

М. Б. Баскаков

**АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ
ЧЕЛОВЕКА:
основы морфологии человека
и общей патологии клетки**

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

*Рекомендовано Учебно-методическим отделом СПО в качестве учебного пособия
для использования в учебном процессе образовательными учреждениями среднего
профессионального образования по направлению подготовки
«Здравоохранение и медицинские науки»*

**Профобразование
Саратов • 2017**

УДК 53+612(075.8)

ББК 22.3:28.05я73

Б27

Автор:

Баскаков Михаил Борисович — д.м.н., профессор кафедры прикладной физики (№ 12) ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский Томский политехнический университет», заведующий кафедрой биофизики и функциональной диагностики СибГМУ

Баскаков, М. Б.

Б27 Анатомия и физиология человека : Основы морфологии человека и общей патологии клетки [Электронный ресурс] : учебное пособие для СПО / М. Б. Баскаков. — Электрон. дан. и прогр. (15 Мб). — Саратов: Профобразование, 2017. — 114 с. — (Среднее профессиональное образование).

Даны основные сведения по морфологии человека с позиции современной медико-биологической науки. Помимо анатомии и физиологии широко представлена гистология человека. Включена глава «Общая патология клетки», дающая понятие о видах, механизмах и последствиях повреждения клеток. Пособие сопровождается большим количеством рисунков и схем, способствующих усвоению материала.

Предназначено для студентов, обучающихся по таким специальностям направления подготовки «Здравоохранение и медицинские науки», как «Лечебное дело», «Акушерское дело», «Лабораторная диагностика», «Медицинская оптика» и др.

Выпускающий редактор *О.А. Щеглова*

Редактор *С.Н. Карантин*

Компьютерная верстка *В.П. Аршинова*

Дизайн обложки *С.С. Сизумовой*

Учебное электронное издание

Для создания электронного издания использовано:
Приложение pdf2swf из ПО Swftools, ПО IPRbooks Reader,
разработанное на основе Adobe Air

© Баскаков М. Б., 2013

© Томский политехнический университет, 2013

© Оформление. ООО «Профобразование», 2017

ISBN 978-5-4488-0013-9

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
ВВЕДЕНИЕ.....	7
Краткая история развития анатомии, физиологии и гистологии.....	7
СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ И СУБКЛЕТОЧНЫХ СТРУКТУР	12
Типы клеток	12
Клетка как элементарная структурная и функциональная единица живого организма. Строение эукариотической клетки.....	12
Молекулярная организация клеточных мембран	14
Модели мембраны. Жидкостно-мозаичная структура мембраны	16
Цитоплазма.....	17
Мембранные органеллы клетки	18
Немембранные органеллы клетки и включения	20
Клеточное ядро: структура и функции.....	22
Химический состав клетки.....	23
Функции клетки.....	25
Контрольные вопросы к разделу «Клетка».....	27
СТРОЕНИЕ ТКАНЕЙ ЧЕЛОВЕКА	28
Понятие ткани и виды тканей человека	28
Эпителиальная ткань	28
Многослойный эпителий.....	32
Функции эпителиев	35
Собственно соединительная ткань	36
Скелетные ткани.....	40
Костная ткань.....	42
Контрольные вопросы к разделу «Ткани»	47
КРОВЬ И ЕЕ ФУНКЦИИ	48
Форменные элементы крови	50
Группы крови и резус-фактор.....	55
Сосудисто-тромбоцитарный гемостаз.....	58
Коагуляционный гемостаз.....	58
Контрольные вопросы к разделу «Кровь»	59
МЫШЕЧНЫЕ ТКАНИ.....	60
Скелетная мышечная ткань	60
Скелетное мышечное волокно.....	61
Модель скользящих нитей	67
Сердечная мышечная ткань	71

Гладкомышечная ткань	75
Контрольные вопросы к разделу «Мышечные ткани»	78
НЕРВНАЯ ТКАНЬ	79
Контрольные вопросы к разделу «Нервная ткань»	90
ОРГАНЫ И СИСТЕМЫ ОРГАНОВ. ОРГАНИЗМ КАК ЕДИНОЕ ЦЕЛОЕ	91
ВВЕДЕНИЕ В ОБЩУЮ ПАТОЛОГИЮ КЛЕТКИ	93
Нарушение функций клеток	93
Виды повреждений и гибели клеток	93
Контрольные вопросы к разделу «Введение в общую патологию клетки»	113
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	114

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предмет морфологии

Анатомия, гистология и физиология человека относятся к числу биологических дисциплин, составляющих основу теоретической и практической подготовки студентов медицинских и тех немедицинских специальностей, чья профессиональная деятельность связана с обеспечением безопасности жизнедеятельности человека в условиях воздействия вредных факторов внешней среды. В предлагаемом пособии на современном уровне изложены основы гистологии человека с элементами анатомии и физиологии, поэтому более приемлемым названием представляется «Учебное пособие по основам морфологии человека», хотя автор признает известную некорректность использования данного термина.

Анатомия – это наука, которая изучает форму и строение организма в связи с его функциями, развитием и под воздействием окружающей среды.

Гистология – раздел *биологии*, изучающий строение тканей живых организмов. Обычно это делается рассечением тканей на тонкие слои и с помощью микротомов. В отличие от анатомии, гистология изучает строение организма на тканевом уровне.

Гистология человека – раздел *медицины*, изучающий строение тканей человека.

Гистопатология – это раздел микроскопического изучения поражённой ткани, является важным инструментом *патоморфологии* (*патологическая анатомия*), так как точный диагноз многих других заболеваний обычно требует гистопатологического исследования образцов.

Гистология судебно-медицинская – раздел судебной медицины, изучающий особенности повреждений на тканевом уровне.

Физиология – наука о закономерностях процессов жизнедеятельности целостного организма и его отдельных частей: клеток, тканей, органов, функциональных систем. Физиология призвана вскрыть механизмы осуществления функций организма, их связь между собой, регуляцию и приспособление к внешней среде.

Эти науки тесно связаны со всеми медицинскими специальностями. Их достижения оказывают существенное влияние на практическую медицину. Невозможно проводить квалифицированное лечение, не зная анатомии, гистологии и физиологии человека на достаточном уровне. Эти предметы составляют фундамент медицинского образования и вообще медицинской науки. Вместе с тем, очевидным является и то, что знание основ этих наук необходимо и специалистам немедицинского профиля, в первую очередь тем, чья профессиональная деятельность связана с разработкой и

использованием технических устройств и приборов для профилактики и диагностики заболеваний, лечения и реабилитации больных. Отражением развития физических наук и прежде всего прикладной физики явилось осознание необходимости научного биомедицинского подхода к разработке средств и способов создания как поражающих факторов, так защиты человека от их вредоносного воздействия. Поэтому знание основ анатомии, гистологии и физиологии человека является важным условием успешной деятельности и специалистов немедицинского профиля.

Строение тела человека по системам изучает *систематическая (нормальная) анатомия*.

Строение тела человека по областям с учетом положения органов и их взаимоотношения между собой, со скелетом изучает *топографическая анатомия*.

Пластическая анатомия рассматривает внешние формы и пропорции тела человека, а также топографию органов в связи с необходимостью объяснения особенностей телосложения; *возрастная анатомия* – строение тела человека в зависимости от возраста.

Патологическая анатомия изучает поврежденные той или иной болезнью органы и ткани.

Совокупность физиологических знаний делят на ряд отдельных, но взаимосвязанных направлений – общую, специальную (или частную) и прикладную физиологию.

Общая физиология включает сведения, которые касаются природы основных жизненных процессов, общих проявлений жизнедеятельности, таких как метаболизм органов и тканей, общие закономерности реагирования организма (раздражение, возбуждение, торможение) и его структур на воздействие среды.

Специальная (частная) физиология исследует особенности отдельных тканей (мышечной, нервной и др.), органов (печени, почек, сердца и др.), закономерности объединения их в системы (системы дыхания, пищеварения, кровообращения).

Прикладная физиология изучает закономерности проявлений деятельности человека в связи со специальными задачами и условиями (физиология труда, питания, спорта).

Физиологию условно принято разделять на *нормальную* и *патологическую*. Первая изучает закономерности жизнедеятельности здорового организма; патологическая физиология рассматривает изменения функций больного организма, выясняет общие закономерности появления и развития патологических процессов в организме, а также механизмы выздоровления и реабилитации.

ВВЕДЕНИЕ

Краткая история развития анатомии, физиологии и гистологии

Развитие и формирование представлений об анатомии и физиологии начинаются с глубокой древности.

Среди первых известных истории ученых-анатомов следует назвать Алкмеона Кротонского, который жил в V в. до н. э. Он первый начал анатомировать (вскрывать) трупы животных, чтобы изучить строение их тела, и высказал предположение о том, что органы чувств имеют связь непосредственно с головным мозгом и восприятие чувств зависит от мозга.

Гиппократ (ок. 460 – ок. 370 г. до н. э.) – один из выдающихся ученых Древней Греции. Изучению анатомии, эмбриологии и физиологии он придавал первостепенное значение, считая их основой всей медицины. Он собрал и систематизировал наблюдения о строении тела.

Выдающимися учеными-естествоиспытателями своего времени были Платон (427–347 г. до н. э.) и Аристотель (384–322 г. до н. э.). Изучая анатомию и эмбриологию, Платон выявил, что головной мозг позвоночных животных развивается в передних отделах спинного мозга. Аристотель, вскрывая трупы животных, описал их внутренние органы, сухожилия, нервы, кости и хрящи. По его мнению, главным органом в организме является сердце. Он назвал самый крупный кровеносный сосуд аортой.

Большое влияние на развитие медицинской науки и анатомии имела Александрийская школа врачей, которая была создана в III в. до н. э. Врачам этой школы разрешалось вскрывать трупы людей в научных целях. В этот период стали известны имена двух выдающихся ученых-анатомов: Герофила (род. ок. 300 г. до н. э.) и Эрасистрата (ок. 300 – ок. 240 г. до н. э.). Герофил описал оболочки головного мозга и венозные пазухи, желудочки мозга и сосудистые сплетения, глазной нерв и глазное яблоко, двенадцатиперстную кишку и сосуды брыжейки, простату. Эрасистрат достаточно полно для своего времени описал печень, желчные протоки, сердце и его клапаны; знал, что кровь из легкого поступает в левое предсердие, затем в левый желудочек сердца, а оттуда по артериям к органам. Александрийской школе медицины принадлежит также открытие способа перевязки кровеносных сосудов при кровотечении.

Самым знаменитым ученым в разных областях медицины после Гиппократа стал римский анатом и физиолог Клавдий Гален (ок. 130 – ок. 201 г.). Он впервые начал читать курс анатомии человека, сопровож-

дая его вскрытием трупов животных, главным образом обезьян. Вскрытие человеческих трупов в то время было запрещено, в результате чего Гален, без должных оговорок, переносил на человека строение тела животного. Обладая энциклопедическими знаниями, он описал 7 пар (из 12) черепных нервов, соединительную ткань, нервы мышц, кровеносные сосуды печени, почек и других внутренних органов, надкостницу, связки.

Важные сведения получены Галеном о строении головного мозга. Гален считал его центром чувствительности тела и причиной произвольных движений. В книге «О частях тела человеческого» он высказывал свои анатомические взгляды и рассматривал анатомические структуры в неразрывной связи с функцией. По книгам Галена учились медицине почти на протяжении 13 веков.

Большой вклад в развитие медицинской науки внес таджикский врач и философ Абу Али Ибн Сьна, или Авиценна (ок. 980–1037). Он написал «Канон врачебной науки», в котором были систематизированы и дополнены сведения по анатомии и физиологии, заимствованные из книг Аристотеля и Галена. Книги Авиценны были переведены на латинский язык и переиздавались более 30 раз.

Начиная с XVI–XVIII вв. во многих странах открываются университеты, выделяются медицинские факультеты, закладывается фундамент научной анатомии и физиологии. Особенно большой вклад в развитие анатомии внес итальянский ученый и художник эпохи Возрождения Леонардо да Винчи (1452–1519). Он анатомировал 30 трупов, сделал множество рисунков костей, мышц, внутренних органов, снабдив их письменными пояснениями. Леонардо да Винчи положил начало пластической анатомии.

Основателем научной анатомии считается профессор Падуанского университета Андрае Везалий (1514–1564), который на основе собственных наблюдений, сделанных при вскрытии трупов, написал классический труд в 7-ми книгах «О строении человеческого тела» (Базель, 1543). В них он систематизировал скелет, связки, мышцы, сосуды, нервы, внутренние органы, мозг и органы чувств. Исследования Везалия и выход в свет его книг способствовали развитию анатомии. В дальнейшем его ученики и последователи в XVI–XVII вв. сделали много открытий, детально описали многие органы человека. С именами этих ученых в анатомии связаны названия некоторых органов тела человека: Г. Фаллопий (1523–1562) – фаллопиевы трубы; Б. Евстахий (1510–1574) – евстахиева труба; М. Мальпиги (1628–1694) – мальпигиевы тельца в селезенке и почках.

Открытия в анатомии послужили основой для более глубоких исследований в области физиологии. Испанский врач Мигель Сервет

(1511–1553) и Р. Коломбо (1516–1559), ученик Везалия, высказали предположение о переходе крови из правой половины сердца в левую через легочные сосуды. После многочисленных исследований английский ученый Уильям Гарвей (1578–1657) издал книгу «Анатомическое исследование о движении сердца и крови у животных» (1628), где привел доказательство движения крови по сосудам большого круга кровообращения, а также отметил наличие мелких сосудов (капилляров) между артериями и венами. Эти сосуды были открыты позже, в 1661 г., основателем микроскопической анатомии М. Мальпиги.

Кроме того, У. Гарвей ввел в практику научных исследований виссекцию, что позволяло наблюдать работу органов животного при помощи разрезов тканей. Открытие учения о кровообращении принято считать датой основания физиологии животных.

Одновременно с открытием У. Гарвея вышел в свет труд Каспаро Азелли (1591–1626), в котором он сделал анатомическое описание лимфатических сосудов брыжейки тонкой кишки.

На протяжении XVII–XVIII вв. появляются не только новые открытия в области анатомии, но и начинает выделяться ряд новых дисциплин: гистология, эмбриология, несколько позже – сравнительная и топографическая анатомия, антропология.

В развитии эволюционной морфологии большую роль сыграло учение Ч. Дарвина (1809–1882) о влиянии внешних факторов на развитие форм и структур организмов, а также на наследственность их потомства.

Клеточная теория Т. Шванна (1810–1882), эволюционная теория Ч. Дарвина поставили перед анатомической наукой ряд новых задач: не только описывать, но и объяснять строение тела человека, его особенности, раскрывать в анатомических структурах филогенетическое прошлое, разяснять, как сложились в процессе исторического развития человека его индивидуальные признаки.

К наиболее значительным достижениям XVII–XVIII вв. относится сформулированное французским философом и физиологом Рене Декартом представление об «отраженной деятельности организма». Он внес в физиологию понятие о рефлексе. Открытие Декарта послужило основанием для дальнейшего развития физиологии на материалистической основе. Позже представления о нервном рефлексе, рефлекторной дуге, значении нервной системы во взаимоотношении между внешней средой и организмом получили развитие в трудах известного чешского анатома и физиолога Г. Прохаски (1748–1820). Достижения физики и химии позволили применять в анатомии и физиологии более точные методы исследований.

В XVIII–XIX вв. особенно значительный вклад в области анатомии и физиологии был внесен рядом российских ученых. М.В. Ломоносов (1711–1765) открыл закон сохранения материи и энергии, высказал мысль об образовании тепла в самом организме, сформулировал трехкомпонентную теорию цветного зрения, дал первую классификацию вкусовых веществ. Основателем топографической анатомии является Н.И. Пирогов (1810–1881). Он разработал оригинальный метод исследования тела человека на распилах замороженных трупов. Автор таких известных книг, как «Полный курс прикладной анатомии человеческого тела» и «Топографическая анатомия, иллюстрированная разрезами, проведенными через замороженное тело человека в трех направлениях». Особенно тщательно Н.И. Пирогов изучил и описал фасции, их соотношение с кровеносными сосудами, придавая им большое практическое значение. Свои исследования он обобщил в книге «Хирургическая анатомия артериальных стволов и фасций».

Формированию физиологии как самостоятельной науки в XX в. значительно способствовали успехи в области физики и химии, которые дали исследователям точные методические приемы, позволившие охарактеризовать физическую и химическую суть физиологических процессов.

И.М. Сеченов (1829–1905) вошел в историю науки как первый экспериментальный исследователь сложнейшего в области природы явления – сознания. Кроме того, он был первым, кому удалось изучить растворенные в крови газы, установить относительную эффективность влияния различных ионов на физико-химические процессы в живом организме, выяснить явление суммации в центральной нервной системе (ЦНС). Наибольшую известность И.М. Сеченов получил после открытия процесса торможения в ЦНС. После издания в 1863 г. его работы «Рефлексы головного мозга» в физиологические основы введено понятие психической деятельности. Таким образом, был сформирован новый взгляд на единство физических и психических основ человека.

На развитие физиологии большое влияние оказали работы И.П. Павлова (1849–1936). Он создал учение о высшей нервной деятельности человека и животных. Исследуя регуляцию и саморегуляцию кровообращения, он открыл особый «усиливающий» нерв сердца. Одновременно с этим ученый изучал и физиологию пищеварения. Разработав и применив на практике ряд специальных хирургических методик, он создал новую физиологию пищеварения.

Гистология зародилась задолго до изобретения микроскопа. Первые описания тканей встречаются в работах Аристотеля, Галена, Авиценны, Везалия. В 1665 г. Р. Гук ввёл понятие клетки и наблюдал в

микроскоп клеточное строение некоторых тканей. Гистологические исследования проводили М. Мальпиги, А. Левенгук, Я. Сваммердам, Н. Грю и др. Новый этап развития науки связан с именами К. Вольфа и К. Бэра – основоположников эмбриологии. В XIX в. гистология была полноправной академической дисциплиной. В середине 18-го столетия А. Кёлликер, Лейдинг и др. создали основы современного учения о тканях, Р. Вирхов положил начало развитию клеточной и тканевой патологии. Именно ему принадлежит изречение «организм – это государство клеток», которое в наши годы снова стало актуальным. Открытия в цитологии и создание клеточной теории стимулировали развитие гистологии. Большое влияние на развитие науки оказали труды И.И. Мечникова и Л. Пастера, сформулировавших основные представления об иммунной системе.

