

Л.П. ГАРТНЕР
Д.Л. ХАЙАТТ

Цветной атлас

гистологии





ЦВЕТНОЙ АТЛАС ГИСТОЛОГИИ

fourth edition



Color Atlas of Histology

LESLIE P. GARTNER, Ph.D.

Professor of Anatomy

JAMES L. HIATT, Ph.D.

Associate Professor of Anatomy (Retired)

*Department of Biomedical Sciences
Baltimore College of Dental Surgery
Dental School
University of Maryland
Baltimore, Maryland*



LIPPINCOTT WILLIAMS & WILKINS

A **Wolters Kluwer** Company

Philadelphia • Baltimore • New York • London
Buenos Aires • Hong Kong • Sydney • Tokyo

574.824
ГАР
2008



Цветной атлас ГИСТОЛОГИИ

ЛЕСЛИ П. ГАРТНЕР

ДЖЕЙМС Л. ХАЙАТТ

*Под редакцией
доктора медицинских наук,
профессора В.П. Сапрыкина*



Москва

«Логосфера»

2008

УДК 611-018
ББК 28.06
Г-214

Данное издание представляет собой перевод
с английского оригинального издания **Color Atlas of Histology**.
Перевод опубликован по контракту с издательством Lippincott Williams & Wilkins, USA

Научное редактирование

Доктор медицинских наук, профессор *В.П. Сапрыкин*

Перевод с английского

*С.Б. Косаревич, Е.А. Александрова,
И.А. Попова, И.С. Кузнецов*

Г-214 **Гартнер, Л.П. Цветной атлас гистологии / Л.П. Гартнер, Дж. Л. Хайатт / Пер. с англ.; под ред. В.П. Сапрыкина. — М.: Логосфера, 2008. — 480 с. : ил. : 17,8 см. — ISBN 978-5-98657-012-9.**

Предыдущие издания «Цветного атласа гистологии» помогали студентам изучать структуру и функцию тканей и органов на клеточном уровне. Четвёртое издание Атласа предоставляет медикам и биологам 390 микрофотографий, 39 электронограмм и 43 схем, раскрывающих гистологическое строение основных тканей и всех систем органов человека. Каждая глава атласа начинается с введения и включает цветные схематические иллюстрации, в которых кратко рассматриваются основные понятия, необходимые для понимания гистологии. Вставки «Клинические аспекты» по ходу изложения текста раскрывают связь гистологической информации с основами медицинской практики. Чтобы помочь студентам применять гистологические концепции на практике, в главы Атласа также включена информация о патологических аспектах.

«Цветной атлас гистологии», написанный чётко и кратко, широко известен сочетанием художественного оформления и клинического подхода к изложению материала. Студенты также оценят компактный размер книги, удобный для использования ее в лаборатории.

УДК 611-018
ББК 28.06

Предупреждение. Все права защищены. Эта книга защищена авторским правом. Никакая часть книги не может быть воспроизведена в какой-либо форме и каким-либо образом, включая фотокопирование, а также не может быть использована в любой информационной системе без разрешения владельца авторского права.

Издатель не несёт ответственности (по типу ответственности за качество выпускаемой продукции, ответственности за небрежность или иной ответственности) за любые осложнения у пациентов, развившиеся вследствие

использования врачами любого материала этой книги. Данная публикация содержит информацию, касающуюся общих принципов медицинского обслуживания, которая не должна рассматриваться как конкретная инструкция для ведения отдельного пациента. При лечении конкретного больного должны учитываться сведения о медикаментах (в том числе о противопоказаниях, дозировках и мерах предосторожности), содержащиеся в инструкциях, вложенных производителем в упаковку лекарства.

ISBN 978-5-98657-012-9 (рус.)
ISBN 0-7817-5216-7 (англ.)

© Lippincott Williams & Wilkins, 2006
© ООО «Логосфера», 2008



Посвящение

*Моей жене Розинн,
моей дочери Джен
и моей матери Мэри*

Лесли П. Гартнер

*Моей жене Нэнси
и моим детям
Дрю, Бет и Курту*

Джеймс Л. Хайатт



Предисловие

Благоприятный прием, оказанный предыдущим трём изданиям «Цветного атласа гистологии», о чём свидетельствует их тиражи и перевод на восемь иностранных языков, был приятным стимулом для подготовки нового издания. Мы получили от коллег и студентов многочисленные замечания и предложения, многие из которых были учтены при подготовке нового издания Атласа.

Все микрофотографии для данного издания были повторно пересняты с препаратов на цифровую фотокамеру, и для обеспечения высокой достоверности цветопередачи проведена компьютерная цветокоррекция. Кроме того, мы внесли в Атлас несколько изменений и дополнений, а также включили новые микрофотографии органов ротовой полости.

Каждая глава Атласа начинается с дидактической информации, необходимой для понимания гистологии. Чтобы подчеркнуть место и значимость гистологических исследований в клинике в этом издании Атласа мы добавили новые сведения о патологических и клинических аспектах. Кроме того, мы дали новое название разделу «Гистологическая организация» — «Краткое изложение гистологической организации», чтобы отразить истинное его содержание. В каждой

главе книги мы сохранили выделение ключевых слов жирным шрифтом, что облегчит студентам как быстрый выбор нужного материала в тексте, так и расширенный перекрёстный поиск терминов по предметному указателю.

Как и в предыдущих изданиях Атласа, большинство микрофотографий представлено органами и тканями, окрашенными гематоксилином и эозином. Многие гистологические препараты были изготовлены из тканей, залитых в пластмассу. Каждая фотография снабжена указанием суммарного увеличения микроскопа и фотоаппарата. Большинство электронограмм в Атласе любезно предоставлены нашими коллегами, что также отмечено в подписях.

Как и все наши учебники, Атлас написан таким образом, чтобы представленный в нём материал был полным и легко запоминался студентами. Мы хотим помочь студенту освоить гистологию и не быть при этом «раздавленным» предметом. Кроме того, Атлас можно использовать и в гистологической лаборатории в качестве дидактического и практического пособия при изготовлении препаратов. Нужно сказать, что, работая над книгой, мы попытались быть точными и дотошно отражать гистологические сведения, но вполне возможны некоторые упущения.




Благодарности

Мы хотели бы поблагодарить *Todd Smith* за изготовление великолепных цветных схем и рисунков, *Jerry Gadd* за его рисунки клеток крови и наших коллег, предоставивших для публикации свои электронограммы. Мы особенно благодарны *Stephen W. Carmichael* из Военно-медицинской школы Мейо за его замечания и предложения относительно изложения материала о мозговом веществе надпочечника.

Отдельную благодарность мы хотим выразить нашим хорошим друзьям — сотрудникам издательства Lippincott Williams & Wilkins: *Betty Sun*, *Crystal Taylor*, *Kathleen Scogna*, *Jennifer Glazer* и *Erica Lukenich*.

Мы хотели бы поблагодарить наши семьи за поддержку во время работы над рукописью, это всегда делает любую нашу работу успешной.



От редактора издания на русском языке

К настоящему времени на русском языке по гистологии издано всего две фундаментальные книги зарубежных авторов: «Руководство по гистологии» А. Кормака и Д. Хэма (издательство «Мир», 1982) и «Иллюстрированная энциклопедия по гистологии человека» Р.В. Крстича (издательство «СОТИС», 2001). И хотя настоящий Атлас не является равноценным по фундаментальности указанным книгам, тем не менее, он представляет несомненный интерес как для студентов, изучающих цитологию и гистологию, так и для преподавателей. Фактически, это первый учебный атлас по гистологии, переведенный на русский язык.

Впервые изданный в 1990 г. издательством Lippincott Williams & Wilkins «Цветной атлас гистологии» на английском языке в настоящее время выдержал четыре издания. Он сочетает в себе черты, присущие двум различным типам учебных пособий: с одной стороны, Атлас может служить в качестве краткого руководства для слушателей лекционного курса по гистологии, с другой — в качестве наглядного пособия для самостоятельного изучения по гистологическим препаратам строения органов и тканей.

Своеобразием книги можно считать неоднократное повторение автором данных о строении органов и тканей как в теоретической ча-

сти, предшествующей иллюстративному материалу, так и в описании схем, микрофотографий и электроннограмм. Такую компоновку материала можно расценивать, как попытку авторов создать учебное пособие, представляющее в максимально доступной форме содержание предмета и облегчающее его усвоение студентами.

Перевод иностранного учебника всегда процесс трудный и неоднозначный. Это связано не столько с объёмом книги, сколько со сложностями приведения авторской терминологии в соответствие с устоявшимися взглядами в стране издания. В виду того, что настоящий Атлас — не научная монография, а учебное пособие для студентов, то при подготовке рукописи в печать мы были вынуждены отказаться от практики редакторских комментариев и использовали в тексте отечественные терминологические эквиваленты.

В заключение хочу выразить благодарность группе переводчиков книги за проделанную работу, а также главному редактору издательства «Логосфера» *Граблевской Елене Евгеньевне* за терпение, кропотливый труд и помощь в подготовке рукописи к изданию.

В.П. Сапрыкин

Оглавление

Предисловие	vii
Благодарности	viii
От редактора издания на русском языке	ix

1

Клетка **1**

<i>СХЕМА</i> 1-1	Клетка	6
1-2	Органеллы	7
1-3	Мембраны и их рециркуляция в клетке	8
1-4	Синтез белка и экзоцитоз	9
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 1-1	Клетка	10
1-2	Клеточные органеллы и включения	12
1-3	Разновидности поверхности клетки	14
1-4	Митоз	16
1-5	Клетка	18
1-6	Ядро и цитоплазма	20
1-7	Ядро и цитоплазма	22
1-8	Аппарат Гольджи	23
1-9	Митохондрии	24

2

Эпителиальные ткани и железы **25**

<i>СХЕМА</i> 2-1	Межклеточные соединения	32
2-2	Слюнная железа	33
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 2-1	Однослойные эпителии	34
2-2	Многослойные эпителии	36
2-3	Многорядный (псевдомногослойный) реснитчатый цилиндрический эпителий	38
2-4	Межклеточные соединения	40
2-5	Железы	42
2-6	Трубчато-альвеолярные железы	46

3

Соединительные ткани **48**

<i>СХЕМА</i> 3-1	Коллаген	56
3-2	Клетки соединительной ткани	57
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 3-1	Эмбриональная соединительная ткань и собственно соединительная ткань I	58
3-2	Собственно соединительная ткань II	60

3-3	Собственно соединительная ткань III	62
3-4	Фибробласты и коллагеновые волокна	64
3-5	Тучная клетка	66
3-6	Дегрануляция тучной клетки	68
3-7	Развитие жировой клетки	70

4

Хрящевые и костные ткани 72

<i>СХЕМА</i> 4-1	Пластинчатая кость	80
4-2	Развитие кости на месте хряща	81
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 4-1	Гиалиновый хрящ	82
4-2	Эластический и волокнистый хрящи	84
4-3	Компактное вещество кости	86
4-4	Компактное вещество кости и развитие кости непосредственно из мезенхимы	88
4-5	Непрямой остеогенез (энхондральное окостенение) I	90
4-6	Непрямой остеогенез (энхондральное окостенение) II	92
4-7	Гиалиновый хрящ	94
4-8	Остеобласты	95
4-9	Остеокласт	96

5

Кровь и кроветворение 98

<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 5-1	Форменные элементы крови I	107
5-2	Форменные элементы крови II	108
5-3	Кровь и кроветворение	109
5-4	Красный костный мозг и кровь	110
5-5	Эритропоэз (эритропоэтический ряд)	112
5-6	Гранулоцитопоэз (гранулоцитопоэтический ряд)	113

6

Мышечные ткани 114

<i>СХЕМА</i> 6-1	Молекулярная структура скелетной мышцы	120
6-2	Типы мышечных тканей	121
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 6-1	Скелетная мышца I	122
6-2	Скелетная мышца II	124
6-3	Нервно-мышечное соединение I	126
6-4	Нервно-мышечное соединение II	128
6-5	Мышечное веретено	130
6-6	Гладкая мышечная ткань I	132
6-7	Гладкая мышечная ткань II	136
6-8	Сердечная мышца I	138
6-9	Сердечная мышца II	140

7

Нервная ткань. Нервная система 141

<i>СХЕМА</i> 7-1	Морфология спинномозгового нерва	148
7-2	Нейроны и нервно-мышечное соединение	149
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 7-1	Спинной мозг	150
7-2	Мозжечок. Синапс	152
7-3	Головной мозг. Глиальные клетки	154

7-4	Симпатические и чувствительные ганглии	156
7-5	Периферический нерв. Сосудистое сплетение	158
7-6	Периферический нерв	160
7-7	Тело нейрона	162

8

Кровеносная система 163

<i>СХЕМА</i> 8-1	Артерия и вена	172
8-2	Типы капилляров	173
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 8-1	Артерия эластического типа	174
8-2	Артерия мышечного типа. Вена	176
8-3	Артериолы, венулы, капилляры, лимфатические сосуды ..	178
8-4	Сердце	180
8-5	Капилляр с непрерывной сосудистой стенкой	182
8-6	Фенестрированный (окончатый) капилляр	183

9

Иммунная система 185

<i>СХЕМА</i> 9-1	Иммунная система	195
9-2	Лимфатический узел, тимус и селезёнка	196
9-3	Формирование В-лимфоцитов памяти и плазматических клеток	197
9-4	Активирование цитотоксического Т-лимфоцита и умерщвление клеток, поражённых вирусом	198
9-5	Активирование макрофагов Тх ₁ -клетками	199
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 9-1	Лимфоидная инфильтрация. Лимфатический узелок	200
9-2	Лимфатический узел	202
9-3	Лимфатический узел. Миндалины	204
9-4	Лимфатический узел	206
9-5	Тимус	208
9-6	Селезёнка	210

10

Эндокринная система 212

<i>СХЕМА</i> 10-1	Гипофиз и его гормоны	221
10-2	Эндокринные железы	222
10-3	Симпатическая иннервация внутренних органов и мозгового вещества надпочечника	223
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 10-1	Гипофиз I	224
10-2	Гипофиз II	226
10-3	Щитовидная и околощитовидная железы	228
10-4	Надпочечник	230
10-5	Надпочечник. Шишковидное тело	232
10-6	Гипофиз I	234
10-7	Гипофиз II	235

11

Общий покров 236

<i>СХЕМА</i> 11-1	Кожа и её производные	242
11-2	Волосы. Потовые и сальные железы	243
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 11-1	Толстая кожа	244

11-2	Тонкая кожа	246
11-3	Волосяные фолликулы и связанные структуры. Потовые железы	248
11-4	Ноготь. Тельца Фатера–Пачини и Мейсснера	250
11-5	Потовая железа	252

12

Дыхательная система

254

<i>СХЕМА</i> 12-1	Воздухоносные пути дыхательной системы	262
12-2	Респираторный отдел дыхательной системы	263
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 12-1	Обонятельная слизистая оболочка. Гортань	264
12-2	Трахея	266
12-3	Респираторный эпителий и реснички	268
12-4	Бронхи. Бронхиолы	270
12-5	Ткань лёгких	272
12-6	Аэрогематический барьер	274

13

Пищеварительная система I

275

<i>СХЕМА</i> 13-1	Зуб и развитие зуба	280
13-2	Язык и вкусовые почки	281
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 13-1	Губа	282
13-2	Зуб и его пульпа	284
13-3	Связка периодонта и десна	286
13-4	Развитие зуба	288
13-5	Язык	290
13-6	Язык и нёбо	292
13-7	Зубы и носоглоточная сторона твёрдого нёба	294

14

Пищеварительная система II

297

<i>СХЕМА</i> 14-1	Желудок и тонкая кишка	306
14-2	Толстая кишка	307
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 14-1	Пищевод	308
14-2	Желудок I	310
14-3	Желудок II	312
14-4	Двенадцатиперстная кишка	314
14-5	Тощая и подвздошная кишка	316
14-6	Ободочная кишка и червеобразный отросток	318
14-7	Ободочная кишка I	320
14-8	Ободочная кишка II	322

15

Пищеварительная система III

323

<i>СХЕМА</i> 15-1	Поджелудочная железа	330
15-2	Печень	331
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 15-1	Слюнные железы	332
15-2	Поджелудочная железа	334
15-3	Печень	336
15-4	Печень. Желчный пузырь	338
15-5	Слюнная железа	340

15-6	Печень	342
15-7	Островок Лангерганса	344

16

Мочевыделительная система 345

<i>СХЕМА</i> 16-1	Мочевыводящие каналы	354
16-2	Почечное тельце	355
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 16-1	Почка. Обзор и общая морфология	356
16-2	Корковое вещество почки	358
16-3	Клубочек	360
16-4	Почечное тельце	361
16-5	Мозговое вещество почки	362
16-6	Мочеточник и мочевого пузыря	364

17

Женская половая система 367

<i>СХЕМА</i> 17-1	Женская половая система	376
17-2	Плацента и менструальный цикл	377
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 17-1	Яичник	378
17-2	Яичник и жёлтое тело	380
17-3	Яичник и маточная труба	382
17-4	Маточная труба	384
17-5	Матка I	386
17-6	Матка II	388
17-7	Плацента и влагалище	390
17-8	Молочная железа	392

18

Мужская половая система 394

<i>СХЕМА</i> 18-1	Мужская половая система	402
18-2	Спермиогенез	403
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 18-1	Яичко	404
18-2	Яичко и его придаток	406
18-3	Придаток яичка, семявыносящий проток и семенной пузырь	408
18-4	Предстательная железа, половой член и мочеиспускательный канал	410
18-5	Придаток яичка	412

19

Органы чувств 414

<i>СХЕМА</i> 19-1	Глаз	422
19-2	Ухо	423
<i>ИЛЛЮСТРАЦИЯ</i> 19-1	Роговица, склера, радужка и цилиарное тело	424
19-2	Сетчатка	426
19-3	Центральная ямка, хрусталик, веко и слёзная железа	428
19-4	Внутреннее ухо	430
19-5	Улитка	432
19-6	Спиральный (кортиева) орган	434

Предметный указатель 437

Клетка

Клетки как основные структурные единицы организма выполняют все функции, необходимые для его жизнедеятельности. Известно более 200 разновидностей клеток, но большинство из них обладают общими признаками. Истинную внутреннюю среду клетки — протоплазму — подразделяют на гиалоплазму и кариоплазму (схема 1–1).

ЦИТОПЛАЗМА

Плазмолемма

Клетки окружены мембраной — плазмолеммой, которая обеспечивает избирательный структурный барьер между клеткой и внешней средой. Плазмолемма представляет собой двойной слой фосфолипидов, содержащий холестерин, интегральные и периферические белки. Она участвует в межклеточных взаимодействиях, экзоцитозе и эндоцитозе, содержит рецепторные участки для сигнальных молекул, а также в ней находятся инициаторное и регуляторное звенья системы вторичных мессенджеров. Вещества могут проникать в клетку с помощью нескольких механизмов транспорта: пиноцитозом (неспецифическое поглощение растворённых в воде молекул); рецепторно-опосредованным эндоцитозом (специфическое поглощение веществ типа липопротеинов низкой плотности); фагоцитозом (поглощение крупнокорпускулярного материала). Секретируемые продукты выделяются из клетки посредством либо основной (спонтанной), либо регулируемой секреции. Основная (спонтанная) секреция использует неокаймлённые клатрином пузырьки и является главным способом секреции веществ, который не требует внеклеточного сигнала для высвобождения, таким образом, секретируемый продукт (например, коллаген) выделяется из клетки непрерывно. Регулируемая секреция требует наличия окаймлённых клатрином накопительных пузырьков, со-

держимое которых (например, ферменты поджелудочной железы) выделяется из клетки только после поступления внешнего сигнала.

Клетки содержат многочисленные органеллы, в формировании которых принимают участие мембраны, биохимический состав которых сходен с составом плазмолеммы, но не идентичен ему.

Митохондрии

Митохондрии ограничены двумя мембранами (наружной и внутренней), между которыми чётко определяется межмембранное пространство (схема 1–2). Внутренняя мембрана митохондрии формирует складки (кристы) и окружает матриксное пространство, заполненное вязкой жидкостью. Функция митохондрий — синтез АТФ — осуществляется при участии цепи переноса электронов. В мембранах крист митохондрий располагается система переносчиков (цепь переноса электронов). На мембранах крист локализуется ферментный комплекс белков окислительного фосфорилирования и АТФ-синтетазы. Митохондрии также участвуют в синтезе некоторых липидов и белков. В матриксе митохондрий содержатся ферменты цикла трикарбоновых кислот, кольцевые молекулы ДНК и гранулы. Митохондрии размножаются путём деления перетяжкой (перешнуровкой).

Рибосомы

Рибосомы — мелкие органеллы, состоящие из двух субъединиц, которые существуют как отдельные частицы, соединяющиеся между собой только на время синтеза белка. Эти структуры состоят из белков и рРНК. Рибосомы функционируют как «существующее в данный момент рабочее место», не только обеспечивающее поверхность, на которой происходит синтез белка, но и играющее роль катализатора его синтеза.

Эндоплазматическая сеть

Эндоплазматическая сеть (ЭПС) состоит из ограниченных одним слоем мембран трубочек, мешков и цистерн (эргастоплазма). Она занимает большую часть цитоплазмы клетки (схема 1–2). Цитоплазматическая поверхность шероховатой ЭПС имеет рецепторные молекулы для рибосом — **рибофорины, причальные (якорные) белки** и **сигнал-распознающие частицы**. Мембраны шероховатой ЭПС продолжают в наружную мембрану ядра. Шероховатая ЭПС участвует в **синтезе и модификации белков**, которые затем должны быть **упакованы** (в пузырьки), а также в синтезе белков и липидов мембран. Гладкая ЭПС участвует в синтезе **холестерина и липидов**, а также в **детоксикации** некоторых лекарств и токсинов. В волокнах скелетной мышечной ткани гладкая ЭПС регулирует их сокращение и расслабление, накапливая и высвобождая Ca^{2+} .

Промежуточное пространство между ЭПС и аппаратом Гольджи, аппарат Гольджи и его транс-сеть

Аппарат (комплекс) Гольджи состоит из лежащих особым образом пузырьков, трубочек и ограниченных мембраной плоских цистерн, расположенных в следующей последовательности: **промежуточное пространство между ЭПС и аппаратом Гольджи, цис-сеть, цис-поверхность, срединная часть, транс-поверхность и транс-сеть** аппарата Гольджи (схема 1–2). Аппарат Гольджи модифицирует макромолекулы, синтезированные в шероховатой ЭПС, и **упаковывает** их в окаймлённые пузырьки. Вновь синтезируемые белки из шероховатой ЭПС в **транспортных пузырьках**, окаймлённых одевающим белком-II (ОБ-II), переходят в промежуточное пространство между ЭПС и аппаратом Гольджи. Оттуда уже в пузырьках, окаймлённых ОБ-I, они поступают к цис-сети аппарата Гольджи. От цис-поверхности через срединную часть к транс-поверхности аппарата Гольджи белки продвигаются в **неокаймлённых пузырьках** (или, как считают некоторые авторы, в созревающих цистернах). Фосфорилирование лизосомальных олигосахаридов происходит в промежуточном пространстве между ЭПС и аппаратом Гольджи и/или на его цис-поверхности. Отщепление маннозных остатков и гликозилирование осуществляется срединной частью аппарата Гольджи. На транс-поверхности аппарата Гольджи происходит присоединение галактозы и сиаловой кислоты, а также сульфатирование некоторых остатков. Сортировка и заклю-

чительная упаковка макромолекул происходит в **транс-сети** аппарата Гольджи. Следует отметить, что вещества, синтезированные в ЭПС, могут транспортироваться через аппарат Гольджи как в **антероградном** (от ЭПС к цитолемме), так и в **ретроградном** (от цитолеммы к ЭПС) направлении. Белки шероховатой ЭПС или аппарата Гольджи, ранее прошедшие в антероградном направлении, возвращаются к местам своего синтеза ретроградно.

Эндосомы

Эндосомы — пространства в клетке, ограниченные мембраной, которые используются для разрушения материала эндосом, фагосом и аутофагосом, а также для формирования лизосом. Мембраны эндосом имеют **протонные насосы**, которые закачивают в её полость H^+ , тем самым закисляя её содержимое. Кроме того, эндосомы являются промежуточной стадией формирования лизосом. **Ранние (периферические) эндосомы** располагаются по периферии цитоплазмы клетки, в них содержатся комплексы «рецептор-лиганд», которые благодаря слабому содержанию (рН \cong 6,0) расщепляются (лиганды отщепляются от рецепторов). Рецепторы, попадая в систему трубчатых пузырьков, механизмом **рециркуляции** возвращаются в плазмолемму, а лиганды перемещаются в **поздние (перинуклеарные) эндосомы**, содержимое которых более кислое (рН \cong 5,5), чем содержимое ранних эндосом.

Лизосомы

Лизосомы образуются из **поздних (перинуклеарных) эндосом**. Мембраны лизосом и их ферменты формируются в транс-сети аппарата Гольджи, откуда в **окаймлённых клатрином** пузырьках поставляются в поздние (перинуклеарные) эндосомы — **эндолизосомы**. После созревания они превращаются в лизосомы. Лизосомы — это ограниченные мембранами пузырьки, содержащие разнообразные гидролазы и имеющие кислую внутреннюю среду (рН \cong 5,0), обеспечиваемую работой протонных насосов их мембран. Лизосомы участвуют во **внутриклеточном переваривании**. В фаголизосомах расщепляются макромолекулы фагоцитированного материала. В аутофагосомах (**аутофаголизосомах**) идёт переваривание изменённых органелл клетки. Часто непереваренные лизосомами вещества остаются в клетке, в пузырьках, называемых **остаточными тельцами**.

Пероксисомы

Пероксисомы — мембранные органеллы, содержащие **окислительные ферменты** (напри-

мер, уратоксидазу, оксидазу D-аминокислот, каталазу и пр.). Пероксисомы участвуют в образовании свободных радикалов (например, супероксидов) и перекиси водорода, которые разрушают различные вещества, а также защищают клетки, расщепляя молекулы перекиси водорода каталазой. Также пероксисомы участвуют в детоксикации некоторых токсинов и в удлинении цепей жирных кислот в процессе синтеза липидов. Большинство белков, предназначенное для включения в пероксисомы, синтезируется в цитозоле, а не на шероховатой ЭПС. Все пероксисомы формируются делением ранее существующих пероксисом.

Протеасомы

Протеасомы — мелкие цилиндрические органеллы, которые принимают участие в расщеплении белков цитозоля. Этот процесс строго регулируется, и белок, подлежащий расщеплению, должен быть помечен несколькими молекулами убиквитина прежде чем он будет разрушен системой протеасом.

Цитоскелет

Цитоскелет представлен совокупностью нитевидных белков. Он не только является структурным остовом клетки, но и транспортирует материал из одной части клетки в другую. Цитоскелет участвует в движении и делении клетки. Компонентами цитоскелета являются: микротрубочки, состоящие из α - и β -тубулинов, собранных в 13 протофиламентов; тонкие (актиновые) филаменты, известные также как микрофиламенты; промежуточные филаменты. Микротрубочки связаны с белками, известными как белки, ассоциированные с микротрубочками, которые позволяют органеллам, пузырькам и другим компонентам цитоскелета прикрепляться к микротрубочкам. Большинство микротрубочек исходит из центра организации микротрубочек, расположенного вблизи аппарата Гольджи. Микротрубочки служат путями для внутриклеточного перемещения органелл и пузырьков, а во время митотического деления они строят веретена деления, обеспечивая перемещение хромосом. Кинезин и динеин — важные белки-транспортёры, ассоциированные с микротрубочками. Эти двигательные белки способствуют внутриклеточному передвижению (антероградному и ретроградному) пузырьков и органелл. Аксонема ресничек и жгутиков так же, как структуры центриолей, сформирована главным образом микротрубочками.

Включения

Цитоплазматические включения — непостоянные компоненты цитоплазмы клетки (например, капли липидов, зёрна гликогена, секреторные гранулы и пигменты). Большинство из них находится в цитоплазме клетки временно (транзиторные включения). Некоторые включения, в частности пигментные, могут находиться постоянно или временно (например, липофусцин).

ЯДРО

Ядро окружено ядерной оболочкой — кариолеммой, состоящей из двух мембран (внутренней и наружной), между которыми расположено перинуклеарное пространство (схема 1–2). Наружная ядерная мембрана содержит многочисленные рибосомы и продолжается в шероховатую ЭПС. В местах соединения внутренней и наружной мембран ядра имеются округлые структуры — поры, через которые осуществляется сообщение между кариоплазмой и цитоплазмой. Эти отверстия в кариолемме входят в состав комплекса ядерной поры, который обеспечивает регулируемый транспорт веществ в ядро и обратно. Пора включает отверстие и белковые структуры. Ядро содержит хромосомы и является местом синтеза РНК, при этом транскрипция мРНК и тРНК идёт в ядре, в то время как рРНК — в ядрышке. Ядрышко — место сборки рибосомных белков и рРНК в малые и большие субъединицы рибосом, которые по отдельности проникают из ядра в цитозоль через ядерные поры.

КЛЕТОЧНЫЙ ЦИКЛ

Клеточный цикл включает четыре фазы: G_1 , S, G_2 и M. Во время пресинтетической фазы (G_1 -период) клетка увеличивается в размерах, в ней возрастает число органелл. Во время синтетической фазы (S-период) происходит репликация центриолей, синтез ДНК, гистонов и других связанных с хромосомами белков. Во время постсинтетической фазы (G_2 -период) удваиваются центриоли, накапливаются АТФ и необходимый для формирования веретена деления тубулин. Периоды G_1 , S и G_2 вместе составляют интерфазу. Митоз (M-период) включает профазу, метафазу, анафазу и телофазу. В результате деления клетки и её генетического материала возникают две идентичные дочерние клетки. Последовательность явлений в клеточном цикле контролируется множеством триггерных белков, известных как циклины.

МЕМБРАНЫ И ОБМЕН МЕМБРАН

Текучесть плазмолеммы — важный фактор в процессах синтеза мембран, эндоцитоза, экзоцитоза и обмена мембран. Обмен мембран способствует сохранению мембраны, поскольку она перемещается от одних клеточных структур к другим (схема 1–3). На текучесть мембран непосредственно влияют температура, степень насыщенности ацильных хвостов жирных кислот её фосфолипидов, а косвенно — количество содержащегося в ней холестерина.

Транспорт через цитолемму может быть пассивным по ионному градиенту или по градиенту концентрации (простая диффузия или облегчённая диффузия без затраты энергии посредством либо ионных каналов, либо белков-носителей) или активным (с затратой энергии, обычно против градиента концентрации). Белки ионного канала могут быть каналобразующими или воротными. Первые открыты, а вторым для открытия требуется стимул (например, изменения напряжения, механический стимул, наличие лиганда либо G-белка, либо вещества нейромедиаторного типа и т.д.). Вещества, стимулирующие открытие воротного механизма ионного канала, называют сигнальными молекулами.

Сигнальные молекулы являются либо гидрофобными (жирорастворимыми), либо гидрофильными и используются для межклеточного сообщения. Жирорастворимые молекулы, проникая через цитолемму, активизируют системы внутриклеточных мессенджеров, связываясь с рецепторными молекулами, расположенными либо в цитоплазме, либо в ядре. Гидрофильные сигнальные молекулы, связываясь с рецепторами (интегральными белками) мембран клетки, запускают специфическую последовательность реакций.

Рецепторы позволяют клетке с помощью механизма эндоцитоза поглощать намного больше лигандов, чем это было бы возможно без рецепторов. Такой механизм поглощения веществ называют рецепторно-опосредованным эндоцитозом. Он включает формирование окаймлённого клатрином эндоцитозного пузырька и его слияние после потери клатриновой «шубы» с ранней эндосомой. В ранней эндосоме рецепторы и лиганды разъединяются, что позволяет в дальнейшем транспорти-

ровать рецепторы в систему трубочатых пузырьков (эндосомы рециркуляции), из которых они возвращаются в цитолемму для повторного использования. Лиганды, оставшиеся в ранних эндосомах ($\text{pH} \cong 6,0$), перемещаются глубже в цитоплазму — в поздние эндосомы ($\text{pH} \cong 5,5$). При формировании лизосомы (эндолизосомы) в позднюю эндосому поступают лизосомальные ферменты и содержащиеся АТФ-зависимые протонные насосы мембраны лизосом — компоненты окаймлённых пузырьков, отделившихся от транс-сети аппарата Гольджи. Протонные насосы понижают pH внутренней среды эндолизосомы (до $\text{pH} \cong 5,0$), а гидролитические ферменты расщепляют лиганд на вещества, пригодные для дальнейшего использования клеткой. Непереваренные остатки лиганда могут оставаться в цитоплазме клетки в особых пузырьках — остаточных тельцах.

СИНТЕЗ БЕЛКА И ЭКЗОЦИТОЗ

Синтез белка осуществляется с участием мРНК (несущей код), тРНК (переносящей аминокислоты) и рибосом (схема 1–4). Белки, которые в дальнейшем не будут упакованы в пузырьки, синтезируются в цитозоле на рибосомах, тогда как нецитозольные белки (секреторные, лизосомальные и белки мембраны) — на рибосомах шероховатой ЭПС. Комплекс мРНК и рибосом называют полисомой.

Согласно сигнальной гипотезе, мРНК, кодирующая нецитозольные белки, имеет постоянный начальный сегмент, кодирующий синтез сигнального пептида — сигнальный кодон. мРНК, проникая в цитоплазму, связывается с малой субъединицей рибосомы, которая имеет один участок для связывания мРНК и три участка (Р-, А- и Е-) — для тРНК.

Как только процесс инициирования закончен, т.е. стартовый кодон (АУГ для аминокислоты — метионина) распознан и инициаторная тРНК (тРНК, переносящая метионин) присоединена к Р-участку (участку, связывающему пептидил-тРНК), к малой субъединице рибосомы прикрепляется большая субъединица, и запускается процесс синтеза белка. Следующий кодон распознаётся соответствующей ацилированной тРНК, которая связывается с А-участком рибосомы (участком, связываю-

щим аминокислот-тРНК). Метионин отсоединяется от инициаторной тРНК (на Р-участке), и одновременно с этим формируется **пептидная связь** между двумя аминокислотами (образуется дипептид). Инициаторная тРНК, потерявшая связь с метионином, сдвигается с Р-участка на Е-участок (участок выхода) и затем покидает рибосому. Одновременно с этим тРНК с прикрепленным дипептидом сдвигается с А-участка на освобожденный до этого Р-участок.

Следующий кодон распознаётся соответствующей ацилированной тРНК и связывается с А-участком рибосомы. Дипептид отсоединяется от тРНК, расположенной на Р-участке, между дипептидом и новой аминокислотой образуется связь, в результате формируется трипептид. тРНК, от которой отсоединился дипептид, сдвигается с Р-участка на Е-участок (участок выхода) и затем покидает рибосому. Одновременно с этим тРНК с прикрепленным трипептидом сдвигается с А-участка на Р-участок рибосомы. Таким способом пептидная цепь удлиняется, образуя сигнальный пептид.

В цитозоле содержатся белки, известные как **частицы, распознающие сигнал (ЧРС)**. ЧРС связывается с сигнальным пептидом и останавливает синтез белка в рибосоме, которая затем направляется в шероховатую ЭПС. Рецептор к ЧРС на мембране шероховатой ЭПС, известный как **причалный белок**, распознает и прикрепляет рибосому к поре в мембране шероховатой ЭПС так, чтобы формирующаяся белковая цепь проникала в цистерну ЭПС. В стыковке рибосомы, вероятно, участвуют и **рибофорины I и II** — интегральные белки мембраны ЭПС. ЧРС отделяются от рибосомы, вследствие чего синтез белка возобновляется и длится до тех пор, пока не синтезируется весь белок. В это время **сигнальная пептидаза** (фермент, расположенный в цистерне шероховатой ЭПС) отщепляет от удлиняющейся полипептидной цепи сигнальный пептид. Как только синтез белка завершён, субъединицы рибосом отделяются от ЭПС и возвращаются в цитозоль.

Вновь синтезированный белок в шероховатой ЭПС гликозилируется, а формирующиеся дисульфидные мостики преобразовывают фибриллярный белок в глобулярный. Далее новообразованный белок транспортируется в окаймлённых ОБ-II транспортных пузырьках в промежуточное пространство между ЭПС и аппаратом Гольджи, а оттуда в окаймлённых ОБ-I транспортных пузырьках доставляется к цис-сети, а затем и к цис-поверхности аппарата Гольджи для дальнейшей обработки.

На цис-поверхности аппарата Гольджи фосфорилируются маннозные группы лизосомаль-

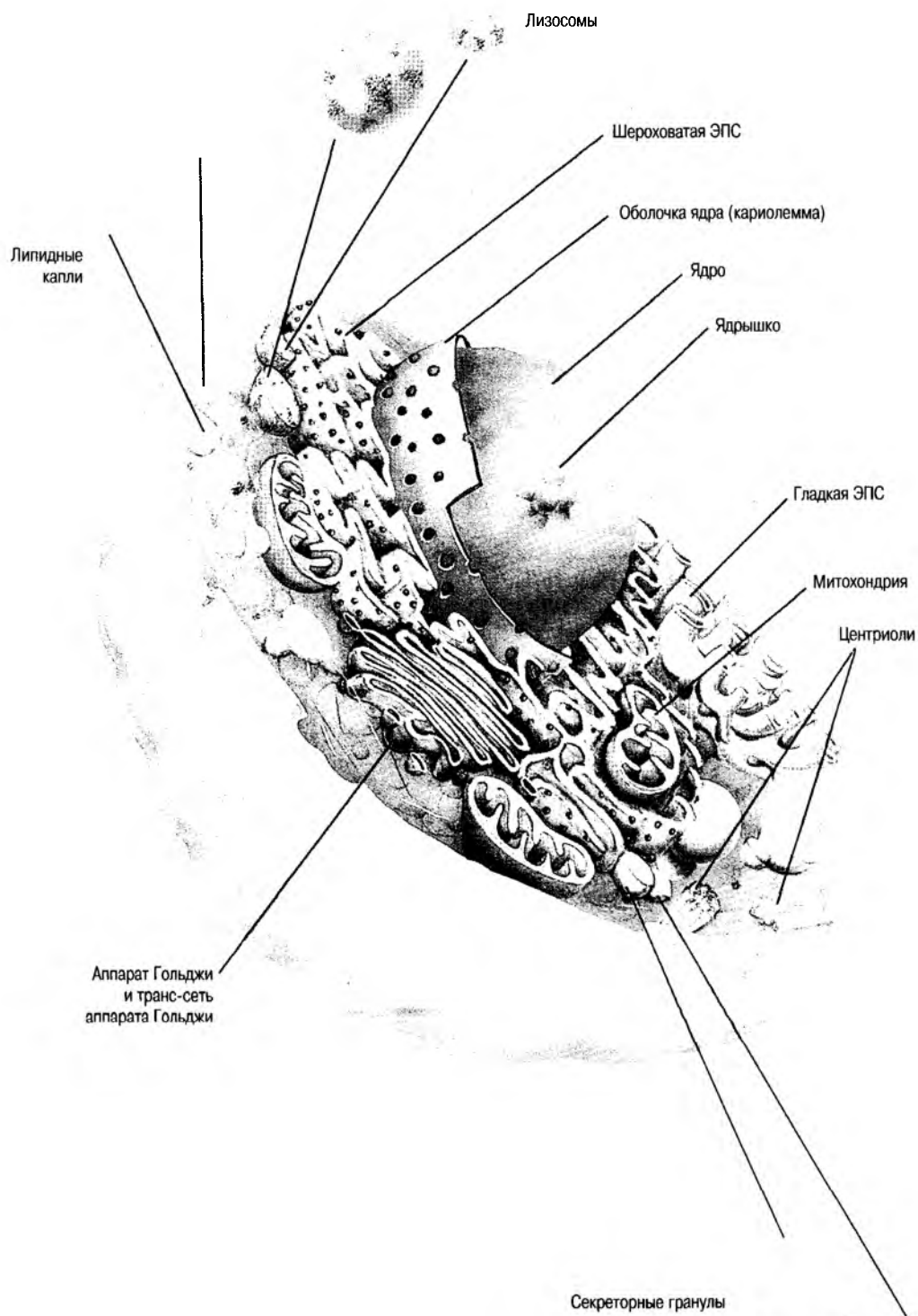
ных ферментов. В срединной части аппарата Гольджи от белка отщепляются нефосфорилированные маннозные группы, а присоединяются галактоза и остатки сиаловой кислоты (**терминальное гликозилирование**). Заключительные изменения белка происходят на транс-поверхности аппарата Гольджи, где аминокислотные остатки фосфорилируются и сульфатируются. Затем изменённые белки транспортируются в транс-сеть аппарата Гольджи для последующей сортировки и упаковки в секреторные пузырьки.

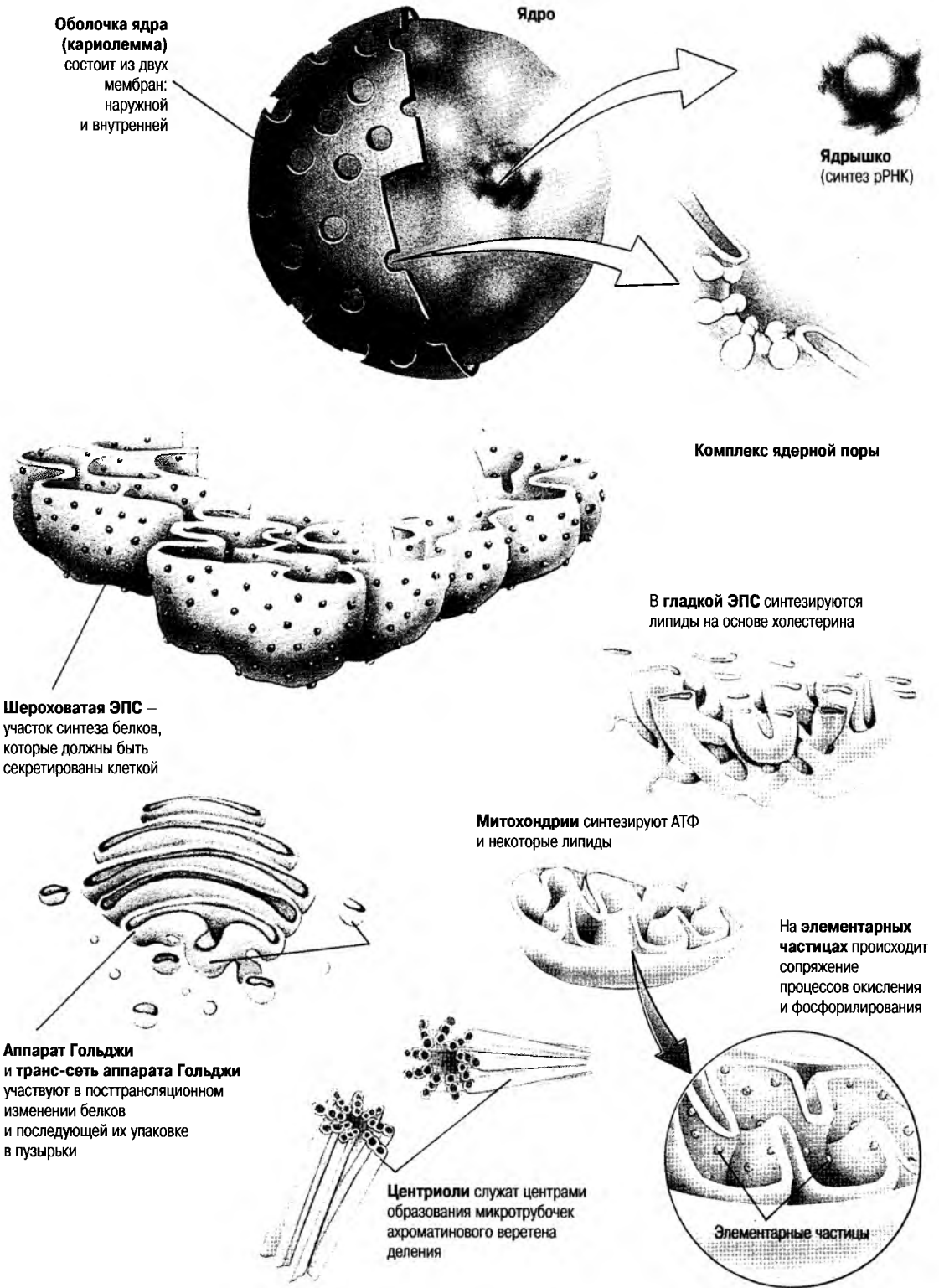
Транспорт веществ между частями аппарата Гольджи осуществляется в окаймлённых ОБ-I пузырьках. (Альтернативная теория — теория созревания цистерн — предполагает постоянное образование цистерн аппарата Гольджи из транспортных пузырьков в промежуточном пространстве между ЭПС и аппаратом Гольджи с дальнейшим последовательным перемещением цистерн вместе с содержимым по аппарату Гольджи к его транс-поверхности.) В транс-сети аппарата Гольджи происходит распознавание, сортировка синтезированных веществ и упаковка их в пузырьки. Так, **лизосомальные ферменты** при помощи рецепторов маннозо-6-фосфата распознаются и избирательно упаковываются в окаймлённые клатрином пузырьки. **Секреторные белки**, предназначенные для регулируемой секреции, также упаковываются в окаймлённые клатрином секреторные пузырьки. **Мембранные белки** и белки, предназначенные для основной секреции, упаковываются в неокймлённые пузырьки.

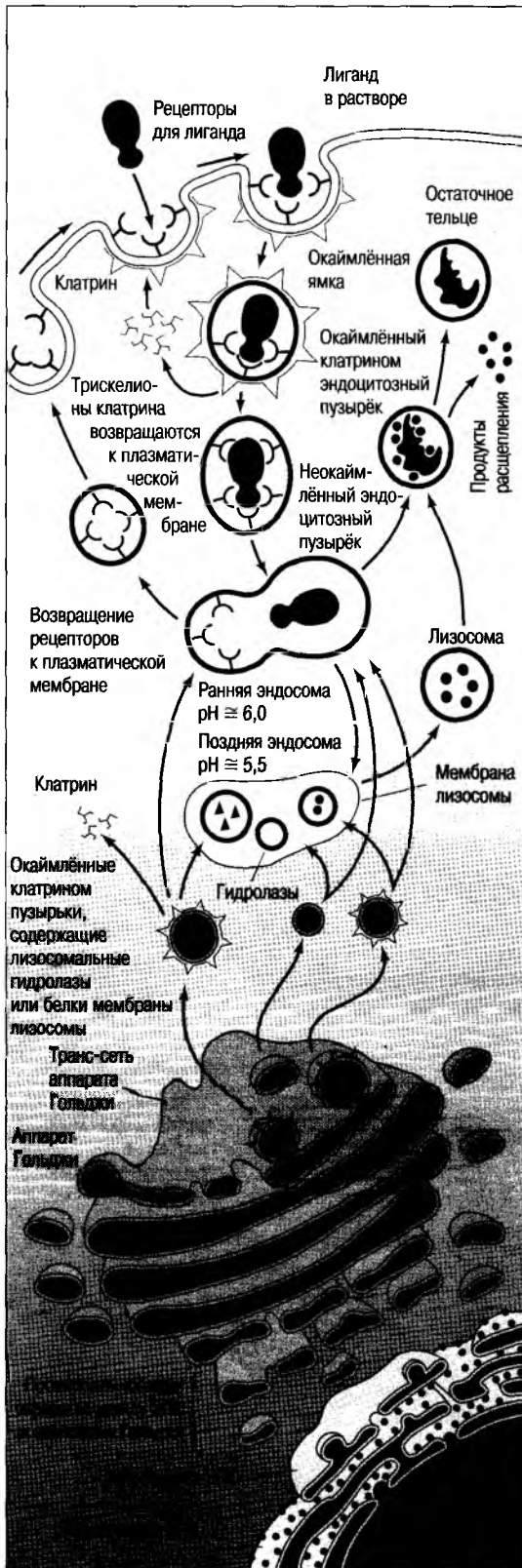
Клинические аспекты

Некоторые пациенты страдают **болезнями накопления**, которые заключаются в наличии наследственного дефекта, при котором лизосомы неспособны расщепить содержимое эндолизосом. Типичным примером этих болезней является **болезнь Тея-Сакса** (ранняя детская амавротическая идиотия), которая встречается главным образом у детей северо-восточно-европейских евреев. Поскольку их лизосомы из-за дефицита фермента гексозаминидазы неспособны катаболизировать ганглиозиды G_{M2} , то в их нейронах, в увеличенных эндолизосомах, накапливаются огромные количества этого ганглиозида. Поскольку эндолизосомы резко увеличиваются, они нарушают нормальное функционирование нейрона, и ребёнок погибает в первые три года жизни.

Болезнь Целлвёгера — наследственное аутосомно-рецессивное заболевание. Оно характеризуется нарушением биогенеза пероксисом и проявляется кистами почек, гепатомегалией, желтухой, гипотонией мышц и демиелинизацией нервных волокон головного мозга, приводящей к психомоторной задержке развития ребёнка.

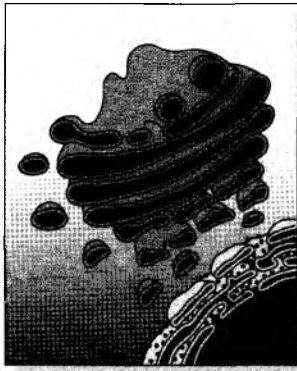






Сигнальные молекулы, связываясь с **рецепторами** (интегральными белками) мембраны клетки, запускают специфическую последовательность реакций. Рецепторы позволяют клетке при эндоцитозе поглощать значительно больше лигандов, чем это было бы возможно при их отсутствии. В процессе **рецепторно-опосредованного эндоцитоза** формируются **окаймлённые клатрином эндоцитозные пузырьки**. В клетке эндоцитозный пузырьк теряет свою клатриновую «шубу» и соединяется с ранней (периферической) эндосомой (pH \approx 6,0), в которой рецептор отщепляется от лиганда. Из ранней эндосомы рецепторы поступают в систему тубулярных пузырьков (**рециркулирующих эндосом**) и затем возвращаются в мембрану клетки.

Из ранних (периферических) эндосом лиганд поступает сначала в мультивезикулярные тельца, а затем в расположенную в более глубоких отделах цитоплазмы систему **поздних** (перинуклеарных) **эндосом**, в которых он расщепляется. Содержимое поздних эндосом более кислое (pH \approx 5,5), чем содержимое ранних эндосом. С поздними эндосомами сливаются лизосомы, в результате чего гидролазы лизосом поступают в эндосомы и их содержимое становится ещё более кислым (pH \approx 5,0). Гидролазы расщепляют лиганд на вещества, пригодные для использования клеткой. Непереваренные остатки лиганда могут оставаться в цитоплазме клетки в **остаточных тельцах**.



Малая субъединица рибосомы

А-участок

Р-участок

Е-участок

мРНК

Большая субъединица рибосомы

После того как мРНК поступает в цитоплазму, она связывается с малой субъединицей рибосомы. **Малая субъединица** имеет один участок для связывания мРНК и три (А-, Р- и Е-) – для тРНК. Как только произойдёт распознавание **стартового кодона** (АУГ для аминокислоты метионин), к **Р-участку** малой субъединицы рибосомы присоединяется инициаторная тРНК (несущая метионин). Затем к малой субъединице рибосомы присоединяется большая субъединица и начинается синтез белка.



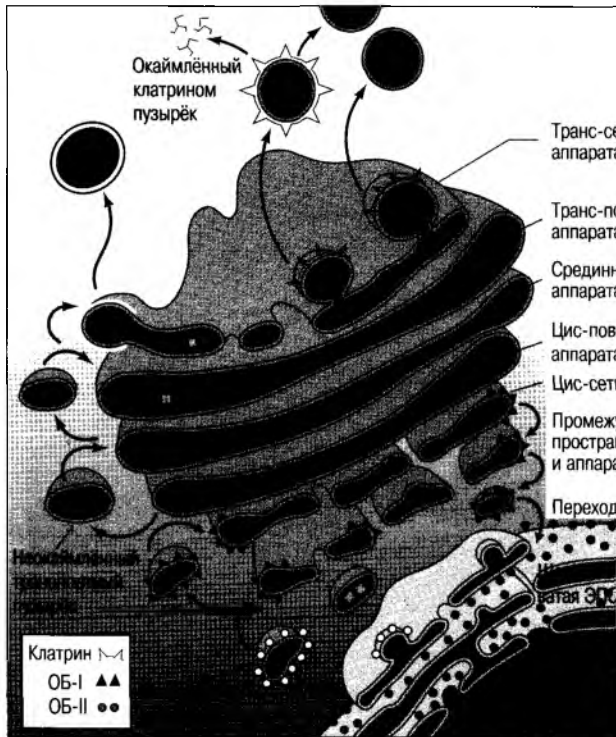
После того как следующий кодон распознаётся соответствующей ацилированной тРНК, он связывается с **А-участком**

Метионин, отсоединяясь от инициаторной тРНК, прикрепленной к Р-участку малой субъединицы рибосомы, формирует первичную **пептидную связь** с аминоацил-тРНК, присоединенной к А-участку. Таким образом образуется дипептид.

Инициаторная тРНК передвигается с Р-участка на Е-участок малой субъединицы рибосомы, а тРНК с первичным дипептидом сдвигается с А-участка на Р-участок, в результате чего А-участок освобождается и его занимает новая аминоацил-тРНК. Инициаторная тРНК высвобождается из рибосомы, которая при этом сдвигается вдоль мРНК на один кодон (три нуклеотида). Аминокислота новой аминоацил-тРНК, присоединившейся к А-участку рибосомы, формирует пептидную связь с дипептидом, при этом тРНК, прикрепленные к А- и Р-участкам, передвигаются на Е- и Р-участки соответственно, благодаря чему цикл синтеза белка продолжается.

После того как **частица, распознающая сигнал**, связывается с сигнальным пептидом, **рибосома** прикрепляется к мембране шероховатой ЭПС в области её **поры**, через которую синтезируемая полипептидная цепь проникает в цистерну шероховатой ЭПС.

По завершении синтеза белка субъединицы рибосомы отделяются от шероховатой ЭПС и возвращаются в цитозоль.



В шероховатой ЭПС синтезированный белок подвергается **гликозилированию**, в нём формируются дисульфидные связи, за счёт чего белок из фибриллярного превращается в **глобулярный**. Из шероховатой ЭПС белки транспортируются в переходную ЭПС, откуда в окаймлённых ОБ-II пузырьках они доставляются в промежуточное пространство между ЭПС и аппаратом Гольджи. Для дальнейшей обработки белки в окаймлённых ОБ-I пузырьках поступают в цис-сеть аппарата Гольджи, где происходит **фосфорилирование** белков. В срединной части аппарата Гольджи от белков отщепляются нефосфорилированные **маннозные группы**. В области **транс-поверхности** белки претерпевают заключительные изменения и затем для сортировки и последующей упаковки в пузырьки транспортируются к транс-сети аппарата Гольджи. Лизосомальные ферменты и **белки регулируемой секреции** покидают транс-сеть в окаймлённых **клатрином** пузырьках, а **мембранные белки** и **белки спонтанной секреции** – в неокймлённых пузырьках.

ФОТО 1 Кубические клетки канальцев почки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 1 323

Снаружи клетка ограничена мембраной (цитолеммой) и состоит из ядра и цитоплазмы. Хотя цитолемма слишком тонкая, чтобы быть видимой в световой микроскоп, контуры клетки почти точно соответствуют её мембране (остриё стрелки). Обратите внимание, что контуры этих клеток почти квадратные. Ясно, что в трёхмерном измерении эти клетки имеют кубическую форму с центрально расположенным ядром. Ядрышко видно чётко, так же как и гранулы хроматина (стрелки), рассеянные как по всей кариоплазме, так и сгруппированные по периферии ядра.

ФОТО 3 Клетки эпителиальной выстилки мочевого пузыря обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Клетки могут иметь различные размеры и формы. Обратите внимание, что эпителий, выстилающий просвет мочевого пузыря, состоит из нескольких слоёв клеток. Поверхностный слой представлен крупными куполообразными клетками, некоторые из них имеют два ядра. Гранулы, различимые в их цитоплазме (остриё стрелки), — отложения гликогена. Клетки более глубоких слоёв удлинены и сужены по бокам, их ядра (стрелка) расположены в цитоплазме самой широкой области клетки.

ФОТО 2 Эпителиальные клетки собирательной трубочки почки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Клетки могут быть высокими и тонкими, например клетки собирательной трубочки почки. Их ядра расположены базально, а боковые мембраны (остриё стрелки) видны хорошо. Эти эпителиальные клетки отграничены от подлежащей соединительной ткани базальной мембраной.

ФОТО 4 Клетки Пуркинье мозжечка обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Некоторые клетки имеют довольно необычное строение, например клетки Пуркинье мозжечка. Обратите внимание, что её ядро расположено в самом широком участке цитоплазмы, известном как тело (перикарион). Клетка имеет несколько отростков — дендриты и аксон. Этот нейрон получает информацию от других нервных клеток посредством синапсов.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BM	базальная мембрана	De	дендрит	N	ядро
C	цитоплазма	E	эпителий	n	ядрышко
CT	соединительная ткань	L	просвет	PC	клетка Пуркинье



ФОТО 1

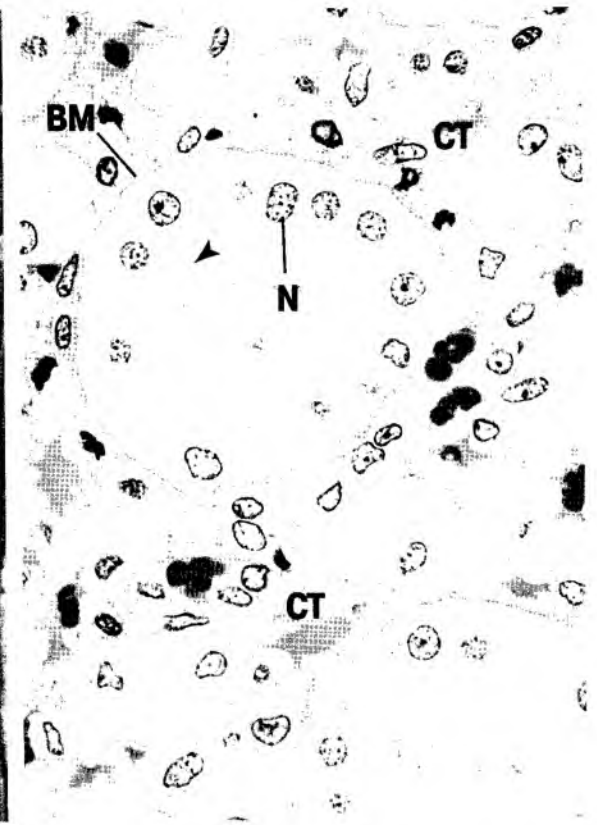


ФОТО 2

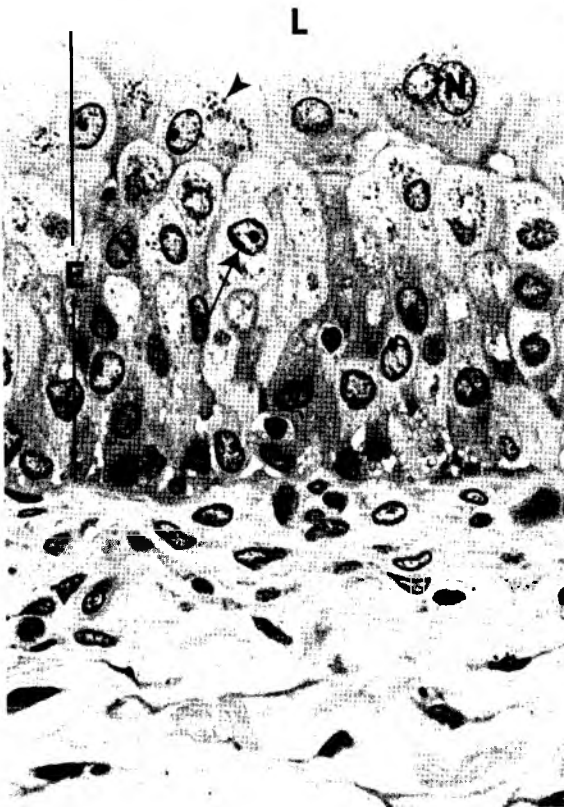


ФОТО 3

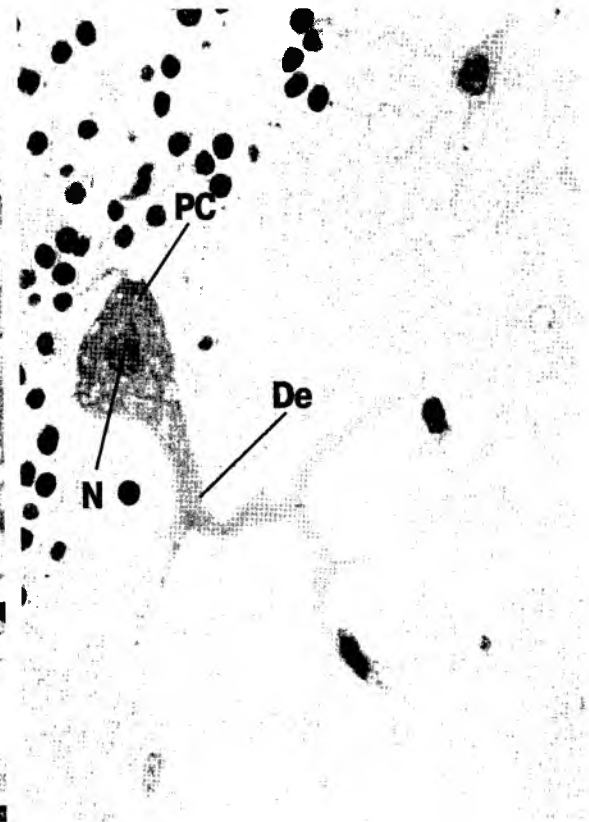


ФОТО 4

ФОТО 1 Ядро и вещество Ниссля в мультиполярных нейронах спинного мозга человека. Заливка в парафин. × 540

Мотонейроны спинного мозга мультиполярны, они имеют многочисленные отростки, отходящие от крупного тела, в котором расположены ядро и органеллы. Ядро содержит большое, интенсивно окрашенное ядрышко. В цитоплазме располагаются тёмно окрашенные структуры (вещество Ниссля). Электронно-микроскопически показано, что они представляют собой шероховатую ЭПС. Интенсивность её окрашивания обусловлена наличием рибосом (РНК), расположенных на её поверхности.

ФОТО 3 Гранулы зимогена в клетках поджелудочной железы обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Экзокринная часть поджелудочной железы вырабатывает ферменты, необходимые для переваривания поглощённой пищи. Эти ферменты хранятся клетками поджелудочной железы в виде гранул зимогена до тех пор, пока под влиянием гормонов не высвобождаются. Обратите внимание, что клетки паренхимы железы расположены группами (ацинусами), в центре которых имеется просвет, куда выделяются секретлируемые продукты. Отметьте, что гранулы зимогена находятся в апикальной части цитоплазмы клетки, в то время как ядро расположено в её базальной части. Стрелки указывают на мембраны боковых поверхностей смежных клеток ацинуса.

ФОТО 2 Секреторные продукты. Тучная клетка обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

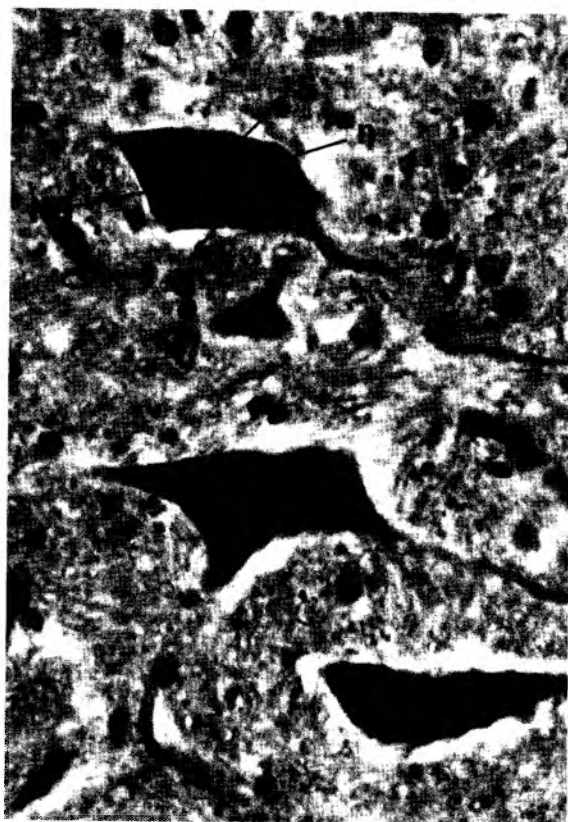
В соединительной ткани, расположенной под эпителием тонкой кишки, находятся многочисленные тучные клетки. В их цитоплазме равномерно распределены мелкие гранулы (стрелки), которые также определяются и внеклеточно по периферии клетки. Эти гранулы содержат гистамин и гепарин, а также ряд других веществ. Обратите внимание, что эпителиальные клетки имеют высокую призматическую форму и среди них расположены многочисленные лейкоциты, перемещающиеся по межклеточным пространствам в просвет кишечника. Остриё стрелки указывает на терминальные пластинки — соединения между эпителиальными клетками. С помощью электронной микроскопии показано, что щёточная каёмка на верхушке клеток представляет собой совокупность микроворсинок.

ФОТО 4 Слизистый секрет бокаловидных клеток толстой кишки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

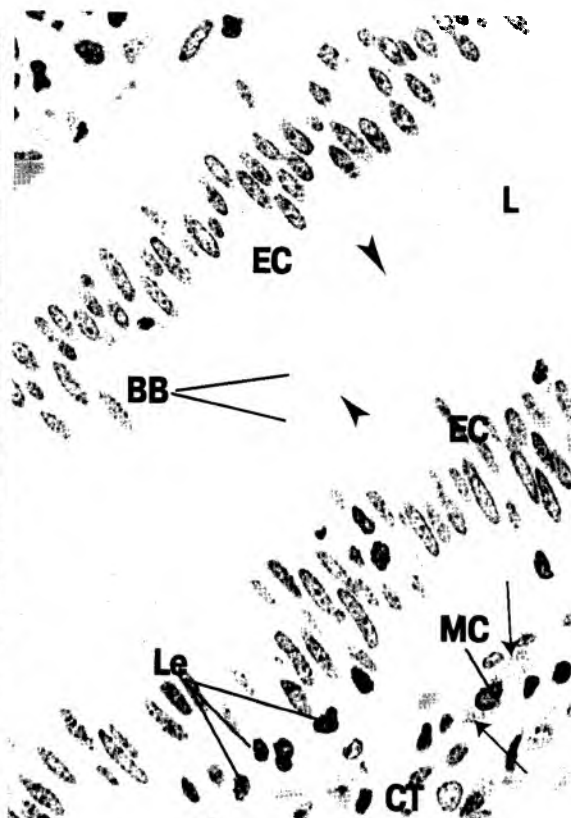
Крипты толстой кишки в своём составе содержат бокаловидные клетки. Они синтезируют большое количество слизи, которая играет роль смазки при движении плотных непереваренных остатков пищи. В апикальной части бокаловидные клетки имеют расширение цитоплазмы — «сумку», в которой накапливается слизистый секрет. Основание клетки узкое, в нём расположены ядро и органеллы синтеза (шероховатая ЭПС и аппарат Гольджи). Стрелки указывают на мембраны боковых поверхностей смежных бокаловидных клеток.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

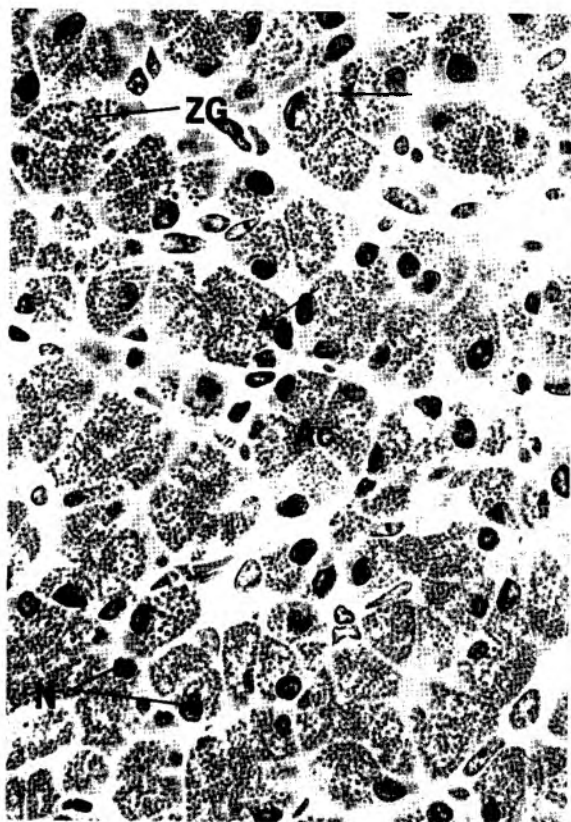
Ac	ацинус	L	просвет	NB	вещество Ниссля
BB	щёточная каёмка	Le	лейкоцит	S	тело (сома) нейрона
CT	соединительная ткань	MC	тучная клетка	T	«сумка» бокаловидной клетки
EC	эпителиальная клетка	N	ядро	ZG	гранулы зимогена
GC	бокаловидная клетка	n	ядрышко		



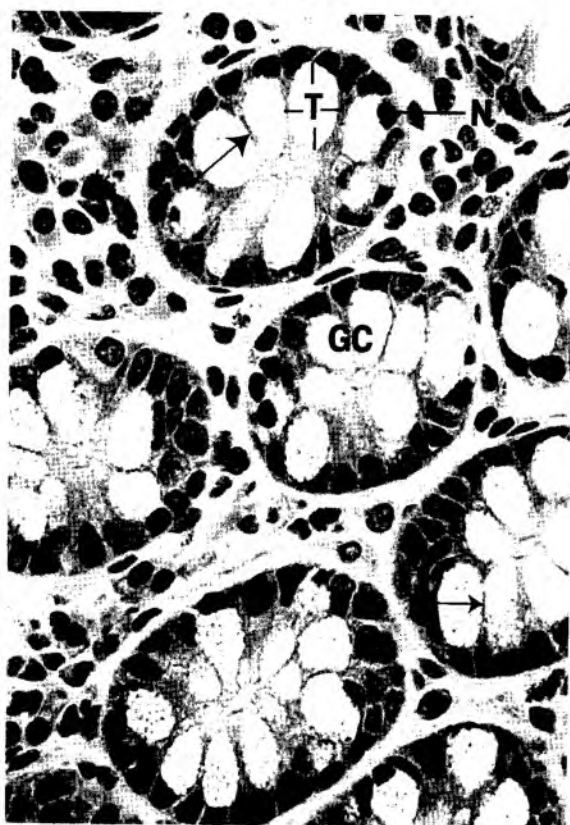
ΦΟΤΟ 1



ΦΟΤΟ 2



ΦΟΤΟ 3



ΦΟΤΟ 4

ФОТО 1 Щёточная каёмка клеток эпителиальной выстилки тонкой кишки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Просвет тонкой кишки выстлан призматическими и бокаловидными клетками. Призматические клетки всасывают переваренную пищу, а бокаловидные — продуцируют слизь. Апикальная поверхность призматической клетки для увеличения площади свободной (всасывающей) поверхности имеет щёточную каёмку. С помощью электронной микроскопии показано, что она представляет собой многочисленные короткие микроворсинки — узкие, пальцевидные выросты цитоплазмы. Каждая микроворсинка покрыта плазмолеммой и слоем гликокаликса, в котором содержатся пищеварительные ферменты. В основе микроворсинки лежит «каркас», состоящий из продольно расположенных актиновых филаментов и актин-связанных белков.

ФОТО 3 Стереоцилии клеток эпителия протока придатка яичка обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Проток придатка яичка выстлан главными (высокими призматическими) и базальными (низкими) клетками. Главные клетки имеют длинные стереоцилии (стрелки), выступающие в просвет протока. Стереоцилии — длинные неподвижные структуры, похожие на реснички. Электронно-микроскопические исследования показали, что стереоцилии представляют собой длинные ветвящиеся, зачастую склеенные между собой микроворсинки. Функция стереоцилий окончательно не известна. В просвете протока расположены многочисленные спермии: чётко различимы тёмные головки (звёздочки) и бледные жгутики (острий стрелки) — очень длинные ресничкоподобные структуры, используемые спермием для передвижения.

ФОТО 2 Реснички клеток эпителиальной выстилки яйцеводов обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

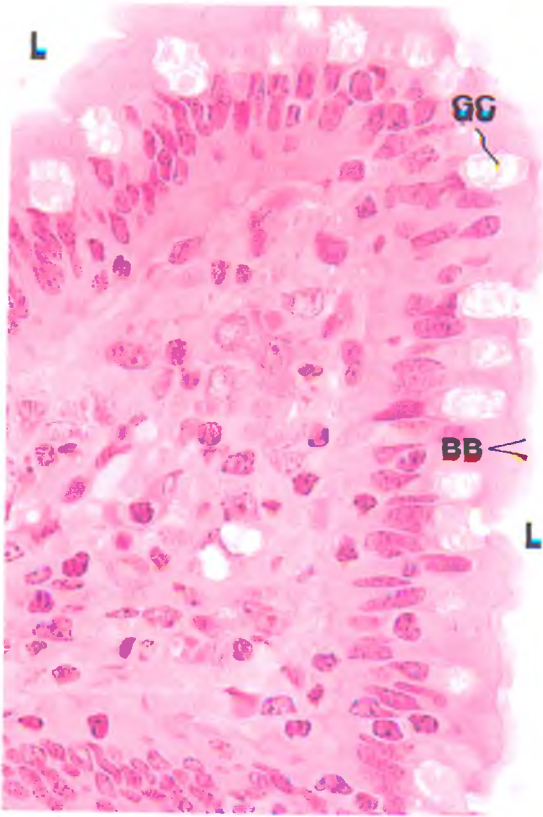
Эпителиальная выстилка яйцеводов представлена двумя типами эпителиальных клеток: реснитчатыми и секреторными. На апикальном полюсе секреторные клетки имеют пузырьковидное выпячивание — скопление секреторного продукта, содержащего питательные вещества, необходимые для выживания гамет. Реснички (стрелки) — длинные подвижные пальцевидные выросты мембраны и цитоплазмы апикальной поверхности клетки, в результате движения которых происходит транспорт слизи по поверхности эпителия. Ядро реснички содержит аксонему, состоящую из девяти дублетов микротрубочек, окружающих центральную пару микротрубочек.

ФОТО 4 Межклеточные мостики в шиповатом слое эпидермиса толстой кожи обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Эпидермис толстой кожи состоит из нескольких слоёв клеток, один из которых — шиповатый — представлен на этой микрофотографии. Его клетки имеют короткие толстые пальцевидные выступы, которые переплетаются с выступами соседних клеток. Ранее считалось, что благодаря этим выступам (стрелки) цитоплазмы соседних клеток соединяются между собой. После появления электронной микроскопии стало ясно, что эти выступы соединены между собой десмосомами, благодаря чему клетки прочно скреплены друг с другом.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

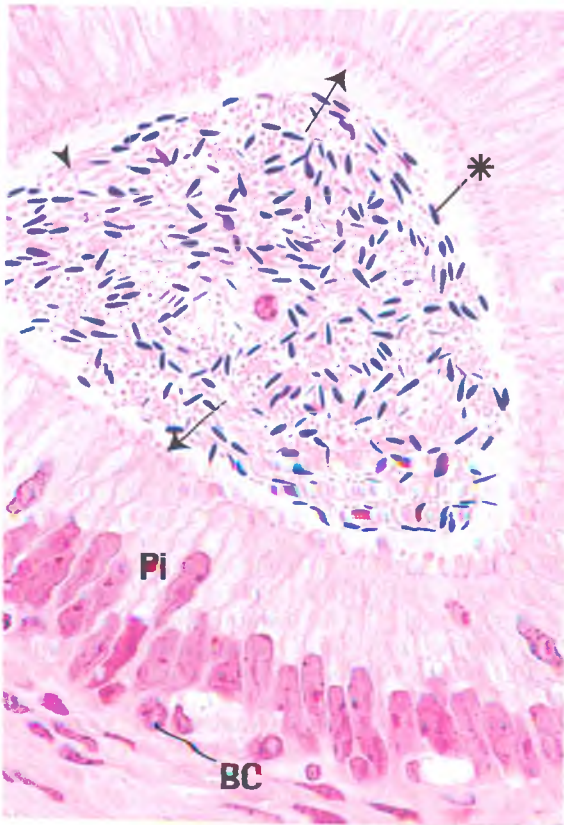
ВВ	щёточная каёмка	GC	бокаловидная клетка	pc	секреторная клетка
BC	базальная клетка	L	просвет	Pi	главная клетка
CC	реснитчатая клетка				



ΦΟΤΟ 1



ΦΟΤΟ 2



ΦΟΤΟ 3



ΦΟΤΟ 4

ФОТО 1 Митоз клеток бластулы рыбы (сига). Заливка в парафин. × 270

На этой микрофотографии видны бластомеры, находящиеся на разных стадиях митоза. В центре цитоплазмы бластомера, находящегося на первой стадии митоза (в профазе), содержатся короткие, нитевидные хромосомы (стрелка), ядерная мембрана отсутствует. В метафазу хромосомы выстраиваются в линию по экватору клетки. В ранней анафазе хромосомы начинают мигрировать к противоположным полюсам клетки и по мере продолжения анафазы расходятся всё дальше и дальше (острие стрелки). Найдите оптически плотные области — центриоли, к которым мигрируют хромосомы.

ФОТО 3 Митоз клетки новорождённой мыши. Электронная микроскопия. × 9 423

У новорожденных ткани характеризуются высокой митотической активностью: клетки находятся в процессе деления. Обратите внимание, что на электронограмме видно несколько клеток. Ядро клеток, находящихся в интерфазе, имеет кариолемму, перинуклеолярный гетерохроматин, ядрышко и ядерные поры. В ядре клетки, вступающей в ми-

ФОТО 2 Митоз клеток бластулы рыбы (сига). Заливка в парафин. × 540

На стадии ранней телофазы хромосомы достигают противоположных полюсов клетки. В поздней телофазе цитолемма пережимает бластомер, формируя перетяжку — борозду деления (острие стрелки), которая в итоге разделит клетку на два дочерних бластомера. Аппарат веретена деления виден как параллельные горизонтальные линии (стрелка), они, в конечном счете, формируют срединное тельце. После телофазы образуется две дочерние клетки. В них формируются ядерные мембраны, деспирализуются хромосомы, появляются ядрышки.

тотическую фазу клеточного цикла, разрушается кариолемма и исчезает ядрышко, в это время становятся видны хромосомы. Хромосомы уже не выстроены в линию в виде экваториальной пластинки, а перемещаются к противоположным полюсам. Это указывает на то, что клетка находится в начале либо в середине анафазы митоза. В цитоплазме присутствуют органеллы: митохондрии, шероховатая ЭПС и аппарат Гольджи.

■ **ОБОЗНАЧЕНИЯ**

A	анафаза	M	метафаза	NE	кариолемма
c	центриоль	N	ядро	P	профаза
Ch	хромосома				

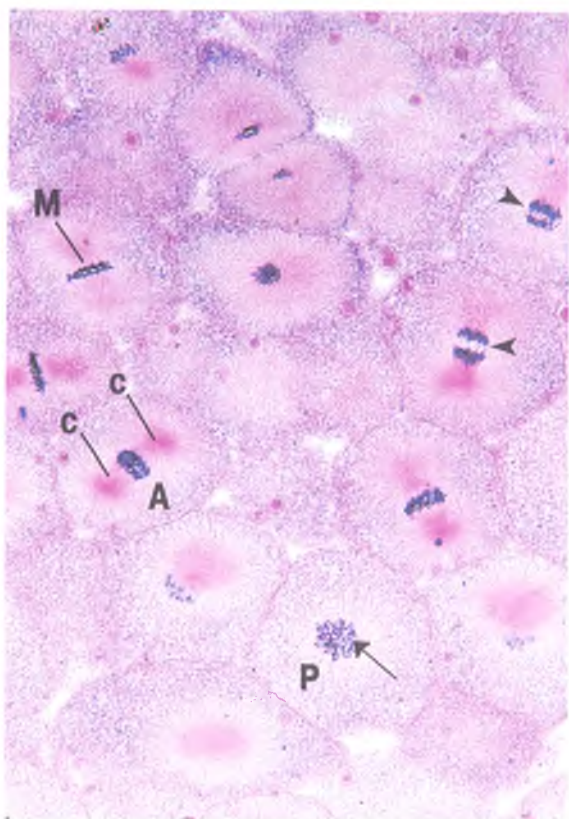


ФОТО 1

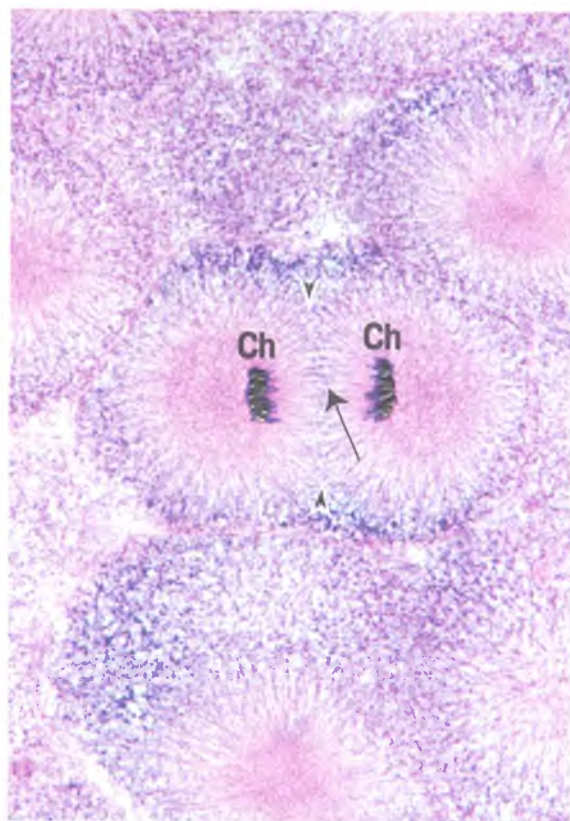


ФОТО 2

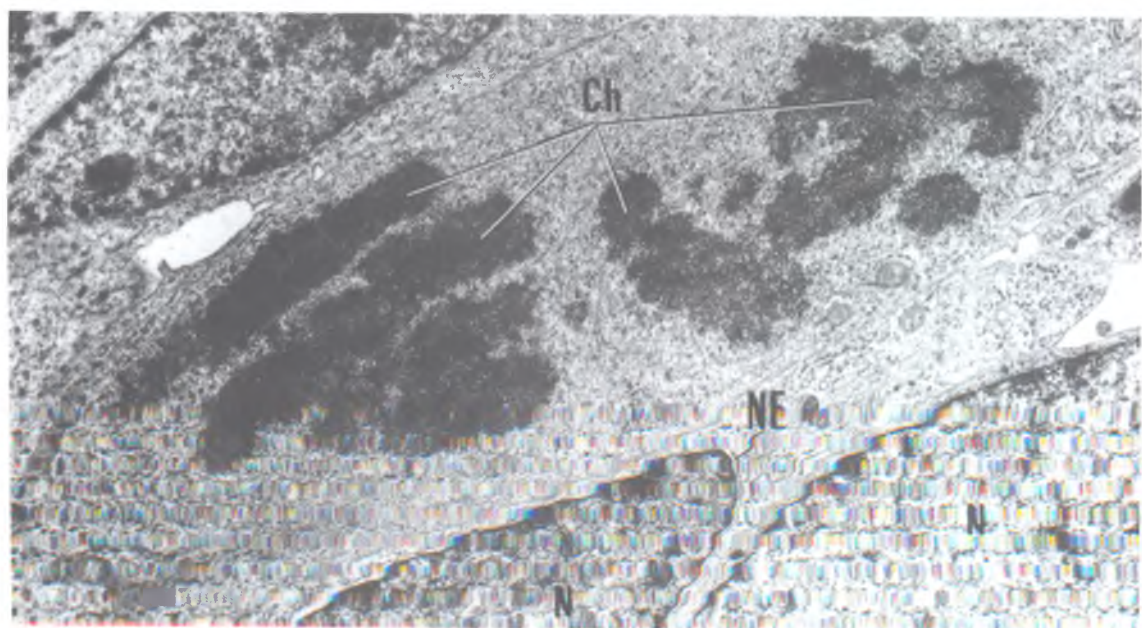


ФОТО 3

ФОТО 1 Гонадотропоцит гипофиза крысы. Электронная микроскопия. × 8 936

Гонадотропоциты гипофиза — пример типичной клетки, так как они содержат многие органеллы цитоплазмы, имеющиеся у большинства клеток. Цитоплазма ограничена мембраной (острие стрелки), которая видна чётко, особенно там, где она прилежит к плазмолемме соседних клеток. Митохондрии немногочислены, но легко различимы, особенно на продольных срезах: их кристы (стрелки) имеют характерное расположение. Поскольку эта клетка активно синтезирует секрет, который должен быть упакован в пузырьки и затем выделен из клетки, у неё хорошо развит аппарат Гольджи, расположенный около ядра. Обратите внимание, что аппарат Гольджи представлен стопками уплощённых, окружённых мембранами, цистерн. Эта клетка имеет шероховатую ЭПС, что указывает на

активный синтез в ней белка. В цитоплазме также видны секреторные гранулы (звёздочки) — транзитные включения.

Снаружи ядро ограничено кариолеммой, состоящей из двух мембран: наружной, усеянной рибосомами, и внутренней — гладкой. В ядре отчётливо видны периферический хроматин, глыбки хроматина и перинуклеолярный хроматин. Светлая область в ядре — кариоплазма — представляет собой жидкий компонент ядра. Ядрышко лежит свободно в кариоплазме, имеет губчатый вид, состоит из электроннопрозрачных и электронноплотных веществ. Электронноплотный материал ядрышка представлен гранулярным и фибриллярным компонентами, в то время как электроннопрозрачная область — вероятно, кариоплазма, в которой взвешено ядрышко [Stokreef J.C., Reifel C.W., Shin S.H. *Cell Tissue Res* 243:255–261, 1986].

■ **ОБОЗНАЧЕНИЯ**

GA	аппарат Гольджи	n	ядрышко	NE	кариолемма
m	митохондрия	NC	перинуклеолярный хроматин	rER	шероховатая ЭПС
N	ядро				

ИЛЛЮСТРАЦИЯ 1–6 ■ Ядро и цитоплазма

ФОТО 1 Ядро и цитоплазма гепатоцита мыши. Электронная микроскопия. $\times 48\,176$

На этой электронограмме в ядре видны карิโอплазма и хроматин. Отметьте, что в местах соединения внутренней (остриё стрелки) и наружной (двойные стрелки) мембран оболочки ядра имеются ядерные

поры. На поверхности шероховатой ЭПС расположены многочисленные рибосомы. Обратите внимание на митохондрии, в которых хорошо различимы две мембраны и кристы. Рассмотрите умеренно электронноплотную микротрубочку, проходящую через цитоплазму.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

C	хроматин	Mi	микротрубочка	R	рибосомы
Cr	кристы митохондрии	N	ядро	rER	шероховатая ЭПС
m	митохондрия	NP	ядерные поры		



ФОТО 1

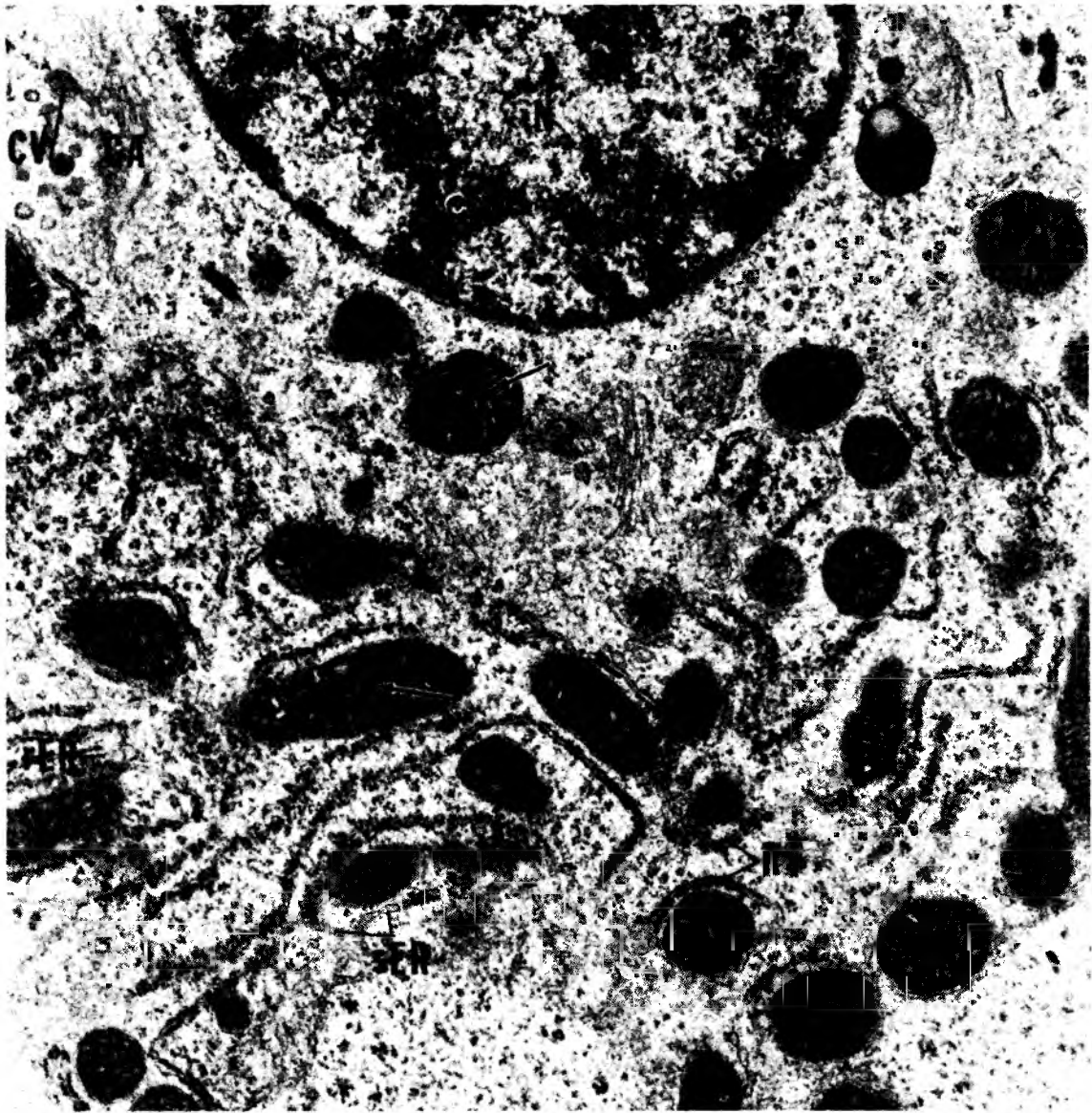


ФОТО 1 Ядро и цитоплазма гепатоцита мышцы. Электронная микроскопия. $\times 20\ 318$

На этой электронограмме гепатоцита представлено ядро с конденсированным хроматином и многочисленные органеллы цитоплазмы. Обратите внимание, что в матриксе митохондрий между кристами рассея-

ны электронноплотные гранулы (стрелки). Перинуклеарно расположен аппарат Гольджи, который активно формирует секреторные вакуоли. Шероховатая ЭПС легко распознаётся по многочисленным рибосомам на её поверхности, тогда как гладкая ЭПС менее заметна.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

c	конденсированный хроматин	GA	аппарат Гольджи	R	рибосома
CV	секреторная вакуоль	m	митохондрия	rER	шероховатая ЭПС
		N	ядро	sER	гладкая ЭПС



ФОТО 1 Аппарат Гольджи секреторной клетки мышцы. Электронная микроскопия. × 28 588

Аппарат Гольджи этой секреторной клетки представлен многочисленными уплощенными цистернами, собранными в стопку. Выпуклая сторона аппарата Гольджи (цис-сеть) получает транспортные пузырьки

из шероховатой ЭПС. От вогнутой стороны аппарата Гольджи (транс-сеть) отделяются секреторные вакуоли, содержащие секретируемый клеткой продукт [Gartner L.P., Seibel W., Hiatt J.L., Provenza D.V. *Acta Anat* 103:16-33, 1979].

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

Ci	цистерна аппарата Гольджи	ff	цис-сеть аппарата Гольджи	TV	транспортный пузырёк
CV	секреторная вакуоль	mf	транс-сеть аппарата Гольджи		



ФОТО 1 Митохондрии эпителиальных клеток проксимального канальца почки мыши. Электронная микроскопия. $\times 18\,529$

Базальная сторона клетки имеет многочисленные переплетающиеся (интердигитирующие) инвагинации, многие из них содержат митохондрии. Наружная мембрана митохондрий гладкая, в то время как

внутренняя — складчатая, формирует кристы. Обратите внимание, что в матриксе митохондрий содержатся гранулы (остриё тёмной стрелки). Рассмотрите также базальную мембрану, в которой чётко видны тёмная (остриё светлой стрелки) и светлая пластинки (стрелки).

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

Сг кристы

м митохондрии

Эпителиальные ткани и железы

Эпителиальная ткань — одна из четырёх основных тканей организма и развивается из всех трёх зародышевых листков. Она состоит из плотно лежащих клеток, межклеточного вещества, которое практически отсутствует (развито очень слабо). Эпителиальные ткани формируют либо пласты клеток, входящие в состав оболочек внутренних органов и покрывающие поверхность или выстилающие полости тела (так называемые покровные эпителии), либо секреторные элементы — железы (так называемый железистый эпителий). Почти всегда эпителиальная ткань и её производные отделены от подлежащей соединительной ткани тонким бесклеточным слоем — базальной («фундаментной») мембраной. Она обычно состоит из базальной пластинки (производной эпителия) и ретикулярной пластинки (производной соединительной ткани).

ЭПИТЕЛИЙ

Покровный эпителий

Эпителиальные ткани не содержат кровеносных сосудов. Питательные вещества они получают за счёт их диффузии из кровеносных сосудов подлежащей соединительной ткани. Покровные эпителии покрывают поверхность тела, выстилают его полости или полые органы. Покрываемые эпителием поверхности могут быть как сухими (например, поверхность тела), так и влажными (например, белочная оболочка яичника). С другой стороны, все эпителиальные выстилки имеют влажную поверхность (например, выстилка полостей тела, кровеносных сосудов и желудочно-кишечного тракта). Эпителий, выстилающий серозные полости, называют мезотелием; эпителий, выстилающий камеры сердца, кровеносные и лимфатические сосуды, — эндотелием.

Классификация покровных эпителиев проводится в зависимости от формы клеток их поверхностного слоя (при перпендикулярном срезе).

Эпителий может быть плоским (чешуйчатым), кубическим или призматическим. По количеству слоёв клеток, входящих в состав покровного эпителия, выделяют **однослойный эпителий**, представленный одним слоем клеток (клеточный монослой), и **многослойный эпителий**, состоящий из двух или более слоёв (табл. 2-1). В однослойном эпителии все клетки располагаются на базальной мембране и достигают поверхности эпителиального слоя. В многорядном эпителии хотя все клетки и лежат на базальной мембране, но не все они достигают свободной поверхности эпителия. Это обусловлено тем, что некоторые клетки значительно короче соседних, за счёт чего создаётся впечатление многослойности. На поверхности такого эпителия могут располагаться реснички или стереоцилии.

Многослойный плоский эпителий бывает ороговевающим, неороговевающим или частично ороговевающим (паракератоз). Многослойный эпителий, выстилающий мочевыводящие пути, известен как **переходный эпителий**; на его свободной поверхности расположены большие куполообразные клетки (табл. 2-1).

Эпителиальные клетки часто специализируются на выполнении определённых функций. Свободная поверхность эпителиоцитов может формировать **микроворсинки** (щёточную каёмку), **реснички** или **стереоцилии**. Боковые поверхности примыкающих друг к другу клеток имеют разнообразные межклеточные соединения, такие как **запирающие зоны**, **пояски сцепления**, **пятна сцепления** (десмосомы) и **щелевидные соединения** (нексусы). Мембраны базальной поверхности эпителиальных клеток формируют **полудесмосомы**, которые прикрепляют клетки к базальной мембране (схема 2-1).

Покровные эпителии выполняют многочисленные функции: защитную, снижения трения между внутренними органами, всасывания, секреции, экскреции, синтеза различных белков, ферментов, муцинов, гормонов и многих других веществ, а также рецепторную (сенсорную).

ТАБЛИЦА 2–1 Классификация эпителиев

Тип эпителия	Форма клеток поверхностного слоя	Примеры
Однослойные эпителии:		
Однослойный плоский	Плоская	Выстилка кровеносных и лимфатических сосудов (эндотелий), плевральной и брюшной полостей (мезотелий)
Однослойный кубический	Кубическая	Выстилка выводных протоков большинства желез
Однослойный призматический	Призматическая	Выстилка желчного пузыря и большей части пищеварительного тракта
Многорядный (псевдомногослойный)	Призматическая (все клетки лежат на базальной мембране, но лишь некоторые из них достигают свободной поверхности эпителия)	Выстилка полости носа, трахеи, бронхов, придатка яичка
Многослойные эпителии:		
Многослойный плоский неороговевающий	Плоская (клетки всех слоёв имеют ядра)	Выстилка полости рта, пищевода, влагалища
Многослойный плоский ороговевающий	Плоская (ядра в клетках наружного слоя отсутствуют)	Эпидермис
Многослойный кубический	Кубическая	Выстилка протоков потовых желёз
Многослойный призматический	Призматическая	Конъюнктива глаза, выстилка некоторых выводных протоков желёз
Переходный	Изменяющаяся: большие куполообразные (когда орган пуст) либо уплощенные клетки (когда орган наполнен)	Мочевой пузырь, выстилка мочевыводящих путей: почечные чашечки и лоханки, мочеточник, (проксимальный участок мочеиспускательного канала)

ЖЕЛЕЗЫ

Большинство желёз в эмбриогенезе формируются путём врастания эпителия в подлежащую соединительную ткань. Железы, которые выделяют свои секреты на поверхность эпителия через протоки, называют **экзокринными**. Железы, не сохраняющие связи с внешней средой, т.е. не имеющие выводных протоков и выделяющие свои секреты в кровеносную систему, называют **эндокринными**. Секреторные клетки желёз, со-

ставляющие их паренхиму, отделены от соединительной ткани базальной мембраной. Классификации экзокринных желёз учитывают различные параметры, среди которых: форма секреторных единиц, ветвление выводных протоков, типы секретируемых продуктов, способ выделения клетками секрета (схема 2–2). Классификация эндокринных желёз более сложная. Их секреторные единицы представлены либо **фолликулами**, либо **тяжами**, либо скоплениями клеток.

ЭПИТЕЛИЙ

Эпителий состоит из пластов клеток, плотно прилежащих друг к другу, с незначительными межклеточными пространствами. Он не содержит сосудов и получает питательные вещества из кровеносных сосудов подлежащей соединительной ткани путём их диффузии через базальную мембрану. Эпителий не только покрывает поверхность тела, но и выстилает его полости, а также просветы полых органов и систем (например, пищеварительный тракт, мочевыводящие пути). Следовательно, и поступление веществ в организм, и их выделение должны происходить через эпителиальные пласты.

Эпителий выполняет защитную функцию, которая включает в себя защиту организма от механических повреждений, поступления во внутреннюю среду инородных химических веществ и бактерий. Благодаря морфологической полярности клеток, способных осуществлять направленный транспорт, эпителий принимает участие во всасывании питательных веществ и выделении продуктов обмена организма, кроме того участвует в сенсорной рецепции внешних или внутренних раздражителей. Эпителий формирует железы, которые секретируют ферменты, гормоны, вещества, увлажняющие эпителиальные выстилки, прочие продукты. Он также принимает участие в передвижении различных субстратов по своей поверхности с помощью ресничек, например слизи по эпителию дыхательных путей.

Морфология поверхностей эпителиальных клеток может существенно различаться, что обусловлено их функциональной специализацией. Так, свободная (апикальная) поверхность клетки может содержать микроворсинки, стереоцилии, реснички и жгутики; боковая (латеральная) или нижнебоковая (базо-латеральная) — соединительные комплексы: плотные соединения, пояски сцепления, пятна сцепления, щелевидные соединения (нексусы); базальная — полудесмосомы, прикрепляющиеся к базальной мембране.

Свободная (апикальная) поверхность эпителиальной клетки

Микроворсинки — близко расположенные пальцевидные выступы мембраны, увеличивающие площадь поверхности клеток и участвующие

в процессах всасывания и секреции. Плотные скопления микроворсинок видны в световой микроскоп как исчерченная (щёточная) каёмка.

Стереоцилии располагаются в протоке придатка яичка так же, как и в некоторых других органах. Вначале из-за своей длины они были названы ресничками, однако данные электронной микроскопии показали, что стереоцилии являются удлинёнными микроворсинками, функция их пока неизвестна.

Реснички — удлинённые, подвижные, покрытые плазмолеммой выступы цитоплазмы, которые своими движениями перемещают вещества по поверхности эпителия. Каждая ресничка отходит от центриоли (базального тельца) и имеет осевую нить — аксонему, состоящую из девяти пар (дублетов) периферических и двух одиночных (синглетов) центральных микротрубочек. Микротрубочки дублетов имеют денезиновые ручки, обладающие АТФазной активностью, которая обеспечивает мерцательные движения ресничек.

Нижнебоковая (базо-латеральная) поверхность эпителиальной клетки

Соединительные комплексы, видимые в световой микроскоп как терминальная полоска, занимают незначительную часть нижнебоковой цитолеммы клетки и при этом окружают клетку по периметру. Терминальная полоска состоит из трех компонентов: плотного соединения, пояски сцепления и пятна сцепления (десмосом). Первые два компонента терминальной полоски окружают клетку по периметру, в то время как десмосомы располагаются локально. Ещё одно соединение между клетками — щелевидное соединение (нексус) — позволяет клеткам «общаться» друг с другом.

Базальная (нижняя) поверхность эпителиальной клетки

Цитолемма нижней поверхности клетки прикреплена к базальной мембране при помощи соединения, известного как полудесмосома. Морфологически эта структура похожа на половину десмосомы, но при этом её биохимические и функциональные отличия столь велики, что полудесмосомы больше не рассматриваются как просто половинки десмосомы.

Базальная мембрана — структура, расположенная между эпителиальной и соединительной тканями. Она состоит из базальной пластинки (производной эпителия) и ретикулярной пластинки (производной соединительной ткани). Базальная пластинка включает светлую и тёмную пластинки. Функции базальной мембраны: структурная опора для эпителия; молекулярный фильтр (например, в почечном клубочке); регулирование миграции клеток через эпителий (например, фибробласты не могут проникнуть в эпителиальный пласт, а лимфоидные клетки беспрепятственно проникают в эпителий); контроль регенерации эпителия (например, при заживлении раны базальная мембрана формирует поверхность, по которой мигрируют эпителиальные клетки, закрывающие дефект); участие в межклеточных взаимодействиях (например, формирование нервно-мышечных соединений).

Обновление эпителиальных клеток

Эпителиальные клетки благодаря своему пограничному расположению и специфике функционирования регулярно обновляются. Например, роговые чешуйки слущиваются с поверхности эпидермиса через 28 дней с момента митотического деления клеток базального слоя.

Другие эпителиальные клетки, такие как клетки слизистой оболочки тонкой кишки, обновляются каждые несколько дней. Ранее неподвижные клетки эпителия делаются и перемещаются в места их постоянной дислокации, при этом они утрачивают способность к делению. В тех случаях, когда потеряно большое количество клеток (например, при повреждении эпителия), определённые механизмы включают митотическое деление клеток, чтобы восстановить численность популяции эпителиоцитов.

Клинические аспекты

Буллёзный пемфигOID

Буллёзный пемфигOID (буллёзная пузырчатка) — редкое аутоиммунное заболевание, обусловленное появлением в организме аутоантител к некоторым белкам полудесмосом. У лиц, страдающих этой болезнью, на коже паховой области и подмышечных впадин, сгибательных поверхностях суставов и часто в полости рта возникают волдыри. Течение этого заболевания поддаётся коррекции стероидными гормонами и иммунодепрессантами.

Обыкновенная (вульгарная) пузырчатка

Обыкновенная (вульгарная) пузырчатка — аутоиммунное заболевание, вызванное аутоантителами к некоторым компонентам десмосом. Оно обычно встречается у лиц среднего возраста. Заболевание проявляется формированием пузырей на коже и может осложняться присоединением бактериальной инфекции. Обыкновенная (вульгарная) пузырчатка так же, как и буллёзный пемфигOID, поддаётся кортикостероидной терапии.

Развитие опухоли (малигнизация)

При определённых патологических состояниях механизмы, регулирующие пролиферацию клеток эпителия, не выполняют свои функции должным образом. В этих случаях пролиферация эпителия даёт начало опухолям, которые могут быть как доброкачественными, если их рост ограничен, так и злокачественными, если рост опухоли не ограничен местом возникновения и она прорастает окружающие ткани и/или метастазирует в другие области тела, где продолжает свой рост. Злокачественные опухоли, развивающиеся из эпителия слизистых оболочек, называют карциномами; развивающиеся из железистого эпителия — аденокарциномами.

Метapлазия

Эпителиальные клетки образуются из камбиальных клеток, имеют определенное строение, локализацию и выполняют специфические функции. При некоторых патологических состояниях эпителиальные клетки могут подвергаться метapлазии, т.е. преобразовываться в другой тип эпителиальных клеток. Например, у лиц, которые курят трубку или жуют табак, наблюдается метapлазия эпителия полости рта.

ЭПИТЕЛИИ

Типы

1. **Однослойный плоский** — один слой одинаковых плоских клеток.
2. **Простой кубический** — один слой одинаковых кубических клеток.
3. **Однослойный призматический** — один слой одинаковых призматических клеток.
4. **Многорядный (псевдомногослойный) призматический** — один слой клеток разной высоты и формы.
5. **Многослойный плоский** — несколько слоёв клеток, поверхностные слои которых уплощены. Он может быть ороговевающим или неороговевающим.
6. **Многослойный кубический** — два и более слоёв клеток. Клетки поверхностного слоя — кубической формы.
7. **Многослойный призматический** — два и более слоёв клеток. Клетки поверхностного слоя — призматической формы.
8. **Переходный** — несколько слоёв клеток. Поверхностный слой представлен большими куполообразными клетками, которые сохраняют целостность эпителия при растяжении мочевыводящих путей.

Общие характеристики

Свободная (апикальная) поверхность эпителиальной клетки

Свободная (апикальная) поверхность клетки может формировать: микроворсинки (щёточную или исчерченную каёмку) — короткие пальцевидные выступы, увеличивающие площадь клеточной поверхности; **стереоцилии** — длинные анастомозирующие микроворсинки (имеются только в эпителиальных клетках придатка яичка); **реснички** — длинные, подвижные выступы цитолеммы, содержащие микротрубочки ($9 \times 1 \times 2$), — аксонему.

Боковая (латеральная) поверхность эпителиальной клетки

Для сцепления клеток между собой в эпителиальном пласте на плазмолемме боковых поверхностей смежных клеток формируются соединительные комплексы: десмосомы (пятна

сцепления), запирающие зоны и пояски сцепления. Для межклеточного сообщения мембраны боковых поверхностей смежных клеток формируют щелевые соединения — нексусы.

Базальная (нижняя) поверхность эпителиальной клетки

Мембрана базальной поверхности клетки, прилежащая к базальной мембране, формирует полудесмосомы, с помощью которых эпителиальная клетка прикрепляется к подлежащей базальной мембране и, соответственно, к соединительной ткани.

Базальная мембрана

Базальная («фундаментная») мембрана, видимая в световой микроскоп, состоит из базальной пластинки (производной эпителия) и ретикулярной пластинки (производной соединительной ткани), которая в ряде случаев может отсутствовать. Базальная пластинка, в свою очередь, состоит из тёмной и светлой пластинок.

ЖЕЛЕЗЫ

Экзокринные железы

Экзокринные железы могут быть одноклеточными (например, бокаловидные клетки) или многоклеточными. Многоклеточные железы имеют выводные протоки, по которым секретлируемые продукты выделяются на поверхность эпителия.

Многоклеточные железы классифицируют в соответствии с ветвлением их выводных протоков. Если проток не разветвлён, то железа **простая**; если проток ветвится — **сложная**. Кроме того, в зависимости от формы секреторных отделов различают **трубчатые (тубулярные)**, **альвеолярные (ацинарные)** или смешанные железы, если они состоят из обеих форм, то железа — **трубчато-альвеолярная (тубулоацинарная)**. Дополнительными критериями, по которым классифицируют железы, являются тип секретлируемого продукта и способы секреции. По типу секретлируемого продукта железы подразделяют на **белковые** (например, околоушная слюнная железа, поджелудочная железа), **слизистые** (например, слюнные железы неба) и **смешанные** (например, подъязычная и подчелюстная слюнные железы). Смешанные железы имеют и белковые,

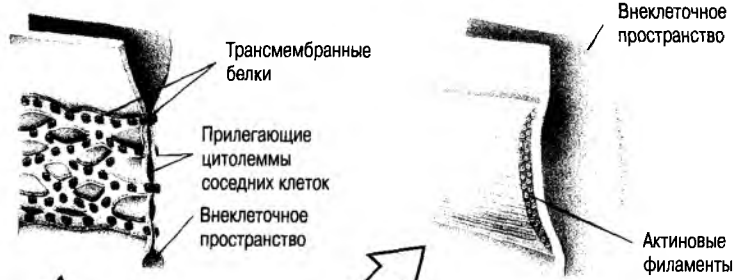
и слизистые концевые отделы либо слизистые концевые отделы с белковыми полулуниями. По способу секреции железы делят на **мерокрино́вые** (выделяют только секретируемый продукт — околоушная слюнная железа), **апокрино́вые** (секреция сопровождается потерей клеткой апикальной части цитоплазмы — молочная железа) и **голокрино́вые** (вся клетка превращается в секретируемый продукт — сальная железа). Соединительнотканые прослойки разделяют паренхиму желёз на доли и дольки. Выводные протоки желёз подразделяют на междольковые, внутридольковые, междольковые и внутридольковые (исчерченные и вставочные).

Миоэпителиальные (корзинчатые) клетки — гладкомышечные клетки эктодермального происхождения, которые обхватывают длинными отростками секреторные ацинусы желёз и вместе с ними окружены общей базальной мембраной. Своим сокращением миоэпителиальные клетки способствуют выделению секрета в выводные протоки желёз.

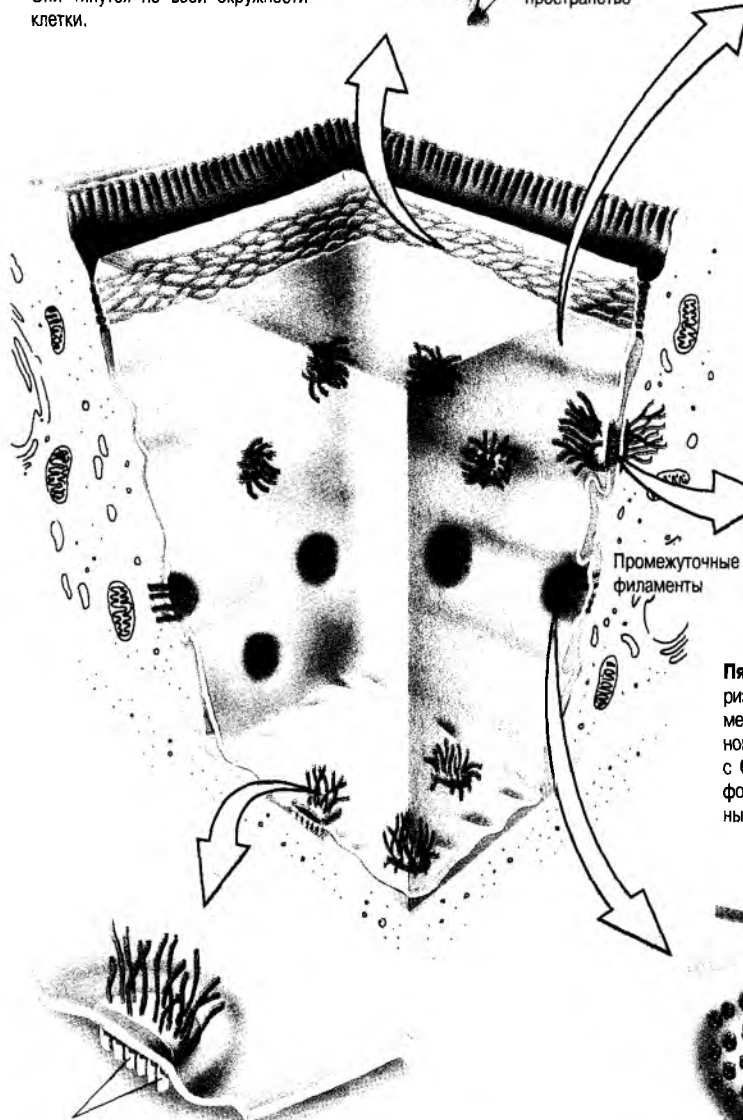
Эндокринные железы

Эндокринные железы — железы, не имеющие выводного протока и осуществляющие свою секрецию непосредственно в кровоток. Эти железы описаны в главе 10.

Запирающие зоны – плотные соединения соседних эпителиальных клеток, где надмембранные слои цитолеммы двух примыкающих клеток, соединяясь, препятствуют проникновению веществ между клетками (парацеллюлярный путь) из просвета органа в соединительную ткань его стенки. Они тянутся по всей окружности клетки.



Пояски сцепления всегда располагаются базальнее запирающих зон и формируются трансмембранными гликопротеинами (Е-кадгеринами). Расположенные внутриклеточно актиновые филаменты образуют сетчатую структуру, которая за счёт некоторых других молекул присоединена к Е-кадгеринам.



Пятна сцепления (десмосомы) характеризуются наличием десмоглеинов и трансмембранных гликопротеинов (Е-кадгеринов), их цитоплазматические концы связаны с бляшкой десмоплакина, в которой формируются петли, закреплены промежуточные филаменты.

Интегрины (трансмембранные рецепторные белки)



Полудесмосомы прикрепляют эпителиальные клетки к подлежащей базальной мембране.

Щелевидные соединения (нексусы) – коммуникативные соединения, позволяющие мелким молекулам и ионам проникать из цитоплазмы одной клетки в цитоплазму соседней. Благодаря этому смежные клетки объединены метаболически и электрически.

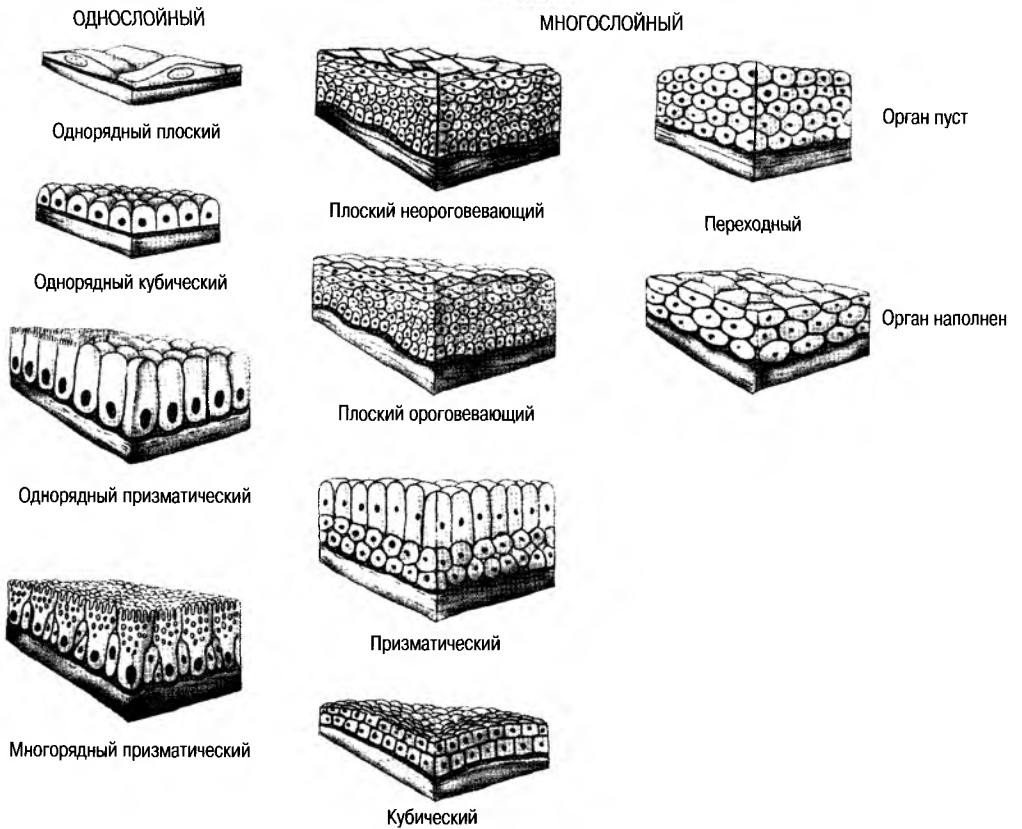
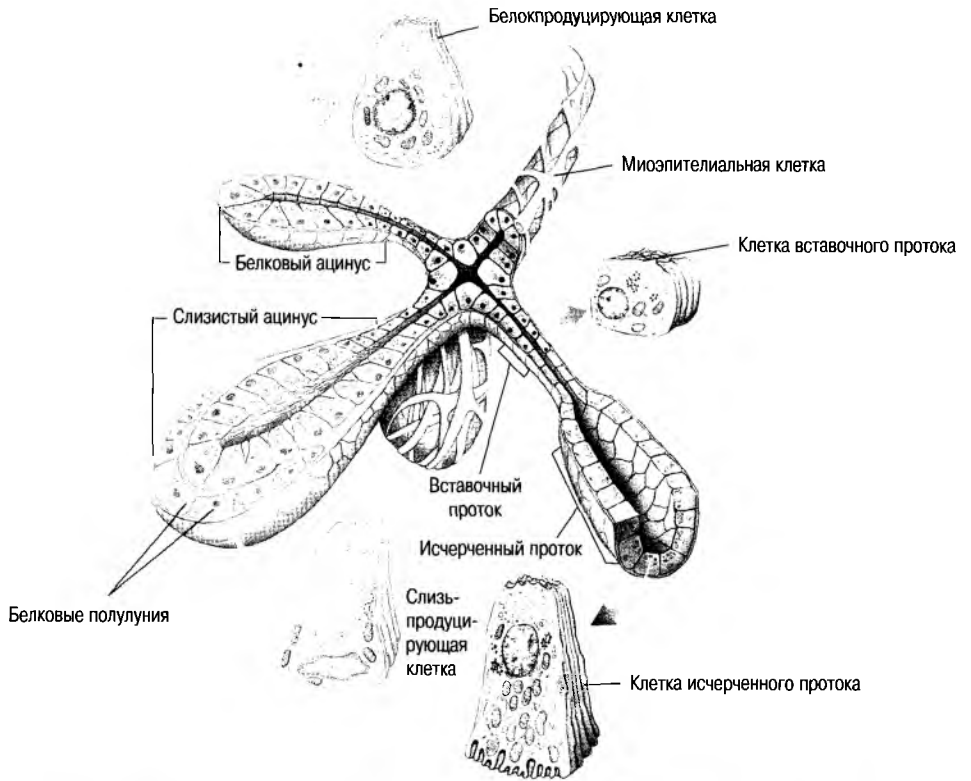


ФОТО 1 Однослойный плоский эпителий. Эндотелий артериолы почки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Просвет этой артериолы выстлан однослойным плоским эпителием — эндотелием. Цитоплазма эндотелиоцитов сильно истончена и видна как тонкая линия (между стрелками). Границы двух смежных эндотелиоцитов в световой микроскоп не различимы. Ядра эндотелиальных клеток выбухают в просвет сосуда — характерная черта этого типа эпителия. Обратите внимание, что ядра одних эндотелиоцитов кажутся более уплощенными, чем у других. Это обусловлено степенью агонального сокращения гладкомышечных клеток.

ФОТО 3 Однослойный цилиндрический эпителий двенадцатиперстной кишки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

На апикальной поверхности клеток цилиндрического эпителия двенадцатиперстной кишки хорошо видна щётчатая каёмка. Под ней в цитоплазме клетки определяется плотная линия — терминальная сеть, место закрепления микроворсинок. Чёткие точки между двумя соседними эпителиальными клетками (острие стрелки), хотя и кажутся частью терминальной сети, на самом деле являются терминальными пластинками — соединительными комплексами между смежными эпителиальными клетками. При электронно-микроскопическом исследовании установлено, что это плотные соединения. Каёмчатые клетки высокие, имеют призматическую форму. Их ядра овальные, расположены примерно на одном уровне. Все эпителиальные клетки лежат на базальной мембране (стрелки), которая отделяет их от подлежащей соединительной ткани. Круглые ядра в толще эпителиального пласта принадлежат лейкоцитам, мигрирующим в просвет двенадцатиперстной кишки. Среди многочисленных каёмчатых клеток видны единичные бокаловидные клетки.

ФОТО 2 Однослойный плоский и однослойный кубический эпителии. Поперечный срез мозгового вещества почки. Заливка в парафин. × 270

На этой микрофотографии мозгового вещества почки хорошо видны однослойный плоский и однослойный кубический эпителии. Однослойный плоский эпителий — эндотелий, как и на фото 1, легко выявляется по уплощённому, несколько выбухающему в просвет сосуда ядру. Цитоплазма эндотелиоцитов видна как тонкая, тёмная полоса (между двумя стрелками). Однако, и это следует особо подчеркнуть, в состав этих полос входит не только истончённая цитоплазма плоских эпителиальных клеток (эндотелиоцитов), но и прилежащая к ней базальная мембрана. Однослойный кубический эпителий хорошо заметен на поперечных срезах канальцев почки. Обратите внимание, что кубические клетки на срезе видны как почти одинаковые прямоугольники с центрально расположенным круглым ядром. Мембраны боковых поверхностей этих клеток (стрелка) видны чётко. Границы смежных кубических клеток не различимы, но по взаимоотношению ядер можно провести воображаемые границы каждой клетки.

ФОТО 4 Многорядный (псевдомногослойный) цилиндрический реснитчатый эпителий полости носа. Заливка в парафин. × 270

На первый взгляд, эпителий полости носа кажется многослойным, состоящим, по меньшей мере, из четырёх клеточных слоёв. Однако при внимательном изучении этого эпителия при большом увеличении (вставка × 540) видно, что он состоит из плотно прилегающих друг к другу клеток различной высоты и толщины, каждая из которых лежит на базальной мембране. Ядра этих клеток, в отличие от эпителиальных клеток на предыдущем фото, расположены неравномерно и занимают почти три четверти высоты эпителия. По расположению и форме ядер выделяют несколько типов клеток. Короткие базальные клетки имеют маленькие, округлые либо овальные ядра, расположенные около базальной мембраны. Ядра высоких реснитчатых клеток (стрелки) — большие овальные. Терминальная сеть, различимая в апикальной части цитоплазмы клеток, является местом крепления высоких тонких ресничек, движение которых продвигает слизь по поверхности эпителия. Соединительная ткань богато васкуляризирована. В её составе выявляется эндотелий (острие стрелки), который выстилает кровеносные и лимфатические сосуды, — яркий пример однослойного плоского эпителия.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BC	базальная клетка	GC	бокаловидная клетка	N	ядро
BV	кровеносный сосуд	L	просвет	rN	круглое ядро
c	реснички	LV	лимфатический сосуд	SE	однослойный плоский эпителий
CE	однослойный кубический эпителий	M	гладкая мышца	TW	терминальная сеть
CT	соединительная ткань	MV	щётчатая каёмка		

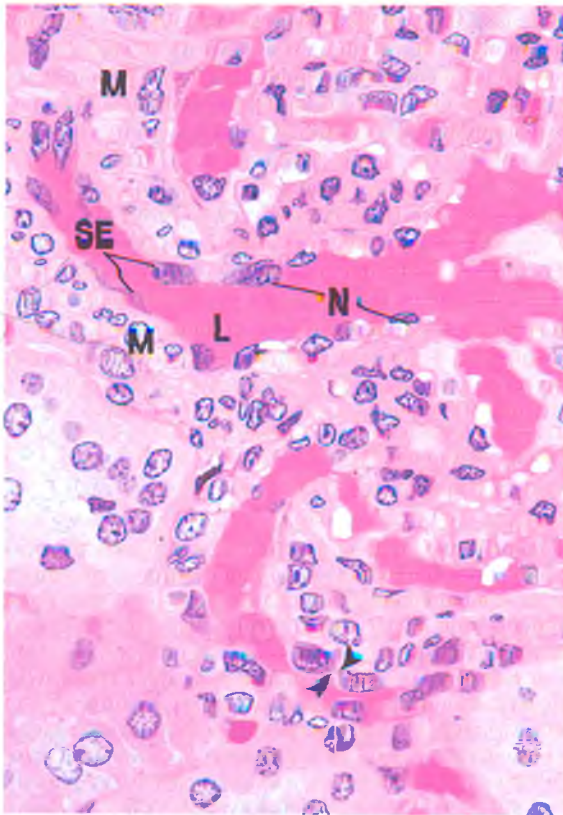


ФОТО 1



ФОТО 2

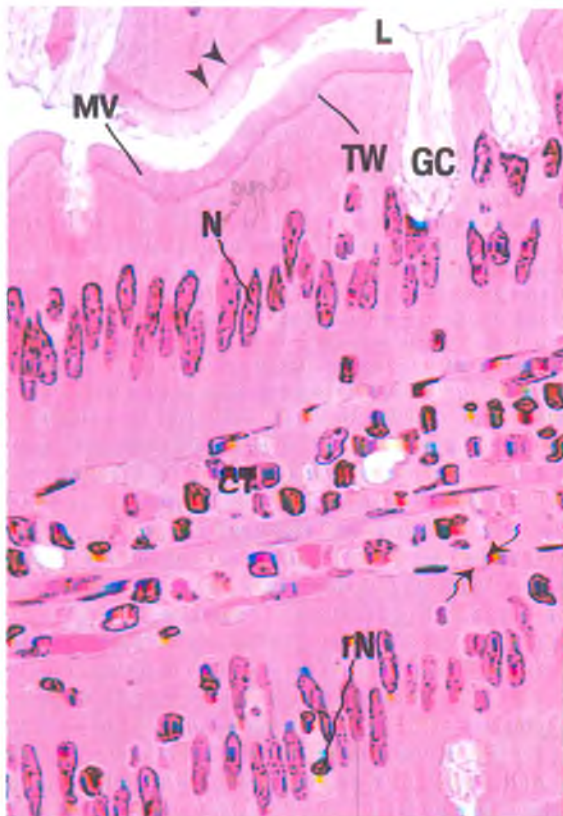


ФОТО 3

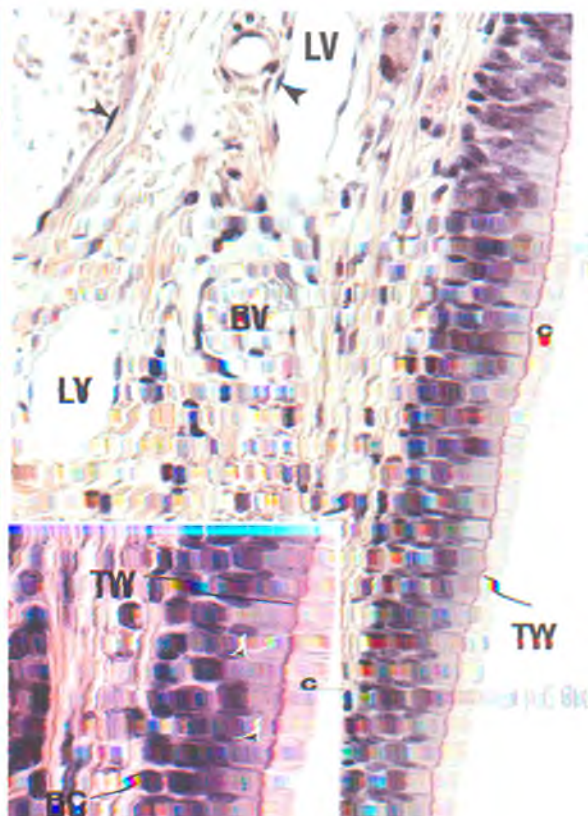


ФОТО 4

ФОТО 1 ■ Многослойный кубический эпителий выводного протока потовой железы кожи обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

На этой микрофотографии видны поперечный срез выводного протока и многочисленные тангенциальные срезы концевого отдела потовой железы. Выводной проток выстлан двумя слоями эпителиальных клеток. Хотя границы эпителиальных клеток различимы плохо, расположения ядер слоями свидетельствует о том, что этот эпителий — многослойный. Хорошо видно, что эпителиальные клетки кубической формы. Снаружи проток окружён базальной мембраной. Концевой (секреторный) отдел потовой железы выстлан однослойным кубическим эпителием. Найдите кровеносный капилляр между концевыми отделами. В его просвете расположен эритроцит, а ядро, выбухающее в просвет сосуда, принадлежит эндотелиальной клетке (стрелка). Большие пустые пространства справа — просветы лимфатических сосудов, выстланные плоскими эндотелиоцитами, цитоплазма которых (острие стрелки) различима только у полюсов ядер.

ФОТО 3 ■ Многослойный плоский ороговевающий эпителий кожи ладони руки. Заливка в парафин. × 132

Ладонь руки покрыта толстым многослойным плоским ороговевающим эпителием (эпидермисом). В отличие от неороговевающего эпителия пищевода (фото 2), ороговевающий эпителий покрыт толстым слоем роговых чешуек, который защищает более глубокие слои клеток от механического повреждения, высыхания и проникновения микробной флоры. Различные слои эпидермиса детально рассматриваются в главе 11, здесь же отметим лишь некоторые их особенности. Обратите внимание, что интердигитации между сосочками дермы и гребешками эпидермиса значительно увеличивают площадь поверхности их контакта, что обеспечивает не только более прочное прикрепление этих тканей, но и, как следствие, поступление большего числа питательных веществ в эпителий из соединительной ткани. Базальная мембрана представлена тонкой прослойкой между эпителием и соединительной тканью. Базальный слой эпидермиса, называемый герминативным, состоит из призматических клеток, обладающих высокой митотической активностью. Образующиеся здесь клетки перемещаются в поверхностные слои, одновременно с этим меняя свою морфологию и белковый состав, соответственно изменяется и их название. В нижнем правом углу микрофотографии виден проток потовой железы, пронизывающий все слои эпителия (стрелки).

ФОТО 2 ■ Многослойный плоский неороговевающий эпителий пищевода. Заливка в пластмассу. × 270

Эпителий пищевода — яркий пример многослойного плоского неороговевающего эпителия. Он состоит из 30–35 слоёв клеток. Самый нижний слой кубических клеток, лежащий на базальной мембране, — базальный. Он является камбием для многослойного плоского эпителия. В результате митоза клетки базального слоя перемещаются в вышележащие слои. По мере созревания и миграции во всё более и более поверхностные слои эпителия клетки уплощаются. К тому моменту, когда они достигнут поверхности эпителия и в итоге слущатся в просвет пищевода, клетки приобретут плоскую (чешуйчатую) форму. Эпителий не содержит кровеносных сосудов, и его питание осуществляется путём диффузии из кровеносных сосудов подлежащей соединительной ткани. Эндотелий кровеносных сосудов, подэпителиальной соединительной ткани определяется по рассеянному, выбухающему в просвет сосудов ядрам. Сравнивая эти два эпителия (многослойный плоский и однослойный плоский), можно легко увидеть разницу между ними.

ФОТО 4 ■ Переходный эпителий мочевого пузыря обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

Мочевой пузырь, как и большая часть мочевыводящих путей, выстлан специализированным типом многослойного эпителия — переходным эпителием. Этот препарат изготовлен из стенки спавшегося мочевого пузыря, о чём свидетельствуют выпуклые большие куполообразные клетки поверхностного слоя эпителия, некоторые из которых двуядерные (стрелка). Эпителиальные клетки, лежащие на базальной мембране, очень маленькие, но по мере их перемещения в вышележащие слои эпителиального пласта они увеличиваются и приобретают грушевидную форму. Когда мочевой пузырь переполнен (то есть расширен), толщина эпителиального слоя уменьшается, а форма эпителиальных клеток при этом становится все более и более уплощенной, в зависимости от степени наполнения пузыря мочой. Поверхность контакта эпителия и соединительной ткани чёткая, плоская, с незначительными интердигитациями. Под эпителием располагается соединительная ткань с многочисленными кровеносными сосудами (множественные поперечные срезы артериол и венул). Обратите внимание на плоские эндотелиальные клетки, ядра которых выбухают в просвет кровеносных сосудов (острие стрелки).

