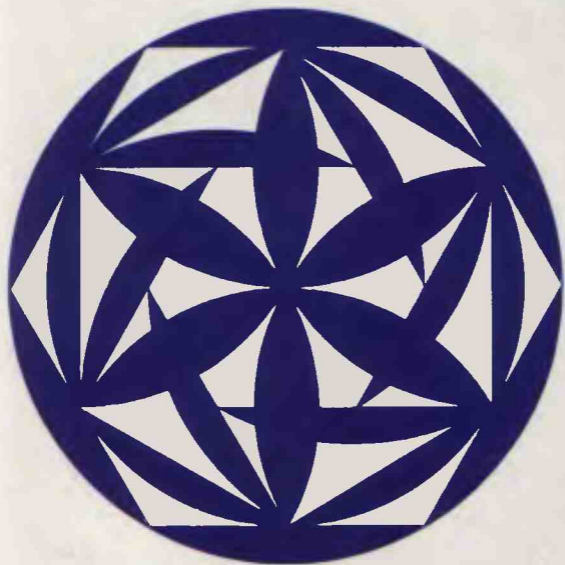


В. Л. БЫКОВ

ЧАСТНАЯ
ГИСТОЛОГИЯ
ЧЕЛОВЕКА



SOTIS

В. Л. БЫКОВ

**ЧАСТНАЯ ГИСТОЛОГИЯ
ЧЕЛОВЕКА**

(краткий обзорный курс)

**Второе издание,
переработанное и дополненное**

**СОТИС
Санкт-Петербург
1999**

Быков В.Л. Частная гистология человека (краткий обзорный курс). 2-е изд. - СПб.: СОТИС, 1997.

Книга в сжатой форме содержит систематизированное изложение частной гистологии человека, основанное на современных данных функциональной морфологии различных органов и систем. В связи с медицинской направленностью курса в тексте приводятся краткие указания на клиническое значение нарушения некоторых описываемых морфофункциональных механизмов.

Издание ориентировано на эффективное освоение или повторение курса частной гистологии и предназначено для студентов медицинских ВУЗов, интернов, клинических ординаторов, аспирантов и врачей различных специальностей.

Книга "Частная гистология" (первое издание, 1994 г.) постановлением Президиума Правления Всероссийского Научного Общества Анатомов, Гистологов и Эмбриологов от 12.9.1996 г. отмечена ПОЧЕТНЫМ ДИПЛОМОМ "За лучшую публикацию"

© В. Л. Быков, 1999
© В. Л. Быков, 1999, иллюстрации
© СОТИС, 1999

Предисловие ко второму изданию

Цель настоящей книги - дать краткое систематизированное изложение частной гистологии человека на основе современных научных данных и представлений о функциональной морфологии различных органов и систем. Книга ориентирована на эффективное освоение или повторение курса частной гистологии читателями, знакомыми с курсом общей гистологии.

В соответствии с указанной целью особое внимание уделено отбору материала и организации текста. В основу книги положено содержание курса лекций по частной гистологии, который читался автором студентам Санкт-Петербургского Государственного медицинского Университета имени академика И.П.Павлова в 1989-1996 г.г., а также опыт чтения концентрированного курса по предмету (1993-1996 г.г.) для подготовки к сдаче американского лицензионного экзамена по медицине (USMLE).

При отборе материала в текст в сжатой форме включены сведения, которые отвечают трем основным задачам:

(1) имеют существенное значение для понимания строения и функции конкретных органов и систем, т.е. для овладения собственно материалом частной гистологии,

(2) создают базис морфологических знаний, необходимый для успешного освоения других медико-биологических дисциплин (физиологии, биохимии, патологической физиологии, иммунологии),

(3) важны для последующего развития правильных представлений о патогенезе и морфогенезе заболеваний.

В связи с последней задачей в тексте даются краткие указания на клиническое значение нарушений некоторых описываемых морфофункциональных механизмов.

В соответствии с логикой изложения и для облегчения восприятия материала в тексте выделены смысловые разделы, важнейшие понятия отмечены графически, для ускорения поиска соответствующего материала составлен предметный указатель.

Вследствие медицинской направленности курса все сведения изложены применительно к человеку. Приведенные в книге схемы и рисунки, выполненные автором, иллюстрируют лишь важнейшие моменты изло-

жения; для более полного освоения предмета целесообразно воспользоваться имеющимися гистологическими атласами.

Настоящее, второе, издание переработано и дополнено по сравнению с первым, вышедшим в 1994 г., с учетом высказанных предложений и замечаний. В него по пожеланиям читателей включена глава, посвященная органам нервной системы, внесены краткие добавления и уточнения в материал других глав. Расширен список литературы, однако из соображений возможной краткости в него внесены лишь основные учебные издания и монографии, опубликованные преимущественно за последние 10-15 лет. В этот список не включены более ранние издания книг, а также многочисленные журнальные статьи и обзоры последних лет, материал которых проанализирован автором при написании курса частной гистологии. В связи с тем, что книга целиком посвящена частной гистологии, настоящее ее издание, как и предыдущее, не содержит сведений об эмбриональном развитии органов, которые могут быть почерпнуты в соответствующих руководствах по эмбриологии.

Издание предназначено для студентов, интернов, клинических ординаторов, аспирантов и врачей различных специальностей.

Заведующий кафедрой

гистологии, цитологии и эмбриологии

Санкт-Петербургского

Государственного медицинского Университета

имени академика И.П.Павлова

доктор медицинских наук, профессор В.Л.БЫКОВ

Список основных сокращений

аЭПС	- агранулярная (гладкая) эндоплазматическая сеть
ВИП	- вазоактивный интестинальный пептид
грЭПС	- гранулярная (шероховатая) эндоплазматическая сеть
ДЭС	- диффузная эндокринная система
ИЛ	- интерлейкин
КСФ	- колониестимулирующий фактор
ПНС	- периферическая нервная система
РГ	- рилизинг гормон
СМЖ	- спинномозговая жидкость
ЦНС	- центральная нервная система

Глава 1

СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА

ОБЩИЕ ПОНЯТИЯ

Сердечно-сосудистая система включает сердце, кровеносные и лимфатические сосуды. Она выполняет следующие *функции*:

- ① *трофическую* - снабжение тканей питательными веществами;
- ② *дыхательную* - снабжение тканей кислородом;
- ③ *экскреторную* - удаление продуктов обмена из тканей;
- ④ *интегративную* - объединение всех тканей и органов;
- ⑤ *регуляторную* - регуляцию функций органов посредством:
 - а - изменения кровоснабжения
 - б - переноса гормонов, факторов роста, цитокинов
 - в - выработки биологически активных веществ;
- ⑥ *участвует в воспалительных и иммунных реакциях.*

Функции отдельных элементов сердечно-сосудистой системы и условия гемодинамики *определяют особенности их строения.*

Сердце выполняет роль мышечного насоса, обеспечивающего ритмическое поступление крови в сосудистую систему. Это достигается *мощным развитием сердечной мускулатуры и наличием особых клеток - водителей ритма.*

Крупные артерии вблизи сердца (аорта, легочная артерия) растягиваются при поступлении порции крови из сердца (в систолу) и возвращаются к прежним размерам, выбрасывая кровь в дистальные участки сосудистого русла (в диастолу). Благодаря этому кровоток остается непрерывным, а кровоснабжение - постоянным. *Функция этих сосудов обеспечивается мощным развитием эластических элементов в их стенке.*

Средние и мелкие артерии приносят кровь к различным органам и их частям, регулируя кровоток в зависимости от функционального состояния последних. Это обеспечивается *значительным развитием мышечных элементов в их стенке.* В связи с тем, что кровь в арте-

риях течет под высоким давлением, их стенка имеет большую толщину и содержит хорошо развитые эластические элементы.

Артериолы (самые мелкие артерии) служат теми участками сосудистого русла, где происходит резкий перепад давления (от высокого в артериях до низкого в капиллярах). Это обусловлено значительным количеством этих сосудов, их узким просветом и наличием мышечных элементов в стенке. Общее давление в артериальной системе определяется тонусом артериол.

Капилляры являются звеном, в котором осуществляется двусторонний обмен веществ между кровью и тканями, что достигается благодаря их огромной общей поверхности и тонкой стенке.

Венулы собирают из капилляров кровь, которая движется под низким давлением. Их стенки тонкие, что, как и в капиллярах, способствует обмену веществ и облегчает миграцию клеток из крови.

Вены обеспечивают возврат крови, медленно транспортируемой под низким давлением, к сердцу. В связи с этой функцией они характеризуются широким просветом, тонкой стенкой со слабым развитием эластических и мышечных элементов (последние значительно развиты лишь в венах, несущих кровь против силы тяжести, где имеются также особые приспособления, способствующие движению крови - клапаны).

Общие закономерности структурной организации сосудов. Сосуд представляет собой трубку, стенка которой состоит из трех оболочек: 1) внутренней - интимы, 2) средней - меди и 3) наружной - адвентиции (рис. 1-1).

1. **Интима** образована (1) эндотелием (см. ниже), (2) подэндотелиальным слоем, состоящим из соединительной ткани и содержащим эластические волокна, и (3) внутренней эластической мембраной (часто фенестрированной), которая может редуцироваться до отдельных волокон.

2. **Средняя оболочка** включает слои циркулярно расположенных гладкомышечных клеток и сеть коллагеновых, ретикулярных и эластических волокон, основное вещество; встречаются отдельные фибробластоподобные клетки.

3. **Адвентиция** образована (1) наружной эластической мембраной (может отсутствовать) и (2) рыхлой волокнистой тканью, содержа-

щей нерв и сосуды сосудов, питающие собственную стенку сосудов диаметром более 1 мм. В артериях они снабжают адвентицию, в венах проникают глубоко в среднюю оболочку. Безмиелиновые нервные волокна, образующие сплетение в адвентиции, дают вазомоторные окончания на гладкомышечных клетках средней оболочки; миелиновые (чувствительные) проникают до интимы.

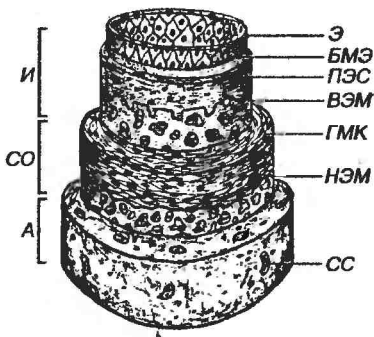


Рис. 1-1. Общий план структурной организации кровеносного сосуда (на примере артерии среднего калибра). И - интима, СО - средняя оболочка, А - адвентиция. Э - эндотелий, БМЭ - базальная мембрана эндотелия, ПЭС - подэндотелиальный слой, ВЭМ - внутренняя эластическая мембрана, ГМК - гладкомышечные клетки, НЭМ - наружная эластическая мембрана, СС - сосуды сосудов

Эндотелий выстилает сердце, кровеносные и лимфатические сосуды. Это однослойный плоский эпителий, клетки которого (эндотелиоциты) имеют полигональную форму, обычно удлиненную по ходу сосуда, и связаны друг с другом плотными и щелевыми соединениями. В организме имеется 10^{12} - 10^{13} эндотелиоцитов, общая масса которых составляет около 1 кг, а площадь поверхности превышает 1000 м². Их цитоплазма истончена до 0.2-0.4 мкм и содержит большую популяцию транспортных пузырьков диаметром 60-70 нм, которые могут образовывать трансэндотелиальные каналы. Органеллы немногочисленны, локализируются вокруг ядра, для цитоскелета характерны виментиновые промежуточные филаменты. В эндотелиоцитах обнаруживаются особые палочковидные структуры длиной до 3 мкм (тельца Вейбеля-Паладе), содержащие фактор VIII свертывающей системы крови. В физиологичес-

ных условиях эндотелий обновляется медленно (исключение - циклические процессы роста сосудов эндометрия, фолликулов и желтых тел яичника). Обновление эндотелия резко усиливается при повреждении.

Функции эндотелия:

(1) *транспортная* - через него осуществляется избирательный двусторонний транспорт веществ между кровью и другими тканями. Механизмы: *диффузия, везикулярный транспорт* (с возможным метаболическим превращением транспортируемых молекул).

(2) *гемостатическая* - играет ключевую роль в свертывании крови. В норме образует атромбогенную поверхность; вырабатывает *прокоагулянты* (тканевой фактор, фактор VIII, ингибитор плазминогена) и *антикоагулянты* (активатор плазминогена, простагглин).

(3) *вазомоторная* - участвует в регуляции сосудистого тонуса: выделяет *сосудосуживающие* (эндотелин) и *сосудорасширяющие* (простагглин, эндотелиальный релаксирующий фактор - окись азота) вещества; участвует в обмене *вазоактивных веществ* - ангиотензина, норадреналина, брадикинина.

(4) *рецепторная* - экспрессирует на плазмолемме ряд соединений, обеспечивающих адгезию и последующую *транsendотелиальную миграцию лимфоцитов, моноцитов и гранулоцитов*. Экспрессия этих молекул избирательно усиливается при воспалении и иммунных реакциях. Одновременно сам эндотелий обладает рецепторами различных цитокинов (ИЛ-1, фактор некроза опухолей) и адгезивных белков.

(5) *секреторная* - вырабатывает митогены, ингибиторы и факторы роста, цитокины, регулирующие кроветворение, пролиферацию и дифференцировку Т- и В-лимфоцитов (КСФ-Г, КСФ-М, КСФ-ГМ), привлекающие лейкоциты в очаг воспаления.

(6) *сосудообразовательная* - обеспечивает *новообразование капилляров (ангиогенез)* - как в эмбриональном развитии, так и при регенерации. Ангиогенез происходит путем: а) локального разрушения эндотелиоцитами базальной мембраны, б) их пролиферации и миграции в межклеточное вещество, в) дифференцировки эндотелиоцитов с образованием трубчатой структуры. Ангиогенез контролируется рядом цитокинов и путем адгезивного взаимодействия эндотелиоцитов с межклеточным веществом.

АРТЕРИИ

Артерии подразделяются на три типа: 1) эластические, 2) мышечные и 3) мышечно-эластические.

Артерии эластического типа характеризуются большим просветом и относительно тонкой стенкой (около 10% диаметра) с мощным развитием эластических элементов. К ним относятся наиболее крупные сосуды - аорта и легочная артерия, в которых кровь движется с высокой скоростью и под большим давлением.

Аорта - самая крупная артерия организма; ее стенка включает три оболочки (рис. 1-2).

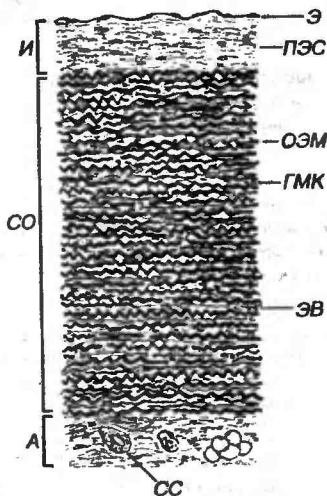


Рис. 1-2. Стенка аорты: рисунок с препарата, окрашенного орсеином для выявления эластических элементов. И - интима, СО - средняя оболочка, А - адвентиция. Э - эндотелий, ПЭС - подэндотелиальный слой, ОЭМ - окончатые эластические мембраны, ГМК - гладкомышечные клетки, ЭВ - эластические волокна, СС - сосуды сосудов.

1. *Интима* сравнительно толстая; представлена *эндотелием* и *подэндотелиальным* слоем с высоким содержанием эластических волокон. Внутренняя эластическая мембрана выражена нечетливо. С возрастом толщина интимы увеличивается.

2. *Средняя оболочка* образует основную часть стенки; содержит мощный эластический каркас, состоящий из из 40-70 *окончатых эластических мембран*, которые имеют вид цилиндров, вставленных друг в друга (на срезах - параллельно лежащих линейных прерывистых структур). Между окончатыми эластическими мембранами располагается сеть эластических в ретикулярных волокон, основное вещество, гладкомышечные клетки и фибробласты.

3. *Адвентиция* - относительно тонкая, не содержит наружной эластической мембраны. В её соединительной ткани - большое количество коллагеновых и эластических волокон, нервы и сосуды сосудов.

Артерии мышечного типа распределяют кровь по органам и тканям и составляют большинство артерий организма; их стенка содержит значительное число *гладкомышечных клеток*, которые, сокращаясь, регулируют кровоток. В этих артериях *стенка относительно толстая* по сравнению с просветом (см. рис. 1-1 и 1-3) и имеет следующие особенности:

1. *Интима* сравнительно тонкая, состоит из *эндотелия*, *подэндотелиального слоя* (хорошо выраженного только в крупных артериях), *фенестрированной внутренней эластической мембраны*.

2. *Средняя оболочка* - наиболее толстая; содержит *циркулярно расположенные гладкомышечные клетки*, лежащие слоями (10-60 слоев в крупных артериях и 3-4 в мелких). Между ними - сеть коллагеновых, ретикулярных и эластических волокон, основное вещество, отдельные фибробластоподобные клетки.

3. *Адвентиция* образована *наружной эластической мембраной* (отсутствует в мелких артериях) и *рыхлой волокнистой тканью*, содержащей эластические волокна. *Сосуды сосудов* (отсутствуют в мелких артериях с диаметром менее 1 мм) проникают из адвентиции в периферические отделы средней оболочки.

Артерии мышечно-эластического типа располагаются между артериями эластического и мышечного типов и обладают признаками

тея и других. В их стенке хорошо представлены как эластические, так и мышечные элементы.

ВЕНЫ

Вены по общему плану строения своей стенки сходны с артериями (см. рис. 1-3). Давление в венах - низкое, кровь движется медленно, поэтому они характеризуются большим просветом, тонкой, легко спадающей стенкой со слабым развитием эластических элементов. В них находится до 70% всей крови.

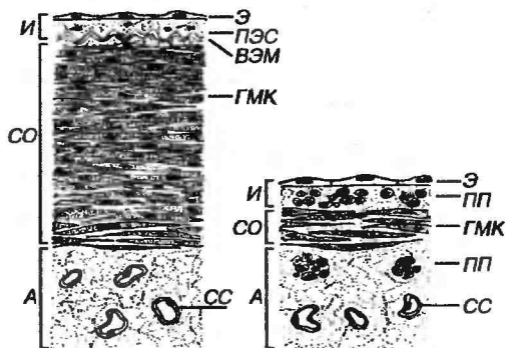


Рис. 1-3. Стенка артерии мышечного типа и сопровождающей ее вены. И - интима, СО - средняя оболочка, А - адвентиция. Э - эндотелий, ПЭС - подэндотелиальный слой, ВЭМ - внутренняя эластическая мембрана, ГМК - гладкомышечные клетки (циркулярный слой), ПП - продольные пучки гладкомышечных клеток в интиме и адвентиции вены, СС - сосуды сосудов.

Особенности строения стенки вен:

- (1) слабое развитие внутренней эластической мембраны, которая часто распадается на сеть волокон;
- (2) слабое развитие циркулярного мышечного слоя; более частое продольное расположение гладкомышечных клеток;
- (3) меньшая толщина по сравнению со стенкой соответствующей артерии, более высокое содержание коллагеновых волокон;
- (4) неотчетливость разграничения на отдельные оболочки;
- (5) более сильное развитие адвентиции и более слабое - интимы и средней оболочки (по сравнению с артериями);

(6) значительная вариабельность строения в различных сосудах и даже в отдельных участках одной вены;

(7) наличие клапанов.

По степени развития мышечных элементов в стенке вены разделяют на *безмышечные* и *мышечные*.

Безмышечные вены располагаются в органах и их участках, имеющих плотные стенки (мозговые оболочки, кости, трабекулы селезенки и др.), с которыми они прочно срастаются своей наружной оболочкой. Стенка таких вен представлена эндотелием, окруженным слоем соединительной ткани. Гладкомышечные клетки отсутствуют.

Мышечные вены подразделяют на три группы:

1) со слабым развитием мышечных элементов - мелкие и средние вены верхней части тела, по которым кровь движется пассивно вследствие тяжести. В их стенке подэндотелиальный слой развит слабо, в средней оболочке имеется небольшое количество гладкомышечных клеток, лежащих группами, в адвентиции - единичные продольно расположенные гладкомышечные клетки.

2) со средним развитием мышечных элементов - характеризуются наличием единичных продольно ориентированных гладкомышечных клеток в интиме и адвентиции и пучков циркулярно расположенных мышечных клеток, разделенных прослойками соединительной ткани, - в средней оболочке. Внутренняя и наружная эластические мембраны отсутствуют. Могут иметься *клапаны* - образования в виде карманов, свободные края которых направлены к сердцу. Клапаны образованы складкой интимы, содержащей эластические волокна: у ее основания располагаются гладкомышечные клетки. *Функции клапанов:* а) препятствовать обратному току крови; б) способствовать продвижению крови при сокращении мышц.

3) с сильным развитием мышечных элементов - крупные вены нижних отделов тела. Для них характерно наличие крупных продольных пучков гладкомышечных клеток в интиме и адвентиции и значительное содержание циркулярно расположенных гладкомышечных элементов в средней оболочке. Имеются многочисленные клапаны.

СОСУДЫ МИКРОЦИРКУЛЯТОРНОГО РУСЛА

К микроциркуляторному руслу относят сосуды диаметром менее 100 мкм, которые видны лишь под микроскопом. Они играют главную роль в обеспечении трофической, дыхательной, экскреторной, регуляторной функций сосудистой системы, развития воспалительных и иммунных реакций.

Звенья микроциркуляторного русла: 1) артериальное, 2) капиллярное и 3) венозное.

1. Артериальное звено включает артериолы и прекапилляры (рис. 1-4).

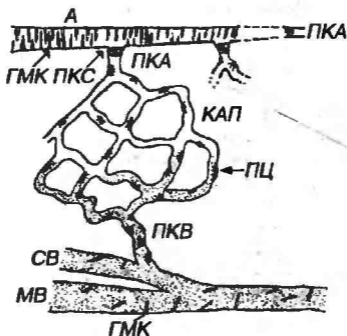


Рис. 1-4. Схема строения микроциркуляторного русла. А - артериола, ПКА - прекапиллярная артериола, ПКС - прекапиллярный сфинктер, КАП - капилляры, ПКВ - посткапиллярная венула, СВ - собирательная венула, МВ - мышечная венула, ПЦ - перитцит, ГМК - гладкомышечные клетки.

а) артериолы - микрососуды диаметром 50-100 мкм; их стенка состоит из трех оболочек, в каждой - по одному слою клеток. Внутренняя оболочка образована плоскими эндотелиальными клетками, отростки которых проникают сквозь очень тонкую фенестрированную внутреннюю эластическую мембрану (отсутствует в самых мелких артериолах) и образуют контакты с гладкими миоцитами средней оболочки. Последние связаны друг с другом целевыми и плотными соединениями в

лежат циркулярно в один слой (изредка два слоя). *Адвентиция* очень тонкая и сливается с окружающей соединительной тканью.

б) прекапилляры (прекапиллярные артериолы, или метартериолы) - микрососуды диаметром 14-16 мкм, отходящие от артериол, в стенке которых эластические элементы полностью отсутствуют. Эндотелиальные клетки контактируют с гладкими миоцитами, расположенными на большом расстоянии друг от друга и образующими *прекапиллярные сфинктеры* в участке отхождения прекапилляров. Сфинктеры регулируют кровенаполнение отдельных групп капилляров; в норме часть их тонически закрыта и открывается при нагрузке. Установлена ритмическая активность сфинктеров с частотой 2-8 сек. Между эндотелиальными и гладкомышечными клетками располагаются *перициты* (см. ниже).

2. Капиллярная звено представлено капиллярными сетями (см. рис. 1-4), общая протяженность которых в организме превышает 100 тыс км. Диаметр капилляров колеблется в пределах 3-12 мкм. Выстилка капилляров образована *эндотелием*, в расщеплениях его базальной мембраны выявляются особые отростчатые клетки - *перициты*, имеющие многочисленные щелевые соединения с эндотелиоцитами. Роль перицитов до конца неясна, их сократительная функция большинством исследователей отрицается, однако, набухая, они, по-видимому, способны уменьшать просвет капилляра. Снаружи капилляры окружены сетью ретикулярных волокон. По структурно-функциональным особенностям капилляры подразделяют на три типа (рис. 1-5):

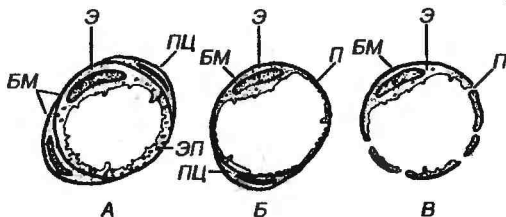


Рис. 1-5. Капилляры различных типов: А - с непрерывной эндотелиальной выстилкой, Б - фенестрированные, В - синусоидные. Э - эндотелиальная клетка, ПЦ - перицит, БМ - базальная мембрана, ЭП - эндоцитозные пузырьки, П - поры в цитоплазме эндотелиоцитов.

(1) *капилляры с непрерывной эндотелиальной выстилкой* - эндотелиальные клетки (толщиной от 0.1 до 0.8 мкм связаны плотными и щелевыми соединениями, реже десмосомами. В их цитоплазме присутствуют многочисленные эндоцитозные пузырьки диаметром 60-70 нм, осуществляющие транспорт макромолекул. Базальная мембрана непрерывна, имеется большое число перипитов. Капилляры данного типа наиболее распространены в организме и встречаются в мышцах, соединительной ткани, легких, ЦНС, тимусе, селезенке, экзокринных железах.

(2) *фенестрированные капилляры* характеризуются тонким (80 нм) эндотелием, в котором имеются поры диаметром 50-80 нм, во многих случаях затянутые диафрагмой толщиной 4-6 нм с утолщением в центре. Эндоцитозные пузырьки немногочисленны, базальная мембрана непрерывна, перипиты содержатся в небольшом числе. Такие капилляры имеются в почечном тельце, эндокринных органах, слизистой оболочке желудочно-кишечного тракта, сосудистом сплетении мозга.

(3) *синусоидные капилляры* отличаются большим диаметром (до 30-40 мкм), крупными межклеточными и трансцеллюлярными порами диаметром 0.5-3 мкм. Эндоцитозные пузырьки отсутствуют, базальная мембрана прерывистая. Эти капилляры находятся в печени, селезенке, костном мозге и коре надпочечника.

3. Венозное звено включает посткапилляры, собирательные и мышечные вены (см. рис. 1-4).

а) посткапилляры (посткапиллярные вены) - сосуды диаметром 12-30 мкм, образующиеся в результате слияния нескольких капилляров. Эндотелиальные клетки могут быть фенестрированными; в органах иммунной системы имеются посткапилляры с особым высоким эндотелием, которые служат местом выхода лимфоцитов из сосудистого русла. Перипиты встречаются чаще, чем в капиллярах, мышечные клетки отсутствуют. Вместе с капиллярами посткапилляры являются наиболее проницаемыми участками сосудистого русла, реагирующими на такие вещества, как гистамин, серотонин, простагландины и брадикинин, которые вызывают нарушение целостности межклеточных соединений эндотелиоцитов.

б) собирательные вены диаметром 30-50 мкм образуются в результате слияния посткапиллярных венул. Когда они достигают диаметра 50 мкм, в их стенке появляются гладкомышечные клетки.

е) *мышечные вены* (диаметр - до 100 мкм) характеризуются хорошо развитой средней оболочкой, в которой в один ряд лежат гладкомышечные клетки. Последние отличаются слабым развитием сократительных элементов и отсутствием строгой ориентации.

Артерио-венозные (артериоло-венулярные) анастомозы - сосуды диаметром 30-500 мкм, непосредственно связывающие артериолы и вены и обеспечивающие *юкстакапиллярный кровоток* в микроциркуляторном русле. Подразделяются на: (1) *анастомозы с постоянным кровотоком* и (2) *анастомозы с регулируемым кровотоком*. Во вторую группу входят анастомозы с *мышечной регуляцией* и *гладкого типа*. Последние характеризуются узким просветом и наличием в утолщенной средней оболочке особых *эпителиоидных* (видоизмененных мышечных) *клеток*, непосредственно контактирующих с эндотелием. Эти клетки способны изменять свой объем и, меняя просвет сосуда, воздействовать на кровоток.

СЕРДЦЕ

Сердце - мышечный орган, который вследствие ритмических сокращений *обеспечивает циркуляцию крови* в сосудистой системе. Оно вырабатывает также *гормон* - предсердный натриуретический фактор. В состав *стенки сердца* входят три оболочки (рис. 1-6): 1) внутренняя - *эндокард*, 2) средняя - *миокард* и 3) наружная - *эпикард*. Фиброзный "скелет" сердца служит опорой клапанам и местом прикрепления кардиомиоцитов.

1. *Эндокард* выстлан эндотелием, под которым расположен соединительнотканый *субэндотелиальный слой*. Еще глубже залегает *мышечно-эластический слой*, содержащий гладкомышечные клетки и эластические волокна. *Наружный соединительнотканый слой* связывает эндокард с миокардом и непосредственно переходит в соединительную ткань последнего.

2. *Миокард* - самая толстая оболочка стенки сердца - состоит из *кардиомиоцитов*, объединенных в *функциональные волокна*, которые образуют слои, спиралевидно окружающие камеры сердца. Между волокнами располагается соединительная ткань, содержащая сосуды и нервы. Кардиомиоциты разделяют на три типа: *сократительные, проводящие и секреторные (эндокринные)*.

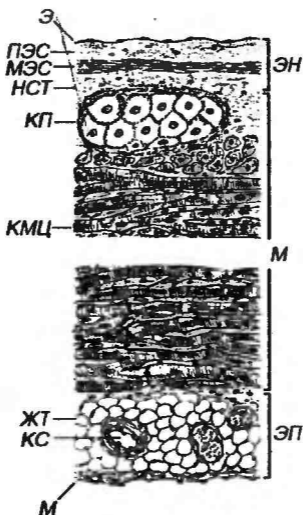


Рис. 1-6. Стенка сердца. ЭН - эндокард, М - миокард, ЭП - эпикард. Э - эндотелий, ПЭС - подэндотелиальный слой, МЭС - мышечно-эластический слой, НСТ - наружный соединительнотканый слой, КП - клетки Пуркинье, КМЦ - кардиомиоциты, ЖТ - жировая ткань, КС - кровеносные сосуды, М - мезотелий.

Сократительные (рабочие) кардиомиоциты образуют основную часть миокарда. Они содержат 1-2 ядра (часто полиплоидные) в центральной части и миофибриллы по периферии, соединены друг с другом в области *вставочных дисков* и связаны в единую трехмерную сеть благодаря наличию *анастомозов*. Их форма в желудочках цилиндрическая, в предсердиях - неправильная, часто оторостчатая. Они могут резко гипертрофироваться при длительной повышенной нагрузке.

Проводящие кардиомиоциты обеспечивают ритмическое координированное сокращение различных отделов сердца благодаря способности к *генерации* и *быстрому проведению* электрических импульсов. Образование импульса происходит в *синусном узле*, откуда он по специализированным путям передается в предсердия и *атриовентрикулярный узел*. В последнем импульс задерживается на 0.04 с, после чего быстро

распространяется по *атриовентрикулярному пучку Гиса и его ветвям* к рабочим кардиомиоцитам желудочков. Проводящие кардиомиоциты делятся на *три* типа: (1) *Р-клетки*, (2) *переходные клетки* и (3) *клетки Пуркинье*.

(1) *Р-клетки* (от английских слов *pace* - бледный и *pacemaker* -водитель ритма) - светлые, мелкие, отростчатые, с небольшим содержанием слабо ориентированных миофибрилл и крупными ядрами. Эти клетки встречаются в синусном и узлах и межуловых путях. Они служат главным источником электрических импульсов, обеспечивающих ритмическое сокращение сердца.

(2) *переходные клетки* - по строению и топографии занимают промежуточное положение между *Р-клетками* и сократительными кардиомиоцитами. Встречаются преимущественно в узлах, но проникают и в прилежащие участки предсердий.

(3) *клетки Пуркинье* - светлее, шире и короче сократительных кардиомиоцитов, содержат мало неупорядоченно расположенных миофибрилл; часто лежат пучками. Эти клетки численно преобладают в пучке Гиса и его ветвях, встречаются по периферии узлов. Образуют звено связи между переходными клетками другими типами клеток миокарда.

Секреторные кардиомиоциты располагаются в предсердиях. Это - клетки отростчатой формы, со слабо развитым сократительным и значительно развитым *синтетическим аппаратом*. В цитоплазме располагаются плотные гранулы, содержащие гормон - предсердный натриуретический фактор (пептид) - ПНФ (ПНП). Попав в кровь, ПНФ приносится к органам-мишеням - почкам, надпочечникам, головному мозгу и др. ПНФ вызывает стимуляцию диуреза, натриуреза, расширение сосудов, угнетение секреции альдостерона, кортизола, вазопрессина, снижение АД. Секреция ПНФ резко усилена у больных с *коронарной недостаточностью* и *гипертонической болезнью*.

3. *Эпикард* покрыт *мезотелием*, под которым располагается *рыхлая волокнистая соединительная ткань*, содержащая сосуды и нервы. В эпикарде может иметься в значительном количестве *жировая ткань*. Эпикард представляет собой висцеральный листок перикарда; париетальный листок также имеет строение серозной оболочки и обращен к висцеральному слою мезотелия. Гладкие влажные поверхности париетального и висцерального листков легко скользят друг по другу при сокращении сердца. При повреждении мезотелия (обычно вследствие вос-

палительного процесса - *перикардита*) за счет образующихся между листками соединительнотканых спаек деятельность сердца может существенно нарушаться.

"Скелет" сердца играет роль опорной структуры: к нему прикреплено большинство мышечных волокон, с ним связаны клапаны сердца. Он состоит из плотной волокнистой соединительной ткани с участками хрящевой и образован мембранной перегородкой, фиброзными треугольниками и кольцами.

Клапаны сердца состоят из основы, образованной плотной волокнистой тканью (содержащей коллагеновые и эластические волокна) и покрытой на обеих поверхностях эндотелием. Основания клапанов прикреплены к фиброзным кольцам.

ЛИМФАТИЧЕСКИЕ СОСУДЫ

Лимфатические капилляры - тонкостенные сосуды диаметром 30-200 мкм. слепо начинающиеся в тканях в виде мешковидных выпячиваний и формирующие сети. Эндотелиальные клетки, образующие их стенку, в 4-5 раз крупнее и в 2-3 раза тоньше, чем эндотелиоциты кровеносных капилляров. В отличие от последних, микроворсинки на их поверхности обращены не в просвет, а в сторону соединительной ткани (откуда происходит всасывание жидкости), тогда как транспортные пузырьки движутся только в одном направлении - в сторону просвета капилляра. Цитоплазма содержит сократительные микрофиламенты. Между смежными эндотелиальными клетками имеются *щелевидные пространства* шириной 25-50 нм и более. Базальная мембрана прерывиста или отсутствует. Лимфатические капилляры связаны с прилежащей соединительной тканью *якорными (ретикулярными) филаментами*. Строение лимфатического капилляра может существенно изменяться в зависимости от степени заполнения его лимфой (рис. 1-7).

Отводящие лимфатические сосуды образуются в результате слияния нескольких лимфатических капилляров. По строению своей стенки они очень изменчивы, но в целом *сходны с венами* и содержат клапаны. Часть лимфатического русла между двумя соседними клапанами лимфатических сосудов рассматривается как *структурно-функциональная единица лимфатических путей* и называется *лимфангионом*. Всего в лимфатическом русле человека имеется около 100 тыс. лимфангионов. Лимфа перемещается в пределах лимфангиона и от одного

лимфангиона к другому за счет сокращения окружающей скелетной мускулатуры и вследствие ритмических (с частотой до нескольких десятков в минуту) сокращений гладкомышечных клеток в стенке лимфатических сосудов (среди которых некоторые клетки обладают признаками *водителей ритма*). Последние располагаются циркулярно (спирально) вблизи клапана и активируются вследствие давления лимфы на стенку сосуда.

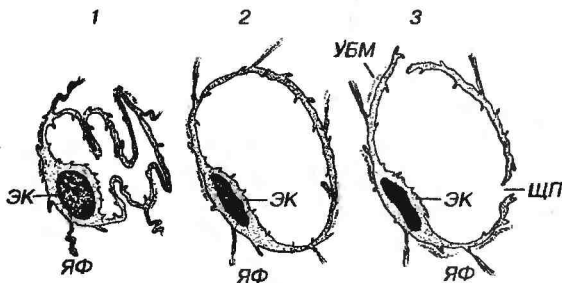


Рис. 1-7. Лимфатические капилляры в различном функциональном состоянии: 1 - сжавшийся, 2 - заполненный лимфой, 3 - с расширенными межклеточными щелевидными пространствами. ЭК - эндотелиальные клетки, ЯФ - якорные филаменты, ЩП - щелевидные пространства, УБМ - участки базальной мембраны.

Грудной проток - самый крупный лимфатический сосуд - по строению стенки напоминает нижнюю полую вену. Она содержит три нечетко разграниченные оболочки - внутреннюю, среднюю и наружную. **Внутренняя оболочка** включает эндотелий, подэндотелиальный соединительнотканый слой, внутреннюю эластическую мембрану. **Средняя оболочка** состоит из слоев циркулярно и продольно лежащих гладкомышечных клеток, пронизанных коллагеновыми и эластическими волокнами. **Наружная оболочка** (наиболее толстая) включает наружную эластическую мембрану, слой соединительной ткани и продольно расположенные пучки гладкомышечных клеток, сосуды сосудов. По своему ходу грудной проток содержит 9 полулунных клапанов, утолщенных у основания за счет скоплений соединительной ткани и гладких миоцитов. Последние располагаются также в створках клапанов.

Глава 2

ОРГАНЫ КРОВЕТВОРЕНИЯ И ИММУНОГЕНЕЗА

ОБЩИЕ ПОНЯТИЯ

Органы кроветворения и иммуногенеза включают красный костный мозг, тимус, лимфатические узлы, селезенку, миндалины, пейеровы бляшки, аппендикс, а также другие лимфоидные образования пищеварительного тракта, половых, дыхательной и выделительной систем. Помимо структур органного характера, к иммунной системе относятся многочисленные диффузные скопления лимфоидной ткани и рассеянные повсеместно в организме лимфоциты, макрофаги и антиген-представляющие клетки, а также лимфоциты и моноциты крови и лимфы.

Функции: участие во взаимосвязанных процессах кроветворения и иммуногенеза, обеспечивающего защиту от микроорганизмов, чужеродных антигенов, иммунный надзор за деятельностью клеток собственного организма.

Иммунные реакции разделяются на:

1) *клеточные*, обусловленные непосредственным контактным воздействием иммунокомпетентных клеток на их мишени (осуществляются Т-лимфоцитами, взаимодействующими с антиген-представляющими клетками);

2) *гуморальные*, связанные с выработкой циркулирующих в крови и жидкостях организма антител - иммуноглобулинов, которые нейтрализуют антигены (обеспечиваются В-лимфоцитами, взаимодействующими с антиген-представляющими клетками и Т-лимфоцитами).

Созревание иммунокомпетентных клеток в организме связано с их взаимодействием с другими типами клеток и поэтапной миграцией. В зависимости от роли органов иммунной системы в этом процессе они разделяются на *центральные* и *периферические*.

Центральные органы (красный костный мозг, тимус) обеспечивают процессы *антиген-независимой пролиферации и дифференци-*

ровки клеток-предшественников, поступающих из красного костного мозга. При этом образуются клетки с огромным репертуаром рецепторов ко всевозможным антигенам. Такое разнообразие обусловлено *реаранжировкой их генома*; антигены на этом этапе не только не нужны, но даже вредны.

Периферические органы (все остальные органы иммунной системы) обеспечивают процессы *антиген-зависимой пролиферации и дифференцировки* клеток, мигрирующих из центральных органов, где они ранее приобрели специфические рецепторы к данному антигену. Для обеспечения контакта с антигенами эти органы расположены на путях их поступления через лимфу или кровь.

Основные принципы строения органов кроветворения и иммуногенеза отражают выполняемые ими функции. Все указанные органы содержат:

1) *кроветворные и стромальные клетки*. Последние выполняют *опорную, трофическую и регуляторную функции*, обладая в каждом органе характерными признаками. Благодаря контактному взаимодействию (опосредованному синтезом специфических адгезионных молекул) и гуморальным влияниям, создают особые условия (*микроокружение*), необходимые для нормального развития кроветворных клеток;

2) *особые кровеносные или лимфатические сосуды*, обеспечивающие ряд специфических функций (распознавание, сортировку и миграцию клеток, захват антигенов и др.);

3) *большое количество макрофагов*, участвующих в фагоцитозе разрушенных клеток (не соответствующих необходимым параметрам и не прошедших отбор), а также их фрагментов;

Для периферических органов иммунной системы помимо этого характерны: *В- и Т-зависимые зоны* - участки с преимущественным расположением пролиферирующих и дифференцирующихся В- или Т-лимфоцитов, взаимодействующих со специфическими типами *антиген-представляющих клеток*. В-зависимые зоны часто имеют вид *лимфатических узелков* - компактных округлых лимфоидных образований. С ними связаны *диффузные скопления лимфоидной ткани*; межфолликулярные участки лимфоидной ткани обычно соответствуют Т-зависимым зонам.

КРАСНЫЙ КОСТНЫЙ МОЗГ

Красный костный мозг представляет собой *центральный орган кроветворения и иммуногенеза*, содержащий *самоподдерживающуюся популяцию стволовых клеток крови* и участвующий в образовании клеток *миелоцитарного* и *лимфоцитарного* рядов. У взрослого он *распределочен по всему организму* (что маскирует его массу - 1.5-2 кг), находится в *ячейках губчатого вещества костей* (в плоских костях и *эпифизах трубчатых костей*).

В состав красного костного мозга входят *три компонента*: 1) *гемопоэтический*, 2) *стромальный*, 3) *сосудистый* (рис. 2-1).

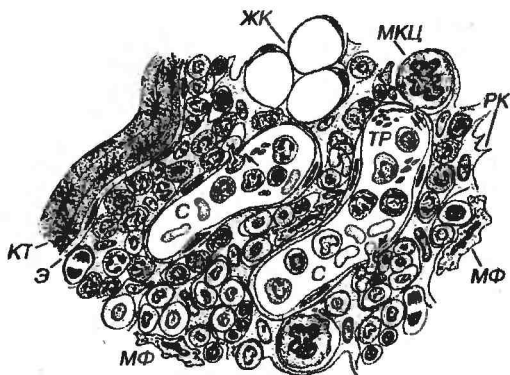


Рис. 2-1. Красный костный мозг. КТ - костная ткань, Э - эндост, ЖК - жировые клетки, МФ - макрофаги, С - синусы, МКЦ - мегакариоцит. Стрелками показаны форменные элементы, мигрирующие в просвет синуса, двойными стрелками - формирование тромбоцитов (ТР) при фрагментации отростков мегакариоцитов.

1. Гемопоэтический компонент образован *миелоидной тканью* и содержит *клетки миелоцитарного и лимфоцитарного рядов* на разных стадиях развития, взаимодействующие со стромальными элементами. В нем находится *самоподдерживающаяся популяция плюрипотентных стволовых клеток* (1/2000 клеток мозга).

2. Стромальный компонент (функции см. выше) включает: *ретикулярные клетки* отростчатой формы и *волокона*, образующие трехмерную сеть (ретикулярные клетки, прилежащие к стенке синусов, называют адвентициальными); *адипоциты* (жировые клетки); *макрофаги*; *клетки эндоста* (соединительнотканной выстилки костных полостей);

3. Сосудистый компонент наряду с обычными сосудами микроциркуляторного русла содержит особые *посткапиллярные (венозные) синусы* - тонкостенные анастомозирующие сосуды диаметром 50-75 мкм. Синусы выстланы тонким эндотелием, способным отличать зрелые форменные элементы гемопоэтического компонента от незрелых и пропускать их в просвет синуса через временно образующиеся в цитоплазме клеток поры. Базальная мембрана на большом протяжении отсутствует. Наружный (прерывистый) слой стенки синусов образуют *адвентициальные клетки*. Синусы снабжены *сфинктерами* и способны временно выключаться из кровотока, играя роль "отстойников", в которых дозревают форменные элементы. К ним снаружи прилегают *макрофаги*, проникающие своими отростками в просвет синусов.

Распределение клеток различных типов в гемопоэтическом компоненте не случайно. Так, *мегакариоциты* всегда лежат вблизи синусов, проникая в их просвет своими отростками в виде лент, которые распадаются на отдельные тромбоциты. *Гранулоциты* созревают вблизи клеток эндоста и контактируют с ретикулярными клетками и преадипоцитами. *Эритроидные элементы* развиваются в составе т.н. эритробластических островков, в контакте с ретикулярными клетками, которые накапливают и передают им частицы ферритина (содержащие железо, необходимое для синтеза гемоглобина):

Гуморальная регуляция гемопоэза обеспечивает контроль пролиферации и дифференцировки гемопоэтических клеток в различных направлениях. Она осуществляется рядом факторов, которые действуют на один или несколько типов клеток как гормоны (дистантно) или локально, связываясь со специфическими мембранными рецепторами. К этим факторам относятся:

- **эритропоэтин** - вырабатывается в почке, стимулирует эритропоэз;
- **колониестимулирующие факторы (КСФ)** - продуцируются Т-лимфоцитами, стромальными клетками костного мозга, эндотелием; стимулируют развитие гранулоцитов и моноцитов;

- **интерлейкины (ИЛ)** - вырабатываются Т-лимфоцитами, стромальными клетками, эндотелием; стимулируют эритро-, гранулоцито- и моноцитопоз (ИЛ-3), а также лимфоцитопоз (ИЛ-7).

Красный костный мозг наряду с обеспечением миелоидного кроветворения служит **центральной частью иммунной системы**, аналогом фабричной сумки птиц. В нем осуществляется **антиген-независимая дифференцировка В-лимфоцитов** из их предшественников, происходящих из стволовой клетки крови. 20% его клеток составляют лимфоциты, из них 3/4 - В-клетки; встречаются также Т- и О-клетки.

В ходе созревания В-лимфоциты контактируют с клетками эндоста, ретикулярными клетками и концентрируются возле синусов, в просвет которых они мигрируют по его завершении. При дифференцировке в геноме В-клеток происходит **реаранжировка**, которая обеспечивает образование на их поверхности **иммуноглобулиновых рецепторов** к различным антигенам. Созревшие В-клетки покидают костный мозг и заселяют **В-зависимые зоны** периферических органов иммунной системы.

Большая часть (75%) В-лимфоцитов, образовавшихся в костном мозге, здесь же **гибнет** механизмом апоптоза в ходе отбора, включающего **положительную селекцию** (выживание клеток с нужными рецепторами) и **отрицательную селекцию** (гибель клеток, обладающих рецепторами к собственным антигенам). Погибшие клетки захватываются макрофагами.

ТИМУС

Тимус (зобная, или вилочковая, железа) представляет собой **центральную часть иммунной системы**, в котором происходит **антиген-независимая пролиферация и дифференцировка Т-лимфоцитов** из их предшественников, поступающих из красного костного мозга. Наибольшего развития достигает в детстве, после полового созревания подвергается **возрастной инволюции**, частично замещаясь жировой тканью.

Покров **соединительнотканной капсулой**, которая продолжается в перегородки, содержащие сосуды и разделяющие его на связанные друг с другом **дольки**. Долька состоит из трехмерной сети отростчатых **эпителиальных (эпителиоретикулярных) клеток**, образующих строму органа, в петлях которой располагаются **лимфоциты (тимоциты)**. В каждой дольке выделяют **корковое и мозговое вещество** (рис. 2-2).

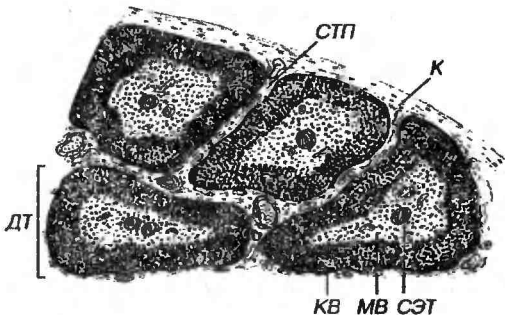


Рис. 2-2. Тимус. К - капсула, СТП - соединительнотканые перегородки, ДТ - долька тимуса, КВ - корковое вещество, МВ - мозговое вещество, СЭТ - слоистые эпителиальные тельца.

1. Корковое вещество - более темное вследствие плотной упаковки *тимоцитов* (содержит около 90% их числа). Предшественники Т-клеток (*претимоциты*) поступают в него из красного костного мозга, мигрируя через стенку сосудов кортико-медуллярной зоны; *пролиферирующие тимоциты* располагаются в виде скоплений между эпителиальными клетками в т.н. субкапсулярной зоне, имеют вид больших лимфоцитов и еще не обладают рецепторами Т-клеток (РТК). *Созревающие тимоциты*, продолжая делиться и перемещаясь в более глубокие части коры, за счет *реаранжировки генома* образуют РТК к различным антигенам. Они имеют вид средних и малых лимфоцитов. Тимоциты коры при стрессе разрушаются (под действием кортикостероидов), что вызывает опустошение коры (*акцидентальную инволюцию*).

Подавляющее большинство (90-95%) тимоцитов, образовавшихся в коре, в ней же гибнет механизмом апоптоза в процессе отбора, включающего *положительную селекцию* (выживание клеток, способных распознать собственные белки главного комплекса гистосовместимости) и *отрицательную селекцию* (гибель клеток с рецепторами к собственным антигенам). Погибшие клетки уничтожаются макрофагами. В коре образуются *субпопуляции Т-клеток*: сначала они одновременно экспрессируют маркеры хелперов/индукторов (CD4), киллеров/супрессоров (CD8) и РТК, затем - РТК и только один из маркеров. Более зрелые Т-клетки перемещаются в мозговое вещество.

Эпителиоретикулярные клетки - светлые, оксифильные, со светлым ядром, крупным ядрышком и умеренно развитыми органеллами. Своими отростками они охватывают тимоциты, создавая *микроокружение*, необходимое для их деления и созревания (рис. 2-3). В корковом веществе имеется несколько особых вариантов эпителиальных клеток:

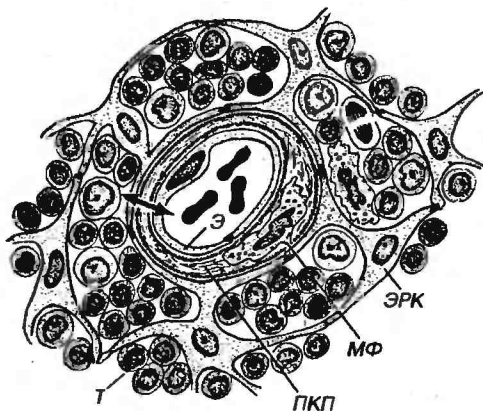


Рис. 2-3. Участок коркового вещества тимуса. Т - тимоциты, ЭРК - эпителиоретикулярные клетки, МФ - макрофаг, Э - эндотелий капилляра, ПКП - перикапиллярное пространство. Стрелкой показан гемато-тимусный барьер.

1) **секреторные клетки** (нескольких типов) - содержат в цитоплазме секреторные гранулы. Вырабатывают **факторы, необходимые для созревания тимоцитов: тимозин, тимопэтин, тимусный сывороточный фактор** и др. Первые два поступают также в кровь и способны оказывать действие вне тимуса, что позволяет рассматривать его как **эндокринную железу**;

2) **"клетки-няньки"** - заключают в своей цитоплазме до нескольких десятков активно делящихся и часто гибнущих тимоцитов, изолируя их от окружающих клеток и участвуя, по-видимому, в их селекции;

3) **периваскулярные клетки** - охватывают уплощенными отростками капилляры и служат элементом **гемато-тимусного барьера** (имеется только в корковом веществе), предотвращающего воздействие циркули-

рующих в крови антигенов на созревающие тимоциты. В состав барьера входят (см. рис. 2-3):

- (1) *эндотелий капилляра* (в некоторых участках также перипиты);
- (2) *базальная мембрана капилляра;*
- (3) *перикапиллярное пространство*, содержащее волокна и макрофаги;
- (4) *базальная мембрана эпителиоретикулярных клеток;*
- (5) *цитоплазма эпителиоретикулярных клеток*, связанных десмосомами.

2. Мозговое вещество - светлее коркового, содержит меньшее количество более зрелых (малых) тимоцитов, нечувствительных к кортикостероидам, которые покидают тимус (проходя через стенку посткапиллярной вены в кортико-медуллярной зоне) и заселяют *T-зависимые зоны периферических органов иммунной системы*. Эпителиальные клетки - более крупные и многочисленные, чем в коре; в отдельных участках они, уплощаясь и ороговевая, накладываются друг на друга концентрическими слоями, образуя *слоистые эпителиальные тельца (Гассала)* диаметром до 100 мкм и более (см. рис. 2-2). Функция слоистых телец неясна; их размеры и число увеличиваются с возрастом и при стрессе.

ЛИМФАТИЧЕСКИЕ УЗЛЫ

Лимфатические узлы - периферические органы иммунной системы, располагающиеся по ходу лимфатических сосудов. Имеют бобовидную форму; к выпуклой поверхности подходят *приносящие лимфатические сосуды*, в области ворот на вогнутой поверхности входят артерии и нервы и выходят *выносящие лимфатические сосуды* и вены. Покрыты *соединительнотканной капсулой*, от которой вглубь органа отходят *трабекулы*. Строма узлов образована трехмерной сетью ретикулярных клеток, коллагеновых и ретикулярных волокон, а также макрофагами и антиген-представляющими клетками. В ее петлях располагаются элементы лимфоцитарного ряда. В каждом узле можно выделить *корковое и мозговое вещество* (рис. 2-4).

Корковое вещество состоит из *наружной коры*, расположенной под капсулой узла, и лежащей под ней *глубокой коры (паракортикальной зоны)*.

Наружная кора включает лимфоидную ткань, образующую **лимфатические узелки (В-зависимые зоны)** и **межузелковые скопления**, а также особые лимфатические сосуды - **синусы**, располагающиеся под капсулой и по ходу трабекул (рис. 2-4).

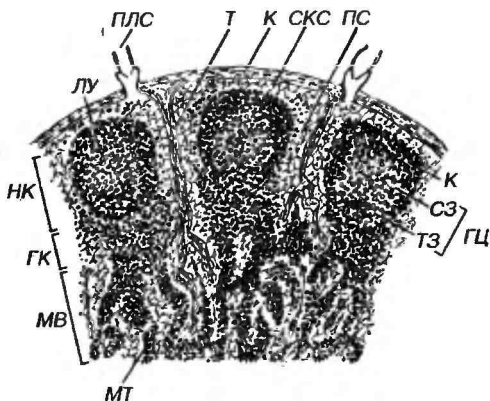


Рис. 2-4. Лимфатический узел. К - капсула, Т - трабекула, ПЛС - приносящий лимфатический сосуд, НК - наружная кора, ГК - глубокая кора, МВ - мозговое вещество, ЛУ - лимфатический узелок: К - корона, ГЦ - герминативный центр, СЗ - светлая зона центра, ТЗ - темная зона центра, МТ - мозговые тяжи, СКС - субкапсулярный синус, ПС - промежуточный синус.

Лимфатический узелок (фолликул) представляет собой сферическое скопление лимфоидной ткани, наружную границу которого образует слой утолщенных ретикулярных клеток. Различают *первичные* и *вторичные узелки*.

Первичные узелки - компактные однородные скопления малых (В) лимфоцитов рециркулирующего пула, связанных с ретикулярными клетками и особым видом *антиген-представляющих фолликулярно-дендритных клеток*. Имеется небольшое количество Т-клеток, макрофагов. Встречаются в лимфатических узлах лишь в отсутствие антигенных воздействий (во внутриутробном периоде). Под влиянием антигенов превращаются во вторичные.

Вторичные узелки состоят из короны и герминативного центра.

Корона - скопление малых лимфоцитов на периферии узелка, полукруглой формы на субкапсулярном полюсе и истончающееся до нескольких клеток на мозговом. Содержит В-клетки рециркулирующего пула и В-клетки памяти, а также незрелые плазматические клетки, мигрирующие из герминативного центра.

Герминативный центр развивается только под влиянием антигенной стимуляции вследствие Т-зависимого процесса. В нем происходит пролиферация и дифференцировка В-клеток в незрелые плазматические и В-клетки памяти в результате их взаимодействия с антигеном, фолликулярно-дендритными клетками, Т-лимфоцитами (хелперами и супрессорами). Часть клеток, оказавшаяся неспособной к этим взаимодействиям, подвергается апоптозу и захватывается макрофагами. Из центра через глубокую кору в мозговые тяжи мигрируют незрелые плазматические клетки.

В разгар реакции на антиген герминативный центр включает *темную зону* (смежную с глубокой корой), и *светлую зону* (между темной и короной), содержащие делящиеся и дифференцирующиеся клетки. В светлой зоне рыхло располагаются более зрелые клетки, мигрировавшие в нее из темной, где они плотно прилегают друг к другу.

Межузелковая зона содержит малые лимфоциты и макрофаги; при антигенной стимуляции она почти полностью исчезает, замещаясь узелками.

Глубокая кора (паракортикальная зона) - Т-зависимая зона лимфатического узла. В ней осуществляются дозревание Т-клеток, поступивших из тимуса, а также их антиген-зависимая пролиферация и дифференцировка с формированием различных субпопуляций. Образована *диффузной лимфоидной тканью*, представленной Т-клетками, лежащими в петлях ретикулярной ткани и взаимодействующими с особым видом *антиген-представляющих клеток - интердигитирующими клетками*. Последние обладают цитоплазматическими отростками, охватывающими лимфоциты и проникающими между отростками соседних клеток. Встречаются также плазматические клетки, мигрирующие из узелков в мозговое вещество. Имеются *лимфатические синусы (промежуточные)* и *посткапиллярные венулы с высоким эндотелием*, который способен взаимодействовать с хоминг-рецепторами Т- и В-лимфоцитов, обуславливая их миграцию из сосудистого русла.

Мозговое вещество образовано ветвящимися и анастомозирующими тяжами лимфоидной ткани (*мозговыми тяжами*), между которыми располагаются соединительнотканые *трабекулы* и *мозговые лимфатические синусы*. Мозговые тяжи являются *V-зависимой зоной* и содержат многочисленные плазматические клетки и (в меньшем числе) В-лимфоциты и макрофаги. Плазматические клетки могут длительно находиться в тяжах и активно секретировать антитела в лимфу или поступать в нее, а далее - в кровоток.

Лимфатические синусы - система особых внутриорганных лимфатических сосудов в корковом и мозговом веществе, обеспечивающая медленный ток лимфы через узел, в процессе которого она очищается (примерно на 99%) от содержащихся в ней частиц (с извлечением антигенного материала) и обогащается антителами, клетками лимфоидного ряда и макрофагами.

Направление лимфотока в лимфатическом узле: из приносящих сосудов лимфа последовательно попадает в субкапсулярный, промежуточный и мозговой синусы, имеющие сходное строение, откуда (в воротах узла) направляется в выносящие сосуды.

Субкапсулярный (краевой, маргинальный) синус служит первым фильтрационным барьером для лимфы, попадающей в лимфатический узел. Он занимает щелевидное пространство *между капсулой узла и наружной корой*. Выстлан особыми плоскими *береговыми клетками*, которые одни исследователи считают эндотелиальными, а другие - уплощенными ретикулярными. Эта выстилка лишена базальной мембраны, непрерывна со стороны капсулы, и прерывиста со стороны узелков, с многочисленными межклеточными щелями и подлежащим слоем *маргинальных макрофагов*. В просвете синуса находится сеть отростчатых ретикулярных клеток и волокон (замедляющая ток лимфы) с фиксированными на них и блуждающими макрофагами; имеются также многочисленные лимфоциты, плазматические клетки.

Промежуточный синус служит продолжением субкапсулярного и располагается *между трабекулами и лимфоидной тканью наружной и глубокой коры*.

Мозговой синус продолжает промежуточный и лежит между трабекулами и мозговыми тяжами.

Клиническое значение лимфатических узлов обусловлено не только их непосредственной ролью в развитии иммунных реакций, но возможностью возникновения в них очагов инфекции (распространяющейся лимфогенно), а также метастазов злокачественных опухолей. Множественное увеличение лимфатических узлов характерно для опухолей лимфоидной ткани.

СЕЛЕЗЕНКА

Селезенка - периферический и самый крупный орган иммунной системы, располагающийся по ходу кровеносных сосудов. К ее основным функциям относятся:

- ① участие в формировании гуморального и клеточного иммунитета, задержка антигенов, циркулирующих в крови;
- ② разрушение старых и поврежденных эритроцитов и тромбоцитов;
- ③ депонирование крови и накопление тромбоцитов (до 1/3 общего их числа в организме).

Покрывается брюшиной и капсулой из плотной соединительной ткани, содержащей гладкомышечные клетки. От капсулы вглубь органа отходят трабекулы, анастомозирующие друг с другом. Паренхима (пульпа) включает два отдела с разными функциями: белую и красную пульпу (рис. 2-5).

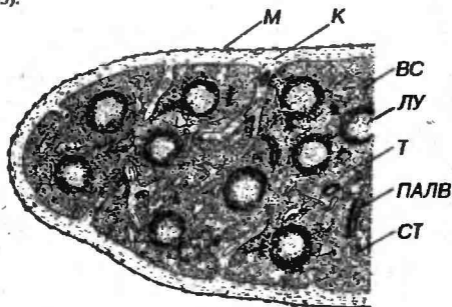


Рис. 2-5. Селезенка. М - мезотелий, К - капсула, Т - трабекула, ЛУ - лимфатический узелок, ПАЛВ - периартериальное лимфатическое влагалище, ВС - венозные синусы, СТ - селезеночные тяжи.

Белая пульпа (около 20% объема органа) представлена лимфойдной тканью, расположенной по ходу артерий, и включает (1) лимфатические узелки, (2) периартериальные лимфатические влагалища (ПАЛВ) и (3) маргинальную зону (рис. 2-б). К ее функциям относятся обеспечение: (а) улавливания из крови антигенов, (б) взаимодействия лимфоцитов с антигенами, антиген-представляющими клетками и друг с другом, (в) начальных этапов антиген-зависимой пролиферации и дифференцировки.

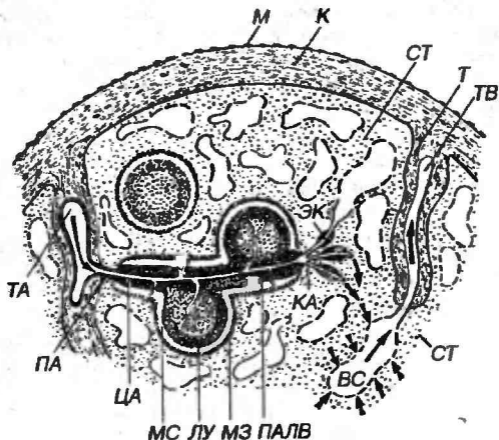


Рис. 2-б. Схема строения и кровообращения селезенки. М - мезотелий, К - капсула, Т - трабекула, ЛУ - лимфатический узелок, ПАЛВ - периартериальное лимфатическое влагалище, МЗ - маргинальная зона, ТА - трабекулярная артерия, ПА - пульпарная артерия, ЦА - центральная артерия, МС - маргинальный синус, КА - клубочковые артериолы, ЭК - эллипсоидные капилляры, ВС - венозные синусы, ТВ - трабекулярная вена, СТ - селезеночные тяжи. Эллипсоидные капилляры открываются непосредственно в венозные синусы (закрытое кровообращение) или в селезеночные тяжи (открытое кровообращение), откуда форменные элементы поступают в венозные синусы (короткие стрелки).

(1) лимфатические узелки (фолликулы, мальпигиевы тельце) располагаются по периферии ПАЛВ и по своей структурной и функциональной организации сходны с аналогичными образованиями в лимфатических узлах. Являются В-зависимой зоной селезенки.

(2) периартериальные лимфатические влагалитце (ПАЛВ) окружают *центральные артерии*, состоят из цилиндрических компактных скоплений лимфоидной ткани, содержащей лимфоциты, макрофаги, ретикулярные и *антиген-представляющие интердигитирующие клетки*. Являются *T-зависимой зоной* селезенки.

(3) маргинальная зона располагается в виде тонкого слоя к *периферии от ПАЛВ и узелков* на границе белой и красной пульпы, рядом с *маргинальным синусом* и содержит лимфоциты (преимущественно В-клетки), ретикулярные клетки и макрофаги. В ее наружной части накапливаются незрелые плазматические клетки, мигрирующие в красную пульпу для дозревания. Служит *местом начального поступления в белую пульпу селезенки T- и В-клеток* (направляющихся в дальнейшем в соответствующие зоны) и антигенов, которые здесь захватываются макрофагами.

Красная пульпа (около 75% объема органа) включает *(1) венозные синусы и (2) селезеночные или пульпарные тяжи (Бильрота)*. К ее функциям относятся: *(а) депонирование зрелых форменных элементов крови; (б) контроль состояния и разрушение старых и поврежденных эритроцитов и тромбоцитов; (в) фагоцитоз инородных частиц; (г) обеспечение дозревания лимфоидных клеток и превращения моноцитов в макрофаги.*

(1) венозные синусы - тонкостенные анастомозирующие сосуды диаметром 12-50 мкм неправильной формы, образующие основную часть красной пульпы. Выстланы *эндотелиальными клетками* необычной *веретеновидной (палочкообразной) формы* с узкими (1-3 мкм) щелями между ними, через которые в просвет синусов из окружающих тяжей *мигрируют форменные элементы*. Снаружи эти клетки охвачены циркулярно идущими отростками ретикулярных клеток и ретикулярными волокнами; базальная мембрана имеется лишь в отдельных участках.

(2) селезеночные (пульпарные) тяжи (Бильроте) - скопления форменных элементов крови (эритроцитов, тромбоцитов, лейкоцитов), а также макрофагов и плазматических клеток, лежащие в петлях ретикулярной ткани между синусами, в просвет которых они постоянно мигрируют. Старые, патологически измененные или поврежденные форменные элементы, (в первую очередь, эритроциты) с измененными маркерами и неспособные к миграции в синус, целиком *фагоцитируются и перевариваются макрофагами*, которые в тяжах образуют

ся из моноцитов. Усиленное разрушение эритроцитов в селезенке может приводить к развитию *анемии*.

Кровообращение в селезенке обладает рядом особенностей, обеспечивающих выполнение ее функций (см. рис. 2-6). В *ворота* органа входит *селезеночная артерия*, ветви которой проникают в *трабекулы (трабекулярные артерии)* и далее - в *пульпу (пульпарные артерии)*. В пульпе адвентиция такой артерии замещается *оболочкой из лимфоидной ткани*, и артерия получает название *центральной. Центральная артерия* - мелкая, мышечного типа, по мере прохождения в белой пульпе отдает *коллатерали* в виде капилляров, снабжающих лимфоидную ткань и заканчивающихся в *маргинальной зоне*. Дистально центральная артерия утрачивает лимфоидную оболочку и, проникая в красную пульпу, разветвляется на *2-6 кисточковых артериолы*, переходящие в *эллипсоидные (гильзовые) капилляры* (окружены эллипсоидом или *гильзой* из ретикулярной ткани, лимфоцитов и макрофагов). Они изливают кровь непосредственно в *венозные синусы (закрытое кровообращение)* или между ними - в *тяги красной пульпы (открытое кровообращение)*, откуда она попадает в венозные синусы и далее - в *пульпарные и трабекулярные вены*, собирающиеся в *селезеночную вену*.

Соотношение объема крови, направляющейся в открытую и закрытую системы, зависит от видовой принадлежности и функционального состояния. Закрытое (быстрое) кровообращение обеспечивает транспорт крови и насыщение тканей кислородом, открытое (медленное) - депонирование форменных элементов крови, возможность их сортировки и отбора полноценных жизнеспособных форм, контакт макрофагов с форменными элементами и антигенами, внесосудистое дозревание лимфоидных клеток макрофагов.

Глава 3

ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА

ОБЩИЕ ПОНЯТИЯ

Эндокринными называют железы, продукты которых (*гормоны*) выделяются непосредственно в кровь.

Гормоны - вещества с высокой биологической активностью - регулируют рост и деятельность клеток различных тканей (*клеток-мишеней*) благодаря наличию на последних специфических *рецепторов гормонов*.

Эндокринная регуляция является одним из нескольких известных видов регуляторных воздействий (рис. 3-1), среди которых выделяют:

- (1) *аутокринное* (в пределах клеток одного типа);
- (2) *паракринное* (воздействие продуктов клеток одного типа на клетки другого типа);
- (3) *эндокринное* (опосредованное гормонами, циркулирующими в крови);
- (4) *нервное* (воздействие нейрона на орган-мишень через отросток, опосредованное нервным окончанием);
- (5) *нейроэндокринное* (сочетает признаки эндокринного и нервного).

Воздействия (1) и (2) являются локальными, (3), (4) и (5) - дистантными.

Строение эндокринных желез достаточно разнообразно. Они могут быть *одноклеточными* (элементы ДЭС - диффузной эндокринной системы), иметь вид *мелких компактных клеточных скоплений* (панкреатические островки) или являться сравнительно крупными *органными структурами* (щитовидная и околощитовидная железы, эпифиз, гипофиз, надпочечник). Некоторые эндокринные железы (гипофиз, надпочечник) образованы тканями, имеющими *различное эмбриональное происхождение* и у низших позвоночных расположенными *раздельно*. Другие (островки Лангерганса, эндокринные элементы кишечной трубки, половых желез) - лежат *внутри неэндокринных*. Более того, есть *эндокринные органы, периодически появляющиеся и исчезающие* (желтое тело и фолликул яичника).

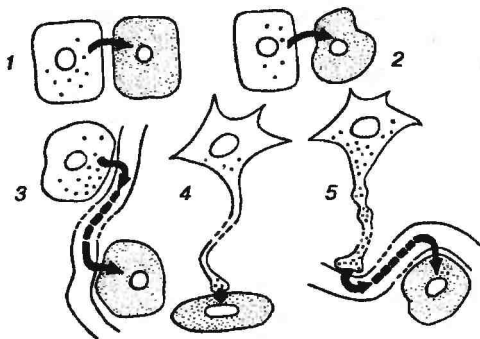


Рис. 3-1. Важнейшие виды регуляторных воздействий в организме. 1 - аутокринное, 2 - паракринное, 3 - эндокринное, 4 - нервное, 5 - нейроэндокринное.

Эндокринные железы, имеющие органов строения, обычно покрыты капсулой из плотной соединительной ткани, от которой вглубь отходят истончающиеся трабекулы, состоящие из рыхлой соединительной ткани и несущие сосуды и нервы. В большинстве эндокринных желез клетки образуют тяжи и тесно прилежат к капиллярам, что обеспечивает секрецию гормонов в кровоток. Капилляры формируют очень густые сети и благодаря своему строению обладают повышенной проницаемостью - они являются фенестрированными или синусоидными. Так как гормоны выделяются в кровь, выводные протоки у желез отсутствуют.

Клетки эндокринных желез характеризуются высокой секреторной активностью и значительным развитием синтетического аппарата; их строение зависит, в первую очередь, от химической природы вырабатываемых гормонов. В клетках, образующих пептидные гормоны, сильно развиты гРЭПС, комплекс Гольджи; в синтезирующих стероидные гормоны, - аЭПС, митохондрии с тубулярно-везикулярными кристами.

Доказана способность многих клеток одновременно вырабатывать несколько гормонов; это позволило отвергнуть ранее сформулированный принцип "одна клетка - один гормон". Полипептидные гормоны нередко синтезируются в виде крупных молекул-предшественников, кото-

рые в дальнейшем подвергаются внутриклеточной ферментной обработке (*процессингу*) с отщеплением *активных гормонов*. Различные типы клеток (например, в гипофизе) могут исходно синтезировать один вид молекулы-предшественника, однако вследствие специфического процессинга из нее образуются разные гормоны.

Накопление гормонов обычно происходит внутриклеточно в виде *секреторных гранул*; нейрогормоны могут аккумулироваться в больших количествах внутри аксонов, резко растягивая их в отдельных участках (*накопительные нейросекреторные тельца*). Единственный пример *внеклеточного накопления гормонов* - в фолликулах щитовидной железы.

Функционально ведущая ткань эндокринной железы - та, клетки которой продуцируют гормоны. Способностью к эндокринной секреции обладают все группы тканей, имеющиеся в организме.

Эпителий - функционально ведущая ткань большинства эндокринных желез (щитовидная и околощитовидные железы, передняя и промежуточная доли гипофиза, корковое вещество надпочечника, некоторые эндокринные элементы гонад - фолликулярные клетки яичника, sustentоциты яичка и др.). Он может относиться к различным гистогенетическим типам.

Соединительнотканное происхождение имеет часть эндокринных элементов гонад (интерстициальные эндокриноциты - клетки Лейдига, клетки внутреннего слоя теки фолликулов яичника и др.).

Нейральное происхождение имеют эндокринные клетки гипоталамуса, эпифиза, нейрогипофиза, мозгового вещества надпочечника, элементы ДЭС.

К **мышечным** тканям относятся юктагломерулярные клетки в средней оболочке артериол почечного клубочка, а также секреторные кардиомиоциты.

Общие закономерности организации эндокринной системы включают: (1) *иерархический принцип* и (2) *наличие системы обратных связей*.

1. Иерархический принцип демонстрируется наличием в эндокринной системе нескольких уровней организации. Нижний из них занимают железы, вырабатывающие гормоны, которые влияют на различные ткани организма (*эффекторные или периферические*). Деятельность

большинства этих желез регулируется особыми тропными гормонами передней доли гипофиза (второй, более высокий уровень). В свою очередь, выделение тропных гормонов контролируется специальными нейрогормонами гипоталамуса, который и занимает наиболее высокое положение в иерархической организации системы.

В соответствии с иерархическим принципом, нарушение деятельности периферической железы может обуславливаться изменениями как в самой железе, так и в выделении соответствующих гипофизарных или гипоталамических факторов. Выявление уровня повреждения имеет существенное клиническое значение. В более редких случаях отсутствие эффекта гормонов связано с дефектом соответствующих рецепторов на тканях-мишенях (как правило, генетически обусловленным).

