковы основные исходы жизни клеток и внеклеточных структур?

Раздел 1
ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ ТКАНИ (ЭПИТЕЛИИ)

Эпителиальные ткани (эпителии), — структуры, отделяющие организм с его многочисленными органами от внешней среды и вторичных полостей тела (брюшной, плевральной, околосердечной).

Существуют несколько классификаций эпителиев, в основу которых положены различные критерии: происхождение, особенности строения, функционирования и др.

В частности, по своему происхождению эпителиальные ткани образуются из всех трех зародышевых листков:

- из эктодермы — эпидермис кожи, представленный многочисленными клетками;
- из энтодермы — эпителий пищеварительного тракта, состоящий из однослойных клеток;
- из мезодермы — эпителий почечных канальцев, серозных оболочек и мочеполовых органов.

Эпителиальная ткань состоит из покровного, железистого, сенсорного и нейросенсорного эпителия.

Покровные эпителии — основные виды эпителиев. Они характеризуются следующими особенностями их структурной организации.

- **Пограничное расположение эпителиев** (непрерывные различной толщины пласты эпителиев граничат с внешней и внутренней средой организма и отделяют их друг от друга).
- **Характерная пространственная геометрия эпителиоцитов и эпителиев**. Различные по размерам и форме эпителиальные клетки организованы в разнообразные виды ассоциатов:
  - *пласт* (однослойный, многослойный);
  - *трубочка* (пласт, свернутый в трубочку, например потовые железы и канальцы нефрона);
  - *островок* (группа эпителиоцитов, погруженная во внутреннюю среду организма, например островки Лангерганса поджелудочной железы);

– *фолликул* (островок эпителия, имеющий полость, например фолликулы щитовидной железы);
– *тяж* (например, анастомозирующие тяжи эпителиальных гепатоцитов);
– *сеть* (например, поддерживающий каркас вилочковой железы, состоящий из отростчатых и контактирующих друг с другом эпителиальных клеток).

- **Полное отсутствие или крайне незначительное наличие межклеточных пространств**. Эпителиоциты обычно плотно примыкают друг к другу и связаны между собой с помощью специализированных межклеточных контактов. Различают адгезионные (промежуточный, десмосома, полудесмосома), замыкающие (плотные), коммуникационные (щелевые) контакты.
- **Полярная дифференцировка эпителиоцитов**. Их полярные (апикальные и базальные) части отличаются друг от друга и структурно, и функционально. Это генетически детерминировано. *Апикальная часть* (от лат. *apex* — вершина) *эпителиоцитов* отличается наличием микроворсинок, стереоцилий, ресничек, секреторного материала, транспортных белков, актиновых микрофиламентов, актинсвязывающих белков и участием в образовании различных контактов (адгезионных, плотных и щелевых). *Базальная часть* (от лат. *basis* — основание) *эпителиоцитов* содержит различные органеллы (митохондрии, обеспечивающие продукцию аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) и других макроэргов; ионные насосы, например Na^+, K^+-АТФаза; транспортные системы ионов и аминокислот; рецепторы гормонов, факторы роста и др.). Базальная часть большинства эпителиоцитов связывается с базальной мембраной с помощью полудесмосом.
- **Наличие базальной мембраны (базальной пластинки)**. В различных тканях ее толщина колеблется от 20 до 100 нм. Базальная мембрана не только отделяет эпителий от подлежащей соединительной ткани, но и укрепляет эпителиальный пласт и осуществляет его питание. Основными структурными элементами базальной мембраны считают коллаген типа IV, ламинин, энтактин и протогликаны.
- **Отсутствие кровеносных сосудов**. Несмотря на это, в эпителии осуществляются процессы питания, транспорта газов, выведения метаболитов. Последнее происходит благодаря диффузии различных веществ через базальную мембрану из подлежащих в дерме кровеносных сосудов.

- **Наличие хорошей способности к регенерации**. Наиболее выражена регенерация у покровных (пограничных) эпителиев. В отличие от этого у эпителиоцитов, погруженных во внутреннюю среду, регенерация менее выражена (например, у гепатоцитов, нефроцитов канальцев почек, аденогипофизарных клеток) или почти отсутствует (например, у β-эпителиоцитов островков Лангерганса поджелудочной железы).
- **Наличие цитокератинов** (специфического типа промежуточных нитей филаментов). Следует отметить, что в различных эпителиях и даже в разных анатомических областях одного и того же (например, ладонного и подошвенного) эпителия имеются неодинаковые молекулярные его формы. К настоящему времени обнаружено более 20 форм кератинов (выделяемых цитокератинами) с молекулярной массой от 48 до 68 кД, каждый из которых кодируется своим геном.

Из многих классификаций эпителиев наибольшее распространение получила *морфологическая*, которая учитывает:

- количество слоев эпителиальных клеток (одно- и многослойные);
- рядность однослойного эпителия (одно- и многорядные);
- форму клеток (плоский, кубический, цилиндрический, переходный);
- способность к ороговению (ороговевающий и неороговевающий).

Слойность эпителия (эпителиального пласта) определена контактом всех эпителиальных клеток пласта с базальной мембраной. Эпителий считают однослойным, если все клетки пласта связаны с базальной мембраной. В других случаях эпителий именуют многослойным. Эктодермальные эпителии обычно многослойные. Энтодермальные — однослойные.

Рядность однослойного эпителия определена расположением по отношению к базальной мембране ядер различных по величине и форме клеток (одно-, двух-, трехъядерные клетки).

Форма эпителиоцитов определена отношением высоты этих клеток к их толщине.

Однослойные эпителиальные пласты представлены на рис. 1. Различают плоский, кубический, цилиндрический (призматический) каемчатый, цилиндрический многорядный мерцательный эпителий.

Многослойные эпителиальные пласты бывают следующих видов: неороговевающий, переходный и ороговевающий (рис. 2).

В многослойных эпителиальных пластинах преимущественно учитывают форму клеток поверхностного слоя, которая может существенно изменяться в зависимости от функционального состояния стенки органа (см. рис. 2б).

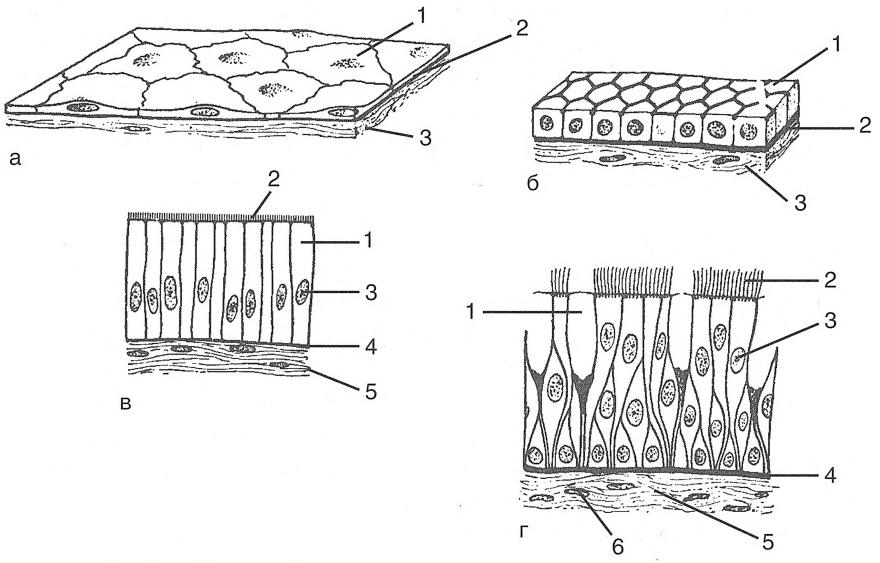

Рис. 1. Различные виды однослойного эпителия: а — однослойный плоский эпителий (1 — мезотелий брюшины; 2 — базальная мембрана; 3 — волокнистая соединительная ткань); б — однослойный кубический эпителий (1 — эпителий; 2 — базальная мембрана; 3 — волокнистая соединительная ткань); в — однослойный цилиндрический эпителий (1 — эпителий; 2 — исчерченная каемка; 3 — ядра эпителиоцитов; 4 — базальная мембрана; 5 — волокнистая соединительная ткань); г — однослойный цилиндрический многорядный мерцательный эпителий (1 — бокаловидная железистая клетка почки; 2 — реснички; 3 — реснитчатый эпителий; 4 — базальная мембрана; 5 — волокнистая соединительная ткань; 6 — гладкие мышечные клетки почки)

По структурно-функциональной организации различают две основные группы эпителиев: покровные (пограничные) и железистые.

Покровные (пограничные) эпителии отделяют организм как от внешней среды, так и от различных полостей тела. От внешней среды организм отделяется с помощью эпидермиса кожи, слизистой оболочки глаз, дыхательных, пищеварительных, мочевыделительных путей (трактов). От полостей тела (брюшной, плевральной, околосердечной) — с помощью их серозных оболочек.

Основные функции покровных эпителиев

- *Защитная*. Предохранение подлежащих тканей внутренней среды от повреждающего воздействия разнообразных внешних пато-

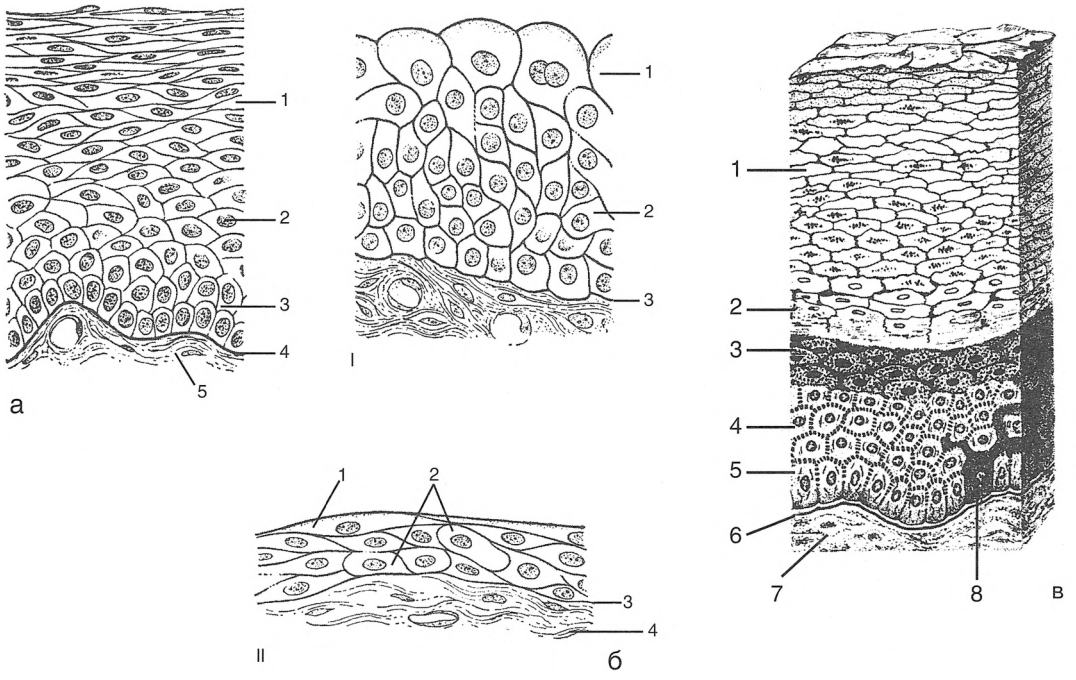

Рис. 2. Различные виды многослойного эпителия: а — многослойный плоский неороговевающий эпителий роговицы глаза (1 — поверхностный слой; 2 — шиповатый слой; 3 — базальный слой; 4 — базальная мембрана; 5 — волокнистая соединительная ткань); б — многослойный переходный эпителий мочевого пузыря (I — эпителий при нерастянутой стенке органа; II — эпителий при растянутой стенке органа; 1 — эпителиоциты поверхностного слоя; 2 — эпителиоциты базального и промежуточного слоя; 3 — базальная мембрана; 4 — волокнистая соединительная ткань); в — многослойный плоский ороговевающий эпителий (эпидермис) (1 — роговой слой; 2 — блестящий слой; 3 — зернистый слой; 4 — шиповатый слой; 5 — базальный слой; 6 — базальная мембрана; 7 — соединительная ткань; 8 — пигментоцит)

генных раздражителей: физических (механических, термических, электрических, ультрафиолетовых, радиационных и др.), химических (неорганических и органических), биологических (вирусных, бактериальных, паразитарных и др.).

- *Барьерная*. Разграничение внешней и внутренней среды осуществляется с помощью кожно-слизистых, гистогематических, гематоэнцефалического и других барьеров, состоящих из разнообразных эпителиальных клеток, связанных плотными контактами.
- *Обеспечение подвижности внутренних органов* (сердца, легких, кишечника и др.) в серозных полостях.
- *Обменная*. Осуществление обмена кислородом, углекислым и другими газами, водой, ионами (через кожу, альвеолы легких, слизистые оболочки), питательными и регуляторными веществами (через слизистые оболочки пищеварительного тракта), различными метаболитами (через кожу, слизистые оболочки дыхательных, пищеварительных и мочевыделительных трактов). Эпителиальные клетки участвуют как в пиноцитозе, так и в опосредуемом рецепторами эндоцитозе, а также в секреции слизи, ферментов, полипептидов и других веществ.

Железистый эпителий составляет основу экзокринных и эндокринных желез. Железы бывают как одно-, так и многоклеточными.

Экзокринные железы выделяют соответствующие секреты через выводные протоки в полости (ротовую, желудка, кишок и др.) или на поверхность тела (в виде пота, сала и др.). Экзокринные железы состоят из секреторных и миоэпителиальных клеток (находящихся в концевом отделе железы) и выводного протока. Секреторные клетки вырабатывают, накапливают и выделяют соответствующий секрет (желудочный, поджелудочный, кишечный и другие соки). Сокращение миоэпителиальных клеток обеспечивает продвижение секрета в выводной проток.

Экзокринные железы классифицируют по следующим критериям.

- **По количеству клеток** — экзокриноцитов: одно- и многоклеточные железы.

Одноклеточные экзокринные железы представлены бокаловидными экзокриноцитами. Последние лежат посреди других эпителиальных клеток, покрывающих слизистую оболочку различных (пищеварительных, дыхательных, половых) полых органов.

Экзокриноциты вырабатывают слизь, состоящую в основном из гликопротеидов, и представлены в виде различных размеров гранул слизистого секрета. В фазу синтеза слизи эти клетки расширяются, на-

поминают бокал, в фазу секреции слизи они становятся узкими. На апикальной поверхности экзокриноцитов находятся микроворсинки.

Многоклеточные экзокринные железы представлены множеством экзокриноцитов, как синтезирующих и выделяющих различные секреты, так и выводящих их по трубчатым протокам. Морфофункциональное состояние экзокриноцитов определено характером секрета и фазой его секреции. Секрет представлен в виде гранул (капель), сосредоточенных в апикальной части клеток, которая покрыта микроворсинками. В одних (белоксинтезирующих) преобладает зернистая сеть (к ним, например, относят экзокринные панкреатоциты, гландулоциты околоушной железы и др.). В других (синтезирующих липидные и углеводные компоненты) преобладает незернистая сеть (к ним, например, относят гепатоциты, клетки коркового вещества надпочечников и др.).

- **По форме секреторного отдела** (рис. 3а–в) — *трубчатые*, *альвеолярные*, *альвеолярно-трубчатые или смешанные*.

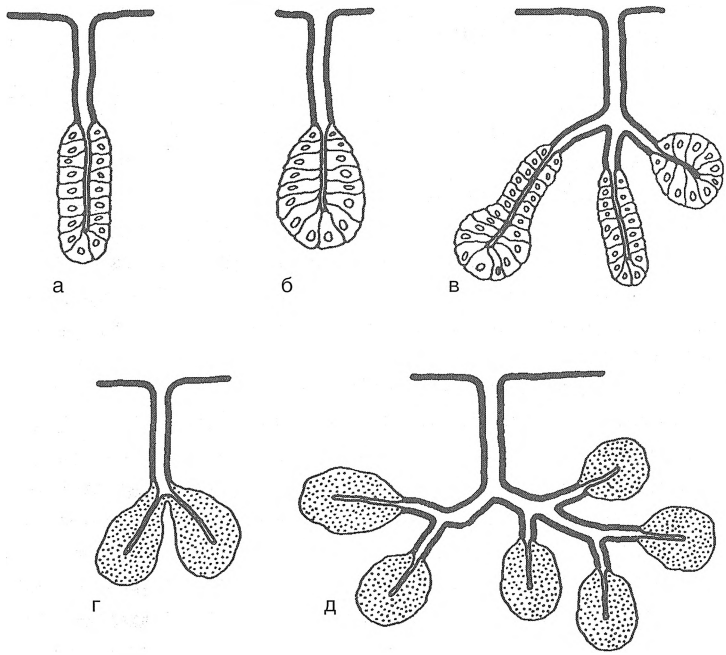

Рис. 3. Строение экзокринных желез по форме секреторного отдела (а — трубчатые; б — альвеолярные; в — альвеолярно-трубчатые) и выводного протока (г — простые; д — сложные)

Трубчатыми называют железы, у которых начальная (секреторная) часть по строению напоминает трубку. К трубчатым железам относят собственные железы желудка, пилорические, дуоденальные, кишечные крипты, потовые и другие железы.

Альвеолярными именуют железы, по внешнему виду напоминающие альвеолы. Они бывают простыми и сложными. К простым относят сальные и функционирующие молочные железы, к сложным — околоушные железы.

Трубчато-альвеолярными считают железы, которые по строению напоминают и трубки, и альвеолы. К таковым относят поднижнечелюстные железы.

• **По форме выводного протока** (см. рис. 3г, д) — *простые и сложные.*

Простые экзокринные железы имеют как неразветвленный один проток (в который открывается одна секреторная часть), так и разветвленный один проток (в который открывается несколько начальных секреторных частей). К простым неразветвленным относят и трубчатые (собственные железы желудка, кишечные кристы, потовые), и простые (сальные) альвеолярные железы (сальные). К простым разветвленным также относят как трубчатые (пилорические, дуоденальные, маточные), так и альвеолярные (сальные, мейбомиевы) железы.

Сложные железы имеют главный выводной проток, в него вливается много мелких протоков, в которые открываются несколько начальных их секреторных частей.

Сложные железы бывают следующих видов — трубчатые (железы полости рта), трубчато-ацинарные (слезные, околоушные, пищеводные, поджелудочные и др.), альвеолярные (активно функционирующая молочная железа).

• **По способу отделения секрета** (рис. 4):

- **эккриновые или мерокриновые** (см. рис. 4а) — у них (например, у слюнных желез) секрет отделяется путем экзоцитоза;
- **апокриновые** (см. рис. 4б) — у них (например, у молочной железы) секрет отделяется вместе с апикальной частью секреторной клетки;
- **голокриновые** (см. рис. 4в) — у них (например, у сальной железы) секрет образуется в результате полного разрушения секреторной клетки.

Особенности внешнего строения эккриновых, апокриновых и голокриновых (сальных) желез и их взаиморасположение по отношению друг к другу, к эпидермису и стержню волос представлены на рис. 5.

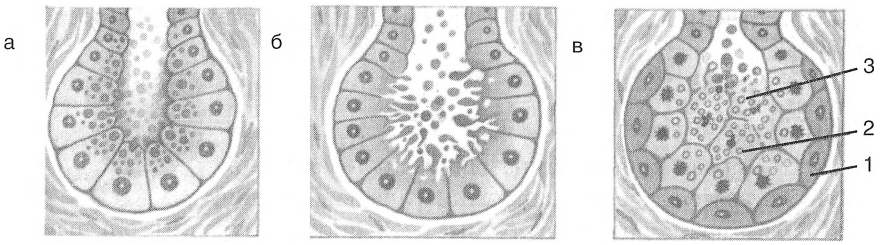

Рис. 4. Виды экзокринных желез с разным способом отделения секрета. Строение железы: а — эккриновой; б — апокриновой; в — голокриновой (1 — клетки ростового слоя; 2 — клетки, накопившие секрет; 3 — клетки в стадии разрушения)

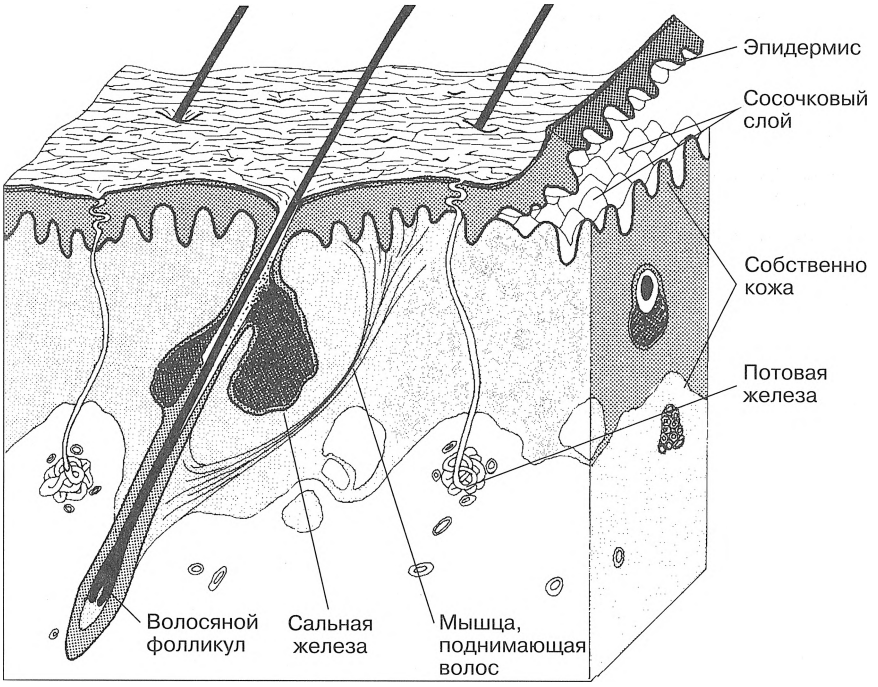

Рис. 5. Особенности строения и расположения потовых и сальных экзокринных желез

Эндокринные железы не имеют выводных протоков и выделяют соответствующие секреты (полипептиды, гормоны, факторы роста и др.)

непосредственно во внутренние среды организма (межклеточные пространства, кровь, лимфу).

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Дайте определение термина «эпителиальная ткань».
2. Представьте классификацию эпителиальной ткани.
3. Каковы характерные структурные особенности покровных эпителиев?
4. Перечислите и охарактеризуйте функции покровных эпителиев.
5. Каковы структурные особенности железистого эпителия?
6. Дайте краткую характеристику железистого эпителия.
7. Классифицируйте и кратко охарактеризуйте экзокринные железы, отличающиеся количеством клеток.
8. Классифицируйте и кратко охарактеризуйте экзокринные железы, отличающиеся по форме секреторного отдела.
9. Классифицируйте и кратко охарактеризуйте экзокринные железы, отличающиеся по форме выводного протока.
10. Классифицируйте и кратко охарактеризуйте экзокринные железы, отличающиеся по способу отделения секрета.
11. Перечислите и охарактеризуйте функции железистого эпителия.
12. Каково биологическое значение эпителиальных тканей?

Раздел 2
СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

2.1. ПОНЯТИЕ, ФУНКЦИИ, ВИДЫ, ОСНОВНОЕ ВЕЩЕСТВО, ВОЛОКНА, БАЗАЛЬНАЯ МЕМБРАНА, КЛЕТКИ СОЕДИНИТЕЛЬНЫХ ТКАНЕЙ

Соединительные ткани — широко распространенные, различные по строению, физическим свойствам и функциям ткани, которые обеспечивают поддержание целостности других тканей, формируют структуру органов, сопровождают кровеносные и лимфатические сосуды, обеспечивают питание всех тканей и органов организма. Разные виды соединительной ткани состоят из различных клеток и большого количества разъединяющих их прослоек межклеточного вещества, включающего основное аморфное вещество и специальные волокна. Это их общий морфологический признак.

Соединительную ткань, в отличие от эпителиальной, считают тканью внутренней среды организма, она имеет мезодермальное происхождение.

Функции соединительной ткани:

- *механическая, опорная и формообразующая* — лежат в основе опорных систем организма (кости скелета, хрящи, связки, сухожилия, фасции входят в состав капсулы и стромы многих органов и объединяют различные виды тканей между собой);
- *защитная* — осуществляется путем либо механической защиты (кости, хрящи, фасции), либо фагоцитоза, либо выработки иммунных тел;
- *трофическая* — связана с регуляцией питания, характером и интенсивностью обмена веществ клеточно-тканевых структур и поддержанием динамического постоянства внутренней среды организма;

- пластическая — выражается в активном участии в процессах адаптации к меняющимся условиям существования, а также в физиологической и репаративной регенерации.

Физико-химические особенности межклеточного вещества и особенности его строения в значительной степени определяют функциональное значение разновидностей соединительной ткани. Чем плотнее межклеточное вещество, тем сильнее выражена механическая, опорная функция (костная ткань). Трофическая функция, напротив, лучше обеспечивается полужидким по консистенции межклеточным веществом (рыхлая соединительная ткань, окружающая кровеносные сосуды).

Основные виды соединительной ткани — собственно соединительная и скелетная (хрящевая и костная).

Собственно соединительную ткань подразделяют на *волокнистые* (рыхлые и плотные) и со *специальными свойствами* (мезенхима, ретикулярная и жировая).

Все волокнистые соединительные ткани включают внеклеточный матрикс, состоящий из основного вещества и погруженных в него различных волокон, а также базальной мембраны.

Основное вещество представляет аморфный материал, который имеет свойства геля. В состав основного вещества входят:

- *гликозаминогликаны* (кислые гидрофильные полисахариды, включающие гидроксильные, карбоксильные и сульфатные группы и связывающие большое количество молекул воды и ионов, особенно Na^+);
- *протеогликаны* (волокнистый центральный белок с ковалентно присоединенными к нему гликозаминогликанами и нековалентно связанными с цепями гиалуроновой кислоты);
- *гликопротеины* (цепи полипептидов, соединенных с разветвленными полисахаридами и связывающих клетки с внеклеточным матриксом).

К гликозаминогликанам относят гиалуроновую кислоту, хондроитин-, дерматан-, кератан-, гепаран- и гепаринсульфаты.

К гликопротеинам относят фибронектин и фибриллин (формирующие волокнистые структуры), а также ламинин, тенасцин и энтактин (неволокнистые белки).

Важно отметить, что молекулы основного вещества в тканях организма, с одной стороны, прочно связаны с волокнами внеклеточного вещества, с другой — обеспечивают взаимодействие различных волокон и клеток.

Волокна соединительной ткани бывают следующих видов: коллагеновые, эластические и ретикулиновые.

Коллагеновые волокна служат главным компонентом различных соединительных тканей и состоят из разных типов белка коллагена (молекула которого в виде спирали состоит из трех полипептидных про-α-цепей, длина спирали составляет 300 нм, а ее диаметр — 1,5 нм). Доказано, что синтез спиралей, процессы их гидроксилирования и гликозилирования, образование молекулы проколлагена происходят во внутриклеточных мембранных структурах (в гранулярной эндоплазматической сети, комплексе Гольджи и секреторных пузырьках). Затем молекулы проколлагена выделяются во внеклеточное пространство, где от полипептидов отщепляются концевые пептиды и формируются коллагеновые фибриллы, которые агрегируют в коллагеновое волокно (рис. 6).

