

Лекция № 9

ТКАНИ. ГИСТОЛОГИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ. АДГЕЗИЯ КЛЕТОК. МЕЖКЛЕТОЧНЫЕ КОНТАКТЫ. КЛАССИФИКАЦИЯ ТКАНЕЙ

Ткань - «..система гистологических элементов, объединённых общей структурой, функцией и происхождением».

ГИСТОЛОГИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ

Гистологические элементы — структурно-функциональные единицы, образующие ткани, органы и организм в целом (своего рода разные строительные кирпичики, из которых и конструируется организм человека). Таким образом, **гистологические элементы** — основные категории, которыми оперирует предмет *гистология*. Ткань, орган, система органов, организм — не механическая сумма гистологических элементов. Исходя из определения понятия **система гистологических элементов** конструируется, обновляется и функционирует лишь при условии их взаимного узнавания, образования контактов между ними и информационных взаимоотношений, т.е. множества процессов, объединяемых термином **межклеточные взаимодействия**. Структурно-функциональные единицы, образующие ткани, — **гистологические элементы**. **Клетка** — главная тканеобразующая единица. Другие гистологические элементы — **симпласт, синцитий, компоненты матрикса** — **производные клетки**.

Типы гистологических элементов. Гистологические элементы подразделяют на две основные категории — **клеточные (клетка, симпласт, синцитий)** и **неклеточные (компоненты межклеточного вещества)**.

Клетка — **главный гистологический элемент**. Главенствующее положение клеток среди гистологических элементов очевидно.

Два других гистологических элемента *клеточного типа* — **симпласт и синцитий** — образуются из отдельных клеток. **Симпласт** — многоядерная структура, образованная при слиянии однотипных клеток. Примеры симпластов: поперечнополосатое мышечное волокно скелетной мускулатуры, остеокласт, гигантские клетки инородных тел. **Синцитий** — структура, состоящая из клеток, соединённых цитоплазматическими мостиками.

Разнообразные гистологические **элементы неклеточного типа конструируются из макромолекул, синтезированных в клетках** и секретированных в межклеточное вещество. **Тканевый матрикс** (межклеточное вещество) состоит из основного вещества и содержащихся в нём волокон (коллагеновые, эластические и ретикулиновые). Структуры тканевого матрикса построены из молекул, вырабатываемых и секретируемых клетками. В свою очередь компоненты внеклеточного матрикса влияют на клетки (например, контролируют их пролиферацию и дифференцировку).

Жидкости подразделяют на: **а. Внутриклеточная жидкость** (55% всей воды организма) содержит в низкой концентрации Na^+ , Cl^- , HCO_3^- , в высокой концентрации K^+ , органические фосфаты (например, АТФ) и белок. Низкая концентрация Na^+ и высокая концентрация K^+ обусловлены работой Na^+, K^+ -АТФазы, выкачивающей Na^+ из клетки в обмен на K^+ . **б. Внеклеточная жидкость** (45% всей воды организма), в которой (1) **Интерстициальная жидкость** (20% всей воды организма) в межклеточном пространстве тканей; (2) **Плазма** (7,5% всей воды организма). Химический состав сходен с таковым интерстициальной жидкостью (преобладающий катион — Na^+ , преобладающие анионы — Cl^- , HCO_3^-), но концентрация белка в плазме выше; (3) **Кристаллизационная вода** кости и хряща (15% всей воды организма); (4) **Трансклеточная жидкость** (2,5% всей воды организма) содержится в пищеварительном тракте, жёлчи, мочевыделительной системе,

внутриглазной и цереброспинальной жидкости, а также в жидкости серозных полостей (плевры, брюшина, перикард).

ПОПУЛЯЦИИ КЛЕТОК

По Джигберту и Лайта (1965), **популяция** — группа клеток одного или нескольких типов, которая может быть охарактеризована в понятиях пространства и времени. Такое расширительное понимание термина может быть отнесено к любому клеточному сообществу — от суммы всех клеток организма на протяжении всей жизни человека, начиная от зиготы до, скажем, клеток жёлтого тела яичника в лютеиновой фазе овариально-менструального цикла. Другими словами, для выделения конкретных клеточных популяций необходим дифференцирующий критерий. Термин **клеточная популяция** применяют по крайней мере в двух значениях — в расширительном понимании и по отношению к *леблоновским* популяциям.

В гистологической практике рассматривают следующие **сообщества клеток**:

А. Клеточный тип. Характеризуется реальной экспрессией (фенотип) или потенциальной возможностью (сумма фенотипов) экспрессировать конкретный спектр генов, что и выделяет данный тип клетки (эритроидный, макрофаги и т.д.) из других типов.

Эта концепция включает понятие **клеточные фенотипы**, а также **пластичность и границы нормы** клеточного типа. **Клетки с идентичным набором разрешённых к экспрессии генов** (вне зависимости от того, транскрибируются ли эти гены) относятся к **одному клеточному типу**. В организме человека насчитывают более 200 клеточных типов.

Б. Дифферон (гистогенетический ряд) — совокупность клеточных форм, составляющих ту или иную линию дифференцировки. В диффероне последовательно различают: **а — стволовые клетки, б — клетки-предшественницы, в — зрелые клетки**, достигшие состояния окончательной (терминальной) дифференцировки.