2. Система обратных связей (обычно отрицательных) обеспечивает поддержание необходимого уровня активности эндокринных желез вследствие того, что усиление выработки гормонов периферическими железами угнетает, а ослабление - стимулирует секрецию соответствующих тропных гормонов гипофиза и факторов гипоталамуса.

Эндокринная система взаимодействует с другими регуляторными системами, в частности, иммунной и нервной. Благодаря иннервации эндокринные железы контролируются нервной системой, на деятельность которой, в свою очередь, оказывают влияние гормоны. Особенно ярко взаимосвязь нервной и эндокринной систем проявляется в том, что центральный орган эндокринной системы, интегрирующий ее функцию с деятельностью других систем организма - гипоталамус - сам является частью ЦНС.

ГИПОТАЛАМУС

Гипоталамус - участок промежуточного мозга, содержащий особые *нейросекреторные ядра*, клетки которых вырабатывают и секретируют в кровь *нейрогормоны*. Эти клетки получают афферентные импульсы из других частей нервной системы, а их аксоны оканчиваются на кровеносных сосудах (*аксо-вазальные синапсы*).

Нейросекреторные клетки - отростчатой формы, с крупным венулярным ядром, хорошо заметным ядрышком и базофильной цитоплазмой, содержащей развитую грЭПС и крупный комплекс Гольджи, от которого отделяются *нейросекреторные гранулы* (рис. 3-2). Гранулы транспортируются со скоростью около 1-4 мм/ч по аксону вдоль цент-

рального пучка микротрубочек и микрофиламентов, а местами накапливаются в больших количествах, растягивая аксон. Самые крупные из таких участков хорошо видны под световым микроскопом и называются *накопительными нейросекреторными тельцами (Херринга)*: в них сосредоточено до 60% всего нейросекрета, лишь около 30% находится в области терминалей. Терминали (*аксо-вазальные синапсы*) характеризуются присутствием, помимо гранул, многочисленных светлых пузырьков (осуществляют возврат мембраны после экзоцитоза).

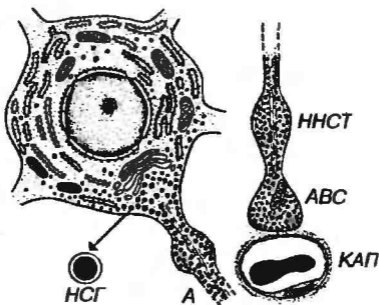


Рис. 3-2. Ультраструктурная организация нейросекреторных клеток. А - аксон, АВС - аксо-вазальный синапс, КАП - капилляр, ННСТ - накопительное нейросекреторное тельце, НСГ - нейросекреторные гранулы.

Нейросекреторные ядра гипоталамуса в зависимости от размеров клеток и их функциональных особенностей разделяют на *крупно- и мелкоклеточные*.

1. Крупноклеточные ядра образованы клеточными телами, которые в 2-3 раза крупнее, чем в других отделах гипоталамуса; к ним относятся *супраоптическое (СОЯ)* и *паравентрикулярное (ПВЯ)* ядра. СОЯ в 3-4 раза объемнее ПВЯ; ПВЯ лишь в центральных участках построено по типу крупноклеточного, а в периферических отделах образовано мелкими нейросекреторными клетками. Аксоны клеток СОЯ и ПВЯ покидают гипоталамус и, в составе *гипоталамо-гипофизарного тракта* пересекая *гемато-энцефалический барьер*, проникают в заднюю долю *гипофиза*, где образуют *терминали* на капиллярах (рис. 3-3).

Крупноклеточные ядра секретируют *антидиуретический гормон (АДГ)* или *вазопрессин (ВП)*, и *окситоцин*. Эти гормоны вырабаты-

взаются разными клетками. У человека АДГ образуется, главным образом, в СОЯ, а окситоцин - в ПВЯ. АДГ и окситоцин синтезируются в грЭПС (в виде крупной молекулы прогормона) и переносятся в комплекс Гольджи, где упаковываются в гранулы. Процессинг продукта (завершается лишь в ходе транспорта гранул в аксоне) приводит к освобождению активного гормона и нейрофизина - белка с неясной функцией (ранее считали переносчиком нейрогомонов).

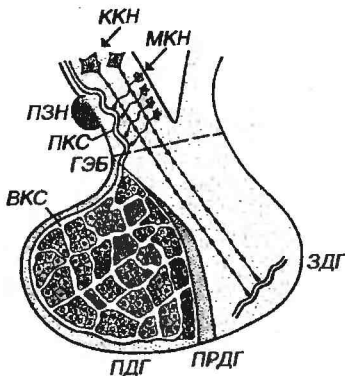


Рис. 3-3. Схема строения гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы. ПДГ - передняя доля гипофиза, ПРДГ - промежуточная доля гипофиза, ЗДГ - задняя доля гипофиза, ККН - крупноклеточные нейроны, МКН - мелкоклеточные нейроны, ПЗН - перекрест зрительных нервов, ГЭБ - гемато-энцефалический барьер, ПКС - первичная капиллярная сеть, ВКС - вторичная капиллярная сеть.

ВП вызывает усиление тонуса гладкомышечных клеток артериол, приводящее к повышению артериального давления. Он называется также АДГ, так как, воздействуя на почки, обеспечивает обратное всасывание 99% жидкости, отфильтрованной в мочу из крови. При нарушении секреции АДГ развивается *несахарный диабет* - заболевание, характеризующееся усиленным (до 30 л в сутки) выделением жидкости с мочой с соответствующим ему повышенным потреблением воды.

Окситоцин вызывает координированные сокращения мышечной оболочки матки во время родов, а также сокращение миоэпителиальных клеток в концевых отделах молочной железы, приводящее к выбросу молока в протоки.

2. **Мелкоклеточные ядра** вырабатывают ряд гипофизотропных факторов, которые усиливают (рилизинг факторы или либертины) или угнетают (ингибирующие факторы или статины) выработку гормонов клетками передней доли, попадая к ним по *воротной системе сосудов*. Аксоны нейросекреторных клеток этих ядер образуют *терминали* на *первичной капиллярной сети* в *среднем возвышении* (нейрогемальной контактной зоне). Эта сеть далее собирается в *воротные вены*, проникающие в *переднюю долю гипофиза* и *распадающиеся* на *вторичную сеть капилляров* между тяжами железистых клеток - *аденоцитов* (см. рис. 3-3).

ГИПОФИЗ

Гипофиз регулирует активность ряда желез внутренней секреции и служит местом выделения гипоталамических гормонов крупноклеточных ядер гипоталамуса. Состоит из *двух эмбриологически, структурно и функционально различных частей* - *нейрогипофиза* - выроста промежуточного мозга и *аденогипофиза*, ведущей тканью которого служит эпителий. Аденогипофиз разделяется на более крупную *переднюю долю*, узкую *промежуточную* и слабо развитую *туберальную часть* (рис. 3-4).

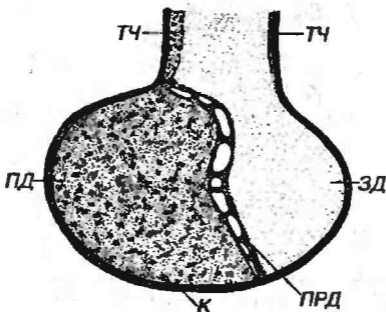


Рис. 3-4. Гипофиз. ПД - передняя доля, ПРД - промежуточная доля, ЗД - задняя доля, ТЧ - туберальная часть, К - капсула.

Гипофиз покрыт *капсулой* из плотной волокнистой ткани. Его *строма* представлена очень тонкими прослойками рыхлой соединительной ткани, связанными с сетью ретикулярных волокон, которая в аденогипофизе окружает тяжи эпителиальных клеток и мелкие сосуды.

Передняя доля гипофиза у человека составляет около 75% его массы; она образована анастомозирующими тяжами (трабекулами) *аденоцитов*, тесно связанными с системой *синусоидных капилляров*. Форма аденоцитов варьирует от овальной до полигональной. На основании особенностей окраски их цитоплазмы выделяют: 1) *хромофильные* (интенсивно окрашивающиеся) и 2) *хромофобные* (слабо воспринимающие красители) клетки, которые содержатся примерно в равных количествах (рис. 3-5).

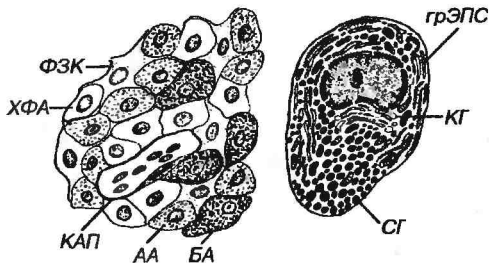


Рис. 3-5 Передняя доля гипофиза. АА - ацидофильные аденоциты, БА - базофильные аденоциты, ХФА - хромофобные аденоциты, ФЗК - фолликулярно-звездчатые клетки, КАП - капилляр.

Рис. 3-6. Ультраструктура соматотропа. грЭПС - гранулярная эндоплазматическая сеть, КГ - комплекс Гольджи, СГ - секреторные гранулы.

1. Хромофильные аденоциты (хромофилы) характеризуются развитым синтетическим аппаратом и накоплением в цитоплазме секреторных гранул, содержащих гормоны (рис. 3-6). В зависимости от окраски секреторных гранул хромофилы подразделяют на *ацидофилы* и *базофилы*.

а) ацидофилы (около 40% всех аденоцитов) - мелкие округлые клетки с хорошо развитыми органеллами и высоким содержанием крупных гранул - включают два типа:

(1) **соматотропы** - вырабатывают соматотропный гормон (СТГ) или гормон роста (ГР); его эффект стимуляции роста опосредован особыми пептидами - соматомединами;

(2) **лактотропы** - вырабатывают пролактин (ПРЛ) или лактотропный гормон (ЛТГ), который стимулирует развитие молочных желез и лактацию.

б) базофилы (10-20%) крупнее ацидофилов, однако их гранулы мельче и обычно содержатся в меньшем количестве. Включают *гонадо-тропы, тиротропы и адренкортикотропы*:

(1) гонадотропы - вырабатывают **а) фолликулостимулирующий гормон (ФСГ)**, который стимулирует *рост фолликулов яичника и сперматогенез*, и **б) лютеинизирующий гормон (ЛГ)**, который способствует *секреции женских и мужских половых гормонов, обеспечивает развитие овуляции и формирование желтого тела*.

(2) тиротропы - вырабатывают **тиротропный гормон (ТТГ)**, который усиливает *активность тироцитов*.

(3) кортикотропы - вырабатывают **адренкортикотропный гормон (АКТГ)**, который стимулирует *активность коры надпочечника* и является продуктом расщепления крупной молекулы **проопиомеланокортина (ПОМК)**. ПОМК образует также **МСГ и ЛПГ** (см. ниже).

2. Хромофобные аденоциты (хромофобы) - разнородная группа клеток, которая включает:

(1) хромофилы после выведения секреторных гранул,

(2) малодифференцированные камбиальные элементы, способные превращаться в *базофилы или ацидофилы*,

(3) фолликулярно-звездчатые клетки - *несекреторные, звездчатой формы, охватывающие своими отростками секреторные клетки и выстилающие мелкие фолликулярные структуры. Способны фагоцитировать гнущиеся клетки и влиять на секреторную активность базофилов и ацидофилов*.

Промежуточная доля у человека *развита очень слабо* и состоит из узких прерывистых тяжей *базофильных и хромофобных* клеток, которые секретируют **МСГ - меланоцитостимулирующий гормон** (*активирует меланоциты*) и **ЛПГ - липотропный гормон** (*стимулирует обмен жиров*). МСГ и ЛПГ (как и АКТГ) являются продуктами расщепления ПОМК. Встречаются *кистозные полости, выстланные реснитчатыми клетками и содержащие негормональное белковое вещество - коллоид*.

Туберальная часть в виде тонкого (25-60 мкм) рукава покрывает *гипофизарную ножку, отделяясь от нее узким слоем соединительной ткани. Она состоит из тяжей хромофобных и хромофильных клеток*;

Задняя доля содержит:

(1) *отростки и терминали нейросекреторных клеток СОЯ и ГВЯ гипоталамуса, по которым транспортируются и выделяются в кровь АДГ и окситоцин; расширенные участки по ходу отростков и в области терминалей называются накопительными нейросекреторными тельцами (Херринга);*

(2) *многочисленные фенестрированные капилляры;*

(3) *питуициты - отростчатые глиальные клетки (занимают до 25-30% объема доли) - образуют 3-мерные сети, охватывают аксоны и терминали нейросекреторных клеток и выполняют поддерживающую и трофическую функции, а также, возможно, влияют на процессы выделения нейросекрета.*

ЭПИФИЗ

Эпифиз (шишковидное тело) - нейроэндокринный орган, получающий информацию из нервной и эндокринной систем, которая интегрируется в нем и регулирует активность его клеток - пинеалоцитов. У высших позвоночных он утрачивает фоторецепторную функцию, свойственную низшим, и сохраняет гормональную, регулируя циклические процессы в организме, в частности, деятельность репродуктивной системы.

Эпифиз покрыт тонкой капсулой, от которой отходят многочисленные сетки, содержащие сосуды и нервные волокна, и разделяющие орган на дольки (рис. 3-7). Паренхима долек состоит из анастомозирующих клеточных тяжей, групп и фолликулов, образованных клетками двух типов - пинеалоцитами и интерстициальными клетками. У взрослых в строме выявляются плотные слоистые образования - эпифизарные конкреции (мозговой песок).

Пинеалоциты составляют до 90% клеток паренхимы эпифиза. Имеют отростчатую форму и округлое ядро, часто с инвагинациями и крупным ядрышком (рис. 3-8). Цитоплазма содержит крупные митохондрии, развитые гРЭПС, аЭПС, аппарат Гольджи (от которого отделяются пузырьки диаметром 0.2-1 мкм), многочисленные лизосомы, рибосомы, липидные капли, пигментные включения, микротрубочки, промежуточные филаменты и особые органеллы с неясной функцией - сигнатические ленты (имеют вид пластинки, покрытой пузырьками типа синаптических).

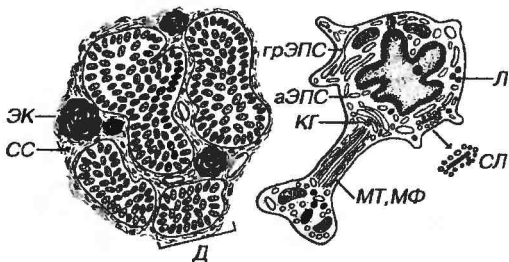


Рис. 3-7. Эпифиз. СС - соединительнотканые септы; Д - дольки, ЭК - эпифизарные конкреции.

Рис. 3-8. Пинеалоцит. КГ - комплекс Гольджи; Л - лизосомы, МТ, МФ - микротрубочки и микрофиламенты; СЛ - синаптические ленты.

Выделяют *светлые и темные пинеалоциты*, которые различаются плотностью цитоплазмы и размерами (первые крупнее), однако, по-видимому, это - различные варианты одного типа. Пинеалоциты связаны друг с другом щелевыми контактами и десмосомами; на концах их отростков имеются булавовидные расширения, содержащие пузырьки и оканчивающиеся на фенестрированных капиллярах или вблизи клеток эпендимы эпифизарного кармана. Более короткие отростки слепо заканчиваются среди соседних клеток.

Пинеалоциты вырабатывают вещества *двух типов: индоламины и пептиды*. Наиболее важный индоламин - гормон мелатонин (антагонист МСГ). Он угнетает секрецию гонадолиберина, *снижая активность гонад*. У детей с опухолями, разрушающими эпифиз, часто развивается преждевременное половое созревание. Синтез и секреция мелатонина, а также ультраструктура пинеалоцитов подвержены выраженным *суточным колебаниям*: ночью уровни гормона в крови в 10 раз выше, чем днем. Выделение гормона угнетается импульсами, поступающими из сетчатки по адренергическим путям.

Из нескольких десятков гормонально-активных пептидов, вырабатываемых пинеалоцитами, наиболее важными являются *аргинин-вазотонин* (угнетает секрецию ФСГ и ЛГ), *пинеальный антигонадотропный пептид*, а также некоторые либерины и статины.

Интерстициальные клетки - с длинными отростками, полностью окружающими пинеалоциты и проникающими в перикапиллярные

пространства. Ядро удлиненное, плотное; цитоплазма содержит умеренно развитые органеллы, толстые пучки филаментов диаметром 5-6 нм (особенно в отростках). Эти клетки составляют около 5% клеток паренхимы, являются, предположительно, *видоизмененными астроцитами* и выполняют *опорную функцию*.

Эпифизарные конкреции (мозговой песок) - слоистые образования различных размеров (400 мкм - 5 мм), состоящие из кристаллов фосфатов и карбонатов кальция, погруженных в органический матрикс. Возникают в результате *внеклеточного* связывания белков-переносчиков гормонов с кальцием и их отложением вокруг фрагментов разрушенных клеток. Появление конкреций - нормальное явление, которое впервые отмечается в детстве; с возрастом их количество и размеры увеличиваются.

ЩИТОВИДНАЯ ЖЕЛЕЗА

Щитовидная железа - самая крупная из эндокринных желез организма - имеет у млекопитающих сложный гистогенез и вырабатывает *тиреоидные гормоны* (которые регулируют активность метаболических реакций и процессы развития), а также *кальцитонин* - гормон, участвующий в регуляции кальциевого обмена. Каждая из двух *долей* щитовидной железы покрыта *капсулой* из плотной волокнистой ткани, от которой внутрь органа отходят прослойки, несущие сосуды и нервы.

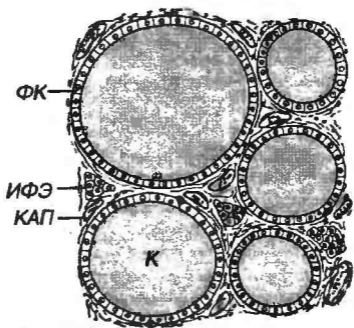


Рис. 3-9. Щитовидная железа. ФК - фолликулярные клетки, ИФЭ - интерфолликулярный эпителий, К - коллоид, КАП - капилляр.

Фолликулы - морфофункциональные единицы железы - замкнутые образования округлой формы, стенка которых состоит из одного слоя эпителиальных клеток (*тироцитов*), а в просвете содержится их секреторный продукт - *коллоид* (рис. 3-9). Каждый фолликул окружен капиллярной сетью в виде корзиночки. Размеры фолликулов у взрослого варьируют в пределах 50-500 мкм; их количество, по разным оценкам, составляет от 3 до 30 млн.

Тироциты изменяют свою форму от плоской до цилиндрической в зависимости от функционального состояния. В норме у человека преобладают кубические клетки. Форма ядер соответствует форме клетки. Цитоплазма содержит хорошо развитые синтетический и лизосомальный аппараты, на апикальной поверхности имеются многочисленные микроворсинки, латеральная образует комплексы соединений, препятствующих утечке коллоида (на который могут вырабатываться *анти-тела*) из фолликулов (рис. 3-10).

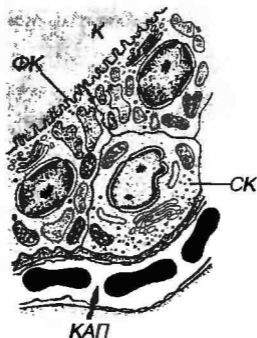


Рис. 3-10. Ультраструктура клеток щитовидной железы. СК - С-клетка, другие обозначения - как на рис. 3-9.

Функция тироцитов заключается в синтезе и выделении йодсодержащих тиреоидных гормонов - **три-** (Т₃) и **тетрайодтиронина** (Т₄) или **тироксина**. Синтезированные гормоны накапливаются в *связанной с белками форме* (в составе *тиреоглобулина*) в коллоиде (рис. 3-11). В фазе выведения гормонов тироциты осуществляют: (1) *эндоцитоз коллоида*, (2) его *лизосомальный протеолиз* с отщеплением тиреоидных гормонов, которые переносятся в кровь.

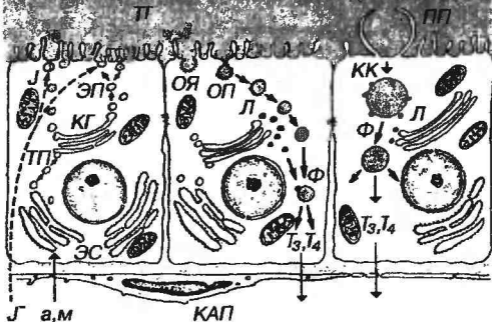


Рис. 3-11 Процессы синтеза, накопления и выведения тиреоидных гормонов.

1 - синтез тиреоглобулина (ТГ) из аминокислот (а) и моносахаридов (м) эндоплазматической сетью (ЭС) и комплексом Гольджи (КГ), его выведение в просвет фолликула экзоцитозными пузырьками (ЭП) с одновременным присоединением иода (J), который активно улавливается тироцитами из крови и транспортируется к апикальной поверхности (пунктирная линия); ТП - транспортные пузырьки. 2 - выведение гормонов в физиологических условиях: захват мелких порций ТГ с формированием окаймленных ямок и пузырьков (ОЯ, ОП). Утрата ОП каемки, слияние с лизосомами (Л) и образование фаголизосом (Ф), в которых от ТГ отщепляются гормоны - Т₃ и Т₄, поступающие в просвет капилляра (КАП). 3 - при резкой стимуляции ТТГ тироциты образуют псевдоподии (ПП), захватывающие крупные коллоидные капли (КК), которые перевариваются в цитоплазме с отщеплением гормонов.

Т₃ и Т₄ участвуют в регуляции метаболических реакций, влияют на рост и дифференцировку тканей, особенно на развитие нервной системы. Все этапы деятельности тироцитов находятся под контролем ТТГ, эффекты которого опосредуются рецепторами ТТГ на их плазмолемме.

Интерфолликулярный эпителий располагается между фолликулами в виде компактных скоплений; предполагается, что он служит источником образования новых фолликулов, однако установлено, что фолликулы могут формироваться и путем деления имеющихся.

С-клетки вырабатывают гормон кальцитонин, оказывающий гипокальциемическое действие. Они выявляются специальными способами окраски и наиболее часто лежат поодиночке или мелкими группами парафолликулярно - в стенке фолликула между тироцитами и базальной мембраной (рис. 3-10). У человека в норме их содержание в органе невелико (0.1% от общего числа клеток). Кальцитонин накапливается в

С-клетках в плотных гранулах и выводится из клеток механизмом экзоцитоза при повышении уровня Ca^{2+} в крови.

Регенерация щитовидной железы в физиологических условиях осуществляется очень медленно, однако способность паренхимы органа к росту очень высока. Нарушение механизмов регенерации может приводить к разрастанию железы с образованием *зоба* (часто узлового из-за неодинаковой чувствительности различных тироцитов к стимуляции).

ОКОЛОЩИТОВИДНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Околощитовидные железы вырабатывают полипептидный паратгормон (паратирин), который участвует в регуляции кальциевого обмена.

Каждая из имеющихся в норме четырех желез покрыта тонкой капсулой из плотной соединительной ткани, от которой отходят перегородки, разделяющие ее на доли. Тонкие прослойки соединительной ткани внутри долек содержат сеть фенестрированных капилляров, а также жировые клетки, число которых существенно нарастает с возрастом (у пожилых они нередко занимают 60-70% объема органа).

Паренхима железы представлена тяжами и скоплениями эпителиальных клеток (*паратироцитов*); иногда встречаются мелкие фолликулы с оксифильным содержимым. Выделяют два ведущих типа паратироцитов - *главные* и *оксифильные*.

1. *Главные паратироциты* (образуют основную часть паренхимы органа) - мелкие, полигональные клетки со слабо оксифильной цитоплазмой. Встречаются в двух вариантах (*светлые* и *темные клетки*), отражающих различные функциональные состояния. *Темные паратироциты* - активно функционирующие клетки, с более развитыми грЭПС и комплексом Гольджи. *Светлые* (неактивные) содержат больше гликогена, лизосом, липидных капель и секреторных гранул диаметром 150-200 нм. Соотношение между темными и светлыми клетками в норме у человека составляет 1 : 3-5.

Главные клетки осуществляют биосинтез и выделение паратгормона; регуляция этих процессов опосредуется их неочувствительными механизмами: они угнетаются при повышении уровней Ca^{2+} в крови (с накоплением в цитоплазме секреторных гранул) и активируются при их снижении. Паратгормон *увеличивает содержание и функциональную ак-*

тивность остеокластов в костной ткани и стимулирует реабсорбцию кальция в почечных канальцах.

2. *Оксифильные паратириоциты* располагаются среди главных и крупнее их, а их гиперхромные ядра имеют меньшие размеры. Цитоплазма интенсивно окрашивается кислыми красителями и отличается очень высоким содержанием крупных митохондрий при слабом развитии других органелл и отсутствии секреторных гранул. У детей эти клетки единичны, с возрастом их число нарастает.

Источники развития и функциональная роль оксифильных клеток до конца не выяснены. Мнение о том, что они являются дегенеративно измененными главными и не обладают специфической функцией, оспаривается рядом авторов.

НАДПОЧЕЧНИКИ

Надпочечники - эндокринные железы, которые состоят из двух частей - *коркового и мозгового вещества*, обладающих различным происхождением, структурой и функцией. Кортиковое вещество занимает около 70-80% объема органа и выделяет кортикостероиды - группу гормонов, влияющих на различные виды обмена, иммунную систему и течение воспалительных процессов. Мозговое вещество продуцирует катехоламины, которые изменяют деятельность сердечно-сосудистой и нервной систем, железистого эпителия, процессы углеводного обмена и термогенеза.

Покрываются толстой капсулой из плотной соединительной ткани, от которой в корковое вещество отходят тонкие трабекулы, несущие сосуды и нервы. От трабекул и капсулы вглубь органа проникают ретикулиновые волокна, образующие тонкую сеточку вокруг клеток паренхимы в корковом и мозговом веществе.

• *Кортиковое вещество* образовано тремя нерезко разграниченными зонами: (1) *клубочковой* - тонкой наружной, лежащей под капсулой; (2) *пучковой* - средней, образующей основную массу коры, и (3) *сетчатой* - узкой внутренней, прилежащей к мозговому веществу (рис. 3-12).

1. *Клубочковая зона* образована небольшими клетками с равномерно окрашенной цитоплазмой, которые формируют округлые арки ("клубочки"). В этих клетках хорошо развиты аЭПС и комплекс

Гольджи; митохондрии - с пластинчатыми и тубулярными кристами. Липидных капель меньше, чем в пучковой зоне.

2. **Пучковая зона** состоит из крупных оксифильных вакуолизированных клеток (*спонгиоцитов*), которые образуют радиально ориентированные тяжи ("пучки"), разделенные *синусоидными капиллярами*. Для них характерно высокое содержание липидных капель, митохондрии с тубулярными кристами, мощное развитие аЭПС и комплекса Гольджи (рис. 3-12).

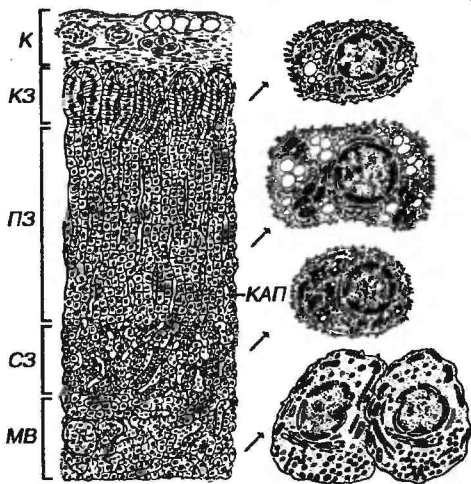


Рис. 3-12. Надпочечник: вид на гистологическом препарате и ультраструктура клеток различных отделов. К - капсула, КЗ - клубочковая зона, ПЗ - пучковая зона, СЗ - сетчатая зона, МВ - мозговое вещество, КАП - капилляры.

3. **Сетчатая зона** образована анастомозирующими эпителиальными тяжами, идущими в различных направлениях, между которыми располагаются кровеносные капилляры. Клетки этой зоны меньших размеров, чем в пучковой зоне; в цитоплазме содержатся митохондрии с тубулярными кристами, аЭПС хорошо развита. Липидных капель меньше, чем в пучковой зоне, встречаются многочисленные лизосомы и липо-

фусциновые гранулы. Части картины гибели клеток механизмом апоптоза.

Гормоны коркового вещества надпочечника - кортикостероиды - разделяются на три основных класса, которые синтезируются и выделяются в клубочковой, пучковой и сетчатой зонах коркового вещества, соответственно:

1. Минералкортикоиды - влияют на уровни электролитов в крови и артериальное давление (у человека наиболее важен из них *альдостерон*);

2. Глюкокортикоиды - оказывают выраженное действие на различные виды обмена (особенно углеводный) и на иммунную систему (главным из них у человека является *кортизол*);

3. Половые стероиды (главные из них у человека - *дегидроэпиандростерон* и его *сульфат* - имеют слабое андрогенное действие).

Исходным субстратом для синтеза всех кортикостероидов служит *холестерин*, который путем *рецепторно-опосредованного эндоцитоза* извлекается клетками из крови в составе *липопротеинов низкой плотности*, отщепляется от них после гидролиза в лизосомах и накапливается в липидных каплях. Ферментные системы, участвующие в синтезе стероидных гормонов (*стероидогенезе*), расположены в *аЭПС* и *митохондриях*. Стероиды не запасаются в клетках, а образуются и выделяются непрерывно.

Регуляция деятельности клеток коры надпочечника в пучковой и сетчатой зонах обеспечивается АКГГ, взаимодействующим со специфическим рецептором на их плазмолемме. Секретия АКГГ, в свою очередь, контролируется кортиколиберином гипоталамуса. Синтез и секретия минералкортикоидов клетками клубочковой зоны регулируются преимущественно ренин-ангиотензиновой системой.

Мозговое вещество образовано хромаффинными, ганглиозными и поддерживающими клетками.

а) хромаффинные клетки - основной элемент мозгового вещества - расположены в виде гнезд и тяжей, имеют полигональную форму, крупное ядро, мелкозернистую или вакуолизированную цитоплазму. Гистохимическими методами выделяют два их типа: Н- и (численно

преобладающие) *А-клетки*, вырабатывающие норадреналин и адреналин, соответственно.

Содержат мелкие митохондрии, ряды цистерн грЭПС, крупный комплекс Гольджи, многочисленные секреторные гранулы - с умеренно плотным (в *А-клетках*) или уплотненным в центре и светлым по периферии (в *Н-клетках*) матриксом. Секреторные гранулы помимо катехоламинов содержат белки (в том числе хромогранины - осмотические стабилизаторы - и энкефалины, ИЛ-1, факторы роста), липиды и АТФ.

б) ганглиозные клетки содержатся в небольшом числе и представляют собой вегетативные нейроны;

в) поддерживающие клетки - отростчатые, глиальной природы; охватывают хромаффинные клетки.

Физиологическая регенерация коркового вещества надпочечника описывается двумя теориями: миграционной и зональной.

1. *Миграционная гипотеза* более обоснована, базируется на представлении о том, что новообразование клеток коркового вещества происходит в клубочковой зоне, откуда они *мигрируют* в пучковую и далее - в сетчатую, где подвергаются дегенеративным изменениям и гибнут. По ходу миграции клетки претерпевают фенотипические изменения и продуцируют различные классы кортикостероидов.

2. *Зональная гипотеза* предполагает сравнительную независимость каждой из зон, обеспечивающих необходимый уровень своей регенерации.

ДИФФУЗНАЯ ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА

Диффузная эндокринная система (ДЭС) образована эндокриноцитами, рассеянными по различным органам и выявляемыми при использовании специальных методов окраски (в частности, солей серебра). Клетки ДЭС располагаются поодиночке или мелкими группами. Значительное их число находится в *слизистых оболочках* различных органов и связанных с ними железах. Они особенно многочисленны в пищеварительном тракте (гастро-энтеро-панкреатическая система).

Клетки ДЭС в слизистых оболочках (рис. 3-13) имеют широкое основание и более узкую апикальную часть, которая в одних случаях доходит до просвета органа (*клетки открытого типа*), а в других с ним не контактирует (*клетки закрытого типа*). Предполагается, что эти

клетки участвуют в анализе химического состава пищи, воздуха, мочи и т.п. и отвечают на его изменения выделением гормонов и паракринных факторов.

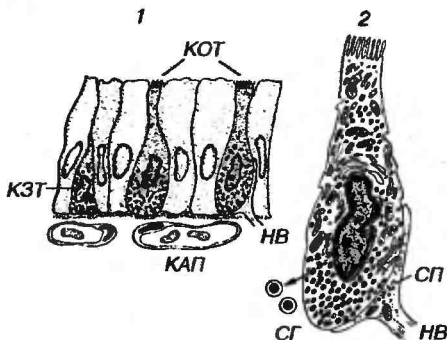


Рис. 3-13. Клетки диффузной эндокринной системы. 1 - клетки открытого (КОТ) и закрытого (КЗТ) типов в слизистой оболочке. 2 - ультраструктура клетки ДЭС. КАП - капилляр, НВ - нервное волокно, СП - синаптические пузырьки, СГ - секреторные гранулы.

Клетки ДЭС характеризуются сравнительно слабым развитием гРЭПС и комплекса Гольджи; для них типично наличие аргирофильных плотных секреторных гранул в базальных отделах цитоплазмы.

Секреторные продукты клеток ДЭС оказывают как местные (паракринные), так и дистантные (эндокринные) влияния. Они синтезируют и выделяют ряд структурно родственных пептидов и биоаминов, которые играют роль нейромедиаторов и гормонов. Эффекты этих веществ очень многообразны, в частности, они влияют на моторику гладкомышечной ткани в стенке разных органов и на секрецию экзо- и эндокринных желез (см., например, § 95).

Представление о ДЭС тесно смыкается с понятием APUD-системы, названной так по первым буквам английских терминов, характеризующих функциональные свойства клеток этой системы - *Amine Precursor Uptake and Decarboxylation* - способность к захвату предшественников аминов и (их) декарбоксилированию.

Глава 4

КОЖА И ЕЕ ПРОИЗВОДНЫЕ

Кожа покрывает поверхность тела и является одним из наиболее крупных органов - ее масса составляет около 16% массы тела, а площадь поверхности - 1,2-2,3 м². К *производным кожи* у человека относятся *кожные железы (потовые и сальные)*, а также *волосы и ногти*.

КОЖА

Функции кожи:

- ① *защитная* (защищает организм от действия механических и химических факторов, ультрафиолетового облучения, проникновения микробов, потери и попадания извне воды);
- ② *терморегуляторная* (за счет излучения тепла и испарения пота);
- ③ *участие в водно-солевом обмене* (связано с потоотделением);
- ③ *экскреторная* (выведение с потом продуктов обмена, солей, лекарств);
- ③ *депонирование крови* (в сосудах кожи может находиться до 1 л крови);
- ③ *эндокринная и метаболическая* (синтез и накопление витамина D и некоторых гормонов);
- ③ *рецепторная* (благодаря наличию многочисленных нервных окончаний);
- ③ *иммунная* (захват, процессинг и транспорт антигенов с последующим развитием иммунной реакции).

Кожа состоит из *трех слоев* (рис. 4): *1) эпидермиса, 2) дермы и 3) подкожной жировой клетчатки (гиподермы)*. Различают *толстую и тонкую кожу*.

Толстая кожа (на ладонях и подошвах) - образована толстым (400-600 мкм) эпидермисом с мощным роговым слоем, сравнительно тонкой дермой; волосы и сальные железы отсутствуют (см. рис. 4-1).

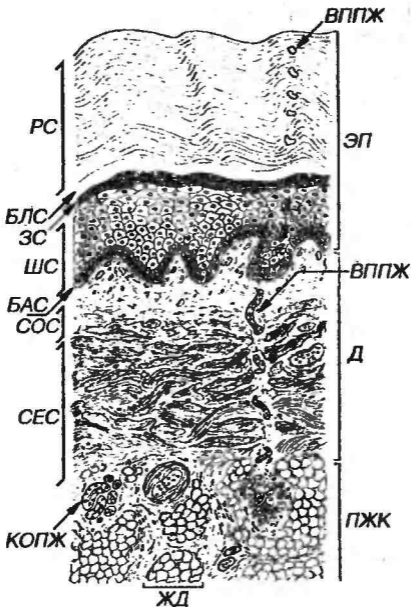


Рис. 4-1. Толстая кожа. ЭП - эпидермис. БАС - базальный слой, ШС - шиповатый слой, ЗС - зернистый слой, БЛС - блестящий слой, РС - роговой слой, Д - дерма. СОС - сосочковый слой, СЕС - сетчатый слой, ПЖК - подкожная жировая клетчатка; ЖД - жировые дольки, КОПЖ - концевые отделы потовых желез, ВППЖ - выводные протоки потовых желез.

Тонкая кожа (на остальных частях тела) - образована тонким (75-150 мкм) эпидермисом со слабо развитым роговым слоем, сравнительно толстой дермой; имеются волосы, кожные железы.

Эпидермис - наружный слой кожи - представлен многослойным плоским ороговевающим эпителием, в котором располагаются (помимо эпителиальных клеток - кератиноцитов) три типа отростчатых клеток (см. ниже). Вдаётся в подлежащую дерму в виде эпидермальных гребешков, чередующихся с её сосочками. Это увеличивает механиче-

скую прочность связи эпидермиса с дермой и площадь поверхности взаимного обмена между ними.

Эпидермис толстой кожи состоит из пяти слоев: 1) базального, 2) шиповатого, 3) зернистого, 4) блестящего и 5) рогового. В тонкой коже блестящий слой отсутствует.

Эпителиальные клетки эпидермиса (кератиноциты) непрерывно образуются в базальном слое и смещаются в вышележащие слои, подвергаясь дифференцировке и в конечном итоге превращаясь в роговые чешуйки, сходящиеся с поверхности кожи.

1. Базальный слой образован одним рядом базофильных клеток кубической или призматической формы, лежащих на базальной мембране, с хорошо развитыми органеллами, многочисленными кератиновыми филаментами (тонофиламентами). Эти клетки: (а) играют роль камбиальных элементов эпителия (среди них имеются стволовые клетки и встречаются фигуры митоза) и (б) обеспечивают прочное соединение между эпидермисом и дермой (связаны с соседними клетками десмосомами, а с базальной мембраной - полудесмосомами).

2. Шиповатый слой состоит из нескольких рядов крупных клеток неправильной формы, связанных друг с другом десмосомами в области многочисленных отростков ("шипов"), которые содержат пучки тонофиламентов. Органеллы хорошо развиты. В глубоких отделах встречаются делящиеся клетки.

3. Зернистый слой - тонкий, образован несколькими рядами уплощенных (веретеновидных на разрезе) клеток. Ядро - плоское, темное, в цитоплазме - многочисленные тонофиламенты, а также гранулы двух типов (рис. 4-2):

а) кератогиалиновые - крупные, базофильные, содержащие предшественник рогового вещества; в них проникают тонофиламенты;

б) пластинчатые (кератиносомы) - мелкие, (видны только под электронным микроскопом), с пластинчатой структурой. Содержат ряд ферментов и липидов, которые при экзцитозе выделяются в межклеточное пространство, обеспечивая барьерную функцию и водонепроницаемость эпидермиса.

4. Блестящий слой (имеется только в толстой коже) - светлый, гомогенный, содержит белок эладин. Состоит из 1-2 рядов уплощенных

оксифильных клеток с неопределяемыми границами. Органеллы и ядро исчезают, кератогиалиновые гранулы растворяются, образуя матрикс, в который погружаются тонофиламенты.

5. *Роговой слой* образован плоскими *роговыми чешуйками*, не содержащими ядра и органелл и заполненными тонофиламентами, лежащими в плотном матриксе. Их плазмолемма утолщена вследствие отложения на внутренней поверхности белков (в основном *инволюкрина*). Чешуйки обладают высокой механической прочностью и устойчивостью к действию химических веществ. В наружных частях слоя десмосомы разрушаются и роговые чешуйки слущиваются с поверхности эпителия.

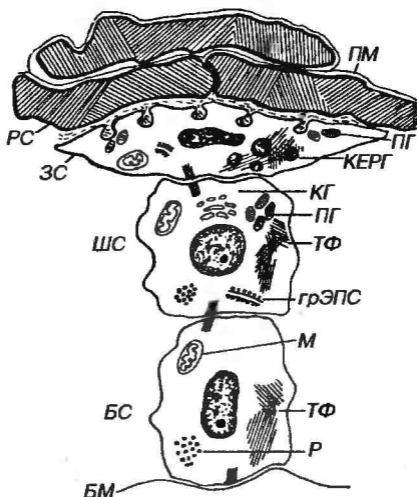


Рис. 4-2. Дифференцировка кератиноцитов (схема) БМ - базальная мембрана, БС - базальный слой, ШС - шиповатый слой, ЗС - зернистый слой, РС - роговой слой. Р - рибосомы, ТФ - тонофиламенты, М - митохондрии, грЭПС - гранулярная эндоплазматическая сеть, ПГ - пластинчатые гранулы, КГ - комплекс Гольджи, КЕРГ - кератогиалиновые гранулы, ПМ - плазмолемма (по Россу и соавт., с изменениями)

Регенерация (обновление) эпидермиса обеспечивает его барьерную функцию благодаря постоянной замене и удалению наружных слоев, повреждающихся и содержащих микроорганизмы на своей поверх-

ности. Период обновления равен 20-90 сут. (в зависимости от области тела и возраста); он резко сокращается при воздействии на кожу раздражающих факторов и при некоторых заболеваниях (например, *псориазе*).

Эпидермальная пролиферативная единица (ЭПЕ) - самообновляющаяся единица эпидермиса, имеющая вид шестиугольной клеточной колонки, равной по ширине роговой чешуйке, а по высоте - толщине эпидермиса и включающая все его слои. Источником самообновления и поддержания структуры ЭПЕ служит деление *базальных клеток*, лежащих в ее основании вокруг 1-2 центрально расположенных стволовых клеток эпидермиса (по некоторым данным, в центре ЭПЕ лежит клетка Лангерганса - см. ниже). Базальные клетки далее мигрируют в колонку, в которой они вертикально перемещаются и дифференцируются, превращаясь в конечном итоге в роговые чешуйки. ЭПЕ описаны лишь в участках кожи с *низкой* скоростью обновления.

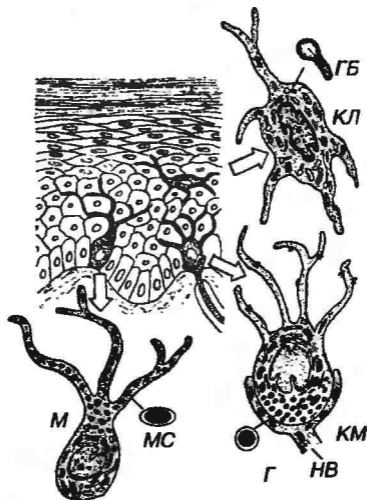


Рис. 4-3. Отростчатые клетки эпидермиса. М - меланоцит, МС - меланосома, КЛ - клетка Лангерганса, ГБ - гранулы Бирбека, КМ - клетка Меркеля, Г - гранулы, НВ - нервное волокно.

Отростчатые клетки эпидермиса включают три типа (в порядке убывающей численности): 1) **меланоциты**, 2) **внутриэпидермальные макрофаги (клетки Лангерганса)** и 3) **осязательные эпителиоидоциты (клетки Меркеля)** - рис. 4-3.

1. **Меланоциты** имеют **нейтральное происхождение**. Их тело лежит в базальном слое, а длинные отростки идут в шиповатый. **Меланин** - пигмент черно-коричневого (**эумеланин**) или желто-красного (**феомеланин**) цветов - синтезируется и накапливается в теле клетки в гранулах (**меланосомах**), которые транспортируются в ее отростки. Из последних они поступают в кератиноциты, где **защищают** их ядерный аппарат от повреждения ультрафиолетовыми лучами, а в дальнейшем разрушаются лизосомами. Синтез меланина и его транспорт в эпителиальные клетки стимулируются **меланоцитостимулирующим гормоном (МСТ) и АКТГ**, а также действием **солнечных лучей** (загар). Они усилены у темных рас по сравнению со светлыми. Синтез меланина нарушен при **альбинизме**; число меланоцитов при этом не изменено.

2. **Клетки Лангерганса (внутриэпидермальные макрофаги)** - **захватывают антигены**, проникающие в эпидермис, осуществляют их **процессинг и транспорт** в лимфатические узлы, представляя лимфоцитам и вызывая развитие иммунной реакции. Имеют **костномозговое происхождение**, лежат в базальном или шиповатом слоях, содержат развитые органеллы и особые мембранные **гранулы (Бирбека)** в форме теннисной ракетки (функция неясна).

3. **Клетки Меркеля (осязательные эпителиоидоциты)** - имеют **нейтральное происхождение**, связаны с афферентным нервным волокном и осуществляют **рецепторную функцию**. Их тело лежит в базальном слое, а отростки связаны десмосомами с эпителиоцитами базального и шиповатого слоев. Органеллы умеренно развиты; в базальной части клетки накапливаются **гранулы** с плотным центром и светлым ободком, содержащие медиатор, который при механической деформации отростков выделяется в синаптическую щель.

Дерма (собственно кожа) - соединительнотканная часть кожи (толщина: 0.5-5 мм) - располагается под эпидермисом, обеспечивает его питание, придает коже прочность и содержит ее производные. Включает два слоя:

- **сосочковый** - образует конические выпячивания (**сосочки**), вдающиеся в эпидермис; состоит из **рыхлой волокнистой соединительной**

ткани с лимфатическими и кровеносными капиллярами, нервными волокнами и окончанием. Обеспечивает связь дермы с базальной мембраной эпидермиса с помощью ретикулярных, эластических волокон и особых якорных фибрилл.

- **сетчатый** - более глубокий, толстый и прочный - образован плотной волокнистой неоформленной соединительной тканью и содержит трехмерную сеть толстых пучков коллагеновых волокон, взаимодействующую с сетью эластических волокон.

Подкожная клетчатка (гиподерма) играет роль теплоизолятора, депо питательных веществ, витаминов и гормонов, обеспечивает подвижность кожи. Образована дольками жировой ткани с прослойками рыхлой волокнистой; ее толщина связана с состоянием питания и участком тела, а общий характер распределения в организме обусловлен влиянием половых гормонов.

ПРОИЗВОДНЫЕ КОЖИ

Потовые железы участвуют в *терморегуляции*, а также в *экскреции* продуктов обмена, солей, лекарств, тяжелых металлов (усиливается при почечной недостаточности). Подразделяются на *экринные (мерокринные)* и *апокринные*.

Экринные потовые железы встречаются в коже всех участков тела; их число составляет 3-5 млн. (особенно многочисленны на ладонях, подошвах, лбу), а совокупная масса примерно равна массе почки. Они секретируют прозрачный гипотонический пот с низким содержанием органических компонентов, который выделяется клетками *концевых отделов мерокринным (экринным)* механизмом и по *выводным протокам* попадает на поверхность кожи, охлаждая ее. Относятся к *простым трубчатым железам* и состоят из *концевого отдела* и более узкого *выводного протока*.

Концевые отделы располагаются в глубоких слоях дермы и подкожной жировой клетчатке, имеют вид грубочки, свернутой в клубок, и содержат клетки *двух типов* (рис. 4-4):

1) *миоэпителиальные клетки* - уплощенные отростчатые клетки, расположенные в виде прерывистого слоя по периферии,

2) *секреторные клетки* - пирамидной формы, образующие внутренний слой; в свою очередь, разделяются на светлые и темные.

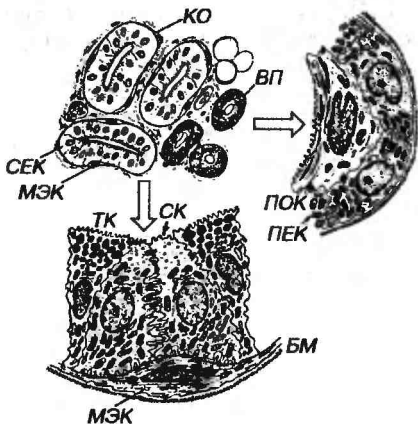


Рис. 4-4. Эккринная потовая железа. КО - коiledовой отдел: СЕК - секреторные клетки, МЭК - миоэпителиальные клетки, БМ - базальная мембрана, СК - светлые клетки, ТК - темные клетки, ВП - выводной проток: ПЕК - периферические клетки, ПОК - поверхностные клетки.

- **светлые клетки** - крупные, лежащие периферически; их латеральные поверхности образуют межклеточные каналы, по которым секрет (содержащий воду и соли) выделяется в просвет.

- **темные клетки** - мелкие, обращены в просвет концевой отдела расширенной апикальной частью, содержащей плотные секреторные гранулы. Образуют органические компоненты пота.

Активность секреторных клеток эккринных желез регулируется холинергическими нервными волокнами, усиливаясь при повышении температуры тела (на ладонях, подошвах и лице - при эмоциональном стрессе).

Выводные протоки связывают концевые отделы с поверхностью кожи. Их стенка образована **двуслойным кубическим эпителием**, состоящим из мелких базофильных клеток, которые подразделяют на два типа (рис. 4-4):

- **периферические клетки** - полигональной формы, с округлым ядром и многочисленными митохондриями и рибосомами в цитоплазме,

- *поверхностные клетки* - неправильной формы, обращенные в просвет протока, с уплощенным ядром, слабо развитыми органеллами и множественными товофиламентами в апикальной части.

Апокринные потовые железы, в отличие от эккринных, располагаются лишь в определенных участках тела: коже подмышечных впадин, ареолы, промежности, области гениталий. Окончательное развитие претерпевают в *период полового созревания*. Образуют пот молочного цвета с высоким содержанием органических веществ. По строению - *простые трубчато-альвеолярные*; состоят из *концевого отдела* и более узкого *выводного протока*.

Концевые отделы лежат в глубоких слоях дермы и подкожной жировой клетчатке и имеют вид крупной свернутой в клубок трубочки с мешковидными расширениями и широким просветом. Содержат клетки *двух типов*:

1) *миоэпителиальные клетки* - см. выше

2) *секреторные* - оксифильные, кубической или призматической формы, в которых накопление секреторного материала происходит в апикальной части, отделяющейся в просвет (апокринная секреция). *Активность клеток* регулируется адренергическими нервными волокнами, а также половыми гормонами.

Выводные протоки - прямые, впадают в устья волосяных фолликулов над местом впадения сальных желез, изредка открываются независимо на поверхность кожи. Образованы теми же типами клеток, что и протоки эккринных потовых желез.

Сальные железы вырабатывают смесь липидов - *кожное сало*, которое покрывает поверхность кожи, смягчая ее и усиливая ее барьерные и антимикробные свойства. Присутствуют в коже повсеместно, за исключением ладоней, подошв и тыла стопы. Обычно связаны с волосяными фолликулами (рис. 4-5). Окончательно развиваются в юности в ходе *полового созревания* под влиянием *андрогенов* (у обоих полов).

Располагаются у корня волоса на границе сетчатого и сосочкового слоев дермы. Относятся к *простым альвеолярным железам с разветвленными концевыми отделами*. Состоят из *концевых отделов* и *выводных протоков*.

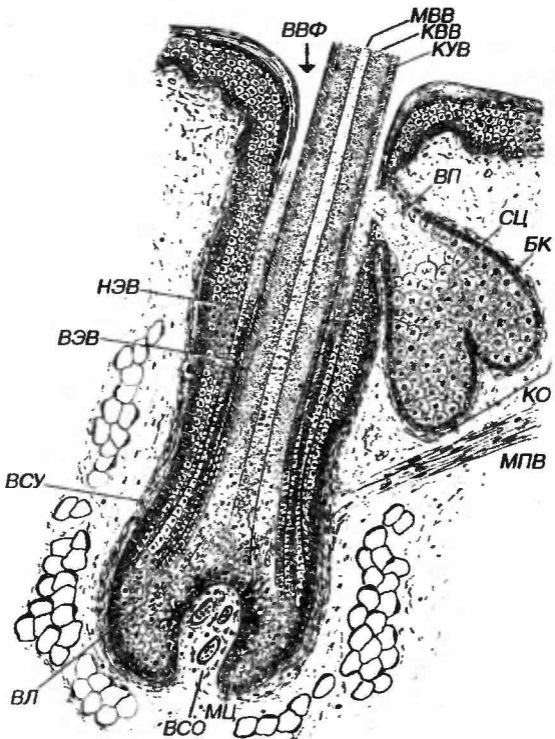


Рис. 4-5. Волос и сальная железа. Волос: MBV - мозговое вещество волоса, KBV - корковое вещество волоса, КУВ - кутикула волоса, ВЛ - волосяная луковица, МЦ - меланоциты, ВСО - волосяной сосочек, ВСУ - волосяная сумка, МПВ - мышца, поднимающая волос, НЭВ - наружное эпителиальное влагалище, ВЭВ - внутреннее эпителиальное влагалище, ВВФ - воронка волосяного фолликула. Сальная железа: КО - концевой отдел, ВП - выводной проток, БК - базальные клетки, СЦ - себоциты.

Концевые отделы образованы несколькими альвеолами (мешочками), состоящими из многослойного эпителия, в котором имеются клетки двух типов:

- *базальные*, лежащие на базальной мембране и образующие периферический (ростковый) слой - мелкие, базофильные, делятся митотически, после чего выталкиваются из этого слоя и видоизменяются;

- *себоциты* - крупные, полигональные клетки, после миграции из базального слоя накапливающие липиды в виде крупных капель. Смещаясь в направлении протока, разрушаются, превращаясь в секрет - *кожное сало* (голокринная секреция).

Выводной проток - широкий и короткий, соединяет несколько мешочков с устьем волосяного фолликула, выстлан многослойным эпителием.

Выделение секрета сальных желез (20 г/сут) происходит при сокращении *мышцы, поднимающей волос* (образована гладкомышечными клетками и проходит от сосочкового слоя дермы до волосяной сумки). Гиперпродукция кожного сала характерна для заболевания, называемого *себорей*.

Волосы - ороговевшие нитевидные придатки кожи толщиной 0.005-0.6 мм и длиной от нескольких миллиметров до 1.5 м; их цвет, размеры и распределение связаны с возрастом, полом, расовой принадлежностью и участком тела. Покрывают все тело, за исключением ладоней, подошв, боковых, ладонных или подошвенных поверхностей пальцев, красной каймы губ, головки полового члена, клитора и малых половых губ. Из 2 млн. волос, имеющих на теле, около 100 тыс. находится на волосистой части головы. Разделяются на *три* вида:

1) длинные - толстые, длинные, пигментированные, покрывают волосистую часть головы, а после полового созревания - лобок, подмышечные впадины, у мужчин - также усы, бороду и другие участки тела;

2) щетинистые - толстые, короткие, пигментированные, образуют брови, ресницы, обнаруживаются в наружном слуховом проходе и преддверии носовой полости;

3) пушковые - тонкие, короткие, бесцветные, покрывают остальные части тела (численно преобладают); под влиянием гормонов при половом созревании в некоторых частях тела могут превращаться в длинные (см. выше).

Волос (рис. 4-5) состоит из *стержня*, выступающего над кожей, и *корня*, погруженного в нее до уровня подкожной жировой клетчатки (у

пушковых волос менее глубоко, чем у длинных и щетинистых). Корень окружен *волосяным фолликулом* - цилиндрическим эпителиальным образованием, вдающимся в дерму и гиподерму в ослетенным соединительнотканной *волосяной сумкой*. Вблизи поверхности эпидермиса фолликул образует расширение - *воронку*, куда впадают протоки апокринных потовых и сальных желез. На дистальном (глубоком) конце фолликула также имеется расширение - *волосяная луковица*, в которую вырастает соединительнотканый *волосяной сосочек* с большим количеством кровеносных сосудов, осуществляющих питание луковицы.

Эпителиальные клетки луковицы служат *камбиальными элементами (матрицей)*, обеспечивающими рост волоса. Они делятся и, смещаясь, дифференцируются, образуя (в зависимости от положения в луковице) клетки разных типов. Эти клетки, подвергаясь ороговению, участвуют в формировании различных частей волоса и его внутреннего корневого влагалища. В луковице находятся и *меланоциты*, обуславливающие пигментацию волоса.

Мозговое вещество волоса (образуется клетками центральной части луковицы) имеется только в длинных и щетинистых волосах, состоит из крупных слабо пигментированных вакуолизированных клеток, лежащих наподобие монетных столбиков и содержащих в цитоплазме оксифильные гранулы *трихогиалина* (предшественника рогового вещества). Клетки полностью ороговевают только на уровне сальных желез, заполняясь *мягким кератином*.

Корковое вещество волоса (образуется средней частью луковицы) располагается вокруг мозгового и состоит из уплощенных веретеновидных клеток, которые быстро ороговевают, заполняясь *твердым* (механически и химически устойчивым) кератином.

Кутикула волоса (образуется наружным краем средней части луковицы) окружает корковое вещество; состоит из клеток, превращающихся в роговые чешуйки, содержащие *твердый* кератин, которые черепицеобразно накладываются друг на друга выступающими краями кверху.

Внутреннее эпителиальное влагалище (образуется периферической частью луковицы) окружает корень волоса до уровня протоков сальных желез, где оно исчезает. В него входят *три* слоя, хорошо различимые лишь вблизи луковицы и сливающиеся выше в единый роговой слой (изнутри кнаружи):

- *кутикула внутреннего эпителиального влагалища* - сходна с кутикулой волоса, однако ее чешуйки содержат *мягкий кератин*, своими выступающими краями направлены книзу и сцеплены с чешуйками кутикулы волоса;

- *внутренний (гранулодержущий) слой (Гексли)* - вблизи луковицы образован кубическими клетками (*содержащими гранулы трихогиалина*), которые, смещаясь вверх, заполняются мягким кератином и разрушаются.

- *наружный (бледный) слой (Генле)* - образован одним рядом светлых кубических клеток, заполняющихся *мягким кератином* и разрушающихся.

Наружное эпителиальное влагалище является продолжением эпидермиса в фолликул. Утрачивает роговой слой на уровне сальных желез и, истончаясь до 1-2 слоев, сливается с луковицей.

Мышца, поднимающая волос, состоит из *гладкомышечных клеток*; одним концом она вшивается в волосяную сумку, другим - в сосочковый слой дермы. При ее сокращении косо лежащий корень волоса принимает более вертикальное положение, а кожа в области прикрепления мышцы *втягивается* ("гусиная кожа").

Рост волос осуществляется со средней скоростью 0.35 мм/сут и происходит *циклически и асинхронно в соседних участках кожи* (у человека). Цикл состоит из *трех фаз*:

1) *фазы активного роста (анагена)* - включает удлинение фолликула, активацию сосочка и луковицы (клеток матрицы и меланоцитов), рост внутреннего влагалища и собственно волоса. Длительность фазы анагена обусловлена генетически и занимает на волосистой части головы от 2 до 5 лет (в среднем, 1000 сут);

2) *фазы регрессивных изменений (катагена)* - характеризуется прекращением деления клеток матрицы, исчезновением отростков меланоцитов, утолщением терминальной части волоса с формированием т.н. "колбы волоса", разрушением внутреннего влагалища, укорочением фолликула. Длится на волосистой части головы, в среднем, 2-3 нед;

3) *фазы покоя (телогена)* - колба удерживается в укороченном фолликуле, ее удаление произойдет лишь в анагене; размножения и

ороговения эпителиальных клеток не происходят. Длится около 100 сут.

Факторы, влияющие на рост волос: рост усиливается андрогенами в андрогензависимых зонах, однако на голове они его угнетают, а при длительном воздействии могут вызывать необратимую атрофию фолликула (что приводит к облысению генетически предрасположенных мужчин). Эстрогены замедляют рост и удлиняют анаген, кортизол тормозит, а тироксин ускоряет начало анагена.

Ноготь представляет собой образование в виде пластинки, лежащей на дорсальной поверхности дистальной фаланги пальцев. Он состоит из *ногтевой пластинки* и *ногтевого ложа* (рис. 4-6).

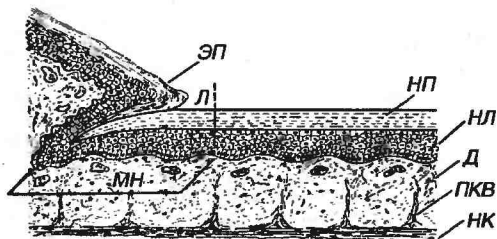


Рис. 4-6. Ноготь. НП - ногтевая пластинка, Л - луночка, НЛ - ногтевое ложе, МН - матрица ногтя, Д - дерма, МКВ - пучки коллагеновых волокон, НК - надкостница, ЭП - эпонихий.

Ногтевая пластинка состоит из *твердого* кератина, образована многими слоями роговых чешуек, прочно связанных друг с другом, и лежит на ногтевом ложе. Проксимальная ее часть - *корень ногтя* - находится в *задней ногтевой щели* и покрыта *эпонихием* (надкожицей), за исключением небольшой светлой зоны полулунной формы (*луночки*). Дистально пластинка заканчивается *свободным краем*, лежащим над *подногтевой пластинкой* (*гипонихием*). Латерально ногтевая пластинка ограничена двумя кожными складками - *ногтевыми валиками*, от которых она отделена *боковыми ногтевыми щелями*.

Ногтевое ложе - эпителиальное образование, состоящее из *базального* и *шиповатого слоев* и лежащее под ногтевой пластинкой, которая соответствует его *роговому слою*. Оно образует *продольные эпидермальные гребешки*, чередующиеся со складками подлежащей дермы,

которая содержит многочисленные сосулы, а также коллагеновые и эластические волокна, прочно прикрепляющие ее к надкостнице фаланговых костей.

Матрица ногтя - утолщенная проксимальная часть ногтевого ложа, образованная активно делящимися клетками (ее дистальная граница соответствует краю лунки). Новообразованные клетки включаются в корень ногтя, где быстро (без образования кератогиалина) превращаются в роговые чешуйки, обеспечивая непрерывное медленное движение ногтевой пластинки по ложу со средней скоростью 0.1 мм/сут (на руках) - рост ногтя. Поперечные светлые полосы на ногтевой пластинке свидетельствуют о временной дисфункции матрицы, продольные - о ее локальных повреждениях.

Кровоснабжение кожи характеризуется наличием двух артериальных и венозных сплетений - *глубокого и поверхностного*, соединенных связующими сосудами.

Глубокое сплетение образовано сетью сосудов в глубоких отделах дермы и подкожной жировой клетчатке.

Поверхностное сплетение располагается под сосочковым слоем дермы, от него артериолы направляются в сосочки, где разветвляются на многочисленные капилляры с непрерывной эндотелиальной выстилкой, собирающиеся в вены.

Фенестрированные капилляры находятся в волосяных сосочках и окружают потовые железы. Имеются *артериоло-венулярные анастомозы* гломерульного типа, обеспечивающие регуляцию температуры кожи (особенно многочисленны в дерме пальцев, ушей и носа).

Иннервация кожи обеспечивается *эфферентными и афферентными* нервными волокнами, образующими *субэпидермальное и дермальное сплетения*.

Эфферентные волокна иннервируют гладкомышечную ткань кровеносных сосудов, мышцы, поднимающей волос, а также потовые железы.

Афферентные волокна связаны с *инкапсулированными нервными окончаниями* (пластинчатые тельца, концевые колбы, осязательные тельца и др.), лежащими в дерме и являющимися механорецепторами, а также со *свободными окончаниями* в эпидермисе и дерме (нощцепторами и терморепторами).

Глава 5

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЙ ТРАКТ

ОБЩИЕ ПОНЯТИЯ

Пищеварительный тракт включает пищеварительную трубку и связанные с ней крупные железы - слюнные, поджелудочную и печень.

Функции пищеварительного тракта:

① *пищеварительная* -

а) механическая и химическая обработка пищи - размельчение, увлажнение и превращение ее в простые вещества, способные всасываться стенкой тракта;

б) собственно всасывание питательных веществ;

в) удаление непереваренных веществ;

② *эксcretорная* - выделение через стенку пищеварительного тракта вредных веществ (усиливается при почечной недостаточности);

③ *иммунная* - захват, процессинг и транспорт антигенов из пищеварительного тракта с последующим развитием иммунной реакции;

④ *эндокринная* - выработка гормонов, обладающих локальными и системными эффектами.

Общий план строения пищеварительной трубки

Стенка пищеварительной трубки, как правило, образована тремя оболочками: внутренней - *слизистой*, средней - *мышечной* и наружной - *серозной* или *адвентициальной* (рис. 5-1).

1. *Слизистая оболочка* состоит из нескольких слоев.

а) *эпителий* - образует барьер с избирательной проницаемостью на границе внешней среды (содержимого пищеварительной трубки) и внутренней среды организма; он обеспечивает переваривание и всасывание питательных веществ, продуцирует слизь, облегчающую продвижение содержимого трубки и защищающую ее стенку от самопереваривания и микроорганизмов; эндокринные клетки в его составе вырабатывают гормоны, влияющие на моторику и активность желез пищеварительного тракта.

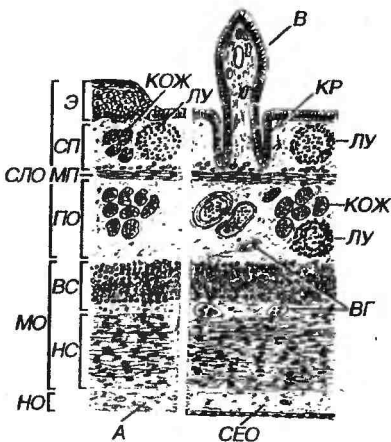


Рис. 5-1. Общий план строения стенки пищеварительного тракта. СЛО - слизистая оболочка: Э - эпителий, СП - собственная пластинка, МП - мышечная пластинка, ПО - подслизистая основа; МО - мышечная оболочка: ВС - внутренний слой, НС - наружный слой, НО - наружная оболочка: А - адвентиция, SEO - серозная оболочка. В - ворсинка, КР - крипта, КОЖ - концевые отделы желез, ЛУ - лимфатический узелок, ВГ - вегетативный ганглий.

В различных отделах трубки в связи с выполняемой функцией может быть многослойным плоским или однослойным призматическим. Содержит участки, специализированные на транспорте антигенов (в пейеровой бляшке, аппендиксе), дендритные антиген-представляющие клетки, многочисленные нервные окончания и клетки, образующие орган вкуса (в сосочках языка).

На поверхность эпителия выделяются секреты желез, концевые отделы которых располагаются в собственной пластинке, подслизистой основе или за пределами пищеварительной трубки.

б) *собственная пластинка* - располагается под эпителием и образована рыхлой волокнистой соединительной тканью. Содержит кровеносные и лимфатические сосуды (особенно развиты там, где происходит всасывание), нервные волокна, лимфоидную ткань (диффузную или в виде узелков). В пищеводе и желудке в ней находятся простые

железы, в толстой и тонкой кишке, а также миндалинах - углубления эпителия - *крипты*. Она образует покрытые эпителием выпячивания - *сосочки* (в полости рта), *ворсинки* (в тонкой кишке).

в) мышечная пластинка (может отсутствовать) - лежит между собственной пластинкой и подслизистой основой; обычно образована двумя слоями *гладкомышечных клеток* - внутренним *циркулярным* и наружным *продольным*. Сокращаясь, она способствует изменению рельефа слизистой оболочки.

г) подслизистая основа (может отсутствовать) - **часто описывается как самостоятельная оболочка**; образована *рыхлой волокнистой соединительной тканью*, содержит крупные кровеносные сосуды, а также сплетения кровеносных и лимфатических сосудов, *подслизистое нервное сплетение (Мейснера)*, *лимфоидную ткань*, *концевые отделы желез* (в пищеводе, двенадцатиперстной кишке). Она обеспечивает подвижность слизистой оболочки, образование складок.

2. Мышечная оболочка образована обычно двумя слоями - *наружным продольным* и *внутренним циркулярным*, между которыми проходит прослойка соединительной ткани, содержащая *сосудистое сплетение* и *межмышечное нервное сплетение (Ауэрбаха)*. На основном протяжении пищеварительной трубки образована *гладкомышечной тканью*, а переднем отделе (полость рта, глотка и частично пищевод) и в области анального канала - *поперечнополосатой*. Ее сокращения, координируемые нервным сплетением и регулируемые локальными гормональными влияниями, обеспечивает перемешивание и продвижение содержимого пищеварительной трубки.

3. Наружная оболочка (серозная или адвентициальная)

а) серозная оболочка - висцеральный листок брюшины - покрывает большую часть органов пищеварительного тракта и обеспечивает их взаимное свободное перемещение в брюшной полости. Состоит из *слоя соединительной ткани, покрытого однослойным плоским эпителием - мезотелием*. Повреждения последнего приводят к формированию спаек - локальных сращений подлежащей соединительной ткани серозной оболочки соседних органов.

б) адвентициальная оболочка покрывает пищеварительную трубку в тех участках, где она неподвижно связана с окружающими органами. Образована *рыхлой волокнистой соединительной тканью*.

ПОЛОСТЬ РТА

Особенности строения слизистой оболочки полости рта:

1) *эпителий* - толстый (200-600 мкм) многослойный плоский неороговевающий или ороговевающий (в участках, испытывающих повышенную механическую нагрузку - на дорсальной поверхности языка, твердом небе, десне), обладает высокой способностью к регенерации. В его пласте постоянно встречаются неэпителиальные клетки - лейкоциты (преимущественно лимфоциты) и три типа отростчатых клеток - меланоциты, клетки Лангерганса и Меркеля;

2) *собственная пластинка* образует *сосочки*, вдающиеся в эпителий; обычно они тем выше, чем больше механическая нагрузка;

3) *мышечная пластинка* отсутствует;

4) *подслизистая основа* в некоторых участках отсутствует (дорсальная и боковые поверхности языка, десна, твердое небо - частично). Прикрепляет слизистую оболочку к подлежащим мышцам или кости, выполняющим опорную функцию; содержит концевые отделы мелких (чаще смешанных) слюнных желез, крупные сосуды, нервы.

Губа является зоной перехода кожного покрова в слизистую оболочку пищеварительного тракта. Состоит из *трех* отделов - *кожного, промежуточного и слизистого*; ее основу составляет *поперечнополосатая мышечная ткань* круговой мышцы рта.

1. *Кожный отдел* имеет строение кожи, выстлан многослойным плоским ороговевающим эпителием, содержит *волосы, потовые и сальные железы*. В дерму вплетаются мышечные волокна, обеспечивая подвижность;

2. *Промежуточный отдел (красная кайма)* - эпителий резко *утолщается*, имеется тонкий прозрачный *роговой слой*; волосы и потовые железы исчезают, а сальные сохраняются (особенно в углах рта и на верхней губе). Собственная пластинка образует *очень высокие сосочки* с многочисленными капиллярными петлями, кровь в которых просвечивает через слой эпителия, обуславливая окраску губ.

3. *Слизистый отдел* - типичная слизистая оболочка, выстланная толстым многослойным плоским неороговевающим эпителием; собственная пластинка образует *высокие сосочки* и плавно переходит в подслизистую основу, примыкающую к мышцам и содержащую большое количество *сосудов, нервы, жировую ткань и концевые отделы смешанных* (с преобладанием слизистых клеток) *губных слюнных желез*.

Щека образует боковую стенку полости рта; ее основу составляет *поперечнополосатая мышечная ткань*. Состоит из *двух* отделов - *кожного* и *слизистого*, по строению сходных с аналогичными отделами губы. Для дермы и подслизистой основы этих отделов характерно присутствие *жировой ткани* и многочисленных эластических волокон; *концевые отделы смешанных щечных слюнных желез* лежат в подслизистой основе и нередко погружаются в мышцу. Слюнные железы отсутствуют по линии смыкания зубов - в *промежуточной зоне* слизистой части щеки, расположенной между *максиллярной и мандибулярной зонами*.

Десны выстланы *многослойным плоским ороговевающим эпителием*, который в области прикрепления к зубу утрачивает роговой слой. Собственная пластинка представлена соединительной тканью с высоким содержанием коллагеновых волокон, прочно прикрепляющих ее к надкостнице альвеолярной кости. Она содержит также эластические волокна, многочисленные нервные окончания и образует *высокие сосочки*, которые исчезают под эпителием области прикрепления. Железы и подслизистая основа отсутствуют.

Твердое небо покрыто слизистой оболочкой, неподвижно сращенной с надкостницей небных костей. Эпителий - *многослойный плоский ороговевающий*. Собственная пластинка образует сосочки и переходит в подслизистую основу, содержащую в передней трети неба *жировую ткань*, а в задних двух третях - *концевые отделы слизистых небных слюнных желез*. Подслизистая основа отсутствует в области небного шва и перехода в десну - в этих участках собственная пластинка непосредственно прикреплена к надкостнице.

Мягкое небо - складка слизистой оболочки с волокнисто-мышечной основой, отделяющая полость рта от глотки. Эпителий, покрывающий его *переднюю (ротоглоточную) поверхность* и язычок - *многослойный плоский неороговевающий*, а *заднюю (носоглоточную)* - *однослойный многоядный реснитчатый*. Собственная пластинка на передней поверхности образует сосочки, а на задней содержит *концевые отделы слизистых желез*. Под ней располагается слой переплетающихся эластических волокон. Подслизистая основа имеется только на *перевятой поверхности*, где она содержит *концевые отделы слизистых слюнных желез*. Основа образована пучками волокон *поперечнополосатой мышечной ткани* и их фасциями.

Язык - мышечный орган, покрытый слизистой оболочкой, участвующий в механической переработке пищи, акте глотания, вкусовом

восприятии и речеобразовании. Его *основу* составляют пучки волокон *поперечнополосатой мышечной ткани*, расположенных в трех взаимно перпендикулярных направлениях и своими концами прикрепляющихся к собственной пластинке. Между ними - прослойки рыхлой соединительной ткани с сосудами и нервами и жировые дольки. Язык разделен на две симметричные половины продольной перегородкой из плотной соединительной ткани, которой на дорсальной поверхности соответствует *борозда языка*. В языке различают *корень, тело и кончик*.

Рельеф и строение слизистой оболочки языка неодинаковы на его разных поверхностях.

