

ISBN 978-985-21-2171-2



9 789852 121712

Т. М. СТУДЕНИКИНА, В. В. КИТЕЛЬ

ОСНОВЫ ГИСТОЛОГИИ, ЦИТОЛОГИИ, ЭМБРИОЛОГИИ



Минск БГМУ 2026

МИНИСТЕРСТВО ЗДРАВООХРАНЕНИЯ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ
БЕЛОРУССКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ МЕДИЦИНСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ
КАФЕДРА ГИСТОЛОГИИ, ЦИТОЛОГИИ И ЭМБРИОЛОГИИ

Т. М. Студеникина, В. В. Китель

ОСНОВЫ ГИСТОЛОГИИ, ЦИТОЛОГИИ, ЭМБРИОЛОГИИ

Допущено Министерством образования Республики Беларусь
в качестве учебного пособия для иностранных студентов
учреждений высшего образования
по специальности «Лечебное дело»



Минск БГМУ 2026

УДК 611.013+576+611.018(075.8)
ББК 28.705+28.706я73
С88

Рецензенты: ст. преп. каф. белорусского и русского языков Белорусского государственного медицинского университета П. В. Сушкевич; д-р биол. наук, проф., зав. каф. гистологии, цитологии и эмбриологии Гродненского государственного медицинского университета С. М. Зиматкин; каф. гистологии, цитологии и эмбриологии Гомельского государственного медицинского университета

Студеникина, Т. М.

С88 Основы гистологии, цитологии, эмбриологии : учебное пособие / Т. М. Студеникина, В. В. Китель. – Минск : БГМУ, 2026. – 188 с.

ISBN 978-985-21-2171-2.

Кратко и доступно с использованием рисунков, схем, микрофотографий, обобщающих таблиц излагается программный материал по гистологии, цитологии и эмбриологии.

Предназначено для повторения курса или в качестве основы для последующего более углубленного изучения предмета студентами медицинского факультета иностранных учащихся, обучающимися по специальности «Лечебное дело» и испытывающими трудности в освоении русского языка.

УДК 611.013+576+611.018(075.8)
ББК 28.705+28.706я73

ISBN 978-985-21-2171-2

© Студеникина Т. М., Китель В. В., 2026
© УО «Белорусский государственный
медицинский университет», 2026

РАЗДЕЛ 1

ВВЕДЕНИЕ В ГИСТОЛОГИЮ. МОРФОЛОГИЯ КЛЕТКИ

ГЛАВА 1

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Гистология — это наука о строении, развитии, жизнедеятельности тканей человека и животных. Ткани состоят из клеток, которые изучает **цитология** — наука о строении и жизнедеятельности клеток. Закономерности развития организма изучает наука **эмбриология**.

Световая микроскопия — основной метод исследования в гистологии.

Объектами исследования в гистологии являются клетки, ткани, органы, которые изучают на гистологических препаратах.

Для изучения гистологических препаратов используют **микроскоп** (рис. 1.1).

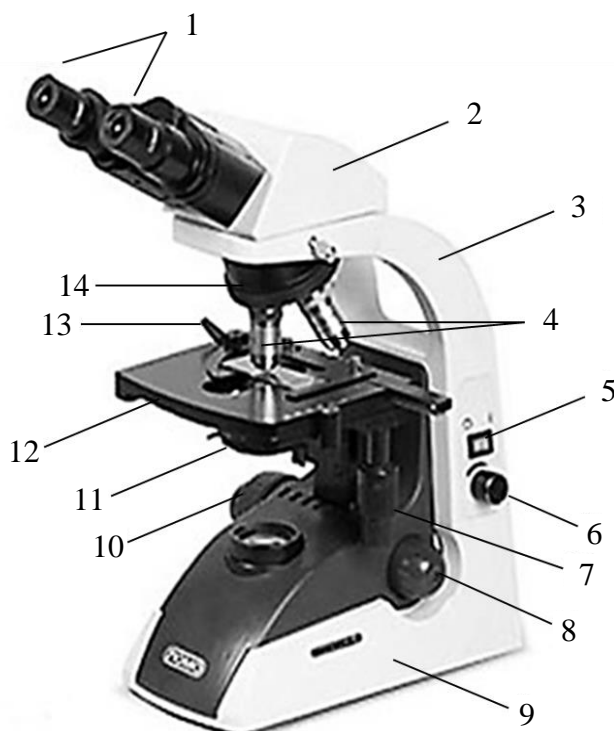


Рис. 1.1. Биологический микроскоп:

- 1 — окуляры; 2 — тубус; 3 — тубусодержатель; 4 — объективы; 5 — выключатель; 6 — регулятор освещения; 7 — винты, регулирующие расположение гистологического препарата; 8 — микрометрический винт; 9 — основание; 10 — макрометрический винт; 11 — конденсор; 12 — предметный столик; 13 — зажим для предметного стекла; 14 — револьвер

Для приготовления гистологических препаратов необходимо (рис. 1.2):

- 1) взять материал — кусочек органа или ткани размером $1 \times 1 \times 0,5$ см;

- 2) фиксировать его для сохранения структуры клеток:
 - химическая фиксация (формалин, спирт, жидкость Карнуа, Буэна и др.);
 - физическая фиксация (замораживание, нагревание, высушивание и др.).
- 3) провести дегидратацию (обезвоживание материала) в спиртах восходящей концентрации (70, 80, 90, 96, 100 %), в смеси спирта с хлороформом, в чистом хлороформе;
- 4) залить материал в парафин (целлоидин, смолы) для придания кусочку однородной плотности;
- 5) порезать на микротоме — изготовить тонкие срезы толщиной 5–10 мкм;
- 6) окрасить срезы для контрастирования различных структур;
- 7) заклЮчить срезы в бальзам для длительного их хранения.

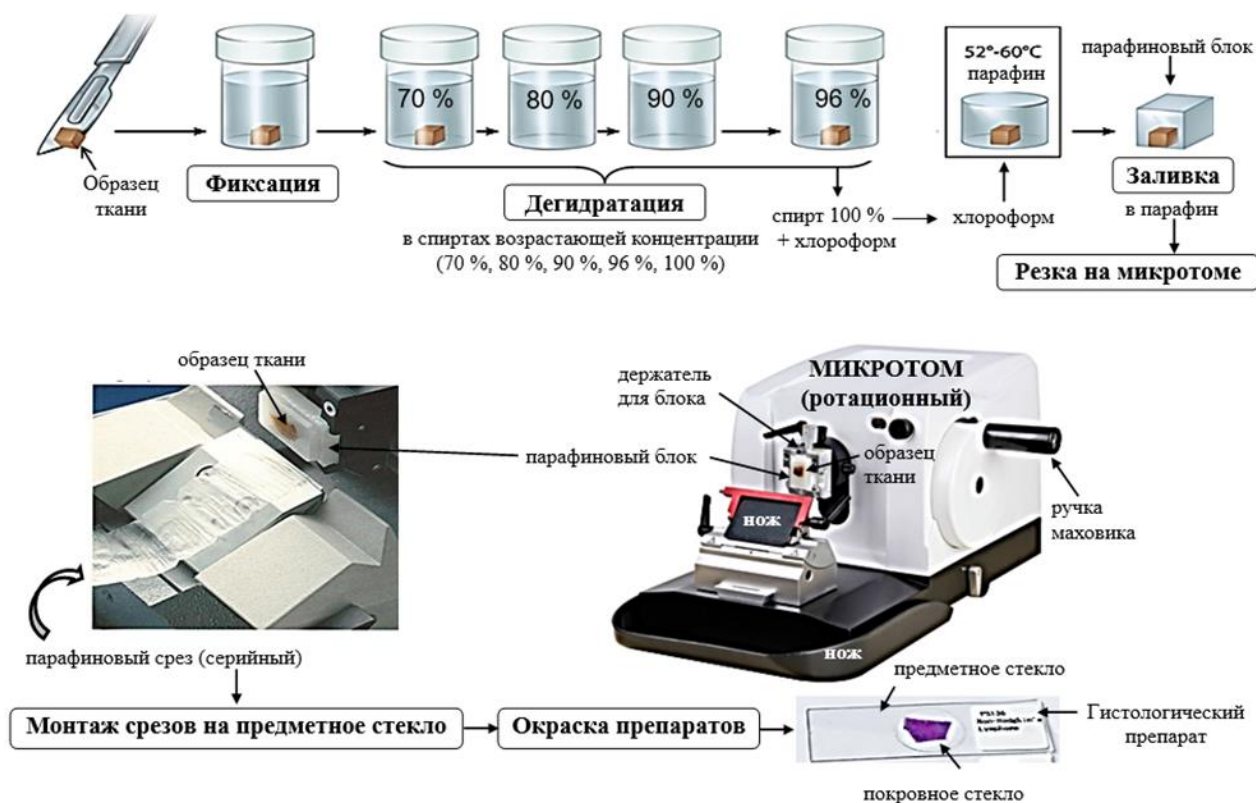


Рис. 1.2. Этапы изготовления гистологических препаратов [25]

Такие гистологические препараты могут быть использованы для изучения под микроскопом в течение многих лет. Хранят препараты в специальных коробках или шкафах.

В гистологической практике наиболее часто используют методику окраски препаратов гематоксилин-эозином. Большая часть препаратов, изучаемых на лабораторных занятиях, окрашена этой методикой. **Гематоксилин** — основной (щелочной) краситель синего цвета. Структуры, которые окрашиваются основными красителями, называются **базофильными** (например, ядра клеток (рис. 1.3), рибосомы). **Эозин** — кислый краситель красного цвета. Структуры, которые окрашиваются кислыми красителями, называются **ацидофильными** (оксифильными). Это цитоплазма и плазмолемма большей части клеток (рис. 1.3),

коллагеновые волокна, белковые гранулы и другие структуры. Структуры, которые окрашиваются как кислыми, так и основными красителями, являются **нейтрофильными**.

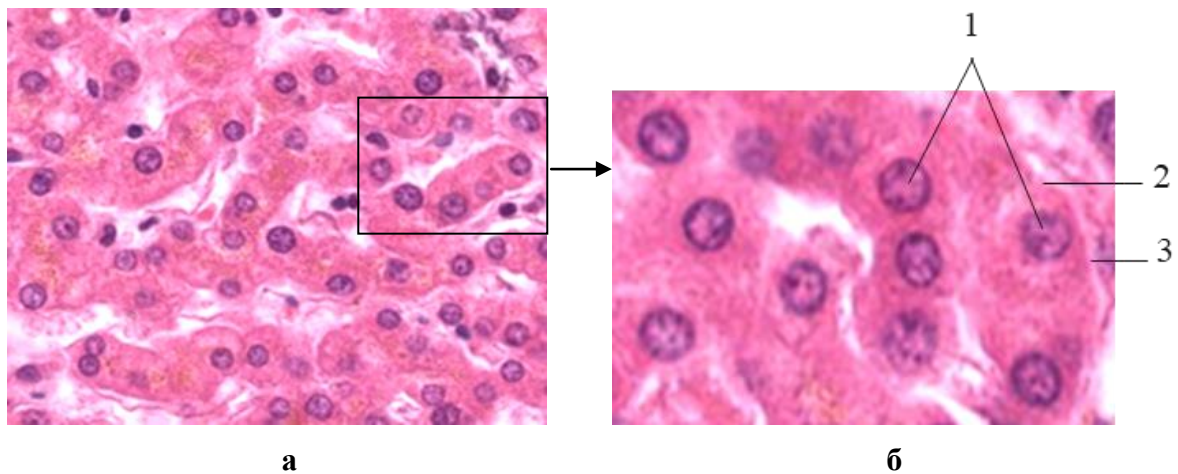


Рис. 1.3. Печень человека.

Микрофото. Окраска гематоксилин-эозином:

а — увеличение $\times 400$; б — увеличение $\times 900$:

1 — ядро гепатоцита; 2 — цитоплазма гепатоцита; 3 — плазмолемма гепатоцита

Иногда необходимо изучить структуры прижизненно. Тогда пользуются их прижизненной окраской (например, ретикулоциты (молодые эритроциты) окрашивают одновременно с забором крови), наблюдают объекты в культуре тканей. Кроме того, в гистологии широко применяются гистохимические, иммунологические методы исследования.

ГЛАВА 2

СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ

Клетка — это основная структурная, функциональная и генетическая единица в составе всех растительных и животных организмов (рис. 2.1).

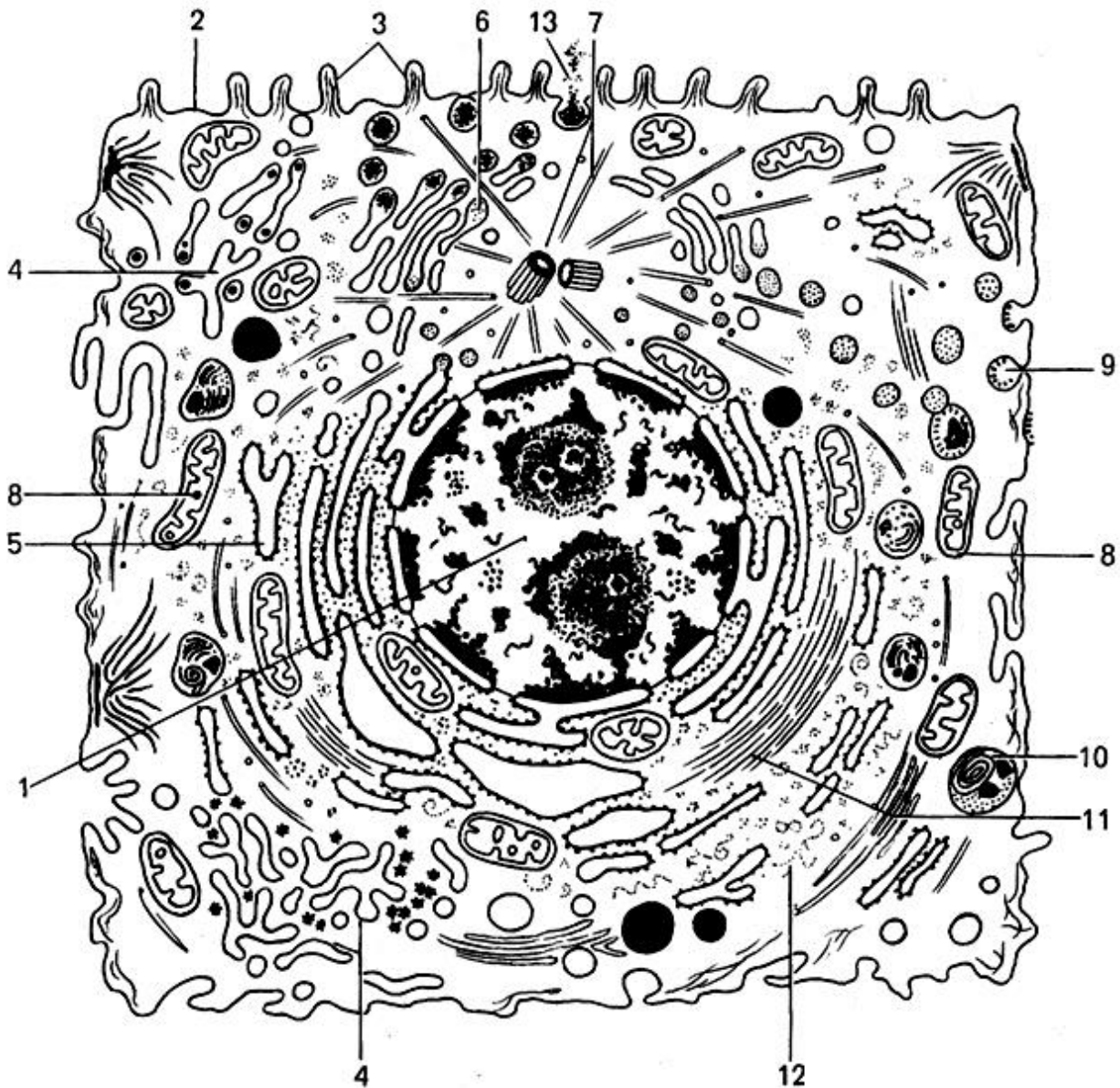


Рис. 2.1. Строение клетки [10]:

1 — ядро; 2 — плазмолемма; 3 — микроворсинки; 4 — агранулярная эндоплазматическая сеть;
5 — гранулярная эндоплазматическая сеть; 6 — комплекс Гольджи; 7 — центриоли и микротрубочки;
8 — митохондрия; 9 — фагосома; 10 — аутофагосома; 11 — микрофиламенты; 12 — рибосомы;
13 — экзоцитоз секрета

Клетка (рис. 2.2) состоит из **клеточной мембраны**, или плазмолеммы (рис. 2.3), **ядра** и **цитоплазмы**.



Рис. 2.2. Строение клетки

Клеточная мембрана (плазмолемма) представляет собой **билипидный слой**, в котором находятся **белки** (рис. 2.3). Билипидный слой образован гидрофильными головками из молекул фосфолипидов и гидрофобными хвостами из молекул жирных кислот и холестерина. Головки обращены наружу, а хвосты направлены друг к другу.

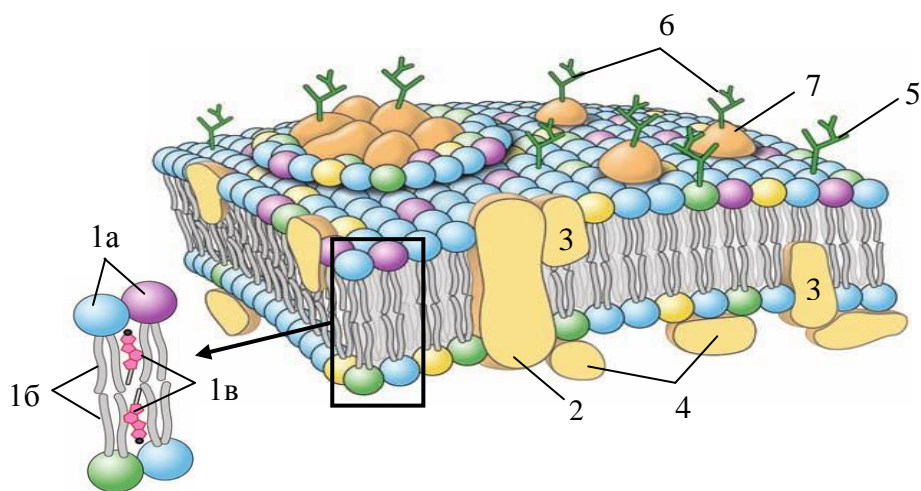


Рис. 2.3. Компоненты плазмолеммы [27]:

1 — фосфолипидный бислой: 1а — головки (гидрофильная сторона), 1б — хвосты (гидрофобная сторона), 1в — холестерол; 2 — интегральный белок; 3 — полуинтегральный белок; 4 — примембранные белки; 5 — гликолипид; 6 — полисахариды; 7 — гликопротеины

По локализации белков в плазмолемме выделяют:

- **интегральные белки** — пронизывают весь билипидный слой (рис. 2.3, 2);
- **полуинтегральные белки** — не полностью погружены в билипидный слой (рис. 2.3, 3);
- **примембранные белки** — располагаются на внутренней или внешней поверхности мембран (рис. 2.3, 4).

Плазмолемма обеспечивает связь клетки с внеклеточной средой, выполняет разграничительную, рецепторную, транспортную функции, а также участвует в фагоцитозе.

КЛЕТОЧНЫЕ РЕЦЕПТОРЫ

Рецепторы располагаются в клетке в составе плазмолеммы (рецепторы плазмолеммы), в составе мембраны ядра (ядерные рецепторы), на мембранах органелл (внутриклеточные рецепторы). Рецепторы реагируют на специфические вещества, которые называют лигандами. Под воздействием лиганда рецептор изменяет свою конформацию и запускает в клетке сам или через посредников цепочку биохимических реакций. В результате этих реакций, в зависимости от типа рецептора, в клетке меняется её метаболизм, открываются ионные каналы, возникает потенциал действия.

Выделяют односегментные, каналобразующие, семисегментные рецепторы (рис. 2.4, 2.5). Все они состоят из трех доменов: внеклеточного лигандсвязывающего, внутримембранного фиксирующего, внутриклеточного.

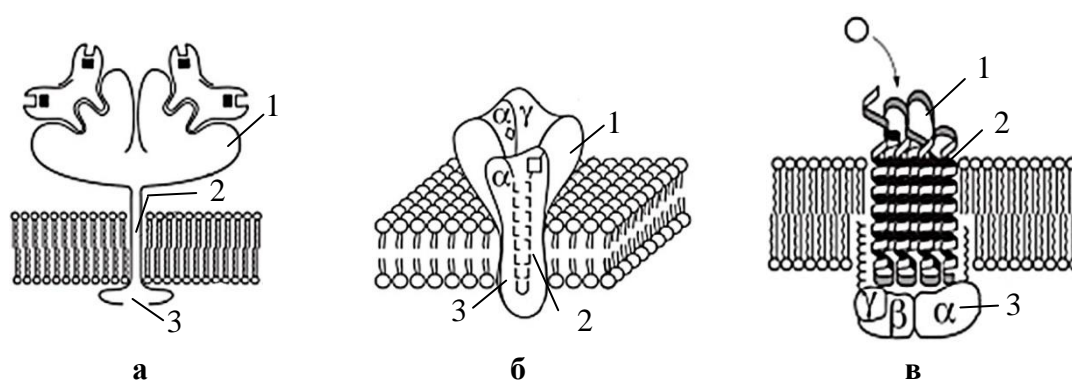


Рис. 2.4. Схема структурной организации клеточных рецепторов [9]:

а — односегментный; б — каналобразующий; в — семисегментный: 1 — внеклеточный лигандсвязывающий домен; 2 — внутримембранный фиксирующий домен; 3 — внутриклеточный домен

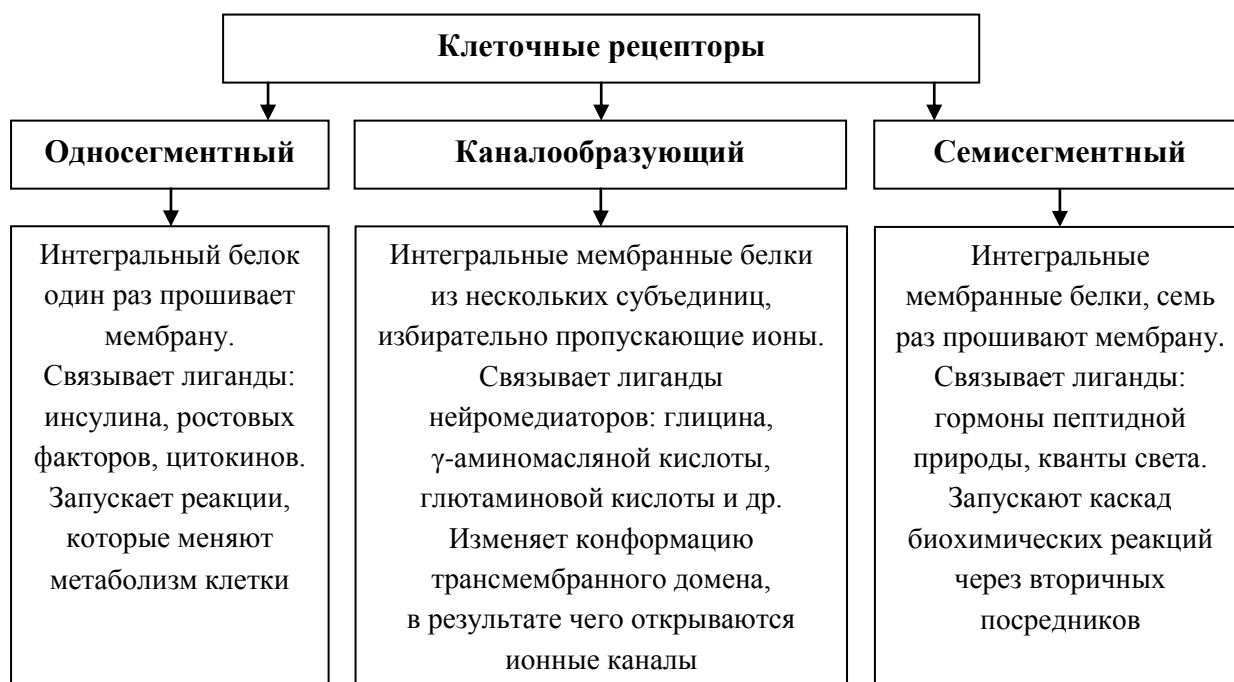


Рис. 2.5. Клеточные рецепторы

Ядро — обязательный компонент эукариотической клетки. Ядро является структурой, которая хранит в хромосомах, воспроизводит и передает (при делении клетки) генетическую информацию, информацию о строении белков, регулирующих обменные и синтетические процессы в клетке. Форма ядра зависит от формы и функционального состояния клетки.

В состав ядра клетки входят кариоплазма с **хроматином и ядрышком**, окруженная **кариолеммой** (оболочкой ядра).

Кариолемма состоит из двух мембран (наружной и внутренней), между которыми располагается перинуклеарное пространство (рис. 2.6). К наружной ядерной мембране прикреплены рибосомы. Она является продолжением гранулярной эндоплазматической сети. Внутренняя ядерная мембрана не содержит рибосом. В местах слияния двух мембран образуются ядерные поры. **Ядерные поры** закрыты комплексом, который включает в себя более 100 белков. Через поры происходит обмен веществ между ядром и цитоплазмой.

Кариоплазма — жидкий компонент ядра, в котором располагаются хроматин и ядрышко (рис. 2.6). Содержит воду, белки, гликопротеины, ионы, вещества необходимые для синтеза нуклеиновых кислот.

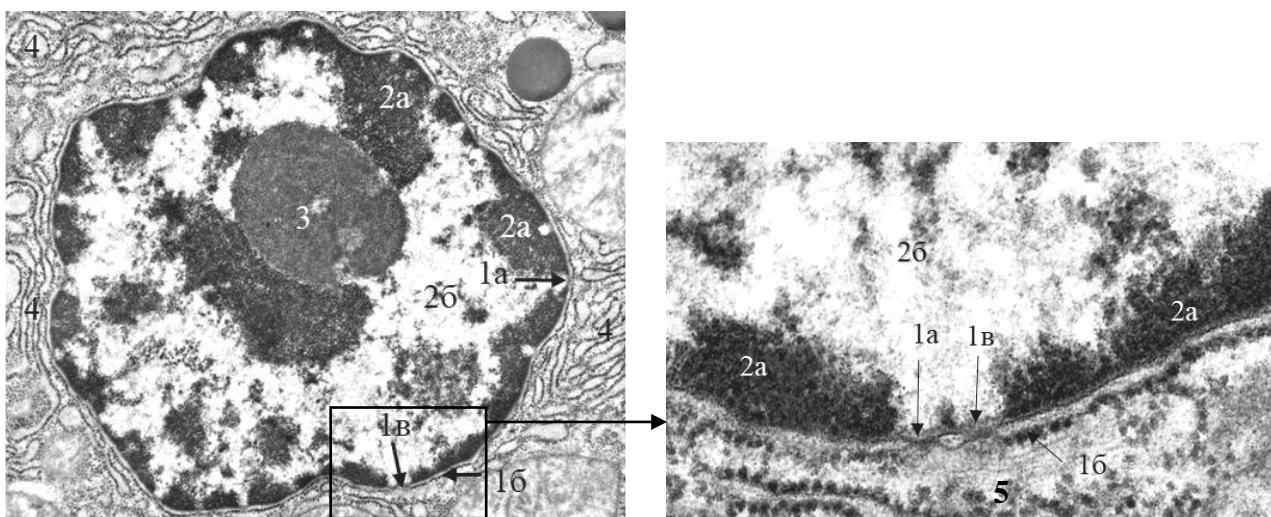


Рис. 2.6. Фрагмент эукариотической клетки на электронограмме [25]:

- 1 — кариолемма: 1а — внутренняя ядерная мембрана; 1б — наружная ядерная мембрана;
 1в — ядерная пора; 2 — хроматин: 2а — гетерохроматин; 2б — эухроматин; 3 — ядрышко;
 4 — гранулярная эндоплазматическая сеть; 5 — рибосомы

Хроматин состоит из хромосом, образованных комплексом ДНК с белками (в основном гистонами). В зависимости от спирализации хромосом хроматин бывает в двух состояниях. **Гетерохроматин** образован спирализованными хромосомами, имеет вид интенсивно базофильно окрашенных глыбок (рис. 2.6, 2а). **Эухроматин** образован деспирализованными хромосомами (рис. 2.6, 2б). На препарате имеет вид мелких слабо базофильно окрашенных зёрен. В активно функционирующих клетках преобладает эухроматин.

Ядрышко — самая плотная структура в ядре, содержит много рРНК и белка (рис. 2.6, 3). В ядрышке образуются предшественники большой и малой субъединиц рибосом, рРНК. Количество и размеры ядрышек зависят от функциональной активности клетки.

Цитоплазма клетки включает в себя **гиалоплазму**, в которой находятся **органеллы** (обязательные клеточные компоненты) и **включения** (необязательные компоненты клетки).

Различают **органеллы общего** и **специального назначения** (рис. 2.7). Органеллы общего назначения есть во всех клетках, органеллы специального назначения — только в специализированных клетках.



Рис. 2.7. Классификация органелл по назначению

Органеллы, покрытые мембраной, называют **мембранными**, не имеющие в своем составе мембран — **немембранными** (рис. 2.8).



Рис. 2.8. Классификация органелл по строению

Митохондрии — двухмембранные органеллы общего назначения (рис. 2.9). Между мембранами находится **межмембранное пространство**. Наружная мембрана ровная, а внутренняя образует впячивания внутрь митохондрии — **кристы**. В большинстве клеток

кристы имеют форму пластинок — пластинчатые кристы. В эндокринных клетках, вырабатывающих стероидные гормоны, кристы имеют вид везикул — везикулярные кристы. Между кристами располагается матрикс, который ограничен со всех сторон внутренней мембраной. В матриксе есть рибосомы, ферменты и собственный геном, представленный митохондриальной ДНК. Митохондрии синтезируют АТФ, обеспечивая клетку энергией. Количество митохондрий в клетке зависит от её функциональной активности.

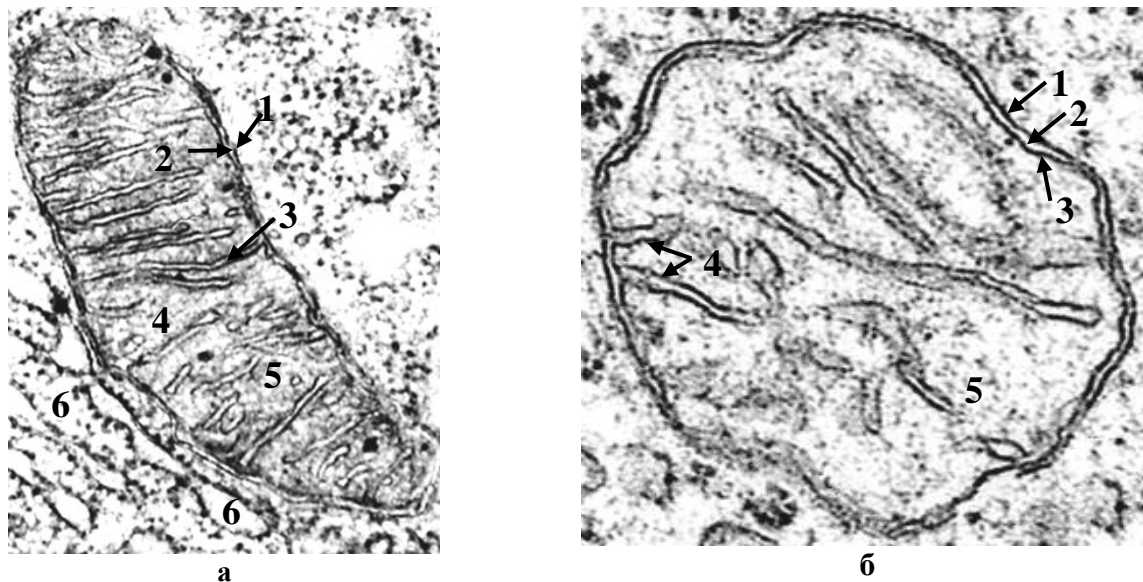


Рис. 2.9. Митохондрия (электронограмма) [25]:

а — продольный срез; б — поперечный срез:

- 1 — наружная мембрана; 2 — межмембранное пространство; 3 — внутренняя мембрана;
4 — пластинчатые кристы; 5 — матрикс; 6 — гранулярная эндоплазматическая сеть

Эндоплазматическая сеть — одномембранная органелла общего назначения, образована сообщающимися между собой цистернами в виде канальцев (трубочек) или мешочков. Выделяют гранулярную и агранулярную эндоплазматическую сеть (см. рис. 2.1, 4, 5; рис. 2.9, рис. 2.10).

Гранулярная эндоплазматическая сеть (грЭПС) участвует в синтезе белков. На поверхности мембран грЭПС есть рибосомы. Цистерны грЭПС имеют вид уплощенных мешочков (рис. 2.10, 5). ГрЭПС хорошо выражена в клетках, которые активно синтезируют белки, — сероцитах (клетки слюнных желез), фибробластах (клетки соединительной ткани), плазмоцитах (эффекторные клетки В-лимфоцитов, вырабатывают антитела) и многих других.

Агранулярная эндоплазматическая сеть (агрЭПС) участвует в синтезе липидов и углеводов. На её мембранах отсутствуют рибосомы, в отличие от грЭПС, цистерны имеют вид трубочек (рис. 2.10, 2). В кардиомиоцитах и мышечных волокнах агрЭПС называют саркоплазматической сетью. В её цистернах депонируются ионы кальция.

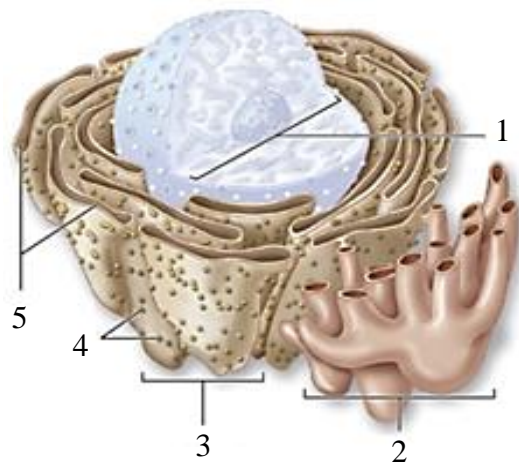


Рис. 2.10. Эндоплазматическая сеть [25]:

1 — ядро; 2 — агранулярная эндоплазматическая сеть; 3 — гранулярная эндоплазматическая сеть;
4 — рибосомы; 5 — цистерны гранулярной эндоплазматической сети

Комплекс Гольджи (КГ) — одномембранная органелла общего назначения, обеспечивает образование сложных белковых молекул, полисахаридов, гликопротеинов, протеогликанов, секреторных гранул и лизосом (рис. 2.11).

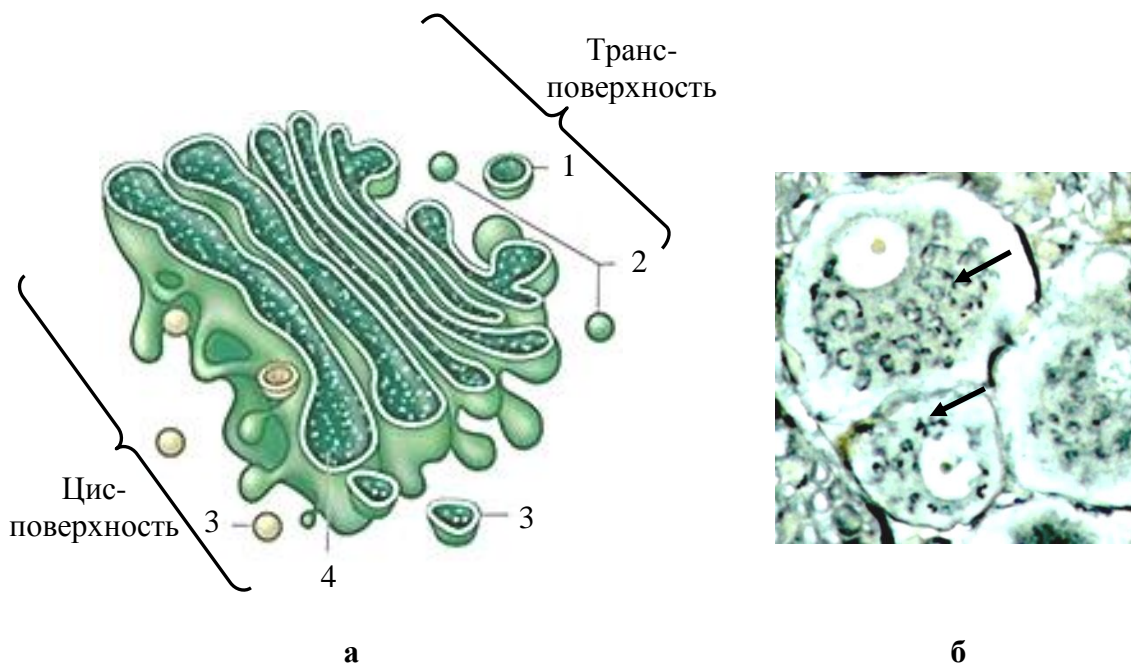


Рис. 2.11. Комплекс Гольджи) [25]:

а — схема: 1 — секреторная гранула; 2 — секреторные гранулы, отделившиеся от трансповерхности;
3 — транспортная вакуоль; 4 — просвет цистерны, заполненный продуктами секрета;
б — микрофото (обозначен стрелками)

Комплекс Гольджи представлен **диктиосомой** — скоплением мембран, расположенных параллельно друг другу (рис. 2.11). Продукты секреции эндоплазматической сети формируют транспортные вакуоли, которые поступают в комплекс Гольджи со стороны цисповерхности

(рис. 2.11). Транспортная вакуоль содержит простые белки, углеводы, липиды. После их обработки и упаковки в комплексе Гольджи секреторные гранулы со сложными молекулами отделяются от него со стороны трансповерхности. Секреторные гранулы направляются к плазмолемме, сливаются с ней и выделяются из клетки. Часть секреторных гранул остаётся в клетке, это первичные лизосомы.

Лизосомы — производные комплекса Гольджи, одномембранные органеллы общего назначения. Первичные лизосомы содержат гидролитические ферменты, которые переваривают поступающие в клетку частицы. При слиянии первичной лизосомы с частицами, поступающими в клетку, образуются вторичные лизосомы или фагосомы (см. рис. 2.1, 9). Лизосомы могут переваривать компоненты самой клетки — аутофагосомы (см. рис. 2.1, 10). Непереваренные частицы выделяются из клетки или формируют остаточные тельца (третичные лизосомы). Остаточных телец много в нейронах, кардиомиоцитах. Они содержат пигмент старения — липофусцин.

Рибосомы — немембранные органеллы общего назначения, обеспечивают синтез белка. Свободные рибосомы и полисомы (скопления рибосом) характерны для молодых, малодифференцированных клеток, которые синтезируют белки, необходимые самой клетке (см. рис. 2.1, 12; 2.6, 5). Зрелые клетки, активно синтезирующие белковый секрет на нужды организма (например, секрет слюнных желёз, нейромедиаторы в нейронах, иммуноглобулины и т. д.), содержат рибосомы на поверхности грЭПС, которая в них очень хорошо развита.

Центриоли — немембранные органеллы общего назначения (рис. 2.12). Каждая центриоль содержит 9 групп микротрубочек, собранных в триплеты. Центриоли участвуют в делении клеток и образовании микротрубочек.

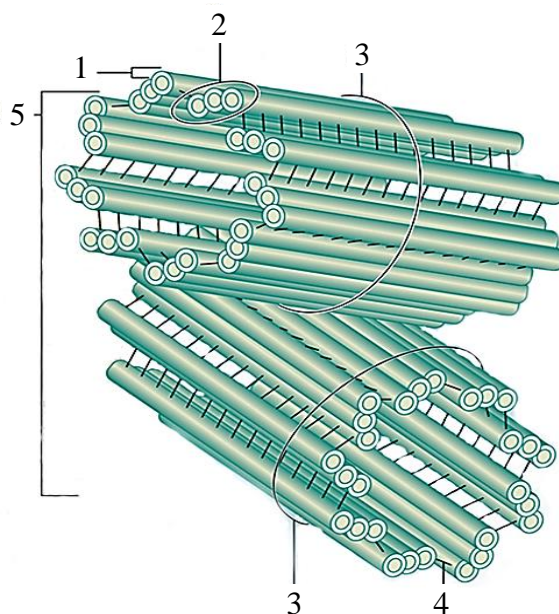


Рис. 2.12. Схема строения центриоли [25]:

- 1 — микротрубочка; 2 — триплеты микротрубочек; 3 — центриоль; 4 — связующие белки;
5 — центросома

В неделящейся клетке около ядра располагается centrosома. **Центросома** образована двумя центриолями, расположенными под прямым углом друг к другу.

Микротрубочки, микрофиламенты, промежуточные филаменты образуют цитоскелет клетки. Они входят в состав органелл специального назначения — микроворсинок, ресничек, жгутиков — и формируют вместе с ними опорно-двигательный аппарат клетки.

Микроворсинки — выросты цитоплазмы в апикальной части клетки (см. рис. 2.1, 3). Их основу образуют актиновые микрофиламенты. Микроворсинки увеличивают площадь поверхности клетки, на которой происходит расщепление и всасывание веществ. Клетки эпителия тонкой кишки и почечных канальцев содержат несколько тысяч микроворсинок, которые в совокупности образуют щёточную каемку.

Реснички и жгутики являются органеллами специального назначения, способны к быстрым движениям. Ресничка — тонкий вырост на поверхности клетки (рис. 2.13, а). Основу реснички, жгутика у сперматозоидов образует аксонема. Аксонема состоит из комплекса микротрубочек и связанных с ними белков. Девять пар микротрубочек расположены по окружности и одна пара в центре (рис. 2.13, б). Формула реснички: $9 \times 2 + 2$. В основании реснички находится базальное тельце, которое является матрицей для образования аксонемы. Базальное тельце состоит из девяти триплетов микротрубочек, расположенных по периферии. Формула базального тельца: $9 \times 3 + 0$.

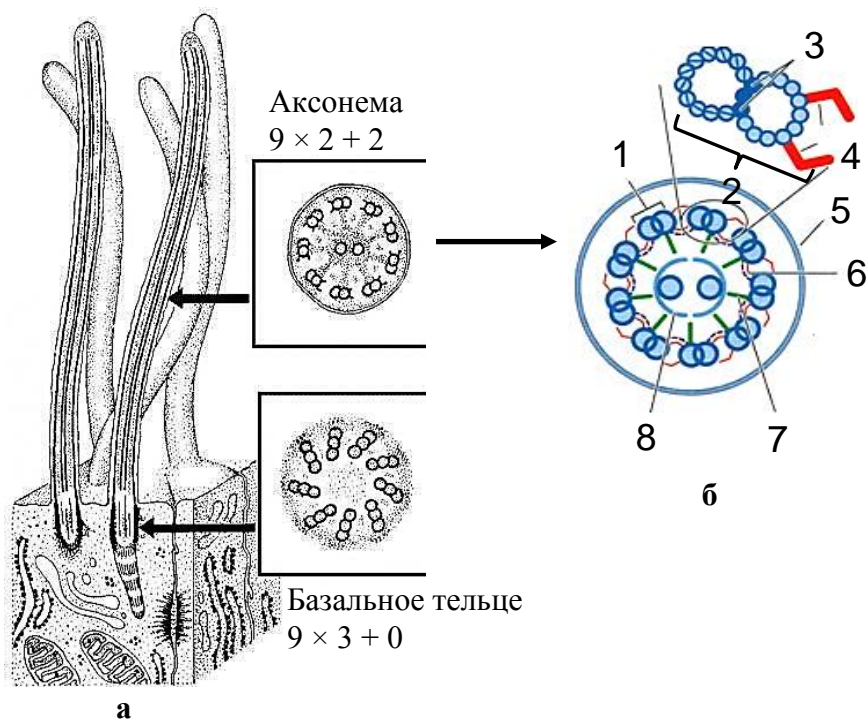


Рис. 2.13. Ресничка:

а — общий вид [7]; б — схема строения аксонемы [25]:

1 — дуплет микротрубочек; 2 — увеличенный дуплет микротрубочек; 3 — общие гетеродимеры; 4 — динеин; 5 — плазмолемма; 6 — нексин; 7 — радиальные спицы; 8 — центральная оболочка

Включения — непостоянные компоненты клетки.

По функции включения делятся на секреторные, экскреторные, трофические и пигментные.

Секреторные включения — это продукты секреции самих клеток (ферменты, гормоны, нейромедиаторы).

Экскреторные включения — продукты метаболизма клетки, которые необходимо удалить из клетки и организма.

Трофические включения в зависимости от химического состава накапливаемого секрета разделяют на белковые, углеводные и липидные (рис. 2.14).

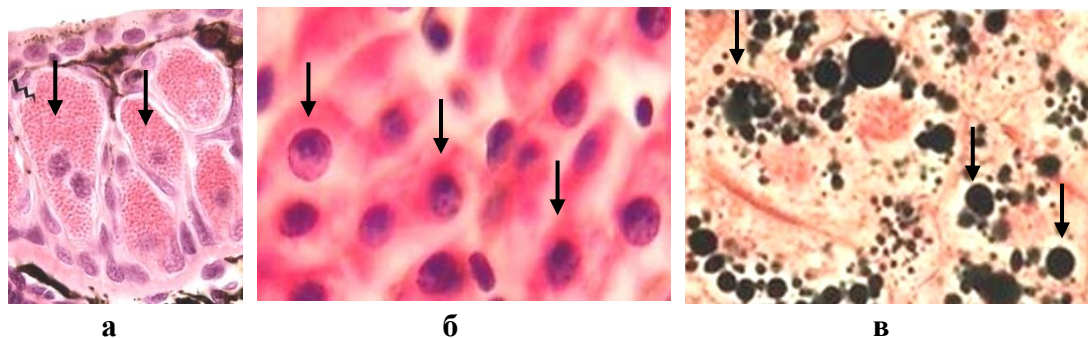


Рис. 2.14. Включения (указаны стрелками).

Микрофото:

а — белковые в клетках кожи аксолотля (окраска гематоксилин-эозином); б — гликогена в гепатоцитах (окраска кармин по Бесту); в — липидов в гепатоцитах (окраска осмиевой кислотой, ядра окрашены сафранином)

Пигментные включения образуются в клетках: меланин — в пигментоцитах (для защиты от ультрафиолета), гемоглобин — в эритроцитах (для переноса O_2), липофусцин — в кардиомиоцитах и нейронах (пигмент старения).

Гибель клеток. Количество клеток в органах и тканях в норме регулируется процессом апоптоза. **Апоптоз** — генетически запрограммированная гибель клеток. Апоптоз не сопровождается воспалением. При апоптозе клетка уменьшается в размерах. Её ядро, цитоплазма фрагментируются, образуются большие цитоплазматические пузырьки. Содержимое пузырьков ограничено мембраной, не выделяется в межклеточное пространство, фагоцитируется макрофагами.

Некроз — гибель клетки в результате действия химических, физических факторов, микроорганизмов, вирусов. Некроз, в отличие от апоптоза, всегда сопровождается воспалением. При некрозе клетки увеличиваются в объёме, их органеллы разрушаются, содержимое клетки выделяется в межклеточное пространство, где фагоцитируется макрофагами. При этом макрофаги вырабатывают специфические вещества, которые стимулируют пролиферацию (деление), дифференцировку лейкоцитов, их миграцию к повреждённым клеткам, вызывая воспаление.

РАЗДЕЛ 2

ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ

Ткань — совокупность клеток и неклеточных структур. У ткани обычно общие источники развития, строение и функции. К неклеточным структурам относятся межклеточное вещество, симпласт, синцитий.

В организме человека встречается **четыре типа тканей**: эпителиальная, соединительная, мышечная, нервная.

Морфофункциональная классификация тканей:

– **эпителиальные ткани** отделяют внутреннюю среду от внешней (покровный эпителий) и формируют железы (железистый эпителий);

– **соединительные ткани** (кровь, лимфа, волокнистые соединительные ткани, соединительные ткани со специальными свойствами, скелетные ткани) поддерживают гомеостаз в организме, выполняют трофическую, защитную, опорную функции;

– **мышечные ткани** способны к сокращению, обеспечивают перемещение организма в пространстве и движение органов внутри организма;

– **нервная ткань** выполняет функции восприятия сигналов и передачу их в виде импульса другим тканям.

Все ткани имеют в своём составе клетки. Кроме клеток, в состав некоторых тканей входят межклеточное вещество (его компоненты образуются клетками), постклеточные и надклеточные структуры.

К постклеточным структурам относятся эритроциты, тромбоциты, корнеоциты, которые представляют собой конечные этапы дифференцировки клеток.

К надклеточным структурам относят симпласт и синцитий.

Регенерация тканей. Большинство тканей способны к регенерации — восстановлению. Регенерация бывает внутриклеточной и клеточной. При внутриклеточной регенерации в клетке обновляются только некоторые органеллы. При клеточной регенерации количество клеток восстанавливается за счёт митотического деления малодифференцированных (камбиальных) клеток. Если в тканях нет камбиальных клеток или её зрелые клетки не способны к митозу, то эти ткани не способны к клеточной регенерации (например, нейроны в нервной ткани или кардиомиоциты в сердечной мышечной ткани).

ГЛАВА 3

ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ ТКАНИ

Эпителиальные ткани образуют наружный покров тела, выстилают полости трубчатых органов, формируют железы и образуют специализированные клетки в органах слуха, вкуса, равновесия.

Функции эпителиальных тканей:

- защитная — отделяют внутреннюю среду организма от внешней;
- рецепторная — воспринимают сигналы из внешней и внутренней среды;
- всасывательная — обеспечивают всасывание питательных веществ;
- секреторная — синтезируют ряд веществ: ферментов, гормонов и т. д.;
- экскреторная — удаляют токсические вещества и конечные продукты обмена.

В зависимости от выполняемых функций выделяют два типа эпителиальных тканей:

- **покровные эпителии** (располагаются на поверхности тела и выстилают полости внутренних органов);
- **железистые эпителии** (вырабатывают секрет).

Из клеток железистого эпителия образуются эндокринные и экзокринные железы.

Общая морфофункциональная характеристика эпителиальной ткани:

1. Клетки эпителия (эпителиоциты) образуют **непрерывные (сплошные) клеточные пласты**.
2. Между клетками **нет межклеточного вещества**.
3. Клетки **тесно связаны** друг с другом различными типами соединений (контактов) (рис. 3.1).
4. Эпителиоциты располагаются на **базальной мембране**.
5. Для эпителиоцитов характерна **полярность**. Клетки имеют **два полюса: апикальный** — верхушка клетки и **базальный** — основание клетки. На апикальном полюсе располагаются органеллы специального назначения (реснички, микроворсинки), в экзокриноцитах — секреторные гранулы. Базальный полюс эпителиоцитов связан с базальной мембраной полудесмосомами. В базальном полюсе располагается ядро, органеллы общего назначения. В эндокриноцитах, в отличие от экзокриноцитов, секреторные гранулы лежат в базальной части клеток.
6. Эпителии не содержат кровеносных сосудов. **Питание эпителия диффузное**: через базальную мембрану из сосудов, расположенных в подлежащей соединительной ткани.
7. Многие покровные эпителии **хорошо иннервированы**.
8. Большинство эпителиев обладают **высокой способностью к регенерации**.

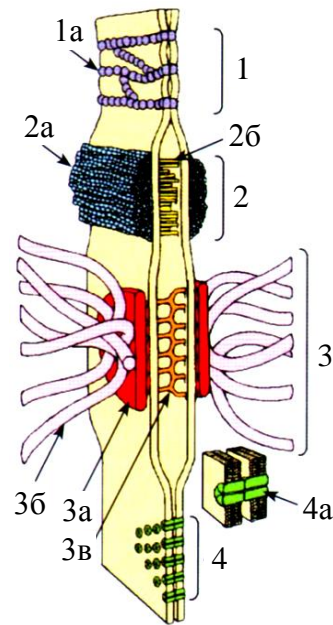


Рис. 3.1. Схема межклеточных соединений [5]:

1 — плотное соединение (плазмолеммы соседних клеток сливаются): 1а — внутримембранные структуры (функция: механическое сцепление клеток, непроницаемое для макромолекул и ионов);
 2, 3 — адгезионные соединения: 2 — промежуточное соединение: 2а — микрофиламенты; 2б — межклеточные адгезивные белки; 3 — десмосома: 3а — пластинки прикрепления; 3б — тонофиламенты; 3в — межклеточные адгезивные белки (функция: механическое сцепление клеток, проницаемое для макромолекул и ионов); 4 — щелевое соединение (нексус): 4а — коннексоны (каналы, образованные интегральными белками двух рядом расположенных клеток (функция: обмен ионами, проведение возбуждения))

ПОКРОВНЫЕ ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ ТКАНИ

Морфологическая классификация покровных эпителиев (рис. 3.2). Покровные эпителии делятся на **однослойные** (все клетки лежат на базальной мембране) и **многослойные** (на базальной мембране лежит только один слой клеток, а остальные — друг на друге).



Рис. 3.2. Морфофункциональная классификация эпителиальных тканей

Однослойный эпителий в свою очередь подразделяют на **однорядный** (рис. 3.3) и **многорядный** (рис. 3.4). В однорядном эпителии все клетки одинаковой формы, поэтому их ядра располагаются на одном уровне.

По форме клеток однослойный однорядный эпителий делят на **плоский** (мезотелий — эпителий брюшины (рис. 3.3, б), плевры, перикарда и эндотелий — эпителий сосудов (рис. 3.3, в)); **кубический** (эпителий канальцев почки (рис. 3.3, д), выводных протоков желёз); **столбчатый** (эпителий желудка, кишечника (рис. 3.3, ж)).

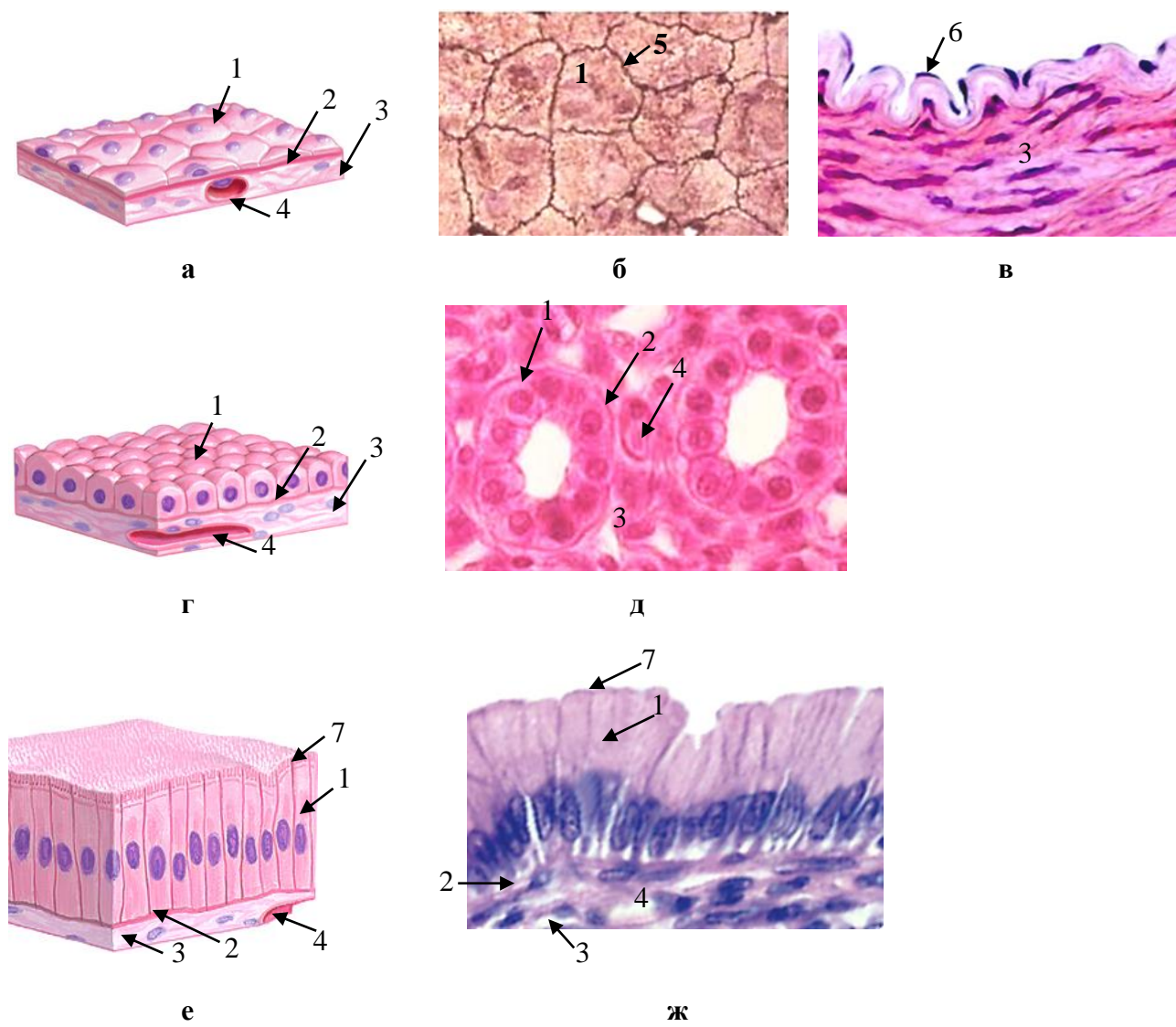


Рис. 3.3. Однослойные однорядные эпителии:

а, б, в — плоский; г, д — кубический; е, ж — столбчатый;

а, г, е — схема [29]; б, в, д, ж — микрофото, увеличение $\times 900$; б — пленочный препарат, мезотелий;

в, д, ж — срезы, окраска гематоксилин-эозином:

- 1 — эпителиоцит; 2 — базальная мембрана; 3 — рыхлая соединительная ткань; 4 — капилляр;
- 5 — граница между клетками; 6 — ядро эндотелиоцита в составе внутренней оболочки артерии мышечного типа; 7 — микроворсинки на апикальной поверхности эпителиоцита

Однослойный многорядный столбчатый эпителий состоит из клеток разной формы и высоты, поэтому их ядра располагаются на разных уровнях в несколько рядов (рис. 3.4). Этот эпителий выстилает воздухоносные пути — носовую полость, носоглотку, гортань, трахею и бронхи.

В составе однослойного многорядного столбчатого эпителия выделяют несколько типов клеток:

- реснитчатые — самая многочисленная группа клеток, на их апикальной поверхности есть реснички, выполняют защитную функцию (строение реснички см. рис. 2.13);
- бокаловидные — вырабатывают слизь;
- базальные — обеспечивают регенерацию эпителия;
- эндокринные — вырабатывают гормоны, которые регулируют работу желёз, мышечных клеток на местном уровне.

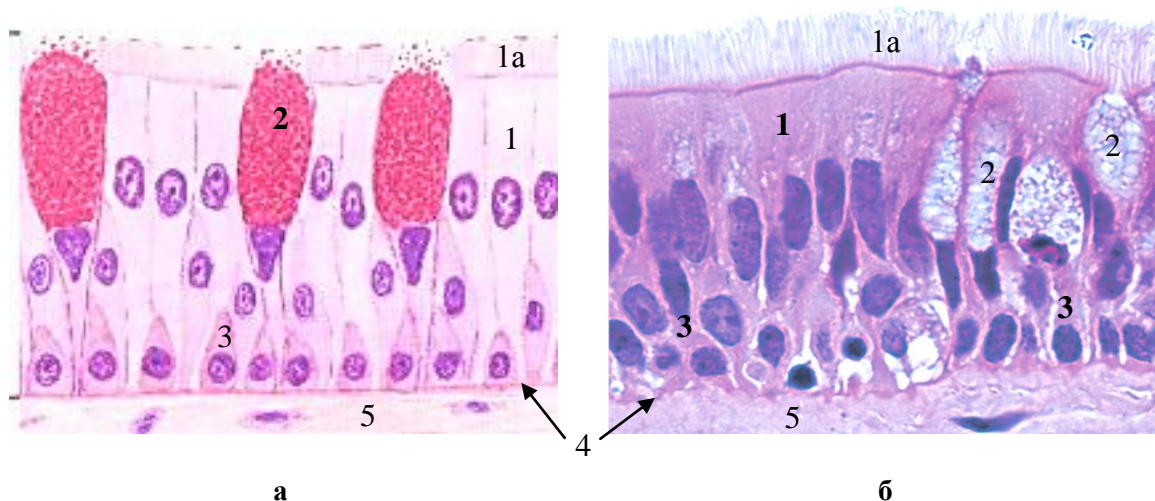


Рис. 3.4. Однослойный многорядный столбчатый эпителий:

а — схема [5]; б — микрофото, окраска гематоксилин-эозином [25]:

- 1 — реснитчатый эпителиоцит; 1а — реснички на апикальной поверхности эпителиоцита;
 2 — бокаловидная клетка; 3 — базальный эпителиоцит; 4 — базальная мембрана; 5 — рыхлая соединительная ткань

Многослойный плоский неороговевающий эпителий выстилает слизистую оболочку губы, щеки, ротоглоточной поверхности мягкого нёба, глотки, пищевода, образует передний эпителий роговицы глаза. В составе многослойного плоского неороговевающего эпителия выделяют **три слоя**: базальный, промежуточный (слой шиповатых клеток), поверхностный слой (плоских клеток) (рис. 3.5). **Базальный слой** лежит на базальной мембране, образован клетками столбчатой формы. **Промежуточный слой** образован клетками многоугольной формы, **поверхностный слой** — плоскими клетками.

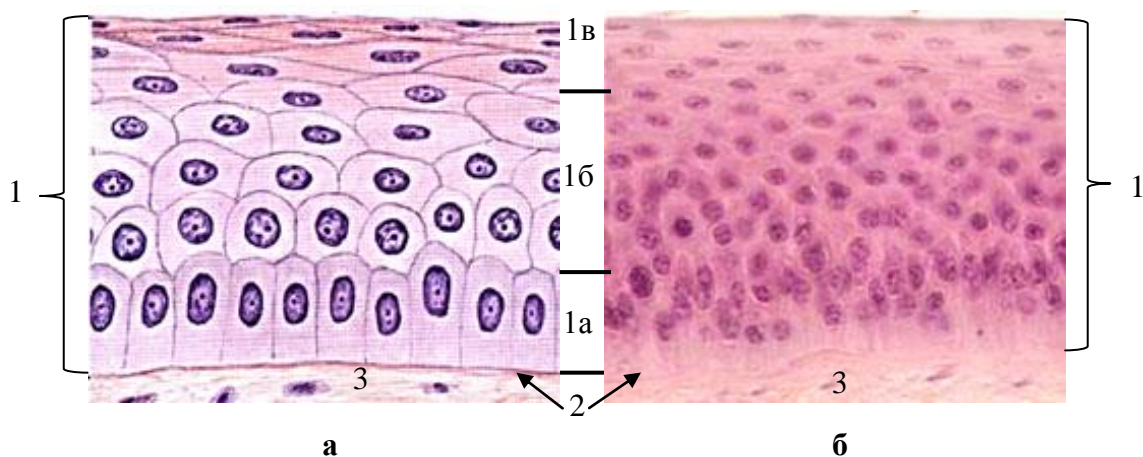


Рис. 3.5. Многослойный плоский неороговевающий эпителий (1) в составе роговицы глаза:
 а — схема [5], б — микрофото, окраска гематоксилин-эозином, увеличение $\times 900$:
 1а — базальный слой, 1б — промежуточный слой, 1в — поверхностный слой; 2 — базальная мембрана; 3 — рыхлая соединительная ткань

Многослойный плоский ороговевающий эпителий выстилает слизистую оболочку десны, твёрдого нёба, спинки языка, в коже образует **эпидермис** (рис. 3.6, I). В составе многослойного плоского ороговевающего эпителия выделяют 4 слоя, на ладонях и подошвах — 5 слоёв (рис. 3.6). Первый слой — **базальный**, лежит на базальной мембране, образован клетками столбчатой формы, их ядра овальной формы, располагаются перпендикулярно к базальной мембране. Второй слой — **шиповатый**, образован клетками полигональной (многоугольной) формы, их ядра округлой формы лежат в центре клетки. Третий слой — **зернистый**, образован клетками уплощенной формы, их ядра овальные, располагаются в центре клетки параллельно поверхности базальной мембраны, в цитоплазме клеток находятся базофильные гранулы кератогиалина, предшественника рогового вещества кератина. Четвертый слой — **роговой**, образован роговыми чешуйками (корнеоцитами). Корнеоциты — это постклеточные структуры, не содержат ядра и органелл, имеют плоскую многоугольную форму. На ладонях и подошвах между зернистым и роговым слоями находится **блестящий слой**. Он образован плоскими клетками, которые в препарате не видны. Окрашивается блестящий слой оксифильно (рис. 3.6, 4).

Клетки базального слоя (стволовые) и прилежащие к нему несколько слоёв клеток промежуточного слоя (полустволовые клетки) в многослойных эпителиях формируют **ростковый слой**. Ростковый слой обеспечивает регенерацию эпителия.

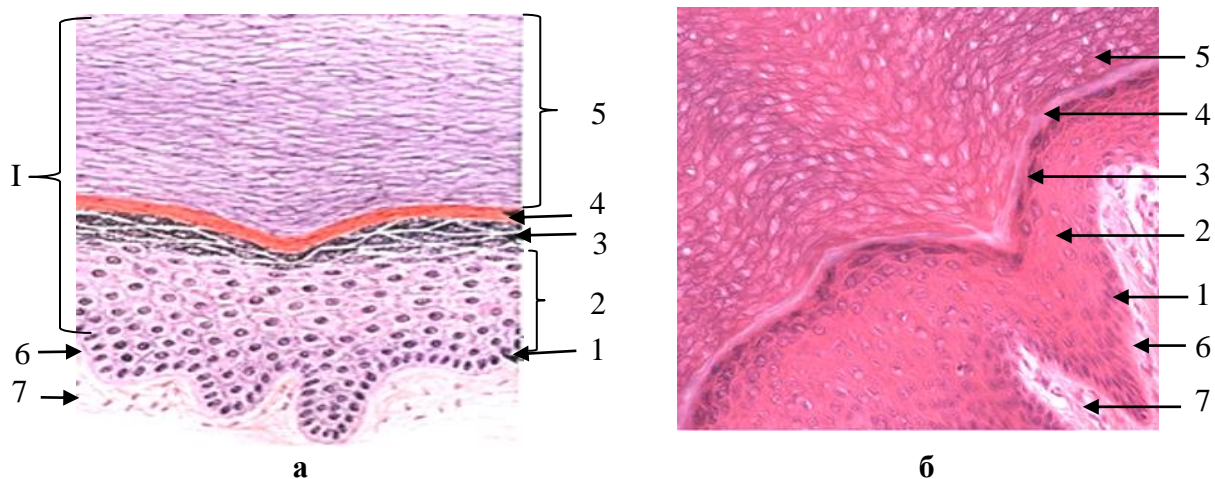


Рис. 3.6. Многослойный плоский ороговевающий эпителий кожи пальца (I):

а — схема [5]; б — микрофото, окраска гематоксилин-эозином, увеличение $\times 900$:

1 — базальный слой; 2 — шиповатый слой; 3 — зернистый слой; 4 — блестящий слой; 5 — роговой слой; 6 — базальная мембрана; 7 — рыхлая соединительная ткань

Уротелий (переходный эпителий) выстилает слизистую оболочку почечных чашек, лоханки, мочеточника, мочевого пузыря. В составе уротелия выделяют **три слоя**: базальный, промежуточный, поверхностный (рис. 3.7). **В базальном слое** располагаются мелкие клетки, **в промежуточном слое** — клетки многоугольной формы. Поверхностный слой образован крупными клетками грушевидной формы, с крупными круглыми ядрами в центре. При растяжении стенки органа клетки уплощаются.

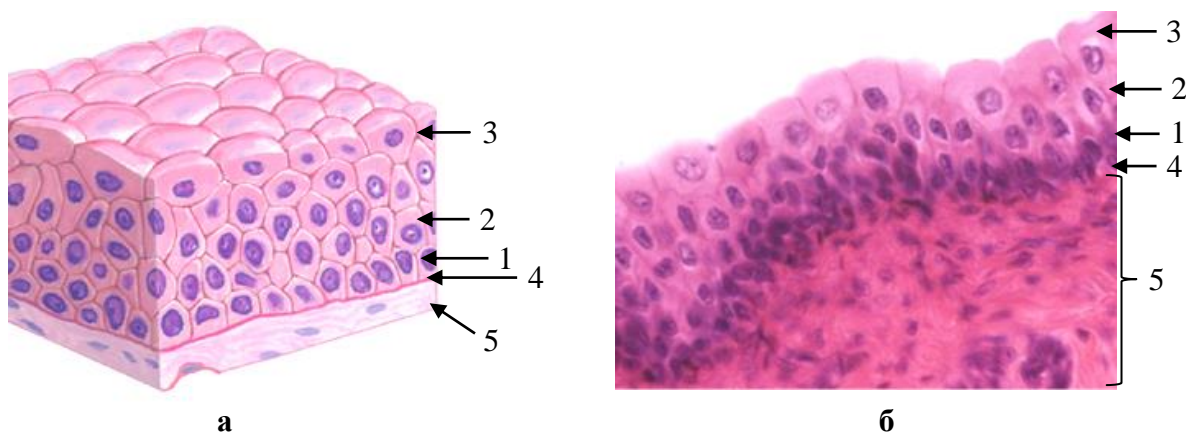


Рис. 3.7. Уротелий в составе слизистой оболочки стенки мочевого пузыря:

а — схема [29]; б — микрофото, окраска гематоксилин-эозином, увеличение $\times 900$:

1 — базальный слой; 2 — промежуточный слой; 3 — поверхностный слой; 4 — базальная мембрана; 5 — рыхлая соединительная ткань

ЖЕЛЕЗИСТЫЙ ЭПИТЕЛИЙ

Железистый эпителий выделяет вещества — **секреты**. Секреторные эпителиальные клетки могут находиться в составе эпителиального пласта (одноклеточные железы, например, бокаловидная клетка) или образовывать самостоятельные органы (многоклеточные железы).

Железы делятся на эндокринные и экзокринные.

Эндокринные железы состоят из железистых клеток, окружённых сетью капилляров. Эндокринные железы не имеют выводных протоков, выделяют секреты (гормоны) в кровь или лимфу. Они бывают фолликулярного и трабекулярного типа. Эндокринной железой фолликулярного типа является щитовидная железа, её структурно-функциональная единица — фолликул. В железах трабекулярного типа железистые клетки формируют тяжи, трабекулы. К эндокринным железам трабекулярного типа относятся: околощитовидная железа, аденогипофиз, надпочечник.

Экзокринные железы имеют концевые (секреторные) отделы и выводные протоки, через которые выделяют секрет в полость или на поверхность кожи.

Экзокринные железы (рис. 3.8, 3.9) с неветвящимся выводным протоком называют **простыми** (например, потовые, железы желудка), с ветвящимся выводным протоком — **сложными** (например, большие слюнные железы — околоушная, поднижнечелюстная, подъязычная).

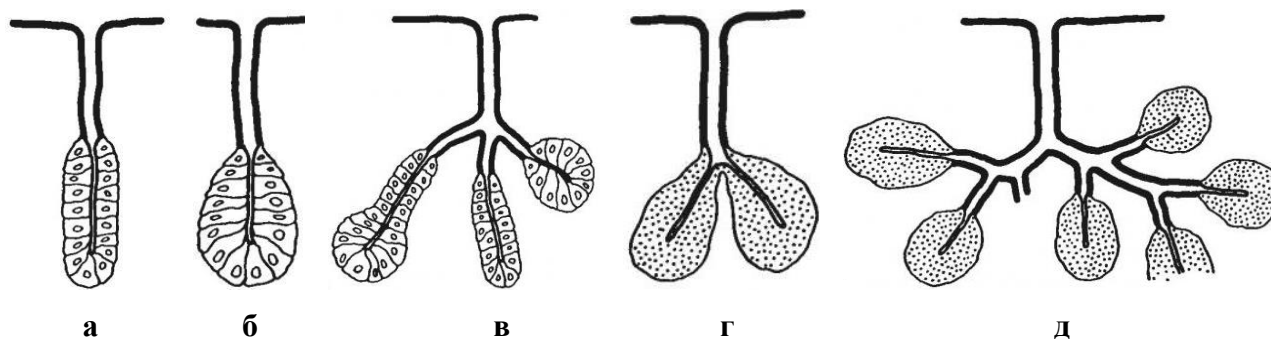


Рис. 3.8. Морфологическая классификация экзокринных желёз [7]:

а — простая трубчатая неразветвлённая; б — простая альвеолярная неразветвлённая; в — сложная альвеолярно-трубчатая неразветвлённая; г — простая альвеолярная разветвлённая; д — сложная альвеолярная

Экзокринные железы делятся:

1) по **форме концевого отдела:**

- на **трубчатые;**
- **альвеолярные;**
- **альвеолярно-трубчатые;**

2) по характеру секрета:

- на **белковые** (околоушная железа);
- **слизистые** (железы пищевода);
- **белково-слизистые** (поднижнечелюстная слюнная железа);
- **сальные** (сальные железы).

