

**Кабак С. Л.
Мельниченко Ю. М.
Мащенко И. В.
Заточная В. В.**

ЧАСТНАЯ ГИСТОЛОГИЯ

МИНИСТЕРСТВО ЗДРАВООХРАНЕНИЯ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ
УЧРЕЖДЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ
«БЕЛОРУССКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ МЕДИЦИНСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»
КАФЕДРА МОРФОЛОГИИ ЧЕЛОВЕКА

ЧАСТНАЯ ГИСТОЛОГИЯ

Электронное учебное пособие



Минск БГМУ 2026

ISBN 978-985-21-2332-7

© УО «Белорусский государственный
медицинский университет», 2026

Об издании — [1](#), [2](#), [3](#)

УДК 611-018(075.8)
ББК 28.706я73
Ч-25

Рекомендовано Научно-методическим советом университета
в качестве пособия 21.01.2026 г., протокол № 5

А в т о р ы: д-р мед. наук, проф. С. Л. Кабак; канд. мед. наук, доц. Ю. М. Мельниченко; ст. преп. И. В. Мащенко; канд. мед. наук, доц. В. В. Заточная

Р е ц е н з е н т ы: д-р биол. наук, проф., зав. каф. гистологии, цитологии и эмбриологии Гроденского государственного медицинского университета, заслуженный деятель науки Республики Беларусь С. М. Зиматкин; каф. гистологии, цитологии и эмбриологии Белорусского государственного медицинского университета

Частная гистология : электронное учебное пособие / С. Л. Кабак, Ю. М. Мельниченко, И. В. Мащенко, В. В. Заточная. – Минск : БГМУ, 2026. – 154 с. ; 1 файл (11,1 Мбайт). – Режим доступа: свободный.

ISBN 978-985-21-2332-7.

Содержит систематизированный материал по всем разделам частной гистологии. Иллюстрировано микрофотографиями гистологических препаратов, цветными схемами и обобщающими таблицами. Терминология пособия согласована с анатомической номенклатурой и соответствует Международной гистологической терминологии (Terminologia Histologica, 2009).

Предназначено для студентов 1-го курса стоматологического факультета и медицинского факультета иностранных учащихся, обучающихся по специальности «Стоматология».

Издание реализовано в программной оболочке Adobe Acrobat и оснащено интерактивным оглавлением. Минимальные системные требования: программа для просмотра PDF-файлов (Adobe Acrobat Reader и др.), наличие сетевого доступа (интернет-браузер Google Chrome, Mozilla Firefox и др.).

УДК 611-018(075.8)
ББК 28.706я73

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
ГЛАВА 1. СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА	6
1.1. Микроскопическое строение сердца	6
1.2. Микроскопическое строение сосудов	8
1.2.1. Артерии.....	9
1.2.2. Вены	10
1.2.3. Сосуды микроциркуляторного русла	11
1.3. Лимфатические сосуды.....	13
ГЛАВА 2. ЛИМФОИДНАЯ СИСТЕМА	14
2.1. Красный костный мозг.....	14
2.2. Тимус	17
2.3. Лимфатический узел	19
2.4. Селезенка.....	21
2.5. Лимфоидная ткань, ассоциированная со слизистыми оболочками.....	23
2.5.1. Миндалины.....	25
2.5.2. Аппендикс	26
ГЛАВА 3. ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА	26
3.1. Гипоталамус.....	28
3.2. Гипофиз	28
3.3. Эпифиз.....	31
3.4. Щитовидная железа.....	32
3.5. Околощитовидные железы	33
3.6. Надпочечник	34
3.7. Дисперсная эндокринная система.....	36
ГЛАВА 4. НЕРВНАЯ СИСТЕМА	37
4.1. Периферическая нервная система.....	37
4.1.1. Спинальный и черепной ганглии	38
4.1.2. Автономный нервный ганглий	38
4.1.3. Нерв.....	40
4.2. Центральная нервная система	41
4.2.1. Спинной мозг	41
4.2.2. Головной мозг	43
4.2.3. Мозжечок.....	45
4.2.4. Оболочки спинного/головного мозга	47
ГЛАВА 5. ОРГАНЫ ЧУВСТВ.....	50
5.1. Орган слуха и равновесия.....	50
5.2. Орган зрения	56
5.3. Орган обоняния	61
5.4. Орган вкуса	62
ГЛАВА 6. ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА	64
6.1. Органы полости рта.....	64

6.1.1. Типы слизистой оболочки полости рта	65
6.1.2. Губа	67
6.1.3. Щека.....	68
6.1.4. Десна	68
6.1.5. Твердое и мягкое небо.....	70
6.1.6. Язык.....	72
6.1.7. Общий план строения пищеварительного канала	75
6.2. Глотка	76
6.3. Пищевод	77
6.4. Желудок.....	78
6.5. Тонкая кишка	84
6.6. Толстая кишка.....	89
6.7. Печень.....	92
6.8. Желчный пузырь	96
6.9. Поджелудочная железа	97
ГЛАВА 7. КОЖА И ЕЕ ПРОИЗВОДНЫЕ	100
7.1. Кожа.....	100
7.2. Производные кожи	105
7.2.1. Потовые железы.....	106
7.2.2. Сальные железы	107
7.2.3. Волосы	107
7.2.4. Ногти.....	109
ГЛАВА 8. ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА	109
8.1. Региональные особенности строения стенки воздухоносных путей	111
8.2. Респираторный отдел легкого	114
ГЛАВА 9. МОЧЕВАЯ СИСТЕМА.....	118
9.1. Почка	118
9.2. Мочевыводящие пути	126
ГЛАВА 10. МУЖСКАЯ ПОЛОВАЯ СИСТЕМА	130
10.1. Яичко	130
10.2. Семявыносящие пути.....	134
10.3. Добавочные железы мужской половой системы.....	137
10.4. Развитие мужской половой системы	139
ГЛАВА 11. ЖЕНСКАЯ ПОЛОВАЯ СИСТЕМА	141
11.1. Яичник	141
11.2. Маточная (фаллопиева) труба.....	147
11.3. Матка	148
11.4. Влагалище	150
11.5. Молочная железа	150
11.6. Развитие женской половой системы.....	152
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	154

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящее электронное учебное пособие «Частная гистология» разработано коллективом кафедры морфологии человека учреждения образования «Белорусский государственный медицинский университет» под руководством профессора, доктора медицинских наук С. Л. Кабака и предназначено для студентов, обучающихся по специальности 7-07-0911-03 «Стоматология». Цель пособия — обеспечить будущих врачей-стоматологов современными знаниями о микроскопическом строении тканей и органов человека, необходимыми для понимания физиологических процессов, патогенеза заболеваний и последующего освоения клинических дисциплин.

Пособие хорошо иллюстрировано: в нем представлены высококачественные изображения, заимствованные из авторитетных учебных изданий, включая *Histology: A Text and Atlas* (M. H. Ross, W. Pawlina, 8th ed., Wolters Kluwer, 2016), *Color Atlas of Histology* (L. P. Gartner, J. L. Hiatt, 6th ed., Wolters Kluwer, 2021), *Netter's Essential Histology* (W. K. Ovalle, P. C. Nahirney, 3rd ed., Elsevier, 2022), *Atlas of Histology with Functional Correlations* (V. P. Eroschenko, 13th ed., Wolters Kluwer, 2017), *The Developing Human: Clinically Oriented Embryology* (K. L. Moore, T. V. N. Persaud, M. G. Torchia, Elsevier Health Sciences, 2020), *Junqueira's Basic Histology: Text and Atlas* (A. L. Mescher, McGraw-Hill, 2018), *Human Anatomy* (K. Saladin, 5th ed., 2017), *Ross and Wilson: Anatomy and Physiology in Health and Illness* (12th ed., 2014) и *Gartner & Hiatt's Atlas and Text of Histology* (8th International Edition, 2022).

Для расширения возможностей визуального изучения гистологических структур в пособии использованы цифровые микроскопические препараты из открытых образовательных ресурсов: *Histology Guide* (histologyguide.com), *Virtual Histology* (cps.med.ubc.ca/virtual-histology), *Indiana University School of Medicine Virtual Microscopy* (vmicro.iusm.iu.edu) и *Anatomicum* (anatomicum.com).

Все термины, используемые в пособии, соответствуют международной гистологической номенклатуре *Terminologia Histologica*, а также ее официальному русскоязычному изданию «Международные термины по гистологии и цитологии человека с официальным списком русских эквивалентов» под редакцией члена-корреспондента РАМН В. В. Банина и профессора В. Л. Быкова (ГЭОТАР-Медиа, 2009). Терминологическая база согласована с действующей анатомической номенклатурой, что обеспечивает единое понимание морфологических понятий на всех этапах медицинского образования.

Авторский коллектив выражает надежду, что данное пособие станет надежным помощником в освоении дисциплины «Частная гистология» и заложит прочный фундамент для дальнейшего профессионального роста будущих специалистов в области стоматологии.

ГЛАВА 1

СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА

В состав сердечно-сосудистой системы входят сердце, кровеносные и лимфатические сосуды. К кровеносным сосудам относятся артерии, вены и сосуды микроциркуляторного русла (артериолы, капилляры, венулы и артериоловеноулярные анастомозы). Лимфоотток осуществляется по лимфатическим капиллярам, сосудам, стволам и протокам.

1.1. МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СЕРДЦА

Сердце — полый мышечный орган. Его стенка состоит из трех оболочек: эндокарда, миокарда и эпикарда.

Сердце окружено **перикардом** (околосердечной сумкой) — соединительнотканной оболочкой, которая отделяет его от соседних органов грудной полости и фиксирует в средостении.

Перикард состоит из двух частей: наружного фиброзного перикарда, образованного плотной неоформленной соединительной тканью, и внутреннего серозного перикарда, представленного двумя листками — париетальным (выстилающим внутреннюю поверхность фиброзного перикарда) и висцеральным (прилежающим непосредственно к сердцу).

Эпикард — наружная оболочка сердца, представляющая собой *висцеральную пластинку серозного перикарда*, — состоит из рыхлой соединительной ткани, в которой располагаются адипоциты, кровеносные и лимфатические сосуды, а также нервные волокна. Количество жировой ткани в эпикарде варьирует в зависимости от возраста, телосложения и состояния питания. Свободная поверхность эпикарда покрыта мезотелием. Между париетальным и висцеральным листками серозного перикарда находится узкое замкнутое пространство — перикардиальная полость, содержащая небольшое количество серозной жидкости, уменьшающей трение при сокращениях сердца.

Миокард — мышечная оболочка — составляет основу стенки сердца. В предсердиях миокард состоит из двух слоев мышечной ткани: поверхностного, общего для двух предсердий, и глубокого, раздельного для каждого из них. В миокарде желудочков имеется три мышечных слоя. Наружный слой миокарда одного желудочка в области верхушки сердца переходит во внутренний слой миокарда другого желудочка. Средний слой мышечной оболочки у каждого желудочка самостоятельный.

Миокард состоит преимущественно из кардиомиоцитов, соединенных вставочными дисками (рис. 1.1). Эти специализированные межклеточные контакты обеспечивают механическую прочность и быструю передачу возбуждения, что создает функциональный синцитий — электрическое и сократительное единство миокарда. В состав миокарда также входит рыхлая соединительная ткань, содержащая сосуды и нервные волокна.

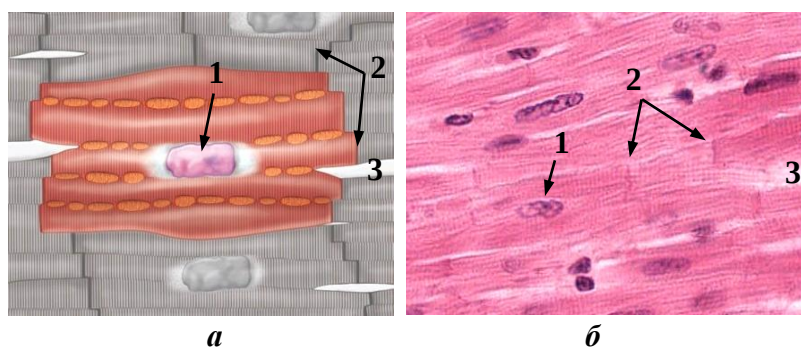


Рис. 1.1. Микроскопическое строение миокарда сердца:

а — схема; б — микрофотография гистологического препарата (окраска гематоксилином и эозином, большое увеличение):

1 — ядро сократительного кардиомиоцита; 2 — вставочные диски; 3 — рыхлая соединительная ткань

Большинство мышечных клеток в составе миокарда — **сократительные** (типичные, рабочие) **кардиомиоциты**. Они содержат 1–2 ядра в центре клетки и миофибриллы на периферии. Морфология кардиомиоцитов различается в зависимости от отдела сердца. В желудочках сократительные кардиомиоциты имеют преимущественно цилиндрическую форму, тогда как в предсердиях они характеризуются неправильной, отростчатой формой. У желудочковых кардиомиоцитов выражены сократительный и энергетический аппараты, а также хорошо развита Т-система. При повышении функциональной нагрузки эти клетки способны к выраженной гипертрофии. В предсердных кардиомиоцитах миофибриллы, митохондрии и элементы Т-системы развиты в меньшей степени. Слои сократительных кардиомиоцитов не переходят из стенки предсердия в стенку желудочков и наоборот. Поэтому систола предсердий и желудочков происходит не одновременно.

Кроме сократительных кардиомиоцитов, в состав миокарда входят **проводящие** (атипичные) **кардиомиоциты**, которые способны самостоятельно генерировать и проводить потенциал действия. Микроскопически различают клетки-пейсмекеры, переходные клетки и клетки Пуркинье. Эти клетки входят в состав синусно-предсердного и предсердно-желудочкового узлов, предсердно-желудочкового пучка (Гиса) и его ножек, а также формируют субэндокардиальную проводящую сеть (рис. 1.2).

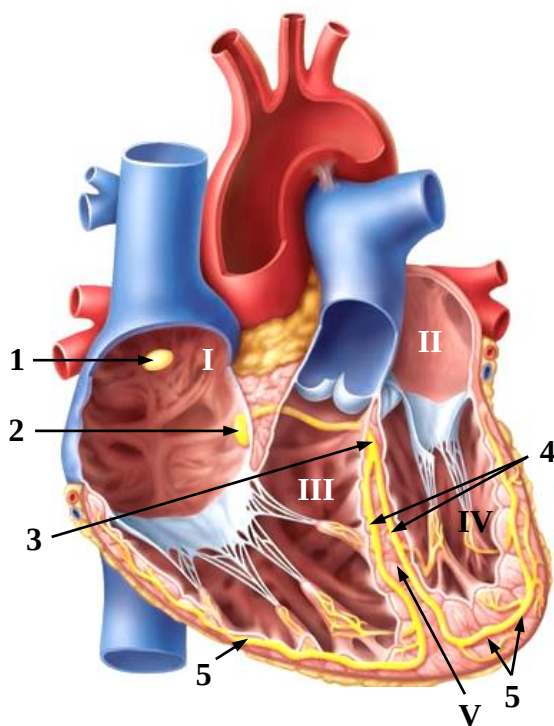


Рис. 1.2. Проводящая система сердца (I — правое предсердие. II — левое предсердие. III — правый желудочек. IV — левый желудочек. V — межжелудочковая перегородка):

1 — синусно-предсердный узел; 2 — предсердно-желудочковый узел; 3 — предсердно-желудочковый пучок (пучок Гиса); 4 — ножки пучка Гиса; 5 — субэндокардиальная проводящая сеть

Клетки-пейсмекеры (водители ритма, Р-клетки) — главные генераторы потенциалов действия (истинные водители ритма) — располагаются в центре синусно-предсердного узла. Они имеют небольшие размеры, веретеновидную или многоугольную форму, содержат крупное ядро, светлую цитоплазму, слабо развитые сократительный и энергетический аппарат, а также небольшое количество гликогена.

Переходные клетки (латентные водители ритма) расположены по периферии синусно-предсердного узла и являются основным клеточным компонентом предсердно-желудочкового узла. По сравнению с пейсмекерными клетками они крупнее и имеют более плотную цитоплазму за счет большего количества миофибрилл и митохондрий; содержание гликогена умеренное.

Клетки Пуркинье, объединяясь, образуют волокна Пуркинье, которые входят в состав предсердно-желудочкового пучка и его ножек, а также формируют субэндокардиальную проводящую сеть. Они имеют крупные размеры, светлую цитоплазму, слабо развитый сократительный и энергетический аппарат, богаты гликогеном. Клетки способны к анаэробному гликолизу, что позволяет поддерживать высокую скорость проведения возбуждения даже при недостатке кислорода. С помощью десмосом и нексусов они контактируют друг с другом и с сократительными кардиомиоцитами.

Наряду с сократительными и проводящими кардиомиоцитами в составе миокарда правого предсердия присутствуют также **секреторные предсердные кардиомиоциты**. Эти клетки имеют отростчатую форму, содержат небольшое количество митохондрий, небольшое количество миофибрилл, хорошо развитую гранулярную эндоплазматическую сеть (ЭПС) и комплекс Гольджи. В цитоплазме содержатся секреторные гранулы с пептидным гормоном — *предсердным натрийуретическим фактором (атриопептином)*, который стимулирует диурез, расширяет кровеносные сосуды, угнетает секрецию альдостерона, кортизола, вазопрессина и снижает артериальное давление. Секреция гормона усиливается при артериальной гипертензии и коронарной недостаточности.

К узлам проводящей системы сердца подходят постганглионарные симпатические и парасимпатические нервные волокна, которые способны усиливать или замедлять частоту сердечных сокращений. При раздражении симпатических волокон *увеличиваются частота и сила сердечных сокращений*. Парасимпатические волокна *замедляют сердечный ритм*, оказывая тормозящее действие на синусно-предсердный и предсердно-желудочковый узлы.

В эмбриогенезе сердце формируется из двух источников — *мезенхимы* и *висцерального листка латеральной мезодермы (спланхнотома)*. На 3-й неделе эмбриогенеза между висцеральным листком латеральной мезодермы и энтодермой закладывается *эндокард* в виде парных кардиогенных трубок, образованных из мезенхимы. В ходе латерального сворачивания зародыша эти трубки сливаются, формируя единое трубчатое сердце.

Окружающий трубку висцеральный листок латеральной мезодермы дает начало *миокарду* и *эпикарду*.

1.2. МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СОСУДОВ

Стенка кровеносных сосудов (артерий и вен) состоит из трех оболочек: внутренней (интима), средней (медия) и наружной (адвентиция) (табл. 1.1).

Таблица 1.1

Морфологическая характеристика стенки кровеносного сосуда

Оболочка	Артерия	Вена
Внутренняя (интима)	1. Эндотелий — однослойный плоский эпителий. 2. Субэндотелиальный слой — рыхлая соединительная ткань. 3. Внутренняя эластическая мембрана (в артериях мышечного типа)	1. Эндотелий — однослойный плоский эпителий. 2. Субэндотелиальный слой — рыхлая соединительная ткань (в венах со средним и сильным развитием мышечных элементов содержит продольно ориентированные гладкие миоциты)
Средняя (медия)	1. Циркулярно ориентированные гладкие миоциты. 2. Рыхлая соединительная ткань с коллагеновыми и эластическими волокнами. 3. Фенестрированные эластические мембраны. 4. Наружная эластическая мембрана (в артериях мышечно-эластического и мышечного типов; в мелких артериях отсутствует)	1. Циркулярно ориентированные гладкие миоциты (меньше, чем в артериях). 2. Рыхлая соединительная ткань с коллагеновыми и эластическими волокнами

Оболочка	Артерия	Вена
Наружная (адвентиция)	1. Рыхлая соединительная ткань с коллагеновыми и эластическими волокнами. 2. Сосуды сосудов и нервы (только в крупных сосудах)	1. Рыхлая соединительная ткань с коллагеновыми и эластическими волокнами (содержит продольно ориентированные гладкие миоциты в крупных венах). 2. Сосуды сосудов и нервы (только в крупных сосудах)

1.2.1. Артерии

Артерии — это сосуды, которые несут кровь от сердца. Они подразделяются на артерии эластического, мышечно-эластического и мышечного типа.

К **артериям эластического типа** относятся самые крупные артерии — аорта и легочные артерии. Они обладают большим диаметром и способны пропускать большой объем крови, выбрасываемый из сердца. Главная особенность их строения — мощный эластический каркас, обеспечивающий важную функцию: во время систолы (сокращение сердца) стенка артерии растягивается под напором крови, а в диастоле (расслабление сердца) пассивно сокращается, поддерживая непрерывный ток крови по сосудам. Внутренняя оболочка состоит из эндотелия — однослойного плоского эпителия, выстилающего просвет сосуда, — расположенного на базальной мембране, и субэндотелиального слоя из рыхлой соединительной ткани. Средняя оболочка, составляющая основную толщу стенки, содержит от 40 до 70 фенестрированных эластических мембран — упругих эластиновых пластинок с многочисленными мелкими отверстиями («окнами»). Эти мембраны чередуются с тонкими прослойками, в которых расположены гладкие миоциты, а также эластические и коллагеновые волокна, погруженные в основное вещество. Наружная оболочка образована рыхлой соединительной тканью и содержит собственные мелкие кровеносные сосуды (так называемые сосуды сосудов — *vasa vasorum*) и нервные волокна (*nervi vasorum*), питающие и иннервирующие стенку крупного сосуда.

Артерии мышечного типа представляют собой самый многочисленный класс артерий. К ним относятся сосуды малого и среднего калибра, которые проходят вблизи органов или проникают внутрь их стенок. Основная функция этих артерий — распределение крови и регуляция кровоснабжения органов в зависимости от их текущих потребностей. Стенка артерии мышечного типа состоит из трех оболочек. *Внутренняя оболочка* включает эндотелий (однослойный плоский эпителий, выстилающий просвет сосуда), расположенный на базальной мембране, тонкий субэндотелиальный слой из рыхлой соединительной ткани и внутреннюю эластическую мембрану. Последняя представляет собой фенестрированную (то есть имеющую много мелких отверстий, или «окон») эластическую пластинку, которая отделяет внутреннюю оболочку от средней. *Средняя оболочка* наиболее развита и образована 10–60 слоями гладких миоцитов, ориентированных циркулярно (поперек оси сосуда); между ними располагаются тонкие сети эластических и коллагеновых волокон, а также основное вещество. Благодаря наличию этого мощного мышечного слоя артерии мышечного типа могут активно изменять свой просвет, регулируя тем самым скорость и объем кровотока. *Наружная оболочка* состоит из рыхлой соединительной ткани и в артериях среднего калибра отделена от средней оболочки наружной эластической мембраной (однако в мелких артериях мышечного типа эта мембрана отсутствует).

Артерии мышечно-эластического типа (например, подключичная, сонные и подвздошные артерии) занимают промежуточное положение между описанными выше типами артерий как по строению, так и по функции. В их средней оболочке содержится приблизительно равное количество гладких миоцитов и эластических элементов. В стенке таких артерий хорошо выражены внутренняя и наружная эластические мембраны.

1.2.2. Вены

Вены — это сосуды, которые несут кровь к сердцу. По степени развития мышечных элементов в стенке их подразделяют на два типа. Стенка **вен безмышечного типа** представлена эндотелием и рыхлой соединительной тканью, гладкие миоциты в ней отсутствуют. Вены безмышечного типа содержатся в печени, селезенке, костях, плаценте и мозговых оболочках. Они плотно сращены с соединительной тканью соответствующих органов и не спадаются. **Вены мышечного типа**, по сравнению с артериями, имеют более тонкую стенку и больший диаметр просвета. Вены различаются по степени развития гладкой мышечной ткани; при этом гладкие миоциты могут располагаться во всех ее оболочках в зависимости от гемодинамических условий (табл. 1.2, рис. 1.3).

Таблица 1.2

Сравнительная морфологическая характеристика артерии и вены мышечного типа

Характеристика	Артерия	Вена
Просвет на срезе	Зияет	Спавшийся
Внутренняя оболочка (рельеф)	Складчатый (за счет дегидратации гладких миоцитов в процессе приготовления препарата)	Гладкий
Внутренняя эластическая мембрана	Четко выражена	Отсутствует
Средняя оболочка	Толстая (преобладают гладкие миоциты и эластические волокна)	Тонкая (преобладают гладкие миоциты и коллагеновые волокна)
Наружная оболочка	Тонкая (тоньше медики)	Толстая (толще медики)
Наличие клапанов	Отсутствуют	Присутствуют (в венах нижних конечностей)

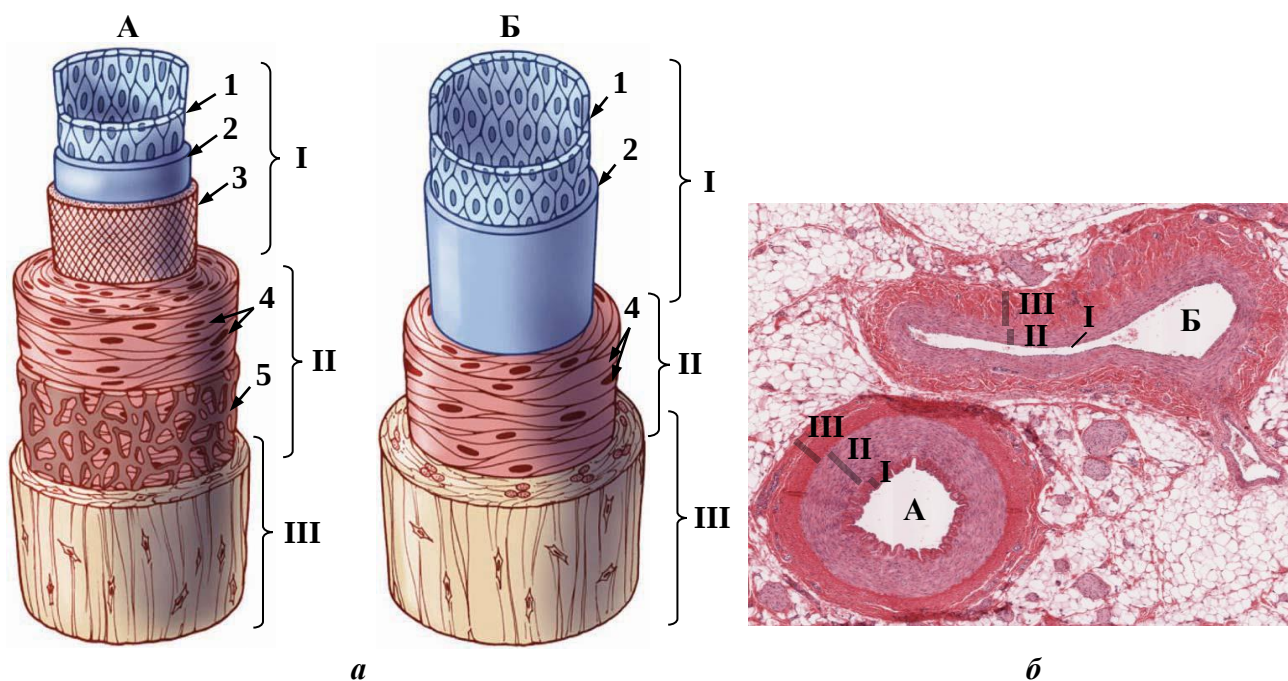


Рис. 1.3. Строение сосудистой стенки (А — артерия мышечного типа. Б — вена мышечного типа.

I — внутренняя оболочка. II — средняя оболочка. III — наружная оболочка):

а — схема: 1 — эндотелий; 2 — субэндотелиальный слой; 3 — внутренняя эластическая мембрана; 4 — гладкие миоциты; 5 — наружная эластическая мембрана;

б — микрофотография гистологического препарата (окраска гематоксилином и эозином, малое увеличение)

В венах нижних конечностей встречаются *клапаны* — складки внутренней оболочки, препятствующие обратному току крови. В клапанах отмечается увеличение количества эластических волокон по сравнению с окружающей интимой, а у их основания расположены гладкие миоциты. Вены головы и шеи лишены клапанов, что обеспечивает двунаправленный ток крови, чем можно объяснить гематогенный путь распространения инфекции.

Венозный синус (синус твердой оболочки головного мозга) представляет собой разновидность вены. Он образован расщеплением твердой оболочки головного мозга и служит путем оттока венозной крови во внутренние яремные вены из вен мозга. Стенки синуса образованы эндотелием, лежащим на плотной соединительной ткани, просвет синуса при разрезе зияет; синусы не имеют клапанов.

1.2.3. Сосуды микроциркуляторного русла

Микроциркуляторное русло представлено артериолами, прекапиллярами (метартериолами), капиллярами, венулами и артериоловенулярными анастомозами (рис. 1.4). Диаметр входящих в его состав сосудов не превышает 100 мкм.

Диаметр **артериол** колеблется в пределах 50–100 мкм. Их стенка состоит из трех оболочек. *Внутренняя оболочка* образована эндотелием, лежащим на базальной мембране. У большинства артериол имеется внутренняя эластическая мембрана с фенестрами. Отростки эндотелиоцитов проникают через фенестры и контактируют с миоцитами средней оболочки. *Средняя оболочка* артериол образована одним, реже двумя слоями циркулярно ориентированных гладких миоцитов, связанных друг с другом щелевыми и плотными контактами. *Наружная оболочка* сливается с рыхлой соединительной тканью, которая окружает сосуды.

Артериолы продолжают в **прекапиллярные артериолы (метартериолы)**, которые имеют диаметр 14–16 мкм и содержат в стенке отдельные миоциты, расположенные по спирали. Эти клетки контактируют с эндотелием и формируют прекапиллярные сфинктеры, регулирующие кровоток в капиллярах. В норме часть прекапилляров закрыта. Они становятся проходимыми при функциональных нагрузках.

Капилляры имеют диаметр 3–12 мкм. Изнутри их выстилает эндотелий, лежащий на базальной мембране. Местами снаружи от эндотелиоцитов в расщеплениях базальной мембраны расположены отростчатые клетки — *перициты*, которые связаны с ними посредством различных видов контактов через истончения базальной мембраны. Перициты так же, как и эндотелиоциты, способны набухать и суживать просвет капилляра. Снаружи от перицитов располагаются мелкие адвентициальные клетки веретеновидной формы. Это малодифференцированные клетки-предшественники фибробластов, остеобластов, адипоцитов и др. По строению эндотелия и базальной мембраны выделяют три типа кровеносных капилляров (рис. 1.5):

1) *капилляры соматического типа* — с непрерывным эндотелием и сплошной базальной мембраной;

2) *фенестрированные капилляры* — с фенестрированным эндотелием и сплошной базальной мембраной;

3) *синусоидные капилляры* — с перфорированным и/или прерывистым эндотелием и не сплошной базальной мембраной.

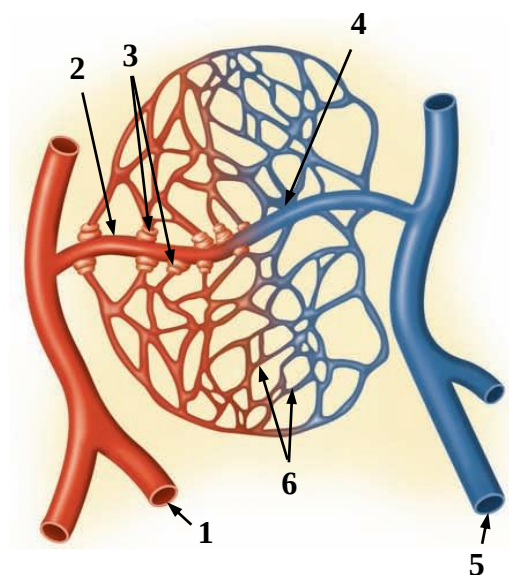


Рис. 1.4. Схема строения сосудов микроциркуляторного русла:

1 — артериола; 2 — метартериола; 3 — прекапиллярные сфинктеры; 4 — артериоловенулярный анастомоз; 5 — венула; 6 — гемокапилляры

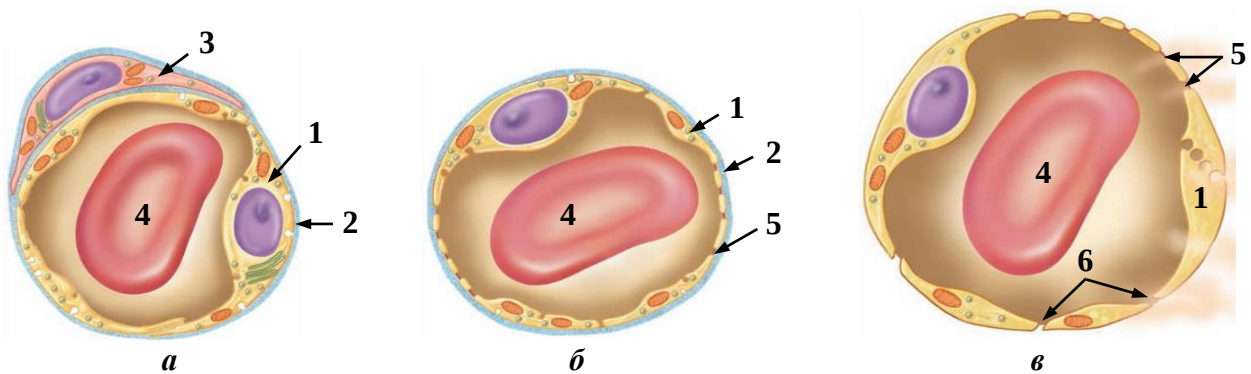


Рис. 1.5. Схема строения различных типов капилляров:

а — капилляр соматического типа; *б* — капилляр фенестрированного типа; *в* — капилляр синусоидного типа;
 1 — эндотелиоцит; 2 — базальная мембрана; 3 — перицит; 4 — эритроцит; 5 — фенестры; 6 — межклеточные щели (поры)

Капилляры первого типа — самые распространенные сосуды в организме человека. Они содержатся в коже, мышцах, экзокринных железах, легких, ЦНС, тимусе и других органах. В их стенке определяется большое количество перицитов.

Второй тип капилляров выявляется в почечных тельцах, слизистой оболочке пищеварительного тракта, сосудистых сплетениях желудочков мозга и эндокринных железах. Сосуды этого типа имеют эндотелиальную выстилку с *фенестрами* (истончения цитоплазмы эндотелиальных клеток) диаметром 50–80 нм, а также непрерывную базальную мембрану и относительно небольшое количество перицитов.

Третий тип капилляров обнаруживается в печени, селезенке, красном костном мозге, коре надпочечников. Эти сосуды имеют диаметр до 40 мкм и не сплошную базальную мембрану. Их эндотелиальная выстилка содержит фенестры и щели между соседними клетками.

Капилляры продолжают в вены.

Венулы подразделяются на посткапиллярные, собирательные и мышечные.

Посткапиллярные венулы — сосуды диаметром от 12 до 30 мкм, стенка которых состоит из эндотелия, расположенного на базальной мембране. В ее расщеплениях находится большое количество перицитов.

Сливаясь друг с другом, посткапиллярные венулы образуют более крупные *собирательные венулы* диаметром 30–50 мкм, в стенке которых по мере увеличения диаметра появляются отдельные гладкие миоциты и наружный слой фибробластов.

При дальнейшем объединении нескольких собирательных венул формируются *мышечные венулы* диаметром 60–100 мкм, стенка которых характеризуется наличием средней оболочки из одного-двух рядов гладких миоцитов и сравнительно развитой наружной оболочки.

Артериоловеноулярные анастомозы (шунты) локализуются преимущественно в коже (кисти, стопы, нос, уши), подкожной жировой клетчатке, слизистых оболочках желудочно-кишечного тракта (ЖКТ), почках, щитовидной железе, сетчатке глаза и половых органах, где участвуют в регуляции микроциркуляции, терморегуляции и адаптации к изменяющейся функциональной нагрузке. Это сосуды, которые связывают артериолы с венами и обеспечивают кровоток в обход капилляров.

Истинные шунты поставляют в венулы артериальную кровь. Они подразделяются на простые шунты и шунты с запирающим устройством.

В *простых шунтах* строение артериолы непосредственно сменяется строением венулы, кровоток регулируется гладкими миоцитами артериолы.

Шунты с запирающим устройством, в свою очередь, подразделяются:

1) на артериоловеноулярные анастомозы типа замыкающих артериол — в субэндотелиальном слое содержат скопления продольно ориентированных гладких миоцитов, при сокращении которых просвет анастомоза закрывается;

2) артериоловеноулярные анастомозы эпителиоидного типа — в средней оболочке у них присутствуют видоизмененные гладкие миоциты, прохожие на эпителиальные клетки. Набухая, они перекрывают просвет сосуда с прекращением кровотока.

Атипичные артериоловеноулярные анастомозы (полушунты) — короткие сосуды капиллярного типа, поставляющие в венолы смешанную кровь. Это короткие и широкие сосуды, в которых происходит частичный обмен веществами между кровью и тканью.

1.3. ЛИМФАТИЧЕСКИЕ СОСУДЫ

Лимфатические капилляры имеются во всех органах и тканях, кроме головного и спинного мозга и их оболочек, глазного яблока, внутреннего уха, хряща, паренхимы селезенки, костного мозга и плаценты. Они замкнуты с одного конца, лишены базальной мембраны и перицитов. Диаметр лимфатических капилляров больше, а стенка тоньше, чем у гемокапилляров, так как образована только эндотелием. Эндотелиоциты лимфатических капилляров соединены неплотно: их края частично перекрывают друг друга, образуя клапаноподобные структуры, которые открываются под давлением межтканевой жидкости и позволяют ей поступать внутрь капилляра. С окружающими тканями лимфатические капилляры связаны при помощи якорных (стропных, ретикулярных) филаментов.

Следующее за капиллярами звено лимфатического сосудистого русла — **лимфатические сосуды**. Они имеют тонкую стенку, значительное количество клапанов и по строению напоминают вены. Внутриорганные лимфатические сосуды образуют **лимфатические сплетения**. Выходящие из сплетений сосуды сопровождают артерии и вены. Лимфа от любого органа и ткани обязательно проходит через один или несколько **лимфатических узлов**. Исключение составляют печень, пищевод и щитовидная железа, часть лимфатических сосудов которых впадает непосредственно в грудной проток.

Лимфатические стволы представляют собой коллекторные сосуды, собирающие лимфу от определенных областей тела и органов. Стволы формируются при слиянии выносящих лимфатических сосудов, дренирующих группы лимфатических узлов, и впадают в грудной или правый **лимфатический проток**. По гистологическому строению они напоминают вены с сильным развитием мышечного компонента.

ГЛАВА 2 ЛИМФОИДНАЯ СИСТЕМА

Лимфоидная система представлена первичными и вторичными лимфоидными органами. К **первичным лимфоидным органам** относятся костный мозг и тимус. В этих органах происходит *антигеннезависимая дифференцировка* лимфоцитов, в результате которой на поверхности клеток формируются уникальные по специфичности антигенраспознающие рецепторы. В состав **вторичных лимфоидных органов** входят селезенка, лимфатические узлы, лимфоидные образования пищеварительного тракта, воздухоносных путей, органов мочевой и половой систем. В них происходит *антигензависимая дифференцировка* Т-лимфоцитов в тимусзависимых зонах (Т-зоны), В-лимфоцитов — в тимуснезависимых зонах (В-зоны) после встречи с антигенами с образованием эффекторных клеток и клеток памяти.

Антигены — генетически чужеродные вещества (белок, полисахарид, липополисахарид, липопротеин, нуклеопротеин), способные при попадании в организм или при образовании в нем вызывать специфический иммунный ответ.

Главный комплекс гистосовместимости (ГКГ) — система генов, кодирующих мембранные гликопротеины, участвующие в презентации антигенных пептидов Т-лимфоцитам. ГКГ подразделяется на два класса:

– **ГКГ 1-го класса** — экспрессируются на поверхности практически всех ядродержащих клеток организма, связывают и представляют эндогенные антигены (вирусные пептиды, опухолевые антигены) цитотоксическим Т-лимфоцитам (киллерам), что обеспечивает уничтожение инфицированных или трансформированных клеток;

– **ГКГ 2-го класса** — экспрессируются преимущественно на поверхности антигенпредставляющих клеток (АПК), связывают и представляют экзогенные антигены Т-лимфоцитам (хелперам). Активированные Т-хелперы регулируют как гуморальный (через активацию В-лимфоцитов), так и клеточный иммунитет (через активацию цитотоксических Т-лимфоцитов).

Антигенпредставляющие клетки — клетки, осуществляющие захват антигена путем эндоцитоза и расщепление его до пептидных фрагментов, которые они представляют Т-лимфоцитам на своей поверхности в комплексе с молекулами ГКГ 2-го класса. К АПК относятся макрофаги, В-лимфоциты и дендритные клетки. *Дендритные клетки* (интердигитирующие, фолликулярные) — гетерогенная популяция отростчатых, ветвистых клеток, которые являются основными представителями АПК.

Органы лимфоидной системы относятся к паренхиматозным органам, обеспечивают образование и физиологическую регенерацию клеток крови, защиту организма от антигенов.

2.1. КРАСНЫЙ КОСТНЫЙ МОЗГ

В эмбриогенезе костный мозг закладывается из мезенхимы. Гемопоэз в нем впервые возникает на 12–14-й неделе внутриутробного развития. Начиная с пятого месяца эмбриогенеза, красный костный мозг постепенно становится основным органом кроветворения, обеспечивая продукцию всех клеток крови. У взрослого человека в красном костном мозге осуществляются эритропоэз, гранулоцитопоэз, моноцитопоэз и тромбоцитопоэз. Кроме того, именно здесь происходит дифференцировка В-лимфоцитов, а также формирование предшественников Т-лимфоцитов, которые впоследствии мигрируют в тимус для завершения созревания. Красный костный мозг выполняет также важную функцию в гуморальном иммунитете: после активации в периферических лимфоидных органах часть активированных В-лимфоцитов мигрирует обратно в костный мозг, где превращается в долгоживущие плазмочиты. Эти клетки резидентно располагаются в строме костного мозга и непрерывно синтезируют антитела (преимущественно IgG), обеспечивая длительную защиту организма. Помимо этого, костный мозг служит резервуаром для В-клеток памяти, которые при повторной встрече с антигеном быстро дифференцируются в плазмочиты, обеспечивая вторичный иммунный ответ.

У взрослого человека костный мозг расположен в губчатом веществе позвонков, грудины, ребер и эпифизах длинных трубчатых костей. У детей до 12–18 лет красный костный мозг заполняет также костномозговую полость диафизов трубчатых костей, где с возрастом замещается на желтый костный мозг.

Гистологически в красном костном мозге различают паренхиму и строму (рис. 2.1).

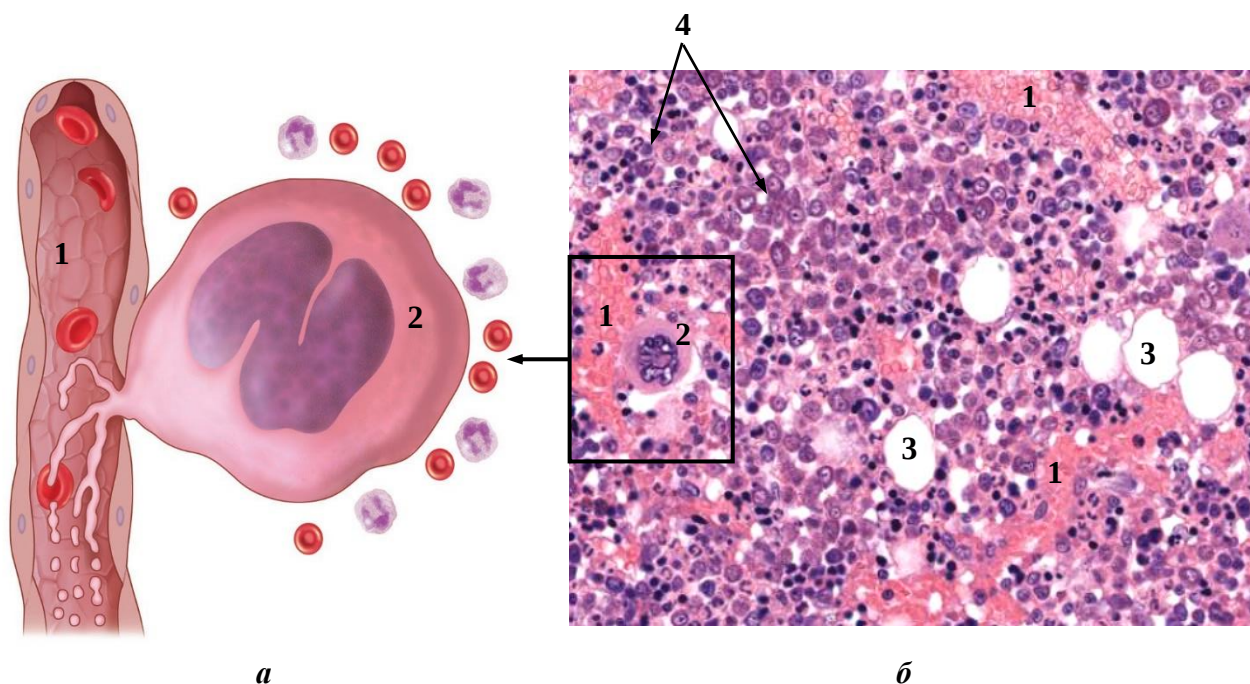


Рис. 2.1. Красный костный мозг:

a — схема строения гемопоэтического островка; *б* — микрофотография гистологического препарата (окраска гематоксилином и эозином, большое увеличение):

1 — синусоидный капилляр; 2 — мегакариоцит; 3 — адипоциты; 4 — гемопоэтические островки (тяжи)

Паренхима (гемопоэтический компонент) представлена тяжами или островками из гемопоэтических стволовых клеток, а также клеток миелоцитарного и лимфоцитарного рядов на разных стадиях развития.

Строма образована ретикулярной тканью, содержащей клетки (табл. 2.1) и межклеточное вещество, в составе которого многочисленные ретикулярные (аргирофильные) волокна образуют трехмерную сеть. Стромальный компонент тесно связан с эндостом, выстилающим внутреннюю поверхность костных ячеек. Клетки стромы играют важную роль в создании микроокружения для развивающихся клеток крови, обеспечивая питание и регулируя скорость их пролиферации и дифференцировки посредством выделения ряда цитокинов.

Таблица 2.1

Клеточный состав стромы красного костного мозга

Клетки	Морфология	Функции
Ретикулярные (фибробласты костного мозга)	Отростчатые клетки, связанные друг с другом десмосомами. Образуют вместе с ретикулярными волокнами трехмерную сеть, в петлях которой лежат кроветворные клетки	Опорная, синтезируют межклеточное вещество и гемопоэтические ростовые факторы, контролирующие деление и дифференцировку клеток крови
Адвентициальные	Находятся вокруг кровеносных сосудов, имеют веретеновидную (уплощенную) форму, овальное ядро и небольшое количество органелл	Являются камбиальными элементами (стромальные стволовые клетки)

Клетки	Морфология	Функции
Адиipoциты	Крупные клетки округлой формы, ядро смещено на периферию, содержат липидные включения в виде одной капли	Источник энергообеспечения кроветворения
Типичные макрофаги	Крупные клетки, содержат ядро бобовидной формы, микроворсинки и складки на поверхности плазмолеммы, лизосомы, пиноцитозные пузырьки	Поглощают чужеродные и погибающие клетки
Центральные макрофаги эритроидных островков (клетки-«кормилки»)	Одна клетка-«кормилка» находится в центре эритроидного островка вблизи синусоидных капилляров и связана с развивающимися эритроцитами посредством рецепторов	Захватывают ионы железа из крови и отдают их образующимся эритроцитам для включения в гемоглобин; фагоцитируют ядра эритробластов
Эндоста (активные и покоящиеся остеобласты)	Клетки плоской (неактивные) или столбчатой (активные) формы, образующие выстилку костных трабекул	Находятся в тесном контакте с гемопоэтическими клетками, синтезируют ростовые факторы, стимулирующие гранулоцитопоз и моноцитопоз
Эндотелия синусоидных капилляров	Один слой уплощенных клеток с фенестрами, а также трансэндотелиальными каналами и межклеточными порами, лежащий на прерывистой базальной мембране	Синтезируют гемопоэтические ростовые факторы, обеспечивают избирательную проницаемость сосудов

В состав **сосудистого компонента** красного костного мозга входят, главным образом, синусоидные капилляры, стенка которых образована прерывистым эндотелием и несплошной базальной мембраной. Снаружи к сосудистой стенке прилежат ретикулярные клетки и макрофаги.

Большинство развивающихся клеток крови формируют островки с различными дифферонами клеток. Гранулоцитарный гемопоэтический островок формируется возле клеток эндоста, к синусоидным капиллярам развивающиеся гранулоциты приближаются, находясь уже на стадии метамиелоцита. Клетки эритроидного ряда развиваются в контакте с центральными макрофагами («клетки-кормилки») вблизи синусоидов. Дифференцировка мегакариоцитов также происходит у стенок синусоидных капилляров. Отростки мегакариоцитов проникают через поры эндотелия в просвет синусоидов, где происходит их фрагментация с образованием кровяных пластинок (тромбоцитов).

Антигеннезависимая дифференцировка В-лимфоцитов в костном мозге протекает во взаимодействии с клетками эндоста, ретикулярными клетками и эндотелием сосудов. В процессе дифференцировки на цитолемме клеток образуются иммуноглобулиновые рецепторы к антигенам.

Предшественники Т-лимфоцитов образуются в красном костном мозге, после чего с током крови мигрируют в тимус. Там в процессе антигеннезависимой дифференцировки они формируют Т-клеточные рецепторы (ТКР), необходимые для идентификации чужеродных антигенов.

Красный костный мозг с возрастом замещается желтым костным мозгом, в котором преобладают адипоциты. Желтый костный мозг представляет собой своеобразный резерв для красного костного мозга. При кровопотерях в нем активируется гемопоэз, и он трансформируется в красный костный мозг. Таким образом, желтый и красный костный мозг можно рассматривать как два функциональных состояния кроветворного органа.

Регуляция гемопоэза осуществляется на двух уровнях — дистантном и локальном, обусловленном микроокружением костного мозга. В локальной регуляции ключевую роль играют цитокины, в частности интерлейкины, продуцируемые активированными Т-лимфоцитами, а также факторы, выделяемые эндотелиоцитами и макрофагами стромы костного мозга.

Специфическая дифференцировка отдельных клеточных линий контролируется узконаправленными гормонами и факторами роста: эритропоэз стимулируется эритропоэтином, основной синтез которого происходит в почках; тромбоцитопоэз регулируется тромбопоэтином, преимущественно продуцируемым в печени; гранулоцитопоэз и моноцитопоэз контролируются гранулоцитарно-макрофагальными колониестимулирующими факторами, вырабатываемыми стромальными клетками костного мозга и Т-лимфоцитами. На уровне всего организма гемопоэз подвержен также эндокринному влиянию: его стимулируют соматотропин, андрогены и тиреоидные гормоны. Немаловажное значение имеют и питательные факторы: для нормального кроветворения необходимы витамины В₁₂ (кобаламин) и В₉ (фолиевая кислота), поступающие с пищей и участвующие в синтезе ДНК пролиферирующих кроветворных клеток.

2.2. Тимус

Тимус — первичный лимфоидный орган, расположенный в передней части верхнего средостения. В нем происходят завершающие этапы антигеннезависимой дифференцировки Т-лимфоцитов (тимоцитов) и выработка гомонов (timoпоэтина, тимозина и тимулина), стимулирующих пролиферацию Т-лимфоцитов в тимусе и вторичных лимфоидных органах.

Тимус развивается из энтодермального эпителия 3-й пары жаберных карманов и мезенхимы. На 7-й неделе эмбриогенеза в закладку органа из кровеносных сосудов выселяются предшественники Т-лимфоцитов, а к 12-й неделе тимус начинает функционировать как зрелый орган. Из клеток-предшественниц в результате антигеннезависимой пролиферации и дифференцировки образуются Т-лимфоциты. Максимальные размеры орган имеет в детском возрасте, а после полового созревания претерпевает возрастную инволюцию.

Снаружи тимус покрыт соединительнотканной капсулой, которая продолжается в перегородки, разделяющие его на незамкнутые дольки (рис. 2.2).

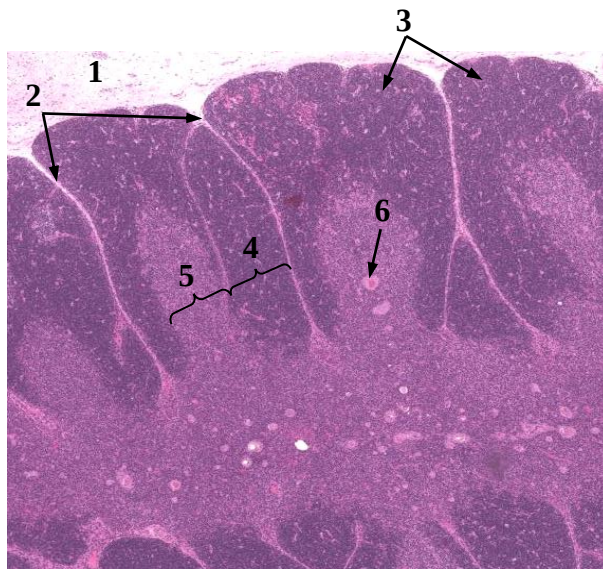


Рис. 2.2. Тимус (микрофотография гистологического препарата, окраска гематоксилином и эозином, малое увеличение):

1 — капсула; 2 — трабекулы; 3 — дольки; 4 — корковое вещество; 5 — мозговое вещество; 6 — тимусные тельца

Строма дольки представлена трехмерной сетью из отростчатых клеток — ретикулярных эпителиоцитов, а также клеток макрофагического ряда — типичных макрофагов и антигенпредставляющих (дендритных) клеток (табл. 2.2). В петлях этой сети расположены зрелые и незрелые Т-лимфоциты (timoциты), которые образуют *паренхиму дольки*.

Клетки стромы тимуса

Клетки	Функции
Ретикулярные эпителиоциты	Формируют микроокружение, необходимое для развития Т-лимфоцитов. Секреторные эпителиоциты вырабатывают и выделяют стимуляторы лимфопоэза: тимозин, тимопоэтин, тимический сывороточный фактор (тимулин). Периваскулярные эпителиоциты участвуют в формировании гематотимического барьера, не допускающего проникновения в корковое вещество чужеродных антигенов и исключающего их воздействие на корковые тимоциты. Клетки-«няньки» окружают и изолируют до нескольких десятков развивающихся тимоцитов, обеспечивая их трофику, участвуют в положительной селекции корковых тимоцитов
Дендритные	Осуществляют презентацию аутоантигенов тимоцитам, контролируя образование аутореактивных клеток (негативная селекция Т-лимфоцитов)
Макрофаги	Фагоцитоз лимфоцитов с дефектами рецепторов

В каждой дольке выделяют корковое и мозговое вещество (рис. 2.3).

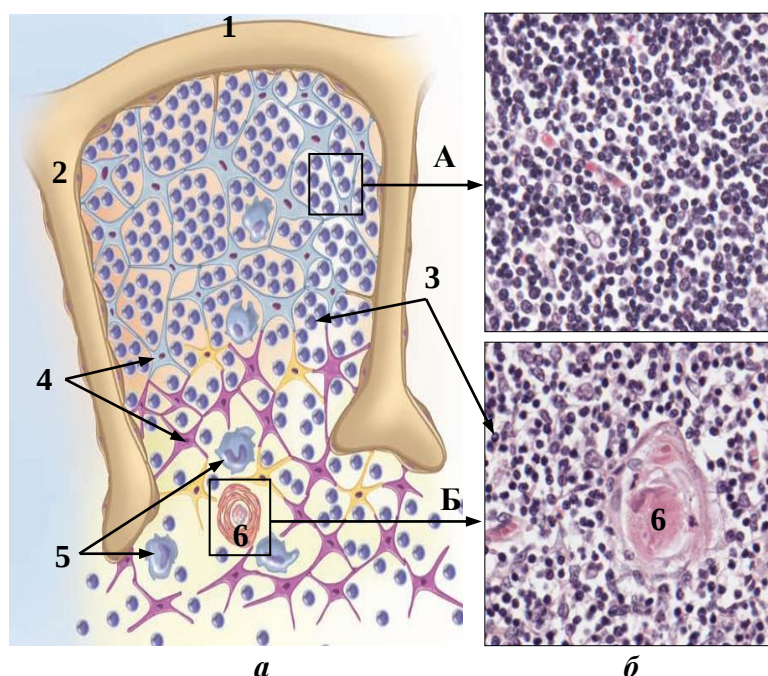


Рис. 2.3. Тимус (А — корковое вещество. Б — мозговое вещество):

a — схема строения дольки; *б* — микрофотографии (большое увеличение) гистологического препарата, окраска гематоксилином и эозином:

1 — капсула; 2 — трабекула; 3 — тимоциты; 4 — ретикулярные эпителиоциты; 5 — макрофаги; 6 — тимусные тельца

Корковое вещество тимуса содержит большое количество тимоцитов, поэтому на гистологических препаратах окрашивается более интенсивно (темнее), чем мозговое вещество.

Предшественники Т-лимфоцитов поступают в тимус из крови через посткапиллярные венулы с высоким эндотелием, расположенные на границе между корковым и мозговым веществом. Под влиянием факторов, выделяемых эпителиальными клетками тимуса (в том числе тимозин, тимопоэтин), происходит пролиферация и дифференцировка этих клеток в тимоциты.

В субкапсулярной зоне тимуса тимоциты представляют собой крупные бластные клетки. По мере продвижения вглубь коркового вещества они уменьшаются в размерах и приобретают специфический рецептор, характерный для Т-лимфоцитов (ТКР).

В корковом веществе происходит *положительная селекция*: тимоциты взаимодействуют с эпителиальными клетками коры, которые представляют на своей поверхности пептидные

антигены макроорганизма в комплексе с собственными молекулами ГКГ 1-го или 2-го класса. Цель положительной селекции — отобрать только те тимоциты, чьи ТКР умеренно или слабо реагируют с собственными молекулами ГКГ. Тимоциты, ТКР которых не реагируют со своими ГКГ, устраняются путем апоптоза. Это обеспечивает распознавание ТКР чужеродного антигена только в комплексе с собственной молекулой ГКГ. Для защиты созревающих тимоцитов от преждевременного контакта с чужеродными антигенами в корковом веществе существует *гематотимический барьер*. Его состав: эндотелий капилляров соматического типа с базальной мембраной, перикапиллярное пространство с макрофагами, плотный слой отростчатых эпителиальных клеток (периваскулярные эпителиоциты), также окруженных базальной мембраной.

Затем выжившие тимоциты мигрируют в **мозговое вещество**, где осуществляется *отрицательная селекция*. В этом процессе тимоциты взаимодействуют с дендритными клетками, макрофагами и эпителиальными клетками, на поверхности которых находятся собственные антигены (аутоантигены). Тимоциты, обладающие высоким сродством к аутоантигенам, распознаются как потенциально аутореактивные и подвергаются апоптозу. Образующиеся клеточные остатки фагоцитируются макрофагами. Благодаря этому механизму предотвращается развитие аутоиммунных реакций. В целом в ходе обоих этапов селекции (положительной и отрицательной) погибает около 95 % развивающихся тимоцитов.

Мозговое вещество содержит значительно меньше лимфоидных клеток, чем корковое, поэтому при гистологическом исследовании окрашивается менее интенсивно. В нем располагаются крупные эпителиальные клетки, в том числе секреторные формы, а также характерные структуры — тимусные тельца (тельца Гассалья). Последние представляют собой концентрически наложенные ороговевающие эпителиальные клетки. Количество тимусных телец увеличивается с возрастом. Они участвуют в секреции аутоантигенов, которые затем презентуются тимоцитам дендритными клетками, способствуя устранению аутореактивных клонов. Кроме того, тельца Гассалья продуцируют цитокины, регулирующие миграцию и дифференцировку макрофагов, а также стимулирующие дендритные клетки.

Зрелые тимоциты, прошедшие обе стадии селекции, покидают тимус через вены с высоким эндотелием и заселяют тимусзависимые зоны вторичных лимфоидных органов.

Инволюция тимуса. Максимального развития тимус достигает к периоду полового созревания. После полового созревания постепенно происходит уменьшение его размеров тимуса (*возрастная инволюция*). В органе уменьшается также число лимфоцитов, лимфоидная ткань замещается жировой и возрастает количество телец Гассалья.

Тимоциты коркового вещества могут разрушаться под действием кортикостероидов, например при стрессе интоксикации, голодании. При этом происходит «опустошение» коркового вещества — выброс Т-лимфоцитов в кровь и массовая гибель лимфоцитов в самом органе (*акцидентальная инволюция*). После окончания действия стресс-факторов структура тимуса вновь восстанавливается.

2.3. ЛИМФАТИЧЕСКИЙ УЗЕЛ

Лимфатические узлы — это вторичные лимфоидные органы, расположенные по ходу лимфатических сосудов и выполняющие функцию биологического фильтра для протекающей через них лимфы. Источник развития — *мезенхима*. Проходя через лимфатические узлы, лимфа на 95–99 % очищается от антигенов, обогащается антителами и лимфоцитами. Лимфоциты мигрируют в узел из красного костного мозга (В-лимфоциты) и из тимуса (Т-лимфоциты).

Лимфатические узлы — паренхиматозные органы, имеют бобовидную форму, покрыты соединительнотканной капсулой, от которой внутрь отходят трабекулы (рис. 2.4, 2.5). В области ворот (с вогнутой стороны органа) в лимфатический узел входят артерия и нервы, а выходят выносящие лимфатический сосуд и вена. Капсула, трабекулы и расположенная между ними ретикулярная ткань образуют *строму* узла. Лимфоциты на разных стадиях дифференцировки образуют его *паренхиму*.

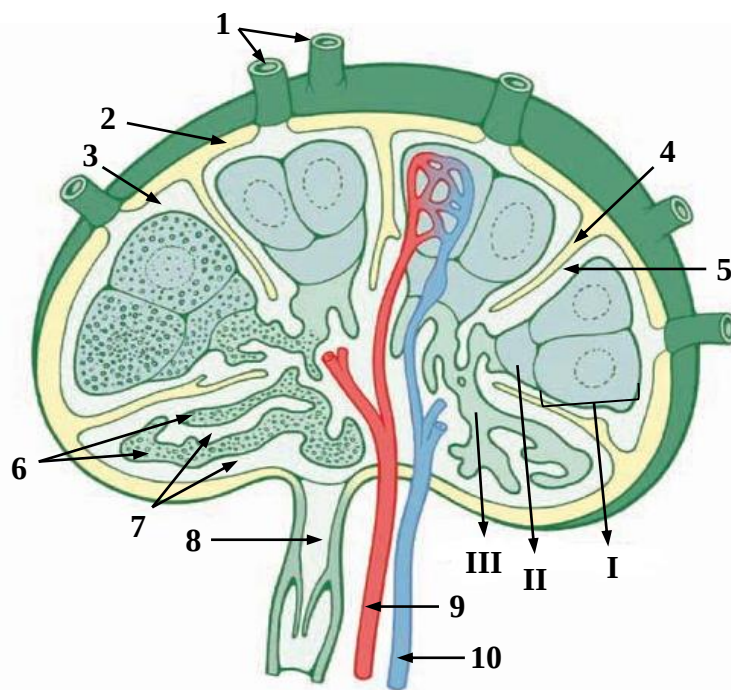


Рис. 2.4. Схема строения лимфатического узла (I — корковое вещество. II — паракортикальная область. III — мозговое вещество):

1 — приносящие лимфатические сосуды; 2 — капсула; 3 — краевой синус; 4 — трабекула; 5 — межузелковый синус; 6 — мозговые тяжи; 7 — мозговые синусы; 8 — выносящий лимфатический сосуд; 9 — артерия; 10 — вена

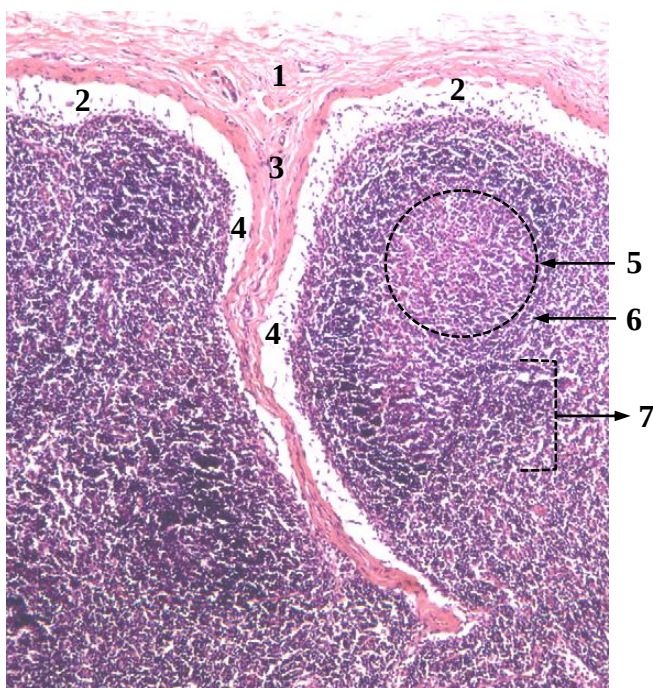


Рис. 2.5. Лимфатический узел (микрофотография гистологического препарата, окраска гематоксилином и эозином, большое увеличение):

1 — капсула; 2 — краевой синус; 3 — трабекула; 4 — межузелковые синусы; 5 — центр размножения; 6 — мантийная зона; 7 — паракортикальная область

В органе выделяют корковое и мозговое вещество. **Корковое вещество** расположено под капсулой (на препарате более темное) и состоит из лимфоидных узелков диаметром до 1 мм (тимуснезависимая, или В-зона). **Первичные лимфоидные узелки** — компактные скопления малых лимфоцитов — встречаются преимущественно во внутриутробном периоде (при отсутствии антигенных воздействий). В их состав в небольшом количестве входят макрофаги и В-лимфоциты.

Вторичные лимфоидные узелки образуются после активации лимфоцитов антигеном. В центре узелка формируется **центр размножения**, который окружает **мантийная зона**. Центр размножения образован пролиферирующими В-клетками, которые активируются после контакта с антигеном. Центр размножения содержит также Т-хелперы и антигенпрезентирующие фолликулярные дендритные клетки.

Мантийная зона находится на периферии лимфоидного узелка и выглядит более темной, часто асимметричной, в виде подковы. Это связано с неравномерной пролиферацией и дифференцировкой в центре

размножения В-клеток, которые наиболее активны в области, максимально контактирующей с антигеном (со стороны краевого синуса). В мантийной зоне содержатся малые лимфоциты с гиперхромным овальным ядром и узким ободом цитоплазмы, преимущественно проплазмоциты и В-клетки памяти.

Увеличение размеров лимфоидных узелков характерно для гуморального иммунного ответа. *Гуморальный иммунный ответ* — это вид иммунного ответа, при котором в крови и других жидкостях организма вырабатываются антитела, нацеленные на борьбу с антигенами, в том числе и растворенными в биологических средах.

Паракортикальная область (тимусзависимая зона) располагается под лимфоидными узелками, на границе коркового и мозгового вещества, является зоной, в которой преобладают Т-лимфоциты и присутствуют антигенпрезентирующие интердигитирующие клетки (дендритные клетки). Эта область наиболее выражена при клеточном иммунном ответе. Здесь происходит антигензависимая активация и дифференцировка Т-лимфоцитов после встречи с антигеном. Для паракортикальной области характерно наличие *венул с высоким эндотелием*. Это модифицированные посткапиллярные венулы, выстланные однослойным кубическим эпителием. Через стенку этих сосудов лимфоциты из крови попадают в лимфоидную ткань. Часть лимфоцитов проникает в узел с током лимфы через стенку синусов. Венулы с высоким эндотелием находятся также в миндалинах, пейеровых бляшках и аппендиксе. Эндотелий синусов лимфатического узла и посткапиллярных венул в корковом веществе и паракортикальной области имеет рецепторы к Т- или В-лимфоцитам. Это обстоятельство предопределяет, какие клетки выселятся в соответствующую зону лимфатического узла. Увеличение размера паракортикальной области лимфатического узла наблюдается при активации клеточного иммунного ответа — типа иммунной реакции, опосредуемого преимущественно Т-лимфоцитами. Этот вид иммунитета направлен на уничтожение инфицированных вирусами или опухолевых клеток (путем прямой цитотоксичности) и на регуляцию других иммунных реакций.

Мозговое вещество — центральная, более светлая часть лимфатического узла, которая образована *мозговыми синусами* и *мозговыми тяжами (В-зона)*. В мозговых тяжах находятся макрофаги, проплазмоциты, плазмоциты. Через мозговые синусы лимфатического узла плазмоциты и синтезируемые ими антитела попадают в лимфу. Синусы выстланы эндотелием, имеющим между клетками щели; базальная мембрана отсутствует.

Лимфа поступает в узел по приносящим лимфатическим сосудам, подходящим с его выпуклой стороны. Внутри органа она протекает по краевому (субкапсулярному), межузловому и мозговым синусам. Снаружи синусы окружены слоем оседлых (фиксированных) макрофагов, которые могут обнаруживаться и в их просвете. Макрофаги осуществляют фагоцитоз патогенов и продуктов разрушения клеток (детрит), фильтрацию лимфы и презентацию антигенов лимфоцитам. *Краевой синус* расположен между капсулой и лимфоидными узелками, *межузловые синусы* — между трабекулами и узелками, *мозговые синусы* — между трабекулами и мозговыми тяжами.

2.4. СЕЛЕЗЕНКА

Селезенка — самый крупный вторичный лимфоидный орган. Она расположена в брюшной полости в левом подреберье. Помимо участия в антигензависимой активации и дифференцировки лимфоцитов, селезенка выполняет функции депонирования крови, разрушения эритроцитов и тромбоцитов. В эмбриональном периоде является органом гемопоэза. Источник развития — мезенхима.

Селезенка — паренхиматозный орган; снаружи покрыта серозной оболочкой и капсулой, от которой внутрь органа отходят трабекулы. Капсула и трабекулы образованы плотной соединительной тканью с гладкими миоцитами; их сокращение способствует удалению из органа депонированной крови. Капсула, трабекулы и расположенная между ними ретикулярная ткань формируют *stromu* органа. *Паренхима* селезенки состоит из белой и красной пульпы (рис. 2.6).

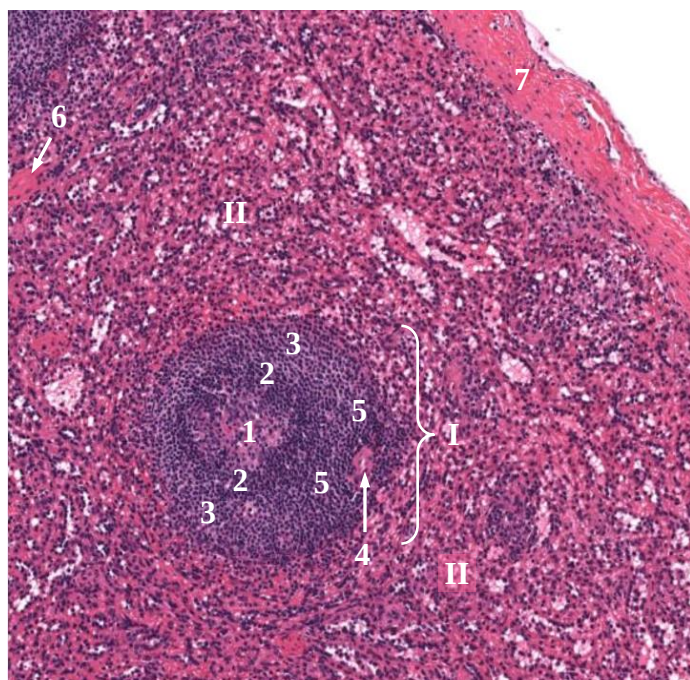


Рис. 2.6. Селезенка (микрофотография гистологического препарата, окраска гематоксилином и эозином, большое увеличение) (I — белая пульпа. II — красная пульпа): 1 — центр размножения; 2 — мантийная зона; 3 — маргинальная зона; 4 — центральная артериола; 5 — периартериолярное лимфоидное влагалище; 6 — трабекула; 7 — капсула

В маргинальной зоне расположены венозные синусы, через которые в белую пульпу поступают Т- и В-лимфоциты из первичных лимфоидных органов, а также проникают антигены, которые поглощаются макрофагами этой зоны. В маргинальной зоне происходят совместные функциональные взаимодействия между лимфоцитами и макрофагами.

Красная пульпа селезенки представлена селезеночными тяжами и селезеночными синусоидами. Селезеночные тяжи содержат проплазмocyты и плазмocyты (тимуснезависимая зона), макрофаги (элиминируют стареющие или поврежденные тромбоциты и эритроциты) и форменные элементы крови. Стенка селезеночных синусоидов (венозных синусов) образована веретенообразными эндотелиальными клетками. Через широкие щели форменные элементы крови могут мигрировать из синусоидов в селезеночные тяжи и обратно. Базальная мембрана синусоидов прерывистая.

Внутриorganное сосудистое русло селезенки (рис. 2.7). Кровь в орган приносит селезеночная артерия. В селезенке она разветвляется на трабекулярные артерии.

От трабекулярных артерий берут начало пульпарные артерии. Недалеко от трабекул в адвентиции этих сосудов появляются скопления лимфоидной ткани (периартериальные лимфоидные влагалища). Пульпарные артерии продолжают в центральные артериолы, которые лежат эксцентрично по отношению к лимфоидному узелку. В его толще центральная артериола дает много боковых ответвлений (гемокапилляров), которые кровоснабжают узелок. Эти капилляры заканчиваются синусами в маргинальной зоне лимфоидного узелка.

Выйдя за пределы узелка в красную пульпу, центральная артериола разветвляется на кисточковые артериолы, окруженные «гильзами» из макрофагов (эллипсоиды, муфты).

При закрытом кровообращении кровь из артериол поступает в капилляры, а затем в селезеночные синусоиды, пульпарные и трабекулярные вены и в конечном итоге в селезеночную вену.

Белая пульпа селезенки — это периартериолярные лимфоидные влагалища, или муфты (тимусзависимые зоны), и лимфоидные узелки (тимуснезависимые зоны).

Периартериолярные лимфоидные влагалища состоят из Т-лимфоцитов и антигенпрезентирующих интердигтирующих клеток и располагаются вокруг центральных артериол. Лимфоидные узелки состоят из светлого центра размножения и более темной мантийной зоны. Их строение сходно со строением лимфоидных узелков других вторичных лимфоидных органов. Узелки селезенки расположены хаотично рядом с лимфоидными влагалищами. Центральная артериола по отношению к лимфоидному узелку лежит эксцентрично.

От красной пульпы узелки и лимфоидные влагалища отделены маргинальной зоной, в которой находятся одновременно Т- и В-клетки. Проплазмocyты из мантийной через маргинальную зону проникают в селезеночные тяжи красной пульпы, где завершается их дифференцировка в плазмocyты.

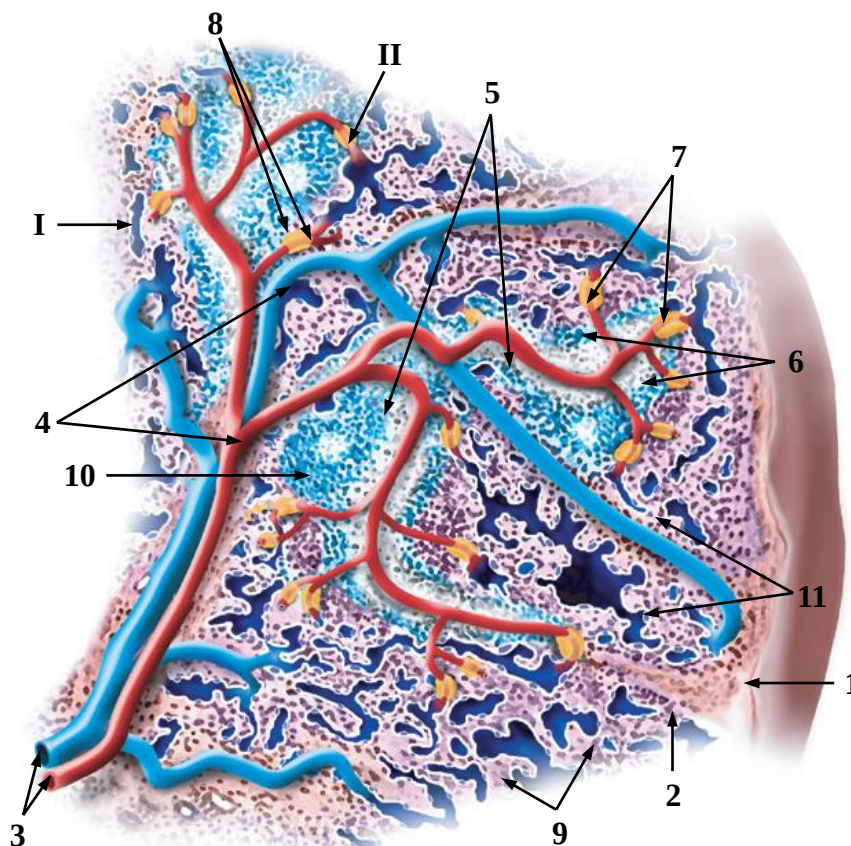


Рис. 2.7. Схема строения сосудистого русла селезенки (I — закрытое кровообращение. II — открытое кровообращение):

1 — капсула; 2 — трабекула; 3 — трабекулярные артерия и вена; 4 — пульпарные артерия и вена; 5 — центральная артериола; 6 — кисточковые артериолы; 7 — периартериоларные макрофагальные муфты; 8 — капилляры; 9 — селезеночные синусоиды; 10 — лимфоидный узелок; 11 — селезеночные тяжи

При открытом кровообращении капилляры открываются непосредственно в красную пульпу. Оттуда форменные элементы крови проникают снаружи через щели в селезеночные синусоиды, а далее в пульпарные, трабекулярные и селезеночную вену. При этом клетки крови находятся в тесном контакте с макрофагами селезенки, которые разрушают старые или поврежденные эритроциты и тромбоциты.