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

A	артериола	EL	просвет пищевода	R	гребешок эпидермиса
BL	базальный слой	K	слой роговых чешуек	гС	куполообразные клетки поверхностного слоя
BM	базальная мембрана	L	просвет	s	секреторный отдел
CP	капилляр	LV	лимфатический сосуд	V	венула
CT	соединительная ткань	N	ядро		
D	проток	P	сосочек дермы		

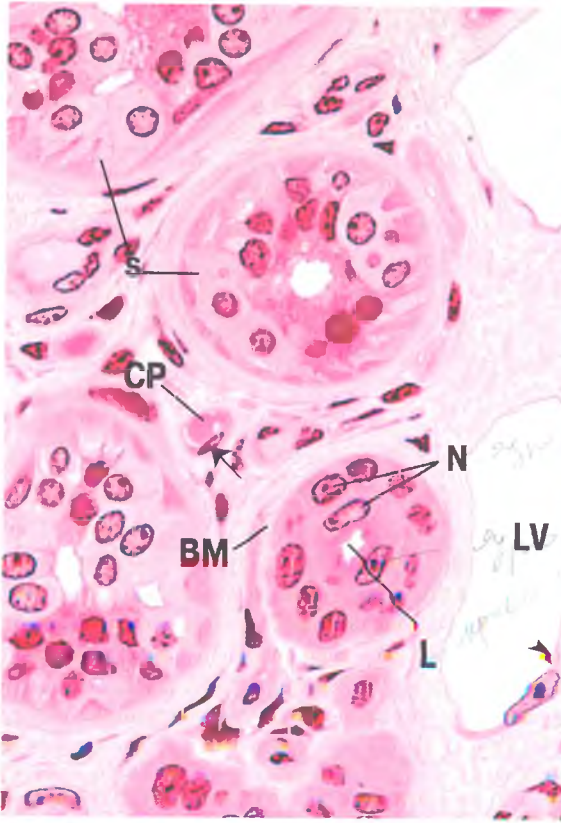


ФОТО 1

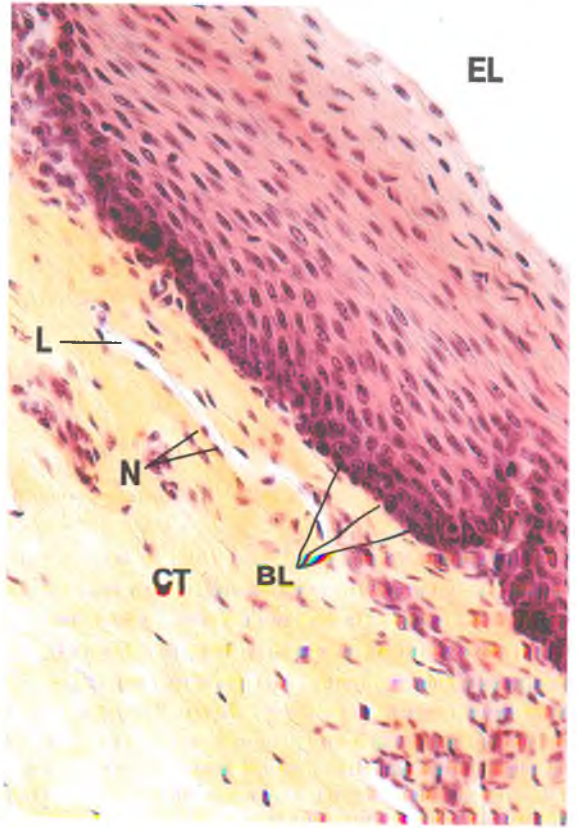


ФОТО 2

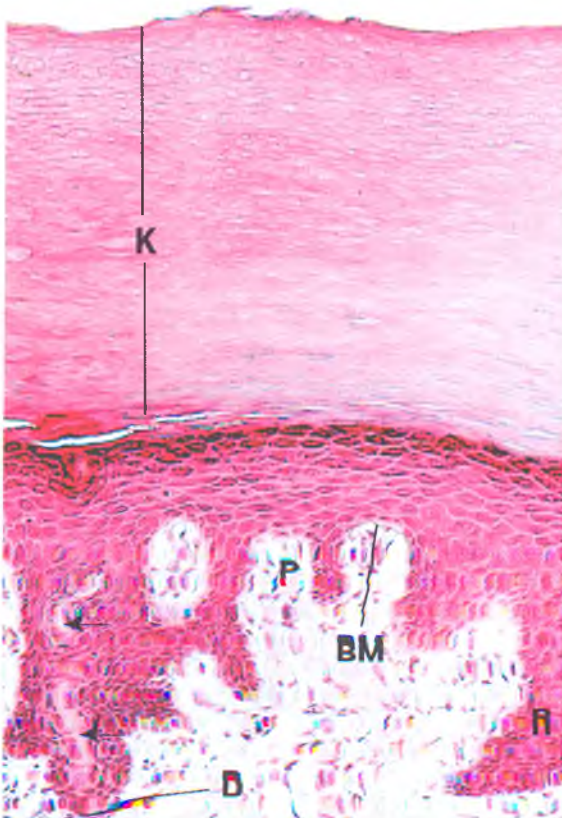


ФОТО 3

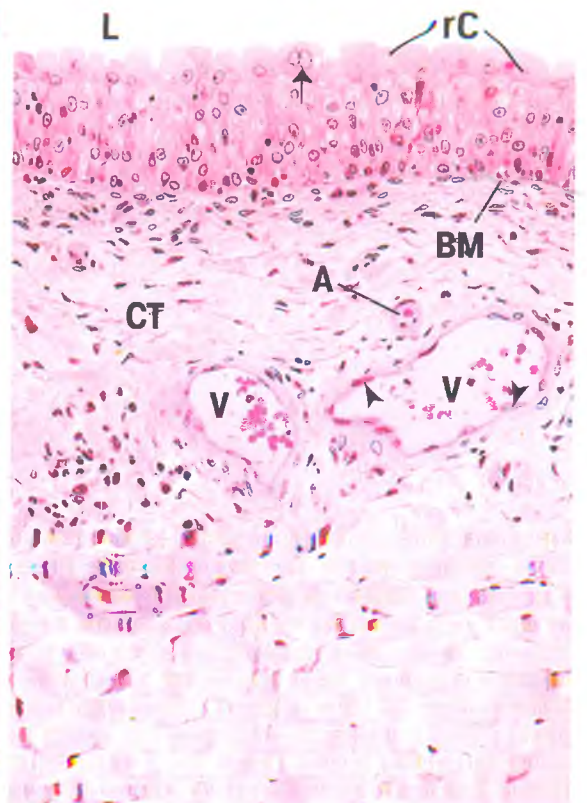


ФОТО 4

ИЛЛЮСТРАЦИЯ 2-3 ■ Многорядный (псевдомногослойный) реснитчатый цилиндрический эпителий

ФОТО 1 Многорядный (псевдомногослойный) реснитчатый цилиндрический эпителий трахеи хомяка. Электронная микроскопия. × 6 480

В многорядном реснитчатом цилиндрическом эпителии трахеи имеется несколько типов клеток, некоторые из которых видны на этой электронограмме. Поскольку это косой срез эпителия, то на снимке плохо видно, что все клетки эпителия располагаются на базальной мембране. Реснитчатые клетки — первый тип клеток, различимый на этой электронограмме. Они слабо контрастированы. В цитоплазме этих клеток содержится шероховатая ЭПС, митохондрии и аппарат Гольджи. На апикальной поверхности реснитчатых клеток расположены многочисленные реснички и микроворсинки. Реснички, некоторые из которых срезаны поперёк, покрыты плазмолеммой. В их центре расположена аксонема. Реснички закреплены в терминальной сети за счёт базальных телец. Митохондрии в этой области клетки на разрезе округлые. Слизистые или бокаловидные

клетки, — второй тип клеток, различимый на этой электронограмме. Они вырабатывают густой, вязкий секрет, который находится в многочисленных секреторных гранулах в цитоплазме апикальной части клетки. Белковый компонент секрета синтезируется в шероховатой ЭПС, в то время как большая часть углеводных групп присоединяется к белку в аппарате Гольджи. Слизистые клетки — нереснитчатые, хотя на их апикальной поверхности имеются короткие микроворсинки цитоплазмы и микроворсинки. После того как бокаловидные клетки выделяют секрет, они становятся похожими на каёмчатые клетки: цитоплазма больше не содержит секреторных гранул, а микроворсинки становятся удлиненными. Такие клетки могут быть распознаны по нитевидным структурам в цитоплазме надъядерной зоны. В нижнем правом углу этого снимка близко к базальной мембране эпителия расположен кровеносный капилляр, содержащий эритроцит. Его эндотелиоцит уплощён (предоставлено E. McDowell).

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

A	аксонема	CC	реснитчатая клетка	MV	микроворсинка
BB	базальное тельце	EC	эндотелиоцит	RBC	эритроцит
BL	базальная мембрана	G	аппарат Гольджи	rER	шероховатая эндоплазматическая сеть
C	ресничка	M	митохондрия	SG	секреторная гранула
Ca	кровеносный капилляр	MC	слизистая клетка		

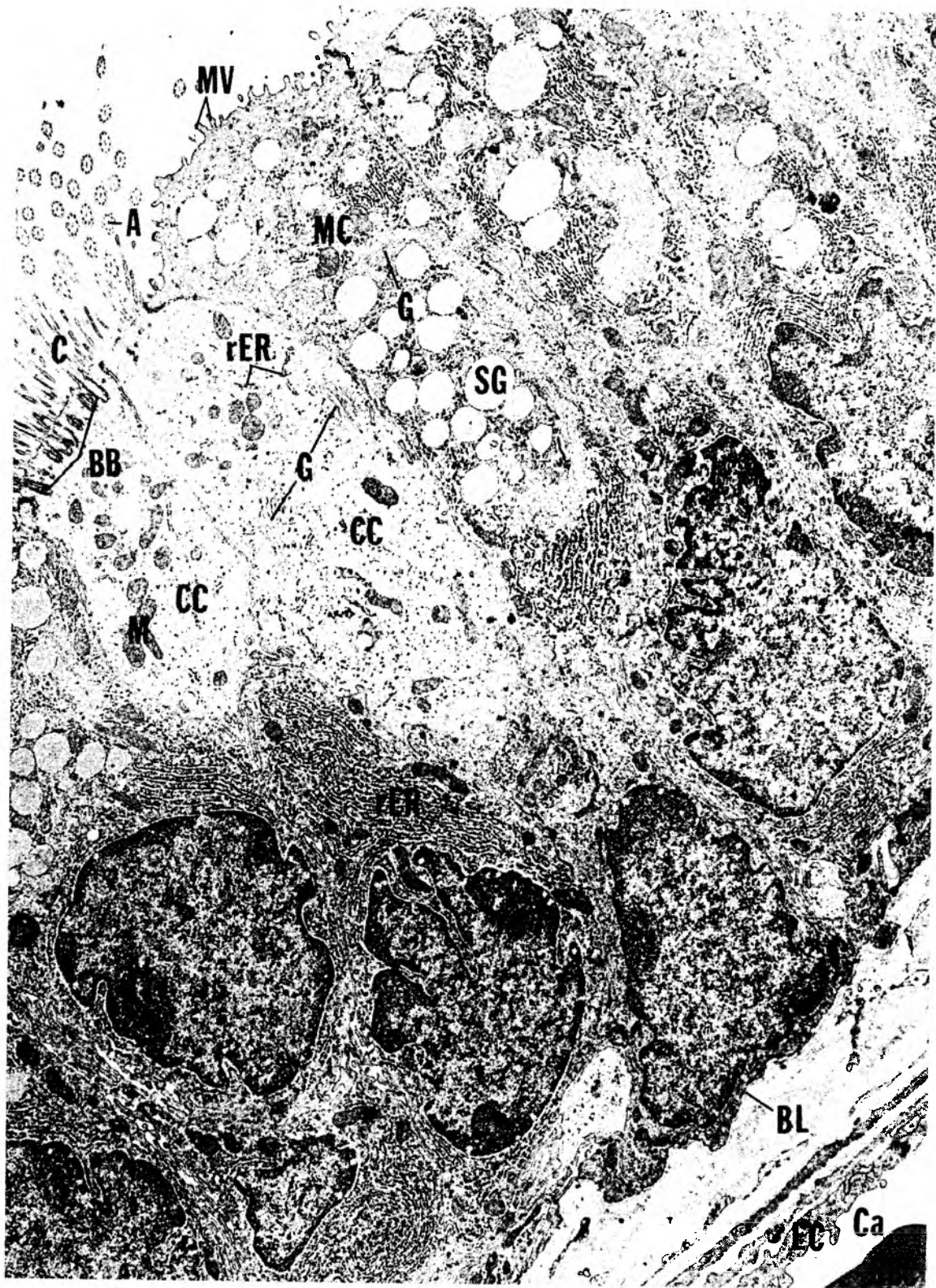


ФОТО 1

ФОТО 1 Соединение эпителиальных клеток потовой железы человека. Электронная микроскопия. × 27 815

На электронограмме представлен межклеточный каналец, который расположен между светлыми клетками эккринной потовой железы, контрастированный железозианидом, восстановленным четырёхокисью осмия. Плотное соединение (стрелки) отделяет просвет межклеточного каналца от базолатерального межклеточного пространства. В одной из эпителиальных клеток видно ядро [Briggman J., Bank H., Bigelow J., Graves J., Spicer S. *Am J Anat* 162:357–368, 1981].

ФОТО 2 Запирающие зоны эпителиальных клеток потовой железы человека. Электронная микроскопия. × 83 700

На фото представлена реплика сложного плотного соединения двух светлых клеток эккринной потовой железы (вдоль межклеточного каналца), полученная методом замораживания–скальвания. Рассмотрите плавный переход области волнистых, непересекающихся, плотно расположенных элементов (гребешков белковых глобул) в участок сложного соединения. На «ступеньке» скола (стрелки) плазматической мембраны прилегающей светлой клетки видно, что структура гребешков на Е-поверхности соответствует структуре борозд на Р-поверхности. Латеральное остриё стрелки, чуть сбоку от скола, видно, что тяжи белковых глобул лежат на некотором расстоянии от кромки просвета межклеточного каналца. Направление нанесения платины на реплику показано стрелкой в кружочке [Briggman J., Bank H., Bigelow J., Graves J., Spicer S. *Am J Anat* 162:357–368, 1981].

■ **ОБОЗНАЧЕНИЯ**

IC межклеточный каналец N ядро

ФОТО 1 Бокаловидные клетки подвздошной кишки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

Бокаловидные клетки — одноклеточные экзокринные железы, расположенные среди клеток однослойного призматического и многоядного (псевдомногослойного) цилиндрического эпителия. На этой микрофотографии ворсинки подвздошной кишки среди призматических каёмчатых эпителиоцитов лежат многочисленные бокаловидные клетки. Щёточная каёмка отчётливо видна у призматических клеток (остриё стрелки), а у бокаловидных клеток различима слабо. Расширенная апикальная часть бокаловидной клетки, известная как «сумка», заполнена муцином, который, выделяясь в просвет кишки, покрывает и защищает её эпителиальную выстилку. В нижнем правом углу микрофотографии видно, что однослойный цилиндрический эпителий срезан по касательной на уровне ядер клеток. За счёт этого складывается впечатление его многослойности (звездочка). Эпителий выше двойных стрелок — однослойный призматический. Единичные округлые ядра среди эпителиальных клеток принадлежат лимфоцитам, мигрирующим через эпителий в просвет кишки. Область, ограниченная рамкой, при более высоком увеличении представлена на фото 2.

ФОТО 2 Бокаловидные клетки подвздошной кишки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Для демонстрации морфологии бокаловидной клетки на светооптическом уровне на этой микрофотографии при большем увеличении представлена область фото 1, ограниченная рамкой. Ядро бокаловидной клетки оптически плотное за счёт конденсированного хроматина. Муцин, секретлируемый бокаловидной клеткой, содержится в расширенной апикальной части её цитоплазмы, в так называемой муциновой «сумке». Во время изготовления гистологического препарата при обезвоживании он был частично осаждён и частично растворён. Между ядром и муциновой «сумкой» расположена зона аппарата Гольджи. Там происходит изменение белков и упаковка секреторных гранул для последующего выведения ими секрета. Бокаловидная клетка лежит на базальной мембране, при этом её базальный отдел очень узкий, он как бы «втиснут» между соседними призматическими эпителиальными клетками. Хотя терминальная сеть и щёточная каёмка у бокаловидной клетки сильно редуцированы, тем не менее, они видны (остриё стрелки). Круглые ядра в толще эпителиального пласта принадлежат лейкоцитам, мигрирующим через эпителий в просвет подвздошной кишки.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

b	базальный отдел бокаловидной клетки	GC	бокаловидная клетка	N	ядро
BM	базальная мембрана	GZ	зона аппарата Гольджи	rN	круглое ядро
EC	призматическая эпителиальная клетка	L	просвет кишки	T	муциновая «сумка» бокаловидной клетки
		m	муцин		

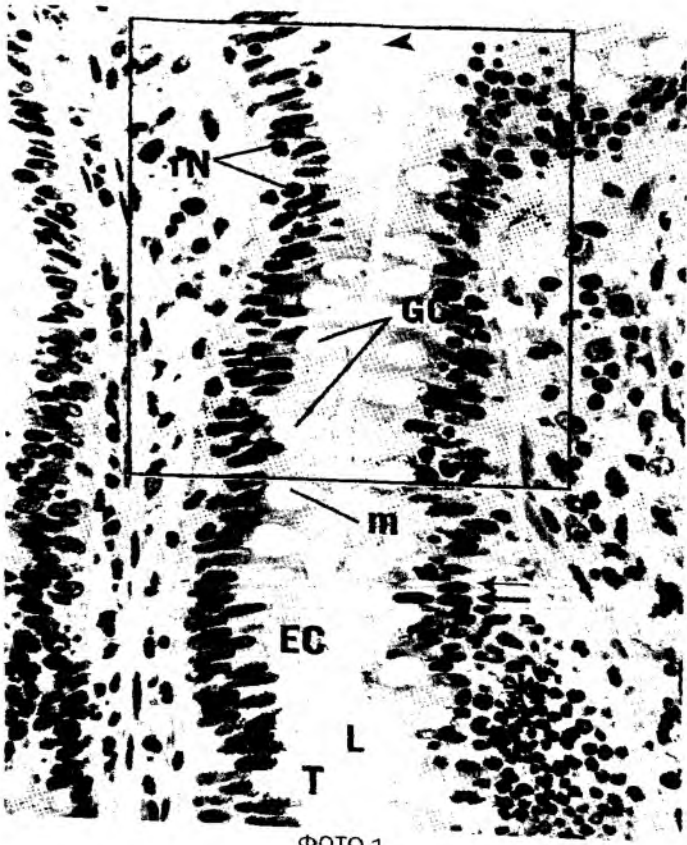


ФОТО 1

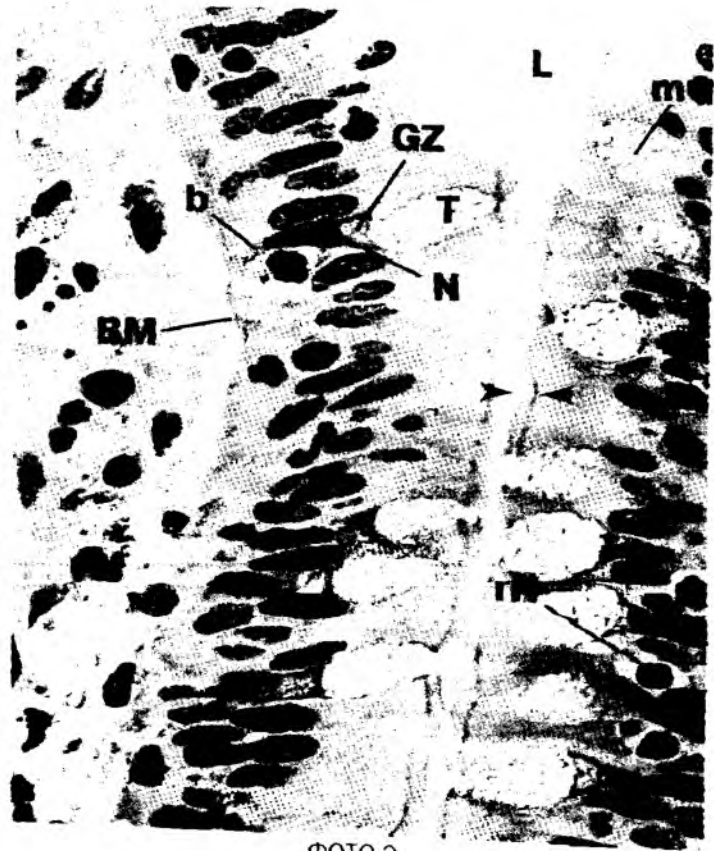


ФОТО 2

ФОТО 3 : Сальная железа кожи волосистой части головы. Заливка в парафин. × 132

Сальные железы расположены практически по всей тонкой коже. В участках оволосения сальные железы, как правило, связаны с волосяными фолликулами, в неоволосённых участках кожи они расположены вне связи с волосом. Сальные железы выделяют кожное сало в волосяной фолликул. Эти железы представляют собой грушевидные мешочки (альвеолы) с короткими выводными протоками. Снаружи каждая из них окружена тонкой соединительнотканной капсулой. Каждая альвеола сальной железы заполнена крупными, бесформенными клетками с ядрами на различных стадиях дегенерации (стрелки). В периферических отделах альвеол, на базальной мембране, расположены мелкие, кубические базальные клетки, которые выполняют камбиальную роль. По мере продвижения от периферии альвеолы к выводному протоку клетки увеличиваются и накапливают в своей цитоплазме жировые включения. Около выводного протока вся клетка дегенерирует и распадается, становясь секретом железы. Сальные железы классифицируются как простые, разветвлённые, альвеолярные с голокриновым способом секреции. Мышца, поднимающая волос (гладкомышечные клетки), связана и с волосяным фолликулом, и с сальными железами. На микрофотографии выше сальной железы видны секреторные отделы и выводные протоки потовой железы.

ФОТО 4 : Эккринные потовые железы кожи. Заливка в парафин. × 270

Эккринные потовые железы — самые многочисленные и наиболее распространённые железы в организме. Они представляют собой простые, неразветвлённые, сильно извитые трубчатые железы, вырабатывающие водянистый секрет. Секреторный отдел железы состоит из однослойного кубического эпителия, в котором выделяют два типа клеток: светлые (большинство клеток секреторного отдела) и тёмные (их обычно трудно разглядеть в световой микроскоп). Вокруг секреторного отдела располагаются миоэпителиальные клетки, которые своими многочисленными ветвящимися отростками обхватывают секреторную трубочку и, сокращаясь, выдавливают из неё секрет. Протоки потовых желез выстланы многослойным кубическим эпителием, клетки которого значительно меньше по размерам, чем клетки секреторных отделов, поэтому в гистологических срезах выводные протоки всегда более тёмные, чем секреторные отделы. Большие, оптически пустые пространства — жировые клетки (адипоциты). Около потовой железы расположены многочисленные мелкие кровеносные сосуды (стрелки).

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

AC	жировая клетка	EC	призматическая эпителиальная клетка	MC	миоэпителиальная клетка
b	базальный отдел бокаловидной клетки	f	жировые включения	N	ядро
BC	базальная клетка	GC	бокаловидная клетка	rN	круглое ядро
BM	базальная мембрана	GZ	зона аппарата Гольджи	s	секреторный отдел
Ca	капсула	L	просвет кишки	se	секреторный продукт
D	проток	M	гладкая мышца	T	муциновая «сумка» бокаловидной клетки
		m	муцин		

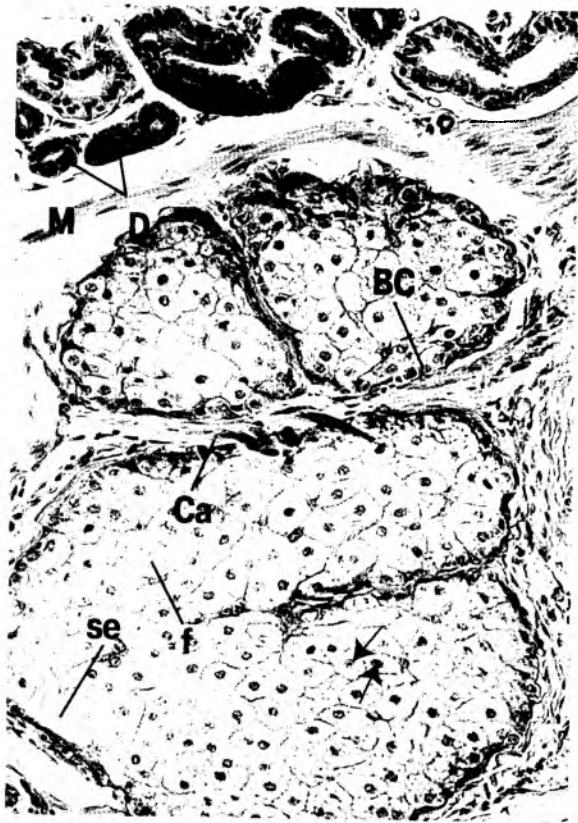


ФОТО 3

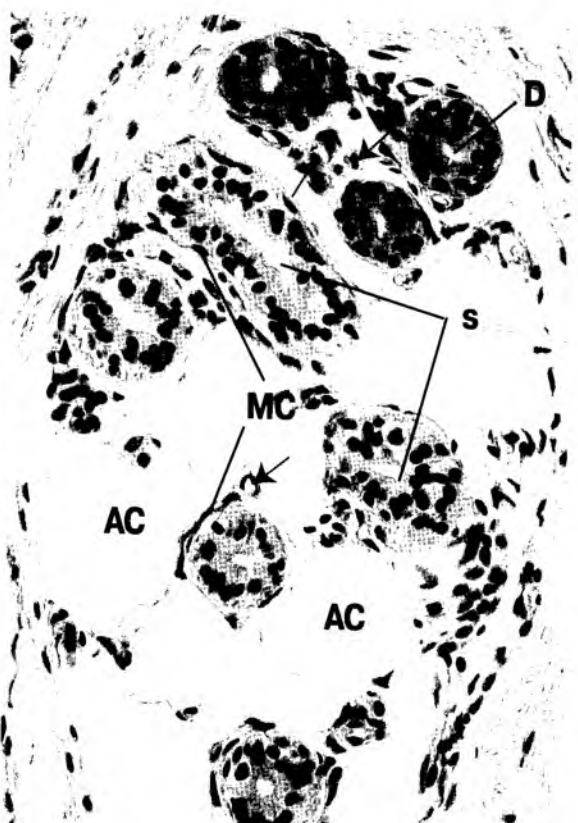


ФОТО 4

ФОТО 1 Сложная трубчато-альвеолярная белковая железа. Поджелудочная железа обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

На этой микрофотографии представлена экзокринная часть поджелудочной железы — сложной трубчато-альвеолярной белковой железы. Система её выводных протоков изложена в главе 15 («Пищеварительная система»). Здесь будут рассмотрены только её секреторные клетки. На поперечном разрезе ацинусы представляют собой округлые скопления белковых секреторных клеток, в центре которых виден маленький просвет. Каждый ацинус окружён тонкими прослойками соединительной ткани. Секреторные клетки — трапециевидной формы. Ядра их округлые, расположены у основания клетки. Цитоплазма имеет зернистый вид за счёт многочисленных гранул зимогена — пузырьков, ограниченных мембраной и содержащих неактивные пищеварительные ферменты. Гранулы являются производными аппарата Гольджи.

ФОТО 3 Сложная трубчато-альвеолярная смешанная железа. Подъязычная слюнная железа обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Подъязычная слюнная железа — главным образом слизистая, сложная трубчато-альвеолярная железа, содержит много слизистых трубочек и ацинусов. На этой микрофотографии хорошо видны слизистые ацинусы, имеющие чёткий просвет. Слизистые клетки — трапециевидной формы, их границы хорошо различимы (двойные стрелки). Ядра этих клеток овальные, расположены в базальной части клетки, параллельно её базальной поверхности, за счёт чего слизистые клетки легко отличить от белковых, у которых ядра круглые. Цитоплазма слизистых клеток содержит многочисленные вакуолеподобные структуры, придающие ей пенный вид. Белковый компонент секрета этой железы производится немногочисленными белковыми клетками, сгруппированными в виде шапочек на слизистых ацинусах (белковые полулуния Джануцци). Секреторные продукты клеток белковых полулуний поступают в просвет ацинуса через мелкие межклеточные пространства между слизистыми клетками.

ФОТО 2 Сложные трубчато-альвеолярные слизистые железы мягкого нёба. Заливка в парафин. × 132

Сложные трубчато-альвеолярные железы нёба — исключительно слизистые и секреторуют густую, вязкую слизистую слюну. Секреторные отделы этих желёз в препарате имеют округлую форму с хорошо различимым просветом. Они окружены тонкими прослойками соединительной ткани. Слизистые клетки — трапециевидной формы, их ядра видны как тёмные плотные уплощённые структуры, расположенные параллельно базальной мембране в базальной части цитоплазмы. Цитоплазма пенного вида, гематоксилином и эозином окрашивается в светлые серовато-синие тона.

ФОТО 4 Сложная трубчато-альвеолярная смешанная железа. Подчелюстная слюнная железа обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Подчелюстная слюнная железа — сложная трубчато-альвеолярная железа, которая так же, как и подъязычная железа (фото 3), вырабатывает смешанный секрет. В отличие от подъязычной в подчелюстной железе среди многочисленных чисто белковых ацинусов содержится некоторое количество смешанных ацинусов (слизистые ацинусы, накрытые колпачком белковых полулуний Джануцци). В подчелюстной железе хорошо развита система выводных протоков. При окрашивании гематоксилином и эозином цитоплазма белковых клеток базофильная. Просветы белковых ацинусов настолько маленькие, что практически не видны, в то время как у слизистых ацинусов они хорошо различимы. Цитолемма боковых поверхностей слизистых клеток (стрелки) чёткая, а у белковых она видна с трудом. Обратите внимание на цитоплазму белковых и слизистых клеток, а также на различия в плотности хроматина их ядер.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

СТ	соединительная ткань	N	ядро	SD	белковые полулуния
D	выводной проток	PC	слизистая клетка	ZG	гранулы зимогена
L	просвет ацинуса	SA	белковые ацинусы		

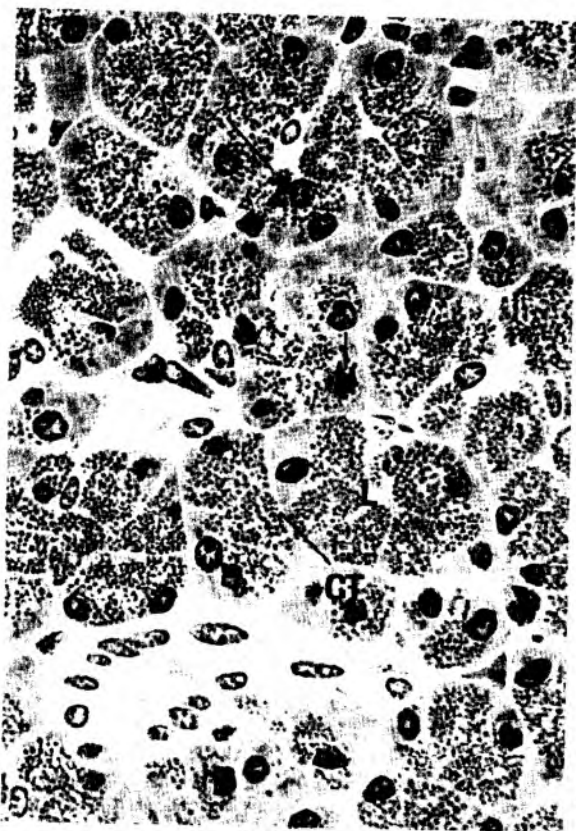


ФОТО 1



ФОТО 2

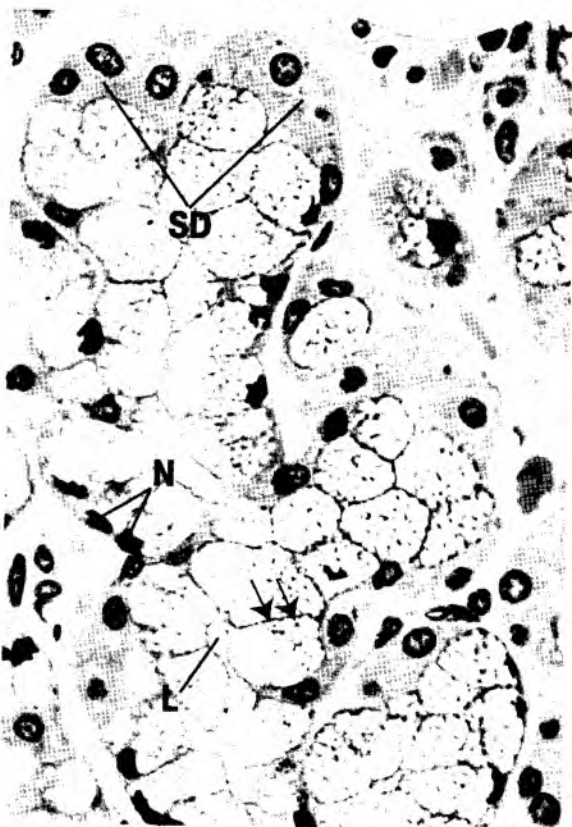


ФОТО 3

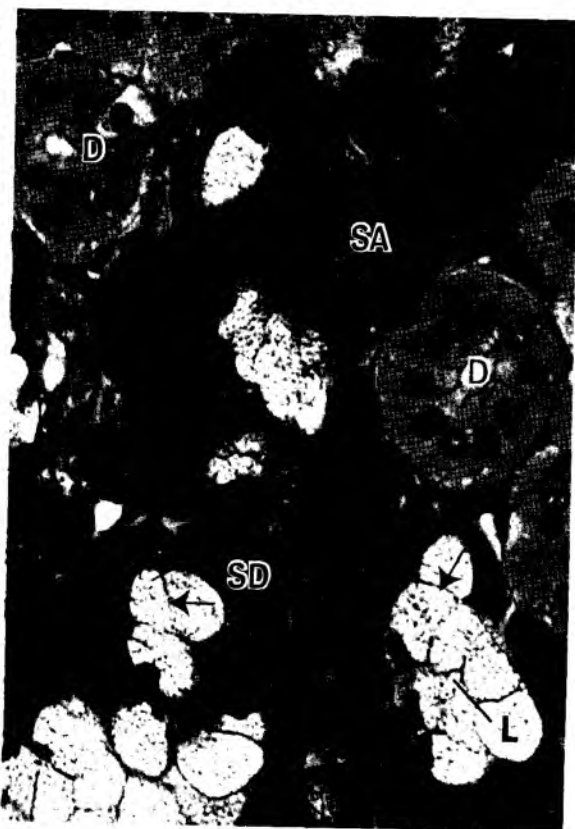


ФОТО 4

Соединительные ткани

Соединительные ткани входят в состав многих структур организма. Хотя эти ткани структурно и функционально разнообразны и имеют значительные различия, они рассматриваются как единая категория. Большинство соединительных тканей являются производными мультипотентной мезенхимы. Из мезенхимы развиваются кость, хрящ, сухожилия, связки, капсулы органов, кровь, гемопоэтические и лимфоидные клетки. Соединительные ткани выполняют многие функции, в том числе опорную, защитную, транспортную, накопительную (депонирующую), репаративную (участвуют в процессах заживления ран). В соединительных тканях, в отличие от эпителиальных, межклеточное вещество преобладает над клетками. Классификация соединительных тканей основана на характеристике их межклеточного вещества. В настоящее время предложено множество классификаций соединительных тканей, при этом точное распределение различных их подтипов отличается у различных авторов. Далее приведены общепринятые виды соединительных тканей.

I. Эмбриональные соединительные ткани (мезенхимы)

1. Мезенхимная соединительная ткань (собственно мезенхима)
2. Слизистая соединительная ткань

II. Соединительные ткани взрослого организма

1. Собственно соединительные ткани (волокнистые соединительные ткани):
 - а) рыхлая (ареолярная) волокнистая соединительная ткань;
 - б) ретикулярная ткань;
 - в) плотная неоформленная соединительная ткань;
 - г) плотные оформленные соединительные ткани:
 - коллагеновая плотная оформленная соединительная ткань;
 - эластическая плотная оформленная соединительная ткань.

2. Специализированные соединительные ткани:

- а) опорные ткани:
 - хрящевые ткани;
 - костные ткани;
- б) жировая ткань;
- в) кровь.

ВНЕКЛЕТОЧНЫЙ МАТРИКС

Внеклеточный матрикс собственно соединительных тканей представлен **волокнами, аморфным (основным) веществом и тканевой жидкостью.**

Среди соединительнотканых волокон выделяют коллагеновые, ретикулярные и эластические волокна. **Коллагеновые волокна** представляют собой пучки неэластичных фибрилл. Фибриллы, в свою очередь, состоят из субъединиц — молекул **тропоколлагена**, соединённых между собой и расположенных в шахматном порядке, что придаёт коллагеновой фибрилле характерную поперечную исчерченность с периодичностью 67 нм (схема 3–1). В некоторых типах коллагена, например в коллагене IV типа, который присутствует в базальных мембранах, поперечная исчерченность отсутствует. **Ретикулярные волокна** — тонкие ветвящиеся волокна, состоящие из коллагена III типа (ранее считалось, что они имеют различный состав) и содержащие большое количество углеводов. Они формируют тонкие сети вокруг гладкомышечных клеток, некоторых эпителиальных, жировых клеток, нервных волокон и кровеносных сосудов. Кроме того, они составляют структурный остов некоторых органов (например, печени и селезёнки). **Эластические волокна** названы так потому, что обладают высокой эластичностью: они могут быть растянуты в длину без разрыва примерно в 1,5 раза. Эластические волокна состоят из аморфного компонента (белка **эластина**) и окружающего его снаружи **микрофибрилярного компонента** (белка **фибрилина**). Они не

имеют поперечной исчерченности. Эластические волокна располагаются в местах, где требуется значительная гибкость и эластичность.

Аморфное (основное) вещество представляет собой гелеподобный матрикс, который заполняет промежутки между волокнами и клетками. Через него распространяется тканевая жидкость. Основное вещество состоит из гликозаминогликанов, протеогликанов и гликопротеинов. Главные компоненты гликозаминогликанов: гиалуроновая кислота, хондроитин-4-сульфат, хондроитин-6-сульфат, дерматансульфат и гепарансульфат. Протеогликаны состоят из осевого белка и ковалентно связанных с ним гликозаминогликанов. Эти вещества, особенно **фибронектин**, необходимы для облегчения прикрепления и дальнейшего перемещения клеток по соединительнотканым элементам (например, по коллагеновым волокнам).

Между эпителиальной и соединительной тканью находится неклеточная структура — **базальная мембрана**. Электронная микроскопия помогла выяснить её строение. Базальная мембрана включает базальную и ретикулярную пластинки. Базальная пластинка, в свою очередь, состоит из светлой и тёмной пластинок. **Светлая пластинка** — тонкий электроннопрозрачный слой между мембраной эпителиальной клетки и тёмной пластинкой базальной мембраны. В состав базальной пластинки входят ламинин, энтактин и коллаген IV типа (производные эпителиальных клеток), а также **фибронектин** и **перлакан** (соединительнотканного происхождения). Базальная пластинка при помощи фибронектина и якорных фибрилл, образованных коллагеном VII типа, часто контактирует (связывается) с ретикулярной пластинкой, которая представляет собой сеть ретикулярных волокон подлежащей соединительной ткани.

КЛЕТКИ

Далее перечислены клетки собственно соединительной ткани — рыхлой (ареолярной) волокнистой соединительной ткани (схема 3-2).

Фибробласты — основной тип клеток рыхлой волокнистой соединительной ткани. Их функция заключается в синтезе волокнистого (коллагеновых, эластических и ретикулярных волокон) и аморфного компонентов межклеточного вещества. Морфология этих клеток тесно связана с их функцией, т.е. с их синтетической активностью. Покоящиеся, или неактивные, фибробласты часто называют фиброцитами (термин, который в настоящее время употребляется всё реже).

Макрофаги (гистиоциты) — производные моноцитов. Они мигрируют в соединительную ткань, где **фагоцитируют** инородные частицы и усиливают иммунологическую активность лимфоцитов.

Плазматические клетки — главный тип клеток, присутствующий при **хроническом воспалении**. Эти клетки развиваются из В-лимфоцитов. Они синтезируют и выделяют иммуноглобулины.

Тучные клетки обычно располагаются возле мелких кровеносных сосудов, хотя взаимоотношение между ними окончательно неясно. Тучные клетки содержат многочисленные метакроматические гранулы, которые содержат гистамин (вещество, вызывающее сокращение гладкомышечных клеток), гепарин (антикоагулянт), **лейкотрипс** и **гемостатический фактор для эозинофилов**. Наличие на цитолемме тучных клеток рецепторов к иммуноглобулинам E позволяет этим клеткам у особо чувствительных лиц быстро выделять содержимое своих гранул (дегранулировать), что приводит к развитию **анафилактических реакций**, вплоть до развития опасного для жизни анафилактического шока.

Перициты расположены около кровеносных капилляров, и их взаимосвязь намного теснее, чем у тучных клеток, так как они покрыты общей с эндотелиоцитами базальной мембраной. Считается, что перициты, как клетки, способные к сокращению, принимают участие в регуляции тока крови по капиллярам. Кроме того, являясь плюрипотентными, они играют роль мезенхимных клеток в соединительной ткани взрослого организма. В настоящее время полагают, что мезенхимные клетки в организме взрослого человека отсутствуют.

Жировые клетки (адипоциты) могут формировать мелкие группы или более крупные скопления в рыхлой волокнистой соединительной ткани. Они **накапливают липиды**, формируя жировую ткань, которая изолирует и защищает внутренние органы.

Лейкоциты (клетки крови), покидая кровотока, проникают в соединительную ткань, где выполняют различные функции (см. главу 5).

ТИПЫ СОЕДИНИТЕЛЬНЫХ ТКАНЕЙ

Мезенхимная и слизистая соединительные ткани имеются только у зародыша. Мезенхимная соединительная ткань (собственно мезенхима) состоит из мезенхимных клеток и тонких ретикулярных волокон, расположенных в полужидком основном веществе. Слизистая соединительная ткань — более вязкой консистенции, чем мезенхима. В её межклеточном веществе содержатся

многочисленные фибробласты и пучки коллагеновых волокон. Она располагается в глубоких отделах кожи плода и в пуповине, где, окружая сосуды, составляет вартонов студень.

Рыхлая волокнистая соединительная ткань широко распространена в организме, так как она составляет большую часть поверхностной фасции и окружает нервно-сосудистые пучки. Клетки и межклеточные элементы, описанные ранее, формируют эту аморфную, водянистую ткань.

Ретикулярная соединительная ткань представлена сетью тонких ретикулярных волокон, которые составляют структурный остов костного мозга и многих лимфоидных структур, а также формируют каркас, окружающий некоторые клетки.

Жировая ткань состоит из жировых клеток, ретикулярных волокон и содержит многочисленные кровеносные сосуды. В организме она играет роль жирового депо, теплового изолятора и амортизатора.

Плотная неоформленная соединительная ткань состоит из крупных, неупорядоченно расположенных пучков коллагеновых волокон, переплетённых с немногочисленными эластическими и ретикулярными волокнами. Клетки плотной неоформленной соединительной ткани представлены фибробластами, макрофагами и единичными тучными клетками. Из плотной неоформленной соединительной ткани состоят дерма кожи и капсулы некоторых органов.

Плотная оформленная соединительная ткань может состоять как из толстых, идущих параллельно пучков коллагеновых волокон (сухожилия и связки), так и из параллельных пучков эластических волокон (выйная, жёлтая связка, и связка, подвешивающая половой член). Клетки плотных оформленных соединительных тканей (коллагеновой и эластической) представлены почти исключительно фибробластами.

ВНЕКЛЕТОЧНЫЙ МАТРИКС

Основное (аморфное) вещество

Основными компонентами аморфного вещества являются гликозаминогликаны, протеогликаны и гликопротеины. Гликозаминогликаны представляют собой линейные полимеры повторяющихся дисахаридов, один из которых всегда гексозамин, другой — гексуриновая кислота. Все гликозаминогликаны (хондроитинсульфат, дерматансульфат, гепарансульфат, гепарин и кератансульфат), за исключением гиалуроновой кислоты, являясь сульфатированными, имеют преимущественно отрицательный заряд.

Гликозаминогликаны, связываясь с осевым белком, формируют крупные молекулы протеогликанов, которые, в свою очередь, связываются с гиалуроновой кислотой. Таким образом формируются гигантские молекулярные агрегаты с огромными электрохимически активными областями, которые привлекают воду и осмотические катионы (например, Na^+), после чего превращаются в высокогидратированные молекулы, придающие внеклеточному матриксу упругость.

Гликопротеины представляют собой крупные полипептидные молекулы с углеводными боковыми цепями. Основные гликопротеины: ламинин, энтактин (производные эпителиальных клеток), тенаascin (производное глиальных клеток эмбриона), фибронектин, хондронектин, остеоонектин (производные клеток соединительной ткани). Цитолемма многих клеток содержит интегринны — особые трансмембранные белки, обладающие рецепторными участками для одного или нескольких из вышеперечисленных гликопротеинов. Кроме того, гликопротеины, связываясь с коллагеном, облегчают прикрепление клеток к элементам внеклеточного матрикса.

Волокна

Коллагеновые волокна

Коллагеновые волокна — самые распространённые волокна соединительной ткани. Они не обладают эластичностью и состоят из расположенного в шахматном порядке белка тропоколлагена, построенного из трёх полипептидных α -цепей. Есть по меньшей мере двенадцать типов коллагена, различающихся последователь-

ностью аминокислот в их α -цепях. Треть всех аминокислот коллагена составляет глицин, в значительных количествах содержатся пролин, гидроксипролин, лизин и гидроксизисин.

В организме человека самыми распространёнными коллагенами являются коллаген I типа (дерма кожи, кость, капсулы органов, волокнистый хрящ, дентин, цемент), коллаген II типа (гиалиновый и эластический хрящи), коллаген III типа (ретикулярные волокна), коллаген IV типа (тёмная пластинка базальной мембраны), коллаген V типа (плацента) и коллаген VII типа (якорные фибриллы базальной мембраны). За исключением коллагена IV типа, все коллагеновые волокна имеют поперечную исчерченность с интервалом в 67 нм — следствие особого упорядоченного расположения тропоколлагена.

Синтез коллагена

Синтез коллагена происходит в шероховатой ЭПС, где на рибосомах под контролем иРНК образуется три α -цепи (препроколлаген). В цистернах шероховатой ЭПС пролиновые и лизиновые остатки гидроксилируются, а затем при участии витамина С гидроксизисиновые остатки гликозилируются. Каждая α -цепь и на аминок-, и на карбоксильных концах имеет пропептиды (телопептиды), которые отвечают за точное выравнивание α -цепей при формировании тройной спирали молекулы проколлагена.

Окаймлённые транспортные пузырьки переносят проколлаген в аппарат Гольджи, где к нему присоединяются боковые углеводные цепи (гликозилирование). Затем через транс-сеть аппарата Гольджи проколлаген в секреторных гранулах (неокаймлённых пузырьках) транспортируется к плазмолемме фибробласта и выделяется экзоцитозом. На плазмолемме фибробласта проколлагеновая пептидаза отщепляет от проколлагена пропептиды, формируя тропоколлаген.

Внеклеточные молекулы тропоколлагена путём самосборки формируют фибриллы с характерной поперечной исчерченностью с интервалом в 67 нм. Коллаген IV типа состоит из проколлагена, а не из тропоколлагена, поэтому он не имеет поперечной исчерченности.

Ретикулярные волокна

Ретикулярные волокна состоят из коллагена III типа. Они более тонкие, чем другие коллагено-

вые волокна (содержащие коллаген I типа), и имеют более высокое содержание углеводных составляющих, чем другие типы коллагена. При импрегнации серебром гистологических препаратов серебро осаждается преимущественно на ретикулярных волокнах, придавая им коричневый либо чёрный цвет.

Эластические волокна

Эластические волокна могут растягиваться до 150% в длину без разрыва. Они состоят из микрофибрилл фибриллина и аморфного белка эластина. В состав эластина входят десмозин и изодесмозин (производные аминокислот), которые придают этим волокнам эластичность. Молекулы эластина поперечно сшиты ковалентными связями их лизиновых остатков, за счёт чего формируются сети молекул.

Внеклеточная (тканевая) жидкость

Внеклеточная (тканевая) жидкость — жидкий компонент внеклеточного матрикса. По своему составу она сходна с плазмой крови; покидая кровоток в артериальной части ка-

пилляров, жидкость поступает во внеклеточный матрикс, фильтруется через него и затем возвращается в кровеносное русло либо через венозный конец капилляров, либо через лимфатические капилляры. Во время диффузии плазмы крови через внеклеточный матрикс к клеткам соединительной ткани поступают кислород и питательные вещества и одновременно удаляются продукты их обмена и углекислый газ.

ЖИРОВАЯ ТКАНЬ

Существует два типа жировой ткани: белая и бурая.

Белая жировая ткань

Клетки белой жировой ткани (однокамерные или унилокулярные липоциты) накапливают триглицериды в одной крупной капле, которая занимает большую часть её цитоплазмы. Белые липоциты синтезируют липопротеинлипазу, которая транспортируется на мембраны эндо-

Клинические аспекты

Формирование келоида

В процессе заживления ран первым синтезируется непрочный коллаген III типа, который затем замещается намного более прочным коллагеном I типа. У некоторых лиц, особенно часто у лиц негроидной расы, в процессе заживления ран формируется избыточное количество коллагена, таким образом формируются грубые, возвышающиеся над кожей рубцы, называемые келоидными.

Цинга

Цинга — заболевание, обусловленное дефицитом витамина С, проявляющееся повышенной кровоточивостью дёсен, шатающимися и выпадающими зубами и другими симптомами. Витамин С необходим для гидроксирования пролина, что обеспечивает не только правильное формирование молекул тропоколлагена, но и дальнейшее образование фибрилл и волокон коллагена, необходимых для крепления зубов поддерживающим аппаратом.

Синдром Марфана

В организме пациентов с синдромом Марфана (генетический дефект в 15-й хромосоме, в которой локализуется ген, кодирующий синтез фибриллина) неразвиты эластические волокна. Эти пациенты предрасположены к спонтанному разрыву аорты.

Отёк

Выделение тучными клетками при воспалении гистамина и лейкотриенов повышает проницаемость капилляров, вследствие чего локально увеличивается содержа-

ние тканевой жидкости. Такое состояние проявляется выраженным отёком ткани.

Ожирение

Существует два типа ожирения: гипертрофическое (обусловленное увеличением размера жировых клеток в связи с накоплением в них жира; развивается у взрослых) и гиперпластическое (характеризуется увеличением количества жировых клеток вследствие перекармливания новорожденного в первые несколько месяцев жизни; этот тип ожирения, как правило, сохраняется в течение всей жизни пациента).

Системная красная волчанка

Системная красная волчанка (СКВ) — аутоиммунное заболевание (коллагеноз), которое приводит к поражению соединительной ткани внутренних органов, а также сухожилий и суставов. Клинические проявления зависят от типа и количества аутоантител. Заболевание может протекать как в лёгкой, так и в тяжёлой форме. Вследствие разнообразия клинических симптомов СКВ может иметь сходство с другими заболеваниями (например, с тупыми неинтенсивными ночными болями в конечностях у детей, артритом, эпилепсией и даже с психическими заболеваниями). Для СКВ характерно поражение кожи, суставов, сердца, лёгких, почек, нервной системы, гематологические нарушения (анемия, лейкопения, тромбоцитопения). Наиболее важные лекарственные средства, применяемые при лечении СКВ, — глюкокортикоиды, цитотоксические препараты, нестероидные противовоспалительные средства и др.

телиоцитов кровеносных капилляров. Там она гидролизует хиломикроны и липопротеины очень низкой плотности до жирных кислот и моноглицеридов, которые, в свою очередь, диффундируя в цитоплазму жировых клеток, реэстерифицируются в триглицериды. Гормон-зависимая липаза, активируемая цАМФ, гидролизует запасённые жировыми клетками липиды (триглицериды) до жирных кислот и глицерина, которые, поступая в кровоток и соединяясь с альбумином, транспортируются по всему организму в места, где в них имеется потребность.

Бурая жировая ткань

Клетки бурой жировой ткани (**многокамерные** или **мультилокулярные липоциты**) в организме взрослого человека редки. Они часто встречаются у новорожденных и у животных, впадающих в зимнюю спячку. В цитоплазме бурых липоцитов имеются многочисленные липидные капли и митохондрии. Последние способны к разобщению процессов окисления и фосфорилирования. Вследствие этого митохондрии, вместо того чтобы синтезировать АТФ, выделяют тепло, пробуждая животное от зимней спячки.

ЭМБРИОНАЛЬНЫЕ СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ (МЕЗЕНХИМЫ)

Мезенхимная соединительная ткань

Клетки

Мезенхимные клетки имеют звёздчатую либо веретеновидную форму с многочисленными длинными отростками, которыми они контактируют между собой. Ядро — крупное, с чёткими контурами. Цитоплазма — скудная, окрашивается бледно. Мембрана клетки видна нечётко.

Межклеточное вещество

Имеет оптически пустой вид, содержит незначительное количество тонких ретикулярных волокон. Хорошо видны мелкие кровеносные сосуды.

Слизистая соединительная ткань

Клетки

Основная масса клеток представлена фибробластами, имеющими многочисленные сплюснутые отростки. Ядра фибробластов овальные. В гистологическом препарате эти клетки часто кажутся веретеновидными либо идентичными мезенхимным клеткам.

Межклеточное вещество

В отличие от мезенхимной соединительной ткани межклеточное пространство слизистой соединительной ткани заполнено желеобразным основным (аморфным) веществом, в котором неравномерно расположены пучки коллагеновых волокон.

СОБСТВЕННО СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Рыхлая (ареолярная) соединительная ткань

Клетки

Фибробласт — самый распространённый тип клеток рыхлой соединительной ткани. Эта веретеновидная клетка имеет внешнее сходство с макрофагами. Овальные ядра макрофагов — меньших размеров, более тёмные, оптически

более плотные, чем ядра фибробластов. Тучные клетки, располагающиеся около кровеносных сосудов, могут быть распознаны по крупным размерам, многочисленным мелким гранулам в цитоплазме и большому, круглому, центрально расположенному ядру. В рыхлой соединительной ткани также могут находиться единичные клетки белой жировой ткани. Эти округлые клетки в своей цитоплазме имеют крупную липидную каплю, окружённую тонким ободком цитоплазмы. На поперечном разрезе жировая клетка имеет вид перстня: центральная часть цитоплазмы оптически пуста (липидная капля), а уплощенное ядро и остатки её цитоплазмы отгеснены на периферию.

В рыхлой волокнистой соединительной ткани некоторых участков организма, например в подэпителиальной соединительной ткани (собственной пластинке слизистой оболочки) кишечника, содержатся плазматические клетки и лейкоциты. Плазматические клетки представляют собой мелкие, округлые клетки с круглым, периферически расположенным ядром, в котором хроматин сконденсирован в виде радиальных лучей, напоминающих циферблат часов или спицы в колесе телеги. Около ядра в цитоплазме плазматических клеток видна околядерная зона Гольджи («светлый дворик»). Кроме того, в рыхлой волокнистой соединительной ткани встречаются лимфоциты, нейтрофилы и крайне редко — эозинофилы.

Межклеточное вещество

Аморфный компонент преобладает над волокнистым. Основное вещество — водянистый матрикс, который при изготовлении препаратов извлекается из ткани, в связи с этим места его локализации в препаратах выглядят оптически пустыми. Волокнистый компонент межклеточного вещества представлен незначительным количеством длинных, лентовидных пучков коллагеновых волокон, переплетающихся с многочисленными длинными, тонкими, прямыми (слабо ветвящимися) эластическими волокнами. Также имеется незначительное количество ретикулярных волокон, которые, однако, не видны в гистологических препаратах, окрашенных гематоксилином и эозином.

Ретикулярная соединительная ткань

Клетки

Ретикулярные клетки характерны для ретикулярной соединительной ткани. Это звёздчатые клетки, окутывающие ретикулярные волокна, которые они сами же и производят. Их ядра крупные, овальной формы, окрашиваются бледно. Цитоплазма ретикулярных клеток плохо различима в световой микроскоп. Другие клетки, выявляемые в ретикулярной соединительной ткани, представлены лимфоцитами, макрофагами и другими клетками крови.

Межклеточное вещество

Ретикулярные волокна — основной компонент межклеточного вещества ретикулярной соединительной ткани. При серебрении они видны как тёмные, тонкие, ветвящиеся волокна.

Жировая ткань

Клетки

В отличие от других соединительных тканей жировая ткань состоит из жировых клеток, столь плотно упакованных вместе, что типичная для них сферическая форма деформируется. Группы жировых клеток тонкими прослойками рыхлой волокнистой соединительной ткани разделены на дольки, в которых содержатся тучные клетки, кровеносные сосуды, выстланные эндотелием, и нервные волокна.

Межклеточное вещество

Каждая жировая клетка окружена ретикулярными волокнами, которые, в свою очередь, прикрепляются к коллагеновым волокнам прослоек рыхлой волокнистой соединительной ткани.

Плотная неоформленная соединительная ткань

Клетки

Фибробласты, макрофаги и клетки, связанные с нервно-сосудистыми пучками.

Межклеточное вещество

Толстые, волнистые пучки коллагеновых волокон, ориентированные в разных направлениях. Незначительное количество эластических и ретикулярных волокон.

Плотная оформленная коллагеновая соединительная ткань

Клетки

Параллельные ряды уплощённых фибробластов — фактически единственные клетки, присутствующие в этой ткани. Количество их незначительно.

Межклеточное вещество

Плотно лежащие пучки толстых коллагеновых волокон идут параллельно в одном направлении и окружены тонкими прослойками рыхлой волокнистой соединительной ткани. Объём основного (аморфного) вещества незначителен.

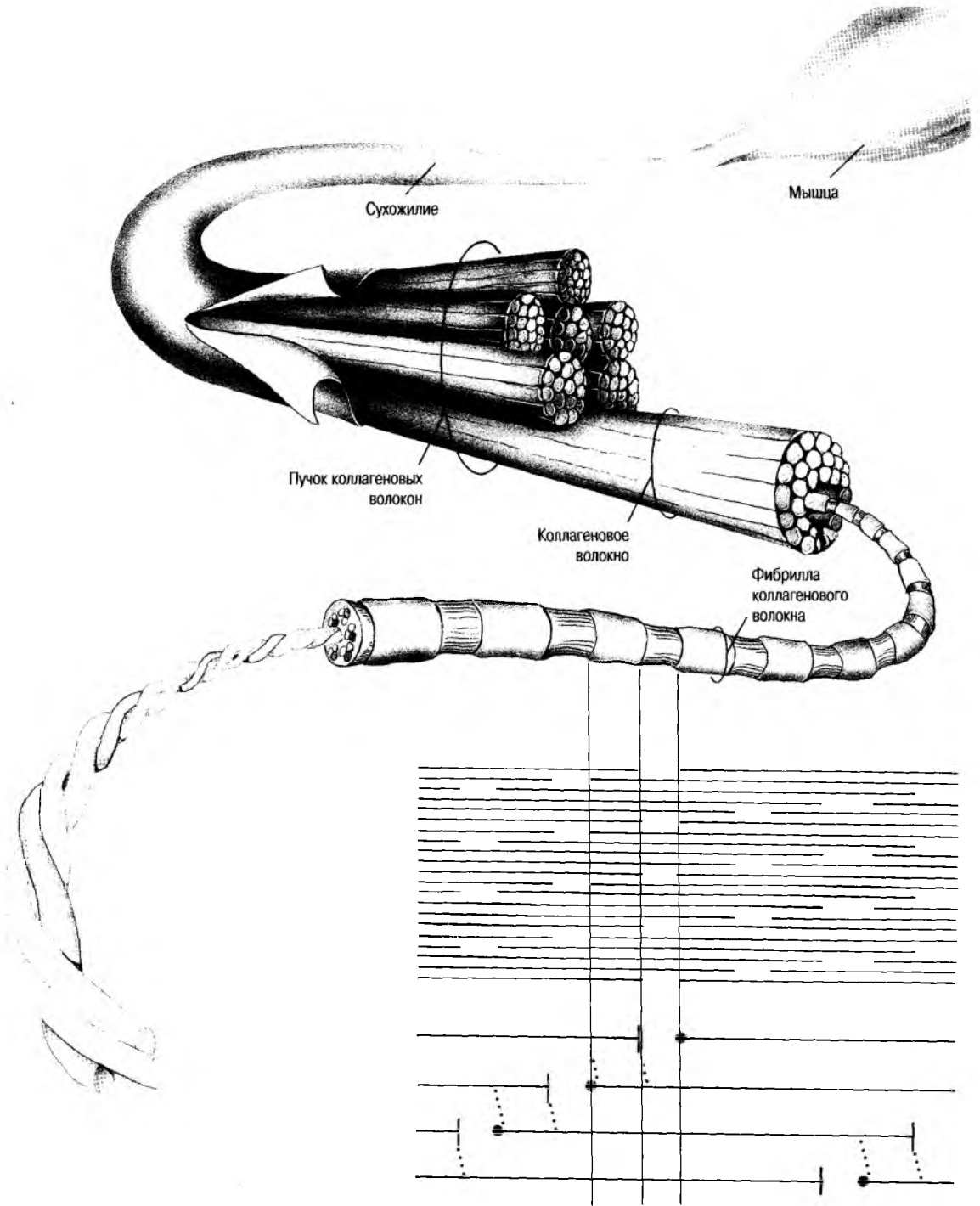
Плотная оформленная эластическая соединительная ткань

Клетки

Параллельные ряды уплощённых фибробластов, которые обычно трудно различимы в препаратах, окрашенных на эластику.

Межклеточное вещество

Параллельные пучки толстых эластических волокон, окружённые тонкими прослойками рыхлой волокнистой соединительной ткани. Объём основного (аморфного) вещества незначителен.



Каждый пучок коллагенового волокна состоит из фибрилл, которые, в свою очередь, представлены скоплениями **молекул тропоколлагена**. Молекулы тропоколлагена сами собираются в межклеточном веществе таким образом, что между хвостом одной и головкой следующей молекулы в одном ряду имеется промежуток (зона зазора). При формировании фибриллы хвосты одних молекул тропоколлагена накладываются на головки других молекул, расположенных в смежных рядах. При этом **зоны зазора** и **зоны наложения** молекул тропоколлагена располагаются так, чтобы они совпадали с таковыми из соседнего ряда молекул тропоколлагена. При импрегнации коллагеновой фибриллы солями тяжёлых металлов (например, осмия) они откладываются преимущественно в **зонах зазора**, в результате образуется поперечная исчерченность в виде чередующихся **светлых и тёмных** полос.

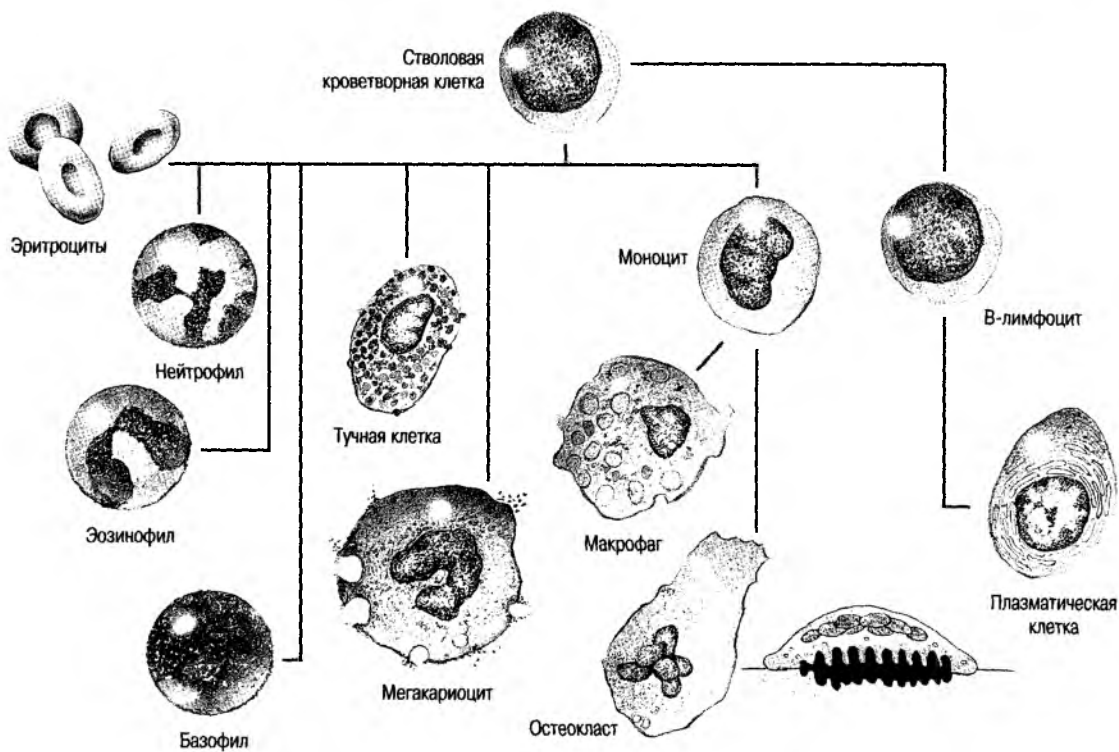
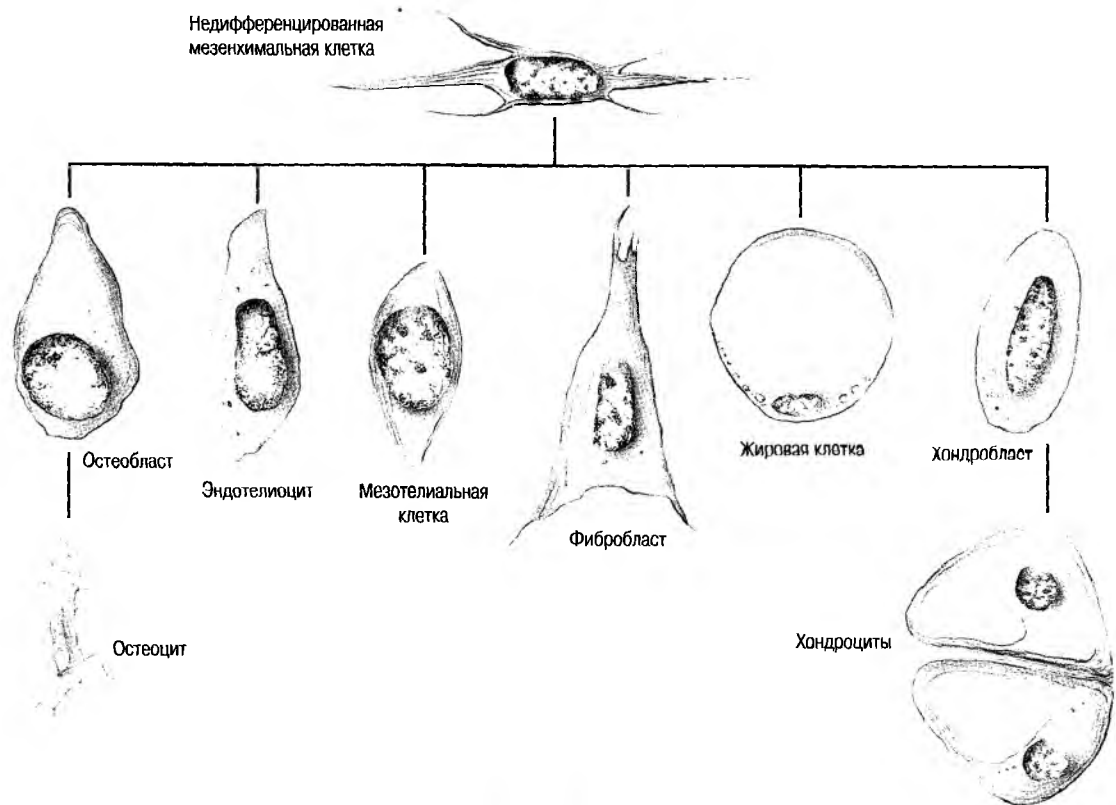


ФОТО 1 Рыхлая (ареолярная) соединительная ткань. Заливка в парафин. × 132

В этом тотальном препарате брюжейки хорошо видны компоненты рыхлой волокнистой соединительной ткани: клетки, аморфный и волокнистый компоненты межклеточного вещества. Среди клеток выявляются фибробласты, макрофаги и тучные клетки. В центре микрофотографии видны две тучные клетки, которые легко распознаются по размерам и выраженной зернистости их цитоплазмы. Хотя цитоплазма многочисленных макрофагов и фибробластов видна нечётко, эти клетки можно отличить друг от друга по морфологии их ядер: ядра фибробластов овальные и окрашиваются бледнее, чем более крупные ядра макрофагов. В межклеточном веществе хорошо видны два типа волокон: коллагеновые (толстые, волнистые, напоминающие ленты, переплетающиеся между собой) и эластические (тонкие, прямые, слабо ветвящиеся) волокна. Полужидкое основное (аморфное) вещество, через которое фильтруется тканевая жидкость, располагается между клетками и волокнами. Оно не окрашено, так как во время изготовления препарата при обработке оно было извлечено из ткани.

ФОТО 3 Слизистая соединительная ткань. Вартонов студень пуповины плода. Заливка в парафин. × 132

Обратите внимание на явные различия между двумя типами эмбриональной соединительной ткани (сравните фото 2 и 3). Матрикс мезенхимной соединительной ткани (фото 2) не содержит коллагеновых волокон, в то время как слизистая соединительная ткань имеет рыхлую сеть беспорядочно расположенных коллагеновых волокон. Клетки слизистой соединительной ткани представлены фибробластами, имеющими некоторое морфологическое сходство с мезенхимными клетками. Оптически пустые участки (стрелки) в межклеточном пространстве — области, где располагалось основное вещество. В процессе изготовления препарата при обработке ткани спиртом оно было извлечено из ткани.

Вставка. Фибробласт пуповины человека. Заливка в парафин. × 270

Форма фибробласта веретеновидная, ядро расположено в центре цитоплазмы.

ФОТО 2 Мезенхимная соединительная ткань (собственно мезенхима) плода свиньи. Заливка в парафин. × 540

Мезенхима — эмбриональная соединительная ткань. Мезенхимные клетки имеют многочисленные отростки, благодаря чему их форма веретенообразная или звёздчатая. Их бледноокрашенные ядра расположены в центре цитоплазмы, которая легко различима на фоне матрикса, окружающего клетку. Межклеточное вещество мезенхимы представлено полужидким основным веществом и единичными тонкими ретикулярными волокнами. В мезенхиме располагаются кровеносные сосуды.

ФОТО 4 Ретикулярная соединительная ткань. Лимфатический узел. Серебрение. Заливка в парафин. × 270

Серебрение, использованное для окрашивания этого препарата, привело к осаждению серебра на углеводах, расположенных на поверхности ретикулярных волокон, благодаря чему они стали хорошо различимы. Ретикулярные волокна — тонкие, длинные, обильно ветвящиеся структуры. Справа эластические волокна идут циркулярно, формируя структурный остов лимфоидного узелка. Маленькие округлые клетки, расположенные между волокнами, — вероятно, лимфоидные клетки, а крупные клетки, тесно связанные с ретикулярными волокнами, — скорее всего, ретикулярные клетки, хотя точное распознавание клеток при этой окраске невозможно.

Следует отметить, что ретикулярная соединительная ткань всегда тесно связана с лимфоидной тканью.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BV	кровеносный сосуд	GS	основное вещество	MeC	мезенхимная клетка
C	цитоплазма	LC	лимфоидная клетка	N	ядро
CF	коллагеновое волокно	LN	лимфоидный узелок	RC	ретикулярная клетка
EF	эластическое волокно	M	макрофаг	RF	ретикулярное волокно
F	фибробласт	MC	тучная клетка		

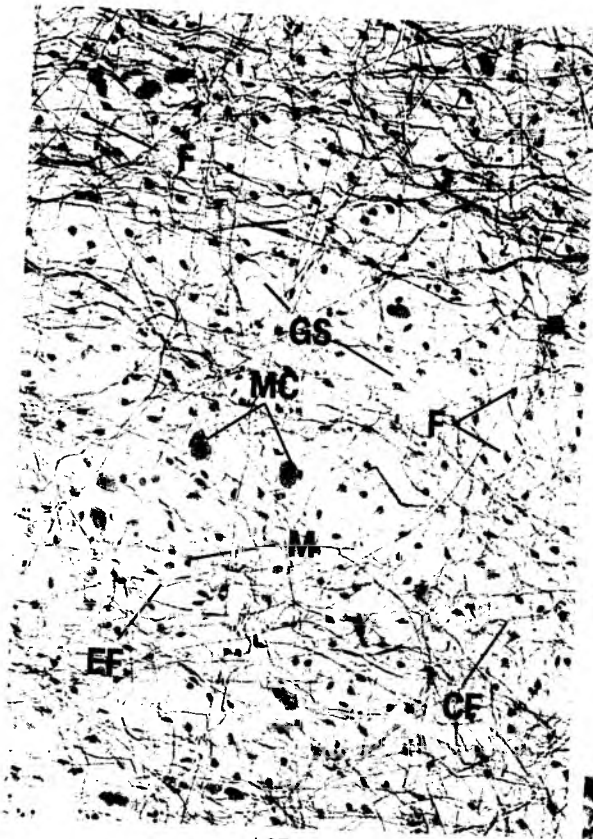


ФОТО 1



ФОТО 2

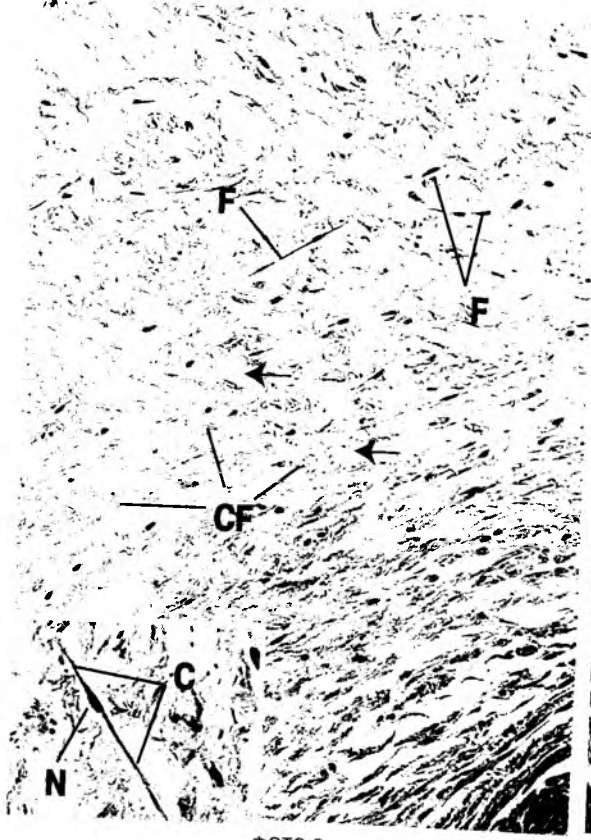


ФОТО 3



ФОТО 4

ФОТО 1 Жировая ткань гиподермы обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

Адиipoциты, или жировые клетки, кажутся оптически пустыми из-за того, что в процессе изготовления гистологического препарата ткани обрабатываются спиртом, который растворяет жиры. Цитоплазма жировых клеток видна как узкий ободок по периферии клетки. Весь её объём занят единственной огромной каплей жира, которая оттесняет ядро и цитоплазму к периферии клетки. Жировая ткань подразделяется на дольки соединительнотканнoми септами, в которых к жировым клеткам проникают кровеносные сосуды. В соединительнотканнoми септах отчётливо заметны ядра фибробластов (стрелки). В нижней части микрофотографии видны концевые отделы потовой железы.

ФОТО 2 Плотная неоформленная коллагеновая соединительная ткань сетчатого слоя дермы кожи ладони обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

На этой микрофотографии представлены идущие в разных направлениях толстые, грубые, переплетающиеся между собой пучки коллагеновых волокон, между которыми располагаются многочисленные кровеносные сосуды и нервные волокна. Клеток в плотной неоформленной соединительной ткани мало. Это главным образом фибробласты и макрофаги, ядра которых имеют вид тёмных точек. При столь малом увеличении невозможно дифференцировать эти типы клеток между собой. Большая эпителиальная структура в центре верхней части фото — проток потовой железы. При более высоком увеличении (вставка × 540) определяются отдельные коллагеновые волокна, сплетающиеся в грубые пучки. Эти клетки с хорошо видимыми ядрами не могут быть дифференцированы между собой, даже несмотря на то, что цитоплазма двух клеток, находящихся слева, видна хорошо. Возможно, что они являются макрофагами, но без использования специальных методов окрашивания нельзя исключить того, что они могут быть фибробластами.

ФОТО 3 Плотная оформленная коллагеновая соединительная ткань. Продольный срез сухожилия обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

Сухожилия и связки — самые яркие примеры плотной оформленной коллагеновой соединительной ткани. Этот тип соединительной ткани состоит из расположенных строго параллельно пучков коллагеновых волокон, разделённых рядами фибробластов. Ядра этих клеток выглядят как тонкие тёмные линии, в то время как их цитоплазма слабо различима. Гематоксилином и эозином пучки коллагеновых волокон окрашиваются в светло-розовые тона, между ними располагаются параллельные ряды тёмно-синих ядер фибробластов.

ФОТО 4 Плотная оформленная коллагеновая соединительная ткань. Поперечный срез сухожилия. Заливка в парафин. × 270

Поперечный срез сухожилия имеет типичный внешний вид. Сухожилие организовано в пучки (нескольких порядков), отделённые друг от друга прослойками рыхлой волокнистой соединительной ткани (перитенонием), которые окружают каждый пучок. В перитенонии располагаются кровеносные сосуды. Пучки коллагеновых волокон лежат упорядоченно, однако химическая обработка ткани во время изготовления гистологического препарата вызывает их сокращение, что приводит к некоторому расслоению пучков (стрелки). Ядра фибробластов кажутся хаотично расположенными.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

A	жировая клетка	d	проток потовой железы	P	перитеноний
BV	кровеносный сосуд	F	фибробласт	S	соединительнотканная септа
c	цитоплазма	FD	жировая капля	SG	потовая железа
CF	пучок коллагеновых волокон	N	ядро		
		NF	нервное волокно		

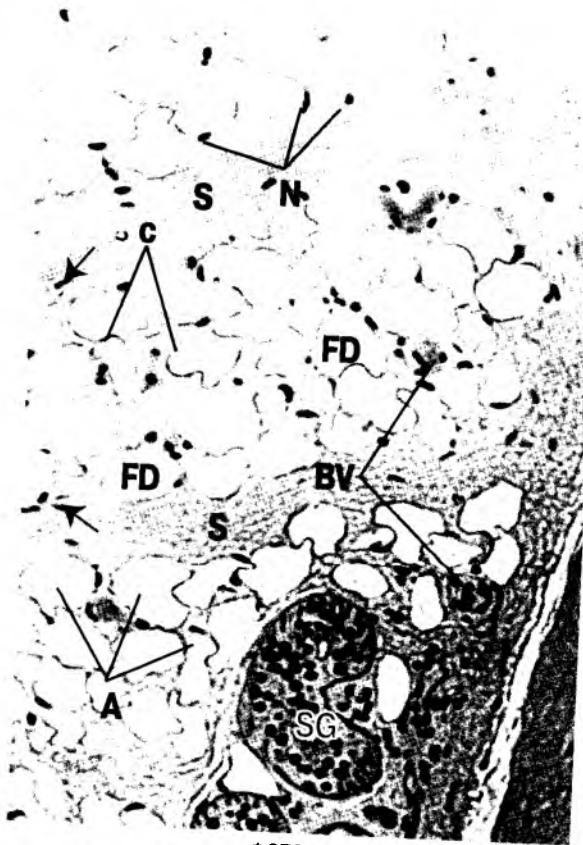


ФОТО 1

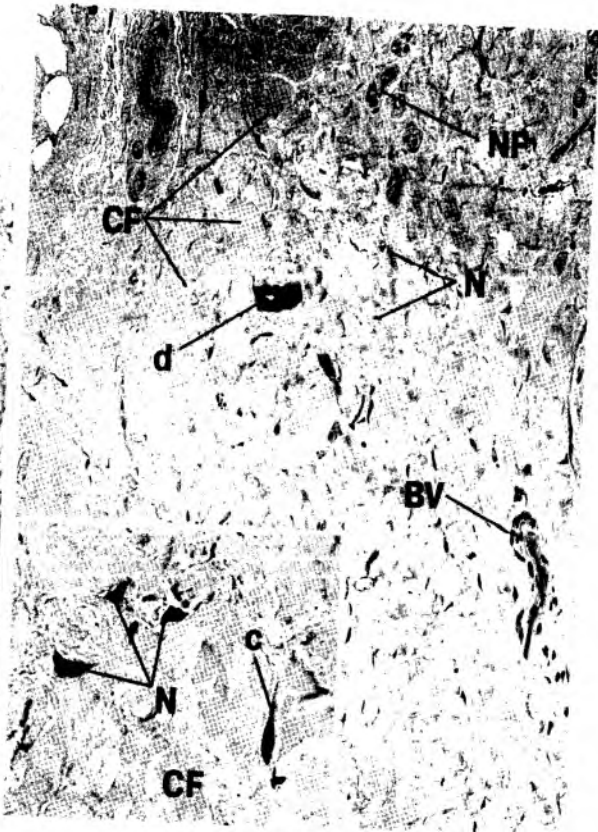


ФОТО 2

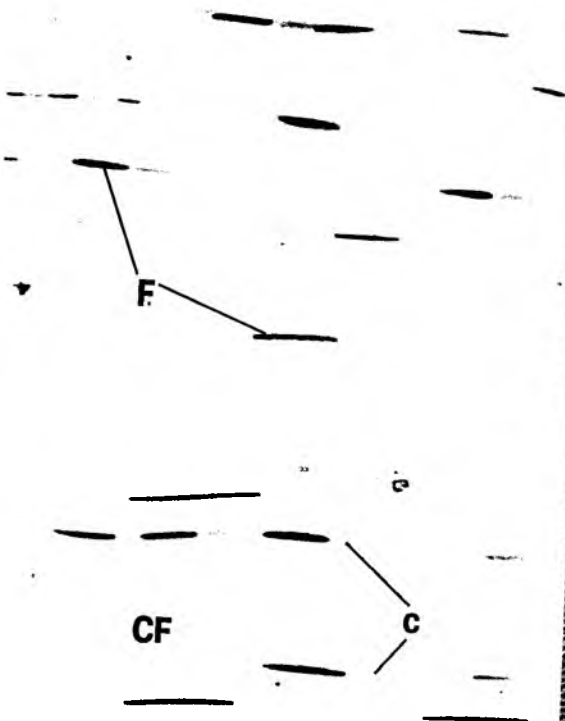


ФОТО 3

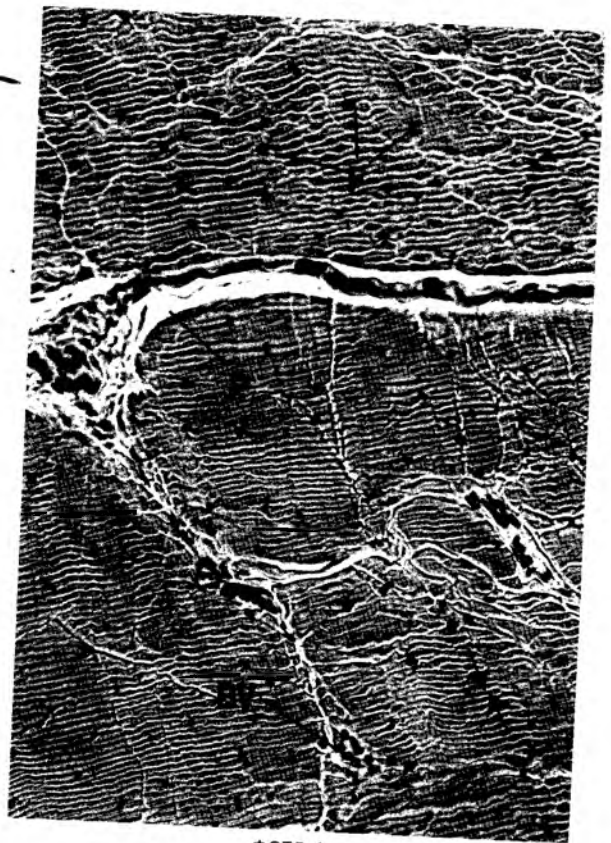


ФОТО 4

ФОТО 1 ■ *Плотная оформленная эластическая соединительная ткань. Продольный срез. Заливка в парафин.* × 132

На этой микрофотографии видно, что эластические волокна расположены прямыми параллельными рядами, однако поскольку волокна короткие, на концах они искривляются (стрелки). Белые пространства среди волокон — элементы рыхлой волокнистой соединительной ткани, которые остаются неокрашенными. Клеточные элементы представлены параллельными рядами уплощенных фибробластов. Эти клетки также неокрашены и поэтому не видны в препарате.

ФОТО 2 ■ *Плотная оформленная эластическая соединительная ткань. Поперечный срез. Заливка в парафин.* × 132

Поперечный срез плотной оформленной эластической соединительной ткани имеет характерный вид. В одних участках эластические волокна срезаны точно поперёк и имеют вид тёмных точек различной толщины (стрелки), в других участках, на косых срезах, они представлены короткими линиями (острие стрелки). Как и на предыдущем фото, белые пространства соответствуют неокрашенным элементам рыхлой волокнистой соединительной ткани. Светлая область (в центре, слева) также является рыхлой волокнистой соединительной тканью, окружающей кровеносные сосуды.

ФОТО 3 ■ *Эластические мембраны аорты. Заливка в парафин.* × 132

Стенка аорты состоит из толстых, концентрически расположенных эластических мембран. Поскольку эти пластинчатые мембраны окутывают всю стенку аорты, то на поперечных срезах они видны как прерывистые, концентрические круги, которые на этой микрофотографии представлены почти параллельными волнистыми темными линиями (стрелки). Между ними расположены: аморфное (основное) вещество, коллагеновые и ретикулярные волокна, а также фибробласты и гладкомышечные клетки, ядра которых можно видеть между мембранами.

ФОТО 4 ■ *Тучные клетки, плазматические клетки и макрофаги*

4А. *Сухожилие обезьяны. Заливка в парафин.* × 540

Тучные клетки — хорошо заметные элементы рыхлой волокнистой соединительной ткани, хотя встречаются они и нечасто. Ядро тучной клетки — округлое либо овальное, цитоплазма содержит многочисленные мелкие гранулы. Среди пучков коллагеновых волокон, окружающих тучные клетки, видны ядра нескольких фибробластов.

4Б. *Тощая кишка обезьяны. Заливка в пластмассу.* × 540

Типичное место локализации тучных клеток — собственная пластинка слизистой оболочки пищеварительного тракта. Обратите внимание на базальную мембрану, отделяющую соединительную ткань от однослойного цилиндрического эпителия. Ядра эпителиальных клеток овальные, более тёмные; большие однородные ядра (стрелки) принадлежат лимфоцитам, мигрирующим из соединительной ткани в просвет кишечника.

4В. *Тощая кишка обезьяны. Заливка в пластмассу.* × 540

В собственной пластинке слизистой оболочки, помимо тучных клеток, содержатся многочисленные плазматические клетки. Они имеют характерные морфологические признаки: ядро расположено эксцентрично, его хроматин распределен радиально, напоминающая спицы в колесе телеги, цитоплазма окрашена неравномерно, в ней около ядра выявляется светлая зона, так называемый «светлый дворик» — зона локализации аппарата Гольджи (стрелка).

4Г. *Макрофаг. Печень, инъецированная тушью. Заливка в парафин.* × 270

Микрофотография печени после прижизненной инъекции туши. Тушь преимущественно фагоцитируют макрофаги печени — клетки Купфера. На микрофотографии они видны как плотные, чёрные структуры в синусоидных капиллярах печени, просветы которых выглядят как светлые области (стрелка).

Вставка. *Печень, инъецированная тушью. Заливка в парафин.* × 540

В клетке Купфера хорошо заметны округлое ядро и многочисленные зёрна туши в цитоплазме (острие стрелки).

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BM	базальная мембрана	E	однослойный цилиндрический эпителий	KC	клетка Купфера
BV	кровеносный сосуд	EM	эластическая мембрана	N	ядро
CF	коллагеновое волокно	MC	тучная клетка	PC	плазматическая клетка
EF	эластическое волокно				



ФОТО 1

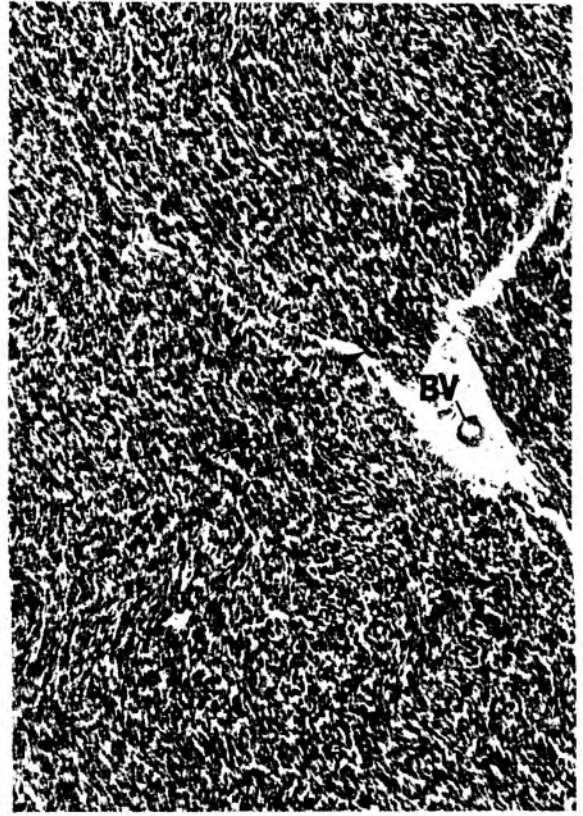


ФОТО 2



ФОТО 3



ФОТО 4

ФОТО 1 * Фибробласт рыхлой волокнистой соединительной ткани бабуина. Электронная микроскопия. × 11 070

Фибробласты — длинные веретенообразные клетки, отростки которых простираются между пучками коллагеновых волокон. Эти клетки участвуют в образовании коллагеновых, ретикулярных и эластических волокон, а также основного вещества соединительной ткани, чем объясняется выраженное развитие органелл в их цитоплазме (например, аппарата Гольджи, шероховатой ЭПС и митохондрий). Ядро округлое с преобладанием эухроматина. В цитоплазме фибробластов, находящихся в состоя-

нии покоя, т.е. фиброцитов (например, клетки сухожилия, где они практически не синтезируют межклеточное вещество), содержится малое количество оргanelл. При этом их ядро имеет вытянутую форму с преобладанием гетерохроматина. Пучки коллагеновых волокон, расположенные около фибробластов, разрезаны как поперёк (звёздочка), так и вдоль (две звёздочки). В отдельных, срезаемых вдоль фибриллах чётко видна характерная поперечная исчерченность (стрелки), обусловленная упорядоченным расположением молекул тропоколлагена, составляющих коллагеновые волокна [Simpson D., Avery B. *J Periodontol* 45:500–510, 1974].

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

Cf	коллагеновое волокно	m	митохондрия	p	отросток фибробласта
F	фибробласт	N	ядро	rER	шероховатая ЭПС
G	аппарат Гольджи				



ФОТО 1

ФОТО 1 Тучная клетка полости брюшины крысы. Электронная микроскопия. × 14 400

На этой электронограмме представлены ультраструктурные особенности тучной клетки. Обратите внимание, что ядро не сегментировано, а в цитоплазме содержатся митохондрии и аппарат Гольджи. На поверхности клетки имеются множественные тонкие отростки. Характерным признаком тучной клетки яв-

ляется наличие в её цитоплазме многочисленных, ограниченных мембраной гранул с однородным электронноплотным материалом. Эти гранулы содержат гепарин, гистамин и серотонин (в тучных клетках человека серотонин отсутствует). Кроме этого, тучные клетки синтезируют и выделяют множество веществ, которые участвуют в аллергических реакциях [Lagunoff D. *J Invest Dermatol* 58:296-311, 1972].

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

G	аппарат Гольджи	m	митохондрия	.	p	отросток
Gr	гранула	N	ядро			

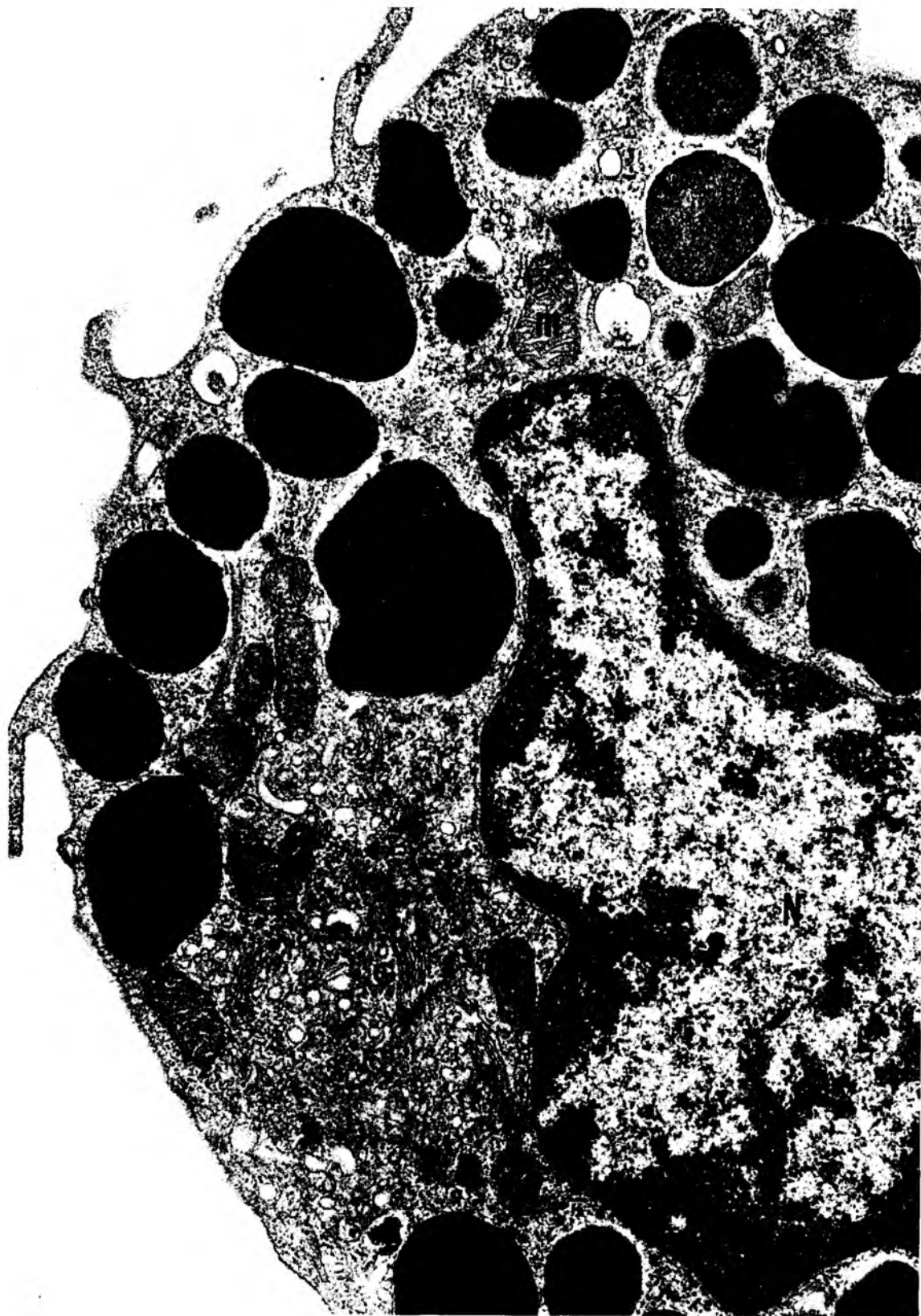


ФОТО 1

ФОТО 1 Дегрануляция тучной клетки крысы. Электронная микроскопия. $\times 20\ 250$

Цитолемма тучных клеток имеет рецепторы, специфические для константной области молекул IgE. Эти молекулы прикрепляются к рецепторам тучной клетки. Когда клетка встречается со специфическим антигеном (аллергеном), к которому она сенсibilизирована, антиген, связываясь с активными областями IgE, формирует комплекс «антиген-антитело». Такое связывание антитела с антигеном на поверхности тучной клетки вызывает её дегрануляцию (то есть выделение клеткой содержимого своих гранул), а также стимулирует синтез и выделение

клеткой веществ, которые участвуют в аллергических реакциях. Дегрануляция происходит очень быстро, для этого требуются АТФ и Ca^{2+} . Гранулы, расположенные по периферии цитоплазмы тучной клетки, выделяют своё содержимое во внеклеточное пространство путём слияния с цитолеммой. Гранулы, расположенные в глубине цитоплазмы тучной клетки, для выделения своего содержимого соединяются друг с другом и формируют извитые внутриклеточные каналы, которые, в свою очередь, сливаются с цитолеммой. Такой каналец можно видеть в левом нижнем углу данной электронограммы [Lagunoff D. *J Invest Dermatol* 58:296-311, 1972].

ФОТО 1 Развитие жировой клетки подкожной жировой клетчатки плода крысы. Электронная микроскопия. × 3 060

На этой электронограмме гиподермы плода крысы представлена область развивающегося волосяного фолликула. По его периферии видна незрелая жировая клетка с четко различимыми ядром и ядрышком. Зрелые белые жировые клетки — однокамерные (унилокулярные), т.е. их цитоплазма содержит единственную крупную липидную каплю. Во время своего созревания белые жировые клетки сначала накапливают липиды во множестве мелких капелек, которые затем, сливаясь между собой, форми-

руют одну центрально расположенную крупную липидную вакуоль. При этом происходят некоторые изменения и в ядре клетки: оно смещается к периферии, ядрышко уменьшается, становясь менее выраженным. Незрелые белые жировые клетки легко различимы, так как обладают хорошо развитым аппаратом Гольджи, который активно участвует в биосинтезе липидов. Кроме того, расширенные цистерны шероховатой ЭПС свидетельствуют об активном синтезе белка. В нижнем левом углу виден кровеносный капилляр, в просвете которого находится эритроцит [Hausman G., Campion D., Richardson R., Martin R. *Am J Anat* 161:85–100, 1981].

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

g	аппарат Гольджи	la	зрелая жировая клетка	sa	незрелая (юная) белая жировая клетка
hf	волосяной фолликул	n	ядро		
l	мелкие капельки липидов	r	шероховатая ЭПС		



ФОТО 1

Хрящевые и костные ткани

Хрящевые и костные ткани являются опорными тканями. В этих специализированных тканях, как и в других соединительных тканях, межклеточное вещество преобладает над клетками.

ХРЯЩ

Хрящ формирует поддерживающие структуры некоторых органов, покрывает суставные поверхности костей, составляет основную часть скелета плода, хотя в дальнейшем в большинстве своём он замещается костью (схема 4–2).

Существует три вида хрящевых тканей: гиалиновая, эластическая и волокнистая (коллагеново-волокнистая). Гиалиновая хрящевая ткань располагается на суставных поверхностях большинства костей, в кольцах трахеи, хрящах гортани и носа, ребрах. Эластическая хрящевая ткань названа так благодаря её высокой эластичности, которая обусловлена содержанием в её матриксе большого количества эластических волокон. Эта ткань находится в надгортаннике, ушной раковине и наружном слуховом проходе, а также в некоторых мелких хрящах гортани (рожковидных, клиновидных). Волокнистая хрящевая ткань менее распространена. Она обнаруживается в симфизе, евстахиевой трубе, межпозвоночных дисках и в местах прикрепления сухожилий к костям (табл. 4–1).

Хрящ — бессосудистая, плотная и при этом несколько гибкая структура, состоящая из прочного протеогликанового матрикса, волокон и клеток. Главными гликозаминогликанами матрикса хряща являются хондроитин-4-сульфат и хондроитин-6-сульфат. Волокна и клетки хряща располагаются в толще матрикса. В зависимости от типа хряща волокна матрикса либо исключительно коллагеновые, либо представляет собой смесь коллагеновых и эластических волокон. Клетки хряща — хондроциты, диффузно рассеяны в матриксе и расположены в маленьких полостях матрикса — лакунах. Хондроген-

ные клетки — хондробласты и их предшественники — располагаются в надхрящнице.

Большинство хрящей окружено соединительнотканной оболочкой — надхрящницей, которая имеет наружный волокнистый и внутренний хондрогенный слои. Основная масса волокнистого слоя представлена коллагеновыми волокнами, клеток очень мало (главным образом фибробласты). Внутренний клеточный слой (хондрогенный слой) состоит из хондрогенных клеток, которые дают начало хондробластам — клеткам, продуцирующим матрикс хряща. Наличие этого слоя в надхрящнице позволяет хрящу расти кнаружи, т.е. **аппозиционно**.

Со временем, по мере секреции хондробластами матрикса и его волокон, они оказываются замурованными в продуктах собственной секреции. Такие клетки названы хондроцитами. Пространство матрикса, в котором располагается хондроцит, называют лакуной. Хондроциты, по крайней мере в молодом хряще, способны к митотическому делению, за счёт чего хрящ растёт изнутри, то есть интерстициально. В этом случае каждая лакуна содержит несколько хондроцитов, которые называют **изогенной группой** (гнездо клеток). **Интерстициальный рост** хряща обусловлен главным образом срывом межклеточного вещества хондроцитами, а не их делением.

Гиалиновый хрящ окружён отчётливо выраженной надхрящницей. Коллагеновые волокна (коллаген II типа) этого хряща очень тонкие, поэтому в гистологических препаратах на фоне гликозаминогликанов матрикса они не видны. Вследствие этого матрикс однородного «гладкого» вида.

Эластический хрящ также имеет надхрящницу. В его матриксе, помимо коллагеновых волокон (коллаген II типа), содержится множество эластических волокон, которые придают ему характерный вид.

Волокнистый хрящ отличается от эластического и гиалинового хрящей тем, что: 1) он не имеет надхрящницы; 2) его хондроциты более

Остеоциты благодаря своим отросткам, расположенным в канальцах, контактируют между собой и имеют возможность получать из сосудов гаверсова канала O_2 , питательные и прочие вещества, а также избавляться от продуктов своего обмена. Гаверсовы каналы лежат вдоль продольной оси длинных костей и связаны между собой **фолькмановыми** каналами.

Костные пластинки компактного вещества кости представлены следующими системами: **наружными** и **внутренними общими** (круговыми, генеральными) **пластинками**, **вставочными** (интерстициальными) **пластинками** и **пластинками остеонов** (схема 4–1).

Формирование кости (остеогенез)

Различают **прямой** и **непрямой** остеогенез. **Прямой** остеогенез характеризуется образованием первичной перепончатой остеонидной костной ткани. Очаги окостенения возникают в богато васкуляризированной мезенхиме, где **мезенхимные** клетки дифференцируются в **остеобласты** (возможно, через костные клетки-предшественники), которые, вырабатывая матрикс кости, формируют костные трабекулы. Поскольку трабекул образуется все больше и больше, они сближаются и на отдельных участках, соединяясь между собой, формируют **первичную губчатую кость**. В дальнейшем она замещается вторичной губчатой костью, представленной **пластинчатой костной тканью**. На поверхности костных трабекул расположены **остеобласты**. Там же обнаруживаются и **остеокласты** — крупные многоядерные клетки моноцитарного происхождения, лежащие в мелких углублениях на поверхности костных трабекул — **лакунах Хаушипа**. Их функция заключается в резорбции костной ткани. Функционирование остеобластов и остеокластов тесно взаимосвязано, что обеспечивает постоянное ремоделирование кости. Часть мезенхимы, которая не участвует в остеогенезе, даёт начало волокнистой соединительной ткани (т.е. надкостнице и эндосту).

Вновь сформированную костную ткань называют **первичной** или **грубоволокнистой** (**ретикулофиброзной**), так как расположение коллагеновых волокон её матрикса беспорядочно, в отличие от строго ориентированного в зрелой

кости. В последующем совместными усилиями остеобластов и остеокластов грубоволокнистая костная ткань заменяется **вторичной** или **зрелой** (**пластинчатой**) **костной тканью**.

Путём **непрямого остеогенеза** формируются **трубчатые** кости. Для него необходимо наличие хрящевой модели (представленной гиалиновым хрящом), которая будет использоваться как матрица для формирования кости (схема 4–2). Хрящевая ткань не может напрямую превратиться в костную. Вначале вокруг талии хрящевой матрицы кости за счёт надхрящницы, а не из мезенхимы, формируется **костная манжетка**, которая постепенно увеличивается в размерах (**перихондральное окостенение**). Хондроциты в центре хрящевой матрицы кости, под костной манжеткой, **гипертрофируются**, **резорбируя** часть прилежащего к ним матрикса хряща. Вследствие этого лакуны хондроцитов настолько увеличиваются в размерах, что зачастую сливаются между собой. После обызвествления матрикса хряща гипертрофированные хондроциты дегенерируют и умирают, оставляя после себя пустые лакуны. В слившиеся между собой лакуны обызвествлённого матрикса хряща **врастает периостальная почка**, состоящая из кровеносных сосудов, мезенхимных и остеогенных клеток. Остеогенные клетки дифференцируются в **остеобласты**, которые вырабатывают костную ткань на поверхности кальцифицированного матрикса хряща. По мере того как костная манжетка утолщается и удлиняется, **остеокласты** **резорбируют** комплекс «костная ткань–кальцифицированный матрикс хряща», формируя **костномозговую полость**, которая затем будет заселена костномозговыми клетками. Процесс окостенения распространяется по обе стороны от первичного центра окостенения, и, в итоге, большая часть хряща замещается костью, т.е. формируется **диафиз** трубчатой кости. Формирование эпифиза происходит за счёт **вторичного центра окостенения**, при этом на суставной поверхности кости сохраняется хрящевая ткань. Рост трубчатой кости в длину происходит за счёт **метафизарных пластинок** роста — участков хряща, расположенных между эпифизами и диафизом.

ХРЯЩ

Матрикс хряща (межклеточное вещество)

Вследствие того, что гиалиновый хрящ не содержит в себе кровеносных сосудов, транспорт питательных веществ и продуктов обмена из надхрящницы к хондроцитам и обратно обеспечивает его матрикс. Матрикс хряща представлен волокнами коллагена II типа, замурованными в аморфном (основном) веществе, состоящем из гликозаминогликанов и гиалуроновой кислоты, с которой связаны гидрофильные протеогликаны. Гликозаминогликановый компонент протеогликанов представлен главным образом хондроитин-4-сульфатом и хондроитин-6-сульфатом. Кислая природа протеогликанов, объединённых в громадный комплекс с гиалуроновой кислотой, позволяет им связывать значительные количества катионов и воды. В матриксе хряща содержатся и гликопротеины, которые обеспечивают сцепление хондроцитов с матриксом.

По своему строению эластический хрящ сходен с гиалиновым, однако в отличие от него в матриксе эластического хряща имеется значительное количество эластических волокон. Особенностью волокнистого хряща является то, что он не имеет надхрящницы, количество его ацидофильного матрикса по сравнению с эластическим и коллагеновым хрящами значительно меньше, волокна коллагена I типа расположены параллельными рядами.

Хондроциты

Хондроциты гиалинового и эластического хрящей имеют сходное строение. Они лежат в лакунах матрикса как поодиночке (в молодом хряще), так и в виде изогенных групп (в зрелом хряще). Хондроциты, расположенные по периферии изогенных групп, — двояковыпуклые, тогда как хондроциты, находящиеся в центре, — округлые. В цитоплазме хондроциты содержат значительное количество гликогена и митохондрий, часто встречаются крупные липидные капли. В связи с тем, что хондроциты постоянно обновляют матрикс хряща, у них хорошо развит аппарат синтеза белка (шероховатая ЭПС, комплекс Гольджи).

КОСТЬ

Костный матрикс

Кость — кальцифицированная соединительная ткань, содержащая кровеносные сосуды, клетки которой расположены в надкостнице, в эндосте и в двояковыпуклых полостях — лакунах костного матрикса. Тонкие каналы матрикса, известные как каналцы, содержат отростки остеоцитов, при помощи которых они передают друг другу питательные вещества, гормоны и другие необходимые вещества.

Органический компонент матрикса кости представлен главным образом коллагеном I типа, сульфатированными гликопротеинами и некоторыми протеогликанами. Коллаген костного матрикса кальцинируется кристаллами гидроксиапатита, что делает кость самой твёрдой структурой в организме. Наличие гидроксиапатитов превращает кость в депо кальция, фосфора и других неорганических веществ. Кость постоянно находится в динамическом состоянии потери и восполнения неорганических компонентов, что обеспечивает баланс кальция и фосфора в организме.

Клетки кости

Камбиальные остеогенные клетки — уплощенные, недифференцированные клетки, которые расположены во внутреннем клеточном слое надкостницы, эндосте и выстилке гаверсовых каналов. Они дают начало остеобластам.

Остеобласты — кубические или низкопризматические клетки. Их функция — синтез матрикса кости. В процессе выработки костного матрикса остеобласты, замуровываясь в нем, превращаются в остеоциты. Матрикс кости кальцифицируется посредством матриксных пузырьков, выделяемых остеобластами. Когда остеобласты переходят в состояния относительного функционального покоя (то есть превращаются в остеоциты), они теряют большую часть аппарата синтеза.

Остеоциты — уплощённые, дисковидные клетки с многочисленными отростками. Их функция заключается в поддержании гомеостаза костного матрикса. Остеоциты располагаются в лакунах костного матрикса, а их

отростки — в канальцах матрикса. Отростки соседних остеоцитов формируют между собой щелевидные соединения (нексусы). Благодаря этому остециты объединены в единую систему, которая реагирует на изменения концентрации в крови не только кальция, но и кальцитонина, и паратгормона (гормонов щитовидной и околощитовидных желёз соответственно). Таким образом, остециты от-

ветственны за поддержание кратковременного баланса кальция и фосфора в организме.

Остеокласты — многоядерные клетки, происходящие из моноцитов. Они резорбируют кость. Взаимодействие остеокластов и остеобластов важно не только для формирования, перестройки и заживления кости, но и для поддержания в организме долговременного баланса кальция и фосфора.

Клинические аспекты

Дегенерация хряща

Гиалиновый хрящ начинает дегенерировать, когда хондроциты гипертрофируются и погибают. Дегенерация хряща — естественный процесс, который ускоряется с возрастом. Он приводит к болям в суставах и ограничению их подвижности.

Авитаминозы

Дефицит витамина А вызывает нарушение нормального течения остеогенеза и роста кости, тогда как его избыток ускоряет окостенение эпифизарной пластинки роста, что обуславливает маленький рост пациента с гипервитаминозом А. Дефицит витамина D, необходимого для абсорбции кальция из кишечника, вызывает нарушение процесса кальцификации костей («мягкие» кости). В результате у детей развивается рахит, а у взрослых — остеомалация. Избыток витамина D приводит к резорбции кости. Следствием дефицита витамина С, необходимого для правильного формирования коллагена, является развитие цинги, при которой происходит задержка роста костей и замедляется заживление ран.

Гормональные влияния на кость

Кальцитонин подавляет резорбцию матрикса кости, изменяя функцию остеокластов, чем предотвращает высвобождение кальция из кости. Паратгормон активизирует секрецию остеобластами фактора, стимулирующего остеокласты. В итоге активируется резорбция остеокластами кости, что приводит к повышению уровня кальция в крови. Повышенный уровень паратгормона в организме приводит к увеличению хрупкости костей и высокому риску их переломов.

Болезнь Педжета кости

Болезнь Педжета кости — генерализованное заболевание скелета, которое обычно поражает пожилых людей и часто носит семейный характер. В результате этого заболевания утолщаются и размягчаются кости черепа и конечностей. Болезнь длительно протекает бессимптомно и обычно обнаруживается случайно при рентгенографическом исследовании костей либо при биохимическом исследовании крови (выявляется повышенный уровень щелочной фосфатазы), проведенных по поводу другой патологии. Для замедления прогрессирования болезни проводится лечение кальцитонином.

Остеопороз

Остеопороз — системное заболевание скелета, характеризующееся снижением массы костей и нарушением их архитектоники, развивающееся в результате дисбаланса между скоростью формирования кости и скоростью её резорбции. Остеопороз обычно развивается в старости. Он также может возникать у женщин в постменопаузальный период в связи со снижением секреции эстрогенов. Эстрогены, действуя на соответствующие рецепторы остеобластов, стимулируют продукцию ими органического матрикса кости. Без достаточного уровня эстрогенов скорость резорбции кости в результате деятельности остеокластов превышает скорость её формирования остеобластами. В результате уменьшается масса костей, они становятся более хрупкими, и риск переломов увеличивается.

Краткое изложение гистологической организации

ХРЯЩ

Хрящ эмбриона

Надхрящница

Надхрящница очень тонкая, содержит множество клеток.

Матрикс

Матрикс скудный, имеет гомогенный вид.

Клетки

Значительное количество мелких, округлых хондроцитов. Клетки размещены в небольших пространствах матрикса хряща — лакунах.

Гиалиновый хрящ

Надхрящница

Надхрящница имеет два слоя: наружный — волокнистый (содержит коллагеновые волокна и фибробласты) и внутренний — хондрогенный (содержит хондрогенные клетки: прехондробласты и хондробласты).

Матрикс

Матрикс содержит значительное количество коллагеновых волокон, которые окрашиваются базофильно так же, как и основное вещество. Этим объясняется однородность окрашивания межклеточного вещества, в котором выделяют: территориальный (капсульный) матрикс, окружающий лакуны хондроцитов, и межтерриториальный (межкапсульный) матрикс. В препарате территориальный матрикс окрашен темнее, чем межтерриториальный.

Клетки

Хондроциты лежат в полостях матрикса (лакунах) либо поодиночке, либо группами (изогенные группы). Групповое расположение хондроцитов свидетельствует об интерстициальном росте. Аппозиционный рост хряща происходит за счёт хондробластов внутреннего (хондрогенного) слоя надхрящницы.

Эластический хрящ

Надхрящница

Надхрящница имеет такое же строение, как и у гиалинового хряща.

Матрикс

В матриксе помимо коллагеновых волокон содержится значительное количество тёмных эластических волокон.

Клетки

Хондроциты, хондробласты и прехондробласты располагаются так же, как и в гиалиновом хряще.

Волокнистый хрящ

Надхрящница

Надхрящница обычно отсутствует.

Матрикс

Основное вещество матрикса очень скудное. Оно представлено многочисленными толстыми пучками коллагеновых волокон, расположенными между параллельными рядами хондроцитов.

Клетки

Хондроциты волокнистого хряща более мелкие, чем у гиалинового или эластического. Они располагаются продольными рядами, параллельно пучкам толстых коллагеновых волокон.

КОСТЬ

Компактное вещество декальцинированной трубчатой кости

Надкостница

Надкостница (периост) имеет два слоя: наружный — волокнистый (содержит коллагеновые волокна и фибробласты) и внутренний — остеогенный (содержит остеогенные клетки). Она прикрепляется к кости при помощи шарпеевых волокон.

Системы костных пластинок

В компактном веществе кости выделяют наружные и внутренние общие пластинки, пластинки системы гаверсова канала (пластинки остеонов) и вставочные пластинки.

Эндост

Эндост — тонкая структура, выстилающая костномозговую полость, в которой располагается костный мозг.

Клетки

Остеоциты лежат в мелких полостях костного матрикса — лакунах. Остеогенные клетки находятся и в эндосте, и в остеогенном слое надкостницы, а также выстилают гаверсовы каналы. Остеокласты расположены в лакунах Хаушипа в участках резорбции кости. Остеоид — некальци-

нированный матрикс кости, локализуется между клетками кости и кальцинированным матриксом.

Кровоснабжение

Кровеносные сосуды находятся в надкостнице, костномозговой полости и гаверсовых каналах остеонов. Кровеносные сосуды гаверсовых каналов связаны между собой посредством фолькмановых каналов.

Шлиф декальцинированного компактного вещества трубчатой кости

Системы костных пластинок

Отчётливо видна пластинчатая организация матрикса кости. Костные пластинки выглядят как тончайшие слои матрикса. Они формируют наружные и внутренние обцие, вставочные пластинки и пластинки остеонов.

Остеоны — цилиндрические структуры, состоящие из концентрически расположенных костных пластинок, вставленных друг в друга. В костных пластинках имеются лакуны, от которых отходят тонкие каналцы. В лакунах располагаются остециты, а в каналцах — их отростки. Канальцы анастомозируют между собой и идут к гаверсову каналу, содержащему кровеносный сосуд, остеобласты и другие остеогенные клетки. Спайные линии обозначают периферические границы каждого остеона. Фолькмановы каналы связывают соседние гаверсовы каналы.

Губчатое вещество декальцинированной трубчатой кости

Системы костных пластинок

Костные пластинки формируют костные трабекулы.

Клетки

Остециты расположены в лакунах. Остеобласты покрывают все костные трабекулы. Иногда встречаются крупные многоядерные остеокласты, расположенные в лакунах Хаушипа. Между клетками кости и костной тканью лежит остеоид — некальцинированный матрикс кости.

Костный мозг расположен в пространствах между костными трабекулами.

Развитие кости непосредственно из мезенхимы

Центры окостенения

Центры окостенения — участки мезенхимы с повышенным содержанием кровеносных сосудов (обильная васкуляризация), где, как полагают, мезенхимные клетки дифференцируются в камбиальные остеогенные клетки, которые, в свою очередь, превращаются в остеобласты.

Системы костных пластинок

Первой формируется первичная (грубоволокнистая) костная ткань. Её остециты крупные, а волокнистый компонент матрикса расположен неупорядоченно. Образование пластинок происходит тогда, когда костные трабекулы начинают формировать вокруг кровеносных сосудов первичные (примитивные) остеоны.

Клетки

В развитии кости непосредственно из мезенхимы участвуют камбиальные остеогенные клетки, остеобласты, остециты и остеокласты. В этом процессе задействованы также мезенхимные и гемопоэтические клетки.

Вторичный остеогенез: перихондральное и энхондральное окостенение

Первичный (диафизарный) центр окостенения

В надхрящнице диафиза хрящевой матрицы кости увеличивается количество кровеносных сосудов (повышается васкуляризация). Одновременно с этим хондрогенные клетки надхрящницы становятся остеогенными клетками, которые, в свою очередь, дифференцируются в остеобласты. Остеобласты формируют костную манжетку, вследствие чего надхрящница, лежащая над ней, превращается в надкостницу. Это сопровождается гипертрофией хондроцитов в центральных отделах хряща и последующей их гибелью. Матрикс хряща в зоне гибели хондроцитов обызвествляется, а лакуны, оставшиеся пустыми после гибели хондроцитов, сливаются между собой и образуют полости. periosteальная сосудистая почка врастает в диафиз, проникая в пустые сливные лакуны хондроцитов. Остеогенные клетки дифференцируются в остеобласты, которые откладывают костную ткань поверх трабекул обызвествлённого хряща. Формируется примитивная костномозговая полость, в которой начинается кроветворение. Появляющиеся остеокласты (некоторые исследователи считают их хондрокластами) резорбируют покрытые костью трабекулы обызвествлённого хряща. Костная манжетка утолщается и удлиняется.

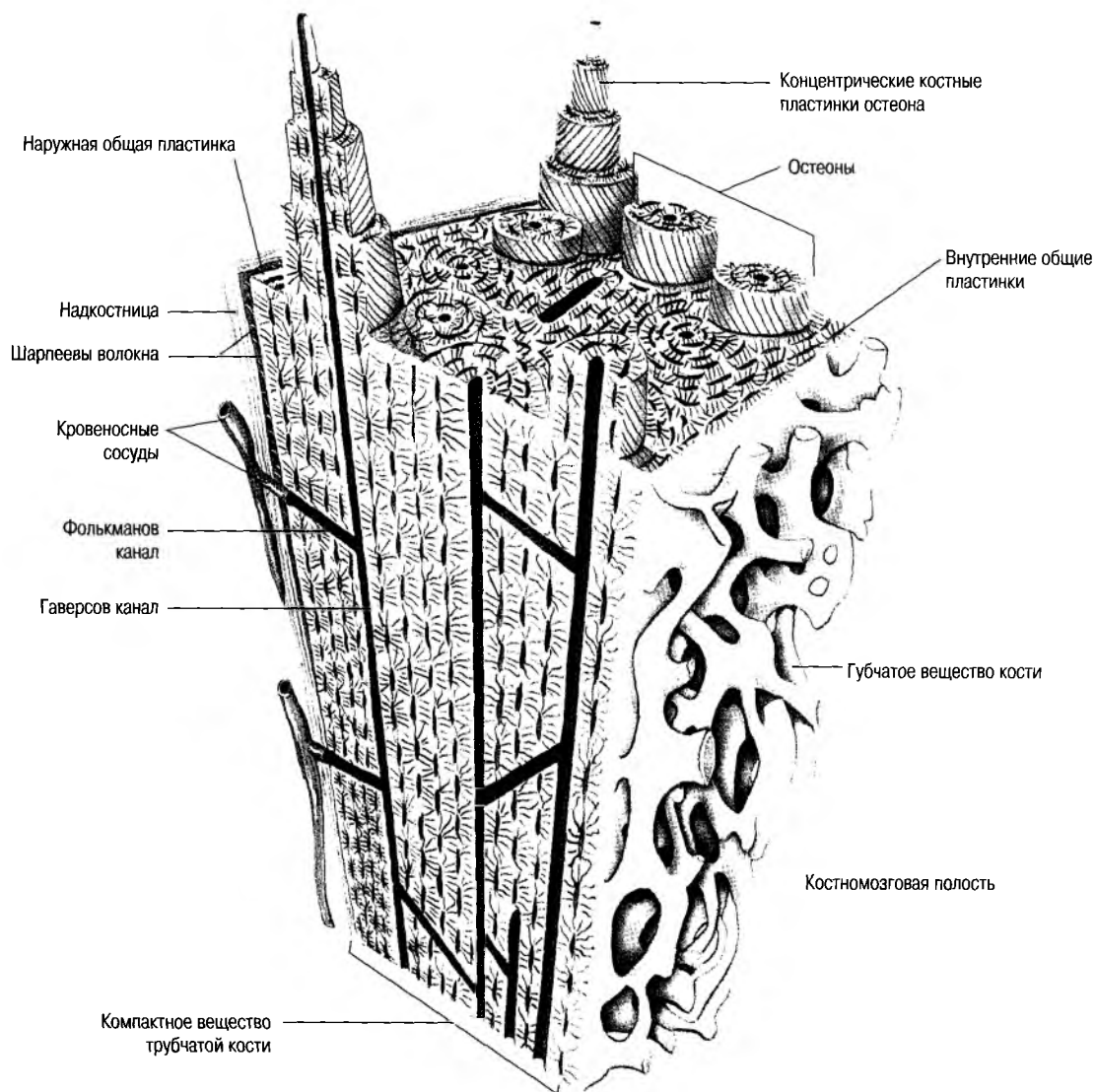
Вторичный (эпифизарный) центр окостенения

Вторичный (эпифизарный) центр окостенения возникает через некоторое время после рождения в центре эпифиза и распространяется в радиальных направлениях, захватывая весь эпифиз хрящевой модели кости. В процессе окостенения эпифиза хрящевая ткань остаётся только на суставных поверхностях и в областях контакта эпифиза и диафиза (место будущей метафизарной пластинки роста).

Эпифизарная пластинка роста

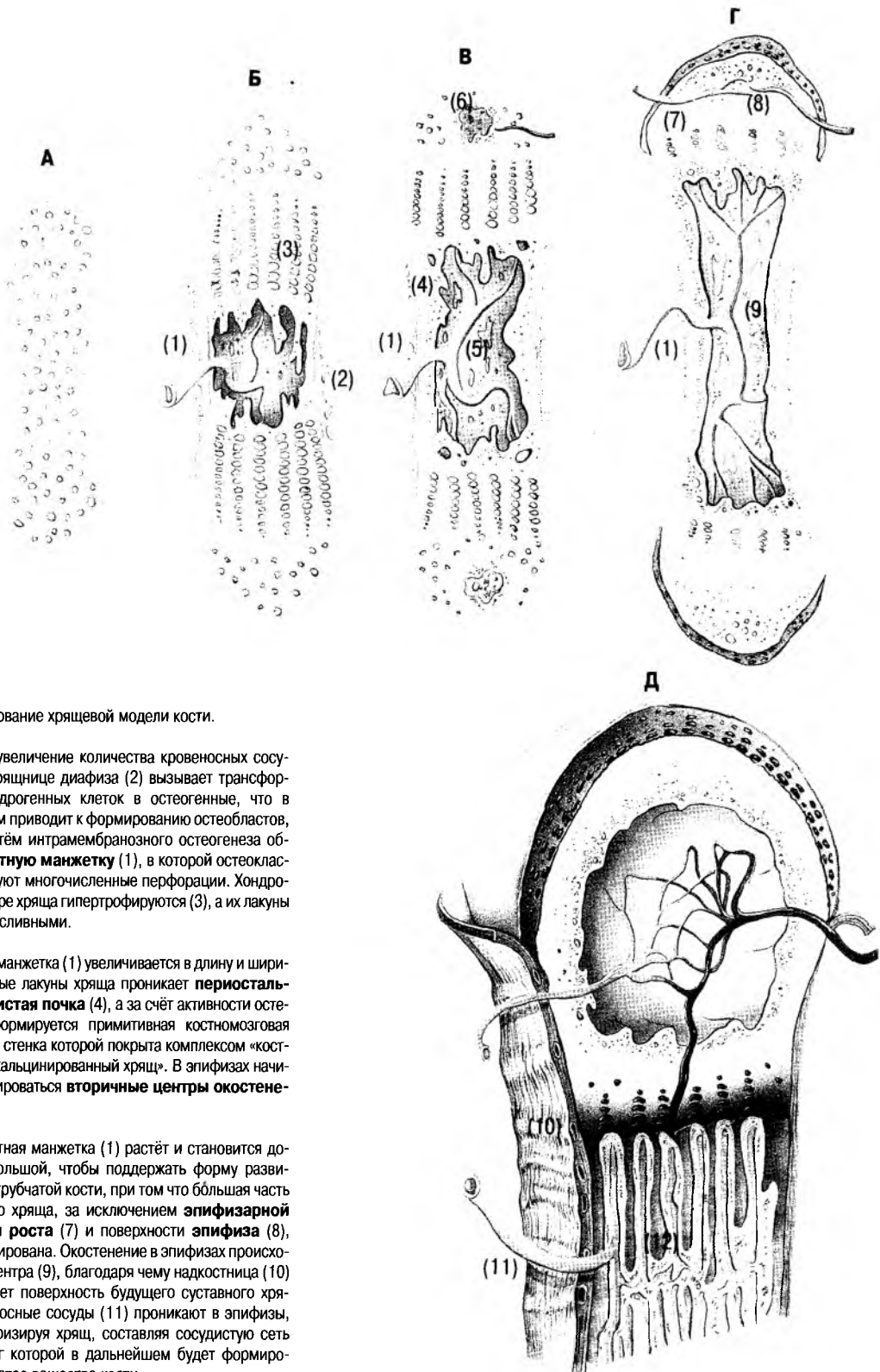
Эпифизарная пластинка роста ответственна за рост длинных трубчатых костей. В ней выделяют пять зон. **Зона неизменённого (резервного) хряща** характеризуется случайным расположением хондроцитов. **Зона пролиферации клеток (хрящевых колонок)** отличается тем, что хондроциты образуют продольные ряды, расположенные параллельно оси роста кости. **Зона гипертрофии клеток (зона пузырчатого хряща)** — увеличением размеров хондроцитов и уменьшением объёма матрикса между

клетками. **Зона обызвествлённого хряща** характеризуется кальцинированием матрикса хряща и гибелью хондроцитов, вследствие чего в матриксе остаются пустые лакуны, некоторые из которых сливаются друг с другом. **Зона временного окостенения** — зона, где остеобласты откладывают кость на обызвествлённый матрикс хряща стенкам лагун резорбции, а одновременно с этим остеокласты (некоторые авторы считают их хондрокластами) резорбируют комплекс «костная ткань–кальцинированный матрикс хряща».



Компактное вещество трубчатой кости

Снаружи компактное вещество трубчатой кости окружено плотной неоформленной коллагеновой соединительной тканью, **надкостницей**, которая **шарпеевыми волокнами** присоединена к **наружным общим пластинкам**. Кровеносные сосуды надкостницы проникают в кость через большие питательные или маленькие **фолькмановы каналы**. Фолькмановы каналы не только доставляют кровеносные сосуды в **гаверсовы каналы остеонов**, но и связывают последние между собой. Каждый остеон состоит из ряда концентрических костных пластинок, коллагеновые волокна в которых расположены перпендикулярно к волокнам смежных пластинок остеона. **Внутренние общие пластинки** выстланы эндостом. Губчатое вещество кости выступает в костномозговую полость.



А. Формирование хрящевой модели кости.

Б. Резкое увеличение количества кровеносных сосудов в надхрящнице диафиза (2) вызывает трансформацию хондрогенных клеток в остеогенные, что в дальнейшем приводит к формированию остеобластов, которые путём интрамембранозного остеогенеза образуют **костную манжетку (1)**, в которой остеокласты формируют многочисленные перфорации. Хондроциты в центре хряща гипертрофируются (3), а их лакуны становятся сливными.

В. Костная манжетка (1) увеличивается в длину и ширину, в сливные лакуны хряща проникает **periosteальная сосудистая почка (4)**, а за счёт активности остеокластов формируется примитивная костномозговая полость (5), стенка которой покрыта комплексом «костная ткань—кальцинированный хрящ». В эпифизах начинают формироваться **вторичные центры окостенения (6)**.

Г и Д. Костная манжетка (1) растёт и становится достаточно большой, чтобы поддержать форму развивающейся трубчатой кости, при том что большая часть гиалинового хряща, за исключением **эпифизарной пластинки роста (7)** и поверхности **эпифиза (8)**, уже резорбирована. Окостенение в эпифизах происходит из их центра (9), благодаря чему надкостница (10) не покрывает поверхность будущего суставного хряща. Кровеносные сосуды (11) проникают в эпифизы, не васкуляризируя хрящ, составляя сосудистую сеть (12), вокруг которой в дальнейшем будет формироваться губчатое вещество кости.

ФОТО 1 Гиалиновый хрящ эмбриона свиньи. Заливка в парафин. × 132

Развивающийся гиалиновый хрящ окружён мезенхимой (эмбриональной соединительной тканью). В формировании этого хряща участвовали мезенхимные клетки. Отметьте, что развивающаяся надхрящница, окружая хрящ, сливается и с мезенхимой, и с формирующимся хрящом. Мелкие клетки (хондроциты) лежат в круглых, близко расположенных лакунах (стрелка), отделенных друг от друга тонкими прослойками однородно окрашенного матрикса (острие стрелки).

ФОТО 3 Гиалиновый хрящ кролика. Заливка в парафин. × 270

Надхрящница состоит из волокнистого и хондрогенного слоёв. Волокнистый слой представлен в основном коллагеновыми волокнами и единичными фибробластами, в то время как в хондрогенном слое клеток значительно больше (пре- и хондробласты) (стрелки). Поскольку хондробласты секретируют матрикс, они замуровываются в межклеточном веществе, превращаясь в хондроциты. Отметьте, что хондроциты, расположенные по периферии хряща, — маленькие удлиненные клетки, вытянутые параллельно надхрящнице, в то время как хондроциты, расположенные в толще хряща, — большего размера, овальной либо округлой формы (острие стрелки). Зачастую они лежат гнездами (изогенными группами).

ФОТО 2 Гиалиновый хрящ трахеи обезьяны. Заливка в парафин. × 132

Трахея выстлана многорядным реснитчатым цилиндрическим эпителием. В соединительной ткани, лежащей под эпителием, видна крупная, заполненная кровью вена. В центре микрофотографии виден гиалиновый хрящ. В лакунах его матрикса располагаются как одиночные, так и лежащие группами (изогенными группами) хондроциты — признак интерстициального роста хряща. Отметьте, что территориальный матрикс (стрелка), расположенный вокруг лакун, окрашивается темнее, чем межтерриториальный матрикс (звёздочка). Снаружи весь хрящ окружён надхрящницей.

ФОТО 4 Гиалиновый хрящ трахеи обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

В многорядном реснитчатом цилиндрическом эпителии содержатся многочисленные бокаловидные клетки (стрелки). Реснички на поверхности эпителиальных клеток видны отчётливо. Лежащая под эпителием соединительная ткань сливается с фиброзным (волокнистым) слоем надхрящницы. Внутренний слой надхрящницы содержит многочисленные хондрогенные клетки. Хондробласты, продуцируя матрикс, замуровываются в нём, превращаясь в хондроциты. Хондроциты, расположенные по периферии хряща, вытянуты параллельно надхрящнице, в то время как хондроциты, расположенные в толще хряща, — овальные либо округлые и больших размеров. При изготовлении гистологических препаратов некоторые из хондроцитов «выпали» из лакун (артефакт), и в этих случаях лакуны видны в виде пустых пространств. Хотя матрикс гиалинового хряща содержит много коллагеновых волокон, в препарате он выглядит однородным. Это обусловлено тем, что коллагеновые волокна и гликозаминогликаны основного вещества окрашиваются с одинаковой интенсивностью. Богатый протеогликанами матрикс, прилежащий к стенкам лакун, окрашивается более интенсивно, чем территориальный матрикс. Это особенно заметно на фото 2 и 3.

■ **ОБОЗНАЧЕНИЯ**

C	хондроцит	EP	многорядный реснитчатый цилиндрический эпителий	IG	изогенная группа
CG	хондрогенный слой надхрящницы	F	волокнистый слой надхрящницы	M	матрикс
CT	соединительная ткань			P	надхрящница
ECT	мезенхима			V	вена



ФОТО 1



ФОТО 2

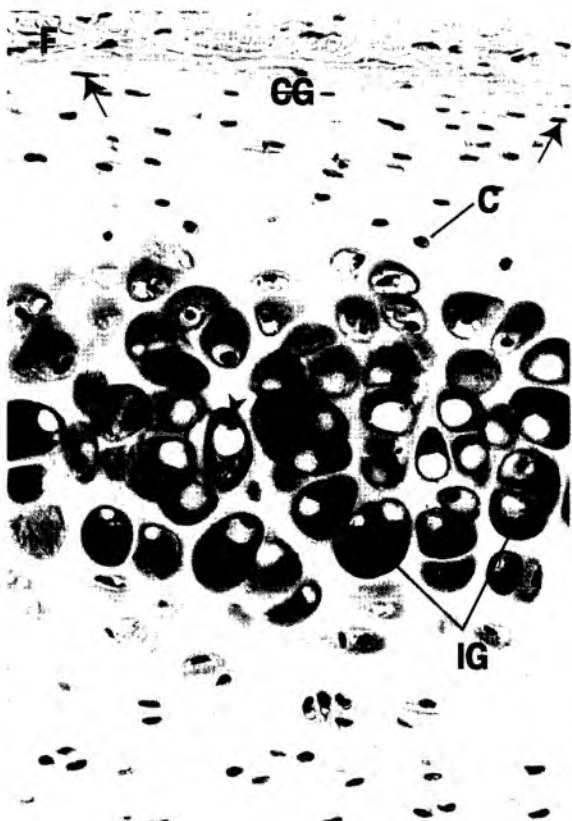


ФОТО 3

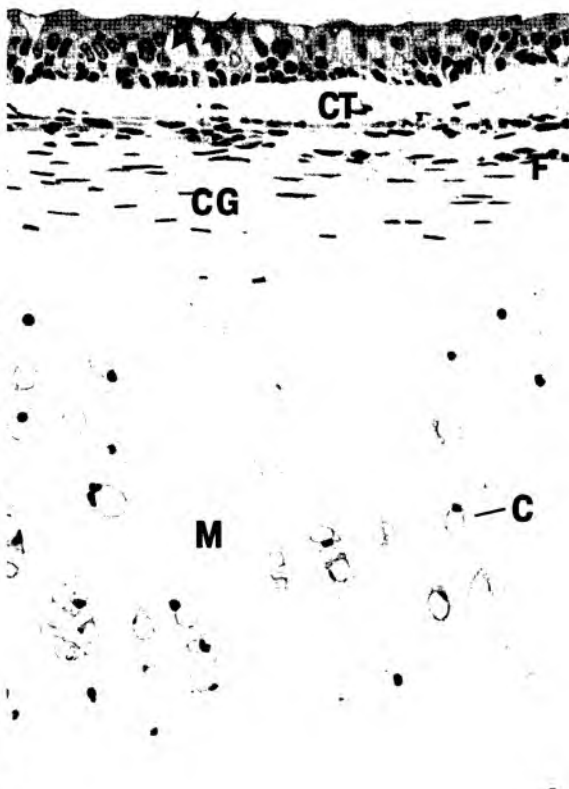


ФОТО 4

ФОТО 1 ■ Эластический хрящ надгортанника человека. Заливка в парафин. × 132

Эластический хрящ так же, как и гиалиновый, покрыт надхрящницей. Хондроциты расположены в лакунах матрикса (стрелка). Между хондроцитами и стенкой лакуны видны пустоты — артефакт, возникший при изготовлении гистологического препарата. В отдельных лакунах лежит по два хондроцита (звездочка), которые образуют изогенную группу (свидетельство интерстициального роста хряща). Матрикс хряща содержит многочисленные эластические волокна, придающие хрящу характерный внешний вид и обеспечивающие его эластичность. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 3.

ФОТО 3 ■ Эластический хрящ надгортанника человека. Заливка в парафин. × 540

На этой фотографии при большем увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 1. Хондроциты — крупные, овальные либо округлые клетки с эксцентрично расположенным ядром. В цитоплазме они часто накапливают липиды в форме капель, что придаёт клеткам вакуолизированный вид. Эластические волокна матрикса местами расположены столь тесно и в таких количествах, что скрывают его аморфный компонент. Эластические волокна имеют разную толщину, что хорошо видно на поперечных срезах (стрелки).

ФОТО 2 ■ Эластический хрящ надгортанника человека. Заливка в парафин. × 270

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область надхрящницы и прилежащего к ней хряща с фото 1. Слои надхрящницы (наружный волокнистый и внутренний хондрогенный) видны чётко. Обратите внимание, что хондроциты (стрелка) непосредственно под хондрогенным слоем надхрящницы имеют веретеновидную форму. По мере отдаления от надхрящницы их форма округляется тем сильнее, чем глубже они расположены в хряще. Отметьте, что количество и толщина эластических волокон, окружающих хондроциты, увеличиваются вместе с увеличением размеров клеток.

ФОТО 4 ■ Волокнистый хрящ межпозвоночного диска человека. Заливка в парафин. × 132

Хондроциты волокнистого хряща лежат поодиночке в отдельных лакунах, при этом они образуют параллельные ряды. Ядра хондроцитов хорошо заметны, в то время как их цитоплазма видна не столь чётко (стрелка). В матриксе волокнистого хряща содержатся толстые пучки коллагеновых волокон, которые расположены равномерно между рядами хондроцитов. В отличие от эластического и гиалинового хрящей волокнистый хрящ не покрыт надхрящницей.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

C	хондроцит	E	эластическое волокно	N	ядро
CF	коллагеновые волокна	F	волокнистый слой надхрящницы	P	надхрящница
CG	хондрогенный слой надхрящницы				



ФОТО 1

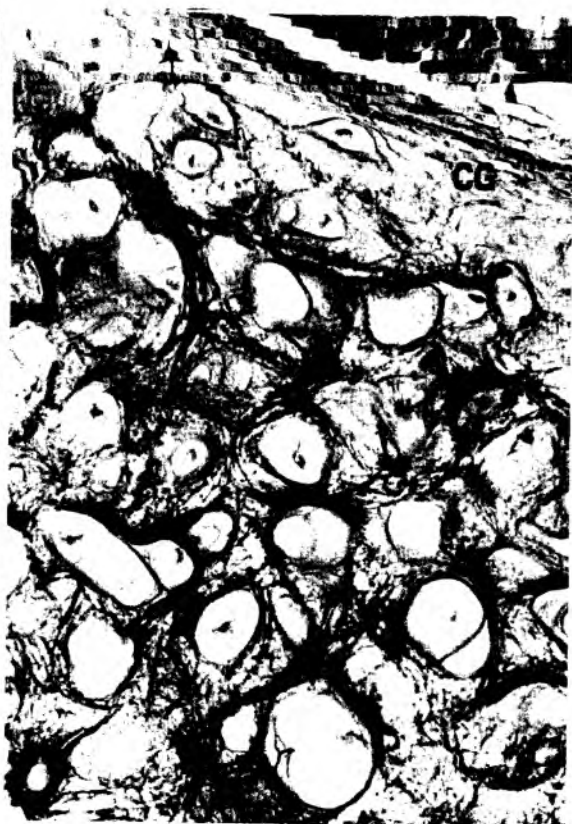


ФОТО 2



ФОТО 3

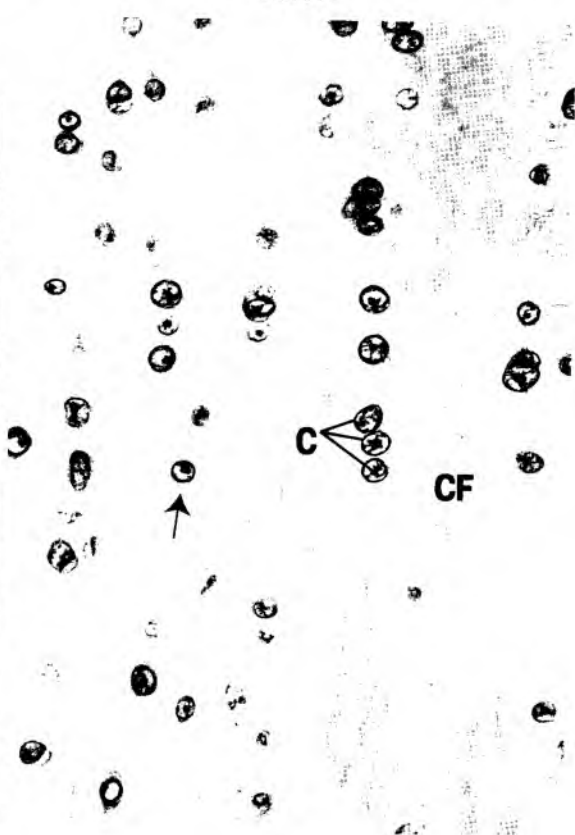


ФОТО 4

ФОТО 1 Декальцинированная трубчатая кость человека. Заливка в парафин. × 132

На микрофотографии представлен поперечный срез кости. В самом верху видны скелетномышечные волокна, под которыми определяется надкостница. В ней различимы наружный волокнистый и внутренний остеогенный слои благодаря выраженному волокнистому компоненту в первом слое и высокому содержанию клеток во втором. В компактном веществе кости внутренние общие пластинки, остеоны и вставочные пластинки (звёздочка). Костномозговая полость выстлана эндостом (стрелка) и содержит красный костный мозг.

