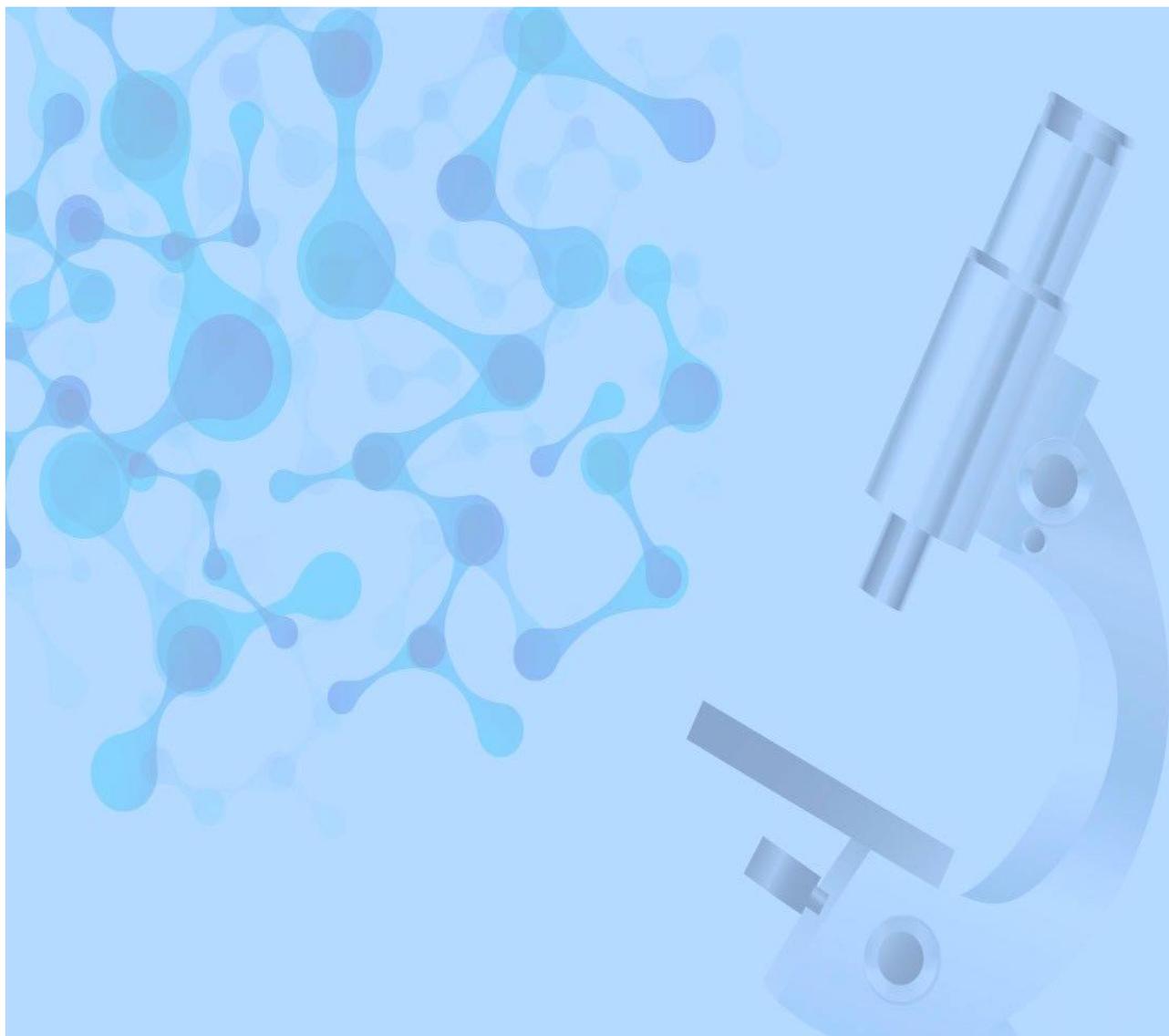


**Федеральное государственное образовательное учреждение
высшего образования
«СЕВЕРО-ОСЕТИНСКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ МЕДИЦИНСКАЯ
АКАДЕМИЯ»
Министерства образования Российской Федерации**

КАФЕДРА БИОЛОГИИ И ГИСТОЛОГИИ



**МЕТОДИЧЕСКОЕ ПОСОБИЕ ДЛЯ СТУДЕНТОВ
К ПРАКТИЧЕСКИМ ЗАНЯТИЯМ ПО ГИСТОЛОГИИ,
ЭМБРИОЛОГИИ, ЦИТОЛОГИИ
ЧАСТЬ I**

Владикавказ, 2021 год

Методическое пособие рекомендовано для изучения дисциплины «Гистология, эмбриология, цитология» студентам лечебного, педиатрического, медико-профилактического, стоматологического факультетов

РЕЦЕНЗЕНТЫ: заведующий кафедрой патологической физиологии, доктор медицинских наук, профессор Джиев И.Г.,
заведующая кафедрой анатомии человека с топографической анатомией и оперативной хирургией, кандидат медицинских наук, доцент Тотоева О.Н.

Пособие составлено сотрудниками кафедры биологии и гистологии доцентами Акоевой Л.А., Таболовой Л.С., старшим преподавателем Гиреевой Л.А.

Учебное пособие содержит основную информацию по цитологии, гистологии, а также ситуационные задачи, тестовые задания. Предназначено для студентов, обучающихся по специальностям высшего образования: «Лечебное дело»; «Педиатрия»; «Стоматология»; «Медико-профилактическое дело».

СОДЕРЖАНИЕ

1.	Содержание	3
2.	Техника гистологического исследования	4-7
3.	Цитология. Основы учения о клетке	7-10
4.	Основные положения клеточной теории и ее значение	10-11
5.	Строение и функции плазмолеммы	11-14
6.	Внутриклеточные взаимодействия	15-17
7.	Цитоплазма	17-18
8.	Мембранные органеллы	18-26
9.	Немембранные органеллы	26-33
10.	Включения	33-34
11.	Ядро клетки. Жизненный цикл клетки. Митоз клетки	34-40
12.	Эпителиальная ткань. Железы	40-49
13.	Кровь. Лимфа	49-58
14.	Собственно соединительная ткань	58-69
15.	Скелетные соединительные ткани.	69-78
16.	Мышечная ткань.	78-89
17.	Нервная ткань. Нервные клетки. Нейроглия.	89-97
18.	Нервная ткань. Нервные волокна. Нервные окончания.	97-104
19.	Нервная система. Чувствительные узлы. Спинной мозг. Вегетативная нервная система	105-111
20.	Рефлекторные дуги	112-113
21.	Высшие центры нервной системы. Кора больших полушарий. Мозжечок.	114-122
22.	Органы чувств. Орган зрения	123-140
23.	Орган слуха и равновесия	141-155
24.	Тестовые задания	156-162
25.	Ситуационные задачи. Эталоны ответов	163-170
26.	Литература	171-172

ТЕХНИКА ГИСТОЛОГИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ.

МИКРОСКОП

Основным прибором, которым пользуются студенты на занятиях, является световой микроскоп. Он позволяет получить увеличенное и обратное изображение объекта. В микроскопе различают **оптическую, механическую** часть и **осветительное** устройство.

Оптическая часть включает в себя объективы, которые устанавливаются в гнезда револьверного устройства, и **окуляр**, расположенный в тубусе. Объектив — сложная система линз. Чаще используются объективы 8х, 20х, 40х, 90х. По особенностям использования и конструкции объективы подразделяют на **сухие и иммерсионные** (90х). Окуляр увеличивает изображение, данное объективом. Чаще всего используются 5х, 7х, 10х, 15х окуляры.

Основным свойством объектива является **разрешающая способность**, то есть наименьшее расстояние, на котором две близлежащие точки объекта воспроизводятся раздельно. В световом микроскопе оно определяется в основном длиной световой волны и соответствует третьей части ее ($X/3$).

Осветительное устройство включает в себя: **зеркало** (с одной стороны вогнутое, с другой — плоское), **конденсор**, с помощью которого пучок света фокусируется на препарате, ирисовую диафрагму, смонтированную в конденсоре, позволяющую изменять степень освещенности препарата. С помощью зеркала пучок света посылается в конденсор и через него на препарат (при изучении препарата в проходящем свете).

Оптическая и осветительная части микроскопа соединены механическими частями микроскопа. К ним относят: **штатив, колонку с микро- и макровинтами, тубус, предметный столик.**

Увеличение, получаемое на микроскопе, определяется произведением увеличения объектива на окуляр. Микроскопы типа «МБИ» и «Биолам» дают увеличение до 2000 раз.

ТЕХНИКА МИКРОСКОПИРОВАНИЯ

Микроскопирование гистологического препарата начинают с установки правильного освещения. Для этого с помощью вогнутого зеркала достигается равномерное освещение поля зрения. Препарат помещается на предметный столик **покровным стеклом вверх.**

Изучение препарата начинают при малом увеличении, при этом расстояние между фронтальной линзой объектива малого увеличения и покровным стеклом должно быть около одного сантиметра. Установка резкости проводится с помощью **макрвинта**. Перемещая препарат на предметном столике, рассматривают его детали по всей площади. После изучения объекта на малом увеличении устанавливают в центр поля зрения участок препарата, который следует изучить при большом увеличении.

Для изучения препарата на большом увеличении с помощью револьверного устройства ставят более мощный объектив. Установка резкости производится только с помощью **микровинта**, вращая его **на пол-оборота** вперед или назад. При сильном освещении и нечетком изображении конденсор несколько опускается или закрывается диафрагмой. Для изучения очень мелких гистологических структур используется иммерсионный **объектив**. При этом на покровное стекло препарата

наносится капля иммерсионного масла (кедровое масло), после чего осторожно опускается тубус вплоть до прикосновения фронтальной линзы объектива к маслу. Используя микровинт, достигают четкого изображения. После окончания работы кедровое масло удаляется с объектива и покровного стекла марлей.

Для изучения в световом микроскопе исследуемый объект должен быть тонким и прозрачным, толщина среза не более 5-15 мкм, структуры среза должны быть окрашены специальными красителями.

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ПРИГОТОВЛЕНИЯ ГИСТОЛОГИЧЕСКОГО ПРЕПАРАТА:

- 1.взятие и фиксация материала,
- 2.обезвоживание и уплотнение,
- 3.получение срезов,
- 4.окраска,
- 5.заклЮчение в консервирующую среду.

Взятие и фиксация материала. Забор материала должен проводиться как можно раньше после смерти или забоя животного, чтобы лучше сохранились структуры клетки, ткани или органа. Забор кусочков должен проводиться острым инструментом, чтобы не травмировать ткани. Толщина кусочков не должна превышать 5мм, чтобы фиксирующий раствор мог проникнуть в толщу кусочка. Обязательно производится маркировка кусочка (указывается наименование органа, номер, дата забора). Цель фиксации заключается в стабилизации живых структур. Фиксация необходима для остановки обменных процессов и сохранения структур от распада. Фиксаторы могут быть простые (формалин, метиловый спирт) и сложные (состоят из нескольких компонентов, например, смесь Буэна, жидкость Ценкера). Фиксатор вызывает денатурацию белка и тем самым приостанавливает обменные процессы и сохраняет структуры в их прижизненном состоянии. Продолжительность фиксации зависит от свойств фиксатора, размеров кусочка и колеблется от 2 до 24 часов. Объем фиксатора должен превышать объем фиксируемого материала в 20-30 раз. После фиксации кусочек становится несколько плотнее, но эта плотность еще недостаточна для изготовления тонких срезов. После большинства фиксаторов кусочки промывают водой для удаления фиксатора. Для этого баночка с кусочками ставится под проточную воду на 12-24 часа.

Обезвоживание и уплотнение. Большинство фиксаторов являются водными растворами, а вода будет мешать последующей обработке материала. Поэтому воду из кусочка нужно убрать, что достигается постепенным замещением воды спиртом. Цель этого этапа - придание кусочку органа такой плотности, которая позволит получить тонкие срезы.

Обезвоживание(дегидратация) достигается проведением кусочка через ряд спиртов возрастающих концентраций - 60°,70°,80°,96°, абсолютный-100°оставляя в каждом от нескольких часов до суток. Обезвоживание в абсолютном спирте производится в специальных диализаторах, где на дно насыпается медный купорос, который поглощает влагу и извлекает воду из спирта.

После обезвоживания плотность кусочка увеличивается, но получить из него тонкие срезы еще нельзя. Кусочек нужно либо заморозить, либо залить в парафин или целлоидин.

Целлоидиновая заливка. Настоящий целлоидин представляет собой особым способом обработанную клетчатку. В настоящее время его готовят из кино- или

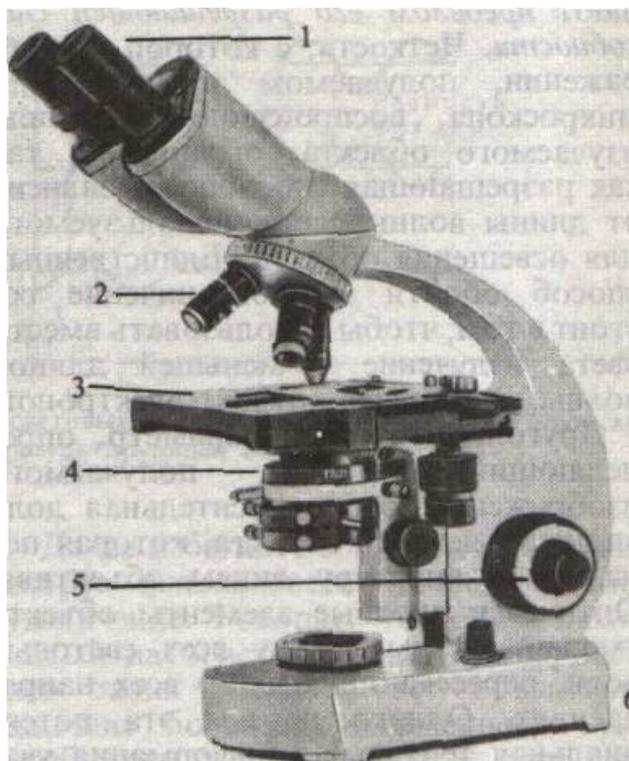
фотопленки. Пленку отмывают от эмульсии, нарезают мелкими полосками, тщательно высушивают и растворяют в смеси абсолютного спирта и эфира. Кусочек до помещения в целлоидин переносят в смесь спирта с эфиром, а затем помещают в жидкий целлоидин на несколько дней. Затем переносят кусочек в густой целлоидин, где он должен пробыть около недели. Пропитанный целлоидином кусочек вместе с густым целлоидином выливают в низкую чашечку, и ставят под колпак в пары хлороформа. В течении суток кусочек уплотняется настолько, что можно вырезать залитый кусочек. Отрицательной стороной целлоидиновой заливки является ее длительность и получение тонких срезов.

Парафиновая заливка. Парафин представляет собой смесь твердых насыщенных углеводородов. Для заливки в парафин кусочков его переводят в жидкое состояние. Температура плавления парафина от 50 до 60 градусов. Перегревание парафина делает его хрупким. Парафин не смешивается со спиртом, поэтому для парафиновой заливки применяют промежуточные среды, с одной стороны, смешивающиеся со спиртом, а с другой стороны, растворяющие парафин. В качестве промежуточных сред используют ксилол, толуол, бензол, хлороформ. Кусочек из абсолютного спирта переносят в смесь спирта с выбранной промежуточной средой (напр. ксилолом), далее в чистый ксилол, затем в смесь ксилола с парафином, а затем в чистый парафин. В парафине кусочки остаются около 10 часов. После того как пропитывание парафином закончилось, чистый расплавленный парафин наливают в специальные бумажные коробочки. Туда помещают кусочек и охлаждают в холодной воде. Парафин застывает, залитый в него кусочек вырезают с парафиновым кантом и прикрепляют к деревянному кубику. Заливкой достигается пропитывание кусочка плотной средой, которая позволяет изготовить тонкие срезы.

Изготовление срезов. Для изготовления срезов используется специальный прибор - микротом. В нём выделяют три основные части: **1.**объектодержатель- для закрепления деревянного кусочка с блоком, **2.**микрометрическая механическая система подачи объектодержателя на заданную величину, **3.**держатель ножа, куда закрепляют микротомный нож.

Окраска срезов. По своим химическим свойствам красители разделяют на три группы: основные, кислые, нейтральные. Гистологические структуры, окрашивающиеся основными красителями, называются базофильными. К ним относятся гематоксилин, толуидиновый синий. Эти красители окрашивают ядра клеток. Гистологические структуры, окрашивающиеся кислыми красителями, называются оксифильными. К ним относятся эозин, фуксин. Эти красители используют для окрашивания цитоплазмы клеток. Есть ряд специальных красителей, используемых для выявления определённых структур. Например, эластические волокна окрашиваются в коричневый цвет орсеином, жировые включения окрашиваются суданом в красно-оранжевый цвет.

Заключение срезов. В качестве консервирующей среды используют прозрачные смолы - канадский, пихтовый бальзам.



Методика окрашивания гематоксилин-эозином парафиновых срезов.

Парафиновые срезы, наклеенные на стекло, обезпарафинивают, а затем окрашивают.

- 1.ксилол I - 1 мин.,
- 2.ксилол II - 1 мин.,
- 3.спирт 100° - 1 мин.,
- 4.спирт 96 ° - 1 мин.
- 5.спирт 80 ° - 1 мин.,
- 6.спирт 70° - 1 мин.,
- 7.гематоксилин - 1 мин.
- 8.дистиллированная вода - 1 мин., водопроводная вода -3 мин., дистиллированная вода -1 мин.,
- 9.эозин - 2-3 мин.,
- 10.дистиллированная вода - 1 мин.,
- 11.обезводить в спиртах восходящей концентрации - 70°- 80° (промыть), 96 °- 100 °по 1 мин.,
- 12.ксилол I - 1 мин.
- 13.ксилол II - 1 мин.,
- 14.заклЮчить окрашенные срезы в бальзам.

ЦИТОЛОГИЯ. ОСНОВЫ УЧЕНИЯ О КЛЕТКЕ

Цитология - наука о происхождении, строении, функциях, онтогенезе, реактивных, регенераторных и компенсаторно-адаптивных свойствах клетки.

Эта наука изучает общие свойства клетки (общая цитология), а также строение и функции клеток в составе тканей и органов многоклеточных организмов (частная цитология). Цитология, являясь самостоятельной фундаментальной биологической наукой, в медицинских ВУЗах традиционно изучается в курсе гистологии, цитологии и эмбриологии.

Как фундаментальная наука цитология имеет очень важный прикладной аспект. Цитологические методы исследования широко используются в медицинской практике. Без них невозможно представить работу врачей таких специальностей, как онкология, патологическая анатомия, гематология, судебная медицина, микробиология. С помощью этих методов изучается цитотоксичность фармакологических препаратов и их лечебные эффекты.

В последнее время в рамках цитологии весьма интенсивно и плодотворно развивается учение о стволовых клетках.

Основой строения эукариотических организмов является наименьшая единица живого - клетка (cellula).

Клетка - это ограниченная активной мембраной, упорядоченная структурированная система биополимеров (нуклеиновые кислоты, белки, полисахариды, липиды) и их макромолекулярных комплексов, образующих ядро и цитоплазму, осуществляющих поддержание и воспроизведение всей системы в целом.

От внешней среды или от соседних клеток содержимое клетки, которое состоит из двух основных компонентов: **ядра и цитоплазмы**, отделено плазматической мембраной (плазмолеммой).

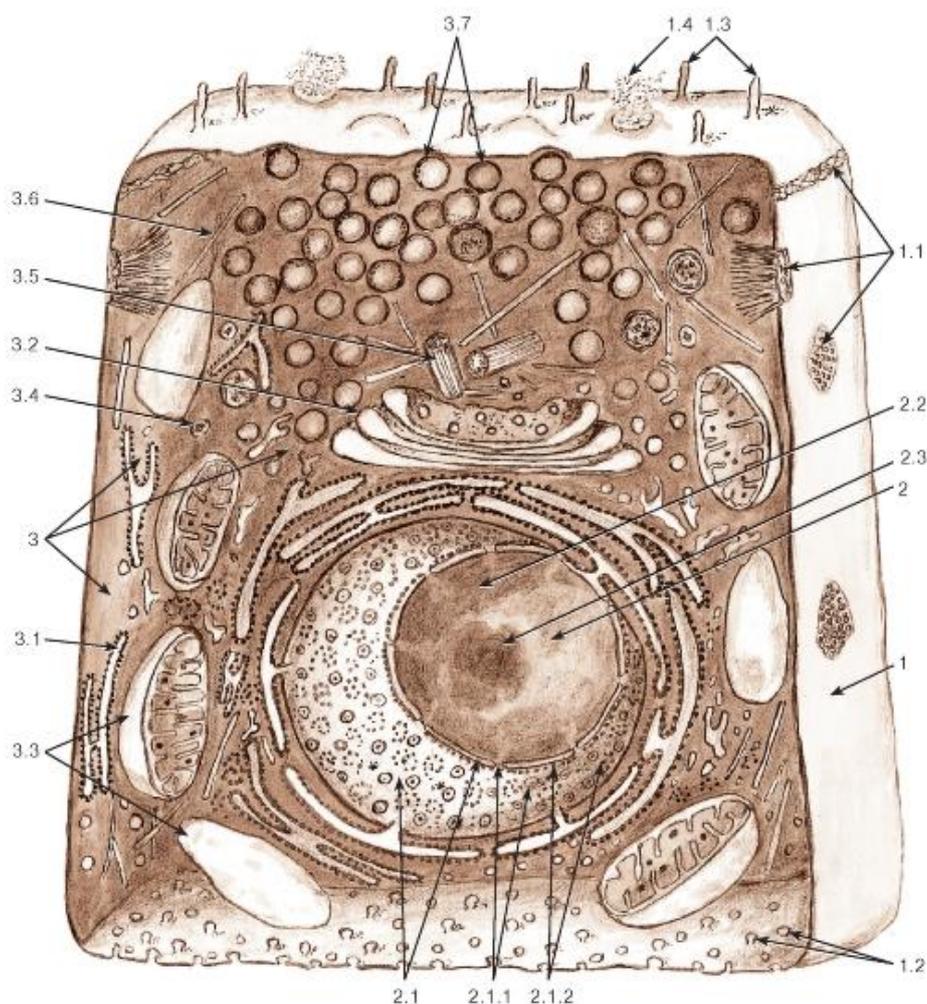
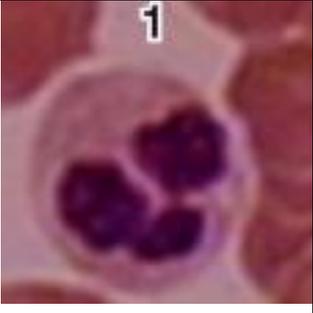
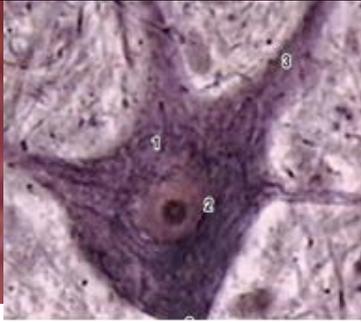
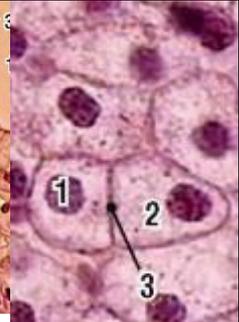


Рис. Объемная схема ультраструктурной организации клетки:

1 - плазмолемма: 1.1 - участки межклеточных соединений на латеральной поверхности, 1.2 - эндоцитозные пузырьки на базальной поверхности, 1.3 - микроворсинки на апикальной поверхности, 1.4 - участок выделения секрета; 2 - ядро: 2.1 - ядерная оболочка, 2.1.1. - ядерные поры, 2.1.2 - рибосомы на поверхности ядерной оболочки, 2.2 - хроматин, 2.3 - ядрышко; 3 - цитоплазма: 3.1 - гранулярная эндоплазматическая сеть, 3.2 - комплекс Гольджи, 3.3 - митохондрии, 3.4 - лизосомы, 3.5 - клеточный центр, 3.6 - микротрубочки, 3.7 - секреторные гранулы

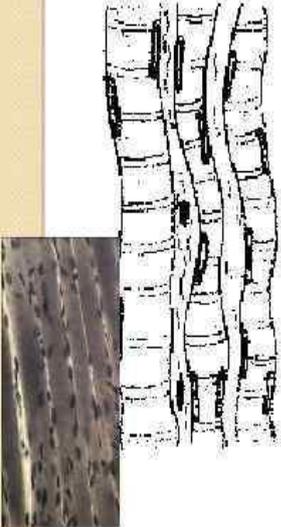
В зависимости от выполняемой функции клетки имеют различное строение и форму ядра.

			
Клетка округлой формы - лейкоцит крови. Сегментированное ядро	Клетка звездчатой формы с отростками и округлым ядром	Цилиндрическая форма клеток канальцев почки 1 - просвет канальца; 2 - цилиндрическая форма клеток; 3 - клеточные границы; 4 - апикальный полюс клетки; 5 - базальный полюс; 6 - ядро клетки	Полигональная форма клеток 1 - ядро; 2 - цитоплазма; 3 - клеточные границы

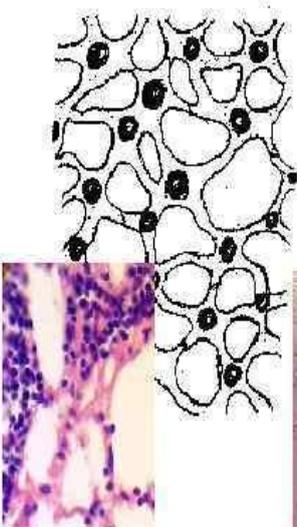
Кроме клеток, в организме находятся их производные: **симпласт, синцитий, межклеточное вещество.**

Производные клетки

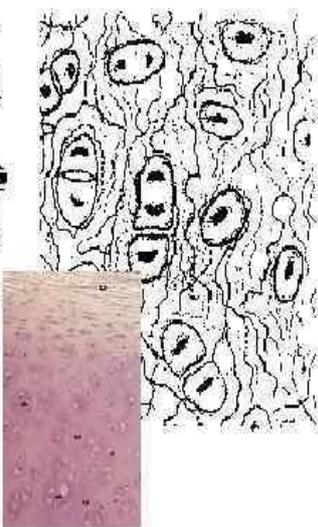
Симпласт



Синцитий



Матрикс



Симпласт - тяж высокодифференцированной цитоплазмы с большим количеством ядер. Симпласты (от греч. *syn* - вместе и *plastos* - образованный) -структуры, образованные в результате слияния меток с утратой их границ и формированием единой цитоплазматической массы, в которой находятся ядра. По механизму образования симпласты отличаются от морфологически сходных с ними многоядерных клеток, возникающих в результате повторного деления клеток без

цитотомии. К симпластам относят волокна скелетной мышечной ткани, остеокласты, наружный слой трофобласта.

Синцитий соклетие. Клетки связаны цитоплазматическими мостиками. Синцитий - (от греч. *syn* - вместе и *cytos*, или *kytos*, - клетка) - сетенидная структура, возникающая вследствие неполной цитотомии при делении клеток с сохранением связи между ее элементами посредством цитоплазматических мостиков. Синцитий образует эпителиосперматогенный слой в канальцах яичка, мезенхиму.

Межклеточное вещество (межклеточный матрикс) - совокупный продукт деятельности клеток данной ткани (но, в некоторых случаях, как, например, в крови, клеток других тканей). Его относительное содержание, состав и физико-химические свойства служат характерными признаками каждой ткани. В некоторых тканях межклеточное вещество благодаря своим свойствам может играть функционально ведущую роль (обеспечивая, например, механическую прочность хрящевых и костных тканей).

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ КЛЕТОЧНОЙ ТЕОРИИ И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ

Клеточная теория явилась одним из наиболее важных открытий в биологии, перевернувшим существовавшие до нее представления о живой материи. Она дала толчок бурному развитию цитологии, гистологии и эмбриологии и является основополагающим учением. Клеточная теория была сформулирована в 1838 году немецкими учеными М.Шлейденом и Т.Шванном, а в дальнейшем дополнена Р. Вирховым. Ее созданию предшествовали представления о строении клеток, выдвинутые чешским ученым Я.Э. Пуркинью, в определенной степени предвосхитивший создание клеточной теории. Я.Пуркинью в 1837 г. создал теорию “ядросодержащих зернышек”, т.е. клеток, и впервые предположил, что главным компонентом клетки является не клеточная стенка, а ее внутреннее содержимое, протоплазма. Это позволило отойти от господствующих ошибочных взглядов о первостепенном значении в жизнедеятельности клетки ее оболочки. Основываясь на этих представлениях, немецкий цитолог Матиас Шлейден 1838 создал так называемую теорию цитогенеза (клеткообразования), в которой впервые связал возникновение новых клеток не с их оболочкой, а с содержимым, прежде всего с ядром. По его представлениям, новая клетка может образовываться из старой клетки путем конденсации слизистого содержимого, причем центром ее возникновения является ядро (цитобласт по терминологии М. Шлейдена). И хотя Шлейден наблюдал размножение клеток путем поперечного деления, он считал этот способ их воспроизводства не имеющим большого значения и малораспространенным. Универсальным способом, по его мнению, является цитогенез. При всей своей ошибочности теория цитогенеза сыграла весьма важную роль для развития клеточной теории, поскольку поставила вопрос о происхождении клеток.

Немецкий гистолог и физиолог Теодор Шванн (1838) показал, что в явлении цитогенеза скрывается общий принцип развития микроскопических структур всех организмов, позволяющий заключить о принципиальном сходстве клеток всех тканей и органов.

Тем самым Т. Шванн обосновал, исходя из генетического принципа, клеточную теорию. Наконец, немецкий патолог Р. Вирхов свел воедино все многочисленные и разрозненные факты, относящиеся к клеточной теории, пересмотрел и развил ее, выдвинув в 1859 г. вместо представлений о цитогенезе закон “всякая клетка из

клетки”, т.е. дал научное представление о происхождении клеток. Свои представления Р. Вирхов изложил в монографии «Целлюлярная патология как учение, основанное на физиологической и патологической гистологии».

Современная клеточная теория включает такие положения:

1. Клетка является наименьшей единицей живого. Имеется в виду, что отдельные компоненты клетки (ядро, митохондрии и т. д.) в изолированном виде не способны проявлять весь комплекс свойств, присущих живому, — в том числе, например, достаточно долго поддерживать свое стационарное состояние (даже в оптимальной среде) и обеспечивать при этом собственную репродукцию (образование новых аналогичных структур).

2. Клетки разных организмов имеют похожее строение.

Действительно, все клетки эукариот, к которым относится подавляющее большинство организмов, имеют три основных компонента:

1. плазматическую мембрану (плазмолемму), которая отделяет содержимое клетки от внеклеточной среды;

2. ядро, содержащее наследственный материал (ДНК) в составе хромосом;

3. цитоплазму — внеядерную часть клетки, где в гомогенной гиалоплазме сосредоточены многочисленные цитоплазматические структуры.

3. Размножение клеток происходит путем деления материнской клетки (*omnia cellula e cellule* - каждая клетка - из клетки). Размножение клеток, происходит путем деления исходной клетки, которому предшествует воспроизведение ее генетического материала (репродукция ДНК). Единственно полноценным способом деления является, митоз, или непрямоe деление. При этом образуется специальный аппарат клеточного деления, клеточное веретено, с помощью которого равномерно по двум дочерним клеткам распределяют хромосомы. Этим постулатом исключается возможность образования клеток из неклеточного материала, которая в свое время провозглашалась некоторыми учеными.

4. Многоклеточные организмы состоят из сложных ансамблей клеток и их производных. Деятельность клетки не обособлена от других клеток и от межклеточного вещества. Поэтому клетки весьма различны: одни настроены на выполнение одного круга функций, другие — другого. С этими функциональными различиями сопряжены различия структуры клеток и образуемого ими межклеточного вещества. Многоклеточные организмы представляют собой сложные ансамбли специализированных клеток, объединенных в целостные, системы тканей и органов, подчиненные и связанные межклеточными, гуморальными и нервными формами регуляции. Вот почему мы говорим об организме как о целом.

Значение клеточной теории состоит в следующем:

1. Она явилась фундаментом для развития многих биологических дисциплин, прежде всего цитологии, гистологии, эмбриологии, физиологии, а также патологии.

2. Позволила понять механизмы онтогенеза - индивидуального развития организмов.

3. Явилась основой для объяснения эволюции организмов.

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ПЛАЗМОЛЕММЫ.

Функции плазмолеммы.

1. Разграничительная: отделяет клетку от внеклеточной среды.

2. Барьерно-защитная: защищает внутреннюю среду клетки от действия вредных внешних факторов.

3. Рецепторная: взаимодействие с различными сигнальными молекулами

4. Транспортная: транспорт веществ в клетку и из клетки путем соответственно эндоцитоза и экзоцитоза, а также с помощью ряда других механизмов.

5. Участие в межклеточных взаимодействиях: формирование межклеточных контактов, дистантные взаимодействия между клетками, взаимодействие с межклеточным веществом (волокнами, базальными мембранами) и установление с ним контактов.

6. Обеспечение двигательных процессов клетки путем формирования фило- и ламеллоподий. В реализации этой функции большая роль принадлежит цитоскелету, который тесно связан с плазмолеммой.

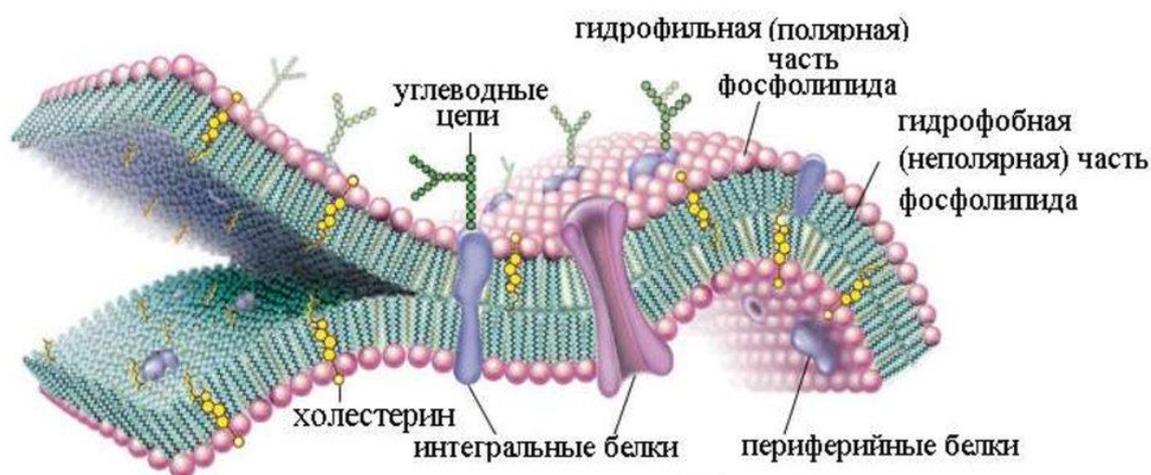
ПЛАЗМОЛЕММА. Исходя из перечня основных структурных компонентов клетки (плазмолемма, цитоплазма, ядро), приступим к рассмотрению плазмолеммы.

Плазмолемма (plasmalemma), или внешняя клеточная мембрана, среди различных клеточных мембран занимает особое место. Это поверхностная периферическая структура, не только ограничивающая клетку снаружи, но и обеспечивающая ее непосредственную связь с внеклеточной средой, а, следовательно, и со всеми веществами и стимулами, воздействующими на клетку.

Но поскольку все биомембраны построены по одному принципу, будем иметь в виду и внутриклеточные мембраны — ядер, митохондрий, эндоплазматической сети и прочих мембранных органелл.

Биологические мембраны представляют собой липопротеинвые образования, которые ограничивают клетку снаружи и формируют мембранные органеллы, а также оболочку ядра. В электронном микроскопе они имеют трехслойную структуру: два темных слоя разделены светлым слоем из-за особого расположения структурных компонентов. Основными химическими компонентами клеточных мембран являются липиды (40%), белки (50%) и углеводы (10%).

Строение клеточной мембраны



Липиды являются основной частью элементарных мембран и представлены в основном фосфолипидами, сфингомиелинами и холестерином. Входящие в состав мембран молекулы фосфолипидов состоят из двух частей гидрофильной (головки) и гидрофобной (хвосты), т.е. являются полярными. В мембранах липиды образуют липидный бислой, в котором их молекулы имеют характерное расположение: гидрофобные концы (хвосты) спрятаны внутрь бислоя, а гидрофильные головки

находятся снаружи. На них при фиксации материала для электронной микроскопии откладывается осмий, в связи с чем в электронном микроскопе головки выглядят темноокрашенными. Хвосты липидов образуют центральный светлый слой мембран.

Белки. Входящие в состав мембран белки могут быть как простыми, так и сложными (гликопротеины, липопротеины). *По своему отношению к липидному бислою они подразделяются на 3 основных группы:*

1) поверхностные белки расположены или снаружи, или внутри от липидного бислоя; они прочно связаны с поверхностью мембраны, чаще находятся вне липидного бислоя и поэтому легко экстрагируются с помощью солевых растворов;

2) интегральные (трансмембранные) белки проходят через всю толщину липидного бислоя. Эти белки либо однократно пронизывают мембрану, либо «прошивают» ее многократно;

3) полуинтегральные белки проникают только до половины липидного бислоя.

По *функциональному значению* белки мембран могут быть:

1) белками-ферментами,

2) белками-рецепторами,

3) транспортными белками,

4) структурными белками.

Белковые молекулы располагаются в липидном бислое мозаично и могут «плавать» в «липидном море» наподобие айсбергов (так называемая латеральная диффузия). При межклеточных взаимодействиях может происходить концентрация их на взаимодействующих участках плазмолеммы в виде агрегатов (кэппинг). В перемещении белков важную роль играют связанные с ними элементы цитоскелета (микрофиламенты).

Углеводный компонент. Углеводы, как правило, самостоятельно в мембраны клеток человека не входят. Но углеводные компоненты имеются во многих мембранных липидах и белках — соответственно, *гликолипидах* уже упоминавшихся среди липидов) и *гликопротеинах*. В плазмолемме углеводные компоненты расположены с ее наружной стороны. Это создает одно из ключевых отличий наружной поверхности плазмолеммы от внутренней. Помимо углеводного компонента в состав поверхностного слоя входят: поверхностные белки мембран, частично – и полуинтегральные белки, а также, некоторые из белков не являются белками клетки, а адсорбируются на поверхности. В некоторых случаях эти белки являются ферментами, участвующие во внеклеточном расщеплении различных веществ, таких как углеводы, белки, жиры и др. Все перечисленные вещества образуют надмембранный слой — **гликокаликс** (3–4 нм).

Функции *гликокаликса:*

1. Рецепторная (распознавание молекул гормонов, нейромедиаторов, соседних клеток и межклеточного вещества);

2. Межклеточные (адгезионные) контакты и взаимодействия;

3. Ориентация белков в мембране;

4. Участие в транспорте веществ.

5. Участие в пристеночном пищеварении (в тонкой кишке).

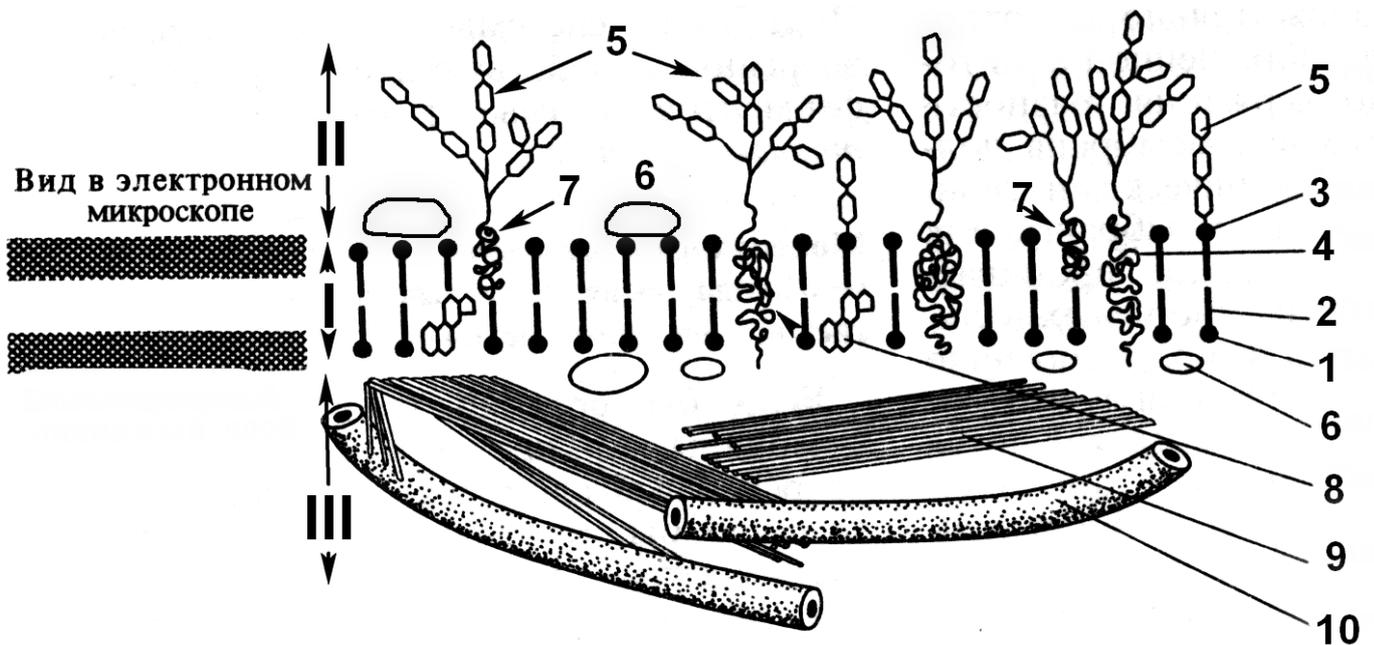


Рис. Структура плазмолеммы: I – липидный бислой: 1 – неполярная головка липида; 2 – полярный углеводородный хвост липида; 3 – гликолипид; 4 – интегральный белок (гликопротеин); 5 – углеводные цепи гликолипидов и гликопротеинов; 6 – поверхностные белки; 7 – полуинтегральный белок (гликопротеин); 8 – холестерин; II – гликокаликс, представленный углеводными цепями глико- и липопротеинов; III – терминальное сплетение (кортикальный слой), представленный актиновыми микрофиламентами 9 и микротрубочками 10. Слева приведена схема картины, видимой в электронном микроскопе

В цитоплазме, прилегающей к плазмолемме и образующей **кортикальный слой** (терминальное сплетение) клетки расположены:

- 1) сократительные структуры - актиновые филаменты, которые располагаются наиболее поверхностно и связаны с белками плазмолеммы;
- 2) опорный аппарат - кератиновые филаменты и микротрубочки.

Подмембранный слой с одной стороны тесно связан с цитоскелетом, с другой - с рецепторами гликокаликса.

Функции терминального сплетения следующие:

- 1) поддержание формы клетки, обеспечение ее упругости;
- 2) изменения клеточной поверхности, за счет чего клетка осуществляет эндо- и экзоцитоз, движение, секрецию веществ;
- 3) латеральное перемещение белковых молекул плазмолеммы;
- 4) подмембранный слой связывает клеточную поверхность с компонентами цитоплазмы, поддерживает их упорядоченное расположение.

Выделим ещё раз структурные особенности плазмолеммы

1. Толщина плазмолеммы (8–11 нм) обычно больше, чем у других клеточных мембран. более высоким содержанием интегральных и периферических белков.

2. С наружной стороны плазмолеммы, расположены углеводные компоненты мембранных гликопротеинов, которые почти у всех клеток совместно с различными ферментами образует надмембранный компонент - гликокаликс (3-4 нм)

3. В прилежащем к билипидному слою цитоплазмы расположено Терминальное сплетение опорносократительных структур (кортикальный слой).

ВНУТРИТКАНЕВЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ

В пределах каждой ткани особенности взаиморасположения и взаимосвязей ее компонентов в существенной мере определяются относительным содержанием клеток и межклеточного вещества.

Если межклеточного вещества в ткани нет (например, в эпителиях) ведущую роль в поддержании тканевой организации играют **непосредственные межклеточные взаимодействия** (охватывающие клетки, относящимися к одному или нескольким типам).

Клеточные контакты.

Межклеточными контактами называются связи, которые формируются между плазмолеммами контактирующих клеток в тех тканях, в которых клетки или отростки плотно прилегают друг к другу.

Все межклеточные соединения по своему функциональному назначению делятся на **два основных типа**:

1. Механические, предназначенные для механической связи клеток.
2. Коммуникационные, обеспечивающие химическую коммуникацию и сопряжение клеток.

По строению различают несколько типов межклеточных контактов.

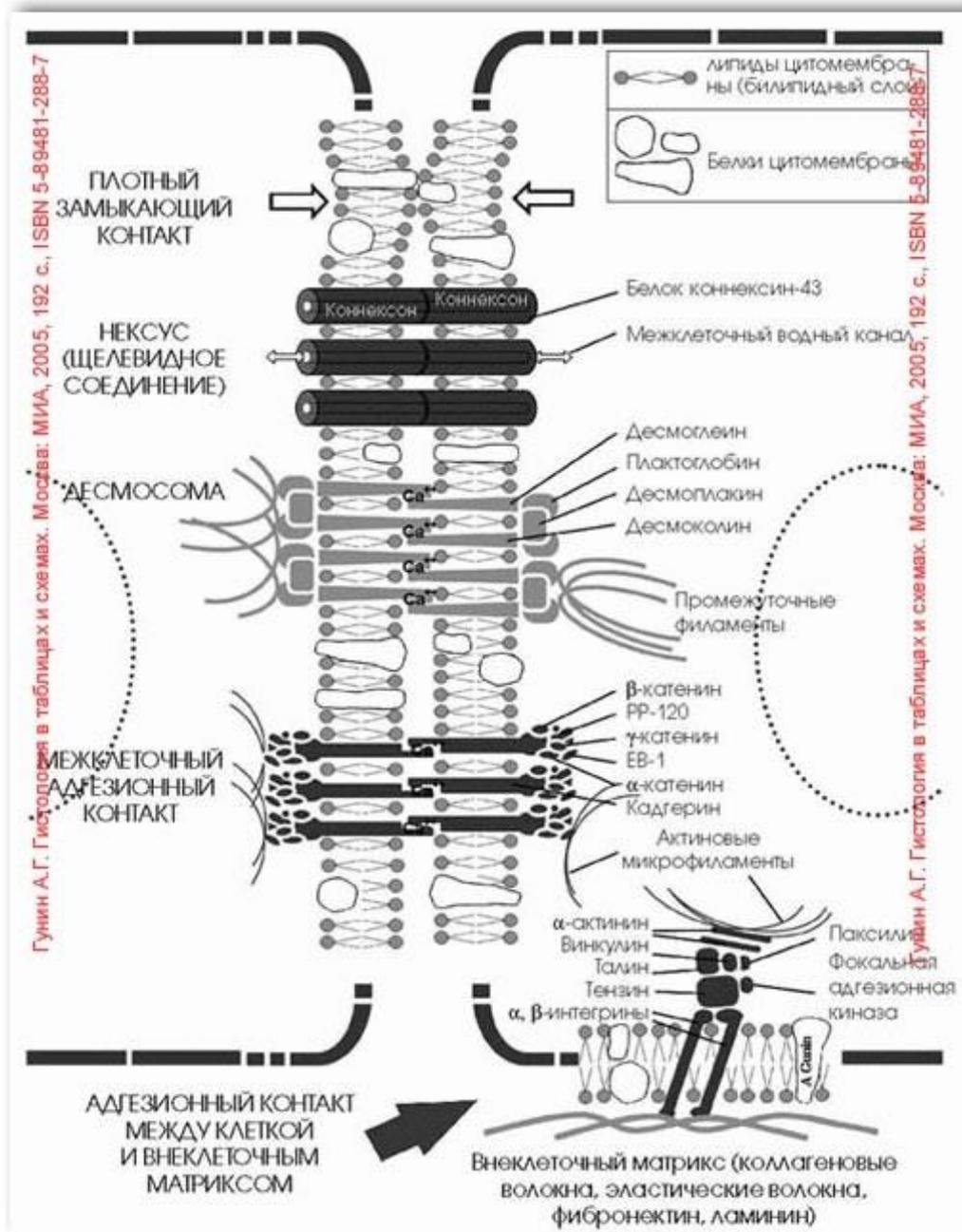
ТИПЫ МЕЖКЛЕТОЧНЫХ КОНТАКТОВ:

1. простой контакт;
2. десмосомный;
3. плотный;
4. щелевидный, или нексус;
5. синаптический, или синапс.

1-3 механические, 4 и 5 коммуникационный

Простые контакты- расстояние между мембранами соседних клеток составляет 15-20 нм. Благодаря простым контактам осуществляется слабая механическая связь, не препятствующая транспорту веществ в межклеточных пространствах. Разновидность простого контакта - контакт по типу замка, когда плазмолеммы соседних вместе с участком цитоплазмы как бы впячивается друг в друга, чем достигается большая поверхность соприкосновения и более прочная механическая связь.

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



Плотные контакты, или замыкательные пластинки обычно локализуются между эпителиальными клетками в тех органах (в желудке, кишечнике и др.) в которых эпителий отграничивает агрессивное содержимое этих органов (желудочный сок, кишечный сок). Плотные контакты находятся только между апикальными частями эпителиальных клеток, охватывая по периметру каждую клетку. В этих участках межмембранные пространства отсутствуют, а билипидные слои соседних плазмолем сливаются в одну общую билипидную мембрану. Достигается это за счет «слипания» глобул интегральных белков (окклюдинов) плазматических мембран соседних клеток, дополнительно укрепленных с помощью фибриллярных структур периферического слоя гиалоплазмы. Плотные контакты могут временно размыкаться, например, при миграции лейкоцитов через эпителий. Функциональная роль плотных контактов- прочная механическая связь клеток, препятствие транспорту веществ по межклеточным пространствам.

Щелевидные контакты или нексусы ограниченные участки контакта соседних цитолемм, диаметром 0,5-3,0 мкм, в которых билипидные мембраны сближены на расстояние 2-3 нм, а обе мембраны пронизаны в поперечном направлении белковыми молекулами коннексонами, содержащими гидрофильные каналы. Через эти каналы осуществляется обмен ионами и микромолекулами соседних клеток, чем и обеспечивается их функциональная связь. Пример таких контактов - щелевые контакты, или нексусы между мышечными клетками в гладкой и сердечной мышечной ткани. Благодаря нексусам возбуждение в мышечных клетках передается с одной клетки на другую, в результате чего осуществляется строгая согласованность сократительных актов. Через щелевые контакты проходят низкомолекулярные вещества, регулирующие рост и развитие клеток. В некоторых клетках (клетки нейроглии) при помощи щелевых контактов регулируется уровень внутриклеточного кальция.

Синаптические контакты, или синапсы специфические контакты между нервными клетками, или между нервными и другими клетками. Функциональная роль синаптических контактов заключается в передаче возбуждения или торможения с одной нервной клетки на другую или с нервной клетки на иннервируемую клетку. Межнейрональные синапсы (synapsis) передают нервный импульс от клетки к клетке в одном направлении (от пресинаптического полюса к постсинаптическому).

ЦИТОПЛАЗМА

В состав цитоплазмы входят гиалоплазма, органеллы и включения.

Все компоненты цитоплазмы функционально тесно взаимосвязаны и составляют единый метаболический аппарат.

Гиалоплазма - составляет внутреннюю среду клетки; является сложной коллоидной системой, включающей в себя различные биополимеры: белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды, и др. Эта система способна переходить из золеобразного состояния в гелеобразное и обратно. В состав гиалоплазмы входят различные глобулярные белки. Они составляют 20-25% общего содержания белков в клетке. К важнейшим ферментам гиалоплазмы относятся ферменты метаболизма сахаров, азотистых оснований, аминокислот, липидов. Важнейшая роль гиалоплазмы заключается в том, что эта полужидкая среда объединяет все клеточные структуры и обеспечивает химическое взаимодействие их друг с другом. Через гиалоплазму осуществляется большая часть внутриклеточных транспортных процессов: перенос аминокислот, жирных кислот, нуклеотидов, сахаров. Гиалоплазма является основнымместилищем и зоной перемещения массы молекул АТФ. В гиалоплазме происходит отложение запасных продуктов: гликогена, жировых капель, некоторых пигментов. Гиалоплазма может менять свое агрегатное состояние: переходить из состояния жидкого (золь) в более плотное - гель. При этом может изменяться форма клетки, ее подвижность и обмен веществ.

Органеллы - постоянно присутствующие и обязательные для всех клеток микроструктуры, выполняющие жизненно важные функции.

По структурному признаку различают органеллы

1. **Мембранные** (митохондрии, эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, пероксисомы);

2. **Немембранные** органеллы (свободные рибосомы и полисомы, микротрубочки, микрофиламенты, реснички, жгутики, центриоли).

По функциональному признаку все органеллы делятся на 2 группы:

1. **Органеллы общего значения.** Эти органеллы содержатся во всех клетках, поскольку необходимы для их жизнедеятельности. Такими органеллами являются: митохондрии, эндоплазматическая сеть (ЭПС) двух видов, комплекс Гольджи (КГ), центриоли, рибосомы, лизосомы, пероксисомы, компоненты цитоскелета (микротрубочки и микрофиламенты).

2. **Органеллы специального значения.** Данные органеллы содержатся только в тех клетках, которые выполняют специализированные функции. Такими органеллами являются миофибриллы в мышечных волокнах и клетках, жгутики и реснички, стереоцилии.

МЕМБРАННЫЕ ОРГАНЕЛЛЫ

Мембранные органеллы представляют собой одиночные или связанные друг с другом отсеки цитоплазмы, отграниченные мембраной от окружающей их гиалоплазмы, имеющие свое собственное содержимое, отличное по составу, свойствам и функциям от других частей клетки. В гиалоплазме мембранные органеллы распределены закономерно. Эндоплазматическая сеть, различные вакуоли, возникающие из нее, составляют вакуолярную систему транспорта веществ. Кроме того, в ее состав входят комплекс Гольджи, лизосомы, аутолизосомы. Для всех элементов вакуолярной системы характерно наличие одной ограничивающей мембраны. Митохондрии отделены от гиалоплазмы двумя мембранами (двухмембранные органеллы).

Эндоплазматическая сеть была открыта К. Р. Портером в 1945г. Этот компонент представляет собой совокупность вакуолей, плоских мембранных мешков или трубчатых образований, создающих как бы мембранную сеть внутри цитоплазмы.

Различают два типа - зернистую (гранулярную) и незернистую (агранулярную, гладкую) эндоплазматическую сеть. Оба вида ЭПС могут взаимно переходить друг в друга и функционально связаны между собой так называемой переходной, или транзитной зоной.

Гранулярная ЭПС представлена замкнутыми мембранами, которые образуют на сечениях уплощенные мешки, цистерны, трубочки. Ширина полостей цистерн варьирует в зависимости от функциональной активности клетки. Отличительной чертой этих мембран являются то, что они со стороны гиалоплазмы покрыты рибосомами. Гранулярная ЭПС видна только в электронном микроскопе. В световом микроскопе признаком развитой гранулярной ЭПС служит базофилия цитоплазмы, обусловленная РНК рибосом. Функциями гранулярной ЭПС является: - синтез белков, предназначенных для выведения из клетки (на экспорт); - отделение синтезированного продукта от гиалоплазмы; - конденсация и модификация синтезированного белка; транспорт синтезированных продуктов в цистерны пластинчатого комплекса или непосредственно из клетки; - синтез билипидных мембран. Гранулярная ЭПС имеется в каждой клетке, но степень ее развития различна. Она максимально развита в клетках, синтезирующих белок на экспорт, т.е. в секреторных клетках. Максимального развития гранулярная ЭПС достигает в нейрочитах, в которых ее цистерны приобретают упорядоченное расположение. В этом случае на светомикроскопическом уровне она выявляется в виде закономерно расположенных участков базофилии цитоплазмы, называемых хроматофильной (базофильной) субстанцией Ниссля.

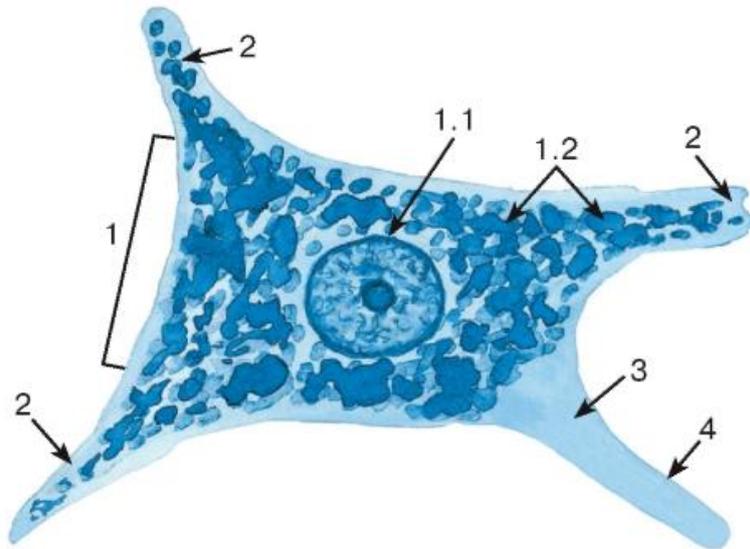


Рис. Мультиполярный двигательный нейрон спинного мозга.
Глыбки хроматофильной субстанции (тельца Ниссля) в цитоплазме (Окраска: тионин)
 1 - тело нейрона (перикарион); 1.1 - ядро,
 1.2 - хроматофильная субстанция;
 2 - начальные отделы дендритов;
 3 - аксонный холмик; 4 - аксон

Микрофотография препарата

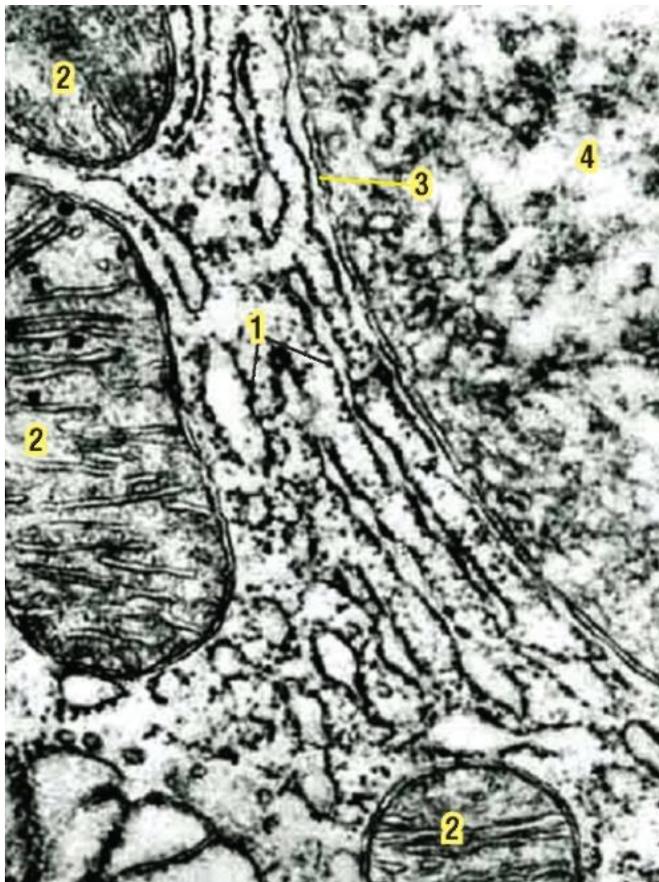


Рис. Гранулярная эндоплазматическая сеть. Электронная микрофотография клетки концевого отдела поджелудочной железы:
 1 - эндоплазматическая сеть; 2 - митохондрии; 3 - ядерная оболочка; 4 - кариоплазма

Агранулярная ЭПС также представлена мембранами, образующими мелкие вакуоли, трубки, каналы, которые могут ветвиться, сливаться друг с другом. В отличие от гранулярной ЭПС на мембранах гладкой эндоплазматической сети нет рибосом. Деятельность гладкой ЭПС связана с метаболизмом липидов и некоторых внутриклеточных полисахаридов. Гладкая ЭПС участвует в заключительных этапах синтеза липидов. Очень важная роль гладкой ЭПС в дезактивации различных вредных для организма веществ за счет их окисления с помощью ряда специальных ферментов.

Комплекс Гольджи был открыт в 1898 г. К. Гольджи, который используя свойства связывания тяжелых металлов (осмия и серебра) с клеточными структурами, выявил в нервных клетках сетчатые образования, которые он назвал внутренним сетчатым аппаратом.

По данным электронной микроскопии Комплекс Гольджи представлен мембранными структурами, собранными вместе в небольших зонах. Отдельная зона скопления этих мембран называется диктиосомой. В диктиосоме плотно друг к другу расположены 5-10 плоских цистерн. Каждая цистерна имеет переменную толщину: в центре ее мембраны могут быть сближены, а на периферии имеет расширения – ампулы. Кроме плотно расположенных плоских цистерн, в зоне комплекса Гольджи наблюдается множество мелких пузырьков (везикул), которые в основном располагаются в его периферических участках. Иногда они отшнуровываются от ампулярных расширений на краях плоских цистерн. В диктиосоме различают: проксимальный цис-полюс направленный основанием к ядру, и дистальный транс-полюс направленный в сторону цитолеммы. Установлено, что к цис-полюсу подходят транспортные вакуоли, несущие в пластинчатый комплекс продукты, синтезированные в зернистой ЭПС. От транс-полюса отшнуровываются пузырьки, несущие секрет к плазмолемме для его выведения из клетки. Однако часть мелких пузырьков, заполненных белками- ферментами, остается в цитоплазме и носит название лизосом.

Переход белков из одной цистерны в другую осуществляется в области их расширенных боковых участков с помощью транспортных пузырьков. Это направление белкового транспорта называется *антероградным*. Наряду с ним существует *ретроградный* транспорт белков. Он направлен от транс Гольджи сети к гранулярной ЭПС. При этом в гранулярную ЭПС поступают белки, необходимые для ее функционирования. При митозе комплекс Гольджи распадается на группы пузырьков и цистерн, разбросанные по цитоплазме. После деления в каждой клетке происходит реконструкция этой органеллы из указанных мембранных структур.

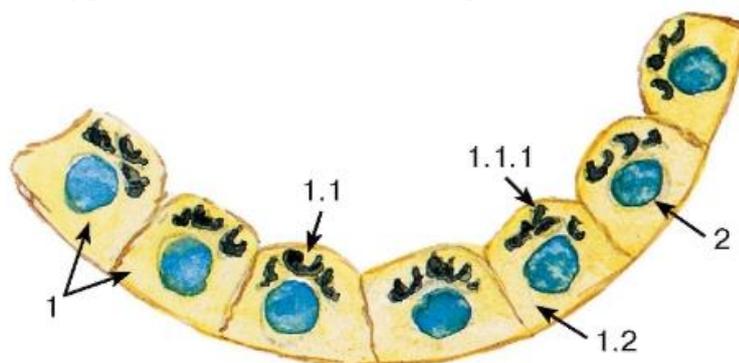


Рис. Комплекс Гольджи (в фолликулярных клетках щитовидной железы - тироцитах) (световая микроскопия) Окраска: азотнокислое серебро-гематоксиллин 1 - цитоплазма тироцита; 1.1 - апикальная часть, 1.1.1 - комплекс Гольджи, 1.2 - базальная часть; 2 - ядро

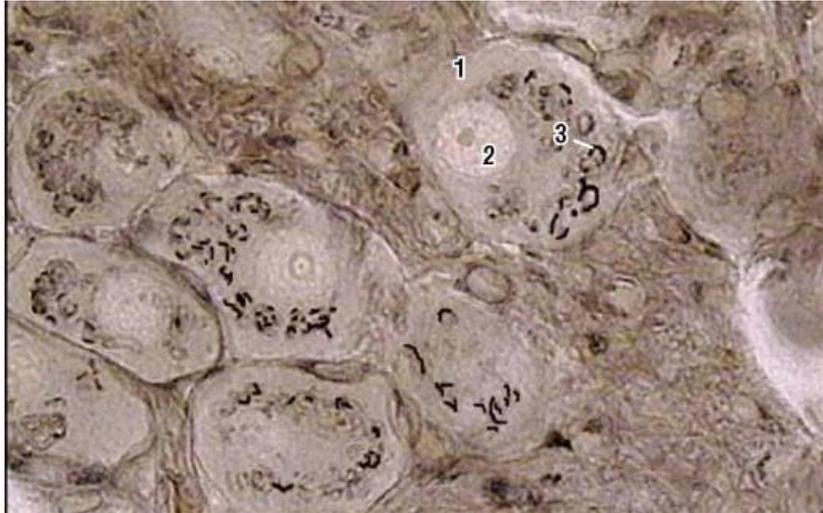


Рис. Комплекс Гольджи (в клетках спинального ганглия) (световая микроскопия)
Окраска: осмиевая кислота. 1-клетка округлой формы; 2- ядро; 3- комплекс Гольджи

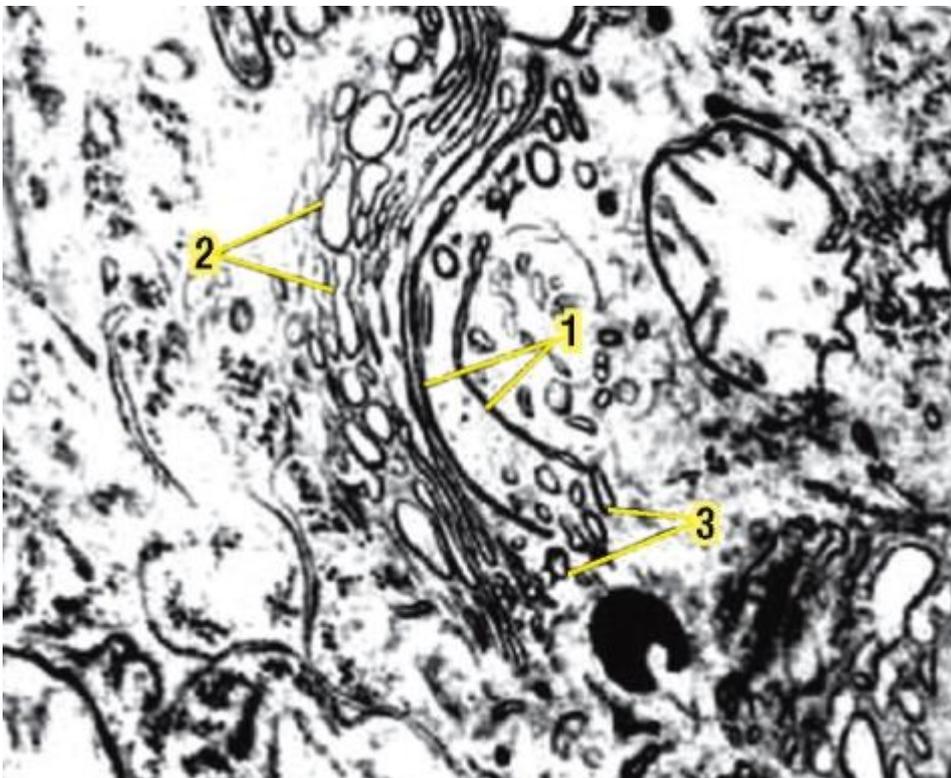


Рис. Комплекс Гольджи в нервных клетках спинномозгового ганглия (препарат осмирован, иммерсия): 1 - нервная клетка; 2 - ядро; 3 - комплекс Гольджи

Функции пластинчатого комплекса:

- транспортная;
- выведение из клетки синтезированных в ней продуктов;
- конденсация и модификация веществ, синтезированных в зернистой ЭПС;
- образование лизосом; участие в обмене углеводов;
- синтез молекул, образующих гликокаликс цитолеммы;
- синтез, накопление и выведение муцина (слизи);
- модификация мембран, синтезированных в ЭПС, и превращение их в мембраны плазмолеммы.

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

Митохондрии являются энергетической системой клетки, органеллы синтеза АТФ. Они были открыты в 1890 году немецким ученым Р. Альтманом при помощи предложенного им метода окрашивания кислым фуксином. В световом микроскопе эти органеллы имели вид нитей (греч. *mitos* – нить) и зерен (греч. *chondros* – зернышко), что послужило поводом для их названия. Интересно, что сам Р. Альтман считал митохондрии бактериями эндосимбионтами (эндосимбиотическая теория происхождения митохондрий). Термин митохондрия был введен Бенда в 1897г.

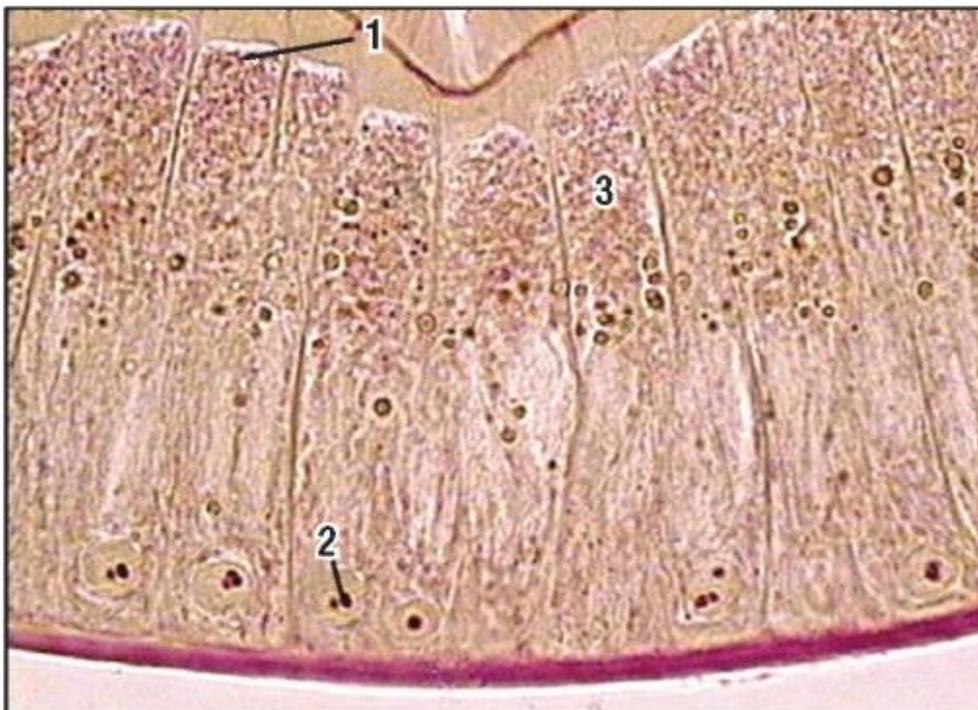


Рис. Митохондрии (окраска по Альтману, иммерсия) (световая микроскопия):
1 - клетка цилиндрической формы; 2 - ядро клетки; 3 - митохондрии

В живых клетках митохондрии могут перемещаться, сливаться друг с другом, делиться. Обычно митохондрии скапливаются вблизи тех участков цитоплазмы, где возникает потребность в АТФ. Так, в сердечной мышце митохондрии находятся вблизи миофибрилл. В сперматозоидах митохондрии образуют спиральный футляр вокруг оси жгутика. Размеры митохондрий и количество в них крист связаны прямо пропорциональной зависимостью с функциональной нагрузкой клетки. Увеличение числа митохондрий происходит путем деления, или почкования, исходных митохондрий.

Митохондрии ограничены двумя мембранами.

Наружная митохондриальная мембрана отделяет их от гилоплазмы. Обычно она имеет ровные контуры и замкнута, так что представляет собой мембранный мешок. Наружная мембрана имеет высокую проницаемость благодаря наличию большого количества транспортных белков, которые образуют гидрофильные каналы. Одним из таких белков является порин.

Внешнюю мембрану от внутренней отделяет **межмембранное пространство**. Межмембранное пространство имеет ширину от 10 до 20 нм. В нем содержатся ферменты, необходимые для окислительного фосфорилирования, а также

накапливаются ионы H^+ , поступающие с помощью активнотранспорта из митохондриального матрикса. В результате формируется градиент протонов по обе стороны внутренней мембраны.

Внутренняя митохондриальная мембрана ограничивает собственно внутреннее содержимое митохондрии, ее матрикс. Характерной чертой внутренних мембран митохондрий является их способность образовывать многочисленные выпячивания внутрь митохондрий (кристы). Кристы идут перпендикулярно поверхности митохондрии. На поверхности крист имеются грибовидные частицы, представляющие собой АТФ-синтетазный комплекс и состоящие из головки, стебля и основания.

Матрикс митохондрий имеет тонкозернистое строение, в нем выявляются тонкие нити (молекулы ДНК) и гранулы (митохондриальные рибосомы). Рибосомы митохондрий меньше по размеру, чем рибосомы цитоплазмы. Источником образования энергии в митохондриях является пировиноградная кислота, которая образуется из углеводов, белков, липидов. Матрикс содержит ферменты β -окисления жирных кислот, а также ферменты цикла Кребса.

Митохондрии могут увеличиваться в размерах и числе. В последнем случае происходит деление перетяжкой или фрагментация исходных крупных митохондрий на более мелкие, которые в свою очередь могут расти и снова делиться.

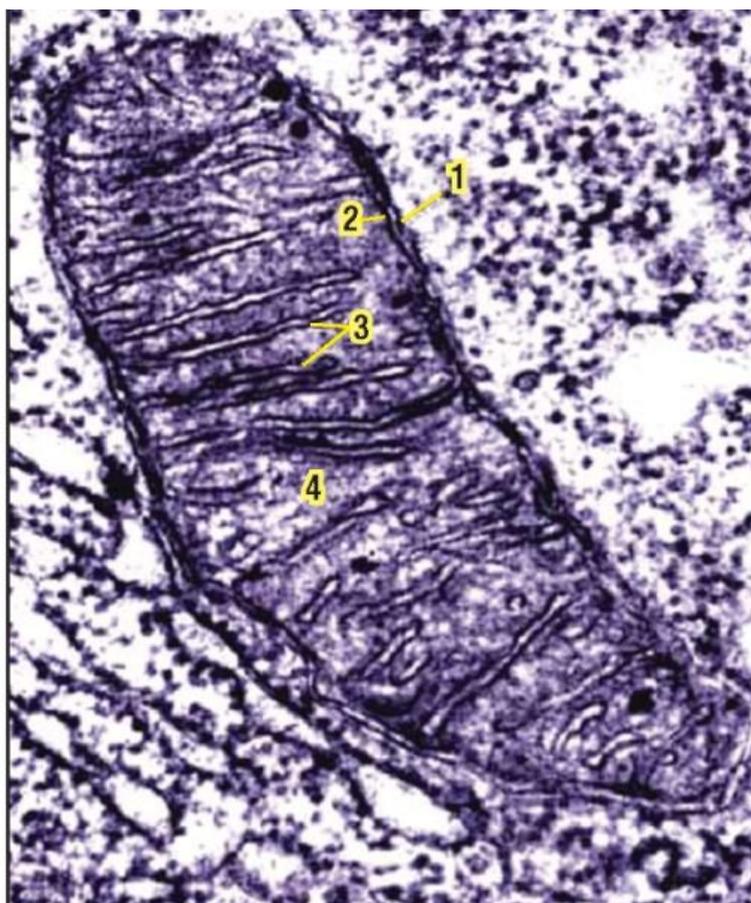


Рис. Митохондрия. Электронная микрофотография клетки концевой отдела поджелудочной железы:

1 - наружная митохондриальная мембрана; 2 - внутренняя митохондриальная мембрана; 3 - кристы; 4 - митохондриальный матрикс

Функции митохондрий.