2.5. Лимфоидная ткань, АССОЦИИРОВАННАЯ СО СЛИЗИСТЫМИ ОБОЛОЧКАМИ

Лимфоидная ткань, ассоциированная со слизистыми оболочками (англ. MALT — mucosa-associated lymphoid tissue), представлена одиночными или групповыми лимфоидными узелками (фолликулами), тесно связанными с эпителием ЖКТ, дыхательной, мочевой и половой систем, а также конъюнктивой глаза.

Одиночные лимфоидные узелки располагаются в слизистой оболочке и подслизистой основе на различном расстоянии друг от друга и на разной глубине.

Групповые лимфоидные узелки входят в состав миндалин, аппендикса и слизистой оболочки подвздошной кишки (пейеровы бляшки).

В лимфоидной ткани, ассоциированной со слизистыми оболочками, преобладают В-лимфоциты и плазмциты, а Т-лимфоциты представлены в основном Т-хелперами. Плазмциты вырабатывают иммуноглобулин класса А (IgA), который связывается с рецептором на базальной поверхности эпителиоцита, транспортируется сквозь клетку путем транцитоза и выделяется через апикальную поверхность. При этом часть рецептора остается связанной с антителом, образуя секреторный компонент. В просвет органа поступает секреторный IgA, устойчивый к действию протеолитических ферментов.

2.5.1. Миндалины

У человека имеются две небных, язычная, глоточная и две трубных миндалины, входящие в состав лимфоэпителиального кольца Вальдейера–Пирогова. Они представляют собой складки слизистой оболочки, в собственной пластинке которой имеются большие скопления лимфоидных клеток. Щелевидные углубления между складками называются *криптами*. Эпителий крипт взаимодействует с лимфоидной тканью и инфильтрируется лимфоцитами. В составе эпителия находятся клетки, транспортирующие антиген из внешней среды в собственную пластинку слизистой оболочки. Во всех миндалинах, несмотря на некоторые особенности строения, различают функциональные зоны, имеющие сходные организацию и клеточный состав. Наиболее четко они выражены в небных миндалинах.



Рис. 2.8. Небная миндалина (микрофотография гистологического препарата, окраска гематоксилином и эозином, малое увеличение):

1 — крипта; 2 — многослойный плоский неороговевающий эпителий; 3 — центр размножения лимфоидного узелка; 4 — мантийная зона лимфоидного узелка; 5 — капсула

выпячивания (сосочки), проникающие в эпителий. В данной области завершается процесс созревания иммунокомпетентных клеток — проплазмоциты дифференцируются в зрелые плазмоциты, способные к выработке антител.

Лимфоидные узелки (тимуснезависимая, В-зона) занимают большую часть площади миндалины. В центре размножения узелка содержатся крупные лимфобласты и большое количество делящихся клеток. В мантийной зоне, короне узелка, преобладают малые лимфоциты (клетки памяти и проплазмоциты).

Межузелковая зона (тимусзависимая, Т-зона) располагается между узелками, характеризуется диффузным распределением лимфоцитов на разных стадиях дифференцировки. Содержит Т-клетки памяти, а также интердигитирующие АПК-клетки. В Т-зоне находятся венулы с высоким эндотелием, через которые осуществляется поступление в миндалины лимфоцитов, мигрировавших из первичных лимфоидных органов, а также выход в кровь

Небные миндалины состоят из 8–20 складок слизистой оболочки. Их свободная поверхность (со стороны зева) покрыта многослойным плоским неороговевающим эпителием, который обильно инфильтрирован лимфоцитами. В глубину собственной пластинки слизистой оболочки эпителий вдаётся в виде щелевидных выпячиваний — крипт, которые часто имеют разветвленную структуру, что увеличивает площадь контакта антигена с иммунными клетками (рис. 2.8). От окружающих тканей миндалина отграничена капсулой из плотной соединительной ткани. От нее отходят трабекулы, частично разделяющие лимфоидные узелки, окружающие крипты. Строму небных миндалин образует рыхлая соединительная ткань, инфильтрированная лимфоцитами.

Паренхима представлена лимфоидной тканью, которая включает лимфоидные узелки, межузелковые, субэпителиальную и субкапсулярную зоны миндалины.

В *субэпителиальной зоне* собственная пластинка слизистой оболочки образует глубокие пальцевидные

лимфоцитов, завершивших антигензависимую дифференцировку. В межузелковой зоне расположены также лимфатические сосуды.

Субкапсулярная зона содержит крупные кровеносные и лимфатические сосуды. В ней преобладают малые Т-лимфоциты.

Клеточный состав миндалин меняется в зависимости от иммунологического статуса организма. Ниже описаны особенности строения других миндалин лимфоэпителиального кольца.



Рис. 2.9. Язычная миндалина (гистологический препарат, окраска гематоксилином и эозином, малое увеличение):

1 — многослойный плоский неороговевающий эпителий; 2 — крипта; 3 — лимфоидный узелок; 4 — собственная пластинка слизистой оболочки; 5 — концевые отделы слюнных желез; 6 — поперечнополосатая мышечная ткань

лочки образует складки и содержит большое количество лимфоидных узелков. Миндалины хорошо выражены у детей до 8 лет, потом она подвергается обратному развитию. Гипертрофия (избыточное разрастание) глоточной миндалины называется «аденоидами».

Трубные миндалины — небольшие скопления лимфоидной ткани возле глоточных отверстий слуховых труб.

Язычная миндалина (рис. 2.9)

расположена в слизистой оболочке корня языка. Включает у взрослых от 35 до 100 крипт, выстланных многослойным плоским неороговевающим эпителием, сильно инфильтрированным лимфоцитами. Вокруг более коротких и менее ветвящихся, чем в небной миндалине, крипт расположены лимфоидные узелки и диффузная лимфоидная ткань (межузелковые зоны). На дне крипт открываются выводные протоки малых слюнных желез, секрет которых промывает крипты и препятствует развитию воспаления. Наибольшего развития миндалина достигает в детстве, а после полового созревания подвергается инволюции.

Глоточная миндалина расположена на границе задней и верхней стенки носоглотки. Ее слизистая оболочка выстлана многорядным столбчатым мерцательным эпителием. Вместо крипт собственная пластинка слизистой оболочки

2.5.2. Аппендикс

Аппендикс (червеобразный отросток) представляет собой слепой вырост толстой кишки. В отличие от ободочной кишки, аппендикс лишен характерных гаустр, сальниковых отростков и мышечных лент. Его слизистая оболочка выстлана однослойным столбчатым эпителием, который образует немногочисленные углубления — крипты. Наиболее выраженной особенностью строения аппендикса является наличие многочисленных крупных лимфоидных узелков с центрами размножения и хорошо выраженными межузелковыми зонами. Эти лимфоидные образования преимущественно локализируются в собственной пластинке слизистой оболочки и подслизистой основе.

ГЛАВА 3

ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА

Эндокринная система включает эндокринные железы, эндокринный компонент экзокринных желез, а также совокупность гормонпродуцирующих клеток в составе органов, относящихся к другим системам, которые вырабатывают и выделяют в кровь биологически активные вещества — **гормоны**.

Эндокринная система совместно с нервной и иммунной системами осуществляет регуляцию и координацию физиологических процессов в организме, обеспечивая его адаптацию к постоянно меняющимся условиям внешней и внутренней среды.

Регуляция секреции гормонов осуществляется тремя основными механизмами:

1. *Гуморальная регуляция* — прямое влияние концентрации веществ в крови на эндокриноциты. Например, повышение уровня глюкозы в крови стимулирует β -клетки островков поджелудочной железы к секреции инсулина; снижение концентрации кальция в плазме активирует паратироциты околощитовидных желез к секреции паратирина.

2. *Гормональная регуляция* — стимуляция или торможение секреции гормонов под действием других гормонов. Классический пример — гипоталамо-гипофизарно-периферическая ось: тиреолиберин гипоталамуса стимулирует секрецию тиреотропного гормона аденогипофиза, который, в свою очередь, активирует синтез и выделение тиреоидных гормонов (T_3 и T_4) в щитовидной железе.

3. *Нервная регуляция* — прямое влияние нервных импульсов на эндокриноциты. Наиболее яркий пример — симпатическая стимуляция хромаффинных клеток мозгового вещества надпочечников при стрессе с последующей секрецией адреналина и норадреналина.

Гормоны — специфические сигнальные молекулы — взаимодействуют с рецепторами на поверхности или внутри клеток-мишеней и регулируют как их функциональную активность, так и способность к пролиферации (рис. 3.1).

Одним из способов такого воздействия является *аутокринная регуляция*. При этом клетка одновременно вырабатывает химический сигнал, а также способна сама его воспринимать. Такой способ гуморальной регуляции процесса развития широко распространен в эмбриогенезе. Развитие зиготы, бластомеров и клеток тканевых зачатков осуществляются благодаря аутокринной регуляции.

По мере дифференцировки и коммитирования часть клеток зародыша утрачивает способность к аутокринии, и их дальнейшее развитие регулируется сигнальными молекулами, которые секретируются рядом расположенными клетками. Такой способ взаимодействия получил название *паракринной регуляции*. В процессе дифференцировки и специализации клеток возрастает интегральная роль *эндокринной регуляции* и ослабевают значение аутокринной и паракринной регуляции. Однако паракринная регуляция сохраняется и в постнатальном периоде онтогенеза, например в ЖКТ, органах кроветворения и некоторых других. В стенке пищеварительной трубки за сутки происходит обновление большинства эпителиоцитов. При этом процесс физиологической регенерации эпителия обеспечивается оптимальным уровнем митотической активности

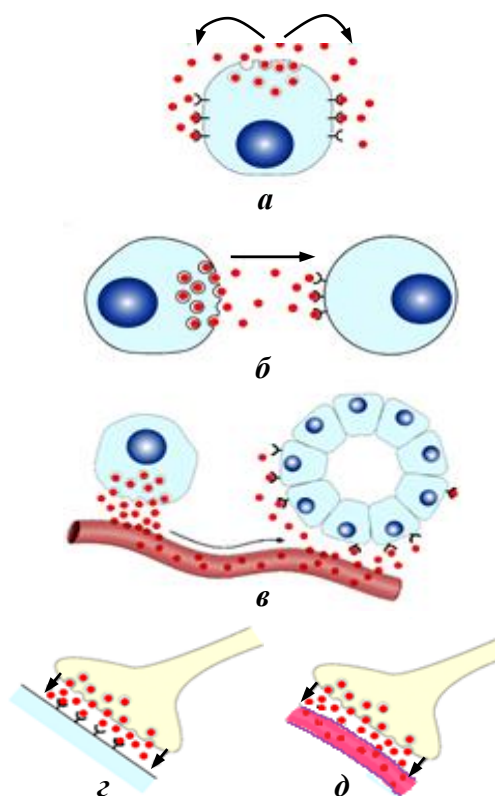


Рис. 3.1. Виды регуляторных взаимодействий (схема):

а — аутокринное; б — паракринное;
в — эндокринное; г — нервное; д —
нейроэндокринное

входящих в его состав клеток и находится под контролем энтероэндокриноцитов. Эти клетки располагаются в непосредственной близости от объекта стимуляции, в результате чего упрощается их взаимодействие с клетками-мишенями. Подобный принцип стимуляции митотической активности имеет место в кроветворных органах.

В организме человека выделяют группу органов — специализированные **эндокринные железы** (железы внутренней секреции), которые синтезируют и секретируют гормоны непосредственно в кровь, оказывая дистанционное регулирующее влияние на различные функции организма. К таким органам относятся гипофиз, эпифиз, щитовидная и околощитовидные железы, надпочечники. Основу их строения составляет гормонпродуцирующая паренхима, окруженная соединительнотканной стромой.

Гормонпродуцирующие клетки (эндокриноциты) в одних железах образуют анастомозирующие клеточные тяжи, тесно прилегающие к капиллярам (передняя доля гипофиза, околощитовидные железы, корковое и мозговое вещество надпочечников), в других — формируют фолликулы, заполненные коллоидным секретом (щитовидная железа).

Для всех эндокринных желез характерно отсутствие выводных протоков. Их кровоснабжение обеспечивается густой сетью капилляров с высокой проницаемостью — фенестрированного или синусоидного типа, что способствует эффективному поступлению гормонов в кровоток.

Способностью к синтезу и секреции гормонов обладают также скопления эндокринных клеток, расположенные в составе гонад и панкреатических островков поджелудочной железы. Гормоны вырабатываются также отдельными эндокринными клетками (одноклеточные железы) и их мелкими группами, разбросанными в разных тканях и образующими дисперсную (диффузную) эндокринную систему.

Эндокринные клетки (эндокриноциты) характеризуются высокой секреторной активностью. Строение их органелл зависит от химической природы синтезируемых гормонов.

Клетки, продуцирующие пептидные и белковые гормоны, обладают хорошо развитой гранулярной эндоплазматической сетью и аппаратом Гольджи, в котором формируются секреторные гранулы. Гормоны в них накапливаются внутриклеточно в виде таких гранул до момента секреции.

В отличие от них эндокриноциты, синтезирующие стероидные гормоны (например, в коре надпочечников, яичниках, яичках), содержат обширную гладкую эндоплазматическую сеть и многочисленные митохондрии с тубулярно-везикулярными кристами. Стероидные гормоны не хранятся в клетке, а секретируются сразу после синтеза.

Особый тип секреции наблюдается в щитовидной железе: предшественник тиреоидных гормонов — тиреоглобулин — накапливается внеклеточно, в полости фолликулов, образуя коллоид.

Большинство эндокринных желез образовано эпителиальной тканью. Однако интерстициальные клетки гонад — клетки Лейдига яичек, клетки теки фолликулов яичника, а также хилусные клетки яичника — являются производными мезенхимы и относятся к соединительной ткани. Секреторные кардиомиоциты предсердий сердца и юкстагломерулярные клетки приносящих артериол почечного клубочка имеют мышечное происхождение: первые развиваются из висцерального листка спланхнотома мезодермы, вторые — из мезенхимы метанефрогенной бластемы. Нейросекреторные клетки гипоталамуса и эпифиза, а также хромаффинные клетки мозгового вещества надпочечников происходят из нейроэктодермы.

Главными принципами функциональной организации эндокринной системы являются иерархическое соподчинение и регуляция по принципу отрицательной обратной связи. В иерархии выделяют центральное звено (гипоталамус, гипофиз, эпифиз) и периферические эндокринные железы (щитовидная железа, надпочечники, гонады и др.). Активность периферических желез регулируется тропными гормонами гипофиза, секреция которых, в свою очередь, контролируется нейрогормонами гипоталамуса. В то же время гормоны периферических желез угнетают выработку как тропных гормонов гипофиза, так и рилизинг-гормонов гипоталамуса, что обеспечивает отрицательную обратную связь и поддержание гомеостаза.

3.1. ГИПОТАЛАМУС

Гипоталамус входит в состав промежуточного мозга. Он является ключевой структурой в эндокринной системе человека, функционируя как центральный регулятор и связующее звено между нервной и эндокринной системами.

Нейроэндокриноциты гипоталамуса — клетки отростчатой формы с крупным ядром, хорошо заметным ядрышком и базофильной цитоплазмой, содержащей развитую гранулярную эндоплазматическую сеть и крупный комплекс Гольджи. От комплекса Гольджи отделяются нейросекреторные гранулы, которые по аксону транспортируются к срединному возвышению и задней доле гипофиза. В этих структурах аксонные терминали образуют аксовазальные синапсы с фенестрированными капиллярами. В отличие от классических химических синапсов, здесь отсутствует синаптическая щель: мембрана нервного окончания непосредственно прилегает к эндотелию капилляра. При поступлении нервного импульса нейросекреторные гранулы подвергаются экзоцитозу, и их содержимое (окситоцин, вазопрессин или рилизинг-гормоны) выделяется напрямую в кровоток.

Нейросекреторные ядра гипоталамуса — это группы нейроэндокринных клеток, вырабатывающих и секретирующих нейрогормоны, которые через аксовазальные (нейрогемальные) синапсы попадают в кровь. Эти ядра, учитывая размеры образующих их клеток, разделяют на крупноклеточные и мелкоклеточные.

Крупноклеточные ядра гипоталамуса состоят из тел крупных нейроэндокриноцитов, аксоны которых образуют аксовазальные синапсы на капиллярах задней доли гипофиза. Они синтезируют гормоны *вазопрессин* (супраоптические ядра) и *окситоцин* (паравентрикулярные ядра).

Мелкоклеточные ядра гипоталамуса состоят из нейроэндокриноцитов, синтезирующих рилизинг-гормоны — *либерины* и *статины*. При этом либерины способствуют усилению синтеза и секреции соответствующего гормона, а статины, наоборот, ингибируют процесс продукции гормонов клетками-мишенями. Из нейросекреторных клеток рилизинг-гормоны попадают сначала в *первичную гемокапиллярную сеть* срединного возвышения гипоталамуса через нейрогемальные синапсы, а затем с кровью по воротным венам переносятся в аденогипофиз, где уже через *вторичную гемокапиллярную сеть* попадают к его эндокриноцитам и оказывают регулирующее влияние.

3.2. ГИПОФИЗ

Гипофиз — центральный орган эндокринной системы, регулирующий функции других эндокринных желез, лежит на дне турецкого седла клиновидной кости и по внешнему виду напоминает горошину диаметром около 1 см.

В соответствии с источниками развития в эмбриогенезе гипофиз подразделяется на две части: аденогипофиз и нейрогипофиз.

Аденогипофиз развивается из эпителия первичной ротовой полости и составляет 70–80 % общей массы гипофиза. Аденогипофиз включает *переднюю долю (дистальная часть)*, узкую *среднюю долю (промежуточная часть)* и слабо развитую *туберальную часть*.

Источником формирования **нейрогипофиза** служит нейроэктодерма. Он представлен *воронкой* (в анатомической терминологии воронка относится к гипоталамусу) и *задней долей*. Строма гипофиза образована капсулой из плотной соединительной ткани, срастающейся с оболочками мозга, и прослойками из рыхлой соединительной ткани с большим количеством синусоидных капилляров. Паренхима аденогипофиза образована эпителиальными клетками, паренхима нейрогипофиза — нервной тканью.

Артерии, кровоснабжающие гипофиз, отходят от внутренней сонной артерии. *Верхняя гипофизарная артерия* разветвляется в воронке, образуя сеть капилляров (*первичная гемокапиллярная сеть*). Из этой сети формируются *воротные вены гипофиза*, которые направляются

к аденогипофизу. В его паренхиме они распадаются на широкие синусоидные капилляры, образующие *вторичную гемокапиллярную сеть*.

Передняя доля (дистальная часть) гипофиза составляет большую его часть и образована тяжами эпителиальных клеток, среди которых выделяют *хромобобные* и *хромобильные клетки*, которые соответственно слабо окрашиваются и хорошо воспринимают краситель (рис. 3.2).

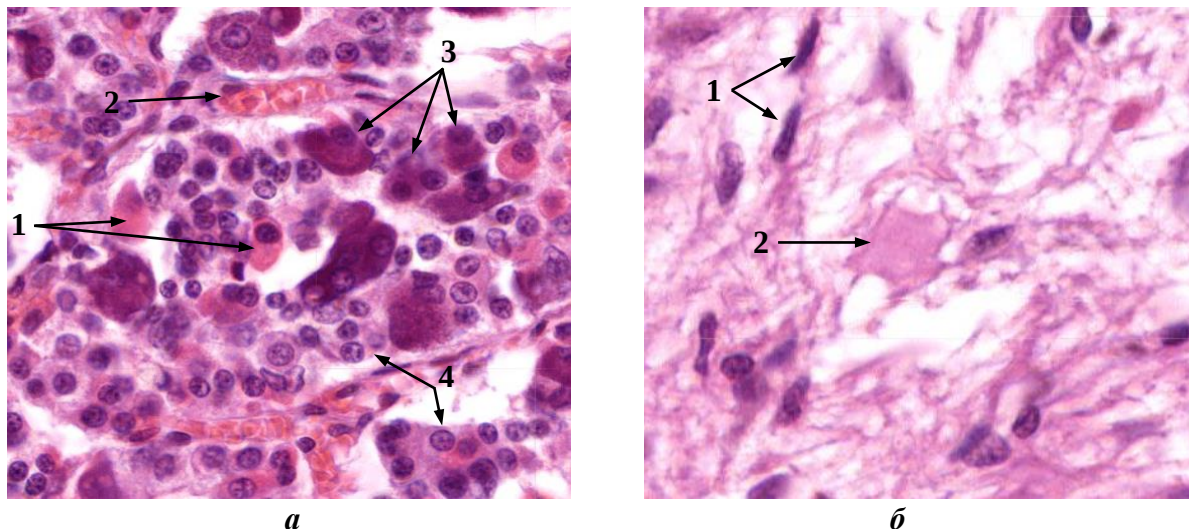


Рис. 3.2. Гипофиз (микрофотография гистологического препарата, окраска гематоксилином и эозином, большое увеличение):

а — аденогипофиз: 1 — ацидофильные эндокриноциты; 2 — кровеносный капилляр; 3 — базофильные эндокриноциты; 4 — хромофобные эндокриноциты;
б — нейрогипофиз: 1 — питуициты; 2 — тельце Геринга

Хромофобные эндокриноциты — разнородная группа клеток, в которую входят как малодифференцированные камбиальные элементы, так и дегранулированные клетки.

Хромофильные эндокриноциты имеют хорошо развитый синтетический аппарат и активно продуцируют гормоны, которые накапливаются в цитоплазме в виде ацидофильных или базофильных гранул. Клетки, содержащие ацидофильные гранулы, составляют 25–35 % клеток аденогипофиза. Ацидофильные эндокриноциты подразделяются на *соматотропоциты* (синтезируют соматотропный гормон — соматотропин) и *лактотропоциты* (синтезируют лактотропный гормон — пролактин). *Соматотропный гормон* стимулирует рост хрящевой ткани в эпифизарной пластинке, способствует усилению сгорания жира и увеличению мышечной массы, поэтому его еще называют гормоном роста. *Пролактин* стимулирует развитие ткани молочных желез и лактацию.

Базофильные эндокриноциты составляют 4–10 % от всей клеточной популяции и подразделяются на гонадотропоциты, тиротропоциты, аденокортикотропоциты. *Гонадотропоциты* вырабатывают *фолликулостимулирующий* (ФСГ) и *лютеинизирующий* (ЛГ) гормоны. Первый стимулирует рост и созревание фолликулов в яичнике и сперматогенез, второй — секрецию мужских и женских половых гормонов, процесс овуляции и развитие желтого тела. *Тиротропоциты* вырабатывают *тиротропный гормон*, который стимулирует функцию щитовидной железы. *Кортикотропоциты* синтезируют *аденокортикотропный гормон*, повышающий активность пучковой и сетчатой зон коры надпочечников.

Средняя доля (промежуточная часть) состоит из узких прерывистых тяжей базофильных и хромофобных эпителиальных клеток, которые окружают ряд кистозных полостей (фолликулов) с оксифильным коллоидоподобным содержимым негормональной природы (остаток полости эмбрионального гипофизарного кармана Ратке). Базофильные клетки вырабатывают гормоны *меланотропин* и *липотропин*. Меланотропин регулирует пигментный обмен, стимулируя деятельность меланоцитов, липотропин — жировой обмен.

Слабо развитая **туберальная часть** аденогипофиза состоит из тонких тяжей базофильных эндокриноцитов, синтезирующих тиротропные и лютеинизирующие гормоны в гораздо меньших количествах в сравнении с передней долей.

Взаимодействуя с гипоталамусом, гипофиз образует единую **гипоталамо-гипофизарную нейросекреторную систему** (рис. 3.3).

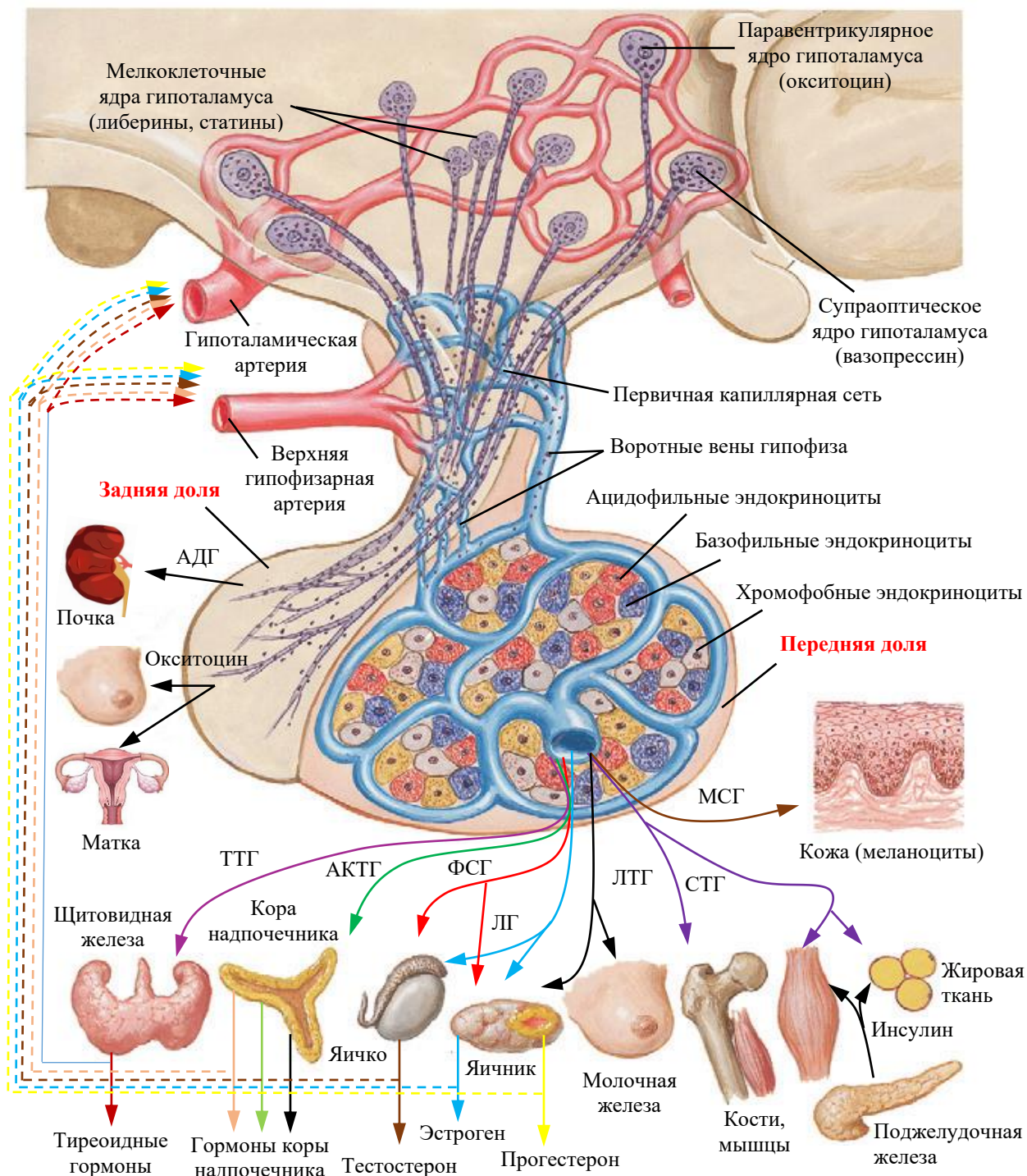


Рис. 3.3. Схема строения гипоталамо-гипофизарной системы и действия гормонов гипофиза на органы-мишени (ТТГ — тиреотропный гормон, АКТГ — аденокортикотропный гормон, ФГС — фолликулостимулирующий гормон, ЛГ — лютеинизирующий гормон, ЛТГ — лактотропный гормон (пролактин), СТГ — соматотропный гормон, МСГ — меланоцитостимулирующий гормон (меланотропин))

Задняя доля (нейрогипофиз) состоит из отростчатых глиальных клеток — *питуицитов*, выполняющих поддерживающую и трофическую функции, а также содержит отростки нейросекреторных клеток супраоптического и паравентрикулярного ядер гипоталамуса, формирующие аксозавальные синапсы на стенке фенестрированных капилляров, через которые гормон попадает в кровь. В аксонах формируются накопительные нейросекреторные тельца (тельца Геринга) (см. рис. 3.2). В них может концентрироваться до 60 % нейрогормона, секретируемого клеткой. Синтетический аппарат нейросекреторной клетки синтезирует молекулу прогормона, из которой в процессе транспорта по аксону формируется активный гормон.

Вазопрессин повышает артериальное давление за счет усиления тонуса артериол, а также уменьшает диурез путем усиления реабсорбции воды из канальцев почки. При нарушении секреции вазопрессина развивается *несахарный диабет*, при котором за сутки выделяется до 30 л мочи. Окситоцин стимулирует сокращение гладкомышечных клеток внутренних органов. У женщин он вызывает сокращение миометрия при родах и оргазме, а также сокращение миоэпителиальных клеток молочной железы, способствуя выделению молока. У мужчин окситоцин участвует в эякуляции, стимулируя сокращение гладкой мускулатуры семявыносящих протоков, семенных пузырьков и простаты, что обеспечивает транспорт спермы. Кроме того, окситоцин у обоих полов влияет на формирование социальных связей, доверия и эмоциональной привязанности.

3.3. Эпифиз

Эпифиз (шишковидная железа) представляет собой компонент промежуточного мозга, входит в состав эпителиума. У низших позвоночных животных эпифиз выступает в качестве органа с фоторецепторной и эндокринной функцией, у высших позвоночных выполняет эндокринную функцию, а также регулирует циклические процессы.

Железа покрыта тонкой соединительнотканной капсулой. От капсулы отходят многочисленные перегородки, которые разделяют орган на неполные доли. Они содержат сосуды и нервные волокна. Паренхима эпифиза на 95 % состоит из *пинеалоцитов*, 3–5 % паренхимы составляют глиальные клетки — волокнистые *астроциты* (*интерстициальные клетки*). Источник развития паренхимы — нейроэктодерма. С возрастом в строме органа появляются плотные слоистые образования — *эпифизарные конкреции*, или мозговой песок.

Пинеалоциты — отростчатые клетки с округлым ядром и крупным ядрышком. Они имеют хорошо развитые синтетический, энергетический и лизосомальный аппараты. Отростки пинеалоцитов достигают капилляров и заканчиваются расширениями на фенестрированном эндотелии. Клетки секретируют более 40 биологически активных веществ, главными из которых являются *мелатонин* и *серотонин*. Процессы синтеза и секреции в эпифизе подвержены суточным колебаниям. Например, ночью мелатонина вырабатывается в 10 раз больше, чем в дневные часы. Его секреция угнетается импульсами, поступающими в гипоталамус от сетчатки глаза.

Интерстициальные клетки, входящие в состав эпифиза, имеют более длинные отростки, которые проникают в перикапиллярные пространства. В их цитоплазме содержатся умеренно развитые органеллы и пучки микрофиламентов. Интерстициальные клетки выполняют опорную функцию.

Эпифизарные конкреции — плотные слоистые образования различных размеров, которые состоят из кристаллов фосфатов и карбонатов кальция в органическом матриксе. Эти структуры образуются на фрагментах разрушенных клеток при связывании белков — переносчиков гормонов с кальцием. Первые эпифизарные конкреции появляются в детстве. С возрастом их количество и размеры прогрессивно увеличиваются.

3.4. ЩИТОВИДНАЯ ЖЕЛЕЗА

Щитовидная железа — непарный орган, расположенный в передней области шеи на уровне гортани и верхних отделов трахеи, состоит из двух долей, связанных перешейком. Снаружи железа покрыта фиброзной капсулой, от которой вглубь органа отходят прослойки рыхлой соединительной ткани, разделяющие паренхиму на плохо различимые доли. Основными структурными компонентами паренхимы являются фолликулы — замкнутые шаровидные или слегка вытянутые образования с полостью внутри, заполненной коллоидом — секреторным продуктом, содержащим гликопротеин (тиреоглобулин). Фолликулы имеют диаметр 50–500 мкм. Их стенку формирует один слой *фолликулярных* клеток — *Т-тироцитов*, среди которых встречаются одиночные *парафолликулярные* клетки — *С-тироциты* (рис. 3.4). Снаружи фолликулы окружены густой сетью фенестрированных капилляров с высокой проницаемостью, что обеспечивает эффективный захват ионов йода из крови и выделение тиреоидных гормонов в кровоток. Источник развития фолликулярных клеток — энтодерма первичной кишки, парафолликулярных клеток — энтодерма IV пары глоточных карманов.

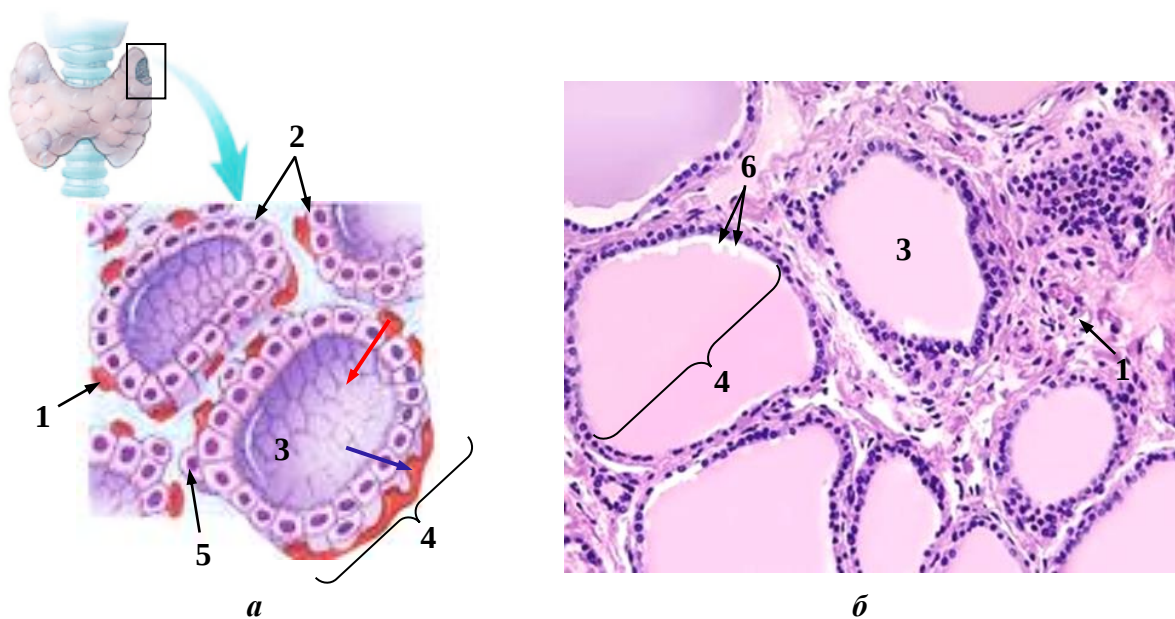


Рис. 3.4. Щитовидная железа (красной стрелкой показано направление секреции тироглобулина, синей — гормонов щитовидной железы):

а — схема; *б* — микрофотография гистологического препарата (окраска гематоксилином и эозином, большое увеличение):

1 — кровеносный сосуд; 2 — Т-тироциты; 3 — коллоид; 4 — фолликул; 5 — парафолликулярные клетки; 6 — резорбционные вакуоли

Т-тироциты, в зависимости от функциональной активности, могут иметь цилиндрическую, кубическую или плоскую форму. В цилиндрических клетках, характеризующихся высокой активностью, хорошо развиты синтетический, энергетический и лизосомальный аппараты, на апикальной поверхности имеется много микроворсинок. В секреторном процессе тироцитов выделяют фазы синтеза, накопления и выведения гормона в кровь. Сначала тироциты синтезируют и выделяют в просвет фолликула *тиреоглобулин*. В коллоиде фолликула происходит йодирование тирозина в молекуле тиреоглобулина, который в последующем за счет эндоцитоза вновь попадает в фолликулярную клетку. При этом в прилегающих к клеткам участках коллоида образуются пустоты — резорбционные вакуоли. В фаголизосомах тироцитов происходит расщепление тиреоглобулина с образованием *трийодтиронина* (T_3) и *тетрайодтиронина* (T_4). В конечном итоге йодсодержащие гормоны попадают в кровь. В организме человека они усиливают обменные процессы, ускоряют катаболизм белков, жиров и углеводов, увеличивают частоту сердечных сокращений и сердечный выброс.

Крупномолекулярный тиреоглобулин в норме преимущественно удерживается в полости фолликулов; небольшие количества его поступают в кровь физиологически и не вызывают иммунного ответа у здоровых людей благодаря иммунной толерантности.

В стенке фолликулов наряду с Т-тироцитами содержатся парафолликулярные клетки, которые выявляются только при специальном окрашивании гистологических препаратов. Эти клетки крупнее фолликулярных клеток, располагаются, как правило, поодиночке. Они лежат на базальной мембране, но не достигают просвета фолликула. Парафолликулярные клетки вырабатывают гормон *кальцитонин*, понижающий уровень кальция в крови. С-тироциты при определенных условиях способны превращаться в Т-тироциты, за счет чего появляются новые фолликулы.

Регенерация щитовидной железы в физиологических условиях протекает медленно. При нарушении механизмов этого процесса отмечается резкое, часто узловатое разрастание органа.

3.5. Околощитовидные ЖЕЛЕЗЫ

Околощитовидные железы имеют вид телец округлой или овальной формы, размером с чечевичу. Их количество варьирует от одной до четырех пар. Однако чаще всего встречается две пары желез.

Строма представлена капсулой и тонкими прослойками рыхлой соединительной ткани; паренхима образована тяжами (трабекулами) эпителиальных эндокринных клеток — *паратироцитов* (рис. 3.5). Источник развития паратироцитов — эпителий III и IV пары жаберных карманов.

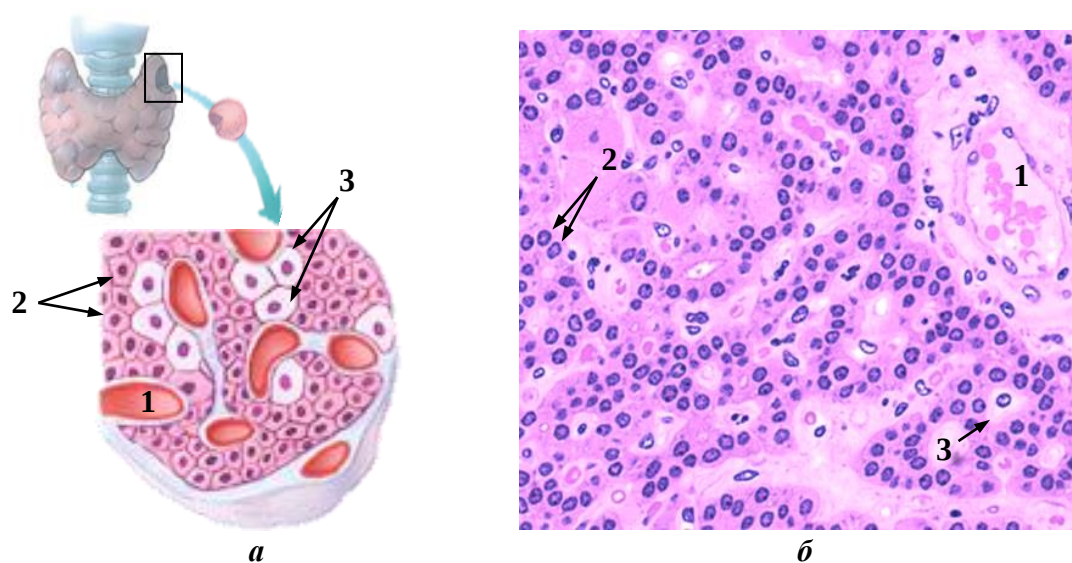


Рис. 3.5. Околощитовидная железа:

а — схема строения; *б* — гистологический препарат (окраска гематоксилином и эозином, большое увеличение):

1 — кровеносный сосуд; 2 — главные паратироциты; 3 — оксифильный паратироцит

Главные паратироциты (94–98 %) — мелкие базофильные клетки кубической или полигональной формы, имеют слабобазофильную цитоплазму, комплекс Гольджи, мелкие митохондрии и секреторные гранулы, вырабатывают гормон паратирин, который поддерживает гомеостаз кальция в организме. Гормон стимулирует активность остеокластов в костях и реабсорбцию кальция в почечных канальцах, увеличивает содержание кальция в сыворотке крови, а также стимулирует образование кальцитриола (активная форма витамина D), усиливающего всасывание кальция и фосфатов в кишечнике.

Оксифильные паратироциты (2–6 %) — малочисленная популяция крупных полигональных оксифильных клеток, равномерно распределенных в паренхиме железы или образующих небольшие скопления. Они крупнее главных паратироцитов, имеют гиперхромное ядро и оксифильную цитоплазму. В цитоплазме содержатся очень крупные митохондрии, но при этом слабо развиты другие органеллы. Секреторные гранулы отсутствуют. Количество таких клеток с возрастом увеличивается. Они синтезируют биогенные амины и кальцитонин.

3.6. Надпочечник

Надпочечник — парная эндокринная железа, расположенная в забрюшинном пространстве над верхним полюсом почки. Состоит из коркового и мозгового вещества (рис. 3.6). Снаружи надпочечник покрыт толстой капсулой из плотной неоформленной соединительной ткани, от которой вглубь коркового вещества отходят тонкие перегородки, содержащие кровеносные сосуды и нервы. Паренхима представлена корковым и мозговым веществом.

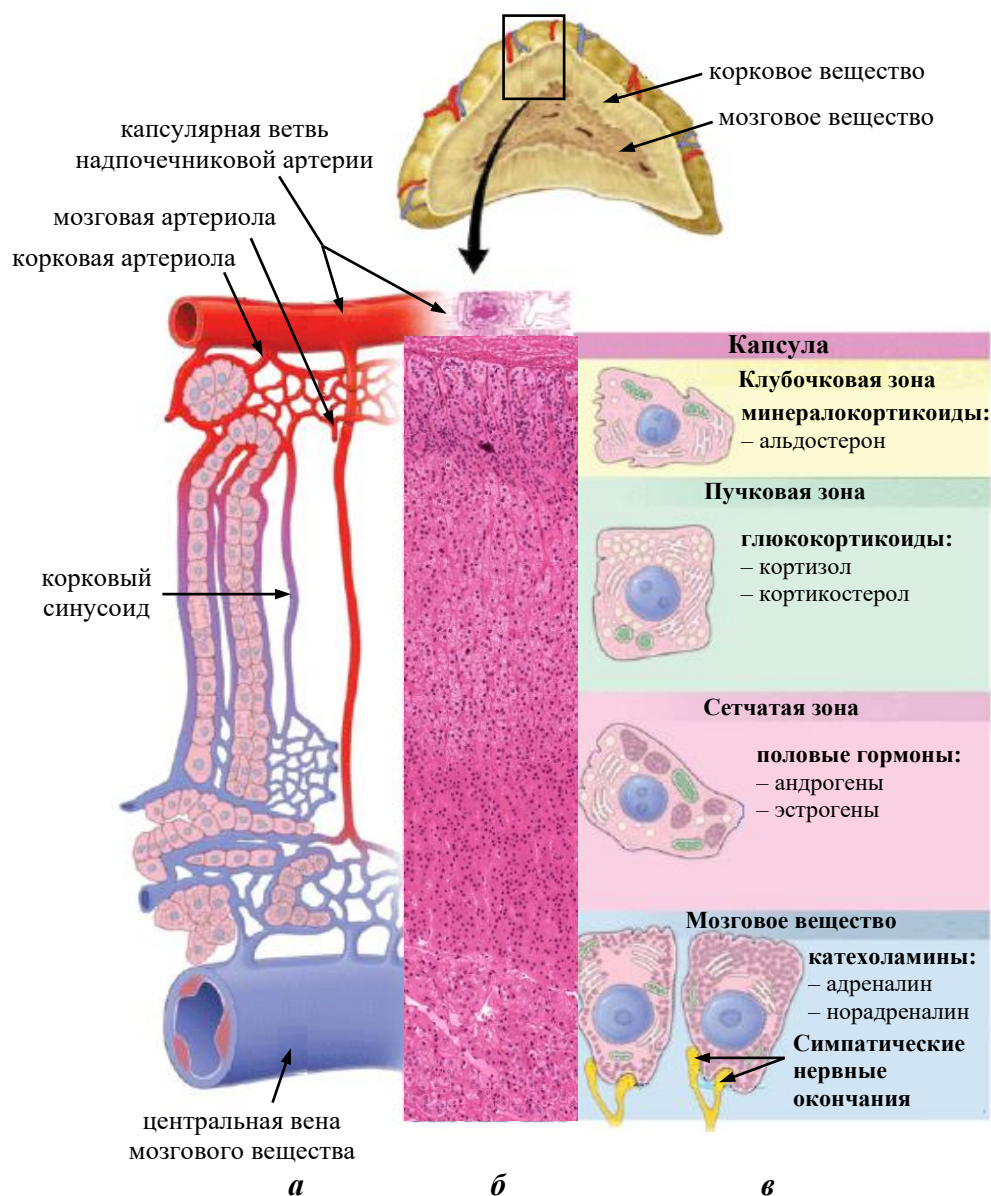


Рис. 3.6. Надпочечник:

а — схема кровоснабжения; *б* — микрофотография гистологического препарата (окраска гематоксилином и эозином, малое увеличение); *в* — клеточный состав (схема)

Корковое вещество (кора) надпочечника составляет около 80–90 % органа, образовано тяжами эпителиальных клеток (кортикостероцитов), которые синтезируют кортикостероиды. Корковое вещество развивается из целомического эпителия и подразделяется на три нерезко разграниченные зоны: клубочковую, пучковую и сетчатую.

Клубочковая зона (15 % объема коры) расположена под капсулой, образована тяжами небольших по размеру кортикостероцитов, которые формируют округлые арки — клубочки. В цитоплазме этих клеток хорошо развиты агранулярная эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи и митохондрии, а также выявляется умеренное количество липидных включений. Клетки клубочковой зоны секретируют *минералокортикоиды*. *Альдостерон* — основной компонент из этого подкласса гормонов, влияет на уровень электролитов в крови и артериальное давление.

Пучковая зона (60 % объема коры) образована более крупными вакуолизированными клетками, формирующими пучки, ориентированные радиально относительно синусоидных капилляров. Клетки этой зоны имеют хорошо развитые агранулярную эндоплазматическую сеть и комплекс Гольджи, богаты липидами, содержат митохондрии с тубулярными кристами.

В пучковой зоне вырабатываются *глюкокортикоиды (кортизол)*, которые регулируют углеводный и другие виды обменов, вызывают инволюцию лимфоидных органов, понижают проницаемость стенки капилляров и уровень воспалительных реакций, тормозят синтез коллагена.

В **сетчатой зоне** (25 % объема коры) тяжи мелких эпителиальных клеток переплетаются, образуя подобие сети. Клетки имеют хорошо развитую агранулярную эндоплазматическую сеть, лизосомальный аппарат и митохондрии. Часто встречаются погибшие клетки. Наряду с глюкокортикоидами в сетчатой зоне вырабатываются *половые гормоны* (главным образом *андрогены* со сниженной функциональной активностью и небольшое количество женских половых гормонов). Этим обстоятельством объясняется феномен *псевдогермафродитизма* (развитие мужских половых признаков в организме с женским набором хромосом) при дисфункции надпочечников.

Исходным продуктом для синтеза кортикостероидов служит холестерол, который отщепляется от липопротеинов низкой плотности в лизосомах и накапливается в каплях липидов. Ферменты стероидогенеза содержатся в агранулярной эндоплазматической сети и митохондриях. Гормоны не накапливаются в клетках, а по мере синтеза сразу выводятся из них.

Регуляция деятельности клеток пучковой и сетчатой зон коры обеспечивается адreno-кортикотропным гормоном, который взаимодействует с рецепторами на их клеточной поверхности. Секретция этого гормона аденогипофизом, в свою очередь, контролируется *кортиколиберином*, продуцируемым гипоталамусом. Активность клубочковой зоны надпочечников регулируется преимущественно ренин-ангиотензиновой системой.

До настоящего времени нет единого представления о физиологической регенерации коры. Согласно миграционной гипотезе новообразование клеток происходит в клубочковой зоне, откуда они мигрируют в пучковую и сетчатую зоны, а по зональной гипотезе регенерация в каждой зоне протекает независимо.

Мозговое вещество надпочечника (10–20 % органа) развивается из клеток нервного гребня и представлено крупными полигональными клетками — *хромаффиноцитами* (вырабатывают катехоламины: адреналин и норадреналин), *ганглиозными и поддерживающими клетками*.

Хромаффиноциты расположены в виде небольших скоплений (гнезд), окруженных соединительнотканью прослойками. Клетки имеют полигональную форму, крупное светлое ядро, содержат секреторные гранулы. Различают несколько популяций хромаффиноцитов, в зависимости от состава содержимого секреторных гранул. Секреторные гранулы А-клеток содержат адреналин, Н-клеток — норадреналин. Кроме катехоламинов, в гранулах имеются белки, такие как осмотические стабилизаторы — хромогранины, энкефалины, интерлейкин-1, а также факторы роста.

Среди хромаффиноцитов в мозговом веществе надпочечника присутствуют единичные ганглиозные клетки (афферентные вегетативные нейроны), а также отростчатые глиоциты, которые называются поддерживающими клетками.

В нормальных условиях катехоламины вырабатываются в количествах, которые не оказывают ощутимого эффекта. Однако при чрезвычайных обстоятельствах (при эмоциональном и физиологическом стрессе) продукция гормонов мозгового вещества надпочечников возрастает. В результате учащается ритм сокращений сердца и увеличивается их сила, повышается артериальное давление, возрастает объем циркулирующей крови (за счет сокращения капсулы селезенки), в печени активизируется процесс превращения гликогена в глюкозу. Параллельно усиливается кровообращение в скелетных мышцах и уменьшается приток крови к внутренним органам, усиливается теплопродукция благодаря «сгоранию» источников энергии: углеводов, затем белков и жиров.

3.7. ДИСПЕРСНАЯ ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА

Дисперсная (диффузная) эндокринная система представляет собой совокупность отдельных эндокринных клеток и их небольших скоплений, рассеянных в различных органах и тканях. Часть этих клеток обладают способностью поглощать предшественники аминов и осуществлять их декарбоксилирование, что послужило основанием для их обозначения как APUD-системы (от англ. Amine Precursor Uptake and Decarboxylation — захват и декарбоксилирование предшественников аминов).

Клетки дисперсной эндокринной системы обнаруживаются в слизистых оболочках пищеварительного тракта, дыхательных путей, мочеполовой системы, а также в таких органах, как тимус, простата, молочная и щитовидная железа. Наибольшее скопление этих клеток отмечается в пищеварительной системе и связанных с ней железах, где они формируют гастроэнтеропанкреатическую (энтерозндокринную) систему. Несмотря на то, что эти клетки составляют менее 1 % от общего числа эпителиальных клеток в данных органах, их суммарная масса превышает массу любой эндокринной железы в организме человека.

При стандартных методах гистологического окрашивания клетки дисперсной эндокринной системы обычно не выявляются либо могут иметь более светлую по сравнению с соседними клетками цитоплазму. Для их идентификации применяются специальные методы, такие как импрегнация солями серебра и иммуноцитохимические исследования. На ультраструктурном уровне эти клетки характеризуются умеренно развитыми гранулярной эндоплазматической сетью и комплексом Гольджи. Самым характерным признаком является наличие в них плотных секреторных гранул, локализующихся преимущественно в базальных отделах цитоплазмы.

В слизистых оболочках различают два типа клеток дисперсной эндокринной системы. *Клетки открытого типа* своей узкой апикальной частью контактируют с просветом органа и выполняют функцию хеморецепторов, реагируя на изменения состава его содержимого. *Клетки закрытого типа* не имеют контакта с просветом органа. В ответ на различные стимулы эти клетки выделяют широкий спектр биологически активных веществ, включая гормоны, биогенные амины (такие как серотонин, мелатонин, норадреналин и адреналин), нейропептиды и факторы роста. Эти вещества могут оказывать как дистантное (эндокринное), так и местное (паракринное) действие.

Синтезируемые клетками дисперсной эндокринной системы полипептиды играют важную роль в регуляции различных физиологических процессов. Они влияют на сократительную активность гладких миоцитов в стенках внутренних органов и сосудов, модулируют секреторную деятельность экзокринных и эндокринных желез, а также участвуют в регуляции регенераторных процессов в тканях.

ГЛАВА 4

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

По топографическому принципу нервную систему делят на центральную и периферическую (рис. 4.1). К центральной нервной системе (ЦНС) относятся головной мозг и спинной мозг, а к периферической нервной системе — нервы, отходящие от головного и спинного мозга (черепные и спинномозговые), вегетативные нервы, нервные окончания, нервные сплетения, а также нервные ганглии. В периферической нервной системе функционально выделяют отделы:

- соматический — регулирует произвольные движения скелетных мышц, а также участвует в рефлексорных (непроизвольных) реакциях;
- автономный — регулирует работу внутренних органов, сосудов, желез. В составе этого отдела, в свою очередь, выделяют симпатический и парасимпатический отделы, действующие в противоположных направлениях, но совместно обеспечивающие гомеостаз организма*.

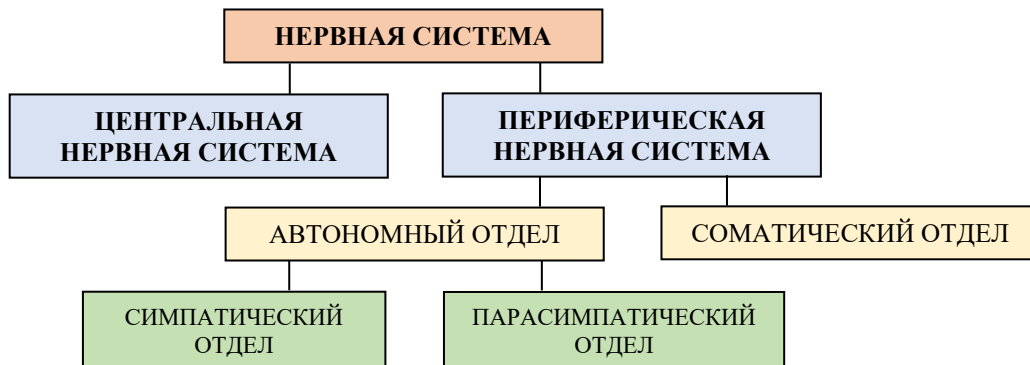


Рис. 4.1. Классификация нервной системы

Нервная система развивается из нейроэктодермы: нейроны и глия ЦНС — из нервной трубки, нейроны и глия периферической нервной системы — из нервного гребня.

Нервные центры представляют собой скопления нейронов в центральной и периферической нервной системе, в которых осуществляется интеграция и переработка нервных импульсов посредством синаптической передачи.

Различают *нервные центры ядерного типа*, в которых тела нейронов образуют компактные скопления без четкой упорядоченности. Примером служат ядра серого вещества спинного мозга и ствола головного мозга. К нервным центрам ядерного типа относятся также автономные ганглии, в которых осуществляется синаптическая передача между преганглионарными и постганглионарными нейронами. Это отличает их от чувствительных ганглиев, в которых синапсы отсутствуют.

В *нервных центрах экранного типа* тела нейронов, выполняющих сходные функции, расположены в виде слоев. Такая организация характерна для коры больших полушарий и коры мозжечка. Внутри слоев и между ними имеются многочисленные ассоциативные связи.

4.1. ПЕРИФЕРИЧЕСКАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Нервные узлы (ганглии) представляют собой скопление тел нейронов и глиоцитов за пределами ЦНС. Выделяют *чувствительные* (спинальные и черепные), а также *автономные* (симпатические и парасимпатические) ганглии. **Нерв** образован пучками миелиновых и безмиелиновых волокон, объединенных соединительной тканью.

* В некоторых источниках упоминается метасимпатический (висцеральный) отдел как часть автономной (вегетативной) нервной системы, который включает нервные сплетения и нервные узлы, находящиеся в стенках полых органов, обладающих автономной моторикой и секреторной активностью (пищевод, желудок, тонкая и толстая кишка, мочевой пузырь, желчный пузырь и желчные протоки, маточные трубы).

4.1.1. Спинальный и черепной ганглии

Спинальный ганглий (спинномозговой узел) имеет веретеновидную форму, покрыт капсулой из плотной соединительной ткани (рис. 4.2). От капсулы в паренхиму проникают тонкие прослойки рыхлой соединительной ткани, которые формируют оболочки вокруг каждого нейрона. Соединительная ткань составляет строму узла. Паренхима узла представлена телами и отростками нейронов, а также клетками глии.

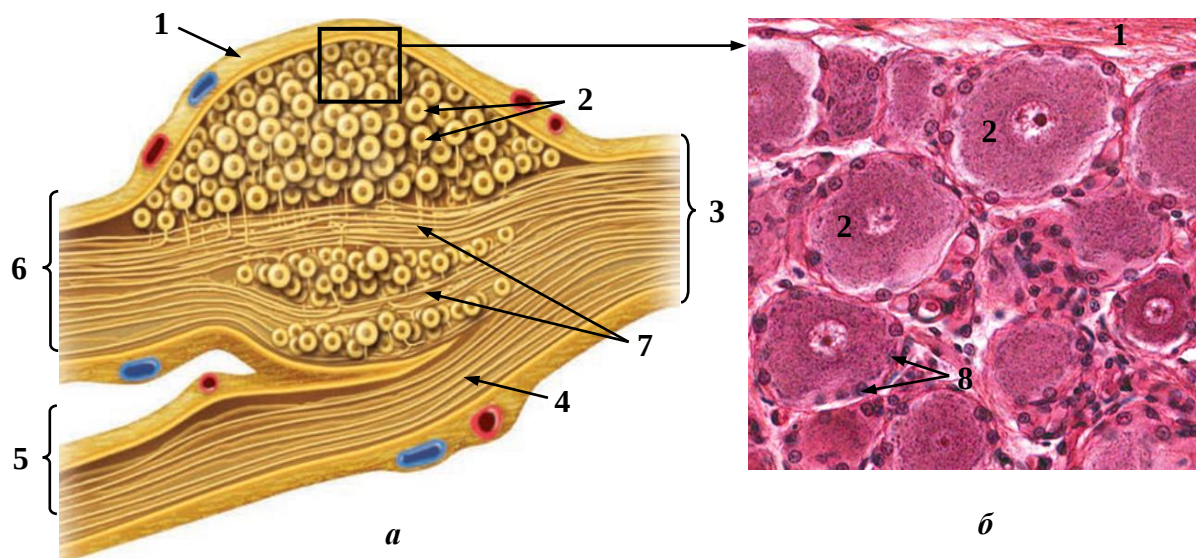


Рис. 4.2. Строение спинномозгового узла:

а — схема; *б* — гистологический препарат (малое увеличение, окраска гематоксилином и эозином): 1 — капсула узла; 2 — тела псевдоуниполярных нейронов; 3 — спинномозговой нерв; 4 — кровеносные сосуды; 5 — передний корешок; 6 — задний корешок; 7 — пучки нервных волокон; 8 — ганглионарные глиоциты

В состав чувствительных ганглиев входят *псевдоуниполярные* (все спинальные и большинство черепных ганглиев) или *биполярные* (спиральный и вестибулярный ганглии) *афферентные нейроны*. Псевдоуниполярные нейроны имеют крупное округлое тело и относительно небольшое, центрально расположенное ядро. От тела отходит один отросток, который Т-образно делится на два — периферический и центральный. Периферические отростки нейронов в составе спинномозговых или черепных нервов идут в чувствительные зоны (поля) кожи, слизистых оболочек, где заканчиваются рецепторами. Центральные отростки направляются в спинной мозг (в составе задних корешков) или ствол головного мозга, где заканчиваются синапсами на ассоциативных нейронах. Нейроны чувствительных ганглиев являются компонентами одновременно соматических и вегетативных рефлекторных дуг.

Нейроны окружены оболочками из глиальных клеток (*ганглионарные глиоциты*). Снаружи от глиальной оболочки располагается тонкая соединительнотканная оболочка, образованная фибробластами.

Проведение нервного импульса через чувствительный ганглий происходит транзитно, без синаптического переключения, поскольку тела псевдоуниполярных нейронов функционально являются частью афферентного пути. В связи с этим чувствительные узлы не выполняют интегративную функцию и не относятся к нервным центрам.

4.1.2. Автономный нервный ганглий

Автономные (вегетативные) ганглии образованы скоплениями мультиполярных эфферентных нейронов, на которых синапсами оканчиваются преганглионарные волокна — отростки нейронов, тела которых лежат в ЦНС. Аксоны мультиполярных нейронов ганглия образуют постганглионарные волокна, которые направляются к кардиомиоцитам, гладким миоцитам и секреторным клеткам.

Симпатические ганглии лежат вдоль позвоночника (паравертебральные) или впереди него (превертебральные), *парасимпатические ганглии* располагаются интрамурально или вблизи иннервируемых органов. В симпатическом отделе преганглионарные волокна короткие, а постганглионарные — длинные; в парасимпатическом отделе — наоборот.

Общий план строения симпатических и парасимпатических ганглиев сходен. Строма образована соединительной тканью, формирующей вокруг узла капсулу, от которой отходят прослойки внутрь ганглия. Они образуют соединительнотканые оболочки вокруг тел нейронов. Паренхима узла представлена телами мультиполярных нейронов, окруженных ганглионарными глиоцитами, а также нервными волокнами. Нейроны в узле располагаются диффузно или группами, их тела имеют неправильную форму, содержат эксцентрично расположенное ядро.

Интрамуральные ганглии представляют собой скопления нервных клеток в стенке иннервируемого органа (например, в составе кишечного сплетения). В их составе помимо эфферентных нейронов присутствуют афферентные и ассоциативные нейроны (табл. 4.1).

Таблица 4.1

Сравнительная характеристика типов нейронов интрамуральных ганглиев

Наименование нейронов	Функция	Морфологическая характеристика
Клетка Догеля I типа	Эфферентный нейрон	Короткие дендриты и длинный аксон, идущий за пределы узла к клеткам рабочего органа
Клетка Догеля II типа	Афферентный нейрон	Длинные дендриты, которые образуют рецепторы в стенках внутренних органов и сосудов, и длинный аксон, формирующий синапсы на клетках I и III типа
Клетка Догеля III типа	Ассоциативный нейрон	Короткие дендриты и длинный аксон, соединяющий несколько клеток I и II типа в пределах одного или соседних узлов

Рефлекторная дуга соматического (спинального) рефлекса (рис. 4.3) состоит из трех нейронов:

1) *чувствительный нейрон* — псевдоуниполярная клетка, тело которой располагается в спинальном ганглии. Периферические отростки этих клеток образуют чувствительные нервные окончания, которые могут находиться в коже (экстероцепторы), скелетных мышцах и сухожилиях (проприоцепторы). Центральные отростки чувствительных нейронов вступают в спинной мозг в составе задних корешков и передают импульс вставочным нейронам;

2) *вставочный нейрон* — мультиполярная нервная клетка, тело и дендриты которой локализованы в задних рогах спинного мозга. Аксоны этих нейронов направляются в передние рога, где образуют синапсы на телах и дендритах эфферентных (двигательных) нейронов;

3) *двигательный нейрон (мотонейрон)* — это мультиполярный нейрон, тело и дендриты которого расположены в передних рогах спинного мозга. Аксоны мотонейронов выходят из спинного мозга в составе передних корешков, затем входят в состав спинномозговых нервов и направляются к скелетным мышцам, где заканчиваются нейромышечными синапсами на мышечных волокнах.

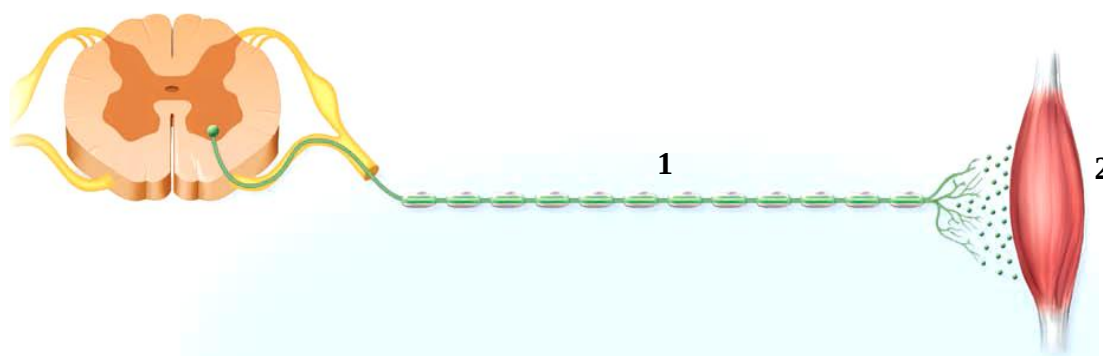


Рис. 4.3. Эфферентный отдел соматической рефлекторной дуги:

1 — эфферентное нервное волокно; 2 — скелетная мышца

Рефлекторная дуга автономного рефлекса (рис. 4.4) состоит чаще всего из трех нейронов:

1) *афферентный нейрон* чувствительного узла — его дендрит образует рецептор в стенках внутренних органов и сосудов, а аксон вступает в спинной мозг в составе задних корешков;

2) *первый эфферентный (вставочный, преганглионарный) нейрон* вегетативных центров спинного мозга и ствола головного мозга — тела этих нейронов расположены в боковых рогах сегментов C8–L2 и S2–S4 спинного мозга или в вегетативных ядрах черепных нервов. Аксоны этих нейронов (преганглионарные волокна) выходят из ЦНС в передних корешках спинномозговых нервов или в составе черепных нервов, направляясь к автономным ганглиям. В ганглиях преганглионарные волокна образуют синапсы на дендритах и телах вторых эфферентных нейронов. Преганглионарные волокна автономной нервной системы относятся к тонким миелиновым волокнам (диаметр 1–3 мкм), что обеспечивает скорость проведения импульса 3–15 м/с;

3) *второй эфферентный (постганглионарный) нейрон* — расположен в узлах симпатического ствола, парасимпатических узлах головы, а также в узлах висцеральных вегетативных сплетений. Аксоны вторых эфферентных нейронов в составе нервных стволов направляются к рабочим органам, где образуют двигательные нервные окончания на кардиомиоцитах, железистых клетках или гладких миоцитах в стенке сосудов и внутренних органов. Постганглионарные волокна, как правило, безмиелиновые (диаметром 0,3–1,3 мкм), поэтому скорость проведения по ним еще ниже (0,5–2 м/с). Для сравнения, скорость проведения импульса в миелиновых соматических нервных волокнах толщиной 12–20 мкм составляет 70–120 м/с.

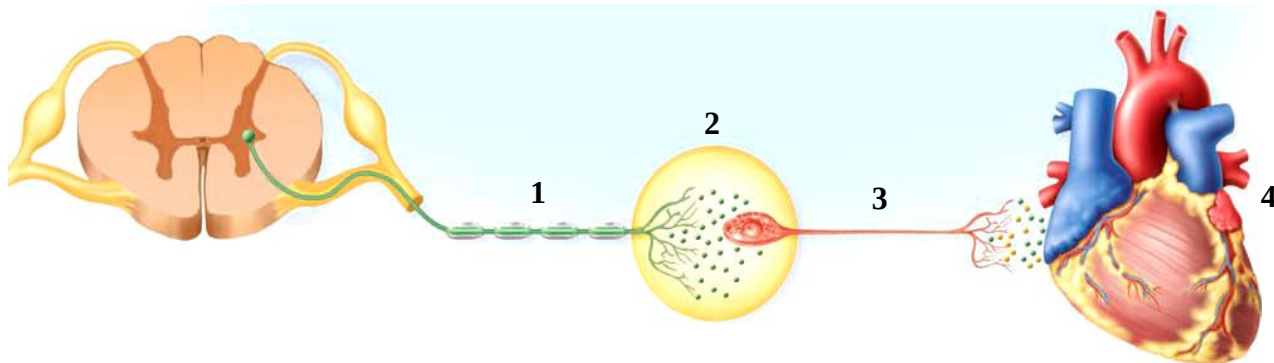


Рис. 4.4. Эфферентный отдел центральной автономной рефлекторной дуги:

1 — преганглионарное нервное волокно; 2 — автономный ганглий; 3 — постганглионарное нервное волокно; 4 — сердце

Местная (периферическая) рефлекторная дуга состоит из чувствительных и двигательных нейронов, тела которых находятся за пределами ЦНС в составе интрамуральных автономных ганглиев. С их помощью формируются местные (периферические) дуги парасимпатической нервной системы, которые обычно включают три нейрона:

1) *афферентный нейрон* (клетка Догеля II типа) — его дендрит образует рецепторы в стенке органа, а аксон формирует синапсы на ассоциативных или эфферентных нейронах;

2) *ассоциативный нейрон* (клетка Догеля III типа) — соединяет афферентный и эфферентный нейрон в пределах одного или соседних узлов;

3) *эфферентный нейрон* (клетка Догеля I типа) — его дендрит получает импульс от афферентного или вставочного нейрона, а аксон направляется за пределы узла к клеткам рабочего органа.

4.1.3. Нерв

Нервы по строению являются паренхиматозными органами пучкового типа (рис. 4.5). Между нервными волокнами в нерве располагаются тонкие прослойки рыхлой соединительной ткани с мелкими кровеносными сосудами — *эндоневрий*. В свою очередь, группа нервных

волокон с помощью соединительнотканной оболочки — *периневрия* — объединяется в пучки. Периневрий состоит из нескольких слоев циркулярно ориентированных, плотно уложенных уплощенных фибробластоподобных клеток и коллагеновых фибрилл, окруженных базальной мембраной с двух сторон. Пространства между слоями в периневрии заполнены тканевой жидкостью. По ним может распространяться инфекция, токсины, например при столбняке, что приводит к быстрой генерализации процесса. Периневрий пронизывают кровеносные сосуды, которые продолжают до эндоневрия и заканчиваются гемокапиллярами. Самая наружная оболочка нерва — *эпиневрй* — образована плотной неоформленной соединительной тканью, содержащей кровеносные и лимфатические сосуды, а также жировые клетки.

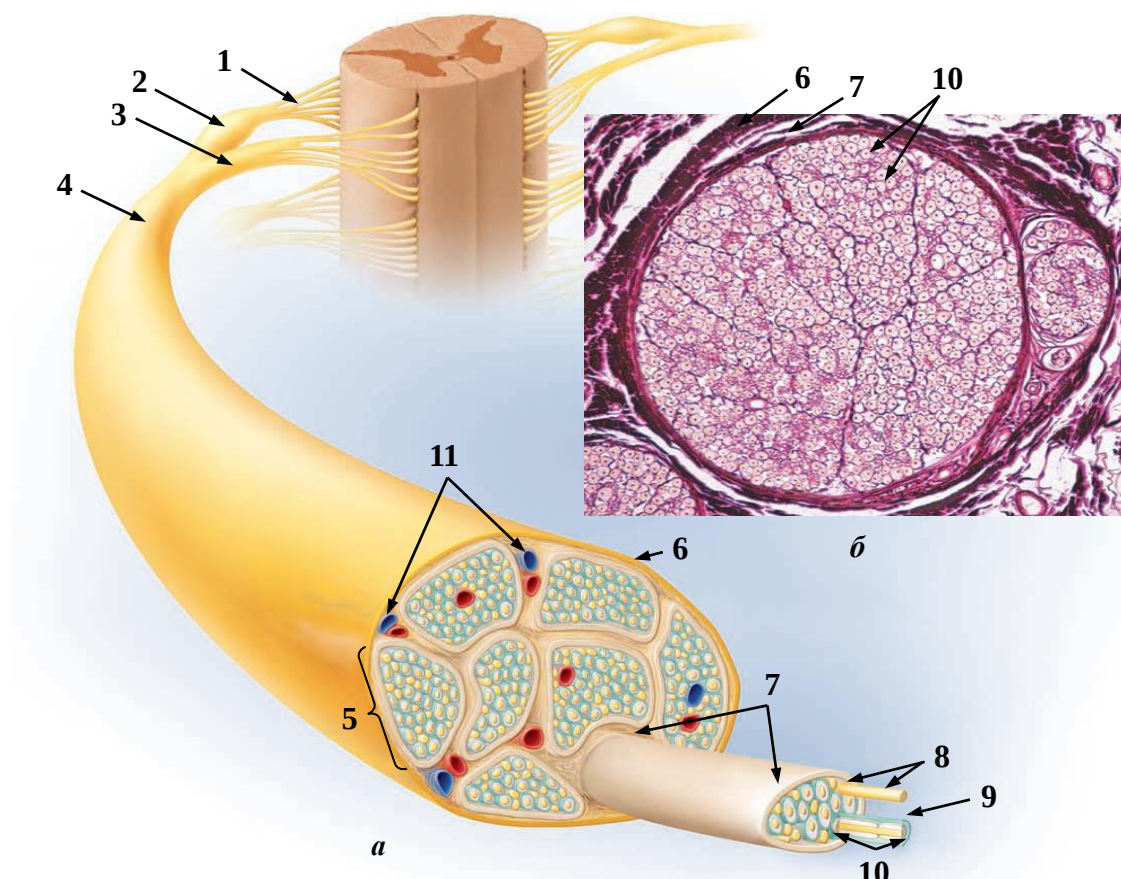


Рис. 4.5. Строение периферического нерва:

a — схема; *б* — микрофотография гистологического препарата (окраска гематоксилином и эозином, малое увеличение):

1 — задний корешок; 2 — спинномозговой узел; 3 — передний корешок; 4 — спинномозговой нерв; 5 — пучок нервных волокон; 6 — эпиневрй; 7 — периневрий; 8 — безмиелиновое нервное волокно; 9 — эндоневрий; 10 — миелиновые нервные волокна; 11 — кровеносные сосуды

4.2. ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

4.2.1. Спинной мозг

Спинной мозг развивается из туловищного отдела нервной трубки. Серое вещество спинного мозга (рис. 4.6) содержит тела мультиполярных нейронов, клетки глии, нейропилы (отростки нейронов и клеток глии, а также синапсы) и большое количество кровеносных сосудов. Большая часть нейронов расположена в сером веществе диффузно, а часть нейронов образуют *ядра* — скопления клеток, сходных по размерам, строению и функциям.

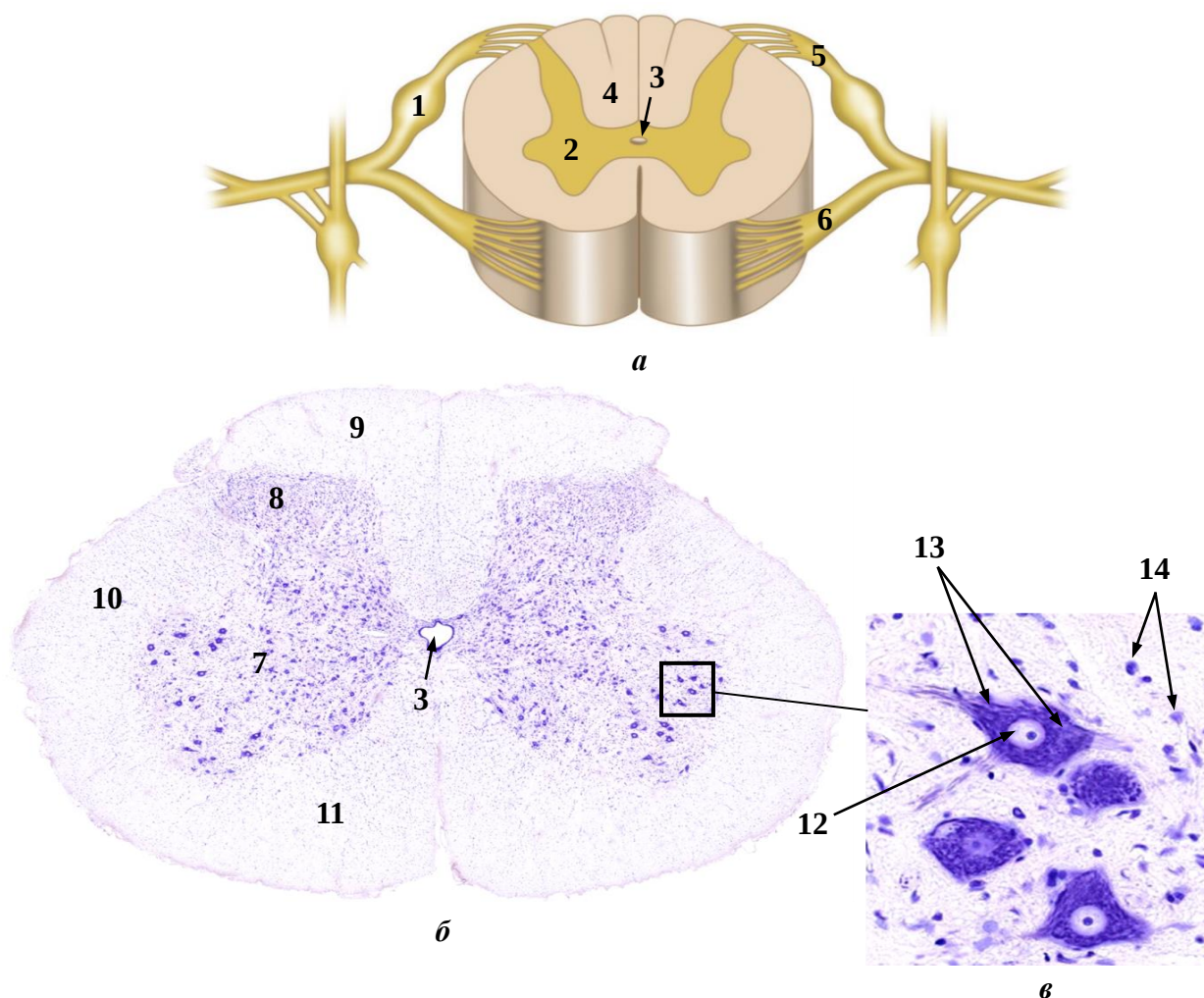


Рис. 4.6. Спинной мозг:

a — схема строения; *б, в* — микрофотографии гистологических препаратов (окраска крезилевым фиолетовым, малое (*б*) и большое (*в*) увеличение):

1 — спинальный ганглий; 2 — серое вещество; 3 — центральный канал спинного мозга; 4 — белое вещество; 5 — задний корешок; 6 — передний корешок; 7 — передний рог; 8 — задний рог; 9 — задний канатик; 10 — боковой канатик; 11 — передний канатик; 12 — ядро мотонейрона; 13 — хромотофильное вещество; 14 — ядра глиальных клеток

Выделяют три типа нейронов в зависимости от длины и расположения их аксонов:

– *корешковые* (мотонейроны) — их аксоны формируют передние корешки спинного мозга; различают соматические мотонейроны (иннервируют скелетные мышцы) и автономные преганглионарные (первые эфферентные) нейроны (образуют синапсы с постганглионарными нейронами автономных ганглиев);

– *пучковые* (ассоциативные) — аксоны этих клеток образуют пучки белого вещества, соединяющие сегменты спинного мозга между собой и с головным мозгом;

– *внутренние* (ассоциативные) — отростки клеток образуют синапсы в пределах серого вещества спинного мозга.