Все типы коллагена содержат участки с повторяющейся последовательностью из трех аминокислот с глицином в положении 3. Следует отметить, что благодаря обилию поперечных связей между остатками лизина коллагеновые волокна обладают высокой прочностью и определяют прочность различных тканей и органов. Найдено не менее 13 типов коллагенов, входящих в определенные или разные виды тканей и органов. Например, IV тип коллагена определяют в базальных мембранах, I тип — в коже, плаценте, печени, артериях, сухожилиях, дентине, костях, II, IX и XI типы — в хрящах, межпозвонковых дисках, стекловидном теле, в стенках крупных артерий и т.д.

Коллагеновые волокна окружают многие клетки организма. Ряд клеток (гепатоциты, гладкомышечные клетки) непосредственно связываются с коллагеном. У большинства клеток связь с коллагеном осуществляется через белки-посредники (фибронектин, хондронектин и ламинин).

Эластические волокна и ***мембраны*** — структуры, обладающие ярко выраженными эластическими свойствами. Эластическое волокно представлено ветвящейся нитью диаметром 0,2–1,0 мкм, состоящей из фибриллина и аморфного гликопротеина эластина, которые синтезируются фибробластами и гладкомышечными клетками в цистернах гранулярной эндоплазматической сети. С помощью комплекса Гольджи происходит упаковка полипептидов в секреторные гранулы, которые выделяются во внутриклеточную среду. Благодаря установлению поперечных межклеточных связей между извитыми полипептидами эластина образуется упругая резиноподобная сеть молекул, восстанавливающая форму эластического волокна после его деформации (растяжения). Микрофибриллы фибриллина располагаются и снаружи, и внутри эластического волокна.

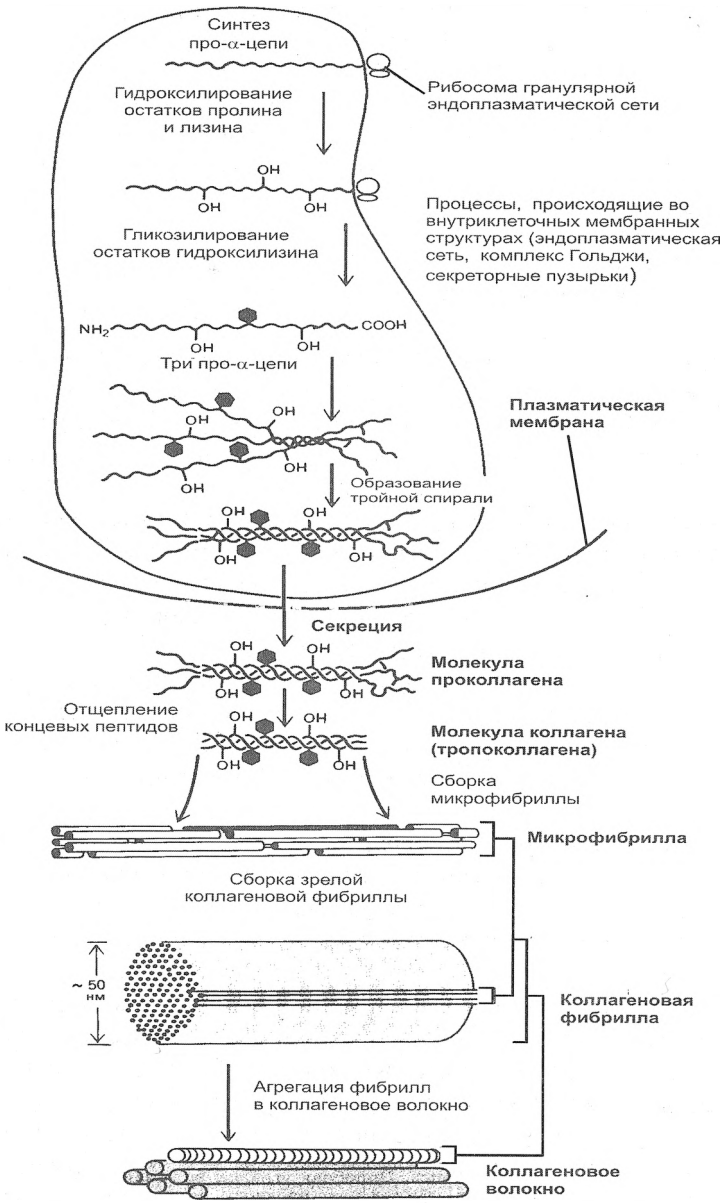

Рис. 6. Синтез коллагенового волокна (схема Alberts B. et al., 1989)

Эластические волокна находятся в эластическом хряще, коже, легких, кровеносных сосудах. Окончатые эластические мембраны присутствуют в стенках крупных артерий.

Ретикулиновые волокна представлены тонкими нитями диаметром 0,5–2,0 мкм, состоящими из коллагена типа III, который связан с гликопротеинами и протеогликанами.

Ретикулиновые волокна образуют оболочку вокруг гладкомышечных клеток и находятся в стенках пищеварительного тракта, крупных артерий и др.

Базальная мембрана — структура внеклеточного матрикса, имеющая вид листа или пластинки толщиной 20–200 нм. Она состоит из специальных белков, которые обеспечивают соединение клеток различного типа (эпителиальные, мышечные, шванновские) с окружающей их соединительной тканью.

Базальная мембрана состоит из двух слоев: светлого (толщиной 10–50 нм), примыкающего к плазмолемме, и электронно-плотного (различной толщины). Она представлена сетью, состоящей из волокон коллагена типа IV, связанных с клетками и подлежащей рыхлой соединительной тканью якорными волокнами, состоящими в основном из коллагена типа VII.

Базальная мембрана объединяет различные клетки (организуя их в пласты), ответственна за поддержание фенотипа клеток и различные виды их активности (адгезию, дифференцировку, поляризацию, миграцию, фильтрацию макромолекул).

Клетки соединительной ткани отличаются большим разнообразием. Среди них выделяют две группы клеток — резиденты и иммигранты.

Резиденты представлены фибробластами и фиброцитами (волокнистая соединительная ткань), хондробластами и хондроцитами (хрящевая ткань), остеобластами, остеоцитами и одонтобластами (костная ткань), макрофагами, плазмоцитами, тучными клетками, перицитами, адипоцитами, пигментоцитами.

Иммигранты — лейкоциты (гранулоциты и агранулоциты), которые как в нормальных условиях, так и особенно при возникновении очага воспаления активно выходят из циркулирующей в сосудах крови в окружающие ткани (главным образом — в соединительную). Большинство лейкоцитов (гранулоциты и моноциты) обратно в кровяное русло не возвращается. Однако лимфоциты способны неоднократно циркулировать между кровью, соединительной тканью и лимфой.

В зависимости от выполняемой функции клетки соединительных тканей делят на три основные группы:

- ответственные за синтез молекул внеклеточного вещества и поддержание структурной целостности ткани (фибробласты, фиброциты, хондробласты, хондроциты, остеобласты, остеоциты, одонтобласты, ретикулярные клетки);
- обладающие защитными функциями (макрофаги, микрофаги, лимфоциты, тучные клетки);
- ответственные за синтез, накопление и метаболизм жира (адипоциты, образующие жировую ткань).

Фибробласты считают наиболее распространенными и активными клетками-резидентами соединительной ткани. Они представлены уплощенными клетками, имеющими крупное овальное ядро и крупные удлиненные клиновидные отростки. У этих клеток хорошо выражены органеллы: гранулярная эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, митохондрии. Функции фибробластов также разнообразны. Эти клетки синтезируют различные компоненты внеклеточного матрикса (коллагены, эластин, фибронектин, гликозаминогликаны, протеогликаны и др.), цитокины [колониестимулирующие факторы гранулоцитов и макрофагов (GM-CSF), интерлейкин-3 (ИЛ-3), ИЛ-7 и др.], ферменты (в том числе коллагеназы, разрушающие коллаген). При развитии воспаления и заживления ран фибробласты активируются факторами роста, активно пролиферируют и мигрируют в очаг поврежденных структур, а также формируют соединительнотканные рубцы.

Фиброциты — зрелая форма фибробластов, присутствующая в плотной оформленной соединительной ткани. Они имеют веретенообразную форму, уплощенное вытянутое ядро, лишены отростков. У них (в сравнении с фибробластами) имеется меньше органелл.

Макрофаги считают профессиональными фагоцитами, которые быстро перемещаются в разных тканях и органах, где живут в течение месяцев. Макрофаги бывают резидентными и подвижными. Резидентные макрофаги присутствуют в тканях и органах в норме. Среди них выделяют свободные клетки (имеющие округлую форму) и фиксированные (имеющие звездообразную форму и прикрепляющиеся своими отростками как к внеклеточному матриксу, так и к различным клеткам).

Макрофаги соединительной ткани — клетки системы мононуклеарных фагоцитов, к которым относят гистиофаги (тканевые макрофаги), альвеолярные, плевральные, перитонеальные, костномозговые, селезеночные макрофаги, клетки фон Купфера печени, остеокласты, клетки Лангерганса кожи, клетки Хофбауэра, гигантские клетки инородных тел, клетки макроглии (астроциты) центральной нервной системы.

Строение, форма и размеры макрофагов зависят от их активности и локализации. Чаще это клетки размером около 20 мкм. Как видно на рис. 7, макрофаги имеют ядро чаще всего неправильной формы с углублениями (выемками). Цитоплазма включает лизосомы, фаголизосомы, митохондрии, свободные рибосомы, аппарат Гольджи, гранулярную эндоплазматическую сеть, включения. Под плазмолеммой находятся много актиновых микрофиламентов, микротрубочек и промежуточных филаментов (цитоплазматических отростков), совершенно необходимых для миграции (амебовидного передвижения) и фагоцитоза.

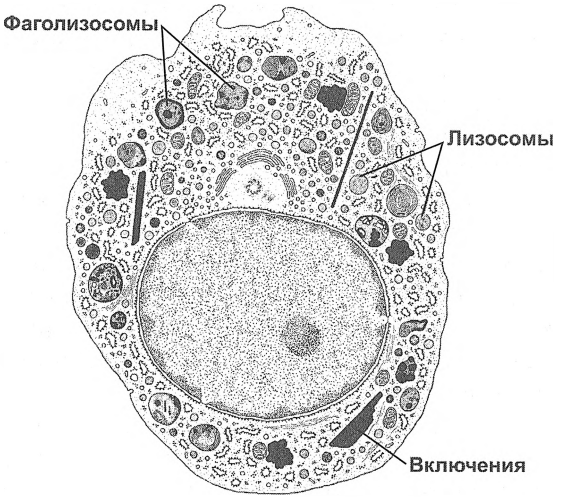

Рис. 7. Строение макрофага (схема Lentz T.L., 1971)

Для макрофагов характерны процессы как экзоцитоза, так и эндоцитоза. В макрофагах синтезируются эластаза, гиалуронидаза, коллагеназа и другие ферменты. В лизосомах и фаголизосомах образуются различные бактерицидные вещества (лизоцим, миелопероксидаза, кислые гидролазы, протеинкиназы, лактоферрин, катионные белки, супероксиддисмутаза, H_2O_2, свободные радикалы). Активированный макрофаг секретирует более 60 различных факторов.

Макрофаги фагоцитируют денатурированные белки, старые и поврежденные клетки крови (эритроциты и др.), обломки клеток и тканевого матрикса.

Эти клетки служат важнейшими антигенпредоставляющими клетками (они процессируют антиген и предоставляют его лимфоцитам и стимулируют последние к запуску иммунных реакций).

Макрофаги продуцируют интерлейкины (ИЛ-1 и др.), простагландины ($ПГЕ_2$ и др.) $Е_2$, лейкотриены, фактор активации тромбоцитов, фактор роста фибробластов, факторы роста эпителиальных клеток, колониестимулирующий фактор макрофагов (M-CSF), колониестимулирующий фактор гранулоцитов и макрофагов (GM-CSF), факторы дифференцировки клеток и т.д.

Макрофаги участвуют в регуляции многих жизненных процессов в организме, в том числе в заживлении ран (реэпитилизации, образовании внеклеточного матрикса, восстановлении поврежденных сосудов и др.).

Тучные клетки (лаброциты, тканевые базофилы) — резидентные клетки соединительной ткани, которых особенно много в коже, слизистых оболочках дыхательного и пищеварительного трактов, а также вокруг кровеносных сосудов. Тучные клетки как морфологически, так и функционально сходны с базофилами (рис. 8).

Все эти клетки образуются из предшественника в костном мозге. Тучные клетки окончательную дифференцировку проходят в соединительной ткани. Они имеют в центре ядро (округлое или овальное), вокруг которого располагаются многочисленные крупные круглые хроматические гранулы, гранулярная эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, митохондрии. Снаружи тучных клеток имеются цитоплазматические отростки, а также высокоаффинные рецепторы к *Fc*-фрагментам иммуноглобулина Е [IgE].

В гранулах тучные клетки синтезируют, накапливают и секретируют различные ФАВ (гепарин, гистамин, серотонин, активатор плазминогена, фактор активации тромбоцитов, факторы хемотаксиса эозинофилов и нейтрофилов, простагландины, тромбоксан $А_2$, лейкотриены), а также разные кислые гидролазы, протеазы, триптазу, химазу, карбоксипептидазу.

Тучные клетки — активные участники воспалительных и аллергических реакций в организме. Через выделяемые в процессе дегрануляции различные ФАВ тучные клетки участвуют в регуляции свертывающей, антисвертывающей и фибринолитической систем крови, сокращении гладкомышечных клеток, секреции слизи, проницаемости сосудов и развитии отека, констрикции сосудов и бронхиального дерева.

Плазмациты (плазматические клетки) — клетки, образуемые из трансформированных В-лимфоцитов и синтезирующие γ-глобулины (IgG, IgM, IgA, IgD, IgE) в ответ на поступление в организм или образование в нем антигенов. Эти клетки обеспечивают гуморальный иммунитет путем нейтрализации антигенов соответствующими антителами.

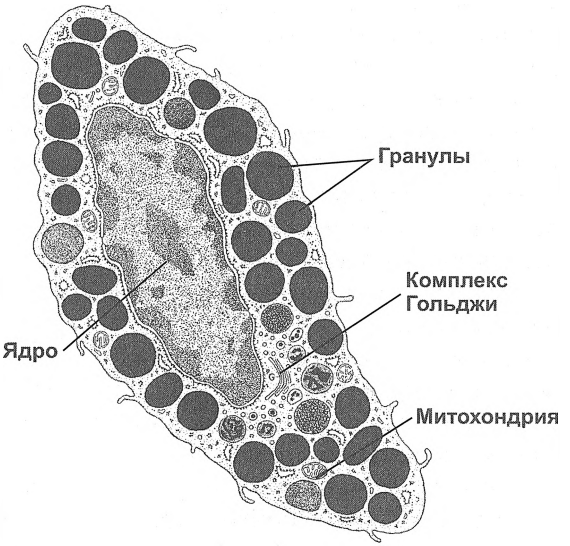

Рис. 8. Строение тучной клетки (схема Lentz T.L., 1971)

Пигментоциты (меланоциты) — клетки, содержащие в своей цитоплазме пигмент меланин. Последний имеется в коже (мошонке, вокруг сосков грудных желез и анального отверстия, особенно в родимых пятнах), а также в сосудистых стенках и радужной оболочке.

Перициты — соединительнотканные отростчатые клетки, которые тесно примыкают снаружи к кровеносным сосудам (артериолам, капиллярам, венулам, особенно посткапиллярным венулам). Эти клетки имеют дисковидное ядро, разнообразные органеллы (гранулярные тельца, микротрубочки, пузырьки, сократительные белки — актин и миозин), гликоген и т.д. Перициты, полностью или частично покрытые базальной мембраной, тесно связаны с эндотелиоцитами. Перициты обладают следующими важными функциями:

- участвуют в синтезе компонентов базальной мембраны;
- контролируют различные функции, особенно процессы пролиферации эндотелиоцитов, как в норме, так и при их регенерации;
- регулируют транспорт макромолекул из капилляров в ткани;
- дифференцируются в гладкомышечные клетки (особенно при заживлении ран и восстановлении поврежденных сосудов).

Адипоциты — клетки, составляющие основу как белого, так и бурого жира.

Клетки белого жира представлены дифференцированными адипоцитами в виде больших (диаметром около 120 мкм) округлых клеток, содержащих по одной крупной капле жира (образующейся от слияния мелких капелек). Последняя оттесняет на периферию цитоплазму в виде узкого ободка, в котором находятся сплющенное ядро, рибосомы, гладкая и гранулярная эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи и митохондрии.

Адипоциты белого жира синтезируют и секретируют:

- гормон лептин, который через влияние на центры гипоталамуса противодействует накоплению жировой ткани;
- липопротеиновую липазу, которая гидролизует липопротеиды и хиломикроны до жирных кислот;
- жирные кислоты из глюкозы и аминокислот.

Адипоциты белого жира также обеспечивают поступление жирных кислот в просвет капилляров, где они нековалентно связываются с альбуминами и транспортируются в печень.

Белый жир участвует не только в активном поглощении из крови жирных кислот и нейтральных липидов (триглицеридов), но и в их синтезе, хранении и мобилизации. В этом активно участвуют гормоны (лептин, половые, кортикостероиды, соматотропин), а также медиаторы волокон вегетативной нервной системы.

Клетки бурого жира содержат много мелких жировых капель и крупных митохондрий. Бурый жир в небольшом количестве располагается в средостении, вдоль аорты и под кожей между лопатками. Бурый цвет жировой клетки и всей жировой ткани обусловлен наличием в их митохондриях железосодержащих пигментов.

Активированная липаза в клетках бурого жира гидролизует триглицериды, вследствие чего образуются жирные кислоты и глицерол. Синтезированный во внутренней мембране митохондрий белок термогенин ответствен за обратный трансмембранный ток протонов, разобщение окислительного фосфорилирования в буром жире, а значит — за повышенное образование энергии в виде тепла.

2.2. ХАРАКТЕРИСТИКА ВОЛОКНИСТЫХ СОЕДИНИТЕЛЬНЫХ ТКАНЕЙ

В зависимости от количества волокон и основного вещества, находящегося во внутриклеточном матриксе, волокнистые соединительные ткани разделяют на два основных вида: рыхлую и плотную.

Рыхлая неоформленная соединительная ткань состоит из небольшого количества хаотично расположенных коллагеновых, эластических и ретикулиновых волокон и большого количества основного вещества с погруженными в него различными клетками, морфологически и функционально описанными выше и схематически представленными на рис. 9.

Плотная соединительная ткань состоит из большого количества плотно расположенных волокон и относительно незначительного количества основного вещества. Выделяют два основных вида этой ткани: неоформленную и оформленную.

Плотная неоформленная соединительная ткань представлена плотно, но беспорядочно расположенными волокнами. Между последними находятся различные клетки (фибробласты, фиброциты, макрофаги, тучные клетки). Такая ткань характерна для собственно кожи и периоста.

Плотная оформленная соединительная ткань состоит из плотно расположенных волокон, идущих параллельными пучками. Между ними в узких пространствах находятся цепочки фиброцитов. Такая ткань характерна:

- для связок, состоящих из толстых эластических волокон, тонких коллагеновых волокон и фиброцитов;
- сухожилий, состоящих из коллагеновых волокон, отличающихся большой сопротивляемостью на растяжение и формирующих сухожильные пучки I, II и III порядка, при повреждении которых активированные фиброциты и фибробласты синтезируют новый коллаген;
- фиброзных мембран, состоящих из слоев параллельно расположенных коллагеновых волокон и фиброцитов, причем в каждом слое направления этих волокон отличаются друг от друга.

К типичным представителям связок относят голосовые, внутрисуставные, цинновы и др.

На концах всех длинных и ряда широких (например, косых мышц живота) скелетных мышц имеются сухожилия, с помощью которых они прикрепляются к костям, срастаясь с надкостницей.

Фиброзные мембраны представлены фасциями (рыхлыми и плотными соединительнотканными пластинками), капсулами суставов и органов, твердой оболочкой головного и спинного мозга, надкостницей, надхрящницей и др.

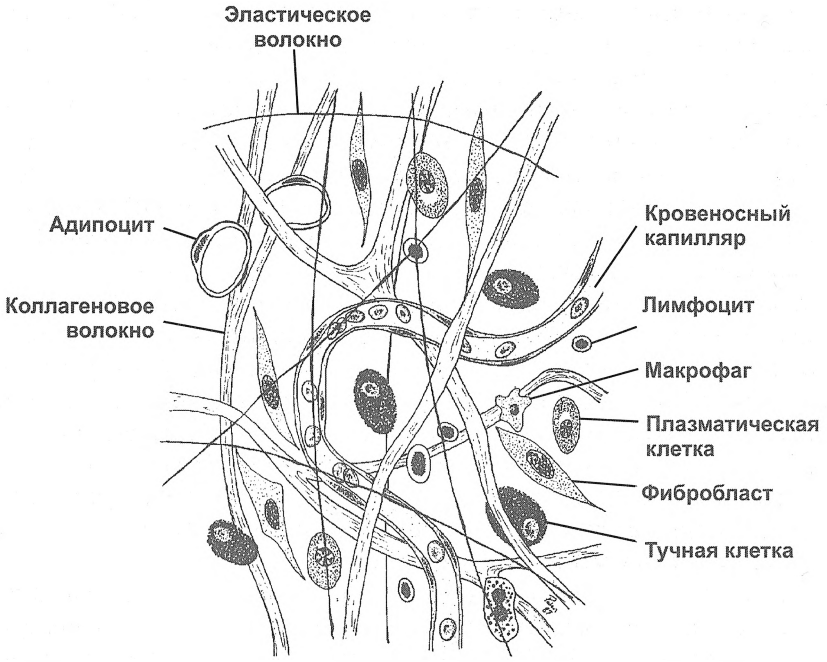

Рис 9. Строение рыхлой (неоформленной) соединительной ткани (схема Gartner L.P. et al., 1988)

2.3. ХАРАКТЕРИСТИКА СОЕДИНИТЕЛЬНЫХ ТКАНЕЙ СО СПЕЦИАЛЬНЫМИ СВОЙСТВАМИ

К соединительным тканям со специальными свойствами относят мезенхиму, ретикулярную и жировую ткань.

Мезенхима — эмбриональная ткань, служащая источником развития клеток всех соединительных тканей. Клетки мезенхимы имеют звездчатую или веретенообразную форму и овальное ядро с диспергированным хроматином и ядрышками. Эти клетки имеют нежные ветвящиеся отростки, которые формируют сеть. Внеклеточный их материал представлен гелеобразным аморфным основным веществом, которое содержит небольшое количество рассеянных, преимущественно ретикулиновых, волокон.

Ретикулярная ткань состоит из ретикулярных клеток и ретикулиновых волокон, образующих рыхлую сеть.

Данная ткань создает не только специфическое микроокружение, но и служит источником синтеза различных гемопоэтических факторов роста (ИЛ-3, ИЛ-7, GM-CSF и др.).

Жировая ткань состоит из жировых клеток-адипоцитов, образующих различные по размерам и формам дольки. Последние разделены перегородками, состоящими из рыхлой соединительной ткани, содержащей фибробласты и тучные клетки. В этих перегородках проходят кровеносные сосуды и нервные волокна, обеспечивающие их пластическую, энергетическую и регуляторные функции жировой ткани. Ряды жировых клеток окружены сетью как ретикулиновых, так и коллагеновых волокон.

Жировая ткань в организме человека представлена преимущественно белым жиром и частично бурым. Морфологическая, метаболическая и функциональная характеристики клеток белого и бурого жира представлены выше.

Бурая жировая ткань, в отличие от белой, обильно снабжена кровеносными капиллярами и достаточно хорошо иннервируется симпатическими нервными волокнами.

2.4. ХАРАКТЕРИСТИКА СКЕЛЕТНЫХ (ТВЕРДЫХ) СОЕДИНИТЕЛЬНЫХ ТКАНЕЙ

Эти ткани организма, включающие хрящевую и костную, выполняют следующие жизненно важные функции:

- формообразующую;
- опорную;
- защитную;
- механическую;
- регуляции водно-электролитного обмена.

2.4.1. Хрящевая ткань (хрящ)

Хрящевая ткань состоит из хрящевых клеток (хондроцитов) и межклеточного вещества — хрящевого матрикса (включает основное вещество и волокна). Молекулярная организация хрящевого матрикса определяет основные свойства хряща — прочность и упругость. В зависимости от особенностей строения хрящевого матрикса различают три основных вида хрящей: гиалиновый, эластический и волокнистый.

Гиалиновый хрящ образует почти все суставные, реберные, эпифизарные хрящи, а также хрящи трахеи и бронхов. Гиалиновую хрящевую

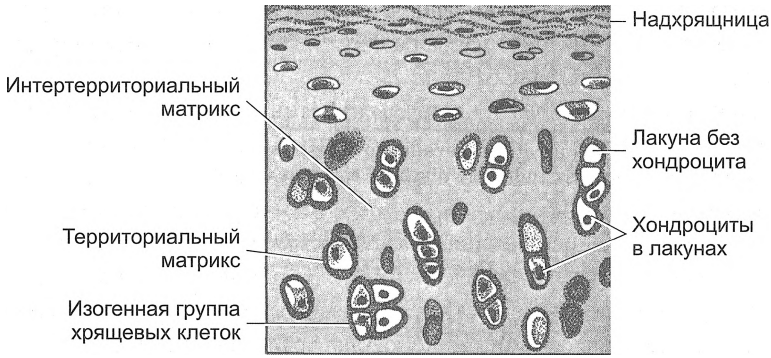

Рис. 10. Строение гиалинового хряща (схема Borysenko M., Berringer T., 1984)

ткань называют также стекловидной (от греч. *hyalos* — стекло) в связи с ее относительной прозрачностью и голубовато-белым цветом. Межклеточное вещество гиалинового хряща состоит из основного вещества и коллагеновых волокон. Схематическое строение гиалинового хряща представлено на рис. 10.

Развитие гиалинового хряща, как и других видов хрящей, происходит из мезенхимы. Образование хряща стимулируют тестостерон, тиреоидные гормоны, соматотропин, а угнетают глюкокортикоидные гормоны и эстрадиол. Рост хрящей происходит как изнутри (интерстициальный), так и от надхрящницы (аппозиционный).

Надхрящница, окружающая гиалиновый хрящ, состоит из плотной волокнистой неоформленной соединительной ткани. Кровеносные сосуды надхрящницы осуществляют питание хряща.

Клетки хряща (*хондроциты*) образуются из хондробластов, а последние — из хондрогенных клеток мезенхимы. Хондроциты, как видно на рис. 11, имеют неровную поверхность, образованную многочисленными короткими отростками. Хрящевые клетки имеют хорошо развитые гранулярную эндоплазматическую сеть, комплексы Гольджи, значительное количество вакуолей, липидных включений, гликогена.

Хрящевой матрикс содержит большое количество (до 75%) воды, что позволяет питательным и регуляторным веществам из сосудов надхрящницы проникать в матрикс и осуществлять питание хондроцитов. В обеспечении основных свойств (прочность и упругость) хрящей ведущее значение имеют белки хрящевого матрикса (коллагены, главным образом типа II; протеогликаны, главным образом гиалуроновая кислота; хондронектин — белок, связывающий хондроциты, коллаген типа II и протеогликаны).