1. Обеспечение клетки энергией. Митохондрии участвуют в синтезе АТФ – макроэнергетического соединения, при гидролизе которого высвобождается энергия. Установлено, что 50% вырабатываемой митохондриями энергии запасается в виде АТФ, остальные 50% рассеиваются в виде тепла, что обеспечивает температурный гомеостаз.

2. Участие в биосинтезе стероидных гормонов (некоторые звенья биосинтеза этих гормонов протекают в митохондриях), витамина D₃.

3. Депонирование кальция.

4. Участие в биосинтезе нуклеиновых кислот.

5. Участие в биосинтезе белка.

6. Образование тепла. Тепло, необходимое для согревания организма в условиях холодной атмосферы, образуется в результате разобщения окислительного фосфорилирования. Этот механизм наиболее эффективно происходит в жировых клетках (адипоцитах) бурой жировой ткани. Разобщение окислительного фосфорилирования в этих клетках ведет к усилению выделения тепла, идущего на согревание организма.

Лизосомы – это разнообразный класс вакуолей, ограниченных одиночной мембраной. Были открыты (Де Дювом, 1949г). Характерным признаком лизосом является наличие в них гидролитических ферментов - гидролаз, расщепляющих различные биополимеры.

Среди лизосом можно выделить три типа:

1. первичные лизосомы;

2. вторичные лизосомы (фаголизосомы и аутофагосомы);

3. остаточные тельца.

Первичные лизосомы представляют собой мелкие мембранные пузырьки, заполненные бесструктурным веществом, содержащим гидролазы, в том числе активную кислую фосфатазу, которая является маркерным для лизосом ферментом. Местом ее синтеза является гранулярная ЭПС, затем этот фермент появляется в проксимальных участках диктиосом, а затем в мелких везикулах по периферии диктиосом и, наконец, в первичных лизосомах.

Вторичные лизосомы, или внутриклеточные пищеварительные вакуоли, формируются при слиянии первичных лизосом с фагоцитарными или пиноцитозными вакуолями, образуя *фаголизосомы*, или *гетерофагосомы*, а также с измененными органеллами самой клетки, подвергающимися перевариванию (*аутофагосомы*). При этом ферменты первичной лизосомы получают доступ к субстратам, которые они и начинают расщеплять. Вещества, попавшие в состав вторичной лизосомы, расщепляются гидролазами до мономеров, которые транспортируются через мембрану лизосомы в гиалоплазму, где они реутилизируются, т. е. включаются в разные обменные процессы.

Остаточные тельца. Если расщепление, переваривание макромолекул внутри лизосом может идти в ряде клеток не до конца. В этом случае в полостях лизосом накапливаются не переваренные продукты. Такая лизосома носит название (*телолизосома*), или *остаточное тельце*. Часто в остаточных тельцах наблюдается вторичная структуризация не перевариваемых липидов, которые образуют слоистые структуры. Там же откладываются пигментные вещества. Например, у человека при старении организма в клетках мозга, печени и в мышечных волокнах в телолизосомах происходит отложение пигмента старения - липофусцина. В аутофагосомах

обнаруживаются фрагменты или даже целые цитоплазматические структуры, например, митохондрии и др., что является доказательством их определяющей роли в процессах деградации.

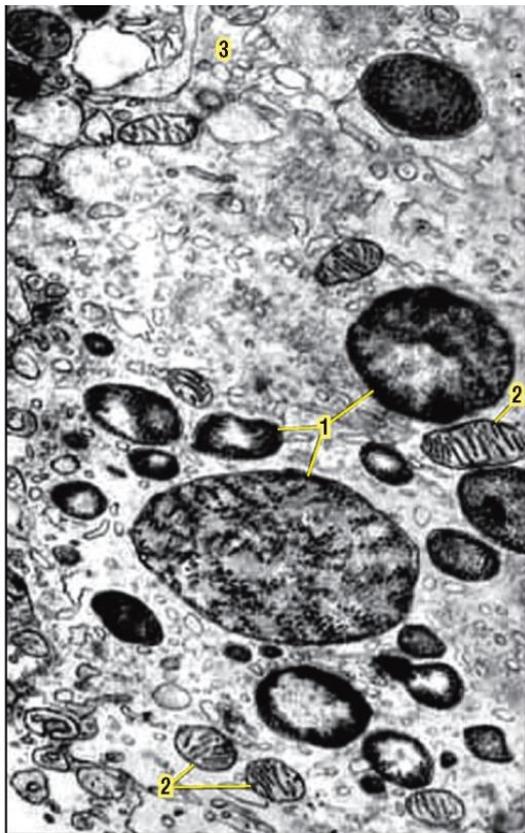


Рис. Лизосомы. Электронная микрофотография части цитоплазмы макрофага лимфатического узла:

- 1 - лизосомы;
- 2 - митохондрии;
- 3 - эндоплазматическая сеть

Функции лизосом:

1. Внутриклеточное пищеварение.
2. Участие в фагоцитозе.
3. Участие во внутриклеточной регенерации.
4. Участие в аутофагии: разрушении собственных изношенных органелл, избытка секреторных гранул (кринофагия).
5. Участие в аутолизе - саморазрушении клетки после ее гибели.

Пероксисомы. Пероксисомы - это органеллы, напоминающие лизосомы, но содержащие ферменты, необходимые для синтеза и разрушения эндогенных перекисей: пероксидазу, каталазу и другие ферменты. В пероксисомах осуществляется окисление специфических органических веществ с образованием перекиси водорода (H_2O_2). Таким образом, эти органеллы в процессе функционирования используют кислород, но при этом образуется перекись водорода. Поскольку H_2O_2 обладает высокой цитотоксичностью, в пероксисомах содержится фермент каталаза, расщепляющий ее с образованием воды и молекулярного кислорода. Кроме того, каталаза пероксисом расщепляет ряд токсических веществ. Так, в пероксисомах печени и почек она расщепляет до 50% экзогенного алкоголя. Наибольшее количество пероксисом обнаруживается в гепатоцитах и нефроцитах, где оно может достигать нескольких сотен.

В электронном микроскопе пероксисомы имеют вид сферических или эллипсоидных пузырьков размером 0,1-1,5 мкм с умеренно плотной сердцевиной.

Продолжительность жизни пероксисом составляет 5–6 суток. Их образование происходит путем отделения пузырьков от гладкой ЭПС. В дальнейшем в эти пузырьки мигрируют ферменты, которые синтезируются отдельно гиалоплазме или в гранулярной ЭПС. Существует и другая точка зрения, согласно которой образование новых пероксисом происходит за счет деления исходных, которые перед этим увеличиваются в размерах. Нельзя исключить и сочетание этих двух механизмов пероксисомогенеза.

Функции пероксисом:

1. Наряду с митохондриями пероксисомы являются органеллами утилизации кислорода. В результате в них образуется сильный окислитель H_2O_2 (перекись водорода). Перекись водорода используется как окислитель ксенобиотиков и токсических веществ (детоксикация). Такую функцию выполняют, например, пероксисомы печеночных клеток, клеток почек.

2. Расщепление при помощи фермента каталазы избытка эндогенных перекисей и, таким образом, защита клеток от повреждений и гибели.

3. Участие в метаболизме клетки: ферменты пероксисом катализируют расщепление жирных кислот, участвуют в обмене аминокислот и других веществ. В пероксисомах происходит окисление длинных цепей жирных кислот до коротких цепей, которые затем поступают в митохондрии для завершения окисления.

5. Биосинтез эфиров фосфолипидов (плазмалогенов), которые являются важными компонентами мембран нейронов и кардиомиоцитов.

6. Участие в биосинтезе холестерина, желчных кислот (в гепатоцитах), полиненасыщенных жирных кислот.

НЕМЕМБРАННЫЕ ОРГАНЕЛЛЫ

Рибосомы - элементарные аппараты синтеза белковых полипептидных молекул. Рибосомы — это сложные рибонуклеопротеиды, в состав которых входят белки и молекулы рибосомальных РНК (рРНК). Рибосома состоит из большой и малой субъединиц. Малая субъединица — одна длинная цепь рРНК (около 2000 нуклеотидов, константа седиментации — 18S), с которой связано примерно 30 молекул рибосомальных белков. Большая субъединица — еще более длинная цепь рРНК (4000 нуклеотидов, 28S), с которой связаны 2 короткие цепи РНК (5,8S и 5S) и около 45 молекул белков. В итоге каждая субъединица представляет собой свернутый рибонуклеопротеидный тяж, имеющий несколько функциональных центров. Упомянутые рибосомные РНК (рРНК) образуются в ядрышках (о чем подробнее будет сказано в разделе «Ядро»). Там же, в ядрышках, формируются и сами субъединицы, которые затем перемещаются из ядра в цитоплазму.

И в неработающем состоянии субъединицы рибосом так и остаются диссоциированными друг от друга. Различают единичные рибосомы и комплексы рибосом (полисомы). Рибосомы могут располагаться свободно в гиалоплазме или быть связанными с мембранами ЭПС. В малоспециализированных и быстрорастущих клетках в основном обнаруживаются свободные рибосомы. Благодаря наличию рибосомальной РНК рибосомы обладают выраженной базофилией, обуславливая и базофилию цитоплазмы, которая является свидетельством высокого содержания данных органелл в клетке.

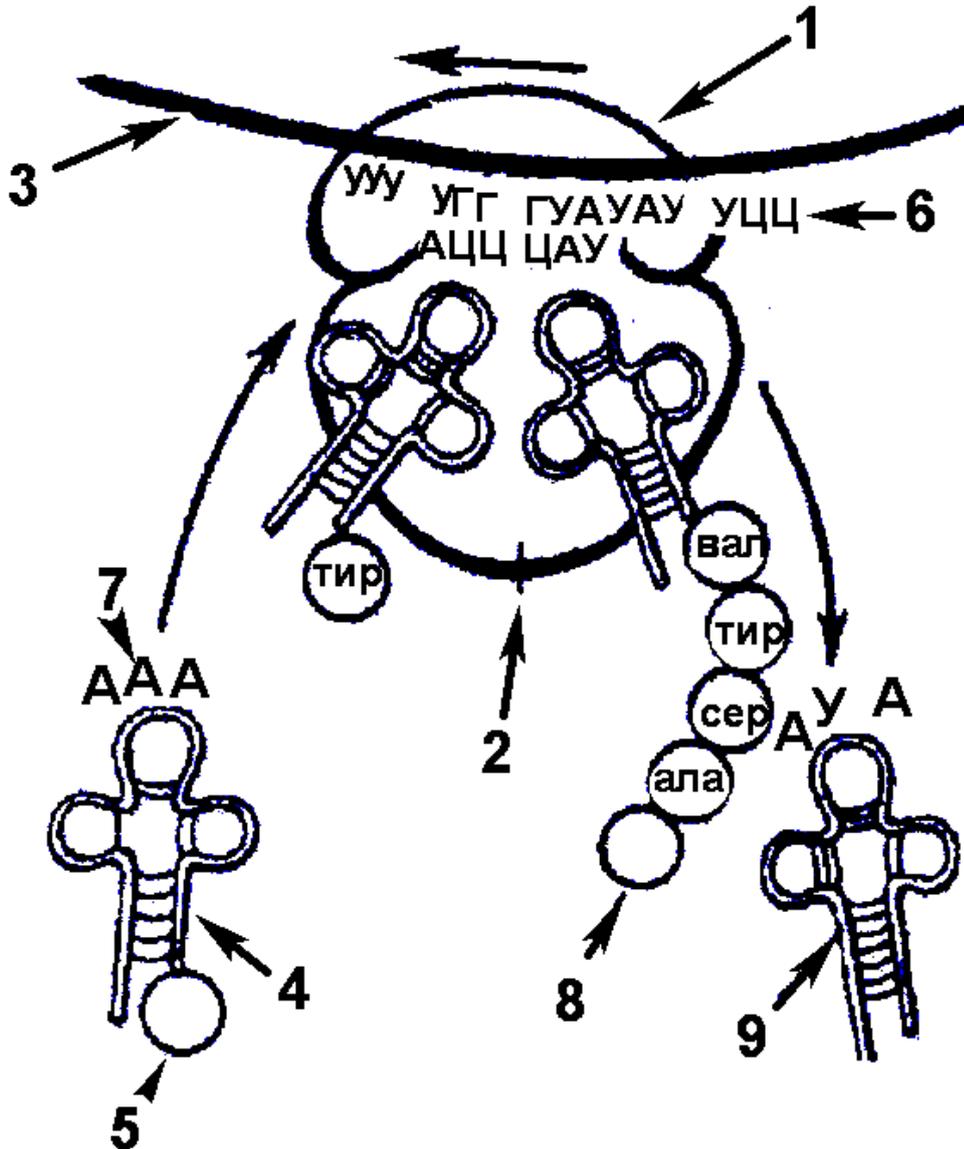


Рис. Схема биосинтеза белка на рибосоме:

1 – малая субъединица рибосомы; 2 – большая субъединица рибосомы; 3 - информационная РНК; 4 – транспортная РНК, транспортирующая аминокислоту 5; 6 – кодон на иРНК; 7 – антикодон на тРНК; 8 – полипептидная цепь; 9 – свободная тРНК.

Функция рибосом.

Свободные рибосомы и полисомы осуществляют биосинтез белка для собственных потребностей клетки.

С помощью рибосом осуществляется трансляция, т. е. поочередное включение аминокислот в строящуюся пептидную цепь в соответствии с последовательностью кодонов в матричной РНК (мРНК).

а) Инициация трансляции. Для выполнения указанной функции вначале происходит сборка функционально активного комплекса (что обозначается как инициация трансляции).

І. Прежде всего, с определенным участком малой субъединицы связывается начальный отдел мРНК — так, что в активном центре оказывается первый кодон мРНК.

II. Затем к этому комплексу присоединяется иницирующая транспортная РНК (тРНК), обладающая соответствующим антикодоном и нагруженная первой аминокислотой будущей полипептидной цепи.

III. И только после этого, наконец, связывается большая субъединица рибосомы.

В специализированных клетках рибосомы располагаются в составе гранулярной ЭПС. Синтетическая деятельность свободных рибосом направлена на собственные нужды клетки. Связанные рибосомы обеспечивают синтез белков (на экспорт), т.е. на обеспечение нужд организма.

Микротрубочки. Микротрубочки имеют диаметр 24 нм и длину до нескольких мкм с достаточно широкой вариацией. Это прямые длинные полые цилиндры, построенные из нитей, или протофиламентов, и формирующие в цитоплазме сложную трехмерную сеть. Толщина стенки микротрубочек равна 5 нм. Каждая из 13 нитей, входящих в состав микротрубочки, закручена в виде спирали и образована глобулярным белком тубулином, который существует в виде двух субъединиц: α и β . Каждый протофиламент построен либо из α -, либо из β -тубулина, так что происходит их чередование. На поперечном срезе в микротрубочке насчитывается 13 белковых молекул тубулина, которые чередуются (Рис.).

В стороны от микротрубочек отходят ассоциированные с ними молекулы белков (белки, ассоциированные с микротрубочками, или MAP). Эти белки, а также ионы кальция стабилизируют микротрубочки, связывают их с другими элементами цитоскелета и органеллами.

С микротрубочками связан также особый белок кинезин, который представляет собой фермент, расщепляющий АТФ и преобразующий энергию ее распада в механическую энергию. Одним концом кинезин связывается с определенной органеллой, а другим за счет энергии АТФ скользит вдоль микротрубочки, перемещая, таким образом, органеллы и включения в цитоплазме (Рис. 3.28, б). Похожую функцию выполняет белок динеин. Эти два белка участвуют в аксоплазме - перемещении веществ и органелл в отростках нейронов

Микротрубочки имеют два конца: отрицательный (-) и положительный (+). Отрицательный конец является местом деполимеризации микротрубочки, тогда как на положительном конце происходит их наращивание за счет новых молекул тубулина. На этом конце происходит также и деполимеризация, но в меньшем объеме, нежели полимеризация. В некоторых случаях отрицательный конец блокируется, и распад здесь прекращается, в результате чего происходит увеличение размеров микротрубочек и образуемых ими ресничек и жгутиков из-за наращивания на (+) - конце. Блокирование распада микротрубочек на (-) – полюсе осуществляется в так называемых центрах организации микротрубочек (ЦОМТ). Такими центрами являются сателлиты - мелкие округлые образования, находящиеся в центросомах, базальных тельцах ресничек и жгутиков (см. ниже). ЦОМТ находятся также в центромерах хромосом.

Микротрубочки могут иметь различную продолжительность жизни и стабильность. В одних случаях они являются очень динамичными структурами. Например, таковыми являются микротрубочки веретена деления, цитоскелета. В других случаях это достаточно стабильные структуры. Примером являются микротрубочки ресничек и жгутиков (см. ниже). Микротрубочки весьма

чувствительны к некоторым веществам. Таковыми, в частности, являются алколоиды винбластин и колхицин. Эти вещества блокируют в клетках образование веретена деления и митоз.

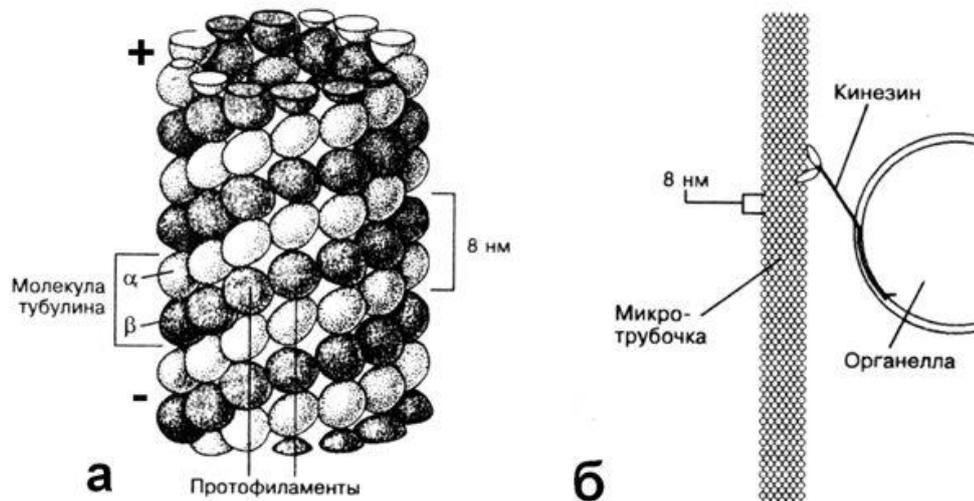


Рис. Функциональная морфология микротрубочек:

а – схема строения микротрубочки: в состав микротрубочки входят протофиламенты, расположенные по спирали. Каждый протофиламент образован глобулярным белком тубулином, представленным субъединицами α и β . Наблюдается чередование протофибрилл, построенных из разных субъединиц тубулина. В то же время, можно видеть, что на поперечном срезе микротрубочки содержат 13 субъединиц. Размер двух субъединиц составляет 8 нм (по С.Ф. Джилберту);

б – тубулин-кинезиновый хемомеханический преобразователь, преобразующий энергию АТФ в двигательный акт. В данном случае это осуществляется с помощью белка-фермента кинезина, обладающего АТФазной активностью (в других хемомеханических преобразователях могут быть задействованы другие белки: миозин, динеин). Благодаря энергии распада АТФ головка кинезина скользит по поверхности микротрубочки, ее шаг составляет 8 нм (по Р.Г. Вейду).

Расположение микротрубочек. Микротрубочки располагаются в цитоплазме в составе нескольких систем:

а) в виде отдельных элементов, разбросанных по всей цитоплазме и формирующих сети;

б) в пучках, где они связаны тонкими поперечными мостиками (в отростках нейронов, в составе митотического веретена, манжетки сперматиды, периферического "кольца" тромбоцитов);

в) частично сливаясь друг с другом с формированием пар, или дублетов (в аксонеме ресничек и жгутиков), и триплетов (в базальном тельце и центриоли).

Функции микротрубочек заключаются в следующем.

1. Они являются важными компонентами цитоскелета, тем самым обеспечивают необходимую упругость и жесткость, и форму клетки. Если клетки *in vitro* обработать колхицином, то клетки изменяют свою форму, сжимаются, теряют способность к делению.

2. Участвуют в транспорте макромолекул, органелл и включений в клетке. Особое значение имеет транспорт веществ и органелл в отростках нейронов с участием микротрубочек, именуемый аксотоксом.

3. Участвуют в образовании веретена деления и обеспечивают расхождение хромосом в митозе.

4. Входят в состав центриолей, ресничек, жгутиков.

5. Участвуют в формировании морфофункциональной полярности клетки, например, разделении ее на апикальный и базальный полюсы и др.

Микрофиламенты представляют собой короткие и самые тонкие (толщина от 5 до 7 нм) нити белка актина, лежащего у большинства клеток в кортикальной зоне цитоплазмы в виде войлокообразных структур или упорядоченных пучков. Микрофиламенты встречаются в конусах роста, микроворсинках и на других участках клетки, находящихся в состоянии локомоторной активности (подвижности).

Как и в микротрубочках, в актиновых филаментах имеются (+) и (-) - полюсы, и в клетке идет постоянный процесс распада этих филаментов на отрицательном и созидание - на положительных полюсах. Этот процесс играет важную роль в изменении агрегатного состояния цитоплазмы и функционального состояния клетки: обеспечивает ее подвижность, участвует в перемещении органелл, эндоцитозе, экзоцитозе и других проявлениях жизнедеятельности клеток. Стабилизацию актиновых микрофиламентов осуществляют так называемые актинсвязывающие белки. Эти белки связывают актиновые филаменты с трансмембранными молекулами клеточной адгезии (в частности, с интегринами) и осуществляют интеграцию этих микрофиламентов в микроворсинках эпителиоцитов.

Актиновые микрофиламенты в клетке занимают следующее положение.

1. Первая часть актиновых филаментов формирует терминальное сплетение клетки (кортикальный слой, или клеточную кору). Этот слой располагается под плазмолеммой и представляет собой переплетенные и связанные между собой с помощью актинсвязывающих белков актиновые микрофиламенты. Образованная таким образом терминальная сеть клетки «пришивается» к цитолемме белками α -актинином, талином и винкулином. В результате формируется достаточно жесткий поверхностный каркас клетки, препятствующий резким деформациям ее поверхности и, наоборот, способствующий плавным ее изгибам, выпячиванием, углублениям. Кортикальный слой обеспечивает упругость клетки, участвует в формировании таких поверхностных структур, как микроворсинки, цито- и ламеллоподии, образовании адгезионных межклеточных контактов и контактов клеток с межклеточным веществом (коллагеновыми волокнами, фибронектином, фибрином). Кортикальный слой подвержен трансформации, которая обеспечивается актинпреобразующими ферментами.

2. Вторая часть актиновых микрофиламентов рассредоточена по всей цитоплазме без определенной закономерности. Вместе с тем, это кажущаяся хаотичность, поскольку в каждый момент жизни клетки архитектура данной части клеточного цитоскелета как нельзя лучше отвечает ее функциональным отправлениям. Эти микрофиламенты более динамичны, чем микрофиламенты кортикального слоя. Они могут быть связаны с всевозможными цитоплазматическими структурами: органеллами, включениями, макромолекулами.

3. При завершении митоза актиновые микрофиламенты, взаимодействуя с миозином, формируют полосу контракции, которая, постепенно сжимаясь, осуществляет цитотомию.

4. В мышечных клетках и волокнах актиновые микрофиламенты стабилизированы с помощью актинсвязывающих белков и являются главными компонентами тонких миофиламентов такой органеллы специального назначения, как миофибрилла.

Промежуточные филаменты - прочные и устойчивые в химическом отношении белковые нити толщиной около 10 нм (что является промежуточным значением между толщиной микротрубочек и микрофиламентов).

Они встречаются в клетках разных тканей и располагаются в виде трехмерных сетей в различных участках цитоплазмы, окружают ядро, входят в состав десмосом и полудесмосом эпителиальных клеток (в плазмолемме которых они закреплены посредством трансмембранных белков), сопровождают нейротрубочки отростков нейронов (дендритов и аксонов).

Промежуточные филаменты построены из скрученных в виде канатика тонких фибриллярных белков, природа которых недостаточна выяснена. ПФ не участвуют в движении и делении клеток, но обеспечивают равномерное распределение сил деформации между клетками ткани. В эпителии кожи участвуют в образовании рогового вещества.

Функции промежуточных филаментов.

1. Опорно-механическая функция. Придают клетке упругость, обеспечивают равномерное распределение на нее внешних механических воздействий. Такую же роль играют промежуточные филаменты и в отношении тканей, препятствуя их резкой деформации.

2. Обеспечивают равномерное распределение в цитоплазме органелл.

3. Участвуют в межклеточных взаимодействиях и взаимодействии клеток с внеклеточным матриксом благодаря связям с десмосомами и полудесмосомами.

4. Участвуют в ороговении эпидермиса и его производных: формируют роговое вещество роговых чешуек, волос, ногтей. В неороговевших клетках этого эпителия, испытывающих значительные механические нагрузки, промежуточные филаменты формируют вокруг ядер сплетение наподобие корзины, которая предохраняет их от деформации.

5. Создают мощный поддерживающий аппарат в мышечных тканях, фиксируя миофибриллы к плазмолемме, что позволяет последним совершать сократительные процессы.

6. Создают мощный поддерживающий каркас в отростках нейронов.

7. Участвуют в репарации клетки после повреждения. Концентрируясь вокруг ядра, промежуточные филаменты отделяют его от поврежденных органелл и белковых молекул. Одновременно эти филаменты формируют вокруг поврежденных частей клетки плотные сплетения в виде корзинки, концентрируют их, тем самым способствуя последующей элиминации с помощью лизосом.

Клеточный центр (центросома). Это органелла определяется в световом микроскопе, однако ее размер находится на границе разрешающей способности. В интерфазной клетке клеточный центр состоит из двух цилиндрических полостных структур длиной до 0,5 мкм и диаметром до 0,2 мкм. Вместе с тем, в отдельных клетках их размер может достигать нескольких мкм. Эти структуры называются центриолями. Термин «центриоль» был предложен в 1895 г. немецким врачом Томасом Бовери. В центросоме дочерние центриоли лежат под прямым углом друг к другу. Такая пара центриолей часто называется диплосомой. Вокруг нее располагается менее плотная, слабоокрашенная зона цитоплазмы, которая называется центросомным матриксом. В делящихся клетках центриоли расходятся к их полюсам,

участвуя в формировании веретена деления, тогда как в неделящихся обычно лежат вблизи комплекса Гольджи и часто определяют его полярность.

Тонкое строение центриолей удалось изучить только с помощью электронного микроскопа. Основой строения центриолей являются расположенные по окружности 9 триплетов микротрубочек (triplicotubuli), образующих таким образом полый цилиндр. Его ширина около 0,2 мкм, а длина от 0,3 до 0,5 мкм (хотя встречаются центриолы, достигающие в длину нескольких микрометров).

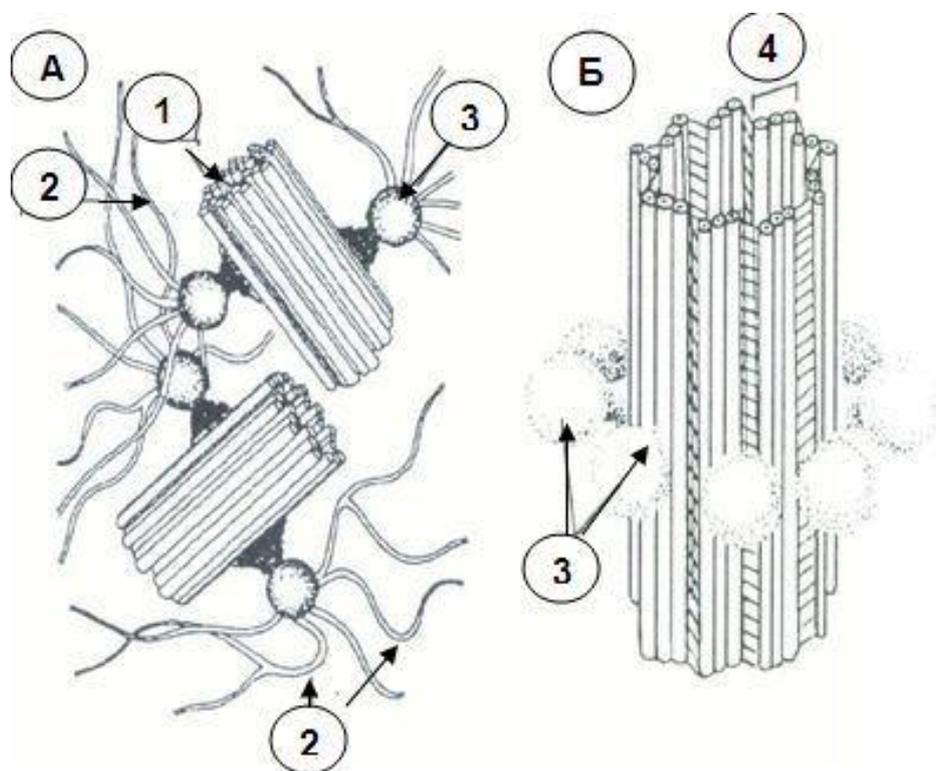


Рис. Схема строения клеточного центра (А) и центриоли (Б). Клеточный центр образован парой центриолей (1), расположенных во взаимно перпендикулярных плоскостях. Каждая центриоль состоит из 9 связанных друг с другом триплетов (4) микротрубочек. С каждым триплетом посредством ножек связаны сателлиты глобулярные белковые тельца (3), от которых отходят микротрубочки (2) (по В.Л. Быкову)

Системы микротрубочек центриоли можно описать формулой: $(9 \times 3) + 0$, подчеркивая отсутствие микротрубочек в ее центральной части. Обычно в интерфазных клетках присутствуют две центриолы — рядом друг с другом, образующие диплосому. В диплосоме центриолы располагаются под прямым углом по отношению друг к другу. Из двух центриолей различают материнскую и дочернюю. Обе центриолы сближены, конец дочерней центриоли направлен к поверхности материнской центриоли.

Вокруг каждой центриоли расположен бесструктурный, или тонковолокнистый, матрикс — зона более светлой цитоплазмы. В этой зоне часто можно обнаружить несколько дополнительных структур, связанных с центриолями: спутники (сателлиты), фокусы схождения микротрубочек, дополнительные микротрубочки, образующие особую зону, центросферу вокруг центриоли.

От сателлитов радиально (в виде расходящихся лучей) идут многочисленные микротрубочки цитоскелета. Они образуют вокруг диплосомы лучистую сферу,

благодаря чему и введен термин «*центросфера*». **Вместе диплосома и центросфера называются клеточным центром.**

Реснички и жгутики. Это специальные органеллы движения. Они имеются в некоторых клетках - сперматозоидах, эпителиоцитах трахеи и бронхов, семявыводящих путей, эпителии матки и др. В световом микроскопе реснички и жгутики имеют вид тонких выростов. С помощью электронного микроскопа установлено, что в основании ресничек и жгутиков лежат мелкие гранулы - базальные тельца, одинаковые по строению с центриолями. От базального тельца, являющегося матрицей при росте ресничек и жгутиков, отходит тонкий цилиндр из аксонемальных микротрубочек - аксонема, или осевая нить, имеющая длину от 2 до 10 мкм. Она состоит из 9 периферических дуплетов микротрубочек, на которых находятся выросты, построенные из белка динеина (динеиновые ручки). Третья микротрубочка триплетов базального тельца теряется. Аксонема покрыта плазмолеммой. В центре находится пара микротрубочек, окруженная специальной оболочкой - муфтой, или внутренней капсулой. От дуплетов к центральной муфте идут радиальные спицы, а между собой периферические дуплеты связаны нексиновыми мостиками. Следовательно, формула ресничек и жгутиков равна $(9 \times 2) + 2$. Основу микротрубочек жгутиков и ресничек составляет несократимый белок тубулин. Белок «ручек» - динеин - обладает АТФазной активностью и расщепляет АТФ, за счет энергии которой происходит перемещение динеиновых «ручек» одного дуплета вдоль соседнего дуплета и в результате - смещение дуплетов микротрубочек друг по отношению к другу. Так совершаются волнообразные движения ресничек и жгутиков.

ВКЛЮЧЕНИЯ

Включения - непостоянные компоненты клетки, не имеющие строго постоянной структуры, выявляемые в клетке в определенные периоды жизненного цикла и отражающие ее жизнедеятельность.

Классификация включений.

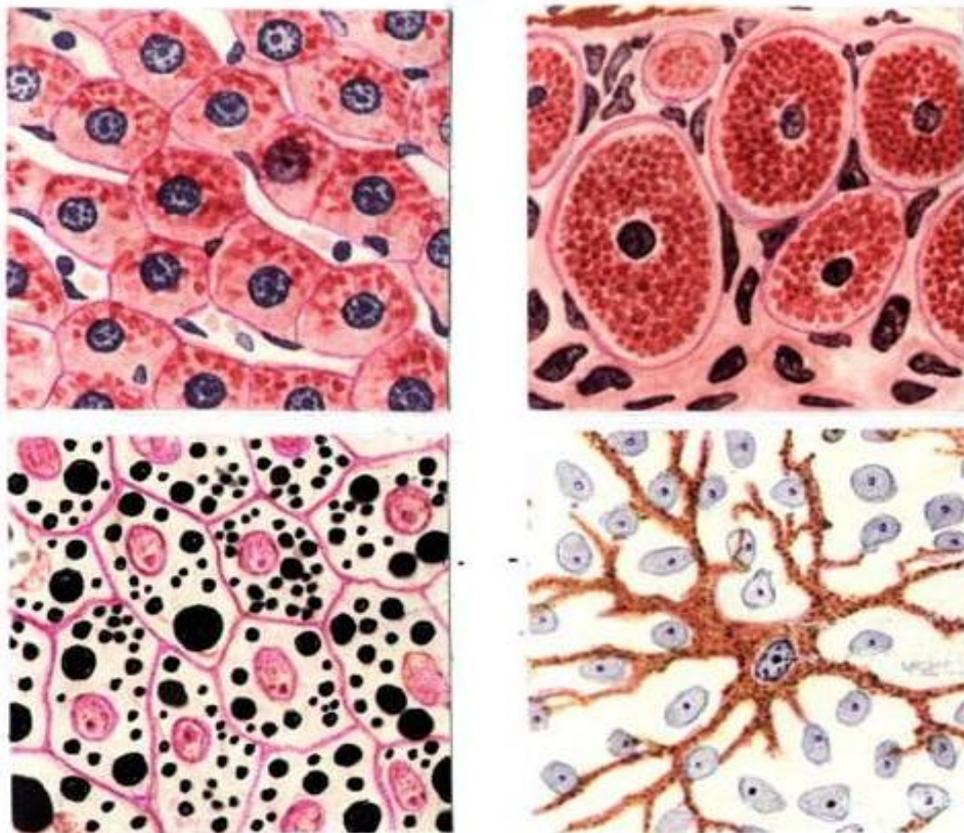
1. **Трофические** включения представляют собой депонированные питательные вещества. К таким включениям относятся, например, включения гликогена, жира (Рис.). Эти включения выявляются в цитоплазме клеток при специальных методах окраски. Особенно в больших количествах трофические включения обнаруживаются в клетках, способных к запасанию питательных веществ. Такими являются, например, адипоциты (клетки жировой ткани, запасующие жиры) и гепатоциты – клетки печени, накапливающие гликоген. Продолжительность нахождения трофических включений в клетке может сильно колебаться, что зависит от функционального состояния организма. Так, при продолжительной интенсивной физической работе включения гликогена из цитоплазмы гепатоцитов быстро исчезают, поскольку он расщепляется до глюкозы, необходимой для работы мозга. Аналогичная ситуация наблюдается с включениями жира в адипоцитах. При противоположной ситуации включения жира и гликогена в клетках могут сохраняться достаточно долго.

2. **Пигментные включения.** Примером таких включений являются гемоглобин в эритроцитах, меланин в меланоцитах. В некоторых долгоживущих клетках (нервные, печеночные, кардиомиоциты) при старении в лизосомах накапливается пигмент старения коричневого цвета липофусцин, не несущий, как полагают, определенной функции и образующийся в результате изнашивания клеточных структур. Установлено, что по своей сути липофусцин представляет собой остаточные тельца. Макрофаги могут накапливать гемосидерин – продукт

превращения гемоглобина. Такие макрофаги содержатся в некоторых кроветворных органах и накапливают железо для последующей передачи его вновьобразующимся эритроцитам. Следовательно, пигментные включения представляют собой химичеки, структурно и функционально неоднородную группу. Гемоглобин участвует в транспорте газов, меланин выполняет защитную функцию, а липофусцин является конечным продуктом обмена. Пигментные включения, за исключением липофусциновых, не окружены мембраной.

3. Секреторные включения выявляются в секреторных клетках и состоят из продуктов, представляющих собой биологически активные вещества и другие необходимые для осуществления функций организма вещества (включения белков, в том числе и ферментов, слизистые включения в бокаловидных клетках). Эти включения представляют собой окруженные мембраной пузырьки, в которых секретируемый продукт может иметь различную электронную плотность и часто окружен светлым бесструктурным ободком.

4. Экскреторные включения - включения, подлежащие выведению из клетки, поскольку состоят из конечных продуктов обмена. Примером являются включения мочевины в клетках почки и др. По структуре эти включения похожи на секреторные включения.



ЯДРО КЛЕТКИ. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ КЛЕТКИ. МИТОЗ КЛЕТКИ.

Ядро клетки - система генетической детерминации и регуляции Ядро клетки – структура, обеспечивающая генетическую детерминацию и регуляцию белкового синтеза.

Ядро обеспечивает две группы общих функций:

одну, связанную собственно с хранением и передачей генетической информации,

другую – с ее реализацией, с обеспечением синтеза белка.

Хранение и поддержание наследственной информации в виде неизменной структуры ДНК связаны с наличием так называемых репарационных ферментов, ликвидирующих спонтанные повреждения молекул ДНК.

В ядре происходит воспроизведение или редупликация молекул ДНК, что дает возможность при митозе двум дочерним клеткам получить совершенно одинаковые в качественном и количественном отношении объемы генетической информации. Другой группой клеточных процессов, обеспечиваемых активностью ядра, является создание собственно аппарата белкового синтеза. Это не только синтез, транскрипция на молекулах ДНК разных информационных РНК, но и транскрипция всех видов транспортных и рибосомных РНК.

В ядре происходит также образование субъединиц рибосом путем комплексования синтезированных в ядрышке рРНК с рибосомными белками, которые синтезируются в цитоплазме и переносятся в ядро. Таким образом, ядро является не толькоместилищем генетического материала, но и местом, где этот материал функционирует и воспроизводится.

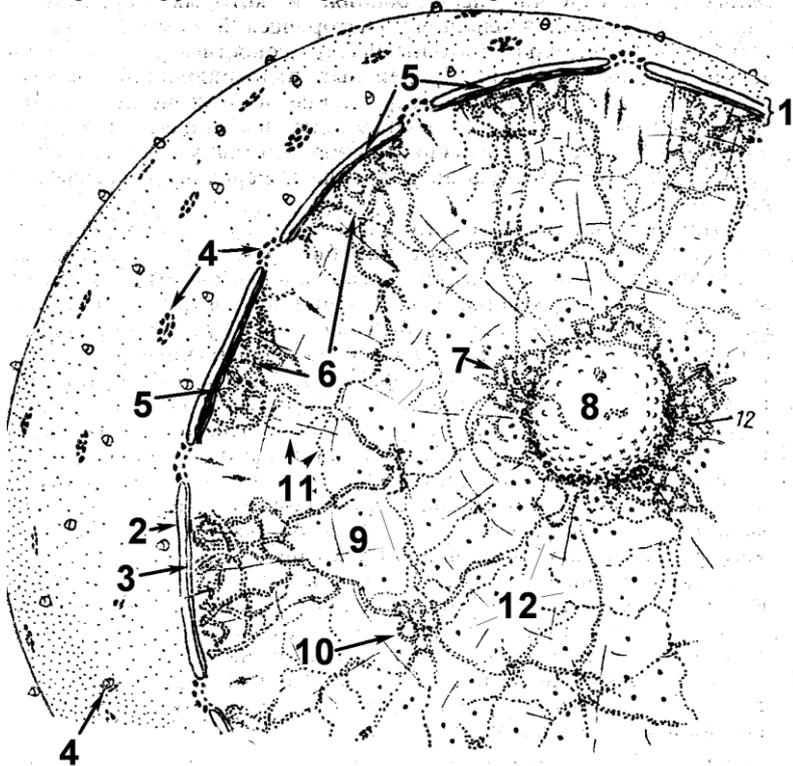


Рис. Схема структурной организации клеточного ядра:

1 – кариолема: 2 – наружный, 3 – внутренний слой; 4 – ядерные поры; 5 – ламина (плотная пластинка); 6 – примембранный гетерохроматин; 7 – перинуклеарный гетерохроматин; 8 – ядрышко; 9 – нуклеоплазма (кариолимфа); 10 – промежуточный гетерохроматин; 11 – эухроматин; 12 – нити кариоскелета (по Н.М. Молитвину).

Ядро состоит из

- хроматина (хромосом),
- ядрышка,
- кариоплазмы (нуклеоплазма)
- ядерной оболочки, отделяющей ядро от цитоплазмы.

Хроматин при наблюдении живых или фиксированных клеток внутри ядра выявляются зоны плотного вещества, которые хорошо воспринимают разные красители, особенно основные. Благодаря такой способности хорошо окрашиваться этот компонент ядра и получил название (хроматин).

В состав хроматина входит ДНК в комплексе с белками. Различают два вида хроматина:

- 1) *эухроматин* - рыхлый, или деконденсированный, хроматин, слабо окрашивается основными красителями;
- 2) *гетерохроматин* - компактный, или конденсированный, хроматин, хорошо окрашивается этими же красителями.

Одним из компонентов гетерохроматина является половой хроматин (тельце Бара), встречающийся только у женщин. При подготовке клетки к делению в ядре происходит спирализация хроматиновых фибрилл и превращение хроматина в хромосомы. После деления в ядрах дочерних клеток происходит деспирализация хроматиновых фибрилл, и хромосомы снова преобразуются в хроматин. Следовательно, хроматин и хромосомы представляют собой различные фазы одного и того же вещества. По химическому строению хроматин состоит из: ДНК-40%; белков- около 60%; РНК- 1%. Ядерные белки представлены следующими формами: щелочные, или гистоновые белки - 80-85%; кислые белки-15-20%. Гистоновые белки связаны с ДНК и образуют полимерные цепи дезоксирибонуклеопротеида(ДНП), которые и представляют собой хроматиновые фибриллы. На определенных участках хроматиновых осуществляется транскрипция с ДНК различных РНК, с помощью которых осуществляется затем синтез белковых молекул. Процессы транскрипции осуществляются только на свободных хромосомных фибриллах, т.е. в эухроматине. В конденсированном хроматине эти процессы не осуществляются, и поэтому гетерохроматин является неактивным хроматином. Соотношение эухроматина и гетерохроматина в ядре является показателем активности синтетических процессов в данной клетке.

Ядрышко сферическое образование, хорошо воспринимающее основные красители и располагающееся среди хроматина. В 1 ядре может содержаться от 1 до 4 и даже более ядрышек. Ядрышко не является самостоятельной структурой. Оно формируется только в интерфазе в определенных участках некоторых хромосом - ядрышковых организаторах, в которых содержатся гены. В области ядрышкового анализатора осуществляется транскрипция с ДНК рибосомальной РНК. В ядрышке происходит соединение рибосомальной РНК с белком и образование субъединиц рибосом. Микроскопически в ядрышке различают: - фибрилярный компонент- локализуется в центральной части ядрышка и представляет собой нити рибонуклеопротеида (РНП); - гранулярный компонент - локализуется в периферической части ядрышка и представляет собой скопление субъединиц рибосом.

Кариоплазма (нуклеоплазма), или ядерный сок, состоит из воды, белков и белковых комплексов, аминокислот, нуклеотидов, сахаров. Белки кариоплазмы являются в основном белками-ферментами, в том числе ферментами гликолиза, осуществляющими расщепление углеводов и образование АТФ. Негистоновые белки образуют в ядре структурную сеть (ядерный белковый матрикс), которая вместе с ядерной оболочкой принимает участие в создании внутреннего порядка, прежде всего в определенной локализации хроматина.

При участии кариоплазмы осуществляется обмен веществ в ядре, взаимодействие ядра и цитоплазмы.

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

Кариолемма состоит из 2 билипидных мембран - внешней и внутренней разделенных перинуклеарным пространством. В кариолемме имеются поры. В области пор внешняя и внутренняя ядерные мембраны переходят друг в друга, а перенуклеарное пространство оказывается замкнутым. Просвет поры закрыт особым структурным образованием - комплексом поры, который состоит из фибриллярного и гранулярного компонентов. Гранулярный компонент представлен белковыми гранулами, располагающимися по краю поры в 3 ряда. От каждой гранулы отходят фибриллы и соединяются в центральной грануле, располагающейся в центре поры. Комплекс поры играет роль диафрагмы, регулирующей ее проницаемость. Функции ядер соматических клеток: хранение генетической информации, закодированной в молекулах ДНК; восстановление молекул ДНК после их повреждения с помощью специальных репаративных ферментов; редупликация (удвоение) ДНК в синтетическом периоде интерфазы; передача генетической информации дочерним клеткам во время митоза; реализация генетической информации, закодированной в ДНК, для синтеза белка и небелковых молекул.

Функции ядер половых клеток: хранение генетической информации; передача генетической информации при слиянии женских и мужских половых клеток. Геном - различают ядерный и митохондриальный геномы. Ядерный геном - полный комплект генов в 46 хромосомах диплоидной клетки. Ген – участок ДНК, ответственный за образование одной функциональной молекулы РНК. Структурно - функциональные изменения клетки во времени составляют ее клеточный цикл - период от деления клетки до деления или от деления до смерти.

КЛЕТОЧНЫЙ ЦИКЛ

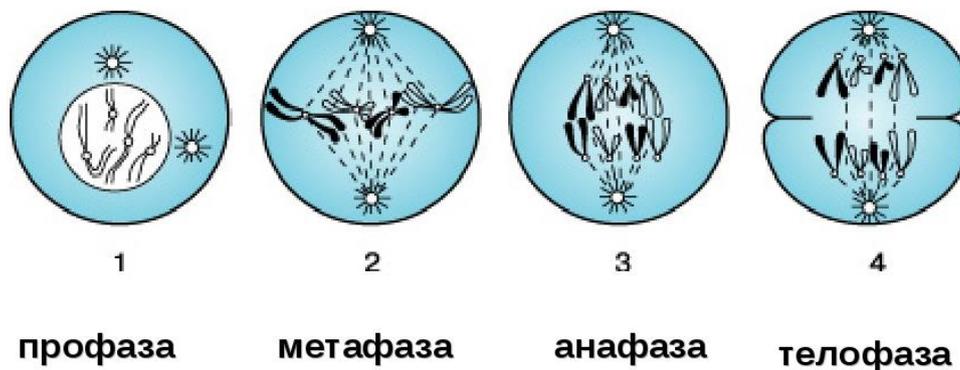
Клеточный цикл состоит из 4 отрезков времени:

- собственно митоза (M),
- пресинтетического (G_1),
- синтетического (S),
- постсинтетического периодов (G_2).

В G_1 - периоде, наступающем сразу после деления, клетки имеют диплоидное содержание ДНК на одно ядро. После деления в период G_1 в дочерних клетках общее содержание белков и РНК вдвое меньше, чем в исходной родительской клетке. В этот период начинается рост клеток за счет накопления клеточных белков и начинается подготовка клетки к синтезу ДНК (S-период). В S- периоде происходит удвоение количества ДНК на ядро и соответственно удваивается число хромосом. В S- периоде уровень синтеза РНК возрастает соответственно увеличению количества ДНК, достигая своего максимума в G_2 - периоде. Постсинтетическая фаза (G_2) называется также премитотической. В данной фазе происходит синтез иРНК, необходимый для прохождения митоза. Несколько ранее этого синтезируется рРНК. Среди синтезирующихся в это время белков особое место занимают тубулины - белки митотического веретена. В конце G_2 -периода или в митозе по мере конденсации митотических хромосом синтез РНК резко падает и полностью прекращается во

время митоза. Синтез белка во время митоза понижается до 25% от исходного уровня и затем в последующем периодах достигает своего максимума. Митоз – кариокинез, или не прямое деление клетки. При этом конденсированные и уже редулицированные хромосомы переходят в компактную форму митотических хромосом, образуется веретено деления, участвующее в сегрегации и переносе хромосом, происходят расхождение хромосом к противоположным полюсам клетки и деление тела клетки (цитокinesis, цитотомия). Процесс непрямого деления клеток принято подразделять на несколько основных фаз: профазы, метафазы, анафазы, телофазы.

Митоз состоит из четырех фаз – профазы, метафазы, анафазы и телофазы



Профаза характеризуется морфологическими изменениями ядра и цитоплазмы:

В ядре:

- 1) конденсация хроматина и образование хромосом, состоящих из 2 хроматид;
- 2) исчезновение ядрышка;
- 3) распад кариолеммы на отдельные пузырьки;

В цитоплазме:

- 1) редуликация (удвоение) центриолей и расхождение их к противоположным полюсам клетки;
- 2) формирование из микротрубочек веретена деления;
- 3) репродукция зернистой ЭПС;
- 4) уменьшение числа свободных и прикрепленных рибосом.

Прометафаза - ядерная оболочка распадается на мелкие фрагменты. в области центромер появляются кинетохоры, функционирующие как центры организации микротрубочек. Отхождение кинетохор от каждой хромосомы в обе стороны и их взаимодействие с полюсными микротрубочками митотического веретена - причина перемещения хромосом.

Метафаза - во время метафазы заканчивается образование веретена деления, а хромосомы выстраиваются в экваториальной плоскости веретена, образуя так называемую метафазную пластинку хромосом, или материнскую звезду. К концу метафазы завершается процесс обособления друг от друга сестринских хроматид.

Анафаз - хромосомы все одновременно теряют связь друг с другом в области центромер и синхронно начинают удаляться друг от друга по направлению к противоположным полюсам клетки. Анафаза самая короткая стадия митоза, но за это время происходит ряд событий. Главными из них являются обособление двух идентичных наборов хромосом и перемещение их в противоположные концы клетки. Расхождение хромосом по направлению к полюсам происходит одновременно с расхождением самих полюсов.

Телофаза - начинается с остановки разошедшихся диплоидных наборов хромосом (ранняя телофаза) и кончается началом реконструкции нового интерфазного ядра (поздняя телофаза) и разделением исходной клетки на две дочерние. В ранней телофазе хромосомы, не меняя своей ориентации, начинают деконденсироваться и увеличиваться в объеме. В местах их контактов образуется новая ядерная оболочка. После замыкания ядерной оболочки начинается формирование новых ядрышек. Важное событие телофазы – разделение клеточного тела, которое происходит путем перетяжки в результате впячивания плазматической мембраны внутрь клетки. При этом в подмембранном слое цитоплазмы располагаются сократимые элементы типа актиновых фибрилл, ориентированные циркулярно в зоне экватора клетки. Сокращение такого кольца приводит к впячиванию плазматической мембраны в области этого кольца, что завершается разделением клетки перетяжкой на две.

МЕЙОЗ

Мейоз – это способ деления клеток эукариот, при котором образуются гаплоидные клетки. Этим мейоз отличается от митоза, при котором образуются диплоидные клетки.

Кроме того, мейоз протекает в два следующих друг за другом деления, которые называют соответственно первым (мейоз I) и вторым (мейоз II). Уже после первого деления клетки содержат одинарный, т. е. гаплоидный, набор хромосом. Поэтому первое деление часто называют *редукционным*. Хотя иногда термин «редукционное деление» применяют по отношению ко всему мейозу. Второе деление называется *эквационным* и по механизму протекания сходно с митозом. В мейозе II к полюсам клетки расходятся сестринские хроматиды. Мейозу, как и митозу, в интерфазе предшествует синтез ДНК – репликация, после которой каждая хромосома состоит уже из двух хроматид, которые называют сестринскими. Между первым и вторым делениями синтеза ДНК не происходит.

Если в результате митоза образуются две клетки, то в результате мейоза – 4. Однако если организм производит яйцеклетки, то остается только одна клетка, сконцентрировавшая в себе питательные вещества. Количество ДНК перед первым делением принято обозначать как $2n$ $4c$. Здесь n обозначает хромосомы, c – хроматиды. Это значит, что каждая хромосома имеет гомологичную себе пару ($2n$), в то же время каждая хромосома состоит из двух хроматид. С учетом наличия гомологичной хромосомы получается четыре хроматиды ($4c$).

После первого и перед вторым делением количество ДНК в каждой из двух дочерних клетках сокращается до $1n$ $2c$. То есть гомологичные хромосомы расходятся в разные клетки, но продолжают состоять из двух хроматид.

После второго деления образуются четыре клетки с набором $1n\ 1c$, т. е. в каждой присутствует только одна хромосома из пары гомологичных и состоит она только из одной хроматиды.

Сравнительная характеристика митоза и мейоза

Митоз	Мейоз
Происходит в соматических клетках	Происходит в созревающих половых клетках
Лежит в основе бесполого размножения	Лежит в основе полового размножения
Одно деление	Два последовательных деления
Удвоение молекул ДНК происходит в интерфазе перед делением	Удвоение молекул ДНК происходит только перед первым делением, перед вторым делением интерфазы нет
Нет конъюгации	Есть конъюгация
В метафазе удвоенные хромосомы выстраиваются по экватору отдельно	В метафазе удвоенные хромосомы выстраиваются по экватору парами (бивалентно)
Образуются две диплоидные (соматические) клетки	Образуются четыре гаплоидные (половые) клетки

ЭПИТЕЛИАЛЬНАЯ ТКАНЬ. ЖЕЛЕЗЫ.

Эпителиальные ткани покрывают поверхность тела, выстилают внутренние органы, входят в состав серозных оболочек, а также образует большинство желез. Различают: **покровный и железистый** эпителий.

Функции эпителиев:

- Защитная (барьерная)
- Секреторная
- Экскреторная
- Всасывательная

Структурно-функциональные особенности эпителиальных тканей:

- Расположение клеток пластами
- Расположение клеток на базальной мембране
- Между клетками почти нет межклеточного вещества
- Клетки связаны между собой различными клеточными контактами
- Полярная дифференцированность клеток (на базальные и апикальные полюсы)
- Отсутствие кровеносных и лимфатических сосудов (питание – за счет подлежащей соединительной ткани)
- Большое количество рецепторных нервных окончаний
- Высокая способность к регенерации

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

- простыми;
- десмосомами;
- плотными;

щелевидными (нексусами).

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

Базальная мембрана - толщина около 1 мкм, **состоит из:**

тонких коллагеновых фибрилл (из белка коллагена 4 типа);
аморфного вещества (матрикса), состоящего из углеводно-белково-липидного комплекса.

Функции:

- Барьерная (отделение эпителия от соединительной ткани)
- Трофическая (диффузия питательных веществ и продуктов метаболизма из соединительной ткани)
- Организующая (прикрепление эпителиоцитов с помощью полудесмосом)

Существует несколько классификаций эпителиев, в основу которых положены разные признаки: строение, происхождение, функция. По морфологической классификации выделяют эпителий **однослойный** (однорядный и многорядный) и **многослойный** (неороговевающий, ороговевающий, плоский). У однослойных эпителиев все клетки связаны с базальной мембраной, у многослойных – с базальной мембраной непосредственно связан лишь один нижний слой, а остальные слои такой связи лишены и соединены друг с другом. В соответствии с формой клеток, составляющих эпителий, они подразделяются на:

- **однослойный плоский эпителий** (эндотелий - выстилает все сосуды; мезотелий - выстилает естественные полости человека: плевральную, брюшную, перикардальную);
- **однослойный кубический эпителий** - эпителий почечных канальцев;
- **однослойный однорядный цилиндрический эпителий** - ядра располагаются на одном уровне;
- **однослойный многорядный цилиндрический эпителий** - ядра располагаются на разных уровнях (легочный эпителий);
- **многослойный плоский ороговевающий эпителий** - кожа;
- **многослойный плоский неороговевающий эпителий** - полость рта, пищевод, влагалище;
- **переходный эпителий** - форма клеток этого эпителия зависит от функционального состояния органа, например, мочевого пузыря.

В основе онтофилогенетической классификации, созданной советским гистологом Н.Г. Хлопиным, лежат особенности развития эпителия из тканевых зачатков. Она включает:

эпидермальный тип, развивается из эктодермы - многослойный и многорядный эпителий, выполняет защитную функцию;

энтеродермальный тип, развивается из энтодермы - однослойный цилиндрический эпителий, осуществляет процесс всасывания веществ;

целонефродермальный тип - развивается из мезодермы - однослойный плоский эпителий, выполняет барьерную и экскреторную функции;

эпендимоглиальный тип, развивается из нейроэктодермы, выстилает полости головного и спинного мозга;

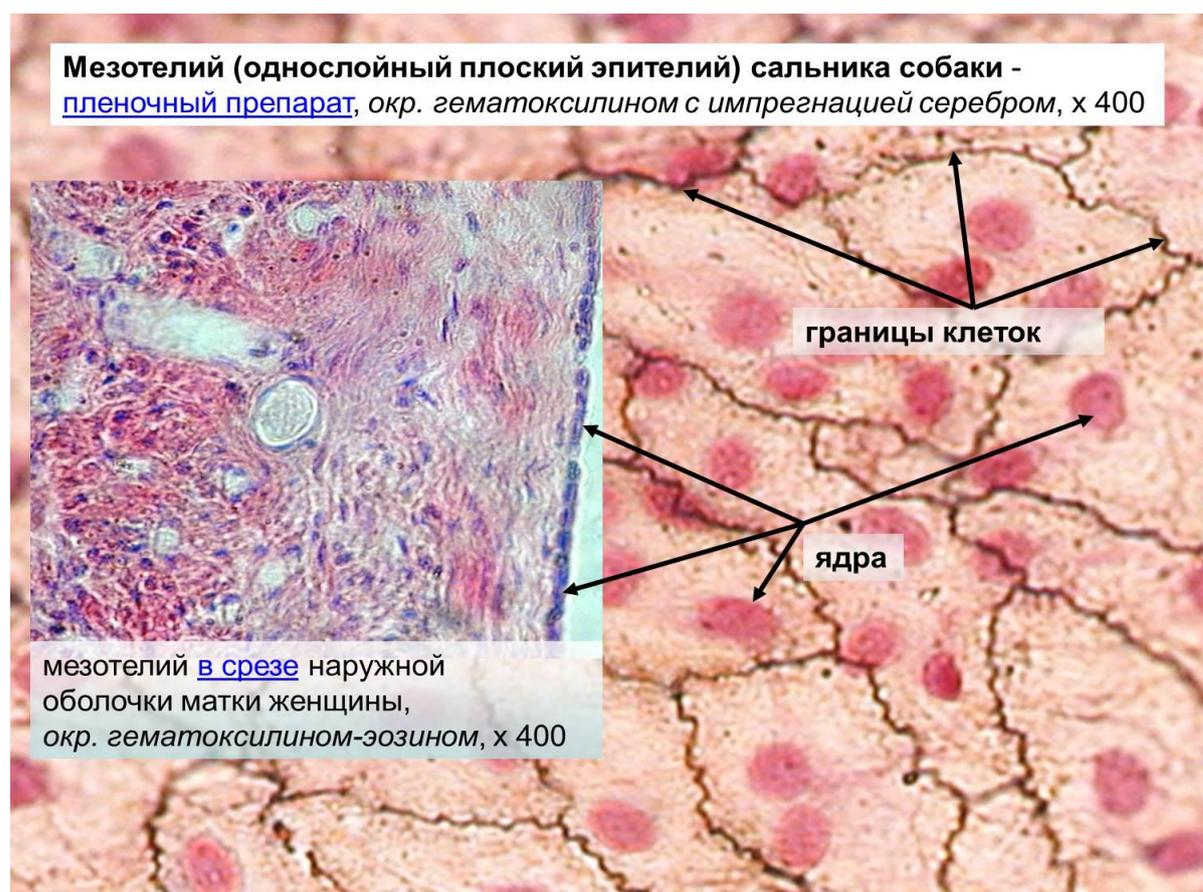
ангиодермальный тип - эндотелий сосудов, развивается из мезенхимы.

ОДНОСЛОЙНЫЕ ЭПИТЕЛИИ

Однослойные эпителии могут быть однорядными и многорядными. У однорядных эпителиев все клетки имеют одинаковую форму и их ядра лежат на одном уровне. А у многорядных – клетки различной формы и высоты, поэтому их ядра лежат в несколько рядов.

Однослойный плоский эпителий представлен в организме мезотелием и эндотелием

Мезотелий покрывает серозные оболочки (листки плевры, брюшины, околосердечной сумки). Клетки мезотелия плоские, имеют полигональную форму и неровные края. На свободной поверхности клетки имеют микроворсинки. Через мезотелий происходит выделение и всасывание серозной жидкости. Благодаря его гладкой поверхности легко осуществляется скольжение внутренних органов. Мезотелий препятствует образованию спаек между органами брюшной или грудной полостей, развитие которых возможно при нарушении его целостности.



Эндотелий выстилает кровеносные и лимфатические сосуды, а также камеры сердца. Он представляет собой пласт плоских клеток — эндотелиоцитов, лежащих в один слой на базальной мембране. Эндотелий, располагаясь в сосудах на границе с лимфой или кровью, участвует в обмене веществ и газов между ними и другими тканями. При его повреждении возможны изменение кровотока в сосудах и образование в их просвете сгустков крови — тромбов.

Кроме этого однослойный плоский эпителий встречается в канальцах почек, альвеолах легкого, в мелких выводных протоках пищеварительных желез.

Однослойный кубический эпителий характерен для почечных канальцев, секреторных отделов потовых и молочных желез, мелких выводных протоках пищеварительных желез. Эпителий почечных канальцев выполняет функцию обратного всасывания (или реабсорбции) ряда веществ из первичной мочи в кровь.



Однослойный кубический эпителий (окраска гематоксилином - эозином) 1-ядро; 2 – цитоплазма; 3 – соединительная ткань между канальцами; 5 – просвет канальца.

Однослойный призматический эпителий характерен для почечных канальцев, матки и маточных труб, для среднего отдела *пищеварительной системы*. Он выстилает внутреннюю поверхность желудка, тонкой и толстой кишки, желчного пузыря, ряда протоков печени и поджелудочной железы. Эпителиальные клетки связаны между собой с помощью десмосом, щелевых коммуникационных соединений, по типу замка, плотных замыкающих соединений. Благодаря последним в межклеточные щели эпителия не может проникнуть содержимое полости желудка, кишки и других полых органов.

В желудке в однослойном призматическом эпителии все клетки являются **железистыми**, продуцирующими слизь, которая защищает стенку желудка от грубого влияния комков пищи и переваривающего действия желудочного сока. Меньшая часть клеток эпителия представляет собой камбиальные эпителиоциты, способные делиться и дифференцироваться в железистые эпителиоциты. За счет этих клеток происходит физиологическая регенерация.

В тонкой кишке эпителий однослойный призматический **каемчатый**, активно участвующий в пищеварении. Он покрывает в кишке поверхность ворсинок и, в основном, состоит из каемчатых эпителиоцитов, среди которых располагаются железистые бокаловидные клетки. Благодаря **камбиальным** (бескаемчатым) клеткам каемчатые эпителиоциты ворсинок полностью обновляются.

Однослойные многорядные эпителии

Многорядные (псевдомногослойные) эпителии выстилают **воздухоносные пути** — носовую полость, трахею, бронхи, а также ряд других органов. В воздухоносных

путях многорядный эпителий является **реснитчатым**, и содержит клетки, различные по форме и выполняемой функции.

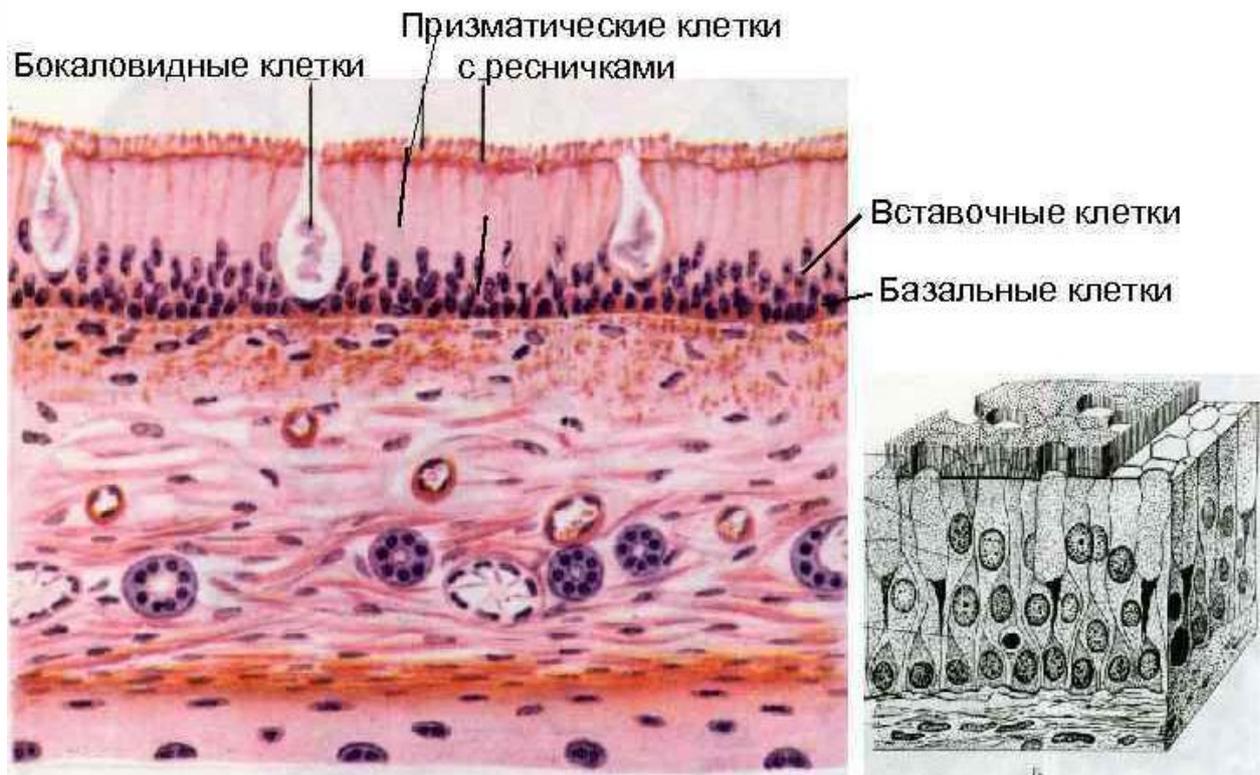


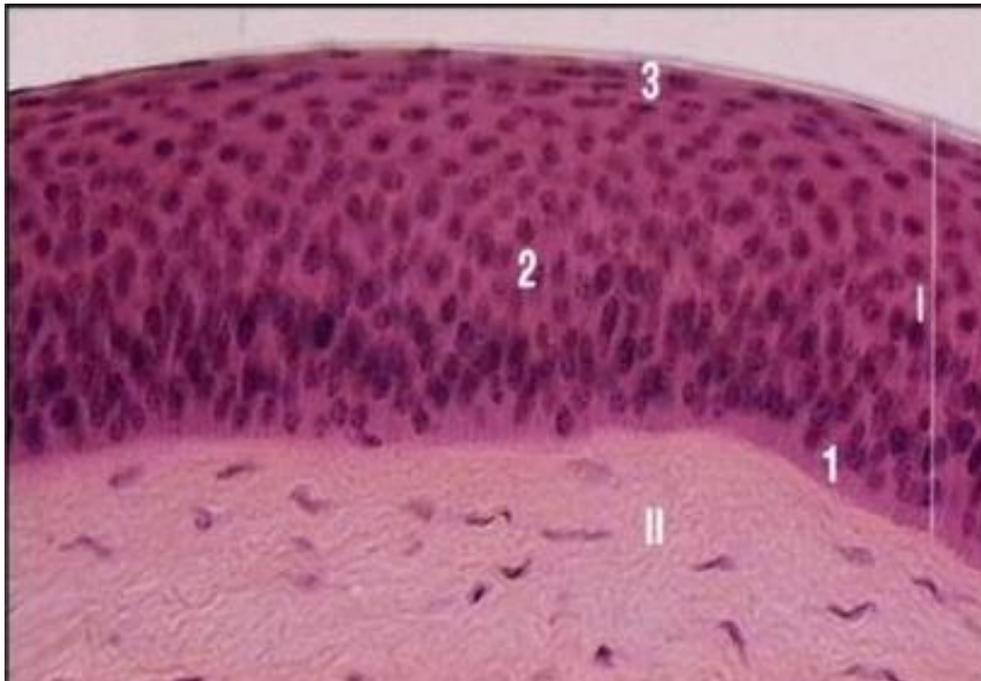
Рис. Однослойный многорядный эпителий

Базальные клетки низкие, лежат на базальной мембране в глубине эпителиального пласта. Они относятся к камбиальным клеткам, которые делятся и дифференцируются в реснитчатые и бокаловидные клетки, участвуя, таким образом, в регенерации эпителия.

Реснитчатые (или мерцательные) клетки высокие, призматической формы. Их апикальная поверхность покрыта ресничками. В воздухоносных путях они с помощью сгибательных движений (т.н. «мерцаний») очищают вдыхаемый воздух от частиц пыли, выталкивая их в направлении носоглотки. Бокаловидные клетки секретируют на поверхность эпителия слизь. Все эти и другие виды клеток имеют разную форму и размеры, поэтому их ядра располагаются на разных уровнях эпителиального пласта: в верхнем ряду — ядра реснитчатых клеток, в нижнем — ядра базальных клеток, а в среднем — ядра вставочных, бокаловидных и эндокринных клеток.

МНОГОСЛОЙНЫЕ ЭПИТЕЛИИ

Многослойный плоский неороговевающий эпителий покрывает снаружи роговицу глаза, выстилает полости рта и пищевода. В нем различают три слоя: базальный, шиповатый, зернистый. Базальный слой состоит из эпителиоцитов призматической формы, располагающихся на базальной мембране. Среди них имеются стволовые клетки, способные к митотическому делению. За счет вновь образованных клеток, вступающих в дифференцировку, происходит смена эпителиоцитов вышележащих слоев эпителия. Шиповатый слой состоит из клеток неправильной многоугольной формы.

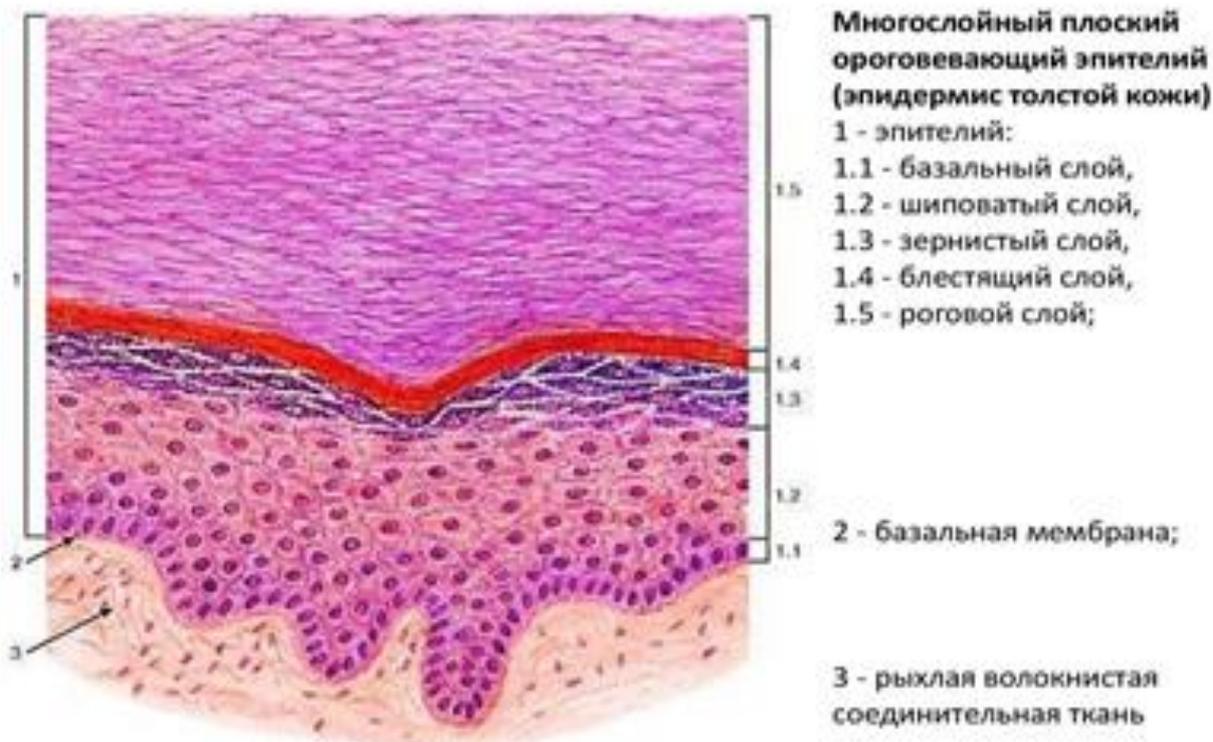


Многослойный плоский неороговевающий эпителий (окраска гематоксилином - эозином) базальный слой; 2- шиповатый слой; 3- поверхностный слой плоских клеток

В базальном и шиповатом слоях в эпителиоцитах хорошо развиты тонофибриллы (пучки тонофиламентов из белка кератина), а между эпителиоцитами — десмосомы и другие виды контактов. Верхние слои эпителия образованы плоскими клетками. Заканчивая свой жизненный цикл, последние отмирают и отпадают (слущиваются) с поверхности эпителия.

Многослойный плоский ороговевающий эпителий покрывает **поверхность кожи**, образуя ее **эпидермис**, в котором происходит процесс ороговения, или кератинизации, связанный с дифференцировкой эпителиальных клеток — кератиноцитов в роговые чешуйки наружного слоя эпидермиса. В эпидермисе различают несколько слоев клеток — базальный, шиповатый, зернистый, блестящий и роговой. Последние три слоя особенно сильно выражены в коже ладоней и подошв.

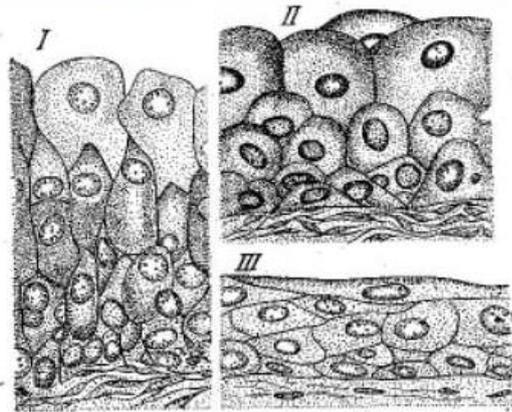
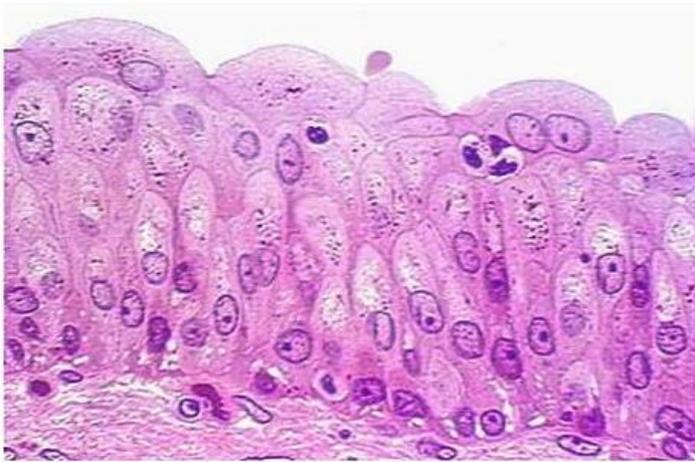
Основную часть клеток в слоях эпидермиса составляют кератиноциты, которые по мере дифференцировки перемещаются из базального слоя в вышележащие слои. Базальный слой эпидермиса состоит из призматических по форме кератиноцитов, в цитоплазме которых синтезируется кератиновый белок, формирующий тонофиламенты. Здесь же находятся стволовые клетки дифферона кератиноцитов. Поэтому базальный слой называют ростковым, или герминативным. Кроме кератиноцитов, в эпидермисе находятся другие диффероны клеток — меланоциты (или пигментные клетки), внутриэпидермальные макрофаги (или клетки Лангерганса), лимфоциты и некоторые другие. Меланоциты с помощью пигмента меланина создают барьер, препятствующий воздействию ультрафиолетовых лучей на ядра базальных кератиноцитов. Клетки Лангерганса являются разновидностью макрофагов, участвуют в защитных иммунных реакциях и регулируют размножение кератиноцитов, образуя вместе с ними «пролиферативные единицы».