Нобелевскую премию 1906 года в физиологии или медицине присудили двум гистологам, Камилло Гольджи и Сантьяго Рамон-и-Кахалю. Они имели противоположные воззрения на нервную структуру головного мозга в различных рассмотренных одинаковых снимках.

В XX веке продолжалось совершенствование методологии, что привело к формированию гистологии в её нынешнем виде. Современная гистология разрабатывает такие вопросы, как закономерности развития и дифференцировки клеток и тканей, адаптации на клеточном и тканевом уровнях, проблемы регенерации тканей и органов, механизмы поражения клеток, тканей и органов при действии физических факторов (например, неионизирующего и ионизирующего излучений) и др. Достижения патологической гистологии широко используются в медицине, позволяя понять механизм развития болезней и предложить способы их лечения.

Методы исследования в гистологии включают приготовление гистологических препаратов с последующим их изучением с помощью светового или электронного микроскопа. Гистологические препараты представляют собой мазки, отпечатки органов, тонкие срезы кусочков органов, возможно, окрашенные специальным красителем, помещенные на предметное стекло микроскопа, заключенные в консервирующую среду и покрытые покровным стеклом. Основные *методы* гистологического исследования: световая микроскопия, фазово-контрастная, темнопольная, интерференционная, поляризационная, люминесцентная (флуоресцентная), ультрафиолетовая, электронная микроскопия, цитоспектрофотометрия, радиоавтография, иммуноцитохимические методы, метод культуры клеток, микроскопическая хирургия клетки.

СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ И СУБКЛЕТОЧНЫХ СТРУКТУР

Типы клеток

Существуют два больших класса клеток: *прокариотические* и *эукариотические*. Из известных клеток прокариотические самые простые. Они не имеют ограниченного мембраной ядра, митохондрий, хлоропластов и системы внутренних мембран. Прокариотическим клеткам не свойственно митотическое деление.

Прокариоты были первыми клетками, возникшими в процессе биологической эволюции более 3 млрд лет назад. Предполагают, что в настоящее время три четверти всей живой материи на земле приходится на долю микроорганизмов, большинство из которых прокариоты. К современным прокариотам относятся около 3000 видов бактерий.

Изучение палеонтологической летописи показало, что первые эукариоты представляли собой одноклеточные планктонные организмы и появились около 1,4 млрд лет назад. Типичные эукариотические клетки значительно крупнее, чем прокариотические. Объем большинства их в 1000–10 000 раз больше, чем бактерий. Пропорционально больше в клетках этого класса разнообразных внутриклеточных макромолекул. Так, клетка человека содержит приблизительно в 800 раз больше ДНК, чем бактериальная. Для сохранения необходимого соотношения площади поверхности и объема у больших эукариотических клеток поверхность увеличена различного рода изгибами, складками и другими усложнениями формы поверхности.

Одной из основных особенностей всех эукариотических клеток является наличие внутренних мембран. Мембраны окружают ядро, митохондрии, хлоропласты, материал, предназначенный для выведения из клетки, лизосомы, пероксисомы. Мембраны образуют лабиринт эндоплазматического ретикулама. Главная особенность эукариотической клетки состоит в наличии ядра.

Клетка как элементарная структурная и функциональная единица живого организма. Строение эукариотической клетки

Клетка – главный гистологический элемент. Это наименьшая структурная и функциональная единица живого организма. Она активно реагирует на раздражения, выполняет функции роста и размножения, передачи генетической информации потомкам, приспособления к окружающей среде.

В организме взрослого человека насчитывают около 200 типов клеток, которые различаются между собой формой, строением, химическим составом и характером обмена веществ. Клетки взаимосвязаны и, представляя отдельные структурные единицы, входят в состав тканей.

Эукариотическая клетка состоит из трёх основных компартментов: плазматической мембраны, ядра и цитоплазмы со структурированными клеточными единицами (органеллы, включения). Важное значение для организации клеток имеют состоящие из непрерывных слоев молекул биологические мембраны, входящие в состав каждого клеточного компартмента и многих органелл (рис. 1).

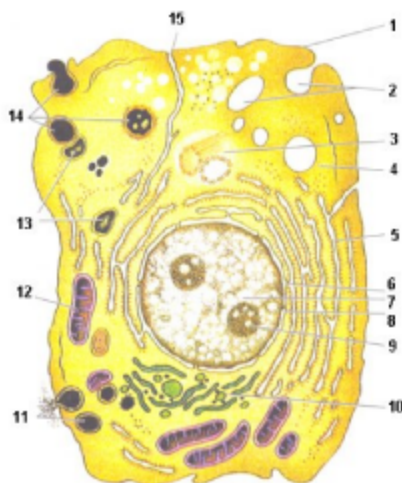


Рис. 1. Ультрамикроскопическое строение клетки:

1 – плазмолемма (цитоплазматическая мембрана); 2 – пиноцитозные пузырьки; 3 – центросома (клеточный центр, цитоцентр); 4 – гиалоплазма; 5 – зернистая эндоплазматическая сеть; 6 – связь перинуклеарного пространства с полостями эндоплазматической сети (ядерная пора); 7 – ядро; 8 – перинуклеарное пространство; 9 – ядрышко; 10 – внутриклеточный сетчатый аппарат (комплекс Гольджи); 11 – секреторные вакуоли; 12 – митохондрия; 13 – лизосомы; 14 – стадии фагоцитоза; 15 – связь плазмолеммы с мембранами эндоплазматической сети цитоплазмы, отграниченные от гиалоплазмы мембранами

Мембраны различных клеток толщиной 5–15 нм имеют принципиально сходную молекулярную организацию. Плазматическая мембрана отделяет клетку от окружающей среды и представляет собой *барьер с высокоизбирательной проницаемостью*. В плазматических мембранах имеются *молекулярные транспортные системы, регулирующие молекулярный и ионный состав внутриклеточной среды*. Внутриклеточные мембраны формируют эндоплазматический ретикулум и аппарат Голь-

джи. Благодаря наличию внутриклеточных мембран, содержимое эукариотической клетки разделено на отсеки (*компарменты*).

Мембраны осуществляют *обмен информацией* между клетками и средой. В частности, в них имеются специфические *рецепторы*, воспринимающие внешние сигналы. Движение бактерий к источнику пищи, ответ клетки-мишени на гормон, ответ клеток на действие медиаторных веществ связаны с взаимодействием химических веществ с мембраной. Плазматические мембраны электрически возбудимых клеток содержат *ионные каналы*, реагирующие на изменение напряженности электрического поля в мембранах. Такие важные процессы превращения энергии, как *фотосинтез* (процесс превращения энергии квантов света в энергию химических связей), а также *окислительное фосфорилирование*, в ходе которого за счет окисления органических субстратов образуется АТФ, протекают соответственно во внутренних мембранах хлоропластов и митохондрий.

Молекулярная организация клеточных мембран

Состав клеточных мембран зависит от их типа и функции, однако во всех случаях основными составляющими являются липиды и белки. Мембранные липиды являются амфипатическими соединениями. Их молекулы содержат полярную (гидрофильную) группу и более протяженные гидрофобные группы. Когда липиды находятся на поверхности воды, они формируют монослой, в котором полярные головки молекул контактируют с поверхностью воды, а неполярные углеводородные цепи ориентированы приблизительно под прямым углом к поверхности. Этот монослой может быть сжат таким образом, что молекулы липидов будут контактировать друг с другом.

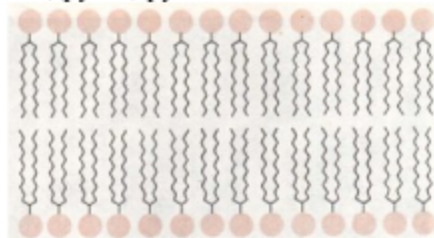


Рис. 2. Бимолекулярный слой липидов в полярном растворителе (модель плазматической мембраны Горнера и Гренделя)

Е. Гортер и Ф. Грендель измерили минимальную площадь монослоя, сформированного липидами, экстрагированными из эритроцитов ацетоном, и сравнили ее с площадью поверхности клеток. Они обнару-

жили, что площадь монослоя почти в два раза превышает площадь поверхности клеток, и пришли к выводу, что липиды в клеточной мембране формируют бимолекулярный слой (рис. 2).

Представление о том, что структурной основой биологических мембран является бимолекулярный липидный слой, стало общепринятым. Строгие доказательства его существования были получены благодаря исследованию биологических мембран с помощью дифракции рентгеновских лучей.

Липидный бислой мембраны состоит преимущественно из фосфолипидов. Как видно уже из названия, липиды этой группы содержат фосфор (в виде остатков фосфорной кислоты). Роль основного фосфолипидного компонента мембран играют фосфоглицериды, в состав которых входят два остатка жирных кислот, этерифицирующих первую и вторую гидроксильные группы глицерола. Третья гидроксильная группа глицерола образует сложноэфирную связь с фосфорной кислотой. Кроме того, фосфоглицериды содержат остаток спирта, связанного сложноэфирной связью с фосфорной кислотой. Этот второй остаток локализуется в полярной головке молекулы фосфоглицериды. В зависимости от того, какой спирт входит в состав полярной головки, различают несколько классов фосфоглицеридов. Все молекулы фосфоглицеридов имеют два неполярных хвоста из длинноцепочечных жирных кислот. Как правило, одна из жирных кислот насыщенная, а вторая – ненасыщенная.

Второй важный класс мембранных липидов – *сфинголипиды*: они тоже имеют полярную головку и два неполярных хвоста, но не содержат глицерола. К числу важных липидных компонентов многих мембран относится и *холестерол*. Он присутствует у эукариот, и его нет у большинства прокариот. Как правило, холестерином богаты плазматические мембраны клеток эукариот, тогда как мембраны клеточных органелл содержат относительно мало этого нейтрального липида. Присутствие холестерина в фосфолипидном бислое делает мембраны несколько менее гибкими и еще менее проницаемыми.

Мембранные белки. Мембранные липиды создают барьеры проницаемости и тем самым отграничивают отдельные участки (компарменты) клетки. Специфические белки опосредуют отдельные функции мембран, такие как транспорт, передачу информации и преобразование энергии. Мембранные липиды создают среду, необходимую для действия этих белков.

Мембраны различаются между собой по содержанию белка. Так, в миелине, который служит изолирующей оболочкой многих нервных волокон, содержится мало белка (18 % массы мембраны). Основной ком-

понент миелина – липиды с прекрасными изоляционными свойствами. С другой стороны, в большинстве клеток плазматические мембраны обладают значительно более высокой активностью и содержат различные насосы, ионные транспортеры, каналы, рецепторы, ферменты. Количество белка в таких плазматических мембранах достигает 50 % массы мембраны. Наиболее высоким содержанием белка (до 75 %) характеризуются мембраны, функционирующие как преобразователи энергии, в частности внутренние мембраны митохондрий и хлоропластов.

Мембраны, выполняющие неодинаковые функции, различаются и по белковому составу белков.

Модели мембраны. Жидкостно-мозаичная структура мембраны

Исходя из результатов исследований, проведенных химическими и электронно-микроскопическими методами, а также учитывая сходство в свойствах синтетических фосфолипидных бислоев и природных мембран, С. Сингер и Г. Николсон сформулировали в 1972 г. теорию строения мембран, получившую название *жидкостно-мозаичной модели*.

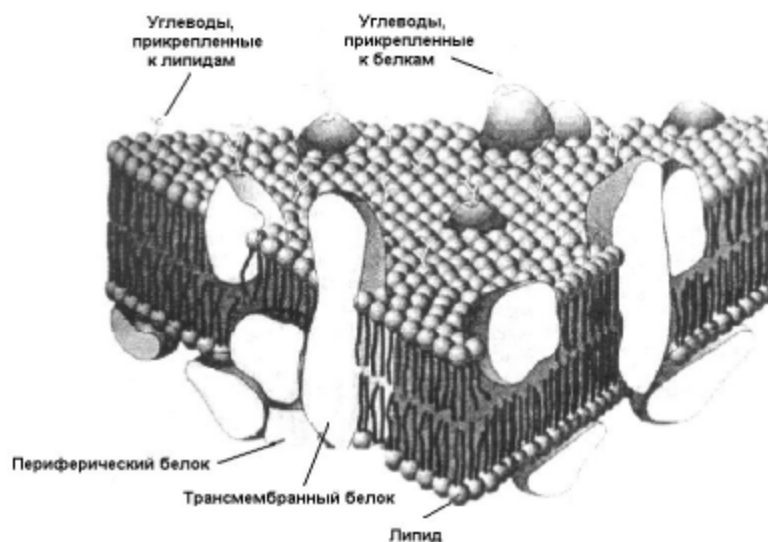


Рис. 3. Жидкостно-мозаичная модель мембраны

Согласно этой модели, основной непрерывной частью мембраны, т. е. ее *матриксом*, служит липидный бислой. При обычной для клетки температуре матрикс находится в жидком состоянии, что обеспечивает определенным соотношением между насыщенными и ненасыщенными жирными кислотами в гидрофобных хвостах полярных липидов.

Жидкостно-мозаичная модель (рис. 3) предполагает также, что на поверхности расположенных в мембране интегральных белков имеются гидрофобные группы аминокислотных остатков, за счет которых белки как бы «растворяются» в центральной гидрофобной части бислоя. В то же время на поверхности периферических, или внешних, белков имеются в основном гидрофильные группы, которые притягиваются к поверхности мембраны за счет электростатических сил. Интегральные белки, к которым относятся ферменты и транспортные белки, обладают активностью только в том случае, если находятся внутри гидрофобной части бислоя, где они приобретают необходимую пространственную конформацию. Следует подчеркнуть, что ни между молекулами липидов в бислое, ни между белками и липидами бислоя не образуются ковалентные связи.

Цитоплазма

Цитоплазма располагается под плазмолеммой клетки, в ней выделяют гомогенную, полужидкую часть – *гялоплазму* и находящиеся в ней *органеллы* и *включения*.



Рис. 4. Основные компоненты цитоплазмы

Гиалоплазма (от греч. *hyalinus* – прозрачный) представляет собой сложную коллоидную систему, которая заполняет пространство между клеточными органеллами. Гиалоплазма объединяет различные структуры клетки, обеспечивает их химическое взаимодействие и образует внутреннюю среду клетки. Основной частью гиалоплазмы является вода (до 90 %). В гиалоплазме синтезируются белки, необходимые для жизнедеятельности и функций клетки. В ней находятся энергетические запасы в виде молекул аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ), жировые включения, откладывается гликоген, а также располагаются органеллы (структуры общего назначения), которые имеются во всех клетках, и непостоянные образования – цитоплазматические включения (рис. 4).

Мембранные органеллы клетки

Органеллы – это постоянные структуры клетки, выполняющие жизненно важные функции. Различают органеллы мембранные и немембранные. *Мембранные органеллы* – это одиночные или соединенные друг с другом участки цитоплазмы, отграниченные от гиалоплазмы мембранами. К ним относят эндоплазматическую сеть, внутренний сетчатый аппарат (комплекс Гольджи), митохондрии, лизосомы, пероксисомы.

Эндоплазматическая сеть представляет собой группы пузырьков или трубочек, стенками которых служат мембраны толщиной 6–7 нм. Располагаются эти структуры в виде сети. Эндоплазматическая сеть неоднородна по своему строению и разделяется на два типа: зернистую и незернистую (гладкую). У зернистой сети на мембранах трубочек располагается множество мелких округлых телец – рибосом. Мембраны незернистой эндоплазматической сети на своей поверхности рибосом не имеют. Основная функция зернистой эндоплазматической сети – участие в синтезе белка. На мембранах незернистой эндоплазматической сети происходит синтез липидов и полисахаридов (рис. 4).

Внутренний сетчатый аппарат (комплекс Гольджи) обычно располагается возле клеточного ядра. Он состоит из уплощенных пузырьков овоидной формы (цистерн), окруженных мембраной (рис. 5). Рядом с цистернами находится множество мелких пузырьков. Комплекс Гольджи участвует в накоплении продуктов, синтезированных в эндоплазматической сети, и выведении образовавшихся веществ за пределы клетки. Также он обеспечивает формирование клеточных лизосом и пероксисом.

Лизосомы представляют собой шаровидные мешочки (диаметром 0,2...0,4 мкм), наполненные активными химическими веществами в виде гидролитических ферментов (гидролаз), расщепляющих белки, углеводы, жиры и нуклеиновые кислоты, а также переваривающих частицы погибших клеток (рис. 4)

Пероксисомы – это небольшие пузырьки овальной формы размерами 0,3...1,5 мкм, содержащие фермент каталазу, разрушающую перекись водорода (рис. 4)

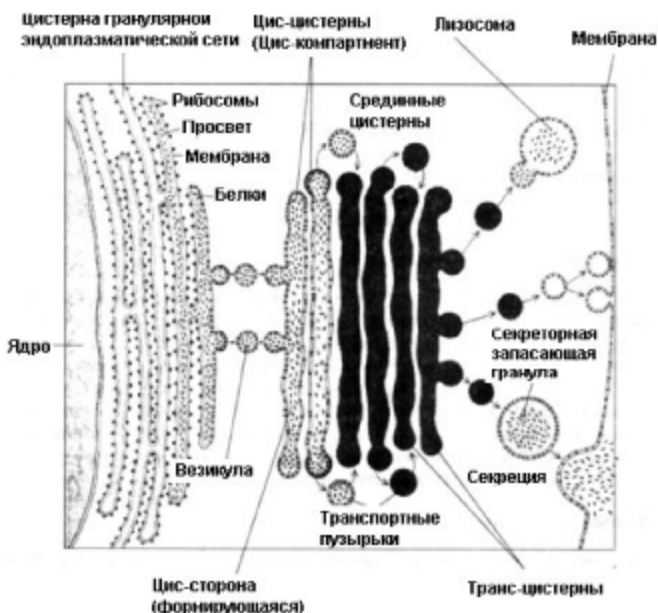


Рис. 5. Комплекс Гольджи.