Нижняя поверхность - покрыта слизистой оболочкой, которая образована *тремя* слоями: 1) *многослойным плоским неороговевающим эпителием*; 2) *собственной пластинкой*, вдающейся в него невысокими сосочками и 3) *подслизистой основой*, обуславливающей подвижность слизистой оболочки.

Верхняя поверхность (спинка) и боковые поверхности покрыты слизистой оболочкой, состоящей только из *двух* слоев - 1) *многослойного плоского частично ороговевающего эпителия* и 2) *собственной пластинки*, вдающейся в него и прочно сращенной с подлежащей мышечной тканью. Эти слои слизистой оболочки совместно образуют особые выступы - *сосочки языка*. В их основе лежит *собственная пластинка*, вдающаяся в эпителий в виде *первичных* и отходящих от них *вторичных соединительнотканых сосочков*.

Сосочки языка разделяются на *четыре* вида: 1) *нитевидные*, 2) *листовидные*, 3) *грибовидные* и 4) *желобоватые (окруженные валом)*.

1. *Нитевидные сосочки* - наиболее многочисленные и самые мелкие, равномерно распределены по верхней поверхности языка. Имеют конусовидную форму и покрыты эпителием, тонкий роговой слой которого образует заостренные выступы, обращенные к глотке.

2. *Листовидные сосочки* - хорошо развиты лишь в раннем детстве; у взрослого рудиментарны. Располагаются в количестве 3-8 на каждой из боковых поверхностей языка на границе корня и тела. Образованы параллельными складками слизистой оболочки листовидной формы, разделенными щелями, в которые открываются выводные протоки *серозных слюнных желез*. На боковой поверхности сосочков эпителий содержит *вкусовые луковицы*.

3. **Грибовидные сосочки** - лежат поодиночке среди более мелких и низких нитевидных сосочков; особенно многочисленны на кончике языка. Имеют узкое основание и расширенную вершину; сквозь их тонкий неороговевающий эпителий просвечивают сосуды, придавая сосочкам красный цвет. В эпителии вершины сосочка непостоянно встречаются *вкусовые луковичи*.

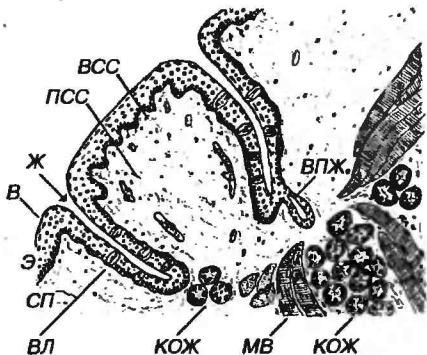


Рис. 5-2. Желобоватый сосочек языка. Э - эпителий, СП - собственная пластинка, ПСС - первичный соединительнотканый сосочек, ВСС - вторичный соединительнотканый сосочек, В - валик, Ж - желобок, КОЖ - концевые отделы желез (Эбнера), ВПЖ - выводные протоки желез, ВЛ - вкусовые луковичи, МВ - мышечные волокна.

4. **Желобоватые (окруженные валом) сосочки** - самые крупные; в количестве 6-15 располагаются в V-образной *терминальной бороздке* (между корнем и телом языка), не выступая над его поверхностью. Каждый сосочек (рис. 5-2) окружен *желобком*, в который открываются выводные протоки *серозных слюнных желез (Эбнера)*, и *валиком* (утолщением слизистой оболочки). Сосочек сверху покрыт ороговевающим эпителием, а на боковой поверхности (и прилежащей поверхности валика) - неороговевающим. Последний содержит многочисленные *вкусовые луковичи*. Соединительная ткань сосочков и валиков содержит *пучки гладкомышечных клеток*, которые, сокращаясь, сближают их для более полного соприкосновения пищевых веществ со вкусовыми луковичами.

Вкусовые луковичи (почки) - хеморцепторы, располагающиеся в эпителии языка (из имеющихся 2000 - половина в желобоватых сосочках), мягкого неба и надгортанника. Имеют вид эллипсов, занимающих

всю толщину эпителия и лежащих перпендикулярно его поверхности, на которой они открываются *вкусовыми порами*.

Представляют собой компактные скопления из 40-60 клеток, которые относятся к трем основным типам: 1) *вкусовым (сенсорным)*, 2) *поддерживающим* и 3) *базальным клеткам* (рис. 5-3).

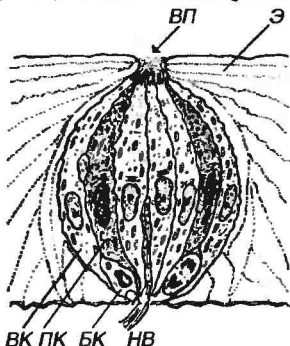


Рис. 5-3. Вкусовая луковица. ВК - вкусовые клетки, ПК - поддерживающие клетки, БК - базальные клетки, НВ - нервное волокно, ВП - вкусовая пора, Э - эпителий.

1) *вкусовые (сенсорные) клетки* - узкие, светлые, высокопризматические, со светлым ядром, развитыми органеллами и пучком толстых микроворсинок на апикальной поверхности. К их базальной и латеральной плазмолемме подходят окончания безмиелиновых нервных волокон. Взаимодействие рецепторов на мембране микроворсинок с молекулами пищевых веществ вызывает возникновение импульсов, передаваемых на нервные окончания. Каждая клетка воспринимает несколько видов вкусовых раздражений.

2) *поддерживающие клетки* - узкие, темные, высокопризматические, с плотным ядром, развитыми органеллами и секреторными гранулами в апикальной части. Содержимое гранул (гликозаминогликаны), выводится, формируя плотный матрикс (адсорбент пищевых веществ), в который погружены микроворсинки сенсорных клеток.

3) *базальные клетки* - мелкие, недифференцированные, располагаются у основания луковицы. Делятся и дифференцируются в сенсорные

или поддерживающие клетки, которые обновляются, в среднем, каждые 10 сут.

Слизистая оболочка кончика языка содержит смешанные язычные слюнные железы, концевые отделы которых располагаются в глубине собственной пластинки, но часто проникают в соединительно-тканые прослойки между пучками мышечной ткани (эндомизий).

Слизистая оболочка корня языка не формирует сосочки, содержит концевые отделы слизистых слюнных желез и участвует в образовании язычной миндалины, входящей в состав лимфоэпителиального глоточного кольца.

Лимфоэпителиальное глоточное кольцо включает лимфоэпителиальные органы - миндалины, окружающие вход в глотку: 1) небные, 2) язычную, 3) глоточную и 4) трубные. Миндалины выполняют защитную функцию (обеспечивается лимфоцитами, макрофагами и иммуноглобулинами), достигают наибольшего развития в детстве и подвергаются инволюции после полового созревания.

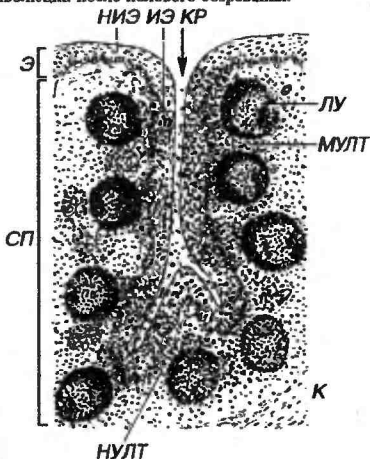


Рис. 5-4. Небная миндалина. Э - эпителий; НИЭ - неинфильтрированный эпителий, ИЭ - инфильтрированный эпителий, КР - крипта, СП - собственная пластинка, ЛУ - лимфатические узелки, МУЛТ - междуузелковая лимфоидная ткань, НУЛТ - над-узелковая лимфоидная ткань, К - капсула

1. Небные миндалины - располагаются между небными дужками и представляют собой скопления лимфоидной ткани (диффузной и в виде узелков), взаимодействующей с эпителием (рис. 5-4).

а) эпителий - многослойный плоский неороговевающий, покрывает поверхность миндалины и вдавливается в собственную пластинку, образуя 10-20 глубоких ветвящихся крипт. Резко инфильтрирован (особенно в криптах) лимфоцитами, макрофагами и плазматическими клетками. Содержит дендритные антиген-представляющие клетки.

б) собственная пластинка содержит:

(1) лимфатические узелки с крупными герминативными центрами.

(2) межузелковую диффузную лимфоидную ткань с посткапиллярными венулами (с высоким эндотелием), осуществляющими гемато-тканевый обмен лимфоцитами.

(3) надузелковую (подэпителиальную) соединительную ткань, инфильтрированную лимфоцитами и плазматическими клетками.

В просвете крипт - слущенные целые и разрушенные эпителиальные клетки, лимфоциты, макрофаги (реже - гранулоциты), микроорганизмы. Между эпителием и узелком - соединительная ткань, инфильтрированная лимфоцитами и плазматическими клетками. Миндалины окружены капсулой из плотной волокнистой соединительной ткани (благодаря которой при хирургической операции их можно удалять целиком), от нее вглубь органа отходят септы. За капсулой - подслизистая основа, содержащая концевые отделы слизистых слюнных желез, секрет которых обычно выводится на поверхность эпителия вне крипт.

2. Язычная миндалина располагается в слизистой оболочке корня языка за желобоватыми сосочками. Покрыта многослойным плоским неороговевающим эпителием, образующим 35-100 коротких и слабо ветвящихся крипт, в просвет которых открываются протоки слизистых слюнных желез. Каждая крипта окружена лимфоидной тканью (диффузной и узелками), в совокупности с которой она образует структурно-функциональную единицу миндалины - язычный фолликул, ограниченный от соседних тонкой соединительнотканной капсулой. Эпителий крипт инфильтрирован (слабее, чем в небной миндалине) лимфоцитами, мигрирующими из узелков.

3. Глоточная миндалина расположена на задней поверхности носоглотки. Покрыта однослойным многорядным призматическим рес-

литчатым эпителием, который инфильтрирован лимфоцитами и макрофагами и образует складки. В собственной пластинке - лимфоидная ткань (диффузная и узелки). Миндалина окружена капсулой из плотной соединительной ткани, за которой лежат многочисленные концевые отделы смешанных белково-слизистых желез, секрет которых выводится в пространство между складками. При разрастании плоточной миндалины (аденоиды) может затрудняться носовое дыхание.

4. Трубные миндалины - мелкие скопления лимфоидной ткани в области плоточного отверстия слуховой трубы. Покрыты *однослойным многоядным призматическим реснитчатым эпителием* и по строению очень сходны с плоточной.

Зубы - твердые органы, обеспечивающие пережевывание пищи. Состоят из *коронки*, выступающей над поверхностью десен, и одного или нескольких *корней*, которые погружены в *альвеолу челюсти* и прикреплены к ней *периодонтальной связкой* (рис. 5-5). Основу зуба составляет твердая обызвествленная ткань - *дентин*, который снаружи покрыт двумя другими твердыми обызвествленными тканями: в области коронки - *эмалью*, а корня - *цементом*. Эмаль и цемент контактируют в *шейке* зуба, к которой плотно прикреплен *эпителий десны*. Внутри зуба в *пульпарной камере* находится *пульпа* - рыхлая соединительная ткань, содержащая сосуды и нервы, проникающие в зуб через *верхушечное отверстие* (часто и через *дополнительные отверстия*) его корня.

1. Эмаль - самая твердая ткань организма человека, содержит 95% минеральных веществ (в том числе 90% *гидроксиапатита*), 1,2% - органических, остальная часть приходится на воду. По окончании формирования не содержит клеток и не способна к *регенерации при повреждении*, однако в ней постоянно происходит обмен веществ (преимущественно ионов). Образована *эмалевыми призмами* и *межпризменным веществом*, покрыта *кутикулой*.

а) эмалевые призмы - структурные единицы эмали, проходящие пучками через всю ее толщу радиально (перпендикулярно дентино-эмалевой границе) и имеющие S-образный ход. Последний на продольных шлифах зуба обуславливает появление чередующихся светлых и темных *полос Гунтера-Шрегера*, перпендикулярных поверхности эмали (из-за различной ориентации рассеченных призм в соседних зонах). Одновременно на продольных шлифах определяются *линии Ретциуса*, идущие

щие косо от поверхности эмали к дентино-эмалевой границе и обусловленные периодичностью процессов обызвествления эмали (см. рис. 5-5).

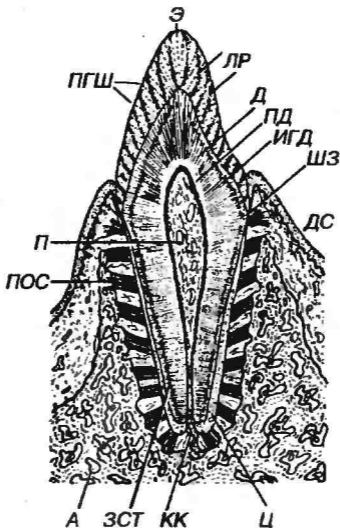


Рис. 5-5. Зуб Э - эмаль: ПГШ - полосы Гунтера-Шрегера, ЛР - линии Ретциуса, Д - дентин: ПД - предентин, ИГД - интерглобулярный дентин, ЗСТ - зернистый слой Томса, П - пульпа, Ц - цемент, ДС - десна, А - альвеола зуба (костная), КК - корневого канала, ПОС - периодонтальная связка, ШЗ - шейка зуба.

Форма призм на поперечном сечении - овальная, полигональная или (наиболее часто) арочная (в виде замочной скважины); их диаметр равен 3-5 мкм. Они состоят из плотно уложенных кристаллов гидроксиапатита; органический матрикс, связанный с кристаллами и необходимый в процессе их роста и ориентировки, по мере созревания эмали почти полностью утрачивается. Расположение кристаллов в эмалевых призмах - упорядоченное: по их длиннику в виде "елочки" (в центре - параллельно их длинной оси). Периферическая часть (оболочка призмы) имеет вид узкого пояса из менее минерализованного вещества.

б) *межпризменное вещество* сходно с призмами, но отличается от них *ориентацией кристаллов* (под прямым углом к кристаллам призмы) и *более низким уровнем минерализации*. При арочной форме призм оно имеется лишь условно, так как между широкими частями ("головками") одних призм находятся узкие части ("хвосты") других.

в) *кутикула эмали* покрывает ее поверхность и состоит из двух слоев: *первичной кутикулы (оболочки Насмита)* - тонкого гомогенного слоя гликопротеинов и *вторичной кутикулы*, образованной редуцированным эпителием эмалевого органа. Кутикула стирается на жевательной поверхности после прорезывания, частично сохраняясь на боковых.

2. Дентин - обызвествленная ткань зуба, которую часто рассматривают как специализированную костную. Прочнее кости и цемента, но в 4-5 раз мягче эмали. Содержит 70% неорганических веществ (преимущественно *гидроксиапатита*), 20% органических (в основном, *коллагена*) и 10% воды. Состоит из *обызвествленного межклеточного вещества, пронизанного дентинными трубочками (канальцами)*, содержащими отростки *одонтобластов*, тела которых лежат в периферическом слое пульпы. *Контурные (ростовые) линии Оуэна*, вдушие параллельно поверхности дентина, отражают периодичность его роста .

а) *межклеточное вещество дентина* представлено *коллагеновыми волокнами и основным веществом* (содержащим преимущественно протеогликаны), которые связаны с кристаллами *гидроксиапатита*. Кристаллы откладываются в виде *зерен и глыбок*, сливающихся в шаровидные образования - *глобулы*. Обызвествление дентина неравномерно.

Зоны гипоминерализованного дентина включают (см. рис. 5-5):

(1) *интерглобулярный дентин* - образован участками неправильной формы между глобулами обызвествленного дентина, располагается слоями в наружной трети коронки;

(2) *зернистый слой Томса* - состоит из мелких слабо обызвествленных участков (зерен), образующих полосу вдоль дентино-цементной границы;

(3) *предентин* - внутренняя (необызвествленная) часть дентина, прилегающая к слою одонтобластов и окрашивающаяся оксифильно. Со стороны зрелого дентина в него вдаются базофильные обызвествленные глобулы. Служит зоной постоянного роста дентина.

Слой дентина с различным ходом коллагеновых волокон:

(1) *околопульпарный дентин* - внутренний слой, составляющий большую часть дентина, характеризуется преобладанием волокон, идущих *тангенциально (волокон Эбнера)* к дентино-эмалевой границе и перпендикулярно дентинным трубочкам;

(2) *плащевой дентин* - наружный, покрывающий околопульпарный; характеризуется преобладанием волокон, идущих в *радиальном направлении (волокон Корфа)*, параллельно дентинным трубочкам;

б) дентинные трубочки (каналы) - тонкие, сужающиеся кнаружи каналы диаметром 0.5-3 мкм, радиально пронизывающие дентин от пульпы до периферии и обуславливающие его исчерченность. Обеспечивают *трофику* дентина. В околопульпарном дентине они прямые и неветвящиеся, в плащевом - ветвятся и анастомозируют друг с другом. В каждой трубочке находится *отросток одонтобласта, окруженный тканевой жидкостью*, отдельные *коллагеновые фибриллы*. В некоторые трубочки на небольшое расстояние из пульпы проникают *нервные волокна*.

Слой дентина, непосредственно окружающий каждую трубочку и образующий ее стенку (*перитубулярный дентин*), характеризуется повышенным содержанием минеральных веществ по сравнению с *интертубулярным дентином*, заполняющим пространства между трубочками.

Первичный дентин - образуется в период формирования и прорезывания зуба. составляет *основную часть* этой ткани.

Вторичный дентин - часть околопульпарного, образуется в сформированном зубе *после прорезывания*; по сравнению с первичным характеризуется менее упорядоченным расположением дентинных трубочек и коллагеновых волокон, меньшей степенью минерализации.

Третичный дентин (репаративный, заместительный) - образуется местно при действии раздражающих факторов. Неравномерно и слабо обызвествлен, трубочки отсутствуют или имеют неправильный ход.

3. *Цемент* - обызвествленная ткань зуба, сходная с грубоволокнистой костной, но лишенная сосудов. *Покрывает корни и шейку* зуба, в 67% частично заходит на эмаль. Толщина его слоя максимальна у *вершины корня*. Входит в состав поддерживающего аппарата зуба, обеспечивая прикрепление к зубу волокон периодонта. Содержит 50-60%

неорганических веществ и 30-40% органических (преимущественно коллагена). Состоит из клеток - *цементоцитов* (присутствуют не везде), *цементобластов* и *обызвестленного межклеточного вещества (матрикса)*, включающего *коллагеновые волокна* и *основное вещество*. Питание получает диффузно со стороны периодонта.

а) бесклеточный (первичный) цемент - покрывает всю поверхность корней зуба в виде тонкого слоя обызвестленного межклеточного вещества, в которое вплетаются необызвествленные волокна периодонта. Единственный слой цемента, покрывающий шейку зуба;

б) клеточный (вторичный) цемент - покрывает верхушку корня и область бифуркации многокорневых зубов. Состоит из *цементоцитов* и *обызвестленного межклеточного вещества*.

Цементоциты лежат в лакунах и по строению сходны с остеопитами. Их отростки, идущие в канальцах, ориентированы преимущественно в сторону периодонта (источника питания). На поверхности цемента среди волокон периодонта располагаются *цементобласты* (сходны с остеобластами). Их часто описывают в составе периодонта.

4. Пульпа зуба - обильно васкуляризованная и иннервированная специализированная соединительная ткань, заполняющая *пульпарную камеру коронки и канал корня*. Участвует в образовании дентина, обеспечивает его трофику, выполняет сенсорную и защитную функции. Содержит *межклеточное вещество* и *клетки*.

а) клетки пульпы - фибробласты, одонтобласты, макрофаги, лимфоциты, малодифференцированные, тучные и дендритные клетки.

Одонтобласты - специфические клетки пульпы, образуют дентин и обеспечивают его трофику. Имеют вытянутую форму, овальное ядро в базальной части, хорошо развитый синтетический аппарат и секреторные гранулы (содержащие преколлаген и протеогликаны) - в апикальной. От последней отходит длинный ветвящийся *отросток*, пронизывающий *предентин* и направляющийся в *дентинную трубочку*.

б) межклеточное вещество пульпы включает коллагеновые и ретикулярные волокна (эластические имеются только в стенке сосудов), погруженные в основное вещество. В корне постоянных зубов пульпа содержит больше коллагеновых волокон, чем в коронке.

в) сосуды и нервы пульпы проникают в нее через *апикальное отверстие* корня, образуя в корневом канале *сосудисто-нервный пучок*.

(1) артерии в канале отдают боковые ветви к слою одонтобластов. В коронке они образуют густую сосудистая сеть, особенно развитую в промежуточном слое пульпы, откуда *капиллярные петли* проникают в слой одонтобластов. Капилляры с непрерывной эндотелиальной выстилкой численно преобладают над *фенестрированными*, лежащими вблизи одонтобластов. *Вены* в основном следуют ходу артерий. Имеются *артерио-венозные анастомозы*.

(2) нервные волокна пульпы - *миелиновые* и *безмиелиновые*, (чувствительные и вазомоторные) сопровождают артериальные сосуды, ветвясь вместе с ними. В периферических участках пульпы волокна утрачивают миелиновую оболочку, сплетаются друг с другом, образуя *субодонтобластическое сплетение*. От него отходят волокна, которые оплетают одонтобласты и частично проникают в дентинные трубочки.

Слои пульпы нерезко отграничены друг от друга.

а) периферический слой - образован 1-8 рядами компактно расположенных *одонтобластов*, прилежащих к предентину. Одонтобласты связаны межклеточными соединениями; между ними проникают *петли капилляров* (частично *фенестрированных*) и *нервные волокна*, вместе с отростками одонтобластов идущие в дентинные трубочки. Одонтобласты в течение всей жизни вырабатывают предентин, превращающийся в дентин, что приводит к сужению пульпарной камеры.

б) промежуточный слой - имеется только в коронковой пульпе; включает:

(1) наружную бесклеточную зону (слой Вейля) - содержит сеть *безмиелиновых нервных волокон*, *кровеносные капилляры*, *коллагеновые волокна* и *основное вещество*;

(2) внутреннюю клеточную зону - содержит многочисленные клетки (*фибробласты*, *лимфоциты*, *преодонтобласты*, *малодифференцированные клетки*), *капилляры*, *миелиновые* и *безмиелиновые волокна*.

в) центральный слой - представлен рыхлой волокнистой тканью, содержащей *фибробласты*, *макрофаги*, более крупные *кровеносные* и *лимфатические сосуды*, *пучки нервных волокон*.

Дентикли - округлые или неправильной формы тела переменных размеров (до 2-3 мм), состоящие из дентина и нередко обнаруживаемые в пульпе в виде свободных или связанных со стенкой зуба образований. Источником их формирования считают *преодонтобласты*, превращающиеся в одонтобласты под влиянием неясных факторов. *Истинные дентикли* окружены одонтобластами, обычно содержат дентинные трубочки. Большая часть дентиклей - *ложные*, которые состоят из концентрических слоев обызвествленного материала. Сдавливая нервные волокна, дентикли могут вызывать боли, однако обычно бессимптомны.

Поддерживающий аппарат зуба (пародонт) включает: *цемент, периодонт, стенку зубной альвеолы и десну*. К его основным *функциям* относят: (1) *амортизацию нагрузки и регуляцию давления* при жевании, (2) *формирование барьера*, препятствующего проникновению микроорганизмов и вредных веществ в область корня; (3) *трофическую* - обеспечение питания цемента; (4) *рефлекторную* - благодаря большому количеству чувствительных нервных окончаний, (5) *защитную* (обеспечивается макрофагами и лейкоцитами).

Периодонт (периодонтальная связка) - связка, удерживающая корень зуба в костной альвеоле; заполняет *периодонтальную щель* между поверхностью корня зуба и стенкой альвеолы. Его волокна в виде пучков одним концом проникают в цемент, другим - в альвеолярную кость, образуя несколько групп: *горизонтальную (циркулярная связка), косую (преобладает), апикальную, альвеолярного гребня*. В состав циркулярной связки включают также *транссептальные волокна*, связывающие соседние зубы и проходящие над вершиной альвеолярного отростка. Периодонт содержит большое количество клеток (преимущественно фибробластов и фиброцитов); встречаются *эпителиальные остатки (островки) Малассе* (образуются при формировании корня зуба в результате распада корневого влагалища и эпителия зубной пластинки). Между пучками волокон связки - *промежутки*, заполненные рыхлой волокнистой тканью и содержащие сосуды и нервные волокна.

Зубодесневое соединение выполняет *защитную и барьерную функции*. Включает: *эпителий десны, эпителий борозды* (выстилает десневую борозду между зубом и десной) и *эпителий прикрепления*.

Эпителий десны - *многослойный плоский ороговевающий*, в который внедряются высокие соединительнотканые сосочки собственной пластинки слизистой оболочки.

Эпителий борозды - тоньше эпителия десны, *неороговевающий*, лежит на собственной пластинке, не образующей сосочков.

Эпителий прикрепления - продолжение эпителия борозды, прочно прикреплен к поверхности эмали, покрытой первичной кутиклой. Инфильтрирован многочисленными лейкоцитами, высокопроницаем.

ГЛОТКА

Глотка - орган, в котором перекрещиваются *дыхательные и пищеварительные* пути. Разделяется на *три* отдела: *носовой (носоглотку)*, *ротовой (ротоглотку)* и *гортанный*. В состав стенки всех отделов входят *три* оболочки - *слизистая, мышечная и адвентициальная*.

1. Слизистая оболочка состоит из эпителия, собственной пластинки и подслизистой основы.

а) эпителий - в носовом отделе *однослойный многорядный реснитчатый*; в ротовом и гортанном - *многослойный плоский неороговевающий*.

б) собственная пластинка - *рыхлая волокнистая соединительная ткань*, в носовом отделе содержит отдельные *лимфатические узелки*, а в ротовом и гортанном образует *мелкие сосочки* и содержит *эластические волокна*.

в) подслизистая основа - *рыхлая соединительная ткань*, содержащая в носовом отделе *лимфоидную ткань трубных и глоточной миндалин* и *концевые отделы смешанных желез*; в ротовом и гортанном - *сеть эластических волокон* и *концевые отделы слизистых желез*.

2. Мышечная оболочка - образована внутренним *продольным* и наружным *косым* или *циркулярным* слоями *поперечнополосатой мышечной ткани*.

3. Адвентициальная оболочка - образована *рыхлой волокнистой тканью*.

ПИЩЕВОД

Пищевод - *трубчатый* орган, соединяющий глотку с желудком; его стенка образована *тремя* оболочками: *слизистой, мышечной и адвентициальной*.

1. Слизистая оболочка состоит из четырех слоев: эпителия, собственной пластинки, мышечной пластинки и подслизистой основы (рис. 5-6).

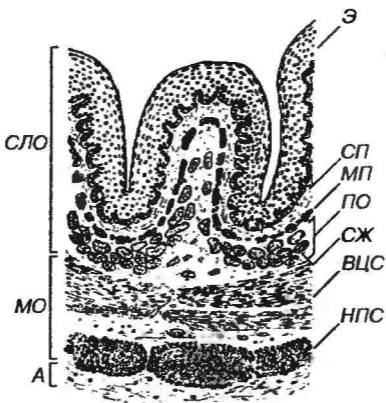


Рис. 5-6. Пищевод (поперечный срез). СЛО - слизистая оболочка: Э - эпителий, СП - собственная пластинка, МП - мышечная пластинка, ПО - подслизистая основа, СЖ - собственные железы, МО - мышечная оболочка ВЦС - внутренний (циркулярный) слой, НПС - наружный (продольный) слой, А - адвентиция.

а) эпителий - толстый, многослойный плоский неороговевающий, с возрастом может ороговеть. В нем содержатся также интраэпителиальные лимфоциты, дендритные антиген-представляющие клетки.

б) собственная пластинка - образована рыхлой волокнистой тканью, вдающейся в эпителий высокими сосочками. Содержит скопления лимфоцитов, лимфатические узелки и концевые отделы кардиальных желез пищевода (сходны с кардиальными железами желудка). Железы - простые трубчатые, разветвленные, располагаются двумя группами - у верхнего (непостоянны) и нижнего края органа. В их концевых отделах - клетки, вырабатывающие муцины, париетальные клетки (секретируют хлориды), эндокринные (ЕС- и ECL-) клетки.

в) мышечная пластинка слизистой оболочки - образована одним (продольным) слоем гладкомышечных клеток; утолщается в направлении желудка.

2) *подслизистая основа* - образована *волокнистой соединительной тканью* с высоким содержанием эластических волокон; обеспечивает подвижность слизистой оболочки, вместе с мышечной пластинкой формирует продольные складки. В ней располагаются лимфоциты, лимфатические узелки (непостоянно), элементы подслизистого нервного сплетения и *концевые отделы альвеолярно-трубчатых собственных желез пищевода*. Их ампулообразно расширенные протоки выводят на поверхность эпителия слизь, способствующую продвижению пищевого комка и содержащую антибактериальное вещество - *лизоцим*, а также бикарбонатные ионы (защищают эпителий от кислот).

2. *Мышечная оболочка* - образована внутренним *циркулярным* и наружным *продольным* слоями; в верхней части органа эти слои представлены *поперечнополосатой*, в нижней - *гладкой мышечной тканью*, в средней - их сочетанием. В прослойках соединительной ткани между слоями располагаются элементы межмышечного нервного сплетения.

3. *Адвентициальная оболочка* - образована *рыхлой волокнистой тканью*, в брюшном отделе (ниже диафрагмы) сменяется *серозной оболочкой*.

ЖЕЛУДОК

Функции:

① *накопление* пищевых масс, их *механическая обработка* и *продвижение* в дистальные отделы пищеварительного тракта;

② *химическая обработка* пищевых масс путем воздействия на них желудочного сока (секретируемого в количестве 1-1.5 л/сут), содержащего ферменты пепсин, химозин, липазу и соляную кислоту;

③ *секреция антианемического фактора*, способствующего всасыванию из пищи витамина В₁₂;

④ *всасывание* ряда веществ (воды, соли, сахара и др.);

⑤ *экскреция* - выведение продуктов обмена через слизистую оболочку (усиливается при почечной недостаточности);

⑥ *эндокринная* - выработка ряда гормонов и биологически активных веществ (гастрина, мотилина, соматостатина, гистамина, серотонина, вещества Р и др.).

Анатомически желудок состоит из *четырех* частей: кардиальной, тела, дна и пилорической; *гистологически* в нем выделяют только *три*

отдела, т.к. слизистая оболочка дна и тела имеют сходное строение и рассматриваются как единое целое. Стенка желудка образована *тремя* оболочками: *слизистой, мышечной и серозной* (рис. 5-7).

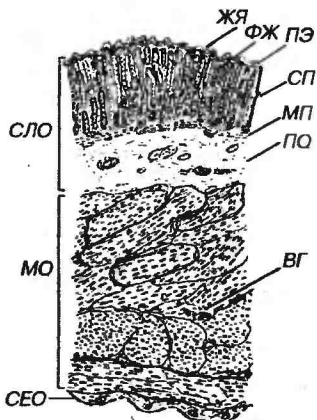


Рис. 5-7. Стенка желудка (продольный срез). СЛО - слизистая оболочка: ЖЯ - желудочные ямки, ПЭ - покровный эпителий, СП - собственная пластинка, ФЖ - фундальные железы, МП - мышечная пластинка, ПО - подслизистая основа, МО - мышечная оболочка, ВГ - вегетативный ганглий (мвжмышечного сплетения), СЕО - серозная оболочка.

1. Слизистая оболочка имеет сложный рельеф, в котором выделяют крупные продольные **желудочные складки** (расправляются при наполнении желудка), **желудочные поля** (участки полигональной формы, отграниченные друг от друга бороздками и соответствующие группам желез желудка) и многочисленные (около 3.5 млн.) **желудочные ямки** (щелевидные вдавления покровного эпителия в собственную пластинку глубиной 100-200 мкм, в которые открываются **железы желудка**).

Слизистая оболочка состоит из **четырёх** слоев: **эпителия, собственной пластинки, мышечной пластинки и подслизистой основы** (рис. 5-7 и 5-8).

а) эпителий - **однослойный высокопризматический железистый**, выстилающий желудочные ямки и одинаковый во всех отделах желудка;

все его клетки синтезируют, накапливают в виде крупных гранул в апикальной части и выделяют на поверхность слизистой оболочки особый *слизистый секрет*, покрывающий ее непрерывным слоем толщиной 0.5 мм. Бикарбонат, диффундирующий в слизь, нейтрализует соляную кислоту, проникающую в нее из просвета. Для секреции ферментов и соляной кислоты в просвет желудка в слое слизи формируются временные каналы. Слизь образует *защитный барьер*, предотвращающий механические повреждения слизистой оболочки и ее переваривание желудочным соком. Этот барьер повреждается алкоголем и аспирином. Покровный эпителий полностью обновляется в течение 1-3 сут.

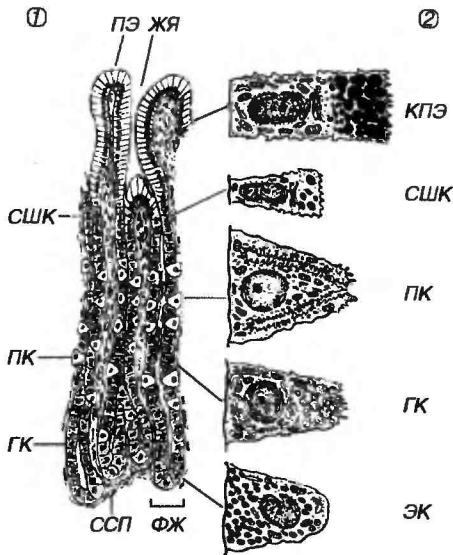


Рис. 5-8. Участок слизистой оболочки желудка с фундальными железами (1) и ультраструктура клеток желудочной ямки и фундальной железы (2). ЖЯ - желудочная ямка, ПЭ - покровный эпителий, ССП - соединительная ткань собственной пластинки, ФЖ - фундальная железа, ГК - главная клетка, ПК - париетальная клетка, СШК - слизистая шейная клетка, КПЭ - клетка покровного эпителия, ЭК - эндокринная клетка.

б) собственная пластинка - образована рыхлой волокнистой тканью с большим количеством кровеносных и лимфатических сосудов; в виде тонких прослоек проходит между железами желудка, занимающими основную часть объема этого слоя. Содержит также диффузные скопления лимфоидной ткани и отдельные лимфатические узелки. **Железы желудка** - (числом около 15 млн.) - простые трубчатые разветвленные; подразделяются на *собственные (фундальные), кардиальные и пилорические*.

(1) собственные (фундальные) железы располагаются в теле и дне желудка и численно преобладают над другими типами желез. Группами по 3-7 впадают в неглубокие желудочные ямки. Имеют вид узких трубок, слабо разветвленных у основания, в которых выделяют суженную *шейку, удлинненное тело и дно*. Состоят из клеток *четырёх* типов: *главных, париетальных, щеечных и эндокринных* (см. рис. 5-8).

(а) главные клетки - наиболее многочисленны в нижней части и дне железы, имеют пирамидную или цилиндрическую форму и крупное базально расположенное ядро. Базофильная зернистая цитоплазма содержит многочисленные цистерны гРЭПС в базальной части клетки и вокруг ядра и хорошо развитый комплекс Гольджи, в котором образуются крупные секреторные (зимогенные) гранулы (*содержат пепсиноген и другие проферменты*), накапливающиеся в апикальной части клетки и выделяющиеся в просвет железы. В просвете желудка пепсиноген под влиянием кислой среды превращается в пепсин.

(б) париетальные (обкладочные) клетки - преобладают в верхней части железы; крупнее главных, имеют пирамидную форму с узкой вершиной, обращенной в просвет железы, которой они вдаются между щеечными слизистыми или главными клетками, располагаясь снаружи от них. Ядро лежит в центре клетки или смещено базально; в оксифильной цитоплазме имеется большое количество крупных митохондрий с развитыми кристами и особые *внутриклеточные секреторные каналцы* в виде узких щелей, в которые обращены множественные микроворсинки. По периферии каналцев располагается *тубуло-везикулярный комплекс* - система мембранных пузырьков и трубочек (резерв мембраны, содержащей ионные насосы), которые сливаются с каналцами при активной секреции.

Париетальные клетки через апикальный полюс секреторируют ионы водорода и хлора, которые, соединяясь, образуют соляную кислоту, создающую в просвете желудка кислую ($\text{pH} < 2.0$) среду. Последняя обес-

печивает: (1) разрушение белков, (2) превращение пепсиногена в пепсин и оптимум pH для активности последнего, (3) угнетение роста патогенных микроорганизмов.

Через базальную плазмолемму париетальная клетка выделяет *ионы гидрокарбоната*, которые капиллярами собственной пластинки приносятся к базальной поверхности покровных клеток, транспортирующих их в слизь, где они нейтрализуют соляную кислоту. Секретция париетальных клеток стимулируется гистамином, гастрином и ацетилхолином.

Париетальные клетки синтезируют и выделяют *антианемический фактор*, образующий в желудке комплекс с витамином В₁₂, который далее всасывается в подвздошной кишке и необходим для нормального *кровообразования*. При недостаточности этого фактора (в результате аутоиммунного поражения париетальных клеток или после удаления желудка) развивается *злокачественная анемия*.

(в) слизистые шеечные клетки - относительно немногочисленны, располагаются в шейке (изредка - более глубоко) поодиночке или мелкими группами между париетальными клетками. Небольших размеров, со слабобазофильной зернистой цитоплазмой, содержащей умеренно развитую гРЭПС и крупный надъядерный комплекс Гольджи, от которого отделяются крупные слизистые гранулы, накапливающиеся у апикального полюса. Эти клетки часто делятся и рассматриваются как *камбиальные элементы эпителия желез и покровного эпителия желудка*, куда они, дифференцируясь, мигрируют. Обновление клеток в железах протекает значительно медленнее, чем в покровном эпителии. Слизь, вырабатываемая шеечными клетками, возможно, предохраняет их от повреждения.

(г) эндокринные клетки - располагаются в дне желез; светлые, треугольной, овальной или полигональной формы, апикальный полюс содержит ядро и не всегда достигает просвета железы, в базальном находятся плотные секреторные гранулы, выделяющиеся в кровь. Гранулы покрыты мембраной, окрашиваются солями серебра и хрома и содержат *пептидные гормоны и амины*.

Относятся к *ДЭС и APUD-системе*, разделяются на несколько типов: *ЕС-, ECL- и G-клетки* (см. таблицу), вырабатывают гормоны, влияющие на секреторную деятельность и моторику пищеварительного тракта.

**Характеристика основных типов эндокринных клеток
гастро-онтеро-панкреатической системы**

Тип	Гормон	Локализация						Важнейшие эффекты
		ЖТ	ЖП	ДПК	ТНК	ТЛК	ПО	
A	глюкагон	-	-	+	-	-	✓	↑ гликогенолиза в печени
B	инсулин	-	-	-	-	-	✓	↑ поглощения глюкозы тканями
D	соматостатин	✓	✓	✓	✓	✓	✓	↓ секреции клеток ГЭП и желез желудка
D ₁	ВИП	-	-	-	✓	✓	✓	расслабление гладких мышц, расширение сосудов
EC	серотонин, мотилин, вещество P	✓	✓	✓	✓	✓	✓	↑ моторика кишки
ECL	гистамин	✓	-	-	-	✓	-	↑ секреции HCl желудком
G	гастрин	-	✓	✓	-	-	-	↑ секреции HCl и пепсиногена желудком
I	ХЦК/ПКЗ	-	-	✓	✓	-	-	↑ секреции ферментов поджелудочной железой ↑ сокращения желчного пузыря и желчеотделения
K	ЖИП	-	-	✓	✓	-	-	↓ секреции и моторики желудка, секреции инсулина
L	интероглюкагон-	✓	✓	✓	✓	-	-	↑ гликогенолиза в печени
PP	панкреатический полипептид	-	-	-	-	✓	✓	↓ секреции поджелудочной железы
S	секретин	-	-	✓	✓	-	-	↑ секреции бикарбоната поджелудочной железой

Сокращения:

ЖТ - желудок (тело); ЖП - желудок (пилорический отдел); ДПК - двенадцатиперстная кишка; ТНК - тонкая кишка (дистальнее двенадцатиперстной); ТЛК - толстая кишка; ПО - панкреатические островки.

ВИП - vasoактивный интестинальный полипептид; ХЦК/ПКЗ - холецистокинин/панкреозимин; ЖИП - желудочный ингибирующий пептид;

↑ - стимуляция; ↓ - угнетение.

(2) кардинальные железы - трубчатые, с сильно разветвленными концевыми отделами, часто имеющими широкий просвет. Располагаются в кардинальном отделе желудка и сходны с аналогичными железами пищевода. Содержат слизистые клетки со светлой цитоплазмой и базально лежащим уплощенным ядром, которые вырабатывают мукоидный секрет, бикарбонаты и хлориды калия и натрия. Встречаются также отдельные главные, париетальные и эндокринные клетки.

(3) пилорические железы - трубчатые, с сильно разветвленными и извитыми концевыми отделами; располагаются в пилорическом отделе. Впадают в очень глубокие желудочные ямки. Образованы слизистыми клетками, секрет которых защищает слизистую оболочку от кислого желудочного сока. Содержат также париетальные клетки и отдельные эндокринные (преимущественно G-, меньше EC-клетки).

в) *мышечная пластинка слизистой оболочки* - образована тремя слоями гладкомышечных клеток (внутренним и наружным циркулярными и средним продольным), от нее тонкие пучки гладкомышечных клеток направляются в промежутки между железами;

г) *подслизистая основа* - образована рыхлой волокнистой соединительной тканью с высоким содержанием эластических волокон, в которой располагаются крупные сосуды и подслизистое нервное сплетение; участвует в образовании желудочных складок;

2. *Мышечная оболочка* - образована тремя толстыми слоями гладкой мышечной ткани: внутренним косым, средним циркулярным (наиболее развит и в области привратника образует пилорический сфинктер) и наружным продольным. Между мышечными слоями располагаются прослойки соединительной ткани и элементы межмышечного нервного сплетения.

3. *Серозная оболочка* образована слоем мезотелия и подлежащей соединительной тканью.

ТОНКАЯ КИШКА

Функции:

① *окончательная химическая обработка (переваривание) питательных веществ* с их расщеплением до простых соединений ферментами в просвете кишки и на поверхности ее эпителия;

② *всасывание продуктов расщепления питательных веществ* в кровь и лимфу (площадь всасывающей поверхности - 900 м²);

③ *механическая* - проталкивание содержимого кишки (хмуса) в дистальном направлении;

④ *эндокринная* - благодаря значительному числу клеток ДЭС в эпителии кишки, которые вырабатывают гормоны, обладающие локальным и системным действием;

⑤ *иммунная* - обеспечивается диффузными скоплениями лимфоидной ткани в стенке кишки, а также специальными структурами - одиночными лимфатическими узелками и их агрегатами (пейеровыми бляшками).

Тонкая кишка состоит из трех отделов: двенадцатиперстной, тощей и подвздошной кишки, которые имеют сходное строение. Общая

длина тонкой кишки посмертно составляет 6-7 м, а приблизительно только 3 м (благодаря тонусу продольной мускулатуры); ее стенка образована тремя оболочками: *слизистой, мышечной и серозной* (рис. 5-9).

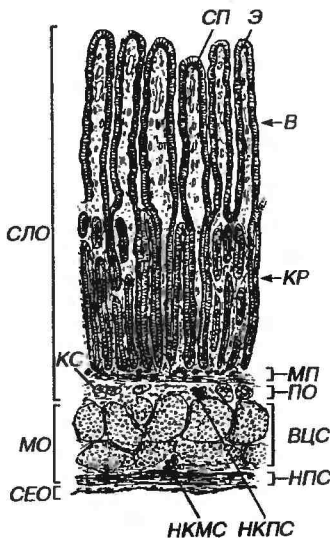


Рис. 5-9. Тонкая кишка (продольный срез). СЛО - слизистая оболочка; Э - эпителий, СП - собственная пластинка, В - ворсинки, КР - крипты, МП - мышечная пластинка, ПО - подслизистая основа, КС - кровеносные сосуды, НКПС - нервные клетки подслизистого сплетения, МО - мышечная оболочка; ВЦС - внутренний (циркулярный) слой, НПС - наружный (продольный) слой, НКМС - нервные клетки межмышечного сплетения, СЕО - серозная оболочка.

1. Слизистая оболочка состоит из четырех слоев: эпителия, собственной пластинки, мышечной пластинки и подслизистой основы. Имеет сложный рельеф, обеспечивающий увеличение поверхности, которая участвует в переваривании и всасывании веществ. Его элементами служат:

Циркулярные складки (Керкрина) - имеют постоянный характер, образованы всеми слоями слизистой оболочки, охватывают 1/2-

2/3 окружности стенки кишки, увеличивая ее поверхность и способствуя перемешиванию химуса. Общее их количество равно 800, наиболее развиты они в тощей кишке.

Кишечные воронки - пальцевидные или листовидные выпячивания слизистой оболочки в просвет кишки, образованные собственной пластинкой (содержащей кровеносные и лимфатические сосуды) и покрытые эпителием. В дистальном направлении число ворсинок уменьшается, они становятся выше и уже. Общее количество ворсинок в тонкой кишке достигает 4 млн. Ворсинки резко увеличивают поверхность слизистой оболочки, участвуют в переваривании и всасывании веществ.

Кишечные крипты (железы) - трубчатые углубления эпителия в собственную пластинку, доходящие до мышечной пластинки и открывающиеся в пространства между ворсинками. Общее количество крипт в тонкой кишке превышает 150 млн. Крипты содержат камбиальные элементы эпителия и дифференцирующиеся из них клетки.

а) эпителий - содержит клетки пяти типов: (1) каемчатые, (2) бокаловидные, (3) клетки с ацидофильными гранулами (Панета), (4) недифференцированные, или малодифференцированные (бескаемчатые), (5) эндокринные (рис. 5-10). Помимо них в пейеровых бляшках имеется еще один тип специализированных клеток - М-клетки.

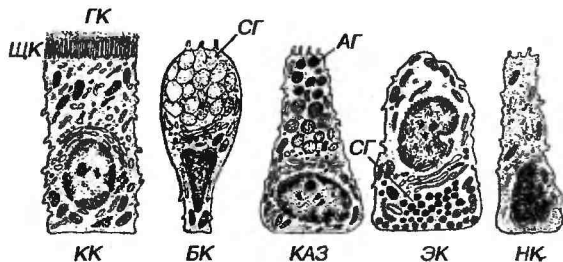


Рис. 5-10. Различные типы клеток в эпителии тонкой кишки. КК - каемчатая клетка; ЩК - щеточная каемка, ГК - гликокаликс, БК - бокаловидная клетка; СГ - слизистые гранулы, КАЗ - клетка с апикальной зернистостью (клетка Панета); АГ - апикальные гранулы, ЭК - эндокринная клетка; НК - недифференцированная клетка.

(1) **каемчатые клетки (энтероциты)** - составляют основную массу эпителия ворсинки, встречаются также в верхней части крипты. Имеют

высокопризматическую форму, хорошо развитые органеллы, упорядоченно располагающиеся в оксифильной цитоплазме, базально лежащее ядро. Латеральные поверхности клеток связаны комплексом соединений, на апикальной имеются микроворсинки (до 3000/клетку), покрытые слоем гликокаликса (образуют щеточную каемку, увеличивающую площадь поверхности клеток в 20-30 раз).

Щеточная каемка содержит ряд ферментов (связанных с гликокаликсом или плазмолеммой микроворсинок), обеспечивающих *пристеночное (мембранное) пищеварение*, в ходе которого из олигомеров - продуктов расщепления пищевых веществ в просвете кишки (*полостного пищеварения*) - происходит образование мономеров, всасываемых клеткой.

Углеводы и белки в просвете кишки перевариваются до олигосахаридов и олигопептидов, которые расщепляются *ферментами щеточной каемки*, соответственно, до моносахаридов и аминокислот, активно транспортируемых клеткой и попадающих в дальнейшем в кровь. Вместе с тем, получены сведения о способности энтероцитов транспортировать *неизменные макромолекулы*, например, факторы роста, иммуноглобулины, что может иметь особое значение для грудных детей.

Жиры в просвете кишки эмульгируются и расщепляются до свободных жирных кислот и моноглицеридов, диффундирующих через плазмолемму микроворсинок. В аЭПС из них *ресинтезируются жиры*, которые переносятся в грЭПС и комплекс Гольджи (где к ним присоединяются белковые и углеводные компоненты, соответственно). Образовавшиеся гликолипопротеины в виде капелек, окруженных мембраной (*хиломикронов*), перемещаются к латеральной поверхности клетки и выделяются в межклеточное пространство, откуда поступают в лимфатический капилляр ворсинки. Каемчатый эпителий обеспечивает также всасывание воды и солей.

Каемчатые клетки осуществляют свою функцию, перемещаясь из *крипты к основанию ворсинки* и далее - к ее *верхушке* (со скоростью около 5-10 мкм/ч), где в *зоне выталкивания* они сливаются в просвет. Продолжительность их жизни составляет 1.5-3 дня.

(2) *бокаловидные клетки* - одноклеточные слизистые железы - призматической формы, располагаются среди каемчатых клеток в ворсинках и криптах; их относительное содержание увеличивается от двенадцатиперстной кишки к подвздошной. Ядро имеет форму чаши и сме-

щено в базальную часть клетки. Цитоплазма содержит элементы гРЭПС, митохондрии и развитый надъядерный комплекс Гольджи, от которого отделяются крупные слизистые гранулы, окруженные мембраной. Слизь содержит гликопротеины и гликозаминогликаны; выделяясь на поверхность эпителия, она защищает его от механических повреждений и самопереваривания. После экзоцитоза гранул клетка становится более узкой, а затем вновь синтезирует слизь. Секреторный цикл повторяется каждой клеткой 2-3 раза в протяжении ее жизни (2-4 сут).

(3) *клетки с ацидофильными гранулами (Панета)* - пирамидной формы с широким основанием и узкой апикальной частью, заполненной крупными ацидофильными секреторными гранулами, содержащими белково-полисахаридный комплекс, цинк и *лизоцим* (бактерицидный фермент). Располагаются в дне крипты и обновляются сравнительно медленно (в течение 3-4 нед.).

(4) *недифференцированные (бескаемчатые) клетки* - располагаются в глубине крипт и служат источником обновления эпителия крипт и ворсинок. Узкие, призматические, со слабо развитыми органеллами и базально лежащим ядром. Включают *стволовые клетки эпителия*, которые располагаются в крипте ближе к ее основанию, и *активно делящиеся клетки*, занимающие нижние 2/3. После деления клетки смещаются в направлении ворсинок, превращаясь в каемчатые или бокаловидные клетки, в также в самое дно крипты, дифференцируясь в клетки Панета. Эпителий кишки по скорости обновления занимает второе место в организме, уступая лишь костному мозгу. Под влиянием облучения или цитотоксических веществ его обновление подавляется с образованием язв.

(5) *эндокринные клетки* - особенно многочисленны в криптах. Наиболее распространены *ЕС-, G-, I-, S-, K- и D-клетки* (см. таблицу).

Интраэпителиальные лимфоциты постоянно присутствуют между эпителиоцитами кишки (в соотношении 1:3-1:8). Проникают из собственной пластинки и достигают уровня плотных соединений; преобладают Т-лимфоциты с фенотипом супрессоров/цитотоксических клеток, Т-клетки памяти и натуральные киллеры.

б) собственная пластинка - состоит из *рыхлой волокнистой ткани* с высоким содержанием лимфоцитов (преобладают Т-хелперы), плазматических клеток (преимущественно продуцентов IgA), *эозинофилов*, *макрофагов* и *тучных клеток*. Ретикулярные волокна имеют вид густой сети.

Образует основу (*строму*) *ворсинки*, в которой имеется *система кровеносных сосудов*, включающая артериолы, вены и густую подэпителиальную сеть капилляров, а в центре - широкий лимфатический капилляр - *млечный сосуд ворсинки* (название связано с всасыванием в этот сосуд эмульгированных капель жира, придающих лимфе сходство с молоком). Гладкомышечные клетки, отходящие от мышечной пластинки, проходят вдоль оси ворсинки; их ритмические сокращения (4-6/мин) укорачивают ворсинку, способствуя продвижению лимфы из капилляра в подслизистое сплетение лимфатических сосудов. Сосудистая сеть, окружающая крипты, развита слабее, чем в ворсинках.

Содержит *солитарные и сгруппированные лимфатические узелки*, входящие вместе с *диффузно распределенной лимфоидной тканью* в состав *КАЛТ - кишечно-ассоциированной лимфоидной ткани* - крупнейшей части иммунной системы, содержащей до 40% иммунных эффекторных клеток организма и составляющей около 25% массы кишки.

(а) *солитарные (одиночные) лимфатические узелки* - переменных размеров (0,4-3 мм), в количестве свыше 10 тыс. разбросаны по всей тонкой кишке и более многочисленны в ее дистальных отделах. Из собственной пластинки могут проникать в подслизистую основу.

(б) *сгруппированные лимфатические узелки (пейеровы бляшки)* - располагаются в подвздошной кишке, реже в других отделах тонкой кишки. Их количество максимально перед половым созреванием (около 250), относительно стабильно у взрослых и резко падает в старости (до 50-100). Наиболее крупные пейеровы бляшки содержат до 200-400 *вторичных узелков (В-зависимая зона)*, направленных короной в сторону эпителия и лежащих вместе с *межузелковыми скоплениями лимфоидной ткани (Т-зависимой зоной)* не только в собственной пластинке, но и в подслизистой основе.

В области *пейеровой бляшки* крипты неглубокие или вообще отсутствуют, а ворсинки - короткие и неправильной формы (рис. 5-11). Лимфатические узелки между ворсинками выпячивают слизистую оболочку в просвет в виде купола, который покрыт эпителием, содержащим до 10% особых *микроскладчатых (М-) клеток*. Эти клетки обычно ниже каемчатых, их апикальный полюс покрыт немногочисленными микроворсинками со слабо развитым гликокаликсом. В карманах М-клеток находятся *лимфоциты*, которые отделены от просвета кишки лишь тонким слоем апикальной цитоплазмы. Под эпителием купола содержатся В-клетки, плазмциты, Т-клетки (преимущественно хелпе-

ры), макрофаги и антиген-представляющие дендритные клетки. М-клетки активно захватывают макромолекулы из просвета кишки и быстро переносят их через цитоплазму (без лизосомального переваривания), воздействуя ими на окружающие иммунокомпетентные клетки.

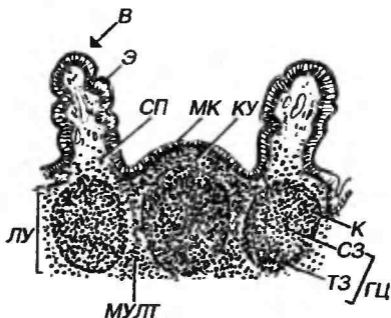


Рис. 5-11. Пейерова бляшка подвздошной кишки. В - ворсинка, Э - эпителий, МК - М-клетки, СП - собственная пластинка, КУ - купол, ЛУ - лимфатический узелок; К - корона, ГЦ - герминативный центр, СЗ - светлая зона центра, ТЗ - темная зона центра, МУЛТ - межузловковая лимфоидная ткань.

Лимфоциты, стимулированные антигенами, мигрируют в лимфатические узлы, пролиферируют и далее попадают в кровь. После циркуляции в крови они вновь выселяются в собственную пластинку, где В-клетки превращаются в плазматические клетки, секретирующие IgA.

в) *мышечная пластинка* слизистой оболочки - образована двумя слоями гладкомышечных клеток (внутренним циркулярными и наружным продольным);

г) *подслизистая основа* - образована волокнистой соединительной тканью с большим количеством эластических волокон, местами содержит жировую ткань. В ней располагаются лимфатические узелки (непостоянно), элементы подслизистых нервного, венозного и лимфатического сплетений, в двенадцатиперстной кишке - железы.

Дуоденальные железы (бруннеровы, подслизистой основы) - сложные трубчатые; некоторые могут проникать в пилорическую часть желудка. Концевые отделы образуют дольки и состоят из клеток кубической или призматической формы с уплощенным базально лежащим

ядром, развитым секреторным аппаратом и гранулами в апикальной части, содержащими гликопротеины. Встречаются также отдельные клетки Панета, париетальные, бокаловидные и эндокринные клетки. Выводные протоки открываются в крипты.

Секрет содержит *слизь*, обладающую щелочной реакцией (нейтрализует желудочный сок, защищая слизистую оболочку кишки и создавая optimum pH для действия панкреатических ферментов), *лизоцим*, *урогастрон* (стимулирует деление эпителиальных клеток и угнетает секрецию HCl в желудке), *ферменты* - дигептидазу, амилазу, энтерокиназу (превращает трипсиноген в трипсин).

2. Мышечная оболочка - образована двумя слоями *гладкой мышечной ткани*: внутренним циркулярным (более развит) и наружным продольным, между которыми располагаются прослойки соединительной ткани и элементы *межмышечного нервного сплетения*.

3. Серозная оболочка - образована слоем *мезотелия* и подлежащей *соединительной тканью*; имеется у всей тонкой кишки, за исключением некоторых частей двенадцатиперстной, покрытых *адвентицией*.

ТОЛСТАЯ КИШКА

Функции:

① *всасывание* воды и электролитов из химуса и формирование *каловых масс*;

② *всасывание* соединений, образующихся в результате активности микрофлоры кишки: витаминов К и В, продуктов гидролиза клетчатки;

③ *механическая* - проталкивание содержимого кишки (каловых масс) в дистальном направлении и удаление их из организма;

④ *эндокринная* - благодаря наличию клеток ДЭС в эпителии кишки, которые вырабатывают гормоны, обладающие локальным и системным действием;

⑤ *иммунная* - обеспечивается диффузной лимфоидной тканью в стенке кишки, а также специальными структурами - одиночными лимфатическими узелками и их скоплением в червеобразном отростке.

Толстая кишка состоит из *четырёх* отделов: *слепой кишки с червеобразным отростком, ободочной кишки (восходящей, поперечной и нисходящей), сигмовидной и прямой*. Хотя по длине она значительно ус-

тупает тонкой кишке, составляя лишь около 1.5 м, длительность прохождения через нее непереваренных остатков пищи достигает 90% общей продолжительности пребывания пищевых веществ в кишке (2-3 сут). Стенка толстой кишки образована *тремя* оболочками: *слизистой, мышечной и серозной* (рис. 5-12).

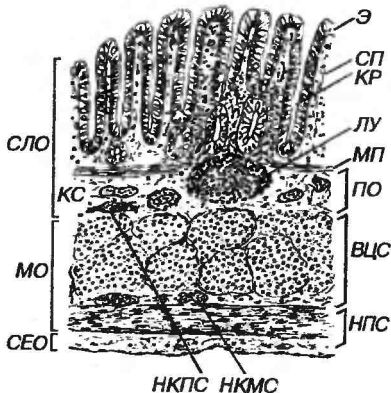


Рис. 5-12. Толстая кишка (продольный срез). СЛО - слизистая оболочка: Э - эпителий, СП - собственная пластинка, КР - крипты, МП - мышечная пластинка, ПО - подслизистая основа, КС - кровеносные сосуды, НКПС - нервные клетки подслизистого сплетения, ЛУ - лимфатический узелок, МО - мышечная оболочка: ВЦС - внутренний (циркулярный) слой, НПС - наружный (продольный) слой, НКМС - нервные клетки межмышечного сплетения, SEO - серозная оболочка.

I. Слизистая оболочка состоит из *четырёх* слоев: *эпителия, собственной пластинки, мышечной пластинки и подслизистой основы*. Ее поверхность увеличена благодаря постоянным *полулунным складкам*. Ворсинки отсутствуют, *кишечные крипты (железы)* - глубже, чем в тонкой кишке, располагаются чаще, имеют более широкий просвет и содержат камбиальные элементы эпителия.

а) эпителий - *однослойный призматический*, содержит клетки *четырёх* типов: (1) *призматические*, (2) *бокаловидные*, (3) *недифференцированные (малодифференцированные)*, (4) *эндокринные*.

(1) *призматические клетки* - располагаются на поверхности слизистой оболочки и в криптах: высокие, узкие, сходны с каемчатыми

клетками тонкой кишки, однако их щеточная кляска развита значительно слабее. Образуются в глубине крипты, мигрируя по которой вырабатывают и секретируют гликопротеины, накапливающиеся в пузырьках в апикальной части паношлязмы; по мере приближения к устью крипты пузырьки исчезают, а микроворсинки становятся более многочисленными и удлинняются. Обеспечивают процессы *всасывания*.

(2) *бокаловидные клетки* - находятся в криптах и (в меньшем числе) на поверхности слизистой оболочки. Образуются в глубине крипт из недифференцированных клеток, заполняясь слизистыми гранулами. Их число увеличивается в направлении прямой кишки. Вырабатывают слизь, которая предотвращает повреждение слизистой оболочки и облегчает перемещение и удаление фекалий.

(3) *недифференцированные клетки* - лежат в глубине крипт, являются *камбиальными элементами эпителия* кишки; по мере миграции к устью крипты дифференцируются в *бокаловидные* или *призматические* клетки. Обновление эпителия в толстой кишке осуществляется медленнее, чем в тонкой и занимает около 6 сут. Слушивание дифференцированных клеток с поверхности слизистой оболочки происходит посередине между криптами.

(4) *эндокринные клетки* - располагаются в дне крипт, относятся, преимущественно, к *EC-* и *ECL-клеткам* (см. таблицу).

б) собственная пластинка - состоит из *рыхлой волокнистой ткани*, в которой обнаруживаются фибробласты, лимфоциты, эозинофилы, макрофаги, тучные и плазматические клетки. Содержит капилляры, оплетающие крипты, и нервные волокна. Ретикулярные волокна имеют вид густой сети. В ней располагаются *одиночные лимфатические узелки*, (общим числом более 20 тыс.), которые часто проникают сквозь мышечную пластинку в подслизистую основу.

в) мышечная пластинка слизистой оболочки - состоит из *двух слоев гладкомышечных клеток* (внутреннего *циркулярного* и наружного *продольного*);

г) подслизистая основа - образована *рыхлой волокнистой соединительной тканью* с большим количеством эластических волокон, часто содержит жировую ткань. В ней располагаются *лимфатические узелки* (непостоянно), элементы *подслизистых нервного, венозного и лимфатического сплетений*.

2. **Мышечная оболочка** - образована двумя слоями гладкой мышечной ткани: внутренним циркулярным и наружным продольным. Последний имеет вид трех лент, между которыми мышечная ткань развита слабо. Эти ленты короче, чем сама кишка, вследствие чего она образует множественные мешковидные выпячивания - *haustra coli*. Между слоями мышечной оболочки располагаются прослойки соединительной ткани и элементы межмышечного нервного сплетения.

3. **Серозная оболочка** - покрывает одни отделы толстой кишки полностью, другие - частично, где замещается адвентицией. Образует выпячивания в виде отростков, содержащих жировую ткань (*appendices epiploicae*).

Червиобразный отросток - пальцевидный вырост слепой кишки с узким звездчатым или неправильной формы просветом, который содержит клеточный детрит и может облитерироваться. Стенка отростка относительно толстая вследствие высокого содержания в ней лимфоидной ткани.

1. **Слизистая оболочка** - содержит те же слои, что и другие отделы толстой кишки.

а) **эпителий** - включает призматические и бокаловидные клетки, а в криптах также малодифференцированные клетки, отдельные клетки Панета и многочисленные эндокринные клетки. Участки расположения лимфатических фолликулов (*купола*) покрыты эпителием, содержащим М-клетки.

б) **собственная пластинка** содержит короткие крипты, размеры и число которых с возрастом уменьшаются, а также многочисленные вторичные лимфатические узелки (В-зависимая зона) и межфолликулярные скопления лимфоидной ткани (Т-зависимая зона). В соединительной ткани - большое количество диффузно рассеянных лимфоцитов, плазматических клеток, эозинофилов.

в) **мышечная пластинка** развита слабо и состоит из внутреннего циркулярного и наружного продольного слоев гладкомышечных клеток, местами прерывается.

г) **подслизистая основа** представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью с высоким содержанием эластических волокон; в ней частично располагаются лимфатические узелки.

2. Мышечная оболочка образована внутренним циркулярным и наружным продольным (сплошным) слоями гладкой мышечной ткани.

3. Серозная оболочка полностью покрывает червеобразный отросток.

Червеобразный отросток выполняет защитную функцию и является, наряду с пейеровой бляшкой, периферическим органом иммунной системы, входя в состав КАЛТ. Он обеспечивает поглощение антигенного материала из просвета толстой кишки, его представление иммунокомпетентным клеткам с развитием иммунных реакций; содержит эффекторные В- и Т-клетки.

Воспаление червеобразного отростка (*аппендицит*), которое может завершиться разрушением и разрывом его стенки с последующим развитием воспаления брюшины (*перитонитом*) - распространенное заболевание, требующее хирургического лечения. Оно возникает, вероятно, вследствие активации микробной флоры, находящейся в просвете отростка. Определенную роль может играть чрезмерно сильная (гиперэргическая) реакция лимфатической ткани на поступающие антигены.

Прямая кишка - дистальный участок толстой кишки, завершающийся *анальным каналом*. Над расширенной нижней частью (*ампулой прямой кишки*) располагаются 2-3 поперечные складки слизистой оболочки. В ампуле преобладают слизистые клетки; крипты имеют большую длину.

Анальный канал - продолжение сужающегося нижнего отдела ампулы; слизистая оболочка образует 5-10 продольных складок - *анальные или ректальные колонки (Морганьи)*, которые внизу соединяются поперечными складками (*анальными клапанами*). Между колонками имеются углубления в виде карманов - *анальные синусы*. Крипты в дистальном направлении укорачиваются и исчезают, а *однослойный призматический эпителий* по зубчатой (*аноректальной*) линии замещается *многослойным плоским неороговевающим*. Часто в области смены эпителиев имеется *переходная зона*, содержащая *многослойный призматический или кубический эпителий*, секретирующий слизь. Многослойный неороговевающий эпителий далее сменяется *кожным ороговевающим*, появляются *сальные и апокринные потовые железы* и *волосы*.

Анальные железы - рудиментарные образования, располагающиеся в *подслизистой основе анального канала* (местами проникают в мышечную оболочку) и открывающиеся в *анальные синусы*. Железы выстланы

призматическим эпителием, вырабатывающим слизь, и окружены лимфоидной тканью ("анальная миндалина").

Геморроидальное венозное сплетение состоит из двух отделов - внутреннего, расположенного в подслизистой основе анальных колонок, и наружного, лежащего в области анального отверстия. Следствием варикозного расширения этих вен является распространенное заболевание - *геморрой*.

Внутренний анальный сфинктер - гладкомышечный, образован утолщением циркулярного слоя мышечной оболочки;

Наружный анальный сфинктер - образован *поперечнополосатой мышечной тканью*, располагается дистальнее и снаружи от внутреннего.

КРУПНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА

К крупным железам пищеварительного тракта относят слюнные железы, поджелудочную железу и печень. Они располагаются за пределами пищеварительной трубки, из стенки которой развиваются в эмбриогенезе. Вырабатывают вещества (ферменты, эмульгаторы, лубриканты), попадающие в просвет пищеварительной трубки по системе протоков и участвующие в пищеварении. Помимо этого, указанные железы продуцируют ряд веществ (гормонов, белков крови), которые всасываются в кровь.

КРУПНЫЕ СЛЮННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Наряду с множеством мелких слюнных желез, рассеянных по слизистой оболочке полости рта, в организме имеются *три пары* крупных слюнных желез - *околоушные, подчелюстные и подъязычные*, которые продуцируют большую часть слюны. Ее суточная выработка у человека составляет 0.5-2 л, причем 25% этого количества приходится на околоушные железы, 70% на подчелюстные и 5% - на подъязычные. Слюна содержит около 99.5% воды, небольшое количество органических (протеогликаны, иммуноглобулины, ферменты) и неорганических веществ. В ней находятся *слюнные тельца* - видоизмененные клетки (эпителиальные, нейтрофильные гранулоциты, лимфоциты).

Функции слюнных желез:

① *пищеварительная* - слюна участвует в процессах механической переработки пищи, способствует ее вкусовому восприятию и проглатыванию; она содержит ряд ферментов, из которых наибольшее значение имеет амилаза (расщепляет полисахариды), воздействующая на пищу не только в полости рта, но некоторое время (внутри пищевого комка) и в желудке;

② *защитная (в том числе иммунная)* - слюна содержит высокие концентрации антимикробных веществ (лизоцима, лактоферрина и пероксидазы) и секреторного IgA; она защищает слизистые оболочки от механических повреждений грубой пищей, а ее постоянный ток препятствует прикреплению патогенных микроорганизмов к поверхности эпителия и зубов;

③ *выделительная* - со слюной из организма выделяются продукты обмена (мочевая кислота, креатинин), лекарства, тяжелые металлы, галогены. Эта функция резко усиливается при почечной недостаточности;

④ *регуляция водно-солевого гомеостаза* - связана с выделением жидкости, содержащей ионы Na, K, Ca, Cl и др.

⑤ *эндокринная* - выработка гормонально активных веществ и факторов роста - паротина, фактора роста нервов, эпидермального фактора роста и др.

Общие закономерности строения крупных слюнных желез:

1. Строма желез образована соединительной тканью и включает:

а) междольковые прослойки - отходят от тонкой капсулы и содержат крупные сосуды, нервы, выводные протоки и группы жировых клеток;

б) внутрдольковую соединительную ткань - сопровождает мелкие сосуды, нервные волокна, содержит группы жировых клеток и многочисленные плазматические клетки, вырабатывающие секреторный IgA (переносится в слюну эпителиальными клетками и выполняет защитную функцию, блокируя адгезию патогенных микроорганизмов к поверхности слизистой оболочки полости рта и вызывая их слипание).

2. Паренхима желез образована эпителием. По гистологической классификации все слюнные железы - *сложные разветвленные*; состоят из *концевых отделов и системы выводных протоков*.

а) концевые отделы содержат два типа клеток - *секреторные* и *миоэпителиальные* - и разделяются:

(1) по форме - на *альвеолярные* и *альвеолярно-трубчатые*;

(2) по составу железистых клеток и характеру вырабатываемого секрета - на *белковые (серозные)*, *слизистые* и *смешанные* (рис. 5-13).

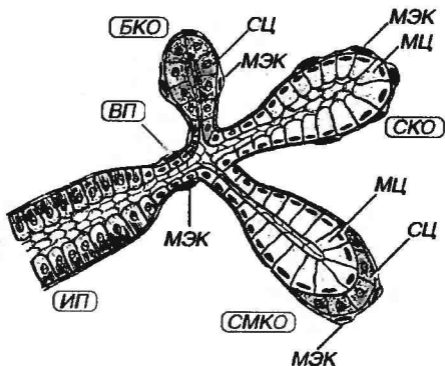


Рис. 5-13. Концевые отделы и выводные протоки слюнных желез. БКО - белковый концевой отдел: СЦ - сероциты, МЭК - миоэпителиальные клетки, СКО - слизистый концевой отдел: МЦ - мукоциты, СМКО - смешанный концевой отдел: сероциты образуют белковое полулуние, ВП - вставочный проток, ИП - исчерченный проток.

Белковые (серозные) концевые отделы содержат *белковые клетки (сероциты)* - пирамидной формы с базофильной цитоплазмой, центрально расположенным или несколько смещенным базально ядром, хорошо развитым синтетическим аппаратом, крупными белковыми секреторными гранулами в апикальной части цитоплазмы, межклеточными секреторными канальцами, служащими продолжением узкого просвета концевой отдела. Сероциты вырабатывают жидкую слюну с высоким содержанием амилазы, пероксидазы, гликозаминогликанов и солей.

Сероциты синтезируют также *секреторный компонент* - гликопротеин, обеспечивающий связывание, транзитоз и выделение в слюну секреторного IgA, вырабатываемого плазматическими клетками, которые лежат в соединительной ткани, окружающей концевые отделы.

Слизистые концевые отделы крупнее белковых и состоят из **слизистых клеток (мукоцитов)** - крупных светлых клеток с темными уплощенными ядрами, смещенными в базальную часть, где располагается и синтетический аппарат. Вся надядерная часть клетки заполнена окруженными мембраной слизистыми гранулами, выделяющимися в просвет. Между клетками также могут присутствовать **секреторные каналы**. Мукоциты вырабатывают слизистую слюну, содержащую гликопротеины и ряд муцинов.

Смешанные концевые отделы также крупнее белковых и содержат как **сероциты**, так и **мукоциты**; сероциты располагаются к периферии от мукоцитов в виде групп, называемых **белковыми полуниями (Джиауници)**, и выводят свой секрет через межклеточные каналы, глубоко вдающиеся между ними.

Миоэпителиальные клетки - уплощенные, звездчатой формы, располагаются в концевых отделах между базальной мембраной и секреторными клетками, охватывая последние снаружи своими отростками наподобие корзиночек. Являются **видоизмененными эпителиоцитами** и содержат многочисленные актиновые микрофиламенты. Сокращение этих клеток **способствует выделению слюны** из концевых отделов.

б) система выводных протоков включает: **вставочные протоки, исчерченные протоки (слюнные трубки), междольковые протоки и общий выводной проток.**

(1) вставочные протоки - узкие трубочки, расположенные между концевыми отделами и исчерченными протоками; выстланы низкими кубическими или плоскими клетками со слабо развитыми органеллами и отдельными плотными гранулами в апикальной части, содержащими муковидный секрет. Второй слой клеток образуют миоэпителиоциты. Содержат **камбиальные элементы для клеток концевых отделов и системы выводных протоков.**

(2) исчерченные протоки (слюнные трубки) - широкие трубочки, выстланные **оксифильными высокопризматическими клетками** с округлым ядром в центральной части. В апикальной части, выступающей в широкий просвет, накапливаются **секреторные гранулы**, содержащие **калликреин** (фермент, расщепляющий субстраты плазмы с образованием кининов, усиливающих кровоток).