Роговой слой эпидермиса состоит из плоских многоугольной формы кератиноцитов — роговых чешуек, имеющих толстую оболочку с кератолинином и заполненных кератиновыми фибриллами, упакованными в аморфном матриксе. Между чешуйками находится цементирующее вещество — продукт кератиносом, богатый липидами и поэтому обладающий гидроизолирующим свойством. Самые наружные роговые чешуйки утрачивают связь друг с другом и постоянно опадают с поверхности эпителия. На смену им приходят новые — вследствие размножения, дифференцировки и перемещения клеток из нижележащих слоев. Благодаря этим процессам, составляющим физиологическую регенерацию, в эпидермисе полностью обновляется состав кератиноцитов через каждые 3—4 нед. Значение процесса кератинизации (или ороговения) в эпидермисе заключается в том, что образующийся при этом роговой слой обладает устойчивостью к механическим и химическим воздействиям, плохой теплопроводностью и непроницаем для воды и многих водорастворимых ядовитых веществ.

Переходный эпителий

Этот вид многослойного эпителия типичен для *мочеотводящих органов* — лоханок почек, мочеточников, мочевого пузыря, стенки которых подвержены значительному растяжению при заполнении мочой. В нем различают несколько слоев клеток — базальный, промежуточный, поверхностный.



Базальный слой образован мелкими почти округлыми (темными) камбиальными клетками. В промежуточном слое располагаются клетки полигональной формы. Поверхностный слой состоит из очень крупных, нередко двух- и трех ядерных клеток, имеющих куполообразную или уплощенную форму в зависимости от состояния стенки органа. При растяжении стенки вследствие заполнения органа мочой эпителий становится более тонким и его поверхностные клетки уплощаются. Во время сокращения стенки органа толщина эпителиального пласта резко возрастает. При этом некоторые клетки в промежуточном слое как бы

«выдавливаются» кверху и принимают грушевидную форму, а расположенные над ними поверхностные клетки — куполообразную форму. Между поверхностными клетками обнаружены плотные контакты, имеющие значение для предотвращения проникновения жидкости через стенку органа (например, мочевого пузыря)

ЖЕЛЕЗИСТЫЙ ЭПИТЕЛИЙ

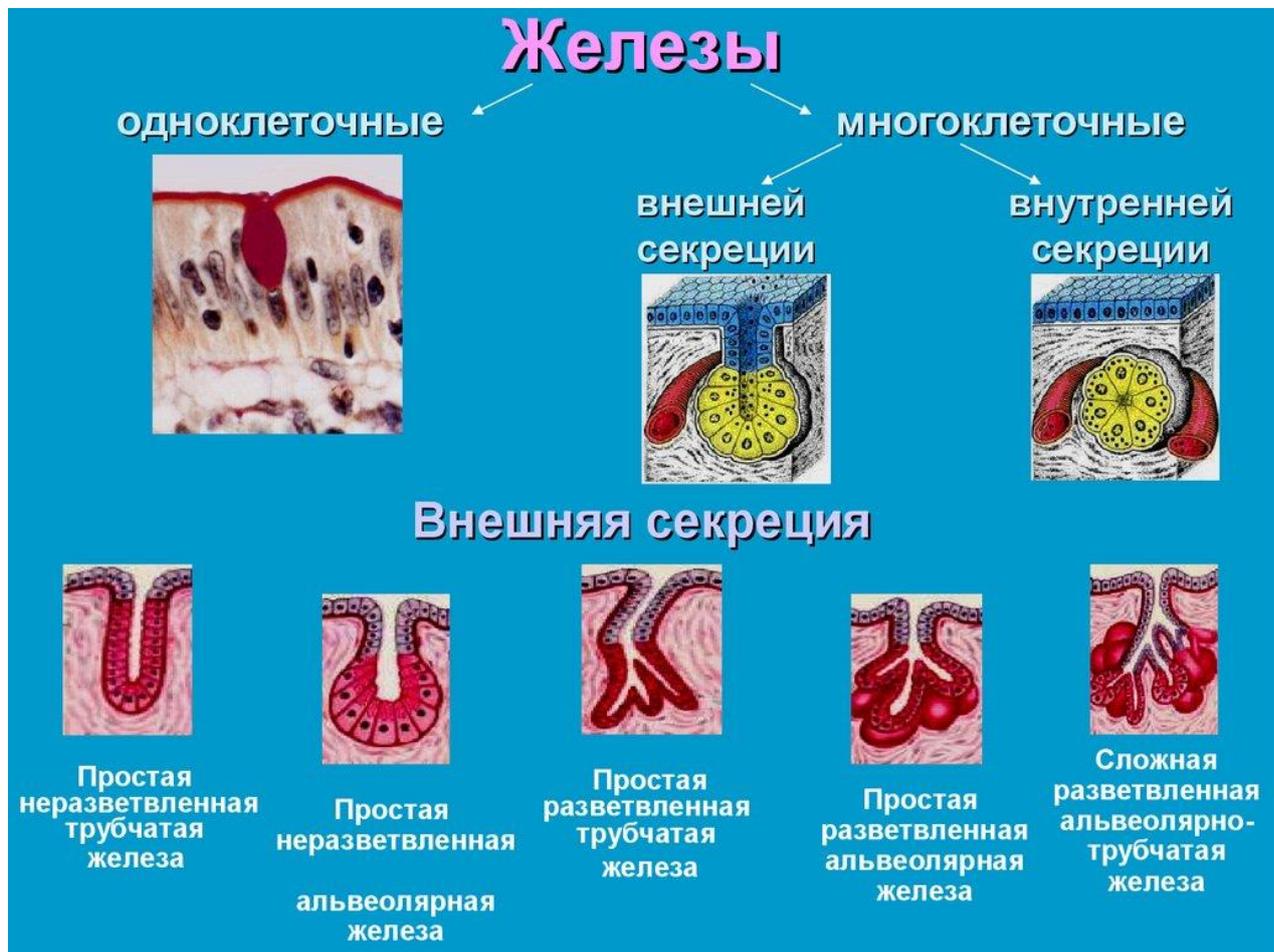
Железистый эпителий образует подавляющее большинство желез организма, состоит из железистых или секреторных клеток - **гланулоцитов**. слизистых оболочек и в полости внутренних органов (внешняя - **экзокринная секреция**) или в кровь и лимфу (внутренняя - **эндокринная секреция**). Секреция является сложным процессом, включающим 4 фазы: поглощение исходных продуктов гланулоцитами, синтез и накопление в них секрета, выделение секрета из гланулоцитов и восстановление их структуры. Эти фазы могут происходить в гланулоцитах циклично, т.е. одна за другой, в виде так называемого секреторного цикла.

Экзокринные железы вырабатывают секреты, выделяющиеся во внешнюю среду, т. е. на поверхность кожи или в полости органов, высланные эпителием. Они состоят из двух частей: секреторных, или концевых, отделов и выводных протоков. Они осуществляют синтез, а также выделение специфических продуктов – секретов

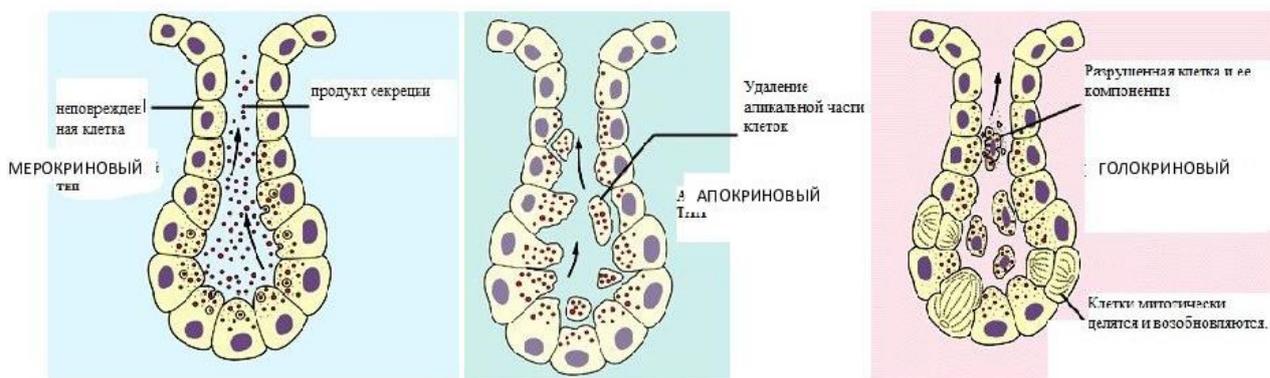
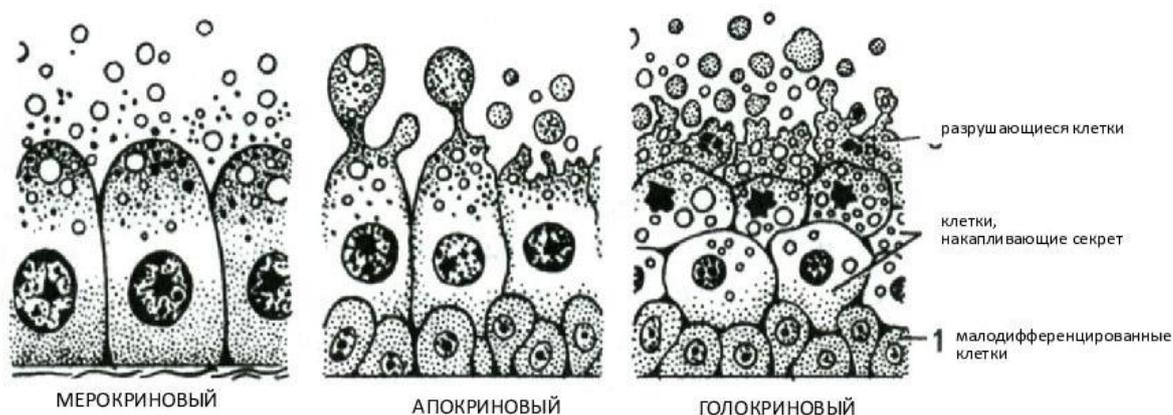
Экзокринные железы бывают:

- По количеству клеток: одноклеточные (бокаловидная железа); многоклеточные - подавляющее большинство желез
- По форме концевого отдела: альвеолярные (в виде мешочка), трубчатые (в виде трубочки), альвеолярно-трубчатые (смешанные).

- По строению выводного протока: простые и сложные, разветвлённые и неразветвлённые. Простые железы имеют неветвящийся выводной проток, сложные – ветвящийся.



- По ветвлению конечного отдела. В выводной проток открываются в неразветвленных железах по одному, а в разветвленных железах по несколько конечных отделов.
- По характеру выделяемого секрета: слизистые, белковые (серозные), смешанные, сальные.
- По типу секреции: мерокриновые, апокриновые, голокриновые.
 При мерокриновом (экриновом) типе секреции железистые клетки полностью сохраняют свою структуру и объем (слюнные железы). При апокриновом разрушаются верхушки клеток (молочные железы), а при голокриновой секреции – вся клетка (сальные железы).



КРОВЬ. ЛИМФА.

Кровь - внутренняя среда организма, состоящая из клеток (форменных элементов) и межклеточного вещества (плазмы крови).

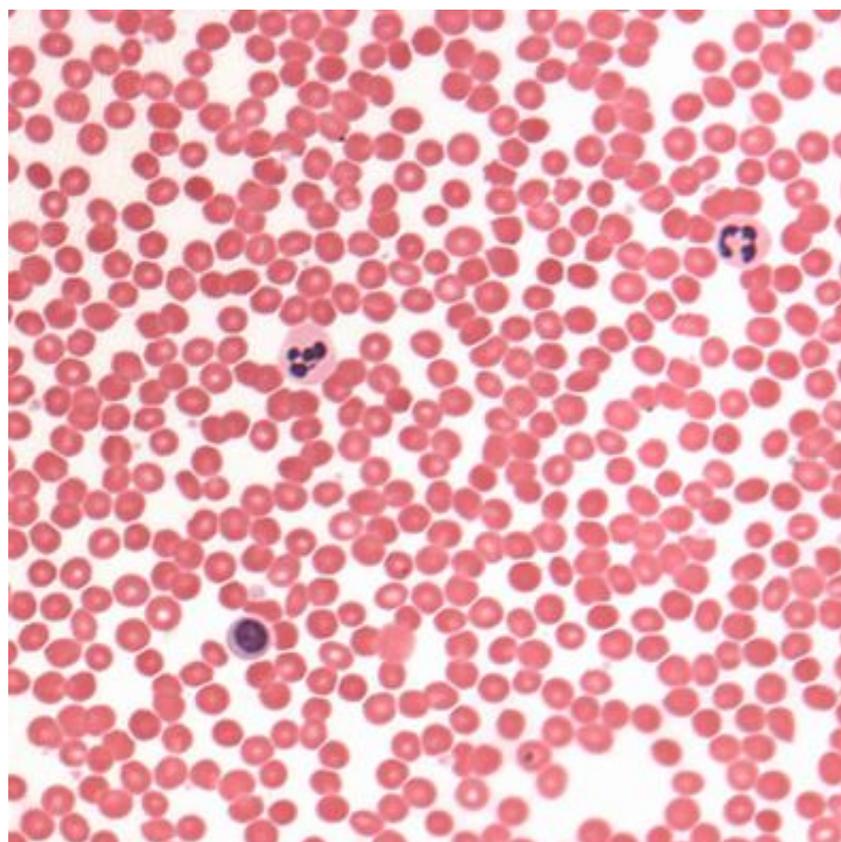
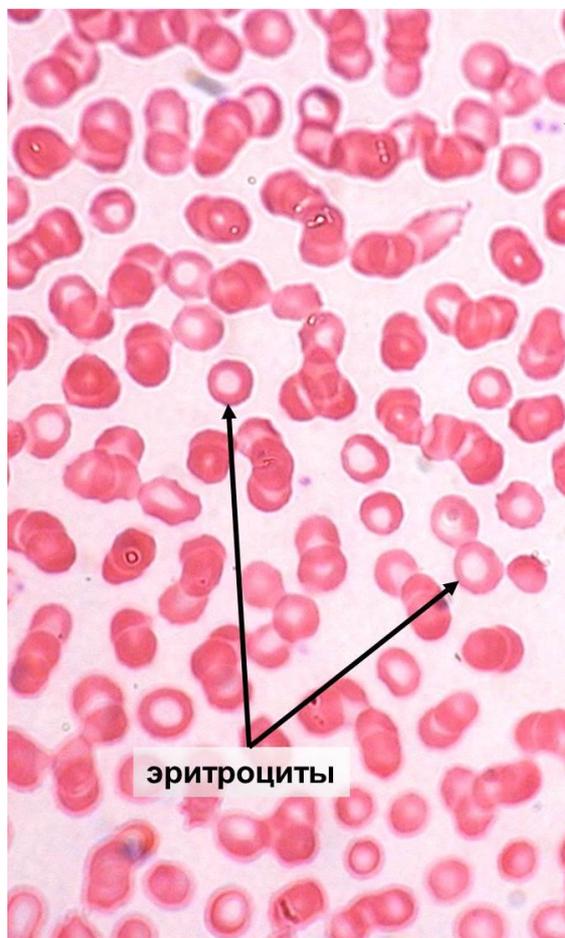
У данных видов тканей имеются следующие особенности: мезенхимальное происхождение, большой удельный вес межклеточного вещества, большое разнообразие структурных компонентов.

Основные функции крови:

- дыхательная функция (перенос кислорода из легких во все органы и углекислоты из органов в легкие);
- трофическая функция (доставка органам питательных веществ);
- защитная функция (обеспечение гуморального и клеточного иммунитета, свертывание крови при травмах);
- выделительная функция (удаление и транспортировка в почки продуктов обмена веществ);
- гомеостатическая функция (поддержание постоянства внутренней среды организма, в том числе иммунного гомеостаза) и др.

Масса крови составляет 6-8% от массы тела человека, объем крови – около 5,5 л. Плазма составляет 55—60% объема крови, форменные элементы крови - 40-45%.

Плазма крови состоит из воды (90-93 %) и содержащихся в ней веществ (7-10%) – белков, аминокислот, нуклеотидов, глюкозы, минеральных веществ, продуктов обмена. Среди **форменных элементов** выделяют: эритроциты, лейкоциты, тромбоциты.



Мазок крови человека

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

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

Гемограмма взрослого человека:

эритроцитов:

у женщины - $3,7 \cdot 10^{12}$ до $4,9 \cdot 10^{12}$ в 1 л;

у мужчины - $3,9 \cdot 10^{12}$ до $5,5 \cdot 10^{12}$ в 1 л;

лейкоцитов $3,8 \cdot 10^9$ – $9,0 \cdot 10^9$ в 1 л;

тромбоцитов $200 \cdot 10^9$ до $300 \cdot 10^9$.

Эритроциты – преобладающая популяция форменных элементов крови. Они представляют собой постклеточные структуры, не имеющие ядра и большинства органелл, цитоплазма которых заполнена пигментным включением – гемоглобином.

Популяция эритроцитов неоднородна по форме и размерам. В нормальной крови человека основную массу составляют эритроциты двояковогнутой формы — дискоциты (80—90%). Кроме того, имеются планоциты (с плоской поверхностью) и стареющие формы эритроцитов — шиповидные эритроциты, или эхиноциты, куполообразные, или стоматоциты, и шаровидные, или сфероциты.

Количество эритроцитов у взрослого мужчины от $3,9 \cdot 10^{12}$ до $5,5 \cdot 10^{12}$ в 1 л, а у женщин – от $3,7 \cdot 10^{12}$ до $4,9 \cdot 10^{12}$ в 1 л.

Наряду со зрелыми эритроцитами в нормальной крови содержится 1-5% молодых форм, бедных гемоглобином. Их называют ретикулоцитами. Их содержание отражает

интенсивность эритроцитарного кроветворения. В них сохраняются рибосомы и эндоплазматическая сеть, формирующие зернистые и сетчатые структуры

Пойкилоцитоз – наличие в периферической крови большого количества эритроцитов разной формы. **Размеры** эритроцитов в нормальной крови также варьируют. Большинство эритроцитов имеют диаметр около **7,5 мкм** и называются нормоцитами. Остальная часть эритроцитов представлена микроцитами и макроцитами. Микроциты имеют диаметр <7 , а макроциты >8 мкм. Изменение размеров эритроцитов называется **анизоцитозом**.

Плазмолемма эритроцита состоит из бислоя липидов и белков, представленных приблизительно в равных количествах, а также небольшого количества углеводов, формирующих гликокаликс. Они определяют антигенный состав эритроцитов. При связывании этих антигенов соответствующими антителами происходит склеивание эритроцитов – агглютинация. Антигены эритроцитов получили название агглютиногены, а соответствующие им антитела плазмы крови – агглютинины. В норме в плазме крови нет агглютининов к собственным эритроцитам, в противном случае возникает аутоиммунное разрушение эритроцитов. Агглютинация эритроцитов свойственна также нормальной свежей крови, при этом образуются так называемые «монетные столбики», или сладжи. Это явление связано с потерей заряда плазмолеммы эритроцитов. Скорость оседания (агглютинации) эритроцитов (СОЭ) в 1 ч у здорового человека составляет 4—8 мм у мужчин и 7—10 мм у женщин. СОЭ может значительно изменяться при заболеваниях, например при воспалительных процессах, и поэтому служит важным диагностическим признаком. В движущейся крови эритроциты отталкиваются из-за наличия на их плазмолемме одноименных отрицательных зарядов.

Наружная поверхность мембраны эритроцита несет отрицательный заряд. На внутренней цитоплазматической поверхности плазмолеммы образуется гибкая сетевидная структура, которая поддерживает форму эритроцита и противостоит давлению при прохождении его через тонкий капилляр.

Основная функция эритроцитов – транспортировка кислорода и углекислого газа, т.е. обеспечение дыхательной функции. Эта функция обеспечивается гемоглобином (сложным белком, имеющим в своем составе железо). В эритроцитах содержится около 60% воды и 33% гемоглобина. У человека содержится два типа гемоглобина – Hb A (характерен для взрослых), Hb F (характерен для эмбрионов). Гемоглобин – это сложный пигмент, состоящий из 4 полипептидных цепей глобина и гема (железосодержащего порфирина), обладающий высокой способностью связывать кислород (O_2), углекислоту (CO_2), угарный газ (CO).

Гемоглобин способен связывать кислород в легких, - при этом в эритроцитах образуется оксигемоглобин. В тканях выделяемая углекислота (конечный продукт тканевого дыхания) поступает в эритроциты и соединяясь с гемоглобином образует карбоксигемоглобин.

Эритроциты устойчивы к небольшим изменениям осмотического давления. На значительные они реагируют. При помещении эритроцитов в гипотонический раствор, они набухают и приобретают сферическую форму, лопаются, гемоглобин выходит в плазму - гемолиз. Гемолитическим действием обладают некоторые антитела, змеиный яд. В гипертоническом растворе вода выходит из эритроцитов. Клетка сморщивается, меняет форму - кренируется.

Продолжительность жизни эритроцитов - 120 дней. При старении эритроцитов отмечается уменьшение активности ферментов, отмечается нарушение газообменной

функции из-за уменьшения способности к восстановлению метгемоглобина в гемоглобин. Старые эритроциты разрушаются макрофагами, в основном, в селезенке.

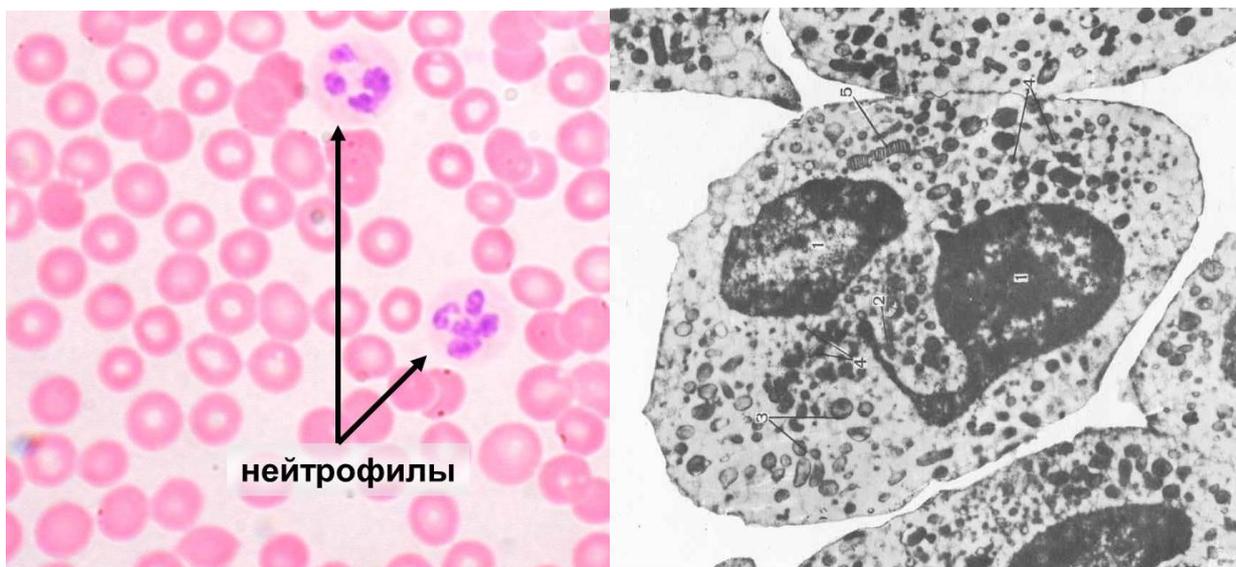
Лейкоциты – белые кровяные клетки, шаровидной формы. У взрослого человека $3,8 \cdot 10^9$ – $9,0 \cdot 10^9$ в 1 л крови. Лейкоциты способны к активному перемещению, при этом у них может резко изменяться форма тела и ядра. Током крови лейкоциты разносятся по всему организму, выселяются в ткани и органы, где и проявляют наибольшую активность. Определенные типы лейкоцитов участвуют в защитной функции, обеспечивая фагоцитоз микробов, инородных веществ и продуктов распада клеток, а также участвуют в формировании клеточного и гуморального иммунитета.

Лейкоциты бывают: **гранулоциты** (в цитоплазме содержатся гранулы определенных веществ) и **агранулоциты** (цитоплазма гранул не имеет). К гранулоцитам относятся: нейтрофилы, эозинофилы, базофилы, к агранулоцитам – лимфоциты и моноциты.

Лейкоцитарная формула – это процентное отношение различных форм лейкоцитов к общему числу лейкоцитов (100%).

Гранулоциты			Агранулоциты			
Нейтрофилы			Базофилы	Эозинофилы	Моноциты	Лимфоциты
Юные	Палочко-ядерные	Сегментоядерные				
0 - 1 %	1 – 5 %	60 - 70 %	0 - 1 %	1 - 5 %	4 - 8 %	20 - 35 %

Нейтрофилы – округлой формы клетки, их диаметр – 7-9 мкм. Количество достигает 65-75% от общего количества лейкоцитов. Зрелые нейтрофилы имеют сегментированные ядра, состоящие из 3-5 долек, связанные тонкими перемычками. Это *сегментоядерные нейтрофилы*, их 60-65%. Меньше содержится *палочкоядерных нейтрофилов* (3-5%), ядра которых имеют форму палочки или подковы. Еще реже встречаются *юные нейтрофилы* (0,5-1%) с бобовидными ядрами. Увеличение процентного содержания юных и палочкоядерных форм нейтрофилов носит название сдвига лейкоцитарной формулы влево, а увеличение сегментоядерных – сдвиг формулы вправо. В ядрах большинства нейтрофилов женщин имеется околядерные придатки, в которых заключена одна X – хромосома, поэтому его называют *половым хроматином*. Цитоплазма клетки слабо оксифильна, в ней содержится мелкая розово-фиолетовая зернистость (окрашивается кислыми и основными красителями), поэтому называется нейтрофильной. Различают два основных типа гранул – азурофильные и нейтрофильные. Азурофильные гранулы крупные (0,4 мкм), окрашиваются в фиолетово-красный цвет; их количество составляет 10-20 % всех гранул. Они являются первичными лизосомами, богатыми лизосомальными ферментами (кислая фосфатаза, глюкокоронидаза). Специфические нейтрофильные гранулы светлые, мелкие и многочисленные, диаметром 0,2 мкм, составляют 80-90% всех гранул. Они содержат бактериостатические и бактерицидные вещества – лизоцим, щелочную фосфатазу, лактоферрин.



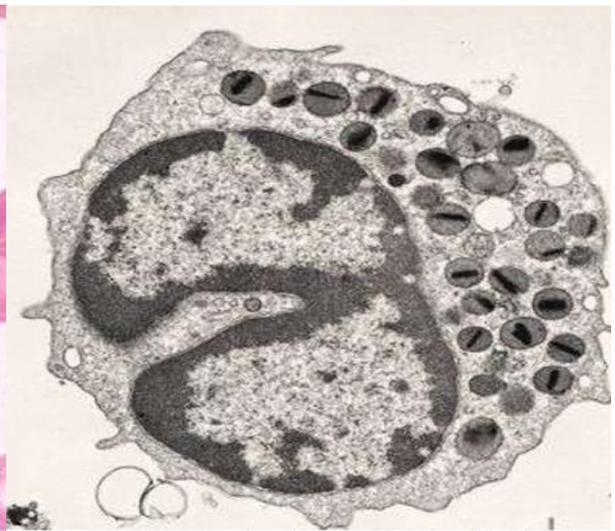
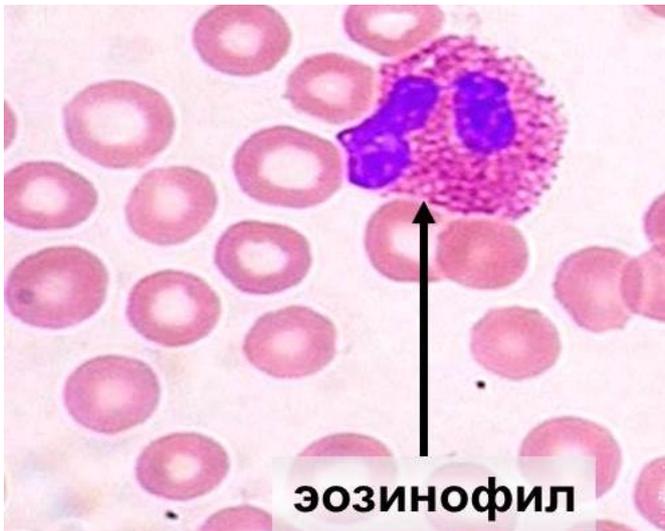
Основная функция нейтрофилов – фагоцитоз микроорганизмов и иммунных комплексов, поэтому их называют микрофагами. Процесс фагоцитоза делится на две фазы:

- 1) процесс инициации,
- 2) собственно фагоцитоз.

Инициация начинается с хемотаксиса: внедрившиеся в организм бактерии выделяют вещества, соединяющиеся с метаболитами тканей. Возникающее при этом хемотаксическое раздражение нейтрофилов вызывает выход последних из кровяного русла и миграцию в очаг воспаления. Далее происходит опсонизация – прикрепление к бактериям особых белков плазмы крови, облегчающих фагоцитоз. Процесс собственно фагоцитоза начинается со слияния образующейся фагосомы (захваченной бактерии) со специфическими гранулами, ферменты которой убивают бактерию. При этом образуется комплекс, состоящий из фагосомы и специфической гранулы. Далее этот комплекс сливается с лизосомой, гидролитические ферменты которой переваривают микроорганизм.

Кроме основной функции, нейтрофилы участвуют в формировании специфической устойчивости к вирусной инфекции путем выработки интерферона. Они вырабатывают пирогенные вещества, повышающие t тела. В популяции нейтрофилов здоровых людей фагоцитирующие клетки составляют 69 – 99 %. Этот показатель называют фагоцитарной активностью. Фагоцитарный индекс – другой показатель, которым оценивается число частиц, поглощенных одной клеткой. Для нейтрофилов он равен 12-23. Продолжительность жизни нейтрофилов около 8 суток, при этом в кровяном русле они находятся 8-12 часов, а далее – в соединительной ткани проявляется их максимальная активность.

Эозинофилы – крупные клетки диаметром 9-10 мкм. Количество их в крови колеблется в пределах 1-5 % от общего числа лейкоцитов. Ядро эозинофилов имеет 2 сегмента, соединенных перемычкой. В цитоплазме содержатся азурофильные (первичные) и эозинофильные (вторичные) –красного цвета - гранулы. Последние содержат главный основной белок, пероксидазу, эозинофильный катионный белок, гистаминазу.

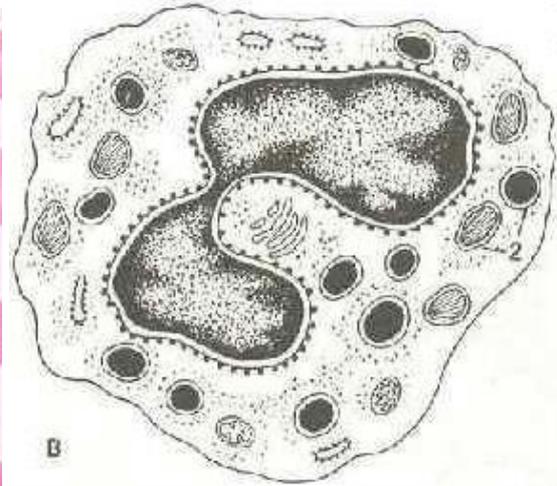
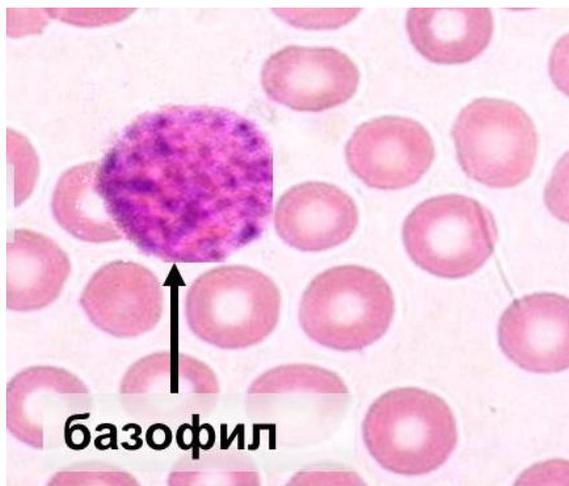


Функции эозинофилов:

- ✓ участвуют в иммунологических реакциях
- ✓ угнетают аллергические реакции посредством нейтрализации гистамина и гепарина несколькими способами:
 - фагоцитируют гистамин и серотонин
 - выделяют ферменты, разрушающие гистамин и серотонин
 - выделяют факторы, препятствующие выбросу гистамина и серотонина базофилами
- ✓ специфической функцией эозинофилов является антипаразитарная.

Время нахождения эозинофилов в кровяном русле – 3-8 часов, в последующем они мигрируют в соединительную ткань, где функционируют.

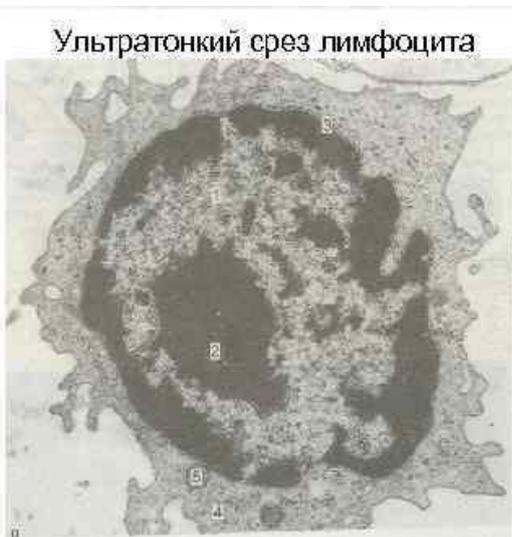
Базофилы имеют диаметр 11-12 мкм. В крови человека они составляют 0,5-1% от общего числа лейкоцитов.



Ядро базофилов чаще слабодольчатое. Цитоплазма клеток заполнена крупными базофильными (окрашиваются основными красителями) гранулами, содержащими гистамин и гепарин. Функции базофилов заключаются в участии в иммунных (аллергических) реакциях посредством выделения гранул и содержащихся в них биологически активных веществ, которые и вызывают аллергические проявления – отек ткани, кровенаполнение, зуд, спазм и др. Они адсорбируют на своей поверхности Ig E. Кроме того, базофилы принимают участие в регуляции процессов свертывания

крови посредством выработки гепарина. Время нахождения базофилов в кровяном русле –1-2 суток.

Лимфоциты являются клетками иммунной системы. При участии вспомогательных клеток (макрофагов) они обеспечивают иммунитет – защиту организма от генетически чужеродных веществ. Количество лимфоцитов составляет 20-35 %. Диаметр от 4,5 – 10 мкм. Морфологически лимфоциты подразделяют на малые светлые и темные, средние, большие.



малый лимфоцит



Малые лимфоциты имеют крупное ядро и узкий ободок цитоплазмы, в которой содержатся слабо выраженные органеллы. Средние лимфоциты имеют более крупное ядро и цитоплазму богатую органеллами. Большие лимфоциты в нормальных условиях в периферической крови не встречаются. По источникам развития и роли в становлении защитных реакций выделены два основных вида – В - и Т лимфоциты. В-лимфоциты вырабатываются у птиц в фабрициевой сумке. а у людей – в ее аналоге – пейеровых бляшках. В-лимфоциты и плазмоциты обеспечивают гуморальный иммунитет – защиту организма от чужеродных корпускулярных антигенов (бактерий, вирусов, токсинов и др.). Т-лимфоциты, или тимусзависимые лимфоциты, образуются

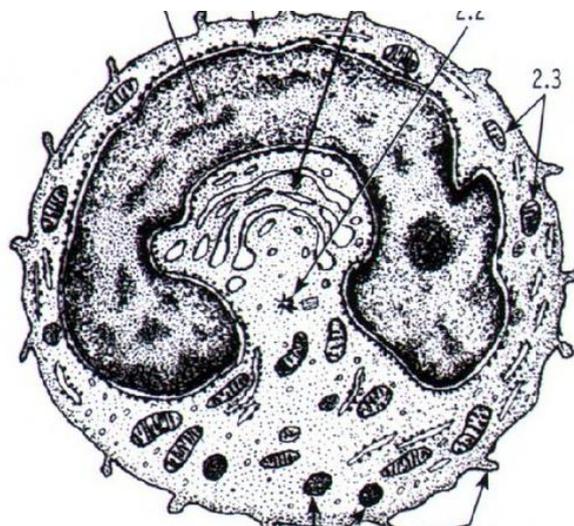
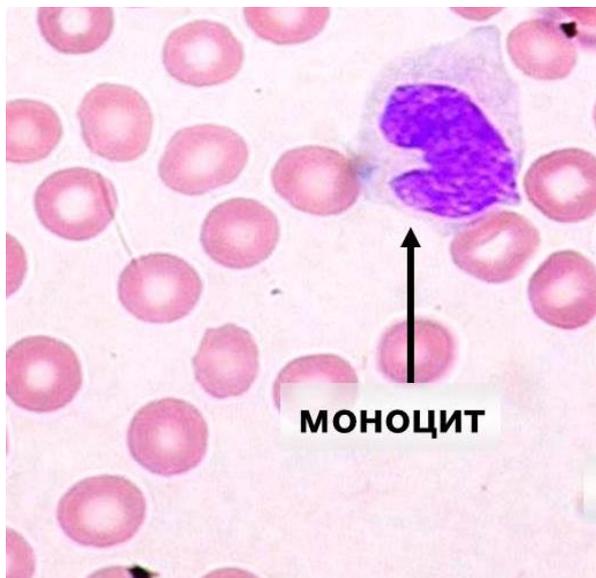
из стволовых клеток костного мозга, а созревают в тимусе (вилочковой железе), что и обусловило их название. Они преобладают в популяции лимфоцитов, составляя около 70 % циркулирующих лимфоцитов. Для Т-клеток, в отличие от В-лимфоцитов, характерен низкий уровень поверхностных иммуноглобулиновых рецепторов в плазмолемме. Но Т-клетки имеют специфические рецепторы, способные распознавать и связывать антигены, участвовать в иммунных реакциях. Основными функциями Т-лимфоцитов являются обеспечение реакций клеточного иммунитета и регуляция гуморального иммунитета (т.е. стимуляция или подавление дифференцировки В-лимфоцитов). Т-лимфоциты способны к выработке сигнальных веществ - лимфокинов, которые регулируют деятельность В-лимфоцитов и других клеток в иммунных реакциях. Среди Т-лимфоцитов выявлено несколько функциональных групп: Т-хелперы, Т-супрессоры, Т-киллеры.

Нулевые лимфоциты не имеют поверхностных маркеров на плазмолемме, характерных для В- и Т-лимфоцитов. Их рассценивают как резервную популяцию недифференцированных лимфоцитов.

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

Для Т-лимфоцитов характерно явление рециркуляции, т.е. выход из крови в ткани и возвращение по лимфатическим путям снова в кровь. Таким образом они осуществляют иммунологический надзор за состоянием всех органов, быстро реагируя на внедрение чужеродных агентов.

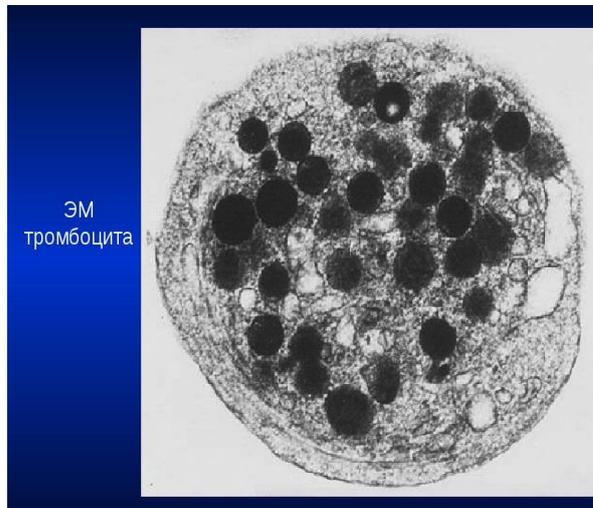
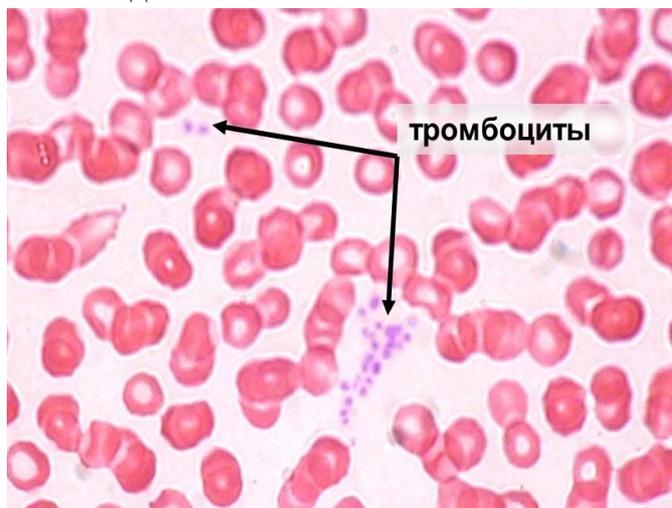
Моноциты – немного крупнее других лейкоцитов (18-20 мкм), в крови их количество составляет 6-8% от общего числа лейкоцитов.



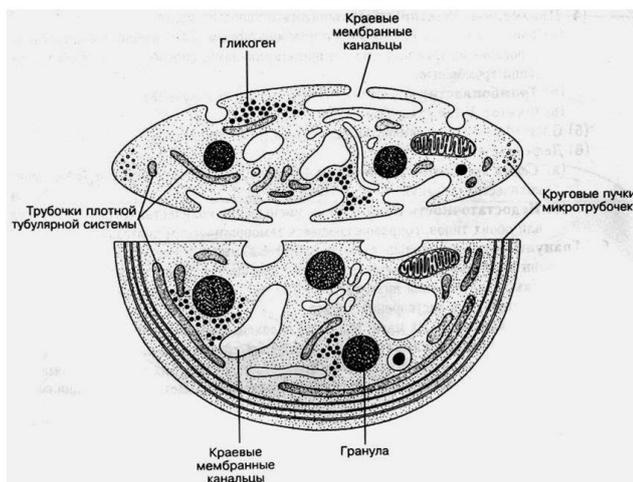
Ядро моноцита бобовидной формы, цитоплазма имеет бледно-голубой цвет (по периферии окрашивается несколько темнее) и содержит множественные пиноцитозные пузырьки, лизосомы и др. Время пребывания моноцитов в крови варьирует от 1,5 до 3 дней. Моноциты относятся к макрофагической системе организма, или мононуклеарной фагоцитарной системе (МФС). Моноциты, выселяющиеся в ткани, превращаются в макрофаги, при этом у них появляется большое количество фаголизосом.

Тромбоциты - мельчайшие бесцветные тельца, округлой, овальной, веретенообразной формы.

Они представляют собой отделившиеся безъядерные фрагменты цитоплазмы клеток мегакариоцитов, размером 2-3 мкм. Их количество в 1л крови колеблется от $200 \cdot 10^9$ до $300 \cdot 10^9$ в л.



ТРОМБОЦИТЫ



Плазмолемма тромбоцитов имеет толстый слой гликокаликса, образует инвагинации с отходящими каналцами, также покрытыми гликокаликсом. В плазмолемме содержатся гликопротеины, которые выполняют функцию поверхностных рецепторов, участвующих в процессах адгезии и агрегации кровяных пластинок (т.е. процессах свертывания, или коагуляции, крови).

Цитоскелет в тромбоцитах хорошо развит и представлен актиновыми микрофиламентами и пучками микротрубочек, расположенными циркулярно в гиаломере и примыкающими к внутренней части плазмолеммы. Элементы цитоскелета обеспечивают поддержание формы кровяных пластинок, участвуют в образовании их отростков. Актиновые филаменты участвуют в сокращении объема (ретракции) образующихся кровяных тромбов.

Каждая пластинка состоит из *гиаломера*, являющегося основой пластинки и *грануломера* - зернышек, образующих скопление в центре пластинки или разбросанных по гиаломеру. В грануломере выявлены органеллы, включения и специальные гранулы. Органеллы представлены рибосомами, элементами

эндоплазматической сети аппарата Гольджи, митохондриями, лизосомами, пероксисомами. Имеются включения гликогена и ферритина в виде мелких гранул.

Специальные гранулы составляют основную часть грануломера и содержат различные белки и гликопротеины, принимающие участие в процессах свертывания крови, факторы роста, литические ферменты. Содержимое гранул при активации пластинок выделяется по открытой системе каналов, связанных с плазмолеммой.

При окрашивании по методу Романовского-Гимза различают 5 видов кровяных пластинок: юные, зрелые, старые, дегенеративные, гигантские.

Функции тромбоцитов: участие в свертывании крови посредством склеивания пластинок и образования тромба, разрушения пластинок и выделения одного из многочисленных факторов, способствующих превращению глобулярного фибриногена в нитчатый фибрин. Продолжительность жизни кровяных пластинок - 5-8 дней. Стареющие тромбоциты фагоцитируются макрофагами селезенки.

Лимфа представляет собой слегка желтоватую жидкость белковой природы, протекающую в лимфатических капиллярах и сосудах.

Функции лимфы:

- дренирование тканей
- обогащение лимфоцитами
- очищение крови от экзогенных и эндогенных веществ

Лимфа состоит из лимфоплазмы и форменных элементов. По химическому составу лимфоплазма близка к плазме крови, но содержит меньше белков. Форменные элементы лимфы представлены главным образом лимфоцитами (98 %), а также моноцитами, нейтрофилами, иногда эритроцитами.

СОБСТВЕННО СОЕДИНИТЕЛЬНАЯ ТКАНЬ.

Соединительные ткани – это группа тканей, обладающих некоторыми общими свойствами и развивающихся из единого источника – мезенхимы. Соединительная ткань составляет более 50 % массы тела человека. Она участвует в формировании стромы органов, прослоек между другими тканями, дермы кожи, скелета.

Структурно-функциональные особенности соединительных тканей: 1) внутреннее расположение в организме; 2) состоят из клеток и межклеточного вещества; 3) многообразие клеточных форм; 4) общий источник происхождения – мезенхима.

Функции соединительных тканей: 1) трофическая (метаболическая); 2) опорная; 3) защитная (механическая, неспецифическая и специфическая); 4) репаративная и др.

Соединительные ткани подразделяются на собственно соединительную ткань и скелетные ткани.

Соединительные ткани характеризуются разнообразием клеток и хорошо развитым межклеточным веществом, состоящим из волокон и основного аморфного вещества. Физико-химические особенности межклеточного вещества и строение его в значительной мере определяют функциональное значение разновидностей соединительной ткани. Собственно соединительные ткани подразделяются на **волокнистые соединительные ткани и ткани со специальными свойствами**. Волокнистые соединительные ткани подразделяются на **рыхлую неоформленную и плотную оформленную и неоформленную соединительные ткани**.

Соединительные ткани со специальными свойствами: ретикулярная ткань, жировые ткани: (белая и бурая), слизистая, пигментная.

РЫХЛАЯ СОЕДИНИТЕЛЬНАЯ ТКАНЬ

Рыхлая соединительная ткань встречается во всех органах, образуя их строму, и сопровождает кровеносные и лимфатические сосуды, а также нервы. В своем составе имеет клетки и межклеточное вещество.



Клетки соединительной ткани многообразны. Среди них встречаются фибробласты, макрофаги, плазмоциты, тучные клетки, адипоциты, пигментоциты, адвентициальные клетки, перициты, а также мигрировавшие сюда из крови лейкоциты (лимфоциты, нейтрофилы).

Фибробласты – преобладающая популяция клеток, неоднородная по степени зрелости и функциональной специфичности. Клетки фибробластического дифферона: стволовая и полустволовая клетка, малоспециализированный фибробласт, дифференцированный фибробласт, фиброцит, миофибробласт, фиброкласт.

Стволовые и полустволовые клетки - это малочисленные камбиальные, резервные клетки, редко делятся.

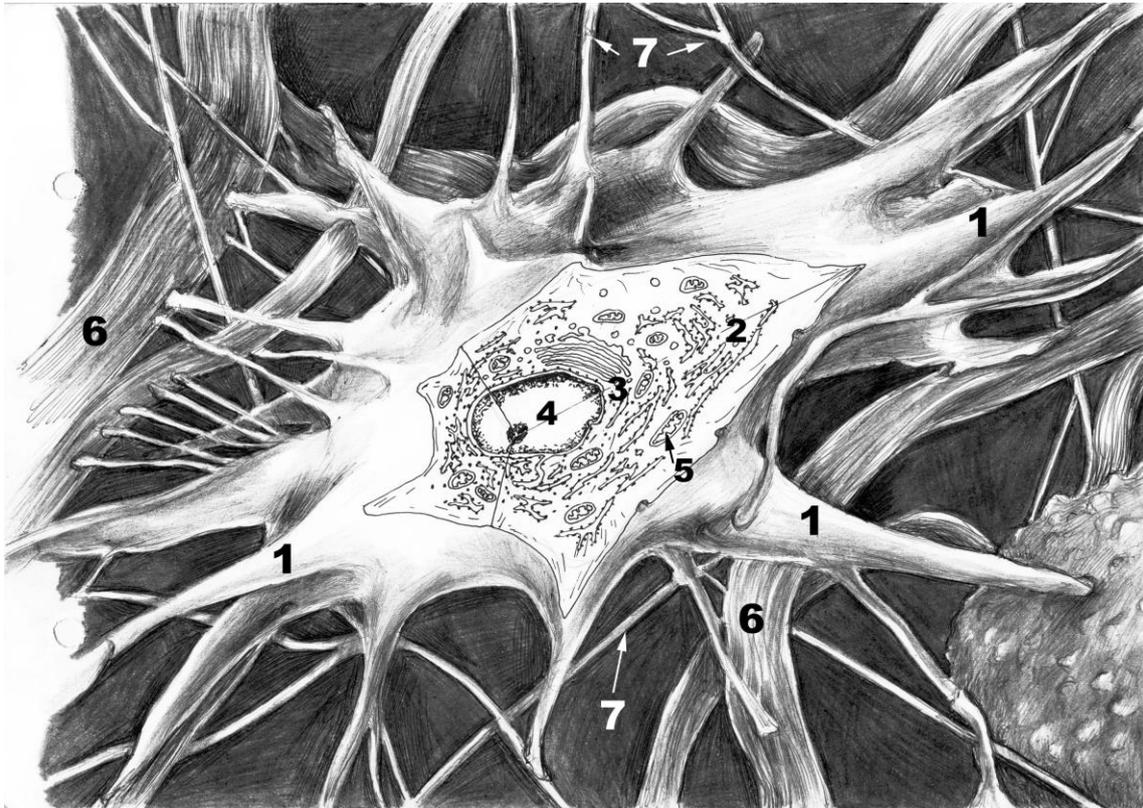
Малоспециализированный фибробласт - мелкая, слабоотростчатая клетки с базофильной цитоплазмой (из-за большого количества свободных рибосом), органоиды выражены слабо; активно делится митозом, в синтезе межклеточного вещества существенного участия не принимает; в результате дальнейшей дифференцировки превращается в дифференцированные фибробласты.

Дифференцированные фибробласты - самые активные в функциональном отношении клетки данного ряда: синтезируют белки волокон (проэластин,

проколлаген) и органические компоненты основного вещества (гликозамингликаны, протеогликаны). Это слабоотростчатые клетки с нечеткими границами, с базофильной цитоплазмой; ядро светлое, с ядрышками. В цитоплазме: хорошо выражен белок синтезирующий аппарат (ЭПС гранулярный, пластинчатый комплекс, митохондрии).

Существуют 2 популяции фибробластов:

- Короткоживущие (несколько недель) *Функция:* защитная.
- Долгоживущие (несколько месяцев) *Функция:* опорно-трофическая.



Фибробласт (рис.)

Фиброцит - зрелая и стареющая клетка данного ряда; веретеновидной формы, слабоотростчатые клетки со слабо базофильной цитоплазмой. Им присущи все морфологические признаки и функции дифференцированных фибробластов, но выраженные в меньшей степени. Клетки фибробластического ряда являются самыми многочисленными клетками рвст (до 75% всех клеток) и вырабатывает большую часть межклеточного вещества.

Фиброкласт - клетка с большим содержанием лизосом с набором гидролитических ферментов, обеспечивает разрушение межклеточного вещества. Клетки с высокой фагоцитарной и гидролитической активностью, принимают участие в «рассасывании» межклеточного вещества в период инволюции органов (например, матки после окончания беременности). Они сочетают в себе структурные признаки фибриллообразующих клеток (развитую гранулярную эндоплазматическую сеть, аппарат Гольджи, относительно крупные, но немногочисленные митохондрии), а также лизосомы с характерными для них гидролитическими ферментами.

Миофибробласт - клетка, содержащая в цитоплазме сократительные актомиозиновые белки, поэтому способны сокращаться. Клетки, сходные морфологически с фибробластами, сочетающие в себе способность к синтезу не только коллагеновых,

но и сократительных белков в значительном количестве. Такие клетки наблюдаются в грануляционной ткани в условиях раневого процесса и в матке при развитии беременности. Принимают участие при заживлении ран, сближая края раны при сокращении.

Макрофаги – клетки, выполняющие защитную функцию, прежде всего посредством фагоцитоза крупных частиц. Кроме того, макрофаги синтезируют и выделяют в межклеточную среду около 100 различных биологически активных веществ.

Макрофаги образуются из моноцитов после выхода последних из кровеносного русла. Форма макрофагов характеризуется структурной и функциональной гетерогенностью. По области локализации макрофаги бывают фиксированные и свободные (подвижные).

По функциональному состоянию они бывают резидуальными (неактивными) и активированными. Наиболее характерная структурная особенность макрофагов – выраженный лизосомальный аппарат. Форма и размер –

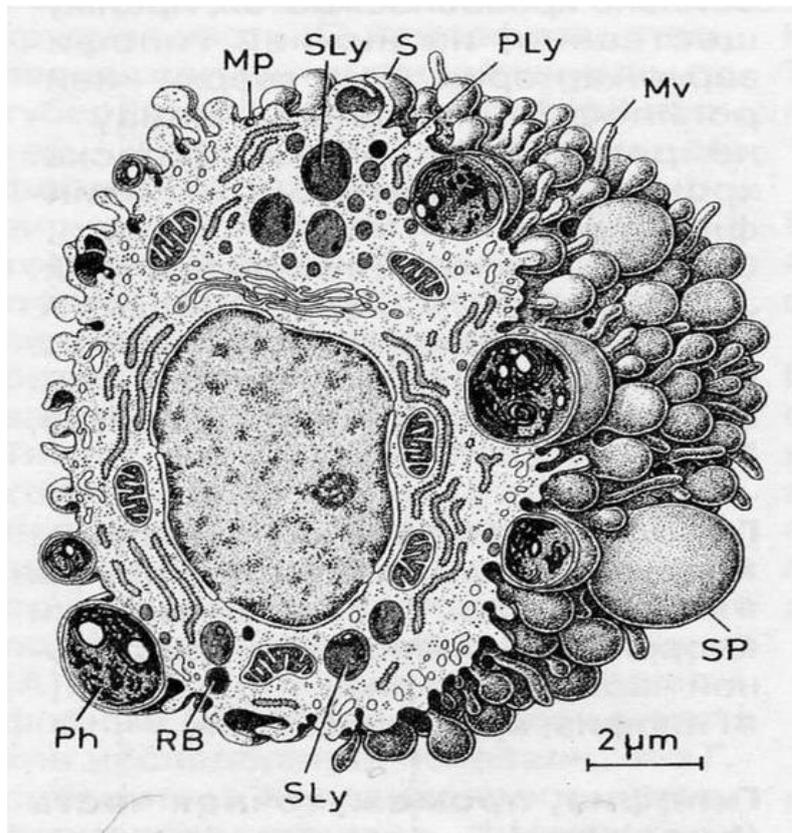
варьируют от их функционального состояния; ядро – небольшое округлое или неправильной формы; цитоплазма – базофильная; богата лизосомами, фагосомами и пиноцитозными пузырьками; на плазмолемме – рецепторы для опухолевых клеток, эритроцитов, лимфоцитов, антигенов, антител, гормонов

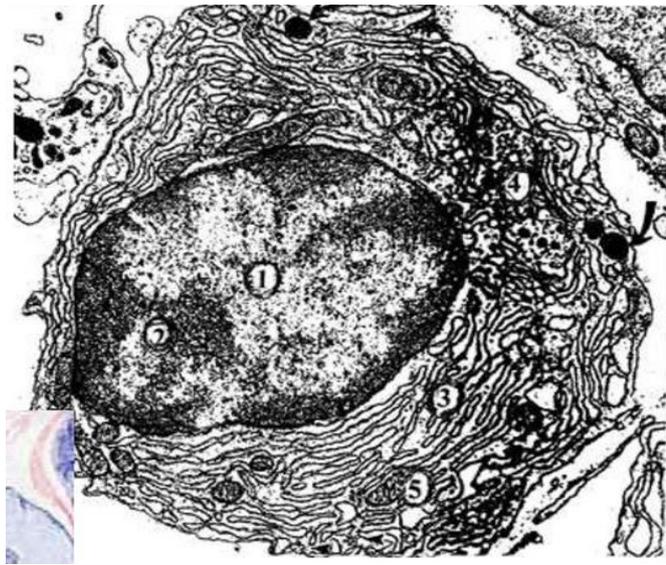
Функции макрофагов:

- ✓ неспецифическая защита – посредством фагоцитоза
- ✓ выделение в межклеточную среду лизосомальных ферментов
- ✓ специфическая, или иммунологическая, защита – антигенпредставляющая функция, выработка монокинов и др.

Плазматические клетки являются эффекторными клетками гуморального иммунитета.

Они образуются из В – лимфоцитов при воздействии на них антигенов. Эти клетки имеют округлую форму, базофильную цитоплазму, эксцентрично расположенное ядро, гетерохроматин располагается в виде пирамид, обращенных к центру острой вершиной, отграниченных друг от друга радиальными полосками эухроматина – поэтому ядро плазматита сравнивают "колесом со спицами".





К ядру прилежит бледно окрашенный участок цитоплазмы – «светлый дворик», в котором локализуется аппарат Гольджи. Диаметр клетки 7-10 мкм.

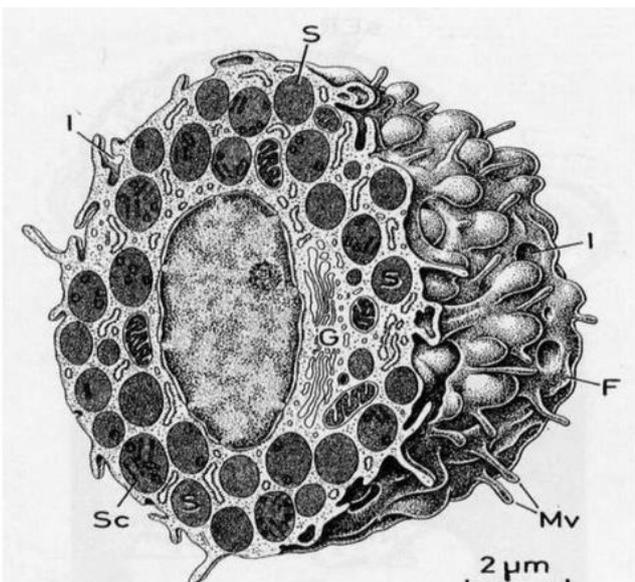
Функции плазмоцитов - синтез и выделение иммуноглобулинов.

Тканевые базофилы – тучные клетки, лаброциты – являются истинными клетками рыхлой волокнистой соединительной ткани. Располагаются обычно вокруг кровеносных сосудов. Округло-овальная, крупная, иногда отростчатая клетка диаметром до 20 мкм, в цитоплазме очень много базофильных гранул. Гранулы содержат гепарин и гистамин, серотонин.

Функции:

Гепарин снижает проницаемость межклеточного вещества и свертываемость крови, оказывает противовоспалительное влияние. Гистамин выступает как его антагонист, участвует в процессах воспаления;

- ✓ повышают проницаемость гематотканевого барьера;
- ✓ снижают свертываемость крови;
- ✓ принимают участие в иммунных реакциях, синтезируют иммуноглобулин Е.



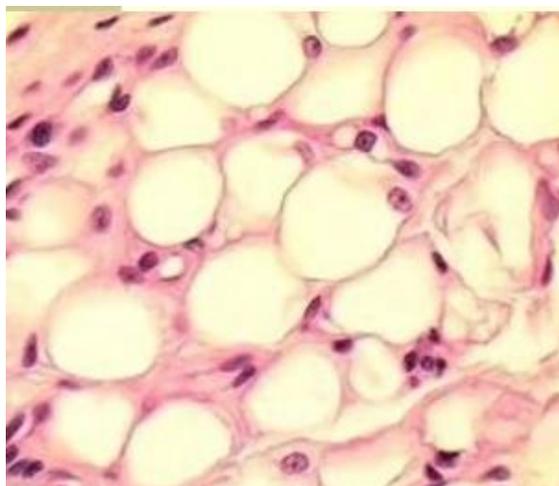
Липоциты (адипоциты) – это жировые клетки, способные в больших количествах накапливать резервный жир. Адипоциты располагаются группами, реже поодиночке. *Белые липоциты* - округлые клетки с узенькой полоской цитоплазмы вокруг одной большой капли жира в центре. В цитоплазме органоидов мало. Небольшое ядро. *Функция:* белые липоциты накапливают жир про запас (высококалорийный энергетический материал и вода).

Бурые липоциты - округлые клетки с центральным расположением ядра.

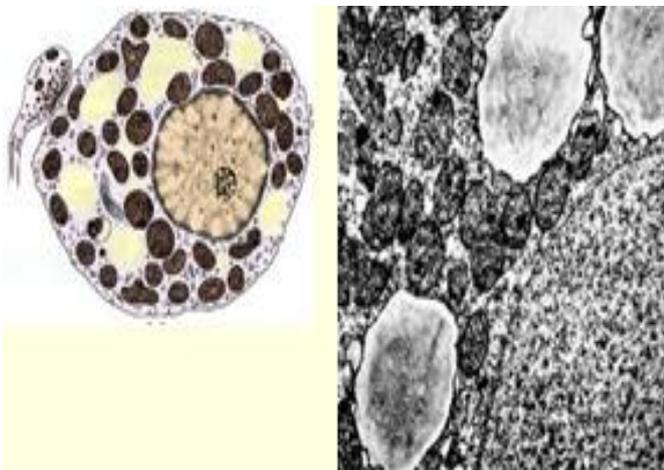
Жировые включения в цитоплазме выявляются в виде многочисленных мелких капелек. В цитоплазме много митохондрий с высокой активностью

железосодержащего (придает бурый цвет) окислительного фермента цитохромоксидазы.

Функция: бурые липоциты не накапливают жир, а наоборот, "сжигают" его в митохондриях, а освободившееся при этом тепло расходуется для согревания крови в капиллярах, т.е. участие в терморегуляции.



Белые жировые клетки



Бурая жировая клетка

Пигментоциты – клетки отростчатой формы, содержащие в цитоплазме пигментные включения (меланин). Их много в родимых пятнах, а также в соединительной ткани людей черной и желтой расы. Они выполняют защитную функцию – защиту организма от избыточного ультрафиолетового излучения.

Адвентициальные клетки Это малоспециализированные клетки, сопровождающие кровеносные сосуды. Они имеют уплощенную или веретенообразную форму со слабобазофильной цитоплазмой, овальным ядром и небольшим числом органелл. В процессе дифференцировки эти клетки могут, по-видимому, превращаться, в фибробласты, миофибробласты и адипоциты.

Перициты - клетки уплощенной формы, локализируются в стенке капилляров, в расщеплении базальной мембраны, участвуют в регуляции просвета гемокapилляров.

Межклеточное вещество соединительной ткани состоит из:

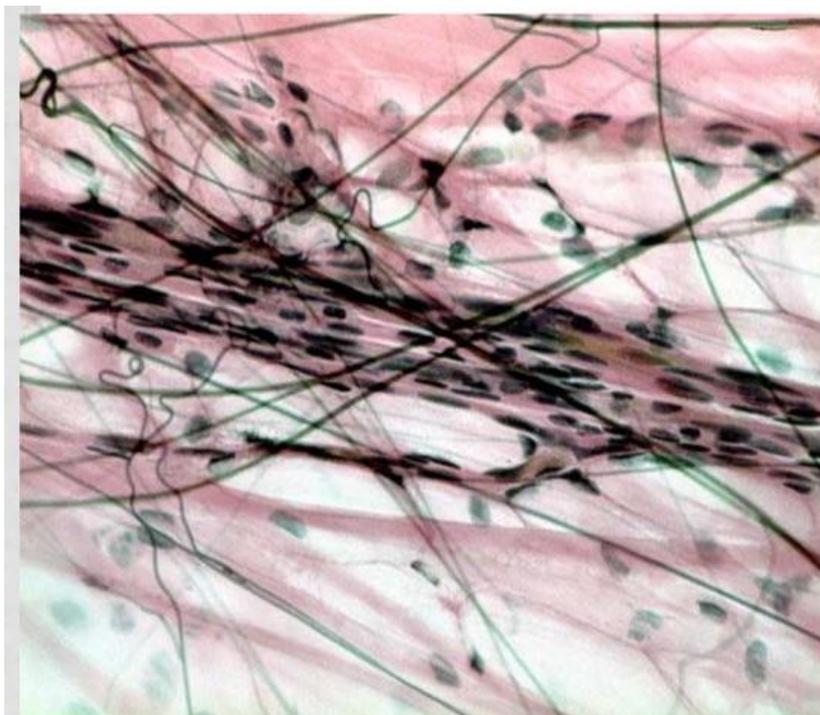
- основного вещества
- и волокон.

Основное, или аморфное, вещество – студнеобразная гидрофильная среда, состоящая из воды, сульфатированных гликозаминогликанов, хондроитинсерной кислоты, протеогликанов, гиалуроновой кислоты, минеральных веществ.

Аморфное вещество обеспечивает транспорт веществ из крови клеткам и обратно. Физико-химическое состояние межклеточного вещества в значительной мере определяет функциональные особенности соединительной ткани.

Волокнистый компонент межклеточного вещества соединительной ткани представлен следующими типами волокон:

- коллагеновые
- эластические
- ретикулярные



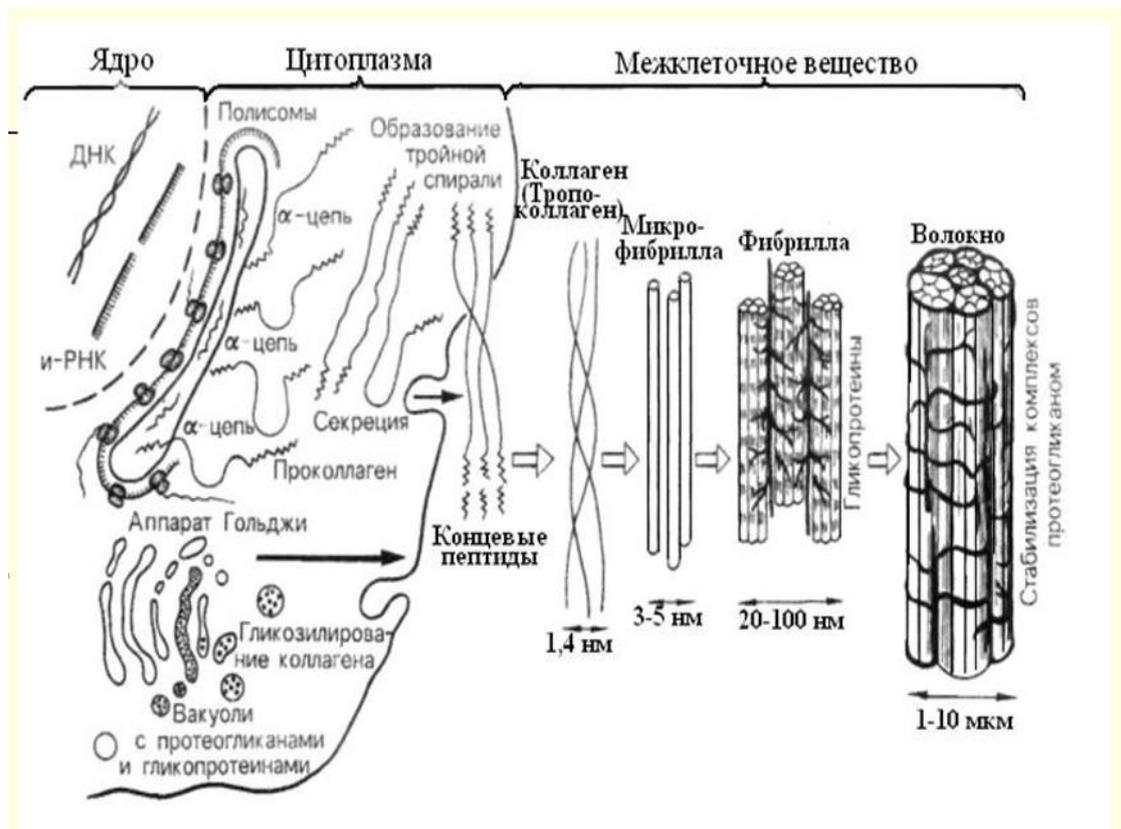
Коллагеновые (клей - дающие) волокна - прочные, плохо растяжимые, при помещении в воду набухают, при нахождении в кислотах и щелочах увеличиваются в объеме и укорачиваются. Состоят из фибриллярного белка коллагена, который синтезируется на ЭПС фибробластов, и углеводного компонента (гликозаминогликаны, протеогликианы).

Под поляризационным микроскопом коллагеновые волокна (фибриллы) имеют продольную и поперечную исчерченность. Каждая молекула коллагена в параллельных рядах, смещена относительно соседней цепи на четверть длины, что служит причиной чередования темных и светлых полос. В темных полосах под электронным микроскопом видны вторичные тонкие поперечные линии, обусловленные расположением полярных аминокислот в молекулах коллагена.

Функция - обеспечивают механическую прочность рыхлой волокнистой соединительной ткани.

Коллагеновые волокна имеют несколько уровней организации:

- 1-й.(полипептидный) – представлен полипептидными цепочками, состоящих из 3 аминокислот: пролина, глицина, лизина;
- 2-й. (молекулярный) – молекулой белка коллагена (длина 280 нм), состоящей из 3 полипептидных цепочек, закрученных в спираль;
- 3-й. – протофибриллы (толщиной до 10 нм), состоящие из нескольких продольно расположенных молекул коллагена, соединенных между собой водородными связями;
- 4 –й. – микрофибриллы (толщиной от 11-12 нм и более), состоящие из 5-6 протофибрилл, связанных боковыми цепями;
- 5 –й. – фибриллы, или коллагеновые волокна (толщина 1 – 10 мкм), состоит из нескольких миофибрилл (в зависимости от толщины), связанных гликозаминогликанами и протеогликанами. Отличаются поперечной исчерченностью, обусловленной как расположением цепей в молекуле коллагена, так и расположением аминокислот в полипептидных цепях.



Биосинтез коллагена и фибрилlogenез (схема)

Эластические волокна хорошо растяжимы, но непрочные на разрыв; устойчивы к кислотам и щелочам, при погружении в воду не набухают. Эластические волокна тоньше коллагеновых (1-2 мкм), не имеют поперечной исчерченности. Основой эластических волокон является глобулярный гликопротеин- эластин.

В составе эластических волокон различают микрофибриллярный (периферический) и аморфный (центральный) компоненты.



Эластическое волокно (схема)

Локализуются прежде всего в органах, которые постоянно изменяют свой объем (легких, сосудах, связках и др.).

Ретикулярные волокна относятся к типу коллагеновых. Они представляют собой начальную форму образования коллагеновых волокон в эмбриогенезе и при регенерации. В их состав входят коллаген III типа и много углеводов. Они образуют трехмерную сеть – ретикулум, что и обусловило их название. Ретикулярные волокна тоньше коллагеновых, имеют слабовыраженную поперечную исчерченность. Они хорошо выявляются при импрегнации солями азотнокислого серебра, и поэтому эти волокна еще называют аргирофильными. Локализуются преимущественно в кровеносных органах, составляя их строму.

Рыхлая волокнистая соединительная ткань характеризуется незначительным количеством беспорядочно расположенных волокон, с преобладанием основного вещества и клеточных компонентов.

ПЛОТНАЯ ВОЛОКНИСТАЯ СОЕДИНИТЕЛЬНАЯ ТКАНЬ

Плотная волокнистая соединительная ткань характеризуется относительно большим количеством плотно расположенных волокон и незначительным количеством клеточных элементов (фиibroцитов) и основного аморфного вещества между ними.

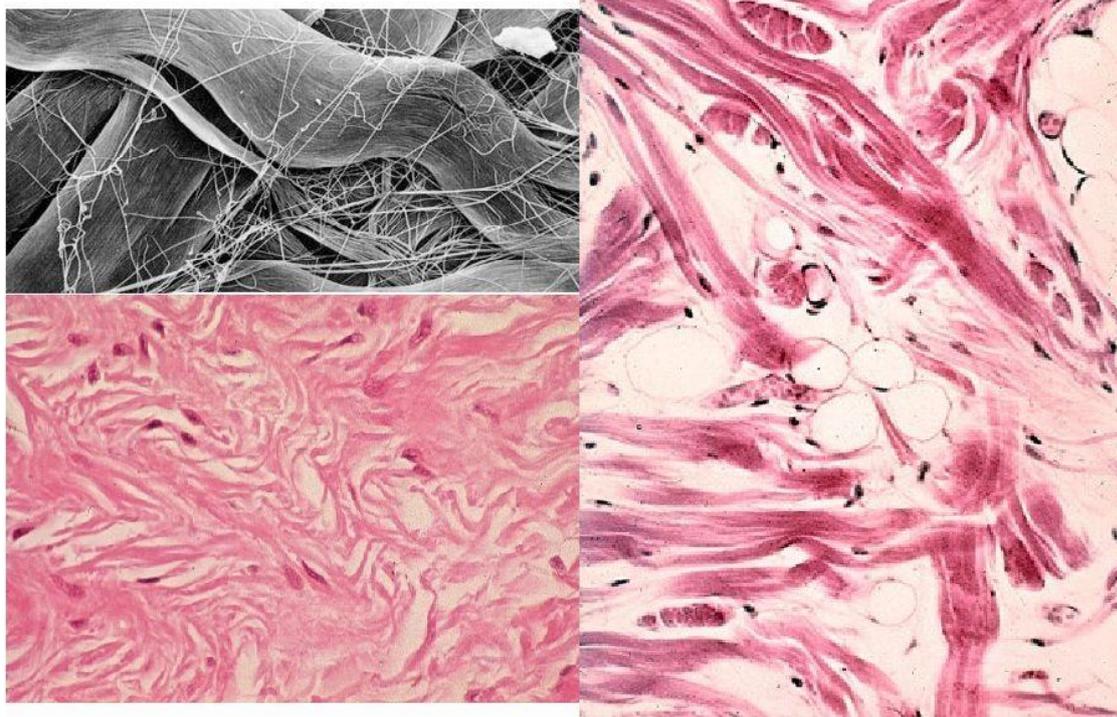
В зависимости от характера расположения волокнистых структур эта ткань подразделяется на плотную неоформленную и плотную оформленную соединительную ткань.