Белки и липиды поступают в комплекс Гольджи с цис-стороны. Транспортные пузырьки переносят эти молекулы последовательно из одной цистерны в другую. Готовый продукт выходит из комплекса на транс-стороне, находясь в различных пузырьках. Часть из них содержит молекулы, обеспечивающие внутриклеточное пищеварение, и сливается с лизосомами. Другая часть пузырьков участвует в экзоцитозе. Третья группа содержит белки для плазмолеммы

Митохондрии являются энергетическими станциями клетки (рис. 6). Митохондрии, в отличие от других органелл, отграничены от гиалоплазмы не одной, а двумя мембранами. Наружная мембрана имеет ровные контуры, а внутренняя окружает содержимое митохондрии и образует многочисленные складки – гребни (кристы). Основной функцией митохондрий является окисление органических соединений и использо-

вание освободившейся энергии для синтеза АТФ (аденозинтрифосфорной кислоты).

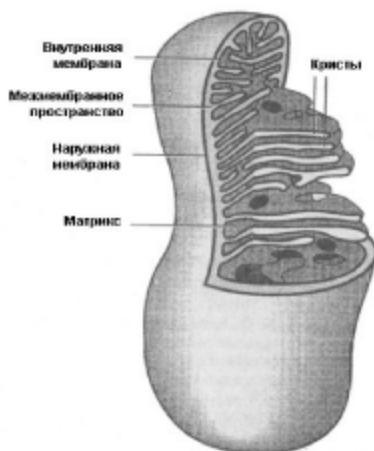


Рис. 6. Митохондрия

Немембранные органеллы клетки и включения

К немембранным органеллам относятся опорный аппарат клетки, включающий микрофиламенты, микротрубочки, клеточный центр и рибосомы.

Опорный аппарат, или цитоскелет клетки, придает клетке способность сохранять определенную форму, выполнять направленные движения и участвует в трансляции внутриклеточных сигналов. Цитоскелет образуют белковые нити, которые пронизывают всю цитоплазму клетки, заполняя пространство между ядром и цитолеммой.

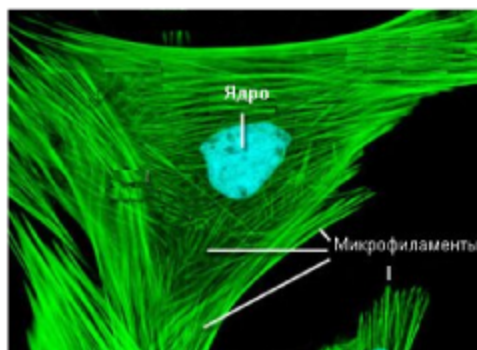


Рис. 7. Актиновые микрофиламенты

Актиновые микрофиламенты представляют собой белковые нити толщиной 5–7 нм, расположенные преимущественно в периферических отделах цитоплазмы (рис. 7, 8). В состав микрофиламентов входит белок актин.

Промежуточные микрофиламенты имеют сложный белковый состав.

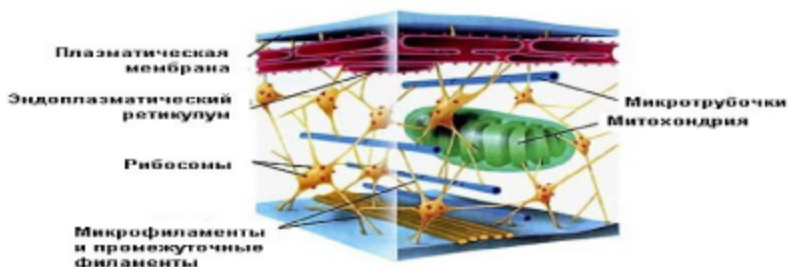


Рис. 8. Цитоскелет и органеллы цитоплазмы

Микротрубочки имеют форму полых цилиндров диаметром около 24 нм, состоящих из белка тубулина (рис. 9). Микротрубочки являются основными структурными и функциональными элементами ресничек и жгутиков. Они обеспечивают подвижность ресничек и жгутиков, являющихся выростами некоторых клеток (эпителия дыхательных путей и других органов), а также участвуют в движениях клетки.

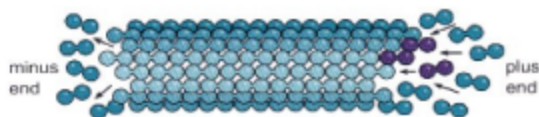


Рис. 9. Микротрубочки

Клеточный центр (цитоцентр) представляет собой центриоли и окружающее их плотное вещество – центросферу в виде бесструктурного ободка с радиарно ориентированными фибриллами. Располагается клеточный центр возле ядра клетки. Обычно в неделящейся клетке имеется две центриоли, которые располагаются под углом друг к другу и образуют диплосому. При подготовке клетки к делению центриоли удваиваются, так что перед делением появляются уже четыре центриоли. Центриоли и центросфера в делящихся клетках участвуют в формировании веретена деления и располагаются в его полосах (рис. 4).

Рибосомы имеют вид гранул размерами 15–35 нм. В их состав входят белки и молекулы РНК примерно в равных отношениях. Располагаются рибосомы в цитоплазме свободно, или они фиксированы на

мембранах зернистой эндоплазматической сети. Рибосомы участвуют в синтезе молекул белка. Они укладывают аминокислоты в цепи в строгом соответствии с генетической информацией, заключенной в ДНК (см. рис. 4). Наряду с одиночными рибосомами в клетках имеются рибосомы, образующие комплексы (полисомы, полирибосомы)

Включения в цитоплазме появляются и исчезают в зависимости от функционального состояния клетки. Они накапливаются в виде капель, гранул, кристаллов. Различают включения трофические, секреторные и пигментные. К трофическим включениям относят гранулы гликогена в клетках печени, белковые гранулы в яйцеклетках, капли жира в жировых клетках; они служат запасами питательных веществ, которые накапливает клетка. Секреторные включения образуются в клетках железистого эпителия в процессе их жизнедеятельности и содержат биологически активные вещества, накапливаемые в клетках в виде секреторных гранул. Пигментные включения могут быть эндогенного происхождения, образовавшиеся в самом организме (гемоглобин, липофусцин, меланин), или экзогенного (красители и др.) (см. рис. 4).

Клеточное ядро: структура и функции

Клеточное ядро содержит генетическую (наследственную) информацию, регулирует белковый синтез. Генетическая информация находится в молекулах дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК). При делении клетки эта информация передается в равных количествах дочерним клеткам. В ядре имеется собственный аппарат белкового синтеза, ядро контролирует синтетические процессы в цитоплазме. На молекулах ДНК воспроизводятся различные виды рибонуклеиновой кислоты: информационной, транспортной, рибосомной.

Ядро имеет обычно шаровидную или яйцевидную форму, в некоторых клетках (лейкоцитах, например) – бобовидную, палочковидную или сегментированную. Ядро неделящейся клетки (интерфазное) состоит из оболочки, нуклеоплазмы (кариоплазмы), хроматина и ядрышка (рис. 1, 4).

Ядерная оболочка (кариотека) отделяет содержимое ядра от цитоплазмы клетки и регулирует транспорт веществ между ядром и цитоплазмой. Она состоит из наружной и внутренней мембран, разделенных узким перинуклеарным пространством. Наружная ядерная мембрана непосредственно соприкасается с цитоплазмой клетки, с мембранами цистерн эндоплазматической сети. Ядерная оболочка имеет ядерные поры, закрытые сложно устроенной диафрагмой, образованной соединенными между собой белковыми гранулами. Через ядерные поры осуществляется обмен веществ между ядром и цитоплазмой клетки. Из яд-

ра в цитоплазму выходят молекулы РНК и субъединицы рибосом, а обратно поступают белки, нуклеотиды.

Под ядерной оболочкой находятся *нуклеоплазма* (кариоплазма), имеющая гомогенное строение, и *ядрышко*. В нуклеоплазме неделящегося ядра, в его ядерном белковом матриксе, расположены гранулы (глыбки) и разрыхленные структуры *хроматина*. Во время деления клетки хроматин уплотняется, конденсируется, образует *хромосомы*. *Особенности строения, количество и размеры хромосом называют кариотипом*. Нормальный кариотип человека включает 22 пары соматических хромосом (аутосом) и одну неоднородную пару половых хромосом (XX или XY). Соматические клетки человека (диплоидные) имеют удвоенное число хромосом – 46. Половые клетки содержат гаплоидный (одинарный) набор – 23 хромосомы. Поэтому в половых клетках ДНК в два раза меньше, чем в соматических клетках.

Хроматин неделящегося ядра и хромосомы делящегося имеют одинаковый химический состав. И хроматин, и хромосомы состоят из молекул дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК), связанной с рибонуклеиновой кислотой (РНК) и белками.

Наследственная информация в молекулах ДНК записана в линейной последовательности расположения ее нуклеотидов. Элементарной частицей наследственности является *ген*. *Ген – это участок ДНК, имеющий определенную последовательность расположения нуклеотидов*. В молекулярной биологии установлено, что *гены – это участки ДНК, несущие какую-либо целостную информацию – о строении одной молекулы белка или одной молекулы РНК*. Эти и другие функциональные молекулы определяют развитие, рост и функционирование организма.

Ядрышко, одно или несколько, имеется во всех неделящихся клетках. Оно имеет вид интенсивно окрашивающегося округлого тельца. Ядрышко состоит из множества переплетающихся нитей РНК толщиной 5 нм и зерен диаметром около 15 нм, представляющих собой частицы рибонуклеопротеидов (РНП) – предшественников рибосомных субъединиц. В ядрышке образуются рибосомы (рис. 1).

Химический состав клетки

Все клетки в организме человека схожи по химическому составу, в них входят как неорганические, так и органические вещества. В составе неорганических веществ клетки – более 80 химических элементов. Основными из них являются углерод, водород, азот, кислород, фосфор и сера, на долю которых приходится около 90 % общей массы клетки. Химические элементы представлены в виде различных соединений.

Первое место среди веществ клетки занимает вода, которая составляет около 70 % клеточной массы. Большинство реакций, протекающих в клетке, происходит в водной среде. Многие вещества поступают в клетку и выводятся из нее в состоянии раствора. Благодаря наличию воды клетка сохраняет свой объем и упругость. К *неорганическим веществам* клетки, кроме воды, относятся соли. Для процессов жизнедеятельности наиболее важны катионы K^+ , Na^+ , Ca^{+2} , Mg^{2+} а также анионы – $H_2PO_4^-$, Cl^- , HCO_3^- . Концентрация катионов и анионов внутри клетки и вне ее различная. Так, внутри клетки всегда высокая концентрация ионов калия и низкая – ионов натрия. В окружающей среде, в тканевой жидкости, меньше ионов калия и больше ионов натрия. У живой клетки эти различия в концентрациях (градиенты концентраций) ионов калия и натрия между внутриклеточной и внеклеточной средами сохраняют постоянство.

Органические вещества клетки относятся преимущественно к соединениям углерода, в состав которых входят атомы водорода, азота и кислорода. Большинство органических соединений в клетке образуют молекулы больших размеров, получившие название макромолекул (греч. *makros* – большой). Такие молекулы состоят из повторяющихся сходных по структуре и связанных между собой соединений – мономеров (греч. *monos* – один). Образованная мономерами макромолекула называется полимером (греч. *poly* – много).

Основную массу цитоплазмы и ядра клетки составляют *белки*. В состав всех белков входят атомы водорода, кислорода и азота. Во многие белки входят, кроме того, атомы серы, фосфора. Существует огромное количество различных белков. Построены они из аминокислот. В клетках и тканях животных и растительных организмов встречается свыше 170 аминокислот.

К числу важнейших аминокислот относятся аланин, лизин, метионин, триптофан, тирозин, глутаминовая и аспаргиновая кислоты, пролин, лейцин, цистеин. Соединения аминокислот друг с другом называют пептидными связями. Образовавшиеся соединения аминокислот называют пептидами. Пептид из двух аминокислот называется дипептидом, из трех – трипептидом, из многих аминокислот – полипептидом. В состав большинства белков входит 300–500 аминокислот. Имеются и крупные белки, состоящие из 1500 и более аминокислот. Белки обеспечивают строительную, двигательную, транспортную, защитную, энергетическую функции клеток.

Входящие в состав клеток *углеводы* также являются органическими веществами. Они состоят из атомов углерода, кислорода и водорода.

Различают простые и сложные углеводы. Простые углеводы называются моносахаридами, сложные – полисахаридами.

Липиды состоят из тех же химических элементов, что и углеводы – углерода, водорода и кислорода. Они не растворяются в воде. Самые распространенные липиды – это жиры, являющиеся источником энергии. При расщеплении жиров выделяется в два раза больше энергии, чем при расщеплении углеводов. Липиды гидрофобны (не растворяются в воде) и поэтому входят в состав клеточных мембран.

В состав клеток входят также нуклеиновые кислоты – ДНК и РНК, которые представляют собой последовательно соединенные друг с другом нуклеотиды.

Ферменты являются ускорителями реакций в живых клетках. В их отсутствие реакции органических соединений протекают медленно. Ферменты, расщепляющие углеводы, называются сахаразами, отщепляющие водород – дегидрогеназами, расщепляющие жиры – липазами.

Функции клетки

Каждая клетка обладает всеми признаками живой материи. *Это обмен веществ, способность реагировать на внешние воздействия (раздражимость), возбудимость, размножение (способность к самовоспроизведению и передаче генетической информации), рост, регенерация (восстановление), приспособление (адаптация).*

Обмен веществ в живой клетке происходит с поглощением веществ из окружающей среды и выделением в окружающую среду продуктов своей жизнедеятельности. Все реакции, протекающие в клетке, можно подразделить на две группы: анаболические и катаболические. Анаболические реакции (ассимиляция) – это синтез крупных молекул из более мелких и простых. Для этих процессов необходима затрата энергии. Из поступающих в клетку глюкозы, аминокислот, органических кислот и нуклеотидов непрерывно синтезируются белки, углеводы, липиды и нуклеиновые кислоты. Из этих веществ формируются мембраны, органеллы и другие структуры. Вещества, поступившие в клетку, участвуют в биосинтезе, в образовании веществ, необходимых для жизнедеятельности, функций клетки. Катаболическими называют реакции распада более сложных соединений на более простые, это реакции разрушения.

Раздражимость клетки означает способность отвечать на внешние воздействия изменением физико-химических, биохимических и физиологических свойств. Такие изменения неспецифичны, являются общими для большинства типов клеток.

Возбудимость клетки – это ее способность отвечать на раздражение возбуждением, т. е. проявлением специфической функции (генерация нервного импульса, сокращение миоцитов, секреция железистых клеток и др.).

Возбуждение клетки – это совокупность физико-химических, биохимических, молекулярно-физиологических процессов, которые обеспечивают проявление клеткой ее функции.

Практически все клетки являются возбудимыми, т. е. проявляют свою специфическую функцию при действии соответствующих раздражителей. Необходимо различать такие понятия, как *возбудимые* и *электровозбудимые* клетки (ткани, биосистемы). К первым относятся практически все клетки человеческого организма, ко вторым – нервные, мышечные и некоторые железистые клетки. Одним из проявлений возбуждения электровозбудимых клеток является изменение мембранного потенциала в форме потенциала действия или градуального электрического ответа.

Факторы, вызывающие изменения состояния клетки, называют *раздражителями*. Процесс воздействия на клетки внешних по отношению к ней факторов называется *раздражением*. Раздражители разделяют по их биологической значимости, по качественному и количественному признакам. *Качественно* они могут иметь *физическую* (электромагнитные волны, электрический ток, механические воздействия и др.) и *химическую* (химические соединения, газы) природу. По *биологическому значению* все раздражители относят к *адекватным* и *неадекватным*. Адекватным считается такой раздражитель, к восприятию которого данная клетка (биосистема) специально приспособилась в процессе эволюции. Так, для органа зрения адекватно электромагнитное воздействие в определенном диапазоне длин волн; для слуха – упругие механические колебания среды и т. п.).

К категории неадекватных относят раздражители, не являющиеся в естественных условиях средством раздражения данной клетки (биосистемы), но, тем не менее, способные при достаточной силе вызвать возбуждение.

Все раздражители (адекватные и неадекватные) в зависимости от их *силы* подразделяют на пороговые, подпороговые, максимальные, субмаксимальные и супермаксимальные.

Минимальная сила раздражителя, необходимая для возникновения минимального по величине возбуждения, называется *порогом* возбуждения. Величина порога является мерой возбудимости клетки (ткани, биосистемы). Чем выше порог возбуждения, тем меньше возбудимость клетки.

Раздражители, сила которых ниже порога возбуждения, рассматриваются как *подпороговые*. Если сила раздражения превосходит порог возбуждения, величина ответной реакции клетки (возбуждения) возрастает вплоть до известного, определенного для каждого живого образования предела функционального ответа. Дальнейшее увеличение силы уже не ведет к росту ответной реакции. Минимальная сила раздражителя, вызывающая наибольший (максимальный) ответ биосистемы, называется *максимальной силой раздражения*. Раздражители, сила которых меньше или больше максимальной, называются, соответственно, *субмаксимальными* и *супермаксимальными*.

Контрольные вопросы к разделу «Клетка»

1. Дать определения анатомии, гистологии, физиологии. Что такое морфология человека?
2. Краткая история развития анатомии.
3. Краткая история развития гистологии.
4. Краткая история развития физиологии.
5. Что такое клетка? Какими свойствами обладает клетка как элементарная единица живого?
6. Ультраструктура клетки: плазматическая мембрана.
7. Ультраструктура клетки: цитоплазма (гиалоплазма). Перечислите органеллы клетки.
8. Эндоплазматическая сеть.
9. Внутренний сетчатый аппарат (комплекс Гольджи), лизосомы, пероксисомы.
10. Строение митохондрий и их функция.
11. Немембранные органеллы клетки: рибосомы и клеточный центр.
12. Цитоскелет клетки.
13. Из каких элементов состоит ядро клетки? Его функции.
14. Включения в цитоплазме клетки. Примеры.
15. Химический состав клетки.
16. Функции клетки.
17. Обмен веществ в клетке: анаболические и катаболические реакции.
18. Понятие о раздражителях. Классификация.
19. Раздражимость и возбудимость клетки.

СТРОЕНИЕ ТКАНЕЙ ЧЕЛОВЕКА

Понятие ткани и виды тканей человека

Клетки входят в состав тканей, из которых состоит организм человека и животных.