В центре серого вещества расположен *центральный канал*, выстланный одним слоем столбчатых или кубических клеток — эпендимоцитов. Канал содержит спинномозговую жидкость (ликвор) и сообщается с четвертым желудочком головного мозга. На апикальной поверхности эпендимоцитов имеются микроворсинки и реснички. Микроворсинки увеличивают площадь поверхности для обмена веществами с ликвором; реснички совершают колебательные движения, способствуя перемешиванию жидкости в канале (направленный ток ликвора обеспечивается в основном пульсацией сосудов и градиентом давления). В молодом

возрасте центральный канал заполнен ликвором, позже этот канал постепенно облитерируется (закрывается) снизу вверх.

В сером веществе выделяют передние, задние и боковые столбы, которые на поперечных срезах спинного мозга имеют вид рогов (соответственно передние, задние и боковые рога).

Передние рога спинного мозга содержат самые крупные клетки — соматические мотонейроны. Их аксоны образуют основную массу нервных волокон передних корешков спинномозгового нерва. В составе ветвей спинномозговых нервов они поступают в скелетные мышцы и образуют двигательные нервные окончания на мышечных волокнах: большие α -мотонейроны иннервируют экстрафузальные мышечные волокна, малые α -мотонейроны обеспечивают тонус экстрафузальных волокон, γ -мотонейроны поддерживают тонус интрафузальных мышечных волокон.

Задние рога спинного мозга содержат мелкие вставочные (ассоциативные) нейроны, на которых заканчиваются аксоны чувствительных нейронов спинномозговых узлов, а также волокна нисходящих проводящих путей.

Боковые рога спинного мозга присутствуют в последнем шейном, всех грудных и верхних поясничных сегментах (C8–L2, S2–S4). В них расположены тела автономных первых эфферентных (преганглионарных) нейронов.

Белое вещество спинного мозга лежит по периферии серого вещества и состоит из пучков преимущественно продольно ориентированных миелиновых нервных волокон, образующих проводящие пути спинного мозга. Белое вещество двух половин спинного мозга связано белой спайкой, представляющей собой пучки миелиновых волокон, идущей поперечно кпереди от центрального канала. Снаружи белое вещество покрыто поверхностной глиальной мембраной, образованной отростками астроцитов.

Слева и справа от спинного мозга на уровне каждого его сегмента отходят передний и задний корешки, в области которых глиальная мембрана прерывается. *Передний корешок* образован аксонами соматических мотонейронов передних рогов и преганглионарных нейронов боковых рогов. *Задний корешок* образуют центральные отростки (аксоны) чувствительных псевдоуниполярных нейронов спинальных ганглиев.

Спинной мозг покрыт тремя оболочками: мягкой, паутинной и твердой. Мягкая и паутинная оболочки образованы рыхлой соединительной тканью, а твердая — плотной соединительной тканью (см. подраздел 4.2.4).

4.2.2. Головной мозг

Серое вещество головного мозга так же, как и спинного, состоит из тел мультиполярных нейронов, клеток глии, нейропиля (отростки нейронов и клеток глии, а также синапсы) и большого количества кровеносных сосудов. Оно представлено корой полушарий большого мозга, корой мозжечка и подкорковыми ядрами (скоплениями серого вещества внутри белого вещества). Белое вещество расположено под корой и представлено миелиновыми нервными волокнами, глиальными клетками и кровеносными сосудами.

Кора полушарий большого мозга (рис. 4.7) у человека имеет толщину 1,5–5,0 мм и содержит около 10 млрд нейронов и примерно 100 млрд глиоцитов, расположенных послойно.

В коре содержатся пирамидные и непиримидные клетки. На долю *пирамидных нейронов* приходится 50–90 % от общего количества клеток. Их размеры колеблются в пределах от 10 до 140 мкм. Нейроны имеют треугольную (пирамидную) форму. От полюса клетки, обращенного к поверхности коры, отходит апикальный дендрит, который ветвится в самом наружном слое коры. От базальной и боковых поверхностей нейрона берут начало еще 5–20 боковых дендритов, ветвящихся в пределах слоя расположения пирамидных клеток. Длинный аксон отходит от середины базальной поверхности тела и направляется в белое вещество полушария. Уже в пределах коры у аксона появляется миелиновая оболочка. От поверхности дендритов отходят множество дендритных шипиков: мелких выростов, которые образуют синапсы с отростками других нейронов. Число дендритных шипиков, их форма и размеры могут меняться в ходе адаптации нейронов к конкретным условиям

функционирования. Пирамидные нейроны обеспечивают связи внутри коры и входят в состав эфферентных проводящих путей.

Непирамидные нейроны (звездчатые, веретеновидные, горизонтальные и др.) расположены по всем отделам коры. Они по размеру меньше, воспринимают афферентные сигналы и передают их пирамидным клеткам, обеспечивая интеграцию нейронов в коре.

Нейроны в коре полушарий большого мозга располагаются в шесть слоев или пластинок, которые обозначаются римскими цифрами и нумеруются снаружи внутрь (рис. 4.7, а, б). Закономерность расположения нейронов в коре называется ее цитоархитектоникой, а пространственная ориентация волокон в полушарии большого мозга — миелоархитектоникой.

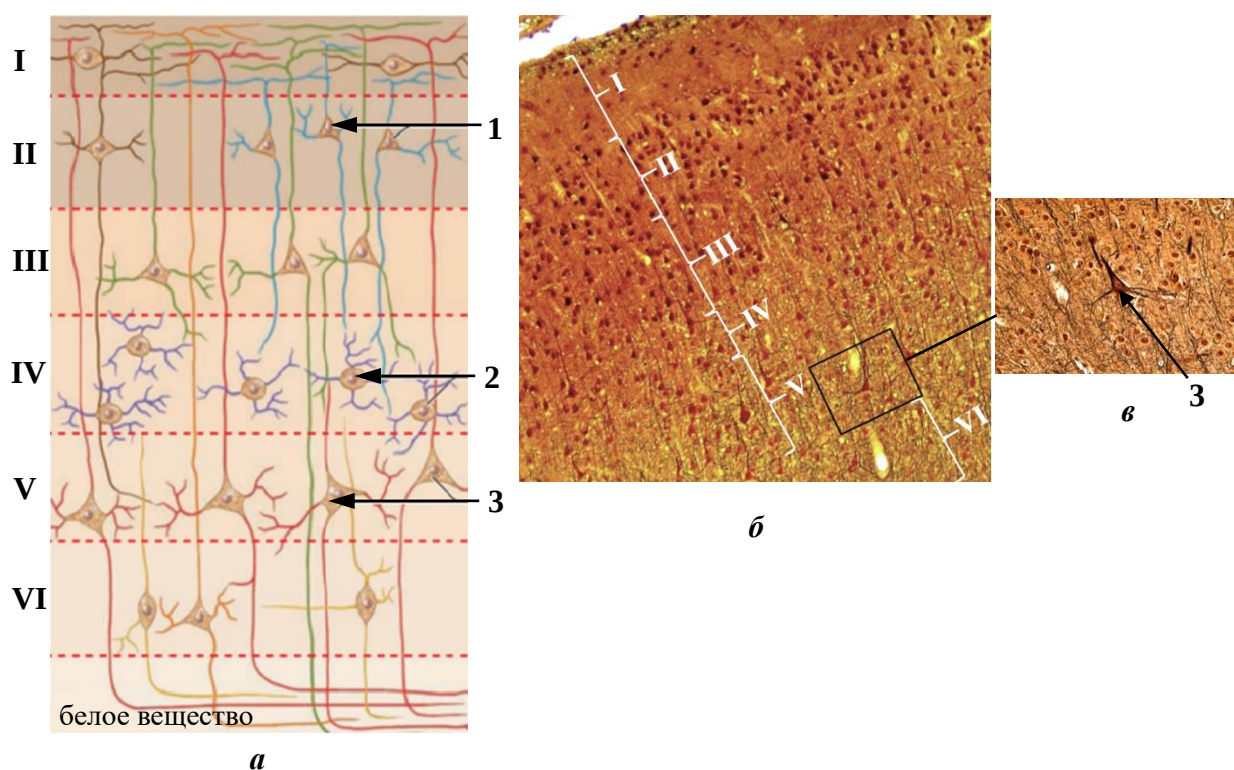


Рис. 4.7. Кора полушарий большого мозга (I — молекулярная пластинка. II — наружная зернистая пластинка. III — наружная пирамидная пластинка. IV — внутренняя зернистая пластинка. V — внутренняя пирамидная пластинка. VI — мультиформная пластинка):

а — схема строения; б, в — микрофотографии гистологических препаратов (импрегнация серебром, малое (б) и большое (в) увеличение):

1 — малые пирамидные нейроны; 2 — звездчатые нейроны; 3 — крупные пирамидные нейроны (клетки Беца)

Самый наружный слой называется **молекулярной пластинкой (I)** и содержит относительно небольшое число мелких клеток веретенообразной формы (*клетки Кахаля*). Это ассоциативные горизонтальные нейроны. Их дендриты идут тангенциально и не выходят за пределы слоя, а аксон направляется в сторону белого вещества. Клетки молекулярной пластинки получают импульсы от пирамидных и непиримидных клеток соседних участков коры больших полушарий. Кроме нейронов, в молекулярной пластинке содержатся и глиальные клетки.

Наружная зернистая пластинка (II) образована большим количеством мелких клеток, которые при малом увеличении имеют вид зернышек (пирамидные и звездчатые нейроны). Апикальные дендриты клеток этого слоя идут в молекулярный слой.

Наружная пирамидная пластинка (III) самая широкая, образована преимущественно пирамидными нейронами (средней величины). В белом веществе полушарий аксоны клеток этого слоя входят в состав одной из трех групп нервных волокон белого вещества конечного мозга.

Внутренняя зернистая пластинка (IV), подобно наружной зернистой пластинке, образована мелкими пирамидными и звездчатыми нейронами, которые своими отростками связаны с другими слоями коры полушарий большого мозга.

В состав **внутренней пирамидной пластинки (V)** входят преимущественно пирамидные клетки средних или крупных размеров. В области предцентральной извилины этот слой содержит *гигантские пирамидные клетки Беца*. Апикальные дендриты клеток Беца проникают в молекулярный слой, а латеральные отростки ветвятся в пределах собственного слоя. Аксоны пирамидных клеток, покрытые тонкой миелиновой оболочкой, направляются к двигательным ядрам ствола мозга, а также к мотонейронам передних рогов серого вещества спинного мозга.

Мультиформная пластинка (VI) образована разнообразными по форме клетками: веретенообразными, звездчатыми, пирамидными, веретеновидными и др. Размеры клеток вблизи белого вещества больше, чем со стороны внутреннего пирамидного слоя. Через этот слой проходят пучки проекционных волокон в белое вещество от пирамидных нейронов.

Степень выраженности слоев серого вещества в разных участках коры полушария может быть различной. При этом различают агранулярный и гранулярный типы коры. *Агранулярный тип* характерен для моторных центров (предцентральная извилина, лобная доля) и отличается наибольшим развитием III, V и VI пластинок. *Гранулярный тип* коры встречается в области чувствительных (сенсорных) центров (затылочная доля, задняя центральная извилина, теменная и височная доли). Этот тип отличается значительной выраженностью зернистых (II и IV) пластинок.

Белое вещество полушарий большого мозга состоит из трех групп разнонаправленных волокон:

1) *проекционные волокна* (афферентные и эфферентные) — проходят в составе внутренней капсулы и связывают нейроны коры с нервными клетками нижележащих отделов мозга;

2) *ассоциативные волокна* — связывают между собой различные области коры одного полушария;

3) *комиссуральные волокна* — содержатся в мозолистом теле, своде и спайках мозга; они связывают между собой симметричные отделы правого и левого полушарий.

4.2.3. Мозжечок

Мозжечок состоит из двух полушарий, покрытых корой с большим количеством извилин, и средней части — червя. Источник развития — задний мозговой пузырь. Мозжечок составляет около 10 % массы всего головного мозга, но включает более половины всех нейронов ЦНС.

В мозжечке выделяют белое и серое вещество. *Серое вещество* представлено корой и ядрами мозжечка.

Кора мозжечка имеет трехслойное строение (рис. 4.8).

Молекулярный (наружный) слой коры мозжечка состоит из корзинчатых и звездчатых нейронов, расположенных на значительном расстоянии друг от друга. В составе этого слоя находятся дендриты грушевидных нейронов, Т-образно ветвящиеся аксоны клеток зернистого слоя (*параллельные волокна*), а также *лазящие волокна*.

Звездчатые нейроны находятся в верхних отделах молекулярного слоя, их отростки образуют синапсы с дендритами или телами клеток Пуркинье, через которые передаются тормозные нервные импульсы нейронных цепей внутри коры.

Корзинчатые нейроны расположены ниже звездчатых, их аксоны образуют коллатерали в виде корзинчатых сплетений вокруг тел клеток Пуркинье с аксосоматическими тормозными синапсами. Дендриты корзинчатых клеток контактируют с параллельными волокнами.

Средний слой коры мозжечка представлен телами крупных грушевидных клеток — *клеток Пуркинье*. Эти клетки имеют хорошо развитые органеллы и лежат строго в один слой, окружены «корзинками» из аксонов корзинчатых нейронов (тормозные синапсы). Дендриты

клеток Пуркинью сильно ветвятся в плоскости, перпендикулярной извилине, и пронизывают всю толщу соседнего молекулярного слоя. От основания грушевидных нейронов отходит длинный аксон, который проходит через зернистый слой коры, попадает в белое вещество и заканчивается на нейронах ядер мозжечка. Аксон имеет многочисленные коллатерали, которые образуют синапсы с другими грушевидными клетками. Аксоны клеток Пуркинью образуют эфферентные пути мозжечка — нервные пути, по которым импульсы исходят из мозжечка и направляются к другим отделам нервной системы, регулируя двигательную активность и координацию. Именно на клетки Пуркинью поступают все многочисленные сигналы в мозжечке. Эти клетки очень чувствительны к ядам, токсинам, в том числе алкоголю. С возрастом у человека отмечается прогрессивное снижение мышечного тонуса, ухудшается координация движений, что связано, как полагают, с уменьшением количества клеток Пуркинью.

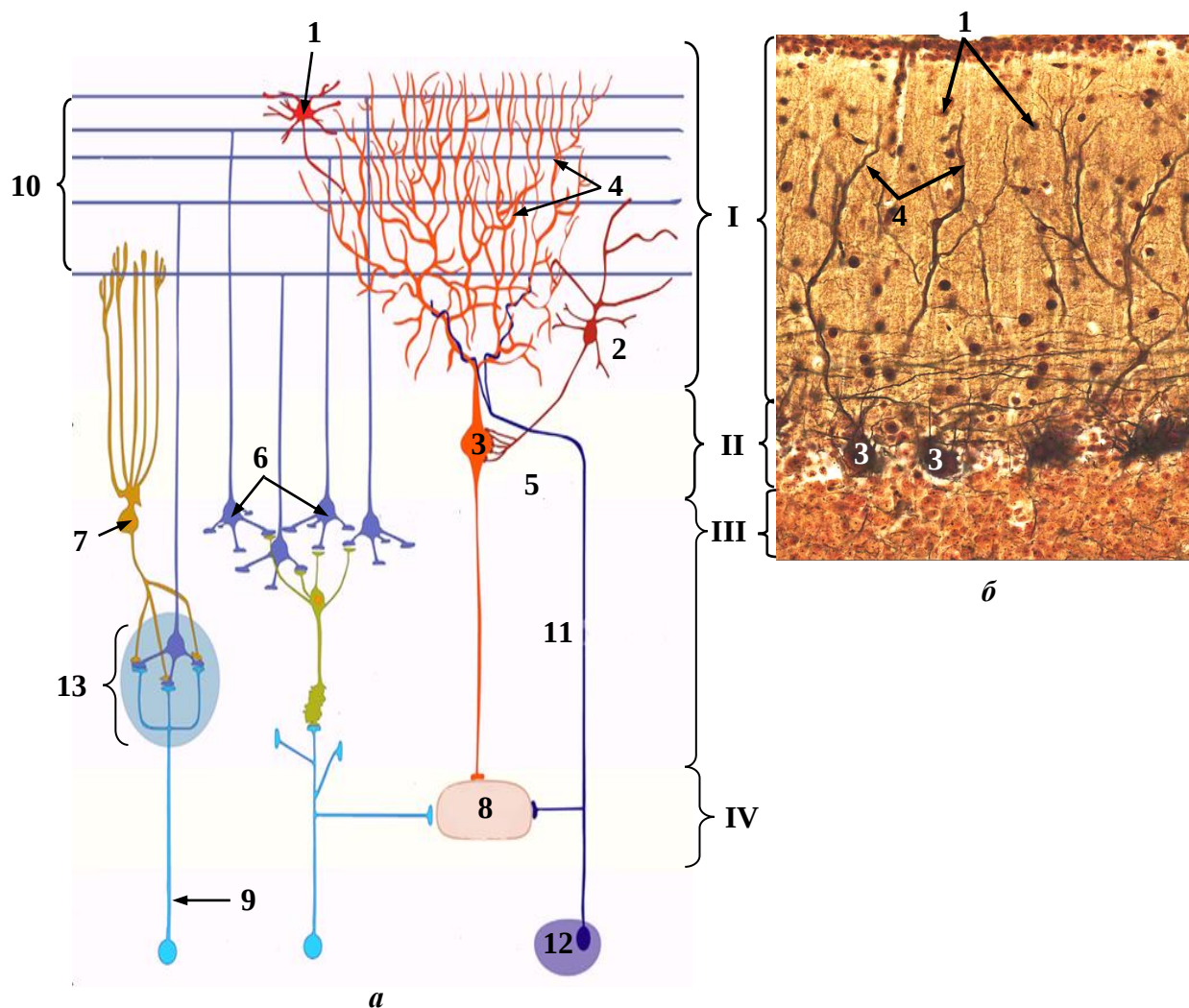


Рис. 4.8. Кора мозжечка (I — молекулярный слой. II — слой грушевидных нейронов. III — зернистый слой. IV — белое вещество):

a — схема строения; *б* — микрофотография гистологического препарата (импрегнация серебром, большое увеличение):

1 — звездчатые клетки; 2 — корзинчатые клетки; 3 — тела клеток Пуркинью; 4 — дендриты клеток Пуркинью; 5 — корзинки из аксонов; 6 — клетки-зерна; 7 — клетки Гольджи; 8 — подкорковое ядро мозжечка; 9 — моховидные волокна; 10 — параллельные волокна; 11 — лазающие волокна; 12 — оливное ядро; 13 — клубочек мозжечка

Основная масса клеток **зернистого (внутреннего) слоя** имеет небольшие размеры (самые мелкие нейроны в составе нервной системы) и лежит на близком расстоянии друг от друга. Эти клетки называются **клетками-зернами**. Встречаются также крупные нейроны —

клетки Гольджи, аксоны которых образуют синапсы на дендритах клеток-зерен. Клетки-зерна — *единственные стимулирующие (возбуждающие) нейроны* мозжечка, все остальные нейроны — тормозные. Длинные аксоны клеток-зерен формируют синапсы на дендритах грушевидных клеток, а также на звездчатых и корзинчатых нейронах молекулярного слоя коры мозжечка. При этом аксон одной клетки-зерна может быть связан с дендритами одновременно 250–500 клеток Пуркинье. Дендриты клеток-зерен короткие, с ними контактируют афферентные моховидные нервные волокна, образуя синапсы в виде *клубочков мозжечка*. В состав клубочка мозжечка входят: окончания моховидных волокон; дендриты зернистых клеток и аксоны больших звездчатых клеток (клеток Гольджи).

Глия коры мозжечка, также, как и в других отделах мозга, представлена олигодендроцитами, астроцитами и микроглиоцитами, которые обеспечивают опорную и защитную функции.

Белое вещество расположено под корой мозжечка. Оно образовано тремя видами волокон: *ассоциативными* — соединяющими различные участки коры (извилины) в пределах одного полушария мозжечка; *комиссуральными* — соединяющими противоположные полушария мозжечка; *проекционными* — соединяющими мозжечок с другими отделами ЦНС. Проекционные волокна мозжечка являются афферентными (чувствительными, восходящими к мозжечку) и эфферентными (двигательными, нисходящими от мозжечка). Они проходят в составе трех пар ножек мозжечка (верхних, средних и нижних), связывая его со стволом мозга, спинным мозгом, корой больших полушарий и базальными ядрами. Внутри мозжечка эти волокна направляются к ядрам мозжечка или к коре его полушарий.

Взаимодействия нейронов коры мозжечка и его проводящие пути. Афферентные пути представлены моховидными и лазающими волокнами.

Моховидные волокна берут начало в спинном мозге, вестибулярных ядрах и др. Они контактируют с дендритами клеток-зерен в клубочках мозжечка. Клетки-зерна, активируясь, передают возбуждающие импульсы на дендриты клеток Пуркинье в молекулярном слое.

Лазающие волокна берут начало от нижнего оливного ядра и заканчиваются непосредственно на дендритах грушевидных нейронов.

Аксоны грушевидных нейронов образуют начальное звено *эфферентных тормозных путей*. Они направляются к нейронам ядер мозжечка и вестибулярным ядрам, оказывая на них тормозное (ингибирующее) влияние, что обеспечивает планирование движений, их плавность и координацию, тонус мышц, а также равновесие и вестибулярные рефлексы.

4.2.4. Оболочки спинного/головного мозга

Твердая оболочка спинного/головного мозга представлена плотной неоформленной соединительной тканью с большим количеством эластических волокон; содержит кровеносные сосуды и чувствительные нервные окончания. Кнаружи от твердой мозговой оболочки спинного мозга находится *эпидуральное пространство*, заполненное рыхлой соединительной тканью с большим количеством адипоцитов. Твердая оболочка головного мозга неплотно сращена с костями свода черепа и выполняет для них роль надкостницы (рис. 4.9).

Твердая оболочка головного мозга образует *синусы* — расщепления листков твердой оболочки, которые выполняют функцию вен и обеспечивают отток спинномозговой жидкости. Между твердой и паутинной оболочками расположено узкое *субдуральное пространство*, заполненное небольшим количеством ликвора.

Паутинная оболочка спинного/головного мозга — тонкий слой рыхлой соединительной ткани, образующей трабекулы, соединяющие ее с мягкой мозговой оболочкой.

Паутинная оболочка не имеет сосудов и не заходит в борозды между извилинами мозга. Между паутинной и мягкой мозговой оболочками находится *субарахноидальное (подпаутинное) пространство*, заполненное спинномозговой жидкостью (ликвором). Между трабекулами в подпаутинном пространстве лежат крупные ветви мозговых сосудов. Исследование ликвора имеет большое диагностическое значение. Например, при субарахноидальном кровоизлиянии в нем будет обнаруживаться большое количество эритроцитов.

Менинготелий покрывает паутинную оболочку со стороны субдурального и подпаутинного пространств, а также выстилает соединительнотканые трабекулы. Он представлен уплощенными глиоцитами, фиксированными на базальной мембране. Эпителиоподобные глиоциты соединены между собой плотными контактами и имеют микроворсинки на апикальной поверхности, что увеличивает площадь их контакта с ликвором.

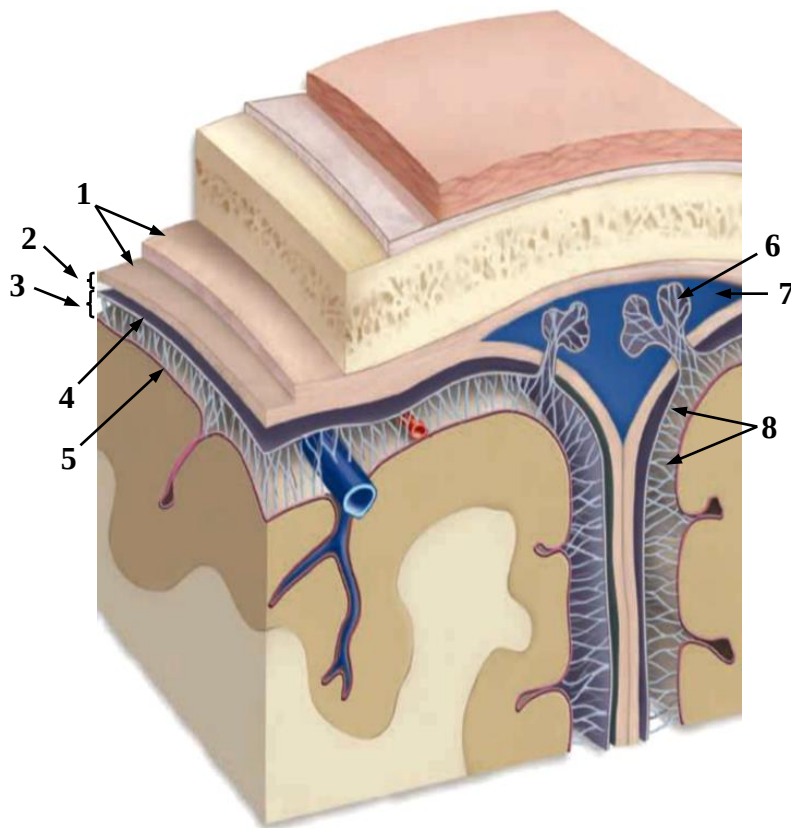


Рис. 4.9. Схема строения оболочек головного мозга:

1 — твердая оболочка; 2 — субдуральное пространство; 3 — подпаутинное пространство; 4 — паутинная оболочка; 5 — мягкая оболочка; 6 — грануляции паутинной оболочки; 7 — верхний сагиттальный синус; 8 — соединительнотканые трабекулы в подпаутинном пространстве

Паутинная оболочка формирует покрытые эндотелием выросты — *грануляции паутинной оболочки* (пахионовы грануляции), проникающие в синусы твердой оболочки головного мозга и их венозные притоки. Функция пахионовых грануляций — фильтрация спинномозговой жидкости в ток крови.

Мягкая (сосудистая) оболочка спинного/головного мозга образована тонким слоем рыхлой соединительной ткани. Она повторяет рельеф мозга, заходит в его борозды и содержит большое количество кровеносных сосудов и чувствительных нервных окончаний. Она отделена от нервной ткани краевой глиальной мембраной, образованной отростками астроцитов, а со стороны подпаутинного пространства покрыта менинготелием.

Складки мягкой оболочки головного мозга заходят в желудочки мозга, образуя *сосудистые сплетения*, которые секретируют спинномозговую жидкость. Основу этих складок составляет рыхлая соединительная ткань с большим количеством кровеносных сосудов. Они покрыты эпендимоцитами сосудистых сплетений и макрофагами — клетками Колмера. Эпендимоциты лежат на базальной мембране и соединяются друг с другом плотными контактами.

Гематоликворный барьер отделяет спинномозговую жидкость от крови в гемокapиллярах сосудистых сплетений. В его состав входят: фенестрированный эндотелий и базальная мембрана капилляров, перикапиллярное пространство, а также эпендимоциты сосудистых

сплетений. Гематоликворный барьер играет роль в поддержании гомеостаза мозга, избирательно пропуская в ликвор витамины, глюкозу и т. д., и не пропуская крупные белковые молекулы, клетки крови, токсины.

Гематоэнцефалический барьер находится между нейронами и кровью капилляров мозга. Он препятствует поступлению к нейронам токсических веществ, иммунокомпетентных клеток, а также аутоантител. Основные элементы барьера: эндотелиоциты капилляра, соединенные плотными контактами; базальная мембрана капилляра; перициты; глиальная сосудистая мембрана, образованная отростками астроцитов. При нарушении гематоэнцефалического барьера в результате черепно-мозговой травмы, оперативного вмешательства, инфекций может развиваться аутоиммунный энцефалит, приводящий к гибели нейронов. Барьер отсутствует в гипоталамусе, эпифизе и нейрогипофизе.

ГЛАВА 5 ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Анализатор — это многоуровневая нейросенсорная система, обеспечивающая восприятие, передачу и анализ информации о внешней или внутренней среде организма. Анализатор состоит из трех взаимосвязанных отделов:

1. Периферический отдел — воспринимает раздражения и преобразует их в нервные импульсы. Он представлен рецепторами, которые могут быть частью органов чувств или располагаться в виде чувствительных нервных окончаний в коже, мышцах и внутренних органах.

2. Проводниковый (промежуточный) отдел — представлен цепями нейронов, передающих сигнал в ЦНС.

3. Центральный отдел — представлен специфическими зонами коры больших полушарий головного мозга, где происходит анализ поступающей информации и формирование ощущений.

Органы чувств представляют собой высокоорганизованные периферические отделы анализаторов, в которых рецепторы специализированы для восприятия определенных видов раздражений (света, звука, запаха и др.).

В зависимости от происхождения и строения рецепторных клеток органы чувств подразделяют на первично-чувствующие и вторично-чувствующие.

Первично-чувствующие органы чувств содержат рецепторные нейроны (*нейросенсорные клетки*), тела которых сами воспринимают раздражение и генерируют нервные импульсы. К ним относятся *органы обоняния и зрения*.

Вторично-чувствующие органы чувств включают специализированные рецепторные клетки эктодермального происхождения (*сенсорные эпителиоциты*), которые не являются нейронами, а передают сигнал через синаптические контакты чувствительным нейронам. К этой группе относятся *органы вкуса, слуха и равновесия*.

Помимо органов чувств, периферический отдел анализаторов включает рецепторы общих видов чувствительности — **неинкапсулированные и инкапсулированные нервные окончания**, являющиеся концевыми ветвлениями дендритов чувствительных нейронов спинномозговых и черепных ганглиев. Они обеспечивают болевую, температурную, тактильную, механическую и проприоцептивную чувствительность кожи, мышц, суставов и внутренних органов.

5.1. ОРГАН СЛУХА И РАВНОВЕСИЯ

В состав органа слуха и равновесия входят наружное, среднее и внутреннее ухо (рис. 5.1).

Ушная раковина является производным 1-й (мандибулярной) и 2-й (гиоидной) жаберных дуг, а наружный слуховой проход — 1-й жаберной щели (углубление эктодермы между дугами). Среднее ухо развивается из 1-го жаберного кармана (выстлано изнутри эпителием энтодермального происхождения). Источником развития перепончатого лабиринта является эктодерма, а точнее — ее парные утолщения по бокам тела зародыша в области головы (слуховые плакоды). Соответствующие нервы и ганглии — это производные нейроэктодермы нервного гребня.

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

Основу *ушной раковины* составляет эластический хрящ, покрытый кожей с пушковыми волосами. *Наружный слуховой проход* имеет две части: хрящевую и костную. Хрящевая часть образована эластическим хрящом, который продолжается в костный канал внутри височной кости (костная часть наружного слухового прохода). Стенки наружного слухового прохода выстилает кожа с пушковыми и конечными (щетилистыми) волосами (у взрослых мужчин) и большим количеством серных и сальных желез. Серные (церуминовые) железы

продуцируют ушную серу. Они являются видоизмененными апокриновыми потовыми железами (простые трубчатые).

Барабанная перепонка состоит из трех слоев: наружного (*кожного*), среднего (*фиброзного*) и внутреннего (*слизистого*), обращенного в сторону барабанной полости. С внутренней стороны к барабанной перепонке прикреплена рукоятка молоточка.

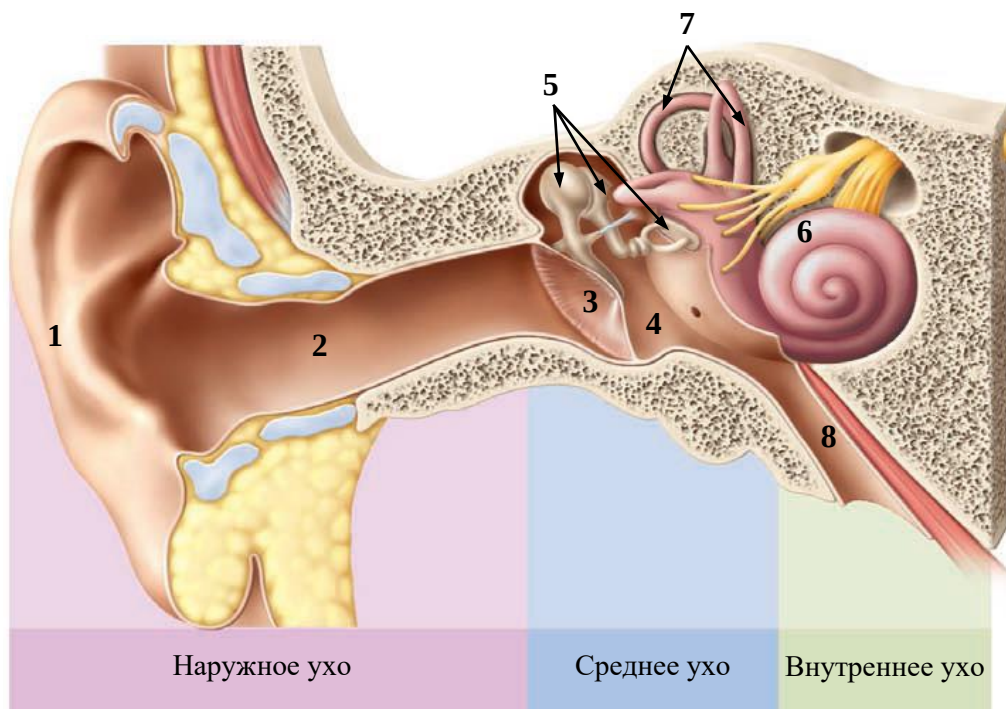


Рис. 5.1. Схема строения органа слуха:

1 — ушная раковина; 2 — наружный слуховой проход; 3 — барабанная перепонка; 4 — барабанная полость; 5 — слуховые косточки; 6 — улитка; 7 — полукружные каналы; 8 — слуховая (евстахиева) труба

Среднее ухо состоит из барабанной полости и слуховой (евстахиевой) трубы.

Барабанная полость находится внутри каменистой части височной кости. Ее стенки выстилает слизистая оболочка, покрытая однослойным плоским эпителием, который местами переходит в однослойный кубический или столбчатый эпителий. В барабанной полости находятся слуховые косточки — *молоточек*, *наковальня* и *стремя*, — образованные пластинчатой костной тканью. Их суставные поверхности покрыты гиалиновым хрящом. Слуховые косточки передают колебания барабанной перепонки через овальное окно (окно преддверия) на перилимфу вестибулярной лестницы. Волна давления распространяется по вестибулярной лестнице, затем через отверстие на вершущке улитки (геликотрема) переходит в барабанную лестницу и достигает круглого окна, закрытого вторичной барабанной перепонкой.

Барабанная полость соединена с носоглоткой посредством *слуховой трубы*. Она принимает участие в регуляции давления в барабанной полости. Изнутри труба выстлана многорядным реснитчатым эпителием. Ее *костная часть* находится в мышечно-трубном канале. *Хрящевую часть* трубы формируют медиальная и латеральная хрящевые пластинки, образующие желоб, обращенный вниз. Края желоба замыкаются перепончатой пластинкой.

Внутреннее ухо представлено костным и перепончатым лабиринтом. *Костный лабиринт* — система полостей внутри каменистой части височной кости, включает в себя преддверие, улитку и три полукружных канала. Внутри костного лабиринта расположен *перепончатый лабиринт*, в состав которого входит улитковый проток, маточка (эллиптический мешочек, *utricle*), сферический мешочек (*sacculus*), а также полукружные протоки, эндолимфатический проток и эндолимфатический мешочек.

Маточка и сферический мешочек находятся в костном преддверии, сообщаются между собой, с полукружными и улитковым протоками, а также с эндолимфатическим протоком. Полукружные протоки располагаются внутри соответствующих костных полукружных каналов и имеют расширения — ампулы.

Перепончатый лабиринт повторяет форму костного и заполнен эндолимфой, обеспечивая восприятие звуковых колебаний, положения головы и ускорения тела (рис. 5.2). Изнутри выстлан однослойным плоским эпителием. Пространство между костным и перепончатым лабиринтами заполнено перилимфой.

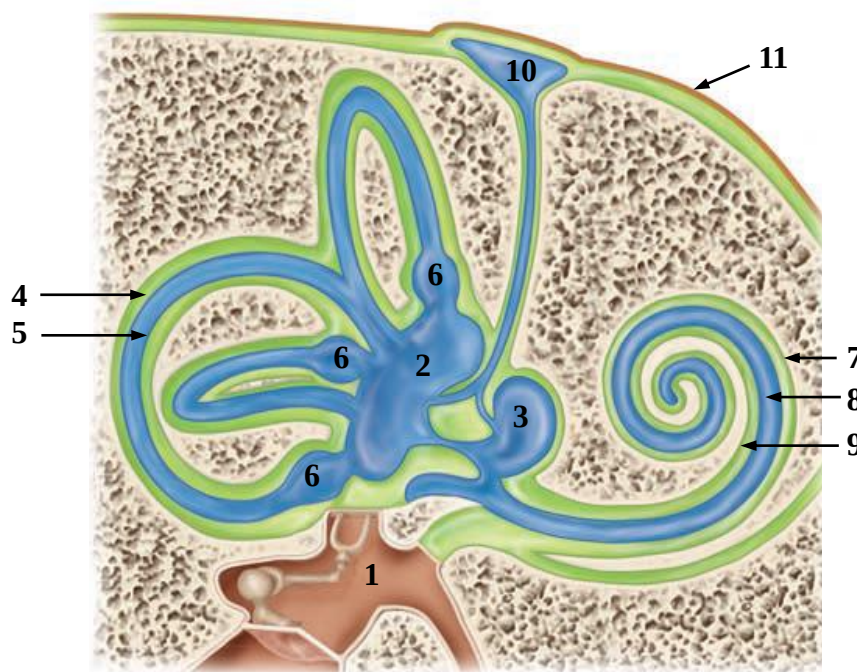


Рис. 5.2. Схема строения перепончатого лабиринта:

1 — барабанная полость; 2 — маточка; 3 — мешочек; 4 — полукружный канал; 5 — полукружный проток; 6 — ампулы полукружных протоков; 7 — лестница преддверия; 8 — улитковый проток; 9 — барабанная лестница; 10 — эндолимфатический мешочек; 11 — твердая оболочка головного мозга

Улитковый проток образует 2,5 завитка по спирали вокруг стержня улитки. Он слепо начинается в преддверии костного лабиринта, также слепо заканчивается в области верхушки улитки, а при помощи *соединительного протока* открывается в нижнюю часть сферического мешочка. На поперечном срезе улитковый проток имеет треугольную форму (рис. 5.3). Нижняя стенка является продолжением костной спиральной пластинки. Она образована *базиллярной пластинкой*, на которой располагается спиральный орган. Верхнемедиальная стенка — *вестибулярная мембрана* — состоит из соединительной ткани и покрыта с обеих сторон однослойным эпителием. Наружная стенка срастается со стенкой костной улитки и выстлана *сосудистой полоской*, образованной многорядным эпителием с кровеносными капиллярами. Сосудистая полоска выполняет ряд критически важных функций для работы слухового анализатора. Прежде всего, она отвечает за секрецию эндолимфы и поддержание ее уникального ионного состава, создавая высокую концентрацию калия и низкую концентрацию натрия. Параллельно она обеспечивает транспорт кислорода и питательных веществ к кортиеvu органу через эндолимфу, а также выполняет барьерную функцию, регулируя поступление веществ из кровеносного русла во внутреннее ухо.

Снаружи от верхнемедиальной стенки улиткового протока находится *вестибулярная лестница*, снизу от базиллярной пластинки — *барабанная лестница*. Обе лестницы сообщаются с преддверием, а на верхушке улитки — между собой.

Периферическим (рецепторным) отделом слухового анализатора является *спиральный (кортиев) орган*, расположенный внутри улиткового протока (рис. 5.3, 5.4).

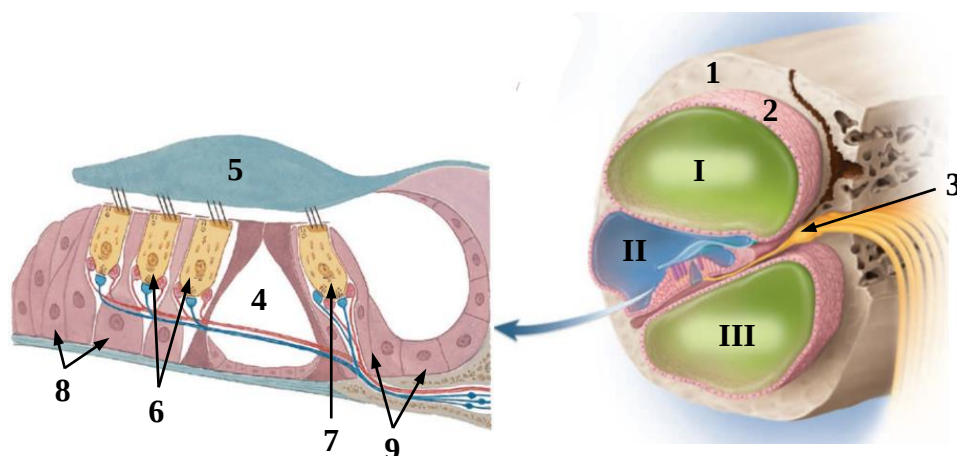


Рис. 5.3. Схема поперечного среза улитки (I — вестибулярная лестница. II — улитковый проток. III — барабанная лестница):

1 — улитка; 2 — перепончатый лабиринт; 3 — нейроны спирального ганглия; 4 — туннель; 5 — кровная мембрана; 6 — наружные волосковые клетки; 7 — внутренние волосковые клетки; 8 — наружные поддерживающие клетки; 9 — внутренние поддерживающие клетки

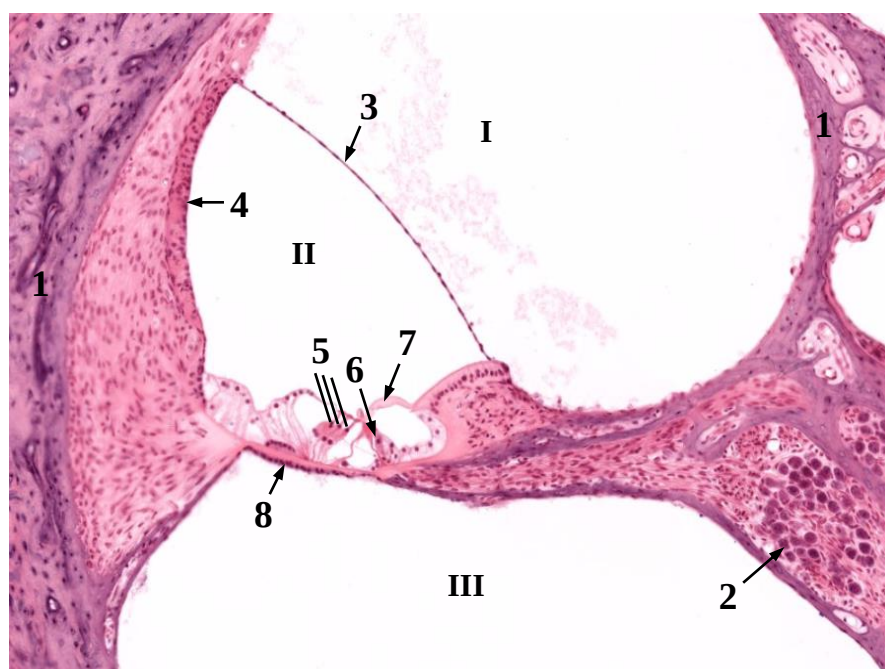


Рис. 5.4. Стенка улитки (I — лестница преддверия. II — улитковый проток. III — барабанная лестница). Микрофотография гистологического препарата (окраска гематоксилином и эозином, малое увеличение):

1 — стенка костной улитки; 2 — нейроны спирального узла улитки; 3 — вестибулярная мембрана; 4 — сосудистая полоска; 5 — наружные волосковые клетки; 6 — внутренние волосковые клетки; 7 — кровная мембрана; 8 — базилярная пластинка

Кортиев орган лежит на всем протяжении *базилярной пластинки* и включает в свой состав волосковые (сенсоэпителиальные) и поддерживающие эпителиоциты. Волосковые клетки образуют синапсы с нейронами спирального ганглия улитки.

В середине кортиева органа проходит *туннель*, образованный клетками-столбами. По отношению к туннелю волосковые и поддерживающие клетки спирального органа подразделяются на наружные и внутренние.

Наружные волосковые клетки имеют цилиндрическую форму и располагаются в три ряда. Их апикальная поверхность несет пучки стереоцилий — длинных специализированных микроворсинок, соприкасающихся с покровной мембраной.

Покровная мембрана — желеобразная структура, состоящая из коллагеновых волокон и аморфного вещества, расположена над спиральным органом. Одним краем она прикреплена к костной спиральной пластинке, а противоположный ее конец остается свободным.

Колебания перилимфы и эндолимфы, возникающие под действием звуковых волн, передаются на базилярную пластинку и покровную мембрану, вызывая их смещение. Это приводит к изгибанию стереоцилий волосковых клеток и открытию механочувствительных ионных каналов, что инициирует процесс трансдукции звукового сигнала в нервный импульс.

Наружные волосковые клетки, расположенные в основании улитки, более чувствительны к высокочастотным звукам. Колебания эндолимфы, вызванные низкочастотными звуками, воспринимаются волосковыми клетками, которые локализованы в верхнем завитке улиткового хода. Это связано с различной длиной коллагеновых волокон, которые определяют жесткость соответствующих отделов базилярной пластинки.

Внутренние волосковые клетки имеют грушевидную форму и располагаются в один ряд. На их апикальном полюсе находится 30–66 стереоцилий. К основанию этих клеток подходят афферентные нервные волокна, образующие чашевидные окончания. Около 90 % афферентных волокон улитки — периферические отростки (дендриты) биполярных нейронов спирального ганглия — оканчиваются на внутренних волосковых клетках; остальные 10 % иннервируют наружные волосковые клетки. Эфферентные волокна — аксоны нейронов ствола мозга — подходят к основанию как внутренних, так и наружных волосковых клеток. Они тормозят активность наружных клеток, снижая усиление звука, а также модулируют чувствительность внутренних клеток, защищая их от перевозбуждения при воздействии громких звуков и участвуя в механизмах избирательного слухового внимания.

Поддерживающие клетки (наружные и внутренние) расположены на базилярной пластинке и контактируют с волосковыми клетками. Среди поддерживающих клеток различают внутренние и наружные фаланговые клетки, а также внутренние и наружные клетки-столбы. На апикальной поверхности фаланговые клетки имеют пальцевидные выросты (фаланги), которые заходят в промежутки между волосковыми клетками. В туннеле между внутренними и наружными клетками-столбами проходят нервные волокна, направляющиеся от спирального ганглия к волосковым клеткам. Этот узел находится в основании спиральной костной пластинки, отходящей от стержня улитки. Он содержит крупные биполярные чувствительные нейроны, которые воспринимают возбуждение волосковых клеток и передают его в центральную часть слухового анализатора, расположенную в верхней височной извилине.

Рецепторные клетки органа равновесия (вестибулярный аппарат) располагаются на внутренней поверхности маточки и мешочка в составе областей белесоватого цвета, которые называются *пятнами*, а также в перепончатых ампулах полукружных протоков — *ампулярных гребешках*. Пятна маточки и мешочка воспринимают статическое ускорение силы тяжести (положение головы в пространстве) и линейные ускорения тела. Гребешки в ампулах полукружных каналов реагируют на угловые ускорения, то есть на начало и остановку вращательных движений головы в горизонтальной, фронтальной и сагиттальной плоскостях.

Однослойный столбчатый эпителий пятен мешочка и маточки состоит из волосковых клеток I и II типов, а также поддерживающих клеток. Клетки I типа имеют грушевидную форму, клетки II типа — цилиндрическую. На апикальной поверхности каждой волосковой клетки располагаются 40–80 стереоцилий и одна эксцентрично расположенная киноцилия — истинная ресничка. В отличие от ресничек дыхательных путей, киноцилия не совершает активных движений, а отклоняется пассивно при механическом воздействии на эпителий.

Киноцилии и стереоцилии волосковых клеток погружены в *отолитовую мембрану* — студенистую структуру, в верхнюю часть которой встроены кристаллы карбоната кальция (отолиты, или статоконии). Матрикс мембраны вырабатывается поддерживающими клетками. С базальной поверхностью волосковых клеток афферентные и эфферентные нервные волокна образуют синапсы.

При линейном ускорении или изменении положения головы относительно силы тяжести отолитовая мембрана смещается по поверхности пятна. В результате стереоцилии и киноцилия волосковых клеток отклоняются. Если стереоцилии смещаются в сторону киноцилии, клетка деполяризуется и увеличивает выделение нейромедиатора (возбуждение). При отклонении в противоположную сторону — гиперполяризуется и снижает выделение нейромедиатора (угнетение активности).

В ампулах полукружных протоков расположены ампулярные гребешки — поперечные складки, по клеточному составу и принципу работы схожие с пятнами маточки и мешочка (рис. 5.5). Гребешок состоит из волосковых клеток I (грушевидных) и II (столбчатых) типов, а также поддерживающих клеток. Апикальные отростки волосковых клеток — стереоцилии и киноцилия — погружены в ампулярный купол.

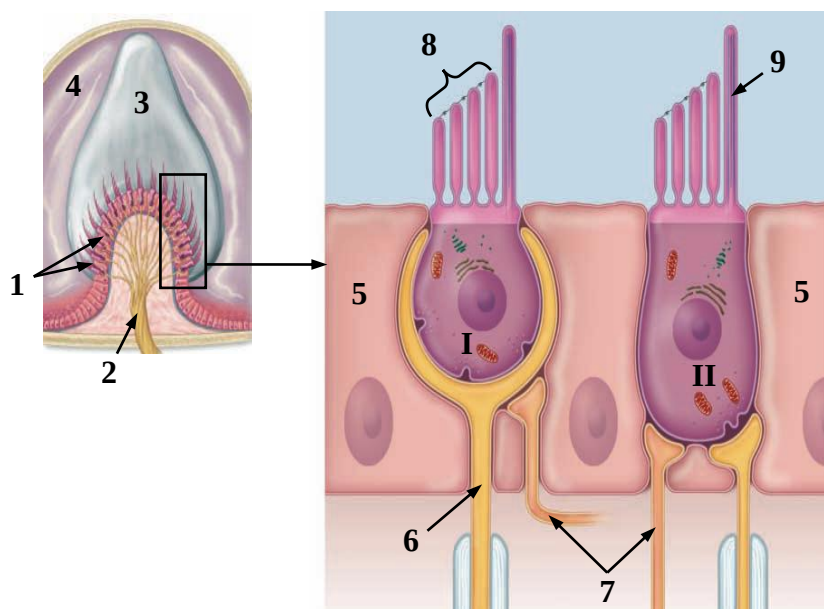


Рис. 5.5. Схема строения ампулярного гребешка (I — вестибулярная волосковая клетка I типа.

II — волосковая клетка II типа):

1 — вестибулярные волосковые клетки; 2 — вестибулярный нерв; 3 — ампулярный купол; 4 — эндолимфическое пространство; 5 — поддерживающие клетки; 6 — афферентное нервное окончание; 7 — эфферентное нервное окончание; 8 — стереоцилии; 9 — киноцилия

Ампулярный купол — это бесклеточная студенистая структура, состоящая из воды, протеогликанов, гликопротеинов и тонких коллагеновых волокон. В отличие от отолитовой мембраны, он не содержит кристаллов карбоната кальция. Купол секретируется поддерживающими клетками и реагирует на смещение эндолимфы при угловых ускорениях, отклоняясь и вызывая механическое раздражение волосковых клеток. Это приводит к их деполяризации или гиперполяризации и изменению активности афферентных нейронов. Направление отклонения стереоцилий определяет ответ клетки: смещение к киноцилии вызывает деполяризацию, а в противоположную сторону — гиперполяризацию. Благодаря парной организации полукружных каналов (слева и справа), любое движение головы вызывает сбалансированное сочетание возбуждения и торможения, что повышает точность вестибулярной информации.

5.2. ОРГАН ЗРЕНИЯ

Орган зрения представляет собой глаз вместе с его вспомогательными структурами (веки, конъюнктива, ресницы, мышцы, слезный аппарат и др.). Глаз состоит из глазного яблока и внутриглазничной части зрительного нерва. В свою очередь, **глазное яблоко** имеет три оболочки, окружающие ядро глаза: наружную (фиброзную), среднюю (сосудистую) и внутреннюю (сетчатую).

Снаружи глазного яблока лежит **фиброзная оболочка**. Она включает в свой состав склеру и роговицу (рис. 5.6).

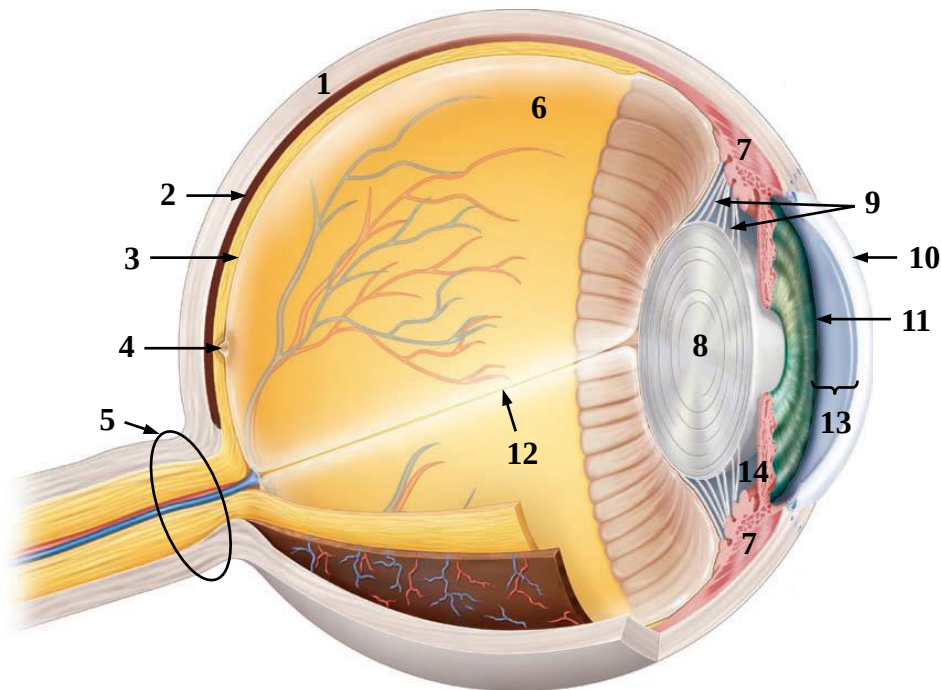


Рис. 5.6. Схема строения глаза:

1 — склера; 2 — сосудистая оболочка; 3 — сетчатая оболочка (сетчатка); 4 — центральная ямка; 5 — зрительный нерв; 6 — стекловидное тело; 7 — ресничное тело; 8 — хрусталик; 9 — ресничный пояс; 10 — роговица; 11 — радужка; 12 — стекловидный канал; 13 — передняя камера глаза; 14 — задняя камера глаза

Склера — задняя непрозрачная часть фиброзной оболочки, которая состоит из плотной оформленной соединительной ткани. Она частично покрыта слизистой оболочкой (конъюнктивой), которая переходит на заднюю поверхность век.

Роговица по площади составляет $\frac{1}{6}$ часть фиброзной оболочки и обладает самой большой преломляющей силой из всех светооптических сред глаза. Роговица состоит из пяти слоев: передний эпителий; передняя пограничная пластинка; собственное вещество; задняя пограничная пластинка; задний эпителий.

Эпителий роговицы (*передний эпителий*) многослойный, плоский, неороговевающий. Он обладает высокой регенераторной способностью, богат нервными окончаниями и постоянно увлажняется слезной жидкостью. В области лимба роговицы (место перехода роговицы в склеру) передний эпителий переходит в эпителий *конъюнктивы* — слизистой оболочки, выстилающей переднюю поверхность склеры и внутреннюю поверхность век. Конъюнктива состоит из многослойного плоского неороговевающего эпителия и подлежащей собственной пластинки, образованной рыхлой соединительной тканью.

Передняя пограничная (боуменова) пластинка — это прозрачный бесструктурный слой роговицы, расположенный между передним эпителием и собственным веществом роговицы.

Собственное вещество роговицы (плотная оформленная соединительная ткань) состоит из пучков коллагеновых волокон, формирующих пластинки, и лежащих между ними фиброцитов (кератоциты). Его прозрачность обеспечивается присутствием гликопротеинов хондроитина сульфата и кератана сульфата. Сосуды в собственном веществе отсутствуют, однако оно хорошо иннервируется.

Задняя пограничная (десцеметова) пластинка образована трехмерной сетью коллагеновых фибрилл и является базальной мембраной заднего эпителия. Этот слой роговицы устойчив к химическим агентам и расплавляющему действию гнойного экссудата.

Задний эпителий — однослойный плоский эпителий (эндотелий передней камеры глаза), представляющий собой пласт эндотелиальных клеток, отделяющий строму роговицы от влаги передней камеры глаза.

Питание роговицы в центральных участках обеспечивается за счет водянистой влаги, на периферии — за счет диффузии из капилляров лимба.

Под фиброзной оболочкой находится *сосудистая оболочка* глазного яблока, которая подразделяется на три части.

Самую большую протяженность имеет *собственно сосудистая оболочка*, прилегающая к задней и средней трети склеры. Она обеспечивает питание сетчатки, регулирует давление и температуру в глазном яблоке. Собственно сосудистая оболочка образована специализированным типом соединительной ткани — пигментной тканью. Она содержит большое количество пигментных клеток (меланоцитов) и густую сеть кровеносных сосудов. В собственно сосудистой оболочке различают четыре слоя: *надсосудистую, сосудистую, сосудисто-капиллярную и основную пластинки*. Надсосудистая пластинка прилежит к склере, содержит нервные сплетения, сосуды и пигментные клетки (меланоциты). Сосудистая пластинка также представлена рыхлой соединительной тканью. В ней находятся сплетения артерий и вен. Сосудисто-капиллярная пластинка содержит сплетения фенестрированных капилляров. Основная пластинка (мембрана Бруха) граничит с пигментным эпителием сетчатки и состоит из базальных мембран капилляров и пигментного эпителия, а также расположенных между ними коллагеновых и эластических волокон.

Ресничное тело — средний утолщенный отдел сосудистой оболочки, основу которого составляет ресничная мышца, окруженная пигментной соединительной тканью. Передняя часть ресничного тела образует лежащие по окружности *ресничные отростки*, покрытые двухслойным (пигментным и секреторным) кубическим эпителием. К отросткам ресничного тела прикрепляется ресничный пояс (циннова связка). Секреторный эпителий ресничных отростков продуцирует водянистую влагу.

Радужка находится между роговицей и хрусталиком, разделяя переднюю и заднюю камеры глаза. Ее передняя поверхность покрыта однослойным плоским эпителием (продолжение заднего эпителия роговицы), а задняя поверхность — пигментным эпителием (продолжение пигментного эпителия сетчатки и ресничного тела). Строма радужки представлена рыхлой соединительной тканью с сосудами, меланоцитами и гладкими миоцитами, которые входят в состав *сфинктера и дилататора зрачка*.

Самая внутренняя оболочка глазного яблока называется *сетчаткой*. Функционально она подразделяется на два отдела: *зрительную часть сетчатки*, содержащую фоторецепторные клетки, и *слепую часть сетчатки*, покрывающую изнутри ресничное тело и радужку. В слепой части фоторецепторные клетки отсутствуют.

При световой микроскопии в зрительной части сетчатки можно выделить 10 слоев: пигментный слой, слой палочек и колбочек, наружный пограничный слой, наружный ядерный слой, наружный сетчатый слой, внутренний ядерный слой, внутренний сетчатый слой, ганглиозный слой, слой нервных волокон и внутренний пограничный слой (рис. 5.7, 5.8). В состав этих слоев входит три типа радиально расположенных нейронов (фоторецепторные, биполярные и ганглиозные нейроны), а также два слоя синапсов между ними. Горизонтальные связи между нейронами осуществляются за счет горизонтальных и амакринных клеток. Кроме того, в сетчатке обнаруживаются три типа глиальных клеток: клетки Мюллера (радиальные глиоциты), астроциты и микроглия.

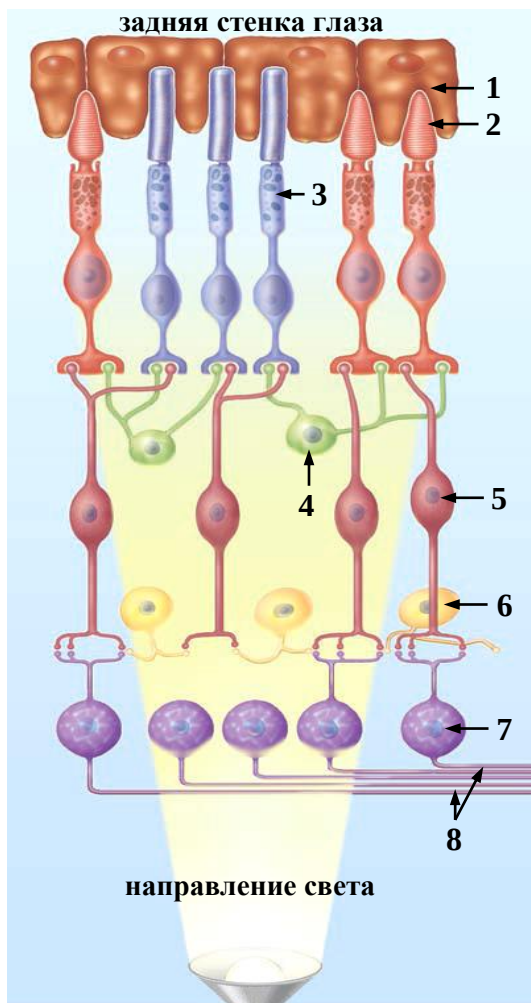


Рис. 5.7. Схема строения сетчатки: 1 — пигментный эпителий; 2 — фоторецепторные колбочковые клетки; 3 — фоторецепторные палочковые клетки; 4 — горизонтальные клетки; 5 — биполярные клетки; 6 — амакринные клетки; 7 — ганглиозные клетки; 8 — нервные волокна

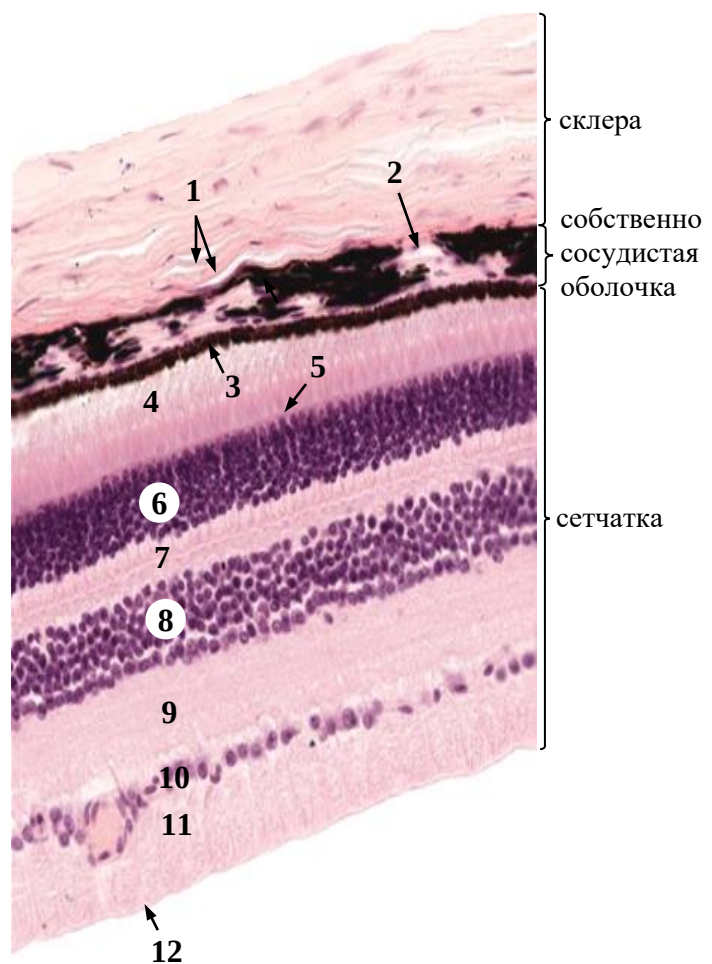


Рис. 5.8. Задняя стенка глазного яблока (микрофотография гистологического препарата, окраска гематоксилином и эозином, большое увеличение): 1 — коллагеновые волокна; 2 — кровеносный сосуд; 3 — пигментный слой сетчатки; 4 — слой палочек и колбочек; 5 — наружный пограничный слой; 6 — наружный ядерный слой; 7 — наружный сетчатый слой; 8 — внутренний ядерный слой; 9 — внутренний сетчатый слой; 10 — ганглиозный слой; 11 — слой нервных волокон; 12 — внутренний пограничный слой

Пигментный слой образован призматическими полигональными клетками, *пигментоцитами*, содержащими меланосомы с пигментом меланином. Клетки лежат на базальной мембране, отделяющей их от сосудистой оболочки. На апикальной поверхности пигментоциты имеют длинные и короткие отростки. Одна пигментная клетка контактирует одновременно с 30–45 фоторецепторами.

Вокруг наружного сегмента палочковых клеток имеется от 3 до 7 отростков пигментоцитов, вокруг колбочковых клеток — не менее 30. На свету меланосомы перемещаются в отростки, а в темноте возвращаются в тело клеток. Благодаря наличию меланосом эпителий обеспечивает оптическую защиту фоторецепторов, экранируя избыточный световой поток и предотвращая световое повреждение. Одновременно он поддерживает ионный гомеостаз в субретинальном пространстве, создавая оптимальные условия для фототрансдукции. Через систему активного транспорта пигментный эпителий осуществляет доставку питательных веществ из капилляров к фоторецепторам и удаление продуктов их метаболизма. Важной составляющей его функции является постоянное обновление наружных сегментов

фоторецепторов — он фагоцитирует отработанные диски и поставляет необходимые компоненты для построения новых мембран. Кроме того, клетки пигментного эпителия участвуют в формировании гематоретинального барьера, регулируя поступление веществ из кровеносного русла в нейросенсорную часть сетчатки.

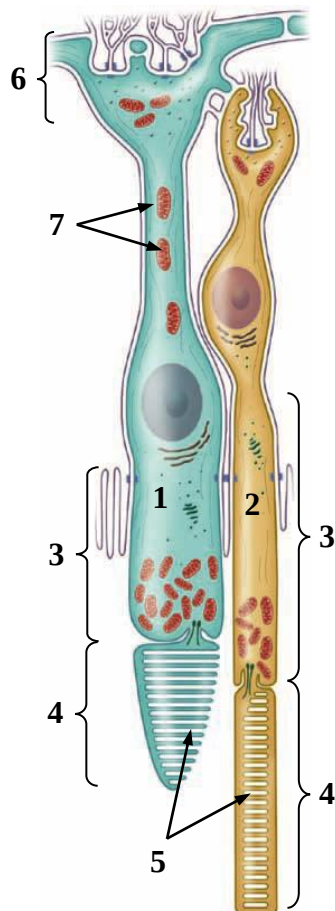


Рис. 5.9. Схема строения колбочковых и палочковых нейронов: 1 — колбочка; 2 — палочка; 3 — центральная часть дендрита; 4 — периферическая часть дендрита; 5 — мембранные диски; 6 — синапс с биполярным нейроном (пресинаптическая часть аксона); 7 — митохондрии

Палочковые и колбочковые нейроны используют сходный механизм передачи светового сигнала: обе клетки при освещении гиперполяризуются и уменьшают выделение нейромедиатора (глутамата), что приводит к возбуждению биполярных нейронов и передаче сигнала в мозг. Несколько палочковых нейронов устанавливают связь с одной биполярной клеткой, а колбочковые клетки контактируют с отростками одного, реже двух биполярных нейронов. Такое взаимодействие обеспечивает более высокую остроту цветного (дневного) видения по сравнению с сумеречным.

Палочковые и колбочковые нейроны используют сходный механизм передачи светового сигнала: обе клетки при освещении гиперполяризуются и уменьшают выделение нейромедиатора (глутамата), что приводит к возбуждению биполярных нейронов и передаче сигнала в мозг. Несколько палочковых нейронов устанавливают связь с одной биполярной клеткой, а колбочковые клетки контактируют с отростками одного, реже двух биполярных нейронов. Такое взаимодействие обеспечивает более высокую остроту цветного (дневного) видения по сравнению с сумеречным.

Наружный пограничный слой образован наружными отростками радиальных глиоцитов, тела которых находятся во внутреннем ядерном слое.

Остальные 9 слоев входят в состав *нервной части сетчатки*. За пигментным эпителием сетчатки расположен **слой палочек и колбочек** (рис. 5.9), представленный наружными и внутренними сегментами фоторецепторных клеток — палочковых и колбочковых нейронов.

Палочковые нейроны отвечают за сумеречное (ночное) зрение. Их наружный сегмент состоит из множества дисков, образованных мембранами, в которые встроен зрительный пигмент — родопсин. Родопсин составляет до 90–98 % всех интегральных белков мембран наружного сегмента. Он состоит из белка опсина и светочувствительного хромофора. Новые диски постоянно образуются у основания наружного сегмента за счет втягивания и отшнуровки цитолеммы. По мере продвижения к вершине сегмента диски стареют, а их содержимое фагоцитируется клетками пигментного эпителия сетчатки — этот процесс происходит циклически, преимущественно утром. Внутренний сегмент палочки состоит из наружной части — эллипсоида, содержащего митохондрии, и внутренней части — миоида, содержащего комплекс Гольджи и эндоплазматическую сеть, то есть весь синтетический и энергетический аппарат клетки. Наружный и внутренний сегменты соединены тонкой «ножкой» — модифицированной ресничкой (*соединительный мостик*), через которую осуществляется транспорт веществ.

Колбочковые нейроны — фоторецепторы дневного зрения. В отличие от палочек, складки цитолеммы наружного сегмента колбочек не замыкаются в отдельные диски, а остаются непрерывными с плазматической мембраной клетки. Кроме того, во внутреннем сегменте колбочки в составе эллипсоида помимо плотно упакованных митохондрий обнаруживается липидная капля, которая пропускает красный, зеленый или синий свет. В мембране наружного сегмента колбочек присутствует один из трех типов зрительных пигментов — S-опсин (чувствительный к синему свету),

M-опсин (к зеленому) или L-опсин (к красному). Наличие всех трех типов колбочек позволяет человеку воспринимать полный спектр цветов. Наследственные дефекты, связанные с отсутствием или нарушением одного из типов опсинов, приводят к цветовой слепоте (дальтонизму).

Ядросодержащие части (тела) фоторецепторных клеток составляют **наружный ядерный слой** сетчатки. Аксональные отростки этих клеток направляются в **наружный сетчатый слой**, в котором взаимодействуют с отростками биполярных и горизонтальных нейронов.

Тела биполярных, горизонтальных и амакриновых нейронов, а также радиальных глиоцитов образуют **внутренний ядерный слой** сетчатки. Аксоны биполярных нейронов во **внутреннем сетчатом слое** передают возбуждение на дендриты ганглиозных нейронов, которые, в свою очередь, лежат в составе **ганглиозного слоя**. Аксоны ганглиозных клеток образуют **слой нервных волокон**, формирующий зрительный нерв.

Внутренний пограничный слой образован основаниями и базальной мембраной радиальных глиоцитов и отделяет сетчатку от стекловидного тела.

Горизонтальные нейроны расположены во внутреннем ядерном слое сетчатки. Их отростки в наружном сетчатом слое контактируют с синаптическими окончаниями палочковых и колбочковых нейронов. Через эти контакты горизонтальные нейроны осуществляют латеральное торможение между соседними фоторецепторными и биполярными клетками, что повышает контрастность зрительного восприятия.

Амакриновые нейроны расположены во внутреннем ядерном слое сетчатки. Их отростки образуют синапсы во внутреннем сетчатом слое, где они взаимодействуют с биполярными и ганглиозными клетками. Функция амакриновых клеток — обрабатывать зрительную информацию «на месте»: они интегрируют сигналы от разных биполярных нейронов, усиливают или ослабляют их передачу к ганглиозным клеткам, а также участвуют в формировании временных характеристик зрительного сигнала (например, реакции на движение или изменение освещенности).

В заднем отделе сетчатки находится **диск зрительного нерва** (так называемое слепое пятно), в центре которого разветвляется **центральная артерия сетчатки**. В области слепого пятна фоторецепторы отсутствуют. Латеральнее диска зрительного нерва располагается **желтое пятно**. В этом месте обычно фокусируется изображение предметов, рассматриваемых глазом. В центре желтого пятна имеется углубление — **центральная ямка**. В этом месте внутренний ядерный и ганглиозный слои сильно истончены, а фоторецепторы представлены преимущественно колбочковыми клетками (место наилучшего видения).

Физиологическая регенерация фоторецепторного аппарата палочковых клеток происходит ночью, колбочковых — днем. За сутки формируется около 80 новых дисков или складок мембраны. Процесс обновления фоторецепторной клетки длится 9–12 дней. За сутки один пигментцит фагоцитирует до 2–4 тысяч дисков. При напряженном функционировании глаза активность пигментцитов может повышаться в десятки раз. Мембраны колбочковых клеток фагоцитируются ночью, палочковых — утром. Важную роль в процессе отделения отработанных дисков и складок играет витамин А, обладающий мембранолитическими свойствами.

В состав **ядра глаза** входят хрусталик, водянистая влага передней и задней камер глаза, а также стекловидное тело.

Хрусталик — прозрачная двояковыпуклая линза, лишенная сосудов и нервов. Снаружи он окружен тонкой эластичной капсулой — самой толстой в организме базальной мембраной, секретируемой эпителиальными клетками. Под капсулой хрусталика на его передней поверхности располагается однослойный кубический эпителий. В области экватора хрусталика эпителиальные клетки приобретают способность к митотическому делению, образуя ростковую зону. Новые эпителиоциты в процессе дифференцировки теряют ядро и внутриклеточные органеллы, превращаясь в вытянутые, плотно упакованные волокна хрусталика — прозрачные шестигранные призмы, заполненные специфическими белками (кристаллинами), что обеспечивает оптическую прозрачность.

Новые волокна укладываются концентрическими слоями, оттесняя более старые к центру. Центральные волокна образуют ядро хрусталика. К капсуле хрусталика прикрепляется циннова связка (ресничный пояс), соединяющая его с ресничным телом.

Стекловидное тело лежит позади хрусталика и покрыто стекловидной мембраной. Стекловидное тело представляет собой особый вид соединительной ткани, состоящей из клеток

гиалоцитов и коллагеновых фибрилл, погруженных в гелеобразное аморфное вещество. В заднем отделе глазного яблока стекловидное тело плотно прилежит к внутренней поверхности сетчатки. Стекловидное тело имеет желеобразную консистенцию и содержит гигроскопический белок витреин, а также гиалуроновую кислоту.

Развитие глазного яблока. Начинается в эмбриогенезе с выпячивания стенки промежуточного мозга и образования пузыря, растущего в сторону эктодермы и связанного с мозгом при помощи глазного стебелька (рис. 5.10). Одновременно с образованием *глазного пузыря* формируется утолщение эктодермы — *хрусталиковая плакода*.

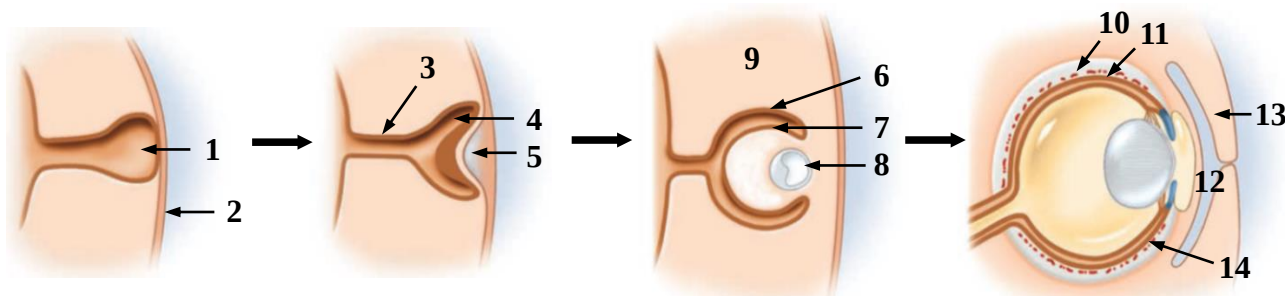


Рис. 5.10. Схема развития глазного яблока в эмбриогенезе:

1 — глазной пузырек; 2 — эктодерма; 3 — ножка глазного бокала (формирующийся зрительный нерв); 4 — глазной бокал; 5 — хрусталиковая плакода; 6 — наружная стенка глазного бокала; 7 — внутренняя стенка глазного бокала; 8 — хрусталик; 9 — мезенхима; 10 — склера; 11 — сосудистая оболочка; 12 — роговица; 13 — веко; 14 — сетчатка

После установления контакта с хрусталиковой плакодой стенка глазного пузыря впячивается и образует двустенный *глазной бокал*. В последующем наружная стенка бокала преобразуется в пигментный слой сетчатки, а внутренняя стенка дает начало остальным ее слоям, в том числе колбочковым и палочковым фоторецепторным клеткам. Из мезенхимы, окружающей глазной бокал, формируется сосудистая оболочка (включая ресничную мышцу), склера, стекловидное тело и собственное вещество роговицы. Передний эпителий роговицы развивается из эктодермы. Дилатор зрачка развивается из наружного листка глазного бокала. В формировании сфинктера зрачка принимают участие оба листка глазного бокала.