Плотная неоформленная соединительная ткань

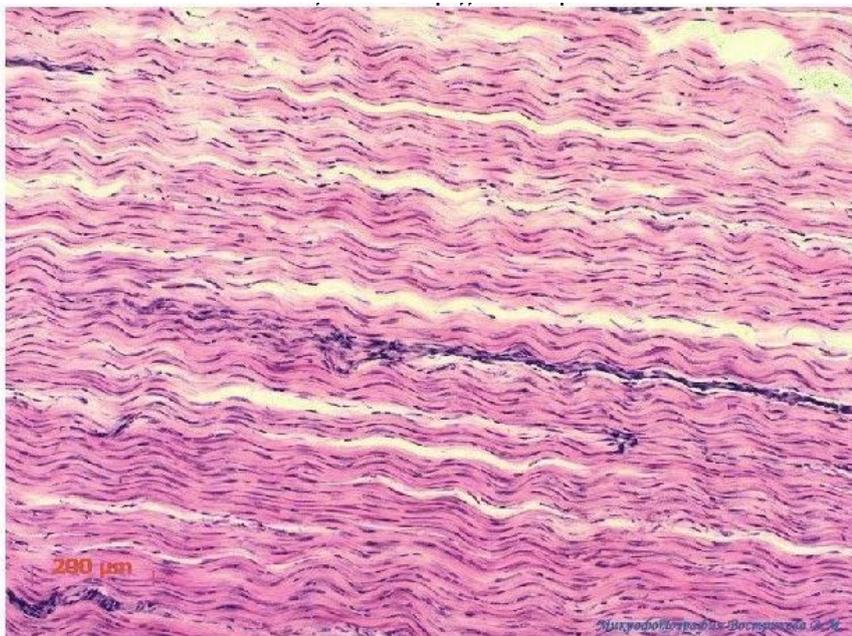
Особенности: много волокон, мало клеток, волокна имеют беспорядочное расположение

Локализация: сетчатый слой дермы, надкостница, надхрящница, капсулы паренхиматозных органов.

Плотная неоформленная волокнистая соединительная ткань.



В плотной оформленной соединительной ткани волокна расположены строго упорядочено. Она встречается в сухожилиях, связках, мембранах, фасциях. Сухожилия состоят из толстых, плотно лежащих параллельных пучков коллагеновых волокон. Между этими пучками располагаются фиброциты, фибробласты и аморфное основное вещество. Тонкие пластинчатые отростки фиброцитов входят в промежутки между пучками волокон и тесно соприкасаются с ними. Фиброциты сухожильных пучков часто называются сухожильными клетками. Каждый пучок коллагеновых волокон, ограниченный от соседнего слоем фиброцитов, называется пучком первого порядка. Несколько пучков первого порядка, окруженные тонкими прослойками рыхлой волокнистой неоформленной соединительной ткани, составляют пучки второго порядка. Прослойки рыхлой волокнистой соединительной ткани, разделяющие пучки второго порядка, называются эндотенонием. Из пучков второго порядка слагаются пучки третьего порядка, разделенные более толстыми прослойками рыхлой соединительной ткани. Иногда пучком третьего порядка является само сухожилие. В крупных сухожилиях могут быть и пучки четвертого порядка



Препарат. Сухожилие (окраска гематоксилином-эозином)

СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ СО СПЕЦИАЛЬНЫМИ СВОЙСТВАМИ

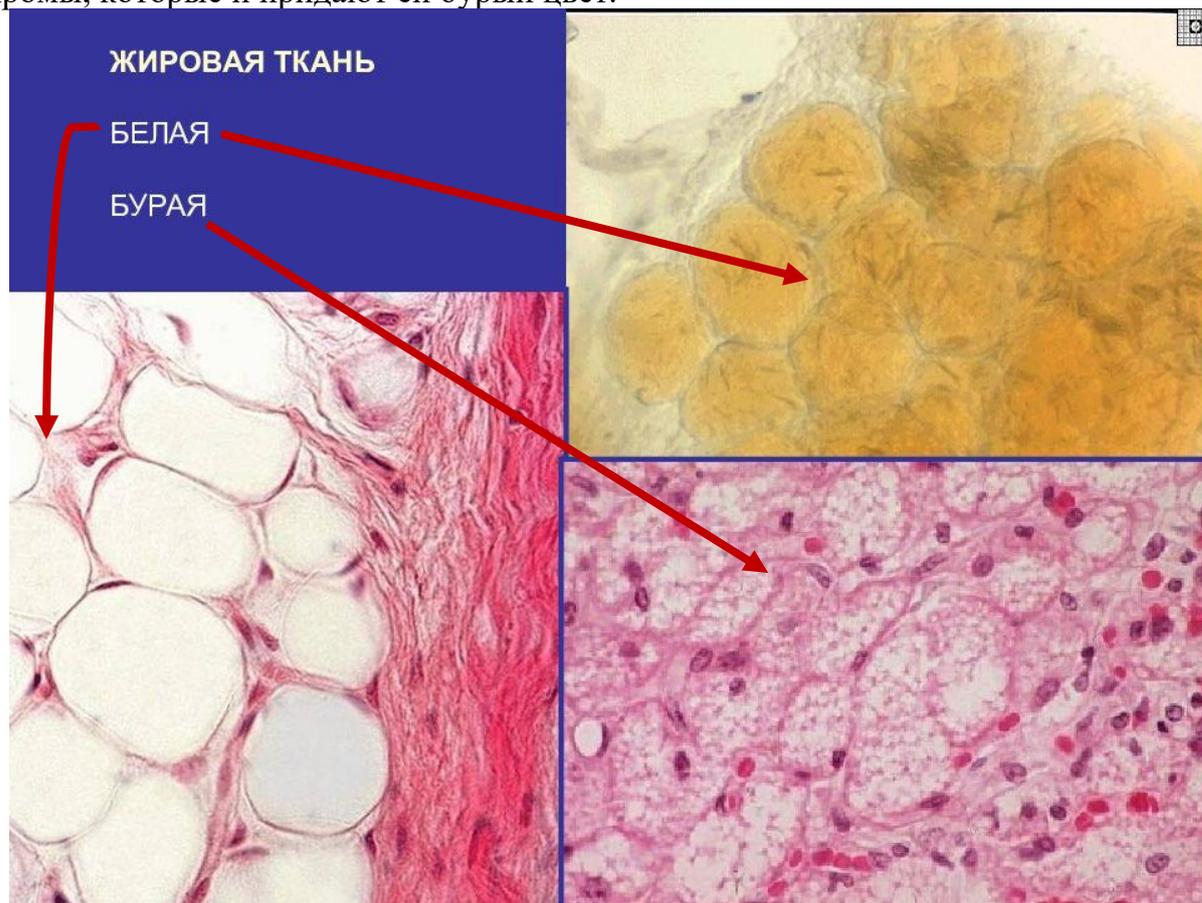
К соединительным тканям со специальными свойствами относят ретикулярную, жировую, пигментную и слизистую. Эти ткани характеризуются преобладанием однородных клеток.

Жировая ткань состоит из скопления жировых клеток и подразделяется на две разновидности: **белую и бурю** жировую ткань.

Белая жировая ткань широко распространена в организме и выполняет следующие функции: 1) депо энергии и воды; 2) депо жирорастворимых витаминов; 3) механическая защита органов.

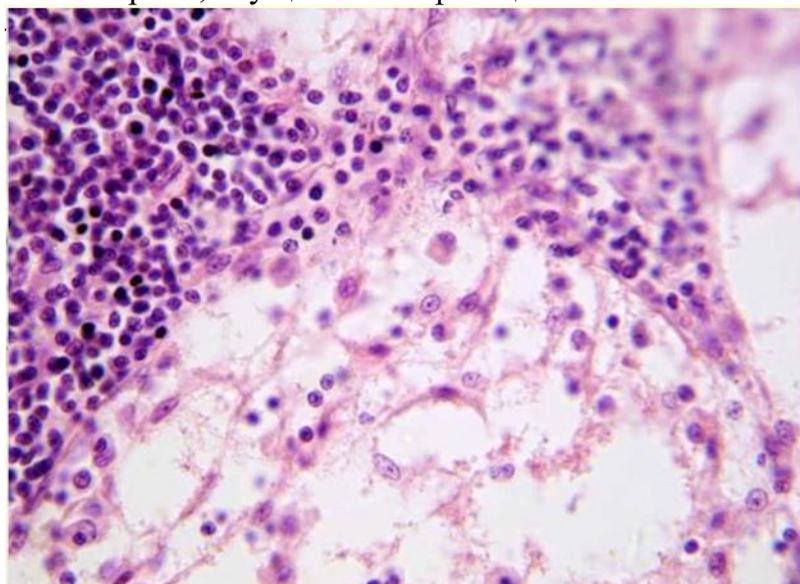
Буря жировая ткань встречается только у новорожденных детей (за грудиной, в области лопаток, на шее). В цитоплазме бурых жировых клеток содержится большое количество мелких липосом. Ядро расположено в центре клетки. В

цитоплазме также содержится большое количество митохондрий, содержащих цитохромы, которые и придают ей бурый цвет.



Окислительные процессы в бурых жировых клетках протекают в 20 раз интенсивнее, чем в белых. Основная функция бурой жировой ткани заключается в теплообразовании.

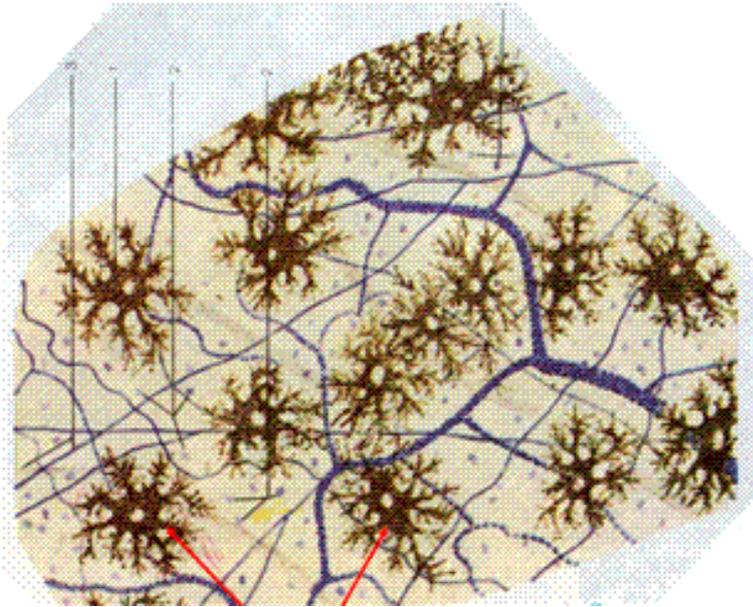
Ретикулярная ткань состоит из ретикулярных клеток и волокон. Эта ткань образует строму кроветворных органов и микроокружение для развивающихся в них клеток крови, осуществляет фагоцитоз антигенов.



Функции:

- опорно-механическая (являются несущим каркасом для созревающих клеток крови);
- трофическая (обеспечивают питание созревающих клеток крови);
- фагоцитоз погибших клеток, инородных частиц и антигенов;
- создают специфическое микроокружение, определяющее направление

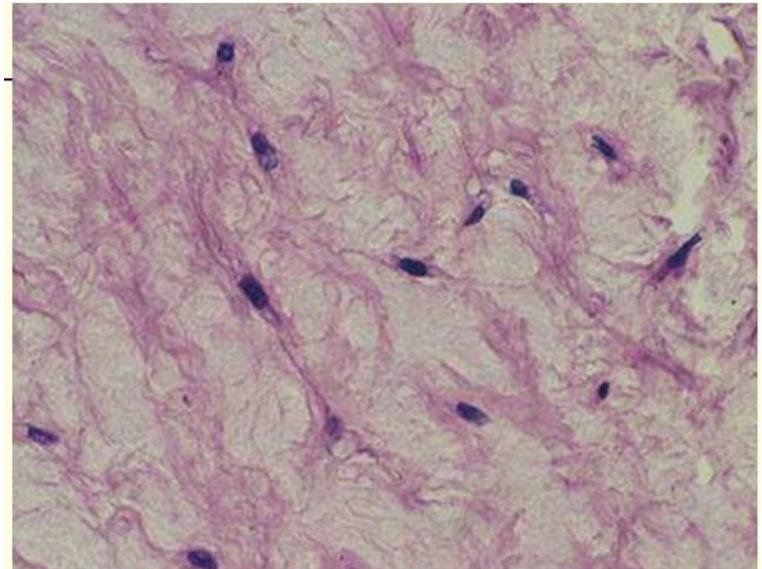
дифференцировки кроветворных клеток.



Пигментная соединительная ткань представляет собой участки ткани, в которых содержится скопление меланоцитов: область сосков, анального отверстия, сосудистая оболочка глаза и др.

Слизистая соединительная ткань встречается только в эмбриональном периоде в провизорных органах, и прежде всего – в составе пупочного канатика («вартонов студень»). Состоит из межклеточного вещества, в котором локализируются фибробластоподобные клетки, синтезирующие муцин.

Функция: механическая защита нижележащих тканей, препятствует пережатию кровеносных сосудов пуповины.



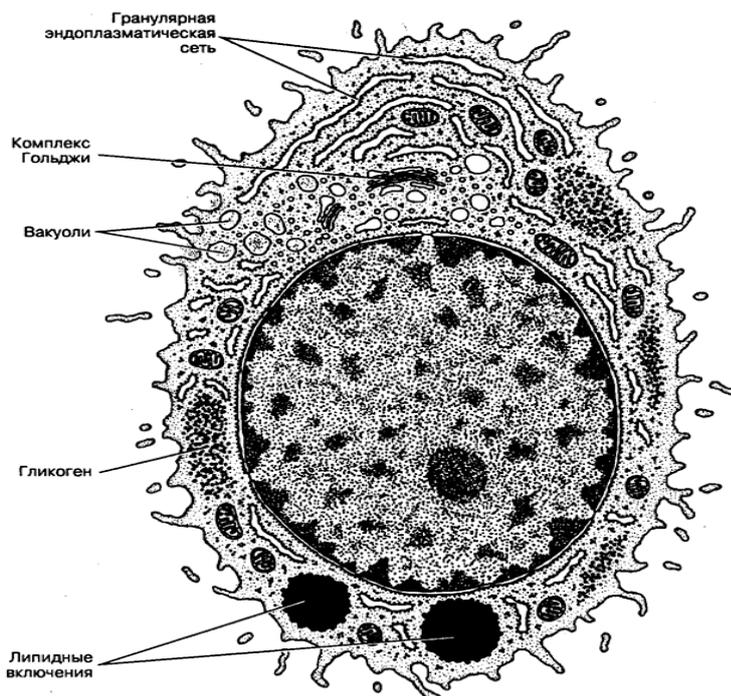
СКЕЛЕТНЫЕ СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

К скелетным соединительным тканям относят хрящевые и костные ткани, выполняющие опорную, защитную и механическую функции, а также принимающие участие в обмене минеральных веществ в организме.

Хрящевая ткань состоит из клеток – хондробластов и хондроцитов, а также из плотного межклеточного вещества. *Хондробласты* – молодые, уплощенные клетки с базофильной цитоплазмой, содержащей хорошо развитую гранулярную ЭПС и аппарат Гольджи; способны к пролиферации и синтезу межклеточного вещества хряща. Эти клетки располагаются одиночно по периферии хрящевой ткани. *Хондроциты* – основной вид клеток хрящевой ткани, округлой, овальной,

полигональной формы. Они расположены в *лакунах* в межклеточном веществе в одиночку или изогенными группами. Различают три типа хондроцитов в изогенных группах. Изогенная группа является структурно-функциональной единицей хрящевой ткани. Хондроциты по степени зрелости, по морфологии и функции подразделяются на клетки I, II и III типа. Расположение хондроцитов в изогенных группах в разных хрящевых тканях неодинаково.

Хондроциты I типа преобладают в молодом, развивающемся хряще. Они характеризуются высоким ядерно-цитоплазматическим отношением, развитием вакуолярных элементов пластинчатого комплекса, наличием митохондрий и свободных рибосом в цитоплазме. В этих клетках нередко наблюдаются картины деления, что позволяет рассматривать их как источник репродукции изогенных групп клеток.



Хондроцит. (электронограмма)

Хондроциты II типа отличаются снижением ядерно-цитоплазматического отношения, ослаблением синтеза ДНК, сохранением высокого уровня РНК, интенсивным развитием гранулярной эндоплазматической сети и всех компонентов аппарата Гольджи, которые обеспечивают образование и секрецию гликозаминогликанов и протеогликанов в межклеточное вещество.

Хондроциты III типа отличаются самым низким ядерно-цитоплазматическим отношением, сильным развитием и упорядоченным расположением гранулярной эндоплазматической сети. Эти клетки сохраняют способность к образованию и секреции белка, но в них снижается синтез гликозаминогликанов.

Расположение хондроцитов в изогенных группах в разных хрящевых тканях неодинаково.

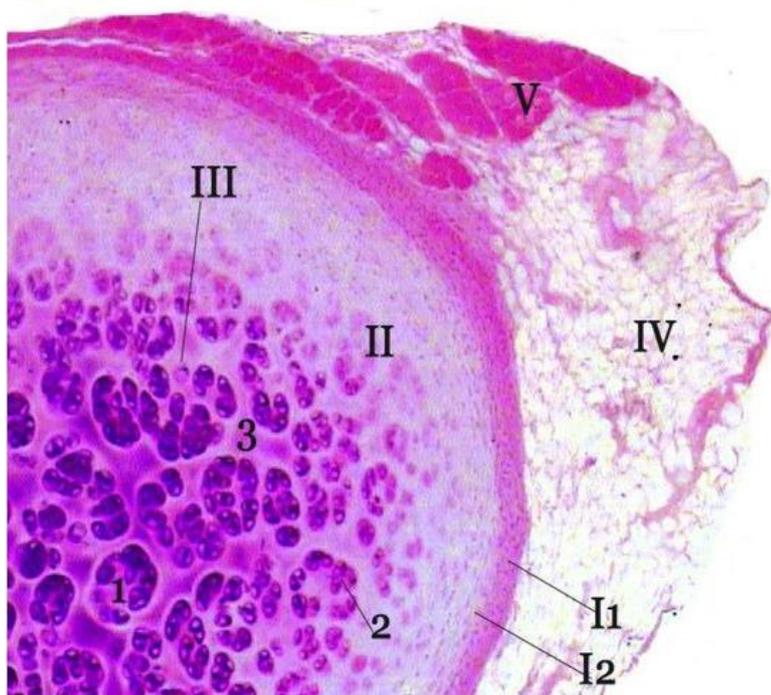
В составе межклеточного вещества 70-80% воды, 10-15% органических веществ (белки, липиды, гликозаминогликаны, протеогликаны), 4-7% неорганических веществ. Кроме того, в нем выделяют волокнистый компонент (коллагеновые или эластические волокна) и аморфное вещество. Собственно хрящевая ткань не имеет

кровеносных сосудов, питательные вещества диффундируют из окружающей её надхрящницы.

Хрящевую ткань по структурно - функциональным особенностям строения межклеточного вещества подразделяют на: гиалиновую, эластическую, волокнистую.

Гиалиновая хрящевая ткань характеризуется наличием в межклеточном веществе только коллагеновых волокон. При этом коэффициент преломления волокон и аморфного вещества одинаков, и поэтому на гистологических препаратах эти волокна не видны.

Хондроциты в изогенных группах располагаются в виде розеток. По физическим свойствам этот вид ткани характеризуется прозрачностью, плотностью и малой эластичностью. Гиалиновая хрящевая ткань составляет большую часть скелета развивающегося эмбриона, у взрослого встречается в местах соединения ребер с грудиной, в гортани (щитовидные и перстневидные хрящи), в воздухоносных путях, на суставных поверхностях костей. Кроме того, почти все кости организма проходят в процессе своего развития через стадию гиалинового хряща.

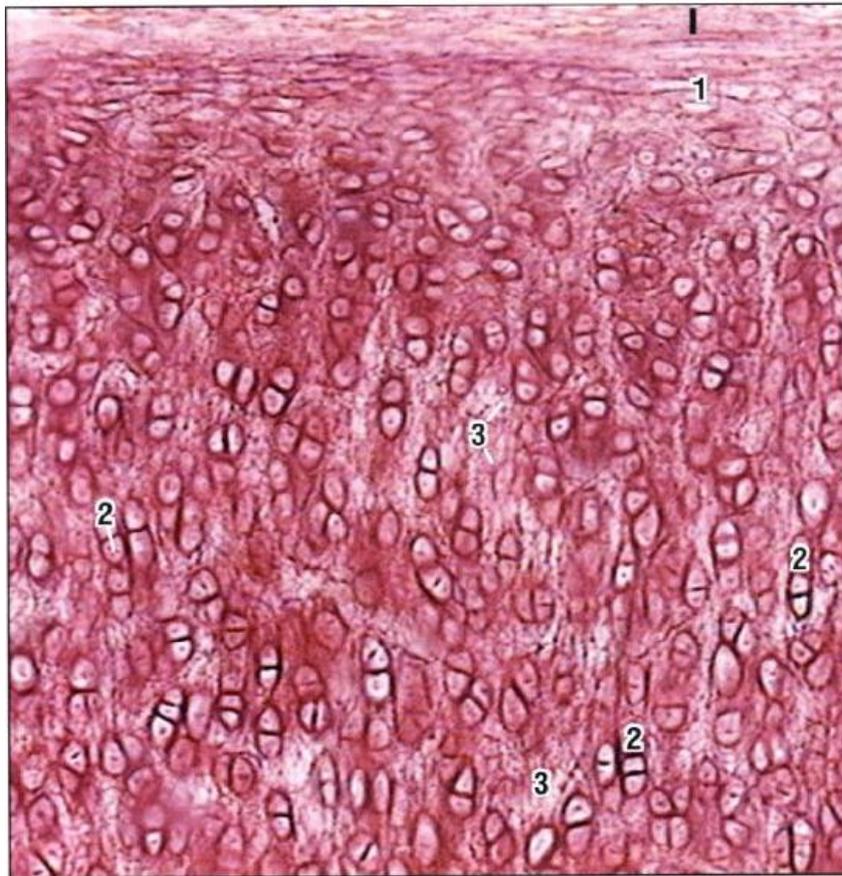


Окраска: гематоксилин – эозин.

- I Надхрящница
- 1 волокнистый слой
- 2 клеточный слой (камбиальный).
- II Зона молодого хряща – хондробласты.
- III Зона зрелого хряща: 1. клеточная территория
- 2. изогенные группы из хондроцитов
- 3. межклеточное вещество.
- IV. Белая жировая ткань.
- V. Скелетная мышечная ткань.

Гиалиновый хрящ. Окраска гематоксилином-эозином

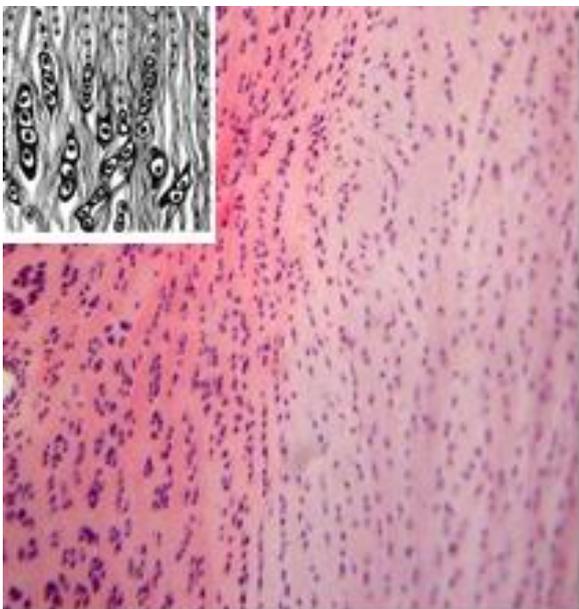
Эластическая хрящевая ткань характеризуется нахождением в межклеточном веществе как коллагеновых, так и эластических волокон. При этом коэффициент преломления эластических волокон отличается от коэффициента преломления аморфного вещества, и поэтому эластические волокна хорошо видны в гистологических препаратах. Кроме того, в ней меньше липидов, гликогена, и хондроитинсульфатов, чем в гиалиновом хряще. Хондроциты в изогенных группах располагаются в виде столбиков или колонок. По физическим свойствам эластическая хрящевая ткань эластична, мене плотна и менее прозрачная, чем гиалиновая хрящевая ткань. Хрящ содержит много воды; не обызвествляется В свежем состоянии имеет желтоватый свет. Она образует ушную раковину и хрящевую часть наружного слухового прохода, надгортанник, рожковидные и клиновидные хрящи гортани.



Эластический хрящ. Окраска орсеином

1-хондробласты;2- изогенные группы; 3- эластические волокна

Волокнистая хрящевая ткань характеризуется содержанием в межклеточном веществе мощных пучков из параллельно расположенных коллагеновых волокон. При этом хондроциты располагаются между пучками волокон в виде цепочек. По физическим свойствам ткань характеризуется высокой прочностью. Встречается в межпозвоночных дисках, в полуподвижных соединениях, в местах перехода волокнистой соединительной ткани в гиалиновый хрящ. В этих случаях четко прослеживается постепенный переход фиброцитов соединительной ткани в хондроциты хрящевой ткани.



Волокнистая хрящевая ткань
(окраска гематоксилином-эозином)

Хрящ – анатомический орган, который состоит из хрящевой ткани и надхрящницы. Надхрящница покрывает хрящевую ткань снаружи (за исключением суставных поверхностей) и состоит из волокнистой соединительной ткани. В надхрящнице выделяют два слоя: 1) наружный – фиброзный; 2) внутренний – клеточный, или камбиальный. Она выполняет следующие функции: 1) трофическую; 2) защитную; 3) обеспечивает регенерацию хрящевой ткани при ее повреждении.

В процессе развития хряща наблюдаются 2 вида роста хряща:

- ✓ интерстициальный рост – за счет размножения хондроцитов и выделения ими межклеточного вещества;
- ✓ оппозиционный рост – за счет деятельности хондробластов надхрящницы и наложения хрящевой ткани по периферии хряща.

Возрастные изменения в большой степени отмечаются в гиалиновой хрящевой ткани: 1) в пожилом и старческом возрасте в глубоких слоях гиалинового хряща идет отложение солей кальция (омеление хряща), 2) идет прорастание в хрящ сосудов, 3) замещение обезвещенной хрящевой ткани костной тканью – окостенение, оссификация.

Костные ткани - специализированный тип соединительной ткани с высокой минерализацией межклеточного вещества.

Функции костных тканей: 1) опорная; 2) механическая; 3) защитная; 4) депо кальция и фосфора.

Морфофункциональные свойства костной ткани меняются в зависимости от возраста, мышечной деятельности, условий питания, а также под влиянием деятельности желез внутренней секреции.

Межклеточное вещество состоит из основного вещества и коллагеновых (оссеиновых) волокон. Оно содержит 72% минеральных веществ (карбонаты, фосфаты, фториды кальция) и 28% органических веществ (белки, гликозаминогликаны, протеогликианы). Соли кальция образуют кристаллы гидроксиапатита, откладывающиеся как в аморфном веществе, так и в волокнах. Обеспечивая прочность костей, фосфорнокислые соли кальция одновременно являются депо кальция и фосфора в организме. Поэтому костная ткань принимает участие в минеральном обмене.

Соотношение органической и неорганической части межклеточного вещества зависит от возраста: у детей органической части несколько больше 30%, а неорганической части меньше 70%, поэтому у них кости менее прочные, но зато более гибкие (не ломкие); в пожилом возрасте, наоборот, доля неорганической части увеличивается, а органической части уменьшается, поэтому кости становятся более твердыми, но более ломкими.

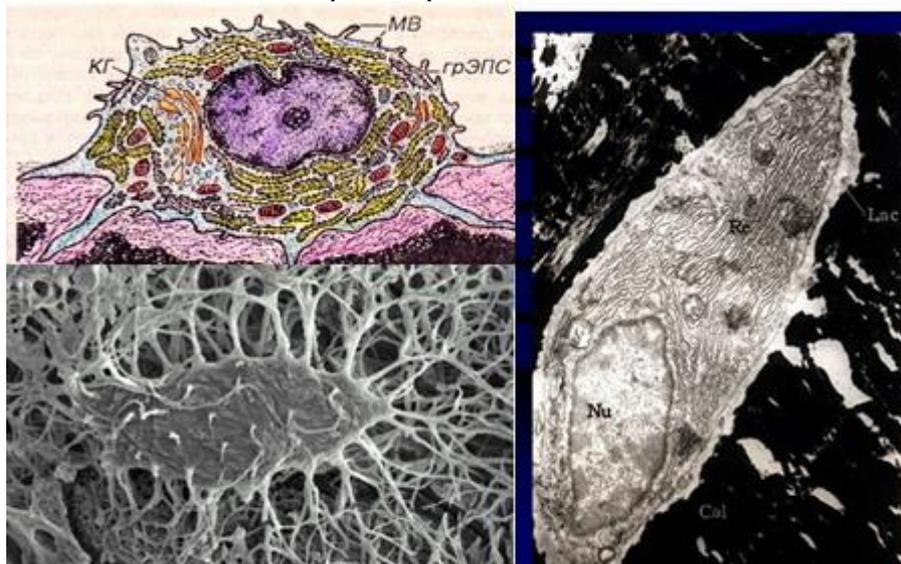
В отличие от хрящевых тканей в костной ткани кровеносных сосудов больше: имеются как в надкостнице, так и в глубоких слоях кости.

Костный дифферон. К клеткам костной ткани относятся остеогенные стволовые и полустволовые клетки, остеобласты, остециты и остеокласты.

Стволовые клетки - это резервные камбиальные клетки, располагаются в надкостнице.

Полустволовые клетки - клетки с высокой пролиферативной активностью, имеют развитый синтетический аппарат.

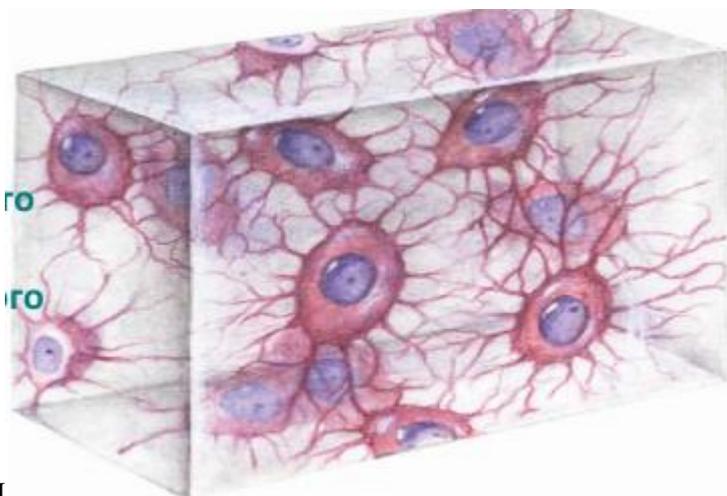
Остеобласты – молодые клетки, создающие костную ткань, встречаются в глубоких слоях надкостницы и местах регенерации костной ткани.



Остеобласт (схема; электроннограмма)

Имеют полигональную форму, могут встречаться слабоотростчатые клетки. Цитоплазма базофильна, под электронным микроскопом хорошо выражены гранулярный ЭПС, пластинчатый комплекс и митохондрии. Эти клетки обеспечивают минерализацию межклеточного вещества посредством выделения солей кальция. Постепенно выделяя межклеточное вещество, они как бы замуровываются и превращаются в остеоциты.

Остеоциты – основные клетки костной ткани, утратившие способность делиться и продуцировать компоненты межклеточного вещества. Это клетки отростчатой формы с крупным ядром. Диаметр клеток достигает до 50 мкм. Цитоплазма слабобазофильна. Органоиды развиты слабо (гранулярный ЭПС, ПК и митохондрии). Тела клеток расположены в лакунах, заполненных тканевой жидкостью, а отростки – в костных канальцах. Обмен между остеоцитами и кровью осуществляется через тканевую жидкость.



и

Остеоциты (схема)



Остеокласты (схема)

Остеокласты – гигантские многоядерные клетки, способные разрушать обызвествленный хрящ и кость. Эти клетки имеют овальную форму, но часть их, прилежащая к костной ткани, плоская. В плоской части выделяют две зоны: 1) центральная часть - гофрированная, 2) периферическая часть – тесно соприкасается с костной тканью. В цитоплазме клетки располагаются многочисленные лизосомы и вакуоли. Функциональная активность остеокласта проявляется следующим образом: в центральной зоне основания клетки из цитоплазмы выделяются угольная кислота (вызывает деминерализацию костной ткани и разрушает органический матрикс межклеточного вещества). Фрагменты коллагеновых волокон фагоцитируются остеокластами и разрушаются внутриклеточно. В сформированной костной ткани остеокласты отсутствуют, но содержатся в надкостнице и в местах разрушения и перестройки костной ткани.

Существует два типа костной ткани - ретикулофиброзная и пластинчатая. Они различаются по структурным и физическим свойствам, которые обусловлены строением межклеточного вещества.

Ретикулофиброзная (грубоволокнистая) костная ткань встречается у зародышей, у взрослого – в местах заросших швов черепа. Она состоит из беспорядочно расположенных грубых пучков коллагеновых волокон, костных клеток - остецитов, расположенных в лакунах.



Ретикулофиброзная костная ткань
(рисунок)

Пластинчатая костная ткань состоит из костных пластинок, образованных костными клетками и минерализованным аморфным веществом с коллагеновыми волокнами, ориентированными в определенных направлениях.

Кость – это орган, основным структурным компонентом которого является костная ткань. Кость как орган состоит из таких элементов, как: 1) костная ткань, 2) надкостница, 3) костный мозг (красный, желтый), 4) сосуды и нервы.

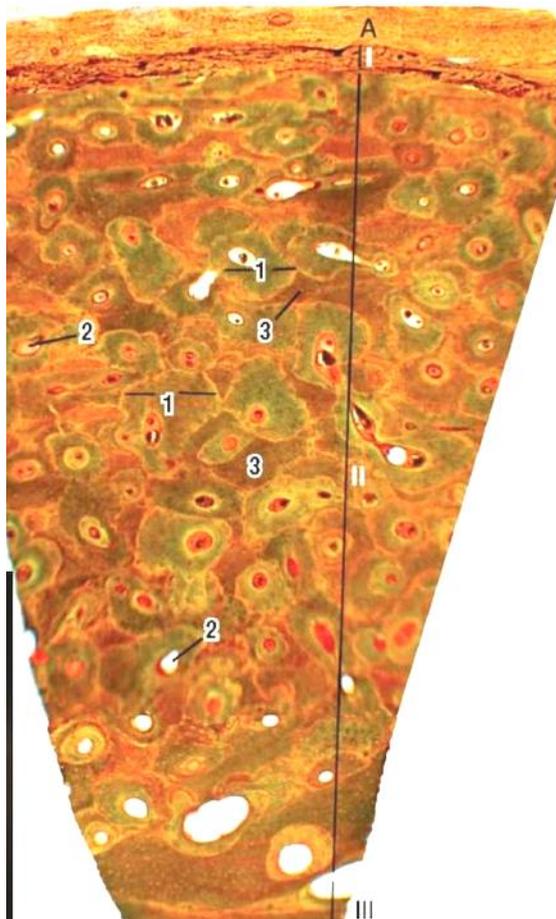
Надкостница (периост) окружает по периферии костную ткань (за исключением суставных поверхностей) и имеет строение, сходное с надхрящницей. В надкостнице выделяют наружный фиброзный и внутренний клеточный, или камбиальный, слой. В надкостнице локализуется выраженная сосудистая сеть, из которой мелкие сосуды через прободающие каналы проникают в костную ткань.

Костная ткань в сформированных костях представлена только пластинчатой формой, но в разных костях, на разных участках одной кости она имеет разное строение:

✓ в плоских костях и эпифизах трубчатых костей костные пластинки образуют перекладины (трабекулы), составляющие губчатое вещество кости;

✓ в диафизах трубчатых костей пластинки прилежат друг к другу и образуют компактное вещество.

На поперечном срезе диафиזה трубчатой кости различают следующие слои: 1) надкостницу, 2) наружный слой общих пластинок, 3) средний, образованный концентрически напластованными вокруг сосудов костными пластинками – остеонами, 4) внутренний слой общих пластинок, 5) внутреннюю фиброзную пластинку (эндост).

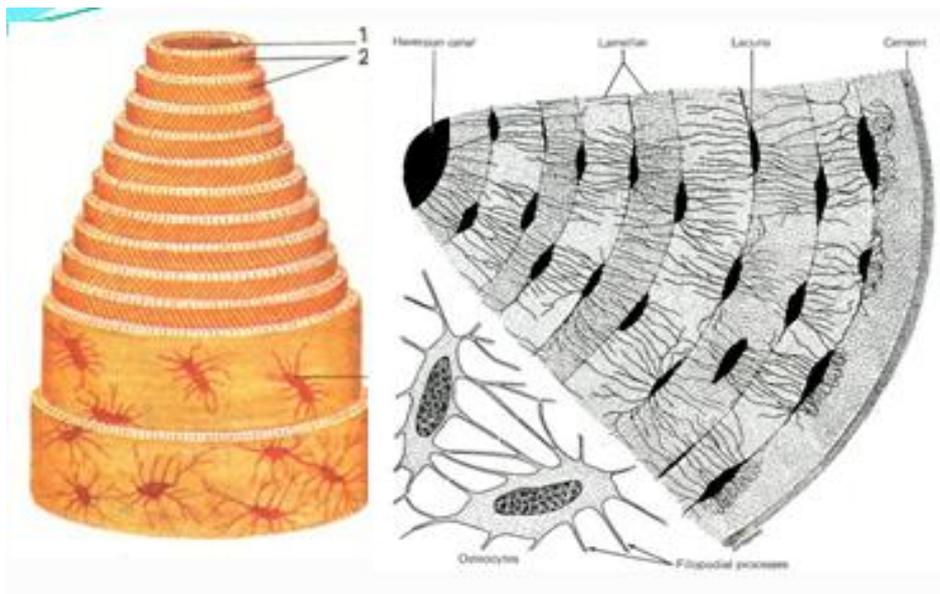


Наружные общие пластинки не образуют полных колец вокруг диафиזה, перекрываются на поверхности следующими слоями пластинок. В них залегают прободающие (Фолькмановы) каналы, в которых в кость из надкостницы входят сосуды.

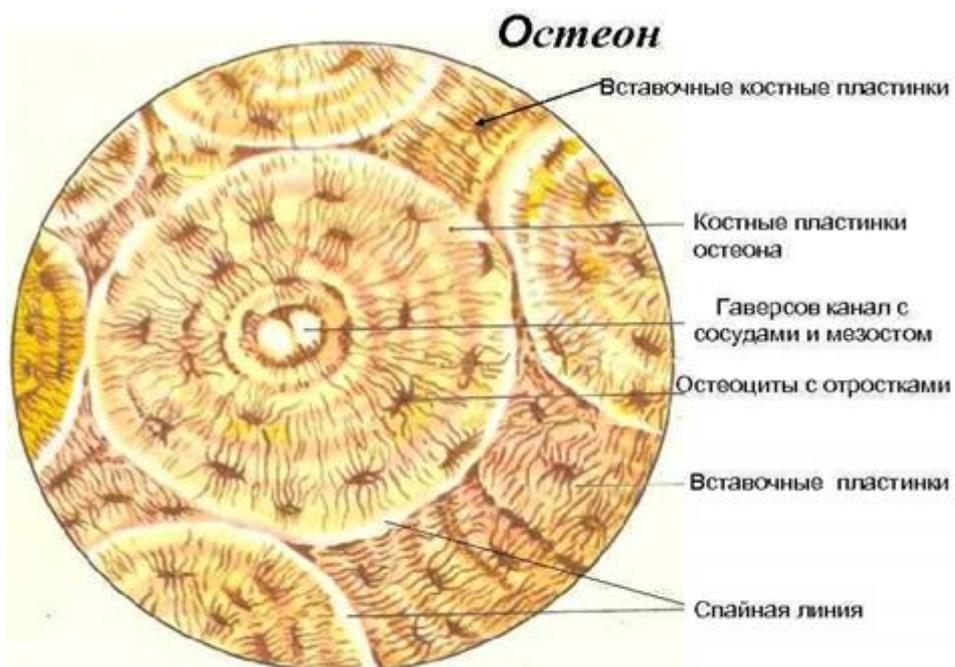
Слой остеонов состоит из двух компонентов – остеонов и вставочных пластинок между ними.

Остеоны (гаверсовы системы) являются структурными единицами компактного вещества трубчатой кости. Они представляют собой цилиндрические образования, состоящие из костных пластинок, как бы вставленных друг в друга. В центральном канале проходят кровеносные сосуды. Они располагаются продольно по трубчатой кости соответственно силовым и гравитационным линиям и обеспечивают выполнение опорной функции.

Пластинчатая костная ткань. Компактное вещество диафиזה трубчатой кости. Микропрепарат, окраска по Шморлю.



Остеон (схема)



На протяжении постнатального онтогенеза постоянно происходит перестройка костной ткани – одни остеоны разрушаются (резорбируются), другие образуются, и поэтому всегда между остеонами находятся как остатки предшествующих остеонов вставочные пластинки.

Внутренний слой общих пластинок имеет строение, аналогичное наружному, но менее выражен, а в области перехода диафиза в эпифизы общие пластинки продолжают в трабекулы.

Эндост – тонкая соединительнотканная оболочка, покрывающая кость со стороны костномозговой полости.

Развитие костной ткани осуществляется как в эмбриогенезе (прямой и непрямой остеогистогенезы), так и в постэмбриональный период (при регенерации и эктопическом остеогистогенезе). При прямом остеогистогенезе развитие кости идет непосредственно из мезенхимы, а при непрямом – из мезенхимы через стадию хряща.

В постэмбриональном периоде рост кости в длину осуществляется за счет метаэпифизарной пластинки – хрящевой ткани, располагающейся между диафизом и эпифизом кости. Примерно к 20 годам метаэпифизарные пластинки редуцируются, происходит синостозирование эпифизов и диафиза, после чего рост костей в длину прекращается. В процессе развития костей за счет деятельности остеобластов надкостницы происходит рост костей в толщину. Регенерация костей после их повреждения и переломов осуществляется за счет деятельности остеобластов надкостницы.

МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ

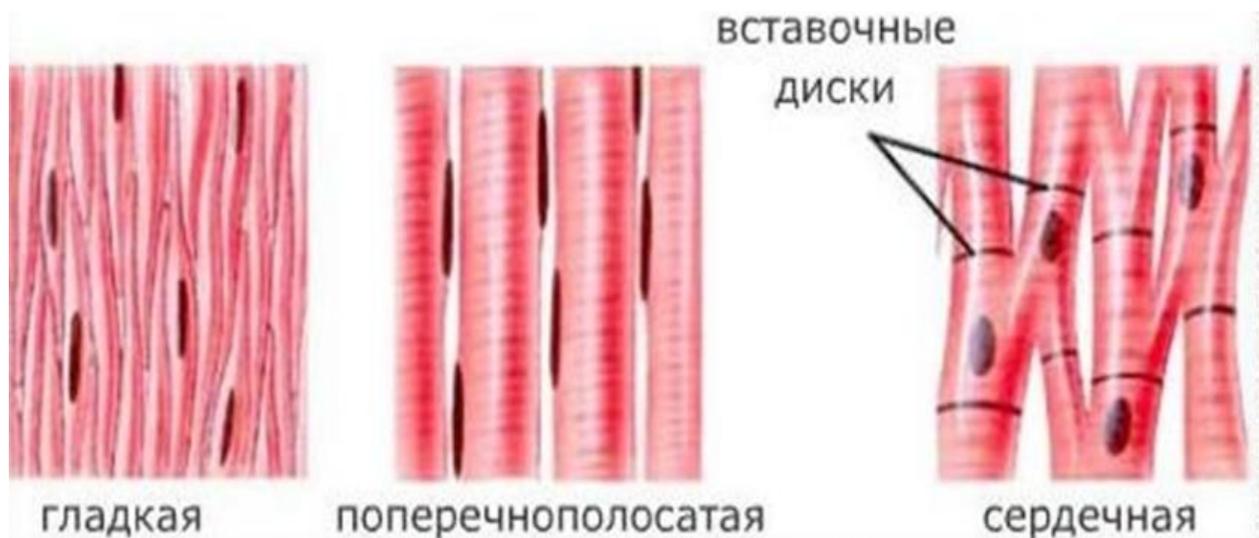
Мышечные ткани - группа тканей организма различного происхождения, объединяемых по признаку сократимости. Они обеспечивают перемещения в пространстве всего организма в целом или его частей (пример – скелетная мускулатура) и движение органов внутри организма (пример – сердце, язык, кишечник).

Общая характеристика и классификация

Основные морфологические признаки элементов мышечных тканей — удлинённая форма, наличие продольно расположенных миофибрилл и миофиламентов — специальных органелл, обеспечивающих сократимость, расположение митохондрий рядом с сократительными элементами, наличие включений гликогена, липидов и миоглобина.

В основу классификации мышечных тканей положены два принципа — морфофункциональный и гистогенетический. В соответствии с морфофункциональным принципом, в зависимости от структуры органелл сокращения, мышечные ткани подразделяют на две подгруппы:

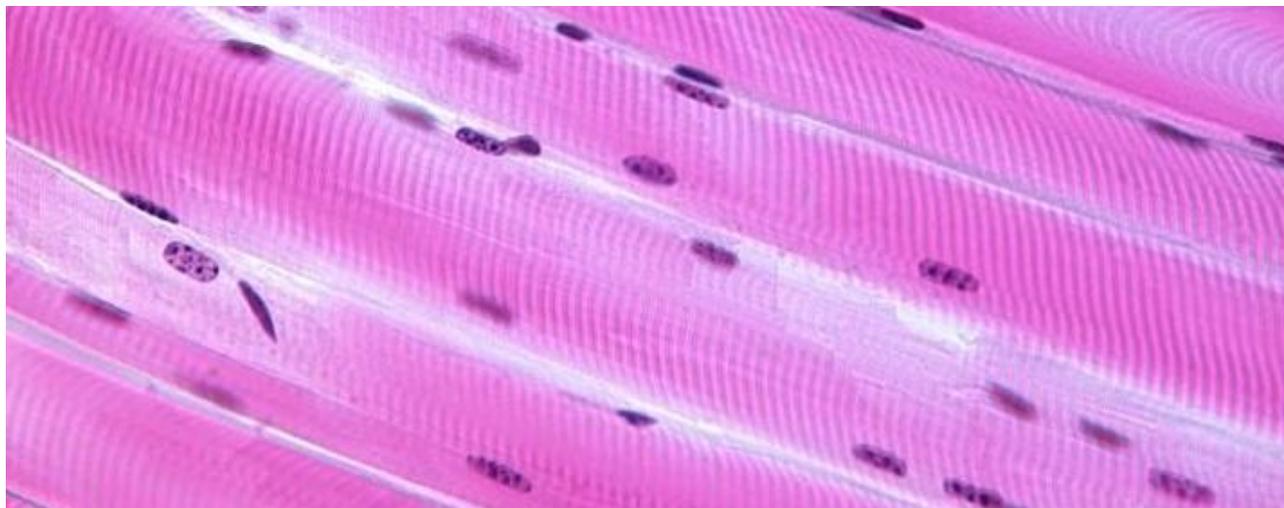
поперечнополосатая (исчерченная): **скелетная и сердечная**,
и гладкая (неисчерченная).



По гистогенетической классификации мышечные ткани подразделяются на пять типов: мезенхимные, эпидермальные, нейральные, целомические и соматические.

Поперечнополосатая мышечная ткань.

Локализация: мышцы туловища, головы, конечностей; мышцы органов переднего и заднего отделов пищеварительной трубки.



Гистогенез. Скелетные мышцы образуются из мезодермы (миотомы). Мезодермальные клетки втягивают свои длинные цитоплазматические отростки и принимают укороченную овоидную форму, т.е. становятся миобластами. Миобласты сливаются с образованием многоядерных мышечных трубочек (миотуб), представляющих собой симпласт. Мышечные трубочки удлиняются, объединяясь с другими миобластами, в то время как в их цитоплазме накапливаются миофиламенты. Постепенно накопленные миофиламенты организуются в миофибриллы и вытесняют ядра и другие цитоплазматические компоненты на периферию. Структурно-функциональной единицей поперечнополосатой мышечной ткани является мышечное волокно, состоящее из:

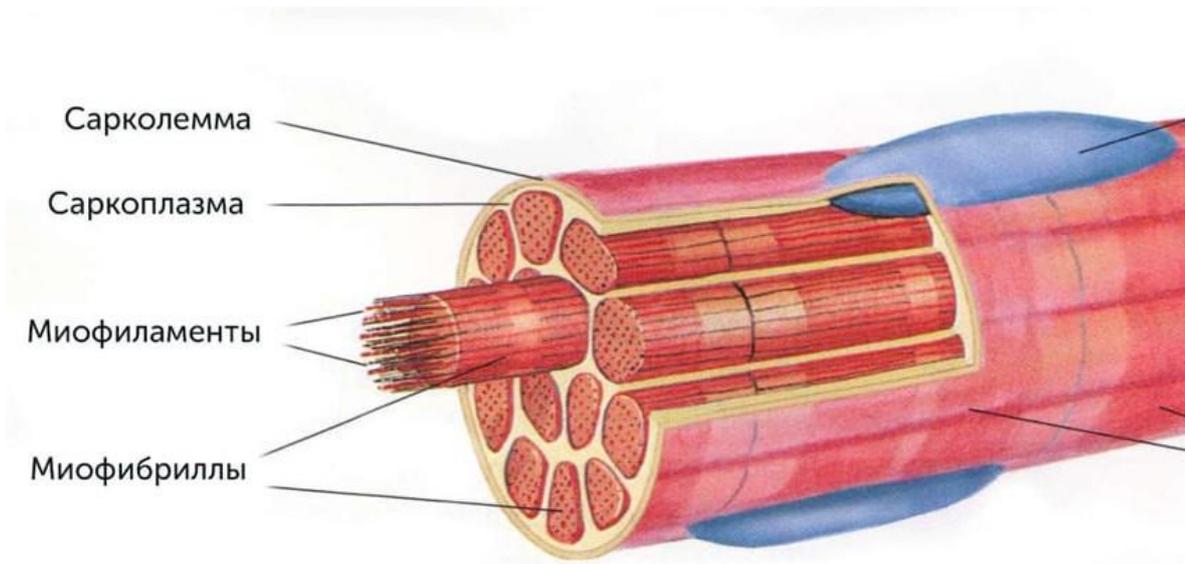
- 1) базальной пластинки,
- 2) миосимпласта,
- 3) миосателлитоцитов.

Базальная пластинка образована коллагеновыми и ретикулярными волокнами. Она относится к опорному аппарату и выполняет вспомогательную функцию передачи сил сокращения на соединительнотканьные элементы мышцы.

Миосимпласт образуется за счет слияния миобластов.

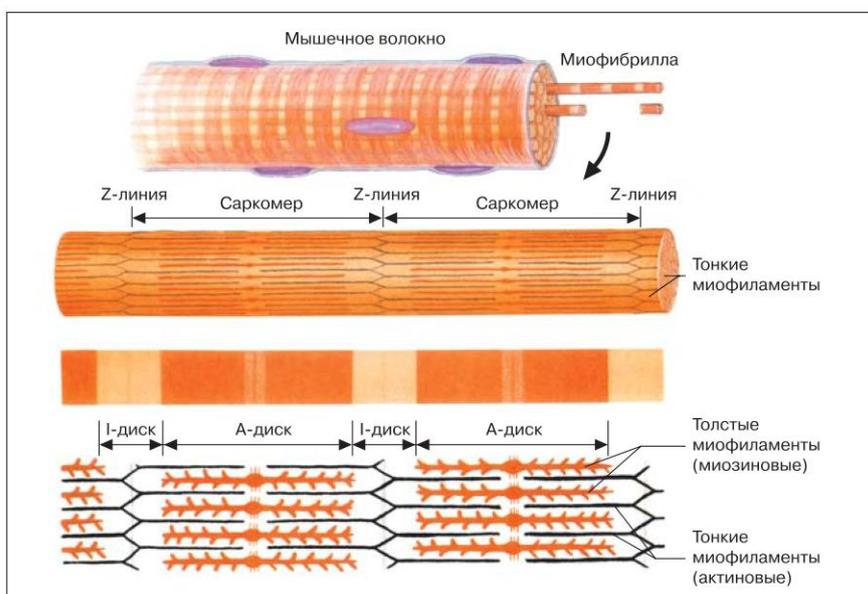
Длина волокон колеблется от 1 до 40 мм, толщина достигает 0,3 мм.

Миосимпласт представляет собой вытянутый тяж цитоплазмы (саркоплазмы), состоящий из большого числа ядер, плазмолеммы, включений (гликоген, миоглобин), общих и специальных органелл. Каждое волокно одето цитоплазматической мембраной (сарколеммой). В миосимпласте содержится до 10 тыс. ядер, которые располагаются на периферии под плазмолеммой. Отличительной особенностью миосимпласта является наличие в нем: 1) миофибрилл, 2) саркоплазматического ретикулула, 3) канальцев Т – системы.



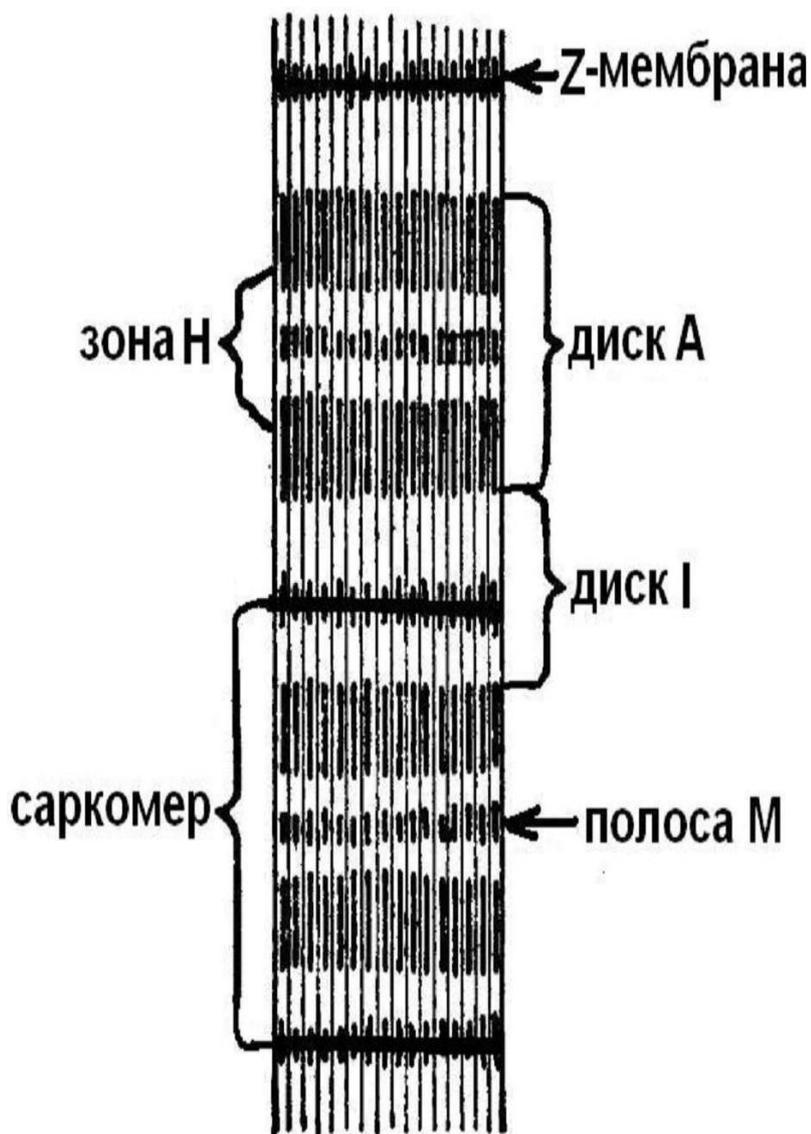
Сокращение мышечных тканей осуществляется за счет наличия органоидов специального значения - миофибрилл. Они представляют собой тонкие нити, идущие по длине волокна.

Число их в разных мышечных волокнах неодинаково. Наблюдаются возрастные колебания их числа. Так количество миофибрилл в волокнах трехлетнего ребенка в 2 раза больше, чем у годовалого, к 15 годам количество их увеличивается в 20 раз.



Поперечная исчерченность скелетного мышечного волокна определяется регулярным чередованием в миофибриллах различно преломляющих поляризованный свет участков (дисков) - светлых, **изотропных - I дисков** и темных, **анизотропных - A-дисков**

Посередине **I-диска** поперечно актиновым миофиламентам проходит темная полоска – **телофрагма, или Z-линия.**



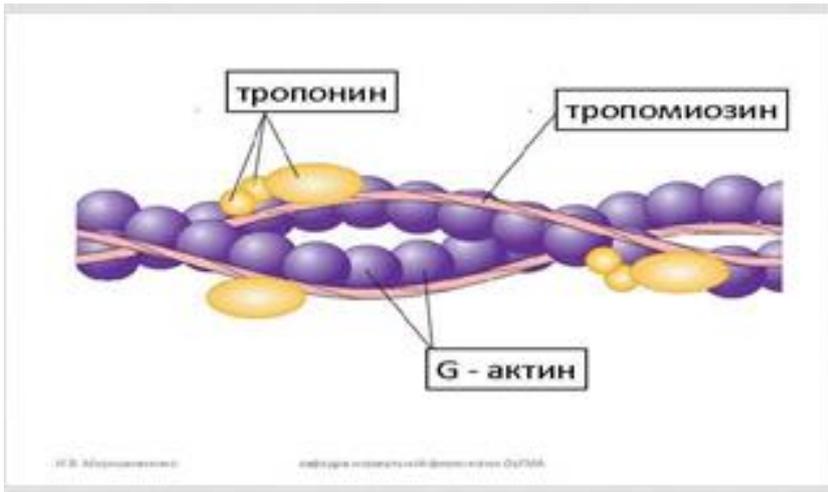
Посередине **А-диска** проходит менее выраженная М-линия, или **мезофрагма**. Актиновые миофиламенты посередине **И-диска** скрепляются белками, составляющими **З-линию**, свободными концами частично входят в **А-диск** между толстыми миофиламентами. При этом вокруг 1 миозинового филамента располагаются 6 актиновых. При частичном сокращении миофибриллы актиновые миофиламенты как бы втягиваются в **А-диск**. Структурной единицей миофибриллы является саркомер - участок расположенный между двумя соседними **З-линиями**. **З-линия** построена в виде сети из белковых фибриллярных молекул, среди которых существенную роль играет альфа-актинин. С этой сетью связаны концы тонких, актиновых, филаментов. От

соседних **З-линий** актиновые филаменты направляются к центру саркомера, но не доходят до его середины. Филаменты актина объединены с **З-линией** и нитями миозина фибриллярными нерастяжимыми молекулами небулина. Посередине темного диска саркомера располагается сеть, построенная из миомезина. Она образует в сечении **М-линию**, или **мезофрагму**. В узлах этой **М-линии** закреплены концы толстых, миозиновых филаментов. Другие их концы направляются в сторону **З-линий** и располагаются между филаментами актина, но до самих **З-линий** тоже не доходят. Вместе с тем эти концы фиксированы по отношению к **З-линиям** растяжимыми гигантскими белковыми молекулами титина.

Формула саркомера $\frac{1}{2}$ **И-диска** + **А-диска** + $\frac{1}{2}$ **И-диска**. Часть саркомера, занятая **М-линией** (мезофрагмой) и прилежащими к ней зонами, где располагаются только миозиновые нити, называется **Н-зоной**.

Каждая миофибрилла состоит из более тонких протофибрилл - актиновых и миозиновых.

В структуре миофибрилл имеются сократительные белки: **актин**, **миозин**, **тропонин**, **тропомиозин**, за счет которых при наличии ионов Ca^{2+} происходит укорочение мышечного волокна. Между миофибриллами располагается большое число митохондрий.

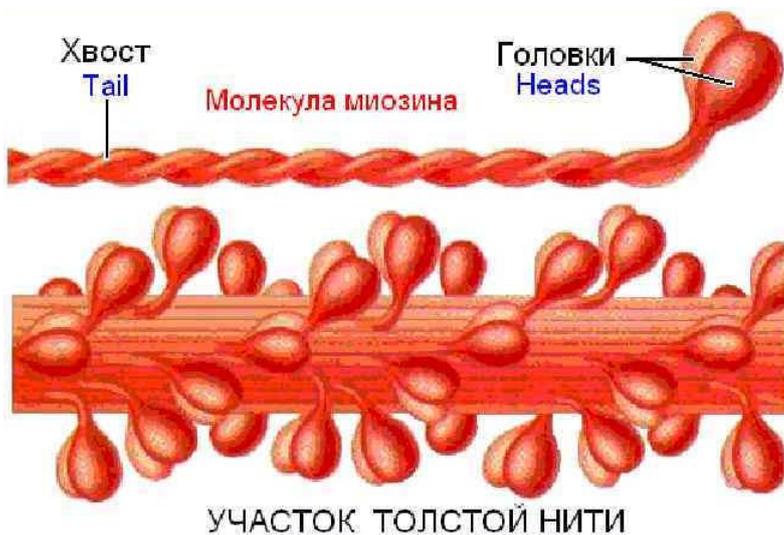


Тонкие миофиламенты изотропных дисков образованы глобулярным белком **актином** (глобулы которого образуют двойную спираль), и, помимо него, содержат также ещё два белка - тропонин и тропомиозин, (регуляторные белки), влияющие на взаимодействие актина с толстыми миофиламентами.

Толстые (миозиновые) миофиламенты анизотропных дисков образованы белком **миозином**, молекула которого состоит из нескольких пептидных цепей и включает длинную палочковидную часть (стержень) и двойную "головку". Стержни плотно упакованы в толстом филаменте, а головки выступают наружу и участвуют во взаимодействии с тонкими филаментами. Кроме того, молекулы миозина несколько сдвинуты относительно друг друга, так, что их головки располагаются вдоль толстого филамента с правильными интервалами.

Головка и примыкающая к ней часть хвоста, образует тяжелый меромиозин. Остальной отрезок хвоста - легкий меромиозин.

Молекула миозина сгибается в 2-х местах: в месте соединения легкого и тяжелого компонента и в области прикрепления головки

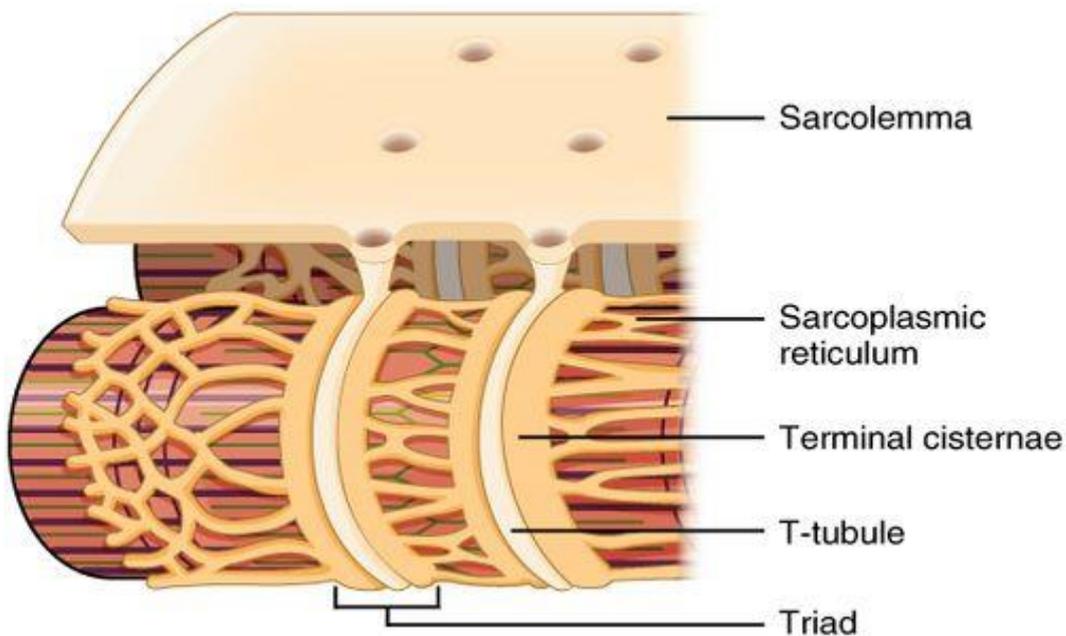
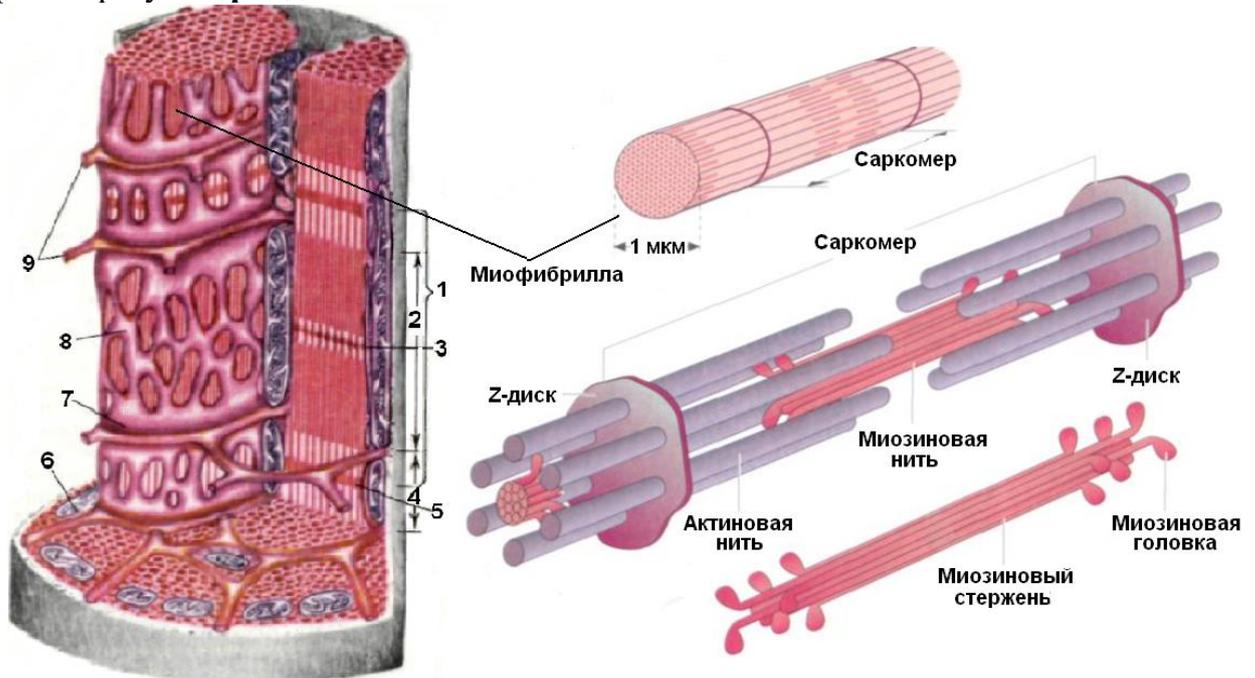


В мышечном волокне связь между возбуждением и сокращением выполняют две специализированные мембранные системы – саркоплазматический ретикулум и поперечные Т-трубочки.

На уровне телофрагм локализуются впячивания цитолеммы – поперечные трубочки, или **Т-трубочки**, которые проникая вглубь, разветвляются и охватывают каждую миофибриллу в пределах 1 пучка строго на одном уровне. По ним к миофибриллам свободно проходят волны деполяризации.

Миофибриллы окружены петлями агранулярной эндоплазматической сети (саркоплазматический ретикулум - СПР), в которой аккумулируются ионы кальция.

К каждому саркомеру подходят и окружают его две Т- трубочки. Канальцы саркоплазматического ретикулума достигают Т-трубочек, образуя конечные (терминальные) цистерны, соединенные полыми анастомозирующими канальцами – L-канальцами. При этом терминальные цистерны охватывают саркомер в области I-диска, а L-канальцы – в области А-дисков. Канальцы Т-системы и терминальные цистерны образуют триады.



Процесс сокращения – это укорочение миофибрилл в пределах саркомера. Потенциал действия распространяется по сарколемме и Т-трубочкам. Ионы кальция освобождаются из саркоплазматической сети, поступают к миофибриллам,

взаимодействуют с регуляторным белком тропонином, освобождая активные центры белка актина. Под влиянием ионов кальция стимулируется также АТФазная активность миозина, что приводит к расщеплению АТФ с образованием АДФ и энергии. Благодаря выделившейся энергии устанавливаются мостики между актином

и миозином (а конкретнее, образуются мостики между головками белка миозина и определенными точками на актиновом филаменте), и за счет укорочения этих мостиков происходит подтягивание актиновых филаментов между миозиновыми. Затем эти связи распадаются (опять же с использованием энергии) и головки миозина образуют новые контакты с другими точками на актиновом филаменте, но расположенными дистальнее предыдущих. Так происходит постепенное втягивание актиновых филаментов между миозиновыми и укорочение саркомера.

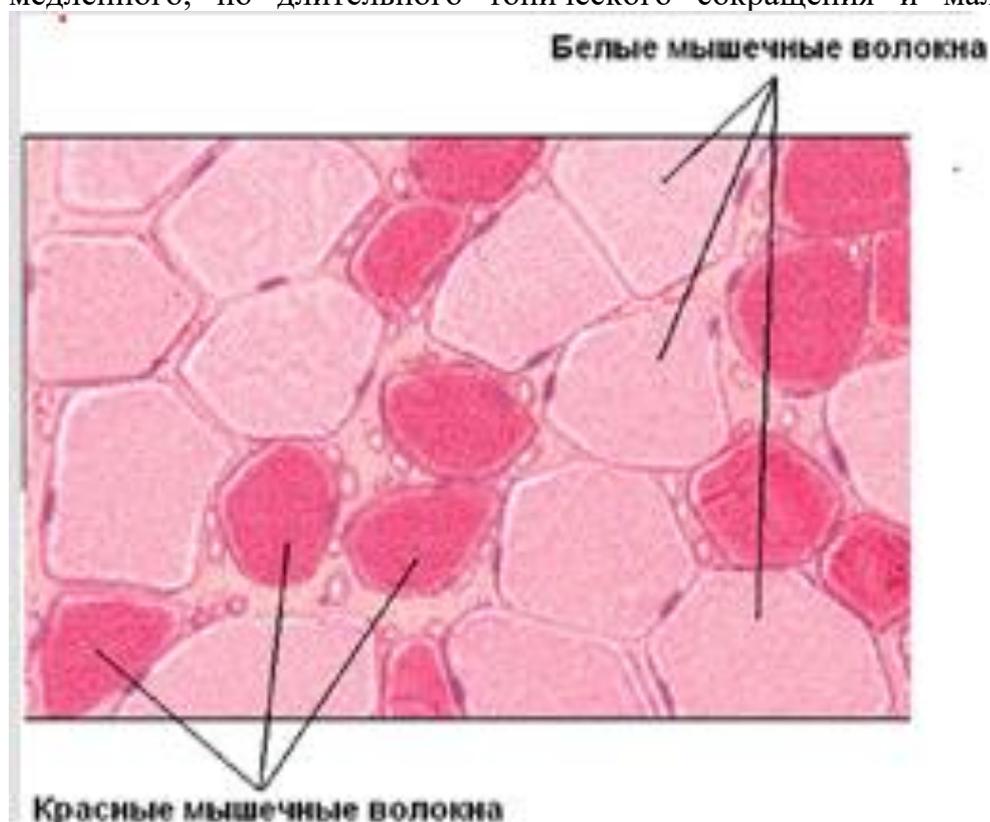
Миосателлитоциты являются ростковыми элементами мышечных волокон

Разные мышцы функционируют в неодинаковых биомеханических условиях. Поэтому и мышечные волокна в составе разных мышц обладают разной силой, скоростью и длительностью сокращения, а также утомляемостью. Ферменты в них обладают разной активностью и представлены в различных изомерных формах. Заметно различие в них содержания дыхательных ферментов — гликолитических и окислительных.

По функциональным особенностям мышечные волокна подразделяют на быстрые, медленные, промежуточные.

По соотношению миофибрилл, митохондрий и миоглобина различают красные мышечные волокна (I тип), белые мышечные волокна (II тип) и переходные формы.

Волокна I типа (красные) содержат АТФазу миозина медленного типа, большое содержание миоглобина и гликогена. Эти волокна обладают способностью медленного, но длительного тонического сокращения и малой утомляемостью.

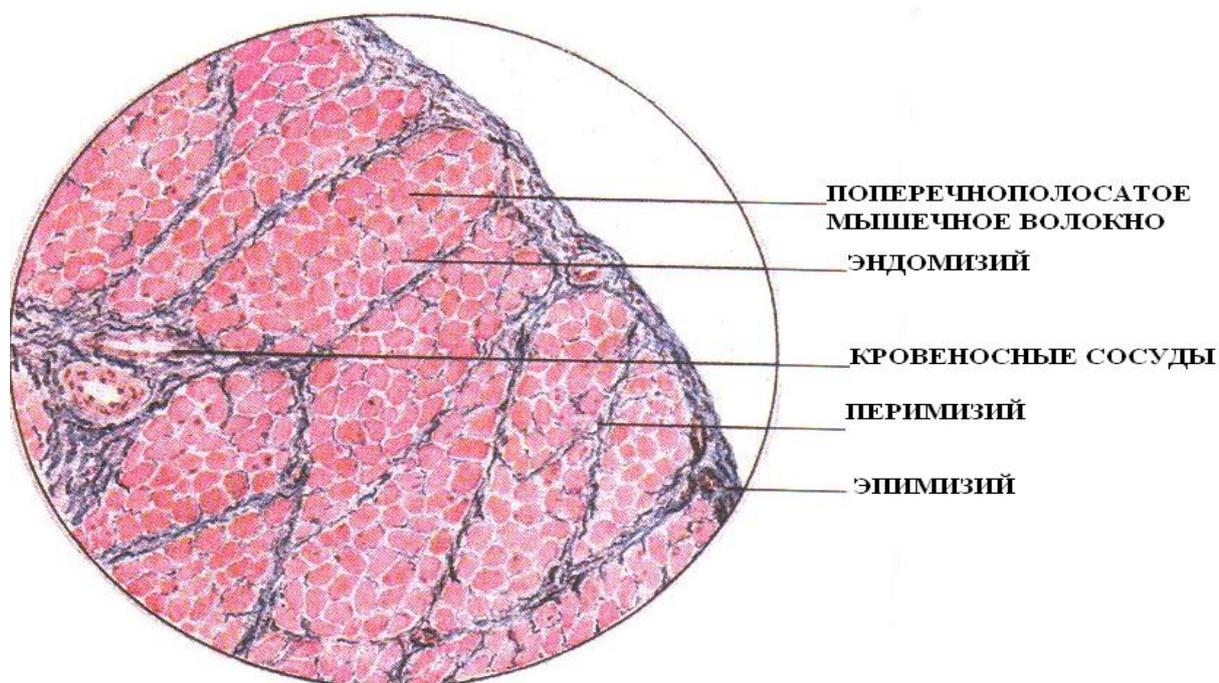


Волокна II типа содержат АТФазу миозина быстрого типа, включений гликогена больше, миоглобина – меньше. Они обладают способностью быстрого, сильного, но непродолжительного сокращения. Между двумя крайними типами мышечных волокон находятся промежуточные, характеризующиеся различными сочетаниями названных включений и разной активностью ферментов. Любая мышца содержит все типы мышечных волокон в различном количественном соотношении:

1) в мышцах, обеспечивающих поддержание позы, преобладают красные волокна,

2) в мышцах, обеспечивающих движение пальцев и кистей, - белые и промежуточные.