ФОТО 3 Компактное вещество декальцинированной трубчатой кости человека. Заливка в парафин. × 540

Небольших размеров остеон чётко ограничен спайной линией (остриё стрелки). Остеоциты, по форме напоминающие чечевицу, располагаются в пространствах костного матрикса — лакунах. Лакуны изнутри выстланы остеоидом — некальцинированным костным матриксом.

Вставка. Гаверсов канал остеона. × 540.

Гаверсов канал содержит мелкий кровеносный сосуд, окруженный малым количеством соединительной ткани. Гаверсов канал изнутри выстлан уплотненными остеообластами и, возможно, другими остеогенными клетками.

ФОТО 2 Компактное вещество декальцинированной трубчатой кости человека. Заливка в парафин. × 132

На поперечном срезе компактного вещества кости видны остеоны (гаверсовы системы) и вставочные пластинки. В центре каждого остеона расположен гаверсов канал, окружённый несколькими концентрическими слоями костных пластинок. Граница каждого остеона, спайная линия (остриё стрелки), видна отчётливо. Некоторые соседние гаверсовы каналы соединены друг с другом фолькмановыми каналами, благодаря чему кровеносные сосуды остеонов связаны между собой.

ФОТО 4 Компактное вещество некальцинированной трубчатой кости человека. Поперечный шлиф. × 132

Для того чтобы подчеркнуть некоторые морфологические особенности компактного вещества кости, этот препарат окрасили тушью. Гаверсовы каналы и лакуны (стрелки) окрашены в чёрный цвет. Сверху, в центре, виден фолькманов канал, соединяющий между собой два гаверсовых канала. Канальцы остеоцитов имеют вид тонких линий, идущих от лакун к гаверсовым каналам. Канальцы одного остеона анастомозируют как друг с другом, так и с канальцами других остеоцитов того же остеона.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BV	кровеносный сосуд	IL	вставочные пластинки	OP	остеогенный слой надкостницы
C	канальцы остеоцита	L	костная пластинка	Os	остеон
FP	волокнистый слой надкостницы	M	красный костный мозг	SM	скелетномышечное волокно
HC	гаверсов канал	Ob	остеобласт	VC	фолькманов канал
IC	внутренние общие пластинки	Oc	остеоцит		
		Op	остеогенная клетка		

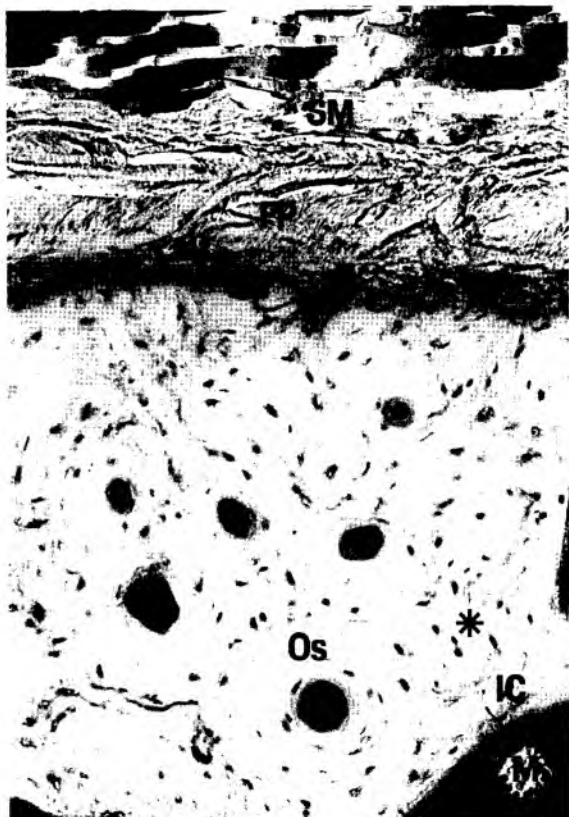


ФОТО 1



ФОТО 2

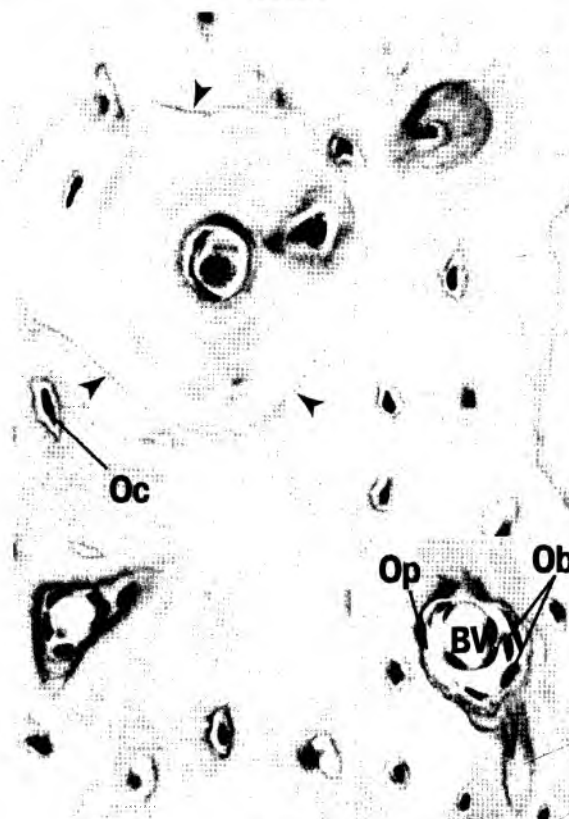


ФОТО 3

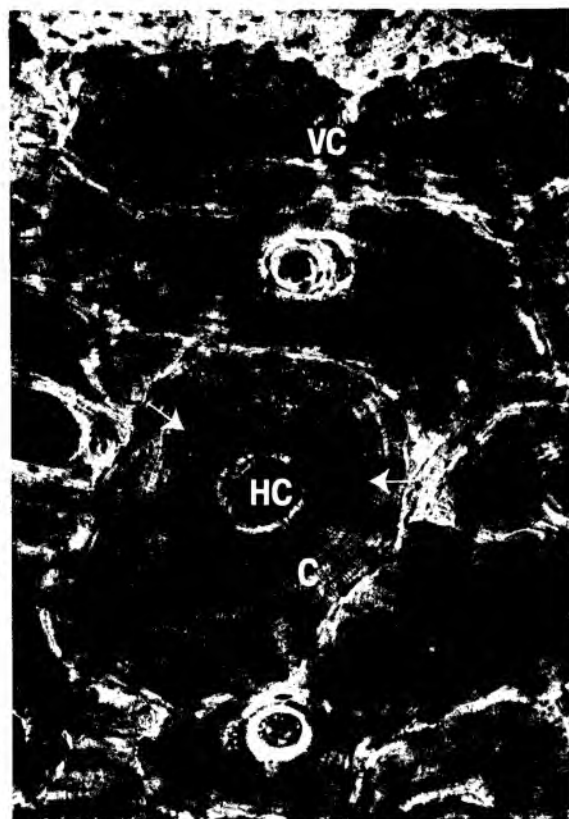


ФОТО 4

ИЛЛЮСТРАЦИЯ 4–4 ■ Компактное вещество кости и развитие кости непосредственно из мезенхимы

ФОТО 1 ❖ Недекальцинированная кость человека. Поперечный шлиф. × 270

Этот препарат окрашен тушью. На поперечном шлифе в остеоне отчётливо видны костные пластинки, окружающие гаверсов канал, лакуны и каналцы остеоцитов. Граница остеона представлена чёткой спайной линией. Канальцы, содержащие отростки остеоцитов, видны в виде тонких чёрных линий, отходящих от лакун. Они анастомозируют как друг с другом, так и с канальцами других остеоцитов того же остеона. Отметьте, что канальцы остеоцитов, отходящие от самых крупных лакун на периферии остеона, в большинстве своём не анастомозируют с канальцами остеоцитов соседних остеонов.

ФОТО 3 ❖ Развитие кости из мезенхимы (прямой остеогенез). Череп плода свиньи. Заливка в парафин. × 270

На этой микрофотографии представлена периферическая область развития кости из мезенхимы. В верхнем углу слева видна развивающаяся примитивная надкостница. Под ней расположены остеобласты, вырабатывающие остеоид — некальцифицированный матрикс. По мере того как остеобласты синтезируют матрикс, они замуровываются в его лакунах, превращаясь в остеоциты. Такая кость считается незрелой (первичной) и в дальнейшем замещается зрелой костью. Остеоциты и костный матрикс незрелой и зрелой костей отличаются. В незрелой кости остеоцитов больше, чем в зрелой, при этом они крупнее и более овальной формы. Кроме того, в отличие от зрелой кости, коллагеновые волокна матрикса незрелой кости расположены менее упорядоченно.

ФОТО 2 ❖ Развитие кости из мезенхимы (прямой остеогенез). Череп плода свиньи. Заливка в парафин. × 132

На фоне мезенхимы трабекулы вновь формирующейся кости кажутся интенсивно окрашенными. Мезенхима обильно васкуляризирована. Обратите внимание, что в костных трабекулах формируются первичные (примитивные) остеоны, в центре которых видны большие примитивные гаверсовы каналы, содержащие кровеносные сосуды. Расположение остеоцитов в костных трабекулах неупорядоченное. Каждая трабекула снаружи покрыта остеобластами.

ФОТО 4 ❖ Развитие кости из мезенхимы (прямой остеогенез). Череп плода свиньи. Заливка в парафин. × 540

На этой микрофотографии представлена область, сходная с таковой на фото 2 и 3. Поверхность костной трабекулы покрыта многочисленными остеобластами. В толще костной ткани расположены остеоциты, отделённые остеоидом от кальцифицированного матрикса кости. Вследствие этого перицеллюлярная зона (место расположения остеоида) более светлая, чем окружающий кальцифицированный матрикс. На отдельных участках видны остеобласты (звёздочка), замуровывающиеся в матрикс, который они сами же и вырабатывают. Справа, на поверхности костной трабекулы, расположены две крупные многоядерные клетки — остеокласты, которые активно резорбируют кость, о чём свидетельствует наличие на поверхности трабекулы лакун Хаушипа (острие стрелки) — углублений в костной ткани под остеокластами. Взаимодействия между остеокластами и остеобластами очень чётко регулируются при нормальном формировании и при физиологической перестройке кости.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BV	кровеносный сосуд	L	костная пластинка	Os	остеон
C	канальцы остеоцита	Ob	остеобласт	Ot	остеоид
ECT	мезенхима	Oc	остеоцит	P	надкостница
HC	гаверсов канал	Ocl	остеокласт	T	трабекула



ФОТО 1

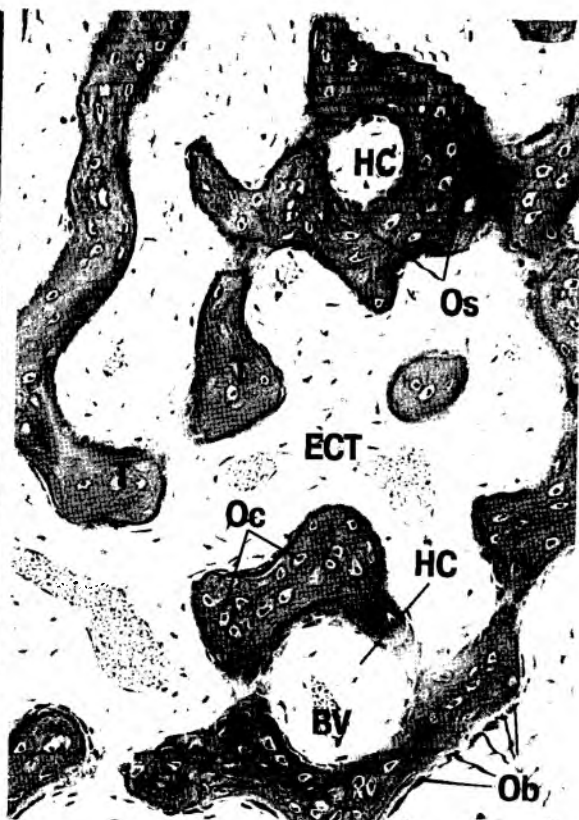


ФОТО 2



ФОТО 3



ФОТО 4

ФОТО 1 Эпифизарная пластинка окостенения. Продольный срез пальца плода обезьяны. Заливка в парафин. × 14

Большинство длинных костей образуется в процессе непрямого остеогенеза, в результате которого происходит замена костной тканью хрящевой модели кости. На этой микрофотографии при малом увеличении видно, что диафиз дистальной фаланги пальца представлен вновь образующейся костной тканью. В нём также видна и костномозговая полость, заполненная костным мозгом. Эпифиз этой фаланги подвергается окостенению (в нём определяется вторичный центр окостенения). Между окостеневающими эпифизом и диафизом располагается участок хряща — эпифизарная пластинка роста. На диафизной стороне эпифизарной пластинки роста отчётливо видны костные трабекулы.

ФОТО 2 Энхондральное окостенение. Продольный срез пальца плода обезьяны. Заливка в парафин. × 14

В диафизе этой формирующейся кости большая часть хрящевой ткани уже замещена костной. Отчётливо видны многочисленные костные трабекулы и костный мозг в образующейся костномозговой полости. Окостенение продвигается в направлении эпифиза, в котором пока еще отсутствует вторичный центр окостенения. Надкостница имеет вид четкой линии между костной манжеткой и прилегающей соединительной тканью. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 3.

ФОТО 3 Энхондральное окостенение. Продольный срез пальца плода обезьяны. Заливка в парафин. × 132

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 2. Отчётливо видна граница между надкостницей и надхрящницей (острие стрелки). Под надкостницей расположена костная манжетка, которая формируется в результате перихондрального окостенения. В толще хрящевой матрицы кости отчётливо наблюдается процесс энхондрального окостенения. В верхней половине фотографии виден хрящ, в котором процесс окостенения отсутствует. Тем не менее, в нём можно выделить несколько четко различимых зон будущей эпифизарной пластинки роста. Так, в хряще имеется участок, в котором хондроциты лежат рядами в виде длинных столбиков (стрелки), что свидетельствует об их интенсивном делении митозом. Это будущая зона пролиферации клеток — зона хрящевых колонок. Под ней видна зона, в которой хондроциты увеличиваются в размерах, — это зона гипертрофии клеток (зона пузырчатого хряща). В зоне обызвествлённого хряща хондроциты умирают, а оставшиеся от них лакуны сливаются между собой. Здесь активно происходит резорбция матрикса хряща и появляются полости резорбции. В формирующейся костномозговой полости располагаются кровеносные сосуды, костный мозг, остеогенные клетки и остеокласты. Камбиальные остеогенные клетки, дифференцируясь в остеобласты, строят кость на минерализованном матриксе хряща стенок полостей резорбции. В нижней части микрофотографии видны покрытые костью трабекулы матрикса обызвествлённого хряща (звёздочки).

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BC	костная манжетка	M	костный мозг	ZH	зона гипертрофии клеток
D	диафиз	P	надкостница	ZP	зона пролиферации клеток
E	эпифиз	T	трабекула	2	вторичный центр окостенения
ED	эпифизарная пластинка роста	ZC	зона обызвествлённого хряща		

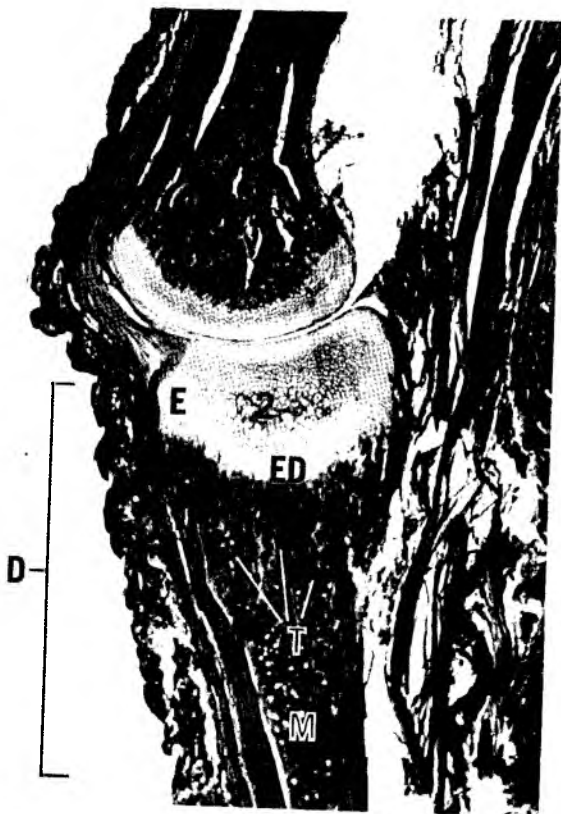


ФОТО 1

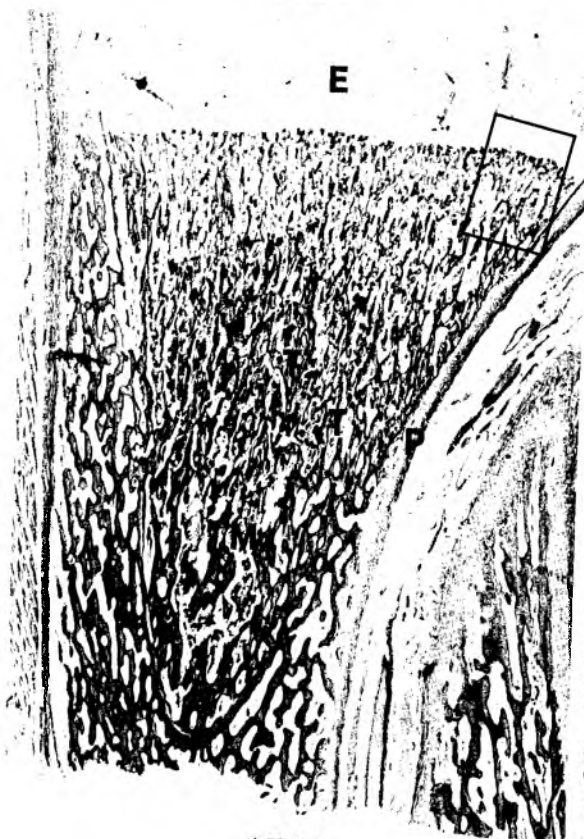


ФОТО 2

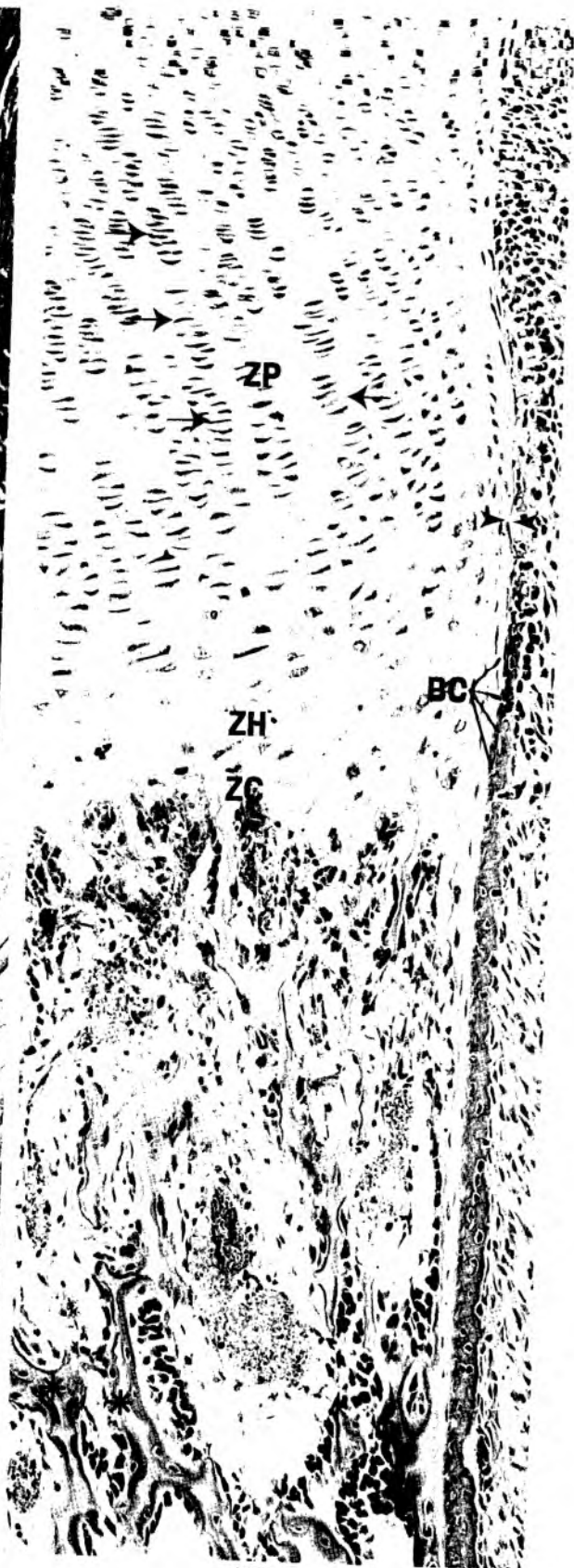


ФОТО 3

ФОТО 1 ■ *Непрямой остеогенез. Продольный срез пальца плода обезьяны. Заливка в парафин. × 132*

На этой микрофотографии представлена область из фото 3, иллюстрации 4–5. В правом нижнем углу виден многоядерный остеокласт (остриё стрелки), резорбирующий трабекулы обызвествлённого хряща, которые покрыты костной тканью. По правому краю микрофотографии отчётливо определяется костная манжетка и надкостница, а также соединение между костной манжеткой и хрящом (стрелки). Видна формирующаяся костномозговая полость с многочисленными кровеносными сосудами, остеогенными клетками, остеобластами и гемопоэтическими клетками.

ФОТО 3 ■ *Энхондральное окостенение. Поперечный срез пальца плода обезьяны. Заливка в парафин. × 196*

На поперечном срезе участка энхондрального окостенения в обызвествлённом матриксе хряща видны множественные округлые пространства, ограниченные костной тканью (звёздочки). Они представляют собой слившиеся лакуны в хрящевой матрице кости, в которой располагались гипертрофированные и погибшие хондроциты. Остеогенные клетки, вторгшиеся в обызвествлённый хрящ, дифференцировались в остеобласты (стрелки) и покрыли обызвествлённый хрящ костной тканью. Так как соседние лакуны отделены друг от друга стенками из обызвествлённого хряща, костная ткань откладывается остеобластами прямо на по-

ФОТО 2 ■ *Энхондральное окостенение. Продольный срез пальца плода обезьяны. Заливка в парафин. × 270*

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 1. Обратите внимание, что остатки обызвествлённого хряща покрыты тонким слоем кости. Интенсивно окрашенная костная ткань (стрелка) содержит остециты, в то время как обызвествлённый матрикс хряща окрашен менее интенсивно. Хрящевая ткань не содержит клеток, так как хондроциты погибли, оставив после себя в матриксе пустые лакуны, некоторые из которых слились между собой. Остеобласты покрывают трабекулы, при этом они отделены от костной ткани тонким слоем остеоида. По мере того как костная манжетка утолщается, а остатки матрикса обызвествлённого хряща в трабекулах резорбируются, хрящевая матрица превращается в кость. Единственные места в кости, где останется хрящ, — метафизарная пластинка роста и суставная поверхность.

верхность лакун. Поэтому костные трабекулы, которые на продольном срезе напоминают костные сталактиты, содержат в своей основе минерализованный матрикс хряща. Фактически, лакуны в хрящевой матрице кости выстланы костной тканью. Стенки между лакунами являются остатками кальцинированного хряща, ставшими основой, на которую была выработана кость.

Найдите формирующуюся костномозговую полость, содержащую кровеносные сосуды, гемопоэтическую ткань, камбиальные остеогенные клетки и остеобласты (остриё стрелки). Костная манжетка выражена чётко. Снаружи она покрыта надкостницей, в которой хорошо различимы два слоя: волокнистый и остеогенный.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BC	костная манжетка	HT	гемопоэтическая ткань	Ot	остеоид
BV	кровеносный сосуд	MC	костномозговая полость	P	надкостница
CC	обызвествлённый матрикс хряща	Ob	остеобласт		
FP	волокнистый слой надкостницы	Og	остеогенный слой надкостницы		

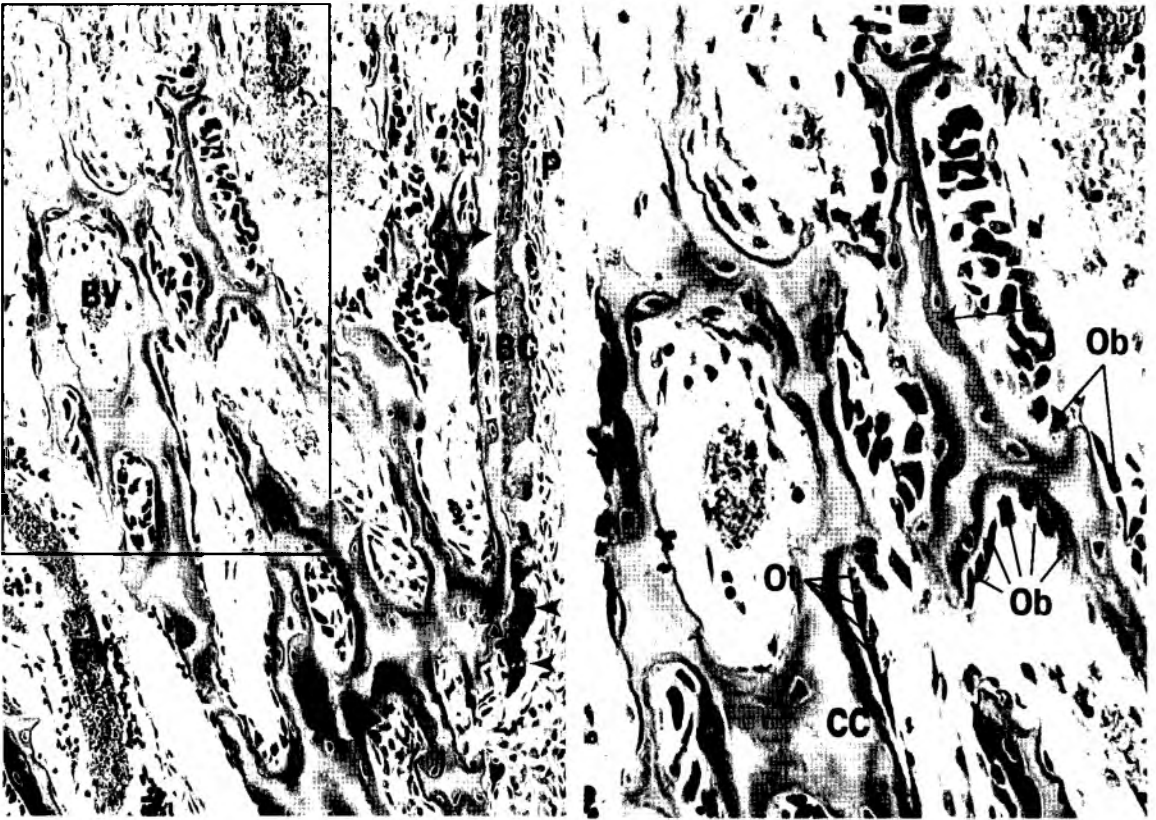


ФОТО 1

ФОТО 2

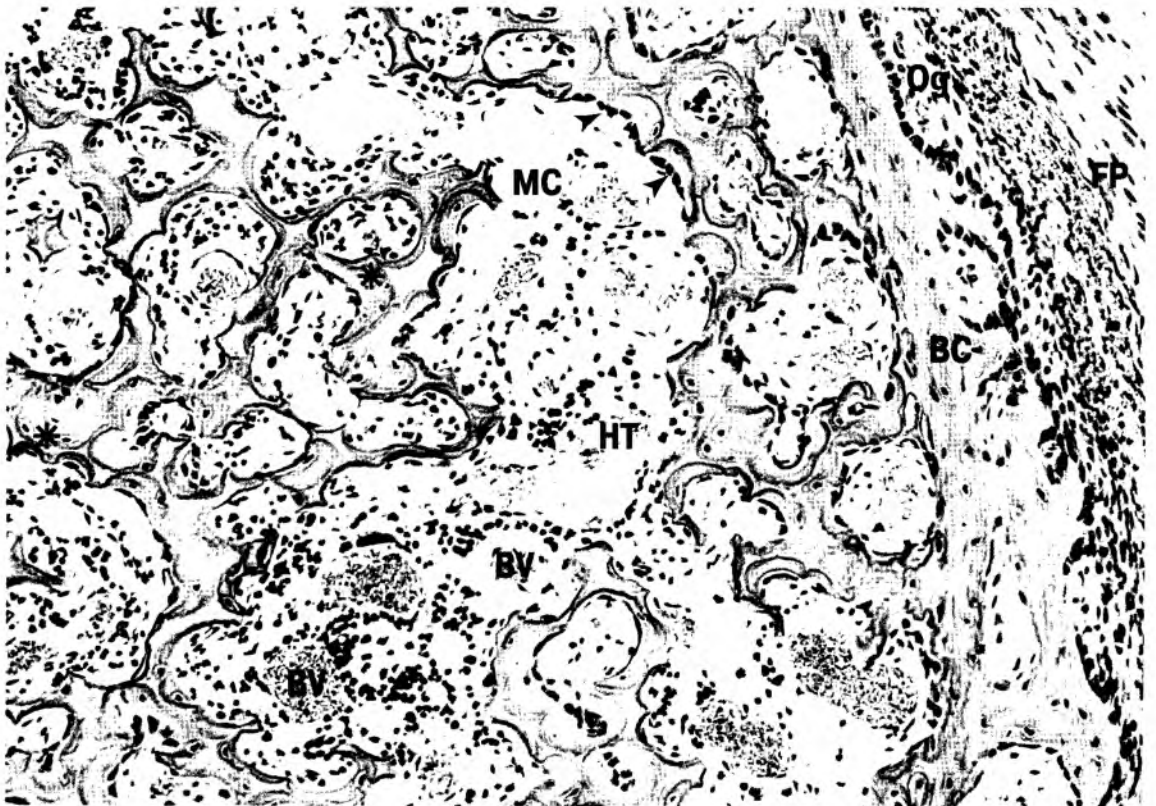


ФОТО 3

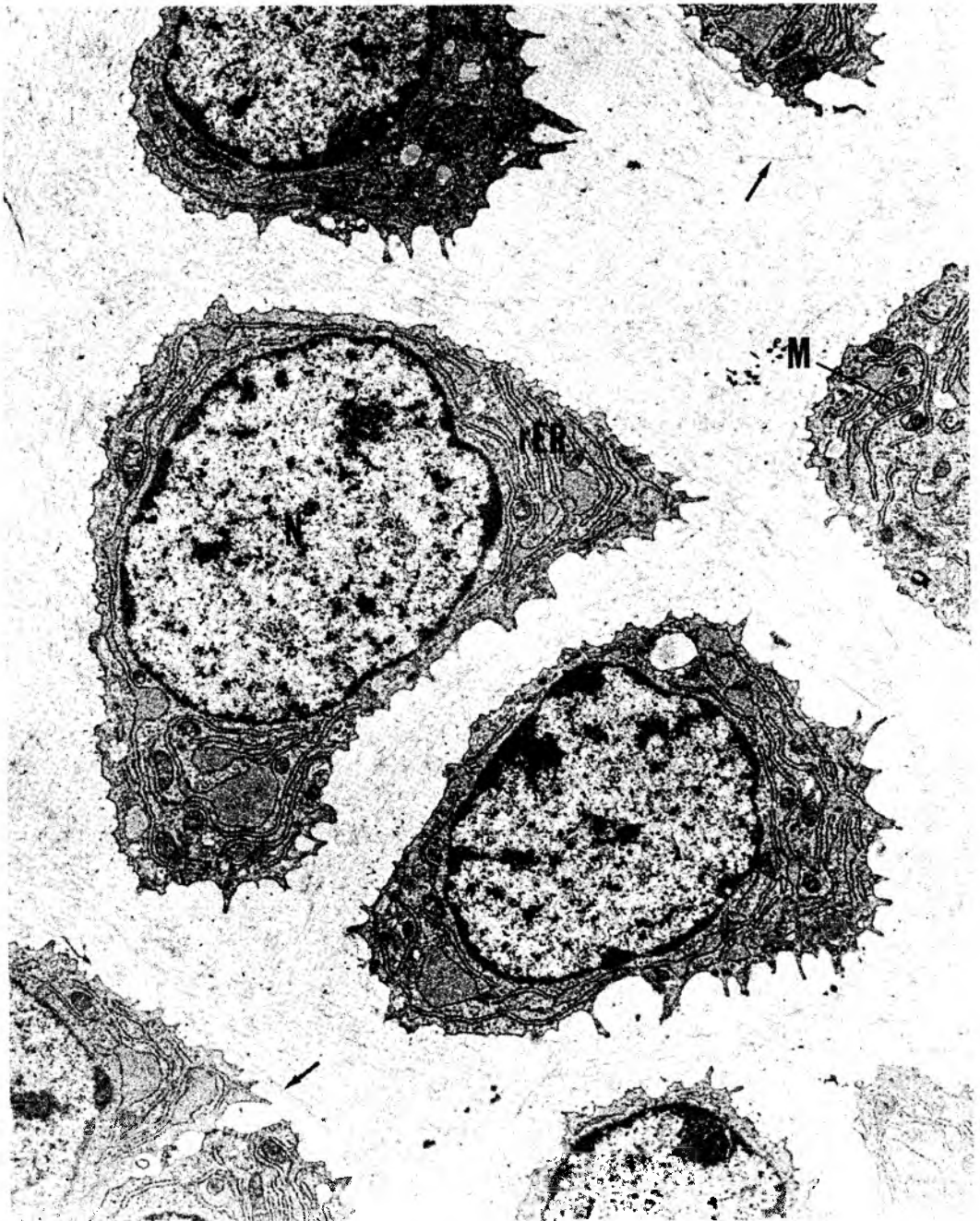


ФОТО 1 ■ Гиалиновый хрящ трахеи мыши. Электронная микроскопия. $\times 6120$

В гиалиновом хряще трахеи новорожденного мышонка видны хондроциты, в центре которых расположены ядра. В них также хорошо развита шероховатая

ЭПС и содержатся многочисленные митохондрии. Матрикс хряща содержит аморфное вещество и тонкие коллагеновые волокна (стрелки) [Seegmiller R., Ferguson C., Sheldon H. *J Ultrastruct Res* 38:288-301, 1972].

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

M митохондрия

N ядро

rER шероховатая ЭПС

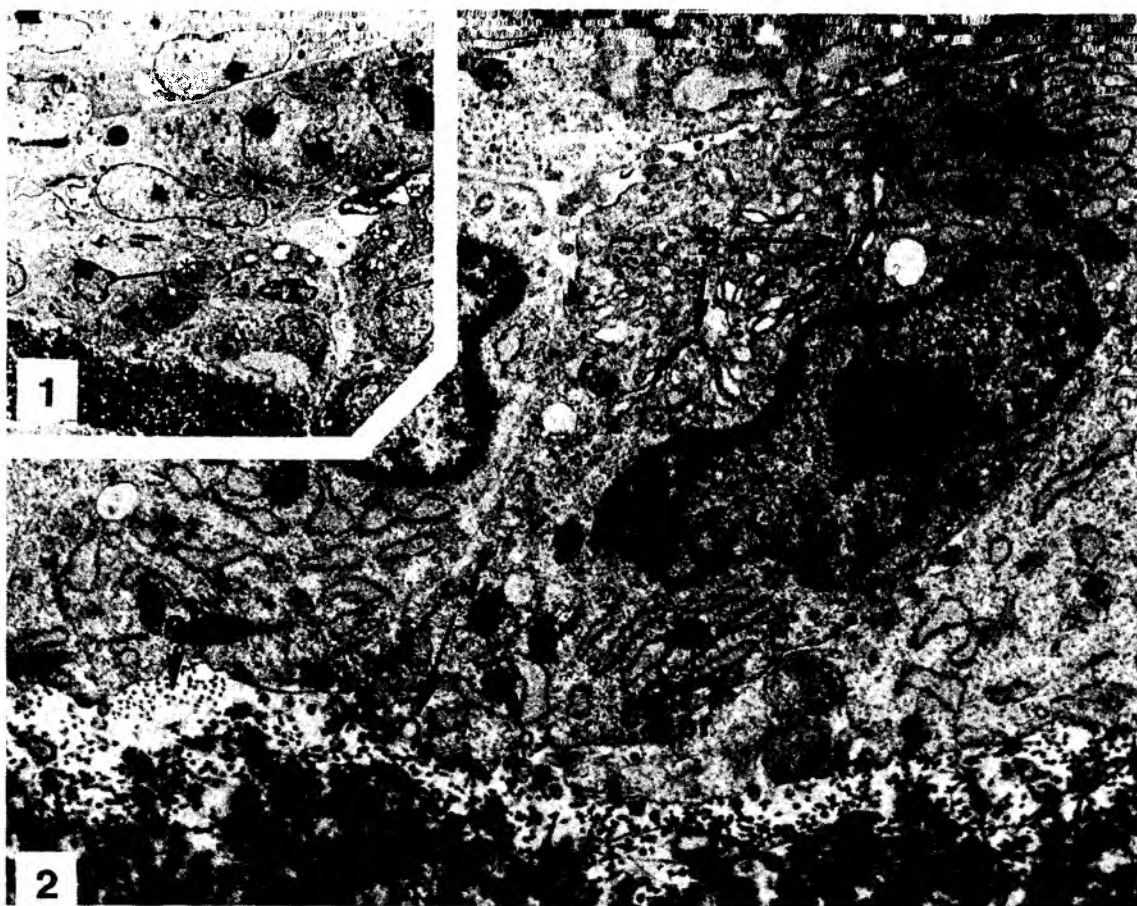


ФОТО 1 Остеобласты трубчатой кости крысы. Электронная микроскопия. $\times 1\ 350$

На этой электронограмме при малом увеличении показаны многочисленные фибробласты и остеобласты, расположенные по поверхности костной трабекулы. Зона, отмеченная звёздочкой, при большем увеличении представлена на фото 2 [Ryder M., Jenkins S., Horton J. *J Dent Res* 60:1349-1355, 1981].

ФОТО 2 Остеобласты трубчатой кости крысы. Электронная микроскопия. $\times 9\ 450$

На этой электронограмме при большем увеличении представлена зона, отмеченная звёздочкой на фото 1. В цитоплазме остеобласта определяются хорошо развитые аппарат Гольджи и шероховатая ЭПС, а также несколько окаймлённых пузырьков, расположенных рядом с цитолеммой. В костном матриксе, рядом с остеобластом, видны поперечные срезы многочисленных коллагеновых волокон [Ryder M., Jenkins S., Horton J. *J Dent Res* 60:1349-1355, 1981].

■ **ОБОЗНАЧЕНИЯ**

BT	костная трабекула	cv	окаймлённые пузырьки	rer	шероховатая ЭПС
col	коллагеновые волокна	g	аппарат Гольджи		

ФОТО 1А ■ *Остеокласт трубчатой кости крысы. Электронная микроскопия. × 1 800*

Остеокласт с трёх сторон окружает костную балку (звёздочка). В цитоплазме остеокласта видны два ядра. Область одного из ядер (остриё стрелки) при большем увеличении представлена на фото 1Б.

ФОТО 1Б ■ *Остеокласт трубчатой кости крысы. Электронная микроскопия. × 10 800*

На этой электронограмме при большем увеличении представлена область, отмеченная стрелкой на фото 1А. В остеокласте хорошо видны ядра, содержащие ядрышки, гофрированная каёмка и светлая зона. В цитоплазме заметны многочисленные вакуоли различного размера [Ryder M., Jenkins S., Horton J. *J Dent Res* 60:1349–1355, 1981].

ФОТО 2 ■ *Остеокласты кости человека. Заливка в парафин. × 600*

В этих многоядерных клетках ядра расположены в базальной части, находящейся напротив лакун Хаушипа. Отметьте, что гофрированная каёмка (стрелки) находится в близком контакте с лакунами Хаушипа (предоставлено J. Hollinger).

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BR	базальная часть цитоплазмы остеокласта	HL	лакуны Хаушипа	RB	гофрированная каёмка
CZ	светлая зона	N	ядро	v	вакуоли
		n	ядрышко		

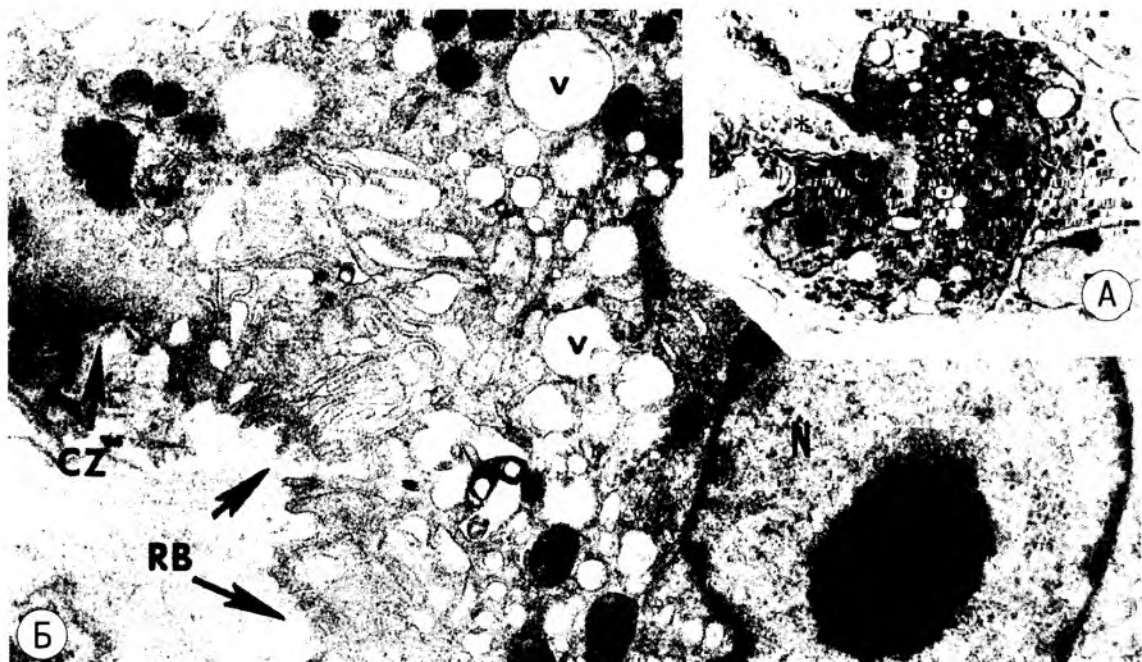


ФОТО 1

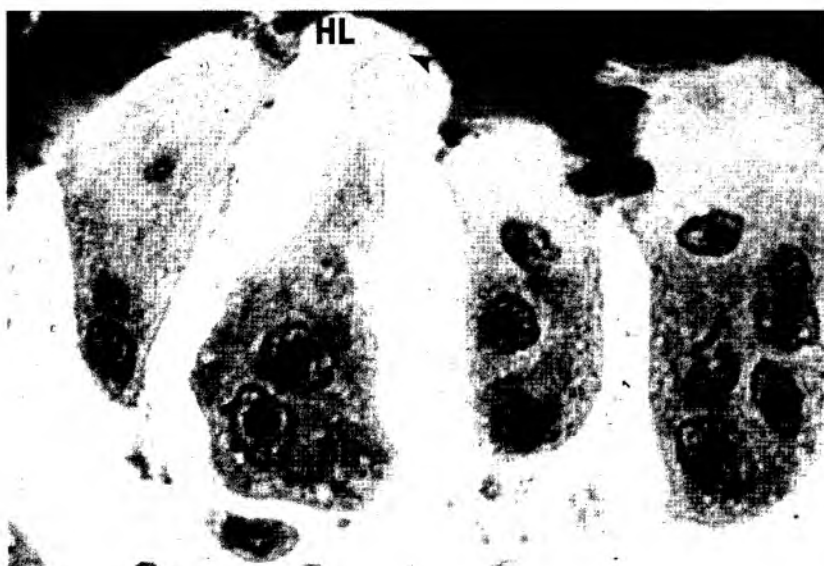


ФОТО 2

Кровь и кроветворение

Общий объем крови в организме человека со средней массой тела составляет около 5 л. Кровь представляет собой **специализированный тип соединительной ткани**, состоящий из форменных элементов (клеток и их фрагментов) и плазмы (жидкого межклеточного компонента). Она циркулирует по всему организму и осуществляет транспорт клеток, питательных веществ, кислорода, продуктов обмена, углекислого газа, гормонов и других веществ. Кроме того, кровь участвует в поддержании температуры тела.

ФОРМЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ КРОВИ

Форменные элементы крови — красные кровяные тельца (эритроциты), клетки крови (лейкоциты) и тромбопластинки (тромбоциты).

Эритроциты — самые многочисленнные из форменных элементов. Они не имеют ядра и транспортируют в организме кислород и углекислый газ. Свои функции эритроциты выполняют только циркулируя в кровотоке, т.е. только в пределах кровеносного русла.

В отличие от эритроцитов лейкоциты функционируют вне кровотока. Кровеносную систему они используют только в качестве транспортного средства, чтобы достичь места своего функционирования. Выделяют две группы лейкоцитов: агранулоциты и гранулоциты. Лимфоциты и моноциты составляют первую группу (агранулоциты), тогда как нейтрофилы, эозинофилы и базофилы — вторую группу клеток крови (**гранулоциты**). **Лимфоциты** — основные клетки иммунной системы. Иммуноцитохимически их подразделяют на Т-лимфоциты, В-лимфоциты и В-лимфоциты. **Моноциты**, покидая кровоток, выходят в соединительную ткань периферического пространства, где превращаются в макрофаги. Они фагоцитируют крупнокорпускулярный материал и помогают лимфоцитам в осуществлении иммунных функций.

В зависимости от тинкториальных свойств специфических гранул цитоплазмы **гранулоциты** подразделяют на нейтрофилы, эозинофилы и базофилы. Гранулы **нейтрофилов** обладают очень слабой аффинностью к красителям, используемым в гематологии для изучения мазков крови, тогда как гранулы **эозинофилов** окрашиваются в красновато-оранжевый цвет, а гранулы **базофилов** — в темно-синий. Нейтрофилы фагоцитируют бактерии, из-за чего их часто называют микрофагами. Эозинофилы принимают участие в антипаразитарной защите организма и **фагоцитозе** комплексов «антиген-антитело». Функция базофилов до сих пор окончательно не расшифрована. Считается, что она идентична функции тучных клеток. Такое утверждение основывается на том, что содержимое гранул базофилов и тучных клеток, выделяемых при дегрануляции, сходно. Установлено, что в отличие от тучных клеток базофилы производят и выделяют производные арахидоновой кислоты.

В кровотоке содержатся мелкие овальные либо округлые фрагменты клеток, известные как **тромбопластинки** (тромбоциты) — производные **мегакариоцитов** красного костного мозга. Они участвуют в гемостазе и механизмах свертывания крови.

ПЛАЗМА КРОВИ

Плазма — жидкий компонент крови, составляющий около 55% её объема. Она содержит электролиты и ионы (например, ионы кальция, натрия, калия и бикарбонатный ион), крупные молекулы (например, **альбумины**, **глобулины** и **фибриноген**) и прочие органические вещества (например, аминокислоты, липиды, витамины, гормоны и кофакторы). При свертывании кровь подразделяется на свёрток (форменные элементы + белки свертывания крови) и **сыворотку** (бледно-желтую жидкость, идентичную по своему составу плазме крови).

В отличие от плазмы сыворотка крови не содержит фибриногена и других компонентов свертывания крови.

КРОВЕТВОРЕНИЕ

Форменные элементы крови в кровотоке имеют относительно короткую продолжительность жизни, в связи с чем они должны непрерывно обновляться. Этот процесс известен как кроветворение (гемопоз). Все форменные элементы развиваются из плюрипотентной стволовой клетки, известной как стволовая клетка крови (СКК). СКК в результате митоза даёт начало двум типам мультипотентных родоначальных клеток: селезёночной колониобразующей единице (КОЕ-с) и колониобразующей единице лимфоцитов (КОЕ-лимф). Большая часть СКК и других гемопоэтических клеток взрослого человека расположена в красном костном мозге коротких трубчатых и плоских костей. Костный мозг длинных трубчатых костей имеет красный цвет только в молодом возрасте. У взрослых костный мозг жёлтого цвета в связи с обильной инфильтрацией его белой жировой тканью, поэтому его называют жёлтым костным мозгом. Ранее считалось, что в костном мозге жир накапливают жировые клетки, теперь установлено, что эту роль в костном мозге осуществляют адвентициальные клетки. В ответ на воздействие различных факторов роста гемопоэтических клеток стволовые клетки крови делятся митозом, их потомство

зующей единице (КОЕ-с) и колониобразующей единице лимфоцитов (КОЕ-лимф). Большая часть СКК и других гемопоэтических клеток взрослого человека расположена в красном костном мозге коротких трубчатых и плоских костей. Костный мозг длинных трубчатых костей имеет красный цвет только в молодом возрасте. У взрослых костный мозг жёлтого цвета в связи с обильной инфильтрацией его белой жировой тканью, поэтому его называют жёлтым костным мозгом. Ранее считалось, что в костном мозге жир накапливают жировые клетки, теперь установлено, что эту роль в костном мозге осуществляют адвентициальные клетки. В ответ на воздействие различных факторов роста гемопоэтических клеток стволовые клетки крови делятся митозом, их потомство

ТАБЛИЦА 5-1 Характеристика форменных элементов крови

Форменный элемент крови	Диаметр, мкм		Количество, мм ³	% от лейкоцитов	Гранулы	Функция	Ядро
	мазок	срез					
Эритроцит	7-8	6-7	5×10 ⁶ (♂) 4,5×10 ⁶ (♀)		Отсутствуют	Транспорт O ₂ и CO ₂	Отсутствует
Лимфоциты	8-10	7-8	1 500-2 500	20-25	Только азурофильные	Участие в иммунологических реакциях	Округлое, занимает почти всю площадь цитоплазмы
Моноцит	12-15	10-12	200-800	3-8	Только азурофильные	Фагоцитоз	Большое бобовидное, расположено эксцентрически
Нейтрофильный гранулоцит	9-12	8-9	3 500-7 000	60-70	Азурофильные и мелкие специфические (нейтрофильные)	Фагоцитоз	Полиморфное. У зрелых форм — сегментированное.
Эозинофильный гранулоцит	10-14	9-11	150-400	2-4	Азурофильные и большое количество специфических (эозинофильных)	Фагоцитоз комплексов «антиген-антитело», антипаразитарная	Как правило, двудольное
Базофильный гранулоцит	8-10	7-8	50-100	0,5-1	Азурофильные и большое количество специфических (базофильных) гранул (гепарин, гистамин)	Иммунные реакции, возможно фагоцитоз	Крупное S-образной формы, только у молодых форм
Тромбопластинки	2-4	1-3	250 000-400 000		Расположены в грануломере	Агглютинация и свертывание крови	Отсутствует

растёт и дифференцируется, благодаря чему происходит постоянное обновление форменных элементов крови. В зависимости от окрашивания развивающихся клеток в ходе кроветворения выделяют следующие процессы.

Эритропоэз

Развитие эритроцитов происходит из клеток, известных как **КОЕ-с**, которые в ответ на повышенные уровни **эритропоэтина** делятся митозом и дают начало клеткам, известным как **БОЕ-э**. Те, в свою очередь, в ответ на низкие уровни эритропоэтина дают начало клеткам, известным как **КОЕ-э**. Хотя **КОЕ-э** продолжают делиться митозом и существуют в виде нескольких поколений, поздние стадии **КОЕ-э** уже имеют отчётливо различимые гистологические признаки дифференцировки. Эти клетки известны как **пронормоциты**. После ряда последовательных митотических делений **пронормоциты** дают начало эритропоэтическому ряду клеток: **базофильный нормоцит** → **полихроматофильный нормоцит** → **оксифильный нормоцит**. Последние клетки этого ряда (**оксифильные нормоциты**) не способны де-

литься митозом. Они, выталкивая ядро, дифференцируются в **ретикулоциты**, а те, в свою очередь, превращаются в зрелые эритроциты.

Гранулоцитопоэз

Источником гранулоцитопоэза (гранулоцитопоэтического ряда) является мультипотентная клетка — **КОЕ-с**. Первая гистологически различимая клетка гранулоцитопоэза — **миелобласт**. Из него в результате митотического деления возникают **промиелоциты**, из которых также после митоза возникают **миелоциты** — первые клетки гранулоцитопоэтического ряда, имеющие специфические гранулы. Именно поэтому при использовании гематологического окрашивания **миелоциты** можно подразделить на **нейтрофильные**, **эозинофильные** и **базофильные**. Следующая клетка гранулоцитопоэтического ряда — **метамиелоцит**. **Метамиелоциты**, теряя способность к митозу, дифференцируются сначала в **палочкоядерные клетки** (**палочкоядерные гранулоциты**), а затем и в молодые формы лейкоцитов, которые в дальнейшем станут зрелыми гранулоцитами и выйдут в кровоток (табл. 5–1).

СВЕРТЫВАНИЕ

Свертывание крови происходит в результате тонко контролируемого каскадного взаимодействия множества белков плазмы и факторов свертывания крови. В случаях повреждения эндотелиальной выстилки кровеносного сосуда в его просвет выделяются вещества, запускающие под влиянием регулирующих механизмов типичное свёртывание. Процесс свертывания крови идёт по одному из двух путей каскада (**внешнему или внутреннему**), каждый из которых приводит к превращению фибриногена в фибрин. Внешний путь свёртывания крови имеет быстрое начало и запускается высвобождением тканевого тромбопластина. В отличие от внешнего внутреннего путь начинается медленнее и запускается в результате возникновения непосредственного контакта тромбопластинки с коллагеном стенки кровеносного сосуда (фактор XII). Этот путь требует обязательного участия фактора фон Виллебранда и фактора VIII. Эти два фактора формируют комплекс, который связывается и с обнажённым коллагеном стенки сосуда, и с рецепторным участком плазмолеммы тромбопластинки, вследствие чего возникает агрегация тромбопластинок и прилипание их к повреждённому (потерявшему эндотелиальную выстилку) участку стенки сосуда.

ФУНКЦИЯ НЕЙТРОФИЛОВ

В цитоплазме нейтрофилов содержатся три типа гранул: азурофильные (первичные), специфические (вторичные) и третичные. **Азурофильные гранулы** (лизосомы) содержат лизосомальные гидролазы, лизоцим, коллагеназу, миелопероксидазу, а также белок, увеличивающий проницаемость мембран бактерий. В **специфических гранулах** находятся различные вещества и ферменты, позволяющие нейтрофилам выполнять антимикробную роль. **Третичные гранулы** содержат желатиназу и катепсины, а также гликопротеины, которые встраиваются в его цитолемму. Нейтрофилы используют содержимое гранул при уничтожении микробов. Достигая участка бактериальной инвазии, они механизмом экзоцитоза выделяют содержимое гранул в окружающие ткани. Коллагеназа и желатиназа способствуют перемещению нейтрофила через базальную мембрану, а гликопротеины тре-

тичных гранул участвуют в распознавании бактерий и их фагоцитозе. Специфические и азурофильные гранулы, последовательно сливаясь с фагосомами, выделяют в них гидролитические ферменты, которые умерщвляют и переваривают бактерии. Ещё одним способом разрушения микроорганизмов нейтрофилами является механизм так называемого респираторного взрыва. Сущность его заключается в том, что у нейтрофила внезапно резко увеличивается потребление O_2 , используемого для формирования супероксидных ионов, H_2O_2 и хлорноватистой кислоты ($HClO$), которые в фагосоме разрушают бактерии. Зачастую эти процессы протекают столь энергично, что вышеперечисленные вещества выделяются не в фагосому, а в близлежащую соединительную ткань, вызывая её повреждение. Нейтрофилы также производят лейкотриены из арахидоновой кислоты плазмолеммы, чем инициируют воспаление. По завершении функционирования нейтрофилов, погибая, становятся главным компонентом гноя.

ПОСТНАТАЛЬНЫЙ ГЕМОПОЭЗ (кроветворение во взрослом организме)

Источником обновления форменных элементов крови (кроветворения) во взрослом организме является плюрипотентная стволовая клетка крови (СКК). Морфологически она сходна с лимфоцитом. По своим характеристикам СКК относят к популяции **0-лимфоцитов**. Они в большом количестве находятся в красном костном мозге, но могут циркулировать и в кровотоке. СКК делятся митозом, в результате которого возникают как СКК, так и отличающиеся от них мультипотентные **родоначальные клетки крови**: селезёночная колониеобразующая единица (КОЕ-с) и колониеобразующая единица лимфоцитов (КОЕ-лимф). Морфология КОЕ-с и КОЕ-лимф сходна с таковой СКК, но они имеют более ограниченный потенциал дифференцировки. КОЕ-лимф, известная как **лимфоидная стволовая клетка**, даёт начало КОЕ-В-лимф и КОЕ-Т-лимф, клеткам-предшественникам В- и Т-лимфоцитов, соответственно. КОЕ-с, иногда называемая **миелоидной стволовой клеткой**, даёт начало: БОЕ-э (и/или КОЕ-э) — клеткам-предшественникам эритроцитов; КОЕ-эоз — клет-

кам-предшественникам эозинофилов; КОЕ-баз — клеткам-предшественникам базофилов; и КОЕ-нм. Последняя, в свою очередь, даёт начало КОЕ-н и КОЕ-м — клеткам-предшественникам нейтрофилов и моноцитов, соответственно. Стволовые клетки, клетки-предшественники и лимфоциты имеют сходное строение, в то время как унипотентные клетки морфологически различимы как члены клеточных популяций соответствующих клеточных ростков. Кроме того, стволовые клетки менее коммитированы, чем клетки-предшественники.

Активации гематopoэтических клеток и кроветворению способствуют некоторые факторы роста. Связываясь с рецепторами цитолеммы соответствующих клеток-мишеней, они контролируют их митотическую активность. Факторы роста также стимулируют дифференцировку клеток и увеличивают выживание популяции клеток-предшественников. Самые известные факторы роста гемопоэтических клеток: эритропоэтин (действует на БОЕ-э и КОЕ-э), интерлейкин-3 (действует на СКК, КОЕ-с и миелоидные клетки-предшественники), интерлейкин-7 (действует на КОЕ-лимф), гранулоцитарно-макрофагальный колониестимулирующий фактор (действует на клетки-предшественники гранулоцитов и моноцитов), гранулоцитарный колониестимулирующий фактор (действует на клетки-предшественники гранулоцитов) и макрофагальный колониестимулирующий фактор (действует на клетки-предшественники моноцитов).

ЛИМФОЦИТЫ

Выделяют три морфологически неразличимых типа лимфоцитов: В-лимфоциты (В-клетки), Т-лимфоциты (Т-клетки) и нулевые лимфоциты (0-клетки). Общепринято, что Т-лимфоциты ответственны за клеточный иммунный ответ, а В-лимфоциты — за гуморальный иммунный ответ. Нулевые лимфоциты (0-лимфоциты) имеются в незначительном количестве. На цитолемме этих клеток отсутствуют антигенные детерминанты. Эта группа лимфоцитов состоит из двух типов клеток: СКК и естественных киллерных клеток (ЕК-клеток).

Т-лимфоциты

Т-лимфоциты не только участвуют в клеточном иммунном ответе, но и ответственны за формирование цитокинов, которые иницируют гуморальный иммунный ответ. Т лимфоциты начинают формироваться в костном мозге, затем мигрируют в корковое вещество тимуса, где ста-

новятся иммунокомпетентными. Т-лимфоциты распознают эпитопы (антигенные детерминанты), которые имеются у клеток, обладающих молекулами главного комплекса гистосовместимости (ГКГ), также известные как антигены лейкоцитов человека. Существуют различные подтипы Т-лимфоцитов, однако у всех них имеется антиген-распознающий рецептор (Т-клеточный рецептор — ТкР) и поверхностные маркерные белки (антигенные детерминанты дифференцировочного антигена — CD-молекулы). Первый из них распознает эпитоп, в то время как последний распознаёт тип ГКГ на поверхности клетки, которая им обладает.

Выделяют следующие подтипы Т-лимфоцитов: Т-хелперы (Тх₁ и Тх₂), цитотоксические Т-лимфоциты (Т_Ц), Т-супрессоры (Т_С) и Т-клетки памяти (Т_П).

В-лимфоциты

В-лимфоциты на своей плазмолемме несут ГКГ-II, поверхностные маркеры и поверхностные иммуноглобулины (п-Ig). В-лимфоциты формируются и становятся иммунокомпетентными в красном костном мозге. Они ответственны за гуморальный ответ: в ответ на введение антиге-

Клинические аспекты

Дефицит НАДФ-оксидазы

У пациентов с наследственным дефицитом НАДФ-оксидазы наблюдаются персистирующие бактериальные инфекции из-за того, что их нейтрофилы неспособны к респираторному взрыву и, как следствие, к формированию высокорективных веществ (типа хлорноватистой кислоты, Н₂О₂ и супероксидного иона), которые умерщвляют бактерии в фагосомах.

Множественная миелома

Множественная миелома — относительно редкая злокачественная опухоль, чаще встречающаяся у мужчин. Она развивается в костном мозге и характеризуется наличием большого количества злокачественных плазматических клеток. Эти клетки накапливаются в различных костях в составе красного костного мозга. Часто размножение плазматических клеток в костном мозге столь интенсивно, а их объём настолько велик, что они оказывают давление на стенки костномозговой полости, вызывая боли в костях и даже их переломы (например, рёбер). Опухолевые клетки синтезируют патологические белки (типа белков Бенс-Джонса), которые поступают в кровь и выделяются из организма с мочой. Обнаружение такого белка позволяет диагностировать множественную миелому. Лечение включает сочетание местной лучевой терапии (при локальных костных поражениях) и химиотерапию, которая эффективно подавляет прогрессирующий рост опухоли.

нов под контролем T_H2 В-лимфоциты дифференцируются в плазматические клетки, продуцирующие антитела, и В-клетки памяти.

Естественные киллерные клетки

Естественные киллерные клетки (ЕК-клетки) принадлежат к популяции 0-лимфоцитов. У них

имеются Fc-рецепторы и отсутствуют иммуноглобулиновые рецепторы.

ЕК-клетки ответственны за **неспецифическую цитотоксичность** в отношении клеток, пораженных вирусом, либо опухолевых клеток. Они также участвуют в **антитело-обусловленной клеточно-зависимой цитотоксичности (АКлЦт)**.



Краткое изложение гистологической организации

ЦИРКУЛИРУЮЩАЯ КРОВЬ¹

Эритроциты

Эритроциты — розовые, двояковогнутые диски, диаметром 7–8 мкм. Они не имеют ядер. Цитоплазма эритроцитов заполнена гемоглобином.

Агранулоциты

Лимфоциты

Морфологически лимфоциты подразделяют на **малые, средние и большие** (такое деление никак не связано с делением лимфоцитов на Т-, В- и 0-лимфоциты). Большинство лимфоцитов небольших размеров (диаметр 8–10 мкм), с плотным синим эксцентрично расположенным ядром, которое занимает большую часть клетки, оставляя тонкий светло-голубой ободок цитоплазмы по периферии. В цитоплазме могут быть видны азурофильные гранулы (лизосомы).

Моноциты

Моноциты имеют наибольший диаметр (12–15 мкм) из всех циркулирующих в крови лейкоцитов. Ядро многолопастное, лежит на периферии цитоплазмы. Лопасты ядра накладываются друг на друга, и в световом микроскопе ядро имеет бобовидную форму с грубой сетью хроматина, в ячейках которой отчётливо видны более светлые пространства. Цитоплазма серовато-синего цвета, занимает значительный объём клетки, содержит многочисленные азурофильные гранулы.

Гранулоциты

Нейтрофилы

Нейтрофилы — самые многочисленные клетки крови. Это округлые клетки диаметром 9–12 мкм. В их светло-розовой цитоплазме содержатся многочисленные азурофильные и специфические гранулы. Специфические гранулы окрашиваются нечётко, вследствие чего эти клетки названы нейтрофильными. Ядро тёмно-синего цвета, разделено на два, три и более сегментов, соединённых между собой тонкими связующими тяжами.

Эозинофилы

Диаметр эозинофилов составляет 10–14 мкм. В цитоплазме они содержат многочисленные, резко преломляющие свет, большие круглые красновато-оранжевые специфические и азурофильные гранулы. Ядро коричневатого-чёрного цвета разделено, как правило, на два сегмента, соединённых между собой тонким связующим тяжом (внешне напоминают связку сосисок).

Базофилы

Базофилы — самые немногочисленные клетки из лейкоцитов, диаметром 8–10 мкм. Часто их цитоплазма настолько плотно заполнена тёмными большими базофильными специфическими гранулами, что, как правило, не видны не только азурофильные гранулы, но и S-образное светло-голубое ядро. Более того, специфических гранул так много, что создаётся впечатление, что они, выпячивая цитолемму, придают базофилу угловатость.

Тромбопластинки

Тромбопластинки, иногда ошибочно называемые тромбоцитами, представляют собой мелкие (диаметр 2–4 мкм), округлые фрагменты клеток. В мазках они часто располагаются группами. Тромбопластинки не имеют ядер. Центральная область цитоплазмы тромбопластинок (грануломер) — тёмно-синего цвета, содержит гранулы; периферическая (гиаломер) — светло-голубого цвета, гранул не содержит.

КРОВЕТВОРЕНИЕ

В процессе созревания гемопоэтические клетки подвергаются отчётливым морфологическим изменениям. По мере созревания клетки уменьшаются в размерах, как и их ядра; сеть хроматина становится всё более грубой, ядрышки менее заметными и, в конце концов, они исчезают.

В цитоплазме гранулоцитов появляются сначала азурофильные, а затем специфиче-

¹ Все упоминаемые в тексте цвета основаны на результатах окраски мазков крови по методу Райта или Романовского-Гимза.

ские гранулы, их ядра сегментируются. В процессе эритропоэза клетки теряют свои ядра, а гранулы в их цитоплазме никогда не выявляются.

Эритропоэз

Пронормоцит

Цитоплазма

Окрашивается неоднородно: на бледном серовато-синем фоне видны участки светло-голубого и/или тёмно-синего цвета.

Ядро

Круглое с мелкодисперсной сетью хроматина, насыщенного фиолетово-красного цвета (цвет бургундского вина), с 3–5 бледно-серыми ядрышками.

Базофильный нормоцит

Цитоплазма

Светло-голубого цвета с синеватыми и/или серовато-розовыми участками.

Ядро

Круглое, несколько более грубое, чем у пронормоцита, насыщенного фиолетово-красного цвета. Ядрышко выявляется не всегда.

Полихроматофильный нормоцит

Цитоплазма

Желтовато-розовая с голубоватым оттенком.

Ядро

Мелкое, округлое, с конденсированной, грубой сетью хроматина тёмно-бурого (красновато-чёрного) цвета. Ядрышки отсутствуют.

Оксифильный нормоцит

Цитоплазма

Розоватая с незначительным синеватым оттенком.

Ядро

Тёмная конденсированная круглая структура, которую можно наблюдать в процессе выталкивания из клетки.

Ретикулоцит

Цитоплазма

Такая же, как и у зрелого циркулирующего эритроцита, только при окрашивании суправитальными красителями (например, метиленовым синим) в ней выявляется синеватая сеточка, представляющая собой остатки шероховатой ЭПС.

Ядро

Отсутствует.

Гранулоцитопоэз

(гранулоцитопоэтический ряд)

Клетки первых двух стадий гранулоцитопоэза (миелобласт и промиелоцит) в своей цитоплазме содержат только неспецифические (первичные) гранулы. Специфические (вторичные) гранулы в клетках гранулоцитопоэтического ряда появляются на стадии миелоцита, поэтому уже на этой стадии гранулоцитопоэза по тинкториальным свойствам вторичных гранул можно различить три типа миелоцитов: нейтрофильные, эозинофильные и базофильные. Поскольку они отличаются друг от друга только окрашиванием специфических гранул, то мы опишем лишь нейтрофильный ряд клеток. При этом следует помнить, что миелоциты, метамиелоциты и палочкоядерные клетки («палочки») на стадии созревания встречаются у всех трёх разновидностей гранулоцитов.

Миелобласт

Цитоплазма

Окрашена неравномерно: на светло-голубом фоне видны мелкие синие участки. По периферии цитоплазмы определяются светлые пузрырьковидные участки. Гранулы отсутствуют.

Ядро

Красновато-синее, округлой формы с мелкодисперсной сетью хроматина. Имеются 2–3 бледно-серых ядрышка.

Промиелоцит

Цитоплазма

Синеватого цвета, содержит многочисленные, мелкие тёмные азурофильные гранулы.

Ядро

Красновато-синего цвета, округлое. Тяжи хроматина несколько грубее, чем у миелобласта. Как правило, имеется ядрышко.

Нейтрофильный миелоцит

Цитоплазма

В цитоплазме на светло-голубом фоне видны многочисленные тёмные азурофильные и более мелкие специфические гранулы. Около ядра имеется отчётливая светлая область (место расположения аппарата Гольджи).

Ядро

Расположено эксцентрично, округлой формы, как правило, несколько уплощено. Хроматин имеет вид грубой сетки. Ядрышки нечёткие.

Нейтрофильный метамиелоцит

Цитоплазма

Гранулы видны отчётливо. Цитоплазма бледнее, чем у миелоцита. Светлая область аппарата Гольджи прижата к углублению в ядре. Имеются и азурофильные, и нейтрофильные (специфические) гранулы.

Ядро

Бобовидной формы, расположено эксцентрично. Хроматин в виде плотной, темной сети. Ядрышки отсутствуют.

Палочкоядерный нейтрофил («палочка»)

Цитоплазма

Окрашена в синий цвет интенсивнее, чем у зрелого нейтрофила. Содержит и азурофильные, и нейтрофильные (специфические) гранулы.

Ядро

Подковообразное. Хроматин в виде грубой сетки тёмно-синего цвета. Ядрышки отсутствуют.



ФОТО 1 Красные кровяные тельца (эритроциты) и тромбоциты (тромбоциты) крови человека. $\times 1\,325$

В центральной части цитоплазмы эритроцитов (стрелка) чётко выявляется более светлая область, представляющая собой самый тонкий участок в центре двояковогнутого диска. Цитоплазма тромбоцитов (наконечник стрелки) обладает неравномерными тинкториальными свойствами: центральная область — тёмная (грануломер), периферическая — светлая (гиаломер).

ФОТО 2 Нейтрофильные гранулоциты крови человека. $\times 1\,325$

Цитоплазма нейтрофильных гранулоцитов содержит многочисленные мелкие гранулы, их ядра разделены на сегменты (острие стрелки).

ФОТО 3 Эозинофильный гранулоцит крови человека. $\times 1\,325$

Отличительной чертой эозинофилов является наличие в их цитоплазме многочисленных крупных розовых (эозинофильных) гранул. Их ядро сегментировано. Обратите внимание на тонкий участок ядра, соединяющий его сегменты между собой (острие стрелки).

ФОТО 4 Базофильный гранулоцит крови человека. $\times 1\,325$

Цитоплазма базофилов содержит многочисленные крупные оптически плотные базофильные гранулы.

ФОТО 5 Моноцит крови человека. $\times 1\,325$

Моноциты крупнее эритроцитов. Их ядра бобовидной формы, зачастую расположены эксцентрично. В цитоплазме моноцитов отсутствуют специфические гранулы.

ФОТО 6 Лимфоцит крови человека. $\times 1\,325$

Лимфоциты — мелкие клетки с большим, эксцентрично расположенным ядром, вокруг которого определяется узкий ободок светло-голубой цитоплазмы.

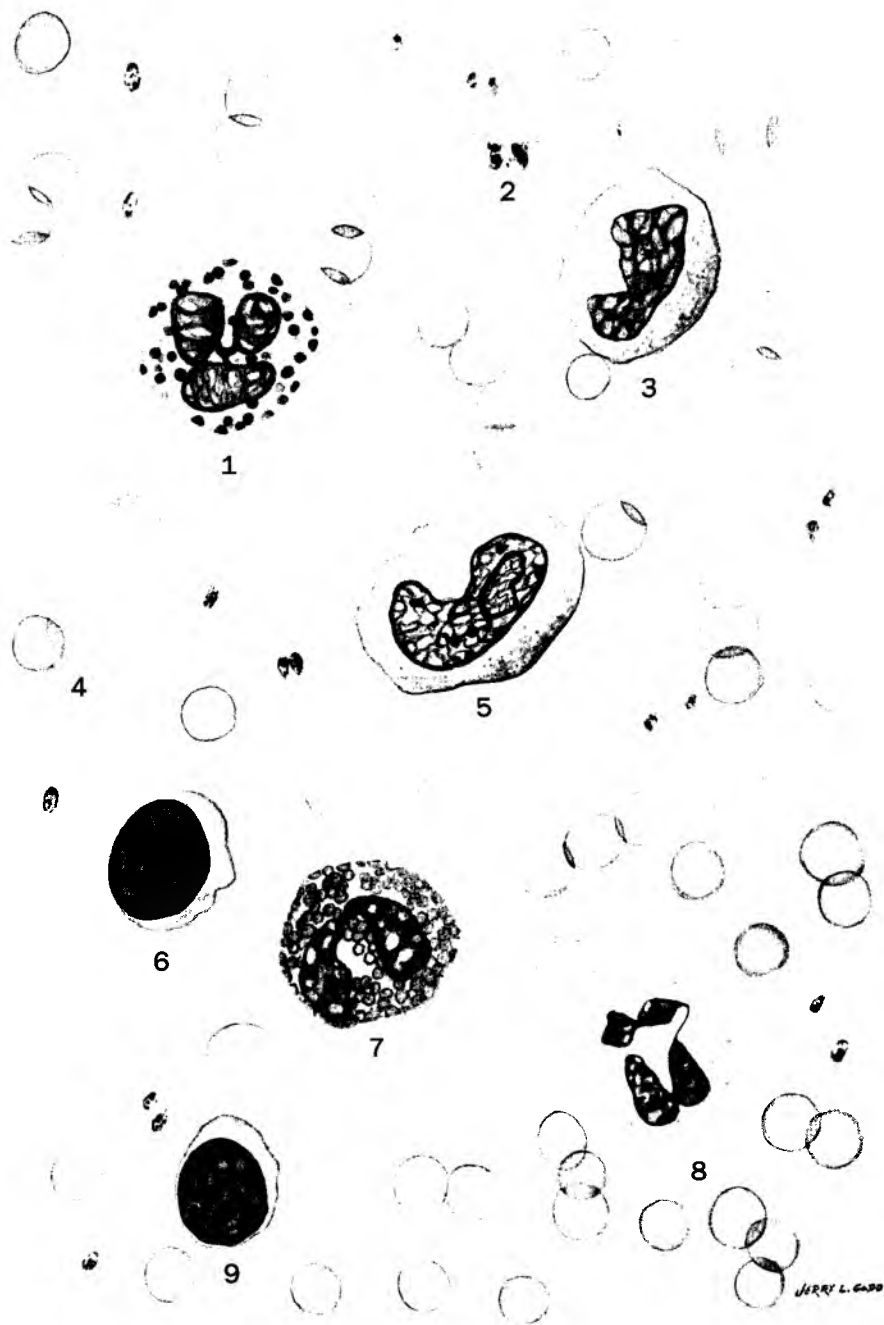


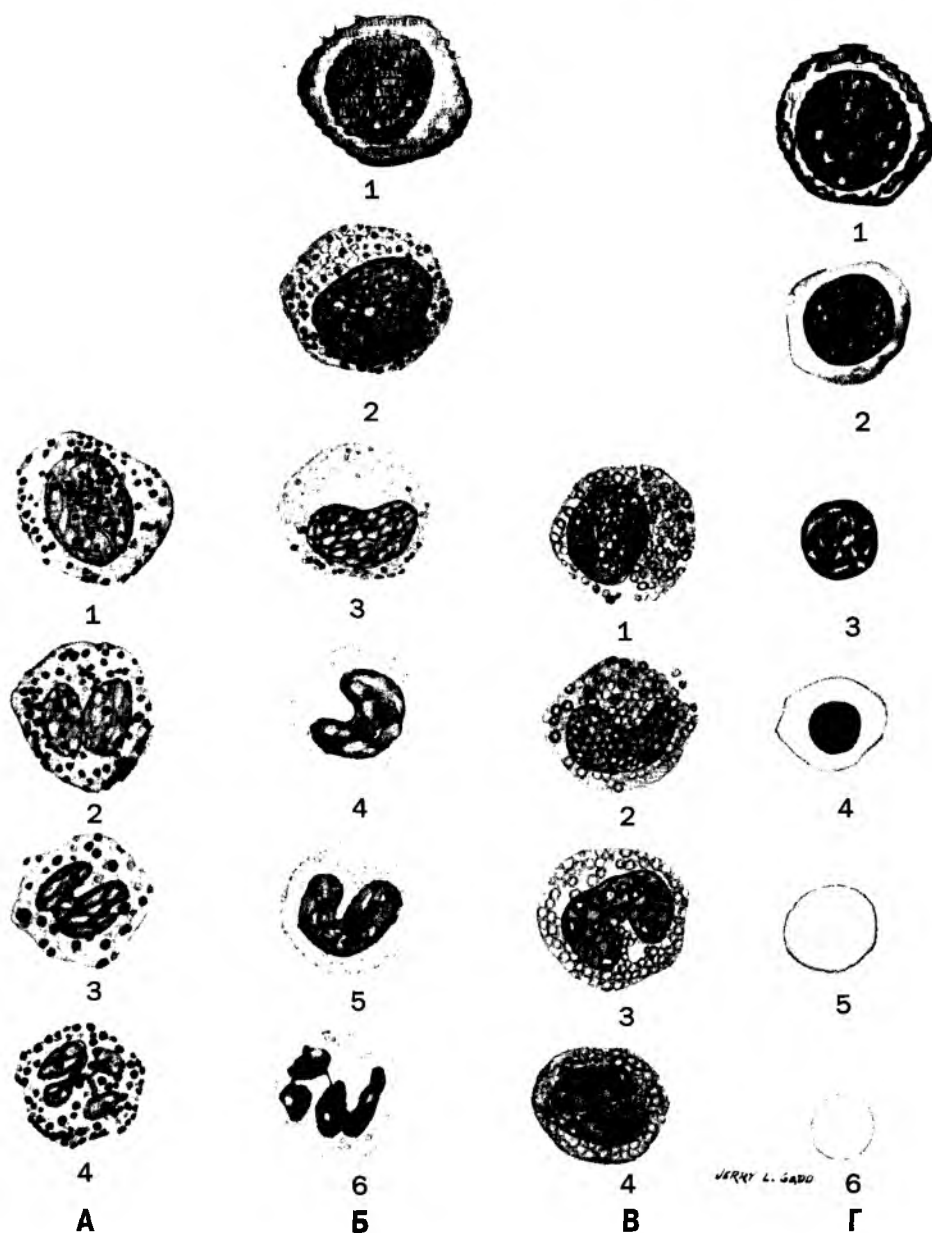
ФОТО 1

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

1. Базофильный гранулоцит
2. Тромбопластинки
3. Моноцит

4. Эритроциты
5. Моноцит
6. Лимфоцит

7. Эозинофильный гранулоцит
8. Нейтрофильный гранулоцит
9. Лимфоцит



■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

А

1. Базофильный миелоцит
2. Базофильный метамиелоцит
3. Базофильный палочкоядерный гранулоцит
4. Базофильный гранулоцит

Б

1. Миелобласт
2. Промиелоцит
3. Нейтрофильный миелоцит
4. Нейтрофильный метамиелоцит
5. Палочкоядерный нейтрофил
6. Нейтрофильный гранулоцит

В

1. Эозинофильный миелоцит
2. Эозинофильный метамиелоцит
3. Эозинофильный палочкоядерный гранулоцит
4. Эозинофильный гранулоцит

Г

1. Пронормоцит
2. Базофильный нормоцит
3. Полихроматофильный нормоцит
4. Оксифильный нормоцит
5. Ретикулоцит
6. Эритроцит

ФОТО 1 Красный костный мозг ребра человека. Заливка в парафин. Декальцинация. Окраска гематоксилином и эозином. × 132

На поперечном срезе костной ткани (верхняя часть фотографии) отчетливо видны гаверсовы и фолькмановы каналы, остециты, расположенные в лакунах, и эндост. В костном мозге (нижние 2/3 фотографии) определяются ретикулярные клетки, синусоидные капилляры, зрелые форменные элементы крови и многочисленные гемопоэтические клетки на разных стадиях кроветворения. В препарате видны только мелкие ядра гемопоэтических клеток (стрелки). Обратите внимание на два больших мегакариоцита, которые являются предшественниками тромбопластинок. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 2.

ФОТО 3 Мазок периферической крови человека. Окраска по Райту. × 270

В этом мазке крови видны эритроциты, нейтрофильные гранулоциты и тромбопластинки. Хорошо различимые участки просветления в центре эритроцитов представляют собой самые тонкие области двояковогнутых дисков. Обратите внимание, что количество эритроцитов значительно больше числа тромбопластинок, количество которых, в свою очередь, намного превосходит число лейкоцитов. В мазке крови человека среди всех лейкоцитов наиболее часто встречаются нейтрофильные гранулоциты. Это обусловлено тем, что процент нейтрофильных гранулоцитов среди лейкоцитов крови наибольший.

ФОТО 2 Красный костный мозг человека. Заливка в парафин. Декальцинация. Окраска гематоксилином и эозином. × 270

В верхней части фотографии видна костная ткань ребра, в которой отчетливо определяются расположенные в костных лакунах остециты и уплотненные клетки эндоста. В синусоидных капиллярах красного костного мозга хорошо различима эндотелиальная выстилка (стрелки). Между капиллярами расположены многочисленные клетки, находящиеся на разных стадиях процесса кроветворения. В верхней части фотографии видны два крупных мегакариоцита.

ФОТО 4 Мазок красного костного мозга человека. Окраска по Райту. × 270

В норме в мазке красного костного мозга выявляются многочисленные развивающиеся форменные элементы крови: клетки (лейкоциты), красные кровяные тельца (эритроциты) и тромбопластинки. По сравнению с мазком периферической крови (см. фото 3), в мазке красного костного мозга определяется большее количество ядросодержащих клеток. Часть из них — клетки эритроцитарного ряда (стрелки), другая часть — гранулоцитарного (острие стрелки).

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

А	ретикулярная клетка	Н	нейтрофильный гранулоцит	С	синусоидный капилляр
Г	эндост	О	остеоцит	У	фолькмановский канал
П	гаверсов канал	Р	тромбопластинка		
М	мегакариоцит	К	эритроцит		

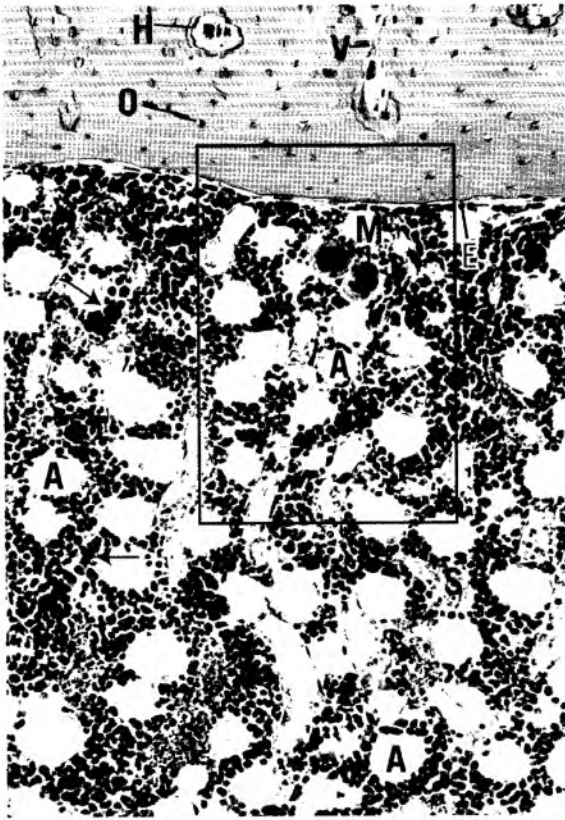


ФОТО 1

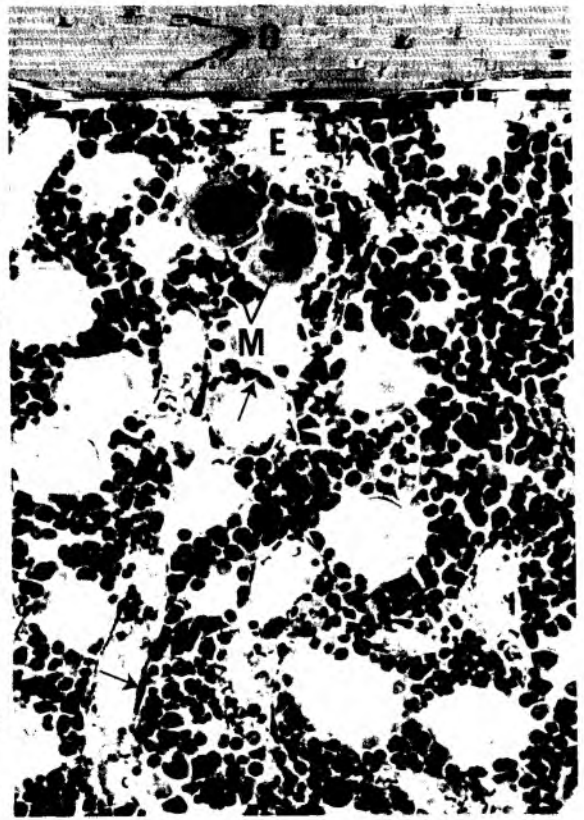


ФОТО 2

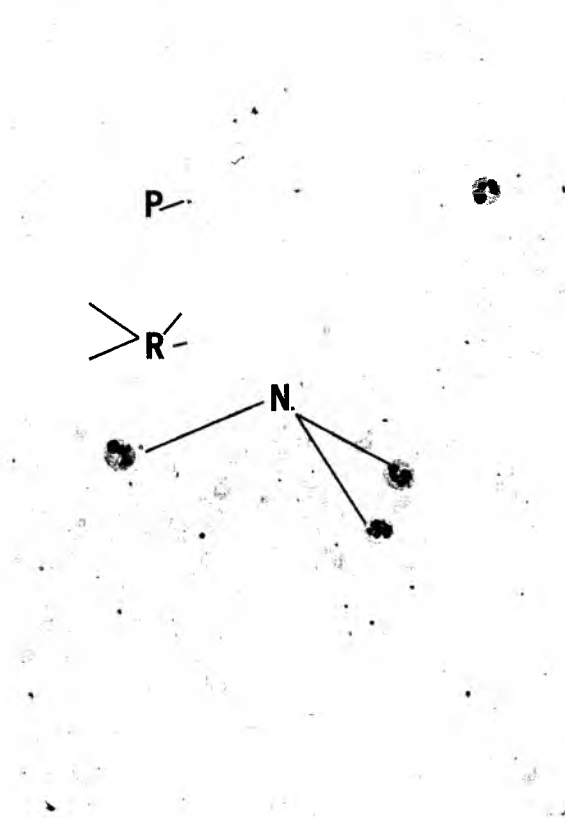


ФОТО 3

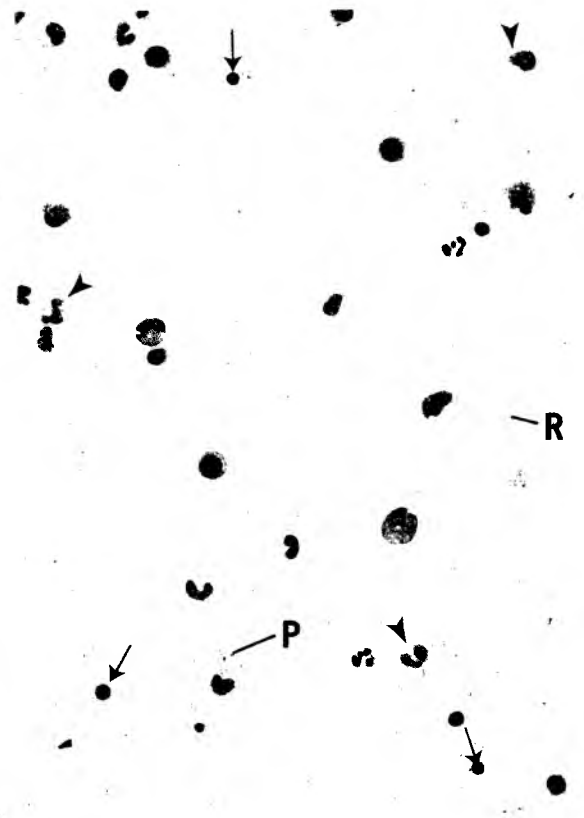


ФОТО 4



ФОТО 1 ■ Мазок красного костного мозга человека. × 1 325
Пронормоцит



ФОТО 2 ■ Мазок красного костного мозга человека. × 1 325
Базофильный нормоцит

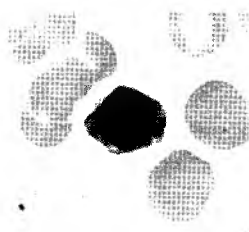


ФОТО 3 ■ Мазок красного костного мозга человека. × 1 325
Полихроматофильный нормоцит



ФОТО 4 ■ Мазок красного костного мозга человека. × 1 325
Оксифильный нормоцит



ФОТО 5 ■ Мазок красного костного мозга человека. × 1 325
Ретикулоцит



ФОТО 6 ■ Мазок красного костного мозга человека. × 1 325
Эритроцит

ФОТО 1 Мазок красного костного мозга человека. × 1 325
Миелобласт

ФОТО 2 Мазок красного костного мозга человека. × 1 325
Промиелоцит

ФОТО 3А Мазок красного костного мозга человека. × 1 325
Эозинофильный миелоцит

ФОТО 4А Мазок красного костного мозга человека. × 1 325
Эозинофильный метамиелоцит

ФОТО 5А Мазок красного костного мозга человека. × 1 325
Палочкоядерный эозинофильный гранулоцит

ФОТО 3Б Мазок красного костного мозга человека. × 1 325
Нейтрофильный миелоцит

ФОТО 4Б Мазок красного костного мозга человека. × 1 325
Нейтрофильный метамиелоцит

ФОТО 5Б Мазок красного костного мозга человека. × 1 325
Палочкоядерный нейтрофильный гранулоцит

ФОТО 6 Мазок красного костного мозга человека. × 1 325
Нейтрофильный гранулоцит

Мышечные ткани

Способность животных к передвижению обеспечивается наличием в их организме высокодифференцированных клеток, которые специализированы на функции сокращения. Процесс сокращения используется для выполнения различных движений и других действий, необходимых для выживания организма. Некоторые из этих движений и действий обусловлены быстрыми кратковременными сокращениями мышц, другие — длительными, не требующими быстроты мышечными сокращениями, тогда как остальные зависят от мощных, ритмичных сокращений мышц, которые должны повторяться с большой частотой. Все эти сокращения осуществляются тремя типами мышечной ткани: скелетной, гладкой и сердечной. Мышечные ткани имеют сходные черты: все они производные мезодермы, их клетки (волокна) удлинённой формы, параллельной оси сокращения, содержат многочисленные митохондрии, обеспечивающие их высокую потребность в энергии, у них хорошо развиты сократительные миофиламенты (состоящие из белков актина и миозина и ряда связанных с ними белков). Миофиламенты скелетной и сердечной мышечных тканей расположены упорядоченно в виде повторяющихся структур, что микроскопически проявляется в виде чередующейся последовательности светлых и тёмных полос по всей длине клеток. Благодаря этому признаку эти два типа мышечных тканей объединены под общим названием — **поперечно-полосатые (исчерченные) мышцы**.

Для описания мышечных клеток (волокон) используют специальные термины. Например, оболочку мышечной клетки (волокна) называют сарколеммой (ранее этим термином обозначали совокупность оболочки мышечной клетки (волокна), прилежащие к ней базальную мембрану и ретикулярные волокна), цитоплазму — саркоплазмой, митохондрии — саркосомами, для обозначения эндоплазматической

сети мышечной клетки (волокна) используют термин «саркоплазматическая сеть».

СКЕЛЕТНАЯ МЫШЦА

Скелетная мышца как орган (схема 6-1 и 6-2) снаружи покрыта плотной неоформленной волокнистой (коллагеновой) соединительной тканью — эпимизием. От эпимизия вглубь отходят прослойки рыхлой волокнистой соединительной ткани (перимизий), которые разделяют мышцу на отдельные пучки. Каждое отдельное мышечное волокно в пределах пучка покрыто тонким слоем ретикулярных волокон — эндомизием. Сосуды и нервы проходят в мышце в этих взаимосвязанных соединительнотканых структурах. Скелетномышечное волокно имеет форму цилиндра. В его саркоплазме под сарколеммой (субсарколеммально) лежат многочисленные удлинённые ядра. На продольном срезе скелетномышечного волокна видны упорядоченные внутриклеточные сократительные элементы, расположенные в виде параллельных скоплений продольно направленных миофибрилл. Такое расположение миофибрилл придаёт мышечному волокну **поперечную исчерченность** за счёт чередования светлых (I-дисков) и тёмных (A-дисков) полос, идущих поперёк волокна. Каждый I-диск разделен пополам тонкой тёмной Z-линией. Участок миофибрилл от одной Z-линии до другой Z-линии называют саркомером — структурной единицей миофибриллы. A-диск разделен пополам более бледной H-полоской, в центре которой видна тёмная M-линия. Во время сокращения мышечного волокна различные поперечные полосы и линии ведут себя по-разному. Так, при сокращении расстояние между двумя соседними Z-линиями уменьшается, они сближаются друг с другом в направлении A-диска, ширина которого при этом остаётся неизменной. В момент сокраще-

ния I-диск и H-полоса настолько сужаются, что практически исчезают. Электронно-микроскопические исследования показали, что поперечная исчерченность скелетномышечного волокна является результатом взаимопроникновения толстых и тонких миофиламентов. Тонкие миофиламенты присоединены к Z-линиям при помощи белка α -актинина. I-диск состоит исключительно из тонких миофиламентов, в то время как A-диск (за исключением его H-полоски и M-линии) — из толстых и тонких миофиламентов. Во время мышечного сокращения толстые и тонкие миофиламенты скользят друг относительно друга и Z-линий, доходя до концов толстых миофиламентов (теория скользящих нитей). Следует отметить, что тонкие миофиламенты содержат две молекулы неэластичного белка **небулина**. Толстые миофиламенты в M-линии прикреплены друг к другу с помощью **C-белка** и **миомезина**, а с Z-линией соединены эластическим белком **титином**. Титин формирует эластическую объёмную решётку вокруг толстых филаментов, чем сохраняет пространственные взаимоотношения этих толстых филаментов не только друг с другом, но и с тонкими миофиламентами.

Нервные импульсы, переданные посредством **ацетилхолина** через **синаптическую щель** в **нервно-мышечном соединении**, вызывают в сарколемме волну деполяризации и, как следствие, мышечное сокращение. Эта волна деполяризации распределяется по всему мышечному волокну за счёт поперечных трубочек (**T-трубочек**) — поперечных впячиваний сарколеммы в саркоплазму в форме трубочки. T-трубочки тесно связаны с терминальными (латеральными) цистернами (L-цистернами) саркоплазматической сети, при этом каждая T-трубочка расположена между двумя L-цистернами, формируя триаду. В процессе деполяризации T-трубочки распространяют импульс по мышечному волокну, вызывая выход Ca^{2+} из саркоплазматической сети. Ca^{2+} взаимодействует с тонкими миофиламентами, которые создают возможность для мышечного сокращения.

В качестве защитного механизма, предотвращающего разрыв мышечного волокна в результате его перерастяжения и для контроля нервной системы за положением тела в пространстве, сухожилия и мышцы имеют специа-

лизированные рецепторы: сухожильные органы Гольджи и мышечные веретена, соответственно.

СЕРДЕЧНАЯ МЫШЦА

Кардиомиоциты (схема 6-2), так же, как и скелетномышечные волокна, имеют поперечную исчерченность, но в отличие от скелетномышечных волокон каждая клетка сердечной мышцы обычно содержит только одно ядро, расположенное центрально. Между кардиомиоцитами имеются специализированные соединения, известные как **вставочные диски**. В этих участках соседние кардиомиоциты тесно контактируют друг с другом. Сокращения сердечной мышцы непроизвольные, кардиомиоциты обладают собственным ритмом сокращения, который генерируется видоизменёнными кардиомиоцитами синусно-предсердного узла и передаётся сократительным кардиомиоцитам **волокнами Пуркинью**.

ГЛАДКАЯ МЫШЦА

Сокращения гладких мышц (схема 6-2), так же, как и сердечной мышечной ткани, непроизвольные. Гладкомышечная клетка имеет веретеновидную форму, в центре её саркоплазмы расположено одно ядро, которое во время сокращения клетки приобретает штопорообразную форму. В саркоплазме гладкого миоцита промежуточные филаменты формируют плотные тельца, которые располагаются в точках прикрепления промежуточных филаментов к внутренней стороне сарколеммы и местах пересечения филаментов между собой. Толстые и тонкие миофиламенты в саркоплазме расположены неупорядоченно, во время сокращения клетки толстые филаменты при участии промежуточных филаментов проникают между тонкими миофиламентами. По характеру иннервации гладкая мышечная ткань подразделяется на два типа: мускулатуру с индивидуальной иннервацией (каждая клетка обладает собственной иннервацией) и висцеральную гладкую мускулатуру (нервные импульсы передаются от одной клетки к другой через **щелевидные соединения** — **нексусы**).

МИОФИЛАМЕНТЫ

Тонкие миофиламенты (7 нм толщиной и 1 мкм длиной) состоят из цепочек **F-актина**, представляющих собой два спиральных (закрученных один вокруг другого) полимера **G-актина**, которые внешне напоминают перекрученное жемчужное ожерелье. Каждая бороздка спирали F-актина содержит плотно прилегающие нитевидные молекулы **тропомиозина**. С каждой молекулой тропомиозина связан **тропонин** — полипептид, состоящий из трёх субъединиц: **тропонина Т** (Тп-Т), **тропонина I** (Тп-I) и **тропонина С** (Тп-С). Тп-I, связываясь с актином, ингибирует в нём зону, посредством которой актин взаимодействует с миозином. Тп-Т прикреплен к тропомиозину. Тп-С (молекула, сходная с кальмодулином), имея высокую аффинность к ионам кальция (Ca^{2+}), связывает их. **Плюс-конец** каждого тонкого филамента связан с Z-линией при помощи α -актинина. Дополнительно две молекулы **небулина** (неэластичного белка) оплетают каждый тонкий филамент и прикрепляют его к Z-линии. **Минус-конец** каждого тонкого филамента подходит к месту соединения А- и I-дисков, он покрыт колпачком белка **тропомодулина**.

Толстые филаменты (15 нм толщиной и 1,5 мкм длиной) состоят из 200–300 зеркально расположенных молекул **миозина**. Каждая молекула миозина, в свою очередь, состоит из четырёх (двух пар) легких цепей и двух идентичных тяжелых цепей. Каждая **тяжелая цепь миозина** по форме напоминает клюшку для игры в гольф: в ней выделяют линейной формы хвост и шаровидную голову, при этом хвосты двух тяжелых цепей спирально обвиты друг вокруг друга. Фермент **трипсин** расщепляет тяжелую цепь миозина на линейный сегмент, представляющий собой большую часть хвоста (**светлый меромиозин**), и на шаровидный сегмент с небольшим остатком хвоста (**тяжелый меромиозин**). Другой протеолитический фермент — **папаин** — расщепляет тяжелый меромиозин на короткую хвостовую часть (**S₂-фрагмент**) и на две шаровидные головки (**S₁ фрагменты**). Каждая пара легких цепей миозина связана с одним из S₁ фрагментов. S₁ фрагменты обладают АТФазной активностью, но для ее реализации необходимо, чтобы S₁ фрагмент был соединен с актином. Толстые

филаменты прикрепляются к Z-линиям линейным эластичным белком **титином**, а в M-линиях они связаны между собой с помощью **миомезина** и **С-белка**.

МОДЕЛЬ СОКРАЩЕНИЯ СКЕЛЕТНОЙ МЫШЦЫ (ТЕОРИЯ СКОЛЬЖЕНИЯ ФИЛАМЕНТОВ)

Во время сокращения скелетномышечного волокна тонкие миофиламенты, скользя между толстыми миофиламентами, проникают в глубь А-диска. За счёт этого саркомер укорачивается, хотя длина самих миофиламентов остаётся неизменной. Вследствие скольжения филаментов в ходе мышечного сокращения саркомер также укорачивается: Z-линии сближаются, при этом сокращаются или полностью исчезают I-диски и H-полоска, а ширина А-диска остаётся неизменной.

Вслед за передачей импульса через нервно-мышечное соединение **T-трубочки** участвуют в распространении импульса по всему мышечному волокну. **Рецепторы дигидропиридина** (потенциалзависимые интегральные белки мембраны T-канальца) находятся в контакте с кальциевыми каналами (**рецепторами рианоидина**) терминальных цистерн **саркоплазматической сети**. Этот комплекс, хорошо различимый при помощи электронного микроскопа, называют **соединительными ножками**. В процессе деполяризации сарколеммы рецепторы дигидропиридина T-трубочек подвергаются потенциалиндуцированному конформационному изменению, вызывают открытие кальциевых каналов терминальных цистерн, в результате чего Ca^{2+} поступает в цитозоль. Тропонин (субъединица Тп-С) тонкого миофиламента, связываясь с Ca^{2+} , подвергается конформационному изменению. Вследствие этого тропонин вдавливают тропомиозин глубоко в борозды F-актинового филамента, открывает активную зону (участок связывания миозина) на молекуле актина.

АТФ, связанная с шаровидной головой (**S₁-фрагмент**) молекулы миозина, гидролизруется, но при этом АДФ и P_i остаются прикрепленными к S₁. Молекула миозина поворачивается так, чтобы **миозиновая головка**

приблизилась к активной зоне на молекуле актина. Из головки миозина освобождается P_i и в присутствии Ca^{2+} формируется прочная связь между актином и миозином. Связанная с S_1 -фрагментом молекула АДФ отделяется от миозиновой головки, которая перемещается по тонкому филаменту к центру саркомера. Новая молекула АТФ прикрепляется к шаровидной голове, при этом миозин отсоединяется от активного центра актина. Для полного сокращения саркомера этот цикл должен быть повторён 200–300 раз.

Расслабление мышечного волокна происходит, когда кальциевый насос выкачивает Ca^{2+} из цитозоля в цистерну саркоплазматической сети, где он связывается с кальсеквестрином. Снижение концентрации Ca^{2+} в цитозоле стимулирует разрыв связи между Тп-С и Ca^{2+} , в результате чего Тп-С возвращается в предыдущее конформационное состояние, а сама молекула тропомиозина — в изначальное положение, закрывая активный центр молекулы актина.

ГЛАДКАЯ МЫШЦА

Сократительные элементы гладкомышечной клетки

Хотя толстые и тонкие миофиламенты гладкомышечной клетки не формируют миофибрилл, они выстроены в косо ориентированную по отношению к продольной оси клетки

линию. Молекула миозина гладкомышцы необычна: её лёгкий меромиозин свернут таким образом, что его свободный конец связывается с «липкой» областью шаровидного участка S_1 . Тонкие и промежуточные филаменты (ниментиновые и гладкомышечных клетках сосудов и десминовые — во висцеральных гладкомышечных клетках) прикреплены к плотным тельцам цитоплазмы (аналогам Z-линий), содержащим α -актинин. В цитозоле гладкомышечной клетки содержится значительное количество кальмодулина и киназы лёгких цепей миозина.

Сокращение гладкомышечной клетки

Ca^{2+} , высвобождающиеся из кавеол, связываются с кальмодулином. Комплекс « Ca^{2+} –кальмодулин» активизирует киназу лёгких цепей миозина, которая фосфорилирует одну из этих цепей, вызывая её конформационное изменение. В результате свободный конец лёгкого меромиозина отделяется от места его прикрепления к участку S_1 фрагмента. АТФ связывается с участком S_1 , и происходит взаимодействие между актином и миозином, как в поперечнополосатых мышцах. Пока в гиалоплазме гладкомышечной клетки присутствуют Ca^{2+} и АТФ, она остаётся в состоянии сокращения. Сокращение гладких мышц, в отличие от сокращения сердечной или скелетной мышцы, длится дольше, но при этом оно происходит медленнее.

Клинические аспекты

Тяжёлая псевдопаралитическая миастения

Тяжёлая псевдопаралитическая миастения (myasthenia gravis) — аутоиммунное заболевание, которое проявляется нарастающей слабостью скелетных мышц, обусловленной образованием антител против ацетилхолиновых рецепторов на постсинаптической мембране нервно-мышечного соединения. В результате количество участков на постсинаптической мембране, доступных для инициирования деполяризации сарколеммы, уменьшается. Первыми поражаются самые активные группы мышц (мышцы лица, глаз и языка). Постепенно затрагиваются и другие группы мышц. В итоге поражается дыхательная мускулатура, что приводит к развитию дыхательной недостаточности и смерти пациента.

Мышечная дистрофия Дюшенна

Мышечная дистрофия Дюшенна — мышечное дегенеративное заболевание, развивающееся в результате сцепленного с X-хромосомой генетического дефекта. Чаще страдают лица мужского пола. Распространённость составляет 1 случай из 30 000. Дефект приводит к отсутствию белка дистрофина, входящего в состав сарколеммы. При помощи дистрофина цитоскелет мышечного волокна прикрепляется к трансмембранным белкам сарколеммы, а сарколемма взаимодействует с внеклеточным матриксом, вследствие чего для неё создаётся опора, необходимая для полноценного мышечного сокращения. Дети, страдающие мышечной дистрофией Дюшенна, уже в семилетнем возрасте испытывают нарастающую мышечную слабость. К двадцатилетнему возрасту болезнь настолько прогрессирует, что пациенты не могут передвигаться самостоятельно, обычно в этом возрасте они прикованы к инвалидному креслу. Крайне редко больные достигают двадцатилетнего возраста.

СКЕЛЕТНАЯ МЫШЦА

Продольный срез

1. Соединительнотканнные элементы **перимизия** содержат нервы, кровеносные сосуды, коллаген, фибробласты, а иногда и другие клетки. **Эндомизий** представлен тонкими ретикулярными волокнами и базальной мембраной, которые обычно неразличимы в световой микроскоп.
2. **Скелетномышечные волокна** — длинные, параллельные, цилиндрические волокна почти одинакового диаметра. Многочисленные ядра скелетномышечного волокна расположены под сарколеммой, также могут быть видны ядра миосателитов. Поперечная исчерченность (А-, I-, Z-) чётко определяется только при большом увеличении с использованием воздушной или масляной иммерсии, **Н-полоску** и **М-линию** можно увидеть только в очень хороших препаратах.

Поперечный срез

1. Могут быть заметны соединительнотканнные элементы, особенно ядра **фибробластов**, поперечные срезы **нервов**, **капилляров** и других мелких кровеносных сосудов.
2. Срезы скелетномышечных волокон примерно одинакового размера имеют неправильную многоугольную форму. В сарколемме видны **миофибриллы** в виде точек, часто сгруппированных в поля Конгейма (артефакт фиксации). По периферии многих волокон, под сарколеммой, как правило, расположены одно или два **ядра**. Скелетномышечные волокна лежат тесно, но между ними можно рассмотреть тонкий **эндомизий**, отделяющий скелетномышечные волокна друг от друга.

СЕРДЕЧНАЯ МЫШЦА

Продольный срез

1. Соединительная ткань видна достаточно хорошо. Её клетки легко распознаются по их ядрам. **Ядра у клеток соединительной ткани значительно меньше, чем у кардиомиоцитов.** В соединительной ткани содержатся многочисленные кровеносные сосуды, особенно **капилляры**. **Эндомизий** выражен **нечётко**,

2. **Кардиомиоциты** удлинённой формы, ветвятся и анастомозируют между собой. В центре саркоплазмы расположены крупные овальные **ядра**, которые кажутся пузырьковидными. **А- и I-диски** в саркоплазме выражены менее отчётливо, чем в скелетной мышце. Расположенные на границе смежных кардиомиоцитов **вставочные диски** при обзорных окрасках не видны. Они чётко выявляются при использовании специальных методов окрашивания. Иногда можно видеть **волокна Пуркинье**.

Поперечный срез

1. Хорошо видна соединительная ткань, разделяющая кардиомиоциты. **Ядра** её клеток намного меньше, чем у кардиомиоцитов.
2. Форма срезаемых поперёк **кардиомиоцитов** неправильная, размеры их различаются. Ядра крупные, расположены в центре сарколеммы. На поперечном срезе их можно увидеть не в каждой клетке. **Миофибриллы** сгруппированы в радиально расположенные поля Конгейма (артефакт фиксации). Иногда присутствуют **волокна Пуркинье**.

ГЛАДКАЯ МЫШЦА

Продольный срез

1. Пучки гладкомышечных клеток разделены рыхлой волокнистой соединительной тканью, в которой содержатся многочисленные кровеносные сосуды и нервы. Соединительная ткань между отдельными гладкомышечными клетками представлена тонкими **ретикулярными волокнами**.
2. Форма **гладкомышечных** клеток веретеновидная. Они расположены в шахматном порядке, тесно прилежат друг к другу. Ядра гладкомышечных клеток — продолговатые, располагаются по одному в центре саркоплазмы. При сокращении гладкомышечных клеток их ядра приобретают характерную **штопорообразную форму**.

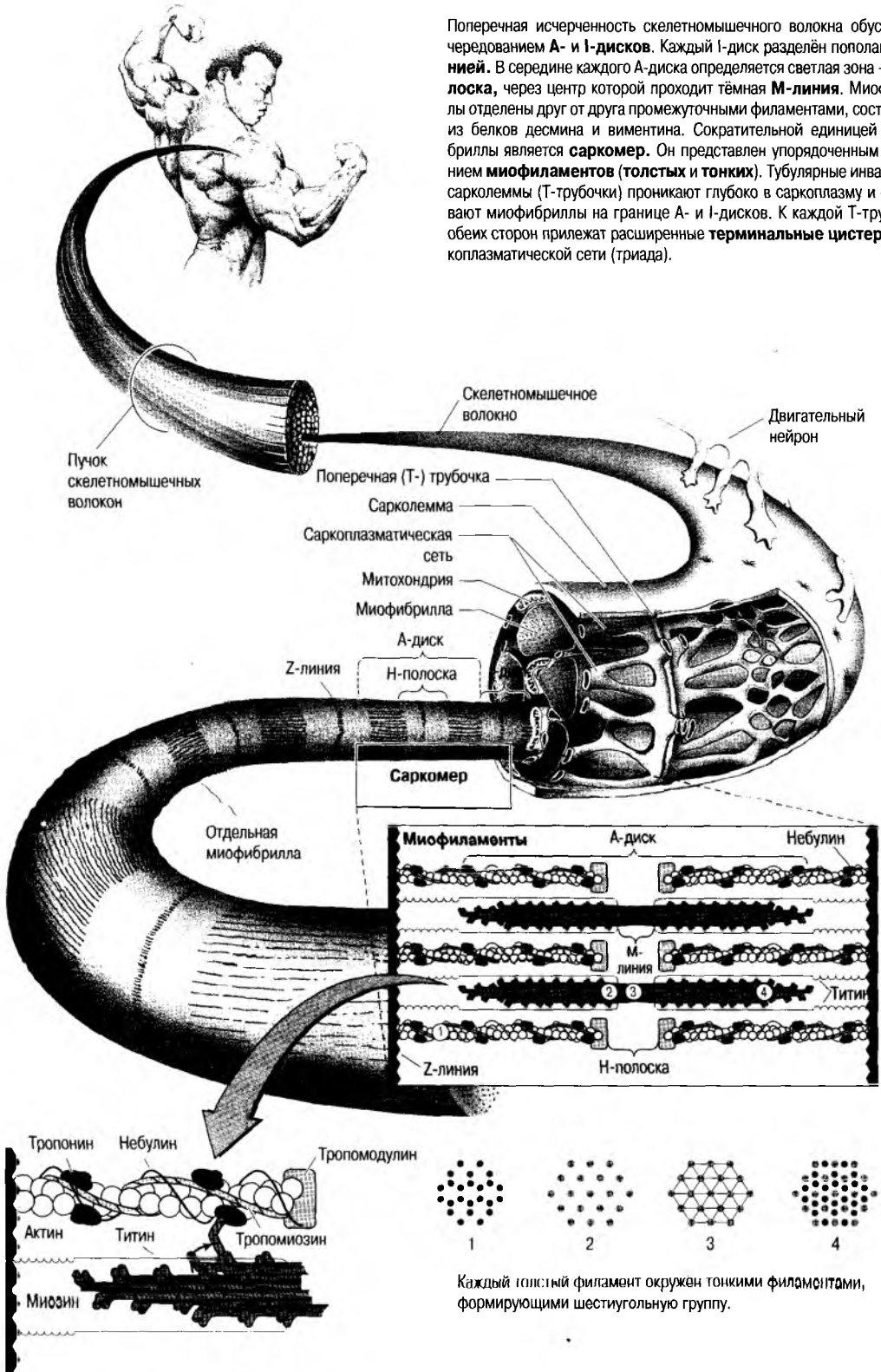
Поперечный срез

1. **Между миоцитами** расположено незначительное количество соединительной ткани, глав-

ным образом ретикулярных волокон. Пучки гладкомышечных клеток разделены рыхлой волокнистой соединительной тканью, в которой проходят кровеносные сосуды и нервы.

2. Гладкомышечные клетки имеют веретеновидную форму и лежат очень плотно в шах-

матном порядке, в связи с тем на поперечных срезах они представлены округлыми контурами цитоплазмы различного диаметра. Только самые крупные срезы саркомеры содержат ядра, поэтому на поперечном срезе не все миоциты будут содержать ядра.



Поперечная исчерченность скелетномышечного волокна обусловлена чередованием **А-** и **І-** дисков. Каждый І-диск разделён пополам **З-линией**. В середине каждого А-диска определяется светлая зона – **Н-полоска**, через центр которой проходит тёмная **М-линия**. Миофибриллы отделены друг от друга промежуточными филаментами, состоящими из белков десмина и виментина. Сократительной единицей миофибриллы является **саркомер**. Он представлен упорядоченным скоплением **миофиламентов (толстых и тонких)**. Тубулярные инвагинации сарколеммы (Т-трубочки) проникают глубоко в саркоплазму и опоясывают миофибриллы на границе А- и І-дисков. К каждой Т-трубочке с обеих сторон прилежат расширенные **терминальные цистерны** саркоплазматической сети (триада).

Каждый толстый филамент окружен тонкими филаментами, формирующими шестиугольную группу.

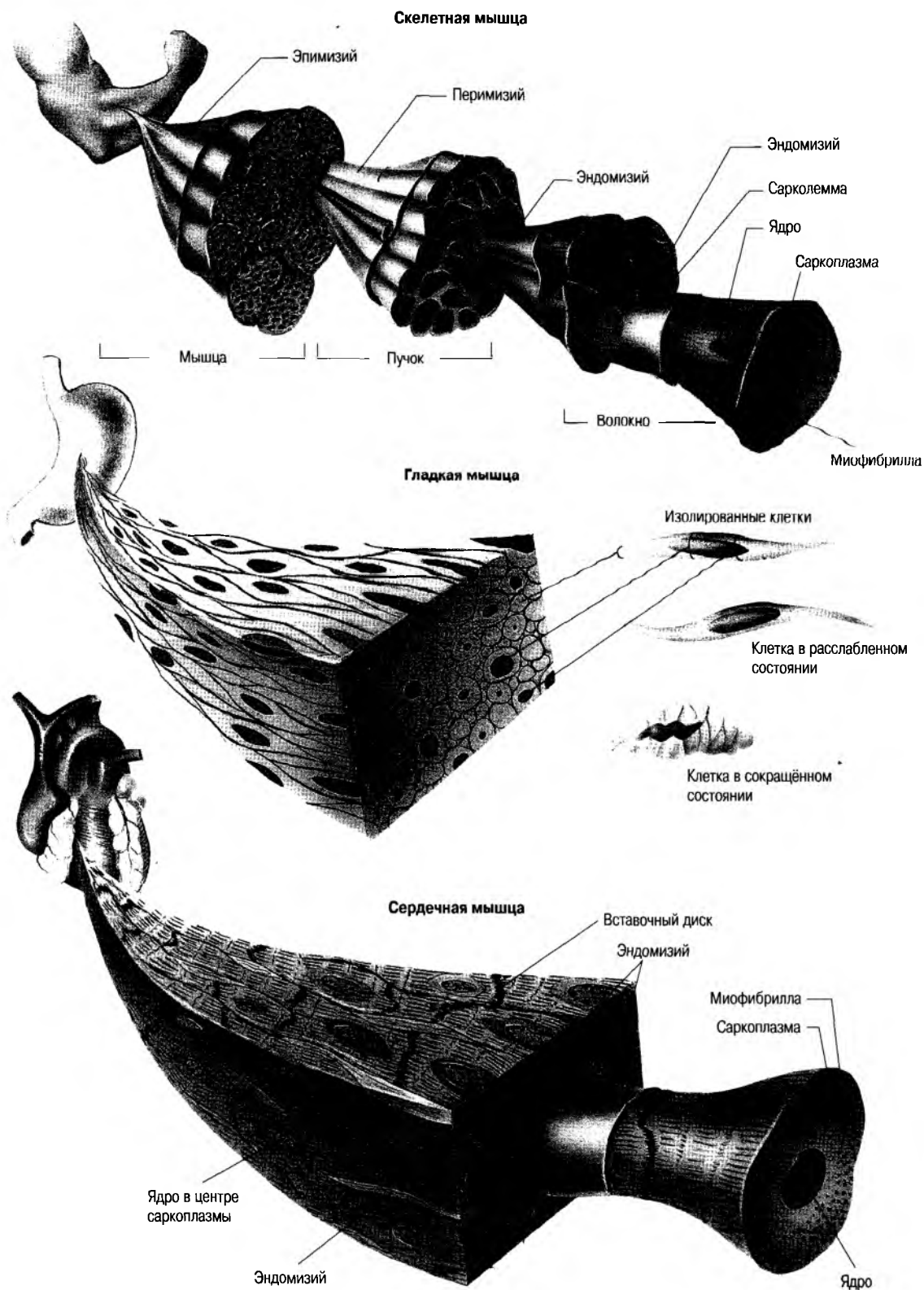


ФОТО 1 Продольный срез скелетной мышцы обезьяны. Заливка в пластмассу. × 800

На этой микрофотографии видны некоторые морфологические особенности скелетной мышцы. Мышечные волокна чрезвычайно длинные, одинаковой толщины почти на всём своём протяжении. По периферии саркоплазмы лежат многочисленные ядра. Между волокнами расположен эндомизий, представленный единичными клетками соединительной ткани и ретикулярными волокнами. В мышечных волокнах видны два типа исчерченности: продольная и поперечная. Продольная исчерченность обусловлена миофибриллами, расположение которых почти точно совпадает друг с другом. Такое упорядоченное расположение миофибрилл придаёт саркоплазме тёмную и

светлую поперечную исчерченность, которая послужила источником названия этого типа мышечной ткани. Обратите внимание, что светлый диск (I-диск) разделен пополам узкой темной линией (Z-линия). Тёмный диск (A-диск) также разделен пополам четкой линией (H-полоской). В центре H-полоски видна слабо различимая тёмная линия (M-линия). Сократительная единица миофибриллы — саркомер — простирается от одной Z-линии до другой Z-линии. Во время сокращения миофиламенты каждого саркомера скользят друг относительно друга, сближая Z-линии между собой, за счёт чего происходит укорочение саркомера. В процессе сокращения саркомера ширина A-диска остается постоянной, тогда как I-диск и H-полоска исчезают.

ФОТО 2 Поперечный срез скелетной мышцы обезьяны. Заливка в парафин. × 132

На этой микрофотографии представлены участки нескольких мышечных пучков скелетной мышцы. Каждый мышечный пучок состоит из множества мышечных волокон, которые окружены соединительной тканью (перимизием), содержащей нервы и кровеносные сосуды. Ядра эндотелиальных, шванновских и соединительнотканых клеток в перимизии видны как чёрные точки. Ядра скелетномышечных волокон также выявляются как чёрные точки, однако они расположены по периферии саркоплазмы — субсарколеммально. Ядра миосателлитов тесно прилегают к мышечным волокнам, но при малом увеличении распознать их затруднительно. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 3.

ФОТО 3 Поперечный срез скелетной мышцы обезьяны. Заливка в парафин. × 540

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 2. На поперечных срезах мышечных волокон видно, что они многогранной формы, их ядра расположены под сарколеммой. Эндомизий содержит многочисленные кровеносные капилляры. Многие из капилляров трудно увидеть, потому что в расслабленной мышце они находятся в спавшемся состоянии. Бледноокрашенная саркоплазма иногда кажется зернистой за счёт поперечно разрезанных миофибрилл. Иногда могут быть видны ядра, которые, возможно, принадлежат миосателлитам, но достоверно ли это, определить затруднительно. Чёткие очертания каждого мышечного волокна обусловлены базальной мембраной и эндомизием. Ранее считалось, что чёткость контуров скелетномышечному волокну придаёт сарколемма.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

A	A диск	H	H-полоска	P	перимизии
C	капилляр	M	миофибриллы	S	саркомер
CT	соединительная ткань	I	I-диск	SC	миосателлит
E	эндомизий	N	ядро	Z	Z-линия
F	мышечное волокно				

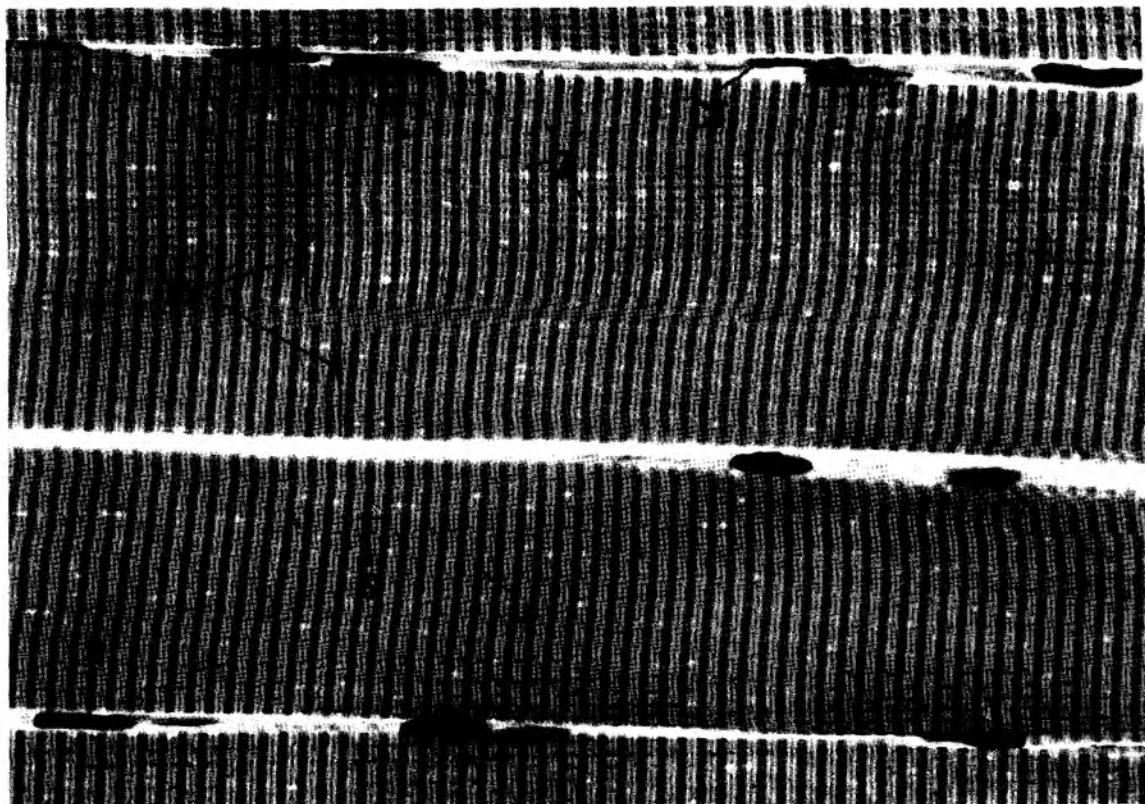


ФОТО 1

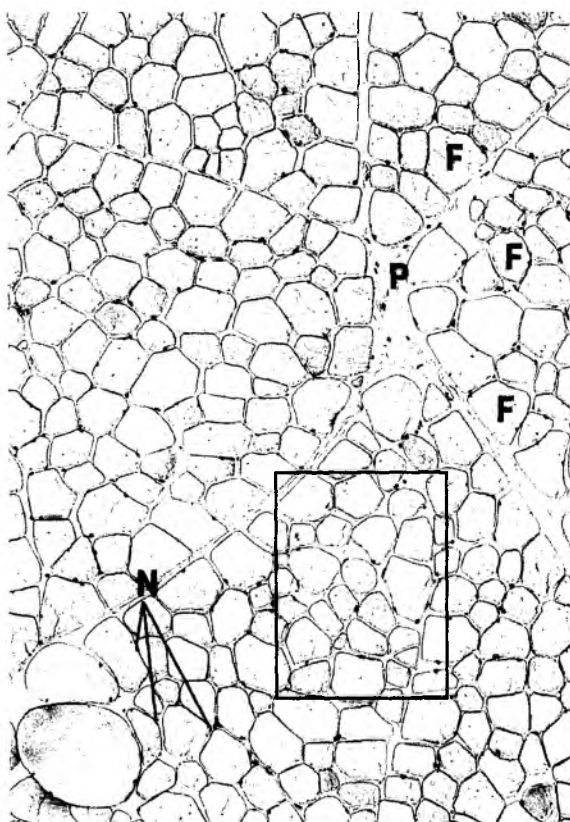


ФОТО 2

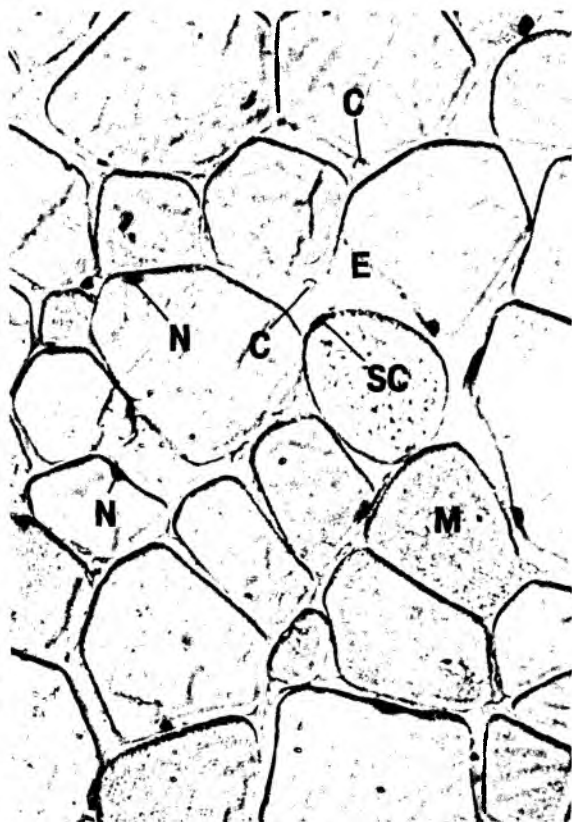


ФОТО 3

ФОТО 1 Продольный срез скелетной мышцы крысы. Электронная микроскопия. × 17 100

На этой электронограмме представлен продольный срез скелетномышечного волокна. Перпендикулярно к его продольной оси видны чередующиеся тёмные и светлые полосы — поперечная исчерченность. А-диск тянется сверху вниз и с обоих концов ограничен I-дисксом. Посередине каждого I-диска имеется Z-линия, обратите внимание, что она прерывистая, так как отдельные миофибриллы ограничены друг от друга саркоплазмой. Саркомер занимает пространство от одной Z-линии до соседней Z-линии. Рассмотрите почти точное выравнивание отдельных миофибрилл друг по отношению к другу, что обеспечивает характерную ориентацию различных дисков в саркомере. Н-полоска и М-линия видны чётко. Митохондрии в скелетной мышце сосредоточены преимущественно в области I-диска, где они окружают миофибриллы. Несколько саркомеров при большем увеличении представлены на фото 2 (предоставлено J. Strum).

ФОТО 2 Продольный срез скелетной мышцы крысы. Электронная микроскопия. × 28 800

На этой электронограмме видно несколько саркомеров. Z-линии имеют выступы (стрелки), к которым прикрепляются тонкие миофиламенты. I-диск состоит только из тонких филаментов. Переплетение толстых и тонких миофиламентов в центре саркомера формирует А-диск, при этом тонкие филаменты в расслабленной мышце не достигают центра А-диска, где располагается Н-полоска, состоящая только из толстых филаментов. Центры толстых филаментов утолщены и соединены между собой, формируя М-линию. Во время сокращения мышечного волокна толстые и тонкие филаменты скользят по отношению друг к другу, стягивая соседние Z-линии к центру саркомера. В результате взаимоналожения толстых и тонких филаментов исчезают I-диски и Н-полоски, а А-диски сохраняют свою ширину. В саркоплазме расположены митохондрии, гранулы гликогена (острие стрелки) и триады — специализированные системы саркоплазматической сети и Т-трубочек. У млекопитающих триады размещаются на границе I- и А-дисков (предоставлено J. Strum).

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

A	А-диск	MD	М-линия	TM	толстый миофиламент
H	Н-полоска	S	саркомер	Z	Z-линия
I	I-диск	T	триада		
m	митохондрия	tM	тонкий миофиламент		

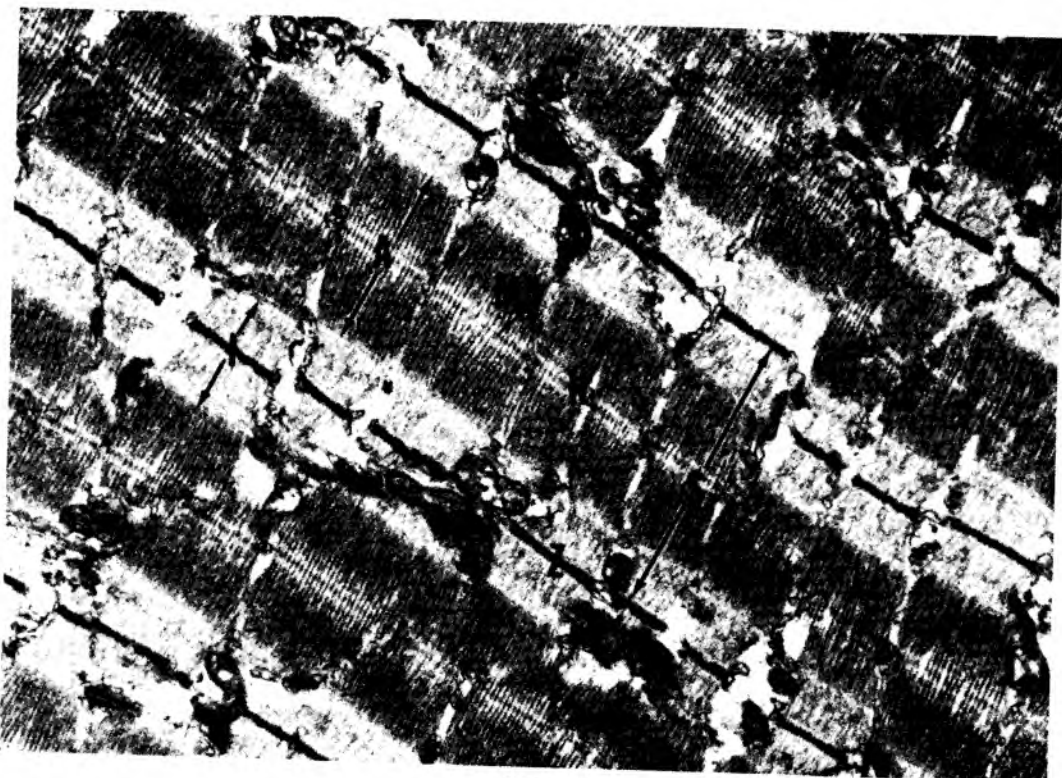


ФОТО 1

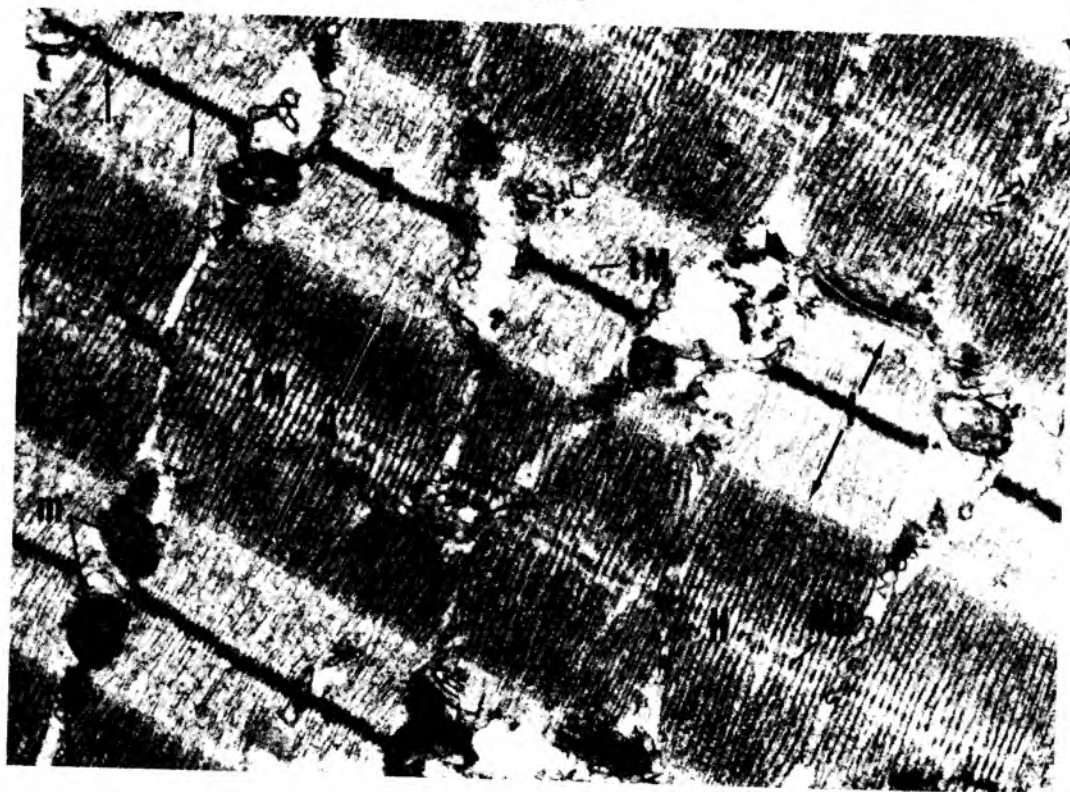


ФОТО 2

ФОТО 1 ■ Нервно-мышечное соединение. Вид сбоку. Заливка в парафин. × 540

На этой микрофотографии хорошо видно как миелиновое нервное волокно подходит к скелетно-мышечному волокну. В мышечном волокне чётко различимы А- и I-диски, а Z-линии не видны. При приближении к мышечному волокну аксон теряет свою миелиновую оболочку, становясь безмиелиновым, хотя остаётся покрытым шванновской клеткой. Достигая мышечного волокна, аксон формирует на его сарколемме моторную бляшку. В световой микроскоп сарколемма не видна, её местоположение можно приблизительно определить по базальной мембране, окружающей скелетномышечное волокно, и по ретикулярным волокнам.