а. Стволовые клетки — самоподдерживающаяся популяция клеток, способных дифференцироваться в нескольких направлениях и формировать различные клеточные типы. Стволовые клетки обладают высокими пролиферативными потенциями, но, как правило, делятся редко.

б. Клетки-предшественницы. По мере дифференцировки их пролиферативные потенции постепенно уменьшаются. Выделяют наиболее раннюю стадию клеток-предшественниц — **коммитированные, или полустволовые, клетки**.

в. Зрелые клетки. Ими заканчивается гистогенетический ряд. Способность к пролиферации полностью исчезает.

В. Леблоновские клеточные популяции. На основании способности к клеточному обновлению (в т.ч. путём пролиферации) *Леблон* (1964) выделил 4 категории клеточных популяций: **эмбриональная, статическая, растущая и обновляющаяся**. Следует помнить, что каждая из них неоднородна. Образующие популяцию клетки могут находиться на различных стадиях дифференцировки, фазах клеточного цикла, в различном функциональном состоянии.

1. Статическая популяция. Её составляет гомогенная группа клеток, не проявляющих митотической активности (например, нейроны).

2. Растущая популяция. В растущей популяции клетки делятся, митотическая активность постепенно затухает.

3. Обновляющаяся популяция. Обновляющаяся клеточная популяция характеризуется множественными митозами и быстрой гибелью клеток. При этом количество вновь образованных клеток слегка превышает клеточные потери (эпидермис, эпителий кишки, клетки тканей внутренней среды). При неоплазиях клеточная продукция намного превосходит гибель клеток, что обеспечивает быстрый рост опухоли.

Д. Клеточный клон — группа клеток, происходящая от одной родоначальной клетки-предшественницы. Представление о клоне возникло в иммунологии. При попадании в организм Аг одна иммунокомпетентная клетка усиленно размножается, и образуется большое количество одинаковых клеток (клон), способных синтезировать АТ к этому Аг. Согласно клональной теории развития, структуры зародыша формируются из ограниченного количества клонов. Наконец, опухоли также развиваются как клоны, происходящие от одной трансформированной клетки.

АДГЕЗИЯ КЛЕТОК

При формировании ткани и в ходе её функционирования важную роль играют процессы межклеточной коммуникации — узнавание и адгезия.

Узнавание — специфическое взаимодействие клетки с другой клеткой или внеклеточным матриксом. В результате узнавания неизбежно развиваются следующие процессы:

- 1 — прекращение миграции клеток,
- 2 — адгезия клеток,
- 3 — образование адгезионных и специализированных межклеточных контактов.
- 4 — формирование клеточных ансамблей (морфогенез),
- 5 — взаимодействие клеток между собой в ансамбле и с клетками других структур.

Адгезия — одновременно и следствие процесса клеточного узнавания, и механизм его реализации — процесс взаимодействия специфических гликопротеинов соприкасающихся плазматических мембран *распознавших* друг друга клеточных партнёров (рис. 1) или специфических гликопротеинов плазматической мембраны и внеклеточного матрикса. Если специальные гликопротеины плазматических мембран взаимодействующих клеток образуют связи, то это и означает, что *клетки узнали друг друга*. Если специальные гликопротеины плазматических мембран узнавших друг друга клеток остаются в связанном состоянии, то это поддерживает *слипание* клеток — клеточную адгезию.

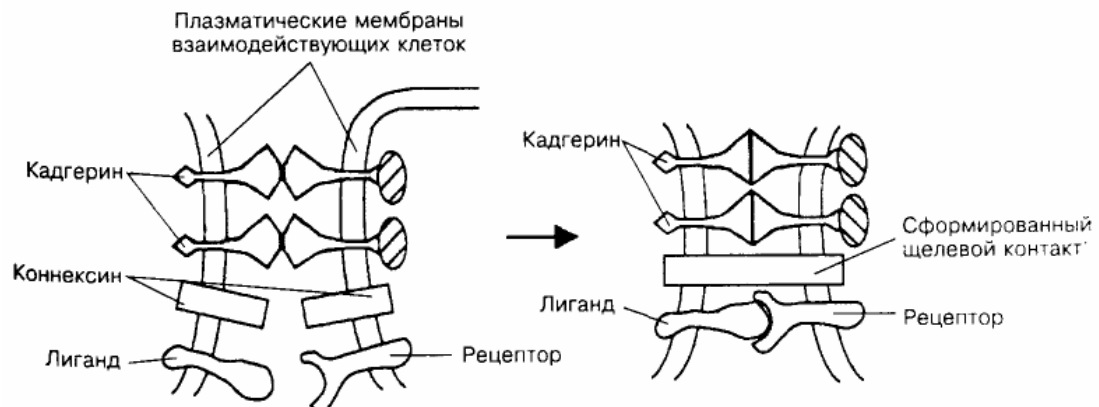


Рис. 1. Роль молекул адгезии клеток в межклеточной коммуникации. Взаимодействие трансмембранных молекул адгезии (кадгерины) обеспечивает узнавание клеточных партнёров и их прикрепление друг к другу (адгезию), что позволяет клеткам-партнёрам сформировать щелевые контакты, а также передавать сигналы от клетки к клетке не только при помощи диффундирующих молекул, но и путём взаимодействия встроенных в мембрану лигандов со своими рецепторами в мембране клетки-партнёра

Адгезия — способность клеток избирательно прикрепляться друг к другу или к компонентам внеклеточного матрикса. Клеточную адгезию реализуют специальные **гликопротеины — молекулы адгезии**. Прикрепление клеток к компонентам внеклеточного матрикса осуществляют точечные (фокальные) **адгезионные контакты**, а прикрепление клеток друг к другу — **межклеточные контакты**.