Базальная часть клеток исчерченных протоков образует многочисленные перешлепывающиеся отростки (*базальный лабиринт*), внутри которых перпендикулярно базальной мембране располагаются удлинённые митохондрии, что создает на светооптическом уровне картину "*базальной исчерченности*". Плазмолемма в области базального лабиринта и по латеральной поверхности (образующей интердигитацию) участвует в транспорте воды и реабсорбции натрия из слюны. В слюну, напротив, активно секретуются ионы калия и бикарбоната, вследствие чего концентрация Na^+ и Cl^- в ней в 8 раз ниже, а K^+ - в 7 раз выше, чем в плазме крови. Снаружи от призматических клеток располагаются немногочисленные миоэпителиальные.

Клетки внутридольковых протоков (вставочных и исчерченных) так же, как и серозиты, образуют секреторный компонент, обеспечивающий перенос в слюну секреторного IgA.

(3) междольковые протоки - образуются в результате слияния исчерченных и располагаются в междольковой соединительной ткани. Мелкие протоки образованы *однорядным*, более крупные - *многорядным призматическим эпителием*;

(4) общий выводной проток - выстлан *многослойным кубическим или призматическим эпителием*; ближе к устью - *многослойным плоским*.

Особенности строения отдельных слюнных желез (рис. 5-14)

1. Околоушная железа - сложная альвеолярная разветвленная; секретирует *чисто белковую* слюну. Содержит только *белковые концевые отделы*; вставочные протоки сильно разветвлены, исчерченные протоки хорошо развиты.

2. Подчелюстная железа - сложная альвеолярно-трубчатая разветвленная; секретирует *смешанную (белково-слизистую)* слюну. Содержит *два вида концевых отделов* - *белковые (численно преобладают)* и *смешанные*; вставочные протоки короткие, исчерченные - *длинные, сильно ветвящиеся*, содержат расширенные и суженные участки.

3. Подъязычная железа - сложная альвеолярно-трубчатая разветвленная; секретирует *смешанную (с преобладанием слизистого компонента)* слюну. Содержит *три вида концевых отделов*: *смешанные (численно преобладают)*, *слизистые* и *белковые (немногочисленные)*; в

смешанных отделах полулуния лучше выражены, чем в подчелюстной железе, однако их клетки содержат также муцины (*серамукозные клетки*). Вставочные протоки развиты слабо, исчерченные - очень короткие.

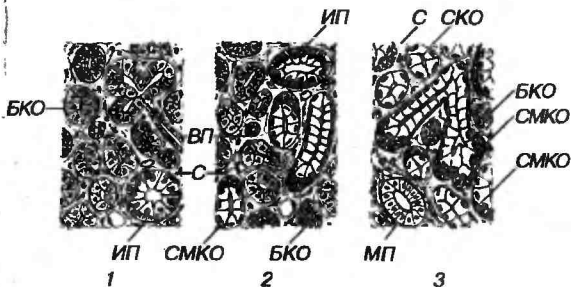


Рис. 5-14. Участки крупных слонных желез: околоушной (1), подчелюстной (2) и подъязычной (3). БКО - белковый концевой отдел, СКО - слизистый концевой отдел, СМКО - смешанный концевой отдел, ВП - вставочные протоки, ИП - исчерченные протоки, МП - междольковый проток, С - строма железы.

ПОДЖЕЛУДОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА

Поджелудочная железа является смешанной и состоит из экзокринной и эндокринной частей. Первая вырабатывает панкреатический сок (в количестве 1.2-2 л/сут), содержащий пищеварительные ферменты и обладающий щелочной реакцией (рН 7.8-8.4), вторая - ряд гормонов.

Покрыта капсулой, от которой отходят перегородки, разделяющие орган на дольки и содержащие сосуды, нервы, нервные ганглии и выводные протоки. Внутри долек строма представлена преимущественно сетью ретикулярных волокон, в ней располагаются мелкие сосуды и нервные волокна.

1. Экзокринная часть - образует основную часть (97%) объема долек железы и представляет собой сложную альвеолярно-трубчатую серозную железу, состоящую из *концевых отделов (ацинусов)* и *системы выводных протоков* (рис. 5-15).

а) ацинусы имеют округлую или удлинненную форму и узкий просвет; образованы клетками *двух типов - ациноцитами и центроацинозными клетками.*

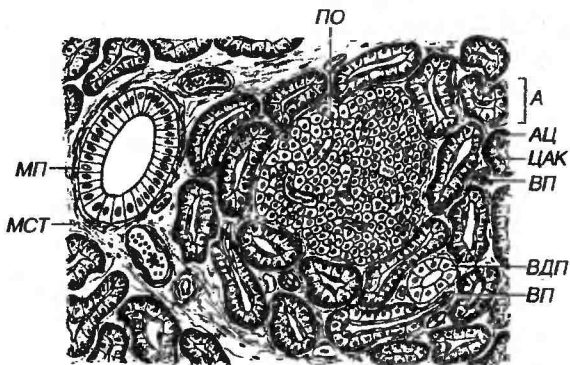


Рис. 5-15. Поджелудочная железа. А - ацинусы: АЦ - ациноциты, ЦАК - центрoацинозные клетки, ВП - аставочные протоки, ВДП - внутридольковый проток, МП - междольковый проток, МСТ - междольковая соединительная ткань, ПО - панкреатический островок

(1) ациноциты (панкреатоциты) - крупные клетки пирамидной формы с хорошо развитым синтетическим аппаратом в расширенной базальной части (окрашивающейся базофильно) и скоплением крупных зимогенных (содержащих проферменты) гранул - в суженной апикальной (окрашивается оксифильно). Соотношение объемов апикальной и базальной частей клетки, а также положение ядра определяются фазой секреторного цикла. Содержимое гранул механизмом экзоцитоза выделяется в узкий просвет ацинуса и межклеточные секреторные каналы (рис. 5-16).

Секреторные гранулы ациноцитов содержат ферменты (трипсин, химотрипсин, карбоксипептидазу, РНКазу, ДНКазу, липазу, фосфолипазу, эластазу и амйлазу), способные переваривать в тонкой кишке все виды поглощаемой пищи. Большая их часть секретируется в виде неактивных проферментов, приобретающих активность только в двенадцатиперстной кишке, что обеспечивает защиту клеток поджелудочной железы от возможного самопереваривания. Второй защитный механизм связан с одновременной секрецией клетками ингибиторов ферментов, препятствующих их преждевременной активации. Активация ферментов внутри самой железы, происходящая при остром панкреатите, вызывает ее быстрое переваривание. Нарушение выработки панкреатических

ферментов приводит к развитию синдромов расстройства всасывания питательных веществ. Секрция ациноцитов стимулируется гормоном холецистокинином/панкреозимином, вырабатываемым I-клетками тонкой кишки.

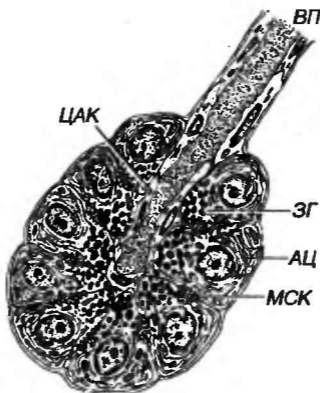


Рис. 5-16. Ацинус и вставочный проток поджелудочной железы. АЦ - ациноциты; ЗГ - зимогенные гранулы, МСК - межклеточные секреторные канальцы, ЦАК - центроацинозные клетки, ВП - вставочный проток

(2) центроацинозные клетки - мелкие, уплощенные, звездчатой формы, со светлой цитоплазмой и слабо развитыми органеллами (см. рис. 5-15 и 5-16). В ацинусе располагаются *центрально* (что обусловило их название), выстилая просвет неполностью, с промежутками, через которые в него поступает секрет ациноцитов. У выхода из ацинуса сливаются, образуя *вставочный проток* и фактически являясь его начальным участком, вдвинутым внутрь ацинуса.

б) система выводных протоков включает: (1) *вставочные протоки*, (2) *внутридольковые протоки*, (3) *междольковые протоки* и (4) *общий проток*.

(1) вставочные протоки - узкие трубочки, выстланные *плоскими* или *кубическими* клетками, сходными с центроацинозными, вместе с которыми они секретируют в просвет *ионы бикарбоната* - важный компонент панкреатического сока (обеспечивает нейтрализацию кислого содержимого желудка, попадающего в двенадцатиперстную кишку).

Одновременно в просвет переносятся значительные количества воды. Указанные процессы стимулируются гормоном *секретином*, вырабатываемым S-клетками тонкой кишки. Содержат *камбиальные элементы* эпителия ацинусов и протоков.

(2) внутридольковые протоки - образуются в результате слияния вставочных протоков; выстланы *однослойным кубическим или низким призматическим* эпителием и окружены соединительной тканью;

(3) междольковые протоки - окружены толстым слоем соединительной ткани; выстланы *однослойным призматическим* эпителием, содержащим отдельные *бокаловидные* и *эндокринные* клетки;

(4) общий проток - проходит по всей железе, становясь более крупным в головке и открываясь в двенадцатиперстную кишку в области фатерова соска. Выстлан *однослойным высокопризматическим* эпителием, содержащим *бокаловидные* и *эндокринные* клетки, под которым располагается собственная пластинка с *концевыми отделами слизистых желез*. В устье протока циркулярно расположенные гладкомышечные клетки образуют его *сфинктер*.

2. Эндокринная часть - представлена *панкреатическими островками (Лангерганса)*, которые разбросаны по всей железе в виде округлых компактных скоплений эндокринных клеток (*инсулоцитов*) между ацинусами (рис. 5-15). Общее количество островков у взрослого составляет 0.5-2 млн. (более многочисленны в хвосте железы), их размеры - 100-200 мкм, а относительный объем в железе - 1-2%.

Панкреатические островки состоят из нескольких сотен или тысяч инсулоцитов, между которыми располагаются ретикулярные волокна, *фенестрированные* кровеносные капилляры и нервные волокна. Вследствие того, что инсулоциты слабо воспринимают стандартные гистологические красители, островки на препаратах выделяются своей *светлой* окраской на фоне интенсивно окрашенной экзокринной части.

Инсулоциты характеризуются овальной или полигональной формой, развитым синтетическим аппаратом, образованием и накоплением в цитоплазме окруженных мембраной секреторных гранул различных размеров, формы и плотности, содержащих полипептидные гормоны. Выделяют *пять* основных типов инсулоцитов (A-, B-, D-, D₁- и PP-клетки), достоверная идентификация которых требует использования иммуноцитохимических методов.

а) *A-клетки* - составляют 20-25% общего числа инсулоцитов, располагаются преимущественно по *периферии* островков. Их плотные гранулы с узким светлым ободком содержат глюкагон - гормон, повышающий уровень глюкозы в крови вследствие расщепления гликогена и липидов;

б) *B-клетки* - составляют 60-70% общего числа инсулоцитов, образуют *центральную часть* островков. В их гранулах центральная плотная часть неправильной формы окружена широким светлым ободком и содержит *кристаллоиды*, образованные комплексом гормона инсулина с цинком. Инсулин стимулирует синтез гликогена и поглощение глюкозы клетками различных тканей, вызывая снижение ее уровня в крови.

в) *D-клетки* - составляют 5-10% числа инсулоцитов, располагаются по *периферии* островков. Их крупные гранулы равномерно заполнены веществом умеренной плотности и содержат гормон соматостатин, обладающий многообразным действием, в частности, угнетающий секрецию A- и B-клеток островков, а также панкреатоцитов..

г) *D1-клетки* - рассматривают как разновидность предыдущих: их мелкие гранулы с однородным матриксом содержат вазоактивный интестинальный пептид (ВИП) - гормон, вызывающий снижение давления, усиление выделения панкреатического сока.

д) *PP-клетки* - составляют 2-5% числа инсулоцитов, обычно располагаются по *периферии* островков, но могут встречаться в экзокринной части железы. Содержат мелкие полиморфные гранулы с гомогенным матриксом различной плотности, в которых находится панкреатический полипептид - гормон, угнетающий активность ациноцитов поджелудочной железы.

Установлено, что островки вырабатывают небольшое количество *гастрина*, однако источник его выработки окончательно не выявлен. Среди инсулоцитов изредка могут встречаться *ЕС-клетки*. Вокруг островков обнаружены особые *ацинозно-инсулярные клетки*, которые содержат как зимогенные, так и эндокринные гранулы. Природа этих клеток и их функциональные особенности остаются предметом дискуссии.

Поражение островков, в частности, в результате аутоиммунного процесса, приводящее к их разрушению и замещению соединительной тканью, характерно для *сахарного диабета (I типа)* - распространенного эндокринного заболевания, ведущую роль в течении которого играет недостаточность инсулина.

ПЕЧЕНЬ

Печень - самая крупная железа организма. Она занимает в нем особое положение, получая по *системе воротной вены* кровь, оттекающую от органов желудочно-кишечного тракта и содержащую все *питательные вещества*, всосавшиеся в кишке (за исключением липидов, поступающих в лимфатические сосуды, а оттуда в общий кровоток). Эти вещества в печени *накапливаются, перерабатываются* и выделяются в *кровь* вместе с вновь синтезированными ею соединениями.

Одновременно из кишки и системного кровотока в печень поступают различные *токсические и биологически активные вещества*, которые *разрушаются* ею и в виде безвредных (инактивированных) продуктов выводятся в *желчь*, содержащую, наряду с другими компонентами, желчные кислоты, которые необходимы для эмульгирования и всасывания жиров в кишке.

Таким образом, печень является одновременно *экзокринной железой*, выделяющей в кишечник желчь, и *эндокринной железой*, секреторирующей ряд веществ в кровь.

Функции печени:

① *общеметаболическая* - участие в обмене (захват, синтез, накопление, разрушение, химическое преобразование) белков, липидов, углеводов, пигментов, витаминов, гормонов, микроэлементов;

② *секреторная: экзокринная* - выделение в кишку желчи (0.25-1.1 л/сут) и *эндокринная* - выделение в кровь большинства синтезированных или метаболически преобразованных продуктов;

③ *барьерная* - определяется "стратегическим" положением печени в организме и включает защитную и обезвреживающую функции:

а - защитная функция - обеспечивается специфическими и неспецифическими механизмами (макрофагами, гранулоцитами, лимфоцитами, антителами), связана с фагоцитозом и разрушением приносимых кровью инертных и биологически активных агентов - микроорганизмов, токсинов, комплексов антиген-антитело, эритроцитов и др.;

б - обезвреживающая функция - обезвреживание чужеродных соединений и продуктов собственного метаболизма организма, приводящая к снижению токсичности вещества или увеличению его растворимости (для последующего удаления из организма);

④ *кроветворная* (со 2-го по 8-й мес внутриутробной жизни).

Печень покрыта *висцеральным листком брюшины* и тонкой *соединительнотканной капсулой (Глиссона)*, отходящей вглубь органа прослойки, которые разделяют его на дольки.

Печеночные дольки - *структурно-функциональные единицы* ее паренхимы; имеют форму многогранной (чаще - шестигранной) призмы диаметром 1-2 мм (рис. 5-17) и состоят из анастомозирующих *печеночных пластинок* и лежащих между ними *синусоидных капилляров*, радиально сходящихся к центру дольки (*центральной вене*). Строма внутри долек представлена ретикулярными волокнами, расположенными между капиллярами и пластинками. Число долек в печени взрослого составляет 0.5-1 млн. Друг от друга дольки отграничены неотчетливо (у человека) тонкими прослойками соединительной ткани, в которой располагаются *печеночные триады* (*состоят из междольковых артерии, вены и желчного протока*), а также *поддольковые (собирательные) вены*, лимфатические сосуды и нервные волокна.

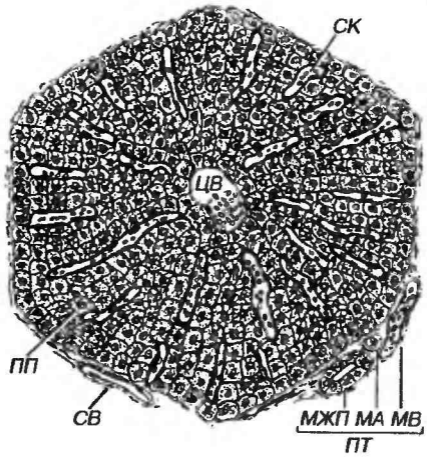


Рис. 5-17. Печеночная долька. ПП - печеночные пластинки, СК - синусоидные капилляры, ЦВ - центральная вена, МА - междольковая артерия, МВ - междольковая вена, МЖП - междольковый желчный проток, ПТ - печеночная триада, СВ - собирательная вена.

1. Печеночные пластинки - фенестрированные и анастомозирующие друг с другом пласты печеночных эпителиальных клеток (*гепатоцитов*) толщиной в одну клетку. На периферии дольки вливаются в терминальную (пограничную) пластинку, отделяющую ее от междольковой соединительной ткани. В пространствах между пластинками располагаются *синусоидные капилляры*.

Гепатоциты - составляют более 80% клеток печени и выполняют основную часть свойственных ей функций. Имеют многоугольную форму, одно или два (у 25% гепатоцитов) ядра; из одноядерных клеток - 70% тетраплоидные, 2% - октаплоидные, причем доля полиплоидных клеток нарастает с возрастом. Ядра - крупные, сферические, с преобладанием эухроматина и 1-2 ядрышками. Цитоплазма - зернистая, воспринимает кислые и основные красители, содержит многочисленные митохондрии, лизосомы, пероксисомы, липидные капли, частицы гликогена, хорошо развитые аЭПС и грЭПС, множественные рассредоточенные элементы комплекса Гольджи (рис. 5-18).

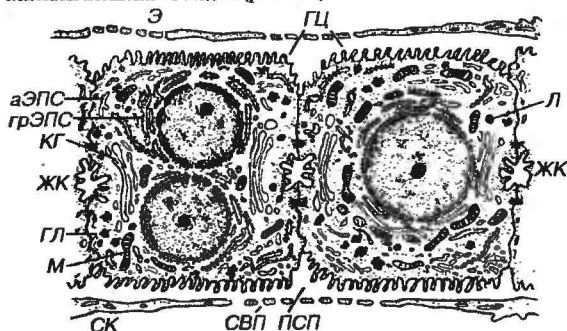


Рис. 5-18. Участок печеночной пластинки. ГЦ - гепатоцит; грЭПС - гранулярная эндоплазматическая сеть, аЭПС - гладкая эндоплазматическая сеть, КГ - комплекс Гольджи, Л - лизосомы, М - митохондрии, ВГЛ - включения гликогена, ЖК - желчные капилляры, СК - синусоидный капилляр, Э - эндотелий, СВЭ - ситовидная пластинка, ПСП - перисинусоидальное пространство.

Поверхность гепатоцитов характеризуется наличием зон с разной структурно-функциональной специализацией и участвует в образовании:

(1) комплексов межклеточных соединений (включающих опоясывающие десмосомы, плотные и щелевые соединения), которые обес-

печивают прочную механическую связь и химические взаимодействия гепатоцитов.

(2) желчных капилляров (путем смыкания прилежащих друг к другу желобков на поверхности соседних клеток. В просвет желчного капилляра обращены микроворсинки, а его содержимое отделено от межклеточного пространства плотными соединениями и опоясывающими десмосомами.

(3) участков с увеличенной поверхностью обмена между гепатоцитами и кровью - за счет многочисленных микроворсинок, обращенных в щель, окружающую синусонды - перисинусоидальное пространство (Диссе).

Функциональная активность гепатоцитов проявляется в их участии в захвате, синтезе, накоплении и химическом преобразовании разнообразных веществ, которые в дальнейшем могут выделяться в кровь или в желчь. Важнейшие аспекты этой активности приведены ниже.

Участие в обмене углеводов: углеводы запасаются гепатоцитами в виде гликогена, который они синтезируют из глюкозы и ряда других веществ, захваченных из крови. При потребности в глюкозе она образуется путем расщепления гликогена. Ферменты гликогенеза и гликогенолиза находятся в гиалоплазме и не связаны с конкретными органеллами. Указанным образом гепатоциты обеспечивают важную функцию печени - поддержание нормальной концентрации глюкозы в крови.

Участие в обмене липидов: липиды захватываются печенью из крови и синтезируются самими гепатоцитами, накапливаясь в липидных каплях. В гепатоцитах липиды преобразуются в липопротеины - мелкие сферические частицы диаметром 30-100 нм, выделяющиеся в пространство Диссе, а оттуда - в кровь. Эти частицы содержат триглицеридный центр, окруженный полярной оболочкой из белков, фосфолипидов и холестерина. Триглицериды и холестерин синтезируются в аЭПС, белки оболочки - в грЭПС. Конечные этапы синтеза с присоединением углеводных компонентов и упаковки частиц липопротеинов происходят в комплексе Гольджи. Гепатоциты разрушают ряд жирорастворимых лекарств (например, барбитураты) благодаря действию ферментов аЭПС. Пероксисомы участвуют в разрушении этилового спирта.

Участие в обмене белков: белки плазмы (в том числе обеспечивающие свертывание крови) синтезируются грЭПС гепатоцитов и выделя-

ются в пространство Дриссе. Поэтому заболевания печени могут сопровождаться *повышенной кровоточивостью*. Гепатоциты способны захватывать белки из крови и выделять их в желчь неизмененными или после разрушения в лизосомах. Так, основная часть *секреторного IgA*, синтезированного плазмочитами собственной пластинки кишки, через ламфу попадает в кровь, захватывается гепатоцитами, образующими *секреторный компонент*, в комплексе с которым IgA транспортируется в желчь, оказывая защитное действие в кишке.

Участие в пигментном обмене: пигмент *билирубин*, образующийся в макрофагах селезенки и печени а результате *разрушения эритроцитов*, под действием ферментов ЭПС гепатоцитов конъюгируется с глюкурономидом и экскретируется в желчь. При нарушении функции гепатоцитов, закупорке желчных путей или при избыточном разрушении эритроцитов (*гемолизе*) билирубин накапливается в крови, окрашивая ткани (*желтуха*).

Образование желчных солей - важнейшего компонента желчи - происходит из холестерина в аЭПС. Желчные соли обладают свойствами эмульгаторов жиров и способствуют их всасыванию в кишке.

Зональные особенности гепатоцитов: клетки, расположенные в центральных и периферических зонах дольки, различаются размерами, развитием органелл, активностью ферментов, содержанием гликогена, липидов. *Гепатоциты периферической зоны* активнее участвуют в процессах накопления питательных веществ и детоксикации вредных; они сильнее повреждаются при воздействии токсических агентов. *Клетки центральной зоны* более активны в процессах экскреции в желчь эндо- и экзогенных соединений; они сильнее повреждаются при сердечной недостаточности, ишемии, а также при вирусном гепатите.

Терминальная (пограничная) пластинка - узкий периферический слой дольки, охватывающий снаружи печеночные пластинки и отделяющий дольку от окружающей ее соединительной ткани. Образована мелкими базофильными клетками и часто содержит делящиеся гепатоциты. Предполагается, что в ней находятся *камбиальные элементы для гепатоцитов и клеток желчных протоков*. Образовавшиеся гепатоциты пентростремительно мигрируют по печеночным пластинкам, постепенно утрачивая способность к делению, изменяя свои фенотипические характеристики и погибая в области центральной вены.

Продолжительность жизни гепатоцитов составляет 200-400 сут; при снижении их общей массы (вследствие токсического повреждения или хирургического удаления части органа) развивается быстрая пролиферативная реакция, при которой в деление может вовлекаться до 30% гепатоцитов. При удалении 2/3 печени у крыс ее масса восстанавливается в течение 10 сут.

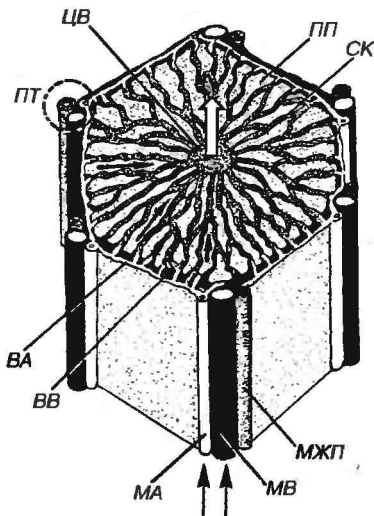


Рис. 5-19. Схема кровообращения в печеночной дольке. ПП - печеночные пластинки, МА - междольковая артерия, МВ - междольковая вена, МЖП - междольковый желчный проток, ПТ - печеночная триада, ВА - вокругдольковая артерия, ВВ - вокругдольковая вена, СК - синусоидные капилляры, ЦВ - центральная вена. Стрелками показано направление движения крови в сосудах.

2. Синусоидные капилляры располагаются между печеночными пластинками и образуют анастомозирующую сеть, несущую кровь от периферии дольки к центру (рис. 5-19). Получают смешанную венозно-артериальную кровь. 70-80% ее объема приносится к дольке междольковой веной (из системы воротной вены), от которой отходят вокругдольковые вены, впадающие в синусоиды. В месте соедине-

ния вокругдольковой вены и синусоида вместе с гладкомышечный сфинктер, тонус которого определяет объем поступающей крови (в покое до 3/4 синусоидов выключены из кровотока).

20-30% крови поступает по *междольковой артерии* (ветви печеночной артерии) и далее по *вокругдольковым артериям* - в *синусоидный капилляр*. Таким образом, в синусоиды по системе воротной вены поступает кровь от органов желудочно-кишечного тракта (с высоким содержанием питательных веществ, но низким - кислорода), а по системе печеночной артерии - насыщенная кислородом кровь. Сосуды, приносящие кровь к дольке (*междольковые вена и артерия*), всегда проходят в окружающей ее соединительной ткани совместно и сопровождаются *междольковым желчным протоком* в составе так называемых *печеночных триад*.

Из синусоидов кровь собирается в *центральную вену*, которая вливается в *собирающие (поддольковые) вены* (располагаются в междольковой соединительной ткани *вне триад*), а в дальнейшем через систему печеночных вен возвращается в общий кровоток.

Клетки синусоидных капилляров, образующие их стенку или непосредственно с ней связанные, относятся к *четырем* типам и включают: *а) эндотелиальные клетки*, *б) звездчатые макрофаги (клетки Купфера)*, *в) перисинусоидальные липоциты (клетки Ито)*, *г) рit-клетки* (рис. 5-20).

а) эндотелиальные клетки - выстилают синусоиды и составляют около 50% их клеток. В их уплощенной цитоплазме имеются скопления мелких пор (*ситовидные пластинки*) и крупные отверстия, между клетками - щели; базальная мембрана отсутствует. Через указанные образования просвет капилляров сообщается с *пространством Диссе*, в котором плазма крови омывает микроворсинки гепатоцитов.

б) звездчатые макрофаги (клетки Купфера) - составляют 20-25% клеток синусоида (особенно многочисленны на периферии дольки), располагаются в щелях между эндотелиальными клетками или распластываются по их поверхности; перемещаясь по ней. Многочисленные отростки (определившие название клеток) пересекают просвет капилляра, через отверстия в цитоплазме эндотелиоцитов проникают в пространство Диссе.

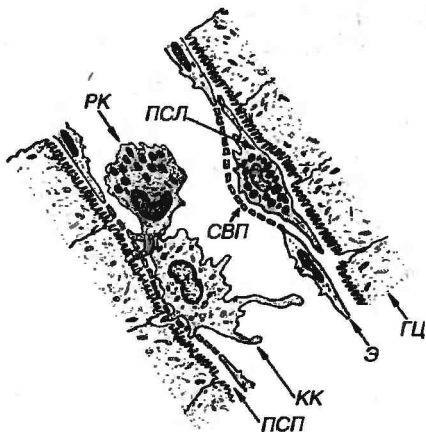


Рис. 6-20. Синусоидный капилляр печени. ГЦ - гепатоциты, Э - эндотелий, СВП - ситовидная пластинка, ПСП - перисинусоидальное пространство, КК - клетка Купфера, ПСЛ - перисинусоидальный липоцит, РК - рйt-клетка

Обладают высокой фагоцитарной активностью и мощным лизосомальным аппаратом; эффективно очищают приносимую из системы воротной вены кровь от частиц, микроорганизмов, антигенов и токсинов. Часто фагоцитируют поврежденные эритроциты, после переваривания которых в их цитоплазме остаются скопления железосодержащего пигмента.

Обновляются как за счет размножения собственной популяции, так и вследствие ее пополнения моноцитарными предшественниками костно-мозгового происхождения, которые в условиях специфического микроокружения печени дифференцируются в клетки Купфера. Средняя продолжительность жизни составляет около 100 дней.

в) перисинусоидальные липоциты (жиронакапливающие клетки, клетки Ито) - составляют, в среднем, около 20-25% клеток синусоидов; располагаются в пространстве Дриссе, охватывая снаружи своими длинными отростками синусоиды и контактируя с гепатоцитами. Ядро - с конденсированным хроматином, органеллы развиты слабо, в цитоплазме вокруг ядра и в отростках выявляются крупные липидные капли.

содержащие витамин А.

Функция этих клеток до конца не ясна; предполагают, что они являются покоящимися соединительнотканными клетками типа фибробластов, которые в норме накапливают липиды и витамин А и синтезируют небольшое количество ретикулярных волокон и основного вещества. В патологических условиях они способны активироваться и вырабатывать в значительных количествах коллаген, что приводит к развитию *фиброза печени*.

2) *pit-клетки* составляют около 5% клеток синусоидов, располагаются в просвете синусоида (прикрепляясь отростками к эндотелию), реже - в пространстве Диссе. Контактуют с клетками Купфера и гепатоцитами, оказывая на них регуляторные воздействия. Ядро темное, цитоплазма содержит характерные гранулы с плотным центром, похожим на фруктовую косточку (по английски - pit). По ряду признаков сходны с *натуральными киллерами*, обладают высокой противоопухолевой активностью.

Желчные пути - система каналов, по которым желчь из печени направляется в двенадцатиперстную кишку. Включают *внутрипеченочные* и *внепеченочные* пути.

1. Внутрипеченочные желчные пути - состоят из внутридольковых и междольковых желчных путей.

а) *внутридольковые желчные пути* - представлены *желчными капиллярами* и *терминальными желчными канальцами (Геринга)*. Желчные капилляры располагаются внутри печеночных пластинок в участках контакта соседних гепатоцитов, образующих их стенку. Имеют мелкие размеры (0.5-1.5 мкм) и на светооптическом уровне выявляются лишь при использовании специальных методов. В дольке анастомозируют друг с другом и формируют трехмерную сеть. Начинаются в центре дольки и несут желчь к ее периферии, изливая в терминальные желчные канальцы (Геринга) - короткие узкие трубочки, выстланные плоскими (дистально - кубическими) светлыми эпителиальными клетками.

б) *междольковые желчные пути* - располагаются в междольковой соединительной ткани и включают *холангиолы (желчные канальцы)* и *междольковые желчные протоки*. Холангиолы - короткие узкие трубочки, выстланные кубическим эпителием, связывают терминальные желчные канальцы с междольковыми желчными протоками. Последние сопровождают ветви воротной вены и печеночной артерии в составе

печеночных триад. Мелкие протоки, собирающие желчь из холангиол и выстланные кубическим эпителием, сливаются в более крупные - с призматическим эпителием, который окружается слоем соединительной ткани (собственной пластинкой).

2. Внепеченочные желчные пути включают: а) долевые желчные протоки (правый и левый), б) общий печеночный проток, в) пузырный проток и г) общий желчный проток.

Имеют однотипное строение - их стенка состоит из трех нечетко разграниченных оболочек: (1) слизистой, (2) мышечной и (3) адвентициальной.

(1) *слизистая оболочка* - образована однослойным призматическим эпителием, лежащим на собственной пластинке, состоящей из рыхлой волокнистой ткани и содержащей концевые отделы мелких слизистых желез (могут проникать в мышечную оболочку). Их секрет выводится на поверхность эпителия и выполняет, очевидно, защитную роль. Слизистая оболочка образует складки, способствующие продвижению желчи.

(2) *мышечная оболочка* - включает неполный слой косо или циркулярно ориентированных гладкомышечных клеток с прослойками соединительной ткани.

(3) *адвентициальная оболочка* - образована рыхлой соединительной тканью.

Альтернативные представления о структурной организации печени получили значительно меньшее распространение, чем изложенные выше и основанные на выделении "классической" доли в качестве структурно-функциональной единицы. Разработаны концепции, предлагающие иные структурно-функциональные единицы - *портальные печеночные доли* и *печеночный ацинус* (рис. 5-21).

1. Портальная печеночная доля - имеет форму треугольника, вершинами которого являются *центральные вены* трех соседних "классических" долек, а центром - *триада*. Эта доля охватывает часть "классических" долек, которые выделяют желчь в общий для них желчный проток. В отличие от "классической" доли, ток крови в портальной доле направлен *от центра к периферии*, а желчи - *от периферии к центру*. Понятие о портальной доле подчеркивает *экзокринную* функцию печени (тогда как "классическая" доля наилучшим

образом демонстрирует *эндокринную функцию*), позволяет сопоставлять гистологическую организацию печени и большинства экзокринных желез.

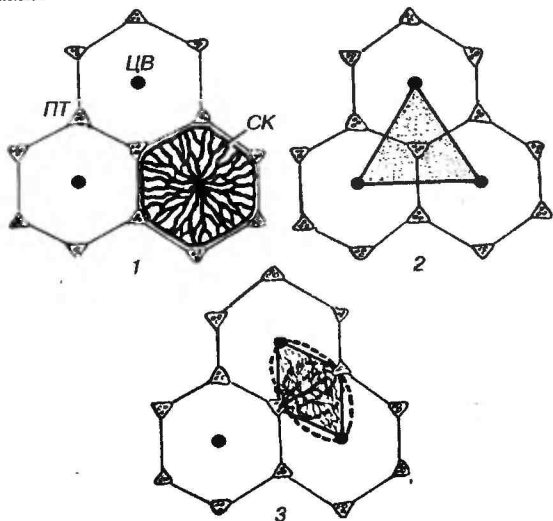


Рис. 5-21. Структурно-функциональные единицы печени: "классическая" долька (1), портальная долька (2), печеночный ацинус (3). ПТ - печеночная триада, СК - синусоидные капилляры, ЦВ - центральная вена. Пунктиром показаны зоны печеночного ацинуса. Объяснение в тексте.

2. Печеночный ацинус - охватывает эллипсоидный или ромбовидный участок двух смежных "классических" долек между *центральной венами*, соответствующий зоне васкуляризации одного *вокругдолькового сосуда*. Ток крови в ацинусе совершается *от центра к периферии*, а желчи - *от периферии к центру*. В зависимости от расположения по отношению к питающему сосуду в ацинусе выделяют *три зоны*, различающиеся метаболической активностью гепатоцитов. Представление об ацинусе наилучшим образом объясняет зональные различия гепатоцитов, оно также оказалось полезным для понимания ряда вопросов регенерации и патологии печени.

ЖЕЛЧНЫЙ ПУЗЫРЬ

Желчный пузырь представляет собой тонкостенный мешотчатый орган объемом 30-70 мл, *накапливающий и концентрирующий* (примерно в 10 раз) желчь в *непищеварительную фазу* и *выделяющий* ее в двенадцатиперстную кишку во время пищеварения.

Стенка желчного пузыря образована тремя оболочками (рис. 5-22): *слизистой, волокнисто-мышечной и серозной (адвентициальной)*.

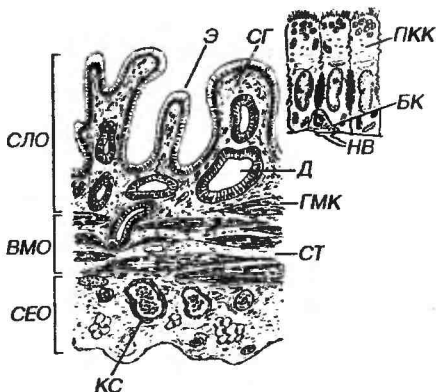


Рис. 5-22. Стенка желчного пузыря. СЛО - слизистая оболочка: Э - эпителий, ПКК - призматические каемчатые клетки, БК - базальные клетки, НВ - нервное волокно, СП - собственная пластинка, Д - дивертикулы, ВМО - волокнисто-мышечная оболочка: ГМК - гладкомышечные клетки, СТ - соединительная ткань, СЕО - серозная оболочка, КС - кровеносные сосуды.

1. Слизистая оболочка - состоит из эпителия и собственной пластинки. В пустом пузыре она равномерно собрана в многочисленные складки, которые ушляются в растянутом органе.

а) эпителий - однослойный призматический каемчатый с овальным ядром, смещенным в базальную часть клетки, и крупным ядрышком. Цитоплазма содержит умеренно развитые органеллы и секреторные гранулы у апикального полюса. Секреторный продукт (особая слизь) выводится на поверхность эпителия, защищая ее от желчных солей. Латеральная поверхность клеток содержит комплексы соединений

и образует многочисленные выросты, обращенные в расширенные межклеточные пространства. Аппикальная поверхность покрыта многочисленными короткими микроворсинками. Процесс концентрации желчи связан с деятельностью *натриевых насосов* в плазмолемме клеток. Ионы Na^+ и Cl^- активно переносятся из цитоплазмы клеток в латеральные межклеточные пространства, что создает осмотический градиент между этими пространствами и просветом пузыря. Вода устремляется в межклеточные пространства и всасывается в обширную капиллярную сеть собственной пластинки слизистой оболочки.

Помимо призматических клеток, в эпителии желчного пузыря описаны мелкие *базальные клетки*, лежащие на базальной мембране, с *длинным отростком*, проникающим между призматическими клетками, и плотными *секреторными гранулами* в базальной части вблизи контакта с безмиелиновым нервным волокном. Роль базальных клеток неясна; предположительно, они относятся к ДЭС.

б) собственная пластинка - образована *рыхлой волокнистой соединительной тканью* с большим количеством сосудов и нервов. Содержит углубления покровного эпителия - *дивертикулы* или *инвагинации* (*Рокитанского-Ашоффа*), которые могут проникать в волокнисто-мышечную оболочку. В шейке пузыря в ней находятся *концевые отделы слизистых желез*.

2. Волокнисто-мышечная оболочка образована пучками *гладкомышечных клеток*, образующими два нечетко разграниченных слоя и чередующимися с *соединительной тканью*, содержащей эластические волокна. Сокращения мышечной ткани этой оболочки вызываются действием *холецистокинина*, который выделяется I-клетками тонкой кишки в ответ на попадание в нее пищи, богатой жирами.

3. Серозная оболочка покрывает большую часть поверхности желчного пузыря, замещаясь *адвентициальной* в области его прикрепления к печени.

В желчном пузыре вследствие высокой концентрации компонентов желчи, в особенности, при нарушении их баланса может произойти их кристаллизация с формированием *желчных камней* (обнаруживаются у 10-30% людей).

Глава 6

ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

ОБЩИЕ ПОНЯТИЯ

Органы дыхательной системы обеспечивают: 1) дыхательную функцию (внешнее дыхание) и 2) недыхательные функции.

Дыхательная функция связана с газообменом, который осуществляется в *респираторном отделе легкого*. Вдыхаемый воздух попадает в респираторный отдел по *воздухоносным путям*, в которых он очищается от пыли и микроорганизмов, нагревается и увлажняется. Его состав анализируется рецепторами в слизистой оболочке, образующими скопления в *органах обоняния* и в *нейроэпителиальных тельцах* легкого. Указанные функции непосредственно связаны с дыхательной.

Недыхательные функции включают: *депонирование крови, регуляцию ее свертывания, фильтрацию частиц из крови, метаболическую, эндокринную и иммунную.*

ВОЗДУХОНОСНЫЕ ПУТИ

Воздухоносные пути подразделяются на *внелегочные* и *внутрилегочные*. *Внелегочные воздухоносные пути* включают *носовую полость, носоглотку, гортань, трахею и внелегочные бронхи; внутрилегочные - бронхи и терминальные бронхиолы.*

Функция воздухоносных путей - обеспечение продвижения воздуха, чему способствует наличие жесткого (костного или хрящевого, а в дистальных отделах - эластического) каркаса, к которому прикрепляется слизистая оболочка. В последней много сосудов (участвуют в регуляции температуры и влажности воздуха) и желез (взаимодействуя с реснитчатым эпителием, обеспечивают удаление пыли и микроорганизмов из дыхательных путей).

Эпителий воздухоносных путей (респираторный) - однослойный многорядный призматический (в самых дистальных отделах - кубический) реснитчатый. У человека в нем выявляются клетки семи основных типов: 1) реснитчатые, 2) бокаловидные, 3) вставочные - низкие (базальные) и высокие (промежуточные), 4) щеточные, 5) брон-

хиолярные экзокриноциты (клетки Клара), 6) эндокринные и 7) дендритные (рис. 6-1).

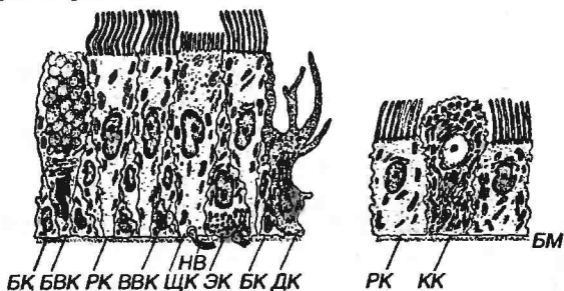


Рис. 6-1. Клетки эпителия воздухоносных путей - бронхов (слева) и бронхиол (справа). ПК - реснитчатая клетка, БВК - бокаловидная клетка, БК - базальная (низкая вставочная) клетка, ВВК - высокая вставочная клетка, ЩК - щеточная (безреснитчатая) клетка, ДК - дендритная клетка, КК - клетка Клара (бронхиолярный экзокриноцит), БМ - базальная мембрана, НВ - нервное волокно.

Реснитчатые клетки - наиболее многочисленны; своими суженными базальными концами они контактируют с базальной мембраной, на расширенном апикальном полюсе имеются длинные реснички (в клетках выстилки полости носа их число равно 15-20, трахеи - 100-250). Биение ресничек (с частотой до 25/сек), направлено в сторону глотки.

Бокаловидные клетки - одноклеточные эндозителиальные железы - вырабатывают слизь, обладающую антимикробными свойствами. Эти клетки - призматические, однако их форма зависит от степени наполнения секретом. Ядро располагается в базальной части, над ним - крупный комплекс Гольджи, от которого отделяются пузырьки слизи, накапливающиеся в апикальной части и выделяющиеся механизмом экзоцитоза. Число бокаловидных клеток в воздухоносных путях уменьшается в дистальном направлении; в терминальных бронхиолах они в норме отсутствуют.

Базальные (низкие вставочные) клетки - мелкие, низкие, с широким основанием, лежащим на базальной мембране в суженной апикальной части. Ядро - относительно крупное, органеллы не развиты. Эти клетки считают камбиальными элементами эпителия, однако высказывается мнение, что их главная функция - прикрепление эпителия к

базальной мембране (а, следовательно, к собственной пластинке слизистой оболочки). Они содержат большое количество кератиновых филаментов, связаны с клетками других типов десмосомами, а с базальной мембраной - полудесмосомами.

Высокие вставочные (промежуточные) клетки - призматические, не достигающие своим апикальным концом до просвета органа; органеллы развиты умеренно, ядра лежат ближе к базальной мембране, чем у реснитчатых клеток. Способны дифференцироваться в реснитчатые, бокаловидные и щеточные.

Щеточные клетки (безреснитчатые) - призматические, достигающие просвета органа своим апикальным полюсом, покрытым многочисленными микроворсинками. Органеллы умеренно развиты. Эти клетки, вероятно, способны всасывать компоненты слизи; некоторые авторы предполагают, что они могут играть роль *камбиальных элементов респираторного эпителия*. В связи с тем, что на их базальном полюсе имеются синапсы чувствительных нервных волокон, высказывается мнение об их *возможной рецепторной роли*.

Бронхиоллярные экзокриноциты (клетки Клара) - встречаются лишь в наиболее *дистальных участках воздухоносных путей (терминальных бронхиолах)*, а также в *начальных участках респираторного отдела (респираторных бронхиолах)*. В их куполообразных апикальных частях накапливаются *плотные гранулы*, содержимое которых выщелачивается в просвет *апокринным и/или мерокринным* механизмом. Предполагают, что клетки Клара вырабатывают *компоненты сурфактанта* (см. ниже) или сходные вещества, обладающие аналогичным эффектом на уровне бронхиол. В них значительно развита грЭПС и, особенно, аЭПС, содержащая ферменты, которые участвуют в процессах *детоксикации химических соединений*. Поэтому их число увеличено у курильщиков.

Эндокринные клетки - низкие призматические, нескольких типов; их базальный полюс содержит *секреторные гранулы* диаметром 100-300 нм с плотным центром. Относятся к *диффузной эндокринной системе* и вырабатывают ряд *пептидных гормонов* и *биоаминов*. Выявляются специальными методами окраски. Их относительное содержание в эпителии воздухоносных путей нарастает в дистальном направлении.

Дендритные клетки - специализированные *антиген-представляющие клетки* костномозгового происхождения (имеют общего предшественника с макрофагами), стимулирующие пролиферацию лимфоцитов

в 10-100 раз эффективнее макрофагов. Их длинные ветвящиеся отростки проникают между эпителиальными клетками, образуя непрерывную сеть. Выявляются специальными методами; составляют около 1% клеток эпителия.

Механизм очищения слизистой оболочки воздухоносных путей от частиц пыли и микроорганизмов, оседающих на ее поверхности при прохождении воздуха (10 000 л ежедневно), - **мукоцилиарный транспорт**. Его действие включает:

1) *прилипание частиц к слизи, покрывающей эпителий,*

2) *их удаление из дыхательной системы вследствие постоянного перемещения слизи реснитчатым эпителием в направлении глотки, где она проглатывается и попадает в пищеварительный тракт.*

Слизь, покрывающая эпителий воздухоносных путей, состоит из двух слоев. Наружный (гель) толщиной около 2 мкм - более вязкий, прочный и эластичный, чем внутренний, что способствует прилипанию к нему частиц (например, микробов), удержанию их на поверхности слизи и препятствует их погружению вглубь слизи и контакту с эпителиоцитами. Он мало проницаем для воды, что предотвращает высыхание тканей. Внутренний (золь) толщиной около 5 мкм обеспечивает свободное движение ресничек. Его избытки всасываются эпителием.

Нарушения мукоцилиарного механизма, обуславливающие развитие инфекционных заболеваний, могут возникать вследствие:

- *изменения объема или свойств вырабатываемой слизи (например, ее гиперпродукции у курильщиков или повышенной вязкости у больных с муковисцидозом);*

- *повреждения ресничек или нарушения их подвижности (например, при курении, наркозе, вдыхании чистого кислорода и ряда загрязняющих воздух веществ, вирусных инфекциях, а также при наследственном заболевании - синдроме неподвижных ресничек (Картагенера). Восстановление поврежденного реснитчатого эпителия занимает около 2 нед.*

Мукоцилиарный механизм нарушается также при замещении реснитчатого эпителия в отдельных участках многослойным плоским, что обнаруживается при хронических воспалительных заболеваниях органов дыхания.

НОСОВАЯ ПОЛОСТЬ

Носовая полость состоит из *преддверия* и *собственно носовой полости*, которая включает *дыхательную* и *обонятельную* области.

Преддверие носовой полости - передняя расширенная ее часть - выстлана *кожей* с щетинистыми волосами (задерживают наиболее крупные частицы) и *сальными железами*. Дистально эпителий из *многослойного ороговевающего* превращается в *неороговевающий*, волосы и железы исчезают.

Дыхательная область собственно носовой полости выстлана *слизистой оболочкой*, образованной *эпителием* и *собственной пластинкой*, прикрепляющейся к *надхрящнице* или *надкостнице* (рис. 6-2).

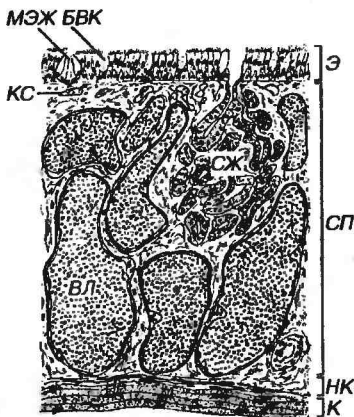


Рис. 6-2. *Носовая полость: дыхательная область.* Э - эпителий: БК - бокаловидные клетки, МЭЖ - многоклеточная эндоэпителиальная железа, СП - собственная пластинка: СЖ - смешанная железа, КС - капиллярное сплетение, ВЛ - венозные лакуны, НК - надкостница, К - кость.

Эпителий - однослойный многорядный призматический реснитчатый - содержит многоклеточные эндоэпителиальные железы, которые, как и бокаловидные клетки, вырабатывают слизь.

Собственная пластинка образована рыхлой соединительной тканью с высоким содержанием лимфоцитов, плазматических и тучных клеток. Встречаются *лимфатические узелки*, особенно у входа в носоглотку, у устьев евстахиевых труб (трубные миндалины). В собственной пластинке содержатся также *концевые отделы белково-слизистых желез* и особые тонкостенные *венозные сосуды большого объема (лакуны)*, обеспечивающие согревание вдыхаемого воздуха. При воспалительных и аллергических реакциях они переполняются кровью и, сужая просвет носовых ходов, затрудняют носовое дыхание. Под эпителием находится *капиллярное сплетение*. В слизистой оболочке дыхательной области полости носа содержатся многочисленные свободные и инкапсулированные нервные окончания.

Слизь, вырабатываемая всеми типами желез (в сутки около 0.5 л), покрывает поверхность эпителия дыхательной области и за счет деятельности ресничек перемещается в носоглотку.

Придаточные пазухи носа представляют собой полости в лобной, верхнечелюстной, крыловидной и решетчатой костях, выстланные слизистой оболочкой. Эпителий ниже, чем в носовой полости, с меньшим числом бокаловидных клеток. Собственная пластинка - тонкая, содержит небольшое число концевых отделов желез и срастается с подлежащей надкостницей. Слизь удаляется из пазух через мелкие отверстия, связывающие их с носовой полостью. При отеке слизистой оболочки эти отверстия могут перекрываться, что создает условия для застоя слизи и развития инфекции в пазухах (*синусита*).

Обонятельная область расположена в крыше носовой полости, в верхней трети носовой перегородки и верхней носовой раковины. Она выстлана слизистой оболочкой, состоящей из *эпителия и собственной пластинки*.

Обонятельный эпителий - однослойный многорядный призматический, значительно выше, чем респираторный. В нем отсутствуют бокаловидные клетки и многоклеточные эндэпителиальные железы. Содержит клетки *трех типов* (рис. 6-3):

1) *рецепторные обонятельные нейросенсорные* клетки - высокопризматической формы с ядром, смещенным к базальному концу. Их аксоны образуют *обонятельные пути*, а дендриты на конце содержат расширение (*обонятельную булаву*), от которого параллельно поверхности эпителия отходят длинные неподвижные *обонятельные реснички*. В

мембране ресничек находятся *рецепторы* пахучих веществ, связанные с G-белком. Рецепторные клетки обновляются каждые 30 сут;

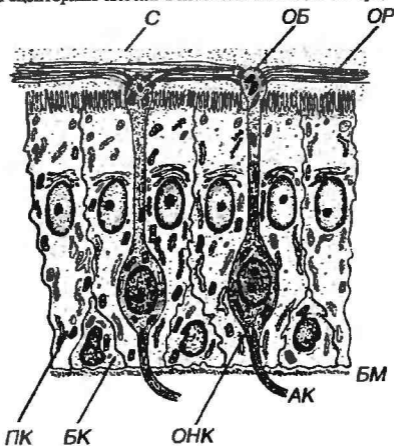


Рис 6-3 *Обонятельный эпителий* ОНК - обонятельные нейросенсорные клетки; ОБ - обонятельная булавка, ОР - обонятельные реснички, АК - аксон, ПК - поддерживающие клетки, БК - базальные клетки, БМ - базальная мембрана, С - слизь.

2) *поддерживающие клетки* - высокопризматической формы с центрально расположенным ядром и многочисленными микроворсинками на апикальной поверхности. В цитоплазме содержатся хорошо развитые органеллы и пигментные гранулы, придающие обонятельной области желтый цвет. Функция этих клеток - опорная и, возможно, секреторная;

3) *базальные клетки* - мелкие малодифференцированные; способны давать начало как рецепторным, так и поддерживающим клеткам.

Собственная пластинка образована соединительной тканью и содержит концевые отделы обонятельных (боуменовых) желез, выделяющих водянистый белковый секрет на поверхность обонятельного эпителия, где он омывает обонятельные реснички и растворяет пахучие вещества. В ней располагаются также пучки аксонов рецепторных клеток (обонятельные нити) и венозное сплетение, развитое значительно слабее, чем в дыхательной части.

НОСОГЛОТКА И ГОРТАНЬ

Носоглотка является продолжением носовой полости; она выстлана *респираторным эпителием*; *собственная пластинка* содержит *концевые отделы мелких белково-слизистых желез*. На задней поверхности располагается *глочная миндалина*, которая при увеличении (*аденоиды*) может затруднять носовое дыхание.

Гортань соединяет глотку с трахеей и выполняет функции *проведения воздуха и звукообразования*. Ее стенка включает три оболочки: *слизистую, волокнисто-хрящевую и адвентициальную*.

1. Слизистая оболочка выстлана *респираторным эпителием*, а в области *голосовых связок (истинных и ложных)* - *многослойным плоским эпителием*. В *собственной пластинке* содержатся *эластические волокна, концевые отделы белково-слизистых желез*. Ниже надгортанника *слизистая оболочка* образует две пары складок - *истинные и ложные (вестибулярные) голосовые связки*.

а) *истинные голосовые связки* содержат *скелетную мышцу* (ее сокращение изменяет размеры голосовой щели и натяжение голосовых связок, влияя на высоту издаваемого звука) и пучок *эластических волокон*;

б) *ложные голосовые связки* лежат выше истинных; их основу образует *рыхлая волокнистая ткань*, содержащая *концевые отделы желез* и скопления *лимфонной ткани*.

2. Волокнисто-хрящевая оболочка, выполняющая опорную функцию, образована *гиалиновыми и эластическими хрящами*, объединенными связками.

3. Адвентициальная оболочка состоит из *рыхлой волокнистой соединительной ткани*.

ТРАХЕЯ

Трахея представляет собой *трубчатый орган*, соединяющий *гортань* с *бронхами*; жесткость и гибкость ее конструкции обусловлены наличием в ее стенке *хрящевых полуколец*, связанных друг с другом *плотной соединительной тканью* с высоким содержанием *эластических волокон*.

Стенка трахеи образована тремя оболочками - слизистой, волокнисто-хрящевой и адвентициальной (рис. 6-4):

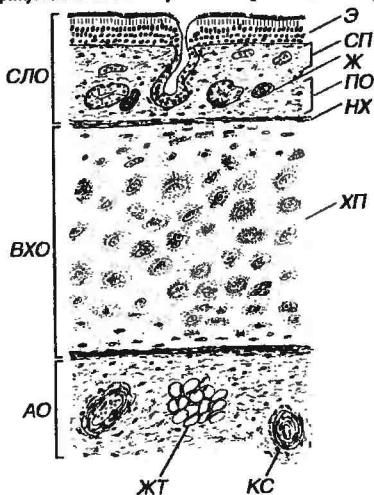


Рис. 6-4. Стенка трахеи. СЛО - слизистая оболочка: Э - эпителий, СП - собственная пластинка, ПО - подслизистая основа, Ж - железы ВХО - волокнисто-хрящевая оболочка: ХП - хрящевое полукольцо, НХ - надхрящница. АО - адвентициальная оболочка: ЖТ - жировая ткань, КС - кровеносные сосуды.

1. Слизистая оболочка включает эпителий, собственную пластинку и подслизистую основу.

а) эпителий - однослойный многорядный призматический реснитчатый - располагается на толстой базальной мембране.

б) собственная пластинка образована рыхлой волокнистой тканью с высоким содержанием продольно расположенных эластических волокон и мелкими пучками циркулярно идущих гладкомышечных клеток; мышечная пластинка отсутствует. Могут встречаться отдельные лимфатические узелки.

в) подслизистая основа также образована рыхлой тканью; она содержит концевые отделы белково-слизистых желез, в особенности, в

задних и боковых отделах органа и между хрящевыми кольцами. Их секрет выводится на поверхность эпителия.

2. Волокнисто-хрящевая оболочка образована подковообразными полукольцами, состоящими из гиалинового хряща; их открытые края направлены кзади и связаны пластинкой плотной соединительной ткани с высоким содержанием гладкомышечных клеток. Благодаря этому задняя стенка трахеи может растягиваться в момент прохождения пищевого комка по пищеводу, прилежащему к ней сзади. Промежутки между соседними полукольцами заполнены плотной соединительной тканью, переходящей в надхрящницу.

3. Адвентициальная оболочка состоит из рыхлой волокнистой соединительной ткани, связывающей трахею с соседними органами.

БРОНХИ

Трахея разделяется на два главных бронха, которые проникают в ворота легких, те в свою очередь делятся на долевые бронхи (два слева и три справа). Долевые бронхи разветвляются на сегментарные, еще дистальнее расположены субсегментарные, дающие начало внутривидольковым.

Бронхи по строению стенки разделяют на крупные (долевые, зональные, сегментарные), средние (субсегментарные) и мелкие (внутридолевые) - рис. 6-5. Стенка бронхов состоит из трех оболочек, которые имеют характерные особенности в каждом из отделов бронхиального дерева.

Главные бронхи сходны по строению с трахеей: эпителий - высокий призматический, железы лежат отдельными группами, гиалиновые хрящи имеют вид почти замкнутых колец. Мышечная ткань содержится в незначительном количестве и не образует сплошных колец.

Крупные бронхи характеризуются значительным содержанием в высоком призматическом эпителии бокаловидных клеток; мышечные пучки образуют замкнутые кольца, гиалиновый хрящ располагается в виде пластин. Железы сравнительно многочисленны; в собственной пластинке, подслизистой основе (реже в адвентиции) встречаются лимфатические узелки.

Средние бронхи выстланы многорядным призматическим эпителием, который ниже, чем в крупных, с меньшим содержанием бо-

каловидных клеток. Мышечные элементы образуют крупные пучки. Желез не много, их концевые отделы обычно лежат между островками эластического хряща, образующими основу волокнисто-хрящевой оболочки и расположенными, как правило, в области деления бронхов. Могут встречаться лимфатические узелки.

Мелкие бронхи выстланы более низким эпителием, чем средние (обычно двурядным), бокаловидные клетки единичны. Железы отсутствуют, хрящевая ткань может встречаться лишь в виде очень мелких зерен эластического хряща, лимфатические элементы распределены диффузно. Важной особенностью служит мощное развитие циркулярных пучков гладкомышечных клеток в стенке, при сокращении которых просвет бронха (в отсутствие жесткого каркаса) резко уменьшается.

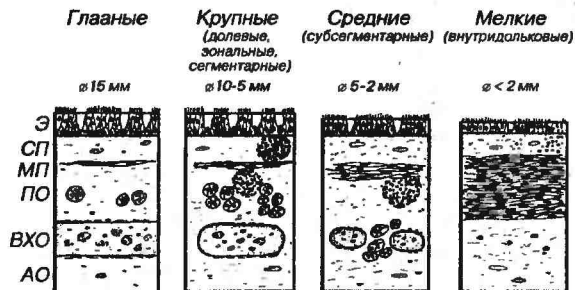


Рис. 6-5. Стрoение стенки бронхов различного калибра (схема). Э - эпителий, СП - собственная пластинка, МП - мышечная пластинка, ПО - подслизистая основа, ВХО - волокнисто-хрящевая оболочка, АО - адвентициальная оболочка. Объяснение в тексте. Различия абсолютной толщины стенки бронхов на схеме не отражены.

При *бронхиальной астме* под влиянием биологически активных веществ, выделяемых вследствие *аллергической реакции*, происходит спазмирование мускулатуры именно *мелких бронхов*, которое сопровождается накоплением слизи в воздухоносных путях и затруднением дыхания. Сократимость бронхов резко усиливается при повреждении эпителия, что также важно в патогенезе этого заболевания.

Терминальные (конечные) бронхиолы - наиболее дистальные отделы воздухоносных путей диаметром менее 0.5 мм - выстланы *однослойным кубическим реснитчатым эпителием*, в котором имеются *реснитчатые, щеточные клетки и клетки Клара*; бокаловидные клет-

ки отсутствуют. Собственная пластинка содержит эластические волокна и продольно ориентированные пучки гладкомышечных клеток.

РЕСПИРАТОРНЫЙ ОТДЕЛ ЛЕГКОГО

Респираторный отдел легкого осуществляет функцию газообмена и состоит из структурно-функциональных единиц - ацинусов, - каждый из которых включает респираторные бронхиолы трех порядков, альвеолярные ходы и альвеолярные мешочки (рис. 6-6). Ацинусы разделены тонкими прослойками соединительной ткани: 12-18 ацинусов образуют легочную дольку.

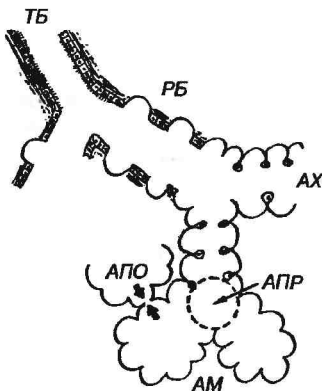


Рис. 6-6. Терминальная бронхиола и ацинус легкого (схема). ТБ - терминальная бронхиола, РБ - респираторная бронхиола, АХ - альвеолярный ход, АПР - альвеолярное преддверие, АМ - альвеолярные мешочки, АПО - альвеолярные поры (Кона).

1. Респираторные бронхиолы выстланы однослойным кубическим эпителием, состоящим из клеток Клара и отдельных реснитчатых клеток; частично их стенка представлена альвеолами (см. ниже), образованными плоскими клетками. Альвеолы в стенке бронхиолы являются участками, в которых осуществляется газообмен; в дистальном направлении их число нарастает, а промежутки между ними, выстланные кубическим эпителием, уменьшаются. Собственная пластинка сходна с таковой в терминальной бронхиоле.

2. Альвеолярные ходы отходят от респираторных бронхов; их стенка образована альвеолами, между которыми кольцеобразно располагаются пучки гладкомышечных клеток, выступающие в просвет и имеющие булавообразную форму.

3. Альвеолярные мешочки представляют собой скопления альвеол на дистальном крае альвеолярного хода. Участок отхождения мешочков называется *преддверием*.

Альвеолы - округлые образования диаметром 200-300 мкм, выстланные плоским эпителием и окруженные густой капиллярной сетью. В легких человека имеется 300-500 млн. альвеол с общей площадью поверхности до 150 м². Эпителиальную выстилку альвеол образуют клетки двух типов - плоские, или респираторные (клетки I типа) и большие, или гранулярные (клетки II типа) - рис. 6-7.

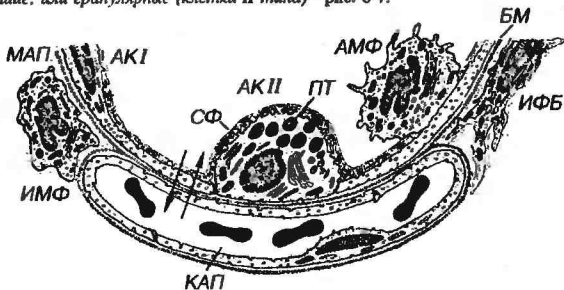


Рис. 6-7. Альвеола и межалвеолярная перегородка. АК I - альвеолярная клетка I типа, АК II - альвеолярная клетка II типа: ПТ - глистничатое тельце, СФ - сурфактант, АМФ - альвеолярный макрофаг, МАП - межалвеолярная перегородка: КАП - капилляр, ИФБ - интерстициальный фибробласт, ИМФ - интерстициальный макрофаг, БМ - базальная мембрана. Стрелками показано направление диффузии газов через аэро-гематический барьер.

а) клетки I типа - плоские, неправильной формы с истонченной (менее 0,2 мкм) цитоплазмой, содержащей слабо развитые органеллы и большое число пиноцитозных пузырьков. Они занимают 95-97% площади поверхности альвеол, являются компонентом аэро-гематического барьера (см. ниже) и связаны друг с другом и с клетками II типа плотными соединениями. Клетки I типа очень чувствительны к токсическим веществам.

б) клетки II типа почти так же многочисленны, как клетки I типа, среди которых они лежат поодиночке или мелкими группами (по 2-3), однако они покрывают лишь 2-5% площади альвеол. Они кубической формы, секреторные, с хорошо развитыми органеллами и осmioфильными гранулами диаметром 1-2 мкм, содержащими пластинчатый материал (*пластинчатые тельца*). Содержимое гранул выделяется, формируя на поверхности альвеолярного эпителия слой *поверхностно-активного вещества* липопротейдной природы - **сурфактанта**, который включает две фазы:

(1) *гипофазу* - нижнюю, состоящую из *тубулярного миелина*, имеющего решетчатый вид и сглаживающего неровности эпителия;

(2) *апофазу* - поверхностную *мономолекулярную пленку* фосфолипидов, обращенную в полость альвеолы гидрофобными участками.

Функции сурфактанта: (1) *снижение поверхностного натяжения* пленки тканевой жидкости, покрывающей альвеолярные клетки, способствующее расправлению альвеол и препятствующее слипанию их стенок при дыхательных движениях; (2) *формирование противоотечного барьера*, препятствующего выделению жидкости из интерстиция в просвет альвеол; (3) *бактерицидная*; (4) *иммуномодулирующая*; (5) *стимуляция активности альвеолярных макрофагов*. Сурфактант проницаем для газов и входит в состав аэро-гематического барьера.

Динамика обмена сурфактанта: до 10-40% всего количества сурфактанта обновляется в течение 1 ч; его поглощение осуществляется клетками II типа (которые в дальнейшем его вновь секретируют), а также альвеолярными макрофагами. Частично он попадает в воздухоносные пути.

Сурфактант вырабатывается в конце *внутриутробного развития* и присутствует в легких к моменту рождения в количествах, достаточных для обеспечения нормального дыхания. При его отсутствии или нехватке (например, у недоношенных детей) развивается *синдром дыхательной недостаточности*. Поэтому уровни сурфактанта в амниотической жидкости определяют для оценки зрелости плода. Его выработка осуществляется в присутствии *кортикостероидов*, которые используют в лечебных целях для стимуляции секреции сурфактанта.

Помимо участия в выработке и поглощении сурфактанта, клетки II типа выполняют ряд других важных функций:

(1) регулируют транспорт воды и ионов через эпителий; (2) участвуют в обмене ксенобиотиков; (3) синтезируют и секретируют лизоцим и интерферон; (4) обезвреживают окислители; (5) являются камбиальными элементами альвеолярного эпителия (скорость их обновления составляет 1% в сутки).

Межалвеолярные перегородки разделяют соседние альвеолы. В их наиболее тонких участках уплощенные части альвеолярных клеток I типа и эндотелиоцитов разделены лишь общей слившейся базальной мембраной. Благодаря этому барьер между просветом альвеолы и капилляра имеет здесь минимальную толщину (0,2-0,5 мкм), что обеспечивает эффективный газообмен между воздухом и кровью. Газообмен осуществляется пассивной диффузией.

Аэрогематический барьер, таким образом, включает следующие компоненты: 1) слой сурфактанта; 2) истонченную цитоплазму альвеолярной клетки I типа, 3) слившуюся базальную мембрану альвеолярной клетки I типа и эндотелиоцита; 4) истонченную цитоплазму эндотелиоцита капилляра.

В более толстых участках межалвеолярных перегородок у каждого типа эпителия имеется своя базальная мембрана, а капилляры и небольшое количество соединительнотканых элементов образуют *интерстиций* (см. рис. 6-7). В интерстиции встречаются *фибробласты и фиброциты, макрофаги, тучные клетки, лимфоциты, гранулоциты*, коллагеновые и эластические волокна, безмиелиновые нервные волокна.

Эластические волокна оплетают каждую альвеолу в виде корзинки, препятствуя их перерастяжению. Разрушение этого эластического каркаса, вызывающее снижение эластичности легких и площади дыхательной поверхности, характерно для медленно развивающегося заболевания, приводящего к дыхательной недостаточности - *эмфиземы легких*.

Межалвеолярные поры (Кона) диаметром 10-15 мкм связывают соседние альвеолы (см. рис. 6-6) и, возможно, служат для уравнивания давления между ними, однако они часто закрыты сурфактантом.

Альвеолярные макрофаги являются высокоактивными свободными фагоцитами, перемещающимися по поверхности альвеолярной выстилки и очищающими ее от частиц пыли и микроорганизмов. На светоптическом уровне их цитоплазма имеет пенистый вид, на электронномикроскопическом определяется развитый лизосомальный аппарат

(см. рис. 6-7). Они обладают мощным фагоцитарным потенциалом, высокой активностью лизосомальных ферментов, вырабатывают *анти-микробные вещества, цитокины, гормоны* (лизоцим, супероксид, компоненты комплемента, простагландины, лейкотриены, ИЛ-1, интерферон, гранулоцитозетины, противоопухолевые факторы). Эти клетки имеют костномозговое происхождение; их популяция поддерживается как за счет их размножения в легком, так и в результате превращения из моноцитов. Предполагают, что их непосредственными предшественниками служат *интерстициальные макрофаги* (см. рис. 6-7).

После фагоцитоза частиц альвеолярные макрофаги перемещаются в респираторные бронхиолы, а оттуда - вследствие деятельности реснитчатого эпителия попадают в *мокруту*. Вторым направлением их миграции служит интерстиций и далее - лимфатические пути.

Альвеолярные макрофаги, фагоцитировавшие угольную пыль, называют *"пылевыми клетками"*, а макрофаги, поглотившие и переварившие эритроциты (попадают в альвеолы при сердечной недостаточности) и содержащие пигмент гемосидерин - результат разложения гемоглобина - *"клетками сердечной недостаточности"*.

Активность альвеолярных макрофагов снижается при *курении* (хотя их число у курильщиков увеличено), а также при *голодании, охлаждении*. Выделение некоторых ферментов макрофагами (коллагеназы, эластазы) может вызывать повреждение легкого и лежит в основе патогенеза *эмфиземы*.

ПЛЕВРА

Плевра представляет собой *серозную оболочку легкого* и состоит из *двух листков - париетального и висцерального*, которые соединяются друг с другом в области *ворот легкого*. Каждый листок образован *мезотелием*, лежащим на тонком слое *соединительной ткани*, содержащей коллагеновые и эластические волокна. В норме между листками, покрытыми мезотелием, имеется узкое щелевидное пространство, заполненное жидкостью, обеспечивающей их взаимное скольжение. При патологии жидкость, пропотевающая через стенки сосудов, может в значительных количествах накапливаться в полости плевры. В участках повреждения мезотелия между листками нередко формируются соединительнотканые спайки, затрудняющие движения легких при дыхании.

НЕДЫХАТЕЛЬНЫЕ ФУНКЦИИ ЛЕГКОГО

Недыхательные функции органов дыхательной системы в большей части относятся к деятельности легкого:

① *депонирование крови* - в частности, форменных элементов (*лейкоцитов и тромбоцитов*) осуществляется легкими, которые участвуют в регуляции их содержания в крови;

② *регуляция свертывания крови* - обеспечивается благодаря выработке в легких *кофакторов* (тромбопластин) или *ингибиторов* (гепарин) *гемокоагуляции*;

③ *фильтрация частиц из крови* - происходит в мелких артериях и капиллярах легких, служащих для них своеобразными "ловушками". В этих сосудах *физиологические эмболы* (частицы плаценты, кусочки костного мозга, мелкие тромбы) быстро подвергаются рассасыванию;

④ *метаболическая* - в капиллярах легких за счет высокой активности *ангиотензин-конвертирующего фермента* неактивный биологически ангиотензин I превращается ангиотензин II - мощный сосудосуживающий фактор, который стимулирует выделение альдостерона корой надпочечника. Этот фермент вызывает также деградацию брадикинина - активного сосудорасширяющего вещества;

⑤ *эндокринная* - во всех отделах воздухоносных путей, в особенности в их дистальных участках, располагаются *эндокринные клетки*, представляющие собой часть *диффузной эндокринной системы* и выполняющие, предположительно, хемо- и барорецепторную функции. Эти клетки лежат поодиночке или небольшими группами, в том числе в составе *нейроэпителиальных телец* - внутриэпителиальных компактных овальных образований, в которых они окружены нервными волокнами. Эндокринные клетки вырабатывают *пептидные гормоны и биоамины*, которые влияют на тонус бронхов (*паракринное действие*), а также способны оказывать дистантное влияние (*эндокринное*). Из этих клеток развиваются своеобразные опухоли легкого, которые в некоторых случаях обладают гормональной активностью. Эндокринные клетки особенно многочисленны у плодов, в связи с чем предполагают, что они могут оказывать влияние на развитие легкого;

⑥ *иммунная функция* - обусловлена тем, что дыхательная система, занимая *второе место* (после пищеварительного тракта) по объему поступающего через нее в организм *антигенного материала*, участвует в его захвате, процессинге и формировании ответных реакций.

Выводная функция обеспечивается:

1) *диффузно распределенными элементами* - дендритными клетками и лимфоцитами в эпителии воздухоносных путей, макрофагами, плазматическими клетками и лимфоцитами в их собственной пластинке, альвеолярными и интерстициальными макрофагами в респираторном отделе;

2) *компактными специализированными структурами*: глоточной и трубными миндалинами, а в легком - так называемой бронхоассоциированной лимфоидной тканью (БАЛТ) и диффузными лимфоидными скоплениями.

БАЛТ сосредоточена преимущественно в области бифуркаций бронхального дерева (в местах усиленного воздействия вдыхаемых частиц) и по строению сходна с пейеровой бляшкой. Она организована в виде лимфатических узелков (*В-зависимая зона*) и парафолликулярных участков (*Т-зависимая зона*). Над куполом узелка - уплощенный *нереснитчатый эпителий* с высокой пиноцитозной активностью, обеспечивающий поглощение и быстрый транспорт антигенов из просвета путей. Антигены далее поглощаются антиген-представляющими клетками, которые подвергают их процессингу и взаимодействуют с лимфоцитами.

Лимфоидные скопления встречаются вблизи респираторных бронхов и также связаны с участками эпителия с высокой активностью переноса антигенов. Отчетливые Т- и В-зависимые зоны в них отсутствуют.