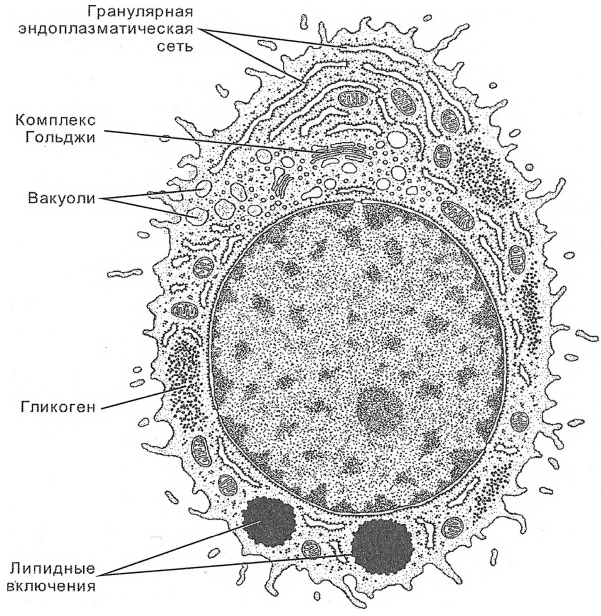

Рис. 11. Микроскопическое строение хондроцита (Borysenko M., Berringer T., 1984)

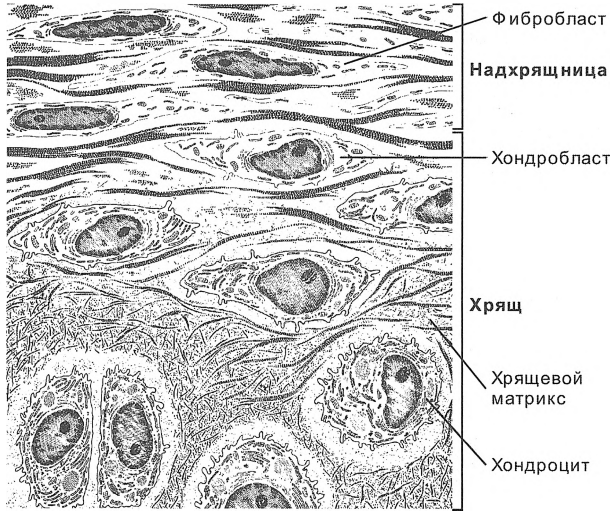

Рис. 12. Строение эластического хряща (Junqueira U.C., Carneiro J., Kelly R.O., 1988)

У плода гиалиновый хрящ формирует скелет, а в растущем организме, особенно при переломах костей, из него образуется костная ткань. У пожилых и старых людей гиалиновый хрящ нередко обызвествляется.

Эластический хрящ составляет основу ушной раковины, слуховой (евстахиевой) трубы, надгортанника, рожковидных и клиновидных хрящей гортани. Схематическое строение эластического хряща, представленного на рис. 12, принципиально такое же, как и гиалинового хряща. Отличительной чертой считают наличие в его хрящевом матриксе сети эластических волокон. В связи с этим эластический хрящ обладает не только свойствами прочности и упругости, характерными для гиалинового хряща, но и специфическим свойством эластичности. Кроме того, эластический хрящ, в сравнении с гиалиновым, в меньшей степени подвержен дегенерации, не обызвествляется и содержит меньшее количество липидов, гликогена и протеогликанов (особенно хондроитинсульфатов).

Волокнистый хрящ входит в состав межпозвонковых и внутрисуставных дисков и менисков, симфиза лонного сочленения, грудино-ключичного и височно-нижнечелюстного сустава, а также мест перехода сухожилий и связок в гиалиновый хрящ. По своей структуре волокнистый хрящ занимает промежуточное положение между сухожилием и гиалиновой хрящевой тканью, граничит с ними и островками, входит в состав и сухожилия, и гиалинового хряща. Волокнистый хрящ переносит большие механические нагрузки и при сжатии, и при растяжении. Отличительной особенностью волокнистого хряща служит то, что, во-первых, коллагеновые волокна в виде пучков идут параллельно друг другу, во-вторых, между пучками коллагеновых волокон в полостях (лакунах) лежат круглые и крупные хондроциты, расположенные изолированно, но чаще в виде цепочек (рис. 13).

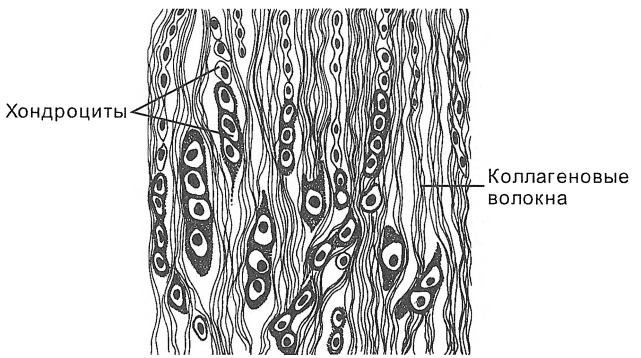

Рис. 13. Строение волокнистого хряща (Borysenko M., Berringer T., 1984)

2.4.2. Костная ткань

Из костной ткани образуются все кости скелета. Кроме того, она служит основным депо кальция (до 99% всего кальция организма). Кости, отличаемые особой прочностью, формируют скелет организма, защищают и сохраняют жизненно важные органы (головной и спинной мозг, костный мозг, сердце, легкие). Макроскопически костная ткань представлена губчатым и компактным веществом (рис. 14).

Микроскопически костную ткань делят на грубоволокнистую (первичную, незрелую) и пластинчатую (вторичную, зрелую). Костная ткань состоит из различных костных клеток и костного матрикса.

Костные клетки представлены следующими видами.

- **Остеогенные клетки** (преостеобласты — камбиальные клетки, служат источником остеобластов; образуются из мезенхимы и расположены как в эндосте, так и в периосте).
- **Остеобласты** (молодые различной формы отростчатые клетки, синтезируют основную массу органического матрикса, имеют хорошо развитую гранулярную эндоплазматическую сеть, комплекс Гольджи, множество секреторных гранул, синтезирующих и секретирующих во внеклеточное пространство проколлаген). Остеобластов много в развивающейся кости, а также в местах повреждения и восстановления кости.
- **Остеоциты** (зрелые неделящиеся клетки, расположенные в костных полостях или лакунах). Эти клетки формируют единую транспортную сеть костного матрикса, по которой перемещаются ионы, питательные и регуляторные вещества, метаболиты и т.д.
- **Остеокласты** (клетки, резорбирующие костный матрикс). Они представлены в следующих областях:
  - гофрированная (щеточная) каемка — включает зону специализированной цитоплазмы функционирующего остеокласта;
  - светлая зона — включает актинсодержащие филаменты и специфические белки-рецепторы (интегрины);
  - везикулярная зона — содержит ядра, митохондрии, большое количество пузырьков и вакуолей, заполненных разными гидролитическими ферментами;
  - базальная зона — содержит аппарат Гольджи и гранулярный эндоплазматический ретикулум.

Остеокласты происходят из моноцитов. Их активность регулируется протеинкиназой А, паратиреоидным гормоном, PG-E_2, ИЛ-1, ИЛ-6,

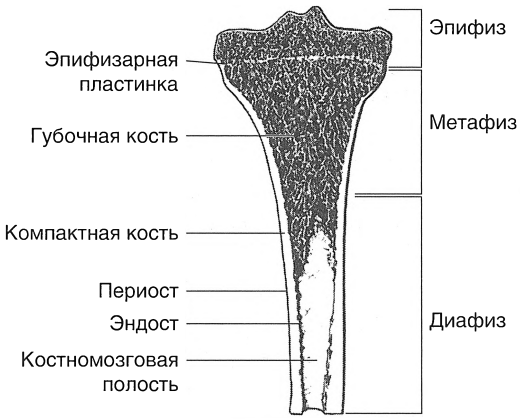

Рис. 14. Строение длинной трубчатой кости (схема Hees H., Sinowatz F., 1992)

ИЛ-11, онкостатином М, фактором, подавляющим лейкоз, и др. Остеокласты синтезируют следующие интегрины: β_1, β_3, α_2, α_5 и др.

Костный матрикс составляет 50% сухого веса кости. Он состоит из неорганической (50%) части, воды (25%) и органической части (25%).

Неорганическая часть матрикса представлена кальцием (35%), фосфором (50%), образующими кристаллы гидроксиапатита и другие неорганические вещества, а также бикарбонаты, цитраты, фториды, соли Mg^{2+}, K^+, Na^+ и др.

Органическая часть матрикса представлена коллагенами (главным образом коллагеном типа I) и неколлагеновыми белками (остеонектин, остеокальцин, протеогликаны, сиалопротеины, фосфопротеины, протеолипиды, гликозаминогликаны и др.). Показано, что органические вещества костного матрикса, в том числе компоненты неминерализованного органического костного матрикса, именуемого ***остеоидом***, синтезируют и секретируют ***остеобласты***.

Следует подчеркнуть, что в костях обычно присутствует не только созидающая линия клеток (остеогенная клетка → остеобласт → остеоцит), но и разрушающая линия клеток (остеокласты). ***Остеокласты*** представлены крупными многоядерными клетками, относимыми к системе мононуклеарных макрофагов. Образованию остеокластов способствуют M-CSF, остеопротегерин лиганд (OPGL), фактор некроза опухоли (TNF) и др. В активированном остеокласте выделяют несколько функционально активных зон (гофрированная каемка, светлая, везикулярная и базальная зона), отличающихся набором различных ФАВ.

Грубоволокнистая (незрелая) костная ткань присутствует преимущественно у плода. У взрослых она сохраняется в местах прикрепления сухожилий к костям, а также вблизи черепных швов, в зубных альвеолах, костном лабиринте внутреннего уха. Она также образуется при заживлении костных переломов и в быстро растущих костных опухолях.

Грубоволокнистая (*незрелая*) *костная ткань* характеризуется наличием:

- толстых пучков беспорядочно (в разных направлениях) расположенных коллагеновых волокон, между которыми находятся удлиненные лакуны с длинными анастомозирующими канальцами;
- большого количества протеингликанов и гликопротеинов;
- низкого содержания минеральных солей;
- многочисленного числа остеоцитов в лакунах.

По мере взросления и старения организма грубоволокнистая костная ткань замещается пластинчатой костной тканью.

Пластинчатая (зрелая) костная ткань образована упорядоченно расположенными остеоцитами, коллагеновыми волокнами и костными пластинками. Данная ткань ответственна за формирование как губчатого, так и компактного вещества. Соотношение последних в скелете составляет 1:4. Снаружи костная ткань покрыта надкостницей.

Губчатое вещество представлено переплетающимися костными трабекулами (состоящими из костных пластинок, окруженных одним слоем остеобластов), полости между которыми заполнены костным мозгом. Губчатое вещество находится в эпифизах длинных трубчатых костей и составляет содержимое коротких и плоских костей скелета.

Компактное вещество в основном состоит из остеонов (рис. 15). Оно не только образует диафизы длинных трубчатых костей, но и покрывает все остальные (короткие и плоские) кости скелета.

Костная пластинка состоит из слоя костного матрикса толщиной 3–7 мкм. Между костными пластинками в лакунах располагаются остеоциты, а в толще этих пластинок (в костных канальцах) проходят отростки этих клеток.

Остеон (***хаверсова система***) представлен совокупностью 4–20 концентрических костных пластинок, в центре которых расположен канал остеона (хаверсов канал). Последний заполнен рыхлой волокнистой соединительной тканью с находящимися в ней кровеносными сосудами и нервными волокнами (см. рис. 15).

Надкостница представлена периостом и эндостом.

Периост покрывает снаружи всю кость (кроме суставной поверхности). Он состоит из двух слоев:

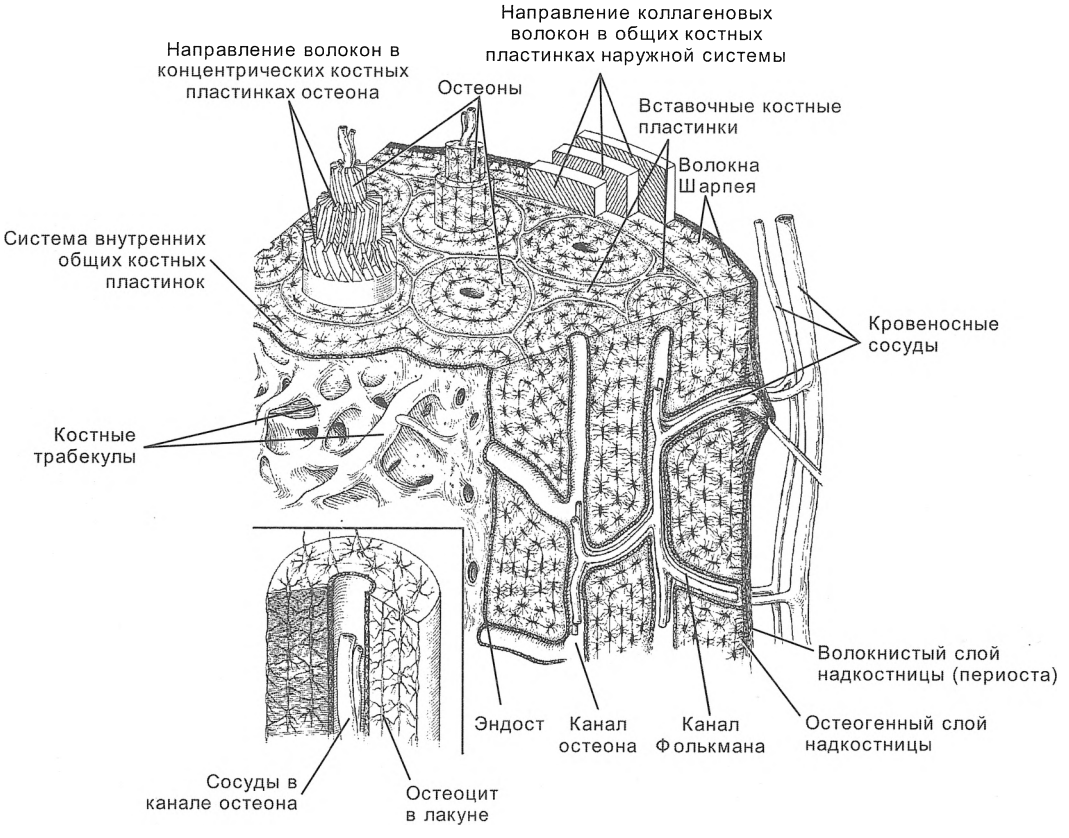

Рис. 15. Строение компактной части трубчатой кости (схема Kessel R.G., Kardon R.H., 1979)

- толстого наружного волокнистого слоя (представленного плотной соединительной тканью и содержащего коллагеновые волокна, немногочисленные фибробласты и кровеносные сосуды);
- внутреннего остеогенного слоя (включающего остеогенные клетки и остеобласты).

Периост считают источником остеогенных клеток, необходимых для развития, роста и регенерации костной ткани.

Эндост находится на поверхности всех костных полостей и состоит из слоя неактивных плоских остеогенных клеток. Эндост представлен тонкой оболочкой, как покрывающей трабекулы в губчатом веществе, так и выстилающей со стороны костного мозга и кость, и хаверсовы каналы компактного вещества. В период роста и перестроек кости целостность эндоста обычно нарушается остеокластами.

Остеогенез (образование костной ткани, костей) бывает внутримембранным (прямым) и энхондральным (непрямым).

С помощью ***внутримембранного остеогенеза*** образуются плоские кости. Сначала группы мезенхимных клеток с участием капилляров и первичных центров окостенения формируют остеогенные клетки, дифференцируемые в остеобласты, способные вырабатывать остеоид. Остеоид минерализуется, образуемые остеоциты замуровываются в лакунах минерализованного костного матрикса. Сначала формируется незрелая костная ткань, которая существует в форме трабекулы. Эти трабекулы растут и объединяются друг с другом. Анастомозирующая сеть костных трабекул формирует губчатое вещество. Затем образуются костные пластинки. Губчатое вещество перестраивается в компактное, которое состоит из коротких остеонов, формирующих плоские кости.

Энхондральный остеогенез происходит в зачатке будущей кости (хрящевой модели), состоящей из гиалинового хряща. В ходе энхондрального остеогенеза образуются длинные трубчатые кости. В данном типе остеогенеза выделяют два этапа:

- сначала — образование первичных (диафизарных) центров окостенения;
- затем — возникновение вторичных (эпифизарных) центров окостенения.

2.4.2.1. Рост костей

Рост трубчатых костей в длину осуществляется с участием эпифизарной хрящевой пластинки, состоящей из следующих пяти зон.

- *Резервная зона* представлена покоящимся гиалиновым хрящом, содержащим мелкие, хаотично расположенные хондроциты. Она не

участвует в росте эпифизарной пластинки, но предназначена для фиксации последней к эпифизу.

- *Зона размножения* состоит из изогенной группы многочисленно делящихся хрящевых клеток.
- *Зона гипертрофии* и *созревания хряща* представлена крупными вакуолизированными хондроцитами, прекратившими способность к делению.
- *Зона кальцификации хряща* — это участок, в котором происходят минерализация хрящевого матрикса и гибель хондроцитов. В этой зоне формируются полости, в которые со стороны диафиза прорастают кровеносные сосуды и поступают остеогенные клетки.
- *Зона окостенения* представлена костной тканью, сформированной на месте обызвествленного хряща, а также возникшими и начинающими функционировать остеокластами.

Рост трубчатых костей в ширину осуществляется с помощью остеогенных клеток надкостницы, образующих новые (наружные) слои костной ткани. В то же время с внутренней стороны кость резорбируется с участием остеокластов. В связи с этим стенки диафиза не утолщаются, а костномозговая полость увеличивается. По мере завершения роста кости с ее наружной стороны формируются генеральные пластинки.

2.4.2.2. Соединения костей

Они бывают непрерывными и прерывистыми.

К **непрерывным соединениям костей** относят:

- *синдесмоз* — соединение с помощью плотной соединительной ткани (например, в виде соединительнотканной мембраны между локтевой и лучевой костью или в виде швов между костями черепа);
- *синхондроз* — соединение с помощью хряща, отмечаемое в детском и подростковом возрасте (например, соединение диафиза длинных трубчатых костей с эпифизом или между крестцовыми позвонками), с возрастом в этих местах хрящ замещается костной тканью, а в других местах (например, между рукояткой и мечевидным отростком грудины) сохраняется и у взрослых;
- *синостоз* — соединение костей с помощью костной ткани (например, соединение тазовых костей).

К **прерывистым соединениям костей** относят суставы (*дизартрозы*). В них суставные поверхности соединяющихся костей покрыты суставным хрящом. Снаружи сустав окружен капсулой. Полость сустава заполнена синовиальной жидкостью. В коленных суставах имеются хрящевые мениски.

Суставной хрящ состоит из гиалиновой хрящевой ткани, не имеющей надхрящницы (в связи с чем хрящ не способен к регенерации). Коллагеновые волокна в суставном хряще напоминают готические арки. В суставном хряще сосудов нет, питание он получает из синовиальной жидкости.

Суставная капсула состоит из внутреннего (синовиального) и наружного (фиброзного) слоя. Последний (представлен плотной волокнистой соединительной тканью) переходит в волокнистый слой надкостницы. В фиброзном слое имеется много кровеносных и лимфатических микрососудов, а также нервных волокон и тучных клеток.

Синовиальная жидкость представлена достаточно прозрачным и вязким диализатом плазмы, содержащим большое количество сильно полимеризованной гиалуроновой кислоты.

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Сформулируйте определение термина «соединительная ткань».
2. Перечислите и охарактеризуйте основные виды соединительной ткани.
3. Какова структурная организация соединительной ткани?
4. Что понимается под термином «основное вещество соединительной ткани»? Каковы его состав и значение?
5. Что понимаете под термином «базальная мембрана»? Каково ее строение и значение?
6. Перечислите и охарактеризуйте основные волокна соединительной ткани.
7. Перечислите и охарактеризуйте основные клетки соединительной ткани.
8. Дайте краткую характеристику рыхлой и плотной волокнистой соединительной ткани.
9. Перечислите и охарактеризуйте соединительные ткани со специальными свойствами.
10. Перечислите и охарактеризуйте основные виды хрящевой соединительной ткани.
11. Каково строение костной ткани?
12. Назовите и охарактеризуйте основные функции скелетных (твердых) соединительных тканей.
13. Как осуществляется рост трубчатых костей в длину и ширину?
14. Назовите и охарактеризуйте непрерывные и прерывистые соединения костей.
15. Каковы основные функции соединительной ткани?
16. Каково биологическое значение соединительных тканей?

Раздел 3
МЫШЕЧНЫЕ ТКАНИ

3.1. ЗНАЧЕНИЕ, СВОЙСТВА, ТИПЫ, МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МЫШЕЧНЫХ ТКАНЕЙ

Мышечные ткани составляют основу скелетных мышц (активных органов опорно-двигательного аппарата), мышечных оболочек внутренних органов (миокарда, дыхательного, пищеварительного и мочевыделительного трактов), кровеносных и лимфатических сосудов.

Благодаря сокращению и расслаблению мышц осуществляются передвижение тела в пространстве, дыхательные движения, размельчение, перемешивание и продвижение пищи и пищевой массы (химуса) в просвете пищеварительного тракта (ротовой полости, пищеводе, желудке, тонкой и толстой кишке), дефекация, мочевыделение, роды, движение крови и лимфы в сосудах и т.д. Таким образом обеспечивается жизнедеятельность как составных частей, так и целостного организма.

Основные физиологические свойства любой мышечной ткани. Мышцы, относимые к возбудимым тканям, обладают следующими свойствами: возбудимостью, проводимостью, сократимостью и лабильностью.

Возбудимость — способность ткани реагировать на пороговые и сверхпороговые раздражители развитием процесса возбуждения.

Проводимость (в физиологии) — способность ткани к бездекрементному (без затухания) распространению потенциалов действия по плазматической мембране (в миоците — по сарколемме, включая и мембрану Т-трубочек).

Сократимость — способность ткани активно изменять свою длину или развивать напряжение в ответ на действие раздражителя. В ответ на возбуждение мышца укорачивается и утолщается.

Лабильность (***функциональная подвижность***) — способность к ритмической деятельности (определяется скоростью перехода ткани от покоя

к возбуждению и обратно. Лабильность измеряют наибольшей частотой раздражения, которое воспроизводится тканью в единицу времени (например, в 1 с).

Наряду с этим мышечная ткань обладает и пассивными упруговязкими свойствами.

Перечисленные свойства присущи любым мышечным клеткам и волокнам, но каждое из них выражено в неодинаковой степени у миоцитов скелетных мышц, кардиомиоцитов и гладкомышечных клеток.

Атипичные кардиомиоциты (структуры проводящей системы сердца) и ряд гладкомышечных клеток обладают дополнительным (специфическим) свойством автоматии — автоматизмом.

Автоматизм — свойство перечисленных структур самостоятельно (спонтанно) генерировать потенциал действия. Под потенциалом действия понимают комплекс быстрых колебаний (изменений) мембранного потенциала покоя. Возникший потенциал действия способен распространяться по всей возбудимой ткани и приводить к специфическому ответу — возбуждению, которое проявляется выделением кванта медиатора, сокращением, отделением гормона или секрета.

Возбуждение мышечных волокон (составляющих мышцы) сопровождается:

- избирательным изменением проницаемости мембран клеток, главным образом для ионов натрия, калия, хлора, кальция;
- перераспределением этих ионов по поверхностям данных мембран;
- усилением трансмембранного переноса различных веществ (особенно кислорода);
- активизацией в клеточно-тканевых структурах метаболизма, образования и выведения тепла и т.д.

Благодаря свойству сократимости мышечная ткань способна в разной степени укорачиваться (вплоть до 57% ее первоначальной длины).

Способностью сокращаться обладают не только сократительные элементы мышечных тканей (скелетное мышечное волокно, кардиомиоциты, гладкомышечные клетки), но и немышечные контрактильные структуры (миоэпителиальные клетки, миофибробласты и др.). Во всех этих сократительных элементах функционирует актомиозиновый хемомеханический преобразователь.

По строению, положению в организме и свойствам мышечную ткань подразделяют на два типа: поперечнополосатую и гладкую. В свою оче-

редь, поперечнополосатую мышечную ткань делят на два вида: скелетную и сердечную.

Скелетные мышцы относят к произвольной мускулатуре. Они сокращаются по воле человека, так как контролируются с участием структур соматической нервной системы, включающих двигательные центры коры больших полушарий.

Сердечную и гладкие мышцы относят к непроизвольным мышцам. Они регулируются вегетативной нервной системой с участием различных гуморальных факторов.

Способность к регенерации у разных мышечных тканей различная. Гладкомышечные клетки отличаются выраженной физиологической и репаративной (в ответ на их повреждение) регенерацией. Скелетная мышечная ткань потенциально способна к регенерации, так как в скелетных мышечных волокнах присутствуют стволовые клетки (клетки-сателлиты). В отличие от этого, у кардиомиоцитов регенерация невозможна, так как у них отсутствуют стволовые клетки, а сами они находятся в фазе G_0 клеточного цикла.

Сравнительная морфофизиологическая характеристика различных видов мышечной ткани представлена в табл. 1.

3.2. ХАРАКТЕРИСТИКА СКЕЛЕТНОЙ МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ

У взрослого человека количество скелетных мышц составляет более 400, а их масса — около 40% массы тела. В процессе эволюции и масса, и состав скелетных мышц претерпевают отчетливые изменения. Общая масса скелетных мышц у новорожденного составляет 20–22% массы тела, а у пожилых и старых людей колеблется от 25 до 30% массы тела.

Основную массу скелетных мышц составляет поперечнополосатая (исчерченная) мышечная ткань, осуществляющая у здоровых людей разнообразные произвольные и (осознаваемые) движения тела и составных его частей (туловища, головы, рук, ног).

Деятельность скелетных мышц, зависимая от степени развития нервной системы, особенно соматического ее отдела, удивительно разнообразна и ответственна за следующие функции:

- обеспечение положения и перемещения тела и его составных частей (головы, пальцев, голени, бедер, предплечья, плеча, туловища, груди, живота, глазных яблок, языка и др.) в пространстве;
- удержание определенной позы тела лежа, сидя, стоя;

Таблица 1. Морфофизиологические особенности разных видов мышечной ткани

Морфофизиологические признаки мышечных тканей	**Поперечнополосатая скелетная мышечная ткань**	**Поперечнополосатая сердечная мышечная ткань**	**Гладкая мышечная ткань**
Местонахождение	Входит в состав опорно-двигательного аппарата. Прикреплена к костям	Входит в виде миокарда в стенку сердца	Входит в состав стенок внутренних органов и сосудов
Форма волокна	Вытянутая, цилиндрическая с тупыми концами	Вытянутая, цилиндрическая, волокна разветвляются и сливаются друг с другом	Вытянутая, веретенообразная, с заостренными концами
Число ядер в волокне	Много (до нескольких сотен)	1–2	1
Положение ядер	Периферическое	Центральное	Центральное
Поперечная полосатость (исчерченность)	Имеется	Имеется	Отсутствует
Скорость сокращения	Большая	Промежуточная	Малая
Способность оставаться в сокращенном состоянии	Малая	Промежуточная	Большая
Регуляция сокращения	Произвольная	Непроизвольная	Непроизвольная
Иннервация	Соматическая нервная система	Вегетативная (симпатическая, парасимпатическая) нервная система. Проводящая система сердца	Вегетативная (симпатическая, парасимпатическая, метасимпатическая) нервная система
Пластический тонус	Отсутствует	Отсутствует	Имеется
Чувствительность к химическим веществам	Слабая	Промежуточная	Высокая

- обеспечение разных способов ходьбы, бега, плавания;
- осуществление речи, письма и многое другое.

Все эти виды деятельности основаны на способности скелетных мышц сокращаться и расслабляться, что приводит в различные положения и движения соединенные с ними кости.