ФОТО 2 ■ Нервно-мышечное соединение. Вид сверху. Заливка в парафин. × 540

На этой микрофотографии чётко видно, что аксон, достигая скелетномышечного волокна, теряет свою миелиновую оболочку. На сарколемме скелетномышечного волокна аксон формирует моторную бляшку, состоящую из нескольких групп многочисленных мелких утолщений (острие стрелки), расположенных в небольших углублениях на поверхности скелетномышечного волокна. Плазматическая мембрана нервного окончания и сарколемма не связаны между собой (этого не видно в световой микроскоп).

ФОТО 3 ■ Нервно-мышечное соединение в мышце диафрагмы крысы. Электронная микроскопия. × 15 353

Обратите внимание, что вблизи нервно-мышечного соединения аксон теряет свою миелиновую оболочку, хотя шванновская клетка продолжает покрывать его на несинаптической поверхности нервного окончания. Миелиновая оболочка заканчивается в области пресинаптического окончания

аксона. В нервном окончании имеются многочисленные митохондрии и чётко различимые синаптические пузырьки. Хорошо видны первичная синаптическая щель шириной 50 нм (края её указаны стрелками) и складки постсинапса (вторичная синаптическая щель). В скелетномышечном волокне видны митохондрии, ядро и саркомер (предоставлено С.С. Hudson).

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

A	А-диск	MEP	моторная бляшка	nt	нервное окончание
ax	аксон	MN	миелиновое нервное волокно	s	саркомер
I	I диск	n	ядро	sc	шванновская клетка
;	бляшка постсинапса	nmn	безмиелиновый аксон	SM	скелетномышечное волокно
m	митохондрии				

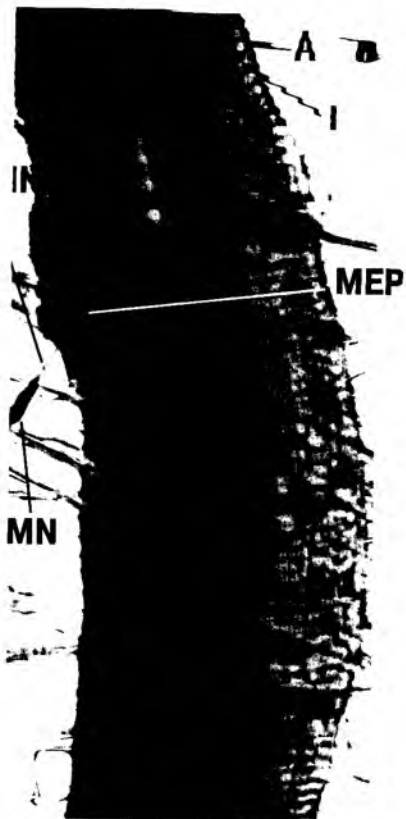


ФОТО 1



ФОТО 2



ФОТО 3

ИЛЛЮСТРАЦИЯ 6-4 ■ Нервно-мышечное соединение II

ФОТО 1 ✪ *Нервно-мышечное соединение в мышце языка кошки. Сканирующая электронная микроскопия. × 2 610*

На этой сканирующей электронограмме представлено изолированное скелетномышечное волокно.

Его поперечная исчерченность видна чётко (стрелки). Обратите внимание на нервную «веточку», которая в виде петли спускается сверху и формирует нервно-мышечное соединение с мышечным волокном (предоставлено L. Litke).

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

MJ нервно-мышечное
соединение

N нервная «веточка»



ФОТО 1

ФОТО 1 Мышечное веретено мыши. Заливка в пластмассу. × 436

Обратите внимание, что наружная и внутренняя капсулы мышечного веретена ограничивают наружное периаксиальное и внутреннее аксиальное пространства (звездочка). Внутренняя капсула формирует оболочку вокруг интрафузальных волокон [Ovalle W., Dow P. *Am J Anat* 166:343–357, 1983].

ФОТО 2 Мышечное веретено мыши. Электронная микроскопия. × 6 300

На этой электронограмме видны фрагменты наружной капсулы мышечного веретена. Периаксиальное пространство окружает тонкую внутреннюю капсулу мышечного веретена. Клетки внутренней капсулы своими отростками разделяют аксиальное пространство на части, в которых расположены нервные окончания, интрафузальные волокна с ядерной цепочкой и с ядерной сумкой. Обратите внимание, что короткие отростки клеток внутренней капсулы контактируют друг с другом (стрелки) [Ovalle W., Dow P. *Am J Anat* 166:343–357, 1983].

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

AS	аксиальное пространство	NB	интрафузальное волокно с ядерной сумкой	PS	периаксиальное пространство
iC	внутренняя капсула мышечного веретена	oC	наружная капсула мышечного веретена	ST	нервное окончание
IF	интрафузальное волокно				
NC	интрафузальное волокно с ядерной цепочкой				

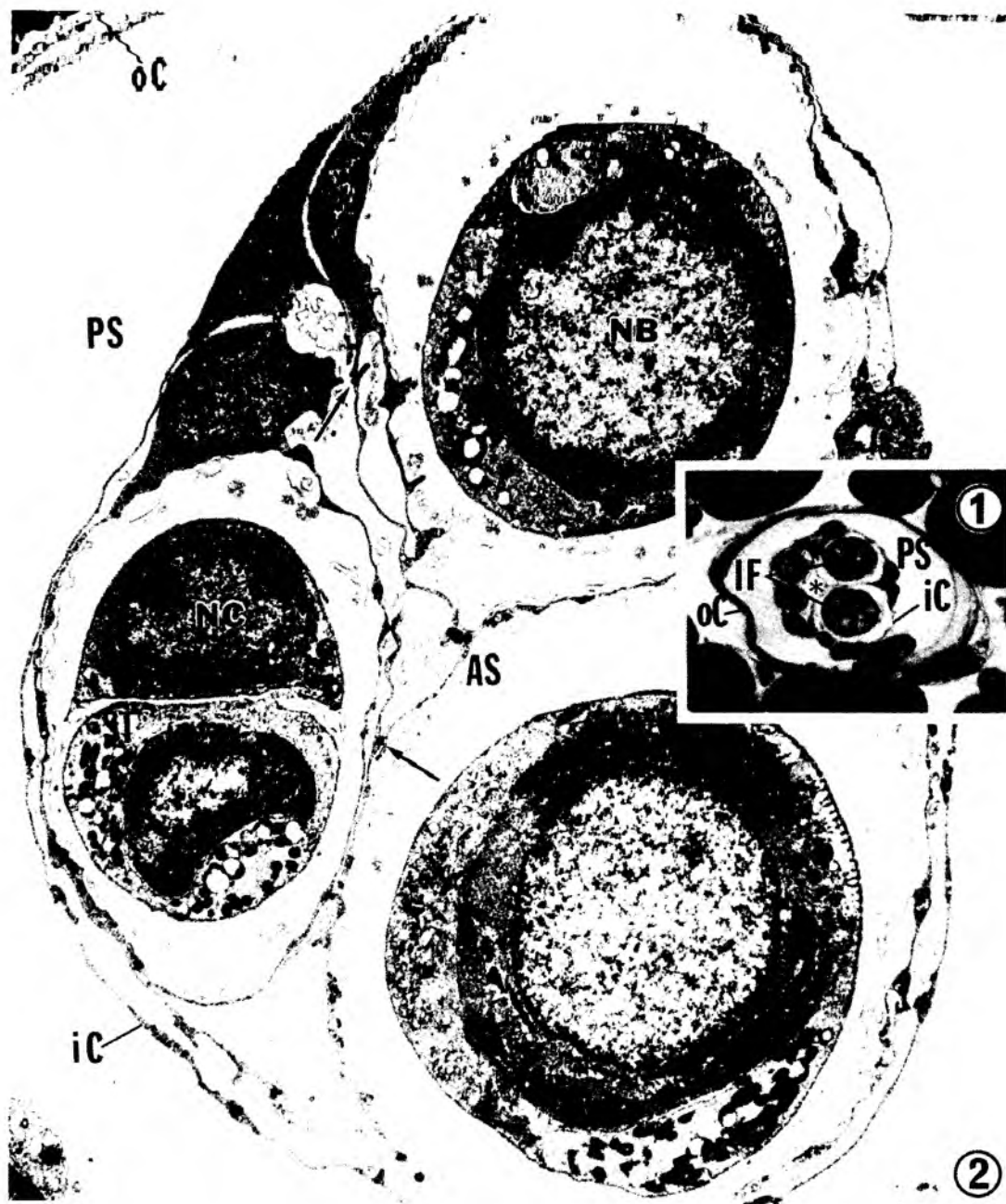


ФОТО 1, 2

ФОТО 1 Продольный срез гладкой мышечной ткани обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

На продольном срезе гладкой мышцы видны длинные веретеновидные гладкомышечные клетки с центрально расположенными, удлинёнными ядрами. Гладкомышечные клетки сгруппированы в пучки, в которых они уложены в шахматном порядке. Такое распределение клеток позволяет им быть очень плотно упакованными и содержать в пучках гладких миоцитов весьма незначительное количество соединительной ткани. При окраске гематоксилином и эозином ядра кажутся синеватыми, а саркоплазма окрашивается в светло-розовый цвет. Каждая гладкомышечная клетка окружена базальной мембраной и ретикулярными волокнами, которые не видны на этом фото. Пучки гладкомышечных клеток разделены прослойками соединительной ткани, в которых расположены кровеносные капилляры. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 2.

ФОТО 2 Продольный срез гладкой мышечной ткани обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 1. Обратите внимание, что ядра гладких миоцитов — длинные, узкие структуры, расположенные в центре саркоплазмы. Диаметр ядра в самом широком его месте почти такой же, как у гладкомышечной клетки. Однако длина клетки намного больше, чем длина его ядра. Обратите внимание также, что любая линия, проведенная поперёк расположению клеток, пересекает только несколько ядер гладких миоцитов. Отметьте различия между соединительной и гладкой мышечной тканями. Саркоплазма гладкого миоцита окрашена темнее и кажется окрашенной более равномерно по сравнению с относительно бледной цитоплазмой клеток соединительной ткани. Найдите кровеносные капилляры, расположенные в соединительной ткани между пучками гладких мышц.

Вставка. Продольный срез гладкомышечных клеток в стадии сокращения. Обезьяна. Заливка в пластмассу. × 540

На этой микрофотографии чётко видно характерное штопорообразное изменение ядра гладкого миоцита во время его сокращения.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

С	капилляр	Н	ядро
СТ	соединительная ткань	вМ	гладкомышечная клетка

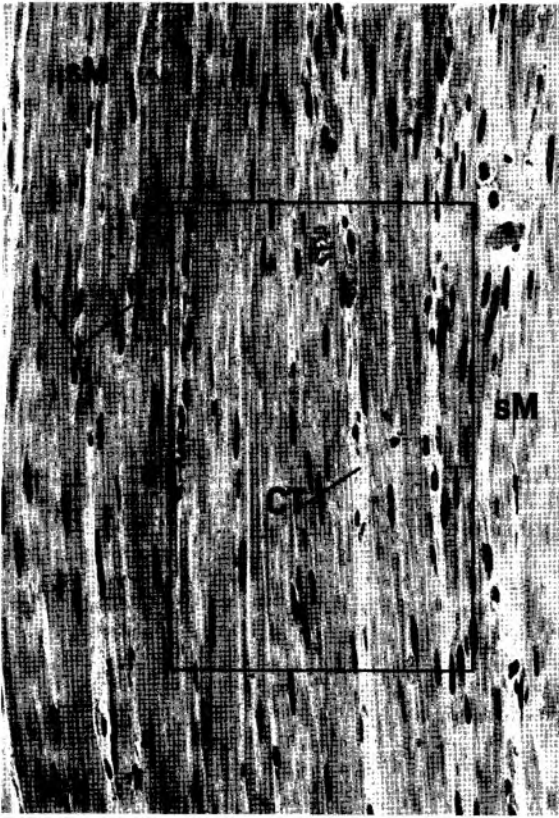


ФОТО 1

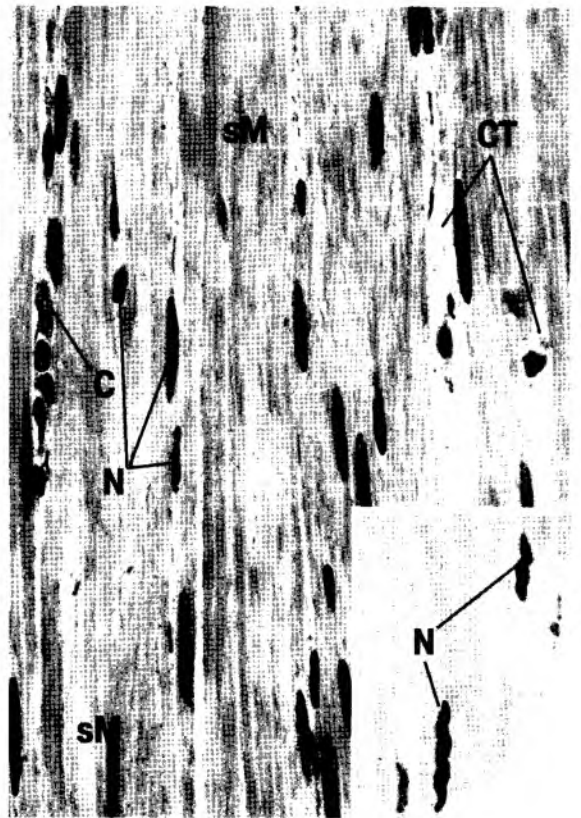


ФОТО 2

ФОТО 3 Гладкая мышечная ткань. Поперечный срез миометрия матки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

Миометрий матки представлен переплетающимися пучками гладкомышечных клеток, окруженных соединительной тканью. Часть мышечных пучков разрезана продольно, другая — либо поперечно, либо косо. При малых увеличениях, как на этой микрофотографии, на поперечных срезах гладкой мышечной ткани видно случайное расположение округлых срезов тёмных ядер и округлых бледно окрашенных участков саркоплазмы, не содержащих ядер. При внимательном изучении препарата видно, что срезы проходят на разных уровнях клеток: срезы, где присутствуют ядра, прошли через клетку в плоскости её ядра, а срезы, представленные бледной безъядерной саркоплазмой, — через гладкомышечную клетку либо над, либо под её ядром. Между пучками гладких мышц в соединительной ткани расположены многочисленные кровеносные сосуды.

ФОТО 4А Поперечный срез гладкой мышцы обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Для того чтобы понять трехмерное строение гладкой мышцы, следует сравнить двухмерное её строение в двух взаимно перпендикулярных плоскостях среза (см. фото 2 и 4а). Гладкомышечные клетки намного длиннее их ядер, при этом форма ядра и клетки веретеновидная: расширенная в центре и суженная на концах. В самом широком месте гладкого миоцита расположено ядро, его диаметр почти такой же, как диаметр клетки. Поперечный срез гладкого миоцита в этой плоскости будет представлен округлым ядром, окружённым тонким ободком саркоплазмы (звёздочка). Если поперечный срез гладкого миоцита пройдёт через заострённый полюс его ядра, то в препарате будет виден округлый срез саркоплазмы с маленькой точкой в центре (двойные звёздочки). Если же плоскость среза пройдёт между этими двумя точками, то в препарате будет виден срез саркоплазмы, в центре которой окажется ядро того или иного диаметра. Клетка также может быть разрезана в области, находящейся на расстоянии от её ядра, где имеется только саркоплазма. На препарате в этом случае будет виден округлый контур саркоплазмы гладкого миоцита большого диаметра (тройные звёздочки). Кроме того, если гладкий миоцит будет разрезан в плоскости заострённого конца его саркоплазмы, то в препарате будет виден только округлый контур саркоплазмы небольшого диаметра (остриё стрелки). Поэтому на поперечных срезах гладкой мышцы большинство гладких миоцитов окажется представлено округлыми контурами саркоплазмы, не содержащими ядер, только малая их часть будет содержать ядра различного диаметра.

ФОТО 4Б Гладкая мышца двенадцатиперстной кишки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

В верхней части микрофотографии видны железы двенадцатиперстной кишки и прилежащая к ним соединительная ткань. Под соединительной тканью расположены два слоя гладких мышц, один из которых срезан продольно, а другой — поперечно.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

1	продольный срез гладких мышц	3	косой срез гладких мышц	G	железы
2	поперечный срез гладких мышц	BV	кровеносный сосуд	N	ядро
		CT	соединительная ткань		

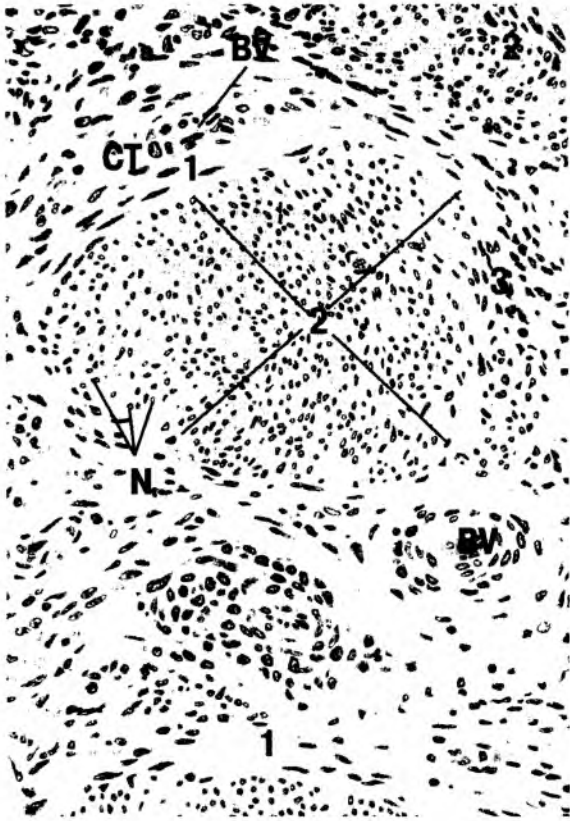


ФОТО 3



ФОТО 4

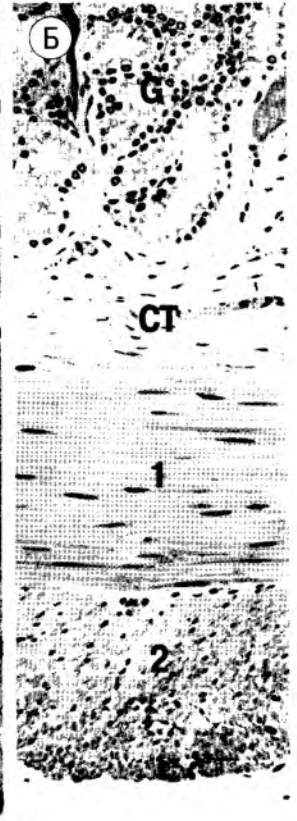


ФОТО 1 Продольный срез гладкомышечной клетки мышцы. Электронная микроскопия. $\times 15\,120$

У гладкомышечной клетки нет ни системы поперечных трубочек, ни миофиламентов, организованных в саркомеры, характерных для поперечнополосатых мышц. Тем не менее, гладкие миоциты имеют миофиламенты и промежуточные филаменты, благодаря которым клетка сокращается. Кроме того, считается, что в сарколемме есть функциональные аналоги Т-трубочек. Каждая гладкомышечная клетка окружена наружной пластинкой, которая сходна с базальной мембраной эпителия. Сарколемма имеет многочисленные кавеолы — пиноцитозоподобные инвагинации, которые, как считается, являются функциональными аналогами Т-трубочек поперечнополосатых мышц в проведении импульса на внутрен-

нюю сторону сарколеммы. Предполагается, что кавеолы совместно с саркоплазматической сетью регулируют уровень Ca^{2+} в гладком миоците. На внутренней стороне сарколеммы и в саркоплазме (стрелки) видны плотные тельца — места крепления промежуточных филаментов. Плотные тельца состоят из белка β -актинина (белка Z-линии поперечнополосатой мышцы). Ядро гладкого миоцита расположено в центре его саркоплазмы, в которой также содержатся митохондрии. В саркоплазме гладкого миоцита также имеются актин и миозин, однако на продольных срезах клетки они чётко не видны. Слева от гладкого миоцита лежат фрагменты ещё двух гладкомышечных клеток. В нижнем правом углу электронограммы расположен капилляр, между эндотелиоцитами которого видно плотное соединение.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

AL	плотное соединение	DB	плотное тельце	m	митохондрия
C	капилляр	EL	наружная пластинка	N	ядро
Ca	кавеола	IM	промежуточный филамент	SL	сарколемма



ФОТО 1

ФОТО 1 Продольный срез миокарда человека. Заливка в пластмассу. × 270

При малом увеличении на продольном срезе сердечной мышцы видны многие особенности этого типа мышечной ткани. Хорошо заметно анастомозирование кардиомиоцитов и поперечная исчерченность цитоплазмы (острие стрелки). Каждый кардиомиоцит имеет одно, крайне редко два, крупных, центрально расположенных, овальных ядра. На этой микрофотографии четко видны вставочные диски — места соединений кардиомиоцитов между собой. Они, как правило, в препаратах, окрашенных гематоксилином и эозином, видны плохо. Между кардиомиоцитами расположены многочисленные кровеносные сосуды, в основном капилляры. Вспомните, что в отличие от кардиомиоцитов скелетномышечные волокна не анастомозируют между собой и, следовательно, не имеют вставочных дисков. Их миофиламенты лежат параллельно друг другу, а многочисленные ядра — по периферии саркоплазмы субсарколеммально. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 2.

ФОТО 3 Поперечный срез сердечной мышцы человека. Заливка в пластмассу. × 270

На поперечном срезе миокарда видны многоугольные контуры кардиомиоцитов и относительно большие пространства между ними. Хорошо различимы многочисленные кровеносные сосуды. Обратите внимание, что ядра кардиомиоцитов расположены в центре, однако на срезе они видны не у всех клеток. В центре некоторых кардиомиоцитов перинуклеарно у полюсов ядер в саркоплазме имеются светлые области (стрелки), в которых находятся саркоплазматическая сеть, гликоген, липидные капли и слабо развитый аппарат Гольджи. Многочисленные ядра, видимые в межклеточных областях, принадлежат эндотелиоцитам и клеткам соединительной ткани. Скелетномышечные волокна и кардиомиоциты на поперечном срезе практически одинакового вида. Различия заключаются в расположении ядер: у кардиомиоцитов они расположены в центре саркоплазмы, у скелетномышечного волокна — субсарколеммально. В соединительной ткани между скелетномышечными волокнами проходят многочисленные (часто спавшиеся) капилляры.

ФОТО 2 Продольный срез миокарда человека. Заливка в пластмассу. × 540

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 1. Кардиомиоциты анастомозируют между собой (стрелки), контактируя друг с другом при помощи вставочных дисков, имеющих ступенеобразный вид. В цитоплазме находятся многочисленные миофибриллы, придающие ей исчерченный вид: ясно различимы I- и А-диски (острие стрелки). Овальное, центрально расположенное ядро, окружено светлой областью сарколеммы, в которой, как правило, располагаются митохондрии. Между кардиомиоцитами лежат многочисленные кровеносные капилляры, окружённые тонкими прослойками соединительной ткани.

ФОТО 4 Поперечный срез сердечной мышцы человека. Заливка в пластмассу. × 540

При большем увеличении на поперечном срезе сердечной мышцы видны некоторые характерные морфологические черты этой мышечной ткани. В соединительнотканых прослойках между кардиомиоцитами расположены многочисленные кровеносные сосуды — капилляры и более крупные сосуды. Обратите внимание на ядра эндотелиоцитов и на лейкоциты в просвете вены (верхний угол справа). Ядра кардиомиоцитов занимают центральное положение. Перинуклеарно (стрелка) и у полюсов ядер кардиомиоцитов (звёздочка) хорошо видны светлые области саркоплазмы, содержащие митохондрии. Поперечные срезы миофибрилл (острие стрелки) в цитоплазме видны как многочисленные мелкие точки разного диаметра.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BV	кровеносный сосуд	EN	ядро эндотелиоцита	N	ядро
C	капилляр	ID	вставочный диск	WBC	лейкоцит
CM	кардиомиоцит	M	миофибрилла		



ФОТО 1



ФОТО 2

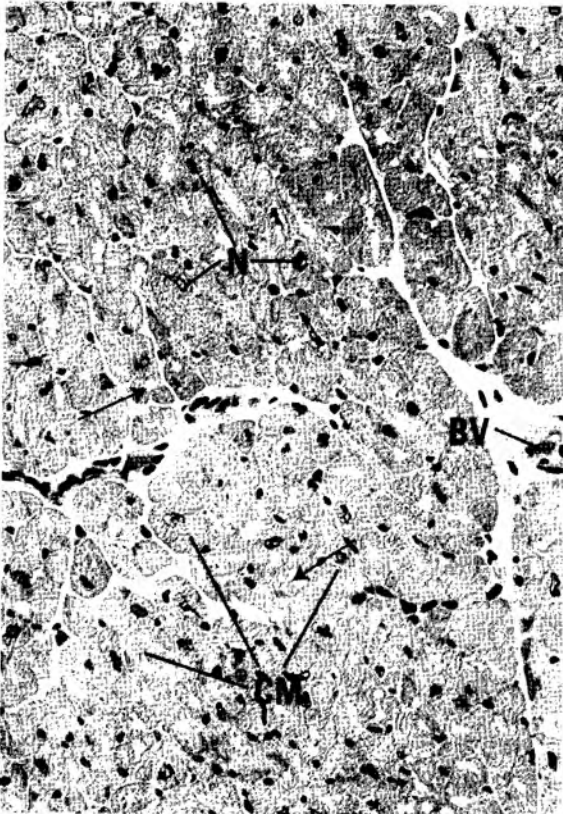


ФОТО 3



ФОТО 4



ФОТО 1 Продольный срез сердечной мышцы мыши. Электронная микроскопия. $\times 11\ 700$

В верхней части электронограммы видна сарколемма кардиомиоцита. Ядро кардиомиоцита расположено в центре клетки. В цитоплазме содержатся многочисленные митохондрии и зёрна гликогена. Этот кардиомиоцит находится в состоянии сокращения: отдельные миофибриллы и Z-линии определяются чётко, а I-диски не видны.

Вставка. Продольный срез сердечной мышцы мыши. Электронная микроскопия. $\times 20\ 700$

На этой электронограмме представлен вставочный диск. Это межклеточное соединение имеет две зоны: поперечный участок (звёздочка), состоящий главным образом из десмосомоподобных соединений, и продольный участок, в котором расположены многочисленные щелевидные соединения — нексусы (стрелки).

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

N	ядро	m	митохондрии	Z	Z-линии
SI	сарколемма	Gl	отложения гликогена	M	миофибриллы

Нервная ткань. Нервная система

Нервная ткань — одна из четырёх основных тканей организма, специализирующаяся на получении информации из внешней и внутренней среды. К функциям нервной ткани относят: приём, обработку, интеграцию информации, сравнение её с накопленным опытом и/или с заранее определёнными (рефлекторными) реакциями, выбор и производство соответствующего ответного действия. Информацию воспринимает чувствительный компонент периферической нервной системы (ПНС). Процессы интеграции и анализа поступившей информации и выработки ответной реакции происходят в центральной нервной системе (ЦНС), включающей серое и белое вещество головного и спинного мозга. Передача ответной реакции к эффекторному органу осуществляется при помощи двигательного компонента ПНС. Поэтому следует принимать во внимание, что ПНС — просто «физическое продолжение» ЦНС и выделение этих двух отделов нервной системы не подразумевает их строгого разграничения.

Функционально нервная система также может быть разделена на **соматическую** и **автономную** части. Соматическая нервная система осуществляет произвольный (сознательный) контроль над функциями, в то время как автономная нервная система контролирует непроизвольные функции организма. Автономная нервная система — двигательная система, влияющая на гладкую мышечную ткань и сердечную мышцу, а также на некоторые железы. Эти два компонента нервной системы (**симпатический** и **парасимпатический**) обычно действуют совместно, благодаря чему поддерживается гомеостаз. Симпатическая нервная система подготавливает организм к действию по модели «борьба или бегство», тогда как парасимпатическая система приводит организм в состояние покоя и повышает секрецию в большинстве экзокринных желёз.

От внешних механических воздействий ЦНС защищена «футляром», состоящим из че-

репа, позвоночного столба и мозговых оболочек. Самая наружная оболочка ЦНС — толстая фиброзная **твёрдая мозговая оболочка**, под которой располагается бессосудистая соединительнотканная **паутинная оболочка**, самая внутренняя — сосудистая **мягкая мозговая оболочка**. Между последними двумя циркулирует **спинномозговая жидкость**.

НЕЙРОНЫ И ПОДДЕРЖИВАЮЩИЕ КЛЕТКИ

Структурной и функциональной единицей нервной системы является **нейрон**. Это высокоспециализированная клетка, обладающая способностью к возбудимости и проводимости. Каждый нейрон состоит из **тела (сомы, перикариона)** и различной длины отростков (**аксона** и **дендритов**), расположенных на противоположных сторонах тела клетки (схема 7–2). Каждый нейрон имеет только один аксон. В зависимости от количества отростков нейроны могут быть **униполярными** (единственный отросток, всегда аксон, у позвоночных животных встречается крайне редко), **биполярными** (аксон и один дендрит) и **мультиполярными** (аксон и несколько дендритов) — наиболее часто встречающимися. Существует особая разновидность нейронов, у которых единственный дендрит и аксон сближаются во время эмбрионального развития, в результате чего создаётся ложное впечатление его униполярности. Этот тип нейронов известен как **псевдоуниполярный нейрон**. В последнее время некоторые нейрогистологи стали причислять этот тип нейронов к униполярным.

Нейроны также могут классифицироваться в соответствии с выполняемой ими функцией. **Чувствительные нейроны** получают стимулы от внутренней или от внешней среды и передают их в ЦНС для последующей обработки. **Интернейроны** (вставочные, ассоциативные) слу-

жат соединительным звеном между нейронами в пределах ЦНС, как правило, между чувствительными и двигательными нейронами. **Мотонейроны** проводят импульсы от ЦНС к клеткам-мишеням (мышечным, железистым клеткам, а также другим нейронам).

Информация от одного нейрона к другому передаётся посредством синапсов. В зависимости от участка нейронов, которые формируют синапс, последние могут быть аксодендритическими, аксосоматическими, аксоаксональными или дендродендритическими. Большинство синапсов является аксодендритическими и содержат **нейромедиатор** (например, ацетилхолин), который выделяется аксоном первого нейрона в синаптическую щель. Нейромедиатор дестабилизирует плазмолемму дендрита, в итоге волна деполяризации переходит на второй нейрон, из окончания аксона которого также происходит выделение нейромедиатора. Такой тип химического синапса, который приводит к передаче импульса, называют **возбуждающим синапсом**. Другой тип синапса, который останавливает передачу импульса, стабилизируя плазматическую мембрану второго нейрона, называют **тормозным синапсом**.

Клетки нейроглии регулируют метаболизм нейронов и играют роль их опоры. Для предотвращения самопроизвольной или случайной деполяризации мембраны нейрона всю её поверхность покрывают специализированные глиальные клетки. Эти клетки известны как **астроциты** и **олигодендроциты** — в ЦНС, как **мантйные** и **шванновские клетки** (разновидности **олигодендроглии**) — в ПНС. Шванновские клетки способны формировать **миелиновые оболочки** вокруг аксонов (схема 7-2), что увели-

чивает скорость проведения импульса по аксону. Область, где заканчивается миелиновая оболочка одной шванновской клетки (или олигодендроцита) и начинается миелиновая оболочка следующей шванновской клетки, называют **перехватом Ранвье**. В ЦНС имеются и другие типы глиальных клеток, такие как **микроглия** (**макрофаги** моноцитарного происхождения) и **эпендима** выстилки желудочков головного мозга и центрального канала спинного мозга.

Для того чтобы облегчить понимание морфологии нервной системы, следует разъяснить некоторые термины. **Нервный узел** — скопление тел нейронов в ПНС, в то время как в ЦНС подобное скопление тел нейронов называют **ядром**. Пучок аксонов, идущих вместе в ЦНС, называют **трактом** (**пучком** либо **столбом**), тогда как тот же самый пучок в ПНС — **периферическим нервом**.

ПЕРИФЕРИЧЕСКИЕ НЕРВЫ

Периферические нервы состоят из многочисленных нервных волокон, собранных в пучки. Снаружи периферические нервы покрыты толстой соединительнотканной оболочкой — **эпиневрием** (схема 7-1). Каждый отдельный пучок в нерве окружён **периневрием**, состоящим из наружного соединительнотканного слоя и внутреннего слоя клеток (**фибробластов**). Каждое нервное волокно и покрывающая его шванновская клетка окружены собственной тонкой соединительнотканной оболочкой — **эндоневрием**, в состав которого входят **фибробласты**, **единичные макрофаги**, **коллагеновые** и **ретикулярные волокна**.

МЕМБРАННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ПОКОЯ

Обычно концентрация K^+ в клетке примерно в 20 раз выше, чем вне клетки, тогда как концентрация Na^+ вне клетки в 10 раз выше, чем внутри неё. Частично это связано с работой Na^+/K^+ -насоса. Потенциал покоя мембраны нейрона сохраняется благодаря наличию K^+ -каналов в плазмолемме, по которым K^+ диффундирует из клетки, создавая положительный заряд на наружной стороне. На внутренней стороне плазмолеммы заряд отрицательный. Разница потенциалов составляет примерно 40–100 мВ.

ПОТЕНЦИАЛ ДЕЙСТВИЯ

Потенциал действия — быстрое изменение уровня потенциала клетки, при котором электрический заряд проходит по поверхности мембраны. Это ответ по принципу «всё или ничего», продолжительность и амплитуда которого постоянны. Некоторые аксоны способны проводить до 1000 импульсов в секунду.

Генерирование потенциала действия начинается с деполяризации участка плазмолеммы. Потенциал покоя уменьшается, достигая порогового уровня, тогда открываются потенциалзависимые Na^+ -каналы, Na^+ устремляется в клетку, в результате внутренняя часть становится положительно заряженной по отношению к наружной стороне плазмолеммы. Таким образом в области деполяризации полностью изменяется потенциал покоя. В ответ на это Na^+ -канал закрывается, и в течение последующих 1–2 мсек он не может быть открыт (рефрактерный период). Деполяризация плазмолеммы также вызывает открытие потенциалзависимых K^+ -каналов, через которые K^+ выходит из клетки, таким образом возникает повторная деполяризация мембраны. В результате заканчивается рефрактерный период для Na^+ -каналов, также происходит закрытие потенциалзависимых K^+ -каналов.

Na^+ проникает в клетку, вызывают деполяризацию мембраны нейрона в окончании аксона (ортодромное распространение). Хотя Na^+ перемещается на некотором расстоянии от окончания аксона (антидромное распространение), они не способны проникнуть через Na^+ -каналы в антидромном направлении, так как те находятся в рефрактерном периоде.

НЕРВНО-МЫШЕЧНОЕ СОЕДИНЕНИЕ

В терминали аксона (концевом бутоне) имеются митохондрии, синаптические пузырьки и элементы гладкой ЭПС. Аксолемму, участвующую в формировании синапса, называют пресинаптической мембраной. В пресинаптической мембране расположены Na^+ -каналы, потенциалзависимые Ca^{2+} -каналы и белки-носители для транспорта Na^+ и холина. Сарколемму, участвующую в формировании синапса, называют постсинаптической мембраной, она образует складки постсинапса (вторичную синаптическую щель). На постсинаптической мембране расположены ацетилхолиновые рецепторы. Базальная мембрана, содержащая фермент ацетилхолинэстеразу, также связана с постсинаптической мембраной. После того как импульс достигает концевого бутона, в пресинаптической мембране открываются Na^+ -каналы, и она становится деполяризованной. В результате этого происходит открытие потенциалзависимых Ca^{2+} -каналов и Ca^{2+} поступает в концевой бутон. Высокая внутриклеточная концентрация Ca^{2+} вызывает слияние синаптических пузырьков с пресинаптической мембраной и выделение их содержимого (ацетилхолина, протеогликанов и АТФ) в синаптическую щель. В дальнейшем мембраны синаптических пузырьков, вошедшие в состав пресинаптической мембраны, повторно используются и происходит рециркуляция синаптических пузырьков, таким образом сохраняется морфология и необходимая площадь поверхности пресинаптической мембраны. Выделенный в синаптическую щель ацетилхолин, связываясь с ацетилхолиновыми рецепторами сарколеммы, вызывает открытие Na^+ -каналов. В результате возникают последовательные процессы: Na^+ поступает в мышечное волокно → возникает деполяризация постсинаптической мембраны → генерируется потенциал действия → мышечное волокно сокращается. Ацетилхолинэстераза базальной мембраны, расщепляя ацетилхолин на холин и ацетат, предотвращает излишнюю генерацию потенциала действия в результате однократного высвобождения нейромедиатора. Холин при помощи белков-носителей, активированных градиентом концентрации Na^+ , возвращается в концевой бутон. Там происходит катализируемая ацетилхолинтрансферазой реакция соединения холина с активизированным ацетатом (производимым митохондриями), в

жат соединительным звеном между нейронами в пределах ЦНС, как правило, между чувствительными и двигательными нейронами. **Мотонейроны** проводят импульсы от ЦНС к клеткам-мишеням (мышечным, железистым клеткам, а также другим нейронам).

Информация от одного нейрона к другому передаётся посредством **синапсов**. В зависимости от участка нейронов, которые формируют синапс, последние могут быть аксодендритическими, аксосоматическими, аксоаксональными или дендродендритическими. Большинство синапсов является аксодендритическими и содержат **нейромедиатор** (например, ацетилхолин), который выделяется аксоном первого нейрона в синаптическую щель. Нейромедиатор дестабилизирует плазмолемму дендрита, в итоге волна деполяризации переходит на второй нейрон, из окончания аксона которого также происходит выделение нейромедиатора. Такой тип химического синапса, который приводит к передаче импульса, называют **возбуждающим синапсом**. Другой тип синапса, который останавливает передачу импульса, стабилизируя плазматическую мембрану второго нейрона, называют **тормозным синапсом**.

Клетки нейроглии регулируют метаболизм нейронов и играют роль их опоры. Для предотвращения самопроизвольной или случайной деполяризации мембраны нейрона всю её поверхность покрывают специализированные глиальные клетки. Эти клетки известны как **астроциты** и олигодендроциты — в ЦНС, как мантийные и **шванновские клетки** (разновидности олигодендроглии) — в ПНС. Шванновские клетки способны формировать **миелиновые оболочки** вокруг аксонов (схема 7–2), что увели-

чивает скорость проведения импульса по аксону. Область, где заканчивается миелиновая оболочка одной шванновской клетки (или олигодендроцита) и начинается миелиновая оболочка следующей шванновской клетки, называют **перехватом Ранвье**. В ЦНС имеются и другие типы глиальных клеток, такие как **микроглия** (**макрофаги** моноцитарного происхождения) и **эпендима** выстилки желудочков головного мозга и центрального канала спинного мозга.

Для того чтобы облегчить понимание морфологии нервной системы, следует разъяснить некоторые термины. **Нервный узел** — скопление тел нейронов в ПНС, в то время как в ЦНС подобное скопление тел нейронов называют **ядром**. Пучок аксонов, идущих вместе в ЦНС, называют **трактом** (пучком либо столбом), тогда как тот же самый пучок в ПНС — **периферическим нервом**.

ПЕРИФЕРИЧЕСКИЕ НЕРВЫ

Периферические нервы состоят из многочисленных нервных волокон, собранных в пучки. Снаружи периферические нервы покрыты толстой соединительнотканной оболочкой — **эпиневрием** (схема 7–1). Каждый отдельный пучок в нерве окружён **периневрием**, состоящим из наружного соединительнотканного слоя и внутреннего слоя клеток (фибробластов). Каждое нервное волокно и покрывающая его шванновская клетка окружены собственной тонкой соединительнотканной оболочкой — **эндоневрием**, в состав которого входят фибробласты, единичные макрофаги, коллагеновые и ретикулярные волокна.

МЕМБРАННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ПОКОЯ

Обычно концентрация K^+ в клетке примерно в 20 раз выше, чем вне клетки, тогда как концентрация Na^+ вне клетки в 10 раз выше, чем внутри неё. Частично это связано с работой Na^+/K^+ -насоса. Потенциал покоя мембраны нейрона сохраняется благодаря наличию K^+ -каналов в плазмолемме, по которым K^+ диффундирует из клетки, создавая положительный заряд на наружной стороне. На внутренней стороне плазмолеммы заряд отрицательный. Разница потенциалов составляет примерно 40–100 мВ.

ПОТЕНЦИАЛ ДЕЙСТВИЯ

Потенциал действия — быстрое изменение уровня потенциала клетки, при котором электрический заряд проходит по поверхности мембраны. Это ответ по принципу «всё или ничего», продолжительность и амплитуда которого постоянны. Некоторые аксоны способны проводить до 1000 импульсов в секунду.

Генерирование потенциала действия начинается с деполяризации участка плазмолеммы. Потенциал покоя уменьшается, достигая порогового уровня, тогда открываются потенциалзависимые Na^+ -каналы, Na^+ устремляется в клетку, в результате внутренняя часть становится положительно заряженной по отношению к наружной стороне плазмолеммы. Таким образом в области деполяризации полностью изменяется потенциал покоя. В ответ на это Na^+ -канал закрывается, и в течение следующих 1–2 мсек он не может быть открыт (рефрактерный период). Деполяризация плазмолеммы также вызывает открытие потенциалзависимых K^+ -каналов, через которые K^+ выходит из клетки, таким образом возникает повторная деполяризация мембраны. В результате заканчивается рефрактерный период для Na^+ -каналов, также происходит закрытие потенциалзависимых K^+ -каналов.

Na^+ проникает в клетку, вызывают деполяризацию мембраны нейрона в окончании аксона (ортодромное распространение). Хотя Na^+ перемещается на некотором расстоянии от окончания аксона (антидромное распространение), они не способны проникнуть через Na^+ -каналы в антидромном направлении, так как те находятся в рефрактерном периоде.

НЕРВНО-МЫШЕЧНОЕ СОЕДИНЕНИЕ

В терминали аксона (концевом бутоне) имеются митохондрии, синаптические пузырьки и элементы гладкой ЭПС. Аксолемму, участвующую в формировании синапса, называют пресинаптической мембраной. В пресинаптической мембране расположены Na^+ -каналы, потенциалзависимые Ca^{2+} -каналы и белки-носители для транспорта Na^+ и холина. Сарколемму, участвующую в формировании синапса, называют постсинаптической мембраной, она образует складки постсинапса (вторичную синаптическую щель). На постсинаптической мембране расположены ацетилхолиновые рецепторы. Базальная мембрана, содержащая фермент ацетилхолинэстеразу, также связана с постсинаптической мембраной. После того как импульс достигает концевого бутона, в пресинаптической мембране открываются Na^+ -каналы, и она становится деполяризованной. В результате этого происходит открытие потенциалзависимых Ca^{2+} -каналов и Ca^{2+} поступает в кошицевой бутон. Высокая внутриклеточная концентрация Ca^{2+} вызывает слияние синаптических пузырьков с пресинаптической мембраной и выделение их содержимого (ацетилхолина, протеогликанов и АТФ) в синаптическую щель. В дальнейшем мембраны синаптических пузырьков, вошедшие в состав пресинаптической мембраны, повторно используются и происходит рециркуляция синаптических пузырьков, таким образом сохраняется морфология и необходимая площадь поверхности пресинаптической мембраны. Выделенный в синаптическую щель ацетилхолин, связываясь с ацетилхолиновыми рецепторами сарколеммы, вызывает открытие Na^+ -каналов. В результате возникают последовательные процессы: Na^+ поступает в мышечное волокно → возникает деполяризация постсинаптической мембраны → генерируется потенциал действия → мышечное волокно сокращается. Ацетилхолинэстераза базальной мембраны, расщепляя ацетилхолин на холин и ацетат, предотвращает излишнюю генерацию потенциала действия в результате однократного высвобождения нейромедиатора. Холин при помощи белков-носителей, активированных градиентом концентрации Na^+ , возвращается в концевой бутон. Там происходит катализируемая ацетилхолинтрансферазой реакция соединения холина с активизированным ацетатом (производимым митохондриями), в

результате которой образуется ацетилхолин. Вновь образованный ацетилхолин переносится белком-переносчиком в образующиеся синаптические пузырьки протонного насоса.

ВЕЩЕСТВА НЕЙРОМЕДИАТОРНОГО ТИПА

Вещества нейромедиаторного типа — сигнальные молекулы (химические мессенджеры), выделяемые пресинаптической мембраной, связываются с рецепторными молекулами (интегральными белками) постсинаптической мембраны и вызывают ответ. По своему химическому составу вещества нейромедиаторного типа подразделяются на холинергические, моноаминергические, пептидергические, непептидергические, ГАМК-ергические, глутаматергические и глицинергические.

ГЕМАТОЭНЦЕФАЛИЧЕСКИЙ БАРЬЕР

Гематоэнцефалический барьер (ГЭБ) — избирательный барьер между нервной тканью ЦНС и кровью, переносящей различные вещества. Он сформирован сплошным слоем плотно соединённых клеток эндотелия капилляров ЦНС. Ряд веществ (таких, как O_2 , H_2O , CO_2 , низкомолекулярные жирорастворимые вещества, а также некоторые лекарства) может проникать через ГЭБ. Другие соединения (например, глюкоза, некоторые витамины, аминокислоты и лекарства и пр.) проникают в ЦНС только путём облегченной диффузии и/или рецепторно-опосредованным транспортом. При помощи активного транспорта в ЦНС попадают некоторые ионы. Считается, что периваскулярная нейроглия играет вспомогательную роль в поддержании ГЭБ.

Клинические аспекты

Хорея Гентингтона

Хорея Гентингтона — наследственное заболевание, которое длительное время течёт латентно и впервые клинически может проявиться в возрасте 30–40 лет. Первоначально она поражает только суставы, но позже появляются двигательные нарушения и деменция. Считается, что двигательные нарушения вызваны нарастающей гибелью ГАМК-синтезирующих нейронов ЦНС, а развитие деменции — гибелью ацетилхолин-синтезирующих нейронов.

Болезнь Паркинсона

Болезнь Паркинсона связана с постепенным снижением синтеза допамина нейронами головного мозга. Это заболевание вызывает ригидность мышц, тремор, замедление движений и прогрессирующее затруднение выполнения произвольных движений. Используемый в лечении L-допа даёт положительный эффект, но его воздействие кратковременно. Применяемая в последнее время трансплантация фетальных тканей надпочечников также даёт кратковременный положительный эффект.

Терапевтический «обман» гематоэнцефалического барьера

Избирательный характер проницаемости гематоэнцефалического барьера предотвращает поступление в мозг некоторых лекарственных веществ и нейромедиаторов, приносимых в ЦНС кровотоком. В этой связи, для того чтобы необходимые лекарственные вещества поступили в мозг, используют препараты, позволяющие обойти гематоэнцефалический барьер. Например, внутривенное введение маннита приводит к изменению межклеточных контактов эндотелио-

цитов, благодаря чему проницаемость капилляров значительно возрастает, что позволяет проникать в ЦНС другим лекарственным веществам. Ещё одним путём введения лекарственных веществ в ЦНС может быть присоединение их к антителам или трансферриновым рецепторам, расположенным на обращённой в просвет капилляра цитолемме эндотелиоцитов. Это также позволяет проникать в ЦНС веществам, которые в обычных условиях туда не попадают.

Синдром Гийена-Барре

Синдром Гийена-Барре — форма аутоиммунного состояния, приводящего к быстро развивающейся мышечной слабости, которая может заканчиваться параличом конечностей, носящим восходящий характер. Иногда паралич может захватывать даже дыхательные и мимические мышцы. Развитие этого демиелинизирующего заболевания часто связывают с недавно (около двух недель) перенесённой респираторной вирусной или желудочно-кишечной инфекцией. Нарастающая мышечная слабость достигает своего пика через 3 недели после появления первых симптомов и в 5% случаев завершается гибелью пациента. Ранняя диагностика и интенсивное лечение позволяют добиться полного или почти полного выздоровления. В связи с этим обязательна немедленная госпитализация больного, лечение должно проводиться исключительно в условиях стационара с контрольным мониторингом и, в случае необходимости, показана искусственная вентиляция лёгких. Кроме того, необходим контроль над возможным развитием пролежней, проводится физиотерапия для предотвращения контрактур. Лечение выбора являются плазмаферез и применение аутоиммунного глобулина.



Краткое изложение гистологической организации

СПИННОЙ МОЗГ

Серое вещество

Серое вещество расположено в центральных отделах спинного мозга и по форме напоминает букву «Н». Оно имеет два задних и два передних рога. В передних рогах лежат многочисленные тела мультиполярных (двигательных) нейронов. Их тела содержат большие чёткие ядра с плотными ядрышками. В цитоплазме перикариона и дендритов имеются скопления базофильной субстанции Ниссля (шероховатой ЭПС). В аксоне субстанция Ниссля отсутствует. Место отхождения аксона от перикариона определяется по так называемому аксональному холмику. Многочисленные мелкие ядра клеток, видимые в сером веществе, принадлежат глиальным клеткам. Нервные волокна и отростки нейроглии в сером веществе составляет нейтропилль. Правая и левая половины серого вещества спинного мозга связаны друг с другом центральной серой комиссурой, в которой проходит спинномозговой канал, выстланный одним слоем кубических эпендимальных клеток.

Белое вещество

Белое вещество расположено по периферии спинного мозга. Оно состоит из нервных волокон, идущих в краниальном и каудальном направлениях. Эти волокна в основном миелиновые, за счёт чего на разрезе нефиксированного спинного мозга белое вещество имеет белый цвет. Миелиновую оболочку формирует олигодендроциты. Ядра, располагающиеся в белом веществе, принадлежат глиальным клеткам.

Мозговые оболочки

Спинной мозг снаружи окружён тремя оболочками. Мягкая мозговая оболочка непосредственно прилежит к мозгу, её окружает паутинная оболочка. Снаружи спинной мозг и две предыдущие оболочки покрыты толстой соединительнотканной твёрдой мозговой оболочкой.

МОЗЖЕЧОК

Кора (серое вещество)

Кора мозжечка состоит из трёх слоёв: наружного — молекулярного, внутреннего — зернистого и расположенного между ними — ганглионарного, представленного одним рядом клеток Пуркинье. В молекулярном слое располагается небольшое количество мелких нервных клеток и нервные волокна, большинство из которых безмиелиновые. Клетки Пуркинье легко распознаются по крупному перикариону и массивному древовидному разветвлению многочисленных дендритов. Внешне зернистый слой выглядит как скопление ядер клеток-зёрен, в нём также расположены клубочки (островки) мозжечка, образованные главным образом синапсами на дендритах клеток-зёрен.

Белое вещество (мозговое тело, внутренняя белая масса)

Белое вещество прилежит к зернистому слою мозжечка. Оно состоит главным образом из миелиновых нервных волокон и клеток нейроглии.

ГОЛОВНОЙ МОЗГ

Кора головного мозга (серое вещество)

В сером веществе коры головного мозга выделяют шесть слоёв. В каждом слое содержатся тела нейронов, перикарион которых имеет характерное строение. Основные морфологические типы нейронов коры головного мозга: пирамидные, звёздчатые (гранулярные), горизонтальные и инвертированные нейроны (клетки Мартинотти). Далее приведено описание слоёв коры головного мозга в порядке их расположения, начиная от поверхностного и заканчивая самым глубоким. Первый слой подлежит непосредственно под мягкой мозговой оболочкой, в то время как самый глубокий слой коры (шестой) граничит с белым веществом головного мозга.

Молекулярный слой

Состоит из горизонтальных (веретеновидных) клеток и отростков нервных клеток нижележащих слоёв.

Наружный зернистый слой

Состоит главным образом из плотно расположенных звёздчатых клеток.

Пирамидный слой

Представлен мелкими, средними и гигантскими пирамидными нейронами и звёздчатыми клетками.

Внутренний зернистый слой

Состоит из плотно расположенных мелких звёздчатых клеток, только единичные из них имеют крупные размеры.

Ганглионарный слой

Этот слой содержит крупные и гигантские пирамидные нейроны (клетки Беца).

Слой полиморфных клеток

Состоит из клеток различной формы, многие из которых веретеновидные. В этом слое также содержатся клетки Мартинотти.

Белое вещество

Сразу же под серым веществом расположено подкорковое белое вещество. Оно представлено главным образом миелиновыми волокнами и глиальными клетками.

СОСУДИСТОЕ СПЛЕТЕНИЕ

Сосудистое сплетение состоит из пучков мелких кровеносных сосудов (из паутинной оболочки), которые покрыты одним слоем кубических клеток (*изменённые эндимальные клетки*). Сосудистые сплетения расположены в желудочках головного мозга и продуцируют спинномозговую жидкость.

СПИНАЛЬНЫЙ ГАНГЛИЙ

Нейроны

Нейроны спинального ганглия псевдоуниполярные. Их тела крупные, содержат ядра с чёткими ядрышками. Тело каждого нейрона окружено мантийными глиоцитами, распознаваемыми по мелким, округлым ядрам, расположенным вокруг тела нейрона. Фибробласты окружают мантийные глиоциты и тела нейронов. В спинальном ганглии синапсы отсутствуют.

Нервные волокна

Нервные волокна, в основном миелиновые, расположены пучками и проходят в центре спинального ганглия.

Соединительная ткань

Снаружи спинальный ганглий окружен коллагеновой соединительнотканной капсулой, от которой в глубь нервного узла отходят септы.

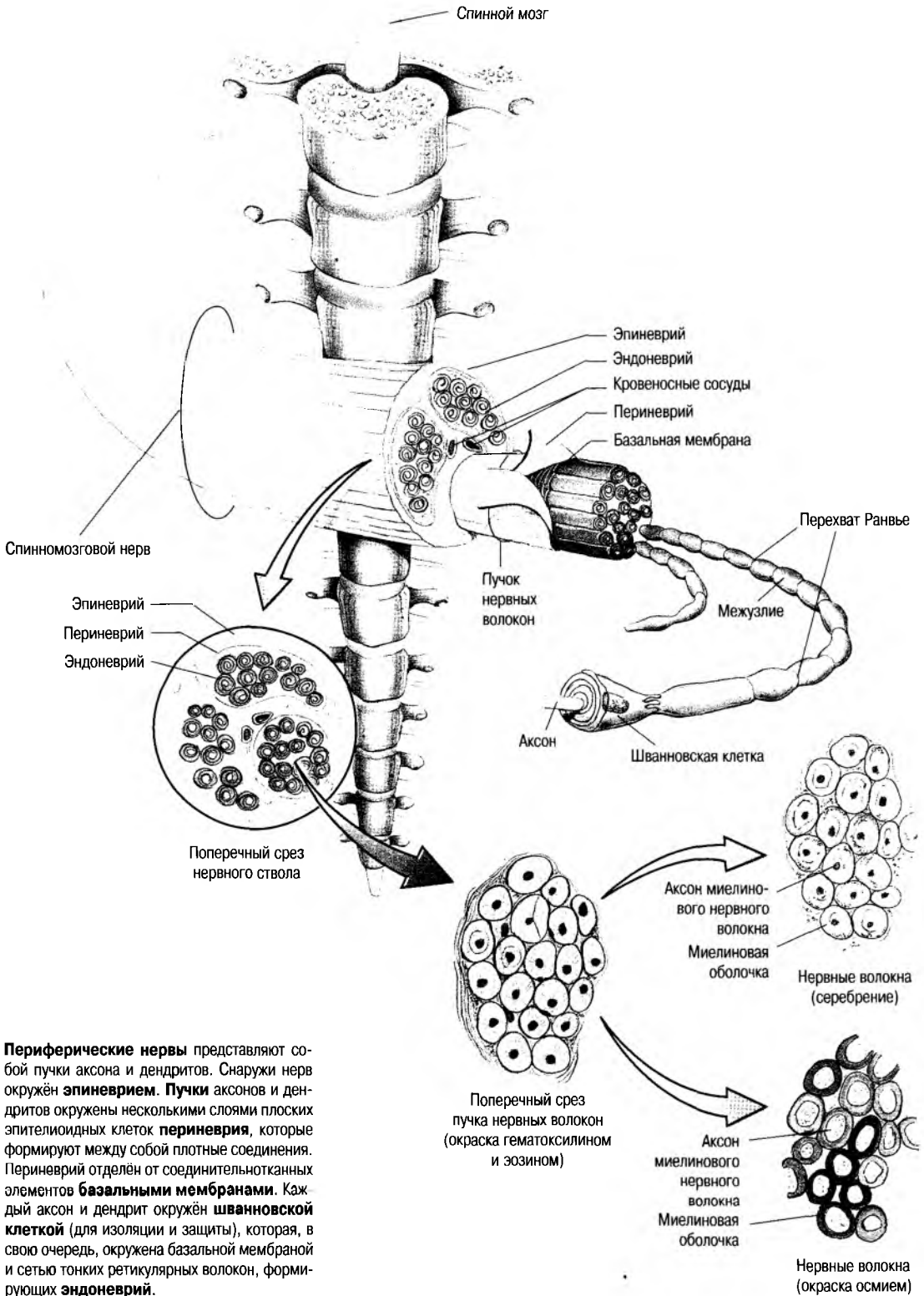
ПЕРИФЕРИЧЕСКИЙ НЕРВ

Продольный срез

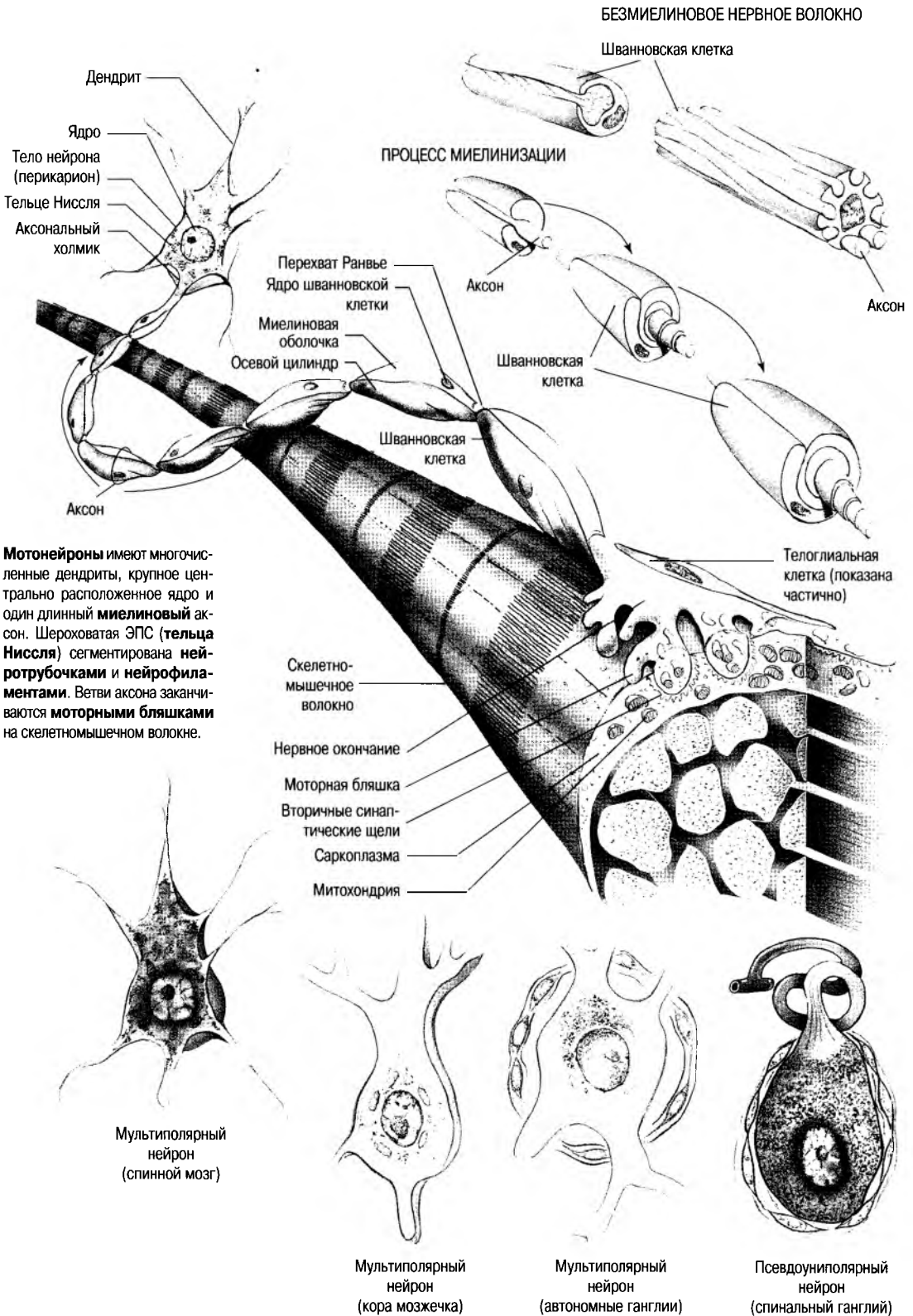
На срезе видны многочисленные параллельно идущие нервные волокна, окрашенные гематоксилином и эозином в бледно-розовый цвет. Также отчётливо видны ядра шванновских клеток и более редко расположенные ядра фибробластов. Характерной особенностью продольного среза нервных волокон является их волнистый, зигзагообразный ход. При малом увеличении ясно различим периневрий, а при большом могут быть видны перехваты Ранвье.

Поперечный срез

Характерной особенностью поперечных срезов нервных волокон является наличие многочисленных мелких округлых структур с центрально расположенной точкой, от которой отходят радиальные тонкие «спицы», пересекающие оптически пустое пространство между точкой и оболочкой круга. Точки представляют собой аксоны нейронов, оболочки круга — неврилеммы шванновских клеток, а оптически пустое пространство — миелиновая оболочка, растворённая в спиртах во время приготовления препарата. Иногда можно наблюдать ядра шванновских клеток, имеющие вид серповидных структур, «обхватывающих» миелин. В эндоневрии могут быть видны ядра фибробластов. При малом увеличении хорошо различим периневрий нескольких пучков нервных волокон. При окрашивании препарата четырёхокисью осмия миелиновая оболочка выявляется как тёмная округлая структура со светлоокрашенным центром.



Периферические нервы представляют собой пучки аксонов и дендритов. Снаружи нерв окружён **эпиневрием**. Пучки аксонов и дендритов окружены несколькими слоями плоских эпителиоидных клеток **периневрия**, которые формируют между собой плотные соединения. Периневрй отделён от соединительнотканых элементов **базальными мембранами**. Каждый аксон и дендрит окружён **шванновской клеткой** (для изоляции и защиты), которая, в свою очередь, окружена базальной мембраной и сетью тонких ретикулярных волокон, формирующих **эндоневрй**.



Мотонейроны имеют многочисленные дендриты, крупное центрально расположенное ядро и один длинный **миелиновый аксон**. Шероховатая ЭПС (**тельца Ниссля**) сегментирована **нейротрубочками** и **нейрофиламентами**. Ветви аксона заканчиваются **моторными бляшками** на скелетномышечном волокне.

Мультиполярный нейрон (спинной мозг)

Мультиполярный нейрон (кора мозжечка)

Мультиполярный нейрон (автономные ганглии)

Псевдоуниполярный нейрон (спинальный ганглий)

ФОТО 1 Поперечный срез спинного мозга кошки. Серебрение. Заливка в парафин. × 21

Спинной мозг окружён защитным чехлом, состоящим из трёх мозговых оболочек. Самая наружная оболочка мозга (твёрдая мозговая оболочка снаружи) окружена эпидуральной жировой клетчаткой, на этой микрофотографии она отсутствует. Под твёрдой мозговой оболочкой расположены паутинная оболочка и субарахноидальное пространство, которое примыкает к сосудистой оболочке. Спинной мозг состоит из белого и серого вещества. Белое вещество располагается на периферии спинного мозга, окружая серое вещество, в нём не содержатся тела нейронов. Оно состоит из нервных волокон, идущих вверх и вниз в спинном

мозге, в большинстве своём миелиновых. Клетки белого вещества относятся к различным типам глии. В сером веществе содержатся тела нейронов, а также начальные и терминальные концы их отростков, большинство из которых миелиновые. Многочисленные отростки нейронов и глиальных клеток формируют нейропиль — переплетающуюся сеть волокон, имеющую вид плетёной «рогожи». В сером веществе выделяют задние, боковые и передние рога, а также центральную серую комиссуру, через которую проходит спинномозговой канал. Отростки нейронов выходят из спинного мозга через передние, а входят через задние корешки. Участок, подобный области, ограниченной рамкой, представлен на фото 2.

ФОТО 2 Поперечный срез спинного мозга человека. Белое и серое вещество. Заливка в парафин. × 132

На этой микрофотографии представлена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 1. Граница между белым и серым веществами легко различима (звёздочки). Многочисленные ядра (острий стрелки), присутствующие в белом веществе, принадлежат глиальным клеткам, которые окружают аксоны и дендриты, проходящие в спинном мозге. Тела нейронов переднего рога серого вещества крупные, имеют пузырьковидные ядра с тёмными ядрышками. Кровеносные сосуды проникают в глубь серого вещества и окружены отростками глиальных клеток. Мелкие ядра (стрелки) в сером веществе принадлежат глиальным клеткам, цитоплазма и отростки которых на препарате не видны.

ФОТО 3 Поперечный срез спинного мозга человека. Передний рог. Заливка в парафин. × 270

Мультиполярные нейроны переднего рога и их отростки (стрелки) видны отчётливо. Рассмотрите крупные ядра и тёмные ядрышки, характерные для нейронов. В перикарионе видно скопление базофильного материала — субстанция Ниссля; при электронной микроскопии показано, что она является шероховатой ЭПС. Мелкие ядра, расположенные между нейронами, принадлежат глиальным клеткам, отростки которых, наряду с отростками нейронов, составляют нейропиль — «фонный материал» серого вещества. Оптически пустые пространства (звёздочки) вокруг тел нейронов и кровеносных сосудов — артефакты, возникшие во время изготовления препарата.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

A	паутинная оболочка	N	ядро	VH	передний рог
BV	кровеносный сосуд	n	ядрышко	VR	передний корешок
CB	тело нейрона	NB	субстанция Ниссля	W	белое вещество
CC	центральный канал	Ng	глиальная клетка		
DH	задний рог	Np	нейропиль		
DM	твёрдая мозговая оболочка	PM	мягкая мозговая оболочка		
G	серое вещество	SS	субарахноидальное пространство		

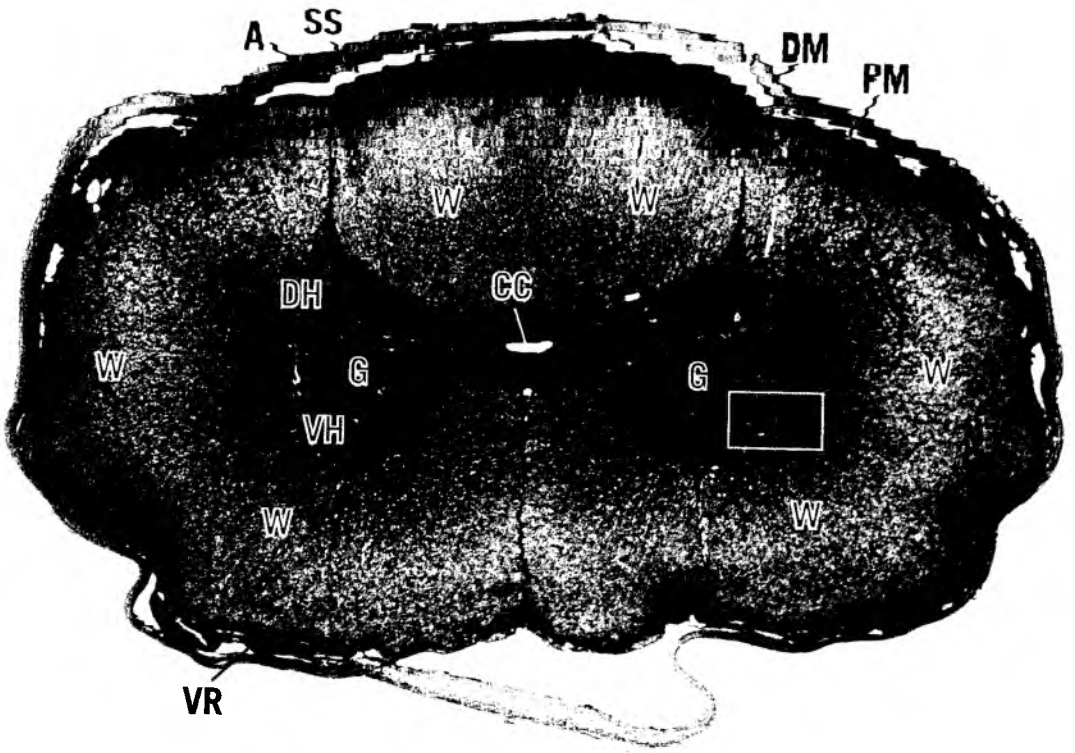


ФОТО 1



ФОТО 2



ФОТО 3

ФОТО 1 Мозжечок человека. Заливка в парафин. × 14

В мозжечке, в отличие от спинного мозга, серое вещество расположено поверхностно, а белое вещество формирует ядра. Серое вещество мозжечка подразделено на три слоя: наружный — молекулярный, средний — ганглионарный и внутренний — зернистый (на микрофотографии при столь малом увеличении это чётко видно). Более светлый вид молекулярного слоя обусловлен редким расположением тел нервных клеток, в то время как более тёмное окрашивание зернистого слоя связано с наличием в нём большого количества тёмных ядер плотно лежащих нейронов. Область, сходная области, ограниченной рамкой, представлена на фото 2.

ФОТО 2 Мозжечок человека. Заливка в парафин. × 132

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 1. Зернистый слой состоит из плотно лежащих клеток-зёрен, которые из-за тёмных круглых ядер схожи, на первый взгляд, с лимфоцитами. Среди этих клеток чётко видны структуры, называемые клубочками (островками) мозжечка. В клубочках располагаются синапсы между приходящими в мозжечок моховидными волокнами, дендритами клеток-зёрен и аксонами клеток Гольджи. Аксоны клеток Пуркинье уходят в зернистый слой, в то время как их дендриты ветвятся в молекулярном слое. В молекулярном слое расположены корзинчатые клетки, лежащие в более глубоких отделах, и звёздчатые клетки, лежащие более поверхностно, а также безмиелиновые волокна, образованные отростками клеток зернистого слоя. Поверхность мозжечка покрыта мягкой мозговой оболочкой, которая едва видна на этой микрофотографии. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 3.

ФОТО 3 Клетка Пуркинье мозжечка человека. Заливка в парафин. × 540

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 2. Зернистый слой мозжечка состоит из двух типов клеток: мелких клеток-зёрен и больших клеток Гольджи II типа. В грушевидной клетке Пуркинье видно крупное ядро, её дендриты обильно древовидно ветвятся. В молекулярном слое хорошо видны ядра корзинчатых клеток, а также безмиелиновые волокна клеток-зёрен. Эти волокна формируют синапсы (стрелки) на дендритах клеток Пуркинье. Вставка. Астроцит мозжечка человека. Окраска по Гольджи. Заливка в парафин. × 132

Рассмотрите многочисленные отростки волокнистого астроцита в белом веществе мозжечка.

ФОТО 4 Синапс. Афферентная терминаль. Электронная микроскопия. × 16 200

Афферентное нервное волокно, идущее от ганглия тройничного нерва (спинномозговой путь тройничного нерва), формирует многочисленные синапсы с дендритами и аксонами клеток зернистого слоя. Рассмотрите многочисленные синаптические пузырьки в терминали аксона клетки Гольджи, а также постсинаптические мембраны первичной афферентной терминали (стрелки). В ней содержатся митохондрии, многочисленные синаптические пузырьки, а также формирующие их цистерны гладкой ЭПС [Meszler R.M. *J Comp Neurol* 220:299–309, 1983].

■ **ОБОЗНАЧЕНИЯ**

A	волокнистый астроцит	G2	клетка Гольджи II типа	PL	ганглионарный слой
AT	афферентная терминаль	GC	клетки-зёрна	PM	мягкая мозговая оболочка
Ax	аксоны	GL	зернистый слой	SC	звёздчатая клетка
BC	корзинчатая клетка	m	митохондрия	SV	синаптический пузырек
CI	клубочек мозжечка	ML	молекулярный слой	UF	безмиелиновое волокно
Ci	цистерна	N	ядро	W	белое вещество
D	дендрит	PC	клетка Пуркинье		
G	серое вещество				

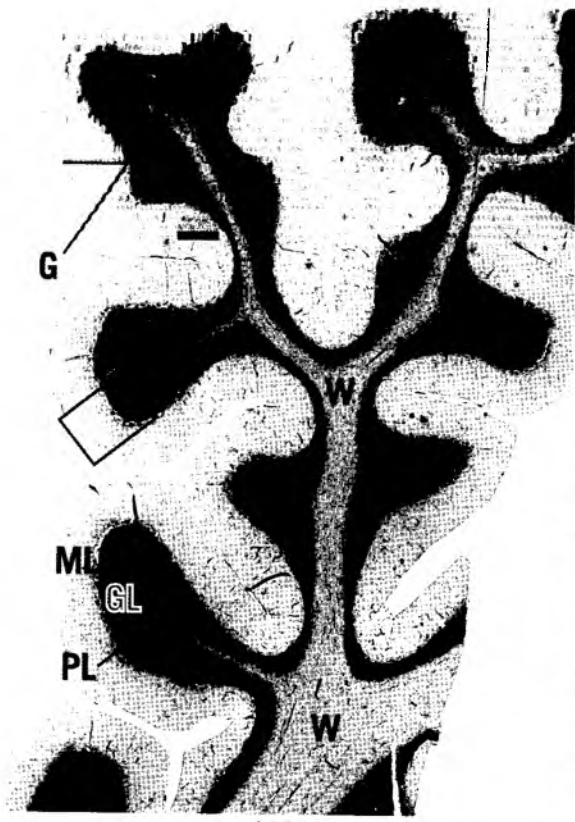


ФОТО 1

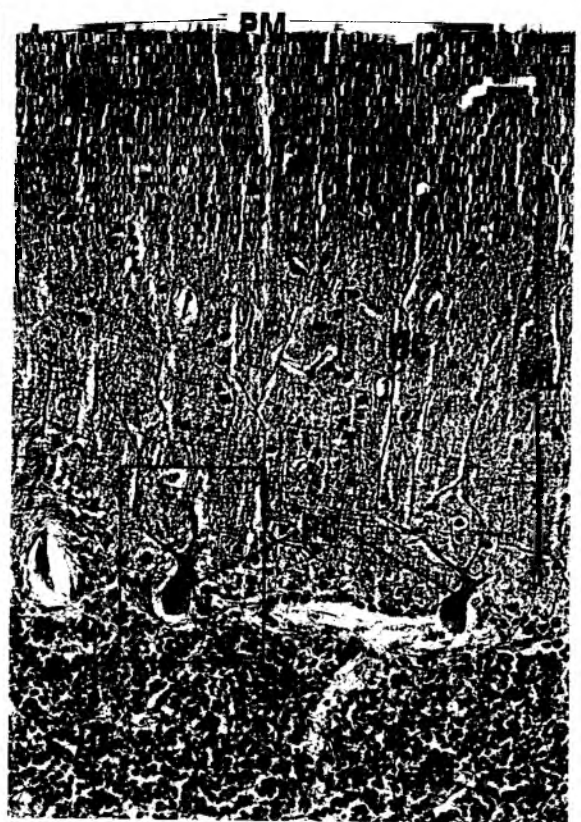


ФОТО 2



ФОТО 3



ФОТО 4

ФОТО 1 и 2 :: Головной мозг человека. Заливка в парафин. × 132

Эти две микрофотографии представляют собой монтаж всей толщи коры головного мозга человека и части прилежащего белого вещества. Многочисленные кровеносные сосуды, которые проникают через всю кору, окружены светлой областью (стрелка) — артефактом, возникшим при изготовлении препарата. Слои коры чётко не определяются, и для наглядности их границы приблизительно выделены в левой части микрофотографии. Мягкая мозговая оболочка покрывает поверхность коры. В ней проходят многочисленные кровеносные сосуды и капилляры, питающие ткань мозга. Самый поверхностный, первый слой коры известен как молекулярный слой. В нём содержатся множество волокон и незначительное число тел нейронов. При таком увеличении трудно отличить их тела от тел глиальных клеток. Второй слой коры, наружный зернистый слой, состоит из мелких клеток-зёрен. В нём так же, как и в молекулярном слое, много глиальных клеток. Третий слой (слой пирамидных нейронов) — самый толстый слой в этом срезе коры головного мозга. Он

состоит из пирамидальных клеток и незначительного количества зернистых клеток, а так же многочисленных глиальных клеток, расположенных между телами нейронов и волокнами. Четвертый слой (внутренний зернистый слой) — относительно узкий, содержит главным образом мелкие звёздчатые клетки и глиоциты. Пятый слой — ганглионарный, содержит крупные и гигантские пирамидные клетки (клетки Беца), а также клетки нейроглии, ядра которых видны как маленькие точки. Хотя на этом препарате не видны нервные волокна полосок Балларже, известно, что внутренняя полоска Балларже проходит горизонтально в ганглиозном слое, в то время как наружная полоска Балларже — во внутреннем зернистом слое. Самый глубокий слой коры мозга — слой полиморфных клеток, содержит клетки различной формы, многие из которых веретеновидные. В этом слое также располагаются нейроны (клетки Мартинотти) и клетки нейроглии, но при таком увеличении их нельзя отличить друг от друга. Белое вещество содержит многочисленные ядра глиальных клеток, которые поддерживают отростки нейронов.

ФОТО 3 :: Астроциты головного мозга. Серебрение. Заливка в парафин. × 132

Белое вещество головного мозга из-за переплетения отростков различных нейронов и глиальных клеток имеет вид рогожи. В верхней части микрофотографии видны два продольно идущих кровеносных сосуда. Длинные отростки волокнистых астроцитов подходят к кровеносным сосудам (стрелки) и участвуют в формировании гематоэнцефалического барьера.

ФОТО 4 Микроглия коры головного мозга. Серебрение. Заливка в парафин. × 540

На этом срезе коры головного мозга видны ядра нейронов и клетки микроглии. Отметьте, что клетка микроглии очень маленькая, имеет тёмное ядро и многочисленные отростки (стрелки).

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BV	кровеносный сосуд	PM	мягкая мозговая оболочка	3	слой пирамидных нейронов
Ca	капилляр	Pу	пирамидная клетка	4	внутренний зернистый слой
FA	волокнистый астроцит	W	белое вещество	5	ганглионарный слой
GC	клетка-зерно	1	молекулярный слой	6	слой полиморфных клеток
Mi	микроглия	2	наружный зернистый слой		
N	ядро				
Ng	глиальная клетка				

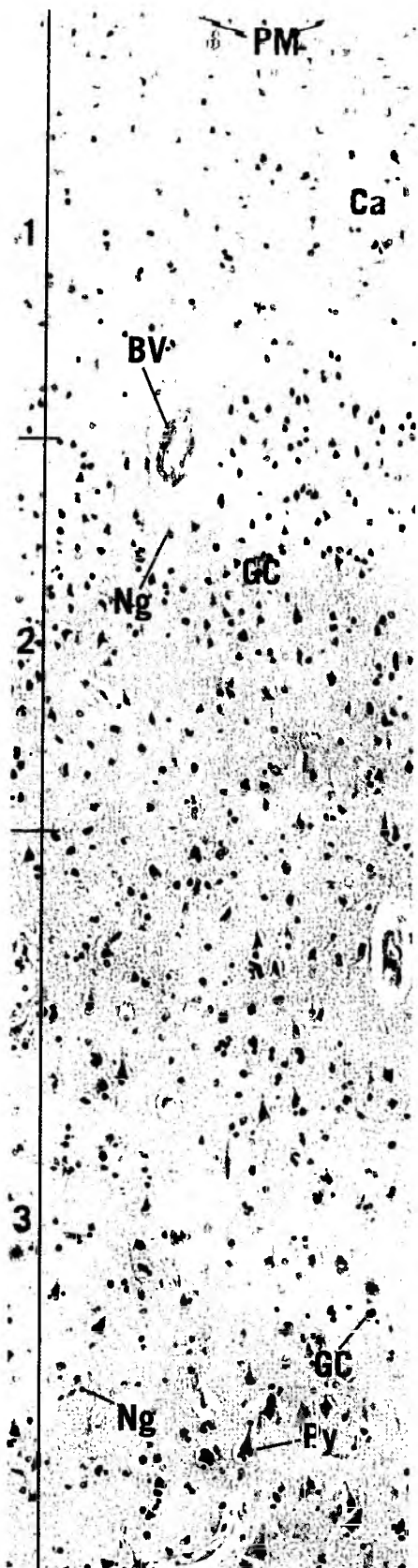


ФОТО 1

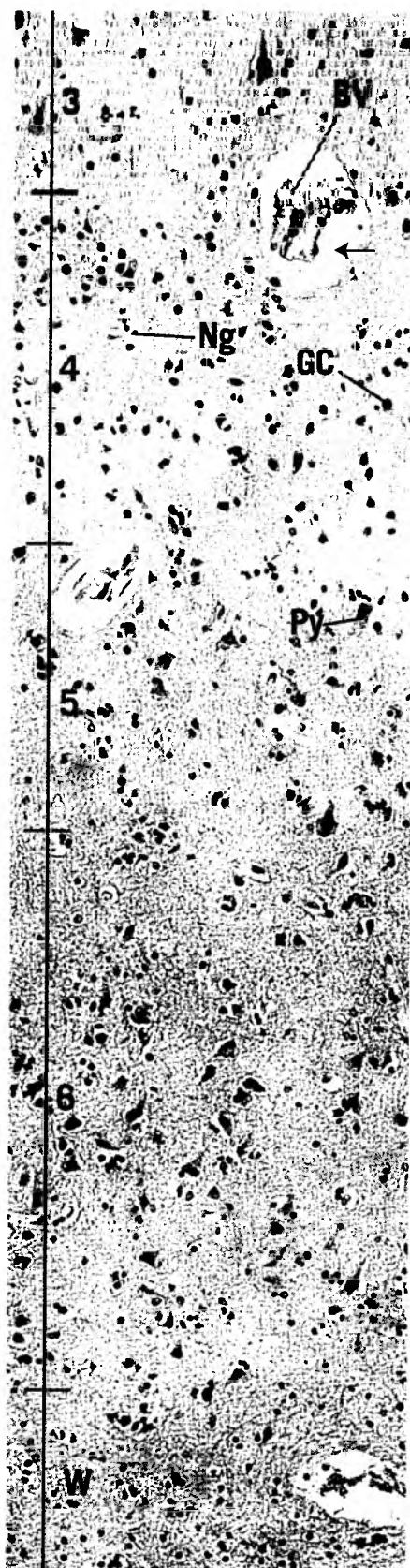


ФОТО 2

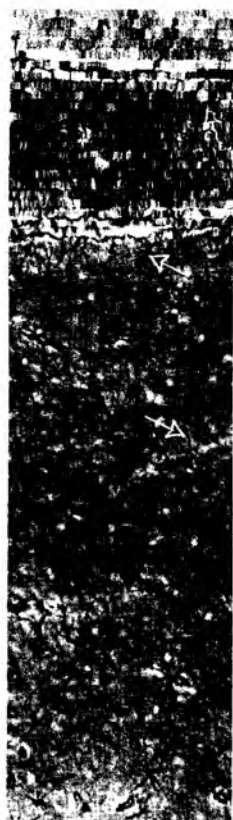


ФОТО 3



ФОТО 4

ФОТО 1 ■ Продольный срез симпатического ганглия. Заливка в парафин. × 132

Симпатические ганглии — структуры, в которые входят аксоны вставочных нейронов (их тела расположены в спинном мозге), формирующие ганглионарные волокна. На телах нейронов, расположенных в ганглии, имеются синапсы, образованные аксонами вставочных нейронов. Снаружи ганглий покрыт капсулой из коллагеновой соединительной ткани. От капсулы в глубь ганглия отходят перегородки, содержащие кровеносные сосуды. Расположение тел мультиполярных нейронов в ганглии кажется случайным. В ганглии видны также ядра фибробластов, шванновских и поддерживающих клеток, окружающих тела нейронов, а также многочисленные кровеносные сосуды, в которых видны ядра эндотелиоцитов и внутрисосудистых лейкоцитов. Область, сходная области, ограниченной рамкой, при большем увеличении представлена на фото 2.

ФОТО 3 ■ Продольный срез чувствительного ганглия человека. Заливка в парафин. × 132

Спинномозговой узел — яркий пример чувствительного ганглия. Снаружи он окружён соединительнотканной капсулой, которая покрывает также корешки спинного мозга и спинномозговой нерв. Нейроны спинального ганглия — псевдоуниполярные, их тела кажутся округлыми. Нервные волокна, многие из которых миелиновые, расположены рядом с телами нейронов. Обратите внимание, что тела одних нейронов крупные (стрелка), в то время как тела других — более мелкие (острие стрелки). Снаружи тело каждого нейрона окружено мантийными глиоцитами (производные нейроэктодермы). Область, сходная области, ограниченной рамкой, при большем увеличении представлена на фото 4.

ФОТО 2 ■ Продольный срез симпатического ганглия. Заливка в парафин. × 540

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 1. Хотя нейроны симпатического ганглия являются мультиполярными, на препарате, окрашенном гематоксилином и эозином, их отростки не различимы. В теле нейрона хорошо видно ядро с ядрышком. В цитоплазме нейрона видны зёрна липофусцина, желтоватого пигмента, который очень часто встречается в нейронах пожилых людей. Пространство, расположенное между телом нейрона и поддерживающими клетками, является артефактом, возникшим в процессе приготовления препарата. Обратите внимание на многочисленные кровеносные сосуды, в просвете которых содержатся эритроциты (стрелки) и нейтрофил.

ФОТО 4 ■ Продольный срез чувствительного ганглия человека. Заливка в парафин. × 270

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 3. Видны многочисленные мелкие (острие стрелки) и крупные (стрелки) тела нейронов. Ядра с отчётливыми ядрышками расположены в центре некоторых тел округлых нейронов и не всегда находятся в плоскости среза. Гематоксислин и эозин окрашивают тело нейрона в почти однородный фиолетовый цвет, при этом органеллы (например, гранулярная ЭПС — субстанции Ниссля) не видны. Каждое тело нейрона снаружи окружено мантийными глиоцитами (их ядра и цитоплазма видны чётко), которые, в свою очередь, снаружи окружены фибробластами (в препарате видны мелкие, удлинённые, интенсивно окрашенные ядра фибробластов). Аксоны миелиновых нервных волокон принадлежат псевдоуниполярным нейронам.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

Ax	аксон	f	нервное волокно	Ne	нейтрофил
BV	кровеносный сосуд	L	лейкоцит	S	соединительнотканная перегородка
C	капсула	Li	липофусцин	ScC	шванновская клетка
Св	мантийный глиоцит	MN	мультиполярный нейрон	So	сома
E	эндотелиоцит	n	ядрышко	SS	поддерживающая клетка
F	фибробласт	N	ядро		

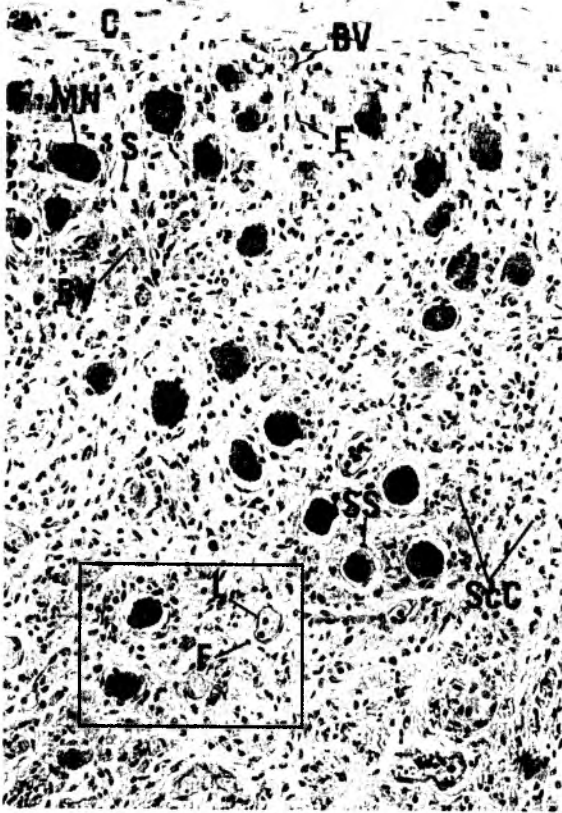


ФОТО 1

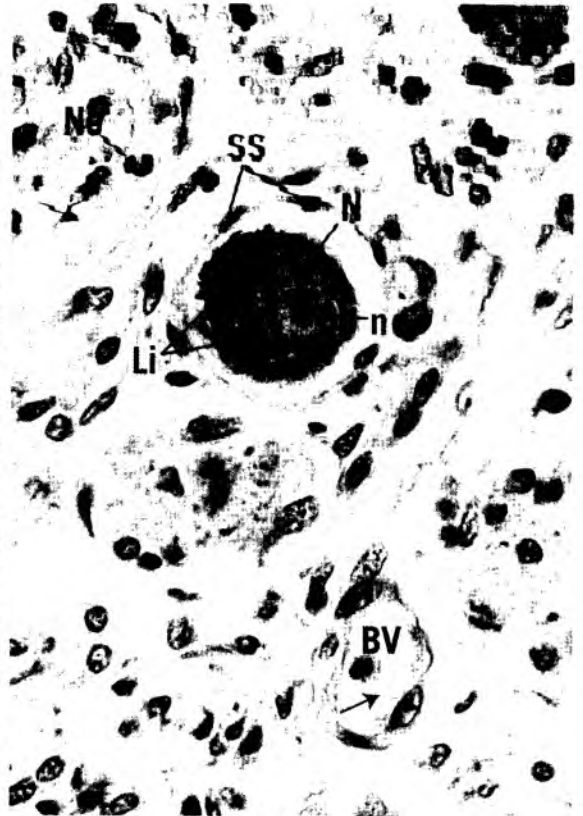


ФОТО 2

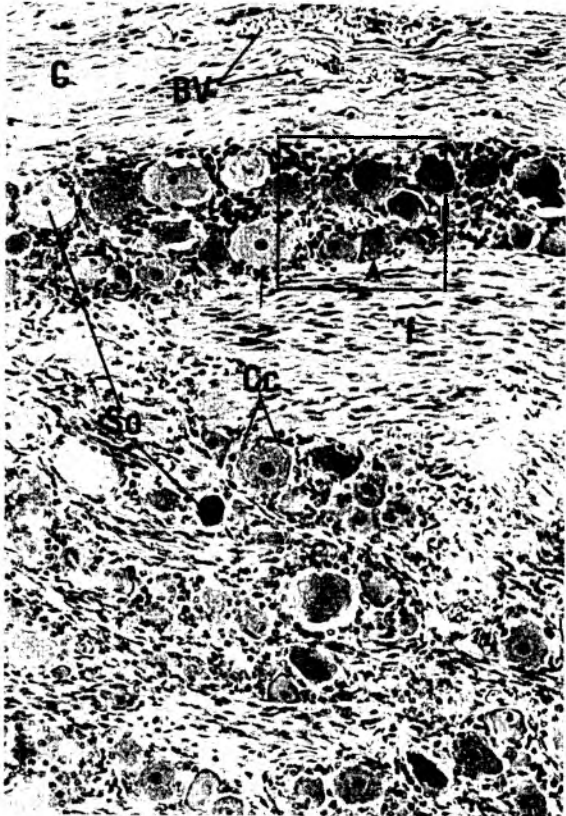


ФОТО 3

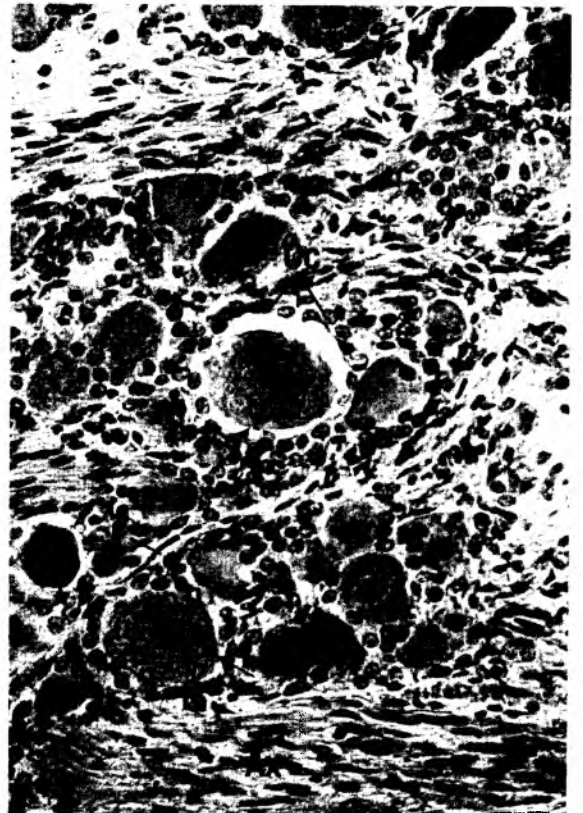


ФОТО 4

ФОТО 1А ■ Продольный срез периферического нерва обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

Снаружи периферический нерв покрыт эпиневрием. Эпиневрив, состоящий из рыхлой волокнистой соединительной ткани, содержит многочисленные жировые клетки и кровеносные сосуды, ветви которых уходят в периневрив. Пучки нервных волокон одеты периневрием, содержащим тонкие фибриллы и плотно лежащие клетки. В периневриве содержатся мелкие кровеносные сосуды. Периферический нерв состоит из множества безмиелиновых и миелиновых нервных волокон (см. фото 1Б). Многочисленные тёмные ядра (стрелки) в нервном пучке принадлежат шванновским клеткам и клеткам эндоневрия. Область, сходная области, ограниченной рамкой, при большем увеличении представлена на фото 2.

ФОТО 1Б ■ Миелиновое нервное волокно. Продольный срез. Заливка в парафин. × 540

На продольном срезе отдельного миелинового нервного волокна виден аксон, окружённый шванновской клеткой, в цитоплазме которой определяются остатки растворенного во время приготовления препарата миелина. В области контакта двух шванновских клеток (перехват Ранвье) аксон не покрыт миелином, за счёт чего происходит скачкообразное проведение импульсов по нервному волокну. В шванновских клетках отчётливо видны насечки Шмидта-Лантермана — участки цитоплазмы в миелиновой оболочке.

ФОТО 2 ■ Продольный срез периферического нерва. Заливка в парафин. × 270

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область продольного среза нерва, сходная области, ограниченной рамкой на фото 1А. Хорошо заметно, что нервные волокна идут зигзагообразно — отличительная особенность продольных срезов периферических нервов. Извитой ход волокон подчёркивается ядрами шванновских клеток, фибробластов и эндотелиоцитов капилляров эндоневрия. Многие из нервных волокон — миелиновые, что подтверждается наличием у них перехватов Ранвье.

ФОТО 3 ■ Поперечный срез периферического нерва. Заливка в парафин. × 132

На этой микрофотографии представлен поперечный срез периферического нерва, окружённого эпиневрием, состоящим из рыхлой волокнистой соединительной ткани с кровеносными сосудами. Периневрив разделяет нерв на два пучка. Отметьте, что аксоны находятся в центре миелиновой оболочки, иногда можно различить серповидное ядро шванновской клетки. Более тёмные и мелкие ядра (стрелки) принадлежат клеткам эндоневрия.

Вставка. Поперечный срез периферического нерва. Серебрение. Заливка в парафин. × 540

На импрегнированных серебром срезах в миелиновых нервных волокнах видны многочисленные аксоны (тёмные, плотные структуры), вокруг которых чётко определяются большие оптически пустые пространства (стрелка), соответствующие расположению миелина, который растворился в спиртах во время изготовления препарата. Хорошо виден тонкий эндоневрий.

ФОТО 4 ■ Сосудистое сплетение. Заливка в парафин. × 270

Сосудистые сплетения желудочков головного мозга продуцируют спинномозговую жидкость. Сосудистое сплетение состоит из покрытых однослойным кубическим эпителием соединительнотканых выростов, в которых содержатся извитые кровеносные капилляры. Соединительнотканная основа сосудистого сплетения является производной паутинной и мягкой мозговых оболочек, а однослойный кубический эпителий — видоизменённая эпидимальная выстилка желудочка. Пустые пространства вокруг сосудистого сплетения — полость желудочка головного мозга.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

Ax	аксон	EN	эндоневрий	P	периневрив
BV	кровеносный сосуд	Ep	эпиневрив	S	перегородка
Ca	капилляр	F	фибробласт	ScC	шванновская клетка
cp	эпителий сосудистого сплетения	M	миелин	SL	насечка Шмидта-Лантермана
CT	соединительная ткань	MS	миелиновая оболочка	Vi	ворсинка
E	слой эпителиоидных клеток	NR	перехват Ранвье		

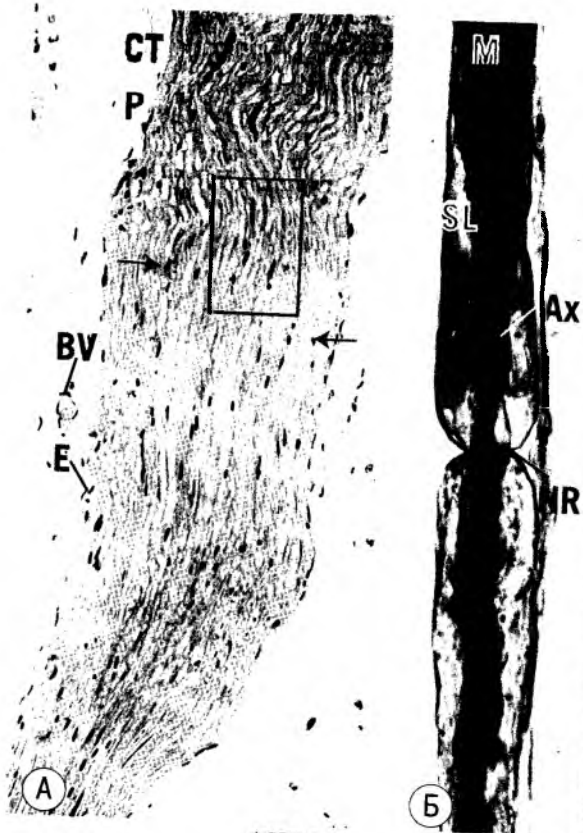


ФОТО 1

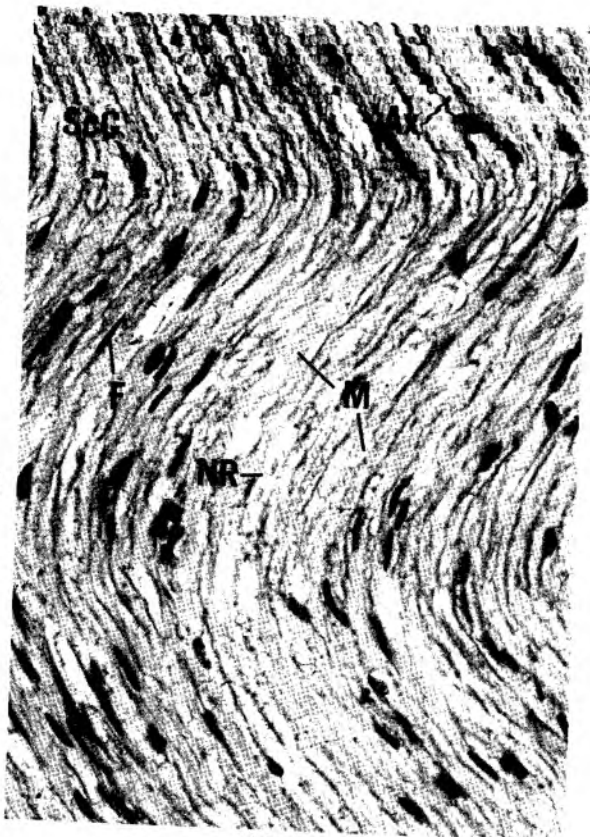


ФОТО 2

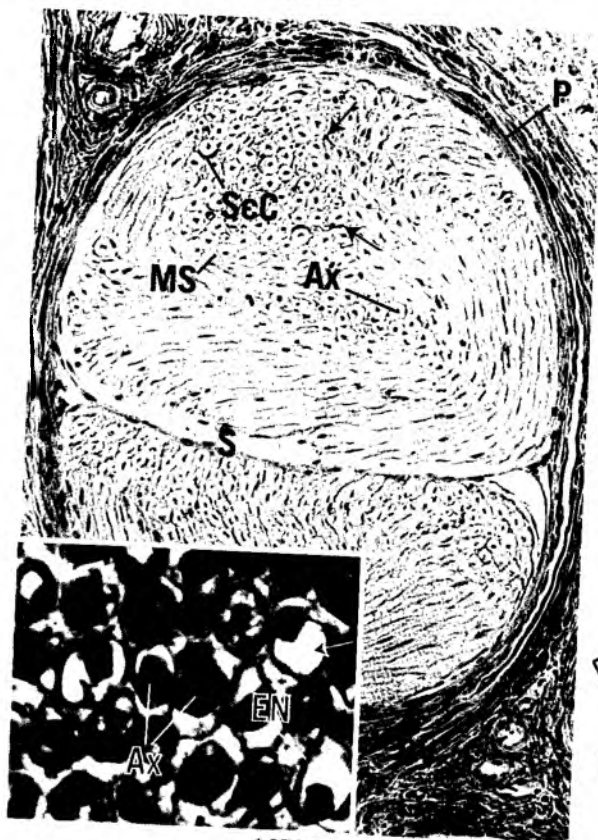


ФОТО 3



ФОТО 4

ФОТО 1 ✦ Поперечный срез периферического нерва мышцы. Электронная микроскопия. × 33 300

На этой электронограмме видны поперечные срезы трёх миелиновых и нескольких безмиелиновых нервных волокон. Обратите внимание, что аксоны (они могут быть афферентными волокнами псевдониполярных нейронов) окружены толстой миелиновой оболочкой. Снаружи от неё расположена цитоплазма шванновской клетки, в которой содержатся митохондрии, шероховатая ЭПС и пиноцитозные пузырьки. Шванновская клетка окружена базальной мембраной, отделяющей её от соединительной ткани эндоневрия. Миелиновая оболочка образуется за счёт плазмолеммы шванновской клетки путём её накручивания на аксон, в результате формируется наружный и внутренний мезаксон. Между аксолеммой и мембраной шванновской клетки имеется узкая щель — периаksonальное пространство. Аксоплазма содержит митохондрии, нейрофиламенты и микротрубоч-

ки. Иногда миелиновая оболочка окружена цитоплазмой шванновской клетки как снаружи, так и изнутри (как в нервном волокне, расположенном в верхнем углу справа). В верхней части этой электронограммы расположены безмиелиновые нервные волокна. Хорошо видно взаимоотношение осевых цилиндров со шванновской клеткой: каждый из них лежит в отдельном желобке цитоплазмы шванновской клетки. Одни отростки нервных клеток расположены в цитоплазме шванновской клетки поверхностно, другие — лежат более глубоко. Несмотря на это, всегда определяется периаksonальное или перидендритическое пространство (стрелки). В цитоплазме шванновской клетки присутствуют митохондрии, нейрофиламенты и микротрубочки. Обратите внимание, что шванновская клетка окружена базальной мембраной, которая покрывает, но не проникает в желобки (остриё стрелки), содержащие нервные волокна (предоставлено J. Strum).

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

Al	аксолемма	f	нервное волокно	Nt	микротрубочки
Ax	аксон	IM	внутренний мезаксон	PV	пиноцитозные пузырьки
BL	базальная мембрана	m	митохондрия	rER	шероховатая ЭПС
CT	эндоневральная соединительная ткань	MS	миелиновая оболочка	ScC	цитоплазма шванновской клетки
EM	наружный мезаксон	Nf	нейрофиламенты		

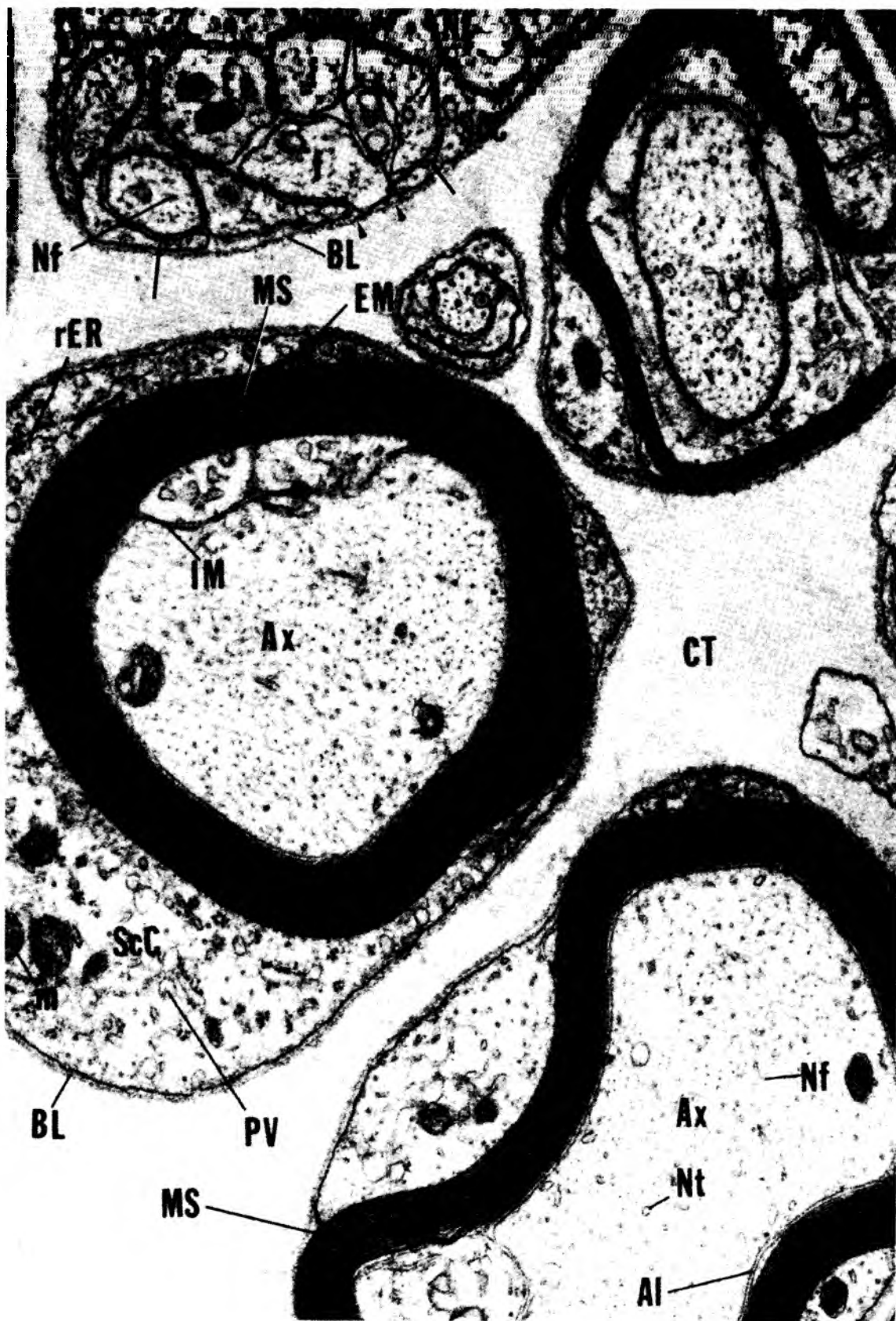


ФОТО 1

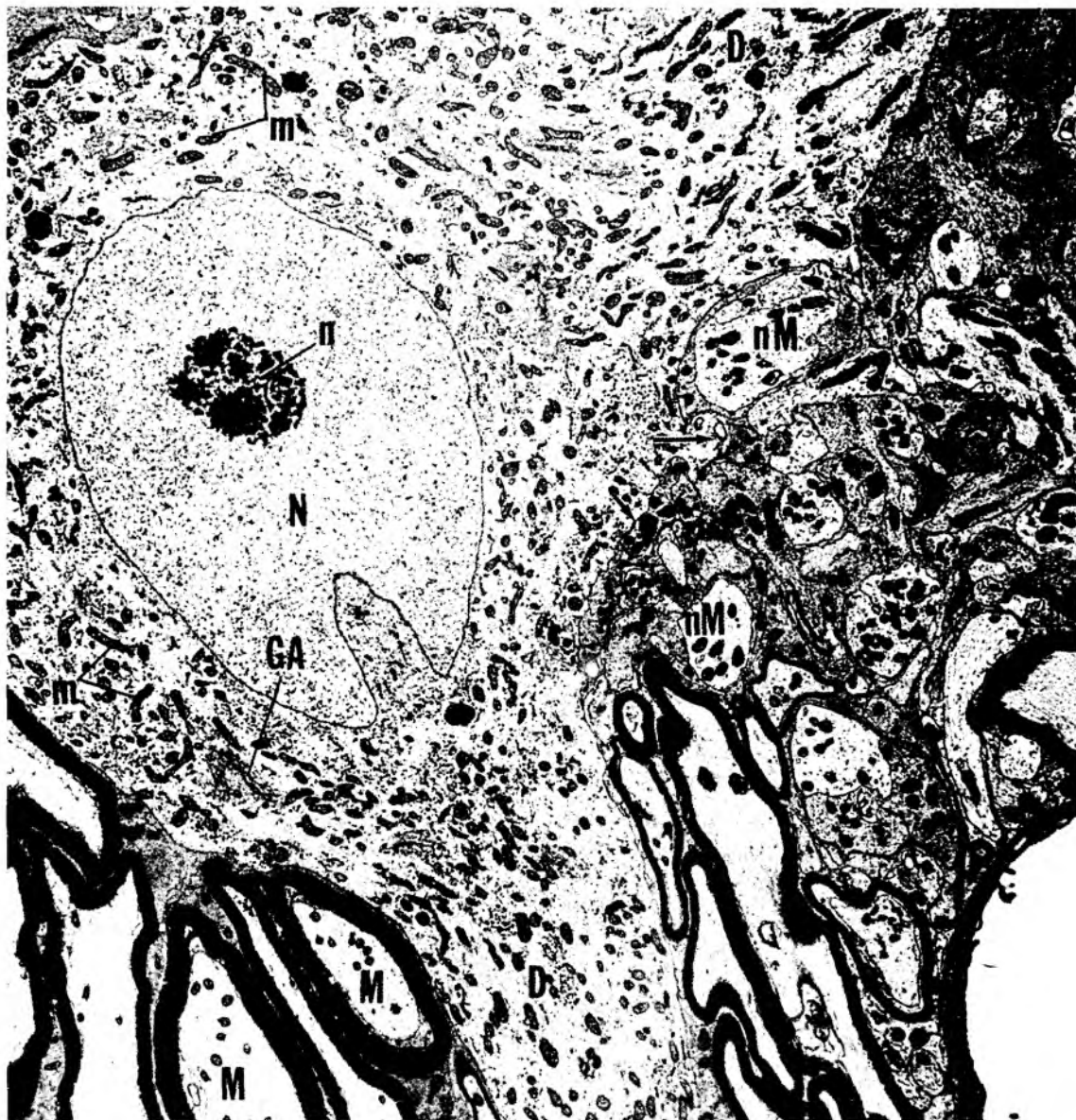


ФОТО 1 Нейрон латерального нисходящего ядра. Электронная микроскопия. $\times 3589$

Тело этого нейрона имеет типичный вид. Ядро крупное с чётко выраженным ядрышком, расположено в центре тела клетки. Ядро окружено значительным объёмом цитоплазмы, в которой содержатся многочисленные митохондрии, хорошо развитые

аппарат Гольджи и шероховатая ЭПС. Элементы шероховатой ЭПС определяются и в цитоплазме дендритов. Рядом с телом нейрона видны миелиновые и безмиелиновые нервные волокна, а также синапсы на поверхности клетки (стрелки) [Meszler R., Auker C., Carpenter D. *J Comp Neurol* 196:571-584, 1981].

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

D	дендрит	m	митохондрия	nM	безмиелиновое нервное волокно
GA	аппарат Гольджи	n	ядрышко		
M	миелиновое нервное волокно	N	ядро		

Кровеносная система

Кровеносная система состоит из двух взаимосвязанных компонентов: сердечно-сосудистой системы, включающей сердце и кровеносные сосуды, транспортирующие кровь, и системы лимфатических сосудов, которые собирают тканевую жидкость (лимфу) из тканей и возвращают её в кровеносные сосуды. Лимфоидная ткань рассматривается в главе 9.

СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА

Сердечно-сосудистая система состоит из сердца и кровеносных сосудов, функцией которых является транспортировка крови и её компонентов по организму. Сердце, как насос, под высоким давлением проталкивает кровь в крупные артерии эластического типа, несущие кровь от сердца. Эти артерии разветвляются, и чем дальше от сердца, тем их ветвление происходит чаще, при этом постепенно артерии эластического типа превращаются в артерии меньшего диаметра — артерии мышечного типа. В итоге кровь поступает в очень тонкие сосуды (капилляры и вены), где происходит обмен веществ между кровью и клетками. Клетки отдают в кровь CO_2 , продукты обмена и в некоторых случаях свои секреторные продукты. Одновременно из крови в клетки поступают O_2 , питательные вещества, гормоны и белки. Кровь из **капиллярного русла** поступает в венозный отдел кровеносной системы, по которому и возвращается в сердце. Система кровеносных сосудов образует два круга кровообращения: малый (лёгочный) и большой (системный). По **малому кругу кровообращения** кровь, богатая CO_2 и бедная O_2 , направляется в лёгкие, где осуществляется газообмен. Из лёгких кровь, богатая O_2 , поступает в левые отделы сердца, откуда она по **большому кругу кровообращения** поступает в органы, а затем по венам — в правые отделы сердца.

СЕРДЦЕ

Сердце — четырёхкамерный орган, состоящий из двух предсердий и двух желудочков. После поступления из лёгочных вен, полых вен и венозного синуса в полости предсердий кровь, за счёт сокращения миокарда предсердий, проталкивается в желудочки. Сокращение желудочков выталкивает кровь из правого желудочка в лёгочный ствол, затем — в лёгкие, а из левого желудочка — в аорту и её ветви, по которым она распределяется по всему организму. Строение стенки желудочков сердца сходно с предсердиями. Стенка желудочков толще, чем стенка предсердий. В стенке сердца выделяют три оболочки: эпикард, миокард и эндокард. **Эпикард** — наружная оболочка стенки сердца. Снаружи он покрыт однослойным плоским мезотелием, под которым располагается рыхлая волокнистая соединительная ткань, содержащая как коллагеновые, так и эластические волокна. В глубоких отделах эпикарда располагаются жировая ткань, нервы и кровеносные сосуды. Большая часть стенки сердца представлена **миокардом**. Он состоит из кардиомиоцитов (сердечных мышечных клеток) и толстого соединительнотканного скелета сердца. **Эндокард** выстилает полости предсердий и желудочков. Он представлен однослойным плоским эндотелием, субэндотелиальной рыхлой волокнистой соединительной тканью, содержащей значительное количество эластических волокон, мышечно-эластической пластинкой и наружным слоем рыхлой волокнистой соединительной ткани. Эндокард участвует в формировании клапанов, которые контролируют направление тока крови в сердце. Некоторые специализированные кардиомиоциты регулируют последовательность и скорость сокращений предсердий и желудочков. Из них состоят синусно-предсердный и предсердно-желудочковые узлы, а также пучок Гиса и волокна Пур-

кинь. Синусно-предсердный узел (СА-узел) является водителем ритма сердца. Он расположен в месте соединения верхней полой вены и правого предсердия. Импульсы, порожденные в СА-узле, проводятся к предсердно-желудочковому узлу (АВ-узел), который расположен в миокарде нижней стенки правого желудочка около трёхстворчатого клапана. Из АВ-узла исходит пучок Гиса, который в перепончатой части межжелудочковой перегородки раздваивается на волокна Пуркинье, идущие под эндокардом в оба желудочка, где они ветвятся. Врожденный ритм СА-узла регулируется автономной нервной системой: парасимпатические волокна блуждающего нерва уменьшают число сердечных сокращений, тогда как волокна, отходящие от симпатических ганглиев, увеличивают его.

АРТЕРИИ

По артериям кровь оттекает от сердца. Артерии могут быть подразделены на три категории: проводящие, или крупные (эластического типа), распределяющие, или средние, (мышечного типа) и артериолы (схема 8-1). Артерии эластического типа (например, аорта) — крупнейшие артерии организма, в них кровь поступает непосредственно из сердца. Артерии мышечного типа доставляют кровь к внутренним органам. Артериолы регулируют артериальное давление и распределение крови по капиллярному руслу за счёт своего сужения либо расширения.

В стенке кровеносных сосудов выделяют три концентрических оболочки: внутреннюю (интиму), среднюю (медию) и наружную (адвентицию). Внутренняя оболочка представлена эндотелием, выстилающим просвет сосуда, и субэндотелиальной соединительной тканью. Как правило, средняя оболочка — самая толстая из всех оболочек стенки артерии. Она представлена циркулярно идущими гладкомышечными клетками, расположенными в рыхлой волокнистой соединительной ткани, содержащей значительное количество эластических волокон. Чем больше диаметр артерии, тем выше содержание эластических волокон. Адвентициальная оболочка — наружная оболочка стенки артерии. Она состоит из рыхлой волокнистой соединительной ткани, для которой характерно обилие эластических волокон. В адвентициальной оболочке артерий содержатся сосуды сосудов — мелкие кровеносные сосуды, снабжающие кровью адвентициальную и среднюю оболочку артерии.

ВЕНЫ

По венам кровь оттекает от органов к сердцу (схема 8-1). Диаметр вен больше, чем у соответствующих артерий, однако толщина стенки у вен меньше, что обусловлено более низким кровяным давлением в венах. Стенки вен так же, как и у артерий, имеют три более или менее чётко определяемые оболочки: внутреннюю (интиму), среднюю (медию) и наружную (адвентицию). В отличие от артерий в средней оболочке вен меньше слоёв гладкомышечных клеток. Многие вены содержат клапаны, которые предотвращают обратный ток крови. В зависимости от диаметра существуют три разновидности вен: мелкие, средние и крупные. В мельчайших венах, часто называемых венулами, происходит обмен веществ между кровью и тканями. Сосудорасширяющие вещества (например, серотонин и гистамин) увеличивают расстояния между эндотелиоцитами венул, чем нарушают их герметичность. Большинство межклеточных щелей встречается в мелких венулах, а не в капиллярах.

КАПИЛЛЯРЫ

Капилляры обычно формируют тонкостенные сети, в которые кровь поступает из артериол или прекапиллярных артериол, а оттекает по венулам (схема 8-2). Часто кровь по специализированным сосудам (артериоловенулярным анастомозам), расположенным между артериальным и венозным отделами сосудистой системы, поступает в венозную систему, минуя капиллярную сеть. Капилляры представляют собой сосудистые каналы диаметром 8–10 мкм и длиной менее 1 мм. Они состоят из сильно уплощённых эндотелиоцитов, базальной мембраны и перицитов. В стенках капилляров не содержатся гладкомышечные клетки, тем не менее капилляры способны изменять свой диаметр за счёт сокращения перицитов. Контроль кровотока в капиллярном русле осуществляют гладкомышечные клетки (прекапиллярные сфинктеры) терминальных артериол или прекапиллярных артериол, от которых отходят капилляры. Наличие у прекапиллярных артериол сообщения с венулами (артериоловенулярных анастомозов) позволяет сохранять адекватное кровоснабжение во время снижения тока крови через капиллярное русло. На основании ультраструктурного строения выделяют три типа капилляров: фенестрированные, непрерывные и перфорированные. Фенестрированные (окончатые) капилляры имеют многочисленные по-

ры, затянутые диафрагмами (фенестрами), через которые вещества могут проникать в капилляры либо выходить из них.

В непрерывных капиллярах (с непрерывной эндотелиальной выстилкой и базальной мембраной) поры отсутствуют. Поэтому вещества, проникающие через стенку этого типа капилляров, должны пересечь эндотелиоцит либо находясь в пиноцитозных пузырьках, либо через межклеточные контакты эндотелиоцитов. В некоторых органах (например, головной мозг, тимус, яичко) плотные соединения между эндотелиоцитами предотвращают выход или поступление веществ через межклеточные пространства в ткань из крови или из крови в ткань. **Перфорированные капилляры** — синусоидные капилляры — иногда бывают извилистыми с большими просветами. Цитоплазма эндотелиоцитов перфорированных капилляров имеет крупные отверстия, а между смежными эндотелиоцитами выявляются значи-

тельные межклеточные пространства. Помимо этого их базальная мембрана также имеет отверстия. С перфорированными капиллярами часто связаны макрофаги. Некоторые исследователи вместо перфорированных капилляров выделяют синусоиды, венозные синусоиды и синусоидные капилляры.

СИСТЕМА ЛИМФАТИЧЕСКИХ СОСУДОВ

Излишки тканевой жидкости, не попавшей в кровь на уровне капиллярного русла или венул, уходят в лимфатические капилляры (слепо начинающиеся в тканях тонкие сосуды лимфатической системы). После прохождения через цепь лимфатических узлов и крупных лимфатических сосудов жидкость, известная как лимфа, поступает в систему кровеносных сосудов на уровне шеи.

СЕРДЦЕ

Сердце — мышечный орган, который проталкивает кровь под высоким давлением через артерии эластического типа в лёгкие (**малый круг кровообращения**), где происходит оксигенация, и через аорту (**большой круг кровообращения**), что приводит к распределению насыщенной кислородом крови по органам и тканям организма.

Генерирование и проведение импульса

Синусно-предсердный узел (СА-узел) сердца генерирует импульсы, приводящие к сокращению предсердий, за счёт чего кровь из предсердий поступает в полости желудочков. Затем импульсы передаются к предсердно-желудочковому узлу (АВ-узлу).

Предсердно-желудочковый пучок (**пучок Гиса**) выходит из АВ-узла и проходит в межжелудочковой перегородке, где, разветвляясь, формирует волокна Пуркинье. Волокна Пуркинье передают импульс кардиомиоцитам желудочков, которые, сокращаясь, выталкивают кровь из сердца: из правого желудочка в легочный ствол, а из левого — в аорту.

Клапаны

Клапаны, находящиеся между предсердиями и желудочками сердца, предотвращают обратный ток крови из желудочков в предсердия во время сокращения желудочков. Точно так же **полулунные клапаны**, расположенные в основании легочной артерии и аорты, предотвращают обратный ток крови из этих сосудов в желудочки. Во время закрытия клапанов возникают тоны сердца — звуковые эффекты, выслушиваемые при аускультации сердца.

АРТЕРИИ

Выделяют три типа артерий: крупные (эластические), средние (мышечные) и артериолы. Капилляры отходят от артериол, в их стенках нет гладкомышечных клеток.

Артерии эластического типа

Артерии эластического типа имеют наибольший диаметр среди артерий, так как они отходят непосредственно от сердца. В их просвете

возникают циклические перепады давления крови: высокое — в момент поступления крови при сокращении желудочков и низкое — в момент расслабления желудочков сердца. Для того чтобы компенсировать скачкообразное изменение давления, в оболочках этих сосудов находится большое количество эластических волокон, которые не только обеспечивают целостность стенки сосудов за счёт их растяжения, но и помогают поддерживать артериальное давление в промежутках между сокращениями сердца.

Артерии мышечного типа

Большинство артерий организма является артериями мышечного типа. Их средняя оболочка состоит преимущественно из гладкомышечных клеток. В стенках артерий эластического и мышечного типов содержатся **сосуды сосудов** и нервные волокна.

Артериолы

Из всех артерий артериолы имеют наименьший диаметр. Они ответственны за регулирование артериального давления. **Прекапиллярные артериолы** представляют собой терминальные концы артериол. В стенке артериолы, в местах отхождения капилляров, расположены гладкомышечные клетки, образующие **прекапиллярные сфинктеры**. Прекапиллярные артериолы доставляют кровь в капиллярное русло, откуда она поступает в вены. Также прекапиллярные артериолы формируют артериальный (проксимальный) конец **основных каналов** артериоло-венулярных анастомозов — **дренирующих каналов**, напрямую сообщающихся с венами. Вены, в свою очередь, представляют собой венозный (дистальный) конец артериоло-венулярных анастомозов. Сокращение прекапиллярных сфинктеров прекапиллярных артериол направляет кровь по **артериоло-венулярным анастомозам** в вены в обход капилляров, за счёт чего происходит шунтирование капиллярного русла. Артериоло-венулярные анастомозы участвуют в контроле артериального давления и терморегуляции.

Сужение и расширение артерий

Сужение артерий происходит под действием симпатической иннервации за счёт сокраще-

ния гладкомышечных клеток средней оболочки. Это влияние особенно заметно на примере артерий, изменение тонуса которых регулирует артериальное давление.

Расширение сосудов осуществляется вследствие косвенного влияния парасимпатической иннервации. Ацетилхолин, выделившийся из нервных окончаний, связывается с рецепторами эндотелиоцитов, стимулирует выделение ими оксида азота (NO), который ранее называли рилизинг-фактором, производимым эндотелием. Оксид азота действует на систему ЦГМФ гладкомышечных клеток, вызывая их расслабление.

КАПИЛЛЯРЫ

Капилляры — самые мелкие кровеносные сосуды. Они состоят из слоя эндотелиоцитов, базальной мембраны и единичных перicyтов. Капилляры обладают избирательной проницаемостью и, наряду с венами, участвуют в обмене газами, питательными продуктами, экскретами и другими веществами между кровью и тканями. Выделяют три типа капилляров: с непрерывной сосудистой стенкой, фенестрированные и перфорированные.

Типы капилляров

Капилляры с непрерывной сосудистой стенкой характеризуются непрерывной базальной мембраной и отсутствием фенестр и пор в эндотелии. В цитоплазме эндотелиоцитов имеются единичные пиноцитозные пузырьки. Капилляры такого типа встречаются в периферических нервах, скелетных мышцах, лёгких, тимусе и т. д.

Фенестрированные (окончатые) капилляры имеют непрерывную базальную мембрану и в эндотелиальных клетках содержат довольно крупные поры, затянутые диафрагмой (фенестры). Эндотелиоциты также содержат пиноцитозные пузырьки. Капилляры этого типа встречаются в эндокринных железах, поджелудочной железе, собственной пластинке слизистой оболочки кишечника. Они формируют клубочки почек, хотя там их фенестры не покрыты диафрагмой.

Перфорированные капилляры часто являются самыми крупными капиллярами организма. Базальная мембрана у них местами отсутствует, а цитоплазма эндотелиоцитов имеет сквозные отверстия. Между эндотелиоцитами, выстилающими перфорированные капилляры, имеются промежутки, через которые выходит не только жидкость, но и форменные элементы крови. Перфорированные синусоидные капилляры

встречаются в печени, связках, лимфатических узлах, костном мозге, коре щитовидной железы и др.

Проницаемость капилляров

Проницаемость капилляров определяют не только эндотелиоциты, она также зависит от физико-химических особенностей вещества, пересекающего сосудистую стенку (его размера, заряда, формы). Одни молекулы (например, H_2O) проникают через стенку капилляров при помощи диффузии, другие — путём активного транспорта через плазмолемму эндотелиоцитов благодаря белкам-переносчикам, третьи — проходят через фенестры или поры.

Некоторые вещества (например, брадикинин, гистамин) способны изменять проницаемость капилляров.

По межклеточным соединениям эндотелиоцитов лейкоциты активно покидают кровяной ток и выходят во внеклеточные пространства тканей и органов.

Метаболические функции капилляров

Эндотелиоциты капилляра способны дезактивировать некоторые вещества (например, простагландины, серотонин, брадикинин), катаболизировать липопротеины в триглицериды, жирные кислоты и моноглицериды, преобразовывать ангиотензин I в ангиотензин II, ингибировать агрегацию тромбопластинок, выделять простаглицлины, способствовать фибринолизу, производя активаторы плазминогенов, экспрессировать связывающие участки для некоторых факторов свертывания крови и, в случае повреждения, выделять тканевые факторы, инициирующие свертывание крови.

ВЕНЫ

В отличие от артерий в венах давление крови низкое, по ним кровь течёт от тканей к сердцу. Просвет вен больше, чем у соответствующих артерий, а стенки их более тонкие и содержат меньшее количество слоёв гладкомышечных клеток. Кроме того, многие вены имеют клапаны, которые предотвращают ретроградный ток крови.

СИСТЕМА ЛИМФАТИЧЕСКИХ СОСУДОВ

Лимфатические капилляры — слепо начинающиеся сосуды. Избыток внеклеточной жидкости проникает из тканей в лимфатические капилляры, становясь лимфой. Из капилляров

лимфа оттекает в более крупные лимфатические сосуды. По ходу сосудов располагаются лимфатические узлы, в которых происходит фильтрация лимфы. Лимфа по лимфатическим сосудам попадает в грудной и **правый лимфатические протоки** и, в конечном счете, в круп-

ные вены шеи. Крупные лимфатические сосуды по своему строению сходны с мелкими венами. Лимфатические сосуды так же, как и вены, имеют клапаны. Просвет лимфатических сосудов крупнее, чем у вен, а их стенка при этом более тонкая.

Клинические аспекты

Пороки сердца

У пациентов, страдающих ревматизмом, могут поражаться клапаны сердца, вследствие чего формируются пороки сердца. Повреждение клапанов может приводить либо к недостаточному смыканию (**недостаточности**), либо к недостаточному открытию (**стенозу**) створок клапана. К счастью, большинство этих дефектов может быть устранено хирургически.

Аневризма

Длительно существующее повреждение стенки сосуда может приводить к её истончению, а впоследствии — к формированию дефекта (локального выпячивания стенки сосуда), известного как аневризма. Это состояние развивается чаще всего в крупных сосудах (например, в аорте). Недиагностированная либо нелеченная аневризма может внезапно разорваться, в результате развивается массивное внутреннее кровотечение, которое приводит к летальному исходу. Возможно хирургическое лечение аневризмы, однако его успех зависит от общего состояния пациента.

Атеросклероз

Атеросклероз проявляется образованием липидных бляшек на стенках артерий крупного и среднего калибра, что приводит к снижению кровотока. Если атеро-

склероз поражает артерии сердца, то уменьшение кровотока в миокарде инициирует развитие ишемической болезни сердца. Вследствие атеросклероза у пациента может развиваться хроническая ишемическая болезнь сердца, инфаркт миокарда и даже наступить внезапная сердечная смерть.

Болезнь Рейно

Болезнь Рейно — идиопатическое состояние, при котором периодически развивается внезапный спазм артериол пальцев рук и ног, длящийся минуты и даже часы. Вследствие этого нарушается кровоснабжение пальцев, развивается их цианоз, утрачивается чувствительность. Это состояние встречается главным образом у молодых женщин. Его провоцируют либо отрицательные эмоции, либо воздействие холода. Клиническая картина болезни Рейно может также быть и при атеросклерозе сосудов конечностей, склеродермии, травмах конечностей либо являться ответной реакцией на некоторые медикаменты. Выбор методов лечения сводится к ограничению внешнего воздействия холода на конечности (ношение перчаток), исключению курения табака, стрессов, показано применение умеренных седативных препаратов. Иногда хороший эффект даёт релаксационная терапия.

Краткое изложение гистологической организации

АРТЕРИИ ЭЛАСТИЧЕСКОГО ТИПА (ПРОВОДЯЩИЕ АРТЕРИИ)

К ним относятся аорта, общие сонные и подключичные артерии.

Внутренняя оболочка

Внутренняя оболочка выстлана короткими полигональными эндотелиоцитами. Под базальной мембраной эндотелия расположена рыхлая волокнистая соединительная ткань, в которой содержится значительное количество эластических волокон и небольшое количество продольно расположенных гладкомышечных клеток. Сплетение эластических волокон некоторыми авторами описывается как внутренняя эластическая мембрана.

Средняя оболочка

Содержит многочисленные окончатые эластические мембраны (спиральные либо концентрические пласты окончатых эластических мембран), среди которых циркулярно расположены гладкомышечные клетки, связанные с коллагеновыми, ретикулярными и эластическими волокнами.

Адвентициальная оболочка

Тонкая, представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью, содержащей коллагеновые и незначительное количество эластических волокон, единичные продольно ориентированные гладкомышечные клетки. Здесь же расположены сосуды сосудов, проникающие в среднюю оболочку.

АРТЕРИИ МЫШЕЧНОГО ТИПА (РАСПРЕДЕЛЯЮЩИЕ АРТЕРИИ)

К ним относится большинство артерий, за исключением артерий эластического типа.

Внутренняя оболочка

Выстлана полигональными уплощенными эндотелиоцитами, которые выпячиваются в просвет при ангиоспазме. Под базальной мембраной эндотелия расположена рыхлая волокнистая соединительная ткань, содержащая тонкие колла-

геновые волокна и немногочисленные продольно ориентированные гладкомышечные клетки. Внутренняя эластическая мембрана выражена чётко, при этом она часто расщепляется на две мембраны.

Средняя оболочка

Содержит многочисленные слои гладкомышечных клеток, расположенные циркулярно, и немногочисленные эластические, ретикулярные и коллагеновые волокна. Наружная эластическая мембрана развита хуже, чем внутренняя.

Адвентициальная оболочка

Обычно очень толстая. Представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью, в которой расположены не только коллагеновые и эластические волокна, но и незначительное количество продольно ориентированных гладкомышечных клеток. Здесь же расположены сосуды сосудов.

АРТЕРИОЛЫ

Это артериальные сосуды диаметром менее 100 мкм.

Внутренняя оболочка

Представлена эндотелием, под базальной мембраной которого всегда присутствует различное количество соединительной ткани. Внутренняя эластическая мембрана имеется в крупных артериолах и отсутствует в мелких.

Средняя оболочка

Может содержать от одного до трёх спирально расположенных слоёв гладкомышечных клеток. Наружная эластическая мембрана иногда присутствует в крупных артериолах и отсутствует в мелких.

Адвентициальная оболочка

Представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью, содержащей как коллагеновые, так и эластические волокна. По толщине она приближается к средней оболочке.

КАПИЛЛЯРЫ

Большинство капилляров на поперечном срезе видны как тонкие, круглые структуры диаметром 8–10 мкм. Иногда можно различить ядро эндотелиоцита и расположенные в просвете капилляра эритроциты (чаще) или лейкоциты (значительно реже). Часто капилляры, будучи спавшимися, не видны в световой микроскоп. Как правило, в них выявляются перициты.

ВЕНУЛЫ

Венулы, в отличие от соответствующих артериол, имеют больший просвет и более тонкие стенки.

Внутренняя оболочка

Выстлана эндотелием, под базальной мембраной которого находится очень тонкий слой рыхлой волокнистой соединительной ткани. Толщина подэндотелиальной соединительной ткани тем больше, чем крупнее диаметр венулы. В мелких венулах часто встречаются перициты.

Средняя оболочка

В мелких венулах отсутствует, а в более крупных — представлена одним или двумя слоями гладкомышечных клеток.

Адвентициальная оболочка

Состоит из рыхлой волокнистой соединительной ткани, в которой содержатся фибробласты, коллагеновые и незначительное количество эластических волокон.

ВЕНЫ СРЕДНЕГО КАЛИБРА

Внутренняя оболочка

Выстлана эндотелием, под базальной мембраной которого всегда присутствует незначительное количество рыхлой волокнистой соединительной ткани. Могут быть видны клапаны.

Средняя оболочка

Намного тоньше, чем у соответствующей артерии. Содержит несколько циркулярно расположенных слоев гладкомышечных клеток, некоторые мышечные пучки могут располагаться продольно. Выявляются пучки коллагеновых волокон и незначительное количество эластических волокон.

Адвентициальная оболочка

Составляет большую часть стенки сосуда. Представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью, содержащей коллагеновые и некоторое количество эластических волокон, а также единичные продольно ориентированные гладкомышечные клетки. Имеются сосуды сосудов, проникающие даже в среднюю и внутреннюю оболочку.

КРУПНЫЕ ВЕНЫ

Внутренняя оболочка

Внутренняя оболочка у крупных вен такого же строения, как и у вен среднего калибра. Слой субэндотелиальной соединительной ткани более толстый. В некоторых крупных венах имеются клапаны.

Средняя оболочка

Плохо различима, представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью, среди коллагеновых и эластических волокон которой может присутствовать различное количество гладкомышечных клеток.