В ходе гистогенеза клеточная адгезия контролирует начало и конец миграции клеток и образование клеточных сообществ. **Адгезия — необходимое условие поддержания тканевой структуры.**

Узнавание мигрирующими клетками молекул адгезии на поверхности других клеток или во внеклеточном матриксе обеспечивает не случайную, а направленную миграцию клеток.

Для образования ткани необходимо, чтобы клетки объединились и были связаны между собой в клеточные ансамбли. Клеточная адгезия важна для образования клеточных сообществ практически всех типов тканей. Молекулы адгезии специфичны для каждого типа ткани. Так, E-кадгерин связывает клетки эмбриональных тканей, P-кадгерин — клетки плаценты и эпидермиса, N-CAM — клетки нервной системы и т.д.

Адгезия позволяет клеточным партнёрам обмениваться информацией через сигнальные молекулы плазматических мембран и щелевые контакты.

Удержание в соприкосновении при помощи трансмембранных молекул адгезии взаимодействующих клеток позволяет другим мембранным молекулам связываться между собой для передачи межклеточных сигналов. Например, при взаимодействии адгезивно связанных отростков нейрона с шванновскими клетками специальный митоген, встроенный в мембрану нейрона, получает возможность связываться со своим рецептором в мембране шванновских клеток и стимулировать их пролиферацию.

Различают две группы молекул адгезии: семейство кадгерина и надсемейство иммуноглобулинов (Ig).

Кадгерины — трансмембранные гликопротеины нескольких типов.

Надсемейство иммуноглобулинов включает несколько форм молекул адгезии нервных клеток — (N-CAM), молекулы адгезии L1, нейрофасцин и другие. Они экспрессируются преимущественно в нервной ткани.

Адгезионный контакт. Прикрепление клеток к молекулам адгезии внеклеточного матрикса реализуют точечные (фокальные) адгезионные контакты (рис. 2). **Структура.** Адгезионный контакт содержит винкулин, α -актинин, талин и другие белки. В образовании контакта участвуют также трансмембранные рецепторы — **интегрины**, объединяющие внеклеточные и внутриклеточные структуры. Характер распределения макромолекул адгезии во внеклеточном матриксе (фибронектин, витронектин) определяет место окончательной локализации клетки в формирующейся ткани.

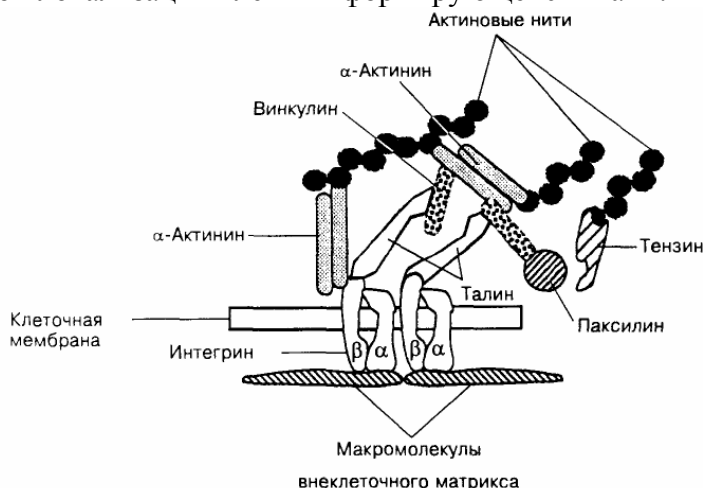


Рис. 2. Взаимодействие клетки с внеклеточным матриксом. Структура точечного адгезионного контакта. С белковыми макромолекулами внеклеточного матрикса (фибронектин, витронектин) взаимодействует трансмембранный белок-рецептор интегрин, состоящий из α - и β -цепей. На цитоплазматической стороне клеточной мембраны β -СЕ интегрина связывается с талином, взаимодействующим с винкулином. Последний связывается с α -актинином, образующим поперечные связи между актиновыми нитями. Кроме того, α -актинин взаимодействует с цитоплазматической частью β -СЕ

интегрин. Подобным образом связываются в единую систему макромолекулы внеклеточного матрикса, клеточная мембрана и элементы цитоскелета

Цепь молекулярных взаимодействий. Актин (микрофиламенты кортикального цитоскелета) — α -актинин — винкулин — талин — интегрин (трансмембранный рецептор) — макромолекулы внеклеточного матрикса (рис. 2).