Великий отечественный физиолог И.М. Сеченов рассматривал скелетные мышцы как эффекторный аппарат соматической нервной системы. В своем знаменитом научном трактате «Рефлексы головного мозга» (1863) он писал: «Все бесконечное разнообразие внешних проявлений мозговой деятельности сводится окончательно к одному лишь явлению — мышечному движению. Смеется ли ребенок при виде игрушки, улыбается ли Гарибальди, когда его гонят за излишнюю любовь к родине, дрожит ли девушка при первой мысли о любви, создает ли Ньютон мировые законы и пишет их на бумаге, — везде окончательным фактом является мышечное движение».

Состав скелетной мышцы включает разнообразные органические и неорганические вещества. К органическим относят белки, аминокислоты, гликоген, глюкозу, холестерин, креатинин, лактат, пируват, фосфаты, макроэрги (аденозинтрифосфорная кислота — АТФ, гуанозинтрифосфат — ГТФ, аденозиндифосфат — АДФ, гуанозиндифосфат — ГДФ, креатинфосфат — КРФ), соли органических кислот и др. К неорганическим относят воду (составляет до 90% объема мышцы), различные соли неорганических кислот, электролиты, катионы и анионы.

Белки скелетной мышцы бывают следующих видов:

- *саркоплазматические* (ферменты, ответственные за обеспечение тканевого дыхания, образование и расходование макроэргов, белков, углеводов, липидов и разных ФАВ; дыхательный пигмент миоглобин; белки миогена);
- *миофибриллярные* (исполнительные белки: миозин, актин, актомиозин; регуляторные белки: тропомиозин, тропонин, α- и β-актинин; все вместе эти белки образуют единый актомиозиновый комплекс);
- *стромальные* (коллаген и эластин, участвующие в поддержании структуры мышечной ткани).

Типы мышечных волокон. Скелетные мышцы образованы пучками исчерченных мышечных волокон, которые иннервируются мотонейронами (двигательными нейронами) передних рогов спинного мозга. В зависимости от морфофизиологических показателей (толщины волокон,

содержания в них миоглобина, количества митохондрий, активности окислительных ферментов) различают красные, промежуточные и белые.

Красные исчерченные мышечные волокна самые тонкие, количество миофибрилл в них невелико, и они расположены группами. Эти волокна богаты саркоплазмой, миоглобином и митохондриями. Активность окислительных ферментов в них высокая.

Промежуточные мышечные волокна более толстые, они беднее миоглобином и митохондриями.

Белые мышечные волокна самые толстые. Они содержат незначительное количество саркоплазмы, миоглобина и митохондрий. Однако в них много миофибрилл, гликогена и гликолитических ферментов, обеспечивающих энергетические потребности мышцы. Они отличаются малым количеством белка миоглобина, от которого зависит окраска мышц, и незначительной активностью окислительных ферментов.

Двигательная нейромоторная единица — группа мышечных волокон, иннервируемых одним двигательным нейроном передних рогов спинного мозга.

У человека двигательная единица состоит из 150 мышечных волокон и более. В пределах одной мышечной единицы все мышечные волокна сокращаются одновременно, но сами различные двигательные единицы могут сокращаться как одновременно, так и последовательно.

Быстрые и медленные двигательные единицы различают по возбудимости, скорости проведения возбуждения по аксону, оптимальной частоте воспринимаемой импульсации (функциональная лабильность) и устойчивости к утомлению при выполнении работы.

В различных мышцах количество и размеры двигательных единиц существенно отличаются. Сила сокращения скелетной мышцы определена количеством возбуждаемых двигательных единиц (а значит, и количеством сокращаемых мышечных волокон). Важно отметить, что каждая нейромоторная единица образована либо быстро, либо медленно сокращающимися мышечными волокнами.

Медленные двигательные единицы состоят в основном из богатых митохондриями и окислительными ферментами красных мышечных волокон. Они развивают небольшую силу, сокращаются медленно, выполняют длительную работу умеренной мощности, практически не утомляясь.

Быстрые двигательные единицы подразделяют на легкоутомляемые и устойчивые к утомлению. Легкоутомляемые единицы образованы белыми мышечными волокнами, сокращаются с большой скоростью,

развивают большую силу, но быстро утомляются. Именно поэтому они способны выполнять большую работу, но в течение короткого времени. Устойчивые к утомлению единицы способны к быстрым и сильным сокращениям в течение продолжительного времени.

Совершая работу, скелетная мышца превращает химическую энергию АТФ в механическую с достаточно высокой эффективностью: только 30–45% теряется в виде тепла.

Скелетные мышцы человека содержат двигательные единицы всех типов. Однако в зависимости от функции мышцы в ней преобладает тот или иной тип волокон (красных, промежуточных или белых).

Виды скелетных мышц бывают самыми разнообразными.

По форме мышцы могут быть веретенообразными, одно- и двуперстыми, лентовидными, квадратными, ромбовидными, треугольными, пирамидальными и звездчатыми.

По длине — длинными и короткими. Длинные и короткие мышцы имеют 1–4 головки. Кажется, что в форме строения мышц организм использует практически все возможности геометрии. На конечностях чаще всего встречают мышцы *веретенообразной* формы, так как они прикрепляются обоими своими концами к длинным костям, выполняющим роль рычагов (например, двуглавая мышца плеча). Мышцы *лентовидной* формы участвуют в образовании стенок туловища (например, косые и поперечные мышцы живота). Пучки некоторых мышц расположены *циркулярно* (например, круговая мышца рта). Это мышцы — сжиматели, они окружают ротовое, заднепроходное и другие естественные отверстия тела человека.

Кроме длинных и коротких выделяют также широкие мышцы. Широкие мышцы имеют вид пластин с широкими сухожилиями (апоневрозы), например мышцы головы, широкие мышцы спины и др.

По отношению к суставам мышцы делят на одно-, дву- и многосуставные.

По функциям мышцы подразделяют на сгибатели и разгибатели, отводящие и приводящие, пронаторы и супинаторы, сжиматели и др.

Крово- и лимфообращение скелетных мышц. Различные скелетные мышцы снабжаются кровью по-разному, что зависит от их функционального состояния. В расслабленной мышце большинство капилляров не функционирует, экстракция кислорода из крови невелика, так как кровь течет по незначительному количеству как обменных капилляров, так и по артериоловенулярным анастомозам (метартериолам). В работающей мышце кровоток возрастает более чем в 30 раз.

Лимфатические капилляры образуют на поверхности мышцы множественные сплетения. Из них лимфа по лимфатическим сосудам поступает в ближайшие лимфатические узлы, а затем — в центральную лимфатическую систему (нижний и верхний грудной лимфатический проток, откуда лимфа попадает в центральные вены: подключичные и яремные вены, а далее — в верхнюю полую вену).

Виды работы скелетных мышц. Работа скелетных мышц бывает следующих видов: преодолевающая, уступающая, удерживающая, динамическая, статическая.

Преодолевающая работа характеризуется таким сокращением мышц, благодаря которому меняется положение части тела (т.е. преодолевается сила сопротивления).

Уступающая работа — такая, при которой сила мышцы уступает действию силы тяжести (в частности, удерживаемого человеком большого груза). При этом мышцы не укорачиваются, а удлиняются из-за большой массы удерживаемого груза, в связи с этим человек вынужден его опустить на какую-нибудь поверхность (пол, землю).

Удерживающая работа — такая, при которой благодаря сокращению скелетных мышц груз удерживается в определенном положении и не перемещается в пространстве. Это достигается путем изометрического сокращения мышц (при котором длина последних не меняется).

Динамическая работа — такая, при которой благодаря сокращению скелетных мышц перемещается груз (тело) в пространстве. Это осуществляется за счет либо преодолевающей, либо уступающей работы.

Статическая работа — такая, при которой благодаря сокращению скелетных мышц не происходит перемещения ни тела, ни его составных частей. Это осуществляется за счет удерживающей работы. При статической работе из-за изометрического сокращения мышц работа осуществляется, но перемещения груза в пространстве не происходит.

Все эти виды работ скелетных мышц осуществляются благодаря деятельности мышц-синергистов и мышц-антагонистов.

Эффективное сокращение и расслабление поперечнополосатых мышечных волокон возможно лишь при оптимальной (ненарушенной) их структуре, иннервации, микроциркуляции и оптимальном метаболизме.

Регенерация мышечных волокон бывает физиологической и патологической. При *физиологической* регенерации постоянно обновляются мышечные волокна. Это осуществляется с помощью клеток-сателлитов, которые вступают в циклы пролиферации и дифференциации и включаются в состав предшествующих волокон. При *патологической*

регенерации нарушается обновление мышечных волокон в результате либо развития в них дистрофических процессов, либо их замены на жировую или рубцовую соединительную ткань.

Физическая работа (нагрузка) может быть различной эффективности. Важным показателем эффективности данной работы считают коэффициент полезного действия. Величина последнего показывает, какая часть затраченной энергии макроэргов превращается в полезную для организма внешнюю работу. Коэффициент полезного действия мышечной работы в целостном организме колеблется от 3 до 35%.

При физической работе разной интенсивности и длительности в различной степени изменяются (как правило, возрастают) частота и сила сокращений сердца, частота и глубина дыханий, величина ударного объема сердца, минутного объема кровообращения, артериального и венозного давления, количество потребленного организмом кислорода и выделенного им углекислого газа, интенсивность и характер метаболических процессов и в мышцах, и в других органах организма.

В активно сокращающихся скелетных мышцах резко (в 5–10–15–20 раз и более) увеличивается и кровоток, и процессы метаболизма. При умеренных физических нагрузках преимущественно активизируются процессы аэробного метаболизма, в том числе окислительного фосфорилирования, сопровождаемого усиленной продукцией и потреблением макроэргических фосфорных соединений: АТФ, ГТФ, АДФ, ГДФ, КРФ.

Во время тяжелой, особенно длительной, физической работы наряду с возрастанием аэробных процессов отмечают существенное усиление анаэробных процессов. Последнее приводит к накоплению в крови и различных органах, особенно в сокращающихся мышцах, недоокисленных метаболитов (лактата, пирувата, кетокислот, ацетоновых тел и др.). Это сопровождается развитием как мышечного, так и нервно-психического утомления, что приводит к существенному снижению и физической, и умственной работоспособности.

Утомление мышцы, как и утомление целостного организма, возникающее при избыточной по интенсивности и длительности физической работе, **характеризуется**:

- уменьшением силы (амплитуды) мышечных сокращений, увеличением их латентных периодов, удлинением фазы расслабления;
- снижением выносливости скелетных мышц;
- нарушением координации движений;
- ослаблением оперативной памяти, внимания, сосредоточенности, точности выполнения различных заданий, снижением скорости переработки различных видов информации;

• возрастанием чувства усталости и потребности в отдыхе и сне.

Утомлением называют временное понижение работоспособности различных уровней организма, которое наступает в результате длительной, интенсивной или нарастающей физической или психической работы и исчезает после отдыха.

В основе понижения работоспособности изолированной мышцы лежат два основных механизма:

• накопление в мышце во время ее длительного и интенсивного сокращения недоокисленных метаболитов (лактата, пирувата, кетокислот, ацетоновых тел, ионов K^+), угнетающих способность возбудимой мембраны генерировать и проводить потенциалы действия;

• постепенное снижение, вплоть до истощения, запасов энергетических субстратов, особенно гликогена, и макроэргических веществ (особенно АТФ и КРФ), необходимых для сокращения мышц.

Для изучения мышечного утомления у человека в лабораторных условиях используют *эргографы* — приборы для записи механограммы при движениях, ритмически выполняемых группой мышц (например, мышц пальца, кисти, предплечья и др.).

Отдых — такое психофизиологическое состояние покоя организма или специально организованный человеком вид деятельности, которые приводят к снижению физического и умственного утомления и постепенному возвращению жизненных функций к норме.

Существует два вида отдыха: пассивный и активный. В основе пассивного отдыха мышц и организма в целом лежит их относительный покой. Активный отдых предполагает выполнение такой работы, которая существенно отличается от обычно выполняемого труда. Подтверждением этого считают заключение И.М. Сеченова, высказанное им еще во второй половине XIX в., о том, что работа одних групп мышц конечностей ослабляет и даже устраняет утомление других групп мышц, обусловленное их длительной работой.

Режимы мышечных сокращений. Различают изотонический, изометрический и смешанный режимы мышечных сокращений.

Изотонический режим сокращения характеризуется укорочением мышцы без изменения ее напряжения при постоянной внешней нагрузке. Данный режим сокращения мышцы воспроизводим в эксперименте, а в реальной жизни отсутствует; при этом работа равна нулю.

Изометрический режим сокращения сопровождается увеличением напряжения мышцы без изменения ее длины; характеризуется статической работой. Если при максимальной нагрузке не происходит уко-

рочения мышцы (изометрический режим), то работа также равна нулю. В этом случае химическая энергия полностью переходит в тепловую.

Смешанный режим сокращения выражается в изменении и длины, и напряжения мышцы. Это характерно для естественных видов движения — бега, ходьбы, совершения динамической работы. Различают ауксотоническое (преобладает напряжение мышцы) и ауксометрическое сокращение (преобладает укорочение) мышцы.

Фазы одиночного мышечного сокращения. Как при прямом (непосредственном) раздражении мышцы, так и при непрямом (опосредованном через иннервирующий ее двигательный нерв) раздражении одиночным стимулом возникает одиночное мышечное сокращение, в котором выделяют три фазы:

- латентная (латентный период) — время от начала действия раздражителя до начала ответной реакции;
- сокращения (укорочения);
- расслабления.

Сокращение мышцы при действии серии импульсов (раздражителей). В ответ на серию импульсов, поступающих из локомоторных центров центральной нервной системы с определенными интервалами, мышца отвечает длительным (тетаническим) сокращением (тетанусом).

Тетанус бывает зубчатым и гладким, что зависит от частоты раздражения. Так, при поступлении к мышце серии импульсов, когда она находится в фазе укорочения, возникает *гладкий* тетанус. Если же серия импульсов возбуждения поступает к мышце, когда она находится в фазе расслабления, формируется *зубчатый* тетанус (рис. 16).

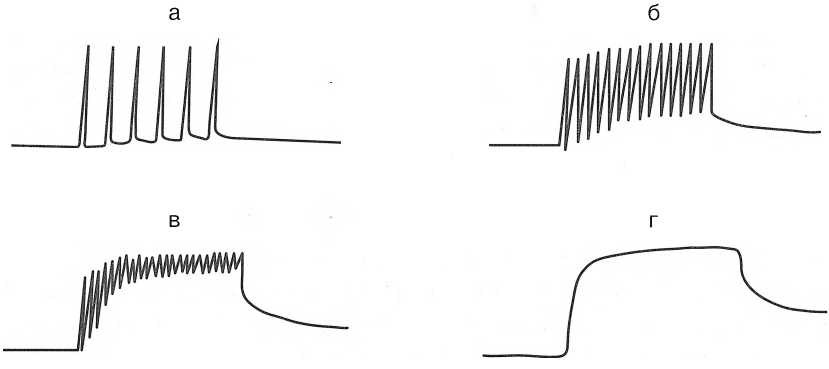

Рис. 16. Различные виды тетануса при повышении частоты раздражения: а — одиночные сокращения; б–в — зубчатый тетанус; г — гладкий (сплошной) тетанус

Доказано, что амплитуда тетанического сокращения всегда выше таковой одиночного мышечного сокращения. Это явление известный физиолог Н.Е. Введенский объяснил разной возбудимостью сокращающейся мышцы, возникающей в ответ на различную частоту раздражения. Для этого он ввел понятия об оптимуме и пессимуме раздражения.

Оптимальной именуют такую частоту, при которой каждое последующее раздражение происходит в фазу повышенной возбудимости. Возникающий при этом тетанус будет оптимальным (максимальным по амплитуде).

Пессимальной называют такую частоту, при которой каждое последующее раздражение осуществляется в фазу пониженной возбудимости. Возникающий при этом тетанус будет пессимальным (минимальным по амплитуде).

Происхождение скелетной мышечной ткани. *Скелетная мышечная ткань образуется из клеток миотома*, которые *выселяются* из последнего и *мигрируют* в места закладки конкретных мышц, а затем *превращаются в митотические миобласты* (G_1-миобласты, расположенные между базальной мембраной и плазмолеммой соответствующих мышечных волокон). Последние переходят в *постмитотические миобласты* (G_0-миобласты, выходящие из клеточного деления), которые синтезируют белки, сливаются между собой и образуют симпласты: мышечные трубочки — миотубы, из которых формируется *миофибрилла*.

Соединительнотканные структуры скелетной мышцы образуются из клеток мезенхимы, находящихся в месте закладки мышц. В эти структуры сначала прорастают кровеносные капилляры, а позже (при образовании миотубов) — волокна двигательных и чувствительных нейронов.

Скелетное мышечное волокно служит *структурно-функциональной единицей скелетной мышцы*.

Мышечное волокно состоит из симпласта — множества слившихся мышечных клеток (миоцитов). Мышечные волокна в разных мышцах человека имеют форму длинных цилиндрических нитей (около 20–120 мм в длину и с диаметром от 10 до 80 мкм), концы которых связаны с сухожилиями.

Мышечное волокно покрыто оболочкой — *сарколеммой*. Последняя включает две структуры: *плазмолемму* симпласта и его *базальную мембрану*. Стабилизация и защита сарколеммы от избыточного напряжения

(сокращения) мышечного волокна определена наличием дистрофин-дистрогликанового комплекса.

Между плазмолеммой и базальной мембраной располагаются клетки-сателлиты (митотические G_1-миобласты), имеющие овальные ядра. Ядра их составляют около 10% всех ядер мышечного волокна. Клетки-сателлиты представляют камбиальный резерв скелетной мышечной ткани, обеспечивают рост мышечных волокон в длину и участвуют в регенерации данной ткани.

Основной объем скелетных (поперечнополосатых) мышечных волокон занимают миофибриллы (рис. 17).

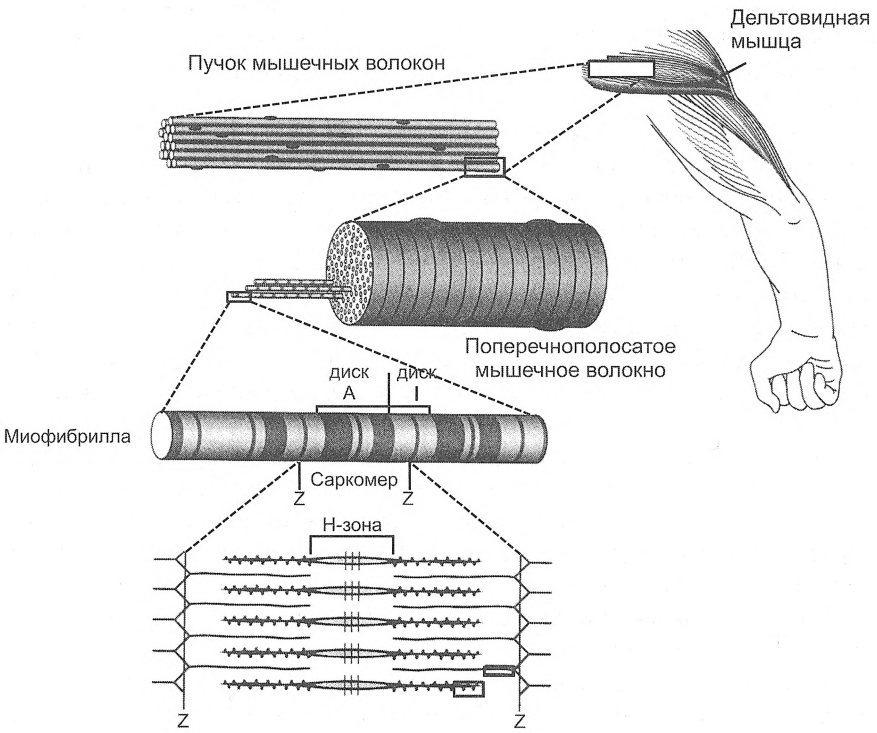

Рис. 17. Строение скелетной мышцы, пучка мышечных волокон, поперечнополосатого мышечного волокна и миофибриллы (схема Bloom W., Fawcett D.W., 1986)

Структурно-функциональной единицей миофибриллы служит *саркомер* (рис. 18).

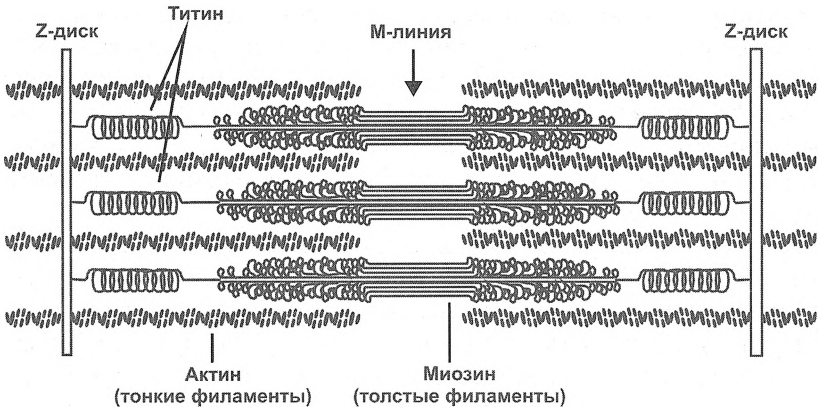

Рис. 18. Строение саркомера (схема Улумбекова Э.Г., Челышева Ю.А., 2001)

Как видно из данного рисунка, ***саркомер*** — часть (участок) миофибриллы, расположенная между соседними Z-линиями. Его образуют расположенные параллельно друг другу тонкие (актиновые) и толстые (миозиновые) нити. Каждый саркомер содержит один темный (анизотропный) А-диск и две половины светлого (изотропного) I-диска. Толстые миозиновые нити занимают центральную часть саркомера. Свободные концы этих (миозиновых) нитей связываются с Z-линией с помощью гигантского белка титина. Тонкие актиновые нити одним концом прикрепляются к Z-линиям, а другим направляются к середине саркомера и частично находятся между толстыми миозиновыми нитями.

Поперечная исчерченность скелетного мышечного волокна определена регулярным чередованием в миофибриллах различных участков (дисков), которые по разному преломляют поляризованный свет. Одни диски светлые — изотропные (I-диски), другие темные — анизотропные (А-диски). Темные диски образованы параллельно идущими толстыми миозиновыми (темными) нитями и частично находящимися между ними тонкими актиновыми нитями. Светлые диски содержат только тонкие актиновые и совсем не содержат толстые (миозиновые) нити.

Каждая толстая миозиновая нить состоит из 300–400 молекул миозина (сложно организованной сократительной структуры), тинина (крупного полипептида, выполняющего функции пружины) и С-белка (белка, стабилизирующего структуру миозиновых нитей).

Каждая тонкая актиновая нить состоит из *актина*, включающего глобулярный (G) актин и фибриллярный (F) актин, представленный закрученными цепочками *тропомиозина* (состоящего из двух полипептидных цепей в виде двойной спирали), *тропонина* [комплекса, образованного тремя глобулярными структурами (T, C, I), обеспечивающими связи с тропомиозином (тропонин T), Ca^{2+} (тропонин C) и актина с миозином (тропонин I)], *небулина* (фибриллярного белка, контролирующего длину тонких нитей), а также α-актина, десмина и виментина (входящих в состав Z-линий).

Все миофибриллы окружены сарколеммой, имеющей множество узких поперечных Т-трубочек, саркоплазматическим ретикулумом (впячиваний плазмолеммы на уровне границ между темными и светлыми дисками), которые заканчиваются терминальными цистернами. Фактически саркоплазматический ретикулум представляет гладкую эндоплазматическую сеть, выполняющую функцию депо кальция (Ca^{2+}).

В момент сокращения мышечного волокна Ca^{2+} с участием Ca^{2+}-связывающего белка кальсеквестрина выбрасывается из депо (саркоплазматической сети) через кальциевые каналы, которые связаны с рецепторами. При расслаблении мышечного волокна Ca^{2+} с участием Ca^{2+}-транспортирующей АТФазы саркоплазматического ретикулума откачивается из саркоплазмы.

Регуляция сокращения и расслабления поперечнополосатых мышечных волокон осуществляется с участием соматических α- и γ-мотонейронов передних рогов спинного мозга и двигательных ядер черепных нервов. В этом процессе также участвуют соматические чувствительные псевдоуниполярные нейроны спинномозговых узлов, чувствительные нейроны ядер черепных нервов и чувствительные рецепторы скелетных мышц (мышечных веретен).

Классификация поперечнополосатых мышечных волокон. В скелетных мышцах выделяют два типа мышечных волокон: экстрафузальные и интрафузальные. Каждое ***экстрафузальное*** мышечное волокно возбуждается с участием холинергического нервно-мышечного синапса, образованного терминалями двигательного α-мотонейрона, и специализированного участка плазмолеммы данного волокна (концевой пластинки, постсинаптической мембраны). Каждое ***интрафузальное*** мышечное волокно образует нервно-мышечные синапсы с эфферентными волокнами γ-мотонейронов.

Скелетные мышцы и образующие их мышечные волокна различают:

- по скорости сокращения (быстрые красные, быстрые белые, а также медленные промежуточные);
- по цвету (красные и белые);
- по интенсивности образования АТФ (окислительные, содержат много митохондрий, они же красные; гликолитические, с малым количеством митохондрий, они же белые);
- по силе сокращений (фазные или энергичные и тонические или поддерживающие тоническое напряжение);
- по утомляемости (быстроутомляемые — белые гликолитические; медленноутомляемые — красные окислительные; промежуточные или окислительно-гликолитические).

Физические свойства скелетных мышц. Основными физическими свойствами скелетных мышц считают растяжимость, эластичность, силу и работу.

Растяжимость — способность мышцы изменять свою длину под действием растягивающей силы.

Эластичность — способность мышцы восстанавливать исходную длину после растяжения (после прекращения действия растягивающей или деформирующей силы).

Силу мышцы определяют максимальным грузом, который она в состоянии поднять.

Работу мышцы определяют произведением величины поднятого груза на высоту подъема (работа мышцы с увеличением груза постепенно увеличивается, достигает максимума, а затем снижается).

Физические свойства скелетных мышц обеспечивают им следующие возможности:

- сокращение и возвращение после него в исходное положение;
- одновременное сокращение одних и пассивное растяжение других мышц-антагонистов (например, сокращение мышц-сгибателей сопряжено с автоматическим расслаблением мышц-разгибателей).

Это позволяет сделать двигательный акт не только возможным, но и целенаправленным.

3.3. ХАРАКТЕРИСТИКА СЕРДЕЧНОЙ МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ

Сердечная поперечнополосатая мышечная ткань составляет основу жизненно важной и самой объемной (средней) структуры сердца — миокарда. У женщины масса сердца, определяемая главным образом миокардом, составляет в среднем 250 г, у мужчин — 350 г. Морфофунк-

циональной единицей сердечной мышечной ткани служат кардиомиоциты. Эти клетки находятся также в проксимальной части аорты и верхней полой вены.

Сердечная мышечная ткань образуется из миобластов, развивающихся из клеток спланхнической мезодермы, окружающей эндокардиальную трубку. Сначала образуются G_1-миобласты, которые претерпевают митотические деления, после чего начинают синтезировать различные (сократительные и вспомогательные) белки. Затем формируются G_0-миобласты, которые дифференцируются в кардиомиоциты, приобретающие вытянутую форму. В их саркоплазме происходит сборка миофибрилл. Кардиомиоциты, в отличие от скелетных миоцитов, необратимо находятся в фазе G_0-клеточного деления, и у них не формируется обособленный камбиальный резерв.