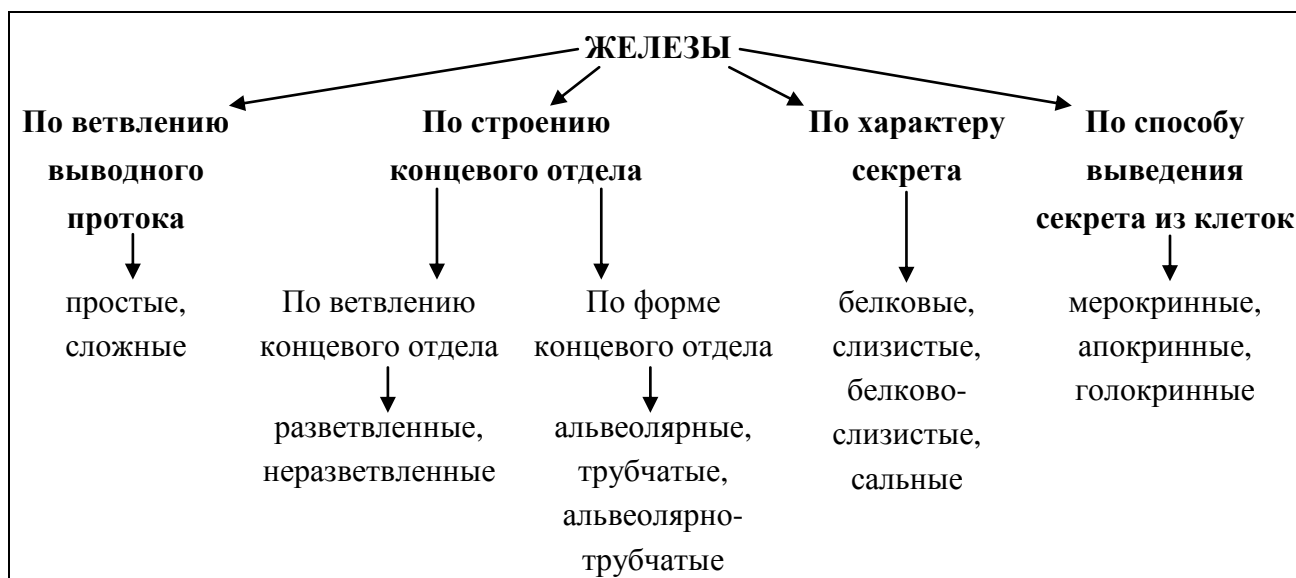


Рис. 3.9. Классификация экзокринных желёз

Клетки, которые вырабатывают белковый секрет, формируют белковые концевые отделы называются **сероцитами**. Это клетки конической формы с круглым ядром в центре, окрашиваются базофильно.

Клетки, которые вырабатывают слизистый секрет, формируют слизистые концевые отделы называются **мукоцитами**. Это клетки столбчатой формы с палочковидным ядром, расположенным в базальной части, цитоплазма окрашивается слабо базофильно.

В смешанных концевых отделах присутствуют и сероциты, и мукоциты.

Вокруг концевых отделов и некоторых выводных протоков располагаются **миоэпителиальные клетки** (разновидность гладких миоцитов эктодермального происхождения). Они обеспечивают выведение секрета.

По способу выведения секрета из клеток различают:

1. **Мерокринные** железы (рис. 3.10, а). Их клетки при выделении секрета не разрушаются (например, слюнные железы, печень).

2. **Апокринные** железы. При выделении секрета разрушается апикальная часть клетки. Микроапокринным способом выделяют секрет потовые железы подмышечных впадин, лба, промежности. Макроапокринным способом выделяет секрет молочная железа (рис. 3.10, б).

3. **Голокринные** железы (рис. 3.10, в). Их клетки, накопившие секрет, разрушаются полностью (например, сальные железы).

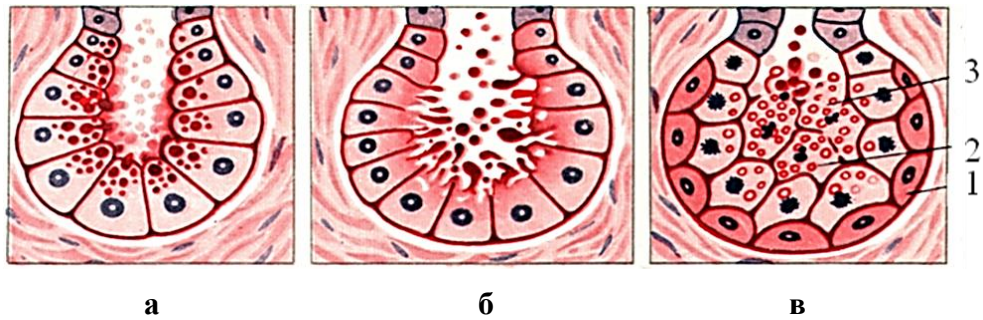


Рис. 3.10. Способы выделения секрета glandулоцитом [1]:

а — мерокринный; б — апокринный; в — голокринный:

1 — камбиальные клетки; 2 — перерождающиеся клетки; 3 — разрушающиеся клетки

Секреторный цикл. Железистые клетки (гландулоциты) образуют свой секрет в несколько стадий:

- I стадия — поглощение продуктов, необходимых для синтеза секрета;
- II стадия — синтез и накопление секрета внутри glandулоцита;
- III стадия — выделение секрета;
- IV стадия — восстановление структуры glandулоцита.

Рассмотрим секреторный цикл на примере синтеза белка сероцитами.

I стадия — поглощение из кровеносных капилляров аминокислот, необходимых для синтеза белка.

II стадия — синтез белка на рибосомах гранулярной эндоплазматической сети. Транспортная вакуоль из гранулярной эндоплазматической сети направляется в комплекс Гольджи, где происходит образование более сложных молекул (вторичной, третичной структуры белка; при необходимости соединение белков с углеводами или липидами), упаковка и накопление секреторных гранул.

III стадия — выделение секрета. Сероциты выделяют свой секрет без повреждения целостности клетки. Секреторная гранула, окруженная мембраной, из комплекса Гольджи транспортируется к апикальной части клетки. Мембрана секреторной гранулы сливается с мембраной клетки, и секрет выделяется наружу (мерокринный способ выведения секрета).

IV стадия отсутствует. Восстановление структуры сероцита не требуется, так как клетка при выделении секрета не повреждается. Восстановление структуры клетки требуется только при апокринном способе выведения секрета.

ГЛАВА 4

ТКАНИ ВНУТРЕННЕЙ СРЕДЫ ОРГАНИЗМА

Система тканей внутренней среды организма включает кровь, лимфу и соединительные ткани. У этих тканей есть общие черты: общее происхождение из мезенхимы, много типов клеток, большое количество межклеточного вещества, включающего в себя основное вещество и волокна (рис. 4.1).

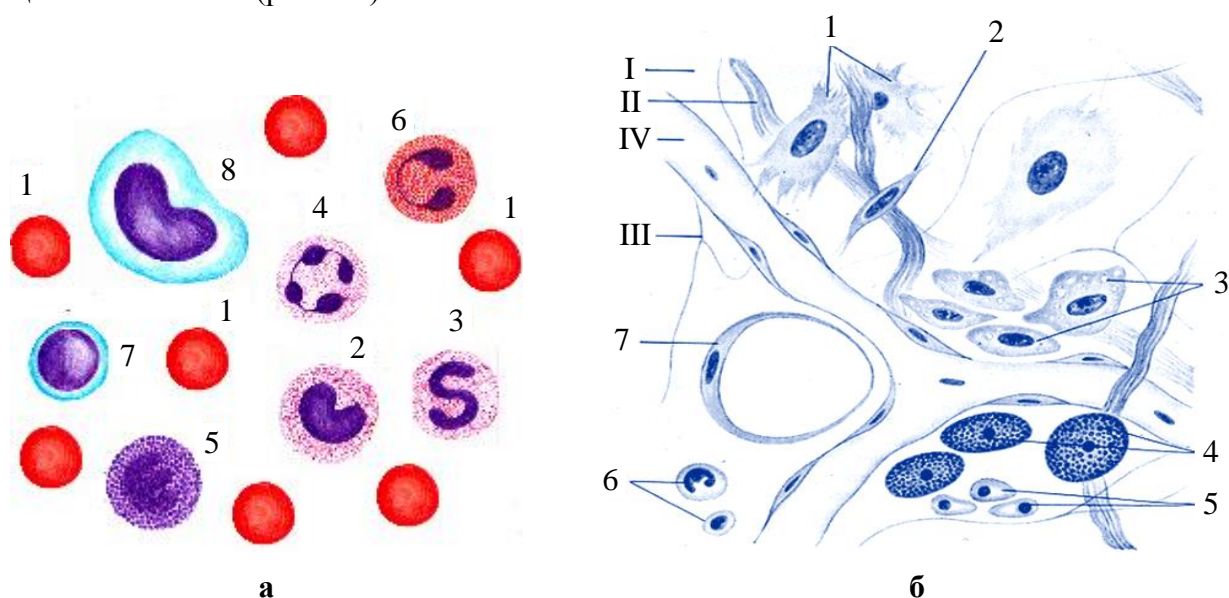


Рис. 4.1. Ткани внутренней среды:

а — клетки крови: 1 — эритроциты; 2 — юный нейтрофильный гранулоцит; 3 — палочкоядерный нейтрофильный гранулоцит; 4 — сегментоядерный нейтрофильный гранулоцит; 5 — базофильный гранулоцит; 6 — эозинофильный гранулоцит; 7 — лимфоцит; 8 — моноцит;

б — рыхлая соединительная ткань, для которой характерно клеточное разнообразие: 1 — фибробласты; 2 — фиброцит; 3 — макрофаги; 4 — тучные клетки; 5 — плазмоциты; 6 — лейкоциты; 7 — адипоцит; межклеточное вещество: I — основное вещество; II — коллагеновые волокна; III — эластические волокна; IV — кровеносный сосуд [8]

КРОВЬ

Кровь — это жидкая ткань (рис. 4.1, 4.2), которая состоит из **плазмы** (55–60 % объёма) и **форменных элементов** (40–45 %) — эритроцитов, лейкоцитов, кровяных пластинок. Отношение объёма форменных элементов к объёму плазмы крови называется **гематокритом**. Гематокрит составляет 41–45 % (0,4–0,45). В теле человека содержится 5–5,5 литров крови.

Функции крови. Главная функция крови — транспортная. В зависимости от вида транспортируемого продукта выделяют следующие функции:

- 1) дыхательную — доставка кислорода к тканям и удаление углекислого газа;
- 2) трофическую — транспорт питательных веществ;

3) экскреторную (выделительную) — доставка продуктов метаболизма к органам выделения;

4) защитную — транспорт клеток и веществ для защиты от чужеродных агентов и продуктов;

5) регуляторную — поддержание постоянства химических и физических характеристик (констант) внутренней среды организма, транспорт регулирующих веществ — гормонов и других биологически активных веществ, микроэлементов и пр.

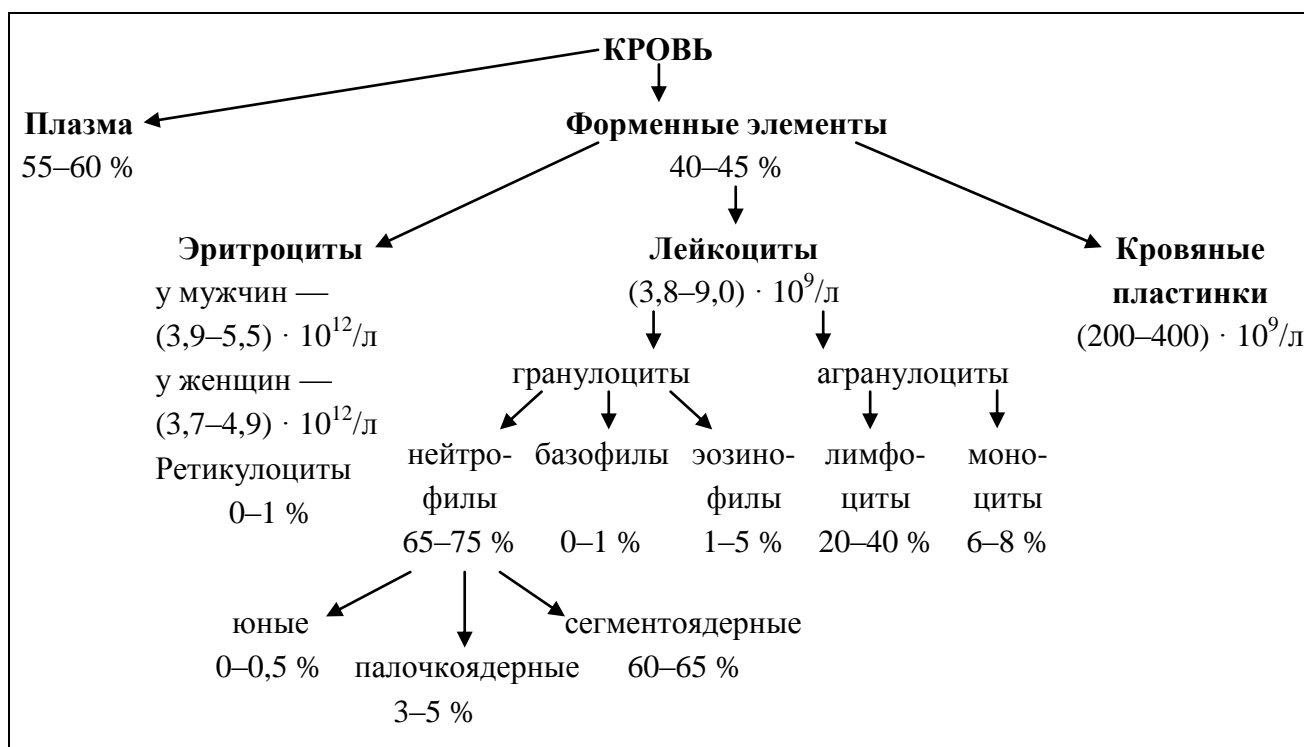


Рис. 4.2. Структурные компоненты крови

Плазма крови — это своеобразное межклеточное вещество. Содержит 90–93 % воды и 7–10 % сухого вещества. В сухом остатке 1,5–2 % составляют низкомолекулярные вещества (анионы, катионы, глюкоза, мочеви́на) и 6,6–8,5 % — белки.

Форменные элементы крови. Гемограмма. Абсолютное содержание форменных элементов в расчёте на 1 литр крови называется **гемограммой**. В гемограмму входят следующие показатели: среднее число эритроцитов — $(4,5-5) \cdot 10^{12}$, лейкоцитов — $(3,8-9,0) \cdot 10^9$, кровяных пластинок — $(200-400) \cdot 10^9$ в 1 литре крови. В гемограмму входят также такие показатели, как гематокрит (0,4–0,45), скорость оседания эритроцитов (СОЭ — 4–12 мм/ч); содержание гемоглобина (у мужчин — 130–160 г/л, у женщин — 120–140 г/л) и некоторые другие параметры.

Эритроциты (красные кровяные тельца) обеспечивают в организме **транспорт** O_2 , CO_2 , CO , переносят аминокислоты, полипептиды, антитела, токсины, лекарства.

Эритроциты — это безъядерные постклеточные структуры. Они имеют форму двояковогнутого диска (**дискоциты**). В крови могут находиться эритроциты другой формы: плоские (платоциты), куполообразные (стоматоциты), шаровидные (сфероциты), шиповидные (эхиноциты). Увеличение количества эритроцитов такой формы больше 25 % называется **пойкилоцитозом**.

Диаметр эритроцитов 7–8 мкм — это **нормоциты**. **Макроциты** — эритроциты больше 8 мкм. **Микроциты** — эритроциты меньше 6 мкм. Увеличение количества микро- или макроцитов больше 25 % называется **анизоцитозом**.

Толщина эритроцита в центре 1 мкм, на периферии — 2 мкм, поэтому на препарате периферия эритроцита более ярко окрашена. В цитоплазме эритроцитов содержатся включения гемоглобина, который состоит из белка и железосодержащего вещества — гема. Гем связывает кислород (в лёгких) и переносит в ткани.

Живут эритроциты около 120 дней. **Ретикулоциты** — молодые эритроциты (0–1 %). **Сфероциты, эхиноциты** — стареющие формы эритроцитов.

В организме мужчин эритроцитов насчитывается $(3,9–5,5) \cdot 10^{12}$ в 1 литре крови, в организме женщин — $(3,7–4,9) \cdot 10^{12}$ в 1 литре крови. Повышенное содержание эритроцитов в крови называется **эритроцитозом**, пониженное — **эритропенией**.

Лейкоциты (белые кровяные клетки) — подвижные клетки крови, содержащие ядра. В 1 литре крови их насчитывается $(3,8–9,0) \cdot 10^9$. Повышенное содержание в крови лейкоцитов называется **лейкоцитозом**, а пониженное — **лейкопенией**.

Лейкоциты подразделяют на **зернистые (гранулоциты)** и **незернистые (агранулоциты)**.

Гранулоциты имеют сегментированные ядра и специфические гранулы в цитоплазме. По окрашиванию специфических гранул их делят на **нейтрофильные** (рис. 4.3, а), **эозинофильные** (рис. 4.3, б) и **базофильные** (рис. 4.3, в).

Агранулоциты не имеют специфических гранул, их ядра не сегментированы. Среди агранулоцитов выделяют **моноциты и лимфоциты**.

При проведении клинического анализа крови определяют относительное содержание всех видов лейкоцитов. Процентное содержание разных видов лейкоцитов называется **лейкоцитарной формулой** (рис. 4.2). В норме для лейкоцитарной формулы характерны следующие соотношения клеток: **нейтрофилы** — 65–75 % (среди них: юные — 0–0,5 %, палочкоядерные (созревающие) — 3–5 %, сегментоядерные (зрелые) — 60–65 %), **эозинофилы** — 1–5 %, **базофилы** — 0–1 %, **лимфоциты** — 20–40 %, **моноциты** — 6–8 %. Если количество клеток снижается по сравнению с нормой, то говорят о моноцитопении, лимфопении и пр., если повышается — нейтрофилии, лимфоцитозе, моноцитозе и пр.

Гемограмма и лейкоцитарная формула имеют большое диагностическое значение. Например, сдвиг лейкоцитарной формулы влево (увеличение доли юных и палочкоядерных форм нейтрофильных гранулоцитов) свидетельствует о выходе в кровь молодых клеток —

реакция организма на потерю крови либо реакция на появление очага воспаления, где гибнут зрелые клетки. Сдвиг лейкоцитарной формулы вправо (увеличение количество сегментоядерных нейтрофилов, отсутствие молодых клеток) обнаруживается при угнетении кроветворения.

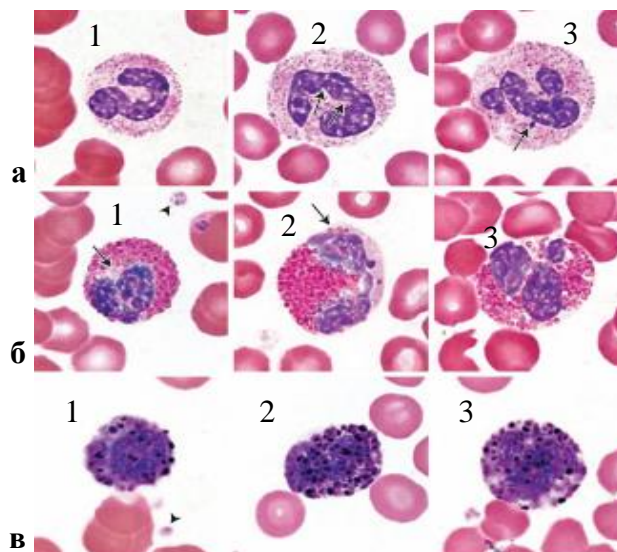


Рис. 4.3. Кровь человека [27]:

- а — нейтрофильные гранулоциты (в цитоплазме видны мелкие базофильные и оксифильные гранулы);
 - б — эозинофильные гранулоциты (в цитоплазме оксифильные гранулы средних размеров);
 - в — базофильные гранулоциты (ядро слабо сегментировано, плохо различимо из-за большого количества крупных базофильных гранул):
- 1 — юные; 2 — палочкоядерные; 3 — сегментоядерные

Лейкоциты выполняют в организме защитную функцию, и каждый вид лейкоцитов вносит свой вклад в выполнение этой функции. В отличие от эритроцитов и тромбоцитов, лейкоциты в кровяном русле, как правило, не работают, а только транспортируются к необходимому месту в организме, выходят из кровеносного сосуда и осуществляют свои функции в соединительной ткани.

Нейтрофилы — главные клетки для неспецифической защиты организма, первый барьер на пути чужеродного агента. Нейтрофилы содержат ядра, органеллы общего назначения и включения. Форма ядра зависит от степени дифференцировки клеток: юные нейтрофильные гранулоциты имеют ядро бобовидной формы, палочкоядерные (более зрелые) — в виде палочки или S-образной формы, а сегментоядерные (полностью зрелые) содержат ядро из 3–5 сегментов (рис. 4.3, а).

Среди включений выделяют специфические (нейтрофильные, мелкие розово-фиолетовые) и неспецифические (азурофильные) гранулы. Азурофильные (т. е. окрашивающиеся азуром) гранулы похожи на лизосомы, но содержат большой набор антимикробных веществ. Благодаря веществам, которые находятся в специфических гранулах, нейтрофилы способны

фагоцитировать и разрушать инородные частицы и некоторые микроорганизмы. Поэтому основная функция нейтрофилов — неспецифический фагоцитоз.

Специфические гранулы **базофилов** крупные, содержат гепарин, гистамин, серотонин и др. Базофил выделяет свои гранулы (дегрануляция базофилов) в ткани. Функции базофилов обусловлены действием веществ, находящихся в гранулах:

- 1) регуляция проницаемости стенок кровеносных сосудов;
- 2) поддержание гомеостаза: в ответ на действие некоторых веществ (в том числе аллергенов) происходит массивная дегрануляция;
- 3) базофилы отвечают за развитие аллергической и воспалительной реакций.

Специфические гранулы **эозинофилов** содержат ферменты и плотные кристаллические структуры, которые включают главный основной белок. Этот белок обладает мощным антигельминтным и антибактериальным эффектом.

Функции эозинофилов:

- 1) ферменты (например, гистаминаза) разрушают продукты, которые выделяются базофилами;
- 2) эозинофилы ограничивают аллергические и воспалительные реакции;
- 3) эозинофилы способны к фагоцитозу.

Моноциты и лимфоциты являются агранулоцитами, поэтому они не содержат специфических гранул. Как и все лейкоциты, **моноциты** мигрируют из крови в ткани и там преобразуются в **макрофаги**. Их главной функцией является фагоцитоз. Кроме того, моноциты способны синтезировать вещества, влияющие на активность лейкоцитов и течение воспалительных реакций.

Лимфоциты обеспечивают особую защитную реакцию — иммунный ответ, направленный на уничтожение определенных чужеродных веществ — антигенов (АГ). Есть два вида иммунного ответа: клеточный и гуморальный. **Клеточный иммунитет** направлен против клеток, на поверхности которых находится чужеродный АГ. При клеточном иммунном ответе лимфоцит уничтожает клетку-носителя антигена. **Гуморальный иммунитет** — это защита от АГ, растворенных во внутренней среде. При гуморальном иммунном ответе происходит секреция иммунных белков — иммуноглобулинов (Ig) или антител (АТ). АТ комплементарно связываются с АГ и нейтрализуют их.

Выделяют два вида лимфоцитов: Т-лимфоциты и В-лимфоциты.

Т-лимфоциты отвечают за клеточный иммунитет и регулируют оба вида иммунного ответа. Среди Т-лимфоцитов выделяют:

- Т-хелперы (Th, от англ. help — помогать) — клетки, которые участвуют в регуляции клеточного и гуморального иммунного ответа;
- цитотоксические Т-клетки (Tc) — клетки, которые уничтожают чужеродные, а также собственные мутировавшие или пораженные вирусом клетки;

– T-клетки памяти (T_m, от англ. memory — память) — долгоживущие клетки, которые формируются после первой встречи с АГ. При повторной встрече с этим же АГ T_m обеспечивают более быстрый и интенсивный иммунный ответ.

В-лимфоциты отвечают за гуморальный иммунный ответ. После окончательной дифференцировки В-лимфоцитов образуются:

– плазматические клетки, которые в большом количестве секретируют во внутреннюю среду организма АГ, специфично связывающиеся с АГ. В результате такого соединения АГ перестаёт быть активным, а комплексы АГ-АГ фагоцитируются;

– В-клетки памяти (V_m), которые подобны T_m. При повторной встрече с АГ они значительно быстрее продуцируют большее количество необходимых АГ, чем при первичной встрече.

Кровяные пластинки (тромбоциты) представляют собой мелкие безъядерные постклеточные структуры размером 2–4 мкм. Они являются фрагментами цитоплазмы гигантских клеток красного костного мозга — **мегакариоцитов**. Количество тромбоцитов в крови — $(200–400) \cdot 10^9$ в 1 литре. Увеличение количества тромбоцитов называется **тромбоцитозом**, уменьшение — **тромбоцитопенией**.

На поверхности тромбоцита хорошо выражен **гликокаликс**, который обеспечивает склеивание тромбоцитов. Цитоплазма тромбоцита состоит из периферической зоны — **гиаломера** и гранул, лежащих в центре, — **грануломера**.

Гиаломер характеризуется хорошо развитым цитоскелетом. Грануломер содержит разнообразные гранулы, в которых находятся факторы свертывания крови.

Основной функцией кровяных пластинок является остановка кровотечения при повреждении стенки сосуда. Кроме этого, тромбоциты участвуют в воспалительных реакциях и восстановлении стенки сосуда.

По изменениям описанных показателей (количество форменных элементов, лейкоцитарная формула и др.) можно судить о состоянии здоровья человека. Анализ крови помогает в постановке диагноза заболеваний.

ЛИМФА

Лимфа — жидкая соединительная ткань, состоящая из форменных элементов и плазмы — жидкой межклеточной субстанции. Лимфа образуется в лимфатических капиллярах из тканевой жидкости, затем оттекает в периферические лимфатические сосуды, проходит через лимфатические узлы, далее в крупные лимфатические сосуды и через грудной проток попадает в кровь.

Форменные элементы лимфы — это главным образом лимфоциты.

Лимфоплазма близка по составу к плазме крови, но отличается бóльшей концентрацией липидов. Из тканевой жидкости в лимфу попадают инородные частицы, бактерии, опухолевые клетки.

Функция лимфы транспортная. В зависимости от веществ, которые перемещаются лимфой, выделяют следующие функции лимфы:

- трофическую: транспорт липидов и других питательных веществ;
- защитную: транспорт иммуноглобулинов, иммунных комплексов, чужеродных частиц;
- регуляторную: транспорт биологически активных веществ, гормонов и пр.;
- дренаж тканевой жидкости и её перераспределение в организме.

КРОВЕТВОРЕНИЕ (ГЕМОПОЭЗ, ГЕМОЦИТОПОЭЗ)

Процесс образования форменных элементов крови называется **гемопоэзом** (рис. 4.4). Предшественниками всех форменных элементов крови являются **полипотентные гемопоэтические стволовые клетки (ГСК)** (I стадия гемопоэза). При делении стволовой клетки образуются **полустволовые клетки (ПСК)** (II стадия гемопоэза). Они бывают двух видов — предшественники миелопоэза и предшественники лимфопоэза. Поэтому гемопоэз включает в себя **миелопоэз** и **лимфоцитопоэз**.

Миелопоэз — это образование всех клеток крови, кроме лимфоцитов. Миелопоэз происходит в красном костном мозге и включает: эритроцитопоэз — образование эритроцитов, гранулоцитопоэз — образование гранулоцитов, моноцитопоэз — образование моноцитов, тромбоцитопоэз — образование тромбоцитов. Лимфоцитопоэз — это образование лимфоцитов.

В результате дальнейшего деления и развития полустволовой клетки образуются **унипотентные клетки-предшественницы (УПК)** (III стадия гемопоэза). Видов унипотентных клеток столько же, сколько видов зрелых клеток. Потом унипотентные клетки делятся и формируют **бластные** клетки (IV стадия гемопоэза) — активно делящиеся клетки. Из них формируются **созревающие** клетки (V стадия гемопоэза), которые постепенно дифференцируются в **зрелые** клетки (VI стадия гемопоэза).

Развитие форменных элементов крови из гемопоэтической стволовой клетки проходит в эмбриональном периоде или при тяжёлых заболеваниях. После рождения обновление клеток крови (физиологическая регенерация) осуществляется за счёт более зрелых предшественников — бластов: эритро-, лимфо-, моно-, мегакариобластов, миелоцитов.

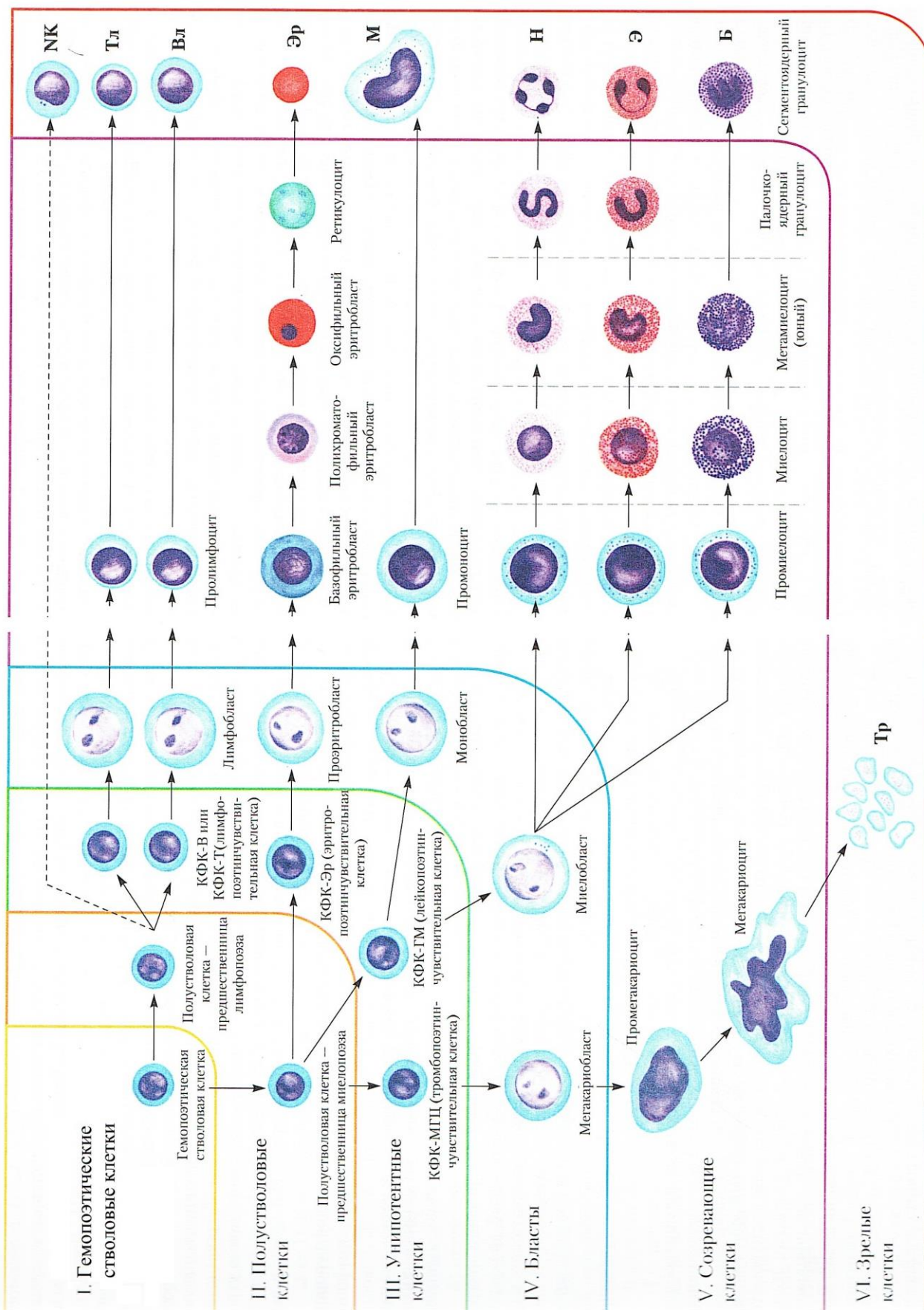


Рис. 4.4. Схема кроветворения

МИЕЛОПОЭЗ

При **эритроцитопозе** из унипотентных клеток-предшественниц образуются **эритробласты: базофильные, полихроматофильные, оксифильные**. Название клеток зависит от окраски цитоплазмы, которая меняется из-за накопления в ней гемоглобина. Базофильные эритробласты содержат много полисом. Цитоплазма полихроматофильных эритробластов окрашивается как основным, так и кислым красителем (базофильно окрашиваются полисомы, оксифильно окрашивается гемоглобин). В цитоплазме оксифильных эритробластов, которая окрашивается оксифильно, много гемоглобина. В клетках постепенно уменьшается объём ядра и количество органелл до полной их утраты. Из оксифильных эритробластов образуются ретикулоциты. **Ретикулоциты** — постклеточные структуры, они не имеют ядра, содержат остатки органелл и большое количество гемоглобина, встречаются в крови (до 1 % от всех эритроцитов). Из ретикулоцитов образуются **зрелые эритроциты**.

При **гранулоцитопозе** за унипотентными предшественниками следуют стадии: **миелобласта, промиелоцита, миелоцита, метамиелоцита (юных клеток), палочкоядерных, сегментоядерных гранулоцитов**. В клетках постепенно накапливаются неспецифические, а потом и специфические гранулы, сегментируется ядро, проявляются функциональные свойства клеток.

При **тромбоцитопозе** за унипотентными предшественниками следуют стадии: **мегакариобласта, промегакариоцита, мегакариоцита**. Мегакариоциты — гигантские многоядерные клетки. Фрагменты их цитоплазмы представляют собой **кровяные пластинки**.

При **моноцитопозе** за унипотентными предшественниками следуют стадии: **монобласта, промоноцита, моноцита**. В процессе созревания клеток в них увеличивается количество лизосом, возрастает способность моноцитов к передвижению и фагоцитозу.

ЛИМФОЦИТОПОЭЗ

Образование лимфоцитов, в отличие от других клеток крови, является более сложным процессом. Он состоит из 2 этапов. Первый этап проходит в **первичных органах лимфоидной (иммунной) системы (красный костный мозг, тимус)**, второй — в её **вторичных органах** — селезёнке, лимфатических узлах, миндалинах и т. п.

В **красном костном мозге** образуются зрелые **В-лимфоциты** и **унипотентные клетки-предшественники Т-лимфоцитов**. Затем предшественники Т-лимфоцитов мигрируют в **тимус**. В первичных органах лимфоциты проходят те же шесть стадий развития, что и остальные клетки крови: ГСК, ПСК, УПК, бласты, созревающие лимфоциты, зрелые лимфоциты.

Смысл первого этапа лимфопоэза заключается в том, что на поверхности Т- или В-лимфоцита формируются **рецепторы**, с помощью которых лимфоциты в дальнейшем

смогут узнавать чужеродные вещества — АГ, поэтому образование лимфоцитов в красном костном мозге и тимусе проходит в отсутствие АГ и называется **антигенНЕзависимой дифференцировкой**.

Из красного костного мозга и тимуса В- и Т-лимфоциты поступают в кровь, циркулируют по организму и накапливаются во вторичных органах иммунной системы — в селезёнке, лимфатических узлах, миндалинах, где образуют крупные скопления. Дальнейшая судьба лимфоцитов зависит от того, встретятся они со «своим» АГ или нет. Поэтому второй этап лимфопоэза называется **антигензависимой дифференцировкой**. Только те лимфоциты, которые имеют рецептор к обнаруженному АГ, вступают в этот этап дифференцировки. После взаимодействия с АГ лимфоциты преобразуются в бласты (реакция бласттрансформации), пролиферируют (делятся), обеспечивая большое количество работающих клеток, окончательно дифференцируются в Тс, Тм, или плазматические клетки, Вм.

Клетки, завершившие 2-й этап дифференцировки, способны не только узнавать «свой» АГ с помощью рецептора, но и **уничтожать** его. Так, Тс при встрече с клеткой, несущей АГ, уничтожают ее (**клеточный иммунный ответ**). Плазматические клетки вырабатывают АТ. АТ нейтрализуют антиген (**гуморальный иммунный ответ**). В клеточном и гуморальном иммунном ответе обязательно участвуют также макрофаги и Т-хелперы.

СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Соединительные ткани, кровь, лимфа и тканевая жидкость образуют внутреннюю среду организма. Все **соединительные ткани состоят из клеток и межклеточного вещества** (см. рис. 4.1). Они участвуют в формировании стромы органов, сопровождают сосуды и нервы, входят в состав кожи и скелета.

Функции соединительных тканей:

- трофическая — сопровождая кровеносные сосуды, участвуют в обмене веществ и поддержании метаболического гомеостаза;
- регуляторная — регулируют взаимодействие между тканями в составе органов;
- защитная — фагоцитоз, синтез иммуноглобулинов;
- опорная (механическая) — образование стромы внутренних органов;
- пластическая — участие в регенерации и заживлении ран;
- депонирующая — накопление необходимых организму веществ.

Общая морфофункциональная характеристика соединительных тканей:

- не граничат с внешней средой;
- составляют более 50 % массы тела человека;
- состоят из **разнообразных клеток и большого количества межклеточного вещества** (рис. 4.5). Клетки соединительной ткани не имеют полярности, по сравнению

с клетками эпителиальной ткани. Межклеточное вещество соединительной ткани представлено **волокнами** (коллагеновыми, эластическими, ретикулярными) и **основным веществом**;

- развиваются из мезенхимы (рис. 4.6);
- обладают высокой регенерационной способностью;
- основное свойство — обеспечение постоянства внутренней среды организма (гомеостаза).

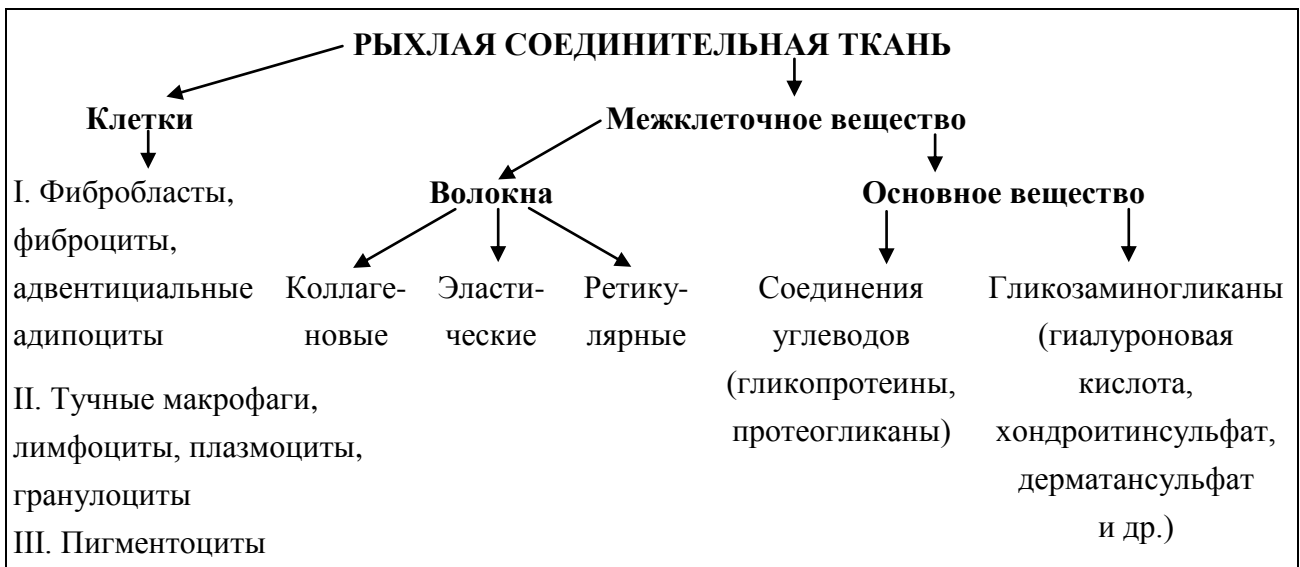


Рис. 4.5. Строение рыхлой соединительной ткани

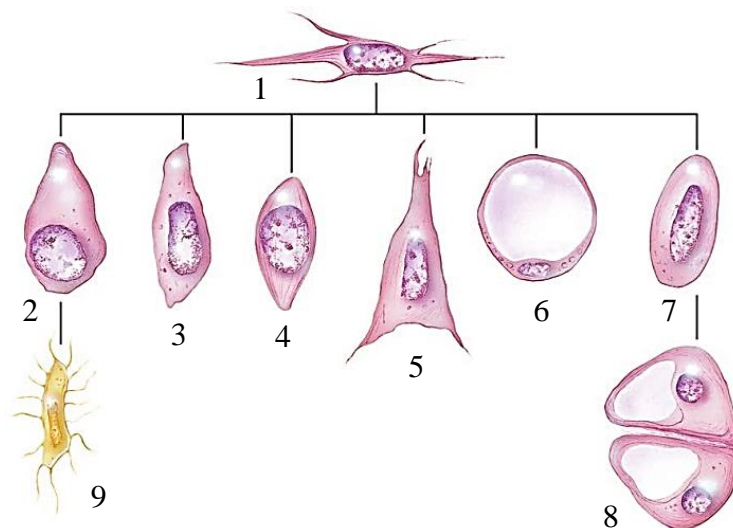


Рис. 4.6. Производные мезенхимальной клетки [27]:

- 1 — малодифференцированная клетка; 2 — остеобласт; 3 — эндотелиоцит; 4 — мезотелиоцит;
5 — фибробласт; 6 — адипоцит; 7 — хондробласт; 8 — хондроцит; 9 — остеоцит

Классификация соединительных тканей. В зависимости от расположения, соотношения между клетками и межклеточным веществом, его физико-химическими свойствами соединительные ткани подразделяют на **собственно соединительные** и **скелетные соединительные** ткани (рис. 4.7). В свою очередь собственно соединительные ткани подразделяют на волокнистые ткани и ткани со специальными свойствами (рис. 4.7).

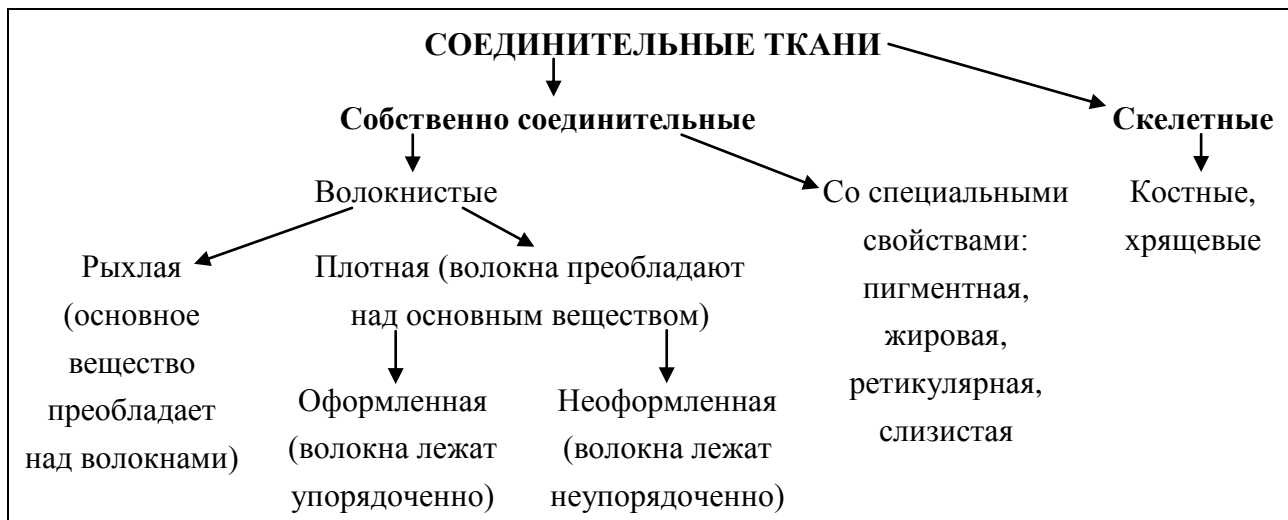


Рис. 4.7. Классификация соединительных тканей

СОБСТВЕННО СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Рыхлая соединительная ткань содержит много разнообразных клеток (см. рис. 4.5). На основании источника происхождения все клетки делят на три группы: I — клетки-потомки стволовой мезенхимальной клетки, II — клетки-потомки стволовой клетки крови, III — клетки нейрального происхождения.

К первой группе относят **фибробласты**. Это самая многочисленная популяция клеток рыхлой соединительной ткани. Они синтезируют компоненты межклеточного вещества: белки (коллаген, эластин), из которых образуются волокна, и элементы основного вещества. Фибробласты — крупные клетки с отростками, в препарате имеют нечёткие контуры. У клеток большое светлое ядро, в котором видны 1–2 ядрышка, что свидетельствует об активных синтетических процессах. В цитоплазме фибробласта хорошо развиты гРЭПС, комплекс Гольджи, митохондрии.

Дифферон фибробластов представлен: камбиальными клетками (адвентициальными), малоспециализированными (юными фибробластами), дифференцированными фибробластами (зрелые клетки, активно функционирующие), фиброцитами (стареющая форма клеток). **Фиброциты** поддерживают постоянство ткани.

Специализированными фибробластами являются **миофибробласты** и **фиброкласты**. Миофибробласты формируются при заживлении ран, в матке при развитии беременности.

Фиброкласты обеспечивают перестройку межклеточного вещества, за счёт содержания большого количества гидролитических ферментов и высокой способности к фагоцитозу.

В соединительных тканях могут быть и другие клетки из этой группы: **перициты** входят в состав стенки капилляров, окружают венулы; **адипоциты** (жировые клетки) располагаются вокруг сосудов, часто группами. В адипоцитах жир накапливается в виде одной большой капли. Клетки участвуют в трофике, энергообразовании.

Ко второй группе относят **лейкоциты**, которые выходят из крови и выполняют в тканях свои функции. Это гистиоциты, тучные клетки, плазматические клетки, нейтрофилы, эозинофилы, лимфоциты.

Гистиоциты — макрофаги соединительной ткани, потомки моноцитов. Вторая по численности популяция клеток рыхлой соединительной ткани. Они имеют разнообразную форму, по сравнению с фибробластами — чёткие контуры, более тёмное ядро, в цитоплазме содержат много лизосом. Гистиоциты выполняют защитную функцию, главным образом, фагоцитоз.

Тучные клетки (тканевые базофилы) располагаются в основном вдоль стенки кровеносных сосудов. В цитоплазме клеток много крупных базофильных гранул. В гранулах находятся биологически активные вещества: гистамин, гепарин и др. Гистамин регулирует проницаемость стенки кровеносных сосудов, гепарин препятствует свертываемости крови.

Плазматические клетки являются потомками В-лимфоцитов и имеют хорошо развитую грЭПС, на которой синтезируют антитела. Антитела обеспечивают гуморальные иммунные реакции. В ядре плазмочита гетерохроматин располагается радиально, что сравнивают со спицами в колесе. Рядом с ядром виден «светлый дворик» — место локализации комплекса Гольджи.

Клетки нейрального происхождения — **пигментоциты**, содержат пигмент меланин. **Межклеточное вещество** включает в себя волокна и основное вещество (см. рис. 4.5). **Волокна** в зависимости от химического состава, структуры и физических свойств подразделяются на коллагеновые, эластические и ретикулярные (разновидность коллагеновых).

Коллагеновые волокна обеспечивают механическую прочность ткани, взаимодействие между клетками и межклеточным веществом, влияют на пролиферацию, дифференцировку, миграцию и функциональную активность различных клеток.

В основе коллагеновых волокон — коллаген, белок фибриллярной природы, который синтезируют фибробласты. Различают 19 типов коллагена. Они отличаются чередованием аминокислот в составе полипептидной цепочки, органной и тканевой принадлежностью. Так, коллаген I типа характерен для костей и сухожилий; II типа — для хрящевой ткани; III типа — для кровеносных сосудов, сердца, лёгких; IV тип коллагена входит в состав базальных мембран; V тип характерен для мышечных тканей и связок.

Выделяют четыре уровня образования коллагеновых волокон:

I. Молекулярный — происходит внутри фибробласта, где на рибосомах грЭПС из аминокислот идет синтез полипептидных цепочек. Полипептидные цепочки в комплексе Гольджи собираются в триплеты с образованием молекул проколлагена.

II. Надмолекулярный — происходит в межклеточном веществе, где от молекулы проколлагена отщепляются её неспирализованные концевые участки и образуется тропоколлаген. Молекулы тропоколлагена собираются сначала в протофибриллы, а затем в микрофибриллы.

III. Фибриллярный — из микрофибрилл при помощи гликозаминогликанов образуются фибриллы.

IV. Волоконный — происходит объединение фибрилл в пучки, количество фибрилл может достигать нескольких десятков в зависимости от необходимой толщины волокна.

Эластические волокна обеспечивают эластичность и растяжимость ткани, по прочности уступают коллагеновым волокнам. В их основе глобулярный белок эластин, который также синтезируют фибробласты. Зрелое эластическое волокно на 90 % состоит из белка эластина, снаружи окружённого микрофибриллами (10 %).

Ретикулярные волокна являются незрелыми коллагеновыми волокнами. Они содержат коллаген III типа и много углеводов. Ретикулярные волокна преобладают в ретикулярной соединительной ткани, формируют трёхмерную сеть в составе стромы органов кроветворения.

Основное вещество представляет собой бесструктурную субстанцию, похожую на гель, в образовании которой активное участие принимают фибробласты. Оно состоит из соединений углеводов и белков (протеогликанов, гликопротеинов) и гликозаминогликанов (гиалуроновой кислоты, хондроитинсульфата, дерматансульфата и др.). В составе основного вещества находятся продукты жизнедеятельности соединительнотканых клеток, продукты метаболизма паренхиматозных клеток и вещества, принесённые кровью. Основное вещество обеспечивает обменные и барьерные свойства соединительной ткани.

Плотные соединительные ткани состоят из клеток, в основном фиброцитов, и межклеточного вещества, в котором преобладают волокна. В зависимости от расположения волокон выделяют **плотную неоформленную** и **плотную оформленную** соединительные ткани.

В плотной неоформленной соединительной ткани (например, сетчатый слой дермы) волокна лежат неупорядоченно, образуют трёхмерную сеть. В ней преобладают коллагеновые волокна, есть небольшое количество эластических волокон.

Для плотной оформленной соединительной ткани (например, сухожилия, связок) характерно упорядоченное расположение волокон, в основном коллагеновых.

В **сухожилии** (рис. 4.8) коллагеновые волокна образуют пучки первого порядка, между которыми располагаются фиброциты. Пучки первого порядка окружены тонкой прослойкой

рыхлой соединительной ткани (эндотендиний) и образуют пучки второго порядка. Пучки второго порядка окружает более мощная прослойка соединительной ткани (перитендиний), образуя пучки третьего порядка. В эндотендинии и перитендинии проходят кровеносные сосуды, нервы и нервные окончания, которые реагируют на натяжение волокон в сухожилии.

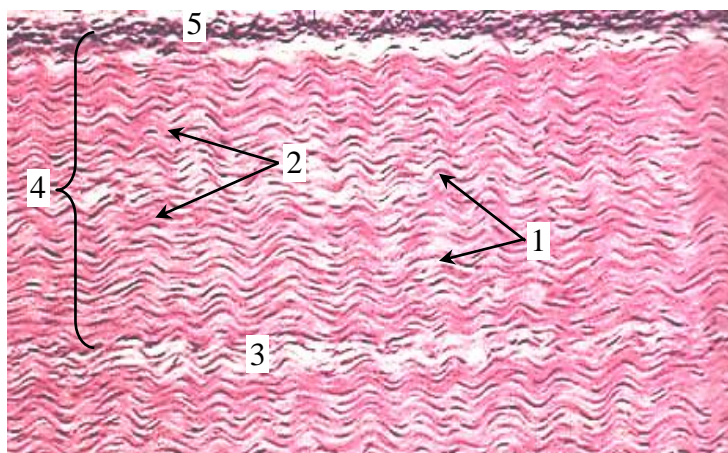


Рис. 4.8. Плотная оформленная соединительная ткань. Сухожилие [1]:

1 — пучки первого порядка (коллагеновые волокна); 2 — ядра фиброцитов; 3 — эндотендиний;
4 — пучок второго порядка; 5 — перитендиний

ТКАНИ СО СПЕЦИАЛЬНЫМИ СВОЙСТВАМИ

К **тканям со специальными свойствами** относят пигментную, жировую, ретикулярную и слизистую.

Пигментная ткань есть в сосудистой оболочке глаза, радужке, пигментных пятнах. По строению похожа на рыхлую соединительную ткань, но в ней основными клетками являются **меланоциты**. Они синтезируют меланин, который защищает клетки и ткани от действия ультрафиолетовых лучей.

Жировая ткань выполняет энергетическую, эндокринную функции, обеспечивает терморегуляцию, в ней депонируются жирорастворимые витамины А, D, Е, К. Выделяют два типа жировой ткани: **белую** (гиподерма, сальник) и **бурю** (много у новорождённых, выделяет большое количество тепла). В **адипоцитах** белой жировой ткани в центре одна большая капля секрета, ядро смещено на периферию. В адипоцитах бурой жировой ткани в центре располагается ядро, а в цитоплазме много мелких липидных капель.

Ретикулярная ткань образует строму органов кроветворения. Состоит из клеток и межклеточного вещества, которые создают благоприятные условия для образования клеток крови.

Слизистая ткань встречается у плодов в пупочном канатике. В ней нет сосудов, нервов. Состоит из клеток, похожих на фибробласты, и межклеточного вещества. В межклеточном веществе много гиалуроновой кислоты. Кислота придает ткани упругость. Слизистая ткань выполняет защитную функцию, препятствует повреждению сосудов пупочного канатика.

СКЕЛЕТНЫЕ ТКАНИ

К группе скелетных тканей относятся хрящевые и костные ткани. Скелетные ткани выполняют в организме опорную и защитную функции, а также депонируют кальций. Скелетные ткани развиваются из мезенхимы склеротомов сомитов.

ХРЯЩЕВЫЕ ТКАНИ

Хрящевые ткани не имеют кровеносных сосудов, питаются диффузно, за счёт надхрящницы, обладают низкой метаболической активностью.

Хрящевые ткани состоят из клеток (хондробластов, хондроцитов) и большого количества межклеточного вещества (рис. 4.9). В межклеточном веществе лежат волокна, много воды (70–80 %), 10–15 % органических веществ (в основном коллаген, хондроитинсульфат) и 4–7 % солей.

Снаружи хрящ покрыт **надхрящницей**. В надхрящнице выделяют два слоя (рис. 4.9): наружный (**фиброзный**) состоит из плотной соединительной ткани; внутренний (**хондрогенный**) — из рыхлой, содержит сосуды и малодифференцированные клетки (прехондробласты, хондробласты). Прехондробласты и хондробласты обеспечивают физиологическую регенерацию ткани, но она идёт очень медленно по сравнению с рыхлой соединительной тканью.

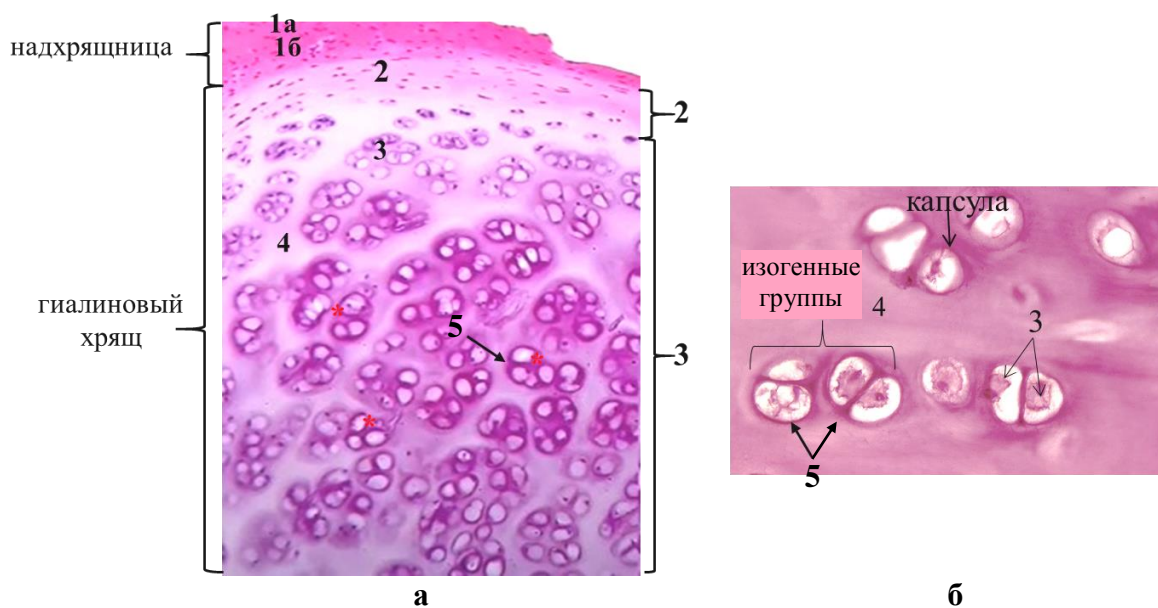


Рис. 4.9. Гиалиновая хрящевая ткань [27].

Окраска гематоксилин-эозином:

а — увеличение $\times 400$; б — увеличение $\times 900$:

1 — надхрящница: 1а — фиброзный; 1б — хондрогенный слой; 2 — хондробласты; 3 — хондроциты; 4 — интертерриториальный матрикс; 5 — территориальный матрикс

Хондробласты — молодые клетки веретеновидной формы, располагаются параллельно поверхности надхрящницы, имеют хорошо развитые грЭПС и агрЭПС, комплекс Гольджи.

Хондробласты начинают синтезировать компоненты межклеточного вещества (фибриллярные белки и элементы основного вещества), постепенно в него погружаются, отодвигаются от надхрящницы и преобразуются в хондроциты.

Хондроциты — основной вид клеток хрящевой ткани разнообразной формы (овальной, округлой). Клетки располагаются в межклеточном веществе в полостях (лакунах) поодиночке или группами. Группа клеток, лежащая в одной полости, называется **изогенной группой**. Она образуется путем деления одного хондроцита. Хондроциты синтезируют компоненты межклеточного вещества: коллаген, эластин, гиалуриновую кислоту, хондроитинсульфат, дерматансульфат и др. Последние входят в состав протеогликановых комплексов, которые придают хрящу упругость, а коллагеновые волокна — прочность. По мере удаления от надхрящницы синтетическая активность хондроцитов снижается.

Различают три вида хрящевых тканей: гиалиновую, эластическую и волокнистую.

Гиалиновая хрящевая ткань встречается в воздухоносных путях, в местах соединения рёбер с грудиной, покрывает суставные поверхности. На поверхности суставного хряща отсутствует надхрящница. Хондроциты окружены капсулой, формируют изогенные группы (рис. 4.9). Межклеточное вещество состоит из основного вещества и коллагеновых волокон, в основе которых коллаген II типа. На гистологических препаратах **волокна** в межклеточном веществе **не видны**. Изогенные группы окружены базофильно окрашенным территориальным матриксом, между изогенными группами располагается оксифильно окрашенный интертерриториальный матрикс.

Эластическая хрящевая ткань встречается в ушной раковине, гортани (рожковидный и клиновидный хрящи), надгортаннике. Хондроциты окружены капсулой, располагаются одиночно или попарно, перпендикулярно к поверхности надхрящницы. В межклеточном веществе кроме коллагеновых волокон много эластических. Эластические волокна желтого цвета формируют сеть, окрашиваются орсеином (рис. 4.10, а). В норме эластический хрящ не способен к минерализации.

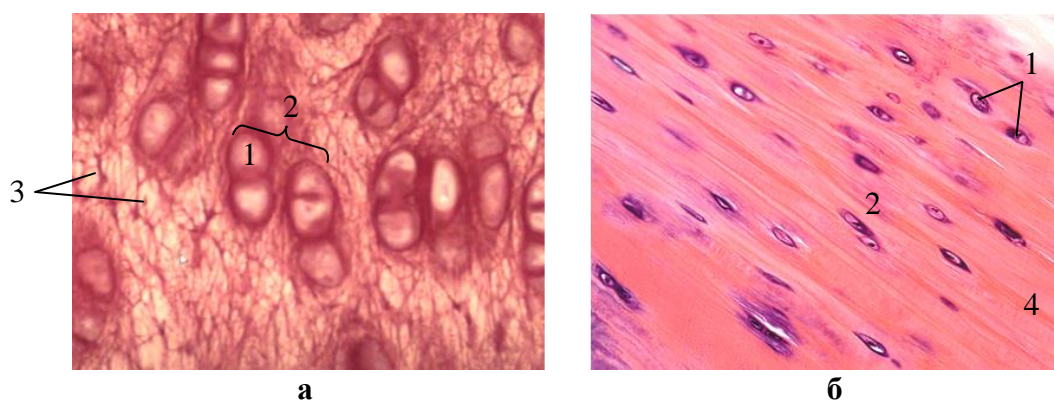


Рис. 4.10. Хрящевая ткань [27]:

а — эластическая (окраска орсеином); б — волокнистая (окраска гематоксилин-эозином):

1 — хондроциты; 2 — изогенные группы; 3 — эластические волокна; 4 — коллагеновые волокна

Волокнистая хрящевая ткань находится в межпозвоночных дисках, полуподвижных сочленениях, местах перехода волокнистой ткани (сухожилия, связки) в гиалиновый хрящ. Хондроциты располагаются между параллельными пучками коллагеновых волокон одиночно или образуют небольшие изогенные группы (рис. 4.10, б). В составе коллагеновых волокон преобладает коллаген I типа (90 %) и присутствует только 10 % коллагена II типа.

Рост хряща осуществляется двумя способами: **аппозиционным** со стороны надхрящницы и **интерстициальным** за счёт формирования новых изогенных групп из молодых клеток, размножающихся внутри хряща.

КОСТНЫЕ ТКАНИ

Костные ткани являются основным структурным элементом костей скелета. Они обеспечивают опору и механическую защиту органов, состоят из клеток и межклеточного вещества.

Различают три типа клеток костной ткани: остеобласты, остеоциты, остеокласты. **Остеобласты** — молодые клетки, способны к делению. Они бывают двух видов: неактивные (95 %), содержат слабо развитый синтетический аппарат, и активные (5 %). Активные остеобласты имеют кубическую или столбчатую форму, ядро округлой или овальной формы, с одним или несколькими ядрышками. В их цитоплазме хорошо развита гранулярная эндоплазматическая сеть, митохондрии и комплекс Гольджи. Остеобласты синтезируют компоненты межклеточного вещества. У взрослого человека остеобласты локализируются в надкостнице, эндосте, каналах остеонов, на поверхности трабекул (рис. 4.11).

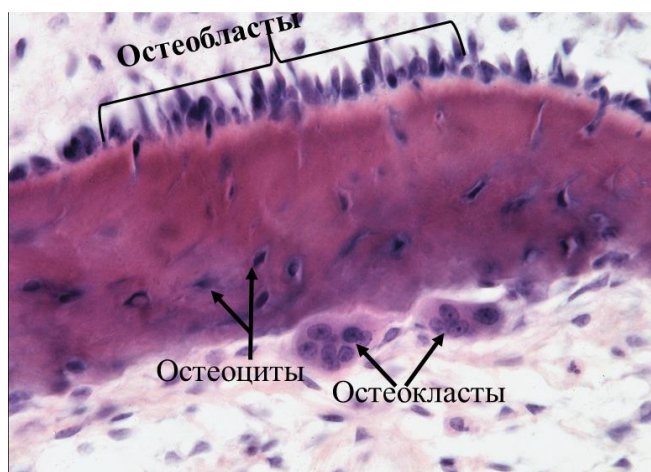


Рис. 4.11. Костная трабекула

Микрофото, окраска гематоксилин-эозином. Увеличение $\times 900$

Остеоциты — самая многочисленная популяция клеток костной ткани (до 90 % в зрелом скелете). Остеоциты окружены минерализованным межклеточным веществом. Они вытянутой формы с крупным ядром, имеют отростки, которые располагаются в костных канальцах (рис. 4.12). Тела клеток лежат в костной полости (лакунах). Остеоциты не способны

к делению, в отличие от хондроцитов, поэтому располагаются в полостях поодиночке. Вокруг клеток и их отростков находится тканевая жидкость, через которую осуществляется

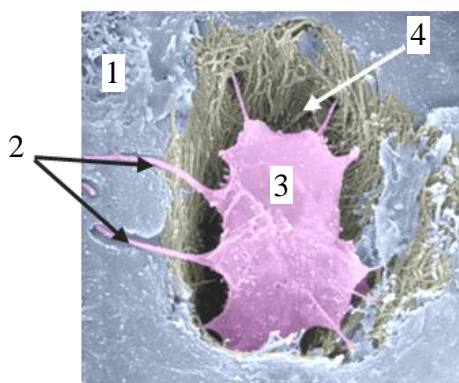


Рис. 4.12. Остеоцит. Сканирующая электронограмма [27]:

- 1 — межклеточное вещество;
- 2 — отростки остеоцитов в костных канальцах; 3 — тело остеоицита в костной полости (4)

обмен веществ между остеоицитами и кровью. Остеоициты участвуют в физиологической перестройке костной ткани, поддерживают постоянство её минерального компонента.

Остеокласты — крупные многоядерные клетки, образуются из моноцитов крови, с оксифильной или слабобазофильной цитоплазмой. В цитоплазме содержится большое количество лизосом. Клетки способны разрушать костную ткань. Остеокласты, так же как и остеобласты, располагаются на поверхности костных трабекул (см. рис. 4.11). Сторона остеокласта, которая направлена к разрушаемой поверхности, имеет много цитоплазматических выростов (гофрированная каёмка), где секретируются и концентрируются гидролитические ферменты.

Межклеточное вещество костной ткани состоит из коллагеновых волокон (коллаген I типа) и минерализованного основного вещества. В основном веществе содержится до 70 % минеральных веществ, в основном фосфата кальция.

В зависимости от расположения коллагеновых волокон различают **два вида костной ткани: грубоволокнистую (ретикулофиброзную) и пластинчатую.**

В **грубоволокнистой костной ткани** коллагеновые волокна и клетки лежат неупорядоченно. Она встречается главным образом у зародышей. У взрослого человека грубоволокнистая костная ткань находится в швах черепа, в местах прикрепления сухожилия к костям. В пластинчатой костной ткани волокна лежат упорядоченно.

Пластинчатая костная ткань — основной вид костной ткани плоских и трубчатых костей во взрослом организме (рис. 4.13). В её основе упорядоченно расположены **костные пластинки**. В каждой пластинке коллагеновые волокна ориентированы параллельно. В соседних пластинках волокна ориентированы в другом направлении. Это придаёт пластинчатой костной ткани дополнительную прочность. Между пластинками лежат остеоициты. Пластинки организованы в **губчатое** (располагается внутри кости) и **компактное** (располагается снаружи под надкостницей) **вещество**. Пластинки образуют структурные единицы в компактном веществе — **остеоны**, в губчатом веществе — **трабекулы**.

Дентин — разновидность костной ткани, является основной тканью зуба. Межклеточное вещество содержит коллагеновые волокна и основное вещество, пронизанное дентинными канальцами. В канальцах располагаются отростки клеток (дентинобластов), а их тела лежат в наружном слое пульпы зуба.



Рис. 4.13. Диафиз трубчатой кости, компактная часть [7]:

1 — остеоны; 2 — канал остеона; 3 — пластинки остеона; 4 — костные полости; 5 — спайная линия; 6 — промежуточная пластинка

Цемент — ещё одна разновидность костной ткани. Цемент покрывает корень зуба, в отличие от пластинчатой костной ткани не содержит кровеносных сосудов. Внутри цемента в минерализованном межклеточном веществе располагаются клетки цемтоциты, снаружи — цемтобласты.

Трубчатая кость как орган

Кость как орган образована не только костной тканью, но и хрящевой, плотной и рыхлой соединительными, ретикулярной, жировой тканями.

В трубчатой кости выделяют 2 эпифиза и диафиз. Строение трубчатой кости будет рассмотрено на примере диафиза.

Снаружи диафиз трубчатой кости покрыт **надкостницей** (периост) (рис. 4.14). В надкостнице различают два слоя: наружный (1а) и внутренний (1б). Наружный слой образован плотной соединительной тканью, внутренний рыхлой соединительной тканью. Он содержит малодифференцированные клетки и кровеносные сосуды, которые из надкостницы проникают вглубь кости через прободающие (Фолькмановы) каналы (2).

Под надкостницей в **диафизе кости** различают:

1) **наружный слой опоясывающих пластинок** (3);

2) **средний слой** — содержит остеоны (4) и промежуточные пластинки (остатки бывших остеонов) (5). Остеоны образованы несколькими костными пластинками, концентрически окружающими кровеносный сосуд (6). Границей остеонов является спайная линия;

3) **внутренний слой опоясывающих пластинок** (7). Этот слой отграничен от костномозговой полости внутренней надкостницей — эндостом (8).

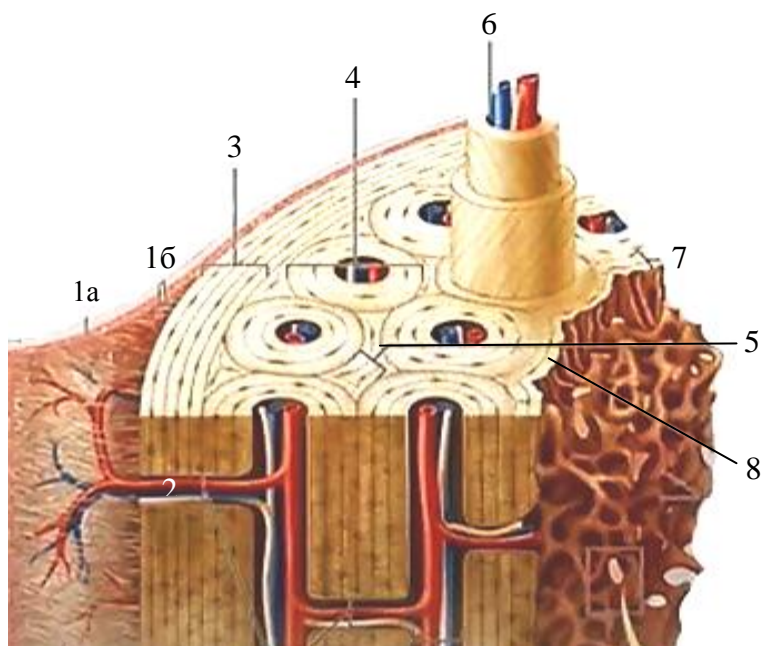


Рис. 4.14. Диафиз трубчатой кости [25]:

1 — надкостница: 1а — наружный слой; 1б — внутренний слой; 2 — прободающие (фолькмановы каналы); 3 — наружный слой опоясывающих пластинок; 4 — остеоны; 5 — промежуточная пластинка; 6 — канал остеона с кровеносными сосудами; 7 — внутренний слой опоясывающих пластинок; 8 — эндост

Остеогенез

Различают два способа развития кости: прямой и непрямой остеогенез.

Прямой остеогенез — развитие кости из мезенхимы (рис. 4.15). Таким способом развиваются плоские кости. В этом процессе выделяют несколько этапов:

1. **Образование остеогенного островка.** На месте будущей кости размножаются мезенхимальные клетки и образуются кровеносные сосуды.