Нарушения клеточной адгезии. Клетки способны к перемещению только после дезинтеграции адгезионных контактов. Подобную картину наблюдают при выселении злокачественных (трансформированных) клеток из опухоли и при их метастазировании. Когда отдельные трансформированные клетки отделяются от опухоли, мигрируют и образуют новые опухолевые очаги (метастазы). Причиной этих осложнений служат дефекты генов, кодирующих гликопротеины клеточной адгезии. Например, метастазы и разрастания карцином желудка, эндометрия и яичника возникают вследствие нарушения адгезии опухолевых клеток, содержащих мутантный ген E-кадгерина, и экспрессии его дефектного продукта.

МЕЖКЛЕТОЧНЫЕ КОНТАКТЫ

Межклеточные контакты — специализированные клеточные структуры, скрепляющие клетки для формирования тканей, создающие барьеры проницаемости и служащие для межклеточной коммуникации. Межклеточные контакты не только скрепляют клетки (однотипные и разнотипные) при формировании тканей и органов, но и позволяют осуществлять **информационный обмен** (синапс, щелевой контакт).

Классификация. Межклеточные контакты подразделяют на следующие функциональные типы: **замыкающий, адгезионные, коммуникационные** (проводящие).

1. Замыкающий контакт. Фактически это плотный контакт (*zonula occludens*). **Плотный контакт** формирует в слое клеток барьер проницаемости, разделяющий различные по химическому составу среды (например, внутреннюю и внешнюю). **Барьер проницаемости**, сформированный плотным контактом, задерживает даже малые молекулы. Плотный контакт состоит из непрерывных цепочек специальных белковых молекул, соединяющих плазматические мембраны соседних клеток (рис. 3). Каждая клетка опоясана полосой, состоящей из многих переплетающихся рядов подобных соединений.

2. Адгезионные межклеточные контакты. Этот тип межклеточных контактов механически скрепляет клетки между собой. К адгезионным относятся **промежуточный контакт** (опоясывающая десмосома, *zonula adherens*), **десмосома** (*macula adherens*), **полудесмосома**.

Промежуточный контакт. Структура. Мембраны соседних клеток разделены промежутком шириной 10-20 нм, заполненным аморфным или фибриллярным материалом. Электроноплотная пластинка на цитоплазматической стороне клеточной мембраны в пределах контакта содержит белки плакоглобин, винкулин, α -актинин и радицин. В пластинку вплетены концы актинсодержащих -микрофиламентов. В образовании контакта участвуют трансмембранные белки адгезии из семейства кадгерина. **Промежуточный контакт скрепляет не только мембраны соседних клеток, но и стабилизирует их цитоскелет, объединяя клетки с их содержимым в единую жёсткую систему.** Примеры (каёмчатый эпителий кишки, секреторный эпителий, вставочные диски в миокарде).

Десмосома (рис. 4) — самый распространённый тип межклеточных контактов и наиболее сложно организованная специализированная структура клеточной адгезии. Объединяет две формы соединений. Одна из них — **цитоплазматическая пластинка** — осуществляет связь промежуточных филаментов клетки с плазматической мембраной. Вторая — связь плазматической мембраны с внеклеточным межмембранным материалом в пределах десмосомы. Этот материал называют десмоглеей. **Структура.** Участки клеточных мембран, входящие в состав десмосомы, разделены слоем десмоглеи толщиной

20-30 нм. С внутренней стороны к плазматической мембране примыкает **цитоплазматическая пластинка** толщиной 10-40 нм с вплетёнными в неё промежуточными филаментами. В десмосомах всех клеточных типов присутствуют следующие белки: плакоглобин, десмоплакины, десмоглеины, десмоколлины. Десмосомы поддерживают структурную целостность ткани, скрепляя клетки между собой. Десмосомы в комплексе с промежуточными филаментами придают ткани упругость и поддерживают в ней усилие натяжения.

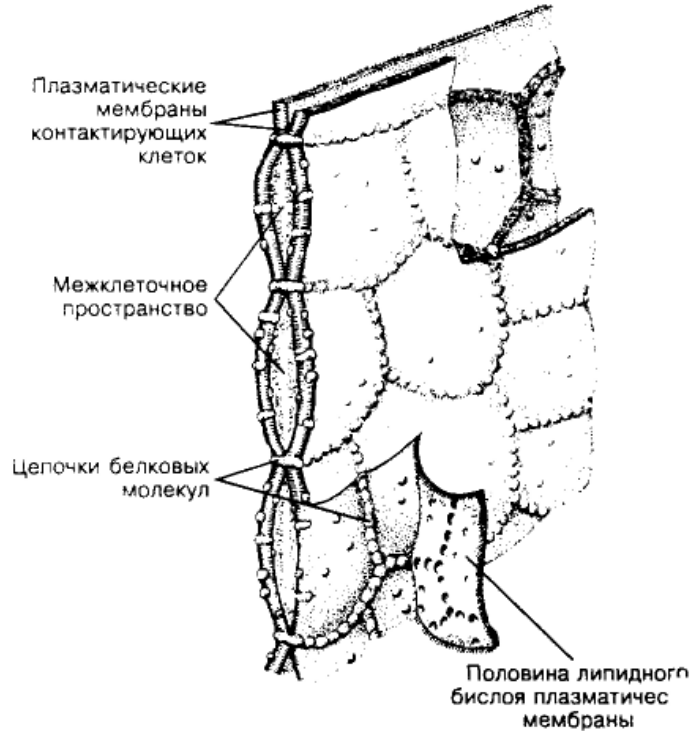


Рис. 3. Плотный контакт. *Сшивающие* трансмембранные белки наружной части плазматической мембраны образуют цепочки, при помощи которых формируются непроницаемые для молекул локальные соединения между наружными поверхностями двух смежных плазматических мембран