Кардиомиоциты бывают нескольких видов: рабочие, атипичные и секреторные.

Рабочие кардиомиоциты — клетки, имеющие цилиндрическую ветвящуюся форму и диаметр около 15 мкм. Они содержат миофибриллы и связанные с ними цистерны и трубочки саркоплазматического ретикулума (рис. 19).

В этих клетках находится одно или два центрально расположенных ядра, рядом с которыми локализованы комплекс Гольджи и гранулы гликогена. Между миофибриллами лежат многочисленные митохондрии. Рабочие кардиомиоциты с помощью вставочных дисков, которые имеют низкое электрическое сопротивление, объединены в сердечные мышечные волокна, представляющие функциональный синцитий.

Строение сократительного аппарата кардиомиоцитов, как и механизм взаимодействия толстых и тонких нитей миофибрилл при их сокращении, такие же, как и у скелетных миоцитов.

Миозины кардиомиоцитов представлены легкими и тяжелыми цепями, которые отличаются по активности АТФазы. Легкая α-цепь сердечного миозина отличается высокой, а тяжелая β-цепь — низкой АТФазной активностью.

Саркоплазматический ретикулум служит депо Ca^{2+}. При изменении мембранного потенциала открываются потенциал-зависимые Ca^{2+}-каналы, и в кардиомиоцитах незначительно повышается концентрация Ca^{2+}. Это активирует рецепторы рианодина и приводит к выходу Ca^{2+} из депо в цитозоль кардиомиоцита. После сокращения (при расслаблении) кардиомиоцитов ионы Ca^{2+} закачиваются в саркоплазматический ретикулум с помощью натрий-кальциевого ионообменника.

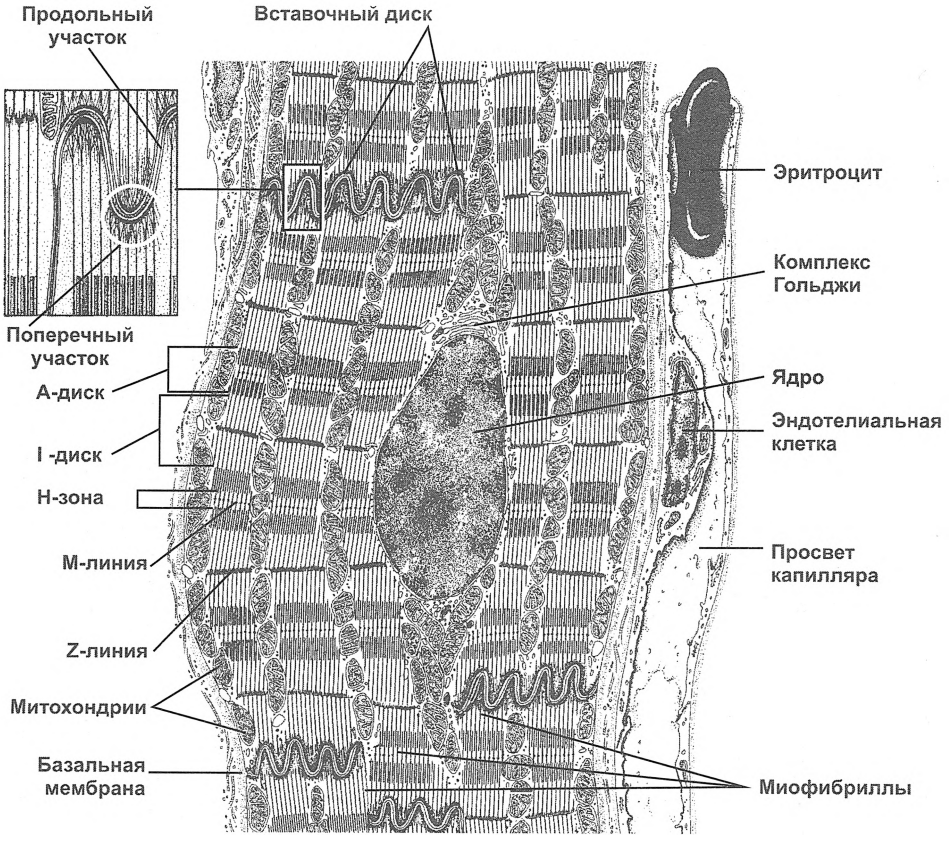

Рис. 19. Строение рабочего кардиомиоцита (схема Kopf-Mayer P., Merker H.J., 1989)

Т-трубочки у кардиомиоцитов и скелетных миоцитов различаются. Т-трубочка в кардиомиоцитах проходит на уровне Z-линий и контактирует не с двумя (как в скелетных миоцитах), а с одной терминальной цистерной. В этой связи вместо триад скелетного мышечного волокна формируются диады сердечного мышечного волокна.

Митохондрии в кардиомиоцитах сердечной мышечной ткани расположены параллельными рядами (см. рис. 19). Их наибольшие скопления отмечают на уровне I-дисков и ядер.

Вставочные диски — участки концевых контактирующих между собой кардиомиоцитов в виде пальцевидных выпячиваний и углублений (см. рис. 19). Концевой вырост одного кардиомиоцита плотно входит в углубление другого. На конце такого выступа (на *поперечном участке вставочного диска*) имеются контакты двух типов: десмосомы и промежуточные. На боковой поверхности межклеточного выступа (продольном участке вставочного диска) находится много щелевых контактов (нексусов), которые передают возбуждение от одного кардиомиоцита к другому.

Кардиомиоциты предсердий и желудочков существенно отличаются друг от друга. Во-первых, их относят к разным популяциям рабочих кардиомиоцитов. Во-вторых, они имеют различное строение — *предсердные кардиомиоциты* более мелкие (диаметр их составляет 10 мкм, а длина — 20 мкм), в них слабее развита система Т-трубочек, но значительно больше имеется щелевых контактов. В отличие от этого, *желудочковые кардиомиоциты* более крупные (диаметр их составляет 25 мкм, а длина — до 140 мкм), в них хорошо развита система Т-трубочек, но существенно меньше щелевых контактов. В-третьих, их сократительный аппарат представлен разными изоформами миозина, актина и других сократительных белков.

Секреторные кардиомиоциты локализованы в предсердиях, особенно в правом. В этих клетках (преимущественно у полюсов их ядер) хорошо развит комплекс Гольджи и имеются секреторные гранулы, синтезирующие и выделяющие в кровь гормон атриопептин (натрийуретический фактор), ответственный за удаление ионов натрия из организма (в результате уменьшения реабсорбции этих ионов в дистальных извитых канальцах почек). При повышении системного артериального давления, вызванного особенно возрастанием объема циркулирующей крови (гиперволемией) и венозного возврата крови к сердцу, стенки предсердий, особенно правого, сильно растягиваются. Это активизирует синтез и секрецию атриопептина предсердными кардиомиоцитами, что приводит к уменьшению как гиперволемии, так и артериальной гипертензии.

Кардиомиоциты проводящей системы сердца представлены специализированными клетками, в совокупности составляющими водители сердечного ритма и структуры, проводящие нервные импульсы по миокарду.

Водители ритма представлены различными пейсмекерными клетками (***пейсмекерами***), локализующимися в различных структурах проводящей системы сердца. Различают следующие водители ритма:

- *1-го порядка* — совокупность клеток синусно-предсердного или синусного узла правого предсердия;
- *2-го порядка* — совокупность клеток предсердно-желудочкового узла;
- *3-го порядка* — совокупность клеток и волокон межжелудочковой перегородки и стенок желудочков, составляющих пучок Гиса, его правую и левую ножки, переднюю и заднюю ветви левой ножки пучка Гиса, а также волокна Пуркинье.

Клетки водителей ритма, в сравнении с рабочими кардиомиоцитами, имеют меньшие размеры тела и длинные тонкие волокна, а также небольшое количество миофибрилл (расположенных по периферии клеток) и лучшую васкуляризацию и вегетативную (симпатическую и парасимпатическую) иннервацию.

Основным свойством различных водителей ритма служит генерация спонтанной деполяризации плазматической мембраны этих структур. Так, клетки синусного узла в норме генерируют ритм от 90 до 60 импульсов/мин, предсердно-желудочкового узла — от 60 до 40, а водители ритма 3-го порядка — от 40 до 20 импульсов/мин. Следует отметить, что спонтанная генерация импульсов присуща не только водителям 1–3-го порядка, но и рабочим кардиомиоцитам. Однако ***в норме*** она проявляется лишь у водителей ритма 1-го порядка, а другие структуры проводящей системы (водители ритма 2-го и 3-го порядка) и рабочие кардиомиоциты находятся в полном подчинении у синусного узла.

В регуляции деятельности кардиомиоцитов участвуют нервные (симпатические и парасимпатические) и гуморальные β-адренергические и М-холинергические структуры. Активация симпатических нервных влияний (через нейромедиатор норадреналин и β_1-адренорецепторы), как и гуморальных адренергических влияний (через катехоламины — А и НА и β_1-адренорецепторы) вызывает положительные эффекты: инотропный, хронотропный, батмотропный и дромотропный. Последние характеризуются соответственно увеличением частоты (тахикардия), силы сердечных сокращений, возбудимости и проводимости структур

миокарда. Активация парасимпатических нервных влияний (через нейромедиатор ацетилхолин и М-холинорецепторы), как и гуморальных М-холинергических влияний (через ацетилхолин, М-холиномиметики и М-холинорецепторы) вызывает отрицательные эффекты: инотропный, хронотропный, батмотропный и дромотропный. Характеризуется снижением частоты (брадикардия) и силы сердечных сокращений, возбудимости и проводимости структур миокарда.

Репаративная регенерация различных видов кардиомиоцитов невозможна в связи с тем, что они находятся в фазе G_0-клеточного деления, а G_1-миобласты (клетки-сателлиты) в миокарде (в отличие от скелетных миобластов) отсутствуют. В связи с повреждением и гибелью кардиомиоцитов, вызванных различными патогенными факторами, ишемией или различной степени окклюзией коронарных артерий и их ветвей, кардиомиоциты замещаются соединительнотканными структурами (рубцами). Это сопровождается снижением сократительной способности миокарда, нередко приводящей к развитию сердечной и сердечно-сосудистой недостаточности.

3.4. ХАРАКТЕРИСТИКА ГЛАДКОЙ МЫШЕЧНОЙ ТКАНИ

Гладкая мышечная ткань находится в стенках большинства полых и трубчатых органов (воздухоносного, пищеварительного, мочевыделительного тракта, матке и др.), кровеносных и лимфатических сосудов, а также в коже (потовых, сальных железах, около корней волос) и сосудистой оболочке глазного яблока. Она контролирует их моторику и величину кровотока.

Структурно-функциональным элементом гладкомышечной ткани служит **гладкомышечная клетка — гладкомышечный миоцит**.

Гладкомышечные миоциты бывают следующих типов:

- *тонические* — вызывают постепенную деполяризацию мембраны;
- *фазные* — генерируют быстро распространяющийся потенциал действия;
- *висцеральные* — происходят из мезенхимальных клеток спланхнической мезодермы и присутствуют в стенках полых органов, имеют многочисленные щелевые контакты и сравнительно бедную вегетативную иннервацию;
- *кровеносные* — развиваются из мезенхимы кроветворных островков, регулируются с участием вегетативных нервных волокон и гуморальных ФАВ;

- *радужной оболочки* — развиваются из нейроэктодермы, составляют мышцы, которые расширяют и сужают зрачки с помощью вегетативных двигательных нервных окончаний, подходящих к каждой гладкомышечной клетке.

Гладкомышечный миоцит имеет вытянутую, веретенообразную форму, с заостренными концами. Длина их составляет от 20 до 1000 мкм (1 мм), толщина — от 5 до 8 мкм. Миоцит состоит из одного ядра, которое имеет эллипсовидную форму и находится в центральной части клетки. В протоплазме гладкомышечного миоцита в продольном направлении проходит большое количество очень тонких актиновых и миозиновых миофиламентов, которые (в отличие от скелетных миоцитов) не имеют поперечной исчерченности (рис. 20).

В саркоплазме у полюсов ядра расположено большое количество митохондрий, хорошо выраженные комплекс Гольджи, свободные рибосомы, саркоплазматический ретикулум, плотные тельца.

Базальная мембрана гладкомышечной клетки содержит протеогликаны, коллаген типа III и V. Компоненты базальной мембраны и эластин межклеточного вещества синтезируются не только самими гладкомышечными клетками, но и фибробластами соединительной ткани.

Следует отметить, что гладкомышечные миоциты объединяются в пучки, которые, в свою очередь, соединяются в пласты, формирующие стенки внутренних полых органов (пищевод, желудок, тонкая и толстая кишка, мочевой пузырь и др.).

В волокнистой соединительной ткани между гладкомышечными миоцитами, их пучками и пластами проходят вегетативные нервные волокна, кровеносные и лимфатические микрососуды. Они обеспечивают трофическую и двигательную активность гладкомышечной клетки.

Сокращение гладкой мышечной ткани, в отличие от скелетной, осуществляется непроизвольно (т.е. не подчинено воле человека), происходит более медленно и длительно (период сокращения гладких мышц длится от 60 до 80 с). Гладкие мышцы способны работать с большей силой и не уставать долго. Например, гладкая мышечная ткань (миометрий матки) может сокращаться продолжительное время (десятки минут и даже часов) и развивать такую силу, которая недоступна для скелетных (поперечнополосатых) мышц.

Между соседними гладкомышечными клетками имеются щелевые низкоомные электрические контакты — нексусы. Через них хорошо (беспрепятственно) проходит потенциал действия (электрический ион-

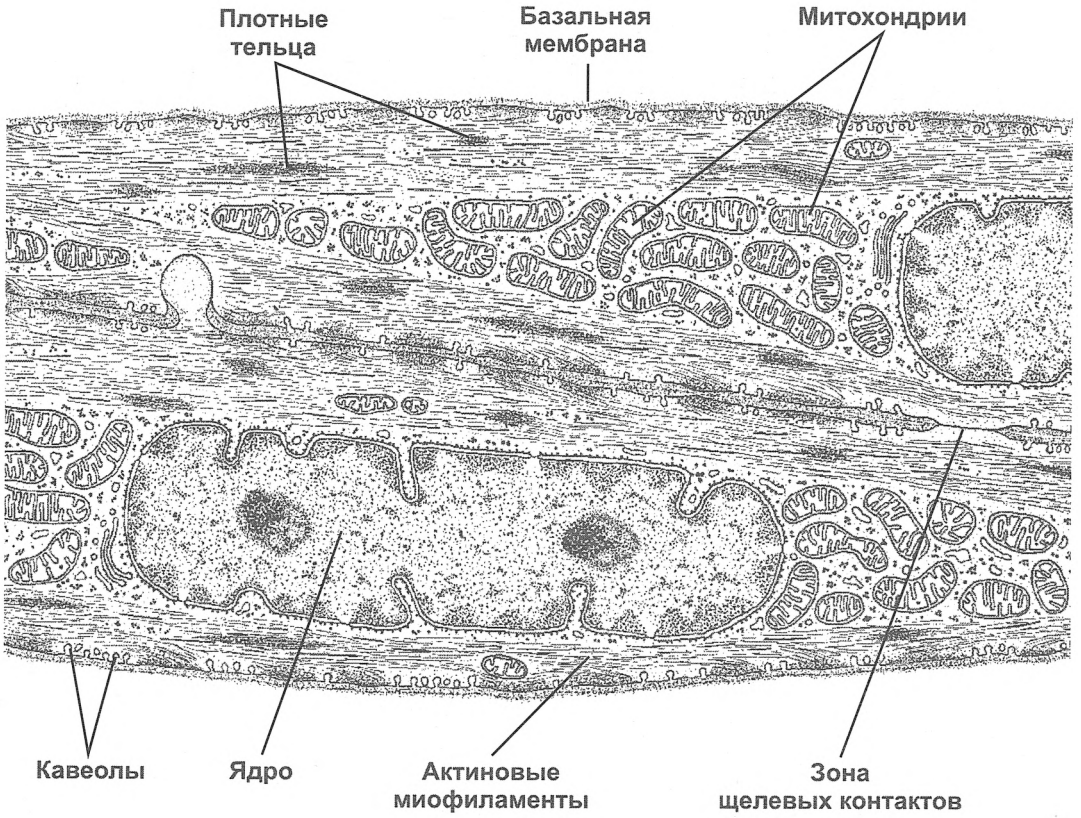

Рис. 20. Строение гладкомышечной клетки (схема Lentz T.L., 1971)

ный ток), приводящий к возбуждению и сокращению гладкомышечных клеток, пучков и пластов.

Гладкие мышцы представляют не морфологический, а функциональный синцитий.

Медленные ритмические сокращения гладких мышц полых органов (желудка, кишечника, мочеточников, желчевыводящих путей, кровеносных сосудов и др.) обеспечивают перемещение содержимого этих органов. Длительные тонические сокращения гладких мышц особенно хорошо выражены в сфинктерах полых органов (пищевода, желудка, кишечника, мочевого пузыря и др.), которые ограничивают (задерживают) выход содержимого из этих органов.

Гладкие мышцы, в отличие от скелетных мышц, обладают ***свойством пластичности*** (т.е. способностью сохранять приданную им при растяжении длину). Это свойство имеет особое значение для нормального функционирования полых органов. Благодаря высокой пластичности гладкая мышца (например, мочевого пузыря) может быть полностью расслаблена как в укороченном, так и в растянутом состоянии.

Для гладких мышц, в отличие от скелетных, характерно также ***свойство автоматии*** (за счет наличия пейсмекерных клеток). Так, сильное и резкое растяжение гладких мышц (например, кровеносных сосудов, мочевого пузыря) автоматически вызывает их сокращение.

В отличие от скелетной мышцы, гладкие мышцы желудка, кишки, матки, мочеточника развивают ***спонтанные тетанообразные сокращения*** в условиях их изоляции и денервации.

Гладкие мышцы, как и скелетные, возбуждаются в результате либо увеличения входа ионов кальция через мембрану клетки, либо высвобождения этих ионов из внутриклеточных хранилищ. Активация сократительных структур гладкомышечной клетки возникает в результате повышения концентрации ионов кальция в саркоплазме.

При уменьшении ионов кальция в разных видах мышечных тканей они пассивно расслабляются. Однако расслабление гладких мышц, в отличие от сердечной и скелетных мышц, происходит более медленно, так как из них более медленно удаляются ионы кальция.

В гладкомышечной ткани, в отличие от скелетной, актиновые (тонкие) и миозиновые (толстые) нити (миофиламенты) не формируют миофибрилл. Стабильные актиновые нити прикрепляются к плотным тельцам (аналогам Z-линий поперечнополосатой мышечной ткани), содержащим α-актин. Миозиновые нити формируются между стабильными актиновыми нитями, что происходит при сокращении гладко-

мышечных клеток. Сборка миозиновых нитей, как и взаимодействие актиновых и миозиновых нитей, активизируют ионы Ca^{2+}, поступающие из его депо. К компонентам сократительного аппарата гладкомышечной клетки относят кальмодулин (Ca^{2+}-связывающий белок), киназу и фосфатазу легкой цепи гладкомышечного миозина. Кальмодулин, служащий аналогом тропонина С поперечнополосатой мышечной ткани, с участием Ca^{2+} активизирует киназу легких цепей миозина, а последняя — фосфорилирование одной из легких цепей миозина. Это служит сигналом для сборки миозиновых (толстых) нитей и их последующего взаимодействия с актиновыми (тонкими) нитями. Головки фосфорилированного (активного) миозина изменяют свою конфигурацию и втягивают актиновые миофиламенты между миозиновыми, т.е. совершают одно гребковое движение (сопровождаемое сокращением — укорочением актиновых нитей).

Сила и продолжительность сокращения гладкомышечных клеток определена наличием ненарушенного сократительного аппарата, обеспеченного оптимальными питательными, энергетическими и регуляторными веществами, а также необходимой концентрацией свободного Ca^{2+}, окружающего миофиламенты.

После гидролиза АТФ, расходуемого на сокращение гладкомышечных клеток, разрушаются актин-миозиновые связи. При этом головки миозиновых нитей восстанавливают свою конфигурацию и обеспечивают расслабленное состояние гладкомышечных клеток.

В основе расслабления гладкомышечных клеток лежит активация кальциевых насосов, которые откачивают ионы Ca^{2+} из саркоплазмы в полость саркоплазматического ретикулума. При снижении концентрации Ca^{2+} в саркоплазме активизируется фосфатаза легких цепей миозина, которая осуществляет их дефосфорилирование. Это приводит к инактивации молекулы миозина и предотвращает образование поперечных мостиков, что сопровождается разборкой миозиновых нитей, а значит, расслаблением гладкомышечных клеток.

Регуляция деятельности гладкомышечных клеток осуществляется симпатическими (адренергическими), парасимпатическими (холинергическими) и метасимпатическими (адрен-, холин-, серотонин-, гистамин- и пуринергическими) нервными волокнами с участием соответствующих нейромедиаторов посредством щелевых контактов между гладкомышечными клетками. Особое значение имеет гуморальная регуляция гладкомышечных клеток с помощью многообразных гуморальных ФАВ (ацетилхолина, гистамина, АТФ, атриопептина, ангиотензина-2, адре-

налина, норадреналина, вазопрессина и др.), реализующих свое стимулирующее или расслабляющее действие с участием соответствующих рецепторов, встроенных в плазмолемму клетки. Так, ацетилхолин действует через М-холинорецепторы, гистамин — через H_1-гистаминовые рецепторы, адреналин и норадреналин — через α- и β-адренорецепторы и т.д.

В организме человека наряду с мышечными имеются и немышечные сокращающиеся клетки.

3.5. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕМЫШЕЧНЫХ СОКРАЩАЮЩИХСЯ КЛЕТОК

Немышечные сокращающиеся клетки бывают различных видов:

- миоэпителиальные;
- миофибробласты;
- содержащие жгутик;
- способные к адгезии и амебовидному движению.

Миоэпителиальные клетки имеют эктодермальное происхождение. Они содержат сократительные белки, которые характерны и для гладкомышечных клеток. Миоэпителиальные клетки окружают как секреторные структуры, так и выводные протоки слюнных, слезных, потовых и молочных желез. Эти клетки прикрепляются к базальным мембранам с помощью полудесмосом. От тела миоэпителиальных клеток отходят отростки, которые охватывают клетки железистого эпителия. Сократительный аппарат миоэпителиальных клеток представлен стабильными актиновыми миофиламентами (прикрепленными к плотным тельцам) и нестабильными миозиновыми (формирующимися в процессе сокращения). Механизм сокращения миоэпителиальных клеток такой же, как и у гладкомышечных (у тех и других клеток имеется сходный актомиозиновый хемомеханический преобразователь). Сокращение миоэпителиальных клеток обеспечивает продвижение вырабатываемого концевыми отделами экзокринных желез секрета по их выводным протокам. Показано, что активация холинергических нервных волокон стимулирует сокращение миоэпителиальных клеток слезных желез, а повышение продукции окситоцина усиливает сокращение миоэпителиальных клеток лактирующих молочных желез.

Миофибробласты проявляют свойства и фибробластов, и гладкомышечных клеток. При заживлении раны некоторые фибробласты становятся способными синтезировать гладкомышечные актины и миозины. Образуемые и дифференцируемые миофибробласты способны обе-

спечивать сближение краев раны. Эти клетки также находят при ряде заболеваний (фиброматозы и фиброзы паренхиматозных органов).

Клетки, передвигающиеся с помощью жгутика, двигаются благодаря наличию аксонемы, имеющей тубулин — динеиновый хемомеханический преобразователь. В частности, аксонема, расположенная в хвостовой части сперматозоидов, обеспечивает их высокую подвижность и довольно быстрое их передвижение (после купулятивного акта) из влагалища в матку и даже в маточные трубы и брюшную полость.

Клетки, совершающие амебовидное движение, передвигаются благодаря актомиозиновому хемомеханическому преобразователю. Немышечные формы актина и миозина создают тянущее усилие и обеспечивают адгезию к эндотелию сосудов клеток (например, гранулоцитов, особенно нейтрофилов, макрофагов, фибробластов) и дальнейшую их миграцию к межклеточному матриксу тканей. Это становится возможным благодаря образованию на переднем краю клеток цитоплазматических выростов (псевдоподий) по ходу их движения и ретракцию заднего края этих клеток. Псевдоподии образуются в результате очень быстрой полимеризации актина, который формирует тонкую сеть из коротких филаментов, соединенных с помощью актинсвязывающих белков (α-акинин, профилин, фимбрин). Ретракция заднего конца клетки обеспечивается благодаря образованию коротких толстых нитей миозина и их взаимодействию с актиновыми филаментами.

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Какие разновидности мышечной ткани встречают в организме человека?
2. Перечислите существенные физические свойства мышечной ткани и дайте им характеристику.
3. Назовите и охарактеризуйте основные физиологические свойства мышечной ткани.
4. Каковы особенности структурно-функциональной организации поперечнополосатой скелетной мышечной ткани?
5. Каковы современные представления о механизме мышечного сокращения?
6. Дайте определение понятий «физическая работа», «утомление» и «отдых» мышечной ткани.
7. Каковы современные представления о механизмах утомления скелетной мышечной ткани?
8. Каково строение скелетной мышечной ткани?

9. Охарактеризуйте состав скелетной мышцы.
10. Перечислите и охарактеризуйте типы скелетных мышечных волокон.
11. Что понимается под двигательной нейромоторной единицей и каково различие между медленными и быстрыми двигательными единицами?
12. Перечислите и охарактеризуйте виды скелетных мышц.
13. Перечислите и охарактеризуйте режимы сокращений скелетных мышц.
14. Перечислите и охарактеризуйте типы скелетных мышечных миоцитов.
15. Каковы особенности структурно-функциональной организации сердечной мышцы?
16. Назовите и охарактеризуйте основные виды кардиомиоцитов.
17. Каково строение рабочего кардиомиоцита?
18. Перечислите и охарактеризуйте типы гладкомышечных миоцитов.
19. Каковы особенности структурно-функциональной организации гладкой мышечной ткани?
20. Какова регуляция деятельности скелетных, сердечных и гладкомышечных миоцитов?
21. Охарактеризуйте немышечные сокращающиеся клетки.
22. Каково биологическое значение мышечных тканей?

Раздел 4
НЕРВНАЯ ТКАНЬ

4.1. ЗНАЧЕНИЕ, СОСТАВ И СВОЙСТВА НЕРВНОЙ ТКАНИ

Нервная ткань служит основным компонентом (основой строения) сложноорганизованной нервной системы, которая:

- осуществляет регуляцию, координацию и взаимосвязь различных уровней строения организма (клеток, тканей, органов, систем органов и организма в целом);
- перерабатывает, интегрирует и сохраняет в виде памяти информацию, поступающую в нервные структуры в форме разнообразных сигналов, как из внешней, так и из внутренней среды организма;
- обеспечивает адаптацию, резистентность и работоспособность организма к постоянно изменяющимся его средам (внешней и внутренней).

Нервная ткань состоит из огромного количества различных типов клеток:

- нейронов или нейроцитов (которых содержится не менее 10^{12});
- глиальных или глиоцитов (количество которых составляет около 10^{13});
- синапсов (которых насчитывают более 10^{13}).

Все эти клетки образуют сложноорганизованную пространственную сеть, которая обеспечивает многочисленные связи между нейроцитами, глиоцитами, железистыми и мышечными клетками.