Из БАЛТ и лимфоидных скоплений в лимфатические узлы мигрируют Т- и В-иммунобласты, которые дают популяции клеток, поступающих в циркуляцию, а затем в виде предшественников плазмочитов и Т-клеток выселяющихся в слизистую оболочку воздухоносных путей. Плазматические клетки, вырабатывающие *секреторный IgA*, в больших количествах обнаруживаются *под эпителием и вблизи концевых отделов желез*. IgA транспортируется железистым эпителием в комплексе с вырабатываемым им *секреторным компонентом* и выделяется вместе со слизью на поверхность воздухоносных путей. IgA блокирует прикрепление микроорганизмов к поверхности эпителия, вызывает их слипание. У лиц с недостаточностью его выработки (например, вследствие генетического дефекта) имеется высокая предрасположенность к развитию воспалительных заболеваний дыхательных путей. Курение угнетает выработку IgA.

Глава 7

ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Выделительная система включает почки, которые образуют мочу, и мочевыводящие пути - мочеточники, мочевой пузырь и мочепускательный канал. Частично выделение продуктов метаболизма может осуществляться кожей и слизистыми оболочками, а также связанными с ними железами (см. соответствующие разделы), однако в физиологических условиях их экскреторная функция невелика (за исключением выделения углекислого газа легкими) и приобретает существенное значение лишь при почечной недостаточности.

ПОЧКИ

Почки - главные органы выделительной системы; их основной функцией является *поддержание гомеостаза* в организме, включающее:

- ① *удаление из организма конечных продуктов обмена* и чужеродных веществ;
- ② *регуляцию водно-солевого обмена* и кислотно-щелочного равновесия;
- ③ *регуляцию артериального давления*;
- ④ *регуляцию эритропоэза*.

Имеют бобовидную форму, покрыты тонкой *капсулой* из плотной волокнистой *соединительной ткани*, содержащей гладкомышечные клетки, и состоят из *коркового* и *мозгового вещества*.

Корковое вещество образует сплошной слой толщиной 7-10 мм под капсулой органа, от которого в мозговое вещество направляются *почечные столбы (Бертена)*.

Мозговое вещество состоит из 10-18 конических *мозговых пирамид*, от основания которых в корковое вещество проникают *мозговые лучи*. Вершины пирамид (*сосочки*) обращены в *малые чашечки*, из которых моча попадает через *большие чашечки* в *почечную лоханку*, выходящую из *ворот* почки. Пирамида с покрывающим ее участком коры образуют *почечную долю*, а мозговой луч с окружающим его корковым веществом - *почечную дольку*.

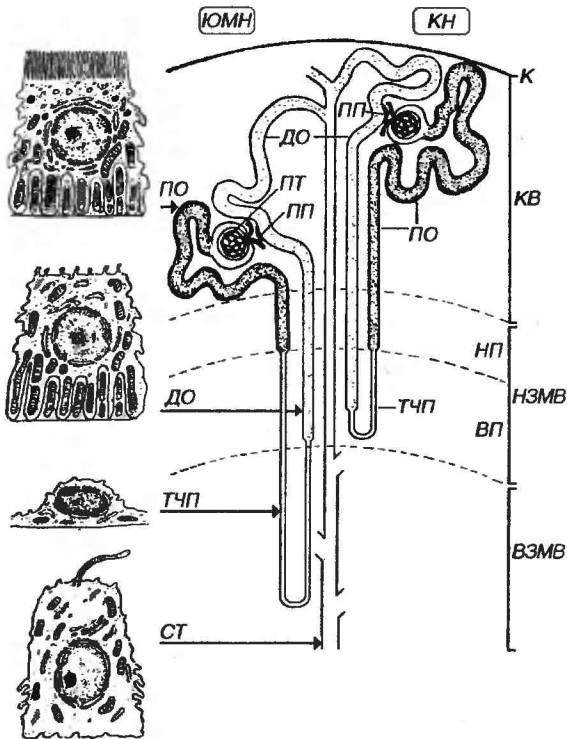


Рис. 7-1. Нефроны и собирательные трубочки. К - капсула, КВ - корковое вещество, НЗМВ - наружная зона мозгового вещества, ВЗМВ - внутренняя зона мозгового вещества, НП - наружная полоска, ВП - внутренняя полоска, КН - корковый нефрон, ЮМН - юкстамедуллярный нефрон, ПТ - почечное тельце, ПО - проксимальный отдел (проксимальный извитой каналец + проксимальный прямой каналец), ТЧП - тонкая часть петли, ДО - дистальный отдел (дистальный прямой каналец + дистальный извитой каналец), ПП - плотное пятно, СТ - собирательные трубочки.

Нефрон является структурно-функциональной единицей почки; каждая почка содержит 1-4 млн. нефронов. В него входят отделы, различающиеся своими морфофункциональными характеристиками: 1) почечное тельце, 2) проксимальный, 3) тонкая часть петли, 4) дистальный (рис. 7-1).

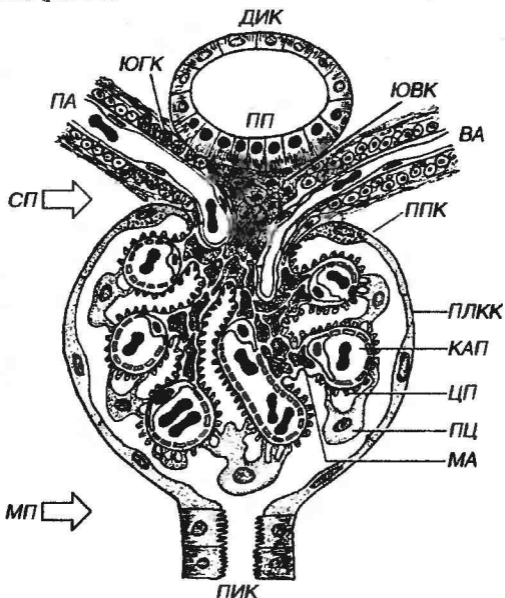


Рис. 7-2. Почечное тельце и юстагломерулярный аппарат. СП - сосудистый полюс (почечного тельца), МП - мочевой полюс, ПИК - проксимальный извитой каналец, КАП - капилляры (сосудистого клубочка), МА - мезангий, ПЛКК - париеальный листок капсулы клубочка, ППК - перитубулярные клетки, ПЦ - подоциты, ЦП - цитоподии, ДИК - дистальный извитой каналец, ПП - плотное пятно, ПА - приносящая артериола, ВА - выносящая артериола, ЮГК - юстагломерулярные клетки, ЮВК - юставазкулярные клетки (по М.Россу и соавт., с изменениями).

1. Почечное тельце обеспечивает процесс избирательной фильтрации крови, в результате которого образуется первичная моча. Оно состоит из **сосудистого клубочка**, покрытого **капсулой клубочка**

(Шумлянско-Боумена), образованной двумя листками, разделенными шелевидной полостью капсулы (рис. 7-2). Тельце имеет два полюса: *сосудистый* (в области расположения приносящей и выносящей артериол) и *мочевой* (в участке отхождения почечного канальца).

а) сосудистый клубочек образован 20-40 капиллярными петлями, между которыми находится особая соединительная ткань - мезангий.

(1) *капилляры* выстланы *фенестрированным эндотелием*, который покрыт *гликокаликсом*, несущим отрицательный заряд; *поры* диаметром 70-100 нм занимают до 30% поверхности клеток (некоторые из них закрыты *диафрагмами* - тонкими белково-полисахаридными пленками). Эндотелий располагается на базальной мембране, которая в большинстве участков является общей с клетками висцерального листка капсулы (рис. 7-3). Общая поверхность капилляров клубочков составляет 1.5 м².

(2) *мезангий* состоит из *мезангиальных клеток* и *межклеточного вещества (матрикса)*, располагается между капиллярами клубочка и переходит в *юкставазальную ткань* (см. рис. 7-2).

Мезангиальные клетки - отростчатые, с плотным ядром, хорошо развитыми органеллами, большим количеством филаментов (в том числе сократительных) в периферических участках цитоплазмы. Выполняют роль *поддерживающих элементов*, могут *регулировать кровоток* в клубочке (благодаря сократительным свойствам), обладают *фагоцитарными* свойствами (поглощают макромолекулы, накапливающиеся при фильтрации, участвуют в обновлении базальной мембраны), *вырабатывают матрикс* мезангия (содержит глюкозаминогликаны, фибронектин, ламинин).

б) капсула клубочка (Шумлянско-Боумена) образована двумя листками - *париетальным* и *висцеральным*.

(1) *париетальный листок* представлен *однослойным плоским эпителием*, который переходит в *висцеральный листок* в области сосудистого полюса тельца и в эпителий проксимального отдела - в области мочевого полюса.

В участке капсулы, в виде пояса окружающем сосудистый полюс, обнаружены особые *периполярные клетки* с *секреторными гранулами* в цитоплазме, содержимое которых выделяется в просвет капсулы.

Функция этих клеток и природа синтезируемого ими вещества неизвестны.

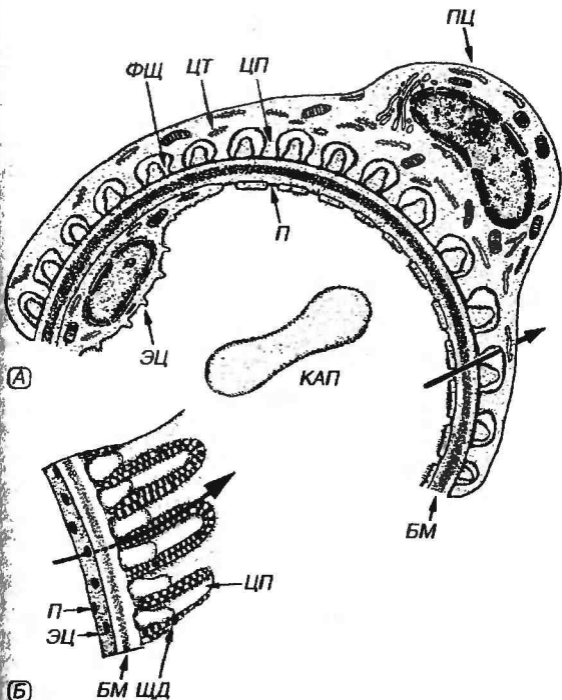


Рис. 7-3. Фильтрационный барьер в почечном тельце. А - вид на срезе: КАП - капилляр (сосудистого клубочка). ЭЦ - эндотелиоцит, П - поры, БМ - базальная мембрана, ПЦ - подоцит, ЦТ - цитотрабекулы, ЦП - цитоподии, ФЩ - фильтрационные щели. Направление ультрафильтрации показано толстой стрелкой. Б - участок барьера в трехмерной реконструкции: ЩД - щелевые диафрагмы; остальные обозначения как на рис. 7-3 (А).

(2) висцеральный листок, охватывающий капилляры клубочка, образован крупными отростчатыми эпителиальными клетками - подоци-

тами (см. рис. 7-3). От их тела, содержащего хорошо развитые органеллы и выступающего в полость капсулы, отходят длинные и широкие *первичные отростки (цитотрабекулы)*, разветвляющиеся на *вторичные*, которые, в свою очередь, дают *третичные*. Все отростки образуют многочисленные выросты (*цитоподии*), которые интердигитируют с аналогичными выростами отростков того же или другого подоцита. Цитоподии покрыты толстым слоем гликокаликса и лежат на базальной мембране на расстоянии 25-60 нм друг от друга. Между ними находятся *фильтрационные щели*, которые закрыты тонкими *щелевыми диафрагмами* с поперечной исчерченностью и уплотненным продольным филаментом в центре). Молекулы, которые при фильтрации откладываются в щелях, фагоцитируются подоцитами.

Базальная мембрана - толстая, общая для эндотелия капилляров и подоцитов. Образована *тремя* слоями: *двумя периферическими светлыми* и *центральным плотным*. Светлые слои содержат *ламинин* и *гепаран сульфат* и обладают *анионными участками*, ограничивающими проницаемость для отрицательно заряженных молекул. Плотный слой содержит *коллаген IV типа*.

Фильтрационный барьер в почечном тельце представляет собой совокупность структур, через которые вещества фильтруются из крови в первичную мочу. В его состав входят (см. рис. 7-3):

- 1) *цитоплазма фенестрированных эндотелиоцитов* капилляра клубочка;
- 2) *трехслойная базальная мембрана* (общая для эндотелия и подоцитов);
- 3) *щелевые диафрагмы*, закрывающие фильтрационные щели (между цитоподиями подоцита).

Проницаемость фильтрационного барьера для данного вещества определяется массой, зарядом и конфигурацией его молекул. Вещества с молекулярной массой свыше 69 000 в норме не попадают в мочу. Эндотелий задерживает форменные элементы крови и самые крупные белковые молекулы; *наименее проницаемой* частью барьера считают *плотный слой базальной мембраны* или *щелевые диафрагмы*. При повреждении барьера в мочу из крови попадает значительное количество белка и даже форменные элементы.

Эффективность фильтрации в почечном тельце обеспечивается необычно высоким (50-70 мм рт.ст.) давлением в капиллярах клубочка

(создается за счет меньшего диаметра *выносящей артериолы* по сравнению с *приносящей*), а также значительным объемом проходящей через них крови (1800 л/сут), в 10 раз превышающим объем клубочкового *фильтрата* (*первичной мочи*) - 180 л/сут.

2. Проксимальный отдел обеспечивает обратное всасывание (*реабсорбцию*) в *вокругканальцевые капилляры* более 80% объема *первичной мочи*. В нем происходит *активный транспорт ионов натрия* (*сопровождающийся пассивным переносом хлора и воды*) из просвета *канальца* в *кровь*. Осуществляется *реабсорбция аминокислот, белков, глюкозы, секреция органических кислот и оснований*, а также *экзогенных веществ*. В то время как *полезные вещества реабсорбируются*, *конечные продукты обмена накапливаются в моче*.

Включает *проксимальный извитой каналец* и *проксимальный прямой каналец* (*нисходящую толстую часть петли*); начинается от *мочевого полюса* капсулы *почечного тельца* и резко переходит в *тонкую часть петли* (см. рис. 7-1). Имеет вид *толстой* (диаметр 40-60 мкм) *трубочки*; выстлан *однослойным кубическим каемчатым эпителием*, клетки которого *окрашиваются оксифильно* и содержат хорошо развитые *органеллы* (см. рис. 7-1 и 7-4).

В *базальной части* клеток *цитоплазма* образует *переплетающиеся отростки* (*базальный лабиринт*), внутри которых *перпендикулярно базальной мембране* располагаются *удлиненные митохондрии*, что создает на *светооптическом уровне* картину "*базальной исчерченности*". *Плазмолемма* в области *базального лабиринта* и по *латеральной поверхности* клеток (*образующей выраженные интердигитации и межклеточные канальцы*) характеризуется *очень высокой активностью натриевого насоса*, обеспечивающего *транспорт натрия*.

На *апикальной поверхности* клеток - *несколько тысяч длинных* (3-6 мкм) *микроворсинок* (*увеличивающих ее площадь в 20-30 раз*), между ними - *многочисленные ямки*, превращающиеся в *пиноцитозные пузырьки*, *транспортирующие макромолекулы* (*преимущественно белки*). *Пузырьки сливаются друг с другом*, образуя *вакуоли*, *содержимое которых переваривается лизосомами*.

3. Тонкая часть петли вместе с *толстой* (*дистальным прямым канальцем*) обеспечивает *концентрацию мочи*. Она представляет собой *U-образную трубочку* диаметром 13-15 мкм, состоящую из *тонкого нисходящего* и (в *нефронах с длинной петлей - юстамедуллярных*) *тонко-*

го восходящего звеньев (см. рис. 7-1). Через ее стенку из просвета канальца в нисходящей части пассивно переносится вода, в восходящей части (непроницаемой для воды) - осуществляется диффузия $NaCl$.

Образована плоскими эпителиальными клетками со слабо развитыми органеллами и небольшим количеством коротких микроворсинок. Ядродержащая часть клетки выступает в просвет.

4. Дистальный отдел участвует в избирательной реабсорбции веществ, осуществляет транспорт электролитов (ионов Na^+ и Cl^-) из просвета. Этот процесс стимулируется альдостероном, задерживающим натрий в организме и усиливающим выделение калия с мочой. В начальной части проницаем для $NaCl$, но непроницаем для воды.

Включает дистальный прямой каналец (восходящую толстую часть петли), дистальный извитой каналец и связующий каналец (см. рис. 7-1). Короче и тоньше (30-50 мкм) каналцев проксимального отдела. Выстлан однослойным кубическим эпителием со светлой цитоплазмой (см. рис. 7-4), развитыми митохондриями на латеральной поверхности и базальным лабиринтом (базальной исчерченностью). Щеточная каемка отсутствует; пиноцитозные пузырьки и лизосомы немногочисленны. Дистальный каналец возвращается к почечному тельцу того же нефрона и в области его сосудистого полюса видоизменяется, образуя т.н. плотное пятно - часть юкстагломерулярного аппарата (см. ниже).

Собираательные трубочки (см. рис. 7-1) не входят в состав нефрона, отличаются от него своим происхождением, но тесно связаны с ним топографически и функционально.

Располагаются в корковом и мозговом веществе (см. рис. 7-4), образуя разветвленную систему. Выстланы кубическим эпителием в коре и поверхностных отделах мозгового вещества и призматическим - в его глубоких отделах. Эпителий содержит два типа клеток:

1) светлые (главные) клетки (численно преобладают) - со слабо развитыми органеллами и выпуклой, сравнительно гладкой апикальной поверхностью с длинной единичной ресничкой. Обеспечивают пассивную реабсорбцию воды.

2) темные клетки - с плотной гиалоплазмой, большим количеством митохондрий и базальными складками. На апикальной поверхности - множественные микроскладки. Содержат внутриклеточные каналцы

и тубулярно-везикулярные структуры: схожны с обкладочными клетками желудка. Секретируют HCl, закисляя мочу.

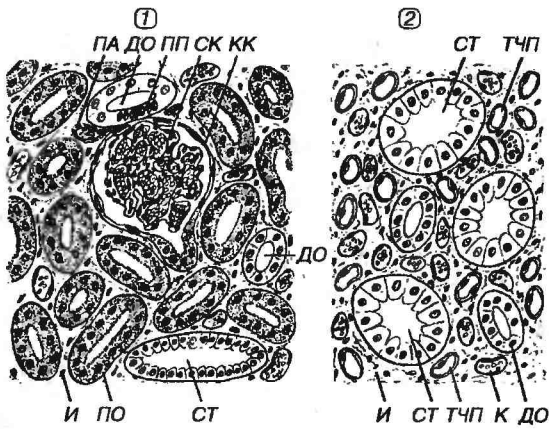


Рис. 7-4. Почка: участок коркового (1) и мозгового (2) вещества. СК - сосудистый клубочек, КК - капсула клубочка, ПА - приносящая артериола, ПО - проксимальный отдел (нефрона), ТЧП - тонкая часть петли, ДО - дистальный отдел, ПП - плотное гатно, СТ- собирательная трубочка, И - интерстиций, К - капилляры.

Крупные медуллярные собирательные трубочки (Беллини) образованы высокими призматическими клетками с выпуклыми апикальными полюсами. На латеральной поверхности - многочисленные микроворсинки, обращенные в межклеточные каналы (расширяющиеся под влиянием АДГ).

Проницаемость собирательных трубочек для воды усиливается под влиянием АДГ, который способствует задержке воды в организме и превращению мочи из изотонической в гипертоническую. Недостаточность АДГ приводит к усиленной потере воды (несахарный диабет). Альдостерон в собирательных трубочках (как и в дистальном отделе) стимулирует реабсорбцию ионов натрия и секрецию ионов калия.

Типы нефронов выделяют на основании особенностей их *топографии, строения, функции и кровоснабжения* (см. рис. 7-1):

1) **корковые (с короткой петлей)** - составляют 80% нефронов; их почечные тельца располагаются в корковом веществе, сосудистые клубочки функционируют под большим давлением и активно участвуют в образовании первичной мочи, а относительно короткие петли (не содержащие тонкого восходящего звена) заканчиваются в наружном слое мозгового вещества.

2) **юкстамедуллярные (с длинной петлей)** - составляют 20% нефронов; их почечные тельца лежат вблизи кортико-медуллярной границы и крупнее, чем в корковых нефронах. Сосудистые клубочки функционируют под малым давлением (выносящие артериолы шире приносящих) и не играют важной роли в процессе фильтрации. Петля - длинная (преимущественно за счет тонкой части с длинным восходящим звеном), глубоко проникает в мозговое вещество (до вершины пирамид), обеспечивая создание гипертонической среды в его интерстиции, необходимой для концентрирования мочи.

Интерстиций - соединительнотканый компонент почки, окружающий в виде тонких прослоек нефроны, собирательные трубочки, кровеносные и лимфатические сосуды и нервные волокна (см. рис. 7-4). Более развит в мозговом веществе. Содержит фибробласты, гистиоциты, лимфоцитоподобные клетки, а в мозговом веществе - особые **интерстициальные клетки** нескольких типов, в том числе **веретеновидные клетки**, лежащие перпендикулярно ходу канальцев и сосудов и охватывающие их своими ветвящимися отростками. В их цитоплазме - липидные капли и сократительные микрофиламенты. Предполагается, что эти клетки вырабатывают **простагландины**, которые участвуют в регуляции общего и почечного кровотока, и **брадикинин** - мощный вазодилататор.

Юстагломерулярный аппарат - сложное структурное образование, регулирующее кровяное давление посредством так называемой **ренин-ангиотензиновой системы**. В ответ на падение давления или снижение объема крови выделяет **ренин** - фермент, который отщепляет **ангиотензин I** от белка плазмы крови **ангиотензиногена**. Другой фермент (в легких) превращает ангиотензин I в **ангиотензин II**, который **повышает давление**, вызывая сужение артериол и стимулируя секрецию **альдостерона** клубочковой зоной коры надпочечника.

Юкстагломерулярный аппарат находится у сосудистого полюса клубочка и включает три элемента (см. рис. 7-2):

1) *плотное пятно* - участок канальца дистального отдела, расположенный в промежутке между *приносящей* и *выносящей* артериолами у сосудистого полюса почечного тельца.

Состоит из 15-40 специализированных высоких узких эпителиальных клеток, располагающихся на прерывистой базальной мембране. Ядра лежат ближе друг к другу ("плотнее"), чем в других частях канальца. Органеллы развиты умеренно; базальные отростки непосредственно контактируют с юкстагломерулярными и юкставаскулярными клетками. Обладают осморорецепторной функцией: сигналы об изменениях концентрации Na^+ в дистальном отделе передаются ими юкстагломерулярным клеткам.

2) *юкстагломерулярные (эпителиоидные, зернистые) клетки* - видоизмененные гладкомышечные клетки средней оболочки приносящей (в меньшей степени - выносящей) артериолы у сосудистого полюса клубочка. Обладают барорецепторными свойствами и при падении давления выделяют синтезированный ими и содержащийся в крупных плотных гранулах ренин. Органеллы развиты умеренно; за счет отростков образуют контакты с *интимой артериол* и *плотным пятном*.

3) *юкставаскулярные клетки (Гурмагтца)* - располагаются в пространстве треугольной формы между артериолами клубочка и плотным пятном и переходят в мезангий. Органеллы развиты слабо, а многочисленные отростки образуют сеть, контактирующую с юкстагломерулярными клетками и клетками плотного пятна. Точная функция не установлена; предполагается, что они передают сигнал с клеток плотного пятна на сосуды. В некоторых условиях могут вырабатывать ренин.

Кровоснабжение почек очень интенсивно (вся кровь проходит через них каждые 4-5 мин). В воротах почечная артерия делится на *междольевые*, идущие в почечных столбах. На уровне основания пирамид от них ответвляются *дуговые артерии* (идут вдоль кортико-медуллярной границы), от которых радиально в корковое вещество отходят *междольевые*. Последние проходят между соседними мозговыми лучами и дают начало *приносящим артериолам*, распадающимся на *капилляры клубочка* почечного тельца (первичные, образующие *чудесную сеть*), которые вновь сливаются в *выносящие артериолы*.

Выносящие артериолы собирают кровь из сосудистого клубочка; в корковых нефронах они сразу разветвляются на обширную сеть вторичных *вокругканальцевых (перитубулярных) фенестрированных капилляров*, а в юкстамедуллярных нефронах - дают длинные тонкие *прямые артериолы*, вдушие в мозговое вещество и сосочки, где они образуют сеть *перитубулярных фенестрированных капилляров*, а затем, изогнувшись в виде петли, возвращаются к кортикомедуллярной границе в виде *прямых венул (с фенестрированным эндотелием)*. Прямые сосуды тесно связаны с петлей нефронов, а капилляры играют важную роль в противоточном обмене с интерстицием.

Перитубулярные капилляры субкапсулярной области собираются в *поверхностные корковые вены*, сливающиеся в *звездчатые вены*, которые несут кровь в *междольковые вены*. Последние вливаются в *дуговые вены*, соединяющиеся с *междольковыми*, которые образуют *почечную вену*.

При *шоке* происходит спазм мелких артерий почки с нарушением кровоснабжения и повреждением коркового вещества (кровь сбрасывается в венозное звено через сосуды юкстамедуллярных нефронов). Следствием этого служит прекращение фильтрации в корковых нефронах и развитие *почечной недостаточности*.

Осмотическое разведение и концентрирование мочи в почке обеспечивается *противоточно-множительной системой*, деятельность которой регулируется АДГ. Она дает возможность выведения из организма значительного объема *гипотонической* мочи при усиленном потреблении воды и небольшого количества *гипертонической* мочи при необходимости сохранения воды в организме.

Действие противоточно-множительной системы связано с функцией *петли* нефрона, которая создает *осмотический градиент* в *интерстиции мозгового вещества* путем многократного переноса *небольших количеств ионов Na^+ и Cl^- по ее длине*. Оно включает обмен водой и ионами между интерстицием и фильтратом в петле нефрона.

В нисходящем звене петли *изотонический* фильтрат становится *гипертоническим* вследствие *переноса воды в интерстиций*, а *ионов Na^+ и Cl^- - в фильтрат*. В восходящем звене (*непроницаемом для воды*) в интерстиций транспортируются *ионы Na^+ и Cl^-* , вследствие чего в наружной части мозгового вещества устанавливается *осмотический градиент*, а фильтрат становится *гипотоническим*.

В собирательных трубочках, непроницаемых для воды в отсутствие АДГ, гипотонический фильтрат, поступающий из дистального отдела, не изменяется, в результате чего почки обильно выделяют гипотоническую мочу. В присутствии АДГ трубочки становятся проницаемыми для воды, поэтому фильтрат, поступающий из дистального отдела, продвигаясь по ним, теряет воду, и выделяется гипертоническая моча.

Сходные процессы транспорта воды и ионов происходят пассивно между интерстицием и кровью в прямых сосудах. Созданию и поддержанию градиента концентрации в мозговом веществе способствует мочевины, которая вместе с водой переносится в интерстиций из собирательных трубочек.

Эндокринная система почки образует ряд гормонально активных веществ:

1) ренин - вырабатывается юстагломерулярными клетками, повышает артериальное давление (см. юстагломерулярный аппарат);

2) эритропоэтин - источник выработки точно не установлен, наиболее вероятный - эндотелий клубочков (мезангий? юстагломерулярные клетки?). Воздействует на костный мозг, стимулирует эритропоэз;

3) простагландины (E_2 , $F_{2\alpha}$) - вырабатываются интерстициальными клетками мозгового вещества (возможно, и светлыми клетками собирательных трубочек). Снижают артериальное давление, влияют на секрецию ренина;

4) калликренн (элемент калликренин-кининовой системы) - вырабатывается предположительно клетками дистального (возможно, и проксимального) отдела, является ферментом, образующим кинины из субстратов плазмы. Кинины усиливают кровоток в почке и диурез; могут активировать как рениновую, так и простагландиновую системы.

МОЧЕВЫВОДЯЩИЕ ПУТИ

Включают почечные чашечки (малые и большие), лоханку, мочеточник, мочевой пузырь и мочеиспускательный канал. Стенки всех отделов мочевыводящих путей (за исключением последнего) построены сходным образом - в их состав входят три оболочки (рис. 7-5): 1) слизистая, 2) мышечная, 3) адвентициальная (в мочевом пузыре частично - серозная).

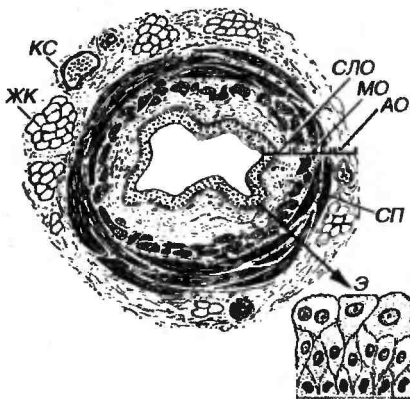


Рис. 7-5. Мочеточник (поперечный срез). СЛО - слизистая оболочка; Э - эпителий, СП - собственная пластинка, МО - мышечная оболочка, А - адвентиция; ЖК - жировые клетки, КС - кровеносные сосуды.

1. Слизистая оболочка образована эпителием, собственной пластинкой и подслизистой основой.

а) эпителий - переходный, его толщина и число слоев нарастают от чашечек к мочевому пузырю и уменьшаются при растяжении органов. Обладает непроницаемостью по отношению к воде и солям и способностью изменять свою форму. Его поверхностные клетки - крупные, с полиплоидными ядрами (или двуядерные), изменяющейся формой (округлой в нерастянутом состоянии и плоской - в растянутом), инвагинациями плазмолеммы и веретеновидными пузырьками в апикальной цитоплазме (резервами плазмолеммы, встраивающимися в нее при растяжении), большим числом микрофиламентов. Барьерная функция обеспечивается плотными соединениями между поверхностными клетками, значительной толщиной их плазмолеммы и ее особым химическим составом.

Эпителий мочевого пузыря в области внутреннего отверстия уретры образует небольшие инвагинации в соединительную ткань (железы), состоящие из клеток, вырабатывающих слизь.

б) *собственная пластинка* образована рыхлой *элаокисткой соединительной тканью*; она очень тонкая в чашечках и лоханке, более выраженная - в мочеточнике и мочевом пузыре.

в) *подслизистая основа* отсутствует в чашечках и лоханке; не имеет резкой границы с собственной пластинкой (отчего ее существование признается не всеми), однако она образована более рыхлой тканью с повышенным содержанием эластических волокон по сравнению с собственной пластинкой, что обеспечивает образование складок слизистой оболочки (в особенности, в мочеточнике и мочевом пузыре). Может содержать отдельные *лимфатические узелки*.

2. *Мышечная оболочка* содержит два или три нерезко разграниченных слоя, образованных пучками *гладкомышечных клеток*, окруженными прослойками соединительной ткани. Внутренний мышечный слой располагаются *продольно*, лежащий кнаружи от него - *циркулярно*. Помимо этого, в нижней трети мочеточника и в мочевом пузыре имеется наружный продольный слой. В чашечках и лоханке мышечная оболочка очень тонкая и состоит преимущественно из циркулярно расположенных мышечных пучков. В мочевом пузыре внутреннее отверстие уретры окружено циркулярным мышечным слоем (*внутренний сфинктер мочевого пузыря*).

3. *Адвентициальная оболочка* - наружная, образована *волокнистой соединительной тканью*; на верхней поверхности мочевого пузыря замещается *серозной оболочкой*.

Мочепускающий канал (уретра) по строению различается у мужчин и женщин.

А. Мужской мочепускающий канал относится как к *выделительной*, так и к *половой системе*. Состоит из *трех частей*: *простатическая* проходит внутри предстательной железы, *мембранозная* - проникает через мочеполовую диафрагму, *губчатая* - проходит в губчатом теле полового члена. В состав стенки канала входят *две оболочки* - *слизистая* и *мышечная*; адвентициальная оболочка типичного строения отсутствует.

1. *Слизистая оболочка* состоит из *эпителия* и *собственной пластинки*.

а) *эпителий* - в простатической части - *переходный*, на большем протяжении - *вариабельного строения* (многорядный или многослойный

цилиндрический), у наружного отверстия - многослойный плоский неороговевающий и (дистально) ороговевающий. Часто встречаются интраэпителиальные железы в виде гнезд слизистых клеток.

б) собственная пластинка представлена рыхлой волокнистой тканью; содержит концевые отделы слизистых уретральных желез (Литтре), наиболее развитых в губчатой части (иногда проникают в пещеристое тело).

2. Мышечная оболочка наиболее развита в простатической части, где она представлена внутренним продольным и наружным циркулярным слоями; в мембранозной части резко истончается, в губчатой - отсутствует. Мембранозная часть окружена скелетными мышцами, которые образуют наружный сфинктер мочевого пузыря.

Б. Женский мочепускательный канал относится исключительно к выделительной системе. В состав его стенки входят три оболочки:

1. Слизистая оболочка (образована эпителием и собственной пластинкой).

а) эпителий вблизи мочевого пузыря - переходный, на большем протяжении - многорядный или многослойный цилиндрический, у наружного отверстия - многослойный плоский неороговевающий. Последний, подобно эпителию влагалища (см. главу 9), является гормонально зависимым и в репродуктивном возрасте подвергается циклическим изменениям под действием женских половых гормонов. Встречаются интраэпителиальные гнезда слизистых клеток.

б) собственная пластинка образована рыхлой волокнистой тканью, содержит широкие тонкостенные венозные сосуды кавернозного типа и отдельные концевые отделы слизистых уретральных желез (Скина);

2. Мышечная оболочка хорошо выражена, содержит внутренний слой - продольный, наружный - циркулярный. Последний в области шейки мочевого пузыря становится более мощным, образуя произвольный сфинктер. В средней части канал окружен волокнами скелетной мускулатуры произвольного сфинктера.

3. Адвентициальная оболочка - представлена тонким слоем волокнистой соединительной ткани.

Глава 8

МУЖСКАЯ ПОЛОВАЯ СИСТЕМА

Мужская половая система включает:

- 1) гонады (яички), в которых образуются мужские половые клетки (спермии) и мужские половые гормоны;
- 2) систему внегонадных семявыносящих путей (начальные отделы семявыносящих путей находятся внутри самой гонады), связывающих яичко с половым членом;
- 3) добавочные железы, секрет которых служит средой для транспорта и созревания спермиев;
- 4) половой член, с помощью которого спермии вводятся в женские половые пути.

ЯИЧКО

Яичко (семенник) выполняет две функции - генеративную (образование мужских половых клеток - сперматогенез) и эндокринную (синтез мужских половых гормонов). Эти функции взаимосвязаны, но обеспечиваются различными структурными компонентами органа.

Покрывается толстой соединительнотканной капсулой (белочная оболочка), содержащей гладкомышечные клетки и отдающей перегородки (септы), которые разделяют орган на 150-250 конических долек, сходящихся вершинами в средостении яичка (рис. 8-1). Каждая долька содержит 1-4 извитых семенных канальца диаметром 150-250 мкм и длиной 70-80 см (общей протяженностью в каждом яичке 300-400 м), в которых осуществляется *сперматогенез*.

В вершечке дольки извитые каналы продолжаются в прямые каналы, которые не участвуют в сперматогенезе и являются начальным отделом *семявыносящих путей*. Сливаясь, прямые каналы открываются в *сеть яичка* в его средостении, откуда в *придачок яичка* отходят *выносящие каналы*. Пространство между извитыми канальцами (*интерстиций*) заполнено рыхлой волокнистой тканью, содержащей сосуды, нервы и *интерстициальные эндокриноциты (клетки Лейдига)*, вырабатывающие *мужские половые гормоны - андрогены*.

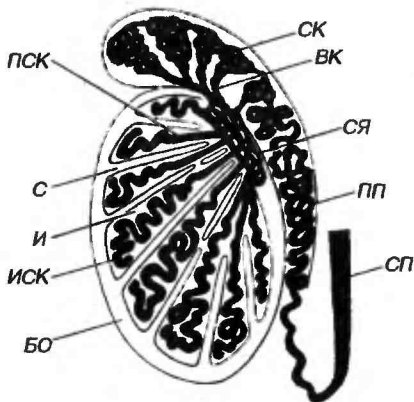


Рис. 8-1. Яичко и семявыносящие пути. БО - белочная оболочка, С - септы, ИСК - извитые семенные каналцы, И - интерстиций, ПСК - прямые семенные каналцы, СЯ - сеть яичка, ВК - выносящие каналцы, СК - сосудистые конусы, ПП - проток придатка, СП - семявыносящий проток.

Извитые семенные каналцы имеют сложно организованную стенку, состоящую из *сперматогенных клеток*, лежащих в 4-8 слоев на толстой *базальной мембране* и связанных с *поддерживающими клетками* (рис. 8-2). Снаружи к базальной мембране в 1-4 слоя прилежат уплощенные *миоидные перитубулярные клетки (миофибробласты)*, а также фиброциты и эластические волокна. Миоидные клетки сокращаются независимо от нервных импульсов, (возможно, вследствие выделения серотонина и гистамина тучными клетками интерстиция), медленно продвигая образующиеся спермии в *сеть яичка*.

Сперматогенез включает четыре фазы: 1) *размножения*, 2) *роста*, 3) *созревания*, 4) *формирования*.

1. Фаза размножения характеризуется делением *сперматогоний*, - мелких диплоидных клеток, располагающихся на базальной мембране и включающих два типа: А и В. *Сперматогонии типа А* - уплощенные клетки со светлым ядром и 1-2 ядрышками, прижатыми к ядерной мембране. Подразделяются на два подтипа - *темные клетки* (покоящиеся истинно стволовые клетки) и *светлые клетки* (делящиеся). Спермато-

гонии типа А делится митозом; часть их дает идентичные клетки, поддерживая популяцию камбиальных элементов, другая в ходе 4 последовательных делений превращается в *сперматогонии типа В* - грушевидные клетки с округлом ядром и центрально лежащим ядрышком, дифференцирующиеся в *первичные сперматоциты*.

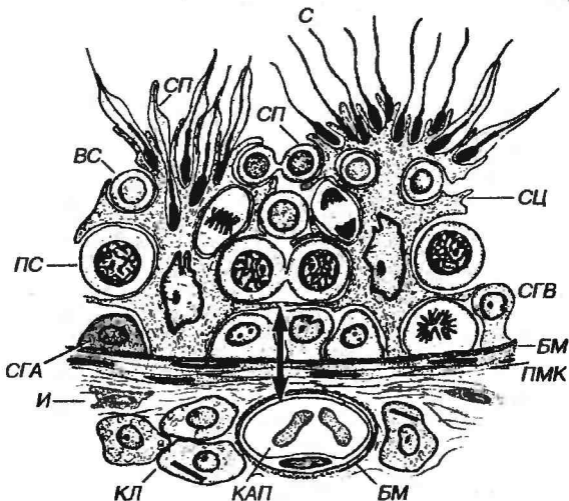


Рис. В-2. Извитой семенной каналец и интерстиций яичка. СЦ - sustentоциты, БМ - базальная мембрана, ПМК - перитубулярные миоидные клетки, СГА - сперматогонии типа А, СГВ - сперматогонии типа В, ПС - первичные сперматоциты, ВС - вторичные сперматоциты, СП - сперматиды, С - спермии, И - интерстиций, КАП - капилляр, КЛ - клетки Лейдига, стрелкой показан гемато-тестикулярный барьер.

2. Фаза роста: *первичные сперматоциты*, начально сходные со сперматогониями типа В, значительно увеличиваются в объеме, становятся тетраплоидными и, отделяясь от базальной мембраны, смещаются в направлении просвета канальца. Почти сразу же они вступают в длительную (около 22 дней) *профазу 1-го деления мейоза*, которая включает стадии *лептотены, зиготены, пахитены, диплотены и диакинеза*. В течение пахитены происходит обмен частей парных хроматид, обеспечивающий генетическое разнообразие гамет.

3. *Фаза созревания* включает два последовательных деления мейоза: в результате 1-го (*редукционного*) образуются *вторичные сперматоциты*, а 2-го (*эквационного*) - *сперматиды*. *Вторичные сперматоциты* - меньших размеров, чем первичные, располагаются ближе к просвету канальца и содержат диплоидный набор ДНК. Второе деление проходит *без редупликации хромосом* практически сразу же за 1-м и приводит к образованию *сперматид* - сравнительно мелких клеток с гаплоидным набором ДНК.

4. *Фаза формирования (спермиогенеза)* заключается в постепенном преобразовании *сперматид* в *зрелые половые клетки - спермии (сперматозоиды)*. При этом происходит ряд изменений в ядре и цитоплазме клетки. Они включают (рис. 8-3):

(1) *уплотнение хроматина* (благодаря замещению гистонов негистоновыми белками), уменьшение ядра, приобретение им грушевидной формы;

(2) *образование акросомы* - плоского мембранного мешочка, содержащего ряд *литических ферментов*, необходимых для оплодотворения. Акросома - производное комплекса Гольджи, формирующего начально *акросомальные гранулы*, которые, сливаясь, образуют *акросомальный пузырек*, прилежащий к будущей передней поверхности ядра и постепенно расплывающийся по ней в виде шапочки;

(3) *формирование жгутика* дистальной центриолью, образующей аксонему хвостика (после перемещения обеих центриолей к заднему полюсу ядра); проксимальная центриоль располагается во вдавнении ядерной оболочки;

(4) *образование особых элементов цитоскелета* происходит по мере формирования хвостика и включает появление 9 продольно лежащих *сегментированных колонн* вокруг центриолей (*связующий отдел*), которые дистально связаны с 9 *плотными волокнами*, расположенными по периферии пар микротрубочек аксонемы (*промежуточный отдел*). В *главном отделе* формируется *волокнистое влагалище*, образованное *продольными столбами, соединенными ребрами*;

(5) *изменение формы и расположения митохондрий*, которые из удлиненных и диффузно разбросанных по цитоплазме сперматиды, становятся *спиралевидными* и сосредотачиваются вокруг плотных волокон в формирующемся промежуточном отделе, тесно прилегая друг к другу;

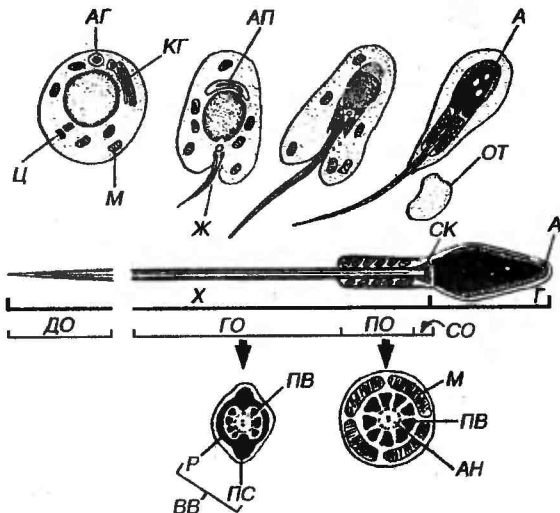


Рис. 8-3. Последовательные преобразования сперматид в фазе формирования (спермиогенез). М - митохондрии, Ц - центриоли, КГ - комплекс Гольджи, АГ - акросомальная гранула, АП - акросомальный пузырь, А - акросома, ОТ - остаточное тельце, Ж - жгутик, Г - головка, Х - хвостик, СО - связующий отдел, ПО - промежуточный отдел, ГО - главный отдел, ДО - дистальный отдел, СК - сегментированные колонны, ПВ - плотные волокна, АН - аксонема, ПС - продольные столбы, Р - ребра, ВВ - волокнистое влагалище.

(б) удаление избыточной цитоплазмы, содержащей органеллы и липидные включения, из формирующихся спермиев в виде так называемых остаточных телец, которые выделяются в просвет канальца.

Синцитиальная связь между сперматогенными клетками (начиная со сперматогоний типа А и кончая сперматидами) осуществляется тонкими цитоплазматическими мостиками, которые образуются вследствие неполной цитотомии при делении. Она, по-видимому, способствует их синхронизированному развитию и переносу питательных веществ. Лишь спермии, отделяющиеся в просвет семенных канальцев, становятся полностью свободными клетками.

Волнообразное течение сперматогенеза (вдоль семенного канала) проявляется в преобладании той или иной фазы в определенных его участках и формировании характерных ассоциаций клеток. У человека, в отличие от животных, волна сперматогенеза распространяется не по всему каналцу, а лишь по части его окружности. Длительность сперматогенеза у него составляет 64-74 дня.

Факторы, влияющие на сперматогенез:

(1) **гормоны:** сперматогенез протекает лишь в присутствии ФСТ, ЛГ и высоких концентраций тестостерона.

(2) **возраст:** сперматогенез начинается в период полового созревания и продолжается в течение всей жизни, нередко до старости, хотя интенсивность его обычно снижается после 50 лет. Ежедневно у человека вырабатывается порядка 150 млн. спермиев.

(3) **температура:** сперматогенез нормально протекает при пониженной (на 3°C по сравнению с телом) температуре, что соответствует ее уровню в мошонке. Он угнетается при повышении температуры, (например, при ношении излишне теплой одежды). По этой же причине он нарушен при неопущении яичка в мошонку (крипторхизме), хотя нередко нельзя исключить и роль давления на него окружающих тканей.

(4) **внешние воздействия:** сперматогенез угнетается при стрессе, неполноценном питании, а также под действием облучения, различных интоксикаций, в том числе при курении и алкоголизме. После нарушения сперматогенеза возможно полное его восстановление, если сохранились наиболее устойчивые к повреждающим факторам стволовые клетки (сперматогонии). В контрацептивных целях применяют вещества (например, госсипол), обратимо угнетающие сперматогенез, а также операцию вазэктомии (перевязки семявыносящего протока), вызывающую атрофию сперматогенных клеток.

Поддерживающие клетки (суспенциты или клетки Сертоли) входят в состав семенных каналцев и обеспечивают развитие половых клеток, находящихся в их глубоких цитоплазматических карманах. Имеют неправильную форму, основанием лежат на базальной мембране, а апикальным концом обращены в просвет каналца (см. рис. 8-2). Ядро - большое, базально расположенное, с глубокими инвагинациями, мелкодисперсным хроматином и крупным ядрышком. Цитоплазма - светлая, содержит хорошо развитые органеллы; в базальной части -

кристаллы (включения) Шарко-Ботчера состоящие из филаментов неизвестного химического состава и функции.

Сустентоциты канальца образуют *единую систему* благодаря контактирующим ветвящимся отросткам. *Латеральные отростки*, связанные плотными соединениями, разделяют семенной каналец на два отдела: *базальный* и *адлюминальный (околопросветный)*, которые различаются *клеточным составом и характером микроокружения*, что чрезвычайно важно в функциональном отношении.

Базальный отдел канальца сравнительно легко обменивается веществами с интерстицием яичка и содержит *сперматогонии* и *прелетотенные сперматоциты* - клетки, генетически полностью идентичные остальным клеткам хозяина.

Адлюминальный отдел канальца содержит половые клетки (*сперматоциты, сперматиды и спермии*), которые вследствие возникших в мейозе новых комбинаций генов стали *генетически отличными* от других клеток хозяина. При попадании в кровь образуемые ими вещества (антигены) могут распознаваться организмом как *чужеродные* и подвергаться разрушению в ходе возникающего *аутоиммунного процесса*. Этого, однако, не происходит из-за того, что содержимое адлюминального отдела изолировано от остального организма благодаря плотным соединениям латеральных отростков сустентоцитов, которые являются главным компонентом *гемато-тестикулярного барьера*.

Гемато-тестикулярный барьер изолирует развивающиеся сперматогенные клетки от иммунной системы, обладает *избирательной проницаемостью* для многих веществ и обеспечивает возможность создания различного *микроокружения* для разных клеток. В его состав входят (от сосуда к каналыцу) - см. рис. 8-2:

- (1) эндотелий капилляра интерстиция,
- (2) базальная мембрана эндотелия,
- (3) интерстициальная соединительная ткань,
- (4) слой миондных клеток,
- (5) базальная мембрана канальца,
- (6) плотные соединения между отростками сустентоцитов.

Функции sustentоцитов:

- (1) *трофическая* - обеспечивают питание развивающихся половых клеток;
- (2) *опорная* - служат опорными элементами для половых клеток;
- (3) *защитная и барьерная* - предохраняют развивающиеся половые клетки от вредных воздействий, в том числе в качестве компонента гемато-тестикулярного барьера;
- (4) *транспортная* - благодаря многочисленным микрофиламентам способствуют отделению дифференцирующихся половых клеток от базальной мембраны и их перемещению к просвету канальца;
- (5) *фагоцитарная* - поглощают и разрушают погибшие и аномальные половые клетки, а также остаточные тельца;
- (6) *синтетическая и секреторная* - вырабатывают и выделяют значительное число разнообразных веществ, в том числе:
 - (а) жидкую среду канальца.
 - (б) регуляторные факторы (трансферрин, кальмодулин, инсулиноподобный фактор роста и др.), влияющие на развитие половых клеток.
 - (в) андроген-связывающий белок (АСБ), способствующий созданию в канальцах высоких локальных концентраций тестостерона (в 200 раз превышающих его уровни в крови), необходимых для нормального течения сперматогенеза. АСБ из яичка поступает в придаток яичка, где он влияет на созревание спермиев. Секретция АСБ регулируется ФСГ и тестостероном;
 - (г) половые стеронды - эстрогены и тестостерон;
 - (д) ингибин и родственные ему активны - белковые гормоны, которые, соответственно, угнетают и усиливают секрецию ФСГ;
 - (е) ЛГ-РГ-подобное вещество, угнетающее активность интерстициальных эндокриноцитов;
 - (ж) антиюллеров гормон (АМГ) или гормон, стимулирующий регрессию юллеровых протоков (секретируется в эмбриональном периоде и способствует нормальному развитию мужской половой системы).

Сустентоциты устойчивы к действию разнообразных повреждающих факторов и сохраняются в канальцах при гибели сперматогенных клеток.

Интерстициальные эндокриноциты (клетки Лейдига)

выявляются у новорожденных, но в дальнейшем исчезают; их новая популяция появляется при половом созревании, после которого они занимают 12-15% объема яичка. Имеют округлую, полигональную или веретеновидную форму, лежат поодиночке или в виде скоплений вблизи капилляров между семенными канальцами (см. рис. 8-2). Ядро светлое, с 1-2 крупными ядрышками. Цитоплазма ацидофильная, содержит большое число удлиненных митохондрий с пластинчатыми или тубулярными кристами, сильно развитую аЭПС, многочисленные пероксисомы, лизосомы, гранулы липофусцина, липидные капли, а также кристаллы Рейнке - белковые включения правильной геометрической формы с острыми углами длиной до 20, толщиной до 5 мкм, состоящие из филаментов диаметром 5 нм. Функция этих кристаллов неясна.

Популяция клеток Лейдига поддерживается за счет баланса между их гибелью и образованием из малодифференцированных предшественников. Их число у 20-летнего мужчины составляет порядка 700 млн., с каждым десятилетием оно падает приблизительно на 80 млн. Причина потерь состоит в дедифференцировке этих клеток или в преобладании их гибели над образованием.

Главный секреторный продукт клеток Лейдига - тестостерон (основной андроген у человека), образуется из холестерина ферментными системами аЭПС и митохондрий. Активность клеток Лейдига регулируется ЛГ. Усиление выработки тестостерона через механизмы отрицательной обратной связи угнетает секрецию ЛГ передней долей гипофиза и ЛГ-РГ гипоталамусом. Клетки Лейдига вырабатывают также небольшие количества окситоцина и производных проопиомеланокортина.

Продуцируемые клетками Лейдига андрогены необходимы для нормального сперматогенеза; они регулируют также развитие и функцию добавочных желез половой системы, обеспечивают развитие вторичных половых признаков и анаболический эффект, определяют (в значительной мере) либидо и половое поведение. Окситоцин, вырабатываемый клетками Лейдига, контролирует сократительную активность миоидных перитубулярных клеток извитого семенного канальца.

Взаимозависимость деятельности семенных канальцев и клеток Лейдига.

1. Влияние клеток Лейдига на семенные канальцы обеспечивается рядом механизмов. Три из четырех известных механизмов влияния клеток Лейдига на канальцы связаны с продукцией ими *тестостерона*, который: (1) необходим для развития половых клеток; (2) контролирует все виды активности sustentоцитов, в том числе выработку ими АСБ; (3) вызывает секрецию мюонидными клетками особого паракринного фактора - белка, модулирующего (точнее, стимулирующего) sustentоциты (*PModS*). Вырабатываемые клетками Лейдига производные проопиомеланокортина оказывают разнообразное (преимущественно активирующее) воздействие на sustentоциты.

2. Влияние семенных канальцев на деятельность клеток Лейдига: подавление сперматогенеза вызывает *гипертрофию* клеток Лейдига, не связанную с ЛГ (т.к. она может носить *локальный* характер). Гипертрофия этих клеток развивается при *крипторхизме, облучении и гиповитаминозе А*, при которых нарушается сперматогенез. По-видимому, в норме канальцы оказывают *локальное ингибирующее* влияние на деятельность клеток Лейдига (очевидно, вследствие выработки sustentоцитами ЛГ-РГ-подобного вещества); повреждение канальцев снимает это торможение. Предполагают, что sustentоциты могут продуцировать и вещества, *стимулирующие* клетки Лейдига.

СЕМЯВЫНОСЯЩИЕ ПУТИ

Семявыносящие пути представляют собой систему канальцев, по которым спермий транспортируются из *извитых семенных канальцев* в *уретру*. Часть этих канальцев находится внутри яичка, другая располагается за его пределами (см. рис. 8-1).

Прямые канальцы - короткие (около 1 мм длиной) трубочки, соединяющие *извитые семенные канальцы* с *сетью яичка*. В начальной части выстланы *видоизмененными sustentоцитами*, в дистальной - *однослойным кубическим эпителием*, на апикальной поверхности которого имеются *микроворсинки* неправильной формы и отдельные реснички. Стенка канальцев включает также *соединительнотканную оболочку* с единичными гладкомышечными элементами.

Сеть яичка имеет вид анастомозирующих канальцев *вариабельного диаметра*, образующих структуру типа губки и погруженных в бо-

гато васкуляризованную соединительную ткань средостения яичка. Выстланы кубическими клетками разной высоты с небольшим числом микроворсинок и единичной ресничкой.

Выносящие каналцы объединяют внутри- и внегонадную части семявыносящих путей; в количестве 12-20 отходят от средостения яичка и проникают в придаток яичка, где резко скручиваются, формируя так называемые **сосудистые конусы**, обращенные широким основанием к придатку (образуя его головку), а верхушкой к средостению яичка. Каждый конус содержит скрученный каналец длиной 15-20 см. У своего основания каналцы сливаются в **проток придатка**.

Стенка выносящих каналцев образована тремя оболочками - **слизистой, мышечной и адвентициальной** (рис. 8-4).

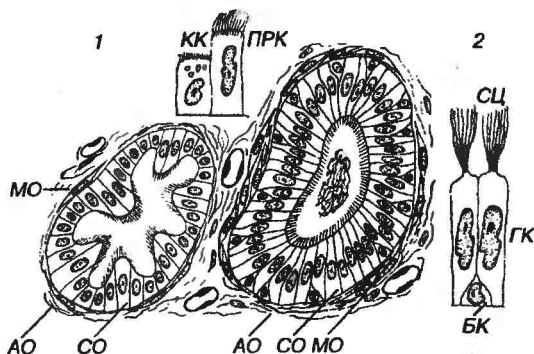


Рис. 8-4. Выносящий каналец яичка (1) и проток придатка (2). СО - слизистая оболочка, МО - мышечная оболочка, АО - адвентициальная оболочка, КК - кубическая клетка, ПРК - призматическая реснитчатая клетка, ГК - главная клетка, СК - стереоцилии, БК - базальная клетка.

1. Слизистая оболочка состоит из эпителия с подлежащим тонким прерывистым слоем рыхлой волокнистой ткани, образующей **собственную пластинку**.

Эпителий имеет фестончатый контур из-за чередования *призматических* и *кубических* клеток:

(1) *призматические* клетки покрыты ресничками, биение которых способствует транспорту спермиев в проток придатка.

(2) *кубические* клетки покрыты микроворсинками и активно участвуют в процессах всасывания жидкости из просвета канальца и, возможно, секреции.

2. Мышечная оболочка образована несколькими слоями гладкомышечных клеток; дистальнее она прослеживается во всех семявыносящих путях. Она обеспечивает транспорт спермиев после того, как они за счет тока жидкости достигают выносящих канальцев.

3. Адвенциция - наружная оболочка, состоящая из рыхлой волокнистой ткани с высоким содержанием сосудов и нервных волокон.

Проток придатка имеет вид резко извитой трубочки, образующей *тело* и *хвост придатка*. Его *стенка* также состоит из *трех* оболочек - *слизистой, мышечной* и *адвенцициальной* (см. рис. 8-4).

1. Слизистая оболочка образована эпителием, под которым располагается очень тонкая *собственная пластинка*, образованная рыхлой волокнистой тканью.

Эпителий - многорядный, содержит клетки *двух* типов: *главные* и *базальные*.

(1) *главные* клетки - высокие призматические, покрыты длинными тонкими неподвижными микроворсинками - *стереоцилиями*. Высота клеток и длина стереоцилий уменьшаются в направлении к хвосту придатка. Ядро - овальное, с многочисленными вдавлениями и крупными глыбками гетерохроматина. Цитоплазма содержит хорошо развитый синтетический аппарат (грЭПС, аЭПС и комплекс Гольджи), а также структуры, обеспечивающие процессы всасывания и внутриклеточного переваривания (микровезикулярные пузырьки, лизосомы, мультивезикулярные тельца).

Вырабатывают вещества, способствующие созреванию спермиев, одновременно *поглощают* из просвета ряд веществ и значительный объем жидкости (в выносящих канальцах и протоке придатка всасывается >90% жидкости, секретируемой в яичке).

(2) *базальные клетки* - мелкие, округлой или пирамидной формы, располагаются между базальными частями главных. Светлая цитоплазма содержит слабо развитые органеллы и липидные капли; предполагают, что они играют роль *камбиальных элементов* по отношению к главным клеткам. В выстилке протока обнаруживаются также интраэпителиальные лимфоциты.

2. *Мышечная оболочка* утолщается в дистальном направлении; вблизи семявыносящего протока к *циркулярному слою гладкомышечных клеток* присоединяется *наружный продольный*. Спонтанная сократительная активность значительно выше в проксимальных отделах протока по сравнению с дистальными.

3. *Адвентициальная оболочка* образована *рыхлой волокнистой соединительной тканью*.

Функции протока придатка - обеспечение накопления и созревания спермиев (в течение 10-15 сут. в хвосте придатка) с приобретением ими способности к движению и оплодотворению яйцеклетки. Двигательная активность спермиев в просвете протока, однако, угнетается веществами, секретлируемыми его клетками. Для поддержания нормальной структуры и функции придатка необходимы *андрогены*, которые поступают из яичка в комплексе с АСБ и связываются со специфическими *рецепторами* на эпителиальных клетках.

Семявыносящий проток проксимально является продолжением *протока придатка*, а дистально впадает в *экуляторный проток*. Имеет вид толстостенной трубки с узким просветом и состоит из *трех оболочек: слизистой, мышечной и адвентициальной*.

1. *Слизистая оболочка* по всей длине протока образует продольные складки. *Эпителий* - *многорядный*, образован клетками *двух типов: призматическими, покрытыми стереоцилиями, и базальными* - мелкими *камбиальными*. *Собственная пластинка* содержит много эластических волокон.

2. *Мышечная оболочка* образована тремя слоями *гладкомышечных клеток*: внутренним и наружным *продольными* и средним *циркулярным*.

3. *Адвентиция* образована *соединительной тканью*.

Ампула протока (дистальная, расширенная его часть) характеризуется значительным развитием и ветвлением складок слизистой оболочки, а также тонкой мышечной оболочкой.

Перевязка семявыносящего протока (вазэктомия) - один из наиболее распространенных в мире методов мужской стерилизации - не только нарушает транспорт спермиев из яичка, но и приводит к атрофии сперматогенных клеток (вследствие повышенного давления жидкости и в результате аутоиммунного процесса). По этой причине восстановительные операции после вазэктомии часто неэффективны.

Эякуляторный проток соединяет семявыносящий проток с простатической уретрой (нередко описывается как конечная его часть). Слизистая оболочка образует многочисленные тонкие складки. Выстилка представлена одно- или многорядным призматическим эпителием, обладающим секреторной активностью и содержащим большое число пигментных гранул. В устье часто имеется переходный эпителий. Собственная пластинка содержит сеть эластических волокон. Мышечная оболочка отсутствует; проток окружен волокнисто-мышечной стромой предстательной железы.

ДОБАВОЧНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ МУЖСКОЙ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ

СЕМЕННЫЕ ПУЗЫРЬКИ

Семенные пузырьки - парные мешковидные структуры, соединяющиеся с семявыносящим протоком (который они напоминают по строению) в области отхождения эякуляторного протока. Образованы скрученной трубкой, стенка которой состоит из трех оболочек: слизистой, мышечной и адвентициальной.

1. Слизистая оболочка образует многочисленные ветвящиеся и сливающиеся друг с другом складки, между которыми расположены вдавления. Она выстлана многорядным призматическим эпителием, в котором обнаруживаются высокие клетки, содержащие секреторные гранулы и липофусциновые включения (появляются после полового созревания), и базальные клетки. Ультраструктура секреторных клеток свидетельствует об активном белковом синтезе. Собственная пластинка образована тонким слоем рыхлой волокнистой соединительной ткани с высоким содержанием сосудов и эластических волокон.

2. Мышечная оболочка тоньше, чем в семявыносящем протоке и представлена внутренним циркулярным и наружным продольным слоями гладкомышечных клеток.

3. Адвентициальная оболочка тонкая, сливается с окружающей соединительной тканью; в ней содержится много эластических волокон.

В просвете органа у взрослого всегда содержится ацидофильный секрет. Он представляет собой вязкую желтоватую жидкость (рН 7.2), которая защищает спермии от кислого влагалищного содержимого и придает им подвижность. В секрете содержатся также фруктоза (питательное вещество) и простагландины. Строение и функция семенных пузырьков являются андроген-зависимыми.

ПРЕДСТАТЕЛЬНАЯ ЖЕЛЕЗА

Предстательная железа снаружи покрыта тонкой капсулой из плотной волокнистой соединительной ткани с высоким содержанием гладкомышечных клеток. На поперечном срезе органа видны железы (называемые простатическими), которые располагаются концентрическими слоями вокруг уретры (рис. 8-5):

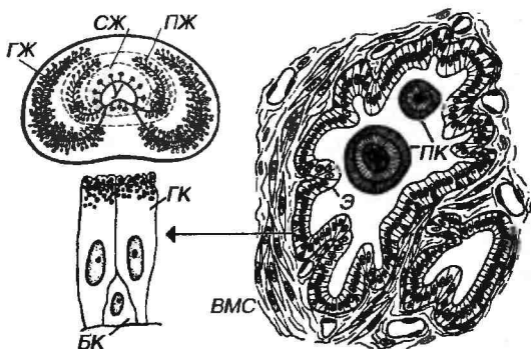


Рис. 8-5. Предстательная железа (схема). У - уретра; СЖ - слизистые железы; ПЖ - подслизистые железы; ГЖ - главные железы. Пунктиром показаны границы зон, занимаемых железами.

Рис. 8-6. Предстательная железа. Э - эпителий; ВМС - волокнисто-мышечная строма; ГК - главные клетки; БК - базальная клетка.

Простатические железы разделяются на три группы:

1) **слизистые или периуретральные (внутренние),**

2) **подслизистые (промежуточные),**

3) **главные (наружные)** - самые крупные, в числе 30-50 залегают в периферической зоне железы, составляющей около 75% ее массы.

Концевые отделы простатических желез - *трубчато-альвеолярные*, выстланы *однослойным* (у уретры - *переходным*) эпителием, образующим ветвящиеся складки (рис. 8-б). Часто имеют более узкий просвет, чем выводные протоки.

Эпителий концевых отделов - *однорядный кубический или призматический*, местами - *многорядный призматический*. В последнем случае он содержит высокие *секреторные (главные) клетки* и мелкие *базальные клетки*. Встречаются также отдельные *эндокринные клетки*.

(1) **главные клетки** характеризуются базально смещенным светлым ядром с крупным ядрышком, умеренно развитым комплексом Гольджи, многочисленными цистернами грЭПС, лизосомами. Апоикальная часть цитоплазмы заполнена большим числом *полиморфных секреторных гранул*, содержимое которых выделяется в просвет механизмом экзоцитоза (по мерокринному и частично по апокринному типу).

(2) **базальные клетки** - с плотным ядром, слабо развитыми оргanelлами и многочисленными элементами цитоскелета. Предположительно служат *предшественниками* главных.

(3) **эндокринные клетки** входят в состав ДЭС и выявляются как в *концевых отделах*, так и в *выводных протоках*. Относятся к открытому и закрытому типам, некоторые из них иннервированы. Вырабатывают серотонин, соматостатин, пептиды кальцитонинового семейства, оказывающие *паракринное влияние на секреторную активность* эпителия и *сократительную деятельность* гладкомышечных клеток стромы.

Простатические конкреции (камни) - сферические слоистые обызвествленные тельца *вариабельных размеров* (20 мкм - более 1 мм), встречающиеся в просвете концевых отделов. Состоят из белков, нуклеиновых кислот, холестерина и фосфата кальция и формируются вследствие *конденсации и минерализации секреторного продукта* вокруг разрушенных эпителиальных клеток. Мелкие конкреции могут выделяться в эякулят. Число и размеры конкреций с возрастом увеличиваются.

Выводные протоки простатических желез. Выводные протоки *слизистых желез* открываются в *уретру* на разных уровнях, а *подслизистых и главных* - по краям семенного бугорка.

Строма занимает около $\frac{1}{4}$ объема железы, содержит большое количество сосудов и нервных волокон. Окружает концевые отделы и протоки простатических желез в виде системы широких *волокнисто-мышечных тяжей* (с многочисленными эластическими волокнами), которые связаны с капсулой органа. При своем сокращении во время эякуляции они способствуют *выбросу содержимого* из простатических желез в уретру. В центре железы строма более плотная, чем по периферии. Вокруг уретры гладкомышечная ткань образует мощное кольцо - *внутренний сфинктер мочевого пузыря*.

Секрет предстательной железы - водянистая непрозрачная жидкость со слабокислой реакцией (рН 6.5) и низкой концентрацией белка; содержит лимонную кислоту, цинк, ряд протеолитических ферментов, обеспечивающих разжижение эякулята, а также простагландины - гормоны (впервые обнаружены в предстательной железе). Вырабатывается непрерывно в объеме 0.5-2.0 мл/сут; большая часть в отсутствие эякуляции подвергается всасыванию.

Строение и функция предстательной железы являются *андроген-зависимыми*; она активно растет с 15 до 20 лет, однако полного развития достигает лишь на 3-м десятилетии. Гормональный фон определяет характер взаимовлияния *стромальных и эпителиальных клеток*. В частности, при старении вследствие изменения соотношения *тестостерон/эстрогены* нарушается баланс воздействия стимулирующих и ингибирующих факторов на эпителий, что приводит к его *гиперплазии (развитию аденомы)*. Последняя обнаруживается у мужчин старше 50 лет, в т.ч. у 80% лиц, достигших возраста 80 лет. *Рак предстательной железы* поражает приблизительно 5% мужчин.

БУЛЬБОУРЕТРАЛЬНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Булбоуретральные (куперовы) железы располагаются по краям луковицы уретры и впадают в нее своими выводными протоками. Покрыты капсулой из плотной соединительной ткани с включением *поперечнополосатых мышечных волокон*. Септы, отходящие от капсулы, разделяют орган на мелкие *дальки* и также содержат *мышечную ткань* - как *поперечнополосатую*, так и *гладкую*. Паренхима образована *труб-*

чато-альвеолярными концевыми отделами, соединяющимися друг с другом, и выводными протоками.

Концевые отделы образованы светлыми клетками кубической или призматической формы, уплощающимися при растяжении отдела секретом. Ядра - темные, располагаются базально; в цитоплазме выявляются веретенновидные оксифильные включения и гранулы муцигена.

Выводные протоки - как внутريدольковые, так и общий проток, выстланы секреторным эпителием, аналогичным таковому в концевых отделах. В стенку общего выводного протока входит небольшой слой циркулярно расположенных гладкомышечных клеток.

Секреторный продукт бульбоуретральных желез - светлая, прозрачная, тягучая слизистая жидкость, содержащая сиалопротены и аминоксахара, на препаратах окрашивается оксифильно.

СЕМЕННАЯ ЖИДКОСТЬ И ЭЯКУЛЯЦИЯ

Семенная жидкость (сперма) - вязкая беловатая жидкость сложного состава со *слабощелочной* (рН 7.05-7.7) реакцией и характерным запахом; выделяется при эякуляции в объеме 2-5 мл. Содержит:

1. **Спермии**, которые составляют менее 10-20% объема эякулята; их концентрация в норме равна 50-170 млн/мл (по новым данным ВОЗ, нижняя граница показателя - 20 млн/мл). Содержание *патологических форм* не превышает 20%; не менее 70% (по данным ВОЗ - 50%) спермиев обладают нормальной *подвижностью* (однако вне женских половых путей они не совершают направленного движения).

2. **Клетки, не относящиеся к половым**, образующие выстилку семенных канальцев, семявыносящих путей, предстательной железы и семенных пузырьков (содержатся в относительно малом количестве).

3. **Секреторные продукты добавочных желез половой системы** - семенных пузырьков (составляет около 60% объема эякулята), предстательной железы (порядка 20%).

Качественное и количественное изучение спермы проводится в ходе обследования при *бесплодии*; оно может иметь и судебно-медицинское значение. Недавними исследованиями установлено, что за последние 50 лет средняя концентрация спермиев в эякуляте здоровых мужчин снизилась вдвое, а средний объем эякулята существенно умень-

пился. Эти изменения связывают с действием вредных экологических факторов.

Замораживание спермы человека в присутствии специальных защитных веществ (криопротекторов) и ее хранение при температуре жидкого азота (-196°C) используется в клинической практике в целях последующего искусственного осеменения или экстракорпорального оплодотворения. После размораживания спермии сохраняют жизнеспособность, подвижность и способность к оплодотворению яйцеклетки.

Эякуляция (извержение семенной жидкости) является главным проявлением оргазма и включает ряд последовательных процессов:

1. *Выделение секрета бульбоуретральных желез*, образующего "смазку" на поверхности уретры, начинается еще во время эрекции; добавочно он выбрасывается при оргазме.

2. *Выделение секрета предстательной железы* (начало собственно эякуляции) снижает кислотность содержимого уретры, увеличивает подвижность спермиев и разжижает семенную жидкость.

3. *Выброс спермиев из протока придатка* за счет сокращения гладкомышечных клеток его стенки; их перенос резко ускоряется в семявыносящем протоке, обладающем мощной мышечной оболочкой.

4. *Выделение вязкого секрета семенных пузырьков*, который проталкивает спермии дистально, очищая уретру (завершение эякуляции). Содержащаяся в секрете фруктоза служит главным энергетическим субстратом спермиев.

Все указанные компоненты поступают в уретру, где смешиваются друг с другом и с находящейся на ее поверхности слизью. Семенная жидкость выбрасывается из луковицы уретры вследствие сокращения луковично-пещеристой мышцы.

ПОЛОВОЙ ЧЛЕН

Половой член состоит из трех удлиненных пещеристых тел - двух верхних парных и нижнего непарного. Сквозь нижнее тело проходит уретра, а его расширенная передняя часть образует головку полового члена. Способность пещеристых тел увеличиваться в размерах и приобретать ригидность при наполнении кровью (что обеспечивает эрек-

цию полового члена) обусловлена уникальными особенностями их строения.

Пещеристые тела снаружи окружены толстой белочной оболочкой, образованной плотной волокнистой соединительной тканью с высоким содержанием гладкомышечных клеток и эластических волокон. Основную массу тел образуют трабекулы и кавернозные синусы (рис. 8-7).

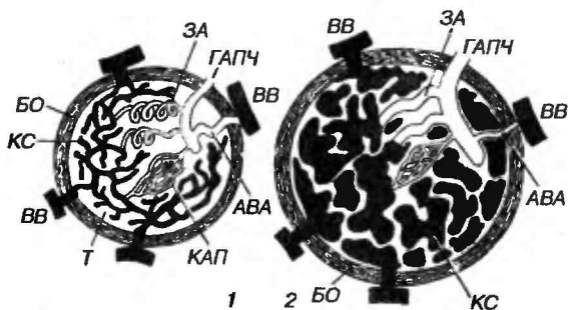


Рис. 8-7. Сосудистые механизмы эрекции: пещеристое тело полового члена в покое (1) и состоянии эрекции (2). БО - белочная оболочка; Т - трабекулы; ГАПЧ - главная артерия полового члена; ЗА - завитые артерии; АВА - артерио-венозный анастомоз; КАП - капилляры; КС - кавернозные синусы; ВВ - выносящие вены.

Трабекулы - плотные соединительнотканые септы, состоящие из фиброцитов, отдельных фибробластов, пучков гладкомышечных клеток, коллагеновых и эластических волокон. В них проходят т.н. *завитые артерии и капилляры*.

Кавернозные синусы - пространства между трабекулами, выстланные эндотелием. Они крупнее в центральных отделах тел, но в состоянии покоя имеют щелевидный просвет и почти не содержат крови. При эрекции *переполняются кровью* и резко увеличиваются в объеме.

Эрекция обеспечивается сложным *нервно-сосудистым механизмом*.

В состоянии покоя кровь из глубокой артерии полового члена, лежащей внутри пещеристого тела, направляется в три системы сосудов:

- (1) в артерио-венозные анастомозы, по которым она сразу же оттекает в выносящие вены;
- (2) в завитые артерии, открывающиеся в кавернозные синусы, и
- (3) в питающие артерии, которые распадаются на капиллярные сети, впадающие в кавернозные синусы (см. рис. 8-7).

Из синусов кровь оттекает в выносящие вены. При этом основная масса крови направляется в 1-ю из указанных систем, а во 2-ю и 3-ю попадает лишь незначительная ее часть. Завитые артерии резко сужены за счет спиралевидного хода и наличия в интима утолщений в виде подушечек, образованных подэндотелиальными скоплениями продольно лежащих гладкомышечных клеток.