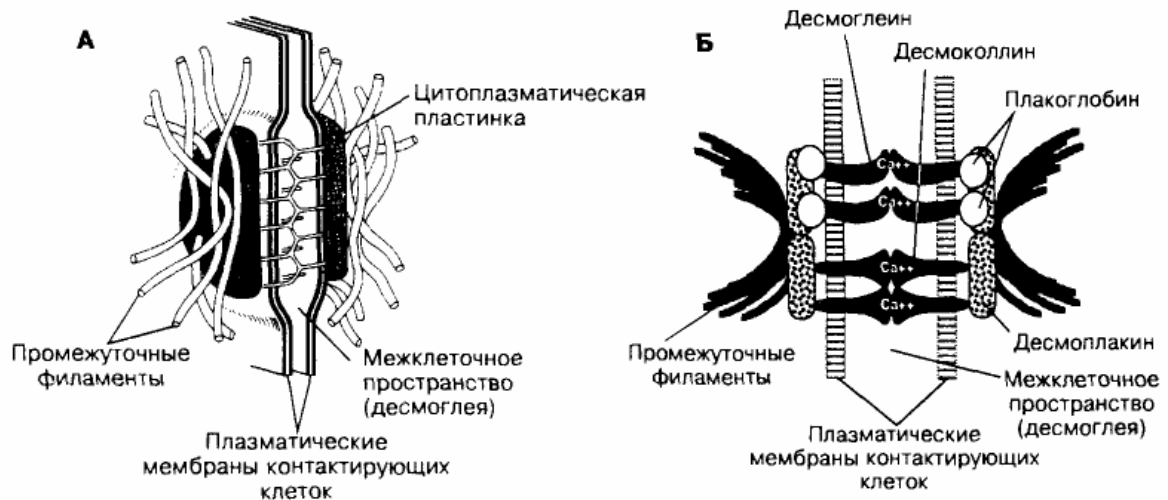


Рис. 4. Структура (А) и организация (Б) десмосомы. Плазматические мембраны клеток разделены промежутком 20-30 нм, в котором находятся внеклеточные части Ca^{2+} -связывающих белков десмоглеина и десмоколлина. К внутренней (цитоплазматической) поверхности плазматической мембраны прилежит цитоплазматическая пластинка с вплетёнными в неё промежуточными филаментами. В состав этой пластинки входят десмоплакины, плакоглобин и часть молекулы десмоглеина

Полудесмосома. Адгезионные контакты типа промежуточного и десмосомы скрепляют клетки между собой. В отличие от них, полудесмосома обеспечивает **прикрепление клетки к базальной мембране.**

3. Проводящие (коммуникационные) контакты передают химические и электрические сигналы от клетки к клетке. К ним относятся **щелевые контакты и синапсы**.

Щелевой контакт обеспечивает ионное и метаболическое сопряжение клеток.

Структура. Плазматические мембраны клеток, образующих щелевой контакт, разделены щелью шириной 2-4 нм. **Коннексон** — трансмембранный белок цилиндрической конфигурации: состоит из 6 СЕ коннексина. Два коннексона соседних клеток соединяются в межмембранном пространстве и образуют канал между клетками (рис. 5). Канал коннексона диаметром 1,5 нм пропускает ионы и молекулы с M_r до 1,5 кД. Щелевой контакт контролирует проницаемость между взаимодействующими клетками. В некоторых клетках (*например*, глиальные) подобный механизм имеет важное значение в регуляции уровня внутриклеточного Ca^{2+} . Через щелевые контакты проходят низкомолекулярные вещества, регулирующие рост и развитие клеток. Щелевые контакты обеспечивают распространение возбуждения — переход ионов между мышечными клетками миокарда и между ГМК.

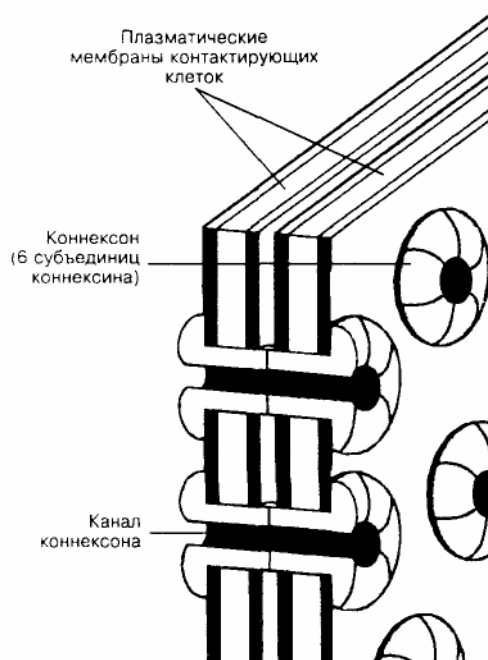


Рис. 5. Щелевой контакт. Шесть белковых СЕ в плазматической мембране образуют коннексон. При совмещении коннексонов смежных плазматических мембран формируется канал диаметром 1,5 нм, проницаемый для молекул с M_r не более 1,5 кД, участвующих в метаболической кооперации контактирующих клеток