Важнейшие функциональные свойства нервной ткани:

- *возбудимость* (способность воспринимать из внешней и внутренней среды раздражения и формировать процессы возбуждения);
- *проводимость* (способность передавать нервные импульсы как через тела нейроцитов и глиоцитов, так и через разные их нервные волокна-отростки);
- *прием, обработка, передача и хранение информации.*

Прием информации осуществляется с помощью разнообразных рецепторов. Обработка полученной информации происходит в аналоговом режиме, что обеспечивает интегративную деятельность нейрона. Передача информации осуществляется в дискретном режиме, что обеспечивает коммуникативную функцию нейрона. Хранение информации обеспечивает функция памяти, свойственная нейронам и нервной ткани.

4.2. РАЗВИТИЕ НЕРВНОЙ ТКАНИ

Нервная ткань развивается из дорзальной эктодермы, проходя различные стадии **нейруляции** (процесса закладки структур нервной системы). Нейруляция начинается с 16-х суток развития эмбриона и завершается к 22–24-м суткам его жизни.

Различают следующие **стадии нейруляции**:

- индукция нервной пластинки (около 19 сут);
- приподнимание краев нервной пластинки и образование нервного желобка (около 20 сут);
- формирование нервного гребня и начало выселения из него клеток (около 21 сут);
- смыкание нервных валиков нервного гребня с образованием нервной трубки (около 22 сут);
- срастание эктодермы над нервной трубкой и формирование зачатка центральной нервной системы (около 23–24 сут);
- развитие нейрогенных плакод, представляющих утолщения эктодермы, которые располагаются латерально по обе стороны от нервной трубки в краниальном отделе зародыша.

Производные нервного гребня:

- чувствительные нейроны спинномозговых узлов и ганглиев черепных нервов;
- симпатические и парасимпатические нейроны;
- шванновские клетки;
- меланоциты;
- клетки каротидных телец;
- хромаффинные клетки;
- хрящ, кости, мышцы и соединительная ткань лица;
- окологлоточная мезенхима;
- третья глоточная дуга;
- подъязычные дуги;

- одонтобласты;
- эндотелий роговицы и др.

Нервная трубка — сложно организованное и жизненно важное образование, производными которого служат все структуры центральной нервной системы.

Поперечный разрез нервной трубки представлен на рис. 21.

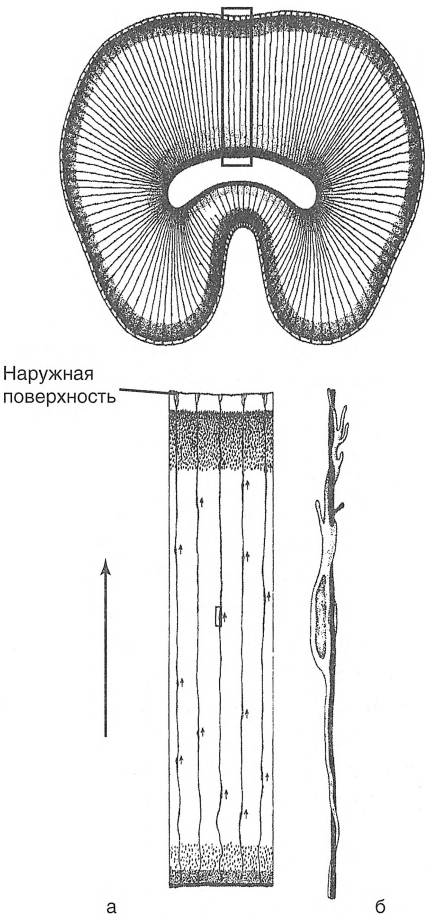

Рис. 21. Поперечный разрез нервной трубки и адресная миграция в ней нейронов: а — фрагмент нервной трубки в поперечном разрезе (направление миграции нейробластов указано стрелками); б — перемещение нейробласта по отростку радиальной глии (Cowan W.M., 1979)

Нервная трубка состоит из внутренней пограничной мембраны, эпендимного и мантийного (плащевого) слоя, краевой вуали, наружной пограничной мембраны (рис. 22). Вблизи внутренней пограничной мембраны расположен эпендимный слой, в котором сосредоточены *матричные (вентрикулярные) клетки*. Эти клетки интенсивно размножаются, изменяют свою форму, причем их ядра циклически перемещаются.

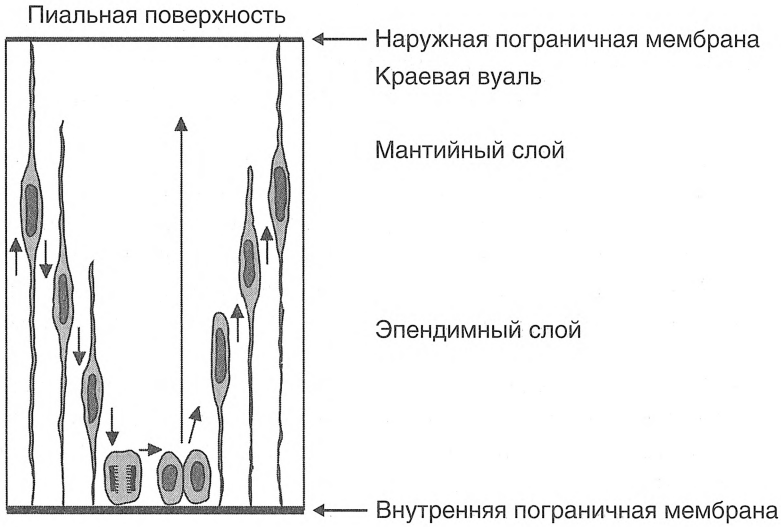

Рис. 22. Слои нервной трубки и схема миграции матричных клеток в эпендимальный слой, мантийный слой и краевую вуаль (Cowan W.M., 1979)

Часть клеток из эпендимного слоя выселяется в мантийный слой, который в будущем представляет серое вещество структур мозга. Часть же клеток остается в эпендимном слое *in situ*, приближается к мантийному слою, но не проникает в него, в дальнейшем митотически делится.

Производными нейрогенных плакод считают: нейроны обонятельной выстилки и вестибулярного и слухового ганглия, чувствительные нейроны коленчатого, каменистого, узловатого и тройничного ганглия (черепных нервов).

В онтогенезе нервной ткани ведущее положение занимают нейробласты и глиобласты.

Нейробласты — матричные клетки, превращаемые в нервные клетки, которые в дальнейшем не пролиферируют и не обновляются. Они представляют статическую популяцию клеток. Эти клетки имеют большое округлое ядро, плотное ядрышко и бледную цитоплазму. Из нейробластов образуются все нейроны центральной нервной системы. Исключение составляют обонятельные нейроны эпителиальной выстилки носовых ходов, которые образуются из обонятельных плакод и могут пролиферировать.

Глиобласты служат предшественниками макроглии (астроцитов и олигодендроглиоцитов), а также некоторых клеток микроглии. Важно отметить, что все глиобласты способны к пролиферации.

Основные процессы **морфогенеза структур нервной системы**:

- индукция;
- адресная миграция матричных клеток (нейро- и глиобластов);
- направленный рост их аксонов (осуществляемый с помощью конуса роста и различных факторов роста нервных волокон);
- запрограммированная физиологическая гибель (апоптоз) нейронов, как в центральной, так и в периферической нервной системе (объем субпопуляции гибнущих нейронов колеблется от 25 до 75%);
- нейротрофические взаимодействия между нейронами, реализуемые с участием различных нейротрофических факторов, вырабатываемых как в нервных, так и эфферентных (рабочих) клетках организма.

4.3. НЕЙРОНЫ И ИХ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Термин «**нейрон**» предложил Г. Вальдейер (H. Waldeyer, Германия) в 1891 г. Нейроны считают главными клеточными структурами нервной ткани и нервной системы. В 1906 г. К. Гольджи (C. Golgi, Италия) и Е. Рамон-и-Кахаль (S. Ramon y Cajal, Испания) доказали, что нервная система имеет клеточное строение. Открытие этих ученых удостоено Нобелевской премии. **Нейроны (нейроциты)** — высоковозбудимые специализированные клетки, быстро воспринимающие, передающие, перерабатывающие и разное время хранящие разнообразную информацию, идущую как из внешней, так и из внутренней среды организма.

Нейрон (нейроцит) — основная структурно-функциональная единица нервной ткани и нервной системы, выполняющая специфические

функции в виде генерации потенциалов действия, проведения их по нервным волокнам и передачи разным возбудимым структурам.

Каждый нейрон, как видно на рис. 23, имеет три структурно-функциональные части:

- воспринимающую информацию (дендриты и сома);
- перерабатывающую информацию (сома и аксонный холмик);
- передающую информацию (аксонный холмик и аксон).

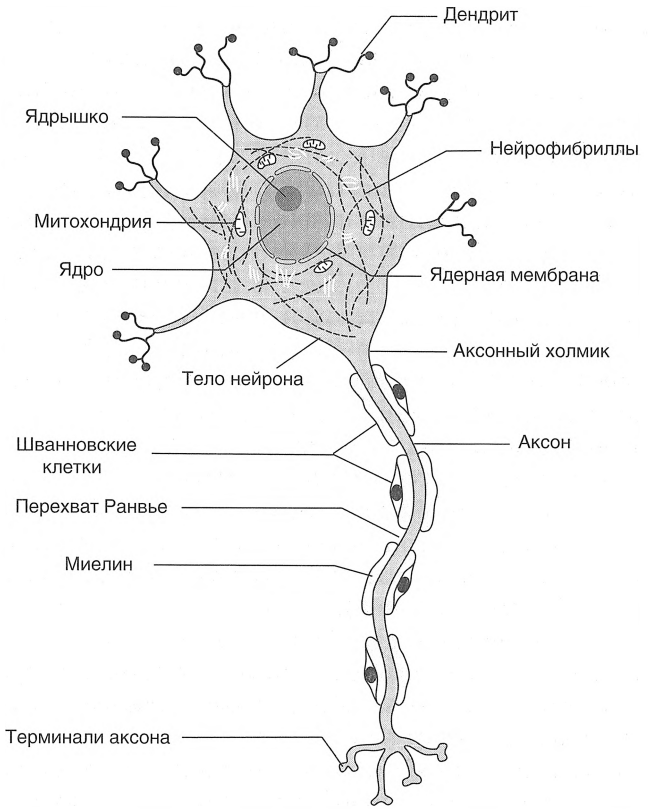

Рис. 23. Строение нейрона и его морфофункциональных частей (тело, дендриты, аксонный холмик, аксон, перехваты Ранвье)

Тело (сома, перикарион) нейрона обеспечивает важную не только информационную, но и трофическую функцию. Благодаря интенсивным и разнообразным метаболическим процессам, как в соме, так и в от-

ростках нейроцитов непрерывно обновляется содержимое (медиаторы, комедиаторы, различные физиологически активные, питательные и энергетические вещества).

Тело нейрона имеет многоугольную форму и диаметр от 4 до 140 мкм. Оно содержит обычно круглое ядро диаметром 15–17 мкм, в котором находятся ядрышки.

В ***цитоплазме*** (***нейроплазме***) ***нейронов*** расположены комплекс Гольджи, гранулярная эндоплазматическая сеть, большое количество митохондрий, рибосом, полирибосом, базофильное тигроидное вещество Ниссля, пигменты (меланин, липофусцин) и элементы цитоскелета (около 100 тыс. микротрубочек, а также микрофиламенты). Нейроны, расположенные в узлах автономной нервной системы, имеют 2 ядра и более.

В ***ядре*** сосредоточен генетический материал [ДНК, информационная рибонуклеиновая кислота (и-РНК), транспортная рибонуклеиновая кислота (т-РНК)], контролирующий дифференцировку нейрона, его конечную форму, типичные для него связи, а также регулирующий синтез белков и ферментов. Отношение площади поверхности тела к его объему (S:V) служит показателем уровня обмена веществ в нейроне. Уровень транскрипции (синтез и-РНК на матрицах ДНК генома) в нейроне значительно выше, чем в других клетках организма. Он, как правило, возрастает при обучении организма и нахождении его в условиях получения повышенной информации.

Общеизвестно, что от тел нейронов отходят отростки двух видов: один аксон и разное количество дендритов (см. рис. 23).

Отростки нейрона — аксон (несущий возбуждение от тела нейрона) и дендриты (несущие возбуждение к его телу) описаны еще в 1865 г. О. Дейтерс (O. Deiters, Германия).

Длина отростков нейрона колеблется от нескольких микрометров до 1 м и более. Отростки служат характерным структурным образованием нейрона, они ответственны за обеспечение проведения возбуждения либо к телу нейрона, либо от него.

Аксон, или **нейрит** (от греч. *axis* — ось), представляет выходной путь нейронов, основная роль которого состоит в проведении возбуждения к другим нервным клеткам и (или) клеткам эффекторных (рабочих, мышечных и железистых) органов и тканей.

Аксон (***нейрит***) — крупный, неветвящийся (в отличие от дендритов), разной длины (обычно достигают длины 1–1,5 м) и диаметром от 1 до 20 мкм отросток нейрона, который проводит пачки электрических импульсов (спайки) от перикариона.

Тело нейрона переходит в **аксонный холмик** (расширенную часть аксона). Он обладает наибольшей возбудимостью и служит местом генерации потенциалов действия, передаваемым регулируемым данным аксоном возбудимым клеточно-тканевым структурам. Аксон заканчивается концевыми разветвлениями (телодендронами), которые содержат синаптические пузырьки (в виде бляшек пресинаптических областей).

Объем аксона занимает бóльшую часть нейрона.

Длина аксона может быть различной, что зависит от вида аксонного отростка:

- афферентного (чувствительного);
- эфферентного (двигательного);
- вставочного.

Аксоны двигательных нейронов, иннервирующие сократительные (скелетные) мышцы и секреторные (железы) структуры организма, обычно длинные (составляют десятки сантиметров).

Аксоны двигательных нейронов составляют основу пирамидного и экстрапирамидного тракта (системы).

Аксоны чувствительных нейронов, передающие сигналы из внешней или внутренней среды, обычно короткие (составляют несколько миллиметров или сантиметров). Аксоны чувствительных нейронов отличаются по своей модальности (т.е. по характеру воспринимаемого от афферентных дендритов и передаваемого в виде электрического сигнала к центру).

Аксоны вставочных (ассоциативных, промежуточных) нейронов короткие, могут отсутствовать.

Дендриты (от греч. *dendros* — дерево) — чаще всего короткие и многообразные отростки, которые обеспечивают множество входов различной информации (разных сигналов) в тело (сому) нейрона. Количество входов информации в нейрон увеличивается за счет большого числа шипиков, расположенных на дендритах и даже на соме нейроцита. Следует отметить, что ***шипики*** — довольно динамичные структуры, которые могут многократно как образовываться, так и исчезать в зависимости от состояния внеклеточной среды. В частности, только на пирамидном нейроне передней центральной извилины коры больших полушарий головного мозга человека насчитывают несколько тысяч шипиков, поверхность которых составляет свыше 40% площади неврилеммы сомы и дендритов.

Каждый нейрон имеет обширную воспринимающую поверхность, на которой располагается огромное число (до 105) как электрических,

так и химических синапсов (морфофункциональных структур, обеспечивающих переход возбуждения или торможения с одной возбудимой клетки на другую).

Кроме электрических сигналов по нейронам перемещаются и химические вещества (трофогены и др.). Перемещение их по дендритам (дендритный транспорт) происходит со скоростью около 3 мм/ч$^{-1}$, а по аксонам (аксонный транспорт) обычно быстрее и колеблется от 5 до 10 мм/ч$^{-1}$. В условиях повреждения аксонов и дендритов перемещение химических веществ по данным отросткам нейронов резко замедляется или прекращается (что зависит от степени и характера их повреждения).

Следует отметить, что аксон и дендриты содержат агранулярную эндоплазматическую сеть в виде трубочек, цистерн и пузырьков. Эта сеть служит частью транспортной системы нервной клетки. Хроматофильная субстанция и свободные рибосомы располагаются как по всей цитоплазме клетки, так и в дендритах, но она отсутствует в самом аксоне и в области аксонного холмика. Тело нейрона и его отростки покрыты биологической мембраной, содержащей большое количество натриевых и калиевых ионных каналов. На биологической мембране отростков и сомы имеется большое количество синаптических образований (синаптических входов).

Нейрофибриллы, переходящие из сомы нейрона в отростки, состоят из микротрубочек диаметром около 20 нм и нейрофиламентов толщиной 7–10 нм. Нейрофибриллы нейрона формируют своего рода цитоскелет, обеспечивая прочность телу клетки и ее отросткам, способствуют осуществлению внутриклеточной химической интеграции. В соме нейрона происходит синтез химического посредника синаптической передачи сигнала — медиатора. Перемещение медиатора в синаптическую бляшку (пресинаптическую область) осуществляет быстрый антероградный транспорт со скоростью около 400 мм/сут. Кроме того, существует ретроградный транспорт от окончания аксона к телу нейрона со скоростью 200–300 мм/сут, с помощью которого крупные пузырьки переносят обломки молекул различных веществ, которые в дальнейшем переваривают лизосомы. В дендритах происходит как медленный, так и быстрый транспорт биологически активных соединений.

В зависимости от определенного (того или иного) критерия выделяют следующие виды нейронов.

По количеству отростков различают монополярные, биполярные и мультиполярные нервные клетки.

Монополярные нейроны подразделяют на истинные униполярные и псевдоуниполярные. Первые встречаются реже (например, их обнаруживают в мезэнцефалическом ядре тройничного нерва, они осуществляют проприоцепцию жевательной мышцы). Вторые чаще — у них от тела нервной клетки сначала отходит один отросток. Затем он делится на два, один из которых в виде дендрита направляется на периферию, а другой в виде аксона — к нервным центрам.

Биполярные нейроны на своих противоположных полюсах имеют аксон (направляющийся к центру) и дендрит (связывающий тело нервной клетки с периферией).

Мультиполярные нейроны крайне разнообразны. В отличие от псевдоуниполярных и биполярных нейронов, они имеют не один, а большое количество дендритов, но также содержат один аксон. Такие нейроны обеспечивают надежную связь как с нервными центрами, так и с различными исполнительными органами (мышцами, железами и др.).

По форме тела нейроны бывают следующих видов: звездчатые, веретенообразные, пирамидные и грушевидные.

По функциям различают три типа нейронов:

- афферентные (чувствительные);
- ассоциативные (вставочные, интернейроны, промежуточные);
- эфферентные (двигательные или моторные, секреторные, метаболические).

Афферентные (чувствительные) нейроны отличаются модальностью, воспринимают разнообразные сигналы как из внешней, так и из внутренней среды организма и передают их по восходящим путям в разные структуры центральной нервной системы. С одной стороны, афферентные (чувствительные или сенсорные) нейроны связаны со специализированными сенсорными рецепторами, которые трансформируют энергию адекватного раздражителя в энергию биоэлектрического процесса, служащего основой для генерации в афферентном нейроне потенциала действия. С другой стороны, афферентные нейроны через синапсы взаимодействуют с ассоциативными (вставочными) нейронами. В некоторых случаях они могут взаимодействовать непосредственно с исполнительными нейронами (например, в сухожильных рефлексах).

Вставочные (ассоциативные) нейроны осуществляют разнообразную связь между афферентными и эфферентными нейронами. Аксоны вставочных нейронов не выходят за пределы центральной нервной системы.

Ассоциативные нейроны выступают в роли посредника для передачи сигнала от афферентных к эфферентным (исполнительным) нейронам.

Эфферентные или исполнительные нервные клетки передают нервные импульсы на ткани рабочих органов, вызывая их возбуждение. Следует отметить, что преобладающее большинство нейронов в нервной системе высших животных и человека — ассоциативные.

Совокупность вставочных нейронов в физиологии именуют «надсегментарным аппаратом», а совокупность эфферентных нейронов — «сегментарным аппаратом».

Важной особенностью последнего ***центрального эфферентного нейрона*** считают то, что его аксон выходит за пределы центральной нервной системы. У соматического (анимального) эфферентного нейрона аксон идет до рабочего органа (например, скелетной мышцы) без перерыва. В отличие от этого, вегетативная (автономная) иннервация рабочих структур (гладких мышц, экзокринных и эндокринных желез и др.) осуществляется посредством двухнейронного эфферентного пути (пре- и постганглионарного, т.е. с перерывом в вегетативном ганглии).

В зависимости от инициируемых физиологических процессов различают ***возбуждающие*** и ***тормозящие*** (***тормозные***) ***нейроны***. Характер инициируемого процесса зависит от медиатора, синтезируемого в нейроне, а также в ряде случаев — от типа молекулярного рецептора, с которым взаимодействует медиатор, и вторичного посредника, локализованного в постсинаптической области. Например, γ-аминомасляная кислота (ГАМК) и глицин во всех случаях инициируют тормозной процесс, а ацетилхолин в зависимости от типа молекулярного рецептора и вторичного посредника — либо возбуждение, либо торможение.

По химической природе нейромедиатора, выделяемого терминалями аксонов в синапсах, различают следующие виды нейронов: ***холинергические*** (синтезирующие и экскретирующие в синаптическую щель ацетилхолин), ***норадренергические*** (норадреналин), ***пуринергические*** (АТФ), ***серотонинергические*** (серотонин), ГАМК-эргические (ГАМК). В частности, нейромедиатор ацетилхолин выделяется аксонами двигательных нейронов передних рогов спинного мозга и иннервирует скелетные мышцы. Аксоны нейронов блуждающего нерва, также выделяющие нейромедиатор ацетилхолин, иннервируют холинорецепторы сердца, гладкомышечных клеток, желез желудка и кишечника и т.д. Нейромедиатор норадреналин, выделяемый аксонами постганглионарных нейронов симпатического отдела автономной (вегетативной) нервной системы, взаимодействует с адренорецепторами сердца, гладкомышечных клеток сосудов и органов брюшной полости.

По характеру электрической активности различают два типа нейронов: молчащие и спонтанно (фоново) активные.

Молчащие нейроны обычно не активны. Однако под влиянием стимулирующих воздействий могут генерировать потенциалы действия и, таким образом, формировать и передавать возбуждение.

Спонтанно-активные нейроны всегда имеют определенную фоновую активность даже без дополнительной их стимуляции. Эти нейроны бывают следующих основных видов спонтанной активности:

- тонической (непрерывно-аритмической), характеризуемой наличием интервалов между отдельными импульсами от 1 до 3 мс;
- пачечной — характеризуется наличием интервалов между пачками импульсов от 15 до 120 мс;
- смешанной (групповой)— отличается чередованием тонической и пачечной активности.

4.4. СИНАПС. ПОНЯТИЕ. КЛАССИФИКАЦИЯ

Синапс (от греч. *synapsis* — соединение, связь) — специализированное межклеточное морфофункциональное образование, ответственное за передачу сигнала между пресинаптическим окончанием аксона и мембраной постсинаптической (нервной, мышечной или железистой) клетки.

Термин «синапс» ввел в научную литературу английский физиолог Ч. Шеррингтон (Ch. Sherrington, Великобритания) в 1897 г. Он вместе с Э. Эдрианом (E. Adrian, Великобритания) в 1932 г. был удостоен Нобелевской премии за открытие роли рецепторов нервов и электрического механизма передачи возбуждения в синапсах.

Классифицируют синапсы по следующим основным критериям.

- По способу передачи возбуждения:
  - электрические;
  - химические.
- По эффекту действия на регулируемые структуры:
  - возбуждающие (глутаматергические, пуринергические и др.);
  - тормозные (глицин-, ГАМК-эргические и др.);
  - амбивалентные (ацетилхолин-, адренергические и др.).
- По виду выделяемого медиатора:
  - холинергические (ацетилхолин, действующий на Н (никотиночувствительные) и М (мускариночувствительные) рецепторы);
  - адренергические (норадреналин, действующий на α_1-, α_2-, β_1-, β_2-адренорецепторы);

- дофаминергические (дофамин, действующий на D_1- и D_2-дофаминорецепторы);
- серотонинергические (серотонин, действующий на 5-HT_1, 5-HT_2 и 5-TH_3-серотониновые рецепторы);
- гистаминергические (гистамин, действующий на H_1-, H_2-, и H_3-гистаминовые рецепторы);
- ГАМК-эргические (ГАМК, действующая на ГАМК-чувствительные рецепторы);
- глицинергические (глицин, действующий на глицинчувствительные рецепторы);
- глутаматергические (глутамат, действующий на глутаматчувствительные рецепторы);
- NMDA-эргические (N-метил-D-аспартат, действующий на NMDA-чувствительные рецепторы).

• По локализации синапсов в организме:
- центральные — расположены в разных структурах центральной нервной системы;
- периферические — локализуются вне структур центральной нервной системы).

• По виду взаимодействующих нервных и не нервных клеточно-тканевых структур:
- нервно-нервные;
- нервно-мышечные;
- нервно-железистые.

• По виду взаимодействующих структур нейронов:
- аксо-аксональные (синапсы между аксонами разных нейронов);
- аксосоматические (синапсы между терминалями аксона одного нейрона и телом другого);
- аксодендритные (синапсы между аксонами одного нейрона и дендритами другого);
- аксошипиковые (синапсы между терминалями аксона одного нейрона и шипиками сомы и дендритов другого);
- дендро-дендритные (синапсы между дендритами разных нейронов).

Передача информации в синапсах осуществляется либо электрическим путем (посредством электрического синапса), либо химическим (посредством химического синапса). Электрических синапсов у человека насчитывают около 1%, а химических — около 99%.

4.4.1. Строение и функции химических синапсов

Химические синапсы включают три составные части: пресинаптическую и постсинаптическую структуры и синаптическую щель (рис. 24).

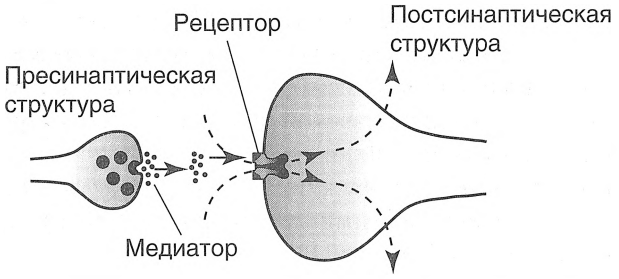

Рис. 24. Строение химического синапса (схема)

Пресинаптическая структура синапса представляет специализированную часть терминали отростка нейрона. В ней расположены синаптические пузырьки (синтезирующие, накапливающие и хранящие соответствующие нейромедиаторы, комедиаторы, ферменты ФАВ, ионы и др.) и митохондрии (синтезирующие макроэрги, главным образом АТФ).

Различные синаптические пузырьки содержат разные виды нейромедиаторов. В круглых светлых пузырьках синтезируются и находятся ацетилхолин, аспартат, глутамат. В овальных пузырьках — глицин. В мелких и крупных гранулярных пузырьках — норадреналин и разные нейропептиды.

При увеличении концентрации ионов Ca^{2+} в цитозоле нервной терминали происходит слияние синаптических пузырьков и плазмолеммы.

Порцию медиатора, сосредоточенную в одной везикуле (образуемой в соме нейрона и транспортируемой по аксону в пресинаптические нервные окончания), называют **квантом**. В нем содержатся тысячи молекул медиатора.

Часть мембраны пресинаптической структуры, обращенная к постсинаптической структуре клетки, на которой образован синапс, называется пресинаптической мембраной.

Следует отметить, что активные зоны в пресинаптической мембране (содержащие большое количество нейромедиаторов) расположены напротив скоплений соответствующих рецепторов в постсинаптической (субсинаптической) мембране. Такое расположение способствует уско-

рению передачи сигнала, обусловленного более быстрой диффузией нейромедиатора в синаптической щели.