Мышца как орган состоит из мышечных волокон, волокнистой соединительной ткани, сосудов, нервов. Мышца – это анатомическое образование, основным и функционально ведущим структурным компонентом, которого является мышечная ткань.



Волокнистая соединительная ткань образует прослойки в мышце: эндомизий, перимизий, эпимизий, а также сухожилия. Эндомизий окружает каждое мышечное волокно, состоит из рыхлой волокнистой соединительной ткани и содержит сосуды. Перимизий окружает несколько мышечных волокон, собранных в пучки. Эпимизий, или фасция, окружает всю мышцу, способствует функционированию мышцы как органа.

СЕРДЕЧНАЯ МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ

Сердечная мышечная ткань образована кардиомиоцитами. Существует несколько видов кардиомиоцитов:

- сократительные,
- проводящие,
- переходные (промежуточные),
- секреторные.

Сократительные кардиомиоциты представляют собой почти прямоугольную клетку 120 -150 мкм в длину покрытую снаружи базальной пластинкой. Ядро (одно или два) расположено в центре клетки. В саркоплазме кардиомиоцита по периферии от ядра располагаются миофибриллы, а между ними и около ядра локализуются в большом количестве митохондрии. Саркоплазматический ретикулум представлен расширенными анастомозирующими канальцами.



Терминальные цистерны и триады отсутствуют. Т-трубочки короткие. Концы клеток соединяются друг с другом, составляя функциональные волокна, между которыми имеются многочисленные анастомозы. В области контакта находятся вставочные диски, содержащие простые контакты, десмосомы и нексусы. Благодаря такому строению из отдельных кардиомиоцитов формируется сеть (функциональный синцитий).

Механизм сокращения кардиомиоцитов такой же, как у миосимпласта. Рабочие (сократительные) кардиомиоциты образуют свои цепочки. Укорачиваясь, они обеспечивают силу сокращения всей сердечной мышцы. Рабочие кардиомиоциты способны передавать управляющие сигналы друг другу.

Атипичные кардиомиоциты образуют проводящую систему сердца, которая включает в себя следующие структурные компоненты:

- 1) синусно-предсердный узел,
- 2) предсердно-желудочковый узел,
- 3) пучок Гиса – ствол, правую и левую ножки,
- 4) волокна Пуркинье.

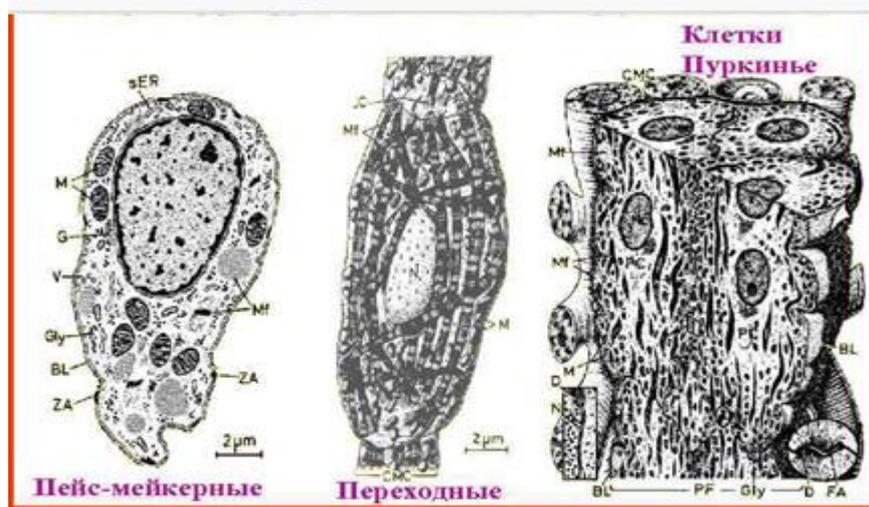
Атипичные кардиомиоциты обеспечивают генерирование биопотенциалов, их проведение и передачу на сократительные кардиомиоциты.

По своей морфологии атипичные кардиомиоциты отличаются от типичных рядом особенностей:

- они крупнее (длина 100 мкм, толщина 50 мкм)
- в цитоплазме содержится мало миофибрилл, которые расположены неупорядоченно, и поэтому атипичные кардиомиоциты не имеют поперечной исчерченности
- плазмолемма не образует атипичные кардиомиоциты Т-трубочки
- во вставочных дисках между этими клетками отсутствуют десмосомы и нексусы

Атипичные кардиомиоциты различных отделов проводящей системы сердца подразделяются на 3 разновидности:

Проводящие (атиичные) кардиомиоциты



- 1) Р-клетки (пейсмейкеры) – водители ритма (I тип)- самостоятельно генерируют биопотенциалы,
- 2) переходные клетки (II)- проводят биопотенциалы на III тип,
- 3) клетки пучка Гиса и волокон Пуркинью (III) – передают биопотенциалы на сократительные кардиомиоциты.

Секреторные кардиомиоциты вырабатывают натрийуретический гормон.

Регенерация мышечных тканей:

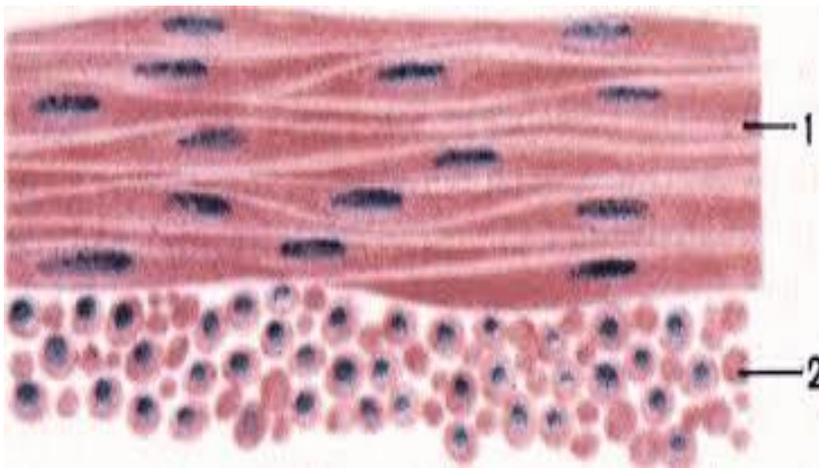
- а) поперечно-полосатая мускулатура имеет камбиальные клетки – миосателлиты;
- б) гладкая – компенсаторная гипертрофия гладкомышечных клеток, некоторые миоциты делятся, миофибробласты превращаются в миоциты;
- в) сердечная мышечная ткань не восстанавливается, т.к. дефинитивные кардиомиоциты утратили способность к митотическому делению.

Стволовых клеток или клеток-предшественников в сердечной мышечной ткани не обнаружено, поэтому погибающие кардиомиоциты (в частности, при инфаркте миокарда) не восстанавливаются, а замещаются элементами соединительной ткани.

ГЛАДКАЯ МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ

Локализуется в стенках полых мышечных органов и в стенках кровеносных и лимфатических сосудов. Структурно - функциональной единицей является миоцит: клетка веретеновидной формы (встречается и отростчатая форма), покрытая базальной пластинкой.

В центре располагается вытянутое ядро, по полюсам которого локализуются общие органеллы. Когда миоцит сокращается, его ядро изгибается и даже закручивается.



Гладкая мышечная ткань. Окраска гематоксилином – эозином.

1-продольный разрез;

2- поперечный разрез.

Органеллы общего значения, среди которых много митохондрий, сосредоточены в цитоплазме около полюсов ядра. Аппарат Гольджи и гранулярная эндоплазматическая сеть развиты слабо, что свидетельствует о малой активности синтетических функций. Рибосомы в большинстве своем расположены свободно. Периферическая часть клетки занята миофиламентами.

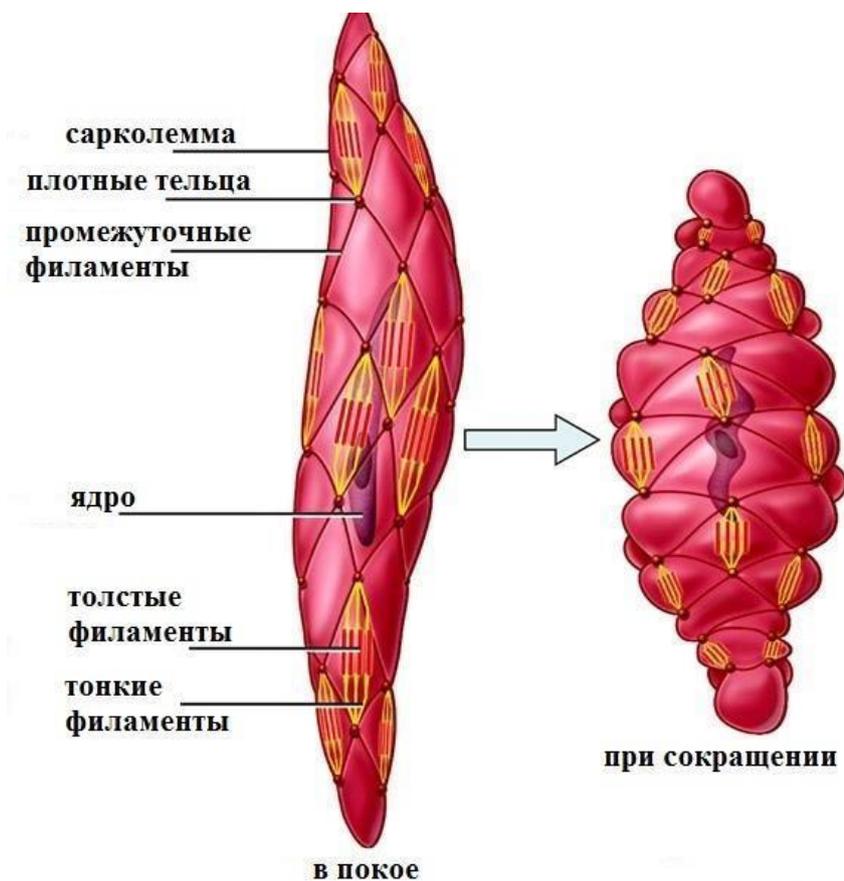
Актиновые миофиламенты образуют в цитоплазме трехмерную сеть, расположенную под углом или продольно по отношению к длинной оси клетки. Миозиновые филаменты находятся в деполимеризованном состоянии. Мономеры миозина располагаются рядом с филаментами актина.

Актиновые и миозиновые филаменты прикрепляются к многочисленным плотным тельцам, расположенным в цитоплазме и на внутренней поверхности плазмолеммы.

Плотные тельца - овальные структуры, лежащие вдоль длинной оси миоцита свободно в его саркоплазме или связанные с внутренней поверхностью сарколеммы.

Ионы кальция поступают в клетку из впячиваний образованных цитолеммой - пиноцитозных пузырьков (элементы СПР) и кавеол (аналоги Т-трубочек). Механизм сокращения в миоцитах следующий. Биопотенциалы поступают от эфферентных нервных окончаний непосредственно на миоциты и передаются через кавеолы на элементы СПР, обуславливая выход ионов кальция в саркоплазму. В результате развиваются механизмы взаимодействия между актиновыми и миозиновыми филаментами, происходит их скольжение и перемещение плотных телец в цитоплазме, чем и достигается его укорочение.

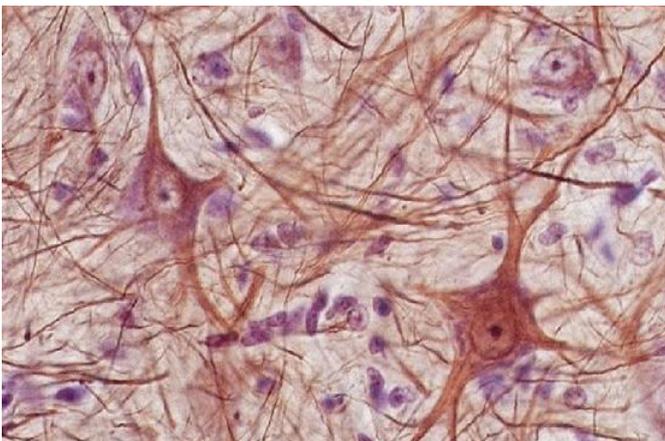
В составе органов миоциты объединяются в пучки, между которыми располагаются тонкие прослойки соединительной ткани. В эти прослойки вплетаются ретикулярные и эластические волокна, окружающие миоциты. В прослойках проходят кровеносные сосуды и нервные волокна. Терминали последних оканчиваются не непосредственно на миоцитах, а между ними.



Регенерация. Физиологическая регенерация гладкой мышечной ткани проявляется в условиях повышенных функциональных нагрузок. Наиболее отчетливо это видно в мышечной оболочке матки при беременности. Такая регенерация осуществляется не столько на тканевом, сколько на клеточном уровне: миоциты растут, в цитоплазме активизируются синтетические процессы, количество миофиламентов увеличивается (рабочая гипертрофия клеток), миофибробласты превращаются в миоциты. Не исключена и пролиферация клеток (т.е. гиперплазия).

НЕРВНАЯ ТКАНЬ. НЕРВНЫЕ КЛЕТКИ. НЕЙРОГЛИЯ.

Нервная ткань является тканью состоящей из нервных и нейроглиальных клеток, формирующих нервную систему, которая осуществляет регуляцию и координацию деятельности отдельных клеток, тканей и органов, систем органов их взаимосвязь и связь с окружающей средой.



Нервная ткань состоит из нейронов (возбудимых клеток) и нейроглии (невозбудимых клеток)

Нейроны обладают 4 свойствами:

- 1) способны воспринимать раздражение;
- 2) способны возбуждаться;
- 3) способны вырабатывать импульс;
- 4) способны передавать вырабатываемый импульс другим нейронам или на рабочие органы.

Нейроглия создает условия, в которых развиваются и функционируют нейроны, и выполняет следующие функции:

- 1) трофическую;
- 2) изолирующую;
- 3) защитную;
- 4) секреторную;
- 5) опорную;
- 6) барьерную;
- 7) участвуют в обмене медиаторов;
- 8) участвуют в водно-солевом обмене;
- 9) выделяют фактор роста нейроцитов.

СТРОЕНИЕ НЕРВНЫХ КЛЕТОК

Нейроны, или нейроциты – специализированные клетки нервной системы, ответственные за рецепцию, обработку стимулов, проведение импульса и влияние на другие нейроны, мышечные или секреторные клетки. Нейроны выделяют нейромедиаторы и другие вещества, передающие информацию. Нейроны имеют размеры от 4 до 140 мкм в диаметре. Нейроциты состоят из тела (перикариона) и отростков. Отростки имеют длину от нескольких микрометров до 1,5м. Они подразделяются на 2 типа:

- 1) **дендриты**, которые ветвятся; их в нейроне может быть несколько (от одного и больше), часто они короче аксонов; *по ним импульс движется к телу клетки;*
- 2) **аксоны**, или нейриты; нейрит в клетке может быть только один. *По аксону импульс движется от тела клетки и передается на рабочий орган или на другой нейрон.* Последние заканчиваются нервными окончаниями.

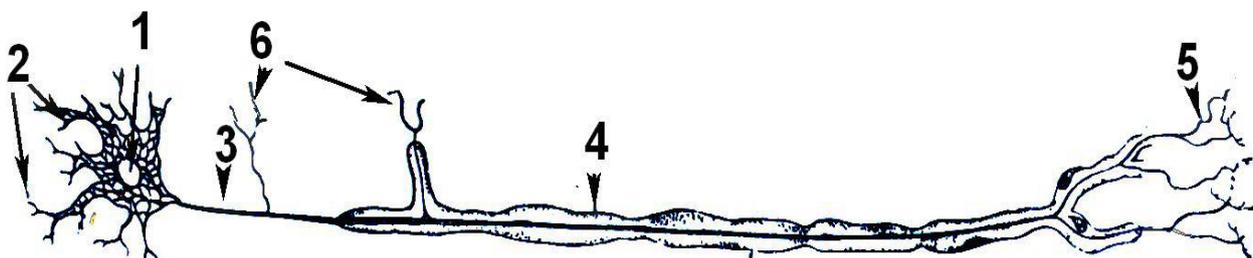
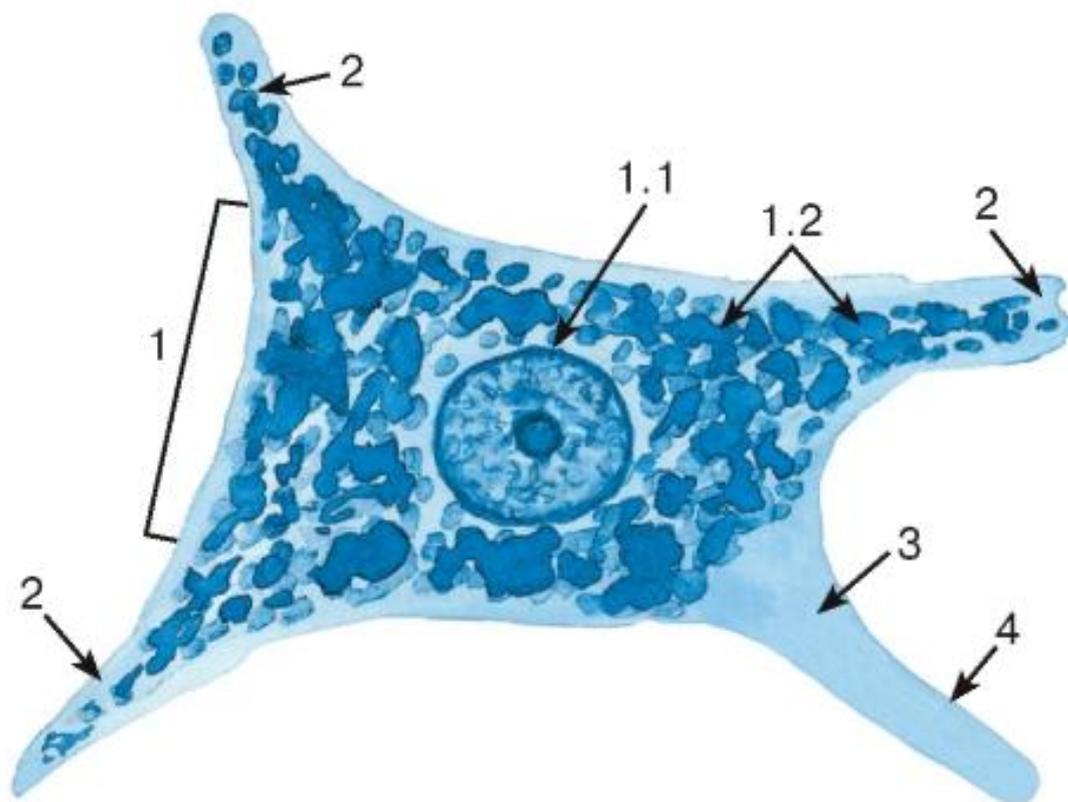


Рис. Схема строения нейрона: 1 – тело нейрона (перикарион) с ядром; 2 – дендриты; 3 – аксон; 4 – миелиновая оболочка; 5 – концевые ветвления аксона; 6 – коллатерали аксона.

Подавляющее большинство нейронов человека содержит одно ядро, расположенное чаще в центре, реже – эксцентрично. Двухядерные и тем более многоядерные нейроны встречаются крайне редко. Форма ядер округлая. В соответствии с высокой активностью метаболизма нейроцитов хроматин в ядрах

диспергирован. В ядре имеется одно, а иногда 2-3 ядрышка. Ядра нервных клеток богаты РНК. Вследствие высокой специфичности функциональной активности нейронов нейроны имеют специализированную плазмолему, их цитоплазма богата органеллами. Плазмолема нервных клеток характеризуется возбудимостью и способностью проводить возбуждение. При окрашивании нервной ткани анилиновыми красителями в цитоплазме нервных клеток выявляется базофильное вещество в виде глыбок и зерен различных размеров и формы (хроматофильная субстанция или тельца Ниссля).



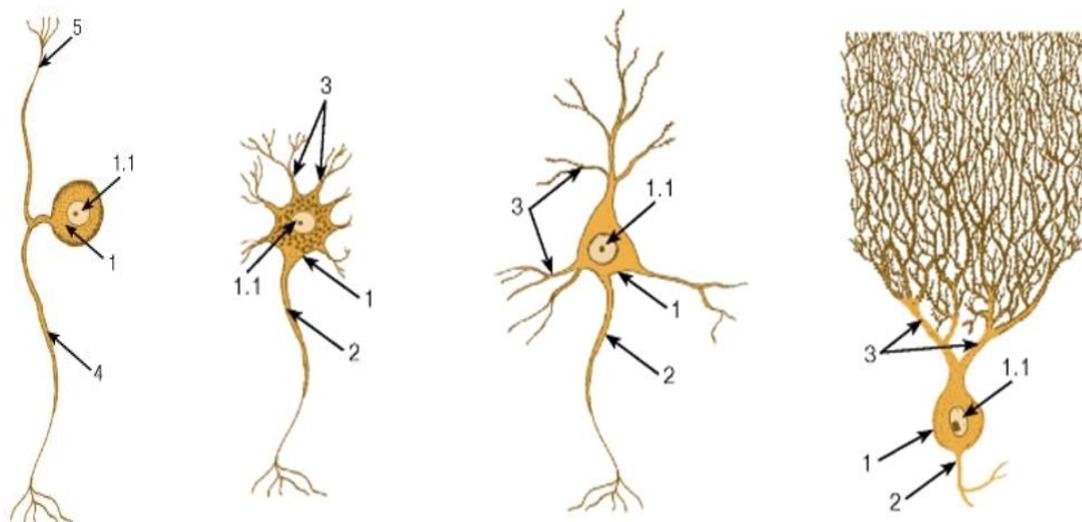
Мультиполярный двигательный нейрон спинного мозга. Глыбки хроматофильной субстанции (тельца Ниссля, тигроид) (Рисунок)

Базофильные глыбки локализуются в перикарионах и дендритах нейронов, но никогда не обнаруживаются в аксонах. Базофилия глыбок объясняется высоким содержанием рибонуклепротеидов. Каждая глыбка хроматофильной субстанции состоит из цистерн гранулярной эндоплазматической сети, свободных рибосом и полисом. Гранулярная ЭПС синтезирует нейросекреторные белки, интегральные белки плазмолемы и белки лизосом. Свободные рибосомы и полисомы синтезируют белки гиалоплазмы и неинтегральные белки плазмолемы нейронов. Для аксонов, не имеющих органелл, синтезирующих белок, характерен постоянный ток цитоплазмы от перикариона к терминалям со скоростью 1-3 мм в сутки. Это медленный ток, несущий белки, в частности ферменты, необходимые для синтеза медиаторов в окончаниях аксонов. Кроме того, существует быстрый ток (5-10мм/ч), транспортирующий главным образом компоненты, необходимые для синаптической функции. Помимо того наблюдается и обратный (ретроградный) ток веществ от перикариона к терминалям аксонов и дендритов, посредством, которого ряд компонентов цитоплазмы возвращается из окончаний нейроцитов в тело клетки.

некоторых случаях липиды и полисахариды. Гранулы нейросекрета выводятся в кровь или мозговую жидкость. Нейросекреты выполняют роль нейрорегуляторов, участвуя во взаимодействии нервной и гуморальной систем интеграции.

Классификация нервных клеток

Морфологические классификации учитывают: форму тела и количество отростков.



По форме тела различают:

1) круглую; 2) звездчатую; 3) пирамидную; 4) грушевидную и др.

По функциональному значению нейроны делят на:

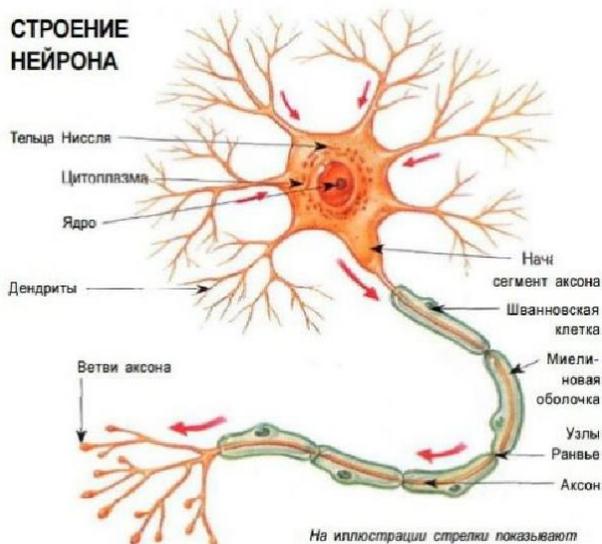
рецепторные (чувствительные, или афферентные),

ассоциативные (вставочные),

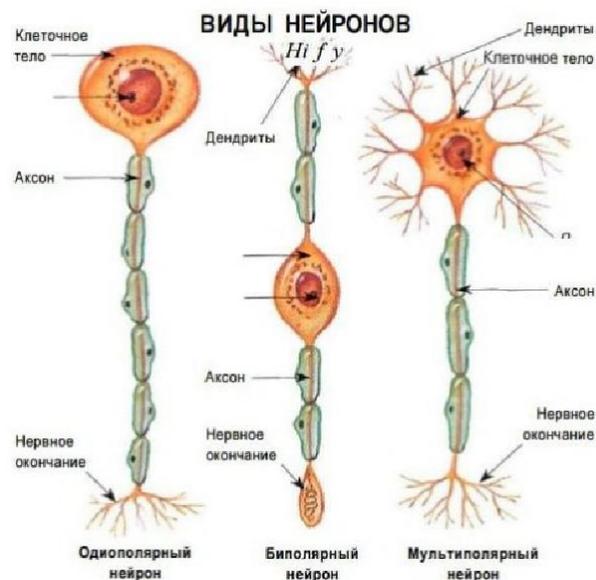
эффektorные (эфферентные).

Первые генерируют нервный импульс, вторые – осуществляют связи между нейронами, третьи – передают возбуждение на рабочий орган.

СТРОЕНИЕ НЕЙРОНА



ВИДЫ НЕЙРОНОВ



По количеству отростков нейроны бывают **униполярными** (один отросток), **биполярными** (два отростка), **мультиполярными** (более двух отростков). Истинных униполярных клеток в теле человека нет, а к группе биполярных клеток относят **псевдоуниполярные**, от тела которого отходит один общий вырост – отросток, разделяющийся потом на дендрит и аксон.

Медиаторная или биохимическая классификация

Медиатор (от лат. media – середина - посредник) - вещество химической природы, которое вырабатывается для опосредования влияния одной клетки на другую, а в случае нервных клеток - передачи нервного импульса с одной нервной клетки на другую. Медиаторы нервных клеток называются **нейромедиаторами** и в разных нейронах могут иметь различную химическую природу. В связи с этим различают несколько медиаторных типов нейронов. Различают несколько **медиаторных типов нейронов**

1)холинергические нейроны. В этих нейронах в качестве нейромедиатора служит ацетилхолин;

2)аминергические нейроны представляют собой достаточно разнообразную группу клеток, в которых нейромедиаторами служат различные биогенные амины. Эти нейроны подразделяются на:

а) **адренергические нейроны** (медиатором является норадреналин);

б) **серотонинергические** нейроны имеют в качестве нейромедиатора серотонин;

в) **дофаминергические** нейроны, в которых нейромедиатором является дофамин;

г) **гистаминергические** нейроны используют в качестве посредника гистамин.

3)пуринергические нейроны передают нервные импульсы при помощи АТФ и других пуриновых оснований.

4)пептидергические нейроны в качестве нейромедиаторов используют пептиды (вазоинтестинальный полипептид, вещество Р и др.).

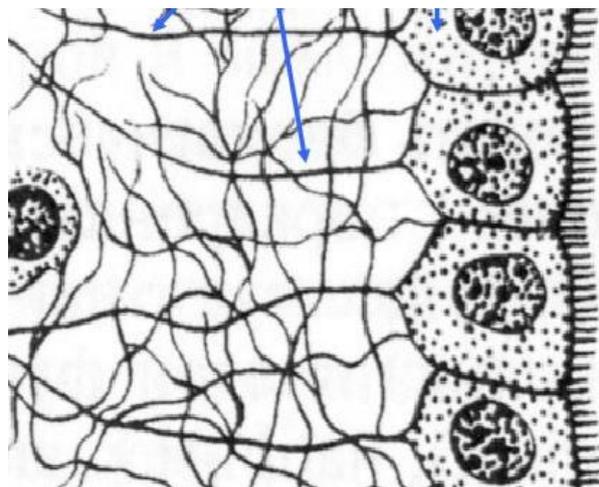
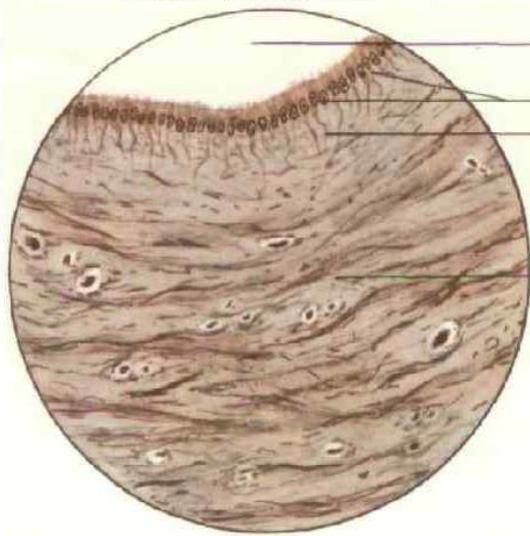
5)аминокислотные нейроны. В качестве нейромедиаторов эти нейроны используют различные аминокислоты. Примером могут служить ГАМКергические нейроны. Нейромедиатором в этих нейронах является γ -аминомасляная кислота, ГАМК.

НЕЙРОГЛИЯ

Нейроглия образована клетками, обеспечивающими выполнение нейронами основных функций. Нейроглия выполняет следующие функции: опорную, трофическую, разграничительную, поддержание постоянства среды вокруг нейронов, защитную, секреторную. Различают глию центральной и периферической нервной системы. Среди глиальных клеток центральной нервной системы выделяют два различных вида: **макроглию** (глиоциты) и **микроглию**. К макроглии относят **эпендимоциты, астроциты, олигодендроглиоциты**. К периферической нейроглии относятся **нейролеммоциты** (шванновские клетки) и **глиоциты ганглиев** (мантийные глиоциты). **Нейролеммоциты** формируют оболочки отростков нервных клеток в нервных волокнах. **Глиоциты ганглиев** окружают тела нейронов в нервных узлах и участвуют в обмене веществ нейронов.

Эпендимоциты (эпителиоподобные клетки) выстилают спинномозговой канал и желудочки мозга. Эти клетки цилиндрической формы.

Эпендимная нейроглия. Гистологический препарат центральной части спинного мозга. Импрегнация серебром. Увеличение: об. 40, ок. 15.
 1—центральный канал; 2—серое вещество спинного мозга; 3—эпендимные клетки; 4—отростки эпендимных клеток.



На апикальной поверхности находятся реснички (вызывающие ток цереброспинальной жидкости), часть которых редуцируется. От базальной поверхности – отходят длинные отростки, пересекающие всю нервную трубку, достигающие ее внешней поверхности и образующие поверхностную глиальную пограничную мембрану. Цитоплазма эпендимоцитов содержит многочисленные митохондрии, аппарат Гольджи, слабо развитый гранулярный эндоплазматический ретикулум и различные включения: жир, пигмент и др. Основной их функцией является процесс образования цереброспинальной жидкости и регуляции его состава.

Астроциты, мелкие клетки с многочисленными расходящимися во все стороны отростками, образующие опорный аппарат ЦНС. Различают протоплазматические (коротколучистые, короткоотросчатые) и волокнистые (длиннолучистые, длинноотросчатые). *Протоплазматические* расположены в сером веществе, выполняют разграничительную, трофическую и опорную функции. Они характеризуются наличием крупного округлого ядра и множеством сильно разветвленных коротких отростков.

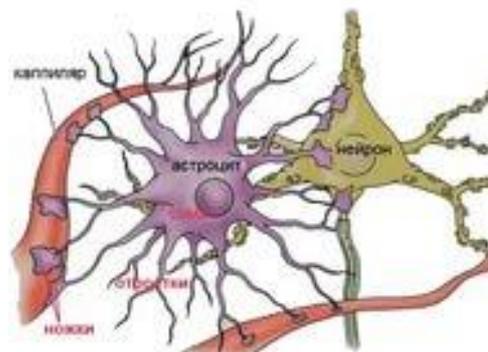
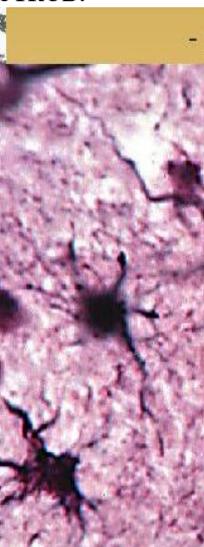
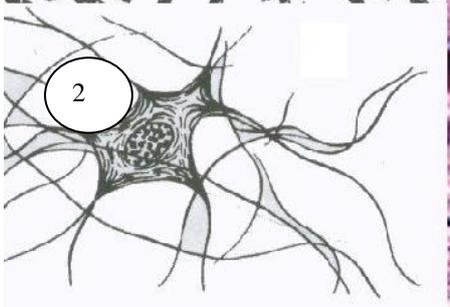
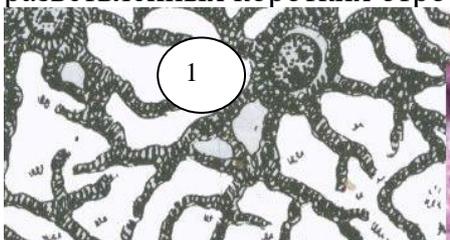
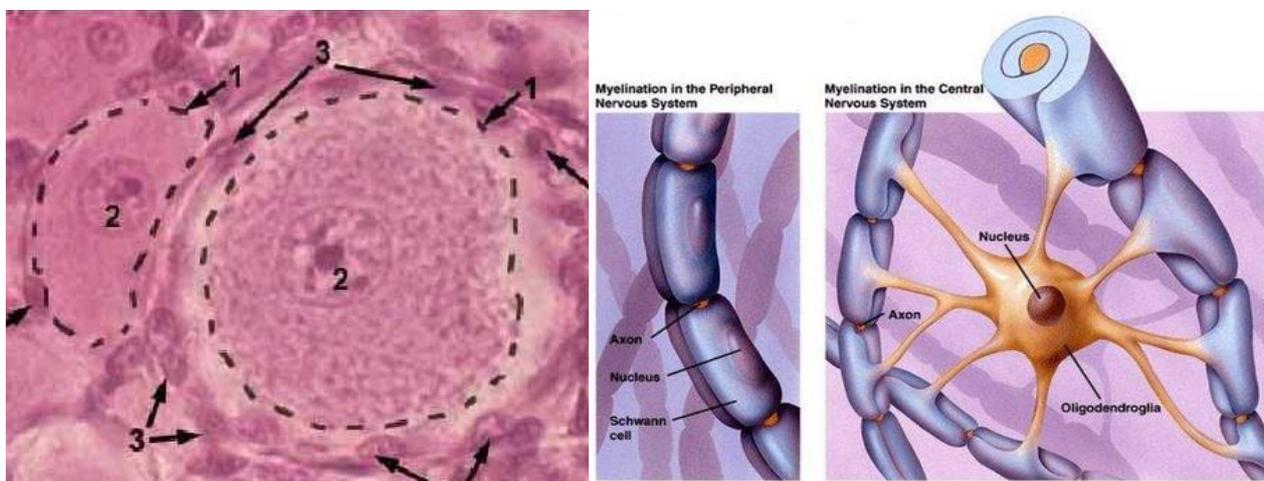


Рис. 1 -1-протоплазматические астроциты 2-волокнистые астроциты

Волокнистые, главным образом расположены в белом веществе, выполняют опорную, разграничительную, а также изолируют нейроны от внешних влияний, что необходимо для осуществления специфической деятельности нейронов. Эти клетки имеют 20-40 гладкоконтурных, длинных, слабоветвящихся отростков, в которых много фибрилл, формирующих глиальные волокна, образующих в совокупности плотную сеть – поддерживающий аппарат мозга. Отростки астроцитов на кровеносных сосудах и на поверхности мозга своими концевыми расширениями формируют периваскулярные глиальные пограничные мембраны.

Олигодендроглиocyты наиболее многочисленные из клеток нейроглии. Окружают тела нейронов в центральной и периферической нервной системе и присутствуют как в сером, так и в белом веществе. В сером веществе они локализуются вблизи перикарионов. В белом веществе их отростки образуют миелиновый слой в миелиновых нервных волокнах. Имеют различную форму, немногочисленные отростки.

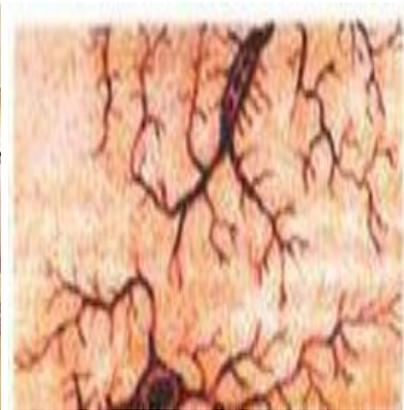
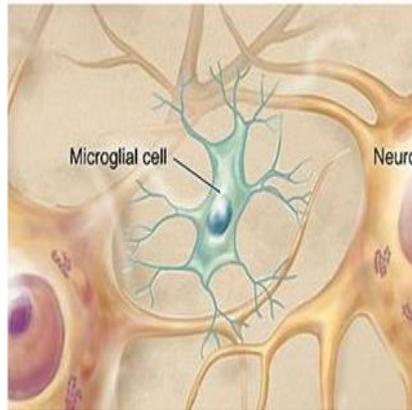
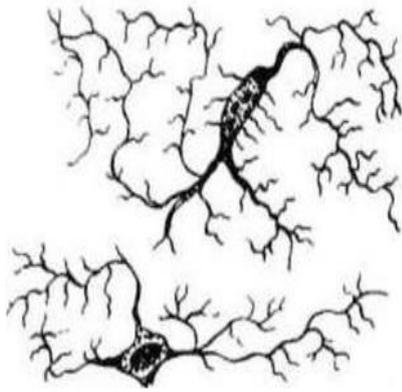


Цитоплазма олигодендроглиocyтов содержит много митохондрий, развитый аппарат Гольджи, цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума, многочисленные микротрубочки.

Микроглия – это клетки пришельцы, имеют моноцитарное происхождение, представляющие собой фагоцитирующие клетки.

Ее функция – защита от инфекции и повреждения и удаление продуктов разрушения нервной ткани. Клетки микроглии характеризуются небольшими размерами, преимущественно отростчатой формы, способны к амeboидным движениям. Их короткие отростки имеют вторичные и третичные ответвления.

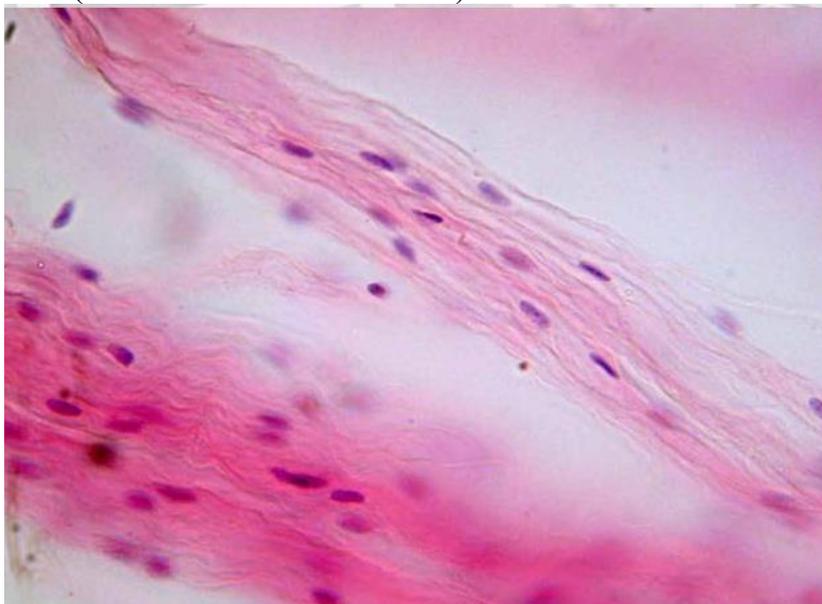
В составе микроглии имеются все органоиды, но наиболее активен лизосомальный аппарат (фаголизосомы, пластинчатые тельца). При раздражении клеток микроглии их форма меняется, отростки втягиваются, клетки приобретают специфический характер, округляются. *Реактивная микроглия* появляется после травмы в любой области мозга. Она не имеет ветвящихся отростков. В цитоплазме клеток присутствуют плотные тельца, липидные включения, лизосомы.



НЕРВНАЯ ТКАНЬ II. НЕРВНЫЕ ВОЛОКНА. НЕРВНЫЕ ОКОНЧАНИЯ. РЕФЛЕКТОРНЫЕ ДУГИ.

Отростки нервных клеток, покрытые оболочками, называются **нервными волокнами**. В соответствии с особенностями строения оболочек, все нервные волокна делятся на две основные группы - **миелиновые и безмиелиновые**. В центре волокна располагается отросток нервной клетки или осевой цилиндр, который окружен оболочками, образованными клетками олигодендроглии (нейролеммоцитами).

Безмиелиновые нервные волокна находятся преимущественно в составе вегетативной нервной системы. Нейролеммоциты оболочек безмиелиновых волокон образуют тяжи, в которых содержится несколько (10-20) осевых цилиндров, принадлежащих различным нейронам. Они могут, покидая одно волокно, переходить в смежное (волокна кабельного типа).



Безмиелиновые нервные волокна (микрофотография)

По мере погружения осевых цилиндров в тяж нейролеммоцитов, оболочки леммоцитов прогибаясь, плотно охватывают осевой цилиндр, и смыкаясь над ними, образуют складки. Сближенные в области складки участки образуют сдвоенную

мембрану - мезаксон, на который как бы подвешен осевой цилиндр. С поверхности каждое нервное волокно покрыто базальной мембраной.

Миелиновые нервные волокна расположены в центральной и периферической нервной системе. Они толще безмиелиновых. *Миелин* – компактная структура из мембран, спирально закрученных вокруг аксонов. 70% массы миелина составляют липиды. Их оболочка состоит из внутреннего, более толстого, миелинового слоя и наружного, тонкого - нейролеммы, состоящей из цитоплазмы и ядер нейролеммоцитов (шванновских клеток). В процессе развития миелинового волокна осевой цилиндр, погружаясь в нейролеммоцит, прогибает его оболочку, образуя глубокую складку, при этом формируется мезаксон.

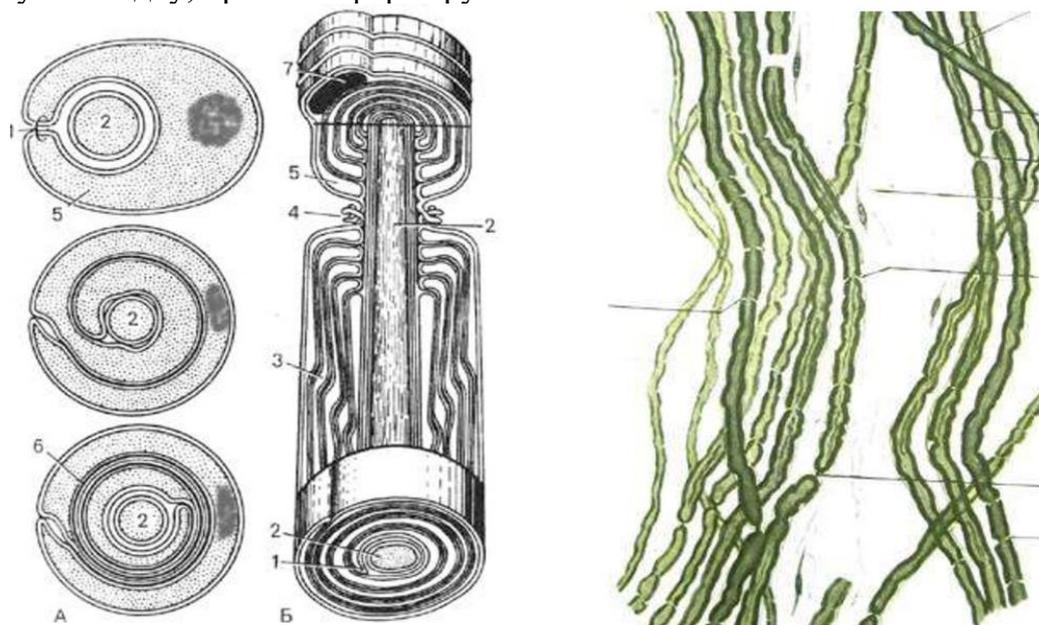


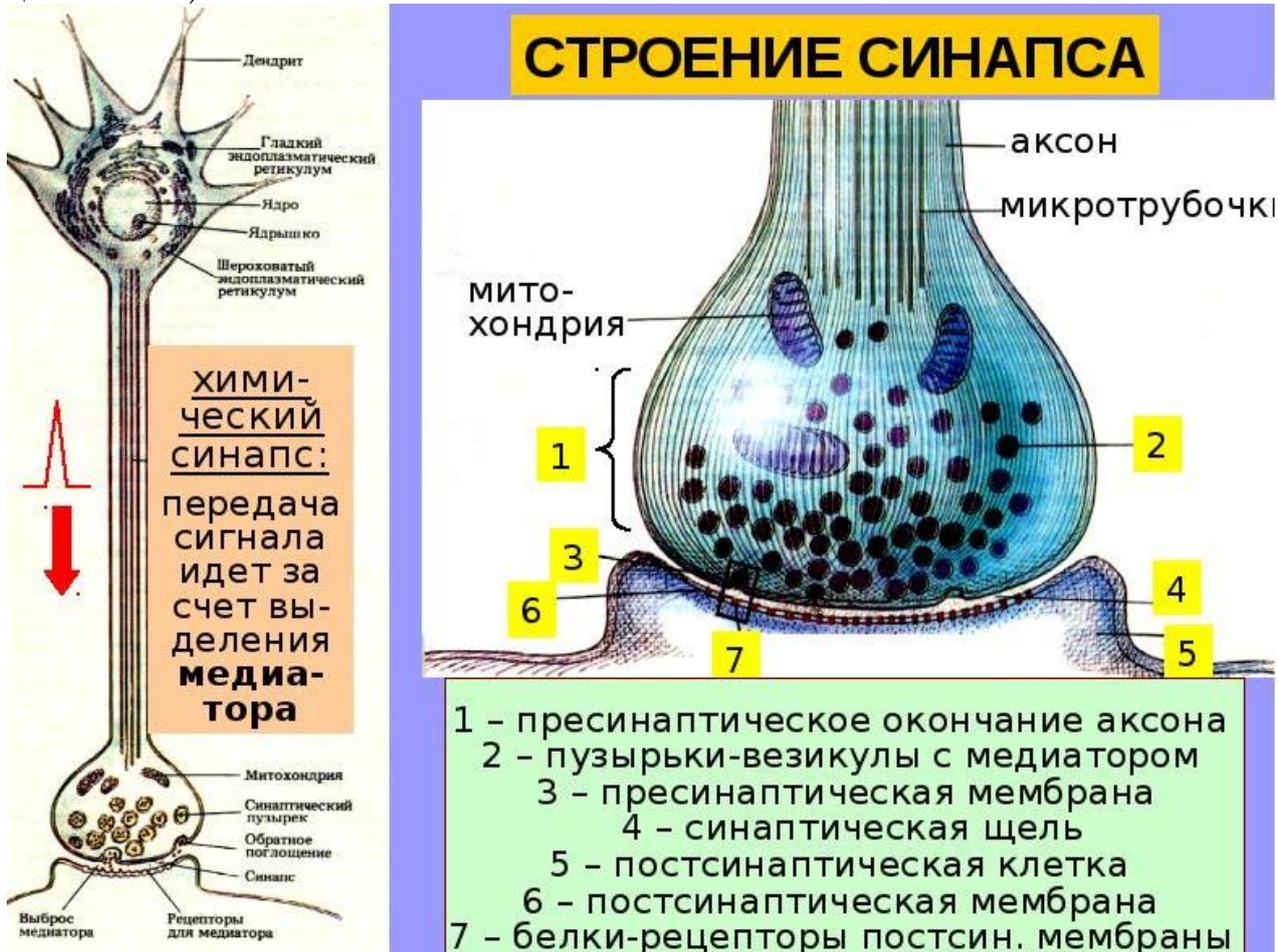
Рис. Миелиновые нервные волокна.

В дальнейшем мезаксон удлиняется, концентрически наслаивается на осевой цилиндр и образует вокруг него плотную слоистую зону – миелиновый слой. На определенном расстоянии в этом слое располагаются узкие светлые линии - *насечки миелина* (насечки Шмидт – Лантермана) – участки расслоения миелина, образовавшиеся при миелинизации, в которых присутствует цитоплазма шванновских клеток. Через определенные интервалы видны участки волокна, лишенные миелинового слоя, называемые *узловым перехватом* (перехват Ранвье). Отрезок волокна расположенный между двумя перехватами называется *межузловым сегментом*. Скорость передачи импульса миелиновыми волокнами больше, чем безмиелиновыми. Толстые миелиновые волокна проводят нервный импульс со скоростью 5-120 м/с, а безмиелиновые со скоростью 1-2 м/с. В безмиелиновом волокне волна деполяризации мембраны идет по всей аксолемме, не прерываясь, а в миелиновом возникает только в области перехвата, для которых характерно сальтаторное проведение возбуждения, т. е. прыжками.

Концевые аппараты нервных волокон называют **нервными окончаниями**. По функциональному значению нервные окончания подразделяют на три группы: **эффекторные, рецепторные и концевые аппараты**, образующие межнейрональные синапсы и осуществляющие связь нейронов между собой.

СИНАПСЫ

Синапсы – это структуры, предназначенные для передачи импульса с одного нейрона на другой или на мышечные и железистые структуры. Синапсы обеспечивают поляризацию проведения импульса по цепи нейронов. Синапс состоит из пресинаптической части (веточки аксона, со скоплениями митохондрий и пресинаптических пузырьков), постсинаптической части (плазмолемма другого нейрона, с рецепторами на поверхности и субмембранными уплотнениями цитоплазмы).



Между ними находится синаптическая щель. В зависимости от **механизма передачи** импульса синапсы могут быть *химическими*, проводящие импульс на другую клетку в одну сторону с помощью специальных биологически активных веществ – нейромедиаторов и *электрическими*, которые встречаются относительно редко и проводят нервный импульс в обе стороны.

Учитывая **особенности контактирующих участков нейроцитов** различают: аксодендритические, аксосоматические, аксоаксональные, сомасоматические и дендродендритические синапсы.

По составу нейромедиаторов различают адренергические синапсы, содержащие в синаптических пузырьках норадреналин; холинергические синапсы – ацетилхолин; дофаминергические – дофамин, глицин; нейропептиды – эндорфины, энкефалины, вещество P и др.

По оказываемому на нервные клетки эффекту синапсы делятся на возбуждающие и тормозные.

По степени сложности выделяют простые (когда взаимодействуют два нейрона) и сложные синапсы, когда взаимодействующих нейронов больше. В последнем случае имеется несколько синаптических зон, объединенных в единый синаптический комплекс (триады, сериальные, множественные, клубочковые синапсы и др.).

ЭФФЕКТОРНЫЕ НЕРВНЫЕ ОКОНЧАНИЯ

Эффекторные нервные окончания бывают двух типов – двигательные (моторные) и секреторные. *Двигательные нервные окончания* – это концевые отделы аксонов двигательных клеток соматической и вегетативной нервной системы. При их участии нервный импульс передается на ткани рабочих органов. Двигательные окончания поперечно-полосатых мышц называются нервно-мышечными окончаниями (моторная бляшка). Они представляют собой окончания аксонов клеток двигательных ядер передних рогов спинного мозга или моторных ядер головного мозга.

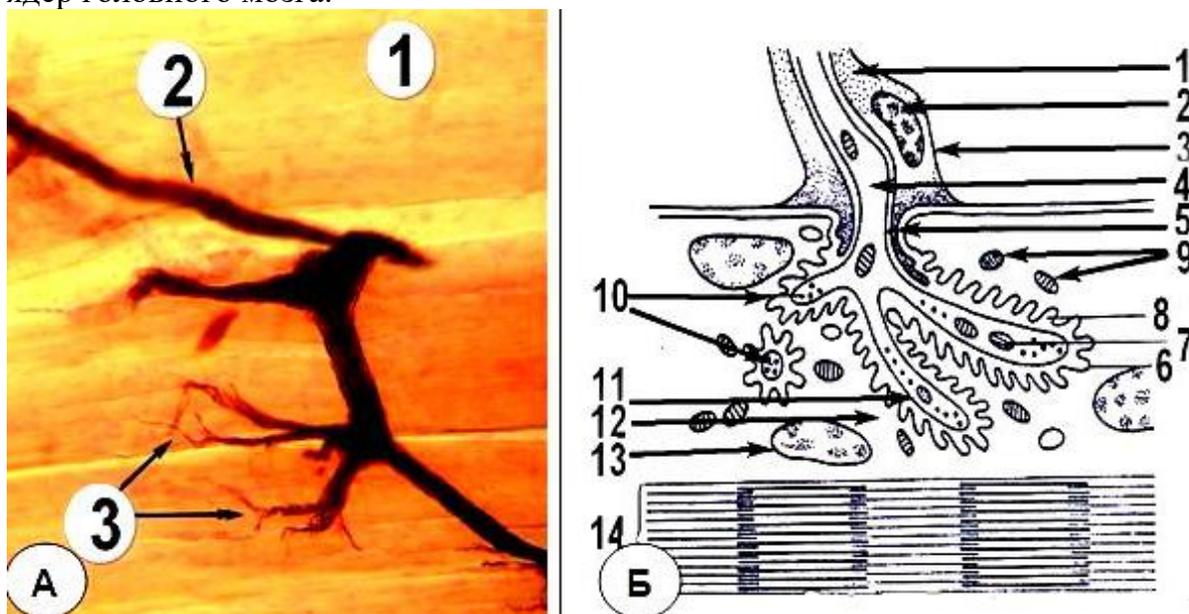
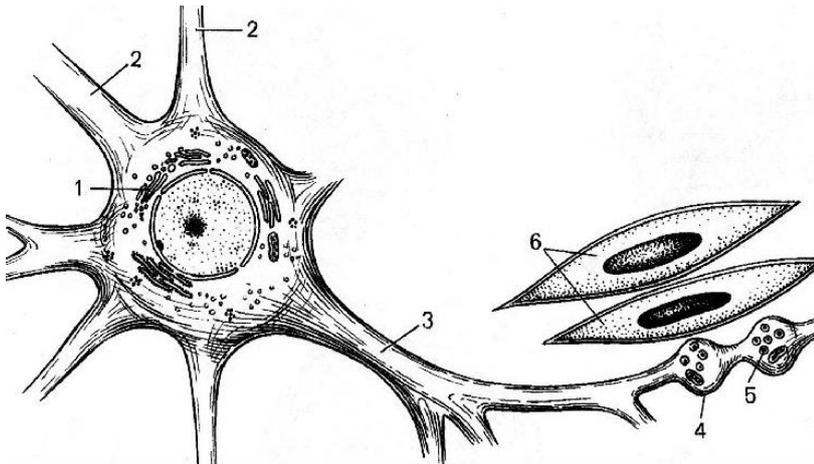


Рис. Строение двигательного нервного окончания.

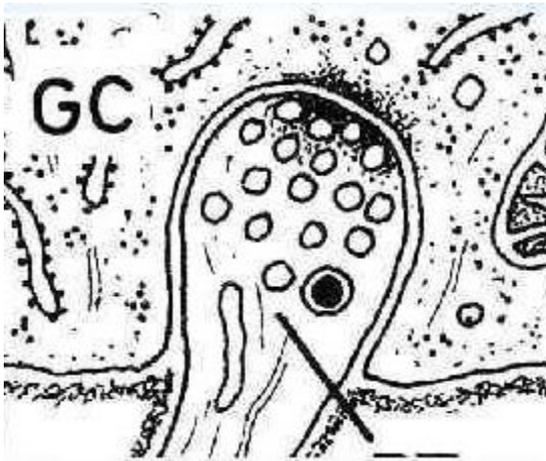
А – в световом микроскопе: 1–скелетное поперечнополосатое мышечное волокно; 2–нервный ствол; 3–двигательные нервные окончания;

Б – схема ультрамикроскопического строения двигательного нервного окончания (моторной бляшки): 1–нейролеммоцит; 2–ядро леммоцита; 3– неврилемма; 4 – аксоплазма; 5– аксолемма; 6–сарколемма (постсинаптическая мембрана); 7–митохондрии нервного полюса; 8–синаптическая щель; 9–митохондрии мышечного полюса; 10–синаптические пузырьки; 12–саркоплазма; 13–ядро мышечного волокна; 14 – миофибриллы. (по В.Г. Елисееву и соавт).

Миелиновое волокно в окончании, подойдя к мышечному волокну, теряет миелиновый слой и погружается в него, прогибая сарколемму мышечного волокна. Терминальные ветви нервного волокна содержат митохондрии и пресинаптические пузырьки с медиатором – ацетилхолином. Плазмолемма терминальных ветвей образует пресинаптическую мембрану. Постсинаптическая мембрана образована сарколеммой, на поверхности которой расположены рецепторы. Обе мембраны разделены синаптической щелью. При возбуждении ацетилхолин поступает через пресинаптическую мембрану в синаптическую щель на холинорецепторы постсинаптической (мышечной) мембраны, вызывая ее возбуждение (волну деполяризации).



Двигательные нервные окончания в гладкой мышечной ткани построены проще. Здесь тонкие пучки аксонов или их одиночные терминали, следуя за мышечными клетками, образуют четкообразные расширения (варикозы), содержащие адренергические или холинергические пресинаптические пузырьки.



Секреторные нервные окончания имеют простое строение и заканчиваются на железе. Они представляют собой концевые утолщения или четкообразные расширения по ходу нервного волокна с синаптическими пузырьками, содержащими ацетилхолин.

РЕЦЕПТОРНЫЕ, ИЛИ АФФЕРЕНТНЫЕ НЕРВНЫЕ ОКОНЧАНИЯ

Рецепторы представляют собой терминальные разветвления дендритов нейрона. Рецепторные нервные окончания (рецепторы) рассеяны по всему организму и воспринимают различные раздражения как из внешней среды, так и от внутренних органов.

КЛАССИФИКАЦИЯ

Существует несколько принципов классификации рецепторных нервных окончаний.

1. По месту восприятия раздражителя. По данному признаку рецепторные нервные окончания делятся на три группы:

- экстерорецепторы, воспринимающие раздражение из внешней среды;
- интерорецепторы, служащие для восприятия раздражений из внутренней среды организма;

- проприорецепторы, воспринимающие информацию от опорно-двигательного аппарата.

2. По специфичности раздражения, воспринимаемого рецептором.

Выделяют:

- механорецепторы, воспринимающие механические раздражители и перемещения частей тела;
- хеморецепторы воспринимают химические раздражители;
- терморецепторы (холодовые и тепловые) улавливают изменения температуры,
- ноцирецепторы воспринимают чувство боли.

3. По способу восприятия раздражителя выделяют

- контактные рецепторы, приходящие в состояние возбуждения при непосредственном воздействии на участок тела;
- дистантные рецепторы, воспринимающие раздражитель, удаленный от организма (рецепторные клетки сетчатки глаза, органа слуха, обоняния).

Морфологическая классификация. В зависимости от строения все рецепторы делят на

- **свободные**
- **несвободные.**

Свободные рецепторные нервные окончания («оголенные», лишённые глиальных элементов) состоят только из конечных ветвлений дендрита чувствительного нейрона, а несвободные нервные окончания кроме терминалей нервного отростка включают леммоциты (швановские клетки), которые окружают терминали дендрита и участвуют в восприятии раздражения.

В свою очередь, несвободные нервные окончания делятся на:

неинкапсулированные, т.е. не окруженные по периферии соединительнотканной капсулой,

инкапсулированные, имеющие такую капсулу.

1. Свободные нервные окончания

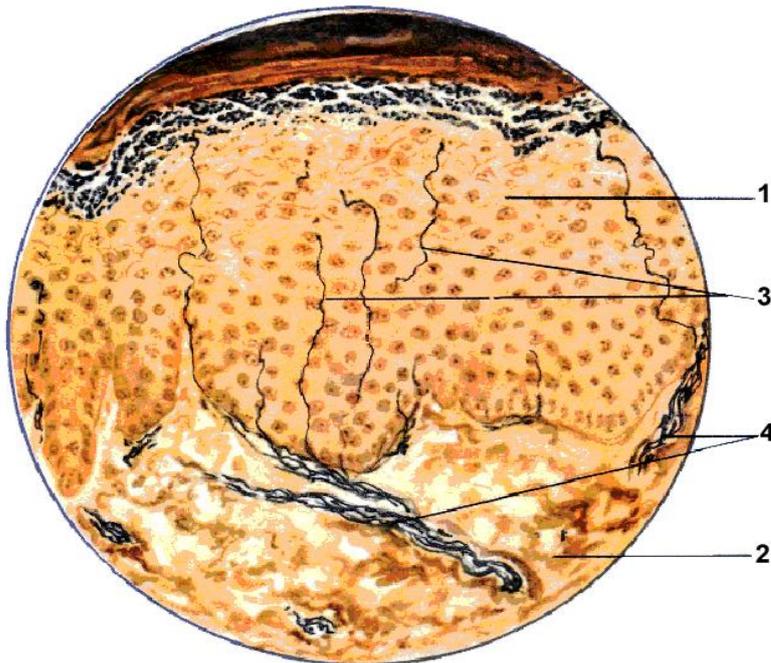


Рис. Свободное (чувствительное) нервное окончание в эпителии кожи. Импрегнация серебром

В наибольшем количестве они представлены в коже. К ним относятся механорецепторы на волосяных фолликулах, ноцицептивные (воспринимающие болевые раздражители) нервные окончания в эпидермисе и дерме. Их много также в многослойном плоском неороговевающем эпителии, серозной оболочке. В эпидермисе они представлены древовидными ветвлениями дендритов псевдоуниполярных нейронов спинальных ганглиев.

В последнее время появились электронномикроскопические данные, показывающие, что абсолютно свободных рецепторов в соединительной ткани нет, поскольку все нервные окончания окружены тонкими оболочками из шванновских клеток и должны быть отнесены к несвободным окончаниям

Несвободные нервные окончания подразделяются на инкапсулированные (нет соединительнотканной капсулы) и инкапсулированные (покрыты соединительнотканной капсулой) характерны для соединительной ткани. **Несвободные инкапсулированные нервные окончания** построены по общему принципу. В их состав входят следующие структуры:

осевой цилиндр;

внутренняя колба;

наружная соединительнотканная капсула(наружная колба).

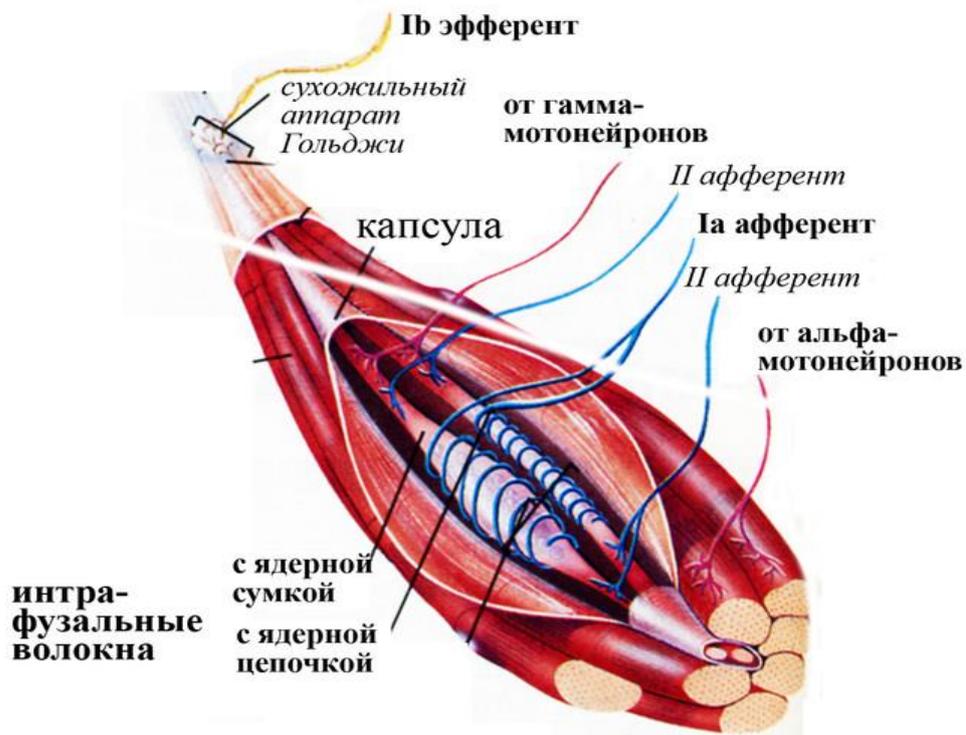
К таким окончаниям относятся нервные окончания в соединительной и мышечных тканях. Описаны следующие разновидности этих окончаний: *пластинчатые тельца Фатер-Пачини, осязательные тельца Мейснера, концевые колбы Краузе, генитальные тельца Догеля, тельца Руффини, нервно-мышечные и нервно-сухожильные веретена* и др.

В центре тельца располагается внутренняя луковица, образованная леммоцитами. Миелиновое волокно теряет около пластинчатого тельца миелиновый слой, проникает во внутреннюю луковицу и разветвляется. Снаружи тельце окружено слоистой капсулой, состоящей из фибробластов и волокон. Пластинчатые тельца воспринимают давление и вибрацию. Они присутствуют в глубоких слоях дермы и внутренних органов.

Инкапсулированное нервное окончание - пластинчатое тельце (тельце Фатера-Пачини) (окраска гематоксилином и эозином): 1 - внутренняя колба; 2 - наружная пластинчатая капсула; 3 - слои concentрически расположенных пластин; 4 - ядра фибробластов



К чувствительным инкапсулированным нервным окончаниям относят: *осязательные тельца* – тельца Мейснера, расположенных в соединительнотканых сосочках кожи, состоящих их тактильных клеток и рецепторы скелетных мышц и сухожилий – нервно-мышечные и нервно-сухожильные веретена.



Чувствительные окончания в скелетных мышцах:

Образованы ветвлениями дендритов рецепторных псевдоуниполярных нейронов спинальных ганглиев. Ветвления следуют вдоль мышечных волокон, образуя вокруг них намотку.



Нервно-мышечные веретена функционируют как рецептор на растяжение. Веретено состоит из нескольких мышечных волокон, заключенных в соединительнотканную капсулу, - *интрафузальных волокон*. Остальные мышцы, лежащие за пределами капсулы, называются *экстрафузальными*. Различают интрафузальные волокна двух типов – с ядерной сумкой и ядерной цепочкой. К интрафузальным мышечным волокнам подходят афферентные волокна двух типов – первичные (кольцеспиральные окончания) и вторичные (гроздьевидные окончания). Нервно-сухожильные веретена располагаются в месте соединения мышцы с сухожилием.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА. ЧУВСТВИТЕЛЬНЫЕ УЗЛЫ. СПИННОЙ МОЗГ. ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА.

Нервная система обеспечивает регуляцию всех жизненных процессов в организме и его взаимодействие с внешней средой. Анатомически нервную систему делят на **центральную и периферическую**. К периферической относят: периферические нервные узлы, стволы и окончания.

Периферические нервные стволы – нервы – состоят из миелиновых и безмиелиновых волокон и соединительнотканых оболочек. Они связывают нервные центры головного и спинного мозга с рецепторами и рабочими органами. Большинство нервов являются смешанными, т. е. включают афферентные и эфферентные нервные волокна. Между нервными волокнами в составе нервного ствола располагаются тонкие прослойки рыхлой волокнистой соединительной ткани – *эндоневрий*. Пучки нервных волокон одеты *периневрием*. Периневрий состоит из чередующихся слоев плотно расположенных клеток и тонких фибрилл. Таких слоев несколько (5-6). Фибриллы ориентированы вдоль нерва. Наружная оболочка нервного ствола – *эпиневррий* – представляет собой плотную волокнистую соединительную ткань, богатую фибробластами, макрофагами и жировыми клетками. В эпиневррий поступают кровеносные. Лимфатические сосуды и нервные окончания.

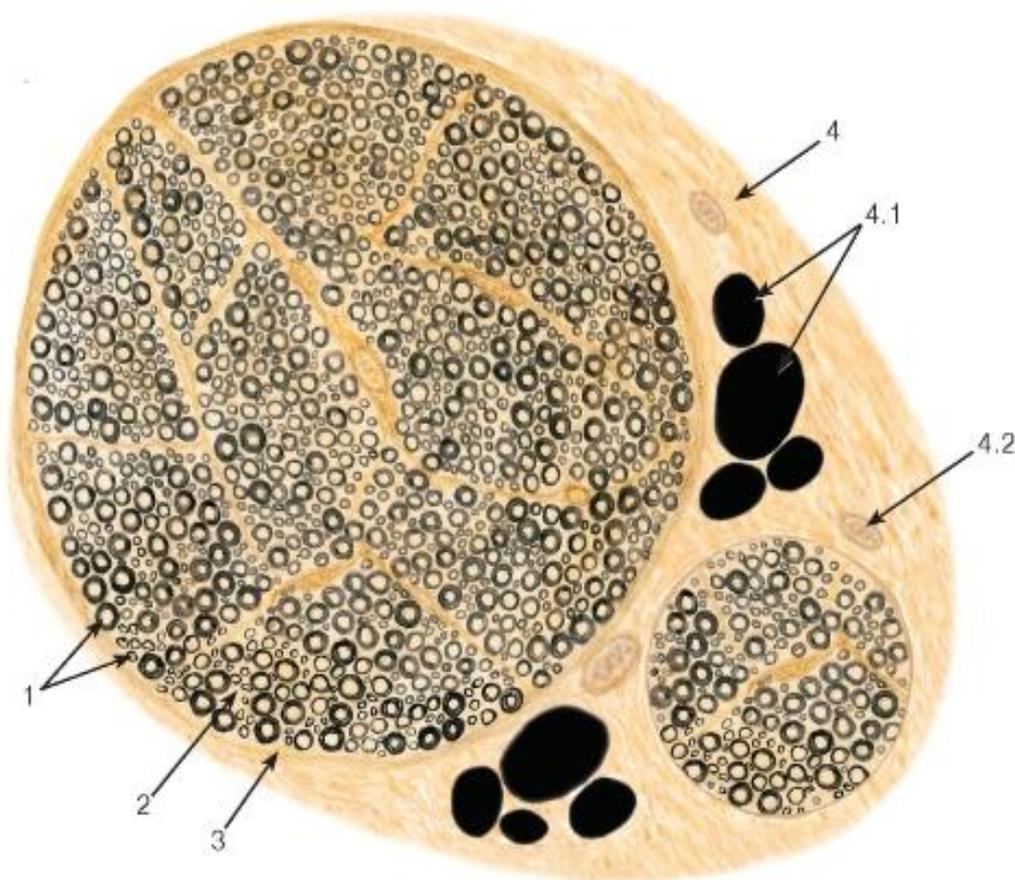
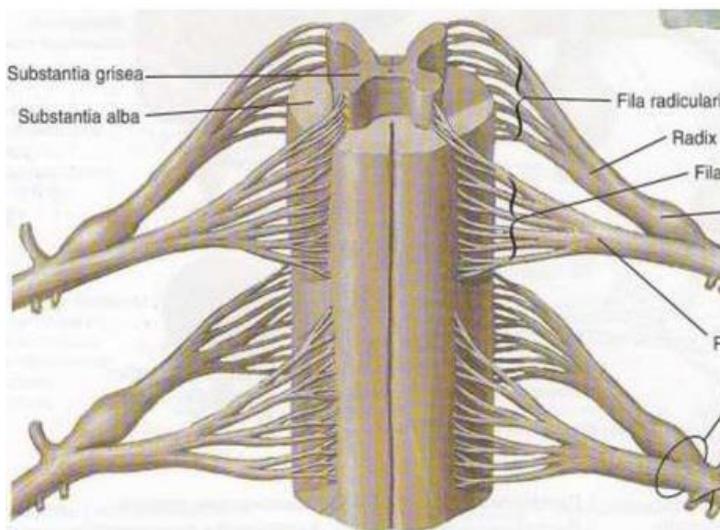


Рис. Нерв (нервный ствол). Поперечный срез (малое увеличение) Окраска осмиев кислота 1 - нервные волокна; 2 - эндоневрий; 3 - периневрий; 4 - эпиневррий; 4.1 - жировая ткань, 4.2 - кровеносный сосуд

СПИННОМОЗГОВЫЕ УЗЛЫ (СПИНАЛЬНЫЕ ГАНГЛИИ)

Спинальные узлы имеют веретеновидную форму, лежат по ходу задних корешков спинного мозга.



Они окружены соединительнотканной капсулой, от которой в паренхиме отходят тонкие прослойки соединительной ткани с кровеносными сосудами. По периферии органа расположены тела рецепторных (чувствительных) псевдоуниполярных нейронов округлой формы. В центре - расположены отростки клеток. Дендриты нервных клеток идут в составе чувствительной части смешанных спинномозговых нервов на периферию и заканчиваются там рецепторами. Аксоны в

совокупности образуют задние корешки, несущие нервные импульсы в спинной мозг или продолговатый мозг. Тела нервных клеток окружены олигодендроглиоцитами (мантийными клетками) и далее снаружи от глии соединительной тканью.