2. **Остеоидная стадия.** Из мезенхимальных клеток дифференцируются остеобласты. Они активно синтезируют органическую основу кости (коллаген, фосфопротеины, протеогликаны). Часть остеобластов остаётся в межклеточном веществе и преобразуется в остециты, часть остаётся по периферии островка и продолжает активный синтез. Неминерализованная органическая основа формирует остеоид.

3. **Минерализация межклеточного вещества.** Остеобласты вырабатывают специальные вещества, которые способствуют отложению солей кальция на коллагеновых волокнах и в основном веществе. Постепенно образуются костные балки. Формируется грубоволокнистая костная ткань.

4. **Замена грубоволокнистой костной ткани на пластинчатую.** По мере роста кости остеокласты разрушают костные балки, на месте которых остеобласты начинают строить зрелую пластинчатую костную ткань.

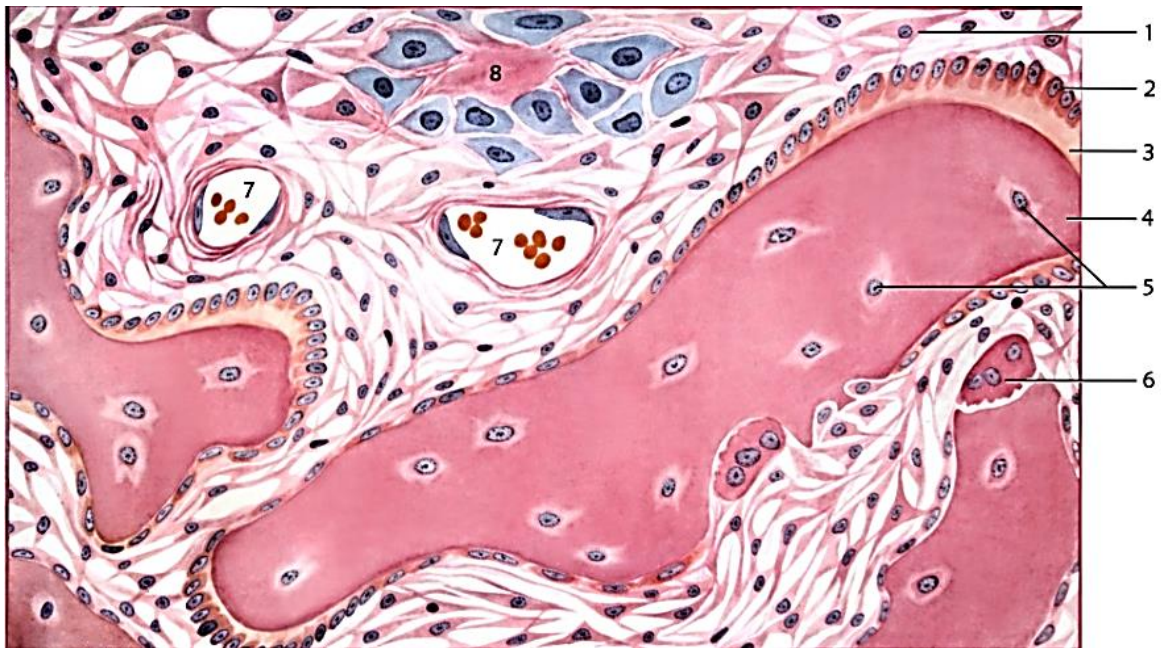


Рис. 4.15. Гистогенез грубоволокнистой ткани [11]:

1 — мезенхима; 2 — остеобласты; 3 — остеоид; 4 — обызвествленное основное вещество кости; 5 — остеоциты; 6 — остеокласт; 7 — кровеносные сосуды; 8 — остеогенный островок

Непрямой остеогенез — развитие костной ткани на месте хряща. Таким способом развиваются трубчатые кости.

Вначале из мезенхимы формируется **хрящевая модель кости**. Затем вокруг диафиза в прилежащей мезенхиме образуется **перихондральная костная манжетка** (первичный центр окостенения). Она ограничивает рост хряща и нарушает его питание, вызывая в нём дегенеративные изменения. Хрящ погибает. Из надкостницы через каналы в костной манжетке проникают кровеносные сосуды, окружённые мезенхимой, а также остеобласты и остеокласты. **Изменённый хрящ разрушается** остеокластами, а на его месте остеобласты формируют **эндохондральную кость** (вторичный центр окостенения). По своему строению это грубоволокнистая костная ткань, которая потом замещается пластинчатой.

При непрямом остеогенезе в трубчатой кости морфологически различимо **5 зон** (рис. 4.16):

1. Зона покоя — представлена неизменённым гиалиновым хрящом, покрытым надхрящницей (на схеме (рис. 4.15) образует эпифиз трубчатой кости).

2. Зона пролиферации — располагается ниже зоны покоя, представлена активно пролиферирующими хондроцитами, образующими колонны («стопки монетных столбиков»).

3. Зона гипертрофии — представлена гипертрофированными, с признаками вакуолизации цитоплазмы и пикноза ядер, дегенерирующими хондроцитами.

4. Зона кальцификации — представлена участками интенсивно базофильно окрашенного межклеточного вещества, свидетельствующими о его минерализации.

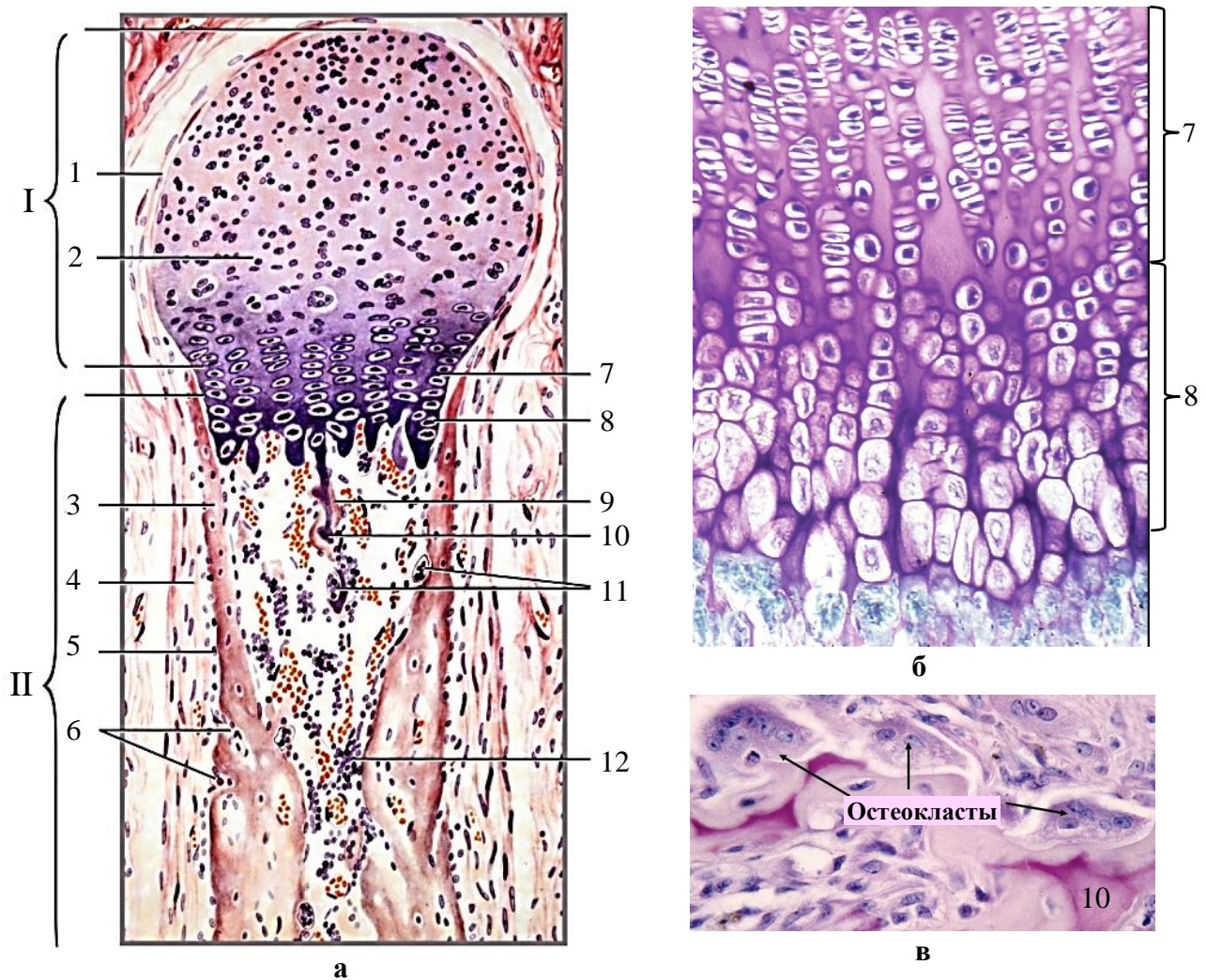


Рис. 4.16. Гистогенез костной ткани на месте хряща [11]:

а — схема; б, в — микрофото, окраска гематоксилин-эозином:

I — эпифиз; II — диафиз:

1 — надхрящница; 2 — гиалиновый хрящ (неизменённый хрящ — зона покоя); 3 — перихондральное костное кольцо (костная манжетка); 4 — надкостница; 5 — остеобласты; 6 — сосуды, врастающие с мезенхимой; 7 — зона столбчатого хряща (зона пролиферации); 8 — зона пузырьчатых хрящевых клеток (зона гипертрофии); 9 — эндохондральная костная ткань; 10 — обызвествленные остатки хряща (зона кальцификации); 11 — остеокласты; 12 — развивающийся костный мозг

5. Зона окостенения — характеризуется образованием на месте хряща эндохондральной костной ткани путём дифференцировки мезенхимальных клеток в остеобласты. Остеобласты синтезируют органическую основу будущей кости (образование остеоида) и обеспечивают её минерализацию. Постепенно остеобласты окружают себя межклеточным веществом со всех сторон и преобразуются в остециты. Таким образом, формируются костные балки эндохондральной кости, первоначально образованные грубоволокнистой костной тканью, которая в дальнейшем будет замещена на пластинчатую костную ткань. Образование эндохондральной костной ткани сходно с процессом прямого остеогенеза (см. рис. 4.15).

Разные виды мышечной ткани имеют свои функциональные особенности. Скелетная ткань иннервируется соматической нервной системой, сокращается быстро, сильно, но быстро утомляется. Гладкая мышечная ткань иннервируется вегетативной нервной системой, сокращается медленно, но длительно и без признаков утомления.

ПОПЕРЕЧНОПОЛОСАТАЯ МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ

Поперечнополосатая скелетная мышечная ткань развивается из клеток миотомов сомитов (миобластов), которые мигрируют в зоны формирования скелетной мускулатуры. Миобласты сливаются и образуют **симпласты**. Симпласт вместе с клетками-миосателлитами (камбиальными элементами, за счёт которых регенерирует ткань) формируют **мышечное волокно** — структурно-функциональную единицу поперечнополосатой скелетной мышечной ткани (рис. 5.2). Это многоядерное образование цилиндрической формы, которое имеет длину до нескольких сантиметров.

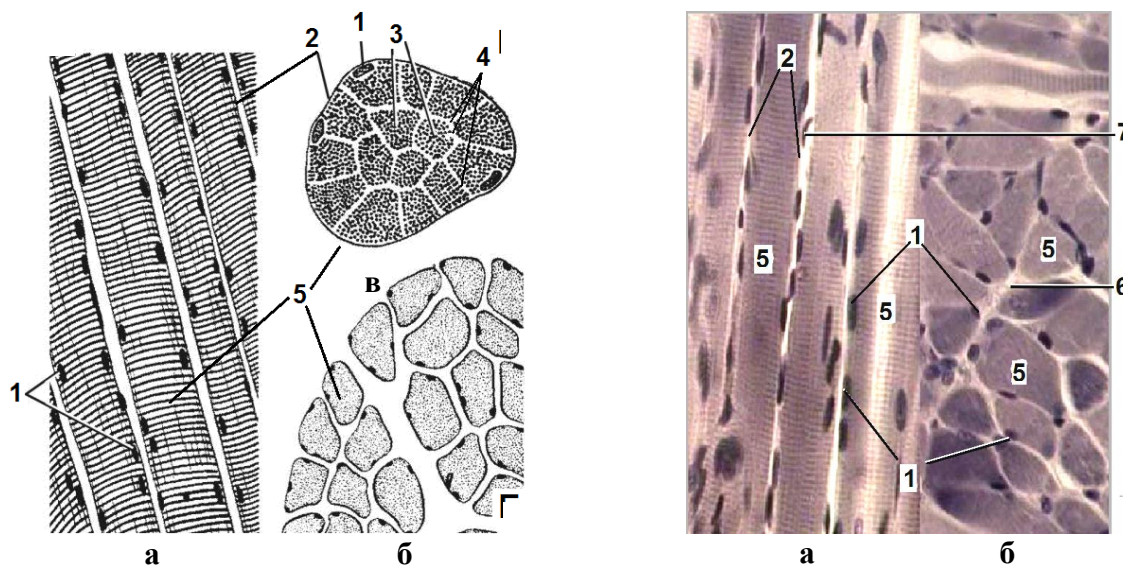


Рис. 5.2. Скелетные мышечные волокна в продольном и поперечном разрезе [7]:

а — продольный разрез; б — поперечный разрез; в — поперечный срез отдельного мышечного волокна:

1 — ядра симпласта; 2 — сарколемма; 3 — миофибриллы; 4 — саркоплазма; 5 — мышечное волокно; 6 — эндомизий; 7 — ядра соединительнотканых клеток

Мышечные волокна снаружи покрыты оболочкой — **сарколеммой**, состоящей из **базальной мембраны**, которая окружает симпласт и сателлитоциты, и **плазмолеммы** (оболочки симпласта). Цитоплазма симпласта называется **саркоплазмой**. Под плазмолеммой по периферии симпласта располагаются многочисленные ядра (рис. 5.2).

Центральную часть саркоплазмы занимают **миофибриллы**, образующие **сократительный аппарат**. **Миофибриллы** — это органеллы специального назначения, образованные из параллельно расположенных толстых миозиновых, тонких актиновых миофиламентов

и структурных белков. Структурно-функциональной единицей миофибриллы является саркомер (см. строение саркомера в практикуме «Гистология, цитология, эмбриология», тема «Мышечные ткани»). Саркомеры отграничены друг от друга Z-линией (телофрагмой). К телофрагме прикреплены актиновые миофиламенты, которые направляются по обе стороны от Z-линии к центрам соседних саркомеров. Через центр саркомера параллельно Z-линии проходит M-линия. От M-линии в сторону Z-линии направляются миозиновые миофиламенты, которые располагаются параллельно и между актиновыми миофиламентами.

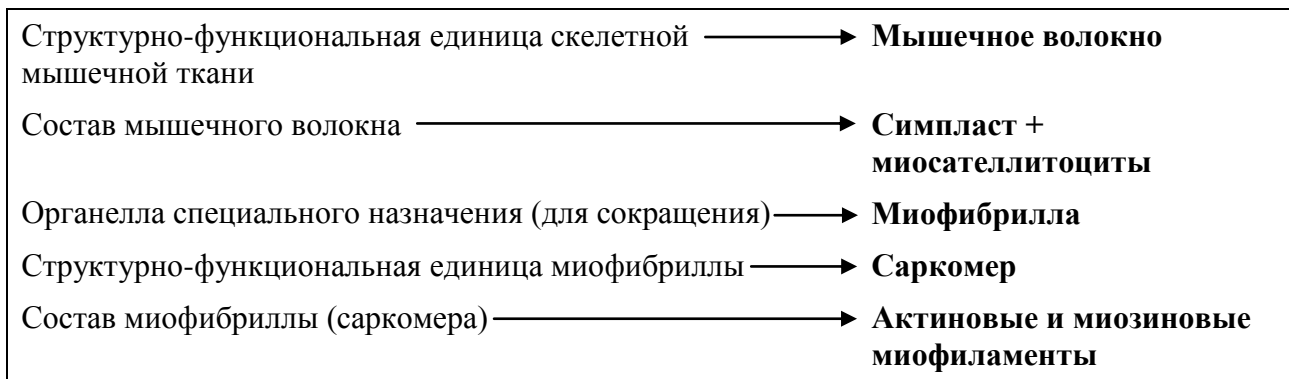


Рис. 5.3. Структура мышечного волокна

Актиновые и миозиновые миофиламенты по-разному преломляют свет. Светлые I-диски содержат только тонкие актиновые миофиламенты. Тёмные A-диски в центральной части содержат только толстые миозиновые миофиламенты (H-зона), а на периферии — и актиновые, и миозиновые (рис. 5.4). Каждый саркомер содержит в центре один A-диск (тёмный) и по концам две половины I-диска (светлого); поэтому формула саркомера — $\frac{1}{2} I + A + \frac{1}{2} I$.

Трофический аппарат представлен органеллами общего назначения, включениями гликогена, миоглобина, системой канальцев.

Среди органелл общего назначения особенно развиты митохондрии, обеспечивающие энергией АТФ-процессы сокращения. Включения гликогена служат источником энергии, миоглобин связывает и запасает кислород. Система канальцев представлена T- и L-трубочками (рис. 5.4).

T-трубочки — это узкие поперечные впячивания плазмолеммы внутрь саркоплазмы. По T-трубочкам волна деполяризации проникает вглубь симпласта.

В продольном направлении вдоль миофибриллы располагаются элементы гладкой эндоплазматической сети, которая в симпласте получает название саркоплазматического ретикулума или L-трубочек. Саркоплазматический ретикулум является депо ионов Ca^{2+} . Подходя к T-трубочкам, каналцы саркоплазматического ретикулума расширяются и образуют терминальные цистерны. Две соседние терминальные цистерны саркоплазматической сети и лежащая между ними T-трубочка формируют **триаду**. В области триад происходит передача возбуждения в виде потенциала действия с плазмолеммы

на мембрану терминальных цистерн. При получении сигнала о начале сокращения ионы Ca^{2+} выходят в саркоплазму и обеспечивают взаимосвязь между актиновыми и миозиновыми миофиламентами. При этом актиновые миофиламенты скользят вдоль миозиновых, происходит укорочение саркомера, а значит, миофибриллы и в целом мышечного волокна.

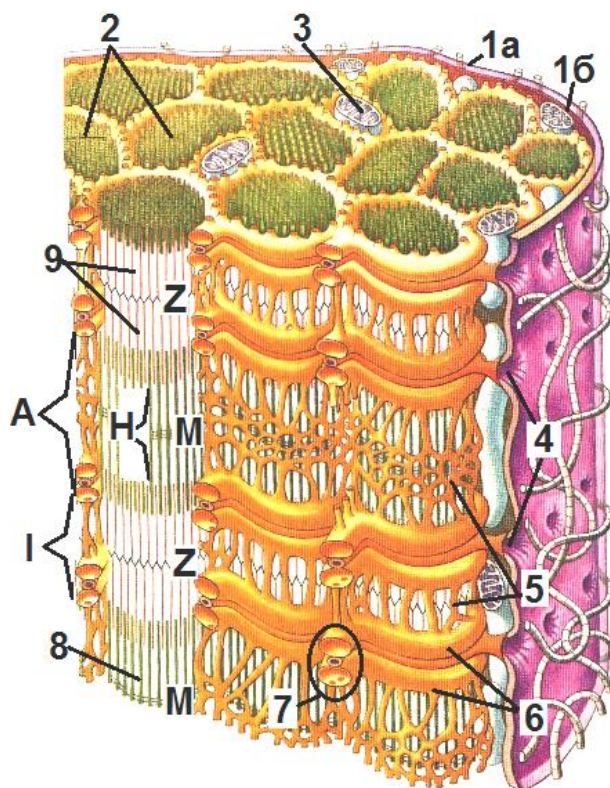


Рис. 5.4. Схема участка мышечного волокна [25]:

1 — сарколемма: 1a — базальная мембрана, 1б — плазмалемма; 2 — миофибриллы; 3 — митохондрии; 4 — T-трубочки; 5 — L-трубочки; 6 — терминальные цистерны; 7 — триада; 8 — миозиновые миофиламенты; 9 — актиновые миофиламенты; Z — Z-линия; M — M-линия; H — H-зона; A — A-диск; I — I-диск

Благодаря **опорному аппарату** симпласта сокращение отдельных миофибрилл приводит к сокращению мышечного волокна в целом. Это происходит потому, что белки цитоскелета фиксируют каждую миофибриллу в поперечном и продольном направлении друг к другу и к плазмолемме. При этом сокращение миофибрилл передаётся на сарколемму, а с неё — на окружающие соединительнотканые волокна. Таким образом, происходит сокращение не только отдельных мышечных волокон, но и мышцы в целом.

Скелетная мышечная ткань входит в состав органов — мышц.

Мышцы состоят из пучков мышечных волокон, объединённых в одно целое соединительной тканью. В ней проходят кровеносные сосуды, нервы, располагаются прослойки жировой ткани. Рыхлая соединительная ткань между мышечными волокнами называется **эндомизием**, пучки мышечных волокон покрывает **перимизий**, а снаружи мышцу окружает соединительнотканная оболочка из плотной соединительной ткани — **эпимизий (фасция)**.

Поперечнополосатая сердечная мышечная ткань (рис. 5.5) развивается из миоэпикардиальной пластинки висцерального листка спланхнотома и образует среднюю оболочку стенки сердца (миокард). Структурной и функциональной единицей сердечной мышечной ткани является клетка — **кардиомиоцит (КМЦ)**. Клетки покрыты сарколеммой (плазмолеммой и базальной мембраной). Одно-два ядра КМЦ располагаются в центре клеток, а миофибриллы — по периферии.

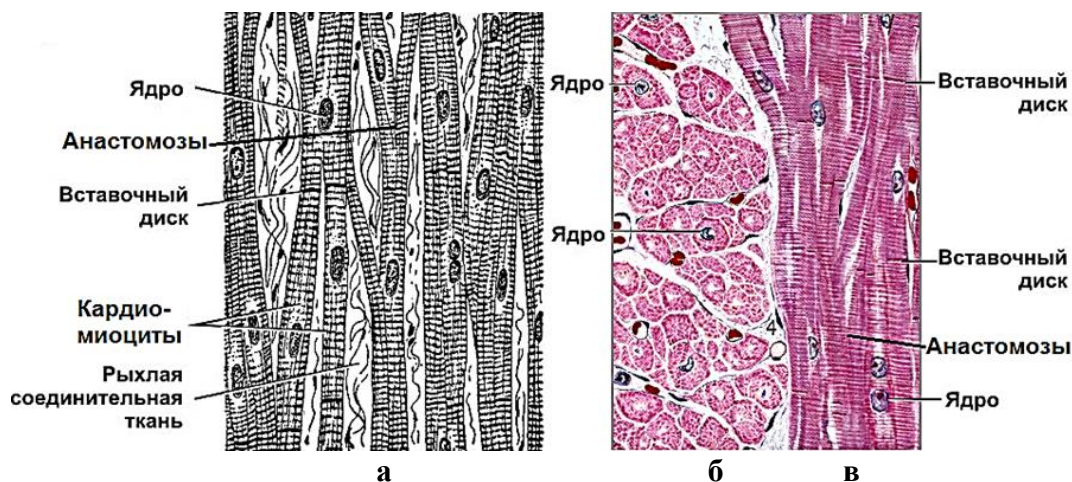


Рис. 5.5. Сердечная мышечная ткань [7]:

а, в — продольный срез; б — поперечный срез

Различают 3 вида кардиомиоцитов: сократительные (рабочие), проводящие (образуют проводящую систему сердца) и секреторные.

Сократительный КМЦ содержит миофибриллы, органеллы общего назначения, в том числе многочисленные митохондрии, систему Т- и L-трубочек, включения гликогена и миоглобина. Таким образом, сократительный, опорный и трофический аппараты не отличаются от таких же аппаратов в скелетной мышечной ткани (рис. 5.6).

Поскольку сердечная мышечная ткань состоит из клеток, а не из волокон, то клетки объединяются с помощью сложных межклеточных контактов — **вставочных дисков**. В составе вставочного диска есть десмосомы, которые соединяют кардиомиоциты между собой, а также нексусы — щелевидные контакты, через которые идёт обмен ионов Ca^{2+} и Na^{+} между клетками. Благодаря вставочным дискам сокращение всех КМЦ одной камеры сердца происходит одновременно.

Главная отличительная особенность проводящих КМЦ — способность к самопроизвольной деполяризации плазмолеммы, поэтому у проводящих КМЦ плохо развиты сократительный, опорный и трофический аппараты. Они не имеют поперечной исчерченности, но значительно крупнее. Проводящие КМЦ определяют ритм сокращений рабочих кардиомиоцитов.

Секреторные КМЦ вырабатывают гормон (натрийуретический фактор), влияющий на деятельность почек, тонус кровеносных сосудов и отвечающий за снижение артериального давления.

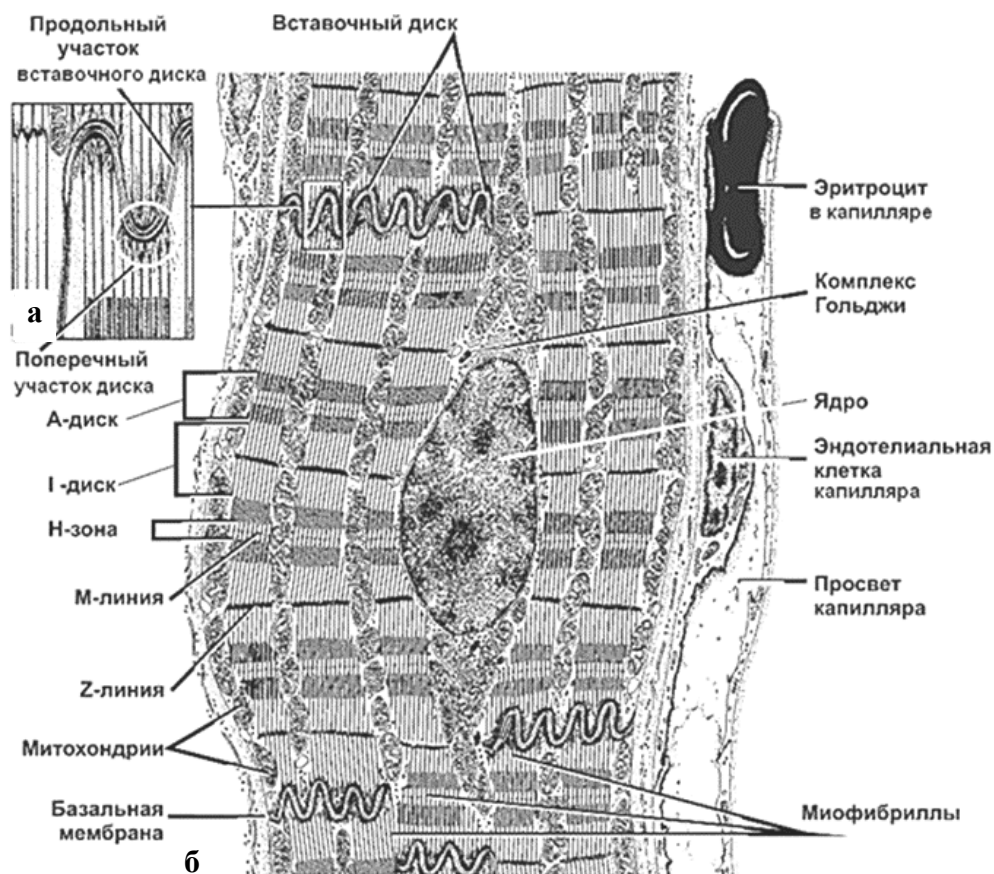


Рис. 5.6. Схема строения [7]:

а — сократительного кардиомиоцита; б — вставочного диска

Для сердечной мышечной ткани характерна **только внутриклеточная регенерация**: КМЦ постоянно обновляют свои органеллы. При гибели клеток на их месте не образуются новые КМЦ, а формируется соединительная ткань.

ГЛАДКАЯ МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ

Гладкая мышечная ткань развивается из мезенхимы и входит в состав стенок кровеносных сосудов, внутренних органов (рис. 5.7). Она состоит из **гладких миоцитов** — вытянутых клеток с палочковидным ядром в центре клетки. Миоцит покрыт плазмолеммой, группа из 10–12 гладких миоцитов покрыта общей базальной мембраной.

В гладкой мышечной ткани нет поперечной исчерченности, так как в ней отсутствуют миофибриллы. В состоянии расслабления в ГМК **сократительный** аппарат представлен только актиновыми миофиламентами. Они прикреплены друг к другу с помощью плотных телец (вместо Z-линий в миосимпласте). Миозин в гладком миоците находится в деполимеризованном состоянии. Сборка миозиновых миофиламентов происходит только при сокращении.

Цитоскелет (**опорный** аппарат) фиксирует актиновые миофиламенты к плазмолемме с помощью прикрепительных пластинок.

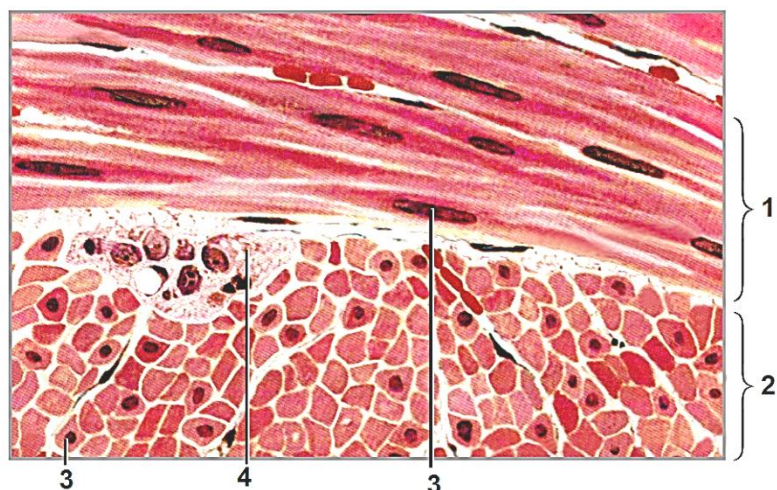


Рис. 5.7. Гладкая мышечная ткань [1]:

1 — гладкие миоциты в продольном разрезе; 2 — гладкие миоциты в поперечном разрезе; 3 — ядра гладких миоцитов; 4 — прослойки соединительной ткани

В ГМК присутствуют органеллы общего назначения и включения (трофический аппарат). Агранулярная ЭПС формирует пузырьки — аналоги саркоплазматического ретикулума (L-трубочек). Эти структуры ответственны за депонирование Ca^{2+} .

Мембрана ГМК образует множество впячиваний — кавеол. Кавеолы функционируют подобно Т-трубочкам поперечнополосатой ткани: проводят внутрь клетки электрический потенциал.

Плазмолеммы соседних ГМК связаны между собой нексусами — щелевыми контактами. Они обеспечивают обмен Ca^{2+} и Na^+ между клетками.

Регенерация гладкой мышечной ткани происходит за счёт деления недифференцированных предшественников гладких миоцитов.

Гладкая мышечная ткань эктодермального происхождения представлена миоэпителиальными клетками. Они имеют звёздчатую форму. В центре клетки располагаются ядро и органеллы общего назначения, в отростках — сократительный аппарат, организованный так же, как и в типичных гладких миоцитах.

Миоэпителиоциты располагаются вокруг концевых отделов и мелких выводных протоков экзокринных желез эктодермального происхождения: потовых, слюнных, слёзных, молочных. Их сокращение способствует выведению секрета.

Гладкая мышечная ткань нейрального происхождения развивается из стенки глазного бокала. Мионейральные клетки имеют тело и отросток. В теле располагаются ядро, большое число митохондрий и пигментных гранул. В отростке находится сократительный аппарат, организованный так же, как и в гладких миоцитах.

Мионейральные клетки образуют мышцы, суживающие и расширяющие зрачок, и цилиарную мышцу, обеспечивающую аккомодацию.

ГЛАВА 6

НЕРВНАЯ ТКАНЬ

Нервная ткань образует основу органов нервной системы. Основными функциями нервной ткани являются: восприятие сигналов из внешней и внутренней среды, преобразование сигнала в импульс и передача импульса на другие нейроны или на рабочие органы — мышцы или секреторные клетки. Нервная ткань развивается из нервной трубки и нервного гребня (производные эктодермы).

НЕЙРОНЫ

Нервная ткань состоит из нервных клеток — нейронов и клеток нейроглии (рис. 6.1, 6.2). **Нейроны** выполняют основные функции ткани, а глиальные клетки им помогают.

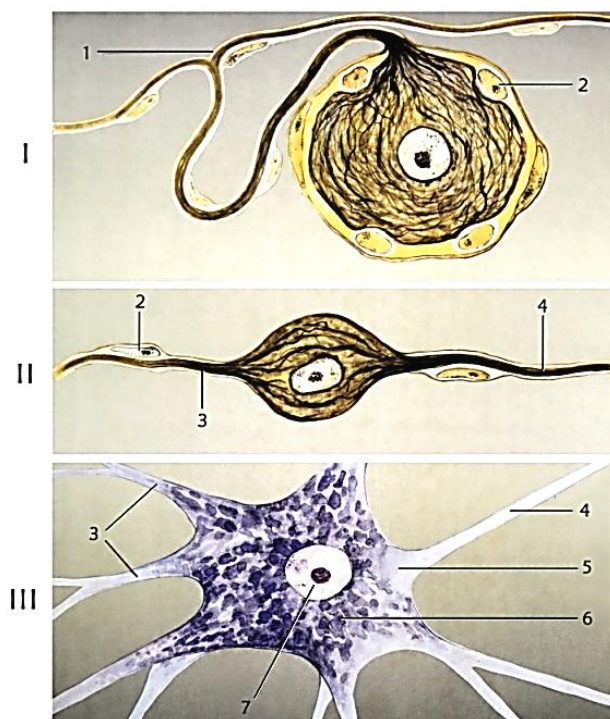


Рис. 6.1. Морфологическая классификация нейронов (по строению) [11]:

- I — псевдоуниполярный нейрон; II — биполярный нейрон; III — мультиполярный нейрон;
1 — Т-образное разделение отростка нейрона; 2 — олигодендроцит; 3 — дендрит; 4 — аксон;
5 — аксонный холмик; 6 — хроматофильное вещество; 7 — ядро

В нейроне различают тело (перикарион) и отростки (рис. 6.1). Выделяют два типа отростков: дендриты и аксон. **Дендриты** (их может быть несколько) — это короткие ветвящиеся отростки, которые воспринимают сигналы, преобразуют их в импульсы и проводят импульсы к телу нейрона. **Аксон** (всегда один) — это длинный, не ветвящийся

около перикариона отросток, несущий импульсы от тела нейрона. В перикарионе нейрона, как правило, одно ядро, хорошо развиты гранулярная эндоплазматическая сеть, где синтезируется большое количество белков, необходимых для образования нейромедиаторов и пептидов, а также митохондрии и комплекс Гольджи. В них также имеются лизосомы и элементы цитоскелета (нейротубулы и нейрофиламенты).

По количеству отростков (морфологическая классификация, рис. 6.1, 6.2) нейроны делят на **униполярные** — одноотростчатые, **биполярные** — двухотростчатые, **мультиполярные** — многоотростчатые. Разновидностью биполярных нейронов являются **псевдоуниполярные** нейроны (ложноодноотростчатые). В них два отростка отходят от тела клетки вместе, а потом расходятся.



Рис. 6.2. Морфологическая классификация клеток нервной ткани

По функции нейроны делят:

- 1) на **рецепторные** (чувствительные нейроны, по строению могут быть псевдоуниполярными или биполярными);
- 2) **эффекторные** (двигательные нейроны, по морфологии мультиполярные);
- 3) **ассоциативные** (вставочные нейроны, по морфологии мультиполярные) (рис. 6.3);
- 4) **нейросекреторные** клетки.

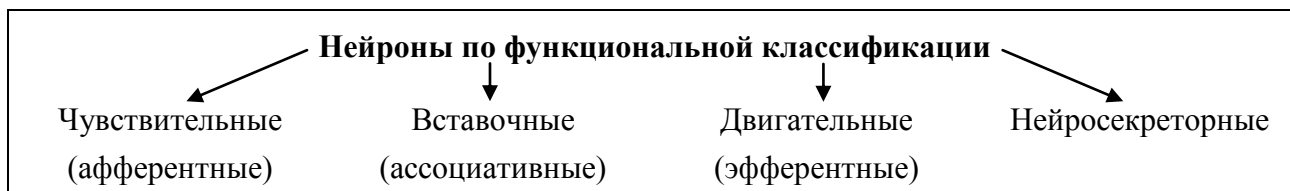


Рис. 6.3. Функциональная классификация клеток нервной ткани

Ассоциативные нейроны осуществляют связь между рецепторными и эфферентными нейронами, по морфологии являются мультиполярными. Нейросекреторные клетки вырабатывают нейрогормоны (например, вазопрессин, окситоцин, либерины, статины) и нейромедиаторы.

НЕЙРОГЛИЯ

Нейроглия (рис. 6.4) выполняет опорную, разграничительную, трофическую, секреторную и защитную функции. Её делят на макроглию и микроглию. К макроглии относят эпендимную глию, астроцитную глию и олигодендроглию. **Эпендимная глия** выстилает канал спинного мозга и желудочки головного мозга, а также секретирует компоненты спинномозговой жидкости. **Астроцитная глия** выполняет опорную и разграничительную функции в органах центральной нервной системы. **Олигодендроглия** окружает нейроны и их отростки в органах центральной и периферической нервной системы. Микроглия выполняет защитную функцию.

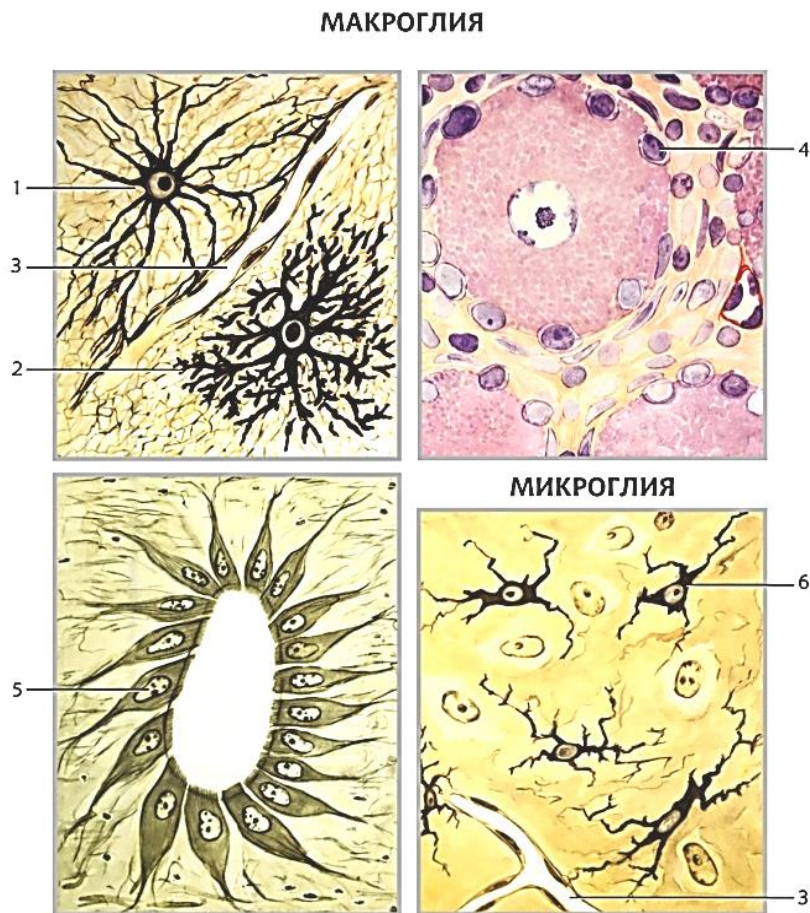


Рис. 6.4. Глиальные клетки [11]:

- 1 — волокнистый астроцит; 2 — протоплазматический астроцит; 3 — кровеносные капилляры;
4 — олигодендроглиоцит (сателлитный); 5 — эпендимная глия; 6 — микроглия

Отростки нервных клеток, окружённые глиальными оболочками, называются **нервными волокнами** (рис. 6.5). В составе нервных волокон отростки нейронов называют **осевыми цилиндрами**. Оболочки нервных волокон образованы олигодендроглиоцитами. Олигодендроциты, которые окружают отросток нейрона в органах периферической нервной системы, называются **нейролеммоцитами**, или шванновскими клетками.

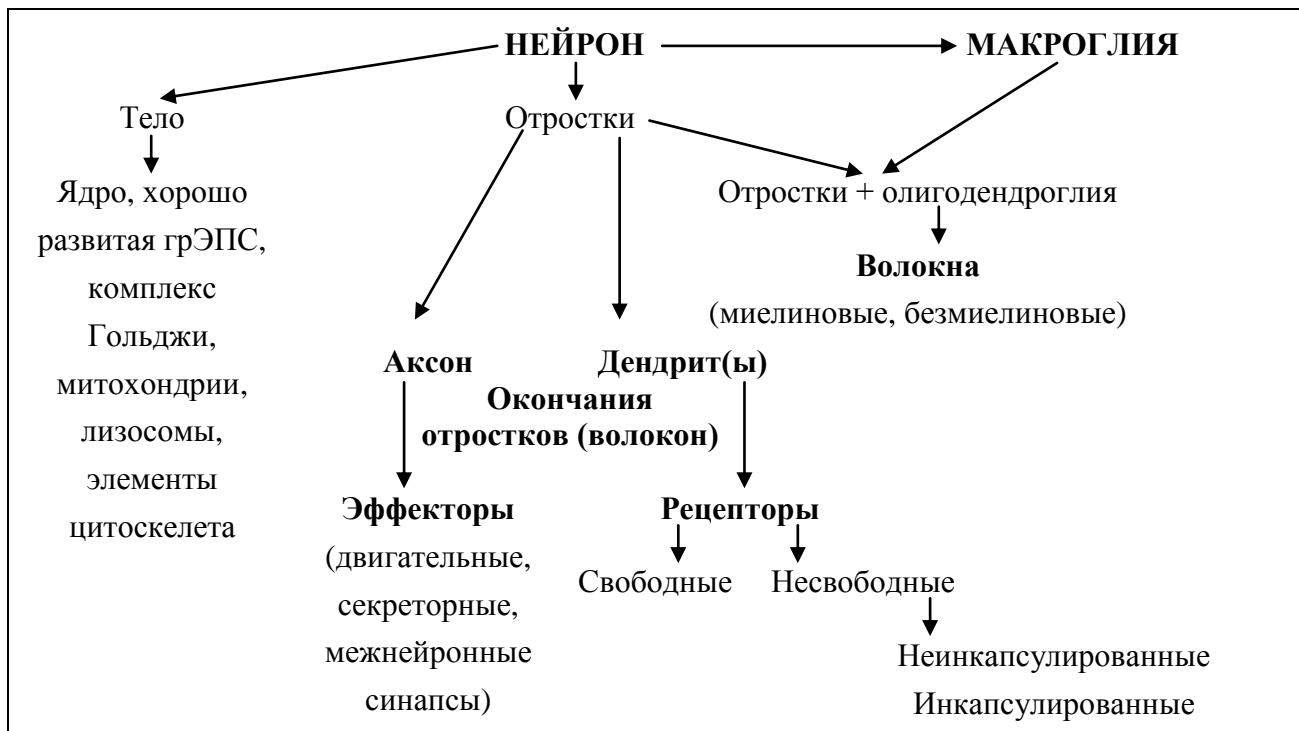


Рис. 6.5. Строение нейрона и нервных волокон

По **строению** нервные волокна делят на **миелиновые** и **безмиелиновые**. При формировании безмиелиновых нервных волокон шванновские клетки образуют тяж, в который погружаются несколько осевых цилиндров разных нейронов. При этом мембрана нейролеммоцита окружает каждый осевой цилиндр. Мембрана нейролеммоцита, соединяясь вокруг осевого цилиндра, образует дубликатуру плазмолеммы — **мезаксон**. В центре безмиелинового волокна расположено ядро и цитоплазма шванновской клетки, по периферии — осевые цилиндры (см. рис. 6.6, б). В безмиелиновых нервных волокнах нервный импульс проводится вдоль всей мембраны осевого цилиндра со скоростью 0,5–2,5 м/с.

При формировании миелиновых волокон (рис. 6.6, а) мезаксон (дубликатура плазмолеммы шванновской клетки) закручивается вокруг осевого цилиндра. Эти слои плазмолеммы шванновской клетки образуют миелин. В центре миелинового волокна лежит осевой цилиндр (отросток нейрона), по периферии — миелин, затем — ядро и цитоплазма шванновской клетки (неврилема). Место контакта между двумя шванновскими клетками называется **узловым перехватом** (перехватом Ранвье). В перехвате Ранвье миелиновая оболочка отсутствует. В миелиновом нервном волокне нервный импульс на мембране осевого цилиндра возникает не вдоль всей мембраны, а только в узловых перехватах. Поэтому скорость проведения импульса в миелиновых волокнах большая — 70–120 м/с.

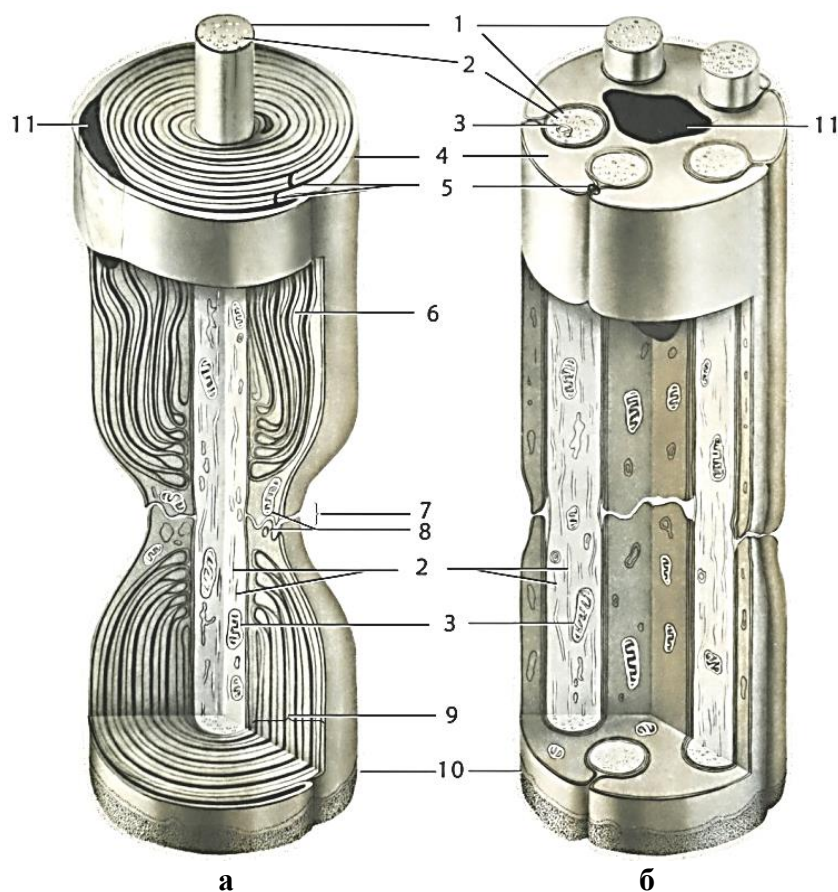


Рис. 6.6. Схема строения нервных волокон [11]:

а — миелиновое нервное волокно; б — безмиелиновое нервное волокно;

1 — осевые цилиндры; 2 — микротрубочки и нейрофиламенты; 3 — митохондрии; 4 — нейролеммоцит; 5 — мезаксон; 6 — насечка миелина; 7 — узловое перехват Ранвье; 8 — пальцевидные контакты леммоцитов; 9 — миелиновая оболочка; 10 — базальная мембрана; 11 — ядро леммоцита

НЕРВНЫЕ ОКОНЧАНИЯ

Концевые ветвления нервных волокон образуют **нервные окончания**. Различают 3 вида нервных окончаний: **рецепторы** (окончания дендритов чувствительных нейронов), **эффекторы** (окончания аксонов двигательных или вегетативных ганглионарных нейронов) и **межнейрональные синапсы** (осуществляют связь между нервными клетками).

Рецепторные нервные окончания по строению делятся на **свободные** и **несвободные**, а последние — на **неинкапсулированные** и **инкапсулированные**. Свободное нервное окончание образовано конечными ветвлениями дендрита чувствительного нейрона (например, в эпидермисе). Если окончание дендрита покрыто олигодендроглиоцитами, то это несвободное неинкапсулированное рецепторное окончание (например, в дерме). Когда окончание дендрита с олигодендроглией снаружи покрыто соединительнотканной капсулой, то формируется несвободное инкапсулированное рецепторное окончание (например, осязательные тельца). Любой внешний сигнал (температура, давление, растяжение и пр.)

в рецепторе преобразуется в нервный импульс, который поступает по дендриту к телу чувствительного нейрона и далее в центральную нервную систему.

Эффекторные нервные окончания представлены терминальными разветвлениями аксонов эффекторных нейронов. Аксоны могут заканчиваться на мышечных элементах (двигательные окончания) или на секреторных клетках (секреторные окончания). Двигательные окончания в скелетных мышцах называются нервно-мышечными синапсами (рис. 6.7).

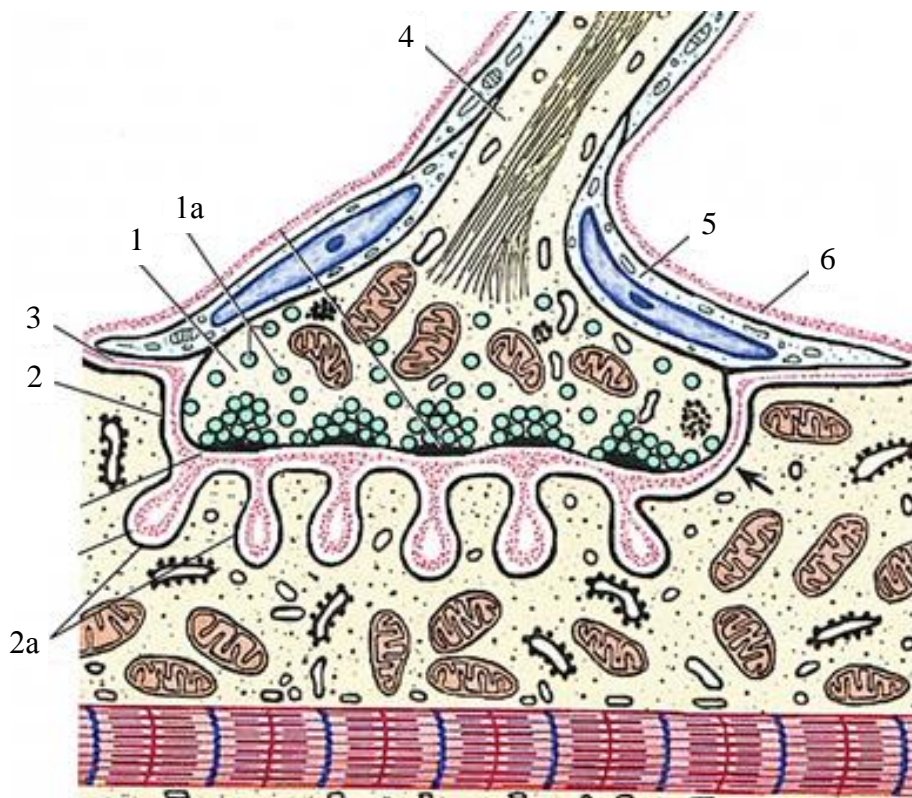


Рис. 6.7. Нервно-мышечный синапс [3]:

1 — пресинаптическая часть: 1а — синаптические пузырьки; 2 — постсинаптическая часть: 2а — складки сарколеммы; 3 — синаптическая щель; 4 — аксон мотонейрона; 5 — глиальные клетки; 6 — базальная мембрана

Такой **синапс** имеет три части: **пресинаптическую мембрану, синаптическую щель и постсинаптическую мембрану**. Окончание аксона образует пресинаптическую часть синапса. Синаптическая щель разделяет пре- и постсинаптическую мембраны. Постсинаптическая мембрана — это часть плазмолеммы мышечного волокна, которая образует складки. В постсинаптическую мембрану встроены интегральные белки-рецепторы.

Нервный импульс, который идёт по аксону, обеспечивает выделение через пресинаптическую мембрану нейромедиатора. Нейромедиатор поступает через синаптическую щель и связывается с рецепторами на постсинаптической мембране — плазмолемме мышечного волокна. Это приводит к её деполяризации.

Межнейрональные синапсы — контакты между нейронами, необходимые для проведения нервного импульса по цепи нейронов. По локализации различают синапсы: **аксо-соматические** (синапсы между аксоном одного нейрона и телом другого); **аксо-дендритные** (синапсы между аксоном одного нейрона и дендритом другого); **аксо-аксональные** (синапсы между аксонами разных нейронов); **дендро-дендритные** (синапсы между дендритами разных нейронов).

Межнейрональные синапсы имеют те же структурные части, что и нервно-мышечные. После выхода нейромедиатора из пресинаптической части он проходит через синаптическую щель и взаимодействует с рецепторами на постсинаптической мембране. Это является сигналом к открытию ионных каналов и формированию нервного импульса на другом нейроне.

С помощью межнейрональных синапсов нейроны связываются в рефлекторные дуги, которые обеспечивают проведение нервных импульсов от чувствительных нервных окончаний к органам центральной нервной системы и передачу ответа от центральной нервной системы к рабочему органу.

РАЗДЕЛ 3

ЧАСТНАЯ ГИСТОЛОГИЯ

Частная гистология изучает микроскопическое строение органов.

Орган — анатомически оформленная часть организма, которая выполняет определённые функции и состоит из разных тканей. По строению различают два основных типа органов: слоистые (или трубчатые) и паренхиматозные.

В слоистых органах (кишечник, трахея, кровеносные и лимфатические сосуды) разные ткани располагаются слоями. Несколько слоев формируют оболочки — **основные части** стенки трубчатого органа.

Внутренняя оболочка **всегда** выстлана **эпителиальной тканью**, которая отделяет полость слоистого органа от её стенки. Под эпителием обязательно располагается прослойка **соединительной ткани**, которая питает эпителий. Тканевая принадлежность одной или двух средних оболочек зависит от функции органа. Наружная оболочка может быть адвентициальной или серозной. Если орган прикрепляется к соседним, то наружная оболочка представлена только **соединительной тканью (адвентициальная оболочка)**. Если орган отделяется от соседних, то наружная оболочка представлена **соединительной тканью и мезотелием (в этом случае наружная оболочка называется серозной)**.

Паренхиматозные органы (головной и спинной мозг, экзо- и эндокринные железы, селезёнка, скелетная мышца и др.) состоят из 2 частей — паренхимы и стромы. **Паренхима** содержит тканевые элементы (например, эпителиальную, нервную, скелетную мышечную ткани), которые выполняют основные функции органа. **Строму** образуют элементы (как правило, рыхлой соединительной ткани), необходимые для опоры, защиты и питания.

ГЛАВА 7

СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА

Сердечно-сосудистая система состоит из сердца и сосудов. Сосуды бывают кровеносные и лимфатические. К кровеносным сосудам относятся артерии, сосуды микроциркуляторного русла (артериолы, капилляры, вены, артериоло-венулярные анастомозы) и вены. Артерии несут кровь от сердца, а вены — к сердцу. Все органы сердечно-сосудистой системы являются трубчатыми.

Сердечно-сосудистая система выполняет 2 основные функции: транспортную (доставка в ткани и удаление из тканей веществ и газов) и функцию регуляции кровоснабжения органов (перераспределение крови по органам в зависимости от метаболических потребностей).

СОСУДЫ

Кровеносные сосуды. Кровеносные сосуды развиваются из мезенхимы. Стенка сосуда имеет 3 оболочки: внутреннюю, среднюю и наружную.

Строение стенки сосудов зависит от гемодинамических условий: давления крови на стенку сосуда и скорости движения крови по сосуду.

В стенке артерий выделяют 3 оболочки (рис. 7.1):

1) **внутреннюю оболочку**, в состав которой входят три слоя:

– сосудистый эндотелий — однослойный плоский эпителий, лежащий на базальной мембране;

– субэндотелиальный слой — тонкая прослойка рыхлой соединительной ткани;

– внутренняя эластическая мембрана — хорошо различима на препаратах, имеет вид тонкой извилистой оксифильно окрашенной полоски;

2) **среднюю оболочку**, которая образована гладкими миоцитами. Миоциты окружены рыхлой соединительной тканью с эластическими волокнами и небольшим количеством коллагеновых волокон. Степень развития мышечной ткани и эластических элементов различна. Это определяет разделение артерий на разные типы;

3) **наружную оболочку**, которая представлена рыхлой соединительной тканью. От средней оболочки в большинстве артерий она отделяется наружной эластической мембраной.

Артерии подразделяются:

1) на артерии эластического типа;

2) смешанного типа (мышечно-эластические);

3) мышечного типа (рис. 7.1).

Артерии эластического типа легко растягиваются при прохождении крови во время систолы сердца и возвращаются в начальное состояние при диастоле. В стенке артерий эластического типа много эластических волокон, особенно в средней оболочке, где они формируют окончатые эластические мембраны. Эластические волокна хорошо различимы на препаратах, окрашенных орсеином. Артериями эластического типа являются аорта, лёгочная артерия.

Артерии смешанного типа по функциональным особенностям занимают промежуточное положение между сосудами эластического и мышечного типов. К ним относятся подключичная артерия, сонные артерии (общая, наружная, внутренняя).

Артерии мышечного типа содержат много гладких миоцитов, расположенных циркулярно, по пологой спирали. Их сокращение регулирует просвет артерий и поступление крови к органам и тканям. На препаратах в артериях мышечного типа хорошо различимы эластические мембраны, особенно внутренняя (рис. 7.2, 2). К артериям мышечного типа относятся артерии органов: лёгких, желудка, кишечника, печени, яичника, почек, кожи и т. д.

АРТЕРИИ			
	← Эластического типа	↓ Смешанного типа	→ Мышечного типа
Внутренняя оболочка	Сосудистый эндотелий	Сосудистый эндотелий	Сосудистый эндотелий
	Базальная мембрана	Базальная мембрана	Базальная мембрана
	Субэндотелиальный слой — РСТ	Субэндотелиальный слой — РСТ	Субэндотелиальный слой — РСТ
	Сеть эластических волокон	Внутренняя эластическая мембрана	Внутренняя эластическая мембрана
Средняя оболочка	→ Окончатые эластические мембраны >> ГМК	→ Эластические мембраны ≈ ГМК	→ ГМК >>> эластические волокна
Наружная оболочка	→ Сеть эластических волокон, РСТ	→ Наружная эластическая мембрана, РСТ	→ Наружная эластическая мембрана, РСТ
Примеры	→ Аорта	→ Сонная артерия	→ Артерии органов

Рис. 7.1. Классификация и общий план строения артерий (РСТ — рыхлая соединительная ткань, ГМК — гладкие мышечные клетки (гладкие миоциты))

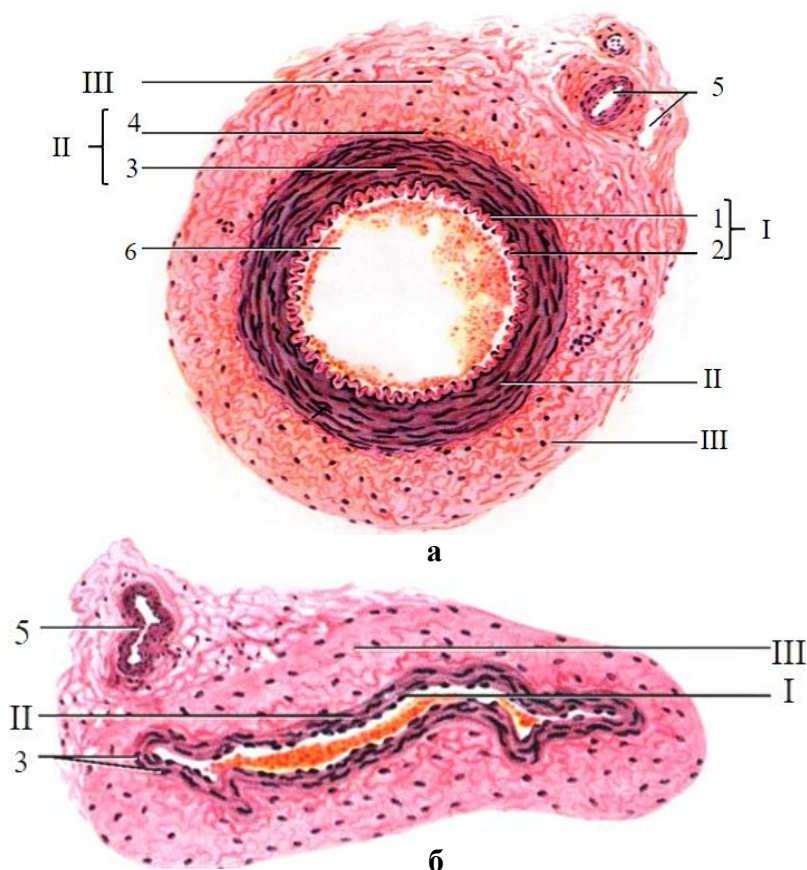


Рис. 7.2. Строение кровеносных сосудов (окраска гематоксилин-эозином) [1]:

- а — артерия мышечного типа; б — вена со слабым развитием мышечных элементов:
 I — внутренняя оболочка: 1 — сосудистый эндотелий; 2 — внутренняя эластическая мембрана;
 II — средняя оболочка: 3 — ядра гладких миоцитов; 4 — наружная эластическая мембрана;
 III — наружная оболочка: 5 — сосуды сосудов

К сосудам микроциркуляторного русла относятся артериолы, капилляры, артериоло-венулярные анастомозы, вены (рис. 7.3).

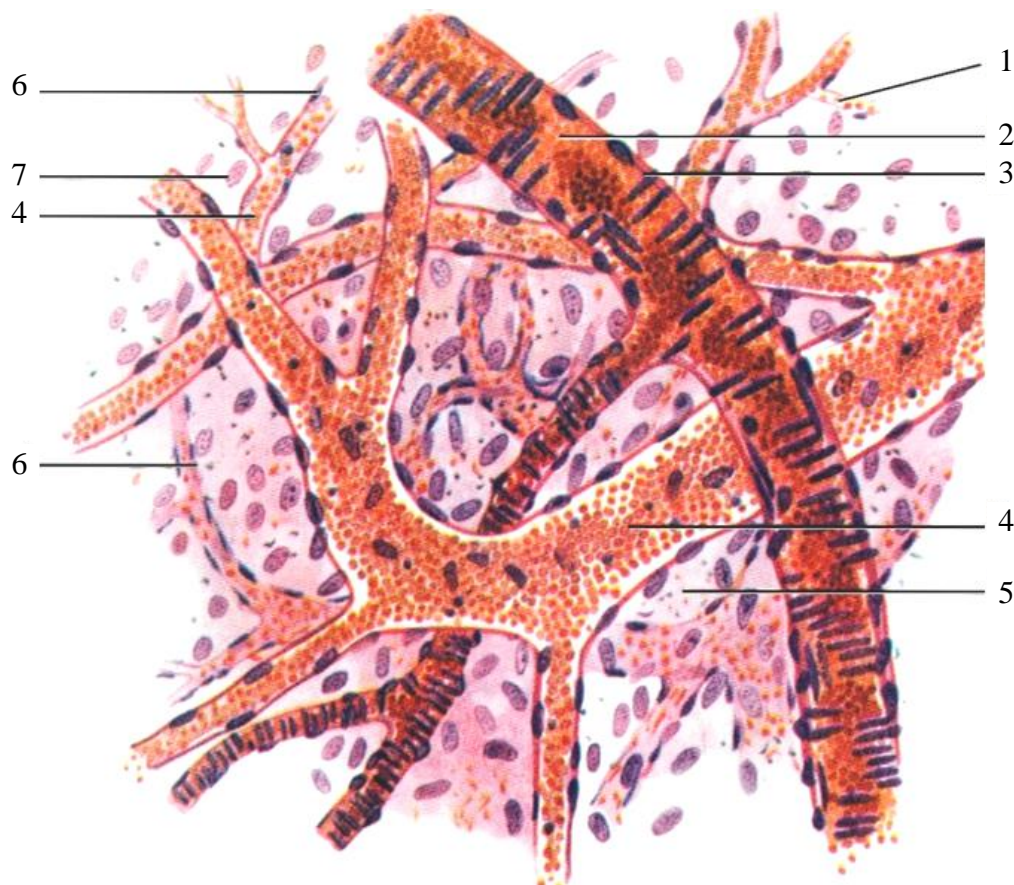


Рис. 7.3. Капилляры, артериолы, вены мягкой мозговой оболочки головного мозга [1]:

1 — кровеносный капилляр; 2 — артериола; 3 — ядро гладкого миоцита; 4 — венола; 5 — клетки рыхлой соединительной ткани; 6 — ядро эндотелиальной клетки; 7 — ядро адвентициальной клетки

Артериолы — мелкие сосуды артериального русла. Артериолы участвуют в регуляции артериального давления и перераспределении крови в органах, в зависимости от их функциональной нагрузки. В стенке крупных артериол выделяют три оболочки:

– внутренняя оболочка состоит из эндотелиальных клеток, лежащих на базальной мембране, тонкого соединительнотканного субэндотелиального слоя и тонкой внутренней эластической мембраны;

– средняя оболочка образована 1–2 слоями гладких миоцитов. Между миоцитами могут располагаться в небольшом количестве эластические волокна. В мелких артериолах остаются пучки или отдельные гладкие миоциты;

– наружная оболочка — очень тонкая, образована рыхлой соединительной тканью.

Капилляры — самые маленькие сосуды, в которых происходит обмен веществ. Стенка гемокapилляра состоит из эндотелиоцитов и базальной мембраны (табл. 7.1).

Общий план строения капилляров

Тип капилляров	Стенка капилляра		Примеры
	Эндотелий	Базальная мембрана	
I тип (соматические)	Непрерывный	Непрерывная	Лёгкие, головной мозг, мышцы
II тип (фенестрированные)	Содержит фенестры	Непрерывная	Почки, эндокринные железы
III тип (синусоидные)	Содержит фенестры и поры	Прерывистая	Печень, селезёнка, красный костный мозг

Различают **три типа гемокapилляров** (табл. 7.1; рис. 7.4):

I тип — **соматические** (диаметр 5–7 мкм), в их стенке эндотелий и базальная мембрана непрерывные. В расщеплении базальной мембраны располагаются перициты. Вдоль капилляра лежат адвентициальные клетки. Через стенку соматического капилляра происходит газообмен и транспорт низкомолекулярных соединений (кислорода, воды, ионов, глюкозы, аминокислот и пр.).

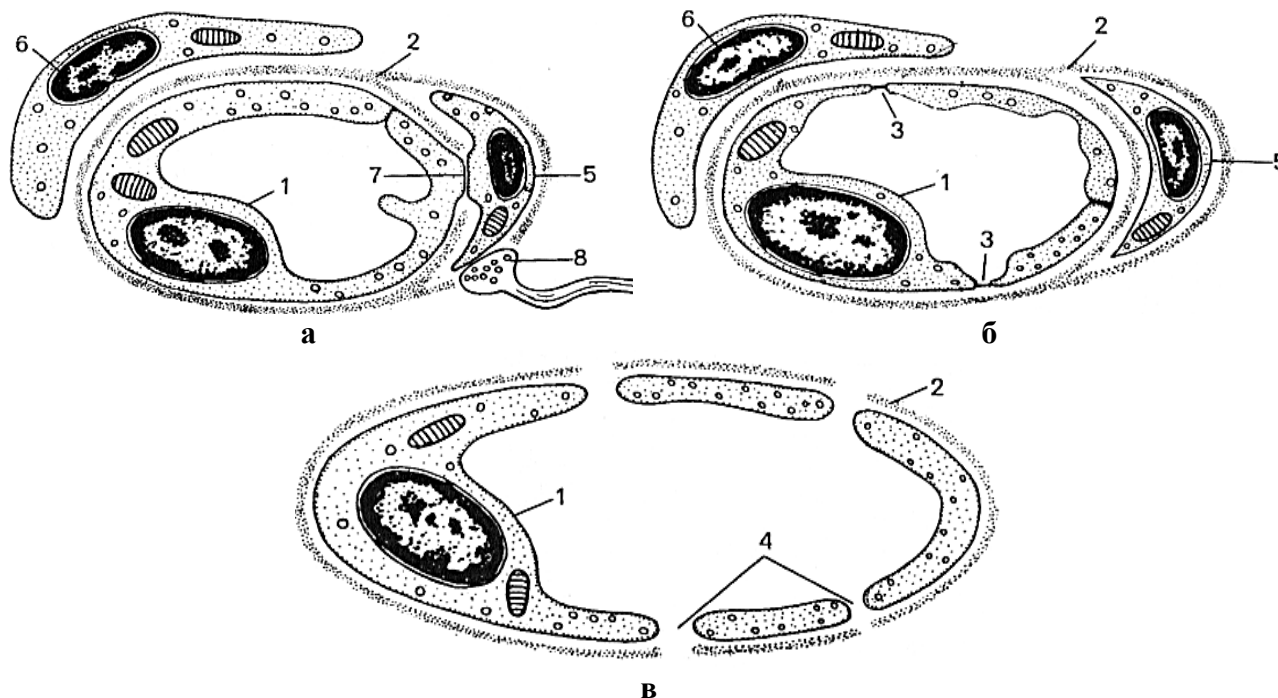


Рис. 7.4. Типы капилляров [10]:

а — соматический; б — фенестрированный; в — синусоидный:

1 — эндотелиоцит; 2 — базальная мембрана; 3 — фенестры; 4 — поры; 5 — перицит; 6 — адвентициальная клетка; 7 — контакт эндотелиоцита и перицита; 8 — нервное окончание

II тип — **фенестрированные**, или **висцеральные** (диаметр 8–12 мкм), содержатся во многих эндокринных железах, почках. В эндотелии таких капилляров имеются истончения (фенестры), базальная мембрана непрерывна. Кроме низкомолекулярных веществ через стенку фенестрированного капилляра транспортируются белки, гормоны.

III тип — **синусоидные** (диаметр 15–30 мкм) — присутствуют в органах кроветворения, в печени, селезенке, красном костном мозге; в эндотелии таких капилляров есть поры, базальная мембрана прерывистая. Через стенку синусоидного капилляра могут транспортироваться не только крупные молекулы, но и клетки. В этих капиллярах также депонируется кровь.

Лимфатические капилляры начинаются слепо, не имеют базальных мембран (или она встречается фрагментарно), поэтому их проницаемость наиболее высока. Стенка лимфатического капилляра образована только сосудистым эндотелием, который прикрепляется к окружающим структурам якорными филаментами. Они выполняют дренажную функцию — удаляют из тканей излишки жидкости. По лимфатическим капиллярам транспортируются крупные молекулы, клетки, может происходить метастазирование опухолевых клеток.

Венулы образуются при слиянии нескольких кровеносных капилляров. Они выполняют дренажную функцию (совместно с лимфатическими капиллярами удаляют продукты метаболизма из тканевой жидкости), депонируют кровь, через их стенку в ткани мигрируют лейкоциты.

В стенке венул выделяют три оболочки. Внутренняя оболочка содержит сосудистый эндотелий (он может быть фенестрированным) на базальной мембране, в средней оболочке расположены гладкие миоциты, наружная оболочка образована рыхлой соединительной тканью.

Часть крови, циркулирующей в организме, может не проходить через капиллярное русло, а сразу из артериол сбрасываться в венулы. Сосуды, соединяющие артериолы с венулами, называются **артериоло-венулярными анастомозами**.

Вены транспортируют кровь от органов к сердцу и депонируют кровь.

Строение стенки вены (см. рис. 7.2):

1. **Внутренняя оболочка** вен образована 2 слоями:

– сосудистым эндотелием — однослойным плоским эпителием, лежащим на базальной мембране;

– субэндотелиальным слоем — тонкой прослойкой рыхлой соединительной ткани.

Внутренняя оболочка многих вен нижней половины туловища и ног образует клапаны, которые препятствуют обратному току крови.

2. **Средняя оболочка** образована гладкой мышечной тканью и рыхлой соединительной тканью. Средняя оболочка вены тоньше, чем у одноименной артерии.