Слезный аппарат представлен слезной железой и путями выведения слезной жидкости. *Слезная железа* лежит в верхнелатеральном углу глазницы и разделяется сухожилием мышцы, поднимающей верхнее веко, на орбитальную (верхнюю) и пальпебральную (нижнюю) части. Паренхима железы включает в свой состав несколько групп альвеолярно-трубчатых серозных концевых отделов. Слезная жидкость увлажняет и очищает роговицу и конъюнктиву глаза. Несколько выводных протоков железы открываются в области латеральных отделов верхнего свода конъюнктивы.

5.3. ОРГАН ОБОНЯНИЯ

Периферическая часть обонятельного анализатора расположена в обонятельной области полости носа (верхняя стенка полости носа, верхняя треть носовой перегородки и верхняя носовая раковина). В состав слизистой оболочки этой области входят обонятельные нейросенсорные (рецепторные), поддерживающие и базальные эпителиоциты, а также простые обонятельные железы. *Обонятельные нейросенсорные эпителиоциты* имеют короткий дендрит и длинный аксон. Дендрит заканчивается обонятельной булавой, на которой расположено от 10 до 12 ресничек (рис. 5.11).

Поддерживающие клетки секретируют жидкость, растворяющую пахучие вещества, попадающие в полость носа. *Базальные клетки* служат источником регенерации рецепторных клеток. *Обонятельные железы* (железы Боумена) расположены в собственной пластинке

слизистой оболочки. Их слизисто-белковый секрет, смешиваясь с секретом поддерживающих клеток, формирует слой, который увлажняет обонятельный эпителий и растворяет молекулы пахучих веществ. Достигнув плазмолеммы рецепторных клеток, молекулы пахучих веществ взаимодействуют с встроенными в нее рецепторными белковыми комплексами, в результате чего запускается каскад биохимических процессов, приводящих к генерации электрического потенциала. Обновление обонятельных рецепторных клеток происходит в течение 30 дней.

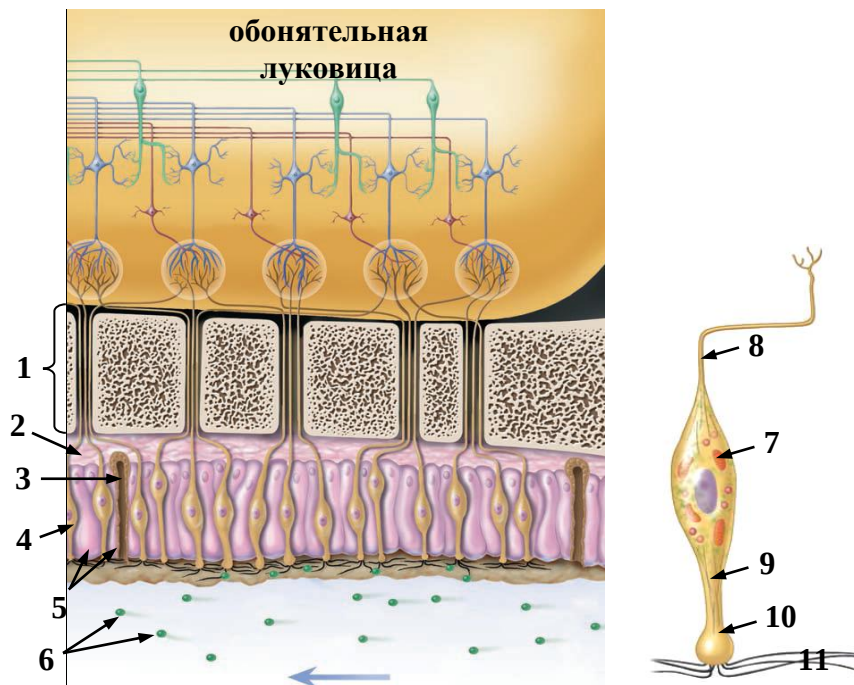


Рис. 5.11. Схема строения обонятельной области:

1 — решетчатая пластинка решетчатой кости; 2 — базальный эпителиоцит; 3 — обонятельная железа; 4 — обонятельная нейросенсорная клетка; 5 — поддерживающие эпителиоциты; 6 — молекулы пахучих веществ; 7 — тело нейросенсорной клетки; 8 — обонятельный аксон; 9 — дендрит; 10 — обонятельная булавка; 11 — реснички

5.4. ОРГАН ВКУСА

Периферический отдел органа вкуса представлен **вкусовыми почками**, расположенными в многослойном плоском эпителии на боковых поверхностях желобоватых, грибовидных и листовидных сосочков языка (рис. 5.12, 5.13). Иногда вкусовые почки присутствуют на губах, небных дужках, задней стенке глотки и надгортаннике. Общее количество вкусовых почек у человека может достигать 2000. Вершина вкусовой почки открывается на поверхность языка отверстием — *вкусовой порой*. Вкусовая почка состоит из 40–60 клеток, среди которых различают вкусовые, поддерживающие и базальные эпителиальные клетки.

Вкусовые чувствительные эпителиоциты на своей апикальной поверхности несут микроворсинки, между которыми расположено электронноплотное вещество. Это вещество является адсорбентом для вкусовых веществ и характеризуется высокой активностью фосфатаз, значительным содержанием рецепторного белка и гликопротеинов.

Выделяют пять основных типов первичных вкусовых ощущений: сладкое, горькое, кислое, соленое и умами (в переводе с японского «приятный вкус»). Хотя большинство вкусовых клеток специализированы на восприятии одного типа раздражителя, недавние исследования выявили наличие клеток, способных отвечать на несколько вкусовых стимулов одновременно (например, горькое, сладкое и умами). Сложные вкусовые ощущения формируются в ЦНС за счет комбинации сигналов от различных клеток.

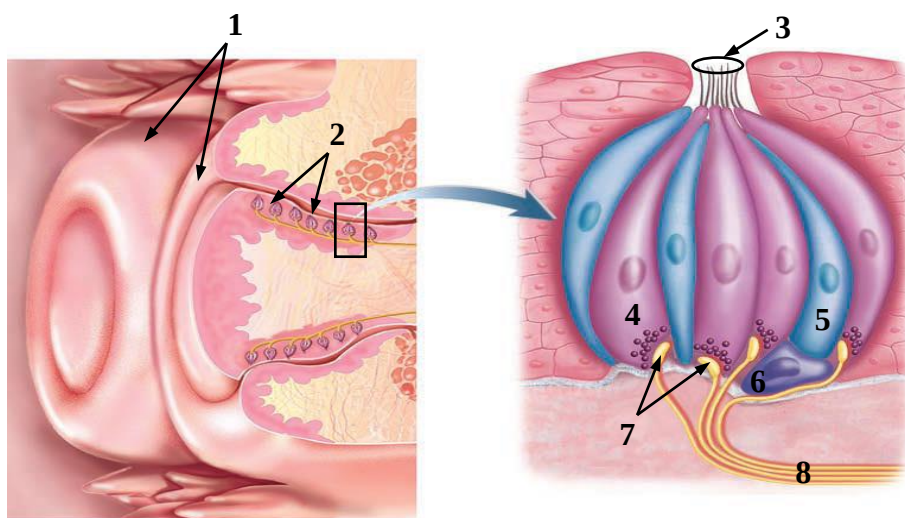


Рис. 5.12. Схема строения вкусовой почки:

1 — желобоватые сосочки языка; 2 — вкусовые луковицы; 3 — вкусовая пора; 4 — вкусовой эпителиоцит; 5 — поддерживающий эпителиоцит; 6 — базальный эпителиоцит; 7 — чувствительные нервные окончания; 8 — афферентные нервные волокна

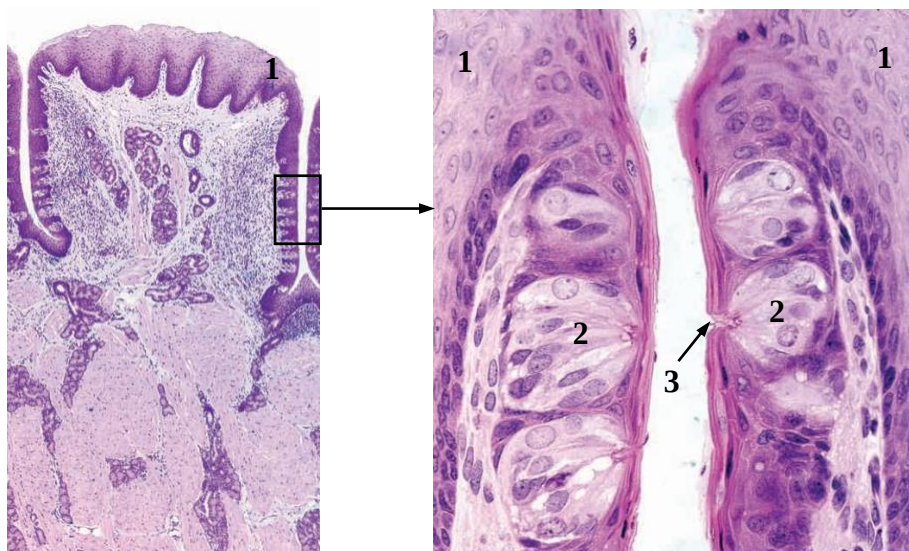


Рис. 5.13. Листовидный сосочек языка (микрофотография гистологического препарата, окраска гематоксилином и эозином):

1 — многослойный плоский неороговевающий эпителий; 2 — вкусовая почка; 3 — вкусовая пора

При связывании вкусового вещества с рецептором изменяется проницаемость мембраны вкусовой клетки, что вызывает ее деполяризацию и выделение нейромедиаторов. Это активирует афферентные нервные окончания. Каждая вкусовая почка получает иннервацию от нескольких афферентных нервных волокон (около 50), которые синаптически контактируют с рецепторными клетками у их базального полюса.

Поддерживающие эпителиоциты имеют хорошо развитый синтетический аппарат и микроворсинки на апикальной поверхности, выполняют опорную, трофическую и секреторную функцию: они синтезируют адсорбент, который концентрирует молекулы вкусовых веществ во вкусовой поре.

Базальные эпителиоциты имеют небольшие размеры и слабо развитые органеллы. Они сохраняют способность делиться и могут дифференцироваться в поддерживающие и вкусовые эпителиоциты. Продолжительность жизни вкусовых и поддерживающих эпителиоцитов составляет около 10 суток.

ГЛАВА 6

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Пищеварительная система представлена *пищеварительным каналом* и *пищеварительными железами*. Пищеварительный канал начинается *полостью рта*, далее следуют *глотка*, *пищевод*, *желудок*, *тонкая* и *толстая кишка*. Пищеварительные железы представлены *тремя парами больших слюнных желез*, *печенью* и *поджелудочной железой*, которые являются самостоятельными анатомическими образованиями, продуцирующими пищеварительные соки.

6.1. ОРГАНЫ ПОЛОСТИ РТА

Полость рта состоит из двух отделов: преддверия рта и собственно полости рта.

Губы рта ограничивают вход в преддверие рта — *ротовую щель* — и являются местом перехода кожи лица в слизистую оболочку.

Стенками *преддверия рта* являются щеки, десны и зубы.

Верхнюю стенку *собственно полости рта* образует небо, которое состоит из двух частей: твердого и мягкого неба. Большую часть нижней стенки полости рта занимает язык. Источник развития слизистой оболочки полости рта — эктодерма.

Слизистая оболочка защищает подлежащие ткани от повреждающего действия содержимого полости рта, выполняет сенсорную, секреторную и всасывательную функции.

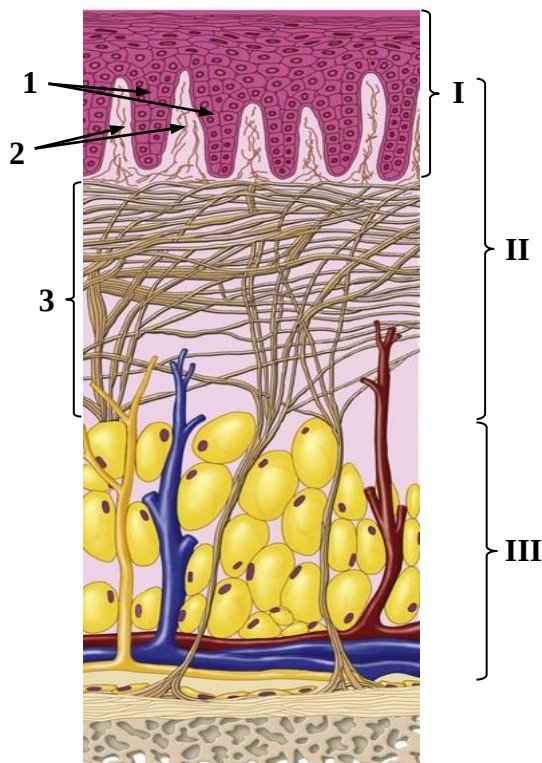


Рис. 6.1. Схема строения слизистой оболочки полости рта (I — многослойный плоский эпителий. II — собственная пластинка слизистой оболочки. III — подслизистая основа): 1 — эпителиальные гребешки; 2 — сосочковый слой; 3 — сетчатый слой собственной пластинки

В состав слизистой оболочки входят эпителий и собственная пластинка из соединительной ткани (рис. 6.1). Так как мышечная пластинка в слизистой оболочке полости рта отсутствует, собственная пластинка без четкой границы переходит в подслизистую основу. В некоторых участках полости рта подслизистая основа отсутствует.

Слизистая оболочка преддверия и собственно полости рта выстлана преимущественно многослойным плоским неороговевающим эпителием, обладающим высокой способностью к регенерации. В нем выделяют три основных слоя клеток: *базальный*, *промежуточный* и *поверхностный* (слой плоских эпителиоцитов). Кроме того, в состав эпителия входят меланоциты, дендритные антигенпредставляющие клетки (клетки Лангерганса), тактильные эпителиоциты (клетки Меркеля). Также в эпителии и на его поверхности обнаруживаются единичные лейкоциты, главным образом нейтрофильные гранулоциты и лимфоциты. В местах повышенной механической нагрузки эпителий ороговевает, и в нем появляется *наружный роговой слой*.

Собственная пластинка слизистой оболочки образована соединительной тканью. В ней содержится большое количество гемакапилляров, свободных и инкапсулированных нервных окончаний, встречаются единичные макрофаги, плазматические клетки и лимфоциты.

Собственная пластинка формирует сосочки (*сосочковый слой*) из рыхлой соединительной ткани, которые вдаются на большем или меньшем протяжении в эпителий. В результате граница эпителия и собственной пластинки имеет на срезах волнообразный вид за счет

чередования конических эпителиальных гребешков и соединительнотканых сосочков. Максимальной высоты сосочки достигают в местах высоких механических нагрузок. Такое строение слизистой оболочки обеспечивает увеличение площади поверхности, через которую осуществляется обмен веществ эпителия, и прочную механическую связь тканей. Под сосочковым слоем собственной пластинки слизистой оболочки располагается ее *сетчатый слой*, образованный плотной неоформленной соединительной тканью, в которой коллагеновые волокна ориентированы преимущественно параллельно поверхности слизистой оболочки.

Мышечная пластинка в составе слизистой оболочки органов полости рта отсутствует. В отдельных местах (на дорсальной и боковых поверхностях языка, в области десны, небного шва и в краевой зоне твердого неба) также отсутствует подслизистая основа, а собственная пластинка слизистой оболочки прочно срастается с надкостницей или мышцами. В слизистой оболочке и подслизистой основе стенок полости рта локализуются малые слюнные железы, продуцирующие секрет слизистого характера.

6.1.1. Типы слизистой оболочки полости рта

Принято различать несколько морфофункциональных типов слизистой оболочки ротовой полости: жевательный, выстилающий и специализированный (рис. 6.2, табл. 6.1).

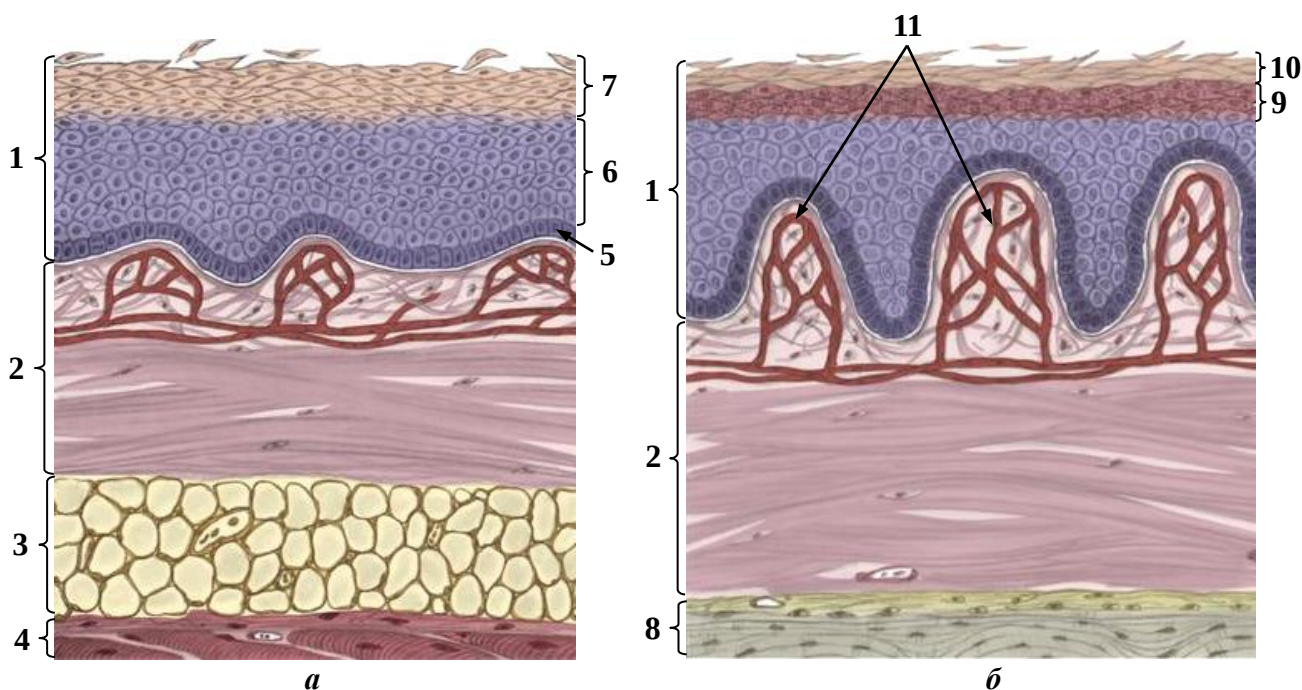


Рис. 6.2. Схема строения слизистой оболочки полости рта:

а — выстилающая слизистая оболочка; *б* — жевательная слизистая оболочка:

1 — многослойный плоский эпителий; 2 — собственная пластинка слизистой оболочки; 3 — подслизистая основа; 4 — скелетная мышечная ткань; 5 — базальный слой эпителия; 6 — промежуточный слой; 7 — поверхностный слой; 8 — костная ткань; 9 — зернистый слой; 10 — роговой слой; 11 — соединительнотканые сосочки

Жевательная слизистая оболочка обладает высокой механической прочностью, низкой проницаемостью и плотным прикреплением к подлежащим тканям. Эпителий, входящий в ее состав, является многослойным, плоским, ороговевающим или частично ороговевающим. Он состоит из базального, промежуточного (шиповатого), зернистого и рогового слоев. Функция рогового слоя заключается в защите более глубоких слоев эпителия и подлежащих тканей от воздействия вредных факторов (микроорганизмов, ксенобиотиков, пищевых раздражителей и др.).

Таблица 6.1

Сравнительная характеристика жевательной и выстилающей слизистой оболочки

Параметр оценки	Тип слизистой	
	жевательная	выстилающая
Эпителий	Многослойный плоский ороговевающий	Многослойный плоский неороговевающий
Механическая прочность	Высокая	Низкая
Проницаемость	Низкая	Высокая
Подслизистая основа	Нет или плохо выражена	Есть
Соединительнотканые сосочки в собственной пластинке слизистой оболочки	Высокие и узкие	Низкие и широкие

В некоторых участках эпителия, покрывающего жевательную слизистую оболочку, например на твердом небе и десне, помимо истинного типа ороговения — *ортокератоза* (от греч. *orthos* — истинный и *keratos* — рог), встречается другой тип, называемый *паракератозом* (от греч. *para* — около и *keratos* — рог). В эпителии, который подвергается паракератозу, на поверхности эпителиального пласта находятся плоские клетки, содержащие кератин. При этом в них сохраняются пикнотизированные ядра и обнаруживаются остатки органелл. В подлежащем зернистом слое могут присутствовать кератогиалиновые гранулы, однако их содержание обычно ниже, чем в клетках, находящихся в участках ортокератоза, отчего и сам слой выявляется с трудом. В слизистой оболочке полости рта, в отличие от кожи, паракератоз представляет собой физиологическое явление и не связан с каким-либо заболеванием.

Собственная пластинка жевательной слизистой оболочки образует высокие и узкие соединительнотканые сосочки. В ее сетчатом слое содержится большое количество коллагеновых волокон, ориентированных не только параллельно, но и перпендикулярно поверхности, которые фиксируют слизистую оболочку к кости (в области твердого неба и десны) или мышцам (в области спинки и боковых поверхностей языка) (см. рис. 6.2). Подслизистая основа слабо выражена или отсутствует.

Выстилающая слизистая оболочка отличается растяжимостью, эластичностью, низкой механической прочностью и высокой проницаемостью для различных веществ. Слизистая оболочка выстилающего типа покрыта многослойным плоским неороговевающим эпителием, состоящим из базального, промежуточного и поверхностного слоев. Собственная пластинка слизистой оболочки образует широкие и низкие соединительнотканые сосочки. Этот тип слизистой оболочки находится в области слизистой части губы, щеки, поверхности мягкого неба, обращенной к ротовой полости, дна полости рта и нижней поверхности языка. В норме толщина эпителия перечисленных областей меняется в зависимости от интенсивности механического воздействия. Например, толщина эпителиального покрова в области щеки больше, чем в области дна полости рта или на нижней поверхности языка. Морфология собственной пластинки слизистой оболочки также варьирует. В тех местах, где отсутствует подслизистая основа, а слизистая оболочка близко подходит к эпимизию мышц, собственная пластинка представлена тонким фиброзным слоем, содержащим незначительное количество эластических волокон. Напротив, в области щеки, где подслизистая основа достаточно хорошо выражена, собственная пластинка включает в свой состав большое количество эластических волокон. Благодаря их присутствию слизистая оболочка легко возвращается в исходное положение после растяжения и не попадает между зубами во время жевания. Граница между эпителием и соединительной тканью характеризуется наличием относительно небольшого количества невысоких сосочков, внедряющихся в эпителий. Наконец, коллагеновые волокна собственной пластинки слизистой оболочки выстилающего типа расположены менее упорядоченно, чем в слизистой оболочке жевательного типа.

Специализированная слизистая оболочка покрыта многослойным плоским неороговевающим эпителием, который содержит вкусовые почки. Располагается на спинке и боковых поверхностях языка в области листовидных, желобоватых (желобовидных) и грибовидных сосочков. В этом месте подслизистая основа отсутствует, и собственная пластинка срастается с мышечной тканью языка.

6.1.2. Губа

В основе губы лежит поперечнополосатая мышечная ткань (круговая мышца рта), покрытая снаружи кожей, а изнутри — слизистой оболочкой. В губе выделяют кожную, промежуточную (красная кайма) и слизистую части (рис. 6.3).

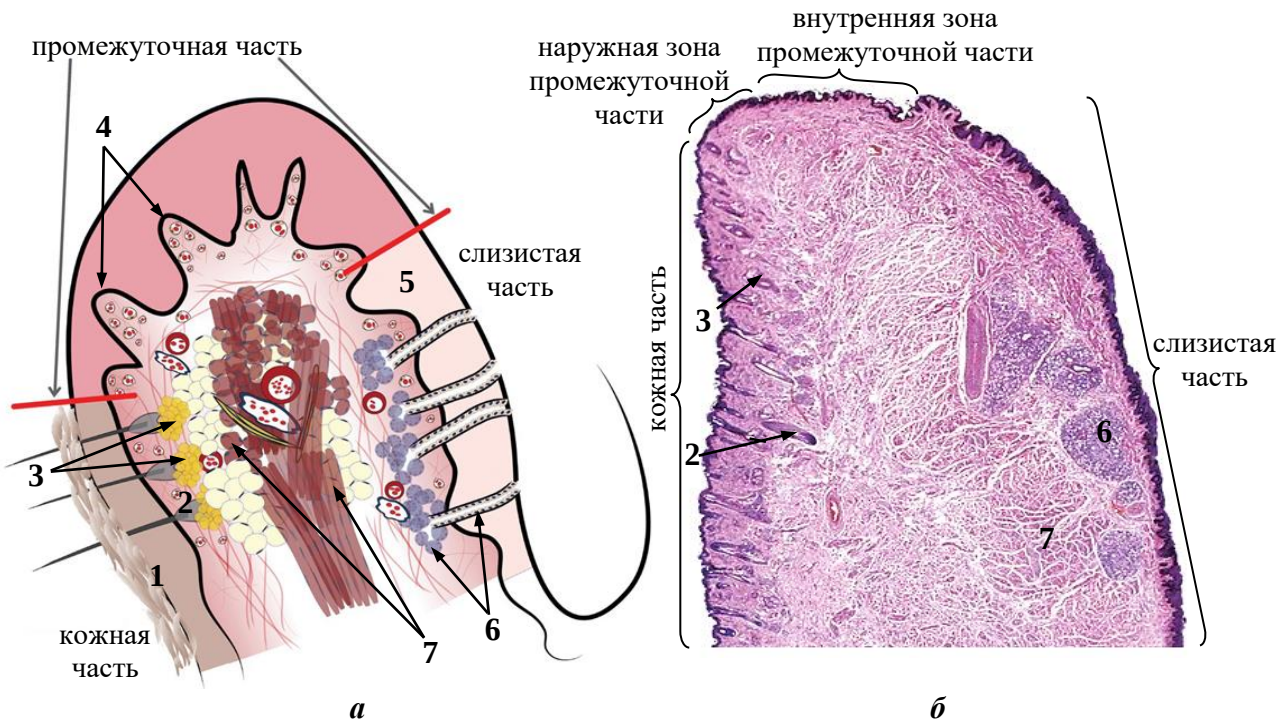


Рис. 6.3. Нижняя губа человека, сагиттальный срез:

а — схема; *б* — гистологический препарат (окраска гематоксилином и эозином, малое увеличение): 1 — многослойный плоский ороговевающий эпителий (эпидермис); 2 — волосяные фолликулы; 3 — концевые отделы сальных желез; 4 — сосочки дермы; 5 — многослойный плоский неороговевающий эпителий; 6 — губные железы; 7 — круговая мышца рта

Кожная часть губы представлена тонкой кожей, покрытой многослойным плоским ороговевающим эпителием. В эпителий глубоко вдаются соединительнотканые сосочки подлежащей дермы. Глубже залегает сетчатый слой дермы, образованный плотной соединительной тканью, и гиподерма, состоящая преимущественно из белой жировой ткани. В толще дермы и гиподермы находятся рецепторные нервные окончания, сальные и потовые железы, а также волосяные фолликулы (рис. 6.3).

Промежуточная часть (красная кайма) губы представляет собой зону перехода от кожи к слизистой оболочке. Ее покрывает ороговевающий эпителий, сходный по строению с эпидермисом, но отличающийся отсутствием четкого зернистого слоя и наличием очень тонкого рогового слоя, а также содержанием эленидина, обеспечивающего светопреломление и полупрозрачность. Количество меланоцитов здесь значительно меньше, чем в коже лица. Собственная пластинка слизистой оболочки образована рыхлой соединительной тканью, формирующей очень высокие сосочки с густой сетью кровеносных капилляров. Кровь, циркулирующая в этих поверхностных капиллярах, просвечивает через прозрачный эпителий, определяя красный цвет каймы губ.

Характерной особенностью этой части губы является отсутствие волосяных фолликулов, потовых и слюнных желез; присутствуют только сальные железы (железы Фордайса), особенно в области углов рта. Высокая тактильная чувствительность красной каймы обусловлена богатой иннервацией, а относительно высокая проницаемость ее эпителия для воды способствует быстрому пересыханию. У новорожденных на границе красной каймы

и слизистой оболочки определяется бороздка, эпителий в области которой может быть утолщен. У взрослых эта граница сглажена.

Слизистая часть губы выстлана многослойным плоским неороговевающим эпителием. Иногда в клетках поверхностного слоя эпителия присутствует небольшое количество зерен кератогиалина, что указывает на возможность неполного ороговения. Собственная пластинка слизистой оболочки образует невысокие сосочки, вдающиеся в эпителий, и без резкой границы переходит в подслизистую основу, в которой находятся губные (малые слюнные) железы. По структурной организации они являются сложными альвеолярно-трубчатыми железами и вырабатывают слизисто-белковый секрет.

6.1.3. Щека

Основу щеки составляет щечная мышца. Также в щеке присутствует жировая ткань, образующая жировое тело щеки (комочки Биша). Это крупное скопление белой жировой ткани, покрытое тонкой соединительнотканной капсулой. У новорожденных жировое тело обеспечивает упругость, необходимую для сосания, и сохраняется даже при сильном истощении ребенка. Снаружи щека покрыта кожей, а изнутри выстлана слизистой оболочкой выстилающего типа. Кожная поверхность щеки имеет сходное строение с аналогичным отделом губы.

В щеке выделяют три зоны: верхнюю (максиллярную), нижнюю (мандибулярную) и промежуточную, расположенную по линии смыкания зубов (белая линия щеки).

Слизистая оболочка максиллярной и мандибулярной зон щеки состоит из многослойного плоского неороговевающего эпителия и собственной пластинки слизистой оболочки, образующей короткие и широкие соединительнотканые сосочки, которые на $\frac{1}{4}$ своей длины внедряются в толщу эпителия. В состав собственной пластинки входят пучки коллагеновых волокон, которые через определенные промежутки пронизывают подслизистую основу и проникают между мышечными волокнами. Благодаря этому слизистая оболочка щеки при смыкании зубов образует многочисленные, равномерно распределенные мелкие складки, что исключает прикусывание ее при жевании. Возрастная атония слизистой оболочки или ее отек при воспалении приводят к образованию крупных, сильно выступающих в полость рта складок, что может служить причиной ее травмирования зубами.

Подслизистая основа щеки состоит из рыхлой соединительной ткани, в составе которой много эластических волокон, сосудов, нервов и жировых клеток. Здесь же расположены концевые отделы щечных желез смешанной секреции. По мере удаления от ротового отверстия количество и размеры секреторных отделов желез увеличиваются. Самые крупные железы лежат в области больших коренных зубов.

Белая линия щеки выступает над уровнем слизистой оболочки, имеет ширину около 10 мм, расположена на уровне смыкания зубов. Эпителий слизистой оболочки в этой части щеки многослойный плоский, склонный к ороговению, вследствие чего эта зона имеет белесоватый цвет. Поверхностные клетки часто претерпевают дегенеративные изменения, вероятно, в результате повреждения при жевании. Собственная пластинка образует высокие сосочки. Слюнные железы в области белой линии щеки отсутствуют, однако встречаются единичные слюнные железы.

6.1.4. Десна

Слизистая оболочка жевательного типа, покрывающая альвеолярный отросток верхней челюсти и альвеолярную часть нижней челюсти, простирается от шеек зубов до переходной складки преддверия полости рта и называется **верхней** и **нижней десной**. Десна покрыта многослойным плоским ороговевающим или частично ороговевающим эпителием. Сосочковый слой собственной пластинки образует высокие узкие сосочки с большим количеством кровеносных капилляров и рецепторных нервных окончаний. Пучки коллагеновых волокон сетчатого слоя собственной пластинки фиксируют десну к цементу зуба (зубодесневые волокна) и надкостнице (альвеолярно-десневые волокна). Железы и подслизистая основа в десне отсутствуют.

В десне выделяют прикрепленную и свободную части, а также десневые сосочки (рис. 6.4, 6.5). Свободная и прикрепленная части десны отделены друг от друга *десневой бороздой*.

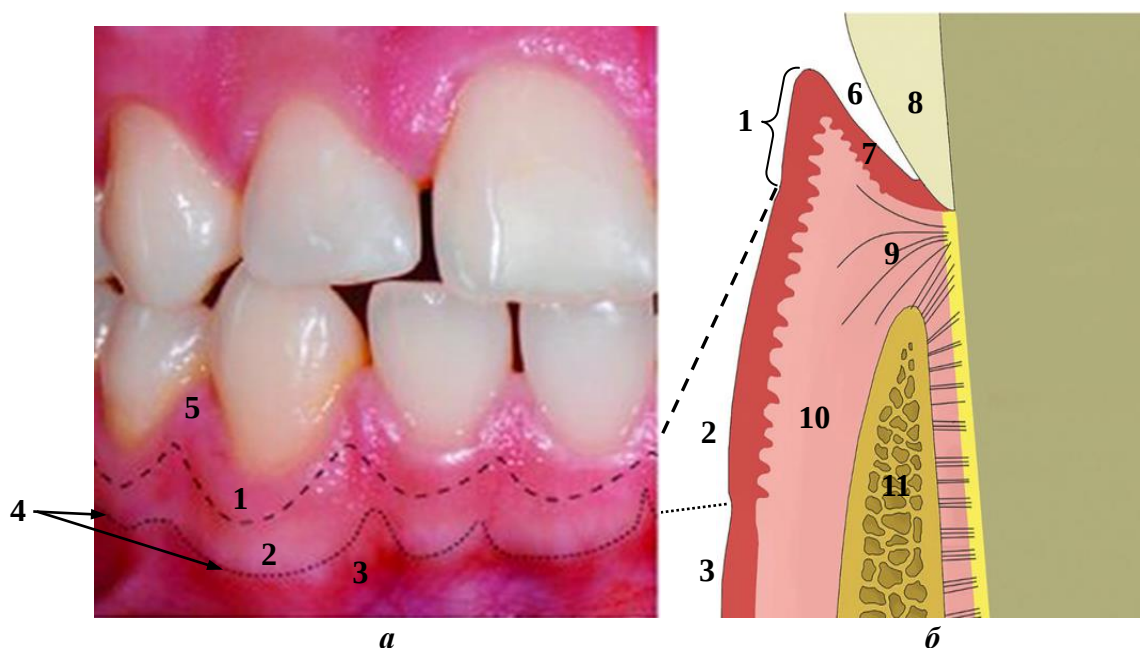


Рис. 6.4. Десна:

а — фото; б — схема:

1 — свободная часть десны; 2 — прикрепленная часть десны; 3 — альвеолярная слизистая оболочка; 4 — слизисто-десневое соединение; 5 — десневой сосочек; 6 — десневая борозда; 7 — эпителий борозды; 8 — эмаль; 9 — эпителий прикрепления; 10 — собственная пластинка слизистой оболочки; 11 — альвеолярная кость

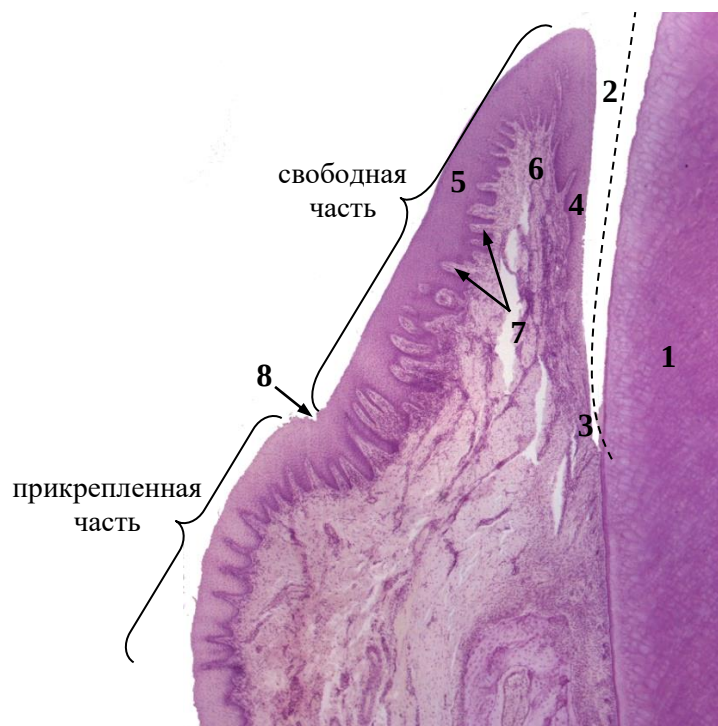


Рис. 6.5. Десна (гистологический препарат, окраска гематоксилином и эозином, малое увеличение): 1 — дентин; 2 — десневая борозда; 3 — эпителий прикрепления; 4 — эпителий борозды; 5 — многослойный плоский ороговевающий эпителий; 6 — собственная пластинка слизистой оболочки; 7 — соединительнотканые сосочки; 8 — десневой желобок

Прикрепленная часть десны прочно срастается с надкостницей альвеолярной кости. Место ее перехода в выстилающую слизистую оболочку называется *слизисто-десневым соединением*.

Свободная часть десны прилежит к зубу, отделяясь от него узкой щелью — *десневой бороздой*.

Десневая борозда большей частью выстлана многослойным плоским неороговевающим эпителием (*эпителий борозды*). Соединительнотканые сосочки в этом месте выражены слабо или отсутствуют, поэтому граница между эпителием борозды и собственной пластинкой слизистой оболочки имеет вид ровной линии.

Дно десневой борозды выстилает *эпителий прикрепления*. Он имеет две базальные мембраны, плотно срастается с кутикулой эмали и фиксирует десну к зубу. Базальные клетки кубической формы лежат на наружной базальной мембране, которая является продолжением базальной мембраны эпителия борозды. Клетки поверхностного слоя за счет полудесмосом связаны с внутренней базальной мембраной. В отличие от обычного эпителия клетки этого слоя не слущиваются. Вместо этого отмирают и десквамируются клетки промежуточного слоя, которые постепенно смещаются в сторону десневой борозды и попадают в ее просвет. Скорость обновления эпителия прикрепления составляет 4–10 сут.

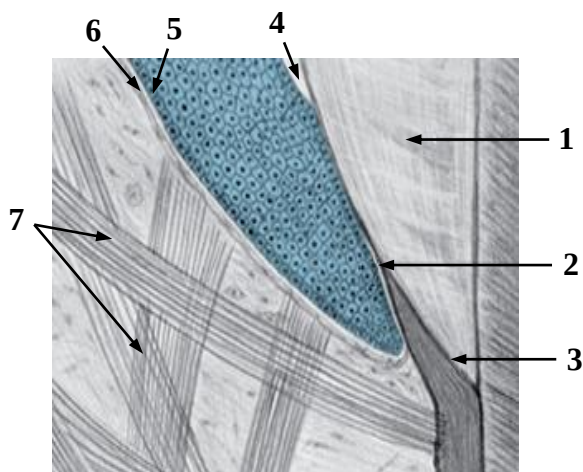


Рис. 6.6. Схема строения зубодесневого соединения:

1 — эмаль зуба; 2 — внутренняя базальная мембрана эпителия прикрепления; 3 — цементно-эмалевая граница; 4 — десневая борозда; 5 — базальный слой эпителия прикрепления; 6 — наружная базальная мембрана эпителия прикрепления; 7 — пучки коллагеновых волокон периодонтальной связки

Вместе эпителий десны, эпителий борозды и эпителий прикрепления входят в состав *зубодесневого соединения* (рис. 6.6), которое выполняет барьерную и защитную функции.

Глубина физиологической десневой борозды варьирует в пределах 0,5–3 мм, составляя, в среднем, 1,8 мм. При глубине борозды свыше 3 мм ее рассматривают как *десневой карман*.

В десневой борозде содержится десневая жидкость. Она включает десквамированные клетки эпителия, а также мигрировавшие через эпителий лейкоциты — преимущественно нейтрофильные гранулоциты. Десневая жидкость содержит электролиты, иммуноглобулины и антибактериальные компоненты. Ее постоянный ток в полость рта (со скоростью 0,5–2,4 мкл/ч) обеспечивает очищение десневой борозды.

На свободном крае десны между зубами имеются возвышения, которые называются *десневыми (межзубными) сосочками*.

Десна переходит в альвеолярную слизистую оболочку в области *слизисто-десневого соединения*, которое представляет собой границу

между жевательной и выстилающей слизистой оболочкой, имеет вид волнистой линии (отсутствует в области твердого неба, так как оно полностью покрыто ороговевающим эпителием). Альвеолярная слизистая оболочка — выстилающая слизистая оболочка, которая покрывает альвеолярные отростки верхней челюсти и альвеолярную часть нижней челюсти, в области свода преддверия рта граничит со слизистой оболочкой щеки и губы.

6.1.5. Твердое и мягкое небо

Твердое небо является верхней стенкой собственно полости рта, образовано небными отростками верхних челюстей и горизонтальными пластинками небных костей. По средней линии твердого неба проходит *шов неба*.

Слизистая оболочка (рис. 6.7) твердого неба выстлана многослойным плоским ороговевающим эпителием толщиной от 200 до 300 мкм, с относительно низкой проницаемостью.

Собственная пластинка слизистой оболочки образует высокие узкие сосочки, глубоко вдающиеся в эпителий. Слизистая оболочка подразделяется на четыре зоны.

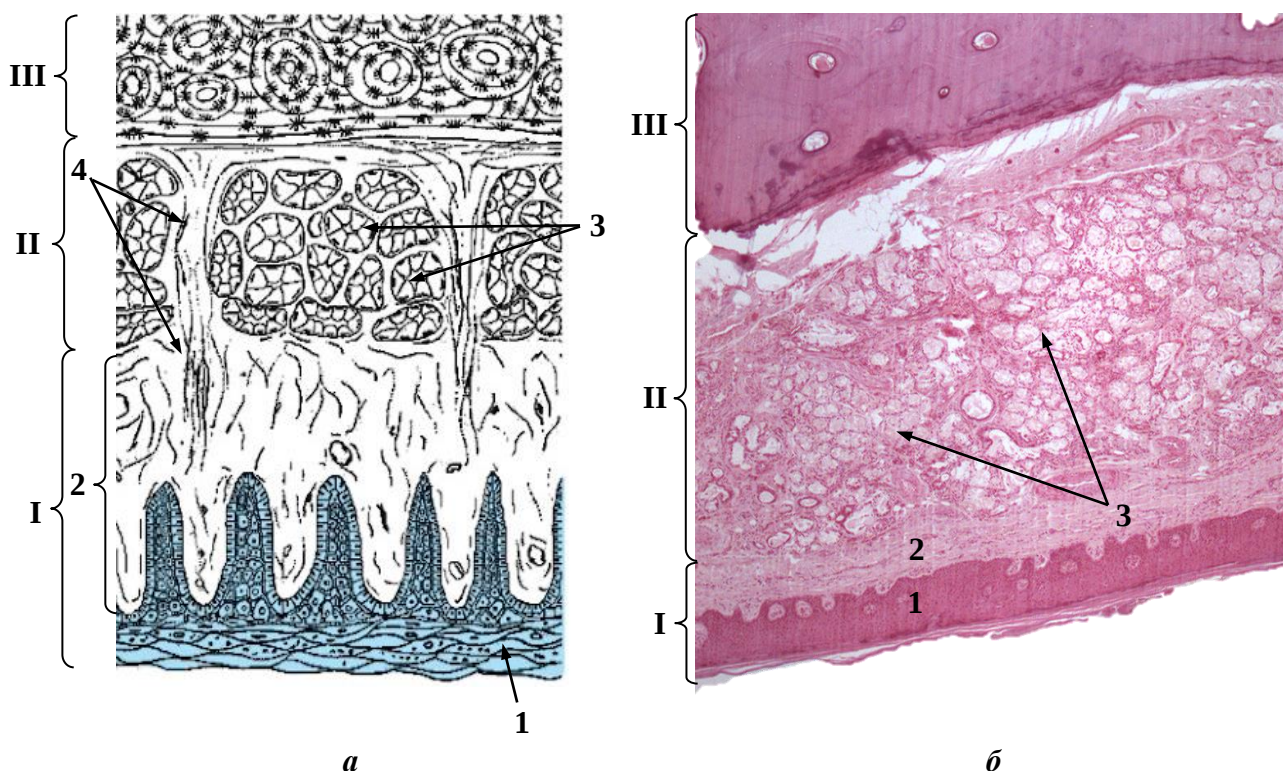


Рис. 6.7. Твердое небо (I — слизистая оболочка. II — подслизистая основа. III — кость):
 а — схема; б — гистологический препарат (окраска гематоксилином и эозином, малое увеличение):
 1 — многослойный плоский ороговевающий эпителий; 2 — собственная пластинка слизистой оболочки; 3 — концевые отделы слюнных желез; 4 — пучки коллагеновых волокон

Зона небного шва и краевая зона располагаются по срединной линии неба и в месте перехода в десну соответственно. В этих зонах подслизистая основа отсутствует, и слизистая оболочка сращена с надкостницей. В зоне небного шва в собственной пластинке присутствуют скопления эпителиальных клеток (эпителиальные жемчужины Эпштейна). Они представляют собой остатки эпителия, которые в эмбриональном периоде оказались изолированы в подлежащей соединительной ткани в процессе срастания небных отростков.

Жировая зона находится в передней трети твердого неба по обеим сторонам от небного шва. Она содержит в подслизистой основе большое количество адипоцитов и толстые перпендикулярные пучки коллагеновых волокон, которые обеспечивают плотное прикрепление слизистой оболочки и подслизистой основы к надкостнице. Слизистая оболочка жировой зоны образует поперечные небные складки, которые с возрастом сглаживаются.

Железистая зона занимает задние $2/3$ неба по обе стороны от небного шва. В ее подслизистой основе находится большое количество малых слюнных желез, вырабатывающих слизистый секрет. Плотное прикрепление слизистой оболочки к надкостнице обеспечивают перпендикулярно ориентированные к поверхности пучки коллагеновых волокон.

Мягкое небо (рис. 6.8) расположено кзади от твердого неба и по площади в два раза меньше него. Граница между ними хорошо различима, так как мягкое небо имеет более насыщенную красноватую окраску по сравнению с более бледным внешним видом твердого неба. Это связано с тем, что мягкое небо со стороны полости рта выстлано многослойным плоским неороговевающим эпителием, а также содержит большее количество сосудов в собственной пластинке слизистой оболочки.

Мягкое небо имеет две поверхности: ротоглоточную (обращена в полость рта) и носоглоточную (обращена в носоглотку).

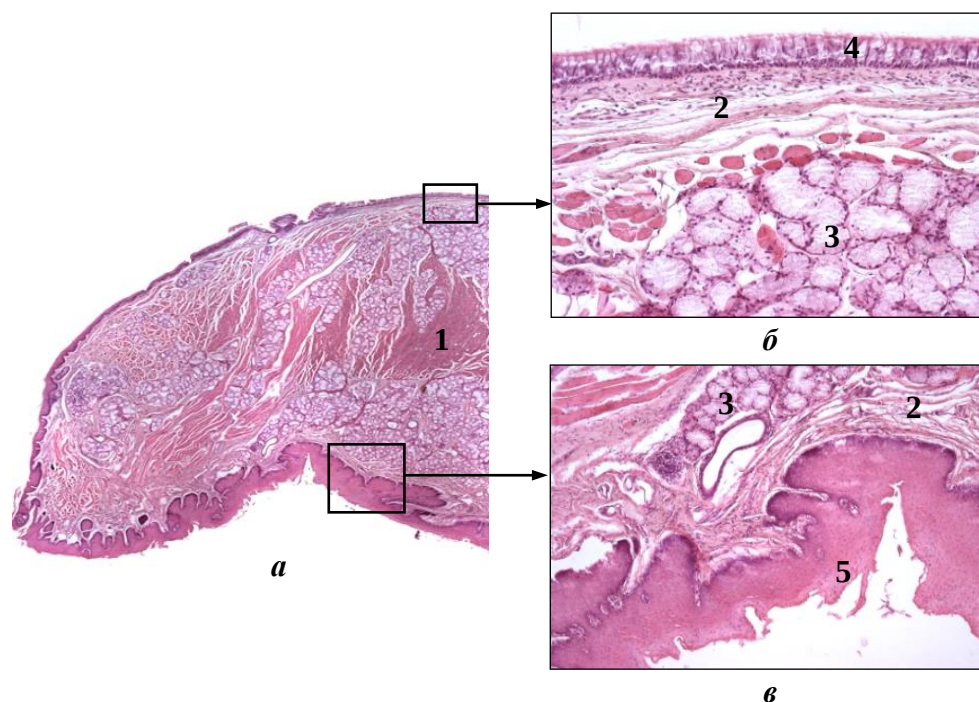


Рис. 6.8. Мягкое небо:

a — гистологический препарат (окраска гематоксилином и эозином, малое увеличение); *б* — носоглоточная поверхность; *в* — ротоглоточная поверхность:

1 — поперечнополосатая мышечная ткань; 2 — собственная пластинка слизистой оболочки; 3 — концевые отделы малых слюнных (небных) желез; 4 — многорядный столбчатый мерцательный эпителий; 5 — многослойный плоский неороговевающий эпителий

Слизистая оболочка ротоглоточной поверхности мягкого неба (выстилающий тип) является продолжением слизистой оболочки твердого неба и состоит из многослойного плоского неороговевающего эпителия и собственной пластинки слизистой оболочки. Подслизистая основа содержит значительное количество адипоцитов и секреторных отделов малых слизистых слюнных желез. Глубже расположена сухожильно-мышечная пластинка, образованная плотной соединительной тканью (небный апоневроз) и поперечнополосатой мышечной тканью (мышцы мягкого неба).

Носоглоточная поверхность (часть выстилки носоглотки) покрыта многорядным столбчатым мерцательным эпителием, под которым находится собственная пластинка слизистой оболочки с небольшим количеством смешанных слюнных желез и лимфоидных узлов.

6.1.6. Язык

Язык — мышечный орган, который принимает участие в формировании пищевого комка, глотании, артикуляции, а также обеспечивает вкусовую, температурную, тактильную и другие виды чувствительности. Источник развития — I, II (тело и кончик языка), III и IV (корень языка) жаберные дуги.

Основу языка составляет поперечнополосатая мышечная ткань, пучки мышечных волокон которой расположены в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Язык со всех сторон покрыт слизистой оболочкой, состоящей из многослойного плоского эпителия и собственной пластинки. Слизистая оболочка верхней и боковых поверхностей языка прочно сращена с мышечной тканью. На нижней поверхности языка имеется подслизистая основа, благодаря которой слизистая оболочка легко смещается.

Особенность строения слизистой оболочки передних $\frac{2}{3}$ языка — наличие сосочков, в большинстве своем содержащих вкусовые почки (специализированная слизистая оболочка). Сосочки являются выпячиваниями слизистой оболочки (рис. 6.9). Их основу составляет

вырост собственной пластинки слизистой оболочки (*первичный сосочек*). От вершины первичного сосочка отходят тонкие соединительнотканые тяжи (*вторичные сосочки*), вдающиеся в эпителий. Вторичные сосочки содержат большое количество кровеносных капилляров. Поверхность сосочков покрыта многослойным плоским неороговевающим или ороговевающим эпителием, лежащим на базальной мембране.

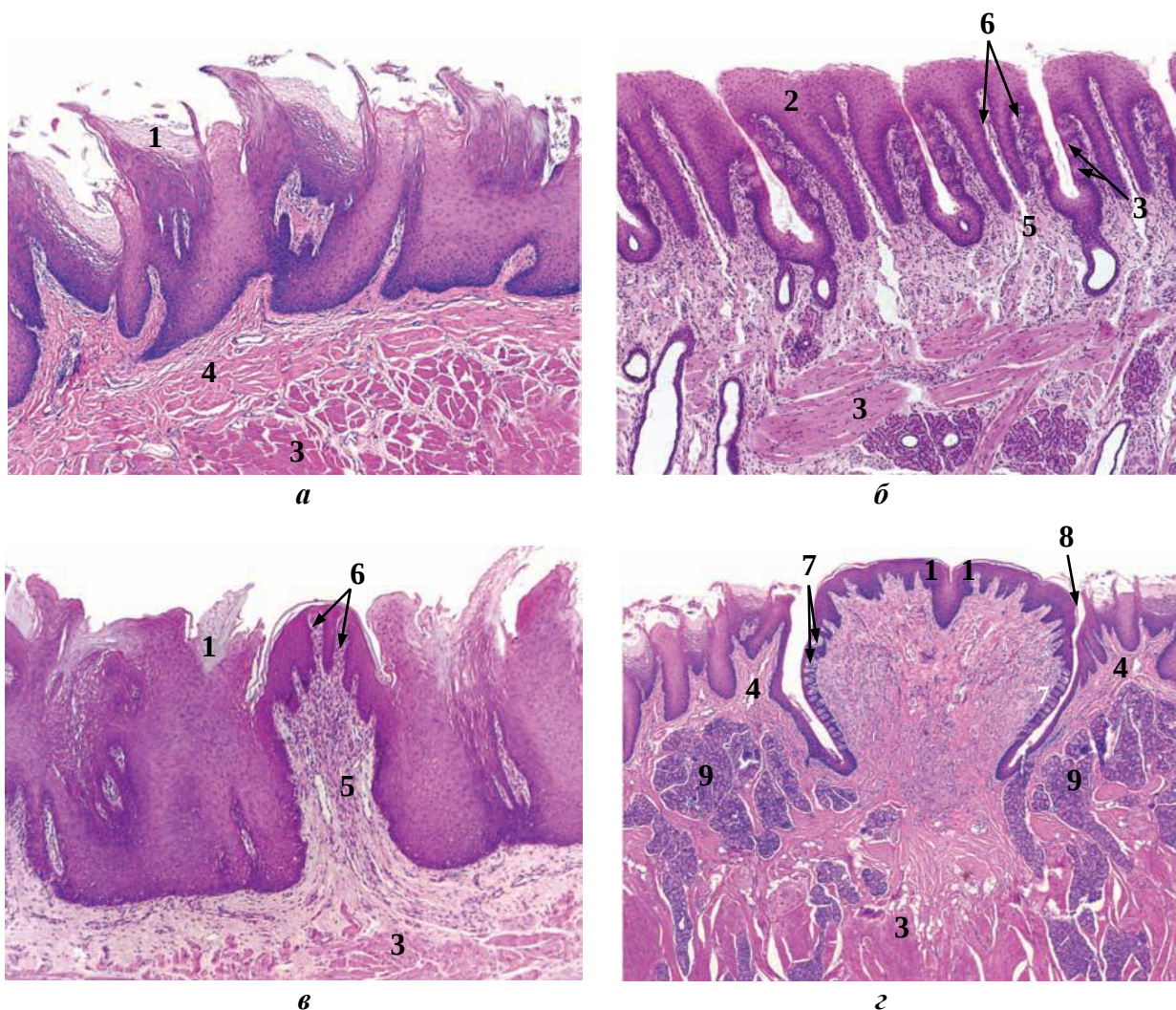


Рис. 6.9. Сосочки языка (гистологический препарат, окраска гематоксилином и эозином, среднее увеличение):

а — нитевидные сосочки; *б* — листовидные сосочки; *в* — грибовидный сосочек; *г* — желобовидный сосочек:

1 — многослойный плоский ороговевающий эпителий; 2 — многослойный плоский неороговевающий эпителий; 3 — поперечнополосатая мышечная ткань; 4 — собственная пластинка слизистой оболочки; 5 — первичные сосочки; 6 — вторичные сосочки; 7 — вкусовые почки; 8 — желобок; 9 — концевые отделы белковых малых слюнных желез

Нитевидные сосочки — самые многочисленные и небольшие по размеру. Они расположены по всей поверхности спинки языка кпереди от его пограничной борозды. Нитевидные сосочки покрыты ороговевающим эпителием, высоко резистентным к механическим воздействиям (жевательная слизистая оболочка). Причем толщина рогового слоя увеличивается по направлению к вершине сосочка. Вкусовые почки в нитевидных сосочках отсутствуют. При некоторых патологических состояниях (местных и системных) ороговение эпителия сосочков усиливается, а процесс отторжения роговых чешуек замедляется. Накапливающиеся роговые массы покрывают поверхность сосочков и создают картину обложенного налетом языка.

Грибовидные сосочки локализуются в области верхушки и по краям тела языка. Они больше, чем нитевидные сосочки, имеют узкое основание и расширенную, несколько закругленную верхушку. У живого человека эти сосочки имеют вид ярко красных точек. Они покрыты многослойным плоским неороговевающим эпителием и содержат вкусовые почки, которые локализуются в области их расширенной верхушки.

Желобовидные (желобоватые) сосочки расположены кпереди от пограничной борозды и слепого отверстия. Это самые крупные сосочки, их диаметр около 2 мм. Количество желобовидных сосочков не превышает 7–12 штук. На гистологическом срезе каждый сосочек имеет вид перевернутого конуса, который окружен глубокой циркулярной бороздой (желобком), отделяющей сосочек от валика (утолщения слизистой оболочки). В области верхушки сосочек покрыт многослойным плоским ороговевающим, а по бокам — многослойным плоским неороговевающим эпителием, содержащим многочисленные вкусовые почки. Иногда вкусовые почки встречаются на наружной стенке желобка. Под желобовидными сосочками лежат небольшие малые слюнные железы. Их белковый секрет поступает в желобок и растворяет частицы пищи. Одновременно за счет сокращения пучков гладких миоцитов, входящих в состав сосочка и валика, происходит смыкание их боковых поверхностей. В результате становится возможным наиболее полное соприкосновение содержимого желобка со вкусовыми почками. Продолжающееся длительное время выделение секрета способствует очищению желобка от остатков пищи.

Листовидные сосочки расположены по краям языка в виде 4–8 плоских удлинённых пластинок длиной до 5 мм. Они покрыты многослойным плоским неороговевающим эпителием и содержат вкусовые почки. Листовидные сосочки хорошо развиты у детей, а с возрастом редуцируются.

Вкусовые почки желобовидных, грибовидных и листовидных сосочков состоят из вкусовых, поддерживающих и базальных эпителиоцитов (рис. 6.10).

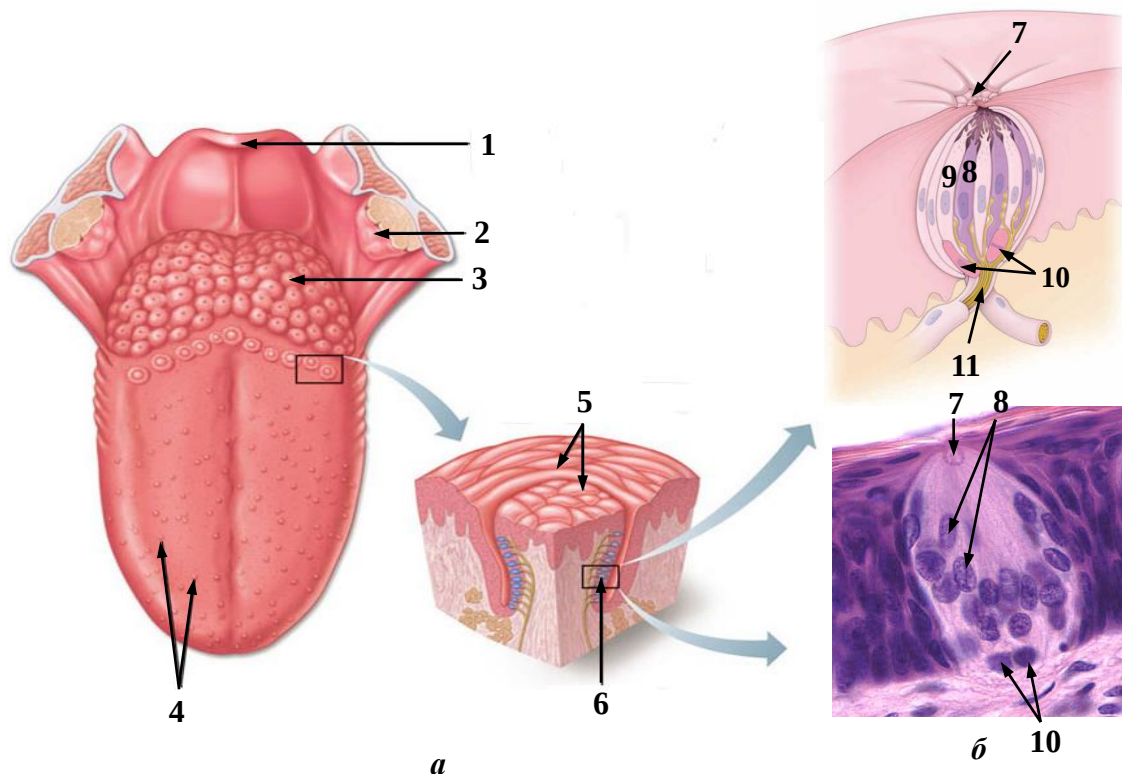


Рис. 6.10. Вкусовая почка:

а — схема; *б* — гистологический препарат (окраска гематоксилином и эозином, большое увеличение):

1 — надгортанник; 2 — небная миндалина; 3 — корень языка (язычная миндалина); 4 — грибовидные сосочки; 5 — желобоватый сосочек; 6 — вкусовая почка; 7 — вкусовая пора; 8 — вкусовые эпителиоциты; 9 — поддерживающие эпителиоциты; 10 — базальные эпителиоциты; 11 — афферентное нервное волокно

Вкусовые сенсорные эпителиоциты — это узкие светлые высокие столбчатые клетки со светлым ядром и пучком из широких микроворсинок на апикальной поверхности. В базальной части клеток формируются синапсы с афферентными нервными волокнами (1–6 на одну клетку).

Поддерживающие эпителиоциты — узкие темные высокие столбчатые клетки с плотным ядром. Их апикальная часть содержит крупные секреторные гранулы с гликозаминогликанами, которые выделяются во вкусовую пору. Секрет гранул служит адсорбентом для пищевых веществ (аминокислот, сахаров, ионов), концентрируя их у микроворсинок вкусовых эпителиоцитов. Кроме того, он защищает эти клетки от повреждений.

Базальные эпителиоциты — мелкие малодифференцированные клетки, которые располагаются у основания вкусовой почки.

В слизистой оболочке задней трети дорсальной поверхности языка, лишенной сосочков, находится скопление лимфоидной ткани — **язычная миндалина** (подробное описание дано в подразделе 2.5.1).

6.1.7. Общий план строения пищеварительного канала

В состав пищеварительного канала (ЖКТ), кроме полости рта, входят глотка, пищевод, желудок, тонкая и толстая кишка. Стенка этих органов состоит из четырех оболочек (рис. 6.12).

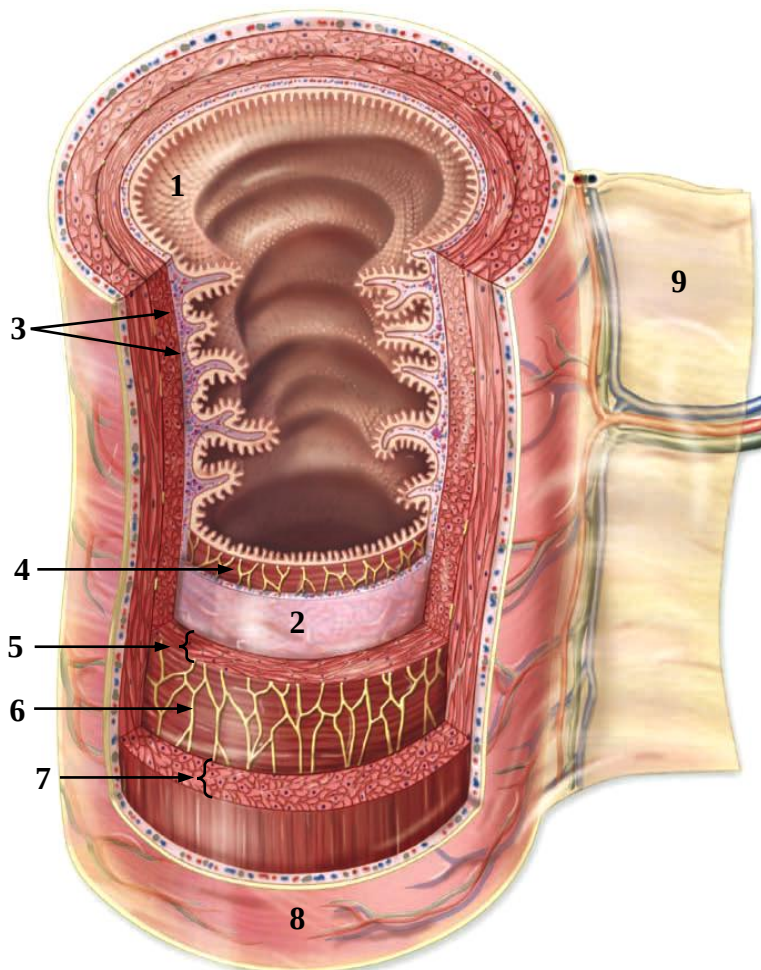


Рис. 6.12. Схема строения пищеварительной трубки (общий план):

1 — слизистая оболочка; 2 — подслизистая основа; 3 — циркулярные складки слизистой оболочки; 4 — подслизистое нервное сплетение; 5 — внутренний циркулярный слой мышечной оболочки; 6 — мышечно-кишечное нервное сплетение; 7 — наружный продольный слой мышечной оболочки; 8 — серозная оболочка; 9 — брыжейка

Слизистая оболочка образована эпителием, собственной и мышечной пластинками. *Собственная пластинка* состоит из рыхлой соединительной ткани, в которой содержатся сосуды микроциркуляторного русла, нервные волокна и окончания; также могут быть железы и скопления лимфоидной ткани. *Мышечная пластинка* представлена одним или несколькими слоями гладких миоцитов.

Подслизистая основа состоит из рыхлой соединительной ткани, содержащей кровеносные и лимфатические сосуды, подслизистое (мейсснеровское) нервное сплетение, могут присутствовать концевые отделы желез и скопления лимфоидной ткани. Слизистая оболочка вместе с подслизистой основой формирует в различных отделах ЖКТ постоянные складки, которые могут иметь продольное, циркулярное или поперечное направление.

Мышечная оболочка в стенке пищеварительного канала на большем ее протяжении образована двумя (в желудке — тремя) слоями гладкомышечных клеток. Стенка глотки, начального и среднего отделов пищевода содержит поперечнополосатую мышечную ткань. Мышечная оболочка этих органов также включает мышечно-кишечное нервное сплетение (Ауэрбаха).

Наружная оболочка представлена *адвентицией* (соединительная ткань с сосудами и нервами) или *брюшиной* (серозная оболочка), которая состоит из соединительной ткани и мезотелия).

Источники развития: эпителий развивается из энтодермы (глотка → толстая кишка) и эктодермы (анальный канал ниже зубчатой линии), соединительная ткань и гладкие миоциты — из мезенхимы, поперечнополосатая мышечная ткань — из миотомов сомитов, мезотелий — из висцерального листка спланхнотома.

Источник развития эпителия пищевода — прехордальная пластинка, имеющая энтодермальное происхождение. В ходе развития эпителий пищевода претерпевает изменения: на 3–4-й неделях эмбриогенеза он однослойный столбчатый, в конце 4-й недели — двухслойный, на 3-м месяце — многорядный, с 6-го месяца — многослойный плоский неороговевающий.

Из нервного гребня развивается часть эндокриноцитов ЖКТ, а также автономные нервные сплетения.

6.2. Глотка

Глотка — место пересечения дыхательных и пищеварительных путей. Она имеет форму конуса и соединяет ротовую полость с пищеводом. Включает три части: носовую, ротовую и гортанную.

Слизистая оболочка глотки состоит из эпителия и собственной пластинки. Эпителий носовой части — многорядный столбчатый, ротовой и гортанной — многослойный плоский неороговевающий. Собственная пластинка образована рыхлой соединительной тканью. В ротовой и гортанной части глотки она формирует сосочки, вдающиеся в эпителий. В ротовой части собственная пластинка содержит толстый слой продольно ориентированных эластических волокон, в носовой части — скопления лимфоидной ткани (*глоточную миндалину*). Еще одна пара миндалин — *трубные миндалины*, которые расположены в области отверстий слуховых труб. Мышечная пластинка в слизистой оболочке отсутствует.

Подслизистая основа глотки в верхних отделах представлена плотной соединительной тканью (*глоточно-базиллярная фасция*), которая в нижних отделах заменяется рыхлой соединительной тканью. В ней расположены концевые отделы слизистых желез.

Мышечная оболочка образована двумя слоями висцеральной поперечнополосатой мышечной ткани. Во внутреннем слое преобладают продольные мышечные волокна, в наружном — циркулярные мышечные волокна. Мышцы глотки снаружи покрыты щечно-глоточной фасцией.

Адвентициальная оболочка глотки образована рыхлой соединительной тканью окологлоточного пространства.

6.3. ПИЩЕВОД

Пищевод — мышечная трубка, связывающая гортанную часть глотки с желудком (рис. 6.13).

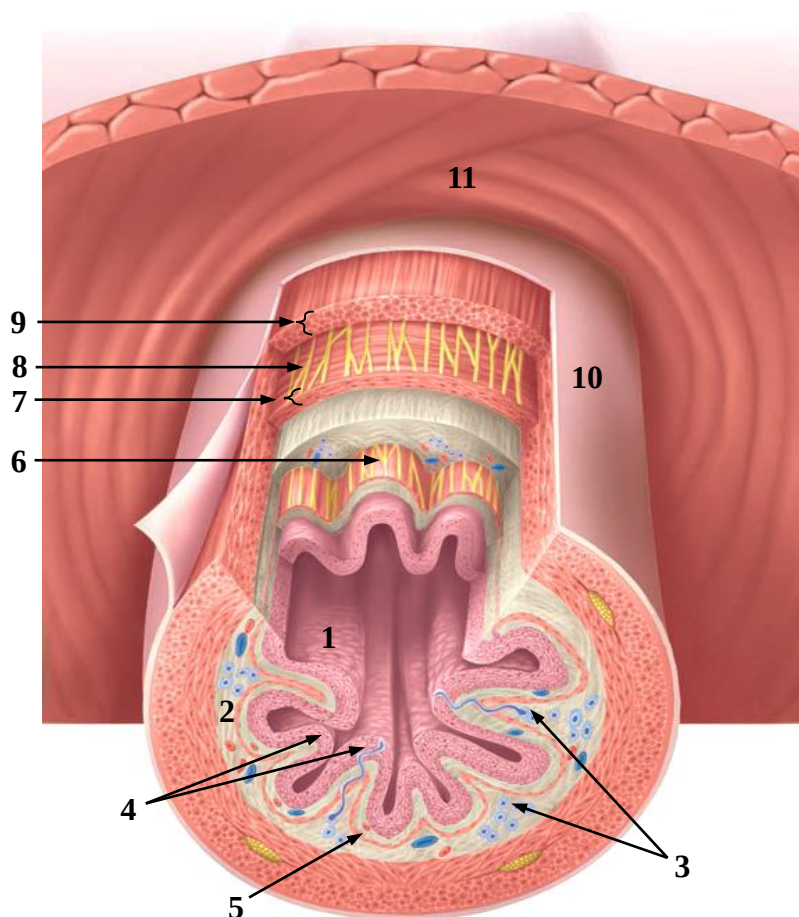


Рис. 6.13. Схема строения стенки брюшного отдела пищевода:

1 — слизистая оболочка; 2 — подслизистая основа; 3 — собственные железы пищевода; 4 — складки; 5 — мышечная пластинка слизистой оболочки; 6 — подслизистое нервное сплетение; 7 — внутренний циркулярный слой мышечной оболочки; 8 — мышечно-кишечное нервное сплетение; 9 — наружный продольный слой мышечной оболочки; 10 — серозная оболочка; 11 — диафрагма

Слизистая оболочка пищевода состоит из трех слоев: эпителия, собственной и мышечной пластинок (рис. 6.14).

Многослойный плоский неороговевающий эпителий, являющийся самым внутренним слоем слизистой оболочки, содержит антигенпредставляющие дендритные клетки и лимфоциты. С возрастом нередко происходит его ороговение.

Собственная пластинка представлена рыхлой соединительной тканью с лимфоидными узелками. Она образует высокие сосочки, проникающие в эпителий. В верхнем и нижнем отделах пищевода в собственной пластинке расположены простые трубчатые разветвленные железы, вырабатывающие слизь, которые называются *кардиальными*. В местах залегания кардиальных желез могут возникать дивертикулы (истончение и выпячивание стенки), язвы и рак пищевода.

Мышечная пластинка слизистой оболочки образована слоем продольно ориентированных миоцитов.

Подслизистая основа в пищеводе представлена рыхлой соединительной тканью, содержащей большое количество эластических волокон. Она обеспечивает подвижность слизистой оболочки, вместе с которой формирует продольные *складки*, расправляющиеся при

растяжении пищевода во время прохождения пищевого комка в направлении желудка. На вентральной поверхности пищевода в подслизистой основе расположены *собственные железы* пищевода. Это сложные альвеолярно-трубчатые железы, вырабатывающие слизь, которая способствует продвижению пищевого комка. Протоки желез в виде трубочек пронизывают все слои слизистой оболочки и открываются на поверхности эпителия. В их секрете содержатся лизоцим и бикарбонатные ионы, нейтрализующие кислоты. В подслизистой основе также расположено подслизистое *нервное сплетение* (Мейсснера), которое контролирует секрецию собственных желез пищевода.

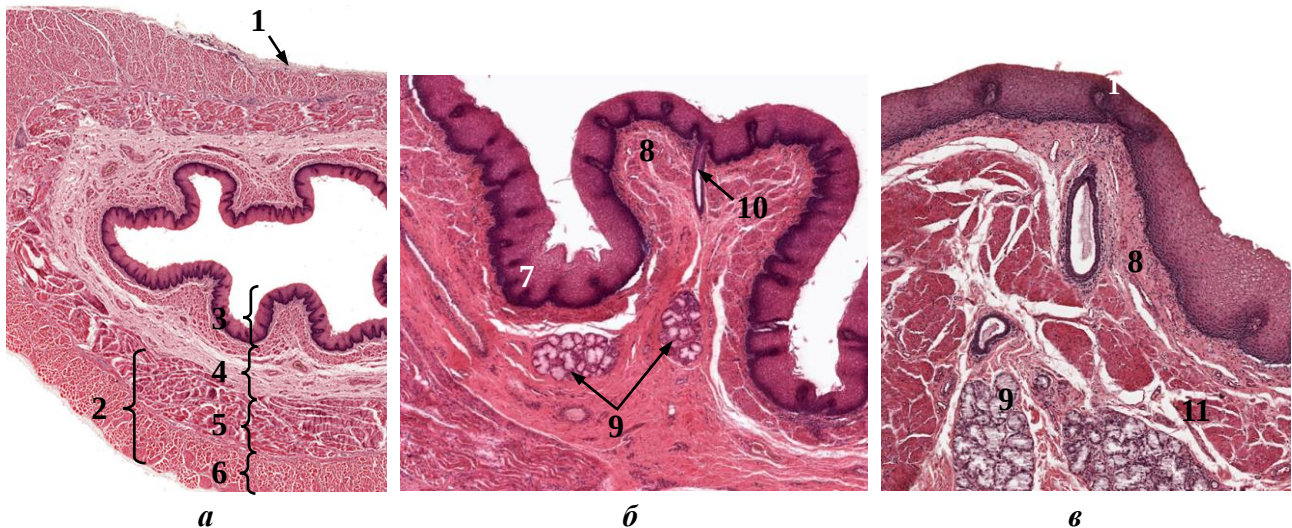


Рис. 6.14. Стенка пищевода (гистологический препарат, окраска гематоксилином и эозином):

а — малое увеличение; *б* — среднее увеличение; *в* — большое увеличение:

1 — серозная оболочка; 2 — мышечная оболочка; 3 — слизистая оболочка; 4 — подслизистая основа; 5 — циркулярный слой мышечной оболочки; 6 — продольный слой мышечной оболочки; 7 — многослойный плоский неороговевающий эпителий; 8 — собственная пластинка; 9 — концевые отделы собственных желез пищевода; 10 — выводной проток железы пищевода; 11 — мышечная пластинка

Мышечная оболочка в верхней трети пищевода образована поперечнополосатой мышечной тканью. В средней трети в ней содержится примерно в равном соотношении поперечнополосатая и гладкая мышечная ткани. Наконец, в нижней трети пищевода мышечная оболочка целиком состоит из гладкомышечных клеток, формирующих наружный продольный и внутренний циркулярный слои. У места перехода в желудок циркулярный слой образует сфинктер. В прослойке соединительной ткани между двумя слоями гладкомышечных клеток расположено *мышечно-кишечное нервное сплетение*, которое контролирует перистальтику пищевода.

На значительном протяжении пищевода снаружи располагается **адвентициальная оболочка**, представленная рыхлой соединительной тканью с сосудами и нервами. Ниже уровня диафрагмы пищевод покрыт **серозной оболочкой** (брюшиной), представленной рыхлой соединительной тканью, выстланной мезотелием.

6.4. ЖЕЛУДОК

Желудок расположен в брюшной полости и представляет собой мышечный мешок. Он выполняет секреторную, всасывательную, экскреторную, депонирующую и моторно-эвакуаторную функции. В желудке вырабатывается внутренний фактор Касла — фермент, переводящий неактивную форму витамина В₁₂ в активную. Также слизистая оболочка осуществляет барьерно-защитную и эндокринную функцию.

В состав стенки желудка входят четыре оболочки (рис. 6.15).