Эрекция обусловлена действием парасимпатических сосудорасширяющих нервов крестцового отдела спинного мозга (S_2-S_4), под влиянием которых завитые артерии распрямляются и расширяются, обеспечивая быстрое заполнение синусов кровью. Увеличение объема синусов распространяется от центра пещеристого тела к периферии; давление крови в них в несколько раз превосходит систолическое. При этом пережимаются как анастомозы, так и капиллярные сети трабекул. Резко затрудняется отток крови (что, как полагают многие исследователи, обязательно для эрекции - она развивается и при одном увеличении притока крови). Так как пещеристые тела обладают лишь умеренной растяжимостью, они увеличиваются только до определенных размеров, приобретая значительную ригидность. Усиление симпатической стимуляции сосудов, наступающее после эякуляции, ослабляет приток крови и возвращает орган в состояние покоя.

Глава 9

ЖЕНСКАЯ ПОЛОВАЯ СИСТЕМА

Органы женской половой системы подразделяются на:

- 1) *внутренние* (расположенные в тазу) - яичники, маточные трубы, матка, влагалище;
- 2) *наружные* - лобок, малые и большие половые губы и клитор.

Достигают полного развития с наступлением *полового созревания*, когда устанавливается их *циклическая* деятельность (*овариально-менструальный цикл*), контролируемая гормональными и нейральными механизмами.

Репродуктивный период начинается первым менструальным циклом (*менархе*) в возрасте 9-14 (в среднем, 13.5) лет, длится около 30-45 лет и завершается в 45-55 лет прекращением циклической активности половой системы (*менопауза*), после чего органы половой системы утрачивают функцию и атрофируются.

ЯИЧНИК

Яичник выполняет две функции - *генеративную* (образование зрелых женских половых клеток - овогенез) и *эндокринную* (синтез женских половых гормонов). В репродуктивном периоде его строение претерпевает постоянные *циклические изменения*.

Снаружи яичник одет *покровным эпителием* и состоит из *коркового* и *мозгового вещества* (рис. 9-1).

Покровный эпителий - видоизмененный мезотелий; образован одним слоем *кубических клеток* с многочисленными микроворсинками на выпуклых апикальных поверхностях. Регулярно разрывается при овуляции, вслед за чем быстро пролиферирует и мигрирует, замещая дефект. Часто служит источником развития опухолей (60% всех новообразований яичника), возможно, вследствие высокой активности регенерации.

Корковое вещество - широкое, нерезко отделено от мозгового. Основную его массу составляют *фолликулы*, образованные *половой*

клеткой (овоцитом), окруженной эпителиальными фолликулярными клетками;

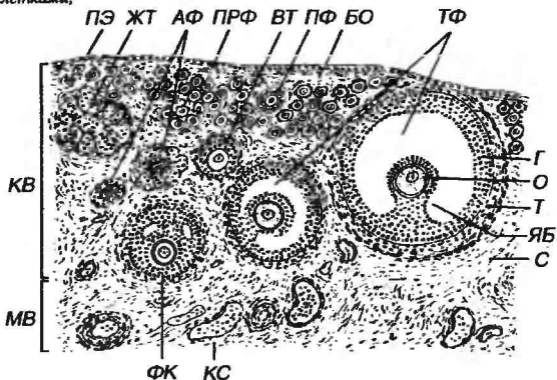


Рис. 9-1. Яичник. ПЭ - покровный эпителий, БО - белочная оболочка, KV - корковое вещество, МВ - мозговое вещество, С - строма, ПРФ, ПФ, ВФ, ТФ - примордиальный, первичный, вторичный и третичный фолликулы, АФ - атретический фолликул, ЖТ - желтое тело, О - овоцит, ФК - фолликулярные клетки, Т - тека, ЯБ - яйценосный бугорок, Г - гранулеза, КС - кровеносные сосуды

Мозговое вещество - небольшое, содержит крупные извитые кровеносные сосуды и особые гилусные клетки.

Строма органа представлена плотной соединительнотканной белочной оболочкой, лежащей под покровным эпителием, и своеобразной соединительной тканью, в которой в виде завихрений плотно располагаются веретеновидные фибробласты и фиброциты.

Овогенез (за исключением завершающих этапов) протекает в корковом веществе яичника и включает три фазы: (1) размножения, (2) роста и (3) созревания.

1. Фаза размножения овогоний происходит внутриутробно и завершается до рождения; поэтому на протяжении всей последующей жизни женщины яичник служит "хранилищем" половых клеток и при хирургических операциях на нем требуется максимальное сохранение его коры, содержащей половые клетки.

Большая часть образовавшихся внутриутробно половых клеток гибнет, меньшая вступает в *фазу роста*, превращаясь в *первичные овоциты* (тетраплоидные клетки), развитие которых *блокируется* на диплоидной стадии профазы первого деления мейоза. На стадии пахитены профазы (как и при сперматогенезе) происходит *обмен сегментами хроматид*, обеспечивающий *генетическое разнообразие гамет*.

2. *Фаза роста овоцита* складывается из *двух периодов: малого и большого*. Первый отсчитывается до полового созревания в отсутствие гормональной стимуляции; второй происходит только после него *под действием ФСГ* и характеризуется периодическим вовлечением фолликулов в циклическое развитие, завершающееся их созреванием.

Длительность интервала до вовлечения фолликула в окончательное развитие *может быть очень значительной* (для некоторых более 45 лет), причем их половые клетки в течение этого времени подвергаются *воздействию неблагоприятных факторов*. Поэтому, чем старше женщина, тем больше у нее доля поврежденных половых клеток и выше риск бесплодия или рождения ребенка с генетически обусловленными аномалиями.

3. *Фаза созревания* начинается с возобновления деления первичных овоцитов в зрелых фолликулах непосредственно *перед наступлением овуляции*. При первом делении созревания образуются *вторичный овоцит* (с диплоидным содержанием ДНК) и мелкая, почти лишенная цитоплазмы клетка - *первое полярное тельце*. Вторичный овоцит сразу же вступает во *второе деление созревания*, которое, однако, *останавливается в метафазе*.

При *овуляции* вторичный овоцит *выделяется из яичника* и поступает в *маточную трубу*, где в случае *оплодотворения спермием* завершает фазу созревания с образованием гаплоидной зрелой женской половой клетки (*яйцеклетки*) и *второго полярного тельца*. Полярные тельца нежизнеспособны и в дальнейшем разрушаются. В отсутствие оплодотворения половая клетка подвергается дегенерации на стадии вторичного овоцита.

Циклическость роста и созревания половых клеток в половозрелом женском организме проявляется в том, что ежемесячно в процесс большого роста вовлекаются 5-20 овоцитов, но лишь один из них вступает в фазу созревания, а остальные погибают в процессе *атрезии* фолликулов. На 5-6-м десятилетиях с наступлением *менопаузы* развитие по-

ловых клеток прекращается; в дальнейшем они подвергаются дегенеративным изменениям и исчезают из яичника.

Особенности овогенеза по сравнению со сперматогенезом:

- 1) отсутствие фазы формирования;
- 2) протекание фазы размножения во внутриутробном периоде;
- 3) очень длительная фаза роста;
- 4) образование при созревании неодинаковых клеток;
- 5) завершение вне гонады и лишь при оплодотворении;
- 6) гибель большинства клеток, вступивших в этот процесс;
- 7) выраженная цикличность и
- 8) прекращение после менопаузы с полным исчезновением половых клеток.

Овогенез протекает при постоянном *взаимодействии* развивающихся половых клеток с эпителиальными в составе *фолликулов*.

Фолликулы яичника погружены в строму и состоят из *первичного овоцита*, окруженного *фолликулярными* клетками. В них создается *микроокружение*, необходимое для поддержания жизнеспособности и роста овоцита. Снабжение овоцита питательными веществами опосредуется фолликулярными клетками и осуществляется из богатой *перифолликулярной сети* капилляров. Фолликулы обладают и *эндокринной функцией*. Размеры и строение фолликула зависят от стадии его развития. Различают: *примордиальные, первичные, вторичные и третичные фолликулы* (см. рис. 9-1 и 9-2).

Примордиальные фолликулы численно преобладают во всех возрастных группах, исчезая лишь в постменопаузальном периоде. Располагаются в виде скоплений под белочной оболочкой и состоят из мелкого (25-30 мкм) *первичного овоцита*, окруженного *одним слоем уплощенных фолликулярных клеток* (см. рис. 9-2). Ядро овоцита - округлое, объемное, с крупным ядрышком и мелкодисперсным хроматином; оргanelлы развиты слабо. Поверхности овоцита и фолликулярных клеток - *гладкие*, тесно прилежат друг к другу. Дальнейший рост примордиальных фолликулов сопровождается изменениями овоцита, фолликулярных клеток и окружающей их стромы.

Первичные фолликулы состоят из *первичного овоцита*, окруженного *одним слоем кубических или призматических фолликулярных клеток*. Обнаруживаются и до полового созревания. Объем овоцита увеличивается преимущественно за счет *опиазмы*, в которой нарастает со-

держание органелл. В фолликулярных клетках также увеличиваются объем комплекса Гольджи, число рибосом, цистерн гРЭПС, митохондрий, липидных капель. В первичных фолликулах впервые становится заметной прозрачная зона (оболочка),

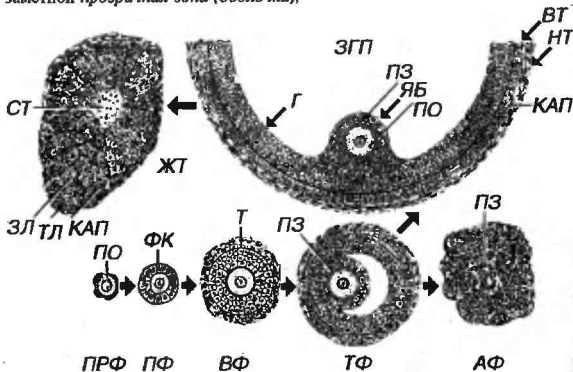


Рис. 9-2. Структурные компоненты яичника. ПРФ, ПФ, ВФ, ТФ - примордиальный, первичный, вторичный и третичный фолликулы; ПО - первичный овоцит, ФК - фолликулярные клетки, ПЗ - прозрачная зона, Т - тека, ЯБ - яйценосный бугорок, Г - гранулеза, ВТ - внутренняя тека, НТ - наружная тека, ЗГП - зрелый граафов пузырь, АФ - атретический фолликул, ЖТ - желтое тело: ТЛ - тека-лютеоциты, ЗЛ - зернистые лютеоциты, СТ - соединительная ткань, КАП - капилляры.

Прозрачная зона (оболочка) имеет вид бесструктурного оксифильного слоя между овоцитом и фолликулярными клетками. Она состоит из гликопротеинов и вырабатывается овоцитом, вследствие активации особого гена на определенной стадии его роста. Фолликулярные клетки непосредственно не участвуют в синтезе веществ прозрачной зоны, но, влияя на овоцит, активируют его.

По мере увеличения объема овоцита в растущем фолликуле увеличиваются как площадь, так и толщина прозрачной зоны. Она выполняет ряд важных функций:

1) способствует увеличению площади поверхности взаимного обмена веществ между фолликулярными клетками и овоцитом, которые обращены в нее своими микроворсинками;

2) образует между ними барьер (весьма проницаемый и неполный, так как выросты фолликулярных клеток и овоцита формируют целевые соединения);

3) обеспечивает видоспецифичность оплодотворения;

4) препятствует полиспермии;

5) защищает развивающийся эмбрион при его перемещении по половым путям до имплантации.

Вторичные фолликулы содержат *первичный овоцит*, окруженный *многослойной оболочкой* из митотически делящихся фолликулярных клеток, которые часто называют *гранулезными*. Деление фолликулярных клеток происходит под влиянием ФСГ, поэтому вторичные фолликулы обнаруживаются лишь с наступлением полового созревания.

В цитоплазме овоцита накапливается значительное количество органелл и включений, в ее периферической зоне образуются т.н. *кортикальные гранулы*, которые в дальнейшем участвуют в образовании оболочки оплодотворения. В фолликулярных клетках также нарастает содержание органелл, образующих их секреторный аппарат. Прозрачная зона утолщается: в нее проникают *микроворсинки* овоцита, контактирующие с *отростками* фолликулярных клеток. Утолщается базальная (*стекловидная*) мембрана между этими клетками и окружающей стромой; последняя образует *соединительнотканную оболочку (теку)* фолликула (см. рис. 9-1 и 9-2).

Тека дифференцируется на *два слоя* - *внутренний* и *наружный*. Последний образован соединительнотканными элементами и без резких границ переходит в окружающую строму. Во внутреннем формируется обширная капиллярная сеть, а его клетки под влиянием ЛГ видоизменяются, приобретая характеристики *секреторных стероидпродуцирующих*.

Третичные (пузырчатые, полостные) фолликулы формируются из вторичных вследствие секреции фолликулярными клетками прозрачной вязкой *фолликулярной жидкости*, которая сначала накапливается в расширенных межклеточных промежутках, а в дальнейшем образует мелкие полости внутри фолликулярной оболочки, сливающиеся в единую *полость фолликула*.

Фолликулярные клетки вырабатывают *женские половые гормоны* - *эстрогены* (у человека преимущественно 17β -эстрадиол), которые всасываются в кровь. Поэтому по мере роста фолликула в крови отмеча-

ется нарастание уровней эстрогенов. В крупных фолликулах эти клетки вырабатывают также полипептидный гормон ингибин, угнетающий секрецию ФСГ, и простагландины.

Рост овоцита прекращается, когда его диаметр достигает 125-150 мкм, но фолликул продолжает увеличиваться в объеме. В третичном фолликуле овоцит лежит эксцентрично в составе *яйценосного бугорка*, который выступает в просвет. По периферии овоцита радиально располагаются фолликулярные клетки, связанные с прозрачной зоной своими удлиненными отростками и образующие *лучистый венец*. Остальные фолликулярные клетки носят название *гранулезы*.

Тека отчетливо разграничена на *два* слоя. Клетки *внутреннего* слоя - полигональные, с овальным ядром, мелкими митохондриями, умеренно развитой гРЭПС, многочисленными элементами аЭПС и липидными каплями. Их секреторная активность регулируется ЛГ: они образуют небольшое количество эстрогенов и тестостерон, который фолликулярными клетками посредством *ФСГ-зависимой ароматазы* преобразуется в эстрогены. Клетки *наружного* слоя - вытянутые, приобретают признаки *миофибробластов*. Сократительная способность этих клеток обеспечивает *спадение фолликула после овуляции* и, по-видимому, не играет существенной роли при самой овуляции.

Зрелые третичные (предовуляторные, граафовы) фолликулы - крупные (18-22 мм), возвышаются над поверхностью яичника. Большую часть их объема занимает полость, содержащая жидкость, в которой концентрация *эстрадиола в 1000 раз превышает его уровень в крови*. За 12-15 ч до овуляции размеры фолликула существенно возрастают, секретрируется менее вязкая фолликулярная жидкость, *ослабевае*т связь овоцита и клеток венца с *яйценосным бугорком* вследствие появления мелких полостей у его основания.

В течение жизни женщины этой стадии достигают лишь около 400-500 фолликулов. Цикл развития такого фолликула занимает 10-14 дней.

Овуляция - разрыв зрелого третичного фолликула с выбросом из него овоцита, окруженного лучистым венцом, - как правило, происходит на 14-й день 28-дневного цикла. Развивается спустя 24 ч после *массивного выброса ЛГ* передней долей гипофиза, обусловленного временной *положительной обратной связью* между высокими уровнями эстрогенов, секретрируемых предовуляторным фолликулом, и ЛГ.

Перед овуляцией овоцит вместе с клетками лучистого венца *отделяется* от яйценосного бугорка и свободно плавает в полости фолликула. В той области яичника, где фолликул выступает над его поверхностью, тека, белочная оболочка и покровный эпителий резко истончаются и разрываются (под действием ферментов, выделяемых клетками фолликула и мигрирующими сюда лейкоцитами) на ограниченном участке, называемом *стигмой*.

За 30 мин до овуляции кровообращение в области стигмы прерывается, что приводит к местному некрозу тканей. За 5 мин стигма выступает над поверхностью яичника в виде светлого выпячивания. После ее разрыва овоцит, связанный с лучистым венцом и окруженный облачком вязкой фолликулярной жидкости, выделяется за пределы яичника, что обычно сопровождается слабым кровотечением из области разрыва.

Как правило, овуляция происходит в одном фолликуле; при овуляции в двух или большем числе фолликулов возникает возможность развития *многоплодной беременности разнояйцевыми близнецами*. Множественную овуляцию (*суперовуляцию*) можно вызвать искусственно путем стимуляции яичника гонадотропинами; эту процедуру производят, например, для получения нескольких овоцитов с целью их *оплодотворения in vitro* (экстракорпорального) и последующей имплантации эмбрионов (IVF-ET). Введение эстрогенов и прогестерона в небольших дозах подавляет секрецию ФСГ и ЛГ и *тормозит рост фолликулов и овуляцию*. На этом свойстве основано действие широко распространенных гормональных противозачаточных средств *антиовуляторного* типа.

Предовуляторный выброс ЛГ вызывает не только овуляцию, но и вступление овоцита в *фазу созревания* с возобновлением *мейоза* (заблокированного в профазе 1-го деления еще во внутриутробном периоде) вследствие нарушения секреции фолликулярными клетками *ингибирующего мейоз фактора*.

В результате первого деления созревания образуется *вторичный овоцит* в первое полярное тельце, которое располагается между овоцитом и прозрачной зоной. Вторичный овоцит далее вступает во *второе деление созревания*, которое *блокируется в метафазе*, и выделяется из фолликула в ходе овуляции.

Желтое тело образуется вследствие дифференцировки клеток *гранулезы и теки* овулировавшего фолликула, стенки которого спадаются, образуя складки, а в просвете формируется сгусток крови (излив-

шейся из капилляров внутренней теки), замещающийся в дальнейшем соединительной тканью (см. рис. 9-1 и 9-2).

Развитие желтого тела включает четыре стадии: 1) *пролиферации и васкуляризации*; 2) *железистого метаморфоза*; 3) *расцвета* и 4) *обратного развития*.

1. **Стадия пролиферации и васкуляризации** характеризуется активным размножением клеток гранулезы и теки. В гранулезу из внутреннего слоя теки вырастают капилляры, а разделяющая их базальная мембрана разрушается.

2. **Стадия железистого метаморфоза**: клетки гранулезы и теки превращаются в крупные полигональные светлоокрашенные клетки - лютеоциты - с мощно развитой аЭПС, большим числом митохондрий с тубулярными кристами и липидных капель. Лютеоциты подразделяют на два типа:

а) *зернистые лютеоциты* - развиваются из *гранулезных клеток*, имеют большие размеры, составляют основную массу желтого тела и располагаются в его центре;

б) *тека-лютеоциты* - происходят из *внутренней теки*, сравнительно мелкие и темные, лежат по периферии желтого тела.

3. **Стадия расцвета** характеризуется активной функцией лютеоцитов, вырабатывающих прогестерон - женский половой гормон, подготавливающий матку к восприятию эмбриона и способствующий протеканию беременности. Они продуцируют также эстрогены и в небольшом количестве андрогены и окситоцин, а при беременности - полипептидный гормон *релаксин*, который подготавливает родовые пути к родам.

4. **Стадия обратного развития** включает последовательность дегенеративных изменений лютеоцитов с их разрушением и замещением плотным соединительнотканьным рубцом - *беловатым (белым) телом*, которое, уменьшаясь в размерах, очень медленно (месяцами) погружается в строму яичника.

Длительность цикла развития желтого тела в отсутствие беременности (*менструального желтого тела*) составляет около 14 дней. При беременности под влиянием *хорионического гонадотропина*, вырабатываемого плацентой, желтое тело разрастается, достигая диаметра 2-

3 см (*желтое тело беременности*), функционирует в течение 6 мес, регрессируя к родам; в нем наиболее отчетливо определяются два типа лютеоцитов.

Регуляция функции желтого тела осуществляется ЛГ, рецепторы которого имеются на лютеоцитах (а впервые появляются еще на гранулезных клетках преовуляторных фолликулов). Вырабатываемый желтым телом прогестерон угнетает секрецию ФСГ гипофизом, вследствие чего тормозится начало следующего цикла роста фолликулов, который автоматически возобновляется с угасанием желтого тела.

Овариальный цикл включает последовательность изменений в яичнике (рост фолликула → овуляция → образование и активная функция желтого тела → его регрессия → рост нового фолликула). Он непрерывно повторяется в течение всего репродуктивного периода, в среднем, каждые 28 дней и включает две фазы: *фолликулярную* и *лютеиновую (желтого тела)*, естественной границей между которыми служит *овуляция* (14-й день).

Регуляция овариального цикла осуществляется гормонами гипофиза (в первую очередь - ФСГ и ЛГ); ритмические колебания секреции гормонов яичника, в свою очередь, вызывают соответствующие структурно-функциональные изменения в гормонально-зависимых органах. У человека они наиболее ярко проявляются в *эндометрии* в виде *менструального цикла*.

Атрезия фолликулов - процесс, включающий остановку роста и разрушение фолликулов (на любой стадии их развития), часто со сложными преобразованиями их компонентов и формированием *атретических тел (фолликулов)*. Начинается еще во внутриутробном периоде и затрагивает более 99% фолликулов, имеющихся при рождении.

Мелкие (примордиальные, первичные) фолликулы, подвергаясь *атрезии*, полностью разрушаются и бесследно замещаются соединительной тканью. При атрезии крупных (*вторичных и третичных*) фолликулов гибнут *гранулезные клетки и овоцит*, а клетки *внутренней теки*, напротив, *разрастаются*, образуя эпителиоидные тяжи, и преобразуются, становясь очень похожими на тека-лютеоциты и активно синтезируя *стероидные гормоны* (преимущественно эстрогены). В центре *атретического фолликула* длительно сохраняется *прозрачная зона* (рис. 9-1 и 9-2); базальная (*стекловидная*) мембрана между текой и фолликулярными клетками утолщается. Конечным этапом развития атретического те-

ла служит его разрушение и образование на его месте беловатого тела.

Атретические тела могут распадаться на отдельные тяжи клеток, окруженные стромой (*интерстициальные клетки*). Их число возрастает в периоды усиленной атрезии (*перед рождением, в течение первого года жизни и перед половым созреванием*); они регрессируют после полового созревания и немногочисленны в течение репродуктивного периода. Предположительно, служат источником эстрогенов перед половым созреванием.

Гилусные клетки располагаются в мозговом веществе яичника в области его *ворот* в виде скоплений вокруг капилляров и нервных волокон. Сходны с клетками Лейдига яичка, содержат липидные капли, хорошо развитую аЭПС, иногда - мелкие кристаллы (типа кристаллов Рейнке); вырабатывают андрогены. Численно увеличиваются при *беременности* и в *менопаузе*; их гиперплазия или опухолевое разрастание вызывают *маскулинизацию*.

Возрастные изменения яичника характеризуются угнетением роста овоцитов и образования желтых тел после наступления менопаузы. В последние 10 лет перед ней плодovitость резко падает в результате *первичных* изменений в самом яичнике, а не в гипоталамо-гипофизарной системе. В строме нарастает содержание *гилусных клеток*, секретирующих андрогены. С годами фолликулы полностью исчезают на фоне разрастания соединительной ткани (*склероза*).

МАТКА: МЕНСТРУАЛЬНЫЙ ЦИКЛ

Матка представляет собой полый орган с толстой мышечной стенкой, в котором происходит развитие плода. В ее расширенную верхнюю часть (*тело*) открываются *маточные трубы*, суженная нижняя (*шейка матки*) - выступает во *влагалище*, сообщаясь с ним *шеечным каналом*.

Стенка (тела) матки состоит из *трех* оболочек: 1) *слизистой* (*эндометрия*), 2) *мышечной* (*миометрия*) и 3) *серозной* (*периметрия*).

1. Эндометрий в течение репродуктивного периода претерпевает циклическую перестройку (*менструальный цикл*) в ответ на ритмические изменения секреции гормонов яичником (*овариальный цикл*); его толщина при этом изменяется от 1 до 7 мм. Каждый цикл завершается.

разрушением и удалением части эндометрия, сопровождающимися выделением крови (менструальным кровотечением).

Состоит из покровного эпителия, на поверхность которого открываются маточные железы, погруженные в собственную пластинку (stroma) - рис. 9-3.

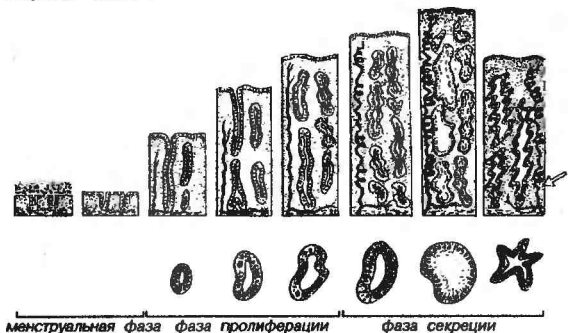


Рис. 9-3. Изменения эндометрия в менструальном цикле. В нижней части рисунка - маточные железы в поперечном разрезе. Стрелкой отмечена зона спазмирования спиральных артерий. Пояснения в тексте.

а) покровный эпителий - однослойный призматический, содержит секреторные и реснитчатые клетки. В первых хорошо развит синтетический аппарат; апикальная часть, выпячивающаяся в просвет, покрыта микроворсинками и содержит секреторные гранулы. Клетки второго типа покрыты ресничками, которые мерцают в направлении влагалища. Высота клеток покровного эпителия меняется в течение цикла.

б) маточные железы (железы эндометрия) - простые трубчатые, местами дихотомически ветвятся вблизи мнометрия, а иногда проникают в него на небольшую глубину; глубокое внедрение рассматривают как патологию - аденомиоз.

Образованы цилиндрическим эпителием (сходным с покровным, но с меньшим числом реснитчатых клеток), функциональная активность и морфологические особенности которого существенно меняются в ходе менструального цикла.

в) *stroma эндометрия* содержит отростчатые фибробластоподобные клетки (способные к ряду превращений), лимфоциты, гистиоциты и тучные клетки. Между клетками располагается сеть коллагеновых и ретикулярных волокон; эластические волокна обнаруживаются лишь в стенке артерий.

В эндометрии выделяют *два* слоя, которые различаются по строению и функции: *базальный* и *функциональный*.

Базальный слой прикрепляется к миометрию и в отдельных участках может проникать в него. Содержит дистальные участки (*доньшики*) *маточных желез*, окруженные стромой с плотным расположением клеточных элементов. Мало чувствителен к гормонам. Служит *источником восстановления функционального слоя* в менструальном цикле, а также при нарушении его целостности после аборта, родов. Получает питание из *прямых артерий*, отходящих от *радиальных*, которые проникают в эндометрий из миометрия. Содержит проксимальные отделы *спиральных артерий*, служащих продолжением радиальных в *функциональный* слой.

Функциональный слой (при его полном развитии) много толще базального; содержит поверхностный (*компактный*) слой с плотно лежащими клетками стромы и глубокий (*губчатый*) с многочисленными *железами и сосудами*. Высоко чувствителен к гормонам, под влиянием которых изменяются его строение и функция; в конце каждого цикла *разрушается*, вновь *восстанавливаясь* в следующем. Снабжается кровью за счет *спиральных артерий*, которые разделяются на ряд артериол, связанных с капиллярными сетями.

Менструальный цикл проявляется закономерными изменениями эндометрия, которые протекают непрерывно, повторяясь каждые 21-35 (в среднем, 28) дней. Условно разделяется на *три* фазы: (1) *менструальную (кровотечения)*, (2) *пролиферации*, (3) *секреции*; за исходную точку временного отсчета принимают *начало менструального кровотечения*, которое соответствует 1-му дню цикла (рис. 9-3).

(1) *менструальная фаза*, приходящаяся на 1-4-й дни (все сроки приводятся для усредненного 28-дневного цикла), в первые два дня (*период десквамации*) характеризуется удалением разрушенного функционального слоя (образовавшегося в предыдущем цикле) вместе с небольшим (50-150 мл) количеством крови. Поверхность эндометрия, не покрытая эпителием ("*физиологическая рана*"), в последующие два дня

(период регенерации) подвергается эпителизации вследствие миграции эпителия из донных желез на поверхность стромы в виде пластов уплощенных клеток. Этот процесс начинается еще до окончания менструального кровотечения и завершается к 4-му дню, протекая, очевидно, независимо от гормонов (при очень низкие уровнях эстрогенов).

(2) фаза пролиферации (постменструальная) соответствует 5-14-му дням цикла. Характеризуется усиленным ростом эндометрия (под влиянием эстрогенов, выделяемых растущим фолликулом) с образованием структурно оформленных, но функционально неактивных желез. Происходит формирование и рост спиральных артерий, мало извитых в этой фазе. Покровный эпителий из низкого призматического преобразуется в высокопризматический, железы, сначала имеющие вид прямых узких трубочек, к концу фазы приобретают штопорообразный ход, их просвет несколько расширяется. Клетки желез увеличиваются, часто делятся. В строме также нарастает количество митозов; ее клетки становятся крупнее.

(3) фаза секреции (предменструальная) соответствует 15-28-му дням цикла и характеризуется активной деятельностью маточных желез и изменениями стромальных элементов и сосудов (под влиянием прогестерона, выделяемого желтым телом). В середине фазы функциональный слой отчетливо разделяется на компактный и губчатый слои, а в ее конце он подвергается некрозу вследствие спазма сосудов.

Секреция предшествует образованию в клетках желез крупных секреторных вакуолей, перемещающихся из базальной части в апикальную. Выделение секрета начинается с 19-го дня и усиливается к 20-22-му. Железы имеют извитой вид, их просвет часто мешковидно растянут и заполнен секретом, содержащим гликоген и гликозаминогликаны. Строма отекает, вокруг сосудов формируются островки крупных полигональных предецидуальных клеток, содержащих гликоген. Вследствие интенсивного роста спиральные артерии становятся резко извитыми, закручиваясь в виде клубков. Состояние эндометрия на 20-22-й дни (6-8-й дни после овуляции) оптимально для имплантации эмбриона.

Секреция завершается на 23-24-й дни. В последующие дни ухудшается трофика эндометрия, в котором отмечается развитие дегенеративных изменений в результате снижающихся уровней прогестерона. Отек стромы уменьшается, железы становятся складчатыми, пилообразными, многие их клетки гибнут.

Спиральные артерии спазмируются, прекращая кровоснабжение функционального слоя и вызывая его гибель. Некротизированный и пропитанный кровью эндометрий отторгается, чему способствуют периодические сокращения матки. Кровоизлияния в эндометрий и признаки его дегенерации гистологически обнаруживаются за сутки до клинической менструации ("анатомическая менструация").

Массы некротизированного и отторгающегося функционального слоя могут содержать мелкие жизнеспособные фрагменты эндометрия, которые в ряде случаев лимфогенно или гематогенно попадают в различные органы (чаще всего в органы малого таза), где имплантируются, разрастаются и подвергаются гормонально-зависимым циклическим изменениям с кровоизлияниями и последующим развитием соединительнотканых рубцов. Заболевание, обусловленное эктопическим расположением эндометрия, называется *эндометриозом* и часто служит причиной *бесплодия*.

Гистологическое исследование эндометрия позволяет детально оценить действие половых гормонов на его ткани и широко используется в клинической диагностике для выявления причин различных расстройств репродуктивной функции.

Возрастные изменения эндометрия: в климактерическом периоде признаки наступающей *атрофии* сочетаются с умеренно выраженной *железистой гиперплазией*, обусловленной длительным действием низких уровней эстрогенов (*переходный эндометрий*). После менопаузы наступает *атрофия* эндометрия, функциональный слой становится неотличимым от базального. Железы имеют вид узких прямых трубочек (*простая атрофия*) или кистозно расширенных полостей (*кистозная атрофия*).

2. Миометрий - самая толстая оболочка стенки матки - включает три резко разграниченных мышечных слоя:

1) *подсосудистый (подслизистый)* - внутренний, с косым расположением пучков гладкомышечных клеток;

2) *сосудистый* - средний, наиболее широкий, содержащий крупные сосуды (пережимаются вследствие мощного сокращения миометрия в родах после отделения плаценты, способствуя прекращению кровотечения). Пучки гладкомышечных клеток лежат циркулярно или спирально;

3) надсосудистый (подсерозный) - наружный, с косым или продольным расположением пучков гладкомышечных клеток;

Гормональная зависимость миометрия проявляется необходимостью присутствия эстрогенов для поддержания его нормальной структуры и функции. Дефицит эстрогенов приводит к атрофии миометрия; при беременности вследствие гормональной стимуляции его гладкомышечные клетки резко гипертрофируются: их длина нарастает с 40-80 до 500-800 мкм при соответствующем увеличении толщины. Одновременно увеличивается и их число, преимущественно в результате образования из малодифференцированных предшественников. После родов мышечные клетки быстро уменьшаются в размерах; часть их разрушается. При нарушении гормонально-зависимых процессов регенерации гладкомышечная ткань миометрия может разрастаться с образованием узлов (миом), которые обнаруживают у 20% женщин старше 30 лет.

Спонтанная сократительная активность миометрия, свойственная ему в отсутствие нервной или гормональной стимуляции, координируется множественными щелевыми контактами между гладкомышечными клетками. Во время беременности она резко угнетается под влиянием прогестерона (возможно, отчасти, релаксина), секретлируемых желтым телом и плацентой. В родах активные сокращения миометрия обусловлены действием окситоцина; они усиливаются также простагландинами, продуцируемыми плодовыми оболочками. Эффективной родовой деятельности способствует увеличение перед родами числа и размеров щелевых контактов между гладкими миоцитами.

Строма миометрия образована прослойками соединительной ткани между пучками гладких миоцитов; эластические волокна в небольшом количестве имеются в периферических отделах миометрия тела матки.

Репаративная регенерация миометрия (например, после кесаревого сечения) не обеспечивает полноценного структурного и функционального восстановления оболочки, так как завершается формированием соединительнотканного рубца в области повреждения, по которому при сильной сократительной деятельности матки (в следующих родах) может произойти ее разрыв.

3. Периметрий имеет типичное строение серозной оболочки (мезотелий с подлежащей соединительной тканью); он покрывает матку неполностью - в тех участках, где он отсутствует, имеется адвенти-

циальная оболочка. В периметрии находятся симпатические узлы и сплетения.

Шейка матки имеет строение толстостенной трубки; она пронизана **шеечным каналом**, который начинается в **полости матки внутренним зевом** и заканчивается во **влагалищной части шейки наружным зевом**. Ее стенка образована теми же оболочками, что и тело матки.

Миометрий шейки состоит преимущественно из **циркулярных пучков гладкомышечных клеток**; содержание соединительной ткани в нем значительно выше (особенно во влагалищной части), чем в миометрии тела, сеть эластических волокон развита сильнее.

Слизистая оболочка шейки матки образована **эпителием** и **собственной пластинкой**.

Канал шейки матки характеризуется многочисленными продольными и поперечными ветвящимися **пальмовидными складками** слизистой оболочки. Он выстлан **однослойным призматическим эпителием**, который вдается в собственную пластинку, образуя около 100 разветвленных **шеечных желез** (рис. 9-4). Их устья нередко облитерируются, в результате чего железы переполняются слизью, превращаясь в так называемые **наботовы кисты**, которые достигают размеров 5-6 мм.

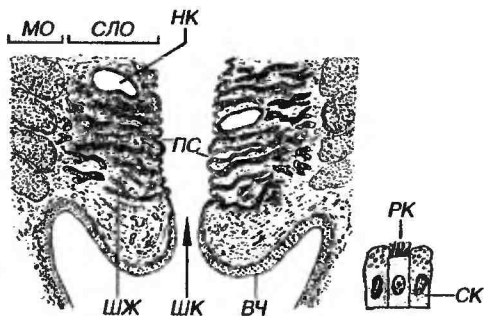


Рис. 9-4. Шейка матки: строение стенки (слева) и клетки эпителия канала и желез (справа). СЛО - слизистая оболочка, МО - мышечная оболочка, ВЧ - влагалищная часть, ПС - пальмовидные складки, НК - наботова киста, ШК - шеечный канал, ШЖ - шеечные железы, СК - секреторные клетки, РК - реснитчатые клетки.

Эпителий канала и желез шейки матки включает два типа клеток: численно преобладающие железистые и реснитчатые. Железистые клетки вырабатывают слизь, которая накапливается в апикальной части цитоплазмы и выделяется путем экзоцитоза. Немногочисленные реснитчатые клетки осуществляют перемещение и распределение слизи. Шеечный канал в норме заполнен слизью.

Эпителий влагалищной части шейки матки - как и во всем влагалище - многослойный плоский неороговевающий. В нем содержатся лимфоциты и клетки Лангерганса. Его строение зависит от возраста и гормонального состояния женщины. В репродуктивный период в нем отмечается высокое содержание гликогена и выявляются три слоя: базальный, промежуточный и поверхностный. Эпителий этого отдела шейки менее чувствителен к гормонам, чем сходный эпителий влагалища. В период менопаузы он атрофируется, а гликоген исчезает.

Граница двух эпителиев - резкая, проходит преимущественно выше наружного зева (см. рис. 9-4), однако ее расположение непостоянно и зависит от эндокринных влияний. У многих женщин, в особенности, рожавших, однослойный призматический эпителий шеечного канала нередко в отдельных участках спускается во влагалищную часть. Такие участки (псевдоэрозии) имеют вид ярко окрашенных "язычков", (так как сквозь однослойный эпителий лучше просвечивают подлежащие сосуды), легко травмируются и кровоточат. В менопаузе многослойный эпителий смещается в шеечный канал.

Область границы эпителиев двух типов представляет существенный клинический интерес, так как на нее приходится развитие более 90% случаев рака шейки матки (происходит из многослойного эпителия). Диагностика этого заболевания производится путем изучения цитологических мазков эпителия влагалищной части шейки (для выявления атипичных клеток).

Изменения слизистой оболочки шейки матки в течение менструального цикла отличаются от таковых в ее теле. Они проявляются циклическими изменениями секреторной активности: в середине цикла скорость секреции увеличивается примерно в 10 раз, по-видимому, в результате эстрогенной стимуляции. Одновременно происходит изменение вязкости слизи - из густой, преобладающей в течение большей части цикла, она становится жидкой, имеет щелочную реакцию и благоприятствует проникновению спермиев.

В слизи гликопротеиновые мицеллы перед овуляцией расположены параллельно оси шеечного канала, создавая систему ходов, по которым могут перемещаться спермии. Во второй половине цикла под действием прогестерона они образуют плотную сеть, препятствующую движению спермиев. На изменении свойств секретлируемой слизи под влиянием низких доз прогестерона основано действие одной из высокоэффективных групп гормональных контрацептивных препаратов (так называемых минипилей).

Иммунная функция шейки матки обеспечивает поддержание местного иммунитета в женской половой системе. Шейка матки служит в ней главным источником иммуноглобулинов, в частности, секреторного IgA (вырабатывается плазматическими клетками собственной пластинки и переносится в слизь клетками шеечных желез, образующими секреторный компонент). Благодаря высоким концентрациям иммуноглобулинов в слизи, заполняющей шеечный канал, многочисленные микробы из влагалища не проникают в полость матки, которая остается стерильной. Появление в слизи антител к спермиям (отсутствуют в норме) может явиться причиной бесплодия, так как спермии фиксируются на ее мицеллах, теряя способность к дальнейшему движению.

МАТОЧНАЯ ТРУБА

Маточная труба представляет собой трубчатый орган, который выполняет ряд функций:

- ① захватывает овоцит, выделяющийся из яичника при овуляции;
- ② осуществляет его перенос в направлении матки;
- ③ создает условия для транспорта спермиев в направлении от матки;
- ④ обеспечивает среду, необходимую для оплодотворения и начального развития эмбриона;
- ⑤ осуществляет транспорт эмбриона в матку.

Анатомически подразделяется на четыре отдела - воронку с бахромкой, открывающуюся в области яичника, расширенную часть - ампулу (образует 2/3 длины органа), узкую часть - перешеек и короткий интрамуральный (интерстициальный) сегмент, расположенный в стенке матки.

Стенка маточной трубы состоит из трех оболочек: слизистой, мышечной и серозной (рис. 9-5).

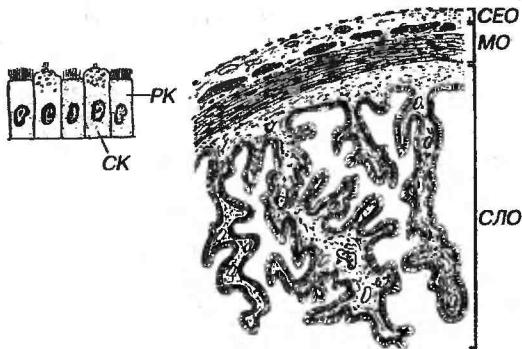


Рис. 9-5. Маточная труба: строение стенки (справа) и эпителий слизистой оболочки (слева). СЛО - слизистая оболочка, МО - мышечная оболочка, СЕО - серозная оболочка, РК - реснитчатые клетки, СК - секреторные клетки.

I. Слизистая оболочка образует многочисленные *ветвящиеся складки*, сильно развитые в *воронке* и *ампуле*, где они почти целиком заполняют просвет органа. В *перешейке* эти складки укорачиваются, а в *интерстициальном сегменте* превращаются в короткие *гребешки*.

а) эпителий слизистой оболочки - *однослойный призматический*, образован клетками *двух типов* - *реснитчатыми* и *секреторными*. Его высота и относительное содержание в нем реснитчатых клеток снижаются от *ампулы* к *матке*. В эпителии постоянно присутствуют *лимфоциты* (их нередко принимают за базальные клетки).

Реснитчатые клетки - со светлой цитоплазмой и слабо развитыми органеллами. На их апикальной поверхности - *реснички*, которые мерцают в направлении матки с частотой около 22 биений/сек.

Секреторные клетки - с развитыми органеллами, ядром с инвагинациями и крупным ядрышком, вырабатывают вещества, необходимые для *питания яйцеклетки* (у некоторых видов они образуют ее оболочки) и *капацитации спермиев*. Секреторные гранулы, покрытые мембраной, *накапливаются* в выпуклой апикальной части, покрытой *микроворсинками*.

Гормональная зависимость строения и функции эпителия маточной трубы проявляется в его *атрофии* и *снижении* числа реснитчатых клеток после *овариэктомии* или в *постменопаузальном периоде*. Введение *эстрогенов* быстро увеличивает число реснитчатых клеток. Высота последних и их относительное содержание нарастают в течение фолликулярной фазы цикла и снижаются в лютеиновую (по некоторым данным, частота биения ресничек также резко увеличивается в перiovуляторный период). Активность *секреторных клеток* усиливается в лютеиновой фазе.

б) собственная пластинка слизистой оболочки - тонкая, содержит фибробласты, лимфоциты, макрофаги и тучные клетки, а также клетки, способные к превращению в *децидуальные* (при *трубной беременности*). При повреждении эпителия (обычно вследствие инфекции) складки слизистой оболочки образуют соединительнотканые сращения, нарушающие транспорт гамет или эмбриона, что может приводить к *бесплодию* или *трубной беременности*, соответственно. В слизистой оболочке бахромки имеются крупные вены, переполняющиеся кровью перед овуляцией, что увеличивает ее тургор и способствует плотному охвату яичника воронкой.

2. Мышечная оболочка утолщается от ампулы к интрамуральному сегменту; состоит из нерезко разграниченных толстого внутреннего *циркулярного* и тонкого наружного *продольного* слоев. Ее *сократительная активность* усиливается *эстрогенами* и угнетается *прогестероном*.

3. Серозная оболочка отличается наличием под мезотелием толстого слоя соединительной ткани, содержащего сосуды и нервы. В ампулярном отделе в ней выявляются отдельные *пучки гладкомышечной ткани*, сокращение которых изменяет положение трубы по отношению к поверхности яичника.

ВЛАГАЛИЩЕ

Влагалище представляет собой толстостенную растяжимую трубку, соединяющую преддверие влагалища с шейкой матки. В нижних отделах у девственниц имеется циркулярная складка - *девственная плева*. Стенка влагалища состоит из *трех оболочек: слизистой, мышечной и адвентициальной*.

1. Слизистая оболочка образует поперечные складки. Выстлана многослойным плоским неороговевающим эпителием, лежащим на собственной пластинке.

Эпителий состоит из 30-45 слоев клеток и включает базальный, шиповатый (промежуточный) и поверхностный слои (рис. 9-6). В последнем могут встречаться кератогиалиновые гранулы, но ороговения клеток не происходит. Цитоплазма эпителиальных клеток содержит значительное количество гликогена, в особенности, в середине цикла. В эпителии постоянно обнаруживаются лимфоциты, клетки Лангерганса.

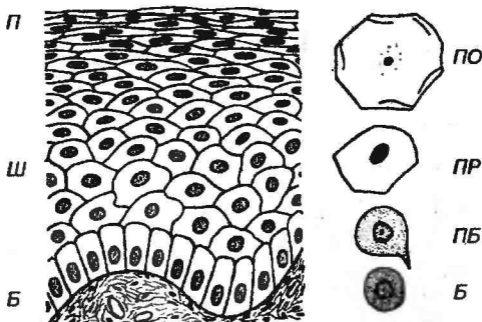


Рис. 9-6. Влагалище. Слева - эпителий на гистологическом препарате, справа - клетки на мазке. Срез: Б - базальный слой, Ш - шиповатый слой, П - поверхностный слой. Мазок: Б - базальные клетки, ПБ - парабазальные клетки, ПР - промежуточные клетки, ПО - поверхностные клетки.

Созревание эпителия влагалища зависит от гормонального фона, поэтому изучение окрашенных цитологических мазков, позволяющее сделать заключение о насыщенности организма эстрогенами и прогестероном, получило широкое клиническое распространение.

Цитологическая классификация влагалищного эпителия выделяет базальные, парабазальные, промежуточные и поверхностные клетки (см. рис. 9-6).

(а) базальные клетки - мелкие, резко базофильные, с темными ядрами, высоким ядерно-цитоплазматическим отношением, на мазках имеют округлые контуры;

(б) *парабазальные клетки* (соответствуют глубоким отделам шиповатого слоя на гистологических срезах) - *мелкие, округлые или овальные, с базофильной цитоплазмой, образующей вытянутые участки - "хвосты"*;

(в) *промежуточные клетки* (соответствуют поверхностным отделам шиповатого слоя) - *крупные, полигональные, со светлой базофильной или эозинофильной цитоплазмой, везикулярным ядром с мелкодисперсным хроматином*;

(г) *поверхностные клетки* - *крупные, плоские, полигональные, с эозинофильной (изредка базофильной) цитоплазмой, иногда содержащей мелкие гранулы кератогиалина, мелким темным (пикнотическим) ядром*.

Значение содержания клеток разных типов в мазке: базальные клетки могут оказаться в мазке лишь при травме эпителия; парабазальные обнаруживаются лишь при резко выраженной эстрогенной недостаточности (их находят в детстве и в менопаузе). Появление в мазке промежуточных клеток считается признаком созревания эпителия; максимальный уровень созревания соответствует появлению поверхностных клеток.

Индекс созревания - соотношение парабазальные/промежуточные/поверхностные клетки, выраженное в процентах, оценивает насыщенность организма эстрогенами. При резкой атрофии эпителия (вследствие дефицита гормонов) равен 100/0/0, при умеренной - 70/30/0. Максимальная доля поверхностных клеток соответствует времени овуляции (0/5/95), в течение большей части цикла представлены как поверхностные, так и промежуточные клетки.

Другие количественные показатели - *кариопикнотический индекс* (относительное содержание клеток с пикнотическим ядром) и *эозинофильный индекс* (доля клеток с эозинофильной цитоплазмой) максимальны при наибольшем числе поверхностных клеток в мазке, соответствующем пику эстрогенов, т.е. во время овуляции.

Воздействие прогестерона в лютеиновую фазу сопровождается преобладанием в мазке промежуточных клеток, десквамацией эпителия в виде пластов и закручиванием краев клеток, приобретающих сходство с почтовым конвертом.

Случивание эпителиальных клеток с поверхности слизистой оболочки происходит непрерывно, более значительно (в виде комплексов) в

Глава 10

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

ОБЩИЕ ПОНЯТИЯ

Органы чувств обеспечивают получение информации о состоянии и изменениях внешней среды и деятельности систем самого организма. Они образуют *периферические отделы анализаторов (сенсорных систем)*, в состав которых входят также промежуточные отделы (осуществляют передачу информации) и центральные (корковые) отделы (воспринимают и перерабатывают сенсорную информацию).

Содержат *рецепторы*, воспринимающие сигналы из внешней среды (*экстерорецепторы*) и внутренних органов (*интерорецепторы*). В зависимости от природы раздражения, регистрируемого рецепторами, они подразделяются на *механорецепторы, хеморецепторы, фоторецепторы, терморецепторы и болевые (ноцицепторы)*. В связи с природой клеток, воспринимающих сигнал, выделяют *первичночувствующие (нейросенсорные)* и *вторичночувствующие (сенсорно-эпителиальные) рецепторы*.

1) *первичночувствующие (нейросенсорные) рецепторы* - нервные клетки, которые воспринимают сенсорные сигналы своими *периферическими отростками*, преобразуют их в нервные импульсы и передают в ЦНС по *центральным отросткам*. Они входят в состав *органов зрения и обоняния*;

2) *вторичночувствующие (сенсорно-эпителиальные) рецепторы* - специализированные эпителиальные клетки, которые воспринимают сенсорные сигналы, однако *не имеют периферических отростков*; передача нервных импульсов от них в ЦНС осуществляется благодаря их связи с терминалями нервных клеток. Входят в состав *органов слуха, равновесия и вкуса*.

Органы обоняния и вкуса описаны в разделах, посвященных дыхательной системе и пищеварительному тракту, соответственно.

ОРГАН ЗРЕНИЯ

Глаз состоит из **глазного яблока**, содержащего *фоторецепторные (нейросенсорные) клетки*, и **вспомогательного аппарата**, к которому относятся **веки, слезный аппарат и глазодвигательные мышцы**.

Стенка **глазного яблока** образована **тремя оболочками**: 1) **наружной - фиброзной** (состоит из **склеры и роговицы**), 2) **средней - сосудистой** (включает собственно **сосудистую оболочку, ресничное тело и радужку**) и 3) **внутренней - сетчатой**, связанной с **мозгом зрительным нервом** (рис. 10-1).

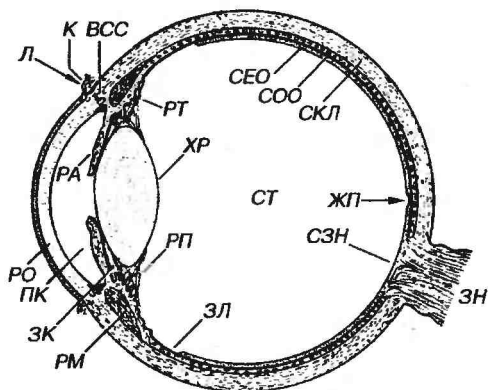


Рис. 10-1. Глаз. СКЛ - склера, СЭО - сетчатая оболочка, СОО - сосудистая оболочка, РО - роговица, Л - лимб, К - конъюнктура, ПК - передняя камера, ВСС - венозный синус склеры, РА - радужка, ЗК - задняя камера, РТ - ресничное тело, РМ - ресничная мышца, РП - ресничный пояс, ХР - хрусталик, СТ - стекловидное тело, ЗЛ - зубчатая линия, СЗН - сосочек зрительного нерва, ЗН - зрительный нерв, ЖП - желтое пятно.

В состав **глазного яблока** входит также **хрусталик**, который прикрепляется волокнами **ресничного пояска** к **ресничному телу**. **Передняя камера** глаза располагается между **роговицей, радужкой и хрусталиком**, **задняя** - между **радужкой, отростками ресничного тела, ресничным пояском и хрусталиком**. Обе камеры заполнены **водянистой влагой**, которая вырабатывается **ресничным телом** и всасывается в **венозный синусе**

склеры. За хрусталиком и ресничным пояском располагается пространство, окруженное сетчаткой и заполненное стекловидным телом.

Функциональные аппараты глаза:

1) *светопреломляющий (роговица, водянистая влага, хрусталик, стекловидное тело)* - обеспечивает преломление световых лучей и проекцию наблюдаемых предметов на сетчатку;

2) *аккомодационный (радужка, ресничное тело с ресничным пояском)* - обеспечивает фокусировку изображения на сетчатке путем изменения формы (а, следовательно, преломляющей силы) хрусталика, регулирует интенсивность освещения сетчатки (вследствие изменения диаметра зрачка);

3) *рецепторный (сетчатка)* - обеспечивает восприятие и первичную обработку световых сигналов.

1. Фиброзная оболочка - наружная, состоит из *склеры* - плотной непрозрачной оболочки, покрывающей задние 5/6 поверхности глазного яблока, и *роговицы* - прозрачного переднего отдела, покрывающего переднюю 1/6.

а) склера образована плотной волокнистой соединительной тканью, состоящей из утолщенных пучков (*пластинок*) коллагеновых волокон, идущих в различных направлениях параллельно поверхности органа, и лежащих между ними фиброцитов и эластических волокон. В глубоких слоях она может содержать меланоциты. Выполняет *защитную и опорную* функции, к ее наружной поверхности прикрепляются сухожилия глазных мышц. Она переходит в роговицу в области *лимба*, на внутренней поверхности которого располагается система выстланных эндотелием каналов (*трабекулярная сеть*), ведущих в *венозный синус склеры (шлеммов канал)* - путь оттока водянистой влаги из передней камеры глаза. При нарушении оттока повышается внутриглазное давление, что характерно для распространенного заболевания - *глаукомы*.

б) роговица - выпуклая снаружи прозрачная пластинка, утолщающаяся от центра к периферии. Включает *пять* слоев: (1) *передний эпителий*, (2) *переднюю пограничную пластинку*, (3) *собственное вещество (stroma)*, (4) *заднюю пограничную пластинку*, (5) *задний эпителий*.

(1) *передний эпителий* - многослойный плоский неороговевающий, содержит многочисленные нервные окончания, обеспечивающие

высокую чувствительность роговицы, постоянно увлажняется секретом слезных желез. Обладает *высокой способностью к регенерации*, обновляясь каждые 7 сут. В области лимба переходит в *эпителий конъюнктивы*;

(2) *передняя пограничная пластинка (боуменова мембрана)* - уплотненный наружный слой собственного вещества роговицы; располагается под базальной мембраной переднего эпителия, состоит из сети коллагеновых фибрилл;

(3) *собственное вещество (стромы)* - составляет 90% толщины роговицы - особая плотная волокнистая соединительная ткань, состоящая из плоских пучков (пластинок) коллагеновых волокон, расположенных под углом друг к другу, и лежащих между ними уплощенных фиброцитов. Гликопротеины основного вещества (хондроитин и кератан сульфаты) обеспечивают прозрачность стромы. Содержит многочисленные нервные окончания; кровеносные и лимфатические сосуды отсутствуют;

(4) *задняя пограничная пластинка (десцеметова мембрана)* - трехмерная сеть коллагеновых филаментов; часто рассматривается как базальная мембрана заднего эпителия;

(5) *задний эпителий (эндотелий)* - однослойный плоский, образован интердигтирующими клетками с высокой метаболической активностью. Участвует в обмене жидкости и ионов в роговице. Слабо регенерирует.

Питание роговицы осуществляется за счет *водянистой влаги* (в ее центральных участках) и *диффузии из сосудов области лимба* (в периферических). При повреждении роговицы в нее врастают сосуды со стороны лимба, нарушая ее прозрачность. Роговицу с успехом пересаживают от одного человека к другому, благодаря тому, что реакции отторжения не развиваются (вероятно, вследствие отсутствия в ней сосудов).

2. Сосудистая оболочка включает *собственно сосудистую оболочку, ресничное тело и радужку* (см. рис. 10-1).

а) собственно сосудистая оболочка осуществляет питание сетчатки, она состоит из *рыхлой волокнистой соединительной ткани* с высоким содержанием *пигментных клеток*. В ее состав входят *четыре пластинки (слоя)*:

(1) *надсосудистая* - наружная, лежит на границе со склерой;

(2) *сосудистая* - содержит артерии и вены, обеспечивающие кровоснабжение хориокапиллярной пластинки;

(3) *хориокапиллярная* - уплощенная густая сеть капилляров неравномерного калибра, эндотелий которых фенестрирован на стороне, обращенной к сетчатке. Капилляры покрывают 90-95% наружной поверхности сетчатки;

(4) *базальная* - включает базальную мембрану капилляров, сеть коллагеновых и эластических волокон и базальную мембрану пигментного эпителия сетчатки.

б) ресничное (цилиарное) тело - утолщенный передний участок сосудистой оболочки, имеющий вид мышечно-волокнистого кольца, расположенного между зубчатой линией и корнем радужки. Участвует в аккомодации глаза (изменяя кривизну хрусталика) и в выработке водянистой влаги. Его основу образует ресничная мышца, от передней части отходят ресничные отростки. Покрыто ресничным эпителием, относящимся к передней (цилиарной) части сетчатки.

(1) *ресничная мышца* состоит из пучков гладкомышечных клеток, лежащих во внутренних отделах циркулярно, в наружных - меридианально-радиально. Сокращаясь, она ослабляет натяжение волокон ресничного пояса, увеличивая кривизну хрусталика и фокусируя глаз на близкие предметы;

(2) *ресничные отростки* - складки реснитчатого тела, в количестве 70-80 выступающие в заднюю камеру глаза. Образованы соединительной тканью с высоким содержанием пигментных клеток и фенестрированными капиллярами; покрыты ресничным эпителием. Служат участками прикрепления волокон ресничного пояса (цинновой связки) - пучков эластических филаментов, вплетающихся противоположными концами в капсулу хрусталика.

Ресничный эпителий, покрывающий отростки - двуслойный кубический. Состоит из внутренних непигментированных клеток с развитыми органеллами и многочисленными базальными отростками, образующими базальный лабиринт, и наружных пигментированных клеток, содержащих пигментные гранулы и также образующих базальный лабиринт. Каждый слой эпителия располагается на собственной базальной мембране. Вырабатывает водянистую влагу и участвует в формировании барьера между кровью и влагой;

в) радужка - самая передняя часть *сосудистой оболочки*, разделяющая *переднюю* и *заднюю* камеры глаза. Представляет собой пластинку кольцевидной формы с отверстием изменяющегося диаметра (*зрачком*), связанную своим цилиарным краем с ресничным телом. Основу (stromu) образует *рыхлая соединительная ткань* с большим количеством *сосудов* и *пигментных клеток* (обуславливают цвет глаз). Содержит *пять* слоев:

(1) *передний эпителий* (*однослойный плоский* - продолжение заднего эпителия роговицы; по некоторым данным, этот слой образован прерывистой выстилкой из фибробластов и пигментных клеток);

(2) *наружный пограничный*;

(3) *сосудистый* (содержит многочисленные сосуды);

(4) *внутренний пограничный*;

(5) *задний пигментный эпителий* (*двуслойный кубический* - продолжение цилиарного эпителия сетчатки).

Мышцы радужки образованы *гладкомышечными клетками нейрального происхождения*; изменяя диаметр зрачка, регулируют количество света, падающего на сетчатку.

(1) *мышца, суживающая зрачок*, состоит из *концентрических пучков* клеток, лежащих в области свободного края радужки (иннервируется парасимпатическими нервными волокнами);

(2) *мышца, расширяющая зрачок*, состоит из пучков клеток, идущих *вдоль* пигментного эпителия радиально - от свободного края радужки к цилиарному (иннервируется симпатическими нервными волокнами).

Хрусталик - прозрачное двояковыпуклое тело, которое удерживается волокнами ресничного пояска (см. рис. 10-1), меняя свою кривизну в зависимости от их натяжения и обеспечивая тем самым способность фокусировать на сетчатке предметы, расположенные на различном расстоянии от глаза.

а) капсула хрусталика - тонкий прозрачный слой, охватывающий хрусталик снаружи, - является *базальной мембраной* его эпителия. Содержит гликопротеины и состоит из сети микрофиламентов, обладающей значительной эластичностью (снижающейся с возрастом). Служит *местом прикрепления* волокон ресничного пояска. Непроницаема для макрофагов и антигенов, но обеспечивает метаболизм хрусталика.

б) *эпителий хрусталика* - слой кубических клеток, лежащий субкапсулярно на его передней поверхности; в области экватора клетки делятся митозом (*ядерная, или ростковая, зона*), удлиняются и постепенно превращаются в *хрусталиковые волокна*

в) *хрусталиковые волокна* - удлиненные (до 7-10 мм) эпителиальные клетки шестигранной формы, лежащие параллельно поверхности хрусталика концентрическими слоями (до 2000 у взрослого) и образующие его *собственное вещество*, которое состоит из *коры и ядра*. Их органеллы и ядро располагаются в области экватора, цитоплазма содержит особые белки - *кристаллины*. Волокна удерживаются с помощью многочисленных *щелевых соединений и шаровидных интердигтаций*. Смещаясь к центру хрусталика, они утрачивают ядра и конденсируются, накладываясь друг на друга и образуя *ядро хрусталика*.

С возрастом эластичность хрусталика снижается, что затрудняет изучение близко расположенных объектов (*пресбиопия*). У некоторых пожилых людей хрусталик теряет прозрачность (*катаракта*).

Стекловидное тело - прозрачная желеобразная масса, которую некоторые авторы рассматривают как *особую соединительную ткань*. Заполняет пространство между хрусталиком и сетчаткой (см. рис. 10-1). Состоит из клеток - фибробластоподобных элементов (*гиалоцитов*), макрофагов и лимфоцитов, и межклеточного вещества. Последнее на 99.9% образовано водой; содержит коллагеновые фибриллы (концентрируются у периферии тела, формируя его *капсулу*) и гиалуроновую кислоту. Через стекловидное тело от сосочка сетчатки к задней поверхности хрусталика проходит *гиалоидный канал* - остатки эмбриональной гиалоидной артерии.

Обеспечивает прохождение световых лучей, сохранение положения хрусталика, участвует в метаболизме сетчатки, прижимает внутренние слои сетчатки к пигментному эпителию.

3. *Сетчатая оболочка* - внутренняя, светочувствительная оболочка глаза. Подразделяется на *зрительную часть*, выстилающую изнутри заднюю, большую часть глазного яблока до *зубчатой линии* (рис. 10-1), и переднюю, *слепую часть*, покрывающую *ресничное тело* и *заднюю поверхность радужки*. На задней поверхности сетчатки находится *сосочек сетчатки* - участок, не содержащий фоторецепторных клеток (*слепое пятно*) и служащий местом выхода *зрительного нерва*, связывающего ее с головным мозгом. Латеральнее сосочка по оси глаза распо-

лагается *центральная ямка*, которая вместе со своим ближайшим окружением называется *желтым пятном* (из-за содержания желтого пигмента) и обладает наибольшей концентрацией фоторецепторных клеток (участок наилучшего зрения).

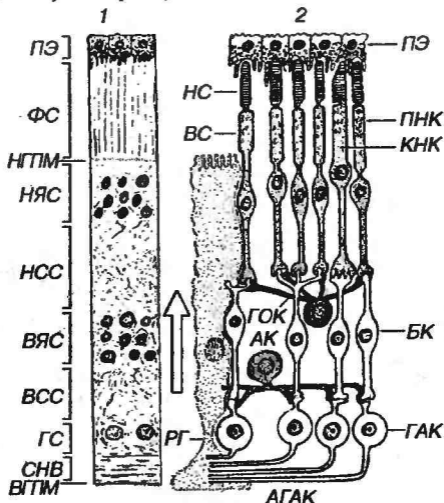


Рис. 10-2. Сетчатая оболочка: вид на препарате (1) и схема (2); стрелкой показано направление хода световых лучей. ПЭ - пигментный эпителий, ФС - фотосенсорный слой, НГПМ - наружная глиальная пограничная мембрана, НЯС - наружный ядерный слой, НСС - наружный сетчатый слой, ВЯС - внутренний ядерный слой, ВСС - внутренний сетчатый слой, ГС - ганглионарный слой, СНВ - слой нервных волокон, ВГПМ - внутренняя глиальная пограничная мембрана. ПНК - палочковая нейросенсорная клетка, КНК - колбочковая нейросенсорная клетка, НС - наружный сегмент (периферического отростка), ВС - внутренний сегмент, БК - биполярная клетка, ГАК - ганглионарная клетка, АГАК - аксоны ганглионарных клеток, ГОК - горизонтальная клетка, АК - амакрина клетка, РГ - радиальный глиоцит (клетка Мюллера).

Структурными компонентами сетчатки являются ее нейроны, пигментный эпителий, нейроглия и сосуды.

а) нейроны сетчатки образуют трехчленную цепь из радиально расположенных клеток, связанных друг с другом синапсами: (1) нейро-сенсорных (фоторецепторных); (2) биполярных (ассоциативных) и

(3) ганглионарных (рис. 10-2). Помимо этих клеток имеются еще два вида нейронов, которые обеспечивают связь на уровне соединений нейросенсорных и биполярных нейронов (*горизонтальные клетки*) и биполярных и ганглионарных (*амакриновые клетки*).

(1) *нейросенсорные (фоторецепторные) клетки* - вытянутые биполярные клетки. Их периферические отростки (*палочки и колбочки*) образуют *фотосенсорный слой* и состоят из *наружного и внутреннего сегментов*, связанных *ресничкой*. Наружные сегменты вдаются в цитоплазму клеток пигментного эпителия и окружены его отростками. Центральные отростки образуют синаптические связи с *биполярными и горизонтальными клетками*. Так как фотосенсорные элементы направлены не к свету, а от него, сетчатка человека относится к *инвертированным*.

Палочковые нейросенсорные клетки - с узкими, вытянутыми периферическими отростками (*палочками*). *Наружный сегмент отростка* имеет цилиндрическую форму и содержит стопку из 1000-1500 *мембранных дисков (уплощенных мешочков)*. В мембранах дисков находится зрительный пигмент *родопсин*, в состав которого входят белок и альдегид витамина А. Родопсин разлагается под влиянием света с изменением ионной проницаемости мембран и возникновением электрического сигнала вследствие *гиперполяризации* рецепторов. Он регенерирует в темноте в результате энергозатратного процесса.

Диски постоянно обновляются за счет их образования в проксимальных участках наружных сегментов и смещения в дистальные, где они *фагоцитируются* пигментным эпителием (за сутки замещается 10-15% наружного сегмента). Витамин А необходим для обновления дисков - в его отсутствие они разрушаются (вызывая "куриную слепоту").

Внутренний сегмент отростка содержит удлинённые митохондрии, центриоль, элементы аЭПС и грЭПС, комплекс Гольджи. Он обеспечивает наружный сегмент энергией и веществами, необходимыми для фоторецепции. Ядро - мелкое, округлое, окружено тонким ободком цитоплазмы; центральный отросток завершается шаровидным утолщением (*сферулой*) и образует синапс с биполярной клеткой в наружном сетчатом слое.

Палочковые нейросенсорные клетки располагаются в *периферических отделах* сетчатки, воспринимают световые сигналы низкой интенсивности (*сумеречное зрение*) и отвечают за *черно-белое зрение*. Общее количество этих клеток в сетчатке человека равно 120 млн.

Колбочковые нейросенсорные клетки - по строению сходны с палочковыми. *Наружные сегменты* их периферического отростка (*колбочки*) - конической формы (более короткие и широкие, чем у палочковых клеток), содержит *мембранные диски*, образованные *складками плазмолеммы* (вследствие чего межмембранные пространства дисков сообщаются с межклеточным пространством). В мембране дисков содержится зрительный пигмент *йодопсин*, который в функционально различных типах колбочек разлагается под действием красного, зеленого или синего света. В колбочках, в отличие от палочек, не происходит постоянного перемещения дисков и их фагоцитоза пигментным эпителием. Строение внутреннего сегмента колбочек сходно с таковым у палочек. Ядра - крупнее и светлее, чем у палочковых клеток, центральный отросток заканчивается в наружном сетчатом слое расширением (ножкой) треугольной формы.

Колбочковые нейросенсорные клетки располагаются в *центральных отделах сетчатки* и особенно многочисленны в *центральной ямке желтого пятна (область наилучшего видения)*. Они реагируют на свет высокой интенсивности, обеспечивают *дневное и цветное зрение*. Общее их количество в сетчатке человека равно 6-7 млн. Отсутствие колбочковых клеток тех или иных функциональных типов обуславливает цветовую слепоту (дальтонизм).

(2) *биполярные (ассоциативные) клетки* дендритами синаптически связаны с аксонами нейросенсорных клеток, а их аксоны передают нервные импульсы на дендриты ганглионарных и амакрийных клеток. Подразделяются на несколько типов в зависимости от количества и вида нейросенсорных клеток, соединяемых ими с одной ганглионарной.

(3) *ганглионарные клетки* - крупные *мультиполярные* клетки с эксцентрично расположенным ядром и крупным ядрышком. Цитоплазма занимает большой объем и содержит хорошо развитые органеллы. Дендриты образуют синаптические связи с аксонами биполярных клеток и отростками амакрийных клеток. Аксоны, собираясь воедино, образуют *зрительный нерв*. Разделяются на несколько типов в зависимости от области ветвления дендритов и количества охваченных ими клеток.

Конвергенция (схождение) нервных импульсов в сетчатке обеспечивается характером связей ее нейронов и свойственна всем отделам, за исключением центральной ямки. Несколько палочковых клеток образуют синапсы на одной биполярной, а несколько биполярных контактируют с одной ганглионарной. Общий показатель конвергенции в сетчатке

ке равен 105 : 1 (126 млн фоторецепторов : 1.2 млн волокон зрительного нерва).

(4) *горизонтальные клетки* - ассоциативные мультиполярные нейроны; их дендриты и аксон синаптически связаны с аксонами палочковых и колбочковых клеток, а также с дендритами биполярных нейронов.

(5) *амакрийные клетки* - униполярные ассоциативные нейроны, дендриты которых образуют связи с аксонами биполярных клеток и дендритами ганглионарных.

б) пигментный эпителий сетчатки - самый наружный ее слой (см. рис. 10-2) - прочно связан с базальной пластинкой сосудистой оболочки и менее прочно - с прилежащими слоями сетчатки. Эта особенность важна клинически, так как она обуславливает возможность отделения (*отслойки*) сетчатки от пигментного эпителия при патологических состояниях, что влечет за собой гибель фотосенсорного слоя, получающего питание диффузно через пигментный слой.

Образован *кубическими* (на периферии сетчатки) или *призматическими* (в ее центре) клетками с базально расположенным ядром и развитыми синтетическим и лизосомальным аппаратами, многочисленными митохондриями и гранулами *меланина*. На базальной поверхности клеток - базальный лабиринт (признак активного ионного транспорта). Латеральные поверхности связаны комплексами межклеточных соединений. На апикальной поверхности - микроворсинки и длинные ветвящиеся *отростки*, проникающие в фотосенсорный слой между наружными сегментами фоторецепторов. Последние глубоко вдаются в цитоплазму пигментных клеток.

Функции пигментного эпителия:

1) *накопление, эстерификация и транспорт* к фоторецепторам *витамина А*, способствующие их регенерации;

2) *фагоцитоз и переваривание* кончиков наружных сегментов фоторецепторов;

3) *обеспечение питания* наружных слоев сетчатки (в том числе фоторецепторных клеток) за счет избирательной диффузии веществ из хорнокапиллярного слоя сосудистой оболочки;

4) *поглощение света* (препятствующее его отражению и рассеиванию) и предотвращение избыточной засветки рецепторов благодаря синтезу и перемещению в отростки *меланина*. На **свету** гранулы *мела-*

нина перемещаются из тела клетки в отростки, окружающие наружные сегменты фоторецепторов, вследствие чего чувствительность глаза снижается, а его разрешающая способность повышается. В темноте графулы меланина перемещаются из отростков в тело клеток; при этом чувствительность глаза повышается, а разрешающая способность падает.

в) нейроглив сетчатки представлена радиальными глиоцитами (мюллеровыми клетками), астроцитами и микроглией.

(1) **радиальные глиоциты (мюллеровы клетки)** - крупные отростчатые клетки, протягивающиеся почти на всю толщину сетчатки перпендикулярно ее слоям (см. рис. 10-2). Занимают практически все пространства между нейронами и их отростками. Своими основаниями формируют внутреннюю глиальную пограничную мембрану, отграничивающую сетчатку от стекловидного тела, а апикальными участками за счет отростков, образующих соединения с фоторецепторными клетками у основания палочек и колбочек - наружную глиальную пограничную мембрану. Многочисленные латеральные отростки оплетают тела нейронов и области синаптических связей, выполняя поддерживающую и трофическую функции. Они также окружают капилляры, образуя вместе с астроцитами гемато-ретиальный барьер.

(2) **астроциты** - глиальные клетки, расположенные преимущественно во внутренних слоях сетчатки и охватывающие своими отростками капилляры (образуют гемато-ретиальный барьер).

(3) **клетки микроглии** располагаются во всех слоях сетчатки, немногочисленны. Выполняют фагоцитарную функцию.

Слой сетчатки образованы упорядоченно расположенными нейронами, ядросодержащие участки которых образуют ядерные и ганглионарный слой, а области их синаптических связей - сетчатый слой (см. рис. 10-2). Выделяют 10 слоев (снаружи внутрь):

(1) **пигментный эпителий** - располагается на границе с сосудистой оболочкой и своими отростками проникает в фотосенсорный слой;

(2) **фотосенсорный слой (слой палочек и колбочек)** - представлен периферическими отростками (палочками и колбочками) фотосенсорных клеток;

(3) **наружная глиальная пограничная мембрана** - темная полоска, отделяющая фотосенсорный слой от наружного ядерного. Соответст-

вует наружной границе мюллеровых клеток, связанных своими отростками с фоторецепторными клетками;

(4) *наружный ядерный слой* - содержит ядра нейросенсорных клеток;

(5) *наружный сетчатый слой* - область синапсов между центральными отростками нейросенсорных клеток, биполярными и горизонтальными клетками;

(6) *внутренний ядерный слой* содержит ядра биполярных, амакринных, горизонтальных и мюллеровых клеток;

(7) *внутренний сетчатый слой* - область синапсов между биполярными, ганглионарными и амакринными клетками;

(8) *ганглионарный слой* содержит тела ганглионарных клеток;

(9) *слой нервных волокон* состоит из аксонов ганглионарных клеток, образующих зрительный нерв;

(10) *внутренняя глиальная пограничная мембрана* - образована основаниями мюллеровых клеток и их базальной мембраны.