Синапс — специализированный межклеточный контакт, обеспечивает передачу сигналов с одной клетки на другую. Сигнальная молекула — **нейромедиатор**. Синапсы формируют клетки возбудимых тканей (нервные клетки между собой, нервные клетки и мышечные волокна). **Структура.** В синапсе различают пресинаптическую часть (содержит синаптические пузырьки с нейромедиатором, пресинаптическую мембрану и митохондрии), постсинаптическую часть (представлена постсинаптической мембраной с рецепторами для нейромедиаторов, также содержит митохондрии) и расположенную между клетками синаптическую щель (промежуток между пре- и постсинаптическими мембранами шириной 20-35 нм. В синаптическую щель из синаптических пузырьков выделяется нейромедиатор. Через щель проходит синаптическая базальная мембрана).

Нейромедиаторы — низкомолекулярные вещества, поступают из синаптических пузырьков в синаптическую щель и связываются со своими рецепторами в постсинаптической мембране.

В. Информационные межклеточные взаимодействия. При образовании тканевых структур, а также в дифференцированных тканях клетки обмениваются информацией. Для этой цели существует несколько путей (рис. 6). Информационные межклеточные взаимодействия — диффузные молекулярные сигналы (гуморальные, синаптические), взаимодействия через внеклеточный матрикс и щелевые контакты; определяют и поддерживают как организацию тканей и органов, так и их функционирование.

ГИБЕЛЬ КЛЕТОК

Развитие многоклеточного организма, формирование тканей и их функционирование предполагают наличие баланса между клеточной пролиферацией, клеточной дифференцировкой и гибелью клеток. Клетки гибнут в различных ситуациях, как нормальных, так и патологических. Так, массовую гибель клеток в раннем онтогенезе называют **запрограммированной**. Клетки, **выполнившие свои функции**, погибают в течение всей жизни организма. Наконец, клетки гибнут при **повреждении и некрозе** ткани, а также при различных заболеваниях, избирательно поражающих отдельные типы клеток (дегенерация).

Запрограммированная гибель клеток — естественный процесс массовой гибели клеток и элиминации целых клонов в ходе эмбрионального развития, гистогенеза и морфогенеза органов. В данном случае речь идёт о гибели клеток, не достигших состояния терминальной дифференцировки. Примером служит запрограммированная гибель нейробластов (от 25 до 75%) на определённых этапах развития нервной системы. Запрограммированная гибель клеток реализуется преимущественно путём апоптоза. **Апоптоз** реализуется при запрограммированной гибели клеток: при гибели клеток, выполнивших свою функцию, и клеток с повреждённым геномом. При апоптозе цитоплазма клетки уплотняется, конденсируется хроматин, фрагментируется ДНК. На заключительных этапах апоптоза клетка распадается на части, фагоцитируемые макрофагами и гранулоцитами.

Некроз — гибель клеток вследствие повреждения. Некроз — всегда патологическая ситуация.

Гибель клеток, выполнивших свою функцию, наблюдают при удалении аутореактивных клонов иммунокомпетентных клеток, при иммунном ответе организма (*например*, в реакциях клеточного иммунитета с участием Т-киллеров). Подобным же образом погибают эозинофилы после дегрануляции. Клетки, выполнившие свою функцию, гибнут путём апоптоза. Механизм гибели клеток, достигших состояния терминальной дифференцировки и выполнивших свою функцию, изучен недостаточно. Предполагают, что он генетически детерминирован.

Клеточное бессмертие. Ранее полагали, что изолированные клетки бессмертны. В 60-е годы XX века было установлено, что клетки человека размножаются в онтогенезе 40-

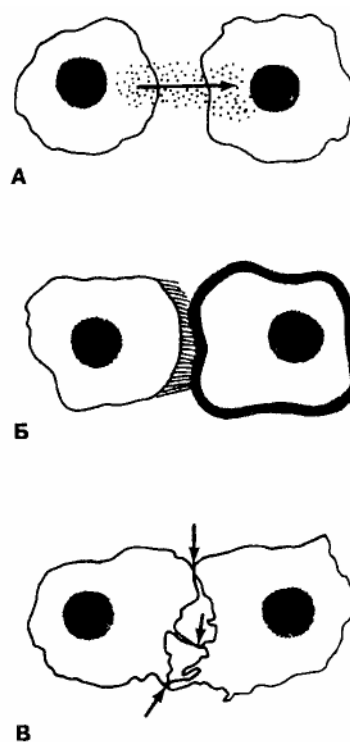


Рис. 6. Пути межклеточных информационных взаимодействий. А — при помощи диффундирующих молекулярных сигналов, Б — через внеклеточный матрикс, В — через щелевые контакты.