3. **Наружная оболочка** представлена рыхлой соединительной тканью.

Строение вен зависит от их расположения относительно сердца (верхняя и нижняя части тела). Классифицируют вены по степени развития в их стенке мышечных элементов.

Выделяют вены (рис. 7.5):

– **безмышечного типа** (вены мозговых оболочек, селезёнки, плаценты, костей, сетчатки) — в стенке вен этого типа нет мышечных элементов;

– **мышечного типа** — среди них есть вены со **слабым** (вены головы и шеи), **средним** (вены плечевого пояса, верхней конечности) и **сильным** (вены нижней половины тела) **развитием мышечных элементов**. В венах со слабым развитием мышечных элементов гладкие миоциты расположены только в средней оболочке, в венах со средним развитием — в средней и наружной оболочках (отдельные клетки — во внутренней), в венах с сильным развитием — во всех трёх оболочках, особенно в наружной.

Вены					
← Безмышечные		→ Мышечные			
		← Со слабым развитием мышечных элементов	↓ Со средним развитием мышечных элементов	→ С сильным развитием мышечных элементов	
Внутренняя оболочка	{	Сосудистый эндотелий	Сосудистый эндотелий	Сосудистый эндотелий	Сосудистый эндотелий
		Базальная мембрана	Базальная мембрана	Базальная мембрана	Базальная мембрана
		Субэндотелиальный слой — РСТ	Субэндотелиальный слой — РСТ	Субэндотелиальный слой — РСТ, единичные ГМК	Субэндотелиальный слой — РСТ, ГМК
Средняя оболочка	→ РСТ	РСТ, 2–3 слоя ГМК	РСТ, ГМК	РСТ, циркулярные пучки ГМК	
Наружная оболочка	→ РСТ	РСТ	РСТ, единичные ГМК	РСТ, продольные пучки ГМК	
Примеры	→ Мозговые оболочки, селезёнка	Вены головы и шеи	Плечевая вена	Нижняя полая вена Бедренная вена	

Рис. 7.5. Общий план строения вен

(РСТ — рыхлая соединительная ткань, ГМК — гладкие мышечные клетки)

СЕРДЦЕ

Сердце — трубчатый орган, обеспечивает циркуляцию крови по сосудистой системе. Стенка сердца состоит из трёх оболочек: эндокарда, миокарда и эпикарда (рис. 7.6).

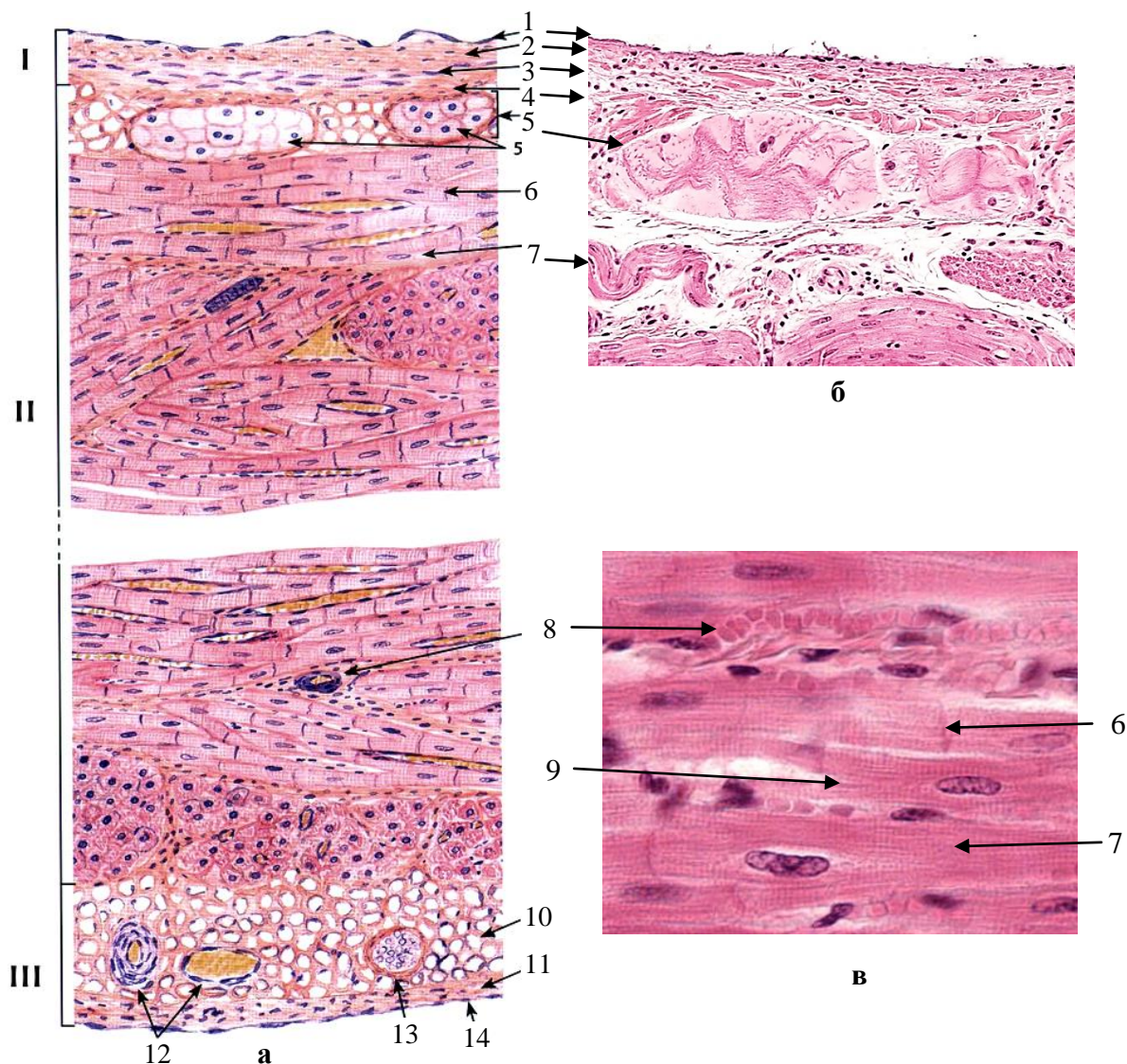


Рис. 7.6. Строение стенки сердца:

а — схема [5]; б, в — микрофото, окраска гематоксилин-эозином: I — эндокард: 1 — эндотелий; 2 — субэндотелиальный слой; 3 — мышечно-эластический слой; 4 — глубокий соединительнотканый слой; II — миокард: 5 — волокна и клетки Пуркинье; 6 — вставочные диски; 7 — рабочие кардиомиоциты; 8 — прослойки соединительной ткани и кровеносные сосуды; 9 — анастомоз; III — эпикард: 10 — жировая ткань; 11 — соединительная ткань; 12 — артерия и вена; 13 — нерв; 14 — мезотелий

I. Эндокард имеет сходное строение со стенкой кровеносного сосуда, состоит из 4 слоёв:

- | | | |
|---|---|--|
| 1) <u>эндотелиального</u> (эпителий); | } | — являются аналогами внутренней оболочки стенки сосуда |
| 2) <u>субэндотелиального</u> (PCT); | | |
| 3) <u>мышечно-эластического</u> (ГМК, PCT) — аналог средней оболочки стенки сосуда; | | |
| 4) <u>глубокого соединительнотканного</u> (PCT) — аналог наружной оболочки стенки сосуда. | | |

Между камерами сердца и у основания крупных сосудов (аорты и лёгочной артерии) эндокард образует складки — клапаны. Клапаны — это пластинки плотной соединительной ткани, покрытые эндотелием. Источником развития эндокарда является мезенхима.

II. Миокард образован поперечнополосатой сердечной мышечной тканью и тонкими прослойками рыхлой соединительной ткани. В прослойках расположены сосуды, ганглии, нервные окончания.

Основу сердечной мышечной ткани составляют клетки кардиомиоциты (см. тему «Мышечная ткань»). Источником их развития является миоэпикардальная пластинка висцерального листка спланхнотома. Это участок висцерального листка спланхнотома, который окружает первичный кровеносный сосуд.

Среди кардиомиоцитов различают три типа клеток:

1) сократительные кардиомиоциты — самая многочисленная группа клеток миокарда, которые обеспечивают сокращение камер сердца;

2) проводящие кардиомиоциты — образуют проводящую систему сердца. В отличие от сократительных кардиомиоцитов содержат мало миофибрилл.

В синусно-предсердном узле располагаются клетки-пейсмекеры (клетки водители ритма, Р-клетки). Это самые маленькие клетки среди всех кардиомиоцитов, имеют полигональную форму. На мембране Р-клеток самопроизвольно, 60–80 раз в минуту, формируется потенциал действия. От работы этих клеток зависит частота сердечных сокращений. Потенциал действия от Р-клеток передаётся на переходные клетки.

Переходные клетки располагаются в предсердно-желудочковом узле. Это клетки вытянутой формы, со слабо развитой саркоплазматической сетью. По сравнению с Р-клетками содержат больше миофибрилл, способны генерировать импульс, но с частотой 30–40 раз в минуту. От переходных клеток импульс передаётся на клетки Пуркинье.

Клетки Пуркинье являются самыми крупными кардиомиоцитами. Это клетки овальной, многоугольной формы, с эксцентрично расположенным ядром, миофибрилл мало, лежат неупорядоченно. В клетках много гликогена. Клетки Пуркинье образуют правую и левую ножки, их ветви, по которым потенциал действия передается на мембрану сократительных кардиомиоцитов;

3) секреторные кардиомиоциты предсердий секретируют гранулы натрийуретического фактора, который участвует в регуляции артериального давления, объёма внеклеточной жидкости и гомеостаза электролитов в организме.

III. Эпикард — наружная оболочка стенки сердца, одновременно является внутренним листком перикарда. Эпикард образован рыхлой соединительной тканью, покрытой снаружи однослойным плоским эпителием (мезотелием). Наружный листок перикарда образован плотной соединительной тканью, изнутри выстлан мезотелием. Между листками перикарда есть полость, в которой находится до 50 мл секрета клеток мезотелия. Секрет смягчает трение, возникающее при сокращении сердца.

ГЛАВА 8

ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Дыхание — это процесс перехода кислорода из вдыхаемого воздуха к тканям и удаления углекислого газа из тканей в атмосферу (внешнее дыхание). В этом процессе участвуют органы дыхательной системы, сердечно-сосудистой системы и кровь. Органы дыхания обеспечивают вентиляцию и газообмен, т. е. переход кислорода в кровь, а углекислого газа — в воздух. Сердечно-сосудистая система и кровь обеспечивают транспорт газов: доставку O_2 и удаление CO_2 . O_2 поступает в ткани, где участвует в окислительных процессах для получения энергии, это тканевое дыхание, конечным продуктом которого является CO_2 .

Органы дыхания также выполняют нереспираторные функции: синтез гормонов, депонирование крови и регуляцию её свертывания, а также участие в метаболизме липидов, иммунных реакциях, обонянии и голосообразовании.

Органы дыхательной системы включают:

1) **воздухопроводящие (воздухоносные) пути** — носовая полость, носоглотка, гортань, трахея, бронхи и конечные (терминальные) бронхиолы. Эти органы проводят воздух, а также согревают, увлажняют и очищают его;

2) **респираторный отдел** — дыхательные (респираторные) бронхиолы, альвеолярные ходы, альвеолярные мешочки и альвеолы, выполняющие функцию газообмена.

Воздухопроводящие пути являются трубчатыми органами. **Трахея, главные, крупные и средние бронхи** имеют в стенке 4 оболочки: слизистую, подслизистую, фиброзно-хрящевую и адвентициальную (табл. 8.1, 8.2).

Слизистая оболочка состоит из однослойного многоядного мерцательного эпителия, собственной пластинки слизистой оболочки и мышечной пластинки (в трахее отсутствует, появляется в бронхах).

В **эпителии** содержатся:

1. Реснитчатые (мерцательные) клетки. На их апикальном конце находятся реснички. Движение ресничек перемещает бронхиальный секрет в направлении носоглотки.

2. Бокаловидные эпителиоциты. Они продуцируют слизь, к которой прилипают инородные частицы, микроорганизмы, поэтому слизисто-ресничный транспорт является механизмом, который очищает поступающий в дыхательные пути воздух.

3. Эндокриноциты. Их секрет влияет на секреторную активность железистых клеток, сокращение гладких миоцитов бронхов и сосудов.

4. Малодифференцированные вставочные клетки.

Собственная пластинка слизистой оболочки образована рыхлой соединительной тканью, содержит много эластических волокон.

Мышечная пластинка слизистой оболочки присутствует только в бронхах и представлена гладкими миоцитами.

Таблица 8.1

Общий план строения органов дыхательной системы

Оболочки	Трахея, главные бронхи	Крупные бронхи	Средние бронхи
Слизистая оболочка: эпителий	Однослойный многорядный мерцательный		
собственная пластинка	РСТ, много эластических волокон, есть лимфоидные узелки		
мышечная пластинка	—	Несколько слоев ГМК	Слои ГМК занимают $\frac{1}{4}$ – $\frac{1}{6}$ толщины слизистой оболочки
Подслизистая оболочка, железы	++	+++	++
Наличие складок	–	+	+
Волокнисто-хрящевая или волокнисто-мышечно-хрящевая (гиалиновый хрящ)	Полукольца, кольца	Крупные пластины	Мелкие пластины и островки
Адвентициальная оболочка	РСТ: толщина уменьшается по мере уменьшения калибра бронха		

Таблица 8.2

Общий план строения органов дыхательной системы

Оболочки	Мелкие бронхи	Конечные бронхиолы	Дыхательные бронхиолы	Альвеолы
Слизистая оболочка: эпителий	Двухрядный мерцательный	Однослойный столбчатый и кубический	Однослойный кубический	Однослойный плоский
собственная пластинка	РСТ с большим количеством эластических волокон			
мышечная пластинка	Слои ГМК занимают $\frac{1}{2}$ толщины слизистой оболочки	2–3 слоя ГМК	Отдельные ГМК	—
Наличие складок	+	–	–	–
Адвентициальная оболочка	РСТ: толщина уменьшается по мере уменьшения калибра			—

Подслизистая оболочка образована соединительной тканью, в которой расположены сложные белково-слизистые железы. Они вместе с бокаловидными клетками образуют бронхиальный секрет. В этом секрете находятся слизь и противобактериальные вещества.

Волокнисто-хрящевая (волокнисто-мышечно-хрящевая) оболочка образована гиалиновым хрящом, который имеет вид полуколец (в трахее), колец (в главных бронхах), пластин (в крупных бронхах) или островков (в средних бронхах). Эта оболочка препятствует сужению просвета трахеи и бронхов. Фиброзно-хрящевой оболочки нет в мелких бронхах и бронхиолах, поэтому их просвет может сильно сужаться при заболеваниях.

Адвентициальная оболочка представлена рыхлой соединительной тканью.

Мелкие бронхи и конечные (терминальные) бронхиолы содержат в стенке только 2 оболочки: **слизистую** и **адвентициальную** (табл. 8.1, 8.2). Изменяется состав слизистой оболочки. Многорядный эпителий становится двухрядным, затем однорядным столбчатым, потом кубическим. В собственной пластинке слизистой оболочки по-прежнему много эластических волокон. Мышечная пластинка в мелких бронхах имеет бóльшую толщину. Так как волокнисто-хрящевая оболочка здесь отсутствует, то при патологии сокращение мышечной пластинки приводит к сильному сужению просвета мелких бронхов или бронхиол.

Таким образом, при уменьшении калибра бронхов:

- изменяется тип эпителия от многорядного мерцательного до однорядного;
- увеличивается относительная толщина мышечной пластинки;
- постепенно истончаются и исчезают подслизистая оболочка с железами и волокнисто-хрящевая (волокнисто-мышечно-хрящевая) оболочка (табл. 8.1, 8.2).

Респираторный отдел лёгкого (рис. 8.1, табл. 8.2) представлен ацинусами. В состав ацинуса входят дыхательные (респираторные) бронхиолы, альвеолярные ходы и альвеолярные мешочки, состоящие из альвеол.

Дыхательная (респираторная) бронхиола отличается от конечной тем, что в её стенку открываются альвеолы. Стенка респираторной бронхиолы состоит из слизистой и адвентициальной оболочек (табл. 8.2). Слизистая оболочка образована однослойным кубическим эпителием, собственной пластинкой слизистой оболочки с хорошо выраженными эластическими волокнами и мышечной пластинкой с единичными гладкими миоцитами. Наружная адвентициальная оболочка выражена слабо.

Среди эпителиоцитов выявляются немногочисленные реснитчатые, эндокринные клетки и секреторные клетки Клара. Вещества, которые они выделяют, участвуют в формировании бронхиолярного секрета, в образовании и разрушении сурфактанта.

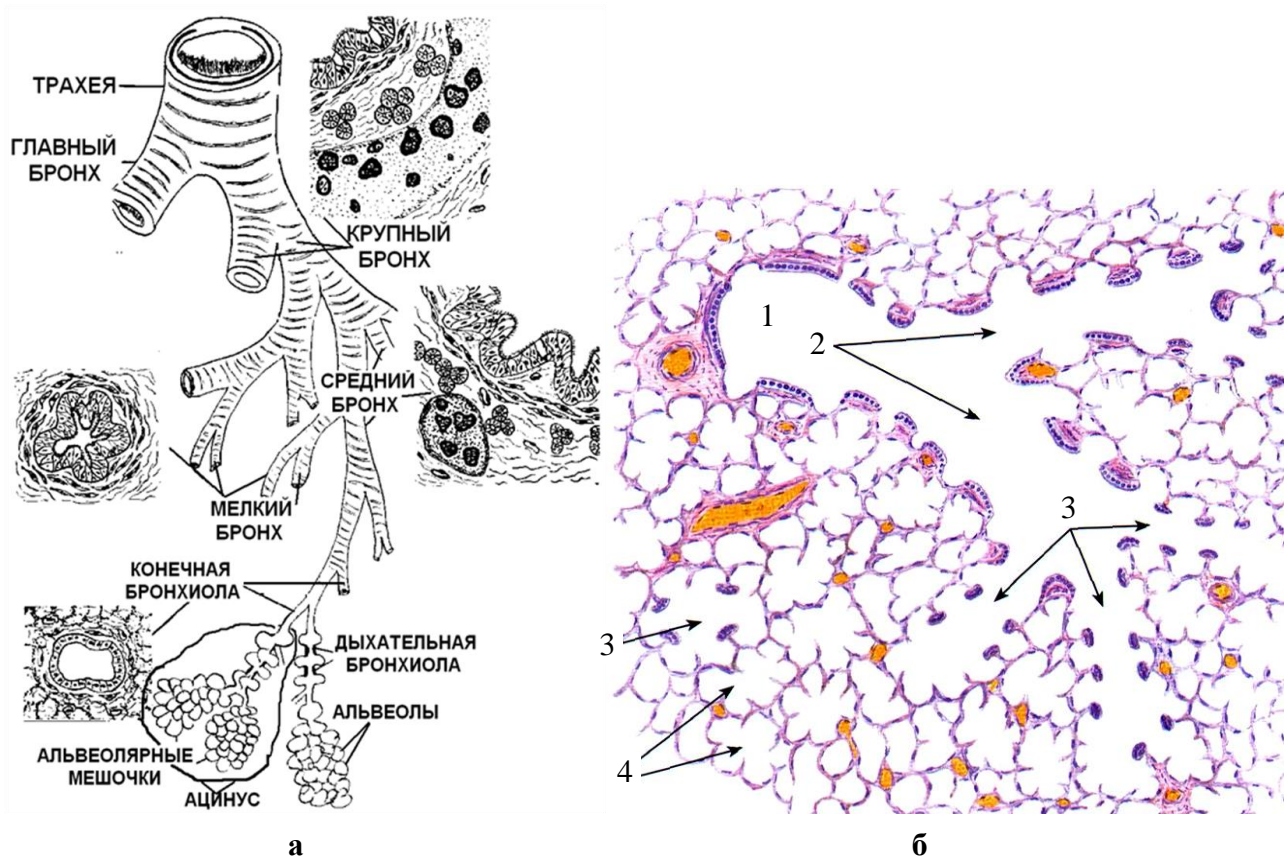


Рис. 8.1. Схема строения [5]:

а — воздухоносных путей; а, б — респираторного отдела:

1 — конечная бронхиола; 2 — дыхательная бронхиола; 3 — альвеолярные ходы; 4 — альвеолы

Стенка альвеолы (табл. 8.2, рис. 8.2) представлена однослойным плоским эпителием и собственной пластинкой — тонкой прослойкой соединительной ткани, которая может быть общей для нескольких альвеол. Поэтому её называют еще межальвеолярной перегородкой. В соединительной ткани располагаются капилляры соматического типа. Базальная мембрана капилляра может близко лежать или сливаться с базальной мембраной эпителиоцитов альвеол. Таким образом, формируется аэрогематический барьер, через который происходит **газообмен между альвеолярным воздухом и кровью**.

В межальвеолярной перегородке располагаются фибробласты. Они секретируют элементы межклеточного вещества и фибриллярные белки, например, эластин. Большое количество эластических волокон обеспечивает уменьшение объёма альвеолы, а в результате и всего лёгкого при выдохе. В межальвеолярной перегородке находятся макрофаги, которые участвуют в защитных реакциях. Они могут мигрировать в просвет альвеолы и удалять частицы пыли и микроорганизмы, попадающие с воздухом.

Эпителий альвеол (рис. 8.2) представлен 2 типами клеток: пневмоцитами 1-го (уплощенной формы, дыхательные) и 2-го типов (кубической формы, секреторные).

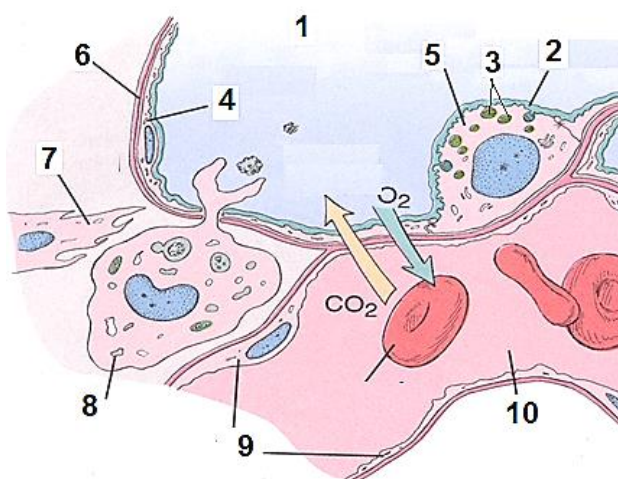


Рис. 8.2. Строение стенки альвеолы и аэрогематического барьера [25]:

1 — просвет альвеолы; 2 — сурфактант; 3 — секреторные включения с сурфактантом; 4 — пневмоцит 1-го типа; 5 — пневмоцит 2-го типа; 6 — базальная мембрана, общая для пневмоцитов и эндотелиоцитов; 7 — фибробласт; 8 — макрофаг; 9 — эндотелиоцит; 10 — просвет капилляра

Пневмоциты 1-го типа участвуют в газообмене. Кислород из альвеолы поступает в кровь через структуры аэрогематического барьера. В состав **аэрогематического барьера** входят: сурфактант (мембранная фаза и гипофаза), пневмоцит 1-го типа, общая базальная мембрана для пневмоцита 1-го типа и эндотелиоцита, эндотелиоцит соматического капилляра.

Пневмоциты 2-го типа способны к делению (являются источником регенерации эпителия альвеол) и секретируют фосфолипиды, формирующие на поверхности альвеол плёнку — сурфактант. Он состоит из внутренней, жидкой части (гипофазы), прилегающей к мембранам пневмоцитов, и наружной части, состоящей из слоев липидов (мембранной фазы). Слои липидов скользят по гипофазе и препятствуют склеиванию стенок альвеолы при выдохе.

Сурфактант препятствует спадению альвеол при выдохе, способствует расправлению альвеол на вдохе, предотвращает проникновение бактерий из воздуха в кровь и жидкости из сосудов в альвеолы, участвует в формировании аэрогематического барьера.

ГЛАВА 9

ОБЩИЙ ПОКРОВ

Общий наружный покров образует кожа. Она выполняет защитную, рецепторную, иммунологическую функции, участвует в регуляции водно-солевого обмена, терморегуляции, депонировании крови.

В составе кожи выделяют три части: **эпидермис**, **дерму** и **подкожную основу** (гиподерму) (рис. 9.1). Эпидермис образован эпителиальной тканью, дерма — соединительной, гиподерма — жировой. Источником развития эпидермиса является эктодерма, дермы — дерматом, гиподермы — мезенхима.

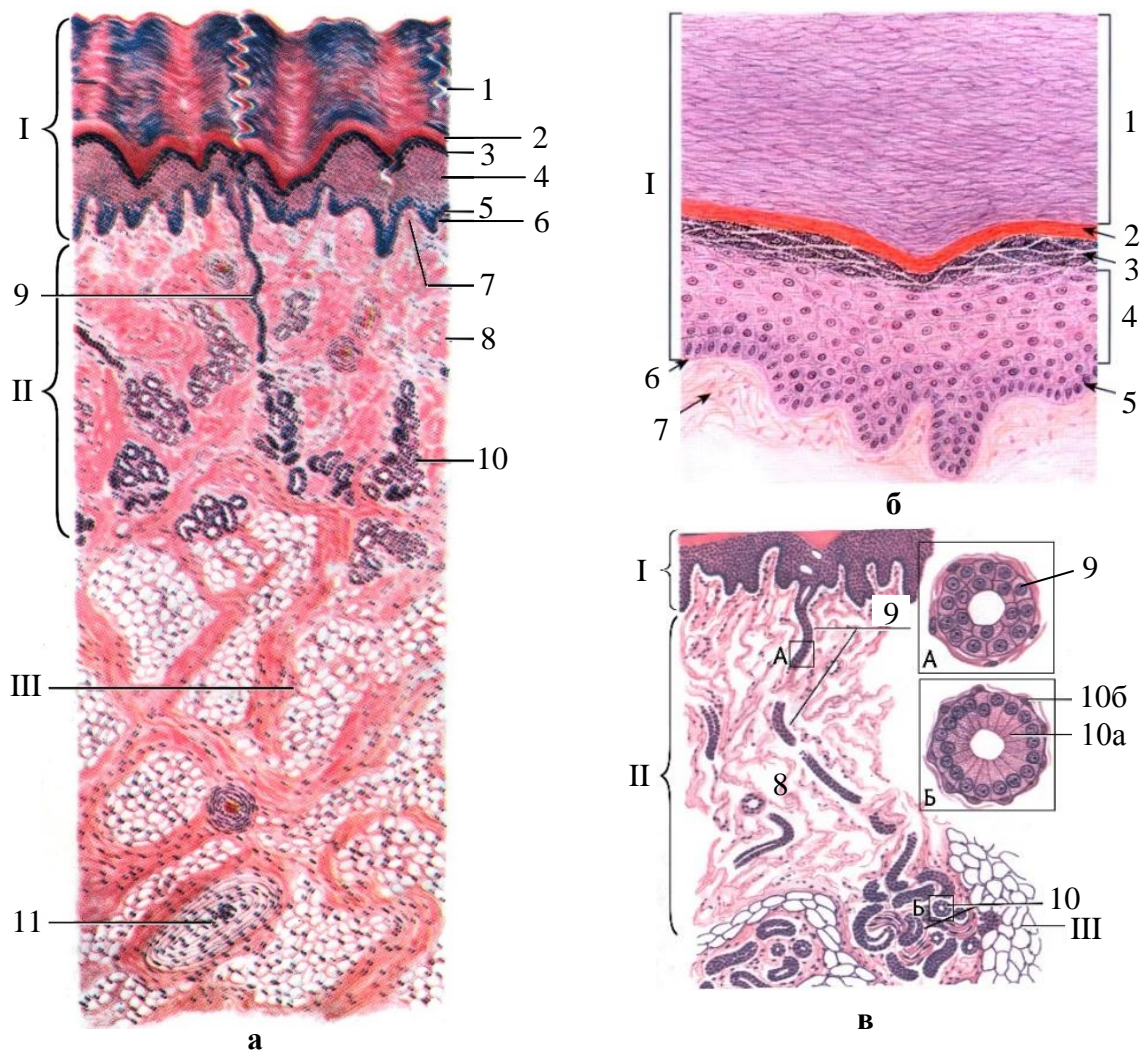


Рис. 9.1. Строение кожи [1, 5]:

а, в — схема; б — микрофото, окраска гематоксилин-эозином, увеличение $\times 900$:

- I — эпидермис: 1 — роговой слой; 2 — блестящий слой; 3 — зернистый слой; 4 — шиповатый слой; 5 — базальный слой; 6 — базальная мембрана;
- II — дерма: 7 — сосочковый слой дермы; 8 — сетчатый слой дермы; 9 — выводной проток потовой железы (а); 10 — концевой отдел мерокриной потовой железы (б): 10а — железистые клетки, 10б — миоэпителиальная клетка; III — подкожная основа (гиподерма): 11 — пластинчатое тельце

Эпидермис образован многослойным плоским ороговевающим эпителием (см. главу 3). В состав эпидермиса входят несколько типов клеток: кератиноциты — основные клетки эпидермиса, меланоциты, клетки Меркеля (осязательные рецепторные клетки), дендритные клетки (макрофаги).

Кератиноциты расположены слоями: базальный, шиповатый, зернистый, блестящий, роговой). При переходе кератиноцитов из нижних слоёв в верхние происходит кератинизация — образование мягкого кератина.

Кератиноциты базального слоя имеют столбчатую форму, овальное ядро, лежат в один слой на базальной мембране. Они соединяются между собой десмосомами, а с базальной мембраной — полудесмосомами. Среди базальных кератиноцитов находятся стволовые клетки, которые обеспечивают регенерацию эпидермиса.

В составе базального слоя также расположены неэпителиальные клетки: меланоциты, клетки Меркеля и дендритные клетки.

Меланоциты — пигментные клетки нейральной природы. Их тела расположены среди клеток базального слоя, а отростки лежат в шиповатом слое. Под действием ультрафиолетовых лучей меланоциты синтезируют меланин. Это пигмент, который придаёт нашей коже цвет и защищает стволовые клетки эпидермиса от действия внешнего излучения. Излучение может вызывать мутации в стволовых, малодифференцированных клетках.

Клетки Меркеля — осязательные клетки. Они обеспечивают тактильную чувствительность. Их тела располагаются в базальном слое, к ним подходят дендриты чувствительных нейронов. Отростки клеток лежат в шиповатом слое. Клеток Меркеля много на кончиках пальцев, в области губ.

Дендритные клетки — разновидность макрофагов. У дендритных клеток есть отростки, в цитоплазме гранулы в форме теннисной ракетки. Они участвуют в местных иммунных реакциях, вырабатывают интерферон, способны перемещаться в вышележащие слои эпидермиса.

Кератиноциты шиповатого слоя имеют многоугольную (полигональную) форму, ядра круглые, расположены в центре клетки. По углам клетки есть выпячивания («шипы»), образованные тонофиламентами. Между собой и с клетками базального слоя они соединены десмосомами. Клетки, лежащие у базального слоя, относятся к полустволовым клеткам. Они сохраняют способность делиться и вместе с клетками базального слоя обеспечивают регенерацию эпидермиса. Поэтому участок эпидермиса, который включает базальный слой кератиноцитов с прилежащими к нему клетками шиповатого слоя, называют ростковым.

В базальный и шиповатый слои из подлежащей под эпителием соединительной ткани могут проникать макрофаги и Т-лимфоциты. Они образуют местную систему иммунитета.

Кератиноциты зернистого слоя лежат в 3–4 ряда. Это клетки уплощённой, ромбовидной формы. Их ядро овальной формы, располагается в центре клетки. В цитоплазме

клеток много базофильных гранул кератогиалина. За счёт гранул кератогиалина зернистый слой на препарате наиболее интенсивно окрашен. Кератогиалин — промежуточный продукт синтеза кератина.

Кератиноциты блестящего слоя расположены над зернистым, состоят из 3–4 слоёв плоских клеток, в которых ядра и органеллы разрушаются. Клетки в препаратах, окрашенных гематоксилин-эозином не видны. Этот слой имеет вид розовой блестящей полосы. Он есть только в эпидермисе ладоней и подошв.

Роговой слой поверхностный, состоит из роговых чешуек — корнеоцитов, покрытых толстой роговой оболочкой. В них содержится «мягкий» кератин и пузырьки воздуха. Корнеоциты, эритроциты и тромбоциты у человека относятся к постклеточным структурам!

Дерма кожи содержит два слоя: сосочковый и сетчатый.

Сосочковый слой образован рыхлой соединительной тканью, которая в виде сосочков вдаётся в эпидермис. Форма и расположение сосочков, а также сосудов дермы определяют индивидуальный характер рисунка на поверхности кожи, что имеет важное значение при дактилоскопии. В сосочковом слое содержатся многочисленные капилляры и чувствительные нервные окончания.

Сетчатый слой образован плотной неоформленной соединительной тканью с мощными пучками коллагеновых волокон и сетью эластических волокон. В сетчатом слое лежат секреторные отделы потовых и сальных желёз, а также корни волос, кровеносные сосуды, многочисленные нервные окончания.

Производные кожи. К ним относятся потовые, сальные и молочные железы, волосы и ногти.

Потовые железы простые неразветвлённые трубчатые, расположены в глубине сетчатого слоя (рис. 9.1, 9.2). Потовые железы участвуют в процессах терморегуляции и выведения из организма продуктов обмена, солей, тяжёлых металлов, лекарственных веществ. В зависимости от способа выведения секрета выделяют мерокринные и апокринные потовые железы. К мерокринным относится большинство потовых желёз. Они функционируют с рождения. Апокринные потовые железы начинают функционировать в подростковом возрасте, выделяют свой секрет по микроапокринному типу (при выделении секрета разрушается незначительная часть апикальной поверхности клетки). Апокринные железы располагаются в области лба, промежностей, подмышечных впадин.

Сальные железы — простые разветвленные альвеолярные железы, выделяют секрет по голокринному типу. Клетки, образующие концевые отделы сальных желёз, называются себоцитами. Малодифференцированные из них располагаются на периферии концевого отдела. По мере накопления секрета в себоцитах разрушаются ядро и органеллы. Разрушающиеся клетки с секретом перемещаются к выводному протоку, который открывается у корня волоса. Сальные железы секретируют смесь липидов, образующих на

поверхности кожи гомогенную тонкую плёнку (кожное сало). Секрет сальных желёз предохраняет кожу от высыхания и намокания, усиливает её барьерные и бактерицидные свойства.

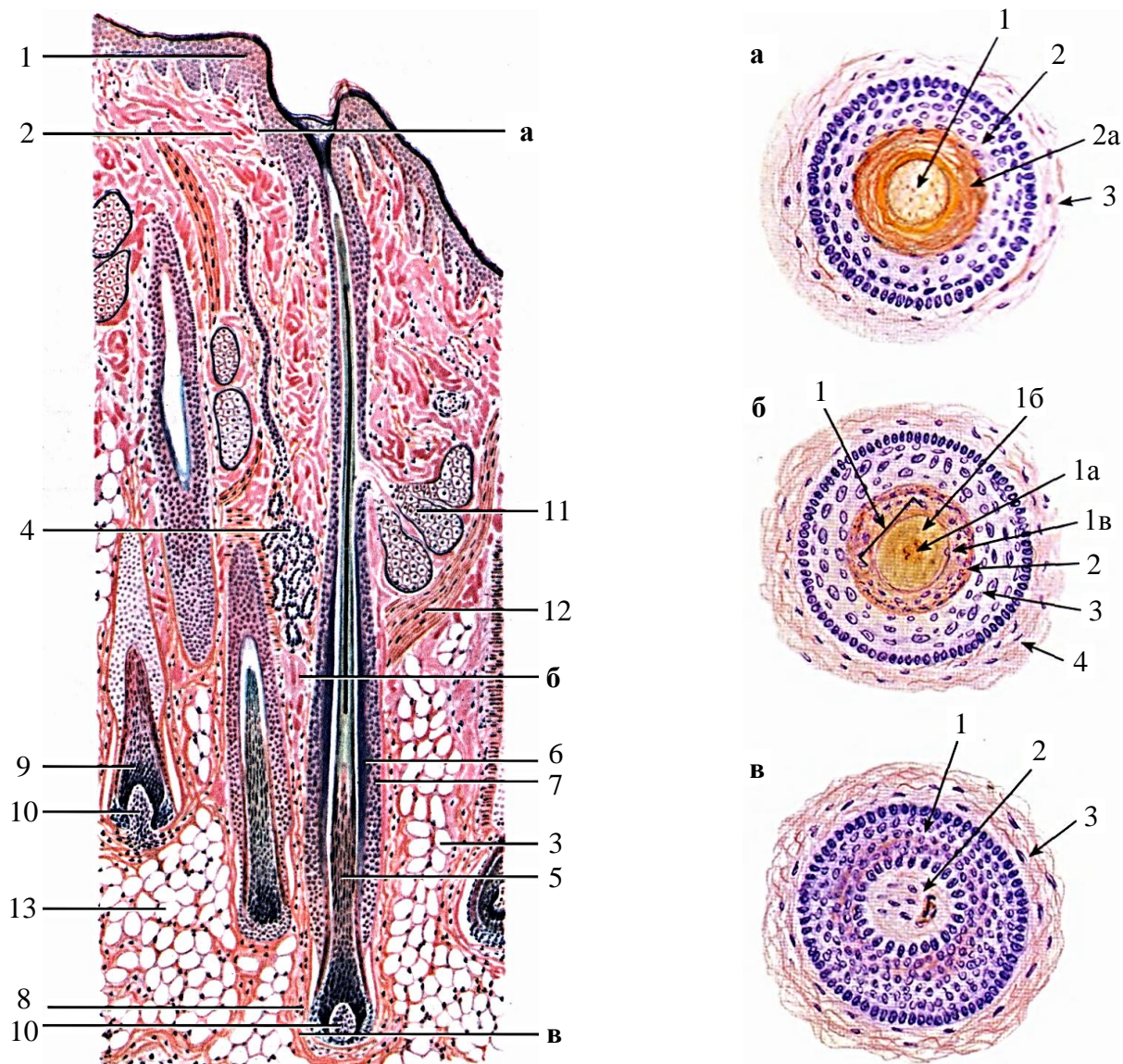


Рис. 9.2. Корневая часть волоса [1; 5]:

1 — эпидермис; 2 — дерма; 3 — подкожная основа; 4 — концевой отдел потовой железы с выводным протоком; 5 — корень волоса; 6 — внутреннее эпителиальное влагалище; 7 — наружное эпителиальное влагалище; 8 — волосяная сумка; 9 — волосяная луковица; 10 — волосяной сосочек; 11 — сальная железа; 12 — мышца, поднимающая волос; 13 — жировая ткань;

а — поперечный срез корня волоса на уровне волосяной воронки: 1 — волос; 2 — эпидермис волосяной воронки; 2а — роговой слой; 3 — дерма;

б — поперечный срез корня волоса над волосяной луковицей: 1 — корень волоса: 1а — мозговое вещество волоса, 1б — корковое вещество волоса, 1в — кутикула волоса; 2 — внутреннее эпителиальное влагалище; 3 — наружное эпителиальное влагалище; 4 — волосяная сумка;

в — поперечный срез корня волоса на уровне волосяной луковицы: 1 — волосяная луковица; 2 — волосяной сосочек; 3 — волосяная сумка

Волосы покрывают 95 % кожи и подразделяются на длинные, щетиновые и пушковые. Волосы головы, усов, бороды относятся к длинным. Волосы ресниц, бровей, наружного слухового прохода, преддверия полости носа относятся к щетиновым. Пушковые волосы покрывают большую часть тела. Волосы состоят из корня и стержня.

Стержень волоса располагается над поверхностью кожи. В длинных и щетиновых волосах в составе стержня волоса выделяют:

- 1) кутикулу — покрывает волос снаружи;
- 2) корковое вещество — располагается под кутикулой;
- 3) мозговое вещество — располагается в центре волоса.

В пушковых волосах мозговое вещество отсутствует.

Корень волоса располагается под поверхностью кожи (рис. 9.2). Он покрыт двумя эпителиальными влагалищами (внутренним и наружным) и соединительнотканной волосяной сумкой. Заканчивается корень волоса волосяной луковицей, где расположены малодифференцированные клетки. Пролиферация малодифференцированных клеток обеспечивает рост волоса.

Ногти — роговые пластинки, лежащие на ногтевом ложе. Ногтевое ложе состоит из эпителия и соединительной ткани. Эпителий ногтевого ложа (подногтевая пластинка) представлен ростковым слоем эпидермиса и роговыми чешуйками. Роговые чешуйки, содержащие твёрдый кератин, образуют ногтевую пластинку, которая соответствует роговому слою эпидермиса. Соединительная ткань богата коллагеновыми волокнами. Задняя часть ногтевого ложа называется матрицей ногтя, за счёт которой происходит его рост.

ГЛАВА 10

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Пищеварение — процесс, обеспечивающий поступление в организм энергии и «строительного» материала. Пищеварение состоит из механической и химической обработки пищи для **расщепления** её полимеров до мономеров, **всасывания** мономеров. Кроме этого, органы пищеварительной системы выводят продукты метаболизма, синтезируют гормоны, обеспечивают защиту от антигенов.

Пищеварительная система включает в себя пищеварительную трубку и пищеварительные железы (слюнные, печень, поджелудочную железу), лежащие за пределами пищеварительной трубки, но выделяющие свои секреты в её полость (рис. 10.1).

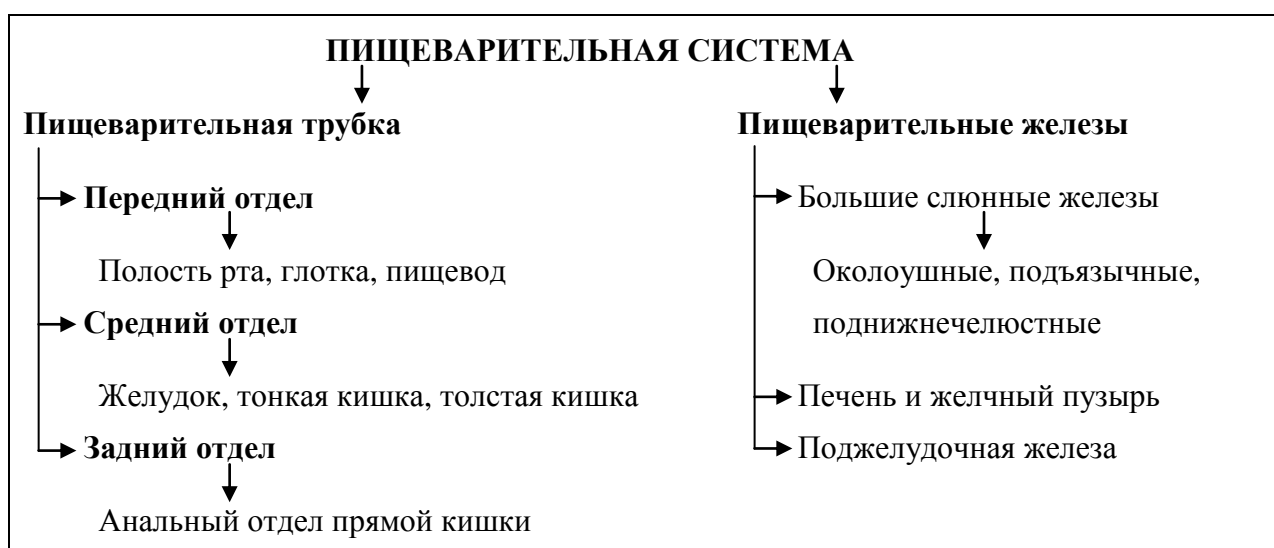


Рис. 10.1. Отделы пищеварительной системы

ОРГАНЫ ПОЛОСТИ РТА

Пищеварительный тракт начинается **полостью рта**, включая её производные: губы, щёки, твёрдое и мягкое нёбо, язык, дёсны, которые покрыты слизистой оболочкой, и зубы.

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СЛИЗИСТОЙ ОБОЛОЧКИ ОРГАНОВ ПОЛОСТИ РТА

Слизистая оболочка органов полости рта в различных её отделах отличается по своим структурным и функциональным характеристикам. В связи с этим выделяют два её типа: жевательный и выстилающий (рис. 10.2, табл. 10.1).

Жевательный тип слизистой оболочки покрывает органы полости рта, на которые приходится большая механическая нагрузка. Это десна, твёрдое нёбо, спинка и боковые поверхности языка.

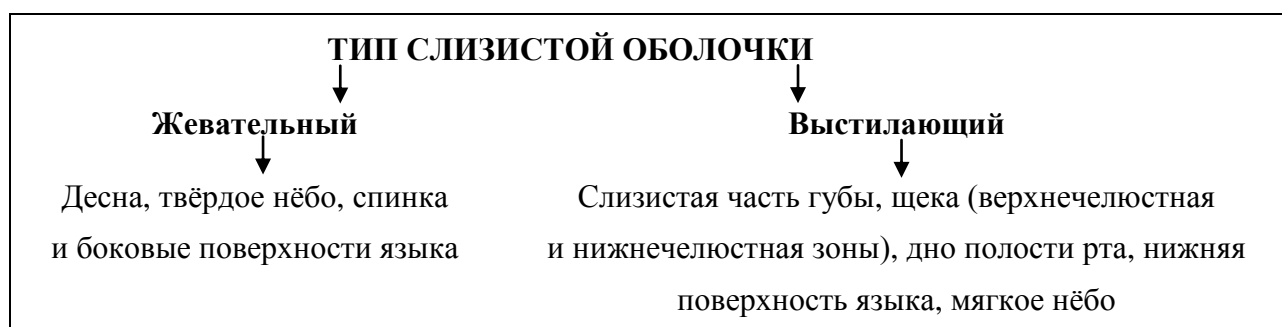


Рис. 10.2. Локализация жевательного и выстилающего типов слизистой оболочки

Таблица 10.1

Сравнительная характеристика жевательного и выстилающего типов слизистой оболочки

Характеристика слизистой оболочки	Тип слизистой оболочки	
	жевательный	выстилающий
Эпителий	Многослойный плоский частично ороговевающий	Многослойный плоский неороговевающий
Механическая прочность	Высокая	Низкая
Прикрепление	Плотное	Рыхлое
Проницаемость	Низкая	Высокая
Соединительнотканнные сосочки в собственной пластинке слизистой оболочки	Высокие и узкие	Низкие и широкие

Для жевательного типа слизистой оболочки характерно:

- наличие многослойного плоского ороговевающего или частично ороговевающего эпителия;
- высокая механическая прочность;
- плотное прикрепление (отсутствует подслизистая оболочка);
- низкая проницаемость;
- высокие и узкие соединительнотканнные сосочки.

Выстилающий тип слизистой оболочки характерен для слизистого отдела губ, щёк, дна полости рта, нижней поверхности языка, мягкого нёба.

Для выстилающего типа слизистой оболочки характерно:

- наличие многослойного плоского неороговевающего эпителия;
- низкая механическая прочность;
- рыхлое прикрепление (есть подслизистая оболочка);
- высокая проницаемость;
- низкие и широкие соединительнотканнные сосочки.

Некоторые авторы выделяют еще **специализированный тип** слизистой оболочки. Он характерен для сосочков языка, в которых содержатся вкусовые почки, — грибовидных, листовидных, желобоватых.

ГУБА

В губе выделяют три части: кожную, промежуточную, слизистую (табл. 10.2). Основу губы составляет поперечнополосатая скелетная мышечная ткань.

Таблица 10.2

Особенности строения губы

Части губы	Эпителий	Железы	Волосяные фолликулы
Кожная	Многослойный плоский ороговевающий (эпидермис)	Потовые, сальные	Есть
Промежуточная	Многослойный плоский ороговевающий (эпидермис), роговой слой очень тонкий	Сальные	Нет
Слизистая	Многослойный плоский неороговевающий	Слюнные	Нет

Кожная часть губы имеет строение, сходное с кожей. В её составе выделяют эпидермис (многослойный плоский ороговевающий эпителий) и дерму, образованную рыхлой (сосочковый слой) и плотной неоформленной соединительной тканью (сетчатый слой). В дерме располагаются волосяные фолликулы, потовые и сальные железы (рис. 10.3).

Промежуточная часть губы состоит из двух зон: наружной и внутренней. В наружной зоне эпителий многослойный плоский ороговевающий. Он здесь тоньше и прозрачнее, чем в кожной части губы. В промежуточной части губы нет волосяных фолликулов, много сальных желёз, особенно на верхней губе и в уголках рта, встречаются единичные потовые железы.

Во внутренней зоне эпителий толстый, роговой слой слабо выражен. Сальных желёз в этой зоне нет. Расположенная под эпителием рыхлая соединительная ткань образует высокие сосочки, в которых много чувствительных нервных окончаний и капилляров. Циркулирующая в капиллярах кровь придаёт этой части губы красный цвет.

Слизистая часть губы выстлана многослойным плоским неороговевающим эпителием. Собственная пластинка слизистой оболочки образует невысокие соединительнотканые сосочки. Мышечная пластинка в этой части губы отсутствует, поэтому собственная пластинка слизистой оболочки без чёткой границы переходит в подслизистую оболочку. В подслизистой оболочке располагаются губные слюнные железы (рис. 10.3). Это сложные альвеолярно-трубчатые железы, которые вырабатывают слизисто-белковый секрет. Выводные протоки желёз выстланы многослойным плоским неороговевающим эпителием и открываются на поверхности слизистой оболочки губы.

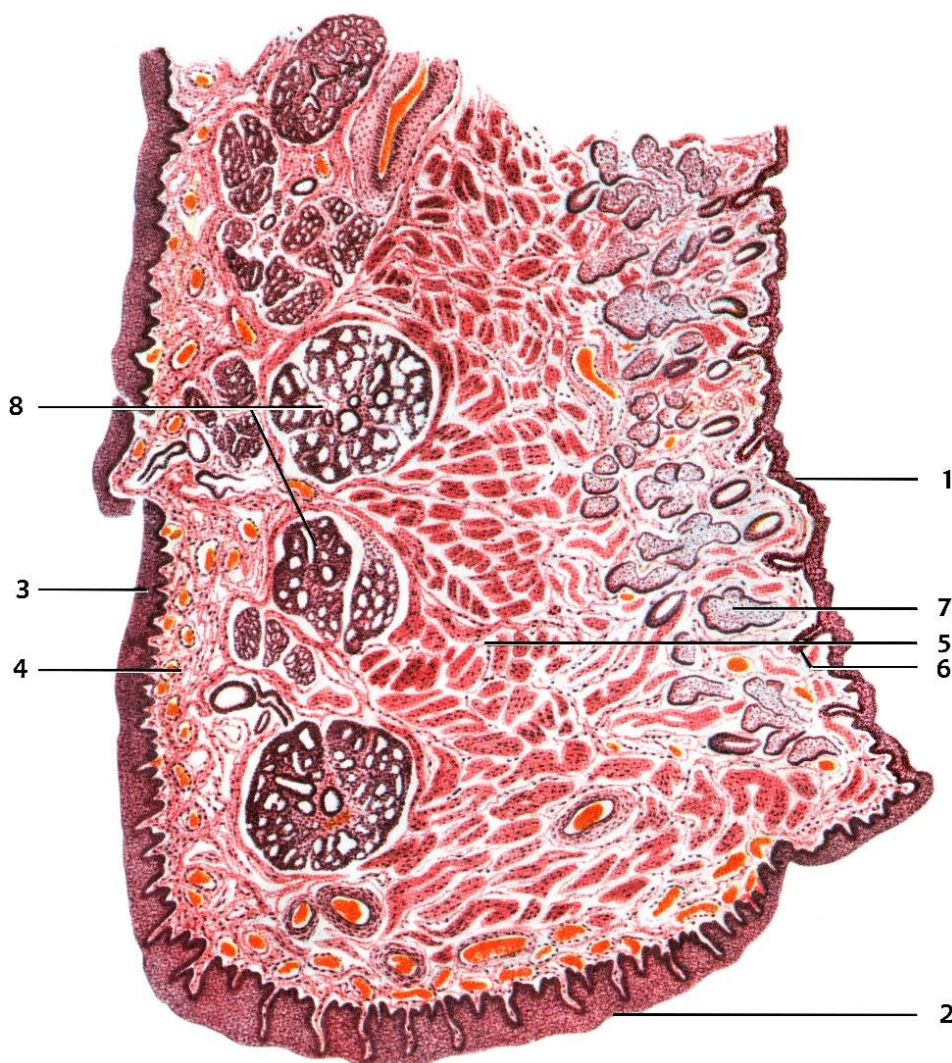


Рис. 10.3. Схема строения губы [1]:

1 — эпителий кожной части губы; 2 — эпителий промежуточной части губы; 3 — эпителий слизистой части губы; 4 — собственная пластинка слизистой оболочки; 5 — мышечная основа губы; 6 — волосяной фолликул; 7 — сальная железа; 8 — губные слюнные железы

ЩЕКА

Щёки образуют боковые стенки полости рта. Их основу составляет щёчная мышца, которая снаружи покрыта кожей, а изнутри — слизистой оболочкой.

Кожная часть щеки имеет аналогичное строение с кожной частью губы (рис. 10.3). В **слизистой оболочке щеки** выделяют три зоны: верхнечелюстную (максиллярную), нижнечелюстную (мандибулярную) и промежуточную (табл. 10.3).

В верхнечелюстной и нижнечелюстной зонах щеки слизистая оболочка выстилающего типа. Эпителий в ней многослойный плоский неороговевающий. Собственная пластинка слизистой оболочки, образованная рыхлой соединительной тканью, переходит в хорошо выраженную подслизистую оболочку. В подслизистой оболочке много сосудов, нервов, адипоцитов. Здесь же располагаются щёчные слюнные железы, секретирующие

преимущественно слизистый секрет. Мышечная оболочка образована поперечнополосатой скелетной мышечной тканью. Между пучками мышечных волокон располагаются секреторные отделы слизистых и белково-слизистых слюнных желёз.

Таблица 10.3

Сравнительная характеристика зон слизистой оболочки щеки

Зоны слизистой оболочки	Верхнечелюстная	Промежуточная	Нижнечелюстная
Эпителий	Многослойный плоский неороговевающий	Многослойный плоский ороговевающий	Многослойный плоский неороговевающий
Подслизистая оболочка	Есть	Нет	Есть
Железы	Слюнные, секреторные отделы лежат в подслизистой (<u>секрет слизистый</u>) и мышечной (<u>секрет белково-слизистый</u>) оболочках	Сальные	Слюнные, секреторные отделы лежат в подслизистой (<u>секрет слизистый</u>) и мышечной (<u>секрет белково-слизистый</u>) оболочках

Промежуточная зона щеки располагается на уровне смыкания зубов. Её также называют белой линией. Она образуется в период эмбрионального развития при слиянии кожных складок верхнечелюстного и нижнечелюстного отростков.

В слизистой оболочке промежуточной зоны щеки эпителий многослойный плоский ороговевающий. Собственная пластинка слизистой оболочки образована рыхлой соединительной тканью. Подслизистой оболочки в этой части щеки нет, отсутствуют слюнные железы, редко встречаются редуцированные сальные железы.

Нёбо ограничивает собственно полость рта от полости носа. Оно состоит из двух частей: твёрдого и мягкого нёба.

ТВЁРДОЕ НЁБО

Твёрдое нёбо покрыто слизистой оболочкой жевательного типа. В нём выделяют четыре зоны: краевую, нёбного шва, жировую и железистую (рис. 10.4, табл. 10.4).

Краевая зона находится в месте перехода твёрдого нёба в десну (рис. 10.4, а).

Зона **нёбного шва** располагается по средней линии твёрдого нёба (рис. 10.4, б). Нёбный шов формируется в эмбриогенезе при слиянии латеральных нёбных отростков между собой.

В краевой зоне и зоне нёбного шва отсутствует подслизистая оболочка, поэтому собственная пластинка слизистой оболочки прикрепляется к надкостнице нёбной кости.

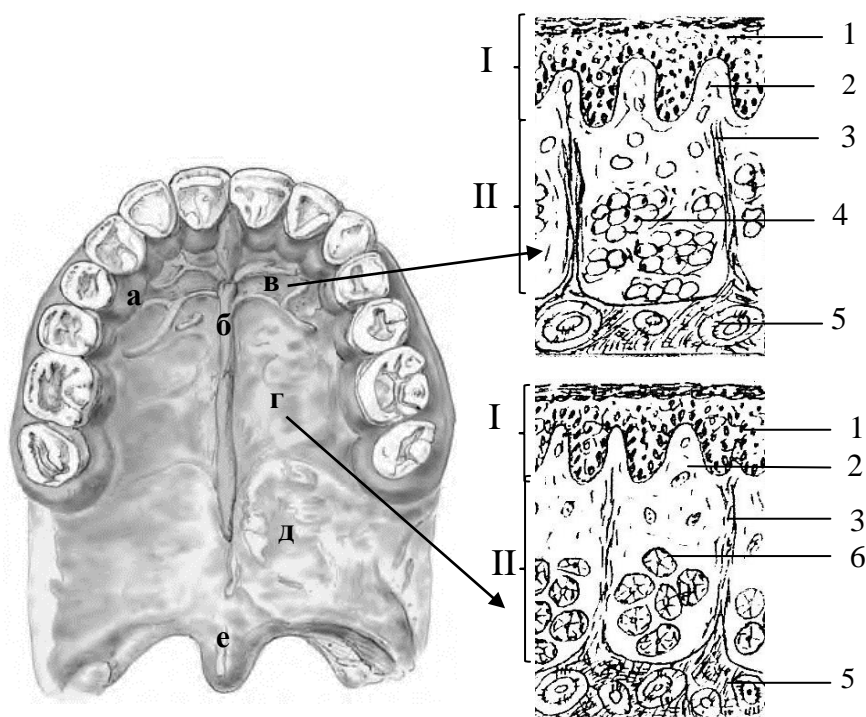


Рис. 10.4. Схема строения твёрдого нёба [27, 4]:

а — краевая зона; б — зона нёбного шва; в — жировая зона; г — железистая зона; д — мягкое нёбо;
е — язычок;

I — слизистая оболочка: 1 — многослойный плоский ороговевающий эпителий; 2 — собственная пластинка слизистой оболочки;

II — подслизистая оболочка: 3 — пучки коллагеновых волокон; 4 — адипоциты; 5 — нёбная кость;
6 — слизистый секреторный отдел слюнной железы

Таблица 10.4

Сравнительная характеристика зон твёрдого нёба

Строение зон твёрдого нёба	Зоны твёрдого нёба			
	краевая	нёбного шва	жировая	железистая
Эпителий	Многослойный плоский ороговевающий во всех зонах			
Подслизистая оболочка	Нет	Нет	Есть, содержит много адипоцитов	Есть, содержит много желёз
Железы	Нет	Нет	Нет	Слюнные, слизистый секрет

В жировой и железистой зонах, наоборот, подслизистая оболочка хорошо выражена (рис. 10.4, II).

Жировая зона располагается в передней трети твёрдого нёба. В её подслизистой оболочке много адипоцитов — клеток белой жировой ткани (рис. 10.4, в).

Железистая зона занимает задние $\frac{2}{3}$ твёрдого нёба. В её подслизистой оболочке много секреторных отделов нёбных слюнных желёз (рис. 10.4, г).

МЯГКОЕ НЁБО

В мягком нёбе выделяют две поверхности: ротоглоточную и носоглоточную (рис. 10.5, табл. 10.5).

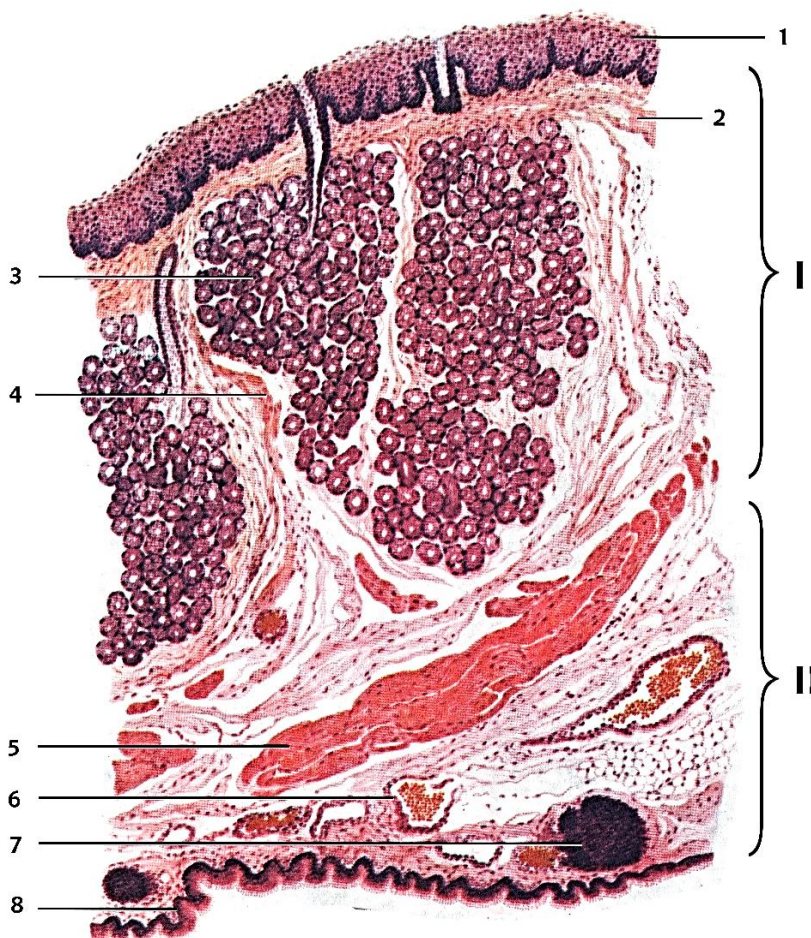


Рис. 10.5. Строение мягкого нёба [1]:

I — ротоглоточная поверхность: 1 — многослойный плоский неороговевающий эпителий; 2 — собственная пластинка слизистой оболочки; 3 — секреторные отделы слюнных желёз в подслизистой оболочке; 4 — мышца, поднимающая нёбную занавеску; II — носоглоточная поверхность: 5 — мышца, напрягающая нёбную занавеску; 6 — кровеносный сосуд; 7 — лимфоидный узелок; 8 — однослойный многорядный мерцательный эпителий

Таблица 10.5

Сравнительная характеристика ротоглоточной и носоглоточной поверхностей мягкого нёба

Строение мягкого нёба	Поверхности мягкого нёба	
	Ротоглоточная	Носоглоточная
Эпителий	Многослойный плоский неороговевающий	Однослойный многорядный мерцательный
Подслизистая оболочка	Есть	Нет
Железы	Белково-слизистые, слизистые в подслизистой оболочке	Слизистые в слизистой оболочке

В основе мягкого нёба лежит поперечнополосатая мышечная ткань, покрытая слизистой оболочкой.

Ротоглоточная поверхность мягкого нёба обращена в полость рта. Её слизистая оболочка состоит из многослойного плоского неороговевающего эпителия и собственной пластинки, которая переходит в подслизистую оболочку. Собственная пластинка слизистой оболочки и подслизистая оболочка образованы рыхлой соединительной тканью. В подслизистой оболочке располагаются секреторные отделы слизистых слюнных желёз.

Носоглоточная поверхность мягкого нёба обращена в полость носа. Её слизистая оболочка выстлана однослойным многорядным мерцательным эпителием. В собственной пластинке располагаются секреторные отделы слизистых желёз и лимфатические узелки.

ДЕСНА

Десна является компонентом поддерживающего аппарата зуба. Она представлена слизистой оболочкой, которая непосредственно окружает зуб.

В десне выделяют свободную и прикреплённую части, а также межзубные сосочки.

Границей между свободной и прикреплённой частями десны является десневой желобок (рис. 10.6, 3).

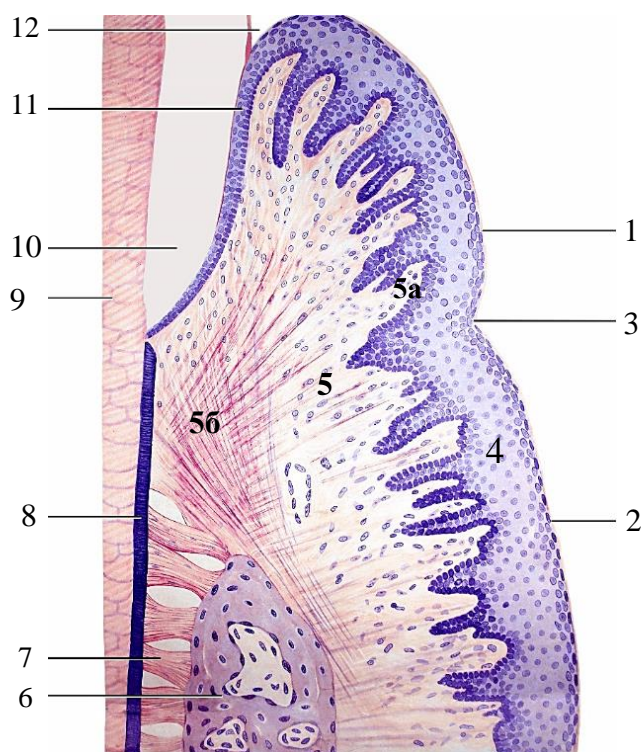


Рис. 10.6. Строение десны [4]:

1 — свободная часть десны; 2 — прикреплённая часть десны; 3 — десневой желобок; 4 — эпителий слизистой оболочки десны; 5 — собственная пластинка слизистой оболочки: 5а — сосочковый слой; 5б — сетчатый слой; 6 — альвеолярная кость; 7 — периодонтальная связка; 8 — цемент; 9 — дентин коронки зуба; 10 — эмаль; 11 — эпителий прикрепления; 12 — десневая борозда

Свободная часть десны прилежит к зубу (рис. 10.6, 1). Между зубом и свободной частью десны есть пространство — десневая борозда (рис. 10.6, 12). В норме глубина десневой борозды до 3 мм. Десневая борозда заполнена десневой жидкостью. В состав десневой жидкости входят: вода, электролиты, лейкоциты, микроорганизмы, ферменты, иммуноглобулины, клетки эпителия.

Прикреплённая часть десны плотно сращена с надкостницей альвеолярного отростка верхней челюсти или с альвеолярной частью нижней челюсти (рис. 10.6, 2).

Межзубные сосочки — возвышение на свободном крае десны между соседними зубами.

Гистологическое строение десны. Слизистая оболочка десны жевательного типа. В её состав входят многослойный плоский ороговевающий эпителий и собственная пластинка слизистой оболочки (рис. 10.6, 10.7).

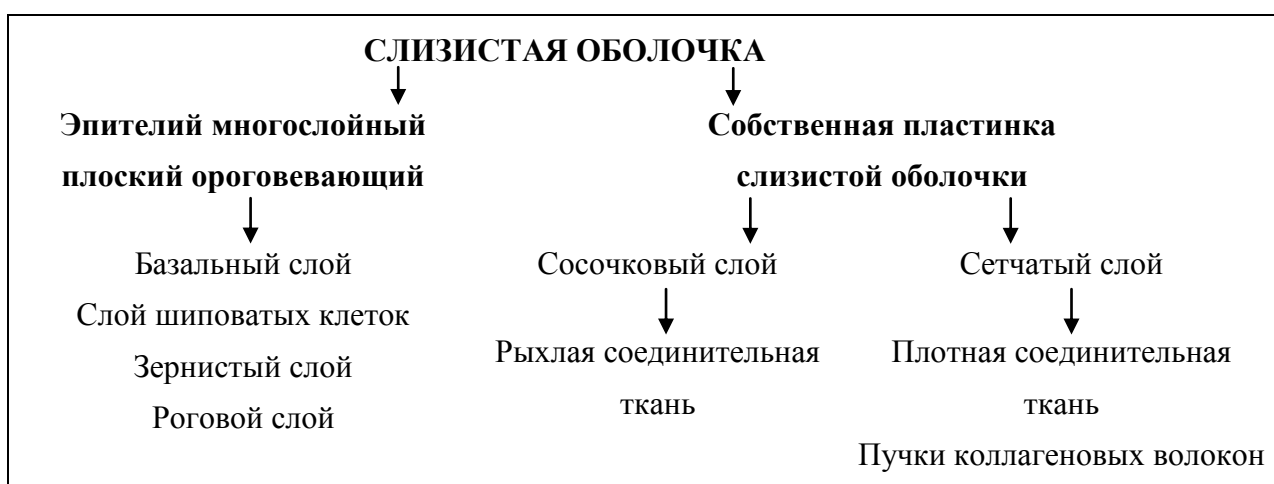


Рис. 10.7. Гистологическое строение десны

В эпителии десны выделяют четыре слоя: базальный, слой шиповатых клеток, зернистый, роговой.

Собственная пластинка слизистой оболочки состоит из двух слоёв: сосочкового и сетчатого. Сосочковый слой образован рыхлой соединительной тканью, глубоко вдающейся в эпителий. В нём много кровеносных сосудов и нервных окончаний. Сетчатый слой образован плотной соединительной тканью. В нём много пучков коллагеновых волокон, которые прикрепляют слизистую оболочку десны к надкостнице альвеолярной кости, а также к цементу зуба.

ЗУБЫ

В зубе выделяют три части (рис. 10.8): **коронку**, **шейку**, **корень**. У зуба может быть один или несколько корней. Основу зуба составляет специализированная костная ткань — **дентин**. В области коронки дентин покрыт **эмалью**, в области корня — **цементом**. Полость зуба заполнена **пульпой**.

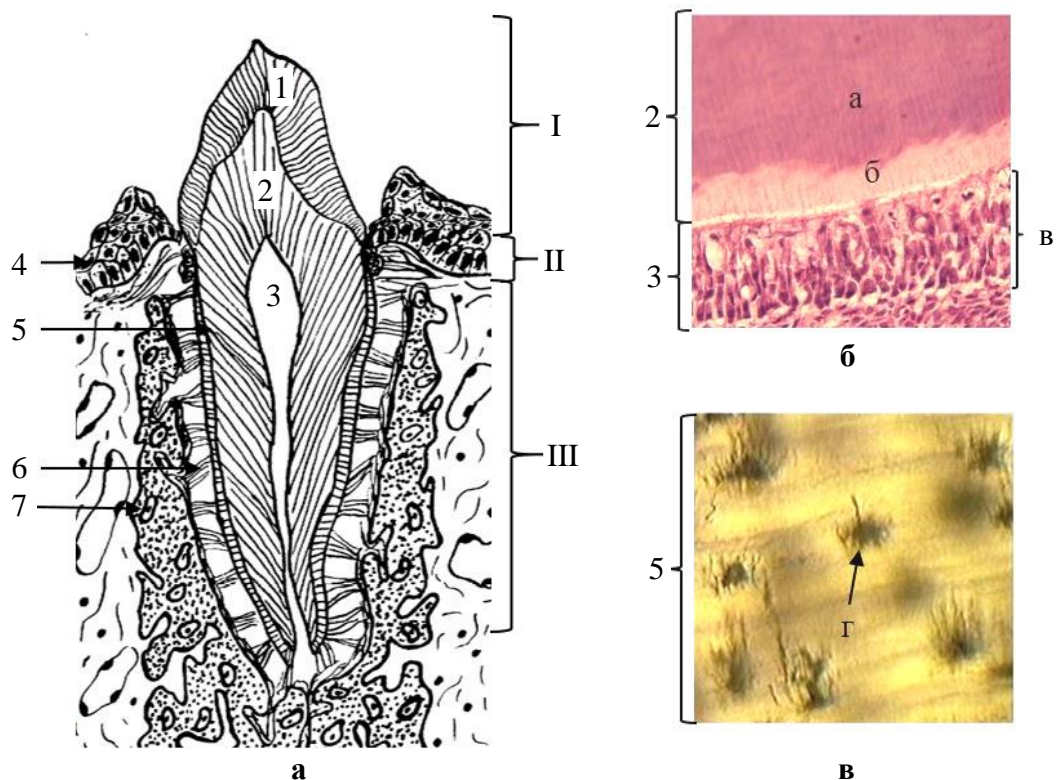


Рис. 10.8. Строение зуба:

- а — схема; б — срез, окраска гематоксилин-эозином; в — шлиф зуба. б, в — микрофото:
 I — коронка зуба: 1 — эмаль; 2 — дентин: а — околопульпарный слой дентина (б); б — предентин (б);
 3 — пульпа; в — тела дентинобластов в периферическом слое пульпы (б);
 II — шейка зуба;
 III — корень зуба. Поддерживающий аппарат зуба: 4 — десна; 5 — цемент: г — цементоциты, окружены минерализованным межклеточным веществом (в); 6 — периодонтальная связка; 7 — альвеола зуба

ЭМАЛЬ

Эмаль — самая твёрдая ткань зуба. Она является продуктом секреции энамелобластов — эпителиальных клеток, образующих эмаль в эмбриогенезе.