*Рис. Спинальный узел, малое увеличение:
1 - передний корешок (нервные волокна); 2 - задний корешок со спинномозговым ганглием; 3 - псевдоуниполярные чувствительные нейроны; 4 - нервные волокна (отростки нейронов)*

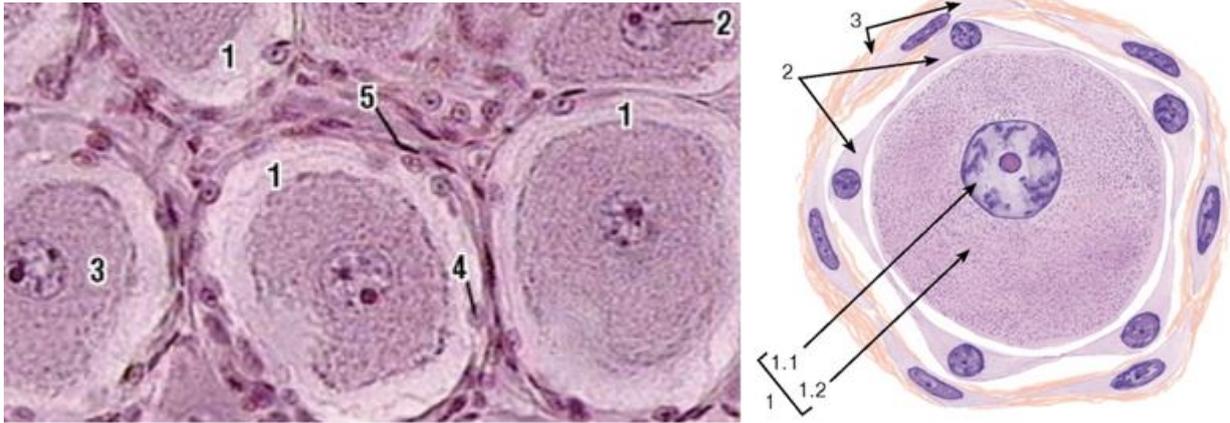


Рис Спинномозговой узел (фрагмент), окраска гематоксилином и эозином, большое увеличение: 1 - чувствительные псевдоуниполярные нейроны; 2 - ядро нейрона с ядрышком; 3 - цитоплазма нейрона; 4 - мантийные глиоциты (сателлиты); 5 - фибробласты соединительнотканной оболочки нейрона

СТРОЕНИЕ СПИННОГО МОЗГА

Спинальный мозг располагается в позвоночном канале и имеет вид округлого тяжа, расширенного в шейном и поясничном отделах и пронизанного центральным каналом. Спинальный мозг покрыт оболочками: мягкой мозговой оболочкой с сосудами и нервами в ее рыхлой соединительной ткани. Она непосредственно примыкает к спинальному мозгу. Затем следует тонкий слой рыхлой соединительной ткани — паутинная оболочка. Между этими оболочками располагается подпаутинное (субарахноидальное) пространство с тонкими соединительнотканными волокнами, связывающими две оболочки. Это пространство с цереброспинальной жидкостью сообщается с желудочками мозга. Наружная оболочка — твердая мозговая оболочка, состоящая из плотной соединительной ткани, сращена с надкостницей в полости черепа. В спинальном мозге имеется эпидуральное пространство между надкостницей позвонков и твердой мозговой оболочкой, заполненное рыхлой волокнистой соединительной тканью, что придает некоторую подвижность оболочке. Между твердой мозговой оболочкой и паутинной имеется субдуральное пространство с небольшим количеством жидкости. Субдуральное и субарахноидальное пространства внутри покрыты слоем плоских глиальных клеток. Он состоит из двух симметричных половин, разделенных спереди срединной щелью, сзади срединной бороздой, и характеризуется сегментарным строением; с каждым сегментом связана пара передних (вентральных) и пара задних (дорсальных) корешков.

В спинальном мозге различают:

серое вещество, расположенное в его центральной части,
белое вещество, лежащее по периферии.

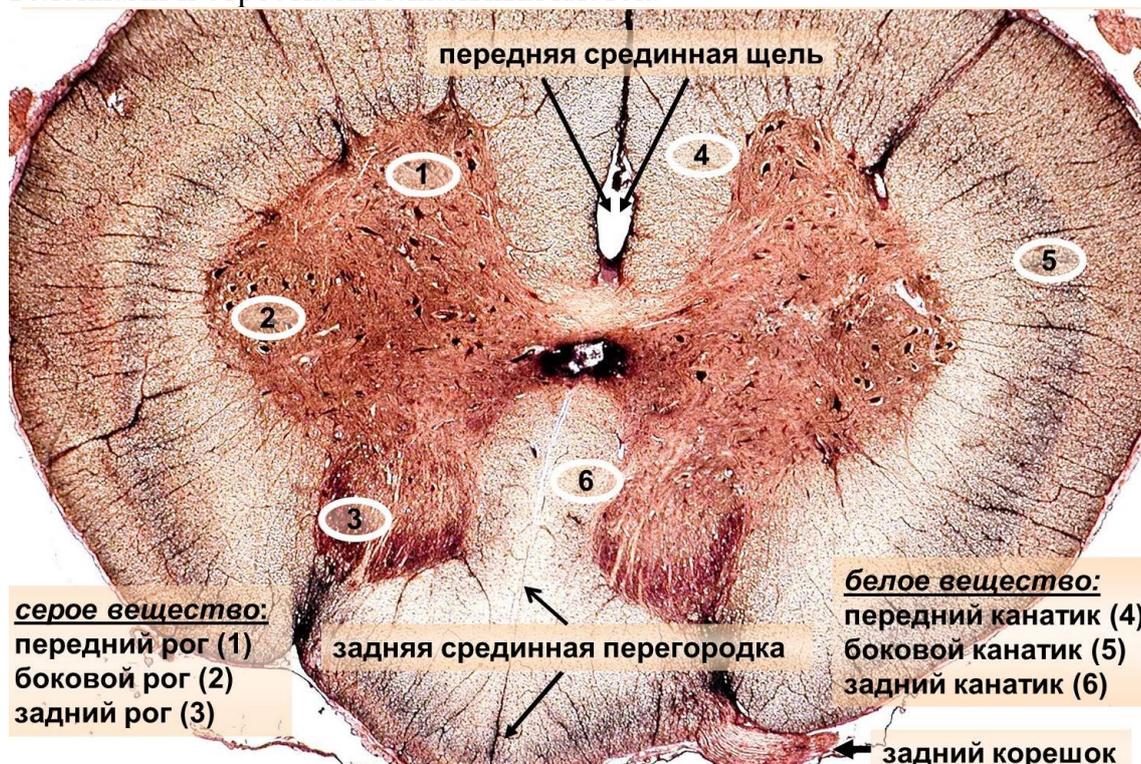
Серое вещество на поперечном разрезе имеет вид бабочки и **включает** парные:

передние (вентральные);

задние (дорсальные);

боковые (латеральные) рога (в действительности представляют собой непрерывные столбы, идущие вдоль спинального мозга).

Рога серого вещества обеих симметричных частей спинного мозга связаны друг с другом в области центральной *серой комиссуры* (спайки). В сером веществе находятся тела, дендриты и (частично) аксоны нейронов, а также глиальные клетки. Между телами нейронов находится нейропилль - сеть, образованная нервными волокнами и отростками глиальных клеток.



Цитоархитектоника спинного мозга

Нейроны располагаются в сером веществе в виде не всегда резко разграниченных скоплений (ядер), в которых происходит переключение нервных импульсов с клетки на клетку (отчего их относят к нервным центрам ядерного типа).

В зависимости от топографии аксонов нейроны спинного мозга подразделяются на:

- *корешковые нейроны*, аксоны которых образуют передние корешки;
- *внутренние нейроны*, отростки которых заканчиваются в пределах серого вещества спинного мозга;
- *пучковые нейроны*, отростки которых образуют пучки волокон в белом веществе спинного мозга в составе проводящих путей.

Задние рога богаты мелкими мультиполярными вставочными клетками, аксоны которых заканчиваются в пределах серого вещества спинного мозга той же стороны (ассоциативные) или противоположной стороны (комиссуральные). В задних рогах различают губчатый слой, желатинозное вещество, собственное ядро заднего рога и грудное ядро.

Губчатый слой характеризуется глиальным остовом, в котором содержится большое количество мелких вставочных нейронов.

В *желатинозном веществе* преобладают глиальные элементы. Нервные клетки здесь мелкие и количество их незначительно. Нейроны губчатой зоны, желатинозного

вещества и вставочные клетки осуществляют связь между чувствительными клетками спинальных ганглиев и двигательными клетками передних рогов.

В середине заднего рога располагается *собственное ядро заднего рога*. Оно состоит из вставочных нейронов, аксоны которых переходят на противоположную сторону спинного мозга в боковой канатик белого вещества и направляются в мозжечок и зрительный бугор.

Грудное ядро (ядро Кларка) состоит из крупных вставочных нейронов, которые получают информацию от рецепторов мышц, сухожилий и суставов и передают ее в мозжечок по заднему спинно-мозжечковому пути. Нейроны задних рогов продуцируют такие нейромедиаторы, как энкефалин, серотонин.

Боковые рога, хорошо выражены на уровне грудных и крестцовых сегментах спинного мозга, содержат ядра, образованные телами вставочных нейронов. На дендритах и телах этих клеток оканчиваются аксоны псевдоуниполярных нейронов, несущих импульсы от рецепторов, расположенных во внутренних органах. В промежуточной зоне (между задними и передними рогами) выделяют промежуточное медиальное и промежуточное латеральное вегетативное ядро. Аксоны нейронов промежуточного медиального ядра присоединяются к центральному спинномозжечковому пути той же стороны. Аксоны же нейронов, выходя из спинного мозга в составе передних рогов, образуют преганглионарные волокна, направляющиеся к симпатическим и парасимпатическим узлам. В нейронах боковых рогов основным медиатором является ацетилхолин, а также ряд нейропептидов – энкефалин, ВИП, соматостатин, нейротензин.

Передние рога содержат мультиполярные двигательные клетки (мотонейроны) общим числом около 2-3 млн. Они образуют значительные по объему ядра. Это так же, как и нейроны ядер боковых рогов, корешковые клетки, поскольку их нейриты составляют основную массу волокон передних корешков. В составе смешанных спинномозговых нервов они поступают на периферию и образуют моторные окончания в скелетной мускулатуре. Таким образом, эти ядра представляют собой моторные соматические центры. В передних рогах наиболее выражены *медиальная группа моторных клеток*, которая иннервирует мышцы туловища хорошо развита на всем протяжении спинного мозга и *латеральная группа*, располагающаяся в области шейного и поясничного утолщений, и иннервирует мышцы конечностей. Нейромедиатором клеток передних рогов является ацетилхолин.

Белое вещество спинного мозга окружает серое и разделяется передними и задними корешками на симметричные *дорсальные, латеральные и вентральные канатики*. Оно состоит из продольно идущих нервных волокон (преимущественно миелиновых), образующих нисходящие и восходящие проводящие пути, осуществляющие связь между различными отделами нервной системы.

В составе серого и белого веществ имеются элементы нейроглии (эпендимные клетки, астроциты, олигодендроглиоциты). Спинномозговой канал выстлан эпендимоцитами, участвующими в выработке спинномозговой жидкости. Основную часть остова серого вещества составляют протоплазматические и волокнистые астроциты. Отростки волокнистых астроцитов выходят за пределы серого вещества и вместе с элементами соединительной ткани принимают участие в образовании перегородок в белом веществе. Олигодендроглиоциты входят в состав оболочек нервных волокон. Микроглия поступает в спинной мозг по мере вставания в него кровеносных сосудов и распределяется в сером и белом веществе.

СТРОЕНИЕ ВЕГЕТАТИВНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Вегетативная нервная система регулирует деятельность внутренних органов, кровеносных и лимфатических сосудов, гладкой мускулатуры. Она складывается из **центральных** (ствол головного мозга, средний и продолговатый мозг, вегетативные ядра спинного мозга) и **периферических** (вегетативные ганглии, преганглионарные и постганглионарные волокна) отделов.

По функциональным особенностям в вегетативной нервной системе различают симпатическую и парасимпатическую.

Вегетативная нервная система состоит из центральных отделов (ядра головного и спинного мозга) и периферических (нервных стволов, нервных узлов, и сплетений).

К симпатической относятся – вегетативные ядра боковых рогов грудного и верхнепоясничного отделов спинного мозга, к парасимпатической - вегетативные ядра III, VII, IX, X - пар черепномозговых нервов и вегетативные ядра крестцового отдела спинного мозга. *Преганглионарные волокна* вегетативной нервной системы обычно миелиновые, содержащие отростки клеток, тела которых лежат в ЦНС. Эти волокна сильно ветвятся и образуют многочисленные синаптические окончания на клетках вегетативных узлов. Периферические узлы (ганглии) вегетативной нервной системы лежат вне органов (симпатические паравертебральные, превертебральные ганглии и парасимпатические узлы головы) и в стенке органов в составе интрамуральных нервных сплетений пищеварительного тракта, сердца, матки, мочевого пузыря и др. Паравертебральные ганглии расположены по обе стороны позвоночника. Превертебральные ганглии образуют впереди от брюшной аорты и ее главных ветвей брюшное сплетение.

Вегетативные ганглии покрыты соединительной тканью, прослойки которой проникают в паренхиму. Орган состоит из мультиполярных клеток, разнообразных по форме и величине. Дендриты нейронов многочисленны и сильно ветвятся. Аксоны в составе *постганглионарных волокон* (обычно безмиелиновых) поступают в соответствующие внутренние органы. Каждый нейрон и его отростки окружены глиальной оболочкой. Наружная поверхность глиальной оболочки покрыта базальной мембраной, снаружи от которой расположена тонкая соединительнотканная оболочка.

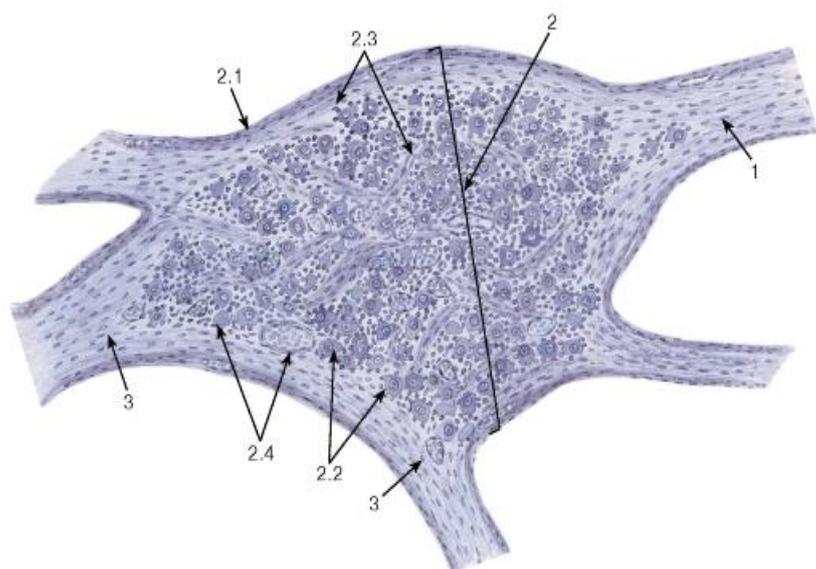
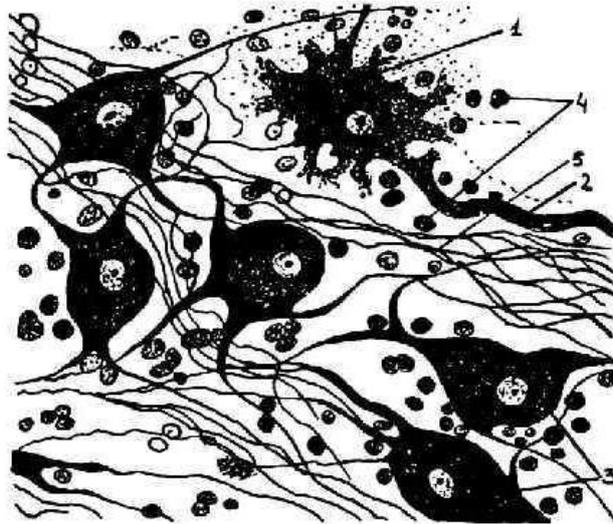
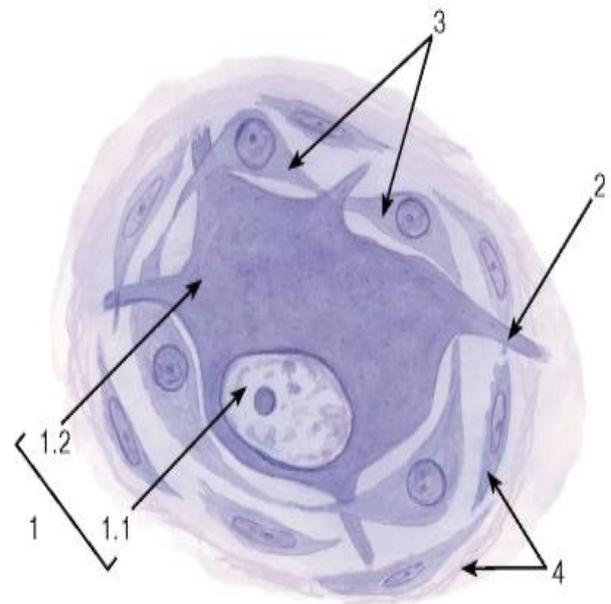


Рис. Автономный (вегетативный) ганглий из солнечного сплетения Окраска: железный гематоксилин 1 - преганглионарные нервные волокна; 2 - автономный ганглий: 2.1 - соединительнотканная капсула, 2.2 - тела мультиполярных вегетативных нейронов, 2.3 - нервные волокна, 2.4 - кровеносные сосуды; 3 - постганглионарные волокна

Рис. Мультиполярный нейрон автономного ганглия и его тканевое микроокружение Окраска: железный гематоксилин

1 - тело мультиполярного нейрона:
 1.1 - ядро, 1.2 - цитоплазма; 2 - начало отростков;
 3 - глиоциты;
 4 - соединительнотканная оболочка



Фрагмент вегетативного ганглия МНС. Импрегнация азотно-кислым серебром.

1 – клетка Догеля I типа; 2 – ее аксон; 3 – клетка Догеля II типа; 3 – ядра глиоцитов;
 5 – нервные волокна.

Морфологически в *интрамуральных сплетениях* различают три типа клеток.

- Длинноаксонные эфферентные нейроны (клетки 1-го типа, клетки Догеля 1-го типа) имеют много коротких ветвящихся дендритов и длинный нейрит, направляющийся за пределы узла к рабочему органу, на клетках которых он образует двигательные или секреторные окончания.
- Равноотросчатые афферентные нейроны (клетки 2-типа, клетки Догеля 2-го типа) содержат длинные дендриты и аксон, уходящий за пределы данного ганглия в соседние и образующий синапсы на клетках I и III типов.
- Ассоциативные нейроны (клетки 3-го типа, клетки Догеля 3-го типа) местные вставочные нейроны, посылают свои отростки в соседние ганглии, где они заканчиваются на дендритах их нейронов.

РЕФЛЕКТОРНЫЕ ДУГИ

Рефлекс - ответная реакция организма на раздражение.

Нервная ткань входит в состав нервной системы, функционирующей по рефлекторному принципу, структурно-функциональной единицей, которого является рефлекторная дуга. Рефлекторная дуга представляет собой цепь нейронов, связанных между собой синапсами и обеспечивающие реакции рабочих органов в ответ на раздражение рецепторов. В рефлекторных дугах нейроны образуют три звена:

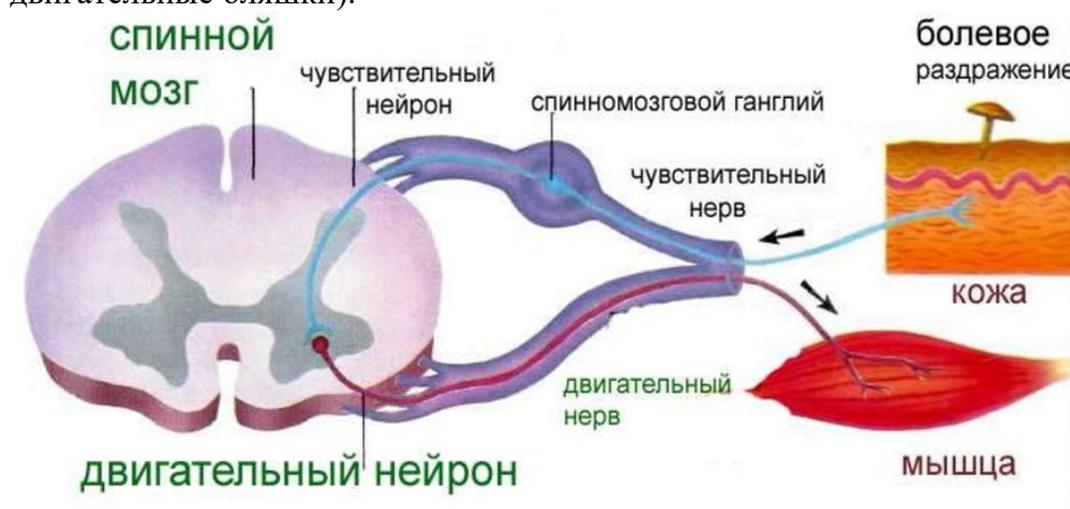
- рецепторное (афферентное),
- эфферентное
- и расположенное между ними ассоциативное (вставочное), которое в простейшем варианте может отсутствовать.

Самая простая рефлекторная дуга состоит из двух нейронов - **чувствительного и двигательного**. В большинстве случаев между чувствительным и двигательным нейронами включены вставочные или **ассоциативные** нейроны. Рефлекторные пути бывают простые и сложные, соматические и вегетативные.

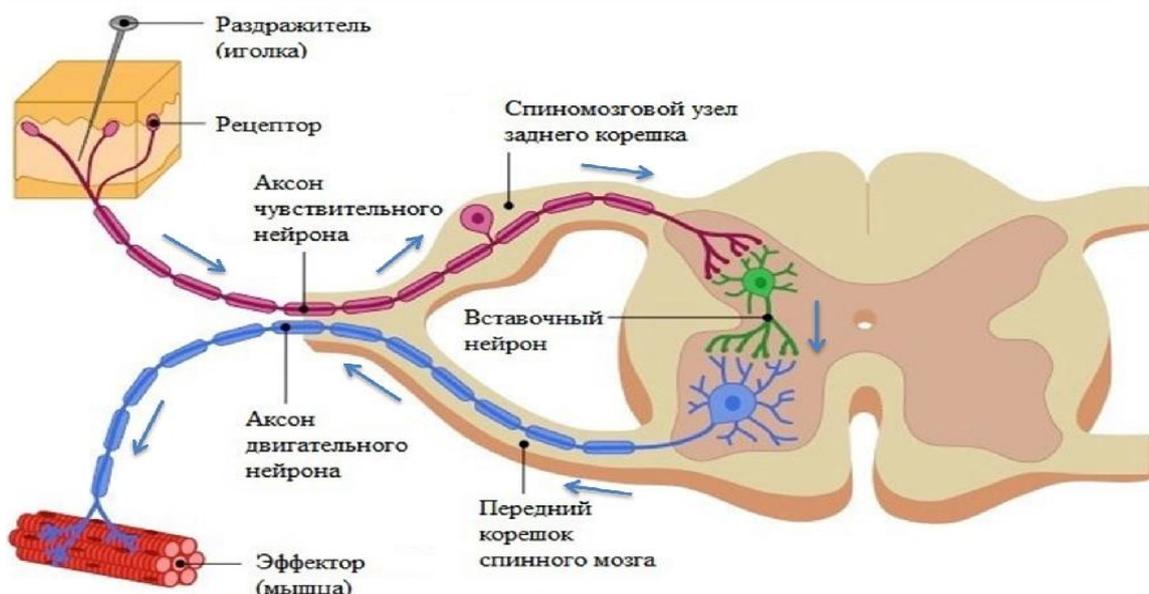
В соматической рефлекторной дуге рецепторное звено образовано афферентными псевдоуниполярными нейронами, тела которых располагаются в спинальных ганглиях. Дендриты этих клеток образуют чувствительные нервные окончания в коже или скелетной мускулатуре, а аксоны вступают в спинной мозг и направляются в задние рога, образуя синапсы на телах и дендритах вставочных нейронов.

Вставочные нейроны представлены мультиполярными ассоциативными нейронами, аксоны которых направляются в передние рога, передавая импульсы на тела и дендриты эффекторных (двигательных) клеток.

Эффекторное звено образовано мультиполярными нейронами, аксоны которых выходят из спинного мозга в составе передних корешков, направляются к спинальному ганглию и далее в составе смешанного нерва – к скелетной мышце, на волокнах которой их веточки образуют нервно-мышечные синапсы (моторные или двигательные бляшки).

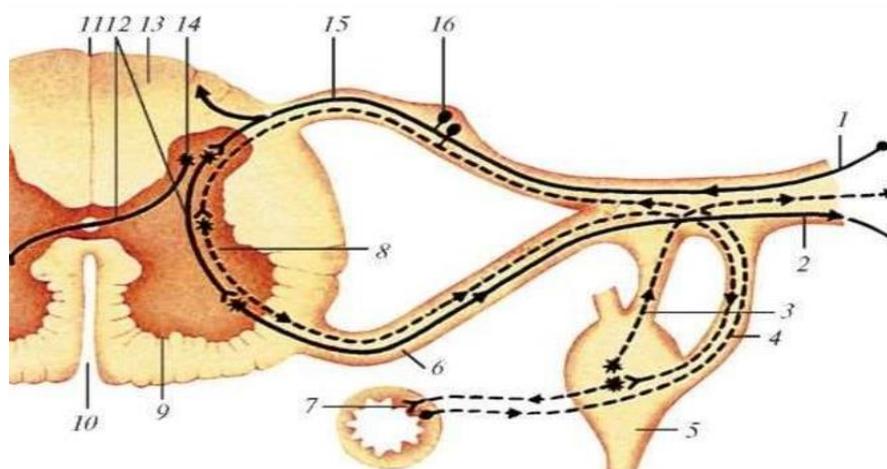


Соматическая двухнейронная рефлекторная дуга (схема)



Соматическая трехнейронная рефлекторная дуга (схема)

В вегетивной рефлекторной дуге, рецепторное звено, как и в соматической рефлекторной дуге, образовано афферентными псевдоуниполярными клетками, тела которых располагаются в спинальных ганглиях, однако дендриты этих клеток образуют чувствительные нервные окончания в тканях внутренних органов, сосудов и желез. Их аксоны вступают в спинной мозг, минуя задние рога, направляются в боковые рога, образуя синапсы на телах и дендритах вставочных нейронов. Аксоны (преганглионарные волокна) вставочных нейронов, покидают спинной мозг и направляются в один из вегетативных ганглиев, где и оканчиваются на дендритах и телах эффекторных (двигательных) клеток. А аксоны же (постганглионарные волокна) эффекторных клеток в составе нервных стволов направляются к клеткам рабочих органов – гладких мышц, желез, сердца.



1 - афферентное нервное волокно; **2** - эфферентное нервное волокно; **3** - серая (соединительная) ветвь; **4** - белая (соединительная) ветвь; **5** - узел симпатического ствола; **6** - передний корешок спинномозгового нерва; **7** - нервные окончания; **8** - латеральный (боковой) рог; **9** - передний рог спинного мозга; **10** - передняя срединная щель; **11** - задняя срединная борозда; **12** - вставочный нейрон; **13** - белое вещество; **14** - задний рог; **15** - задний корешок спинномозгового нерва; **16** - спинномозговой узел.
Сплошной линией показана рефлекторная дуга соматической нервной системы, пунктирной - вегетативной

ВЫСШИЕ ЦЕНТРЫ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ. КОРА БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ, МОЗЖЕЧОК

Головной мозг анатомически подразделяется на стволую часть (продолговатый, мост, средний, промежуточный мозг), мозжечок (малый мозг) и большой мозг (полушария).

Мозжечок выполняет функцию центрального органа равновесия и координации движений.

Большой мозг регулирует все соматические, психические и вегетативные функции организма, координируя его взаимосвязи с внешней средой

Паренхима головного мозга представлена *серым* и *белым* веществом:

- Серое вещество в основной своей массе располагается на поверхности мозжечка и большого мозга, образуя соответственно кору мозжечка и кору больших полушарий. Остальной объем серого вещества формирует многочисленные моторные и ассоциативные подкорковые ядра мозжечка и ствола мозга.

- Белое вещество состоит из плотно соединенных между собой пучков миелиновых нервных волокон. Они образуют восходящие, нисходящие и комиссуральные проводящие пути, которые соединяют различные отделы ЦНС в единое морфо-функциональное целое. В белом веществе расположены полости головного мозга – желудочки, которые выстланы эпендимоглиоцитами на базальной мембране и заполнены ликвором. От базальных полюсов эпендимоглиоцитов отходят длинные отростки («базальные струны»), которые пронизывают все вещество мозга. Они вместе с астроцитами формируют *опорный каркас мозга*.

Строма головного мозга представлена тремя соединительнотканными оболочками (твердой, паутинной и мягкой), которые аналогичны таковым в спинном мозге. Между ними расположены межоболочечные пространства, которые выстланы эпендимоглиоцитами на базальной мембране. Твердая мозговая оболочка сращена с надкостницей костей черепа, поэтому эпидурального пространства нет.

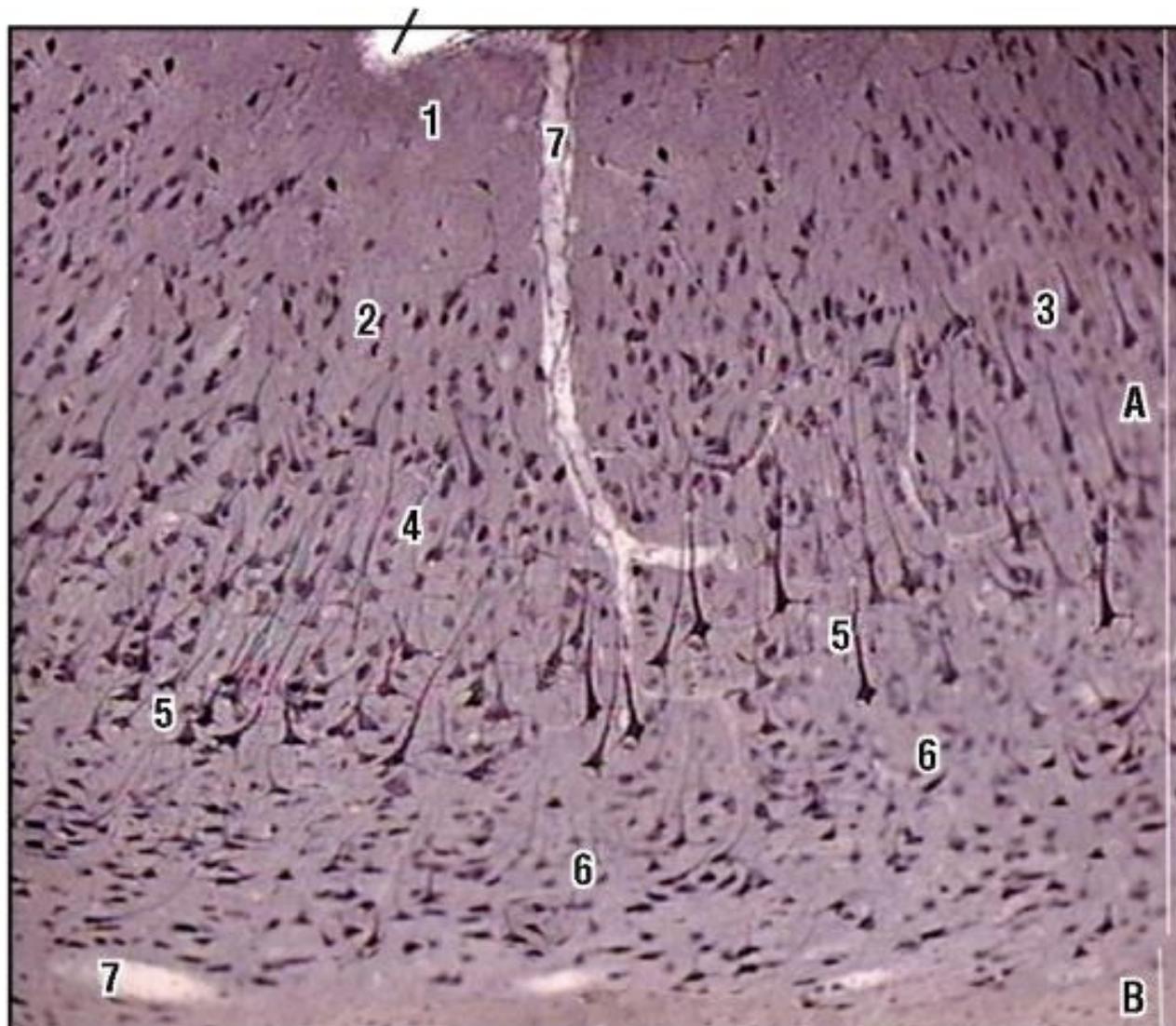
Вещество головного мозга отделяется от мягкой мозговой оболочки наружной пограничной глиальной мембраной.

В оболочках мозга расположено большое количество кровеносных сосудов и рецепторов, в том числе болевых. В самом веществе мозга рецепторы отсутствуют. Кровеносные сосуды проникают в вещество мозга в сопровождении *выростов мягкой мозговой оболочки*.

СТРОЕНИЕ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ

Кора полушарий большого мозга представляет собой высший и наиболее сложно организованный *нервный центр*, деятельность которого обеспечивает регуляцию разнообразных функций организма и сложные формы поведения. Она образована слоем серого вещества, наиболее сильно развита в передней центральной извилине. В коре головного мозга преобладает *неокортекс* (около 90%) – новая кора. В коре содержится около 14 млрд. нервных клеток и в 10 раз больше нейроглиальных клеток (астроцитов, олигодендроглиоцитов, макрофагов). Мультиполярные нейроны различной формы. Пирамидные (от малых до гигантских составляющие ½ всех

нейроцитов) звездчатые, веретеновидные, паукообразные, кустикообразные и др. клетки образуют **цитоархитектонику** коры большого мозга. Пирамидные нейроны составляют основную и специфическую для коры большого мозга форму.



Микрофотография. Кора полушарий большого мозга. Цитоархитектоника (импрегнация серебром): А - кора (серое вещество); Б: мягкая мозговая оболочка;

1 - молекулярный слой; 2 - наружный зернистый слой; 3 - пирамидный слой; 4 - внутренний зернистый слой; 5 - ганглионарный слой; 6 - слой полиморфных клеток; **В: белое вещество; 7 - кровеносные сосуды**

Размеры варьируют от 10 до 140 мкм. Они имеют вытянутое треугольное тело, вершина которого обращена к поверхности коры. От вершины и боковых поверхностей тела отходят дендриты, заканчивающиеся в различных слоях серого вещества. От основания пирамидных клеток берут начало нейриты, в одних клетках короткие, образующие ветвления в пределах данного участка коры, в других – длинные, поступающие в белое вещество. Пирамидные клетки разных слоев коры отличаются размерами и имеют разное функциональное значение. Мелкие клетки представляют собой вставочные нейроны, аксоны которых связывают отдельные участки коры одного полушария (ассоциативные нейроны) или двух полушарий (комиссуральные нейроны). Нейриты крупных пирамид принимают участие в

образовании пирамидных путей, проецирующих импульсы в соответствующие центры ствола и спинного мозга. Различают 6 основных слоев клеток:

I-молекулярный; располагается под мягкой мозговой оболочкой; содержит сравнительно небольшое количество мелких нейронов- горизонтальных клеток Кахала с длинными ветвящимися дендритами. Их аксоны участвуют в образовании *тангенциального сплетения волокон* этого слоя. Здесь имеются многочисленные дендриты и аксоны клеток более глубоко расположенных слоев, образующих межнейронные связи.

II-наружный зернистый; образован многочисленными мелкими пирамидными и звездчатыми клетками дендриты которых ветвятся и поднимаются в молекулярный слой. А аксоны либо уходят в белое вещество, либо образуют дуги и также направляются в молекулярный слой.

III-пирамидный- значительно варьирует по ширине и максимально выражен в ассоциативных и сенсомоторных областях коры. В нем преобладают пирамидные клетки, размеры которых увеличиваются вглубь слоя от мелких до крупных. Апикальные дендриты пирамидных клеток направляются в молекулярный слой, а латеральные образуют синапсы с клетками данного слоя. Аксоны этих клеток оканчиваются в пределах серого вещества или направляются в белое. Помимо пирамидных клеток, слой содержит разнообразные непиримидные нейроны. Слой выполняет преимущественно ассоциативные функции, связывая клетки, как в пределах данного полушария, так и с противоположным полушарием.

IV-внутренний зернистый- широкий в зрительной и в слуховой областях коры, а в сенсомоторной области практически отсутствует. Он образован мелкими пирамидными и звездчатыми клетками. Аксоны клеток этого слоя образуют связи с клетками выше- и нижележащих слоев коры.

V-ганглионарный; образован крупными, а в области моторной коры (прецентральной извилины)- гигантскими пирамидными клетками (Беца). Апикальные дендриты достигают молекулярного слоя, латеральные дендриты распространяются в пределах того же слоя. Аксоны же клеток проецируются на ядра головного и спинного мозга, наиболее длинные из них в составе пирамидных путей достигают каудальных сегментов спинного мозга.

VI-слой полиморфных клеток образован разнообразием по форме нейронов (веретенновидными, звездчатыми, клетками Мартинолли). Наружные участки слоя содержат более крупные клетки, внутренние- более мелкие и редко расположенные. Аксоны этих клеток уходят в белое вещество в составе эфферентных путей, а дендриты проникают до молекулярного слоя. Аксоны мелких клеток Мартинолли поднимаются к поверхности коры и ветвятся в молекулярном слое.

Кору делят на: гранулярную, образующую чувствительную зону (хорошо развиты зернистые слои - II, IV и слабо развиты слои содержащие пирамидные клетки) и агранулярную, (образующую двигательные области – хорошо развиты III, V, VI слои при слабом развитии II,IV-зернистых слоев).

Структурно-функциональная единица неокортекса – модуль, образован вертикальной колонкой диаметром 300 мкм. В модуль входят: кортико-кортикальное волокно, 2-а специфических афферентных волокна, пирамидные нейроны, шипиковые звездчатые нейроны (фокального типа и диффузного типа), тормозные нейроны (клетки с аксональной кисточкой, корзинчатые нейроны, аксоаксональные нейроны, клетки с двойным букетом дендритов).

Особенности распределения волокон в коре головного мозга определяются термином **миелоархитектоника**.

Нервные волокна образуют три группы:

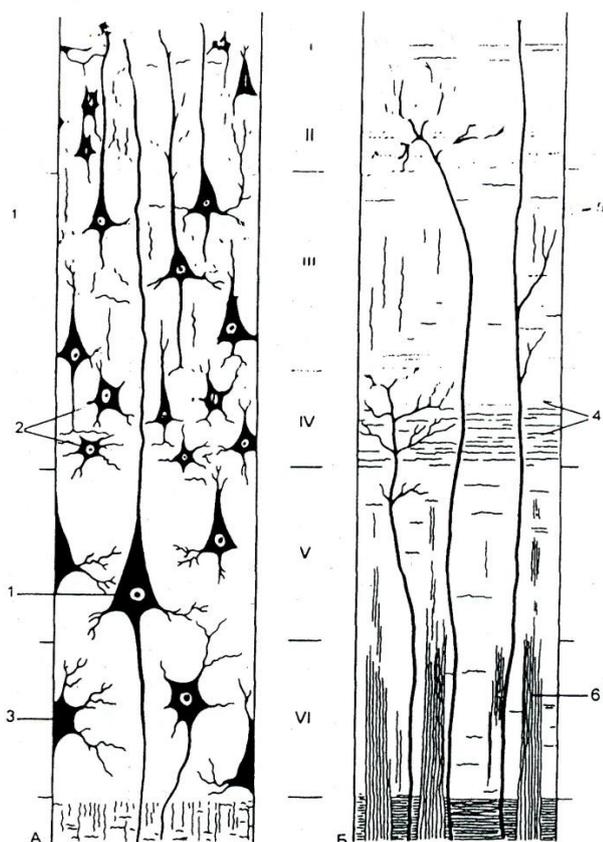
1) афферентные в виде пучков в составе радиальных лучей приходят в кору от ниже расположенных отделов головного мозга. Большая часть этих волокон заканчивается на уровне IV слоя.

2) ассоциативные, соединяющие различные функциональные зоны коры одного и того же полушария. Комиссуральные, которые соединяют между собой участки коры обоих полушарий, и проекционные, соединяющие кору большого мозга с нижележащими отделами мозга. Они формируют радиально ориентированные слои, которые заканчиваются на клетках пирамидного слоя.

3) эфферентные волокна связывают кору с подкорковыми образованиями.

По расположению нервных волокон (**миелоархитектоника**) различают 6 слоев:

1-й слой – тангенциальный; 2-й – безмякотный; 3-й – надполосковый; 4-й – полоска Байарже; 5-й – ганглионарный; 6-й – подполосковый.

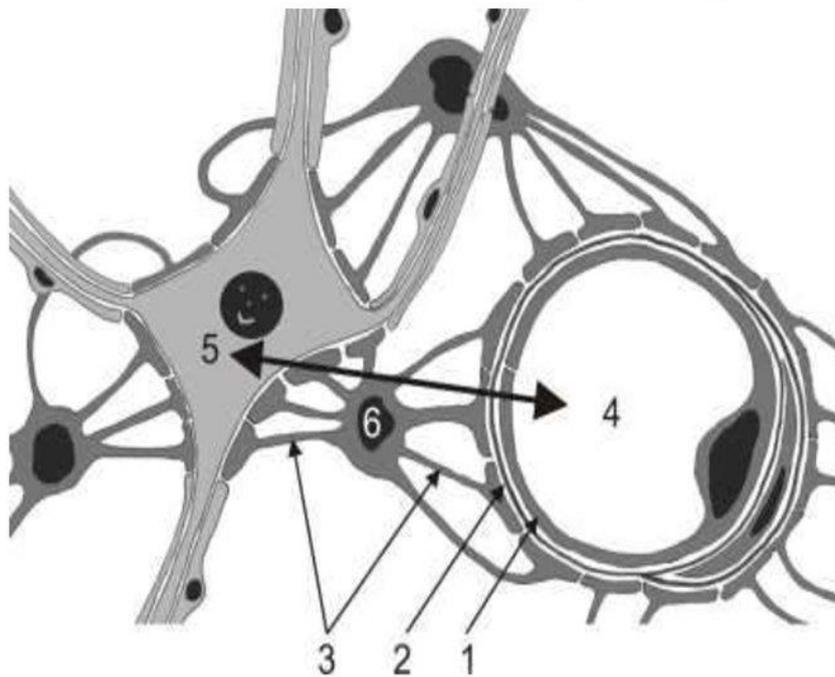


Цито- и миелоархитектоника

Кора больших полушарий богата различными элементами макроглии и глиальными макрофагами. Среди многообразия глиальных элементов особая роль отводится астроцитам, участвующим в образовании гемато-энцефалического барьера, осуществляющего избирательный обмен между кровью и нервной тканью мозга. **Гематоэнцефалический барьер** в головном мозге – физиологический барьер между кровеносной системой и ЦНС. Он включает в себя мозговые оболочки, капилляры соматического типа, микроглию, а также глиальные мембраны. Этот барьер функционирует как избирательный фильтр: через него очень хорошо проходят глюкоза и кислород, а также вещества, растворимые в липидах (спирт, никотин,

героин). Астроциты обеспечивают отсасывание из крови питательных веществ, необходимых нейронам и выделяют продукты обмена. Многие лекарственные препараты не растворимы в жирах, поэтому медленно или совсем не проникают в мозг.

Гематоэнцефалический барьер



- 1 - эндотелий капилляра, между эндотелиальными клетками имеются плотные контакты
- 2 - базальная мембрана капилляра
- 3 - ножки астроцита, обхватывающие и капилляры, и нейроны
- 4 - просвет капилляра
- 5 - нейрон
- 6 - астроцит

СТРОЕНИЕ МОЗЖЕЧКА

Мозжечок - центральный орган равновесия и координации движений. Площадь поверхности мозжечка значительно увеличивается за счет многочисленных борозд и извилин.

Функции мозжечка:

1) Мозжечок играет роль центра равновесия, контроля сложных и автоматических движений, прослеживая каждое движение и определяя его параметры. Он интегрирует всю информацию, поступающую из спинного мозга, вестибулярных ядер, ретикулярной формации и коры головного мозга. Сигналы от опорно-двигательного аппарата приходят в мозжечок по разным путям: по спинно-мозжечковым - от нервно-мышечных и нервно-сухожильных веретен; по оливо-мозжечковым - от мышечных рецепторов и др. Основные выходные сигналы от мозжечка через рубро-спинальный путь поступают к мотонейронам спинного мозга и регулируют их активность.

2) Функция поддержания мышечного тонуса.

3) Регуляция артикуляции речи.

4) Мозжечок относится к надсегментарным вегетативным нервным центрам: он регулирует работу мышц, поднимающих волосы, зрачковый рефлекс, трофику кожи, получает сенсорную информацию от всех внутренних органов

Основная масса серого вещества в мозжечке располагается на поверхности и образует его кору. Меньшая часть серого вещества лежит глубоко в белом веществе в виде центральных ядер. В центре каждой извилины имеется тонкая прослойка белого вещества, покрытая слоем серого вещества - корой. Для коры мозжечка характерно слоистое расположение нейроцитов. Нейроны коры мозжечка образуют три слоя: *молекулярный* (содержит сравнительно небольшое количество мелких клеток); *ганглионарный* (образованный одним слоем крупных грушевидных клеток – клеток Пуркинье); *зернистый* (клетки-зерна, большие звездчатые клетки, звездчатые нейроны с длинными нейритами, веретеновидные горизонтальные клетки).

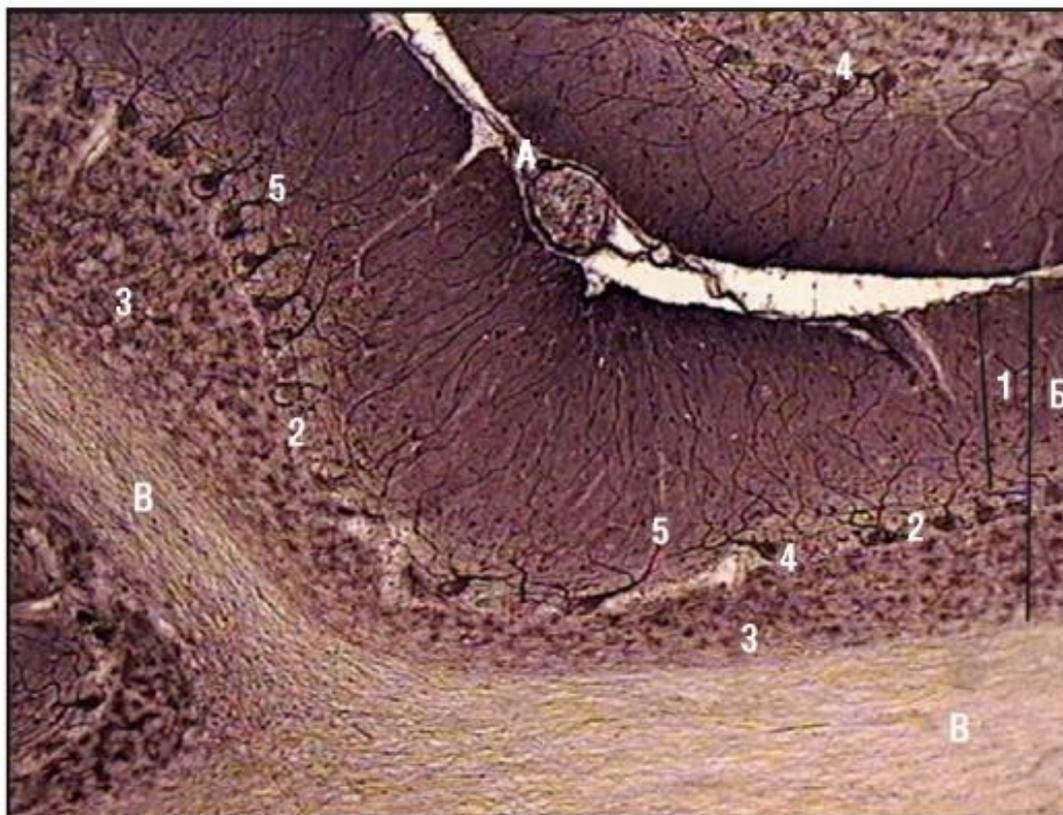


Рис. Мозжечок (фрагмент извилины, импрегнация серебром, малое увеличение): А - мягкая мозговая оболочка с кровеносным сосудом; Б - серое вещество. Кора мозжечка: 1 - молекулярный слой коры мозжечка; 2 - ганглионарный слой; 3 - зернистый слой коры мозжечка; 4 - тела грушевидных клеток Пуркинье; 5 - дендриты клеток Пуркинье; В - белое вещество с нервными волокнами

Молекулярный слой содержит тела корзинчатых и звездчатых клеток. *Корзинчатые* клетки располагаются во внутренней части молекулярного слоя. Их тонкие дендриты ветвятся преимущественно в плоскости, расположенной поперечно к извилине. Длинные нейриты клеток всегда идут поперек извилины и параллельно поверхности над грушевидными клетками. Они отдают коллатерали, спускаются к телам грушевидных нейронов, густо оплетают их, формируя характерную структуру *корзинок нервных волокон*. Активность нейритов корзинчатых нейронов вызывает торможение грушевидных клеток. *Звездчатые* нейроны лежат выше корзинчатых и

бывают двух типов. Мелкие звездчатые нейроны снабжены тонкими короткими дендритами и слабоветвящимися аксонами, образующими синапсы на дендритах грушевидных клеток. Крупные звездчатые нейроны в отличие от мелких имеют длинные и сильно разветвленные дендриты и нейриты. Ветви их нейритов соединяются с дендритами грушевидных клеток, но некоторые из них достигают тел грушевидных клеток и входят в состав так называемых корзинок. Нейроны молекулярного слоя представляют собой единую систему вставочных нейронов, передающих тормозные нервные импульсы на дендриты и тела грушевидных клеток в плоскости, поперечной извилинам.



Рис. Кора (срез, перпендикулярный ходу извилин)

1 - мягкая оболочка головного мозга;

2 - серое вещество (кора): 2.1 - молекулярный слой, 2.2 - слой клеток Пуркинье (грушевидных нейронов), 2.3 - зернистый слой;

3 - белое вещество

Ганглионарный слой содержит лежащие в один ряд тела клеток Пуркинье (грушевидных нейронов), оплетенные коллатералими аксонов корзинчатых клеток. Они имеют нейриты, которые, покидая кору мозжечка, образуют начальное звено его эфферентных тормозных путей. От крупного грушевидного тела в молекулярный слой отходят 2-3 дендрита, которые, обильно ветвясь, пронизывают всю толщу молекулярного слоя. От основания тел этих клеток отходят аксоны, проходящие через зернистый слой коры мозжечка в белое вещество. В пределах зернистого слоя от них отходят коллатерали, которые, возвращаясь в ганглионарный слой, вступают в синаптическую связь с соседними грушевидными клетками.

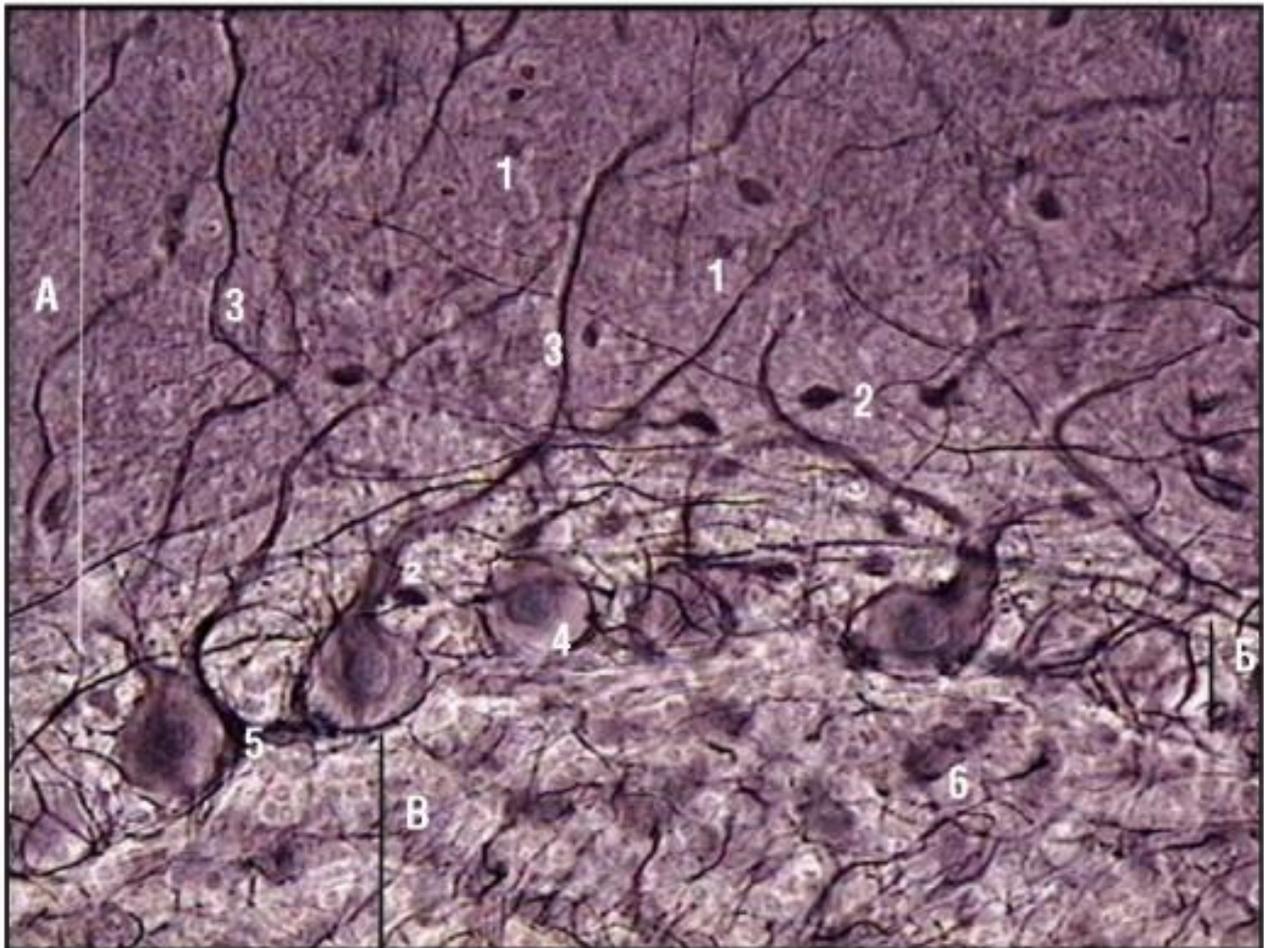


Рис.Мозжечок (фрагмент коры, импрегнация серебром, большое увеличение): А - молекулярный слой: 1 - звездчатые клетки; 2 - корзинчатые клетки; 3 - дендриты клеток Пуркинье; Б - ганглионарный слой: 4 - тела клеток Пуркинье; 5 - корзинчатое сплетение; В - зернистый слой: 6 - клетки-зерна

Зернистый слой очень богат нейронами различной формы. *Клетки-зерна* – наиболее многочисленные нейроны со слабо развитыми органеллами. Клетка имеет 3-4 коротких дендрита, заканчивающихся в этом же слое в виде лапки птицы. Вступая в синаптическую связь с окончаниями возбуждающих моховидных волокон, дендриты клеток-зерен образуют характерные структуры, именуемые клубочками мозжечка. Аксоны клеток-зерен проходят в молекулярный слой и в нем Т-образно делятся на две ветви, идущие параллельно длине извилины, образуя возбуждающие синапсы на дендритах клеток Пуркинье, корзинчатых и звездчатых клеток и больших клеток-зерен. Таким образом, нейриты клеток-зерен передают возбуждение, полученное ими от моховидных волокон, на значительное расстояние многим грушевидным клеткам. Вторым типом клеток являются *тормозные большие звездчатые* нейроны. Различают два типа таких клеток: с короткими и длинными нейритами. Нейроны с короткими нейритами лежат вблизи ганглионарного слоя. Их дендриты распространяются в молекулярный слой и образуют синапсы с аксонами клеток-зерен. Нейриты направляются в зернистый слой к клубочкам мозжечка и заканчиваются синапсами на дендритах клеток-зерен. Возбуждение этих нейронов может блокировать импульсы, поступающие по моховидным волокнам. Немногочисленные звездчатые нейроны с длинными нейритами имеют обильно ветвящиеся в зернистом слое дендриты и

нейриты, выходящие в белое вещество. Эти клетки обеспечивают связь между различными областями коры мозжечка. Третий тип клеток составляют *веретеновидные горизонтальные клетки*. Они встречаются преимущественно между зернистым и ганглионарным слоями. Имеют небольшое вытянутое тело, от которого в обе стороны отходят длинные горизонтальные дендриты, заканчивающиеся в ганглионарном и зернистом слоях. Нейриты этих клеток дают коллатерали в зернистый слой и уходят в белое вещество.

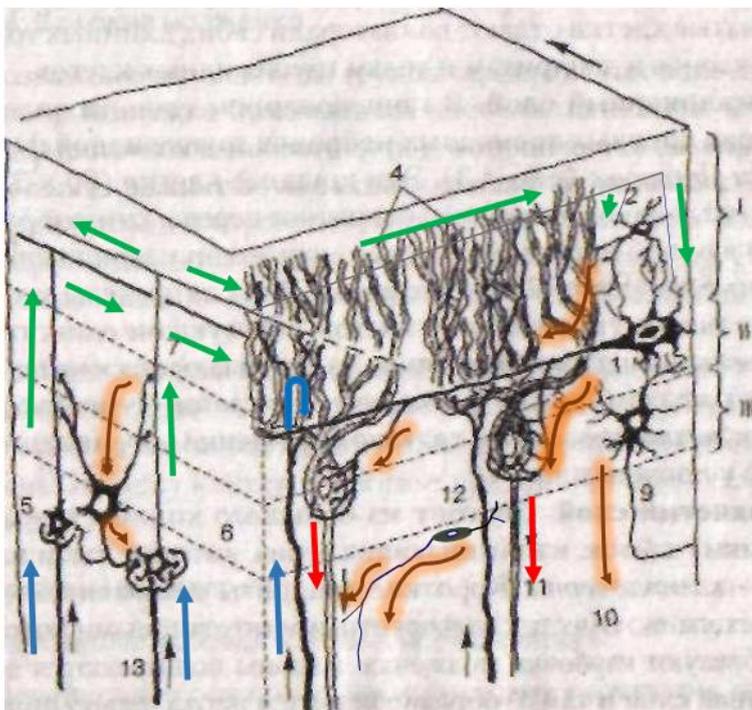


Рис.-схема. Клеточное строение мозжечка:

- I — молекулярный слой;**
- II — ганглионарный слой;**
- III — зернистый слой**
- 1 — корзинчатые клетки;
- 2 — звездчатые клетки;
- 3 — клетки Пуркинье ;
- 4 - Дендриты клеток Пуркинье ;
- 5 — клетки-зерна;
- 6 — клубочки;
- 7 — аксоны клеток-зерен;
- 8 — звездчатые клетки Гольджи;
- 9 — звездчатые клетки Гольджи с длинными аксонами;
- 10 — белое вещество;
- 11 — аксоны клеток Пуркинье ;
- 12 — лазающие волокна;
- 13 — моховидные волокна

Афферентная информация приходит в мозжечок по моховидным и лазающим волокнам, соединяя его с различными отделами головного и спинного мозга. *Моховидные волокна* опосредованно через клетки-зерна оказывают на грушевидные клетки возбуждающее действие. Они заканчиваются в клубочках зернистого слоя мозжечка, где вступают в контакт с дендритами клеток-зерен. Нейриты клеток-зерен по параллельным волокнам молекулярного слоя передают импульсы дендритам грушевидных, корзинчатых, звездчатых нейронов. *Лазающие волокна* пересекают зернистый слой, прилегают к грушевидным нейронам и стелются по их дендритам, заканчиваются на их поверхности синапсами. Лазающие волокна передают возбуждение непосредственно грушевидным нейронам. Дегенерация грушевидных нейронов ведет к расстройству координации движений.

Нейроглия образует остов и состоит из

- *астроцитов* (располагаются в зернистом слое),
- *олигодендроглиозитов* (имеются во всех слоях),
- *глиальных клеток с темными ядрами* (залегающих в ганглионарном слое между грушевидными клетками),
- *микроглии* (в большом количестве содержится в молекулярном и ганглионарном слоях),
- из специфических элементов – клеток, называемых «*Бергмановские волокна*», располагающихся вблизи тел клеток-Пуркинье.

ОРГАНЫ ЧУВСТВ. ОРГАН ЗРЕНИЯ.

Сенсорная система – совокупность структур, обеспечивающих восприятие организмом информации о состоянии внешней и внутренней среды, а также ее обработку и трансформацию в ощущения. Все эти функции осуществляются анализаторами и их периферическими отделами - органами чувств.

Анализаторы - это сложные структурно-функциональные системы, связывающие центральную нервную систему с внешней и внутренней средой. Они являются афферентной частью рефлекторных дуг. Каждый анализатор состоит из **трех частей**:

- ❖ периферической, в которой происходит восприятие раздражения;
- ❖ промежуточной или кондуктивной, представленной проводящими путями и подкорковыми образованиями;
- ❖ центральной, образованной участком коры головного мозга, где идет анализ информации и синтез ощущения;

Органы чувств являются периферическими частями анализаторов.

В зависимости от строения и функции рецепторной части выделяют три **типа органов чувств**:

I тип образован органами, развивающимися из нейроэктодермы. Рецепторные клетки в этих органах являются специализированными нейросенсорными клетками, преобразующими внешнюю энергию в нервный импульс. Они называются первичночувствующими (первичночувствующие рецепторы). Такими органами являются органы зрения и обоняния;

II тип органов чувств представлен органами слуха, равновесия, вкуса. В этих органах раздражения воспринимают эпителиальные клетки, которые называются сенсоэпителиальными, развивающиеся из кожной эктодермы. Сенсоэпителиальные клетки называются вторичночувствующими (вторичночувствующие рецепторы). С ними контактируют дендриты чувствительных нервных клеток, которые передают воспринятое раздражение на свой нейрон;

III тип органов чувств представлен инкапсулированными и неинкапсулированными нервными окончаниями. Их строение, как правило, не имеет органного принципа (исключение - инкапсулированные нервные окончания). Все они являются дендритами нейронов чувствительных ганглиев.

ОРГАН ЗРЕНИЯ

Глаз – это периферическая часть зрительного анализатора, в котором рецепторную функцию выполняют нейроны сетчатой оболочки.

Глаз имеет почти круглую форму около 2,5 см. в диаметре. Находится в передней части костной глазницы, или орбиты. Между глазом и костной стенкой лежит жир, соединительная ткань, связки, мышцы и слезная железа.

Глаз состоит из:

глазного яблока

вспомогательного аппарата (веки, слезные железы, глазодвигательные мышцы).

Глазное яблоко с морфологической точки зрения является органом слоистого типа. **Оно состоит из трех оболочек:**

наружная оболочка - склера, которая на большом протяжении непрозрачна, но в переднем отделе глазного яблока переходит в прозрачную роговицу;

средняя оболочка - сосудистая, в свою очередь, **подразделяется на 3 части:**

собственно сосудистую оболочку,
реснитчатое тело
и радужную оболочку;

внутренняя оболочка - **сетчатка:**

зрительная часть
и слепая часть.

Кроме того, **в состав глазного яблока входит:**

хрусталик,
стекловидное тело,
жидкость передней и задней камер глаза.

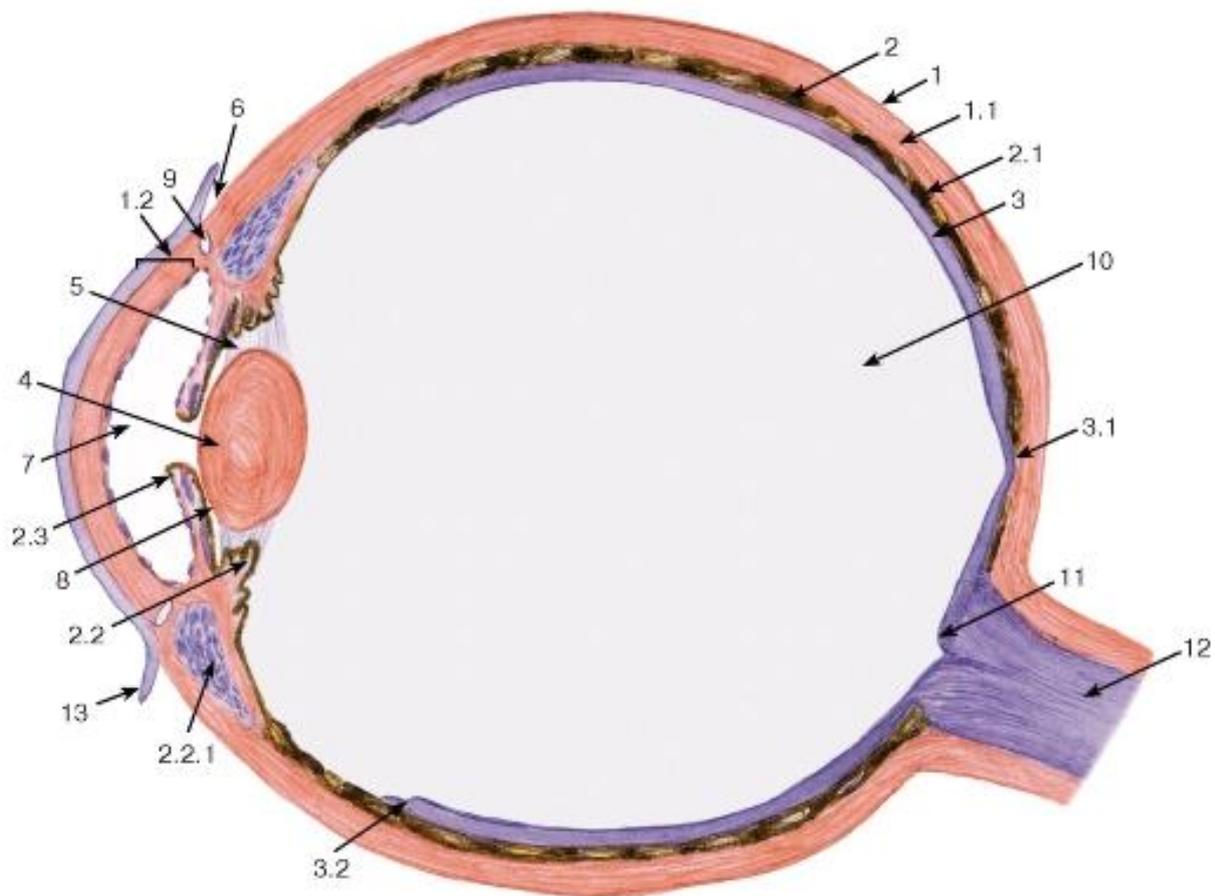


Рис. Глазное яблоко (полусхематический рисунок)

1 - фиброзная оболочка: 1.1 - склера, 1.2 - роговица;

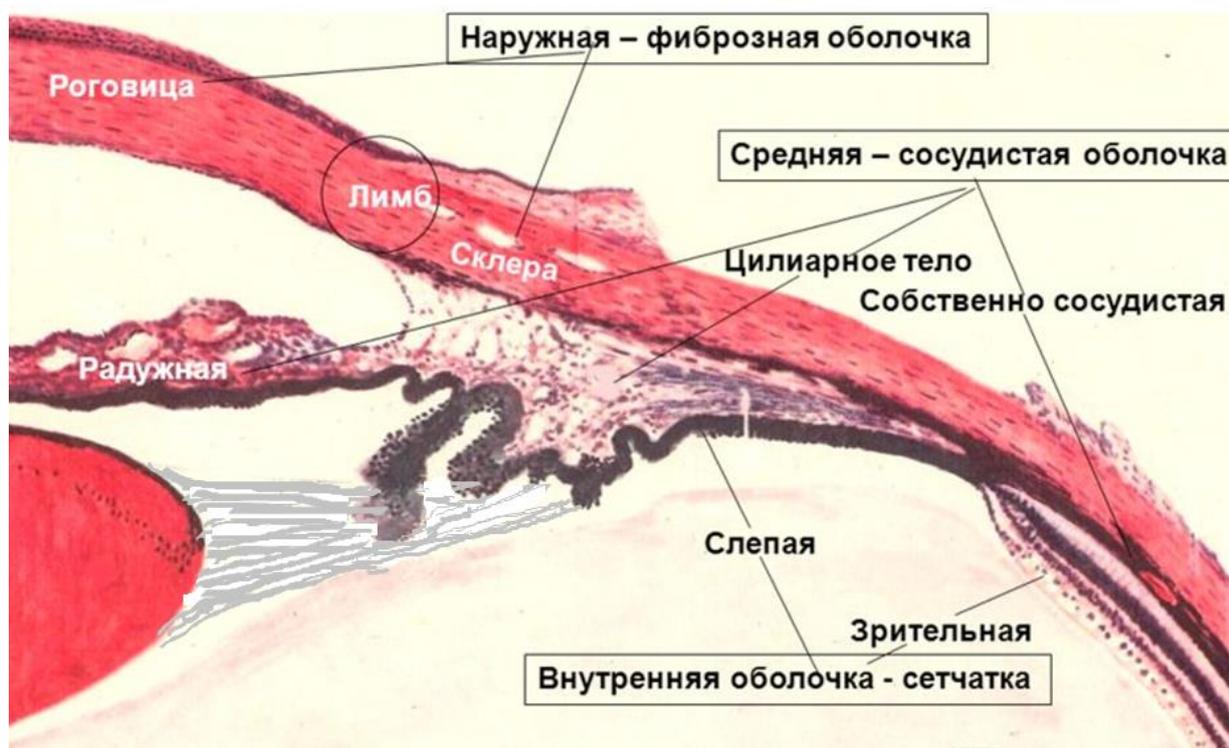
2 - сосудистая оболочка: 2.1 - собственно сосудистая оболочка (хороида), 2.2 - ресничное тело, 2.2.1 - ресничная мышца, 2.3 - радужка;

3 - сетчатка:

3.1 - желтое пятно (центральная ямка), 3.2 - зубчатый край;

4 - хрусталик; 5 - ресничный пояс (циннова связка); 6 - лимб роговицы; 7 - передняя камера глаза; 8 - задняя камера глаза; 9 - венозный синус склеры (шлеммов канал); 10 - стекловидная камера (со стекловидным телом); 11 - сосочек зрительного нерва (слепое пятно); 12 - зрительный нерв; 13 - конъюнктура

Оболочки глаза



Оболочки глаза и их производные формируют несколько функциональных аппаратов:

рецепторный аппарат - сетчатка;

диоптрический или светопреломляющий аппарат:

- роговица;
- хрусталик;
- стекловидное тело;
- жидкость камер глаза;

аккомодационный аппарат:

- радужка;
- хрусталик;
- реснитчатое тело;

вспомогательный аппарат:

- веки;
- ресницы;
- слезные железы;
- глазодвигательные мышцы.

Наружная фиброзная оболочка глаза - склера - это плотная оформленная волокнистая соединительная ткань, состоящая из соединительнотканых пластин, каждая из которых образована слоем параллельно (упорядоченно) расположенных коллагеновых волокон. Между пластинами находятся основное межклеточное вещество и фибробласты. Склера выдерживает очень высокое давление. Она непрозрачна, т.к. содержит большое количество воды.

ДИОПТРИЧЕСКИЙ АППАРАТ ГЛАЗА

РОГОВИЦА

Роговица - прозрачная часть наружной фиброзной оболочки глаза склеры, выполняет защитную функцию, отличается высокой оптической гомогенностью, пропускает и преломляет световые лучи. Она состоит из пяти слоев:

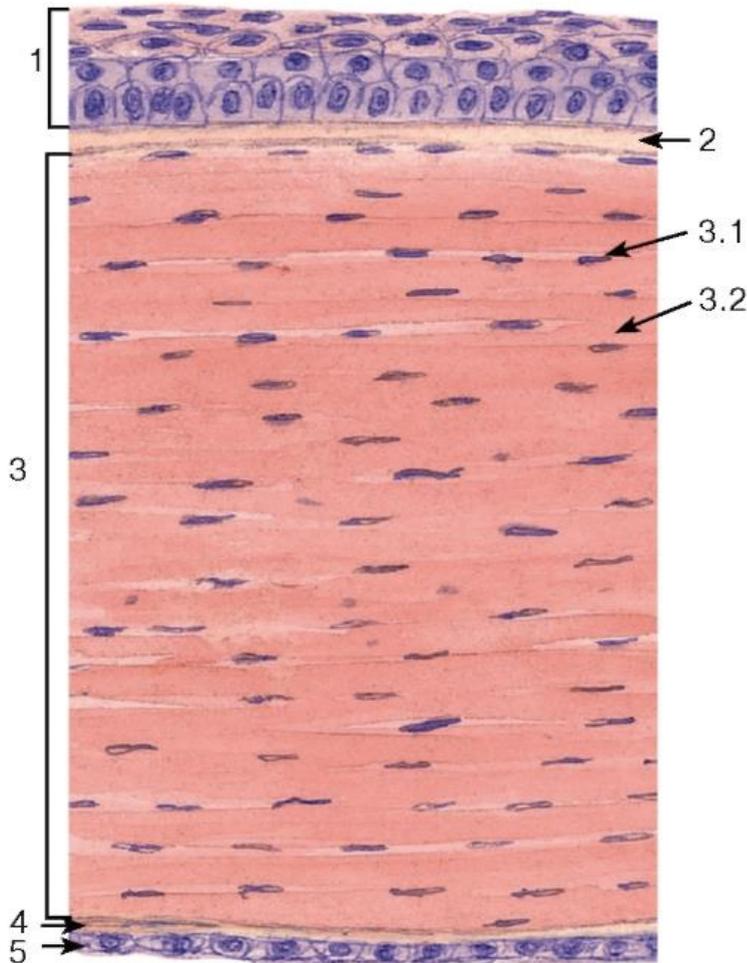


Рис. Глаз. Роговица

- 1 - передний эпителий;
- 2 - передняя пограничная пластинка (боуменова мембрана);
- 3 - собственное вещество (stroma):
 - 3.1 - кератоциты (фиброциты),
 - 3.2 - пучки (пластинки) коллагеновых волокон;
- 4 - задняя пограничная пластинка (десцеметова мембрана);
- 5 - задний эпителий

1.наружный эпителий - многослойный плоский неороговевающий эпителий, который состоит из трех слоев - базального, шиповатого и слоя плоских клеток. В эпителии содержится большое количество свободных нервных окончаний, обуславливающих высокую чувствительность роговицы. Их раздражение вызывает рефлекторное моргание, смыкание век и слезотечение. Передняя поверхность эпителия несет на себе многочисленные микроворсинки, способные удерживать пленку слезной жидкости. Передний эпителий роговицы в области лимба переходит в эпителий конъюнктивы глаза;

2.передняя пограничная (боуменова) мембрана. Образована упорядочено, в виде трехмерной сети, расположенными коллагеновыми волокнами. Играет роль базальной мембраны;

3.собственное вещество роговицы. Образовано оформленной плотной волокнистой соединительной тканью. Оно состоит из параллельно лежащих коллагеновых волокон, основного вещества и расположенных между волокнами фиброцитов. Собственное вещество роговицы продолжается в склеру - плотную непрозрачную оболочку. Место перехода называется лимбом. Здесь содержится большое количество сосудов, из которых питаются наружные отделы роговицы. Питание ее центральных отделов происходит за счет веществ, содержащихся в жидкости передней камеры глаза;

4.задняя пограничная (десцеметова) мембрана имеет такое же строение, как и наружная мембрана;

5.задний эпителий - однослойный плоский эпителий (часто называется эндотелием). Он защищает строму роговицы от воздействия влаги передней камеры. Ядра клеток «эндотелия» округлые или слегка овальные, их ось располагается параллельно поверхности роговицы. Клетки «эндотелия» нередко содержат вакуоли.

В роговице нет собственных сосудов, питание идет за счет диффузии веществ из передней камеры глаза и кровеносных сосудов лимба. При воспалении сосуды из лимба могут проникать в собственное вещество роговицы, что создает ее непрозрачность (катаракта). Роговица богато иннервируется, нервы лежат не только в собственном веществе, но и в переднем эпителии.

Факторы, обеспечивающие прозрачность роговицы:

идеально ровная поверхность переднего эпителия, при травмах, образовании язв роговицы эта ровная поверхность нарушается, что ведет к появлению непрозрачных участков;

в норме в собственном веществе отсутствуют сосуды, но при воспалении сосуды могут врастать в него из лимба, что нарушает прозрачность;

в норме в собственном веществе роговицы низкое содержание воды, при воспалениях роговицы (кератитах) происходит увеличение содержания воды, и прозрачность роговицы теряется;

высокая степень упорядоченности расположения коллагеновых волокон в пограничных мембранах и собственном веществе роговицы.