Ткань – это система клеток и внеклеточных структур, объединенных единством происхождения, строения и функций. Со времен Келликера и Лейдига (50-е годы XIX века) ткани организма человека принято делить на четыре типа: эпителиальная, внутренней среды, мышечная, нервная. Система тканей внутренней среды включает кровь, соединительные ткани и скелетные ткани (хрящевую и костную). Часто кровь рассматривают как разновидность соединительной ткани, имеющей жидкое межклеточное вещество – плазму, в которой находятся взвешенные в ней клеточные элементы – эритроциты, лейкоциты, тромбоциты.

Суммируя эти воззрения, можно говорить о том, что в процессе эволюции появились четыре вида тканей с определенными функциональными свойствами: *эпителиальная, соединительная, мышечная и нервная.*

Каждый орган состоит из различных тканей, которые тесно связаны между собой. Например, желудок, кишечник, другие органы состоят из эпителиальной, соединительной, гладкомышечной и нервной тканей. Различные ткани, входящие в состав того или иного органа, обеспечивают выполнение главной функции данного органа.

Эпителиальная ткань

Эпителиальная ткань (эпителий) покрывает всю наружную поверхность тела человека и животных, выстилает слизистые оболочки полых внутренних органов (желудочно-кишечный тракт, мочевыводящие и воздухоносные пути, плевру, перикард, брюшину) и входит в состав желез внутренней секреции (рис. 10). Существуют несколько классификаций эпителиев, в основу которых положены различные признаки: происхождение, строение, функции. Из них наибольшее распространение получила морфологическая классификация.

Морфологическая классификация эпителиальной ткани:

- *Однослойный эпителий* может быть однорядным и многорядным. У однослойного эпителия все клетки имеют одинаковую форму – плоскую, кубическую или призматическую, их ядра лежат на одном уровне, т. е. в один ряд. У многорядного эпителия различают, например, призматические и вставочные клетки, последние, в свою очередь, де-

ляются по принципу отношения ядра к базальной мембране на высокие вставочные и низкие вставочные клетки.

- *Многослойный эпителий* бывает ороговевающим, неороговевающим и переходным. Эпителий, в котором происходят процессы ороговения, связанные с дифференцировкой клеток верхних слоев в плоские роговые чешуйки, называют многослойным плоским *ороговевающим*. При отсутствии ороговения эпителий называется многослойным плоским *неороговевающим*.

- *Переходный эпителий* выстилает органы, подверженные сильному растяжению, – мочевой пузырь, мочеточники и др. При изменении объема органа толщина и строение эпителия также изменяется.

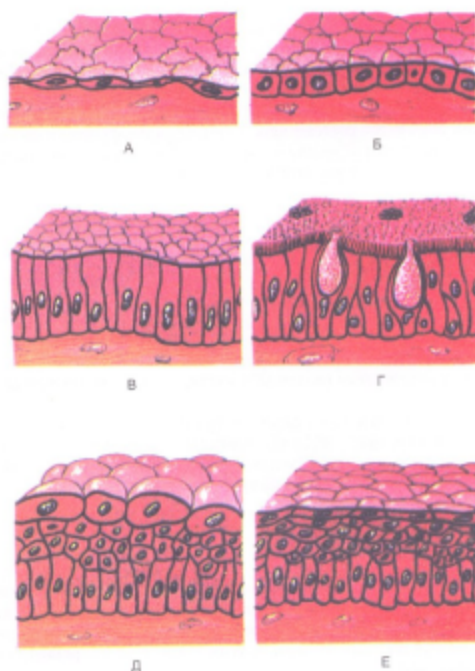


Рис. 10. Строение эпителиальной ткани (схема):

А – простой плоский (сквамозный) эпителий (мезотелий); Б – простой кубический эпителий; В – простой цилиндрический эпителий; Г – реснитчатый эпителий; Д – переходный эпителий; Е – неороговевающий многослойный (плоский) сквамозный эпителий

- *Однослойный плоский эпителий* (эндотелий и мезотелий). *Эндотелий* выстилает изнутри кровеносные, лимфатические сосуды, полости сердца. Эндотелиальные клетки плоские. Они создают условия

для кровотока. При нарушении эпителия могут образовываться тромбы. Вторая разновидность – *мезотелий*, выстилает все серозные оболочки. Состоит из плоских полигональной формы клеток, связанных между собой неровными краями. Клетки имеют одно, реже два уплощенных ядра. На апикальной (наружной по отношению к выстилаемой оболочке) поверхности имеются короткие микроворсинки. Они обладают всасывательной, выделительной и разграничительной функциями. Мезотелий обеспечивает свободное скольжение внутренних органов относительно друг друга. Он выделяет на свою поверхность слизистый секрет и предотвращает образование соединительнотканых спаек между органами, покрытыми серозными оболочками. Обе разновидности достаточно хорошо регенерируют за счет митоза.

- *Однослойный кубический эпителий* на апикальной поверхности имеет микроворсинки, увеличивающие рабочую поверхность, а в базальной части плазмолемма образует глубокие складки, между которыми в цитоплазме располагаются митохондрии, поэтому базальная часть клеток (внутренняя по отношению к выстилаемой оболочке) выглядит исчерченной. Выстилает мелкие выводные протоки поджелудочной железы, желчные протоки и почечные канальцы.

- *Однослойный цилиндрический эпителий* встречается в органах среднего отдела пищеварительного канала, пищеварительных железах, почках, половых железах и половых путях. При этом строение и функция определяются его локализацией. Слизистую желудка выстилает однослойный железистый эпителий. Он вырабатывает и выделяет слизистый секрет, который распространяется по поверхности эпителия и защищает слизистую оболочку от повреждения. Цитоплазматическая мембрана базальной части также имеет небольшие складки. Эпителий обладает высокой способностью к регенерации.

- Почечные канальцы и слизистая оболочка кишечника выстланы *каемчатым эпителием* (рис. 11). В каемчатом эпителии кишечника преобладают каемчатые клетки – энтероциты. На их верхушке располагаются многочисленные микроворсинки. В этой зоне происходит пристеночное пищеварение и интенсивное всасывание продуктов гидролиза пищевых веществ. Слизистые бокаловидные клетки вырабатывают на поверхность эпителия слизь, а между клетками располагаются мелкие эндокринные клетки. Они выделяют гормоны, которые обеспечивают местную (локальную) регуляцию.

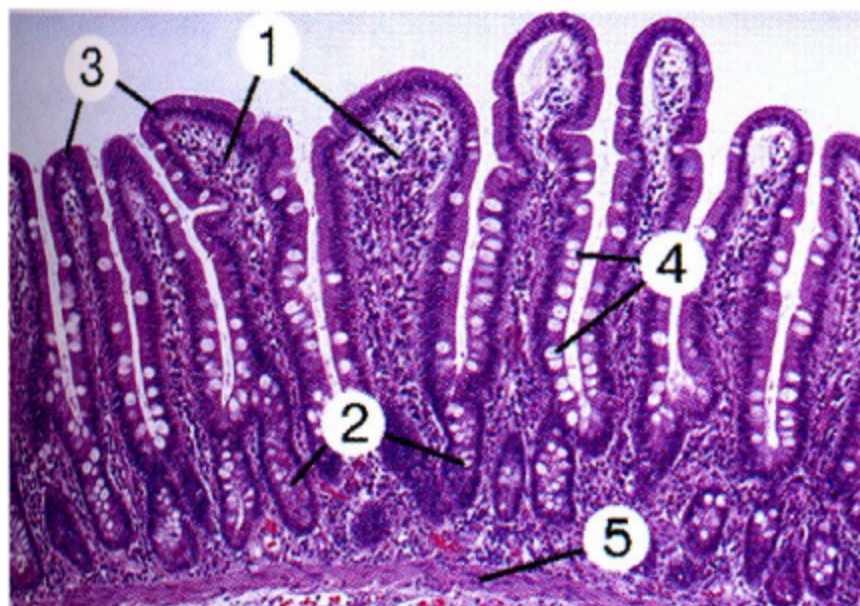


Рис. 11. Тощая кишка.

Слизистая оболочка образует тонкие высокие ворсинки (1) и трубчатые углубления – крипты (2), достигающие мышечного слоя (5).

Слизистая оболочка покрыта однослойным цилиндрическим эпителием с каёмчатыми (3) и бокаловидными (4) клетками.

Окраска гематоксилином и эозином

- **Однослойный многоядный реснитчатый эпителий.** Он выстилает воздухоносные пути: клетки разной высоты, и ядра располагаются на разных уровнях (рис. 12). Клетки располагаются пластом. Под базальной мембраной лежит рыхлая соединительная ткань с кровеносными сосудами, а в эпителиальном пласте преобладают высокодифференцированные реснитчатые клетки. У них узкое основание, широкая верхушка, на которой располагаются мерцательные реснички. Они полностью погружены в слизь. Между реснитчатыми клетками находятся бокаловидные – это одноклеточные слизистые железы. Они вырабатывают слизистый секрет на поверхность эпителия. Имеются эндокринные клетки. Между ними располагаются короткие и длинные вставочные клетки – это стволовые клетки, малодифференцированные, за их счет идет пролиферация клеток. Мерцательные реснички совершают колебательные движения и перемещают слизистую пленку по воздухоносным путям к внешней среде.

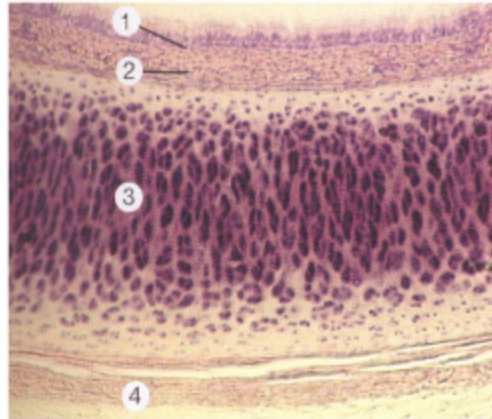


Рис. 12. Трахея. Стенку образуют четыре оболочки. Слизистая оболочка (1) состоит из многорядного мерцательного эпителия и собственного слоя. Для подслизистой оболочки (2) характерны многочисленные слизистые и белково-слизистые железы. Фиброзно-хрящевая оболочка (3) представлена незамкнутыми кольцами гиалинового хряща. Адвентициальная оболочка (4) образована волокнистой соединительной тканью. Окраска гематоксилином и эозином

Многослойный эпителий

Многослойный плоский неороговевающий эпителий. Он выстилает роговицу, передний отдел пищеварительного канала и участок анального отдела пищеварительного канала, влагалище (рис. 13). Клетки располагаются в несколько слоев. На базальной мембране лежит слой базальных или цилиндрических клеток. Часть из них – стволовые клетки. Они пролиферируют, отделяются от базальной мембраны, превращаются в клетки полигональной формы с выростами, шипами, и их совокупность формирует слой шиповатых клеток, располагающихся в несколько этажей. Они постепенно уплощаются и образуют поверхностный слой плоских клеток, которые с поверхности отторгаются во внешнюю среду.



Рис. 13. Роговица. Многослойный плоский неороговевающий эпителий состоит из 5-6 слоев (1). Под базальной мембраной лежит боуменова оболочка (3) – гомогенный слой, содержащий основное вещество и неупорядоченно ориентированные тонкие коллагеновые и ретикулиновые волокна. Собственное вещество роговицы (2) представлено правильно расположенными коллагеновыми пластинками и уплощёнными фибробластами, погружёнными в аморфное вещество

Многослойный плоский ороговевающий эпителий – эпидермис, выстилает кожные покровы.

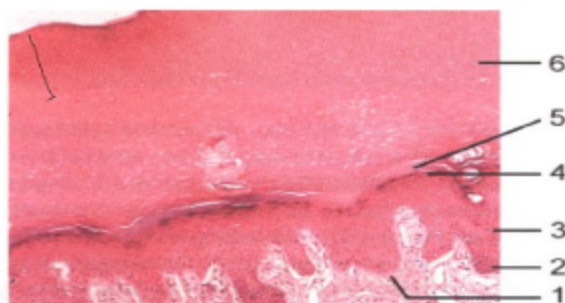


Рис. 14. Эпидермис кожи ладони. В толстой коже (ладонные поверхности), которая постоянно испытывает нагрузку, эпидермис состоит из 5 слоев:

1 – базальный слой, содержит стволовые клетки, дифференцированные цилиндрические и пигментные клетки (пигментоциты); 2 – шиповатый слой – клетки полигональной формы, в них содержатся монофибриллы (от греч. topos «натяжение» и лат. fibrilla «волоконце»); 3 – тонкие белковые волокна, обеспечивающие сохранность формы в некоторых эпителиальных клетках; 4 – зернистый слой – клетки приобретают ромбовидную форму, монофибриллы распадаются, и внутри этих клеток в виде зерен образуется белок кератогиалин.

Кератогиалин – белок, являющийся предшественником кератина.

С этого начинается процесс ороговения; 5 – блестящий слой – узкий слой, в нем клетки становятся плоскими, они постепенно утрачивают внутриклеточную структуру, и кератогиалин превращается в элелидин; 6 – роговой слой – содержит роговые чешуйки, которые полностью утратили строение клеток, содержат белок кератин. При механической нагрузке и при ухудшении кровоснабжения процесс ороговения усиливается

В тонкой коже, которая не испытывает нагрузки, отсутствуют зернистый и блестящий слои.

- Многослойный кубический и цилиндрический эпителии встречаются крайне редко – в области конъюнктивы глаза и области стыка прямой кишки между однослойным и многослойным эпителиями.

- *Переходный эпителий* (урозпителий) выстилает мочевыводящие пути и аллантаис (рис. 15). Содержит базальный слой клеток, часть клеток которого постепенно отделяется от базальной мембраны и образует промежуточный слой грушевидных клеток. На поверхности располагается слой покровных клеток – крупные клетки, иногда двухрядные, покрытые слизью. Толщина этого эпителия меняется в зависимости от степени растяжения стенки мочевыводящих органов. Эпителий способен выделять секрет, защищающий его клетки от воздействия мочи.



Рис. 15. Мочеточник. Для слизистой оболочки характерны переходный эпителий (1) и отсутствие мышечного слоя.

В собственном слое (2) встречаются лимфатические фолликулы. В подслизистой оболочке (3) нижней части мочеточника имеются мелкие альвеолярно-трубчатые железы. Мышечная оболочка (4) в верхних двух третях состоит из двух слоев гладкомышечных клеток (внутреннего продольного и наружного циркулярного), в нижней трети снаружи появляется третий слой с продольным расположением гладкомышечных клеток. Окраска гематоксилином и эозином

• **Железистый эпителий** – разновидность эпителиальной ткани, которая состоит из эпителиальных железистых клеток (рис. 16). Эти клетки в процессе эволюции приобрели свойство вырабатывать и выделять секреты. Такие клетки называются секреторными (железистыми) – glandулоцитами. Они имеют точно такую же общую характеристику, как покровный эпителий. Железистый эпителий расположен в железах кожи, кишечнике, слюнных железах, железах внутренней секреции и др.

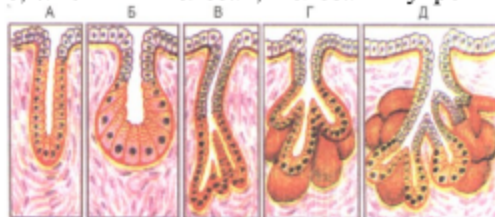


Рис. 16. Типы эндокринных желез:

- А – простая трубчатая железа с неразветвленным начальным отделом;*
- Б – простая альвеолярная железа с неразветвленным начальным отделом;*
- В – простая трубчатая железа с разветвленными начальными отделами;*
- Г – простая альвеолярная железа с разветвленным начальным отделом;*
- Д – сложная альвеолярно-трубчатая железа с разветвленными начальными отделами*

Существуют 2 вида железистых клеток:

- экзокринные – выделяют свой секрет во внешнюю среду или просвет органа;

- эндокринные – выделяют свой секрет непосредственно в кровоток.

Эпителиальная ткань участвует в обмене веществ между организмом и внешней средой, выполняет защитную функцию (эпителий кожи), функции секреции, всасывания (эпителий желудочно-кишечного тракта (ЖКТ), почек, кожи), выделения (эпителий почек, ЖКТ, кожи, легких), газообмена (эпителий легких) и обладает большой регенеративной способностью.

Функции эпителиев

- Транспорт газов (O_2 и CO_2) через эпителий альвеол легких; аминокислот и глюкозы при помощи специальных транспортных белков в эпителии кишки; иммуноглобулина А и других молекул на поверхность эпителиальных пластов.

- Эндоцитоз, пиноцитоз. Эпителиальные клетки участвуют в пиноцитозе (например, эпителий почечных канальцев) и в опосредуемом рецепторами эндоцитозе (например, поглощение холестерина вместе с липопротеидами низкой плотности или трансферрина большинством эпителиальных клеток).

- Секреция. Экзоцитоз слизи, белков (гормонов, факторов роста, ферментов). Слизь вырабатывается специальными слизистыми клетками эпителия желудка и половых путей, бокаловидными клетками в эпителии кишки, трахеи и бронхов. Гормоны и факторы роста вырабатываются эндокринными клетками.

- Барьерная. Разграничение сред путем образования надежных барьеров из эпителиальных клеток, связанных плотными контактами (например, между эпителиальными клетками слизистой оболочки желудка и кишки).

- Защита организма от повреждающего действия физических и химических факторов внешней среды.

Соединительная ткань

Термин *соединительная ткань* объединяет значительную группу тканей: собственно соединительные ткани (рыхлая волокнистая, плотная волокнистая – неоформленная и оформленная); ткани, которые имеют особые свойства (жировая, ретикулярная); скелетные твердые (костная и хрящевая) и жидкие (кровь, лимфа). Эта ткань состоит из множества клеток и межклеточного вещества, в котором находятся разнообразные волокна (коллагеновые, эластические, ретикулярные).

Рыхлая волокнистая соединительная ткань содержит клеточные элементы (фибробласты, макрофаги, плазматические и тучные клетки и др.). В зависимости от строения и функции органа волокна по-разному ориентированы в основном веществе. Эта ткань располагается преимущественно по ходу кровеносных сосудов. *Плотная волокнистая соединительная ткань* бывает оформленной и неоформленной. В оформленной плотной соединительной ткани волокна располагаются параллельно и собраны в пучок. Она участвует в образовании связок, сухожилий, перепонки и фасций.

Соединительная ткань образована клетками и межклеточным веществом, в котором всегда присутствует значительное количество соединительнотканых волокон.

Соединительная ткань, имея различное строение, расположение, выполняет механические функции (опорные), трофическую – питания клеток, тканей (кровь), защитные (механическая защита и фагоцитоз).