Васкуляризация сетчатки осуществляется *центральной артерией сетчатки*, которая вместе со зрительным нервом проникает в нее в области сосочка и разделяется на расходящиеся ветви. Последние сначала располагаются между стекловидным телом и внутренней глиальной пограничной мембраной, затем проникают в слои сетчатки, образуя *капиллярное сплетение*, достигающее до внутреннего ядерного слоя. Расположенные снаружи от него слои сетчатки получают питание диффузно из хориокапиллярного слоя сосудистой оболочки через слой пигментного эпителия.

Вспомогательный аппарат глаза обеспечивает его *защиту и движения* и включает веки, слезный аппарат и глазные мышцы.

1. **Веки** - подвижные кожно-конъюнктивальные складки, покрывающие переднюю поверхность глазного яблока. Они защищают и очищают роговицу. Снаружи покрыты *тонкой кожей* с отдельными волосками, потовыми и сальными железами, погруженными в дерму без подлежащего слоя жировой клетчатки. Под кожей располагаются пучки круговой мышцы глаза.

Жесткую *основу* каждого века составляет лежащая у его внутренней поверхности *тарзальная пластинка* полулунной формы, образованная *плотной соединительной тканью*. Она охватывает тарзальные (*мейбомиевы*) железы - разветвленные сальные железы, открывающиеся вне

волосяных фолликулов сзади ресниц и вырабатывающие маслянистую жидкость, накладывающуюся на слезную пленку и препятствующую ее быстрому испарению. С тарзальной пластинкой связана *тарзальная мышца* (образована *гладкомышечными* клетками), тонус которой обеспечивает постоянное раскрытие глазной щели.

Фасция века - сухожилие мышцы, поднимающей (или опускающей) веко - вшивается в дерму и тарзальную пластинку и лежит между последней и пучками волокон круговой мышцы.

Ресницы - щетинистые волосы, растущие в 3-4 ряда по краю век и сменяющиеся каждые 100-150 сут. В их фолликулы, глубоко погруженные в соединительную ткань век, открываются мелкие видоизмененные сальные железы (*Цейса*) и апокринные потовые *ресничные железы* (*Молля*).

Внутренняя поверхность века выстлана *конъюнктивой* - тонкой прозрачной слизистой оболочкой, переходящей на глазное яблоко и покрывающей его спереди до роговицы. Образована *многослойным призматическим эпителием*, содержащим многочисленные бокаловидные клетки, и тонким слоем *соединительной ткани*.

2. Слезный аппарат включает слезные железы, слезные протоки, слезный мешок и слезно-носовой канал.

а) *слезные железы* - сложные альвеолярно-трубчатые серозные. Концевые отделы имеют широкий просвет и содержат призматические светлые *секреторные клетки* и *миоэпителиальные клетки*. Секрет (слезы) - имеет слабощелочную реакцию и содержит NaCl, следы белка, слизи, бактерицидный фермент *лизоцим*, а также секреторный *IgA*. Выделяется через 6-12 протоков в своде конъюнктивы, откуда, смочив поверхность роговицы и конъюнктивы, оттекает в *слезные каналы*;

б) *слезные каналы*, выстланные *многослойным плоским эпителием*, сливаются в общий канал, соединяющийся со слезным мешком;

в) *слезный мешок* и продолжающий его *слезно-носовой канал* выстланы *однослойным многоядным реснитчатым эпителием*.

3. Глазные мышцы - *поперечнополосатые*, прикрепляются своими сухожилиями к склере и обеспечивают движения глазного яблока.

ОРГАН СЛУХА И РАВНОВЕСИЯ

Органом равновесия и слуха служит ухо. Оно подразделяется на *наружное ухо*, улавливающее звуковые колебания, *среднее ухо*, преобразующее звуковые волны в колебания жидкости (перилимфы) в улитке, и *внутреннее ухо*, в котором колебания перилимфы трансформируются в нервные импульсы. Орган равновесия расположен во внутреннем ухе.

Наружное ухо включает (1) *ушную раковину*, (2) *наружный слуховой проход* и (3) *барабанную перепонку*.

1. *Ушная раковина* состоит из *эластического хряща*, покрытого кожей с волосами, сальными железами и небольшим числом эккринных потовых желез.

2. *Наружный слуховой проход* выстлан кожей, содержащей щетинистые волосы, сальные и *церуминовые* (видоизмененные апокринные потовые) железы, выделяющие ушную серу. Последняя обладает антимикробной и инсектицидной активностью. Стенка наружной части прохода образована *эластическим хрящом*. внутренней - *височной костью*. Церуминовые железы имеются только в хрящевой части.

3. *Барабанная перепонка* отделяет наружное ухо от среднего и передает воздушные звуковые колебания на *слуховые косточки*. Представляет собой пластинку из *соединительной ткани*, которая содержит фибробласты, коллагеновые и эластические волокна, образующие *наружный радиальный* и *внутренний циркулярный* слои. Покрыта снаружи тонким слоем *эпидермиса*, а изнутри - *однослойным плоским эпителием*. Передне-верхний квадрант не содержит соединительной ткани.

Среднее ухо включает (1) *барабанную полость*, (2) *слуховые косточки* и (3) *слуховую трубу*

1. *Барабанная полость* - пространство неправильной формы в височной кости, ее латеральной границей служит барабанная перепонка, а медиальной - костная стенка внутреннего уха. Выстлана *однослойным плоским эпителием* (в участках, прилежащих к барабанной перепонке и слуховой трубе, - *однослойным кубическим или призматическим мерцательным*), лежащим на тонкой *собственной пластинке*, прочно связанной с *надкостницей*. На медиальной стенке полости находятся два окна - *овальное*, в котором располагается основание стремечка, и *круглое*, закрытое волокнистой пластинкой. Эти окна отделяют бара-

банную полость от вестибулярной и барабанной лестниц, соответственно.

2. *Слуховые косточки* - *молоточек*, *наковальня*, *стремечко* являются системой рычагов, передающих колебания с барабанной перепонки на овальное окно. Состоят из *пластинчатой костной ткани*, на суставных поверхностях покрыты *хрящом*. Снаружи покрыты *однослойным плоским эпителием*. Связаны с мелкими *поперечнополосатыми мышцами*.

3. *Слуховая (вестахивеев) труба* соединяет барабанную полость с глоткой. Ее *стенка* образована вблизи барабанной полости *костной тканью*, а у глотки - *хрящевой*. Слизистая оболочка выстлана *однослойным кубическим*, а ближе к глотке - *призматическим реснитчатым эпителием*. *Собственная пластинка* утолщается в медиальном направлении, содержит *концевые отделы слизистых желез* и скопления *лимфоидной ткани (трубные миндалины)*. Слуховая труба в области глоточного отверстия обычно *закрыта*; она раскрывается при глотании, уравновешивая давление на барабанную перепонку.

Внутреннее ухо образовано *костным лабиринтом* и находящимся в нем *перепончатым лабиринтом*.

Костный лабиринт - система полостей в височной кости. Его надкостница соединена с перепончатым лабиринтом сетью тонких соединительнотканых тяжей, лежащих в перилимфатическом пространстве, в котором циркулирует *перилимфа* (сходна по ионному составу с внесклеточными жидкостями, но содержит очень мало белка).

Перепончатый лабиринт содержит два расширенных пузырька - *сферический (мешочек)* и *эллиптический (маточку)*, которые сообщаются узким протоком. С маточкой связаны *три полукружных канала*, расположенные во взаимно перпендикулярных плоскостях и имеющие на концах расширения (*ампулы*). Мешочек сообщается с *каналом улитки*, имеющим спиралевидный ход. Перепончатый лабиринт заполнен *эндолимфой* (водянистой жидкостью с низкой концентрацией белка и натрия и высокой - калия). Он содержит *рецепторные (сенсорно-эпителиальные) волосковые клетки органов равновесия и слуха*, которые концентрируются в отдельных его участках.

Орган равновесия включает специализированные рецепторные зоны в *мешочке, маточке* и *ампулах полукружных каналов*.

1. Мешочек и маточка содержат **пятна (макулы)** - участки, в которых **онослойный плоский эпителий** перепончатого лабиринта сменяется **призматическим**. Макулы включают **7.5-9 тыс. сенсорноэпителиальных (волосковых) клеток**, связанных комплексами соединений с **поддерживающими клетками** и покрытых **отолитовой мембраной** (рис. 10-3). Макула маточки занимает преимущественно **горизонтальное** положение, а макула мешочка - **вертикальное**.

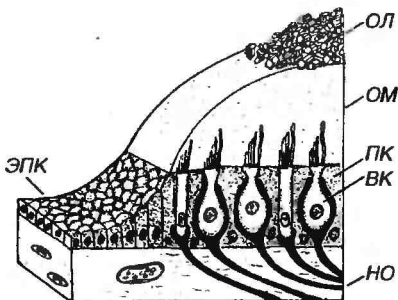


Рис. 10-3. Орган равновесия: пятно. ВК - волосковые клетки, НО - нервные окончания, ПК - поддерживающие клетки, ЭПК - эпителий перепончатого канала, ОМ - отолитовая мембрана, ОЛ - отолиты

а) сенсорно-эпителиальные (волосковые) клетки содержат многочисленные митохондрии, развитую аЭПС и крупный комплекс Гольджи, на апикальном полюсе располагаются одна эксцентрично лежащая ресничка (киноцилия) и 40-80 жестких стереоцилий (специализированных микроворсинок) различной длины (самые длинные прилегают к ресничке). Клетки разделяются на два типа (рис. 10-4):

(1) волосковые клетки I типа (грушевидные) - с расширенной базальной частью, почти полностью охваченной афферентным нервным окончанием в виде чаши;

(2) волосковые клетки II типа (призматические) - высокие узкие или в форме амфоры; к базальной части прилегают мелкие афферентные и эфферентные нервные окончания;

б) поддерживающие клетки - высокие призматические клетки с многочисленными микроворсинками на апикальной поверхности (см. рис. 10-4). Участвуют в образовании отолитовой мембраны.

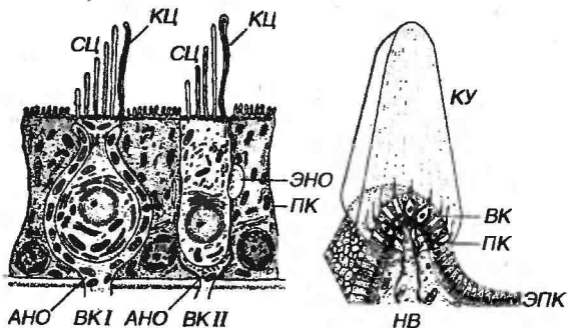


Рис. 10-4. Ультраструктура волосковых клеток органа равновесия. ВК I и ВК II - волосковые клетки I и II типов. СЦ - стереоцилии, КЦ - киноцилия, АНО - афферентные нервные окончания, ЭНО - эфферентные нервные окончания, ПК - поддерживающие клетки.

Рис. 10-5. Орган равновесия: ампулярный гребешок. ВК - волосковые клетки, НВ - нервные волокна, ПК - поддерживающие клетки, КУ - купол, ЭПК - эпителий перепончатого канала.

в) **отолитовая мембрана** - слой особого студенистого вещества, покрывающий макулы, в который погружены стереоцилии и киноцилии волосковых клеток. На ее поверхности в несколько слоев располагаются кристаллы карбоната кальция - *отолиты (статоконии)*, имеющие форму заостренных цилиндров.

2. **Ампулы полукружных каналов** образуют выступы - *ампулярные гребешки (крысы)*, располагающиеся в плоскости, перпендикулярной оси канала. Гребешки выстланы *призматическим эпителием*, содержащим клетки тех же типов, что и макулы. Общее число волосковых клеток в ампулах равно 16-17 тыс. Их стереоцилии и киноцилии погружены в слой студенистого вещества, имеющего здесь вид *высокого купола*, не содержащего на своей поверхности отолитов (рис. 10-5).

Функция органа равновесия заключается в восприятии *гравитации, линейных и угловых ускорений*, которые преобразуются в нервные сигналы, передаваемые в ЦНС, координирующую работу мышц, что позволяет сохранять равновесие и ориентироваться в пространстве.

Макулы мешочка и маточки реагируют на гравитацию и линейные ускорения. В связи с тем, что удельная масса отолитов в три раза боль-

ше, чем эндолимфы, они обладают инерцией при изменениях положения головы, смещая отолитовую мембрану и деформируя погруженные в нее стереоцилии волосковых клеток, что вызывает возникновение потенциалов действия, передающихся на афферентные нервные волокна.

Ампулярные гребешки воспринимают угловые ускорения: при вращении тела возникает ток эндолимфы, который отклоняет купол, что стимулирует волосковые клетки вследствие изгибания стереоцилий. Движение купола в сторону киноцилии вызывает возбуждение рецепторов, а в противоположном направлении - их торможение.

Орган слуха располагается по всей длине улиткового канала.

Улитковый канал перепончатого лабиринта заполнен эндолимфой и окружен двумя каналами, содержащими перилимфу - барабанной и вестибулярной лестницами. Совместно с обеими лестницами он заключен в костную улитку, образующую 2,5 витка вокруг центрального костного стержня (оси улитки). Канал имеет на разрезе треугольную форму, причем его наружная стенка, образованная сосудистой полоской, срастается со стенкой костной улитки. Он отделен от лежащей над ним вестибулярной лестницы вестибулярной мембраной, а от расположенной под ним барабанной лестницы - базиллярной пластинкой.

Сосудистая полоска образована пластом многослойного эпителия, лежащего на спиральной связке (утолщенной надкостнице) и пронизанного густой сетью капилляров. Она является участком перепончатого лабиринта, в котором происходит образование эндолимфы, обеспечивающей транспорт питательных веществ и кислорода к кортиевоу органу, поддержание ионного состава среды, оптимального для функции рецепторов. Ее эпителий содержит клетки трех типов (рис. 10-6):

а) *краевые клетки* - выстилают поверхность полоски и контактируют с эндолимфой; уплощенная апикальная поверхность покрыта короткими микроворсинками, а базальные отростки, содержащие митохондрии, образуют сложное переплетение (базальный лабиринт), проникают между промежуточными клетками и вдаются в базальные. В базальном лабиринте этих клеток имеются мембранные ионные насосы, обеспечивающие активный транспорт Na^+ в капилляры и его замещение K^+ , в результате чего эндолимфа содержит высокие концентрации K^+ ;

б) *промежуточные клетки* - звездчатой формы, их отростки охватывают капилляры и проникают между другими клетками;

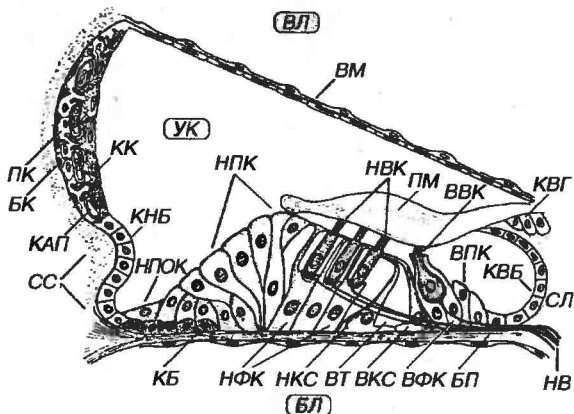


Рис. 10-6. Орган слуха. УК - улитковый канал, ВЛ - вестибулярная лестница, БЛ - барабанная лестница, СП - сосудистая полоска: КК - краевые клетки, ПК - промежуточные клетки, БК - базальные клетки, КАП - капилляр, ВМ - вестибулярная мембрана, БП - базилярная гластинка, ПМ - покровная мембрана, ВВК и НВК - внутренние и наружные волосковые клетки, НВ - нервные волокна, ВФК и НФК - внутренние и наружные фаланговые клетки (Дейтерса), ВКС и НКС - внутренние и наружные клетки-столбы, ВТ - внутренний тоннель, ВПК и НПК - внутренние и наружные пограничные клетки, (Гензена), НПОК - наружные поддерживающие клетки (Клаудиуса), КВБ и КНБ - клетки внутренней и наружной бороздок, КБ - клетки Беттхера, СС - спиральная связка, СЛ - спиральный лимб, КВГ - клетки вестибулярной губы (спирального лимба).

в) **базальные клетки** - утолщенные или неправильной формы; их апикальные отростки проникают между отростками промежуточных и краевых клеток, а базальные отростки взаимодействуют с соседними базальными клетками и подлежащими фибробластами спиральной связки. Являются камбиальными элементами эпителия сосудистой полоски. В последней могут встречаться также элементы ДЭС.

Вестибулярная мембрана (Рейснера) - тонкая двуслойная пластинка, протягивающаяся от спирального гребня (лимба) до спиральной связки и участвующая в транспорте воды и электролитов между пери- и эндолимфой. Поверхность мембраны, обращенная в улитковый канал, выстлана *однослойным плоским эпителием* с большим числом микропиноцитозных пузырьков в цитоплазме. Поверхность, обращенная в нес-

тубулярную лестницу, покрыта слоем уплощенных *фиброцитоподобных* клеток (по другим данным, *плоским эпителием*).

Базиллярная пластинка образует дно улиткового канала и со стороны барабанной лестницы выстлана *однослойным плоским эпителием* (по другим данным, *уплощенными фиброцитоподобными клетками*). Состоит из аморфного вещества, в которое погружены пучки коллагеновых микрофибрилл, образующие около 20 тыс *слуховых струн*, натянутых *от спиральной связки до спиральной костной пластинки* - выроста центрального костного стержня. Струны в зависимости от положения в улитке имеют *разную длину* (0.04-0.5 мм) и реагируют на колебания *различной частоты* (16-20 000 Гц), причем реакция на высокочастотные колебания максимальна у основания улитки, а на низкочастотные - у ее верхушки.

Спиральный (кортиев) орган образован *рецепторными сенсорно-эпителиальными (еолосковыми) клетками* и разнообразными *опорными клетками* (см. рис. 10-6).

а) сенсорно-эпителиальные (еолосковые) клетки связаны с *афферентными* и *эфферентными* нервными окончаниями и разделяются на *два типа*:

(1) *внутренние волосковые клетки* - крупные, *грушевидной формы*, располагаются в один ряд и со всех сторон полностью окружены *внутренними фаланговыми клетками*. Общее их количество равно 3.5 тыс. По строению они сходны с волосковыми клетками I типа органа равновесия; на апикальной поверхности имеется 50-70 *стереоцилий*, расположенных *линейно*.

(2) *наружные волосковые клетки* - *призматической формы*, лежат в *чашевидных, вдавлениях наружных фаланговых клеток*. Располагаются в 3-5 рядов и соприкасаются с поддерживающими клетками только в области базальной и апикальной поверхности; средняя часть этих клеток омывается *эндолимфой*, что, как предполагают, делает их более чувствительными, чем внутренние клетки, к воздействию токсических веществ. Общее количество этих клеток равно 12-20 тыс. По строению они сходны с волосковыми клетками II типа органа равновесия; на апикальной поверхности находится 100-300 *стереоцилий*, расположенных в 3-4 ряда в виде буквы V или W и становящихся длиннее от основания улитки к ее верхушке. Концы стереоцилий погружены в желеобразную *покровную мембрану*.

Покровная мембрана продуцируется клетками *вестибулярной губы спирального лимба*, содержит гликопротеины и состоит из фибрилл, погруженных в плотное аморфное вещество. Она нависает над всем спиральным органом от *спирального лимба* до *наружных пограничных клеток (Гензена)*, к которым она прикрепляется своим краем.

б) поддерживающие клетки подразделяются на пять типов: (1) *клетки-столбы (внутренние и наружные)*, (2) *фаланговые клетки (Дейтерса) - внутренние и наружные*, (3) *пограничные клетки - внутренние и наружные (Гензена)*, (4) *наружные поддерживающие клетки (Клаудиуса)*, и (5) *клетки Беттхера* (см. рис. 10-б).

(1) *клетки-столбы (внутренние и наружные)* лежат широким основанием на *базиллярной пластинке*, имеют узкую центральную часть и сходятся под острым углом своими *апикальными концами*. Их цитоплазму пронизывают *пучки микротрубочек*, придающие им жесткость. Ограничивают треугольное пространство - *внутренний туннель*, заполненный *эндолимфой*. Как наружные, так и внутренние клетки-столбы посылают *плоский апикальный отросток* горизонтально к *апикальной части наружных волосковых клеток*.

(2) *фаланговые клетки (Дейтерса)*, *внутренние и наружные*, - высокие призматические клетки, лежащие на *базальной мембране*.

Внутренние фаланговые клетки полностью охватывают *внутренние волосковые клетки*, в промежутки между ними проникают *нервные волокна*, образующие *окончания на волосковых клетках*.

Наружные фаланговые клетки контактируют с *наружными волосковыми клетками* в двух участках: их *апикальная поверхность* имеет *вдавление*, в которое погружено *основание волосковых клеток*, а их *длинный отросток (фаланга)*, содержащий *пучок микротрубочек* и *оканчивающийся плоской пластинкой*, горизонтально прилежит к *апикальной части наружных волосковых клеток*. Вместе с *уплощенными отростками клеток-столбов фаланги* образуют *ретикулярную мембрану*, фиксирующую *апикальные части наружных волосковых клеток* таким образом, что над ней *возвышаются только волоски*. Ретикулярная мембрана *переходит с самого наружного ряда наружных волосковых клеток на наружные пограничные клетки (Гензена)*. В *цитоплазму фаланговых клеток* *внедряются нервные волокна*, которые образуют *окончания на базальной части волосковых клеток*.

(3) *пограничные клетки - внутренние и наружные (Гензена)* лежат, соответственно, внутри от внутренних и снаружи от наружных фланговых клеток. Их высота снижается латерально, где они граничат с клетками внутренней бороздки и наружными поддерживающими клетками (Клаудиуса), соответственно.

(4) *наружные поддерживающие клетки (Клаудиуса)* лежат латеральнее гензеновских клеток, имеют кубическую форму, светлую цитоплазму и продолжают в клетки наружной бороздки. Сходны с клетками, покрывающими внутреннюю бороздку.

(5) *клетки Беттхера* - мелкие, с темной цитоплазмой, располагаются между базиллярной пластинкой и клетками Клаудиуса и лежат на базальной мембране. Встречаются только в базальных витках улитки и предположительно выполняют функцию всасывания и секреции.

Рецепция звука обеспечивается сложными механизмами. Звуковые волны вызывают колебания барабанной перепонки, которые приводят в движение слуховые косточки, передающие их на перилимфу и базиллярную мембрану. Колебания последней, усиленные в участках улитки, содержащих струны определенной длины, приводят к деформации стереоцилий волосковых клеток, погруженных в покровную мембрану. При этом возникает электрический потенциал, который передается на окончания дендритов биполярных клеток спирального ганглия (их аксоны образуют улитковый нерв). Более 90% афферентных нервных волокон подходят к внутренним волосковым клеткам, а к значительно более многочисленным наружным клеткам - лишь 10%.

Нарушения слуха примерно в 25% случаев обусловлены затрудненным проведением звуковых колебаний к внутреннему уху (*кондуктивная тугоухость*), связанным, например, с врожденной или приобретенной неподвижностью стремечка у овального окна. У большинства больных тугоухость вызвана *нейросенсорными* нарушениями - повреждением волосковых, поддерживающих клеток или слухового нерва вследствие инфекционного (особенно часто - вирусного) процесса, акустической травмы, действия *ототоксических* веществ, в том числе лекарств (некоторых антибиотиков, диуретиков, цитостатиков, противовоспалительных препаратов). Нередко первичным участком поражения служит сосудистая полоска. Возникающая с возрастом старческая тугоухость имеет преимущественно нейросенсорный характер.

Глава 11

ОРГАНЫ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

ОБЩИЕ ПОНЯТИЯ

Нервная система осуществляет объединение частей организма в единое целое (интеграцию), обеспечивает регуляцию разнообразных процессов, координацию функции различных органов и тканей и взаимодействие организма с внешней средой. Она *воспринимает* многообразную *информацию*, поступающую из внешней среды и из внутренних органов, *перерабатывает* ее и *генерирует сигналы*, обеспечивающие *ответные реакции*, адекватные действующим раздражителям.

Анатомически нервную систему условно подразделяют на:

① *центральную нервную систему (ЦНС)*, которая включает головной и спинной мозг;

② *периферическую нервную систему (ПНС)*, к которой относят периферические нервные узлы (ганглии), нервы и нервные окончания (последние обычно рассматриваются в курсе общей гистологии).

Физиологически (в зависимости от характера иннервации органов и тканей) нервную систему разделяют на:

① *соматическую (анимальную) нервную систему*, которая регулирует преимущественно функции произвольного движения;

② *автономную (вегетативную) нервную систему*, которая регулирует деятельность *внутренних органов, сосудов и желез*. Влияя на активность обмена веществ в различных органах и тканях в соответствии с меняющимися условиями их функционирования и внешней среды, она осуществляет *адаптационно-трофическую* функцию.

Автономная нервная система подразделяется на взаимодействующие друг с другом *симпатический* и *парасимпатический* отделы, которые различаются локализацией центров в мозге и периферических узлов, а также характером влияния на внутренние органы.

В соматическую и автономную нервную систему входят звенья, расположенные в ЦНС и ПНС.

Функционально ведущей тканью органов нервной системы является *нервная ткань*, включающая *нейроны и глию*. Скопления нейронов в ЦНС обычно называются *ядрами*, а в ПНС - *узлами (ганглиями)*. Пучки нервных волокон в ЦНС носят названия *трактов*, в ПНС они образуют *нервы*.

Нервные центры - скопления нервных клеток в ЦНС и ПНС, в которых между ними осуществляется *синаптическая передача*. Они обладают сложной структурой, богатством и разнообразием внутренних и внешних связей и специализированы на выполнении определенных функций. По характеру морфофункциональной организации различают:

- **нервные центры ядерного типа**, в которых нейроны располагаются *без видимой упорядоченности* (вегетативные ганглии, ядра спинного и головного мозга);

- **нервные центры экранного типа**, в которых нейроны, выполняющие однотипные функции, собраны в виде *отдельных слоев*, сходных с экранами, на которые проецируются нервные импульсы (кора мозжечка, кора полушарий большого мозга, сетчатка глаза). Внутри слоев и между ними имеются многочисленные *ассоциативные связи*.

В нервных центрах происходят процессы *конвергенции и дивергенции нервного возбуждения*, функционируют *механизмы обратной связи*.

Конвергенция - схождение различных путей проведения нервных импульсов к меньшему числу нервных клеток. На нейронах могут иметься окончания клеток разных типов, что обеспечивает конвергенцию влияний из различных источников.

Дивергенция - образование связей одного нейрона с большим числом других, на деятельность которых он оказывает влияние, обеспечивая перераспределение импульсов с иррадиацией возбуждения.

Механизмы обратной связи дают возможность нейронам самим регулировать величину поступающих к ним сигналов благодаря связям их аксонных коллатералей со вставочными клетками. Последние оказывают влияние (обычно тормозное) как на нейроны, так и на терминали конвергирующих к ним волокон (пример см. с. 249, 250, рис. 11-6).

РЕФЛЕКТОРНАЯ ДУГА

Рефлекторные дуги лежат в основе деятельности нервной системы, они представляют собой цепочки нейронов, которые обеспечивают реакции *рабочих органов (органов-мишеней)* в ответ на раздражение *рецепторов*. В рефлекторных дугах нейроны, связанные друг с другом синапсами, образуют три звена: *рецепторное (афферентное)*, *эффекторное* и расположенное между ними *ассоциативное (вставочное)*, которое в простейшем варианте дуги может отсутствовать. На различные звенья дуги оказывают регуляторные воздействия связанные с ними нейроны вышележащих центров, вследствие чего рефлекторные дуги имеют сложное строение. Рефлекторные дуги в соматическом (анимальном) и автономном (вегетативном) отделах нервной системы обладают рядом особенностей (рис. 11-1).

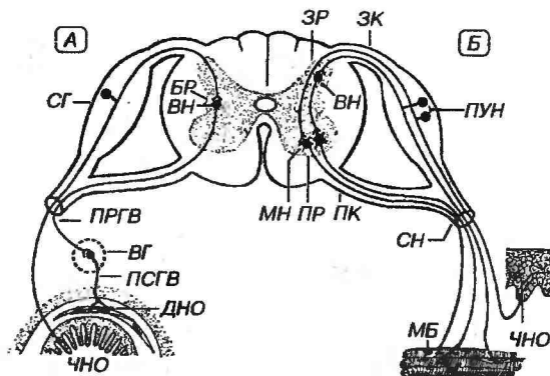


Рис. 11-1. Автономная (А) и соматическая (Б) рефлекторные дуги. ЧНО - чувствительные нервные окончания, ПУН - псевдоуниполярные нейроны (тела), СГ - спинальный ганглий, ЗК - задний корешок, ПК - передний корешок, ЗР - задние рога (серого вещества спинного мозга), ПР - передние рога, БР - боковые рога, ВН - вставочный нейрон (тело), МН - мотонейроны, ВГ - вегетативный ганглий, ПРГВ - преганглионарное волокно, ПСГВ - постганглионарное волокно, ДНО - двигательное нервное окончание (на гладкомышечных клетках), МБ - моторная бляшка. Объяснение в тексте.

Соматическая (анимальная) рефлекторная дуга

Рецепторное звено образовано *афферентными псевдоуниполярными нейронами*, тела которых располагаются в *спинальных ганглиях* (см. рис. 11-1, Б). Дендриты этих клеток образуют чувствительные нервные окончания в коже или скелетной мускулатуре, а аксоны вступают в *спинной мозг* в составе *задних корешков* и направляются в *задние рога* его серого вещества, образуя синапсы на телах и дендритах вставочных нейронов. Некоторые веточки (коллатерали) аксонов псевдоуниполярных нейронов проходят (не образуя связей в задних рогах) непосредственно в *передние рога*, где оканчиваются на *мотонейронах* (формируя с ними *двухнейронные рефлекторные дуги*);

Ассоциативное звено представлено *мультиполярными вставочными нейронами*, дендриты и тела которых расположены в *задних рогах* спинного мозга, а аксоны направляются в *передние рога*, передавая импульсы на тела и дендриты эффекторных нейронов.

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

Автономная (вегетативная) рефлекторная дуга

Рецепторное звено, как и в соматической рефлекторной дуге, образовано *афферентными псевдоуниполярными нейронами*, тела которых располагаются в *спинальных ганглиях*, однако дендриты этих клеток образуют чувствительные нервные окончания в *тканях внутренних органов, сосудов и желез* (см. рис. 11-1, А). Их аксоны вступают в *спинной мозг* в составе *задних корешков* и, минуя *задние рога*, направляются в *боковые рога* серого вещества, образуя синапсы на телах и дендритах вставочных нейронов.

Ассоциативное звено представлено *мультиполярными вставочными нейронами*, дендриты и тела которых расположены в *боковых рогах* спинного мозга, а аксоны (*преганглионарные волокна*) покидают спин-

ной мозг в составе *передних корешков*, направляясь в один из *вегетативных ганглиев*, где и оканчиваются на дендритах и телах *эффекторных нейронов*,

Эффлекторное звено образовано *мультиполярными нейронами*, тела которых лежат в составе *вегетативных ганглиев*, а аксоны (*постганглионарные волокна*) в составе нервных стволов и их ветвей направляются к клеткам рабочих органов - гладких мышц, желез, сердца.

НЕРВЫ

Нервы (нервные стволы) связывают нервные центры головного и спинного мозга с рецепторами и рабочими органами. Они образованы *пучками нервных волокон*, которые объединены соединительнотканными компонентами (оболочками): *эндоневрием*, *периневрием* и *эпиневрием* (рис. 11-2). Большинство нервов являются *смешанными*, т.е. включают *афферентные* и *эфферентные* нервные волокна.

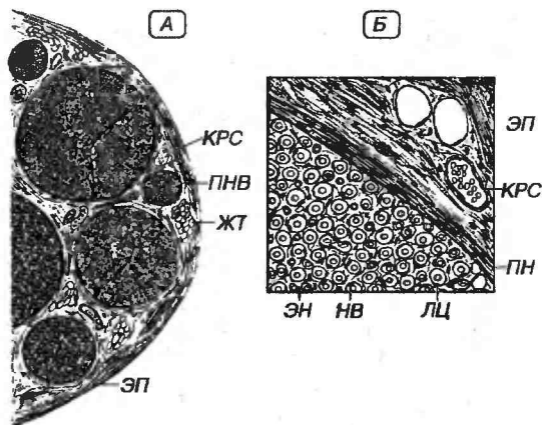


Рис. 11-2. *Нерв (поперечный срез)*. А - общий вид: ПНВ - пучок нервных волокон, ЭП - эпиневрй, ПН - периневрий, ЖТ - жировая ткань, КРС - кровеносный сосуд. Б - участок нерва, выделенный на рисунке А рамкой: НВ - нервные волокна, ЛЦ - лейкоциты, ЭН - эндоневрий.

Пучки нервных волокон содержат до нескольких тысяч миелиновых и безмиелиновых волокон, соотношение между которыми в различных нервах неодинаково; по функциональному признаку они относятся к анимальной и вегетативной нервной системе.

Эндоневрий - тонкие прослойки рыхлой волокнистой соединительной ткани, окружающие отдельные нервные волокна и связывающие их в единый пучок. В нем содержатся немногочисленные клетки и волокна (преимущественно ретикулярные), проходят мелкие кровеносные сосуды (эндотелиоциты которых связаны мощными плотными соединениями).

Периневрий - оболочка, покрывающая каждый пучок нервных волокон снаружи и отдающая перегородки вглубь пучка. Он образован 2-10 концентрическими пластами уплощенных клеток, связанных плотными и щелевыми соединениями. Цитоплазма клеток, в особенности наружных слоев, содержит многочисленные пиноцитозные пузырьки. Между слоями клеток в щелевидных пространствах, заполненных жидкостью, располагаются компоненты базальной мембраны и продольно ориентированные коллагеновые волокна. В терминальной части нерва периневрий образован лишь одним слоем плоских клеток, который дистально резко обрывается и имеет вид открытой манжетки. Высказывается мнение, что нейротропные вирусы могут проникать через этот участок в периневрий, распространяясь по нему в ЦНС.

Предполагалось, что периневрий может выполнять роль *барьера* между кровью и нервными волокнами, избирательно регулируя поступление веществ внутрь пучков нервных волокон из расположенных в эпиневрии кровеносных сосудов. В этом барьере, однако, имеются множественные дефекты, так как периневрий во многих участках пронизан прободающими его и идущими в эндоневрий кровеносными сосудами. Более того, показано, что поддержание оптимального микроокружения нервных волокон в нерве обеспечивается, в первую очередь, очень низкой проницаемостью мелких сосудов эндоневрия.

Эпиневрй - наружная оболочка нерва, связывающая воедино пучки нервных волокон (число которых зависит от диаметра нерва и варьирует от одного до нескольких десятков). Он состоит из плотной волокнистой соединительной ткани, содержащей жировые клетки, кровеносные и лимфатические сосуды (см. рис. 11-2).

НЕРВНЫЕ УЗЛЫ

Нервные узлы (ганглии) - скопления нейронов вне ЦНС - разделяются на чувствительные (сенсорные) и автономные (вегетативные).

Чувствительные (сенсорные) нервные узлы содержат псевдоуниполярные или биполярные (в спиральном и вестибулярном ганглиях) афферентные нейроны и располагаются по ходу задних корешков спинного мозга (спинномозговые, или спинальные, узлы) и черепномозговых нервов (V, VII, VIII, IX, X).

СПИННОМОЗГОВЫЕ УЗЛЫ

Спинномозговой (спинальный) узел (ганглий) имеет веретеновидную форму и покрыт капсулой из плотной волокнистой соединительной ткани. По его периферии находятся плотные скопления тел псевдоуниполярных нейронов, а центральная часть занята их отростками и расположенными между ними тонкими прослойками эндоневрия, несущими сосуды (рис. 11-3).

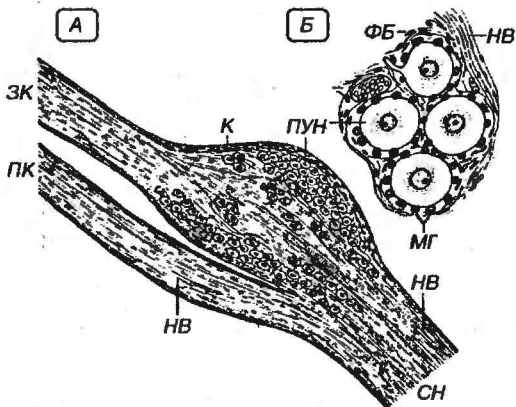


Рис. 11-3. Спинномозговой узел. А - общий вид: ЗК - задний корешок, ПК - передний корешок, СН - смешанный нерв, К - капсула узла, ПУН - псевдоуниполярные нейроны (тела), НВ - нервные волокна. Б - участок узла при большем увеличении: МГ - мантийные глиоциты, ФБ - фибробласты

Псевдоуниполярные нейроны характеризуются сферическим телом и светлым ядром с хорошо заметным ядрышком. Выделяют *крупные* и *мелкие* клетки, которые, вероятно, различаются видами проводимых импульсов. Цитоплазма нейронов содержит многочисленные митохондрии, цистерны гРЭПС, элементы комплекса Гольджи, лизосомы. Каждый нейрон окружен слоем прилежащих к нему уплощенных клеток олигодендроглии (*мантийными глиоцитами, или клетками-сателлитами*) с мелкими округлыми ядрами; снаружи от глиальной оболочки имеется тонкая соединительнотканная. От тела псевдоуниполярного нейрона отходит отросток, разделяющийся Т-образно на афферентную (дендритную) и эфферентную (аксональную) ветви, которые покрываются миелиновыми оболочками. Афферентная ветвь заканчивается на периферии *рецепторами*, эфферентная в составе *заднего корешка* вступает в спинной мозг (см. рис. 11-1). Так как переключения первого импульса с одного нейрона на другой в пределах спинномозговых узлов не происходит, они не являются нервными центрами. Нейроны спинномозговых узлов содержат такие *нейромедиаторы*, как *ацетилхолин, глутаминовая кислота, вещество Р, соматостатин, холецистокинин, ВИП, гастрин*.

АВТОНОМНЫЕ (ВЕГЕТАТИВНЫЕ) УЗЛЫ

Автономные (вегетативные) нервные узлы (ганглии) могут располагаться вдоль позвоночника (*паравerteбральные ганглии*), или впереди него (*превертебральные ганглии*), а также в стенке органов - сердца, бронхов, пищеварительного тракта, мочевого пузыря и др. (*интрамуральные ганглии*) или вблизи их поверхности. Иногда они имеют вид мелких (от нескольких клеток до нескольких десятков клеток) скоплений нейронов, расположенных по ходу некоторых нервов или лежащих интрамурально (*микροганглии*). К вегетативным узлам подходят *преганглионарные волокна* (миелиновые), содержащие отростки клеток, тела которых лежат в ЦНС (см. рис. 11-1). Эти волокна сильно ветвятся и образуют многочисленные синаптические окончания на клетках вегетативных узлов. Благодаря этому осуществляется конвергенция большого числа терминалей преганглионарных волокон на каждый нейрон ганглия. В связи с наличием синаптической передачи вегетативные узлы относят к *нервным центрам ядерного типа*.

Вегетативные нервные узлы по функциональному признаку и локализации разделяются на *симпатические* и *парасимпатические*.

Симпатические нервные узлы (пара- и превертебральные) получают преганглионарные волокна от клеток, расположенных в *вегетативных ядрах грудных и поясничных сегментов* спинного мозга. Нейромедиатором преганглионарных волокон является *ацетилхолин*, а постганглионарных - *норадреналин* (за исключением потовых желез и некоторых кровеносных сосудов, имеющих холинергическую симпатическую иннервацию). Помимо этих нейромедиаторов, в узлах выявляются *энкефалины, ВИП, вещество Р, соматостатин, холецистокинин*.

Парасимпатические нервные узлы (интрамуральные, лежащие вблизи органов или узлы головы) получают преганглионарные волокна от клеток, расположенных в *вегетативных ядрах продолговатого и среднего мозга, а также крестцового отдела* спинного мозга. Эти волокна покидают ЦНС в составе III, VII, IX и X пар черепномозговых нервов и передних корешков крестцовых сегментов спинного мозга. Нейромедиатором пре- и постганглионарных волокон является *ацетилхолин*. Кроме него роль медиаторов в этих ганглиях играют *серотонин, АТФ* (пуринергические нейроны), возможно, некоторые *пептиды*.

Большинство внутренних органов имеет *двойную вегетативную иннервацию*, т.е. получает постганглионарные волокна от клеток, расположенных как в симпатических, так и в парасимпатических узлах. Реакции, опосредуемые клетками симпатических и парасимпатических узлов, часто имеют противоположную направленность (например, симпатическая стимуляция усиливает, а парасимпатическая - тормозит сердечную деятельность).

Общий план строения симпатических и парасимпатических нервных узлов сходен. Вегетативный узел покрыт соединительнотканной *капсулой* и содержит диффузно или группами расположенные *тела мультиполярных нейронов*, их отростки в виде *безмиелиновых* или (реже) *миелиновых волокон* и *эндоневрий* (рис. 11-4, Б). Тела нейронов - неправильной формы, содержат эксцентрично расположенное ядро, окружены (обычно неполностью) оболочками из *глиальных клеток-сателлитов (мантийных глиоцитов)*. Часто встречаются *многоядерные* и *полиполярные* нейроны.

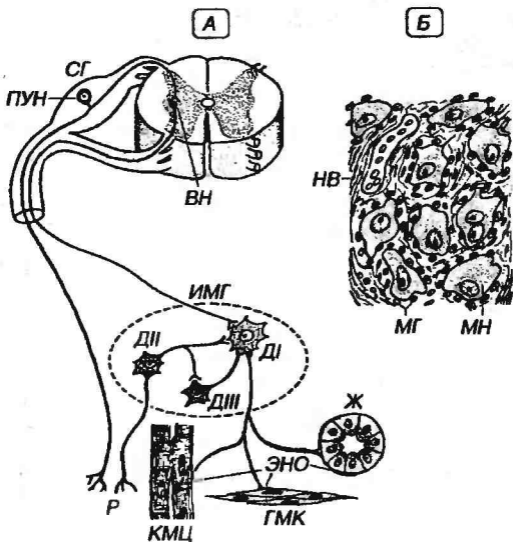


Рис. 11-4. *Вегетативный ганглий.* А - схема ассоциативных связей нейронов вегетативного интрамурального ганглия (ИМГ). ДI, ДII, ДIII - клетки Дорея I, II и III типов, Р - рецепторы, ЭНО - эффекторные нервные окончания на кардиомиоцитах (КМЦ), гладкомышечных клетках (ГМК) и железах (Ж), СГ - спинальный ганглий, ПУН - псевдоуниполярный нейрон, ВН - вставочный нейрон (в боковом роге серого вещества спинного мозга). Б - строение вегетативного ганглия. МН - мультиполярный нейрон, МГ - мантийные глиоциты, НВ - нервное волокно.

В симпатических узлах, наряду с крупными клетками, описаны *мелкие нейроны*, цитоплазма которых обладает интенсивной флюоресценцией в ультрафиолетовых лучах и содержит гранулы - *мелкие интенсивно флюоресцирующие (МИФ-),* или *мелкие гранулодержащие (МГС-) клетки.* Они характеризуются темными ядрами и небольшим числом коротких отростков; в цитоплазматических гранулах содержится *дофамин*, а также *серотонин* или *норадреналин*, в части клеток в сочетании с *энкефалином*. На МИФ-клетках оканчиваются термини-

нали преганглионарных волокон, стимуляция которых приводит к усиленному выделению дофамина и других медиаторов в периваскулярные пространства и, возможно, в области синапсов на дендритах крупных клеток. МИФ-клетки обладают *ингибирующим* влиянием на активность эффекторных клеток.

Интрамуральные узлы и связанные с ними проводящие пути ввиду их высокой автономии, сложности организации и особенностей медиаторного обмена некоторыми авторами выделяются в самостоятельный *метасимпатический отдел вегетативной нервной системы*. В частности, общее число нейронов в интрамуральных узлах кишки выше, чем в спинном мозге, а по сложности их взаимодействия в регуляции перистальтики и секреции их сравнивают с миникомпьютером. Физиологически среди нейронов этих ганглиев выявлены *клетки-водители ритма*, которые обладают спонтанной активностью и посредством синаптической передачи воздействуют на "ведомые" нейроны, которые уже оказывают влияние на иннервируемые клетки.

Отсутствие части интрамуральных ганглиев толстой кишки вследствие дефекта их внутриутробного развития при врожденном заболевании (*болезни Гиришпрунга*) приводит к нарушению функции органа с резким расширением участка выше пораженного спазмированного сегмента.

В интрамуральных узлах описаны нейроны трех типов:

1) *длинноаксонные эфферентные нейроны (клетки Догеля I типа)* численно преобладают. Это - крупные или средних размеров эфферентные нейроны с короткими дендритами и длинным аксоном, направляющимся за пределы узла к рабочему органу, на клетках которого он образует двигательные или секреторные окончания (см. рис. 11-4, А);

2) *равноотростчатые афферентные нейроны (клетки Догеля II типа)* содержат длинные дендриты и аксон, уходящий за пределы данного ганглия в соседние и образующий синапсы на клетках I и III типов. Эти клетки, по-видимому, входят в качестве *рецепторного звена* в состав местных рефлекторных дуг, которые замыкаются без захода нервного импульса в ЦНС. Наличие таких дуг подтверждается сохранением функционально активных афферентных, ассоциативных и эфферентных нейронов в трансплантированных органах (например, сердце);

3) *ассоциативные клетки (клетки Догеля III типа)* - местные вставочные нейроны, соединяющие своими отростками несколько клеток I и II типов, морфологически сходные с клетками Догеля II типа. Дендриты этих клеток не выходят за пределы узла, а аксоны направляются в другие узлы, образуя синапсы на клетках I типа.

СПИННОЙ МОЗГ

Спинальный мозг располагается в позвоночном канале и имеет вид округлого тяжа, расширенного в шейном и поясничном отделах и пронизанного *центральным каналом*. Он состоит из двух симметричных половин, разделенных спереди *срединной щелью*, сзади - *срединной бороздой*, и характеризуется *сегментарным строением*; с каждым сегментом связана пара *передних (вентральных) и пара задних (дорсальных) корешков*. В спинном мозге различают *серое вещество*, расположенное в его центральной части, и *белое вещество*, лежащее по периферии (рис. 11-5).

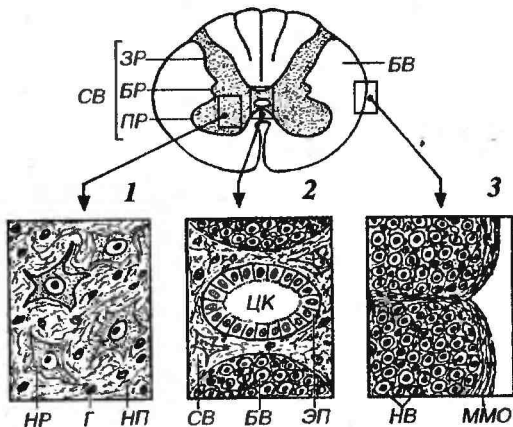


Рис. 11-5. Строение различных участков спинного мозга. СВ - серое вещество, ЗР - задние рога, БР - боковые рога, ПР - передние рога, БВ - белое вещество. 1 - серое вещество: НР - нейрон (тело), Г - глиоцит (ядро), НП - нейропиль 2 - область центральной серой комиссуры с центральным каналом (ЦК), ЭП - эпендима. 3 - белое вещество: НВ - нервные волокна, ММО - мягкая мозговая оболочка.

Серое вещество на поперечном разрезе имеет вид бабочки (см. рис. 11-5; 1) и включает парные *передние (вентральные), задние (дорсальные) и боковые (латеральные) рога* (в действительности представляют собой непрерывные столбы, идущие вдоль спинного мозга). Рога серого вещества обеих симметричных частей спинного мозга связаны друг с другом в области *центральной серой комиссуры (спайки)*. В сером веществе находятся тела, дендриты и (частично) аксоны нейронов, а также глиальные клетки. Между телами нейронов находится *нейроглия* - сеть, образованная нервными волокнами и отростками глиальных клеток.

Цитоархитектоника спинного мозга. Нейроны располагаются в сером веществе в виде не всегда резко разграниченных скоплений (*ядер*), в которых происходит переключение нервных импульсов с клетки на клетку (отчего их относят к *нервным центрам ядерного типа*). На основании расположения нейронов, их цитологических особенностей, характера связей и функции. Б.Рекседом в сером веществе спинного мозга выделены десять *пластин*, идущих в rostro-каудальном направлении. В зависимости от топографии аксонов нейроны спинного мозга подразделяют на: 1) *корешковые нейроны*, аксоны которых образуют передние корешки; 2) *внутренние нейроны*, отростки которых заканчиваются в пределах серого вещества спинного мозга; 3) *пучковые нейроны*, отростки которых образуют пучки волокон в белом веществе спинного мозга в составе проводящих путей.

Задние рога содержат несколько *ядер*, образованных *мультиполярными вставочными нейронами* мелких и средних размеров, на которых оканчиваются аксоны псевдоуниполярных клеток спинальных ганглиев, несущие разнообразную информацию от рецепторов, а также волокна нисходящих путей из лежащих выше (супраспинальных) центров. В задних рогах выявляются высокие концентрации таких *нейромедиаторов*, как *серотонин, энкефалин, вещество Р*.

Аксоны вставочных нейронов а) оканчиваются в сером веществе спинного мозга на мотонейронах, лежащих в передних рогах; б) образуют межсегментарные связи в пределах серого вещества спинного мозга; в) выходят в белое вещество спинного мозга, где образуют восходящие и нисходящие проводящие пути (тракты). Часть аксонов при этом переходит на противоположную сторону спинного мозга.

Боковые рога, хорошо выраженные на уровне грудных и крестцовых сегментов спинного мозга, содержат ядра, образованные телами вставочных нейронов, которые относятся к симпатическому и парасимпатическому отделам вегетативной нервной системы (см. рис. 11-1, А). На дендритах и телах этих клеток оканчиваются аксоны: а) псевдоуниполярных нейронов, несущих импульсы от рецепторов, расположенных во внутренних органах, б) нейронов центров регуляции вегетативных функций, тела которых находятся в продолговатом мозге. Аксоны вегетативных нейронов, выходя из спинного мозга в составе *передних корешков*, образуют *преганглионарные волокна*, направляющиеся к симпатическим и парасимпатическим узлам. В нейронах боковых рогов основным медиатором является *ацетилхолин*, выявляется также ряд *нейропептидов* - *энкефалин*, *нейротензин*, *ВИП*, *вещество Р*, *соматостатин*, *пептид*, *связанный с кальцитониновым геном (ПСКГ)*.

Передние рога содержат мультиполярные двигательные клетки (*мотонейроны*) общим числом около 2-3 млн. Мотонейроны объединены в ядра, каждое из которых обычно тянется на несколько сегментов. Различают крупные (диаметр тела 35-70 мкм) *альфа-мотонейроны* и рассеянные среди них более мелкие (15-35 мкм) *гамма-мотонейроны*.

На отростках и телах мотонейронов имеются многочисленные синапсы (до нескольких десятков тысяч на каждом), оказывающие на них возбуждающие и тормозные воздействия. На мотонейронах оканчиваются:

а) коллатерали аксонов *псевдоуниполярных клеток* спинальных узлов, образующие с ними двухнейронные (моносинаптические) рефлекторные дуги (см. рис. 11-1 и рис. 11-6);

б) аксоны *вставочных нейронов*, тела которых лежат в задних рогах спинного мозга;

в) аксоны *клеток Реншоу*, образующие тормозные аксо-соматические синапсы (см. рис. 11-6). Тела этих мелких вставочных ГАМК-ергических нейронов располагаются в середине переднего рога и иннервированы коллатеральными аксонами мотонейронов;

г) волокна *нисходящих путей* пирамидной и экстрапирамидной систем, несущие импульсы из коры большого мозга и ядер ствола мозга.

Гамма-мотонейроны, в отличие от альфа-мотонейронов, не имеют непосредственной связи с чувствительными нейронами спинальных узлов.

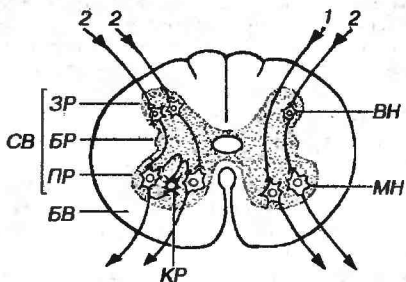


Рис. 11-6. Основные ассоциативные связи нейронов в сегменте спинного мозга. 1 - моносинаптическая (двухнейронная) рефлексорная дуга, 2 - дисинаптическая (трехнейронная) рефлексорная дуга. СВ - серое вещество, ЗР - задние рога, БР - боковые рога, ПР - передние рога, БВ - белое вещество, ВН - вставочный нейрон, МН - мотонейрон, КР - клетка Реншоу.

Аксоны альфа-мотонейронов отдают коллатерали, оканчивающиеся на телах вставочных клеток Реншоу (см. выше), и покидают спинной мозг в составе передних корешков, направляясь в смешанных нервах к соматическим мышцам, на которых они заканчиваются нервно-мышечными синапсами (моторными бляшками). Более тонкие аксоны гамма-мотонейронов имеют такой же ход и образуют окончания на интрафузальных волокнах нервно-мышечных веретен. Нейромедиатором клеток передних рогов является ацетилхолин.

Центральный (спинномозговой) канал (см. рис. 11-5, 2) проходит в центре серого вещества в центральной серой комиссуре (спайке). Он заполнен спинномозговой жидкостью (СМЖ) и выстлан одним слоем кубических или призматических клеток эпандимы, апикальная поверхность которых покрыта микроворсинками и (частично) ресничками, а латеральные связаны комплексами межклеточных соединений.

Белое вещество спинного мозга окружает серое (см. рис. 11-5, 3) и разделяется передними и задними корешками на симметричные дорсальные, латеральные и вентральные канатики. Оно состоит из продольно идущих нервных волокон (преимущественно миелиновых), образующих нисходящие и восходящие проводящие пути (тракты). Последние отделены друг от друга тонкими прослойками соединительной

ткани и астроцитов (встречаются и внутри трактов). Для каждого тракта характерно преобладание волокон, образованных односторонними нейронами, поэтому тракты существенно различаются содержащимися в их волокнах нейромедиаторами и (как и нейроны) подразделяются на моноаминергические, холинергические, ГАМК-ергические, глутаматергические, глицинергические и пептидергические. Проводящие пути включают две группы: *проприоспинальные и супраспинальные пути*.

Проприоспинальные проводящие пути - собственные проводящие пути спинного мозга - образованы аксонами вставочных нейронов, которые осуществляют связь между его различными отделами. Эти пути проходят, в основном, на границе белого и серого вещества в составе латеральных и вентральных канатиков.

Супраспинальные проводящие пути обеспечивают связь спинного мозга со структурами головного мозга и включают *восходящие спинно-церебральные и нисходящие церебро-спинальные тракты*.

Спинно-церебральные тракты обеспечивают передачу в головной мозг разнообразной сенсорной информации. Часть из этих 20 трактов образована аксонами клеток спинномозговых узлов, большинство же представлено аксонами различных вставочных нейронов, тела которых расположены в той же или противоположной стороне спинного мозга.

Церебро-спинальные тракты обеспечивают связь головного мозга со спинным и включают *пирамидную и экстрапирамидную системы*.

Пирамидная система образована длинными аксонами пирамидных клеток коры большого мозга и насчитывает у человека около миллиона миелиновых волокон, которые на уровне продолговатого мозга большей частью переходят на *противоположную сторону* и формируют *латеральный и вентральный кортико-спинальные тракты*. Волокна этих трактов проецируются не только на мотонейроны, но и на вставочные нейроны серого вещества. Пирамидная система контролирует *точные произвольные движения* скелетной мускулатуры, в особенности, конечностей.

Экстрапирамидная система образована нейронами, тела которых лежат в ядрах среднего и продолговатого мозга и моста, а аксоны оканчиваются на мотонейронах и вставочных нейронах. Она контролирует преимущественно *тонус* скелетных мышц, а также деятельность мышц, обеспечивающих поддержание позы и равновесия тела.

Подробные сведения о топографии и проекциях проводящих путей спинного мозга приводятся в курсе анатомии.

Наружная (поверхностная) пограничная глиальная мембрана, состоящая из слившихся уплощенных отростков астроцитов, образует внешнюю границу белого вещества спинного мозга, отделяющую ЦНС от ПНС. Эту мембрану пронизывают нервные волокна, составляющие передние и задние корешки.

ГОЛОВНОЙ МОЗГ

СТВОЛ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Головной мозг состоит из *ствола мозга*, который является продолжением спинного мозга (включает продолговатый, задний, средний и промежуточный мозг) в *пласцевой части*, образованной полушариями большого мозга и мозжечком. В стволе головного мозга серое вещество представлено многочисленными ядрами, окруженными белым веществом; лишь в каудальном отделе продолговатого мозга еще обнаруживается продолжение передних и задних рогов спинного мозга, однако в краниальном направлении единые скопления нейронов разделяются проводящими путями, формируя ядра. От ствола отходят десять пар (III-XII) черепномозговых нервов, ядра которых располагаются в пределах продолговатого и среднего мозга.

Ядра ствола мозга подразделяются на *чувствительные, двигательные и ассоциативные*.

Чувствительные ядра являются гомологами ядер задних рогов спинного мозга - в них сосредоточены тела и дендриты мультиполярных *вставочных нейронов*, на которых оканчиваются аксоны псевдоуниполярных или биполярных клеток, несущие сенсорную информацию.

Двигательные ядра содержат *мотонейроны*, аксоны которых оканчиваются на волокнах соматической мускулатуры. К двигательным ядрам часто относят и вегетативные ядра продолговатого и среднего мозга, содержащие тела нейронов, аксоны которых образуют преганглионарные волокна, направляющиеся в парасимпатические нервные узлы в составе III, VII, IX и X пар черепно-мозговых нервов.

Ассоциативные (переключательные, релейные) ядра содержат скопления *ассоциативных мультиполярных клеток*, которые обеспечивают формирование многонейронных рефлекторных дуг путем переключения нервных импульсов, идущих к коре полушарий или мозжечка, или в обратном направлении - от коры к стволу мозга и центрам спинного мозга.

Белое вещество ствола мозга имеет то же гистологическое строение, что и в спинном мозге и состоит из пучков нервных волокон, образующих *восходящие и нисходящие тракты*, которые связывают разные отделы ЦНС. Наряду с особенностями топографии и строения, отдельные ядра ствола мозга и его проводящие пути различаются химической спецификой нейромедиаторов.

Особым отделом ЦНС, обладающим специфической организацией и связывающим ее различные уровни, является *ретикулярная формация*.

Ретикулярная формация образована группами мелких, средних и крупных мультиполярных вставочных нейронов с различным характером ветвления дендритов и аксонов, содержащих различные нейромедиаторы и окруженных сетями нервных волокон. Она начинается в спинном мозге и протягивается до промежуточного, достигая в краниальном направлении все большего развития. При этом диффузное расположение ее элементов сменяется более компактным с формированием отдельных ядер, число которых, по разным классификациям, составляет от нескольких десятков до сотни.

Нейроны ретикулярной формации характеризуются большим количеством афферентных связей, идущих от сенсорных образований, и богатством эфферентных проекций. Их отростки направляются в кору больших полушарий, в ядра различных отделов ствола, конечного мозга и мозжечка, объединяя их в одну систему (*интегративная функция ретикулярной формации*).

Обширные восходящие проекции, в том числе, непосредственно в кору большого мозга, обеспечивают *активирующее влияние* ретикулярной формации на высшие центры нервной системы. Совокупность нисходящих проекций ретикулярной формации рассматривают как систему, *угнетающую активность* нижележащих центров. Основной объем этих проекций представлен волокнами ретикулоспинального тракта, которые угнетают активность мотонейронов спинного мозга. Ретикулярной формации приписывают участие в восприятии боли, агрессивном и половом поведении. Основными *медиаторами* в ней являются *ацетилхолин, норадреналин, дофамин, серотонин*.

Гипоталамус - участок промежуточного мозга, содержащий ядра, часть из которых объединяет тела особых нейронов, специализированных на выработке *нейрогормонов*. Последние транспортируются по аксонам и выделяются в капиллярную сеть срединного возвышения или нейрогипофиза. Таким образом, не все связи между ЦНС и органами-мишенями осуществляются с помощью нервных волокон. Частично в этих связях участвуют нейрогормоны, выделяемые в кровь (см. главу "Эндокринная система").

Топография и функциональное значение отдельных ядер ствола мозга и связанных с ними проводящих путей изучаются в курсах анатомии и неврологии и не рассматриваются в рамках настоящего курса.

МОЗЖЕЧОК

Мозжечок располагается над продолговатым мозгом и варолиевым мостом и представляет собой *центр равновесия, поддержания мышечного тонуса, координации движений и контроля сложных и автоматически выполняемых двигательных актов*. Он образован двумя полушариями с большим числом бороздок и извилин на поверхности и узкой средней частью (*червем*) и связан с другими частями мозга тремя парами ножек. Серое вещество образует *кору мозжечка* и *ядра*, которые залегают в глубине его белого вещества.

Кора мозжечка является нервным центром экранного типа и характеризуется высокой упорядоченностью расположения нейронов, нервных волокон и глимальных клеток. В ней различают три слоя (снаружи внутрь):

1) *молекулярный*, содержащий сравнительно небольшое количество мелких клеток;

2) *ганглионарный*, образованный одним рядом тел крупных грушевидных клеток (клеток Пуркинье);

3) *зернистый* с большим количеством плотно лежащих клеток (рис. 11-7, А, Б).

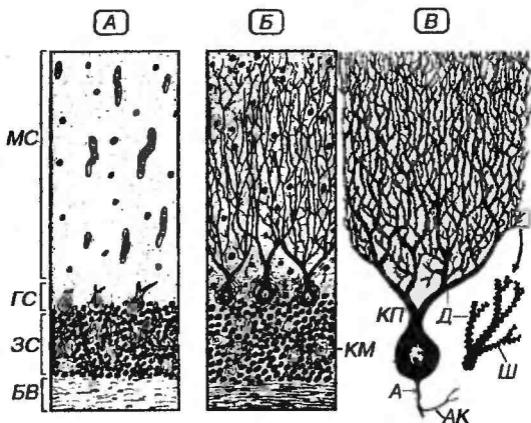


Рис. 11-7. Кора мозжечка. А - вид на препарате, окрашенном гематоксилином и эозином: МС - молекулярный слой, ГС - ганглионарный слой, ЗС - зернистый слой, БВ - белое вещество. Б - вид на препарате, окрашенном при использовании метода серебрения по Гольджи: КП - клетка Пуркинье, КМ - клубочек мозжечка. В - клетка Пуркинье: Д - дендрит, Ш - шипик, А - аксон, АК - аксонная коллатераль.

Молекулярный слой содержит тела *корзинчатых* и *звездчатых* клеток (коротко- и длинноаксонных).

Корзинчатые клетки располагаются во внутренней части молекулярного слоя. Их короткие *дендриты* образуют связи с *параллельными волокнами* в наружной части молекулярного слоя, а длинный *аксон* идет поперек извилины, отдавая через определенные интервалы *коллатерали*, которые спускаются к телам клеток Пуркинье и, разветвляясь, охватывают их наподобие *корзинок*, образуя *тормозные аксо-соматические синапсы* (рис. 11-8).

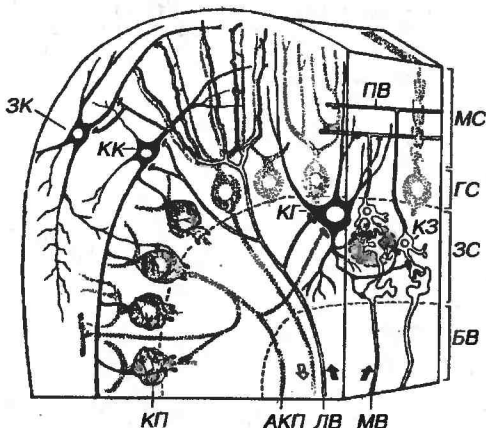


Рис. 11-8. Межнейронные связи в коре мозжечка. МС - молекулярный слой, ГС - ганглионарный слой, ЗС - зернистый слой, БВ - белое вещество, ПВ - параллельные волокна, ЗК - звездчатая клетка, КК - корзинчатая клетка, КП - клетка Пуркинье, КГ - клетка Гольджи, КЗ - клетка-зерно, АКП - аксон клеток Пуркинье, ЛВ - лазающее волокно, МВ - моховидное волокно. Клубочек мозжечка выделен пунктирной линией.

Звездчатые клетки - мелкие нейроны, тела которых лежат выше тел корзинчатых клеток. У короткоаксонных звездчатых клеток дендриты образуют связи с параллельными волокнами, а разветвления аксона формируют тормозные синапсы на дендритах клеток Пуркинье. У длинноаксонных звездчатых клеток аксон может участвовать в образовании корзинки вокруг тела клетки Пуркинье.

Ганглионарный слой содержит лежащие в один ряд тела клеток Пуркинье (грушевидных нейронов), оплетенные коллатеральными аксонами корзинчатых клеток ("корзинками").

Клетки Пуркинье (грушевидные нейроны) - крупные клетки с телом грушевидной формы, содержащим хорошо развитые органеллы. От него в молекулярный слой отходят 2-3 первичные (стволовые) дендрита, интенсивно вставящиеся в плоскости, перпендикулярной направлению извилин, с образованием конечных (терминальных) дендри-

тов, достигающих поверхности молекулярного слоя (см. рис. 11-7, В). На дендритах находятся 60-100 тыс. шипиков - контактных зон возбуждающих синапсов, образуемых параллельными волокнами (аксонами клеток-зерен), и тормозных синапсов, образуемых лазящими волокнами (рис. 11-9).

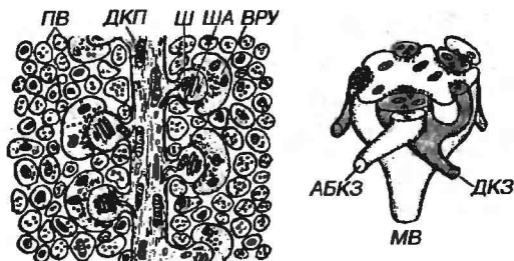


Рис. 11-9. Контактные зоны дендрита клетки Пуркинье. ДКП - дендрит клетки Пуркинье, Ш - шипики, содержащие шипиковый аппарат (ША), ПВ - параллельные волокна (ветви аксонов клеток-зерен), содержащие варикозно-расширенные участки (ВРУ), которые образуют синапсы на шипиках дендритов клеток Пуркинье.

Рис. 11-10. Клубочек мозжечка. МВ - моховидное волокно, ДКЗ - дендрит клетки-зерна, АВКЗ - аксон большой клетки-зерна (клетки Гольджи).

Аксон клетки Пуркинье отходит от основания ее тела, одевается миелиновой оболочкой, пронизывает зернистый слой и проникает в белое вещество, являясь единственным эфферентным путем его коры. По ходу аксон отдает коллатерали, возвращающиеся в область расположенных тел клеток Пуркинье и образующие тормозные синапсы на телах соседних клеток Пуркинье и клеток Гольджи.

Количество клеток Пуркинье заметно снижается при старении - на 20-40% к 70-90 годам (по сравнению с их числом у 40-50-летних), что, вероятно, служит одной из причин нарушения функции мозжечка у пожилых людей.

Зернистый слой содержит близко расположенные тела клеток-зерен, больших клеток-зерен (клеток Гольджи), а также клубочки мозжечка - особые округлые сложные синаптические контактные зоны между моховидными волокнами, дендритами клеток-зерен и аксонами больших клеток-зерен (рис. 11-10).

Клетки-зерна - наиболее многочисленные нейроны коры мозжечка (их общее число равно 10^{10} - 10^{11}). Это мелкие нейроны со слабо развитыми оргanelлами и короткими дендритами, имеющими вид "штычковой ланки", на которых в клубочках мозжечка розетки моховидных волокон образуют многочисленные синаптические контакты (см. ниже). Аксоны клеток-зерен направляются в молекулярный слой, где Т-образно делятся на две ветви, идущие параллельно длине извилин (*параллельные волокна*), образуя возбуждающие синапсы на дендритах клеток Пуркинье, корзинчатых и звездчатых клеток и больших клеток-зерен (см. рис. 11-8). Через дендритное дерево каждой клетки Пуркинье проходит до 200-300 тыс. параллельных волокон (см. рис. 11-9), образуя на каждой клетке 60-100 тыс. синапсов (не все волокна образуют синапсы). Аксон каждой клетки-зерна образует связи с дендритами 250-500 клеток Пуркинье.

Большие клетки-зерна (клетки Гольджи) - крупнее клеток-зерен, содержат хорошо развитые оргanelлы. Их аксоны в пределах клубочков мозжечка образуют синапсы на дендритах клеток-зерен, а длинные дендриты поднимаются в молекулярный слой, где ветвятся и образуют связи с параллельными волокнами. Большие клетки-зерна оказывают угнетающее влияние на активность клеток-зерен.

Афферентные волокна коры мозжечка включают моховидные (*мшистые*) и лазающие (см. рис. 11-8).

Моховидные (мшистые) волокна мозжечка проходят в составе спинно- и мосто-мозжечковых путей и, разветвляясь, заканчиваются расширениями (*розетками*) в особых контактных зонах - клубочках мозжечка, образуя синаптические контакты с дендритами клеток-зерен, на которых оканчиваются также и аксоны больших клеток-зерен. Клубочки мозжечка снаружи неполностью окружены плоскими отростками астроцитов.

Лазающие (лиановидные) волокна мозжечка идут в составе оливо-мозжечковых путей и проникают в кору из белого вещества, проходя через зернистый слой до ганглионарного и стелясь по телам и дендритам клеток Пуркинье, на которых они заканчиваются *возбуждающими синапсами*. Коллатеральные ветви лазающих волокон образуют синапсы на других нейронах всех типов, включая клетки-зерна, клетки Гольджи, звездчатые и корзинчатые клетки. С каждой клеткой Пуркинье обычно контактирует одно лазающее волокно.

Эфферентные волокна коры мозжечка представлены аксонами клеток Пуркинье, которые в виде миелиновых волокон направляются в белое вещество и достигают глубоких ядер мозжечка и вестибулярного ядра, на нейронах которых они образуют тормозные синапсы (клетки Пуркинье являются тормозными нейронами).

Межнейронные связи в коре мозжечка благодаря своему богатству обеспечивают переработку поступающей в нее разнообразной сенсорной информации. Возбуждающие импульсы поступают в кору мозжечка по лающим и моховидным волокнам (см. рис. 11-8). В первом случае возбуждение передается на дендриты клеток Пуркинье непосредственно, во втором - через клубочки мозжечка - на дендриты клеток зерен и далее - по их аксонам (параллельным волокнам). Последние образуют возбуждающие синапсы также на дендритах корзинчатых и звездчатых клеток и больших клеток-зерен. Аксоны корзинчатых клеток образуют тормозные синапсы на телах клеток Пуркинье, а аксоны звездчатых клеток - на их дендритах. Аксоны больших зернистых клеток в клубочках мозжечка образуют тормозные синапсы на дендритах клеток-зерен. Сформированные в коре мозжечка тормозные сигналы передаются с клеток Пуркинье на ядра мозжечка и вестибулярные ядра, а через них в конечном итоге контролируют активность нисходящих двигательных путей. В качестве основных медиаторов в возбуждающих синапсах используется глутамат и аспарат, в тормозных - ГАМК; выявляется также ряд нейропептидов.

Глиальные элементы коры мозжечка обеспечивают функции нейронов, располагаются во всех ее слоях и весьма разнообразны; они включают олигодендроциты (участвуют в образовании миелиновых оболочек нервных волокон), астроциты, микроглию.

Астроциты своими уплощенными на концах отростками образуют периваскулярные пограничные мембраны (компонент гемато-энцефалического барьера) и оболочки вокруг клубочков мозжечка. Особый тип астроцитов (клетки, или волокна Бергмана) располагается вблизи тел клеток Пуркинье; их отростки охватывают тела нейронов, идут к поверхности молекулярного слоя, формируя поверхностную пограничную глиальную мембрану, окружают и поддерживают дендриты клеток Пуркинье.

КОРА ПОЛУШАРИЙ БОЛЬШОГО МОЗГА

Кора полушарий большого мозга представляет собой высший и наиболее сложно организованный *нервный центр экранного типа*, деятельность которого обеспечивает регуляцию разнообразных функций организма и сложные формы поведения.

Кора образована слоем *серого вещества* толщиной 3-5 мм на поверхности извилин (30%) и в глубине борозд (70%) общей площадью 1500-2500 см² при объеме около 300 см³. Серое вещество содержит *нервные клетки* (около 10-15 млрд.), *нервные волокна* и *клетки нейроглии* (более 100 млрд.).

На основании различий плотности расположения и строения клеток (*цитоархитектоники*), хода волокон (*миелоархитектоники*) и *функциональных особенностей* различных участков коры в ней выделяют 52 нерезко разграниченные *поля*.

Нейроны коры - мультиполярные, различных размеров и форм, включают более 60 видов, среди которых выделены два основных типа - *пирамидные* и *непирамидные*.

Пирамидные клетки - специфический для коры полушарий тип нейронов; по разным оценкам, составляют 50-90% всех нейроцитов коры. От апикального полюса их конусовидного (на срезах - треугольного) тела, который обращен к поверхности коры, отходят длинный (апикальный) покрытый шипиками *дендрит*, направляющийся в молекулярный слой коры, где он ветвится (рис. 11-11). От базальной и латеральных частей тела вглубь коры и в стороны от тела нейрона расходятся 5-16 более коротких *боковых (латеральных) дендритов*, которые, ветвясь, распространяются в пределах того же слоя, где находится тело клетки. От середины базальной поверхности тела отходит длинный и тонкий *аксон*, идущий в белое вещество, который на расстоянии 60-90 мкм начинает давать коллатерали. Размеры пирамидных нейронов варьируют от 10 до 140 мкм; различают *гигантские*, *крупные*, *средние* и *малые пирамидные клетки*.

