**ЛЕКЦИЯ 18**

**СОБСТВЕННО-СОЕДИНИТЕЛЬНАЯ ТКАНЬ**

*Общие свойства соединительной ткани. Гистогенез соединительной ткани. Классификация. Фибробласты. Межклеточное вещество. Рыхлая и плотная соединительная ткань.*

Соединительная ткань составляет более 50% массы тела, она участвует в формировании стромы практически всех органов, образует прослойки между другими тканями, входит в состав дермы и органов опорно-двигательного аппарата. Для соединительной ткани дают следующее определение: соединительная ткань – это сложный комплекс производных мезенхимы, который состоит из клеточных дифферонов и межклеточного вещества, поддерживает гомеостаз внутренней среды и отличается от других тканей меньшей потребностью в аэробных окислительных процессах.

Соединительная ткань выполняет разнообразные функции, среди которых можно выделить следующие:

* опорную,
* защитную,
* трофическую,
* депонирующую,
* морфогенетическую.

Опорную функцию выполняют коллагеновые и эластические волокна, которые образуют волокнистые основы всех органов и состав физико-химических свойств межклеточного вещества скелетных тканей (минерализацией). Защитная функция заключается в предохранении организма от нефизиологичеких механических воздействий. Это обеспечивается физической защитой (костной тканью), а также фагоцитарной деятельностью макрофагов и иммунокомпетентных клеток, участвующих в реакциях клеточного и гуморального иммунитета. Трофическая функция связана с регуляцией питания, обменом веществ и поддержания гомеостаза внутренней среды организма. В обеспечении этой функции главную роль играет основное вещество, через которое осуществляется транспорт воды, солей молекул питательных веществ. Морфогенетическая функция состоит в образовании структур организма и проявляется в формировании тканевых комплексов и обеспечении их общей структурной организации (образование суставных капсул, внутриорганных перегородок, трабекул).

Для соединительной ткани характерны общие морфологические свойства. Прежде всего, наличие в их составе разнообразного количества клеток и хорошо развитого межклеточного вещества, которое может обладать разными физико-химическими свойствами. Межклеточное вещество может быть жидким, мягким (рыхлым), плотным и твердым, что тем самым, обеспечивает основные свойства разных видов этой ткани.

Особенностью также является свободное расположение клеток в межклеточном веществе, эта ткань никогда не образует клеточных пластов. Компоненты межклеточной среды соединительной ткани образуются собственными клетками, кроме того, они обеспечивают обмен веществ и резорбции межклеточного вещества. Органная специфичность клеточных элементов соединительной ткани выражается в количестве, форме соотношении различных видов клеток, их метаболизме и функциях, оптимально приспособленных к функциям органа. Специфичность клеточных элементов также проявляется в их взаимоотношениях между собой. Специфика обнаруживается в соотношении клеток и неклеточных структур в различных участках тела. Например, в рыхлой волокнистой ткани превалируют клетки и аморфное вещество над волокнами, а в плотной, наоборот, основную массу соединительной ткани составляют волокна.

Все разнообразие видов соединительной ткани объединяет общность происхождения. Источником развития в эмбриогенезе является мезенхима. В теле зародыша мезенхима возникает из клеток среднего зародышевого листка (мезодермы) и представляет собой совокупность эмбриональных, сетевидно-связанных клеток с отростками, заполняющих промежутки между компактными эпителиоподобными зародышевыми листками и зачатками органов. Клетки мезенхимы быстро делятся митозом, наращивая, таким образом, в разных участках тела свои производные:

* кровяные островки с эндотелием, преобразующие в кровеносные сосуды,
* клетки хрящевой и скелетной ткани,
* клетки крови.

Все они обладают общими групповыми признаками, имеют мезенхимное происхождение, обладают обширным межклеточным веществом, участвуют в поддержании гомеостаза, но имеют и свои отличительные свойства. Различают эмбриональный и постэмбриональный гистогенез соединительной ткани. В процессе эмбрионального гистогенеза мезенхима приобретает черты тканевого строения раньше закладки других тканей. Этот процесс в различных органах и системах происходит неодинаково и зависит от их неодинаковой физиологической значимости на разных этапах эмбриогенеза. В период постэмбрионального гистогенеза происходит медленная и направленная на поддержание тканевого гомеостаза, пролиферация мало дифференцированных клеток и замену ими отмирающих клеток.