Адвентициальная оболочка

Самая толстая из всех оболочек вены, занимает большую часть её стенки. Представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью, среди толстых пучков коллагеновых и эластических волокон которой могут располагаться продольно ориентированные пучки гладкомышечных клеток. Как правило, хорошо видны сосуды сосудов.

СЕРДЦЕ

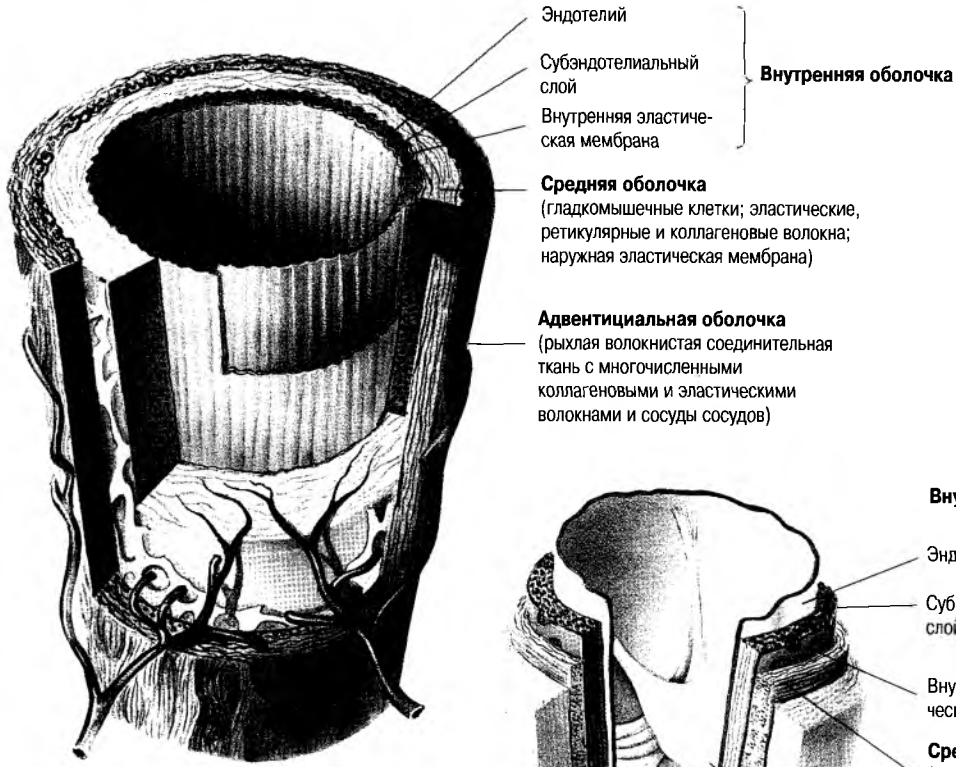
Сердце — крупный четырехкамерный мышечный орган, в состав которого входит сердечная мышечная ткань. Помимо неё в сердце содержатся соединительнотканый скелет, волокна Пуркинье, предсердно-желудочковый и синусно-предсердный узлы, клапаны и их сухожильные хорды. В его стенке различают три оболочки: эндокард, миокард и эпикард.

ЛИМФАТИЧЕСКИЕ СОСУДЫ

В гистологических препаратах лимфатические сосуды видны только в случае их наполнения лимфой. В спавшемся состоянии лимфатические сосуды трудно различимы и выявляются

в виде чётких, ограниченных эндотелием пространств и по своему виду напоминают кровеносный сосуд. В отличие от кровеносных сосудов в просвете лимфатических сосудов не

содержатся эритроциты, в то время как лимфоциты присутствуют в большом количестве. Внутренняя оболочка лимфатических сосудов может формировать клапаны.



Артерия мышечного типа

Эндотелий
 Субэндотелиальный слой
 Внутренняя эластическая мембрана } **Внутренняя оболочка**

Средняя оболочка
 (гладкомышечные клетки; эластические, ретикулярные и коллагеновые волокна; наружная эластическая мембрана)

Адвентициальная оболочка
 (рыхлая волокнистая соединительная ткань с многочисленными коллагеновыми и эластическими волокнами и сосуды сосудов)



Крупная вена

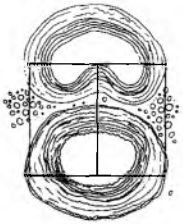
Внутренняя оболочка

Эндотелий
 Субэндотелиальный слой
 Внутренняя эластическая мембрана

Средняя оболочка
 (гладкомышечные клетки и рыхлая волокнистая соединительная ткань, содержащая многочисленные коллагеновые и эластические волокна)

Клапан

Адвентициальная оболочка (рыхлая волокнистая соединительная ткань, фибробласты, коллагеновые и эластические волокна, гладкомышечные клетки и сосуды сосудов).

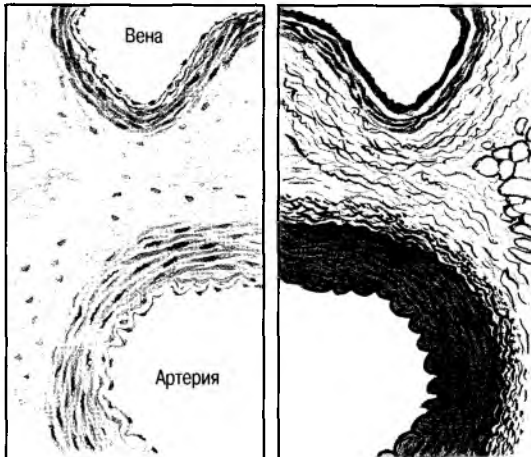


Вены, в отличие от артерий, могут содержать **клапаны**, которые предотвращают обратный ток крови.

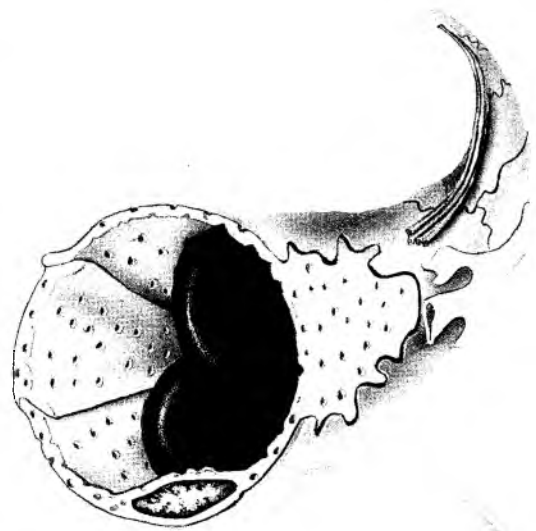
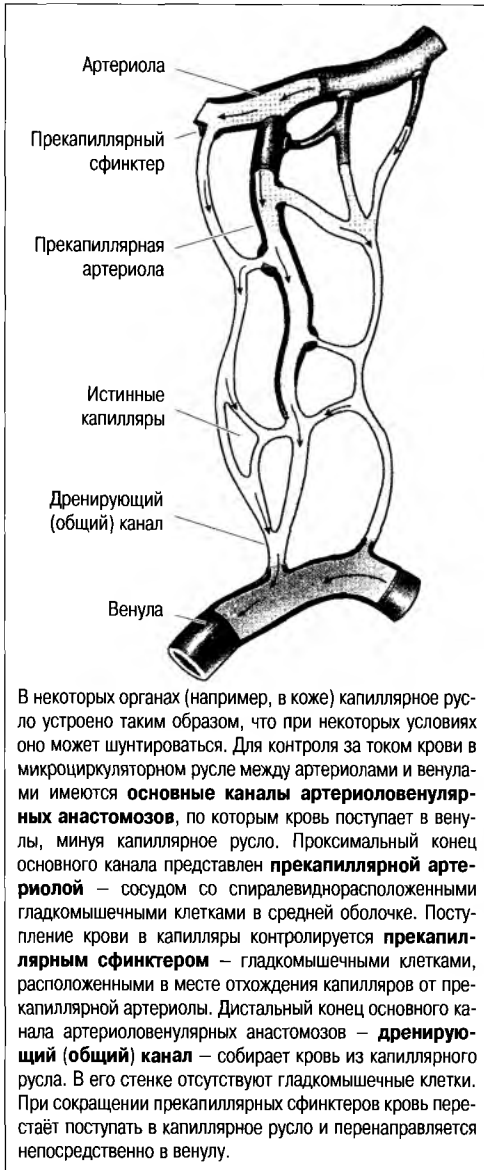
ОКРАШИВАНИЕ

гематоксилином и эозином

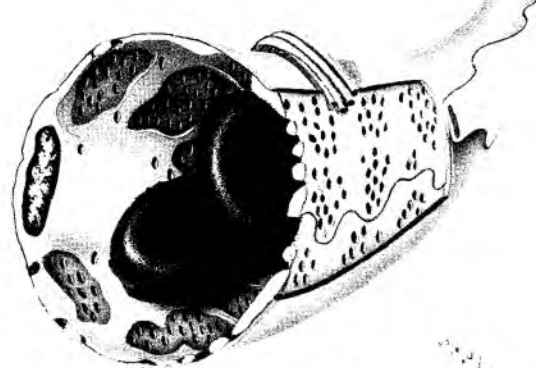
орсеином



В артериях средняя оболочка более толстая, чем в вене, и в ней содержится значительно большее количество эластических волокон. Адвентициальная оболочка у вен намного толще, чем у артерий. Наружный слой стенки артерии – **адвентициальная оболочка**, которая представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью, содержащей многочисленные коллагеновые и эластические волокна. В ней расположены **сосуды сосудов**, которые проникают в наружные области средней оболочки, снабжая её питательными веществами.



Непрерывный (соматический) капилляр



Фенестрированный (окончатый) капилляр



Перфорированный (синусоидный) капилляр

Капилляры – узкие (диаметр 8–10 мкм) кровеносные сосуды, выстланные эндотелием. В стенке **непрерывных (соматических) капилляров** нет фенестр, поэтому вещества, проникающие через его стенку в любом направлении, пересекают эндотелиоцит в **пиноцитозных пузырьках**. Для **фенестрированных (окончатых) капилляров** (диаметр 60–80 мкм) характерно наличие в эндотелиоцитах многочисленных пор, затянутых диафрагмами – **фенестр**. Просвет **перфорированных (синусоидных) капилляров** – широкий (диаметр 30–40 мкм). Цитоплазма выстилающих их эндотелиоцитов имеет многочисленные крупные отверстия, в ней отсутствуют пиноцитозные пузырьки. Между смежными эндотелиоцитами выявляются значительные межклеточные пространства. Базальная мембрана синусоидного капилляра прерывистая.

ФОТО 1 Артерия эластического типа. Продольный срез аорты обезьяны. Заливка в парафин. × 132

На этой микрофотографии при малом увеличении представлена почти вся толща стенки аорты — самой крупной артерии организма. Внутренняя оболочка выстлана однослойным плоским эндотелием, ядра которого выпячиваются в просвет (острие стрелки). Линии, которые кажутся бледными при таком увеличении, являются эластическими волокнами и эластическими мембранами, ядра принадлежат гладкомышечным и соединительнотканым клеткам. Внутренняя эластическая мембрана представлена сплетением эластических волокон и видна плохо, потому что во внутренней оболочке содержится значительное количество эластических волокон. Средняя оболочка представлена концентрическими слоями эластических окончатых мембран, между которыми расположены гладкомышечные клетки, чьи ядра хорошо видны. Самая наружная оболочка аорты — адвентициальная, состоит из эластических и коллагеновых волокон, соединительнотканых клеток. В ней располагаются кровеносные сосуды — сосуды сосудов. Области, сходные областям, ограниченными рамками 2 и 3, при большем увеличении представлены на фото 2 и 3, соответственно.

ФОТО 3 Артерия эластического типа. Поперечный срез аорты обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область адвентициальной оболочки артерии, сходная области, ограниченной рамкой на фото 1. Средняя оболочка артерии отграничена от адвентициальной оболочки сплетением эластических волокон, которое ряд исследователей считает аналогом наружной эластической мембраны. Адвентициальная оболочка состоит из толстых пучков коллагеновых волокон, между которыми расположены эластические волокна. Рассмотрите ядра фибробластов, расположенные среди пучков коллагеновых волокон. Поскольку стенка сосуда очень толстая и питательные вещества, поступающие из просвета сосуда, не могут проникать через всю толщу его стенки, адвентициальная оболочка содержит мелкие сосуды (сосуды сосудов). Сосуды сосудов обеспечивают кровоснабжение не только адвентициальной, но и наружных участков средней оболочки. Кроме того, в адвентициальной оболочке присутствуют и лимфатические сосуды (на микрофотографии они не видны).

ФОТО 2 Артерия эластического типа. Поперечный срез аорты обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

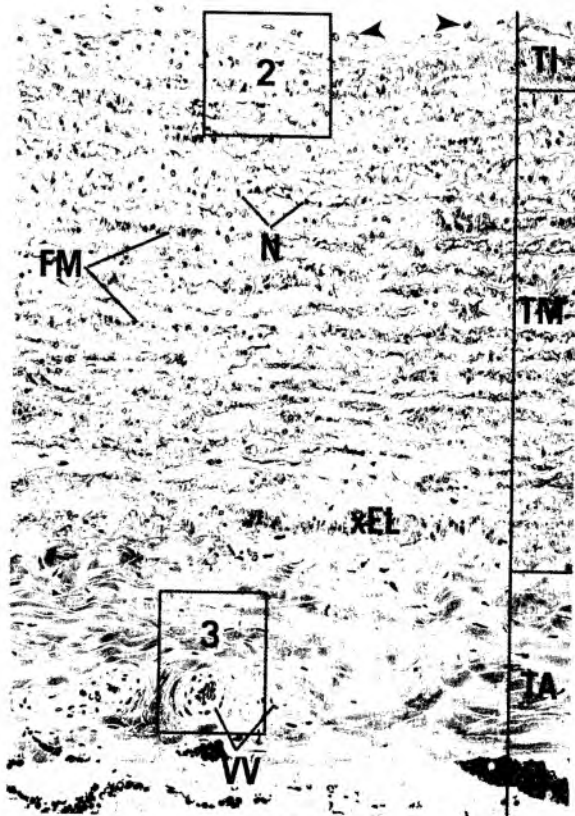
На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область внутренней оболочки артерии, сходная области, ограниченной рамкой на фото 1. Ядра эндотелиоцитов, выстилающих аорту, выпячиваются в её просвет (острие стрелки). Многочисленные эластические волокна формируют сплетение — аналог эластической мембраны. Обратите внимание, что во внутренней оболочке, в промежутках между эластическими волокнами, содержатся гладкомышечные клетки, ядра которых имеют штопорообразный вид (стрелки), так как произошло сокращение гладких миоцитов. Хотя большинство клеток внутренней оболочки представлено гладкомышечными клетками, предполагается, что здесь также могут располагаться фибробласты и макрофаги. При этом также считается, что эластические волокна и аморфное межклеточное вещество синтезируются и гладкомышечными клетками.

ФОТО 4 Поперечный срез артерии эластического типа человека. Окраска на эластину. Заливка в парафин. × 132

С использованием специального метода окрашивания в стенке аорты демонстрируется концентрическое расположение эластических мембран. Эти мембраны названы окончатыми, так как в них имеются «окошки» (стрелки) — пространства, через которые осуществляется диффузия как питательных веществ, так и продуктов экскреции клеток. Количество окончатых мембран так же, как и толщина каждой из них, увеличивается с возрастом: у взрослого человека их почти в два раза больше, чем у младенца. Между окончатыми мембранами расположены гладкомышечные клетки (их ядра хорошо видны), коллагеновые и тонкие эластические волокна, а также аморфное межклеточное вещество. Адвентициальная оболочка состоит из толстых пучков коллагеновых волокон и содержит множество толстых эластических волокон, фибробласты и другие соединительнотканые клетки.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

CF	коллагеновое волокно	L	просвет	TI	внутренняя оболочка
EF	эластическое волокно	N	ядро	TM	средняя оболочка
F	фибробласт	SM	гладкомышечная клетка	VV	сосуды сосудов
FM	окончатая эластическая мембрана	TA	адвентициальная оболочка	xEL	наружная эластическая мембрана



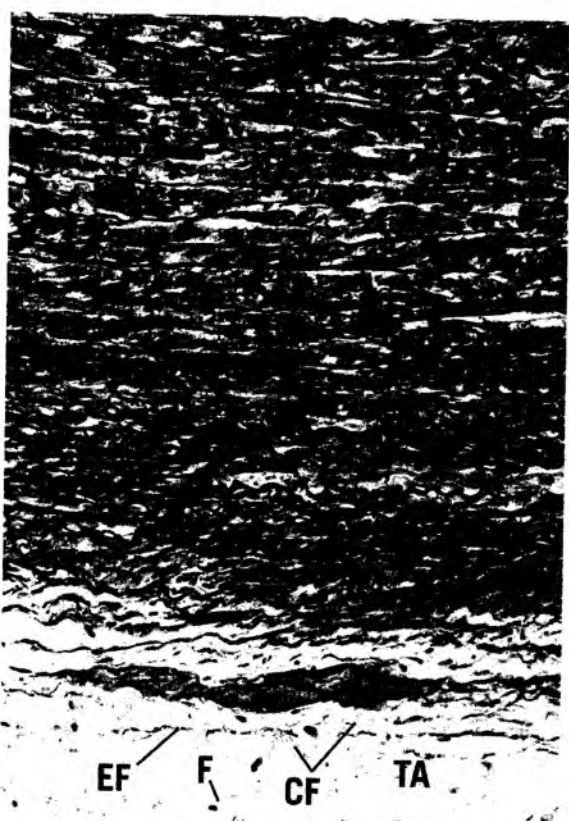
ΦΟΤΟ 1



ΦΟΤΟ 2



ΦΟΤΟ 3



ΦΟΤΟ 4

ФОТО 1 Поперечный срез артерии и вены обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

На этой микрофотографии представлены артерия и вена мышечного типа. Стенка у артерии заметно толще, чем у вены, и при этом она содержит значительно больше мышечных клеток. В стенке артерии легко различимы три оболочки. Хорошо видна внутренняя оболочка с её эндотелиальным слоем и внутренней эластической мембраной. В толстой средней оболочке гладкомышечные клетки расположены циркулярно или спиралевидно, между ними определяется обилие эластических волокон. Они так же, как и самый наружный слой средней оболочки (наружная эластическая мембрана), на этом препарате, окрашенном гематоксилином и эозином, плохо видны. Адвентициальная оболочка почти такой же толщины, как и средняя оболочка, она представлена в основном коллагеновыми и эластическими волокнами, а также фибробластами и другими соединительнотканскими клетками. В адвентициальной оболочке артерии не содержатся гладкомышечные клетки. В стенке вены выделяют те же оболочки, что и у артерии (внутренняя, средняя и адвентициальная), при этом все они, и особенно средняя оболочка, значительно тоньше.

ФОТО 3 Поперечный срез артерии. Окраска на эластину. Заливка в парафин. × 132

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 2. Хорошо видны эндотелий, субэндотелиальная соединительная ткань (стрелка) и сильно сократившаяся внутренняя эластическая мембрана. Эти три структуры составляют внутреннюю оболочку артерии мышечного типа. Средняя оболочка очень толстая, содержит многочисленные слои циркулярно или спиралевидно расположенных гладкомышечных клеток, между которыми лежат ветвящиеся эластические волокна. Наружная эластическая мембрана — самый наружный слой средней оболочки — в этом препарате видна хорошо. Рассмотрите в адвентициальной оболочке коллагеновые и эластические волокна и ядра различных типов клеток соединительной ткани (острие стрелки).

ФОТО 2 Поперечный срез артерии и вены. Окраска на эластину. Заливка в парафин. × 132

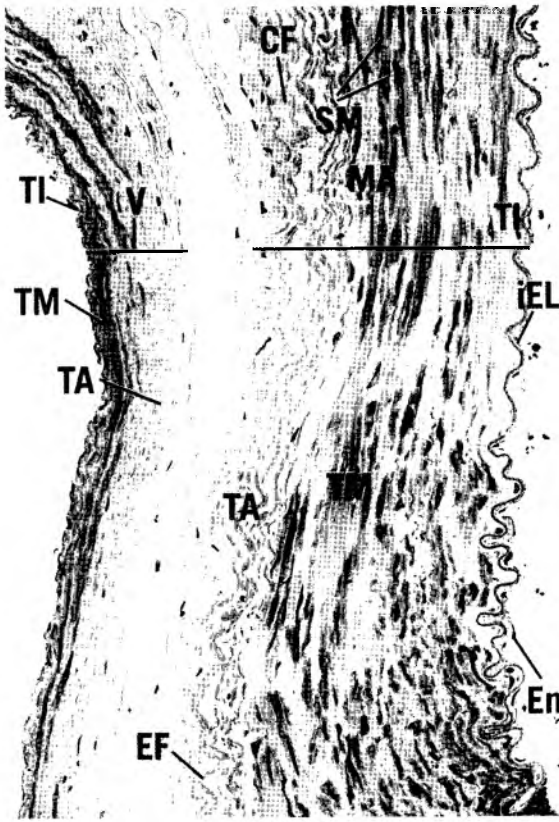
На этом препарате хорошо видны различия между артериями и венами. Внутренняя оболочка артерии окрашена интенсивно из-за толстой внутренней эластической мембраны, в то время как у вены она отсутствует. Толстая средняя оболочка артерии представлена многочисленными циркулярно или спиралевидно расположенными слоями гладкомышечных клеток (при окраске на эластину их не видно) и множеством ветвящихся эластических волокон. Средняя оболочка вены содержит всего несколько слоёв гладкомышечных клеток и незначительное количество эластических волокон. Наружная эластическая мембрана у артерии хорошо развита. Адвентициальная оболочка вены, составляющая большую часть её стенки, содержит многочисленные коллагеновые и эластические волокна. Адвентициальная оболочка артерии также толстая, но она составляет лишь только около половины толщины её стенки. Так же, как и у вены, адвентициальная оболочка артерии состоит из коллагеновых и эластических волокон. В адвентициальной оболочке и вены, и артерии расположены сосуды сосудов. Область, сходная области, ограниченной рамкой, при большем увеличении представлена на фото 3.

ФОТО 4 Крупная вена. Поперечный срез нижней полой вены человека. Заливка в парафин. × 270

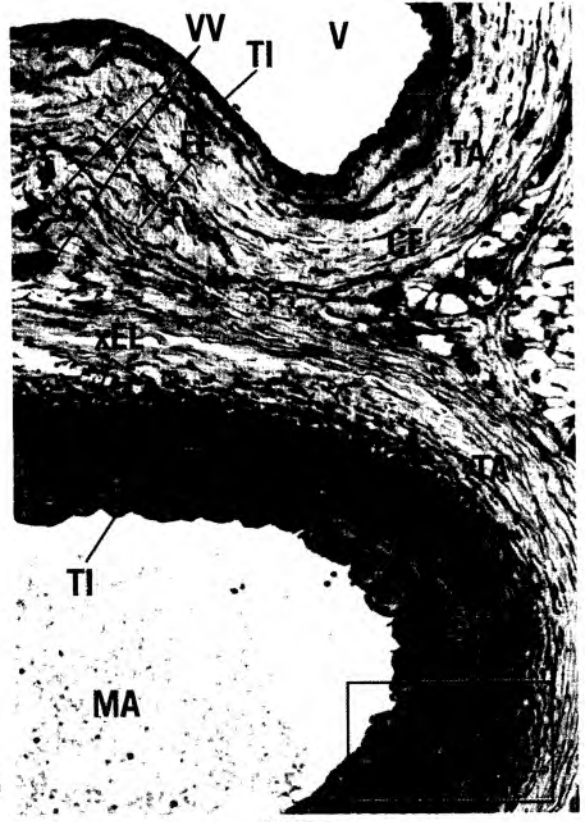
Строение крупных вен значительно отличается от строения вен среднего калибра (см. фото 1 и 2). Их внутренняя оболочка состоит из эндотелия, незначительного количества рыхлой волокнистой соединительной ткани, расположенной субэндотелиально. Средняя оболочка резко истончена, содержит единичные гладкомышечные клетки. Большую часть стенки полой вены составляет очень толстая адвентициальная оболочка, в которой выделяют три слоя. Самый внутренний слой адвентициальной оболочкой представлен толстыми пучками коллагеновых волокон (стрелки), расположенных спирально по ходу вены, что позволяет ей удлиняться или укорачиваться во время дыхательной экскурсии диафрагмы. Средний слой адвентициальной оболочки содержит продольно ориентированные гладкомышечные клетки и/или единичные кардиомиоциты. Наружный слой адвентициальной оболочки представлен толстыми пучками коллагеновых волокон и незначительным количеством эластических волокон. Здесь же имеются и сосуды сосудов.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

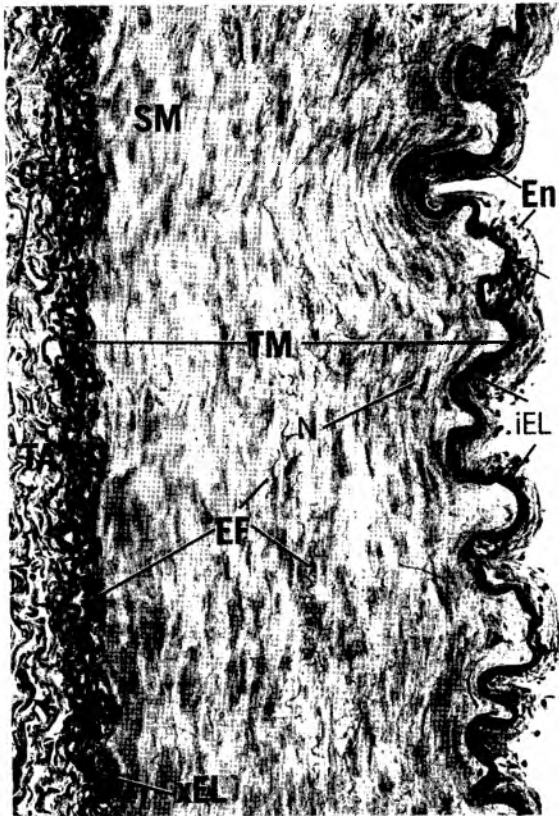
CF	коллагеновое волокно	SM	гладкомышечная клетка	xEL	наружная эластическая мембрана
EF	эластическое волокно	TA	адвентициальная оболочка	1	внутренний слой адвентициальной оболочки
EN	эндотелиальный слой	TI	внутренняя оболочка	2	средний слой адвентициальной оболочки
iEL	внутренняя эластическая мембрана	TM	средняя оболочка	3	наружный слой адвентициальной оболочки
MA	артерия мышечного типа	V	вена		
N	ядро	VV	сосуды сосудов		



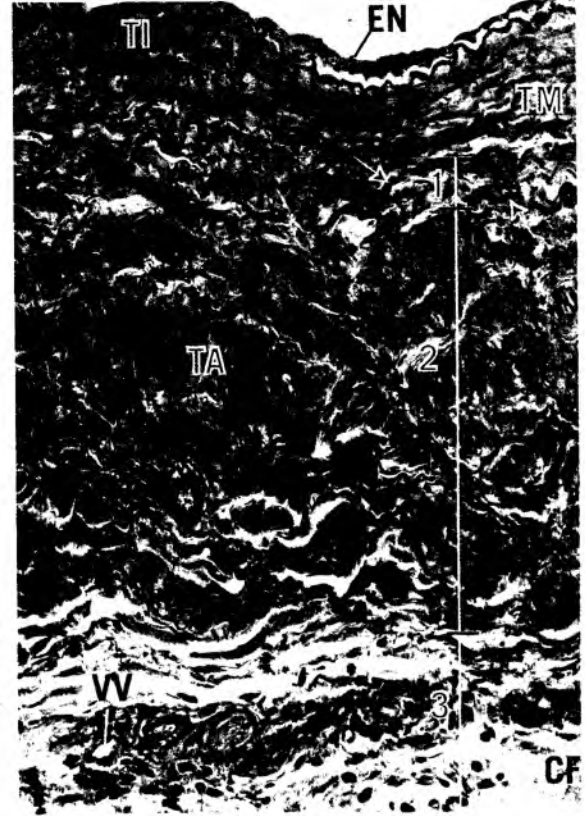
ΦΟΤΟ 1



ΦΟΤΟ 2



ΦΟΤΟ 3



ΦΟΤΟ 4

ИЛЛЮСТРАЦИЯ 8–3 ■ Артериолы, вены, капилляры, лимфатические сосуды

ФОТО 1 Продольный срез артериолы и вены подчелюстной слюнной железы обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

На этой микрофотографии междолевой соединительнотканной перегородки подчелюстной слюнной железы обезьяны представлены продольные срезы артериолы и вены, между которыми расположен выводной проток слюнной железы. Обратите внимание, что толщина стенки артериолы почти равна диаметру её просвета. В средней оболочке обоих сосудов хорошо видны ядра эндотелиоцитов и гладкомышечных клеток. В артериоле между внутренней и средней оболочками выявляется внутренняя эластическая мембрана. В адвентициальной оболочке артериолы видны ядра фибробластов, в то время как в вене наружная оболочка сливается с прилежащей соединительной тканью. Паренхима слюнной железы на микрофотографии представлена как белковыми, так и смешанными концевыми отделами (слизистые концевые отделы + белковые полулуния).

ФОТО 3 Продольный срез капилляра мозжечка обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

На этой микрофотографии представлен продольный срез капилляра молекулярного слоя мозжечка обезьяны. Обратите внимание, что в плоскости среза иногда видны ядра эндотелиоцитов. Цитоплазма сильно истончённых эндотелиоцитов представлена тонкой тёмной линией, ограничивающей просвет капилляра. В просвете капилляра заметны эритроциты (стрелки), их контуры деформированы, что обусловлено необходимостью прохождения эритроцитов через узкий просвет капилляра.

Вставка. Поперечный срез капилляра обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

На этой микрофотографии в соединительной ткани видны пучки коллагеновых волокон, ядра соединительнотканых клеток (стрелка), поперечный срез капилляра, в котором чётко выявляется ядро эндотелиоцита.

ФОТО 2 Поперечный срез артериолы и вены подслизистой основы дна желудка обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

На этой микрофотографии подслизистой основы дна желудка обезьяны представлена мелкая артериола и сопутствующая ей вена. Обратите внимание на различия диаметров их просветов и толщины их стенок. Из-за наличия в средней оболочке артериолы гладких миоцитов её просвет круглый. Ядра эндотелиальных клеток выпячиваются в просвет артериолы. Адвентициальная оболочка вены значительно толще, чем её средняя оболочка. Адвентициальная оболочка вены представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью, содержащей многочисленные коллагеновые волокна и незначительное количество эластических волокон, которые не видны в этом срезе, окрашенном гематоксилином и эозином.

ФОТО 4 Продольный срез лимфатического сосуда двенадцатиперстной кишки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

На этой микрофотографии представлена ворсинка двенадцатиперстной кишки обезьяны. Рассмотрите однослойный цилиндрический эпителий с единичными бокаловидными клетками. В соединительной ткани собственной пластинки слизистой оболочки видны многочисленные лимфоциты, а также плазматические, тучные и гладкомышечные клетки. Просвет продольного среза лимфатического капилляра (млечного сосуда) выстлан эндотелием. Лимфатические сосуды не транспортируют эритроциты, поэтому их просвет кажется пустым, на самом же деле он содержит лимфу. После приёма жирной пищи плазма в лимфатических капиллярах (млечных сосудах) содержит хиломикроны. Обратите внимание, что толщина стенки лимфатического капилляра в сравнении с его диаметром минимальна.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

A	артериола	GC	бокаловидная клетка	SD	белковое полулуние
C	капилляр	iEL	внутренняя эластическая мембрана	SM	гладкомышечная клетка
CF	коллагеновое волокно	L	просвет	SU	белковый концевой отдел
CT	рыхлая волокнистая соединительная ткань	Ly	лимфоцит	TA	адвентициальная оболочка
D	проток	MC	тучная клетка	TM	средняя оболочка
E	эпителий	N	ядро	Ve	вена
Ep	эндотелий	PC	плазматическая клетка		

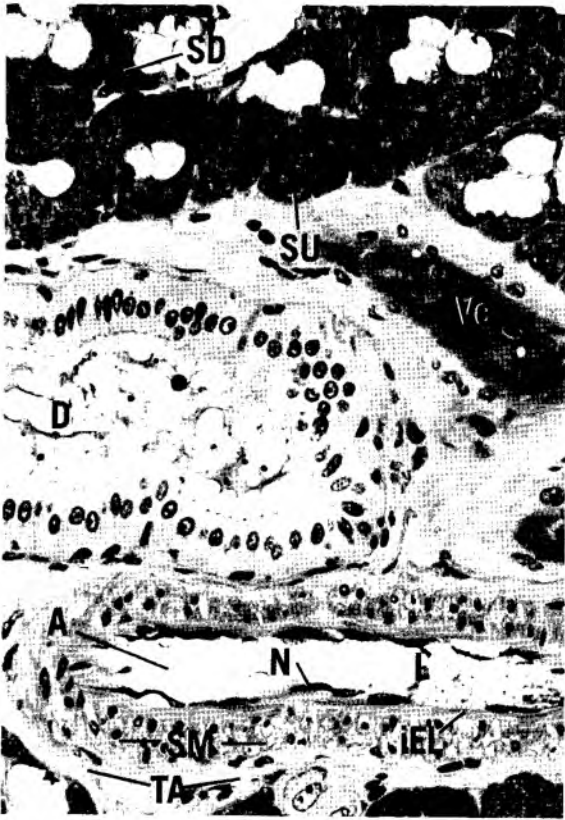


ФОТО 1

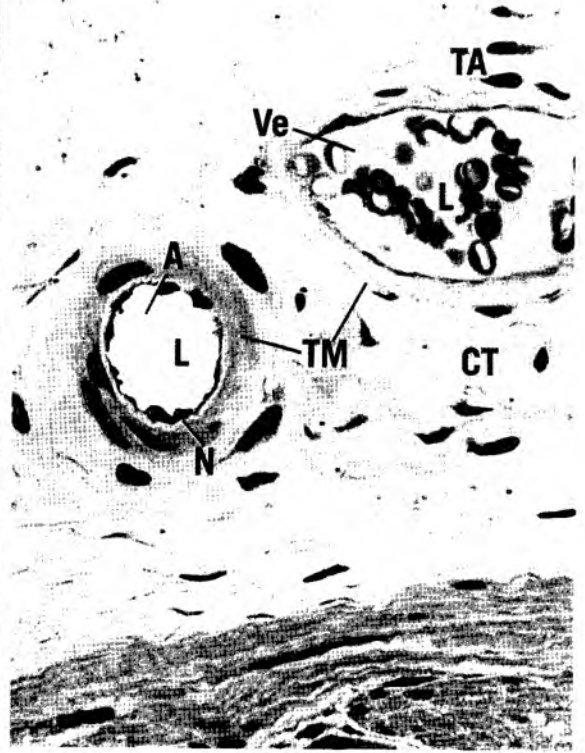


ФОТО 2



ФОТО 3

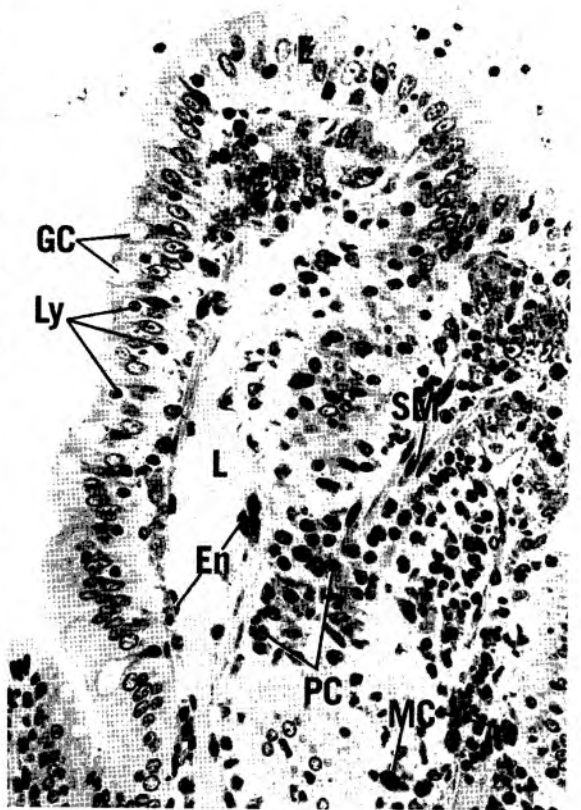


ФОТО 4

ФОТО 1 Эндокард человека. Заливка в парафин. × 132

Эндокард — самая внутренняя оболочка стенки сердца, выстланная эндотелием, который переходит в эндотелий кровеносных сосудов, входящих в сердце и выходящих из него. Эндокард состоит из четырёх слоёв: эндотелий, подэндотелиальный слой, мышечно-эластический слой и наружный соединительнотканый слой. Самый внутренний слой эндокарда — эндотелий. Под ним располагается подэндотелиальный слой, состоящий из рыхлой волокнистой соединительной ткани, коллагеновые волокна и ядра клеток которой хорошо видны. Средний слой эндокарда — мышечно-эластический — состоит из рыхлой волокнистой соединительной ткани, содержащей многочисленные эластические волокна и гладкомышечные клетки. Наружный слой эндокарда, лежащий на границе эндокарда и миокарда, состоит из рыхлой волокнистой соединительной тканью, содержащей толстые коллагеновые волокна. В нём обнаруживаются кровеносные сосуды, единичные жировые клетки. На границе эндо- и миокарда видны волокна Пуркинье — элементы проводящей системы сердца.

ФОТО 3 Продольный срез клапана сердца. Заливка в парафин. × 132

На этой микрофотографии представлены створка клапана сердца и эндокард. Створка клапана находится в полости сердца, о чём свидетельствуют окружающие её многочисленные эритроциты. Эндотелий эндокарда переходит в эндотелиальную выстилку клапана. В эндокарде чётко видны его слои, а также редкие гладкомышечные клетки и кровеносные сосуды. Основа створки клапана представлена плотной

ФОТО 2 Волокна Пуркинье в миокарде. Окраска железным гематоксилином. Заливка в парафин. × 132

Железный гематоксилин, использованный при окраске этого препарата, интенсивно окрашивает эритроциты и кардиомиоциты, на фоне которых хорошо виден менее интенсивно окрашенный толстый пучок волокон Пуркинье. Соединительная ткань, окружающая волокна Пуркинье, обильно васкуляризирована, о чём свидетельствует наличие многочисленных капилляров, заполненных эритроцитами. Волокна Пуркинье состоят из специализированных сердечных мышечных клеток (проводящих кардиомиоцитов), в центре цитоплазмы которых расположено единственное ядро. Проводящие кардиомиоциты волокон Пуркинье формируют многочисленные щелевидные соединения (нексусы) как между собой, так и с сократительными кардиомиоцитами. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на вставке.

Вставка. Волокна Пуркинье. Окраска железным гематоксилином. Заливка в парафин. × 270

Проводящие кардиомиоциты, составляющие волокна Пуркинье, более крупные, чем сократительные. В центре каждого проводящего кардиомиоцита расположено ядро. Оно окружено светлой цитоплазмой, содержащей гликоген и многочисленные митохондрии. Наличие небольшого количества периферически расположенных миофибрилл, в которых видны А- и I-диски (стрелка), свидетельствует о том, что проводящие кардиомиоциты представляют собой особый вид кардиомиоцитов.

волокнистой соединительной тканью, содержащей коллагеновые и эластические волокна и многочисленные клетки, ядра которых хорошо видны. Поскольку в клапане отсутствуют кровеносные сосуды, его питание осуществляется простой диффузией питательных веществ непосредственно из крови камер сердца. Соединительнотканная основа клапана прикреплена к расположенному вокруг предсердно-желудочкового отверстия клапана фиброзному кольцу опорного скелета сердца.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BV	кровеносный сосуд	L	просвет желудочка	PF	волокно Пуркинье
CM	кардиомиоцит	Le	створка клапана	RBC	эритроцит
CT	соединительная ткань	m	миофибрилла	SM	гладкомышечная клетка
EC	эндокард	Mu	миокард		
Ep	эндотелий	N	ядро		

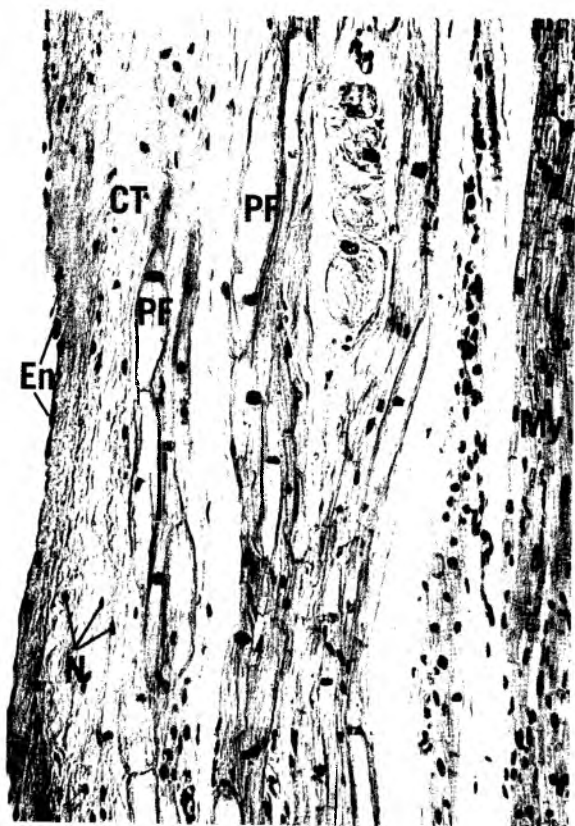


ФОТО 1

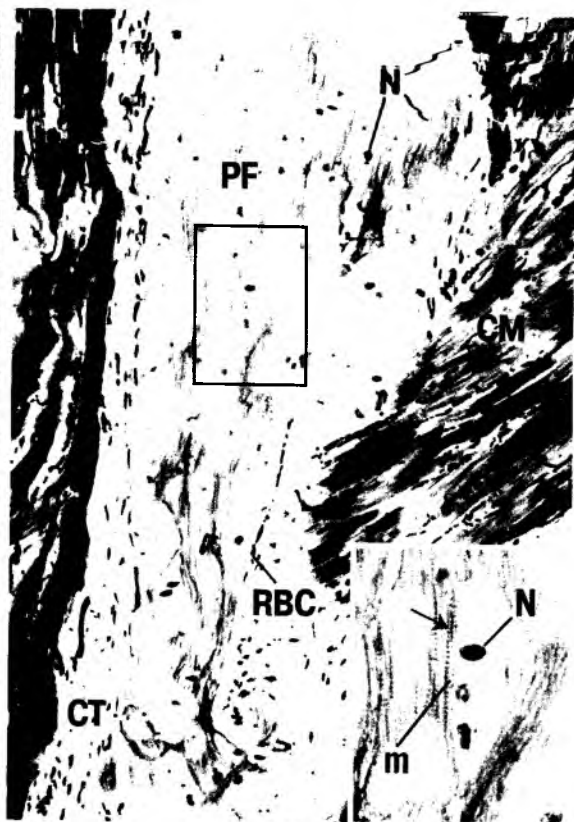


ФОТО 2

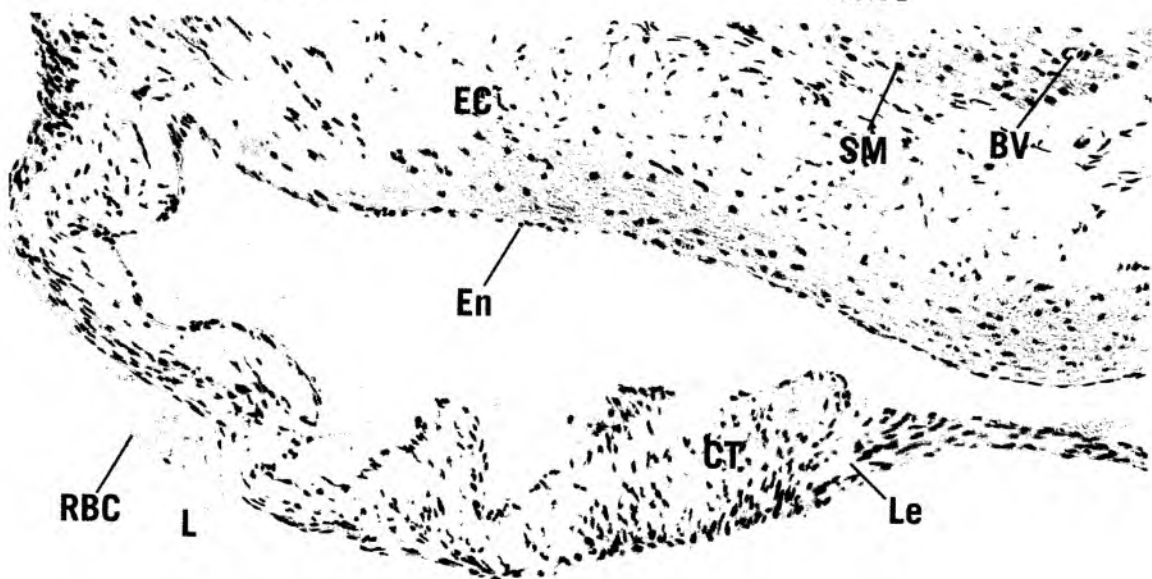


ФОТО 3



ФОТО 1 Поперечный срез капилляра сердца мыши (капилляр с непрерывной сосудистой стенкой). Электронная микроскопия. $\times 29\ 330$

Обратите внимание, что срез проходит через ядро эндотелиоцита. В просвете капилляра определяется

эритроцит. Цитоплазма эндотелиоцита сильно истончена, содержит пиноцитозные пузырьки (острие стрелки). Эндотелиоциты формируют друг с другом плотные соединения (стрелки). Отчётливо видны тёмная и светлая пластинки базальной мембраны.

■ **ОБОЗНАЧЕНИЯ**

LD	тёмная пластинка	N	ядро
LL	светлая пластинка	RBC	эритроцит

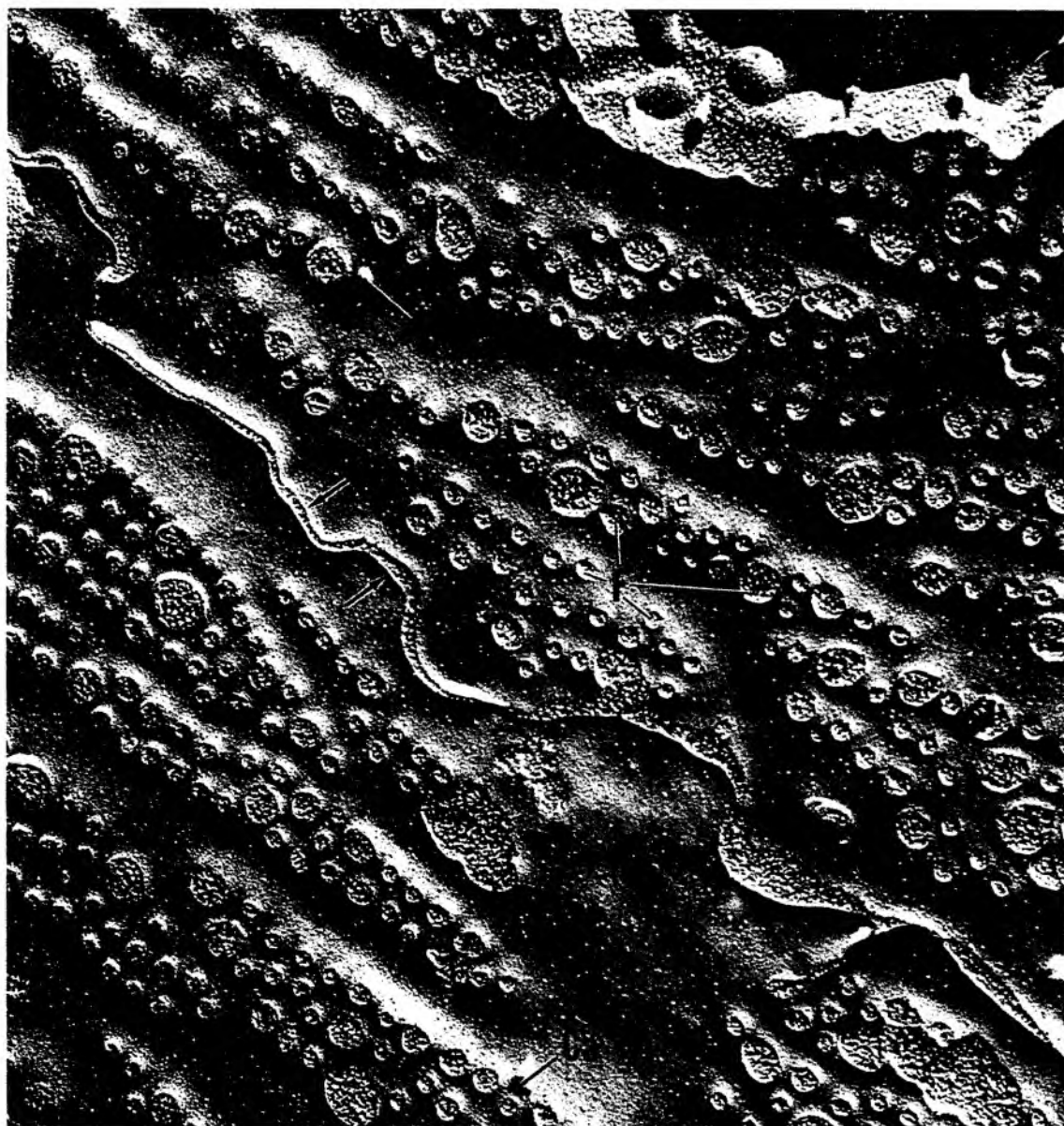


ФОТО 1 Фенестрированный (окончатый) капилляр коры надпочечника хомяка. Электронная микроскопия. Замораживание–скалывание. $\times 205\ 200$

На этой электронограмме реплики, полученной методом замораживания–травления, представлен типичный фенестрированный (окончатый) капилляр. Параллельные линии (стрелки), идущие по диагонали, указывают на место соединения двух эндотелио-

цитов, цитоплазма которых представлена в виде прилежащих друг к другу поверхностей. Рассмотрите многочисленные фенестры (диаметром 57–166 нм), сгруппированные в виде полос, чередующихся с участками цитоплазмы эндотелиоцитов, где фенестры отсутствуют. Можно видеть единичные кавеолы [Ryan U., Ryan J., Smith D., Winkler H. *Tissue Cell* 7:181–190, 1975].

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

Ca кавеола

F фенестра

Иммунная система

В основе иммунной системы организма лежит лимфоидная ткань, которая организована как в диффузной форме, так и в виде узлов (схема 9-1). Лимфоцит — главная клетка иммунной системы, ответственная за её функционирование. Хотя все лимфоциты имеют сходное строение, функционально они могут быть разделены на три вида: нулевые лимфоциты (0-лимфоциты), В-лимфоциты и Т-лимфоциты.

0-лимфоциты представлены двумя группами клеток: стволовыми клетками крови и естественными киллерными клетками (ЕК-клетками). Стволовые клетки крови (СКК) являются недифференцированными, они дают начало всем форменным элементам крови. ЕК-клетки (цитотоксические лимфоциты) ответственны за разрушение определённых групп чужеродных клеток.

В-лимфоциты (у млекопитающих они, вероятно, созревают в красном костном мозге, а у птиц — в фабрициевой сумке) дифференцируются в плазматические клетки, а Т-лимфоциты потенцируются в вилочковой железе. Плазматические клетки вырабатывают иммуноглобулины — антитела, специфические к конкретному антигену. Антитела, связываясь с конкретным антигеном, инактивируют его. Кроме того, соединение антител с антигенами (опсонизация) облегчает фагоцитоз последних и/или ускоряет активацию системы комплемента, вызывая хемотаксис нейтрофилов и даже лизис попавшего в организм антигена.

Т-лимфоциты не вырабатывают антител, они участвуют в клеточно-опосредованном иммунном ответе, реакции отторжения трансплантата и устранении поражённых вирусами клеток. Существует несколько подгрупп Т- и В-лимфоцитов: клетки памяти, Т-хелперные (Тх₁ и Тх₂ клетки), Т-супрессорные и Т-цитотоксические (Т-киллерные) клетки. Детально они рассматриваются далее. Как только Т-лимфоцит активируется антигенами, он выделяет цитокины — вещества, стимулирующие макрофаги и при-

влекающие их к месту антигенной инвазии, а также повышающие их фагоцитарные способности. Часто Т-лимфоциты помогают В-лимфоцитам в выполнении их функций.

ДИФФУЗНАЯ ЛИМФОИДНАЯ ТКАНЬ

Диффузная лимфоидная ткань встречается по всему организму, особенно под слизистыми оболочками различных органов, где рыхлая волокнистая соединительная ткань обильно инфильтрирована лимфоидными клетками (лимфоцитами, плазматическими клетками и макрофагами). Это особенно характерно для собственной пластинки слизистой оболочки пищеварительного тракта и воздухоносных путей. Следует отметить, что лимфоидные клетки расположены бессистемно. Часто встречаются лимфатические узелки — плотные скопления клеток, в основном лимфоцитов. Лимфатические узелки имеют характерный внешний вид: в середине расположен более светлый центр размножения, вокруг которого определяется более тёмная корона. В центрах размножения образуются лимфоциты, корона состоит главным образом из вновь сформированных В-лимфоцитов.

ЛИМФАТИЧЕСКИЕ УЗЛЫ

Лимфатические узлы — органы овоидной либо бобовидной формы, через которые фильтруется лимфа (схема 9-2). В них выделяют выпуклую поверхность и ворота. С выпуклой стороны в лимфатический узел входят приносящие лимфатические сосуды. Через ворота входят кровеносные и выходят выносящие лимфатические сосуды, по которым оттекает лимфа. Снаружи лимфатический узел покрыт капсу-

лой, состоящей из плотной неоформленной соединительной ткани. Соединительнотканнные перегородки, отходящие от капсулы, разделяют корковое вещество на не полностью отграниченные друг от друга сегменты. К септам и внутренней стороне капсулы лимфатического узла прикреплены ретикулярные волокна, на которых лежат ретикулярные клетки, образующие трёхмерную сеть. В ячейках этой сети содержатся многочисленные свободные лимфоциты. В корковом веществе лимфатического узла расположены подкапсульные и вокругузелковые синусы, а также лимфатические узелки, состоящие главным образом из **В-лимфоцитов** и **ретикулярных клеток**. Между корковым и мозговым веществами расположена паракортикальная зона, в которой находятся **Т-лимфоциты**. **Мозговое вещество** лимфатического узла состоит из **мозговых синусов** и **мозговых тяжей**. Мозговые синусы являются продолжением подкапсульных и вокругузелковых синусов. В мозговых тяжах содержатся главным образом лимфоидные клетки. Помимо лимфоцитов в лимфатических узлах имеются также **макрофаги**, **антиген-представляющие клетки (АПК)** и **гранулоциты**. Лимфатические узлы являются местом размножения и сохранения иммунокомпетентных клеток, а также фильтруют лимфу. Отростки ретикулярных клеток, расположенных в синусах лимфатического узла, замедляют ток лимфы по синусам, что позволяет оседлым макрофагам фагоцитировать антигены и другой детрит.

МИНДАЛИНЫ

Миндалины расположены у входа в рото- и носоглотку. Они представляют собой скопления лимфоидной ткани, имеющей более или менее выраженную капсулу. **Нёбные**, **глочные** и **язычные миндалины** формируют лимфоидное глоточное кольцо. **В-лимфоциты** миндалин вырабатывают антитела против многочисленных антигенов и микроорганизмов, имеющих в изобилии в зонах их естественной локализации в организме.

СЕЛЕЗЁНКА

Селезёнка — крупнейший лимфоидный орган (схема 9–2). Она играет роль фильтра крови, в ней утилизируются стареющие эритроциты и попавшие в кровь микроорганизмы, накапливаются иммунокомпетентные клетки (**Т- и В-лимфоциты**), а также производятся антитела. В от-

личие от лимфатических узлов, в селезёнке отсутствуют корковое и мозговое вещество, а также приносящие лимфатические сосуды. Кровеносные сосуды входят в селезёнку и выходят из неё в области ворот, проходят в её паренхиме по трабекулам, отходящим от соединительнотканной капсулы. В селезёнке выделяют красную и белую пульпу. **Красная пульпа** состоит из **тяжей селезёночной пульпы (тяжи Бильрота)**, находящихся между синусоидными капиллярами. **Белая пульпа** представлена лимфоидной тканью, связанной с артериями, расположенной определённым образом: либо как **периартериальные лимфатические влагалища (ПЛВ)**, состоящие из **Т-лимфоцитов**, либо как **лимфатические узелки**, состоящие из **В-лимфоцитов**. Область между красной и белой пульпой, известная как **маргинальная зона**, богата артериальными сосудами и макрофагами. Красная пульпа представлена губчатой сетью синусоидных капилляров, выстланных удлинёнными эндотелиоцитами, лежащими на толстой, прерывистой, обручеподобной базальной мембране. Между эндотелиоцитами имеются большие межклеточные пространства. С синусоидами связаны ретикулярные клетки и ретикулярные волокна. Селезёночные тяжи содержат ретикулярные клетки, **макрофаги**, **плазматические клетки** и вышедшие из сосудистого русла форменные элементы крови.

Для понимания структуры селезёнки следует знать её кровоснабжение. Селезёночная артерия, проникающая в селезёнку через её ворота, распадается на ветви, проходящие в трабекулах — трабекулярные артерии, которые, выходя из трабекул в пульпу, переходят в пульпарные артерии. В паренхиме селезёнки пульпарная артерия проходит через периартериальные лимфатические влагалища и лимфатические узелки, в которых её называют центральной артерией. **Центральные артерии**, теряя свои периартериальные лимфатические влагалища, проходят в красную пульпу, где распадаются на многочисленные мелкие прямые сосуды, известные как **кисточковые артериолы**. В них выделяют три отдела: **артериолы пульпы**, **гильзовые артериолы** и **терминальные артериальные капилляры**. Дренируются ли терминальные артериальные капилляры синусоидами (закрытое кровообращение) или они заканчиваются как открытые сосуды в селезёночных пульпарных тяжах (открытое кровообращение), до сих пор окончательно не определено. Из селезёночных синусов кровь оттекает по пульпарным венам, которые впадают в трабекулярные вены, которые, в свою очередь, сливаясь, формируют селезёночную вену.

ВИЛОЧКОВАЯ ЖЕЛЕЗА (ТИМУС)

Вилочковая железа — лимфоидный орган, состоящий из двух долей и расположенный в средостении. Сзади к ней прилежат крупные магистральные кровеносные сосуды (схема 9–2). Её основными функциями являются формирование, становление и разрушение Т-лимфоцитов. Иммунонекомпетентные предшественники Т-лимфоцитов, поступившие в вилочковую железу, становятся иммунокомпетентными и затем поступают в кровоток. Т-лимфоциты, которые приобрели аутореактивные свойства, в кровоток не поступают и разрушаются в корковом веществе. Снаружи вилочковая железа покрыта тонкой соединительнотканной капсулой, от которой в глубь органа отходят тяжи — перегородки, разделяющие железу на дольки. Вилочковая железа, в отличие от селезёнки и лимфатических узлов, развивается из энтодермального зачатка, который в последующем заселяется лимфоцитами. Вилочковая железа не имеет лимфатических узлов. В её ткани выделяют наружное корковое вещество (тёмноокрашенное) и внутреннее мозговое вещество (окрашенное светлее, чем корковое вещество). В состав коркового вещества входят эпителиоретикулярные клетки, макрофаги и малые Т-лимфоциты (тимоциты). Мозговое вещество состоит из эпителиоретикулярных клеток, больших Т-лимфоцитов и телец вилочко-

вой железы (тельца Гассалья). Кровеносные сосуды проникают в вилочковую железу по соединительнотканным перегородкам, вместе с которыми они проходят всё мозговое вещество до его границы с корковым. Здесь они, выходя в паренхиме вилочковой железы, образуют капиллярные петли, идущие к корковому веществу. Эти капилляры непрерывного типа снаружи окружены эпителиоретикулярными клетками, формирующими гематотимусный барьер, который отделяет лимфоциты коркового вещества вилочковой железы от кровотока. Благодаря такому барьеру антигены, циркулирующие в крови, не влияют на процесс становления иммунокомпетентных Т-лимфоцитов, происходящий в вилочковой железе. Эпителиоретикулярные клетки также образуют специализированный барьер между корковым и мозговым веществами вилочковой железы. Сосуды мозгового вещества не формируют гематотимусного барьера. Кровь от вилочковой железы оттекает по венам мозгового вещества, в которые поступает кровь из капилляров как коркового, так и мозгового вещества. Вилочковая железа достигает максимального развития вскоре после рождения, но после полового созревания она почти исчезает, заменяясь жировой тканью (возрастная инволюция), сохраняя при этом способность формировать Т-лимфоциты даже у взрослого организма.

ИММУННЫЙ ОТВЕТ

В результате взаимодействия первичных клеточных компонентов иммунной системы (лимфоцитов) с АПК развиваются реакции иммунного ответа. Эти реакции строго контролируются и управляются, однако детальное описание их механизмов не входит в наши задачи, поэтому мы изложим только суть механизмов иммунного процесса.

Клетки иммунной системы

Клетки иммунной системы можно подразделить на три категории: клоны Т- и В-лимфоцитов, клоны ЕК-клеток и клоны АПК. Клон — группа идентичных клеток небольшой численности, каждая из которых способна распознавать и реагировать на один специфический эпитоп (антигенную детерминанту) либо на несколько очень тесно связанных между собой эпитопов. После контакта со специфическим эпитопом и определёнными цитокинами покоящиеся Т- и В-лимфоциты активируются, пролиферируют и дифференцируются в эффекторные клетки. Антиген-представляющие клетки (АПК) (например, макрофаги) участвуют в иммунном процессе, фагоцитируя инородные вещества и расщепляя их до эпитопов. Затем АПК представляют эти эпитопы на своей цитолемме в соединении с молекулами главного комплекса гистосовместимости (молекулами ГКГ) и другими маркерами, связанными с мембраной. Следует отметить, что у людей молекулы ГКГ носят название антигенов лейкоцитов человека (молекулы АЛЧ).

Т-лимфоциты (Т-клетки)

Пре-Т-лимфоциты иммунонекомпетентны, пока не проникают в корковое вещество вилочковой железы, где под влиянием микроокружения они экспрессируют Т-клеточные рецепторы (ТкР) и маркеры дифференцировочного антигена (CD2, CD3, CD4, CD8 и CD28), становясь иммунокомпетентными. Став однажды иммунокомпетентным, Т-лимфоцит либо выходит в мозговое вещество вилочковой железы, либо умерщвляется, если он приобрёл аутореактивные свойства. В мозговом веществе Т-лимфоциты теряют маркеры либо CD4, либо CD8, превращаясь в CD8⁺- или CD4⁺-клетки, соответ-

ственно. Эти клетки выходят в кровеносные сосуды мозгового вещества, чтобы пополнить популяцию циркулирующих лимфоцитов.

В состав Т-лимфоцитов входит несколько подгрупп клеток, ответственных не только за клеточно-опосредованный иммунный ответ, но и способствующих антиген-опосредованной реакции В-лимфоцитов к тимус-зависимым антигенам. Для выполнения своих функций Т-лимфоциты имеют в своей цитолемме особые интегральные белки. Один из них — ТкР — способен распознавать специфический эпитоп, на который генетически запрограммирован Т-лимфоцит. Однако Т-лимфоциты могут распознать только те эпитопы, которые связаны с молекулами ГКГ, присутствующими на поверхности АПК. Таким образом, можно сказать, что Т-лимфоциты ограничены по ГКГ (рестрикция по ГКГ).

а. *Т-хелперы* подразделяют на две подгруппы: Тх₁ и Тх₂, при этом они имеют CD4⁺. Тх₁ координируют клеточно-опосредованный иммунный ответ, тогда как Тх₂ контролируют антиген-опосредованный иммунный ответ. Тх₁ продуцируют и выделяют цитокины (например, интерлейкин-2, γ-интерферон и пр.), изменяющие иммунный ответ. Тх₂ продуцируют и выделяют интерлейкины (Ил-4, Ил-5 и Ил-6), которые стимулируют пролиферацию и дифференцировку В-лимфоцитов в плазматические клетки, вырабатывающие антитела.

б. *Т-цитотоксические лимфоциты (Тц-клетки)* — клетки CD8⁺. После контакта с комплексом «ГКГ-эпитоп» АПК и после активации Ил-2 Тц-клетки, делясь митозом, формируют множество Тц. Тц-клетки, выделяя перфорины и фрагментины, умерщвляют инородные и аутоантигенные клетки (например, поражённые вирусом) (схема 9-4).

в. *Т-супрессорные клетки (Тс-клетки)* — клетки CD8⁺, которые, подавляя активность других клеток иммунной системы, изменяют и останавливают развитие иммунного ответа. Считается, что они предотвращают возникновение аутоиммунной

реакции. Следует помнить, что некоторые исследователи подвергают сомнению факт существования Тс-клеток.

- г. *Т-клетки памяти* — иммунокомпетентные клетки, потомки активированных Т-лимфоцитов, которые активно делятся митозом в ответ на антигенное воздействие. Эти длительно живущие циркулирующие клетки принадлежат к определённому клону и увеличивают количество его клеток. Именно увеличение числа клеток клона ответственно за **вторичный иммунный ответ** (более быстрый и более интенсивный) на повторное столкновение организма с антигеном.

В-лимфоциты (В-клетки)

В-лимфоциты формируются и становятся иммунокомпетентными в красном костном мозге. Они постулают в кровоток, формируют клоны, которые, расселяясь по различным лимфоидным органам, ответственны за **гуморальный иммунный ответ**. Вместо ТкР В-лимфоциты на своей цитолемме имеют антитела (IgD или мономерная форма IgM) — **мембранные иммуноглобулины (м-Ig)**. Мембранные иммуноглобулины В-лимфоцита имеют одинаковые эпитопы. В отличие от Т-лимфоцитов, В-лимфоциты могут, выполняя роль антиген-представляющих клеток, представлять комплекс «ГКГ II-эпитоп» клеткам Тх₁.

После активации В-лимфоциты вырабатывают и выделяют Ил-12 — цитокин, способствующий формированию Тх₁. В процессе гуморального иммунного ответа В-лимфоциты делятся, в результате формируются плазматические клетки и В-лимфоциты памяти (схема 9-3).

- а. *Плазматические клетки* — дифференцированные клетки, не имеющие мембранных иммуноглобулинов на своей поверхности. Плазматические клетки представляют собой «фабрики антител», которые синтезируют и выделяют огромное количество молекул одного и того же антитела, специфического против конкретного эпитопа, хотя оно может перекрёстно взаимодействовать со сходными эпитопами.

- б. *В-клетки и Т-клетки памяти* сходны. Это долгоживущие циркулирующие клетки, которые относятся к особому клону и увеличивают численность его клеток. Также В-клетки памяти стимулируют увеличение числа клеток клона, ответственного за вторичный иммунный ответ при повторном столкновении организма с тем же самым антигеном.

Естественные киллерные клетки

Естественные киллерные клетки (ЕК-клетки) — подвид 0-лимфоцитов. Они не имеют на своей поверхности антигенных детерминант, характерных для Т- или В-лимфоцитов, хотя и являются иммунокомпетентными клетками, так как формируются в костном мозге. ЕК-клетки умерщвляют клетки, повреждённые вирусом, и опухолевые клетки **неспецифическим** способом без участия молекул ГКГ. ЕК-клетки также распознают Fc-фрагменты антител, связанные с эпитопами на поверхности патологически изменённых клеток. После активации ЕК-клетки выделяют перфорины и фрагментины, которые механизмом **антитело-обусловленной клеточно-зависимой цитотоксичности** умерщвляют патологически изменённые клетки. Перфорины, встраиваясь в плазмолемму клеток-мишеней, формируют в ней поры, тогда как фрагментины вызывают у клетки-мишени апоптоз.

Антиген-представляющие клетки

Антиген-представляющие клетки (АПК), макрофаги и В-лимфоциты на своей цитолемме имеют молекулы главного комплекса гистосовместимости II класса (молекулы ГКГ II), тогда как все другие клетки обладают молекулами ГКГ I.

АПК фагоцитируют и расщепляют антиген на **эпитопы** (очень мелкие антигенные пептиды длиной 7–11 аминокислот). Затем эпитопы, присоединяясь к молекуле ГКГ II, формируют комплексы «ГКГ II-эпитоп», которые перемещаются на внешнюю сторону цитолеммы. Комплекс «ГКГ II-эпитоп» АПК распознаётся Т-клеточным рецептором (ТкР) совместно с молекулой CD4 клеток Тх₁ или Тх₂. Этот процесс известен как **реакция по ГКГ II** (схема 9-5).

АПК и макрофаги вырабатывают и выделяют ряд цитокинов, которые модулируют иммунный ответ: Ил-1 стимулирует Т-хелперные клетки и самоактивизирующиеся макрофаги; простагландин Е₂ ослабляет некоторые иммунные реакции. Цитокины типа γ -интерферона, выделяемые как макрофагами, так и лимфоцитами, увеличивают фагоцитарную и цитолитическую avidность макрофагов.

ЛИМФАТИЧЕСКИЕ УЗЛЫ

С выпуклой стороны в лимфатические узлы входят **приносящие лимфатические сосуды**, по которым лимфа поступает в подкапсульные синусы. Проходя через лимфатический узел, лимфа последовательно протекает через подкапсульные, вокругузелковые и мозговые синусы. Из мозговых синусов лимфа поступает в

ворота лимфатического узла, откуда по выносящим лимфатическим сосудам покидает лимфатический узел. Корковое вещество разделено на несколько отсеков, в каждом из которых расположен лимфатический узелок, содержащий многочисленные В-лимфоциты, антиген-представляющие клетки и макрофаги. Область лимфатического узла между корковым и мозговым веществом называют глубокой корой (паракортикальной зоной). В ней содержатся главным образом Т-лимфоциты, антиген-представляющие клетки и макрофаги. Клетки, созревающие в корковом веществе или в глубокой коре, мигрируют в мозговое вещество, где формируют мозговые тяжи, состоящие из Т-, В-лимфоцитов и плазматических клеток. Из мозговых тяжей Т- и В-лимфоциты поступают в синусы и по выносящим лимфатическим сосудам покидают лимфатический узел. Лимфоциты поступают в лимфатический узел не только с лимфой по лимфатическим сосудам, но также и с кровью по кровеносным сосудам. Кровеносные сосуды (артериолы) проникают в ворота лимфатического узла и по соединительнотканым трабекулам идут до глубокой коры, где лимфоциты выходят из кровотока через сосуды с высоким эндотелием (посткапиллярные вены).

СЕЛЕЗЁНКА

Ветви селезёночной артерии (трабекулярные артерии) по трабекулам проникают в глубь селезёнки, где выходят из трабекул в белую пульпу. В пульпе вокруг артерий, называемых центральными, есть периартериальное лимфатическое влагалище (ПЛВ), состоящее из Т-лимфоцитов. По ходу центральных артерий

в ПЛВ расположены лимфатические узелки, состоящие главным образом из В-лимфоцитов. После того как центральные артерии теряют своё лимфатическое окружение, они многократно ветвятся, образуя прямые сосуды (кисточковые артериолы), в которых выделяют три участка: артериолы пульпы, гильзовые капилляры и терминальные артериальные капилляры. Терминальные артериальные капилляры формируют селезёночные синусоиды (замкнутое кровообращение) или оканчиваются свободно в красной пульпе (незамкнутое кровообращение). Красная пульпа состоит из синусоидов, сети ретикулярных волокон и клеток селезёночных тяжей. В области контакта белой и красной пульпы (маргинальная зона) располагаются синусоиды наименьшего диаметра. Капилляры, исходящие из центральных артерий, несут кровь в синусы маргинальной зоны. Антиген-представляющие клетки маргинальной зоны проверяют эту кровь на наличие антигенов и инородных веществ.

ВИЛОЧКОВАЯ ЖЕЛЕЗА (ТИМУС)

Корковое вещество вилочковой железы полностью отделено эпителиоретикулярными клетками от сосудистых и соединительнотканых элементов. Эпителиоретикулярные клетки развиваются из третьего глоточного кармана и мигрируют в развивающуюся вилочковую железу. В корковом веществе эпителиоретикулярные клетки формируют трёхмерную сеть, в петлях которой созревают Т-лимфоциты. Хотя выделяют шесть типов эпителиоретикулярных клеток (три в корковом и три в мозговом веществе), все они име-

Клинические аспекты

Болезнь Ходжкина (лимфогранулематоз)
Болезнь Ходжкина — злокачественная гиперплазия лимфоидной ткани, наиболее часто встречающаяся в молодом возрасте. Первоначально клинически протекает бессимптомно и только при физикальном обследовании выявляют гепато- и спленомегалию, лимфаденопатию (множественные, различных размеров, округлые, плотные, чаще безболезненные лимфатические узлы, образующие конгломераты). Другими клиническими проявлениями заболевания являются: снижение массы тела, повышенная температура, снижение аппетита и общая слабость. Характерной гистологической особенностью болезни Ходжкина является наличие легко различимых клеток Березов-

ского—Рид—Штернберга (крупные клетки с двумя гигантскими бледными овальными ядрами).

Синдром Вискотта—Олдрича

Синдром Вискотта—Олдрича — наследственное иммунодефицитное состояние, которым преимущественно болеют мальчики, проявляется экземой, тромбоцитопенией и лимфоцитопенией (как В-, так и Т-лимфоцитов). Иммунодефицит приводит у этих детей к рецидивирующим, тяжело протекающим бактериальным инфекциям и кровотечениям. Дети, страдающие синдромом Вискотта—Олдрича, умирают в раннем возрасте. У большинства пациентов, выживших в первые десять лет жизни, в дальнейшем развивается либо лейкоз, либо лимфома.

ют одинаковую морфологию: крупные бледные клетки с большим овальным ядром. Эпителиоретикулярные клетки продуцируют тимозин, сывороточный тимусный фактор и тимопоэтин, которые облегчают превращение незрелых Т-лимфоцитов в иммунокомпетентные клетки. В процессе этой трансформации, происходящей в корковом веществе вилочковой железы, в незрелых Т-лимфоцитах (тимоцитах) происходит реаранжировка генов. На своей цитолемме они экспрессиру-

ют ТкР и маркёры дифференцировочного антигена (особенно CD2, CD3, CD4 и CD8).

Большинство Т-лимфоцитов гибнет в процессе миграции из коркового вещества в мозговое и фагоцитируется макрофагами. Полагают, что эти клетки были генетически запрограммированы на распознавание собственных белков организма как антигенов. В мозговом веществе вилочковой железы Т-лимфоциты теряют маркёры либо CD4, либо CD8, превращаясь в CD8⁺- и CD4⁺-клетки, соответственно.

Краткое изложение гистологической организации

Лимфоидная ткань в организме представлена в диффузной форме и в виде инкапсулированных узлов. Главной клеткой иммунной системы является лимфоцит. Выделяют три вида лимфоцитов: **В-**, **Т-** и **В-Т-** лимфоциты. Помимо лимфоцитов в лимфоидной ткани имеется целый ряд других клеток (макрофаги, ретикулярные, плазматические, дендритные и АПК), выполняющих важные функции в иммунной системе.

ЛИМФАТИЧЕСКИЙ УЗЕЛ

Капсула

Лимфатические узлы, как правило, располагаются в толще жировой ткани. Снаружи они окружены капсулой, представленной плотной неоформленной соединительной тканью, в которой имеются многочисленные коллагеновые и единичные эластические волокна, а также гладкомышечные клетки. Приносящие лимфатические сосуды проникают в лимфатический узел с выпуклой стороны. Лимфатические и кровеносные сосуды, по которым из лимфатических узлов оттекают лимфа и кровь, покидают лимфатический узел в области ворот.

Корковое вещество

Лимфатические узелки располагаются в корковом веществе лимфатического узла и состоят из темноокрашенной короны (представленной главным образом **В-** лимфоцитами) и светлоокрашенных центров размножения (представленных активированными **В-** лимфобластами, макрофагами и фолликулярными дендритными клетками). От капсулы в глубь коркового вещества лимфатического узла отходят соединительнотканые трабекулы, разделяющие кору на отсеки. В подкапсульных и вокругузелковых синусах расположены лимфоциты, ретикулярные клетки и макрофаги.

Глубокая кора (околокорковое вещество)

На границе коркового и мозгового вещества лимфатического узла располагается околокорковое вещество (паракортикальная зона). Оно содержит в основном **Т-** лимфоциты. В около-

корковом веществе находятся **посткапиллярные вены** с характерным для них кубическим эндотелием.

Мозговое вещество

В мозговом веществе располагаются соединительнотканые **трабекулы**, **мозговые тяжи** (состоящие из макрофагов, плазматических клеток и лимфоцитов) и **мозговые перфорированные синусы**, выстланные эндотелиоцитами. Синусы содержат лимфоциты, плазматические клетки и макрофаги. В области ворот лимфатического узла его капсула утолщена, а лимфатических узелков мало.

Ретикулярные волокна

При специальных методах окрашивания (серебрение) в лимфатическом узле выявляется обширная сеть ретикулярных волокон, представляющих собой трёхмерный сетчатый каркас лимфатического узла.

МИНДАЛИНЫ

Нёбная миндалина

Эпителий

Снаружи нёбная миндалина покрыта многослойным плоским неороговевающим эпителием, который выстилает также и крипты миндалины. В толще эпителиального пласта часто находятся лимфоциты, мигрирующие из миндалины через эпителий в крипты.

Лимфатические узелки

Окружают крипты и часто имеют центры размножения.

Капсула

Плотная неоформленная соединительнотканная капсула отделяет миндалину от подлежащей мускулатуры стенки глотки. Септы, отходящие от капсулы, проникают вглубь миндалины.

Железы

Отсутствуют.

Глоточные миндалины

Эпителий

Многорядный реснитчатый цилиндрический эпителий покрывает главным образом свобод-

ную поверхность миндалина, а также её складки, имеющие сходство с криптами. В толще эпителиального пласта могут находиться лимфоциты, мигрирующие через эпителий в крипты.

Лимфатические узелки

Большинство лимфатических узелков имеют центры размножения.

Капсула

Тонкая капсула отделяет миндалину от подлежащих тканей. Её септы проникают в глубь миндалина.

Железы

В соединительной ткани, расположенной под капсулой миндалина, имеются белково-слизистые железы. Их выводные протоки, пройдя через миндалину, открываются на поверхности эпителия.

Язычные миндалины

Эпителий

Язычная миндалина покрыта многослойным плоским неороговевающим эпителием, который выстилает также и её мелкие крипты.

Лимфатические узелки

Большинство лимфатических узелков имеют центры размножения.

Капсула

Капсула очень тонкая, порой выражена нечётко.

Железы

Протоки белково-слизистых желёз открываются в основание крипт.

СЕЛЕЗЁНКА

Капсула

Селезёнка расположена в брюшной полости и не окружена жировой тканью. Снаружи капсула селезёнки покрыта мезотелием. В области ворот толщина капсулы наибольшая. Капсула представлена плотной неоформленной волокнистой соединительной тканью, в которой имеются многочисленные коллагеновые волокна, некоторое количество эластических волокон и гладкомышечных клеток. От капсулы в глубь пульпы селезёнки отходят соединительнотканые трабекулы, по которым проходят кровеносные сосуды.

Белая пульпа

Белая пульпа представлена периартериальными лимфатическими влагалищами и лимфатическими узелками с центрами размножения.

И периартериальные лимфатические влагалища (содержащие Т-лимфоциты), и лимфатические узелки (содержащие В-лимфоциты) окружают ацентрично расположенную центральную артерию. Её наличие в лимфатическом узелке является отличительной особенностью селезёнки.

Маргинальная зона

Между белой и красной пульпами расположены менее плотные, чем в белой пульпе, скопления лимфоцитов, макрофагов и плазматических клеток, поступающих сюда из многочисленных капилляров, отходящих от центральной артерии.

Красная пульпа

Красная пульпа представлена пульпарными тяжами и венозными синусами (синусоидами). Пульпарные тяжи состоят из тонких ретикулярных волокон, ретикулярных и плазматических клеток, макрофагов и форменных элементов крови. Синусоиды выстланы удлинёнными прерывистыми эндотелиальными клетками, лежащими на толстой, прерывистой, обрубчеподобной базальной мембране и/или ретикулярных волокон. В красной пульпе расположены многочисленные ветви кисточковых артериол: артериолы пульпы, гильзовые артериолы и терминальные артериальные капилляры. Кровообращение в красной пульпе и открытое, и закрытое.

Ретикулярные волокна

При использовании специальных методов окрашивания (серебрение) выявляется обширная сеть ретикулярных волокон, формирующих каркас селезёнки.

ВИЛОЧКОВАЯ ЖЕЛЕЗА (ТИМУС)

Капсула

Капсула, покрывающая вилочковую железу — тонкая. Она представлена плотной неоформленной соединительной тканью с многочисленными коллагеновыми и незначительным количеством эластических волокон. От капсулы в паренхиму железы отходят междольковые трабекулы, разделяющие её на дольки, не полностью отграниченные друг от друга.

Корковое вещество

В корковом веществе не содержится ни лимфатических узелков, ни плазматических кле-

ток. Оно состоит из светлоокрашенных эпителиоретикулярных клеток, макрофагов и плотно прилежащих друг к другу тёмноокрашенных малых Т-лимфоцитов (тимоцитов), придающих корковому веществу тёмный вид. В корковом веществе расположено небольшое количество кровеносных сосудов (капилляров), окружённых эпителиоретикулярными клетками.

Мозговое вещество

Мозговое вещество окрашивается светлее коркового и объединяет между собой дольки железы. В нём содержатся плазматические клетки, лимфоциты, макрофаги и эпителиоретикулярные клетки, а также тельца вилочковой железы (тельца Гассалья) — характерный признак мозгового вещества вилочковой железы. Тельца Гас-

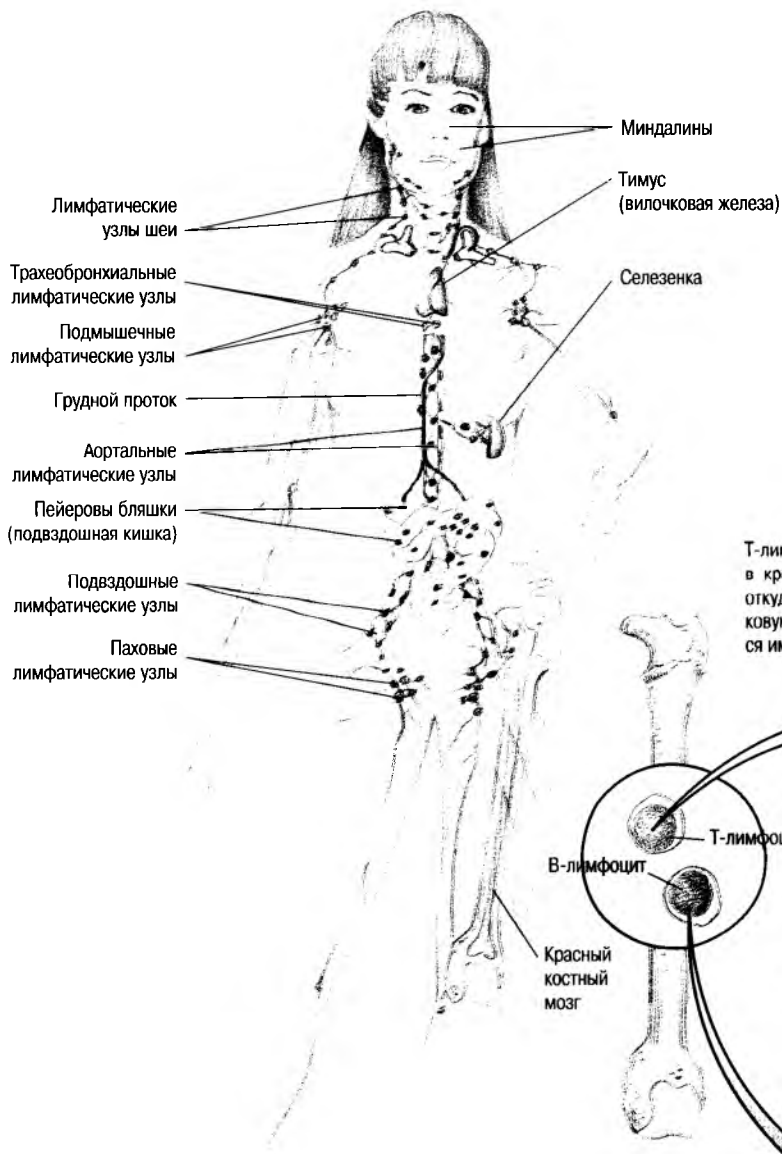
салья представляют собой концентрически расположенные эпителиоретикулярные клетки.

Инволюция

Вилочковая железа начинает подвергаться обратному развитию вскоре после полового созревания. При этом корковое вещество становится менее плотным за счёт снижения содержания в нём лимфоцитов и эпителиоретикулярных клеток и замены их жировой тканью. В мозговом веществе возрастает количество телец Гассалья, при этом они также увеличиваются в размерах.

Ретикулярные волокна и синусоиды

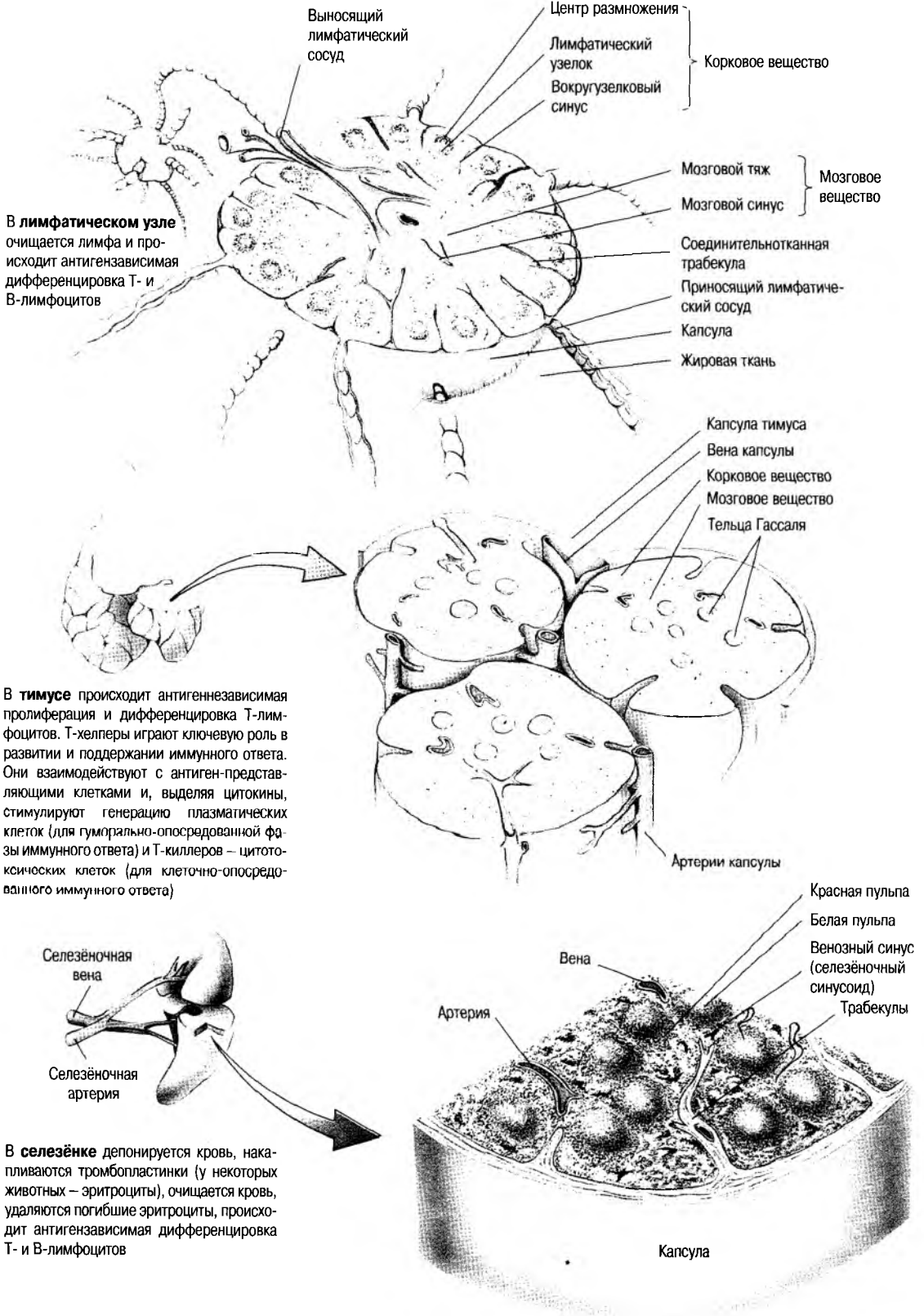
В вилочковой железе не имеется ни ретикулярных волокон, ни синусоидов.



В состав иммунной системы входят **инкапсулированные органы** (лимфатические узлы, миндалины, тимус и селезенка) и **диффузная лимфоидная ткань**, представленная лимфоидными клетками (В-, Т-лимфоцитами, плазматическими клетками, макрофагами и АПК), лежащими как диффузно, так и в виде рыхлых конгломератов. Часто эти клетки формируются в лимфатических узелках, которые всегда присутствуют в кишечнике (лимфоидная ткань кишечной трубки и пейеровы бляшки – ЛТКТ), в бронхах (бронхососцирированная лимфоидная ткань – БАЛТ) и в слизистых оболочках различных органов (лимфоидные образования слизистых оболочек – ЛОСО).



Зрелые и иммунокомпетентные клетки рециркулируют между органами лимфоидной системы по кровеносным и лимфатическим сосудам.



Антигензависимая перекрёстная «сшивка» поверхностных антител активирует В-лимфоцит, который помещает комплекс «ГКГ II–эпитоп» на внешнюю сторону своей цитолеммы.

T_H2 -клетки своими ТкР и молекулами CD4 распознают комплекс «ГКГ II–эпитоп» на цитолемме В-лимфоцита. Связывание молекулы CD4 В-лимфоцита с CD40 рецептором T_H2 -лимфоцита стимулирует пролиферацию В-лимфоцита и выделение Ил-4, Ил-5 и Ил-6 T_H2 -лимфоцитом.

Ил-4, Ил-5 и Ил-6 стимулируют активацию В-лимфоцитов и дифференцировку их в плазматические клетки и В-клетки памяти.

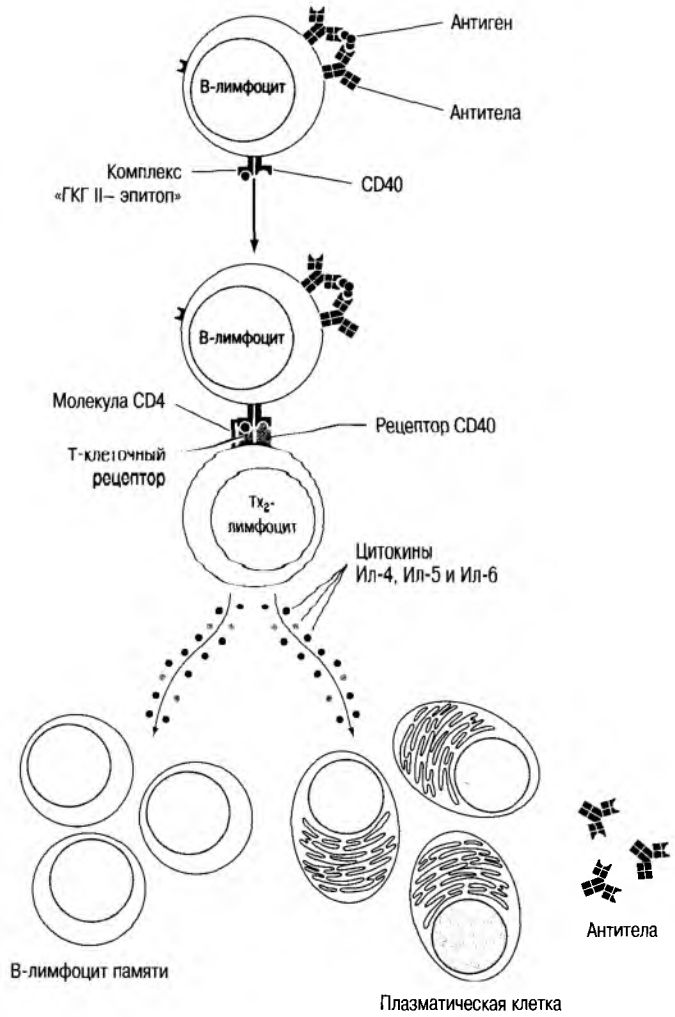


СХЕМА 9-4 ■ Активация цитотоксического Т-лимфоцита и умерщвление клеток, поражённых вирусом

ТкР и молекула CD4 Тх₂-клетки связываются с комплексом «ГКГ II–эпитоп» на цитолемме АПК. В результате на цитолемме АПК экспрессируется молекула B7, которая, связываясь с молекулой CD28 Тх₂-клетки, стимулирует выделение АПК Ил-2.

Та же самая АПК экспрессирует комплекс «ГКГ I–эпитоп», который распознаётся молекулой CD8 и ТКР цитотоксического Т-лимфоцита. Одновременно с этим молекула CD28 цитотоксического Т-лимфоцита связывается с молекулой B7 на плазмолемме АПК. Эти взаимодействия стимулируют экспрессию рецепторов Ил-2 на цитолемме цитотоксического Т-лимфоцита. Связывание Ил-2 (выделенного Тх₁-клеткой) с рецептором Ил-2 цитотоксического Т-лимфоцита стимулирует его пролиферацию.

На цитолемме клеток, поражённых вирусом, экспрессируется комплекс ГКГ I–эпитоп, который распознаётся и связывается с молекулой CD8 и ТКР вновь сформированных цитотоксических Т-лимфоцитов. В результате стимулируется секреция перфоринов и фрагментов цитотоксическими Т-лимфоцитами. Перфорины, встраиваясь в цитолемму клетки, поражённой вирусом, формируют в ней поры, в результате чего клетка гибнет. Фрагменты стимулируют у клеток, поражённых вирусом, апоптоз.

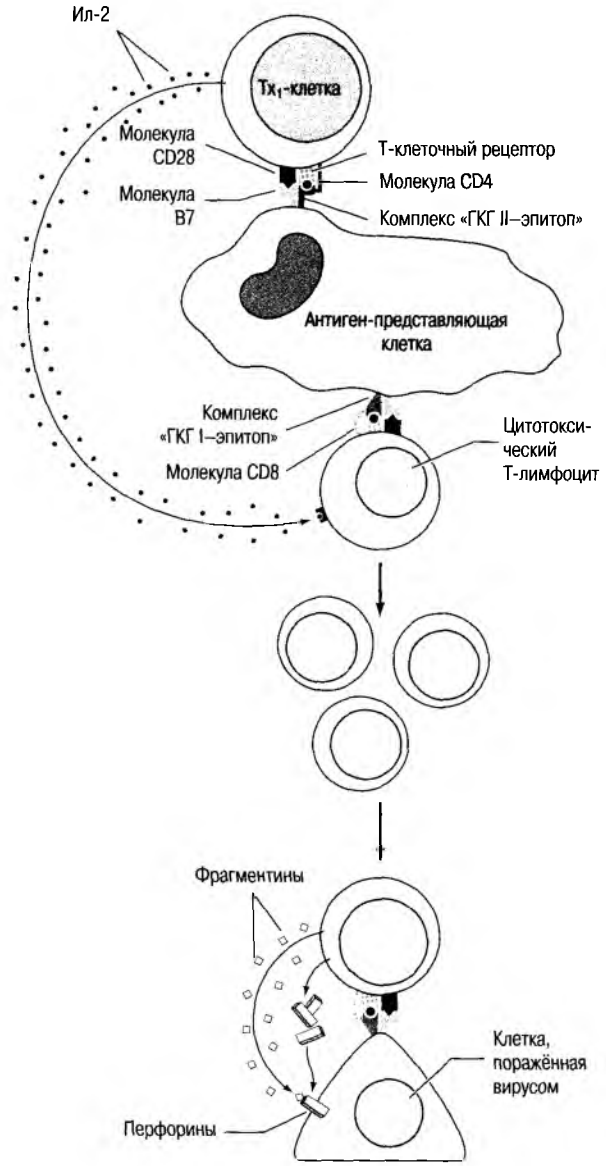
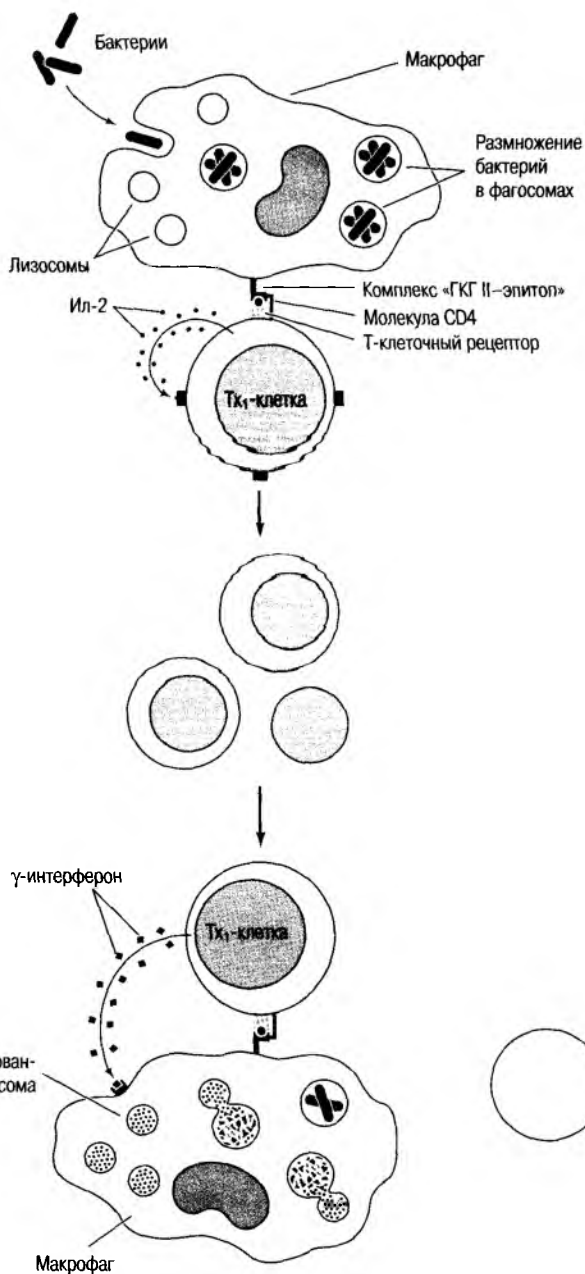


СХЕМА 9-5 ■ Активирование макрофагов T_H₁-клетками

На цитолемме макрофагов, поражённых бактериями, имеются комплексы «ГКГ II–эпитоп», которые распознаются и связываются с молекулой CD4 и T_HP T_H₁-клетки. В итоге T-лимфоциты активируются. Они выделяют Ил-2 и одновременно с этим экспрессируют на своей цитолемме рецепторы к Ил-2. Связывание молекул Ил-2 с соответствующими рецепторами стимулирует пролиферацию T_H₁-клеток.



T_HP и молекулы CD4 вновь сформированных T_H₁-клеток распознают и связываются с комплексами «ГКГ II–эпитоп» на цитолемме макрофагов, заражённых бактериями. В результате T_H₁-клетки активируются и выделяют γ-интерферон – цитокин, который стимулирует макрофаг разрушать поглощённые им бактерии.

ФОТО 1 Лимфоидная инфильтрация собственной пластинки слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Соединительная ткань, находящаяся под эпителием слизистых оболочек, обычно содержит свободные скопления лимфоцитов и плазматических клеток, как показано на этой микрофотографии. Найдите однослойный цилиндрический эпителий. В нём видны ядра эпителиальных клеток, а также тёмные, интенсивно окрашенные ядра лимфоцитов (стрелки), мигрирующие из собственной пластинки слизистой оболочки (соединительная ткань) в просвет кишки. Обратите внимание на млечный сосуд — слепо начинающийся лимфатический канал, содержащий лимфу. Эти сосуды можно узнать по отсутствию в их просвете эритроцитов.

ФОТО 3 Лимфатический узелок подвздошной кишки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

На этой микрофотографии при более высоком увеличении, по сравнению с фото 2, представлен лимфатический узелок пейеровых бляшек подвздошной кишки обезьяны. Обратите внимание, что светлоокрашенный центр размножения окружён тёмной короной, состоящей из плотного скопления малых лимфоцитов. Вокруг интенсивно окрашенного ядра у них располагается мизерный объём цитоплазмы, за счёт чего лимфоциты имеют тёмный вид. В ответ на антигенную стимуляцию в лимфатических узелках формируются центры размножения, состоящие из лимфобластов и плазмобластов. Ядра этих клеток окрашены менее интенсивно, чем у малых лимфоцитов, за счёт чего центры размножения имеют более светлый вид, чем корона. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 4.

ФОТО 2 Лимфатический узелок подвздошной кишки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

Представленный на этой микрофотографии лимфатический узелок — часть сгруппированных лимфатических узелков, известных как пейеровы бляшки. Просвет тонкой кишки выстлан однослойным цилиндрическим эпителием с многочисленными бокаловидными клетками. Эпителий, покрывающий лимфатический узелок, изменён: инфильтрирован лимфоцитами, не содержит бокаловидных клеток, его клетки ниже, чем в прилежащих участках эпителия. Обратите внимание, что в этом лимфатическом узелке отсутствует центр размножения. В состав лимфатического узелка входит несколько типов клеток, которые можно распознать по размерам ядер и степени уплотнения в них хроматина (см. фото 3 и 4). Хотя этот лимфатический узелок не имеет капсулы, соединительная ткань между ним и гладкой мышечной тканью не инфильтрирована лимфоцитами.

ФОТО 4 Центр размножения лимфатического узелка подвздошной кишки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

На этой микрофотографии при более высоком увеличении показана область, ограниченная рамкой на фото 3. Обратите внимание, что по периферии центра размножения расположены малые лимфоциты. Об активности этого центра свидетельствует наличие фигур митоза (стрелки), а также наличие в нём многочисленных лимфобластов и плазмобластов. Центр размножения — место продукции малых лимфоцитов, которые затем из него мигрируют на периферию лимфатического узелка, формируя его корону.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

Co	корона	GC	бокаловидная клетка	PB	плазмобласт
CT	соединительная ткань	L	просвет	PC	плазматическая клетка
E	эпителий	La	лимфатический капилляр	PP	пейерова бляшка
FAE	эпителий, покрывающий лимфатический узелок	LB	лимфобласт	SM	гладкая мышца
Gc	центр размножения	Ly	малый лимфоцит		
		N	ядро		



ФОТО 1

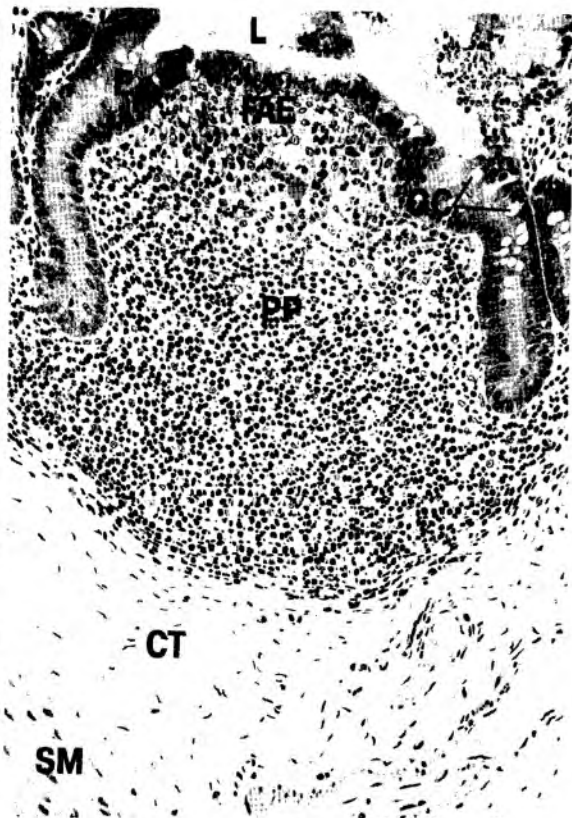


ФОТО 2

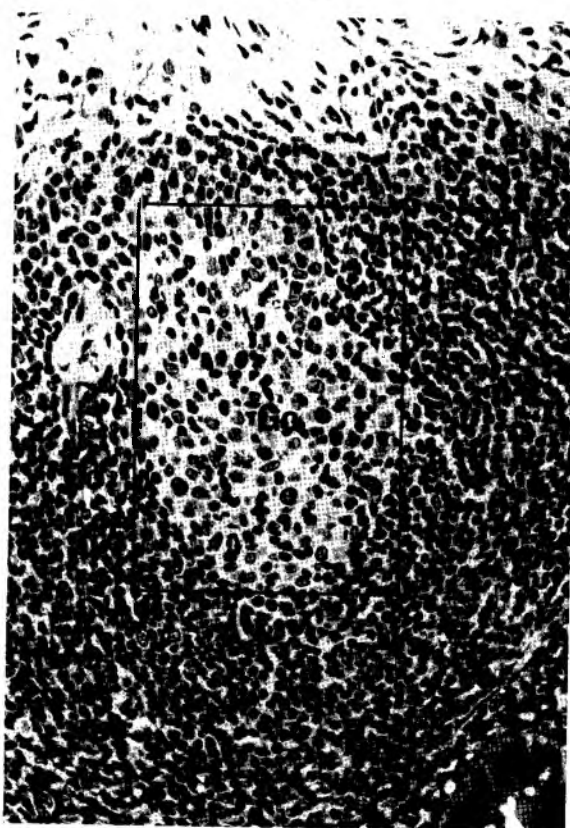


ФОТО 3

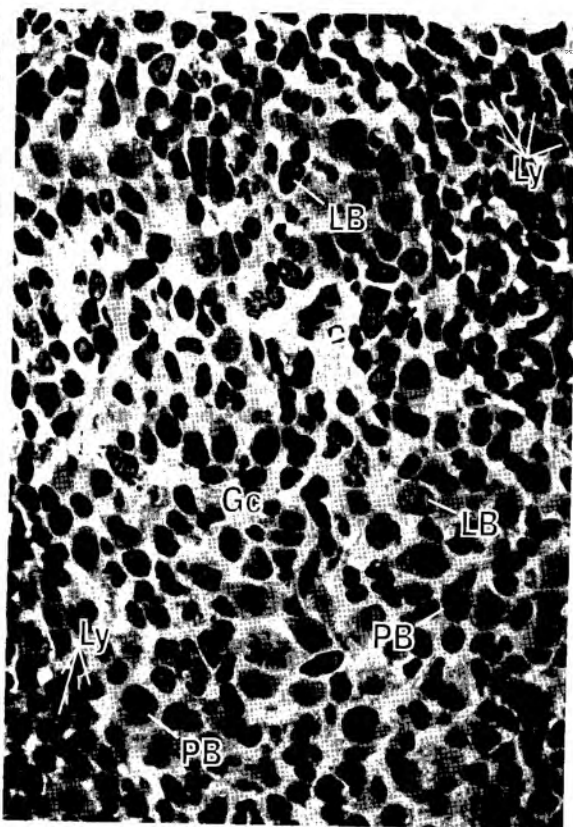


ФОТО 4

ФОТО 1 Лимфатический узел. Заливка в парафин. × 14

Лимфатические узлы — органы бобовидной формы, имеющие выпуклую и вогнутую (ворота) поверхности. Снаружи они покрыты соединительнотканной капсулой, от которой в глубь лимфатического узла отходят трабекулы, разделяя его мозговое вещество на части, что особенно отчётливо видно в корковом веществе — по периферии органа. Более светлоокрашенные отделы в центре лимфатического узла — мозговое вещество. На границе мозгового и коркового вещества располагается глубокая кора (околомозговое вещество). Обратите внимание, что в корковом веществе имеются многочисленные лимфатические узелки. У многих из них есть центры размножения, где располагаются В-лимфоциты, в то время как околомозговое вещество содержит большое количество Т-лимфоцитов. Мозговое вещество представлено многочисленными синусами, мозговыми тяжами и соединительнотканными трабекулами, содержащими кровеносные сосуды. Мозговые тяжи состоят из лимфоцитов, макрофагов и плазматических клеток. Лимфа, проходя через лимфатический узел, фильтруется в его синусах, при этом чужеродные вещества удаляются из неё путем фагоцитоза макрофагами синусов.

ФОТО 2 Лимфатический узел обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

Приносящие лимфатические сосуды входят в лимфатический узел с выпуклой поверхности. Они имеют клапаны, которые регулируют ток лимфы. Лимфа из приносящих лимфатических сосудов поступает в подкапсульный синус, в котором содержатся многочисленные макрофаги, лимфоциты и антиген-представляющие клетки. Изнутри синусы выстланы эндотелиальными клетками, которые также располагаются на тонких коллагеновых волокнах, охватывающих синус, что создаёт завихрения при токе лимфы по синусам. Из подкапсульных синусов лимфа оттекает сначала в вокругузелковые, а затем и в мозговые синусы. Дифференцировавшиеся в лимфоузле лимфоциты мигрируют из мозговых тяжей в мозговые синусы, из которых вместе с током лимфы покидают лимфатический узел и через выносящие лимфатические сосуды, в конечном счете, попадают в общий кровоток.

ФОТО 3 Лимфатический узел обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

Корковое вещество лимфатического узла составлено из многочисленных лимфатических узелков, один из которых представлен на этой микрофотографии. Лимфатический узел окружён жировой тканью и снаружи покрыт тонкой соединительнотканной капсулой, от которой в глубь узла отходят трабекулы. Снаружи лимфатический узелок окружён короной, представленной преимущественно малыми лимфоцитами с гетерохромными ядрами, скопление которых обуславливает её тёмное окрашивание. В центре размножения лимфатического узелка располагаются многочисленные фолликулярные дендритные клетки, плазмобласты и лимфобласты, светлые ядра которых обуславливают светлый внешний вид центра размножения.

ФОТО 4 Лимфатический узел человека. Серебрение. Заливка в парафин. × 132

Ворота лимфатического узла так же, как и весь узел, покрыты соединительнотканной капсулой, от которой в глубь лимфатического узла отходят многочисленные трабекулы. В этой области отсутствуют лимфатические узелки, зато имеются многочисленные мозговые тяжи. Обратите внимание, что каркас этих мозговых тяжей так же, как и всего лимфатического узла, состоит из тонких ретикулярных волокон (стрелки), которые вплетены в пучки коллагеновых волокон трабекул и капсулы.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

AT	жировая ткань	GC	центр размножения	PC	глубокая кора (около-мозговое вещество)
AV	приносящий лимфатический сосуд	LN	лимфатический узелок	S	синус лимфатического узла
C	корковое вещество	Ly	малый лимфоцит	SS	подкапсульный синус
Ca	капсула	M	мозговое вещество	T	трабекула
Co	корона	Ma	макрофаг	V	клапан
EC	эндотелиоцит	MC	мозговой тяж		

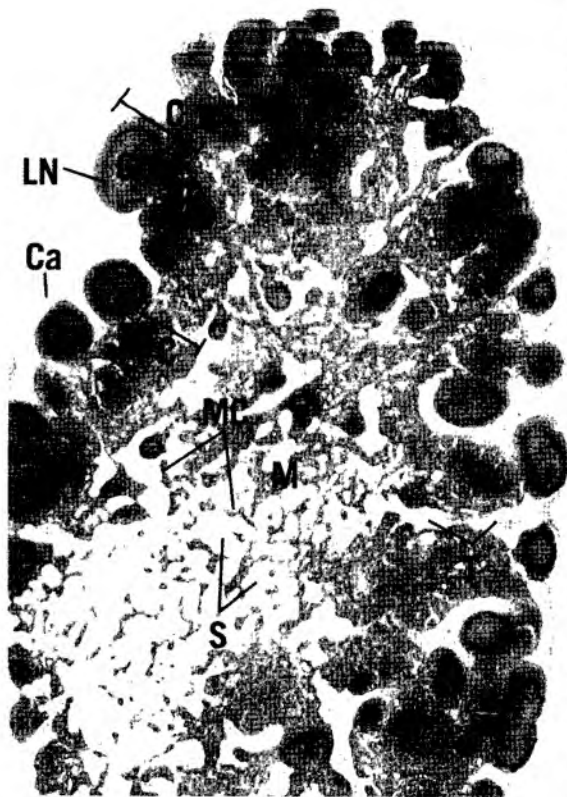


ФОТО 1

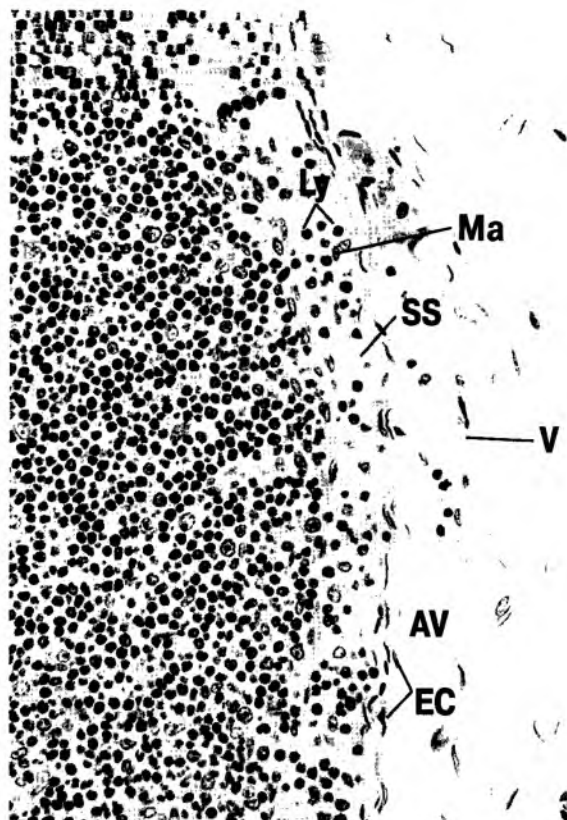


ФОТО 2

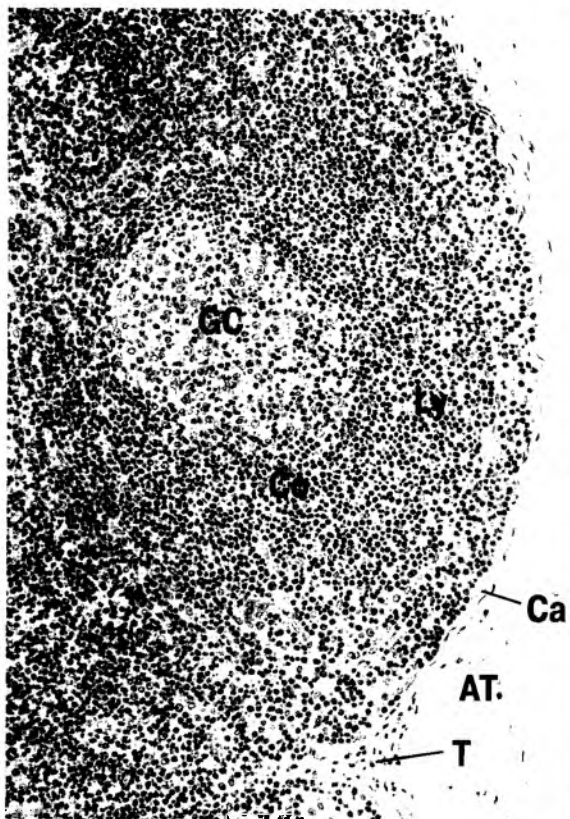


ФОТО 3

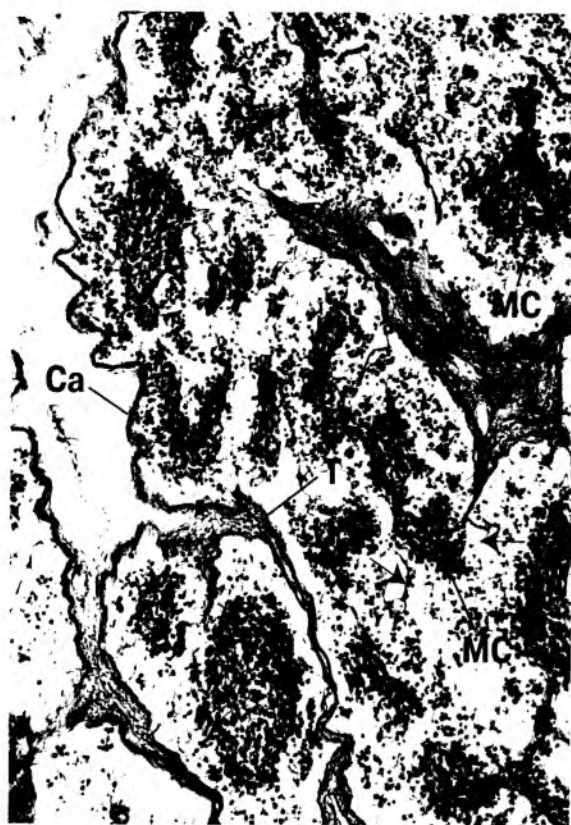


ФОТО 4

ФОТО 1 ■ Лимфатический узел. Заливка в парафин. × 132

Мозговое вещество лимфатического узла состоит из многочисленных выстланных эндотелием синусов, в которые поступает лимфа из вокругузелковых синусов. Синусы окружены многочисленными мозговыми тяжами, в них расположены макрофаги, малые лимфоциты и плазматические клетки, ядра которых интенсивно окрашены (стрелки). В мозговых тяжах расположены также Т- и В-лимфоциты, так как они находятся в процессе миграции из глубокой коры и коры, соответственно. Некоторые из этих лимфоцитов покидают лимфатический узел по синусам и выносящим лимфатическим сосудам. В соединительнотканых трабекулах мозгового вещества расположены кровеносные сосуды, которые входят в лимфатический узел через его ворота.

ФОТО 3 ■ Нёбная миндалина человека. Заливка в парафин. × 14

Нёбная миндалина представляет собой совокупность лимфатических узелков, многие из которых имеют центры размножения. Снаружи она покрыта многослойным плоским неороговевающим эпителием, который выстилает первичные крипты, глубоко проникающие в миндалину. Часто имеются и вторичные крипты, выстланные тем же самым эпителием. От подлежащих тканей миндалина ограничена толстой соединительнотканной капсулой. В криптах часто содержится детрит (стрелка), состоящий из частиц разложившейся пищи и лимфоцитов, проникающих в крипты. Лимфоциты проникают в крипты, мигрируя из лимфатических узелков через эпителий.

ФОТО 2 ■ Лимфатический узел обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

На этой микрофотографии при большом увеличении представлено мозговое вещество лимфатического узла: синус и прилежащие мозговые тяжи. Обратите внимание, что в мозговых тяжах содержатся макрофаги, плазматические клетки и малые лимфоциты. Изнутри синусы выстланы эндотелиоподобными клетками, которые, однако, не формируют непрерывную выстилку. В просвете синуса расположена лимфа, содержащая макрофаги и малые лимфоциты. Макрофаги активно фагоцитируют крупнокорпускулярный материал из содержимого синуса, о чём свидетельствует «пенистый» вид их цитоплазмы.

ФОТО 4 ■ Глоточная миндалина человека. Заливка в парафин. × 132

Глоточная миндалина располагается в носоглотке. Она представляет собой совокупность лимфатических узелков, которые часто содержат центры размножения. Поверхность миндалины покрыта многорядным реснитчатым призматическим эпителием с очагами многослойного плоского неороговевающего эпителия (звёздочка). Лимфатические узелки расположены в рыхлой волокнистой соединительной ткани, которая обильно инфильтрирована малыми лимфоцитами. Обратите внимание, что лимфоциты мигрируют через эпителий (стрелки) в просвет носоглотки.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BV	кровеносный сосуд	Gc	центр размножения	PC	плазматическая клетка
Ca	капсула	LN	лимфатический узелок	PCr	первичная крипта
CT	соединительная ткань	Ly	лимфоцит	S	синус
E	эпителий	Ma	макрофаг	T	трабекулы
FB	лимфатический сосуд	MB	мозговой тяж	SCr	вторичная крипта



ФОТО 1

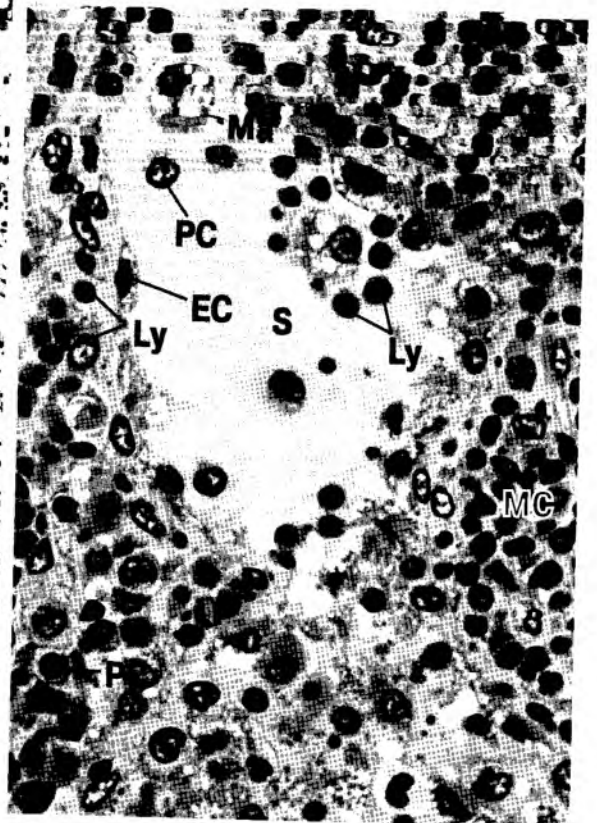


ФОТО 2



ФОТО 3



ФОТО 4

ФОТО 1 Подколенный лимфатический узел мыши.
Электронная микроскопия. × 8 608

На этой электронограмме лимфатического узла представлены капсула и подкапсульный синус. В синусе располагаются три лимфоцита (один из которых маркирован) и отросток антиген-представляющей клетки. Цитоплазма и ядро АПК расположены в корковом веществе рядом с синусом (остриё стрелки), а

её отросток проникает в просвет синуса через его стенку (стрелки). Полагают, что антиген-представляющие клетки не способны к фагоцитозу и захватывают антигены в месте их проникновения, а затем транспортируют их в лимфатические узлы к лимфатическим узелкам, где, созревая, они становятся фолликулярными дендритными клетками [Szakal A., Holmes K., Tew J. *J Immunol* 131:1714-1717, 1983].

■ **ОБОЗНАЧЕНИЯ**

Ca	капсула	L	лимфоцит	P	отросток антиген-представляющей клетки
ГЛ	стенка синуса				

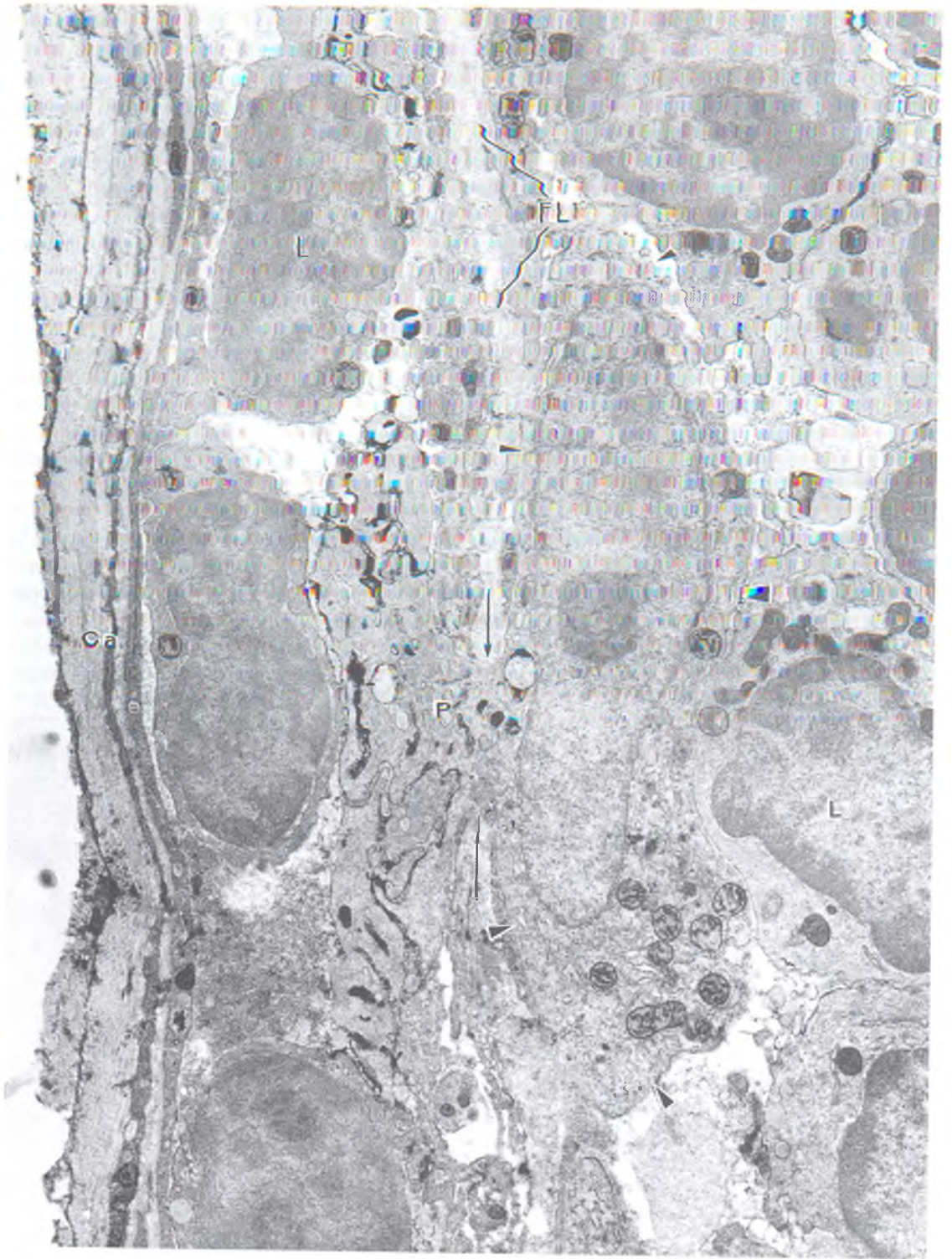


ФОТО 1

ФОТО 1 ■ Тимус новорожденного. Заливка в парафин. × 14

На этой микрофотографии представлена часть доли тимуса. Снаружи она покрыта тонкой соединительнотканной капсулой, от которой вглубь отходят перегородки (септы), разделяющие доли тимуса на не полностью отграниченные друг от друга дольки. В каждой долке выделяют тёмноокрашенную периферическую кору и окрашенное светлее мозговое вещество. Мозговое вещество соседних долек не отделено друг от друга и является общим для всей доли. По соединительнотканным перегородкам из капсулы в мозговое вещество тимуса проходят кровеносные сосуды. Вскоре после полового созревания тимус подвергается инволюции, в его перегородках возрастает количество жировых клеток.

ФОТО 3 ■ Тимус обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

В центре этой микрофотографии представлено мозговое вещество тимуса, в котором имеется крупное тимическое тельце (тельце Гассалья), состоящее из концентрически расположенных эпителиоретикулярных клеток. Функция тимического тельца не известна. Мозговое вещество тимуса содержит многочисленные кровеносные сосуды, макрофаги, лимфоциты и единичные плазматические клетки.

ФОТО 2 ■ Тимус обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

На этой микрофотографии представлена долька тимуса, со всех сторон окружённая соединительнотканными перегородками. Однако при трёхмерной реконструкции показано, что дольки тимуса соединены между собой. Рассмотрите многочисленные кровеносные сосуды в септах, в корковом и мозговом веществе. Светлые пятна в корковом веществе — эпителиоретикулярные клетки и макрофаги (стрелки), тёмноокрашенные структуры — ядра Т-лимфоцитов. В мозговом веществе тимуса содержатся тельца Гассалья, кровеносные сосуды, макрофаги и эпителиоретикулярные клетки.

ФОТО 4 ■ Тимус обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Корковое вещество тимуса ограничено соединительнотканными перегородками (септами). Оно отделено от соединительнотканной перегородки эпителиоретикулярными клетками, легко различимыми по бледноокрашенным ядрам. Эпителиоретикулярные клетки формируют трёхмерную сеть, в ячейках которой лимфоциты, дифференцируясь, превращаются в зрелые Т-лимфоциты. В корковом веществе также расположены многочисленные макрофаги, которые фагоцитируют лимфоциты, разрушенные в тимусе.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BV	кровеносный сосуд	Lo	долька	Se	соединительнотканная перегородка (септа)
C	кора	Ly	лимфоцит	TC	тимическое тельце (тельце Гассалья)
Ca	капсула	M	мозговое вещество		
ERC	эпителиоретикулярная клетка	Ma	макрофаг		

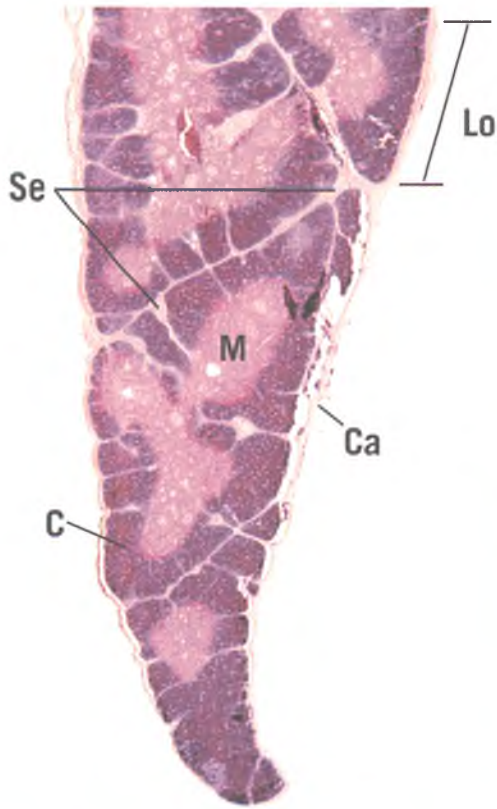


ФОТО 1

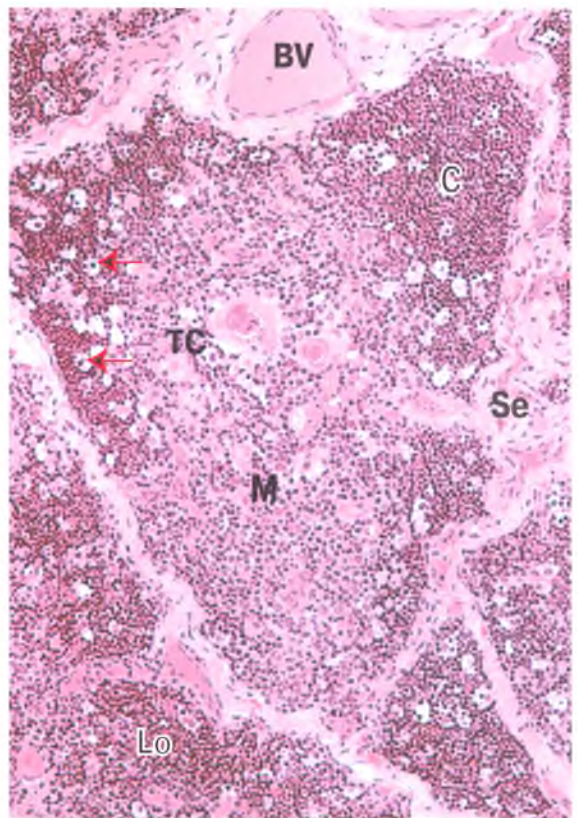


ФОТО 2

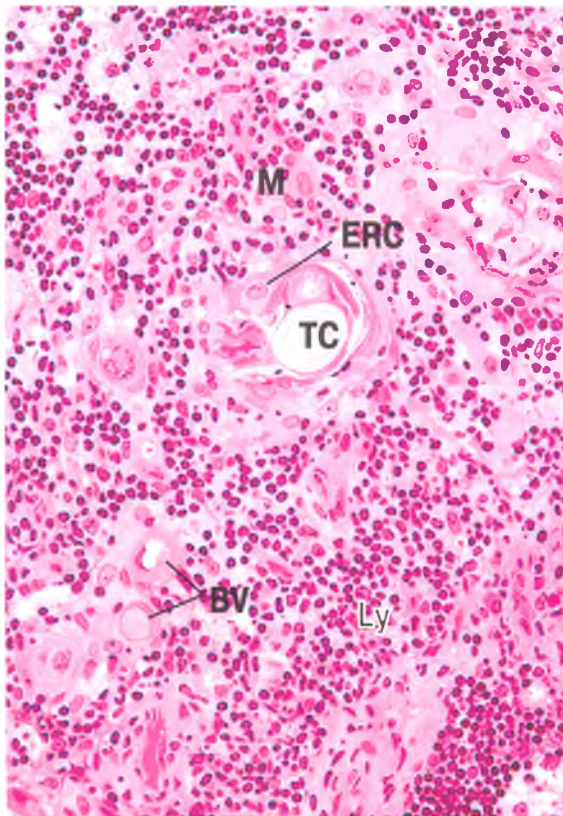


ФОТО 3

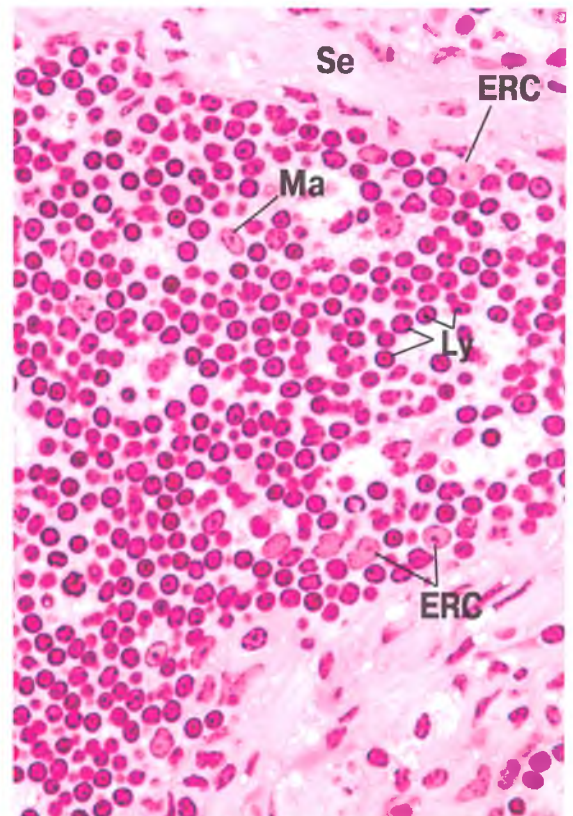


ФОТО 4

ФОТО 1 Селезёнка человека. Заливка в парафин. × 132

Селезёнка — самый крупный лимфоидный орган организма, расположенный в брюшной полости. Она имеет толстую коллагеновую соединительно-тканную капсулу, покрытую снаружи мезотелием — однослойным плоским эпителием. Соединительно-тканные перегородки, отходящие от капсулы, проникают в паренхиму селезёнки. По ним в селезёнку идут кровеносные сосуды. В отличие от лимфатических узлов, имеющих корковое и мозговое вещество, селезёнка состоит из белой и красной пульпы. Белая пульпа представляет собой скопление лимфоцитов, которые как муфта окружают кровеносный сосуд, называемый центральной артерией. Красная пульпа представлена венозными синусами, проходящими через структуры, называемыми пульпарными тяжами. Белая пульпа селезёнки на этой микрофотографии представлена двумя структурами: периартериальным лимфатическим влагалищем, состоящим преимущественно из Т-лимфоцитов, и маргинальной зоной — зоной лимфоцитов, расположенных в участках перехода периартериального лимфатического влагалища в красную пульпу.

ФОТО 3 Красная пульпа селезёнки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Красная пульпа селезёнки состоит из венозных синусов и пульпарных тяжей. Синусы селезёнки выстланы веретеновидными эндотелиальными клетками, между которыми имеются щели. Ядра эндотелиоцитов выбухают в просвет синусов. Синусы окружены базальной мембраной, представленной прерывистыми, циркулярно расположенными скоплениями ретикулярных волокон. В просвете синусов расположены форменные элементы крови. Между венозными синусами селезёнки расположены пульпарные тяжки, в которых содержатся форменные элементы крови, макрофаги, ретикулярные и плазматические клетки. Кровоснабжение красной пульпы осуществляется кисточковыми артериями, от которых отходят более мелкие артериолы. В центре этой микрофотографии видны эндотелиоциты и гладкомышечные клетки артериолы.