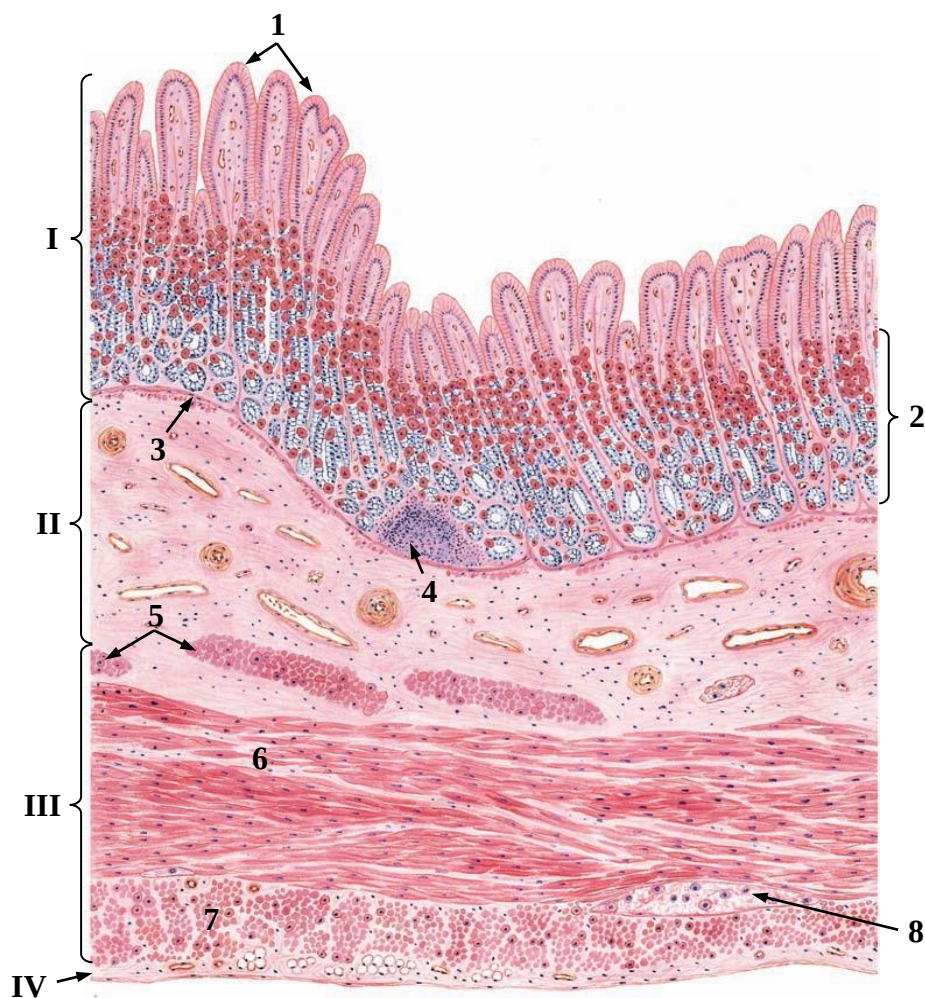


Рис. 6.15. Схема строения стенки желудка (I — слизистая оболочка. II — подслизистая основа. III — мышечная оболочка. IV — серозная оболочка):
 1 — желудочные ямки; 2 — железы желудка; 3 — мышечная пластинка слизистой оболочки; 4 — лимфоидный узелок; 5 — косой слой мышечной оболочки; 6 — циркулярный слой мышечной оболочки; 7 — продольный слой мышечной оболочки; 8 — мышечно-кишечное нервное сплетение

Рельеф **слизистой оболочки желудка** представлен складками, желудочными ямочками и полями. *Складки желудка* — выпячивания слизистой оболочки и подслизистой основы, которые обеспечивают растяжение стенок органа при попадании содержимого из пищевода и способствуют его перемешиванию. *Желудочные ямки* — углубления эпителия (в количестве до 3 млн), которые доходят до собственной пластинки слизистой оболочки. На дне желудочных ямочек открываются выводные протоки желез желудка. *Желудочные поля* — участки слизистой оболочки, отграниченные друг от друга красноватыми линиями, которые соответствуют поверхностно лежащим веном в прослойках рыхлой соединительной ткани, окружающей группы желез желудка; размер желудочных полей — 1–16 мм.

Слизистую оболочку выстилает однослойный столбчатый железистый эпителий, секретирующий слизь и бикарбонаты, которые участвуют в формировании защитного барьера. Этот барьер предохраняет слизистую оболочку от действия кислот, пепсина и других повреждающих агентов, например алкоголя, аспирина или ибупрофена. *Поверхностные мукоциты* имеют выраженную полярность. На базальном полюсе находится ядро, элементы гладкой и гранулярной ЭПС, комплекс Гольджи. В апикальном полюсе содержится большое число секреторных гранул, содержащих слизь, а плазмолемма формирует микроворсинки. Слизь состоит из сложных белков — гликопротеинов (мукопротеинов). В ней содержатся защитные факторы: секреторные антитела (IgA), лизоцим (мурамидаза), другие антибактериальные вещества. Продолжительность жизни клеток железистого эпителия желудка составляет трое суток.

Собственная пластинка слизистой оболочки образована рыхлой соединительной тканью. В ней содержится большое количество желез, лимфоидные узелки и кровеносные сосуды. Железы желудка — простые, трубчатые, разветвленные, с мерокриновым типом секреции. Состоят из дна, тела (концевой отдел), шейки и перешейка (выводной проток).

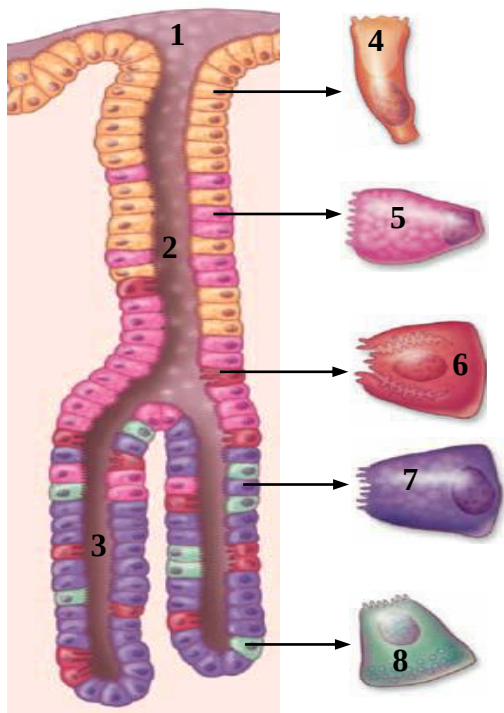


Рис. 6.16. Схема строения желез желудка: 1 — желудочная ямочка; 2 — шейка железы; 3 — концевой отдел (тело) железы; 4 — поверхностный мукоцит; 5 — шеечный мукоцит; 6 — париетальный экзокриноцит; 7 — главный экзокриноцит; 8 — эндокриноциты

По расположению выделяют кардиальные, собственные (тело, дно желудка) и пилорические железы. *Собственные (фундальные) железы* — наиболее многочисленные, расположены в области тела и дна желудка. Собственные железы содержат четыре типа клеток: главные, париетальные (обкладочные), шеечные слизистые и эндокринные (рис. 6.16).

Главные экзокриноциты локализуются в теле и области дна железы желудка, имеют призматическую форму, хорошо развитый синтетический аппарат и крупное ядро. Базальная часть клетки обладает выраженной базофилией. Апикальная часть содержит гранулы секрета (зимогенные гранулы). Главные клетки синтезируют пепсиноген, который в кислой среде полости желудка превращается в активный пепсин, расщепляющий белки до полипептидов. У детей грудного возраста главные клетки синтезируют также липазу и химозин.

Париетальные экзокриноциты — крупные оксифильные клетки, которые имеют угловатую (грушевидную) форму (рис. 6.17). Они локализуются преимущественно в теле и шейке железы желудка кнаружи от шеечных и главных клеток. Цитоплазма париетальных клеток содержит разветвленную систему внутриклеточных секреторных канальцев и крупное сферическое ядро. В покое вокруг этих канальцев расположена тубуловезикулярная система, представляющая собой резерв мембран для их увеличения при стимуляции клетки. При активации секреции внутриклеточные секреторные канальцы открываются непосредственно в просвет железы. Ключевая функция этой системы — транспорт ионов хлора из цитоплазмы в просвет секреторных канальцев, что критически важно для генерации соляной кислоты (HCl).

В цитоплазме содержатся также хорошо развитая гранулярная эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи и крупные митохондрии. Большое количество митохондрий необходимо для энергозависимого синтеза соляной кислоты, требующего большого количества АТФ. Париетальные клетки секретируют ионы водорода и хлора, из которых образуется соляная кислота. Кислая среда желудка ($\text{pH} < 2,0$) угнетает рост патогенных микроорганизмов, а также обеспечивает превращение пепсиногена в пепсин — фермент, расщепляющий белки. Кроме этого, париетальные клетки секретируют бикарбонаты, которые выделяются клетками покровного эпителия на поверхность слизистой оболочки желудка и нейтрализуют соляную кислоту. Наконец, париетальные клетки продуцируют *внутренний (антианемический) фактор*, соединяющийся в желудке с витамином В₁₂. Образовавшийся комплекс транспортируется в тонкую кишку, где происходит его всасывание в кровь. При недостаточности этого фактора развивается злокачественная анемия. Функциональная активность париетальных клеток стимулируется гистамином, гастрином и ацетилхолином.

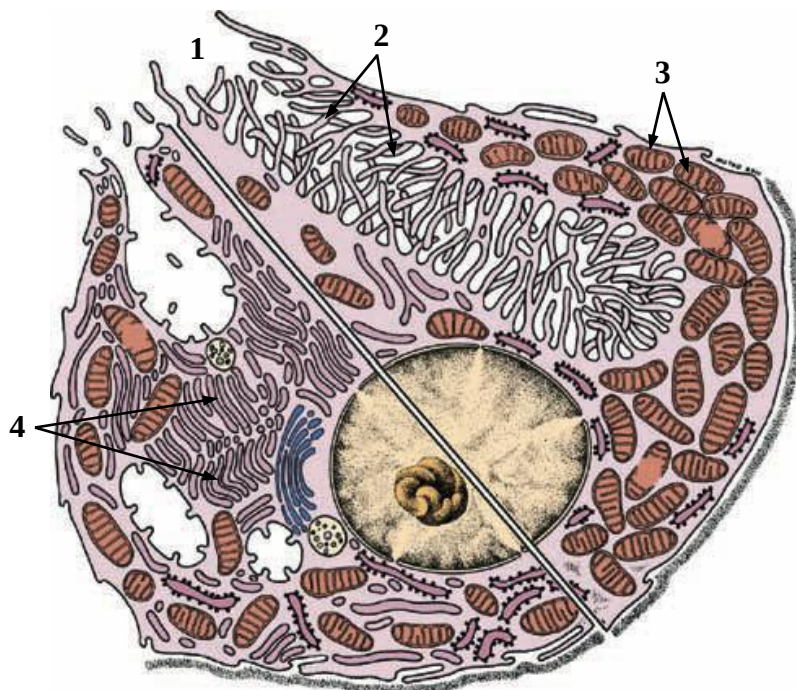


Рис. 6.17. Схема строения париетального экзокриноцита:

- 1 — апикальная часть клетки с микроворсинками; 2 — внутриклеточные секреторные каналцы;
3 — митохондрии; 4 — тубуловезикулярная система

Шеечные слизистые экзокриноциты подразделяются на шеечные мукоциты и малодифференцированные эпителиоциты, которые являются камбиальными элементами и служат источником физиологической регенерации клеток в составе желез желудка и желудочных ямочек. Слизистые экзокриноциты имеют небольшие размеры, призматическую форму и слабобазофильную цитоплазму. Они содержат умеренно развитые органеллы и секретируют слизь. Малодифференцированные эпителиоциты небольшого размера, содержат мало секреторных гранул, но обладают высокой митотической активностью. Обновление клеток желез происходит значительно медленнее, чем поверхностного эпителия.

Эндокринные клетки относятся к диффузной эндокринной системе, расположены они поодиночке между главными клетками в области тела и дна желез желудка. Эти клетки секретируют гормоны в кровь (эндокринный механизм регуляции) или воздействуют на рядом расположенные клетки (паракринный механизм регуляции секреторных клеток и гладких миоцитов желудка). Эндокриноциты желез желудка делятся на несколько разновидностей: P-, EC-, ECL-, G-, D-, D1-, A-, PP- клетки (табл. 6.2), которые продуцируют пептидные гормоны и биогенные амины. Для всех этих клеток характерны треугольная или овальная форма, светлая цитоплазма, слабое или умеренное развитие гранулярной ЭПС и комплекса Гольджи, а также наличие секреторных гранул в базальной части. Они способны окрашиваться солями азотнокислого серебра и хрома, в связи с чем получили название аргентаффинных, или хромаффинных, клеток.

В зависимости от локализации в эпителии эндокринные клетки делятся на два вида. Клетки *открытого типа* контактируют апикальной поверхностью с просветом желудка, анализируя химический состав химуса (например, pH, концентрацию питательных веществ, продукты гидролиза). Клетки *закрытого типа* не имеют контакта с просветом железы, являются первичными хеморецепторами; они реагируют на изменение концентрации регуляторных веществ в крови (таких как глюкоза, аминокислоты, гормоны), а также на механические стимулы, включая растяжение стенок желудка при его наполнении.

Характеристика энтероцитов ЖКТ и их эффекты

Тип клеток (расшифровка)	Основная локализация в ЖКТ	Гормон	Основные эффекты
ЕС-клетки (энтерохромаффинные клетки)	Желудок, тонкая кишка, толстая кишка	Серотонин, мелатонин	Серотонин стимулирует секреторную и двигательную активность желудка и кишечника. Мелатонин определяет суточную периодичность секреции и моторики ЖКТ
ECL-клетки (энтерохромаффиноподобные клетки)	Желудок	Гистамин	Стимуляция секреции HCl париетальными клетками желудка и моторики ЖКТ
G-клетки (гастринпродуцирующие клетки)	Желудок, двенадцатиперстная кишка	Гастрин	Стимуляция выработки HCl париетальными клетками и пепсиногена главными клетками желудка
A-клетки (глюкагонпродуцирующие клетки)	Желудок, поджелудочная железа	Глюкагон	Повышение уровня глюкозы в крови
D-клетки (дельта-клетки)	Желудок, тонкая кишка, поджелудочная железа	Соматостатин	Угнетение секреции желез желудка и его моторики (местное паракринное действие)
D1-клетки (ВИП-продуцирующие клетки)	Тонкая кишка, толстая кишка, поджелудочная железа	Вазоинтестинальный пептид (ВИП)	Расширение сосудов, снижение артериального давления, стимуляция секреции поджелудочной железы
P/D1-клетки	Желудок (тело и дно)	Грелин	Усиление чувства голода и стимуляция аппетита; увеличение секреции и моторики желудка
S-клетки	Тонкая кишка (двенадцатиперстная и тощая кишка)	Секретин	Стимуляция секреции бикарбонатов поджелудочной железой
I-клетки	Тонкая кишка (двенадцатиперстная и тощая кишка)	Холецистокинин/панкреозимин	Стимуляция экзокринной функции поджелудочной железы и сокращения мышечной оболочки желчного пузыря

Пилорические железы расположены в области перехода желудка в двенадцатиперстную кишку. Это простые трубчатые разветвленные железы. В отличие от собственных (фундальных) желез они расположены более редко, сильнее разветвлены и имеют широкий просвет концевых отделов (рис. 6.18, табл. 6.3). В состав пилорических желез входят в основном мукоциты. Большинство желез лишено париетальных клеток.

Кардиальные железы — простые трубчатые железы с сильно разветвленными концевыми отделами. Они имеют широкий просвет, короткую шейку и образованы в основном мукоцитами. Кроме слизи, кардиальные клетки продуцируют бикарбонаты, хлорид калия и натрия. В небольшом количестве в их состав входят также главные, париетальные и эндокринные клетки.

Мышечная пластинка слизистой оболочки желудка образована тремя слоями гладкой мышечной ткани. Внутренний и наружный циркулярные слои разделены продольным слоем гладкомышечных клеток. Сокращение мышечной пластинки способствует выделению секрета из желез желудка, а также формированию рельефа слизистой оболочки.

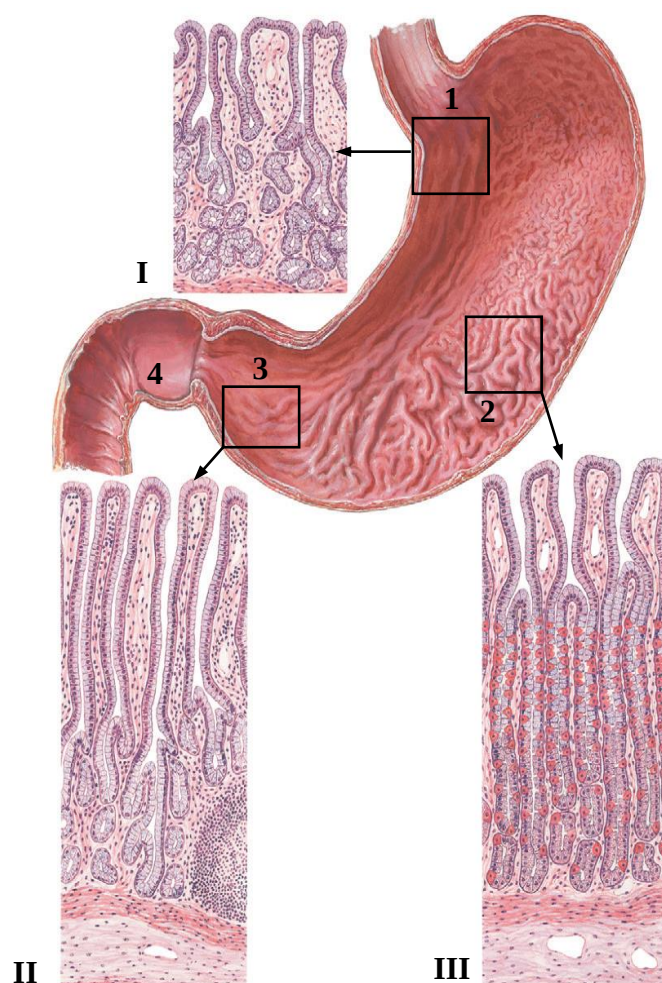


Рис. 6.18. Схема строения желез желудка разной локализации (I — железы кардиального отдела. II — пилорические железы. III — фундальные (собственные) железы):
1 — кардиальный отдел; 2 — тело; 3 — пилорический отдел; 4 — двенадцатиперстная кишка

Таблица 6.3

Сравнительная характеристика желез желудка

Морфологические характеристики	Собственные (фундальные) железы	Кардиальные железы	Пилорические железы
Локализация	Дно и тело	Кардиальная часть	Пилорическая часть
Особенности концевых отделов	Практически неразветвленные	Сильно разветвленные	Разветвленные, расположены реже, имеют широкие просветы
Клеточный состав концевых отделов	Париетальные, главные и шейные мукоциты	Преобладают мукоциты	
Количество	35 млн	1–2 млн	3,5 млн

Подслизистая основа желудка образована рыхлой соединительной тканью, которая содержит много эластических волокон, артериальное, венозное и подслизистое нервное сплетения. Подслизистая основа участвует в образовании складок слизистой оболочки.

Мышечная оболочка в области дна развита относительно слабо, но хорошо выражена в теле желудка. Наибольшего развития она достигает в привратниковой части, где формирует пилорический сфинктер. Оболочку образуют три слоя миоцитов. Внутренний слой имеет косую ориентацию мышечных клеток, средний слой — циркулярную, а наружный — продольную. В соединительной ткани между слоями миоцитов расположено мышечно-кишечное нервное сплетение.

Серозная оболочка — висцеральный листок брюшины, который покрывает желудок со всех сторон. Она представлена рыхлой соединительной тканью, покрытой мезотелием.

6.5. ТОНКАЯ КИШКА

Тонкая кишка — самый большой по протяженности отдел пищеварительного канала. В свою очередь, она состоит из двенадцатиперстной, тощей и подвздошной кишок.

В тонкой кишке вырабатывается кишечный сок, содержащий ферменты (дипептидазы, амилаза, липаза). Секреторную функцию осуществляет эпителий слизистой оболочки, а также дуоденальные железы. В тонкой кишке происходит расщепление компонентов химуса до простых, доступных для всасывания веществ, в процессе полостного, пристеночного и внутриклеточного пищеварения. Также реализуется моторно-эвакуаторная деятельность, эндокринная регуляция (выработка различных гормонов эндокриноцитами дисперсной эндокринной системы). Защитная функция осуществляется одиночными и групповыми лимфоидными узелками, а также рассеянными в слизистой оболочке и подслизистой основе иммунокомпетентными клетками.

Стенка тонкой кишки сформирована из четырех оболочек: слизистой, подслизистой, мышечной и серозной (рис. 6.19).

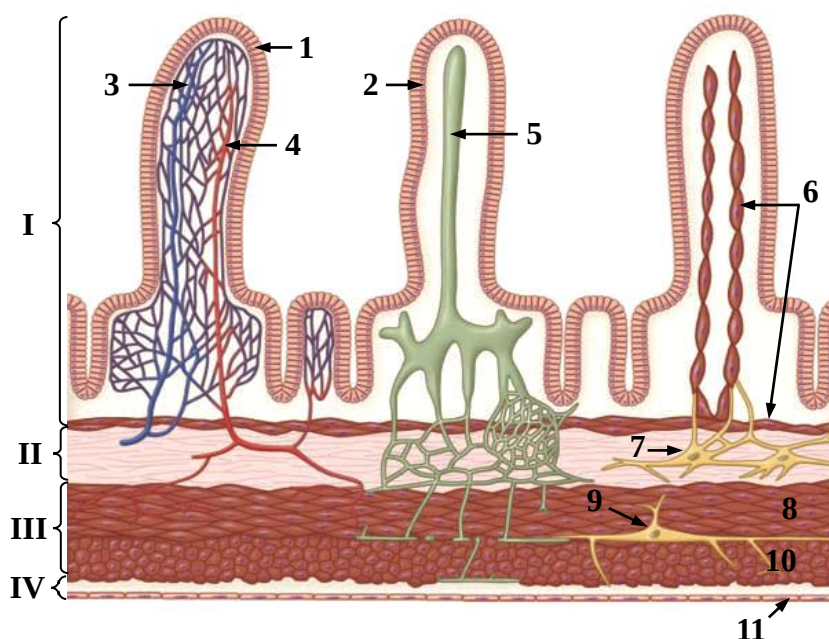


Рис. 6.19. Схема строения стенки тонкой кишки (I — слизистая оболочка. II — подслизистая основа. III — мышечная оболочка. IV — серозная оболочка):

1 — эпителий; 2 — собственная пластинка слизистой оболочки; 3 — венула; 4 — артериола; 5 — центральный лимфатический сосуд; 6 — мышечная пластинка слизистой оболочки; 7 — подслизистое нервное сплетение; 8 — циркулярный слой мышечной оболочки; 9 — мышечно-кишечное нервное сплетение; 10 — продольный слой мышечной оболочки; 11 — мезотелий

Слизистая оболочка состоит из эпителия, собственной и мышечной пластинок. Характерный бархатистый внешний вид слизистой оболочки тонкой кишки определяется макро- и микрорельефом ее поверхности. Макрорельеф образован циркулярными складками, а микрорельеф — многочисленными выростами слизистой оболочки, кишечными ворсинками. Гистологическое строение слизистой также включает углубления — кишечные крипты (либеркюновы железы), расположенные между основанием ворсинок.

Циркулярные складки (Керкрина) имеют высоту до 8 мм и перекрывают до $\frac{2}{3}$ просвета кишки. Они образованы выпячиваниями одновременно слизистой оболочки и подслизистой основы, не исчезают при растяжении стенки кишки.

Кишечные ворсинки представляют собой пальцевидные выпячивания всех слоев слизистой оболочки в просвет тонкой кишки. Их общее число может достигать 4 млн, в результате чего сильно увеличивается поверхность кишки, участвующая в переваривании питательных веществ и всасывании продуктов их расщепления.

Собственная пластинка слизистой оболочки (строма ворсинки) содержит много макрофагов, лимфоцитов, эозинофилов, тучных клеток и плазмочитов. В строме ворсинки содержатся гемокапилляры фенестрированного типа, а также *центральный лимфатический сосуд* (лимфатический капилляр), который слепо начинается в верхушке ворсинки. Ворсинки способны к изменению своей высоты за счет пучков гладких миоцитов, проникающих в них из мышечной пластинки. Насосная функция ворсинки благоприятствует всасыванию химуса.

Кишечная крипта (кишечная железа) — трубчатое углубление эпителия в собственную пластинку слизистой оболочки тонкой и толстой кишки. Общее количество крипт в тонкой кишке превышает 150 млн.

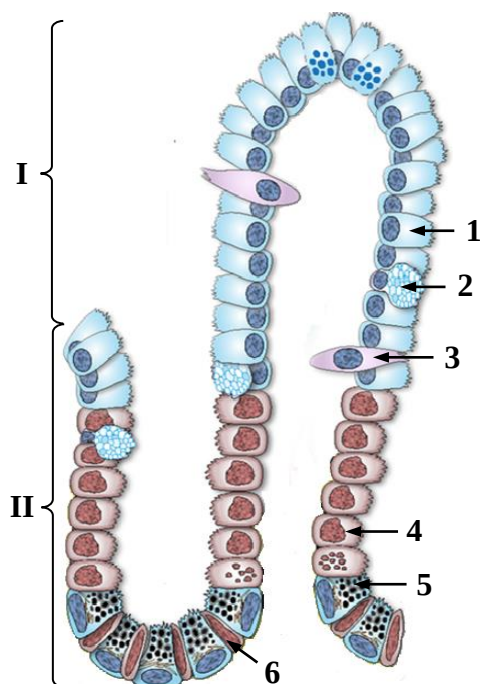


Рис. 6.20. Схема клеточного состава ворсинки и крипты тонкой кишки

(I — ворсинка. II — крипта):

- 1 — каемчатый энтероцит; 2 — бокаловидная клетка; 3 — эндокриноцит открытого типа; 4 — транзиторная амплифицирующая клетка; 5 — клетка Панета; 6 — малодифференцированная клетка

Однослойный столбчатый каемчатый эпителий, выстилающий слизистую оболочку тонкой кишки, включает в свой состав каемчатые энтероциты, бокаловидные клетки, эндокринные клетки, клетки Панета и малодифференцированные клетки (рис. 6.20).

Каемчатые клетки (энтероциты) наиболее многочисленны. Они имеют столбчатую форму и на апикальной поверхности содержат до 3000 микроворсинок, покрытых гликокаликсом, который адсорбирует ферменты, участвующие в пристеночном пищеварении. За счет микроворсинок поверхность всасывания увеличивается примерно в 40 раз. Зона микроворсинок получила название *щеточная каемка* — именно здесь происходит пристеночное пищеварение. В результате этого процесса из продуктов полостного пищеварения — олигосахаридов и олигопептидов — образуются моносахариды и аминокислоты, которые всасываются щеточной каемкой клетки и далее транспортируются в кровь. Имеются данные, что у грудных детей клетки способны транспортировать даже нативные макромолекулы, такие как факторы роста и иммуноглобулины. Жиры, расщепленные в просвете кишки до свободных жирных кислот и моноглицеридов, через плазмолемму каемчатых энтероцитов сначала проникают в их цитоплазму. В агранулярной эндоплазматической сети клетки осуществляется ресинтез триглицеридов, а затем в гранулярной эндоплазматической сети и комплексе Гольджи к ним присоединяются белковые и углеводные компоненты. Синтезированные подобным образом *хиломикроны* (окруженные мембраной комплексы триглицеридов и белков) выделяются в межклеточное пространство на латеральной поверхности клетки и далее поступают в центральный лимфатический сосуд кишечной ворсинки. Через щеточную каемку в клетки попадают также вода и соли.

В апикальной части клетки связаны между собой адгезивными поясками и плотными контактами. Клеточные контакты формируют так называемый кишечный барьер, который препятствует проникновению через эпителий макромолекул химуса. Нарушение этого барьера является одной из причин пищевой аллергии. Продолжительность жизненного цикла каемчатой клетки не превышает 3–6 сут.

Разновидностью каемчатых клеток являются *М-клетки* (клетки с микроскладками), входящие в состав эпителиальной выстилки *агрегированных* (групповых) *лимфоидных узелков* (пейеровых бляшек), которые чаще всего встречаются в слизистой оболочке подвздошной кишки. На апикальной поверхности этих клеток имеются немногочисленные микроворсинки и множественные микроскладки (отсюда их название), а также слабо развитый гликокаликс. В базальной части плазмолемма образуются глубокие инвагинации — *интраэпителиальные*

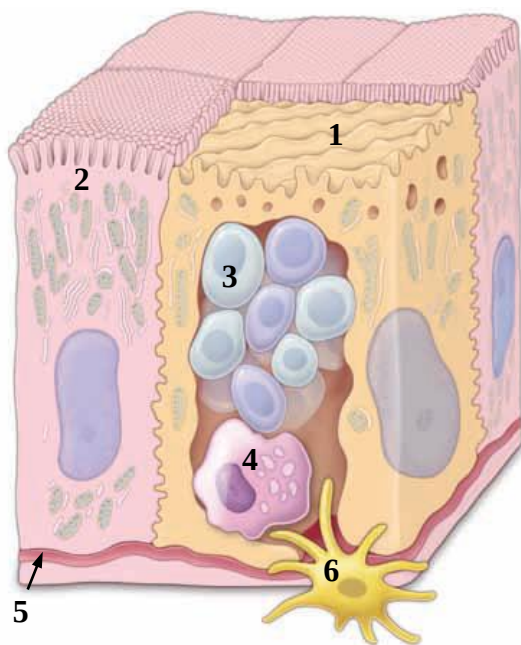


Рис. 6.21. Схема строения эпителия тонкой кишки в области пейеровых бляшек: 1 — М-клетка; 2 — каемчатый энтероцит; 3 — лимфоциты; 4 — макрофаг; 5 — базальная мембрана; 6 — интердигтирующая клетка

Недифференцированные (стволовые) клетки локализованы в глубине крипт тонкой кишки. Они служат источником постоянного обновления эпителия, давая начало энтероцитам, бокаловидным клеткам, энтероэндокринным клеткам и клеткам Панета. Деление стволовых клеток приводит к образованию быстро пролиферирующих *транзиторных амплифицирующих клеток*. Эти клетки-потомки мигрируют вверх по крипте и далее — на ворсинку, постепенно дифференцируясь в зрелые специализированные клетки. По завершении жизненного цикла они слущиваются в просвет кишечника.

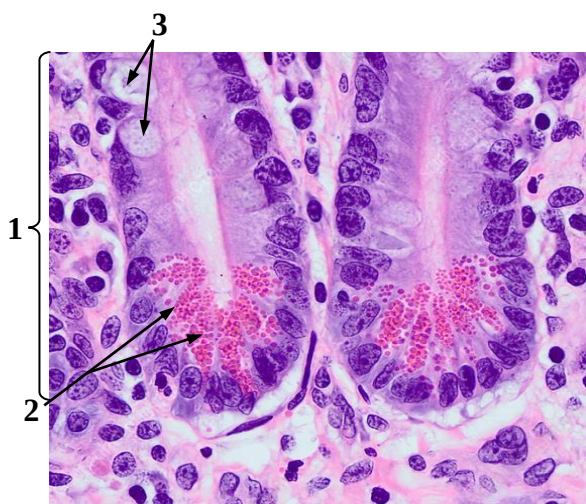


Рис. 6.22. Крипта тонкой кишки (гистологический препарат, большое увеличение, окраска гематоксилином эозином): 1 — крипта; 2 — клетки Панета; 3 — бокаловидные клетки

карманы, в которых находятся Т- и В-лимфоциты, макрофаги и дендритные АПК (рис. 6.21). М-клетки не участвуют в процессе всасывания, а активно захватывают макромолекулы из просвета кишки (эндоцитоз) без расщепления и передают их иммунокомпетентным клеткам, находящимся в карманах. Этот процесс называется *транскитозом*.

Бокаловидные клетки представляют собой одноклеточные интраэпителиальные слизистые железы, которые секретируют слизь по мерокриновому типу. Они располагаются среди каемчатых клеток. Бокаловидные клетки имеют уплощенное ядро, смещенное к базальному полюсу. В апикальной части клетки накапливаются крупные слизистые гранулы, которые окружены мембраной и содержат муцины — главный компонент слизи. Слизь, выделяемая на поверхность эпителия, защищает другие клетки от повреждения и самопереваривания. Продолжительность жизни бокаловидных клеток составляет 2–4 сут. За это время они осуществляют 2–3 секреторных цикла.

Энтероэндокринные клетки могут быть открытого и закрытого типа (см. эндокринные клетки желез желудка). Они расположены преимущественно в области крипт.

Клетки Панета (экзокриноциты с ацидофильными гранулами) обнаруживаются на дне кишечных крипт. В норме клетки Панета присутствуют в двенадцатиперстной и тощей кишке, но отсутствуют в подвздошной кишке. Их суженная апикальная часть заполнена плотными ацидофильными гранулами, которые эозином окрашиваются в ярко-красный цвет (рис. 6.22). Гранулы клеток Панета содержат дипептидазы, другие ферменты, цинк и лизоцим. Эти компоненты участвуют в расщеплении дипептидов до аминокислот. Кроме того, лизоцим обладает антибактериальными свойствами, а комплекс веществ способствует нейтрализации соляной кислоты. Популяция клеток Панета полностью обновляется за 4–6 недель.

Собственная пластинка слизистой оболочки образована рыхлой соединительной тканью. Она содержит крипты, а также входит в состав ворсинок, образуя их строму.

Мышечная пластинка слизистой оболочки представлена внутренним циркулярным и наружным продольным слоями гладких миоцитов. Из циркулярного слоя пучки гладких миоцитов проникают в строму ворсинок, поддерживая их форму. Гладкие миоциты, сокращаясь, способствуют всасыванию питательных веществ в сосуды ворсинки. Кроме этого, мышечные клетки поддерживают тонус и рельеф слизистой оболочки.

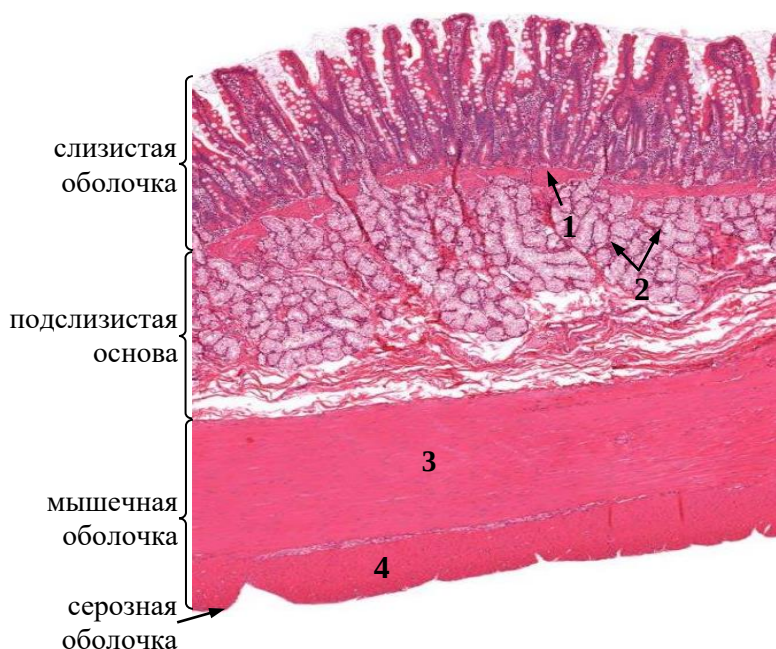


Рис. 6.23. Стенка двенадцатиперстной кишки (гистологический препарат, окраска гематоксилином и эозином, большое увеличение):

1 — мышечная пластинка слизистой оболочки; 2 — дуоденальные железы; 3 — циркулярный слой мышечной оболочки; 4 — продольный слой мышечной оболочки

Скопления лимфоидной ткани, формирующей одиночные и агрегированные (групповые) лимфоидные узелки, выполняют в тонкой кишке защитную функцию. Образующиеся в них плазмоциты секретируют иммуноглобулины, которые, попадая в просвет кишки, нейтрализуют антигены, токсины и микроорганизмы.

Мышечная оболочка тонкой кишки состоит из двух слоев гладкомышечных клеток: наружного продольного и внутреннего циркулярного (более выраженного), которые разделяет прослойка рыхлой соединительной ткани, содержащая мышечно-кишечное нервное сплетение, регулирующее перистальтику кишечника и просвет сосудов. При сокращении мышечной оболочки происходит перемешивание химуса и его проталкивание по ходу кишечника. За счет утолщения циркулярного мышечного слоя в месте перехода подвздошной кишки в слепую формируется илеоцекальный сфинктер.

Серозная оболочка покрывает тонкую кишку со всех сторон, за исключением двенадцатиперстной кишки, которая покрыта брюшиной только спереди. Оболочка представлена рыхлой соединительной тканью, покрытой мезотелием.

Строение стенки тонкой кишки в различных ее отделах имеет некоторые отличия (табл. 6.4).

В тонкой кишке осуществляется полостное, пристеночное и внутриклеточное пищеварение.

Полостное пищеварение происходит в просвете кишки с помощью пищеварительных ферментов, вырабатываемых поджелудочной железой, а также желчи, образуемой в печени. Желчь эмульгирует жиры, увеличивая площадь их поверхности для действия ферментов и способствуя их активации.

Подслизистая основа тонкой кишки представлена рыхлой соединительной тканью, в которой находятся сосуды, автономное нервное сплетение (Мейсснера), дуоденальные железы (в двенадцатиперстной кишке) (рис. 6.23), а также одиночные и агрегированные (групповые) лимфоидные узелки.

Дуоденальные (Бруннеровы) железы — сложные разветвленные альвеолярно-трубчатые железы, вырабатывающие слизь со щелочной реакцией, которая защищает эпителий кишки от повреждения желудочным соком. В состав секрета этих желез входят также пищеварительные ферменты (дипептидаза, амилаза и энтерокиназа), антибактериальный фермент лизоцим и стимулятор деления эпителиальных клеток — урогастрон. Секреция желез регулируется подслизистым нервным сплетением.

Таблица 6.4

Сравнительная характеристика строения стенки различных отделов тонкой кишки

Критерии сравнения	Двенадцатиперстная кишка	Тощая кишка	Подвздошная кишка
Складки слизистой оболочки	В начальной части продольные, далее — циркулярные	Циркулярные	Становятся ниже и реже, затем исчезают
Кишечные ворсинки	Широкие и короткие	Высокие и тонкие	
Количество бокаловидных клеток	Возрастает по направлению от двенадцатиперстной кишки к подвздошной		
Лимфоидная ткань	Одиночные лимфоидные узелки		Пейеровы бляшки (агрегированные лимфоидные узелки)
Железы в подслизистой основе	Имеются (дуоденальные железы)	Отсутствуют	
Серозная оболочка	С одной стороны	Со всех сторон	

Пристеночное (мембранное) пищеварение локализуется в зоне гликокаликса и на апикальной мембране микроворсинок энтероцитов. Ключевые ферменты (дисахаридазы, аминокатапептидазы, дипептидазы) представляют собой интегральные мембранные белки, прочно ассоциированные с липидным бислоем. Они обеспечивают завершающий гидролиз олигомеров до мономеров непосредственно в гликокаликсе, что способствует транспорту нутриентов внутрь клетки.

Внутриклеточное пищеварение заключается в депонировании, транспортировке, ресинтезе и экзоцитозе питательных веществ каемчатыми энтероцитами. При этом жиры всасываются в виде хиломикронов (липопротеиновые частицы) в центральный лимфатический сосуд собственной пластинки ворсинок; аминокислоты и сахарады всасываются в кровь.

6.6. ТОЛСТАЯ КИШКА

Толстая кишка — дистальный отрезок пищеварительного тракта. Она состоит из слепой, ободочной кишки, расположенной по краям брюшной полости, прямой кишки, находящейся вне брюшной полости и окруженной клетчаткой малого таза, а также анального канала. В толстой кишке происходит секреция кишечного сока (состоит в основном из слизи), всасывание воды и минеральных веществ, а также выделение из организма конечных продуктов обмена веществ в виде каловых масс, солей тяжелых металлов и др. Помимо этого здесь при участии сапрофитных бактерий вырабатываются витамин К и витамины группы В. В толстой кишке происходит расщепление непереваренных в тонкой кишке веществ, в первую очередь клетчатки. Ключевую роль в этом процессе играют ферменты симбиотических бактерий.

Барьерно-защитная функция реализуется одиночными и агрегированными лимфоидными узелками в собственной пластинке и подслизистой основе, а также интраэпителиальными лимфоцитами. Эндокриноциты кишечного эпителия синтезируют целый спектр гормонов.

Гистологическое строение стенки толстой кишки во многом сходно со строением стенки тонкой кишки (табл. 6.5). В частности, в упомянутых отделах кишечной трубки имеется четыре оболочки (слизистая, подслизистая основа, мышечная и серозная) (рис. 6.24).

Таблица 6.5

Сравнительная характеристика строения стенки тонкой и толстой кишки

Критерии сравнения	Тонкая кишка	Толстая кишка
Складки слизистой оболочки	Циркулярные; образованы слизистой оболочкой и подслизистой основой	Полулунные; образованы слизистой оболочкой и подслизистой основой
Кишечные ворсинки	Имеются	Отсутствуют

Критерии сравнения	Тонкая кишка	Толстая кишка
Кишечные крипты	Неглубокие, узкие, редко расположенные	Расположены часто, имеют широкий просвет, содержат большое количество бокаловидных клеток
Клетки Панета	Присутствуют	Отсутствуют
Мышечная пластинка	Выражена умеренно	Хорошо выражена
Количество бокаловидных клеток	Умеренное	Высокое, увеличивается в направлении анального канала
Подслизистая основа	Содержит небольшое количество жировых клеток	Содержит большое количество жировых клеток
Мышечная оболочка	Имеет два сплошных слоя гладких миоцитов: внутренний циркулярный и наружный продольный	Имеет два слоя гладких миоцитов: внутренний циркулярный и наружный продольный. Продольный слой мышечной оболочки не сплошной, а состоит из трех лент (ленты ободочной кишки), расположенных на равном расстоянии друг от друга
Лимфоидная ткань (в собственной пластинке и подслизистой основе)	Одиночные лимфоидные узелки по всей длине, кроме подвздошной кишки. Агрегированные узелки в подвздошной кишке (пейеровы бляшки)	Одиночные лимфоидные узелки. Агрегированные узелки в червеобразном отростке
Сальниковые отростки	Отсутствуют	Присутствуют в некоторых отделах

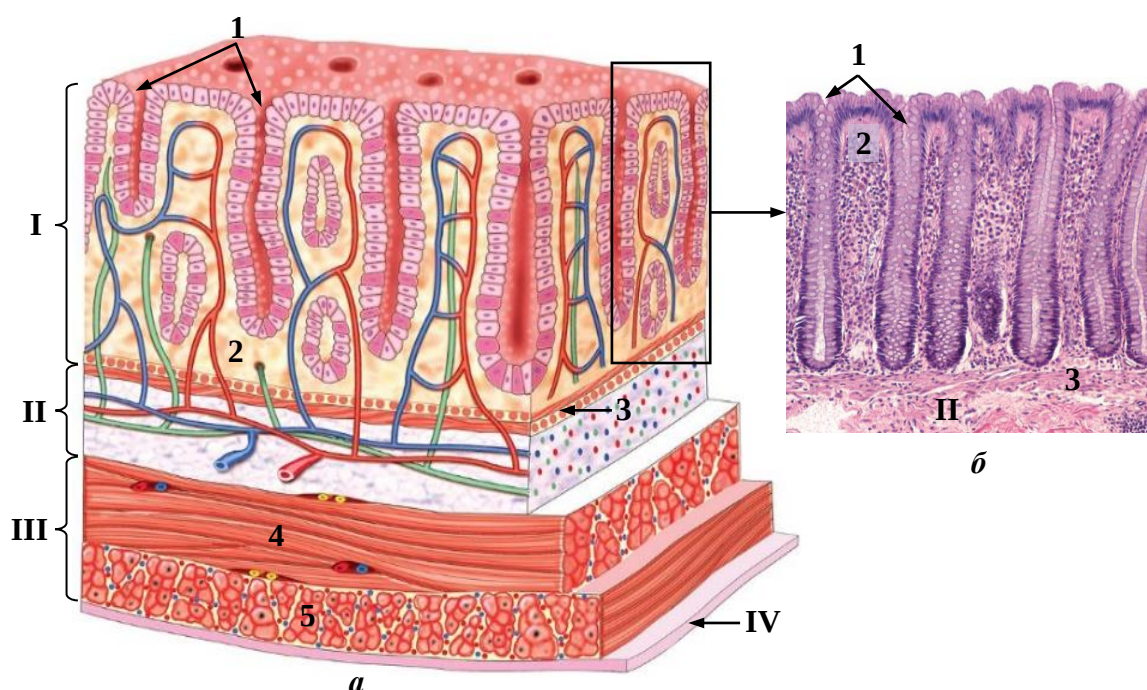


Рис. 6.24. Стенка толстой кишки (I — слизистая оболочка. II — подслизистая основа. III — мышечная оболочка. IV — серозная оболочка):

a — схема, *б* — гистологический препарат (окраска гематоксилином и эозином, среднее увеличение): 1 — крипты; 2 — собственная пластинка слизистой оболочки; 3 — мышечная пластинка слизистой оболочки; 4 — циркулярный слой мышечной оболочки; 5 — продольный слой мышечной оболочки

Ободочная кишка. Рельеф слизистой оболочки толстой (ободочной) кишки представлен полулунными складками и кишечными криптами. *Полулунные складки* — это выпячивания в просвет кишки слизистой оболочки вместе с подслизистой основой; они соответствуют

внутренним границам гаустр. *Гаустры* — это мешковидные выпячивания стенки ободочной кишки, возникающие вследствие того, что продольный мышечный слой сгруппирован в три ленты, которые короче самой кишки.

Слизистая оболочка толстой кишки выстлана однослойным столбчатым каемчатым эпителием, в состав которого входят те же типы клеток, что и в тонкой кишке, за исключением клеток Панета. Основными клетками являются *колоноциты* (аналог энтероцитов тонкой кишки). Эндокринные клетки присутствуют в небольшом количестве. Поскольку в толстой кишке происходит формирование каловых масс, в эпителии преобладают бокаловидные клетки, которые вырабатывают большое количество слизи. В составе эпителия также присутствует значительное количество интраэпителиальных лимфоцитов, выполняющих защитную функцию, что обусловлено большим количеством микрофлоры в содержимом толстой кишки. В собственной пластинке слизистой оболочки находятся скопления лимфоидной ткани в виде одиночных или групповых лимфоидных узелков.

Мышечная оболочка состоит из двух слоев гладкомышечных клеток: внутреннего циркулярного и наружного продольного. В подслизистой основе и между двумя слоями мышечной оболочки располагаются подслизистое и мышечно-кишечное автономные нервные сплетения соответственно.

Червеобразный отросток (аппендикс) — боковой вырост слепой кишки, имеющий в слизистой оболочке и подслизистой основе скопления лимфоидной ткани (рис. 6.25). Иногда аппендикс называют «кишечной миндалиной». По строению стенки червеобразный отросток в целом сходен с толстой кишкой. Слизистая оболочка формирует прямые неглубокие крипты и небольшие складки. В детском возрасте просвет органа широкий, у взрослых он сужается, становится щелевидным или может полностью облитерироваться.

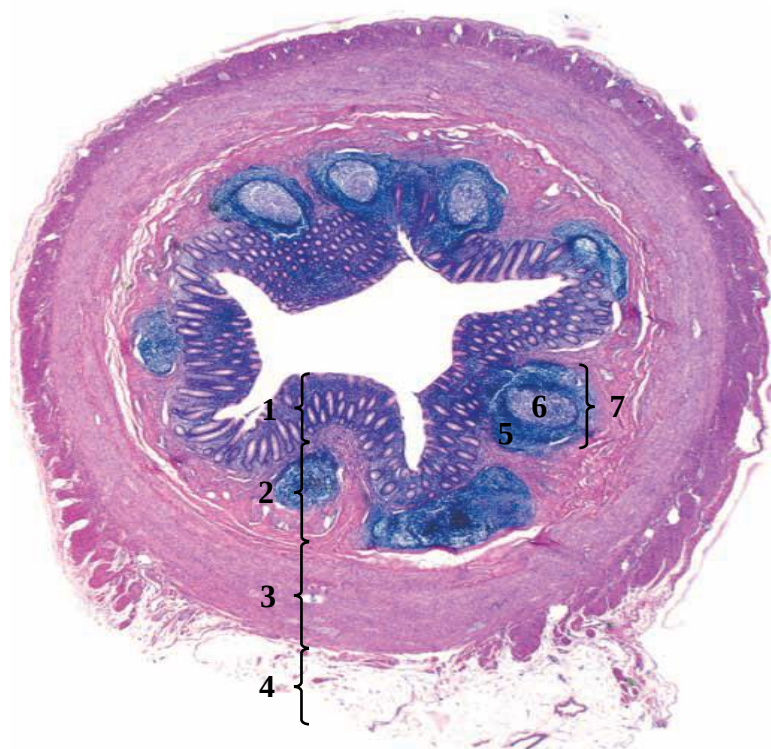


Рис. 6.25. Червеобразный отросток, поперечный срез (гистологический препарат, окраска гематоксилином и эозином, малое увеличение):

- 1 — слизистая оболочка; 2 — подслизистая основа; 3 — мышечная оболочка; 4 — серозная оболочка; 5 — мантийная зона; 6 — центр размножения; 7 — лимфоидный узелок

В эпителии главными типами клеток являются колоноциты и бокаловидные клетки, хотя их меньше, чем в других отделах толстой кишки. В участках над лимфоидной тканью находятся М-клетки. Количество эндокриноцитов больше в эмбриональном периоде, в последующем их число снижается, однако их значительно больше, чем в других отделах толстой кишки.

Наружный слой мышечной оболочки не разделен на ленты. В аппендиксе нет гаустр и полулунных складок. Лимфоидная ткань аппендикса, как и других отделов кишечника, выполняет защитную функцию. Максимальное количество лимфоидных узелков наблюдается в подростковом возрасте, после чего их количество постепенно снижается. В ответ на попадание в просвет червеобразного отростка микроорганизмов может развиваться его воспаление — аппендицит.

Прямая кишка состоит из тех же оболочек, что и ободочная кишка: слизистой, подслизистой, мышечной и серозной (в верхней части) или адвентициальной (на остальном протяжении). Мышечная оболочка состоит из двух слоев: внутреннего циркулярного и наружного сплошного продольного.

Анальный канал — конечная узкая часть толстой кишки, открывающаяся наружу анальным отверстием (анусом). Анальный канал простирается от аноректального соединения до соединения с истинно кожей и разделяется на три гистологические зоны: колоректальную (столбчатую), анальную переходную и анальную плоскую (рис. 6.26).

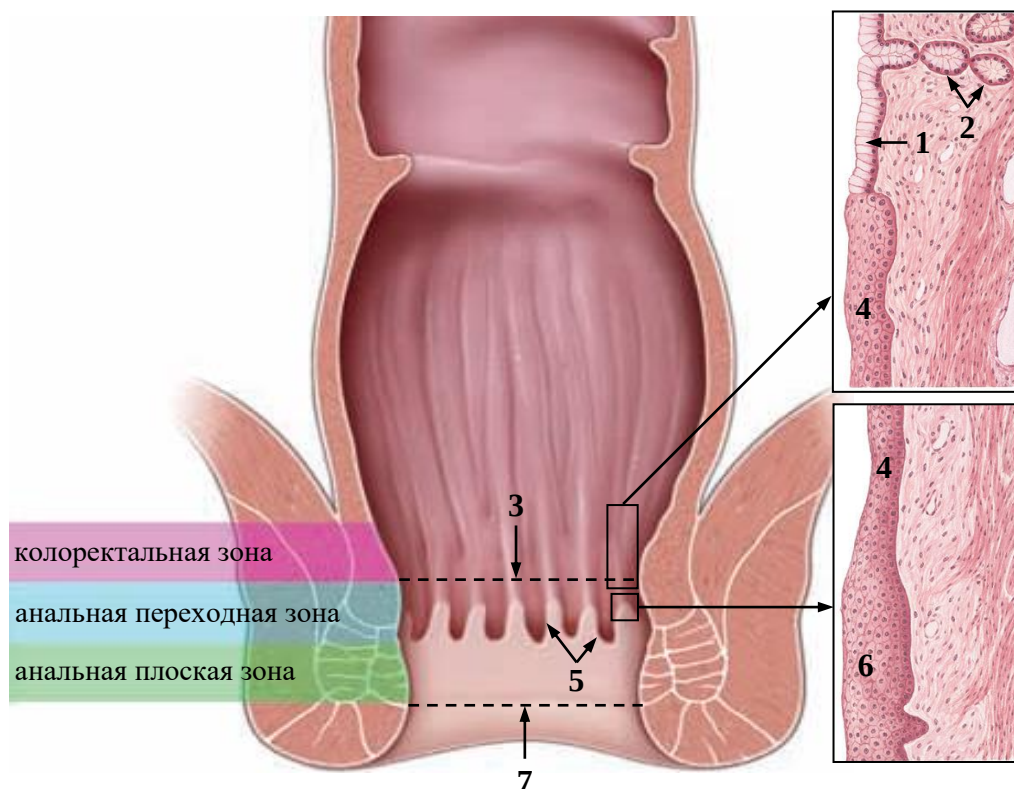


Рис. 6.26. Схема рельефа слизистой оболочки анального канала:

1 — однослойный столбчатый эпителий; 2 — крипты прямой кишки; 3 — надпереходная линия; 4 — многослойный эпителий переходной зоны; 5 — зубчатая линия; 6 — многослойный плоский неороговевающий эпителий; 7 — место соединения слизистой оболочки анального канала с истинно кожей

Колоректальная зона выстлана однослойным столбчатым эпителием, продолжающим эпителий прямой кишки. В этой зоне располагаются анальные столбы — продольные складки слизистой оболочки.

Анальная переходная зона отделена от колоректальной зоны *надпереходной линией*. Она имеет гладкую поверхность, покрыта многослойным эпителием, напоминающим уротелий, форма поверхностных клеток которого варьирует от уплощенных до куполообразных.

В анальной переходной зоне, между нижними концами анальных столбов, находятся углубления — анальные синусы, в которые открываются протоки анальных желёз. Нижние концы синусов ограничены полулунными складками — анальными заслонками.

Анальная плоская зона отделена от анальной переходной зоны *зубчатой (гребенчатой) линией*, образованной анальными заслонками. Зубчатая линия является границей эпителиев, производных двух эмбриональных зачатков — энтодермы и эктодермы. Анальная плоская зона покрыта видоизмененной кожей, которая лишена производных и покрыта многослойным плоским неороговевающим эпителием.

В подслизистой основе анального канала располагается *геморроидальное сосудистое сплетение*, участвующее в замыкании заднего прохода. Кроме того, здесь находятся *анальные железы* — простые трубчатые разветвленные железы, секретирующие слизь. Гладкая мышечная ткань внутреннего циркулярного слоя мышечной оболочки образует непроизвольный внутренний сфинктер заднего прохода. Под кожей в области анального отверстия расположен наружный сфинктер заднего прохода. Он образован поперечнополосатой мышечной тканью и является произвольным.

6.7. ПЕЧЕНЬ

Печень — самый крупный паренхиматозный орган, расположенный в брюшной полости справа от средней линии, под диафрагмой, весящий приблизительно 1500 г и составляющий почти 2,5 % от массы тела взрослого человека. В печени осуществляется синтез гликогена, белков плазмы (в том числе факторов свертывания крови) и липидов (в том числе холестерина). Кроме того, она выполняет роль депо для жирорастворимых витаминов (А, D, Е, К) и микроэлементов (железо, медь). В печени обезвреживаются продукты метаболизма и токсические вещества (в том числе многие лекарства). Печень также является экзокринной железой. Она вырабатывает желчь — секрет, который поступает в двенадцатиперстную кишку и принимает участие в эмульгировании жиров, нейтрализации кислого содержимого, стимуляции моторики пищеварительного тракта. Печень также выполняет важные эндокринные функции. Она участвует в метаболизме гормонов: конвертирует тироксин (Т4) в более активный трийодтиронин (Т3), участвует в активации витамина D. Кроме того, печень инактивирует множество гормонов (включая стероидные и пептидные), обеспечивая регуляцию их системной активности. Печень также синтезирует и секретирует гормоны и гормоноподобные факторы, в том числе инсулиноподобный фактор роста-1 (ИФР-1), тромбопоэтин (регулятор тромбоцитопоэза) и ангиотензиноген (предшественник ангиотензина II в ренин-ангиотензиновой системе). В эмбриогенезе она является органом кроветворения.

Строма печени представлена соединительнотканной капсулой и междольковыми перегородками. **Паренхима** печени представлена печеночными дольками, основу которых составляют эпителиальные клетки — гепатоциты, расположенные тяжами в виде пластинок.

Гепатоцит — крупная эпителиальная клетка полигональной формы. Большое сферическое ядро расположено в центре клетки; часто встречаются двоядерные гепатоциты, что связано с их интенсивной функциональной нагрузкой.

В связи с многоплановой активностью, ультраструктура гепатоцитов высокоспециализирована:

- синтетический аппарат (грЭПС, агрЭПС, комплекс Гольджи) обеспечивает выработку белков и детоксикацию;
- с энергетический аппарат (многочисленные митохондрии) снабжает клетку энергией;
- с лизосомы и пероксисомы участвуют во внутриклеточном пищеварении и обезвреживании токсинов;
- цитоплазма гепатоцитов содержит разнообразные включения: гликоген (как депо углеводов), липиды и пигменты.

Гепатоцит имеет три функционально различные поверхности: синусоидальную, латеральную и билиарную. *Синусоидальная* (васкулярная) поверхность обращена к пространству

Диссе и контактирует с кровью синусоидных капилляров; она покрыта многочисленными микроворсинками, обеспечивающими эффективный обмен веществ (рис. 6.27). *Латеральные* поверхности соседних гепатоцитов соединены плотными контактами, десмосомами и щелевыми контактами, формируя единый клеточный пласт. *Билиарная* поверхность участвует в образовании стенки желчного канальца — замкнутой щели между гепатоцитами, чьи микроворсинки обращены в его просвет. Гепатоциты — относительно долгоживущая популяция клеток, средняя продолжительность их жизни составляет около 5 месяцев. Кроме того, клетки печени характеризуются высокой способностью к регенерации, что актуально при разрушении паренхимы печени из-за интоксикаций или заболеваний. При гибели большого количества гепатоцитов в крови увеличивается содержание билирубина, что является причиной паренхиматозной желтухи.

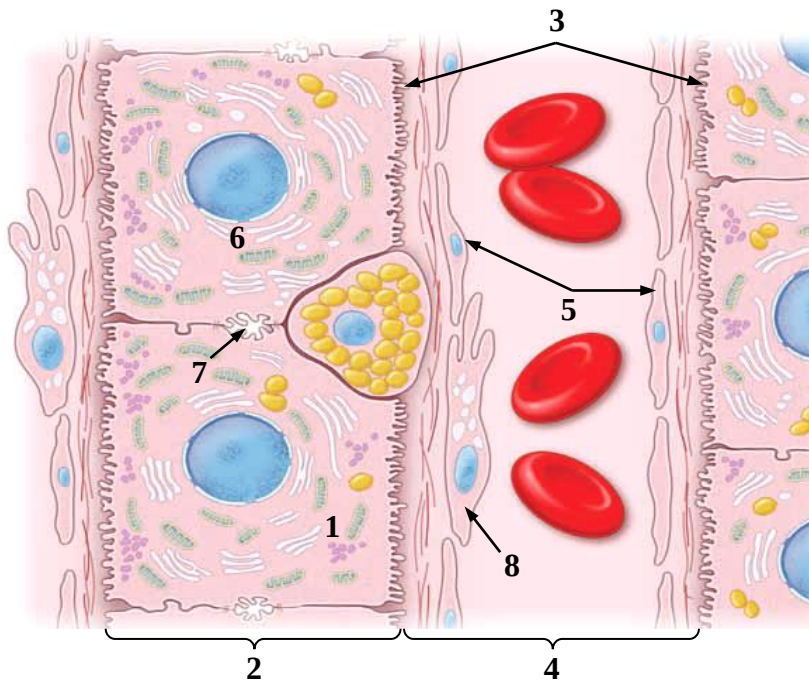


Рис. 6.27. Схема фрагмента печеночной дольки:

1 — гепатоцит; 2 — пластинка гепатоцитов; 3 — васкулярная поверхность гепатоцита; 4 — просвет синусоидного капилляра; 5 — эндотелиоциты; 6 — жиронакапливающая клетка Ито; 7 — желчный капилляр; 8 — клетка Купфера

Строение классической печеночной дольки. Структурно-функциональной единицей печени является *классическая печеночная долька*, имеющая форму шестигранной призмы с основанием около 1 мм в диаметре и высотой до 2 мм. У взрослого человека число долек достигает 500 тысяч. Долька окружена тонкой прослойкой рыхлой соединительной ткани, в которой проходят желчные протоки и кровеносные сосуды. В центре дольки располагается *центральная вена*, по углам — печеночные триады (рис. 6.28). От центральной вены радиально расходятся анастомозирующие *пластинки гепатоцитов* (один-два ряда клеток, соединенных между собой). Между пластинками гепатоцитов находятся синусоиды печени, а внутри пластинок — желчные капилляры.

Печеночная (портальная) триада состоит из *междольковой артерии* (артерия мышечного типа), *междольковой вены* (вена со слабым развитием мышечных элементов), *междолькового желчного протока* (выстлан однослойным кубическим эпителием). Междольковые артерия и вена являются ветвями собственной печеночной артерии и воротной вены печени соответственно (рис. 6.28, 6.29). От междольковых вен и артерий отходят *вокругдольковые вены* и *артерии*. От них, в свою очередь, в печеночную дольку отходят *внутридольковые артериолы* и *венулы*. На периферии печеночной дольки они сливаются вместе и образуют

внутридольковые *синусоидные капилляры*, или *синусоиды*. В стенке внутридольковых синусоидных капилляров наряду с фенестрированными эндотелиальными клетками расположены *звездчатые макрофаги* (клетки Купфера), базальная мембрана на большем протяжении отсутствует. Синусоиды идут радиально к центру дольки, несут смешанную кровь и впадают в *центральную вену*, которая расположена в центре дольки. Кровь из центральных вен попадает в *поддольковые вены*, которые объединяются в более крупные сосуды, формирующие в конечном итоге 2–3 крупные и несколько мелких *печеночных вен* — притоки нижней полой вены.

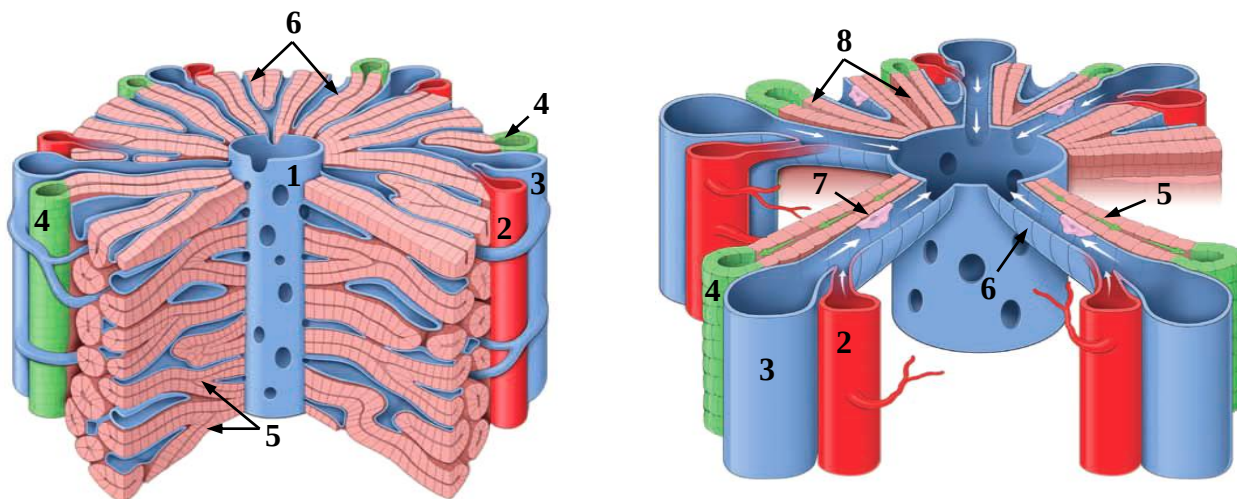


Рис. 6.28. Схема строения классической печеночной дольки:

1 — центральная вена; 2 — междольковая артерия; 3 — междольковая вена; 4 — междольковый желчный проток; 5 — пластинки гепатоцитов; 6 — синусоиды; 7 — звездчатые макрофаги; 8 — желчные капилляры

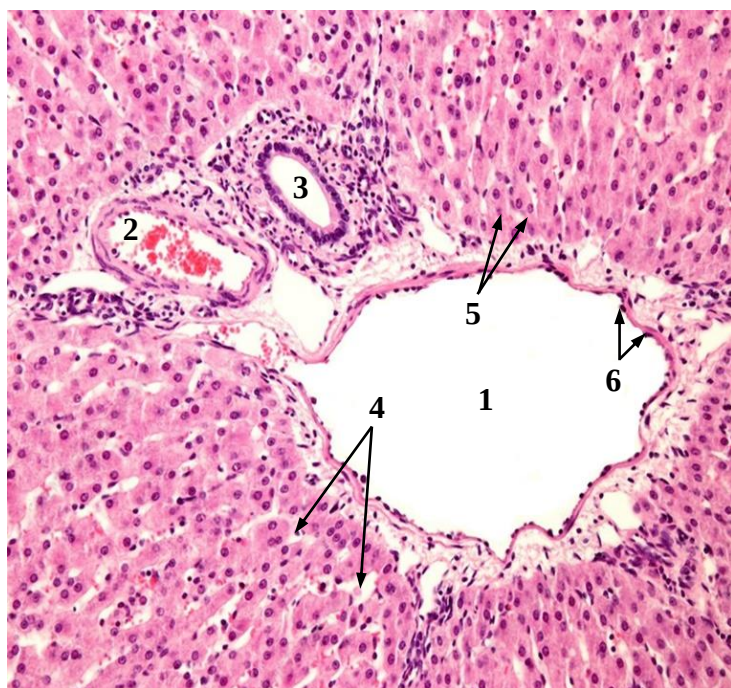


Рис. 6.29. Печеночная триада (гистологический препарат, окраска гематоксилином и эозином, большое увеличение): 1 — междольковая вена; 2 — междольковая артерия; 3 — междольковый желчный проток; 4 — синусоиды печени; 5 — пластинки гепатоцитов; 6 — эндотелий

Узкая щель между стенками синусоидных капилляров и гепатоцитами называется *перисинусоидным пространством*, или пространством Диссе. Его ширина составляет от 0,2 до 1 мкм. Через пространство Диссе происходит обмен веществ между гепатоцитами и плазмой крови, поступающей из синусоидов. Вascularная поверхность гепатоцитов, обращенная в сторону пространства Диссе, покрыта микроворсинками, увеличивающими площадь их поверхности в 6 раз. Таким образом, в печени отсутствует типичный гематопаренхиматозный барьер, что позволяет веществам, синтезируемым в органе, попадать непосредственно в кровь. С другой стороны, из крови в печень легко поступают питательные вещества и подлежащие обезвреживанию яды.

В пространстве Диссе располагаются также *жиронакапливающие клетки Ито*, которые депонируют

жирорастворимые витамины А, D, E, К. При хроническом гепатите и циррозе печени эти клетки могут превращаться в фибробласты и продуцировать межклеточное вещество.

Еще один тип клеток, характерных для пространства Диссе — *печеночные натуральные киллерные клетки* (Pit-клетки, от англ. pit — ямка). Эти клетки относятся к НК-клеткам, обладают противоопухолевой активностью.

Образование и выведение желчи. *Желчные капилляры* начинаются слепо в центральной части дольки, их стенку образуют билиарные поверхности соседних гепатоцитов. Ток желчи идет по ним от центра дольки к периферии, где желчные капилляры впадают в короткие желчные каналы (Геринга), выстланные плоским или кубическим эпителием. Они, в свою очередь, впадают в желчные проточки (холангиолы), которые окружают дольку по периметру. В холангиолах обнаруживаются малодифференцированные клетки, являющиеся камбиальными элементами для паренхимы печени. Из холангиол образуются междольковые желчные протоки, которые входят в состав печеночных триад и, сливаясь друг с другом, образуют более крупные протоки, формирующие в конечном итоге *правый и левый печеночный протоки*.

Гепатоциты, расположенные в разных отделах печеночной дольки, различаются размерами, уровнем развития органелл, активностью ферментов и содержанием включений, таких как гликоген.

Гепатоциты периферических отделов дольки первыми получают кровь, богатую кислородом и питательными веществами. Они активнее накапливают гликоген и липиды, а также осуществляют детоксикацию ксенобиотиков, что делает их более уязвимыми при прямом токсическом воздействии.

Гепатоциты, расположенные в центре дольки, получают кровь с пониженным содержанием кислорода. В них активнее протекает синтез желчи. Именно эти клетки в наибольшей степени страдают при ишемии (кислородном голодании, например при шоке или сердечной недостаточности) и при вирусных гепатитах, так как находятся в условиях физиологической гипоксии, которая резко усугубляется при патологии.

Самый периферический слой дольки — *пограничная печеночная пластинка* — образован мелкими клетками, которые являются камбиальными элементами для паренхимы печени и желчных протоков. По мере продвижения к центру дольки в ходе регенерации гепатоциты постепенно утрачивают способность к делению. Усиление процессов восстановления паренхимы отмечается после хирургического удаления части органа. В этих условиях в деление вступает до 30 % гепатоцитов.

Помимо классической печеночной дольки в печени различают две альтернативные структурно-функциональные единицы: портальную печеночную дольку и ацинус. Поскольку одной из функций печени является желчеобразование, то есть экзокринная функция, для лучшего понимания данной функции выделяют портальную дольку.

Портальная долька имеет форму треугольника и объединяет фрагменты трех рядом расположенных классических печеночных долек. В углах треугольника находятся центральные вены, в центре — печеночная триада (рис. 6.30).

В портальной дольке вектор секреции желчи направлен от периферии к центру — в междольковый желчный проток, в то время как ток крови идет от центра (портальной триады) к периферии. Концепция портальной дольки полезна для сравнения структуры печени с другими экзокринными железами:

1) секреторными концевыми отделами являются сами печеночные пластинки гепатоцитов, которые продуцируют желчь;

2) началом выводной протоковой системы служат желчные капилляры, расположенные между гепатоцитами. Желчь по ним последовательно поступает в желчные каналы, холангиолы, а затем в междольковые желчные протоки.

Печеночный ацинус — это структурно-функциональная единица, которая позволяет связать архитектонику кровотока в печени с метаболической активностью гепатоцитов и характером развития патологических процессов. Ацинус имеет форму ромба и подразделяется

на три зоны: перипортальную, промежуточную и перицентральною, каждая из которых имеет свои особенности кровоснабжения и метаболизма.

Периферическая зона расположена ближе к портальной триаде. Эта зона получает кровь с высоким содержанием кислорода и питательных веществ, что делает ее более устойчивой к гипоксии. Здесь преобладает окислительный метаболизм с использованием кислорода для производства энергии (АТФ). Гепатоциты в этой зоне активно участвуют в синтетических процессах (глюконеогенез, синтез холестерина и желчных кислот, белков плазмы крови).

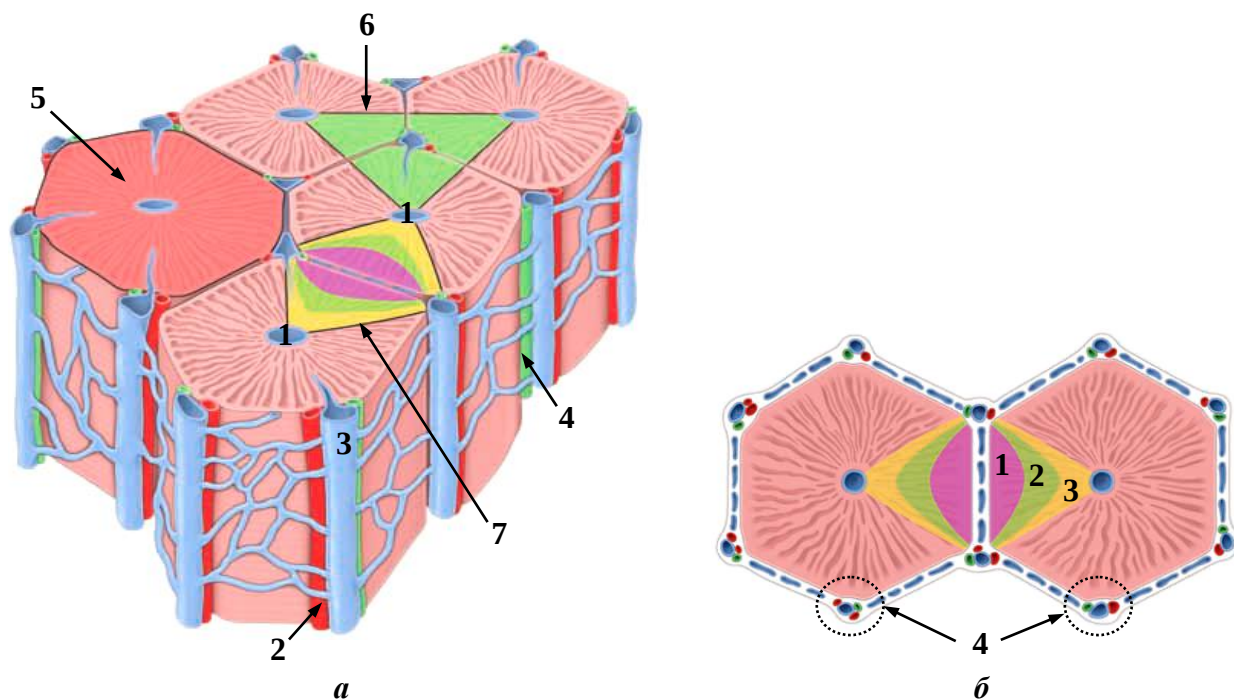


Рис. 6.30. Схема строения альтернативных структурных единиц печени:

а — топография структурно-функциональных единиц печени: 1 — центральная вена; 2 — междольковая артерия; 3 — междольковая вена; 4 — междольковый желчный проток; 5 — классическая печеночная долька; 6 — портальная печеночная долька; 7 — печеночный ацинус;

б — зоны печеночного ацинуса: 1 — периферическая зона; 2 — промежуточная зона; 3 — центральная зона; 4 — печеночные триады

Промежуточная зона находится между перипортальной и перицентральной зонами. Гепатоциты этой зоны выполняют разнообразные функции, включая синтез, метаболизм и детоксикацию.

Центральная зона расположена ближе к центральной вене. Эта зона получает кровь с низким содержанием кислорода и питательных веществ. Гепатоциты в этой зоне более чувствительны к гипоксии. Их основные функции связаны с анаэробным гликолизом, запасанием гликогена и липидов, а также с завершающими этапами детоксикации.

6.8. ЖЕЛЧНЫЙ ПУЗЫРЬ

Желчный пузырь представляет собой тонкостенный полый орган грушевидной формы объемом около 30–50 мл. Его функция — накопление и концентрирование желчи в непищеварительную фазу и ее выделение в двенадцатиперстную кишку во время пищеварения. Стенка желчного пузыря состоит из слизистой, мышечной и серозной оболочек.

Слизистая оболочка включает эпителий и собственную пластинку (рис. 6.31); образует многочисленные, частично анастомозирующие складки. Она выстлана однослойным столбчатым эпителием с микроворсинками, который секретирует слизь и всасывает излишки воды из желчи, концентрируя ее. Подслизистая основа отсутствует, поэтому складки не расправляются

при расслаблении органа. В области шейки желчного пузыря в собственной пластинке расположены слизистые железы, обеспечивающие выработку слизи, присутствующей в желчи.

Мышечная оболочка состоит из двух нечетко разграниченных слоев — внутреннего циркулярного и наружного продольного. Сокращение гладких миоцитов желчного пузыря стимулирует холецистокинин — гормон, который вырабатывается энтероэндокринными клетками, расположенными в эпителиальной выстилке тонкой кишки. Со стороны печени желчный пузырь покрыт *адвентициальной*, а со стороны брюшной полости — *серозной оболочкой*.