Предшественником волокнистых тканей являются малодифференцированные *адвентициальные клетки*. Свое название они получили, поскольку лежат в адвентициальной оболочке кровеносных сосудов. Это мелкие, вытянутой формы клетки со слабо развитыми органеллами. Они служат источником для дифференцированных клеток – фибробластов. Юный *фибробласт* увеличивается в размерах, в нем развивается аппарат белкового синтеза и начинается продукция межклеточного вещества.

Эти клетки сохраняют способность к пролиферации. Для них характерна направленная миграция под действием хемотаксических факторов (например, «раневого гормона», который при повреждении сосудов выделяется тромбоцитами). Эти же факторы ускоряют дифференцировку в зрелый фибробласт, который уже не делится. Это крупная отросчатая клетка с нерезкими границами. Фибробласт способен к миграциям, может изменять свою форму и прикрепляться к клеткам и волокнам. Он имеет все признаки клетки, которая активно синтезирует белок на экспорт. Главная его функция – выработка компонентов межклеточного вещества.

Межклеточное вещество обеспечивает архитектонику и физико-механические свойства ткани, создает микроокружение для деятельности клеток, а также объединяет клетки в единую систему. Межклеточное вещество рыхлой ткани состоит из волокон и основного *аморфного вещества.*



Рисунок 13 – Коллагеновые (слева) и эластические (справа) волокна

Волокна разделяют на три вида:

- коллагеновые,

- ретикулярные

- эластические.

Они представляют собой нити, собранные из белковых продуктов, секретируемых фибробластами. Выделение секрета происходит вдоль всей поверхности клетки, что отражается на ее ультраструктуре: развитый гранулярный ретикулум и комплекс Гольджи разбросаны по всей цитоплазме. На рибосомах гранулярногоЭПС синтезируются полипептидные цепочки, на краю которых находится особый участок – концевой (регистрационный) пептид. Внутри цистерн ЭПС эти цепи модифицируются, скручиваются по три вместе, и образуется растворимая молекула *проколлагена*. Эти молекулы переносятся транспортными пузырьками в комплекс Гольджи, где гликозилируются и упаковываются в секреторные пузырьки. Пузырьки направляются к плазмолемме для экзоцитоза. На этом завершается внутриклеточный этап и начинается внеклеточный – сборка коллагеновых фибрилл.

Специальные мембранные ферменты в момент экзоцитоза отделяют концевые пептидные кончики от молекул проколлагена. Благодаря этому он переходит в растворимое состояние – тропоколлаген, и уже за пределами клетки молекулы быстро агрегируют в длину, и одновременно связываются поперечными водородными мостиками и гликопротеидами. Так образуются микрофибриллы, а затем коллагеновые фибриллы – длинные нити толщиной от 20 до 120 нм. Они объединяются в более толстые пучки, которые называют коллагеновыми волокнами.

В ходе коллагеногенеза фибробласты ведут строгий контроль за качеством волокон. До 50 % синтезируемого коллагена разрушается еще в клетке, или за ее пределами специальными ферментами (коллагеназа). Толщина коллагеновых фибрилл и их химический состав а, следовательно, и механические свойства, различаются в разных видах соединительной ткани. Известно около 30 разных типов коллагена. Наибольшее значение имеют первые 5 типов:

* I типколлагена характерен для плотных и рыхлых волокнистых соединительных тканей, костей, зубных тканей, роговицы глаза;
* II тип коллагена характерен для хрящевых тканей;
* III тип коллагена образует ретикулярные волокна;
* IV тип коллагена называют аморфным, он образует не фибриллы, а плоские сети, которые входит в состав базальных мембран;
* V типа коллагена.

В рыхлой волокнистой ткани коллагеновые волокна имеют вид оксифильных извитых тяжей, которые поодиночке идут в разных направлениях. Коллагеновые волокна определяют прочность ткани (чем их больше – тем прочнее), обеспечивают взаимодействие между клетками и межклеточным веществом, влияют на деление, созревание и миграцию окружающих клеток. Нарушения коллагеногенеза (часто генетически обусловленные) являются причиной целого ряда заболеваний. Излишние отложения коллагеновых волокон вызывают фиброзы в различных органах, нарушая их функции. Из этих волокон состоят и келоидные рубцы, возникающие после кожных повреждений.

Кроме коллагена, фибробласты синтезируют также сложный белок – эластин. Объединяясь вместе эти молекулы, формируют центральный аморфный компонент волокна. По периферии волокно окружено слоем фибриллярных белков фибриллинов. Эти волокна не образуют пучков, но могут сливаться, формируя эластические мембраны, которые входят, например, в состав сосудистых стенок.В рыхлой ткани эластических волокон гораздо меньше, чем коллагеновых. Они определяют эластические свойства тканей, т.е. способность к обратимой деформации при механических нагрузках.