Источник развития эмали — эпителий полости рта (внутренний эмалевый эпителий).

Химический состав эмали:

- 96 % неорганических веществ (в основном это кристаллы гидроксиапатитов);
- 1 % органических веществ (к ним относятся специфические белки эмали);
- 3 % воды.

Различают призмennую и беспризмennую эмаль — начальную и конечную. Начальная беспризмennая эмаль образует тонкий слой на границе с дентином. Конечная беспризмennая эмаль представлена самыми поверхностными слоями эмали. Основную массу эмали образует призмennая эмаль.

Призменная эмаль состоит из призм и межпризменного вещества. **Эмалевые призмы** являются структурно-функциональной единицей эмали (рис. 10.9). Они имеют S-образную форму, их длина больше, чем толщина эмали. Располагаются призмы пучками, перпендикулярно к поверхности дентина.

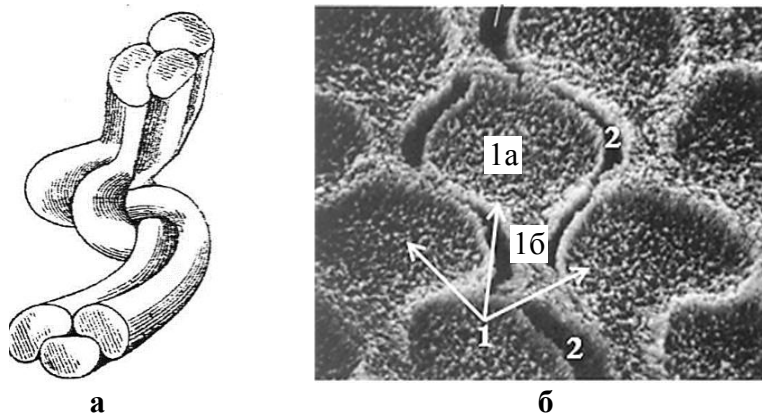


Рис. 10.9. Ультраструктура эмали [4]:

- а — эмалевые призмы; б — сканирующая электронная микрофотография эмалевых призм в поперечном разрезе:
 1 — эмалевая призма: 1а — головка, 1б — хвост; 2 — межпризменное вещество

Регенерация эмали. У человека эмаль не способна к регенерации, так как нет клеток (энамелобластов), её образующих. Но обновление компонентов эмали происходит постоянно в процессе **деминерализации** и **реминерализации**. Часть кристаллов гидроксиапатитов периодически разрушается (деминерализация), а часть образуется заново (реминерализация). Необходимые для минерализации вещества эмаль получает из слюны, наиболее активно в течение первого года после прорезывания зуба. Нарушение баланса между процессами реминерализации и деминерализации приводит к повреждению эмали и развитию кариеса.

Возрастные изменения эмали. С возрастом снижается проницаемость эмали. В её составе увеличивается количество неорганических веществ — кальция, фосфора, цинка, фтора. От степени минерализации зависит цвет эмали. При высокой минерализации у пожилых людей эмаль становится прозрачной, и через неё просвечивает желтоватый цвет дентина, поэтому с возрастом эмаль приобретает жёлтый оттенок. У молодых людей минерализация эмали более низкая. Эмаль непрозрачна, поэтому дентин не виден, и зубы выглядят более белыми.

ДЕНТИН

Дентин образует основу зуба, входит в состав коронки, шейки и корня. Он образован специализированной костной тканью, в которой нет кровеносных сосудов, нет клеток, а есть только их отростки. В коронке зуба дентин покрыт эмалью, в корне зуба — цементом.

Источник развития дентина — эктомезенхима зубного сосочка.

Химический состав дентина:

- 70 % неорганических веществ (91–92 % — кристаллы гидроксиапатита);
- 20 % органических веществ (преимущественно коллаген I типа);
- 10 % воды.

Дентин состоит из обызвествлённого межклеточного вещества, пронизанного дентинными трубочками, в которых располагаются отростки дентинобластов, дентинная жидкость, нервные волокна, коллагеновые фибриллы. Тела дентинобластов находятся в периферическом слое пульпы зуба (см. рис. 10.8). В дентине выделяют три слоя:

- плащевой — наружный слой дентина, который прилежит к эмали в коронке зуба или к цементу в корне зуба;
- околопульпарный — находится под плащевым дентином, составляет его основную часть;
- предентин — неминерализованная часть дентина, граничит с пульпой зуба (см. рис. 10.8).

Регенерация дентина. Дентин способен к регенерации за счёт образования дентинобластами вторичного и третичного дентина. Вторичный дентин образуется в ответ на физиологическую стираемость зубов вдоль всей поверхности пульпарной полости. Третичный дентин образуется локально в местах повреждения.

ЦЕМЕНТ

Цемент покрывает дентин в области шейки и корня зуба. Цемент образован специализированной костной тканью. В отличие от пластинчатой костной ткани, цемент не имеет кровеносных сосудов, питается диффузно за счёт дентинной жидкости или сосудов периодонтальной связки, не способен к постоянным перестройкам.

Источник развития цемента — эктомезенхима зубного мешочка.

Функции цемента: входит в состав поддерживающего аппарата зуба, участвует в репаративных и компенсаторных процессах.

Химический состав цемента:

- 50–60 % неорганических веществ;
- 40–50 % органических веществ.

Из органических веществ в составе цемента преобладает коллаген.

Различают 2 вида цемента: бесклеточный, или первичный, и клеточный, или вторичный.

Бесклеточный цемент покрывает шейку и весь корень зуба, состоит только из межклеточного вещества — волокон и минерализованного основного вещества.

Клеточный цемент покрывает нижние $\frac{2}{3}$ корня зуба. Его много у верхушки корня и в межкорневых отделах. В состав клеточного цемента входят клетки (цементобласты, цементоциты) и межклеточное вещество (см. рис. 10.8).

Цементобласты — клетки с хорошо развитым синтетическим аппаратом. Они синтезируют межклеточное вещество цемента и располагаются на его поверхности.

Цементоциты — зрелые клетки, располагаются внутри цемента в полостях (лакунах).

Межклеточное вещество цемента состоит из волокон и обызвествлённого основного вещества. Волокна располагаются параллельно поверхности корня зуба (собственные волокна цемента) и лежат перпендикулярно поверхности корня зуба (внешние волокна). Собственные волокна цемента синтезируют цементобласты. Внешние волокна обеспечивают удержание зуба в зубной альвеоле, синтезируются фибробластами.

Регенерация цемента. Цемент способен к регенерации. Образуется в области верхушки корня зуба цементобластами, обеспечивает пассивное прорезывание зуба в ответ на потерю зуба-антагониста.

Эмаль, дентин, цемент — это твёрдые ткани зуба.

ПУЛЬПА ЗУБА

Пульпа зуба — мягкая ткань зуба, которая находится в полости зуба. Она образована соединительной тканью. В коронковой части зуба — рыхлая соединительная ткань, в корневой части зуба — плотная соединительная ткань.

Источник развития пульпы — эктомезенхима зубного сосочка.

Функции пульпы:

1. Пластическая — образует дентин.
2. Трофическая — питает дентин.
3. Сенсорная — содержит большое количество нервных окончаний.
4. Защитная — участвует в воспалительных и специфических иммунных реакциях.
5. Репаративная — вырабатывает вторичный и третичный дентин.

В составе пульпы выделяют три слоя: периферический, промежуточный и центральный (рис. 10.10).

Периферический слой пульпы образован **телами дентинобластов**, которые в коронковой части пульпы имеют призматическую, а в корневой части — грушевидную или кубическую формы.

Промежуточный слой пульпы есть только в коронковой части зуба. В его наружной зоне нет клеток, только их отростки, много нервных волокон, гемокapилляров, коллагеновых, эластических волокон и основного вещества рыхлой соединительной ткани. Во внутренней зоне много клеток: фибробластов, преддентинобластов, лимфоцитов, тучных и малодифференцированных клеток. Малодифференцированные клетки могут дифференцироваться в фибробласты и преддентинобласты. В этой зоне также располагаются капилляры, миелиновые и безмиелиновые нервные волокна.

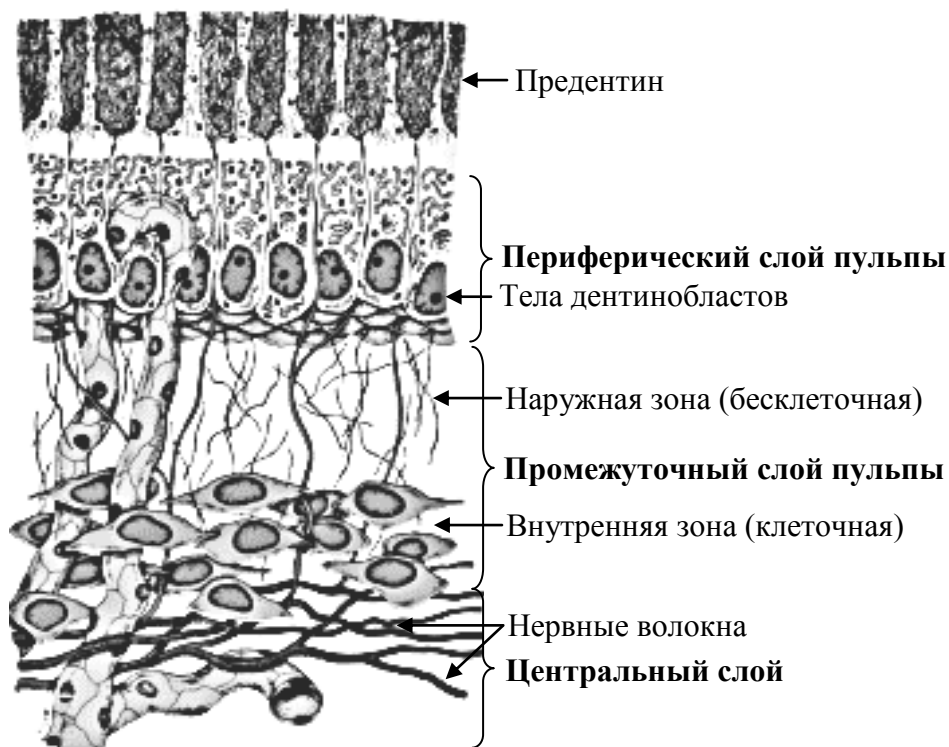


Рис. 10.10. Строение пульпы [28]

Центральный слой пульпы зуба образован рыхлой соединительной тканью. Для неё характерен разнообразный клеточный состав: фибробласты, макрофаги, лимфоциты, тучные и малодифференцированные клетки. Здесь много основного вещества и мало волокон.

Возрастные изменения пульпы. С возрастом за счёт образования вторичного и третичного дентина уменьшается объём пульпарной камеры, изменяется её форма, уменьшается количество клеток, увеличивается количество коллагеновых волокон и обызвествлённых структур — петрификатов, дентиклей.

ПОДДЕРЖИВАЮЩИЙ АППАРАТ ЗУБА

Периодонт, альвеола зуба, десна и цемент образуют **поддерживающий аппарат зуба**.

Цемент — см. стр. 93.

Десна — см. стр. 89.

Периодонт

Периодонт занимает пространство между зубом и стенкой альвеолы зуба. В нём располагается плотная оформленная и рыхлая соединительные ткани, эпителиальная ткань, сосуды, нервы.

Источник развития периодонта — эктомезенхима зубного мешочка.

Плотная оформленная соединительная ткань формирует пучки волокон, в основном коллагеновых. Пучки волокон в периодонте ориентированы в разных направлениях, что позволяет перераспределять нагрузку на зуб при жевании (см. рис. 10.8).

Между пучками волокон периодонта находятся рыхлая соединительная ткань, сосуды, нервы и эпителиальные островки Малассе. Островки Малассе могут быть источником формирования кист и гранулём в периодонте. Эпителиальные островки Малассе — это остатки гертвиговского корневого влагалища (см. стр. 99).

Альвеола зуба

Стенка альвеолы зуба образована пластинчатой костной тканью, имеет две кортикальные пластинки. Наружная кортикальная пластинка сплошная, в её составе есть остеоны. Во внутренней кортикальной пластинке есть отверстия (фолькмановские каналы), через которые в периодонтальное пространство проходят сосуды и нервы. Между кортикальными пластинками находятся костные трабекулы, образующие губчатое вещество.

Источник развития альвеолы зуба — мезенхима. Внутренняя кортикальная пластинка развивается из эктомезенхимы зубного мешочка.

Стенка альвеолы зуба способна к перестройке под воздействием давления и силы тяги. Под воздействием давления активируются остеокласты — клетки, разрушающие костную ткань. Под воздействием силы тяги активируются остеобласты — клетки, образующие костную ткань. Работа этих двух клеток — остеокластов и остеобластов — лежит в основе методов ортодонтического лечения.

РАЗВИТИЕ ЗУБОВ

В эмбриогенезе образуется только коронка зуба. Корень зуба формируется после рождения перед прорезыванием и завершает образование в молочных зубах к 1,5–4 годам.

В развитии зубов выделяют три периода:

- 1) закладки зубных зачатков;
- 2) дифференцировки зубных зачатков;
- 3) образования тканей зуба (гистогенез).

Закладка зубных зачатков

Закладка зубных зачатков начинается на 6-й неделе эмбриогенеза с пролиферации и погружения эпителия слизистой оболочки полости рта в подлежащую мезенхиму. В результате образуются **две пластинки** — **вестибулярная** и **зубная** (рис. 10.11).

В вестибулярной пластинке на 8-й неделе эмбриогенеза часть клеток погибает, что приводит к появлению щёчно-губной борозды (рис. 10.11, 2). Эта борозда отделяет преддверие полости рта от собственно полости рта.

Из материала зубной пластинки образуются зубные почки (рис. 10.11, 4). Их количество соответствует закладкам будущих зубов. У человека в норме образуется 52 зубные почки (20 молочных зубов и 32 постоянных). Зубная почка представляет собой скопление эпителиальных клеток округлой или овальной формы.

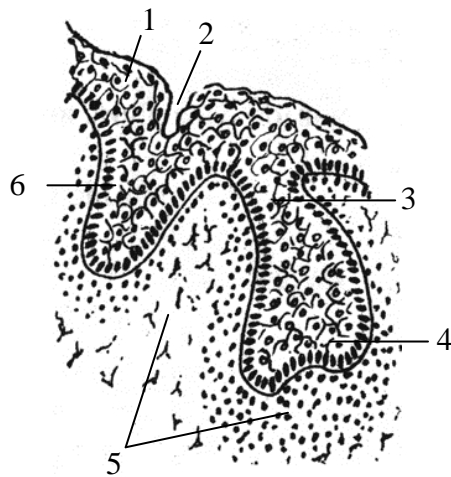


Рис. 10.11. Развитие зубной и вестибулярной пластин [4]:

1 — эпителий полости рта; 2 — щёчно-губная борозда; 3 — зубная пластинка; 4 — зубная почка;
5 — мезенхима; 6 — вестибулярная пластинка

ДИФФЕРЕНЦИРОВКА ЗУБНЫХ ЗАЧАТКОВ

Эпителиальные клетки зубной почки, расположенные по краям, активно делятся и окружают скопление мезенхимальных клеток. При этом зубная почка приобретает форму «шапочки» (рис. 10.12). Эта структура получила название **эмалевый орган**, а скопление мезенхимальных клеток под ним — **зубной сосочек**. Мезенхима, которая окружает эмалевый орган и зубной сосочек, формирует **зубной мешочек**.

Таким образом, **на ранних стадиях развития закладка зуба состоит из 3 зачатков — эмалевого органа, зубного сосочка и зубного мешочка.**

Эмалевый орган образуется из эпителия слизистой оболочки полости рта, а зубной сосочек и зубной мешочек — из эктомезенхимы. Клетки эктомезенхимы зубного сосочка и зубного мешочка мигрируют из нервного гребня.

Эмалевый орган. В эмалевом органе выделяют четыре типа эпителиальных клеток: наружный эмалевый эпителий, клетки пульпы эмалевого органа, клетки промежуточного слоя, внутренний эмалевый эпителий (рис. 10.12, 10.13).

Наружный эмалевый эпителий покрывает выпуклую сторону эмалевого органа. Клетки имеют кубическую форму, органеллы развиты слабо.

Пульпа эмалевого органа образована клетками с отростками. Эти клетки имеют звёздчатую форму. В них хорошо развит комплекс Гольджи, лизосомальный аппарат. Клетки вырабатывают жидкость, в которой есть белки, гликозаминогликаны, много воды. Пульпа эмалевого органа располагается между наружными клетками и клетками промежуточного слоя.

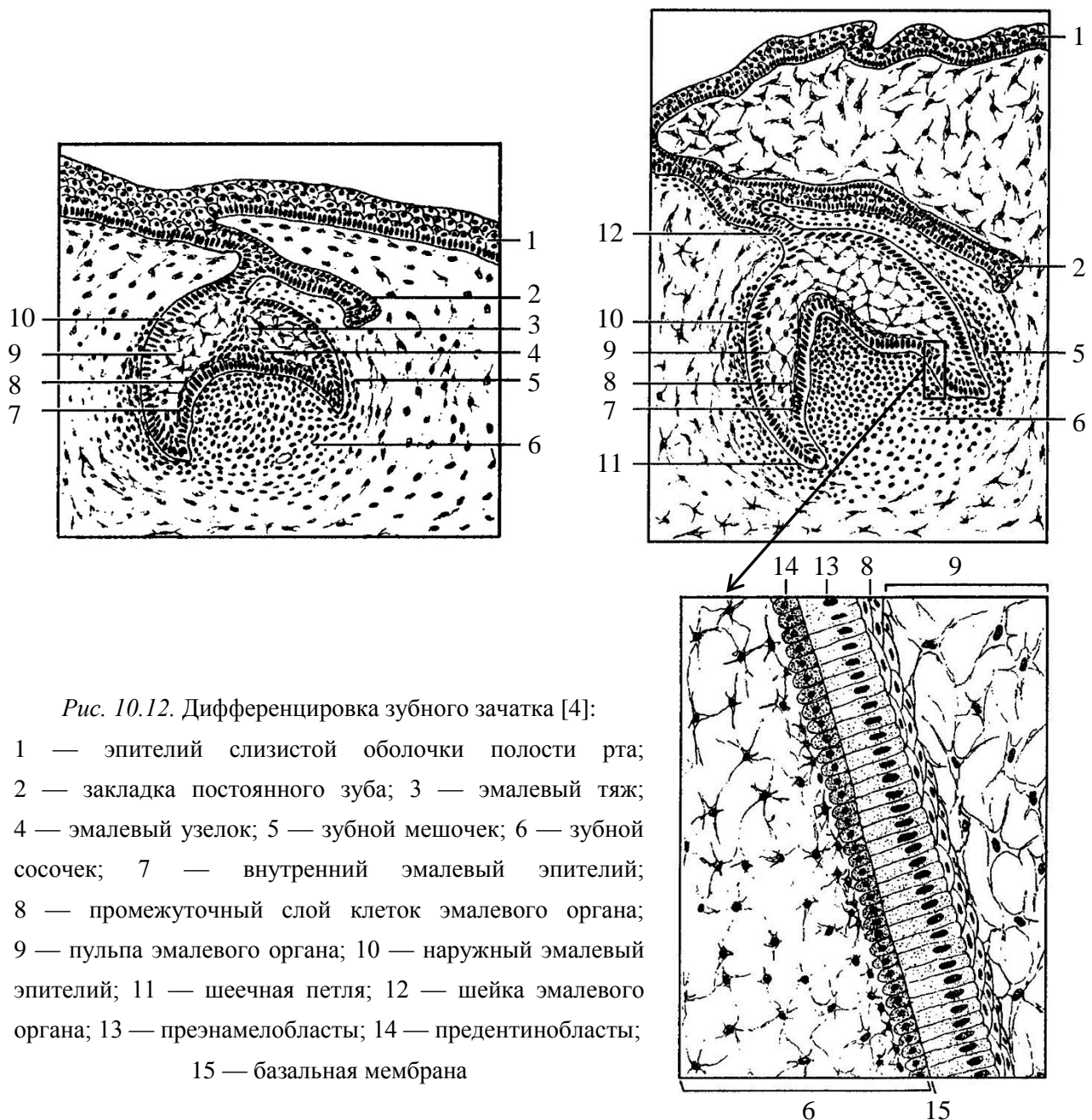


Рис. 10.12. Дифференцировка зубного зачатка [4]:

- 1 — эпителий слизистой оболочки полости рта; 2 — закладка постоянного зуба; 3 — эмалевый тяж; 4 — эмалевый узелок; 5 — зубной мешочек; 6 — зубной сосочек; 7 — внутренний эмалевый эпителий; 8 — промежуточный слой клеток эмалевого органа; 9 — пульпа эмалевого органа; 10 — наружный эмалевый эпителий; 11 — шейчная петля; 12 — шейка эмалевого органа; 13 — преэнамелобласты; 14 — предентинобласты; 15 — базальная мембрана

Клетки промежуточного слоя эмалевого органа имеют уплощённую форму. Органеллы в них развиты слабо. Клетки располагаются между пульпой и внутренним эмалевым эпителием, лежат в 3–4 ряда.

Внутренний эмалевый эпителий выстилает вогнутую поверхность эмалевого органа, прилежит к клеткам зубного сосочка, клетки имеют сначала кубическую, затем призматическую форму.

Производные эмалевого органа. Из внутреннего эмалевого эпителия дифференцируются преэнамелобласты, затем энамелобласты — клетки, которые синтезируют эмаль и первичную кутикулу.

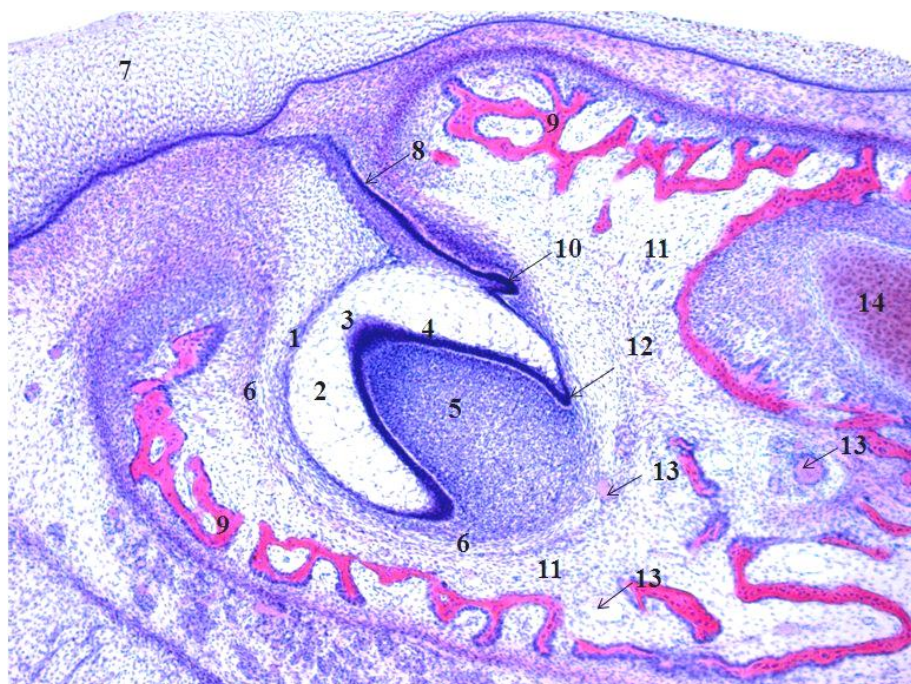


Рис. 10.13. Дифференцировка зубного зачатка. Ранняя стадия развития зуба. Эмалевый орган
Микрофото. Окраска гематоксилин-эозином. Увеличение $\times 100$:

1 — наружный эмалевый эпителий; 2 — пульпа эмалевого органа; 3 — промежуточный слой клеток эмалевого органа; 4 — внутренний эмалевый эпителий; 5 — зубной сосочек; 6 — зубной мешочек; 7 — эпителий слизистой оболочки полости рта; 8 — зубная пластинка; 9 — закладка зубной альвеолы; 10 — закладка постоянного зуба; 11 — мезенхима; 12 — шеечная петля; 13 — кровеносные сосуды; 14 — Меккелев хрящ

Внутренний и наружный эмалевый эпителий, соединяясь между собой, формируют **эпителиальное корневое (гертвиговское) влагалище**. Клетки эпителиального корневого влагалища участвуют в образовании корня зуба. Остатки эпителиальных клеток корневого влагалища встречаются в периодонте — это **островки Малассе**.

В промежуточном слое находятся малодифференцированные клетки, а также клетки, которые участвуют в минерализации эмали.

Клетки пульпы эмалевого органа поддерживают форму закладки зуба и создают пространство, необходимое для развития коронки.

Весь редуцированный эмалевый орган образует **вторичную кутикулу**, которая покрывает снаружи коронку прорезавшегося зуба.

Производные зубного сосочка — дентин и пульпа зуба.

Наружные клетки зубного сосочка под воздействием внутреннего эмалевого эпителия дифференцируются в преддентинобласты, затем — в дентинобласты.

Клетки зубного сосочка, расположенные внутри, дифференцируются в фибробласты. Фибробласты синтезируют компоненты межклеточного вещества будущей пульпы зуба.

Производные зубного мешочка — это цемент, периодонт, внутренняя кортикальная пластинка альвеолы зуба. Из мезенхимальных клеток зубного мешочка дифференцируются цементобласты, фибробласты, остеобласты.

Цементобласты синтезируют цемент, сначала бесклеточный, а затем клеточный.

Фибробласты синтезируют волокна периодонтальной связки и компоненты межклеточного вещества рыхлой соединительной ткани, расположенной между пучками волокон.

Остеобласты синтезируют межклеточное вещество внутренней кортикальной пластинки альвеолы зуба.

Образование тканей зуба

Образование тканей зуба начинается на верхушке зубного сосочка с секреции дентинобластами дентина (рис. 10.14). Появление первых слоев дентина стимулирует дифференцировку внутреннего эмалевого эпителия в активные энамелобласты, синтезирующие эмаль. Процесс образования дентина называется **дентиногенез**, эмали — **энамелогенез**, цемента — **цементогенез**.

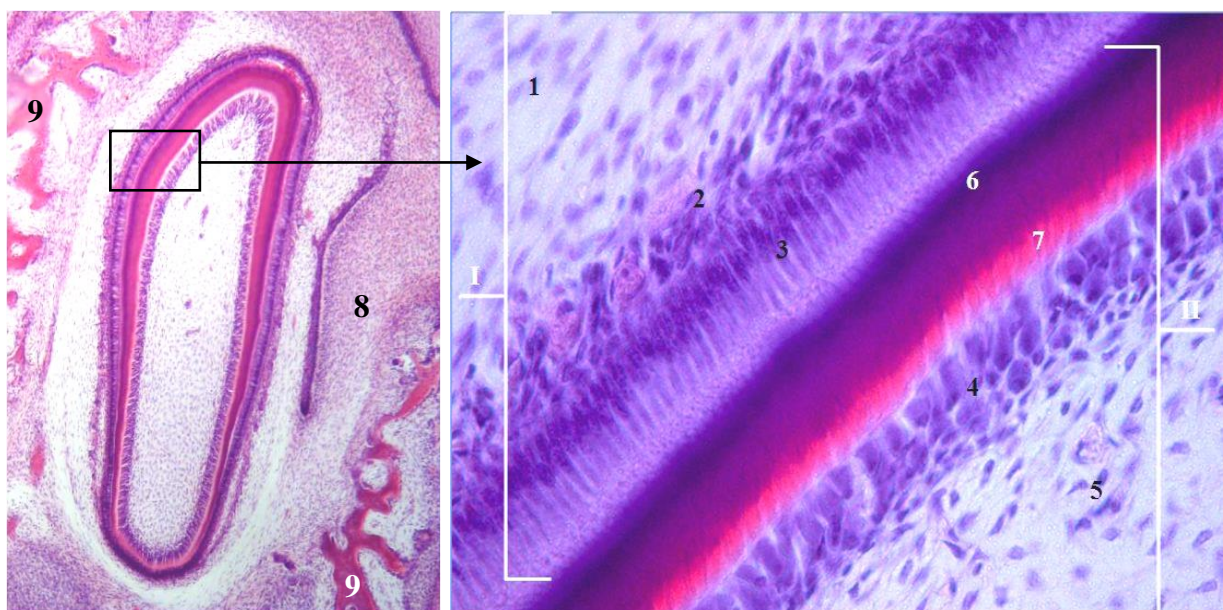


Рис. 10.14. Образование тканей зуба.

Микрофото. Окраска гематоксилин-эозином:

I — эмалевый орган: 1 — пульпа эмалевого органа, 2 — промежуточный слой клеток эмалевого органа, 3 — энамелобласты, 6 — эмаль.

II — зубной сосочек: 4 — дентинобласты, 5 — пульпа зуба, 7 — дентин; 8 — закладка постоянного зуба; 9 — закладка зубной альвеолы

Дентиногенез. Дентиногенез в коронке зуба начинается на режущем крае или жевательных бугорках будущей коронки зуба, если жевательных бугорков несколько — одновременно на всех.

Сначала дентинобласты синтезируют органическую основу дентина — предентин, затем происходит его минерализация.

Первым образуется **плащевой слой дентина** (см. стр. 93). Дентинобласты синтезируют толстые коллагеновые фибриллы и компоненты основного вещества (рис. 10.15). Кроме дентинобластов, основное вещество в плащевом дентине образуют и другие клетки зубного сосочка.

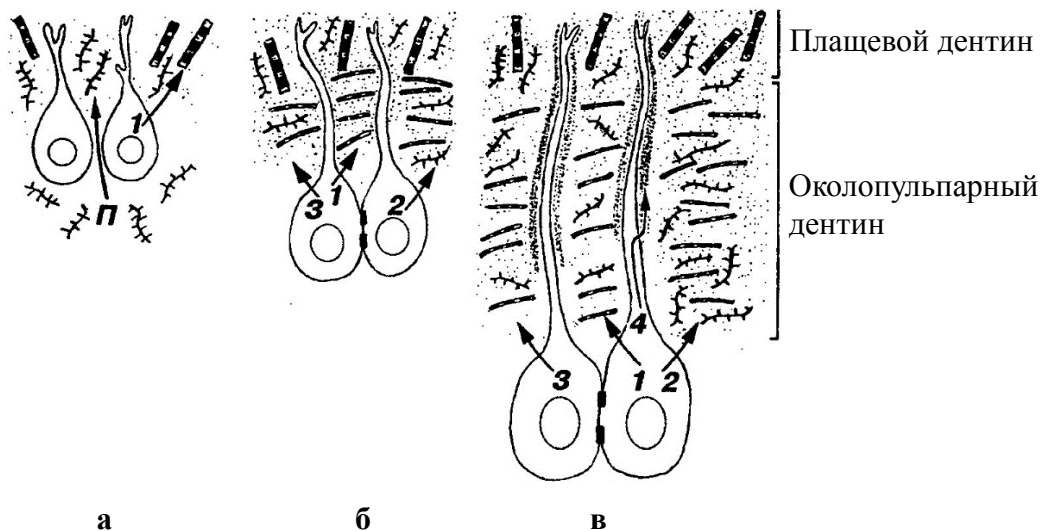


Рис. 10.15. Дентиногенез [28]:

а — начальные стадии образования плащевого дентина; б — завершение образования плащевого дентина и начало образования околопульпарного дентина; в — образование околопульпарного дентина: 1 — дентинобласты, образующие толстые коллагеновые фибриллы; П — пространство между дентинобластами, через которое свободно перемещаются компоненты основного вещества; дентинобласты продуцируют тонкие коллагеновые фибриллы (2) и липиды (3)

Минерализация плащевого слоя дентина происходит с помощью **матричных пузырьков**, в которых находятся кристаллы гидроксиапатита. Кристаллы гидроксиапатита быстро растут, разрывают оболочку пузырьков и сливаются с другими кристаллами.

Околопульпарный слой дентина образуется после завершения формирования плащевого дентина. Дентинобласты уже синтезируют тонкие коллагеновые фибриллы, которые располагаются перпендикулярно ходу дентинных трубочек. Основное вещество околопульпарного дентина вырабатывают только дентинобласты.

Минерализация околопульпарного дентина происходит **без участия матричных пузырьков**. Кристаллы гидроксиапатита образуются в виде глобул на поверхности, внутри и между коллагеновыми волокнами. Глобулы увеличиваются в размерах, сливаются между собой и формируют однородную обызвествлённую ткань. На границе с плащевым дентином глобулы могут сливаться неполностью, образуя гипоминерализованные участки дентина.

Дентиногенез в корне зуба протекает так же, как и в коронке, только на более поздних стадиях. Он начинается до прорезывания зуба, а завершается после.

Энамелогенез. Образование эмали, как и дентина, начинается в области будущего режущего края или жевательного бугорка.

Энамелогенез проходит в три стадии:

- 1) секреции и первичной минерализации;
- 2) созревания (вторичной минерализации);
- 3) окончательного созревания (третичной минерализации).

Секреция и первичная минерализация. Внутренний эмалевый эпителий под воздействием наружных клеток зубного сосочка дифференцируется в преэнамелобласты, затем — в энамелобласты.

Сначала энамелобласты получают питательные вещества из кровеносных сосудов зубного сосочка, но с появлением дентина, а затем и эмали — двух минерализованных тканей — это становится невозможным. Поэтому в энамелобластах происходит **инверсия ядра** — ядро перемещается с базального полюса клетки на апикальный. Это позволяет клеткам получать питательные вещества из кровеносных сосудов зубного мешочка.

На стадии секреции энамелобласты синтезируют органическую основу эмали, которая очень быстро, в течение нескольких минут, подвергается первичной минерализации. Образовавшаяся эмаль содержит около 70 % неорганических веществ (в зрелой эмали их 96 %) и около 30 % органических веществ (в зрелой эмали их 1 %).

После образования первых слоёв эмали (начальная эмаль) у энамелобластов появляется отросток — отросток Томса (рис. 10.16, 4). С появлением отростка Томса клетки образуют призматическую эмаль. Наружные слои эмали (конечная эмаль) не содержат призм, так как отростки Томса у энамелобластов редуцируются.

Таким образом, начальная и конечная эмаль беспризматическая. В начальной эмали у энамелобластов отростков Томса еще нет, в конечной эмали отростков Томса уже нет. Самый последний продукт секреции энамелобластов — это первичная кутикула, по структуре она похожа на базальную мембрану.

Созревание (вторичная минерализация). На стадии созревания в эмали увеличивается количество неорганических веществ (рис. 10.16, 5) и уменьшается количество органических веществ (рис. 10.16, 6).

Окончательное созревание (третичная минерализация) эмали происходит после прорезывания зуба под воздействием ионов слюны, наиболее активно в течение первого года.

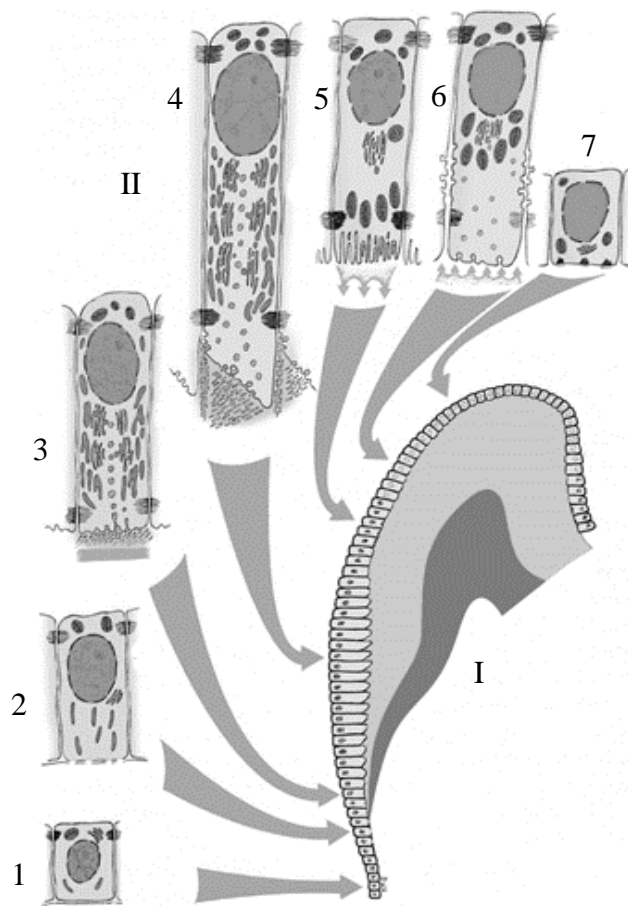


Рис. 10.16. Энамелогенез [28]:

- I — зубной зачаток; II — функциональные периоды жизненного цикла amelобластов:
- 1 — морфогенез; 2 — дифференцировка; 3 — начало секреции (образование беспризмной эмали);
 - 4 — активная секреция (образование межпризмной эмали, формирование отростка Томса и призм);
 - 5 — стадия созревания (amelобласты I типа); 6 — стадия созревания (amelобласты II типа);
 - 7 — редукция

Формирование корня зуба. Формирование корня зуба стимулирует эпителиальное корневое (гертвиговское) влагалище (см. стр. 99). Корневое влагалище отграничивает мезенхимные клетки зубного сосочка от мезенхимных клеток зубного мешочка.

Дентиногенез в корне зуба не имеет принципиальных отличий от этого процесса в коронке зуба. В ходе дентиногенеза гертвиговское корневое влагалище распадается на отдельные фрагменты (островки Малассе) (рис. 10.17). В результате мезенхимные клетки зубного мешочка контактируют с дентином, что стимулирует их дифференцировку в цементобласты.

Цементобласты синтезируют органический матрикс — коллагеновые фибриллы (внутренние волокна цемента) и основное вещество (см. стр. 94). Из периодонтальной связки в цемент вплетаются внешние волокна. На следующем этапе происходит их минерализация с помощью кристаллов гидроксиапатита. Так образуется первичный (бесклеточный) цемент. Он покрывает верхние $\frac{2}{3}$ корня зуба.

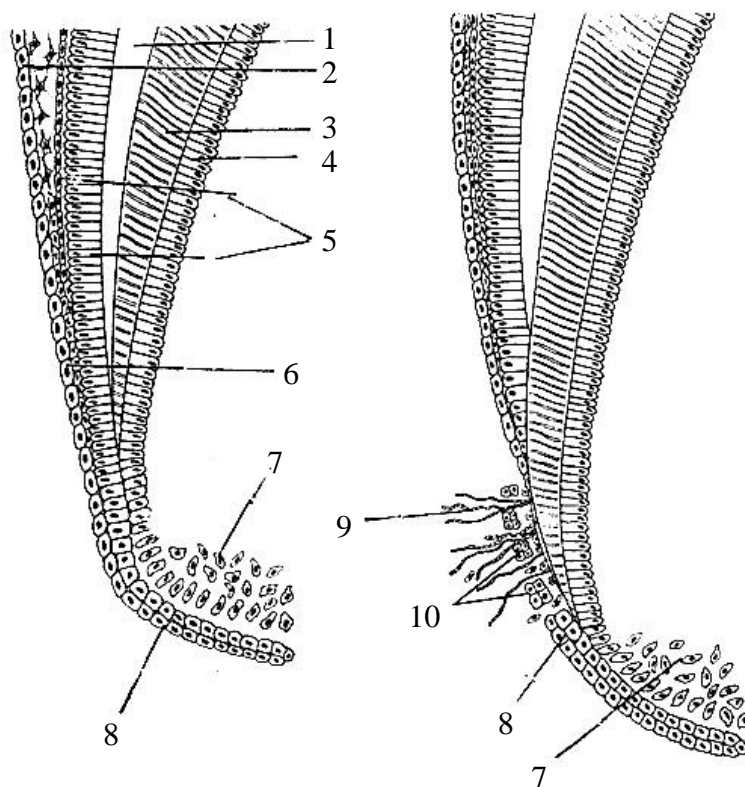


Рис. 10.17. Формирование корня зуба [4]:

1 — эмаль; 2 — наружный эмалевый эпителий; 3 — дентин; 4 — дентинобласты; 5 — энамелобласты; 6 — эпителиальное корневое влагалище; 7 — пролиферативная зона пульпы; 8 — эпителиальная диафрагма; 9 — волокна периодонтальной связки; 10 — эпителиальные остатки (островки Малассе)

После прорезывания зуба образуется вторичный (клеточный) цемент. Клеточный цемент занимает нижнюю $\frac{1}{3}$ корня. Часть цементобластов замуровывается в цементе и преобразуется в цементоциты.

Клеточный цемент образуется быстрее, но он менее минерализован, чем бесклеточный цемент. Образование цемента происходит постоянно, поэтому его толщина с возрастом увеличивается.

Язык

Язык — мышечный орган, основу которого составляет поперечнополосатая скелетная мышечная ткань, со всех сторон покрыт слизистой оболочкой. Язык участвует в формировании пищевого комка, глотании, речеобразовании, восприятии вкуса.

Верхняя и боковые поверхности языка покрыты слизистой оболочкой жевательного типа, которая плотно прикреплена к мышечной основе языка. В её составе многослойный плоский ороговевающий эпителий и собственная пластинка слизистой оболочки, образованная рыхлой соединительной тканью. Соединительная ткань, выпячиваясь в эпителий, формирует сосочки разной формы: нитевидные, листовидные (рис. 10.18),

грибовидные и желобоватые. Все сосочки (кроме нитевидных) имеют вкусовые почки, которые являются рецепторными отделами органа вкуса (см. главу 14).

В слизистой оболочке языка и в толще мышечной ткани находятся мелкие слюнные железы.

В корне языка располагается **язычная миндалина**. Миндалины являются вторичным органом лимфоидной системы, в котором антигензависимую дифференцировку проходят Т- и В-лимфоциты, выполняет защитную функцию. Особенность строения язычной миндалины, в отличие от небных и трубных, заключается в том, что в крипты язычной миндалины открываются выводные протоки слюнных желёз. Их секрет вымывает антигены.

Нижняя поверхность языка покрыта выстилающим типом слизистой оболочки. В её составе многослойный плоский неороговевающий эпителий и собственная пластинка, которая переходит в хорошо выраженную в этой части языка подслизистую основу. Слизистая оболочка вместе с подслизистой формирует складки.

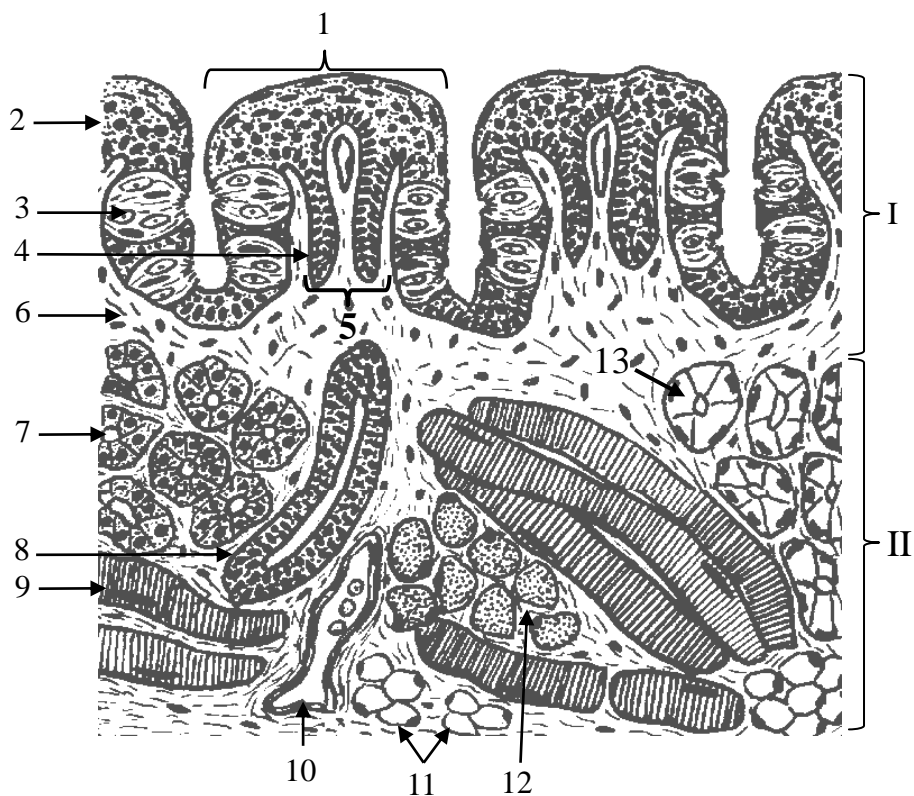


Рис. 10.18. Схема строения дорсальной поверхности языка:

- I — слизистая оболочка: 1 — листовидный сосочек; 2 — многослойный плоский эпителий; 3 — вкусовая почка в эпителии; 4 — вторичный соединительнотканый сосочек; 5 — первичный соединительнотканый сосочек; 6 — собственная пластинка слизистой оболочки;
- II — мышечная оболочка (мышечная основа): 7 — белковый секреторный отдел слюнной железы; 8 — выводной проток железы; 9 — поперечнополосатое мышечное волокно в продольном сечении; 10 — кровеносный сосуд; 11 — адипоциты; 12 — поперечнополосатое мышечное волокно в поперечном сечении; 13 — слизистый секреторный отдел слюнной железы

ОБЩИЙ ПРИНЦИП СТРОЕНИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ ТРУБКИ

Стенка пищеварительной трубки состоит из четырёх оболочек (табл. 10.6): слизистой, подслизистой, мышечной и наружной (адвентициальной или серозной).

Слизистая оболочка состоит из эпителия, собственной пластинки и, как правило, мышечной пластинки. В разных отделах пищеварительного тракта **эпителий** слизистой оболочки различен, что связано с особенностями пищеварения в каждом из отделов (табл. 10.6). **Собственная пластинка слизистой оболочки** состоит из рыхлой соединительной ткани, **мышечная пластинка** — из гладкой мышечной ткани. В собственной пластинке пищевода и желудка расположены простые железы. Слизистая оболочка обеспечивает расщепление пищи и всасывание мономеров.

Таблица 10.6

Общий план строения органов желудочно-кишечного тракта*

Оболочка	Слой	Передний и задний отделы	Средний отдел
Слизистая	Эпителий	Многослойный плоский неороговевающий (эктодерма)	Однослойный столбчатый (энтодерма)
	Собственная пластинка	РСТ (мезенхима)	
	Мышечная пластинка	Гладкая мышечная ткань (мезенхима)	
Подслизистая		РСТ (мезенхима), сосудистое и нервное сплетения	
Мышечная		Скелетная мышечная ткань (миотом)	Гладкая мышечная ткань (мезенхима)
Наружная		Адвентициальная: РСТ (мезенхима)	Серозная: РСТ (мезенхима) и мезотелий (висцеральный листок мезодермы)

* В скобках приведены источники развития тканей.

Подслизистая оболочка (основа) образована рыхлой соединительной тканью, в которой содержатся сосудистые и нервные сплетения. Подслизистая основа обеспечивает подвижность слизистой оболочки и вместе с ней формирует складки. В пищеводе и двенадцатиперстной кишке в этой оболочке расположены сложные железы.

Мышечная оболочка в переднем и заднем отделах образована поперечнополосатой скелетной мышечной тканью, в среднем отделе — гладкой мышечной тканью. Она включает два (в желудке три) слоя: внутренний — циркулярный, наружный — продольный. Мышечная оболочка обеспечивает перистальтические сокращения пищеварительной трубки.

Наружная оболочка может быть адвентициальной или серозной. Адвентициальная оболочка образуется рыхлой соединительной тканью и фиксирует стенку пищеварительной трубки к окружающим органам. Серозная оболочка образована соединительной тканью и однослойным плоским эпителием — мезотелием, обеспечивает скольжение органов брюшной полости относительно друг друга.

ПИЩЕВОД

Пищевод обеспечивает проведение пищевых масс в желудок.

Стенка пищевода состоит из четырех оболочек (рис. 10.20). Слизистая и подслизистая оболочки образуют до 10 продольных складок.

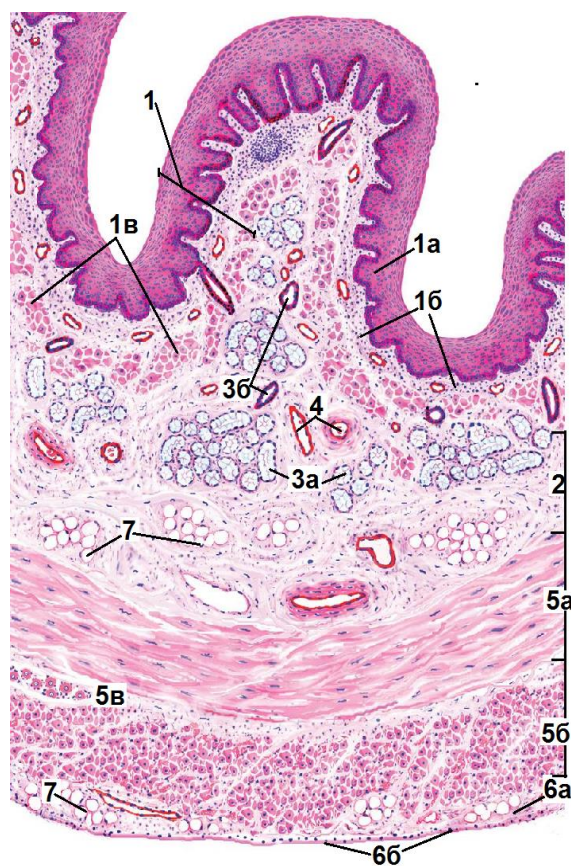


Рис. 10.20. Схема строения нижней трети пищевода [24]:

- 1 — слизистая оболочка: 1а — многослойный плоский неороговевающий эпителий;
 1б — собственная пластинка; 1в — мышечная пластинка; 2 — подслизистая оболочка;
 3 — собственные железы пищевода: 3а — концевые отделы; 3б — выводные протоки;
 4 — кровеносные сосуды; 5 — мышечная оболочка: 5а — циркулярный слой; 5б — продольный слой;
 5в — нервный узел; 6 — серозная оболочка: 6а — соединительная ткань; 6б — мезотелий;
 7 — жировые клетки

Слизистая оболочка пищевода состоит из трёх слоев:

1) эпителий — многослойный плоский неороговевающий (развивается из материала прехордальной пластинки);

2) собственная пластинка из рыхлой соединительной ткани (источник развития — мезенхима), в верхней и нижней трети содержит кардиальные железы. Кардиальные железы простые разветвленные трубчатые, вырабатывают слизистый секрет, развиваются из энтодермы;

3) мышечная пластинка, образованная одним слоем продольно ориентированных гладких миоцитов (источник развития — мезенхима).

В подслизистой оболочке располагаются собственные железы пищевода — сложные разветвлённые, альвеолярно-трубчатые, развиваются из материала прехордальной пластинки. Железы вырабатывают слизистый секрет, который способствует продвижению пищевых масс.

Мышечная оболочка образована двумя слоями — внутренним циркулярным и наружным продольным, которые в верхней трети пищевода представлены поперечнополосатой скелетной мышечной тканью (источник развития — миотом), в средней трети — поперечнополосатой и гладкой мышечной тканью, в нижней трети — только гладкой мышечной тканью (источник развития — мезенхима).

Наружная оболочка до диафрагмы — адвентициальная, образована рыхлой соединительной тканью, источник развития — мезенхима; под диафрагмой, в брюшном отделе пищевода, — серозная, образована рыхлой соединительной тканью (источник развития — мезенхима) и мезотелием (источник развития — висцеральный листок мезодермы).

ЖЕЛУДОК

Функции желудка:

- 1) химическая обработка пищи ферментами желудочного сока;
- 2) всасывание воды, солей, глюкозы, витаминов, спирта и других веществ;
- 3) перемешивание пищевых масс с желудочным соком, продвижение химуса в двенадцатиперстную кишку;
- 4) выработка биологически активных веществ (гормонов, антианемического фактора и др.).

Источники развития желудка: энтодерма (однослойный столбчатый эпителий); мезенхима (РСТ, сосуды, гладкие миоциты), висцеральный листок мезодермы (мезотелий).

Стенка желудка состоит из четырёх оболочек (рис. 10.21). Слизистая и подслизистая оболочки образуют складки.

Слизистая оболочка желудка выстлана однослойным столбчатым железистым эпителием, который продуцирует слизистый секрет. Слизь защищает стенку желудка от желудочного сока и повреждения грубыми частицами пищи. Эпителий впячивается в собственную пластинку, образуя **желудочные ямки**. Собственная пластинка слизистой оболочки содержит большое количество **простых трубчатых желез**. Мышечная пластинка образована тремя слоями гладкой мышечной ткани (циркулярным, продольным, циркулярным).

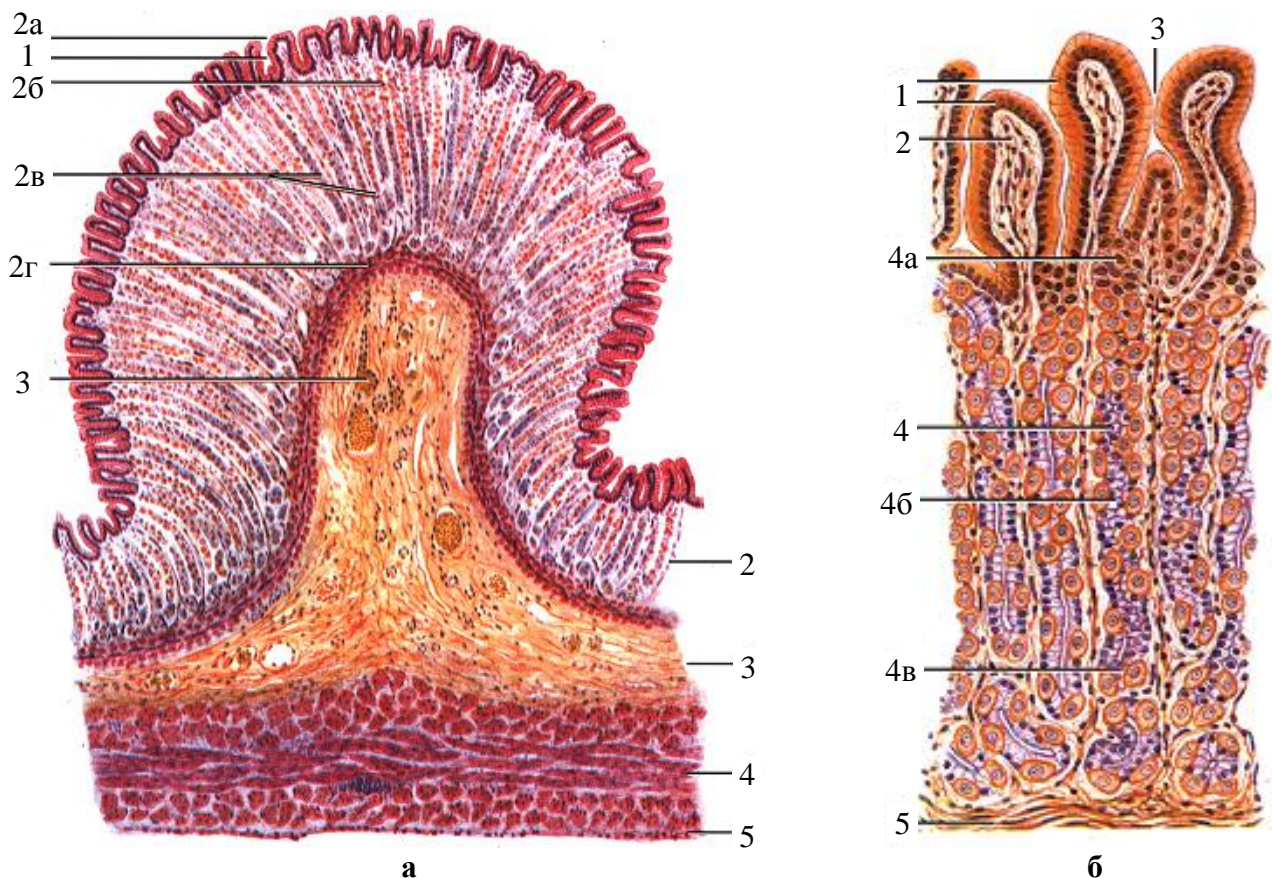


Рис. 10.21. Дно желудка [1]:

а — общий план строения: 1 — желудочные ямки; 2 — слизистая оболочка: 2а — однослойный столбчатый эпителий; 2б — собственная пластинка; 2в — собственные железы желудка; 2г — мышечная пластинка слизистой оболочки; 3 — подслизистая оболочка; 4 — мышечная оболочка; 5 — серозная оболочка;

б — схема строения собственной железы: 1 — однослойный столбчатый эпителий; 2 — собственная пластинка слизистой оболочки; 3 — желудочные ямки; 4 — собственные железы желудка: 4а — шейка железы с шеечным мукоцитом, 4б — тело железы с главными и париетальными клетками, 4в — дно железы с главными, эндокринными, париетальными клетками; 5 — мышечная пластинка слизистой оболочки

Железы желудка. В зависимости от топографии выделяют:

- кардиальные железы — простые трубчатые разветвлённые, находятся в кардиальной части желудка;
- собственные (фундальные) — простые, трубчатые неразветвлённые или слаборазветвленные, находятся в теле и дне желудка, самые многочисленные;
- пилорические — простые трубчатые разветвлённые, находятся в пилорической части желудка.

Железы располагаются в собственной пластинке слизистой оболочки, выделяют секрет по мерокринному типу. В железе выделяют дно, тело (формируют концевой отдел), шейку

и перешеек (формируют выводной проток). Выводной проток открывается на дне желудочной ямки.

Железы тела и дна желудка имеют четыре типа секреторных клеток — главные, париетальные, слизистые (мукоциты), эндокринные.

Главные клетки имеют базофильно окрашенную цитоплазму, располагаются в теле и дне железы, продуцируют профермент пепсиноген. Активная форма этого фермента — пепсин — обеспечивает расщепление белков.

Париетальные клетки имеют оксифильно окрашенную цитоплазму, располагаются в теле и шейке железы. Клетки продуцируют хлориды, ионы водорода, которые в полости желудка образуют соляную кислоту, необходимую для преобразования пепсиногена в активную форму — пепсин. Париетальные клетки, кроме того, продуцируют антианемический фактор, способствующий всасыванию в кишечнике витамина В₁₂, необходимого для эритроцитопоза.

Слизистые клетки (мукоциты) призматической формы, слабо базофильно окрашиваются, ядро палочковидной формы смещено к базальному полюсу клетки, располагаются в теле и шейке железы. Мукоциты в теле железы продуцируют слизь. Мукоциты в шейке железы обеспечивают регенерацию как покровного, так и железистого эпителия.

Эндокринные клетки относятся к дисперсной эндокринной системе. Они вырабатывают гормоны, влияющие на секреторную активность железистых клеток и сокращение гладкой мускулатуры.

Подслизистая оболочка образована рыхлой соединительной тканью, имеет сосудистое и нервное сплетения; участвует в образовании желудочных складок.

Мышечная оболочка особенно хорошо развита в теле и пилорическом отделе, образована тремя слоями гладкой мышечной ткани (косым, циркулярным, продольным). Между мышечными слоями расположено нервное сплетение, обеспечивающее сокращения стенки желудка.

Наружная оболочка серозная, представлена рыхлой соединительной тканью и мезотелием.

ТОНКАЯ КИШКА

Функции тонкого кишечника:

- 1) окончательное расщепление полимерных питательных веществ до мономеров;
- 2) всасывание мономеров в кровь (глюкозы, аминокислот) и лимфу (триглицеридов и жирных кислот);
- 3) перемещение химуса в каудальном направлении;
- 4) выработка гормонов;
- 5) защита от антигенов.

Источники развития тонкого кишечника: энтодерма (однослойный столбчатый эпителий); мезенхима (РСТ, сосуды, гладкие миоциты), висцеральный листок мезодермы (мезотелий).

Стенка тонкой кишки состоит из 4 оболочек: слизистой, подслизистой, мышечной, серозной (рис. 10.22). **Слизистая оболочка** состоит из эпителия, собственной и мышечной пластинок. Слизистая оболочка образует многочисленные выпячивания — **ворсинки**.

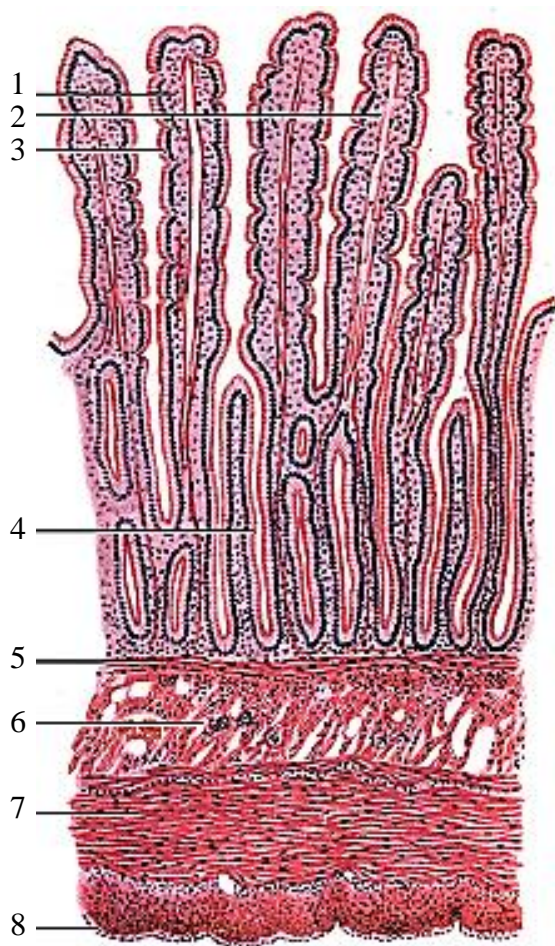


Рис. 10.22. Тонкая кишка [1]:

1 — собственная пластинка слизистой оболочки; 2 — ворсинки; 3 — однослойный столбчатый эпителий; 4 — крипты; 5 — мышечная пластинка слизистой оболочки; 6 — подслизистая оболочка; 7 — мышечная оболочка; 8 — серозная оболочка

Основу ворсинки составляет соединительная ткань собственной пластинки слизистой оболочки, содержащая в центре лимфатический капилляр, окружённый гемокапиллярами и гладкими миоцитами. Снаружи ворсинка покрыта эпителием. За счёт ворсинок значительно увеличивается поверхность для всасывания питательных веществ. От основания ворсинки эпителий впячивается вглубь собственной пластинки, образуя **крипты**.

Эпителий слизистой оболочки однослойный столбчатый каёмчатый. На апикальном конце клеток находятся микроворсинки (щётчатая каёмка — см. главу 2), также увеличивающие поверхность всасывания. Помимо каёмчатых энтероцитов в составе эпителия ворсинок имеются бокаловидные и эндокринные клетки.

В составе эпителия крипт выделяют пять типов клеток. Кроме каёмчатых, бокаловидных, эндокринных клеток в составе эпителия крипт есть ещё клетки Панета (экзокриноцит с ацидофильными гранулами) и малодифференцированные (камбиальные) клетки. Клетки Панета имеют на апикальном полюсе ацидофильную зернистость и образуют секрет, который входит в состав кишечного сока. За счёт

малодифференцированных клеток восстанавливается эпителий кишки. Обновление эпителия в кишечнике происходит каждые 2–4 дня.

В собственной пластинке слизистой оболочки находятся скопления лимфоидной ткани — лимфоидные узелки. В эпителии, над лимфоидными узелками, находятся М-клетки. М-клетки являются разновидностью каёмчатых энтероцитов, не имеют микроворсинок на

апикальной поверхности, в базальной части клетки есть инвагинации для лимфоцитов. М-клетки обеспечивают транспорт антигенов из просвета кишки к лимфоцитам.

Мышечная пластинка состоит из 2 слоёв гладкой мышечной ткани (циркулярного и продольного).

Подслизистая оболочка тонкой кишки представлена рыхлой соединительной тканью, содержит сосудистое и нервное сплетения, лимфоидные узелки. Количество лимфоидных узелков нарастает от двенадцатиперстной кишки (содержит одиночные узелки) к тощей и особенно в подвздошной кишке, где формируются групповые лимфоидные узелки — пейеровы бляшки. В узелках происходит узнавание и уничтожение попадающих с пищей антигенов. В двенадцатиперстной кишке в подслизистой оболочке находятся дуоденальные железы — сложные разветвленные белково-слизистые, продуцирующие слизь и ферменты. Их секрет нейтрализует кислую среду химуса и создаёт необходимые условия для работы ферментов кишечного сока.

Мышечная оболочка образована двумя слоями гладкой мышечной ткани (циркулярным и продольным).

Снаружи расположена **серозная оболочка**.

ТОЛСТАЯ КИШКА

Толстая кишка (рис. 10.23) обеспечивает:

- 1) всасывание воды и электролитов, некоторых витаминов;
- 2) выработку бактериальной флорой витаминов К и группы В;
- 3) переваривание клетчатки бактериальной флорой;
- 4) формирование и выведение каловых масс;
- 5) выработку гормонов;
- 6) защиту от антигенов.

Источники развития толстого кишечника: энтодерма (однослойный столбчатый эпителий), мезенхима (РСТ, сосуды, гладкие миоциты), висцеральный листок мезодермы (мезотелий в составе серозной оболочки), эктодерма (многослойный эпителий прямой кишки), миотом сомитов (поперечнополосатая скелетная мышечная ткань (прямая кишка (наружный сфинктер))).

В **слизистой оболочке** находится большое количество крипт, ворсинок нет (рис. 10.23). Эпителий однослойный столбчатый каёмчатый (колоноциты), содержит большое количество бокаловидных клеток, слизистый секрет которых принимает участие в формировании и продвижении каловых масс. Присутствуют эндокринные и малодифференцированные клетки.

В **подслизистой оболочке** находятся сосудистые и нервные сплетения. Слизистая и подслизистая оболочки содержат одиночные лимфоидные узелки.

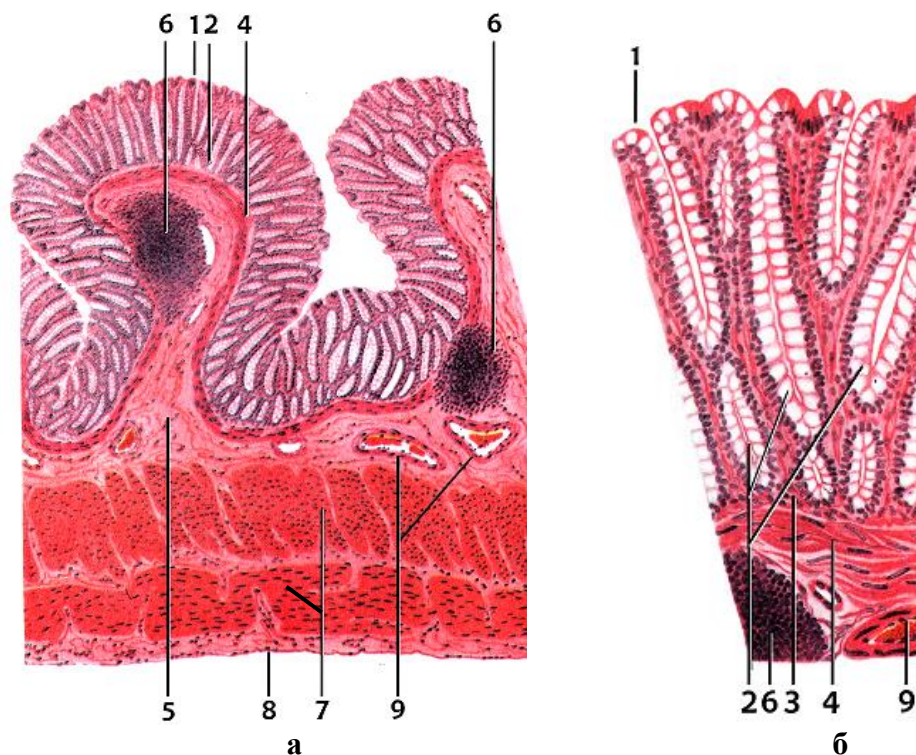


Рис. 10.23. Толстая кишка [1]:

а — схема строения стенки; б — схема строения слизистой оболочки:

1 — однослойный столбчатый эпителий; 2 — крипты; 3 — собственная пластинка слизистой оболочки; 4 — мышечная пластинка слизистой оболочки; 5 — подслизистая оболочка; 6 — лимфоидные узелки; 7 — мышечная оболочка; 8 — серозная оболочка; 9 — кровеносные сосуды

Мышечная оболочка толстой кишки двуслойная: внутренний слой — циркулярный, наружный — продольный, между ними располагается межмышечное нервное сплетение. В ободочной кишке наружный продольный слой не сплошной, а представлен тремя лентами, которые короче самой кишки, поэтому в стенке кишки образуются выпячивания — **гаустры**.

Наружная оболочка в разных отделах толстой кишки представлена преимущественно серозной оболочкой или адвентициальной — прямая кишка.

ЖЕЛЕЗЫ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

К большим пищеварительным железам относятся слюнные железы, печень, поджелудочная железа.

СЛЮННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Слюнные железы — околоушные, подъязычные, поднижнечелюстные — являются паренхиматозными органами (рис. 10.24). **Строма** слюнных желез представлена соединительной тканью, образующей капсулу (плотная соединительная ткань), перегородки (рыхлая соединительная ткань), разделяющие железу на дольки — междольковая

соединительная ткань. Рыхлая соединительная ткань заходит и внутрь дольки, это внутريدольковая соединительная ткань. Она окружает концевые отделы, внутридольковые выводные протоки, кровеносные и лимфатические сосуды, нервы. Источник развития стромы — мезенхима. **Паренхима** представлена эпителиальной тканью, которая образует концевые (секреторные) отделы и выводные протоки. Источник развития паренхимы — эктодерма.

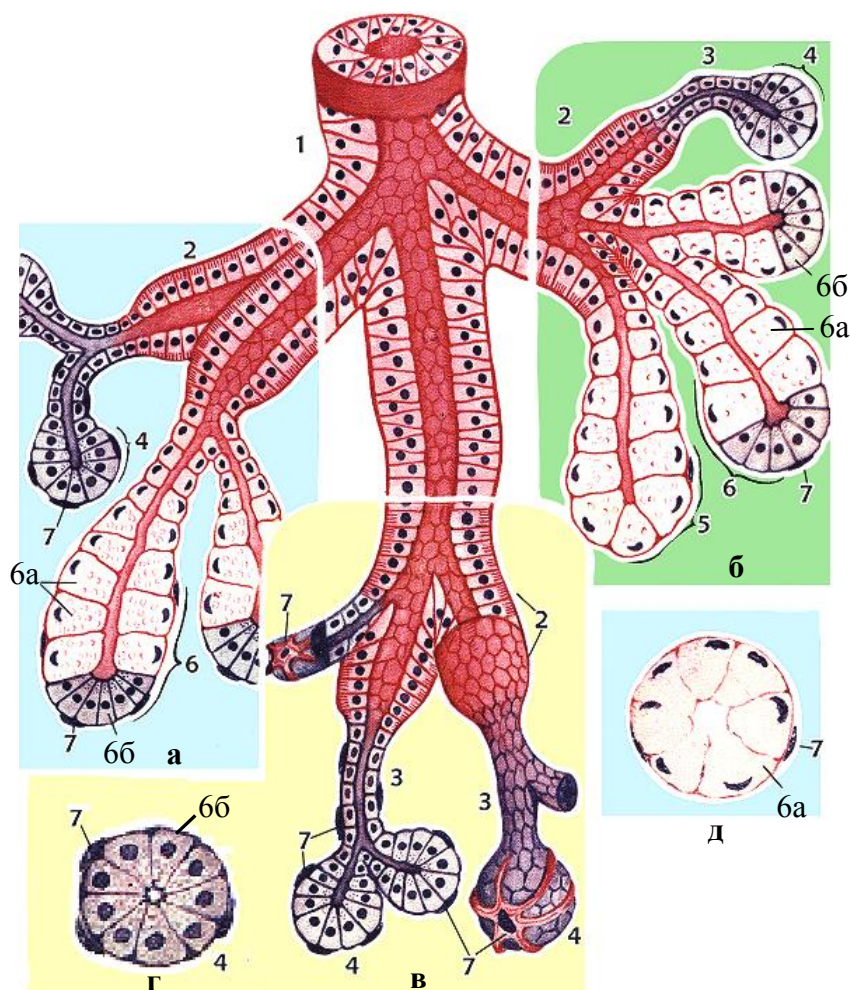


Рис. 10.24. Общий план строения крупных слюнных желез [11]:

а — поднижнечелюстная железа; б — подъязычная железа; в — околоушная железа; г — белковый концевой отдел; д — слизистый концевой отдел:

1 — междольковый выводной проток; 2 — исчерченный внутридольковый выводной проток;
 3 — вставочный внутридольковый выводной проток; 4 — белковый концевой отдел; 5 — слизистый концевой отдел; 6 — смешанный (белково-слизистый) концевой отдел: 6а — мукоциты, 6б — сероциты;
 7 — миоэпителиальные клетки

Околоушная железа (рис. 10.24) сложная, разветвлённая, альвеолярная, выделяет белковый секрет по мерокринному типу. Концевые отделы состоят из сероцитов. **Сероциты** — клетки конической формы с базофильной цитоплазмой и круглым ядром, расположенным почти в центре клетки. Железа вырабатывает ферменты (амилазу), расщепляющие углеводы.