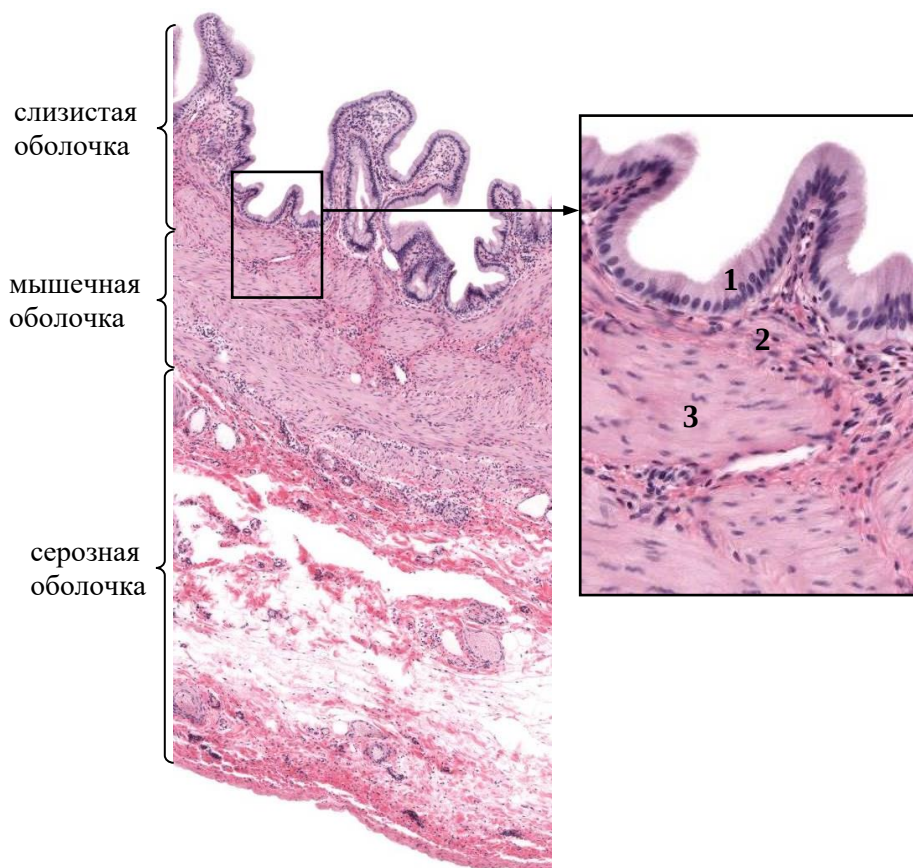


Рис. 6.31. Стенка желчного пузыря (гистологический препарат, окраска гематоксилином и эозином, малое (слева) и большое (справа) увеличение):

1 — однослойный столбчатый эпителий; 2 — собственная пластинка; 3 — пучки гладких миоцитов

6.9. ПОДЖЕЛУДОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА

Поджелудочная железа — паренхиматозный орган, который является одновременно железой внешней и внутренней секреции. Ее экзокринная часть продуцирует пищеварительные ферменты, расщепляющие в просвете тонкой кишки белки, жиры и углеводы, а в эндокринной части синтезируются гормоны (инсулин, глюкагон и др.).

Строма железы представлена тонкой капсулой (плотная соединительная ткань) и междольковыми прослойками из рыхлой соединительной ткани. Паренхима представлена эпителиальной тканью, образованной совокупностью панкреатических ацинусов и выводных протоков (экзокринная часть, 97 % объема органа), а также островками Лангерганса (эндокринная часть, 3 % объема) (рис. 6.32).

Экзокринная часть поджелудочной железы имеет строение сложной альвеолярно-трубчатой железы, содержащей секреторные отделы (ацинусы) и выводные протоки. *Панкреатический ацинус* формируют *экзокринные панкреатоциты*, которые синтезируют, депонируют и секретируют пищеварительные ферменты.

Экзокринный панкреатоцит — клетка конической формы с хорошо выраженной полярностью. Ее базальный полюс (гомогенная зона) располагается на базальной мембране, окрашивается базофильно, содержит крупное ядро, грЭПС, много митохондрий. Апикальный полюс клетки (зимогенная зона) обращен в просвет концевого отдела, окрашивается оксифильно, содержит зимогенные гранулы с секретом. В состав панкреатического сока входят трипсиноген, хемотрипсиноген, α -амилаза, липаза и другие проферменты (зимогены), которые в просвете тонкой кишки превращаются в активную форму. Бикарбонаты, образующиеся в поджелудочной железе, нейтрализуют поступивший из желудка кислый химус и активируют ферменты в просвете двенадцатиперстной кишки.

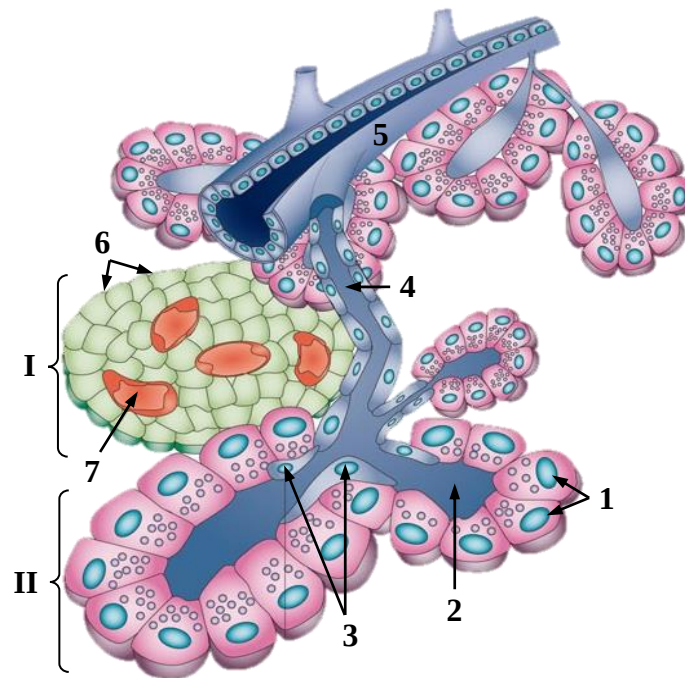


Рис. 6.32. Схема строения паренхимы поджелудочной железы (I — эндокринная часть (панкреатический островок). II — экзокринная часть):

1 — экзокринные панкреатоциты; 2 — просвет концевого отдела; 3 — центроацинарные клетки; 4 — вставочный проток; 5 — внутридольковый проток; 6 — эндокриноциты; 7 — кровеносный сосуд

Неактивные пищеварительные ферменты, секретируемые клетками панкреатического ацинуса, сначала попадают во *вставочный проток*, стенка которого состоит из одного ряда мелких уплощенных клеток (центроацинарных клеток). Эти клетки секретируют бикарбонаты. Затем секрет последовательно проходит через внутридольковые, междольковые протоки и, наконец, поступает в *проток поджелудочной железы* (вирсунгов проток). Все протоки выстланы однослойным эпителием: в мелких протоках эпителий кубический, в крупных — столбчатый.

Эндокринная часть поджелудочной железы представлена *панкреатическими островками* (островками Лангерганса), расположенными между панкреатическими ацинусами (рис. 6.33). Островки состоят из *эндокриноцитов* — мелких клеток многоугольной формы, между которыми располагаются фенестрированные кровеносные капилляры.

В зависимости от физико-химических свойств секреторных гранул различают несколько типов эндокриноцитов. Самый распространенный клеточный тип в островках Лангерганса — инсулиноциты (В-клетки). Их секреторные гранулы обладают базофильными свойствами и полностью растворяются в спирте. В В-клетках продуцируется гормон *инсулин*, способствующий усвоению глюкозы тканями.

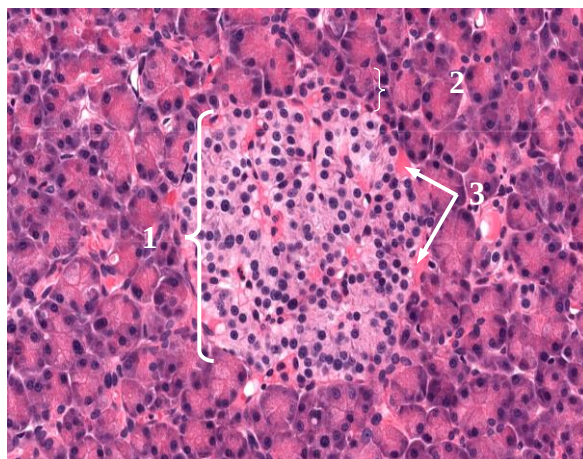


Рис. 6.33. Поджелудочная железа (гистологический препарат, окраска гематоксилином и эозином, большое увеличение):

1 — эндокринная часть; 2 — панкреатический ацинус; 3 — кровеносные сосуды

На долю глюкагоноцитов (А-клетки) приходится 20–25 % клеточной массы островков. Эти клетки содержат гранулы, которые обладают оксифильными свойствами и растворяются в воде, но устойчивы к спирту. В А-клетках продуцируется гормон *глюкагон*, стимулирующий расщепление гликогена с образованием глюкозы.

Содержание в панкреатических островках других клеточных типов относительно невелико. Эти клетки секретируют гормоны *соматостатин*, задерживающий выделение инсулина и глюкагона А- и В-клетками, *вазоактивный интестинальный полипептид*, снижающий артериальное давление, и *панкреатический полипептид*, стимулирующий выделение желудочного и панкреатического сока (табл. 6.6). Кроме этого, в поджелудочной железе вырабатывается *грелин*, который стимулирует аппетит и увеличивает секрецию желудочного сока.

Таблица 6.6

**Классификация эндокриноцитов поджелудочной железы
и синтезируемых ими гормонов**

Название клетки	Занимаемый объем, %	Гормон, продуцируемый клеткой	Эффекты гормона
В-клетка	70	Инсулин	Понижает уровень глюкозы в крови, стимулирует поглощение глюкозы клетками, стимулирует синтез жиров
А-клетка	20	Глюкагон	Повышает уровень глюкозы в крови, усиливая расщепление гликогена
Д-клетка	5–8	Соматостатин	Угнетает экзо- и эндокринную функцию поджелудочной железы
Д1-клетка	1–2	Вазоинтестинальный пептид	Стимулирует секрецию панкреатического сока, снижает артериальное давление
РР-клетка	2–5	Панкреатический полипептид	Стимулирует секрецию желудочного и панкреатического сока

ГЛАВА 7 КОЖА И ЕЕ ПРОИЗВОДНЫЕ

7.1. Кожа

Общий покров тела человека состоит из *кожи* (эпидермиса и дермы), её **производных** (волосы, ногти, железы) и **подкожной клетчатки** (гиподермы) (рис. 7.1). Она непосредственно соприкасается с внешней средой и выполняет барьерную, защитную, терморегуляторную, экскреторную и рецепторную функции. Кроме того, кожа участвует в водно-солевом обмене и синтезе витамина D₃ под действием ультрафиолетового излучения. У взрослого человека суммарная площадь общего покрова составляет около 1,8 м². При этом площадь кожи головы составляет 9 % общей площади, туловища — 18 %, руки — 9 %, ноги — 18 %, промежности — 1 % (правило девяток Уоллеса).

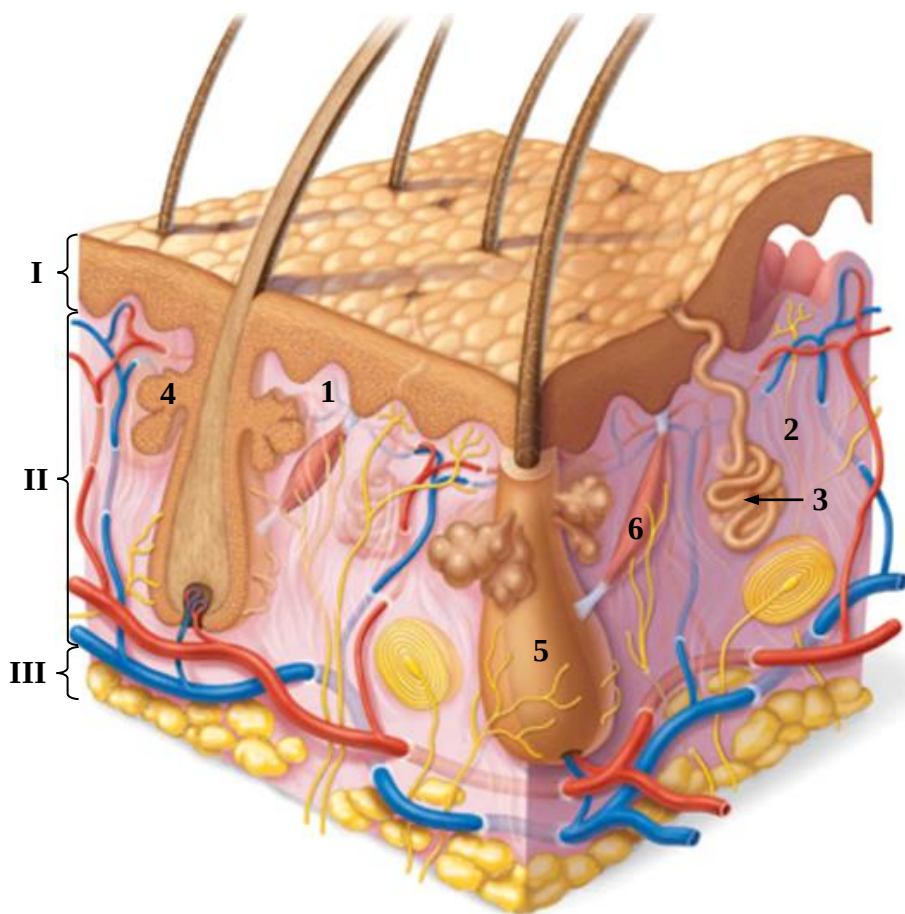


Рис. 7.1. Схема строения кожи (I — эпидермис. II — дерма. III — гиподерма):
1 — сосочковый слой дермы; 2 — сетчатый слой дермы; 3 — концевой отдел потовой железы; 4 — концевой отдел сальной железы; 5 — волосяной фолликул; 6 — мышца, поднимающая волос

Эпидермис вместе с производными кожи развивается из наружного зародышевого листка (эктодермы). Он лишен кровеносных сосудов, но тем не менее обладает высокой регенеративной способностью в ответ на повреждения. Эпидермис образован многослойным плоским ороговевающим эпителием и состоит из нескольких типов клеток.

Основным клеточным типом являются *кератиноциты* (до 85 % всей клеточной популяции). Они образуются в результате деления *камбиальных клеток*, расположенных в самых глубоких слоях эпидермиса. По мере дифференцировки эти клетки ороговевают и перемещаются к поверхности эпидермиса. *Кератинизация* — сложный процесс, обеспечивающий формирование рогового слоя, который защищает организм от внешних воздействий. Полное

обновление эпидермиса (от базального слоя до рогового) у взрослого здорового человека занимает от 25 до 30 дней. Факторами, влияющими на скорость обновления эпидермиса, являются возраст, локализация кожи, а также внешние воздействия (косметические процедуры, УФ-излучение).

Послойное строение эпидермиса представлено на рис. 7.2.

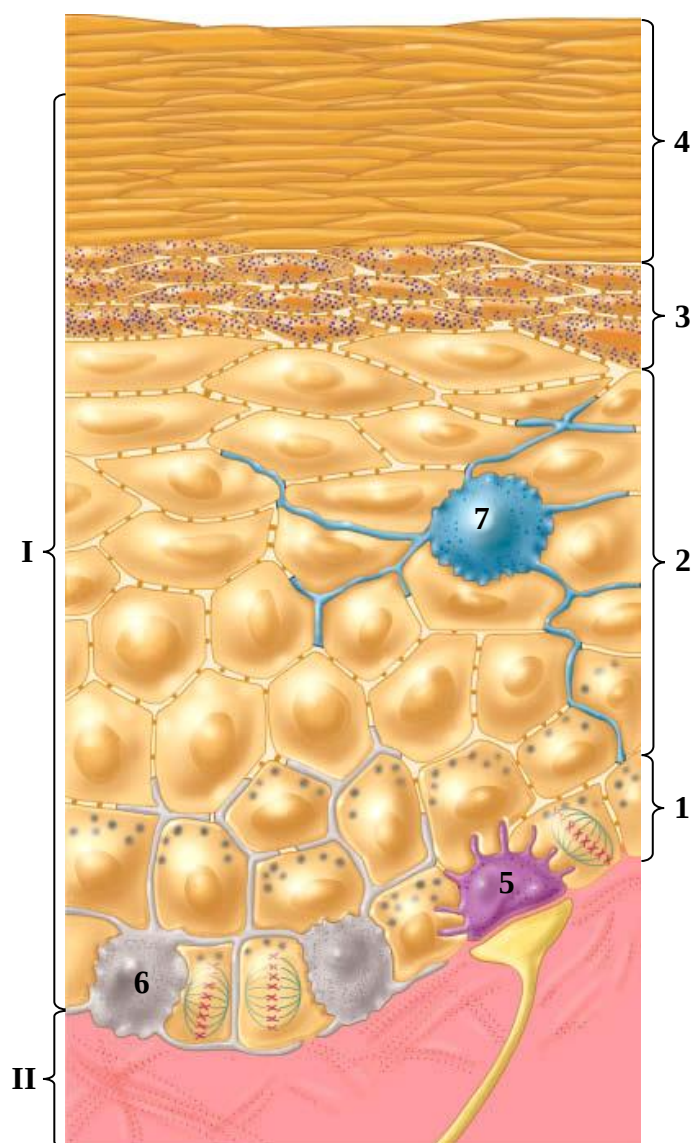


Рис. 7.2. Схема послойного строения эпидермиса (I — эпидермис. II — дерма):

1 — базальный слой; 2 — шиповатый слой; 3 — зернистый слой; 4 — роговой слой; 5 — клетка Меркеля; 6 — меланоцит; 7 — клетка Лангерганса

Базальный слой состоит из кератиноцитов. Это стволовые и пролиферирующие клетки кубической или низкой призматической формы, лежащие в один ряд на базальной мембране. Они имеют базофильную цитоплазму за счет наличия большого количества свободных и связанных рибосом, а также крупное округлое или овальное ядро. Базальные кератиноциты содержат промежуточные филаменты (тонофиламенты) из белков кератинов, которые участвуют в образовании десмосом и полудесмосом, а также формируют цитоскелет.

Шиповатый слой содержит шиповатые кератиноциты, которые расположены в несколько рядов. От 3–4 рядов имеется в тонкой коже волосистой части головы и до 10 и более в коже ладоней и подошв. Для этих клеток характерна полигональная форма и они связаны друг с другом с помощью десмосом, расположенных в области шипиков — цитоплазматических отростков (отсюда название слоя). Кератиновые тонофиламенты в цитоплазме клеток образуют мощные пучки — тонофibrиллы, которые ориентируются преимущественно вокруг ядра. В клетках верхней части слоя содержатся пластинчатые гранулы (кератиносомы) — мембранные пузырьки с липидами (гранулы Одланда).

Зернистый слой представлен 2–3 рядами уплощенных кератиноцитов. В коже ладони и подошвы имеется 5–6 рядов клеток. В цитоплазме присутствуют кератогиалиновые гранулы, содержащие белок филаггрин и кератиновые тоно-

фибриллы. В клетках зернистого слоя увеличивается количество кератиносом, которые выделяют липиды в межклеточное пространство путем экзоцитоза. Липиды принимают участие в создании водонепроницаемого барьера и обеспечении сцепления клеток между собой. Одновременно активируются ферменты, разрушающие органеллы и ядро клеток.

Блестящий слой имеется только в коже ладони и подошвы. В его состав входят 3–4 ряда плоских клеток. Они лишены ядер и органелл. Кератиноциты заполнены филаггрином и кератиновыми тонофibrиллами, которые не образуют гранулы, а равномерно распределены в цитоплазме. В клетках также присутствует *элеидин* — промежуточный продукт превращения кератогиалина в кератин.

Роговой слой содержит 3–4 ряда полностью ороговевших безъядерных корнеоцитов. В коже ладони и подошвы присутствует до 15–20 рядов таких клеток. Корнеоциты заполнены мягким кератином и пузырьками воздуха. Филаггрин в цитоплазме клетки расщепляется на аминокислоты, формирующие натуральный увлажняющий фактор, который притягивает воду из воздуха и удерживает ее, поддерживая постоянным pH кожи (~5,5). Десквамация (слущивание) корнеоцитов происходит постоянно.

Кроме кератиноцитов, в состав эпидермиса входят меланоциты, клетки Лангерганса и клетки Меркеля. Меланоциты происходят из клеток нейрального гребня, клетки Лангерганса имеют моноцитарное происхождение, а клетки Меркеля развиваются из эктодермы.

Меланоциты — пигментные клетки, не связанные десмосомами с соседними кератиноцитами. Тела меланоцитов расположены в базальном слое эпидермиса, а их отростки заходят в шиповатый слой. Клетки синтезируют и накапливают в виде гранул (меланосом) пигмент меланин, который поглощает ультрафиолетовые лучи. Меланосомы перемещаются по отросткам меланоцитов и передаются кератиноцитам (один меланоцит снабжает пигментом 30–40 кератиноцитов). Цвет кожи и волос определяется типом (эумеланин или феомеланин) и количеством меланина. Эумеланин предопределяет коричневый и черный оттенки волос и кожи, а феомеланин — рыжий цвет и его оттенки.

Клетки Лангерганса составляют 2–5 % всех клеток эпидермиса и расположены преимущественно в шиповатом слое, реже в базальном. По функции это дендритные антиген-презентирующие клетки, которые инкорпорируют антигены с поверхности кожи, перерабатывают их и транспортируют в лимфатические узлы. Они имеют хорошо развитые органеллы, а также окруженные мембраной гранулы, по форме напоминающие теннисные ракетки (гранулы Бирбека), образующиеся при эндоцитозе антигена.

Клетки Меркеля — механочувствительные эпителиальные клетки, которые входят в состав базального слоя эпидермиса, где располагаются поодиночке или группами, контактируя с чувствительными нервными окончаниями. В их цитоплазме содержатся гранулы нейромедиатора (глутамат, серотонин). При помощи десмосом эти клетки связаны с кератиноцитами. Предположительно клетки Меркеля входят в состав нейроэндокринной системы. Выделяемые ими нейропептиды (например, вазоинтестинальный пептид) влияют на локальный кровоток, воспалительные реакции и регенерацию кожи.

Дерма (собственно кожа) — соединительнотканый компонент кожи толщиной 0,3–5 мм, с большим количеством кровеносных сосудов и нервов. Дерма туловища развивается из мезодермы, а дерма головы и шеи — из эктомеzenхимы нейрального гребня. Содержащиеся в ней коллагеновые волокна придают коже прочность, а эластические волокна позволяют легко принимать исходное положение после растяжения. В дерме также присутствуют малодифференцированные клетки, которые могут превращаться в разнообразные клеточные типы во время заживления ран. Кроме того, дерма выполняет трофическую функцию для эпидермиса.

Морфологически в собственно коже различают два слоя: сосочковый и сетчатый. *Сосочковый слой* формирует соединительнотканые сосочки, которые вдаются в эпидермис и отделены от него базальной мембраной. Размеры и количество сосочков в коже различных частей тела неодинаковые. В коже лица сосочки развиты слабо, а с возрастом могут совсем исчезнуть. Наибольшее количество сосочков высотой 0,2 мм находится в коже ладони и подошвы. Сосочковый слой дермы определяет индивидуальный рисунок папиллярных линий на поверхности кожи. Папиллярный узор — уникальный рисунок на коже пальцев и ладоней, который не меняется на протяжении жизни человека и не повторяется у разных людей. На этом свойстве кожи основан метод, называемый дактилоскопией, который широко применяется в криминалистике для установления личности по отпечаткам пальцев.

Сосочковый слой состоит из рыхлой соединительной ткани, содержащей тонкие коллагеновые, эластические и ретикулярные волокна, а также фибробласты, макрофаги и тучные клетки. В сосочковом слое присутствуют капилляры соматического типа, образующие сеть анастомозов, с помощью которой регулируется теплоотдача.

В сосочковом слое собственно кожи находится густое нервное сплетение, от которого берут начало миелиновые и безмиелиновые нервные волокна, образующие в окружающей соединительной ткани и в эпидермисе большое число свободных и несвободных чувствительных нервных окончаний.

Сетчатый слой дермы образован плотной неоформленной соединительной тканью с мощными пучками коллагеновых волокон и сетью эластических волокон. Клеточные элементы представлены главным образом фибробластами. В сетчатом слое расположены сальные и потовые железы, а также волосные фолликулы.

В коже содержится много чувствительных нервных окончаний (рис. 7.3). *Свободные нервные окончания* расположены в эпидермисе (где они доходят до зернистого слоя) и в сетчатом слое дермы. Они обеспечивают восприятие болевой и температурной чувствительности. Также свободные нервные окончания оплетают волосные луковицы.

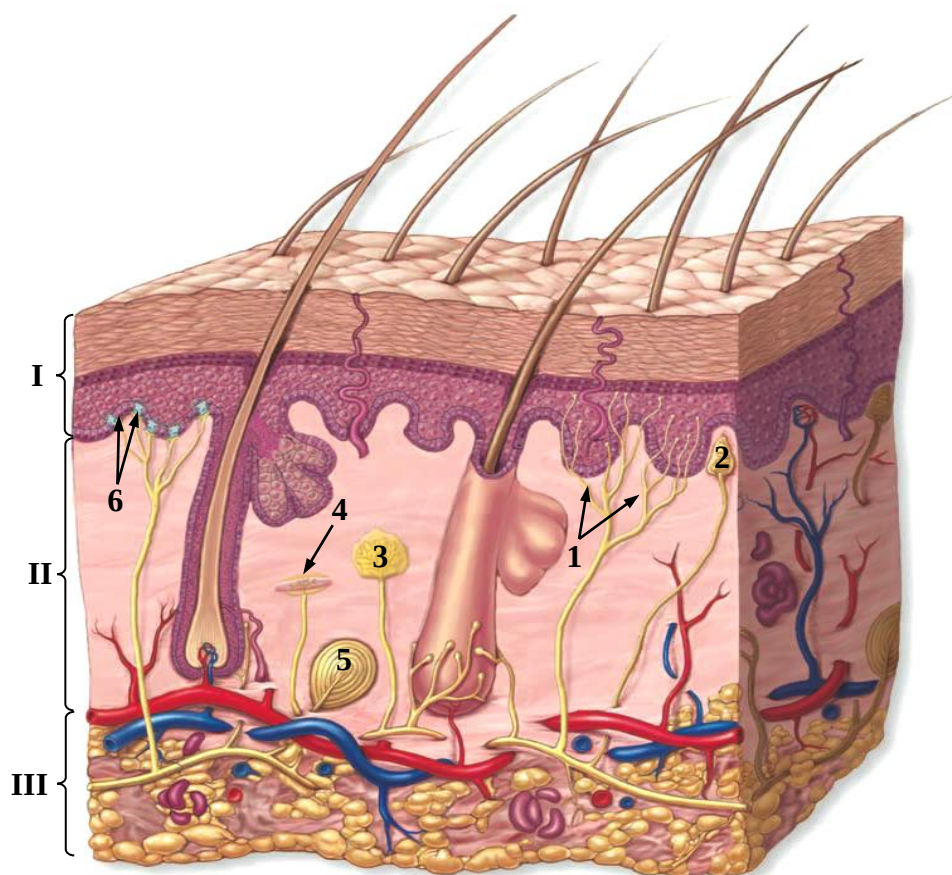


Рис. 7.3. Схема локализации нервных окончаний в коже (I — эпидермис. II — дерма. III — гиподерма): 1 — свободные нервные окончания; 2 — тельце Мейснера; 3 — колба Краузе; 4 — тельце Руффини; 5 — тельце Фатера-Пачини; 6 — клетки Меркеля

К *несвободным (инкапсулированным) нервным окончаниям* относятся: пластинчатые нервные тельца (тельца Фатера-Пачини), колбовидные тельца (колбы Краузе), тельца Мейснера, тельца Руффини. Тельца Фатера-Пачини залегают глубоко в коже и воспринимают чувство давления и вибрацию. Колбы Краузе являются холодowymi рецепторами, а тельца Мейснера обеспечивают тактильную чувствительность.

Гиподерма (подкожная клетчатка) состоит из белой жировой ткани, которая образует дольки, разделенные прослойками рыхлой волокнистой соединительной ткани. Гиподерма смягчает действие на кожу различных механических факторов, поэтому она особенно хорошо развита в тех участках кожи, которые подвержены сильным механическим воздействиям (подушечки пальцев, ступни и т. д.). В этих местах подкожная клетчатка сохраняется даже

при крайней степени истощения организма. Кроме того, толщина слоя зависит от характера питания, пола и возраста. Подкожная клетчатка обеспечивает подвижность кожи по отношению к нижележащим тканям, что предохраняет ее от разрывов. Скопление жировой ткани в гиподерме ограничивает теплоотдачу. В гиподерме проходят крупные кровеносные сосуды и кожные нервы, а также лежит *поверхностная фасция*, которая делит подкожную клетчатку на поверхностный и глубокий слои. На шее эта фасция окружает подкожную мышцу.

В зависимости от наличия или отсутствия волосяных фолликулов и сальных желез, а также особенностей строения эпидермиса и дермы различают два типа кожи.

«**Толстая кожа**» (толщина до 1,5 мм) покрывает ладони и подошвы. Содержит многочисленные потовые железы. Волосяные фолликулы и сальные железы отсутствуют. Характеризуется наличием блестящего слоя и толстым роговым слоем в составе эпидермиса. Эпидермис образует глубокие эпителиальные гребешки, вдающиеся в подлежащую дерму, а дерма формирует соответствующие им сосочки, что значительно увеличивает площадь контакта между слоями (рис. 7.4).

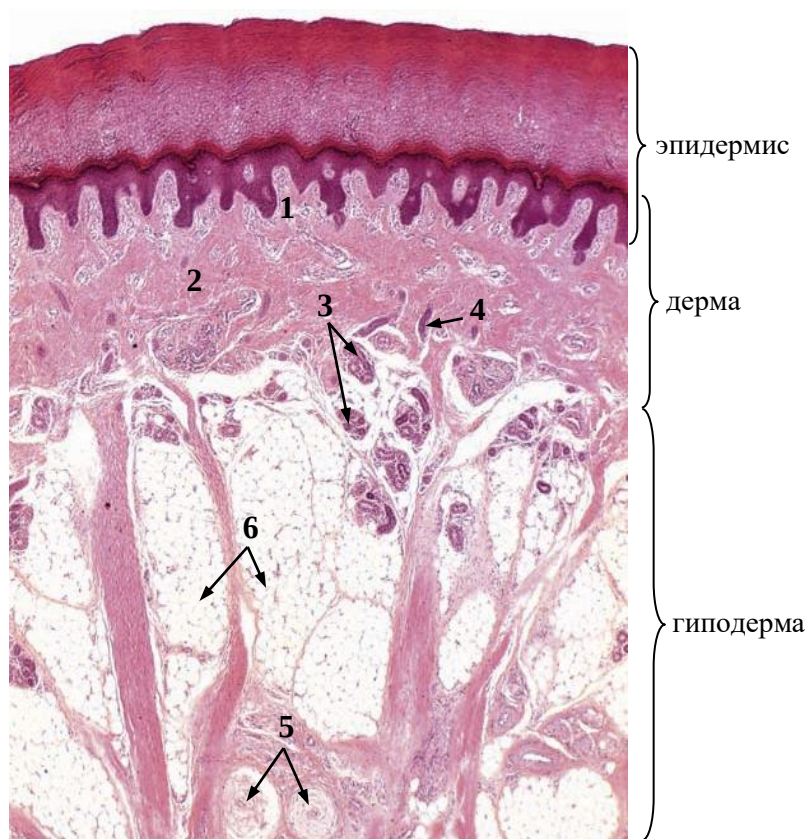


Рис. 7.4. «Толстая кожа» (кожа пальца, гистологический препарат, окраска гематоксилином и эозином, малое увеличение):

1 — сосочковый слой дермы; 2 — сетчатый слой дермы; 3 — концевые отделы мерокриновых потовых желез; 4 — выводной проток мерокриновой потовой железы; 5 — тельца Фатера-Пачини; 6 — жировая ткань

«**Тонкая кожа**» (толщина 0,07–0,15 мм) покрывает большую часть тела (рис. 7.5). Содержит многочисленные волосяные фолликулы, сальные и потовые железы. Характеризуется отсутствием блестящего слоя и слабо развитым роговым слоем в составе эпидермиса.

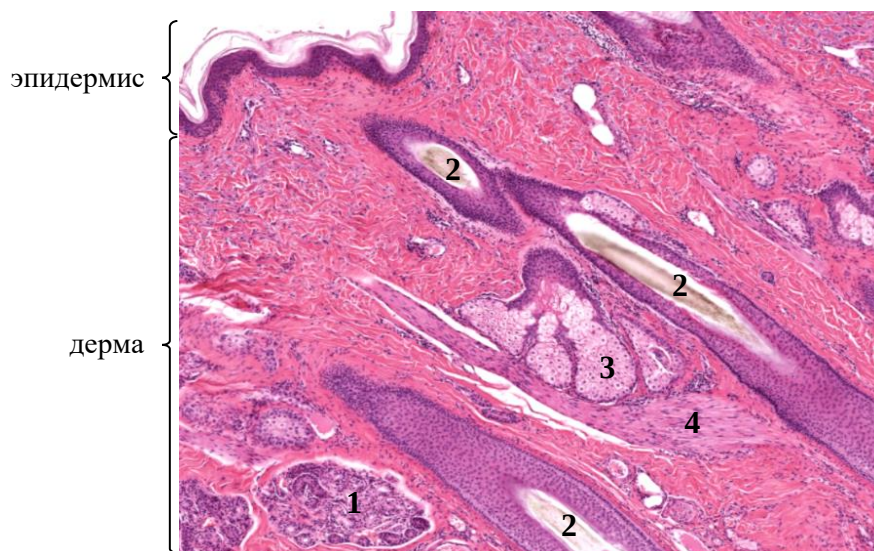


Рис. 7.5. «Тонкая кожа» (кожа с волосом, гистологический препарат, малое увеличение, окраска гематоксилином и эозином):

1 — апокриновая потовая железа; 2 — волос; 3 — сальная железа; 4 — мышца, поднимающая волос

7.2. ПРОИЗВОДНЫЕ КОЖИ

К производным кожи относятся потовые и сальные железы, а также волосы и ногти.

7.2.1. Потовые железы

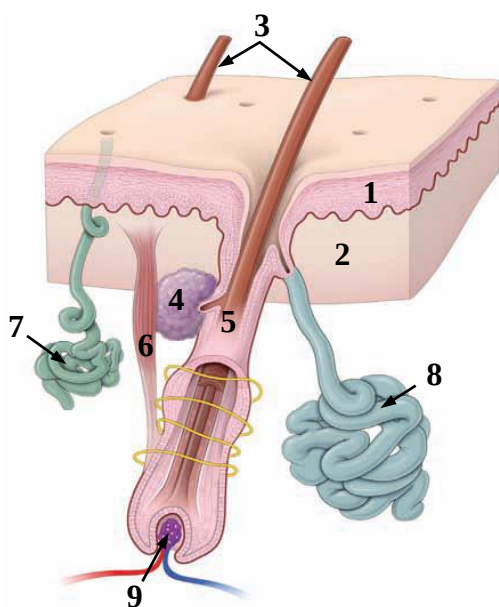


Рис. 7.6. Схема строения производных кожи:
1 — эпидермис; 2 — дерма; 3 — стержень волоса; 4 — концевой отдел сальной железы; 5 — волосной фолликул; 6 — мышца, поднимающая волос; 7 — эккринная потовая железа; 8 — апокриновая потовая железа; 9 — волосной сосочек

Потовые железы относятся к простым трубчатым неразветвленным железам. Они состоят из длинного выводного протока и концевого отдела, закрученного в виде клубочка. Потовые железы имеются как в «толстой», так и в «тонкой коже». За сутки они образуют 600–700 мл пота. Основные функции потовых желез — терморегуляция, выведение токсинов и продуктов метаболизма, поддержание кислотно-щелочного баланса кожи. По типу секреции эти железы делятся на эккринные (мерокринные) и апокринные (рис. 7.6).

Эккринные (мерокринные) железы встречаются во всех участках кожи. Они секретируют пот с низким содержанием органических и минеральных веществ, то есть чистый секрет без запаха, состоящий в основном из воды. Их концевые отделы расположены в глубоких слоях дермы или в подкожной клетчатке. Секреторные отделы состоят из секреторных и миоэпителиальных клеток, расположенных на базальной мембране. Выводные протоки выстланы двухслойным кубическим эпителием и на поверхности кожи открываются в потовые поры. В концевых отделах содержатся светлые и темные клетки, одни из

которых продуцируют воду и ионы, другие — органические продукты метаболизма. Выводные протоки желез открываются на поверхности эпидермиса *потовой порой*.

Апокринные потовые железы расположены в коже лба, подмышечных впадин, а также в области наружных половых органов и промежности, вокруг пупка и сосков. Их концевые отделы значительно крупнее, чем у мерокриновых желез. В процессе секреции апикальные концы секреторных клеток разрушаются и входят в состав секрета. Выводные протоки прямые и открываются в волосяные воронки над местом впадения сальных желез. Апокринные железы развиваются в период полового созревания, их секрет содержит белковые вещества, которые при разложении на поверхности кожи приобретают специфический запах. Разновидностью апокринных желез являются железы век и железы наружного слухового прохода, выделяющие ушную серу (церуминозные железы).

7.2.2. Сальные железы

Сальные железы содержатся в «тонкой коже». Это простые разветвленные альвеолярные железы с голокринным типом секреции. Выводной проток открывается в волосяную воронку. В участках кожи, в которых отсутствуют волосы (промежуточная часть губы, соски и др.), они лежат независимо от волосяных фолликулов, и их протоки открываются непосредственно на поверхность эпидермиса. Больше всего сальных желез расположено на голове, лице и верхней части спины. На ладони и подошве они отсутствуют. Секреторные отделы сальных желез состоят из базальных (камбиальных), созревающих (находящихся на разных стадиях жирового перерождения) и зрелых себоцитов. Базальные себоциты расположены на периферии концевого отдела железы, они относительно темные, мелкие по сравнению с более светлыми, наполненными липидами созревающими себоцитами, расположенными в средней части концевого отдела железы. Зрелые (разрушающиеся) себоциты находятся вблизи выводного протока. Это самые крупные клетки со светлой ячеистой цитоплазмой. Широкий выводной проток сальной железы выстлан многослойным эпителием. Вырабатываемое сальными железами кожное сало (себум) смягчает и увлажняет кожу и волосы за счет создания гидрофобной липидной пленки, предотвращающей пересыхание кожи. За сутки образуется примерно 20 г себума. Кожное сало обладает антимикробным действием, ограничивает теплопотери, за счет него формируется защитный барьер, поддерживается эластичность кожи. Гиперсекреция сальных желез приводит к появлению угревой сыпи (акне) и себореи, гипосекреция — к сухости кожи, повышенной чувствительности и преждевременному старению.

7.2.3. Волосы

Волосы покрывают всю поверхность тела, за исключением: ладоней и подошв, боковых поверхностей пальцев, красной каймы губ, головки полового члена, клитора и малых половых губ. Они бывают трех видов: длинные, щетинковые и пушковые. *Длинные (терминальные) волосы* расположены на коже головы, в области бороды и усов, а также в подмышечных впадинах. *Щетинистые волосы* образуют брови и ресницы, а также растут в наружном слуховом проходе и преддверии носовой полости. В отличие от остальных видов волос, которые обычно пигментированы, *пушковые волосы* бесцветные. Они покрывают остальные части кожного покрова.

В составе волоса различают стержень, который выступает над эпидермисом, и корень, лежащий в толще кожи (рис. 7.7). Обе части имеют схожее гистологическое строение и включают три концентрических слоя: кутикулу, корковое вещество и мозговое вещество. В месте перехода корня в стержень эпидермис образует небольшое углубление — *волосяную воронку*.

Стержень волоса состоит из коркового, мозгового вещества и кутикулы. *Кутикула волоса* — наружный слой, состоящий из плоских кератинизированных клеток, расположенных в виде чешуек, которые накладываются друг на друга. Кутикула содержит твердый кератин и лишена пигмента. Она обеспечивает механическую прочность волос, создает гидрофобный барьер и придает им блеск.

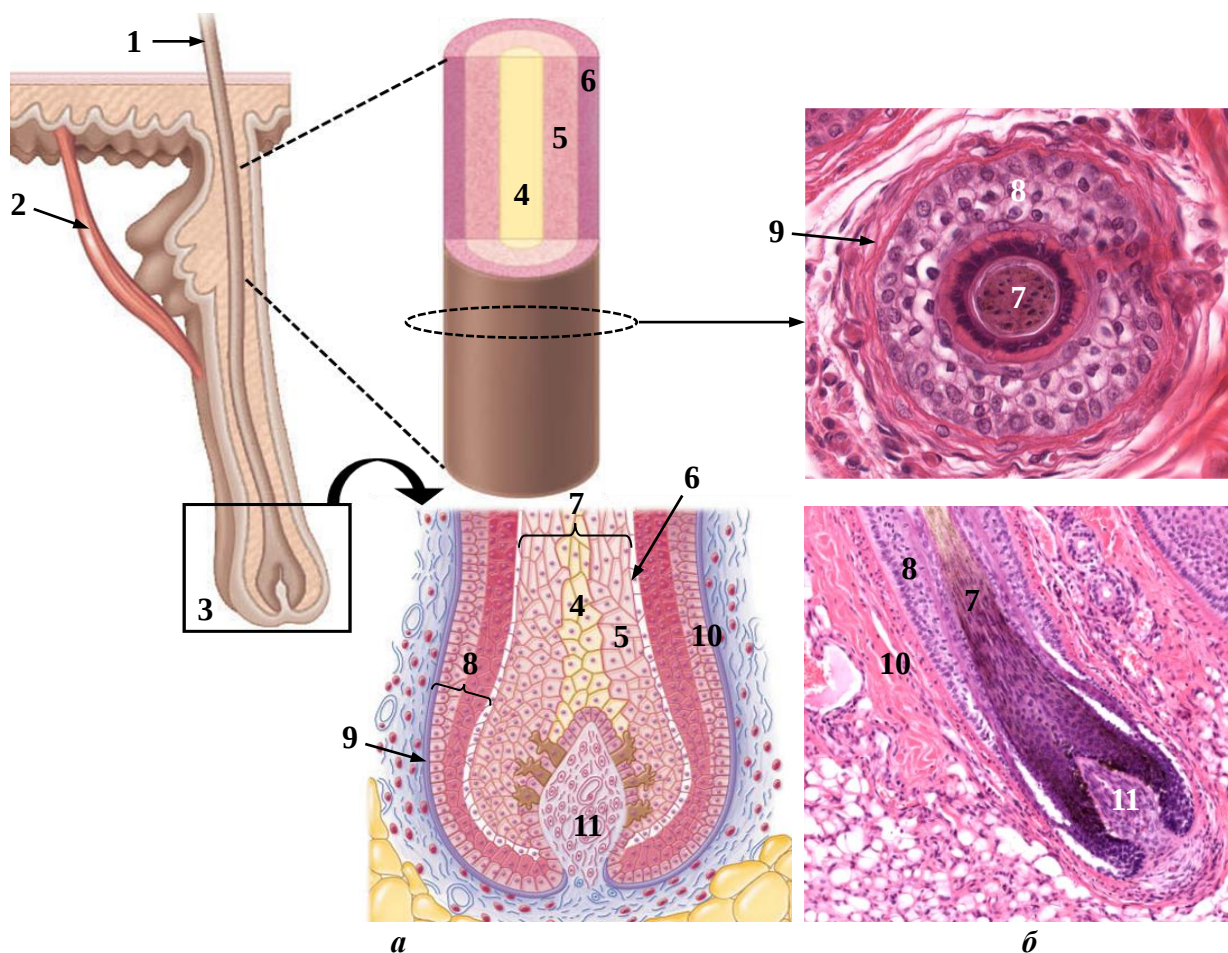


Рис. 7.7. Волос:

а — схема; *б* — поперечный и продольный срезы (гистологические препараты, окраска гематоксилином и эозином, малое увеличение):

1 — стержень волоса; 2 — мышца, поднимающая волос; 3 — волосяная луковица; 4 — мозговое вещество; 5 — корковое вещество; 6 — кутикула волоса; 7 — корень волоса; 8 — эпителиальное корневое влагалище; 9 — стекловидная мембрана; 10 — волосяная сумка; 11 — волосяной сосочек

Корковое вещество волоса составляет большую часть его массы (80–90 %). Его формируют несколько слоев веретенообразных клеток, дифференцирующихся из камбиальных клеток волосяной луковицы. Эти клетки постепенно накапливают твердый кератин и пигмент меланин. В состав *мозгового вещества* длинных и щетинистых волос входят полигональные клетки, лежащие в виде монетных столбиков. Они содержат ацидофильные гранулы (мягкий кератин), небольшое количество пигмента и пузырьки газа. Примерно начиная с устья выводного протока сальной железы, клетки мозгового вещества ороговевают.

Корень волоса скрыт в толще кожи и доходит до гиподермы. Он состоит из эпителиоцитов, находящихся на разных стадиях формирования коркового и мозгового вещества, а также кутикулы.

На конце корня волоса находится расширение — *волосяная луковица*. За счет нее осуществляется рост волоса, так как базальные и шиповатые кератиноциты волосяной луковицы активно делятся. В волосяную луковицу вдается соединительнотканый *волосяной сосочек*, который содержит кровеносные сосуды и нервные волокна (рис. 7.7).

Волосяной фолликул — инвагинация эпидермиса, в который заключен корень волоса на протяжении от луковицы волоса до волосяной воронки. Он состоит из наружного и внутреннего корневого эпителиального влагалища.

Наружное эпителиальное влагалище является продолжением эпидермиса, его базального и шиповатого слоев, и переходит в волосяную луковицу. *Внутреннее эпителиальное*

влагалище — производное волосяной луковицы, которое заканчивается на уровне устья выводного протока сальной железы. В нижних отделах волосяного фолликула в нем выделяют наружный, внутренний эпителиальные слои и кутикулу. Ближе к волосяной воронке все три слоя сливаются.

Снаружи волосяной фолликул окружен соединительнотканной оболочкой — **волосяной сумкой**. В нее вплетается один конец **мышцы, поднимающей волос**, а другой ее конец заканчивается в сосочковом слое дермы. Мышца состоит из гладкомышечных клеток. При ее сокращении корень принимает направление, перпендикулярное поверхности кожи (феномен «гусиной кожи»).

7.2.4. Ногти

Ногти расположены на тыльной поверхности дистальной фаланги пальцев кисти и стопы.

Ноготь состоит из ногтевой пластинки и ногтевого ложа. **Ногтевая пластинка** представляет собой многослойную структуру, образованную прочно связанными между собой роговыми чешуйками. С боков и у корня ее окружает кожная складка — *валик ногтя*. **Ногтевое ложе** формируют самые глубокие слои эпидермиса (для них ноготь является роговым слоем) и дерма. Проксимальная часть ногтя лежит на эпителии, который служит местом его роста и носит название *ногтевой матрицы*. Скорость роста для ногтей на пальцах рук составляет около 0,1 мм в сутки. Дистальная граница ногтевой матрицы соответствует *луночке* — белой полоске серповидной формы, расположенной вблизи корня ногтя.

Продольно ориентированные выпячивания дермы формируют *гребешки ногтевого ложа*. В них содержится много кровеносных сосудов. С помощью коллагеновых и эластических волокон дерма прочно связана с надкостницей.

ГЛАВА 8 ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Органы дыхательной системы обеспечивают функцию внешнего дыхания, а также газообмен между вдыхаемым воздухом и кровью. При этом большая часть двуокиси углерода превращается в HCO_3^- , транспортируется кровью в легкие и в эритроцитах замещается кислородом, который в последующем с током крови доставляется ко всем органам и тканям. В свою очередь, двуокись углерода вместе с выдыхаемым воздухом выводится за пределы организма. Кроме газообмена, органам дыхательной системы присущи метаболическая (участие в обмене липидов), эндокринная и иммунная функции, а также регуляция артериального давления. Эндотелиальные клетки капилляров легких продуцируют ангиотензин-I-превращающий фермент. Дыхательная система принимает участие в голосообразовании, обонянии, депонировании крови (до 400–500 мл крови накапливается в сосудах малого круга кровообращения) и регуляции ее свертываемости. В частности, в тучных клетках, содержащихся в легких, синтезируется антикоагулянт гепарин, а также в легочной ткани присутствует тромбопластин — фактор III свертывания крови. Интенсивность внешнего дыхания влияет на кислотно-щелочное равновесие и теплообмен организма.

Источники развития: респираторный эпителий — прехордальная пластинка; соединительная ткань, гладкая мышечная ткань, хрящи и сосуды — мезенхима мезодермы; мезотелий плевры — целомический эпителий.

Дыхательная система состоит из воздухоносных путей и респираторного отдела.

Воздухоносные (дыхательные) пути представляют собой систему полостей и трубок, которые проводят воздух. Соответственно месту расположения они подразделяются на верхний и нижний отделы. К верхним дыхательным путям относятся полость носа с околоносовыми пазухами, глотка и гортань, в состав нижних дыхательных путей входят трахея, бронхи различного калибра, бронхиолы и терминальные бронхиолы. Характерной особенностью строения органов, проводящих воздух, является наличие в их стенках костного или хрящевого скелета. Благодаря этому их стенки не спадаются, и воздух беспрепятственно поступает в респираторный отдел дыхательной системы. Основные функции воздухоносных путей:

1. Обеспечение доступа воздуха к альвеолам для газообмена.
2. Кондиционирование вдыхаемого воздуха: очистка, согревание и увлажнение.
3. Регуляция потока воздуха для оптимизации дыхания.
4. Обеспечение дополнительных возможностей (голосообразование, обоняние).

Респираторный отдел представлен респираторными бронхиолами, альвеолярными ходами, альвеолярными мешочками и альвеолами. Здесь происходит газообмен между воздухом и кровью.

Слизистая оболочка воздухоносных путей богата кровеносными сосудами, железами и рецепторным аппаратом, анализирующим состав воздуха. Она выстлана *однослойным многорядным мерцательным эпителием*, в состав которого входит несколько типов клеток (рис. 8.1).

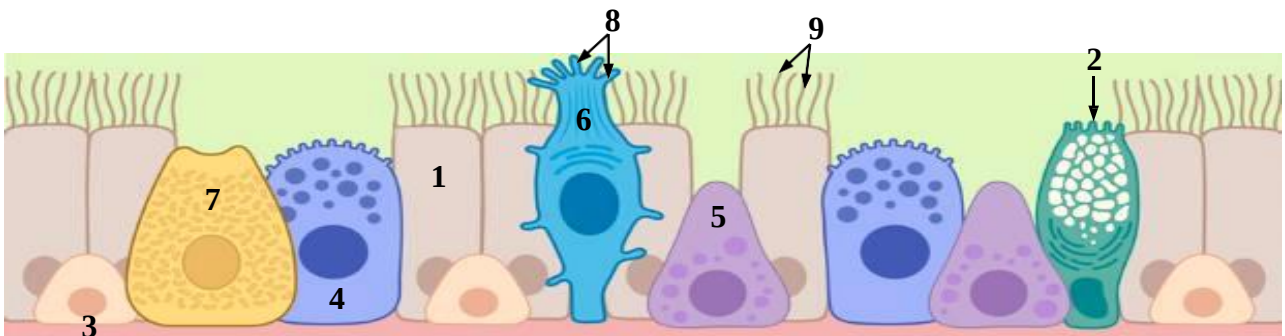


Рис. 8.1. Схема клеточного состава респираторного эпителия:

1 — реснитчатый эпителиоцит; 2 — бокаловидная клетка; 3 — базальный эпителиоцит; 4 — бронхиолярный экзокриноцит; 5 — эндокриноцит; 6 — щеточная клетка; 7 — ионоцит; 8 — микроворсинки; 9 — реснички

Реснитчатые клетки — самая многочисленная клеточная популяция эпителиоцитов. Они имеют столбчатую или кубическую форму. На апикальном полюсе этих клеток располагаются реснички, количество которых варьирует от 15–20 у эпителиоцитов слизистой оболочки полости носа до 150–250 у эпителиальных клеток слизистой оболочки трахеи. Мерцание ресничек происходит с частотой до 25/с и направлено в сторону начала воздухоносных путей. За счет движения ресничек клетки обеспечивают перемещение слоя слизи по поверхности эпителия — *мукоцилиарный транспорт (клиренс)*.

Вторым по распространенности клеточным типом в составе слизистой оболочки воздухоносных путей являются *бокаловидные клетки*. Это крупные клетки со светлой цитоплазмой характерной формы, что отражено в их названии. Они вырабатывают слизь, покрывающую поверхность эпителия и обладающую антимикробным действием. Слизь связывает мельчайшие частицы, содержащиеся во вдыхаемом воздухе, которые затем с мокротой удаляются из воздухоносных путей. Изменение объема или увеличение вязкости слизи, например у курильщиков или пациентов с муковисцидозом, а также нарушение подвижности ресничек провоцируют рецидивирующие инфекции нижних дыхательных путей. Число бокаловидных клеток прогрессивно уменьшается по направлению к респираторному отделу.

Другие клеточные пулы, входящие в состав эпителия слизистой оболочки дыхательных путей, не столь многочисленны. *Базальные*, или камбиальные, клетки — мелкие малодифференцированные клетки треугольной формы, сохранившие способность к делению. За счет этих клеток обеспечивается регенерация эпителия.

Щеточные клетки на апикальной поверхности несут пучок коротких микроворсинок, а в базальной части формируют синаптические контакты с афферентными нервными окончаниями. Эти клетки выполняют функцию хеморецепции, реагируя на едкие газы, аллергены и пылевые частицы. При воздействии поллютантов, содержащихся в воздухе, запускаются защитные рефлексы (кашель, чихание) и усиливается секреция слизи бокаловидными клетками.

Бронхиолярные экзокриноциты (клетки Клара) располагаются в терминальных и респираторных бронхиолах. Это крупные клетки куполообразной формы, без ресничек и микроворсинок, содержащие секреторные гранулы в апикальной части цитоплазмы. Они вырабатывают липопroteины и гликопротеины, которые участвуют в образовании и обновлении сурфактанта — вещества, снижающего поверхностное натяжение в дыхательных путях. Кроме того, эти клетки синтезируют ферменты, способные обезвреживать токсичные вещества, попадающие в легкие с вдыхаемым воздухом, что обеспечивает их детоксикационную функцию. Также клетки Клара играют важную роль в восстановлении эпителия бронхиол после повреждений, участвуя в процессах регенерации. Число бронхиолярных экзокриноцитов резко увеличивается у курильщиков. Это компенсаторно-адаптивная реакция, направленная на защиту и восстановление эпителия, но при длительном курении она переходит в патологический процесс, способствуя развитию хронических заболеваний легких.

Эндокриноциты относятся к дисперсной (диффузной) эндокринной системе. Это мелкие треугольной формы клетки, которые содержат гранулы, сосредоточенные у базального полюса или разбросанные по всей цитоплазме. Они вырабатывают пептидные гормоны и биогенные амины, которые контролируют процессы пролиферации и секреторную активность эпителиоцитов. Количество эндокринных клеток нарастает в дистальном направлении.

Ионоциты — клетки, принимающие участие в регуляции ионного транспорта и поддержании гомеостаза жидкости в дыхательных путях. В их плазмолемме находится большое количество трансмембранных ионных каналов, а в цитоплазме — значительное число митохондрий. Эти клетки поддерживают баланс ионов в слизи и обеспечивают ее оптимальные физические характеристики для эффективного функционирования мукоцилиарного транспорта.

Дендритные клетки и *М-клетки* составляют до 1 % клеточной популяции эпителиоцитов. Дендритные клетки являются специализированными иммунными клетками, которые преимущественно встречаются в слизистой оболочке верхних дыхательных путей. М-клетки также играют важную роль в иммунном ответе, в частности — в инициации мукозального иммунитета.

Под респираторным эпителием слизистой оболочки находится *собственная пластинка*, состоящая из рыхлой соединительной ткани, а в бронхах появляется *мышечная пластинка*, представленная гладкой мышечной тканью.

Кроме слизистой оболочки, стенка воздухоносных путей включает в свой состав еще три дополнительных оболочки: подслизистую основу, волокнисто-хрящевую и адвентициальную оболочки.

Подслизистая основа состоит из рыхлой соединительной ткани, содержащей концевые отделы смешанных желез, кровеносные и лимфатические сосуды, нервные сплетения и лимфоидные узелки.

Волокнисто-хрящевая оболочка представлена гиалиновым или эластическим хрящом. В трахее и крупных бронхах она состоит из хрящевых полуколец, которые поддерживают форму дыхательных путей и предотвращают их спадение. В бронхиолах эта оболочка исчезает.

Самая наружная — **адвентициальная оболочка**, которая образована рыхлой соединительной тканью.

8.1. РЕГИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ СТЕНКИ ВОЗДУХОНОСНЫХ ПУТЕЙ

Полость носа состоит из преддверия, обонятельной и дыхательной областей.

Преддверие носа — передний отдел полости носа. Состоит из *кожной* и *переходной* частей. Кожная часть выстлана многослойным плоским ороговевающим эпителием; содержит сальные железы и *волосы ноздрей* (vibrissae). Переходная часть (порог носа) — валик, покрытый многослойным плоским неороговевающим эпителием, в котором волосы и железы отсутствуют.

В слизистой оболочке носовой полости выделяют обонятельную и дыхательную области.

Обонятельная область сверху ограничена решетчатой пластинкой, с медиальной стороны — верхней частью перегородки носа, с латеральной стороны — верхней частью медиальной поверхности средней и верхней носовых раковин. Покрывающая ее слизистая оболочка содержит обонятельные нейроны (см. раздел 5.3).

Вся оставшаяся часть полости носа называется **дыхательной областью**. Выстилающая ее слизистая оболочка плотно прикреплена к надхрящнице или надкостнице. Слизистая оболочка покрыта однослойным многоядным столбчатым реснитчатым (респираторным, мерцательным) эпителием. Собственная пластинка слизистой оболочки содержит объемные тонкостенные венозные лакуны пещеристого сплетения раковины. При воспалительных и аллергических реакциях сплетения переполняются кровью, в результате чего сужается просвет носовых ходов и затрудняется дыхание.

Вомероназальный орган — рудиментарная структура, которая расположена в передней части носовой перегородки и имеет вид углубления или трубочки диаметром 1–2 мм. У животных вомероназальный орган связан с восприятием феромонов, у человека его роль не до конца изучена. Предполагают, что он участвует в неосознанных реакциях на запахи.

Гортань имеет три оболочки: *слизистую*, *волокнисто-мышечно-хрящевую* и *адвентициальную*. Ее слизистая оболочка образует *складки преддверия* (ложные голосовые связки) и *голосовые складки* (истинные голосовые связки). Слизистая оболочка гортани выстлана респираторным, а в области голосовых складок — многослойным плоским неороговевающим эпителием. В собственной пластинке слизистой оболочки складок преддверия содержатся белково-слизистые железы, лимфоидные узелки и гладкие миоциты, а также многочисленные эластические волокна. В голосовых складках в собственной пластинке слизистой оболочки находится *голосовая мышца* (поперечнополосатая мышечная ткань), а также *голосовая связка*, состоящая из пучков эластических волокон (рис. 8.2).

У детей в слизистой оболочке ниже голосовых связок собственная пластинка богата рыхлой волокнистой соединительной тканью и хорошо васкуляризирована. Благодаря слабой плотности соединительнотканного каркаса и высокой проницаемости сосудов ткань склонна к быстрому развитию отека, что может привести к резкому сужению просвета гортани и развитию удушья.

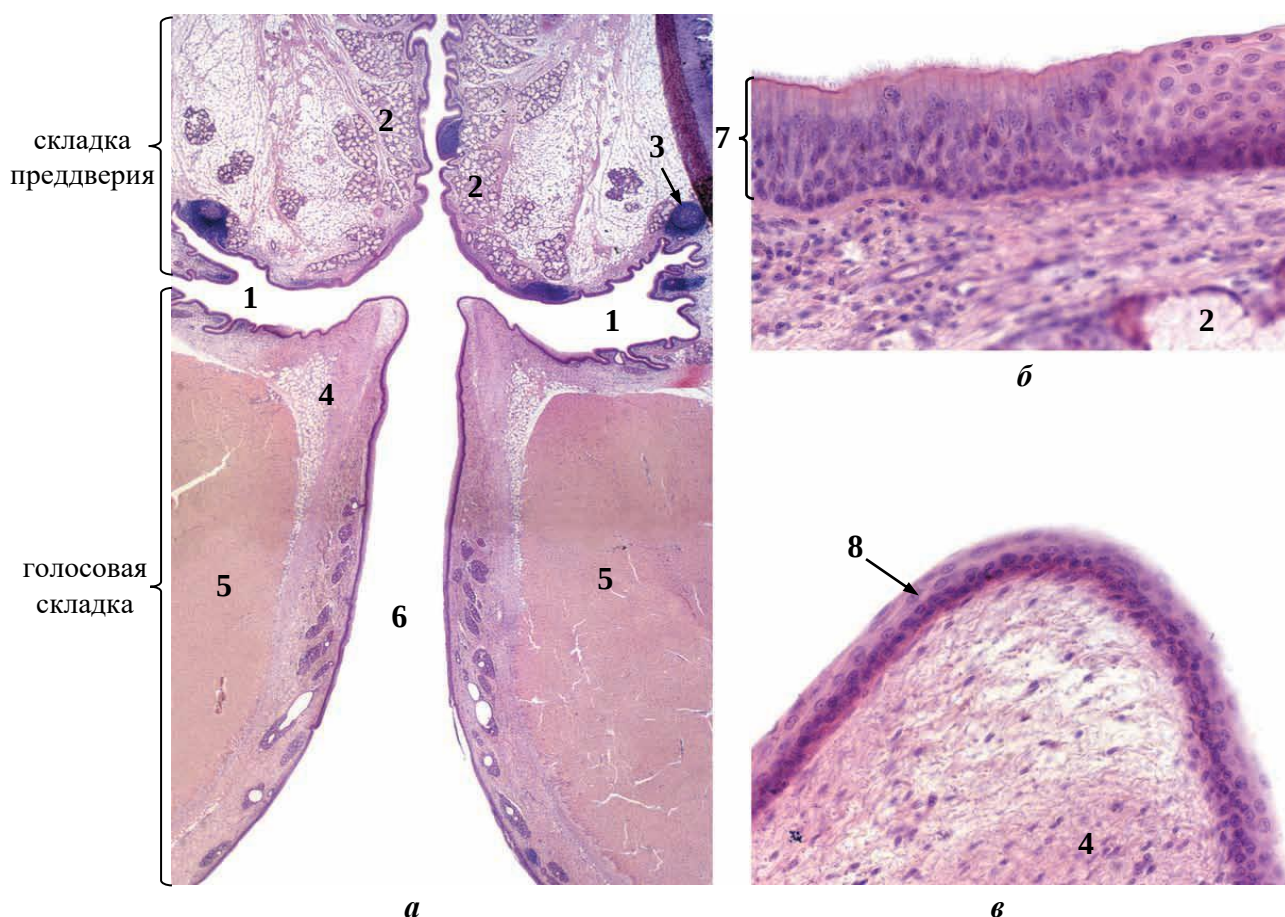


Рис. 8.2. Гортань (гистологические препараты, окраска гематоксилином и эозином):
 а — фронтальный срез органа (малое увеличение); б — участок слизистой оболочки складки преддверия (большое увеличение); в — участок слизистой оболочки голосовой складки (большое увеличение):
 1 — желудочек гортани; 2 — концевые отделы белково-слизистых желез; 3 — лимфоидный узелок;
 4 — голосовая связка; 5 — голосовая мышца; 6 — подголосовая полость; 7 — респираторный мерцательный эпителий; 8 — многослойный плоский неороговевающий эпителий

В состав волокнисто-мышечно-хрящевой оболочки гортани входят четырехугольная мембрана и эластический конус, за счет которых формируются соответственно связка преддверия и голосовая связка, а также хрящи и мышцы гортани.

Трахея является продолжением гортани и на уровне IV грудного позвонка (угла грудины) делится на два главных бронха (рис. 8.3). Слизистая оболочка трахеи представлена респираторным эпителием и собственной пластинкой. В эпителии соотношение бокаловидных и реснитчатых клеток составляет примерно (1 : 4)–(1 : 5). Это обеспечивает поддержание мукоцилиарного клиренса. При курении или контакте с токсическими веществами реснитчатые клетки повреждаются, а бокаловидных клеток становится больше, вследствие чего образуется больше слизи, вызывающей кашлевой рефлекс.

В подслизистой основе расположены концевые отделы сложных разветвленных альвеолярно-трубчатых желез (собственные железы трахеи), секретирующих слизь. Волокнисто-мышечно-хрящевая оболочка образована 16–20 незамкнутыми хрящевыми полукольцами, которые занимают около $\frac{2}{3}$ ее окружности и придают переднебоковым стенкам трахеи упругость. Наоборот, ее задняя стенка, прилегающая к пищеводу, мягкая, так как образована плотной соединительной тканью и пучками гладких миоцитов (мышца трахеи). Она называется мембранозной (задней) стенкой трахеи. Адвентициальная оболочка состоит из рыхлой соединительной ткани с большим количеством сосудов и жировых клеток.

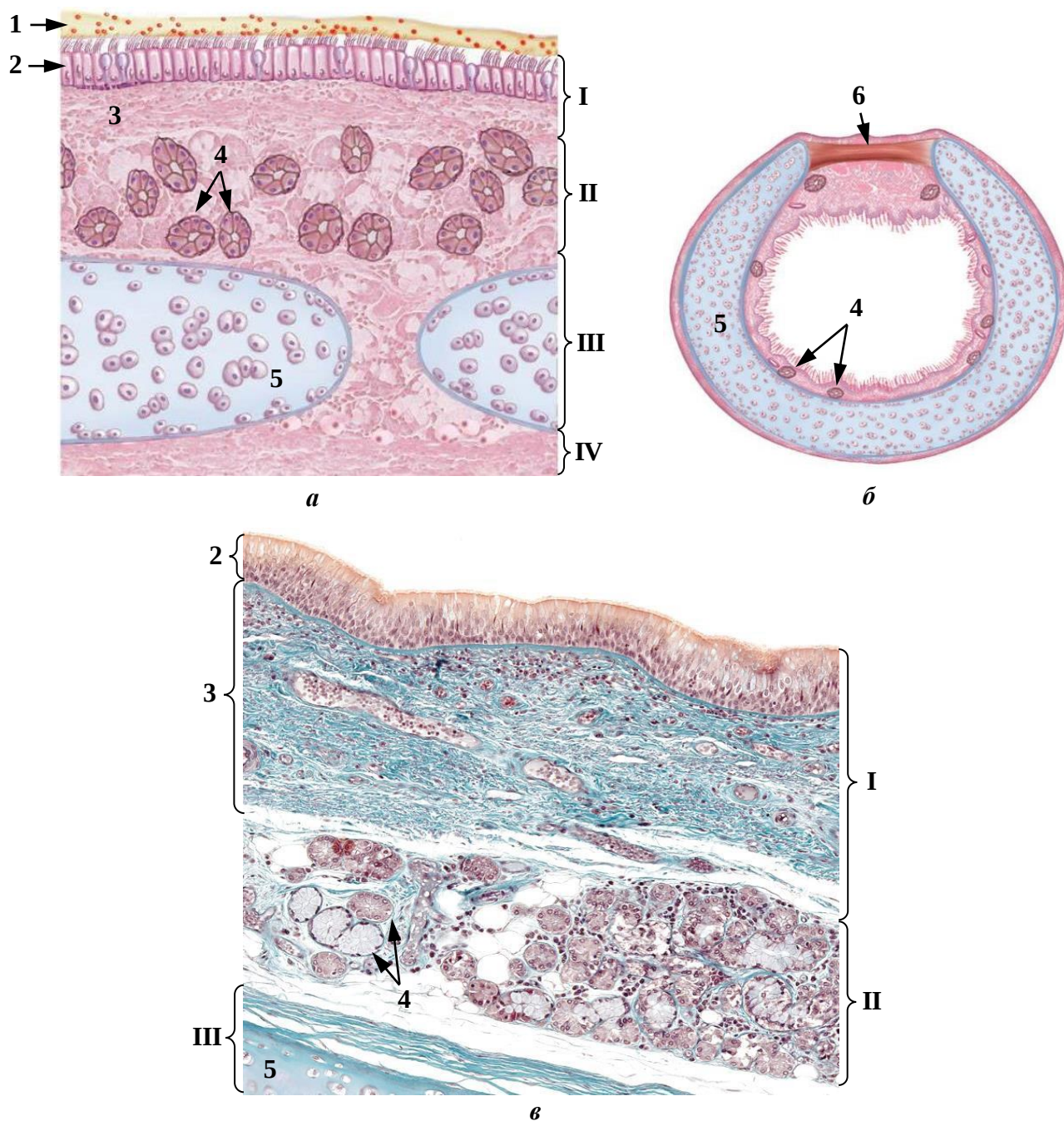


Рис. 8.3. Стенка трахеи (I — слизистая оболочка. II — подслизистая основа. III — волокнисто-мышечно-хрящевая оболочка. IV — адвентициальная оболочка):

а — сегмент поперечного среза (схема); *б* — поперечный срез (схема); *в* — гистологический препарат (трихромная окраска по Массону, среднее увеличение):

1 — слой слизи; 2 — респираторный эпителий; 3 — собственная пластинка слизистой оболочки; 4 — концевые отделы собственных желез трахеи; 5 — гиалиновый хрящ; 6 — мышечная ткань

Главный бронх имеет диаметр около 15 мм и направляется к воротам легкого. Его стенка по строению напоминает стенку трахеи. При этом хрящи представлены почти замкнутыми кольцами, а также присутствует мышечная пластинка слизистой оболочки, состоящая из гладких миоцитов.

В состав легких входят **внутрилегочные бронхи** разного калибра, формирующие **бронхиальное дерево** и респираторный отдел.

Стенка внутрилегочных бронхов имеет ряд особенностей гистологического строения в зависимости от их диаметра. Замкнутые кольца главных бронхов в волокнисто-хрящевой

оболочке сменяются хрящевыми пластинками и островками гиалинового хряща в бронхах меньшего калибра (рис. 8.4). По мере уменьшения диаметра бронха высота эпителия и количество бокаловидных клеток становятся меньше, также уменьшаются размеры пластинок гиалинового хряща. Местами гиалиновый хрящ может замещаться эластическим хрящом. Прогрессивно сокращается количество желез в подслизистой основе, но в то же время нарастает удельный вес гладких миоцитов мышечной пластинки слизистой оболочки.

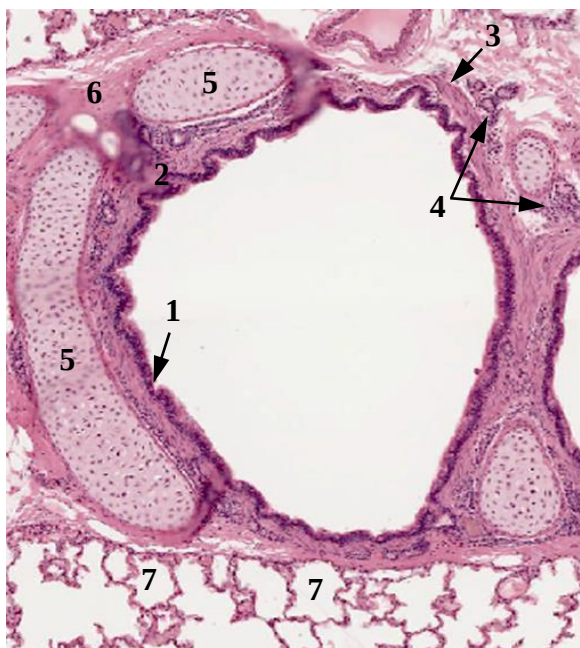


Рис. 8.4. Стенка бронха (гистологический препарат, окраска гематоксилином и эозином, среднее увеличение):

- 1 — реснитчатый эпителий; 2 — собственная пластинка; 3 — мышечная пластинка; 4 — концевые отделы бронхиальных желез; 5 — хрящевые пластины; 6 — адвентициальная оболочка; 7 — легочные альвеолы

содержатся продольно ориентированные эластические волокна. Мышечная пластинка регулирует просвет. Под влиянием разнообразных биологически активных веществ, выделяемых при аллергических реакциях (например, при бронхиальной астме), может происходить спастическое сокращение гладкомышечных клеток. В результате резко уменьшается просвет бронхиол. При этом в них накапливается слизь, что еще больше затрудняет дыхание.

Самые мелкие разветвления бронхиального дерева диаметром до 1 мм называются **бронхиолами**. Их стенка образована слизистой и адвентициальной оболочками, подслизистая основа с железами и хрящ отсутствуют. Слизистая оболочка выстлана двухрядным реснитчатым эпителием с единичными бокаловидными клетками. Мышечная пластинка хорошо развита, поэтому слизистая оболочка образует многочисленные складки.

Терминальная бронхиола имеет диаметр около 0,5 мм и является конечным участком воздухоносных путей. От одной терминальной бронхиолы берет начало от 2 до 16 реснитчатых бронхиол. Стенка терминальной бронхиолы образована слизистой и адвентициальной оболочками. Слизистая оболочка выстлана однослойным (однорядным) кубическим реснитчатым эпителием и не образует складок. В эпителии встречаются клетки Клара. В собственной пластинке

содержатся продольно ориентированные эластические волокна. Мышечная пластинка регулирует просвет. Под влиянием разнообразных биологически активных веществ, выделяемых при аллергических реакциях (например, при бронхиальной астме), может происходить спастическое сокращение гладкомышечных клеток. В результате резко уменьшается просвет бронхиол. При этом в них накапливается слизь, что еще больше затрудняет дыхание.

8.2. РЕСПИРАТОРНЫЙ ОТДЕЛ ЛЕГКОГО

Данный отдел легкого включает в свой состав реснитчатые бронхиолы, альвеолярные ходы и альвеолярные мешочки, заканчивающиеся альвеолами, которые объединяются в структурно-функциональную единицу легких — **ацинус** (рис. 8.5, 8.6). Ацинусы вместе с разделяющими их соединительнотканными перегородками и оплетающими капиллярами составляют *паренхиму легкого*. В них происходит газообмен между воздухом и кровью.

Реснитчатая бронхиола выстлана однослойным кубическим реснитчатым эпителием. В собственной пластинке слизистой оболочки присутствует большое количество эластических волокон. Реснитчатая бронхиола имеет боковые выпячивания стенки — легочные альвеолы. Реснитчатая бронхиола продолжается в альвеолярные ходы, слепо заканчивающиеся альвеолярными мешочками.

Альвеолярный ход — продолжение реснитчатой бронхиолы. У одной реснитчатой бронхиолы может быть от 2 до 9 альвеолярных ходов. Их стенка имеет большое количество вплотную прилежащих друг к другу боковых выпячиваний — легочных альвеол, между устьями которых расположены единичные кубические эпителиоциты и гладкомышечные клетки, выступающие в просвет и имеющие булавовидную форму.

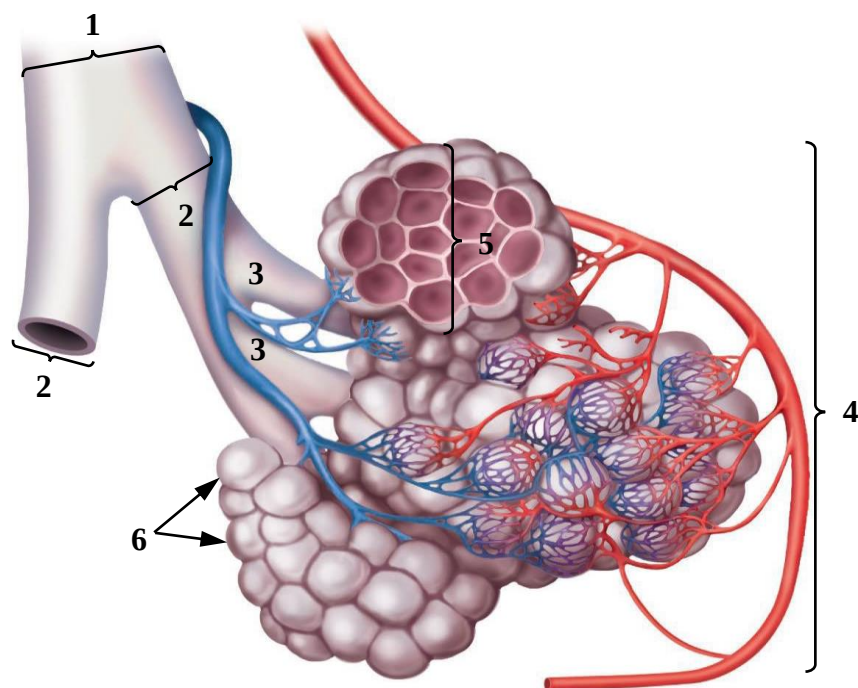


Рис. 8.5. Схема строения легочного ацинуса:

1 — бронхиола; 2 — терминальная бронхиола; 3 — респираторная бронхиола; 4 — легочной ацинус;
5 — альвеолярный мешочек; 6 — альвеолы

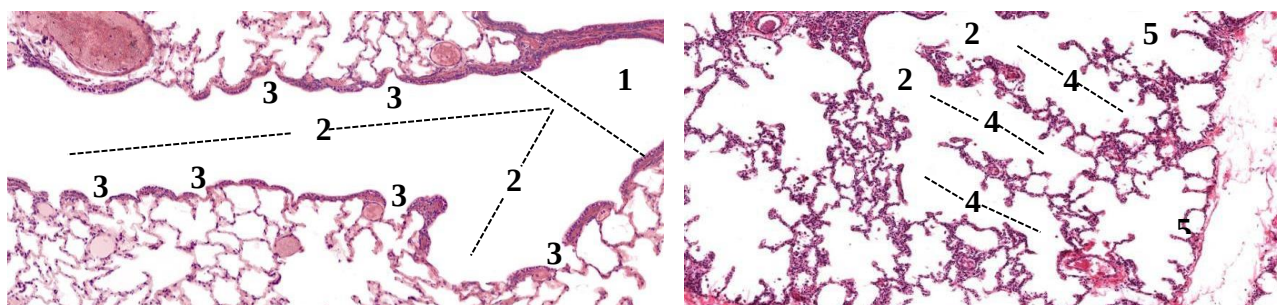


Рис. 8.6. Строение легочного ацинуса (гистологический препарат, окраска гематоксилином и эозином, больше увеличение):

1 — терминальная бронхиола; 2 — респираторная бронхиола; 3 — альвеола; 4 — альвеолярный ход;
5 — альвеолярный мешочек

Альвеолярный мешочек представляет собой слепое окончание альвеолярного хода, стенки которого образованы множеством альвеол.

Легочные альвеолы — округлые тонкостенные структуры респираторного отдела, в которых осуществляется газообмен. Их общее число в обоих легких составляет 300–800 млн, а общая площадь поверхности — 80–120 м². Альвеола выстлана пневмоцитами I и II типов, лежащими на базальной мембране (рис. 8.7).