Пресинаптическая мембрана (плазмолемма) содержит потенциал-зависимые Ca^{2+}-каналы. При деполяризации этой мембраны данные каналы открываются, и через них ионы Ca^{2+} поступают в пресинаптическую структуру отростка. Это запускает в его активных зонах (участки утолщения пресинаптической мембраны) экзоцитоз нейромедиатора. Ключевую роль Ca^{2+} в синаптической передаче медиатора установили в 60-е годы XX в. Б. Катц (B. Katz) и др.

Синаптическая щель — промежуток между контактирующими клетками (пре- и постсинаптическими мембранами синапса), размер которого обычно превышает 20 нм.

Гипотеза о химической синаптической передаче возбуждения с нерва на мышцу высказана отечественным ученым А.Ф. Самойловым еще в 1924 г. Экспериментальное подтверждение этому получено на сердце О. Леви (O. Loewi, Австрия) и Г. Дейлом (H. Dale, Великобритания), за что они в 1936 г. были удостоены Нобелевской премии. Огромный вклад в понимание функционирования синапсов внес Дж. Экклс (1966).

Согласно представлениям этих ученых и их последователей, выделенные пресинаптической мембраной низкомолекулярные молекулы медиатора (норадреналин, ацетилхолин и др.) довольно быстро диффундируют через синаптическую щель и поступают к рецепторам постсинаптической (субсинаптической) мембраны и специфически с ними связываются. За открытие роли норадреналина в синаптической передаче возбуждений Б. Катц (B. Katz, Великобритания), У. фон Эйлер (U. von Euler, Швеция) и Дж. Аксельрод (J. Axelrod, США) в 1970 г. удостоены Нобелевской премии.

Субсинаптическая мембрана — составная часть постсинаптической мембраны постсинаптической структуры, но существенно отличается от последней.

Особенности субсинаптической мембраны:

- не содержит потенциал-зависимых ионных каналов;
- имеет потенциал-независимые химиочувствительные каналы, открывающиеся под действием медиатора;
- сенсором медиатора в ней служат рецепторы в виде гликопротеидных комплексов, причем рецепторы постоянно циклически обновляются благодаря процессам эндо- и экзоцитоза.

В субсинаптической мембране различают два основных вида рецепторов: ионотропные и метаботропные.

Ионотропные рецепторы образованы крупными белками, состоящими, как правило, из пяти субъединиц. Молекулярная масса всего рецепторного белкового комплекса колеблется от 200 до 350 кДа. Данные рецепторы пронизывают всю субсинаптическую мембрану насквозь и образуют вместе с ионными каналами единую молекулярную структуру.

Метаботропные рецепторы, в отличие от этого, не являются крупными белками и не образуют ионные каналы. Данные рецепторы связываются с медиатором, после чего передают сигнал на G-белок, через который активируют белок-эффектор, катализирующий образование вторичного мессенджера. Последний передает информацию на ионный канал, находящийся в субсинаптической мембране, но пространственно отделенный от рецептора.

Еще одной особенностью субсинаптической мембраны считают *присутствие в ней ферментов*, расщепляющих как комплекс медиатора с мембранным рецептором, так и сам медиатор. В частности, разрушение молекулы ацетилхолина осуществляется ферментом ацетилхолинэстеразой, что сопровождается образованием холина и уксусной кислоты. Молекулы же холина захватываются как пресинаптическим нервным окончанием, так и глиальными клетками для того, чтобы включить его в синтез новых молекул ацетилхолина.

Следует подчеркнуть, что разрушение медиатора отмечают во всех синапсах (адренергических, глутаматергических и др.), но оно явно преобладает в холинергических. В адренергических синапсах неиспользованный и нереабсорбировавшийся в пресинаптическую мембрану медиатор норадреналин подвергается процессу дезаминирования (с помощью фермента моноаминоксидазы). В глутаматергических синапсах глутамат подвергается процессу декарбоксилирования.

Можно заключить, что часть медиаторов, не связавшихся с рецепторами, не возвратившихся с помощью трансмембранных переносчиков в пресинаптические везикулы, захватываются глиальными клетками (главным образом, астроцитами), которые занимают важное место в кругообороте неиспользованных молекул медиатора.

Необходимо подчеркнуть, что все синапсы с химической передачей информации подразделяют на два типа: возбуждающие и тормозные.

В *возбуждающих химических синапсах* медиатор способствует к развитию процесса *деполяризации постсинаптической мембраны*.

В *тормозных химических синапсах* медиатор вызывает развитие процесса *реполяризации или гиперполяризации постсинаптической мембраны*.

В возбуждающих синапсах деполяризация постсинаптической мембраны сопровождается не развитием потенциала действия, а возникновением возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП). Последний формируется в результате входящего тока ионов Na^+ через потенциал-независимые натриевые каналы. ВПСП в постсинаптической мембране распространяется с декрементом (уменьшением) на соседние с ней возбудимые участки и деполяризует их. При достижении критического мембранного потенциала возникает потенциал действия, который распространяется по аксолемме до следующего нейрона.

В тормозных синапсах на постсинаптической мембране возникает не ВПСП, а тормозной постсинаптический потенциал (ТПСП), основу которого составляет процесс ре- или гиперполяризации постсинаптической мембраны. Гиперполяризационный сдвиг мембранного потенциала распространяется с декрементом на соседние участки постсинаптической мембраны и понижает их возбудимость. В связи с этим для возбуждения гиперполяризованной мембраны требуется нанести более сильный стимул (раздражитель), чем при обычной (исходной) ее поляризации.

Следует отметить, что молекулярные рецепторы субсинаптической мембраны определенной клетки при взаимодействии с конкретным медиатором всегда способствуют возникновению однозначного эффекта — либо деполяризации (возбуждение), либо гиперполяризации (торможение). Например, ацетилхолин возбуждает скелетные мышцы, органы пищеварительного тракта, но тормозит деятельность миокарда и гладкомышечных клеток кровеносных сосудов.

Основные закономерности передачи информации в химических синапсах:

- одностороннее проведение возбуждения;
- выраженная синаптическая задержка проведения медиатора через синапс;
- градуальность передачи химического сигнала;
- низкая лабильность и высокая утомляемость химического синапса;
- высокая чувствительность химического синапса к гипоксии и метаболотропным ядам;

- облегчение синаптической передачи медиатора в химическом синапсе после предварительной его умеренной стимуляции (эффект фасилитации);
- развитие истощения химического синапса при длительной и чрезмерной его стимуляции.

4.4.2. Строение и функции электрических синапсов

Электрические синапсы включают следующие три составные части: пресинаптическую структуру, щелевой контакт, постсинаптическую структуру (рис. 25).

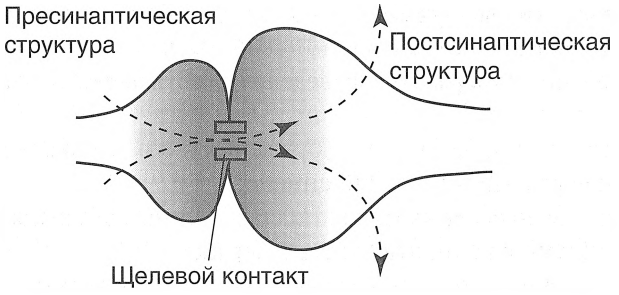

Рис. 25. Строение электрического синапса (схема)

Передача возбуждения в электрических синапсах возможна только при малом расстоянии (менее 20–10 нм, чаще 4–2 нм) между взаимодействующими клеточными структурами. Только в этом случае манифестируют кабельные свойства синапса, допускающие переход возбуждения в виде локальных токов с одной возбудимой клетки на другую. Этому способствует наличие очень узких щелевидных контактов (чаще в 10–2 нм) между пре- и постсинаптическими структурами (мембранами) взаимодействующих клеток. Поверхность этих участков контактов взаимодействующих клеток, именуемых *нексусами*, очень мала (она составляет около 1–3%). Доказано, что электрическое сопротивление нексусов регулируется посредством изменения содержания в цитоплазме ионов Ca^{2+} и H^{+}. В частности, установлено, что их электросопротивление возрастает при повышении содержания Ca^{2+} и снижении pH. Последнее определяют при ишемии и гипоксии.

Следует подчеркнуть, что не только площадь, но и электрическое сопротивление нексусов также очень мало. Это обеспечивает высокую

скорость передачи возбуждения в электрическом синапсе. Синаптическая задержка возбуждения в данном (в сравнении с химическим) синапсе в 2–3 раза короче и составляет менее 0,2–0,1 мс.

Важно отметить, что в электрических синапсах передача потенциала действия происходит с декрементом (с уменьшением его амплитуды), т.е. она менее надежная, чем передача сигнала в химическом синапсе (с помощью медиатора). Более того, эта передача и менее селективная (так как на нее отвечают многие нервные структуры), в то время как в химических синапсах медиаторы передают сигналы селективно только чувствительным к ним рецепторам. Отличие электрического синапса от химического заключается также в том, что в первом возможно двустороннее проведение возбуждения, а во втором — только одностороннее (т.е. для него характерно вентильное свойство).

Основные закономерности проведения возбуждения в электрических синапсах:

- двустороннее проведение возбуждения и его высокая скорость передачи через электрический синапс;
- передача возбуждения (потенциала действия) без декремента;
- незначительная синаптическая задержка;
- высокая лабильность и низкая утомляемость электрического синапса;
- замедление синаптической передачи возбуждения, при избытке ионов Ca^{2+} и ионов H^{+} в цитоплазме;
- менее высокая, по сравнению с химическим синапсом, чувствительность электрического синапса к гипоксии и нейротропным ядам;
- более позднее развитие истощения электрического синапса, по сравнению с химическим, при длительной и чрезмерной его стимуляции.

4.4.3. Механизмы возникновения мембранного потенциала

Электрическую разность потенциалов между внешней и внутренней поверхностью мембраны клетки в состоянии ее покоя (бездеятельности) называют **мембранным потенциалом, потенциалом покоя** или **мембранным потенциалом покоя**.

Величина мембранного потенциала обусловлена устойчивой трансмембранной ионной асимметрией — разностью концентраций газообразных ионов натрия (Na^{+}), калия (K^{+}), кальция (Ca^{2+}) и хлора (Cl^{-}) внутри клетки и во внеклеточной жидкости.

Мембранный потенциал генерируется как невозбудимыми мембранами, в которых находятся только потенциал-независимые ионные каналы, так и возбудимыми. В последних, кроме потенциал-независимых ионных каналов, находятся также потенциал-зависимые ионные каналы.

К. Маттеучи (K. Matteuci, Италия) в 1840 г. получил первое доказательство электрической природы нервного импульса. Хотя существование так называемого животного электричества доказал и отразил еще в 1771 г. в «Трактате о силах электричества при мышечном движении» ученый Л. Гальвани (L. Galvani, Италия).

В 1848 г. Э. Дюбуа-Реймон (E. Dubois-Reymond, Германия) разработал методы как раздражения живых тканей (используя для этого индукционную катушку), так и регистрации их ответов (с помощью гальванометра). Он доказал существование в живых тканях потенциала покоя и потенциала действия.

Отечественный ученый В.Ю. Чаговец в 1896 г. предложил первую ионную теорию биоэлектрических явлений в живых тканях.

Физиологами различных стран Европы доказано, что характерная для мембранного потенциала возбудимых тканей устойчивая трансмембранная ионная асимметрия определена следующими механизмами.

- Различная проницаемость клеточных мембран для ионов (наиболее высокой проницаемостью для K^+, более низкой — для Na^+, Cl^- и особенно низкой — для двух-, трех- и больших валентностей анионов). Во внутриклеточной жидкости ионов K^+ в 30–50 раз больше, ионов Na^+ — в 8–10 раз, а ионов Cl^- — в 30–50 раз меньше, чем во внеклеточной жидкости. В этой связи клеточная мембрана поляризуется — ее наружная поверхность заряжается положительно (+), а внутренняя — отрицательно (–).
- Работа трансмембранных насосов (особенно натриево-калиевого насоса, который обеспечивает выведение из клетки 3 ионов Na^+ на 2 иона K^+, поступающих в клетку).
- Наличие силы электростатического взаимодействия — данный механизм также способствует устойчивому поддержанию различных электростатических зарядов (плюсов и минусов) на обеих (наружной и внутренней) поверхностях мембраны клетки.

Величина мембранного потенциала определена, главным образом, переносом (выходом из клетки) через клеточную мембрану ионов K^+, частично — ионов Na^+ и Cl^-. В этой связи мембранный потенциал именуют калийзависимым.

4.4.4. Отличия местного (локального) ответа (мембранного потенциала) и распространяемого возбуждения (потенциала действия)

В ответ на действие подпорогового раздражителя (менее 50% величины порога) возникает местное или локальное (нераспространяемое или распространяемое локально лишь на 1–4 мм) возбуждение. Последнее, по сравнению с состоянием покоя, характеризуется повышением обмена веществ, температуры, уменьшением величины мембранного потенциала (развитием местной деполяризации), а также изменением других физико-химических и физиологических параметров в локально возбужденном участке исследуемой структуры.

Основные свойства локального ответа:

- почти не распространяется от места возникновения;
- градуален по амплитуде (т.е. амплитуда зависит от силы и частоты раздражения);
- способен к суммации (как пространственной, так и временной);
- более продолжительный по времени, чем потенциал действия;
- увеличивает возбудимость живой ткани. При действии порогового и надпорогового раздражителя в возбудимой ткани формируется распространяемое возбуждение — потенциал действия.

Группой физиологов Дж. Экклс (J. Eccles, Австралия), А. Ходжкин и А. Хаксли (*A. Hodgkin* и *A. Huxley*, Великобритания) доказано, что в передаче возбуждения по нервному волокну важную роль играют ионные механизмы. За это открытие в 1963 г. ученые удостоены Нобелевской премии.

Наш соотечественник Н.Е. Введенский еще в 1883 г. доказал колебательную природу возбуждения в нерве и ввел понятие «лабильность возбудимой ткани».

Потенциал действия — комплекс быстрых колебаний (изменений) мембранного потенциала, возникающих в период возбуждения возбудимых тканей. Потенциал действия возникает и распространяется по возбудимой ткани только при достижении критического уровня деполяризации. При одиночном цикле возбуждения в возбудимой ткани выделяют следующие его фазы:

- начальная (слабая) деполяризация;
- быстрая деполяризация;
- инверсия (перезарядка мембраны);
- реверсия (возврат к нулевому значению мембранного потенциала);

- быстрая реполяризация;
- медленная реполяризация;
- гиперполяризация (рис. 26).

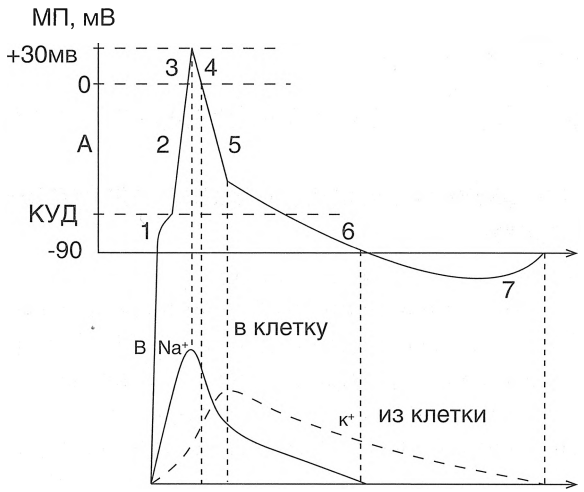

Рис. 26. Динамика развития потенциала действия нервного волокна и основные ионные токи Na^+ и K^+ через мембрану: А — динамика развития; В — ионные токи; 1 — начальная (слабая) деполяризация; 2 — быстрая деполяризация; 3 — инверсия (перезарядка); 4 — реверсия (возврат к «0»); 5 — быстрая реполяризация; 6 — медленная реполяризация; 7 — гиперполяризация

Фазы 2–5 составляют пик потенциала действия.

Длительность потенциала действия колеблется от 0,5 до 50 мс. Фаза реполяризации значительно продолжительнее фазы деполяризации. Длительность пика потенциала действия, включающего процесс деполяризации (фазы 2 и 3), а также процесс реполяризации (фазы 4 и 5), составляет 0,5–2 мс. Основное время (10–50 мс) составляют следовые потенциалы (фазы 6 и 7).

Потенциал действия приводит к развитию тех или иных специфических реакций (нервных импульсаций, мышечного сокращения, железистой секреции).

Основные свойства распространяемого возбуждения (потенциала действия):

- распространяется от места возникновения по всей возбудимой ткани без изменения амплитуды;

- подчиняется закону «все или ничего» (т.е. потенциал действия возникает с одинаковой амплитудой на пороговый и надпороговый раздражитель) либо не возникает совсем при действии подпорогового раздражителя, когда не достигается критического уровня деполяризации;
- не способен к суммации;
- менее длителен, чем локальный ответ;
- снижает возбудимость возбудимой ткани.

4.4.5. Основные закономерности проведения возбуждения по нервным волокнам

К ним, в частности, относят следующие.

- Бездекрементное проведение возбуждения по нервному волокну.

На самом деле бездекрементное движение (распространение) потенциала действия по возбудимой мембране служит результатом взаимодействия двух процессов: декрементного проведения предыдущего и генерации нового потенциала действия (этот процесс называют ретрансляцией).

Первый процесс протекает на много порядков быстрее, чем второй. В связи с этим скорость проведения возбуждения по нервному волокну тем выше, чем реже приходится ретранслировать потенциал действия, а это, в свою очередь, зависит от его декремента вдоль мембраны.

Для описания распространения возбуждения по возбудимым тканям (нервной, мышечной и железистой) в электрофизиологии была использована теория локальных токов, сформулированная Л. Германном в 1879 г.

Согласно этой теории, между участками (возбужденным и невозбужденным) нервного волокна течет электрический ток (от плюса к минусу). Поскольку внутренняя поверхность мембраны возбужденного участка (относительно невозбужденного) заряжена положительным потенциалом, между ними регистрируют разность потенциалов, т.е. возникает местный (локальный) ток, который распространяется на незначительное расстояние от возбужденного участка.

На рис. 27 представлена схема бездекрементного распространения возбуждения (потенциала действия) по возбудимым мембранам безмякотного (а) и мякотного (б) нервных волокон.

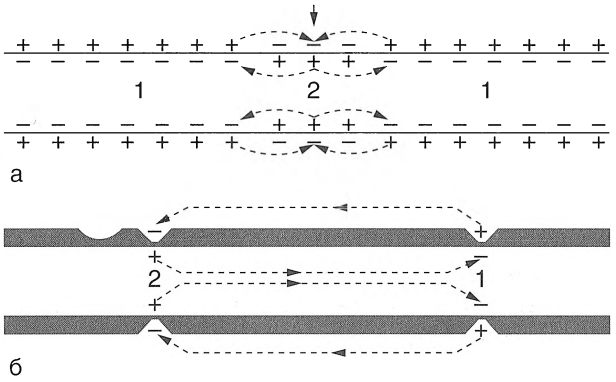

Рис. 27. Механизм бездекрементного распространения возбуждения по возбудимым мембранам нервных волокон (схема): а — безмякотного; б — мякотного. Участки мембран нервных волокон: 1 — невозбужденные; 2 — возбужденные. Стрелки — движение локальных токов

Согласно теории локальных токов Л. Германна (1879), ретрансляция потенциала действия происходит гораздо медленнее, чем течет электрический ток по мембране нервного волокна.

Именно поэтому скорость распространения возбуждения тем выше, чем больше расстояние от места возникновения предыдущего потенциала действия, на котором локальный ток способен возбудить последующий участок возбудимой мембраны нервного волокна.

Доказано, что скорость проведения возбуждения по нервным, а также мышечным волокнам тем выше, чем меньше электрическое сопротивление цитоплазмы волокна (*Ri*) и электрическая емкость его клеточной мембраны (*Cm*).

В процессе эволюции возник другой путь повышения скорости передачи нервной импульсации — уменьшение емкости аксолеммы. В связи с этим появились мякотные или миелиновые нервные волокна, покрытые миелиновой оболочкой.

Данная оболочка в периферических нервных волокнах образуется в результате наматывания на аксон окружающих его шванновских клеток, а в центральной нервной системе — в результате наматывания на него олигодендроглиоцитов. Миелиновая оболочка включает от нескольких десятков до двух сотен тесно контактирующих друг с другом и аксолеммой различных клеточных мембран. Несмотря на сравнительно небольшую толщину (единицы микрометров) миелиновой

оболочки, но благодаря особенностям строения миелина (служащего прекрасным электроизолятором), емкость мембраны миелинового аксона примерно в 200 раз меньше емкости аксолеммы безмякотного волокна.

В мякотных нервных волокнах (аксонах) генерация потенциала действия сосредоточена только в местах отсутствия миелина, именуемых перехватами Ранвье или активными узлами. Расстояние между перехватами Ранвье у теплокровных организмов обычно составляет около 1 мм, но зависит от диаметра (*d*) аксона. Сами перехваты Ранвье составляют примерно 0,02% общей длины нервного волокна, а их площадь — около 20 мкм^2. Локальные токи, достаточные для регенерации потенциала действия, протекают либо между соседними, либо через 2–3 последовательными перехватами Ранвье. Это обеспечивает высокую скорость проведения нервного импульса между соседними перехватами Ранвье (10^8 м/с$^{-1}$) и в целом на протяжении всего мякотного волокна (до 140 м/с$^{-1}$).

Гипотезу сальтаторного (скачкообразного) распространения возбуждения между перехватами Ранвье предложил в 1899 г. Б.Ф. Веригo — ученик И.М. Сеченова. При сальтаторном проведении первых импульсов потребление кислорода примерно в 200 раз меньше (т.е. расходуется значительно меньше энергии), чем при непрерывном их распространении по безмякотным аксонам.

- Зависимость скорости проведения возбуждения от диаметра нервного волокна

Такую зависимость установили ученые из США Дж. Эрлангер (J. Erlanger) и Х. Гассер (H. Gasser) в 1937 г., а в 1944 г. это открытие удостоено Нобелевской премии.

В настоящее время считают доказанным следующее.

Aα-нервные волокна (моторные волокна, иннервирующие скелетные мышцы, и афферентные, идущие от проприоцепторов), диаметр которых колеблется от 12 до 22 мкм, проводят возбуждение со скоростью 70–120 и даже 140 м/с.

Aβ-нервные волокна (афферентные волокна от тактильных рецепторов) диаметром 8–12 мкм проводят нервные импульсы со скоростью 40–70 м/с.

Aγ-нервные волокна (эфферентные волокна, иннервирующие мышечные веретена и афферентные волокна, направляющиеся от тактильных и барорецепторов), диаметр которых составляет 4–8 мкм, передают возбуждение со скоростью 15–40 м/с.

Aσ-нервные волокна (афферентные волокна, несущие нервные импульсы от термо-, баро- и ноци- (болевых) рецепторов), диаметр которых колеблется от 1 до 4 мкм, проводят возбуждение со скоростью 5–15 м/с.

B-нервные волокна (предузловые вегетативные волокна), диаметром 1–3,5 мкм, передают нервные импульсы со скоростью 3–18 м/с.

C-нервные волокна (постузловые вегетативные волокна и афферентные волокна, идущие от термо-, баро- и болевых рецепторов), диаметром 0,5–2,0 мкм, проводят возбуждение со скоростью 0,5–3,0 м/с.

- Зависимость скорости проведения возбуждения от крутизны переднего фронта потенциалов действия

Такая зависимость выражается отношением максимальной амплитуды потенциала действия ко времени ее достижения (от начала развития деполяризации до ее завершения). Эта характеристика и составляет понятие «крутизна переднего фронта».

- Двустороннее проведение возбуждения по нервному волокну

При действии порогового или надпорогового раздражителя на любой участок нервного волокна (или целого нерва) генерируемые в нем потенциалы действия распространяются в его обе стороны с одинаковой скоростью.

- Изолированное проведение возбуждения по нервному волокну в составе нерва и белого вещества мозга

Обычно возбуждение по нервным волокнам, идущим в составе нерва, или по проводящим путям, идущим в составе белого вещества мозга, проводится изолированно. Это обусловлено наличием у данных волокон миелиновой оболочки, имеющей (в силу особенностей строения) высокое электрическое сопротивление (от 500 до 800 Мом/см).

Однако в некоторых нервах (например, обонятельном) волокна могут быть расположены таким образом, что перехваты Ранвье соседних аксонов совпадают (т.е. накладываются друг на друга). Подобные контакты нервных волокон именуют *эфапсами*. В этой связи возбуждение проводится не изолированно по каждому нервному волокну, а генерализованно (сразу по нескольким волокнам в составе нерва), что повышает надежность передачи сигналов по нерву.

Раздельное существование чувствительных и двигательных нервов доказал в 1882 г. физиолог Ф. Мажанди (F. Magendie, Франция).

При незначительной демиелинизации нервных волокон, идущих в составе нерва, или проводящего пути в центральной нервной системе происходит излишне сильная генерализация возбуждения. В то время

как при выраженной демиелинизации нервных волокон, характерной, например, для болезни Альцгеймера, отмечают значительное снижение проведения возбуждения вплоть до его полного прекращения.

• Относительная неутомляемость нервных волокон

Общеизвестно, что при длительном повышении рефлекторной деятельности в обеспечивающих ее рефлекторных дугах развивается утомление, предупреждающее (защищающее) их от развития истощения.

Доказано, что формирование утомления в рефлекторных дугах, приводящее к прекращению рефлекторной деятельности, обусловлено угнетением проведения возбуждения не по нервным волокнам, а через синапсы. Еще Н.Е. Введенский (1901) показал, что даже после прекращения рефлекторной деятельности нервные волокна еще длительное время сохраняют способность проводить возбуждение. Это свойство нервных волокон автор охарактеризовал короткой фразой «нерв неутомляем».

4.5. НЕЙРОГЛИЯ. МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА. ОСНОВНЫЕ КЛЕТКИ НЕЙРОГЛИИ И ИХ КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Термин **нейроглия** (от греч. *neuron* — нейрон и glia — клей) введен в научную литературу в 1856 г. выдающимся немецким патологом Р. Вирховым (R. Virchow) и дословно переводится как «нервный клей». Клетки нейроглии (глиоциты) и нервные (нейроны), связанные друг с другом генетически, морфологически и функционально, — основные группы клеток, составляющие сложно организованную и жизненно важную центральную нервную систему (головной и спинной мозг). Глиальные клетки составляют примерно 40–50% объема мозга. Только в головном мозгу насчитывают около 140×10^9 глиальных клеток, которые заполняют все пространства между нейронами и капиллярами мозга (рис. 28).

Глиальные клетки составляют три основных вида глии: эпендимная, макро- и микроглия.

Клетки эпендимной глии представлены таницитами (составляющими радиальную глию) и эпителиоидными глиальными клетками.

Клетки макроглии — достаточно крупные клетки, которые состоят из астроцитов (волокнистых и протоплазматических) и олигодендроцитов (рис. 29а–в).

Микроглия включает клетки небольшого размера, различные по форме и имеющие многочисленные ветвящиеся отростки (см. рис. 29г).