Передняя камера глаза образована роговицей (наружная стенка) и радужной оболочкой (задняя стенка), в области зрачка — передней капсулой хрусталика. На крайней ее периферии в углу передней камеры имеется камерный, или радужно-роговичный, угол с небольшим участком цилиарного тела. Камерный (еще называемый фильтрационный) угол граничит с дренажным аппаратом — шлеммовым каналом. Состояние камерного угла играет большую роль в обмене внутриглазной жидкости и в изменении внутриглазного давления.

Трабекулярный аппарат, ранее называвшийся гребенчатой связкой, состоит из 2 частей:

- склерокорнеальной, занимающей большую часть трабекулярного аппарата,
- и увеальной части, которая расположена с внутренней стороны и является собственно гребенчатой связкой.

Склерокорнеальная часть трабекулярного аппарата состоит из сети переплетающихся трабекул, имеющих сложную структуру. В центре каждой трабекулы, представляющей плоский тонкий тяж, проходит коллагеновое волокно, обвитое, укрепленное эластическими волокнами и покрытое снаружи футляром из

гомогенной стекловидной оболочки, являющейся продолжением десцеметовой оболочки. Между сложным переплетом корнеосклеральных волокон остаются многочисленные свободные щелевидные отверстия - фонтановы пространства, выстланные «эндотелием», переходящим с задней поверхности роговицы. Фонтановы пространства направлены к стенке венозного синуса склеры - шлеммова канала. Внутри шлеммов канал выстлан эндотелием. С его наружной стороны отходят широкие сосуды, образующие сложную сеть анастомозов, от которых берут начало вены, отводящие камерную влагу в глубокое склеральное венозное сплетение.

ХРУСТАЛИК

Хрусталик прозрачное двояковыпуклое тело, составляющий светопреломляющую среду. Хрусталик снаружи покрыт капсулой - утолщенной базальной мембраной. Капсула содержит гликопротеины и сеть микрофиламентов, обеспечивающие эластичность хрусталика. На передней поверхности хрусталика под его капсулой сохраняется однослойный эпителий.

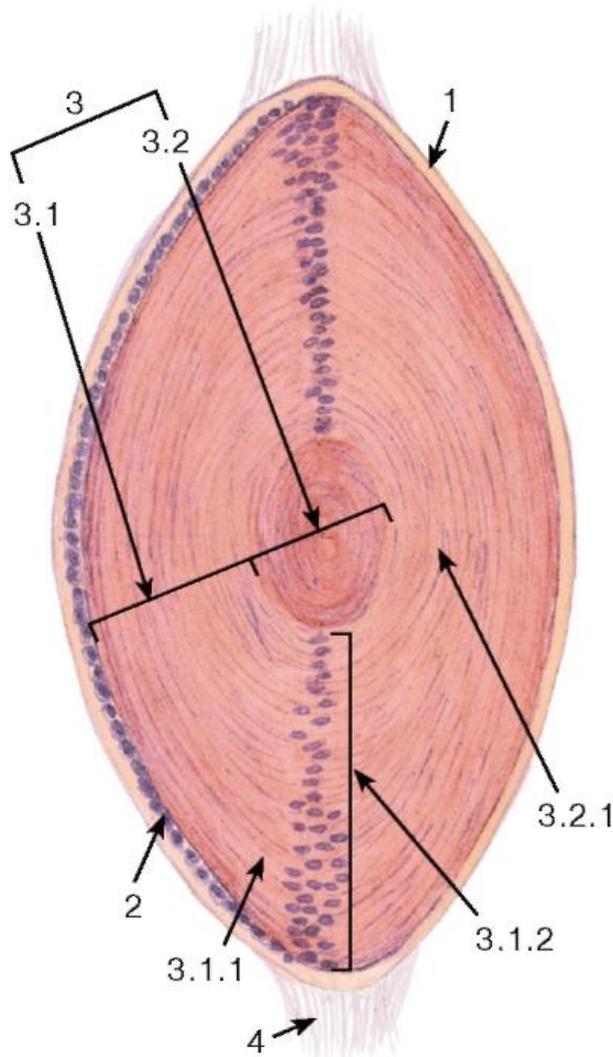


Рис. Глаз. Хрусталик.

- 1 - капсула хрусталика (базальная мембрана эпителия);
- 2 - эпителий хрусталика;
- 3 - вещество хрусталика:
- 3.1 - кора хрусталика,
- 3.1.1 - эпителиальные волокна хрусталика, содержащие ядра,
- 3.1.2 - ядерная (ростковая) зона коры,
- 3.2 - ядро хрусталика,
- 3.2.1 - волокна хрусталика,
- 4 - волокна ресничного пояска

На экваторе его клетки способны к митотическому делению (*ростковая зона*). После его завершения эти клетки формируют новые хрусталиковые волокна. Клетки заднего эпителия также формируют хрусталиковые волокна. Цитоплазма хрусталиковых волокон содержит прозрачное вещество *кристаллин*. В центре

хрусталиковые волокна уплотняются, теряют ядра, наслаиваются друг на друга и формируют ядро хрусталика.

Внутри хрусталика отсутствуют нервы и кровеносные сосуды, что обеспечивает его прозрачность. Внутри глаза хрусталик поддерживается с помощью нитей цилиарной (*цинновой*) связки, которая прикрепляется с одной стороны к цилиарному телу, а с другой — к капсуле хрусталика, благодаря чему сокращение мышц цилиарного тела передается хрусталику. Изменение степени натяжения нитей меняет кривизну хрусталика, при этом изменяется и его преломляющая способность. Благодаря этому возможна *аккомодация* - способность четкого видения различно удаленных предметов. У молодых людей хрусталик обладает высокой эластичностью, которая постепенно теряется с возрастом. Это ведет к нарушению восприятия близко расположенных объектов (*пресбиопия*). При старении также может нарушаться прозрачность хрусталика и его капсулы - возникает *хрусталиковая катаракта*.

СТЕКЛОВИДНОЕ ТЕЛО

Стекловидное тело – прозрачная масса желеобразного вещества, основная преломляющая среда глаза. Помимо этой наиболее важной функции стекловидное тело участвует в обменных процессах сетчатки, а также фиксирует хрусталик и препятствует (в норме) отслоению сетчатки от пигментного эпителия. Оно представлено межклеточным веществом (99% воды и белок витреин), которое преобладает, и единичными клетками (фиброциты, макрофаги и лимфоциты).

СОСУДИСТАЯ ОБОЛОЧКА

Средний слой стенки глаза сильно васкуляризирован и называется **сосудистой оболочкой**.

Главная функция собственно сосудистой оболочки - питание сетчатки. Она также участвует в регуляции внутриглазного давления. Пигмент, содержащийся в этой оболочке, поглощает избыток света. В результате сокращения цилиарной мышцы (части сосудистой оболочки) может изменяться длина оптической оси глаза, таким образом, сосудистая оболочка участвует в аккомодации.

Сосудистая оболочка состоит из трех частей:

- собственно сосудистой оболочки;
- цилиарного (реснитчатого) тела;
- радужки.

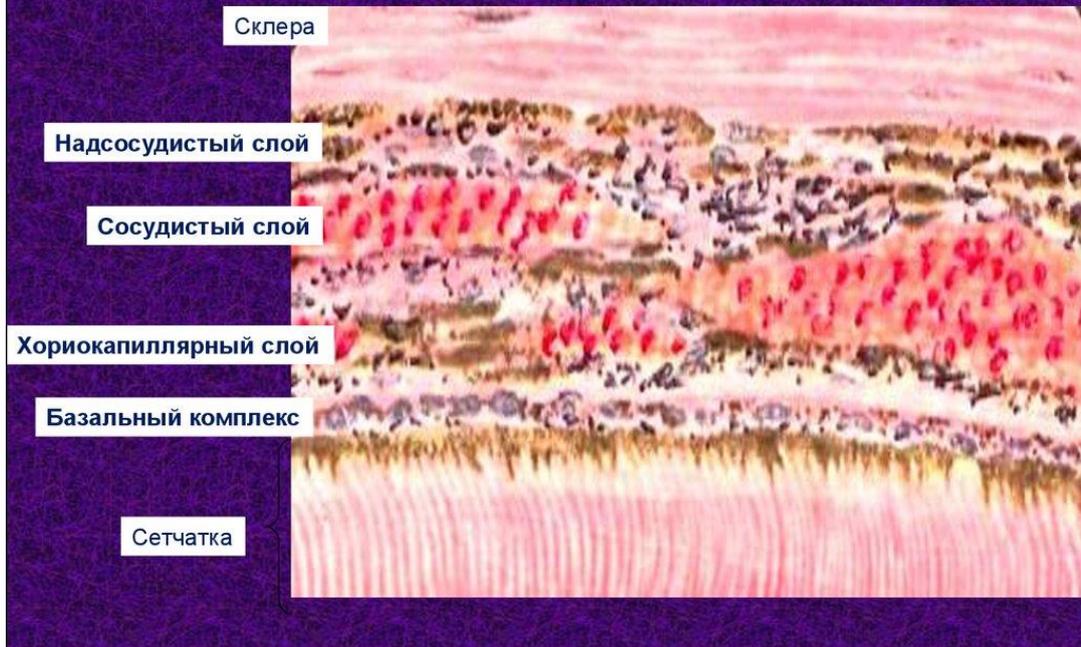
В собственно сосудистой оболочке различают:

- надсосудистую пластинку,
- сосудистую пластинку,
- сосудисто-капиллярную пластинку
- и базальный комплекс.

Надсосудистая пластинка прилежит к склере, образована рыхлой волокнистой соединительной тканью, содержит много пигментных клеток, коллагеновых фибрилл, нервных сплетений и сосудов.

Сосудистая пластинка содержит переплетающиеся кровеносные сосуды, окруженные рыхлой соединительной тканью, пигментные клетки.

Собственно сосудистая оболочка



Сосудисто-капиллярная пластинка состоит из гемокапилляров, отличающихся неравномерным калибром между которыми располагается рыхлая волокнистая соединительная ткань.

Базальный комплекс - мембрана Бруха прилежит к пигментному эпителию сетчатой оболочки глаза, очень тонкая пластинка образована коллагеновыми, эластическими волокнами, базальной мембраной пигментного эпителия.

РАДУЖНАЯ ОБОЛОЧКА

Радужная оболочка лежит перед хрусталиком. Имеет дисковидное образование, в центре которой находится зрачок.

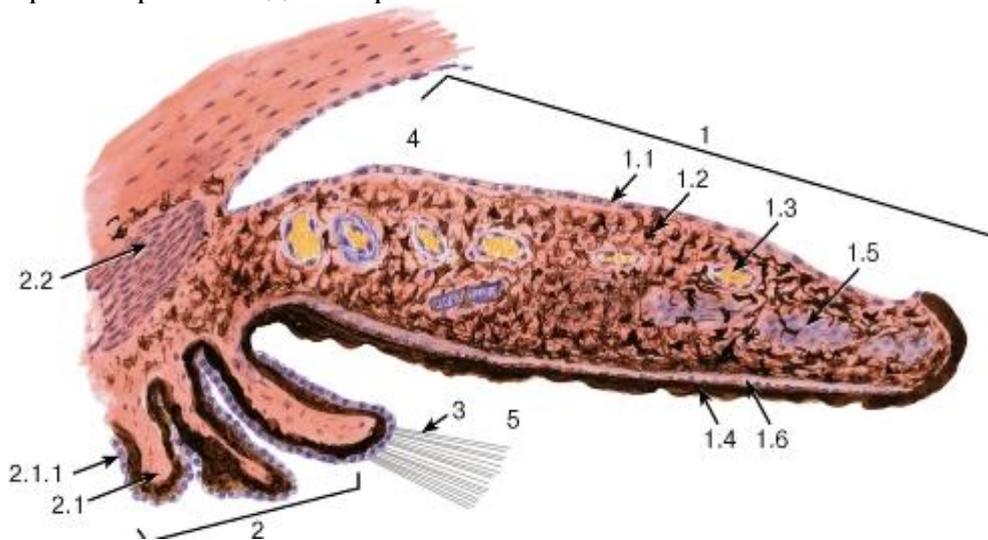


Рис. Глаз. Радужка, ресничное тело 1 - радужка: 1.1 - передний пограничный слой, 1.2 - передний бессосудистый слой, 1.3 - задний сосудистый слой, 1.4 - эпителий радужки (пигментный эпителий), 1.5 - сфинктер зрачка, 1.6 - дилататор зрачка; 2 - ресничное тело: 2.1 - ресничные отростки, 2.1.1 - ресничный эпителий, 2.2 - ресничная мышца; 3 - ресничный пояс (циннова связка); 4 - передняя камера глаза; 5 - задняя камера глаза

В радужке выделяют **5 слоев**:

- -передний эпителий - продолжение заднего эпителия роговицы, представлен плоскими полигональными клетками;
- -наружный пограничный слой содержит рыхлую волокнистую неоформленную соединительную ткань с фибробластами и меланоцитами;
- -сосудистый слой состоит из многочисленных сосудов, пространство между которыми заполнено рыхлой волокнистой соединительной тканью с пигментными клетками;
- -внутренний пограничный слой имеет такое же строение, как и наружный пограничный слой;
- - задний пигментный эпителий является продолжением двухслойного эпителия сетчатки, покрывающего цилиарное тело и отростки

В радужке содержатся две мышцы - суживающая и расширяющая зрачок. Эти мышцы образованы мионевральной тканью и находятся:

- первая - в околозрачковой зоне сосудистого слоя;
- вторая - в сосудистом и частично внутреннем пограничном слоях.

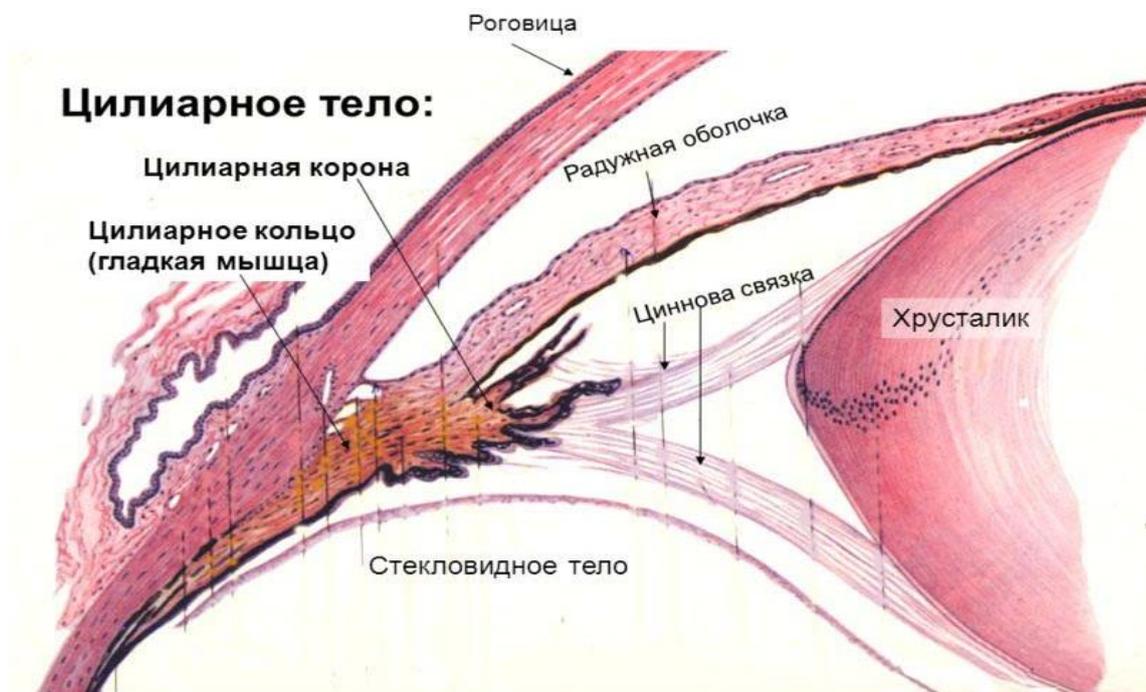
Мышца, суживающая зрачок, иннервируется парасимпатической нервной системой, а мышца, расширяющая зрачок - симпатической нервной системой.

РЕСНИЧАТОЕ (ЦИЛИАРНОЕ) ТЕЛО

Реснитчатое (цилиарное) тело состоит из двух частей:

внутренняя - цилиарная корона;

наружная - цилиарное кольцо.



Основу цилиарного тела составляет цилиарная мышца, образованная гладкой мышечной тканью. Ее пучки имеют циркулярное направление во внутренних отделах и радиальное в наружных. От поверхности цилиарного тела отходят цилиарные отростки, к которым прикрепляются нити цинновой связки. Между мышечными пучками расположена рыхлая волокнистая соединительная ткань с пигментными

клетками. Расслабление цилиарной мышцы вызывает натяжении цинновой связки и уплощение хрусталика. Сокращение мышцы, наоборот, вызывает расслабление цинновой связки, и хрусталик в силу своей упругости становится более выпуклым, его преломляющая способность увеличивается. Покрывающий цилиарные отростки двуслойный кубический эпителий образован внутренним слоем непигментированных и наружным слоем пигментированных клеток. Клетки каждого слоя имеют собственную базальную мембрану.

Этот эпителий вырабатывает внутриглазную жидкость; участвует в формировании барьера между кровью и внутриглазной жидкостью.

РЕЦЕПТОРНЫЙ АППАРАТ ГЛАЗА

Рецепторный аппарат глаза представлен зрительной частью сетчатой оболочки (сетчатки).

Сетчатка состоит из наружного пигментного слоя и внутреннего светочувствительного нервного. Функционально выделяют заднюю большую зрительную часть сетчатки, меньшие части – цилиарную, покрывающую цилиарное тело и радужковую, покрывающую заднюю поверхность радужки.

Слепая часть сетчатки состоит из двух пластов кубического глиального эпителия. Граница между слепой и зрительной частями неровная и называется зубчатым краем.

Зрительная (оптическая) часть имеет сложное слоистое строение, характерное для экранных нервных центров.

Основной частью сетчатки является трехчленная нейронная цепь. Она состоит из фоторецепторного, биполярного и ганглионарного нейронов. Тела нейронов образуют три ядерных слоя сетчатки (наружный и внутренний зернистые и ганглионарный). Имеются также слои, образованные отростками нейронов, межнейронными связями и глиальными элементами слой палочек и колбочек, наружный и внутренний сетчатые слои, слой нервных волокон, две глиальные пограничные мембраны. Всего в сетчатке насчитывается 10 слоев:

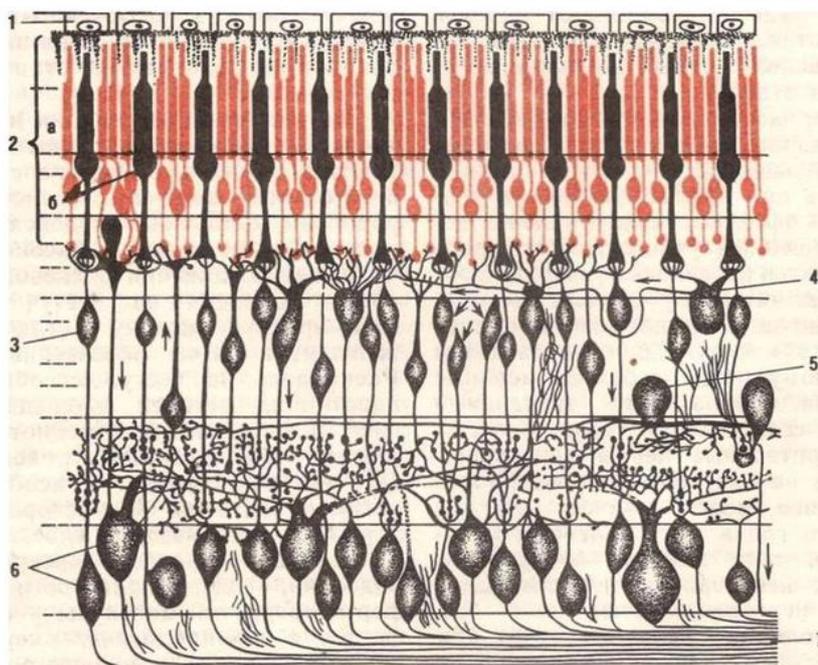
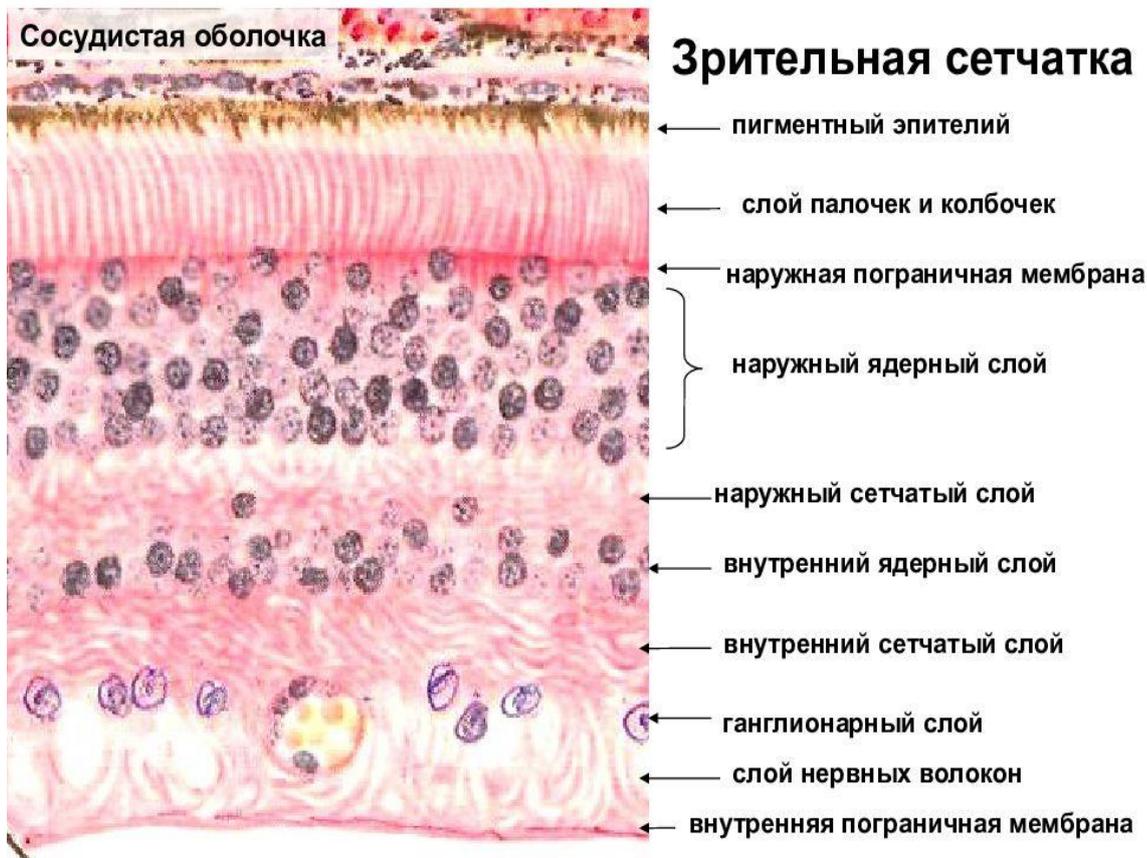


Схема строения сетчатки.

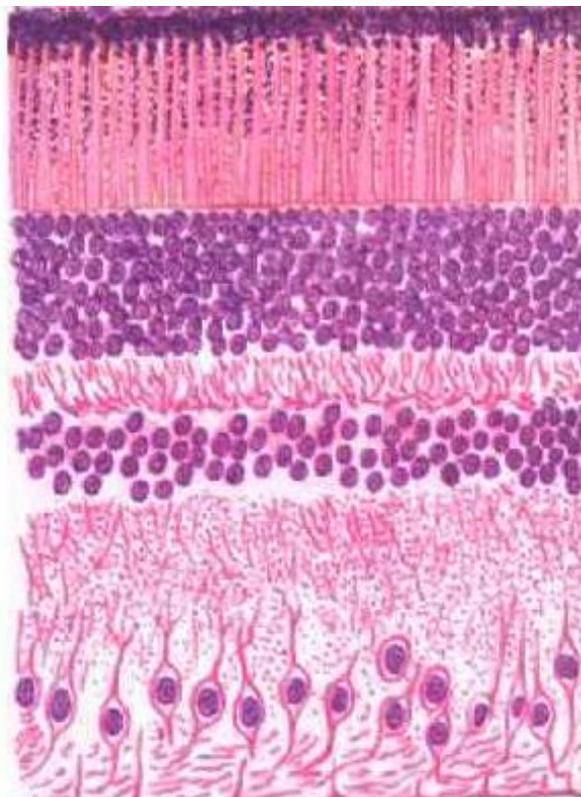
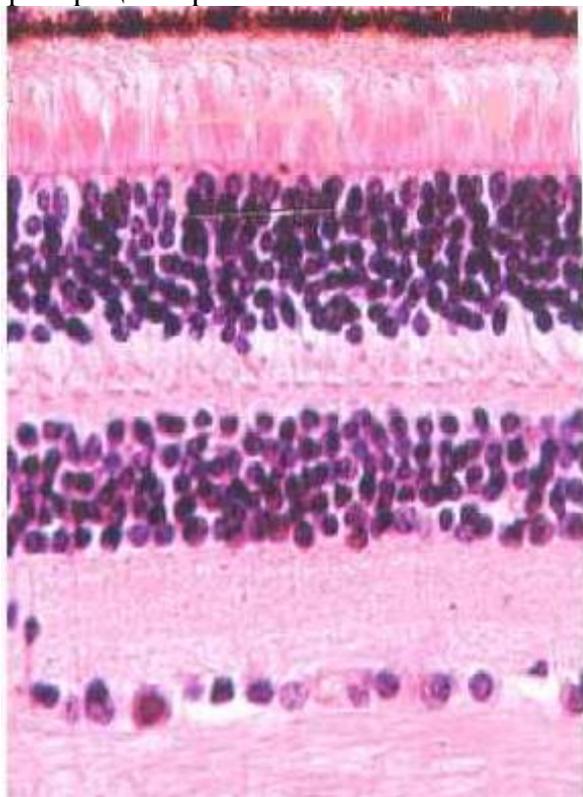
- 1-пигментный слой;
- 2-слой палочек (a) и колбочек (б);
- 3-биполярные нейроны;
- 4-горизонтальная клетка;
- 5-амакриновая клетка;
- 6-ганглионарная клетка;
- 7-волокна зрительного нерва



1.Слой пигментного эпителия находится между базальной пластинкой сосудистой оболочки, с одной стороны, и слоем палочек и колбочек сетчатки, с другой. Пигментоциты, формирующие слой, лежат на базальной мембране. Общее количество пигментных клеток, содержащих коричневые гранулы меланина, варьирует от 4 до 6 млн. В центре желтого пятна они более высокие, а на периферии уплощаются, становятся шире. Апикальные мембраны пигментных клеток контактируют непосредственно с дистальной частью наружных сегментов фоторецепторов сетчатки. Между ними имеется пространство. Апикальная поверхность пигментоцитов имеет два типа микроворсинок: длинные микроворсинки, которые располагаются между наружными сегментами фоторецепторов, и короткие микроворсинки, которые соединяются с концами наружных сегментов фоторецепторов. Один пигментоцит контактирует с 30—45 наружными сегментами фоторецепторов, а вокруг одного наружного сегмента палочек обнаруживается 3—7 отростков пигментоцитов, содержащих меланосомы, фагосомы и органеллы общего значения. В то же время вокруг наружного сегмента колбочки — 30—40 отростков, которые длиннее и не содержат органелл, за исключением меланосом. Фагосомы образуются в процессе фагоцитоза дисков наружных сегментов фоторецепторов. Их основания прилежат к сосудистой оболочке.

Считают, что пигментоциты являются разновидностью специализированных макрофагов ЦНС. Наличие меланосом обуславливает поглощение 85—90% света, попадающего в глаз. Под воздействием света меланосомы перемещаются в апикальные отростки пигментоцитов, а в темноте меланосомы возвращаются в цитоплазму. Это перемещение происходит с помощью микрофиламентов при участии гормона меланотропина.

На свету количество пигмента увеличивается, и он перемещается в отростки, которые окружают палочки и колбочки фоторецепторных нейронов, глубоко проникая между ними. При этом пигмент поглощает часть света и препятствует перевозбуждению фоторецепторных нейронов. В темноте отростки исчезают, а пигмент перемещается к телу клетки, что способствует большему возбуждению фоторецепторов.



Рисунки. Сетчатка в темноте

Сетчатка на свету

Функции пигментного слоя:

- трофическая функция по отношению к фоторецепторным нейронам, обеспечение диффузии питательных веществ и кислорода из сосудистой оболочки;
- защитная функция - защита палочек и колбочек прежде всего от избыточного светового потока, участие в гематофтальмическом барьере;
- фагоцитоз и переваривание подвергающихся постоянному разрушению наружных частей палочконесущих нейронов и, следовательно, участие в обновлении их дисков;
- биосинтез ретиналя (составной части зрительного пигмента родопсина) и транспорт его к фоторецепторным нейронам.

2.Слой палочек и колбочек образован дендритами фоторецепторных нейронов, имеющими форму или палочек, или колбочек. В палочке выделяют наружный и внутренний сегменты. В наружном сегменте находится большое количество вдвоенных поперечных мембран, расположенных в виде стопки плоских мембранных пузырьков. Их называют дисками. В дисках наружного сегмента содержится зрительный пигмент родопсин, состоящий из белка опсина и альдегида витамина А - ретиналя. Под действием энергии света родопсин распадается, что ведет к

увеличению проницаемости мембраны клетки для ионов и возникновению электрического потенциала. В темноте происходит регенерация родопсина, сопровождающаяся затратой энергии АТФ. Диски палочек постоянно обновляются. Их новообразование происходит в проксимальных отделах, откуда новообразованные диски смещаются в дистальном направлении, "стареют" фагоцитируются клетками пигментного эпителия. Для новообразования мембран дисков необходим витамин А, при недостатке которого происходит их разрушение, и возникает "куриная слепота" - неспособность видеть в ночное время. Палочки - рецепторы черно-белого ночного зрения. Их количество около 130 млн. Расположены палочки в периферических отделах сетчатки.

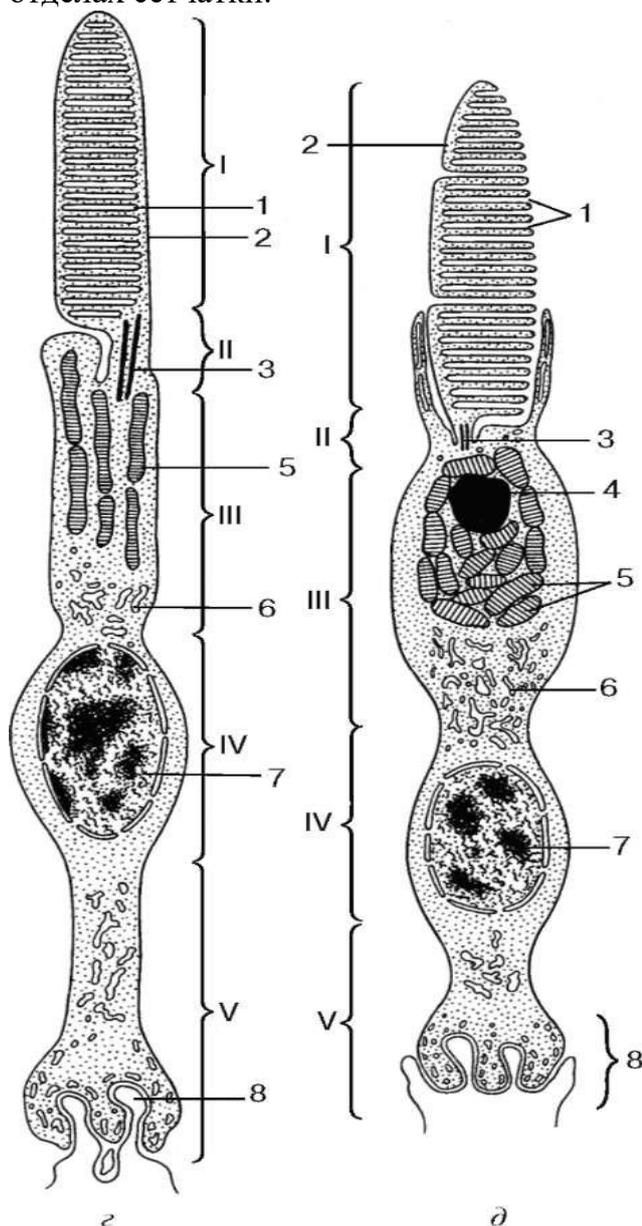


Рис. г, д - ультрамикроскопическое строение палочковой и колбочковой нейросенсорных клеток (схема по Ю. И. Афанасьеву):

I - наружный сегмент; II - связующий отдел; III - внутренний сегмент; IV - перикарион; V - аксон.

1 - диски (в палочках) и полудиски (в колбочках); 2 - плазмолемма; 3 - базальные тельца ресничек; 4 - липидное тело; 5 - митохондрии; 6 - эндоплазматическая сеть; 7 - ядро; 8 - синапс

В колбочке строение наружного сегмента несколько отличается от палочки.

Во-первых, наружные сегменты состоят не из изолированных дисков, а из полудисков, образованных глубокими инвагинациями цитолеммы, напоминающими гребенку.

Во-вторых, они имеют не цилиндрическую, а коническую форму.

В-третьих, во внутреннем сегменте имеется эллипсоидлипидное включение, окруженное митохондриями.

В-четвертых, в колбочках полудиски содержат зрительный пигмент йодопсин. Этот пигмент распадается под воздействием красного, синего или зеленого света.

В-пятых, мембраны колбочек не подвергаются обновлению.

Внутренний сегмент колбочек имеет такое же строение, как и в палочках, отличие заключается в том, что ядро колбочковых клеток более крупное, чем ядро палочковых. Общее число колбочковых нейронов составляет около 7 млн. Они лежат

в центре сетчатки. Особенно велико их содержание в желтом пятне - области лучшего видения. Колбочковые клетки реагируют на свет высокой интенсивности, обеспечивая цветное дневное зрение.

Механизм фоторецепции связан с распадом молекул родопсина и йодопсина под воздействием световой энергии. Это запускает цепь реакций, изменяющих проницаемость мембран для ионов и вызывающих формирование нервного импульса.

3. Наружная глиальная мембрана находится между слоем палочек и колбочек и наружным зернистым слоем. Образована окончаниями отростков мюллеровых клеток и их базальными мембранами.

4. Наружный зернистый (ядерный) слой образован телами и ядрами фоторецепторных нейронов. Это наиболее выраженный из трех ядерных слоев сетчатки.

5. Наружный сетчатый слой сформирован аксонами фоторецепторных нейронов, дендритами биполярных нейронов и синапсами между ними.

6. Внутренний зернистый слой образован телами нескольких нейронов: биполярных, горизонтальных, амакриновых, интерплексиформных, а также ядрами глиальных клеток-волокон Мюллера. Дендриты биполярных нейронов образуют синапсы с аксонами фоторецепторных нейронов в наружном сетчатом слое, а их аксоны формируют синапсы с дендритами ганглионарных нейронов во внутреннем сетчатом слое. Взаимоотношения биполярных клеток с палочковыми и колбочковыми нейронами неидентичны. Несколько палочковых клеток (15—20) конвергируют на одной биполярной клетке в наружном сетчатом слое, а аксон биполяров во внутреннем сетчатом слое дивергирует на несколько типов амакриновых клеток, которые конвергируют на ганглионарной клетке. Значение дивергенции и конвергенции заключается в ослаблении или усилении палочкового сигнала, что обуславливает чувствительность зрительной системы к единичному кванту света.

Колбочковые пути конвергируют в меньшей степени, чем палочковые. Колбочковые пути у человека и обезьян состоят из двух параллельных информационных каналов: прямого (от фоторецептора на ганглионарную клетку) и непрямого (через биполярную клетку). В результате такой организации один канал проводит на ганглионарную клетку информацию о стимуле ярче фона, а другой о стимуле темнее фона. Это основа контраста в зрительном восприятии.

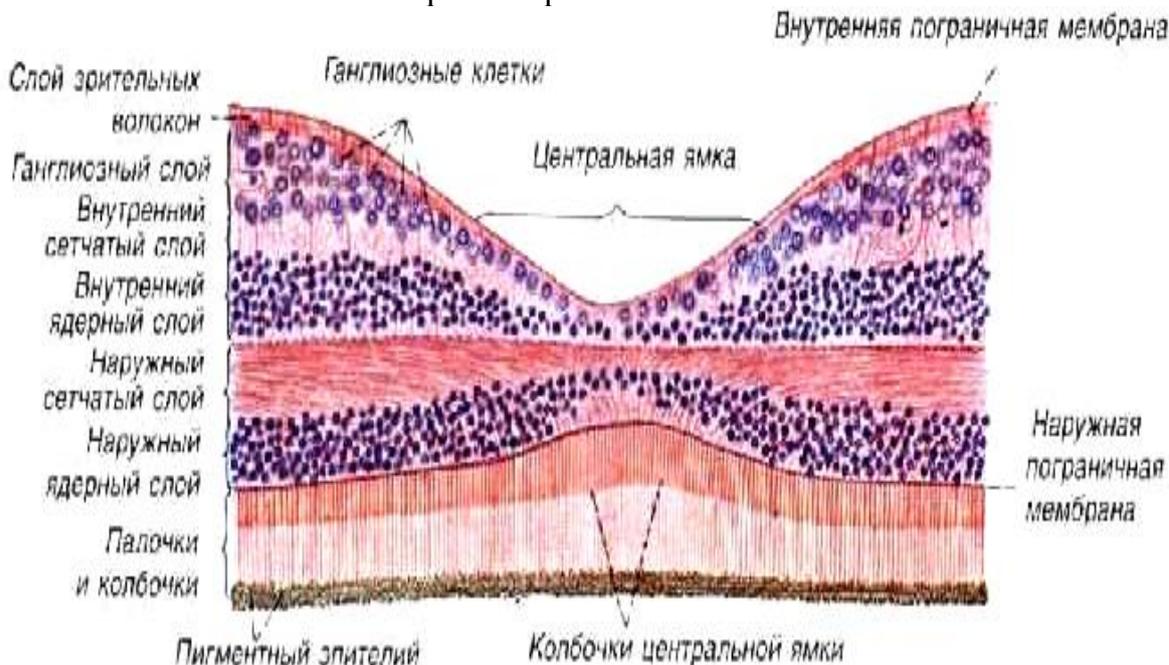
Горизонтальные нейроны имеют множество горизонтально идущих дендритов, которые образуют синапсы с несколькими фоторецепторными нейронами. Аксон горизонтального нейрона формирует синапс на границе между биполярной и фоторецепторной клетками. Через такие синапсы может проходить торможение, что увеличивает контрастность изображения.

Амакриновые нейроны не имеют дендритов, их заменяет тело клетки, выполняющее роль синаптической поверхности. Аксон ветвится и образует связи с несколькими ганглионарными, а также биполярными нейронами. Амакриновые клетки A17 осуществляют обратную синаптическую связь с палочковыми биполярами, так же как и горизонтальные клетки с фоторецепторами. Интерплексиформные нейроны выполняют ассоциативную функцию. Глиальные клетки-волокна Мюллера имеют протяженные отростки, которые идут вверх и вниз,

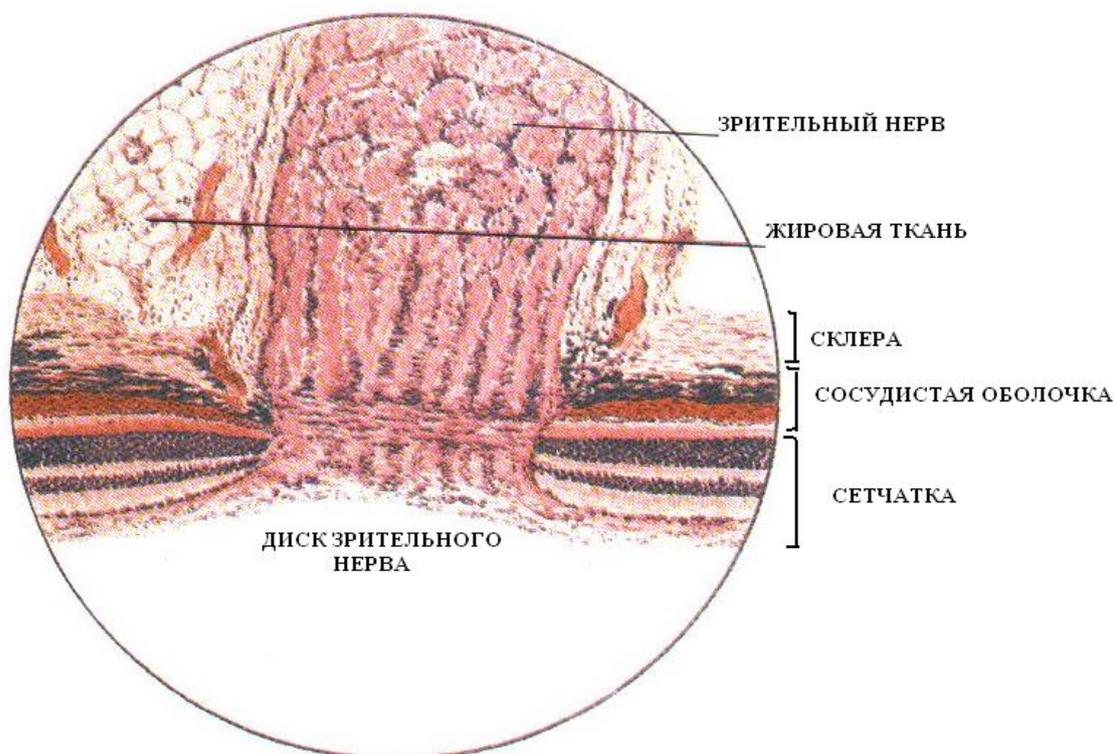
соединяясь между собой на уровне 2 и 3 слоев. Эти соединения формируют наружную глиальную пограничную мембрану. Несмотря на такое разнообразие клеток его формирующих, внутренний ядерный слой заметно тоньше, чем наружный.

7. Внутренний сетчатый слой образован аксонами биполярных нейронов и дендритами ганглионарных нейронов. Здесь же находятся синапсы между этими отростками.

8. Ганглионарный слой образован ядрами ганглионарных нейронов. Эти нейроны самые крупные в сетчатке, но их меньше всего. В результате убывания клеток от наружных слоев к внутренним происходит конвергенция нервных импульсов в сетчатке. Так, на одном биполярном нейроне образуются синапсы нескольких фоторецепторных клеток. В свою очередь, несколько биполярных клеток контактируют с одним ганглионарным нейроном. В результате число нервных волокон в зрительном нерве примерно в 100 раз меньше числа фоторецепторных нейронов. Конвергенция отсутствует в области желтого пятна, где каждому фоторецепторному соответствует отдельный биполярный нейрон. Желтое пятно диаметром около 2 мм расположено на внутренней поверхности сетчатки у заднего конца оптической оси глаза. Слегка углубленный центр этого образования называется центральной ямкой. Центральная ямка — место наилучшего восприятия зрительных раздражений. В этой области внутренний ядерный и ганглиозный слои резко истончаются, а несколько утолщенный наружный ядерный слой представлен главным образом телами колбочковых нейросенсорных клеток.



9. Слой нервных волокон образован аксонами ганглионарных нейронов. Нервные волокна сетчатки находятся в слепом пятне, окружаются миелиновой оболочкой, проходят через всю сетчатку и формируют зрительный нерв, в котором волокна перекрещиваются и идут в таламус.



10. Внутренняя глиальная пограничная мембрана находится ниже слоя нервных волокон. Она образована соединением оснований и отростков клеток-волокон Мюллера и их базальной мембраной. От основных отростков клеток Мюллера отходит многочисленны вторичные отростки, которые окружают тела нейронов сетчатки и их синапсы, выполняя опорную функцию.

Свет входит в глаз через роговицу, жидкость передней камеры, хрусталик, жидкость задней камеры, стекловидное тело и, пройдя через толщю всех слоев сетчатки, попадает на отростки фоторецептивных нервных клеток, называемых палочками и колбочками, в наружных сегментах которых начинаются физиологические процессы возбуждения, **фототрансдукции**. Таким образом, сетчатка глаза человека относится к типу инвертированных, т.е. таких, в которых фоторецепторы направлены от света и образуют самые глубокие слои сетчатки, обращенные к слою пигментного эпителия.

Гемофтальмический барьер - это барьер между кровью в кровеносных капиллярах сетчатки, нейронами сетчатки и волокнами зрительного нерва.

Гемофтальмический барьер находится в трех различных участках:

- между сосудами сосудистой оболочки и фоторецепторными нейронами. В состав данного барьера входят эндотелий и базальная мембрана капилляров сосудистой оболочки, соединительная ткань базальной пластинки, базальная мембрана пигментного эпителия, пигментный эпителий;
- внутри сетчатки, этот барьер образован эндотелием внутрисетчаточных гемокапилляров и их базальной мембраной, наружной глиальной пограничной мембраной, образованной отростками астроцитарной глии сетчатки, отростками клеток-волокон Мюллера, окружающими как гемокапилляры, так и тела нейронов сетчатки;

- в зрительном нерве, он образован эндотелием и базальной мембраной капилляров нерва.

Регенерация сетчатки. Процессы физиологической регенерации палочковых и колбочковых нейронов происходят в течение всей жизни. Ежедневно в каждой палочковой клетке ночью или в каждой колбочковой клетке днем формируется около 80 мембранных дисков. Процесс обновления каждой палочковой клетки длится 9—12 дней.

В одном пигментоците ежедневно фагоцитируется около 2—4 тыс. «отработанных» дисков, образуется 60—120 фагосом, каждая из которых содержит 30—40 дисков.

ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ ГЛАЗА

К вспомогательному аппарату глаза относятся глазные мышцы, веки и слезный аппарат.

Глазные мышцы. Они представлены поперечнополосатыми (исчерченными) мышечными волокнами.

Веки.

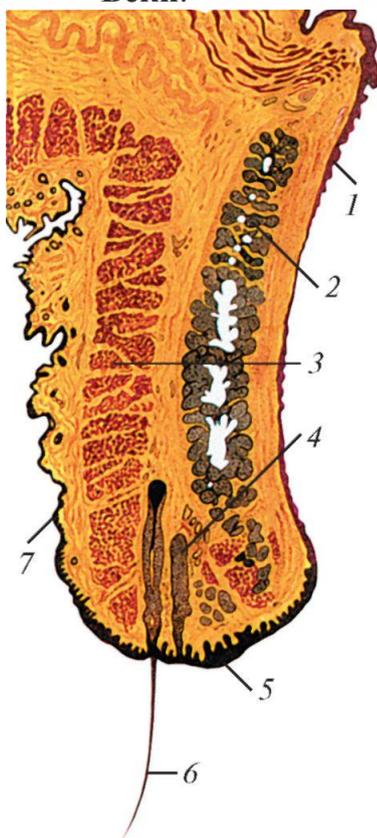


Рис. Строение века. Фронтальный разрез: 1 - конъюнктура; 2 - хрящ века; 3 - вековая часть круговой мышцы глаза; 4 - ресничная железа; 5 - край века; 6 - ресница; 7 - кожа

В них различают переднюю кожную поверхность и заднюю — конъюнктиву, которая продолжается в конъюнктиву глаза, покрытую многослойным эпителием. Внутри века, ближе к его задней поверхности, располагается тарзальная пластинка, состоящая из плотной волокнистой соединительной ткани. Ближе к передней поверхности в толще век залегает кольцевая мышца. Между пучками мышцы располагается прослойка рыхлой волокнистой соединительной ткани. В этой прослойке оканчивается часть сухожильных волокон мышцы, поднимающей верхнее веко. Другая часть сухожильных волокон этой мышцы прикрепляется прямо к проксимальному краю тарзальной (соединительнотканной) пластинки. Наружная поверхность покрыта тонкой кожей, состоящей из тонкого многослойного плоского ороговевающего эпителия и рыхлой соединительной ткани, в которой залегают волосяные эпителиальные влагалища

коротких пушковых волос, а также ресниц (по краям смыкающихся частей век). В соединительной ткани кожи находятся мелкие трубчатые мерокриновые потовые железы. Около волосяных фолликулов встречаются апокриновые потовые железы. В воронку корня ресницы открываются мелкие простые разветвленные сальные железы. Вдоль внутренней поверхности века, покрытой конъюнктивой, располагаются 20—30 и более особого вида простых разветвленных трубчато-альвеолярных голокриновых (мейбомиевых) желез (в верхнем веке их больше, чем в нижнем), вырабатывающих

сальный секрет. Над ними и в области свода лежат мелкие слезные железы. Центральная часть века на всем его протяжении состоит из плотной волокнистой соединительной ткани и пучков исчерченной мышечной ткани, ориентированных по вертикали, а вокруг глазной щели кольцевая мышца. Сокращения этих мышц обеспечивают смыкание век, а также смазывание передней поверхности глазного яблока слезной жидкостью и липидным секретом желез.

Сосуды века образуют две сети — кожную и конъюнктивальную. Лимфатические сосуды формируют третье дополнительное, тарзальное сплетение.

Конъюнктива — тонкая соединительнотканная пластинка с многослойным плоским неороговевающим эпителием, которая покрывает заднюю поверхность век и переднюю часть глазного яблока. В области роговицы конъюнктива срастается с ней. Под эпителием конъюнктивы в области век имеется хорошо выраженная капиллярная сеть, способствующая всасыванию лекарственных препаратов (капель, мазей), которые наносятся на поверхность конъюнктивы.

Слезный аппарат глаза. Он состоит из слезопродуцирующей слезной железы и слезоотводящих путей — слезное мяско, слезные канальцы, слезный мешок и слезно-носовой канал.

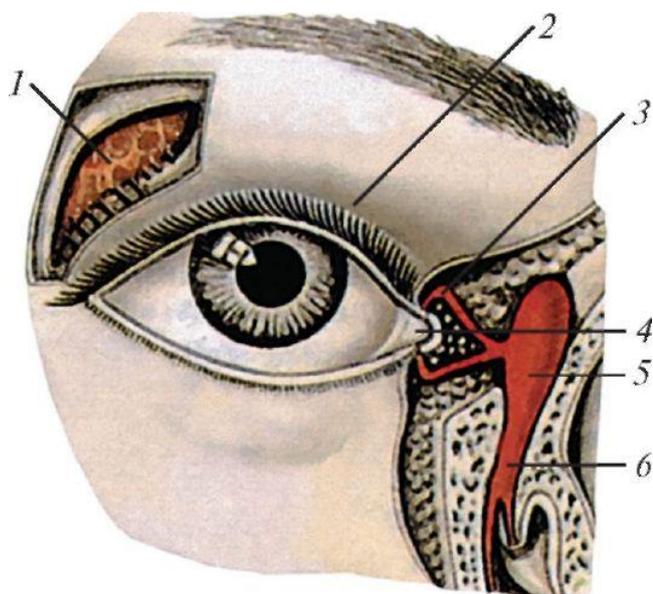


Рис. Слезный аппарат правого глаза, вид спереди: 1 - слезная железа; 2 - верхнее веко; 3 - слезный каналец; 4 - слезное озеро; 5 - слезный мешок; 6 - носослезный проток

Слезная железа располагается в слезной ямке глазницы и образуется из нескольких групп сложных альвеолярно-трубчатых серозных желез. Секрет слезных желез содержит около 1,5% хлорида натрия, незначительное количество альбумина (0,5%) и слизи. Слезная жидкость имеет в своем составе лизоцим, оказывающий бактерицидное действие. Слезная жидкость увлажняет и очищает роговицу глаза. Она непрерывно выделяется в верхний конъюнктивальный свод, а оттуда движением век на роговицу, медиальный угол глазной щели, где образуется слезное озеро. Сюда открываются устья верхнего и нижнего слезных канальцев, каждый из которых впадает в слезный мешок, а он продолжается в слезно-носовой проток, открывающийся в нижний носовой ход. Стенки слезного мешка и слезно-носового протока выстланы двух- и многорядным эпителием.

Возрастные изменения. С возрастом ослабляется функция всех аппаратов глаза. В связи с изменением общего метаболизма в организме в хрусталике и роговице часто происходят уплотнение межклеточного вещества и помутнение, которое практически необратимо. У пожилых людей откладываются липиды в роговице и склере, что обуславливает их потемнение. Утрачивается эластичность хрусталика, и ограничивается его аккомодационная возможность. Склеротические процессы в сосудистой системе глаза нарушают трофику тканей, особенно сетчатки, что приводит к изменению структуры и функции рецепторного аппарата.

ОРГАН СЛУХА И РАВНОВЕСИЯ.

В состав органа слуха и равновесия входят наружное, среднее и внутреннее ухо, осуществляющие восприятие звуковых, гравитационных и вибрационных стимулов, линейных и угловых ускорений. Рецепторные клетки (волосковые сенсорные эпителиоциты) представлены:

- в органе слуха — в спиральном (кортиевом) органе улитки,
- а в органе равновесия — в пятнах двух мешочков (эллиптического и сферического) и в трех ампулярных гребешках полукружных каналов.

НАРУЖНОЕ УХО

Наружное ухо включает ушную раковину, наружный слуховой проход и барабанную перепонку.

Ушная раковина состоит из тонкой пластинки эластического хряща, покрытой кожей с немногочисленными тонкими волосами и сальными железами. Потовых желез в ее составе мало.

Наружный слуховой проход образован хрящом, являющимся продолжением эластического хряща раковины, и костной частью. Поверхность прохода покрыта тонкой кожей, содержащей волосы и связанные с ними сальные железы. Глубже сальных желез расположены трубчатые *церуминовые железы*, выделяющие ушную серу. Их протоки открываются самостоятельно на поверхности слухового прохода или в выводные протоки сальных желез. Церуминовые железы располагаются неравномерно по ходу слуховой трубы: во внутренних двух третях они имеются лишь в коже верхней части трубы.

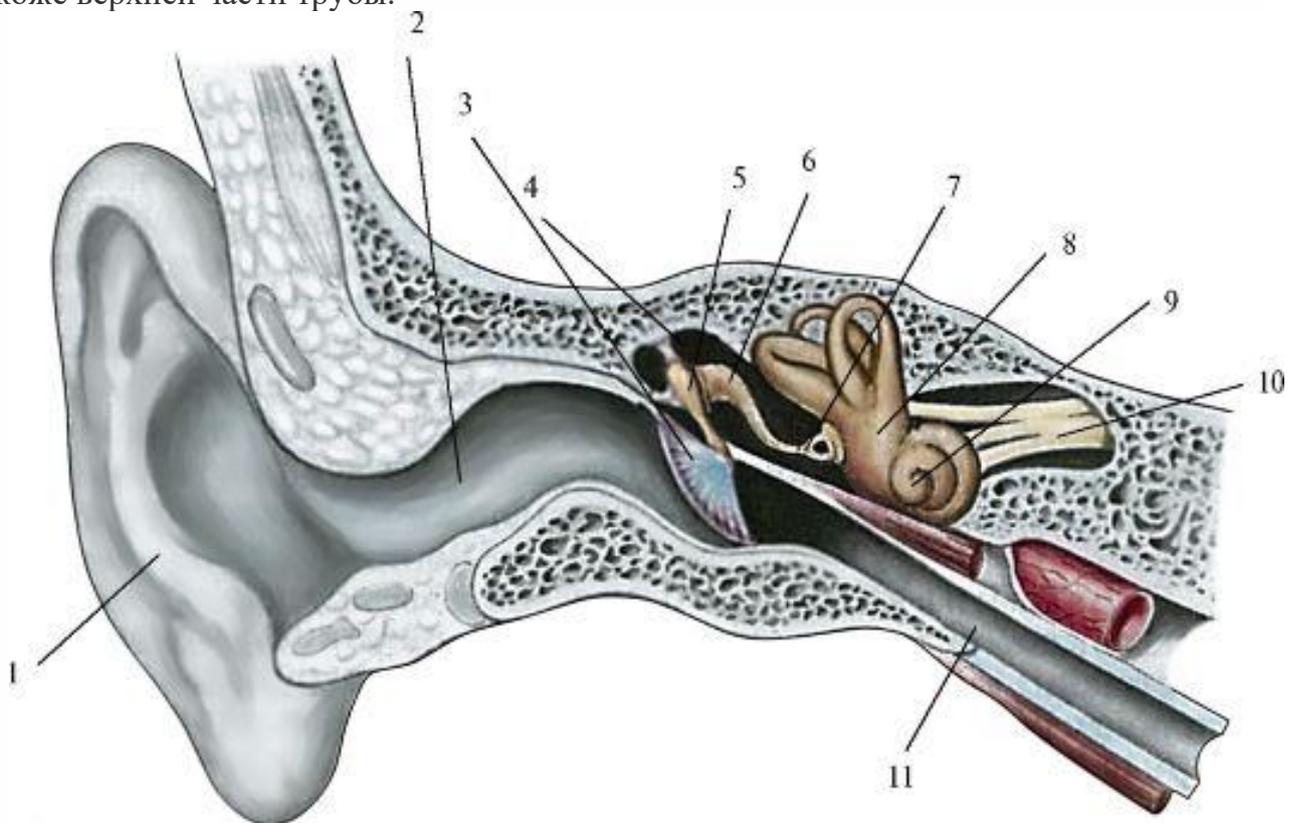


Рис. Наружное, среднее и внутреннее ухо. Вид спереди. Фронтальный разрез височной кости и наружного слухового прохода. 1 - ушная раковина, 2 - наружный слуховой проход, 3 - барабанная перепонка, 4 - барабанная полость, 5 - молоточек, 6 - наковальня, 7 - стремя, 8 - преддверие внутреннего уха, 9 - улитка, 10 - преддверно-улитковый нерв, 11 - слуховая труба.

Границей между наружным и средним ухом является *барабанная перепонка*.

Барабанная перепонка овальной, слегка вогнутой формы. Одна из слуховых косточек среднего уха — молоточек — сращена с помощью своей ручки с внутренней поверхностью барабанной перепонки. От молоточка к барабанной перепонке проходят кровеносные сосуды и нервы. Барабанная перепонка в средней части состоит из двух слоев, образованных пучками коллагеновых и эластических волокон и залегающими между ними фибробластами. Волокна наружного слоя расположены радиально, а внутреннего — циркулярно. В верхней части барабанной перепонки количество коллагеновых волокон уменьшается. На наружной ее поверхности располагается очень тонким слоем (50—60 мкм) эпидермис, на внутренней поверхности, обращенной в среднее ухо, — слизистая оболочка толщиной около 20—40 мкм, покрытая однослойным плоским эпителием.

СРЕДНЕЕ УХО

Среднее ухо представлено барабанной полостью, слуховой трубой, системой косточек (молоточек, наковальня и стремечко).

Барабанная полость расположена в толще основания «пирамидки» височной кости, имеет 4 стенки, дно и верхнюю покровную стенку. Барабанная полость выстлана тонкой слизистой оболочкой, покрытой однослойным плоским эпителием, кое-где переходящем, в кубический и призматический.

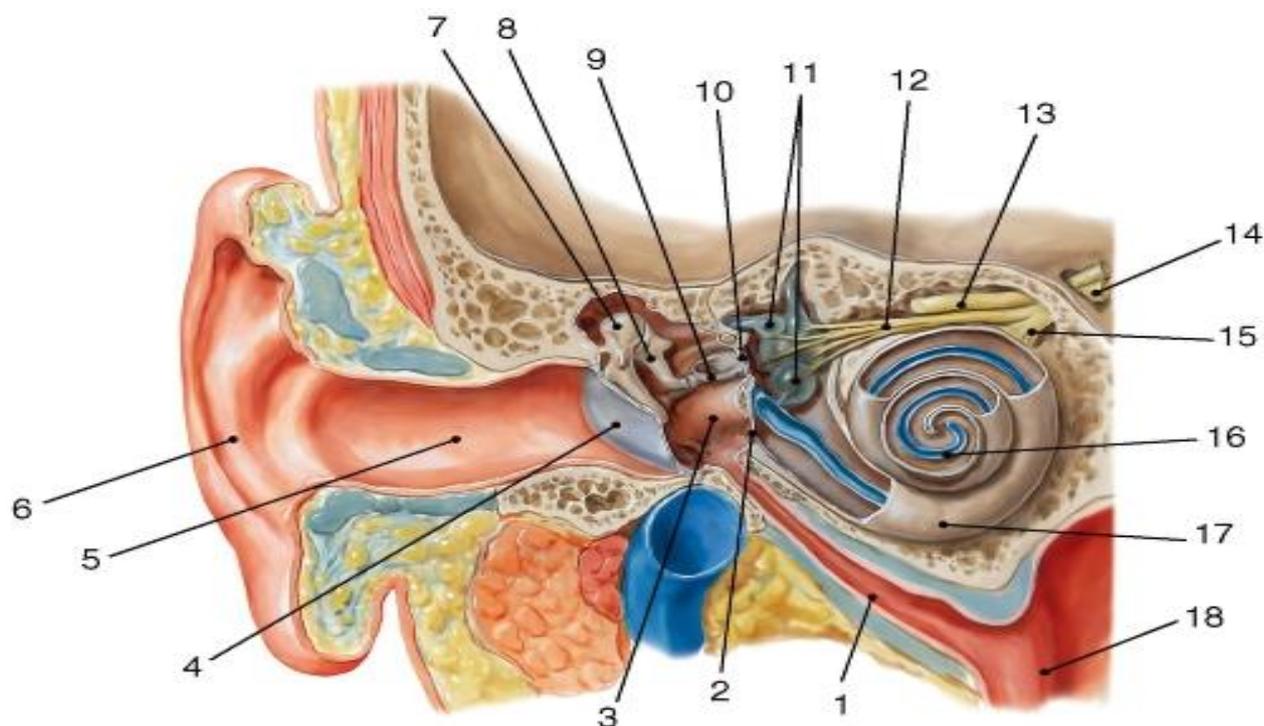


Рис. Общее строение уха:

1 - слуховая труба; 2 - окно улитки (круглое); 3 - барабанная полость; 4 - барабанная перепонка; 5 - наружный слуховой проход; 6 - ушная раковина; 7 - молоточек; 8 - наковальня; 9 - стремечко; 10 - окно преддверия (овальное); 11 - структуры преддверия, относящиеся к вестибулярному лабиринту; 12 - преддверная часть преддверно-улиткового нерва; 13 - лицевой нерв; 14 - преддверно-улитковый нерв; 15 - его улитковая часть; 16 - улитковый проток, проходящий внутри улитки (17); 18 - носовая часть глотки

В латеральной стенке барабанной полости расположена барабанная перепонка.

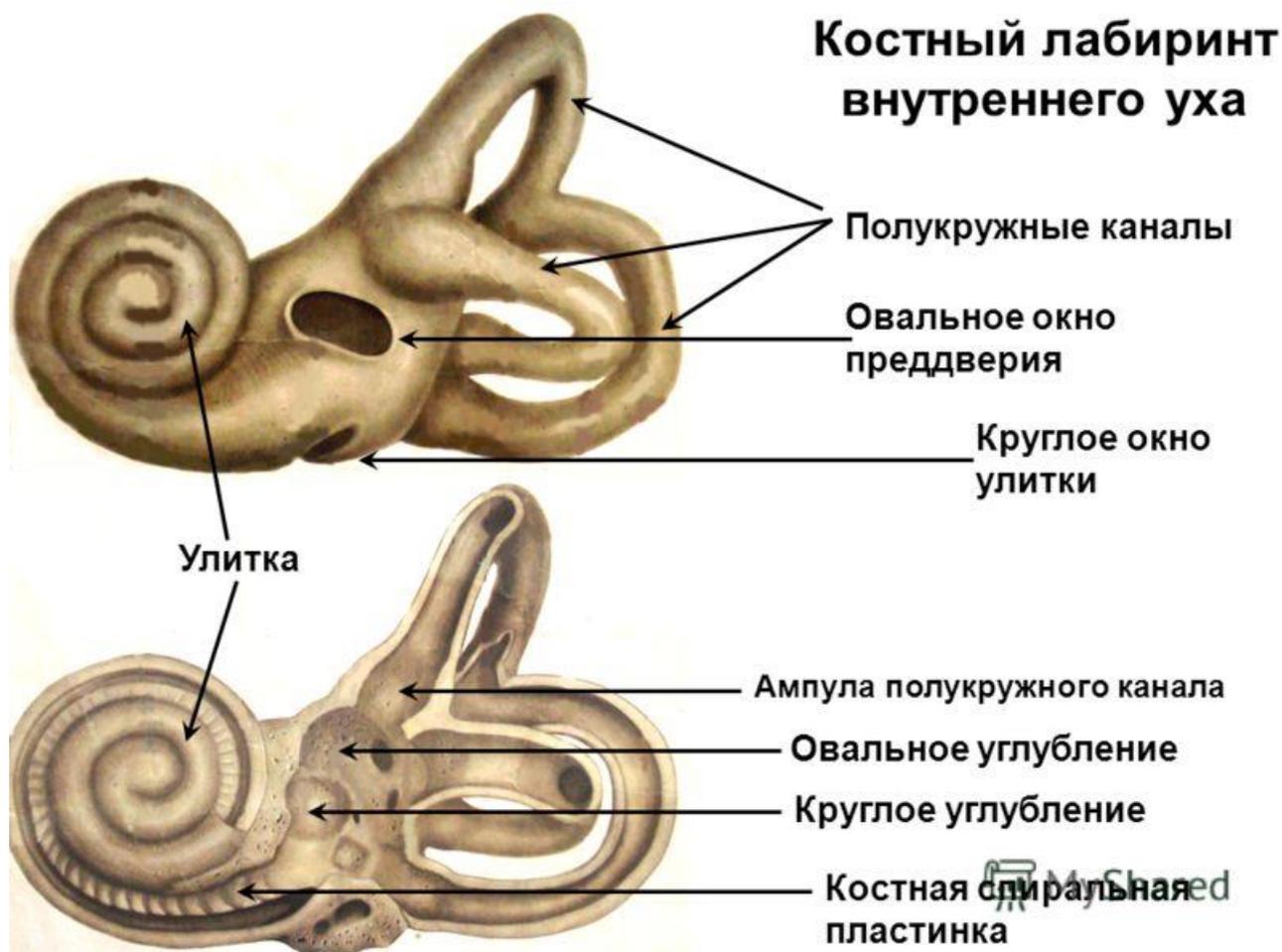
На медиальной стенке есть овальное окно, закрытое тонкой соединительнотканной связкой, к которой прикрепляется основание стремечка, и круглое окно, закрытое тонкой мембраной. Овальное окно отделяет барабанную полость от вестибулярной лестницы улитки, круглое – от барабанной лестницы.

Слуховая труба диаметром 1-2 мм соединяет барабанную полость с носоглоткой, выстлана слизистой оболочкой, покрытой многорядным мерцательным эпителием. В собственной пластинке слизистой оболочки имеются мелкие слизистые железы. Слуховая труба участвует в уравнивании давления в барабанной полости с атмосферным давлением.

Слуховые косточки связаны друг с другом при помощи суставов, основание стремечка прикрепляется к связке, закрывающей овальное окно. Слуховые косточки в соответствии с их формой получили название: молоточек, наковальня и стремечко. Они расположены между латеральной и внутренней стенками барабанной полости.

ВНУТРЕННЕЕ УХО

Внутреннее ухо представлено костным лабиринтом, внутри которого находится перепончатый лабиринт. В перепончатом лабиринте находятся рецепторные (волосковые) клетки органа слуха и равновесия. Лабиринт делится на улитковую часть, в которой расположен орган слуха (спиральный орган), и вестибулярную часть, где находится орган равновесия (чувствительные пятна и чувствительные гребешки).



УЛИТКОВЫЙ КАНАЛ

Восприятие звуков осуществляется в спиральном органе, расположенном по всей длине улиткового канала перепончатого лабиринта. Улитковый канал представляет собой спиральный слепо заканчивающийся мешок длиной 3,5 см, заполненный эндолимфой и окруженный снаружи перилимфой. Улитковый канал и окружающие его (заполненные перилимфой) полости барабанной и вестибулярной лестницы в свою очередь заключены в костную улитку, образующую у человека 2 ½ завитка вокруг центрального костного стержня.

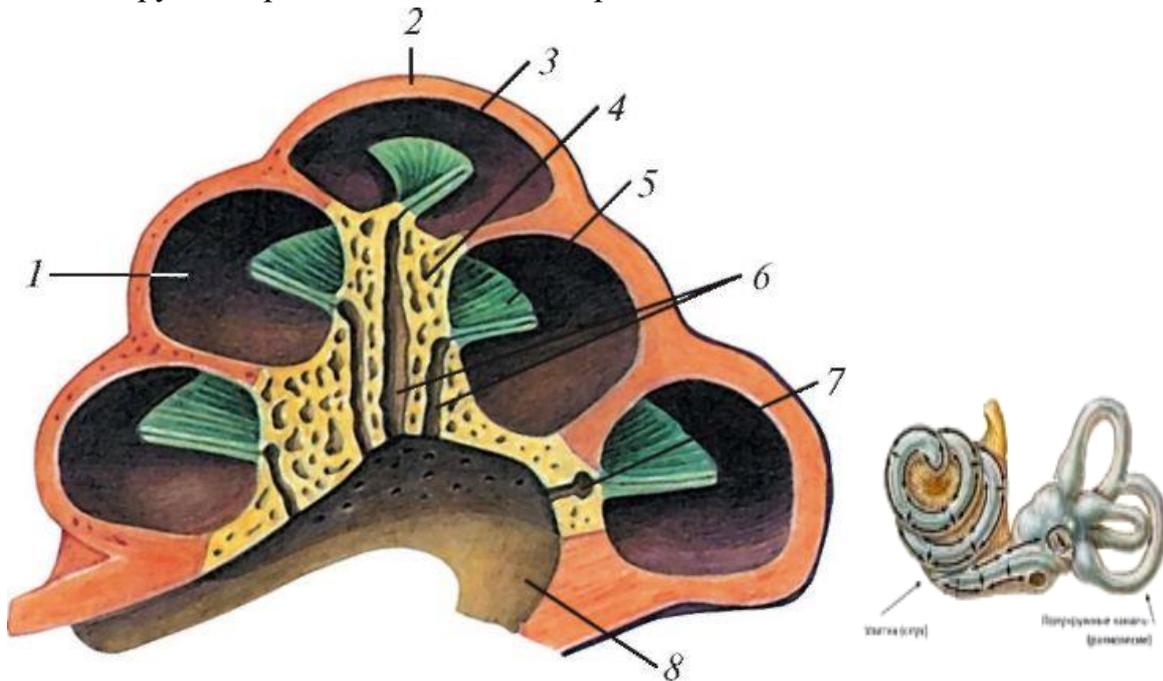


Рис. Костная улитка на предельном ее разрезе:

1 - спиральный канал улитки; 2 - купол улитки; 3 - геликотрема; 4 - стержень улитки; 5 - костная спиральная пластинка; 6 - продольные каналы стержня; 7 - спиральный канал стержня; 8 - основание улитки

От костной оси в костный канал улитки на всем его протяжении вдается спиральная костная пластинка. В толще этой пластинки расположен спиральный нервный ганглий, состоящий из вторично чувствующих биполярных нейронов. Спиральная костная пластинка покрыта утолщенной надкостницей, которая называется лимбом, или спиральным гребешком, выстланным однослойным плоским эпителием, секретирующим жидкость. Перепончатый канал расположен внутри спирального канала костной улитки. Перепончатый канал повторяет ход костной части. Перепончатый канал имеет два слепых конца:

- один - в области преддверия (слепое выпячивание преддверия),
- другой – в области вершины улитки слепое выпячивание купола).

Улитковый канал на поперечном разрезе имеет форму треугольника, стороны которого образованы:

- ❖ тонкой вестибулярной мембраной (мембрана Рейсснера),
- ❖ сосудистой полоской, лежащей на наружной стенке костной улитки,
- ❖ базилярной пластинкой.

Вестибулярная мембрана образует верхнемедиальную стенку канала. Она представляет собой тонкофибрилярную соединительнотканную пластинку, покрытую однослойным плоским эпителием, обращенным к эндолимфе, и эндотелием, обращенным к перилимфе. Внутренний край вестибулярной мембраны прикрепляется к спиральному гребешку, наружный – к спиральной связке.

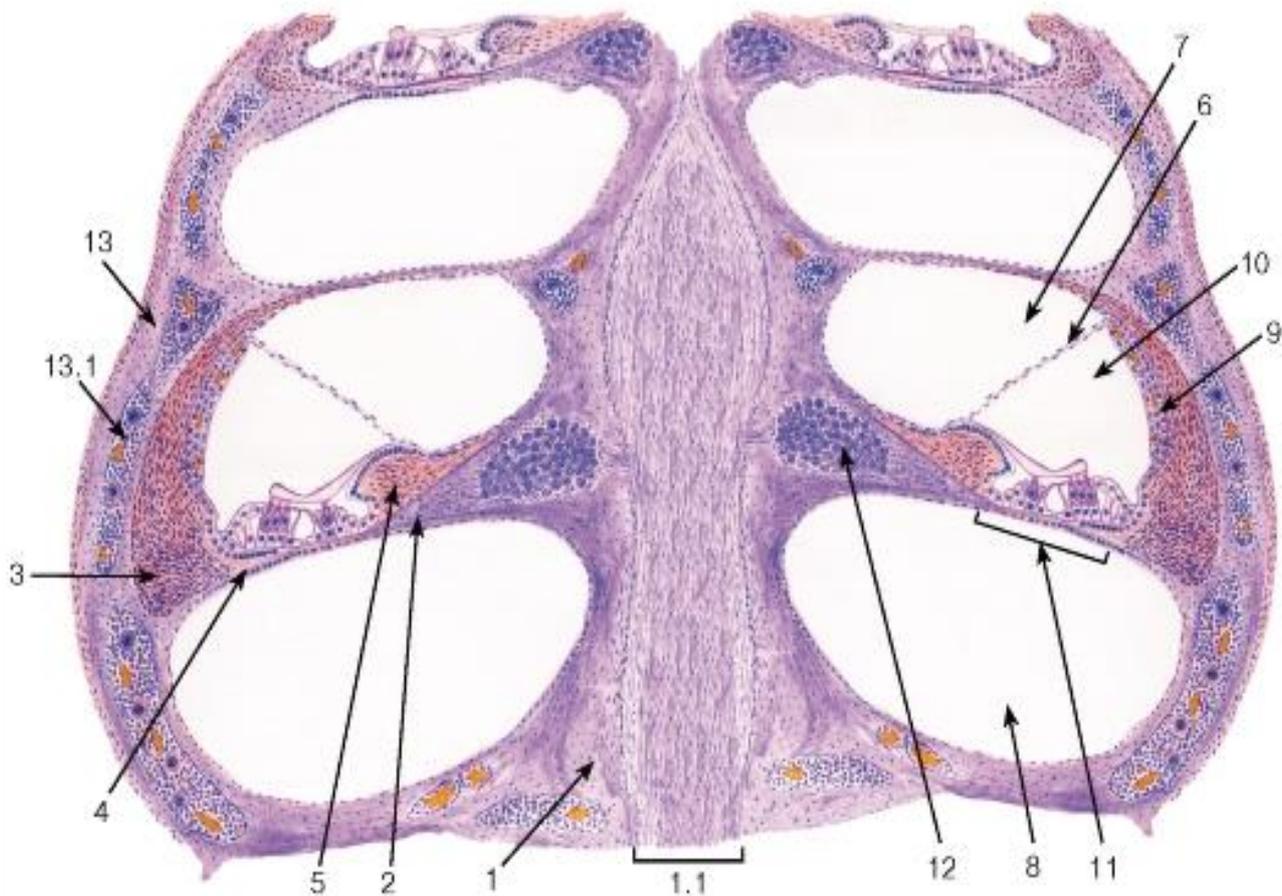


Рис. Внутреннее ухо. Улитка

1 - стержень улитки: 1.1 - улитковый нерв; 2 - спиральная костная пластинка; 3 - спиральная связка; 4 - базилярная пластинка; 5 - лимб (спиральный гребень); 6 - вестибулярная мембрана (Рейснера); 7 - вестибулярная лестница; 8 - барабанная лестница; 9 - сосудистая полоска; 10 - улитковый проток (средняя лестница); 11 - спиральный (кортиев) орган; 12 - спиральный ганглий; 13 - наружная стенка костной улитки: 13.1 - красный костный мозг

Наружная стенка образована эпителиальной сосудистой полоской, расположенной на спиральной связке. Эпителий многорядный состоит из плоских базальных светлых клеток и высоких отростчатых призматических темных клеток с множеством митохондрий. Митохондрии клеток отличаются очень высокой активностью окислительных ферментов. Между клетками проходят гемокапилляры. Предполагают, что клетки сосудистой полоски продуцируют эндолимфу, которая играет значительную роль в трофике спирального органа.