Пневмоциты I типа (респираторные пневмоциты) занимают 95–97 % поверхности альвеолы, обеспечивая условия для эффективного газообмена. Эти клетки имеют вытянутую плоскую форму — их цитоплазма сильно истончена и образует тонкие, широко распростертые отростки, которые выстилают большую часть альвеолярной стенки. Благодаря этому создается минимальное диффузионное расстояние между воздухом в альвеолах и кровью в капиллярах. Цитоплазма пневмоцитов I типа содержит слабо развитые органеллы, что соответствует их основной функции — проведению газов. В цитоплазме часто обнаруживаются многочисленные пиноцитозные пузырьки, участвующие в транцитозе — переносе жидкости, белков

и других веществ через клетку. Пневмоциты I типа участвуют в газообмене и в формировании аэрогематического барьера. Клетки чувствительны к действию токсических веществ.

Пневмоциты II типа (секреторные пневмоциты) расположены поодиночке или мелкими группами между клетками I типа. Пневмоциты II типа имеют крупные размеры, кубическую форму, хорошо развитые органеллы и содержат в цитоплазме секреторные гранулы — *пластинчатые тельца*. В состав гранул входят фосфолипиды, которые являются основным

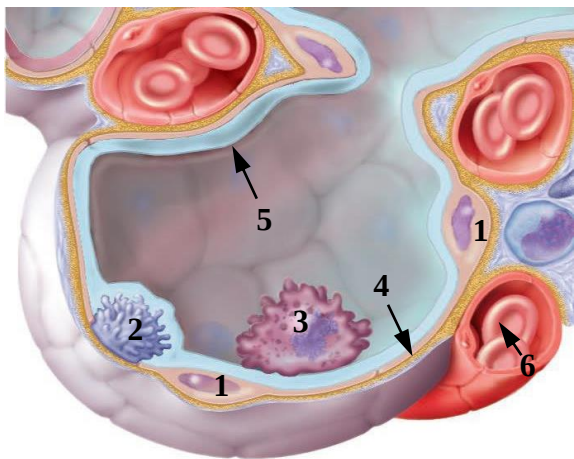


Рис. 8.7. Схема строения стенки легочной альвеолы:

1 — пневмоцит I типа; 2 — пневмоцит II типа; 3 — легочный макрофаг; 4 — базальная мембрана; 5 — слой сурфактанта; 6 — кровеносный капилляр

компонентом *сурфактанта* — поверхностно-активного вещества, покрывающего альвеолы. Созревшие пластинчатые тельца выделяются в просвет альвеолы, где из фосфолипидов формируется *мембранная фаза* сурфактанта в виде упорядоченных слоев фосфолипидов. Часть сурфактанта, прилежащая к пневмоциту I типа, остается в жидком состоянии и называется *гипофазой*. Сурфактант снижает поверхностное натяжение пленки жидкости, покрывающей пневмоциты, вследствие чего препятствует слипанию стенок альвеол при выдохе. Он формирует барьер, блокирующий поступление жидкости из капилляров в просвет альвеол, обладает бактерицидным и иммуномодулирующим действием, а также стимулирует альвеолярные макрофаги, способствуя очистке альвеол от инородных частиц. Синтез сурфактанта у плода человека начинается после 35-й недели беременности. У недоношенных детей, чьи легкие недостаточно

развиты для выработки сурфактанта, стенки альвеолы слипаются на выходе, в результате чего развивается дыхательная недостаточность. Пневмоциты II типа являются камбиальными элементами для эпителиальной выстилки альвеолы.

Альвеолы отделены друг от друга *межальвеолярными перегородками*, образованными тонкими прослойками рыхлой соединительной ткани с капиллярами. Альвеолы сообщаются между собой с помощью отверстий в межальвеолярных перегородках (поры Кона). Наличие пор обеспечивает движение воздуха между альвеолами в обход бронхиол. В перегородках содержится большое количество эластических волокон, которые окружают альвеолы в виде корзинок, что препятствует их перерастяжению при вдохе и возвращает исходную форму при выдохе. Поэтому после разрушения эластического каркаса при хронических легочных заболеваниях развивается дыхательная недостаточность.

Важным структурным компонентом респираторного отдела дыхательной системы являются *альвеолярные макрофаги*, очищающие поверхность альвеол от пыли и микроорганизмов. Большая часть этих клеток (95 %) находится в просвете альвеол, куда они проникают из межальвеолярных перегородок. Альвеолярные макрофаги вырабатывают антимикробные вещества, цитокины, гормоны, поглощают и разрушают сурфактант. После фагоцитоза чужеродных частиц они могут перемещаться в просвет бронхов и удаляться с мокротой за счет мукоцилиарного транспорта. В ряде случаев альвеолярные макрофаги мигрируют обратно в межальвеолярные перегородки, а затем попадают в лимфу. Выделение макрофагами таких ферментов, как коллагеназа и эластаза, лежит в основе повреждения легочной ткани при эмфиземе и фиброзе легкого.

Аэрогематический барьер включает в свой состав слой сурфактанта, цитоплазму пневмоцита I типа, базальную пластинку (общая базальная мембрана для пневмоцита и эндотелиоцита) и эндотелиальные клетки капилляров соматического типа (рис. 8.8).

Снаружи легкие покрыты *висцеральной плеврой* — серозной оболочкой, которая образована мезотелием и соединительной тканью с большим количеством эластических волокон.

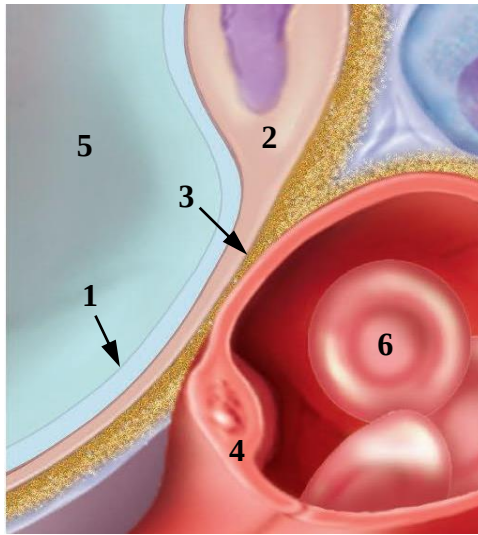


Рис. 8.8. Схема строения аэрогематического барьера:
1 — слой сурфактанта; 2 — пневмоцит I типа; 3 — базальная пластинка; 4 — эндотелиоцит капилляра соматического типа; 5 — просвет альвеолы; 6 — эритроцит в просвете капилляра

ГЛАВА 9 МОЧЕВАЯ СИСТЕМА

Органы мочевой системы представлены почками, мочеточниками, мочевым пузырем и мочеиспускательным каналом. Эта система участвует в поддержании гомеостаза посредством сложного процесса образования мочи, в который входят фильтрация, реабсорбция и секреция. Почки регулируют задержку или выведение воды, электролитов и некоторых метаболитов, поддерживают кислотно-щелочное равновесие крови. Кроме того, почки выполняют эндокринную функцию, участвуя в процессе эритропоэза и регулируя артериальное давление.

9.1. Почка

Почка — парный экскреторный паренхиматозный орган бобовидной формы, в котором образуется моча.

Снаружи почка покрыта жировой капсулой (паранефральная клетчатка). К *строме* относится фиброзная капсула из плотной неоформленной соединительной ткани и интерстиций почки.

Паренхима почки представлена корковым и мозговым веществом. *Корковое вещество* почки более темное, располагается под капсулой и заходит в мозговое вещество в виде почечных столбов. В нем находятся почечные тельца, проксимальные и дистальные извитые канальцы нефронов. *Мозговое вещество* почки более светлое, лежит под корковым и состоит из 8–18 почечных пирамид (петли нефронов и собирательные протоки), от основания которых мозговое вещество проникает в корковое вещество в виде мозговых лучей (прямые канальцы нефрона и начальные отделы собирательных протоков) (рис. 9.1).

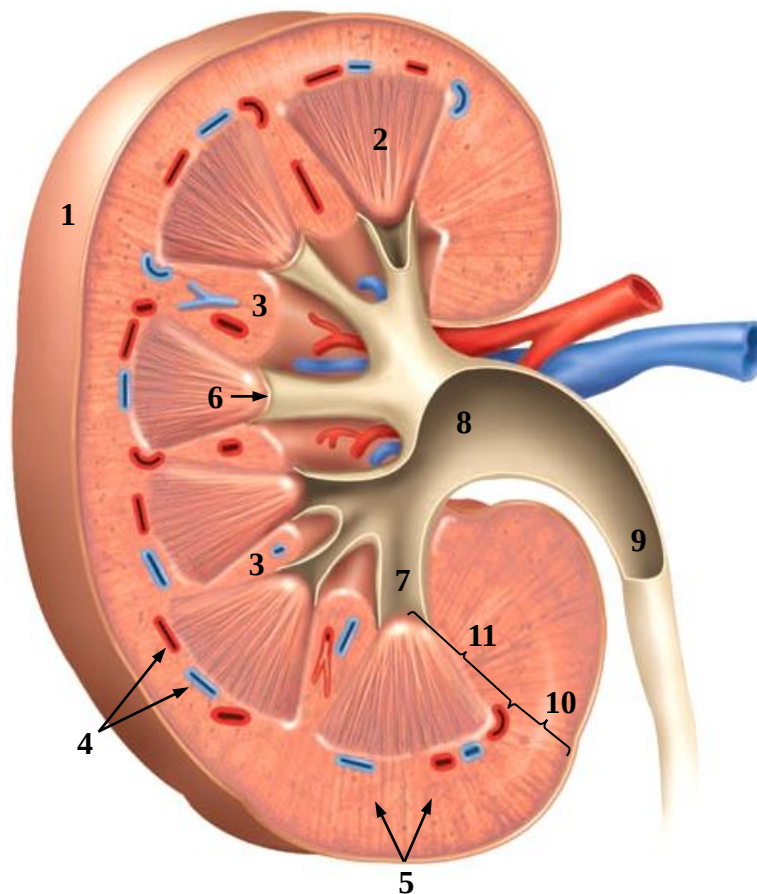


Рис. 9.1. Схема строения почки:

1 — капсула; 2 — почечная пирамида; 3 — почечные столбы; 4 — дуговые артерия и вена; 5 — мозговые лучи; 6 — почечный сосочек; 7 — малая чашка; 8 — лоханка; 9 — мочеточник; 10 — корковое вещество почки; 11 — мозговое вещество почки

Выделяют следующие структурные субъединицы почки: *почечная доля* — пирамида и прилежащий к ней участок почечной коры; *корковая долька* — мозговой луч и связанный с ним участок коркового вещества. К паренхиме почки относятся также внутривыводящие пути — малые, большие чашки и лоханка.

Строение нефрона. *Нефрон* — структурная функциональная единица почки. Каждая почка содержит 1–4 млн нефронов. Каждый нефрон включает *почечное тельце* и *почечный каналец* (рис. 9.2).

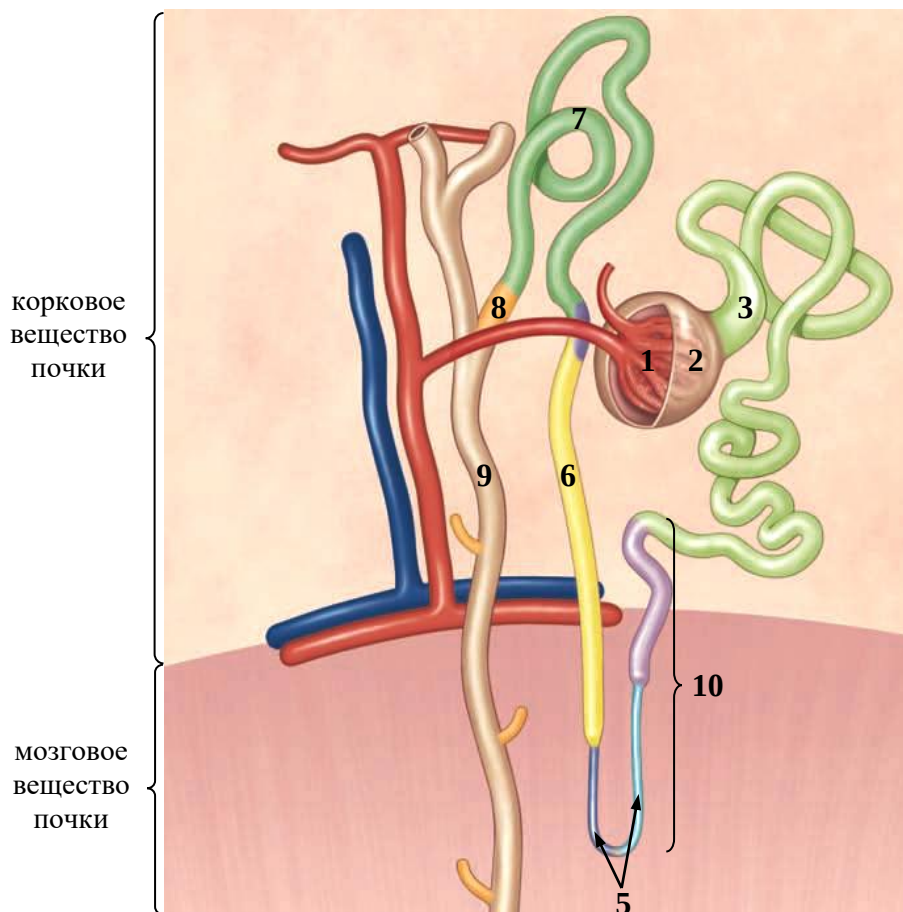


Рис. 9.2. Схема строения нефрона:

1 — сосудистый клубочек; 2 — капсула клубочка; 3 — проксимальный извитой каналец; 4 — проксимальный прямой каналец; 5 — тонкий каналец; 6 — дистальный прямой каналец; 7 — дистальный извитой каналец; 8 — связующий каналец; 9 — собирательный проток; 10 — петля нефрона

Почечный каналец посредством связующего канальца впадает в собирательный проток (собирательную трубочку), который продолжается в сосочковый проток, открывающийся на вершине пирамиды в полость малой почечной чашки.

Почечное тельце включает в себя *капсулу клубочка* (известную как капсула Шумлянского–Боумана) и *сосудистый клубочек*, состоящий из сплетения капилляров, которые начинаются от *приносящей клубочковой артериолы* (рис. 9.3). Из капилляров клубочка кровь поступает в *выносящую клубочковую артериолу*. Почечные тельца можно увидеть невооруженным глазом в виде красных точек в корковом веществе нефиксированной почки. В почечном тельце выделяют *сосудистый полюс*, находящийся в месте расположения приносящей и выносящей клубочковых артериол, и *мочевой полюс*, прилежащий к проксимальному почечному канальцу. В почечном тельце происходит ультрафильтрация крови, в результате чего образуется первичная моча.

Клубочек состоит из 30–50 петель капилляров фенестрированного типа. Между капиллярами располагается мезангий — структура, которая состоит из отростчатых сократимых мезангиальных клеток и мезангиального матрикса. Мезангиальные клетки представляют

собой специализированные перicyты, обладающие признаками одновременно гладких миоцитов и макрофагов. Эти клетки участвуют в регуляции кровотока в клубочке, в обновлении базальной мембраны, а также выделяют биологически активные вещества (простагландины и цитокины).

Капсула клубочка по форме напоминает двустенную чашу. Она образована наружным и внутренним (висцеральным) листками, между которыми находится полость, переходящая в просвет проксимального извитого канальца. Наружный листок капсулы сформирован одним слоем плоских клеток, лежащих на базальной мембране. Внутренний листок капсулы, охватывающий капилляры клубочка, состоит из крупных эпителиальных клеток — *подоцитов*, которые покрывают примерно 80 % поверхности капилляров клубочка. Оставшиеся 20 % поверхности окружены мезангиальными клетками (рис. 9.3).

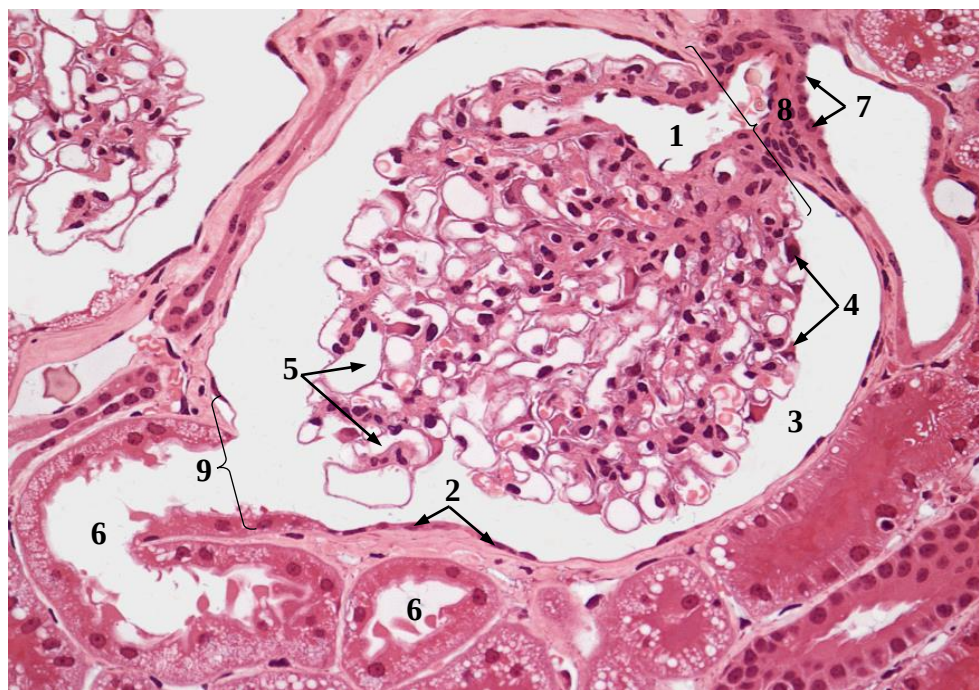


Рис. 9.3. Почечное тельце (гистологический препарат, окраска гематоксилином и эозином, большое увеличение):

1 — приносящая артериола; 2 — наружный листок капсулы почечного тельца; 3 — полость капсулы; 4 — внутренний листок капсулы почечного тельца; 5 — капилляры сосудистого клубочка; 6 — проксимальные почечные канальцы; 7 — клетки плотного пятна; 8 — сосудистый полюс; 9 — мочевой полюс

Подоциты входят в состав внутреннего листка капсулы клубочка. Они имеют несколько длинных широких первичных отростков — *цитотрабекул*, от которых отходят мелкие вторичные отростки — *цитоподии*, контактирующие с базальной мембраной. Между цитоподиями находятся фильтрационные щели, сообщающиеся с полостью капсулы. Гистологическое строение стенки капилляров сосудистого клубочка характеризуется рядом особенностей. В частности, до 30 % внутренней поверхности эндотелия занимают фенестры — щелевые диафрагмы, закрытые белково-полисахаридными комплексами. Эндотелиоциты лежат на хорошо развитой толстой базальной мембране, общей для эндотелиоцитов и подоцитов.

Эндотелий фенестрированных гемокапилляров, общая (трехслойная) базальная мембрана и щелевые диафрагмы подоцитов входят в состав **фильтрационного барьера**, через который фильтруются компоненты плазмы крови с образованием *первичной мочи*. Фильтрация плазмы крови из сосудов почечного клубочка обусловлена высоким гидростатическим давлением внутри гемокапилляров, которое развивается из-за того, что диаметр приносящей клубочковой артериолы примерно в два раза больше диаметра выносящей клубочковой артериолы. Фильтрационный барьер обладает избирательной проницаемостью — пропускает микрочастицы,

которые по величине не превышают 7 нм. Это связано с размером пор (отверстий) в среднем слое базальной мембраны. В норме через барьер не проходят форменные элементы крови и высокомолекулярные белки, такие, например, как глобулины и фибриноген.

Почечный каналец состоит из проксимального извитого, проксимального прямого, тонкого, дистального прямого и дистального извитого канальцев. Все части канальца участвуют в реабсорбции воды и большей части молекул из первичной мочи в оплетающие их капилляры, а также в секреции в мочу некоторых веществ.

От мочевого полюса почечного тельца начинается *проксимальный извитой каналец*, который оплетают гемокапилляры, образовавшиеся в результате ветвления выносящей клубочковой артериолы. В этом отделе нефрона происходит *облигатная реабсорбция* до 80 % воды, электролитов и целого ряда органических веществ (глюкозы, белков, липидов, витаминов и др.). Обратному всасыванию не подвергаются конечные продукты метаболизма, в частности мочевины. Проксимальный извитой и проксимальный прямой канальцы имеют щелевидный просвет. Их стенка выстлана однослойным кубическим эпителием с мутной оксифильной цитоплазмой. При световой микроскопии границы между клетками плохо различимы. На их поверхности хорошо выражена щеточная каемка. В базальной части клеток присутствует базальная исчерченность (базальный лабиринт), представленная складками плазмолеммы с находящимися между ними удлинёнными митохондриями (рис. 9.4). Такое строение клеток способствует активному транспорту в процессе облигатной реабсорбции.

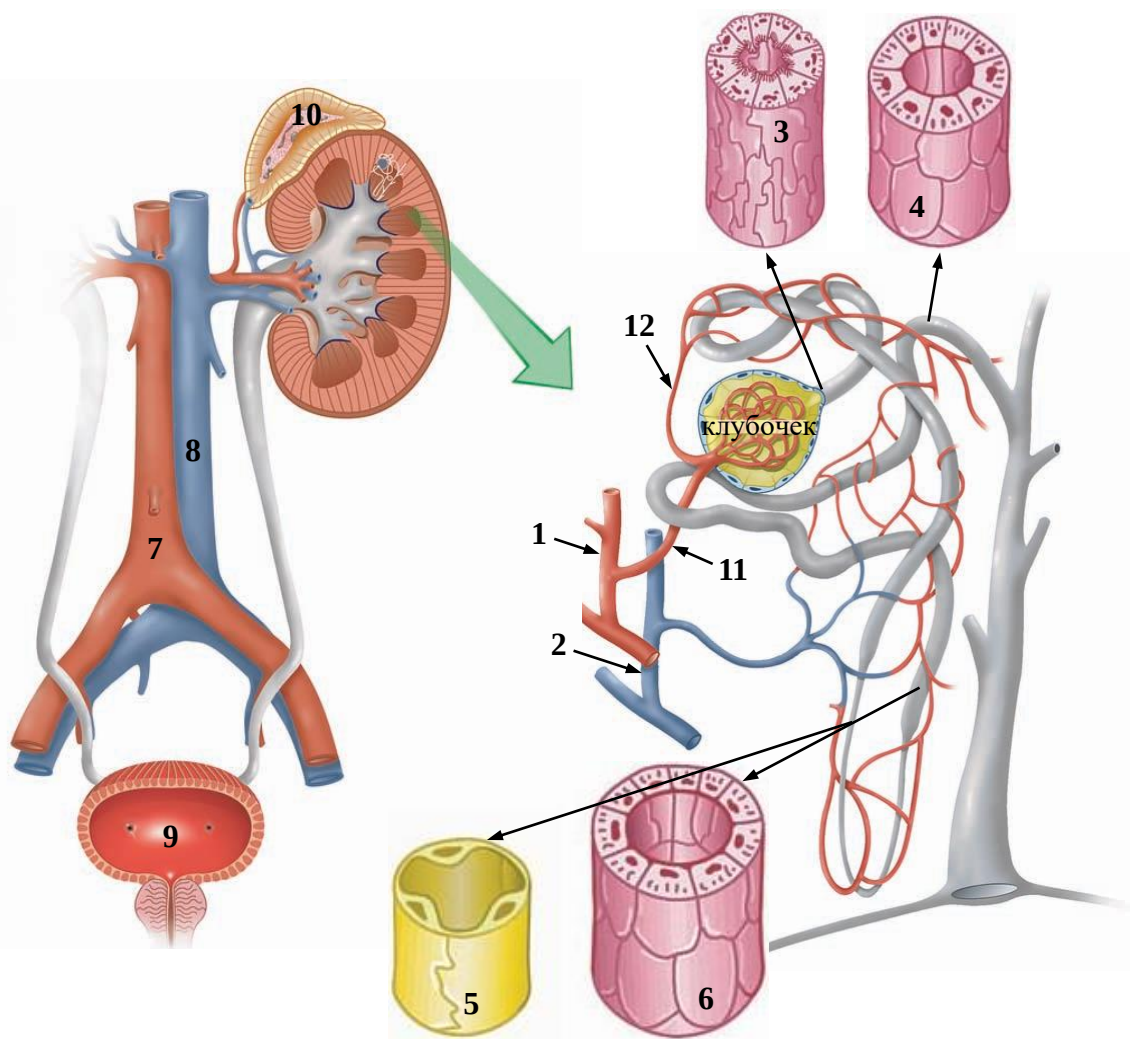


Рис. 9.4. Схема строения и кровоснабжения нефрона:

1 — междольковая артерия; 2 — междольковая вена; 3 — проксимальный извитой каналец; 4 — проксимальный прямой каналец; 5 — тонкий каналец; 6 — дистальный прямой каналец; 7 — брюшная аорта; 8 — нижняя полая вена; 9 — мочевой пузырь; 10 — надпочечник; 11 — приносящая артериола; 12 — выносящая артериола

Петля нефрона (петля Генле) образована из нисходящего и восходящего сегментов. Ее нисходящая часть состоит из проксимального прямого канальца и нисходящего сегмента тонкого канальца. Восходящая часть образована восходящим сегментом тонкого канальца и дистальным прямым канальцем.

Стенка *тонкого канальца* нефрона (тонких нисходящего и восходящего сегментов петли нефрона) образована уплощенными эпителиальными клетками со слабо развитыми оргanelлами. В этом отделе почечного канальца осуществляется пассивное всасывание воды (концентрирование мочи) благодаря высокому осмотическому давлению интерстициальной жидкости из-за всасывания NaCl в восходящей части петли нефрона.

Дистальный каналец состоит из прямого (толстая восходящая часть петли нефрона) и извитого канальцев. В отличие от проксимального (табл. 9.1), дистальный каналец имеет меньший диаметр и больший просвет, выстланный кубическим эпителием без щеточной каемки. Клетки имеют светлую цитоплазму, хорошо различимые границы и базальную исчерченность. В дистальном извитом канальце под контролем альдостерона осуществляется активный процесс всасывания электролитов (*факультативная реабсорбция*), что создает высокое осмотическое давление в окружающей соединительной ткани и способствует реабсорбции воды из проходящих по соседству с дистальным канальцем собирательных протоков. Кроме того, в этом отделе нефрона экскретируются отдельные продукты обмена веществ, красители и лекарства.

Таблица 9.1

Сравнительная характеристика дистального и проксимального канальцев нефрона

Критерии сравнения	Проксимальный каналец	Дистальный каналец
Наличие щеточной каемки (микроворсинок)	Присутствует	Отсутствует
Выраженность апикальной границы клеток	Невыраженная	Выраженная
Просвет канальца	Узкий	Широкий
Тинкториальные свойства цитоплазмы	Выраженно оксифильная (из-за обилия митохондрий), вакуолизированная	Слабо оксифильная (из-за небольшого количества митохондрий), гомогенная
Базальная исчерченность	Хорошо выражена	Выражена умеренно
Функция	Активная облигатная реабсорбция	Активная факультативная реабсорбция

В зависимости от расположения почечного тельца и глубины погружения петли Генле выделяют **корковые** (~ 85 %) и **юкстамедуллярные** (~ 15 %) **нефроны**. Петля Генле *кортового коркового нефрона* полностью располагается в корковом веществе в составе мозгового луча. Петля *промежуточного коркового нефрона* (большинство корковых нефронов) заходит в мозговое вещество на небольшую глубину. Почечное тельце юкстамедуллярного (около-мозгового, длинного) нефрона находится в глубоких слоях коркового вещества, у границы с мозговым веществом; его длинная петля Генле глубоко проникает в мозговое вещество и может достигать верхушки сосочка.

Кровоснабжение нефронов. Почечная артерия внутри органа разветвляется на сегментарные артерии. От них, в свою очередь, начинаются междольковые артерии, проходящие между почечными пирамидами. На границе коркового и мозгового вещества они распадаются на дуговые артерии, от которых вглубь коркового вещества отходят междольковые артерии. Междольковые артерии дают *приносящие артериолы*, кровоснабжающие 10–20 нефронов. Приносящие артериолы входят в почечные тельца и формируют сосудистый клубочек — первичную капиллярную сеть фенестрированных капилляров. Из клубочка выходит *выносящая артериола* (рис. 9.5). Ее диаметр в корковых нефронах меньше, чем диаметр приносящей артериолы, что способствует возникновению в первичной капиллярной сети необычно

высокого для капилляров давления — 50–90 мм рт. ст., которое создает оптимальные условия для фильтрации крови.

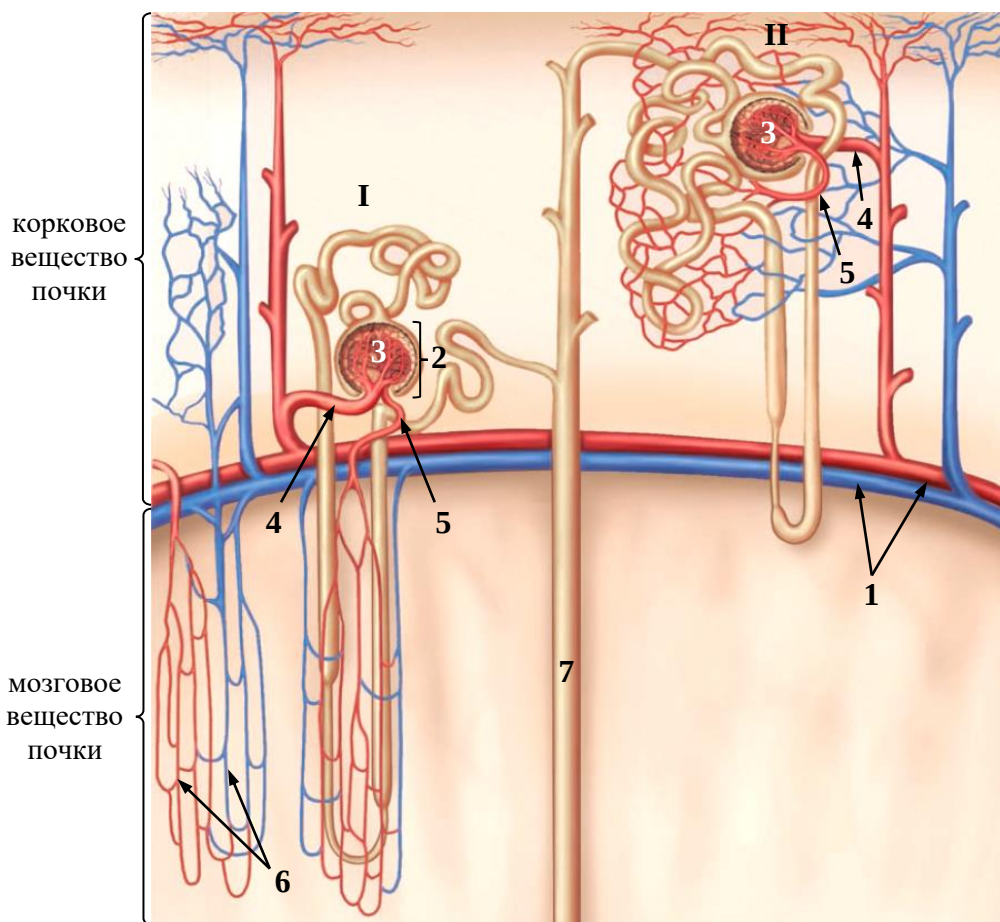


Рис. 9.5. Схема строения коркового и юкстамедуллярного нефронов (I — юкстамедуллярный нефрон. II — корковый нефрон):

1 — дуговые сосуды; 2 — почечное тельце; 3 — сосудистый клубочек; 4 — приносящая артериола; 5 — выносящая артериола; 6 — прямые сосуды; 7 — собирательный проток

Таким образом, капилляры сосудистого клубочка являются примером «чудесной» капиллярной сети, расположенной между сосудами одного типа — приносящей и выносящей артериолами. Выносящая артериола, в свою очередь, образует вторичную (перитубулярную) капиллярную сеть, окружающую почечный каналец. В этой сети осуществляется реабсорбция компонентов первичной мочи обратно в кровь. Капилляры перитубулярной сети продолжают последовательно в междольковые, дуговые и междольковые вены, а затем — в почечную вену.

В юкстамедуллярных нефронах разница в диаметре приносящей и выносящей артериол менее выражена, чем в корковых нефронах. Особенность юкстамедуллярных нефронов заключается в том, что их выносящая артериола не распадается на сеть перитубулярных капилляров вокруг канальцев коркового вещества, а формирует прямые сосуды (*vasa recta*) — длинные артериолы и венулы, которые спускаются в мозговое вещество параллельно петлям Генле.

При стрессе, физической нагрузке или шоке (например, геморрагическом) происходят активация симпатической нервной системы и сужение сосудов коркового вещества. В это время кровь перераспределяется в пользу юкстамедуллярных нефронов, обеспечивая сохранение функции концентрирования мочи.

В системе прямых сосудов при движении крови вниз, вглубь мозгового вещества, вода пассивно выходит из сосудов, а осмотически активные вещества (соли, мочевины) поступают в кровь. При движении обратно, в корковое вещество, процесс идет в обратном направлении:

вода возвращается в кровь, а соли и мочеви́на диффундируют в интерстиций. Эта система эффективно «запирает» осмотически активные соединения в мозговом веществе, предотвращая их вымывание и сохраняя стабильный осмотический градиент, что обеспечивает концентрирование мочи в собирательных протоках.

Дальнейший путь крови совпадает с таковым в корковых нефронах (рис. 9.6).

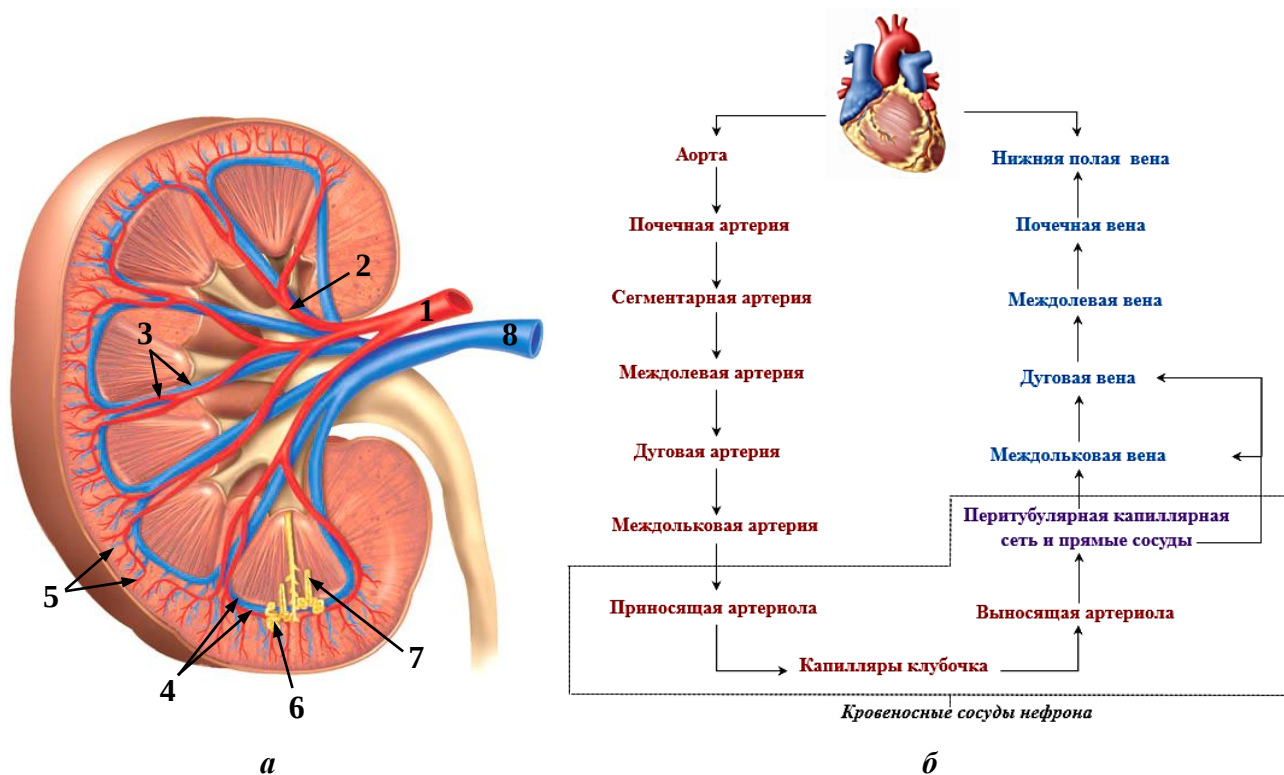


Рис. 9.6. Схема кровоснабжения почки:

а — кровеносные сосуды почки: 1 — почечная артерия; 2 — сегментарная артерия; 3 — междольковые артерия и вена; 4 — дуговые артерия и вена; 5 — междольковые артерия и вена; 6 — корковый нефрон; 7 — юкстамедуллярный нефрон; 8 — почечная вена;
б — схематический путь крови

Эндокринная функция почек. Юкстагломерулярный комплекс — это группа специализированных клеток в паренхиме почки, которые участвуют в регуляции водно-солевого обмена и артериального давления. Он находится в корковом веществе и включает в свой состав юкстагломерулоциты, клетки плотного пятна, а также экстрагломерулярные мезангиальные клетки (рис. 9.7).

Юкстагломерулоциты — видоизмененные гладкомышечные секреторные клетки средней оболочки приносящей клубочковой артериолы. В их цитоплазме содержатся гранулы с ренином. Ренин — фермент с гормоноподобным действием. Он необходим для образования ангиотензина II, самого сильного сосудосуживающего вещества. Кроме того, ренин стимулирует синтез альдостерона в клубочковой зоне коры надпочечника, который усиливает реабсорбцию натрия и воды в дистальных извитых канальцах и собирательных протоках. Это ведет к увеличению объема циркулирующей крови и повышению артериального давления. Такой механизм регуляции артериального давления называется ренин-ангиотензин-альдостероновой системой.

Плотное пятно — специализированная группа клеток, расположенная в участке дистального извитого канальца, который контактирует с приносящей и выносящей артериолами в области сосудистого полюса почечного тельца. Клетки плотного пятна имеют столбчатую форму, плотно прилегают друг к другу (отсюда и название структуры). Их ядра расположены ближе к апикальной части клетки, а базальная мембрана истончена. Клетки содержат рецепторы,

чувствительные к изменениям концентрации ионов Na^+ и Cl^- в моче. При низком уровне NaCl они оказывают воздействие на юкстагломерулоциты, стимулируя выброс ренина.

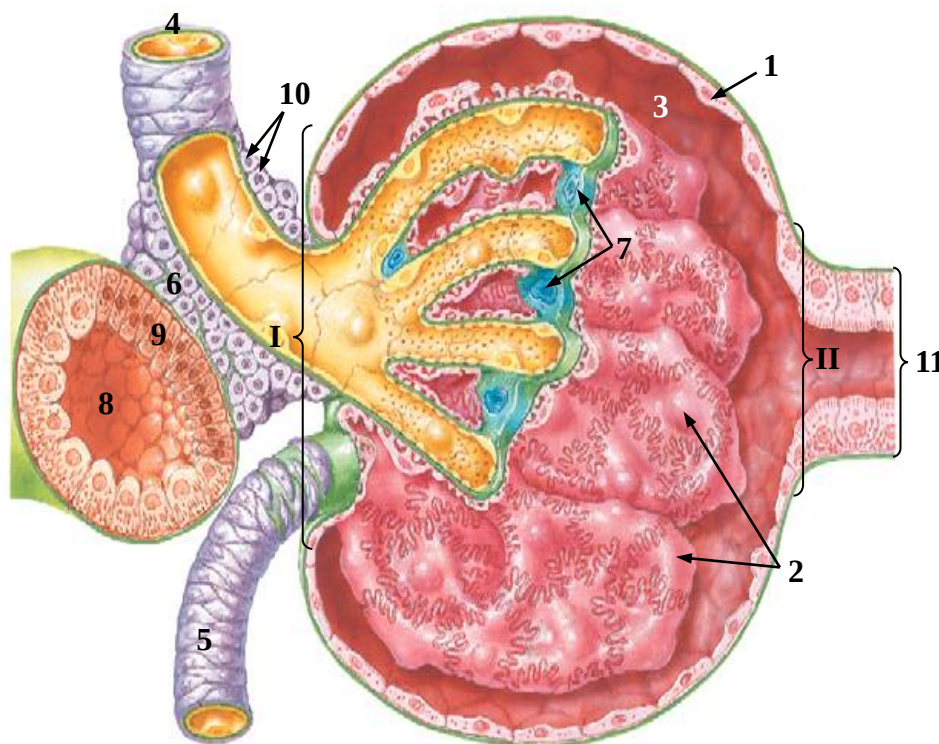


Рис. 9.7. Схема строения юкстагломерулярного комплекса (I — сосудистый полюс. II — мочевой полюс):

1 — наружный листок капсулы клубочка; 2 — внутренний листок капсулы клубочка; 3 — полость капсулы клубочка; 4 — приносящая артериола; 5 — выносящая артериола; 6 — экстрагломерулярные мезангиальные клетки; 7 — мезангиальные клетки; 8 — дистальный извитой каналец; 9 — плотное пятно; 10 — юкстагломерулоциты; 11 — проксимальный каналец

Экстрагломерулярные мезангиальные клетки располагаются в треугольном пространстве между приносящей и выносящей артериолами. Клетки плотного пятна при снижении концентрации натрия в дистальном канальце выделяют простагландины и оксид азота, которые диффундируют к юкстагломерулоцитам и вызывают выделение ренина. Экстрагломерулярные мезангиальные клетки, соединенные с ними щелевыми контактами, помогают синхронизировать эту реакцию, передавая ионные сигналы между клетками юкстагломерулярного аппарата.

Помимо юкстагломерулярного комплекса, входящего в состав ренин-ангиотензин-альдостероновой системы и повышающего артериальное давление, в почках функционирует **калликреин-кининовая система**, способствующая его снижению. Клетки дистальных извитых канальцев и собирательных протоков продуцируют фермент калликреин, катализирующий образование брадикинина из высокомолекулярных предшественников, который вызывает расширение сосудов и способствует снижению артериального давления. Кроме этого, брадикинин снижает реабсорбцию натрия в канальцах почки.

Простагландиновый аппарат почки включает интерстициальные клетки стромы и светлые клетки эпителия собирательных протоков. Интерстициальные клетки лежат в мозговом веществе почек, а их отростки охватывают капилляры вторичной капиллярной сети и канальцы нефрона. Интерстициальные и светлые клетки собирательных протоков вырабатывают простагландины, регулирующие общий и почечный кровоток. Простагландины снижают чувствительность к альдостерону и подавляют действие вазопрессина. Таким образом, основные эффекты простагландинов — вазодилатация, контроль клубочковой фильтрации и обеспечение постоянного почечного кровотока.

Интерстициальные клетки вырабатывают также *эритропоэтин*, который стимулирует образование эритроцитов в красном костном мозге.

Клетки проксимальных извитых канальцев нефрона синтезируют активную форму витамина D — кальцитриол, который усиливает всасывание кальция в кишечнике и почках, стимулирует реабсорбцию фосфатов в кишечнике.

9.2. МОЧЕВЫВОДЯЩИЕ ПУТИ

Внутрипочечные мочевыводящие пути включают собирательные протоки, малые и большие почечные чашки, а также почечную лоханку.

Собирательные протоки не входят в состав нефрона. Они формируются из дистальных извитых канальцев, собирают мочу из множества нефронов и транспортируют ее в почечные чашки (чашечки). В собирательных протоках происходит пассивная факультативная реабсорбция воды (под контролем антидиуретического гормона и альдостерона). Собирательные протоки выстланы кубическим эпителием в корковом веществе почки и столбчатым эпителием в глубоких отделах мозгового вещества. В состав эпителия входит два типа клеток: главные (светлые) клетки, участвующие в реабсорбции воды, и вставочные (темные) клетки, которые секретируют ионы H^+ и Cl^- , в результате чего реакция мочи становится слабокислой, что препятствует образованию камней и обеспечивает ее бактерицидные свойства. Собирательные протоки впадают в *сосочковые протоки*, открывающиеся сосочковыми отверстиями на вершине почечного сосочка.

Таким образом, процесс мочеобразования складывается из трех фаз: *фильтрации*, *реабсорбции* и *секреции*, — протекающих в различных отделах нефронов и собирательных протоков.

К **внепочечным мочевыводящим путям** относятся мочеточники, мочевой пузырь, мочеиспускательный канал (уретра). Все эти органы имеют слизистую, мышечную и серозную или адвентициальную оболочки.

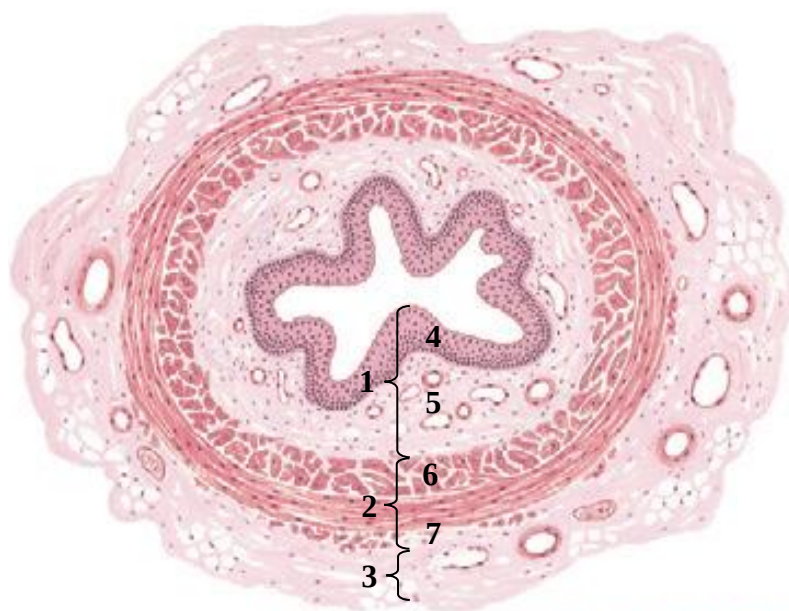


Рис. 9.8. Мочеточник на поперечном срезе (рисунок гистологического препарата, малое увеличение):

1 — слизистая оболочка; 2 — мышечная оболочка; 3 — адвентициальная оболочка; 4 — переходный эпителий; 5 — собственная пластинка слизистой оболочки; 6 — внутренний слой мышечной оболочки; 7 — наружный слой мышечной оболочки

Мочеточник — парный полый трубчатый орган (рис. 9.8). Его слизистая оболочка представлена переходным эпителием, в котором различают базальный, промежуточный и поверхностный слои, а также собственную пластинку, состоящую из рыхлой соединительной ткани. Эпителий непроницаем для воды и солей. Его поверхностный слой содержит одно- или многоядерные крупные клетки куполообразной формы (диаметром от 25 до 250 мкм), выпячивающиеся в просвет (зонтичные уротелиоциты). Клетки имеют многочисленные инвагинации плазмолеммы и мембранные пузырьки, которые служат резервом мембраны, что позволяет им уплощаться при растяжении органа и эпителия. В нижней части мочеточников в глубоких отделах собственной пластинки слизистой оболочки соединительная ткань

более рыхлая и содержит мелкие слизистые железы. Иногда эту часть собственной пластинки описывают как подслизистую основу. Слизистая оболочка образует продольные складки, придающие мочеточнику на поперечном срезе характерный звездчатый вид.

Мышечная оболочка в мочеточнике имеет внутренний продольный и наружный циркулярный слои гладкомышечных клеток. В нижней трети мочеточника и в мочевом пузыре появляется дополнительный наружный продольный слой.

Адвентициальная оболочка образована рыхлой соединительной тканью.

Мочевой пузырь — полый мышечный орган, предназначенный для накопления и выведения мочи.

Слизистую оболочку мочевого пузыря покрывает многослойный переходный эпителий (рис. 9.9).

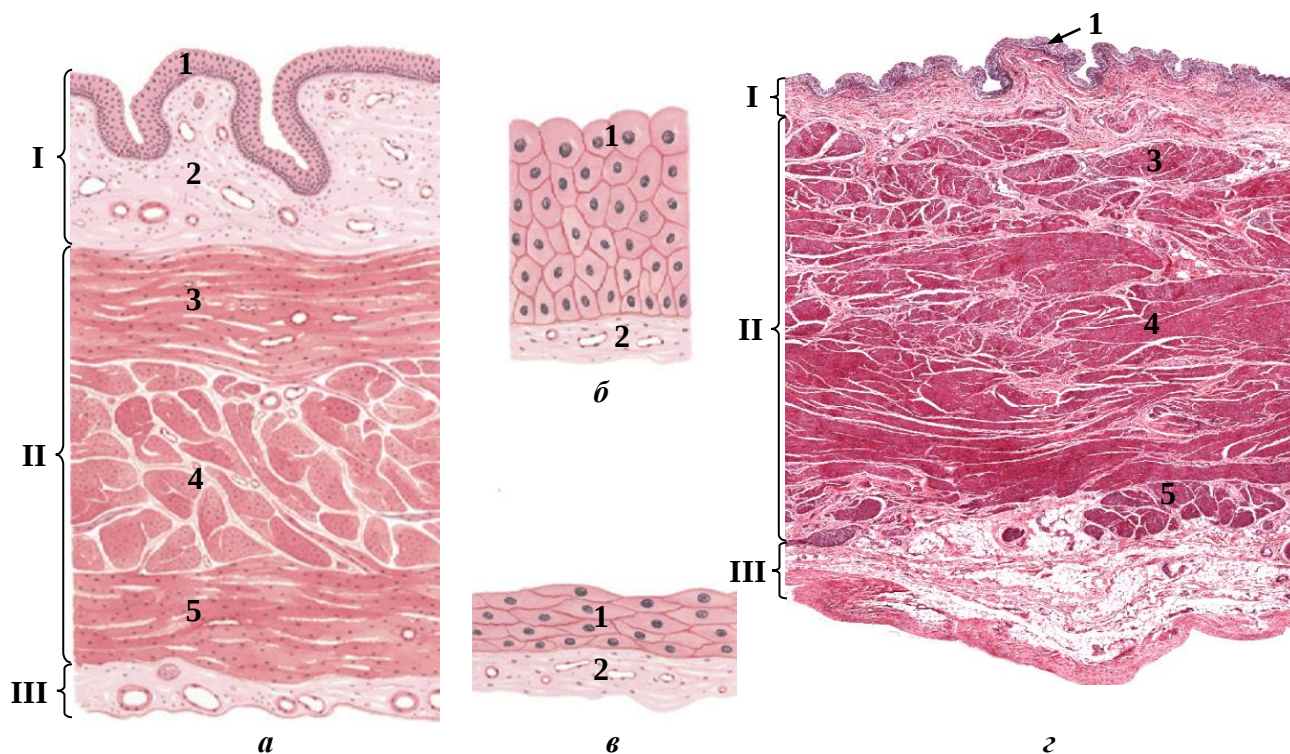


Рис. 9.9. Послойное строение стенки мочевого пузыря (I — слизистая оболочка. II — мышечная оболочка. III — адвентициальная оболочка):

а — все слои (схема); *б* — слизистая оболочка в спавшемся состоянии (схема); *в* — слизистая оболочка в наполненном состоянии (схема); *г* — гистологический препарат (окраска гематоксилином и эозином, малое увеличение):

1 — переходный эпителий; 2 — собственная пластинка; 3–5 — слои мышечной оболочки

Собственная пластинка слизистой оболочки представлена рыхлой соединительной тканью с сосудистыми и нервными сплетениями. Эта пластинка обеспечивает подвижность слизистой оболочки при растяжении органа во время заполнения мочой. В области треугольника мочевого пузыря, который находится между устьями мочеточников и внутренним отверстием уретры, слизистая оболочка не образует складок, что предотвращает перекрытие отверстий мочеточников и мочеиспускательного канала и обеспечивает беспрепятственный ток мочи.

Мышечная оболочка пузыря состоит из трех слоев гладких миоцитов, не имеющих четкого разделения. Внутренний слой — преимущественно продольный, средний слой — циркулярный, наружный слой содержит продольные и косые пучки. Все три слоя переплетаются и функционируют как единая мышца — *детрузор пузыря*, — обеспечивающая сокращение стенки при мочеиспускании. Вокруг внутреннего отверстия мочеиспускательного канала формируется утолщение циркулярного слоя мышечной оболочки — *внутренний* (непроизвольный) *сфинктер уретры*.

Наружная оболочка — адвентициальная (покрывает переднюю и боковые поверхности тела мочевого пузыря, а также его дно) и серозная (распространяется на верхнюю и, частично, заднюю поверхность мочевого пузыря).

Стенка *мочеиспускательного канала* (уретры) образована двумя оболочками и имеет выраженные половые различия (табл. 9.3). В мужской уретре выделяют четыре части: *внутристеночную, простатическую, перепончатую и губчатую*. Выше наружного отверстия мочеиспускательного канала расположено расширение — ладьевидная ямка. У женщин уретра короче и шире, что повышает риск восходящих инфекций (цистит, уретрит).

Таблица 9.3

Сравнительная характеристика мужской и женской уретры

Параметры	Мужская уретра	Женская уретра
Рельеф слизистой оболочки	Складки, особенно в перепончатой и простатической частях	Складки менее выражены
Эпителий	Во внутристеночной и простатической частях — переходный. В перепончатой и губчатой частях — многослойный столбчатый или многорядный столбчатый. В области ладьевидной ямки — многослойный плоский неороговевающий	В проксимальной трети — переходный. В средней и дистальной третях — сначала многослойный столбчатый, затем многослойный плоский неороговевающий
Собственная пластинка	Рыхлая соединительная ткань, содержит простые (уретральные железы, железы Литтре)	Трубчатые слизистые железы
Мышечная оболочка	Во внутристеночной части — три слоя гладких миоцитов, как в мочевом пузыре. В простатической части — два слоя гладких миоцитов: внутренний — продольный, наружный — циркулярный. В перепончатой части — в основном продольные пучки гладких миоцитов. В губчатой части — единичные миоциты	Два слоя гладких миоцитов на всем протяжении: внутренний — продольный, наружный — циркулярный

В эмбриогенезе человека почки проходят три последовательные стадии развития, отражающие эволюционные этапы формирования выделительной системы:

1. Пронефрос (предпочка) — рудиментарный орган, который не функционирует.
2. Мезонефрос (первичная почка) — функционирует во время внутриутробного развития (с 4-й по 12-ю недели).
3. Метанефрос (вторичная почка) — является эмбриональным предшественником definitiva почки.

Эмбриональным источником развития мочевой системы служит промежуточная мезодерма. Ее сегментированные участки (нефротомы) дают начало канальцам пронефроса и мезонефроса, а несегментированная каудальная часть (метанефрогенная бластема) — источник формирования нефронов метанефроса.

Пронефрос (предпочка) развивается на 3–4-й неделе эмбриогенеза в области шейного отдела зародыша. Предпочка состоит из 7–10 пар пронефральных канальцев, которые открываются в целом. Эта почка рудиментарна, фактически не функционирует (существует около 40 ч). Одновременно с предпочками латеральнее от них появляется парный *мезонефрический проток* (вольфов проток), который образуется при слиянии дистальных частей пронефральных канальцев и является зачатком мочевыводящих путей (рис. 9.10).

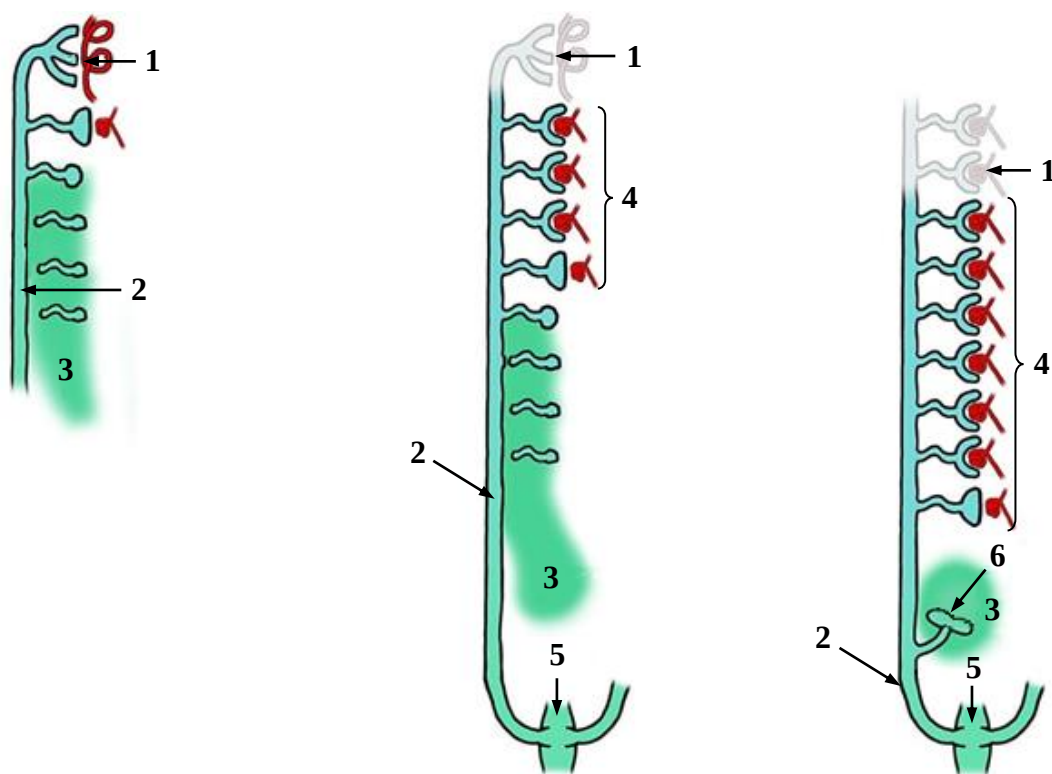


Рис. 9.10. Схема развития почки:

1 — пронефрос; 2 — мезонефрический проток; 3 — метанефрогенная бластема; 4 — мезонефрос;
5 — клоака; 6 — закладка внутрипочечных мочевыводящих путей

Мезонефрос (первичная почка) формируется на 4–8-й неделе эмбрионального развития в грудном и поясничном отделах зародыша. Состоит из 40–50 пар мезонефральных канальцев. Проксимальные концы образуют почечные тельца, окружая сосудистые клубочки. Дистальные концы впадают в мезонефрический (вольфов) проток. У эмбрионов мужского пола канальцы мезонефроса — источник развития семявыносящих путей.

Метанефрос (вторичная почка) появляется на 5-й неделе эмбриогенеза из метанефрогенной бластемы и дистального отдела мезонефрического протока. Дистальный конец протока врастает в метанефрогенную бластему, участвуя в формировании собирательных протоков, сосочковых протоков, чашечек, лоханки и мочеточников. Элементы бластемы сохраняются до 3 лет, обеспечивая постнатальный нефрогенез. Стромальные элементы (сосуды и соединительная ткань) формируются из мезенхимы.

Переходный эпителий мочевого пузыря развивается из энтодермы урогенитального синуса (вентральная часть клоаки), соединительная и гладкая мышечная ткани — из мезенхимы. Треугольник мочевого пузыря развивается в процессе слияния дистальных частей мезонефрических протоков.

ГЛАВА 10

МУЖСКАЯ ПОЛОВАЯ СИСТЕМА

Мужская половая система состоит из наружных и внутренних половых органов. К наружным половым органам относятся половой член (пенис) и мошонка. Внутренние мужские половые органы представлены яичком с придатком яичка, семявыносящим и семявыбрасывающим протоками, простатой, семенной и бульбоуретральной железами (рис. 10.1).

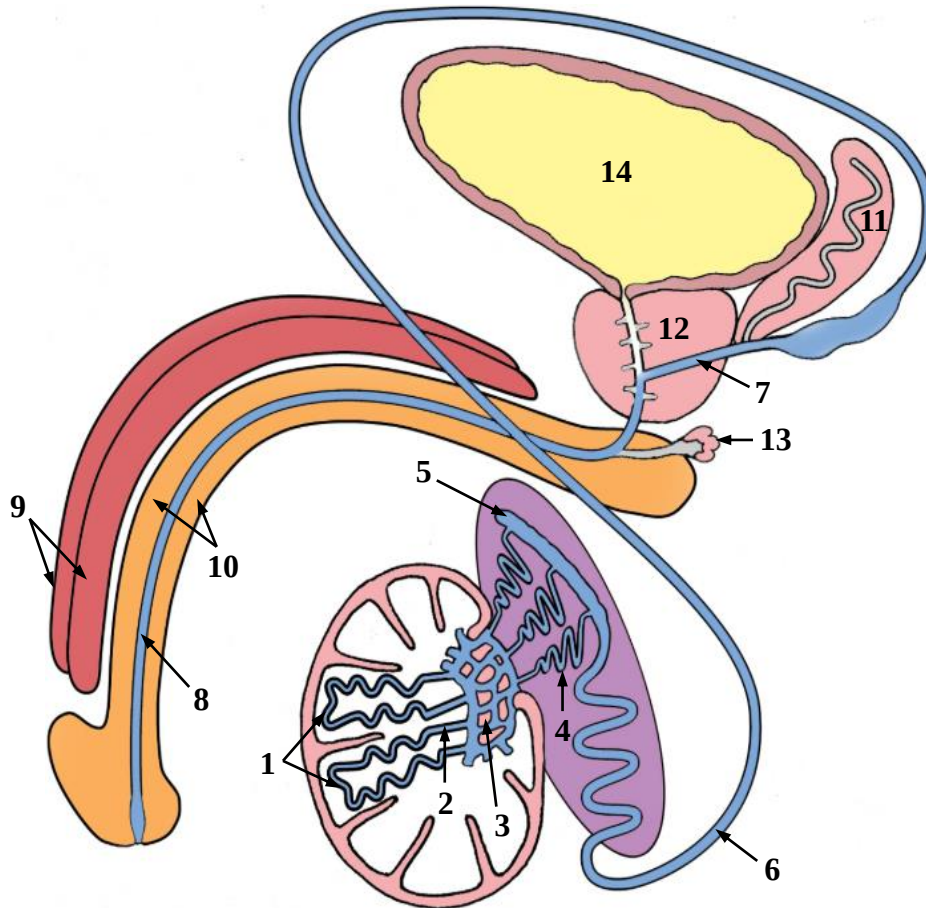


Рис. 10.1. Схема строения органов мужской половой системы:

1 — извитые семенные канальцы; 2 — прямые семенные канальцы; 3 — сеть яичка; 4 — выносящие канальцы яичка; 5 — проток придатка; 6 — семявыносящий проток; 7 — семявыбрасывающий проток; 8 — уретра; 9 — пещеристое тело пениса; 10 — губчатое тело пениса; 11 — семенной пузырек; 12 — простата; 13 — бульбоуретральная железа; 14 — мочевого пузыря

10.1. Яичко

Яичко представляет собой парный орган овоидной формы, длиной 4–5 см. Эта железа выполняет генеративную и эндокринную функции, обеспечивая образование половых клеток (сперматозоидов) и продукцию мужских половых гормонов, преимущественно тестостерона. В свою очередь, эти функции регулируются фолликулостимулирующим (ФСГ) и лютеинизирующим (ЛГ) гормонами передней доли гипофиза.

Снаружи яичко покрыто плотной *белочной оболочкой*. У заднего края яичка она утолщается и на некоторое расстояние входит вглубь органа, образуя *средостение яичка*. От средостения в *паренхиму яичка* идут соединительнотканые перегородки, которые делят ее на *дольки*. Важнейшими структурно-функциональными компонентами яичка являются *извитые* и *прямые семенные канальцы*, *сеть яичка* и *выносящие канальцы яичка* (рис. 10.2). Суммарная длина этих канальцев достигает одного километра.

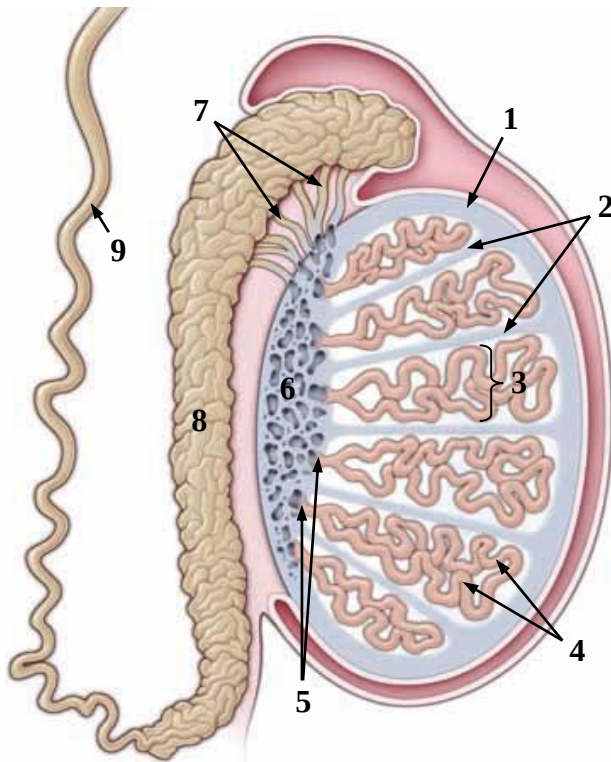


Рис. 10.2. Схема строения яичка и его придатка:
1 — белочная оболочка; 2 — перегородки яичка;
3 — долька яичка; 4 — извитые семенные канальцы; 5 — прямые семенные канальцы; 6 — сеть яичка; 7 — выносящие канальцы яичка; 8 — проток придатка яичка; 9 — семявыносящий проток

витую агранулярную эндоплазматическую сеть, аппарат Гольджи, лизосомы и трофические включения. Клеточная мембрана образует глубокие впячивания, в которых располагаются развивающиеся половые клетки.

Поддерживающие клетки создают для развивающихся гамет необходимое микроокружение. Они выполняют трофическую функцию, обеспечивая половые клетки питательными веществами, вырабатывают андрогенсвязывающий белок (секреторная функция), доставляющий мужской половой гормон к развивающимся сперматозоидам, способствуя созданию оптимальной гормональной среды для прохождения всех этапов сперматогенеза. Поддерживающие клетки создают каркас для сперматогенного эпителия, способствуют перемещению клеток в просвет канальца по мере их созревания, после чего фагоцитируют остаточные тельца и дегенерирующие половые клетки.

Важнейшая роль клеток Сертоли — формирование гематотестикулярного барьера, который защищает сперматогенные клетки от иммунного ответа организма. От боковых поверхностей соседних sustentоцитов отходят отростки, которые соединяются между собой плотными контактами, десмосомами и щелевидными контактами. За счет этого сперматогенный эпителий разделяется на два отдела. В базальном отделе находятся сперматогонии, в адлюминальном (апикальном) — сперматоциты, сперматиды, а также сперматозоиды, чьи хвосты обращены в просвет семенного канальца. Плотные контакты, образующиеся на соприкасающихся поверхностях соседних поддерживающих клеток, служат важным звеном гематотестикулярного барьера. **Гематотестикулярный барьер** включает эндотелий капилляров яичка с базальной мембраной и перицитами; узкие прослойки интерстициальной соединительной ткани с макрофагами; фиброзный и миоидный слои стенки извитого семенного канальца; базальную мембрану и плотные контакты между отростками sustentоцитов. Этот барьер защищает половые клетки от действия токсинов, препятствует поступлению

В состав каждой дольки входит 2–3 извитых семенных канальца. Они окружены рыхлой соединительной тканью, содержащей нервные волокна, кровеносные сосуды и интерстициальные эндокриноциты (клетки Лейдига), которые секретируют гормон *тестостерон*. У половозрелого мужчины на долю клеток Лейдига приходится до 15 % массы яичка.

Стенка извитых канальцев образована сперматогенным эпителием, окруженным оболочкой из 3–5 слоев миоидных клеток (миоидный слой) и сплетением коллагеновых волокон (фиброзный слой). Миоидные клетки содержат актиновые филаменты. За счет этих клеток обеспечивается ритмичное сокращение стенки канальцев.

Сперматогенный эпителий состоит из поддерживающих эпителиоцитов и сперматогенных клеток на разных стадиях (сперматогонии, сперматоциты, сперматиды и сперматозоиды).

Поддерживающие клетки (сустентоциты, клетки Сертоли) имеют вид высоких пирамид с вытянутыми верхушками, которые достигают просвета канальца. Цитоплазма клеток содержит ядро неправильной формы со светлым ядрышком, хорошо раз-

в кровь «забарьерных» антигенов и не допускает к клеткам антиспермальные антитела. При нарушении целостности барьера, например в результате травмы яичка, могут развиваться аутоиммунные реакции с разрушением тканей половой железы.

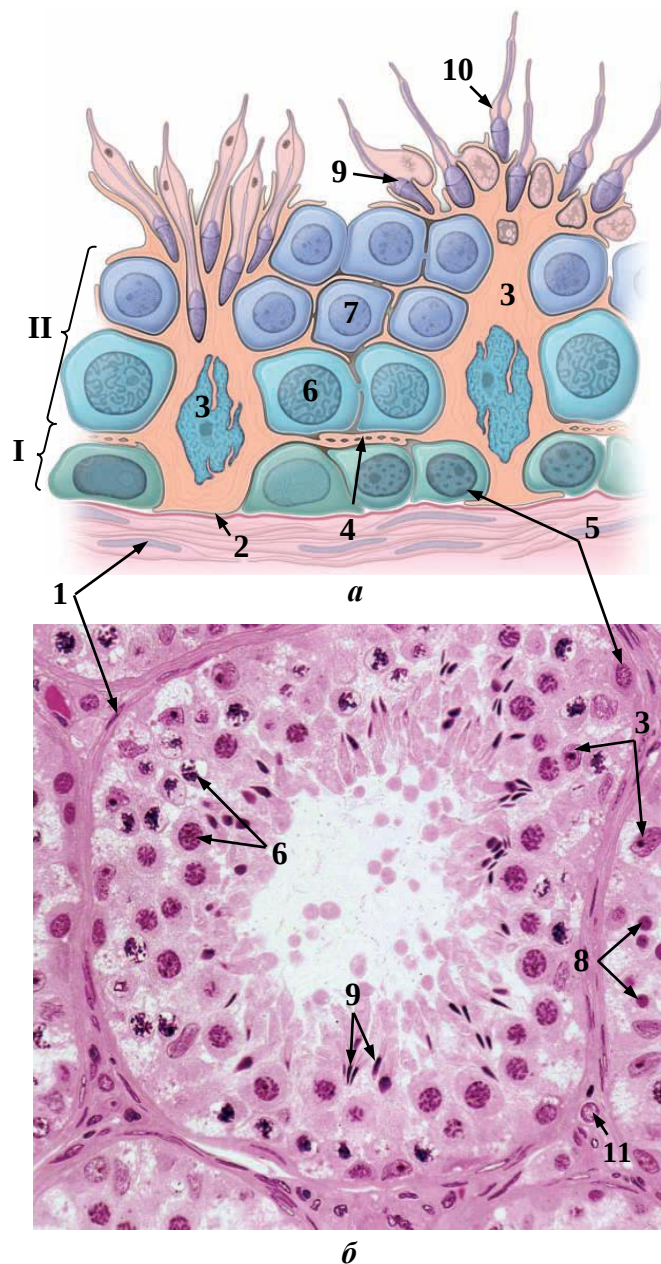


Рис. 10.3. Извитой семенной каналец (I — базальный отдел. II — адлюминальный отдел): а — схема; б — гистологический препарат (окраска гематоксилином и эозином, большое увеличение):

1 — миоидные клетки; 2 — базальная мембрана; 3 — sustentocytes; 4 — контакты между клетками Сертоли; 5 — сперматогонии; 6 — первичные сперматоциты; 7 — вторичные сперматоциты; 8 — ранние сперматиды; 9 — поздние сперматиды; 10 — сперматозоиды; 11 — интерстициальный эндокриноцит

В стенке извитых семенных канальцев осуществляется **сперматогенез** — образование мужских половых клеток. Данный процесс протекает непрерывно, начиная с периода полового созревания и в течение всего репродуктивного периода жизни организма. Продолжительность полного цикла дифференцировки одной клетки-предшественницы (сперматогонии) в зрелый сперматозоид у человека составляет 64–75 дней.

Сперматогенез включает четыре последовательные стадии: размножения, роста, созревания и формирования. При этом стадия размножения происходит в базальном отделе извитых семенных канальцев, все последующие стадии — в их адлюминальном отделе (рис. 10.3).

На **стадии размножения** происходит митотическое деление диплоидных клеток-предшественников — сперматогониев. Пул этих клеток морфофункционально неоднороден. Он включает резервные, редко делящиеся сперматогонии (тип А, темные), активно пролиферирующие сперматогонии (тип А, светлые), которые обновляют клеточный пул, а также их прямых потомков — сперматогонии типа В. Клетки типа В прекращают митозы и готовятся к стадии роста.

Из каждой новой генерации часть клеток начинает дифференцироваться в **первичные сперматоциты**. Другая часть клеток остается в качестве резерва для поддержания численности популяции сперматогоний. В извитых семенных канальцах сперматогонии располагаются вблизи базальной мембраны между основаниями поддерживающих клеток. Они имеют небольшие размеры и лежат в один или несколько рядов. Темное однородное по окраске ядро занимает почти всю клетку.

На **стадии роста** первичные сперматоциты увеличиваются в размерах и проходят профазу первого мейотического деления (первого деления созревания). Один или несколько рядов этих клеток располагаются над сперматогониями и отличаются от них более крупными размерами и наличием темного ядра с выраженной сетчатой структурой.

На **стадии созревания** завершается первое мейотическое деление. В результате из каждого первичного сперматоцита образуется два *вторичных сперматоцита*, которые тотчас вступают во второе деление созревания. При этом не происходит удвоения числа хромосом, и образовавшиеся дочерние клетки (*сперматиды*) имеют гаплоидный набор хромосом. Поскольку в клеточном цикле вторичных сперматоцитов практически отсутствует интерфаза, их трудно идентифицировать на гистологических препаратах.

Поэтому над сперматоцитами первого порядка ближе к центру канальца располагается несколько рядов сперматид, соединённых цитоплазматическими мостиками в синцитий, — мелких клеток, содержащих светлое ядро округлой формы (*ранние сперматиды*), и клеток с удлинёнными темными ядрами и со жгутиками (*поздние сперматиды*). Поздние сперматиды расположены ближе к просвету канальца.

На **стадии формирования** (спермиогенеза) сперматиды претерпевают сложные преобразования: происходит поляризация клетки со смещением ядра к одному полюсу (где формируется акросома) и образованием жгутика от центриолей — у противоположного.

Ключевым событием является удаление избыточной цитоплазмы с ненужными оргanelлами. Они отделяются в виде остаточных телец, которые впоследствии фагоцитируются клетками Сертоли. Это позволяет будущему сперматозоиду достичь компактной формы.

В результате сперматиды превращаются в *зрелые сперматозоиды*, которые имеют четко выраженную головку, направленную в сторону поддерживающих клеток, и хвостовую часть, обращенную в просвет канальца.

Таким образом, в процессе сперматогенеза из одного первичного сперматоцита образуется четыре зрелых мужских половых клетки. Процесс образования мужских половых клеток протекает волнообразно, поэтому на разных срезах одного и того же канальца могут наблюдаться разные комбинации клеток с преобладанием или отсутствием клеточных форм, свойственных той или иной стадии сперматогенеза.

Дифференцировка мужских половых клеток представляет собой тонко регулируемый гормональный процесс, в котором ключевую роль играют два гормона гипофиза — ЛГ и ФСГ. Их действие направлено на разные клетки яичка и обеспечивает как выработку необходимых веществ, так и обратную связь для контроля всего процесса.

ЛГ воздействует на *интерстициальные эндокриноциты*, или клетки Лейдига. Главная задача ЛГ — заставить эти клетки вырабатывать тестостерон, основной мужской половой гормон. Именно тестостерон создает гормональную среду, необходимую для завершения сложных этапов деления и созревания будущих сперматозоидов внутри семенных канальцев.

ФСГ направляет свою активность на *суспендоциты*, или клетки Сертоли. Под влиянием ФСГ клетки Сертоли производят андроген-связывающий белок, который связывает тестостерон, создавая его высокую концентрацию непосредственно вокруг созревающих сперматозоидов, что значительно повышает эффективность действия гормона.

Кроме того, клетки Сертоли под воздействием ФСГ секретируют ингибины. Эти гормоны подают сигнал гипофизу, сообщая о достаточной активности в яичках. В ответ гипофиз снижает выработку ФСГ, предотвращая избыточную стимуляцию. Это классический пример отрицательной обратной связи, поддерживающей гормональный баланс.

Отдельно стоит упомянуть антимюллеров гормон, который также вырабатывается клетками Сертоли. Его основная роль — регуляция развития мужской репродуктивной системы у эмбриона. Во взрослом организме его уровень низок, и считается, что он может оказывать ингибирующее влияние на сперматогенез, добавляя еще один уровень внутреннего контроля.

Таким образом, сперматогенез — это результат слаженного дуэта гормонов гипофиза и клеток яичка. ЛГ через тестостерон задает общий гормональный фон и силу процесса, а ФСГ через клетки Сертоли обеспечивает его точную локальную настройку и саморегуляцию через обратную связь.

10.2. СЕМЯВЫНОСЯЩИЕ ПУТИ

Представляют собой систему канальцев и протоков, по которым сперматозоиды и семенная жидкость транспортируются из извитых семенных канальцев в мочеиспускательный канал. В них также осуществляется созревание гамет и депонирование спермы.

Внутригонадные пути полностью расположены в паренхиме яичка. К ним относятся прямые семенные канальцы и сеть яичка. **Внегонадные пути** — это система протоков, соединяющих яичко с мочеиспускательным каналом. Они включают выносящие канальцы яичка, проток придатка яичка, семявыносящий проток, семявыбрасывающий проток.

Извитые семенные канальцы, направляясь к средостению яичка, сливаются в короткие **прямые семенные канальцы**, которые затем продолжаются в сеть яичка. Их начальные участки выстланы только sustentocyтaми, которые ближе к сети яичка сменяются однослойным кубическим эпителием с микроворсинками и единичными ресничками на апикальной поверхности.