В соответствии с особенностями строения и функций межклеточного вещества и клеток выделяют собственно соединительную ткань, а также скелетные ткани и кровь.

Собственно соединительная ткань

Собственно соединительная ткань сопровождает кровеносные сосуды вплоть до капилляров, заполняет промежутки между органами и тканями в органах, подстилает эпителиальную ткань. Собственно соединительную ткань подразделяют на волокнистую соединительную ткань и соединительную ткань со специальными свойствами (ретикулярную, жировую, пигментную).

Волокнистая соединительная ткань, в свою очередь, подразделяется на *рыхлую* и *плотную*, а последняя – на *неоформленную* и *оформленную*. В основу классификации волокнистой соединительной ткани положен принцип соотношения клеток и межклеточных, волоконных структур, а также расположение соединительнотканых волокон.

Рыхлая волокнистая соединительная ткань имеется во всех органах возле кровеносных и лимфатических сосудов, нервов и образует строму многих органов. Основными клеточными элементами рыхлой волокнистой соединительной ткани являются фибробласты (рис. 17). Межклеточные структуры представлены основным веществом и расположены в нем коллагеновыми (клейдающими) и эластическими волокнами. Основное вещество представляет собой гомогенную коллоидную массу, которая состоит из кислых и нейтральных полисахаридов в комплексе с белками. Эти полисахариды получили название гликозаминогликанов, протеогликанов, в том числе гиалуроновая кислота. Жидкую часть основного вещества составляет тканевая жидкость.

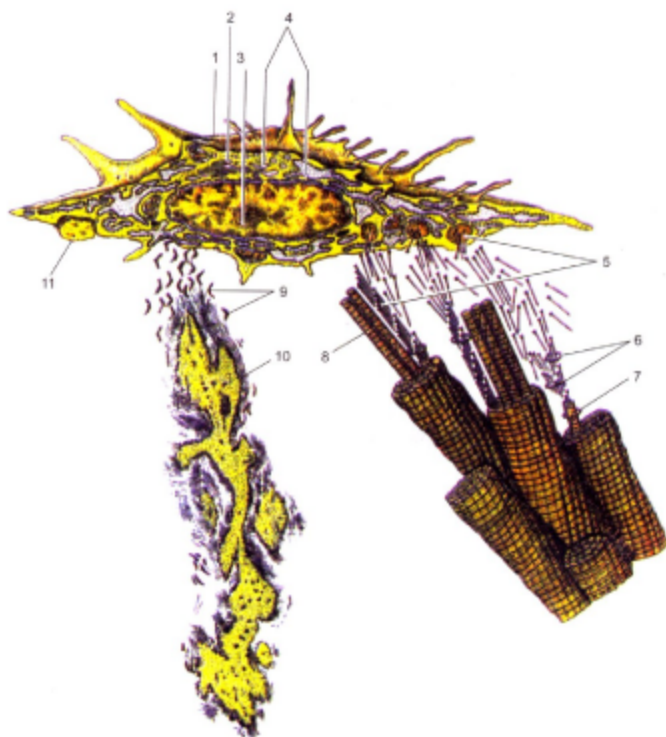


Рис. 17. Строение фибробласта и образование межклеточного вещества (схема):
 1 – фибробласт; 2 – ядро; 3 – зернистая эндоплазматическая сеть; 4 – сетчатый аппарат; 5 – молекулы тропоколлагена, выделяющиеся из клетки; 6 – полимеризация молекул тропоколлагена в протофибриллы; 7 – микрофибриллы; 8 – фибриллы; 9 – молекулы эластина; 10 – микрофибриллярный структурный гликопротеин; 11 – эластичное волокно, погруженное в мембрану фибробласта

Механические, прочностные качества соединительной ткани придают коллагеновые и эластические волокна. Основу коллагеновых волокон составляет белок коллаген. Каждое волокно состоит из отдельных коллагеновых фибрилл толщиной около 7 нм. Коллагеновые волокна характеризуются большой механической прочностью на разрыв. Они объединяются в пучки различной толщины (рис. 18).

Эластические волокна определяют эластичность и растяжимость соединительной ткани. Они состоят из аморфного белка эластина и нитевидных, ветвящихся фибрилл.

Клетками соединительной ткани являются молодые функционально активные фибробласты и зрелые фиброциты. Фибробласты принимают участие в образовании межклеточного вещества и коллагено-

вых волокон. Они имеют веретенообразную форму, базофильную цитоплазму и способны к размножению митотическим путем. Фиброциты отличаются от фибробластов слабым развитием мембранных оргanelл и низким уровнем метаболизма.

В соединительной ткани имеются специализированные клетки, в том числе клетки крови (лейкоциты) и иммунной системы (лимфоциты, плазматические клетки). В рыхлой соединительной ткани встречаются подвижные клеточные элементы – *макрофаги* и *тучные клетки*.

Макрофаги – это активно фагоцитирующие клетки, размерами 10–20 мкм, содержащие многочисленные оргanelлы для внутриклеточного переваривания и синтеза различных антибактериальных веществ, имеющие многочисленные ворсинки на поверхности клеточной мембраны (рис. 18).

Тучные клетки (тканевые базофилы) синтезируют и накапливают в цитоплазме биологически активные вещества (гепарин, серотонин, дофамин и др.). Они являются регуляторами местного гомеостаза в соединительной ткани (рис. 18). В рыхлой волокнистой соединительной ткани присутствуют также *жировые клетки* (адипоциты) и *пигментные клетки* (пигментоциты).

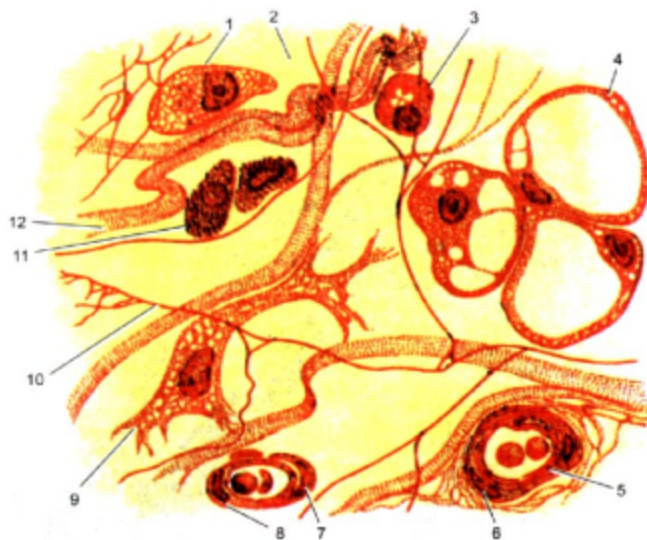


Рис. 18. Строение рыхлой волокнистой соединительной ткани:

- 1 – макрофаг; 2 – аморфное межклеточное (основное) вещество;
- 3 – плазмоцит (плазматическая клетка); 4 – липоцит (жировая клетка);
- 5 – кровеносный сосуд; 6 – миоцит; 7 – пероцит; 8 – эндотелиоцит;
- 9 – фибробласт; 10 – эластическое волокно; 11 – тканевый базофил;
- 12 – коллагеновое волокно

Межклеточное вещество состоит большей частью из основного вещества с хаотично распределенными коллагеновыми и эластическими волокнами. Клеточный состав разнообразен: фибробласты, тучные клетки, различные лейкоциты, адипоциты, макрофаги, плазматические клетки.

Плотная волокнистая соединительная ткань состоит преимущественно из волокон, небольшого количества клеток и основного аморфного вещества. Выделяют *плотную неоформленную* и *плотную оформленную* волокнистые соединительные ткани. Первая из них (неоформленная) образована многочисленными волокнами различной ориентации и имеет сложные системы перекрещивающихся пучков (например, сетчатый слой кожи). У плотной оформленной волокнистой соединительной ткани (рис. 19) волокна располагаются в одном направлении в соответствии с действием силы натяжения (сухожилия мышц, связки).

Соединительная ткань со специальными свойствами представлена ретикулярной, жировой, слизистой и пигментной тканями.

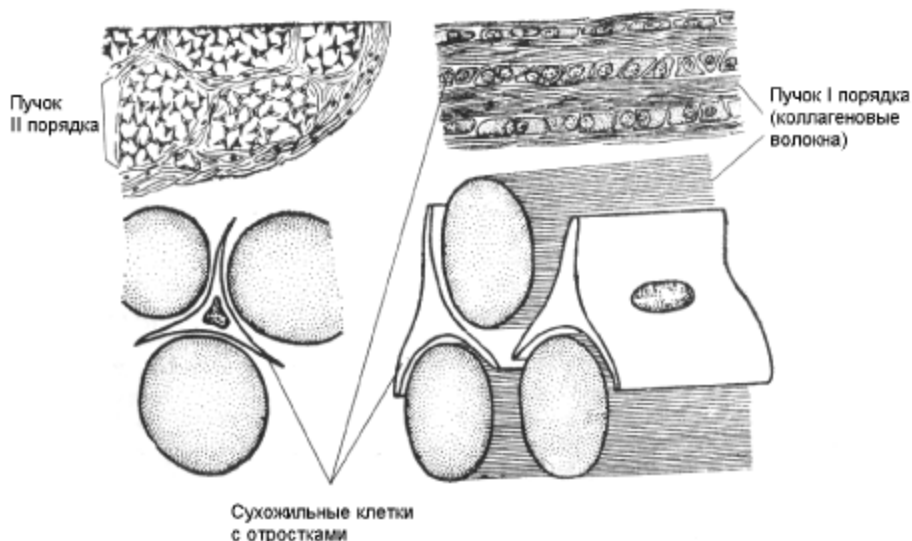


Рис. 19. Строение сухожилия

Для неоформленной плотной соединительной ткани характерны переплетение волокон и небольшое количество клеточных элементов. Образует строму – основу (или остов) органа животного организма, характерна для собственно кожи (дермы)

Жировая ткань встречается во многих органах. Особенно под кожей, под брюшиной. Жировые клетки (адипоциты) образуют скопления

(дольки), разделенные перегородками из рыхлой соединительной ткани. В каждой клетке в центре располагается жировая капля, а ядро и цитоплазма – по периферии. Жировая ткань служит энергетическим депо, защищает внутренние органы от ударов, сохраняет тепло в организме.

Скелетные ткани

К *скелетным тканям* относятся хрящ и кость. Хрящевая и костная ткани выполняют в организме главным образом опорную, механическую функции, а также принимают участие в минеральном обмене.

Хрящевая ткань состоит из клеток (*хондроцитов, хондробластов*) и *межклеточного вещества*. Межклеточное вещество хряща, находящееся в состоянии геля, образовано главным образом гликозаминогликанами и протеогликанами. В большом количестве в хряще содержатся фибриллярные белки (в основном коллаген). Межклеточное вещество обладает высокой гидрофильностью (рис. 20).

Хондроциты имеют округлую или овальную форму, они расположены в особых полостях (лакунах), вырабатывают все компоненты межклеточного вещества. Молодыми хрящевыми клетками являются *хондробласты*. Они активно синтезируют межклеточное вещество хряща, а также способны к размножению. За счет хондробластов происходит периферический (аппозиционный) рост хряща. Слой соединительной ткани, покрывающей поверхность хряща, называется *надхрящницей*. В надхрящнице выделяют наружный слой – *фиброзный*, состоящий из плотной волокнистой соединительной ткани и содержащий кровеносные сосуды, нервы. Внутренний слой надхрящницы *хондрогенный*, содержащий хондробласты и их предшественников – *прехондробласты*. Надхрящница обеспечивает аппозиционный рост хряща, ее сосуды осуществляют диффузное питание хрящевой ткани и вывод продуктов обмена.

Соответственно особенностям строения межклеточного вещества выделяют *гиалиновый, эластический и волокнистый* хрящ.

Гиалиновый хрящ отличается прозрачностью и голубовато-белым цветом. Этот хрящ встречается в местах соединения ребер с грудиной, на суставных поверхностях костей, в местах соединения эпифиза с диафизом у трубчатых костей, в скелете гортани, в стенках трахеи, бронхов (рис. 20).

Эластический хрящ в своем межклеточном веществе наряду с коллагеновыми волокнами содержит большое количество эластических волокон. Из эластического хряща построены ушная раковина, некоторые мелкие хрящи гортани, надгортанник (рис. 21).

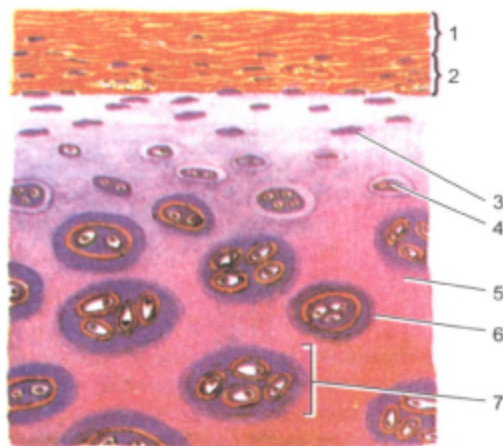


Рис. 20. Гиалиновый хрящ. Под надхрящницей (1) в поверхностных слоях молодого хряща располагаются хондробласты и молодые хондроциты (2). В глубоких слоях хряща хондроциты образуют изогенные группы клеток (3). Интертерриториальный матрикс (4) занимает пространство между клеточными территориями. Окраска гематоксилином и эозином

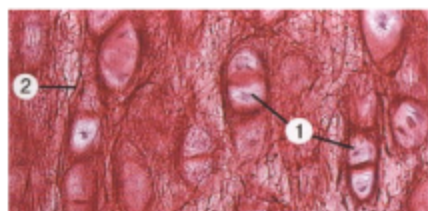


Рис. 21. Эластический хрящ. Группы хрящевых клеток (1) окружены многочисленными эластическими волокнами (2)

Волокнистый хрящ в межклеточном веществе содержит большое количество коллагеновых волокон (рис. 22). Из волокнистого хряща построены фиброзные кольца межпозвоночных дисков, суставные диски и мениски.

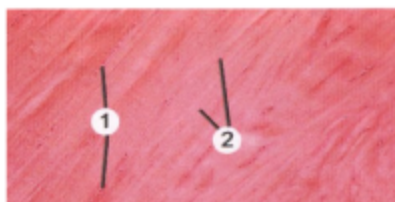


Рис. 22. Волокнистый хрящ. Изогенные цепочки хондроцитов (1) располагаются между пучками коллагеновых волокон (2), ориентированных в одном направлении. Окраска гематоксилином и эозином

Костная ткань

Кости формируют скелет организма, защищают и поддерживают жизненно важные органы, выполняют функцию депо кальция, содержат до 99 % всего кальция. Кость человека представляет собой сложный орган: она занимает определенное место, имеет соответствующую форму и строение, выполняет только ей присущие функции. Проникающие в кость сосуды и нервы способствуют взаимодействию ее с организмом, участию в общем обмене веществ, выполнению функций и необходимой перестройке при росте, развитии и приспособлении к изменяющимся условиям существования. В живом организме кость содержит около 50 % воды, 28 % органических веществ, в том числе 16 % жиров и 22 % неорганических веществ. Органический компонент представлен белковыми веществами, а неорганический – гидроксипапатитом. Кроме того, в кости содержатся в разных количествах натрий, магний, калий, хлор, фтор, карбонаты и нитраты.

Преобладание в костях органических веществ (у детей) придает им упругость и эластичность. Изменение соотношения в сторону неорганических веществ ведет к хрупкости костей (у пожилых людей) и к более частым переломам.

Кость образуется *костной тканью*, которая относится к соединительной ткани. Она состоит из клеток и плотного межклеточного вещества, богатого коллагеном и минеральными компонентами (рис. 23).

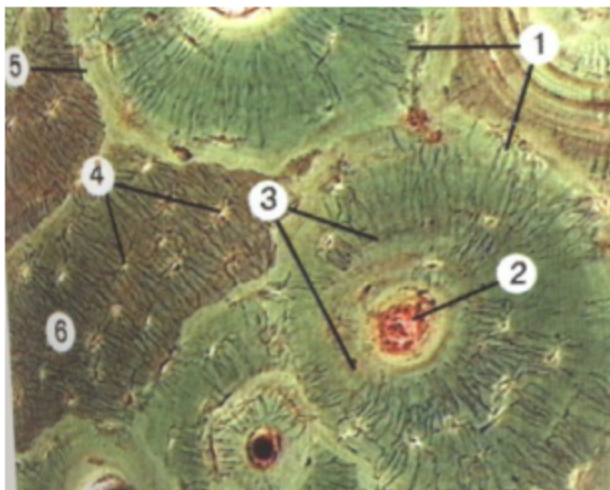


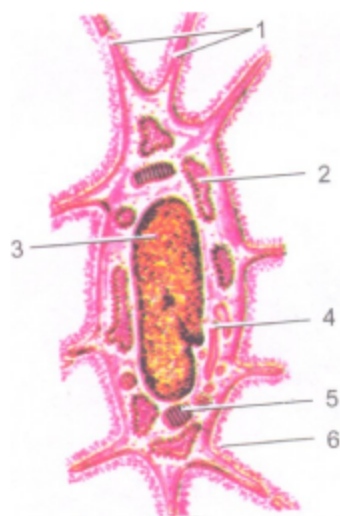
Рис. 23. Диафиз трубчатой кости, компактная часть. Видны остеоны (1), канал остеона (2), concentрические костные пластинки (3), костные полости (4), спайная линия (5), вставочные костные пластинки (6)

В костной ткани встречаются два типа клеток – *остеобласты* и *остеокласты*.

Остеобласты – это молодые костные клетки, многоугольной формы, богатые элементами зернистой цитоплазматической сети, рибосомами и хорошо развитым комплексом Гольджи. Остеобласты постепенно дифференцируются в остеоциты, при этом в них уменьшается количество органелл. Межклеточное вещество, образованное остеобластами, окружает остеоциты со всех сторон и пропитывается солями кальция.

Остеоциты – зрелые многоотростчатые клетки, которые залегают в костных лакунах, вырабатывающие межклеточное вещество и обычно замурованные в нем. Количество клеточных органелл в остеоцитах снижено, и они нередко запасают гликоген. Если появляется необходимость в структурных изменениях костей, остеобласты активизируются, быстро дифференцируются и превращаются в остеоциты. Система костных канальцев обеспечивает обмен веществ между остеоцитами и тканевой жидкостью.