Кроме волокон важнейшим компонентом межклеточного вещества является *основное аморфное вещество*, которое состоит из макромолекулярных комплексов протеогликанов и структурных гликопротеинов, синтезируемых также фибробластами.

Кроме этого, в него входят компоненты другого происхождения – белки плазмы крови, минеральные вещества, липиды и т.д. Основное аморфное вещество удерживает воду и, изменяя свое коллоидное состояние, регулирует диффузию кислорода, питательных веществ, метаболитов, оно также объединяет клетки с межклеточным веществом.

Протеогликаны образованы осевой пептидной цепочкой, с которой связаны молекулы гликозаминогликанов. Гликозаминогликаны – это неразветвленные полисахаридные молекулы. Для организма человека наиболее характерны молекулы: хондроитинсульфат, гепарансульфат, гепарин, кератансульфат и др. К гликозаминогликанам относится также гиалуроновая кислота. Она не связана с белком, т.е. не образует протеогликан, но на ее длинную молекулу как листья, крепятся другие протеогликаны, образуя крупные агрегаты. От набора гликозаминогликанов зависит проницаемость межклеточного вещества и его способность связывать другие молекулы. Наиболее важные протеогликаны рыхлой волокнистой ткани декорин, синдекан, CD44,они выполняют разнообразные функции, взаимодействуют с молекулами коллагена, формируя фибриллы и волокна, обеспечивают связь между клетками и компонентами межклеточного вещества. Например, синдекан и СD44 пронизывая плазмолемму, соединяют цитоскелет с коллагеновыми волокнами. Участвуют в транспорте электролитов и воды. Связывают, накапливают и выделяют ростовые факторы.

Структурные гликопротеиды представляют собой разветвленную пептидную цепь, с которой связано несколько гексоз. Наиболее изучены фибронектин и ламинин. Фибронектин связывает компоненты межклеточного вещества, участвует в связях коллагеновых волокон с фибробластами, тромбоцитами и другими клетками. Влияет на клеточные свойства (адгезию, подвижность, рост, синтетическую активность). Ламинин входит в состав базальных мембран.

Большинство фибробластов разрушается, а часть превращается в долгоживущую малоактивную клетку – *фиброцит.* Узкая вытянутая клетка с отростками и темным ядром. Органеллы синтеза утрачиваются, появляются вакуоли и включения гликогена. Они вырабатывают факторы, поддерживающие стабильность межклеточного вещества. К этому же клеточному дифферону относят еще ряд клеток – это фиброкласты и миофибробласты. *Фиброкласты* участвуют в перестройке соединительной ткани, специализированы на разрушении межклеточного вещества. Эти клетки используют механизмы внутриклеточной и внеклеточной деградации волокон, которые отмечались и для зрелых фибробластов. В их цитоплазма можно видеть многочисленные вакуоли с литическими ферментами и разрушающиеся коллагеновые фибриллы. Фиброкластов особенно много в молодой регенерирующей соединительной (грануляционной) ткани. *Миофибробласты* по структуре близки к гладкомышечным клеткам. Более половины их цитоплазмы занято элементами сократительного аппарата.

Они активно участвуют в восстановлении поврежденных участков, вырабатывают коллаген, который заполняет поврежденные участки, а также при сокращении стягивают края раневой поверхности.

Для классификации соединительной ткани используют состав и соотношение клеток, волокон, а также физико-химические свойства аморфного межклеточного вещества. Соединительная ткань делится на четыре группы:

* волокнистую соединительную ткань,
* скелетную соединительную ткань,
* ткани внутренней среды
* соединительную ткань со специальными свойствами.

В волокнистых соединительных тканях основу межклеточного вещества составляют белковые волокна, синтезируемые самими клетками. Этот вид ткани классифицируют в зависимости от природы, количества и расположения волокон на плотную и рыхлую волокнистую соединительную ткань.