Поднижнечелюстная железа сложная, разветвлённая, альвеолярно-трубчатая, выделяет белково-слизистый (смешанный) секрет по мерокринному типу. **Паренхима** построена из белковых и смешанных концевых отделов. Белковые отделы построены так же, как и в околоушной железе. В смешанных секреторных отделах внутри располагаются слизистые клетки — **мукоциты**, а снаружи лежат белковые клетки — **сероциты** (рис. 10.24). **Мукоциты** — клетки столбчатой формы со светлой цитоплазмой и плоским ядром, расположенным у базального полюса. Базофильные сероциты окружают светлые мукоциты и на препаратах напоминают полулуние (белковое полулуние) (рис. 10.24).

Подъязычная железа сложная, разветвлённая, альвеолярно-трубчатая, выделяет слизисто-белковый (смешанный) секрет по мерокринному типу. В паренхиме присутствуют слизистые, смешанные, единичные белковые концевые отделы (рис. 10.24).

Эпителий слюнных желез образуется из эктодермы, поэтому во всех отделах он сохраняет признаки многослойности. Так, снаружи от секреторных клеток в концевых отделах расположены **миоэпителиальные клетки** — гладкомышечные клетки эктодермального происхождения. Сокращение миоэпителиальных клеток помогает выведению секрета из концевых отделов.

Выводные протоки крупных слюнных желез делятся на внутридольковые и междольковые. К внутридольковым протокам относятся вставочные и исчерченные протоки. **Вставочные протоки** выстланы однослойным кубическим эпителием с базофильной цитоплазмой, а **исчерченные** — однослойным столбчатым эпителием с оксифильной цитоплазмой. В составе вставочных и исчерченных протоков также есть миоэпителиальные клетки.

Междольковые протоки сливаются и образуют общий выводной проток. Междольковые протоки выстланы сначала двуслойным эпителием, затем многослойным. Общий выводной проток выстлан многослойным плоским неороговевающим эпителием.

Секрет слюнных желез (слюна) участвует:

- 1) в увлажнении пищи, что помогает её вкусовому восприятию;
- 2) расщеплению углеводов ферментами (преимущественно амилазой);
- 3) выделении антимикробных веществ (лизоцим и др.);
- 4) выделении из организма продуктов обмена, лекарств, солей тяжёлых металлов (экскреторная функция);
- 5) регуляции водно-солевого гомеостаза в организме (через исчерченные протоки происходит обмен ионов между слюной и тканевой жидкостью).

Кроме того, крупные слюнные железы выделяют в кровь гормонально активные вещества и факторы роста (эндокринная функция слюнных желез).

ПЕЧЕНЬ

Печень — самая крупная железа пищеварительной системы.

Функции печени:

- 1) дезинтоксикация (в печени обезвреживаются многие продукты обмена веществ, токсические продукты, которые всосались в тонкой кишке, инактивируются биологически активные вещества и лекарственные препараты);
- 2) участие в белковом обмене — синтез белков плазмы крови (фибриногена, протромбина);
- 3) участие в углеводном обмене — образование гликогена из глюкозы;
- 4) участие в жировом обмене — образование холестерина;
- 5) накопление жирорастворимых витаминов — А, D, E, К;
- 6) секреторная — образование желчи, необходимой для эмульгирования жиров;
- 7) орган кроветворения в эмбриональном периоде.

Печень — паренхиматозный орган. **Паренхима** представлена эпителиальными клетками — гепатоцитами. Источник развития — энтодерма. **Строма** представлена соединительной тканью (источник развития — мезенхима) и образует капсулу (плотная соединительная ткань), от которой внутрь отходят прослойки рыхлой соединительной ткани, разделяющие её на доли, сегменты и дольки. В отличие от других органов, печень кровооснабжается из 2 сосудов (рис. 10.25). В ворота печени входит **печёночная артерия**, которая несёт кровь, богатую кислородом, и **воротная вена**, которая собирает кровь от органов брюшной полости (желудок, кишечник, селезёнка).

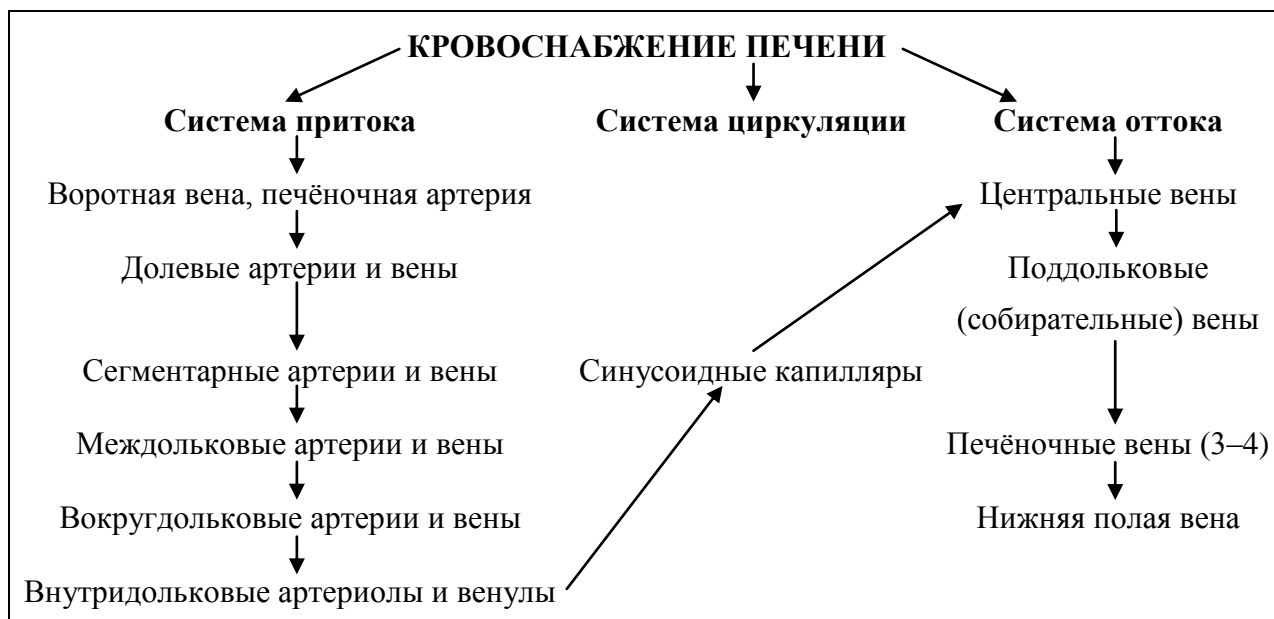


Рис. 10.25. Кровооснабжение печени

Структурно-функциональной единицей печени является **классическая печёночная долька**. Она имеет форму шестигранной призмы (рис. 10.26) и состоит из пластинок гепатоцитов (печеночных балок), окруженных синусоидными капиллярами. Каждая печёночная пластинка состоит из двух рядов гепатоцитов, соединённых между собой плотными контактами. По углам печёночных долек в соединительной ткани расположены **печёночные триады**, образованные междольковыми артериями (артерии мышечного типа), венами (вены со слабым развитием мышечных элементов) и желчными протоками (их стенка образована однослойным кубическим эпителием) (рис. 10.28).

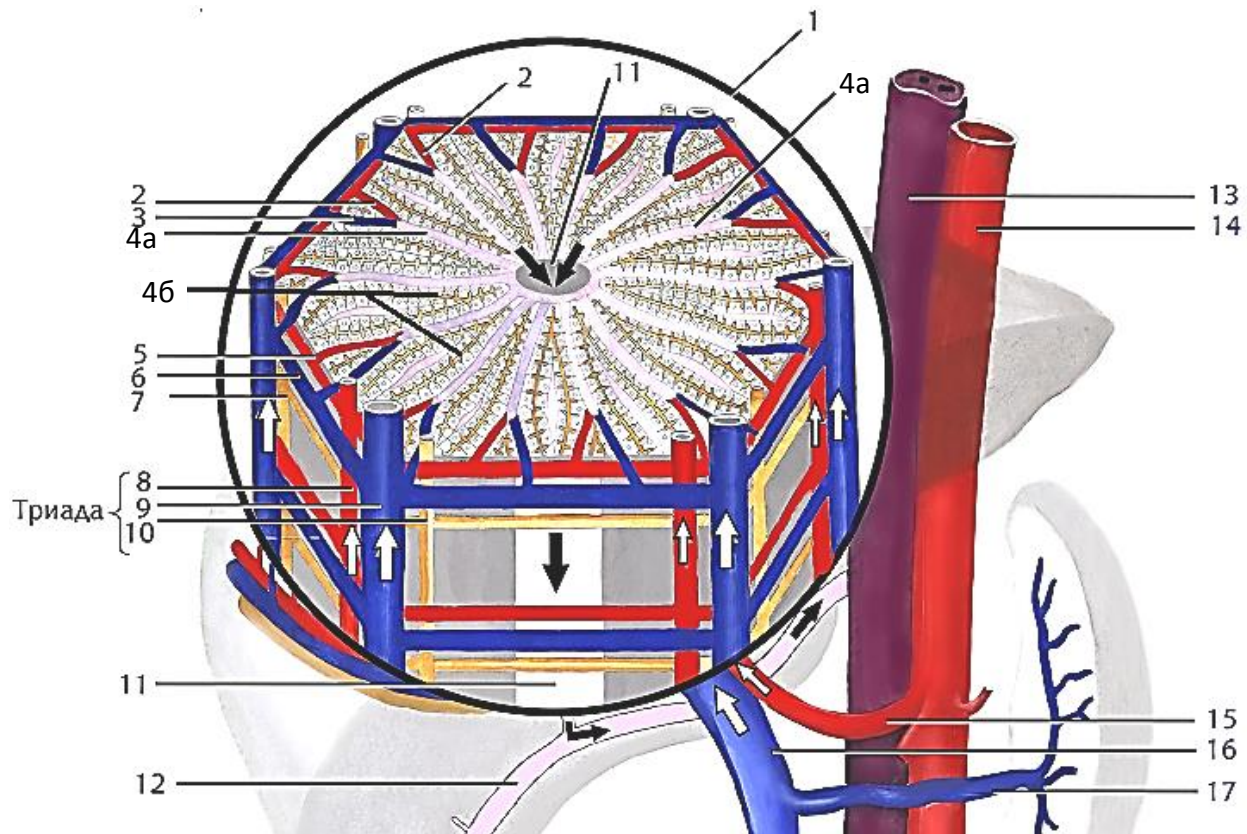


Рис. 10.26. Классическая печёночная долька [14]:

1 — классическая печёночная долька; 2 — внутридольковая артериола; 3 — внутридольковая венула; 4a — синусоидный капилляр; 4б — желчные капилляры; 5 — вокругдольковая артерия; 6 — вокругдольковая вена; 7 — вокругдольковый желчный проток; 8 — междольковая артерия; 9 — междольковая вена; 10 — междольковый желчный проток; 11 — центральная вена; 12 — поддольковая (собирающая) вена; 13 — нижняя полая вена; 14 — брюшная часть аорты; 15 — печёночная артерия; 16 — воротная вена; 17 — селезёночная вена

Из междольковых сосудов кровь поступает в вокругдольковые артерии и вены, которые внутри дольки (см. рис. 10.26), сливаются в синусоидный капилляр. **В капиллярах течёт смешанная кровь**. В стенке синусоидных капилляров, помимо эндотелиоцитов, есть макрофаги — **клетки Купфера**. Макрофаги участвуют в иммунных реакциях, фагоцитируют

микроорганизмы, повреждённые эритроциты и пр. Синусоидные капилляры в центре дольки сливаются в центральную вену (вена безмышечного типа). От центральной вены начинается отток крови из печени (поддольковые вены, печёночные вены, нижняя полая вена).

Гепатоциты секретируют желчь в желчные капилляры (рис. 10.26, 10.27). Желчный капилляр начинается слепо, вблизи от центра дольки. **Стенка желчных капилляров образована клеточными мембранами гепатоцитов**, их билиарной стороной. В норме желчь не поступает в кровоток, так как гепатоциты соединены между собой плотными контактами, десмосомами. При нарушении этих контактов или разрушении гепатоцитов желчь попадает в кровеносное русло.

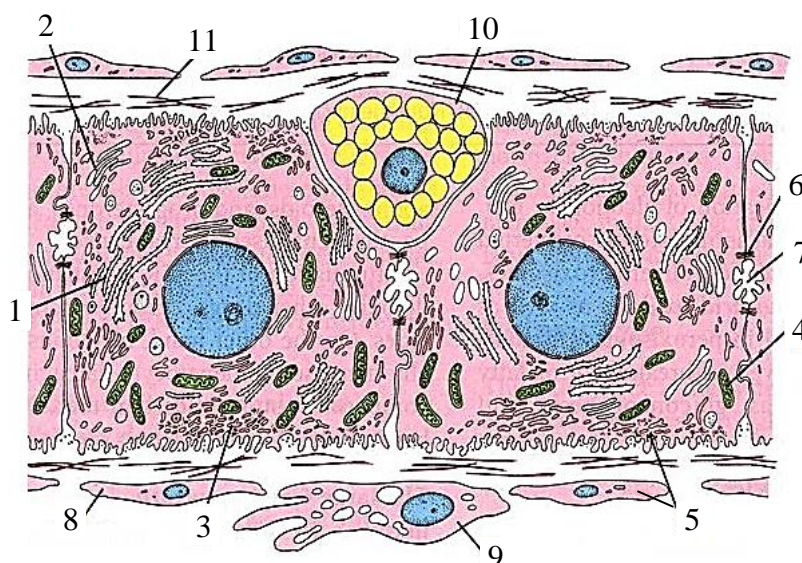


Рис. 10.27. Схема ультраструктурной организации клеток печени [27]:

1 — грЭПС; 2 — агрЭПС; 3 — везикулы с продуктами синтеза; 4 — митохондрия; 5 — микроворсинки; 6 — плотные контакты и десмосомы; 7 — просвет желчного капилляра; 8 — эндотелий синусоидного капилляра; 9 — клетка Купфера (макрофаг); 10 — липоцит; 11 — перисинусоидное пространство

Желчь по желчным капиллярам течёт к периферии классической печёночной дольки, где желчные капилляры соединяются в желчные протоки: внутридольковые (каналы Геринга, холангиолы), затем вокругдольковые и междольковые. Эпителий в желчных протоках меняется от однослойного плоского в каналах Геринга, однослойного кубического в холангиолах и вокругдольковых протоках, до однослойного столбчатого в междольковых протоках. Однослойный столбчатый эпителий выстилает слизистые оболочки всех внепечёночных желчных путей (желчные долевые протоки, общий печеночный проток, пузырный проток, общий желчный проток, который вместе с протоком поджелудочной железы открывается в двенадцатиперстную кишку).

Страна гепатоцита, обращенная к синусоидному капилляру, называется васкулярной стороной. Между стенкой синусоидных капилляров и гепатоцитами есть перисинусоидное

пространство (см. рис. 10.27). Через поры в стенке капилляров свободно проникают высокомолекулярные вещества: из крови в гепатоциты поступают питательные вещества, кислород, токсические продукты, а в кровь выделяются продукты синтеза (например, белки плазмы крови), часть обезвреженных токсинов и инактивированных биологически активных веществ, другие продукты.

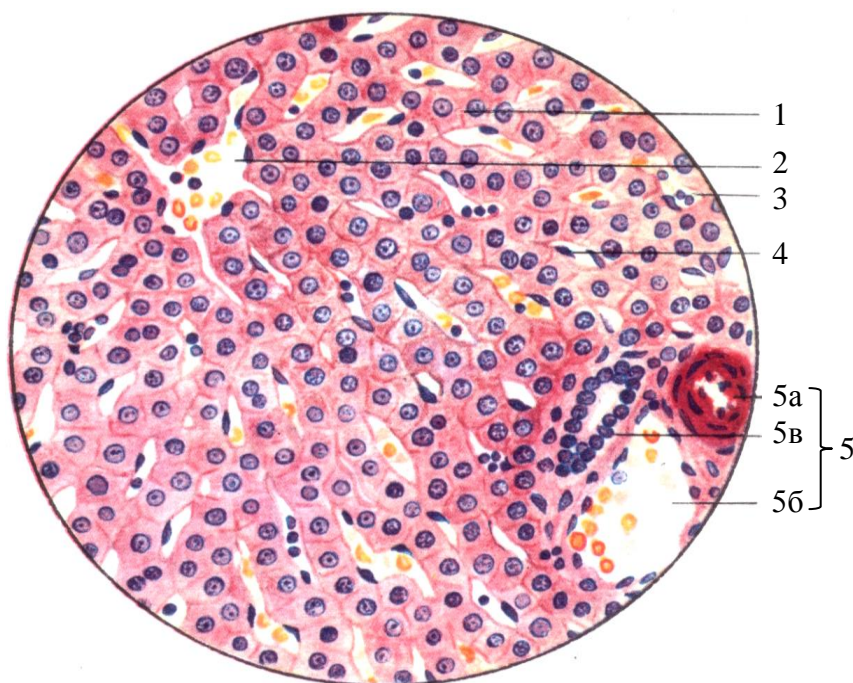


Рис. 10.28. Фрагмент классической печёночной дольки [11]:

1 — гепатоциты; 2 — центральная вена; 3 — синусоидный капилляр; 4 — эндотелиоцит;
5 — печёночная триада — междольковые: 5а — артерия; 5б — вена; 5в — желчный проток

Со стороны капилляра к гепатоцитам прилежат **липоциты** (накапливают липиды и жирорастворимые витамины) и печёночные **Pit-клетки** (обеспечивают противоопухолевый иммунитет).

Кроме классической печёночной дольки, в печени описывают портальную дольку и ацинус.

Портальная долька объединяет три рядом расположенные классические дольки, имеет форму треугольника. В её центре — триада, а по углам — центральные вены. Кровь в портальной дольке течёт от центра к периферии, а желчь — от периферии к центру.

Ацинус имеет форму ромба. В его острых углах находятся центральные вены, в тупых — триады. Ацинус объединяет две рядом расположенные классические дольки. В ацинусе кровь течёт от центра к периферии, а желчь — от периферии к центру так же, как и в портальной дольке.

ПОДЖЕЛУДОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА

Поджелудочная железа — паренхиматозный орган смешанной (экзо-, эндокринной) секреции. **Строма** представлена соединительной тканью и образует капсулу (плотная соединительная ткань), от которой внутрь отходят тонкие прослойки рыхлой соединительной ткани, разделяющие орган на дольки. В прослойках располагаются кровеносные и лимфатические сосуды, нервы. Источник развития — мезенхима. **Паренхима** представлена эпителиальной тканью, которая формирует экзокринную (ацинусы) и эндокринную (панкреатический островок) части поджелудочной железы. Источник развития — энтодерма.

Экзокринная часть (рис. 10.29) построена как сложная, разветвленная, альвеолярная железа, которая вырабатывает ферменты белковой природы по мерокринному типу. Ферменты участвуют в расщеплении белков (трипсин), углеводов (амилаза, мальтаза) и жиров (липаза) в тонкой кишке. Концевые отделы (ацинусы) образованы 8–12 экзокринными клетками — **ациноцитами**. Базальный полюс ациноцита (гомогенная зона) содержит много рибосом и других органелл синтеза, окрашивается базофильно. Апикальный полюс ациноцита (зимогенная зона), в котором располагаются гранулы секрета (предшественники ферментов), окрашивается оксифильно (рис. 10.30).

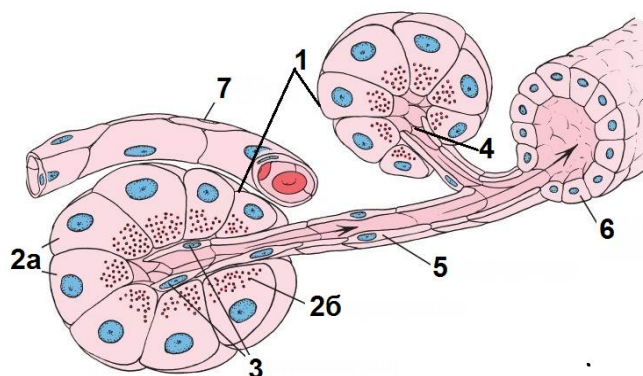


Рис. 10.29. Поджелудочная железа. Схема экзокринной части [27]:

- 1 — ацинусы; 2 — экзокринные панкреатоциты (ациноциты): 2а — гомогенная зона; 2б — зимогенная зона; 3 — центроацинарные клетки; 4 — вставочный внутриацинарный выводной проток; 5 — вставочный межацинарный выводной проток; 6 — внутридольковый выводной проток; 7 — капилляр

Выводные протоки начинаются из центра ацинуса (вставочные), где они выстланы центроацинарными клетками. Все выводные протоки выстланы однослойным эпителием. Плоский эпителий вставочных отделов переходит в кубический эпителий межацинарных и внутридольковых протоков, а затем в столбчатый эпителий междольковых и общего выводного протока.

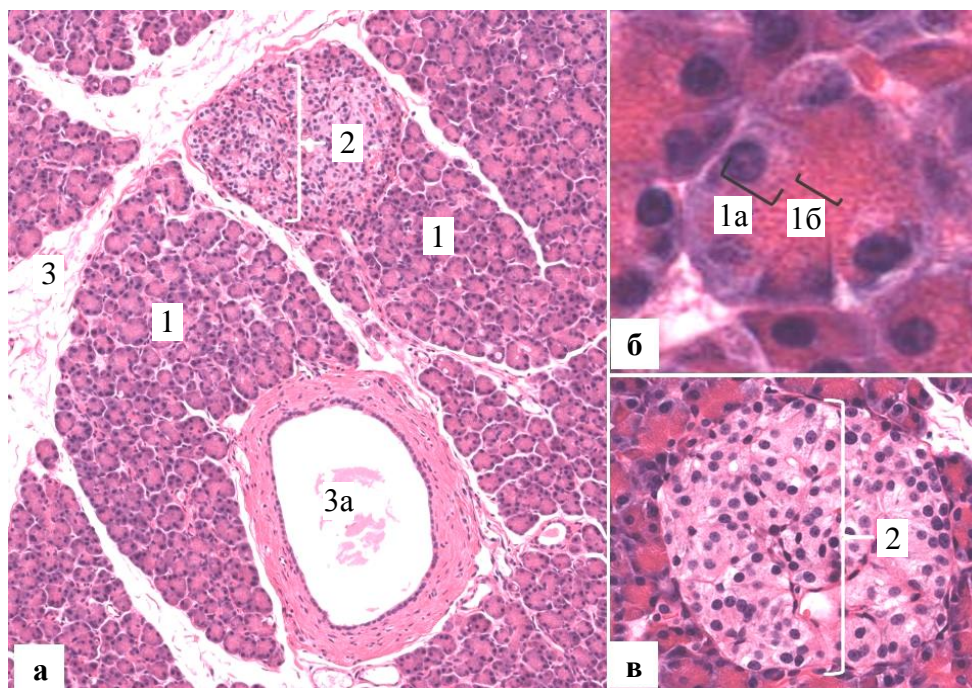


Рис. 10.30. Поджелудочная железа.

Микрофото, окраска гематоксилин-эозином:

а — увеличение $\times 400$; б, в — увеличение $\times 900$. Экзокринная часть железы: 1 — экзокринный панкреатоцит в составе ацинуса; 1а — гомогенная зона; 1б — зимогенная зона; 2 — эндокринная часть железы (панкреатический островок); 3 — междольковая соединительная ткань; 3а — междольковый выводной проток

Эндокринная часть поджелудочной железы представлена небольшими скоплениями эндокринных клеток — панкреатическими островками (островки Лангерганса). Клетки инсулоциты в составе островков окружены фенестрированными гемокапиллярами. Выделяют 5 основных типов инсулоцитов.

В-клетки наиболее многочисленны (70 %), имеют кубическую форму, окрашиваются базофильно. Эти клетки продуцируют гормон инсулин, который способствует усвоению глюкозы крови клетками тканей, образованию гликогена, а значит, снижает количество глюкозы в крови.

А-клетки (20 %) окрашиваются оксифильно, синтезируют гормон глюкагон, который является антагонистом инсулина и обеспечивает поступление глюкозы из тканей в кровь, а значит, повышает уровень глюкозы в крови.

Д-клетки (8–9 %) имеют грушевидную форму, выделяют соматостатин — гормон, тормозящий синтез гормонов в А- и В-эндокриноцитах.

Д₁-клетки продуцируют вазоактивный интестинальный полипептид (ВИП). ВИП снижает артериальное давление, стимулирует выделение панкреатического сока и гормонов поджелудочной железы.

РР-клетки (1–2 %) полигональной формы вырабатывают панкреатический полипептид, стимулирующий выделение панкреатического и желудочного соков.

ГЛАВА 11

ОРГАНЫ КРОВЕТВОРЕНИЯ И ИММУНОПОЭЗА

Органы кроветворения и иммунопоэза выполняют две функции:

- 1) образование форменных элементов крови (кроветворение);
- 2) защита организма от чужеродных клеток и веществ или генетически изменённых клеток собственного организма.

Эти функции связаны друг с другом, так как часть форменных элементов крови — лимфоциты и моноциты — обеспечивают защиту организма.

Органы, где происходит образование клеток крови, называют **первичными** органами кроветворения и иммунопоэза (табл. 11.1). К ним относят красный костный мозг и тимус.

Таблица 11.1

Классификация и строение органов кроветворения и иммунопоэза

Органы кроветворения и иммунопоэза		Функциональные зоны вторичных органов	Локализация Т-зоны	Локализация В-зоны
первичные	вторичные			
Красный костный мозг	Лимфатические узлы	Корковое вещество, паракортикальная зона, мозговое вещество	Паракортикальная зона	Лимфоидные узелки в корковом веществе, мозговые тяжи
Тимус	Селезёнка	Белая пульпа, красная пульпа	Периартериальные зоны	Лимфоидные узелки и селезёночные тяжи
	Миндалины	Лимфоидные узелки, межузелковые зоны, многослойный плоский эпителий	Межузелковые зоны, субкапсулярная зона	Лимфоидные узелки, субэпителиальная зона
	Червеобразный отросток	Лимфоидные узелки, межузелковые зоны, однослойный столбчатый эпителий	Межузелковые зоны	Лимфоидные узелки

Клетки миелоидного ряда — эритроциты, гранулоциты, моноциты, тромбоциты (см. главу 4, подраздел «Кроветворение») — начинают и заканчивают своё развитие в красном костном мозге.

Клетки лимфоидного ряда (В- и Т-лимфоциты) в первичных органах проходят лишь **первый** этап дифференцировки. Этот этап — **антигенНЕзависимая дифференцировка** — необходим для формирования клеток, которые «узнают» **антиген**. **Второй** этап их дифференцировки происходит во **вторичных** (периферических) органах кроветворения и иммунопоэза: селезёнке, лимфатических узлах, миндалинах и других скоплениях лимфоидной ткани. Этот этап дифференцировки — **антигензависимая дифференцировка** — начинается после встречи лимфоцита с антигеном и необходим для формирования большого количества клеток, которые **уничтожают этот антиген** (схема этапов антигенНЕзависимого и антигензависимого лимфопоэза представлена в практикуме «Гистология, цитология, эмбриология», тема «Органы кроветворения и иммунопоэза»).

ПЕРВИЧНЫЕ ЛИМФОИДНЫЕ ОРГАНЫ

Красный костный мозг является главным кроветворным органом, где происходит образование всех клеток крови, за исключением Т-лимфоцитов. Красный костный мозг развивается из мезенхимы, располагается в ячейках губчатого вещества плоских и трубчатых костей.

Красный костный мозг — паренхиматозный орган. **Паренхиму** красного костного мозга составляют клетки крови на разных стадиях развития: стволовые, полустволовые, унипотентные, бластные, созревающие клетки и зрелые форменные элементы крови, выходящие в кровоток (см. главу 4, подраздел «Кроветворение»).

Строму красного костного мозга образует ретикулярная соединительная ткань, которая создает особое микроокружение для развития клеток крови. Как любая соединительная ткань, ретикулярная ткань состоит из клеток и межклеточного вещества.

Клетки стромы (ретикулярные, остеогенные, адипоциты и др.) синтезируют компоненты межклеточного вещества и ростовые факторы, необходимые для развития клеток крови. Макрофаги передают развивающимся эритроцитам железо и фагоцитируют дефектные клетки.

Межклеточное вещество представлено ретикулярными волокнами и основным веществом. Оно обеспечивает трофику, опору и защиту развивающихся клеток крови. Строма богата кровеносными сосудами, главным образом, гемокапиллярами синусоидного типа.

Наряду с полной дифференцировкой клеток миелоидного ряда (эритроцитов, гранулоцитов, моноцитов, тромбоцитов), в красном костном мозге происходит первый этап дифференцировки В-лимфоцитов. Поэтому **красный костный мозг является первичным**

органом гуморального иммунитета. Антиген**НЕ**зависимая дифференцировка В-лимфоцитов заключается в появлении на их плазмолемме рецепторов для **узнавания** чужеродных белков-антигенов. В красном костном мозге образуются и унипотентные клетки-предшественники Т-лимфоцитов, которые мигрируют из него в тимус.

Тимус — первичный орган клеточного иммунитета, где из предшественников Т-лимфоцитов образуются зрелые Т-лимфоциты с рецепторами к антигенам, расположенным на поверхности чужеродных клеток.

Тимус — паренхиматозный орган. Его **строма** представлена соединительной тканью, которая образует капсулу органа и перегородки, разделяющие орган на дольки. Внутри дольки **строма** образована эпителиальными клетками отростчатой формы (рис. 11.1). **Паренхима** тимуса образована тимоцитами — Т-лимфоцитами на разных этапах дифференцировки. Периферическая часть дольки называется корковым веществом, а центральная — мозговым.

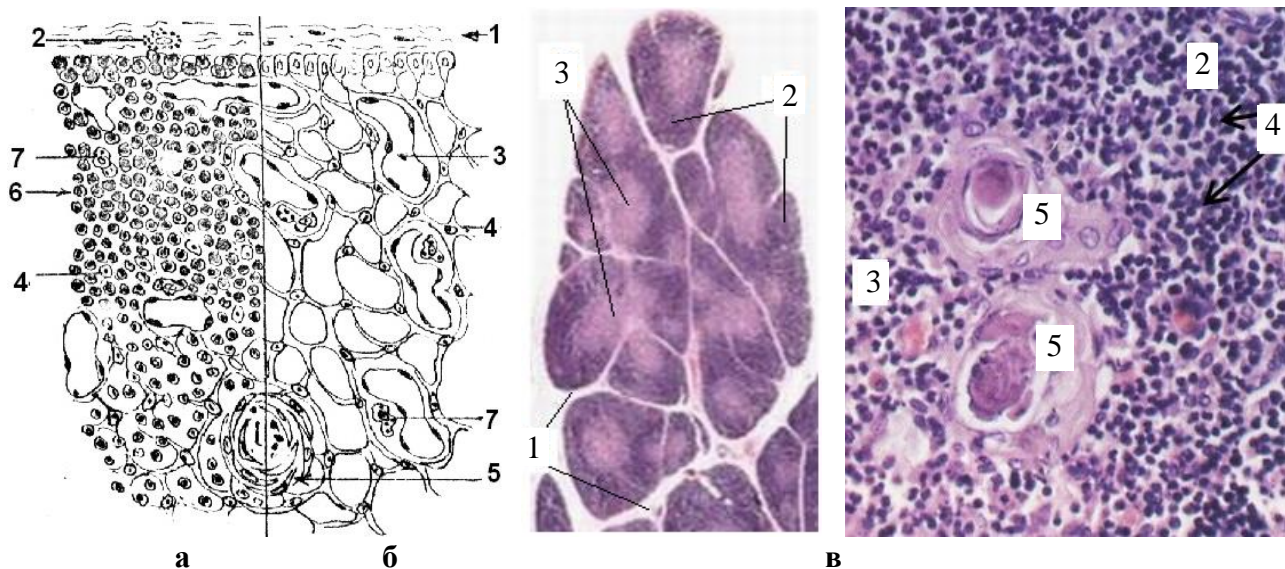


Рис. 11.1. Структурная организация тимуса [12, 27]:

а — общий вид; б — после удаления лимфоцитов: 1 — капсула; 2 — тучная клетка; 3 — кровеносный сосуд; 4 — эпителиальная клетка стромы; 5 — тимусное тельце; 6 — тимоциты; 7 — макрофаг;
 в — микрофото, окраска гематоксилин-эозин, увеличение $\times 80, \times 900$: 1 — междольковая соединительная ткань; 2 — корковое вещество; 3 — мозговое вещество; 4 — тимоциты; 5 — тимусное тельце

В корковом веществе тимуса выделяют субкапсулярную зону (здесь находятся наиболее молодые клетки-предшественники Т-лимфоцитов) и глубокую зону, где происходит дифференцировка тимоцитов (лимфобласты, пролимфоциты, лимфоциты).

Кровь, циркулирующая в капиллярах коркового вещества тимуса, отделена от дифференцирующихся Т-лимфоцитов гематотимическим барьером. Этот барьер представлен

эндотелием капилляров I типа, его базальной мембраной, периваскулярным пространством с макрофагами, базальной мембраной эпителия и эпителиальными клетками стромы тимуса. Гематотимический барьер препятствует проникновению из крови антигенов к дифференцирующимся Т-лимфоцитам и преждевременному выходу в кровь незрелых Т-лимфоцитов.

Т-лимфоциты созревают и приближаются к мозговому веществу, на границе с которым происходит их положительная селекция — отбор и уничтожение Т-лимфоцитов с неправильно сформированным рецептором к антигену. В связи с этим в мозговое вещество переходит мало лимфоцитов, поэтому на препаратах мозговое вещество гораздо светлее коркового.

В мозговом веществе тимоциты проходят отрицательную селекцию — отбор и уничтожение Т-лимфоцитов с рецепторами к своим собственным белкам. Этот отбор происходит с помощью тимусных телец Гассала, образованных эпителием стромы.

Функции тимуса:

– антигеннезависимая дифференцировка Т-лимфоцитов и формирование толерантности к белкам собственного организма (способность узнавать чужеродные антигены и не реагировать на собственные белки);

– образование различных групп Т-лимфоцитов с определенными рецепторами: CD⁴⁺ (будущие Т-хелперы), CD⁸⁺ (будущие цитотоксические Т-киллеры) и др.;

– выработка стромальными эпителиальными клетками веществ (тимозин, тимопоэтин и др.), под действием которых происходит дифференцировка лимфоцитов.

Структура тимуса может меняться в зависимости от ряда обстоятельств (голодание, болезни, стрессы), при этом погибают лимфоциты, обнажается эпителиальная строма, это акцидентальная инволюция, она обратима, структура органа может восстанавливаться. После 15–20 лет наступает возрастная инволюция тимуса (необратимая), когда его паренхима замещается жировой тканью.

ВТОРИЧНЫЕ ЛИМФОИДНЫЕ ОРГАНЫ

В этих органах происходит дальнейшая, **антигензависимая** дифференцировка Т- и В-лимфоцитов, попадающих сюда из первичных органов иммунитета. После встречи с антигеном Т- и В-лимфоциты, которые имеют рецепторы к этому антигену, превращаются в бласты, размножаются и дифференцируются в эффекторные клетки — цитотоксические Т-киллеры и плазмочиты. Цитотоксические Т-лимфоциты уничтожают чужеродные клетки (**клеточный иммунный ответ**). Плазмочиты секретируют антитела, которые связывают антигены (**гуморальный иммунный ответ**). Макрофаги и Т-хелперы обеспечивают регуляцию этих процессов.

В лимфатических узлах происходят преимущественно реакции клеточного иммунитета, а в селезёнке, в основном, — гуморального иммунитета. Миндалины, пейеровы бляшки участвуют и в общих, и в местных иммунных реакциях.

Лимфатический узел — паренхиматозный орган бобовидной формы, источником развития которого является мезенхима. **Строма** лимфатического узла представлена рыхлой соединительной тканью, которая образует капсулу и перегородки; внутри органа **строма** образована ретикулярной соединительной тканью. **Паренхиму** лимфатического узла образуют лимфоциты на разных стадиях антигензависимой дифференцировки и макрофаги.

Лимфатические узлы располагаются по ходу лимфатических сосудов. Приносящие лимфатические сосуды входят в узел с его выпуклой стороны. Из них лимфа попадает в синусы. Синусы — это продолжение приносящих лимфатических сосудов. Лимфа перемещается по краевым, межузелковым и мозговым синусам (рис. 11.2). Из мозгового синуса лимфа оттекает в выносящий лимфатический сосуд. По лимфе в узел попадают антигены, которые встречаются здесь с лимфоцитами. В просвете синусов преобладают лимфоциты и макрофаги, могут встречаться плазмоциты.

В лимфатических узлах выделяют три функциональные зоны: корковое вещество, паракортикальную область и мозговое вещество (рис. 11.2).

В корковом веществе располагаются шаровидные лимфоидные узелки — В-зона (тимусНЕзависимая), которая состоит из центра размножения и мантийного слоя. В-лимфоциты делятся и дифференцируются до предшественников плазматических клеток и клеток памяти, которые перемещаются в мозговые тяжи.

В паракортикальной области лимфоциты распределены диффузно. Эта зона относится к Т-зоне (тимусзависимой) лимфоузла, так как здесь преобладают Т-лимфоциты, которые под воздействием антигенов размножаются, дифференцируются в эффекторные клетки. В паракортикальной зоне располагаются особые венулы с высоким эндотелием, через стенку которых В- и Т-лимфоциты могут входить в паренхиму узла и покидать её.

Мозговое вещество состоит из мозговых синусов и мозговых тяжей. Мозговые тяжи — это также В-зона (тимусНЕзависимая), где плазмоциты дозревают и секретируют антитела. Антитела, плазмоциты, клетки памяти попадают в мозговые синусы, с током лимфы покидают лимфатический узел и разносятся по организму.

Кроме обеспечения специфических иммунных реакций, лимфатические узлы благодаря большому количеству макрофагов играют важную роль и в неспецифических защитных реакциях организма.

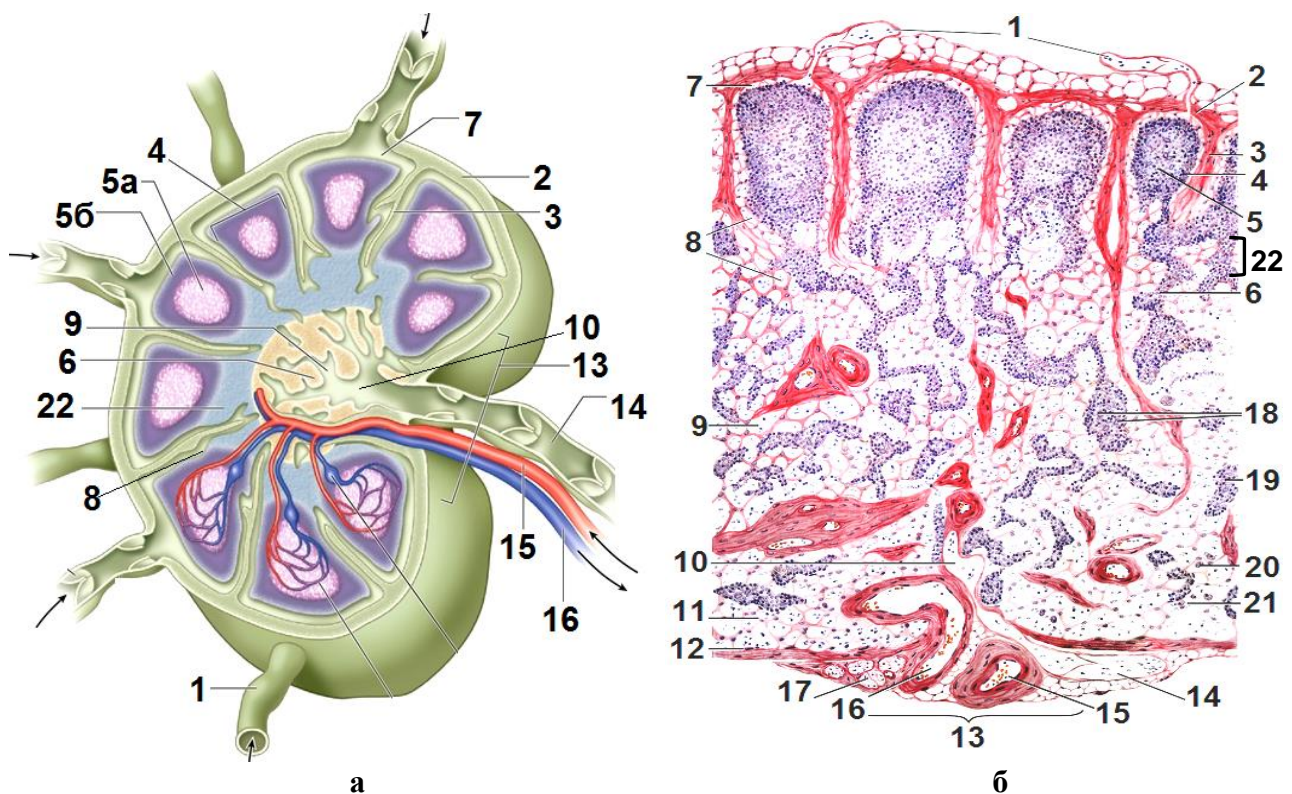


Рис. 11.2. Схема строения лимфатического узла [25; 1]:

а — общий вид; б — участок органа:

1 — приносящий лимфатический сосуд (стрелки); 2 — капсула; 3 — трабекулы; 4 — корковое вещество; 5 — лимфоидный узелок: 5а — центр размножения, 5б — мантийный слой; 6 — мозговые тяжи; 7 — краевой синус; 8 — межузелковый синус; 9 — мозговой синус; 10 — мозговой синус у ворот лимфатического узла; 11 — ретикулярная строма; 12 — эндотелий; 13 — ворота лимфатического узла; 14 — выносящий лимфатический сосуд; 15 — артерия; 16 — вена; 17 — нерв; 18 — лимфобласты; 19 — лимфоциты; 20 — макрофаг; 21 — плазмочиты; 22 — паракортикальная область

Функции лимфатического узла:

- 1) антигензависимая пролиферация и дифференцировка лимфоцитов, образование клеток памяти;
- 2) обогащение лимфы антителами и зрелыми лимфоцитами;
- 3) депонирование лимфы и клеток;
- 4) очистка лимфы от антигенов и чужеродных клеток.

Селезёнка — паренхиматозный орган, источником развития которого является мезенхима. **Строма** селезенки представлена соединительной тканью, которая образует капсулу и перегородки (трабекулы). В капсуле и трабекулах есть гладкие миоциты. **Строма** внутри органа образована ретикулярной соединительной тканью. **Паренхима** селезёнки — это лимфоциты на разных стадиях антигензависимой дифференцировки и макрофаги. В паренхиме выделяют 2 функциональные зоны: белую и красную пульпы (рис. 11.3).

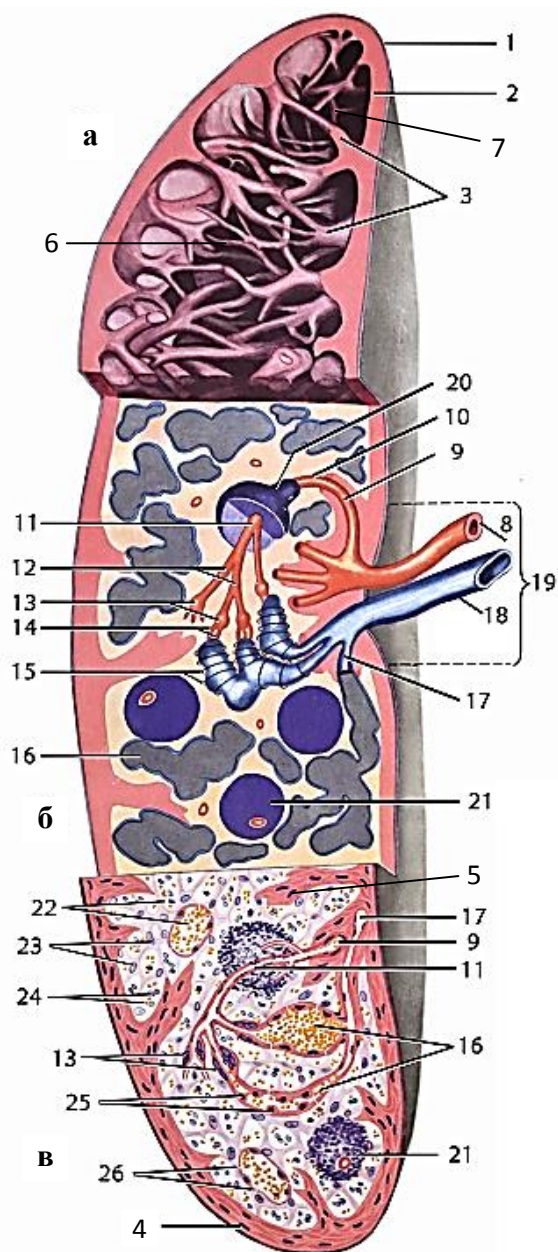


Рис. 11.3. Схема строения селезёнки [1]:

а — строма; б — кровоснабжение;

в — гистологическая структура; г — строение белой пульпы:

1 — мезотелий; 2 — капсула; 3 — трабекулы; 4 — гладкие миоциты; 5 — фибробласт; 6 — коллагеновые волокна; 7 — эластические волокна; 8 — селезёночная артерия; 9 — трабекулярная артерия; 10 — пульпарная артерия; 11 — центральная артерия; 12 — кисточковые артериолы; 13 — сфинктеры; 14 — капилляры; 15 — ретикулярные волокна; 16 — венозные синусоиды; 17 — трабекулярная вена; 18 — селезёночная вена; 19 — ворота; 20 — периартериальное лимфоидное влагалище (Т-зона); 21 — белая пульпа; 22 — красная пульпа; 23 — ретикулярная ткань; 24 — клетки крови; 25 — ядра эндотелиоцитов; 26 — поры в стенке синусоида; 27 — центр размножения (В-зона); 28 — мантийный слой (В-зона); 29 — маргинальная зона

В белой пульпе происходит антигензависимая дифференцировка лимфоцитов. Она образована лимфоидными узелками и периартериальными влагалищами (скопления лимфоцитов по ходу артерий). В элементах белой пульпы объединены В- и Т-зоны. Т-зона занимает небольшой объём вокруг центральных артерий (периартериальное влагалище). К В-зоне относится лимфоидный узелок с центром размножения и мантийным слоем. В центре размножения происходит пролиферация стимулированных антигенами В-лимфоцитов с образованием клеток памяти и предшественников плазматических клеток. Т- и В-зоны окружены общей маргинальной зоной, которая является границей элемента белой пульпы.

Красная пульпа селезёнки образована селезёночными тяжами и венозными синусоидами. Селезёночные тяжи — аналоги мозговых тяжей лимфатических узлов. Это тоже В-зона селезёнки, где происходит дозревание плазмоцитов.

В венозных синусоидах красной пульпы селезёнки происходит депонирование крови и гибель старых и повреждённых эритроцитов, тромбоцитов. Эти функции обеспечиваются особым кровоснабжением селезёнки. Кровь поступает по селезёночной артерии. Она делится на трабекулярные артерии. От трабекулярной артерии отходят пульпарные артерии.

Пульпарные артерии, проходящие через белую пульпу, называются центральными. Выходя из белой пульпы, центральная артерия делится на несколько кисточковых артериол. На их концах находятся входные сфинктеры для капиллярного русла селезёнки. Капилляры селезёнки вначале имеют обычное строение, а затем переходят в венозные синусоиды. В месте перехода синусоидов в пульпарные вены есть выходные сфинктеры. Пульпарные вены переходят в трабекулярные, а затем — в селезёночную вену. Вены селезёнки безмышечного типа. Если сфинктеры закрыты с обоих концов синусоида, то происходит депонирование крови. Если входной сфинктер открыт, а выходной закрыт, то клетки крови под давлением попадают из синусоидов в селезёночные тяжи. Если входной сфинктер закрыт, а выходной открыт, то клетки крови из селезёночных тяжей переходят в просвет синусоида и уходят в общий кровоток. Проходя в обоих направлениях через стенку синусоида, старые и повреждённые эритроциты и тромбоциты уничтожаются макрофагами. Функции селезёнки:

- 1) антигензависимая пролиферация и дифференцировка лимфоцитов, образование клеток памяти;
- 2) разрушение старых и повреждённых эритроцитов и тромбоцитов;
- 3) депонирование крови;
- 4) участие в кроветворении в эмбриональном периоде.

Миндалины. У человека выделяют парные нёбные и трубные миндалины, непарные язычную и глоточную миндалины. Наиболее крупные из них — нёбные миндалины. Они образованы складками слизистой оболочки полости рта. Слизистая оболочка покрыта многослойным плоским неороговевающим эпителием, который впячивается в собственную пластинку, образуя крипты (рис. 11.4). Вдоль крипты под эпителием в собственной пластинке находятся скопления лимфоцитов. Снаружи миндалины отделены от соседних тканей соединительнотканной капсулой.

Строму миндалин образует рыхлая соединительная ткань. **Паренхима** органа представлена лимфоцитами. В миндалине выделяют:

- 1) лимфоидные узелки — они являются В-зоной (тимусНЕзависимой) миндалин;
- 2) межузелковые зоны — они представляют собой Т-зону (тимусзависимую);
- 3) субэпителиальную зону (В-зона — тимусНЕзависимая);
- 4) субкапсулярную зону (Т-зона — тимусзависимая).

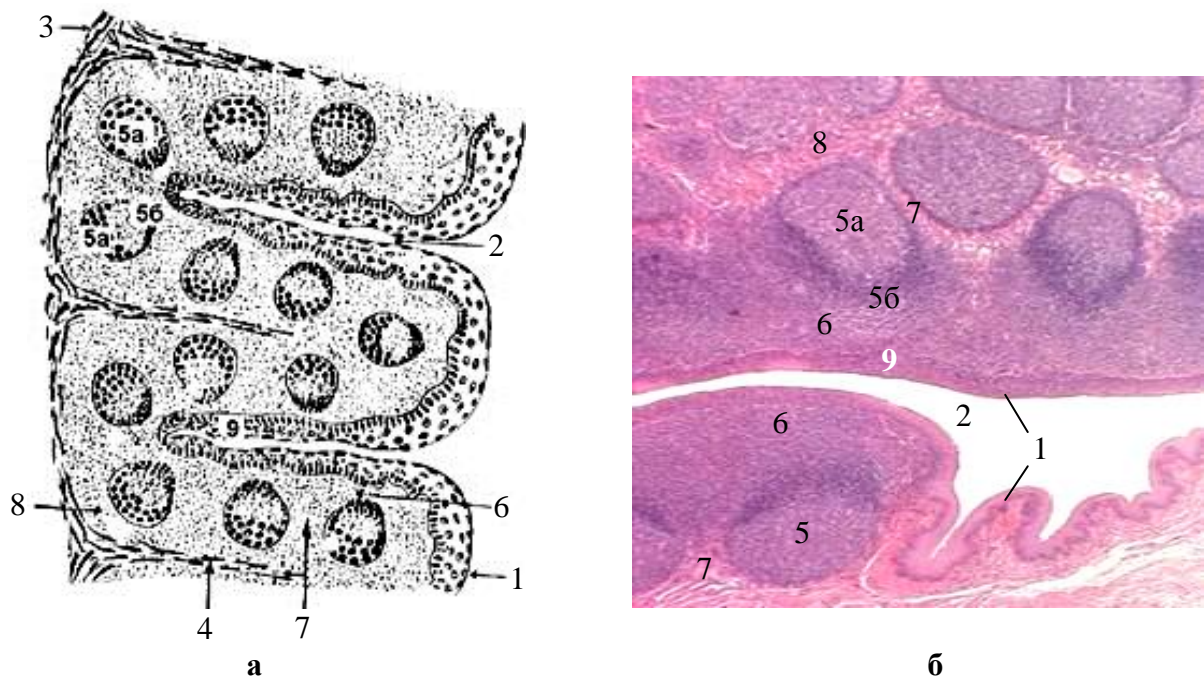


Рис. 11.4. Строение миндалины:

а — схема [12]; б — микрофото, окраска гематоксилин-эозином:

1 — эпителий; 2 — крипта; 3 — капсула; 4 — трабекула; 5 — лимфоидный узелок (В-зона): 5а — центр размножения, 5б — мантийный слой; 6 — субэпителиальная зона (В-зона); 7 — интерфолликулярная (межузелковая) зона (Т-зона); 8 — субкапсулярная зона (Т-зона); 9 — лимфоциты в эпителии

Миндалины принимают активное участие не только в общих специфических иммунных реакциях (образование клеток памяти), но и в местных защитных реакциях как неспецифических (фагоцитоз, выделение лизоцима, интерферона), так и специфических (клеточный иммунитет, снабжение плазматическими клетками соседних желёз, выработка иммуноглобулина А).

ГЛАВА 12

ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА

Эндокринная система — это система органов, регулирующих обмен веществ, рост и развитие клеток, тканей и органов при помощи биологически активных веществ (гормонов), которые секретируются во внутреннюю среду организма (рис. 12.1).

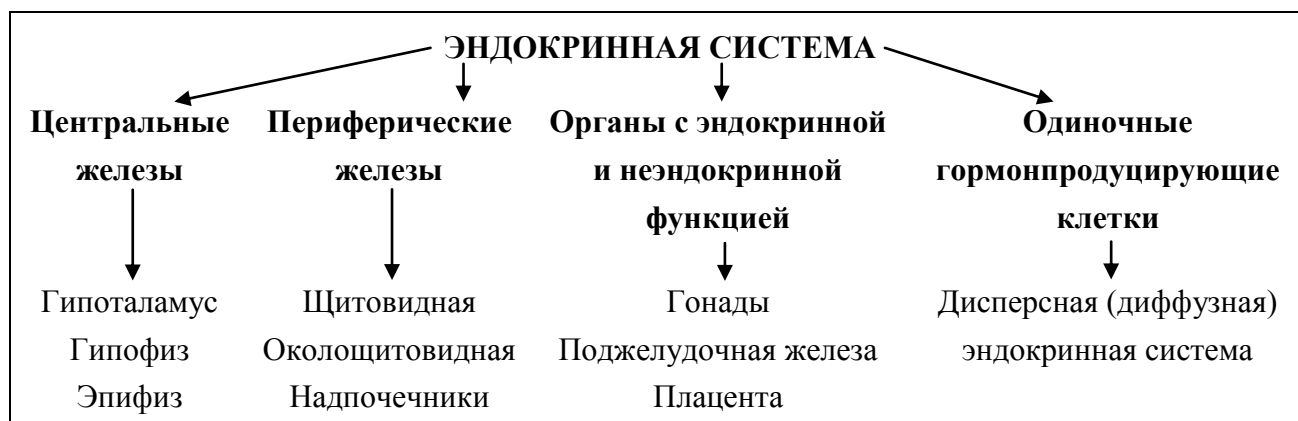


Рис. 12.1. Классификация органов эндокринной системы

Для эндокринных желёз характерно:

- 1) выделение секреторных продуктов (гормонов) в кровь, лимфу, межклеточное вещество;
- 2) отсутствие выводных протоков;
- 3) большое количество капилляров фенестрированного типа.

Гормоны — это высокоспецифические биологически активные вещества, которые образуются в малых количествах и обладают дистантным действием, потому что секретируются в кровь и достигают с её помощью отдалённых участков. Гормоны действуют на **клетки-мишени** — клетки, имеющие на мембране, в цитоплазме или в ядре специфические рецепторы, с помощью которых они связываются с гормоном. После связывания рецептора с гормоном клетка-мишень изменяет свою жизнедеятельность: делится, активно секретирует, растёт и пр.

ЦЕНТРАЛЬНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Гипоталамус образован нервной тканью, является и центральной эндокринной железой, и центром вегетативной нервной системы, а значит, объединяет эндокринную регуляцию с нервной. Состоит из нейросекреторных клеток, которые формируют ядра серого вещества (рис. 12.2).

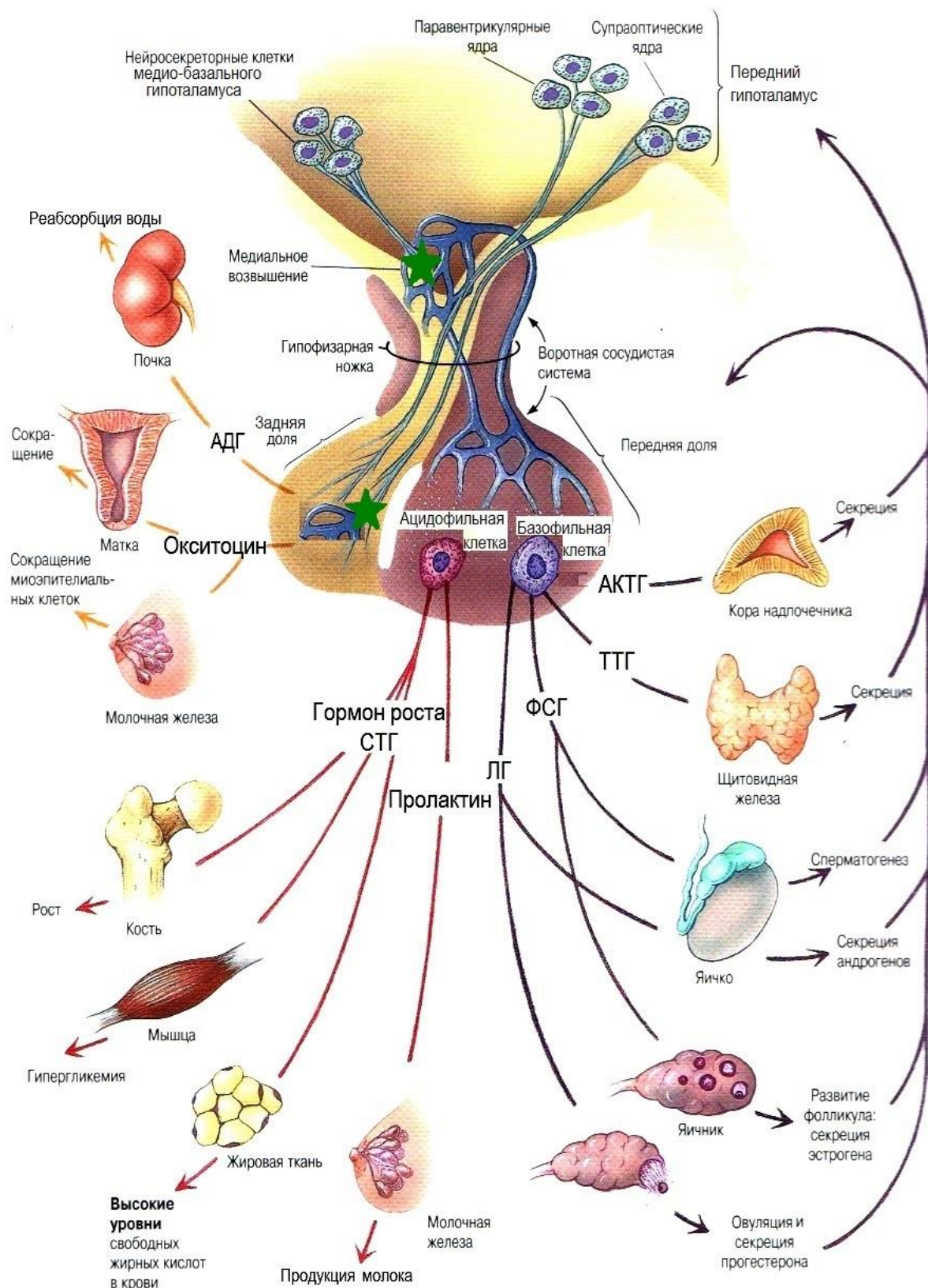


Рис. 12.2. Гипоталамо-гипофизарные связи [6] (★ — аксовазальные синапсы)

Клетки ядер переднего гипоталамуса секретируют гормоны окситоцин и вазопрессин. Эти гормоны по аксонам нейросекреторных клеток перемещаются в заднюю долю гипофиза. Там окончания аксонов образуют синапсы со стенкой капилляра II типа — нейрогемальные

(аксовазальные) синапсы. Через эти синапсы гормоны выделяются в кровь. Окситоцин стимулирует сокращение гладких миоцитов органов половой системы, а вазопрессин повышает артериальное давление и снижает диурез.

Нейросекреторные клетки, входящие в состав ядер медиобазального гипоталамуса, секретируют рилизинг-факторы (либерины и статины). Гранулы с либеринами и статинами по аксонам перемещаются к сосудам срединного возвышения. Там рилизинг-факторы через нейрогемальные (аксовазальные) синапсы выделяются в кровь первичной капиллярной сети. Далее воротная вена гипофиза переносит их в аденогипофиз, где формируется вторичная капиллярная сеть. Выделяясь через стенку синусоидных капилляров вторичной сети, рилизинг-факторы вступают в контакт с клетками паренхимы аденогипофиза. Либерины стимулируют, а статины подавляют секрецию гормонов передней доли гипофиза.

Органы, содержащие нейрогемальные (аксовазальные) синапсы (задняя доля гипофиза и срединное возвышение гипоталамуса), называются нейрогемальными органами.

Гипофиз является центральной эндокринной железой. Он состоит из двух частей: аденогипофиза и нейрогипофиза.

Аденогипофиз образован эпителиальной тканью. В нем выделяют переднюю долю, промежуточную долю и туберальную часть. Передняя доля представлена тяжами эпителиальных клеток, между ними расположена соединительная ткань с большим количеством кровеносных капилляров. Среди эндокриноцитов выделяют хромофильные и хромофобные клетки. Хромофобные аденоциты (50 %) — это незрелые клетки или хромофильные клетки после выведения секрета.

Хромофильные аденоциты вырабатывают гормоны, которые регулируют деятельность периферических эндокринных желёз и поэтому называются тропными гормонами. По окраске хромофильные эндокриноциты подразделяются на два типа — базофильные (5–10 % от общего числа аденоцитов) и оксифильные (30–40 %). Базофильные аденоциты секретируют тиротропин для регуляции деятельности щитовидной железы, фоллитропин и лютропин, влияющие на гонады. Ацидофильные аденоциты секретируют пролактин для регуляции продукции молока и соматотропин — гормон роста. Кроме того, в передней доле гипофиза продуцируется адренкортикотропин, регулирующий работу коры надпочечных желёз.

В промежуточной доле аденогипофиза базофильными эндокриноцитами продуцируются меланотропин (стимулирует синтез меланина) и липотропин (стимулирует обмен липидов в организме).

Нейрогипофиз. Задняя доля гипофиза образована клетками нейроглии — питуицитами и собственных гормонов не продуцирует. Здесь оканчиваются аксоны нейросекреторных клеток гипоталамуса, из которых в сосуды выделяются окситоцин и вазопрессин (см. рис. 12.2).

Эпифиз (шишковидная железа) состоит из тяжёлых глиальных и эндокринных клеток нейральной природы. Эндокринные клетки называются пинеалоцитами. Среди пинеалоцитов

различают светлые и тёмные. Эпифиз секретирует более 40 веществ, например, серотонин, мелатонин, антигонадотропин и др. Гормоны эпифиза участвуют в регуляции циклических процессов в организме (овариально-менструальный цикл, суточные ритмы, связанные со сменой дня и ночи), полового созревания, роста, содержания калия в крови.

ПЕРИФЕРИЧЕСКИЕ ЖЕЛЕЗЫ

Щитовидная железа участвует в регуляции основного обмена и поддержания уровня свободного кальция в крови. Это паренхиматозный орган, который состоит из двух долей, связанных перешейком. **Строма** железы (капсула и перегородки) представлена соединительной тканью с большим количеством кровеносных сосудов, а **паренхима** — эпителием. Структурно-функциональная единица щитовидной железы — фолликул (рис. 12.3).

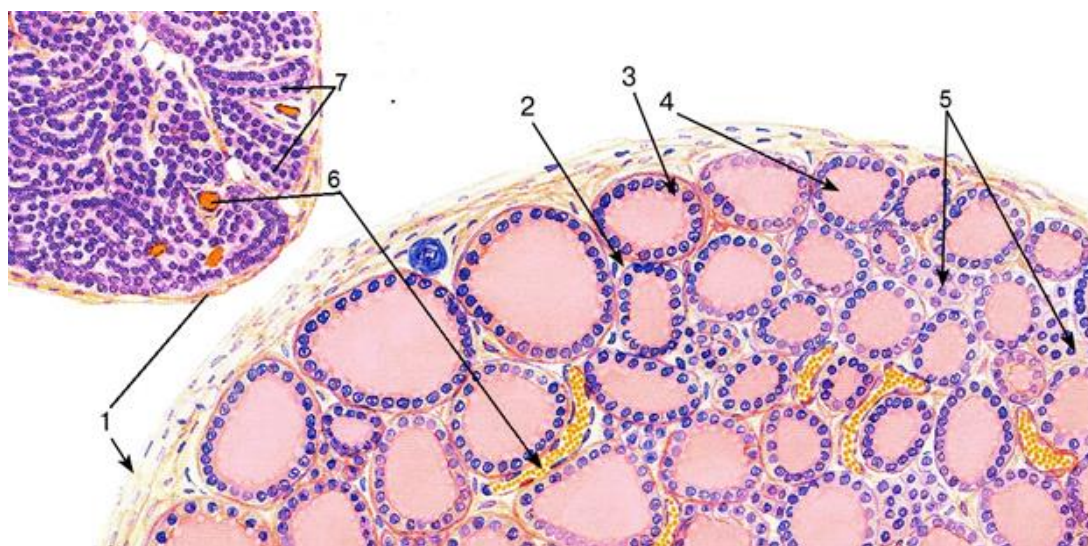


Рис. 12.3. Щитовидная и околощитовидная железы [5]:

- 1 — капсула; 2 — соединительнотканые прослойки; 3 — тироциты; 4 — коллоид в фолликулах;
5 — интерфолликулярные островки; 6 — кровеносные сосуды; 7 — тяжи паратироцитов

Фолликул представляет собой пузырьк, стенка которого образована однослойным кубическим эпителием — тироцитами, а внутри содержится коллоид. Коллоид состоит из белка тиреоглобулина, который секретируется тироцитами. Для синтеза гормонов щитовидной железы (T_3 , T_4) необходим йод, который поступает в фолликул из крови. Присоединение йода к тиреоглобулину происходит в коллоиде. Йодированный тиреоглобулин попадает внутрь тироцита. В нём от большой молекулы йодированного тиреоглобулина в лизосомах отщепляются участки с тремя или четырьмя атомами йода, это готовые гормоны трийодтиронин (T_3) и тироксин (T_4). Остатки тиреоглобулина снова используются клеткой. Гормоны щитовидной железы регулируют основной обмен, рост органов и развитие нервной системы у детей. В норме тироциты кубической формы. При

повышении функции железы тироциты становятся столбчатыми, при снижении — плоскими. Выделение T_3 и T_4 регулируется тиреотропным гормоном аденогипофиза.

Кроме тироцитов, в стенке фолликула содержатся парафолликулярные клетки (кальцитониноциты, С-клетки). Они секретируют тиреокальцитонин (кальцитонин), который снижает уровень кальция в крови. Работа этих клеток не зависит от гормонов гипофиза, а регулируется уровнем кальция в крови.

В соединительной ткани между фолликулами находятся интерфолликулярные островки, содержащие молодые малодифференцированные тироциты.

Около- или **паращитовидные железы** расположены под общей капсулой с щитовидной железой (см. рис. 12.3). Их **строма** также представлена рыхлой соединительной тканью, а **паренхима** — эпителиальной тканью — эндокринными клетками паратироцитами. Паратироциты образуют различной формы тяжи, разделённые прослойками соединительной ткани с большим количеством кровеносных сосудов. Среди паратироцитов различают главные базофильные (светлые и тёмные) и оксифильные клетки. Тёмные паратироциты продуцирует гормон паратирин, который повышает уровень кальция в крови и является антагонистом тиреокальцитонина щитовидной железы. Работа паратироцитов не зависит от гормонов гипофиза, а регулируется уровнем кальция в крови. Светлые и оксифильные паратироциты функционально не активны.

Надпочечники — парные паренхиматозные органы, состоящие из коркового и мозгового вещества (рис. 12.4). **Строма** представлена рыхлой соединительной тканью с большим количеством капилляров; источник ее развития — мезенхима. **Паренхима коркового** вещества представлена эпителиальной тканью мезодермального происхождения; а мозгового — нервной. Источник развития мозгового вещества — нейроэктодерма.

Эпителиальные клетки коркового вещества — кортикостероциты — образуют тяжи, которые в его наружном слое свёрнуты в клубочки (клубочковая зона), глубже идут вертикально и параллельно друг другу (пучковая зона), а на границе с мозговым веществом образуют сеточку (сетчатая зона). Между эпителиальными тяжами расположена соединительная ткань с большим количеством гемокапилляров II типа.

Кортикостероциты клубочковой зоны секретируют минералокортикоиды (альдостерон), которые регулируют водно-солевой обмен. Синтетические процессы в клубочковой зоне не зависят от гормонов гипофиза, а регулируются уровнем натрия в крови и гормонами почки.

Кортикостероциты пучковой зоны секретируют глюкокортикоиды (кортизон, кортикостерон), которые регулируют углеводный, белковый и липидный обмен, обладают противовоспалительной и иммуносупрессивной активностью.

Кортикостероциты сетчатой зоны секретируют половые гормоны — андрогены и эстрогены. Синтез гормонов пучковой и сетчатой зон регулируется гормоном аденогипофиза — адренокортикотропином.

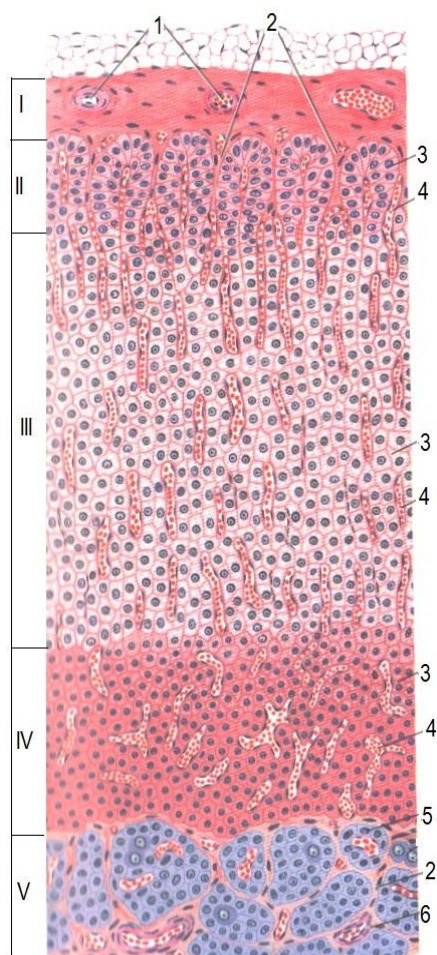


Рис. 12.4. Надпочечник [3]:

I — капсула; II — клубочковая зона; III — пучковая зона; IV — сетчатая зона; V — мозговое вещество:

1 — сосуды в капсуле; 2 — прослойки соединительной ткани (строма органа); 3 — кортикостероциты; 4 — кровеносные капилляры; 5 — хромаффинные клетки; 6 — крупные сосуды

Мозговое вещество состоит из эндокриноцитов нейрального происхождения — хромаффиноцитов, между которыми находятся глиальные клетки и широкие синусоидные капилляры. Хромаффиноциты бывают двух видов: светлые А-клетки (выделяют адреналин), тёмные Н-клетки (выделяют норадреналин). Эти вещества влияют на деятельность сердечно-сосудистой и нервной систем. Активность хромаффиноцитов регулируется симпатической нервной системой.