Кроме вышеназванных клеток в костной ткани находятся *остеокласты* – крупные многоядерные клетки. Их цитоплазма имеет множество выростов, покрытых плазматической мембраной. Клетки содержат митохондрии, лизосомы, вакуоли, гидролитические ферменты и выраженные комплексы Гольджи. Плазматическая мембрана в этой области образует много складок и называется гофрированным бережком (рис. 24).



Остеокласты способны резорбировать обызвествленный хрящ и межклеточное вещество костной ткани в процессе развития и перестройки кости. По современным сведениям, остеокласты имеют моноцитарное происхождение и относятся к системе макрофагов.

Рис. 24. Костные клетки. Строение остеоцита: 1 – отростки остеоцита; 2 – эндоплазматическая сеть; 3 – ядро; 4 – внутриклеточный сетчатый аппарат; 5 – митохондрия; 6 – остеоидное (необызвествленное) вещество кости по краям лакуны, в которой расположен остеоцит

Снаружи кость покрыта слоем плотной соединительной ткани – *надкостницей (periosteum)*. Это тонкая плотная соединительная пластинка, богатая кровеносными и лимфатическими сосудами и нервами. Надкостница имеет наружный и внутренний слои.

Наружный слой надкостницы волокнистый, внутренний – ростковый (костеобразующий). Внутренний слой присоединяется непосредственно к костной ткани и формирует молодые клетки (остеобласты), которые располагаются на поверхности кости. Таким образом, в результате костеобразующих свойств надкостницы кость растет в толщину. С костью надкостница плотно срастается при помощи глубоко проникающих волокон.

Наружный слой кости представлен пластинкой *компактного* вещества, которая в диафизах трубчатых костей более толстая, чем в эпифизах. В компактном веществе костные пластинки располагаются в определенном порядке, образуя сложные системы – *остеоны* – структурные единицы кости. Остеон состоит из 5–20 цилиндрических пластинок, вставленных одна в другую (рис. 25).

В центре каждого остеона проходит *центральный (гаверсов) канал*. Через него, в свою очередь, проходят по одной артерия и вена, которые разветвляются на капилляры и по каналам подходят к лакунам гаверсовой системы. Они обеспечивают поступление и отток из клеток питательных веществ и продуктов метаболизма, CO_2 и O_2 . Каждый гаверсов канал содержит также лимфатический сосуд и нервные волокна.

На наружной и внутренней поверхностях кости костные пластинки не образуют концентрические цилиндры, а располагаются вокруг них. Эти области пронизаны *каналами Фолькманна*, через которые проходят кровеносные сосуды, соединяющиеся с сосудами гаверсовых каналов (рис. 25). Основное вещество компактной кости состоит из костного коллагена, вырабатываемого остеобластами, и гидроксиапатита; кроме того, в него входят магний, натрий, карбонаты и нитраты.



Рис. 25. Строение остеона:

- 1 – центральный канал (канал остеона);
- 2 – пластинки остеона; 3 – костная клетка

Под компактным веществом располагается *губчатое*, которое представляет собой сеть из тонких анастомозированных костных элементов – *трабекул*. Трабекулы ориентированы в тех направлениях, в которых кости повышают свою устойчивость к нагрузкам и сжатию при минимальной массе. Губчатая кость находится в эпифизах трубчатых длинных костей и коротких (позвонки, кости запястья и предплюсны). Она свойственна также зародышам и растущим организмам.

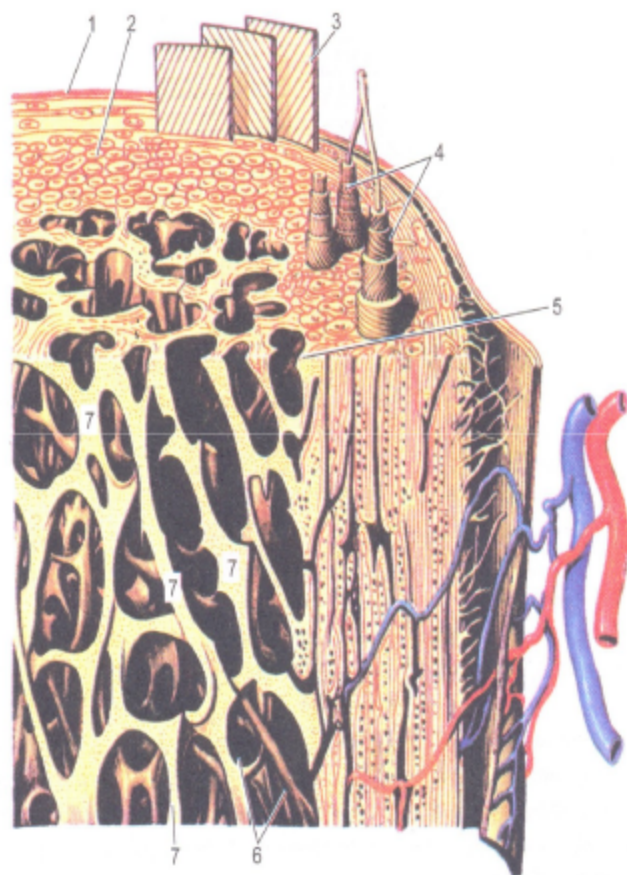


Рис. 26. Строение трубчатой кости:

1 – надкостница; 2 – компактное вещество кости; 3 – слой наружных окружающих пластинок; 4 – остеоны; 5 – слой внутренних окружающих пластинок; 6 – костномозговая полость; 7 – костные перекладки (балки) губчатой кости

Внутри кости, в костномозговой полости и ячейках губчатого вещества, находится *костный мозг*. Во внутриутробном периоде и у новорожденных все кости содержат красный костный мозг, который выпол-

няет преимущественно кроветворную функцию. У взрослого человека красный костный мозг содержится только в ячейках губчатого вещества плоских костей (грудина, кости черепа, подвздошные кости), в губчатых (коротких костях), эпифизах трубчатых костей. В костномозговой полости диафизов трубчатых костей находится желтый костный мозг. Он состоит из жировых включений и перерожденной ретикулярной стромы.

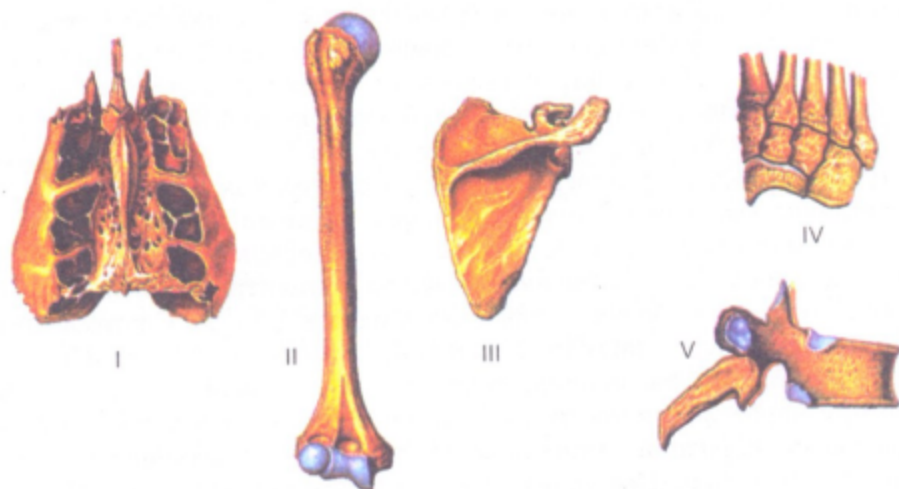


Рис. 27. Различные виды костей:

I – воздухоносная (решетчатая) кость; II – длинная (трубчатая) кость; III – плоская кость; IV – губчатые (короткие) кости; V – смешанная кость

Кости человека различаются по форме и размерам и занимают определенное место в организме. Существуют следующие виды костей: *трубчатые, губчатые, плоские (широкие), смешанные и воздухоносные* (рис. 27).

Трубчатые кости выполняют функцию рычагов и формируют скелет свободной части конечностей; делятся на длинные (плечевая, бедренные кости, кости предплечья и голени) и короткие (пястные и плюсневые кости, фаланги пальцев).

В длинных трубчатых костях есть расширенные концы (*эпифизы*) и средняя часть (*диафиз*). Участок между эпифизом и диафизом называется *метафизом*. Эпифизы костей полностью или частично покрыты гиалиновым хрящом и участвуют в образовании суставов.

Губчатые (короткие) кости располагаются в тех участках скелета, где прочность костей сочетается с подвижностью (кости запястья, предплюсна, позвонки, сесамовидные кости).

Плоские (широкие) кости участвуют в образовании крыши черепа, грудной и тазовой полостей, выполняют защитную функцию, имеют большую поверхность для прикрепления мышц.

Смешанные кости имеют сложное строение и различную форму. К этой группе костей относятся позвонки, тела которых являются губчатыми, а отростки и дуги – плоскими.

Воздухоносные кости содержат в теле полость с воздухом, выстланную слизистой оболочкой. К ним относятся верхняя челюсть, лобная, клиновидная и решетчатая кости черепа.

Контрольные вопросы к разделу «Ткани»

1. Дайте определение ткани. Какие ткани выделяют в организме человека?

2. Эпителиальная ткань. Морфологическая классификация эпителиальной ткани.

3. Однослойный эпителий (плоский, кубический, цилиндрический, каемчатый, однослойный многорядный реснитчатый эпителий). Строение, локализация, функция.

4. Многослойный плоский ороговевающий и неороговевающий эпителий, многослойный цилиндрический и кубический, переходный, железистый эпителии. Строение, локализация, функция.

5. Функции эпителиев.

6. Соединительная ткань. Ее виды.

7. Рыхлая волокнистая соединительная ткань. Строение, локализация, функция.

8. Волокнистая соединительная ткань. Рыхлая и плотная (оформленная, неоформленная). Строение, локализация, функция.

9. Скелетные ткани: хрящ и кость. Строение хряща.

10. Разновидности хрящевой ткани: гиалиновый, эластический и волокнистый хрящи. Строение, локализация, функция.

11. Кости, виды костей, химический состав, строение.

КРОВЬ И ЕЕ ФУНКЦИИ

Система тканей внутренней среды кроме соединительных тканей включает *кровь, лимфу и межклеточную жидкость*. Иногда последние выделяют особо как *внутреннюю среду организма*.

Кровь несет тканям питательные вещества и кислород, удаляет продукты обмена и углекислый газ, вырабатывает антитела, переносит гормоны, которые регулируют деятельность различных систем организма. Несмотря на то что кровь циркулирует по кровеносным сосудам и отделена от других тканей сосудистой стенкой, форменные элементы, а также вещества плазмы крови могут переходить в соединительную ткань, которая окружает кровеносные сосуды. Благодаря этому кровь обеспечивает *постоянство состава внутренней среды организма*.

Основные *функции крови: транспортная, дыхательная, выделительная, питательная, гомеостатическая, регуляторная, защитная и терморегуляторная*.

Транспортная функция крови заключается в переносе питательных веществ, газов, регуляторных молекул, продуктов обмена веществ и т. д. Эта функция лежит в основе других функций крови как движущейся жидкости.

Дыхательная функция крови – это перенос кислорода от легких к органам и тканям и углекислого газа от периферических тканей в легкие. *Выделительная* функция обеспечивает транспорт продуктов обмена (мочевой кислоты, билирубина и других) к органам выделения (почки, кишечник, кожа, легкие, слизистая желудка и других) для последующего их удаления как веществ, вредных для организма. *Питательная* функция основана на переносе питательных веществ (глюкозы, аминокислот и других), образовавшихся в результате пищеварения, к органам и тканям. *Гомеостатическая* функция – это поддержание постоянного осмотического давления, ионного состава, температуры, рН и т. д. *Регуляторная* функция состоит в переносе биологически активных веществ и выработанных железами внутренней секреции гормонов в определенные органы – мишени для регуляции их функции путем передачи информации через соответствующие рецепторы. *Защитная* функция заключается в обезвреживании клетками крови микроорганизмов и их токсинов, формировании антител, удалении продуктов распада тканей, остановке кровотечения в результате свертывания и образования тромба. *Терморегуляторная* функция осуществляется путем переноса тепла от «горячих» органов (печень, сердце) к менее метаболически активным, а также из глуболежащих органов к сосудам кожи.

Масса крови у человека составляет 6–8 % массы тела и в норме приблизительно равна 4,5–5,0 л. В состоянии покоя циркулирует всего 40–50 % всей крови, остальная часть находится в депо (печень, селезенка, кожа). В малом круге кровообращения содержится 20–25 % объема крови, в большом круге – 75–85 % крови. В артериальной системе циркулирует 15–20 % крови, в венозной – 70–75 %, в капиллярах – 5–7 %.

Кровь состоит из *клеточных (форменных) элементов* (45 %) и жидкой части – *плазмы* (65 %). После выделения форменных элементов в плазме содержатся растворенные в воде соли, белки, углеводы, биологически активные соединения, а также углекислый газ и кислород. В плазме находится около 90 % воды, 7–8 % белка, 1,1 % других органических веществ и 0,9 % неорганических компонентов. Она обеспечивает постоянство объема внутри сосудистой жидкости и кислотно-щелочное равновесие (КЩР), а также участвует в переносе активных веществ и продуктов метаболизма.

Белки плазмы делятся на две основные группы: альбумины и глобулины. К первой группе относится около 60 % белков плазмы. Глобулины представлены *фракциями*: альфа₁-, альфа₂-, бета₁-, бета₂- и гамма-глобулинами. В глобулиновую фракцию входит также фибриноген. Белки плазмы участвуют в таких процессах, как обеспечение защитной функции крови (антитела), свертывание крови, поддержание онкотического давления, транспортная функция, поддержание агрегатного состояния крови и скорости оседания эритроцитов, образование тканевой жидкости, лимфы, мочи и всасывание воды. Питательная функция плазмы связана с наличием в ней белков, сахаров и липидов, содержание которых зависит от особенностей питания и образа жизни индивидуума.

Сыворотка крови не содержит фибриноген, этим она отличается от плазмы, и не свертывается. Сыворотку готовят из плазмы крови путем удаления из нее фибрина. Кровь помещают в цилиндрический сосуд, через определенное время она свертывается и превращается в сгусток, из которого извлекают светло-желтую жидкость – сыворотку крови.

Кровь представляет собой коллоидно-полимерный раствор, растворителем в котором является вода, а растворимыми веществами – соли, низкомолекулярные органические соединения, белки и их комплексы.

Осмотическое давление – это сила движения растворителя через полупроницаемую мембрану из менее концентрированного раствора в более концентрированный. Осмотическое давление крови находится на относительно постоянном уровне и равно 7,3 атм (5600 мм рт. ст., или 745 кПа). Оно зависит от содержания электролитов, преимущественно NaCl, которые находятся в диссоциированном состоянии, а также от ко-

личества жидкостей в организме. Концентрация солей в крови составляет 0,9 %. От их содержания главным образом и зависит осмотическое давление крови.

Осмотическое давление регулирует распределение воды между капиллярами и тканями, между клетками и межклеточным веществом. Растворы, у которых уровень осмотического давления выше, чем в содержимом (цитоплазме) клеток (*гипертонические растворы*), вызывают сжатие (стрикцию) клеток в результате перехода воды из клетки в раствор. В растворах с более низким осмотическим давлением, чем в содержимом клеток (*гипотонические растворы*), объем клеток увеличивается (происходит набухание) в результате перехода воды из раствора в клетку. Растворы, осмотическое давление которых равно осмотическому давлению содержимого клеток и которые не вызывают изменения объема клеток, называют *изотоническими*.

Регуляция осмотического давления крови – это сложный процесс, осуществляемый нейрогуморальным путем.

В крови поддерживается *постоянство рН*. Реакция среды определяется концентрацией водородных ионов, выражающихся водородным показателем рН. Значение рН среды (крови, тканевой и спинномозговой жидкости, лимфы, цитоплазмы) играет важную роль в протекании биохимических реакций.

Кровь человека имеет слабощелочную реакцию: значение рН венозной крови 7,36; артериальной – 7,40. Жизнь возможна в довольно узких пределах сдвига рН – от 7,0 до 7,8. Несмотря на постоянное поступление в кровь кислых (преимущественно) и щелочных продуктов обмена, рН крови и цитоплазмы клеток поддерживается на относительно постоянном уровне за счет наличия прежде всего буферных систем крови и мембранных транспортеров, обеспечивающих выведение из цитоплазмы протонов (Na^+/H^+ - и $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$ -обменники).

Известно несколько буферных систем крови (карбонатная, фосфатная, белков плазмы и гемоглобина), которые связывают гидроксильные (OH^-) и водородные (H^+) ионы и, следовательно, удерживают реакцию крови на постоянном уровне.

При этом почками с мочой из организма выделяется избыток образовавшихся кислых и щелочных продуктов обмена, а легкими выделяется углекислый газ.

Форменные элементы крови

К *форменным элементам крови* относятся эритроциты, лейкоциты и тромбоциты (рис. 28).

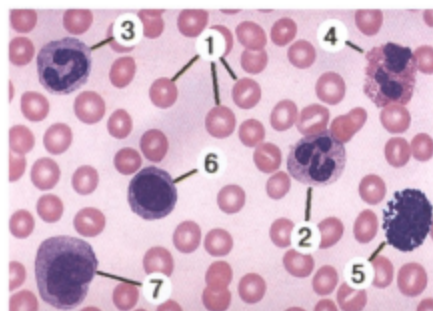


Рис. 28. Мазок крови: 1 – эритроциты; 2 – сегментоядерный нейтрофил; 3 – палочкоядерный нейтрофил; 4 – эозинофил; 5 – базофил; 6 – лимфоцит; 7 – моноцит. Окраска по Романовскому–Гимзе

Эритроциты – безъядерные клетки – красные кровяные тельца. Имеют двояковогнутую форму. Средний диаметр эритроцитов 7–8 мкм (нормоцит), он приблизительно равен внутреннему диаметру кровеносного капилляра. Двояковогнутая форма эритроцита обеспечивает максимальное соотношение площади поверхности клетки и объема и создает оптимальные условия для диффузии газов. Эритроциты отличаются большой эластичностью. Они легко проходят по капиллярам, имеющим вдвое меньший диаметр, чем сама клетка. Общая поверхность площади всех эритроцитов взрослого человека составляет около 3800 м^2 , т. е. в 1500 раз превышает поверхность тела.