ФОТО 2 Селезёнка обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

В периартериальных лимфатических влагалищах селезёнки располагаются лимфатические узелки. Они часто встречаются в участках ветвления центральной артерии. Лимфатические узелки содержат главным образом В-лимфоциты (стрелки), которые формируют тёмноокрашенную корону узелка. В середине лимфатического узелка расположен центр размножения — участок активного размножения В-лимфоцитов при поступлении антигенов. Вокруг лимфатических узелков располагается маргинальная зона — область, где лимфоциты крови, покидая капилляры, мигрируют в белую пульпу селезёнки: Т-лимфоциты — в периартериальные лимфатические влагалища, В-лимфоциты — в лимфатические узелки. И в маргинальной зоне, и в белой пульпе селезёнки помимо лимфоцитов содержатся многочисленные макрофаги и антиген-представляющие клетки (острие стрелки).

ФОТО 4 Селезёнка человека. Серебрение. Заливка в парафин. × 132

Соединительнотканый каркас селезёнки выявляется серебрением: серебро осаждается на ретикулярных волокнах. Через капсулу в селезёнку проникают кровеносные сосуды, которые в составе соединительнотканых трабекул проходят по пульпе. Белая и красная пульпа видны чётко. В нижнем правом углу микрофотографии определяется лимфатический узелок, в котором отчётливо видны центр размножения, корона и центральная артерия. Ретикулярные волокна, формирующие обширную сеть в пульпе селезёнки, прикреплены к капсуле и к трабекулам.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

AR	артериола	GC	центр размножения	RF	ретикулярное волокно
BC	клетка крови	LN	лимфатический узелок	RP	красная пульпа
BM	базальная мембрана	Ly	лимфоцит	S	венозный синус (селезёночный синусоид)
BV	кровеносный сосуд	MZ	маргинальная зона	SE	соединительнотканная перегородка
Ca	капсула	N	ядро	SM	гладкая мышца
CA	центральная артерия	PALS	периартериальное лимфатическое влагалище	T	трабекулы
CO	корона	PC	пульпарный тяж	WP	белая пульпа
E	эпителий				
EC	эндотелиоцит				

Эндокринная система

Эндокринная система совместно с нервной системой контролирует гомеостаз, координирует и объединяет все функции организма.

В состав эндокринной системы входят железы, изолированные группы клеток, а также отдельные специализированные клетки, рассеянные среди других клеток в различных органах. В этой главе будет рассмотрена только часть эндокринной системы — эндокринные железы. Островки Лангерганса, интерстициальные клетки Лейдига, клетки, ответственные за выработку гормонов яичника, и клетки диффузной нейроэндокринной системы (клетки ДНЭС) описаны в соответствующих главах.

В данной главе будут обсуждены гипофиз, щитовидная и околотщитовидная железы, надпочечники и шишковидное тело. Эти **эндокринные железы** вырабатывают гормоны, органические вещества низкой молекулярной массы, которые транспортируются с кровотоком к клеткам-мишеням. Поэтому эндокринные железы имеют обильное кровоснабжение за счёт множества фенестрированных капилляров. Некоторые гормоны являются белками, вследствие чего они не могут проникнуть через цитолемму клеток-мишеней. Для воздействия на клетку они прикрепляются к специфическим рецепторам на мембране клетки-мишени, в результате активируются внутриклеточные системы вторичных мессенджеров. Одни гормоны, являясь жирорастворимыми, способны проникать в цитоплазму клеток-мишеней и связываться с их внутриклеточными рецепторами, благодаря чему осуществляется влияние на клетки. Другие воздействуют на клетку-мишень (например, мышечные клетки или нейроны) путём изменения электрического потенциала её плазмолеммы. В этой связи следует подчеркнуть, что деятельность гормона будет в большой степени зависеть от рецепторов клеток мишеней, с которыми он взаимодействует. Выработка большинства гормонов

регулируется по принципу обратной отрицательной связи. Реакция, развивающаяся на действие конкретного гормона, служит причиной уменьшения и/или выделения того либо иного тропного гормона.

ГИПОФИЗ

Гипофиз состоит из передней и задней долей (схема 10–1). В ходе эмбриогенеза гипофиз развивается из двух различных источников: эпителия крыши ротовой бухты и дна промежуточного мозга. В гипофизе часто выделяют две части: аденогипофиз (передняя, туберальная доля и промежуточная часть) и нейрогипофиз (нейральная доля и воронка). Нейрогипофиз посредством тонкой невральной ножки (воронки) соединяется со срединным возвышением гипоталамуса.

Кровоснабжение гипофиза осуществляется из двух источников: правой и левой верхних гипофизарных артерий (кровоснабжают срединное возвышение, туберальную часть и воронкообразный стебель) и правой и левой нижних гипофизарных артерий (кровоснабжают заднюю долю).

Воротная сосудистая система гипофиза: обе верхние гипофизарные артерии в области срединного возвышения дают начало первичному капиллярному сплетению, из которого кровь по гипофизарным воротным венам оттекает во вторичное капиллярное сплетение, расположенное в дистальной части гипофиза. Оба капиллярных сплетения представлены окончаниями капиллярами.

Передняя доля

Передняя доля гипофиза состоит из большого количества клеток, формирующих толстые тяжи, между которыми располагаются многочис-

лечные эндотелиальные капилляры. Клетки паренхимы гипофиза представлены двумя главными типами: клетки, гранулы которых легко воспринимают окраску (хроматофилы), и клетки, не обладающие сильной аффинностью к окраскам (хроматофобы). Хроматофилы подразделяют на две группы клеток: ацидофильные и базофильные. Морфологическая классификация хроматофилов не совпадает с функциональной, но известно, что по меньшей мере шесть гормонов, вырабатываемых клетками передней доли гипофиза, регулируют секрецию гипофизозависимых структур. Это гормон роста (соматотропин), тиреотропный гормон (ТТГ), фолликулостимулирующий гормон (ФСГ), лютеинизирующий гормон (ЛГ), пролактин, аденокортикотропный гормон (АКТГ). Считается, что соматотропин и пролактин продуцируются двумя типами ацидофилов, тогда как различные типы базофилов вырабатывают остальные гормоны. Хроматофобы, по всей видимости, являются ацидофилами и базофилами, которые уже выделили содержимое своих гранул, либо стволовыми клетками, которые не вырабатывают гормоны.

Регуляция секреции гормонов передней доли гипофиза

Аксоны нейронов мелкоклеточных ядер гипоталамуса заканчиваются на стенках сосудов первичного капиллярного русла. В этих аксонах накапливаются рилизинг-гормоны (факторы) — либерины к соматотропину, пролактину, кортикотропину, тиреотропину и гонадотропину и ингибирующие гормоны — статины (пролактостатин, ингибитин и соматостатин). Выделение из аксонов этих гормонов осуществляется в первичное капиллярное сплетение, откуда они по воротным венам гипофиза поступают во вторичное капиллярное сплетение. Гормоны активизируют/ингибируют хроматофилы аденогипофиза, чем контролируют выделение ими гормонов.

Ещё одним способом контроля секреции гормонов является механизм обратной отрицательной связи: наличие определённых уровней концентрации гормонов гипофиза в плазме крови ингибирует выделение хроматофилами дополнительного количества этих гормонов.

Промежуточная часть

Промежуточная часть гипофиза у человека развита слабо. Предполагается, что большая часть её клеток во время эмбриогенеза мигри-

ровала в переднюю долю гипофиза. В ней вырабатываются **меланоцитстимулирующий гормон (МСГ)** и **липотропин**. Весьма вероятно, что одна и та же базофильная клетка может вырабатывать оба этих гормона.

Задняя доля (нейрогипофиз) и воронкообразный стебель

Задняя доля не имеет чётко организованного строения. Она состоит из **питуицитов** — клеток, предположительно, нейроглиального происхождения, которые могут выполнять опорную функцию для расположенных в нейральной доле безмиелиновых аксонов нейронов супраоптических и паравентрикулярных ядер гипоталамуса. Аксоны этих нейронов по гипоталамо-гипофизарному тракту проникают в нейрогипофиз, где заканчиваются расширенными терминалями — так называемыми **тельцами Херринга**. В тельцах Херринга содержатся **окситоцин** и **антидиуретический гормон (АДГ, вазопрессин)**, нейросекреторные гормоны, которые накапливаются в нейральной доле гипофиза, но при этом вырабатываются в телах нейронов гипоталамуса. Выделение этих нейросекреторных гормонов (нейросекретия) контролируется нервными импульсами.

Туберальная часть

Туберальная часть представлена многочисленными кубическими клетками, функция которых неизвестна.

Щитовидная железа

Щитовидная железа состоит из двух долей (правой и левой), связанных между собой узким перешейком (схема 10–2). Снаружи щитовидная железа покрыта соединительнотканной капсулой, от которой в глубь вещества железы отходят многочисленные септы, играющие роль каркаса для клеток паренхимы железы. По этим септам в железу проникает большое количество кровеносных сосудов, обеспечивающих обильное кровоснабжение её паренхимы. Клетки паренхимы щитовидной железы сгруппированы в фолликулы, представляющие собой полости, заполненные коллоидом и выстланные однослойным кубическим эпителием. Коллоид, секретированный и резорбированный эпителиальными клетками фолликула, состоит из **тиреоглобулина**, представляющего собой комплекс тиреоидных гормонов и белка тиреогло-

булина. В паренхиме щитовидной железы имеется ещё один тип секреторных клеток — **парафолликулярные (светлые) клетки**. Они не контактируют с коллоидом фолликулов и вырабатывают гормон кальцитонин, который выделяется непосредственно в кровеносные капилляры, расположенные в соединительной ткани вблизи фолликулов. Тиреоидные гормоны регулируют основной обмен, влияют на темп роста организма и развитие интеллекта. Кальцитонин контролирует концентрацию кальция в крови, подавляя резорбцию кости остеокластами: когда уровень кальция в крови высокий, происходит выделение кальцитонина, который снижает активность остеокластов, в результате поступление в кровь кальция из кости снижается.

ОКОЛОЩИТОВИДНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Околощитовидные железы расположены по задней поверхности щитовидной железы вне её капсулы. Обычно у человека две пары околощитовидных желёз, покрытых снаружи тонкой соединительнотканной капсулой, от которой в глубь паренхимы отходят септы. По септам в железы поступают многочисленные кровеносные сосуды, обеспечивающие обильное кровоснабжение паренхимы железы. С возрастом в паренхиме появляется и нарастает жировая инфильтрация. В железе у взрослого человека выделяют два типа клеток: многочисленные мелкие **главные клетки** и меньшее количество крупных **ацидофильных клеток** — **оксифилов**. Главные клетки вырабатывают **паратгормон**, важнейший регулятор метаболизма кальция в организме. С его помощью в сыворотке крови контролируется уровень кальция: паратгормон влияет на функциональную активность остеокластов и остеобластов, уменьшает потерю кальция через почки и способствуют его всасыванию в кишечнике. Функция оксифилов неизвестна. Недостаточность околощитовидных желёз не совместима с жизнью.

НАДПОЧЕЧНИКИ

Надпочечники снаружи покрыты соединительнотканной капсулой (схема 10-2 и 10-3). Они происходят из двух разных эмбриональных источников: **корковое вещество** развивается из целомического энтодермы, а **мозговое** — из пейроэктодермы. Обильное кровоснабжение

надпочечника осуществляется за счёт ветвей кровеносных сосудов его капсулы.

Корковое вещество

В корковом веществе надпочечника выделяют три зоны: клубочковую, пучковую и сетчатую. Самая наружная зона — **клубочковая**, расположена непосредственно под капсулой. Клетки, составляющие её, формируют арки или сферические группы, которые окружены многочисленными кровеносными капиллярами. Под клубочковой зоной расположена самая широкая зона коркового вещества надпочечников — **пучковая зона**. Её клетки, обычно называемые **спонгиоцитами**, формируют длинные тяжи, окружённые многочисленными кровеносными капиллярами. Самая внутренняя область коркового вещества — **сетчатая зона**, представлена анастомозирующими между собой клеточными тяжами, оплетёнными большим количеством кровеносных капилляров. Корковое вещество надпочечников вырабатывает три типа гормонов: **минералокортикоиды** (клубочковая зона), **глюкокортикостероиды** (пучковая зона и, в некоторой степени, сетчатая зона) и **андрогены** (пучковая и сетчатая зоны).

Мозговое вещество

Клетки **мозгового вещества** надпочечника формируют неравномерно расположенные короткие тяжи, обильно оплетённые кровеносными капиллярами. В своей цитоплазме клетки надпочечника содержат многочисленные гранулы, которые интенсивно окрашиваются, когда свежерезанная ткань взаимодействует с солями хрома. Такую реакцию гранул клеток называют **хромаффинной реакцией**, а клетки — **хромаффинными**. Выделяют два типа хромаффинных клеток: первый вырабатывает **адреналин**, второй — **норадреналин**. Клетки мозгового вещества надпочечников иннервируются преганглионарными симпатическими нервными волокнами, а хромаффинные клетки, как считается, связаны с постганглионарными симпатическими клетками. В мозговом веществе надпочечника содержатся крупные тела постганглионарных симпатических нейронов, функция которых неизвестна.

ШИШКОВИДНОЕ ТЕЛО (ЭПИФИЗ)

Эпифиз — выступ крыши промежуточного мозга (схема 10-2). Снаружи он покрыт мягкой

мозговой оболочки, от которой и влудви. энифиза отходит соединительн. ткань. трабекулы и септы, разделяющие его на дольки. По этим трабекулам в глубь энифиза проходят кровеносные сосуды. В шинковидном теле выделяют два вида клеток: пинеалоциты и поддерживающие глиальные клетки. Пинеалоциты производят мелатонин и серотонин,

в темное время как глиальные клетки играют роль эноры для пинеалоцитов. Серотонин вырабатывается только светлое время суток, а мелатонин — только в темное время суток. Между клетками энифиза содержится кальцифицированный зернистый материал, известный как мозговой песок (песочные тельца), значение которого неизвестно.

МЕХАНИЗМ ДЕЙСТВИЯ ГОРМОНОВ

Гормоны — вещества, секретированные клетками эндокринной системы. Некоторые гормоны действуют в непосредственной близости от места их секреции (паракринное действие), тогда как другие проникают в сосудистое русло и находят свои клетки-мишени на значительном расстоянии от места своего синтеза.

Некоторые гормоны (например, тиреоидные гормоны) оказывают генерализованное влияние, воздействуя на большинство клеток организма, в то время как другие гормоны (например, альдостерон) воздействуют только на конкретные клетки. **Рецепторы**, специфические для конкретного гормона, располагаются или на цитолемме клетки, или в её цитоплазме. Присоединение гормона к специфическому рецептору запускает последовательные реакции, которые, в итоге, приводят к специфическому ответу. Из-за этого для инициации специфической реакции требуется незначительное количество гормона. Одни гормоны активируют специфическую реакцию, а другие её угнетают.

Гормоны бывают двух типов: нестероидные и стероидные. **Нестероидные гормоны** могут быть производными тирозина (катехоламины и тиреоидный гормон), пептидами (АДГ и окситоцин) или белками (глюкагон, инсулин, белки передней доли гипофиза и паратгормон). **Стероидные гормоны** представляют собой производные холестерина (альдостерон, кортизол, эстроген, прогестерон и тестостерон).

Нестероидные гормоны

Нестероидные гормоны, связываясь с рецепторами (либо с G-белком, либо с каталитическими ферментами) цитолеммы клетки-мишени, активизируют их, запуская последовательность внутриклеточных реакций. Они могут, воздействуя на ионные каналы, изменять их состояние (открытие или закрытие), в результате активизируются либо ингибируются фермент или группа ферментов, связанных с цитоплазматической стороной мембраны клетки.

Открытие или закрытие ионных каналов позволяет либо, наоборот, присутствовать спе-

цифическому иону пересечь цитолемму, что, в итоге, изменяет мембранный потенциал клетки. На функцию ионных каналов действуют нейромедиаторы и катехоламины.

Результатом соединения большинства гормонов со специфическими рецепторами является активация аденилатциклазы. Этот фермент участвует в трансформации АТФ в цАМФ (циклический аденозинмонофосфат), главный вторичный мессенджер клетки. цАМФ активизирует специфическую последовательность ферментов, необходимых для достижения результата. Существует несколько гормонов, активирующих сходный по строению циклический гуанозинмонофосфат (цГМФ), который функционирует подобно цАМФ.

Некоторые гормоны облегчают открытие кальциевых каналов. Проникнув в клетку, ионы кальция (три или четыре иона) связываются с белком (кальмодулином), вызывая его конформацию. Измененный таким образом кальмодулин является вторичным мессенджером, который активизирует последовательность ферментов, вызывая специфический ответ.

Тиреоидные гормоны проникают непосредственно в клетку-мишень и взаимодействуют с ядерными рецепторными белками. Комплексы «рецептор-гормон» контролируют активность генов-операторов и/или генов-стимуляторов, приводя к транскрипции мРНК, которая, проникая в цитоплазму как матрица, участвует в синтезе белков, повышающих метаболическую активность клетки.

Стероидные гормоны

Стероидные гормоны через цитолемму диффундируют в цитоплазму клетки-мишени. В цитоплазме гормон связывается с рецептором, формируя комплекс «рецепторный белок-гормон». Затем этот комплекс проникает в ядро клетки, где находит специфическую область в молекуле ДНК и запускает синтез мРНК. Вновь сформированная мРНК кодирует образование специфических ферментов, которые выполняют ответное действие.

ТИРЕОИДНЫЕ ГОРМОНЫ

Синтез

Йодиды из кровотока активно транспортируются в фолликулярные клетки йодными насосами цитолеммы на базальной стороне клетки. В цитоплазме фолликулярной клетки йодиды окисляются тиропероксидазой и на апикальной цитолемме присоединяются к тирозиновым остаткам молекул тиреоглобулина. В коллоиде йодсодержащие тирозиновые остатки молекул тиреоглобулина перестраиваются, формируя участки трийодтиронина (T_3) и тироксина (T_4).

Выделение

Присоединение тиреотропного гормона к рецепторам плазмолеммы на базальной стороне фолликулярных клеток стимулирует их превращение в высокие кубические клетки. При этом фолликулярные клетки на своей апикальной поверхности формируют псевдоподии, благодаря чему коллоид поступает в цитоплазму клетки механизмом эндоцитоза. В цитоплазме фолликулярной клетки лизосомы сливаются с пузырьками, содержащими коллоид. Лизосомальные ферменты отщепляют от тиреоглобулина T_3 и T_4 , которые поступают в цитозоль, а затем высвобождаются со стороны базальной поверхности клетки в сеть кровеносных капилляров, оплетающих фолликул.

ПАРАТГОРМОН И КАЛЬЦИТОНИН

Паратгормон, синтезируемый главными клетками околощитовидных желез, поддерживает баланс ионов кальция в организме. Концентрация кальция в крови чрезвычайно важна для нормального функционирования мышечных и нервных клеток и выделения нейромедиаторов. Понижение концентрации кальция в крови посредством механизма обратной отрицательной связи стимулирует секрецию паратгормона главной клеткой. Паратгормон, связываясь со специфическими рецепторами на остеобластах, вызывает выделение ими фактора, стимулирующего остеокласты. Стимулированные остеокласты активно резорбируют кость, в результате концентрация ионов кальция в крови возрастает. В почках паратгормон предотвращает потерю кальция с мочой, благодаря чему ионы возвращаются в кровоток. Паратгормон косвенно контролирует поглощение кальция в кишечнике, сти-

мулируя выработку почками витамина D, который необходим для всасывания кальция.

Повышение уровня паратгормона в крови вызывает повышение концентрации кальция в плазме крови, которая достигая максимума, значительно в течение нескольких часов. Концентрация паратгормона в крови, в свою очередь, контролируется уровнем кальция в плазме крови.

Кальцитонин действует как антагонист паратгормона. В отличие от него кальцитонин действует быстро, так как связывается непосредственно с рецепторами на цитолемме остеокластов, что приводит к быстрому (в течение одного часа) повышению концентрации кальция в крови. Кальцитонин ингибирует резорбцию кости остеокластами, за счёт чего уровень кальция в крови снижается. Высокий уровень кальция в крови стимулирует выделение кальцитонина.

НАДПОЧЕЧНИКИ

В ткани надпочечников выделяют два слоя: наружный (корковое вещество) и внутренний (мозговое вещество).

Корковое вещество

Корковое вещество надпочечника является производным мезодермы. В нём выделяют три зоны: клубочковую, пучковую и сетчатую, клетки которых секретируют определённые гормоны. Контроль выделения гормонов клетками коркового вещества регулируется главным образом АКТГ, который секретируется гипофизом.

Клетки клубочковой зоны секретируют минералокортикоид — альдостерон, который, воздействуя на клетки дистальных извитых канальцев почки, регулирует электролитный и водный баланс организма.

Клетки пучковой зоны секретируют глюкокортикостероиды (кортизол и кортикостерон), которые регулируют углеводный обмен, облегчают катаболизм жиров и белков, обладают противовоспалительной активностью и подавляют иммунный ответ.

Клетки сетчатой зоны секретируют андрогены, которые способствуют формированию вторичных мужских половых признаков.

Мозговое вещество

Клетки паренхимы мозгового вещества надпочечников являются производными нервного

гребня. Они включают два типа хромоаффинных клеток, которые секретируют в основном адреналин (эпинефрин) или норадреналин (норэпинефрин). Секреция этих катехоламинов непосредственно регулируется симпатической нервной системой, преганглионарные волокна которой переключаются на постганглионарные симпатические нейроноподобные хромоаффинные клетки. Выделение катехоламинов происходит при физическом и/или эмоциональном стрессах. Кроме того, клетки симпатических ганглиев, расположенные в мозговом веществе надпочечника, действуют на гладкомышечные клетки стенок вен мозгового вещества надпочечников, за счёт чего контролируется кровоток в корковом веществе.

ШИШКОВИДНОЕ ТЕЛО (ШИШКОВИДНАЯ ЖЕЛЕЗА, ЭПИФИЗ)

Пинеалоциты — клетки паренхимы шишковидного тела, которые в светлое время суток синтезируют серотонин, а в тёмное время суток — мелатонин. При этом неясно, как железа функционирует у людей. Мелатонин используется для лечения сбоев биоритмов при перемещении человека из одного часового пояса в другой и для регулирования эмоциональных реакций, обусловленных сокращением светлого времени суток в течение зимы. Последнее состояние называют сезонным эмоциональным нарушением.

Клинические аспекты

Гипофиз

Галакторея — патологическое состояние, при котором у женщины, которая не кормит грудью ребенка, либо у мужчины имеет место самопроизвольное истечение молока из молочных (грудных) желёз. У мужчин галакторея часто сочетается с импотенцией, головной болью и сужением периферического зрения. У женщин — приливами жара, сухостью влагалища и нарушением менструального цикла. Это довольно редкая патология. Она, как правило, является следствием опухоли, которая развивается из пролактин-продуцирующих клеток гипофиза — пролактиномы. Галакторею обычно лечат химиотерапевтически или хирургически, либо сочетанием обоих способов.

Щитовидная железа

Болезнь Грейвса (диффузный токсический зоб) — аутоиммунное заболевание, обусловленное связыванием аутоиммунных антител с ТТГ-рецепторами щитовидной железы, вследствие чего стимулируется повышенная выработка тиреоидного гормона (**гипертиреоз**). Клинически диффузный токсический зоб проявляется увеличением щитовидной же-

лезы. Одним из признаков болезни является экзофтальм (пучеглазие).

Околощитовидная железа

Гиперпаратиреоз может развиваться вследствие доброкачественной опухоли околощитовидных желёз, вырабатывающей избыточное количество паратгормона. Высокий уровень паратгормона в крови вызывает повышенную резорбцию кости, результатом чего является очень высокая концентрация кальция в крови. Избыточный кальций может откладываться как в стенках артерий, так и в почках с образованием камней.

Надпочечник

Аддисонова болезнь (бронзовая болезнь) — как правило, аутоиммунное заболевание, хотя может являться следствием туберкулёза надпочечников. Аддисонова болезнь характеризуется сниженной выработкой гормонов коры надпочечников из-за разрушения коркового вещества патологическим процессом. Без применения стероидной заместительной терапии Аддисонова болезнь может приводить к летальному исходу.

Краткое изложение гистологической организации

Эндокринные железы характеризуются отсутствием протоков и наличием обильной васкуляризации. Клетки паренхимы эндокринных желёз обычно располагаются в форме коротких тяжей, фолликулов или отдельных групп, хотя возможны и другие формы их расположения.

ГИПОФИЗ

Снаружи гипофиз окружён соединительнотканной капсулой. В гипофизе выделяют: переднюю долю, промежуточную часть, заднюю долю и туберальную часть.

Передняя доля

Типы клеток

Хроматофильные клетки (хроматофилы)

Ацидофильные клетки (ацидофилы). При окрашивании препаратов гематоксилином и эозином зернистая цитоплазма ацидофилов оксифильная. Ацидофилы расположены главным образом в центральных отделах передней доли гипофиза.

Базофильные клетки (базофилы). При окрашивании препаратов гематоксилином и эозином зернистая цитоплазма базофилов более тёмная (базофильная), чем у ацидофилов. Базофилы в большинстве своём находятся по периферии передней доли гипофиза.

Хроматофобные клетки (хроматофобы)

Хроматофобы представляют собой мелкие клетки, в их цитоплазме присутствует зернистость, имеющая слабую аффинность к красителям. Они могут быть признаны как группы ядер в любом участке передней доли.

Промежуточная часть

Промежуточная часть гипофиза у человека развита слабо, она рудиментарна. В ней присутствуют мелкие базофилы, лежащие как поодиночке, так и образуя фолликулы, заполненные коллоидом.

Задняя доля (нейрогипофиз) и воронкообразный стебель

Внешне они похожи на нервную ткань. Клетки нейральной доли гипофиза — питуциты —

напоминают глиальные клетки. Они, вероятно, поддерживают **безмиелиновые аксоны**, терминальные отделы которых расширены. Эти расширенные терминалы аксонов известны как **тельца Херринга**, в них накапливается нейросекрет.

Туберальная часть

Туберальная часть содержит кубические клетки, формирующие тяжи и маленькие фолликулы, заполненные коллоидом.

ЩИТОВИДНАЯ ЖЕЛЕЗА

Капсула

Капсула щитовидной железы тонкая, представлена волокнистой соединительной тканью, содержащей многочисленные коллагеновые волокна. От капсулы в глубь железы отходят септы, разделяющие паренхиму железы на дольки.

Клетки паренхимы

Клетки паренхимы щитовидной железы формируют **фолликулы**, заполненные коллоидом. Паренхима щитовидной железы представлена:

1. **Фолликулярными клетками** (однослойный кубический эпителий).
2. **Парафолликулярными (светлыми) клетками**, расположенными вне фолликулов.

Соединительная строма

Представлена тонкими прослойками, в которых расположены многочисленные кровеносные сосуды.

ОКОЛОЩИТОВИДНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Капсула

Снаружи околощитовидные железы покрыты тонкой соединительнотканной капсулой, от которой в глубь паренхимы отходят септы.

Клетки паренхимы

Главные клетки

Мелкие клетки с крупными ядрами. Главные клетки формируют тяжи. Это самые многочис-

ленные клетки паренхимы околотитовидной железы.

Оксифилы

Оксифилы — крупные ацидофильные клетки. Их значительно меньше, чем главных клеток.

Строма

От капсулы в глубь паренхимы железы отходят соединительнотканнные **перегородки**, содержащие как коллагеновые, так и тонкие **ретикулярные волокна**. По перегородкам в паренхиму проникают многочисленные кровеносные сосуды. В пожилом возрасте строма содержит многочисленные **жировые клетки**.

НАДПОЧЕЧНИК

Снаружи надпочечник покрыт соединительно-тканной капсулой. В надпочечнике выделяют корковое и мозговое вещество.

Корковое вещество

В корковом веществе различают три зоны: клубочковую, пучковую и сетчатую.

Клубочковая зона

Расположена непосредственно под капсулой и состоит из призматических клеток, формирующих арки либо сферические группы.

Пучковая зона

Самой широкой зоной коркового вещества надпочечника является пучковая. Она представлена кубическими клетками (спонгиоцитами), формирующими длинные параллельные тяжи. Цитоплазма спонгиоцитов выражено вакуолизирована. Спонгиоциты самой глубокой области пучковой зоны более мелкие и их цитоплазма значительно менее вакуолизирована.

Сетчатая зона

Сетчатая зона — самая внутренняя зона коркового вещества надпочечника. Она состоит из

мелких тёмных клеток, формирующих анастомозирующие тяжи, между которыми расположены многочисленные крупные кровеносные капилляры.

Мозговое вещество

Мозговое вещество надпочечника у человека тонкое и состоит из крупных **хромаффинных клеток**, содержащих гранулы и формирующих короткие тяжи. В мозговом веществе помимо хромаффинных клеток также имеются крупные клетки вегетативного ганглия. Особенностью мозгового вещества надпочечника является наличие в нём крупных вен.

ШИШКОВИДНОЕ ТЕЛО (ЭПИФИЗ)

Капсула

Снаружи шишковидное тело покрыто тонкой капсулой, представленной рыхлой волокнистой соединительной тканью из мягкой мозговой оболочки. От капсулы вглубь паренхимы шишковидного тела отходят септы, разделяющие его на дольки.

Клетки паренхимы

Пинеалоциты

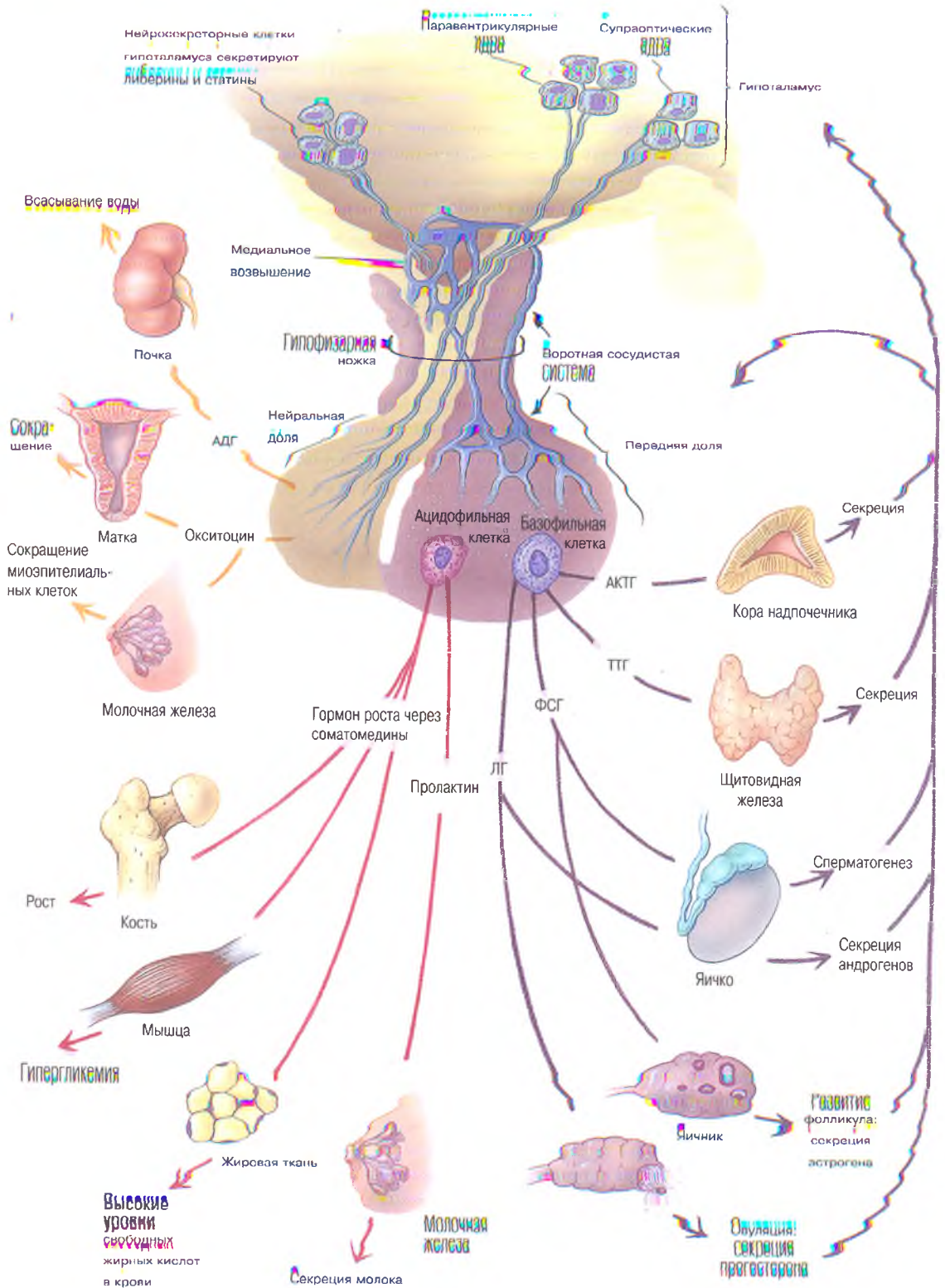
Пинеалоциты определяются по крупным размерам их ядер.

Глиальные клетки

Глиальные клетки имеют более мелкие и более плотные ядра, чем у пинеалоцитов.

Мозговой песок

Особенностью шишковидного тела является наличие кальцинированных включений в межклеточных пространствах, известных как **мозговой песок**, или **песочные тельца**.



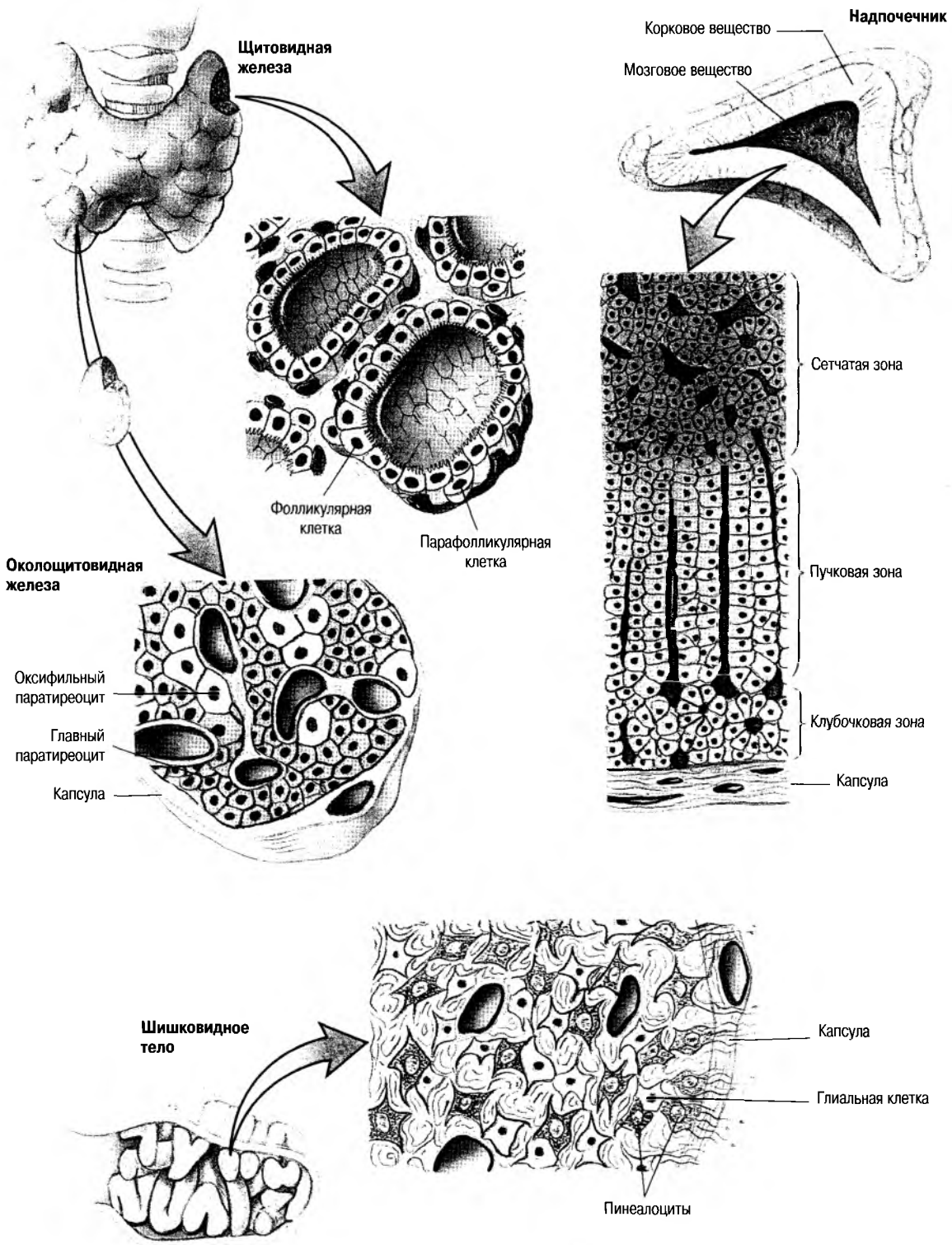


СХЕМА 10-3 ■ Симпатическая иннервация внутренних органов и мозгового вещества надпочечника

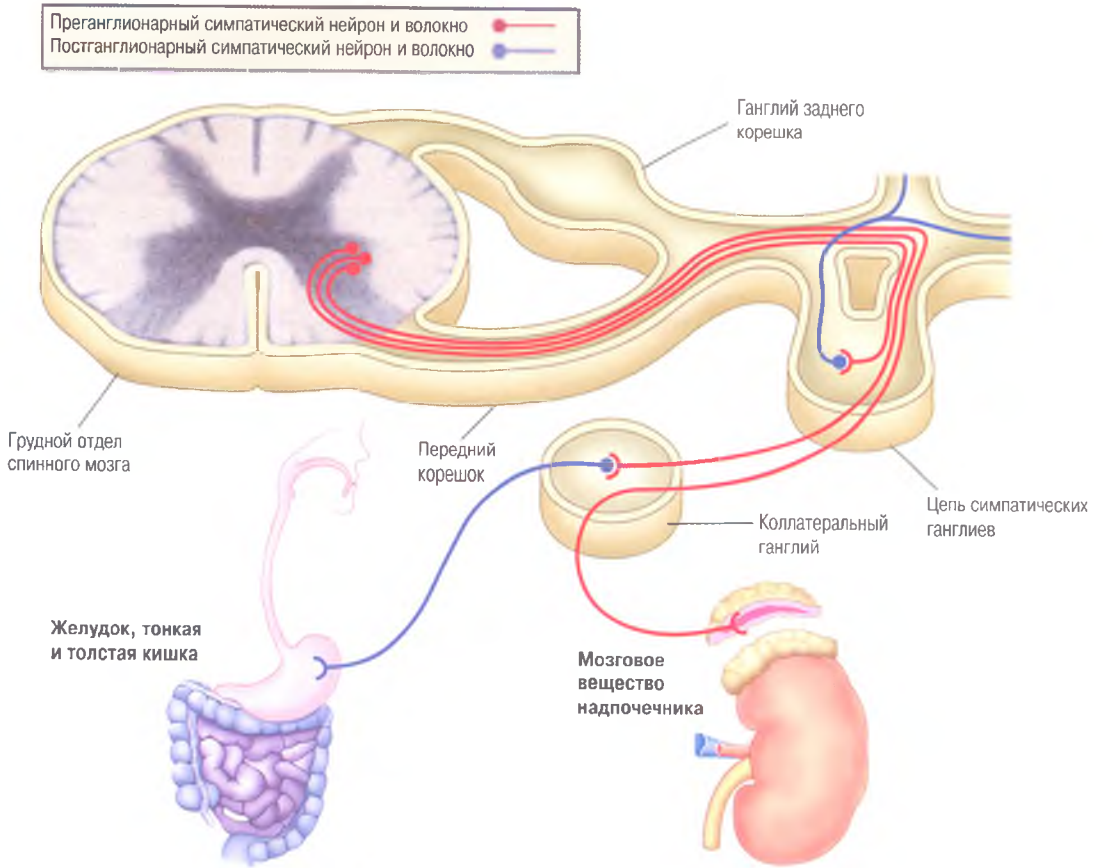


ФОТО 1 ■ Гипофиз. Заливка в парафин. × 19

На этой обзорной микрофотографии показано взаимоотношение гипоталамуса и гипофиза. Гипофиз прикреплен к гипоталамусу посредством ножки, в состав которой входят воронкообразный стебель, участок нейральной доли и прилежащая туберальная часть гипофиза. Обратите внимание, что третий желудочек головного мозга в области ножки гипофиза формирует воронкообразную нишу. Передняя доля (часть аденогипофиза) — самый большой участок гипофиза, он секретирует многочисленные гормоны. Нейральный компонент гипофиза (нейральная доля) не вырабатывает гормоны, он только накапливает, хранит и выделяет их. Между передней и нейральной долями располагается промежуточная часть, которая часто формирует так называемую внутрижелезистую щель, представляющую собой остаток кармана Ратке.

ФОТО 3 ■ Передняя доля гипофиза. Заливка в парафин. × 270

На этой микрофотографии при более высоком увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 2. Обратите внимание, что хромофобы окрашиваются слабо, при этом их ядра хорошо видны. Поскольку размеры хромофобов мелкие, на препарате их ядра кажутся сгруппированными вместе. Хромофилы

ФОТО 2 ■ Передняя доля гипофиза. Заливка в парафин. × 132

Передняя доля представлена ветвящимися и анастомозирующими тяжами крупных клеток, окруженных обширной сетью синусоидных капилляров. Клетки паренхимы передней доли гипофиза разделены на две группы: хромофилы и хромофобы. При окрашивании гематоксилином и эозином четко выявляются морфологические различия между хромофилами и хромофобами. Хромофилы окрашиваются в синий или розовый цвет, в то время как хромофобы воспринимают краску слабо. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 3.

в зависимости от аффинности их цитоплазмы к гистологическим красителям подразделяются на две группы: базофилы — окрашенные в синий цвет и ацидофилы — окрашенные в розовый цвет. На препаратах, окрашенных гематоксилином и эозином, различия между этими типами хромофилов не столь очевидны, как при некоторых других окрасках. Отметьте также наличие крупных синусоидных капилляров.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

A	ацидофилы	IS	воронкообразный стебель	PN	нейральная доля гипофиза
B	базофилы	N	ядро	PT	туберальная часть
Сi	хромофилы	PA	передняя доля гипофиза	S	синусоидный капилляр
CO	хромофобы	PI	промежуточная часть гипофиза	ZV	третий желудочек головного мозга
H	гипоталамус				
IC	внутрижелезистая щель				
IR	воронкообразная ниша				

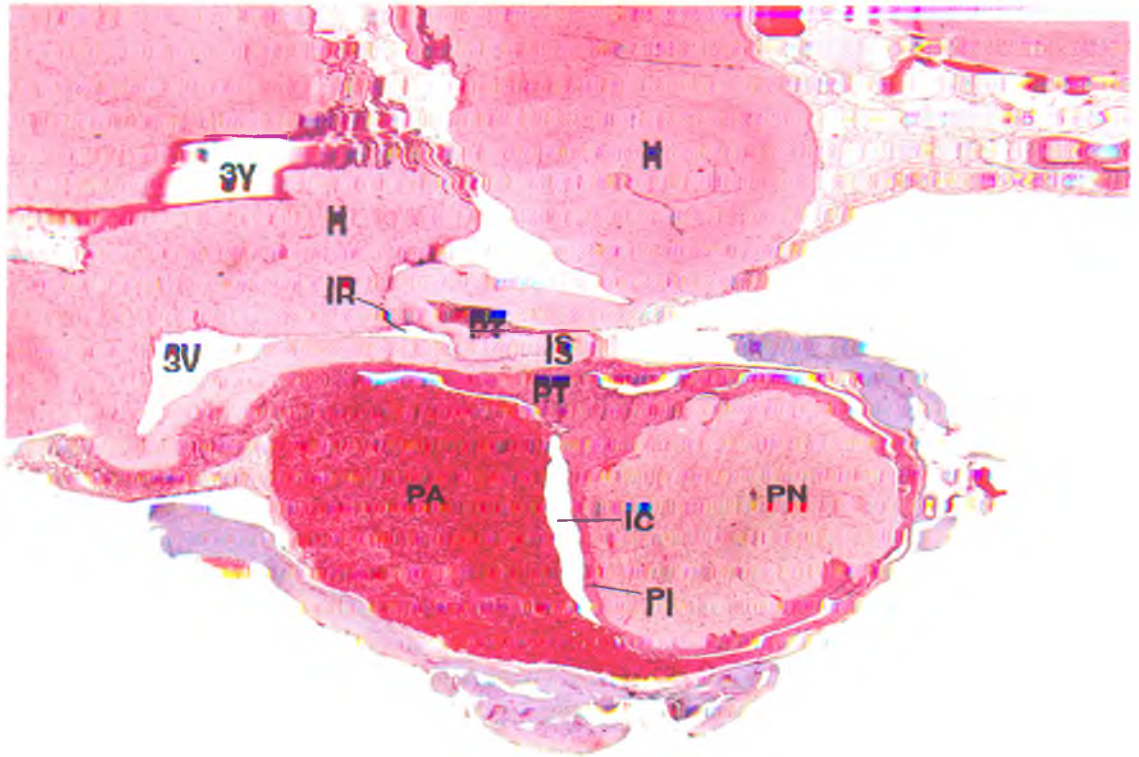


ФОТО 1

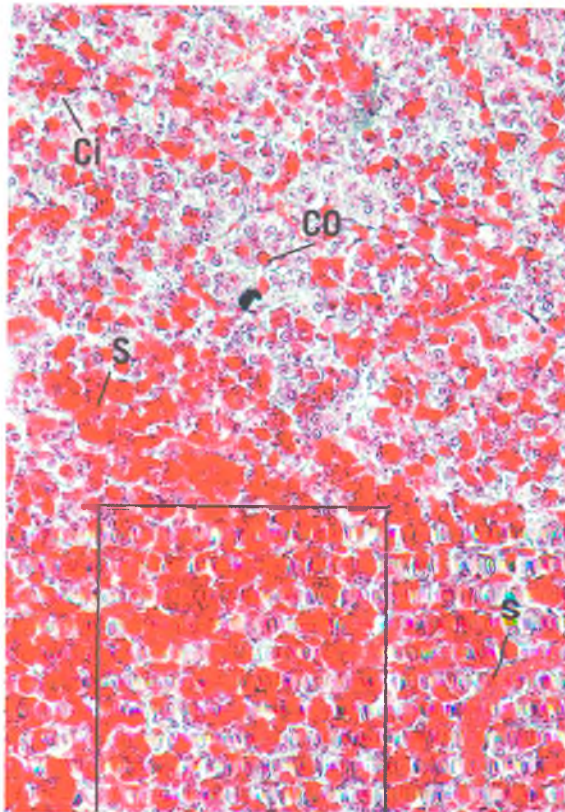


ФОТО 2

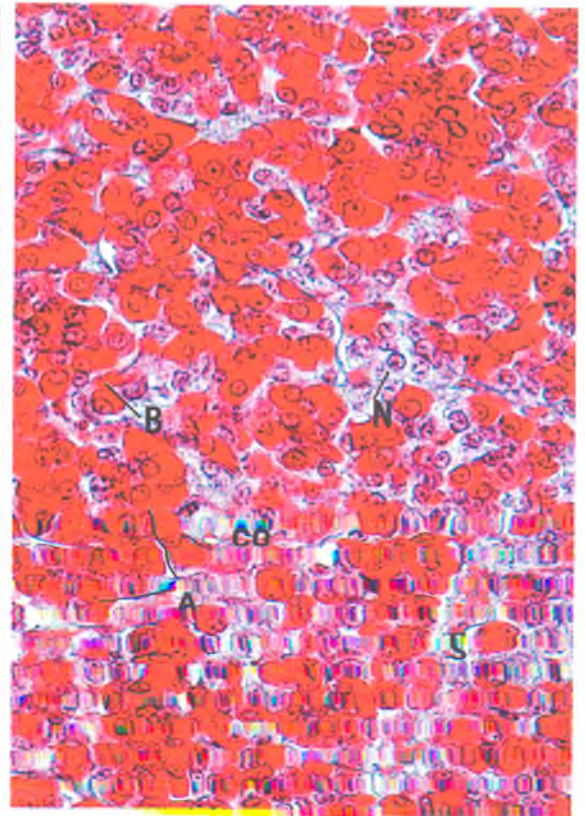


ФОТО 3

ФОТО 1 * Гипофиз. Заливка в парафин. × 540

В препарате гипофиза, окрашенного гематоксилином и эозином, трудно различить ацидофилы и базофилы. Даже при большом увеличении, как на этой микрофотографии, можно увидеть всего лишь небольшие различия: ацидофилов меньше, чем базофилов, цитоплазма ацидофилов окрашивается в розоватый цвет в отличие от светло-голубого окрашивания цитоплазмы базофилов. На чёрно-белой микрофотографии базофилы кажутся более темными, чем ацидофилы. Хромофобы легко различимы, так как их цитоплазма не окрашивается. Кроме того, поскольку объём цитоплазмы хромофобов незначителен, ядра хромофобов кажутся сгруппированными в виде тяжей.

ФОТО 3 * Нейральная доля гипофиза. Заливка в парафин. × 132

Нейральная доля гипофиза состоит из вытянутых клеток с длинными отростками и овальными ядрами, известными как питуициты, которые, как считается, относятся к нейроглии. Питуициты своими отростками поддерживают многочисленные безмиелиновые аксоны нейронов гипоталамуса. На препарате, окрашенном гематоксилином и эозином, эти аксоны нельзя отличить от цитоплазмы питуицитов. Нейросекреторные вещества, синтезированные в телах нейронов гипоталамуса, поступают в гипофиз по аксонам, идущим по гипоталамо-гипофизарному тракту, где накапливаются и хранятся в расширенных окончаниях — тельцах Херринга. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 4.

ФОТО 2 * Промежуточная часть гипофиза человека. Заливка в парафин. × 270

Промежуточная часть гипофиза расположена между передней и нейральной долями. Она представлена базофилами, размеры которых меньше, чем у базофилов передней доли. В промежуточной части гипофиза находятся содержащие коллоид фолликулы, выстланные бледными мелкими низко кубическими клетками (стрелки). Обратите внимание, что некоторые базофилы проникают в нейральную долю, в которой видны многочисленные кровеносные сосуды и питуициты.

ФОТО 4 * Нейральная доля гипофиза. Заливка в парафин. × 540

На этой микрофотографии при более высоком увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 3. Обратите внимание на многочисленные овальные ядра питуицитов и их отростки, некоторые из которых (стрелки) при таком увеличении видны чётко. Безмиелиновые нервные волокна и отростки питуицитов составляют клеточную сеть нейральной доли. Расширенные терминальные области нервных волокон, которые содержат нейросекрет, известны как тельца Херринга. Обратите внимание также на кровеносные сосуды, присутствующие в нейральной доле.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

A	ацидофилы	Co	хромофоб	P	питуицит
B	базофилы	HВ	тельце Херринга	РА	передняя доля
BV	кровеносный сосуд	N	ядро	РН	нейральная доля
Cl	коллоид				

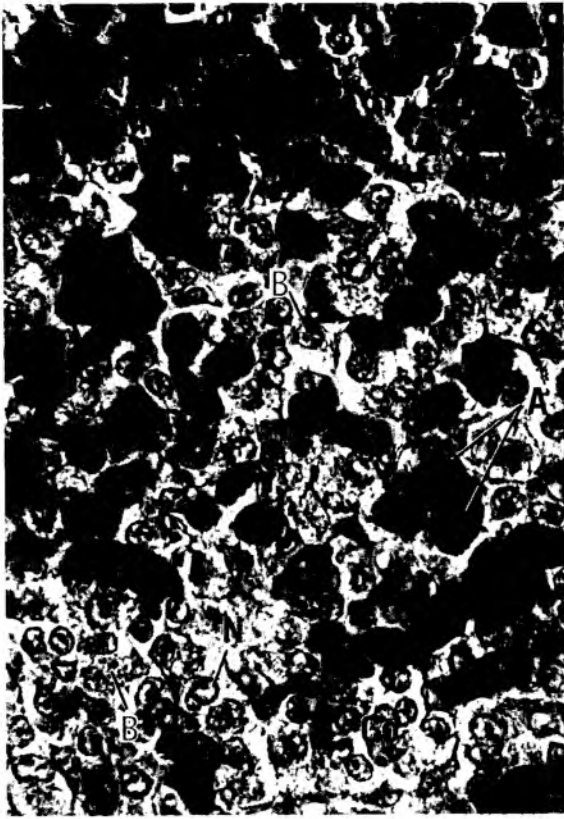


ФОТО 1



ФОТО 2

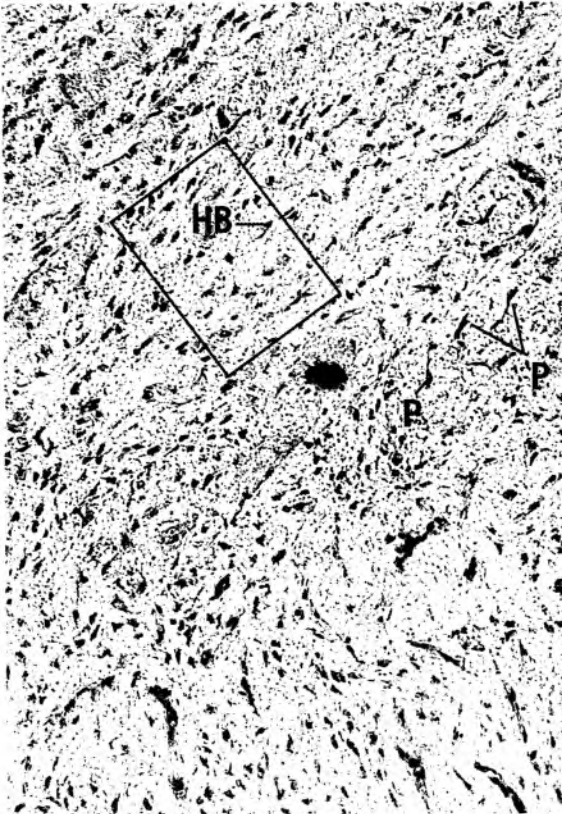


ФОТО 3

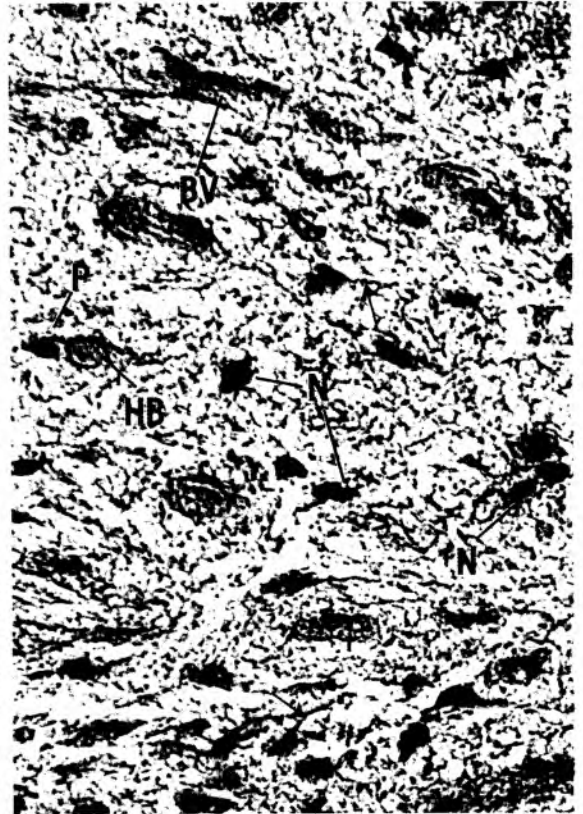


ФОТО 4

ФОТО 1 ■ Щитовидная железа обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

От капсулы в паренхиму железы отходят соединительнотканнные септы, разделяющие щитовидную железу на дольки. На этой микрофотографии представлена часть дольки щитовидной железы, содержащей многочисленные фолликулы различных размеров. Каждый фолликул снаружи окружён тонкой прослойкой соединительной ткани, в которой располагаются многочисленные кровеносные сосуды. В полости фолликулов содержится коллоид. Изнутри стенка фолликула выстлана фолликулярными клетками. Низкая кубическая форма фолликулярных клеток указывает на то, что они в настоящий момент не синтезируют секреторный продукт. В течение секреторного цикла фолликулярные клетки изменяют свою морфологию: их высота меняется. Помимо фолликулярных клеток в паренхиме щитовидной железы имеются и другие типы клеток (парафолликулярные, или С-клетки), не контактирующие с коллоидом, так как располагаются около фолликулов. Это крупные клетки с центрально расположенным круглым ядром и бледноокрашенной цитоплазмой.

ФОТО 3 ■ Щитовидная железа и околожитовидные железы обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

Снаружи околожитовидная и щитовидная железы покрыты капсулами. От капсулы в глубь паренхимы околожитовидной железы отходят соединительно-тканнные трабекулы, по которым в железу проникают кровеносные сосуды. Паренхима железы представлена двумя типами клеток: главными и оксифильными. Главные клетки более многочисленны, их цитоплазма тёмноокрашена. Оксифильные клетки обычно крупнее главных, их цитоплазма окрашивается светлее, чем цитоплазма главных клеток. Область, сходная областью, ограниченной рамкой, при большем увеличении представлена на фото 4.

ФОТО 2 ■ Щитовидная железа обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Фолликул щитовидной железы, представленный на этой микрофотографии, окружён другими фолликулами, от которых он отграничен межфолликулярной соединительной тканью. Фолликулы заполнены коллоидом. Ядра, расположенные в соединительной ткани, могут принадлежать как эндотелиоцитам, так и клеткам соединительной ткани. Поскольку большинство капилляров спадается во время иссечения ткани щитовидной железы, то на гистологическом препарате их трудно распознать. Фолликулярные клетки имеют уплощённую форму. Это указывает на то, что они в настоящий момент не секретируют тиреоглобулин. Найдите парафолликулярные клетки, которые можно отличить от других клеток по бледной цитоплазме и большому ядру (стрелка).

ФОТО 4 ■ Околожитовидная железа обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

На этой микрофотографии видна область, сходная областью, ограниченной рамкой на фото 3. Главные клетки околожитовидной железы формируют мелкие тяжи, окружённые тонкими прослойками соединительной ткани, в которых расположены многочисленные кровеносные сосуды. Ядра клеток соединительной ткани легко распознаются по их удлинённой форме. Цитоплазма оксифильных клеток более бледная, чем цитоплазма главных клеток. Как правило, клеточные мембраны оксифилов хорошо различимы (стрелки). В пожилом возрасте ткань околожитовидных желез инфильтрирована жировыми клетками.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BV	кровеносный сосуд	F	фолликул	PF	парафолликулярные клетки
Ca	капсула	FC	фолликулярные клетки	PG	околожитовидная железа
CC	главные клетки	Я	ядро	T	трабекулы
Cl	коллоид	OC	оксифильные клетки	TG	щитовидная железа
CT	соединительная ткань				

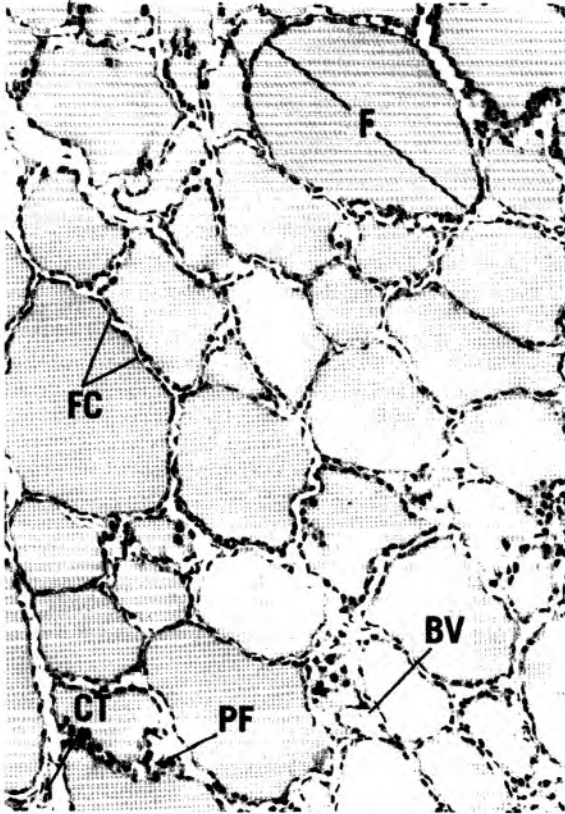


ФОТО 1

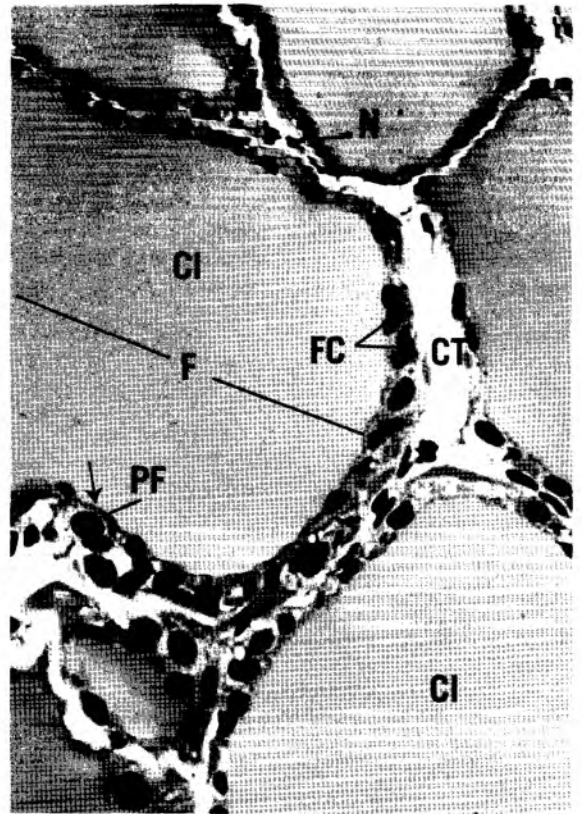


ФОТО 2

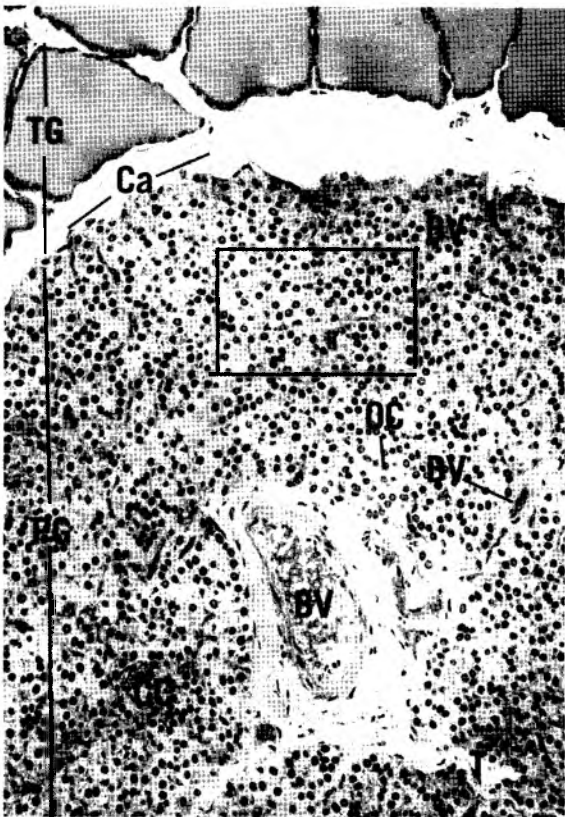


ФОТО 3

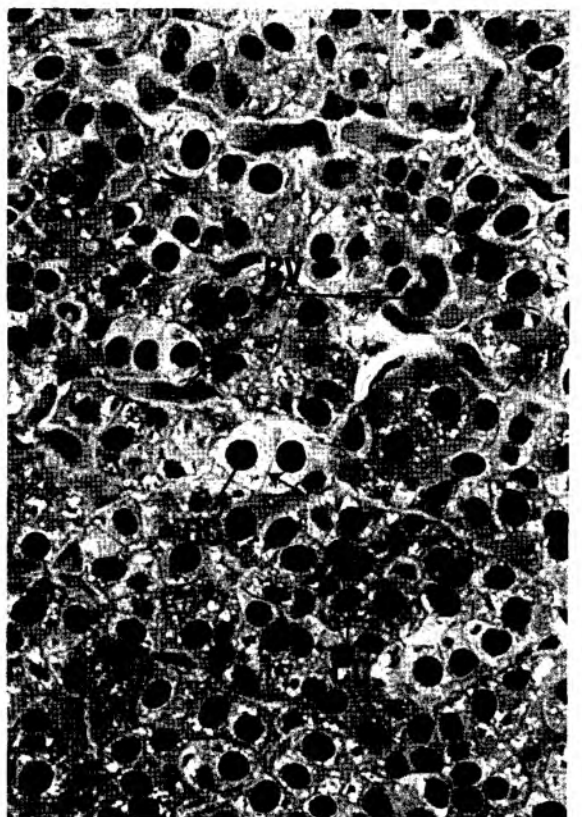


ФОТО 4

ФОТО 1 *Надпочечник. Заливка в парафин. × 14*

Снаружи надпочечник покрыт соединительнотканной капсулой, от которой в глубь железы отходят трабекулы, содержащие кровеносные сосуды и нервы. Кортиковое вещество полностью окружает мозговое. В корковом веществе выделяют три области: наружную — клубочковую зону, среднюю — пучковую зону и внутреннюю — сетчатую зону. В мозговом веществе проходят крупные вены.

ФОТО 2 *Кора надпочечника обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132*

Надпочечник ограничен от окружающей жировой ткани соединительнотканной капсулой, через которую в глубь паренхимы железы проникают кровеносные сосуды и нервы. Клетки клубочковой зоны коркового вещества надпочечника, непосредственно прилежащие к капсуле, расположены группами в виде тяжей, имеющих форму овала либо арки. Клетки пучковой зоны — спонгиоциты — формируют длинные прямые столбчатые тяжи шириной в одну-две клетки, идущие вертикально от капсулы в направлении мозгового вещества. Спонгиоциты крупнее, чем клетки клубочковой зоны. Цитоплазма спонгиоцитов выражено вакуолизирована из-за многочисленных липидных капель, которые во время изготовления гистологического препарата были извлечены спиртами. Между пучками спонгиоцитов расположены многочисленные кровеносные сосуды.

ФОТО 3 *Надпочечник обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132*

На этой микрофотографии хорошо заметно столбчатое расположение тяжей спонгиоцитов пучковой зоны надпочечника. Рассмотрите архитектуру кровеносных сосудов в пучковой зоне (стрелки). Спонгиоциты в более глубоких отделах пучковой зоны более мелкие, их цитоплазма более интенсивно окрашена, чем у спонгиоцитов, расположенных поверхностно. Клетки сетчатой зоны формируют неправильно расположенные анастомозирующие тяжи, между которыми содержатся широкие капилляры. Тяжи клеток сетчатой зоны почти незаметно переходят в тяжи клеток пучковой зоны. Сетчатая зона — относительно узкая область коркового вещества надпочечника. Мозговое вещество хорошо различимо, так как его клетки намного крупнее клеток сетчатой зоны. Кроме того, для мозгового вещества характерно наличие многочисленных крупных вен.

ФОТО 4 *Надпочечник обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540*

В капсуле надпочечника видны коллагеновые волокна и ядра фибробластов. Клубочковая зона, занимающая верхнюю часть микрофотографии, содержит относительно мелкие клетки с несколькими вакуолями (стрелки). В нижней части микрофотографии определяется пучковая зона, клетки которой более крупные, чем клетки клубочковой зоны. При этом их цитоплазма более вакуолизирована (острие стрелки), чем у клеток клубочковой зоны. Обратите внимание на наличие соединительной ткани и кровеносных сосудов между тяжами клеток коркового вещества надпочечника.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

AT	жировая ткань	CT	соединительная ткань	V	вены
BV	кровеносные сосуды	M	мозговое вещество	ZF	пучковая зона
Ca	капсула	N	ядра	ZG	клубочковая зона
Cf	коллагеновые волокна	Ne	нервы	ZR	сетчатая зона
CO	корковое вещество	Sp	спонгиоциты		

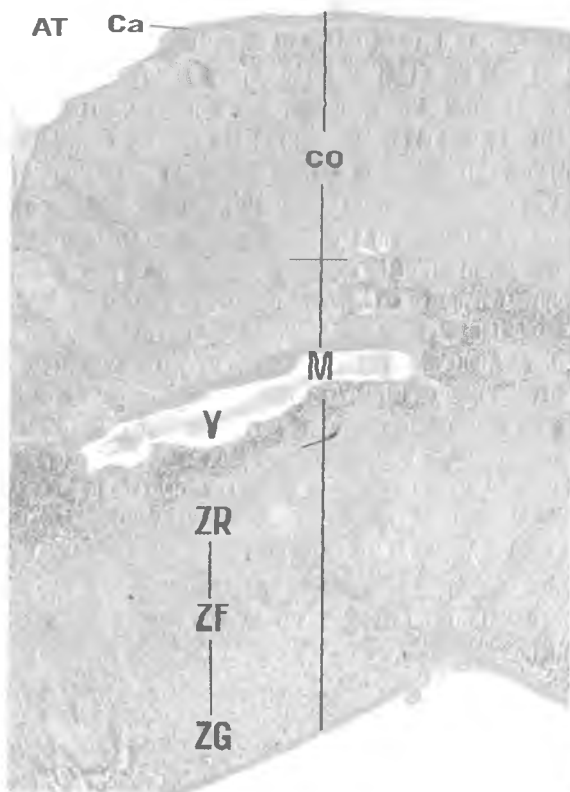


ФОТО 1



ФОТО 2

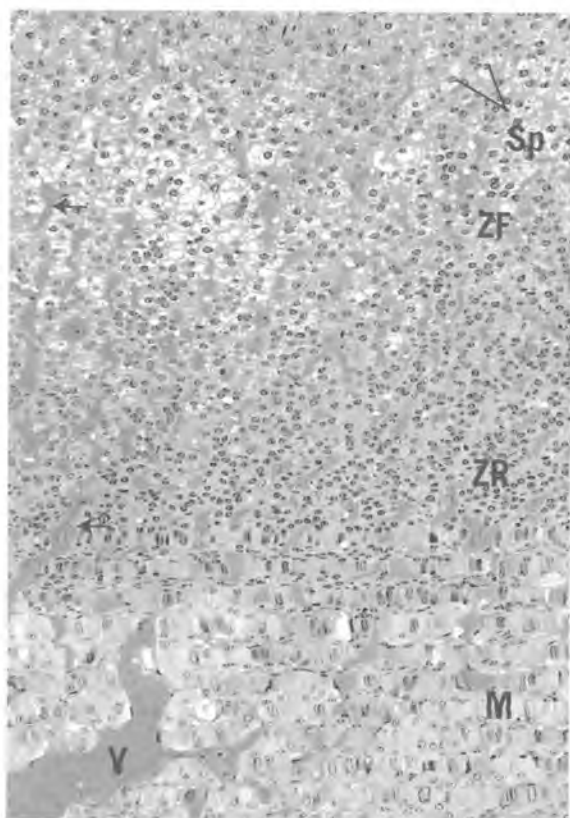


ФОТО 3

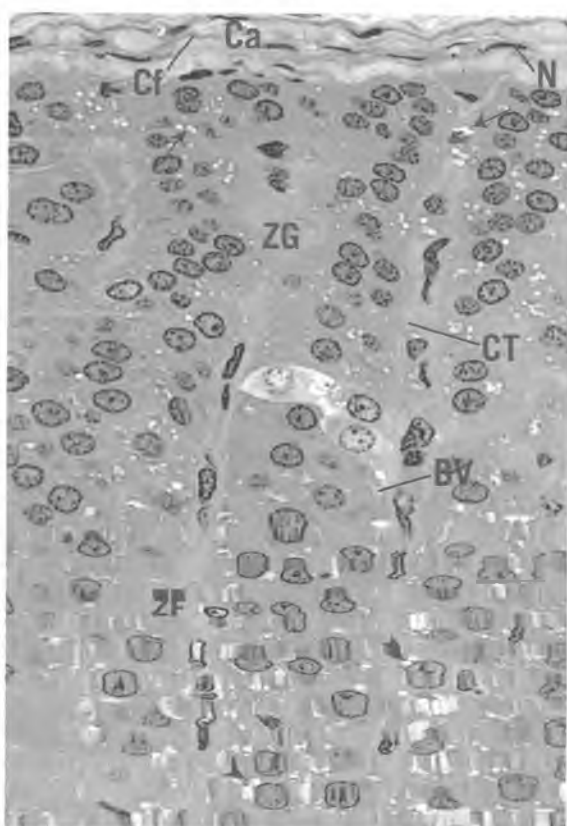


ФОТО 4

ФОТО 1 : Кора надпочечника обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

В верхней части этой микрофотографии видна граница между пучковой и сетчатой зонами коры надпочечника. Обратите внимание, что спонгиоциты пучковой зоны крупнее и их цитоплазма более вакуолизирована, чем у клеток сетчатого слоя. Клетки сетчатой зоны формируют анастомозирующие между собой тяжи. Между спонгиоцитами обеих областей располагаются крупные капилляры, в просвете которых содержатся эритроциты.

Вставка. Пучковая зона коры надпочечника обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Спонгиоциты пучковой зоны представлены двумя разновидностями. Клетки, расположенные поверхностно в корковом веществе (как на этой вставке), крупнее, чем спонгиоциты, лежащие ближе к сетчатой зоне. Кроме того, цитоплазма их более вакуолизирована (стрелки), чем цитоплазма спонгиоцитов, лежащих ближе к сетчатой зоне.

ФОТО 3 Шишковидное тело человека. Заливка в парафин. × 132

Снаружи шишковидное тело покрыто соединительнотканной капсулой, производной мягкой мозговой оболочки. От капсулы отходят соединительнотканнные трабекулы, подразделяющие шишковидное тело на дольки. По трабекулам в глубь эпифиза проходят нервы и кровеносные сосуды. Паренхима шишковидного тела представлена пинеалоцитами и глиальными поддерживающими клетками. Характерным признаком шишковидного тела является отложение кальцинированного материала, известного как мозговой песок. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 4.

ФОТО 2 Мозговое вещество надпочечника обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

Клетки мозгового вещества надпочечника, часто называемые хромаффинными, формируют либо круглые/овоидные группы, либо короткие тяжи. Клетки крупные, округлой или многогранной формы с бледной цитоплазмой и пузырьковидным ядром, содержащим крупное ядрышко. В интерстициальном пространстве расположены крупные вены и обширная сеть капилляров. Иногда можно выявить крупные клетки симпатического ганглия.

ФОТО 4 Шишковидное тело человека. Заливка в парафин. × 540

На этой микрофотографии при более высоком увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 3. В препаратах, окрашенных гематоксилином и эозином, отчётливо выявляются только ядра пинеалоцитов и глиальных поддерживающих клеток. Многочисленные крупные, более бледные ядра принадлежат пинеалоцитам, а небольшие, более интенсивно окрашенные ядра — глиальным клеткам. Между клетками расположены длинные, переплетающиеся отростки этих типов клеток. В центре микрофотографии расположен мозговой песок. Обратите внимание, что увеличение размеров этих конкрементов происходит за счёт постепенного наслаивания на их поверхность кальцинированного материала (стрелка).

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BS	мозговой песок	N	ядро	T	соединительнотканная трабекула
BV	кровеносные сосуды	n	ядрышко	V	вены
ChC	хромаффинные клетки	Ng	глиальные клетки	ZF	пучковая зона
Ср	капилляры	Pi	пинеалоциты	ZR	сетчатая зона
Сy	цитоплазма	RBC	эритроциты		
Lo	долька	Sp	спонгиоциты		

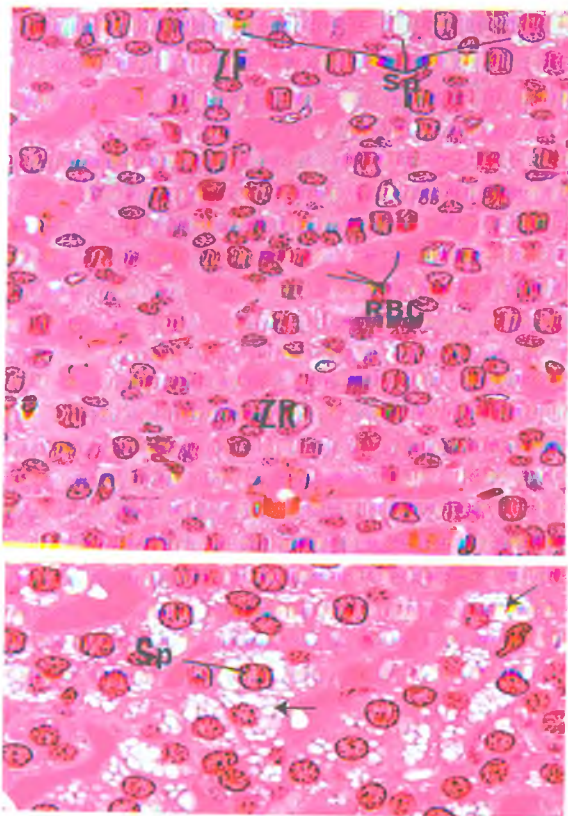


ФОТО 1



ФОТО 2

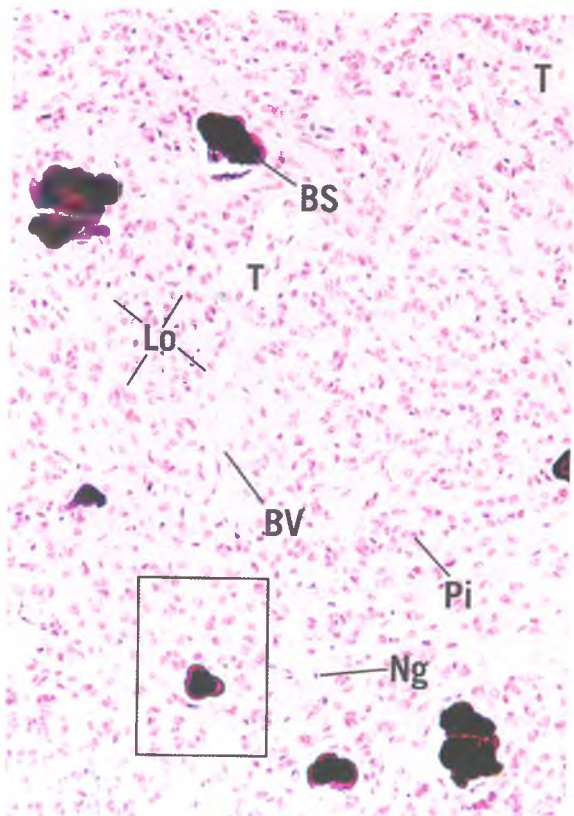


ФОТО 3

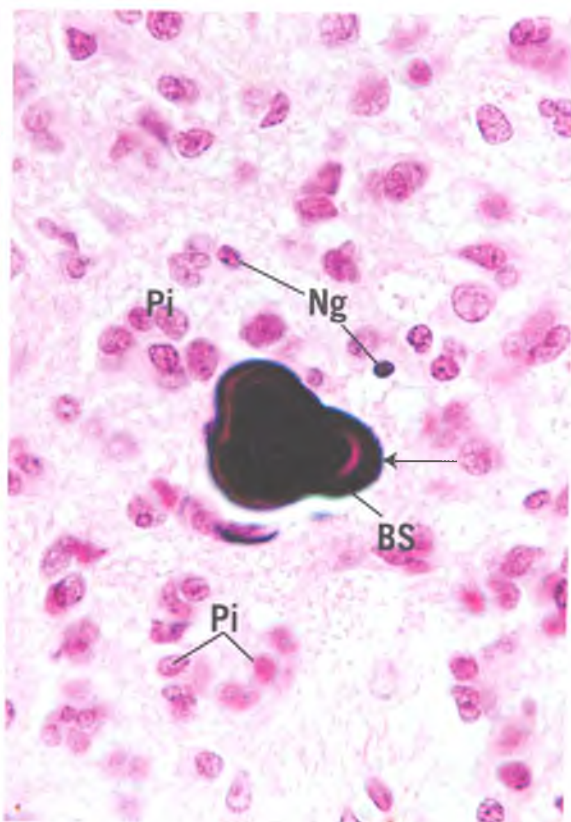


ФОТО 4

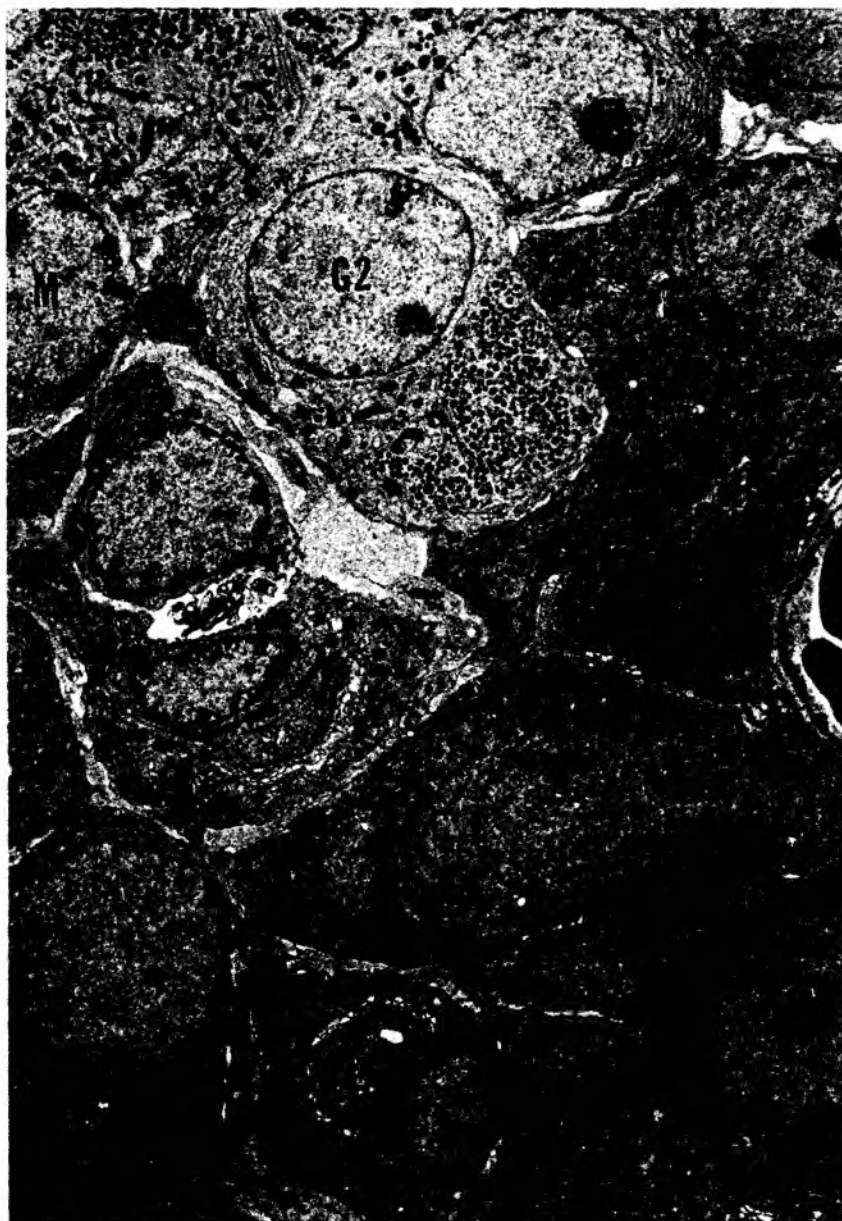


ФОТО 1 Передняя доля гипофиза. Электронная микроскопия. $\times 4950$

Хотя точное ультраструктурное строение клеток передней доли является предметом спора, среди клеток, представленных на этой электронограмме, можно выделить несколько типов клеток по тем же признакам, что и на светооптическом уровне: ацидофилы,

базофилы и хромофобы. В цитоплазме хромофобов отсутствуют секреторные гранулы. Ацидофилы на этой электронограмме представлены соматотропocyтaми и маммотропocyтaми. В то же время на электронограмме имеется только два типа базофилов: гонадотропocyтa II типа и тиреотропocyтa [Poole M. *Anat Rec* 204:45-53, 1982].

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

С	хромофобы	М	маммотропocyтa	Т	тиреотропocyтa
G2	гонадотропocyтa II типа	С	соматотропocyтa		



ФОТО 1 - Гипофиз крысы. Электронная микроскопия. $\times 8\,936$

В дистальной части гипофиза (нейрогипофиза) крысы содержатся несколько типов клеток, два из которых представлены на этой электронограмме. Гонадотропоциты, содержащие гранулы, окружены незернистыми фолликулярно-звёздчатыми клетка-

ми, отростки которых обозначены стрелками. Функции фолликулярно-звёздчатых клеток до конца неясны. Различные авторы приписывают им опорно-поддерживающую, фагоцитарную, секреторную и даже камбиальную функции [Strokreef J.C., Reifel C.W., Shin S.H. *Cell Tissue Res* 243:255-261, 1986].

■ **ОБОЗНАЧЕНИЯ**

FS	незернистые фолликулярно-звёздчатые клетки	GN	гонадотропоциты, содержащие гранулы
----	--	----	-------------------------------------

Общий покров

Общий покров — самый массивный и крупный орган тела, в состав которого входят кожа и её производные (волосы, ногти, сальные и потовые железы). Кожа покрывает тело человека снаружи и в области губ, носа и внешних отверстий мочеполовой системы переходит в слизистую оболочку. Кожа выполняет множество функций, в том числе защищает организм от физических, химических и биологических воздействий, создаёт водонепроницаемый барьер, поглощает ультрафиолетовое излучение, необходимое для синтеза витамина D, защищает от избытка ультрафиолета, выполняет экскреторную функцию (потоотделение), участвует в терморегуляции и благодаря различным нервным окончаниям обеспечивает восприятие воздействий внешней среды и иммунологическую защиту организма.

КОЖА

Кожа состоит из многослойного плоского ороговевающего эпителия, называемого эпидермисом, и лежащего глубже соединительнотканного слоя — дермы (схема 11-1). Эпидермис и дерма контактируют друг с другом при помощи гребешков эпидермиса и сосочков (гребешков) дермы, разделённых базальной мембраной. Эти интердигитации в виде сосочков кожи больше всего проявляются на кончиках пальцев и обуславливают специфические отпечатки пальцев. Структура, расположенная между кожей и более глубокими структурами организма (гиподерма), не является частью кожи.

Эпидермис

В зависимости от толщины кератинового слоя и выраженности слоёв кожу подразделяют на толстую и тонкую. Первым среди эпителиев был описан эпидермис толстой кожи. Он состоит из пяти слоёв клеток, тогда как в эпидер-

мисе тонкой кожи выделяют три или четыре слоя. Самый глубокий слой эпидермиса — **базальный** (герминативный). Он представлен одним слоем кубических и/или призматических клеток, делящихся митозом (обычно ночью). Образовавшиеся в результате митоза клетки из базального слоя перемещаются выше, давая начало **шиповатому слою**. Этот слой самый толстый в эпидермисе. Он представлен многогранными **шиповатыми** клетками, называемыми так потому, что они на своей поверхности имеют многочисленные выросты — шипики (так называемые межклеточные мостики). Шипики соседних клеток соединены друг с другом при помощи десмосом. Клетки шиповатого слоя активно делятся митозом (как правило, ночью). Эти два слоя эпидермиса (базальный и шиповатый) часто называют **мальпигиевым слоем**. Митотическое деление клеток этих слоёв обеспечивает последующую непрерывную миграцию их потомков в вышележащий **зернистый слой** эпидермиса. Клетки зернистого слоя в своей цитоплазме накапливают **кератогиалиновые гранулы**, которые, в конечном счете, дегранулируют и разрушают их ядра и органеллы. Четвёртый слой эпидермиса — **блестящий**, относительно тонкий, является не всегда (присутствует только в коже открытых частей тела, ладоней и стоп). Обычно он виден как тонкая полупрозрачная блестящая область, расположенная между зернистым и роговым слоями. Клетки блестящего слоя не имеют ядер и органелл, в своей цитоплазме они содержат сильно уплотнённые кератиновые филаменты. Поверхностный слой эпидермиса — **роговой**, представлен стопками мёртвых структур, известных как **роговые чешуйки**. Чешуйки поверхностных участков рогового слоя слущиваются (десквамируются) с той же скоростью, с которой делятся митозом клетки базального и шиповатого слоёв.

Эпидермис включает четыре типа клеток: кератиноциты (описаны ранее), меланоциты, клетки Лангерганса и клетки Меркеля. Кератиноциты, которые развиваются из эктодермы, — самые многочисленные клетки эпидермиса. Они производят кератин. Меланоциты, источником развития которых является нервный гребень, вырабатывают меланин, синтезирующийся в специализированных органеллах — меланосомах. Меланоциты — вторые по численности клетки эпидермиса после кератиноцитов. Они рассеяны среди кератиноцитов базального слоя, а также находятся в волосяных фолликулах и дерме. Меланоциты — отростчатые клетки, длинные тонкие отростки их цитоплазмы расположены в межклеточных пространствах клеток шиповатого слоя. Клетки Лангерганса — дендритные клетки (костномозгового происхождения) расположены главным образом в базальном и шиповатом слоях эпидермиса. Они, являясь антиген-представляющими клетками, участвуют в иммунных реакциях. Клетки Меркеля, происхождение которых точно не известно, рассеяны среди клеток базального слоя эпидермиса. Наиболее сильно они сконцентрированы в эпидермисе кончиков пальцев. Нервные окончания формируют с клетками Меркеля комплексы, которые, как считается, являются механорецепторами (рецепторами прикосновения). Есть сведения о том, что клетки Меркеля могут выполнять нейросекреторную функцию.

Тонкая кожа отличается от толстой тем, что имеет только три или четыре слоя эпидермиса: роговой, зернистый, шиповатый и базальный. При этом в тонкой коже, в отличие от толстой, роговой, зернистый и шиповатый слои значительно тоньше, зернистый слой выражен слабо, всегда отсутствует блестящий слой (фактически, он присутствует как неполный слой).

Дерма

Дерма — часть кожи, лежащая непосредственно под эпидермисом. Она представлена неоформленной волокнистой соединительной тканью, развивающейся из мезодермы. Дерма содержит многочисленные коллагеновые (коллаген I и III типов) и некоторое количество эластических волокон. Пучки коллагеновых волокон продолжают в подлежащую гиподерму. В дерме выделяют два слоя: сосочковый и сетчатый. Сосочковый слой располагается непосредственно под эпидермисом и представлен

рыхлой волокнистой соединительной тканью, сосочки которой переплетаются с гребешками эпидермиса. Сетчатый слой дермы расположен глубже сосочкового. Он представлен плотной неоформленной волокнистой соединительной тканью. Граница между сосочковым и сетчатым слоями дермы нечёткая. В сосочках дермы имеются многочисленные инкапсулированные нервные окончания (например, тельца Мейснера), а также разветвлённая сеть капиллярных петель, по которым поступает питание к эпидермису.

ПРОИЗВОДНЫЕ КОЖИ

Производные кожи у человека представлены волосами, потьями, сальными и потовыми железами (схема 11–2). Эти структуры развиваются за счёт врастания эпидермиса в дерму и гиподерму, при этом они сохраняют связь с эпидермисом. Каждый волос включает стержень, состоящий из роговых чешуек и корня, расположенного в волосяном мешке. Волос связан с сальной железой, выделяющей свой секрет в шейку волосяного фолликула. Мышца, поднимающая волосы, представляет собой маленький пучок гладкомышечных клеток, прикреплённых к волосяному фолликулу, играет роль рычага при изменении положения волоса и является опорой для сальной железы.

Эккриновые потовые железы, в отличие от сальных, не связаны с волосяными фолликулами. Они имеют строение простых извитых трубчатых желёз, секреторные единицы которых вырабатывают пот, который по длинным выводным протокам выделяется на поверхность кожи. Вокруг концевых отделов потовых желёз расположены миоэпителиальные клетки, которые своими отростками обхватывают секреторный участок.

Ногти представляют собой ороговевшие структуры, расположенные на дистальной фаланге пальцев рук и ног. Эти роговые пластины расположены на ногтевом ложе, которое сзади и по бокам ограничено ногтевыми валиками. Кутикула ногтя — надногтевая пластинка (эпонихий) находится над ногтевой луночкой. Она представляет собой непрозрачную, серповидную область эпидермиса на основании ногтевой пластинки. Подногтевая пластинка (гипонихий) расположена ниже свободного края ногтевой пластинки.



КЕРАТИНОЦИТЫ И ПРОЦЕСС ОРОГОВЕНИЯ

В кератогиалиновых гранулах клеток поверхностных отделов шиповатого и зернистого слоёв накапливается белок, богатый гистидином. В кератогиалиновые гранулы входят концы тонофиламентов.

В клетках блестящего слоя исчезают ядро, органеллы и кератогиалиновые гранулы. Их цитоплазма заполнена аморфным матриксом и кератиновыми фибриллами.

Роговые чешуйки заполнены кератином — сложным склеропротеином, состоящим из филаментов толщиной 10 нм, богатых лизиновыми остатками.

Под плазмолеммой в цитоплазме кератиноцитов зернистого, блестящего и рогового слоёв имеются отложения кератолина и инволюкрина — фибриллярного белка, формирующего сетчатую структуру по типу плетёной циновки, отдельные компоненты которой имеют диаметр 12 нм.

Клетки шиповатого и зернистого слоёв имеют ограниченные мембраной гранулы, содержимое которых богато липидами. При выделении его во внеклеточное пространство формируется водонепроницаемый барьер.

Кроме того, лизосомальные ферменты, вышедшие в цитозоль кератиноцитов зернистого и блестящего слоёв, переваривают их органеллы, вследствие чего ко времени, когда кератиноциты достигают рогового слоя, они превращаются в неживые, заполненные кератином структуры — роговые чешуйки.

По своему химическому составу кератин кожи (мягкий кератин) отличается от кератина ногтей (твёрдый кератин): в твёрдом кератине значительно больше дисульфидных связей, чем в мягком кератине.

Недавние исследования показали, что кератиноциты принимают участие в иммунном процессе, вырабатывая ряд веществ. Показано также, что эти клетки способны к продукции интерлейкинов, колониестимулирующих факторов, интерферонов, факторов некроза опухоли, тромбоцитарного фактора роста и фактора роста фибробластов.

ФОРМИРОВАНИЕ МЕЛАНИНА

Меланин синтезируется меланоцитами, являющимися производными нервного гребня. Хотя меланоциты расположены в базальном слое эпидермиса, их длинные отростки проникают в шиповатый слой. Есть два типа меланина: эумеланин и феомеланин. Эумеланин — пигмент, имеющий оттенки от тёмно-коричневого до чёрного цвета и состоящий из полимеров гидроксииндола. Феомеланин — пигмент, имеющий цвет от красного до рыжего. Он представляет собой сложные полимеры цистеинил ДОПА. Эумеланин имеется у лиц с тёмными волосами, а феомеланин — у лиц с рыжими и светлыми волосами.

Оба типа меланина формируются в меланосомах из аминокислоты тирозина. Меланосома — овальные (1,0 × 0,5 мкм) специализированные пузырьки, содержащие тирозиназу; они формируются в транс-сети аппарата Гольджи. В меланосоме тирозиназа преобразовывает тирозин в 3,4-дигидроксифенилаланин, который затем превращается в допахинон и, в конечном счёте, в меланин.

Кончики отростков меланоцитов погружены вглубь кератиноцитов шиповатого слоя эпидермиса, к ним мигрируют меланосомы и оттуда выделяются из пигментной клетки. После этого они посредством эндоцитоза поступают в цитоплазму кератиноцитов, где перемещаются к ядру, формируют вокруг него защитный «зонтик», ограждающий ядро (и его хромосомы) от ультрафиолетовых лучей солнца. Вскоре после этого меланосомы разрушаются лизосомами.

Ультрафиолетовые лучи не только увеличивают скорость потемнения меланина и эндоцитоз меланосом кератиноцитами, но и увеличивают деятельность тирозиназы и, следовательно, выработку меланина.

Количество меланоцитов в эпидермисе меньше на внутренних поверхностях бёдер и рук, а также на лице. Однако пигментация кожи связана не с количеством меланоцитов, а с местоположением меланина. У кавказоидов (кавказской подрасы европеоидной расы) меланосомы имеют меньшие размеры и скапливаются вокруг ядра кератиноцита, тогда как у представителей негроидной расы меланосомы крупнее и рассеяны по всей цитоплазме кератиноцита.

Псориаз

Псориаз — заболевание, характеризующееся очаговым поражением кожи, особенно в области суставов и волосистой части головы. Оно выражается повышенной пролиферацией кератиноцитов и ускорением их клеточного цикла, в результате чего число роговых чешуек возрастает. Псориаз протекает циклически, этиология его неизвестна.

Бородавки

Бородавки — доброкачественное разрастание эпидермиса, вызванное поражением кератиноцитов папилломовирусной инфекцией. Бородавки одинаково часто встречаются у детей, подростков и взрослых. У пациентов с иммунодефицитом они встречаются чаще.

Злокачественные опухоли кожи

Среди злокачественных опухолей кожи наиболее частыми являются базалиома, плоскоклеточный рак и злокачественная меланома.

Самое распространённое злокачественное поражение кожи человека — **базалиома**, развивается из клеток базального слоя эпидермиса. Причиной её развития является повреждение клеток эпидермиса ультрафиолетом. Кожа носа — типичный участок локализации базалиомы. Клинически опухоль проявляется

как папула или узелок, который, в конечном счете, изъязвляется. Опухоль хорошо лечится оперативным путём. Хирургическое лечение в 90% случаев эффективно, рецидив, как правило, отсутствует.

Плоскоклеточный рак — вторая по частоте злокачественная опухоль кожи. Он способен к инвазивному росту и метастазированию. Этиологическими факторами для развития плоскоклеточного рака кожи является воздействие неблагоприятных факторов внешней среды (например, ультрафиолетового либо рентгеновского облучения), а также разнообразных канцерогенных веществ (например, мышьяка). Рак развивается из клеток шиповатого слоя и клинически появляется как гиперкератотическая чешуйчатая бляшка на коже с глубоким прорастанием (инвазией) в подлежащие ткани, часто сопровождающимся кровотечением. Лечение выбора плоскоклеточного рака кожи является оперативное удаление опухоли.

Злокачественная меланома является опасным для жизни злокачественным новообразованием. Она развивается из меланоцитов, которые, активно делясь митозом, врастают в дерму (инвазивный рост) и, проникая в лимфатическую и кровеносную системы, метастазируют в другие органы. Лечение выбора — сочетание оперативного удаления опухоли и химиотерапии.



Краткое изложение гистологической организации

КОЖА

Эпидермис

Эпидермис — самый поверхностный слой кожи. В его состав входит четыре типа клеток: кератиноциты, меланоциты, клетки Лангерганса и клетки Меркеля. Кератиноциты сгруппированы в пять слоёв, а остальные три типа клеток рассеяны среди них. Выделяют следующие слои эпидермиса.

Базальный слой

Один слой кубических либо призматических кератиноцитов, лежащих на базальной мембране. В базальном слое происходит митотическое деление кератиноцитов. В нём также расположены меланоциты, клетки Меркеля и Лангерганса.

Шиповатый слой

Состоит из нескольких слоёв многогранных шиповатых кератиноцитов, имеющих межклеточные мостики. Многие кератиноциты делятся митозом. В нём также расположены клетки Лангерганса и отростки меланоцитов.

Зернистый слой

Несколько уплощённые кератиноциты, в цитоплазме они содержат кератогиалиновые гранулы. В тонкой коже зернистый слой как отдельный слой клеток отсутствует.

Блестящий слой

Тонкий полупрозрачный блестящий слой кератиноцитов, содержащих в своей цитоплазме элеидин. В тонкой коже он отчётливо не выявляется.

Роговой слой

Состоит из роговых чешуек, заполненных кератином. Чешуйки слущиваются с поверхности эпидермиса.

Дерма

Дерма представлена волокнистой соединительной тканью. В ней выделяют два слоя.

Сосочковый слой

Первичные и вторичные сосочки (гребешки) дермы переплетаются с гребешками и межсосочковыми клиньями эпидермиса. Коллагено-

вые волокна сосочкового слоя тоньше, чем в сетчатом слое дермы. Сосочки дермы содержат многочисленные петли кровеносных капилляров и тельца Мейсснера.

Сетчатый слой

Сетчатый слой кожи представлен плотной неформленной волокнистой (коллагеновой) соединительной тканью и содержит многочисленные грубые пучки коллагеновых волокон. В сетчатом слое расположены: сосудистое сплетение, волосяные фолликулы, сальные и потовые железы. В нём также могут присутствовать концевые колбы (луковицы) Краузе и тельца Фатера-Пачини. Сетчатый слой дермы прикреплён к подлежащей гиподерме.

ПРОИЗВОДНЫЕ КОЖИ

Волосы

Волосы — вращение эпидермиса в дерму и/или гиподерму. Волос имеет свободный стержень, окружённый несколькими слоями цилиндрических клеточных влагалищ. Терминальный конец корня волоса расширен и заканчивается волосяной луковицей. Снизу в неё вдаётся волосяной сосочек. Волосяной фолликул имеет несколько концентрических слоёв.

Соединительнотканное влагалище (волосяная сумка)

Стекловидная мембрана

Измененная базальная мембрана.

Наружное эпителиальное корневое влагалище

Состоит из нескольких слоёв многогранных клеток и одного слоя призматических клеток.

Внутреннее эпителиальное корневое влагалище

Состоит из трёх слоёв: слоя Генле, слоя Хаксли и кутикулы. Внутреннее эпителиальное корневое влагалище заканчивается на уровне шейки фолликула (волосяной воронки). На этом уровне в волосяном фолликуле имеется просвет, в который открываются протоки одной либо нескольких сальных желёз, по которым выделяется их секрет.

Кутикула волоса

Кутикула волоса представлена роговыми чешуйками, лежащими друг на друге в виде черепицы.

Корковое вещество

Составляет большую часть волоса и состоит из плоских роговых чешуек.

Мозговое вещество

Представляет собой тонкое ядро волоса, клетки которого содержат мягкий кератин.

Сальные железы

Концевые отделы **сальных желёз** имеют форму сферических мешочков, связанных с волосными фолликулами. Они имеют строение простых разветвлённых альвеолярных голокриновых желёз. Свой секрет — кожное сало — сальные железы выделяют через короткие, широкие выводные протоки в шейку волосного фолликула. **Базальные клетки** концевых отделов лежат на базальной мембране по периферии мешочка сальной железы и являются камбием для клеток сальных желёз.

Мышца, поднимающая волос

Мышца, поднимающая волос, представлена пучками гладкомышечных клеток, идущими от волосного фолликула до сосочкового слоя дермы. Она является опорой сальной железе, её сокращения поднимают волос, формируя «гусиную кожу», а также способствуют выделению кожного сала из секреторных отделов сальной железы в её проток.

Потовые железы

Концевые отделы

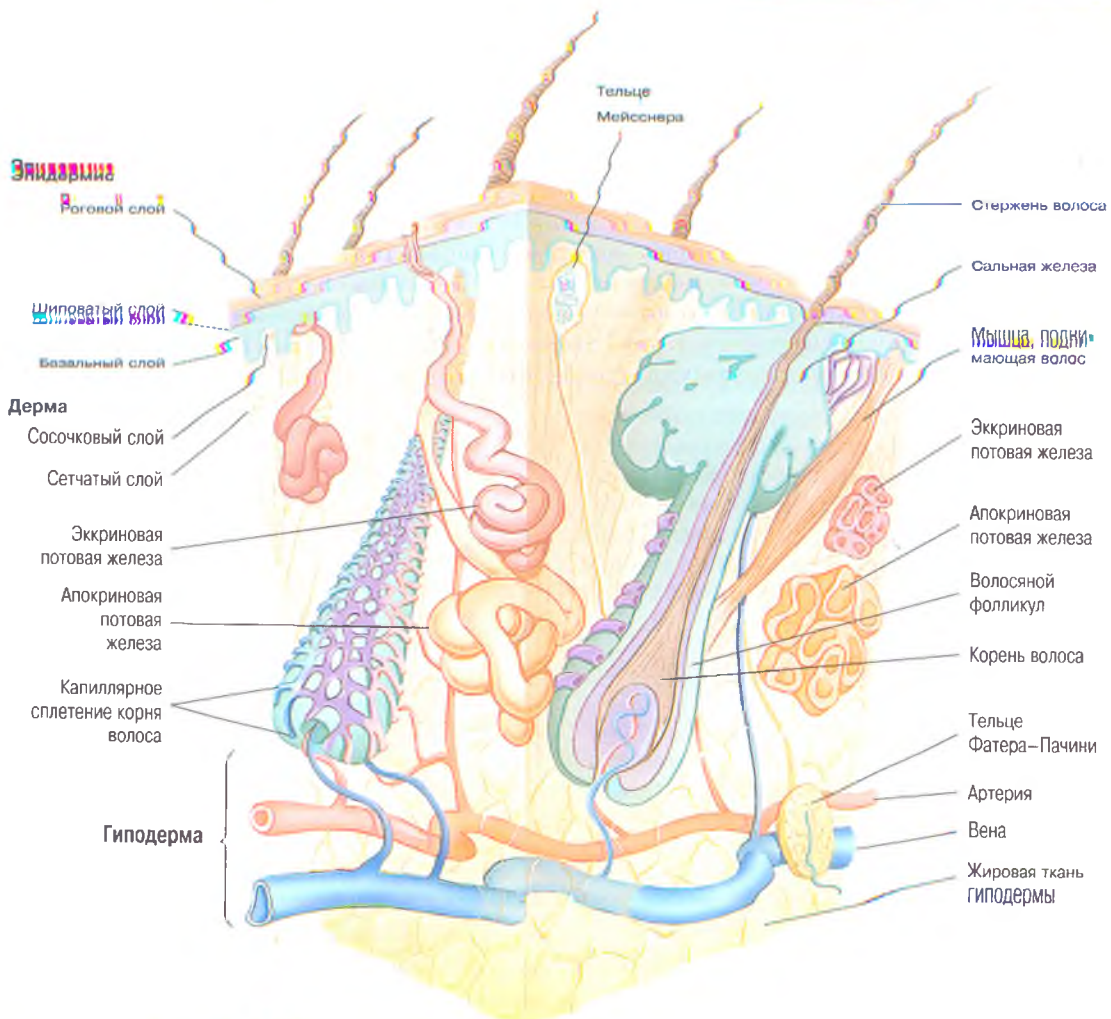
Железы — **простые извитые трубчатые**. Концевые отделы эккриновых потовых желёз имеют вид свёрнутой трубочки, сформированной однослойным кубическим эпителием, в котором имеются тёмные и светлые секреторные клетки. Между боковыми поверхностями секреторных клеток имеются **межклеточные каналы**. **Миоэпителиальные клетки** своими отростками обхватывают секреторный участок потовых желёз.

Выводные протоки

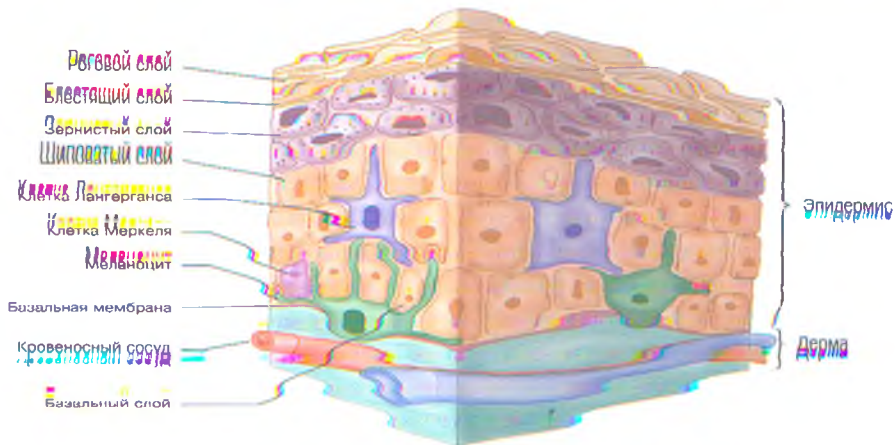
Выводные протоки сформированы, как правило, двуслойным кубическим, а затем многослойным эпителием. В отличие от клеток концевых отделов потовых желёз, клетки их выводных протоков более мелкие и более тёмные (базофильные). Протоки пронизывают дно гребешков эпидермиса, чтобы вывести пот на поверхность эпидермиса.

Ноготь

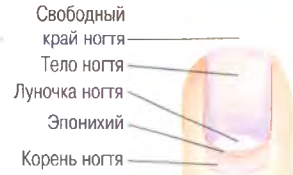
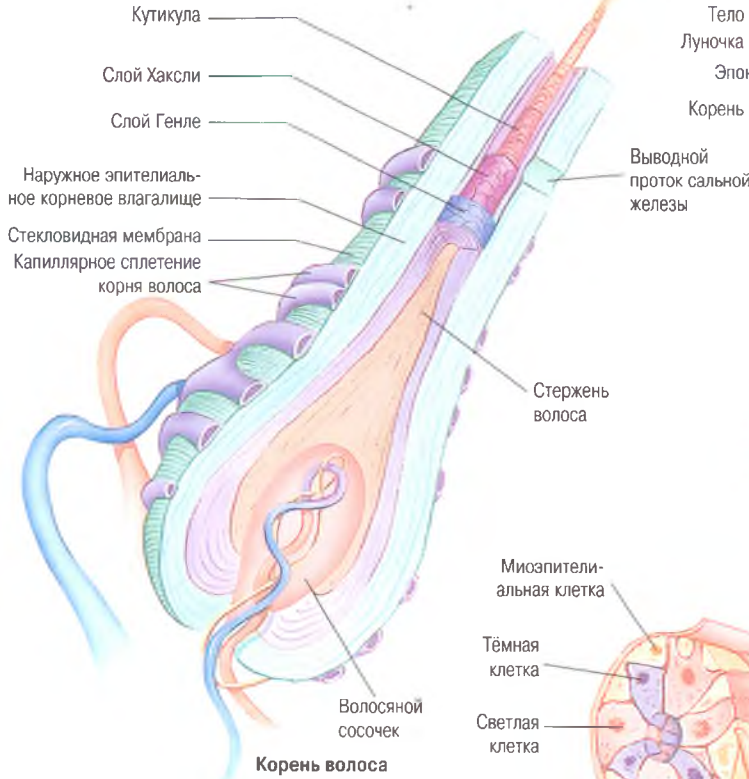
Ногтевая (роговая) пластинка лежит на **ногтевом ложе**. По бокам она ограничена **ногтевыми валиками**, дно которых формирует боковой ногтевой желобок. **Эпонихий** (кутикула) расположен сверху ногтевой пластинки, в то время как **гипонихий** — под её свободным краем. Задняя часть ногтевой пластинки (**корень ногтя**, находящийся выше **матрикса**) представляет собой область, ответственную за рост ногтя.



Кожа и ее придатки — **волосы, потовые (экриновые и апокриновые), сальные железы и ногти** — называют **наружным покровом**. В зависимости от толщины эпидермиса **кожа может быть толстой либо тонкой**. Эпидермис толстой кожи включает пять слоев **кератиноцитов** (базальный, шиповатый, зернистый, блестящий и роговой), среди которых расположены **меланоциты, клетки Меркеля и клетки Лангерганса**. В эпидермисе тонкой кожи отсутствуют зернистый и блестящий слои, хотя составляющие их единичные клетки встречаются.

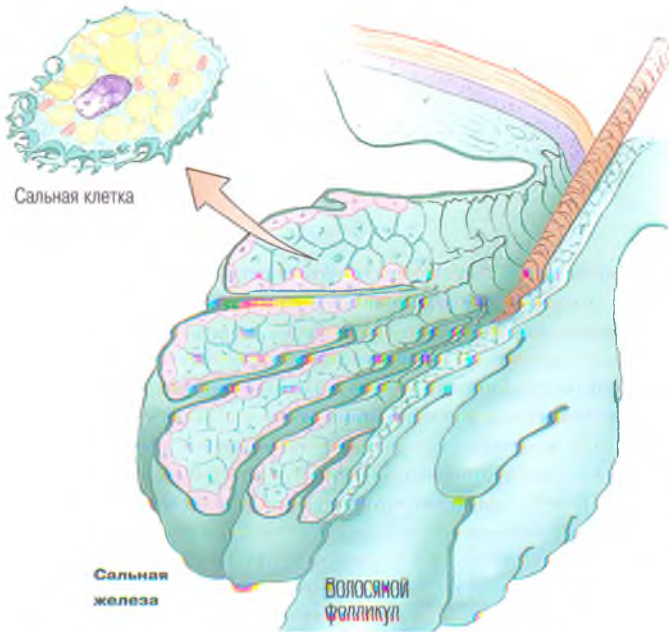


Внутреннее эпителиальное корневое влагалище



Эккриновая потовая железа

Секреторные отделы **эккриновых потовых желёз** состоят из однослойного кубического эпителия, в состав которого входят **тёмные и светлые клетки**. Снаружи концевые отделы окружены **миоэпителиальными клетками**. Протоки этих желёз выстланы **двуслойным кубическим эпителием**.



Сальные железы – разветвлённые альвеолярные голоклеточные железы, короткие протоки которых открываются в воронку волосяного фолликула – проространство, возникшее в результате исчезновения внутреннего эпителиального корневого влагалища.

ФОТО 1 Толстая кожа. Заливка в парафин. × 132

Кожа состоит из эпидермиса, расположенного поверхностно, и дермы, область их контакта представлена гребешками эпидермиса и сосочками (гребешками) лежащей более глубоко дермы. Между двумя соседними гребешками эпидермиса имеются межсосочковые клинья, которые делят первичные сосочки дермы на вторичные сосочки. Обратите внимание, что в толстой коже роговой слой эпидермиса чрезвычайно толстый. При внимательном изучении препарата видно, что проток потовой железы пронизывает эпидермальный гребешок. В дерме выделяют два слоя: сосочковый и сетчатый. Сосочковый слой представлен рыхлой волокнистой (коллагеновой) соединительной тканью, которая формирует сосочки дермы. Сетчатый слой лежит глубже сосочкового и представлен плотной неоформленной (коллагеновой) соединительной тканью. Кровеносные сосуды из сетчатого слоя проникают в сосочки дермы.

ФОТО 3 Толстая кожа обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, сходная областям, ограниченным рамкой номер 3 на фото 2. В сосочковом слое дермы видны ядра соединительнотканых клеток, а также зона контакта между дермой и базальным слоем эпидермиса. Обратите внимание, что клетки базального слоя кубической либо призматической формы. Рассеянные среди них светлые единичные клетки, вероятно, представляют собой либо неактивные меланоциты, либо клетки Меркеля. Клетки шиповатого слоя многогранные, имеют многочисленные межклеточные выросты, которые переплетаются с аналогичными выростами других клеток, что и обуславливает их шиповатый внешний вид.

ФОТО 2 Толстая кожа обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

На этой микрофотографии представлена толстая кожа, сходная с кожей, представленной на фото 1. Однако в этом препарате слои эпидермиса намного легче выделить, что обусловлено особенностями изготовления препарата при заливке в пластмассу. Рассмотрите роговые чешуйки, они лежат непосредственно над зернистым слоем клеток, в цитоплазме которых содержатся кератогиалин и кератин. Самый толстый слой в эпидермисе — шиповатый, в то время как самые высокие клетки эпидермиса — клетки базального слоя. Блестящий слой не выражен, хотя при внимательном изучении микрофотографии могут быть найдены единичные корнеоциты (стрелки). Обратите внимание, что во вторичных сосочках дермы, с обеих сторон межсосочкового клина, расположены капиллярные петли. Области, сходные областям, ограниченными рамками под номерами 3 и 4, при более высоком увеличении представлены на фото 3 и 4, соответственно.

ФОТО 4 Толстая кожа обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, сходная областями, ограниченной рамкой номер 4 на фото 2. Рассмотрите клетки эпидермиса. Обратите внимание, что клетки шиповатого слоя, перемещаясь в более высокие слои, несколько уплощаются. Как только клетки достигают зернистого слоя, в них появляются кератогиалиновые гранулы (стрелки), которые накапливаются в цитоплазме по мере продвижения клеток в более высокие отделы этого слоя. На границе шиповатого и рогового слоёв могут наблюдаться единичные клетки (стрелка) плохо различимого блестящего слоя. Роговой слой представлен роговыми чешуйками.

Вставка. Толстая кожа. Заливка в парафин. × 132

На этой микрофотографии эпидермиса хорошо различим блестящий слой, лежащий между зернистым и роговым слоями. Рассмотрите в роговом слое хорошо заметный проток потовой железы.

■ **ОБОЗНАЧЕНИЯ**

BV	кровеносный сосуд	IP	межсосочковый клин	SDR	вторичные гребешки дермы
CL	капиллярная петля	M	меланоциты	SG	зернистый слой
D	дерма	N	ядро	SGe	базальный слой
d	проток потовой железы	PL	сосочковый слой	SL	блестящий слой
DR	гребешки дермы	RL	сетчатый слой	SS	шиповатый слой
E	эпидермис	S	роговая чешуйка		
ER	гребешки эпидермиса	SC	роговой слой		

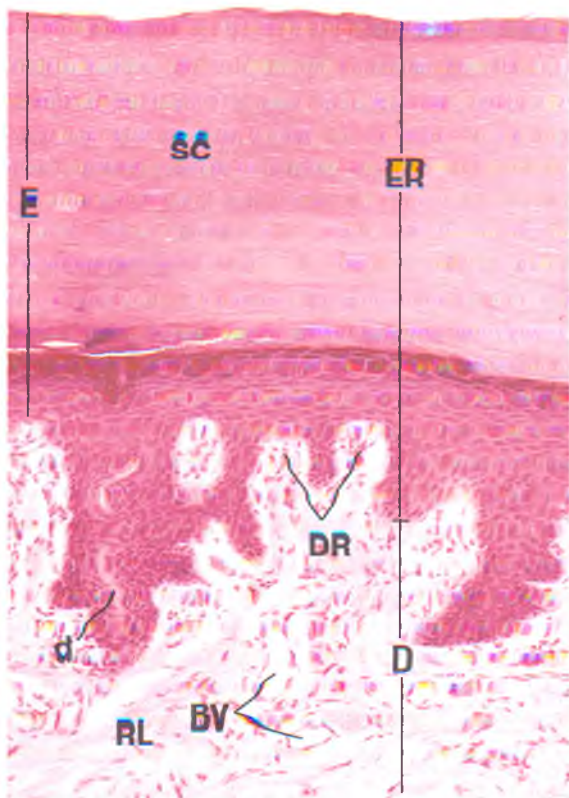


ФОТО 1

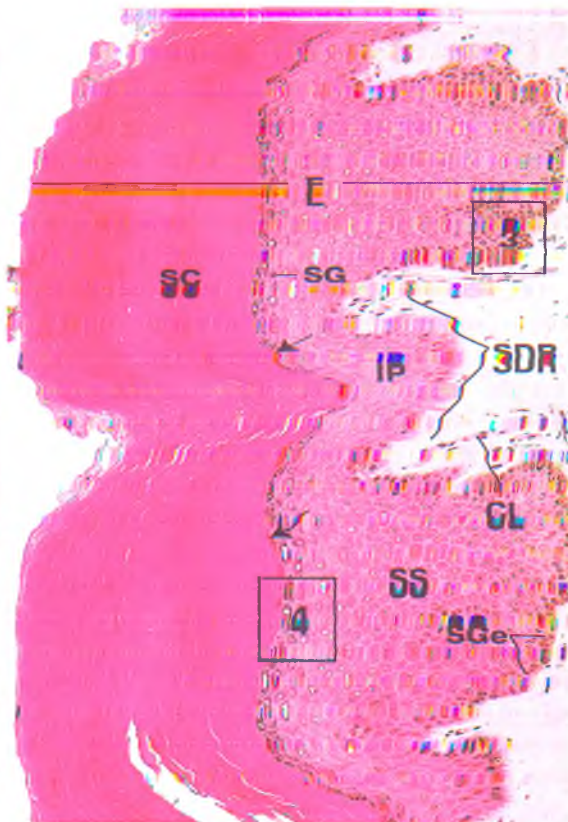


ФОТО 2

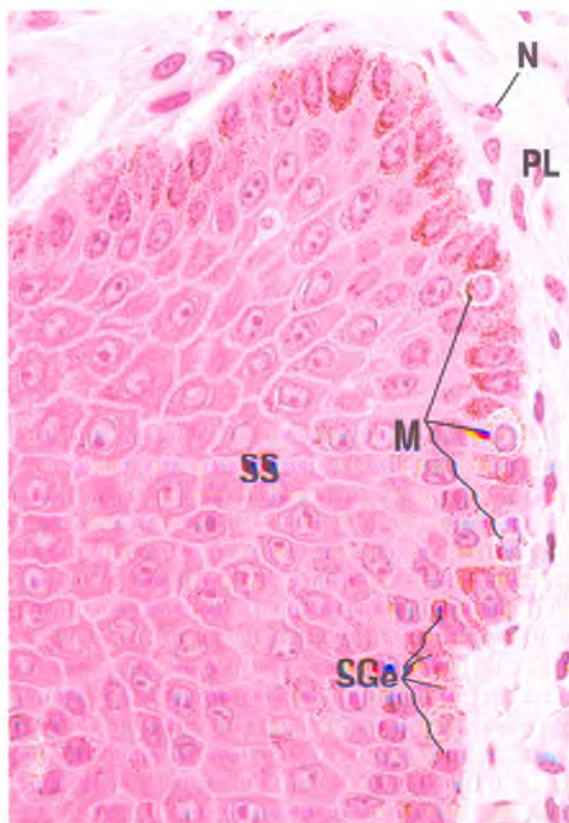


ФОТО 3

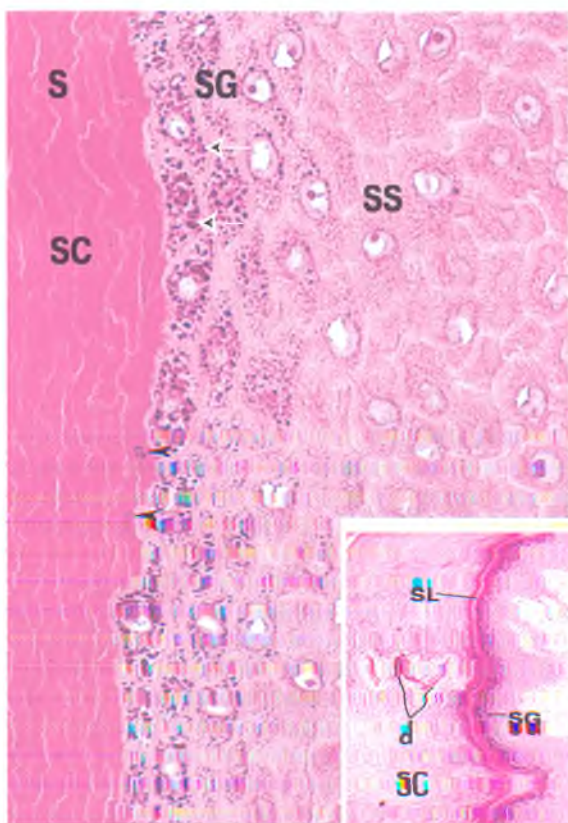


ФОТО 4

ФОТО 1 Тонкая кожа человека. Заливка в парафин. × 19

Тонкая кожа представлена очень тонкими эпидермисом и подлежащей дермой. В то время как в толстой коже отсутствуют волоса́ные фолликулы и связанные с ними сальные железы, в тонкой коже они имеются в изобилии. Найдите волосы, волоса́ные фолликулы, волоса́ные луковицы и соединительно-тканый волоса́ный сосочек. Большая часть волоса́ного фолликула расположена в гиподерме,

ФОТО 2 Тонкая кожа человека. Заливка в парафин. × 132

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 1. Обратите внимание, что эпидермис в тонкой коже более тонкий, чем в толстой коже, при этом его роговой слой значительно истончён. На этой микрофотографии хорошо видны гребешки эпидермиса и межсосочковые клинья. Обратите внимание, что в сосочковом слое коллагеновые волокна намного тоньше, чем в сетчатом слое дермы. Дерма обильно васкуляризирована, о чём свидетельствует наличие в ней большого количества среза́нных поперёк кровеносных сосудов. В дерме видны многочисленные ядра клеток соединительной ткани. Рассмотрите также мышцу, поднимающую волос, сокращение которой поднимает волосы и вызывает эффект «гуся́ной кожи». Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 3.

которая не является частью кожи. Сальные железы выделяют кожное сало в короткие выводные протоки, открывающиеся в просвет волоса́ного фолликула. Пучки гладких миоцитов, идущие от волоса́ного фолликула в направлении сосочкового слоя дермы, образуют мышцу, поднимающую волос, она является опорой для сальных желёз. В сетчатом слое дермы также имеются потовые железы. Область, сходная области, ограниченной рамкой, при большем увеличении представлена на фото 2.

ФОТО 3 Тонкая кожа человека. Заливка в парафин. × 270

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 2. Эпидермис тонкой кожи имеет три из пяти слоёв, различных в толстой коже. Базальный слой представлен одним слоем кубических либо призматических клеток. Большая часть эпидермиса состоит из шиповатого слоя, в то время как зернистый и блестящий слои не видны. При этом в области контакта шиповатого и рогового слоёв видны единичные клетки зернистого (стрелка) и блестящего слоёв. Сосочковый слой дермы содержит многочисленные петли капилляров, которые проникают во вторичные сосочки дермы.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

AP	мышца, поднимающая волос	d	проток железы	PL	сосочковый слой дермы
B	луковицеобразное утолщение волоса́ного фолликула	E	эпидермис	RL	сетчатый слой дермы
BV	кровеносные сосуды	H	волосы	SC	роговой слой
CF	коллагеновые волокна	hD	гиподерма	SDR	вторичные гребешки кожи
CL	капиллярная петля	HF	волоса́ные фолликулы	SG	сальная железа
P	лигмент	IP	межсосочковый клин	SGE	базальный слой
		N	ядра	SS	шиповатый слой
		P	соединительно-тканый сосочек	SWG	потовые железы

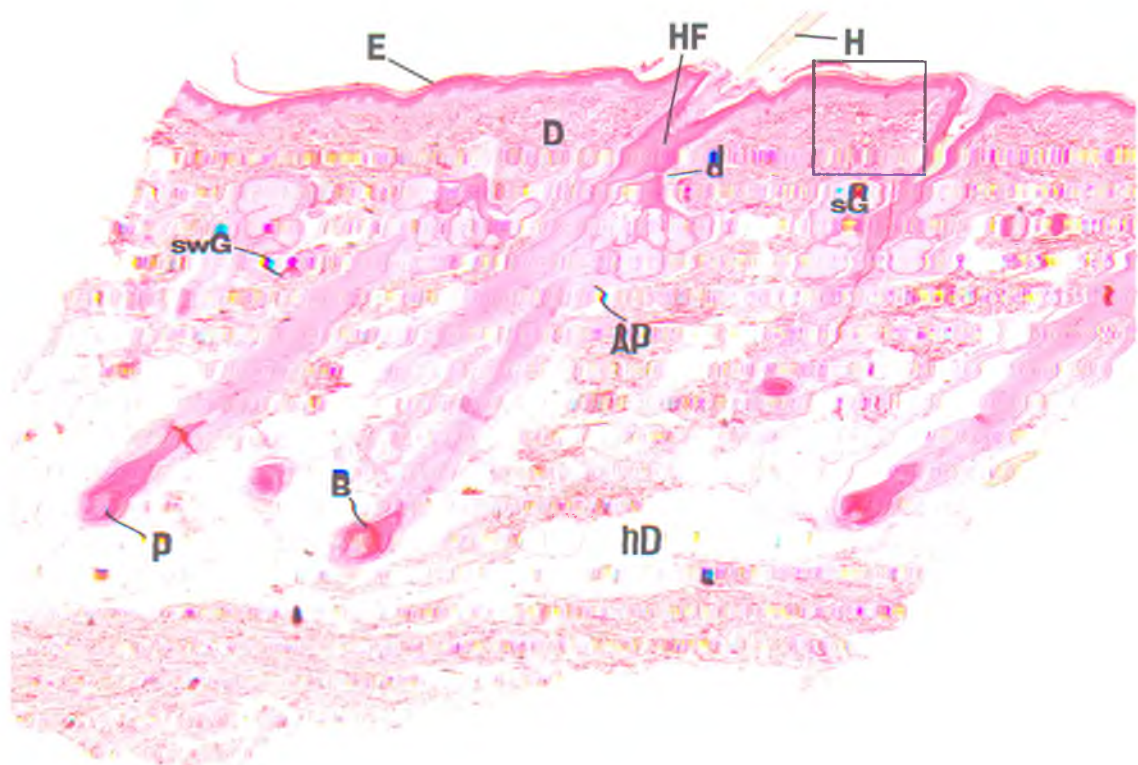


ФОТО 1

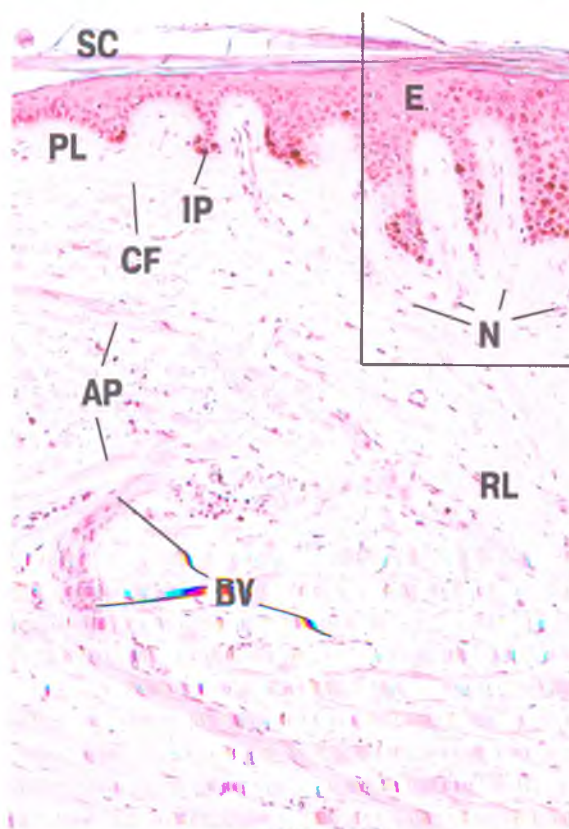


ФОТО 2



ФОТО 3

ФОТО 1 Продольный срез волосяного фолликула человека. Заливка в парафин. × 132

В терминальное утолщение корня волоса (волосяную луковицу) вдаётся соединительнотканый сосочек, покрытый эпителиальными клетками корня волоса. Митотическое деление клеток матрицы обеспечивает рост волоса в длину. Матрица волоса снаружи окружена двумя концентрическими эпителиальными влагалищами (наружным и внутренним), которые в свою очередь окружены соединительнотканым дермальным влагалищем (волосяной сумкой). Цвет волос обусловлен наличием пигмента в меланоцитах матрицы и клетках базального слоя эпителиального влагалища. Обратите внимание, что некоторые клетки волоса чёрного цвета из-за обилия пигмента в их цитоплазме (стрелка).

ФОТО 3 Сальная железа человека. Заливка в парафин. × 132

Сальные железы — разветвлённые альвеолярные голокриновые железы, они вырабатывают кожное сало, поступающее в воронку волосяного фолликула, с которой связаны сальные железы. Базальные клетки лежат по периферии концевых отделов железы на базальной мембране. В результате деления их митозом восполняется убыль клеток концевого отдела, разрушающихся при голокриновом типе секреции и превращающихся в секрет железы. Накапливая кожное сало в своей цитоплазме, клетки дегенерируют, о чём свидетельствует постепенный пикноз их ядер. Найдите мышцу, поднимающую волос, она играет роль опоры для сальной железы.

ФОТО 2 Поперечный срез волосяного фолликула человека. Заливка в парафин. × 132

На этих поперечных срезах волоса видны многие структуры волоса, включая растущий волосяной фолликул. Снаружи волос окружён соединительнотканым влагалищем, которое отделено от эпителия волоса специализированной базальной мембраной — внутренней стекловидной мембраной. Наружное эпителиальное влагалище окружает внутреннее эпителиальное влагалище. В области шейки волосяного фолликула (место, куда открываются протоки сальных желёз) внутреннее эпителиальное влагалище исчезает, благодаря чему формируется воронка волоса, в которую сальными железами выделяется кожное сало, а апокриновыми потовыми железами — пот. Кутикула и корковое вещество состоят из роговых чешуек, мозговое вещество при таком увеличении не видно. Найдите мышцу, поднимающую волос.

ФОТО 4 Потовая железа обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

Простая извитая трубчатая эккриновая потовая железа содержит концевой (секреторный) отдел и выводной проток. Концевой отдел железы состоит из однослойного кубического эпителия, состоящего из темных и светлых секреторных клеток (которые нельзя различить без использования специальные методов окрашивания). Между светлыми клетками имеются межклеточные каналы, просвет которых меньше, чем просвет железы. Выводные протоки легко различимы, так как они состоят из двуслойного кубического эпителия, клетки которого тёмноокрашенные.

Вставки А и Б. Выводной проток и концевой отдел потовой железы обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Выводной проток хорошо различим, так как его стенка выстлана двумя слоями кубических клеток. Секреторные клетки концевого отдела эккриновой потовой железы окружены тёмноокрашенными миоэпителиальными клетками.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

AP	мышца, поднимающая волос	Cu	кутикула	L	просвет
BC	базальные клетки	d	выводной проток железы	Mu	миоэпителиальные клетки
DM	внутренняя стекловидная мембрана	ERS	наружное эпителиальное корковое влагалище	N	ядро
Co	кожное вещество волоса	HI	волосяной фолликул	P	сосочек
CTG	соединительнотканый сосочек	IK	корень волоса	z	концевой отдел железы
		IRS	внутреннее эпителиальное корковое влагалище	zG	сальные железы

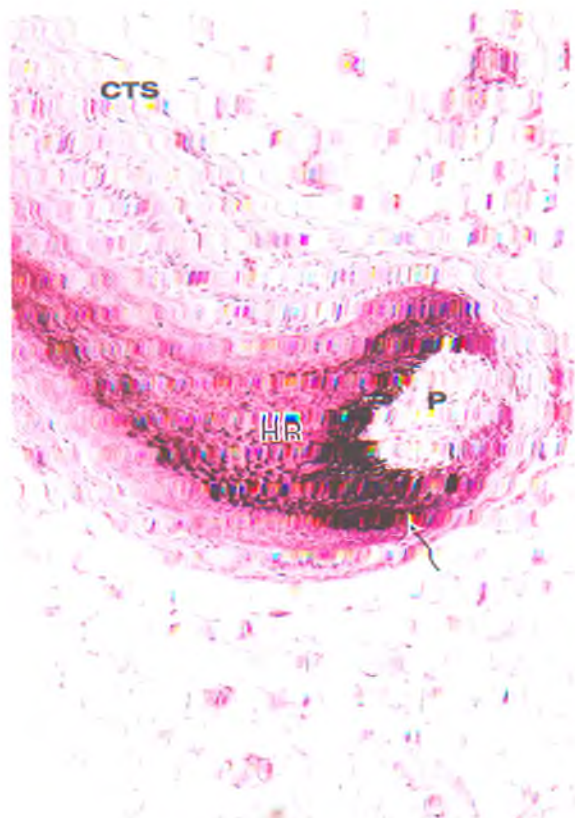


ФОТО 1

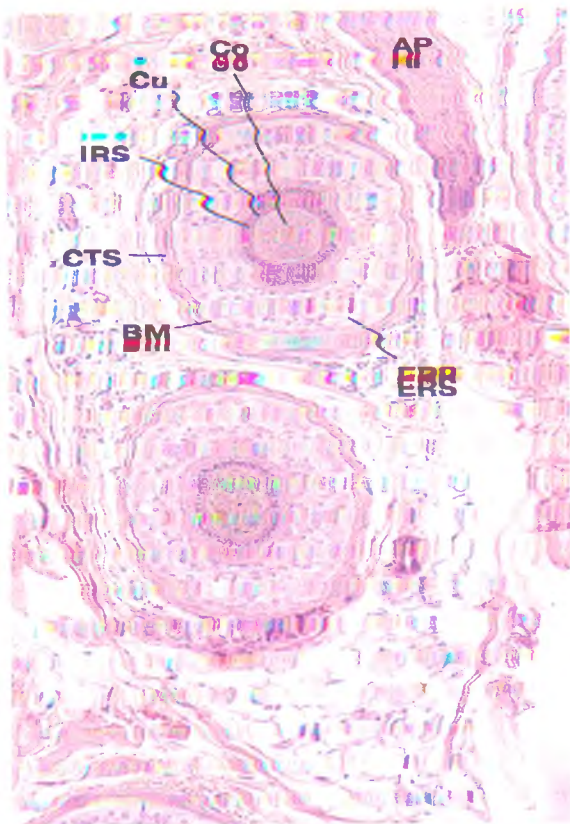


ФОТО 2

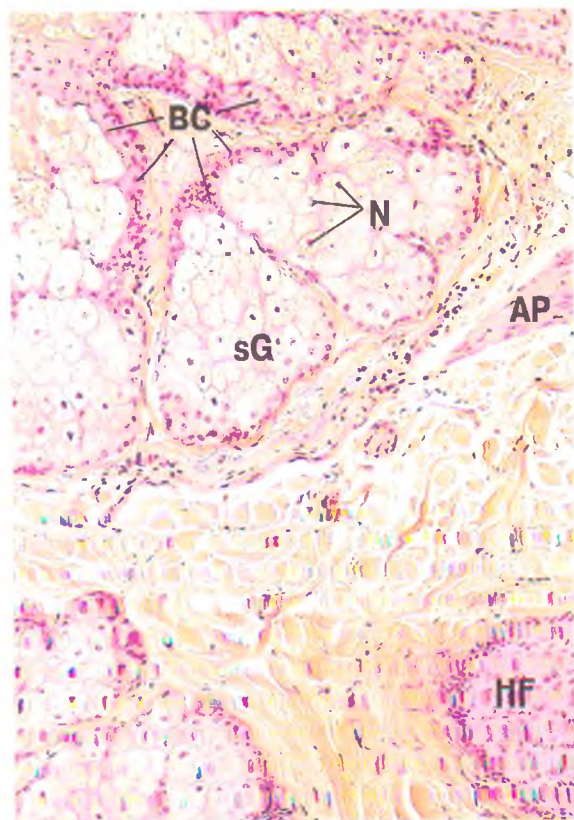


ФОТО 3



ФОТО 4

ФОТО 1 Продольный срез ногтя. Заливка в парафин. × 14

Ноготь — роговая пластинка, расположенная на дорсальной поверхности дистальной фаланги каждого пальца рук и ног. Ногтевая пластинка уходит глубоко в дерму, формируя корень ногтя. Эпидермис дистальной фаланги образует непрерывную складку, представляющую собой ногтевое ложе — гипонихий и эпонихий (кутикулу). Эпителий (стрелка), окружающий корень ногтя, ответственен за непрерывное удлинение ногтя. Дерма между ногтевым ложем и костью дистальной фаланги плотно прикреплена к надкостнице. Обратите внимание, что на микрофотографии представлен развивающийся палец, о чём свидетельствует наличие гиалинового хряща, в котором хорошо виден процесс энхондрального окостенения (острие стрелки).