60 раз. Обнаружено, что продолжительность жизни клеток *in vitro* зависит не от течения хронологического времени, а от числа клеточных делений. Похоже, что при этом уменьшается количество метилированных сайтов в ДНК, вследствие чего клетка теряет способность к размножению.

РЕГЕНЕРАЦИЯ

Регенерация — восстановление утраченной или повреждённой дифференцированной структуры. Различают физиологическую регенерацию и репаративную регенерацию. Когда говорят о регенерации тканей, имеют в виду регенерацию клеток и клеточных типов.

Физиологическая регенерация — естественное обновление структуры. В ходе жизнедеятельности на смену гибнущим структурам (старые клетки, целые органы или их части) приходят новые. В физиологической регенерации участвуют клетки всех обновляющихся популяций и образуемые ими тканевые структуры.

Репаративная регенерация — образование новых структур вместо повреждённых и на месте повреждённых. Признак репаративной регенерации — образование массы малодифференцированных клеток со свойствами эмбриональных клеток зачатка регенерирующего органа или ткани.

Характер клеточной популяции повреждённой структуры определяет возможность её регенерации. Репаративная регенерация возможна, если структура состоит из клеток обновляющейся популяции (эпителиальные клетки, клетки мезенхимного происхождения). Репаративная регенерация наступит также при наличии в ткани стволовых клеток (1) и условий, разрешающих их дифференцировку (2). Например, при повреждении скелетной мышцы ткань восстанавливается за счёт дифференцировки стволовых клеток (клетки-сателлиты) в миобласты, сливающиеся в мышечные трубочки с последующим образованием мышечных волокон. Ткань, утратившая стволовые клетки, не имеет шансов к восстановлению. По этой причине не происходит репаративной регенерации миокарда после гибели кардиомиоцитов вследствие инфаркта или нейронов при травме. Правда, в последнем случае, если нарушена целостность части клетки, возможно восстановление структуры нейрона и его связей с клеточными партнёрами за счёт интенсификации внутриклеточных процессов (синтез белка, внутриклеточный транспорт веществ и органелл), т.е. регенерации на клеточном уровне.

Организм разделён на морфогенетические поля, не имеющие чётких анатомических границ, но их клетки формируют строго определённую структуру. Морфогенетическое поле организовано таким образом, что при изменении в нём количества клеток оставшиеся клетки вновь устанавливают исходные взаимоотношения и восстанавливается нормальная структура ткани. Регенерация в пределах морфогенетического поля контролируется регуляторными механизмами на основе позиционной информации клеток этого поля.

КЛАССИФИКАЦИЯ ТКАНЕЙ ЖИВОТНЫХ

Несмотря на различия структурной организации и физиологических свойств органов и систем организма, все они состоят из ограниченного количества тканей. **Тканевый тип** объединяет ткани с общими свойствами. При этом учитываются **генез (гистогенез), структура и функция** отдельных тканей, входящих в конкретный тканевый тип. Различают 4 основных тканевых типа: **эпителий, система тканей внутренней среды, мышечная и нервная ткани (система)**. **Ткань — филогенетически сложившаяся система гистологических элементов, объединённых общей структурой, функцией и происхождением.**

Первую классификацию тканей предложил Биша, принятая в настоящее время классификация тканей принадлежит *фон Лейдигу* (пятидесятые годы XIX века).

А. Эпителиальная ткань. Эпителии расположены на границе внутренней и внешней среды (например, эпидермис кожи, слизистая оболочка ЖКТ, трубчатые и полые органы, имеющие сообщение с внешней средой), а также во внутренней среде организма (например, эндокринные клетки). **Пограничные эпителии** выполняют барьерную (защитную) и рецепторную функции (например, клетки вкусовых луковиц), обеспечивают обмен с внешней средой (например, внешняя секреция, газообмен, экскреция). Они образуют слои (пласты) клеток, их отделяет от внутренней среды **базальная мембрана**. Пласты эпителия не содержат кровеносных сосудов. Для клеток пограничных эпителиев характерна выраженная **полярная дифференцировка**. Погружённые во внутреннюю среду организма островки и тяжи эпителиальных клеток не имеют непосредственной связи с внешней средой (например, эндокринные клетки, каркас вилочковой железы).

Б. Ткани внутренней среды обеспечивают гомеостаз, выполняют защитную, трофическую и опорную функции. Рассматриваемый тканевый тип состоит из большой группы тканей мезенхимного происхождения, объединённых в систему тканей внутренней среды. В неё входят **кровь, соединительные ткани и скелетные ткани**.

В. Мышечные ткани обеспечивают подвижность тела и его частей. Различают три вида мышечной ткани: **скелетная мышечная** ткань, **сердечная мышечная** ткань и **гладкая мышечная** ткань. Все мышечные ткани содержат **актомиозиновый хемомеханический преобразователь**. Нервная система контролирует сокращение и расслабление мышечной ткани. Скелетная (произвольная) мышечная ткань получает соматическую иннервацию, а сердечная и гладкая (непроизвольные мышечные ткани) — вегетативную.