В крови мужчин содержится $4,0\text{--}5,2 \cdot 10^{12}/\text{л}$ эритроцитов, в крови женщин – $3,9\text{--}4,9 \cdot 10^{12}/\text{л}$. Более высокое содержание эритроцитов у мужчин обусловлено стимулирующим эритропоез влиянием андрогенов. Продолжительность жизни эритроцитов (время циркуляции в кровеносном русле) – 100–120 дней. При усиленной физической нагрузке количество эритроцитов в крови может увеличиться до $6 \cdot 10^{12}/\text{л}$. Это связано с поступлением в кровоток депонированной крови.

Практически весь объем цитоплазмы *эритроцита* заполнен *гемоглобином*, который в капиллярах легких связывает кислород, превращается в *оксигемоглобин*, транспортирует его в ткани и в капиллярах большого круга кровообращения отдает кислород периферическим тканям.

Гемоглобин, отдавший кислород, называется *восстановленным*, или *редуцированным*, он более темный (цвет венозной крови). Отдав кислород (диффузия в ткани физически растворенного в плазме крови кислорода – диссоциация оксигемоглобина – и вновь диффузия кислорода через физическое растворение в плазме), кровь постепенно насыщается углекислым газом (CO_2), конечным продуктом обмена веществ. Реакция связывания CO_2 в эритроците с образованием бикарбонатов и *карбогемоглобина* происходит с участием фермента – карбоангидразы, которая

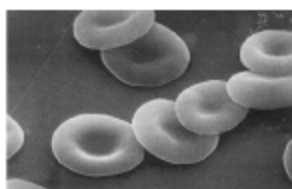
многократно увеличивает как скорость образования угольной кислоты из CO_2 и H_2O , так и ее расщепления до исходных веществ. Связанный с углекислым газом гемоглобин называется *карбогемоглобином*. В капиллярах легких происходят обратные процессы. Через альвеолярную мембрану выходит физически растворенный в плазме углекислый газ, затем газ, выделяющийся из бикарбоната калия под влиянием оксигемоглобина и карбоангидразы, и, наконец, CO_2 , освободившийся из связи с гемоглобином. Углекислый газ выделяется легкими и изменения реакции крови не происходит.

Вследствие высокого химического сродства к гемоглобину легко присоединяется угарный газ (CO). Такой гемоглобин уже не может служить переносчиком кислорода и называется *карбоксигемоглобином*. В результате этого в организме возникает кислородное голодание, сопровождающееся рвотой, головной болью, потерей сознания. При действии сильных окислителей (бертолетова соль, марганцевокислый калий) гемоглобин переходит в *метгемоглобин*, гем которого содержит трехвалентное железо.

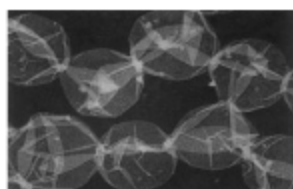
Гемоглобин, по химической структуре хромопротеид) состоит из белка глобина и протетической группы гема. В молекуле гемоглобина содержится одна молекула глобина и 4 молекулы гема. В норме в крови содержится около 140 г/л гемоглобина: у мужчин – 135–155 г/л (в среднем 15,5 г%), у женщин – 120–140 г/л (13 г%).

Уменьшение количества гемоглобина эритроцитов в крови называется *анемией*. Она наблюдается при кровотечении, интоксикации, дефиците витамина B_{12} , фолиевой кислоты и т. д.

Процесс разрушения эритроцитов, при котором гемоглобин выходит из них в плазму, называется *гемолизом*, а эритроциты превращаются в *тени эритроцитов*.



1



2

Рис. 29. Эритроциты (1); тени эритроцитов (2)

При нахождении крови в вертикально расположенной пробирке наблюдается оседание эритроцитов вниз. Это происходит потому, что удельная плотность эритроцитов выше плотности плазмы (1,096 и 1,027).

Скорость оседания эритроцитов (СОЭ) выражается в миллиметрах высоты столба плазмы над эритроцитами за единицу времени (обычно за 1 час). Эта реакция характеризует некоторые физико-химические свойства крови. СОЭ у мужчин в норме составляет 5–7 мм/ч, у женщин – 8–12 мм/ч. Скорость оседания зависит от многих факторов, например от количества эритроцитов, их морфологических особенностей, величины заряда, способности к агрегации, белкового состава плазмы и т. д. Повышенная СОЭ характерна для беременных – до 30 мм/ч, больных с инфекционными и воспалительными процессами, а также со злокачественными новообразованиями – до 50 мм/ч и более.

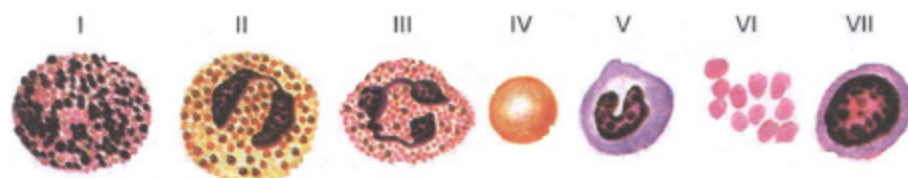


Рис. 30. Клетки крови: I – базофильный гранулоцит (базофильный лейкоцит); II – ацидофильный гранулоцит (эозинофильный лейкоцит); III – сегментоядерный нейтрофильный гранулоцит (лейкоцит); IV – эритроцит; V – моноцит; VI – тромбоциты; VII – лимфоцит

Лейкоциты – белые кровяные тельца. По размерам они больше эритроцитов, имеют ядро. Продолжительность жизни лейкоцитов – несколько дней. Количество лейкоцитов в крови человека в норме составляет $3,8\text{--}9,8 \cdot 10^9/\text{л}$ и колеблется в течение суток. Меньше всего их утром натощак.

Увеличение количества лейкоцитов в крови называется *лейкоцитозом*, а уменьшение – *лейкопенией*. Изменение количества отдельных типов лейкоцитов отражается в названии, например: увеличение количества нейтрофильных лейкоцитов – нейтрофильный лейкоцитоз. Различают *физиологический* и *реактивный* лейкоцитоз. Первый чаще наблюдается после приема пищи, во время беременности, при мышечных нагрузках, боли, эмоциональных стрессах и т. д. Второй вид характерен для воспалительных процессов и инфекционных заболеваний. Лейкопения отмечается при некоторых инфекционных заболеваниях, воздействии ионизирующего излучения, приеме лекарственных препаратов и др.

Лейкоциты всех видов обладают амёбоидной подвижностью. При наличии соответствующих химических раздражителей проходят через эндотелий капилляров (*диapedез*) и устремляются к раздражителю: микробам, инородным телам или комплексам антиген–антитело.

По наличию в цитоплазме зернистости лейкоциты делятся на зернистые (гранулоциты) и незернистые (агранулоциты).

Клетки, гранулы которых окрашиваются кислыми красками (эозин и др.), называют *эозинофилами*; основными красками (метиленовый синий и др.) – *базофилами*; нейтральными красками – *нейтрофилами*. Первые окрашиваются в розовый цвет, вторые – в синий, третьи – в розово-фиолетовый.

Гранулоциты составляют 72 % общего количества лейкоцитов, из них 70 % нейтрофилов, 1,5 % эозинофилов и 0,5 % базофилов. Нейтрофилы способны проникать в межклеточные пространства к инфицированным участкам тела, поглощать и переваривать болезнетворные бактерии. Количество эозинофилов увеличивается при аллергических реакциях, бронхиальной астме, сенной лихорадке; они обладают антигистаминным действием. Базофилы вырабатывают гепарин и гистамин.

Агранулоциты – это лейкоциты, которые состоят из ядра овальной формы и незернистой цитоплазмы. К ним относятся моноциты и лимфоциты. *Моноциты* имеют ядро бобовидной формы, образуются в костном мозге. Они активно проникают в очаги воспаления и поглощают (фагоцитируют) бактерии. *Лимфоциты* образуются в вилочковой железе (тимусе), из стволовых лимфоидных клеток костного мозга и селезенки. Лимфоциты вырабатывают антитела и принимают участие в клеточных иммунных реакциях. Существуют *T*- и *B*-лимфоциты. *T*-лимфоциты при помощи ферментов самостоятельно разрушают микроорганизмы, вирусы, клетки трансплантируемой ткани, поэтому получили название киллеров – клеток-убийц. *B*-лимфоциты при встрече с инородными веществами при помощи специфических антител нейтрализуют и связывают эти вещества, подготавливая их к фагоцитозу. Состояние, при котором количество лимфоцитов превышает обычный уровень их содержания, называется *лимфоцитозом*, а снижение – *лимфопенией*.

Лимфоциты являются главным звеном иммунной системы, они участвуют в процессах клеточного роста, регенерации тканей, управлении генетическим аппаратом других клеток.

Соотношение различных видов лейкоцитов в крови называется *лейкоцитарной формулой* (табл. 1).

Таблица 1

Лейкоцитарная формула

Лейкоциты, $10^9/л$	Эозинофилы, %	Базофилы, %	Нейтрофилы, %			Лимфоциты, %	Моноциты, %
			юные	палочкоядерные	сегментоядерные		
4,0–9,0	1–4	0–0,5	0–1	2–5	55–68	25–30	6–8

Количество отдельных видов лейкоцитов при ряде заболеваний увеличивается. Например, при коклюше, брюшном тифе повышается уровень лимфоцитов, при малярии – моноцитов. Количество эозинофилов увеличивается при аллергических заболеваниях (бронхиальная астма, скарлатина и др.), протозойных, глистных инвазиях. Характерные изменения лейкоцитарной формулы способствуют постановке диагноза заболевания.

Тромбоциты (красные пластинки) – бесцветные сферические безъядерные тельца диаметром 2–5 мкм. Они образуются в крупных клетках костного мозга – мегакариоцитах. Продолжительность жизни тромбоцитов от 5 до 11 дней. Они играют важную роль в свертывании крови. Значительная их часть сохраняется в селезенке, печени, легких и по мере необходимости поступает в кровь. При мышечной работе, принятии пищи, беременности количество тромбоцитов в крови увеличивается. В норме содержание тромбоцитов составляет около $250 \cdot 10^9/\text{л}$.

Группы крови и резус-фактор

Группы крови – иммуногенетические и индивидуальные признаки крови, которые объединяют людей по сходству определенных антигенов – *агглютиногенов* – в эритроцитах и находящихся в плазме крови антител – *агглютининов*.

По наличию или отсутствию в мембранах донорских эритроцитов специфических мукополисахаридов – агглютиногенов А и В – и в плазме крови реципиента агглютининов α и β определяется группа крови (табл. 2).

Таблица 2

Зависимость группы крови от наличия в ней агглютиногенов эритроцитов и агглютининов плазмы

Группы крови	Агглютиногены в эритроцитах	Агглютинины в сыворотке
0 (I)	–	α, β
A (II)	A	β
B (III)	B	α
AB(IV)	A, B	–

Различают четыре группы крови: 0 (I), A (II), B (III) и AB (IV). При совмещении одноименных агглютиногенов эритроцитов с агглютинином плазмы происходит реакция агглютинации (склеивания) эритроцитов, которая лежит в основе групповой несовместимости крови. Этим положением необходимо руководствоваться при переливании крови.

Учение о группах крови значительно усложнилось в связи с открытием новых агглютиногенов. Например, группа А имеет ряд подгрупп, кроме того, найдены и новые агглютиногены – М, N, S, Р и др. Эти факторы иной раз являются причиной осложнений при повторных переливаниях крови.

Люди с первой группой крови считаются универсальными донорами при переливании небольших количеств крови. Однако выяснилось, что эта универсальность не абсолютна. Это связано с тем, что у людей с этой группой в значительной степени выявлены иммунные анти-А- и анти-В-агглюнины. Переливание такой крови может привести к тяжелым осложнениям и, возможно, к летальному исходу. Эти данные послужили основанием к переливанию только одногруппной крови (рис. 31)

Группы крови	0 (I) a+b	A (II) B	B (III) a	AB (IV) 0
0 (I) a+b →	—	—	—	—
A (II) B →	■	—	■	—
B (III) a →	■	■	—	—
AB (IV) 0 →	■	■	■	—

Рис. 31. Совместимость групп крови: черта – совместима; квадрат – несовместима

Переливание несовместимой крови ведет к развитию гемотрансфузионного шока (агглютинации, а затем гемолизу эритроцитов, поражению почек и т. д.).

Кроме основных агглютиногенов А и В, в эритроцитах могут быть и другие, в частности так называемый *резус-фактор (Rh-фактор)*, который впервые был найден в крови обезьяны макака-резус. По наличию или отсутствию резус-фактора выделяют резус-положительные (около 85 % людей) и резус-отрицательные (около 15 % людей) организмы. В лечебной практике резус-фактор имеет большое значение. Так, у резус-отрицательных людей переливание крови или повторные беремен-

ности вызывают образование резус-антител. При переливании резус-положительной крови людям с резус-антителами происходят тяжелые гемолитические реакции, сопровождающиеся разрушением перелитых эритроцитов.

В основе развития резус-конфликтной беременности лежит попадание в организм через плаценту резус-отрицательной женщины резус-положительных эритроцитов плода и образование специфических антител. В таких случаях первый ребенок, унаследовавший резус-положительную принадлежность, рождается нормальным. А при второй беременности антитела матери, проникшие в кровь плода, вызывают разрушение эритроцитов, накопление билирубина в крови новорожденного и появление гемолитической желтухи с поражением внутренних органов ребенка или гибель плода.

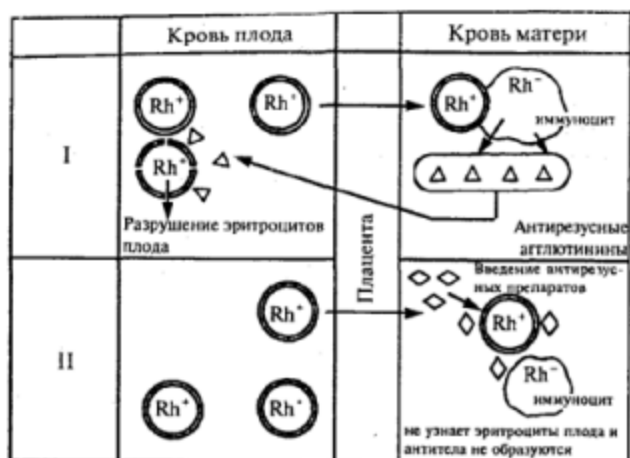


Рис. 32. Развитие резус-конфликта и его предотвращение: I – резус-конфликт; II – предотвращение резус-конфликта

Свертывание крови

Жидкое состояние крови и замкнутость (целостность) кровеносного русла являются необходимыми условиями жизнедеятельности. Эти условия создает система *свертывания крови* (система гемокоагуляции), сохраняющая циркулирующую кровь в жидком состоянии, восстанавливающая целостность путей ее циркуляции посредством образования кровяных тромбов (пробок, сгустков) в поврежденных сосудах. *Свертывание крови* является защитной реакцией, которая предупреждает потерю крови и попадание в организм болезнетворных микробов. Свертывание крови – многостадийный, сложный процесс.

Сосудисто-тромбоцитарный гемостаз

Этот механизм способен самостоятельно прекратить кровотечение из наиболее часто травмируемых микроциркуляторных сосудов с низким артериальным давлением. Он складывается из ряда последовательных процессов:

1. Рефлекторный спазм поврежденных сосудов. Эта реакция обеспечивается сосудосуживающими веществами, вырабатываемыми организмом в ответ на травму, боль (катехоламины и др.) и освобождающимися из тромбоцитов (серотонин, адреналин, норадреналин). Спазм приводит лишь к временной остановке или уменьшению кровотечения.

2. Адгезия тромбоцитов (приклеивание) к месту травмы. Данная реакция связана с изменением отрицательного электрического заряда сосуда в месте повреждения на положительный. Отрицательно заряженные тромбоциты прилипают к обнажившимся волокнам коллагена базальной мембраны. Адгезия тромбоцитов обычно завершается за 3–10 с.

3. Обратимая агрегация (скупивание) тромбоцитов. Она начинается почти одновременно с адгезией. Главным стимулятором этого процесса является «внешняя» АДФ, выделяющаяся из поврежденного сосуда, и «внутренняя» АДФ, освобождающаяся из тромбоцитов и эритроцитов. Образуется рыхлая тромбоцитарная пробка, которая пропускает через себя плазму крови.

4. Необратимая агрегация тромбоцитов (при которой тромбоцитарная пробка становится непроницаемой для крови). Эта реакция возникает под влиянием тромбина, изменяющего структуру тромбоцитов («вязкий метаморфоз» кровяных пластинок). Следы тромбина образуются под влиянием тканевой протромбиназы, которая появляется через 5–10 с после повреждения сосуда. Тромбоциты теряют свою структурность и сливаются в гомогенную массу. Тромбин разрушает мембрану тромбоцитов, и их содержимое освобождается в кровь. Освобождение тромбопластина (фактора 3 свертывания крови) дает начало образованию тромбоцитарной протромбиназы – включению механизма коагуляционного гемостаза.

5. Ретракция тромбоцитарного тромба – его уплотнение и закрепление в поврежденных сосудах.

Коагуляционный гемостаз

В нем принимает участие 13 факторов, которые находятся в плазме крови, а также вещества, высвобождающиеся из поврежденных тканей и тромбоцитов. В свертывании крови выделяют три стадии. В пер-

вой кровь, вытекающая из раны, смешивается с веществами поврежденных тканей, разрушенных тромбоцитов и соприкасается с воздухом. Затем освобожденный предшественник тромбопластина под влиянием факторов плазмы и ионов кальция (Ca^{2+}) превращается в активный тромбопластин. Вторая стадия – при участии тромбопластина, факторов плазмы и ионов кальция неактивный белок плазмы протромбин превращается в тромбин. В третьей стадии тромбин (протеолитический фермент) расщепляет молекулу белка плазмы фибриногена на мелкие части и создает сеть нитей фибрина (нерастворимый белок), который выпадает в осадок. В сетях из фибрина задерживаются форменные элементы крови и образуют сгусток, который препятствует потере крови.