Дисперсная (диффузная) эндокринная система — это одиночные гормонпродуцирующие клетки желудочно-кишечного тракта, дыхательной, мочеполовой, сердечно-сосудистой систем.

Гормоны клеток диффузной эндокринной системы оказывают влияние на функцию рядом расположенных клеток: на активность секреторных клеток, кровотока, моторику, митотическую активность камбиальных элементов. Кроме того, они участвуют в поддержании общего гомеостаза организма.

Нервными центрами ядерного типа являются ядра промежуточного и спинного мозга, автономные узлы. В этих центрах нейроны располагаются группами, содержат один функциональный тип нейронов. В центрах ядерного типа преобладают процессы конвергенции — процесс взаимодействия нейронов, когда нервный импульс передаётся от нескольких нейронов на один, где в результате обработки информации выдаётся усредненный ответ.

Нервными центрами экранного типа являются кора конечного мозга, кора мозжечка, сетчатка глаза. Для нервного центра экранного типа характерно послойное расположение нейронов, наличие различных функциональных типов нейронов. В центрах экранного типа преобладают процессы дивергенции. В процессе дивергенции нервный импульс передаётся от одного нейрона на несколько, где в результате обработки информации выдаётся конкретный ответ, происходит анализ информации.

ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Спинной мозг обеспечивает рефлекторную деятельность, а также связывает головной мозг с периферическими рабочими органами (рис. 13.2). Спинной мозг состоит из белого и серого вещества.

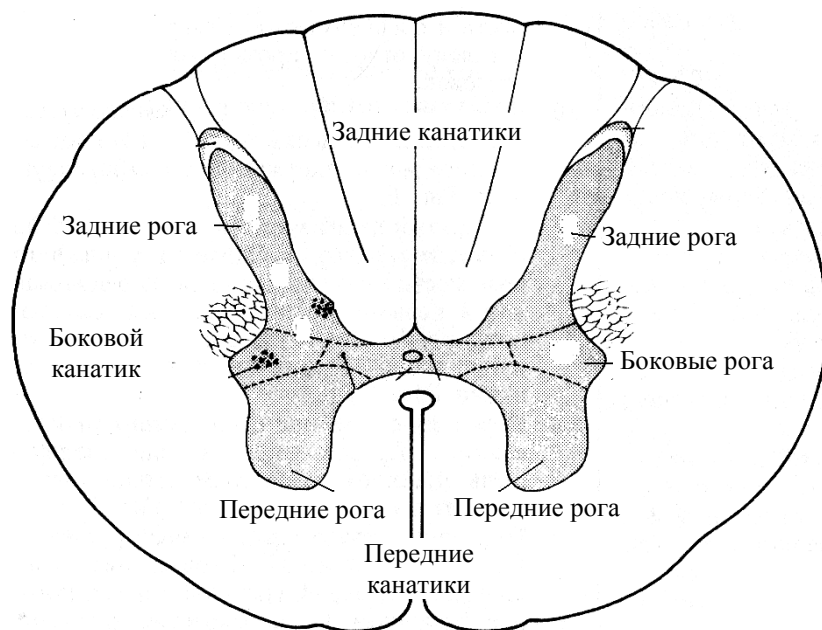


Рис. 13.2. Схема строения спинного мозга [7]

Белое вещество расположено снаружи и образовано нервными волокнами, которые сгруппированы в передние, боковые и задние канатики. Волокна входят в состав проводящих путей — цепей нейронов, которые передают информацию от органа к нервным центрам, формируя восходящие пути, или от нервного центра к рабочему органу, формируя нисходящие пути.

Серое вещество расположено в центре спинного мозга, по форме напоминает букву «Н» и содержит скопления нейронов. В сером веществе выделяют передние, боковые и задние рога.

В передних рогах расположены двигательные нейроны. К ним приходит информация от чувствительных, вставочных нейронов и нейронов головного мозга, а их аксоны направляются к скелетным мышцам (рис. 13.3).

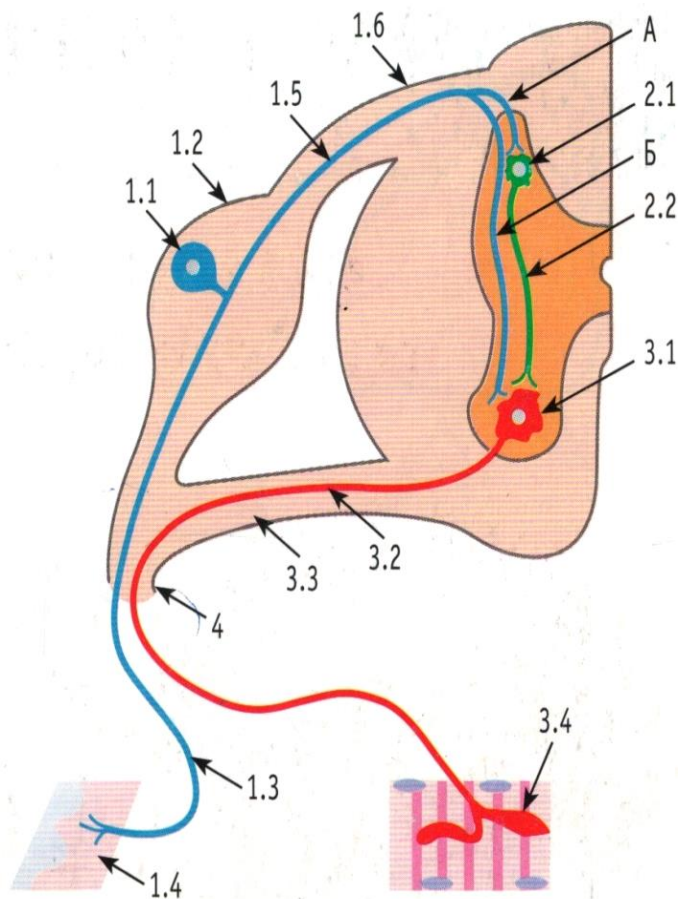


Рис. 13.3. Соматическая рефлексорная дуга [5]:

А — сложная рефлексорная дуга; Б — простая рефлексорная дуга:

1 — рецепторная (чувствительная) часть дуги: 1.1 — тело чувствительного нейрона; 1.2 — чувствительный узел; 1.3 — дендрит чувствительного нейрона; 1.4 — чувствительное нервное окончание; 1.5 — аксон чувствительного нейрона; 1.6 — задние корешки спинного мозга; 2 — вставочная часть дуги: 2.1 — вставочный нейрон; 2.2 — аксон вставочного нейрона; 3 — двигательная часть дуги: 3.1 — тело двигательного нейрона; 3.2 — аксон двигательного нейрона; 3.3 — передние корешки спинного мозга; 3.4 — нейромышечный синапс; 4 — нерв

Задние рога содержат вставочные нейроны. К ним поступают нервные импульсы по аксонам чувствительных нейронов из чувствительных узлов и нейронов головного мозга. Аксоны вставочных нейронов образуют синапсы на двигательных нейронах передних рогов или входят в состав восходящих проводящих путей.

В боковых рогах локализованы нейроны, которые относятся к вегетативной нервной системе: в грудном и поясничном отделах — симпатические, в крестцовом — парасимпатические. Они получают импульсы от чувствительных нейронов чувствительных узлов или нейронов головного мозга. Аксоны вегетативных нейронов (преганглионарные волокна) направляются к вегетативным ганглиям, где образуют синапсы на двигательных нейронах (рис. 13.4).

В спинном мозге располагаются глиальные клетки: эпендимоциты (выстилают спинномозговой канал, обеспечивают перемещение спинномозговой жидкости), астроциты (обеспечивают трофику, опору, защиту нейронов), олигодендроциты (формируют оболочки вокруг отростков нейронов), микроглия.

В основе деятельности нервной системы лежат рефлекторные дуги.

Соматическая рефлекторная дуга состоит из трёх нейронов — чувствительного, вставочного и двигательного (рис. 13.3). Чувствительный псевдоуниполярный нейрон расположен в чувствительном узле. Его дендрит образует рецепторное окончание в коже или внутренних органах, а аксон образует синапс со вставочным нейроном. Аксоны чувствительных нейронов формируют задние корешки спинного мозга. Вставочный мультиполярный нейрон расположен в задних рогах спинного мозга. Аксоны вставочных нейронов формируют синапсы на двигательных нейронах. Двигательные мультиполярные нейроны расположены в передних рогах спинного мозга. Их аксоны выходят из спинного мозга в составе передних корешков, подходят к скелетным мышцам и формируют нейромышечный синапс.

Вегетативная рефлекторная дуга (рис. 13.4) состоит из 4 нейронов. Чувствительный псевдоуниполярный нейрон (1-й) расположен в чувствительном узле. Его дендрит образует рецепторное нервное окончание в коже или внутренних органах, а аксон образует синапс со вставочным нейроном. Вставочный мультиполярный нейрон (2-й) расположен в задних рогах спинного мозга. Аксоны вставочных нейронов формируют синапсы на вегетативных нейронах. Центральный вегетативный нейрон (3-й) расположен в ЦНС — в боковых рогах грудного отдела спинного мозга (симпатический) или крестцового отдела, а также в ядрах некоторых черепно-мозговых нервов (парасимпатический). Аксон третьего нейрона (преганглионарное волокно) идёт в вегетативный узел (ПНС), где образует синапс с периферическим двигательным вегетативным нейроном (4-м). Узлы симпатического отдела расположены рядом с позвоночным столбом (пара- или превертебральные узлы) и называются экстрамуральными. Узлы парасимпатического отдела расположены в стенке органа (например, кишки, сердца) и называются интрамуральными (рис. 13.4). Вегетативные двигательные нейроны узлов отдают аксоны (постганглионарные волокна), которые формируют эффекторное нервное окончание на гладком миоците, кардиомиоците или секреторной клетке. Преганглионарные нервные волокна являются миелиновыми, постганглионарные — безмиелиновыми.

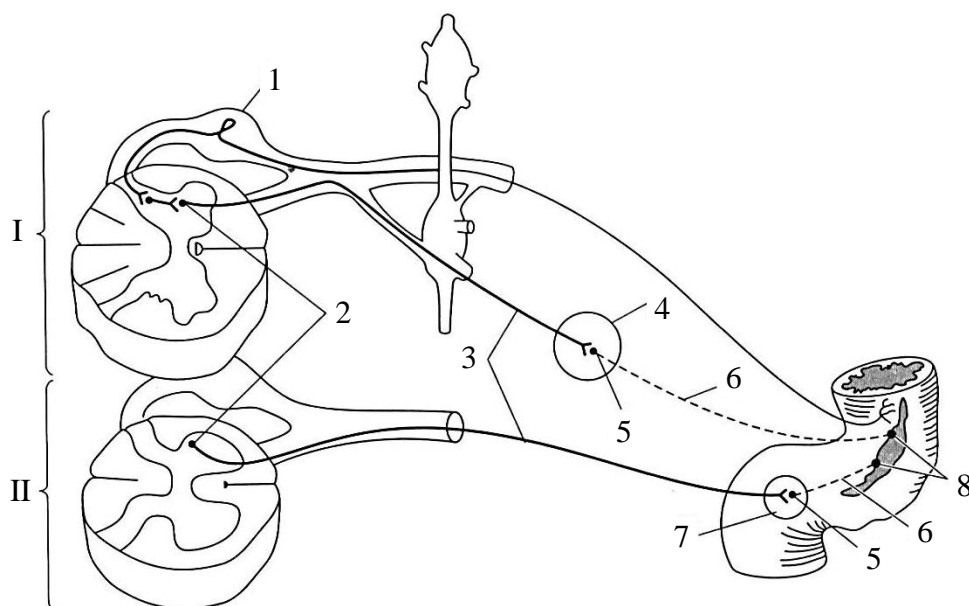


Рис. 13.4. Вегетативные рефлекторные дуги [9]:

I — симпатическая; II — парасимпатическая:

- 1 — чувствительный нейрон; 2 — центральный вегетативный нейрон; 3 — аксон центрального вегетативного нейрона (преганглионарное волокно); 4 — пара- или превертебральный экстрамуральный узел; 5 — периферический моторный вегетативный нейрон; 6 — аксон периферического двигательного вегетативного нейрона (постганглионарное волокно); 7 — интрамуральный узел; 8 — эффекторное окончание

Головной мозг. Все отделы головного мозга состоят из белого и серого вещества, но организованы более сложно, чем спинной мозг, и имеют особенности строения в различных отделах.

Стволовая часть мозга включает белое и серое вещество. Белое вещество содержит проводящие пути, а серое представлено скоплениями нейронов. Эти скопления называются ядрами. Все ядра ствола головного мозга состоят из мультиполярных нейронов и являются нервными центрами ядерного типа, обеспечивающими переработку информации и дающими ответ на поступающие импульсы.

Мозжечок обеспечивает регуляцию позы и равновесия, мышечного тонуса и координации движений. Серое вещество представлено ядрами мозжечка, расположенными в глубине белого вещества, и корой на периферии.

Кора мозжечка относится к нервным центрам экранного типа. Нейроны коры формируют три слоя:

- 1) молекулярный (звёздчатые, корзинчатые нейроны);
- 2) клеток Пуркинью;
- 3) зернистый (зернистые нейроны, клетки Гольджи) (рис. 13.5, 13,6).

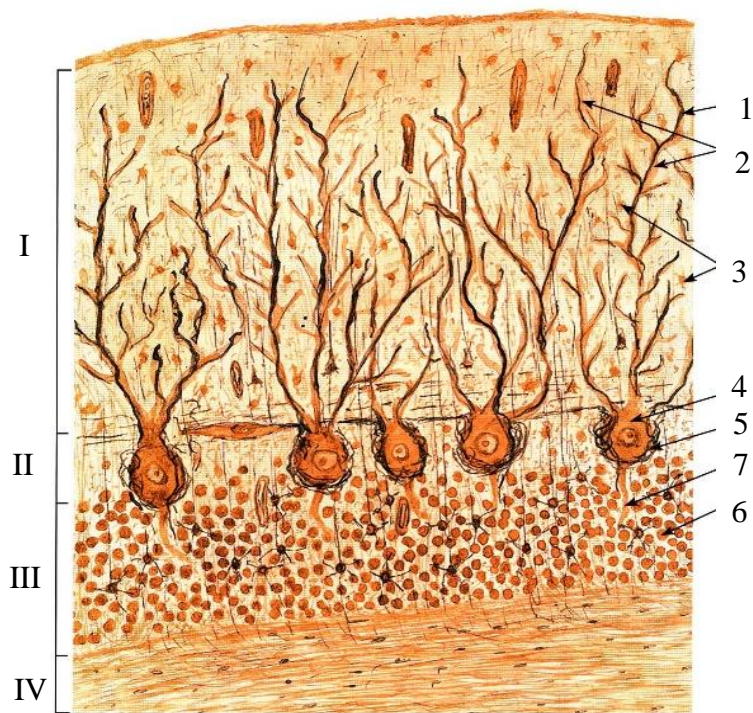


Рис. 13.5. Мозжечок [5].

Окраска азотнокислым серебром:

- I–III — кора: I — молекулярный слой: 1 — дендриты клеток Пуркинью; 2 — лазающие волокна; 3 — нейроны молекулярного слоя (корзинчатые, звездчатые);
 II — слой клеток Пуркинью (грушевидных нейронов): 4 — тела клеток Пуркинью; 5 — аксоны корзинчатых нейронов (корзинки из нервных волокон);
 III — зернистый слой: 6 — тела зернистых нейронов; 7 — аксоны клеток Пуркинью;
 IV — белое вещество

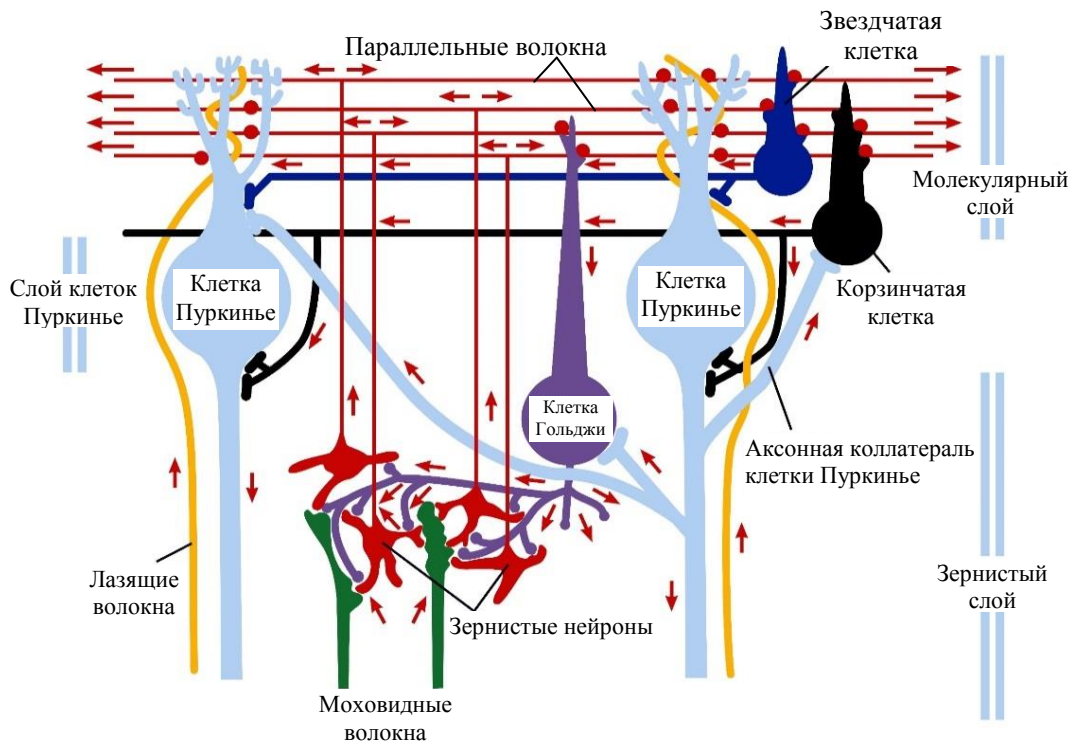


Рис. 13.6. Межнейрональные связи в коре мозжечка [9]

Информация в кору мозжечка поступает по моховидным и лазящим волокнам. Обе группы волокон представляют собой аксоны вставочных нейронов, расположенных в нижележащих отделах ЦНС, которые приносят импульсы по восходящим путям: моховидные волокна — по оливомозжечковым и мостомозжечковым, а лазящие волокна — по спинномозжечковому и оливомозжечковому. Импульсы, поступившие по моховидным и лазящим волокнам, обрабатываются в коре мозжечка.

В молекулярном слое коры расположены звёздчатые и корзинчатые нейроны, дендриты клеток Пуркинье, а также аксоны зернистых нейронов и лазящие волокна (рис. 13.6). Лазящие волокна здесь формируют синапсы на дендритах клеток Пуркинье. Звёздчатые нейроны располагаются в верхней части слоя, корзинчатые — в нижней части. Аксоны корзинчатых нейронов оплетают тела клеток Пуркинье, формируя вокруг них своеобразные «корзинки», в результате чего клетки и получили свое название. Звёздчатые и корзинчатые нейроны образуют с клетками Пуркинье тормозные синапсы.

В слое клеток Пуркинье располагаются грушевидные нейроны, их тела лежат строго в один ряд, дендриты ветвятся в молекулярном слое, а аксоны направляются вниз к ядрам мозжечка (рис. 13.6).

В зернистом слое располагаются клетки Гольджи (крупные звёздчатые) и многочисленные зернистые нейроны (рис. 13.6). Дендриты зернистых клеток получают импульсы от моховидных волокон, а их аксоны поднимаются из зернистого слоя сначала перпендикулярно к поверхности коры в молекулярный слой, где Т-образно ветвятся, формируя параллельные волокна коры. Параллельные волокна коры образуют возбуждающие синапсы с дендритами клеток Пуркинье.

Моховидные волокна, дендриты зернистых нейронов, аксоны клеток Гольджи формируют в зернистом слое клубочек мозжечка.

Нейроны молекулярного и зернистого слоёв являются вставочными, получают информацию от чувствительных нейронов по моховидным афферентным волокнам и передают импульсы на грушевидные нейроны. Грушевидные нейроны суммируют эти импульсы, а также информацию от лазящих афферентных волокон и по аксонам несут импульсы в ядра мозжечка, где формируют тормозные синапсы. Аксоны клеток Пуркинье — единственный выход из коры мозжечка.

Все нейроны коры мозжечка являются тормозными, за исключением зернистых нейронов. Зернистые нейроны — это единственные нейроны коры мозжечка возбуждающего типа, которые численно преобладают. Клетки Пуркинье, возбуждаясь, посылают тормозные импульсы к ядрам мозжечка. Их основная функция — «торможение торможения». Мозжечок не запоминает положение нашего тела в пространстве. Он регистрирует его каждую долю секунды, здесь и сейчас. Для того, чтобы мы приняли какую-то позу, повторили какое-то движение, необходимо, чтобы информация прошла через кору конечного мозга.

Конечный мозг. Конечный мозг представлен полушариями головного мозга. Серое вещество конечного мозга состоит из подкорковых ядер и коры. Кора головного мозга осуществляет регуляцию всех функций организма и высших функций ЦНС. Здесь происходит анализ и синтез поступающей информации, на основе которых работает мышление и формируется память.

Кора конечного мозга относится к нервным центрам экранного типа и может иметь от 4 (в двигательной зоне) до 6 (в чувствительной зоне) пластинок или слоёв нервных клеток.

Пластинки формируют **цитоархитектонику коры** (рис. 13.7):

- I — молекулярная;
- II — наружная зернистая;
- III — наружная пирамидная;
- IV — внутренняя зернистая;
- V — внутренняя пирамидная;
- VI — мультиформная пластинки.

Большинство нейронов коры являются вставочными, мультиполярными. Эффекторными клетками образована 5-я пластинка коры. В ней располагаются большие пирамидные нейроны — клетки Беца. Их дендриты образуют контакты со вставочными нейронами коры, а аксоны формируют нисходящие проводящие пути к двигательным нейронам переднего рога спинного мозга.

В различных участках коры пластинки выражены неодинаково. В чувствительных зонах коры (область слухового, зрительного анализаторов, постцентральной извилины) лучше развиты наружная и внутренняя зернистые пластинки, это **гранулярный тип коры**. В двигательных зонах коры (область прецентральной извилины) наиболее выражены наружная и внутренняя пирамидные пластинки, это **агранулярный тип коры**.

Белое вещество конечного мозга содержит пучки нервных волокон. Нервные волокна формируют **миелоархитектонику коры**:

- нервные волокна, которые связывают участки коры в одном полушарии, называют **ассоциативными волокнами**;
- нервные волокна, которые связывают участки коры в разных полушариях, называют **комиссуральными волокнами**;
- нервные волокна, которые связывают участки коры с нижележащими отделами ЦНС, называют **проекционными волокнами**.

Гематоэнцефалический барьер — барьер, который обеспечивает транспорт определённых веществ из крови в нейроны и препятствует проникновению к нервным клеткам многих токсических веществ из крови. Гематоэнцефалический барьер образуют **непрерывный эндотелий капилляров** (капилляры соматического типа), **плотная базальная мембрана**, **глиальная мембрана из пластинчатых отростков астроцитов**.

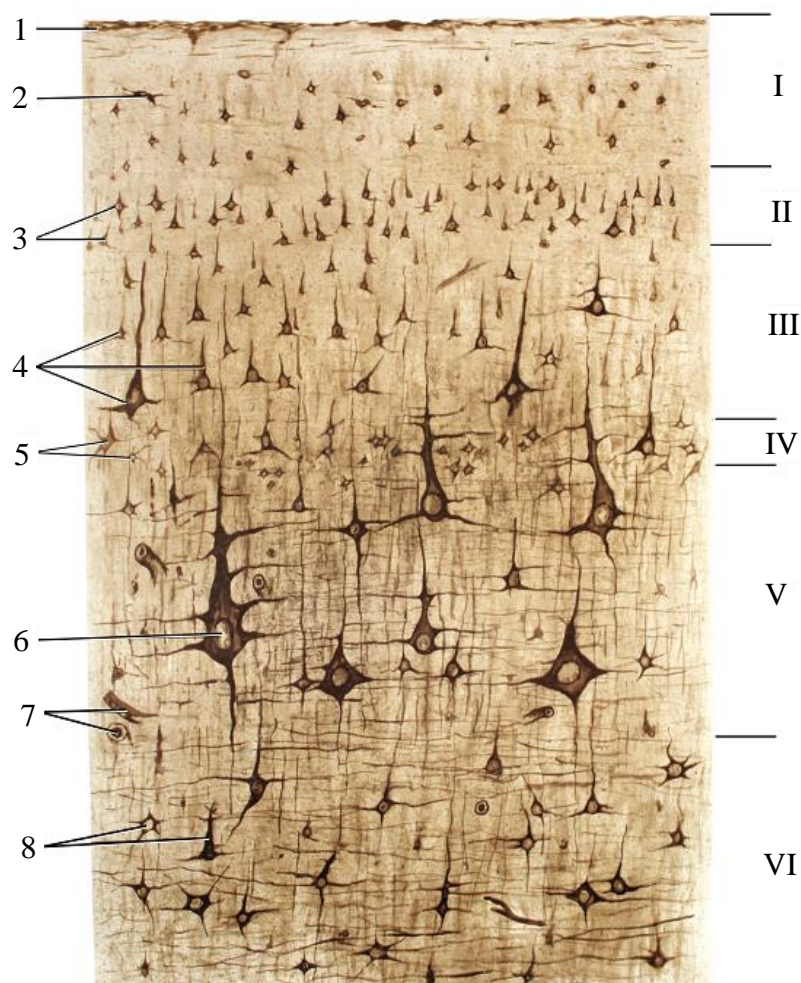


Рис. 13.7. Участок коры конечного мозга [1]:

I — молекулярная пластинка; II — наружная зернистая пластинка; III — наружная пирамидная пластинка; IV — внутренняя зернистая пластинка; V — внутренняя пирамидная пластинка;
VI — мультиформная пластинка:

1 — мягкая мозговая оболочка; 2 — нейроны веретеновидной формы; 3 — малые пирамидные клетки и звёздчатые нейроны; 4 — пирамидные нейроны (крупные, средние, малые); 5 — звёздчатые нейроны; 6 — большой пирамидный нейрон (клетка Беца); 7 — кровеносные сосуды; 8 — звёздчатые и пирамидные нейроны

ПЕРИФЕРИЧЕСКАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Все органы периферической нервной системы — нервы, чувствительные и автономные узлы — относятся к паренхиматозным органам. Их строма образована соединительной тканью, а паренхима — нервной.

Нервы состоят из пучков миелиновых или безмиелиновых нервных волокон (см. главу 6), поэтому их относят к паренхиматозным органам пучкового типа (рис. 13.8). Пучки нервных волокон разделены прослойками соединительной ткани. Одиночные нервные волокна окружены тонкой прослойкой рыхлой соединительной ткани — эндоневрием, пучки нервных волокон

окружены более толстой прослойкой рыхлой соединительной ткани — **периневрием**. Наружная оболочка нерва — **эпиневрй** — образована плотной соединительной тканью. Соединительная ткань нерва содержит кровеносные сосуды, нервные волокна, жировые клетки.



Рис. 13.8. Участок периферического нерва [1].

Окраска осмиевой кислотой:

1 — миелиновое волокно; 2 — эндоневрий; 3 — периневрий; 4 — кровеносный сосуд в эпиневрйи

Нервные узлы (ганглии) — это скопления нервных и глиальных клеток, которые окружены соединительнотканной капсулой. Они бывают чувствительные и вегетативные.

Чувствительные узлы (ганглии) расположены по ходу задних корешков спинного мозга, покрыты соединительнотканной капсулой, от которой внутрь органа отходят тяжи. В этих тяжах расположены кровеносные сосуды. По периферии узла располагаются тела чувствительных псевдоуниполярных нейронов (рис. 13.9).

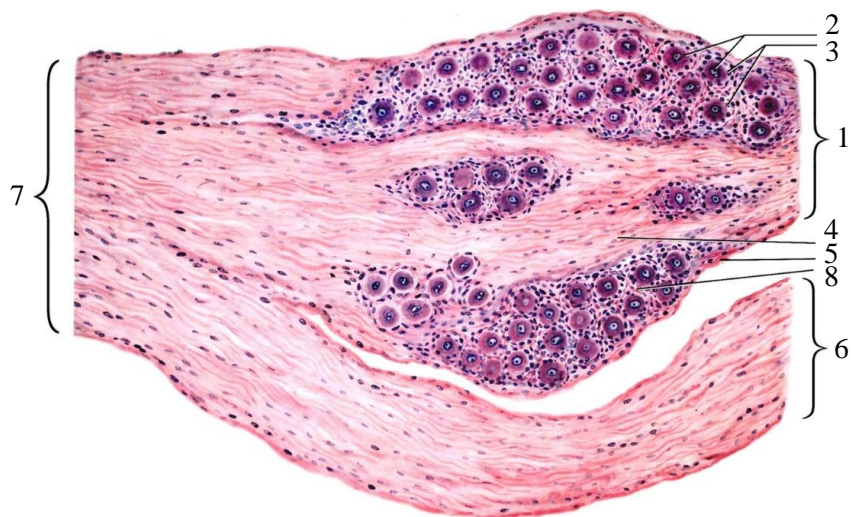


Рис. 13.9. Чувствительный узел [1].

Окраска гематоксилин-эозином:

1 — задний корешок; 2 — тела псевдоуниполярных чувствительных нейронов; 3 — олигодендроглициты; 4 — нервные волокна; 5 — соединительнотканная капсула; 6 — передний корешок; 7 — спинномозговой нерв; 8 — соединительная ткань

Каждый нейрон окружён олигодендроглиоцитами — сателлитными (мантийными) глиоцитами. В центре узла располагаются нервные волокна — отростки чувствительных нейронов, окружённые глией. Чувствительные узлы не являются нервными центрами. В них отсутствуют синапсы. Нервные импульсы от рецепторов проводятся через узел к спинному мозгу.

АВТОНОМНАЯ (ВЕГЕТАТИВНАЯ) НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Автономная нервная система (см. рис. 13.1) подразделяется на симпатическую и парасимпатическую и иннервирует внутренние органы и сосуды.

Её **функции**: обеспечение гомеостаза организма путём контроля моторики и секреции органов пищеварения, дыхания, кровообращения; регуляции процессов потоотделения, обмена веществ, терморегуляции и др.

В основе деятельности вегетативной нервной системы, так же как и соматической, лежат рефлекторные дуги (см. рис. 13.4).

Автономные (вегетативные) **узлы** симпатической нервной системы располагаются рядом со спинным мозгом (превертебральные и паравертебральные), а парасимпатической — рядом с органом или в самом органе. Они покрыты соединительнотканной капсулой, от которой вглубь органа отходят соединительнотканые перегородки с кровеносными сосудами. В автономных узлах — мультиполярные нейроны, среди которых различают три типа клеток (рис. 13.10). Клетки 1-го типа двигательные, имеют длинный аксон

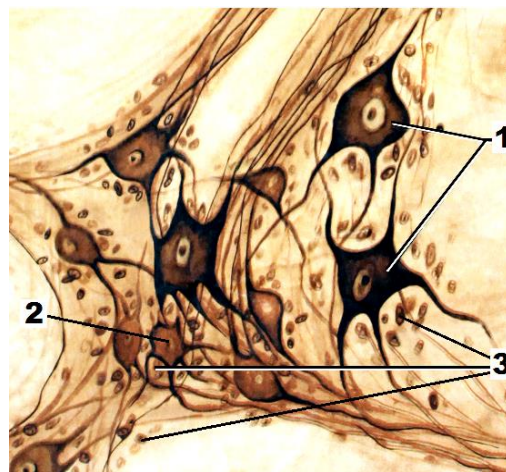


Рис. 13.10. Автономный интрамуральный узел [1].

Окраска осмиевой кислотой:

1 — клетка 1-го типа, 2 — клетка 2-го типа, 3 — клетки глии

(постганглионарное волокно, безмиелиновое); клетки 2-го типа — чувствительные, являются равноотростчатыми, клетки 3-го типа — вставочные нейроны, имеют короткие отростки. Каждый нейрон узла и его отростки окружены олигодендроглиоцитами.

Вегетативные узлы являются нервными центрами ядерного типа, в них есть синапсы. Наличие трёх функциональных типов нейронов — чувствительных, вставочных и двигательных, дает возможность замыкать местные рефлекторные дуги, не посылая импульсы в центральные отделы нервной системы. Это позволяет регулировать работу внутренних органов на местном уровне, без участия центральной нервной системы. Так, например, регулируется работа органов дыхательной системы, желёз пищеварительного тракта и перистальтика кишечника.

ГЛАВА 14

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Органы чувств представляют собой периферические части сложных систем — анализаторов. С помощью анализаторов нервная система осуществляет связь с внешней и внутренней средой (рис. 14.1).



Рис. 14.1. Состав анализатора

В основе каждого органа чувств лежат специальные рецепторные клетки. Рецепторные белки, расположенные в мембране рецепторной клетки, комплементарно (как ключ и замок) связываются с вкусовыми, пахучими молекулами и прочими сигналами. Это приводит к изменению проницаемости ионных каналов мембраны рецепторной клетки и формированию потенциала на мембране. По цепи нейронов этот импульс передаётся в нервные центры коры больших полушарий, где и воспринимается как вкус, запах, звук и т. д.

Существуют органы чувств, где рецепторные клетки имеют нейральное происхождение — это нейросенсорные или первичночувствующие клетки (орган зрения и орган обоняния) и органы чувств, в которых рецепторные клетки имеют эпителиальное происхождение — сенсоэпителиальные или вторичночувствующие клетки (орган вкуса, слуха и равновесия). Нейросенсорные клетки с помощью своего аксона передают импульс вставочным нейронам, а сенсоэпителиальные клетки не имеют аксона, поэтому волна деполяризации с их мембраны передаётся на дендриты чувствительных нейронов.

К отдельной группе относят органы осязания и мышечно-кинетической чувствительности, это инкапсулированные и неинкапсулированные рецепторные окончания.

ОРГАН ОБОНЯНИЯ

Орган обоняния занимает обонятельное поле в слизистой оболочке верхней носовой раковины. В состав органа обоняния входят обонятельные нейросенсорные клетки и вспомогательные клетки многоядного мерцательного эпителия (бокаловидные, вставочные).

Белковые молекулы, которые расположены в мембранах ресничек нейросенсорных клеток, взаимодействуют с растворёнными в слизи молекулами пахучих веществ. Это взаимодействие меняет конформацию белковой молекулы, на мембране клетки меняется потенциал и посредством её аксона передаётся по проводящим путям в обонятельные луковицы мозга.

ОРГАН ЗРЕНИЯ

Периферическим отделом зрительного анализатора является глаз. В его составе выделяют 3 оболочки: фиброзную, сосудистую и сетчатую (рис. 14.2). Внутри глаза расположены передняя и задняя камеры глаза, хрусталик и стекловидное тело.

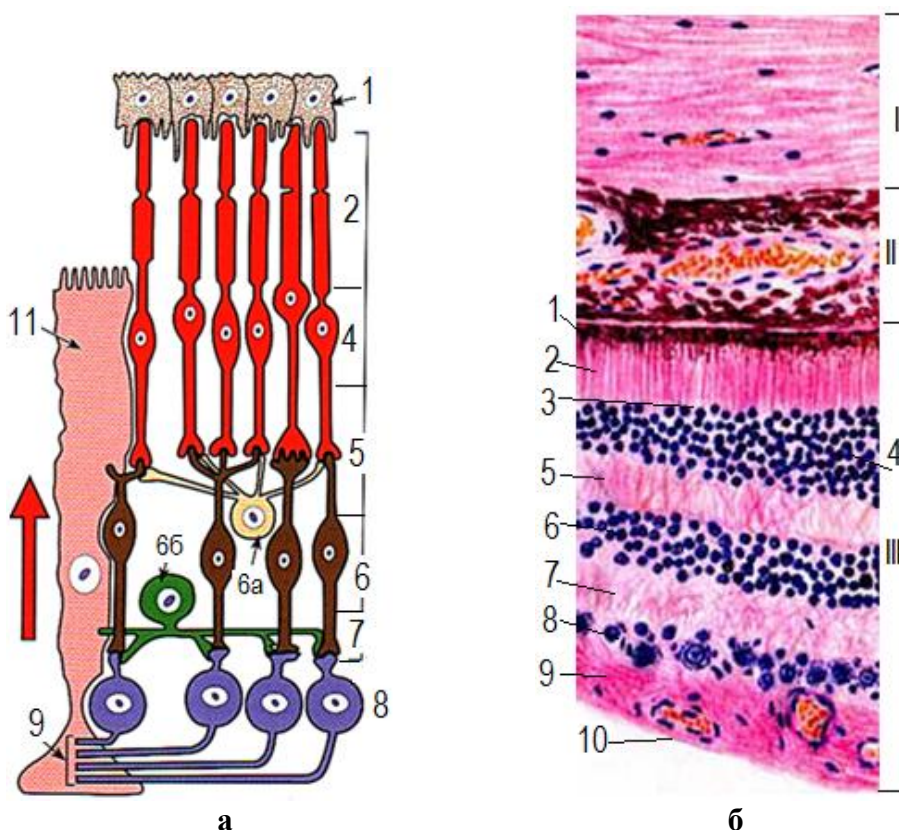


Рис. 14.2. Задняя стенка глаза [5]:

а — схема строения сетчатки (стрелка указывает направление падающего света на сетчатку);

б — микрофото:

I — склера; II — сосудистая оболочка; III — сетчатка:

1 — пигментный слой; 2 — фотосенсорный слой; 3 — наружная пограничная мембрана;

4 — наружный ядерный слой; 5 — наружный сетчатый слой; 6 — внутренний ядерный слой;

6а — горизонтальный нейрон; 6б — амакриновый нейрон; 7 — внутренний сетчатый слой; 8 — слой ганглиозных клеток; 9 — слой нервных волокон; 10 — внутренняя пограничная мембрана;

11 — радиальный глиоцит

В глазном яблоке различают основные функциональные аппараты:

- 1) диоптрический, или светопреломляющий аппарат (роговица, жидкость передней и задней камер глаза, хрусталик, стекловидное тело), необходим для преломления света;
- 2) аккомодационный (цилиарное тело, хрусталик) участвует в фокусировке изображения на сетчатке;
- 3) рецепторный (сетчатка) отвечает за восприятие света и его преобразование в нервный импульс;
- 4) вспомогательный аппарат глаза (веки, слёзные железы, глазодвигательные мышцы).

Фиброзная оболочка образована плотной соединительной тканью и состоит из двух участков: непрозрачной склеры и прозрачной роговицы, расположенной в передней части глаза. Склера выполняет опорную и защитную функции, роговица участвует в преломлении света.

В составе роговицы выделяют 5 слоёв:

- 1) передний эпителий (многослойный плоский неороговевающий эпителий);
- 2) передняя пограничная мембрана;
- 3) собственное вещество, которое не содержит сосудов;
- 4) задняя пограничная мембрана;
- 5) задний эпителий (однослойный плоский эндотелий).

Сосудистая оболочка осуществляет питание сетчатой оболочки. В составе сосудистой оболочки, в передней части глаза, выделяют радужку и цилиарное тело, в задней части — собственно сосудистую оболочку.

Радужка образована пигментной соединительной тканью с большим количеством ГМК нейрального происхождения. Пигментные клетки определяют цвет глаз, а ГМК суживают и расширяют зрачок, а значит, регулируют поток света, который падает на сетчатку.

Основную массу цилиарного тела также составляет пигментная соединительная ткань и гладкая мышечная ткань нейрального происхождения — цилиарная мышца. Эта мышца обеспечивает аккомодацию хрусталика. При сокращении цилиарной мышцы выпуклость хрусталика увеличивается, что даёт возможность видеть на близком расстоянии. При расслаблении цилиарной мышцы хрусталик становится более плоским, что позволяет видеть вдаль.

Собственно сосудистая оболочка состоит из рыхлой соединительной ткани, содержит большое количество пигментных клеток, артерий, вен и сосудов микроциркуляторного русла и обеспечивает питание сетчатки.

Сетчатая оболочка (сетчатка; см. рис. 14.2) — внутренняя оболочка глаза. Состоит из десяти слоёв (в списке — снаружи внутрь, на рисунке — сверху вниз):

1. Пигментный слой. Состоит из пигментных клеток, которые защищают фотосенсорный слой от большого количества света.

2. Фотосенсорный слой. Образован дендритами рецепторных клеток. Дендриты по форме похожи на цилиндры или колбы, поэтому дендриты фоторецепторных клеток называют палочками и колбочками. Мембраны палочек образуют стопки дисков, а мембраны колбочек — стопки полудисков. В мембранах дисков находятся молекулы белка родопсина, а в мембранах полудисков — белка йодопсина. Эти молекулы при взаимодействии с фотонами света расщепляются. При этом происходит гиперполяризация мембраны дендрита. Изменение потенциала передаётся на тело рецепторной клетки, её аксон и далее по цепи нейронов.

3. Наружная пограничная мембрана. Образована отростками глиальных клеток.

4. Наружный ядерный слой. Содержит тела фоторецепторных клеток.

5. Наружный сетчатый слой. Содержит синапсы между аксонами фоторецепторных клеток и дендритами биполярных и горизонтальных клеток.

6. Внутренний ядерный слой. Образован телами биполярных, амакриновых и горизонтальных нервных клеток, а также телами глиальных клеток, которые выполняют поддерживающую и трофическую функции.

7. Внутренний сетчатый слой. Содержит синапсы между аксонами биполярных и амакриновых клеток и дендритами ганглиозных клеток.

8) слой ганглиозных клеток. Содержит тела этих нервных клеток.

9) слой нервных волокон. Образован аксонами ганглиозных клеток. Они собираются в области слепого пятна и формируют зрительный нерв.

10. Внутренняя пограничная мембрана. Образована отростками глиальных клеток.

ОРГАН СЛУХА

Орган слуха (спиральный или кортиев орган) расположен в перепончатом канале улитки височной кости (рис. 14.3) на базилярной мембране. Он состоит из двух групп эпителиальных клеток — рецепторных и поддерживающих (опорных). Каждая из этих групп клеток делится на внутренние и наружные. Границей между внутренними и наружными клетками служит туннель (рис. 14.3). Туннель образован поддерживающими внутренними и наружными клетками-столбами. В туннеле расположены дендриты чувствительных нейронов. Сами чувствительные нейроны образуют спиральный ганглий, расположенный в оси улитки (рис. 14.3).

Наружные рецепторные (волосковые) клетки столбчатой формы расположены в 3–4 ряда, на апикальной поверхности имеют 100–300 стереоцилий (особых микроворсинок). Верхушки стереоцилий погружены в гелеобразную покровную мембрану. Под наружными волосковыми клетками находятся наружные фаланговые поддерживающие клетки.

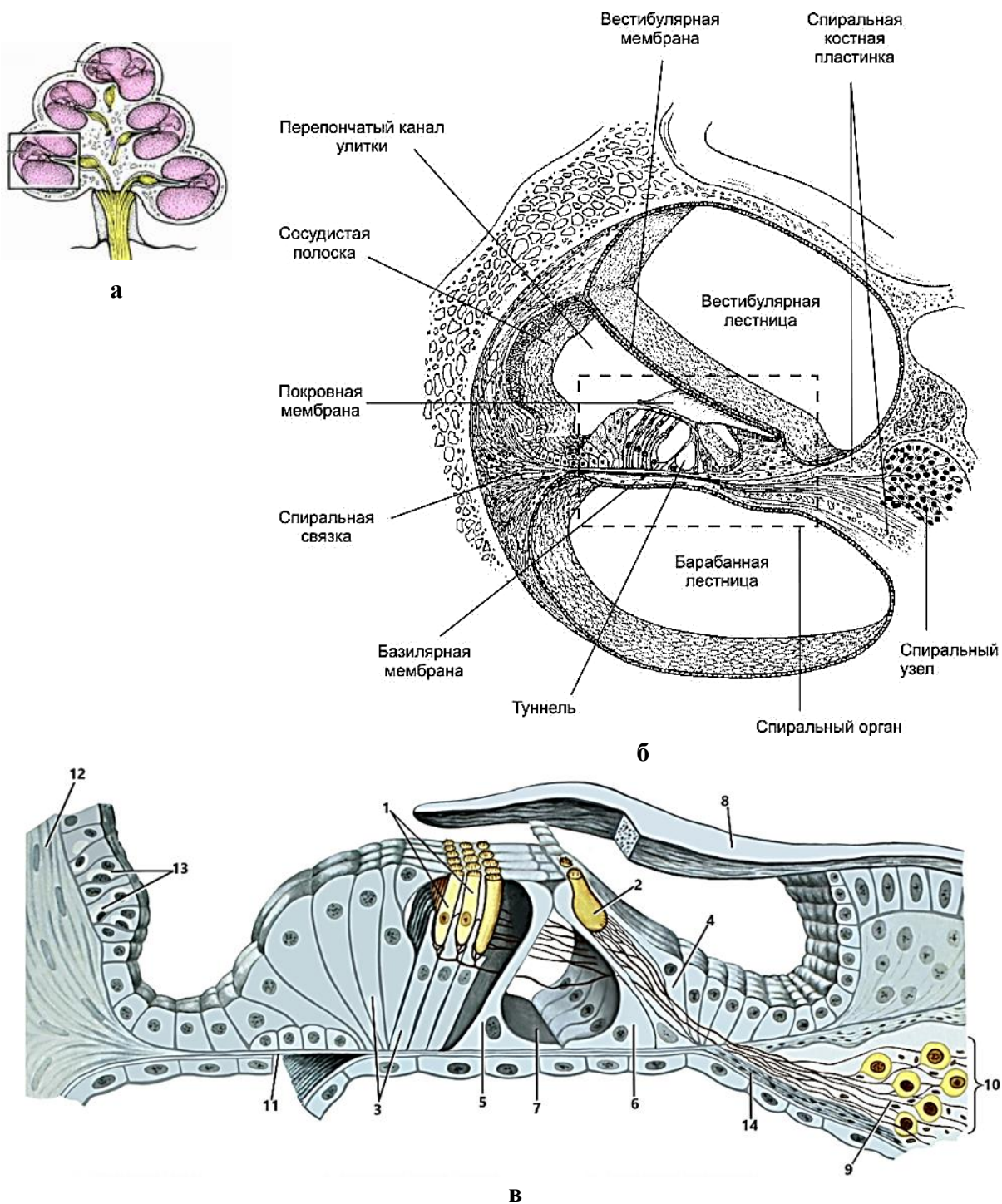


Рис. 14.3. Орган слуха (кортиев орган) [7]:

а — улитка; б — костный и перепончатый каналы; в — спиральный кортиев орган:

1 — наружные волосковые клетки; 2 — внутренние волосковые клетки; 3 — наружные поддерживающие клетки; 4 — внутренние поддерживающие клетки; 5 — наружные клетки-столбы; 6 — внутренние клетки-столбы; 7 — туннель; 8 — покровная мембрана; 9 — дендриты биполярных чувствительных нейронов; 10 — спиральный ганглий; 11 — базилярная мембрана; 12 — спиральная связка; 13 — сосудистая полоска; 14 — спиральная костная пластинка

Внутренние рецепторные (волосковые) клетки крупные, грушевидной формы, лежат в один ряд, на апикальном полюсе имеют 5–7 стереоцилий, чьи верхушки также погружены в покровную мембрану. Под внутренними волосковыми клетками находятся внутренние фаланговые поддерживающие клетки.

Звуковая волна через систему слуховых косточек вызывает колебание перилимфы в вестибулярной и барабанной лестницах и эндолимфы в перепончатом лабиринте. Колебание эндолимфы ведёт к колебанию покровной мембраны. При колебании покровной мембраны происходит смещение стереоцилий. При этом изменяется проницаемость ионных каналов в мембране стереоцилии, и на поверхности рецепторных клеток возникает потенциал. Он передаётся на дендриты чувствительных нейронов спирального ганглия. По цепи вставочных нейронов импульс приходит в кору больших полушарий.

ОРГАН РАВНОВЕСИЯ

Рецепторы органа равновесия расположены в вестибулярной части перепончатого лабиринта, которая состоит из эллиптического и сферического мешочков и трёх перепончатых полукружных каналов. Полукружные каналы в месте соединения с эллиптическим мешочком имеют расширения — ампулы (схема строения органа равновесия представлена в практикуме «Гистология, цитология, эмбриология», тема «Органы чувств»).

В мешочках расположены макулы, а в ампулах — гребешки, в состав которых входят эпителиальные рецепторные и поддерживающие клетки. Рецепторные клетки имеют на своей апикальной поверхности стереоцилии и киноцилию (особую ресничку). Стереоцилии и киноцилия погружены в желеобразное вещество. При поворотах и наклонах головы это вещество смещается, что приводит к изменению положения стереоцилий и киноцилии. Такое перемещение обеспечивает изменение проницаемости ионных каналов, которые расположены в мембране апикальной поверхности рецепторных клеток. Потенциал передаётся на дендриты чувствительных нейронов вестибулярного ганглия. По цепи вставочных нейронов импульс передаётся в кору больших полушарий.

Рецепторные клетки мешочков реагируют на гравитацию (силу тяжести), линейные ускорения и вибрацию. Рецепторные клетки гребешков воспринимают угловые ускорения (повороты головы и тела).

ОРГАН ВКУСА

Орган вкуса образован вкусовыми почками. Вкусовые почки расположены в эпителии боковых поверхностей листовидных, грибовидных и желобоватых сосочков языка.

Вкусовая почка состоит из трёх типов эпителиальных клеток: рецепторных, поддерживающих и базальных (рис. 14.4).

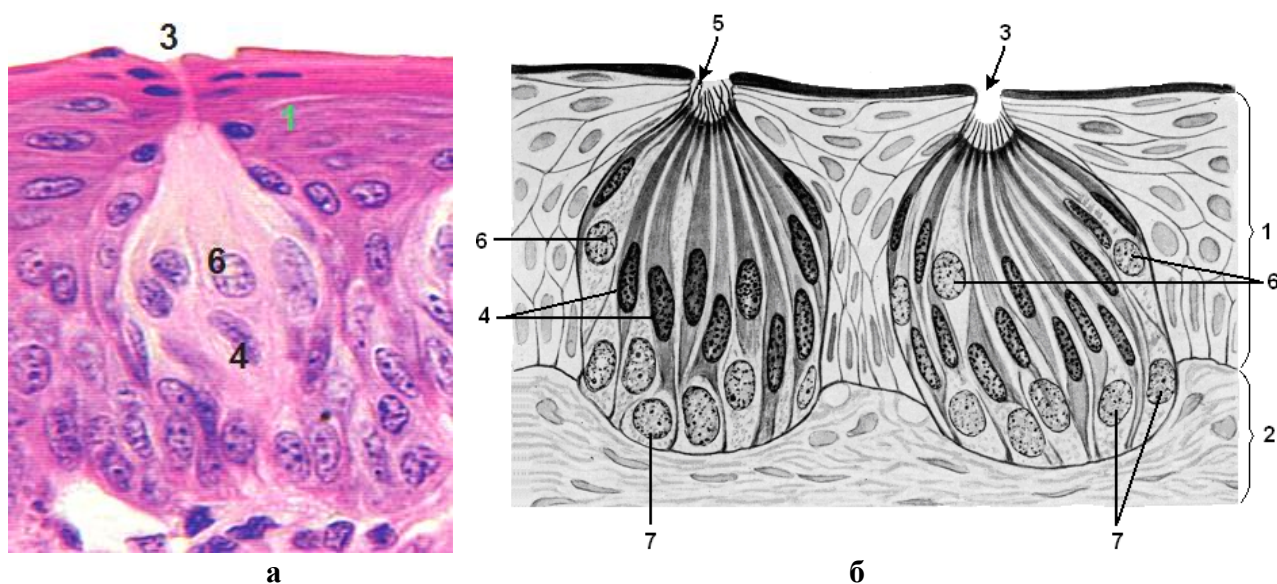


Рис. 14.4. Строение вкусовой луковицы:

а — гистологический препарат [27], окраска гематоксилин-эозин, увеличение $\times 900$; б — схема [23]:
 1 — многослойный плоский эпителий; 2 — собственная пластинка слизистой оболочки; 3 — вкусовая
 пора; 4 — сенсорноэпителиальные рецепторные клетки; 5 — микроворсинки рецепторных клеток;
 6 — поддерживающие клетки; 7 — базальные клетки

Верхушка почки открывается в щель между сосочками отверстием — вкусовой порой. Во вкусовую пору выходят микроворсинки, расположенные на апикальной поверхности рецепторных клеток. Белковые рецепторные молекулы, расположенные в мембранах микроворсинок, взаимодействуют с растворёнными в слюне вкусовыми молекулами. Это взаимодействие меняет конформацию белковой молекулы, в результате на мембране эпителиальной рецепторной клетки изменяется потенциал, что передаётся на дендриты чувствительных нейронов, а затем по цепи вставочных нейронов — в кору больших полушарий.

Орган осязания представлен различными типами рецепторных нервных окончаний (см. главу 5, подраздел «Нервные окончания»).

ГЛАВА 15

МОЧЕВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Мочевыделительная система обеспечивает выведение из организма продуктов обмена, регуляцию водно-солевого обмена, кислотно-щелочного равновесия, артериального давления, эритроцитопоза.

К органам мочевыделительной системы относятся почки, мочеточники, мочевой пузырь, мочеиспускательный канал.

ПОЧКА

Почка — парный паренхиматозный орган бобовидной формы. **Строма** образована плотной соединительной тканью, которая формирует капсулу органа, и рыхлой соединительной тканью, образующей перегородки. В строме почки большое количество кровеносных сосудов. **Паренхима** представлена эпителиальной тканью, которая формирует структурно-функциональные единицы почки — **нефроны** (рис. 15.1).

В состав нефрона входят почечное тельце и каналцы — проксимальный извитой и прямой, тонкий каналец, дистальный прямой и извитой (рис. 15.2). Дистальные извитые каналцы впадают в собирательные протоки. Собирательные протоки не являются частью нефрона и начинают мочевыводящие пути.

В эмбриогенезе закладываются последовательно **три парных** выделительных органа.

1. Предпочка (pronephros). Образуется из передних 8–10 сегментных ножек мезодермы. Предпочка не функционирует, но от неё остается мезонефральный проток, который играет важную роль при формировании гонад.

2. Первичная почка (mesonephros). Формируется из большего числа сегментных ножек (до 25). Канальцы первичной почки участвуют в формировании гонад.

3. Окончательная почка (metanephros). Образуется из дивертикула мезонефрального протока и нефрогенной ткани, соединительнотканьные элементы — из мезенхимы.

В почке выделяют корковое и мозговое вещество. **Корковое вещество** более тёмное, располагается под капсулой. В нём лежат почечные тельца и извитые каналцы нефрона. Участки коркового вещества входят в мозговое вещество и формируют в нём почечные столбы.

Мозговое вещество более светлое, образовано почечными пирамидами. Основание пирамид обращено к корковому веществу, а вершины пирамид — в малые чашки. В мозговом веществе находятся прямые и тонкие каналцы, собирательные протоки.

У человека в составе мозгового вещества почки может быть от 10 до 18 пирамид. Пирамида с покрывающим её участком коркового вещества формирует почечную долю.

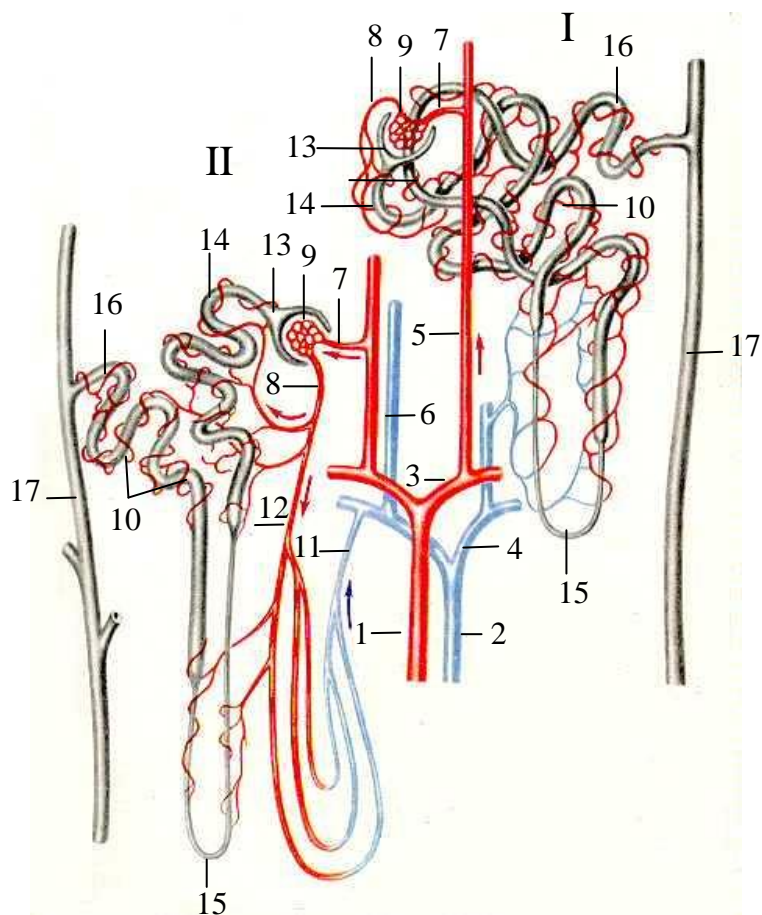


Рис. 15.1. Нефрон. Строение отделов и связь с кровеносными сосудами [10]:

I — корковый нефрон; II — юстамедуллярный нефрон:

1, 2 — междольковые артерия и вена; 3, 4 — дуговые артерия и вена; 5, 6 — междольковые артерия и вена; 7 — приносящая клубочковая артериола; 8 — выносящая клубочковая артериола; 9 — клубочковая капиллярная сеть; 10 — перитубулярная капиллярная сеть; 11 — прямая артериола; 12 — прямая венула; 13 — капсула почечного тельца; 14 — проксимальный каналец; 15 — тонкий каналец; 16 — дистальный каналец; 17 — собирательный проток

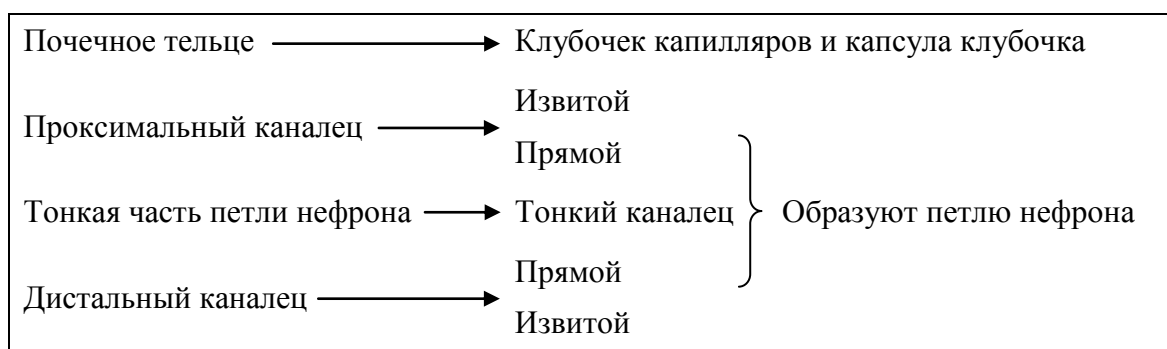


Рис. 15.2. Состав нефрона

Участки мозгового вещества заходят в корковое вещество и образуют в нём мозговые лучи. Мозговой луч с окружающим его корковым веществом формирует почечную дольку.

По локализации почечного тельца и канальцев нефрона различают:

– **поверхностный** (субкапсулярный) нефрон (1 %) — почечное тельце располагается под капсулой, все канальцы нефрона лежат в корковом веществе;

– **промежуточный** нефрон (80 %) — почечное тельце и извитые канальцы нефрона располагаются в корковом веществе, а прямые и тонкие канальцы — в мозговом веществе;

– **юкстамедулярный** (около мозговой) нефрон (20 %) — почечное тельце и извитые канальцы расположены на границе коркового и мозгового вещества, прямые и тонкие канальцы проникают глубоко в мозговое вещество.

Почечное тельце представлено клубочком гемокapилляров фенестрированного типа и капсулой клубочка. **Капсула клубочка** образована однослойным плоским эпителием и состоит из двух листков — наружного и внутреннего. Между листками расположена полость капсулы. Эпителиоциты внутреннего листка капсулы называются **подоцитами**. Они имеют длинные отростки — **цитотрабекулы**, от которых отходят маленькие отростки — **цитоподии** (рис. 15.3).

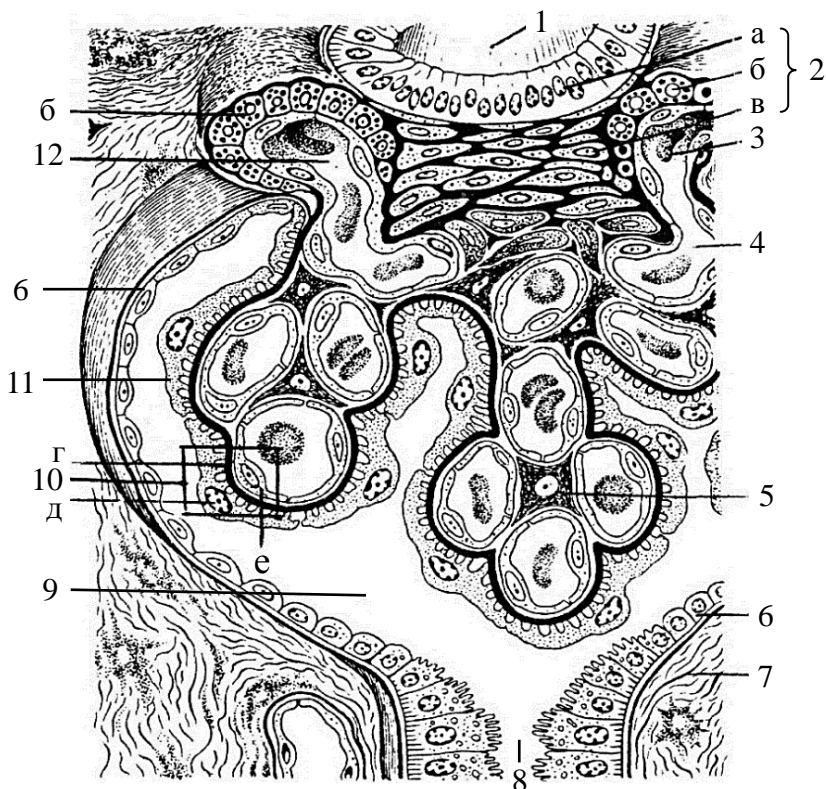


Рис. 15.3. Почечное тельце и юкстагломерулярный комплекс [10]:

1 — дистальный каналец; 2 — юкстагломерулярный комплекс: а — плотное пятно; б — юкстагломерулоцит; в — экстрагломерулярная мезангиальная клетка в составе периваскулярного островка мезангия; 3 — выносящая клубочковая артериола; 4 — клубочковая капиллярная сеть; 5 — мезангиоцит; 6 — наружный листок капсулы; 7 — строма почки; 8 — просвет проксимального канальца; 9 — полость капсулы; 10 — фильтрационный барьер: г — базальная мембрана; д — подоцит; е — фенестрированная эндотелиальная клетка; 11 — внутренний листок капсулы; 12 — приносящая клубочковая артериола

В почечном тельце происходит **фильтрация** плазмы крови и образование первичной мочи. Кровь, которая протекает по капиллярам, фильтруется через **гематоренальный (фильтрационный) барьер**. В состав барьера входят фенестрированная **эндотелиальная клетка**, **трехслойная базальная мембрана** (общая для эндотелиоцита и подоцита) и **подоцит**. Трёхслойная базальная мембрана препятствует прохождению через фильтрационный барьер форменных элементов крови и высокомолекулярных белков (фибриногена, протромбина). **Фильтрат плазмы крови** — **первичная моча** — попадает в полость капсулы. Наиболее активно процесс фильтрации происходит в корковых нефронах. В них диаметр приносящей артериолы больше, чем диаметр выносящей артериолы. Это приводит к повышению давления в клубочковой капиллярной сети и создаёт благоприятные условия для активного процесса фильтрации. В юкстамедуллярных нефронах также происходит процесс фильтрации, но не так активно по сравнению с корковыми нефронами. В них диаметр приносящих и выносящих артериол отличается незначительно. Особенности кровоснабжения юкстамедуллярных нефронов обеспечивают быстрое выведение крови из почки через прямые артериолы и вены (см. рис. 15.1).



Рис. 15.4. Схема кровоснабжения почки

Первичная моча содержит продукты азотистого обмена, которые должны удаляться из организма, а также глюкозу, углеводы, липиды, низкомолекулярные белки, соли и другие вещества, которые не должны выводиться из организма.

В канальцах нефрона происходит **реабсорция** первичной мочи — обратное всасывание в кровь белков, углеводов, электролитов, воды.

Проксимальный каналец нефрона располагается в корковом веществе, имеет узкий просвет. Он образован высокими эпителиоцитами, на апикальной поверхности которых есть микроворсинки (щёточная каёмка), а в базальной части — базальный лабиринт (исчерченность) (рис. 15.5, 15.6). Базальный лабиринт образован впячиваниями плазмолеммы, между которыми в цитоплазме клетки располагается большое количество митохондрий. Это указывает на то, что через клетку идёт активный транспорт веществ, с затратой энергии, против градиента концентрации. В проксимальных канальцах нефрона происходит облигатная (обязательная, без участия гормонов) активная (с затратой энергии) реабсорбция воды, электролитов, белков, углеводов. В норме из первичной мочи в проксимальных канальцах нефрона обратно в кровь полностью всасываются белки и глюкоза.

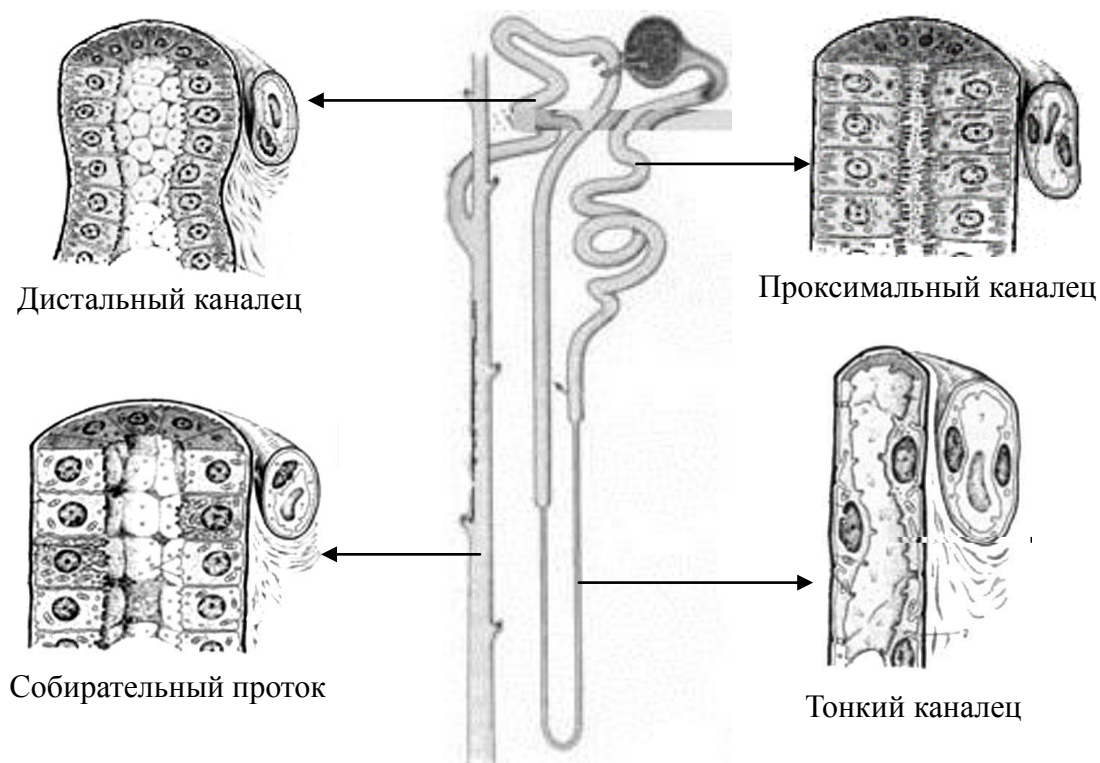


Рис. 15.5. Ультраструктура нефроцитов [10]

Тонкий каналец формирует петлю нефрона в мозговом веществе. Его стенка образована однослойным плоским эпителием (рис. 15.5). Органеллы в клетках выражены слабо, чётко видны границы между клетками. В тонком канальце происходит облигатная пассивная, по градиенту концентрации, реабсорбция воды.

Дистальный каналец располагается в корковом веществе, имеет широкий просвет, образован клетками кубической формы, с чёткими границами, светлой цитоплазмой (рис. 15.5, 15.6). На апикальной поверхности клеток отсутствует щётчатая каёмка, в базальной части клеток есть базальный лабиринт (исчерченность). Здесь происходит факультативная (необязательная, регулируется гормоном альдостероном) активная реабсорбция электролитов (натрия).

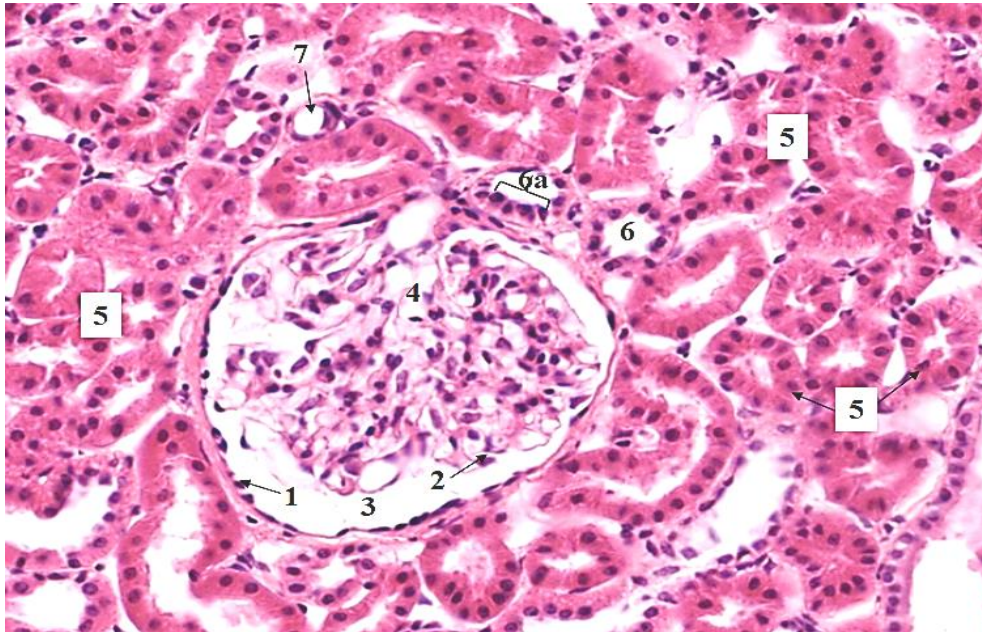


Рис. 15.6. Почка. Корковое вещество.

Микрофото. Окраска гематоксилин-эозином. Увеличение $\times 900$:

почечное тельце: 1 — наружный листок капсулы; 2 — внутренний листок капсулы; 3 — полость капсулы; 4 — клубочковая капиллярная сеть; канальцы нефрона: 5 — проксимальные; 6 — дистальные: 6а — плотное пятно; 7 — кровеносный сосуд

Окончательная моча (1,5 л/сут) попадает в собирательные протоки. В стенке собирательных протоков есть главные (светлые) и вставочные (тёмные) клетки (см. рис. 15.5). Главные клетки обеспечивают факультативную (регулируется гормоном вазопрессином) пассивную реабсорбцию воды. Вставочные клетки секретируют H^+ и HCO_3^- , что обеспечивает подкисление мочи. Кислая среда препятствует образованию камней в почках и выполняет бактерицидную функцию. Таким образом, в процессе мочеобразования можно выделить 3 этапа:

- 1) фильтрация — в почечном тельце;
- 2) реабсорбция — в канальцах нефрона;
- 3) секреция — вставочными клетками собирательных протоков секреция H^+ .