Рис. а ультрамикроскопическое строение сосудистой полоски;
б - микрофотография сосудистой полоски.

1 - светлые базальные клетки; 2 - темные призматические клетки; 3 - митохондрии;
 4 - кровеносные капилляры; 5 - базальная мембрана

Базиллярная пластинка представляет собой соединительнотканную пластинку, которая в виде спирали тянется вдоль всего улиткового канала. На стороне, обращенной к спиральному органу, она покрыта базальной мембраной эпителия этого органа. В основе базиллярной пластинки лежат тонкие коллагеновые волокна («струны»), которые тянутся в виде непрерывного радиального пучка от спиральной костной пластинки до спиральной связки, выступающих в полость костного канала улитки. Характерно, что длина волокон неодинакова по всей длине улиткового канала. Более длинные (около 505 мкм) волокна находятся на вершине улитки, короткие (около 105 мкм) — в ее основании. Располагаются волокна в гомогенном основном веществе. Волокна состоят из тонких фибрилл диаметром около 30 нм, анастомозирующих между собой с помощью еще более тонких пучков. Со стороны барабанной лестницы базиллярная пластинка покрыта слоем плоских клеток мезенхимной природы (эндотелием).

Поверхность спирального лимба покрыта плоским эпителием. Его клетки обладают способностью к секреции.

СПИРАЛЬНЫЙ ОРГАН

На внутренней поверхности базиллярной мембраны располагается спиральный (кортиев) орган. Он включает внутренние и наружные волосковые (сенсоэпителиальные) клетки, поддерживающие внутренние и наружные клетки и столбовые внутренние и наружные клетки, относящиеся к группе поддерживающих клеток. Внутренние и наружные столбовые клетки ограничивают туннель, заполненный эндолимфой. Клетки спирального органа, расположенные между туннелем и сосудистой полоской, называются наружными, между туннелем и лимбом — внутренними.

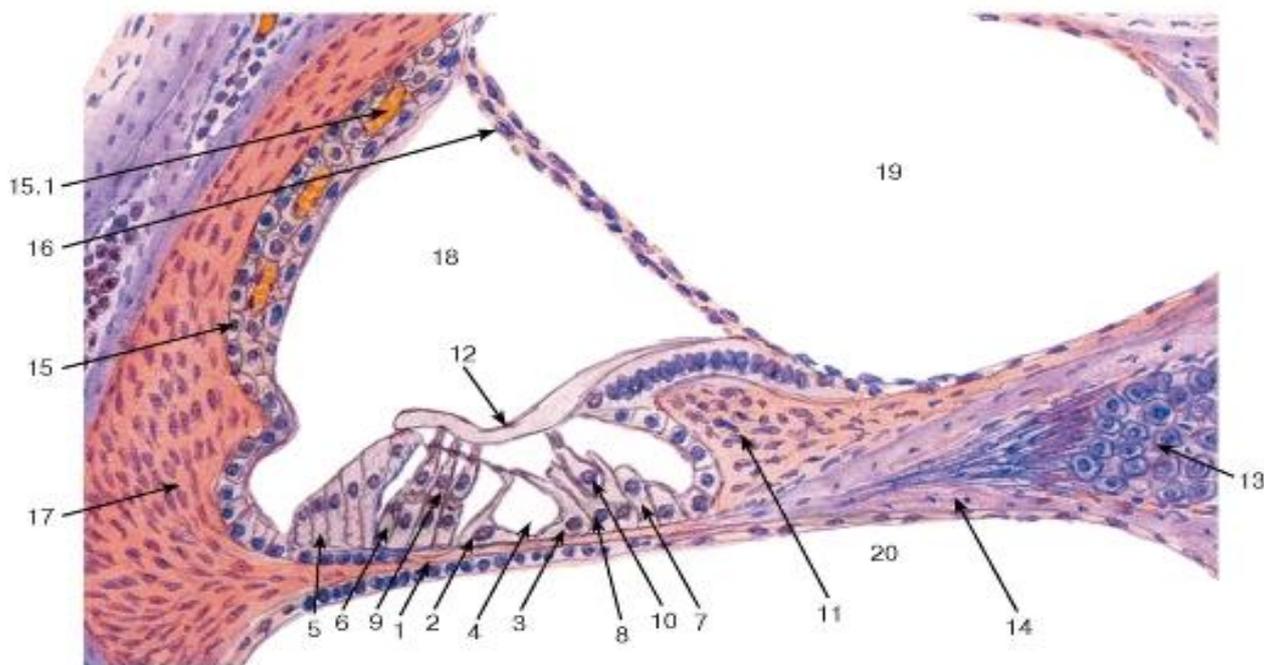


Рис. Улитковый канал перепончатого лабиринта и спиральный (кортиев) орган

1 - базилярная пластинка; 2 - наружные опорные эпителиальные клетки; 3 - внутренние опорные эпителиальные клетки; 4 - внутренний туннель; 5 - наружные поддерживающие клетки; 6 - наружные фаланговые эпителиальные клетки; 7 - внутренние поддерживающие клетки; 8 - внутренние фаланговые эпителиальные клетки; 9 - наружные волосковые клетки; 10 - внутренние волосковые клетки; 11 - спиральный лимб; 12 - покровная мембрана; 13 - спиральный ганглий; 14 - спиральная костная пластинка; 15 - сосудистая полоска: 15.1 - капиллярное сплетение; 16 - вестибулярная мембрана (Рейснера); 17 - спиральная связка; 18 - улитковый проток (средняя лестница); 19 - вестибулярная лестница; 20 - барабанная лестница

Внутренние сенсоэпителиальные клетки имеют кувшинообразную форму с расширенной базальной и искривленной апикальной частями, лежат в один ряд на поддерживающих внутренних фаланговых эпителиоцитах. Их общее количество у человека достигает 3500. На апикальной поверхности имеется кутикулярная пластинка, на которой расположены от 30 до 60 коротких микроворсинок — стереоцилий (длина их в базальном завитке улитки примерно 2 мкм, а в верхушечном больше в 2—2,5 раза). В базальной и апикальной частях клеток имеются скопления митохондрий, элементы гладкой и гранулярной эндоплазматической сети, актиновые и миозиновые миофиламенты. Наружная поверхность базальной половины клетки покрыта сетью афферентных и эфферентных нервных окончаний.

Наружные сенсоэпителиальные клетки имеют цилиндрическую форму, лежат в 3—4 ряда на вдавлениях поддерживающих наружных фаланговых эпителиоцитов. Общее количество наружных эпителиальных клеток у человека может достигать 12 000—20 000. Они, как и внутренние клетки, имеют на своей апикальной поверхности кутикулярную пластинку со стереоцилиями, которые образуют щеточку из нескольких рядов в виде буквы V. Стереоцилии наружных волосковых клеток своими вершинами прикасаются к внутренней поверхности текториальной мембраны. Стереоцилии содержат многочисленные плотно упакованные фибриллы, имеющие в своем составе сократительные белки (актин и миозин), благодаря чему после наклона

они вновь принимают исходное вертикальное положение. Цитоплазма сенсорных эпителиоцитов богата окислительными ферментами. Наружные сенсорные эпителиоциты содержат большой запас гликогена, а их стереоцилии богаты ферментами, в том числе ацетилхолинэстеразой. Активность ферментов и других химических веществ при непродолжительных звуковых воздействиях возрастает, а при длительных снижается.

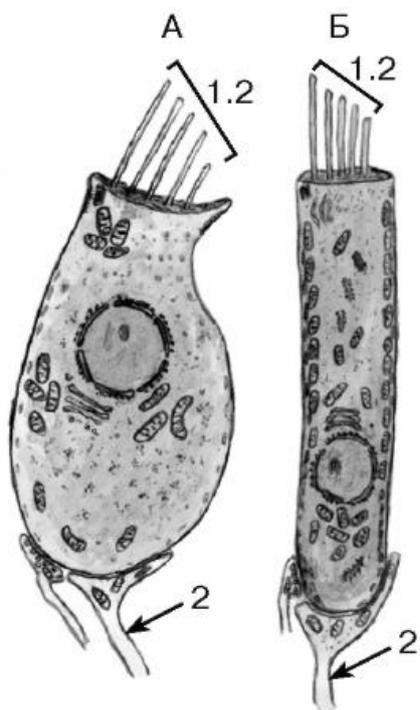
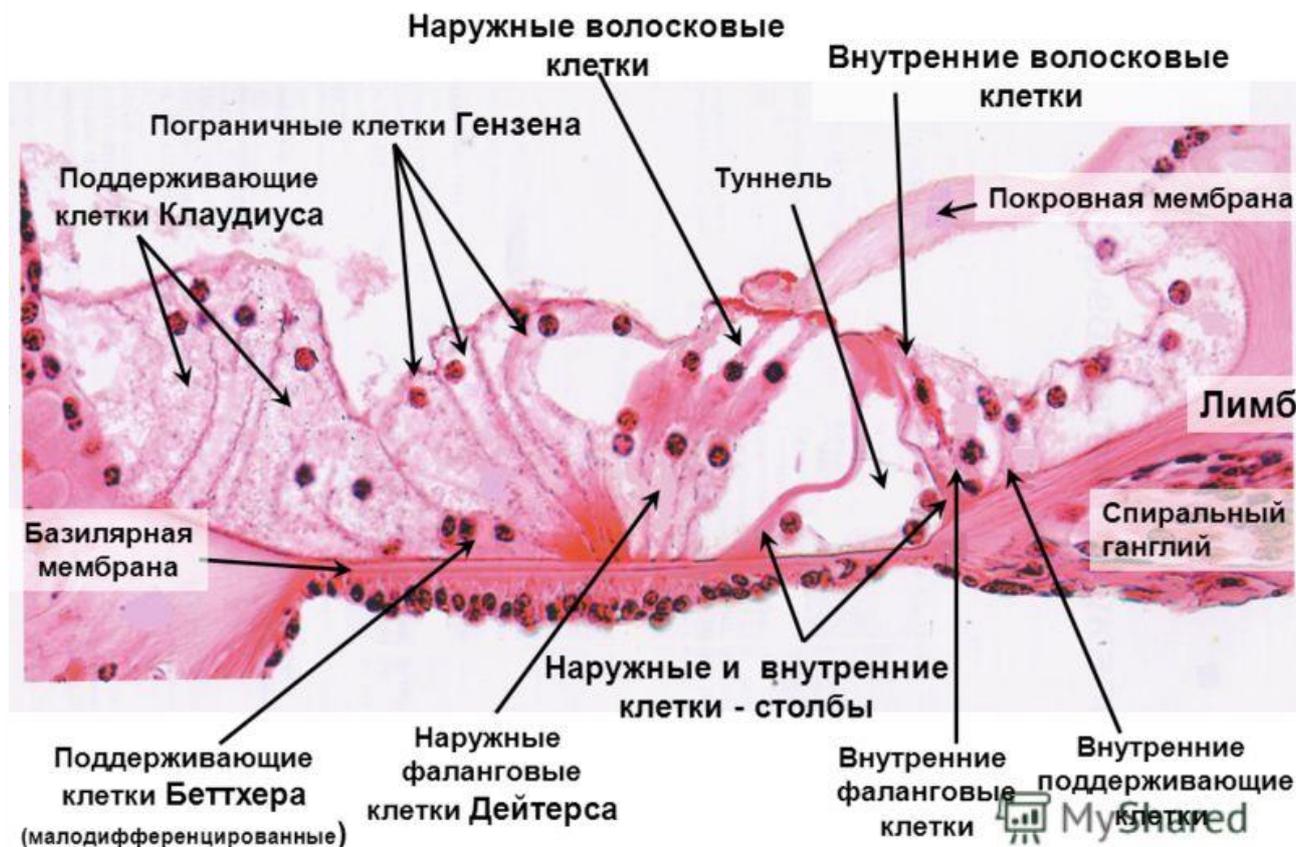


Рис. Ультраструктурная организация волосковых клеток органов слуха (кохлеоцитов)
Рисунки с ЭМФ А - внутренняя волосковая клетка; Б - наружная волосковая клетка (спиральный орган)

- 1.2 – стереоцилии на апикальной поверхности волосковых клеток;
- 2 - афферентные нервные окончания

Наружные сенсорные эпителиоциты значительно чувствительнее к звукам большей интенсивности, чем внутренние. Высокие звуки раздражают только волосковые клетки, расположенные в нижних завитках улитки, а низкие звуки — волосковые клетки вершины улитки.

Спиральный (Кортиев) орган



Поддерживающие эпителиоциты спирального органа в отличие от сенсорных своих оснований непосредственно располагаются на базальной мембране. В их цитоплазме обнаруживаются тонофибриллы. Внутренние фаланговые эпителиоциты, лежащие под внутренними сенсорными клетками, связаны между собой плотными и щелевидными контактами. На апикальной поверхности имеются тонкие пальцевидные отростки (фаланги). Этими отростками вершины рецепторных клеток отделены друг от друга.

На базилярной мембране располагаются также наружные фаланговые клетки. Они залегают в 3—4 ряда в непосредственной близости от наружных столбовых клеток. Эти клетки имеют призматическую форму. В их базальной части располагается ядро, окруженное пучками тонофибрилл. В верхней трети, на месте соприкосновения с наружными волосковыми клетками, в наружных фаланговых эпителиоцитах есть чашевидное вдавление, в которое входит основание наружных сенсорных клеток. Только один узкий отросток наружных поддерживающих эпителиоцитов доходит своей тонкой вершиной — фалангой — до верхней поверхности спирального органа.

В спиральном органе расположены также внутренние и наружные столбовые эпителиоциты. На месте своего соприкосновения они сходятся под острым углом друг к другу и образуют правильный треугольный канал - туннель, заполненный эндолимфой. Туннель тянется по спирали вдоль всего спирального органа. Основания клеток-столбов прилежат друг к другу и располагаются на базальной мембране. Через туннель проходят безмиелиновые нервные волокна, идущие от нейронов спирального ганглия к сенсорным клеткам.

Покровная мембрана представляет собой соединительнотканную пластинку, состоящую из радиально направленных коллагеновых волокон, погруженных в аморфный матрикс. Внутренний край мембраны прикреплен к спиральному гребешку, наружный – свободно нависает над спиральным органом на всем его протяжении. При колебании спирального органа волоски (стереоцилии) волосковых клеток прикасаются к покровной мембране, что способствует возникновению звукового импульса.

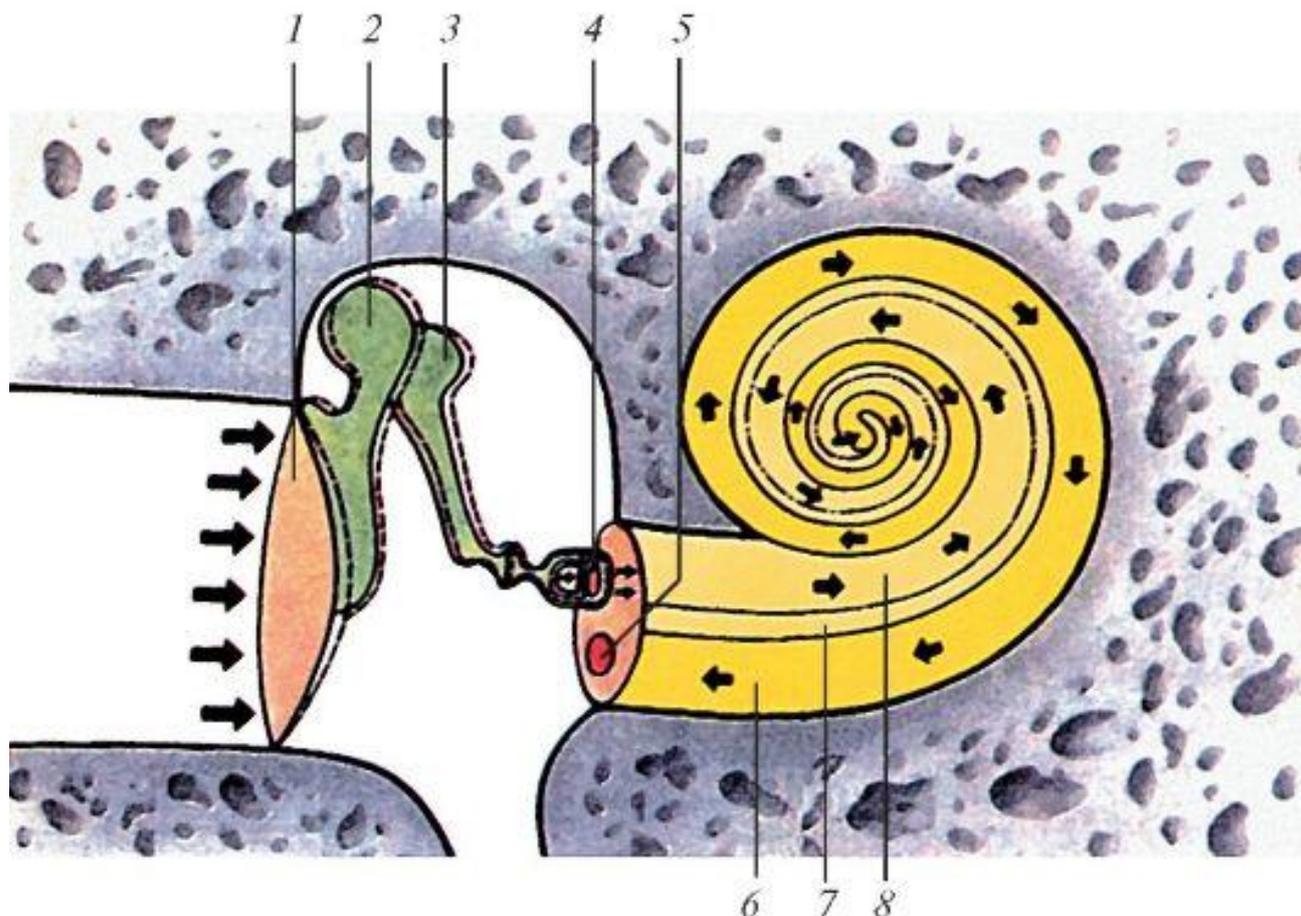


Рис. Распространение звуковой волны (показано стрелками) в наружном, среднем и внутреннем ухе: 1 - барабанная перепонка; 2 - молоточек; 3 - наковальня; 4 - стремя; 5 - круглое окно; 6 - барабанная лестница; 7 - улитковый проток; 8 - лестница преддверия

Звуковые воздействия на барабанную перепонку передаются на молоточек, наковальню, стремечко, а далее через овальное окно на перилимфу, базилярную и текториальную мембраны. Это движение строго соответствует частоте и интенсивности звуков и связано с определённым уровнем улиткового канала. При этом происходит отклонение стереоцилий и возбуждение рецепторных клеток. Оно сопровождается взаимодействием ацетилхолина эндолимфы с холинорецепторным белком мембраны стереоцилий. Это приводит к возникновению рецепторного потенциала. Аfferентная информация по слуховому нерву передается в центральные части слухового анализатора.

ВЕСТИБУЛЯРНЫЙ АППАРАТ

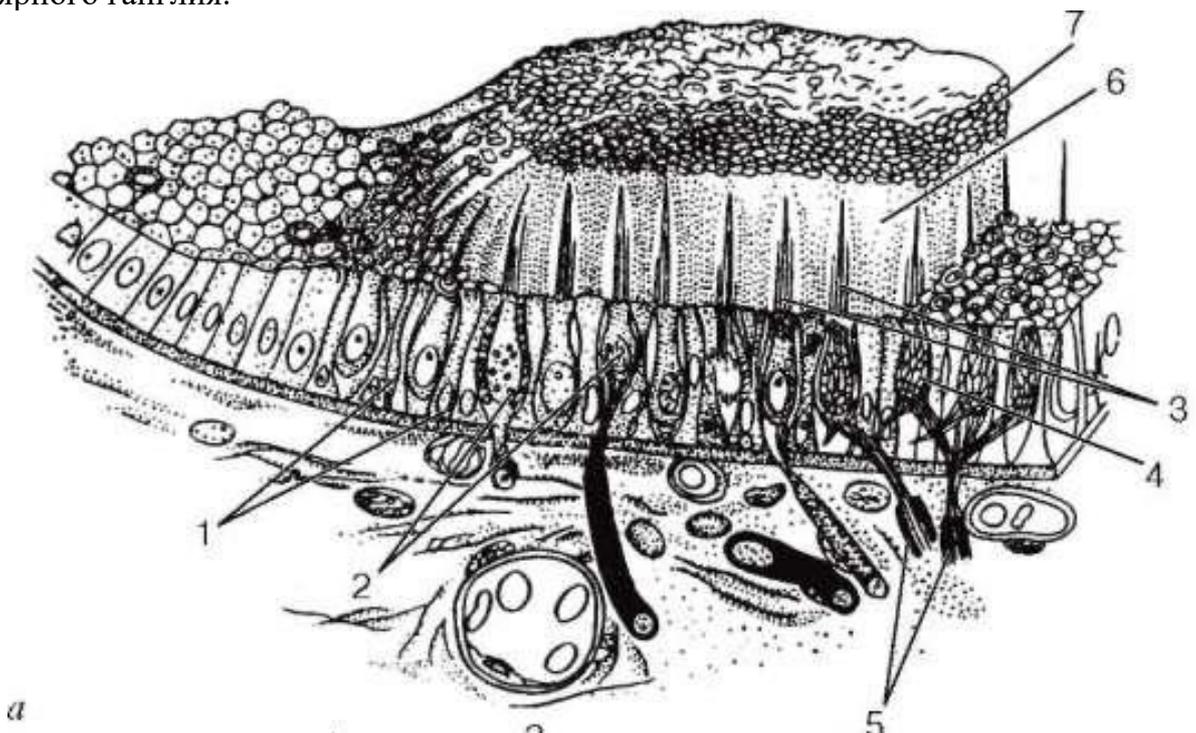
Вестибулярный аппарат представлен круглым мешочком (sacculus), эллиптическим мешочком, или маточкой (utricle) и тремя полукружными каналами, расположенными в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. В том месте, где полукружные каналы присоединяются к маточке, эти каналы расширяются. Расширения называются ампулами. В маточке и круглом мешочке располагаются чувствительные пятна (macula), в ампулах полукружных каналов – ампулярные гребешки. Между маточкой и круглым мешочком имеется проток, от которого отходит эндолимфатический проток, заканчивающийся утолщением, прилежащим к твердой мозговой оболочке. Поэтому при воспалении внутреннего уха может быть поражена и твердая мозговая оболочка.

Стенка вестибулярной части перепончатого лабиринта состоит из однослойного плоского эпителия, за исключением области крист полукружных каналов и макул, где он превращается в кубический и призматический.

В *ампуле* находятся рецепторные участки в виде гребешков или крист. В *маточке и мешочке* рецепторные участки имеют вид пятен или макул.

ЧУВСТВИТЕЛЬНЫЕ ПЯТНА МАТОЧКИ И КРУГЛОГО МЕШОЧКА.

Маточка и мешочек выстланы однослойным плоским эпителием. В области пятна эпителий приобретает кубическую и призматическую форму. Клетки пятна лежат на базальной мембране. Эпителий макул состоит из 7000-9000 сенсорных волосковых эпителиоцитов и расположенных между ними опорных клеток. Над поверхностью эпителия находится имеющая студенистую консистенцию отолитовая мембрана, содержащая кристаллы углекислого кальция (отолиты или статоконии). В отолитовую мембрану вмонтированы волоски рецепторных клеток, которые при смещении мембраны изгибаются. При этом волосковые клетки возбуждаются и передают электрические импульсы на дендриты биполярных нейроцитов вестибулярного ганглия.



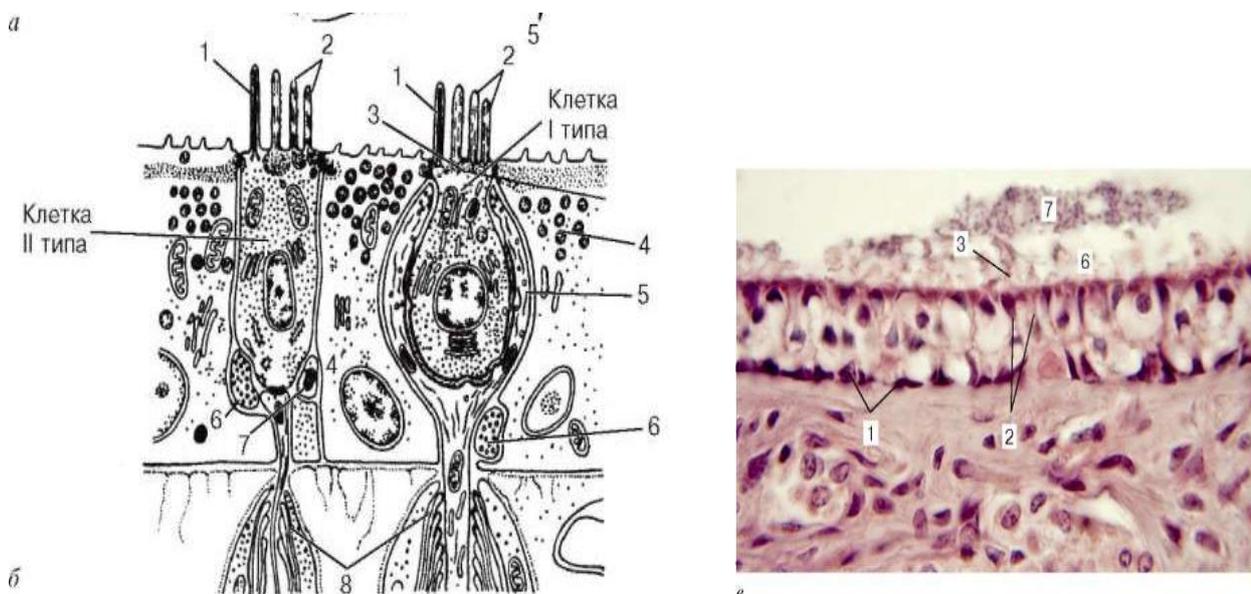


Рис. Макула:

а и в - строение на светооптическом уровне (схема по Кольмеру):

1 - поддерживающие эпителиоциты; 2 - волосковые (сенсоэпителиальные) клетки; 3 - волоски; 4 - нервные окончания; 5 - миелиновые нервные волокна; 6 - студенистая отолитовая мембрана; 7 - отолиты;

б - строение на ультрамикроскопическом уровне (схема): 1 - киноцилия; 2 - стереоцилия; 3 - кутикула; 4 - поддерживающий эпителиоцит; 5 - чашевидное нервное окончание; 6 - эфферентное нервное окончание; 7 - афферентное нервное окончание; 8 - миелиновое нервное волокно (дендрит);

в - микрофотография (обозначения см. «а»)

Волосковые клетки

Волосковые клетки делятся на клетки I и клетки II типа.

Клетки I типа располагаются между поддерживающими клетками, имеют грушевидную форму, в их базальном конце располагается круглое ядро, в цитоплазме содержатся митохондрии, ЭПС, рибосомы. К базальному концу подходят многочисленные нервные волокна, которые оплетают клетку в виде чаши. На апикальной поверхности имеется кутикула с 60-80 неподвижными волосками - стереоцилиями. Кроме того, на поверхности клеток имеется и подвижный волосок - киноцилия, представляющая собой эксцентрично расположенную ресничку. Подвижный волосок не может располагаться между стереоцилиями. Он всегда располагается полярно по отношению к стереоцилиям. Киноцилии и стереоцилии внедряются в отолитовую мембрану.

Клетки II типа имеют цилиндрическую форму, к их базальным концам подходят немногочисленные нервные волокна, которые образуют на этих клетках точечные синапсы. Внутренняя структура клеток II типа сходна со структурой клеток I типа. При смещении стереоцилий в сторону киноцилии клетка возбуждается, а если движение направлено в противоположную сторону, происходит торможение клетки. В эпителии макул различно поляризованные клетки собираются в 4 группы, благодаря чему во время скольжения отолитовой мембраны стимулируется только определенная группа клеток, регулирующая тонус определенных мышц туловища;

другая группа клеток в это время тормозится. Полученный через афферентные синапсы импульс передается через вестибулярный нерв в соответствующие части вестибулярного анализатора.

Поддерживающие эпителиоциты

Поддерживающие эпителиоциты, располагаются между сенсорными, имеют призматическую форму, отличаются темными овальными ядрами. Они имеют большое количество митохондрий. На их вершинах обнаруживается множество тонких цитоплазматических микроворсинок. Их основной функцией является голокриновая секреция компонентов отолитовой мембраны, они выполняют поддерживающую и трофическую функции.

Функции чувствительных пятен маточки и круглого мешочка:

- 1) воспринимают изменения линейного ускорения;
- 2) гравитацию (положение тела в пространстве);
- 3) пятно маточки воспринимает еще и вибрационные колебания.

АМПУЛЯРНЫЕ ГРЕБЕШКИ (КРИСТЫ)

Они в виде поперечных складок находятся в каждом ампулярном расширении полукружного канала. Ампулярный гребешок выстлан сенсорными волосковыми и поддерживающими эпителиоцитами. Апикальная часть этих клеток окружена желатинообразным прозрачным **куполом**, который имеет форму колокола, лишённого полости. Его длина достигает 1 мм. Купол является продуктом голокриновой секреции опорных клеток, он в отличие от отолитовой мембраны не содержит отолитов. В купол погружены киноцилии и стереоцилии. При движении головы и ускоренном движении тела купол отклоняется из-за перемещения эндолимфы в полукружных каналах.

Основная функция гребешков - восприятие угловых ускорений. Тонкое строение волосковых клеток и их иннервация сходны с сенсорными клетками мешочков. В функциональном отношении желатинозный купол — рецептор угловых ускорений. При движении головы или ускоренном вращении всего тела купол легко меняет свое положение. Отклонение купола под влиянием движения эндолимфы в полукружных каналах стимулирует волосковые клетки. Их возбуждение вызывает рефлекторный ответ той части скелетной мускулатуры, которая корректирует положение тела и движение глазных мышц.

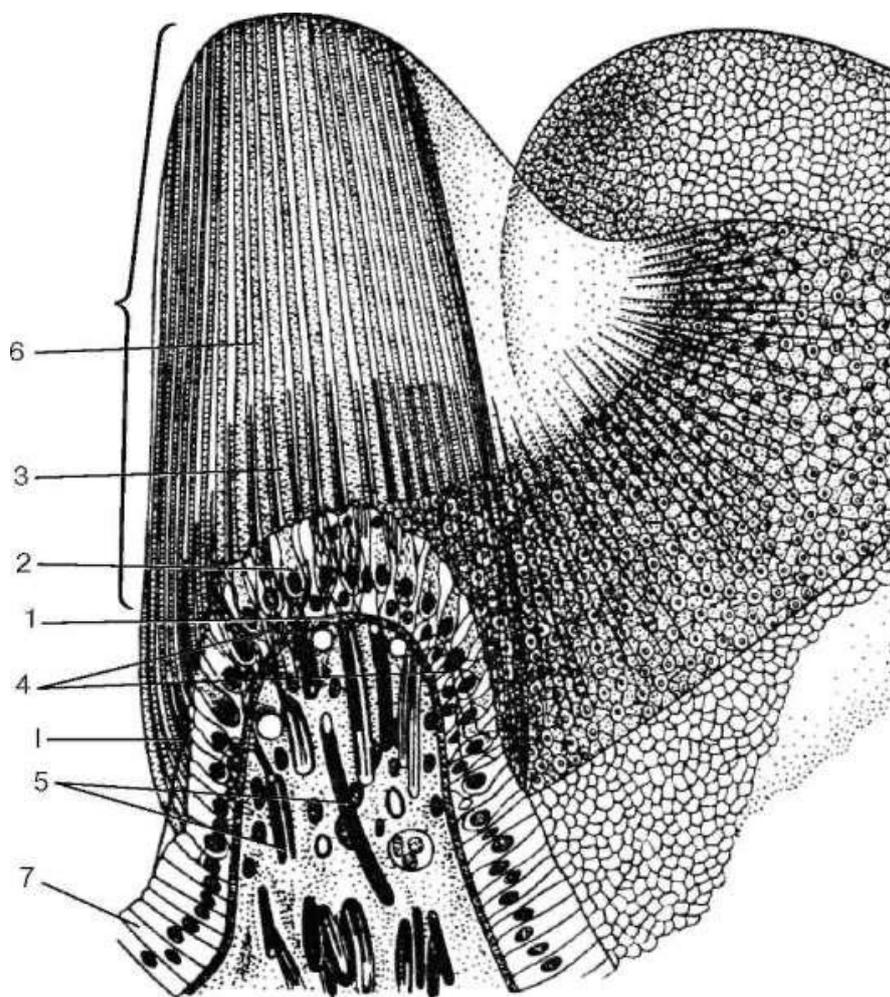


Рис. Строение ампулярного гребешка (схема по Кольмеру, с изменениями):

I - гребешок; II - желатинозный купол.

1 - поддерживающие эпителиоциты; 2 - волосковые (сенсоэпителиальные) клетки; 3 - волоски; 4 - нервные окончания; 5 - миелиновые нервные волокна; 6 – желатинозное вещество пограничного купола; вещество пограничного купола; 7 - эпителий, выстилающий стенку перепончатого канала

Иннервация. На сенсорных эпителиоцитах спирального и вестибулярного органов расположены афферентные нервные окончания биполярных нейронов, тела которых располагаются в основании спиральной костной пластинки, образуя спиральный ганглий. Большая часть нейронов (первый тип) представляет крупные биполярные клетки, которые содержат крупное ядро с ядрышком и мелкодиспергированным хроматином. В цитоплазме имеются многочисленные рибосомы, редко встречающиеся нейрофиламенты. Ко второму типу нейронов относятся более мелкие псевдоуниполярные нейроны, отличающиеся ацентричным расположением ядра с плотным хроматином, малым количеством рибосом и большой концентрацией нейрофиламентов в цитоплазме, слабой миелинизацией нервных волокон и резистентностью после перерезки кохлеарного нерва.

Нейроны первого типа получают афферентную информацию исключительно от внутренних сенсоэпителиальных клеток, а нейроны второго типа — от наружных сенсоэпителиальных клеток.

Часть волокон вестибулокохлеарного нерва проходит транзиторно через вестибулярные ядра и достигает мозжечка в составе лазающих волокон, где и заканчиваются на грушевидных клетках (клетки Пуркинье).

Промежуточная часть вестибулокохлеарной сенсорной системы начинается аксонами биполярных клеток вестибулярного ганглия, расположенного на дне внутреннего слухового прохода (вестибулярный ганглий). Тела нейронов второго типа располагаются в вестибулярных ядрах афферентного пути (верхнее, латеральное, медиальное и нижнее). От вестибулярных ядер информация передается к спинальным мотонейронам, мозжечку, ядрам глазодвигательных нервов, в ретикулярную формацию (сетчатое образование) и в кору головного мозга.

Проводниковую часть слухового анализатора представляет кохлеарный нерв, идущий от спирального ганглия к кохлеарным ядрам продолговатого мозга. К промежуточным отделам относятся также кохлеарные ядра продолговатого мозга (своей и противоположной стороны), верхняя олива, нижнее двухолмие крыши среднего мозга, ядра трапециевидного тела, латеральной петли и ручек нижнего двухолмия. Конечным звеном промежуточного отдела слуховой сенсорной системы является медиальное коленчатое тело. В этих ядрах происходит не только последовательное центростремительное переключение промежуточных путей на корковые центры, но и переключение на эфферентные пути. Здесь же происходит центробежное торможение, исходящее из корковых или подкорковых центров.

Нейроны коркового центра слуховой сенсорной системы расположены в верхней височной извилине, где происходит интеграция качеств звука (интенсивность, тембр, ритм, тон) на клетках 3-го и 4-го слоев. Корковый центр слуховой сенсорной системы имеет многочисленные ассоциативные связи с корковыми центрами других сенсорных систем, а также с моторной зоной коры.

Иннервация внутренних и наружных сенсоэпителиальных клеток осуществляется двумя типами волокон. Внутренние сенсоэпителиальные клетки снабжены преимущественно афферентными волокнами, которые составляют около 95% всех волокон слухового нерва, а наружные сенсоэпителиальные клетки получают преимущественно эфферентную иннервацию (составляет 80% всех эфферентных волокон улитки). Эфферентные волокна обоих типов клеток происходят из перекрещенного и неперекрещенного оливо-кохлеарных пучков. Число волокон, пересекающих туннель, может быть около 8000.

Возрастные изменения. С возрастом у человека могут возникать нарушения органа слуха. При этом изменяются отдельно или совместно звукопроводящая и звуковоспринимающая системы. Это связано с тем, что в области овального окна костного лабиринта появляются очаги оссификации, распространяющиеся на пластинку стремечка. Стремечко теряет подвижность в овальном окне, что резко снижает порог слышимости. С возрастом чаще поражается звуковоспринимающий нейросенсорный аппарат, т.е. сенсорные клетки, которые, проделав свой жизненный цикл, гибнут и не восстанавливаются.

ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

Выберите один правильный ответ

1. В какой последовательности расположены слои в многослойном ороговевающем эпителии:

- а. блестящий, шиповатый, базальный, зернистый, роговой
- б. базальный, шиповатый, зернистый, блестящий, роговой
- в. роговой, зернистый, базальный, блестящий, шиповатый
- г. базальный, зернистый, шиповатый, блестящий, роговой

2. Сложными называются экзокринные железы:

- а. многоклеточные.
- б. с разветвленными концевыми отделами.
- в. с альвеолярно-трубчатыми концевыми отделами.
- г. с трубчатыми концевыми отделами.
- д. с разветвленным выводным протоком.

3. При апокриновом типе секреции:

- а. секрет выделяется без разрушения glanduloцитов.
- б. секрет выделяется с полным разрушением glanduloцитов.
- в. секрет выделяется с разрушением верхушек glanduloцитов

4. Процентное содержание базофилов в норме составляет:

- а. 1-6%
- б. 0,5-1%
- в. 25-35%
- г. 6-8%
- д. 65-75%

5. Лейкоцитарная формула-это:

- а. количественное соотношение всех форменных элементов крови
- б. процентное соотношение лейкоцитов от их количества
- в. процентное соотношение тромбоцитов
- г. процентное соотношение разных форм и размеров эритроцитов

6. К гранулоцитам не относятся:

- а. нейтрофилы
- б. моноциты
- в. базофилы
- г. эозинофилы

7. Для данного форменного элемента крови свойственны наименования эхиноциты, дискоциты, сфероциты:

- а. нейтрофила
- б. эозинофила
- в. базофила
- г. эритроцита
- д. тромбоцита

8. Антитела синтезируются:

- а. фибробластами
- б. тучными клетками
- в. макрофагами
- г. плазматическими клетками
- д. меланоцитами

9.Форменный элемент крови у которого имеется поперечный хроматин:

- а. базофил
- б. нейтрофил
- в. эозинофил
- г. моноцит
- д. эритроцит

10.Гиаломер и грануломер являются составными компонентами:

- а. моноцита
- б. базофила
- в. нейтрофила
- г. эритроцита
- д. тромбоцита

11.Анизоцитоз это:

- а. клетки разных размеров
- б. клетки необычной формы
- в. клетки с отростками
- г. клетки многоядерные

12. Сухожилие образует ткань:

- а. эпителиальная
- б. ретикулярная соединительная
- в. рыхлая волокнистая неоформленная соединительная
- г. плотная неоформленная соединительная
- д. плотная оформленная соединительная

13. Данный вид хряща никогда не обызвествляется:

- а. гиалиновый.
- б. эластический.
- в. волокнистый.

14.Укажите предшественник остеокласта:

- а. остеобласт
- б. хондробласт
- в. макрофаг
- г. моноцит

15. Саркомер- это:

- а. половина диска i , диск a и еще одна половина диска i .
- б. диск a и диск i .
- в. диск a и половина диска i .
- г. диск 1 и половина диска a .
- д. половина диска A , диск I и еще одна половина диска A .

16. Специфическим включением мышечного волокна скелетной мышечной ткани является:

- а. гликоген.
- б. меланин.
- в. липиды.
- г. миоглобин

17.Центральный канал спинного мозга и желудочки головного мозга выстланы:

- а. олигодендритами
- б. микроглией
- в. протоплазматическими астроцитами

г. волокнистыми астроцитами

д. эпендимоглиоцитами

18.Насечки миелина – это:

а. утолщения миелиновой оболочки

б. межузловые перехваты

в. ядра шванновских клеток

г. остатки цитоплазмы лимфоцитов между витками миелина

19.Афферентные нервные окончания образуются:

а. дендритами эфферентных нейронов

б. аксонами вставочных нейронов

в. аксонами афферентных нейронов

г. дендритами афферентных нейронов

20.Информацию из коры мозжечка выводят:

а. аксоны звездчатых нейронов молекулярного слоя.

б. аксоны грушевидных нейронов пуркинье.

в. лазающие волокна.

г. моховидные волокна.

д. аксоны клеток-зерен.

21.Пирамидный путь образуют аксоны нейронов двигательной коры:

а. веретеновидные

б. клетки Беца

в. зернистые

г. горизонтальные

22.Клубочки мозжечка представляют собой:

а. перикарионы клеток-зерен.

б. синапсы дендритов клеток-зерен и моховидных волокон.

в. терминали лазающих волокон.

г. дендриты звездчатых клеток.

23.В составе органов чувств вторично-чувствующими называются:

а. сенсорные эпителиальные клетки

б. нейроны, возбуждаемые эпителиоцитами

в. нейроны чувствительных ядер головного мозга

г. рецепторные нервные клетки

24.Цитоархитектоника коры головного мозга - это:

а. закономерное расположение клеток Беца.

б. закономерное расположение нервных волокон.

в. закономерное расположение нейроцитов коры.

г. закономерное расположение нейроглии.

25.Склера не прозрачна, потому что:

а. содержит много воды и большое количество коллагеновых фибрилл

б. содержит много кератинсульфатов

в. содержит гиалуроновую кислоту

г. содержит гепарин

26.Цвет глаз человека зависит от:

а. количества пигментных клеток

б. степени освещения помещения

в. количества палочек и колбочек

г. время суток

д. нет правильных вариантов ответа

27. Характерный структурный признак центральной ямки сетчатки:

- а. преобладание колбочек
- б. преобладание палочек
- в. +истончение всех слоев сетчатки, кроме наружного ядерного
- г. отсутствие всех слоев сетчатки, кроме слоя нервных волокон

28. Спиральный орган внутреннего уха расположен в:

- а. барабанной лестнице
- б. вестибулярной лестнице
- в. перепончатом канале улитки
- г. утрикулюсе
- д. саккулюсе

ВЫБЕРИТЕ 3 ПРАВИЛЬНЫХ ОТВЕТА

29. Укажите признаки коллагеновых волокон:

- а. содержат исчерченные протофибриллы.
- б. анастомозируют.
- в. не анастомозируют.
- г. толстые (1-10 мкм), образуют пучки.
- д. обладают высокой эластичностью

30. Укажите признаки соединительных волокнистых тканей:

- а. состоят из большого количества разнообразных клеток
- б. содержат разнообразные волокна
- в. хорошо выражены изогенные группы клеток
- г. минеральных веществ в составе аморфного вещества мало
- д. аморфное вещество минерализуется

31. Определите черты (признаки) микроскопического строения плазматических клеток:

- а. в цитоплазме содержатся метахроматические гранулы.
- б. цитоплазма интенсивно базофильна.
- в. ядро располагается эксцентрично.
- г. глыбки гетерохроматина в ядре располагаются радиально ("как спицы в колесе").
- д. в цитоплазме много лизосом.

32. Назовите структуры компактного вещества диафиза:

- а. слой остеонов.
- б. наружная система общих пластинок.
- в. внутренняя система общих пластинок.
- г. костные трабекулы.

33. Назовите признаки скелетной мышечной ткани:

- а. образована клетками.
- б. ядра расположены по периферии.
- в. состоят из мышечных волокон.
- г. тканевой структурой является симпласт
- д. обладает только внутриклеточной регенерацией.

34. Сократительные кардиомиоциты содержат:

- а. +одно или два ядра в центре клетки
- б. отделены друг от друга вставочными дисками

- в. имеют диски
- г. располагаются параллельно друг другу
- д. не имеют исчерченности

35. В состав миелинового волокна входят:

- а. 2-4 осевых цилиндров
- б. мезаксон
- в. перехват Ранвье
- г. шванновские клетки
- д. волокнистые астроциты

36. К ядрам заднего рога спинного мозга относятся:

- а. собственное ядро
- б. дорсальное ядро
- в. желатинозное вещество
- г. промежуточное ядро

37. В состав вегетативных ганглиев входят:

- а. клетки Догеля 1 типа.
- б. клетки Догеля 2 типа.
- в. псевдоуниполярные нейроны.
- г. олигодендроглиозиты.
- д. биполярные нейроны.

38. Для клеток зерен характерно:

- а. крупные размеры
- б. аксон Т-образно делится
- в. короткие дендриты в виде «птичьи лапки»
- г. оказывают возбуждающее влияние на клетки Пуркиньи, корзинчатые, звездчатые
- д. располагаются в молекулярном слое

39. В образовании «клубочков» мозжечка принимают участие:

- а. аксоны больших звездчатых нейронов
- б. дендриты клеток зерен
- в. моховидные волокна
- г. дендриты больших звездчатых нейронов
- д. лазающие волокна

40. Поражение мозжечка сопровождается:

- а. нарушением координации движений.
- б. нарушением сенсорной иннервации кожи.
- в. гибелью клеток Пуркиньи
- г. нарушением зрения.
- д. нарушением равновесия.
- е. снижением слуха.

41. Назовите ассоциативные клетки мозжечка:

- а. клетки зерна
- б. клетки Кахаля
- в. корзинчатые клетки
- г. короткоаксонные звездчатые клетки
- д. клетки Пуркиньи

42. Для радужной оболочки глаза характерно:

- а. является производным сосудистой оболочки
- б. относится к диоптрическому аппарату

- в. содержит крупные сосуды в среднем слое
- г. много пигментных клеток
- д. изменяет кривизну хрусталика

43. Пигментные клетки сетчатки участвуют в:

- а. снабжении фоторецепторных клеток ретинолом
- б. фагоцитозе отработанных мембран клеток
- в. поглощении света
- г. синтезе йодопсина

44. Сосудистая оболочка глаза:

- а. содержит крупные артерии и вены
- б. богата пигментными клетками
- в. содержит базальный комплекс
- г. образует рецепторный аппарат глаза
- д. меняет кровенаполнение в темноте
- е. пигментных клеток не содержит

45. Наружные сегменты фоторецепторных клеток содержат:

- а. пигмент родопсин
- б. митохондрии
- в. мембранные диски
- г. постоянно обновляются
- д. базальное тельце

46. Колбочки:

- а. рецепторы цветового зрения
- б. содержат зрительный пигмент йодопсин
- в. фотоны активизируют зрительный пигмент в наружных сегментах.
- г. во внутреннем сегменте имеется эллипсоид
- д. наружный сегмент содержит диски

47. Улитковый канал перепончатого лабиринта ограничен:

- а. вестибулярной мембраной
- б. сосудистой полоской
- в. базилярной пластинкой
- г. спиральной связкой

ДОПОЛНИТЕ ПРЕДЛОЖЕНИЕ, ВСТАВЬТЕ ПРОПУЩЕННЫЕ СВЕДЕНИЯ:

48. Процесс выработки (синтеза) клеткой веществ и выделения его на поверхность эпителия или во внутреннюю среду организма; называется _____. Активное поглощение клеткой веществ из окружающей среды может проходить путем _____ и _____.

49. Тип секреции, при котором железистые клетки полностью разрушаются, называется _____. Кроме этого типа существуют _____ и _____ типы секреции.

50. Клетки крови, имеющие зернистость называются _____. Они подразделяются на _____.

51. Темный диск в поперечно-полосатом мышечном волокне называется _____. Он образован белком _____.

52. Лимфоциты обеспечивают _____ и _____ иммунитет. Они подразделяются на _____ лимфоциты и _____ лимфоциты.
53. Триада _____ образована _____ и _____. Триада является структурой _____ мышечной ткани.
54. Саркоплазматический ретикулум является аналогом _____. Основная его функция – _____.
55. В спинальном ганглии расположены _____ нейроны. Они составляют _____ звено рефлекторной дуги.
56. Тип коры больших полушарий, в котором развиты II, IV слои называется _____. Он характерен для _____ зоны коры.
57. Клетки рыхлой соединительной ткани- _____-участвуют в синтезе фибриллярных белков _____ и _____.
58. Существуют _____ хрящевые ткани. Хрящ, который с возрастом не обызвествляется называется _____.
59. Жировая ткань относится к группе соединительных тканей со _____ свойствами. Она бывает 2 видов- _____ и _____.
60. Компактное вещество кости включает 4 типа _____. Структурно функциональной единице кости является _____.
61. Клетки хрящевой ткани- _____ располагаются _____ группами.
62. Разрушение ганглионарных клеток сетчатки ведет к _____ зрения, Дендриты этих клеток образуют синаптические связи и располагаются во _____ слое.
63. Слуховые косточки _____ с барабанной перепонкой прочно сращена _____.
64. Слуховая труба соединяет _____. Она выстлана _____.
65. Цилиарное тело построено из _____ ткани. Его отростки соединяются с _____.
66. Сетчатка относится к рецепторному аппарату глаза. Она представляет цепь 3-х нейронов: 1- _____, 2- _____ 3- _____.
67. Основное вещество роговицы состоит из _____ ткани. Прозрачность его обусловлена содержанием большого количества _____.
68. Между хрусталиком и сетчаткой располагается _____. Оно _____ консистенции.
69. Слуховые пятна содержат опорные и _____ клетки. Последние представлены клетками _____ типов.
70. Отолитовая мембрана и желеобразный купол покрывают _____ клетки вестибулярного аппарата.

СИТУАЦИОННЫЕ ЗАДАЧИ

1. На прием к врачу привели ребенка, получившего небольшие травмы при падении. При осмотре травм оказалось, что повреждена только кожа, на небольших ее участках отсутствуют все слои эпидермиса. Врач решил, что раны нуждаются только в обработке антисептиком, другого лечения не требуется. Каким образом будет восстанавливаться эпидермис?

Для решения задачи необходимо ответить на вопросы:

- 1) К какому виду эпителиальной ткани относится эпидермис, как называется согласно классификации эпителиев по структуре?
- 2) Из каких слоев эпителиальных клеток состоит эпидермис?
- 3) Какими свойствами обладают клетки разных слоев эпидермиса?
- 4) Какой слой эпидермиса составляют клетки, способные к размножению?
- 5) Каким образом будет восстанавливаться эпидермис при его повреждении?

2. Больной травмировал глаз металлической стружкой при работе на токарном станке. Осмотр глаза показал, что стружка повредила только передний эпителий роговицы. Возможна ли полная регенерация роговицы после удаления стружки?

Для решения задачи необходимо ответить на вопросы:

- 1) К какому виду эпителиальной ткани относится передний эпителий роговицы глаза и как называется согласно классификации эпителиев по строению?
- 2) Из каких слоев эпителиальных клеток состоит передний эпителий роговицы?
- 3) Какими свойствами обладают клетки разных слоев эпителия роговицы?
- 4) Из каких клеток состоит дифференциальный эпителий роговицы?
- 5) Какой слой эпителия роговицы составляют клетки, способные к размножению?

3. Судмедэксперт, исследуя под микроскопом гистологические препараты мочевого пузыря двух погибших людей, обнаружил, что на одном препарате эпителий тонкий, в нем видно 2 ряда ядер, на другом – эпителий толстый, в нем видно много рядов ядер. Какой вывод о состоянии мочевого пузыря в момент смерти первого и второго погибших сделал эксперт?

Для решения задачи необходимо ответить на вопросы:

- 1) К какому виду эпителиальной ткани относится эпителий мочевого пузыря и как называется согласно классификации эпителиев по строению?
- 2) Из каких слоев эпителиальных клеток состоит эпителий мочевого пузыря?
- 3) Какими свойствами обладают клетки разных слоев эпителия мочевого пузыря?
- 4) В каком состоянии – растянутом или спавшемся – находится эпителий мочевого пузыря, если в нем видно 2 ряда ядер?
- 5) В каком состоянии – растянутом или спавшемся – находится эпителий мочевого пузыря, если в нем видно много рядов ядер??

4. На гистологическом срезе поджелудочной железы можно увидеть два структурно-функциональных типа железистых образований. Первый тип состоит из

секреторных клеток, которые формируют тяжи, со всех сторон окруженные кровеносными капиллярами. Второй тип состоит из секреторных клеток, образующих альвеолы, между которыми видны выводные протоки разного диаметра. Проанализируйте, для каких типов желез характерно такое строение, и сделайте вывод, какие структурно-функциональные типы железистых образований составляют поджелудочную железу.

Для решения задачи необходимо ответить на вопросы:

- 1) Какие виды желез различают по признаку, куда выделяется секрет (на поверхность эпителия или в кровь)?
- 2) Какое строение имеют эндокринные железы, как их классифицируют?
- 3) Какое строение имеют экзокринные железы, как их классифицируют?
- 4) Для каких желез характерны концевые отделы в виде эпителиальных тяжей, оплетенные гемокapиллярами, и отсутствие выводных протоков?
- 5) Для каких желез характерны выводные протоки и концевые отделы в виде альвеол?
- 6) Какие структурно-функциональные типы железистых образований составляют поджелудочную железу?

5. У ребенка диагностирована глистная инвазия. Проанализируйте, какие клетки крови участвуют в защите организма от червей-паразитов. Какие изменения в лейкоцитарной формуле подтверждают выставленный диагноз?

Для решения задачи необходимо ответить на вопросы:

- 1) Какие функции выполняют эритроциты и лейкоциты?
- 2) Какие виды лейкоцитов вы знаете?
- 3) Что такое лейкоцитарная формула и ее показатели?
- 4) Какие функции выполняет каждый вид лейкоцитов?
- 5) Какие клетки крови участвуют в защите организма от червей-паразитов?
- 6) Какова потребность организма в эозинофилах при глистной инвазии?
- 7) Увеличится или уменьшится количество эозинофилов в крови, как это изменение называется (эозинофилия или эозинопения)?
- 8) Какие изменения в лейкоцитарной формуле подтверждают выставленный диагноз?

6. На приеме у врача больной жалуется на слезотечение, заложенность носа, затрудненное дыхание. При осмотре слизистой носа выявляется выраженный отек слизистой оболочки. В анамнезе больного обострение этих симптомов наблюдается каждую весну. Лейкоцитарная формула больного указывает на эозинофилию. О чем свидетельствуют эти изменения крови в совокупности с сезонностью обострения симптомов?

Для решения задачи необходимо ответить на вопросы:

- 1) Что такое отек? В какой ткани слизистой оболочки развивается отек?
- 2) Из каких структурных элементов (клеток, межклеточного вещества) состоит рыхлая волокнистая соединительная ткань?
- 3) Какие структуры ткани изменяют свое состояние при отеке?
- 4) Какие клетки соединительной ткани способны изменять проницаемость микрососудов под действием факторов, вызывающих отек? С помощью какого вещества, содержащегося в этих клетках?
- 5) Какие функции выполняют эозинофилы крови? Какие вещества содержатся в их специфической зернистости?

- 6) Учитывая сезонное обострение, какой характер заболевания наиболее вероятен – инфекционный или неинфекционный?
- 7) Какие клетки слизистой оболочки патологически реагируют на сезонные изменения в окружающей среде?
- 8) Какое вещество избыточно секретируется этими клетками и вызывает увеличение проницаемости микрососудов и отек слизистых оболочек?
- 9) Почему в этой ситуации в крови увеличивается количество эозинофилов?

7. Врач по анамнезу и результатам анализа крови диагностировал у больного начальный период острого воспалительного процесса. Какие изменения гемограммы указывают на воспалительный процесс?

Для решения задачи необходимо ответить на вопросы:

- 1) Что такое «гемограмма» и каковы ее показатели в норме?
- 2) Какие функции выполняют клетки крови?
- 3) В каких защитных реакциях организма участвуют лейкоциты?
- 4) Какие периоды (фазы) выделяют в воспалительном процессе?
- 5) В каком периоде воспалительного процесса лейкоциты являются главными участниками?
- 6) Как изменяется потребность организма в лейкоцитах в острый период воспаления?
- 7) Какой показатель гемограммы изменяется в начальный период острого воспалительного процесса и в какую сторону?
- 8) Как называется данное изменение показателя гемограммы?

8.. На месте преступления были обнаружены следы крови преступника. Судебная экспертиза дала заключение, что преступление совершено женщиной. Какие клетки крови были подвергнуты анализу? Какой морфологический признак в этих клетках позволил идентифицировать пол преступника?

Для решения задачи необходимо ответить на вопросы:

- 1) Из каких частей состоит клетка?
- 2) Какая часть клетки отличается по составу у мужчин и женщин?
- 3) Какая половая хромосома больше по размеру (X или Y)?
- 4) Какие клетки крови имеют ядро?
- 5) Какие виды лейкоцитов вы знаете? Какое у них ядро по форме и плотности?
- 6) У кого (мужчин или женщин) по массе и объему больше хроматина?
- 7) В каком (по структуре) ядре больше вероятности увидеть избыток хроматина (X-хромосома) - плотном или рыхлом, цельном или сегментированном?
- 8) В каких клетках крови можно увидеть в ядре избыточный хроматин?
- 9) Как называется структурное образование ядра, содержащее избыточный хроматин?
- 10) Чья кровь – женская или мужская – содержит клетки с таким образованием в ядре?

9. Под кожу пальца попала заноза, через сутки вокруг нее образовался отек и из ранки выделилось небольшое количество гноя. Какие клетки крови и соединительной

ткани принимали участие в образовании отека и гноя? В чем выражалась их реакция на повреждение тканей кожи?

Для решения задачи необходимо ответить на вопросы:

- 1) Как называется защитная реакция организма, направленная на повреждение тканей инородным телом?
- 2) Какие фазы (периоды) выделяют в этой реакции?
- 3) Какая фаза (период) этой реакции развивается в первые сутки?
- 4) Какие клетки соединительной ткани и каким образом первыми реагируют на повреждение тканей инородным телом?
- 5) Какие клетки крови первыми приходят в ткани к месту повреждения и для чего?
- 6) Как эти клетки крови выполняют свои защитные функции?
- 7) Какие клетки соединительной ткани и каким образом увеличивают проницаемость микрососудов для плазмы и клеток крови?
- 8) Какие клетки крови способствуют уничтожению бактерий и образованию гноя?

10. Пострадавший в ДТП получил сложный перелом костей голени. После операции врач предупредил больного о том, что процесс восстановления будет долгим, так как на большом протяжении нарушена структура надкостницы.

Проанализируйте ситуацию и объясните, какие изменения произойдут в костной ткани в этих условиях.

Для решения задачи необходимо ответить на вопросы:

- 1) Какие виды костных тканей и костного вещества вы знаете?
- 2) Из какой костной ткани и какого костного вещества построены диафизы трубчатых костей?
- 3) Как устроена надкостница?
- 4) Какие виды клеток входят в состав костной ткани и какие функции они выполняют?
- 13
- 5) Какие особенности кровоснабжения имеет компактное вещество из пластинчатой костной ткани?
- 6) Из какого источника обновляются клетки костной ткани?
- 7) Какое значение имеет надкостница для кровоснабжения кости?
- 8) Какое значение имеет надкостница для обновления клеток костной ткани?
- 9) Каким образом происходит заживление перелома кости?
- 10) Какие изменения произойдут в костной ткани при нарушении структуры надкостницы?

11. На гистологическом срезе легкого в фиброзно-хрящевой оболочке стенки бронха среднего калибра видны хрящевые пластинки из гиалинового и эластического хрящей. Проанализируйте строение и состав этих двух видов хрящевой ткани и сделайте вывод, по каким признакам их можно различить?

Для решения задачи необходимо ответить на вопросы:

- 1) Какие клетки входят в состав хрящевой ткани и какие свойства они имеют?
- 2) Какой состав имеет межклеточное вещество хряща?
- 3) Как устроена надхрящница?

- 4) Чем отличается состав межклеточного вещества гиалинового и эластического хряща?
- 5) Какими красителями хорошо окрашиваются коллагеновые и эластические волокна?
- 6) Какие тинкториальные свойства (способность к окрашиванию) имеет межклеточное вещество гиалинового и эластического хряща при окраске гематоксилин-эозином?
- 7) По каким признакам можно отличить гиалиновые и эластические хрящевые пластинки в стенке внутрилегочных бронхов?

12. У больного вследствие травмы повреждены передние корешки спинного мозга на уровне 3-го и 4-го сегментов поясничного отдела. Функция каких органов будет нарушена? Какие изменения в них наступят?

Для решения задачи необходимо ответить на вопросы:

- 1) Чем образованы передние корешки спинного мозга?
- 2) В каких структурах спинного мозга локализованы моторные нейроны?
- 3) Какая группа ядер передних рогов выражена на всем протяжении спинного мозга?
- 4) Какая группа ядер передних рогов хорошо выражена в шейном и поясничном отделах спинного мозга?
- 5) Куда идут и чем заканчиваются аксоны нейронов передних рогов спинного мозга?
- 6) Что иннервирует медиальная и латеральная группа моторных нейронов?
- 7) Функция каких органов будет нарушена при повреждении передних корешков спинного мозга на уровне 3-го 4-го сегментов поясничного отдела?
- 8) Какие изменения произойдут в этих органах?

13. Заболевание полиомиелитом сопровождается поражением спинного мозга и нарушением функции двигательного аппарата. Какие нейроны при этом повреждаются? Какое звено рефлекторных дуг будет нарушено?

Для решения задачи необходимо ответить на вопросы:

- 1) Что такое рефлекторная дуга, какие звенья в ней различают?
- 2) Какие по функции нейроны составляют звенья рефлекторной дуги?
- 3) Где локализованы двигательные нейроны?
- 4) Какие структуры серого вещества спинного мозга образуют двигательные нейроны?
- 5) Куда идут аксоны нейронов передних рогов спинного мозга?
- 6) Какое звено рефлекторной дуги страдает при нарушении двигательных функций?
- 7) Какие структуры разрушаются при заболевании полиомиелитом?
- 8) Какие изменения происходят в скелетных мышцах при полиомиелите?

14. Для судебно-медицинского исследования приготовлены гистологические препараты мозга двух погибших людей. В затылочной доле коры больших полушарий одного из них хорошо выражены все зернистые слои. У второго зернистые слои в этой области выражены слабо, нейронов мало, количество глиоцитов увеличено. Кто из них был слепым от рождения?

Для решения задачи необходимо ответить на вопросы:

- 1) Какие слои нейронов выделяют в коре больших полушарий?
- 2) Какие слои нейронов коры принимают и анализируют приходящие нервные импульсы?
- 3) Какие слои нейронов коры формируют нисходящие пирамидные пути, куда направляются нервные импульсы по этим путям и далее?
- 4) Какие выделяют функциональные типы коры в зависимости от степени развития ее слоев?
- 5) Какой тип строения коры характерен для чувствительных центров?
- 6) Какой тип строения коры в затылочной доле?
- 7) В каком слое коры происходит передача нервных импульсов с афферентных путей, несущих информацию от органов зрения?
- 8) Какая функция будет нарушена при слабом развитии зернистых слоёв в коре больших полушарий?

15. Любители очень громкой музыки с возрастом частично утрачивают слух. Проанализируйте, какие структуры уха участвуют в передаче звуковой волны до рецепторных клеток органа слуха, какие из них могут повредиться громкими звуками, и сделайте вывод, почему громкие звуки приводят к снижению слуха?

Для решения задачи необходимо ответить на вопросы:

- 1) Где расположен орган слуха?
- 2) Какой путь проходит звуковая волна от раздражителя до органа слуха?
- 3) Могут ли повреждаться громкими звуками структуры наружного и среднего уха?
- 4) Какие группы клеток составляют орган слуха?
- 5) Какие типы сенсорноэпителиальных клеток находятся в органе слуха?
- 6) Какие раздражители могут травмировать сенсорноэпителиальные клетки органа слуха?
- 7) Клетки какого типа не способны к регенерации?
- 8) Какие клетки травмируются при воздействии очень громких звуков?

16. При взлете самолёта «закладывает уши» и человек ничего не слышит. Проанализируйте, какие структуры уха и каким образом реагируют на звуковую волну. Сделайте вывод, почему при взлете самолета временно теряется слух?

Для решения задачи необходимо ответить на вопросы:

- 1) Какое функциональное значение имеет наружное, среднее и внутреннее ухо для восприятия звуков?
- 2) Какие структуры наружного уха изменяются при прохождении звуковой волны?
- 3) Какие структуры образуют среднее ухо и какие функции они выполняют?
- 4) Какие структуры составляют внутреннее ухо и где расположен орган слуха?
- 5) Что и как изменяется для человека в окружающей среде при взлете самолета?
- 6) Какая структура временно теряет способность выполнять свою функцию в этих условиях, почему?

17.Проведён эксперимент по исследованию структурных изменений сетчатки и условиях яркой освещенности и полной темноты. Изготовлены два гистологических препарата задней стенки глаза. На первом препарате гранулы меланина находятся в теле пигментных клеток, на втором – в их отростках. В каких условиях освещения находились экспериментальные животные?

Для решения задачи необходимо ответить на вопросы:

- 1) Какие части различают в сетчатке глаза, где они расположены?
- 2) Какие слои различают в оптической части сетчатки глаза?
- 21
- 3) Чем образован пигментный слой сетчатки и какой пигмент он содержит?
- 4) Какие структуры имеются на апикальной поверхности эпителиальных клеток?
- 5) Какие функции выполняет пигментный эпителий?
- 6) Как изменяется локализация пигмента в клетках на свету и в темноте?

18.Некоторые люди хорошо переносят автомобиль, но их укачивает на карусели и качелях. Проанализируйте ситуацию и сделайте вывод, почему орган равновесия у одного и того же человека по-разному реагирует на указанные раздражения?

Для решения задачи необходимо ответить на вопросы:

- 1) Где располагается орган равновесия, как называются его рецепторы?
- 2) В каких частях внутреннего уха расположены слуховые пятна и гребешки?
- 3) Из каких структурных элементов состоят слуховые пятна и гребешки?
- 4) Какую функцию выполняют слуховые пятна и гребешки?
- 5) Какие изменения произойдут в органе равновесия при ускоренном линейном движении тела?
- 6) Какие изменения произойдут в органе равновесия под действием угловых ускорений при раскачивании человека на карусели или качелях?

19.С возрастом развивается старческая дальнозоркость. Проанализируйте, какие структуры глаза обеспечивают точную фокусировку пучка света на сетчатке и как называется эта функция глаз. Какие структурные элементы глазного яблока частично утрачивают свою функцию при возрастной дальнозоркости?

Для решения задачи необходимо ответить на вопросы:

- 1) Какие функциональные аппараты имеет глаз, какие функции они обеспечивают?
 - 2) Какие структуры глаза составляют аккомодационный аппарат?
 - 3) Какое строение имеет цилиарное тело?
 - 4) Какое строение имеет хрусталик?
 - 5) Что происходит с хрусталиком при сокращении и расслаблении цилиарной мышцы и для чего?
 - 6) Какие изменяется структура и функция хрусталика с возрастом?
- закладывает уши» и человек ничего не слышит.

20.У больного в результате кровоизлияния в мозг в левом полушарии блокирована функция 3,5,6 слоёв двигательной зоны коры. Какие проводящие пути при этом прекращают функционировать? Какие органы страдают и на какой половине тела?

Для решения задачи необходимо ответить на вопросы:

- 1) Какие слои выделяют в коре больших полушарий?
- 2) Какие выделяют типы строения коры?
- 3) Какой тип строения в двигательной зоне коры, какие слои наиболее развиты?
- 4) Какие проводящие пути образуют аксоны пирамидных клеток?
- 5) Какие проводящие пути прекращают функционировать при блокировании функции нейронов 3, 5, 6 слоёв?
- 6) Где заканчиваются пирамидные пути?
- 7) С какой стороны спинного мозга расположены моторные ядра, на которых заканчиваются пирамидные пути боковых и передних канатиков?
- 8) На какой стороне тела и какие органы страдают при прекращении функционирования пирамидных путей?

Эталоны ответов к тестовым заданиям:

1.	б	7	г	13	б	19	г	25	а	31	б, в, г	37	а, б, г	43	а, б, в
2.	д	8	г	14	г	20	б	26	а	32	а, б, в	38	б, в, г	44	а, б, в
3.	в	9	б	15	а	21	б	27	в	33	б, в, г	39	а, б, в	45	а, в, г
4.	б.	10	д	16	г	22	б	28	в	34	а, б, в	40	а, в, д	46	а, б, г
5.	б	11	а	17	д	23	а	29	а, в, г	35	б, в, г	41	а, в, г	47	а, б, в
6.	б	12	д	18	г	24	в	30	а, б, г	36	а, б, в	42	а, в, г		

48.	секреция; пиноцитоза и фагоцитоза	60	пластин; остеон.
49.	голокриновый; мерокриновый и апокриновый	61	хондроциты; изогенными
50.	гранулоциты; нейтрофилы, базофилы, эозинофилы	62.	потере; внутреннем сетчатом
51.	анизотропным; миозином	63.	молоточек, наковальня, стремечко; рукоятка молоточка.
52.	клеточный и гуморальный; Т, В	64	полость среднего уха с носоглоткой; многорядным эпителием.
53	Т-трубочками и терминальными цистернами.; поперечно-полосатой скелетной	65	мышечной; хрусталиком.
54.	агранулярной ЭПС; депонирование ионов Са.	66.	фоторецепторного, биполярного, ганглионарного.
55.	чувствительные; рецепторное	67.	соединительной; гликозаминогликанов.
56	агранулярный тип чувствительной	68	стекловидное тело.; желеобразной
57	фибробласты; коллагена эластина.	69	сенсоэпителиальные; 2
58.	гиалиновый, эластический, волокнистый; эластическим.	70	сенсоэпителиальные
59	специальными; белая и бурая		

ЛИТЕРАТУРА:

1. Афанасьев Ю.И., Алешин Б. В., Юрина Н.А. Гистология, Издательство: ГЭОТАР-Медиа, 2018
2. Кузнецов С.Л., Мушкамбаров Н.Н. Гистология, цитология и эмбриология 3-е изд., испр. и доп. — М.: ООО Издательство «Медицинское информационное агентство», 2016
3. Бойчук Н.В., Исламов Р.Р., Кузнецов С.Л., Улумбеков Э.Г., Челышев Ю.А./ Под ред. Э.Г. Улумбекова, Ю.А. Челышева. Гистология, эмбриология, цитология. Учебник. 4-е изд., перераб. и доп. Издательство ГЭОТАР-Медиа, 2016
4. Гистология под ред. Улумбекова Э.Г., Челышева Ю.А. М., Гэотар-Мед, 2007
5. Гарстукова Л.Г., Кузнецов С.Л., Деревянко В.Г. Наглядная гистология Издательство МИА «Медицинское информационное агентство», 2021
6. Кузнецов С.Л., Пугачев М.К Лекции по гистологии, цитологии и эмбриологии. Учебное пособие. М.: ООО «Издательство «Медицинское информационное агентство», 2018
7. Кузнецов С.Л., Мушкамбаров Н.Н., Горячкина В.Л. Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии. М.: ООО «Издательство «Медицинское информационное агентство», 2010
8. Быков В.Л., Юшканцева С.И. Гистология, цитология и эмбриология. Атлас. Издательство ГЭОТАР-Медиа, 2018
9. Атлас микроскопического и ультрамикроскопического строения клеток, тканей и органов. /В.Г. Елисеев, Ю.И. Афанасьев, Е.Ф. Котовский, А.Н. Яцковский. Изд.5-е, пер. и доп. – М.: Медицина, 2004.
10. Гунин А.Г. Гистология в схемах и таблицах. Учебное пособие. Издательство: Практическая медицина, 2018
11. Алмазов И.В., Сутулов Л.С. Атлас по гистологии и эмбриологии. М.: Медицина, 1978.
12. Лабораторные занятия по курсу гистологии, цитологии и эмбриологии. Под ред. Ю.И. Афанасьева. 2-е изд. – М.: Медицина, 1999.
13. Афанасьев Ю.И., Рогажинская К.К., Самусев Р.П. и др. Терминологический словарь по цитологии, гистологии и эмбриологии / Под ред. Ю.И. Афанасьева и С.Л. Кузнецова. – М.: ООО «Издательство Новая Волна», 2002.
14. Самусев Р.П. Атлас по цитологии, гистологии и эмбриологии: учебное пособие для студентов высших медицинских учебных заведений / Р.П. Самусев, Г.И. Пупышева, А.В. Смирнов. Под ред. Р.П. Самусева. – М.: Изд. дом «ОНИКС 21 век»: Изд. «Мир и образование», 2004.
15. Самусев Р. П., Смирнов А. В. Атлас по цитологии, гистологии и эмбриологии. Учебное пособие. Издательство ГЭОТАР-Медиа, 2020
16. Атлас по гистологии: учебное пособие / Под ред. проф. А.С. Пуликова, Т.Г. Брюховец. – Ростов н/Д: Феникс. – Красноярск: Издательские проекты, 2006.
17. Мяделец О.Д. Основы цитологии, эмбриологии и общей гистологии. – М.: Медицинская книга, Н. Новгород: Изд. НГМА, 2002.
18. Гарстукова Л.Г., Кузнецов С.Л. Краткий курс цитологии (клеточной биологии). Учебное пособие. Издательство «Медицинское информационное агентство», 2019.
19. Цитология и общая гистология. Функциональная морфология клеток и тканей человека учебник для студентов медицинских институтов / В. Л. Быков. - СПб. : СОТИС, 2007

20. Данилов Р.К. Цитология (биология клетки). Карманный атлас-справочник. Издательство СпецЛит, 2019.
21. Ченцов Ю.С. Цитология: учебное пособие для университетов и медицинских вузов Издательство «Медицинское информационное агентство», 2010.
22. Банин В. В. Цитология. Функциональная ультраструктура клетки. Издательство ГЭОТАР-Медиа, 2016.
23. Гистология. Комплексные тесты: ответы и пояснения / Под ред. Проф. С.Л. Кузнецова, проф. Ю.А. Челышева. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2007.
24. Гистология под ред. Улумбекова Э.Г., Челышева Ю.А. М., Гэотар-Мед, 2001г.
25. А. Хэм, Д. Кормак. Гистология, М., Мир, 1983 г.
26. Атлас по гистологии и эмбриологии под ред. Сутулова, Алмазова. М.,1978.
27. С.В. Куффлер, Дж. Г. Николс. От нейрона к мозгу. Мир, 1979 г.
28. Б.И. Котляр. Пластичность нервной системы. Из-во МГУ, 1986 г.
29. А.Г. Кнорре. Развитие вегетативной нервной системы в эмбриологии позвоночных. Л., 1972 г.