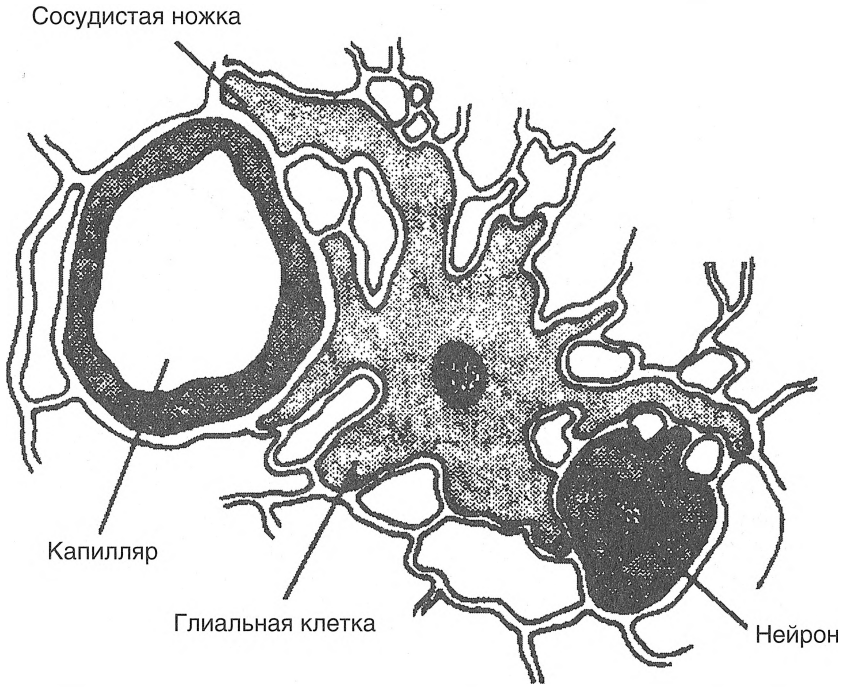

Рис. 28. Расположение глиальной клетки

Клетки эпендимной глии (от греч. *ependyma* — верхняя одежда) в процессе онтогенеза выполняют важную опорную функцию, имеют призматическую или кубическую форму. Располагаются в один ряд и выстилают подобно эпителию полость спинномозгового канала и желудочков головного мозга. Отростки эпителиоцитов, соединяясь между собой, образуют наружную пограничную мембрану, которая ограничивает полость нервной трубки. Представлены таницитами и эпителиоидными клетками.

Таницыты — клетки, имеющие длинный вытянутый, содержащий крупные гранулы отросток, который поступает в различные структуры

мозга и обычно заканчивается на кровеносном сосуде. Считают, что в онтогенезе отростки таницитов служат проводящими путями для миграции нейробластов. Таницить, в отличие от эпителиоидных эпендимных глиальных клеток, почти не имеют ресничек.

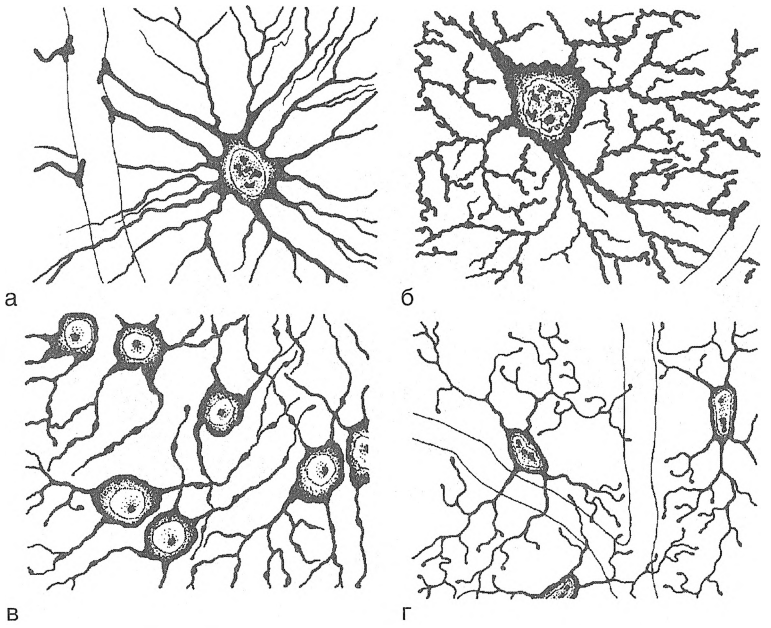

Рис. 29. Строение клеток (схема): а–в — макроглия; г — микроглия

Эпителиоидные эпендимные глиальные клетки имеют кубическую форму, у них хорошо развиты реснички, в цитоплазме имеются многочисленные пузырьки. Эти клетки в виде эпителиоидного пласта выстилают центральный спинномозговой канал и желудочки мозга. Они формируют различные межклеточные (промежуточные, плотные и щелевые) контакты, а также участвуют в образовании гематоэнцефалического барьера.

Клетки макроглии, как и нейроны, формируются из эктодермы. Они включают, главным образом, астроциты и олигодендроглиоциты (олигодендроциты).

Астроциты — звездчатые крупные глиальные клетки, размер которых колеблется от 7 до 25 мкм. От тел этих клеток отходят в разных направлениях и оплетают клетки эпендимной глии нейроны и крове-

носные сосуды. Концевые ножки отростков астроцитов обычно образуют расширения. Они выполняют в основном опорную и трофическую функцию.

Астроциты бывают двух основных типов: волокнистые и протоплазматические. *Волокнистые астроциты* — клетки, которые имеют длинные, слабо ветвящиеся или совсем не ветвящиеся отростки и локализуются преимущественно в белом веществе мозга. *Протоплазматические астроциты* — клетки, имеющие многочисленные короткие и интенсивно ветвящиеся отростки и локализуемые преимущественно в сером веществе мозга.

Показано, что маркером астроцитов служит фибриллярный кислый белок промежуточных филаментов. Установлено также, что эти клетки имеют β-адренорецепторы, рецепторы различных медиаторов и др.

Клетки астроглии в процессе онтогенеза обладают различными функциями.

Так, в процессе гистогенеза они служат проводящими путями для миграции недифференцированных нейронов в коре мозжечка, врастания аксонов в зрительный нерв и т.д.

Важную роль астроциты играют в транспорте питательных и регуляторных веществ, а также метаболитов из капилляров в структуры центральной нервной системы и обратно. Это обеспечено тем, что множественные астроцитарные ножки почти полностью покрывают капилляры мозга, тем самым образуя гематоэнцефалический барьер.

Астроциты участвуют в регуляции химического состава межклеточной жидкости центральной нервной системы, в частности в метаболизме тормозного (ГАМК) и возбуждающего (глютаминовой кислоты) нейромедиатора.

Установлено, что эти клетки обеспечивают изоляцию рецептивных поверхностей нейронов.

Показано, что астроциты синтезируют ряд ФАВ, инициирующих и ускоряющих удлинение (рост) отростков нейронов, в частности фактор роста нервов (NGF), компоненты межклеточного матрикса — ламинин и фибронектин.

Клетки астроглии участвуют в регуляции следующих жизненно важных процессов: в фагоцитозе (служат макрофагами), экспрессии антигенпрезентирующих клеток, замещении погибших нейронов и т.д.

Олигодендроглиоциты (***олигодендроциты***) — клетки макроглии, тела которых имеют округлую форму и меньший, чем у астроцитов, размер. Они отличаются высокой плотностью органелл. Олигодендроциты от-

носят к миелинобразующим клеткам. От тел этих клеток отходят более тонкие (чем от астроцитов) отростки, которые контактируют телами нейронов, а также их аксонами, окружая последние пластиной миелина (см. рис. 29в, 30). *Миелин* — компактная липидно-белковая мембранная структура, которая спирально закручена вокруг аксонов. Липиды составляют 70% массы миелина. Другой важной составной частью служат белки: P_0, P_{22}, основной (щелочной), протеолипидный и др. Каждый олигодендроглиоцит с помощью своих уплощенных отростков миелинизирует несколько аксонов.

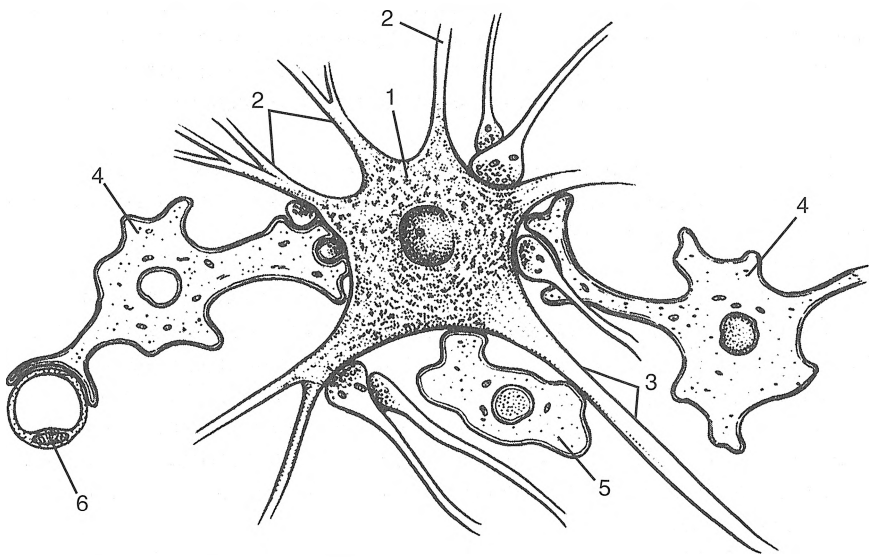

Рис. 30. Олигодендроциты, контактирующие с нейроном: 1 — тело нейрона; 2 — дендриты; 3 — аксон; 4 — астроцит; 5 — олигодендроцит; 6 — капилляр

В *сером веществе мозга* олигодендроглиоциты находятся в непосредственном контакте с телами (перикарионами) и их отростками. В *белом веществе мозга* эти клетки располагаются рядами между нервными волокнами и придают ему характерный белый цвет.

Клетки микроглии — многочисленные клетки центральной нервной системы, тела которых имеют малые размеры, неправильную (чаще овальную) форму, округлое ядро, содержащее крупные глыбки хроматина (см. рис. 29г). В этих клетках определяют также большое количество

лизосом, гранул липофусцина и плотных пластинчатых телец. Микроглиальные клетки служат микрофагоцитами. В ответ на различные повреждения структур центральной нервной системы клетки микроглии быстро пролиферируют и активизируются. Митогенами для них служат M-CSF и GM-CSF.

В **периферической нервной системе** функцию олигодендроглиоцитов выполняют ***шванновские клетки***. Последние имеют большое значение в формировании как безмиелиновых, так и особенно миелиновых нервных волокон.

Безмиелиновое волокно состоит из осевого цилиндра, окруженного шванновской клеткой (рис. 31а). При погружении осевого цилиндра аксона в шванновскую клетку образуются сдвоенные мембраны последней, которые смыкаются друг с другом. Это место смыкания именуют мезаксоном (см. рис. 31а). Каждая шванновская клетка обычно окружает не один, а несколько осевых цилиндров.

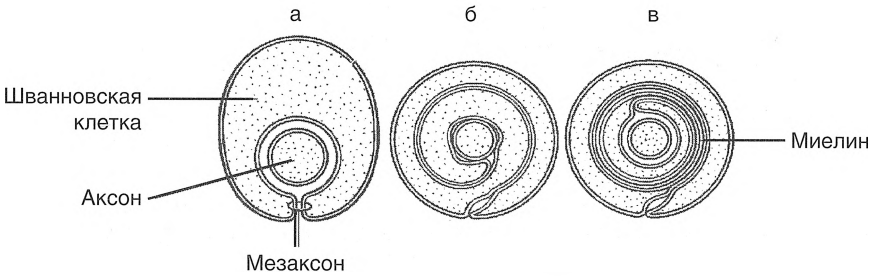

Рис. 31. Образование миелинового нервного волокна (схема). Спиральное наслаивание на аксон мембраны шванновской клетки, между оболочками которой содержится миелин (а—в)

Миелиновое волокно образуется по мере удлинения мезаксона и спирального наслаивания мембран шванновской клетки на осевой цилиндр (см. рис. 31б, в). Постепенно увеличивается синтез миелина шванновской клеткой. Каждая шванновская клетка миелинизирует небольшой сегмент только одного аксона. Причем миелин периферических нервных волокон, в отличие от миелина олигодендроцитов центральной нервной системы, содержит больше липидов и меньше белков, особенно P_0, P_1, P_2. Снаружи от миелина — тонкий слой цитоплазмы шван-

новской клетки и ее ядро. Важно отметить, что маркером шванновских клеток служит белок S100в.

В миелиновых волокнах между соседними шванновскими клетками образуются щелевые контакты — так называемые узловые перехваты, или перехваты Ранвье (рис. 32). В каждом таком перехвате аксолемма осевого цилиндра не покрыта миелиновой оболочкой. Именно через эти перехваты и осуществляется скачкообразная быстрая передача нервного импульса (описанная выше, в разделе 4.3.5).

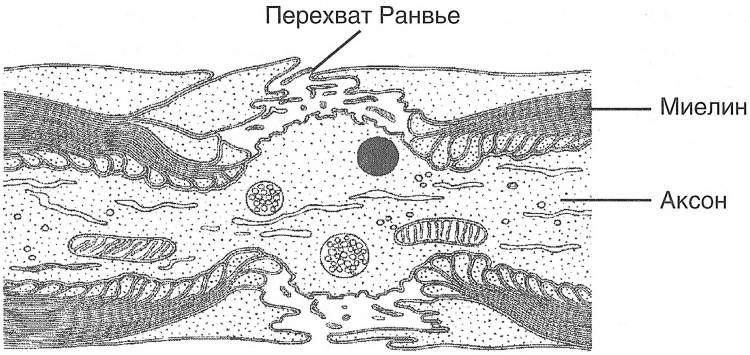

Рис. 32. Продольный срез миелинового волокна в области перехвата Ранвье (схема). В перехвате аксолемма осевого цилиндра аксона не покрыта миелиновой оболочкой

Кроме шванновских клеток в периферической нервной системе (в частности, в ганглиях) имеются вспомогательные клетки, окружающие нейроны.

Следует подчеркнуть, что глиальные клетки **не обладают возбудимостью**. Они не генерируют потенциалы действия.

Их потенциалы покоя (мембранный потенциал) колеблются от –70 до –90 мВ, что зависит от химического состава интерстиция. Мембранный потенциал глиальных клеток распространяется с декрементом (электротонически), чему способствуют щелевые контакты между этими клетками.

Важно отметить другое свойство нейроглиальных клеток — *способность к пульсации* (ритмическому чередованию сжатия и расслабления). Показано, что период сжатия глиоцитов равен в среднем 90 с (1,5 мин), а их период расслабления — 240 с (4 мин). Установлено, что ритмиче-

ские изменения объема глиальных клеток способствуют проталкиванию цитоплазмы окружаемых ими нейронов, а значит, обеспечивают как аксональный, так и дендритный транспорт жидкости и различных питательных, энергетических и регуляторных веществ.

Пульсации нейроглии ответственны также за перемещение интерстициальной жидкости в нервной ткани центральной нервной системы, а значит, играют важную роль в предупреждении отека мозга.

Установлено, что **глиальные клетки заполняют все пространство между нейронами и капиллярами**.

На основании всего сказанного выше можно сделать заключение, что *глиоциты выполняют следующие многообразные жизненно важные функции*:

- обеспечивают (в процессе гистогенеза) миграцию недифференцированных нейронов и врастание аксонов в нервы;
- транспортируют питательные и регуляторные вещества, а также метаболиты между капиллярами и структурами нервной ткани;
- участвуют в формировании гематогистиоцитарного и гематоэнцефалического барьера;
- изолируют рецептивные поверхности нейронов;
- участвуют в обеспечении процессов пролиферации и замещения погибших нейронов;
- синтезируют и секретируют ФАВ, способствующие росту (удлинению) аксонов и дендритов, в частности— NGF, компоненты межклеточного матрикса ламинин, фибронектин и др.;
- участвуют в фагоцитозе инородных тел, микробов, токсинов, постаревших и погибших клеточных и межклеточных структур центральной и периферической нервной системы;
- участвуют в экспрессии антигенов главного комплекса гистосовместимости (MHC II класса);
- обеспечивают трофические функции различных (центральных и периферических) нервных образований;
- регулируют химический состав межклеточной жидкости;
- участвуют в метаболизме глютаминовой кислоты и ГАМК (соответственно возбуждающим и тормозным медиаторам центральной нервной системы) и др.;
- в отличие от нейронов, клетки нейроглии не генерируют и не проводят потенциалов действия;
- обеспечивают опору для нейронов;
- осуществляют секрецию (особенно в эпифизе, гипоталамусе и гипофизе головного мозга) и т.д.

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Дайте определение понятия «нервная ткань».
2. Каково значение нервной ткани для организма?
3. Каковы структурная организация и функциональные свойства нервной ткани?
4. Каким образом происходит развитие нервной ткани у человека?
5. Охарактеризуйте строение нервной трубки.
6. Перечислите основные процессы морфогенеза структур нервной системы.
7. Охарактеризуйте нейрон как структурно-функциональную клеточную единицу нервной ткани.
8. Назовите и охарактеризуйте основные составные части нейрона.
9. Дайте классификацию нейронов, исходя из различных критериев.
10. Охарактеризуйте синапс как специализированное образование, обеспечивающее межклеточное взаимодействие.
11. Дайте классификацию синапсов.
12. Каково строение химического синапса?
13. Охарактеризуйте основные элементы химического синапса и механизмы передачи сигнала в нем.
14. Перечислите и охарактеризуйте основные свойства химических синапсов.
15. Какова структурно-функциональная организация электрических синапсов?
16. Перечислите основные закономерности проведения возбуждения в химических синапсах.
17. Назовите и охарактеризуйте свойства электрических синапсов.
18. Перечислите основные закономерности проведения возбуждения в электрических синапсах.
19. Перечислите основные биоэлектрические признаки в нервных клетках и дайте их определения.
20. Сформулируйте основные взгляды на происхождение мембранного потенциала (потенциала покоя) в нейронах.
21. Охарактеризуйте происхождение различных форм возбуждения в нейронах (локального ответа и потенциала действия).
22. Каковы основные закономерности и механизмы проведения возбуждения по нервным волокнам?
23. Охарактеризуйте строение и функции безмиелинового и миелинового нервного волокна.
24. Дайте определение понятия «нейроглия».
25. Перечислите основные виды, клетки и функции нейроглии.

Раздел 5
ИНТЕГРАЦИЯ ТКАНЕЙ В ОРГАНЫ И СИСТЕМЫ

Различные виды тканей, включающие разнообразные клеточные и неклеточные структуры, составляют основу всех органов и систем (исполнительных, регуляторных, функциональных).

Орган — сформированная в процессе фило- и онтогенеза совокупность различных тканей, выполняющих определенные функции. Органы не только анатомически обособлены друг от друга, но и отличаются по форме, строению, метаболизму, функциям, а также по месторасположению в организме.

В каждом органе содержатся различные ткани, однако только *одна из них выполняет основную* (главную, специфическую) *функцию*. В одних органах (коже, почках, легких, железах и др.) основной тканью считают *эпителиальную*, в других (костях, хрящах, сухожилиях и др.) — *соединительную*, в третьих (скелетных и гладких мышцах) — *мышечную*, в четвертых (нервных волокнах, ганглиях, нервах, спинном и головном мозге) — *нервную*.

Общеизвестно, что каждый орган состоит из определенных видов клеток (эпителиоцитов, миоцитов, нейроцитов, глиоцитов и др.) и соответствующих неклеточных структур (симпласта и основного, межклеточного, вещества).

Структура любого органа представлена конкретным функциональным элементом, включающим преимущественно либо *специализированные* (гепатоциты, альвеолоциты, нейроциты, глиоциты, адипозоциты, железистые и др.), либо *неспециализированные клетки* (фибробласты и др.), либо *неклеточные структуры* (межклеточное вещество и др.).

В каждом органе имеется как *паренхима* (специфическая для конкретного органа ткань), так и *строма* или *остов* (соединительнотканные структуры).

Те или иные органы, в зависимости от выполняемой ими основной функции, объединяются либо в *исполнительные*, либо в *регуляторные системы*.

В организме человека выделяют следующие **исполнительные физиологические системы**:

- органов кровообращения (представлена сердцем, разнообразными кровеносными сосудами, кровью и механизмами их регуляции);
- органов лимфообращения;
- крови (системы красной и белой крови, тромбоцитов, гемостаза);
- органов внешнего дыхания;
- органов пищеварения и выделения;
- органов опоры и движения (опорно-двигательный аппарат) и др.

Кроме этого у человека и млекопитающих животных выделяют следующие **регуляторные физиологические системы**: *генетическую (наследственную), гуморальную, иммунную, эндокринную, нервную (соматическую и автономную)*.

Наряду с этим у человека и млекопитающих животных выделяют **функциональные системы** (Анохин П.К., 1975; Судаков К.В., 2011). Они представлены избирательным динамическим объединением и взаимодействием различных органов, исполнительных и регуляторных физиологических систем в целях поддержания оптимального для тканевого метаболизма того или иного жизненного параметра или жизненно важной константы (величины системного и (или) венозного давления, кровотока, объема циркулирующей крови, осмотического и (или) онкотического состояния биосред организма и др.).

Фактором, образующим ту или иную функциональную систему (т.е. системообразующим фактором), служит полезный для жизнедеятельности организма результат согласованного функционирования различных его уровней организации (молекулярного, субклеточного, клеточного, межклеточного, тканевого, органного, системного и организменного).

Вопросы и задания для самоконтроля

- Дайте определение понятий «ткань», «орган», «система», «организм».
- Перечислите основные исполнительные физиологические системы организма человека.
- Перечислите основные регуляторные физиологические системы организма человека.
- Дайте определение термина «функциональная система» и кратко охарактеризуйте его.
- Что служит системообразующим фактором любой функциональной системы?

СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Анохин П.К. Очерки по физиологии функциональных систем. — М.: Медицина, 1975. — 448 с.

Елисеев В.Г. и др. Атлас микроскопического и ультрамикроскопического строения клеток, тканей и органов. — 5-е изд., перераб. и доп. — М.: Медицина, 2004. — 448 с.

Афанасьев Ю.И., Юрина Н.А. Гистология: Учебник для вузов. — М.: Медицина, 1999. — 372 с.

Быков В.Л. Цитология и общая гистология. — СПб.: СОТИС, 1998. — 520 с.

Введенский Н.Е. Возбуждение, торможение и наркоз: Монография. — СПб., 1901. — 116 с.

Давыдов В.В. Физиология с основами анатомии: Курс лекций для иностранных студентов: В 2 ч. — СПб.: СПХФА, 1998, 2001. — Ч. 1. — 158 с.

Заварзин А.А., Щелкунов С.И. Руководство по гистологии. — Л.: Медгиз, 1954. — 695 с.

Карлсон Б. Основы эмбриологии по Пэттену. — М.: Мир, 1983. — 290 с.

Альбертс Б. и др. Молекулярная биология клетки. — М.: Мир, 1994. — 517 с.

Начала физиологии: Учебник для вузов / Под общ. ред. А.Д. Ноздрачева. — СПб.: Лань, 2001. — 1088 с.

Самойлов В.О. Курс лекций по физиологии для студентов вузов, занимающихся по физико-техническим направлениям: В 2 т. — СПб.: ИнформМед., 2010. — 351 с.

Сеченов И.М. Рефлексы головного мозга // Медицинский вестник. — СПб., 1863. — № 47. — С. 461–484.

Сеченов И.М. Рефлексы головного мозга // Медицинский вестник. — СПб., 1863. — № 48. — С. 493–512.

Сеченов И.М. Рефлексы головного мозга. — СПб.: тип. А. Головачева, 1866. — Т. 2. — 186 с.

Судаков К.В. Функциональные системы. — М.: РАМН, 2011. — 320 с.

Улумбеков Э.Г. Челышев Ю.А. Гистология: введение в патологию. — М.: ГЭОТАР-Медиа, 1997. — 960 с.

Улумбеков Э.Г. Челышев Ю.А. Гистология: введение в патологию. — 2-е изд., перераб. и доп. — М.: ГЭОТАР-Медиа, 2001. — 672 с.

Шубникова Е.А. Функциональная морфология тканей. — М.: МГУ, 1981. — 282 с.

Экклс Дж. Физиология синапсов: Пер. с англ. — М.: Мир, 1966. — 395 с.

Bloom W., Fawcett D.W. Textbook of Hystology. — Philadelphia: WB Saunders Co, 1986. — 457 p.

Borysenko M., Berringer T. Functional Histology. — Boston: Little and Brown, 1984.

Cowan W.M. The development of the brain // Sci. Amer. — 1979. — Vol. 241. — 108 p.

Gartner L.P., Hiatt J.L., Strum J.M. Histology. — Baltimore: Williams and Wilkins, 1988. — 88 p.

Johnson K.E. Histology and cell biology. — Baltimore: Williams and Wilkins, 1991. — 423 p.

Junqueira L.C., Carneiro J., Kelly R.O. Basic histology. — Stanford: Appletion & Lange, 1998. — 710 p.

Junqueira L.C., Carneiro J. Histilogie. — Berlin: Springer, 1991.

Kopf-Mayer P., Merker H.J. Atlas der Elektronenmikroskopie. — Wien; Berlin: Ueberreuter-Wiss., 1989.

Lentz T.L. Cell fine structure. An atlas of drawing of whole-cell structure. — Philadelphia: Saunders Co, 1971. — 437 p.

Alberts B. et al. Molecular biology of the cell. — New York: Garland, 1989. —301 p.

Stedmans's Medical Dictionary. — Baltimore: Willians & Wilkins, 1998.

Учебное издание

Давыдов Виктор Викторович, **Лапкин** Михаил Михайлович,
Самойлов Владимир Олегович, **Черешнев** Валерий Александрович

МОРФОФИЗИОЛОГИЯ ТКАНЕЙ

Главный редактор издательства *С.Ю. Кочетков,* зав. редакцией *А.В. Андреева,* научный редактор *И.В. Кислицына,* менеджер проекта *А.М. Страхова,* выпускающий редактор *И.М. Филенкова,* корректоры *М.Ю. Никитина, М.А. Шандренко,* компьютерная верстка *Е.Ю. Назарова,* дизайн обложки *Н.А. Лён,* технолог *Ю.В. Дмитриева*

Подписано в печать 29.01.2015. Формат 60×90 $^{1}/_{16}$.
Бумага офсетная. Печать офсетная. Объем 7 усл. печ. л.
Тираж 700 экз. Заказ № К-2858.

ООО Издательская группа «ГЭОТАР-Медиа».
115035, Москва, ул. Садовническая, д. 9, стр. 4.
Тел.: (495) 921-39-07.
E-mail: info@geotar.ru, http://www.geotar.ru.

Отпечатано в ОАО «ИПК «Чувашия».
428019, г. Чебоксары, пр-т И. Яковлева, д. 13.

ISBN 978-5-9704-3362-1

В данном учебном пособии рассмотрены основные виды и свойства живых тканей человека. Даны понятия: ткань, клетка, симпласт, синцитий, межклеточное вещество, а также морфологические, метаболические и функциональные связи тканей. Представлены и охарактеризованы основные разновидности эпителиальных, соединительных, мышечных и нервной тканей. Кратко изложены онтогенетические особенности развития этих структур. Пособие завершается разделом, посвященным интеграции тканей в органы и системы. Рекомендованы основные общекультурные и профессиональные компетенции, а также формы и методы контроля и оценки результатов обучения. В конце каждого раздела сформулированы основные проблемные вопросы.

Предназначено для студентов, аспирантов и преподавателей фармацевтических вузов и факультетов. Может быть полезно студентам и преподавателям медицинских и биологических вузов, а также всем, кто интересуется данным вопросом.

- Раздел 1. Эпителиальные ткани (эпителии)
- Раздел 2. Соединительные ткани
- Раздел 3. Мышечные ткани
- Раздел 4. Нервная ткань
- Раздел 5. Интеграция тканей в органы и системы

Учебное пособие

ISBN 978-5-9704-3362-1