ЭНДОКРИННЫЙ АППАРАТ ПОЧКИ

Эндокринный аппарат почки представлен юкстагломерулярным и простагландиновым комплексами, калликреин-кининовой системой.

Юкстагломерулярный комплекс или аппарат (ЮГА, рениновый аппарат) участвует в регуляции артериального давления. ЮГА включает плотное пятно, юкстагломерулярные клетки и экстрагломерулярные мезангиальные клетки (рис. 15.3, 15.7).



Рис. 15.7. Схема строения юкстагломерулярного комплекса

Плотное пятно — участок стенки дистального отдела нефрона, который располагается между приносящей и выносящей артериолами клубочковой капиллярной сети. Клетки плотного пятна определяют и передают на юкстагломерулярные клетки информацию об изменениях содержания Na^+ в дистальном канальце.

Юкстагломерулярные клетки — изменённые гладкие миоциты в стенке приносящей и выносящей артериол. Имеют овальную или многоугольную форму, секретируют ренин при снижении давления в приносящей артериоле. Ренин — фермент, катализирующий образование вещества, которое оказывает сильное сосудосуживающее действие и усиливает секрецию альдостерона в клубочковой зоне надпочечника.

Экстрагломерулярные мезангиальные клетки находятся в треугольном пространстве между приносящей и выносящей артериолами сосудистого клубочка и плотным пятном, образуют периваскулярный островок мезангия. Продуцируют ренин при недостатке его образования юкстагломерулярными клетками.

Простагландиновый комплекс представлен интерстициальными клетками, расположенными в соединительной ткани мозгового вещества почки, и главными клетками собирательных протоков. Клетки продуцируют простагландины, участвующие в регуляции объёма циркулирующей крови и артериального давления. Отростки интерстициальных клеток оплетают канальцы нефрона и кровеносные сосуды.

Калликренн-кининовая система. Клетки дистального канальца нефрона синтезируют калликреин, который участвует в образовании кининов плазмы крови. Кинины усиливают кровоток в почке, регулируют диурез, работу юкстагломерулярного и простагландинового комплексов.

В почке продуцируется эритропоэтин. Эритропоэтин регулирует процессы эритроцитопоэза в красном костном мозге.

МОЧЕВЫВОДЯЩИЕ ПУТИ

Окончательная моча из собирательных протоков, чашек и лоханок почки поступает в мочеточники, мочевой пузырь и мочеиспускательный канал. Эти органы имеют сходное строение. Это трубчатые органы, в составе стенки которых выделяют четыре оболочки: слизистую, подслизистую, мышечную и наружную (табл. 15.1, рис. 15.8).

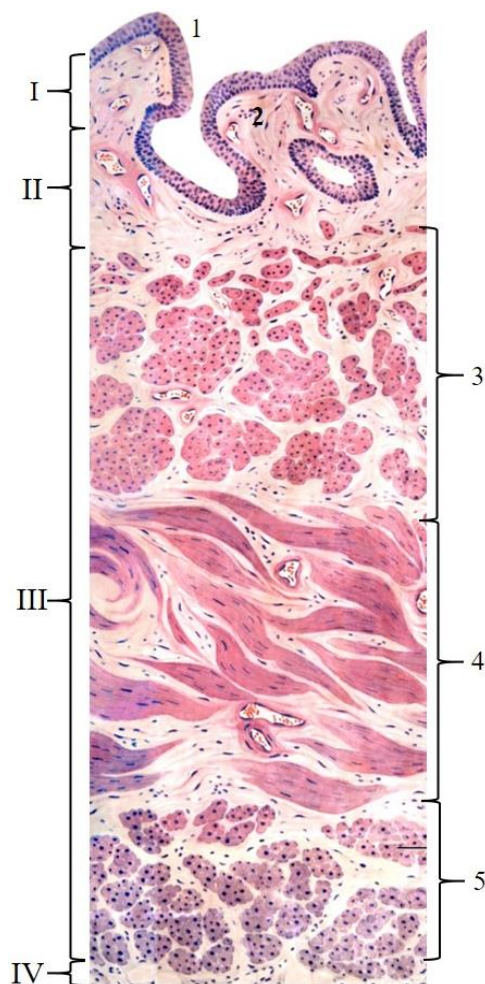


Рис. 15.8. Мочевой пузырь [11]:

I — слизистая оболочка: 1 — уротелий; 2 — собственная пластинка; II — подслизистая оболочка;
III — мышечная оболочка: 3 — внутренний продольный слой; 4 — средний циркулярный слой;
5 — наружный продольный слой; IV — серозная оболочка

Слизистая оболочка выстлана уротелием (переходным эпителием), способным к растяжению. Под эпителием расположена собственная пластинка слизистой оболочки, которая образована рыхлой соединительной тканью.

Подслизистая оболочка образована рыхлой соединительной тканью. Вместе со слизистой оболочкой образуют складки.

Мышечная оболочка представлена гладкой мышечной тканью, которая сильно развита в мочевом пузыре. В мочеточнике в мышечной оболочке 2 слоя: внутренний (продольный), наружный (циркулярный). В мочевом пузыре 3 слоя: внутренний (продольный), средний (циркулярный), наружный (продольный). Пучки гладких миоцитов окружены прослойками рыхлой соединительной ткани.

Наружная оболочка адвентициальная, представлена соединительной тканью, в верхней части и на боковых поверхностях мочевого пузыря — серозная, представлена соединительной тканью и мезотелием.

Таблица 15.1

Строение мочевыводящих путей

Мочевыводящие пути	Строение их стенки
Собирательные протоки: – корковые; – мозговые	Однослойный кубический эпителий Однослойный столбчатый эпителий
Сосочковые протоки	Однослойный столбчатый эпителий
Почечные чашки	I. Слизистая оболочка: а) уротелий; б) собственная пластинка. II. Подслизистая оболочка. III. Мышечная оболочка. IV. Адвентициальная оболочка / Серозная (сверху и боковых поверхностях мочевого пузыря)
Почечная лоханка	
Мочеточник	
Мочевой пузырь	
Мочеиспускательный канал	I. Слизистая оболочка: а) эпителий*; б) собственная пластинка. II. Мышечная оболочка. III. Адвентициальная оболочка
Мужской мочеиспускательный канал	Эпителий слизистой оболочки в части*: 1) <u>простатической</u> — уротелий; 2) <u>перепончатой</u> — многослойный столбчатый; 3) <u>губчатой</u> — многослойный плоский неороговевающий
Женский мочеиспускательный канал	Эпителий слизистой оболочки*: уротелий, затем многослойный столбчатый, у наружного отверстия — многослойный плоский неороговевающий. В собственной пластинке много слизистых желез

* Тип эпителия в различных отделах мужского и женского мочеиспускательного каналов.

Мужской мочеиспускательный канал имеет три части: простатическую, перепончатую и губчатую. В состав его стенки входят три оболочки: слизистая, подслизистая и мышечная. В простатической части уретерий, в перепончатой — многослойный столбчатый, в губчатой — многослойный плоский неороговевающий. Мышечная оболочка состоит из внутреннего продольного и наружного циркулярного слоёв гладкой мышечной ткани. Наружный произвольный сфинктер образован скелетной мышечной тканью. Мужской мочеиспускательный канал входит в состав не только мочевыделительной системы, но и половой системы.

Женский мочеиспускательный канал короткий и прямой. Слизистая оболочка выстлана многослойным эпителием (уретерием, затем — столбчатым и плоским неороговевающим эпителием), который изменяется в соответствии с половым циклом. В собственной пластинке слизистой оболочки содержатся венозные сосуды кавернозного типа, слизистые уретральные железы. Мышечная оболочка состоит из внутреннего продольного и наружного циркулярного слоёв гладкой мышечной ткани. Наружный произвольный сфинктер образован скелетной мышечной тканью. Наружная оболочка адвентициальная.

ГЛАВА 16

ПОЛОВАЯ СИСТЕМА

Половая система выполняет две взаимосвязанные функции — репродуктивную, или генеративную (образование половых клеток), и эндокринную (синтез половых гормонов).

МУЖСКАЯ ПОЛОВАЯ СИСТЕМА

Она состоит из половых желёз (семенников у животных или яичек у человека), семявыносящих путей, добавочных половых желёз и полового члена.

Яичко (семенник) снаружи покрыто белочной соединительнотканной оболочкой. От белочной оболочки внутрь отходят перегородки, которые делят орган на дольки. Каждая долька содержит 1–4 извитых семенных канальца (рис. 16.1). Пространство между извитыми канальцами заполнено рыхлой соединительной тканью, содержащей сосуды, нервы и эндокринные клетки Лейдига. Клетки Лейдига секретируют мужской половой гормон — *тестостерон*.

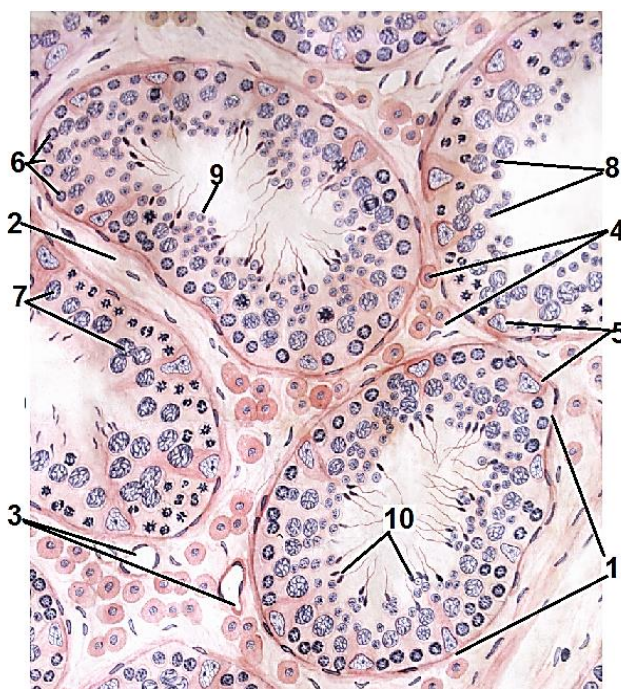


Рис. 16.1. Извитые семенные канальцы [5]:

- 1 — срез канальца; 2 — соединительнотканнные септы; 3 — кровеносные капилляры;
- 4 — эндокринные клетки Лейдига; 5 — клетки Сертоли; 6 — сперматогонии; 7 — первичные сперматоциты; 8 — вторичные сперматоциты; 9 — сперматиды; 10 — сперматозоиды

В извитых семенных канальцах происходит образование мужских половых клеток — сперматозоидов. Извитой семенной каналец имеет форму трубочки. Его стенка снаружи

покрыта соединительнотканной оболочкой. Изнутри стенка семенного канальца выстлана слоем поддерживающих клеток Сертоли, между которыми располагаются половые клетки на разных стадиях сперматогенеза: сперматогонии, первичные и вторичные сперматоциты, сперматиды и зрелые сперматозоиды.

Процесс образования сперматозоидов включает 4 стадии: размножение, рост, созревание и формирование. В стадии размножения происходит митотическое деление молодых клеток — сперматогоний. В стадии роста увеличивается масса цитоплазмы клеток (первичных сперматоцитов), в их ядре происходят сложные преобразования. Стадия созревания включает два последовательных деления мейоза. При первом делении образуются вторичные сперматоциты, при втором делении — сперматиды, которые содержат гаплоидный набор хромосом. В стадии формирования сперматиды превращаются в сперматозоиды. Длительность сперматогенеза у человека составляет в среднем 75 дней.

Поддерживающие клетки Сертоли (суспендоциты) выполняют трофическую, защитную, фагоцитарную функции, а также секретируют гормоны, которые необходимы для осуществления сперматогенеза. Боковые отростки клеток Сертоли соединяются, образуя часть гематотестикулярного барьера (рис. 16.2).

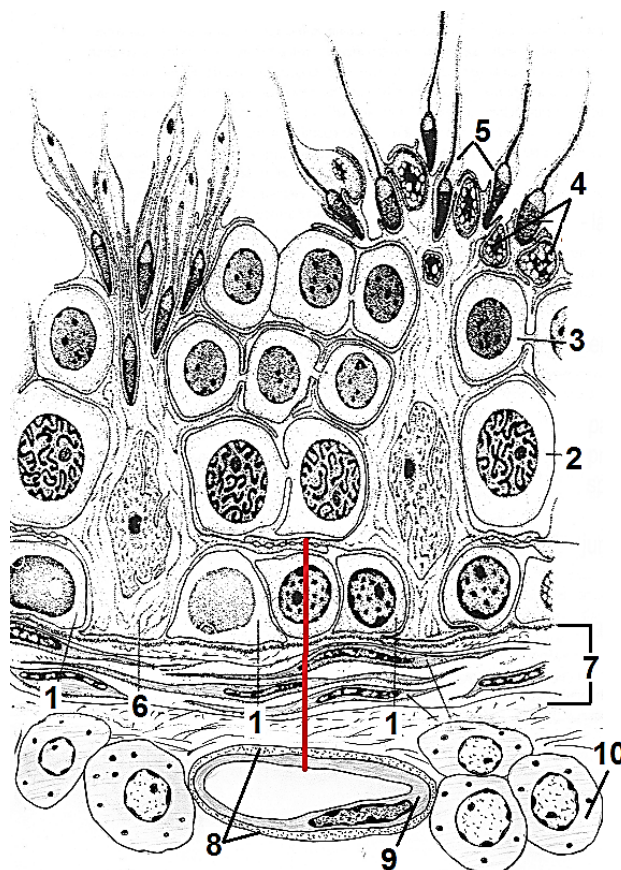


Рис. 16.2. Гематотестикулярный барьер (обозначен красной линией) [23 с изменениями]:

1 — сперматогонии; 2 — первичные сперматоциты; 3 — вторичные сперматоциты; 4 — сперматиды; 5 — сперматозоиды; 6 — клетки Сертоли; 7 — соединительнотканная оболочка извитого семенного канальца; 8 — базальная мембрана капилляра; 9 — эндотелий капилляра; 10 — клетки Лейдига

В состав гематотестикулярного барьера входят клетки Сертоли, соединительнотканная оболочка извитого семенного канальца и стенка кровеносного капилляра соматического типа. Барьер защищает сперматогенные клетки от токсических веществ и собственных лимфоцитов. Так как гаметы в процессе мейоза приобретают другой генетический набор и становятся непохожими на другие клетки организма, то лимфоциты воспринимают их как чужеродные клетки (антигены).

Регуляция деятельности яичка. Процесс сперматогенеза регулируется фолликуло-стимулирующим гормоном гипофиза, который активирует клетки Сертоли, а эндокринная функция яичка — лютеинизирующим гормоном гипофиза, который влияет на клетки Лейдига.

Семявыносящие пути. Зрелые сперматозоиды поступают из извитых семенных канальцев в систему семявыносящих путей, часть из которых находится внутри яичка (прямые канальцы, сеть яичка). От сети яичка начинаются выносящие канальцы, лежащие в головке придатка яичка. Эти канальцы выстланы однослойным двухрядным эпителием. Часть эпителиоцитов выполняет секреторную функцию, другая содержит реснички, которые помогают перемещению сперматозоидов.

Выносящие канальцы переходят в проток придатка, который продолжается в семявыносящий и семявыбрасывающий протоки. Семявыбрасывающий проток открывается в мочеиспускательный канал. Эти протоки выстланы однослойным столбчатым эпителием с ресничками, мерцание которых помогает перемещению сперматозоидов.

Семявыносящий проток является самостоятельным органом, поэтому кроме слизистой (эпителия и тонкого слоя соединительной ткани) имеет в своей стенке мышечную и адвентициальную оболочки.

Добавочные железы мужской половой системы включают семенные пузырьки, простату и бульбо-уретральные железы.

Семенные пузырьки — трубчатые органы. Имеют стенку, состоящую из трёх оболочек: слизистой, мышечной и адвентициальной. В их слизистой оболочке содержатся секреторные эпителиоциты. Они вырабатывают слизистый секрет слабощелочной реакции, который делает сперму более жидкой и способствует подвижности сперматозоидов.

Простата представляет собой паренхиматозный орган. **Строма** образована соединительной тканью с большим количеством гладких миоцитов, которая формирует капсулу и перегородки, делящие орган на дольки. **Паренхима** органа — эпителиальная ткань, которая образует альвеолярно-трубчатые секреторные отделы и выводные протоки. Секреторные отделы образованы высокими слизистыми клетками (главными), между основаниями которых лежат вставочные (камбиальные) и эндокринные клетки. Выводные протоки выстланы многорядным столбчатым эпителием и открываются в мочеиспускательный канал. Железа продуцирует секрет, который делает сперму более жидкой, защищает и активирует сперматозоиды.

Сперма (семенная жидкость) — вязкая беловатая непрозрачная жидкость со слабощелочной средой, содержит сперматозоиды (50–170 млн/мл), секрет добавочных желёз и слущенные эпителиальные клетки семявыносящих путей. Секрет добавочных желёз необходим для поддержания жизнедеятельности сперматозоидов, активации их подвижности и защиты в женских половых путях. Объём выделяющейся при эякуляции спермы составляет 2–5 мл.

ЖЕНСКАЯ ПОЛОВАЯ СИСТЕМА

Женская половая система состоит из половых желёз — яичников, яйцеводов (маточных труб), матки, влагалища, наружных половых органов. С половой системой функционально связаны молочные железы.

Яичник — паренхиматозный орган (рис. 16.3). **Строма** яичника представлена соединительной тканью, которая формирует снаружи белочную оболочку, а внутри органа продолжается в строму коркового и мозгового вещества. Соединительная ткань мозгового вещества богата кровеносными сосудами, содержит нервные сплетения и эндокринные клетки.



Рис. 16.3. Яичник [10]

Паренхима яичника представлена фолликулами. Стенка фолликула образована фолликулярными эпителиальными клетками, внутри располагается овоцит. Фолликулы лежат в корковом веществе. Величина и структура фолликула определяется степенью его развития. В зрелом яичнике различают примордиальные (зачатковые), первичные, вторичные и третичные фолликулы. Рост фолликулов происходит вместе с овогенезом. В овогенезе выделяют 3 стадии (размножения, роста и созревания). Размножение овогоний происходит только в эмбриогенезе. Все овогонии делятся митозом и вступают в стадию роста. Эта стадия также начинается в эмбриогенезе: первичные овоциты немного увеличиваются в размерах (стадия малого роста) и приостанавливают дальнейшее развитие.

Примордиальные фолликулы содержат первичный овоцит, окружённый одним слоем плоских фолликулярных клеток. Эти фолликулы наиболее многочисленны, лежат под белочной оболочкой.

В **первичных фолликулах** первичный овоцит значительно увеличивается в размерах (начинается стадия большого роста). Вокруг него появляется блестящая оболочка, фолликулярные клетки становятся выше (кубические или столбчатые), часто формируют несколько слоёв.

Во **вторичных фолликулах** эпителий вокруг первичного овоцита многослойный. Между фолликулярными клетками появляются полости, заполненные фолликулярной жидкостью. Вокруг фолликула формируется соединительнотканная оболочка (тека). Клетки её внутреннего слоя (текоциты) и фолликулярные клетки участвуют в секреции половых гормонов — эстрогенов.

Третичные (зрелые) фолликулы имеют большую полость, заполненную фолликулярной жидкостью. Фолликулярные клетки разделяются на 2 группы: одни выстилают стенку фолликула изнутри (зернистый слой), другие образуют наружную оболочку овоцита (лучистый венец).

В зрелых фолликулах первичный овоцит вступает в стадию созревания. Стадия созревания включает два деления мейоза. Первое деление мейоза происходит во время овуляции. Овуляция — разрыв стенки фолликула и выход вторичного овоцита с блестящей и фолликулярной оболочками в брюшную полость и маточную трубу. Второе деление мейоза с образованием яйцеклетки и второго редукционного тельца завершается при оплодотворении. Если оплодотворение не происходит, яйцеклетка не образуется. Вторичный овоцит дегенерирует и погибает.

Жёлтое тело. На месте лопнувшего фолликула остаётся его оболочка — зернистый слой фолликулярных клеток и текоциты. Из этих клеток образуются лютеиновые клетки, формирующие жёлтое тело. Жёлтое тело секретирует гормон прогестерон. Жёлтое тело функционирует примерно 14 дней и подвергается обратному развитию, т. е. превращается в соединительнотканый рубец — белое тело.

Атретические тела. Не все фолликулы в яичнике достигают зрелости и овулируют. Большая часть из них на различных стадиях погибает: происходит атрезия фолликулов и образуются атретические тела. В них содержится гормон эстроген, который влияет на дифференцировку половой системы. В связи с этим атрезия фолликулов чаще происходит перед рождением девочки, в первый год жизни и перед половым созреванием.

Овариальный цикл (рис. 16.4). Структура зрелого яичника периодически, примерно один раз в месяц (в среднем 28 дней) изменяется. Совокупность этих изменений называют овариальным циклом. Овариальный цикл состоит из фолликулярной фазы (14 дней) и лютеиновой фазы (14 дней). В течение фолликулярной фазы происходит рост нескольких первичных фолликулов до вторичных, затем гибель большинства вторичных фолликулов (атрезия) и образование одного зрелого фолликула. Овуляция зрелого фолликула происходит в середине цикла, примерно на 14-й день. В лютеиновой фазе образуется, созревает, функционирует и проходит стадию обратного развития жёлтое тело. Затем снова наступает фолликулярная фаза.

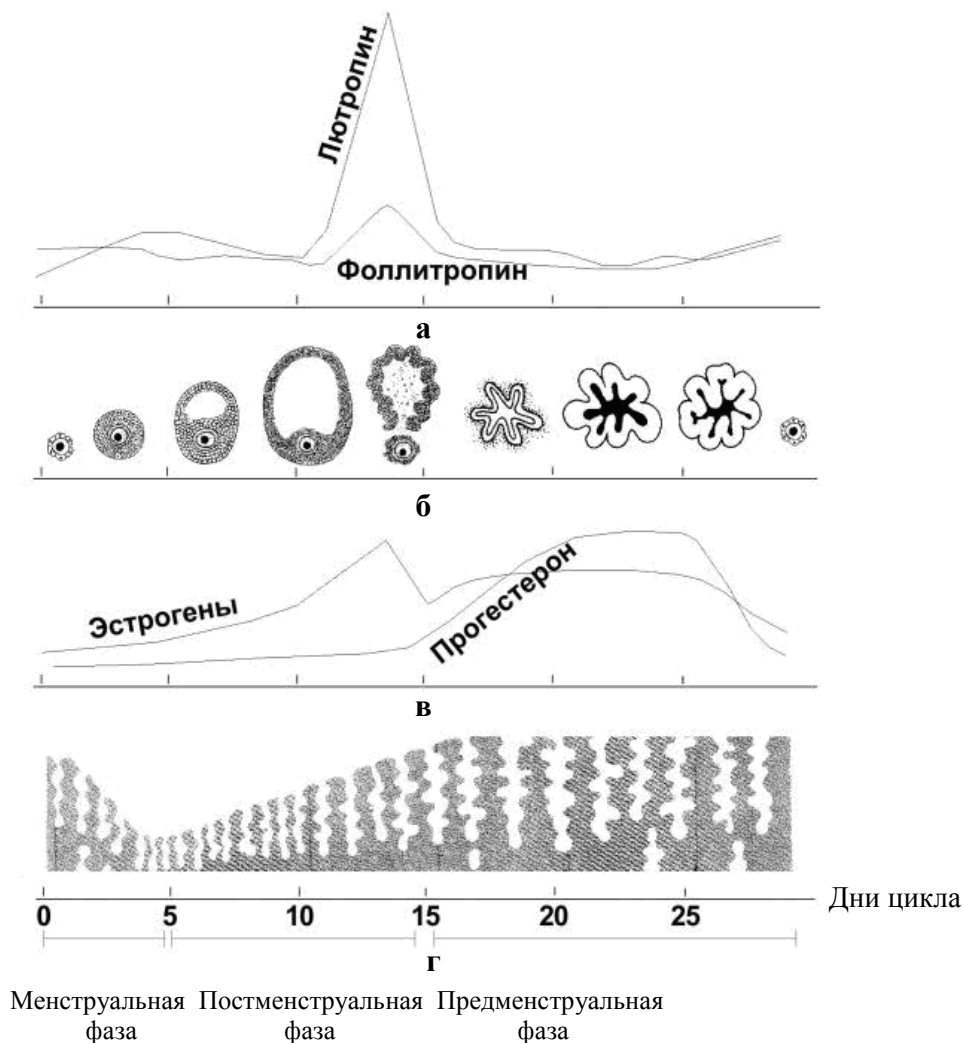


Рис. 16.4. Овариально-менструальный цикл [7]:

- а — уровень гипофизарных гормонов; б — рост фолликула и образование жёлтого тела в яичнике;
- в — уровень гормонов яичника; г — изменение эндометрия

Овариальный цикл регулируется гормонами передней доли гипофиза. Фолликулостимулирующий гормон влияет на фолликулярные клетки, стимулируя рост фолликула и выработку фолликулом эстрогенов. Лютеинизирующий гормон обеспечивает овуляцию, развитие жёлтого тела и синтез прогестерона.

Маточные трубы — трубчатые органы, стенка которых состоит из трёх оболочек: слизистой, мышечной и серозной. Слизистая оболочка образует складки. Она выстлана однослойным столбчатым эпителием, в котором имеются реснитчатые и железистые клетки, секретирующие слизь. Их активность зависит от фазы цикла. Под эпителием располагается собственная пластинка слизистой оболочки, образованная соединительной тканью. Мышечная оболочка состоит из двух слоёв гладкой мышечной ткани. Снаружи маточные трубы покрыты серозной оболочкой.

Матка — полый мышечный орган, предназначенный для вынашивания плода. Стенка матки состоит из трёх оболочек — слизистой (эндометрий), мышечной (миометрий) и серозной (периметрий) (рис. 16.5).

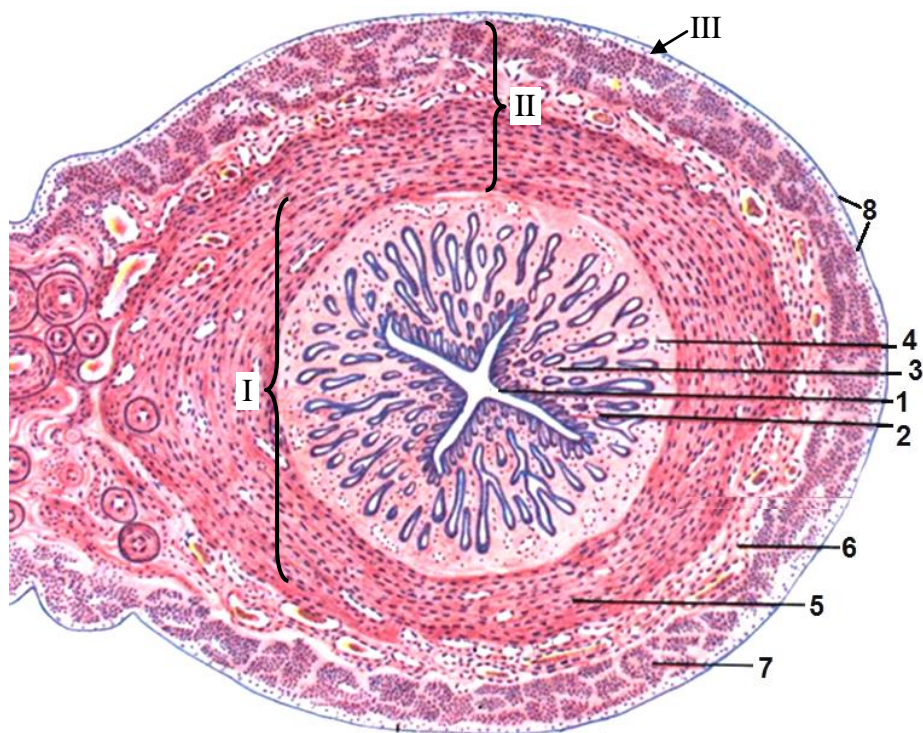


Рис. 16.5. Матка [1]

- I — эндометрий: 1 — однослойный столбчатый эпителий; 2 — маточные железы в собственной пластинке; 3 — функциональный слой; 4 — базальный слой;
 II — миометрий: 5 — подслизистый слой; 6 — сосудистый слой; 7 — надсосудистый слой;
 III — периметрий: 8 — мезотелий и соединительная ткань

Эндометрий выстлан однослойным столбчатым эпителием, под которым расположена рыхлая соединительная ткань, образующая собственную пластинку слизистой оболочки. В ней лежат простые трубчатые слизистые маточные железы. В эндометрии выделяют

базальный слой, который прилежит к миометрию и не изменяется в течение цикла, и функциональный слой, который прилежит к просвету матки и перестраивается на протяжении овариально-менструального цикла.

Миометрий образован тремя переплетающимися слоями гладкой мышечной ткани: подслизистым, сосудистым, надсосудистым. При беременности мышечные клетки миометрия сильно гипертрофируются.

Периметрий представлен в основном серозной оболочкой.

Менструальный (овариально-менструальный, половой) цикл зависит от овариального и включает три фазы: менструальную, постменструальную и предменструальную (см. рис. 16.4).

Менструальная фаза (фаза десквамации) длится 1–4 дня, характеризуется отторжением функционального слоя эндометрия и маточным кровотечением.

Постменструальная фаза (фаза пролиферации) (с 5-го до 14-го дня цикла) характеризуется восстановлением функционального слоя эндометрия из базального. В эту фазу растущие фолликулы яичника секретируют эстрогены. Под действием эстрогенов происходит деление эпителиоцитов дна маточных желёз, соединительнотканых клеток стромы, разрастание сосудов собственной пластинки.

В предменструальную (секреторную) фазу (с 14-го по 28-й день цикла) в функциональном слое эндометрия маточные железы активно секретируют, соединительнотканная строма становится толще, сосуды стромы удлиняются. Эти изменения необходимы для питания бластоцисты в случае ее имплантации. Они происходят под действием гормона прогестерона, который в эту фазу секретируется жёлтым телом яичника.

Если имплантация не происходит, жёлтое тело в яичнике подвергается обратному развитию, при этом снижается продукция гормона прогестерона. Так как синтез эстрогенов в яичнике еще не возобновился, то концентрация гормонов яичника низкая. Низкий уровень половых гормонов ведёт к спазму артерий функционального слоя, что нарушает его питание и вызывает некротические изменения в слизистой оболочке (снова начинается менструальная фаза).

Если имплантация происходит, то жёлтое тело продолжает функционировать. Цикл прерывается, менструация не наступает.

Влагалище представляет собой трубчатый орган. Слизистая оболочка образована многослойным плоским неороговевающим эпителием и соединительной тканью. Состояние эпителия зависит от фазы полового цикла. Мышечная оболочка образована циркулярными и продольными пучками гладких мышечных клеток. Адвентициальная оболочка состоит из тонкого слоя плотной соединительной ткани.

Молочная железа — сложная разветвленная альвеолярная железа, секретирует белковый секрет по макроапокриновому типу (рис. 16.6).

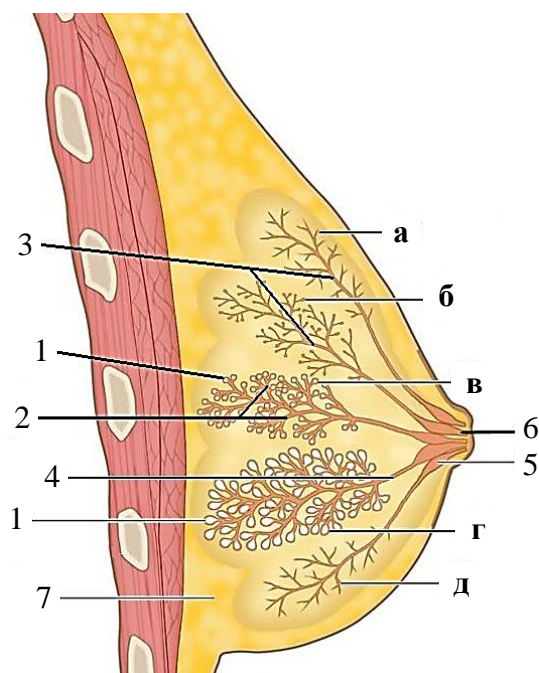


Рис. 16.6. Строение молочной железы [25]:

а — зрелая неактивная молочная железа; б — начало беременности; в — середина беременности; г — лактация; д — регрессия после лактации;
 1 — концевые отделы; 2 — внутридольковые выводные протоки; 3 — междольковые выводные протоки; 4 — междольковые выводные протоки; 5 — млечные синусы; 6 — млечные протоки; 7 — жировая ткань

У детей молочные железы представлены короткими эпителиальными тяжами, разделёнными соединительной тканью и жировыми клетками. В период полового созревания эпителиальные тяжи растут и ветвятся, происходит разрастание соединительной и жировой тканей. До наступления беременности секреторные отделы слабо развиты, а выводные протоки не имеют просвета.

При беременности под действием гормонов происходит формирование концевых отделов — альвеол, удлинение и ветвление выводных протоков. При лактации альвеолы выстланы однослойным эпителием — лактоцитами, по периферии которых располагаются миоэпителиальные клетки. Лактоциты продуцируют секрет и накапливают его в просвете альвеолы. Секрет из альвеол поступает в систему выводных протоков (внутридольковых, междольковых, междольковых), которые переходят в млечные синусы, затем — в млечные протоки, открывающиеся на поверхности соска. Протоки выстланы однослойным эпителием и миоэпителиальными клетками, млечные синусы и протоки — многослойным плоским неороговевающим эпителием.

После прекращения лактации секреторные клетки разрушаются и утилизируются макрофагами. Альвеолы становятся плоскими, а система выводных протоков не изменяется.

Регуляция функции молочной железы. Процесс образования молока контролируется главным образом лактотропным гормоном (пролактином) гипофиза. Другой гормон — окситоцин — контролирует выделение секрета, так как вызывает сокращение миоэпителиоцитов.

РАЗДЕЛ 4

ЭМБРИОЛОГИЯ

Эмбриология — наука о закономерностях развития организма.

В течение пренатального развития человека выделяют следующие этапы:

- 1) оплодотворение (длится в течение 24 часов);
- 2) дробление (с начала 2-х до конца 5-х суток);
- 3) гастрюляция: ранняя гастрюляция (6–13-е сутки); поздняя гастрюляция (14–21-е сутки);
- 4) органо- и гистогенез (начало 4-й недели – конец 38-й недели).

В течение первых 2 недель (герминативный период) развивающийся организм получает название **концептуса**, с начала 3-й до конца 8-й недели (эмбриональный или зародышевый период) — **эмбриона** (зародыша), с начала 9-й до конца 38-й недели или до родов (плодный или фетальный период) — **плода**.

ГЛАВА 17

РАННЕЕ ПРЕНАТАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ЧЕЛОВЕКА

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Оплодотворение — это процесс слияния половых клеток, в результате которого образуется зигота (одноклеточный диплоидный организм). В оплодотворении участвуют сперматозоид и овоцит.

Сперматозоид — мужская половая клетка — подвижная клетка, состоящая из головки, шейки и хвоста. В головке находится ядро с гаплоидным набором хромосом и акросома. Акросома — органелла, содержащая набор ферментов, которые разрушают оболочки овоцита при оплодотворении. В шейке находятся 2 центриоли. От одной из них начинается аксонема — осевая нить хвоста, которая обеспечивает движение сперматозоидов.

Овоцит — женская половая клетка — неподвижная клетка. Содержит ядро с гаплоидным набором хромосом, органеллы общего назначения, небольшое количество желточных включений. В периферическом слое цитоплазмы находятся кортикальные гранулы. Они участвуют в образовании оболочки оплодотворения. Вокруг овоцита имеются две оболочки — блестящая и фолликулярная (лучистый венец). Они выполняют защитную и трофическую функции.

Оплодотворение проходит в ампулярной части маточной трубы в три этапа: дистантное взаимодействие, контактное взаимодействие и сингамия.

Во время фазы дистантного взаимодействия сперматозоид движется навстречу овоциту против тока секрета маточных труб (положительный реотаксис). Кроме того, сближение гамет происходит под действием химических веществ (хемотаксис).

Во время движения в женском половом тракте происходит активация рецепторов на поверхности мембраны сперматозоида (капацитация). В результате у сперматозоида появляется способность к оплодотворению.

При контактном взаимодействии сперматозоиды разрушают оболочки овоцита. Вначале удаляется лучистый венец. После этого рецепторные молекулы сперматозоида могут вступить в контакт с белками блестящей оболочки овоцита. При этом из акросомы сперматозоида выделяются ферменты, происходит акросомная реакция. Ферменты акросомы разрушают блестящую оболочку, и сперматозоид подходит к мембране овоцита. После контакта мембран двух гамет происходит выход кортикальных гранул из овоцита — кортикальная реакция. Из содержимого кортикальных гранул образуется оболочка оплодотворения, которая препятствует проникновению других сперматозоидов.

Фаза сингамии начинается с момента проникновения в овоцит головки и шейки сперматозоида. Формируется мужской пронуклеус. К моменту образования мужского пронуклеуса в овоците заканчивается второе деление мейоза, и образуется яйцеклетка. Начинается формирование женского пронуклеуса. Два пронуклеуса сближаются, и происходит сингамия — смешение материнского и отцовского генетических материалов. Формируется зигота.

ДРОБЛЕНИЕ

Дробление — это многократные митотические деления зиготы, в результате которых организм становится многоклеточным и получает название сначала морулы, а потом бластулы. Клетки, формирующиеся при дроблении, называются бластомерами. Бластомеры при дроблении не растут. Поэтому бластула сохраняет такие же размеры, как и зигота. Дробление зиготы человека полное неравномерное асинхронное.

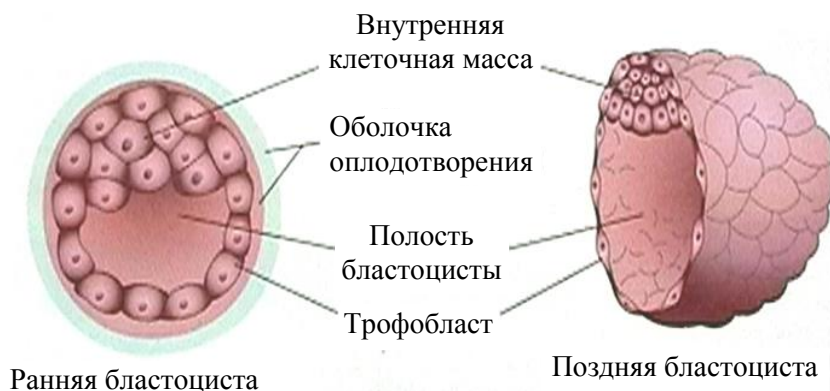


Рис. 17.1. Дробление и строение бластулы человека [26]

Во время дробления концептус движется по маточной трубе благодаря мерцанию ресничек эпителия, току секрета, перистальтическому сокращению мышечной оболочки. К концу дробления (5–6-е сутки) бластула выходит в полость матки.

Бластула человека называется *бластоцистой* (рис. 17.1). В ней есть два вида бластомеров (поверхностные и внутренние) и полость, заполненная серозной жидкостью. Поверхностные клетки (мелкие светлые) — это трофобласт. Внутренние бластомеры (крупные темные) — это эмбриобласт. Трофобласт обеспечивает питание концептуса, отвечает за имплантацию и участвует в формировании плаценты. Из эмбриобласта образуется тело эмбриона и внезародышевые органы.

ИМПЛАНТАЦИЯ

Имплантация — внедрение концептуса в слизистую оболочку матки — начинается на 6–7-е сутки эмбриогенеза и длится около 40 часов. Процесс имплантации состоит из трёх стадий: противостояния, адгезии (прилипания) и инвазии (внедрения). Вначале бластоциста в матке находится в свободном состоянии (стадия противостояния, 6-е сутки), потом трофобласт прикрепляется к эпителию матки (стадия адгезии, 6–7-е сутки). В это время трофобласт разделяется на два слоя. Внутренний слой называется цитотрофобластом, наружный — симпластотрофобластом (рис. 17.2). Симпластотрофобласт выделяет ферменты, которые разрушают эпителий, соединительную ткань, затем и стенку сосудов эндометрия (стадия инвазии, 7-е сутки). Бластоциста погружается в слизистую оболочку матки.

ГАСТРУЛЯЦИЯ

Имплантация совпадает с началом следующего периода эмбриогенеза — гастрულიцией. Гастрულიция — это период эмбрионального развития, во время которого клетки продолжают пролиферацию (деление) и начинают рост и миграцию (перемещение).

Первая фаза гастрულიции у человека (с 7-х до 13-х суток эмбриогенеза) происходит способом деламинации. При этом эмбриобласт разделяется на 2 листка. Верхний листок называется эпибластом, нижний — гипобластом (рис. 17.2). В результате ранней гастрულიции у человека образуется двуслойный зародыш (зародышевый диск) и некоторые внезародышевые органы.

Вторая фаза гастрულიции (с 14-х по 21-е сутки) происходит способом иммиграции. Клетки эпибласта продолжают размножаться и мигрируют в определённые участки зародышевого диска (рис. 17.2). Результатом этой миграции является формирование трёх зародышевых листков: эктодермы (наружного зародышевого листка), энтодермы (внутреннего зародышевого листка) и мезодермы (среднего зародышевого листка).

Мезодерма позже дифференцируется на 3 отдела: сомиты мезодермы (в них выделяют дерматом, миотом и склеротом), нефротом и париетальный и висцеральный листки спланхнотома или мезодермы.

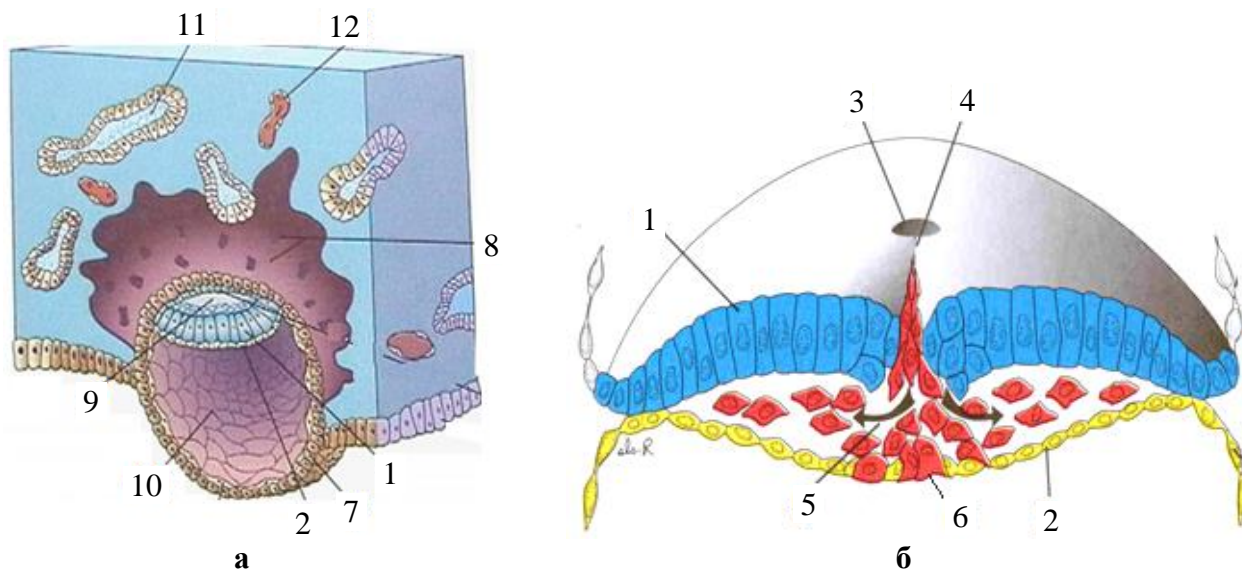


Рис. 17.2. Формирование энтодермы и мезодермы [26]:

а — имплантация, ранняя гастрюляция (7-е сутки); б — поздняя гастрюляция (15-е сутки):

- 1 — эпибласт; 2 — гипобласт; 3 — первичный узелок; 4 — первичная полоска; 5 — миграция клеток через первичную полоску и образование мезодермы; 6 — образование энтодермы; 7 — цитотрофобласт; 8 — симпластотрофобласт; 9 — образование амниона; 10 — образование желточного мешка; 11 — маточные железы; 12 — кровеносные сосуды

Кроме того, у зародыша образуются осевые органы. Первой формируется хорда, которая определяет центральную ось тела. Клетки эктодермы над хордой под её влиянием преобразуются в нервную пластинку. Нервная пластинка превращается в желобок, а затем — в нервную трубку, которая погружается под эктодерму. Боковые края энтодермы соединяются под зародышевым диском, в результате чего образуется кишечная трубка.

Таким образом, в конце гастрюляции тело зародыша состоит из **трёх зародышевых листков** (эктодермы, мезодермы и энтодермы) и **трёх осевых органов** (хорды, нервной трубки и кишечной трубки). К этому времени формируются и внезародышевые органы (амнион, хорион, желточный мешок, аллантоис).

ОРГАНОГЕНЕЗ И ГИСТОГЕНЕЗ

Органогенез — это процесс формирования органов, а **гистогенез** — процесс образования тканей из клеток зародышевых листков и их производных. Как и на предыдущих этапах, на этом этапе развития клетки продолжают пролиферацию, миграцию, рост. Эти механизмы лежат в основе других процессов — детерминации и дифференцировки.

Так, зародышевые листки, которые сформировались при гастрюляции, являются материалом для образования тканей. В начале гистогенеза клетки разных листков детерминируются. Детерминация — выбор клеткой пути развития. Детерминация происходит в ядре клетки: в зависимости от поступающих сигналов часть генома активируется (экспрессируется) и начинает работу. В зависимости от того, какая часть генома работает, в клетке появляются необходимые органеллы и включения. Клетки становятся разными и выполняют разные функции, происходит их дифференцировка. Дифференцировка — это изменение клетки от молодой (малодифференцированной) до зрелой (дифференцированной). К концу дифференцировки зрелые клетки отличаются друг от друга строением и функциями. Во многих тканях остаются недифференцированные клетки, это камбиальные клетки. После рождения камбиальные клетки по мере необходимости делятся и дифференцируются в зрелые.

В процессе гистогенеза из разных зародышевых листков формируются разные ткани. Из **эктодермы** образуются нервная и эпителиальная ткани (многослойный эпителий), из **энтодермы** — эпителиальная ткань (однослойный столбчатый эпителий). Из **листьков спланхнотома (мезодермы)** образуется однослойный плоский эпителий (мезотелий), из **нефроптома мезодермы** — однослойный кубический эпителий почек. **Сомиты мезодермы** дают начало соединительной ткани кожи (дерматом), скелетной поперечнополосатой мышечной ткани (миотом) и скелетной соединительной ткани (склеротом). Из мезодермы мигрируют клетки, которые заполняют пространства между листками, это мезенхима. **Мезенхима** образует соединительную и гладкую мышечную ткани, эпителий сосудов (эндотелий).

Участки разных тканей взаимодействуют друг с другом и сливаются с образованием органов.

ГЛАВА 18

ВНЕЗАРОДЫШЕВЫЕ ОРГАНЫ

Внезародышевые (временные, провизорные) органы — это органы, которые формируются в период эмбрионального развития вне тела зародыша, но принимают активное участие в процессах его роста и развития и прекращают функционировать при рождении (рис. 18.1).

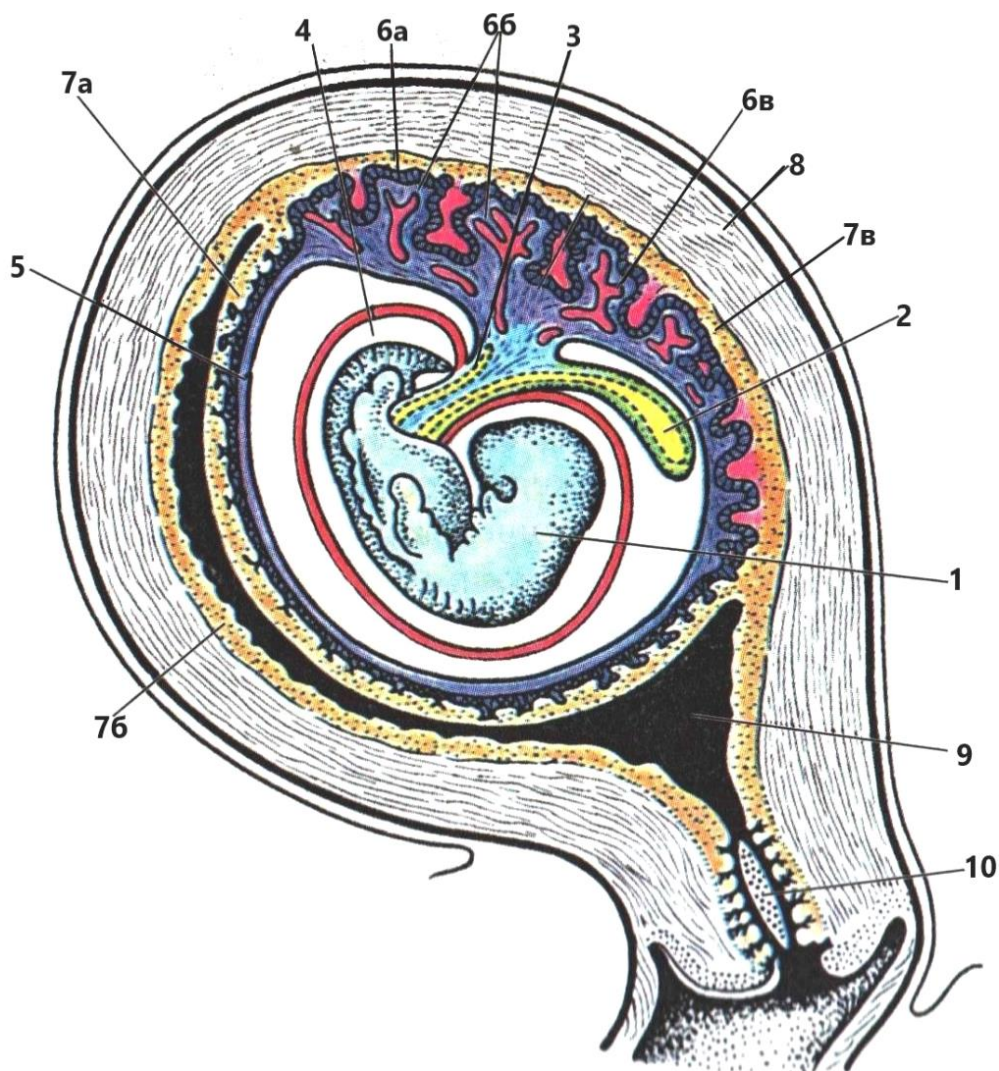


Рис. 18.1. Внезародышевые органы человека [10]:

1 — эмбрион; 2 — желточный мешок; 3 — аллантоис; 4 — амниотическая полость; 5 — гладкий хорион; 6 — ворсинчатый хорион (плодная часть плаценты): 6а — эпителий ворсинки (трофобласт); 6б — соединительная ткань ворсинки; 6в — сосуды ворсинки; 7 — эндометрий: 7а — сумчатая оболочка; 7б — пристеночная оболочка; 7в — основная (базальная) оболочка — материнская часть плаценты; 8 — миометрий; 9 — полость матки; 10 — канал шейки матки

ЖЕЛТОЧНЫЙ МЕШОК

Стенка этого провизорного органа образована внезародышевой энтодермой (эпителий) и висцеральным листком спланхнотома (соединительная ткань). Формируется на 9-е сутки, максимального развития достигает на 5-й неделе, на 7–8-й неделе начинается его обратное развитие. Желточный мешок не содержит желток, а выполняет роль органа, где проходят определённый этап дифференцировки первичные половые и кроветворные клетки. В соединительной ткани стенки желточного мешка образуются кровеносные сосуды, в них формируются клетки крови (кроветворная функция), которые по этим сосудам перемещаются в организм эмбриона. Между эпителиоцитами стенки желточного мешка располагаются первичные половые клетки, которые также по сосудам мигрируют в закладку гонады.

АЛЛАНТОИС

Стенка аллантаоиса представлена внезародышевой энтодермой и висцеральным листком спланхнотома. Аллантаоис начинает формироваться на 14–15-е сутки, обратное развитие происходит на 2-м месяце. Его роль — соединить сосуды тела зародыша и хориона.

АМНИОН. ПУПОЧНЫЙ КАНАТИК

Стенка амниона состоит из внезародышевой эктодермы (эпителий) и внезародышевой мезодермы (соединительная ткань). Амнион формируется на 9-е сутки и функционирует до конца эмбриогенеза. Амнион образует полость, заполненную жидкостью, в которой растёт зародыш, а в последующем и плод. Амниотическая жидкость служит защитой от механических повреждений, части тела плода не травмируют друг друга, не высыхают и не срастаются. Водная среда более термостабильная, в ней лучше идут различные обменные процессы, создаётся давление для развития ротовой, носовой полостей, лёгких и др.

В процессе роста эмбриона и амниотической полости стенка амниона покрывает остатки желточного мешка и аллантаоиса с сосудами, формируя *пупочный канатик*. В пупочном канатике располагаются вена, несущая артериальную кровь эмбриону от плаценты, и две артерии, несущие венозную кровь от эмбриона к плаценте.

ПИТАНИЕ ЗАРОДЫША. ХОРИОН. ПЛАЦЕНТА

На ранних стадиях развития (зигота, морула) питание концептуса **аутоτροφное**, т. е. за счёт тех веществ, которые содержал овоцит.

На 5–6-е сутки развития разрушается оболочка оплодотворения, бластула с помощью трофобласта имплантируется в стенку матки. Концептус начинает питаться продуктами распада окружающих тканей (**гистиотрофный** тип питания).

Когда синцитиотрофобласт разрушает стенки сосудов матки, зародыш получает питательные вещества прямо из материнской крови (начинается **гематотрофный** тип питания, который сохранится до конца эмбриогенеза).

Трофобласт формирует выросты (ворсины), которые увеличивают площадь поверхности для всасывания веществ из материнской крови. Сначала ворсины состоят только из эпителия трофобласта (первичные ворсины). Затем внутрь ворсин, под эпителий, врастает соединительная ткань (вторичные ворсины). В дальнейшем в соединительной ткани образуются сосуды, которые через аллантаоис связываются с сосудами зародыша (третичные ворсины). Таким образом, кровь из сосудов ворсин поступает в сосуды зародыша и транспортирует необходимые вещества в обоих направлениях.

Эпителий трофобласта и соединительная ткань образуют **хорион**. Ворсины хориона являются частью плаценты, в состав которой входит ещё и участок эндометрия.

После имплантации в слизистой оболочке матки выделяют 3 участка:

1. Часть эндометрия, которая покрывает эмбрион и обращена в полость матки. Она по мере роста эмбриона растёт, растягивается и называется сумчатой оболочкой (*decidua capsularis*). При росте эмбриона хорион, располагающийся здесь, постепенно растягивается и теряет ворсинки, т. е. превращается в гладкий хорион (рис. 18.1, 18.2).

2. Участок эндометрия, который принимает на себя основную нагрузку по питанию эмбриона. Он называется основной оболочкой (*decidua basalis*). Часть хориона, которая получает питание в этом участке, продолжает активно ветвиться и называется ворсинчатым хорионом.

3. Эндометрий, выстилающий всю остальную полость матки, кроме места прикрепления зародыша. Он называется пристеночной оболочкой (*decidua parietalis*).

Ворсинчатый хорион (плодная часть) и основная децидуальная оболочка (материнская часть) образуют **плаценту** (рис. 18.2).

К **плодной части** относятся ворсины хориона, хориальная пластинка и часть амниона, покрывающая плаценту (рис. 18.2).

Материнскую часть образует основная (базальная) децидуальная оболочка. Её поверхностные слои, в том числе и кровеносные сосуды, разрушаются ворсинами хориона. На их месте образуются пространства, заполненные материнской кровью. От глубоких слоёв децидуальной оболочки к хориону отходят соединительнотканые перегородки (септы), делящие заполненные кровью пространства на отдельные камеры, содержащие группу ворсин (котиledon). Формирование плаценты начинается с конца 3-й недели эмбриогенеза и заканчивается к концу 12-й недели.

Кровь матери и плода разделяет плацентарный барьер. Он состоит из следующих структур (начиная со стороны крови матери): эпителий трофобласта ворсины, его базальная мембрана, соединительная ткань ворсины, базальная мембрана стенки капилляра и эндотелий капилляра ворсины. Через плацентарный барьер транспортируются вещества из материнской крови в кровь плода и обратно.

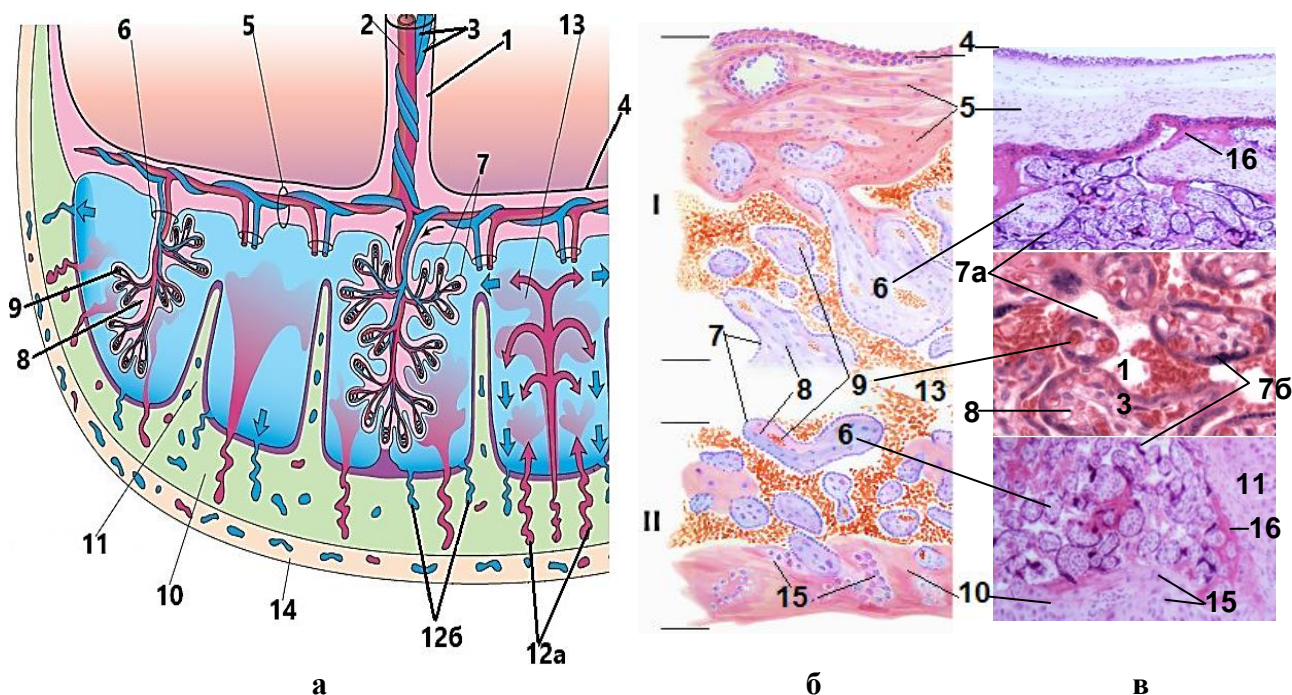


Рис. 18.2. Плацента человека:

а — схема [26], б — рисунок [24], в — микрофото, окраска гематоксилин-эозином:

I — плодная часть; II — материнская часть:

- 1 — пупочный канатик; 2 — пупочная артерия; 3 — пупочные вены; 4 — амнион; 5 — хориальная пластинка; 6 — ворсинка хориона; 7 — эпителий ворсины (трофобласт): 7а — цитотрофобласт, 7б — симпластотрофобласт; 8 — соединительная ткань ворсинки; 9 — капилляры ворсинок; 10 — основная децидуальная оболочка; 11 — перегородки; 12 — кровеносные сосуды матки: 12а — артерии, 12б — вены; 13 — пространства, заполненные материнской кровью; 14 — миометрий; 15 — децидуальные клетки; 16 — фибриноид

Плацента выполняет функции:

1. **Транспортную функцию.** Она включает в себя дыхательную (транспорт газов), питательную (транспорт глюкозы, аминокислот, жирных кислот, воды, электролитов, витаминов), экскреторную функции (транспорт билирубина, мочевины и других продуктов обмена), транспорт антител и гормонов через плацентарный барьер.

2. **Защитную функцию.** Плацентарный барьер препятствует проникновению в кровь плода некоторых микроорганизмов, ядовитых веществ и др. Тем не менее плацента человека

проницаема для большого количества веществ, среди которых лекарственные препараты (антибиотики, гормоны, витамины), токсины, вирусы, бактерии, алкоголь, продукты курения.

3. **Эндокринную** функцию. Плацента секретирует хорионический гонадотропин, хориальный соматомаммотропин, прогестерон и эстрогены. Большая часть гормонов синтезируется симпластотрофобластом.

КРИТИЧЕСКИЕ ПЕРИОДЫ РАЗВИТИЯ

Развитие организма представляет собой сложное, хорошо скоординированное сочетание таких процессов, как деление клеток, их рост, миграция, детерминация, дифференцировка, гибель. Любое незапланированное воздействие может вызвать нарушение развития организма.

Агенты различной природы, вызывающие аномальное развитие, называются тератогенами. Тератогены подразделяются на эндогенные (соматические заболевания матери) и экзогенные (микроорганизмы, лекарственные препараты, бытовые наркотики, радиационное влияние и т. д.).

Решающим фактором, от которого зависит тяжесть повреждения, является период развития, во время которого действовали тератогены. Периоды более высокой чувствительности развивающегося организма к действию повреждающих факторов называются **критическими периодами развития**. Наиболее чувствительными к повреждающим факторам являются периоды клеточного деления, детерминации и дифференцировки, наименее чувствительным — период роста. В связи с этим начало эмбриогенеза (3–8-я недели) — наиболее чувствительный период, чем его конец, так как за относительно короткий промежуток сменяются несколько этапов детерминации и дифференцировки.

Критическими периодами являются прогenez, оплодотворение, имплантация, плацентация и закладка основных органов (4–8-я недели), стадия усиленного роста головного мозга (15–20-я недели), начало функционирования основных систем (20–24-я недели), рождение, период новорожденности (первый месяц жизни, 0–28 дней), период полового созревания (11–16 лет).

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алмазов, И. В. Атлас по гистологии и эмбриологии / И. В. Алмазов, Л. С. Сутулов. – М. : Медицина, 1978. – 515 с.
2. Быков, В. Л. Цитология и общая гистология : функциональная морфология клеток и тканей человека / В. Л. Быков. – СПб. : Сотис, 1999. – 520 с.
3. Быков, В. Л. Гистология, цитология и эмбриология. Руководство к практическим занятиям. Атлас : учеб. пособие / В. Л. Быков. – М. : ГЭОТАР-Медиа, 2022. – 1032 с.
4. Быков, В. Л. Гистология и эмбриология органов полости рта человека : учеб. / В. Л. Быков. – СПб., 1999.
5. Быков, В. Л. Гистология, цитология и эмбриология. Атлас : учеб. пособие / В. Л. Быков, С. И. Юшканцева. – М. : ГЭОТАР-Медиа, 2015. – 206 с.
6. Гартнер, Л. П. Цветной атлас гистологии / Л. П. Гартнер, Дж. Л. Хайатт ; пер. с англ. ; под ред. В. П. Сапрыкина. – М. : Логосфера, 2008. – 408 с.
7. Гистология (введение в патологию) / под ред. Э. Г. Улумбекова, Ю. А. Чельшева. – М. : ГЭОТАР-Медиа, 2016. – 928 с.
8. Гистология, цитология и эмбриология : атлас / под ред. О. В. Волковой, Ю. К. Елецкого. – М. : Медицина, 1996. – 544 с.
9. Гистология, цитология и эмбриология : учеб. / под ред. Т. М. Студеникиной. – 2-е изд., перераб. и доп. – Минск : Новое знание, 2020. – 464 с.
10. Гистология, цитология и эмбриология : учеб. / под ред. Ю. И. Афанасьева, Н. А. Юриной. – 6-е изд., перераб. и доп. – М. : ГЭОТАР-Медиа, 2021. – 832 с.
11. Елисеев, В. Г. Атлас микроскопического и ультрамикроскопического строения клеток, тканей и органов / В. Г. Елисеев, Ю. И. Афанасьев, Е. Ф. Котовский. – 2-е изд., испр. и доп. – М. : Медицина, 1970. – 400 с.
12. Жарикова, Н. А. Периферические органы системы иммунитета / Н. А. Жарикова. – Минск : Беларусь, 1979. – 205 с.
13. Кабак, С. Л. Морфология человека : учеб. / С. Л. Кабак, А. А. Артишевский. – Минск : Выш. шк., 2009. – 670 с.
14. Кузнецов, С. Л. Гистология, цитология и эмбриология : учеб. для мед. вузов / С. Л. Кузнецов, Н. Н. Мушкамбаров. – М. : Медицинское информационное агентство, 2012. – 640 с.
15. Леонтьук, А. С. Основы возрастной гистологии : учеб. пособие / А. С. Леонтьук, Б. А. Слука. – Минск : Выш. шк., 2000. – 416 с.
16. Мяделец, О. Д. Гистология, цитология, эмбриология человека : учеб. : в 2 ч. / О. Д. Мяделец. – Витебск : ВГМУ, 2014. – Ч. I : Цитология, эмбриология и общая гистология. – 439 с.
17. Мяделец, О. Д. Гистология, цитология, эмбриология человека : учеб. : в 2 ч. / О. Д. Мяделец. – Витебск : ВГМУ, 2014. – Ч. II : Частная гистология. – 493 с.
18. Студеникина, Т. М. Основы гистологии, цитологии, эмбриологии : учеб. пособие / Т. М. Студеникина, В. В. Китиль. – Минск : БГМУ, 2020. – 164 с.
19. Гемонов, В. В. Гистология, эмбриология, цитология. Иллюстрированный курс : учеб. пособие / В. В. Гемонов, Э. Н. Лаврова. – М. : ГЭОТАР-Медиа, 2023. – 452 с.
20. Руководство по гистологии : в 2 т. / под ред. Р. К. Данилова, В. Л. Быкова. – СПб. : СпецЛит., 2001. – Т. 1 : Общая гистология (учение о тканях). – 495 с.

21. *Руководство по гистологии* : в 2 т. / под ред. Р. К. Данилова, В. Л. Быкова, И. А. Одинцовой. – СПб. : СпецЛит., 2001. – Т. 2 : Частная гистология органов и систем. – 735 с.
22. *Хэм, А.* Гистология : в 5 т. / А. Хэм, Д. Кормак ; пер. с англ. – М. : Мир, 1982. 5 т.
23. *Bucher, O.* Cytology, histology und mikroskopische anatomie des menscher / O. Bucher. – Medizinischer Verlag Hans Huber, 1973. – 681 p.
24. *Eroschenko, V. P.* diFiore's Atlas of histology with functional correlations / V. P. Eroschenko. – 12th ed. – Lippincott Williams & Wilkins, 2013. – 602 p.
25. *Junqueira, L. K.* Junqueira's Basic Histology. Text and atlas / L. K. Junqueira. – 13 ed. – Antony L. Mescher. International edition, 2013. – 694 p.
26. *Moore, K. L.* The developing human / K. L. Moore, T. V. N Persaud, M. G. Torchia. – 10th ed. – Elsevier, 2016. – 524 p.
27. *Ross, M.* Histology : a text and atlas / M. Ross, W. Pawlina. – 6th ed. – Lippincott Williams & Wilkins, 2011. – 974 p.
28. *Nanci, A.* Ten Cate's Oral Histology. E-Book : Development, Structure, and Function / A. Nanci. – 8th ed. – Elsevier Health Sciences, 2014. – 400 p.
29. *Ovalle, W. K.* Netter's essential histology / W. K. Ovalle, P. C. Nahirney ; illustrations by F. H. Netter, contributing illustrators J. Chovan [et al.]. – 2nd ed. – 2013. – 517 p.
30. *Terminologia Histologia.* Международные термины по цитологии и гистологии человека с официальным списком русских эквивалентов / под ред. В. В. Банина, В. Л. Быкова. – М. : ГЭОТАР-Медиа, 2009. – 272 с.
31. *Wallraff, J.* Leitfaden der Histologie des Menschen / J. Wallraff. – Urban und Schwarzenberg, 1972. – 274 p.

ОГЛАВЛЕНИЕ

РАЗДЕЛ 1. ВВЕДЕНИЕ В ГИСТОЛОГИЮ. МОРФОЛОГИЯ КЛЕТКИ.....	3
Глава 1. Методы исследования	3
Глава 2. Строение клетки.....	6
Клеточные рецепторы.....	8
РАЗДЕЛ 2. ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ	16
Глава 3. Эпителиальные ткани	17
Покровные эпителиальные ткани.....	18
Железистый эпителий.....	23
Глава 4. Ткани внутренней среды организма	26
Кровь	26
Лимфа.....	31
Кроветворение (гемопоз, гемоцитопоз)	32
Миелопоз.....	34
Лимфоцитопоз	34
Соединительные ткани	35
Собственно соединительные ткани.....	37
Ткани со специальными свойствами.....	40
Скелетные ткани	41
Глава 5. Мышечные ткани	49
Поперечнополосатая мышечная ткань.....	50
Гладкая мышечная ткань.....	54
Глава 6. Нервная ткань.....	56
Нейроны	56
Нейроглия	58
Нервные окончания.....	60
РАЗДЕЛ 3. ЧАСТНАЯ ГИСТОЛОГИЯ	63
Глава 7. Сердечно-сосудистая система	63
Сосуды.....	64
Сердце	70
Глава 8. Дыхательная система.....	72
Глава 9. Общий покров	77
Глава 10. Пищеварительная система	82
Органы полости рта	82
Морфофункциональные особенности слизистой оболочки	
органов полости рта.....	82
Губа.....	84
Щека	85
Твёрдое нёбо	86
Мягкое нёбо	88
Десна	89
Зубы.....	90
Язык.....	104

Общий принцип строения пищеварительной трубки	106
Пищевод	107
Желудок	108
Тонкая кишка	110
Толстая кишка	112
Железы пищеварительной системы	113
Глава 11. Органы кроветворения и иммунопоэза	122
Первичные лимфоидные органы	123
Вторичные лимфоидные органы	125
Глава 12. Эндокринная система	131
Центральные железы	131
Периферические железы	134
Глава 13. Нервная система	137
Центральная нервная система	138
Периферическая нервная система	145
Автономная (вегетативная) нервная система	147
Глава 14. Органы чувств	148
Орган обоняния	148
Орган зрения	149
Орган слуха	151
Орган равновесия	153
Орган вкуса	153
Глава 15. Мочевыделительная система	155
Почка	155
Эндокринный аппарат почки	161
Мочевыводящие пути	162
Глава 16. Половая система	165
Мужская половая система	165
Женская половая система	168
РАЗДЕЛ 4. ЭМБРИОЛОГИЯ	174
Глава 17. Раннее пренатальное развитие человека	174
Оплодотворение	174
Дробление	175
Имплантация	176
Гастрюляция	176
Органогенез и гистогенез	177
Глава 18. Внезародышевые органы	179
Желточный мешок	180
Аллантоис	180
Амнион. Пупочный канатик	180
Питание зародыша. Хорион. Плацента	180
Критические периоды развития	183
Список использованной литературы	184

Учебное издание

Студеникина Татьяна Михайловна
Китель Валентина Владимировна

ОСНОВЫ ГИСТОЛОГИИ, ЦИТОЛОГИИ, ЭМБРИОЛОГИИ

Учебное пособие

Ответственная за выпуск Т. М. Студеникина
Редактор А. В. Лесив
Компьютерная вёрстка Н. М. Федорцовой

Подписано в печать 02.02.26. Формат 60×84/8. Бумага писчая «Марафон Бизнес».
Ризография. Гарнитура «Times».
Усл. печ. л. 21,85. Уч.-изд. л. 13,82. Тираж 223 экз. Заказ 93.

Издатель и полиграфическое исполнение: учреждение образования
«Белорусский государственный медицинский университет».
Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя,
распространителя печатных изданий № 1/187 от 24.11.2023.
Ул. Ленинградская, 6, 220006, Минск.