Сеть яичка находится в средостении яичка. Образующие ее канальцы выстланы однослойным кубическим, местами плоским эпителием. Клетки имеют микроворсинки и единичную неподвижную ресничку на апикальной поверхности. Функция: секреция и всасывание жидкости, пассивное проведение сперматозоидов.

Из сети яичка берут начало 10–15 **выносящих канальцев яичка**, которые формируют головку придатка яичка. Они выстланы двухрядным эпителием (рис. 10.4, 10.5), состоящим из чередующихся групп столбчатых и кубических клеток. Такое расположение клеток придает эпителиальному слою неровный контур, а просвет канальца приобретает характерный зубчатый вид.

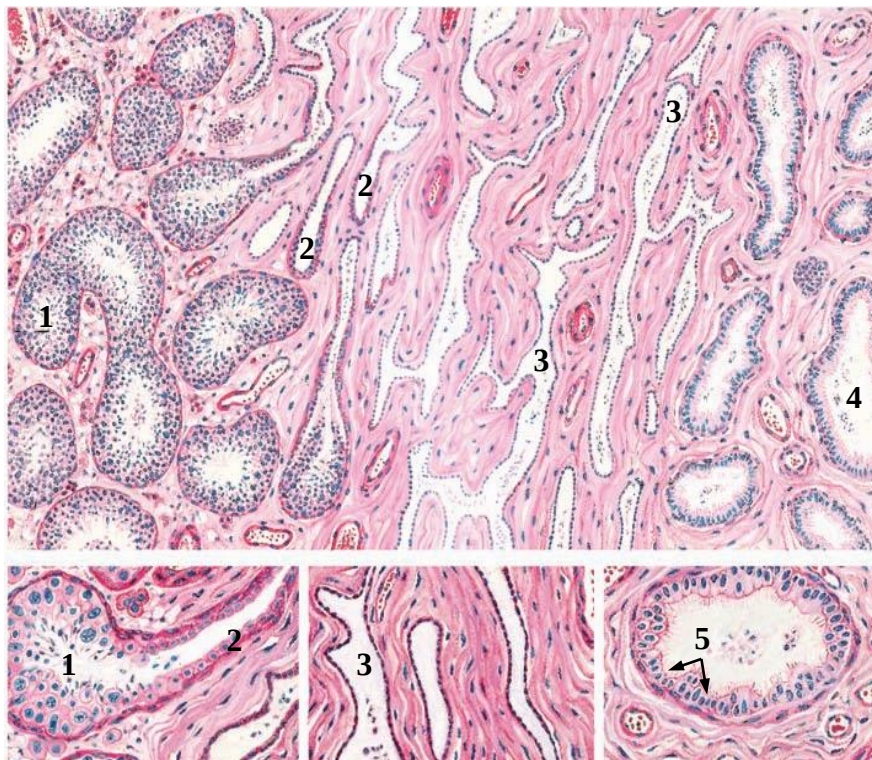


Рис. 10.4. Канальцы яичка и придатка яичка (малое (вверху) увеличение, большое (внизу) увеличение, окраска гематоксилином и эозином):

1 — извитые семенные канальцы; 2 — прямые семенные канальцы; 3 — сеть яичка; 4 — выносящие канальцы яичка; 5 — двухрядный эпителий

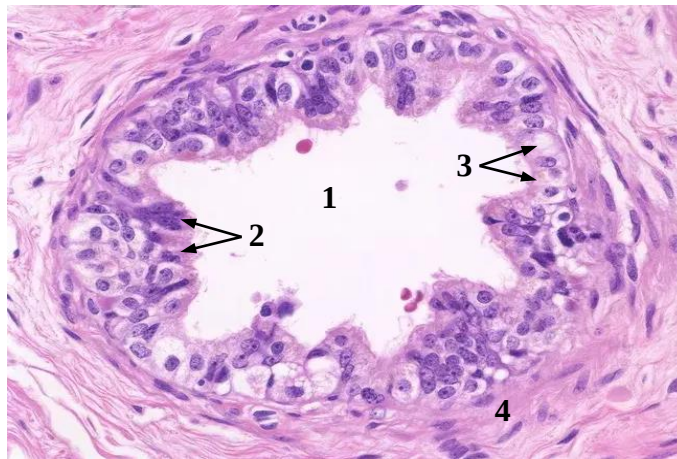


Рис. 10.5. Выносящий каналец яичка (гистологический препарат, большое увеличение, окраска гематоксилином и эозином):

1 — просвет канала; 2 — реснитчатые клетки; 3 — секреторные клетки; 4 — мышечная оболочка

Кубические (секреторные) клетки содержат микроворсинки на апикальной поверхности и выполняют функцию реабсорбции жидкости, что способствует концентрированию спермы. Столчатые клетки несут на апикальной поверхности реснички, которые помогают продвижению сперматозоидов в направлении протока придатка. Под эпителием расположена тонкая собственная пластинка, на периферии которой находится слабо развитая мышечная оболочка, представленная несколькими циркулярными слоями гладких миоцитов. Ее толщина увеличивается в дистальном направлении.

Проток придатка яичка представляет собой длинный (4–6 метров) извитой канал, в котором сперматозоиды проходят окончательное функциональное дозревание и накапливаются для последующего транспорта. В процессе дозревания мужские гаметы приобретают способность к поступательному движению и оплодотворению. Накопление их в хвостовом отделе придатка создает резерв зрелых сперматозоидов, готовых к эякуляции.

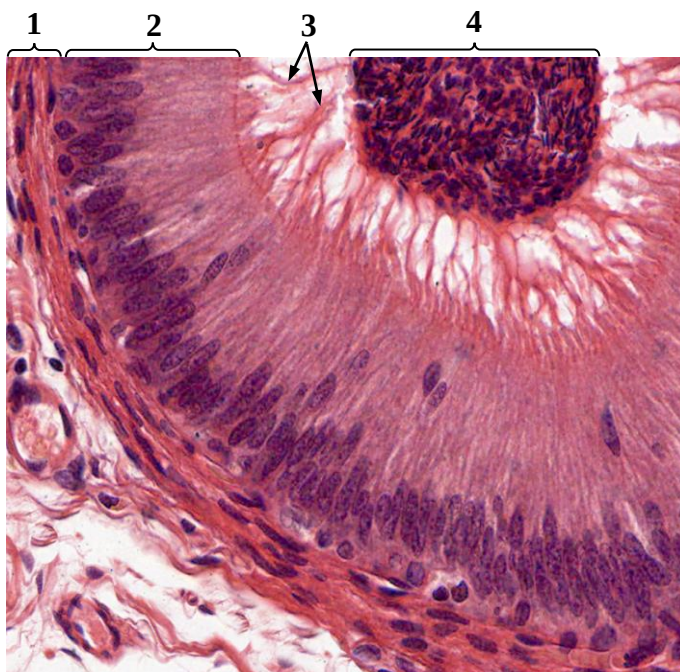


Рис. 10.6. Проток придатка яичка (гистологический препарат, большое увеличение, окраска гематоксилином и эозином):

1 — мышечная оболочка; 2 — слизистая оболочка; 3 — стереоцилии; 4 — сперматозоиды в просвете протока

Стенка протока придатка образована слизистой, мышечной и адвентициальной оболочками (рис. 10.6). Слизистая оболочка включает многорядный столбчатый реснитчатый эпителий и собственную пластинку из рыхлой соединительной ткани.

В эпителии различают главные и базальные клетки. *Главные клетки* имеют призматическую форму, на апикальной поверхности расположены длинные неподвижные микроворсинки — *стереоцилии*. На гистологических препаратах стереоцилии часто склеиваются, приобретая вид конусовидных структур («языки пламени»). *Базальные клетки* меньше размером, по сравнению с главными клетками, и выполняют роль камбиальных элементов.

Проток придатка яичка обеспечивает защиту сперматозоидов от агрессивных факторов иммунной системы организма мужчины и механических повреждений, а также их транспортировку из сети яичка в семявыносящий проток.

В просвете протока придатка происходит резорбция избыточной жидкости, что приводит к концентрированию спермы. Эпителий протока придатка секретирует специфические белки, включая гликопротеины и ферменты, которые модифицируют поверхность сперматозоидов в процессе их созревания. Эти изменения приводят к обретению способности к прогрессивному движению за счет перестройки белков цитоскелета жгутика и приобретения механизма его активации. Одновременно сперматозоиды приобретают оплодотворяющую способность, которая определяется комплексом свойств, включая способность к капацитации, акросомной реакции, связыванию с прозрачной оболочкой яйцеклетки и последующему слиянию с ее плазматической мембраной.

Мышечная оболочка состоит из нескольких слоев concentрически расположенных гладких миоцитов. Ритмичные сокращения этой оболочки по всей длине протока обеспечивают постепенное продвижение сперматозоидов. Мощное сокращение мышечных слоев в области хвоста придатка в момент эякуляции обеспечивает порционный выброс накопленных сперматозоидов в семявыносящий проток.

Проток придатка яичка в области хвоста у нижнего полюса яичка продолжается в **семявыносящий проток**, который направляется в малый таз. Он имеет толстую стенку, состоящую из слизистой, мышечной и адвентициальной оболочек (рис. 10.7). *Слизистая оболочка* образует выраженные продольные складки. Просвет семявыносящего протока выстлан многорядным столбчатым эпителием, содержащим базальные клетки и главные клетки со стереоцилиями. В семявыносящем протоке эпителиальный пласт заметно тоньше, чем в протоке придатка яичка, за счет уменьшения высоты клеток и микроворсинок. Это создает оптимальные условия для поддержания жизнеспособности и транспорта сперматозоидов. *Мышечная оболочка* толще, чем в других отделах семявыносящих путей. Она состоит из внутреннего и наружного продольных и среднего циркулярного слоев гладких миоцитов.

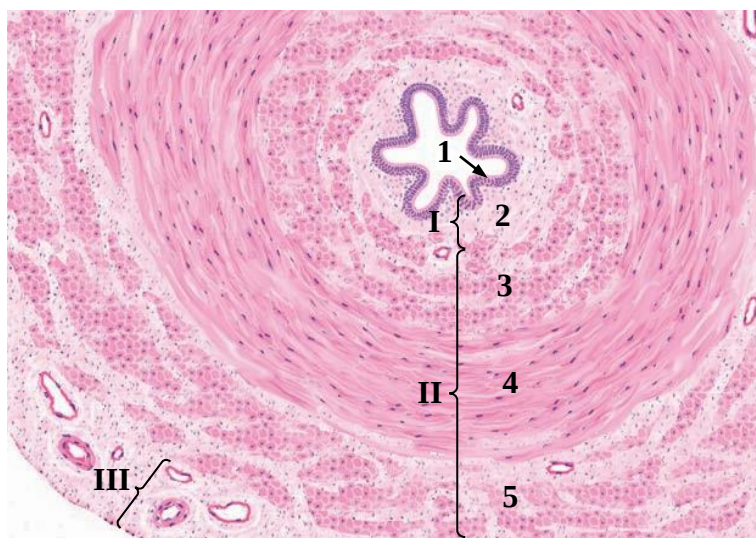


Рис. 10.7. Семявыносящий проток (I — слизистая оболочка. II — мышечная оболочка. III — адвентициальная оболочка). Рисунок гистологического препарата (малое увеличение):

1 — двурядный эпителий; 2 — собственная пластинка слизистой оболочки; 3 — внутренний продольный слой; 4 — средний циркулярный слой; 5 — наружный продольный слой мышечной оболочки

Семявыносящий проток в малом тазу соединяется с *выделительным протоком семенного пузырька* (семенной железы). В результате формируется **семявыбрасывающий проток**. Он проходит через предстательную железу и открывается в простатическую часть уретры. Слизистая оболочка семявыбрасывающего протока является продолжением слизистой

оболочки семявыносящего протока. Собственная мышечная оболочка протока резко истончается, а его опорожнение при эякуляции обеспечивается в основном сокращением гладкой мускулатуры стромы предстательной железы, которая выполняет для него роль наружных оболочек.

10.3. ДОБАВОЧНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ МУЖСКОЙ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ

Семенной пузырек (железа) развивается как выпячивание стенки семявыносящего протока, что объясняет сходство их гистологического строения. Это парная простая неразветвленная трубчатая железа. Ее концевой отдел имеет вид сильно извитой трубки, стенка которой включает мощную мышечную оболочку.

Наличие развитого мышечного слоя является ключевым для выполнения основной функции семенных пузырьков — быстрого и эффективного выброса своего секрета в просвет семявыбрасывающего протока во время эякуляции. Этот секрет составляет значительную часть объема спермы (до 70 % эякулята). Он обеспечивает сперматозоиды энергетическим субстратом (в основном фруктозой и аскорбиновой кислотой), что повышает их выживаемость и функциональную активность. Также в семенных пузырьках вырабатываются простагландины, которые влияют на сократительную активность гладких миоцитов. Стенка семенного пузырька состоит из трех оболочек: слизистой, мышечной и адвентициальной (рис. 10.8). Слизистая оболочка образована многорядным столбчатым эпителием, состоящим из главных (секреторных) и базальных клеток, а также собственной пластинки. Слизистая образует многочисленные ветвящиеся и анастомозирующие между собой складки (первичные, вторичные и третичные), что значительно увеличивает секреторную поверхность. Мышечная оболочка, состоящая из внутреннего циркулярного и наружного продольного слоев гладких миоцитов, обеспечивает выброс секрета.

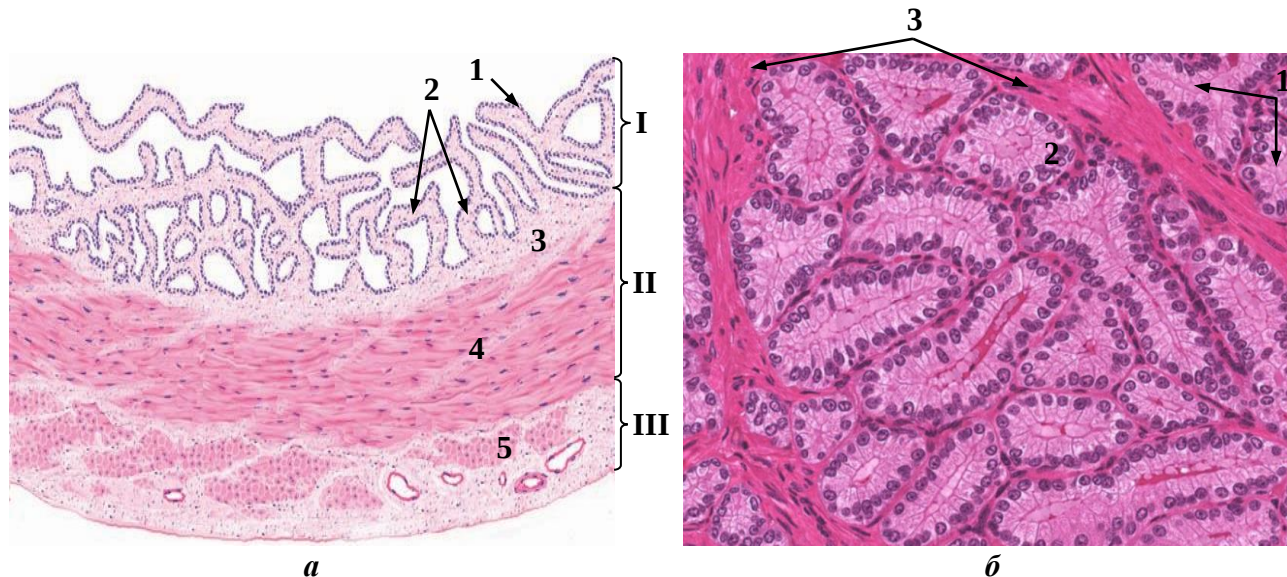


Рис. 10.8. Семенная железа (I — слизистая оболочка. II — мышечная оболочка. III — адвентициальная оболочка):

a — схема; *б* — гистологический препарат (окраска гематоксилином и эозином, большое увеличение):

- 1 — эпителий; 2 — складки слизистой оболочки; 3 — собственная пластинка слизистой оболочки; 4 — внутренний циркулярный слой мышечной оболочки; 5 — наружный продольный слой мышечной оболочки

Простата — мышечно-железистый орган, который охватывает мочеиспускательный канал; состоит из паренхимы и стромы (рис. 10.9). Снаружи она покрыта тонкой соединительнотканной капсулой.

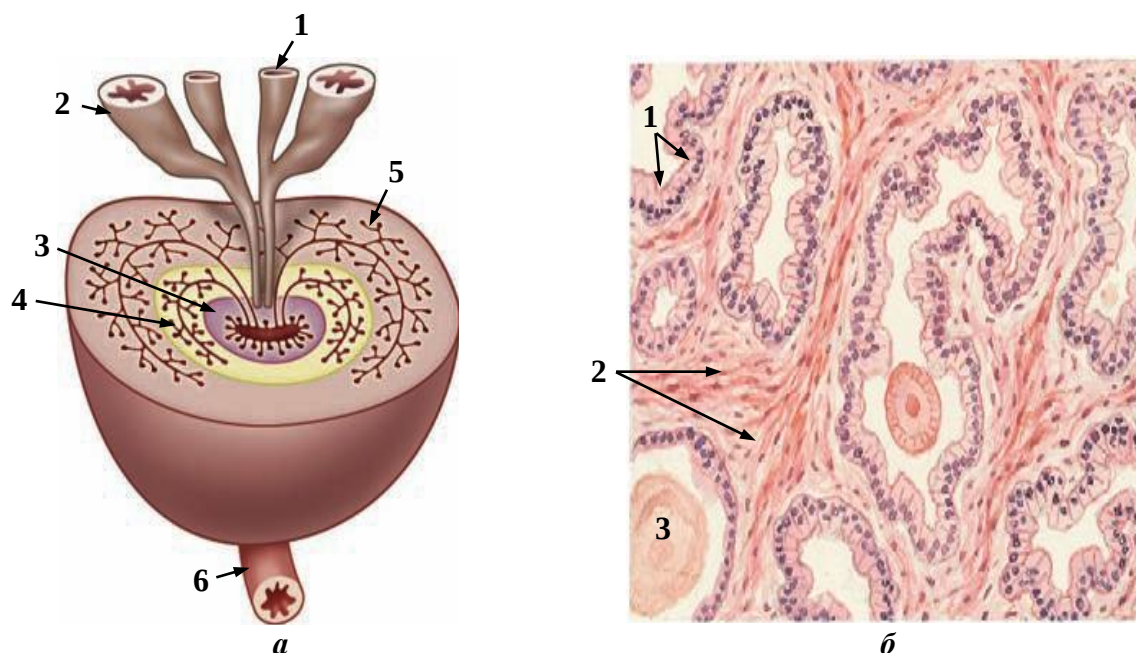


Рис. 10.9. Простата:

- а* — схема: 1 — ампула семявыносящего протока; 2 — семенная железа; 3 — переходная зона; 4 — центральная зона; 5 — периферическая зона; 6 — уретра;
б — рисунок гистологического препарата (большое увеличение): 1 — однослойный столбчатый эпителий концевой отдела железы; 2 — пучки гладких миоцитов; 3 — простатические конкреции

Паренхима органа представлена 30–50 сложными разветвленными трубчато-альвеолярными железами, которые открываются в уретру 15–25 выводными протоками. На гистологических препаратах определяются три concentрических слоя желез. В *переходной зоне* непосредственно вокруг уретры располагаются *слизистые* (внутренние, периуретральные) железы. Кнаружи от них, в *центральной зоне*, находятся *подслизистые* (промежуточные) железы. Большую часть паренхимы железы составляет *периферическая зона*, содержащая *главные железы*.

В состав волокнисто-мышечной стромы, кроме капсулы, входят перегородки из плотной неоформленной соединительной ткани, которые делят ее на дольки, и внутридольковая соединительная ткань, содержащая большое количество гладких миоцитов. Их объем составляет до 50 % массы железы. Сокращение гладких миоцитов обеспечивает выброс секрета в уретру во время эякуляции. Железа выделяет жидкую часть спермы, на долю которой приходится около 30 % эякулята.

Секрет простаты содержит большое количество цинка, лимонной кислоты, кальция, фосфата, простагландинов и других биологически активных веществ. В состав также входит спермин — вещество, которое придает сперме специфический запах. Главным маркером секрета железы является простатический специфический антиген. Этот белок не только входит в состав секрета железы, но в небольшом количестве присутствует в крови. Анализ на его содержание в крови используется для мониторинга заболеваний предстательной железы.

Секрет простаты обладает бактерицидным эффектом, обеспечивает жизнеспособность сперматозоидов, стимулируя их подвижность и оплодотворяющую способность. Простата также обеспечивает превращение тестостерона в его активный метаболит — дигидротестостерон.

Бульбоуретральные железы (железы Купера) представляют собой парные разветвленные альвеолярно-трубчатые железы диаметром 3–5 мм, расположенные в толще глубокой поперечной мышцы промежности. Их выводные протоки открываются в губчатую часть уретры. Концевые отделы желез выстланы однослойным столбчатым эпителием с базально расположенными ядрами. В клетках содержатся гранулы муцина. Бульбоуретральные железы

секретируют вязкий муцинозный секрет (преэякулят), выделяемый во время полового возбуждения. Этот секрет обеспечивает смазку слизистой оболочки уретры перед прохождением эякулята, нейтрализует остаточную кислую реакцию мочи в уретре, а также поддерживает щелочной уровень pH (в пределах 7,2–7,8), необходимый для обеспечения жизнедеятельности сперматозоидов.

Половой член (пенис) — это наружный мужской половой орган, выполняющий копулятивную и мочевыделительную функции. В его состав входят два *пещеристых тела* и одно *губчатое тело*. Они образованы плотной соединительной тканью, которая формирует белочную оболочку и тонкие перегородки (трабекулы), разделяющие между собой пространства (каверны), выстланные фенестрированными эндотелиоцитами. Помимо соединительнотканых элементов, в трабекулах содержатся пучки гладких миоцитов, кровеносные сосуды и нервные волокна. Миоциты регулируют заполняемость каверн кровью.

Механизм эрекции представляет собой сложный нейрососудистый процесс. Под влиянием нервных импульсов происходит расслабление гладких миоцитов в стенках артерий и трабекул пещеристых тел, что вызывает мощное расширение артерий, увеличение притока крови и наполнение каверн. Увеличенные пещеристые тела сдавливают тонкостенные вены о плотную белочную оболочку, резко ограничивая отток крови, чему также способствует сокращение мышц промежности. Обратный процесс (детумесценция) наступает при сокращении гладких миоцитов, что уменьшает приток и восстанавливает венозный отток, приводя к возвращению органа к исходным размерам.

10.4. РАЗВИТИЕ МУЖСКОЙ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ

Начальная стадия развития половой системы у мужских и женских эмбрионов протекает одинаково и носит название **индифферентной стадии** (рис. 10.10, табл. 10.2). На 4-й неделе эмбриогенеза промежуточная мезодерма, утолщаясь, образует *половые валики* вдоль медиальной поверхности первичной почки. Целомический эпителий врастает в мезенхиму половых валиков, формируя *половые тяжи*. Эти структуры заселяются первичными половыми клетками (гоноцитами), мигрирующими из энтодермы стенки желточного мешка. На 5–6-й неделе развития латеральнее мезонефрического (вольфов) протока, выполняющего экскреторную функцию для первичной почки, из нефрогонотома формируется парамезонефрический (мюллеров) проток.

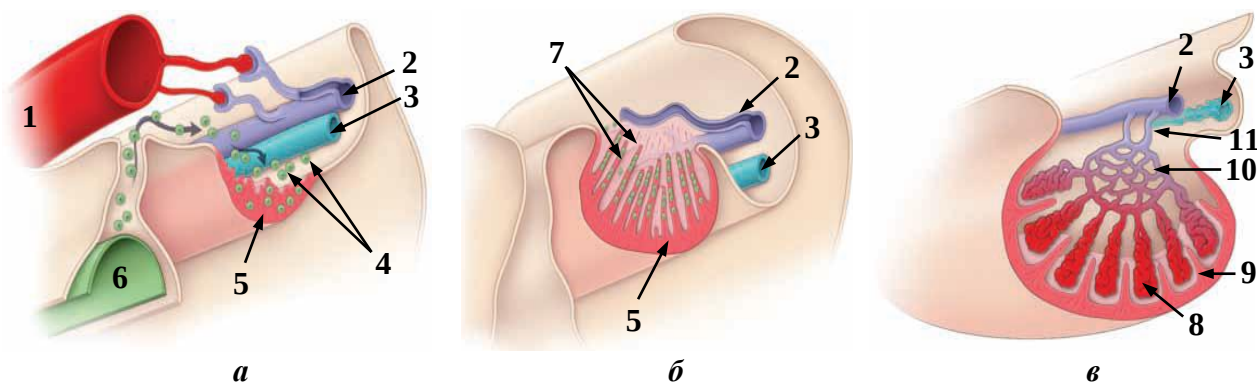


Рис. 10.10. Развитие органов мужской половой системы:

а — стадия индифферентной гонады (~ 5-я неделя развития); *б* — начало дифференцировки яичка под действием TDF (~ 7-я неделя развития); *в* — завершение структурной организации яичка (~ 9-я неделя развития и далее):

1 — брюшная аорта; 2 — мезонефрический проток; 3 — парамезонефрический проток; 4 — гоноциты; 5 — половые валики; 6 — кишечная трубка; 7 — первичные половые тяжи (из целомического эпителия и гоноцитов); 8 — семенные канальцы (дифференцировка половых тяжей в семенные канальцы); 9 — формирующиеся междольковые перегородки; 10 — сеть яичка; 11 — закладки выносящих канальцев яичка (дифференцировка из мезонефральных канальцев)

Источники развития органов мужской половой системы

Орган	Развивающиеся структуры	Эмбриональный источник
Яичко	Извитые каналы, прямые каналы	Целомический эпителий + гоноциты
	Сеть яичка	Целомический эпителий
	Клетки Лейдига	Мезенхима половых валиков
	Выносящие каналы яичка (внутригонадный отдел)	Мезонефральные каналы
Придаток яичка	Выносящие каналы яичка (внегонадный отдел)	Мезонефральные каналы
	Проток придатка	Проксимальная часть мезонефрического протока
Семявыносящий проток	—	Дистальная часть мезонефрического протока
Семенные пузырьки	—	Выпячивание стенки дистальной части мезонефрического протока
Простата	Железистая ткань	Энтодерма мочеполювого синуса
	Строма (гладкая мышечная и соединительная ткани)	Мезенхима
Бульбоуретральные железы	—	Энтодерма мочеполювого синуса

На 7-й неделе развития Y-хромосома обеспечивает выработку ключевого белка — TDF (фактора, определяющего развитие яичка). Под его влиянием индифферентная гонада начинает превращаться в яичко. При этом первичные половые тяжи трансформируются в извитые семенные каналы, прямые каналы и сеть яичка. В свою очередь, клетки целомического эпителия дифференцируются в клетки Сертоли, которые секретируют антимюллеров гормон, вызывающий регрессию мюллеровых (парамезонефрических) протоков, что препятствует развитию зародыша по женскому типу (см. гл. 11). Одновременно мезенхима половых валиков дает начало клеткам Лейдига, продуцирующим тестостерон. Этот гормон стимулирует развитие из мезонефрического (вольфова) протока мужских семявыносящих путей: придатка яичка, семявыносящего протока и семенных пузырьков.

ГЛАВА 11

ЖЕНСКАЯ ПОЛОВАЯ СИСТЕМА

Система женских половых органов включает наружные и внутренние половые органы. К **внутренним половым органам** относятся: *яичники* (половые железы), *маточные трубы*, *матка* и *вагина*. **Наружные половые органы** включают *вульву* (большие и малые половые губы, преддверие влагалища) и *клитор*.

11.1. Яичник

Это парный орган овоидной формы, расположенный в полости малого таза. Выполняет две функции: генеративную (образование женских половых клеток) и эндокринную (синтез женских половых гормонов).

Снаружи яичник покрыт *белочной оболочкой* из плотной неоформленной соединительной ткани и кубическим *поверхностным эпителием* (видоизмененным мезотелием серозной оболочки). Под оболочкой располагается корковое вещество, глубже — мозговое (рис.11.1).

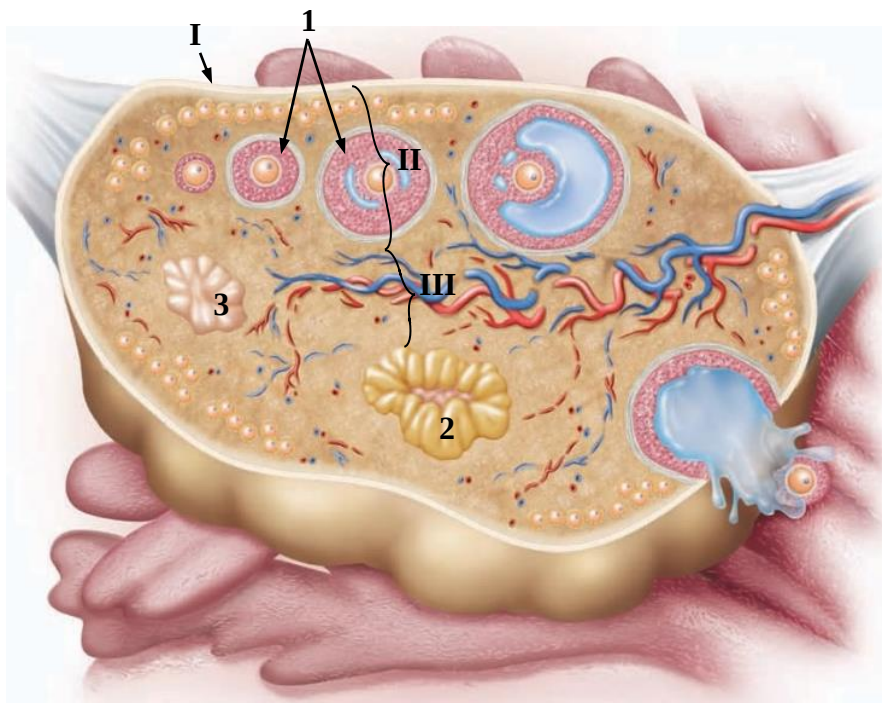


Рис. 11.1. Схема строения яичника (I — белочная оболочка, II — корковое вещество. III — мозговое вещество):
1 — фолликулы яичника; 2 — желтое тело; 3 — беловатое тело

Корковое вещество содержит фолликулы и желтые тела на разных стадиях развития, расположенные в соединительнотканной строме. Строма коркового вещества представлена соединительной тканью, в которой вокруг фолликулов плотно располагаются веретеновидные фибробласты и фиброциты.

Мозговое вещество яичника состоит из рыхлой соединительной ткани, в которой содержатся крупные извитые кровеносные сосуды, лимфатические сосуды, нервы и небольшие скопления хилусных клеток овальной или полигональной формы с оксифильной цитоплазмой, сходных по строению с интерстициальными эндокриноцитами (клетками Лейдига) яичек, которые вырабатывают стероидные гормоны, преимущественно андрогены.

Овогенез — процесс образования женских половых клеток, который протекает в корковом веществе яичника и включает три фазы: размножения, роста и созревания.

Фаза размножения завершается еще до рождения девочки, в результате образуется 5–7 млн *овогоний*. После деления клеток большая часть овогоний погибает, а оставшиеся в результате дифференцировки в пренатальном периоде вступают в фазу роста и превращаются в *первичные овоциты* (1–2 млн). К началу полового созревания в яичнике остается около 300–400 тыс. первичных овоцитов, остальные подвергаются атрезии.

Фаза роста начинается в пренатальном периоде и подразделяется на периоды малого и большого роста. В период *малого роста* первичные овоциты вступают в профазу первого мейотического деления. Этот период продолжается до наступления половой зрелости в отсутствие гормональной стимуляции. Однако после полового созревания часть первичных овоцитов находится в периоде малого роста еще несколько десятилетий в течение репродуктивного периода жизни женщины (до 50–55 лет). Этим объясняется высокий риск возникновения хромосомных аномалий и рождения ребенка с наследственными заболеваниями при беременности после 35–40 лет. Период *большого роста* первичных овоцитов наступает одновременно с началом полового созревания под действием ФСГ гипофиза. Находящиеся в составе созревающих фолликулов яичника половые клетки увеличиваются в размерах. В них появляются желточные включения, накапливается большое количество рибосомной РНК и белка. Это необходимо в первую очередь для начальных стадий развития будущего зародыша.

В **фазе созревания** происходит два мейотических деления. Первое деление, профаза которого началась еще до рождения девочки, заканчивается непосредственно перед *овуляцией*. В результате из первичного овоцита образуется *вторичный овоцит* и *первое полярное тельце* (нежизнеспособная, быстро погибающая клетка). Второе деление осуществляется уже за пределами яичника в маточной трубе в процессе оплодотворения. При этом образуется *зрелая яйцеклетка* и *второе полярное тельце*. В тех случаях, когда оплодотворения не происходит, половая клетка погибает на стадии вторичного овоцита.

В отличие от сперматогенеза, фаза размножения женских половых клеток протекает во внутриутробном периоде онтогенеза, а фаза роста сильно растянута. Начавшись еще до рождения, она завершается лишь в яичнике половозрелой женщины. При этом из одного первичного овоцита образуется только одна зрелая яйцеклетка.

Овогенез происходит в тесном контакте развивающихся половых клеток с эпителиальными фолликулярными клетками, созревание которых называется *фолликулогенезом*.

Фолликулы яичника (рис. 11.1, 11.2) погружены в строму коркового вещества и имеют сложное строение. Все фолликулы, кроме зрелых, содержат первичный *овоцит*. Непосредственно перед овуляцией в зрелом фолликуле этот овоцит претерпевает первое деление мейоза и превращается во вторичный овоцит.

Овоцит окружен однослойным или многослойным *фолликулярным эпителием*, а поверх него — соединительнотканной оболочкой, называемой *текой*. Тека формируется на стадиях вторичного, третичного и зрелого фолликула и состоит из внутреннего и наружного слоев.

Фолликулярные клетки обеспечивают трофическую поддержку овоцита, секретируя биологически активные вещества, необходимые для его роста и созревания. Вместе с клетками теки они участвуют в синтезе женских половых гормонов. Под действием ФСГ в фолликулярных клетках активируется фермент ароматаза, который позволяет им превращать андрогены, синтезированные клетками теки, в эстрогены (в основном эстрадиол). Эстрадиол играет ключевую роль в регуляции менструального цикла: он стимулирует рост эндометрия, что создает благоприятные условия для возможной имплантации эмбриона в случае наступления беременности.

После овуляции фолликулярные клетки трансформируются в клетки желтого тела — лютеиноциты, которые сохраняют возможность ароматизировать андрогены до эстрогенов, а также приобретают способность синтезировать прогестерон, обеспечивая секреторную трансформацию эндометрия. Кроме того, фолликулярные клетки поддерживают структурную целостность фолликула, образуя лучистый венец вокруг овоцита и способствуя его защите и транспорту на этапе овуляции, а также участвуют в регуляции процессов апоптоза и атрезии фолликулов.

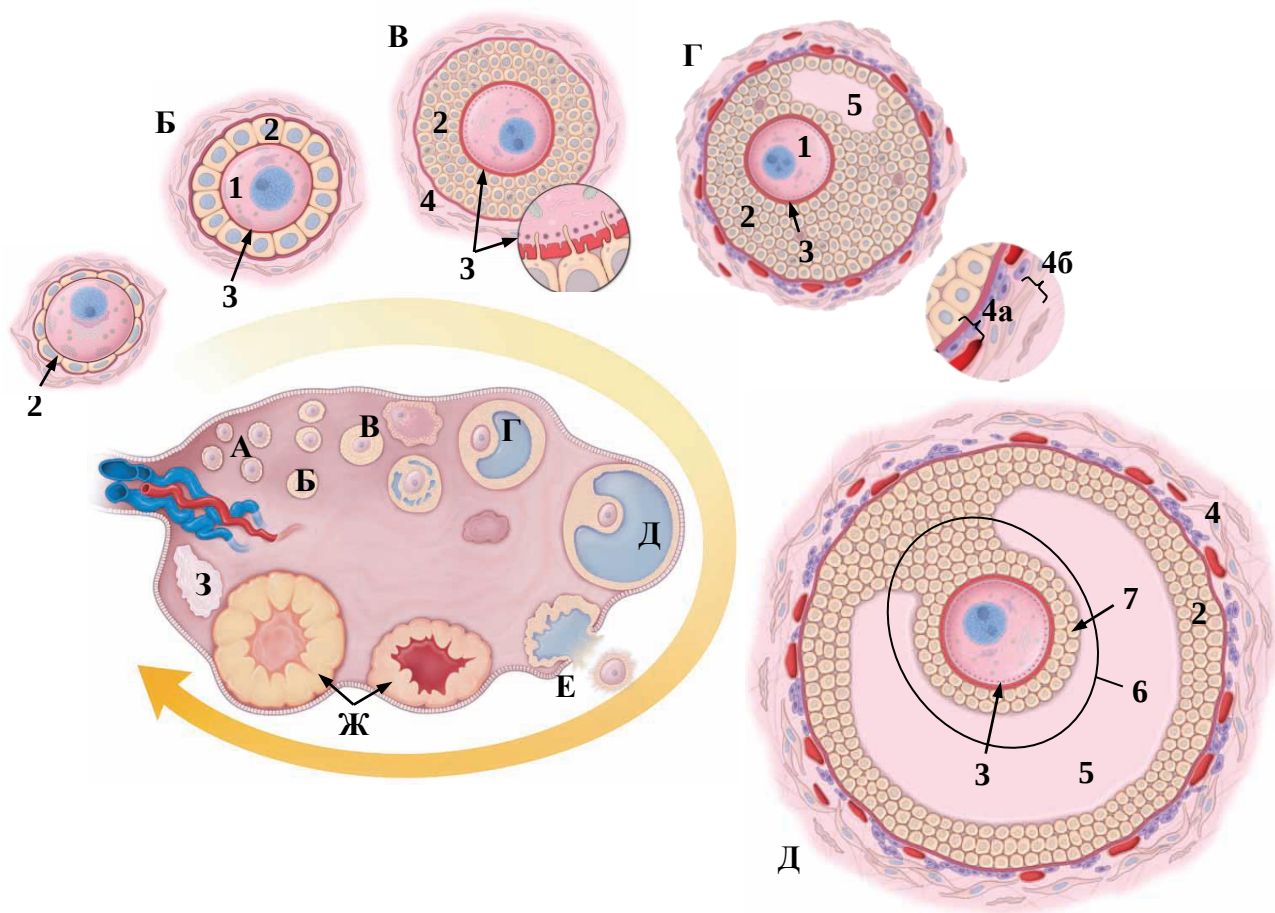


Рис. 11.2. Схема овариального цикла:

А — примордиальный фолликул; *Б* — первичный фолликул; *В* — вторичный фолликул; *Г* — третичный фолликул; *Д* — зрелый фолликул; *Е* — вторичный овоцит в момент овуляции; *Ж* — желтое тело; 3 — беловатое тело:

1 — первичный овоцит; 2 — фолликулярные клетки; 3 — прозрачная оболочка; 4 — тека фолликула (4а — внутренний слой, 4б — наружный слой); 5 — полость фолликула; 6 — яйценосный бугорок; 7 — лучистый венец

Примордиальные фолликулы имеют диаметр 25–50 мкм, являются наименее зрелыми, самыми мелкими и многочисленными. Они располагаются в виде скоплений под белочной оболочкой. Примордиальные фолликулы состоят из первичного овоцита, пребывающего в периоде малого роста, окруженного одним слоем плоских фолликулярных клеток. Овоциты представляют собой резерв половых клеток, количество которых после рождения уже не увеличивается.

Первичные фолликулы образуются из примордиальных фолликулов по мере роста овоцита и преобразования плоских фолликулярных клеток, которые приобретают кубическую или столбчатую форму. Фолликул имеет размер 60–80 мкм. Между овоцитом и фолликулярными клетками появляется *прозрачная оболочка* в виде тонкого оксифильного пояса. Эта оболочка состоит из гликопротеинов и является составной частью гематоовариального барьера. Кроме того, она служит местом передачи овоциту питательных веществ из отростков фолликулярных клеток, а также выполняет ряд важных функций при оплодотворении и в раннем эмбриогенезе.

Вторичный фолликул имеет размер 100–200 мкм. Он содержит первичный овоцит, который по сравнению с овоцитом в примордиальном фолликуле почти вдвое увеличивается в размерах и окружен утолщенной прозрачной оболочкой. Фолликулярные клетки, расположенные вокруг овоцита, под действием ФСГ митотически делятся и образуют многослойный кубический эпителий. Кнаружи от фолликулярных клеток располагается тонкая, не разделенная на слои соединительнотканная оболочка — тека.

Третичный (антральный) фолликул формируется из вторичного фолликула вследствие секреции фолликулярными клетками жидкости, содержащей эстрогены. Сначала в фолликуле появляются небольшие полости, заполненные этой жидкостью, затем они сливаются, образуя единую крупную полость — антрум. Размер антрального фолликула варьирует в пределах 200–500 мкм.

Стенка фолликула представлена многослойным эпителием, который называется *зернистым слоем*, или *гранулезой*. Под давлением накапливающейся жидкости часть этого слоя выпячивается в просвет фолликула, образуя *яйценосный бугорок*, содержащий первичный овоцит, окруженный слоем фолликулярных клеток — *лучистым венцом*.

Во внутреннем слое теки, представленном рыхлой соединительной тканью, содержится большое количество кровеносных сосудов и эндокринных интерстициальных клеток, синтезирующих андрогены. Андрогены поглощаются клетками зернистого слоя и превращаются ими в эстрогены, преимущественно в эстрадиол. Наружный слой теки отделяет фолликул от стромы яичника. Он состоит из плотной соединительной ткани, содержащей множество веретеновидных миофибробластов, сокращение которых обеспечивает уменьшение объема фолликула после выхода овоцита во время овуляции.

Гематоовариальный барьер присутствует в третичных фолликулах и включает эндотелий фенестрированных капилляров внутренней теки с базальной мембраной, рыхлую соединительную ткань внутренней теки, базальную мембрану фолликула, плотные контакты фолликулярного эпителия, лучистый венец и прозрачную оболочку. Функция барьера — защита генетически уникального овоцита от воздействия микроорганизмов, токсинов, клеточных и гуморальных факторов иммунной системы женщины, которые воспринимают его как чужеродный. Кроме того, барьер обеспечивает формирование специфического микроокружения — уникальной биохимической среды в фолликуле, характеризующейся строго регулируемым составом ионов, концентрацией гормонов и факторов роста, а также низким уровнем кислорода, что критически важно для поддержания жизнеспособности овоцита.

Зрелый (предовуляторный) фолликул (графов пузырек) — третичный фолликул, достигающий к овуляции размера 18–25 мм. Слой фолликулярных клеток, отростки которых пронизывают прозрачную оболочку, называется *лучистым венцом*. Клетки этого слоя остаются прикрепленными к овоциту и после разрыва фолликула. На противоположной стороне от яйценосного бугорка в стенке графова пузырька формируется истонченный участок — *стигма фолликула*. В этой области снаружи фолликул покрыт только мезотелием брюшины и выступает над поверхностью яичника. В силу структурной перестройки, гормональных и ферментативных воздействий, а также в связи с растущим давлением жидкости стенка фолликула в зоне стигмы разрывается. В результате осуществляется **овуляция** — выход вторичного овоцита из яичника на его поверхность. Половая клетка при этом захватывается бахромками маточной трубы и попадает внутрь нее. Следует отметить, что перед овуляцией на фоне высокого уровня ЛГ первичный овоцит завершает первое деление мейоза, превращаясь во вторичный овоцит.

После овуляции стенка фолликула спадается, а на его месте образуется **желтое тело** (см. рис. 11.1, 11.2, 11.3, табл. 11.1). Оно формируется из остатков зрелого фолликула и состоит преимущественно из *гранулезных лютеоцитов* (80 %) и *лютеоцитов теки* (20 %). Между этими клетками располагаются прослойки рыхлой соединительной ткани, богатые кровеносными сосудами.

В отличие от других эндокринных желез желтое тело является транзиторной железой и не имеет четко выраженного соединительнотканного каркаса.

После имплантации под действием хорионического гонадотропина желтое тело увеличивается в размерах, достигая 5 см в диаметре, и функционирует несколько месяцев до завершения формирования плаценты.

Как правило, в яичниках женщины ежемесячно созревает лишь один фолликул. В начале каждого менструального цикла несколько фолликулов начинают расти, но только один из них

достигает зрелости и овулирует. Однако большая часть из них погибает на разных этапах созревания, этот процесс называется *атрезией*.

Атретический фолликул (рис. 11.4) — дегенеративно изменённая структура, формирующаяся в результате апоптоза овоцита и фолликулярных клеток; при этом атрезия может произойти на любой стадии развития фолликула — от примордиального до предовуляторного. Морфологические особенности атрезии зависят от стадии. В мелких (примордиальных, первичных и вторичных) фолликулах одновременно дегенерируют овоцит и фолликулярные клетки, и фолликул быстро рассасывается без следа. В крупных (антральных) фолликулах помимо дегенерации овоцита и клеток гранулёзы наблюдается сморщивание, утолщение и складчатость прозрачной оболочки, которая сохраняется дольше клеточных компонентов. При атрезии антральных фолликулов клетки внутренней теки гипертрофируются и временно трансформируются в стероидогенные интерстициальные клетки. Эти клетки секретируют андрогены, которые в жировой ткани, печени и других органах под действием фермента ароматазы превращаются в эстрогены. На поздних стадиях атрезии базальная мембрана утолщается, образуя характерную *стекловидную мембрану*. В конечном итоге фолликул замещается соединительной тканью с формированием беловатого тела — фиброзного рубца, который постепенно рассасывается.

Следует отметить, что атрезия фолликулов происходит на всем протяжении овогенеза, включая эмбриональный период и период между рождением девочки и ее половым созреванием.

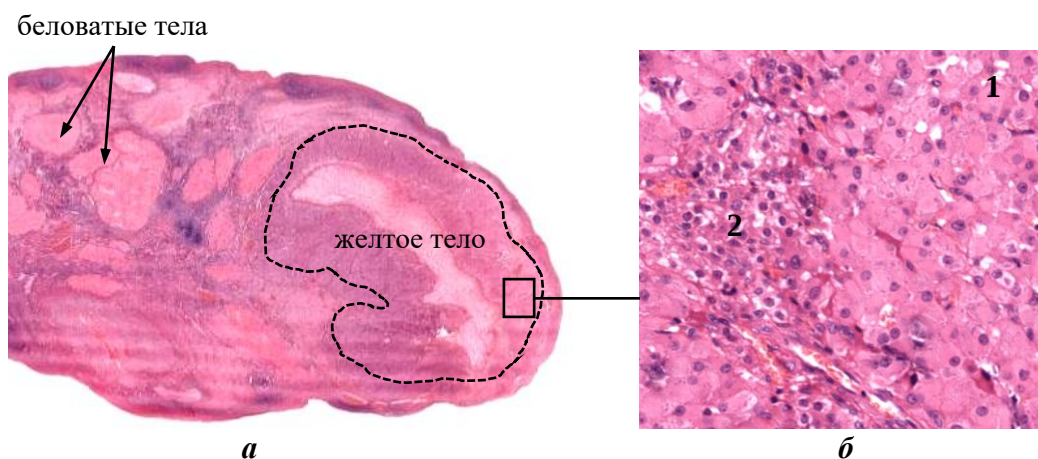


Рис. 11.3. Яичник во вторую фазу менструального цикла (гистологический препарат, окраска гематоксилином и эозином):

a — малое увеличение;
б — большое увеличение: 1 — гранулезные лютеоциты; 2 — тека-лютеоциты

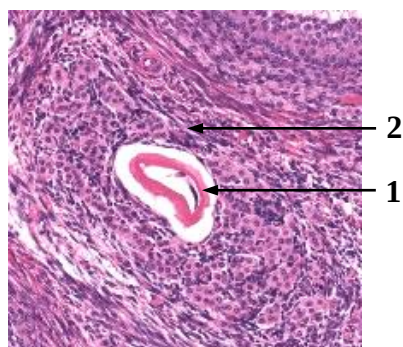


Рис. 11.4. Атретический фолликул (гистологический препарат, большое увеличение, окраска гематоксилином и эозином):

1 — прозрачная оболочка; 2 — тека

Стадии развития желтого тела

Стадия	Морфофункциональные изменения
Пролиферации и васкуляризации	Пролиферация фолликулярных клеток зернистого слоя и клеток внутренней теки. Вращение капилляров из внутренней теки в полость фолликула
Железистого метаморфоза	Фолликулярные клетки превращаются в гранулезные лютеоциты — крупные полигональные клетки со светлым ядром и слабоокисильной цитоплазмой, синтезирующие прогестерон. Клетки внутренней теки становятся тека-лютеоцитами теки (мелкие, темноокрашенные, с базофильной цитоплазмой, синтезирующие андрогены)
Расцвета	Максимальное развитие железистой структуры и сосудистого аппарата. Лютеоциты достигают наибольших размеров, их цитоплазма насыщена липидами и митохондриями. Плотность кровеносных сосудов достигает пика, что обеспечивает высокий транспорт холестерина для синтеза прогестерона и эстрогенов. Секреция прогестерона достигает максимума, эстрогенов — вторичного пика (первый пик — перед овуляцией). Функциональная активность сохраняется 10–14 дней
Обратного развития	Апоптоз лютеоцитов. Постепенная замена железистой ткани соединительнотканым рубцом. Образование беловатого тела. Прекращение гормональной активности

Дифференцировка половых клеток сопровождается структурно-функциональными преобразованиями в яичнике, которые носят циклический характер и называются **овариальным циклом**. У половозрелой женщины он повторяется каждые 28 дней. Цикл делится на две основные фазы:

1. *Фолликулярная фаза* (примерно 1–14-й дни) — включает процессы созревания фолликула (от первичного до зрелого) и завершается овуляцией.
2. *Лютеиновая фаза* (примерно 15–28-й дни) — включает образование, функционирование желтого тела (прогестерон-секретирующая железа) и его обратное развитие (регрессию) в беловатое тело, если беременность не наступила.

Описанные процессы регулируются гонадотропными гормонами аденогипофиза. Созревание фолликулов стимулируется ФСГ и поддерживается низким уровнем ЛГ.

Развитие фолликула — длительный процесс, занимающий около 90 дней и охватывающий несколько овариальных циклов. В каждом цикле из «резерва» антральных фолликулов стартует когорта из 15–20 фолликулов, но лишь один (реже несколько) достигает зрелости. Ранние стадии (рост примордиального, первичного и раннего вторичного фолликулов) являются гонадотропин-независимыми и регулируются локальными факторами роста. Ключевой момент — переход к поздней антральной стадии, когда фолликул становится зависимым от ФСГ. Доминантный фолликул завершает своё развитие в рамках текущего цикла: его финальное созревание и превращение в преовуляторный фолликул происходит в течение фолликулярной фазы (~14 дней) под действием ФСГ и эстрадиола. Овуляция запускается пиком ЛГ примерно на 14-й день 28-дневного цикла.

Ключевой момент — переход к поздней антральной стадии, когда фолликул становится зависимым от ФСГ. Доминантный фолликул завершает своё развитие в рамках текущего цикла: его финальное созревание и превращение в преовуляторный (граафов) фолликул происходит в течение фолликулярной фазы (~14 дней) под действием ФСГ и эстрадиола. Овуляция запускается пиком ЛГ примерно на 14-й день 28-дневного цикла.

Перед овуляцией в организме женщины происходит резкий подъем уровня ЛГ, так называемый его преовуляторный пик. Этот пик вызывает два ключевых события — завершение первого мейотического деления в овоците (с образованием гаплоидного овоцита II порядка и первого полярного тельца) и разрыв стенки зрелого фолликула с выходом из него овоцита (овуляция).

Под действием ЛГ лютеинизация клеток гранулезы и теки лопнувшего фолликула приводит к формированию желтого тела — временной эндокринной железы. Лютеинизирующий гормон является основным лютеотропным гормоном, который стимулирует секрецию желтым телом прогестерона и, в меньшей степени, эстрадиола.

Во время беременности хорионический гонадотропин человека, вырабатываемый трофобластом, перенимает роль ЛГ, поддерживая функцию желтого тела (которое теперь называется желтым телом беременности) и продлевая фазу его расцвета на первый триместр. Пролактин также участвует в поддержании функции желтого тела при беременности, потенцируя действие хорионического гонадотропина человека.

11.2. МАТОЧНАЯ (ФАЛЛОПИЕВА) ТРУБА

Этот парный полый мышечный орган имеет вид протока цилиндрической формы, расположенного в верхнем крае широкой связки матки. Анатомически состоит из воронки с бахромками на конце, расположенной вблизи ампулы перешейка, и интрамуральной части, расположенной в стенке матки. Маточные трубы выполняют ключевые репродуктивные функции, обеспечивая не только физическое соединение между яичниками и маткой, но и создавая оптимальные условия для оплодотворения и начальных этапов эмбрионального развития.

Бахромки (фимбрии) маточной трубы, совершая двигательные движения, обеспечивают захват овоцита после овуляции и направляют его в просвет воронки. В области перешейка мощный циркулярный слой гладких миоцитов мышечной оболочки формирует функциональное сужение, предотвращающее преждевременный переход бластулы в полость матки.

Стенка маточной трубы состоит из трех оболочек: слизистой, мышечной и серозной (рис. 11.5). *Слизистая оболочка* собрана в крупные продольные складки (наиболее выраженные и многочисленные в ампуле) и выстлана однослойным столбчатым реснитчатым эпителием с подлежащей собственной пластинкой, состоящей из рыхлой соединительной ткани. В состав эпителия входят реснитчатые и секреторные клетки. Биение ресничек реснитчатых клеток происходит в направлении полости матки. Секреторные клетки вырабатывают слизь.

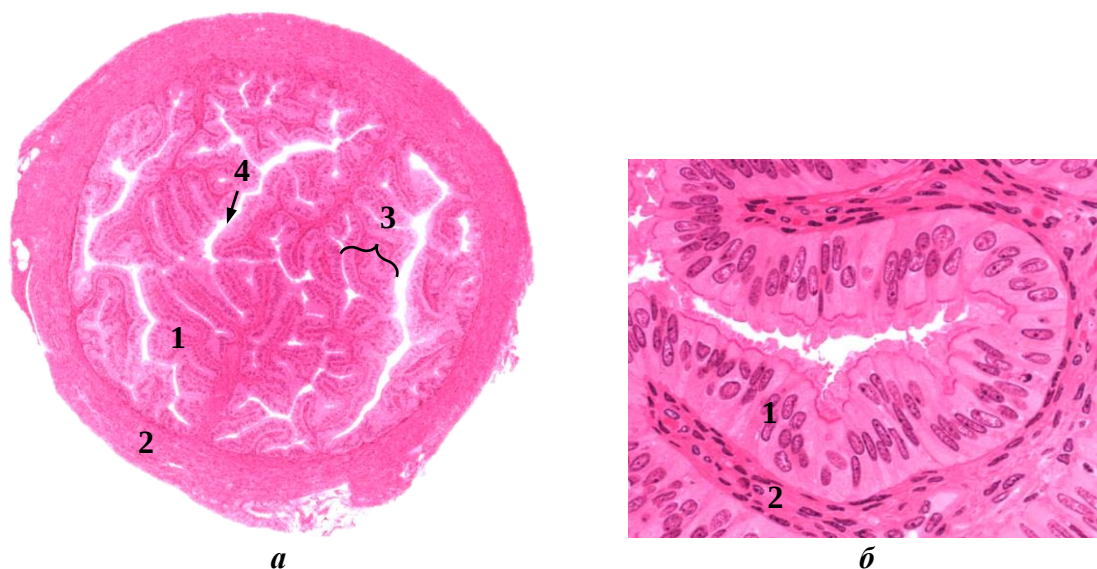


Рис. 11.5. Стенка маточной трубы (гистологический препарат, окраска гематоксилином и эозином):
а — малое увеличение: 1 — слизистая оболочка; 2 — мышечная оболочка; 3 — продольная складка;
4 — просвет маточной трубы;
б — большое увеличение: 1 — однослойный столбчатый реснитчатый эпителий; 2 — собственная пластинка слизистой оболочки

Мышечная оболочка образована внутренним циркулярным и наружным продольным слоями гладкомышечных клеток. Снаружи маточную трубу покрывает висцеральный листок брюшины — *серозная оболочка*, которая включает тонкий наружный слой мезотелия и толстый слой соединительной ткани (подсерозную основу с крупными кровеносными сосудами).

В просвете органа находится *трубная жидкость*, которая является результатом деятельности секреторных клеток эпителия и избирательной трансудации жидкости и молекул из кровеносных сосудов собственной пластинки слизистой оболочки.

Гормональная регуляция функций маточных труб осуществляется половыми гормонами яичников — эстрадиолом и прогестероном. Эстрадиол стимулирует подвижность ресничек мерцательного эпителия и усиливает перистальтику мышечной оболочки, способствуя транспорту гамет, зиготы, бластулы. Прогестерон, напротив, снижает сократительную активность мышечной оболочки, что обеспечивает своевременный переход эмбриона в полость матки. Кроме того, прогестерон стимулирует секреторную активность эпителиальных клеток. Секрет содержит питательные вещества, необходимые для поддержания жизнедеятельности овоцита после овуляции и развития бластулы на стадии дробления во время его нахождения в маточной трубе.

11.3. МАТКА

Это полый мышечный орган с толстой мышечной стенкой, в котором происходит развитие эмбриона и плода. При достижении плодом зрелости активно участвует в изгнании его и плаценты в процессе родов. Верхняя, расширенная, часть матки называется телом. В нее открываются маточные трубы. Нижняя, суженная, часть — это шейка матки. Канал шейки матки имеет два отверстия: внутренний зев соединяется с полостью матки, а наружный зев открывается во влагалище.

В состав стенки матки входят слизистая, мышечная и серозная оболочки.

Слизистая оболочка (эндометрий) состоит из покровного эпителия и собственной пластинки. *Однослойный столбчатый эпителий* включает секреторные и реснитчатые клетки. *Собственная пластинка* (стромы эндометрия) образована рыхлой соединительной тканью, богатой фибробластами, макрофагами, тучными клетками и лимфоцитами. В случае наступления беременности под влиянием прогестерона часть клеток стромы дифференцируется в предецидуальные клетки в преддверии имплантации, а затем при имплантации — в *децидуальные клетки*. В строме эндометрия расположены простые трубчатые (*маточные*) железы, которые открываются на поверхность эпителия. Железы образованы столбчатым эпителием.

В эндометрии выделяют два слоя (рис. 11.6):

1) *базальный* — прилегает к мышечной оболочке матки. Представлен тонкой прослойкой соединительной ткани, в которой залегают донные части маточных желез и проходят прямые артерии. Мало чувствителен к гормонам, сохраняет стабильное строение на протяжении цикла и служит источником регенерации функционального слоя;

2) *функциональный* — поверхностный слой, его толщина и структура циклически изменяются под действием эстрогенов и прогестерона. Значительно толще базального, содержит многочисленные маточные железы и спиральные артерии. Основные функции — обеспечение имплантации эмбриона и создание условий для его питания на ранних этапах развития. При отсутствии беременности функциональный слой отторгается во время менструации.

Менструальный цикл — это повторяющиеся структурные и функциональные изменения в эндометрии, которые в среднем длятся 28 дней. Цикл включает три последовательные фазы: менструальную, пролиферативную и секреторную.

Менструальная фаза (1–5-й дни цикла) характеризуется отторжением некротизированного функционального слоя эндометрия. Этот процесс проявляется кровотечением — менструацией.

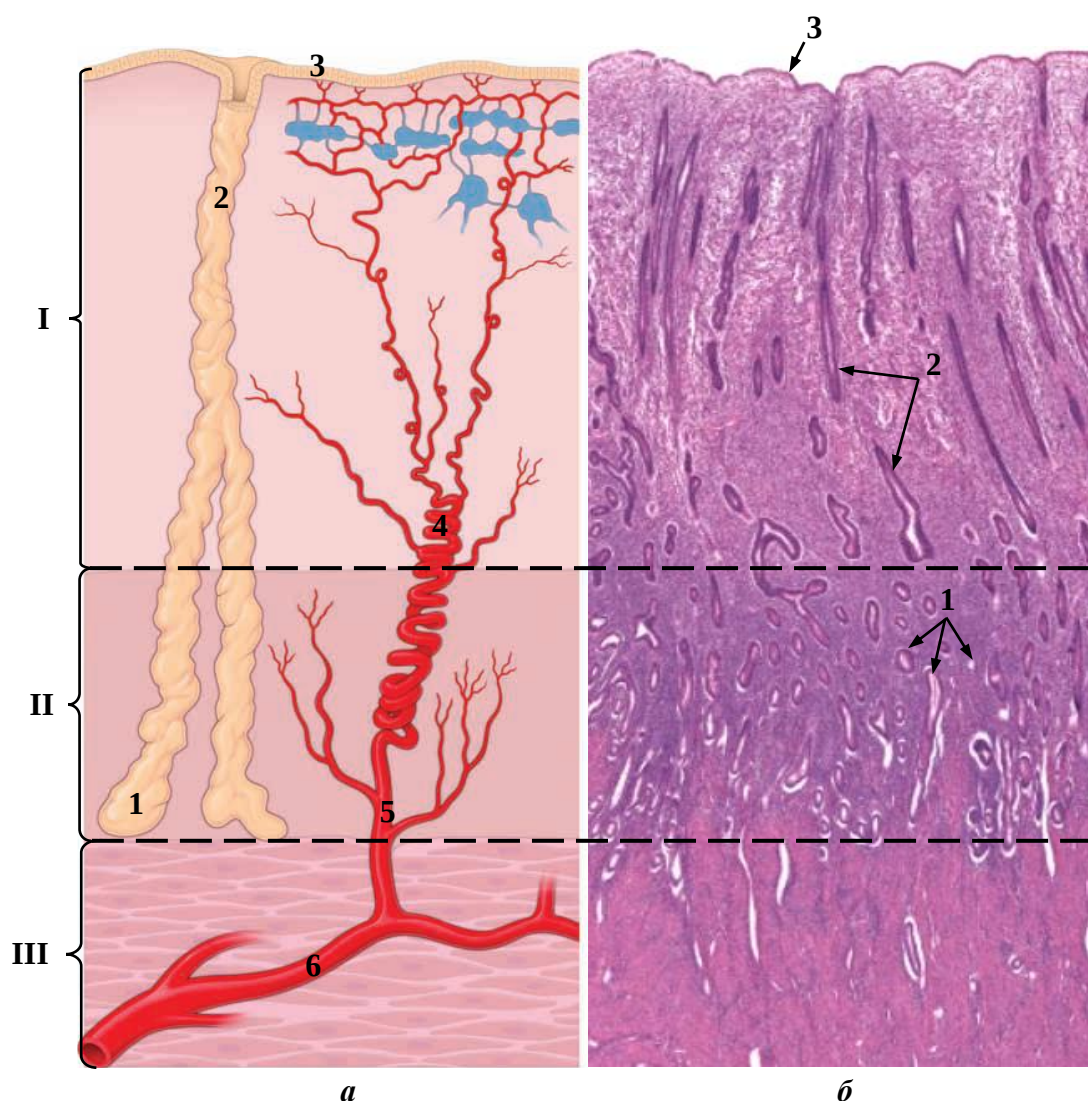


Рис. 11.6. Стенка матки (I — функциональный слой эндометрия. II — базальный слой эндометрия. III — миометрий):

a — схема; *б* — гистологический препарат (окраска гематоксилином и эозином, малое увеличение): 1 — концевой отдел маточной железы; 2 — выводной проток маточной железы; 3 — однослойный столбчатый эпителий; 4 — спиральная артерия; 5 — прямая артерия; 6 — дуговая артерия

Фаза пролиферации (5–14-й дни цикла) — это период восстановления. Под влиянием эстрогенов растущих фолликулов яичника клетки базального слоя активно делятся. В результате функциональный слой восстанавливается: разрастается строма, образуются новые железы и спиральные артерии.

Фаза секреции (15-го по 28-й день менструального цикла) развивается под влиянием прогестерона, секретируемого желтым телом яичника (лютеиновая фаза овариального цикла). В этот период маточные железы приобретают извитой ход, растягиваются секретом, а эндометрий достигает максимальной толщины, обеспечивая условия для возможной имплантации эмбриона.

Циклические морфологические изменения в матке тесно сопряжены с процессами в яичнике (*овариально-менструальный цикл*). При отсутствии оплодотворения происходит инволюция желтого тела, что приводит к резкому снижению концентрации прогестерона и эстрогенов. Гормональный дефицит вызывает продолжительный спазм спиральных артерий функционального слоя эндометрия, приводящий к ишемии и некротическим изменениям. Вслед за этим под действием вазодилататоров (преимущественно простагландинов) наступает дилатация спиральных артерий, разрыв их ослабленных стенок и массивный приток крови

из базального слоя — развивается менструальное кровотечение с отторжением некротизированного функционального слоя.

Снижение уровня прогестерона снимает ингибирующее влияние на гипофиз, стимулируя секрецию ФСГ и запуская созревание новых фолликулов (фолликулярная фаза овариального цикла). Эстрогены, продуцируемые растущими фолликулами, обеспечивают восстановление эндометрия в фазу пролиферации следующего цикла.

Мышечная оболочка (миометрий) — самая толстая оболочка стенки матки, включает три нерезко разграниченных мышечных слоя. *Подслизистый слой* содержит косо расположенные пучки гладких миоцитов. *Сосудистый слой* — средний, самый широкий слой миометрия, содержит циркулярно расположенные пучки гладких мышечных клеток и крупные сосуды. *Надсосудистый слой* состоит из косо или продольно ориентированных пучков гладких миоцитов.

Серозная оболочка (периметрий) представляет собой висцеральный листок брюшины. Эта оболочка состоит из мезотелия и подлежащей рыхлой соединительной ткани, присутствует только на боковых и задней поверхностях шейки матки.

В области *шейки матки* происходит переход однослойного столбчатого эпителия ее надвлагалищной части в многослойный плоский неороговевающий эпителий влагалищной части. В собственной пластинке слизистой оболочки расположены длинные, разветвленные трубчатые шейечные железы, которые вырабатывают шейечную (цервикальную) слизь. Миометрий в области шейки матки развит значительно слабее, чем в теле матки, и составляет около 15 % ее объема. Пучки гладких миоцитов расположены преимущественно циркулярно.

11.4. ВЛАГАЛИЩЕ

Влагалище — непарный полый трубчатый орган, расположенный между преддверием влагалища с шейкой матки. В репродуктивном процессе влагалище выполняет несколько функций. Оно служит резервуаром для эякулята при половом акте, обеспечивает продвижение сперматозоидов к шейке матки, а во время родов совместно с маткой формирует родовый канал, через который происходит изгнание плода и последа. Стенка влагалища состоит из трех оболочек: слизистой, мышечной и адвентициальной.

Слизистая оболочка образует поперечные складки и выстлана многослойным плоским неороговевающим эпителием, в котором различают базальный, парабазальный, промежуточный и поверхностный слои. В эпителии встречаются лимфоциты и дендритные клетки Лангерганса. Собственная пластинка слизистой оболочки состоит из рыхлой соединительной ткани, богатой коллагеновыми и эластическими волокнами, что обеспечивает прочность и растяжимость стенки влагалища. В ее толще расположено большое количество кровеносных и лимфатических сосудов, среди которых преобладают тонкостенные вены, формирующие сплетение. **Мышечная оболочка** образована внутренним циркулярным и наружным продольным слоями гладких миоцитов. **Адвентициальная оболочка** представлена рыхлой соединительной тканью, богатой эластическими волокнами, в которой расположено крупное венозное сплетение.

11.5. МОЛОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА

Молочная железа (рис. 11.7) — парный орган, по происхождению является видоизмененной потовой железой. Наиболее активно развивается после полового созревания. У половозрелой женщины железа состоит из 15–20 долек, отделенных друг от друга прослойками жировой ткани, пронизанными пучками рыхлой соединительной ткани. Дольки располагаются радиально по отношению к соску и имеют строение сложных трубчато-альвеолярных желез. Концевые отделы называются *альвеолами*. Каждая долька включает от 150 до 200 альвеол. Альвеола выстлана одним слоем железистых клеток — *галактоцитов*, апикальные полюса которых обращены в ее просвет. Вокруг базальной поверхности альвеол расположены

миоэпителиальные клетки. В пределах каждой дольки находятся *внутридольковые протоки*, которые объединяются во *внедольковые протоки*, формирующие более крупные *млечные протоки*. Эти протоки образуют веретенообразные расширения (*млечные синусы*), которые заканчиваются отверстиями на соске. Млечные синусы выстланы многослойным плоским эпителием, остальные протоки — однослойным (или двуслойным) кубическим или столбчатым эпителием.

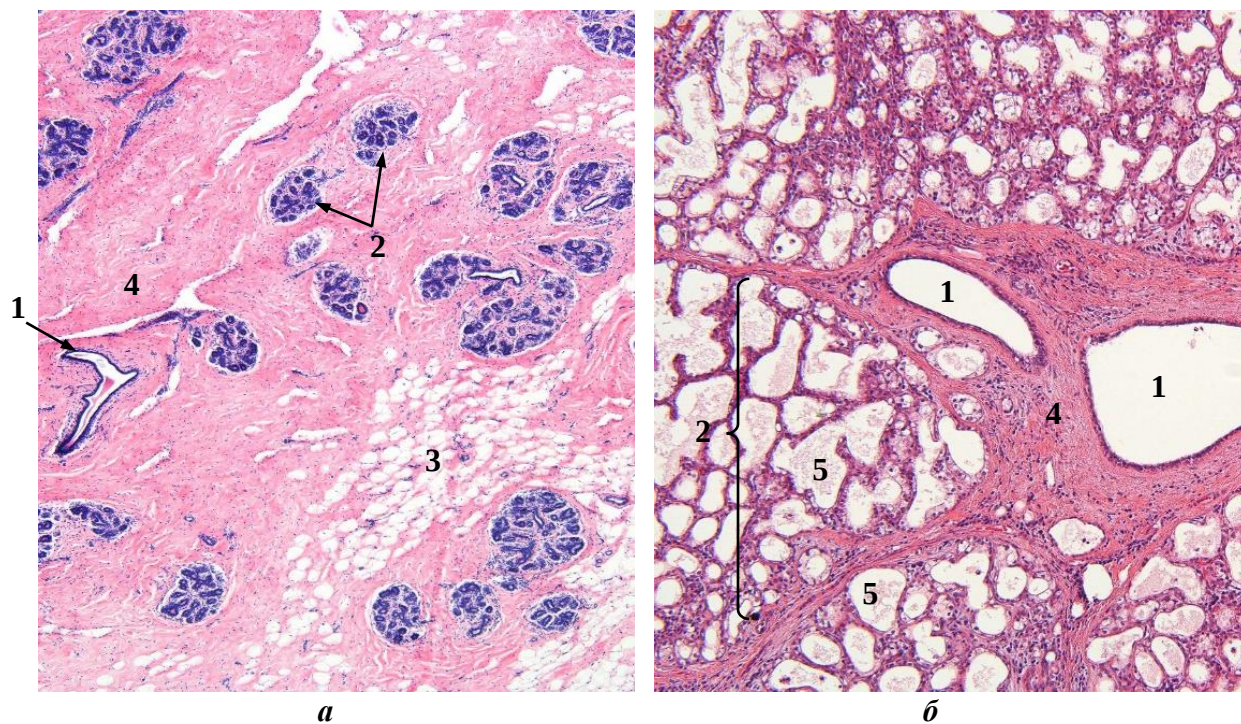


Рис. 11.7. Строение молочной железы (гистологический препарат; окраска гематоксилином и эозином, малое увеличение):

а — нелактующая железа; *б* — лактирующая железа:

1 — внутридольковый проток; 2 — долька; 3 — адипоциты; 4 — междольковая соединительная ткань; 5 — альвеолы

Функционально неактивная железа содержит слабо развитый железистый компонент, который состоит преимущественно из слабо ветвящихся протоков. Секреторные отделы не сформированы и имеют вид компактных клеточных скоплений (*терминальных почек*) на концах протоков. Большую часть органа составляет строма, представленная рыхлой соединительной и жировой тканью.

Структурно-функциональная перестройка молочной железы при беременности происходит под влиянием высоких концентраций половых гормонов, гормонов гипофиза и плаценты, а также многочисленных факторов роста.

Функционально активная (лактующая) железа имеет хорошо развитые альвеолы, заполненные секретом (молоком) и сильно ветвящиеся протоки. В галактоцитах выявляются хорошо развитые синтетический, энергетический и лизосомальный аппараты. Эти клетки секретируют белок казеин, молочный сахар лактозу, липиды и кальций. При увеличении объема альвеол разделяющая их соединительная ткань редуцируется. Максимального развития молочная железа достигает к концу беременности. После прекращения грудного вскармливания ее размеры уменьшаются. В климактерический период железа подвергается частичной инволюции.

11.6. РАЗВИТИЕ ЖЕНСКОЙ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ

Раннее развитие половой системы (до 7-й недели) у эмбрионов мужского и женского пола протекает одинаково и носит название *индифферентной стадии* (см. гл. 10). Дифференцировка по женскому типу начинается приблизительно на 8-й неделе. Критическим фактором является отсутствие гена SRY, расположенного на Y-хромосоме. Хотя хромосомный пол (46, XX) определяется при оплодотворении, для запуска активной дифференцировки женской гонады требуется время, необходимое для экспрессии специфических генов и накопления сигнальных молекул. В отсутствие антимюллерова гормона, который в норме секретируется клетками Сертоли развивающегося мужского яичка, парамезонефрический (мюллеров) проток сохраняется и развивается далее. Одновременно из-за отсутствия тестостерона, секретируемого клетками Лейдига мужской гонады, мезонефрический (вольфов) проток подвергается регрессии.

Клетки целомического эпителия полового валика дифференцируются в фолликулярные клетки яичника, которые окружают половые клетки. Строма яичника (в том числе клетки теки и хилусные клетки) развивается из мезенхимы. Первичные половые клетки (гоноциты из стенки желточного мешка) активно делятся и преобразуются в овогонии.

Из мюллеровых протоков формируются маточные трубы, матка и верхняя часть влагалища. Источником развития нижней части влагалища является мочеполовой синус.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Быков, В. Л.* Гистология, цитология и эмбриология. Руководство к практическим занятиям. Атлас : учеб. пособие / В. Л. Быков. – М. : ГЭОТАР-Медиа, 2022. – 1032 с.
2. *Зиматкин, С. М.* Гистология, цитология и эмбриология. Краткий курс : учеб. пособие / С. М. Зиматкин. – Минск : Вышэйшая школа, 2020. – 300 с.
3. *Кузнецов, С. Л.* Гистология, цитология и эмбриология : учеб. / С. Л. Кузнецов, Н. Н. Муш-камбаров. – 3-е изд., испр. и доп. – М. : Медицинское информационное агентство, 2016. – 640 с.
4. *Мяделец, О. Д.* Гистология, цитология и эмбриология человека : учеб. : в 2 ч. / О. Д. Мяделец. – Витебск : ВГМУ, 2016. – Ч. 2 : Частная гистология. – 493 с.
5. *Гистология* : учеб. / Ю. И. Афанасьев, Б. В. Алешин, Н. П. Барсуков [и др.] ; под ред. Ю. И. Афанасьева, Н. А. Юриной. – 7-е изд., перераб. и доп. – М. : ГЭОТАР-Медиа, 2024. – 832 с.
6. *Гистология, цитология и эмбриология* : учеб. / под ред. Т. М. Студеникиной. – Минск : Новое знание, 2020. – 464 с.
7. *Terminologia Histologica.* Международные термины по цитологии и гистологии человека с официальным списком русских эквивалентов / под ред. чл.-корр. РАМН В. В. Банина и проф. В. Л. Быкова. – М. : ГЭОТАР-Медиа, 2009. – 272 с.
8. *Eroschenko, V. P.* Atlas of histology with functional correlations / V. P. Eroschenko. – 13th ed. – Philadelphia : Wolters Kluwer, 2017. – 593 p.
9. *Gartner, L. P.* Color atlas of histology / L. P. Gartner, J. L. Hiatt. – 6th ed. – Philadelphia : Wolters Kluwer, 2021. – 496 p.
10. *Ross, M. H.* Histology: a text and atlas / M. H. Ross, W. Pawlina. – 8th ed. – Philadelphia : Wolters Kluwer, 2016. – 1088 p.
11. *Mescher, A. L.* Junqueira's basic histology: text and atlas / A. L. Mescher. – 17th ed. – New York : McGraw-Hill Education, 2018. – 562 p.
12. *Moore, K. L.* The developing human: clinically oriented embryology / K. L. Moore, T. V. N. Persaud, M. G. Torchia. – Winnipeg : Elsevier, 2020. – 503 p.
13. *Ovalle, W. K.* Netter's essential histology / W. K. Ovalle, P. C. Nahirney. – 3rd ed. – Amsterdam : Elsevier, 2022. – 400 p.
14. *Ross and Wilson: anatomy and physiology in health and illness.* – 12th ed. – Edinburgh : Churchill Livingstone Elsevier, 2014. – 624 p.
15. *Saladin, K.* Human anatomy / K. Saladin. – 5th ed. – New York : McGraw-Hill, 2017. – 813 p.

Учебное издание

Кабак Сергей Львович
Мельниченко Юлия Михайловна
Мащенко Ирина Владимировна
Заточная Валентина Владимировна

ЧАСТНАЯ ГИСТОЛОГИЯ

Электронное учебное пособие

Ответственный за выпуск С. Л. Кабак
Редактор Н. В. Оношко
Компьютерная вёрстка Н. М. Федорцовой

Издание разработано с помощью программного обеспечения
Microsoft Office Word, Adobe Acrobat Pro.
Подписано к использованию 11.09.2026.
Объем издания: 11,1 Мб.

Издатель: учреждение образования
«Белорусский государственный медицинский университет».
Ул. Ленинградская, 6, 220006, Минск.

ISBN 978-985-21-2332-7



9 789852 123327