ФОТО 2 Поперечный срез ногтя. Заливка в парафин. × 14

Ногтевая пластинка на поперечном срезе имеет выпуклую форму. С обеих сторон она ограничена ногтевыми валиками и боковыми ногтевыми желобками, в которые входит ногтевая пластинка. Ногтевое ложе содержит четыре слоя эпидермиса, в то время как ногтевая пластинка представляет собой только его роговой слой. Дерма, подлежащая к ногтевому ложу, плотно крепится к надкостнице кости терминальной фаланги. Обратите внимание, что кончик пальца покрыт толстой кожей, роговой слой которой резко выражен. Мелкие тёмноокрашенные структуры в дерме — потовые железы.

ФОТО 3 Тельца Мейсснера. Заливка в парафин. × 540

Тельца Мейсснера представляют собой инкапсулированные механорецепторы. Они лежат в сосочках дермы непосредственно под базальным слоем эпидермиса. Особенно часто они встречаются в парагенитальной области, на губах, на кончиках пальцев и на подошвах ног. Тельца Мейсснера имеют овальную форму, снаружи покрыты соединительнотканной капсулой. В тельце Мейсснера видны ядра, принадлежащие уплощенным, горизонтально расположенным (вероятно, измененным) шванновским клеткам. Афферентное нервное волокно, проникая в тельце Мейсснера в области его основания, обильно разветвляется и извивается.

ФОТО 4 Тельца Фатера–Пачини. Заливка в парафин. × 132

Тельца Фатера–Пачини являются механорецепторами. Они располагаются в дерме и гиподерме. Тельце Фатера–Пачини состоит из внутренней и наружной луковиц (колб), окружённых слоистой капсулой. Внутренняя луковица окружает приносящее нервное волокно, которое почти сразу после входа в тельце теряет свою миелиновую оболочку. Эндоневрий приносящего нервного волокна переходит в слоистую капсулу. Основные клетки, расположенные в тельце Фатера–Пачини — изменённые шванновские клетки. Тельца Фатера–Пачини легко различимы в гистологических препаратах, так как напоминают горизонтальный разрез лука. Найдите мышцу, поднимающую волос и выводные протоки потовой железы, расположенные около тельца Фатера–Пачини, но не связанные с ним.

■ **ОБОЗНАЧЕНИЯ**

AP	мышца, поднимающая волос	HC	гиалиновый хрящ	NR	корень ногтя
Ca	капсула	Hu	гипонихий	NW	ногтевой валик
Bo	кость	IC	внутренняя колба	OC	наружная колба
D	дерма	N	ядро	Ph	дистальная фаланга пальца
d	выводной проток потовой железы	NV	ногтевое ложе	SC	роговой слой
Ep	эпителий	NF	нервное волокно	SGe	базальный слой эпидермиса
Gr	надкостница	NG	ногтевой желобок	swG	потовая железа
		NP	ногтевая пластинка		

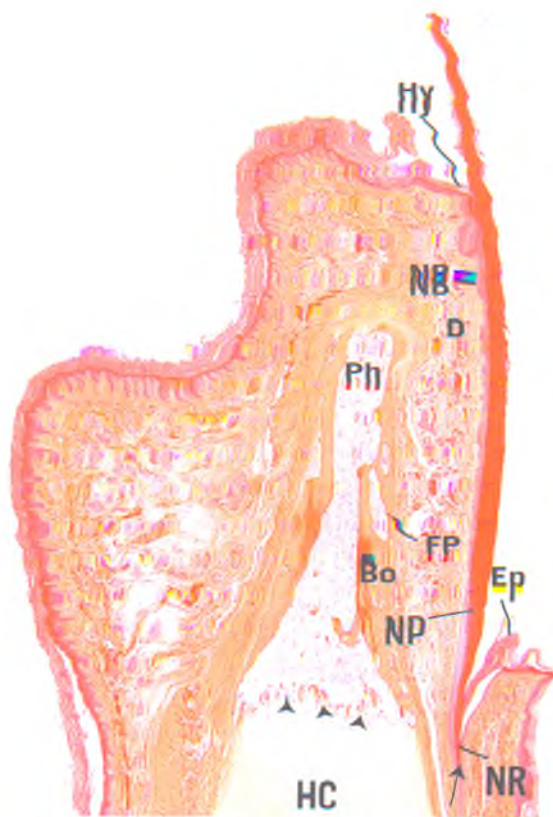


ФОТО 1

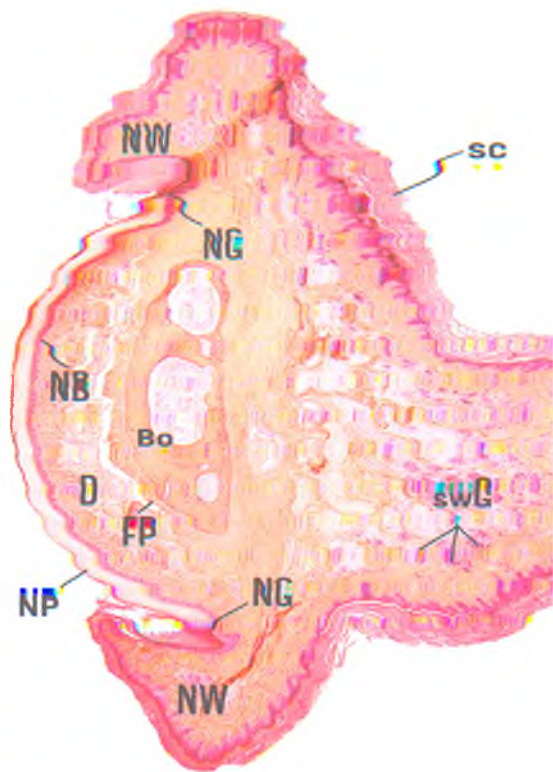


ФОТО 2

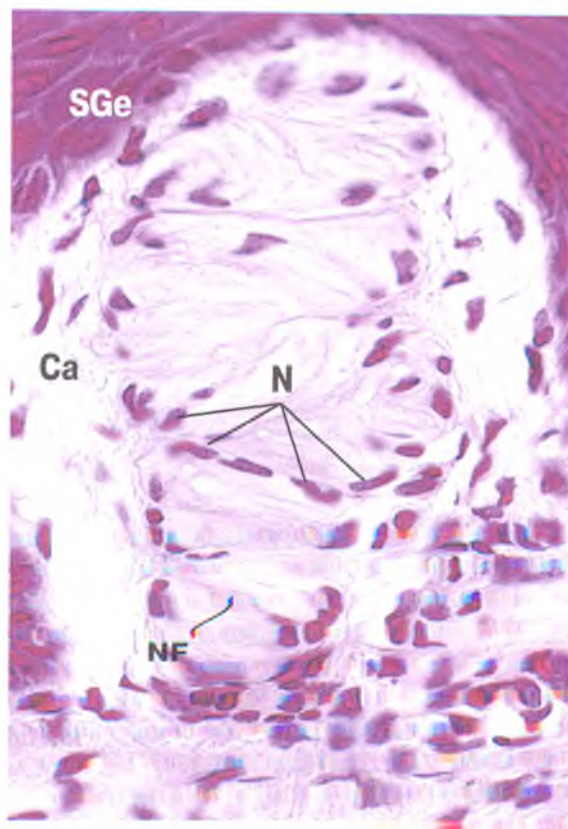


ФОТО 3

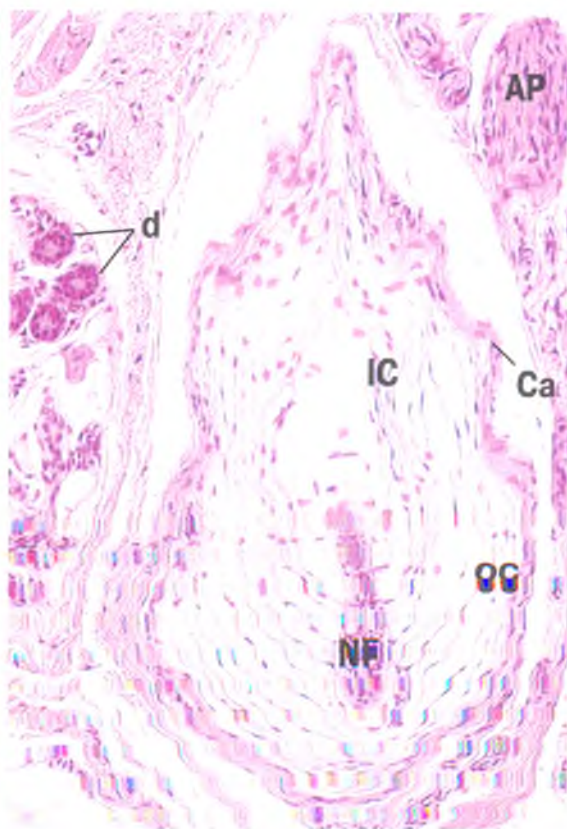


ФОТО 4

ФОТО 1 Поперечный срез потовой железы человека. Электронная микроскопия. × 5 040

Плотные соединения (стрелки) между клетками концевых отделов потовой железы человека имеются в следующих участках: *между двумя смежными светлыми клетками* — отделяют просвет межклеточного канальца (стрелки номер 1) от базолатерального межклеточного пространства; *между двумя смежными тёмными клетками* — отделяют

просвет концевой отдела от латерального межклеточного пространства (стрелки номер 2); *между двумя смежными светлой и тёмной клетками* — отделяют просвет концевой отдела от межклеточного пространства (стрелки номер 3). Обратите внимание на наличие миоэпителиальной клетки и секреторных гранул в цитоплазме железистых клеток [Briggman J.V., Bank H.L., Bigelow J.B., Graves J.S., Spicer S.S. *Am J Anat* 162:357–368, 1981].

■ **ОБОЗНАЧЕНИЯ**

S	светлая клетка	L	просвет	SG	секреторная гранула
D	тёмная клетка	MF	миоэпителиальная клетка		

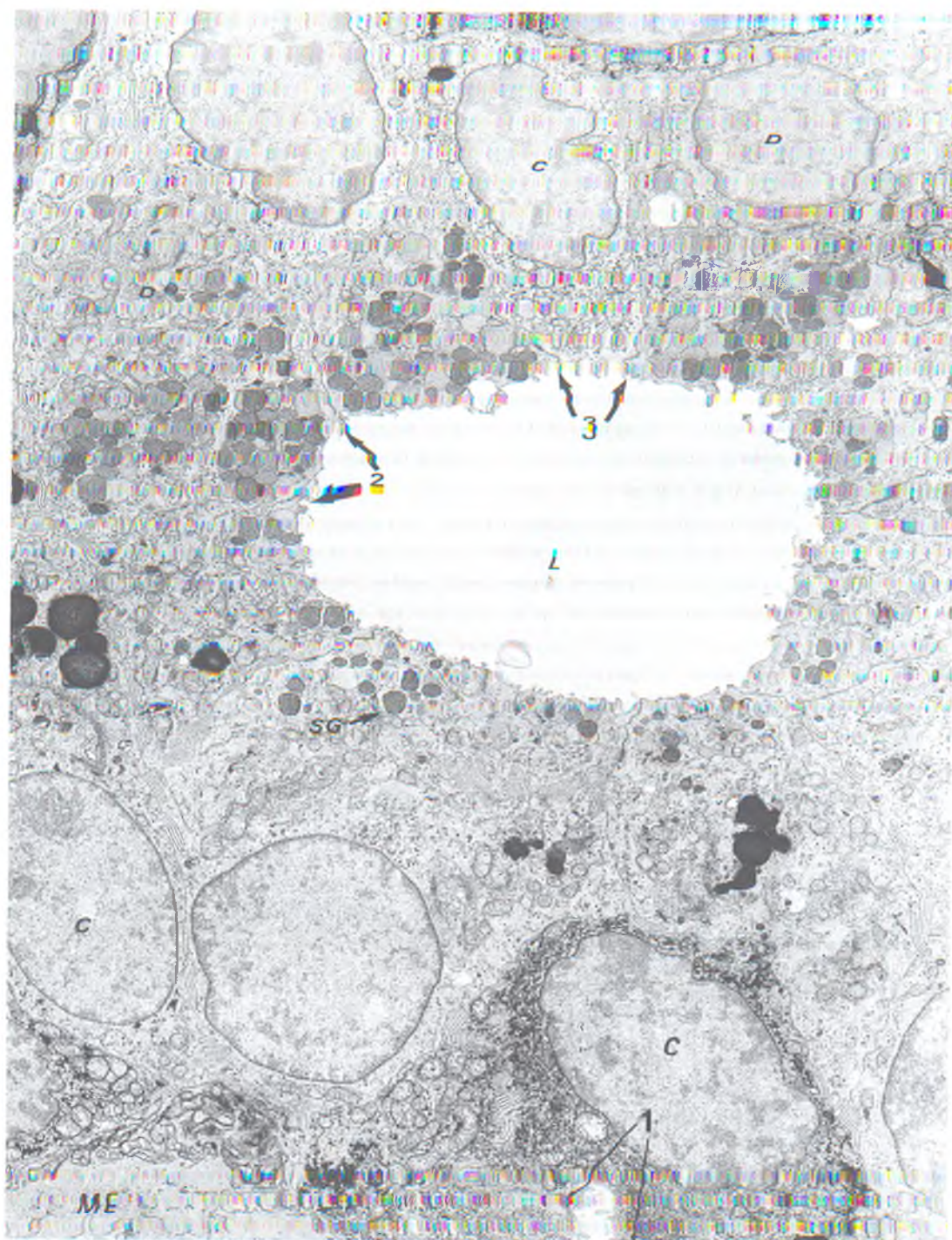


ФОТО 1

Дыхательная система

Основной функцией дыхательной системы является газообмен (углекислого газа и кислорода) между кровью и воздухом. Для его осуществления воздух должен быть доставлен к участкам дыхательной системы, где совершается газообмен. Этим объясняется тот факт, что дыхательная система состоит из двух компонентов: **воздухоносных путей** и **респираторных отделов**. Воздухоносные пути лежат как вне лёгких, так и внутри них. Респираторные отделы расположены исключительно внутрилёгочно. Диаметр просвета некоторых отделов воздухоносных путей может быть изменен за счёт сокращения либо расслабления гладкомышечных клеток их стенок.

ВОЗДУХОНОСНЫЕ ПУТИ

Внелёгочные воздухоносные пути состоят из полости носа, носоглотки, гортани, трахеи и главных бронхов. Внутрилёгочные воздухоносные пути состоят из бронхов (крупных, средних и мелких) и терминальных бронхиол (схема 12-1).

Внелёгочные воздухоносные пути

Внелёгочные участки воздухоносных путей изменяют вдыхаемый воздух, увлажняя, очищая и согревая его. Очищение и увлажнение воздуха осуществляется компонентами **слизистой оболочки** воздухоносных путей. Она состоит из **многорядного цилиндрического реснитчатого эпителия** с многочисленными **бокаловидными клетками** и соединительнотканной собственной пластинки, в которой иногда расположено большое число **белково-слизистых желёз**. Согревание вдыхаемого воздуха происходит в полости носа, где под **реснитчатым эпителием** в соединительной ткани **сосудистой пластинки** лежат многочисленные **кровеносные сосуды**. В определённых областях полости носа **слизистая оболочка изменена и спе-**

циализирована на выполнении **обонятельной функции**. Такую слизистую оболочку называют **обонятельной слизистой оболочкой**. Железы в собственной пластинке обонятельной слизистой оболочки вырабатывают жидкую слизь, в которой растворяются пахучие вещества. В таком состоянии эти вещества воспринимаются как стимулы для **обонятельных клеток** многорядного призматического обонятельного эпителия. Помимо обонятельных клеток в эпителии обонятельной слизистой оболочки имеется ещё два других типа клеток — поддерживающие и базальные. **Поддерживающие клетки** не выполняют сенсорной функции, они изолируют и поддерживают обонятельные клетки, а также содержат желтовато-коричневый пигмент, придающий окраску всей обонятельной слизистой оболочке. **Базальные клетки** — мелкие тёмные клетки, лежащие на базальной мембране. Они, вероятно, играют роль камбия. Собранные в маленькие нервные пучки аксоны обонятельных клеток формируют обонятельный нерв (I пара черепно-мозговых нервов), входящий в полость черепа через решётчатую пластинку решётчатой кости.

Воздухоносные пути имеют поддерживающий скелет, представленный костью и/или хрящом, которые позволяют воздухоносным путям сохранять просвет зияющим. Диаметр просвета дыхательных путей контролируется гладкомышечными клетками их стенок. **Гортань** — область воздухоносных путей, предназначенная как для воспрепятствования попадания в воздухоносные пути инородных тел, так и для голосообразования. Гортань состоит из девяти хрящей (три из которых — парные), множества внешних и внутренних мышц и нескольких **связок**. Воздействие мышц гортани на её хрящцы и связки **изменяет напряжение и положение голосовых связок**, в результате изменяется **высота производимого гортанью звука**. Просвет гортани разделён на три пространства: **преддвер-**

рие гортани, желудочек гортани (мезэпиглотный отдел) и подглоточная полость (подэпиглотный отдел). Подглоточная полость — область гортани, где она переходит в трахею. Трахея полый орган, в её стенке имеется 15–20 подковообразных полуколец гиалинового хряща. Просвет трахеи выстлан респираторным эпителием, в состав которого входят бокаловидные, базальные, реснитчатые, щётчатые клетки и, вероятно, гормонпродуцирующие клетки диффузной эндокринной системы (ДЭС). Трахея разветвляется на два главных бронха, каждый из которых идёт к правому и левому лёгкому.

Внутрилёгочные воздухоносные пути

Внутрилёгочные воздухоносные пути представлены внутрилёгочными бронхами (крупными, средними и мелкими) и терминальными бронхиолами. В стенке крупных и средних бронхов имеются неправильной формы пластины и островки хряща. Средние бронхи разветвляются на мелкие бронхи — воздухоносные трубки, в стенках которых отсутствует хрящевой скелет; их диаметр постепенно уменьшается. Мелкие бронхи выстланы однослойным призматическим реснитчатым эпителием с бокаловидными клетками. По мере уменьшения диаметра эпителиальная выстилка мелких бронхов из призматической становится кубической, бокаловидные клетки исчезают и появляются клетки Клара. Мелкие бронхи дают начало бронхиолам. По мере уменьшения диаметра мелких бронхов и бронхиол толщина их стенок уменьшается, при этом диаметр их просвета несколько увеличивается. Конечным отделом воздухоносных путей являются терминальные бронхиолы. Их слизистая оболочка по сравнению с таковой у мелких бронхов еще более истончается и упрощается. Участки воздухоносных путей, в стенке которых отсутствует хрящевая опора, не спадаются за счёт эластических волокон адвентициальной оболочки, которые сплетаются с эластическими волокнами интерстиция.

РЕСПИРАТОРНЫЙ ОТДЕЛ

Респираторный отдел начинается с ветвей терминальной бронхиолы — респираторных бронхиол (схема 12–2). По своему строению они сходны со строением терминальных бронхиол, за исключением того, что в их стенках имеются альвеолы — структуры, в которых происходит газообмен. Респираторные бронхиолы переходят в альвеолярные ходы, заканчивающиеся расширениями, известными как альвеолярные

мешочки, состоящие из множества альвеол. Эпителий альвеолярных мешочков и альвеол представлен двумя типами клеток: пневмоцитами I типа и пневмоцитами II типа. Пневмоциты I типа резко истончены, они формируют большую часть выстилки альвеол. Пневмоциты II типа вырабатывают сурфактант — фосфолипид, снижающий поверхностное натяжение альвеол. Респираторный отдел лёгких имеет чрезвычайно обильную капиллярную сеть, в которую поступает кровь из ветвей лёгочных артерий и оттекает по лёгочным венам. Каждую альвеолу окружают многочисленные капилляры, при этом резко истончённая цитоплазма их эндотелиоцитов тесно прилежит к пневмоцитам I типа. Во многих участках базальные мембраны альвеолы (пневмоцитов I типа) и капилляра (эндотелия) очень сильно сближаются. Таким образом, формируется **аэрогематический барьер**, отделяющий вдыхаемый воздух от крови и облегчающий газообмен. В состав аэрогематического барьера входят: истончённая цитоплазма эндотелиоцита капилляра, две близко расположенные базальные мембраны, истончённая цитоплазма пневмоцита I типа и сурфактант альвеол.

Лёгкие содержат большое количество альвеол — мельчайших пузырьков, отделённых друг от друга межальвеолярными перегородками различной толщины. В самых тонких участках межальвеолярных перегородок часто имеются **межальвеолярные поры**, благодаря которым осуществляется сообщение между соседними альвеолами и воздух может проникать из одной альвеолы в другую. В более толстых межальвеолярных перегородках расположена интерстициальная межуточная соединительная ткань. В ней содержатся эластические и коллагеновые волокна, а также единичные клетки соединительной ткани. Макрофаги, называемые также **пылевыми клетками**, часто располагаются в межальвеолярных перегородках. Они развиваются из моноцитов, выселившихся из кровотока в лёгкие. После созревания они становятся эффективными «мусорщиками». До сих пор неизвестно, мигрируют ли пылевые клетки из альвеол в бронхиолы активно или попадают туда пассивно вместе с током слизи. В настоящее время однозначно установлено, что из бронхиол пылевые клетки транспортируются вместе со слизью за счёт мерцательных движений ресничек респираторного эпителия в бронхиальное дерево, а затем в глотку. После попадания в глотку пылевые клетки или отхаркиваются, или заглатываются. Полагают, что пылевые клетки — самые многочисленные из всех типов клеток лёгких, несмотря на то, что их из лёгких удаляется порядка 50 миллионов в сутки.



МЕХАНИЗМ ОБОНЯНИЯ

Чувствительные клетки обонятельного эпителия — биполярные нейроны, рецепторные концы которых представляют собой изменённые реснички, расположенные на поверхности эпителия в слизи. Белки, связывающие пахучее вещество (интегральные белки мембраны), находятся в плазмолемме ресничек. Они чувствительны к молекулам специфических ароматических групп, при связывании которых с рецептором возможны два варианта развития событий. В первом случае рецептор является одновременно и ионным каналом, который открывается под влиянием лиганда. Во втором случае под влиянием лиганда рецептор активизирует аденилатциклазу, чем вызывает образование цАМФ, которая облегчает открытие ионного канала. И в том, и в другом случае открытие ионного канала приводит к поступлению ионов в клетку, вызывая деполяризацию её плазмолеммы, в результате возникает возбуждение обонятельной клетки.

Для того чтобы пахучее вещество распознано рецепторной клеткой органа обоняния, оно должно соответствовать следующим требованиям: быть летучим, водо- и жирорастворимым. Эти качества позволяют пахучему веществу попадать в полость носа (летучесть), затем проникать через слизь (растворимость в воде) и фосфолипидную мембрану рецепторной клетки (растворимость в липидах).

МЕХАНИЗМ ДЫХАНИЯ

Вдох осуществляется благодаря действиям мышц диафрагмы и грудной клетки, которые регулируют объём грудной полости. Процесс вдоха протекает с затратой энергии. Париегальный листок плевры покрывает грудную клетку изнутри, а висцеральный — покрывает лёгкие снаружи, за счёт чего при вдохе висцеральный

листок движется пассивно за париетальным, в результате лёгкие расправляются и их объём увеличивается. При этом давление газов в лёгких становится ниже, чем атмосферное давление, вследствие чего воздух поступает в лёгкие.

Процесс выдоха не требует затраты энергии, так как он происходит в результате расслабления дыхательных мышц и сжатия эластических волокон лёгких. Вследствие расслабления дыхательных мышц объём грудной клетки уменьшается, в результате давление воздуха в лёгких повышается и становится выше атмосферного. Дополнительная сила, сжимающая лёгкие и изгоняющая из них воздух, возникает за счёт возвращения в исходное состояние эластических волокон межальвеолярных перегородок, растянутых во время вдоха.

МЕХАНИЗМ ГАЗООБМЕНА

Парциальное давление O_2 и CO_2 в крови определяет поглощение и/или выделение их эритроцитами. В процессе своего метаболизма клетки организма превращают O_2 в CO_2 , парциальное давление CO_2 в тканях высокое, а O_2 — низкое, вследствие этого CO_2 поступает в эритроциты, а O_2 , напротив, выделяется из них. Обратные процессы протекают в лёгких, где O_2 поступает в эритроциты, а CO_2 , напротив, выделяется.

Поглощение и выделение O_2 эритроцитами осуществляется частью молекулы гемоглобина (гемом) и не требует ферментативного катализа CO_2 . При этом CO_2 транспортируется в трёх различных формах: газ, растворённый в плазме крови (7%); карбаминогемоглобин — нестойкое соединение гемоглобина и CO_2 (23%); бикарбонатный ион (HCO_3^-) (70%). Эритроциты содержат угольную ангидразу, способствующую быстрому формированию угольной кислоты (H_2CO_3), которая немедленно распадается на HCO_3^- и H^+ .

Болезнь гиалиновых мембран

Болезнь гиалиновых мембран часто наблюдается у недоношенных младенцев, у которых имеется недостаточное количество сурфактанта легких. Эта болезнь проявляется **одышкой**, так как значительное поверхностное натяжение альвеол, обусловленное недостаточным уровнем сурфактанта, не позволяет расправляться альвеолам. Применение глюкокортикоидов до рождения стимулирует синтез сурфактанта, благодаря чему смягчаются проявления болезни.

Эмфизема

Эмфизема — заболевание, при котором происходит **разрушение межальвеолярных перегородок**, сопровождающееся формированием значительно расширенных воздушных пространств, уменьшающих площадь поверхности газообмена. При эмфиземе **снижается эластичность лёгких**, они становятся неспособными уменьшаться при выдохе. Развитие эмфиземы обусловлено внешним воздействием на

лёгкие. Например, **дым сигарет** и другие вещества угнетают α_1 -антитрипсин (белок, защищающий лёгкие от действия эластазы, вырабатываемой альвеолярными макрофагами).

Бронхиальная астма

Бронхиальная астма — заболевание, при котором обратимо нарушается бронхиальная проходимость в результате спазма дыхательных путей (**бронхоспазм**), формирования избыточного количества слизи и вследствие отёка стенки бронха. Бронхиальная астма обусловлена реакцией, индуцированной тучными клетками в ответ на поступление в организм аллергенов и/или прочих стимулов, которые обычно не оказывают влияние на здоровые лёгкие. Проявления астмы у пациентов различны — у одних они незначительны, тогда как у других они протекают с выраженной одышкой и свистящими хрипами. Большинство пациентов, страдающих бронхиальной астмой, для уменьшения приступов использует ингаляторы, содержащие бронхолитические средства (например, сальбутамол).

Краткое изложение гистологической организации

ВОЗДУХОНОСНЫЕ ПУТИ

Полость носа

Респираторная область

Респираторная область выстлана респираторным (многорядным призматическим реснитчатым) эпителием. Подэпителиальная соединительная ткань богато васкуляризирована, в ней расположены многочисленные белково-слизистые железы.

Обонятельная область

Обонятельная область выстлана толстым многорядным призматическим реснитчатым эпителием, состоящим из трёх типов клеток: базальных, поддерживающих и обонятельных. Собственная пластинка слизистой оболочки богато васкуляризирована, в ней расположены железы Боумена, которые вырабатывают жидкую слизь.

Гортань

Гортань выстлана респираторным эпителием за исключением определённых участков, покрытых многослойным плоским неороговевающим эпителием. Полость гортани разделяют на три отдела: преддверие гортани, желудочек гортани (межсвязочный отдел) и подголосовая полость (подсвязочный отдел). Складка преддверия и голосовая складка являются соответственно верхней и нижней границей желудочка гортани. В гортани имеются хрящи, мышцы, а также слизистые и белково-слизистые железы.

Трахея

Слизистая оболочка

Слизистая оболочка представлена респираторным (многорядным призматическим реснитчатым) эпителием с многочисленными бокаловидными клетками и собственной пластинкой слизистой оболочки, в которой отчётливо выражена эластическая пластинка (слой эластических волокон, лежащий на границе с подслизистой основой).

Подслизистая основа

Подслизистая основа содержит многочисленные **слизистые** и **белково-слизистые** железы.

Волокнисто-хрящевая оболочка

Волокнисто-хрящевая оболочка — самый толстый участок стенки трахеи. Она содержит С-образные кольца гиалинового хряща, между которыми расположены толстые прослойки волокнистой соединительной ткани. Незамкнутая часть хрящевого кольца — **перепончатая часть** — представлена гладкомышечными клетками, заполняющими промежутки между свободными концами хряща.

Внелёгочные (главные) бронхи

Трахея делится на два главных бронха, расположенных внелёгочно. Их гистологическое строение сходно со строением трахеи. В отличие от трахеи в главных бронхах вместо С-образных колец хряща имеются замкнутые кольца хряща.

Внутрилёгочные бронхи

Входя в глубь лёгких, главные бронхи ветвятся, их ветви со всех сторон окружает ткань лёгких.

Слизистая оболочка

Представлена респираторным (многорядным призматическим реснитчатым) эпителием с многочисленными бокаловидными клетками. В собственной пластинке слизистой оболочки отсутствует эластическая пластинка.

Мышечная пластинка слизистой оболочки

Представлена двумя слоями гладкомышечных клеток, идущих спиралевидно.

Хрящ

Замкнутые кольца хряща отсутствуют, вместо них снаружи от слоёв гладких мышц расположены либо неправильной формы пластины гиалинового хряща (крупные бронхи), либо островки эластического хряща (средние бронхи). Плотная неоформленная волокнистая (коллагеновая) соединительная ткань окружает хрящевые островки/пластинки и соединяет их надхрящницы.

Железы

Белково-слизистые железы лежат в плотной неоформленной волокнистой (коллагеновой) соединительной ткани, которая расположена между пластинами хряща и пучками гладких

мышц. Здесь же лежат лимфатические узелки и проходят ветви лёгочных артерий.

Мелкие бронхи

Просвет мелких бронхов выстлан однослойным (двухрядным или однорядным) призматическим реснитчатым эпителием, переходящим в однослойный кубический эпителий. Бокаловидные клетки находятся только в более крупных бронхах, в более мелких бронхах и бронхиолах, выстланных кубическим эпителием, имеются нереснитчатые клетки Клара. В собственной пластинке слизистой оболочки бронхиол отсутствуют железы. Снаружи она окружена пучками гладкомышечных клеток. В стенках бронхиол хрящевые пластины отсутствуют.

Терминальные бронхиолы

Диаметр терминальных бронхиол обычно меньше 0,5 мм. Их просвет выстлан однослойным кубическим эпителием (некоторые клетки имеют реснички), в котором рассеяны клетки Клара. Количество соединительной ткани и пучков гладкомышечных клеток в стенке терминальных бронхиол значительно меньше в отличие от такового в мелких бронхах.

РЕСПИРАТОРНЫЙ ОТДЕЛ

Респираторная бронхиола

По своему строению респираторные бронхиолы напоминают терминальные бронхиолы. Однако в отличие от последних в стенках респираторных бронхиол имеются альвеолы. Респираторные бронхиолы — первая область, где происходит газообмен.

Альвеолярные ходы

Альвеолярные ходы — длинные, прямые трубочки, выстланные однослойным плоским эпителием. Они в своей стенке содержат многочисленные альвеолы. Альвеолярные ходы переходят в альвеолярные мешочки.

Альвеолярные мешочки

Альвеолярные мешочки представляют собой группы альвеол, расположенные вокруг общего воздушного пространства.

Альвеолы

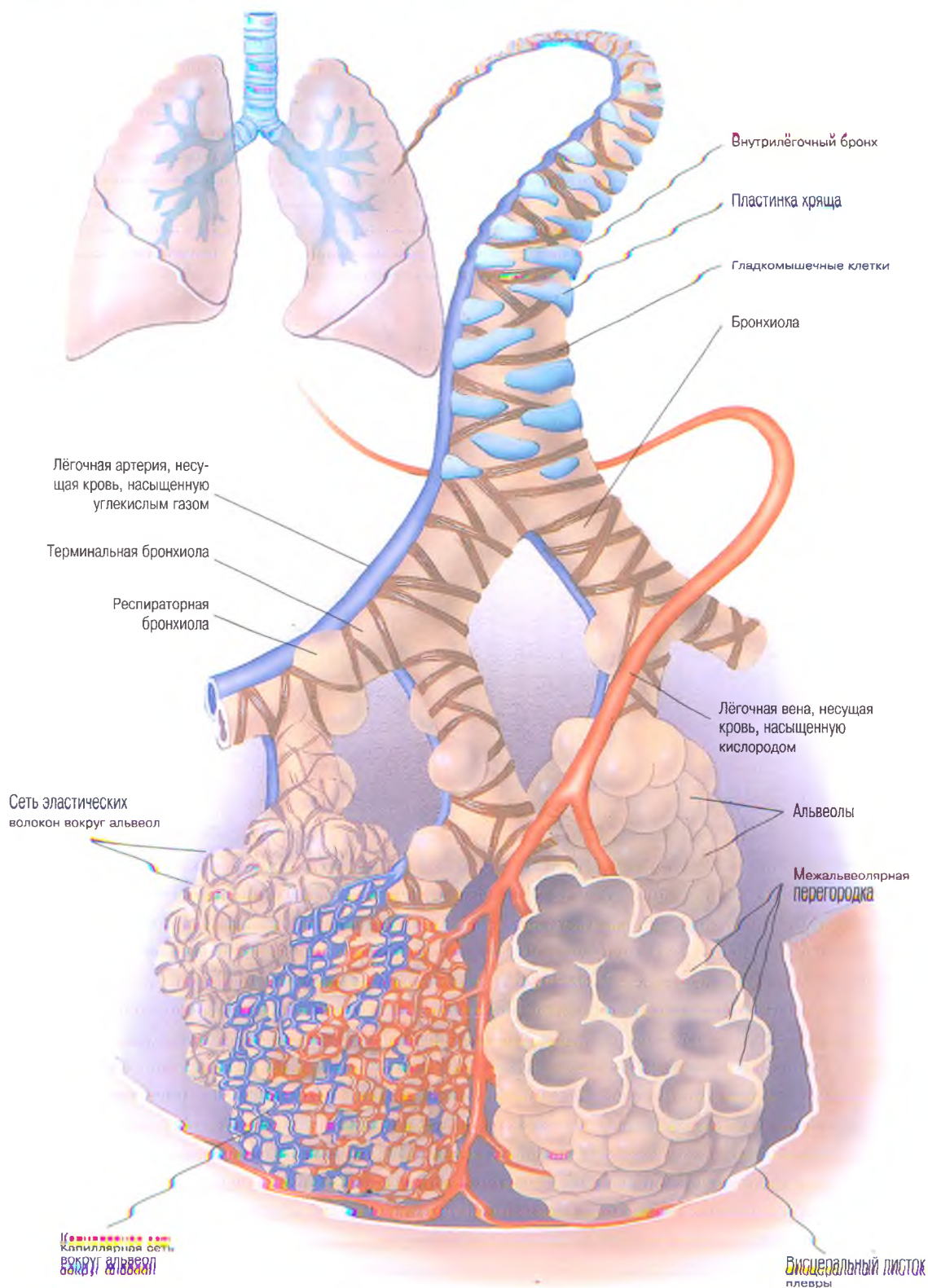
Альвеолы — мельчайшие пузырьки, выстланные сильно истончённым эпителием. В эпителиальной выстилке альвеол различают два типа клеток: пневмоциты I типа (выстилающие клетки) и пневмоциты II типа (клетки, вырабатывающие сурфактант). Альвеолы отделены друг от друга межальвеолярными перегородками, в которых проходят многочисленные кровеносные капилляры. В межальвеолярных перегородках содержатся многочисленные эластические волокна, предохраняющие альвеолы от спадения. Между альвеолами имеются сообщения в виде пор в межальвеолярных перегородках. В толще межальвеолярных перегородок могут быть видны пылевые клетки (макрофаги), фибробласты и прочие элементы соединительной ткани. Аэтогематический барьер состоит из слоя сурфактанта, цитоплазмы пневмоцита I типа, выстилающего полость альвеолы, истончённой цитоплазмы эндотелиоцита кровеносного капилляра с непрерывной стенкой и близко лежащих между ними базальных мембран.

ТАБЛИЦА 12-1 Сводная таблица гистологического строения дыхательной системы

Отделы дыхательной системы	Области	Опорные структуры (скелет)	Железы	Эпителий	Реснички	Бокаловидные клетки	Специальные особенности
Полость носа	Преддверие	Гиалиновый хрящ	Сальные и потовые	Многослойный плоский ороговевающий	—	—	Вибрисы
	Дыхательная область	Кость и гиалиновый хрящ	Белково-слизистые	Многорядный реснитчатый призматический	+	+	Большое венозное сплетение
	Обонятельная область	Носовые раковины (кость)	Железы Боумена	Многорядный реснитчатый призматический	+	—	Базальные, поддерживающие и обонятельные клетки; нервные волокна
Глотка	Носоглотка	Мышца	Белково-слизистые	Многорядный реснитчатый призматический	+	+	Глоточная миндалина; евстахиева труба
	Ротоглотка	Мышца	Белково-слизистые	Многослойный плоский неороговевающий	—	—	Нёбные миндалины
Горло		Гиалиновый и эластический хрящи	Слизистые и белково-слизистые	Многослойный плоский неороговевающий и многорядный реснитчатый призматический	+	+	Голосовые связки; надгортанник; единичные вкусовые почки
Трахея		С-образные кольца гиалинового хряща	Слизистые и белково-слизистые	Многорядный реснитчатый призматический	+	+	Мышца трахеи; большое количество эластических волокон в собственной пластинке слизистой оболочки формирует пластинку на границе слизистой оболочки и подслизистой основы
Главные бронхи		Замкнутые кольца гиалинового хряща	Слизистые и белково-слизистые	Многорядный реснитчатый призматический	+	+	Большое количество эластических волокон в собственной пластинке слизистой оболочки формирует пластинку на границе слизистой оболочки и подслизистой основы

ТАБЛИЦА 12–1 Сводная таблица гистологического строения дыхательной системы (окончание)

Отделы дыхательной системы	Области	Опорные структуры (скелет)	Железы	Эпителий	Реснички	Бокаловидные клетки	Специальные особенности
Внутри лёгочные бронхи	Крупные бронхи	Пластинки гиалинового хряща	Белково-слизистые	Многорядный реснитчатый призматический	+	+	Мышечная пластинка состоит из двух спиралевидно ориентированных лент гладкомышечных клеток
	Средние бронхи	Островки эластического хряща	Белково-слизистые	Многорядный реснитчатый призматический	+	+	Мышечная пластинка состоит из двух спиралевидно ориентированных лент гладкомышечных клеток
	Мелкие бронхи	Пучки гладкомышечных клеток	—	От однослойного двухрядного призматического до однослойного кубического	+	Немногочисленные	
	Терминальная бронхиола	Пучки гладкомышечных клеток	—	Однослойный кубический	У некоторых клеток	—	Диаметр <0,5 мм; клетки Клара
Респираторный отдел	Респираторная бронхиола	Отдельные пучки гладкомышечных клеток	—	Однослойный кубический и однослойный плоский	У некоторых клеток	—	В стенке появляются альвеолы
	Альвеолярный ход	В устьях альвеол имеются небольшие пучки гладкомышечных клеток — пуговичные утолщения	—	Однослойный плоский	—	—	Многочисленные альвеолы; пневмоциты I типа; пневмоциты II типа; пылевые клетки
	Альвеолы	—	—	Однослойный плоский	—	—	Пневмоциты I типа; пневмоциты II типа; пылевые клетки



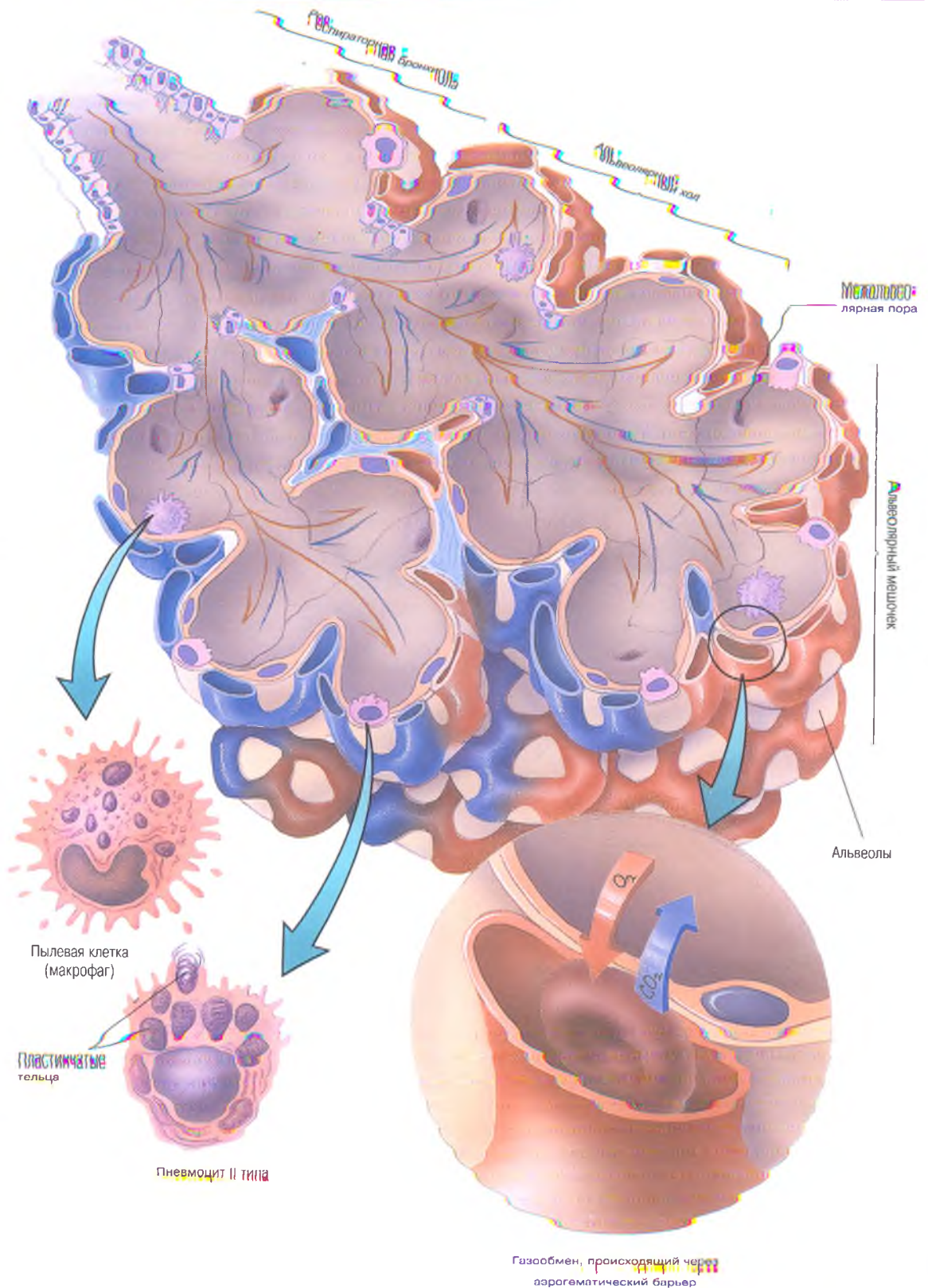


ФОТО 1 *Обонятельная область носовой полости человека. Заливка в парафин. × 270*

Обонятельная слизистая оболочка полости носа состоит из толстого специализированного обонятельного эпителия и собственной пластинки слизистой оболочки, в которой содержатся многочисленные кровеносные и лимфатические сосуды, а также нервные волокна, часто идущие пучками. В собственной пластинке слизистой оболочки также расположены слизистые железы Боумена. Продуцируемая ими жидкая слизь выделяется через короткие протоки на поверхность реснитчатого эпителия. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 2.

ФОТО 2 *Обонятельный эпителий носовой полости человека. Заливка в парафин. × 540*

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 1. Эпителий — многорядный призматический реснитчатый, на его поверхности хорошо видны многочисленные реснички. Несмотря на то, что на препарате, окрашенном гематоксилином и эозином, чёткое распознавание различных типов эпителиальных клеток затруднено, по расположению их ядер всё же можно предположить, к какому типу клеток они принадлежат. Базальные клетки низкие, их ядра находятся вблизи базальной мембраны. Ядра обонятельных клеток расположены центрально, тогда как ядра поддерживающих клеток — в апикальной области.

ФОТО 3 *Интраэпителиальная железа слизистой полости носа человека. Заливка в парафин. × 540*

В эпителии полости носа иногда встречаются интраэпителиальные железы. Обратите внимание, что они чётко отграничены от прилежащего эпителия. Секретируемые ими продукты выделяются в полость железы (звёздочка), а затем в полость носа. В подэпителиальной соединительной ткани расположены многочисленные плазматические клетки, кровеносные и лимфатические сосуды. Наличие плазматических клеток и желёз типично для подэпителиальной соединительной ткани дыхательной системы.

ФОТО 4 *Продольный срез гортани человека. Заливка в парафин. × 14*

На этой обзорной микрофотографии представлена правая половина гортани на уровне её желудка. Сверху желудочек гортани ограничен складкой преддверия, а снизу — голосовыми складками. Преддверие гортани — пространство над желудочковыми складками. Под складками преддверия располагается подвязочный отдел (подголосовая полость) гортани. Голосовая мышца, лежащая в толще голосовой складки, изменяет натяжение голосовой связки. Концевые отделы слизистых и белково-слизистых желёз рассеяны по всей подэпителиальной соединительной ткани. В стенке гортани отчётливо видны хрящи.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BC	базальные клетки	LC	хрящи гортани	PC	плазматические клетки
BG	железы Боумена	LP	собственная пластинка слизистой оболочки	SC	поддерживающие клетки
BV	кровеносные сосуды	LV	лимфатические сосуды	V	желудочек гортани
C	реснички	NC	полость носа	Ve	преддверие гортани
CT	соединительная ткань	NF	нервные волокна	VF	складки преддверия
GL	железы	OC	обонятельные клетки	VM	голосовая мышца
IC	подвязочный отдел гортани	OE	обонятельный эпителий	VoF	голосовая складка
IG	интраэпителиальные железы				

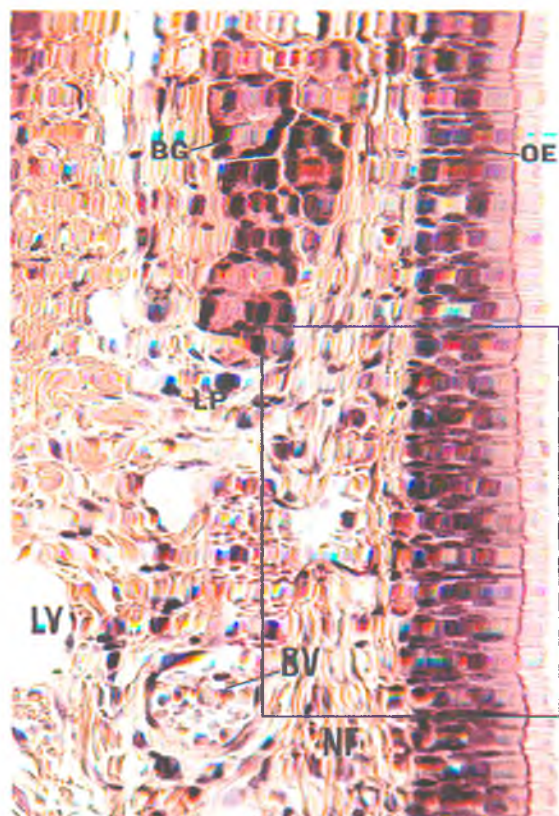


ФОТО 1

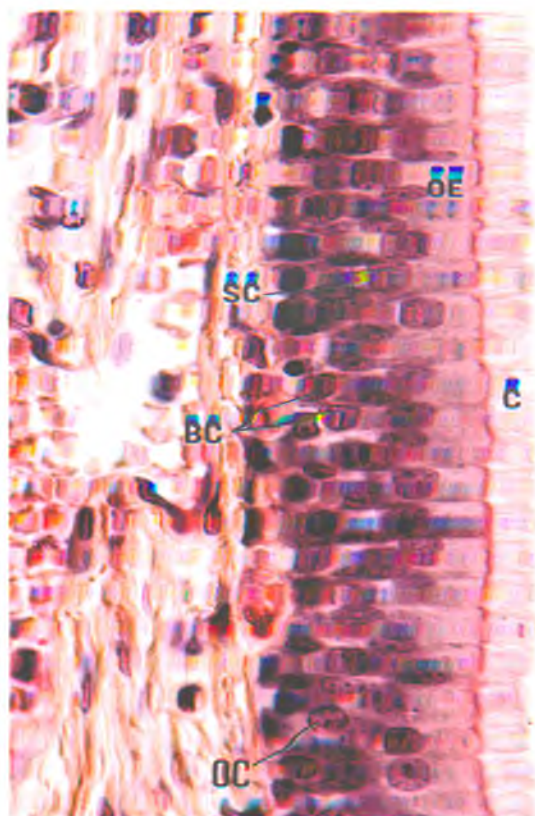


ФОТО 2

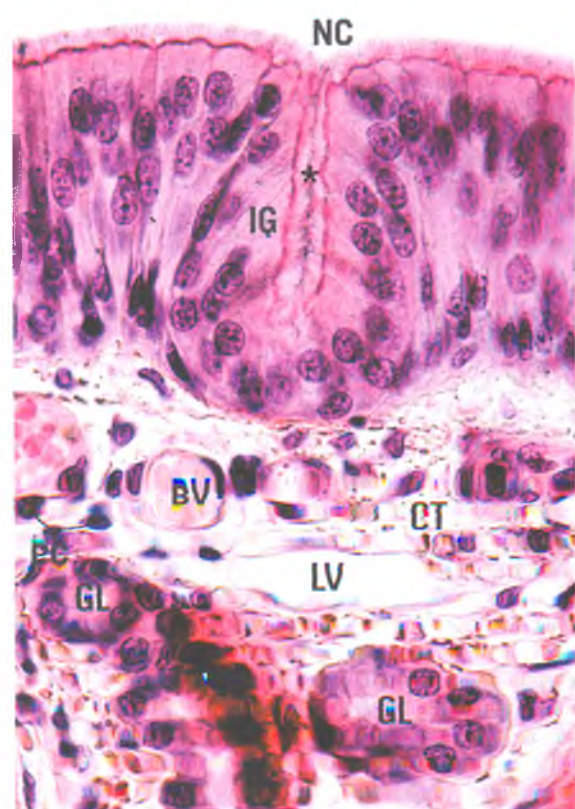


ФОТО 3

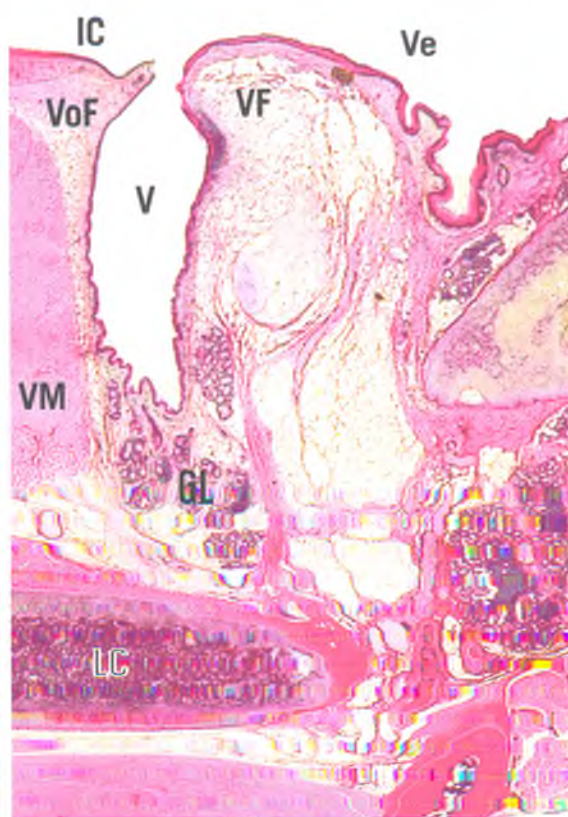


ФОТО 4

ФОТО 1 ■ Продольный срез трахеи обезьяны. Заливка в парафин. × 20

На этой обзорной микрофотографии представлен продольный срез трахеи и пищевода. Просвет трахеи поддерживается за счёт незамкнутых С-образных хрящевых колец в её стенке. Хрящевые кольца трахеи спереди более толстые, чем сзади, и отделены друг от друга толстым слоем волокнистой соединительной ткани (стрелки), переходящим в надхрящницу хрящевых колец. Адвентициальная оболочка трахеи прикреплена к пищеводу рыхлой волокнистой соединительной тканью, в которой часто содержится в большом количестве жировые клетки. Обратите внимание, что просвет пищевода обычно спавшийся. Область, сходная области, ограниченной рамкой, при большем увеличении представлена на фото 3.

ФОТО 2 ■ Продольный срез трахеи обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

Просвет трахеи выстлан многорядным (псевдомногослойным) цилиндрическим реснитчатым эпителием. В нём содержатся многочисленные бокаловидные клетки, активно секретирующие слизь. Собственная пластинка слизистой оболочки трахеи относительно тонкая. Подслизистая основа трахеи толстая, в ней много кровеносных сосудов (обратите внимание на продольный срез кровеносного сосуда), слизистых и белково-слизистых желёз. Секрет желёз выделяется на поверхность эпителия по протокам, которые проходят сквозь собственную пластинку слизистой оболочки и открываются на поверхность слизистой трахеи. Надхрящница С-образных хрящевых колец трахеи контактирует с соединительной тканью подслизистой основы.

ФОТО 3 ■ Продольный срез трахеи обезьяны. Заливка в парафин. × 200

Многорядный цилиндрический реснитчатый эпителий лежит на базальной мембране, которая отделяет его от собственной пластинки слизистой оболочки (рыхлой волокнистой соединительной ткани). Собственная пластинка слизистой оболочки ограничена от подслизистой основы эластической пластинкой (стрелки). В подслизистой основе расположены многочисленные кровеносные сосуды.

Главный слой стенки трахеи представлен хрящевыми полукольцами, покрытыми надхрящницей. Адвентициальная оболочка трахеи, в состав которой некоторые исследователи включают и С-образные хрящевые кольца, представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью, в которой содержатся нервы, кровеносные сосуды и незначительное количество жировых клеток. Пучки коллагеновых волокон адвентициальной оболочки прикрепляют трахею к прилежащим тканям.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

AC	жировые клетки	GC	бокаловидные клетки	N	нерв
BV	кровеносные сосуды	GI	слизистые/белково-слизистые железы	Pc	надхрящница
CR	С-образные хрящевые кольца	LE	просвет пищевода	SM	подслизистая основа
CT	соединительная ткань	LP	собственная пластинка слизистой оболочки	Tr	трахея
E	эпителий	LT	просвет трахеи		
ES	пищевод				

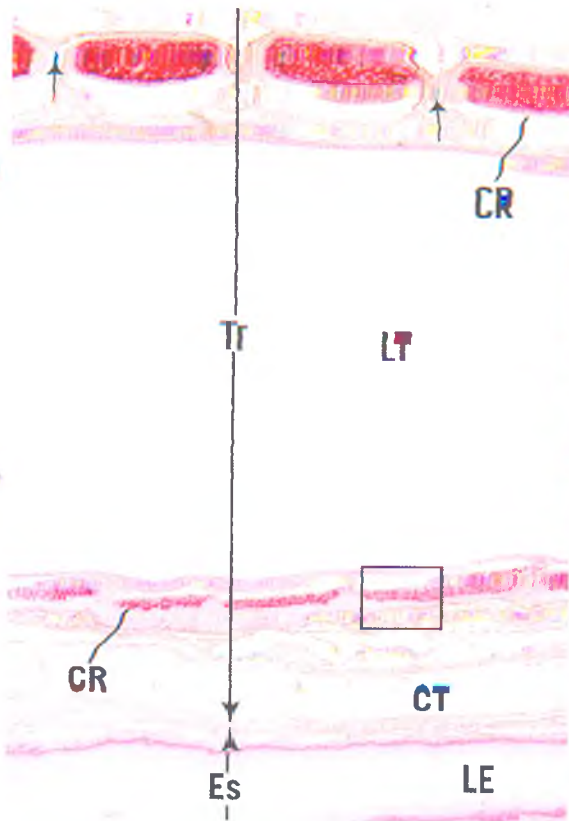


ФОТО 1

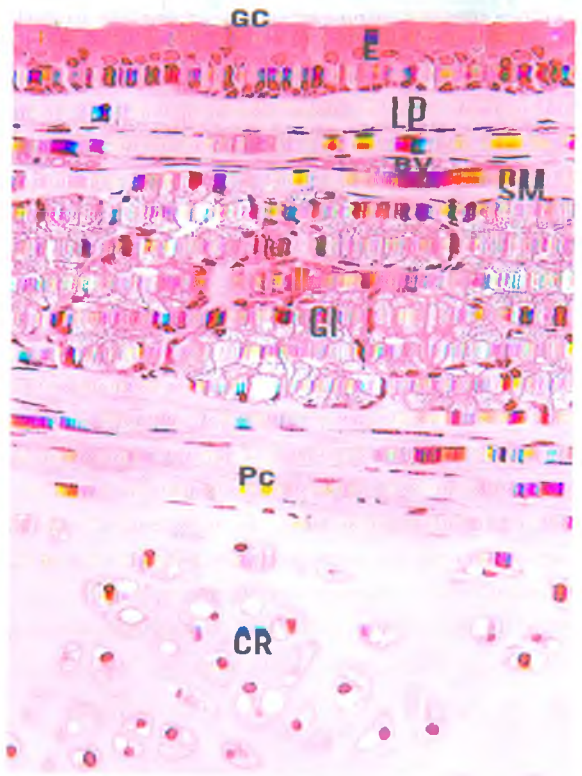


ФОТО 2

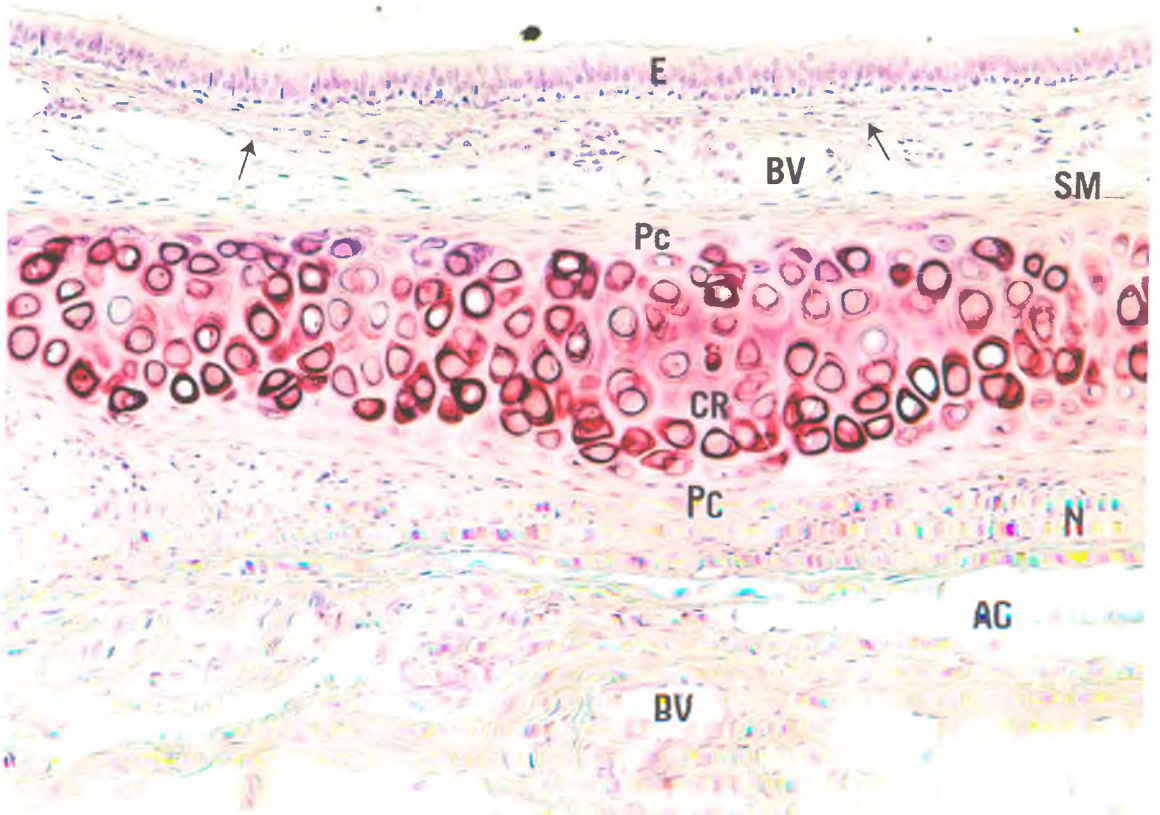


ФОТО 3

ФОТО 1 : Эпителий трахеи хомяка. Электронная микроскопия. × 7 782

Эпителий трахеи хомяка содержит слизьпродуцирующие бокаловидные клетки, реснитчатые призматические клетки, реснички которых (стрелки) обращены в просвет. Обратите внимание, что в обоих типах клеток хорошо выражен аппарат Гольджи, кро-

ме того, в бокаловидных клетках значительно развита шероховатая ЭПС (предоставлено E. McDowell).

Вставка. Бронх человека. Электронная микроскопия. × 7 782

На апикальной поверхности эпителиальной клетки определяются реснички и микроворсинки (стрелка) (предоставлено E. McDowell).

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

C	реснички	GA	аппарат Гольджи	rER	шероховатая ЭПС
CC	реснитчатая призматическая клетка	GC	бокаловидная клетка		

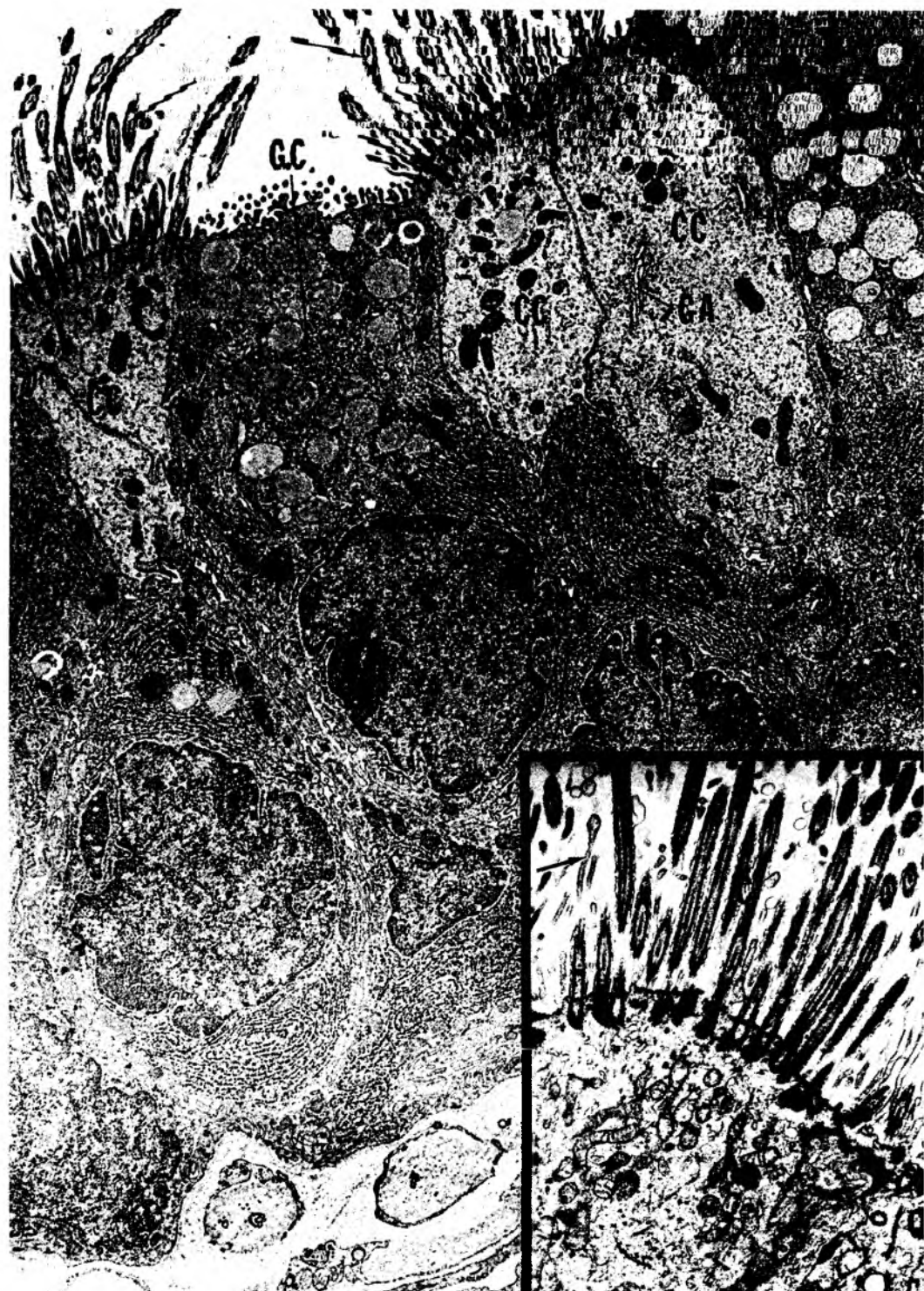


ФОТО 1

ФОТО 1 ■ Лёгкие. Заливка в парафин. × 14

На этой обзорной микрофотографии представлен срез лёгкого, который позволяет рассмотреть различные участки воздухоносных путей и кровеносные сосуды, по которым в лёгкие поступает кровь и удаляется CO₂. На поперечном разрезе стенка внутрилёгочного крупного бронха толстая, содержит пластины гиалинового хряща и пучки гладких мышц. На микрофотографии видны продольные срезы мелких бронхов, терминальной и респираторной бронхиол. Также видны и поперечные срезы мелких бронхиол (звёздочки), однако их идентификация сложна. Стрелки указывают на структуры, которые вероятно являются альвеолярными ходами, заканчивающиеся альвеолярными мешочками. В толще ткани лёгких видны кровеносные сосуды. Обратите внимание на то, что в стенке бронхиального дерева имеются лимфатические узелки.

ФОТО 3 ■ Поперечный срез терминальной бронхиолы. Заливка в парафин. × 270

Терминальная бронхиола связана с прилежащей тканью лёгких эластическими волокнами, отходящими от её стенок. За счёт этого её просвет не спадается без хрящевой опоры, как в бронхах. Терминальная бронхиола выстлана однослойным низкопризматическим эпителием, в котором располагаются единичные клетки Клара (в дистальных отделах). Собственная пластинка слизистой оболочки тонкая, окружена пучками гладкомышечных клеток. В стенке терминальной бронхиолы отсутствуют железы. Снаружи она окружена тканью лёгкого.

ФОТО 2 ■ Поперечный срез внутрилёгочного бронха. Заливка в парафин. × 132

Внутрилёгочные бронхи — относительно крупные полые трубки, просвет которых выстлан респираторным (многорядным призматическим реснитчатым) эпителием. Пучки гладкомышечных клеток, расположенные в слизистой оболочке, окружают просвет бронха. Обратите внимание, что в мышечной пластинке слизистой оболочки имеются промежутки (стрелки). Они указывают на то, что две ленты гладких мышц расположены спиралевидно вокруг просвета бронха. Пластинки гиалинового хряща играют роль опоры, сохраняя проходимость бронха. Внутрилёгочный бронх со всех сторон окружён тканью лёгких.

ФОТО 4 ■ Поперечный срез терминальных бронхиол. Заливка в парафин. × 132

Финальные отделы воздухоносных путей называют терминальными бронхиолами. Их диаметр очень маленький, а просвет выстлан однослойным кубическим эпителием с рассеянными в нём клетками Клара. Стенка терминальной бронхиолы тонкая, количество соединительной ткани в ней незначительно, а тонкие слои гладких мышц при таком увеличении различаются с трудом. Терминальная бронхиола ветвится на респираторные бронхиолы. Стенки последних напоминают стенки терминальных бронхиол, при этом в своём составе они имеют альвеолы, в которых осуществляется газообмен.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

B	мелкий бронх	IB	внутрилёгочный бронх	LT	ткань лёгкого
BV	кровеносные сосуды	L	просвет бронха	RB	респираторная бронхиола
CB	клетка Клара	LN	лимфатический узелок	Sm	гладкая мышца
E	эпителий	LP	собственная пластинка слизистой оболочки	TB	терминальная бронхиола
HC	гиалиновый хрящ				

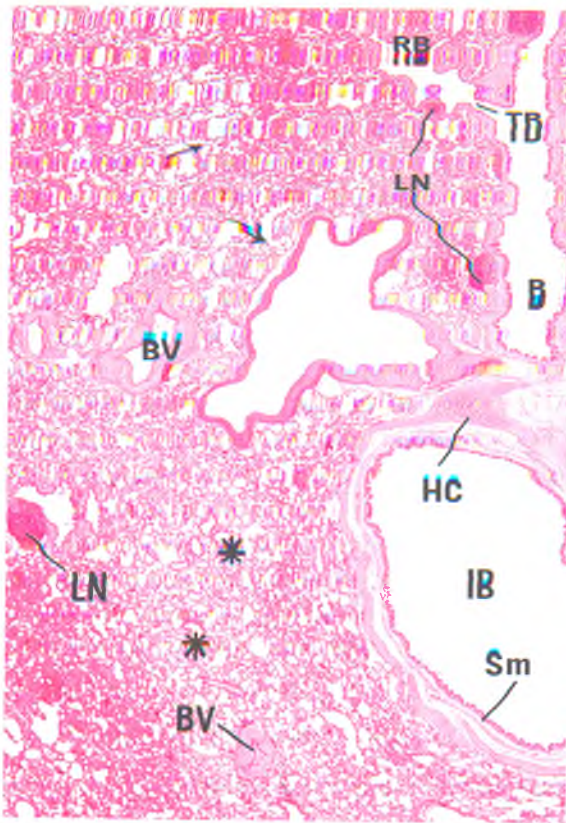


ФОТО 1



ФОТО 2

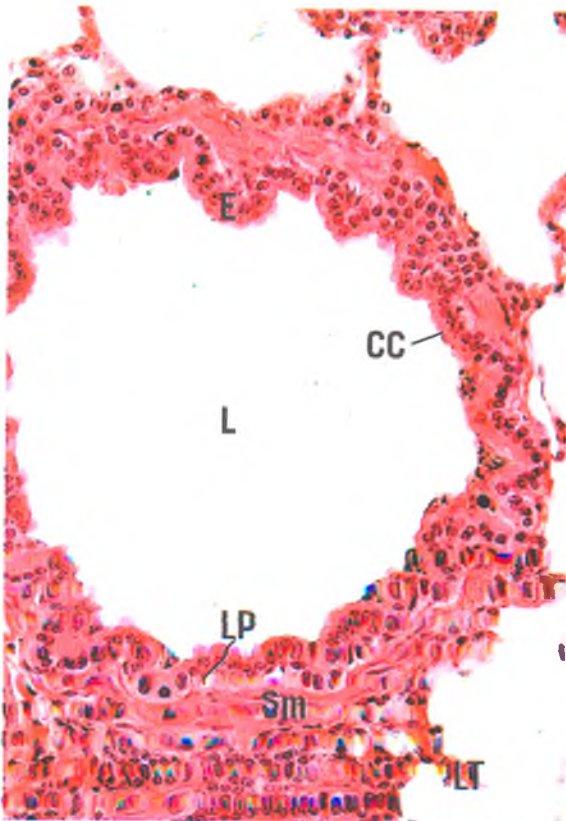


ФОТО 3

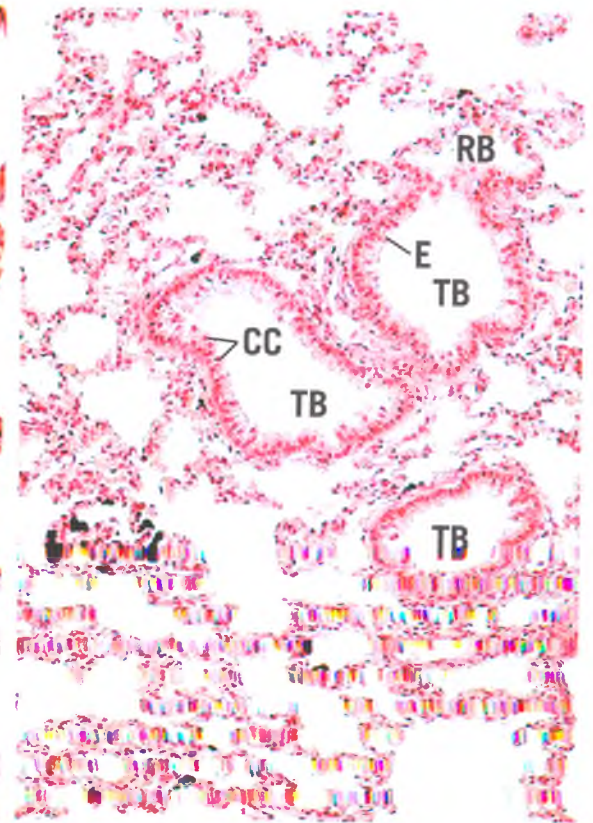


ФОТО 4

ФОТО 1 ■ Респираторная бронхиола. Заливка в парафин. × 270

В нижней половине микрофотографии виден просвет респираторной бронхиолы, в стенке которой имеются маленькие выпячивания — альвеолы. Именно в них начинается газообмен. Респираторная бронхиола выстлана однослойным кубическим эпителием, в состав которого входят единичные реснитчатые клетки и клетки Клара. Остальные оболочки стенки респираторной бронхиолы представлены прерывистым слоем гладкомышечных клеток (мышечная пластинка слизистой оболочки) и фиброзно-эластической соединительной тканью (адвентициальная оболочка). При внимательном изучении этой микрофотографии обращает на себя внимание тот факт, что слизистая оболочка респираторной бронхиолы собрана в складки.

ФОТО 3 ■ Межальвеолярная перегородка обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 2. Две альвеолы, имеющие вид пузырьков, отделены друг от друга тонкой межальвеолярной перегородкой. В ней расположен кровеносный капилляр, в просвете которого содержатся эритроциты. Ядра (звёздочка) эндотелиальной выстилки капилляра выпячиваются в его просвет. Межальвеолярная перегородка выстлана пневмоцитами I типа — сильно истонченными плоскими эпителиальными клетками, среди которых рассеяны пневмоциты II типа. В более толстых участках межальвеолярных перегородок расположены кровеносные сосуды и соединительнотканнные элементы, в т.ч. и макрофаги, называемые пылевыми клетками. Обратите внимание на гладкомышечные клетки и соединительнотканнные элементы, расположенные у входа в альвеолу в виде утолщения, напоминающего пуповку.

ФОТО 2 ■ Продольный срез альвеолярного хода лёгкого человека. Заливка в парафин. × 132

Альвеолярные ходы, в отличие от респираторных бронхиол, выстланы однослойным плоским эпителием, клетки которого чрезвычайно уплощены. Альвеолярные ходы содержат многочисленные альвеолы и заканчиваются альвеолярными мешочками, которые представлены группами альвеол, формирующих общее воздушное пространство. У входа в альвеолу расположены гладкомышечные клетки, регулирующие его диаметр. Эти участки имеют вид мелких пуповок (стрелка). Область, сходная области, ограниченной рамкой, при большем увеличении представлена на фото 3.

ФОТО 4 ■ Пылевые клетки лёгкого. Заливка в парафин. × 270

На этой микрофотографии хорошо видно, что лёгкое обильно васкуляризировано, в межальвеолярных перегородках имеются многочисленные кровеносные сосуды, в том числе капилляры, заполненные эритроцитами. Тёмные пятна, рассеянные по всей ткани лёгких, являются пылевыми клетками — макрофагами, которые в цитоплазме имеют многочисленные фагосомы, содержащие крупнокорпускулярный материал.

Вставка. Пылевая клетка лёгкого обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Вокруг ядра пылевой клетки расположены многочисленные фагосомы, содержащие крупнокорпускулярный материал, который, вероятно, был фагцитирован в просвете альвеол лёгкого.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

A	альвеола	DC	пылевая клетка	N	ядро
AD	альвеолярный ход	E	эпителий	P1	пневмоцит I типа
AS	альвеолярный мешочек	IS	межальвеолярная перегородка	P2	пневмоцит II типа
BV	кровеносный сосуд	L	просвет респираторной бронхиолы	RBC	эритроциты
Ca	клетка Клара			Sm	гладкомышечная клетка
CC	клетка Клара				

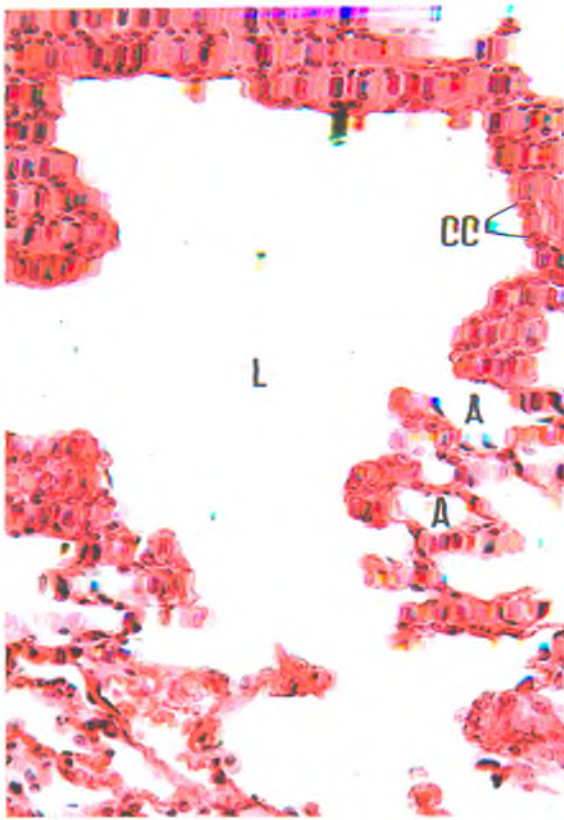


ФОТО 1

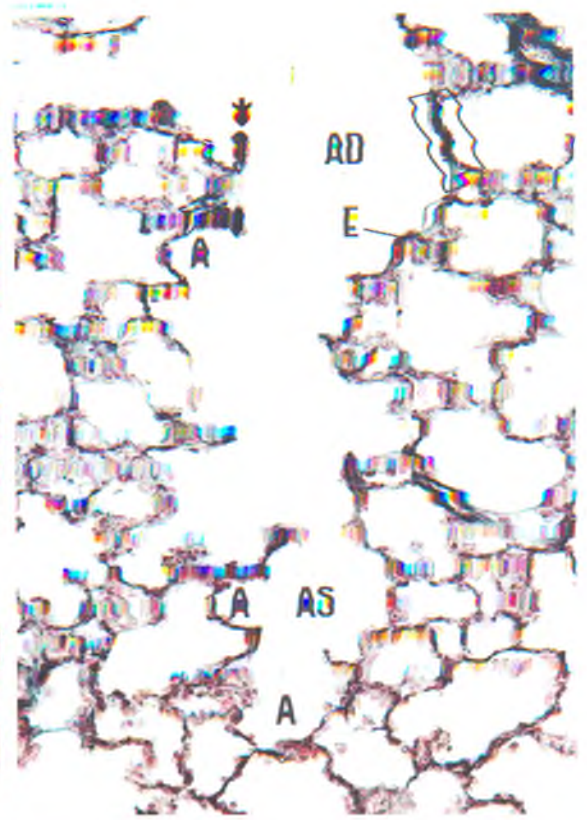


ФОТО 2

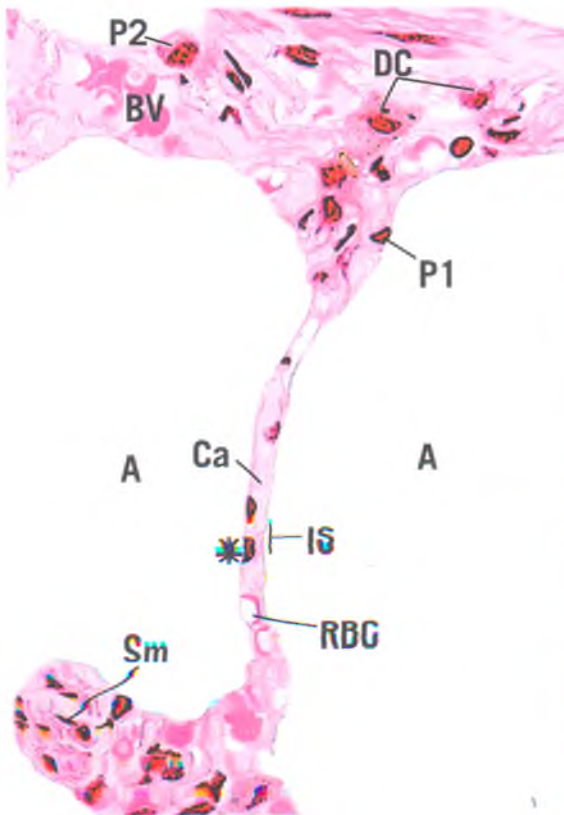


ФОТО 3

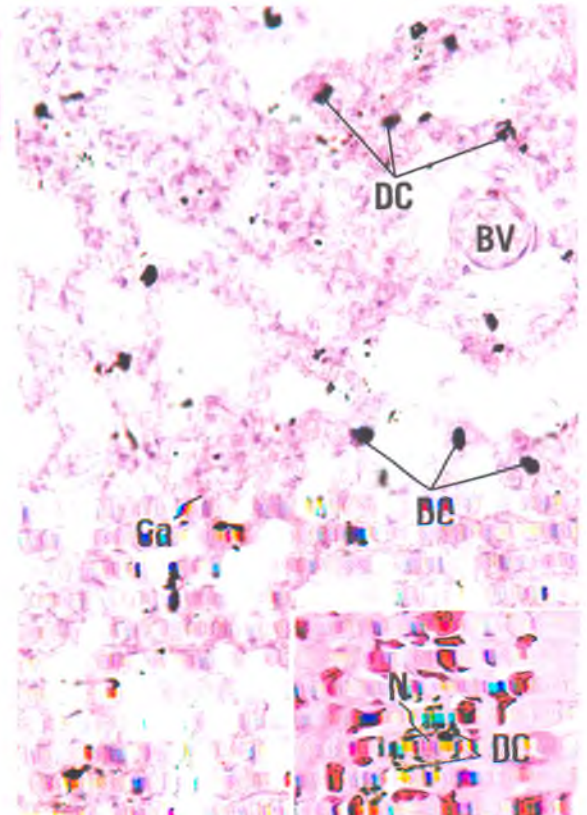


ФОТО 4

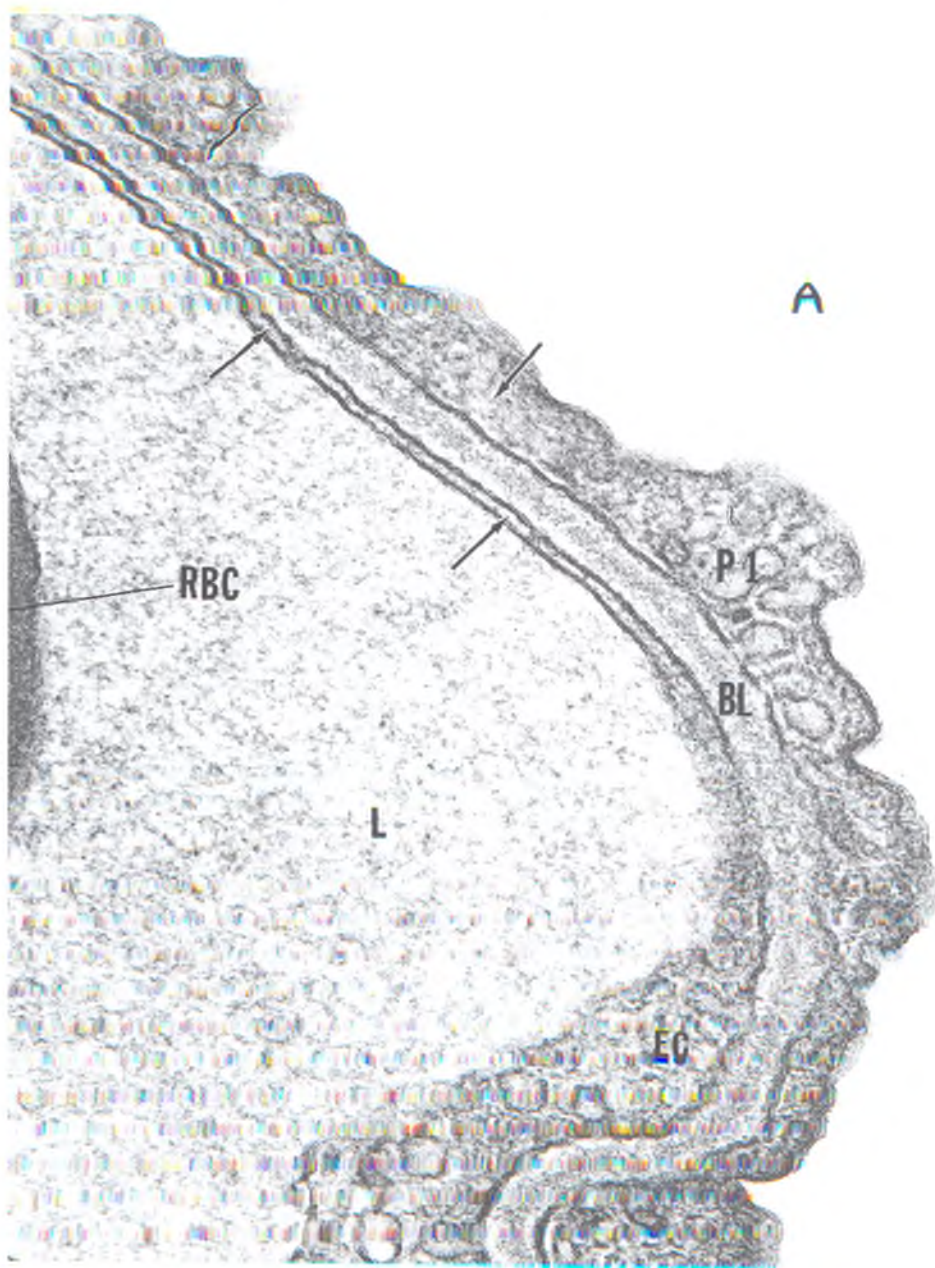


ФОТО 1 ■ Аэрогематический барьер. Лёгкое собаки.
Электронная микроскопия. $\times 85\,500$

Аэрогематический барьер состоит из сурфактанта, цитоплазмы пневмоцитов I типа, цитоплазмы эндотелиоцитов и лежащих между ними базальных мем-

бран. Обратите внимание, что цитоплазма (стрелки) клеток обоих типов сильно истончена. Полость альвеолы пуста, в то время как в просвете кровеносного капилляра видна часть эритроцита [DeFouw D. *Anat Rec* 200:77-84, 1984].

ОБОЗНАЧЕНИЯ

EC
PL
BL

эндотелиоцит
пневмоцит I типа
базальная мембрана

A
L

полость альвеолы
просвет кровеносного капилляра

RBC эритроцит

Пищеварительная система I

Функциями пищеварительной системы являются поглощение, переваривание и всасывание пищи, а также выделение её непереваренных остатков. Для их выполнения в пищеварительной системе объединяются три главных компонента: 1) полость рта, в ней происходит измельчение пищи и формирование пищевого комка; 2) мышечный пищеварительный канал, продвигаясь по которому поглощённая пища физически и химически преобразовывается, превращаясь в вещества, которые могут быть поглощены организмом; 3) железы, вырабатывающие ферменты и эмульгирующие вещества, необходимые для надлежащего функционирования пищеварительного канала.

РОТОВАЯ ОБЛАСТЬ

Полость рта

Полость рта может быть подразделена на две меньших части: внешняя — преддверие и внутренняя — собственно ротовая полость.

Преддверие полости рта — пространство, спереди и сбоку ограниченное губами и щеками, а сзади — альвеолярными отростками с зубами. В преддверие полости рта открываются протоки околоушных слюнных желез (см. схемы 13-1 и 13-2).

Собственно ротовая полость снаружи ограничена зубами, снизу — дном ротовой полости, сверху — твёрдым и мягким нёбом. Сзади она переходит в ротоглотку, отделённую от ротовой полости воображаемой плоскостью. Ротовая полость и её преддверие выстланы многослойным плоским неороговевающим эпителием, который в областях, подвергающихся абразивному воздействию, заменяется многослойным плоским ороговевающим эпителием.

Слизистая оболочка полости рта

В состав слизистой оболочки полости рта входят эпителий и подлежащая соединительная ткань. При этом если эпителий полости рта ороговевающий, то слизистая оболочка является жевательной, если же эпителий неороговевающий, то — выстилающей. В полости рта имеются области, где располагается специализированный эпителий, в составе которого имеются интраэпителиальные структуры — **вкусовые почки**. Их функция — восприятие вкуса. Большая часть полости рта покрыта выстилающей слизистой оболочкой, за исключением дорсальной поверхности языка (выстлана специализированной слизистой оболочкой), а также дёсен и твёрдого нёба (покрыты жевательной слизистой оболочкой). Большинство вкусовых почек расположено на дорсальной поверхности языка, незначительное их количество находится на нёбе и глотке. Слизистую оболочку, эпителий которой имеет вкусовые почки, называют специализированной слизистой оболочкой. Каждая вкусовая почка распознает, как правило, одно из четырёх вкусовых ощущений: кислое, сладкое, солёное либо горькое.

В полости рта расположены зубы, используемые для откусывания и пережёвывания пищи, и язык, участвующий в её дегустации, формировании пищевого комка и его глотании, а также выполняющий ряд других функций.

Слюнные железы, нёбо и миндалины

Околоушные, подъязычные и подчелюстные слюнные железы выделяют слюну в собственно ротовую полость. Твёрдое нёбо вместе с языком принимают участие в формировании пищевого комка. Мягкое нёбо — подвижная структура, которая изолирует ротоглотку от

носоглотки, чем предотвращает поступление в неё пищи и воды.

В соединительной ткани, лежащей под эпителием полости рта, располагаются многочисленные мелкие слюнные железы, которые, непрерывно секретирова слюну, увлажняют полость рта и сохраняют её во влажном состоянии. Слюна в роли смазки для пищевого ком-

ка также участвует в процессе глотания. Кроме того, ферменты слюны начинают переваривание углеводов, в то время как секреторные антигены защищают организм от антигенов.

Вход в глотку охраняет от бактериальной инвазии лимфоидное глоточное кольцо, состоящее из язычной, глоточных и небных миндалин.

ТКАНЕВОЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ В ПРОЦЕССЕ РАЗВИТИЯ ЗУБА

Развитие зуба (одонтогенез) вызывается клетками зубной пластинки эктодермального происхождения, которые вырабатывают фактор транскрипции *Lef-1*, индуцирующий синтез и выделение эпителиальными клетками *Shh* и фактора роста фибробластов-8 (ФРФ-8). Эти сигнальные молекулы побуждают нижележащие клетки эктомезенхимы к дифференцировке в одонтобласты. Клетки, развивающиеся из нервного гребня, начинают выделять БО-4 (белок, участвующий в остеогенезе-4), адгезивный гликопротеин тенацин и связанный с мембраной протеогликан синдекан. Кроме того, они также экспрессируют некоторые факторы транскрипции (*Egr-1*, *Msx-1* и *Msx-2*).

Такая активация эктомезенхимы показывает роль сигнальных молекул в индукции различного строения зубов, так как именно эктомезенхима будет определять, станет ли развивающийся зуб моляром или резцом. Сигнальные молекулы эктомезенхимы индуцируют образование эмалевого узелка — эпителиальной структуры, которая появляется в области промежуточного слоя эмалевого органа. Эмалевый узелок синтезирует и выделяет свои собственные сигнальные молекулы (ФРФ-4, БО-2, БО-4, БО-7 и *Shh*), которые способствуют дифференцировке внутренних эпителиальных клеток эмалевого органа в амелобласты, а клеток большей части зубного сосочка — в одонтобласты. Продолжающееся существование эмалевого узелка ответственно за изгибание внутреннего эмалевого эпителия, заканчивающееся морфологической дифференцировкой эмалевого органа в модель —

прототип моляра, а если эмалевый узелок подвергается апоптозу, то морфологическая дифференцировка вынуждена идти по пути образования резца.

Клинические аспекты

Герпетический стоматит

Герпетический стоматит — достаточно распространённое заболевание, вызванное вирусом простого герпеса I типа (*Herpes simplex*). Он отличается от болезненного лихорадочного герпеса, появляющегося на губах или около них. Герпетический стоматит — рецидивирующее заболевание, так как вирус во время дремлющей фазы заселяет узел тройничного нерва. В активную стадию процесса он распространяется по аксону на иннервируемые им ткани и проявляется внешне в виде пузырей. В период активной стадии герпеса пациент высоко контагиозен, так как вирус выделяется с сочащимся прозрачным экссудатом.

Некротический язвенный гингивит

Некротический язвенный гингивит — острое изъязвление десны, сопровождающееся некрозом, неприятным запахом изо рта, эритематозом, болью (от умеренной до тяжёлой) в дёснах. Также могут быть лихорадка и регионарная лимфаденопатия. Обычно эта болезнь наиболее распространена у подростков, не особенно внимательных к гигиене зубов, а также нередко испытывающих стрессы. Часто в местах поражения в большом количестве присутствуют *Treponema vincentii* и десневая амеба, они, как предполагается, являются возбудителями этого заболевания. Лечение обычно состоит из многократных ежедневных полосканий полости рта разбавленной перекисью водорода и тщательной чисткой зубов стоматологом. Можно также рекомендовать применение антибиотиков.

Краткое изложение гистологической организации

ГУБЫ

Губы контролируют доступ из внешней среды в полость рта.

Наружная поверхность губы

Наружная поверхность губы покрыта тонкой кожей и поэтому имеет волосяные фолликулы, сальные и потовые железы.

Промежуточный отдел губы

Переходная зона (ярко-красная зона) — красная кайма губы. Здесь сосочки соединительной ткани глубоко проникают в эпидермис. Волосяные фолликулы и потовые железы исчезают, тогда как сальные железы сохраняются.

Слизистый отдел губы

Преддверная сторона губы влажная, выстлана многослойным плоским неороговевающим эпителием. В соединительной ткани под эпителием содержатся многочисленные мелкие смешанные слюнные железы, секрет которых увлажняет эпителиальную выстилку.

Ядро губы

Ядро губы содержит пучки поперечнополосатых мышечных волокон.

ЗУБЫ

В состав зуба входят три кальцинированные ткани (эмаль, дентин, цемент) и рыхлая волокнистая соединительная ткань (пульпа зуба).

Эмаль

Эмаль — самая твёрдая структура в организме, которая синтезируется амелобластами. В прорезавшихся зубах эти клетки отсутствуют. Эмаль располагается только в коронке зуба.

Дентин

Дентин окружает пульпу, составляет основную массу коронки и корня зуба и представляет со-

бой кальцинированный материал на основе коллагена. Дентин синтезируется одонтобластами, длинные отростки которых расположены в дентинных трубочках — канальцах, пересекающих дентин и придающих ему исчерченность. Тело одонтобласти находится в периферическом слое пульпы.

Цемент

Цемент расположен на корне зуба, прилежит к дентину. Цемент — кальцинированный материал на основе коллагена. Он синтезируется цементобластами, которые в процессе формирования цемента замуровываются в нём, превращаясь в цементоциты. Цемент обеспечивает прикрепление к зубу волокон периодонта, удерживающих зуб в костном углублении — зубной ячейке (альвеоле).

Пульпа

Пульпа — студенистый тип соединительной ткани мезенхимального происхождения, которая заполняет пульпарную камеру зуба. Пульпа зуба имеет многочисленные нервы и кровеносные сосуды.

ДЕСНА

Десна — область слизистой оболочки полости рта, которая покрывает альвеолярные отростки и соприкасается с шейкой зуба. Она покрыта многослойным плоским ороговевающим эпителием, в котором наблюдаются явления паракератоза. Подэпителиальная соединительная ткань содержит многочисленные пучки коллагеновых волокон.

ЯЗЫК

Язык — мышечный орган, тело которого свободно перемещается в полости рта, в то время как его корень присоединен к дну глотки. Основа языка представлена скелетной мышечной тканью, среди которой рассеяны группы мелких, слюнных желёз (белковых, белково-слизистых и слизистых).

Тело языка (передние две трети)

Слизистая оболочка дорсальной поверхности передних двух третей языка имеет четыре типа сосочков.

Нитевидные сосочки

Нитевидные сосочки формируют шероховатую поверхность языка (особенно у животных, например у кошек) и расположены параллельными рядами по всей поверхности языка. Это длинные, тонкие, самые многочисленные сосочки языка. В своей основе нитевидные сосочки содержат соединительную ткань, покрыты многослойным плоским ороговевающим эпителием, в котором отсутствуют вкусовые почки.

Грибовидные сосочки

Грибовидные сосочки имеют форму гриба. Макроскопически они выявляются в виде красных точек, рассеянных среди нитевидных сосочков. На их дорсальной поверхности расположены вкусовые почки.

Листовидные сосочки

Листовидные сосочки представляют собой продольные складки на боковых поверхностях языка в области границы его задней трети с передними двумя третями. Вкусовые почки этих сосочков у человека дегенерируют уже в раннем возрасте. С этими сосочками связаны белковые слюнные железы вон Эбнера.

Желобоватые сосочки

Желобоватые сосочки — самые крупные сосочки языка. Они расположены на границе тела и корня языка в виде V-образной линии. Каждый желобоватый сосочек окружён желобком и валом, стенки которого выстланы многослойным плоским неороговевающим эпителием, содержащим вкусовые почки. В основании желобка сосочка открываются вывод-

ные протоки белковых слюнных желез вон Эбнера. Соединительнотканная основа желобоватого сосочка обильно иннервирована и васкуляризована.

Корень языка (задняя треть)

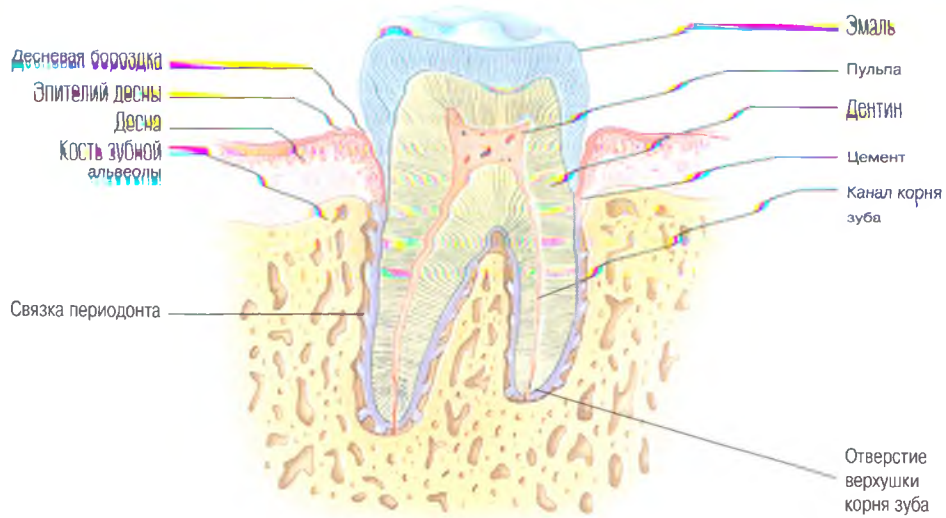
Слизистая оболочка задней трети языка имеет многочисленные лимфоидные узелки, формирующие язычную миндалину.

НЁБО

Нёбо состоит из двух областей: твёрдого и мягкого нёба. Оно отделяет полость рта от полости носа и имеет носоглоточную и ротоглоточную стороны. Ротоглоточная сторона нёба покрыта многослойным плоским эпителием (местами ороговевающим на твёрдом нёбе). Носоглоточная — покрыта респираторным эпителием. Под эпителием между скоплениями мелких слизистых желёз и жировыми дольками располагаются пучки коллагеновых волокон соединительной ткани. В составе твёрдого нёба имеется костная пластинка, в то время как в мягком нёбе находится скелетная мышца.

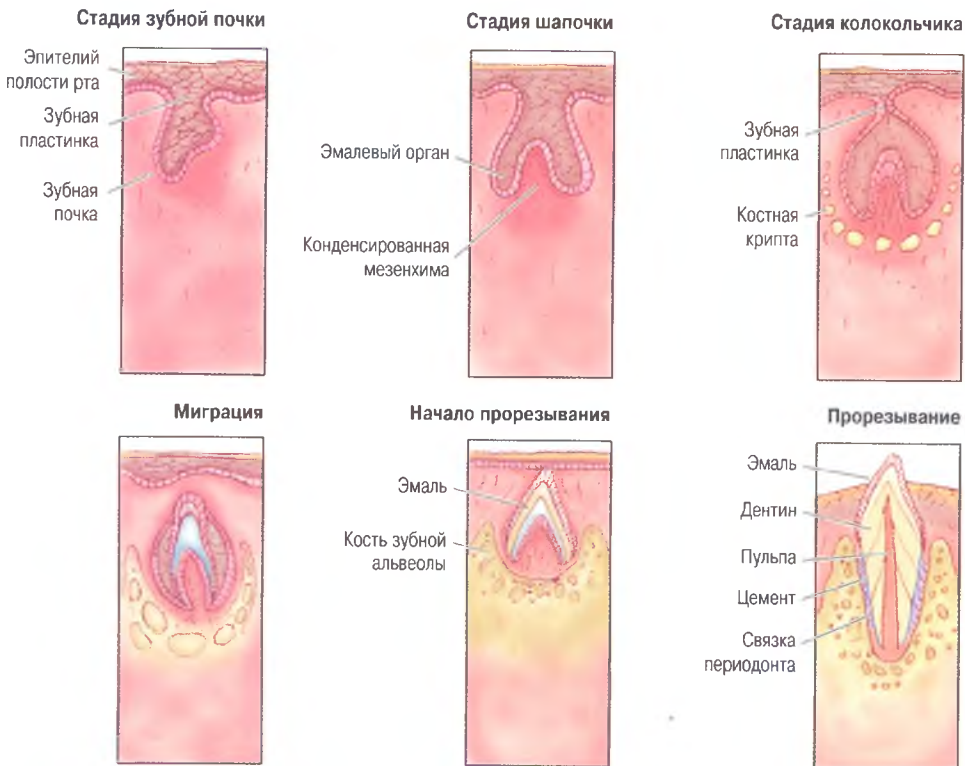
РАЗВИТИЕ ЗУБА

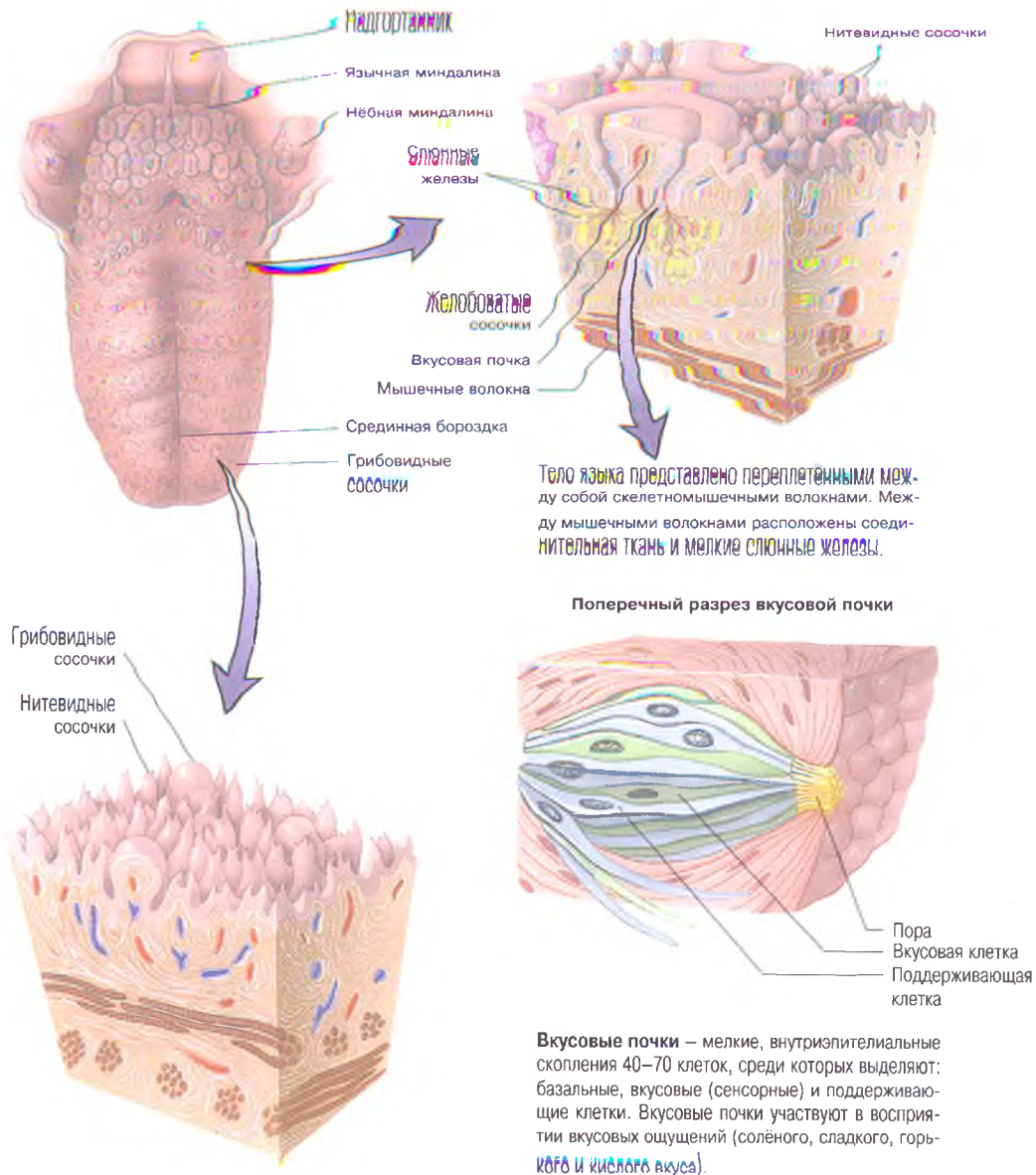
Развитие зуба (одонтогенез) может быть разделено на несколько стадий (схема 13-1). Они названы согласно морфологии и/или функциональному состоянию развивающегося зуба: стадия зубной пластинки, стадия зубной почки, стадия шапочки и стадия колокольчика. С формирования дентина начинается образование корня зуба и его прорезывание. Эти стадии одонтогенеза наблюдаются при прорезывании как молочных, так и постоянных зубов.



Зуб

В составе зуба различают коронку и корень. Благодаря связкам периодонта, состоящим из плотной коллагеновой соединительной ткани, зуб закрепляется в альвеоле. Коронка зуба состоит из двух видов кальцинированных тканей: дентина и эмали. В состав корня входят дентин и цемент. П полость зуба представлена соединёнными между собой полостью коронки и каналом корня зуба. Она содержит пульпу – студенистую соединительную ткань, в которой имеются кровеносные и лимфатические сосуды, нервные волокна, а также одонтобласты, выполняющие дентинообразующую функцию. Через отверстие на верхушке корня зуба в канал его корня проникают сосуды и нервы.





Дорсальная поверхность языка разделена V-образным углублением (пограничной бороздой) на две части. Передние две трети содержат четыре типа сосочков, а задняя треть – язычные миндалины. **Нитевидные сосочки** – короткие, конической формы, покрыты ороговевающим эпителием. **Грибовидные сосочки** имеют форму гриба, а эпителий, выстилающий их дорсальную сторону, содержит три пятых всех вкусовых почек языка. **Желобоватые сосочки** – самые крупные сосочки языка, в количестве 6–12 они расположены в пограничной борозде. Желобоватые сосочки не возвышаются над поверхностью языка, при этом каждый из них окружен валиком, отделенным от сосочка желобком. В эпителии латеральных поверхностей сосочка и желобка содержатся многочисленные вкусовые почки. **Листовидные сосочки** расположены на латеральной стороне языка.

ФОТО 1 Губа человека. Заливка в парафин. × 14

Губа человека имеет три отдела. Наружная поверхность губы покрыта кожей, состоящей из эпидермиса и дермы (кожный отдел губы). В ней отчетливо видны волосяные фолликулы (стрелка) и железы. Красная кайма губы имеется только у людей. Высокие сосочки кожи (острие стрелки) содержат кровеносные сосуды, расположенные близко к её поверхности, благодаря чему эта область имеет розовую окраску. Внутренняя сторона губы влажная, выстлана многослойным плоским неороговевающим эпителием. Подлежащая соединительная ткань содержит мелкие слюнные железы. Основа губы состоит из скелетной мышцы, расположенной в рыхлой волокнистой соединительной ткани, содержащей как коллагеновые, так и эластические волокна.

ФОТО 3 Кожный отдел губы человека. Заливка в парафин. × 132

Наружная поверхность губы покрыта тонкой кожей. Ни эпидермис, ни дерма не имеют каких-либо морфологических особенностей. На наружной стороне губы имеется большое количество волосяных фолликулов, сальных и потовых желёз.

ФОТО 2 Слизистый отдел губы человека. Заливка в парафин. × 270

Внутренняя поверхность губы выстлана слизистой оболочкой, которая постоянно увлажняется слюной, секретируемой тремя главными и множеством мелких слюнных желёз. Снаружи внутренняя поверхность губы выстлана толстым слоем многослойного плоского неороговевающего эпителия, который формирует многочисленные гребешки, переплетающиеся с обильно васкуляризованными сосочками подлежащей рыхлой волокнистой соединительной ткани.

ФОТО 4 Красная кайма губы человека. Заливка в парафин. × 132

Промежуточный отдел губы (красная кайма) покрыт более тонкой кожей, состоящей из многослойного плоского ороговевающего эпителия, который формирует многочисленные гребешки, переплетающиеся с сосочками подлежащей дермы. В красной кайме отсутствуют и волосяные фолликулы, и потовые железы, при этом имеются единичные сальные железы. Обратите внимание на поперечные срезы кровеносных сосудов и скелетномышечных волокон.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BV	кровеносные сосуды	D	дерма	RR	сеть гребешков
C	основа	E	эпидермис	Sg	сальная железа
Cp	соединительнотканые сосочки	Ep	эпителий	SM	скелетная мышца
		IF	волосяные фолликулы	VZ	красная кайма



ФОТО 1

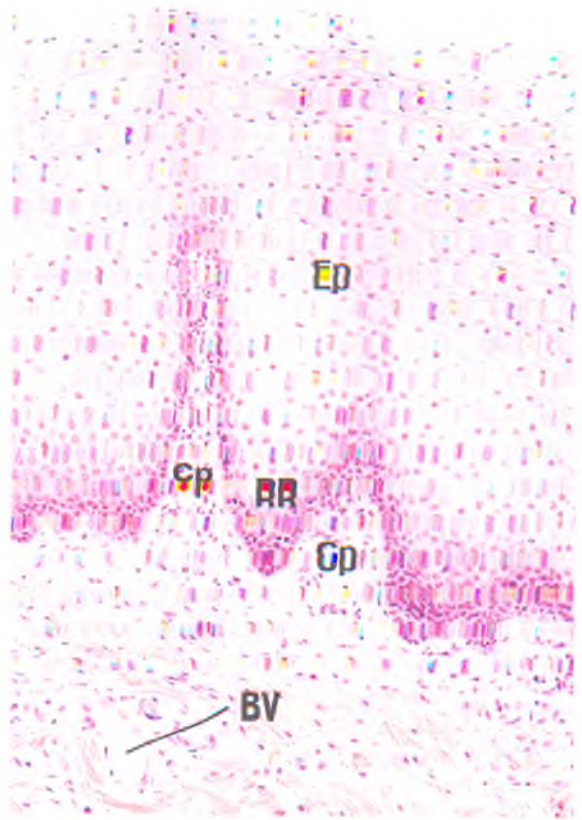


ФОТО 2

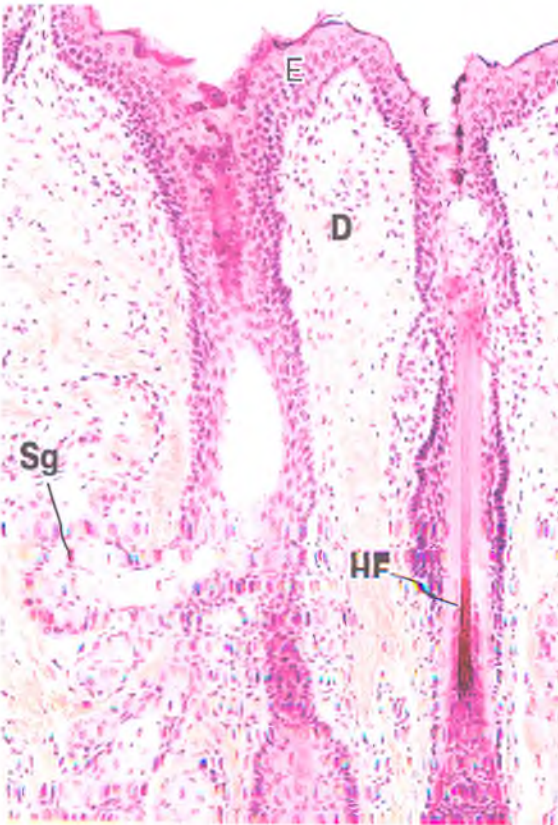


ФОТО 3

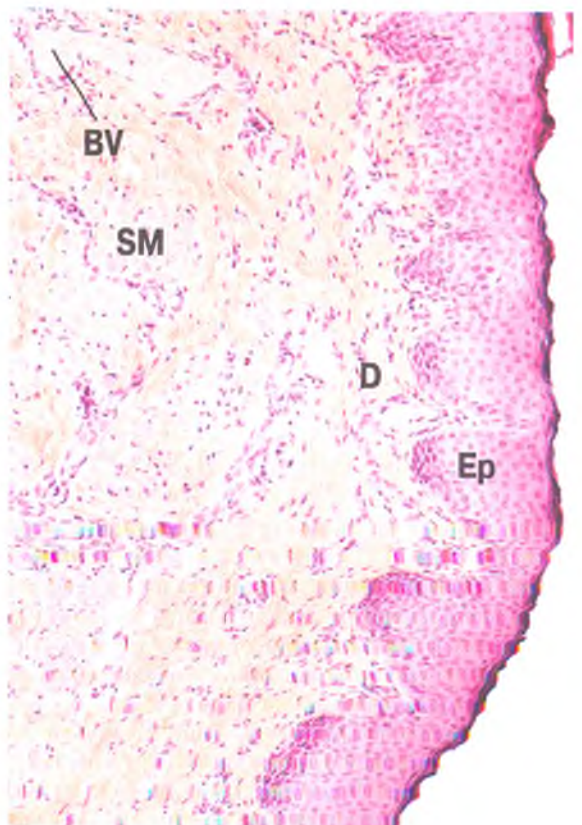


ФОТО 4

ФОТО 1 Шлиф зуба человека. × 14

Зуб состоит из кальцинированных тканей, формирующих коронку, шейку и корень, окружающих камеру, содержащую мягкую студенистую ткань пульпы. На шлифе видны только твёрдые ткани зуба. Коронка состоит из эмали и дентина, область их контакта называют дентино-эмалевым соединением. В шейке зуба эмаль, контактируя с цементом, формирует цемто-эмалевое соединение. Камера пульпы с возрастом уменьшается. Дефект эмали (стрелки) — кариозное повреждение (полость). Область, сходная области, ограниченной рамкой, при большем увеличении представлена на фото 2.

ФОТО 2 Шлиф зуба человека. × 132

На этой микрофотографии при более высоком увеличении представлена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 1. Эмаль состоит из эмалевых призм (стрелки), каждая из которых окружена оболочкой. Области гипоминерализованной эмали — эмалевые пучки — внешне напоминают пучки травы и тянутся от дентино-эмалевого соединения в эмаль зуба. Дентин, в отличие от эмали, минерализован не столь высоко. Он содержит длинные узкие каналцы — дентинные трубочки, в которых в живом зубе содержатся отростки одонтобластов — клеток, формирующих дентин.

ФОТО 3 Пульпа зуба человека. Заливка в парафин. × 132

Пульпа зуба окружена дентином, от которого она отделена некальцинированным матриксом дентина. В пульпе зуба выделяют четыре области: слой одонтобластов, бесклеточную зону, зону, богатую клетками, центральный слой пульпы. Центральный слой пульпы содержит фибробласты и тонкие коллагеновые волокна, а также многочисленные нервные пучки и кровеносные сосуды. Ветви этих нервов и сосудов идут на периферию пульпы, проходя через зону, богатую клетками, и достигают слоя одонтобластов в виде капилляров и тонких нервных волокон.

ФОТО 4 Пульпа зуба человека. Заливка в парафин. × 270

На этой микрофотографии при более высоком увеличении представлена область правого нижнего угла фото 3. Обратите внимание на обилие кровеносных сосудов и пучки нервных волокон, а также на многочисленные фибробласты в этой студенистой соединительной ткани.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BV	кровеносный сосуд	CZ	бесклеточная зона	e	эмаль
C	центральный слой пульпы	d	дентин	ET	пучки эмали
c	цемент	DEJ	дентино-эмалевое соединение	F	фибробласты
CEJ	цементо-эмалевое соединение	DM	матрикс дентина	NB	пучки нервных волокон
CR	зона, богатая клетками	DT	дентинные трубочки	OL	слой одонтобластов
				PC	камера пульпы зуба



ФОТО 1



ФОТО 2

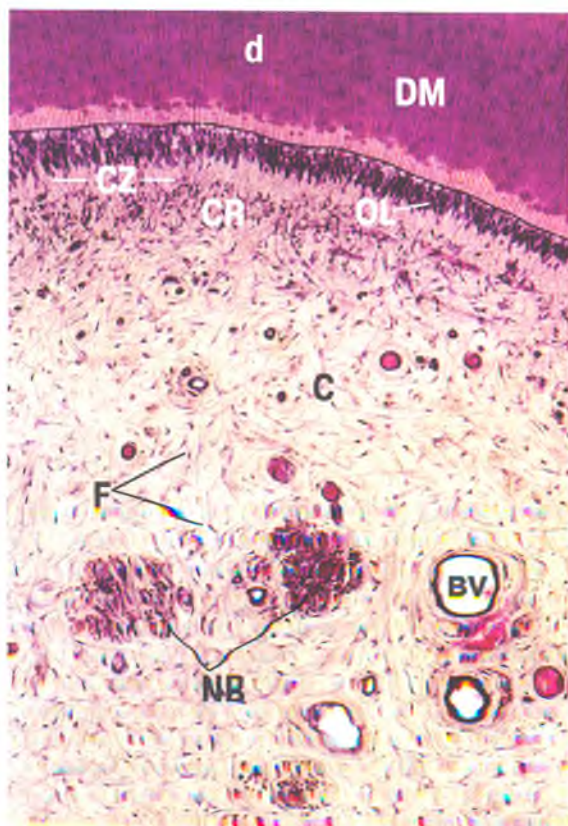


ФОТО 3

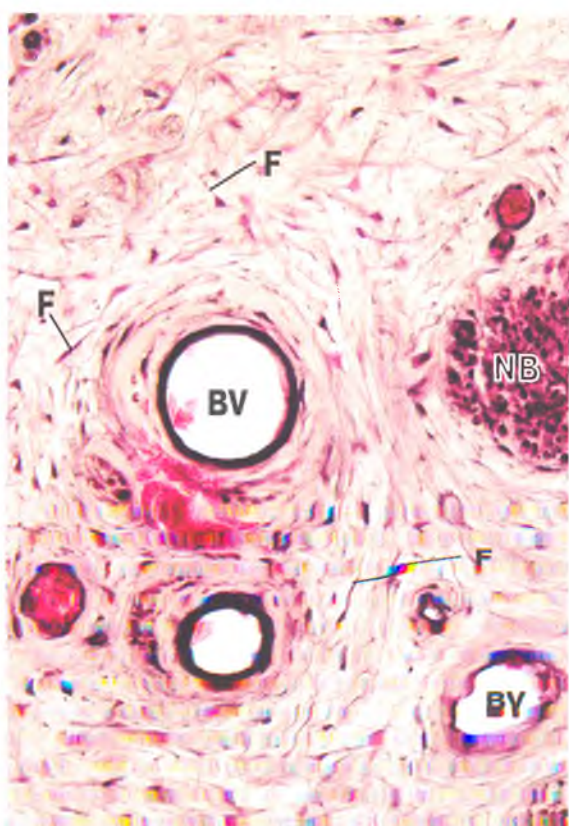


ФОТО 4

ФОТО 1 ■ Связка периодонта человека. Заливка в парафин. × 132

Корень зуба, состоящий из дентина и цемента, подвешен в альвеоле зуба на коллагеновой связке периодонта. Прочные тяжи коллагеновых волокон, замурованные в кость, представляют собой шарпеевы волокна. Кровеносные сосуды, проникая из кости в связку периодонта, обеспечивают её кровоснабжение. Хорошо видно дентино-цементное соединение (стрелки). Около верхушки корня зуба цемент становится более толстым и содержит цементциты.

ФОТО 3 ■ Десна человека. Заливка в парафин. × 14

На этой микрофотографии представлен продольный срез декальцинированного резцового зуба, то есть все кристаллы гидроксиапатита кальция извлечены из зуба и из кости его альвеолы, так как эмаль состоит почти исключительно из кристаллов гидроксиапатита кальция. На этой микрофотографии место расположения эмали представлено эмалевым пространством. В области альвеолярного возвышения заметны связка периодонта и десна. Кроме того, можно распознать десневой край, свободную часть десны, прикреплённую часть десны, эпителий борозды, эпителий прикрепления и слизистую оболочку альвеолы зуба.

ФОТО 2 ■ Связка периодонта человека. Заливка в парафин. × 270

Корень зуба, состоящий из дентина и цемента, подвешен в альвеоле зуба на коллагеновой связке периодонта. Отметьте, что эта микрофотография взята в области альвеолярного возвышения, выше которого волокна связки периодонта вплетаются в собственную пластинку слизистой оболочки десны. Десна и связка периодонта обильно васкуляризированы, о чём свидетельствуют многочисленные кровеносные сосуды.

ФОТО 4 ■ Десна человека. Заливка в парафин. × 132

На этой микрофотографии представлен край десневой области фото 3. Отметьте, что эмалевое пространство расположено между дентином коронки резца и эпителием прикрепления. Десневая бороздка, выстланная эпителием борозды, представляет собой пространство между свободным краем десны и поверхностью зуба. Она была бы более чётко выраженной, если бы эмаль сохранилась. Обратите внимание на хорошо развитые интердигитации эпителия и соединительной ткани, которая известна как как сетчатый аппарат (стрелки) свободной и прикреплённой части десны. Такая структура — следствие механических воздействий на эти области полости рта.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

A	альвеола зуба	c	цемент	GM	десневой край
AG	прикреплённая часть десны	cg	альвеолярное возвышение	GS	десневая бороздка
AM	слизистая оболочка альвеолярного отростка челюсти	CF	коллагеновые волокна	JE	эпителиальное прикрепление
BV	кровеносный сосуд	d	дентин	PL	связка периодонта
		ES	эмалевое пространство	SE	эпителий борозды
		FG	свободная часть десны	SF	шарпеево волокно
		G	десна		

ФОТО 1А ■ Развитие зуба свиньи: зубная пластинка. Фронтальный срез. Заливка в парафин. × 132

Зубная пластинка — подковообразный эпителиальный тяж, растущий из эпителия полости рта, окружённый мезенхимными клетками. На этой микрофотографии зубная пластинка внешне напоминает куб. Мезенхимные клетки в некоторых областях на дистальной стороне зубной пластинки округляются и скапливаются, формируя зачаток зубного сосочка, который в дальнейшем образует пульпу и дентин зуба.

ФОТО 1Б ■ Развитие зуба свиньи: стадия зубной почки. Фронтальный срез. Заливка в парафин. × 132

В некоторых местах зубной пластинки эпителий утолщается, формируя зубные почки. Из каждой зубной почки формируются клетки, образующие эмаль в каждом зубе. Зубной сосочек формирует серповидную область на дистальной стороне зубной почки.

ФОТО 3 ■ Развитие зуба свиньи: стадия колокольчика. Фронтальный срез. Заливка в парафин. × 132

Увеличиваясь, эмалевый орган становится похожим на колокольчик, вследствие чего эту стадию развития зуба называют стадией колокольчика. Она характеризуется наличием четырёх слоёв клеток: наружного эмалевого эпителия, звёздчатого ретикулума, внутреннего эмалевого эпителия и промежуточного слоя. Обратите внимание, что эмалевый орган всё ещё связан с зубной пластинкой. Зубной сосочек состоит из округлых мезенхимных клеток, самый наружный слой которых (стрелки) дифференцируется и формирует одонтобласты. Рассмотрите широкую базальную мембрану (острие стрелки) между будущими одонтобластами и внутренним эмалевым эпителием (будущими амелобластами). Обратите внимание также на веретеновидные клетки зубного мешочка.

ФОТО 2 ■ Развитие зуба свиньи: стадия шапочки. Фронтальный срез. Заливка в парафин. × 132

Активное митотическое деление клеток зубной почки приводит к формированию структуры, имеющей форму шапочки. Обратите внимание, что в эмалевом органе могут быть выделены три слоя: наружный эмалевый эпителий, внутренний эмалевый эпителий и промежуточный звёздчатый ретикулум (пульпа эмалевого органа). Внутренний эмалевый эпителий начал окружать зубной сосочек. Обратите внимание, что мезенхимные клетки, удлиняясь, формируют зубной мешочек, который окружает эмалевый орган и зубной сосочек. Снаружи зубной мешочек окружён костными балками.

ФОТО 4 ■ Развитие зуба свиньи: стадия гистогенеза. Фронтальный срез. Заливка в парафин. × 132

Стадия гистогенеза тканей зуба характеризуется синтезом дентина и эмали. Дентин синтезируется одонтобластами — клетками самого наружного слоя зубного сосочка. На этой микрофотографии хорошо видно, как отростки одонтобластов (стрелки) пересекают матрикс дентина. Амелобласты — чрезвычайно удлинённые призматические клетки — синтезируют эмаль. Длинная эпителиальная структура, расположенная слева, — заместительная зубная пластинка. Из неё в дальнейшем разовьётся постоянный зуб.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

A	амелобласт	DS	зубной мешочек	OEE	наружный эмалевый эпителий
B	зубная почка	e	эмаль	SI	промежуточный слой эмалевого органа
BC	костная балка	IEE	внутренний эмалевый эпителий	SL	заместительная зубная пластинка
d	дентин	MC	мезенхимная клетка	SR	звёздчатый ретикулум
DL	зубная пластинка	O	одонтобласт		
DM	матрикс дентина	OE	эпителий полости рта		
DP	зубной сосочек				



ФОТО 1

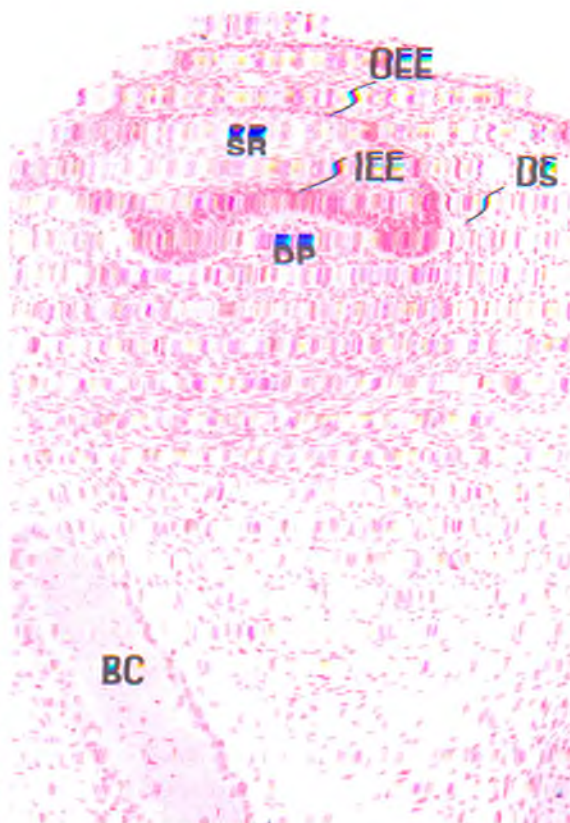


ФОТО 2

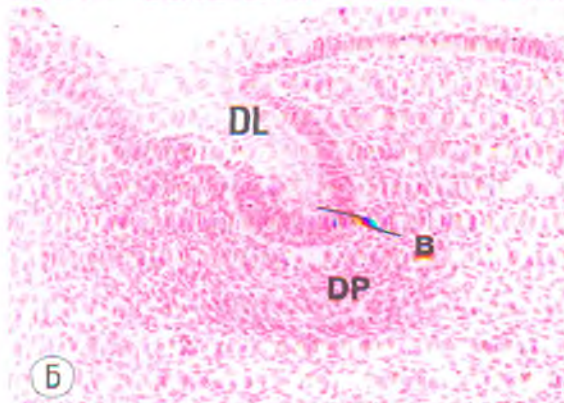


ФОТО 3

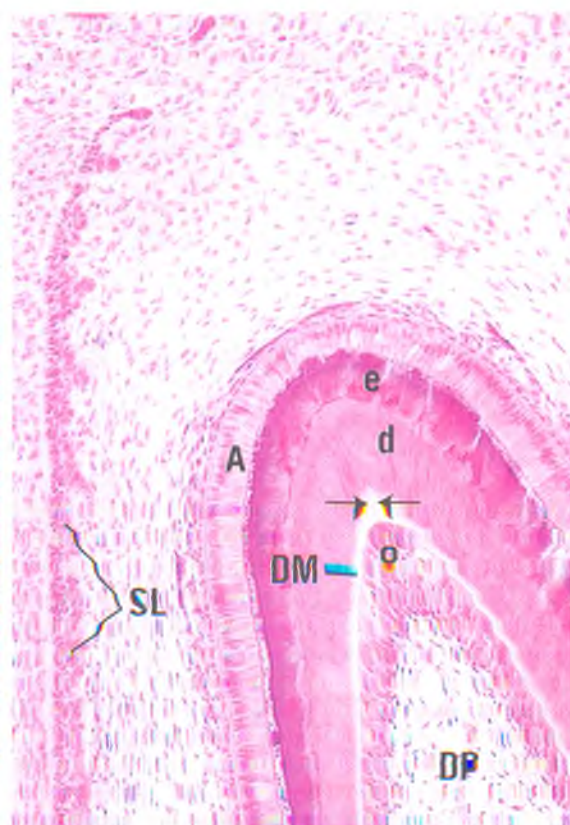


ФОТО 4

ФОТО 1 Язык человека. Продольный срез. Заливка в парафин. × 20

На этой микрофотографии представлены передние две трети тела языка. Этот мышечный орган на верхней поверхности имеет многочисленные нитевидные сосочки, покрытые многослойным плоским ороговевающим эпителием (стрелка). Нижняя поверхность

языка выстлана многослойным плоским неороговевающим эпителием. Мышцы языка расположены в четырёх слоях: верхний продольный, вертикальный, нижний продольный и горизонтальный (на этой фотографии не виден). Слизистая оболочка языка плотно прикреплена к перимизию мышц языка с помощью подэпителиальной соединительной ткани.

ФОТО 2 Язык человека. Продольный срез. Заливка в парафин. × 14

На задней стороне тела языка имеются желобоватые сосочки, они окружены валом и глубоким желобком (стрелка), в основание которого открываются протоки белковых слюнных желёз вон Эбнера. Эпителий боковых поверхностей сосочка содержит вкусовые почки, которые никогда не встречаются на его верхней поверхности. Основа языка представлена скелетной мышечной тканью, между волокнами которой расположены слюнные железы и жировая ткань. Область, сходная области, ограниченной рамкой, представлена при большем увеличении на фото 3.

ФОТО 3 Желобоватый сосочек языка обезьяны. Поперечный срез. Заливка в пластмассу. × 132

На этой микрофотографии при более высоком увеличении приведена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 2, повернутая на 90°. Обратите внимание на желобок, отделяющий сосочек от вала. Железы вон Эбнера выделяют в желобок белковый секрет, содержимое которого анализируется многочисленными интраэпителиальными вкусовыми почками. Отметьте, что вкусовые почки располагаются только на боковых поверхностях желобоватого сосочка и никогда не встречаются на его верхней поверхности. Соединительно-тканная основа сосочка богато васкуляризована и иннервирована.