Плотная соединительная ткань состоят в основном из волокон, клеток имеет мало, она выполняют механическую функцию. Различают плотную *оформленную* волокнистую ткань, волокна лежат толстыми параллельными пучками, которые участвуют в образовании связок и сухожилий. В дерме кожи эти волокна имеют различную ориентацию, и ткань здесь называется плотной *неоформленной* волокнистой.

|  |  |
| --- | --- |
| Рисунок 14 – Плотная неоформленная соединительная ткань | Плотная неоформленная соединительная ткань состоит из неупорядоченных волокон. В плотной оформленной ткани волокон строго упорядочено и в каж­дом случае соответствует тем условиям, в каких функционирует данный орган. Оформленная волокнистая ткань встречается в сухо­жилиях и связках, а также в фиброзных мембранах. |

В сухожилиях этот вид ткани состоит из толстых, плотно лежащих параллельных пучков коллагеновых волокон. Между этими пучками располагаются фиброциты и небольшое количество фибробластов и основ­ного аморфного вещества. Тонкие пластинчатые отростки фиброцитов

входят в промежутки между пучками волокон и тесно соприкасаются с ними. Фиброциты сухожильных пучков называются сухожильными клет­ками. Каждый пучок коллагеновых волокон, отделенный от соседнего слоем фиброцитов, называется *пучком первого порядка.*

Несколько пучков первого порядка, окруженных тонкими прослойками рыхлой волокнистой 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 – перитенонием. Иногда пучком третьего порядка является само сухожилие. В крупных сухожилиях могут быть и пучки четвертого по­рядка. К плотной оформленной волокнистой соединительной ткани относит­ся связки, в отличие от сухожилий их пучки образованы эластическими во­локнами и нечетко подразделены.К фиброзным мембранам относятся фасции, апоневрозы, сухожильные цен­тры диафрагмы, капсулы некоторых органов, твердую мозговую оболочку, склеру, надхрящницу, надкостницу, а также белочную оболочку яичника и яичка и др. Они трудно растяжимы вследствие того, что пучки коллагеновых волокон и лежащие между ними фибробласты и фиб­роциты располагаются в определенном порядке в несколько слоев друг над другом. В каждом слое волнообразно изогнутые пучки коллагеновых воло­кон идут параллельно друг другу в одном направлении, не совпадающем с направлением в соседних слоях. Отдельные пучки волокон переходят из одного слоя в другой, связывая их между собой. Кроме пучков коллагено­вых волокон, в фиброзных мембранах есть эластические волокна.

|  |  |
| --- | --- |
| Такие фиброзные структуры, как надкостница, склера, белочная оболочка яичка, капсулы суставов, характеризуются неправильным расположени­ем коллагеновых волокон и большим количеством эластических во­локон по сравнению с апоневрозами. Рыхлая соединительная ткань отличается неупорядоченным расположением волокон и большим количеством клеток. Она имеет самое широкое распространение. В виде оболочек она входит в состав стенок всех полых органов, образует капсулы и стромальные прослойки в паренхиматозных органах. | Рисунок 15 - Рыхлая волокнистая соединительная ткань |

Она отличается многообразием клеток, которые относят к трем разным клеточным дифферонам, т.е. ткань пополняется за счет разных стволовых клеток.

Первый дифферон включает клетки линии механоцитов, которые представляют стволовые клетки, которые дает начало фиброцитам волокнистых тканей, ретикулярным клеткам, хондроцитам и остеоцитам скелетных тканей. Все эти клетки специализированы на синтезе волокон межклеточного вещества, обеспечивая механическую прочность тканей.

Второй дифферон приводит к развитию пигментных клеток, они имеют нейральное происхождение и образуются из клеток нейрального гребня. Это отросчатые клетки, имеющие пигментные включения в виде гранул *меланина*. Выделяют два вида этих клеток – меланоциты, которые сами синтезируют пигмент, и меланофоры, которые лишь его накапливают. В составе рыхлой волокнистой ткани пигментных клеток мало.

Третий дифферон составляют потомки стволовых клеток крови. Некоторые из них относят к группе блуждающих клеток, т.к. они выселяются в рыхлой волокнистой соединительной ткани из кровотока. Однако большую часть своих функций они осуществляют именно в этой ткани. Другие считаются оседлыми клетками, т.к. окончательно дифференцируются и постоянно здесь присутствуют. Это гистиоциты, тучные и плазматические клетки. Они относятся к группе соединительную ткань со специальными свойствами.

**Вопросы для самоконтроля**

1. Дайте определение соединительной ткани? 2. Какие функции в организме выполняет соединительная ткань? 3. Какие общие свойства характерны для соединительной ткани? 4. Расскажите об эмбриональном гистогенезе соединительной ткани. 5. Какие функции выполняют фибробласты? 6. Что такое межклеточное вещество? Из чего оно состоит, и какие функции выполняет? 7. Какие функции имеет коллаген? 8. Какие функции выполняют фиброкласты и миофибробласты? 9. На какие группы делится соединительная ткань? 10. Дайте характеристику плотной соединительной ткани. 11. Охарактеризуйте рыхлую соединительную ткань.