Г. Нервная ткань выполняет интегративную роль, координируя функции организма на всех уровнях его морфо-функциональной организации. Понятие *нервная ткань* фактически эквивалентно понятию **нервная система**. Анатомически выделяют ЦНС и периферическую нервную систему. ЦНС состоит из головного и спинного мозга. К периферической нервной системе относят ганглии, нервные сплетения, нервные стволы и окончания. Функционально различают соматическую и автономную, или вегетативную, нервную систему.

Развитие каждого типа тканей – результат определенного гистогенеза, протекающего в эмбриональном периоде. Во многих тканях гистогенезы продолжаются и у взрослых животных, обеспечивая регенерацию, а иногда и рост тканей. Специфические для каждого органа функции осуществляются обычно одной тканью или даже некоторыми специализированными её клетками. Но в любом органе взаимодействуют различные ткани, способствуя трофике и координации основных функциональных элементов. Активность тканевых клеток зависит как от непосредственных их контактов в тканях, так и от отдалённых гормональных и нервных влияний. У низших многоклеточных тканей не столь строго детерминированы, как у высших. Эволюция организмов привела к специализации клеток, взаимообусловленности их функционирования и самого существования в многотканевой системе. Однако моделируя окружение клеток, можно не только обеспечить их жизнь вне организма, но и многие гистогенезы (см. **Культуры тканей**), что стало одним из основных методов изучения тканей. **Ткани животных изучает гистология**.

ТКАНИ РАСТЕНИЙ

Рост растения и развитие его внутренние структуры обусловлены деятельностью образовательной ткани, или **меристемы**¹, производные которой претерпевают сложную

¹ Меристема – ткань растений, в течение всей жизни сохраняющая способность к образованию новых клеток. За счет меристемы растения образуют новые органы (листья, побеги, корни, цветки).

структурную и функциональную дифференцировку, превращаясь в элементы постоянных тканей.

Классификации постоянных тканей основываются на морфологических, функциональных, генетических и др. признаках. Различают, например, ткани паренхимные и прозенхимные². Постоянные ткани относят к трём системам: **покровной**, **проводящей** и **основной**, появление которых в онтогенезе растений отражает главные этапы внутренней дифференцировки растительного организма в процессе эволюции.

По наиболее распространённой физиологической классификации тканей, предложенной немецким ботаником Г. Габерландтом, постоянные ткани составляют системы:

- **покровную**, представленную *эпидермисом*³, *пробкой*⁴ и *коркой*⁵;
- **механическую**, включающую *колленхиму*⁶, состоящую из живых паренхимных клеток с неравномерно утолщёнными стенками, и *склеренхиму*⁷, представленную одревесневшими волокнами и более или менее изодиаметрическими *склереидами*⁸;
- **абсорбционную**, осуществляющую поглощение веществ с помощью ризоидов, корневых волосков, образованных *эпиблемой*⁹, многослойного покрова (веламена) воздушных корней орхидных;
- **ассимиляционную**, состоящую из паренхимных клеток с обилием хлоропластов;
- **проводящую**, представленную *ксилемой*¹⁰, осуществляющей проведение воды, и *флоэмой*¹¹, участвующей в перемещении органических веществ;
- **запасную**, состоящую из паренхимных клеток;
- **секреторную**, включающую *гидатоды*¹², *млечники*¹³, вместилища выделений различного происхождения;
- **систему проветривания**, представленную *межклетниками*, *устьицами*¹⁴, *чечевичками*.

Все ткани, кроме покровной, проводящей и системы проветривания, можно считать разновидностями основной ткани. Ткани растений изучает **анатомия растений**.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гистология. Под ред. Э.Г. Улумбекова, Ю.А. Чельшева. –М: ГЭОТАР, 1997.
2. БСЭ

² Проzenхима – ткань растений, состоящая из удлинённых и на концах заостренных клеток, разных по происхождению и функциям (волокна древесины).

³ Эпидермис – у растений – кожа, поверхностный слой клеток листьев, стеблей, корней.

⁴ Пробка (феллема) – наружный слой покровной ткани растений. Оболочки клеток пробки пропитаны суберином, непроницаемым для воды и газов.

⁵ Корка – у древесных растений защитный слой тканей на поверхности старых стеблей и корней, состоящий из чередующихся прослоек.

⁶ Колленхима – механическая ткань первичной коры молодых растущих стеблей растений, увеличивающая их прочность и эластичность.

⁷ Склеренхима – механическая ткань растений, состоящая из волокон и склереид (в стеблях и листьях).

⁸ Склереиды – каменистые клетки, разновидность механической ткани растений (в крупных листьях и мякоти плодов – груша, айва, скорлупа ореха).

⁹ Эпиблема – покровная ткань молодых корней растений.

¹⁰ Ксилема – ткань высших растений, служащая для проведения воды и растворов минеральных солей от корней к листьям и др. органам.

¹¹ Флоэма – ткань высших растений, служащая для проведения органических веществ, которые синтезируются в основном в листьях.

¹² Гидатоды – железки в эпидермисе растений, выделяют капельно-жидкую влагу.

¹³ Млечники – длинные тонкие трубки некоторых видов растений.

¹⁴ Устьице – микроскопическое отверстие в коже листьев и травянистых стеблей.