Контрольные вопросы к разделу «Кровь»

1. Кровь, ее функции.
2. Количество, состав крови.
3. Белки плазмы крови. Функции белков.
4. Осмотическое давление и рН крови. Буферные системы крови.
5. Форменные элементы крови. Эритроциты, их строение, функции.
6. Гемоглобин, химическая структура, соединения Hb с газами.
7. Что такое анемия? Гемолиз эритроцитов. Тени эритроцитов.
8. Скорость оседания эритроцитов (СОЭ).
9. Лейкоциты, их разновидности и функции. Формула крови.
10. Тромбоциты. Строение и функция.
11. Группы крови. Переливание крови.
12. Резус-фактор. Резус-конфликт. Универсальный донор и универсальный реципиент.
13. Свертывание крови. Сосудисто-тромбоцитарный гемостаз.
14. Коагуляционный гемостаз.

МЫШЕЧНЫЕ ТКАНИ

Мышечная ткань осуществляет двигательные функции организма. Во всех сократительных элементах мышечных тканей (поперечнополосатое скелетное мышечное волокно, кардиомиоцит, гладкомышечная клетка (ГМК), а также в немышечных контрактильных клетках (миоэпителиальные клетки, миофибробласты и др.) функционирует актомиозиновый хемомеханический преобразователь. У части гистологических элементов мышечной ткани видны сократительные единицы – саркомеры. Это обстоятельство позволяет различать два типа мышечных тканей: *поперечнополосатую* (скелетную и сердечную) и *гладкую*. Сократительную функцию скелетной мышечной ткани (произвольная мускулатура) контролирует нервная система (соматическая двигательная иннервация). Непроизвольные мышцы (сердечная и гладкая) имеют вегетативную двигательную иннервацию, а также развитую систему гуморального контроля их сократительной активности.

Скелетная мышечная ткань

У человека более 600 скелетных мышц (около 40 % массы тела). Скелетная мышечная ткань обеспечивает осознанные и осознаваемые произвольные движения тела и его частей.

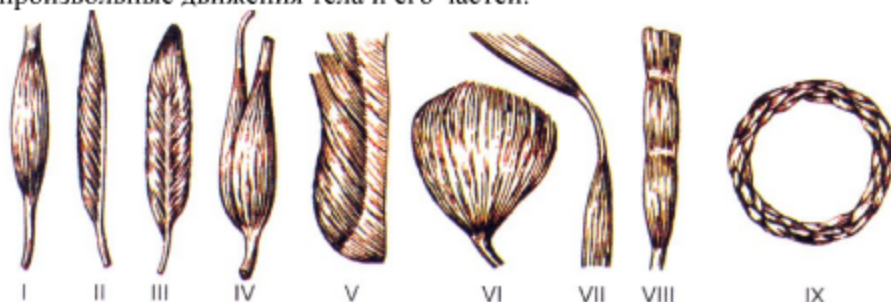


Рис. 33. Форма мышц: I – веретенообразная; II – одноперистая; III – двуперистая; IV – двуглавая; V – широкая; VI – многоперистая; VII – двубрюшная; VIII – лентовидная; IX – сфинктер

Основные гистологические элементы: скелетные мышечные волокна (функция сокращения), клетки-сателлиты (камбиальный резерв).

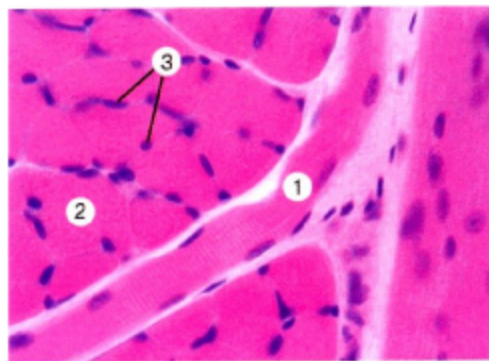


Рис. 34. Скелетная мышца. В продольном сечении мышечные волокна имеют цилиндрическую форму (1), чередование тёмных и светлых дисков обеспечивает хорошо выраженную поперечную исчерченность. В поперечном сечении (2) мышечные волокна имеют многоугольную форму. Ядра (3) располагаются под сарколеммой по периферии мышечного волокна. Окраска гематоксилином и эозином

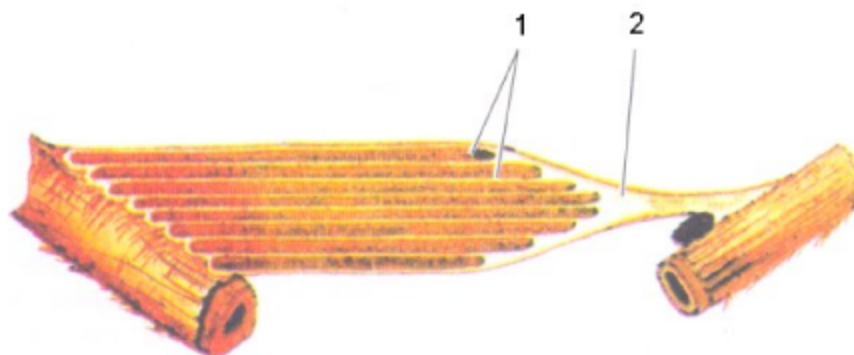


Рис. 35. Схема начала и прикрепления мышцы: 1 – мышечные пучки; 2 – сухожилие

Скелетное мышечное волокно

Структурно-функциональная единица скелетной мышцы – *скелетное мышечное волокно*, имеет форму протяженного цилиндра с заостренными концами. Этот цилиндр может простирается во всю длину мышцы при диаметре 60–80 мкм. Термином «оболочка волокна» (сарколемма) обозначают структуру, состоящую из двух компонентов: плазмолеммы волокна и его базальной мембраны. В стабилизации сарколеммы и ее защите от избыточного напряжения, возникающего при сокращении мышечного волокна, участвует дистрофин-дистрогликановый комплекс.

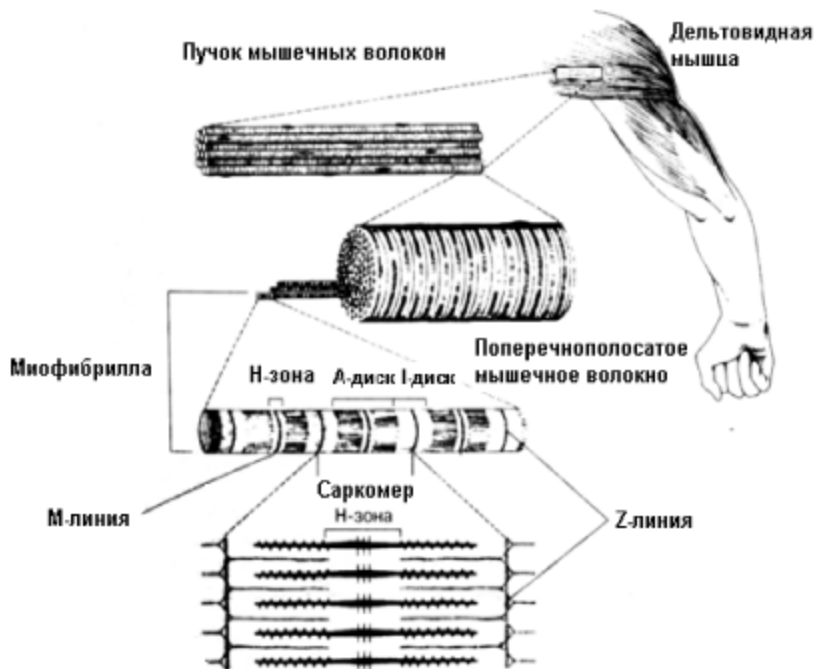


Рис. 36. Скелетная мышца состоит из поперечнополосатых мышечных волокон. Значительный объем волокон занимают миофибриллы. Расположение светлых и темных дисков в параллельных миофибриллах совпадает, что приводит к появлению поперечной исчерченности. Структурная единица миофибрилл – саркомер, сформированный из толстых и тонких нитей и ограниченный двумя соседними Z-линиями

Между плазмолеммой и базальной мембраной расположены клетки-сателлиты с овальными ядрами. Палочковидные ядра мышечного волокна лежат в миоплазме (саркоплазме) под плазмолеммой. В саркоплазме расположены миофибриллы, саркоплазматическая сеть, митохондрии, включения (гранулы гликогена). От поверхности мышечного волокна к расширенным участкам саркоплазматического ретикулаума (терминальным цистернам) направляются впячивания сарколеммы – поперечные трубочки (Т-трубочки). Рыхлая волокнистая соединительная ткань между отдельными мышечными волокнами (эндомизий) содержит кровеносные и лимфатические сосуды, нервные волокна. Группы мышечных волокон и окружающая их в виде чехла волокнистая соединительная ткань (перимизий) формируют пучки. Их совокупность образует мышцу, плотный соединительнотканый чехол которой именуют эпимизием.

Миофибриллы

Поперечная исчерченность скелетного мышечного волокна определяется регулярным чередованием в миофибриллах различных преломляющих поляризованный свет участков (дисков) – изотропных и анизотропных: светлые (*Isotropic*, *I*-диски) и темные (*Anisotropic*, *A*-диски) диски. Разное светопреломление дисков определяется упорядоченным расположением по длине саркомера тонких и толстых нитей (протофибрилл); толстые нити находятся только в темных дисках. Анизотропия этих дисков обусловлена тем, что в промежутки между толстыми нитями входят тонкие протофибриллы. Светлые диски не содержат толстых нитей. Каждый светлый диск пересекает *Z*-линия. Участок миофибриллы между соседними *Z*-линиями определяют как саркомер.

Саркомер

Саркомер – структурно-функциональная единица миофибриллы, находящаяся между соседними *Z*-линиями. Саркомер образуют расположенные параллельно друг другу тонкие (актиновые) и толстые (миозиновые) нити. *I*-диск содержит только тонкие нити. Один конец тонкой нити прикреплен к *Z*-линии, проходящей в середине диска, а другой конец направлен к середине саркомера. Толстые нити занимают центральную часть саркомера – *A*-диск. Тонкие нити частично входят в промежутки между толстыми. Содержащий только толстые нити участок саркомера – *H*-зона, в которой проходит *M*-линия. *I*-диск входит в состав двух саркомеров. Следовательно, каждый саркомер содержит один *A*-диск (темный) и две половины *I*-диска (светлого), формула саркомера $\frac{1}{2} I + A + \frac{1}{2} I$.

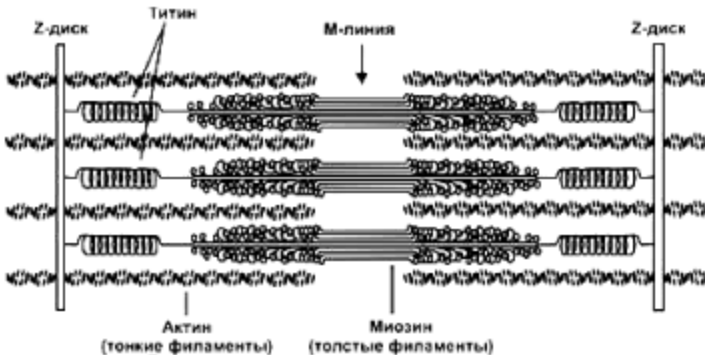


Рис. 37. Саркомер содержит один *A*-диск (темный) и две половины *I*-диска. Толстые миозиновые нити занимают центральную часть саркомера. Титин «связывают» свободные концы миозиновых нитей с *Z*-линией. Актиновые нити одним концом прикреплены к *Z*-линии, а другим направляются к середине саркомера и частично входят между толстыми нитями

Толстая нить

Каждая *миозиновая* (толстая) нить состоит из 300–400 молекул миозина и С-белка. В центре толстой фибриллы 2 молекулы миозина контактируют «конец – в конец», а далее от центра «конец – к головке». Поэтому половина молекул миозина обращена головками к одному концу нити, а вторая половина – к другому. Гигантский белок титин связывает свободные концы толстых нитей с Z-линией.



Рис. 38. Толстая нить. Молекулы миозина способны к самосборке и формируют веретенообразный агрегат диаметром 16 нм и длиной 1,6 мкм. Фибриллярные хвосты молекул образуют стержень толстой нити, головки миозина расположены спиралью и выступают над поверхностью толстой нити

Миозин. В молекуле миозина различают тяжелый и легкий *меромиозин*. Тяжелый меромиозин имеет два субфрагмента (S_1 , S_2). S_1 содержит глобулярные головки миозина, S_2 – шейка, эластический компонент, допускающий отхождение S_1 на расстояние до 55 нм от стержневой части молекулы. Концевую часть хвостовой нити миозина длиной 100 нм образует легкий меромиозин. Миозин имеет два *шарнирных* участка, позволяющих молекуле изменять конформацию. Один *шарнирный* участок находится в области соединения тяжелого и легкого меромиозинов, другой – в области *шейки* молекулы миозина (S_1 – S_2 -соединение). Легкий меромиозин формирует стержневую часть толстой нити, тогда как тяжелый меромиозин (благодаря шарнирным участкам) выступает над ее поверхностью.

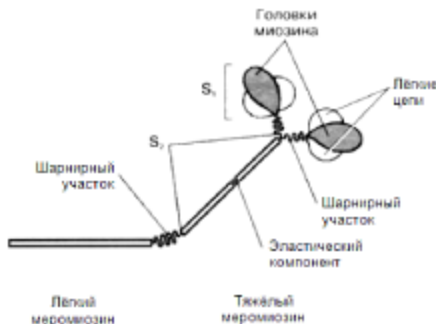


Рис. 39. Молекула миозина. Легкий меромиозин формирует стержневую часть толстой нити. Тяжелый меромиозин имеет связывающие актин участки и обладает АТФазной активностью; образует «поперечные мостики»

Титин – наибольших размеров полипептид (из известных) с $M_r = 3000$ кД – работает наподобие молекулярной пружины, обеспечивая структурную целостность миофибрилл во время сокращения. Один конец молекулы проникает в Z-линию и через α -актинин связывается с молекулой титина соседнего саркомера, другой конец приближается к M-линии и при помощи миомезина (M-белок) прикрепляется к свободному концу молекулы титина второй половины саркомера. В I-диске титин ассоциирован с тонкими нитями, а в A-диске этот белок связывается с толстыми нитями. Контактная в области Z- и M-линии, молекулы титина образуют непрерывную цепь.

C-белок стабилизирует структуру миозиновых нитей. Влияя на агрегацию молекул миозина, обеспечивает одинаковый диаметр и стандартную длину толстых нитей.

Тонкая нить

Тонкая нить состоит из актина, тропомиозина и тропонинов.

Актин. Молекулы глобулярного актина (G-актин) полимеризуются и образуют фибриллярный актин (F-актин). В состав тонкой нити входят две спирально закрученные цепочки F-актина.

Тропомиозин. Полярные молекулы тропомиозина длиной 40 нм укладываются «конец в конец» в желобке, образованном двумя спирально закрученными нитями F-актина.

Тропонин (Tn). Комплекс, образованный тремя глобулярными субъединицами (СЕ): *TnT*, *TnI*, *TnC*. *TnT* – тропомиозин-связывающий тропонин имеет участки для связи с тропомиозином. *TnC* – Ca^{2+} -связывающий белок содержит 4 кальций-связывающих участка (сайта), *TnI* – ингибиторный тропонин препятствует взаимодействию актина с миозином. Тропомииновый комплекс прикреплен к молекулам тропомиозина с интервалами 40 нм.

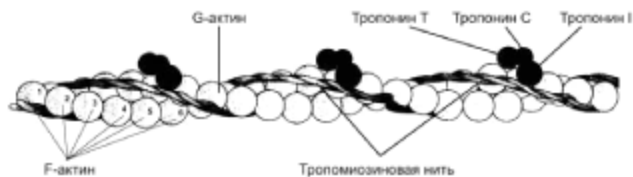


Рис. 40. Тонкая нить – две спирально скрученные нити F-актина. В канавках спиральной цепочки залегает двойная спираль тропомиозина, на которой располагаются тропониновые комплексы

Небулин – фибриллярный белок, ассоциированный с тонкими нитями. Небулин проходит от Z-линии до свободного конца тонких нитей и контролирует их длину. β -актинин находится на концах тонких профибрилл и обеспечивает их рост.

В состав Z-линии входят *α-актинин*, *десмин* и *виментин*, которые обеспечивают координацию и фиксацию тонких нитей в Z-диске и самого диска.

Саркоплазматическая сеть (ретикулум)

Каждая миофибрилла окружена регулярно повторяющимися элементами *саркоплазматического ретикулума* (СР) – анастомозирующими мембранными трубочками (продольными цистернами), заканчивающимися расширениями – терминальными цистернами. На границе между темным и светлым дисками две смежные терминальные цистерны контактируют с T-трубочками, образуя т. н. триады. Саркоплазматический ретикулум выполняет функцию депо кальция. Ионы кальция через кальциевые каналы выбрасывается из депо в саркоплазму во время возбуждения мышечного волокна. Кальциевые насосы (Ca-, Mg-АТФазы) саркоплазматического ретикулума откачивают Ca^{2+} из саркоплазмы и тем самым уменьшают цитоплазматическую концентрацию свободных ионов кальция, чем обеспечивают расслабление мышечного волокна.

T-трубочки

Сарколемма мышечного волокна образует множество узких впячиваний – поперечных трубочек (T-трубочки). Они проникают внутрь мышечного волокна и, располагаясь между двумя терминальными цистернами саркоплазматического ретикулума, формируют триады. В триадах осуществляется связь процессов возбуждения плазмолеммы с Ca^{2+} каналами саркоплазматического ретикулума. Природа этой связи не ясна.

Сокращение и расслабление мышечного волокна

Сокращение мышечного волокна происходит при поступлении по аксонам двигательных нейронов к нервно-мышечным синапсам возбуждения в виде нервных импульсов (потенциалы действия нервных волокон). Это не прямое сокращение, оно опосредовано нервно-мышечной синаптической передачей. Сокращение мышечного волокна происходит при взаимодействии тонких и толстых нитей.

Связывание Ca^{2+} тонкими нитями

В покое взаимодействие тонких и толстых нитей невозможно, т. к. миозин-связывающие участки молекул актина заблокированы тропомиозином. При повышении концентрации Ca^{2+} в цитоплазме эти ионы связываются с *TnC* и вызывают в нем конформационные изменения, следствием которых будет нарушение белок-белковых взаимоотношений в тропониновом комплексе, взаимодействий последнего с тропомиозином, приводящее к разблокированию миозин-связывающих участков молекул актина. Головки миозина присоединяются к тонкой нити и, изменяя свою