Основная функция пирамидных клеток - *интеграция внутри коры* (средние и малые клетки) и *образование эфферентных путей* (гигантские и крупные клетки).

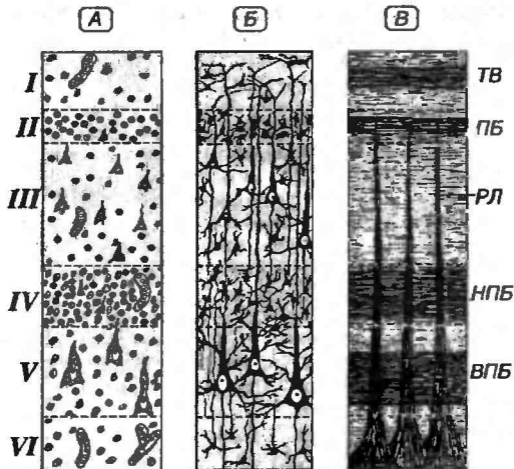


Рис. 11-11. Цитоархитектоника (А и Б) и миелоархитектоника (В) коры полушарий большого мозга. Слои коры обозначены римскими цифрами. А - вид на препарате, окрашенном гематоксилином и эозином; Б - вид на препарате, окрашенном методом серебрения по Гольджи. В - вид на препарате, окрашенном для избирательного выявления нервных волокон: ТВ - тангенциальные волокна, ПБ - полоска Бехтерева, НПБ - наружная полоска Байярже, ВПБ - внутренняя полоска Байярже, РЛ - радиальные лучи.

Непирамидные клетки располагаются практически во всех слоях коры, воспринимающие поступающие афферентные сигналы, а их аксоны распространяются в пределах самой коры, передавая импульсы на пирамидные нейроны. Эти клетки весьма разнообразны и преимущественно являются разновидностями **звездчатых клеток**. Они включают **шиповые звездчатые, корзинчатые, аксо-аксонные клетки, клетки-"канделябры", клетки с двойным букетом дендритов, горизонтальные клетки Кахаля, клетки Мартинонни** и др. Основная функция непиримидных клеток - **интеграция нейронных цепей внутри коры.**

Цитоархитектоника коры полушарий большого мозга. Нейроны коры располагаются нерезко разграниченными слоями (пластинками), которые обозначаются римскими цифрами и нумеруются снаружи внутрь (см. рис. 11-11, А, Б).

I - молекулярный слой располагается под мягкой мозговой оболочкой; содержит сравнительно небольшое число мелких нейронов - горизонтальных клеток Кахаля с длинными ветвящимися дендритами, отходящими в горизонтальной плоскости от веретеновидного тела. Их аксоны участвуют в образовании тангенциального сплетения волокон этого слоя. В молекулярном слое имеются многочисленные дендриты и аксоны клеток более глубоко расположенных слоев, образующих межнейронные связи.

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

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

IV - внутренний зернистый слой - широкий в зрительной и слуховой областях коры, а в сенсомоторной области практически отсутствует. Он образован мелкими пирамидными и звездчатыми клетками. В этом слое заканчивается основная часть таламических афферентных волокон. Аксоны клеток этого слоя образуют связи с клетками выше- и нижележащих слоев коры.

V - ганглионарный слой образован крупными, а в области моторной коры (прецентральной извилины) - гигантскими пирамидными клетками (Бецца). Апоикальные дендриты пирамидных клеток достигают I слоя, образуя там верхушечные букеты, латеральные дендриты распространяются в пределах того же слоя. Аксоны гигантских и крупных пирамидных клеток проецируются на ядра головного и спинного мозга, наиболее длинные из них в составе пирамидных путей достигают каудальных сегментов спинного мозга. В V слое сосредоточено большинство корковых проекционных эфферентов.

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

Миелоархитектоника коры полушарий большого мозга. Нервные волокна коры полушарий большого мозга включают три группы: 1) афферентные, 2) ассоциативные и комиссуральные и 3) эфферентные волокна.

Афферентные волокна в виде пучков в составе радиальных лучей (см. рис. 11-11, В) приходят в кору от ниже расположенных отделов головного мозга, в частности, от зрительных бугров и коленчатых тел. Большая часть этих волокон заканчивается на уровне IV слоя.

Ассоциативные и комиссуральные волокна - внутрикорковые волокна, которые соединяют между собой различные области коры в том же или в другом полушариях, соответственно. Эти волокна образуют пучки, которые проходят параллельно поверхности коры в I слое (тангенциальные волокна), во II слое (полоска Бехтерева), в IV слое (наружная полоска Байярже) и в V слое (внутренняя полоска Байярже). Последние две системы являются сплетениями, образованными конечными отделами афферентных волокон.

Эфферентные волокна связывают кору с подкорковыми образованиями. Эти волокна идут в нисходящем направлении в составе *радиальных лучей* (пример - пирамидные пути).

Типы строения коры. В отдельных участках коры, связанных с выполнением разных функций, преобладает развитие тех или иных ее слоев, на основании чего различают *агранулярный* и *гранулярный* типы коры.

Агранулярный тип коры характерен для ее *моторных центров* и отличается *наибольшим развитием III, V и VI слоев* коры при слабом развитии II и IV (зернистых) слоев. Такие участки коры служат источниками нисходящих проводящих путей ЦНС.

Гранулярный тип коры характерен для областей расположения *чувствительных корковых центров*. Он отличается *слабым развитием* слоев, содержащих пирамидные клетки, при *значительной выраженности зернистых (II и IV) слоев*.

Нейромедиаторные системы коры. В коре выявлено более десятка различных *нейромедиаторов* и рецепторов к ним, в том числе, *норадреналин, серотонин, ацетилхолин, ВИП, соматостатин, холецистокинин, глутамат*.

Модульный принцип организации коры полушарий большого мозга. В коре полушарий большого мозга описаны повторяющиеся блоки (*модули*) нейронов, которые рассматривают как ее *морфофункциональные единицы*, способные к относительно автономной деятельности. Они имеют форму *цилиндров*, или *колонок*, диаметром 200-300 мкм (по некоторым данным, до 500 мкм и более), проходящих вертикально через всю толщу коры (рис. 11-12). В коре человека имеется около 2-3 млн. таких колонок, каждая содержит примерно 5000 нейронов. Внутри колонки выделяют также более мелкие *мини-колонок*, включающие структуры, непосредственно окружающие апикальные дендриты пирамидных клеток.

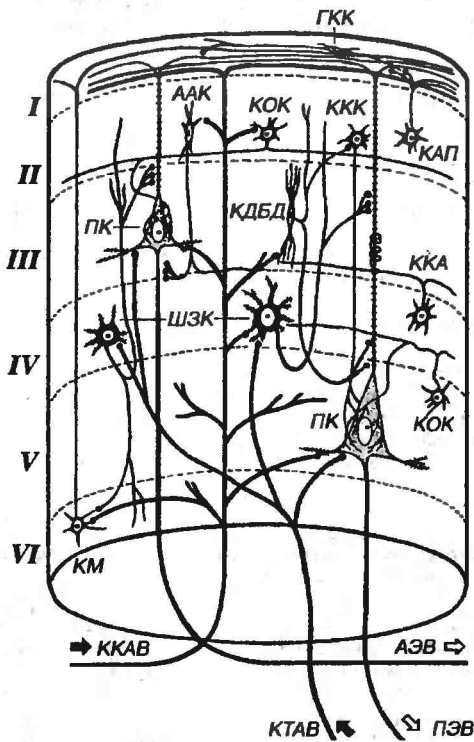


Рис. 11-12. Модуль (колонка) коры полушарий большого мозга. На схеме показаны главные ассоциативные связи клеток основных типов. Слои коры обозначены римскими цифрами. ККАВ - кортико-кортикальное афферентное волокно, КТАВ - таламо-кортикальное афферентное волокно, АЭВ - ассоциативное афферентное волокно, ПЭВ - проекционное афферентное волокно, ПК - пирамидная клетка, ШЗК - шипиковая звездчатая клетка, ГКК - горизонтальная клетка Кихала, ААК - аксо-аксонная клетка, ККА - клетка-"канделябр", КОК - корзинчатая клетка, ККК - колонковая корзинчатая клетка, КДБД - клетка с двойным букетом дендритов, КАП - клетка с эксональным пучком, КМ - клетка Мартинотти. Пояснения в тексте.

Колонка включает: 1) *афферентные пути*; 2) *систему локальных связей* и 3) *эфферентные пути*.

Афферентные пути. В центре колонки проходят примерно 100 возбуждающих *кортико-кортикальных волокон* - аксонов пирамидных клеток других колонок данного и противоположного полушарий. Они образуют окончания во всех слоях колонки (в том числе на клетках Мартинотти, шпиковых звездчатых клетках, латеральных дендритах пирамидных клеток) и проходят до I слоя, где образуют ветви, уходящие за ее пределы.

Специфические афферентные импульсы по таламо-кортикальным волокнам поступают на тела и дендриты пирамидных клеток и на шпиковые звездчатые клетки IV слоя (последние по своим аксонам передают их на апикальные и базальные дендриты пирамидных клеток).

Система локальных связей формируется *вставочными нейронами* колонки, которые включают более десятка типов клеток. Часть из них обладает тормозной функцией и регулирует преимущественно активность *пирамидных клеток*. Из *тормозных нейронов* колонки наибольшее значение имеют:

1) *аксо-аксонные клетки*, тела которых лежат во II-III слоях, а аксоны идут горизонтально, отдавая многочисленные терминальные веточки, которые образуют *тормозные синапсы* на начальных сегментах аксонов пирамидных клеток II и III слое;

2) *клетки-"канделябры"* встречаются во всех внутренних слоях коры. Их аксонные коллатерали идут горизонтально и дают несколько восходящих и нисходящих веточек, которые образуют *спиральные ветвления* вокруг *апикальных дендритов пирамидных клеток*. Описаны окончания аксонов клеток-"канделябров" на начальных сегментах аксонов пирамидных клеток (что сближает их с аксо-аксонными клетками);

3) *корзинчатые клетки*, которые располагаются во II слое, на границе III и IV, а также IV и V слоев. Их аксоны проходят горизонтально на расстояние до 2-3 мм и, огибая *тела крупных и средних пирамидных клеток*, влияют на 20-30 соседних колонок. *Колонковые корзинчатые клетки* обеспечивают торможение пирамидных клеток по вертикали внутри данной колонки;

4) *клетки с двойным букетом дендритов*, отходящих вертикально от полюсов тела, расположенного II-III слоях. Их аксон дает коллатерали, образующие контакты с дендритами как пирамидных клеток, так и непиримидных (в том числе тормозных) нейронов. Первый тип контактов опосредует угнетение пирамидных клеток, а второй - их активацию путем снятия торможения.

5) *клетки с аксонным пучком (кисточкой)* - звездчатые нейроны II слоя, аксоны которых ветвятся в I слое, образуя связи с дистальными сегментами апикальных дендритов пирамидных клеток и с горизонтальными ветвями кортико-кортикальных волокон;

Эфферентные пути. Аксоны средних пирамидных клеток III слоя колонки устанавливают связи преимущественно с соседними колонками и колонками противоположного полушария, а аксоны крупных и гигантских пирамидных клеток V слоя, помимо этого, направляются в подкорковые центры, образуя вместе с аксонами веретеновидных клеток VI слоя систему эфферентных волокон коры.

Белое вещество головного мозга представлено пучками нервных волокон, которые поднимаются к серому веществу коры из ствола мозга и спускаются к стволу мозга от корковых центров серого вещества.

Глия головного мозга. Головной мозг содержит все виды макроглии (астроцитарную, эпендимную и олигодендроглию), а также микроглию.

Астроцитарная глия обеспечивает микроокружение нейронов, выполняет опорную и трофическую функции в сером и белом веществе, участвует в метаболизме нейромедиаторов. Астроциты уплощенными пластинчатыми концевыми участками своих отростков образуют три вида пограничных глиальных мембран: периваскулярные, поверхностную и субэпендимальную.

1) Периваскулярные пограничные мембраны окружают капилляры головного мозга и входят в состав гемато-энцефалического барьера (ГЭБ), отделяющего нейроны ЦНС от крови и тканей внутренней среды. ГЭБ препятствует проникновению в ЦНС переносимых кровью токсических веществ, нейромедиаторов, гормонов, антибиоти-

ков (что затрудняет лечение инфекционных поражений мозга и его оболочек), поддерживает электролитный баланс мозга, обеспечивает избирательный транспорт ряда веществ (глюкозы, аминокислот) из крови в мозг.

Гемато-энцефалический барьер (ГЭБ) включает:

а) эндотелий кровеносных капилляров (с непрерывной выстилкой) - *главный компонент ГЭБ*. Его клетки связаны мощными плотными соединениями, образование которых индуцируется контактом с астроцитами. Эндотелий препятствует переносу одних веществ, содержит специфические транспортные системы для других и метаболически изменяет третьи, превращая их в соединения, неспособные проникнуть в мозг (*метаболический ГЭБ*);

б) базальную мембрану капилляров,

в) периваскулярную пограничную глиальную мембрану из отростков астроцитов.

2) Поверхностная пограничная глиальная мембрана (краевая глия) мозга, расположена под мягкой мозговой оболочкой, образует наружную границу головного и спинного мозга, отделяя ткани ЦНС от мозговых оболочек.

3) Субэпендимальная (перивентрикулярная) пограничная глиальная мембрана располагается под слоем эпендимы и входит в состав *нейро-ликворного барьера*, который отделяет нейроны от спинномозговой жидкости (СМЖ), называемой также ликвором. Этот барьер представлен *эпендимной глией, ее базальной мембраной* (присутствует не везде) и *отростками астроцитов*.

Эпендимная глия образует *выстилку желудочков* головного мозга и входит в состав *гемато-ликворного барьера* (между кровью и СМЖ).

Олигодендроглия встречается в сером и белом веществе; она обеспечивает *барьерную функцию*, участвует в формировании *миелиновых оболочек* нервных волокон, регулирует *метаболизм* нейронов, захватывает *нейромедиаторы*.

Микроглия - специализированные *макрофаги ЦНС*, обладающие значительной подвижностью. Активируется при воспалительных и дегенеративных заболеваниях. Выполняют в ЦНС роль *антиген-представляющих дендритных клеток*.

Желудочки головного мозга - система анастомозирующих полостей, сообщающихся с *центральным каналом спинного мозга* и *субаракноидальным пространством*, содержащих СМЖ и выстланных однослойным пластом клеток *эпендимной глии* *низкопризматической* или *кубической* формы с *микроворсинками* и *ресничками* на *апикальной* поверхности. В отдельных участках эпендимоциты обладают специфическими структурно-функциональными особенностями и принимают участие в *выработке СМЖ* и *химической сигнализации*.

Сосудистые сплетения желудочков головного мозга - структуры в области крыши III и IV желудочков, а также части стенок боковых желудочков, которые обеспечивают выработку 70-90% СМЖ (10-30% вырабатываются тканями ЦНС и выделяются эпендимой вне области сосудистых сплетений). Они образованы ветвящимися выпячиваниями *мягкой мозговой оболочки*, которые вдаются в просвет желудочков и покрыты особыми кубическими *хороидными эпендимоцитами* (рис. 11-13).

Хороидные эпендимоциты содержат большое количество митохондрий, умеренно развитый синтетический аппарат, многочисленные пузырьки и лизосомы. Их выпуклая апикальная поверхность покрыта многочисленными *микроворсинками*, латеральные формируют *интердигитации* и связаны комплексами соединений, а базальная образует переплетающиеся выросты (*базальный лабиринт*). По поверхности эпендимы сосудистых сплетений перемещаются уплощенные отростчатые клетки *Кольмера* с хорошо развитым лизосомальным аппаратом, которые, очевидно, являются *макрофагами*. Слой эпендимоцитов располагается на *базальной мембране*, отделяющей его от подлежащей *рыхлой волокнистой соединительной ткани* *мягкой мозговой оболочки*, в которой находятся многочисленные *фенестрированные капилляры* и встречаются *слоньи* *обызвествленные тельца (конкреции)*. Избирательная ультрафильтрация компонентов плазмы крови с образованием СМЖ происходит из капилляров в просвет желудочков через *гемато-ликворный барьер*. Установлено, что клетки эпендимы способны также *секретировать* некоторые белки в СМЖ и *частично поглощать* вещества из СМЖ (очищая ее от продуктов метаболизма мозга, лекарств, в частности, антибиотиков).

Гемато-ликворный барьер (см. рис. 11-13) включает:

- 1) *цитоплазму фенестрированных эндотелиальных клеток капилляров,*
- 2) *базальную мембрану эндотелия капилляров,*
- 3) *перикапиллярное пространство - широкое, содержащее рыхлую волокнистую соединительную ткань мягкой мозговой оболочки с большим количеством макрофагов,*
- 4) *базальную мембрану эпендимы,*
- 5) *слой хороидных эпендимных клеток.*

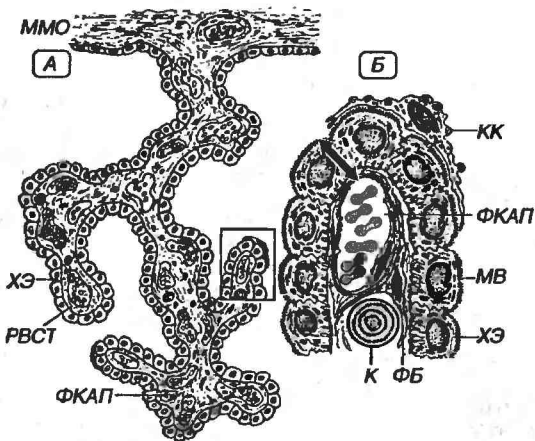


Рис. 11-13. Сосудистое сплетение желудочка головного мозга. А - общий вид участка сосудистого сплетения: ММО - мягкая мозговая оболочка, ХЭ - хороидные эпендимноциты, РВСТ - рыхлая волокнистая соединительная ткань, ФКАП - фенестрированный капилляр. Б - фрагмент, выделенный рамкой на рисунке А: МВ - микроворсинки, ФБ - фибробласт, К - конкреция, КК - клетка Кольмера. Стрелкой показан гемато-ликворный барьер.

Спинномозговая жидкость циркулирует в субарахноидальном пространстве, желудочках головного мозга и центральном канале спинного мозга; ее общий объем у взрослого составляет 140-150 мл. Она вырабатывается в количестве 500 мл/сут, полностью обновляясь

каждые 4-7 ч, и по составу отличается от сыворотки крови - в ней резко снижено содержание белка и повышены концентрации натрия, калия и хлора. СМЖ содержит отдельные лимфоциты (не более 5 клеток/мкл). *Всасывание* компонентов СМЖ в кровь происходит в области *ворсинок паутинного сплетения*, вдающихся в расширенные *субдуральные пространства* по средней линии головного мозга (см. ниже); в незначительной части оно осуществляется эпидимой сосудовых сплетений. Нарушение нормального оттока и всасывания СМЖ приводит к развитию *гидроцефалии* (характеризуется расширением желудочков и сдавлением мозга, а во внутриутробном периоде и раннем детстве - до закрытия швов черепа - также увеличением размеров головы).

Функции СМЖ:

1. *Защитная* (амортизация ударов и сотрясаний мозга);
2. *Образование гидростатической оболочки* вокруг мозга и его нервных корешков и сосудов, которые свободно взвешены в окружающей их СМЖ (в силу небольшого различия плотности СМЖ и тканей мозга). Благодаря этому уменьшается натяжение корешков и сосудов;
3. *Создание оптимальной жидкой среды*, окружающей органы ЦНС, в частности, поддержание постоянства ионного состава, обеспечивающего нормальную активность нейронов и глии;
4. *Удаление метаболитов*, выделяемых тканями мозга;
5. *Интегративная* - благодаря переносу гормонов и др. биологически активных веществ.

Танициты - специализированные клетки эпидимы в латеральных участках стенки III желудочка, инфундулярного кармана и среднего возвышения, которые обеспечивают *связь между СМЖ в просвете желудочков мозга и кровью*. Они имеют кубическую или призматическую форму, их апикальная поверхность покрыта *микроворсинками* и отдельными ресничками, а от базальной отходит длинный отросток, оканчивающийся пластинчатым расширением на кровеносном капилляре. Танициты поглощают вещества из СМЖ и транспортируют их по своему отростку в просвет сосудов.

МОЗГОВЫЕ ОБОЛОЧКИ

Головной мозг защищен костями черепа, а спинной - позвонками и межпозвоночными дисками; они окружены тремя мозговыми оболочками (снаружи внутрь): твердой, паутинной и мягкой (рис. 11-14), которые фиксируют эти органы в черепе и позвоночном канале и выполняют защитную, амортизирующую функции, обеспечивают выработку и всасывание СМЖ.

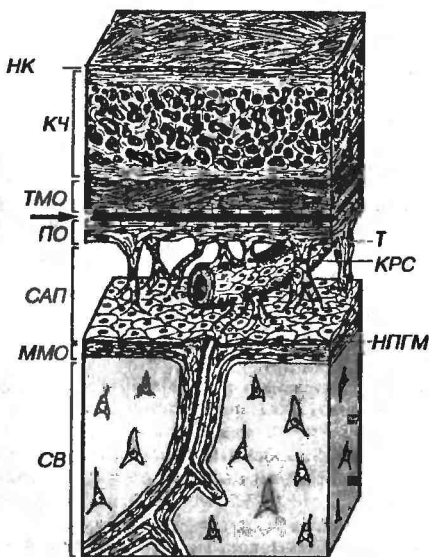


Рис. 11-14. Мозговые оболочки. НК - надкостница кости черепа (КЧ), ТМО - твердая мозговая оболочка, ПО - паутинная оболочка, САП - субарахноидальное пространство, ММО - мягкая мозговая оболочка, СВ - серое вещество, Т - трабекула (паутинной оболочки), КРС - кровеносный сосуд, НПГМ - наружная пограничная глиальная мембрана. Субдуральное пространство показано стрелкой.

Твердая мозговая оболочка (*dura mater*) образована плотной волокнистой соединительной тканью с высоким содержанием эластических волокон. В позвоночном канале между ней и телами позвонков имеется *эпидуральное пространство*, заполненное рыхлой волокнистой соединительной тканью, богатой жировыми клетками, и содержащее многочисленные кровеносные сосуды. Твердая оболочка головного мозга плотно сращена с надкостницей костей черепа, эпидуральное пространство отсутствует. Со стороны, обращенной к паутинной оболочке, она покрыта пластом плоских глиальных клеток (*менинготелием*). Твердая оболочка головного мозга образует ряд отростков, которые проникают между частями мозга, отделяя их друг от друга. Между ее складками имеются выстланные эндотелием пространства, заполненные венозной кровью, - *синусы (пазухи) твердой мозговой оболочки* (рис. 11-15).

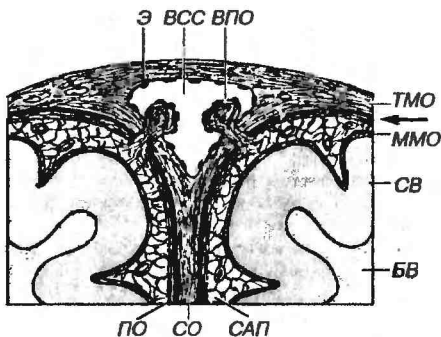


Рис. 11-15. Мозговые оболочки, верхний сагиттальный синус и ворсинки паутинной оболочки. ТМО - твердая мозговая оболочка, MMO - мягкая мозговая оболочка, СВ - серое вещество, БВ - белое вещество, ПО - паутинная оболочка, СО - серповидный отросток, САП - субарачноидальное пространство, Э - эндотелий, ВСС - верхний сагиттальный синус, ВПО - ворсинка паутинной оболочки. Субдуральное пространство показано стрелкой.

Паутинная мозговая оболочка (*arachnoidea*) неплотно прилежит к твердой мозговой оболочке, от которой ее отделяет узкое *субдуральное пространство*, содержащее небольшое количество тканевой жидкости, отличной от СМЖ. Паутинная оболочка образована

соединительной тканью с высоким содержанием фибробластов; между ней и мягкой мозговой оболочкой располагается заполненное СМЖ широкое *субарахноидальное пространство*, которое пересекают многочисленные тонкие ветвящиеся соединительнотканые тяжи (*трабекулы*), отходящие от паутинной оболочки и влетающие в мягкую мозговую оболочку. В этом пространстве проходят *крупные кровеносные сосуды*, ветви которых питают мозг. На поверхностях, обращенных в субдуральное и субарахноидальное пространства, паутинная оболочка выстлана слоем *плоских глиальных клеток*, покрывающим и трабекулы.

Ворсинки паутинной оболочки (наиболее крупные из них - *палионовы грануляции* - видны макроскопически) служат участками, через которые вещества из СМЖ *возвращаются в кровь*. Они представляют собой бессосудистые выросты паутинной оболочки головного мозга грибовидной формы, содержащие сеть *щелевидных пространств* и выпячивающиеся в просвет *синусов твердой мозговой оболочки*. В них СМЖ отделяется от крови лишь *слоем глиальных клеток и эндотелием синуса*. Количество и размеры этих ворсинок увеличиваются с возрастом.

Мягкая мозговая оболочка (*pia mater*), образованная тонким слоем соединительной ткани с высоким содержанием мелких сосудов и нервных волокон, непосредственно покрывает поверхность мозга, повторяя его рельеф и проникая в борозды. На обеих поверхностях (обращенной в субарахноидальное пространство и прилегающей к тканям мозга) она покрыта *менинготелием*. Мягкая мозговая оболочка окружает сосуды, проникающие в мозг, образуя вокруг них *периваскулярную пилальную мембрану*, которая в дальнейшем (по мере уменьшения калибра сосуда) сменяется *периваскулярной пограничной глиальной мембраной*, образованной астроцитами. От тканей ЦНС мягкая мозговая оболочка отделяется *наружной пограничной глиальной мембраной* и базальной мембраной, образуемыми астроцитами.

В области крыши III и IV желудочков, и некоторых участках стенки боковых желудочков головного мозга мягкая мозговая оболочка совместно с эпандимой принимает участие в образовании *сосудистых сплетений, вырабатывающих СМЖ* (см. выше).

При черепно-мозговых травмах в результате повреждения сосудов кровь может скапливаться под надкостницей (*эпидуральная гематома*), в субдуральном пространстве (*субдуральная гематома*). Разрыв стенки

сосудов, проходящих по поверхности мозга, вызывает кровотечение в субарахноидальное пространство с появлением крови в СМЖ. Оболочки мозга нередко поражаются инфекционными процессами (*менингитами*), которые могут осложниться образованием спаяв в субарахноидальном пространстве с нарушением оттока СМЖ и развитием *гидроцефалии* (см. стр. 271). Менинготелий часто становится источником развития доброкачественных опухолей ЦНС (*менингиом*).

ЛИТЕРАТУРА

Учебные пособия и руководства

Албертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рафф М., Робертс К., Уотсон Дж. *Молекулярная биология клетки*. (т. 1-3) Пер. с англ. М., Мир, 1994.

Андреева Н.Г., Обухов Д.К., Демьяненко Г.П., Каменская В.Г. *Морфология нервной системы (учебное пособие)*. Л., Изд-во ЛГУ, 1985.

Быков В.Л. *Функциональная морфология эндокринной и половых систем*. СПб., ГПАБ, 1993.

Быков В.Л. *Гистология и эмбриология органов полости рта человека*. СПб., Специальная литература, 1996.

Гистология (под ред. Ю.И.Афанасьева и Н.А.Юриной), 4-е изд. М., Медицина, 1989.

Хэм А., Кормак Д. *Гистология* (т. 1-5). Пер. с англ., М., Мир, 1982- 1983.

Рябов К.П. *Гистология с основами эмбриологии*. 3-е изд. Минск, Высшая школа, 1990.

Сегин М.Р., Этинген Л.Е. *Иммунная система человека*. М., Медицина, 1996.

Amatta P.S. *Histology and Human Microanatomy*. 6th ed. - Padova, Piccin, 1992.

Benninghoff A. *Makroskopische und mikroskopische Anatomie des Menschen*. Bd. 1 & 2. München e.a., Urban & Schwarzenberg, 1985.

Burkitt H.G., Young B., Heath J.W. *Wheater's Functional Histology*. Edinburgh - L. - Madrid, Churchill-Livingstone, 1983.

Carpenter M.B. *Core Text of Neuroanatomy*. 4th edit. Baltimore, Williams & Wilkins, 1991.

Cell and Tissue Biology: A Textbook of Histology. 6th edit. /ed. L.Weiss. Baltimore-Munich, Urban & Schwarzenberg, 1988.

Cormack D.H. *Essential Histology*. Philadelphia, J.B.Lippincott Co., 1993.

Encyclopedia of Neuroscience/ed. Adelman G., Boston e. a., Birkhauser, 1987. Vols. 1 & 2.

Fawcett D.W. *A Textbook of Histology*. 11th edit. Philadelphia, W.B.Saunders, 1986.

Fawcett D.W. *A Textbook of Histology*. 12th ed. N.Y. - L., Chapman & Hall, 1994.

Fix J.D. *Neuroanatomy*. Philadelphia e.a., Harwall Publ., 1992

Fujita T., Tanaka K., Takeda J. *SEM Atlas of Cells and Tissues*. Tokyo-N.Y., Igaku Shoin, 1981.

Gartner L.P., Hiatt J.L., Strum J.M. *Cell Biology and Histology*. 2nd edit. Philadelphia e.a., Harwal Publishing, 1993.

Goldberg M. *Manuel d'Histologie et de Biologie Buccale. La Dents et ses Tissus de Soutien (Manuels d'Odontostomatologie)*. Paris, Masson, 1989.

Goldberg M. *Tissus Non Mineralises et Milieu Buccal. Histologie et biologie*. Paris e.a., Masson, 1993.

Johnson K.E. *Histology and Cell Biology*. 2nd edit. Malvern, PA, Harwal Publ. Co., 1991.

Junqueira L.C., Carneiro J., Kelley R.O. *Basic Histology*. Norwalk, Connecticut, Appleton & Lange, 1992.

Rohen J.W., Lütjen-Drecoll E. *Funktionelle Histologie*. Stuttgart-N.Y., Schattauer, 1982.

Ross M.H., Roth E.J., Romrell L.J. *Histology: A Text and Atlas*. Baltimore, Williams & Wilkins, 1989.

Stevens A., Lowe J. *Histology*. L.-N.Y., Gower Med. Publ., 1992.

Steward O. *Principles of Cellular, Molecular and Developmental Neuroscience*. N.Y., Springer Verlag, 1989.

Ten Cate A.R. *Oral Histology and Development, Structure and Function*. 4th ed. St. Louis e. a., Mosby, 1994.

Атласы

Елисаев В.Г., Афанасьев Ю.И., Котовский Е.Ф. *Атлас микроскопического и ультрамикроскопического строения клеток, тканей и органов*. М., Медицина, 1970.

Алмазов И.В., Сутулов Л.С. *Атлас по гистологии и эмбриологии*. М., Медицина, 1978.

Atlas of Endocrine Organs. Vertebrates and Invertebrates/ed. Matsumoto A., Ishii S. Berlin, Springer Verlag, 1992.

Craigmyle M.B.L. *A Colour Atlas of Histology*. L., Wolfe medical publ., 1980.

Fujita T., Tanaka K., Takeda J. *SEM Atlas of Cells and Tissues*. Tokyo-N.Y., Igaku Shoin, 1981

Gartner L.P., Hiatt J.L. *Color Atlas of Histology*. 2nd ed. Baltimore, Williams & Wilkins, 1994.

Di Fiore M.S. *Atlas of Human Histology*. 6th. ed. Philadelphia-L., Lea & Febiger, 1989.

Krstic R.V. *Human Microscopic Anatomy. An Atlas for Students of Medicine and Biology*, Berlin-Heidelberg-N.Y., Springer, 1991

Roberts R.L., Kessel R.G., Tung H.N. *Freeze Fracture Images of Cells and Tissues*. Oxford: Oxford Univ. Press, 1992

Монографии и сборники

Борисов А.В. *Лимфангион*. Л., Медицина, 1990.

Волкова О.В. *Функциональная морфология женской репродуктивной системы*. М., Медицина, 1983.

Волкова О.В., Пекарский М.И. *Эмбриогенез и возрастная гистология внутренних органов человека*. М., Медицина, 1976.

Говалло В.И. *Иммунология репродукции*. М., Медицина, 1987.

Гормональная регуляция размножения млекопитающих. Пер. с англ. / под ред. Остина К., Шорта Р. М., Мир, 1987

Горчаков В.Н., Пощнякова О.В. *Структурная организация микрососудистого русла*. Новосибирск, Наука, 1989

Держанова И.С. *Опухоли диффузной эндокринной системы - карциномы*. Ростов-на-Дону, Изд-во Ростовского Ун-та, 1991.

Ерохин В.В. *Функциональная морфология легких*. М., Медицина, 1987.

Иммунорекорекция в пульмонологии/под ред. Чучалина А.Г. М., Медицина, 1989.

Кемилева З. *Вилочковая железа*. М., Медицина, 1984.

Кожа (строение, функции, общая патология и терапия)/под ред. Чернуха А.М. М., Медицина, 1982.

Куприянов В.В., Миронов В.А., Миронов А.А., Гурина О.Ю. *Ангиогенез*. М., НИО "Квартет", 1993.

Маянский Д.Н., Виссе Э., Денер К. *Новые рубежи гепатологии*. Новосибирск, Наука, 1992.

Михайлов И.Н. *Структура и функция эпидермиса*. М., Медицина, 1979.

Оленев С.Н. *Конструкция мозга*. Л., Медицина, 1987.

Попов С.М. *Клеточные механизмы регуляции секреторного процесса в молочной железе*. Л., Изд-во ЛГУ, 1989.

Румянцев П.П. *Кардиомиоциты в процессах репродукции, дифференцировки и регенерации*. Л., Наука, 1982.

Рыжавский Б.Я. *Постнатальный онтогенез коркового вещества надпочечника*. Новосибирск, Наука, 1989.

Структурные основы адаптации и компенсации нарушенных функций/под ред. Саркисова Д.С. М., Медицина, 1987.

Щагламов В.А., Цамарян А.П. *Очерки по ультраструктурной организации сосудов лимфатической системы.* Новосибирск, Наука, 1982.

Ярилин А.А., Пинчук В.Г. *Структура тимуса и дифференцировка Т-лимфоцитов.* Киев, Наукова Думка, 1991.

Adrenal Gland/ed. Murlow P.J. Amsterdam, Elsevier, 1986.

The Adrenal Gland 2nd edit./ed. James V.H.T. N.Y., Raven Press, 1992.

Барт М.Л., Киерман J.A. *The Human Nervous System.* 5th edit., Philadelphia, J.B.Lippincott, 1988.

Biology of the Integument/eds Bereiter-Hahn J., Matholtsy A.G., Richards K.S. Vol. 2. Berlin-Heidelberg-N.Y., Springer, 1986.

Biology of the Uterus. 2nd edit./eds. Wynn R.M., Jollie W. N.Y., Plenum Press, 1989.

The Cells of the Alveolar Unit/ ed. Faver G. Bern e.a., Huber, 1983.

Chien S. *Vascular Endothelium in Health and Disease.* N.Y., Plenum Press, 1989.

Creutzfeldt O.D. *Cortex Cerebri.* Oxford-N.Y.-Toronto, Oxford Univ. Press, 1995

Current Topics in Mucosal Immunology/ed. Tsuchiya M., et al. Amsterdam e.a., Excerpta Med., 1994.

Dunnill M.S. *Pulmonary Pathology.* Edinburgh e.a., Churchill Livingstone, 1982.

Electron Microscopy of the Lung: Lung Biology in Health and Disease/ed. Scharnagel D.E., N.Y., Marcel Dekker, 1990.

Endothelial Cell Biology in Health and Disease/eds. Simionescu N., Simionescu M. N.Y., Plenum Press, 1988.

Endothelium-Derived Factors and Vascular Function/ed. Mosak T. Amsterdam e.a., Excerpta Med., 1994.

The Eye. 3rd edit./ed. Dawson H. Orlando, Academic Press, 1984.

Fundamental Immunology. 2nd edit./ ed. Paul W.E. N.Y., Raven Press, 1989.

Hemopoietic Growth Factors, Oncogenes and Cytokines in Clinical Hematology/eds. Cacciola E. et al., Basel e.a., Karger, 1994.

Histophysiology of the Immune System. The Life History, Organization and Interactions of its Cell Populations/eds. Fossum E., Roestad B. N.Y., Plenum Press, 1989.

Hunter R.H.F. *The Fallopian Tubes: Their Role in Fertility and Infertility.* Berlin, Springer Verlag, 1988.

Immunology of the Lung and Upper Respiratory Tract/ed. Bienenstock J. N.Y., McGraw-Hill, 1984.

Infertility: Male and Female/ Eds. Insler V., Lunenfeld B. 2nd ed., Edinburgh e.a., Churchill Livingstone, 1994.

The Kidney, Physiology and Pathophysiology/eds. Seldin D.W., Giebisch G. N.Y., Raven Press, 1985.

The Mammary Gland. Development, Regulation and Function/eds. Neville M.C., Daniel C.W. N.Y. - L., Plenum Press, 1987.

Michaels L. *Ear, Nose and Throat Histopathology*. L. e.a., Springer Verlag, 1987.

Modern Concepts of Gastrointestinal Histology/ed. Weiss L. Amsterdam, Elsevier, 1984.

The Molecular Basis of Blood Diseases. 2nd edit./ed. Stamatoyannopoulos G. et al. Philadelphia e.a., W.B.Saunders Co., 1994.

Morphological Basis of Human Reproductive Function/ed. Spera G. N.Y., Plenum Press, 1987.

Neuroendocrinology of Sex Steroids/eds. Rossmanith W.G., Scherbaum W.A. Berlin-N.Y., De Gruyter, 1992.

Noback C.R., Strominger N.L., Demarest R.J. *The Human Nervous System*. 4th edit. Malvern (PA), Lea & Febiger, 1991.

Osborn M. *Breast Development and Anatomy*. In: *Breast Diseases*/eds. Harris J.R., Hellman S., Henderson S., Kinne D.W. Philadelphia-L., J.B.Lippincott Co., 1987, p. 1-14.

Pang P.K.T., Scherzman M.P. *Vertebrate Endocrinology: Fundamentals and Biomedical Implications*. Vols. 1-3. N.Y., Academic Press, 1986-1989.

The Parathyroids: Basic And Clinical Concepts/ed. Levine M.A. N.Y., Raven Press, 1994.

Pathology of Infertility/ eds. Gondos B., Riddick D.H. Stuttgart - N.Y., Thieme Med. Publ., 1987.

Peters A., Palay S.L., Webster G. *The Fine Structure of the Nervous System: Neurons and their Supportive Cells*. 3rd ed. N.Y. - Oxford, Oxford Univ. Press, 1991.

Physiology of the Gastrointestinal Tract. 2nd edit. /ed. Johnson L.R. Vols. 1 & 2. N.Y., Raven Press, 1987.

The Physiology of Reproduction/ed. Knobil E., Neill J. N.Y., Raven Press, 1988.

The Pineal Gland/ed. Reiter R.J. N.Y., Raven Press, 1984.

The Pituitary/ed. Melmed S. Cambridge (Mass.), Blackwell Science, 1995.

The Primate Ovary/ed. Stouffer R.I. N.Y., Plenum Press, 1988.

Reproductive Biology and Medicine/eds. Holstein A.F., Voigt K.D., Grasslin D. Berlin, Diesbach Verlag, 1989.

Ritter M., Crisp N. *The Thymus*. Oxford, Oxford Univ. Press, 1990.

Robertson W.B. *The Endometrium*. L. - Boston, Butterworths, 1981.

Schroeder H.E. *Differentiation of Human Oral Stratified Epithelia*. Basel e.a., S.Karger, 1981.

Schroeder H.E. *The Periodontium*. Berlin-N.Y., Springer Verlag, 1986.

Schroeder H.E. *Orale Strukturbioogie*. 3 Aufl. - Stuttgart-New York: G. Thieme Verlag, 1987.

Scientific Foundations of Obstetrics and Gynaecology/ed. Philip E. et al. L., Heine-mann, 1977.

Scientific Foundations of Otolaryngology/ed. Hinchcliffe R., Harrison D. L., Heine-mann, 1976.

Shepherd G.M. *The Synaptic Organization of the Brain*. 3rd. edit. Oxford, Oxford Univ. Press, 1990.

Taugner R., Hackenthal E. *The Juxtaglomerular Apparatus, Structure and Function*. Berlin-Heidelberg-N.Y., Springer, 1989.

Teeth/ eds. Berkovitz B.K.B et al. Berlin e.a., Springer, 1989

The Testis. 2nd edit. /eds. Burger H., Kretser D.M. N.Y., Raven Press, 1989.

Textbook of Endocrine Physiology/eds. Griffin J.E., Ojeda S.R. N.Y. - Oxford, Oxford Univ. Press, 1989.

The Thyroid Gland/ed. Greer M. N.Y., Raven Press, 1990.

Ultrastructure of Endocrine Cells and Tissues/ed. Motta P.M. Boston, Martinus Nijhoff, 1984.

Ultrastructure of Extraparietal Glands of the Digestive Tract/eds. Riva A., Motta P.M., Riva P.T. Norwell, Kluwer, 1990.

Ultrastructure of Reproduction/eds Van Blerkom J., Motta P.M. Boston e.a., Nijhoff, 1984.

Vascular Endothelium. Physiological Basis of Clinical Problems/ed. Catravas J.D., Callow A.D., Gillis A.D. et al. N.Y. - L., Plenum Press, 1991.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Аденогипофиз	42
Активин	172
Альвеолы легкого	142-144
- молочной железы	210
Альдостерон	5
Ампулы полукружных каналов	230
Анастомозы артерио-венозные	16
Ангиогенез	8
Ангиотензин	158
Ангиотензиноген	158
Андрогены	165, 173, 196
Аорта	9
Аппарат юкстагломерулярный	158, 159
Аргинин-вазотонин	46
Ароматаза	92
Артерии	9
- вокругдольковые печени	124
- дуговые почки	59
- завитые полового члена	185
- междольковые почки	159
- междольковые печени	124
- - почки	59
- мышечного типа	10
- мышечно-эластического типа	10
- питающие полового члена	185
- пульпарные селезенки	35
- спиральные эндометрия	198-200
- трабекулярные селезенки	35
- центральная селезенки	34, 35
Артериолы	13
- выносящие сосудистых клубочков почки	155, 159
- кисточковые селезенки	35
- прекапиллярные	14
- приносящие сосудистых клубочков почки	155, 159
Атрезия фолликулов яичника	195
Ацетилхолин	244, 248, 250, 254, 264
Ацидофилы гипофиза	44
Ациноциты (панкреатоциты)	113, 114
Ацинус(ы) легкого	142
- печеночный	128
- поджелудочной железы	113
Базофилы гипофиза	44
Барьер аэро-гематический	143, 145
- гемато-ликворный	269, 270
- гемато-ретикулярный	224
- гемато-тестикулярный	171
- гемато-тимусный	27, 28
- гемато-энцефалический	267, 268
- фильтрационный в почечном тельце	154
Белок андроген-связывающий	172, 174
Брадикинин	158

Бронхи	140, 141
- главные	140
- крутые	140
- мелкие	141
- средние	140
Бронхиолы респираторные	142
- терминальные (конечные)	141
Бугорок яйценосный	192, 193
Вазопрессин	40, 41
Веки	225
Вена(ы)	11
- безмышечные	12
- вокругдольковые печени	123
- воротная гипофиза	42
- воротная печени	118, 123
- выносящие полового члена	185
- дуговые почки	160
- звездчатые почки	160
- междольковые	160
- междольковые	123, 160
- мышечные	12
- пульпарные селезенки	35
- поверхностные корковые почки	160
- собирательные (поддольковые) печени	124
- трабекулярные селезенки	35
- центральная долики печени	124
Венец лучистый	192, 193
Венулы	15
- мышечные	16
- посткапиллярные	15
- прямые почки	160
- собирательные	15
Вещество белое головного мозга	253, 267
- - спинного мозга	247, 250-252
- корковое лимфатического узла	28-30
- - надпочечника	51-53
- - гипотезы регенерации	54
- тимуса	25-28
- яичника	186, 187
- мозговое лимфатического узла	31
- надпочечника	53-54
- тимуса	28
- яичника	187
- серое головного мозга	254-258, 260-267
- спинного мозга	247- 250
- (субстанция) Р	95, 243, 244, 248, 249
Влага водянистая	217
Влагалище(а)	206-209
- периартериальные лимфатические	34
- эпителиальное волоса, внутреннее	67
- - - наружное	67
- эпителий	207
- циклические изменения	207, 208
- цитологическая классификация	207, 208

Волокна нервные.....	240, 242,
- - лазающие (лиановидные) мозжечка.....	258, 259
- - мозжечковые (лиановидные) мозжечка.....	258, 259
- - параллельные коры мозжечка.....	258, 258
- - постганглионарные.....	240, 244
- - преганглионарные.....	239, 243, 244, 253
Волосы, виды.....	66
- корковое вещество.....	67
- кутикула.....	67
- мозговое вещество.....	67
- рост.....	68, 69
Ворсинки кишечные.....	98
Ганглии нервные см. узлы нервные	
Гемопоз, гуморальная регуляция.....	24
Гепатоциты.....	120-123
Гиалоциты.....	219
Гиподерма.....	62
Гипоталамус.....	39, 254
Гипофиз.....	42
- задняя доля.....	45
- передняя доля.....	43, 44
- промежуточная доля.....	44
- туберальная часть.....	44
Глаз.....	214-225
- вспомогательный аппарат.....	225, 226
- функциональные аппараты.....	215
Глякоген.....	121, 199, 203, 207
Глиоциты радиальные сетчатки (Мюллера).....	224
Глотка.....	88
Глюкагон.....	117
Глюкокортикоиды.....	53
Гонадотропы гипофиза.....	44
Гормон(ы) адренокортикотропный.....	44, 53, 61
- антидиуретический.....	40, 41, 157, 160, 161
- антимюллеров (АМГ).....	172
- ингибирующие.....	42, 46
- лактотропный (пролактин).....	43, 210, 212
- липотропный.....	44
- лютеинизирующий.....	44, 173, 191, 192, 198
- меланоцитостимулирующий.....	44, 61
- рилизинг-(факторы).....	42, 46, 172, 173
- роста (соматотропный).....	43, 212
- тиротропный.....	44, 49
- фолликулостимулирующий.....	44, 172, 186, 191, 195
Гортань.....	138
Гранулы Бирбека.....	61
- зимогенные.....	93, 114
- кератогиалиновые.....	58
- кортикальные овоцита.....	191
- пластинчатые (кератиносомы).....	58
Гребешки эпидермальные.....	57
Губа.....	74

Дегидроэпандростерон	59
Дентикли	87
Дентин	83
- вторичный	84
- интерглобулярный	83
- околопульпарный	84
- первичный	84
- плащевой	84
- третичный	84
Дерма, слои	61, 62
Десны	75
Дивертикулы (инвагинации) Рокитанского-Ашоффа	130
Долька печеночная	119
- - портальная	127
Дофамин	245, 254
Дуга рефлекторная	238-240

Единица эпидермальная пролиферативная	60
---	----

Железа(ы) анальные	107
- бульбоуретральные (куперовы)	181, 182
- добавочные мужской половой системы	178-182
- дуоденальные (Бруннеровы)	102, 103
- кардиальные желудка	95
- - пищевода	89
- маточные (эндометрия)	197-200
- молочная	209-212
- - рост и развитие	208-211
- - инволюция	212
- обонятельные (Боумена)	137
- околоушная	112
- околощитовидные	50
- пилорические желудка	95
- поджелудочная	113
- подчелюстная	112
- подъязычная	112
- потовые	82
- - апокринные	84
- - эккринные	82, 83
- предстательная	179-181
- простатические, группы	179, 150
- ресничные Молля	228
- слезные	84
- слезные	226
- слюнные крупные	108-113
- слюнные серозные Эбнера	77
- - слизистые мягкого неба	75
- - - твердого неба	75
- - - языка	79
- - смешанные губные	74
- - - щечные	75
- - - языка	79
- собственные (фундальные) желудка	93
- собственные пищевода	60
- тарзальные (мейбомиевы)	225

- трахеи	139
- уретральные слизистые Литтре	164
- - - Кожа	164
- Цейса	226
- церуминозные	227
- щитовидная	47
- эндокринные	36
- эндодепителиальные	135
Желудок	90-96
Жидкость семенная (сперма)	182, 183
- спинномозговая	250, 268-271, 273-275
- фолликулярная яичника	191
Зона(ы), В-зависимые	22, 28, 33, 101, 148
- клубочковая коры надпочечника	51
- маргинальная селезенки	33
- паракортикальная лимфатического узла	30
- пучковая коры надпочечника	52
- (оболочка) прозрачная фолликула яичника	190, 191
- сетчатая коры надпочечника	52
- субкапсулярная тимуса	28
- Т-зависимые	22, 28, 101, 148
Звук, рецепция	235
Зубы	81-88
Иггибин	172, 182
Индекс кармиоглиотический (эпителия влагалища)	208
- созревания (эпителия влагалища)	208
- эозинофильный (эпителия влагалища)	208
Инсулин	117
Инсулоциты	116, 117
Интерлейкины	28
Интерстиций легкого	145
- почки	158, 160
- яичка	165
Калликреин	111, 161
Кальцитонин	49
Капилляры	14
- вокругканальцевые (перитубулярные) почки	160
- эллипсоидные (гильзовые) селезенки	35
- желчные	121, 126
- сосудистого клубочка почечного тельца	152, 154, 159
- лимфатические	19
- синусоидные	15
- - печени	123, 124-126
- типы	14, 15
- фенестрированные	15
Канал анальный	107
- мочеиспускательный женский	164
- - мужской	183, 164
- слезно-носовой	226
- улитковый (перепончатого лабиринта)	231
- центральный спинномозговой	247, 250
Канальцы выносящие яичка	175, 176

- нефрона	155, 156
- семенные	156
- - извитые	165, 166, 174
- - - отделы	171
- - прямые	165, 174
- слезные	226
- терминальные желчные (Геринга)	126
Капсула клубочка (Шумлянского-Боумана)	152
Кардиомиоциты, типы	17
Кератиноциты	57, 56
Кишка толстая	103-108
- тонкая	96-103
- прямая	107
Клапаны анальные	107
- вен	12
- лимфатических сосудов	19
- сердца	19
Клетки А- мозгового вещества надпочечника	53, 54
- адвентициальные костного мозга	23
- аксо-аксонные коры полушарий большого мозга	266
- альвеолярные I типа (плоские, респираторные)	143
- альвеолярные II типа (большие, гранулярные)	143-145
- амакриновые сетчатки	223
- базальные простатических желез	180
- - (низкие вставочные) респираторного эпителия	132
- - сосудистой полоски	232
- - эпителия желчного пузыря	130
- - эпителия протока придатка яичка	177
- белковые слюнных желез (сероциты)	110
- Бергмана коры мозжечка	259
- Беттхера спирального органа	235
- Беца (гигантские пирамидные) коры полушарий большого мозга	263
- биполярные сетчатки	222
- бокаловидные	99, 105, 132
- вкусовые (сенсорные)	78
- ганглионарные сетчатки	222
- гилусные яичника	196
- главные простатических желез	180
- - фундальных желез желудка	93
- - эпителия протока придатка яичка	178
- Гольджи (большие клетки-зерна) коры мозжечка	258
- горизонтальные коры полушарий большого мозга (Кахаля)	261, 262
- - сетчатки	223
- гранулезные яичника	191, 192
- дендритные эпидермиса	61
- - респираторного эпителия	133
- Догеля I, II и III типов	246, 247
- звездчатые коры мозжечка	256, 259
- - коры полушарий большого мозга	261-263, 266
- зерна коры мозжечка	257-259
- интердигитирующие	30
- интерстициальные почки	158
- - эпифиза	46

- Ито (перисинусоидальные лимфоциты)	125, 126
- каемчатые эпителии кишки (энтероциты)	98
- "ханделябры" коры полушарий большого мозга	261, 266
- Клара (бронхиолярные экзокриноциты)	133, 141, 142
- Кольмера (сосудистых сплетений желудочков головного мозга)	269
- корзинчатые коры мозжечка	256, 259
- - - полушарий большого мозга	266,
- краевые сосудистой полоски	231
- Купфера (макрофаги звездчатые)	124, 125
- Лангерганса (макрофаги интраэпидермальные)	61
- Лейдига (интерстициальные эндокриноциты)	165, 173, 174
- Мартинотти коры полушарий большого мозга	261, 263, 266
- Меркеля (осажаательные эпителиоциты)	61
- миепителиальные	62, 64, 111, 212
- МИФ- (МСГ-) вегетативных нервных ганглиев	245, 246
- Мюллера (глиоциты радиальные сетчатки)	224
- Н- мозгового вещества надпочечника	53, 54
- недифференцированные (бескаемчатые) эпителии кишки	100, 105
- нейросекреторные	39, 40
- нейросенсорные (фоторецепторные) сетчатки	220-222
- - - колбочковые	222
- - - палочковые	221
- обонятельные рецепторные	136
- Панета (клетки с ацидофильными гранулами)	100, 105
- париетальные (обкладочные) фундальных желез желудка	93, 94
- переходные миокарда	18
- периполярные капсулы почечного тельца	152
- пирамидные коры полушарий большого мозга	260, 262, 263, 266
- пограничные спирального органа (Гензена)	235
- поддерживающие мозгового вещества надпочечника	53, 54
- - извитых семенных канальцев см. клетки Сертоли	
- - обонятельного эпителия	137
- - органа равновесия	229, 230
- - спирального органа	234, 235
- - - наружные (Клаудиуса)	235
- прецедуальные	199
- призматические эпителии толстой кишки	104, 105
- промежуточные (высокие вставочные) респираторного эпителия	133
- - сосудистой полоски	231
- Пуркинне коры мозжечка	256-259
- - проводящей системы миокарда	18
- Раншоу спинного мозга	249, 250
- реснитчатые респираторного эпителия	132
- - эпителия маточной трубы	205
- ретикулярные лимфатических узлов	26
- - костного мозга	23
- - селезенки	34
- секреторные эпителии маточной трубы	205
- сенсорно-эпителиальные (волосковые) органа равновесия	229
- - органа слуха	233

- с аксонным пучком (юсточкой) коры полушарий большого мозга.....	267
- с двойным букетом дендритов коры полушарий большого мозга.....	261, 267
- сателлиты (мантинные глиоциты).....	243, 244
- Сертоли (поддерживающие, sustentоциты)	170-172
- - функции	172
- слизистые слюнных желез (мукоциты)	111
- - щеечные фундальных желез желудка	94
- столбы спирального органа	234
- стромальные органов кроветворения и иммуногенеза	22
- фаланговые спирального органа (Дейтерса)	234
- фолликулярные дендритные лимфоидных органов	29
- - щитовидной железы (тироциты)	48
- - яичника	187, 189-193
- фолликулярно-звездчатые гипофиза	44
- хромоаффинные надпочечника	53
- центроацинозные	113, 115
- щеточные (безреснитчатые) респираторного эпителия	133
- эндокринные воздухоносных путей	133
- - пищеварительного тракта	89, 94, 95, 100, 105, 116, 117
- - простатических желез	180
- эпителиоретикулярные тимуса	27
- юставаскулярные (Гурмагига)	189
- юктагломерулярные	159
- А-панкреатических островков	95, 117
- В-панкреатических островков	95, 117
- С-щитовидной железы	49
- D-панкреатических островков	95, 100, 117
- D1-панкреатических островков	95, 117
- EC-гастро-энтеро-панкреатической системы	89, 94, 95, 100, 105
- ECL-гастро-энтеро-панкреатической системы	89, 94, 95, 105
- G-гастро-энтеро-панкреатической системы	94, 95, 100
- I-гастро-энтеро-панкреатической системы	95, 100, 130
- K-гастро-энтеро-панкреатической системы	94, 100
- L-гастро-энтеро-панкреатической системы	95
- M-пейеровой бляшки	101
- - червеобразного отростка	106
- P-миокарда	18
- p1-синусоидных капилляров печени	126
- PP-панкреатических островков	95, 117
- S-гастро-энтеро-панкреатической системы	95, 100
Клубочек мозжечка.....	257, 258, 259
- сосудистый почечного тельца	151, 152
Кожа	53
- иннервация	70
- кровоснабжение	70
- толстая	56
- тонкая	57
Коллоид щитовидной железы	48
Колонистимулирующие факторы	24
Колонки анальные (ректальные) Моргань	107

Компонент секреторный	110, 112, 122, 204, 212
Конкреции простатические	180
- глифизарные (мозговой песок)	47
Кора лимфатического узла, глубокая	30
- - - , наружная	29
- мозжечка	254-259
- - цитоархитектоника	254-259
- полушарий большого мозга	260-267
- - цитоархитектоника	262, 263
- - нейроны, общая характеристика	260, 261
Корешки спинного мозга	247
Кортизол	53
Кортикостеронды	53
Кортикотропы гипофиза	44
Косточки слуховые	228
Крипты	73
- миндалин	80
- кишечные	98
Кутикула эмали	83
Лабиринт костный	228
- перепончатый	228
Лактация	211
- гормональная регуляция	212
Лактотропы гипофиза	43
Лактоциты	211
Лакуны венозные	136
Легкое, дыхательные функции	147, 148
Лестница барабанная	231, 232
- вестибулярная	231, 232
Либерины	43, 46, 172, 173
Лимфангион	19
Лимфоциты В-, образование	25
- интраэпителиальные кишки	100
- Т-, образование	25, 25
Линии Ретциуса эмали	81
Липопротеины	121
- низкой плотности	53
Липоциты перисинуоидальные см. клетки Ито	
Ложе ногтевое	69
Луковицы (почки) вкусовые	77, 78
Лютеоциты	194
Макрофаги альвеолярные легкого	145, 145
- внутриэпителиальные см. клетки Лангерганса	
- звездчатые см. клетки Купфера	
- интерстициальные легкого	146
Матка	196-201
Маточка (перепончатого лабиринта)	229, 230
Матрица ногтя	70
Мезангий	152
Меланины	61
Меланосомы	61
Меланоциты	61, 67
Мелатонин	46

Мембрана(ы) вестибулярная (Рейснера)	323
- внутренняя эластическая	6
- наружная эластическая	6
- окончатые эластические	10
- отолитовая	230
- покровная	234
Мешочек (перепончатого лабиринта)	229, 230
Микроциркуляторное русло	13
Миндалины(а)ы	79
- глоточная	80
- небные	80
- трубные	81
- язычная	80
Минералкортикоиды	53
Миокард	16
Миометрий	200, 201
Модуль (колонка) коры полушарий большого мозга	264-267
Мозг головной	252-271
- - глия	267
- - желудочки	269-271
- - - сосудистое сплетение	269, 270
- - кора полушарий	260-267
- - - миеоархитектоника	263, 264
- - - модульный принцип организации	264-267
- - - типы строения	264
- - - цитоархитектоника	261-263
- - ствол	252-254
- красный костный	23
- спинной	247-252
- - цитоархитектоника	248
Мозжечок	264-259
- кора	254-259
- - волокна	258, 259
- - глиальные элементы	259
- - межнейронные связи	259
- - слои	254-258
Молозиво	211
Молоко	211, 212
Мукоциты см. клетки слизистые слюнных желез	
Надпочечники	51
- корковое вещество	51-53
- мозговое вещество	53, 54
Небо мягкое	75
- твердое	75
Нейрогипофиз	42
Нейроны грушевидные коры мозжечка см. клетки Пуркинье коры мозжечка	
- мультиполярные	239, 240, 244
- псевдоуниполярные	239, 242, 243
Нейрофизин	41
Нервы	240, 241
- сосудов	7
Нефроны, отделы	151
- корковые	151-160

- юкстамедуллярные	158
Ноготь	69, 70
Норадреналин	54, 244, 245, 254, 264
Носоглотка	138
Оболочка(и) мозговые	272-275
- - мягкая	274, 275
- - паутинная	273, 274
- - - ворсинки	274
- - твердая	273
- сетчатая глаза (сетчатка)	219-225
- - - васкуляризация	225
- - - слой	224, 225
- сосудистая глаза	216-218
Овогенез	187-189
Овогонии	187, 188
Овоциты	188
Овуляция	188, 192, 193
Окситоцин	40, 41, 173, 212
Орган(ы) зрения	214-226
- кроветворения и иммуногенеза	21
- - периферические	22
- - центральные	21
- равновесия	228-231
- слуха	231-235
- спиральный (кортиеv)	233-235
- чувств	213-235
Оплодотворение <i>in vitro</i> (экстракорпоральное)	183, 193
Островки панкреатические (Лангерганса)	116, 117
Отдел нефрона дистальный	156
- проксимальный	155
Оталиты	230
Отросток червеобразный	106, 107
Пазухи носа придаточные	138
Паратгормон	50
Паратирин	50
Паратирициты	50
- главные	50
- оксифильные	51
Пародонт	87
Пептид вазоактивный интестинальный (ВИП)	95, 117, 243, 244, 249, 264
Периодонт	87
Перегородки межальвеолярные легкого	145
Перепонка барабанная	227
Периметрий	201
Перинеурий	241
Перициты	14
Петля нефрона, тонкая часть	155, 156
Печень	118-128
Пинеалоциты	45
Пинеальный антигонадотропный пептид	45
Питуциты	45
Пищевод	88-90
Пластинка базилярная	233

- ногтевая.....	69
- печеночная.....	120
- терминальная (пограничная) печени.....	122
Плевра.....	146
Подциты.....	153, 154
Полипептид панкреатический.....	95, 117
Полоска сосудистая.....	231, 232
Полость барабанная.....	227
- носовая.....	135-137
- - дыхательная область.....	135, 136
- - обонятельная область.....	135, 137
- - преддверие.....	136
- рта.....	74
Полосы Гунтера-Шрегера эмали.....	81
Полулуния белковые (Джигануци).....	111
Поры мажальвеолярные (Кона).....	145
Почки.....	149-161
- кровоснабжение.....	159, 160
- строение.....	149
- терминальные (в молочной железе).....	209, 210
- эндокринная система.....	161
Предентин.....	53
Прекапилляры.....	14
Призмы эмалевые.....	81, 82
Прогестерон.....	194, 199, 208, 210, 212
Пролактин см. гормон лактотропный	
Простагландины.....	158, 161, 181
Пространство перисинусоидальное (Дисса).....	121, 125, 126
- субархноидальное.....	274
- субдуральное.....	273
- эпидуральное.....	273
Проток(и) внутридольковые.....	116
- вставочные.....	111, 115
- грудной лимфатический.....	20
- исчерченные (слюнные трубки).....	111
- желчные долевые.....	127
- - междольковые.....	126
- междольковые.....	112, 116
- млечные.....	210
- общий выводной.....	112, 116
- придатка.....	176, 177
- семявыносящий.....	177
- эякуляторный.....	178
Проход наружный слуховой.....	227
Пузырь желчный.....	129, 130
- мочевой.....	161-153
Пузырьки семенные.....	178, 179
Пульпа зуба.....	85
- - слои.....	86
Пути желчные.....	126, 127
- - внепеченочные.....	127
- - внутрипеченочные.....	126, 127
- - - внутридольковые.....	126
- - - междольковые.....	126
- мочевыводящие.....	161-164

- семьявыносящие.....	174-178
Пятно (макула) мешочка и маточки (перепончатого лабиринта).....	229, 230
- плотное.....	159
Радужка	218
Реакции иммунные, гуморальные.....	21
- клеточные.....	21
Ренин.....	159, 159, 161
Рецепторы вторичночувствующие (сенсорно-эпителиальные).....	78, 213, 229, 233
- гормонов.....	36
- В-лимфоцитов.....	25
- органов чувств, классификация.....	213
- первичночувствующие (нейросенсорные).....	136, 213, 221
- Т-лимфоцитов.....	26
Рилизинг факторы.....	42
Рога серого вещества спинного мозга.....	248-250
Роговица.....	215, 216
Связка(и) голосовые	138
- спиральная.....	232, 233
Себоциты.....	66
Селезенка.....	32
- белая пульпа.....	33
- красная пульпа.....	33
- кровообращение.....	35
Сердце.....	16
Серотонин.....	95, 244, 245, 248, 264
Сероциты см. клетки белковые слюнных желез	
Сеть трабекулярная.....	215
- яичка.....	174, 175
Синапсы аксо-вазальные.....	40
Синус(ы) анальные.....	107
- венозные селезенки.....	34
- кавернозные полового члена.....	184
- лимфатические лимфатического узла.....	31
- млечные.....	210
- склеры венозный (шлеммов канал).....	215
Система выделительная.....	149-164
- диффузная эндокринная (ДЭС).....	36, 54, 55
- дыхательная.....	131-148
- нервая.....	236-275
- - автономная (вегетативная).....	236, 238, 239, 243-247
- - периферическая.....	236
- - соматическая (анимальная).....	236, 236, 239
- - центральная.....	238
- половая женская.....	186-212
- - мужская.....	186-185
- противоточно-множительная почки.....	180
- сердечно-сосудистая.....	5-20
- эндокринная.....	36-55
- - почки.....	161
- APUD.....	55
Склера.....	215

Слизь в воздухоносных путях, роль и состав.....	134
- в пищеварительном тракте, роль.....	71
Слюна.....	108
Соединение зубодесневое.....	87
Соматомедины.....	43
Соматостатин.....	117, 180, 243, 244, 264
Соматотропы гипофиза.....	43
Сосочки языка.....	76, 77
Сосуды лимфатические.....	19
- сосудов.....	7
Сперматиды.....	168
Сперматогенез.....	165, 166-170, 174
Сперматогонии.....	168
Сперматоциты.....	187, 168
Спермиогенез.....	188, 169
Спермии (сперматозоиды).....	168, 169, 182
Спление нервное межмышечное (Ауэрбаха).....	73, 90, 96, 103, 106
- - подслизистое (Мейснера).....	73, 90, 96, 102, 105
- - сосудистое головного мозга.....	269, 270
- - капиллярной полости носа.....	136
- - кожи.....	70
Статины.....	42, 46
Стероидогенез.....	53
Стигма фолликула яичника.....	193
Сурфактант.....	144
Т	
Тенициты.....	271
Тека фолликула яичника.....	191, 192
Тело(а) атретическое.....	196, 196
- белое (беловатое) яичника.....	193
- желтое яичника.....	183-196
- пещеристые полового члена.....	184
- ресничное (цилилярное).....	217
- стекловидное.....	219
Тельца Вейбеля-Паладе.....	7
- накопительные нейросекреторные (Херринга).....	40, 45
- остаточные.....	169
- полярные.....	188
- почечные.....	151-155
- слоистые эпителиальные тимуса (Гассала).....	28
Тестостерон.....	173, 192
Тимозин.....	27
Тимопоэтин.....	27
Тимоциты.....	25, 26
Тимус.....	25
- инволюция возрастная.....	25
- - акцидентальная.....	26
- корковое вещество.....	26
- мозговое вещество.....	27
Тиреоглобулин.....	48, 49
Тиреоидные гормоны.....	49, 49
Тироксин.....	49
Тироциты.....	48, 49
Ткань лимфоидная бронховассоциированная.....	148
- - кишечнoассоциированная.....	101

Тонофиламенты.....	58
Тракт пищеварительный, функции.....	71
Транспорт мукоцилиарный.....	134
Трахея.....	138-140
Триада печеночная.....	124
Трийодтиронин.....	48
Трихогиалин.....	67
Труба маточная.....	204-206
- - циклические изменения.....	206
- - слуховая (евстахиева).....	228
Трубка пищеварительная, общий план строения.....	71, 72, 73
Трубочки (каналы) дентинные.....	84
- - собирательные почки.....	156-158
Тяжи селезеночные (пульпарные) Бильрота.....	34
Узелки лимфатические сгруппированные	
(пейеровы бляшки).....	101, 102
- - солитарные (одиночные).....	101, 105
Узелок (фолликул) лимфатический	29
- - первичный.....	29
- - вторичный.....	29, 30
Узлы лимфатические	28
- - корковое вещество.....	28
- - мозговое вещество.....	31
- - нервные.....	242
- - автономные (вегетативные).....	243-247
- - спинномозговые.....	242, 243
Ухо внутреннее	228
- наружное.....	227
- среднее.....	227, 228
Фактор предсердный натриуретический	18
- тимусный сывороточный.....	27
Филаменты якорные	19
Фолликул(ы) лимфатические см. узелки лимфатические	
- щитовидной железы.....	48
- яичника.....	186, 189-192
- - вторичные.....	191
- - граафовы.....	192
- - переичные.....	189-191
- - примордиальные.....	189
- - третичные.....	191, 192
Формация ретикулярная ствола мозга	253, 254
Холангиолы	126
Хромофилы гипофиза	43
Хромофобы гипофиза	44
Хрусталик	218, 219
Цемент	84
- бесклеточный (первичный).....	85
- клеточный (вторичный).....	85
Цементоциты	85
Центры нервные	237, 243, 254, 260
Цикл менструальный	198-200
- - фаза менструальная.....	198, 199

- - - пролиферации.....	199
- - - секрети.....	199, 200
- овариальный.....	195
- роста волос.....	68-69
Член половой.....	183-185
- - эрекция.....	184, 185
Шейка матки.....	202-204
- - влагалищная часть.....	203
- - канал.....	203
- - циклические изменения.....	203, 204
Щека.....	75
Экзокриноциты бронхиоларные см. клетки Клара	
Элеидин.....	58
Эмаль зуба.....	81
Эндокард.....	16
Эндокриноциты интерстициальные см. клетки Лейдига	
Эндометрий.....	196-200
- слой.....	98
Эндоневрий.....	241
Эндотелий.....	7, 8
Эндотелин.....	8
Энкефалины.....	54, 244, 249
Эпендима.....	250
Эпендимоциты хороидные (сосудистого сплетения).....	269
Эпидермис, слой.....	57
Эпикард.....	18
Эпиневрй.....	241
Эпителй воздухоносных путей (респираторный).....	131-134
- интерфолликулярный щитовидной железы.....	49
- обонятельный.....	136
- переходный.....	162
- пигментный сетчатки.....	223
- покровный желудка.....	91, 92
- - матки.....	197
- - яичника.....	185
- ресничный.....	217
Эпителиоцит осязательный см. клетка Меркеля	
Эпифиз.....	45-47
Эритропоэтин.....	24, 161
Эстрадиол.....	191, 192
Эстрогены.....	191, 192, 199, 201, 203, 206, 208, 210, 212
Эякуляция.....	183
Яблоко глазное, оболочки.....	214
Ядро(а) гипоталамуса крупноклеточные.....	40
- - мелкоклеточные.....	42
- - паравентрикулярное.....	40
- - супраоптическое.....	40
Язык.....	75
Яичник.....	186, 187

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие ко второму изданию	3
ГЛАВА 1. Сердечно-сосудистая система	5
Общие понятия	5
Артерии	9
Вены	11
Сосуды микроциркуляторного русла	13
Сердце	16
Лимфатические сосуды	19
ГЛАВА 2. Органы кроветворения и иммуногенеза	21
Общие понятия	21
Красный костный мозг	23
Тимус	25
Лимфатические узлы	28
Селезенка	32
ГЛАВА 3. Эндокринная система	36
Общие понятия	36
Гипоталамус	39
Гипофиз	42
Эпифиз	45
Щитовидная железа	47
Околощитовидные железы	50
Надпочечники	51
Диффузная эндокринная система	54
ГЛАВА 4. Кожа и ее производные	56
Кожа	56
Производные кожи	62
ГЛАВА 5. Пищеварительный тракт	71
Общие понятия	71
Полость рта	74
Глотка	88
Пищевод	88
Желудок	90
Тонкая кишка	96
Толстая кишка	103

Крупные железы пищеварительного тракта	108
Крупные слюнные железы	108
Поджелудочная железа	113
Печень	118
Желчный пузырь	129
ГЛАВА 6. Дыхательная система	131
Общие понятия	131
Воздухоносные пути	131
Носовая полость	135
Носоглотка и гортань	138
Трахея	138
Бронхи	140
Респираторный отдел легкого	142
Плевра	146
Недыхательные функции легкого	147
ГЛАВА 7. Выделительная система	149
Почки	149
Мочевыводящие пути	161
ГЛАВА 8. Мужская половая система	165
Яичко	165
Семявыносящие пути	174
Добавочные железы мужской половой системы	178
Семенная жидкость и эякуляция	182
Половой член	183
ГЛАВА 9. Женская половая система	186
Яичник	186
Матка: менструальный цикл	196
Маточная труба	204
Влагалище	206
Молочная железа	209
ГЛАВА 10. Органы чувств	213
Общие понятия	213
Орган зрения	214
Органы слуха и равновесия	227

ГЛАВА 11. Органы нервной системы	236
Общие понятия	236
Рефлекторная дуга	237
Соматическая (анимальная) рефлекторная дуга	239
Автономная (вегетативная) рефлекторная дуга	239
Нервы	240
Нервные узлы	242
Спинномозговые узлы	242
Автономные (вегетативные) узлы	243
Спинной мозг	247
Головной мозг	252
Столб головного мозга	252
Мозжечок	254
Кора полушарий большого мозга	260
Мозговые оболочки	272
Литература	276
Предметный указатель	281

БЫКОВ ВЛАДИМИР ЛАЗАРЕВИЧ

ЧАСТНАЯ ГИСТОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА
(Краткий обзорный курс)

Набор и верстка выполнены в издательстве
на компьютерной технике

Лицензия № 070600 от 19.12.97

Подписано в печать 7.01.99.

Формат 60x90^{1/16}. Печать офсетная.

Усл. печ. л. 19,0. Усл. кр.-отт. 19,0. Уч.-изд. л. 16,61.

Тираж 2500 экз. Заказ 3889

«СОТИС», 197061, Санкт-Петербург, а/я 637

Отпечатано с готовых диапозитивов
в Академической типографии «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12