■ **ОБОЗНАЧЕНИЯ**

AT	жировая ткань	FP	нитевидные сосочки	N	нервы
BV	кровеносные сосуды	G	желобок	SL	верхний продольный слой мышц
Sp	желобоватые сосочки	GE	слюнные железы вон Эбнера	SM	скелетная мышца
CT	соединительная ткань	IL	нижний продольный слой мышц	TB	вкусовые почки
Du	протоки			V	вертикальный слой мышц
Ep	эпителий				

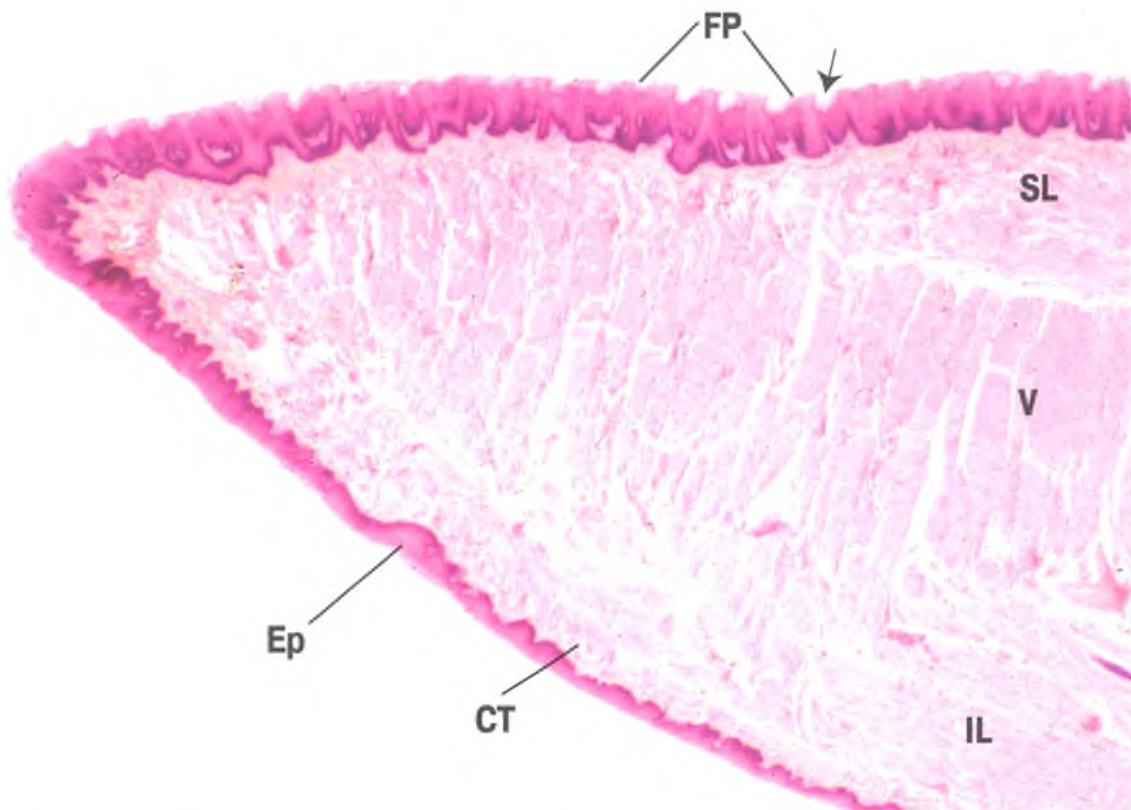


ФОТО 1

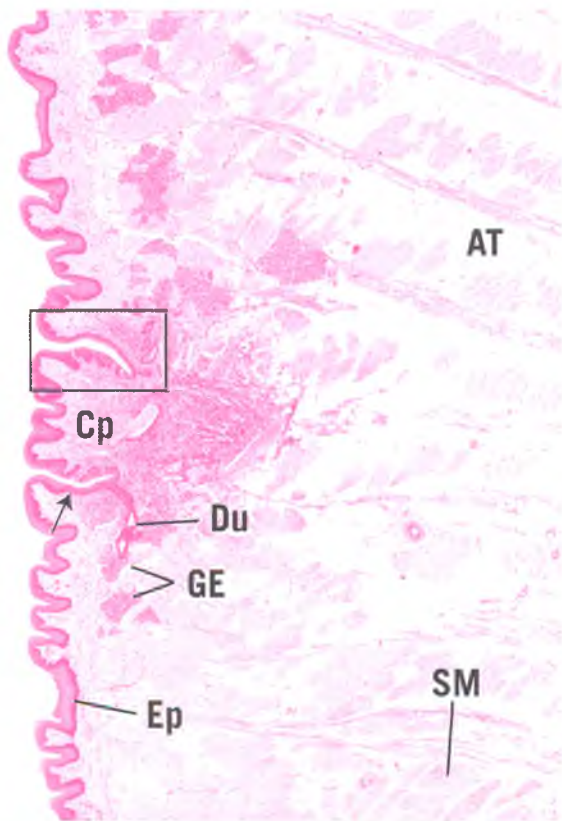


ФОТО 2

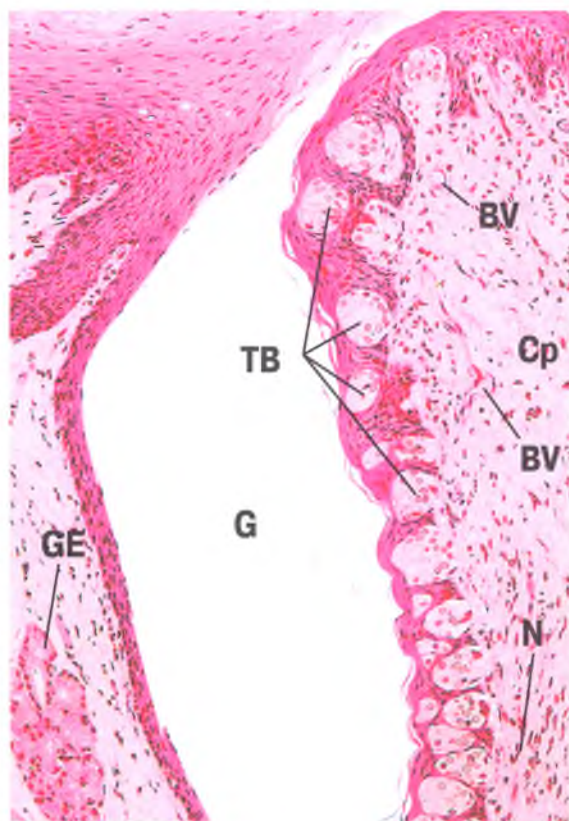


ФОТО 3

ФОТО 1 Желобоватый сосочек языка обезьяны. Заливка в парафин. × 132

На этой микрофотографии представлено основание желобоватого сосочка: желобок и его стенка. В основании желобка открываются короткие выводные протоки белковых слюнных желёз вон Эбнера. Обратите внимание на обильное кровоснабжение и иннервацию этой области. В эпителии боковой поверхности желобоватого сосочка расположены многочисленные вкусовые почки. Каждая вкусовая почка имеет вкусовую пору (стрелки), через которую в просвет желобка торчат вкусовые волоски (микроворсинки). Область, сходная области, ограниченной рамкой, при большем увеличении представлена на фото 2.

ФОТО 3 Твёрдое нёбо человека. Заливка в парафин. × 132

Твёрдое нёбо имеет носоглоточную и ротоглоточную поверхности. Многослойный плоский, местами ороговевающий эпителий ротоглоточной поверхности формирует глубокие инвагинации, сеть гребешков, которые переплетаются с подэпителиальной соединительной тканью. Толстые пучки коллагеновых волокон плотно связывают слизистую оболочку нёба с надкостницей подлежащей кости. Твёрдое нёбо также содержит слизистые слюнные железы и большие отложения жировой ткани.

ФОТО 2 Вкусовая почка обезьяны. Поперечный срез. Заливка в пластмассу. × 540

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 1. Обратите внимание на процесс сдушивания (остриё стрелки) поверхностных клеток многослойного плоского неороговевающего эпителия. Вкусовые почки состоят, по меньшей мере, из трёх типов клеток. Базальные клетки являются камбием, тогда как светлые и тёмные клетки являются, вероятно, вкусовыми и поддерживающими, соответственно. Рассмотрите многочисленные кровеносные сосуды в подэпителиальной соединительной ткани.

ФОТО 4 Мягкое нёбо человека. Заливка в парафин. × 132

Ротоглоточная поверхность мягкого нёба выстлана многослойным плоским неороговевающим эпителием, который, переплетаясь с собственной пластинкой слизистой оболочки, формирует неглубокую плоскую сеть гребешков. Мягкое нёбо — подвижная структура, о чём свидетельствует наличие в ней скелетномышечных волокон. Подслизистая основа мягкого нёба содержит многочисленные слизистые слюнные железы, которые выделяют секретлируемую ими слюну в полость рта через короткие прямые выводные протоки.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BC	базальные клетки	Ep	эпителий	N	нерв
BV	кровеносный сосуд	G	желобок	RR	сеть эпителиальных гребешков
CF	пучки коллагеновых волокон	GE	слюнные железы вон Эбнера	SM	скелетная мышца
Cr	желобоватый сосочек	LC	светлые клетки	TB	вкусовые почки
CT	соединительная ткань	Lp	собственная пластинка слизистой оболочки		
DC	тёмные клетки	MG	слизистые слюнные железы		
Du	выводные протоки слюнных желёз				

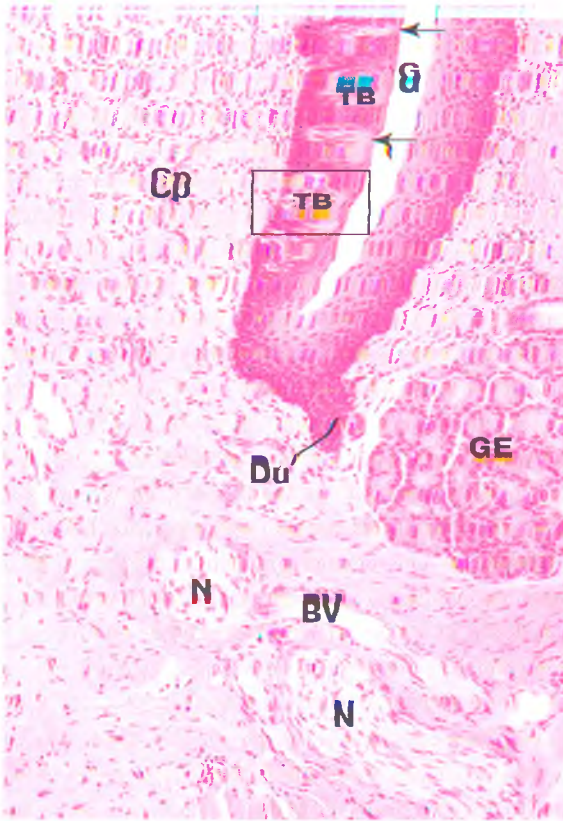


ФОТО 1

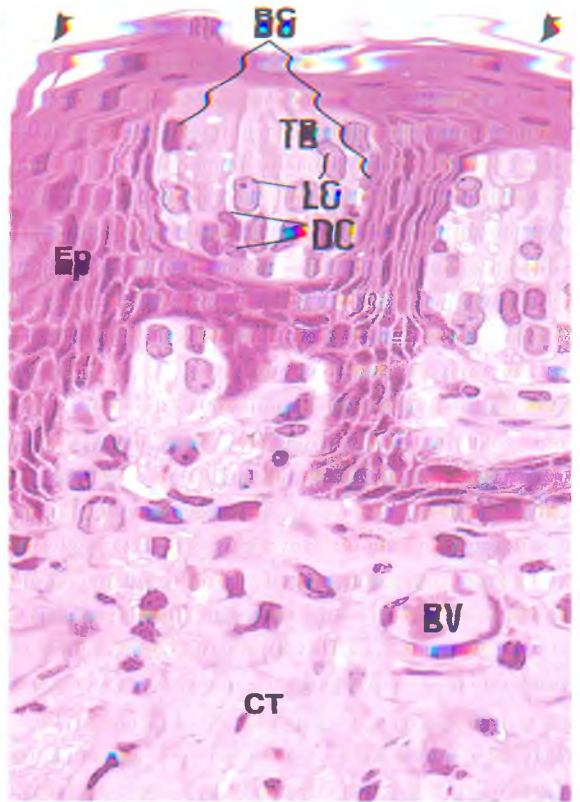


ФОТО 2

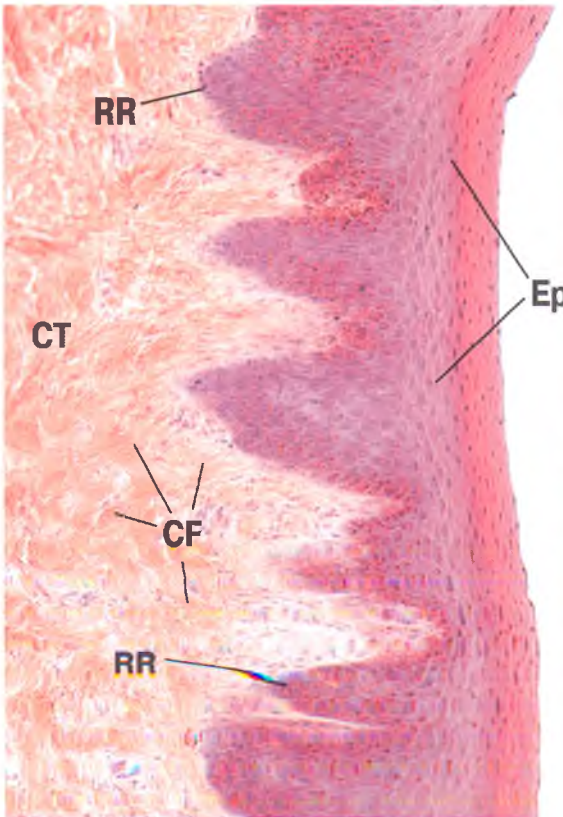


ФОТО 3

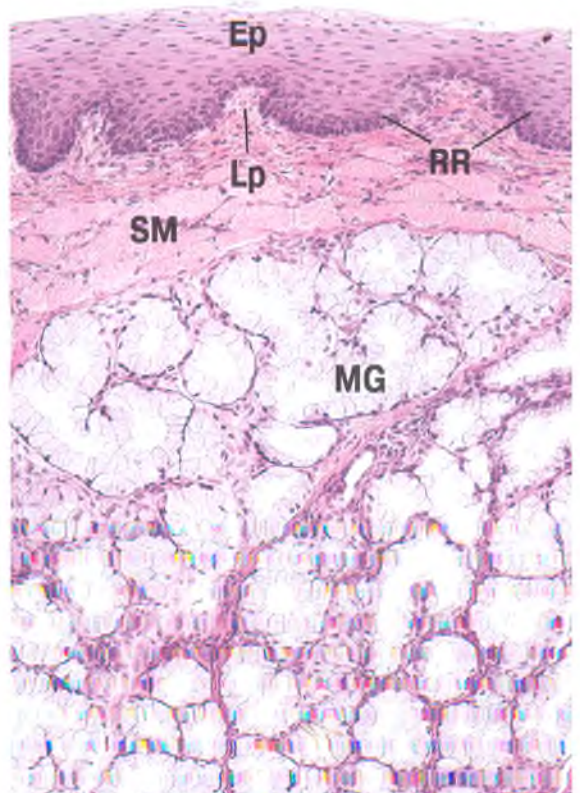


ФОТО 4

ФОТО 1 ■ Корни центральных резцов человека. Заливка в парафин. × 132

На этой микрофотографии представлены корни двух центральных резцов человека и поддерживающие их ткани. Найдите корень резца в верхней части микрофотографии и проходящий ниже гиалиновый слой Хоупвелла–Смита, отделяющий дентин корня зуба от цемента. Связка периодонта, содержащая кровеносные сосуды, подвешивает зуб в его альвеоле. Межкор-

невая перегородка между двумя резцами представлена костной тканью. Отметьте наличие в ней остеонов. Межкорневая перегородка сформирована слиянием костей зубных альвеол каждого корня зуба. Центр этих остеонов располагается примерно на линии слияния костей двух зубных альвеол. Связка периодонта другого резца — расположена между костью зубной альвеолы и цементом этого зуба. Отчётливо видны зубной дентин и гиалиновый слой Хоупвелла–Смита.

ФОТО 2 Твёрдое нёбо человека. Заливка в парафин. × 132

В твёрдом нёбе выделяют носоглоточную и ротоглоточную поверхности. Отметьте, что многорядный призматический эпителий имеет реснички и содержит интраэпителиальную железу. Найдите железы и кровеносные сосуды в подэпителиальной соединительной ткани. Эпителий и подэпителиальную соединительную ткань вместе называют мукопериостом, который твёрдо прикреплен к костной пластинке нёба. Более высокое увеличение области, ограниченной рамкой, представлено на фото 3.

ФОТО 3 Твёрдое нёбо человека. Заливка в парафин. × 132

На этой микрофотографии при более высоком увеличении представлена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 2. В подэпителиальной соединительной ткани найдите железы, кровеносные и лимфатические сосуды. Толстые пучки коллагеновых волокон твёрдо связывают слизистую оболочку нёба с надкостницей (периостом) подлежащей кости. Обратите внимание на отчётливо видимые реснички многорядного (псевдомногослойного) призматического эпителия, покрывающего носоглоточную поверхность твёрдого нёба.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

ABP 1 (2)	кость зубной альвеолы 1 (2)	Ep	эпителий	L	лимфатический сосуд
B	костная пластинка нёба	GI	железа	MP	слизистая оболочка нёба (мукопериост)
BV	кровеносный сосуд	HL	гиалиновый слой Хоупвелла–Смита	Os	остеон
C	цемент	IGGL	интраэпителиальная железа	PL	связка периодонта
e	реснички	IS	мышечная ткань	Root 1 (2)	корень зуба 1 (2)
OT	соединительная ткань				
P	дентин				

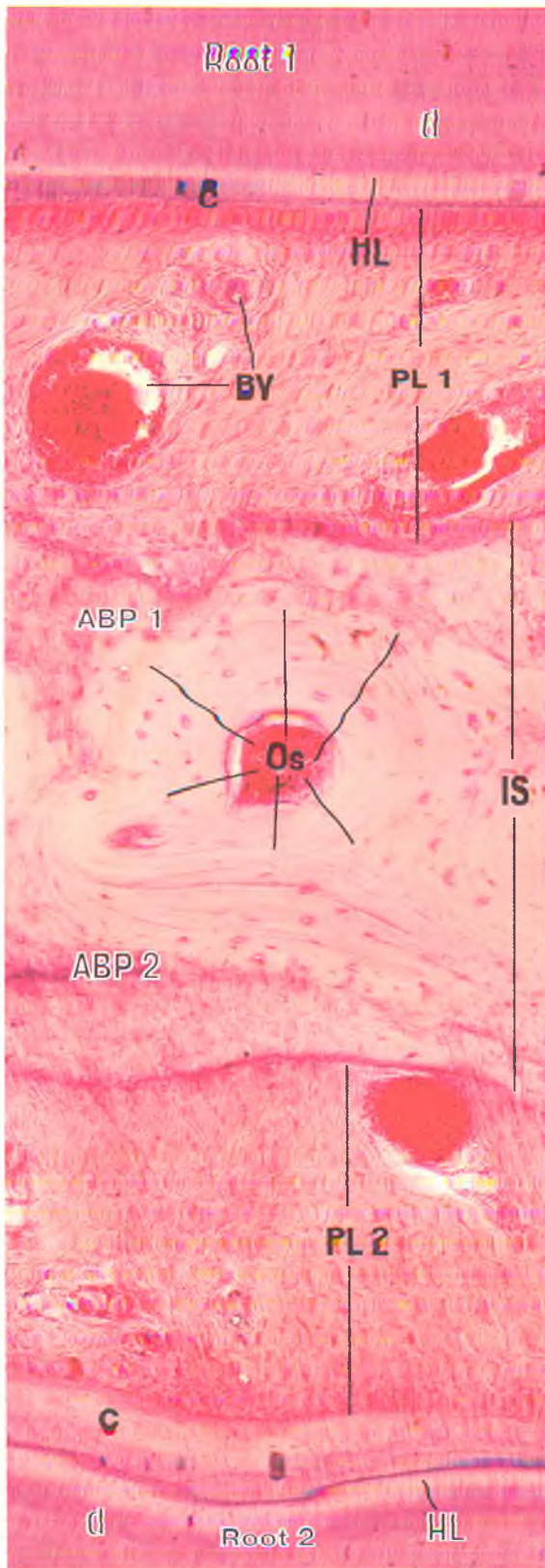


ФОТО 1

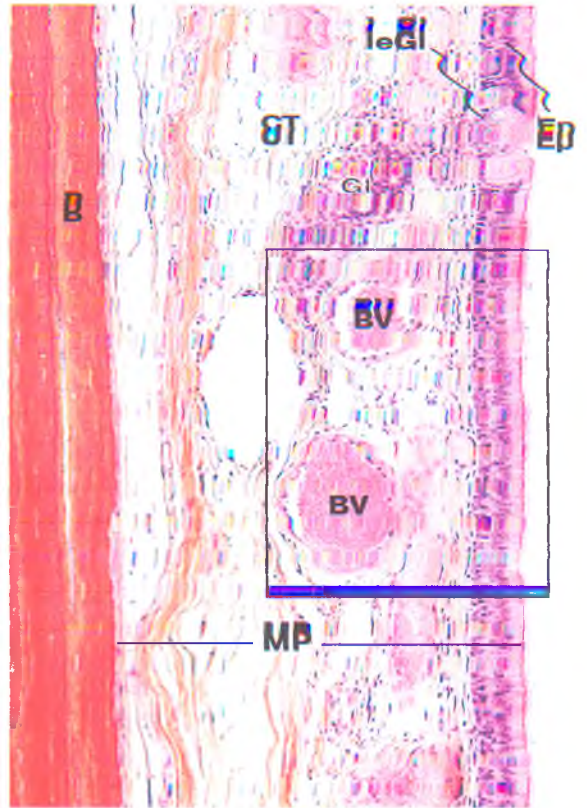


ФОТО 2

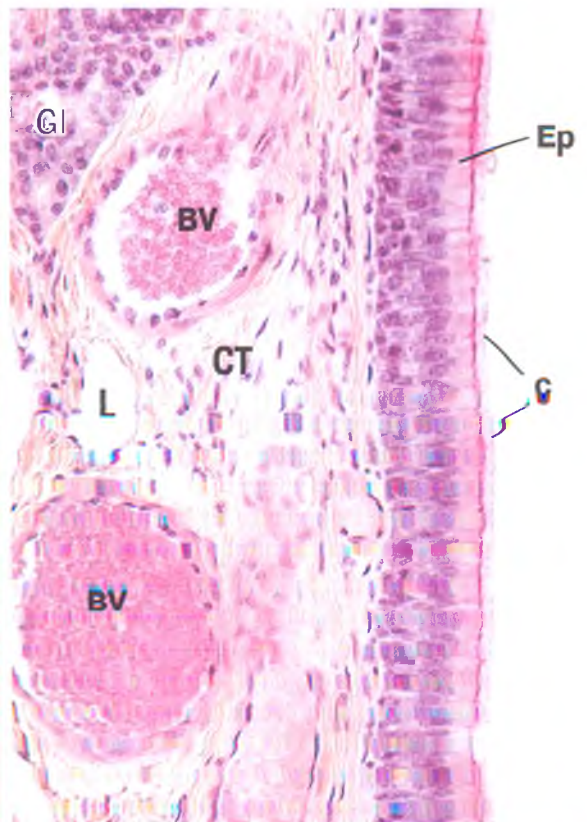


ФОТО 3

Пищеварительная система II

Пищеварительный тракт представляет собой длинную полую трубку, начинающуюся полостью рта и заканчивающуюся задним проходом. Трубка пищеварительного канала имеет общий план строения, но при этом в определённых участках он изменен, что обеспечивает различные этапы переваривания пищи. Поступившая в полость рта пища пережёвывается, формируется пищевой комок, который через ротоглотку по пищеводу перемещается в желудок. Содержимое желудка, превращаясь в кислый химус, поступает в тонкую кишку, где происходят основные процессы переваривания и всасывания. Остатки пищи попадают в толстую кишку, в которой завершается переваривание и всасывается вода, вследствие чего происходит уплотнение кала. Каловые массы передвигаются в направлении заднего прохода и затем выделяются из организма.

В стенке пищеварительного тракта выделяют четыре оболочки. Далее они описаны в последовательности изнутри кнаружи.

ОБОЛОЧКИ СТЕНКИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА

Слизистая оболочка

Самый внутренний слой, непосредственно прилегающий к просвету пищеварительного тракта, называют слизистой оболочкой. Она состоит из влажной эпителиальной выстилки (функции секреции и всасывания), собственной пластинки слизистой оболочки, представленной рыхлой волокнистой соединительной тканью, содержащей кровеносные сосуды и в ряде отделов — железы, мышечной пластинки слизистой оболочки, обычно состоящей из одного-трёх тонких слоёв гладкомышечных клеток.

Подслизистая основа

Подслизистая основа представлена более грубой соединительной тканью, чем собственная пластинка слизистой оболочки. Она играет роль физической опоры для слизистой и обеспечивает иннервацию и кровоснабжение. Кроме того, в некоторых областях пищеварительного тракта в подслизистой основе содержатся железы.

Мышечная оболочка

Мышечная оболочка в большинстве органов состоит из внутреннего циркулярного и наружного продольного слоёв гладкомышечных клеток, которые в разных участках пищеварительного тракта имеют свои особенности. Хотя эти слои описываются как циркулярные или продольные, фактически они обёрнуты вокруг пищеварительного тракта в виде плотных и рыхлых спиралей. Между мышечными слоями расположены сосудистые и нервные сплетения. Функция мышечной оболочки заключается в перемешивании и продвижении содержимого по пищеварительному тракту за счёт перистальтических сокращений.

Серозная или адвентициальная оболочка

Самый наружный слой пищеварительного тракта представлен либо серозной, либо адвентициальной оболочкой. Участки пищеварительной трубки, находящиеся в брюшной полости, покрыты серозной оболочкой. Она состоит из рыхлой волокнистой соединительной ткани, покрытой однослойным плоским эпителием — мезотелием. Благодаря этому во время перистальтических движений снижается трение между органами брюшной полости. Некоторые

участки пищеварительного тракта покрыты адвентициальной оболочкой, то есть плотно прикреплены при помощи рыхлой волокнистой соединительной ткани к окружающим структурам.

ОБЛАСТИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА

Пищевод

Пищевод представляет собой короткую мышечную трубку. Его слизистая оболочка состоит из многослойного плоского неороговевающего эпителия и подлежащей рыхлой волокнистой соединительной ткани, формирующей собственную пластинку слизистой оболочки, в которой содержатся слизистые кардиальные железы, и мышечную пластинку слизистой оболочки, представленную продольно ориентированными гладкомышечными клетками. Подслизистая основа пищевода образована рыхлой соединительной тканью, содержащей многочисленные коллагеновые и небольшое количество эластических волокон. Только в двух областях пищеварительного тракта (в пищеводе и двенадцатиперстной кишке) в подслизистой основе содержатся железы. В пищеводе эти слизистые железы называют собственными железами пищевода. Мышечная оболочка пищевода представлена двумя слоями мышц: внутренним циркулярным и наружным продольным. В верхней трети пищевода она состоит из скелетномышечных волокон, в средней трети — из скелетномышечных волокон и гладкомышечных клеток, а в нижней трети — из гладкой мышечной ткани. Функцией пищевода является проведение пищевого комка из глотки в желудок.

Желудок

В зависимости от строения желёз собственной пластинки слизистой оболочки в желудке выделяют три области: кардиальный отдел, дно и пилорический отдел (схема 14-1). Слизистая оболочка пустого желудка имеет продольные складки и валики. Поверхность слизистой желудка выстлана однослойным цилиндрическим эпителием, состоящим из слизистых поверхностных клеток. На поверхности желудка видны многочисленные фавеолы — желудочные ямки, в основание которых открывается несколько желёз желудка, расположенных в собственной пластинке слизистой оболочки. Железы желудка состоят из главных (зимосен-

ных), париетальных (кислотопродуцирующих), слизистых поверхностных, щеечных мукоцитов, камбиальных клеток и клеток диффузной нейроэндокринной системы (ДНЭС или АПУД системы). В фундальных железах содержится большое количество главных клеток.

Париетальные (кислотопродуцирующие) клетки вырабатывают H^+ и желудочный антианемический фактор, который способствует всасыванию витамина B_{12} в подвздошной кишке. Эти клетки имеют внутриклеточные каналцы, транспортирующие Cl^- , и сложную тубуловезикулярную систему, где образуется H^+ . Щеечные мукоциты, наряду со слизистыми поверхностными клетками, вырабатывают слизь, которая защищает эпителиальную выстилку желудка от самопереваривания. Клетки ДНЭС вырабатывают гормоны (например, гастрин, соматостатин, секретин, холецистокинин и пр.). Камбиальные клетки, располагаясь главным образом в шейке и перешейке желёз желудка и делясь митозом, восполняют убыль клеток эпителиальной выстилки желудка и клеток его желёз. Главные клетки в большом количестве располагаются в основании фундальных желёз и вырабатывают предшественники ферментов: пепсин, реннин и липазу.

Тонкая кишка

Тонкая кишка включает двенадцатиперстную, тощую и подвздошную кишки. Слизистая оболочка тонкой кишки имеет ворсинки — выросты собственной пластинки слизистой оболочки, покрытые однослойным призматическим эпителием. В состав эпителия ворсинок входят бокаловидные, каёмчатые клетки и клетки ДНЭС. Бокаловидные клетки вырабатывают слизь. Клетки ДНЭС синтезируют и выделяют гормоны (например, секретин, холецистокинин, желудочный ингибирующий пептид и гастрин). Высокопризматические каёмчатые клетки содержат многочисленные микроворсинки (щёточную каёмку), покрытые толстым слоем гликокаликса, в котором содержатся ферменты. Эти клетки участвуют во всасывании липидов, аминокислот и углеводов. Длиннощепочные липиды в форме хиломикрон поступают в млечные сосуды (слепо начинающиеся лимфатические капилляры ворсинок).

Трубчатые образования слизистой оболочки тонкой кишки (крипты Либеркюна) открываются в межворсинчатые пространства. Крипты выстланы однослойным призматическим эпителием, в состав которого входят ка-

столбчатые (всасывающие) клетки, бокаловидные клетки (в т.ч. и олигомуккоидные), клетки ДНЭС, клетки Панета, а также камбиальные клетки. В цитоплазме клеток Панета, расположенных в дне крипт, содержатся крупные секреторные гранулы, содержащие антибактериальный фермент лизоцим. В собственной пластинке слизистой оболочки подвздошной кишки наблюдаются большие скопления лимфоидных узелков — пейеровы бляшки. В эпителии, покрывающем пейеровы бляшки, имеются особые эпителиальные клетки — М-клетки.

В подслизистой основе двенадцатиперстной кишки расположены дуоденальные железы (бруннеровы железы), которые вырабатывают щелочной муциносодержащий секрет, защищающий выстилку кишечника от кислого содержимого желудка. Дуоденальные железы также синтезируют урогастрон — полипептид, подавляющий выработку HCl и усиливающий деление эпителиальных клеток.

Толстая кишка

Толстая кишка включает слепую кишку и червеобразный отросток, ободочную кишку (в которой различают восходящую, поперечную и нисходящую отделы), сигмовидную кишку, прямую кишку и заднепроходный канал (схема 14-2). Слизистая оболочка толстой кишки не имеет ворсинок, но в своей собственной пластинке содержит крипты Либеркюна. Эпителиальная выстилка слизистой оболочки содержит бокаловидные (в т.ч. и олигомуккоидные), поверхностные (столбчатые), недифференцированные (камбиальные) клетки и клетки ДНЭС. В слизистой оболочке толстой кишки очень мало клеток Панета. Чаще они выявляются в червеобразном отростке. Функциями толстой кишки являются всасывание остающихся в химусе аминокислот, липидов и углеводов, воды, электролитов и некоторых витаминов, формирование и уплотнение каловых масс.

ЖЕЛУДОК

В желудке происходит закисление полужидкого пищевого комка и превращение его в вязкую кислую жидкость — химус, который, подвергаясь начальному перевариванию, маленькими порциями поступает в двенадцатиперстную кишку.

Слизистая оболочка желудка выстлана однослойным цилиндрическим эпителием, слизистые поверхностные клетки которого (не нужно путать их с бокаловидными клетками) вырабатывают слизь, которая покрывает и защищает эпителиальную выстилку желудка от низкого рН его содержимого и от самопереваривания.

В собственной пластинке слизистой оболочки желудка содержатся железы. В зависимости от области желудка они являются кардиальными, фундальными или пилорическими. В состав фундальных желёз входят пять типов клеток: обкладочные (кислотопродуцирующие), слизистые шеечные, главные (зимогенные), низкодифференцированные (камбиальные) и клетки ДНЭС. Кардиальные и пилорические железы содержат меньше главных (зимогенных) клеток, чем фундальные железы. В пилорических железах нет обкладочных клеток.

Обкладочные клетки секретируют компоненты соляной кислоты (H^+ и Cl^-) во внутриклеточные каналы. В процессе их секреции изменяется морфология этих клеток за счёт увеличения содержания микроворсинок во внутриклеточных каналах. Полагают, что когда клетка не секретирует компоненты HCl, микроворсинки трансформируются в элементы тубуловезикулярной системы, примыкающей к внутриклеточным каналам. Обкладочные клетки также выделяют **внутренний желудочный фактор** — гликопротеин, необходимый для всасывания в подвздошной кишке витамина B_{12} .

Слизистые шеечные клетки, расположенные в шейке желёз желудка, вырабатывают слизь, которая по своему составу отличается от слизи, секретируемой слизистыми поверхностными клетками.

Главные клетки лежат в глубине фундальных желёз (нижняя часть и дно). Они секретируют преимущественно ферменты: **пепсин**, **репсин** и **липазу**, которые активируются и начинают процесс переваривания пищи в просвете желудка.

Энтероэндокринные клетки (клетки ДНЭС) имеют несколько синонимов. Хотя они вырабатывают множество гормонов, считается, что каждая клетка ДНЭС способна к продукции только одного гормона. Гормоны, которые вырабатывают эти клетки, могут поступать в кровь и в лимфу, но клетки-мишени большинства этих гормонов располагаются вблизи мест их высвобождения, поэтому их называют **паракринными** гормонами (табл. 14–1).

ТОНКАЯ КИШКА

Внутренняя поверхность тонкой кишки изменена таким образом, что площадь её поверхности резко увеличена. Эти изменения видны макроскопически — **крупные складки** (3-кратное увеличение поверхности кишки), микроскопически — **ворсинки** (10-кратное увеличение поверхности кишки) и субмикроскопически — **микроворсинки** (20-кратное увеличение поверхности кишки).

Ворсинки

Ворсинки выстланы однослойным цилиндрическим эпителием, состоящим из каёмчатых, бокаловидных клеток и клеток ДНЭС.

Каёмчатые клетки цилиндрической формы, на апикальной поверхности имеют многочисленные микроворсинки, формирующие **щёточную каёмку**, которая видна в световой микроскоп как апикальная исчерченность. Щёточная каёмка покрыта толстым слоем **гликокаликса**, богатого дисахаридазами и дипептидазами. Каёмчатые клетки всасывают сахара, аминокислоты, жирные кислоты, моноглицериды, электролиты, воду и другие полезные для организма вещества. Эти клетки также участвуют в иммунной защите организма, продуцируя **секреторный белок (J-белок)** (IgA), способствует его транспорту в просвет кишечника и защищает его от расщепления во время пересечения им эпителиальной клетки.

Бокаловидные клетки секретируют **муциноген**, который, поступая в просвет кишечника, гидратируется, превращаясь в **муцин**. Муцин, смешиваясь с веществами, находящимися вблизи эпителия, формирует **слизь**. Слизь защищает эпителиальную выстилку кишечника от механического повреждения и самопереваривания.

ТАБЛИЦА 14-1 *Гормоны, вырабатываемые клетками пищеварительного тракта*

Гормон	Локализация	Действие
Холецистокинин	Тонкая кишка	Сокращение желчного пузыря, активация выделения ферментов поджелудочной железой
Желудочный ингибирующий пептид	Тонкая кишка	Угнетение секреции НСГ
Гастрин	Желудок и двенадцатиперстная кишка	Стимуляция секреции НСГ и ферментов в желудке
Глицентин	Желудок, тонкая и толстая кишка	Стимуляция гликогенолиза гепатоцитами
Глюкагон	Желудок и двенадцатиперстная кишка	Стимуляция гликогенолиза гепатоцитами
Мотилин	Тонкая кишка	Усиление моторики кишечника
Нейротензин	Тонкая кишка	Угнетение моторики кишечника, стимуляция кровоснабжения подвздошной кишки
Секретин	Тонкая кишка	Стимуляция секреции бикарбонатов поджелудочной железой
Серотонин	Желудок, тонкая и толстая кишка	Усиление моторики кишечника
Соматостатин	Желудок и двенадцатиперстная кишка	Угнетение секреции клеток ДНЭС
Вещество Р	Желудок, тонкая и толстая кишка	Стимуляция моторики кишечника
Урогастрон	Дуоденальные железы (бруннеровы железы)	Угнетение секреции НСГ, стимуляция митотического деления эпителиальных клеток
Вазоактивный интестинальный пептид	Желудок, тонкая и толстая кишка	Стимуляция моторики кишечника, секреции ионов и воды пищеварительным трактом

Крипты Либеркюна

Крипты Либеркюна — трубчатые образования собственной пластинки слизистой оболочки желудка. Они открываются в межворсинчатые пространства и выстланы однослойным цилиндрическим эпителием, состоящим из призматических (поверхностных всасывающих), бокаловидных, недифференцированных (камбиальных) клеток, клеток Панета и клеток ДНЭС. **Недифференцированные (камбиальные) клетки** расположены в базальной части крипт Либеркюна, они играют роль камбия для кишечного эпителия, который полностью обновляется каждые 4–6 дней. **Клетки Панета** находятся в дне крипт Либеркюна и легко распознаются по крупным гранулам в апикальной части цитоплазмы. Клетки Панета продуцируют бактерицидный фермент лизоцим.

Дуоденальные (бруннеровы) железы

Бруннеровы железы расположены в подслизистой основе двенадцатиперстной кишки. Они

выделяют богатую муцином щелочную жидкость, которая нейтрализует кислую среду химуса, поступающего в двенадцатиперстную кишку из желудка. Также бруннеровы железы синтезируют и выделяют урогастрон.

ЛИМФОИДНАЯ ТКАНЬ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА

В просвете пищеварительного тракта в значительных количествах содержатся антигенные вещества, бактерии и токсины. От обильно васкуляризированной соединительной ткани собственной пластинки слизистой оболочки кишечника их отделяет только однослойный цилиндрический эпителий, поэтому в собственной пластинке слизистой оболочки кишечника расположены многочисленные лимфоидные элементы. Они представлены рассеянными клетками (В-, Т-лимфоцитами, плазматическими клетками, тучными клетками, макрофагами и пр.), отдельными и сгруппированными лим-

фоидными узелками — пейеровыми бляшками (в подвздошной кишке). Места, где лимфоидные узелки близко прилежат к эпителию кишечника, покрыты уплощёнными эпителиальными клетками — М-клетками (микроскладчатыми клетками), обеспечивающими контакт между просветом кишки и лимфоидным узелком. М-клетки фагоцитируют антигены из просвета кишки и транспортируют их в окаймлённых клатрином пузырьках через свою цитоплазму к базальной поверхности, откуда они поступают в собственную пластинку слизистой оболочки и поглощаются антиген-представляющими и дендритными клетками.

ПЕРЕВАРИВАНИЕ И ВСАСЫВАНИЕ

Углеводы

Амилаза слюны и секрета поджелудочной железы гидролизует углеводы в дисахариды. Дисахаридазы гликокаликса каёмчатых клеток расщепляют дисахариды до моносахаридов, которые активно транспортируются через эпителий в собственную пластинку слизистой оболочки.

Белки

В просвете желудка белки денатурируются соляной кислотой и гидролизуются пепсином на полипептиды, которые, в свою очередь, расщепляются на дипептиды протеазами поджелудочной железы. Дипептидазы гликокаликса гидролизуют дипептиды на отдельные ами-

нокислоты, активно транспортирующиеся через эпителий в кровеносные капилляры собственной пластинки слизистой оболочки.

Липиды

В просвете двенадцатиперстной кишки и проксимального отдела тощей кишки липиды расщепляются липазой поджелудочной железы на жирные кислоты, моноглицериды и глицерин. Соли желчных кислот, выделяемые из желчного пузыря, эмульгируют жирные кислоты и моноглицериды, формируя мицеллы. Мицеллы моноглицеридов и глицерин проникают через плазмолемму микроворсинок в каёмчатые (всасывающие) клетки.

В этих клетках они проникают в гладкую ЭПС, где реэстерифицируются в триглицериды, которые затем поступают в аппарат Гольджи. В нём к триглицеридам присоединяются белки, в результате формируются липопротеиновые капельки, известные как хиломикроны. Они через базолатеральные мембраны выходят из каёмчатых клеток и с лимфой поступают в лимфатические капилляры (млечные сосуды) ворсинок. Жирные кислоты, длина которых не превышает 12 углеродных цепей, не реэстерифицируясь, проходят через каёмчатые клетки и поступают в кровеносные капилляры ворсинок.

Вода и ионы

Вода и ионы поглощаются эпителиальными клетками тонкой и толстой кишки.

Клинические аспекты

Болезнь Крона

Болезнь Крона относится к категории **воспалительных заболеваний кишечника**. Этиология болезни окончательно не выяснена. Чаще патологический процесс затрагивает ободочную кишку, но может поражать любой участок пищеварительного тракта — от пищевода до прямой кишки. Кроме того, в процесс могут вовлекаться органы вне пищеварительного тракта: кожа, почки, гортань и др. Для течения болезни характерно формирование язв и глубоких свищей, расположенных в виде очагов в стенке кишки. Болезнь Крона клинически проявляется болями в животе, поносом, лихорадкой.

Грыжа пищеводного отверстия диафрагмы

Грыжа пищеводного отверстия диафрагмы — состояние, при котором часть желудка выбухает через пи-

щеводное отверстие диафрагмы. Она бывает двух видов: скользящая и параэзофагеальная. В норме переход пищевода в желудок и кардиальная часть желудка располагаются в брюшной полости, тогда как в случае формирования грыжи кардиоэзофагеальное соединение имеет обычное расположение, а желудок или его часть перемещаются выше диафрагмы, располагаясь рядом с пищеводом. Обычно грыжа пищеводного отверстия диафрагмы протекает бессимптомно. Однако у многих пациентов наблюдается рефлюкс кислого содержимого желудка в пищевод. Таким пациентам в качестве лечения предлагают более частый приём пищи небольшими порциями. Редко параэзофагеальные грыжи пищеводного отверстия диафрагмы могут привести к странгуляционному ущемлению части желудка, перемещённой выше диафрагмы, с возможным развитием кровотечения. В этих случаях показано хирургическое вмешательство.

Краткое изложение гистологической организации

ПИЩЕВОД

Пищевод — длинная мышечная трубка, по которой пищевой комок поступает из глотки в желудок. Стенка пищевода так же, как и других отделов пищеварительного тракта, состоит из четырех оболочек: слизистой, подслизистой, мышечной и адвентициальной. Просвет пищевода, как правило, спавшийся (не зияет).

Слизистая оболочка

Слизистая оболочка пищевода включает три компонента: эпителий, собственную и мышечную пластинки. Слизистая оболочка входит в состав продольных складок, которые определяются макроскопически.

Эпителий

Эпителий (многослойный плоский неороговевающий) — компонент слизистой оболочки.

Собственная пластинка слизистой оболочки

Состоит из рыхлой волокнистой соединительной ткани. На уровне перстневидного хряща и при переходе пищевода в желудок в собственной пластинке слизистой оболочки расположены слизьпродуцирующие кардиальные железы пищевода.

Мышечная пластинка слизистой оболочки

Представлена одним слоем продольно ориентированных пучков гладкомышечных клеток.

Подслизистая основа

Состоит из рыхлой волокнистой соединительной ткани, которая вместе со слизистой формирует продольные складки. В ней расположены собственные железы пищевода (вырабатывают слизь) и подслизистое нервное сплетение Мейсснера (содержит нервные клетки парасимпатического отдела вегетативной нервной системы).

Мышечная оболочка

Состоит из внутреннего циркулярного (плотного спиралевидного) слоя и наружного продольного (рыхлого спиралевидного) слоя мышц. В верхней трети пищевода слои мышечной оболочки представлены волокнами скелетной мышечной ткани, в нижней трети — пучками

гладкомышечных клеток, а в средней трети — волокнами скелетной мышечной ткани и пучками гладких миоцитов. Между наружным и внутренним слоями мышц расположено межмышечное нервное сплетение Ауэрбаха.

Адвентициальная оболочка

Образована рыхлой волокнистой соединительной тканью. Участок пищевода, расположенный ниже диафрагмы, покрыт серозной оболочкой.

ЖЕЛУДОК

Желудок представляет собой мешковидный полый орган, в который поступает пища из пищевода и содержимое которого (химус) перемещается в двенадцатиперстную кишку. Гистологически в желудке выделяют три области: кардиальную, фундальную и пилорическую. Слизистая оболочка и подслизистая основа пустого желудка собраны в складки (валики), расправляющиеся при расширении желудка во время его наполнения.

Слизистая оболочка

Слизистая оболочка имеет желудочные ямки, в основании которых открываются выводные протоки желез желудка.

Эпителий

Однослойный цилиндрический эпителий не содержит бокаловидных клеток. Поверхность желудочных ямок выстлана слизистыми поверхностными клетками.

Собственная пластинка слизистой оболочки

Содержит многочисленные железы желудка, тонкие кровеносные сосуды и разнообразные соединительнотканые и лимфоидные клетки.

Клетки желез желудка

В железах желудка имеются следующие типы клеток: обкладочные (кислотопродуцирующие), главные (зимогенные), слизистые щечные, низкодифференцированные (камбиальные) клетки и клетки ДНЭС (энтероэндокринные). Кардиальные железы (в кардиальном отделе желудка) образованы слизистыми клетками и небольшим количеством главных и обкладочных клеток. Пилорические железы (в

пилорическом отделе желудка) — короткие, образованы слизистыми клетками, напоминающими слизистые щечные клетки, и незначительным числом главных клеток. Пилорические железы не содержат обкладочных клеток. Фундальные железы (тело и дно желудка) содержат все пять типов клеток.

Мышечная пластинка слизистой оболочки

Мышечная пластинка слизистой оболочки состоит из двух слоёв гладкомышечных клеток: внутреннего циркулярного и наружного продольного. Третий слой может присутствовать лишь в некоторых участках желудка.

Подслизистая основа

Подслизистая основа не содержит желёз. В ней располагаются сосудистое сплетение и нервное подслизистое сплетение Мейсснера.

Мышечная оболочка

Мышечная оболочка представлена тремя слоями гладких мышц: внутренним косым, средним циркулярным и наружным продольным. Средний циркулярный слой гладких мышц формирует пилорический сфинктер. Между циркулярным и продольным слоями мышц расположено межмышечное нервное сплетение Ауэрбаха.

Серозная оболочка

Наружной оболочкой желудка является серозная оболочка, представленная рыхлой волокнистой соединительной тканью, покрытой висцеральным листком брюшины.

ТОНКАЯ КИШКА

Тонкая кишка состоит из двенадцатиперстной, тощей и подвздошной кишки. Слизистая оболочка имеет выросты — ворсинки и крипты Либеркюна. Высота ворсинок уменьшается в направлении от двенадцатиперстной кишки до подвздошной. Крипты Либеркюна достигают мышечной пластинки слизистой оболочки. Подслизистая основа тонкой кишки формирует циркулярные складки — клапаны Керкринга.

Слизистая оболочка

Слизистая оболочка содержит покрытые эпителием многочисленные крипты Либеркюна и ворсинки — выпячивания собственной пластинки слизистой оболочки, покрытые эпителием.

Эпителий

Однослойный цилиндрический эпителий ворсинок состоит из бокаловидных, каёмчатых (всасывающих) клеток и клеток ДНЭС. При этом количество бокаловидных клеток в эпителии тонкой кишки возрастает по направлению от двенадцатиперстной кишки до подвздошной. В состав эпителия крипты Либеркюна входят бокаловидные клетки, призматические клетки, клетки Панета (особенно их много в дне крипты), клетки ДНЭС и камбиальные клетки.

Собственная пластинка слизистой оболочки

Собственная пластинка слизистой оболочки представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью. В собственной пластинке ворсинок расположены лимфатические капилляры (млечные сосуды), представляющие собой слепо начинающиеся лимфатические сосуды, а также гладкомышечные клетки, кровеносные сосуды, солитарные лимфоидные узелки и единичные лимфоидные клетки. В подвздошной кишке определяются обильные скопления лимфоидных узелков, известные как пейеровы бляшки.

Мышечная пластинка слизистой оболочки

Мышечная пластинка слизистой оболочки представлена внутренним циркулярным и наружным продольным слоями гладких мышц.

Подслизистая основа

Подслизистая основа — обычного строения, за исключением двенадцатиперстной кишки, где содержатся бруннеровы железы.

Мышечная оболочка

Мышечная оболочка состоит из двух слоёв гладких мышц: внутреннего циркулярного и наружного продольного, между которыми расположено межмышечное нервное сплетение Ауэрбаха.

Серозная оболочка

Наружная оболочка двенадцатиперстной кишки может быть как серозной, так и адвентициальной, в то время как тощая и подвздошная кишки покрыты только серозной оболочкой.

ТОЛСТАЯ КИШКА

Толстая кишка включает слепую кишку и червеобразный отросток, ободочную кишку (восходящий, поперечный и нисходящий отделы), сигмовидную кишку, прямую кишку и заднепроходный канал. Червеобразный отросток и заднепроходный канал выстланы эпителием, хотя

остальные отделы толстой кишки имеют идентичное гистологическое строение.

Ободочная кишка

Слизистая оболочка

Слизистая оболочка формирует многочисленные крипты и не имеет ворсинок. Она толще, чем в тонкой кишке.

Эпителий

Однослойный цилиндрический эпителий, в состав которого входят призматические (столбчатые) и многочисленные бокаловидные клетки.

Собственная пластинка слизистой оболочки

Крипты Либеркюна собственной пластинки слизистой оболочки более глубокие, чем в тонкой кишке. В них имеются многочисленные бокаловидные клетки, немногочисленные клетки ДНЭС и камбиальные клетки. Часто присутствуют лимфоидные узелки.

Мышечная пластинка слизистой оболочки

Мышечная пластинка слизистой оболочки состоит из внутреннего циркулярного и наружного продольного слоёв гладкомышечных клеток.

Подслизистая основа

Подслизистая основа напоминает таковую в тощей или подвздошной кишках.

Мышечная оболочка

Мышечная оболочка представлена внутренним циркулярным и наружным продольным слоями гладкомышечных клеток, между которыми располагается межмышечное нервное сплетение Ауэрбаха. Наружный продольный слой мышечной оболочки ободочной кишки представлен тремя плоскими продольными лентами гладких мышц, благодаря чему формируются мешкообразные выпячивания стенки ободочной кишки — гаустры.

Серозная оболочка

В ободочной кишке есть и серозная, и адвентициальная оболочки. Серозная оболочка имеет

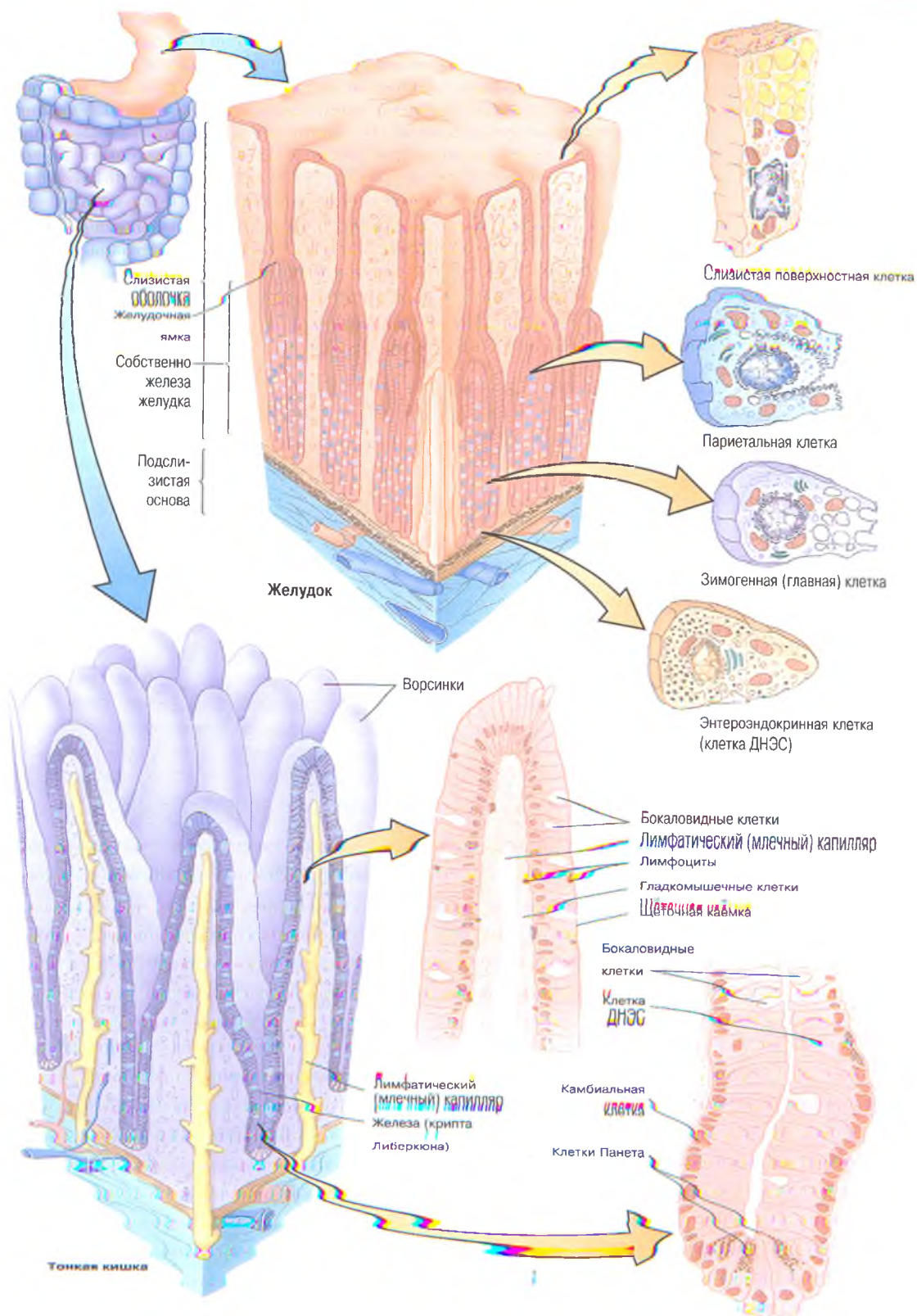
маленькие, заполненные жиром мешковидные отростки.

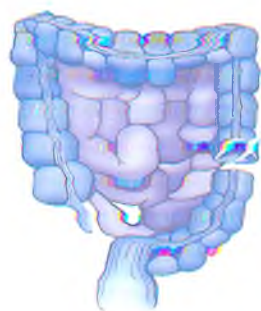
Червеобразный отросток

Просвет червеобразного отростка, как правило, звездчатый, однако он может быть выражен нечётко. Однослойный цилиндрический эпителий покрывает собственную пластинку слизистой оболочки, богатую лимфоидными узелками. Крипты Либеркюна немногочисленны. Мышечная пластинка слизистой оболочки практически отсутствует. Подслизистая основа и мышечная оболочка соответствуют общему плану пищеварительного тракта. Снаружи червеобразный отросток покрыт серозной оболочкой.

Заднепроходный (анальный) канал

Заднепроходный канал имеет продольные складки — заднепроходные столбы, которые, соединяясь у отверстия заднего прохода, формируют заднепроходные заслонки и промежуточные заднепроходные пазухи. Эпителий, выстилающий заднепроходный канал, в разных его отделах различный: однослойный призматический — в прямой кишке, однослойный кубический — в заднепроходных заслонках, многослойный плоский неороговевающий встречается в участках, расположенных дистальнее заднепроходных заслонок, многослойный плоский ороговевающий (эпидермис) — в отверстии заднего прохода. В эпидермисе заднего прохода расположены перианальные апокринные потовые и голокриновые сальные железы, волосные фолликулы. Подслизистая основа заднепроходного канала имеет обильное кровоснабжение. Мышечная оболочка формирует внутренний заднепроходный (анальный) сфинктер. Адвентициальная оболочка прикрепляет задний проход к окружающим структурам.





В толстой кишке отсутствуют ворсинки, но имеются **крипты Либберкюна**. Наружный продольный слой мышечной оболочки собран в ленты ободочной кишки. Лимфатические узелки и лимфоидная инфильтрация часто встречаются в толстой и тонкой кишке.

Крипты Либберкюна — железы, выступающие в виде выростов выстилки кишечника эпителием, в состав которого входят четыре типа клеток: **бокаловидные** (выделяют слизь), **призматические столчатые** (всасывают питательные вещества, электролиты и жидкость), **энтероэндокринные** (выделяют паракринные гормоны) и **камбиальные** (их пролиферация восполняет гибель других типов клеток эпителия).

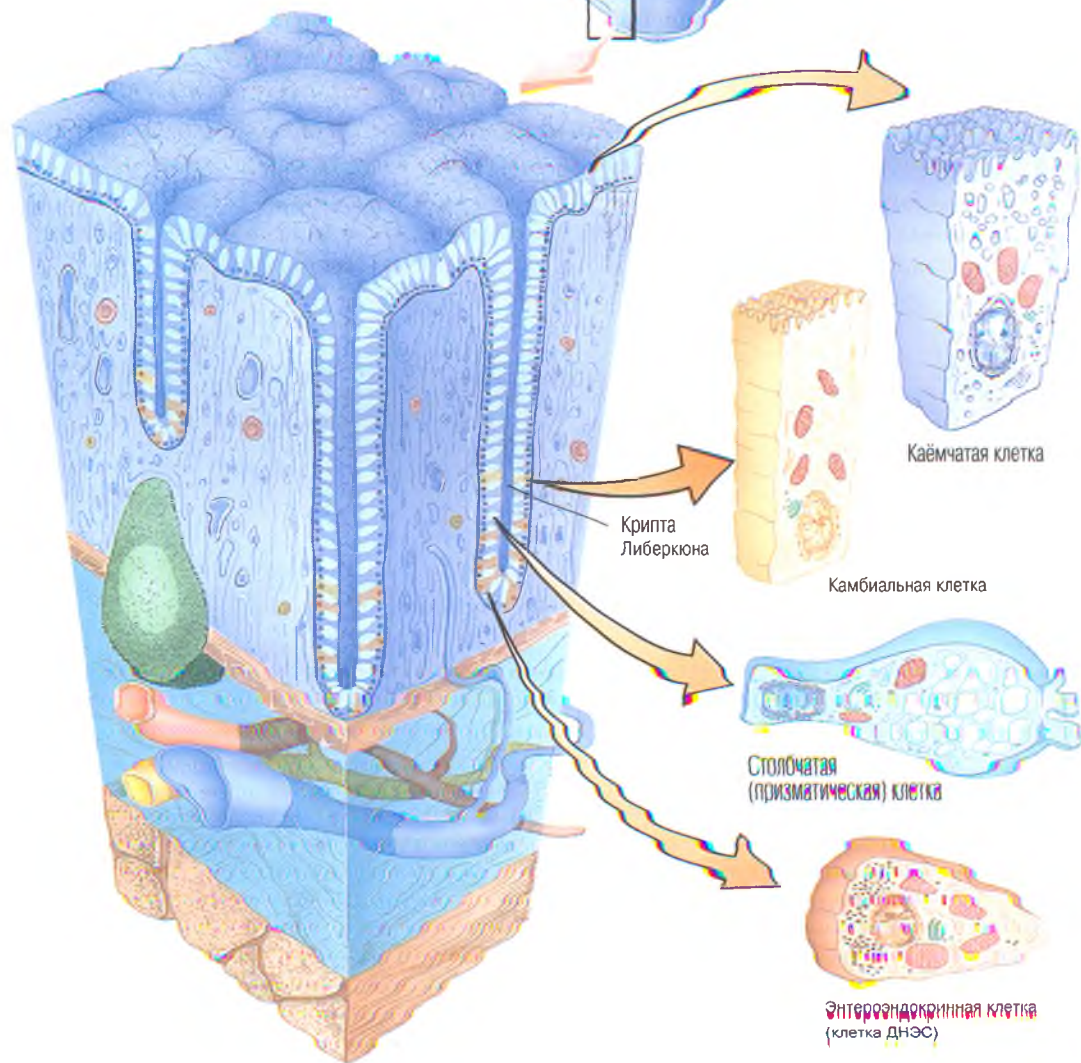


ФОТО 1 Поперечный срез нижней трети пищевода. Заливка в парафин. × 14

На этой микрофотографии отчётливо виден общий принцип строения стенки пищеварительного тракта. Просвет пищевода окружён слизистой оболочкой, в состав которой входит многослойный плоский неороговевающий эпителий, лежащий на тонкой собственной пластинке слизистой оболочки, которая окружена мышечной пластинкой слизистой оболочки. Подслизистая основа, содержащая железы, окружена мышечной оболочкой, состоящей из двух слоёв гладких мышц: внутреннего циркулярного и наружного продольного. Самая наружная оболочка пищевода — адвентициальная — представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью. Область, сходная области, ограниченной рамкой, при большем увеличении представлена на фото 2.

ФОТО 3 Поперечный срез пищевода человека. Заливка в парафин. × 132

Собственная пластинка слизистой оболочки и подслизистая основа пищевода ограничены друг от друга идущими продольно пучками гладких миоцитов — мышечной пластинкой слизистой оболочки. Обратите внимание, что собственная пластинка слизистой оболочки представлена соединительной тканью, в которой имеются многочисленные кровеносные и лимфатические сосуды. В лимфатических капиллярах видны клапаны (стрелка), регулирующие ток лимфы. Подслизистая основа, как и собственная пластинка, содержит многочисленные кровеносные сосуды. В подслизистой основе расположены собственные железы пищевода, слизистый секрет которых увлажняет выстилку пищевода.

ФОТО 2 Поперечный срез нижней трети пищевода человека. Заливка в парафин. × 132

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 1. Слизистая оболочка пищевода состоит из многослойного плоского неороговевающего эпителия, собственной пластинки слизистой оболочки (рыхлая волокнистая соединительная ткань) и мышечной пластинки слизистой оболочки (продольно ориентированные пучки гладкомышечных клеток). Подслизистая основа образована более грубой, чем в слизистой оболочке, рыхлой волокнистой соединительной тканью. В ней содержатся коллагеновые волокна, кровеносные сосуды и многочисленные соединительнотканые клетки, ядра которых хорошо видны.

ФОТО 4 Продольный срез перехода пищевода в желудок собаки. Заливка в парафин. × 14

Переход пищевода в кардиальный отдел желудка происходит резко, об этом свидетельствует внезапная смена многослойного плоского эпителия пищевода на однослойный цилиндрический эпителий желудка. Обратите внимание, что собственные железы пищевода проникают в подслизистую основу желудка на незначительное расстояние. Заслуживает внимания также и появление желудочных ямок (стрелки) в слизистой желудка и увеличение толщины мышечной оболочки желудка по сравнению с пищеводом. Снаружи участок пищевода, расположенный выше диафрагмы, покрыт адвентициальной оболочкой, ниже диафрагмы — серозной оболочкой. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 1 иллюстрации 14-2.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

Ad	адвентициальная оболочка	EP	эпителий	MM	мышечная пластинка слизистой оболочки
BV	кровеносные сосуды	Es	пищевод	N	ядро
CE	однослойный цилиндрический эпителий	IC	внутренний циркулярный слой мышечной оболочки	OL	наружный продольный слой мышечной оболочки
CS	кардиальный отдел желудка	L	просвет	SE	многослойный плоский эпителий
CT	соединительная ткань	LP	собственная пластинка слизистой оболочки	Se	серозная оболочка
CG	собственные железы пищевода	LV	лимфатические сосуды	SM	подслизистая основа
		M	слизистая оболочка		
		ME	мышечная оболочка		

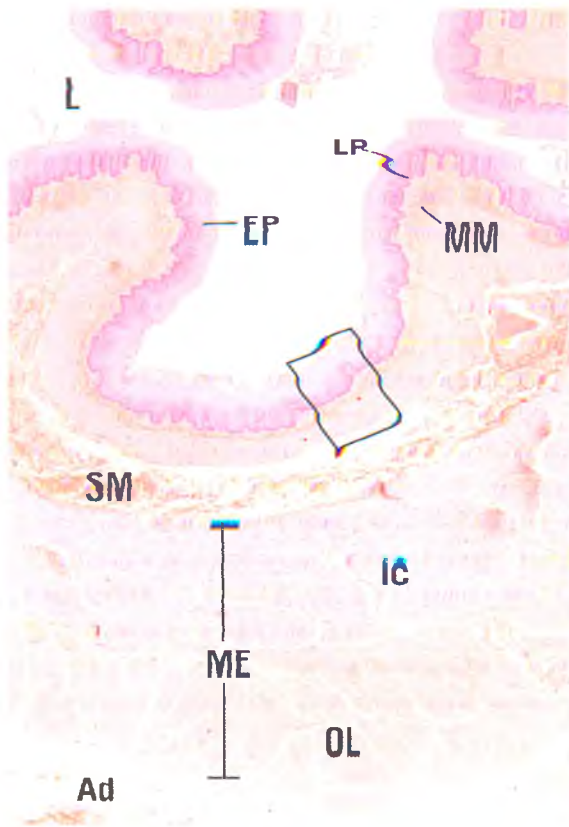


ФОТО 1

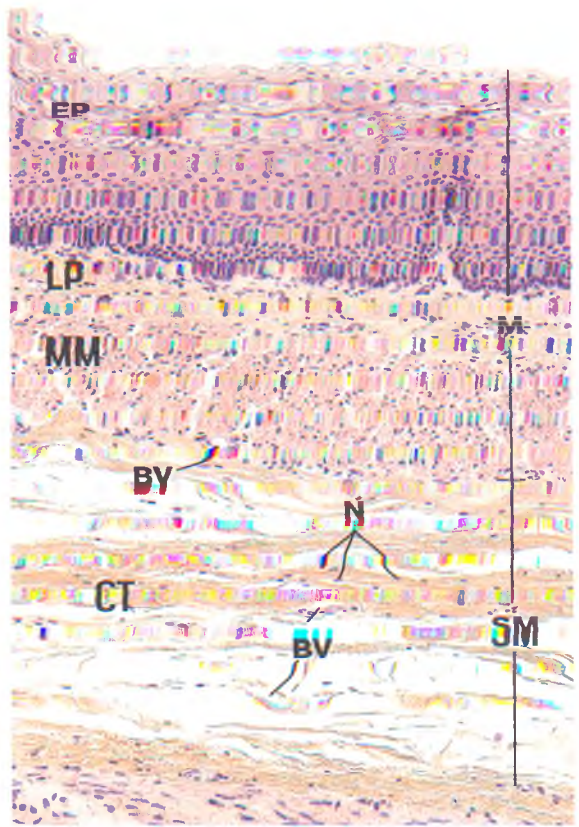


ФОТО 2

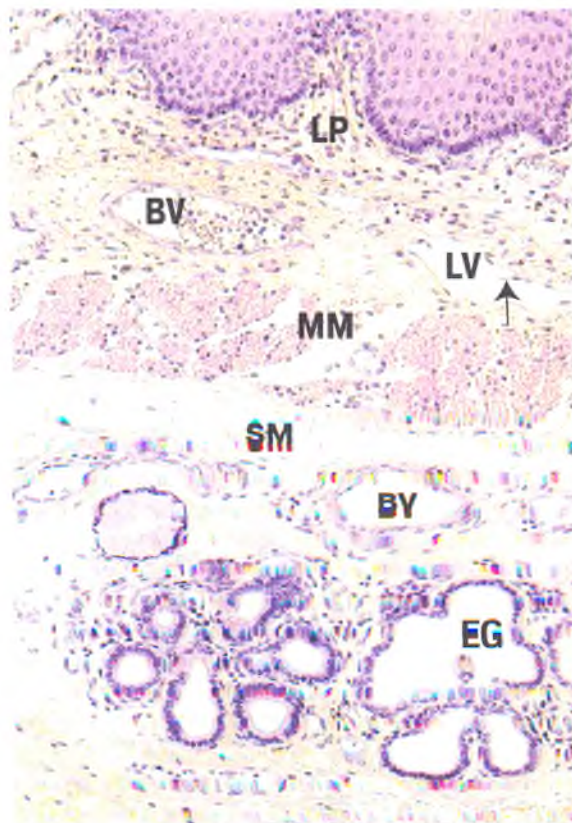


ФОТО 3

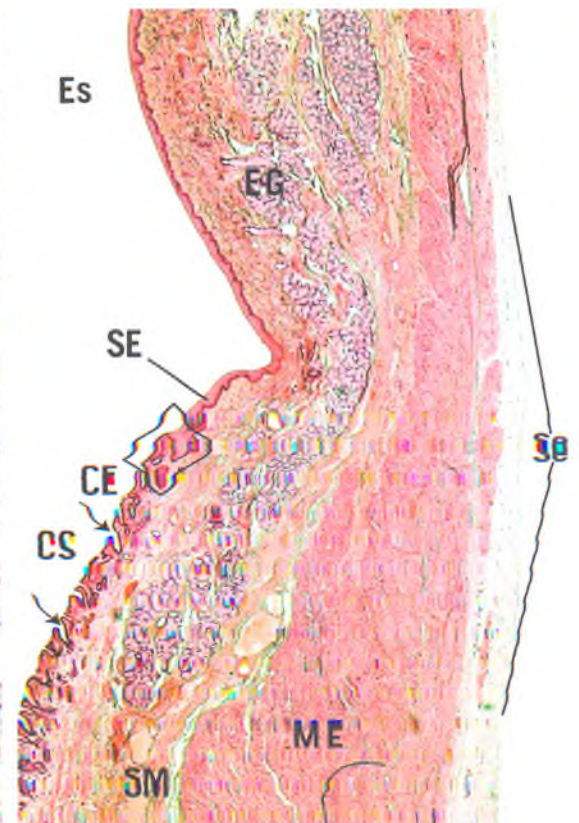


ФОТО 4

ФОТО 1 Поперечный срез дна желудка обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

Желудочные ямки дна желудка выстланы главным образом покровными железистыми клетками, продуцирующими слизь. В дно каждой желудочной ямки открываются от двух до четырёх простых трубчатых фундальных желёз, в которых выделяют три области: перешеек, шейка и дно. Перешеек открывается непосредственно в желудочную ямку и выстлан недифференцированными клетками, являющимися камбием для клеток слизистой оболочки желудка (слизистых поверхностных и обкладочных). Шейка и дно этих желёз представлены на фото 2.

ФОТО 3 Поперечный срез пилорической железы желудка обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

Желудочные ямки слизистой оболочки пилорического отдела желудка более глубокие, чем в его кардиальном отделе и дне. Форма их извитая (стрелки). Как и в других областях желудка, эпителий пилорического отдела — однослойный призматический и состоит главным образом из слизьпродуцирующих железистых поверхностных клеток. Обратите внимание, что в собственной пластинке слизистой оболочки пилорические железы лежат свободно и между ними имеется значительное количество рыхлой волокнистой соединительной ткани. В состав пилорических желёз входят главным образом слизистые клетки. Рассмотрите слои мышечной пластинки слизистой оболочки. Область, сходная области, ограниченной рамкой, представлена на фото 4.

ФОТО 2 Поперечный срез фундальной железы желудка обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

В шейке и дне фундальных желёз расположены крупные пластиноподобные обкладочные клетки. В шейке также выявляются немногочисленные недифференцированные клетки и слизистые шеечные клетки, которые вырабатывают слизистый секрет. В дне фундальных желёз расположены многочисленные кислотопродуцирующие обкладочные клетки и главные клетки, вырабатывающие пищеварительные ферменты. Обратите внимание, что в собственной пластинке слизистой оболочки железы тесно прилегают друг к другу и количество соединительной ткани между ними незначительно. Дно этих желёз достигает мышечной пластинки слизистой оболочки.

ФОТО 4 Поперечный срез пилорической железы желудка человека. Заливка в парафин. × 270

На этой микрофотографии представлена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 3. Однослойный цилиндрический эпителий желудочной ямки состоит главным образом из слизистых поверхностных клеток. Желудочные ямки в пилорическом отделе значительно более глубокие, чем ямки дна, тела или кардиальной области желудка, но при этом слегка извитые (стрелка), как и пилорические железы, которые открываются в основание ямок. Пилорические железы состоят из слизистых клеток, сходных со слизистыми шеечными клетками. Ядра этих клеток вытянуты параллельно базальной мембране. Обратите внимание, что железы в собственной пластинке слизистой оболочки расположены плотно, при этом собственная пластинка содержит многочисленные кровеносные сосуды.

■ **ОБОЗНАЧЕНИЯ**

b	дно железы	lc	недифференцированные (камбиальные) клетки	Mn	слизистая шеечная клетка
BV	кровеносные сосуды	LP	собственная пластинка слизистой оболочки	N	ядро
CC	главные клетки	mc	слизистые клетки	p	шейка
CT	соединительная ткань	MM	мышечная пластинка слизистой оболочки	PC	обкладочные клетки
EP	эпителий			PG	пилорические железы
GP	желудочные ямки			SC	слизистые поверхностные клетки

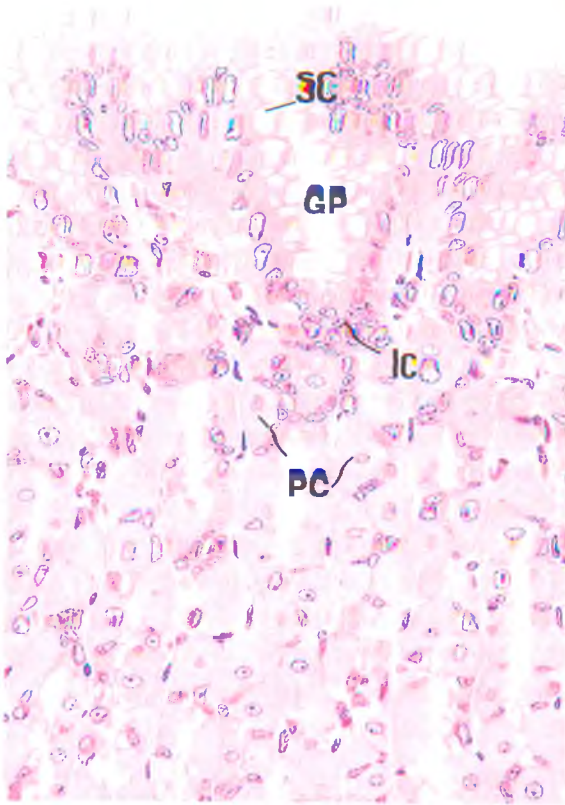


ФОТО 1

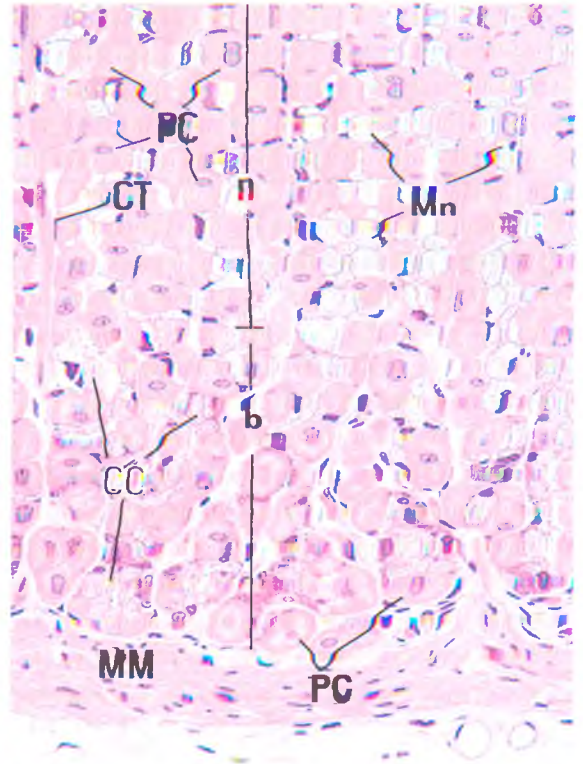


ФОТО 2

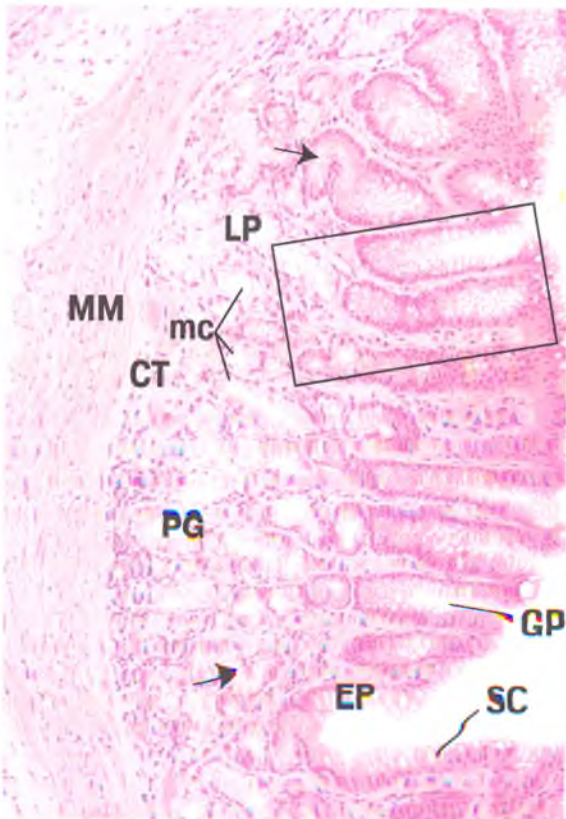


ФОТО 3

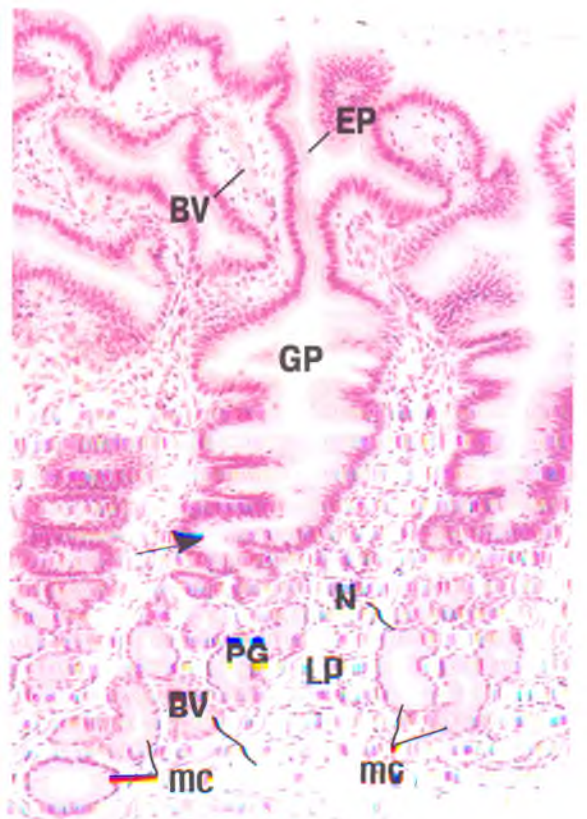


ФОТО 4

ФОТО 1А Продольный срез двенадцатиперстной кишки обезьяны. Заливка в пластмассу. Монтаж. × 132

Собственная пластинка слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки формирует пальцевидные выпячивания — ворсинки. В эпителии, покрывающем ворсинки, определяются поверхностные железистые клетки, призматические каёмчатые клетки (самые многочисленные), бокаловидные клетки (в меньшем количестве) и незначительное количество клеток ДНЭС (АПУД системы). В собственной пластинке ворсинок содержатся многочисленные кровеносные сосуды. В соединительнотканной основе ворсинок (собственной пластинке слизистой оболочки) среди соединительнотканых клеток видно большое количество ядер лимфоцитов. В собственной пластинке слизистой оболочки определяются многочисленные кровеносные сосуды и слепо начинающиеся лимфати-

ческие капилляры — млечные сосуды (у них крупный диаметр просвета и они, как правило, не содержат эритроцитов), многие из которых находятся в спавшемся состоянии. В глубоких отделах собственной пластинки слизистой оболочки содержатся многочисленные крипты Либеркюна. Дно крипт достигает мышечной пластинки слизистой оболочки, представленной двумя слоями гладких миоцитов: внутренним циркулярным и наружным продольным. Под мышечной пластинкой слизистой оболочки расположена подслизистая основа, в ней располагаются сложные трубчатые бруннеровы железы. Они выделяют свой слизистый секрет через протоки, которые проходят сквозь мышечную пластинку слизистой оболочки и открываются в крипты Либеркюна. Область, сходная области, ограниченной рамкой, при большем увеличении представлена на фото 1Б.

ФОТО 1Б Эпителий и соединительнотканная основа ворсинки двенадцатиперстной кишки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 1А. На фото виден эпителий и часть соединительнотканной основы (собственной пластинки слизистой оболочки) ворсинки. Найдите

щёточную каёмку и терминальные пластинки (стрелка) каёмчатых клеток, а также бокаловидные клетки. Хотя в эпителии ворсинки также присутствуют клетки ДНЭС (АПУД системы), их количество незначительно. В соединительнотканной основе ворсинки расположены многочисленные клетки: лимфоидные, гладкомышечные, тучные, макрофаги, фибробласты и прочие.

ФОТО 2 Продольный срез двенадцатиперстной кишки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

На этой микрофотографии представлено продолжение монтажа на фото 1А (сравните звёздочки). Обратите внимание, что в подслизистой основе располагаются нервное сплетение Мейсснера, многочисленные кровеносные сосуды и бруннеровы железы. Кнаружи от подслизистой основы лежит мышечная оболочка, состоящая из двух слоёв гладких мышц: внутреннего циркулярного и наружного продольного, между которыми находится межмышечное нервное сплетение Ауэрбаха. Снаружи двенадцатиперстная кишка частично, главным образом спереди, покрыта серозной оболочкой.

ФОТО 3А Поперечный срез двенадцатиперстной кишки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Эпителиальная выстилка дна крипты Либеркюна представлена несколькими типами клеток: бокаловидными, призматическими и недифференцированными, клетками Панета и ДНЭС. Клетки Панета легко распознаются по большим гранулам в апикальной части их цитоплазмы. Цитоплазма клеток ДНЭС светлая, в базальном отделе она содержит мелкие гранулы.

ФОТО 3Б Поперечный срез двенадцатиперстной кишки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

В подслизистой основе кишечника имеются мелкие парасимпатические ганглии подслизистого нервного сплетения Мейсснера. Найдите крупные тела нейронов, окруженные элементами соединительной ткани.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

AP	межмышечное нервное сплетение Ауэрбаха	IC	внутренний циркулярный слой гладких мышц	OL	наружный продольный слой гладких мышц
APD	клетка ДНЭС	I	лимфатический капилляр (млечный сосуд)	PB	тело нейрона
BB	щёточная каёмка	L	просвет	Pc	клетка Панета
BV	кровеносные сосуды	LC	лимфоидная клетка	SA	поверхностные всасывающие клетки
Cc	призматическая клетка	LP	собственная пластинка слизистой оболочки	Sc	недифференцированная клетка
CL	крипты Либеркюна	Ma	макрофаг	Se	серозная оболочка
CT	соединительная ткань	ME	мышечная оболочка	Sm	подслизистая основа
D	проток	MM	мышечная пластинка слизистой оболочки	SM	гладкомышечная клетка
CB	бруннеровы железы			V	ворсинка
GC	бокаловидная клетка				

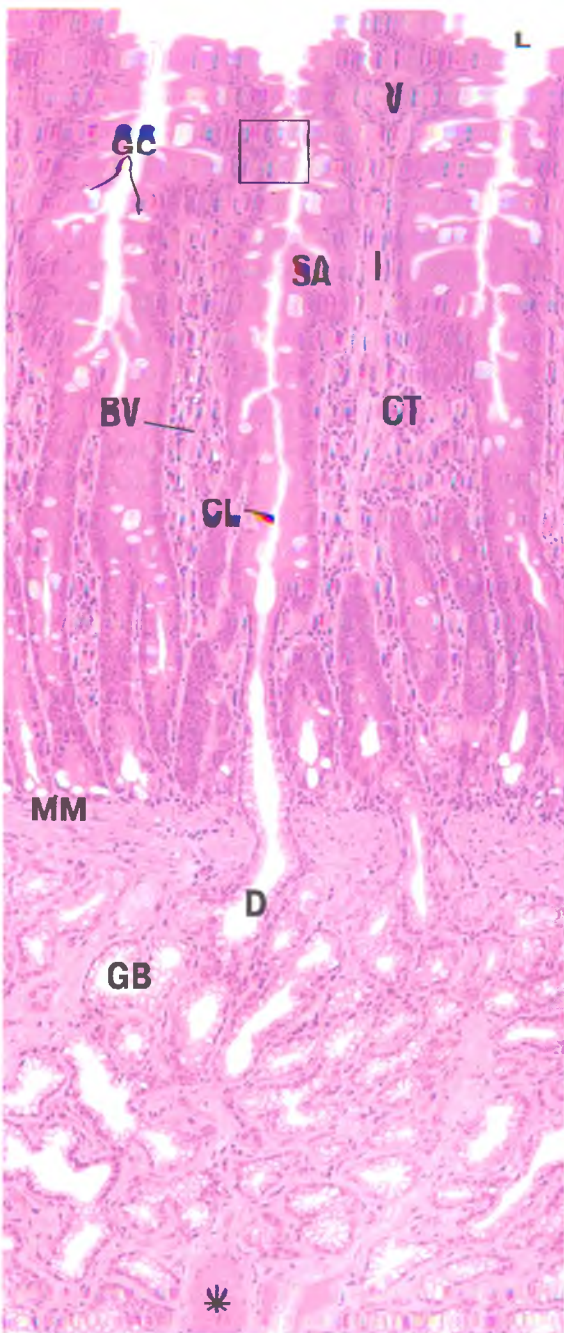


ФОТО 1А

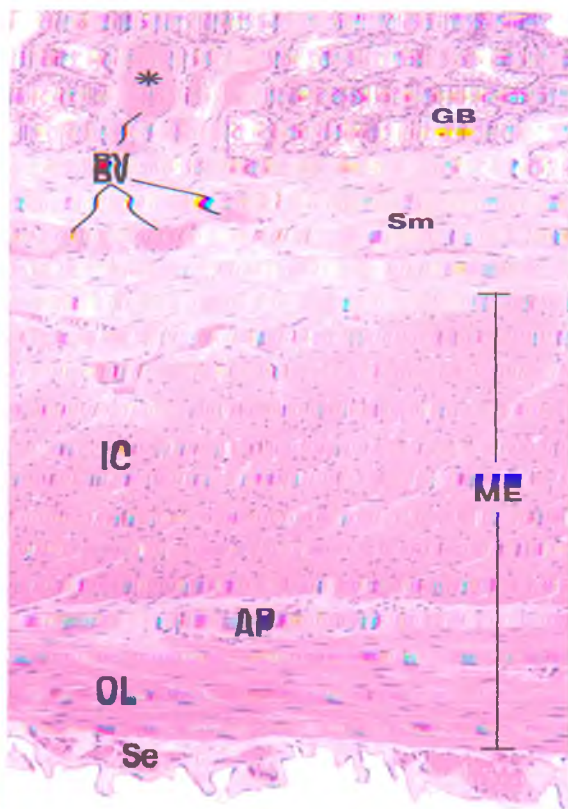


ФОТО 2

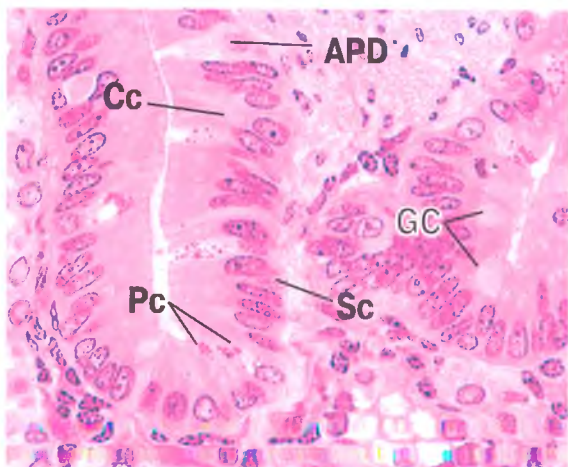


ФОТО 3А

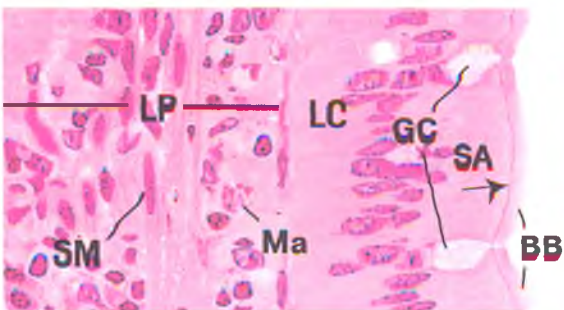


ФОТО 1Б

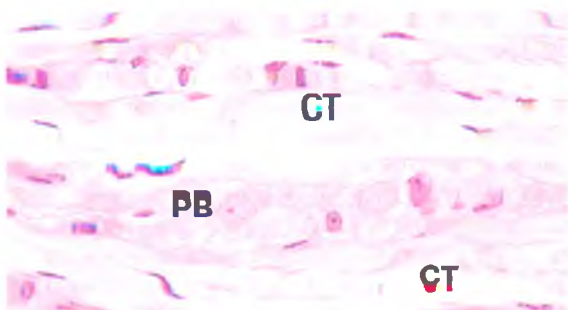


ФОТО 3Б

ФОТО 1 ■ Поперечный срез тощей кишки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

На этой микрофотографии представлены слизистая оболочка и подслизистая основа тощей кишки. Эпителий ворсинок тощей кишки содержит больше бокаловидных клеток, чем эпителий ворсинок двенадцатиперстной кишки. Обратите внимание, что крипты Либеркюна открываются в межворсинчатые пространства (стрелка) и в соединительной ткани собственной пластинки слизистой оболочки имеются многочисленные темные ядра — признак лимфоидной инфильтрации. Тонкая мышечная пластинка слизистой оболочки отделяет собственную пластинку слизистой оболочки от подслизистой основы. В подслизистой основе, представленной рыхлой волокнистой соединительной тканью, расположены крупные кровеносные сосуды. Внизу фотографии виден внутренний циркулярный слой мышечной оболочки. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 2.

ФОТО 3 ■ Продольный срез подвздошной кишки человека. Заливка в парафин. × 14

На этой микрофотографии представлена вся толщина стенки подвздошной кишки. В ней видны круговые складки, образованные слизистой оболочкой и подслизистой основой, увеличивающие площадь поверхности. Обратите внимание, что собственная пластинка слизистой оболочки четко ограничена от подслизистой основы мышечной пластинкой слизистой оболочки. Собственная пластинка слизистой оболочки формирует многочисленные ворсинки, выдающиеся в просвет кишки, и содержит крипты Либеркюна. Снаружи от подслизистой основы лежит мышечная оболочка, состоящая из двух слоев гладких мышц: внутреннего циркулярного и наружного продольного. Обратите внимание на серозную оболочку, покрывающую подвздошную кишку снаружи. Область, сходная области, ограниченной рамкой, при большем увеличении представлена на фото 4.

ФОТО 2 ■ Поперечный срез тощей кишки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 1. Крипты Либеркюна высланы эпителием, в состав которого входит несколько типов клеток, часть из них представлена на этой фотографии. Бокаловидные клетки, которые продуцируют слизь, видны на различных стадиях выработки секрета. Узкие недифференцированные клетки (острии стрелки), делясь митозом, восстанавливают численность клеток крипт и ворсинок. Клетки Панета расположены в дне крипт, их легко распознать по крупным гранулам в апикальной части цитоплазмы. Цитоплазма клеток ДНЭС светлая, в её базальной части расположены мелкие гранулы. В собственной пластинке слизистой оболочки видны многочисленные плазматические клетки.

ФОТО 4 ■ Поперечный срез подвздошной кишки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 3. Обратите внимание, что ворсинки покрыты однослойным цилиндрическим эпителием, в котором имеются многочисленные бокаловидные клетки. В соединительнотканной основе ворсинок (собственная пластинка слизистой оболочки) расположены кровеносные и крупные лимфатические капилляры (млечные сосуды). Крипты Либеркюна открываются в межворсинчатое пространство (стрелка). Сгруппированные лимфатические узелки подвздошной кишки известны как пейеровы бляшки. Вставка А. **Продольный срез крипты Либеркюна подвздошной кишки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540**

Клетки ДНЭС, располагающиеся в криптах Либеркюна, легко определить по характерному внешнему виду: их цитоплазма светлая, в базальном отделе содержит мелкие гранулы.

Вставка Б. **Продольный срез крипты Либеркюна подвздошной кишки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540**

В дне крипт Либеркюна располагаются клетки Панета. Их цитоплазма заполнена крупными ацидофильными гранулами, содержащими бактерицидный фермент — лизоцим.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

APD	клетка ДНЭС	L	просвет	OL	наружный продольный слой мышечной оболочки
BV	кровеносные сосуды	M	слизистая оболочка	SC	недифференцированная клетка
CL	крипта Либеркюна	MM	мышечная пластинка слизистой оболочки	Sc	серозная оболочка
GC	бокаловидная клетка	PC	клетка Панета	Sm	подслизистая основа
IC	внутренний циркулярный слой наружной мышечной оболочки	Pci	круговые складки	V	ворсинки слизистой оболочки
I	лимфатический капилляр (млечный сосуд)	PIC	плазматическая клетка		
		PP	пейерова бляшка		

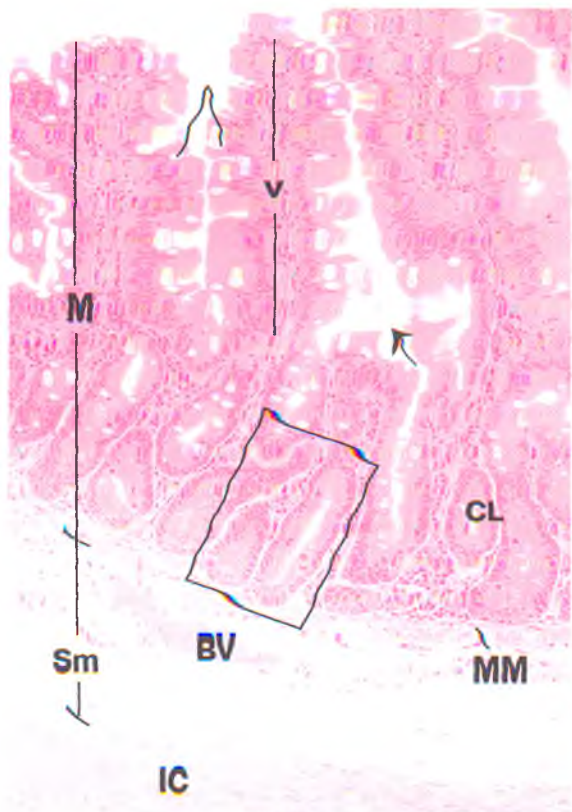


ФОТО 1

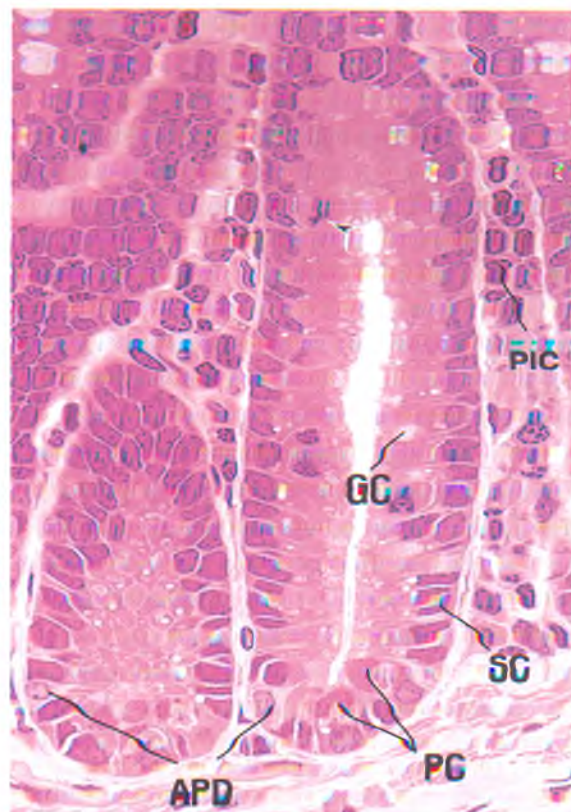


ФОТО 2

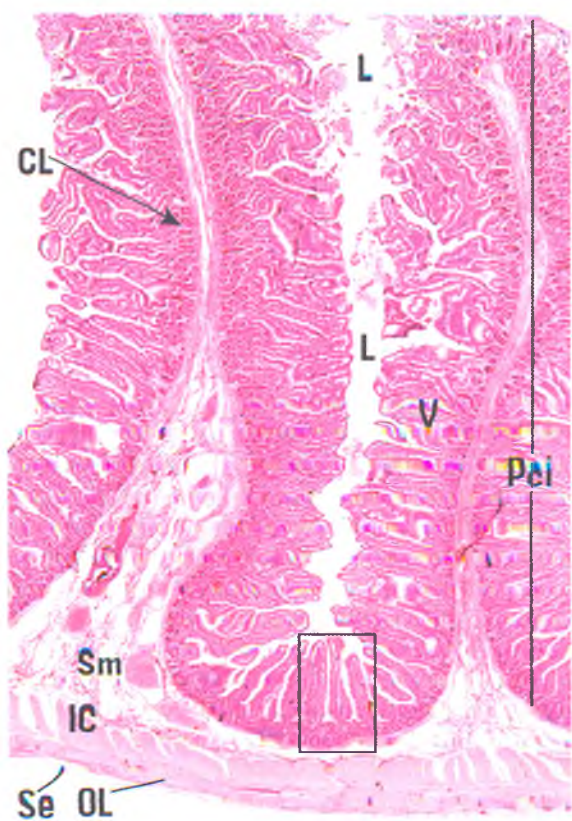


ФОТО 3

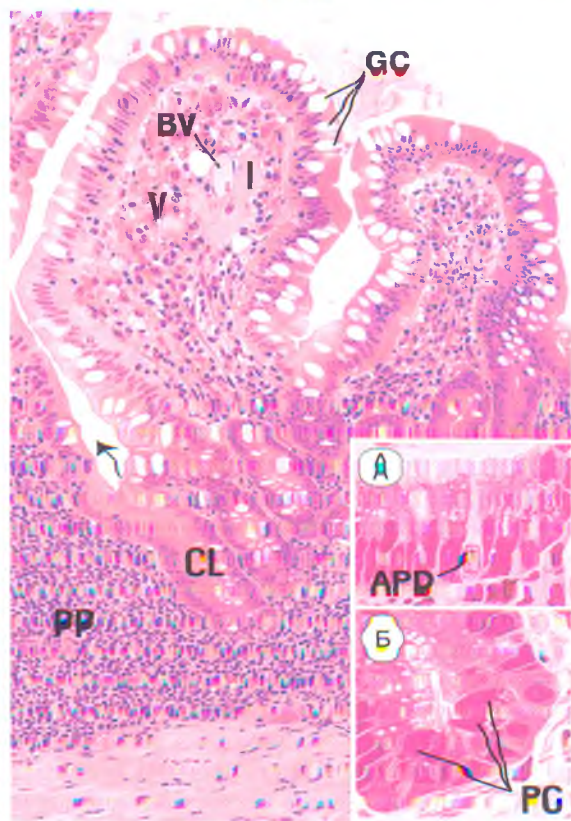


ФОТО 4

ФОТО 1 ■ *Продольный срез ободочной кишки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132*

На этой микрофотографии представлены слизистая оболочка и часть подслизистой основы ободочной кишки. Отметьте, что ямки и ворсинки отсутствуют. Это указывает на то, что это не желудок и не тонкая кишка. Эпителий слизистой оболочки — однослойный призматический с многочисленными бокаловидными клетками. Крипты Либеркюна достигают мышечной пластинки слизистой оболочки. В ней выделяются два слоя гладких мышц: внутренний циркулярный и наружный продольный. Подслизистая основа обильно васкуляризирована, содержит многочисленные жировые клетки. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 2.

ФОТО 3 ■ *Поперечный срез червеобразного отростка. Заливка в парафин. × 132*

На поперечном срезе червеобразного отростка определяется просвет, в котором часто содержится детрит (стрелка). Просвет отростка выстлан однослойным цилиндрическим эпителием, в состав которого входят многочисленные бокаловидные клетки. Крипты Либеркюна по сравнению с криптами ободочной кишки более мелкие. Собственная пластинка слизистой оболочки инфильтрирована лимфоидными клетками, вышедшими из лимфоидных узелков подслизистой основы и собственной пластинки слизистой оболочки. Мышечная пластинка слизистой оболочки является границей между собственной пластинкой слизистой оболочки и подслизистой основой.

ФОТО 2 ■ *Продольный срез ободочной кишки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540*

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 1. В состав эпителия крипты Либеркюна входят многочисленные бокаловидные клетки, которые выделяют слизь в просвет крипты, призматические (столбчатые) эпителиальные клетки, малое количество клеток ДНЭС и недифференцированных клеток. Недифференцированные клетки выполняют роль камбия для эпителия и активно делятся митозом (стрелка). Обратите внимание, что клетки Панета в ободочной кишке отсутствуют. Собственная пластинка слизистой оболочки содержит значительное количество клеток, преимущественно лимфоидных. Внутренний циркулярный и наружный продольный слои мышечной пластинки слизистой оболочки видны четко и состоят из гладкомышечных клеток.

ФОТО 4 ■ *Продольный срез аноректального соединения человека. Заливка в парафин. × 132*

Аноректальное соединение имеет внешнее сходство с пищеводно-желудочным соединением из-за резкого перехода одного типа эпителия в другой. Однослойный цилиндрический эпителий прямой кишки сменяется многослойным плоским эпителием заднепроходного канала. Крипты Либеркюна заднепроходного канала короче, чем крипты ободочной кишки, и в собственной пластинке слизистой оболочки заднепроходного канала содержится меньшее количество лимфоидных клеток, чем в ободочной кишке.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

AC	заднепроходный канал	IC	внутренний циркулярный слой мышечной пластинки слизистой оболочки	OL	наружный продольный слой мышечной пластинки слизистой оболочки
APD	клетка ДНЭС	L	просвет	SE	многослойный плоский эпителий
BV	кровеносные сосуды	LC	лимфоидная клетка	SEC	призматическая эпителиальная клетка
CE	однослойный цилиндрический эпителий	LN	лимфоидный узелок	Sm	подслизистая основа
CI	крипта Либеркюна	LP	собственная пластинка слизистой оболочки		
EP	эпителий	MM	мышечная пластинка слизистой оболочки		
FC	жировая клетка				
GC	бокаловидная клетка				

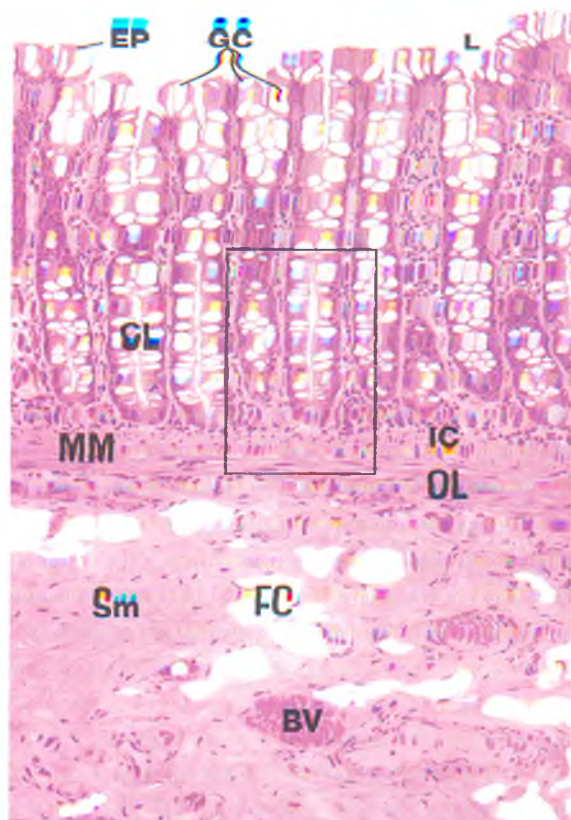


ФОТО 1

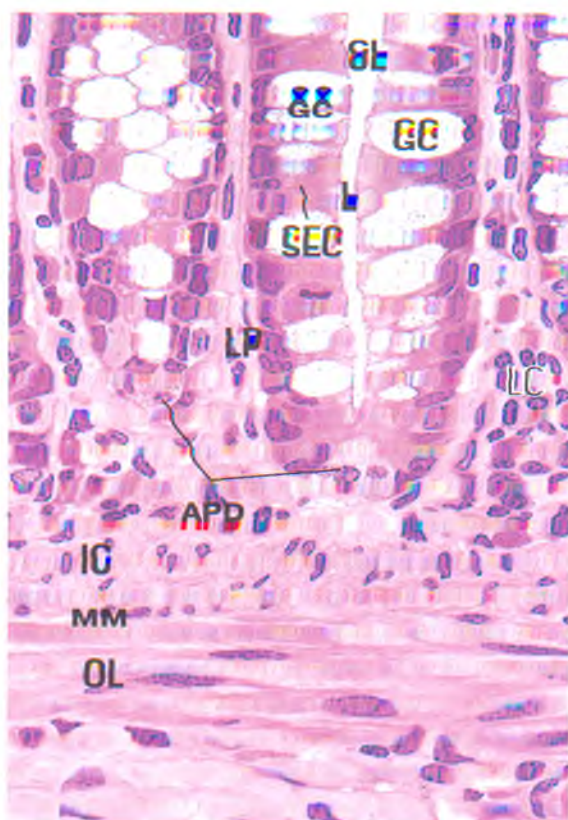


ФОТО 2

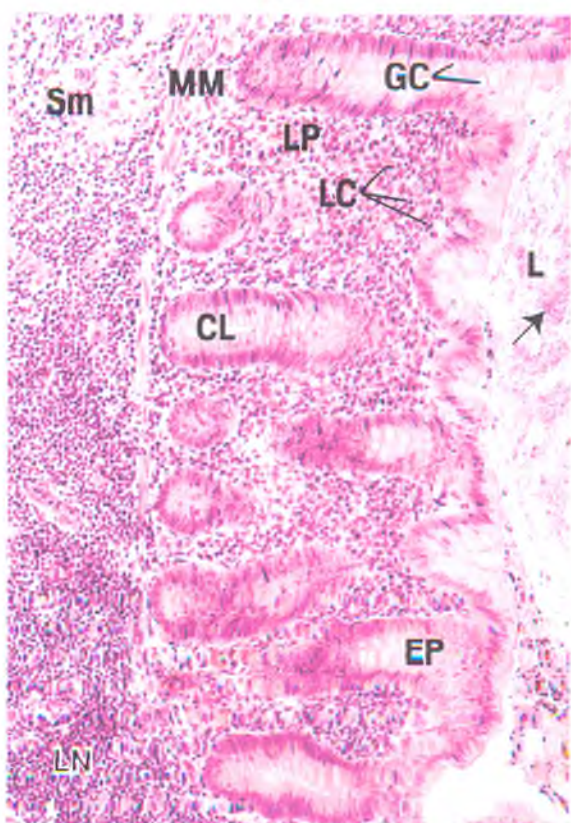


ФОТО 3

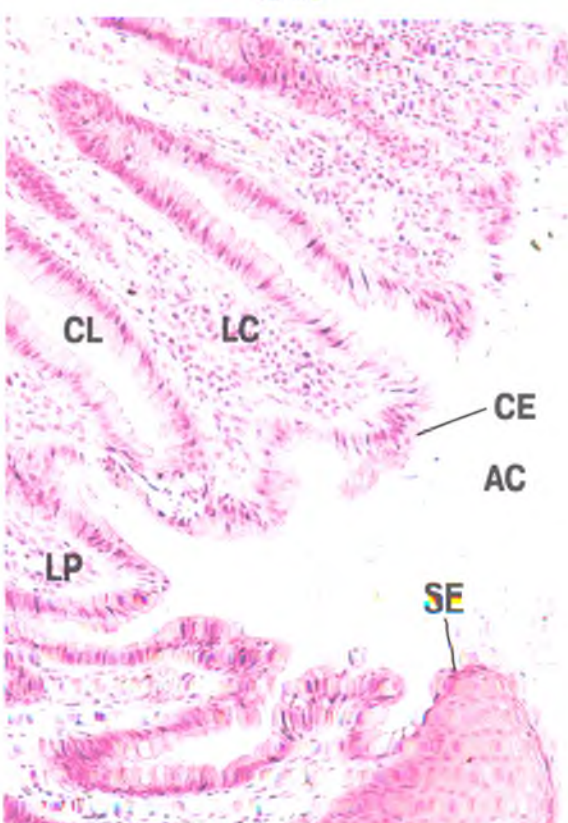


ФОТО 4

ФОТО 1 ■ Ободочная кишка крысы. Электронная микроскопия. × 3 780

В глубине крипт Либеркюна среди призматических клеток расположены бокаловидные клетки, которые продуцируют и выделяют в просвет крипты слизистый секрет [Altmann G.G. *Am J Anat* 167:95–117, 1983].

ФОТО 2 ■ Ободочная кишка крысы. Электронная микроскопия. × 12 600

В цитоплазме клеток, расположенных в глубине крипты Либеркюна, при большем увеличении выявляются электронноплотные вакуоли, многие из которых сливаются, формируя аморфные вакуолеподобные контуры. Тонкая призматическая клетка не имеет вакуолей, но при этом в её цитоплазме определяются многочисленные митохондрии и редкие каналцы шероховатой ЭПС. В клетке выявляется большое овальное ядро и хорошо различимое ядрышко [Altmann G.G. *Am J Anat* 167:95–117, 1983].

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

m вакуоль

c призматическая клетка

L просвет крипты

ЭЯ МИ
убине
выяв-
из ко-
лепо-
ка не
преде-
ле ка-
нется
шное
983].



ФОТО 1

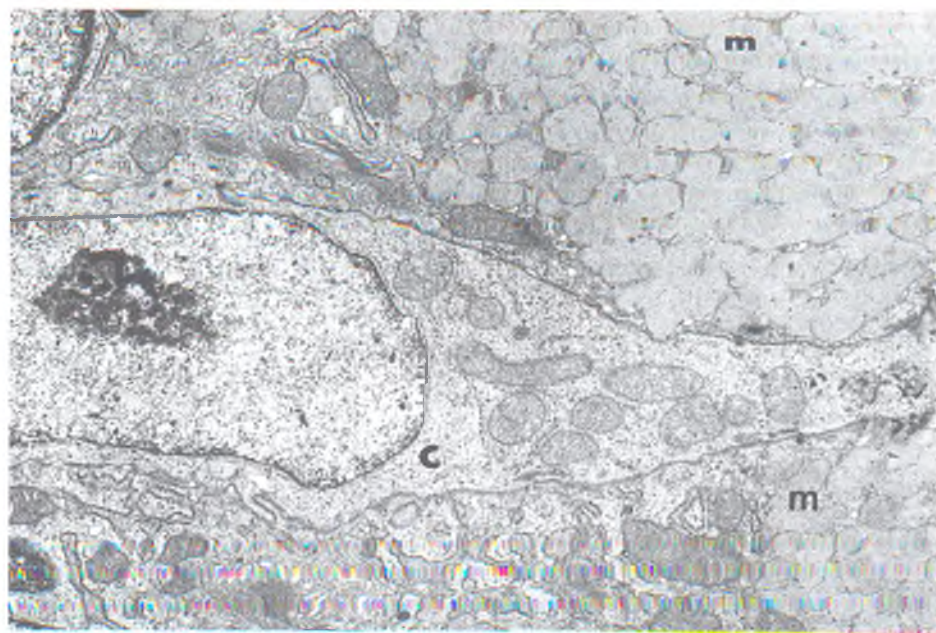


ФОТО 2



ФОТО 1 Ободочная кишка обезьяны. Сканирующая электронная микроскопия. $\times 614$

На этой сканирующей электронограмме слизистой оболочки ободочной кишки обезьяны видны клетки, выстилающие поверхность слизистой оболочки и отверстия крипт Либеркюна [Specian R.D., Neutra M.R. *Am J Anat* 160:461-472, 1981].

Вставка. Ободочная кишка кролика. Сканирующая электронная микроскопия. $\times 778$

Отверстия крипт Либеркюна в слизистой оболочке ободочной кишки кролика расположены не столь равномерно, как у обезьяны. Рассмотрите слизь, выделяющуюся в просвет крипты (стрелка) [Specian R.D., Neutra M.R. *Am J Anat* 160:461-472, 1981].

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

CL крипта Либеркюна

Пищеварительная система III

Главными железами пищеварительной системы являются крупные слюнные железы, поджелудочная железа и печень. Хотя они располагаются вне стенки пищеварительного канала (застенные железы), но своими выводными протоками они связаны с его просветом.

КРУПНЫЕ СЛЮННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Крупными слюнными железами организма являются подъязычная, околоушные и подчелюстные слюнные железы. Они выделяют секретлируемую ими слюну в полость рта. Слюна представляет собой ненасыщенный водный раствор ферментов, слизи, неорганических ионов и антител. Околоушные слюнные железы вырабатывают белковый секрет, тогда как подъязычная и подчелюстные слюнные железы — смешанный секрет.

ПОДЖЕЛУДОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА

Поджелудочная железа выполняет экзокринную и эндокринную функции (схема 15-1). Экзокринная часть поджелудочной железы вырабатывает панкреатический сок — щелочной секрет, богатый пищеварительными ферментами, и выделяет его через выводной проток в просвет двенадцатиперстной кишки. Выделение ферментов и щелочного секрета поджелудочной железой носит периодический характер и контролируется гормонами, вырабатываемыми клетками диффузной нейроэндокринной системы (ДНЭС) эпителиальной выстилки слизистой оболочки пищеварительного тракта — холецистокинином и секретинном. Эндокринная часть поджелудочной железы представлена богато васкуляризованными сферическими скоплениями тяжелой эндокринных клеток, известными как островки Лангерганса, рассеян-

ными среди экзокринных концевых отделов. В островках Лангерганса выделяют пять типов клеток: α -клетки (А-клетки) — синтезируют глюкагон, β -клетки (В-клетки) — инсулин, G-клетки — гастрин, δ -клетки (D-клетки) — соматостатин, PP-клетки — панкреатический полипептид.

ПЕЧЕНЬ

Крупнейшей железой организма является печень. Она выполняет множество функций, большинство из которых не являются секреторными (схема 15-2). Все функции печени обеспечивают гепатоциты — клетки печеночной паренхимы. Продуктом экзокринного функционирования печени является желчь, поступающая по системе желчных протоков в желчный пузырь, где происходит её накопление. Выделение желчи из желчного пузыря через пузырный и общий желчный протоки в двенадцатиперстную кишку регулируется гормонами клеток ДНЭС пищеварительного тракта. Поскольку синусоидные капилляры со всех сторон окружают гепатоциты, клетки печени поглощают и расщепляют токсичные вещества и побочные продукты обмена и процесса переваривания, а также запасают некоторые вещества для последующего использования. Помимо этого гепатоциты синтезируют и выделяют в кровь различные вещества, которые используются клетками всего организма. Кроме того, клетки Купфера (макрофаги моноцитарного происхождения) фагоцитируют из крови инородный крупнокорпускулярный материал.

ЖЕЛЧНЫЙ ПУЗЫРЬ

Желчный пузырь — полый грушевидный орган, в который из печени поступает желчь.

Желчный пузырь накапливает, концентрирует и хранит желчь. В ответ на действие холецистокинина, секретлируемого клетками ДНЭС пищеварительного тракта, желчный пузырь выделяет желчь в просвет двенадцатиперстной кишки, с которой он соединён посредством пузырного и общего желчного протока. Желчь, эмульгируя жиры пищи, облегчает действие фермента — **панкреатической липазы**. Изнутри желчный пузырь выстлан одно-

слойным цилиндрическим эпителием слизистой оболочки. Под эпителием располагается собственная пластинка слизистой. В пустом желчном пузыре слизистая оболочка собрана в складки, а при растяжении пузыря в процессе его наполнения желчью складки слизистой оболочки расправляются. Иногда в собственной пластинке слизистой оболочки присутствуют трубчато-альвеолярные слизистые железы.



КРУПНЫЕ СЛЮННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Крупными слюнными железами организма являются околоушные, подчелюстные и подъязычные железы. Вместе они вырабатывают около литра слюны в день, что составляет до 95% ежедневной секреции слюны. Эти железы имеют секреторные отделы и систему выводных протоков. Секреторные отделы крупных слюнных желез формируют первичную слюну, которая в исчерченных протоках изменяется, превращаясь во вторичную слюну. Слюна — гипотонический раствор, выполняющий множество функций, например механическую очистку полости рта и её смачивание, снижение бактериального обсеменения с помощью содержащихся в слюне лизоцима, лактоферрина и иммуноглобулина А (IgA), начальное переваривание углеводов амилазой слюны, обеспечение вкусовых ощущений благодаря растворению в ней содержащихся в пище веществ.

ПОДЖЕЛУДОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА

Секреция и выделение пищеварительных ферментов ацинозными клетками экзокринной части поджелудочной железы стимулируется холецистокинином — гормоном, вырабатываемым энтероэндокринными клетками тонкой кишки.

Некоторые ферменты выделяются в форме проферментов (хемотрипсин, трипсин, эластаза и карбоксипептидаза), другие — в форме активных ферментов (ДНКаза, РНКаза, панкреатические липаза и амилаза). В ответ на секретин, продуцируемый энтероэндокринными клетками тонкой кишки, центроацинозные клетки и клетки вставочных протоков выделяют щелочной секрет, который нейтрализует кислый химус, поступающий из желудка в двенадцатиперстную кишку, и оказывает на него буферное действие.

В состав островков Лангерганса входят пять типов клеток, каждый из которых секретирует свой гормон.

ПЕЧЕНЬ И ЖЕЛЧНЫЙ ПУЗЫРЬ

Гепатоциты

Считается, что каждый гепатоцит способен выполнить около 100 функций, присущих печени.

Экзокринная функция печени заключается в формировании и выделении желчи.

Желчь — зелёная вязкая жидкость, в состав которой входят вода, ионы, холестерин, фосфолипиды, глюкуронид билирубина и желчные кислоты. Один из компонентов желчи — глюкуронид билирубина (водорастворимое соединение билирубина) — является продуктом расщепления гемоглобина. В гладкой ЭПС гепатоцитов происходит преобразование билирубина до билевердина — компонента желчи.

Обезвреживание токсинов, побочных продуктов метаболизма и разнообразных химических веществ, в том числе и лекарств, осуществляется системой микросомальной оксидазы гладкой ЭПС и пероксидазами пероксисом.

Секреторная функция печени заключается в синтезе и выделении белков плазмы крови (например, фибриногена, мочевины, альбуминов, протромбина и липопротеинов) и других её компонентов. Кроме того, в печени происходит накопление гликогена и липидов для последующего их выделения в интервалах между едой, синтез глюкозы, гликонеогенез из неуглеводных веществ (аминокислот и липидов), транспорт IgA в желчь и затем в просвет тонкой кишки.

Клетки Купфера и клетки Ито

Клетки Купфера (звёздчатые макрофаги) печени участвуют в удалении из кровотока погибших эритроцитов и других крупнокорпускулярных веществ. Предполагают, что жиронакапливающие клетки (клетки Ито) накапливают и хранят витамин А.

Желчный пузырь

Жёлчный пузырь накапливает, концентрирует и хранит желчь, которую он выделяет под воздействием холецистокинина — гормона, синтезируемого энтероэндокринными клетками.



Гастронома

Гастронома — состояние, при котором в поджелудочной железе возникает **избирательная пролиферация** (часто злокачественная) **G-клеток**, что приводит к **избыточной продукции гормона гастрина**. Гастрин стимулирует секрецию соляной кислоты обкладочными клетками желудка, вследствие чего формируются пептические язвы в желудке и двенадцатиперстной кишке. Противоязвенные препараты могут понижать гиперхлоргидрию в желудке, чем способствуют заживлению язв. При отсутствии эффекта от консервативной терапии проводят хирургическое вмешательство.

Сахарный диабет I типа

Сахарный диабет I типа (**инсулинозависимый**) клинически проявляется полифагией (ненасытным голодом), **полидипсией** (неутолимой жаждой) и **полиурией** (чрезмерным мочеотделением). Обычно он манифестирует внезапно примерно в 20-летнем возрасте и проявляется **низким уровнем инсулина в плазме крови**. Морфологически диабет I типа обусловлен повреждением и разрушением β -клеток. Лечение заключается в инсулинотерапии и диете.

Сахарный диабет II типа

Сахарный диабет II типа (**инсулинорезистентный**), обычно встречается у пациентов старше 40 лет с избыточной массой тела. Он развивается не вследствие низкого уровня инсулина в плазме крови, а из-за **не-**

чувствительности к инсулину — ведущему фактору в патогенезе диабета этого типа. Резистентность (нечувствительность) к инсулину обусловлена нарушением взаимодействия инсулина с его рецепторами, что приводит к снижению пострецепторного действия инсулина.

Желтуха

Желтуха характеризуется избыточным уровнем билирубина в крови, отложением **желчного пигмента** в коже и склере глаз, что придаёт пациенту желтушный вид. Желтуха может быть как наследственной, так и приобретённой, развившейся при определённых патологических состояниях, например при избыточном разрушении эритроцитов (**гемолитическая желтуха**), дисфункции печени, обструкции желчных путей (**механическая желтуха**).

Желчнокаменная болезнь

(желчные камни)

Желчные камни (конкременты) — скопления конденсированных кристаллов **холестерина**, билирубина, солей кальция. Они, как правило, формируются в желчном пузыре или в желчных протоках. Желчные камни могут вызывать закупорку пузырного протока, в результате чего создаётся препятствие для опорожнения желчного пузыря, что требует их удаления. Если неинвазивными методами не удастся растворить или раздробить желчные камни, то их удаляют хирургическим путём.



Краткое изложение гистологической организации

КРУПНЫЕ СЛЮННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Три крупные слюнные железы связаны с полостью рта: околоушные, подчелюстные и подъязычная.

Околоушная слюнная железа

Околоушная слюнная железа — сложная альвеолярная железа, секретирующая белковый секрет. Снаружи она покрыта соединительнотканной капсулой, от которой в глубь железы отходят септы (часто содержащие жировые клетки), разделяющие паренхиму железы на доли и дольки. Концевые отделы (ацинусы) являются исключительно белковыми. Они окружены миоэпителиальными клетками, которые, сокращаясь, выдавливают слюну во вставочные протоки.

Подчелюстная слюнная железа

Подчелюстная слюнная железа — сложная трубчато-альвеолярная железа, секретирующая смешанный (слизисто-белковый) секрет. Снаружи она покрыта соединительнотканной капсулой, от которой в глубь паренхимы железы отходят септы, подразделяющие её на доли и дольки. Концевые отделы (ацинусы) представлены двумя типами: белковыми (численно преобладают) и смешанными, состоящими из слизистых концевых отделов, снаружи накрытых колпачками из белок-синтезирующих клеток — белковыми полулуниями. Концевые отделы (ацинусы) окружены миоэпителиальными клетками — корзинчатыми клетками. Система внутридольковых выводных протоков хорошо развита.

Подъязычная слюнная железа

Подъязычная слюнная железа — сложная трубчато-альвеолярная железа, секретирующая смешанный (слизисто-белковый) секрет. Снаружи она покрыта нечётко выраженной соединительнотканной капсулой. Концевые отделы (ацинусы) представлены тремя типами: немногочисленными белковыми, слизистыми

и численно преобладающими смешанными, состоящими из слизистых концевых отделов, снаружи накрытых колпачками из белоксинтезирующих клеток — белковыми полулуниями. Концевые отделы (ацинусы) окружены миоэпителиальными клетками — корзинчатыми клетками. Система внутридольковых выводных протоков не столь обширна, как в подчелюстной слюнной железе.

ПОДЖЕЛУДОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА

Экзокринная часть поджелудочной железы имеет строение сложной альвеолярно-трубчатой белковой железы. Снаружи поджелудочная железа покрыта соединительнотканной капсулой, от которой в глубь паренхимы железы отходят септы, разделяющие её на дольки. В центре ацинусов располагаются центроацинозные клетки. Система выводных протоков поджелудочной железы представлена последовательно переходящими друг в друга структурами: вставочные протоки (видны как центроацинозные клетки) → межаацинозные протоки → внутридольковые протоки → общий выводной проток поджелудочной железы. Эндокринная часть поджелудочной железы представлена островками Лангерганса (в состав которых входят α -, β -, G- и δ -клетки), расположенными среди белковых экзокринных концевых отделов (ацинусов).

ПЕЧЕНЬ

Капсула

Снаружи печень покрыта глиссоновой капсулой, от которой в области ворот печени в глубь органа отходят септы, разделяющие паренхиму на доли и дольки.

Дольки

Классическая долька

На гистологическом препарате печени классическая долька имеет вид шестиугольника, в центре которого располагается центральная

вена, а в вершинах его углов — порталные области (триады). Печеночные балки представляют собой анастомозирующие тужи печеночных клеток. Синусоидные капилляры выстланы эндотелиальными клетками. В пространстве Диссе находятся звездчатые макрофаги (клетки Купфера) и жиронакапливающие клетки (клетки Ито). В порталных областях (триадах) расположены желчные протоки, ветви печеночной артерии и воротной вены, лимфатические сосуды. Портальные области окружены терминальными (пограничными) пластинками, состоящими из гепатоцитов. Желчь течет от центра дольки к её периферии по желчным канальцам (межклеточным пространствам между гепатоцитами) в проточки Геринга, из которых она поступает в желчные протоки порталных областей.

Портальная долька

На гистологическом препарате печени порталная долька представляет собой треугольник, на вершинах которого расположены центральные вены, а в центре — порталная область (триада). Выделение порталной дольки основано на сопоставлении путей кровотока и выведения желчи.

Ацинус Раппапорта (печеночный ацинус)

На гистологическом препарате печени ацинус Раппапорта имеет ромбовидную форму: длинная ось — линия, соединяющая соседние центральные вены, короткая ось — линия, соединяющая соседние порталные области. Выделение печеночного ацинуса основано на сопоставлении путей кровотока и выведения желчи.

ЖЕЛЧНЫЙ ПУЗЫРЬ

Желчный пузырь связан с печенью посредством пузырного протока, который соединён с общим печеночным протоком.

Эпителий

Желчный пузырь выстлан однослойным цилиндрическим эпителием, имеющим щеточную каёмку.

Собственная пластинка слизистой оболочки

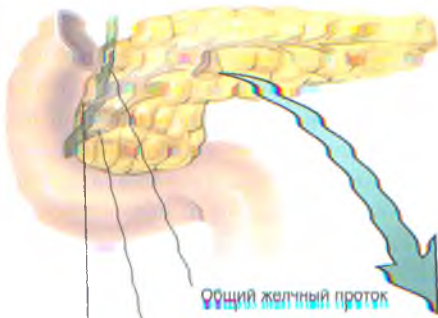
Слизистая оболочка за счёт хорошо развитой собственной пластинки собрана в многочисленные складки, которые исчезают при наполнении пузыря. Часто встречается проникновение эпителия в собственную пластинку — полости Рокитанского–Ашоффа (эпителиальные дивертикулы).

Мышечная оболочка

Мышечная оболочка представлена косоориентированным слоем пучков гладкомышечных клеток.

Серозная оболочка

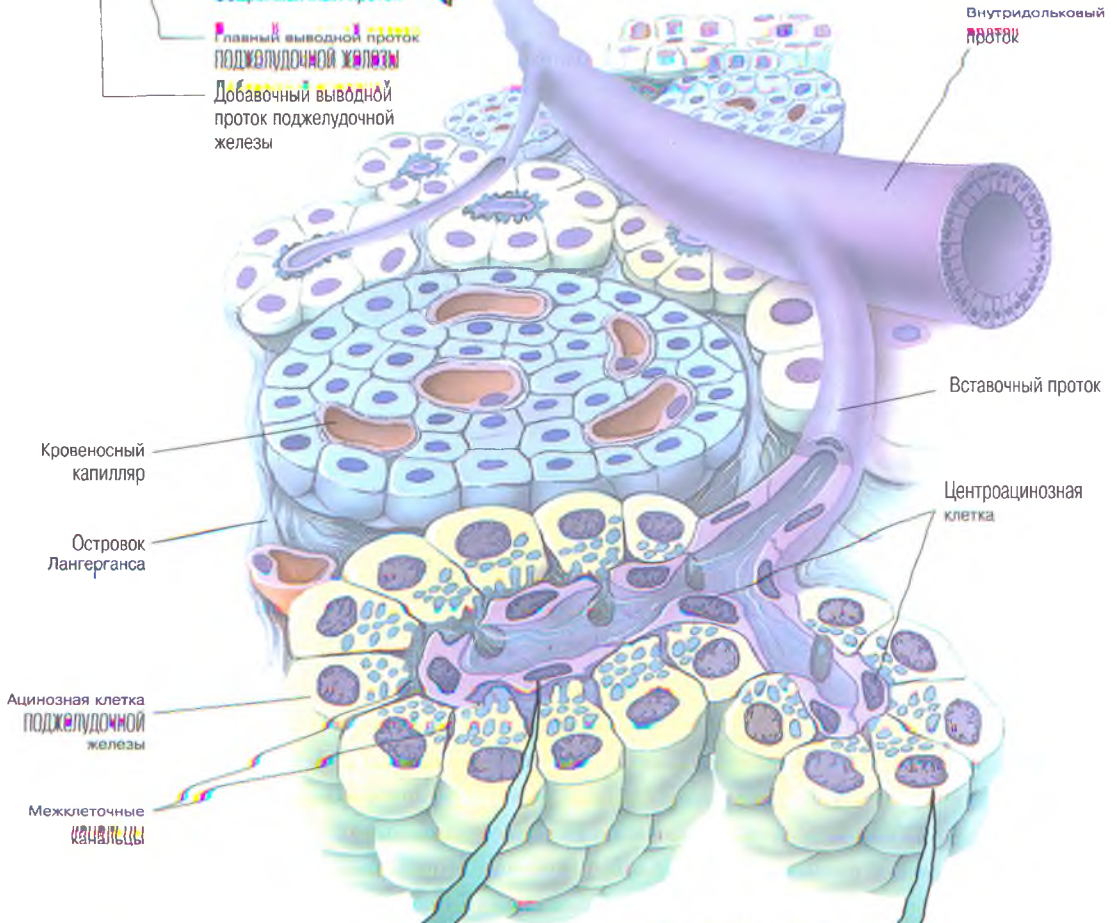
Одной стороной желчный пузырь при помощи адвентициальной оболочки прикреплён к печени, в то время как другая его сторона, обращённая в полость брюшины, покрыта серозной оболочкой.



Общий желчный проток
 Главный выводной проток поджелудочной железы
 Добавочный выводной проток поджелудочной железы

Экзокринную функцию поджелудочной железы выполняют **ацинозные**, **центрацинозные** клетки и другие клетки эпителия вставочных протоков. Ацинозные клетки секретируют пищеварительные ферменты, а клетки вставочных протоков выделяют в панкреатический сок щелочной буферный раствор.

Островки Лангерганса (эндокринная часть поджелудочной железы) представлены богато васкуляризованными сферическими скоплениями эндокринных клеток, обильно оплетёнными ретикулярными волокнами. В состав островков Лангерганса входит **пять типов клеток**, которые могут быть дифференцированы друг от друга только с использованием специальных методов окрашивания.



Кровеносный капилляр
 Островок Лангерганса
 Ацинозная клетка поджелудочной железы
 Межклеточные капилляры

Внутридольковый проток
 Вставочный проток
 Центрацинозная клетка



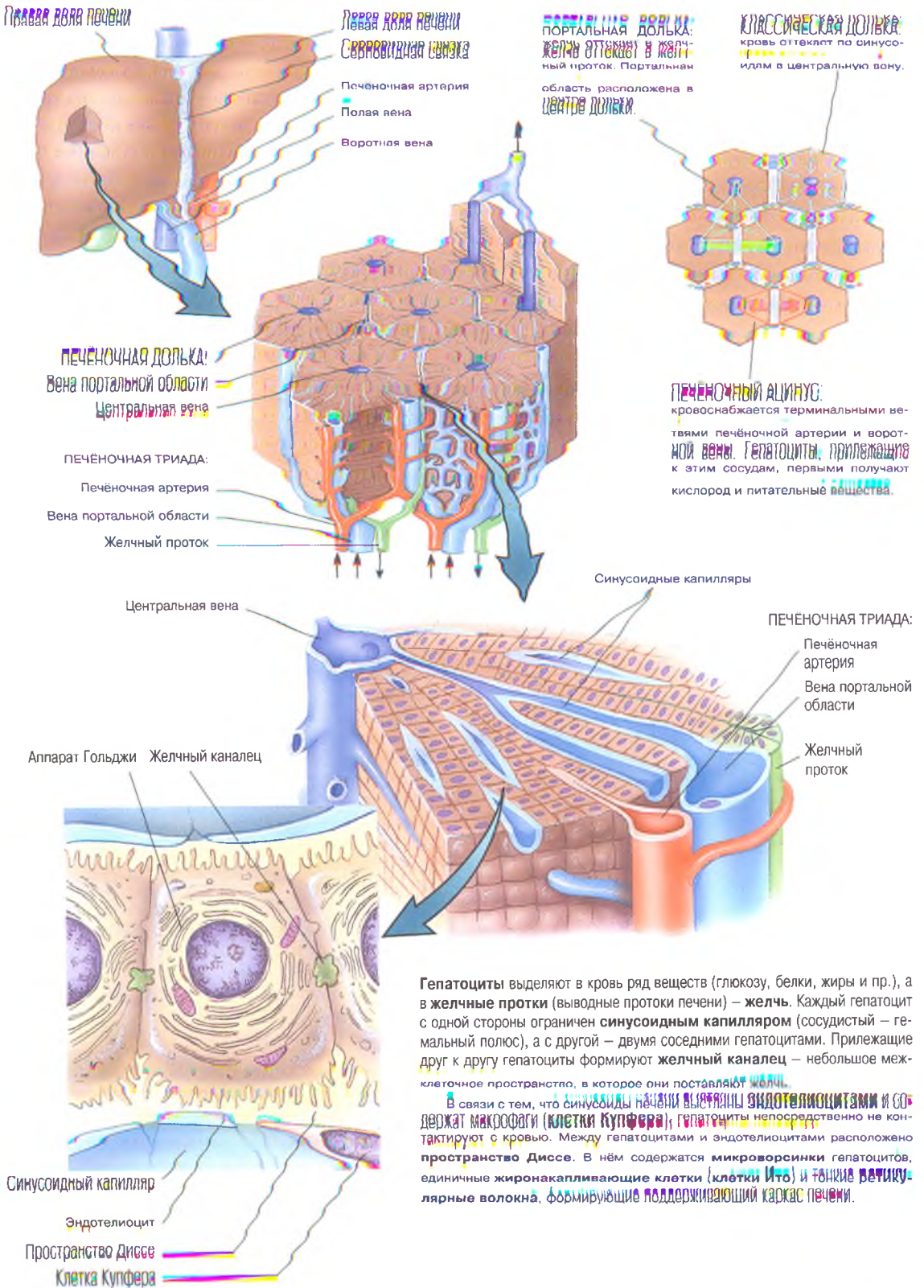
Центрацинозная клетка

Ацинус поджелудочной железы



Гранулы зимогена (позферменты)
 Аппарат Гольджи
 Щероховатая ЭПС

Ацинозная клетка поджелудочной железы



Гепатоциты выделяют в кровь ряд веществ (глюкозу, белки, жиры и пр.), а в желчные протки (выводные протоки печени) – желчь. Каждый гепатоцит с одной стороны ограничен синусоидным капилляром (сосудистый – гемальный полюс), а с другой – двумя соседними гепатоцитами. Прилежащие друг к другу гепатоциты формируют желчный каналец – небольшое межклеточное пространство, в которое они поставляют желчь.

В связи с тем, что синусоиды печени выстланы эндотелиоцитами и содержат макрофаги (клетки Купфера), гепатоциты непосредственно не контактируют с кровью. Между гепатоцитами и эндотелиоцитами расположено пространство Диссе. В нём содержится микроворсинки гепатоцитов, единичные жиронакапливающие клетки (клетки Ито) и тонкие ретикулярные волокна, формирующие поддерживающий каркас печени.

ФОТО 1 Околоушная слюнная железа обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

Околоушная слюнная железа исключительно белковая. От соединительнотканной капсулы в паренхиму железы отходят трабекулы, подразделяющие её на доли. Тонкие прослойки соединительной ткани, проникая в доли, окружают внутридольковые протоки и мелкие кровеносные сосуды. Междольковые протоки и крупные кровеносные сосуды окутаны значительным количеством соединительной ткани. Обратите внимание, что ацинусы в долях тесно прилегают друг к другу.

Вставка. Околоушная слюнная железа обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Рассмотрите, что округлые ядра клеток белковых ацинусов расположены базально. Обратите внимание, что и просветы ацинусов, и мембраны боковых поверхностей клеток (стрелки) видны нечётко. Найдите тонкие прослойки соединительной ткани (остриё стрелки), окружающие каждый ацинус.

ФОТО 3 Подъязычная слюнная железа обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 2. Обратите внимание, что ядра клеток слизистых ацинусов вытянутой формы, гиперхромны, располагаются в базальной части цитоплазмы параллельно базальной мембране. Рассмотрите цитоплазму слизьпродуцирующих клеток. Большая её часть занята мелкими секреторными пузырьками, содержащими муцин (стрелки). В отличие от белковых ацинусов, в слизистых ацинусах отчётливо видны просветы и боковые мембраны секреторных клеток (остриё стрелки). Белковые полулуния состоят из блок-синтезирующих клеток. Ядра этих клеток округлой или овальной формы. Обратите внимание, что мембраны боковых поверхностей этих клеток не различимы.

ФОТО 2 Подъязычная слюнная железа обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

Подъязычная слюнная железа подразделяется на доли и дольки соединительнотканнными перегородками, которые являются опорой для нервов, сосудов и системы выводных протоков железы. Подъязычная слюнная железа является железой смешанного типа, она вырабатывает смешанный (слизисто-белковый) секрет, в котором имеются и слизистые, и белковые компоненты. В цитоплазме слизьпродуцирующих клеток ацинусов видны многочисленные секреторные гранулы, содержащие вязкий «слизистый» секрет, за счёт чего их цитоплазма имеет пенистый вид. Ядра слизистых клеток тёмные, расположены в базальных отделах цитоплазмы параллельно базальной мембране. Многие слизистые ацинусы имеют колпачок из белковых клеток в виде полумесяца — белковые полулуния. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 3.

ФОТО 4 Подчелюстная слюнная железа обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

Подчелюстная слюнная железа, также как и подъязычная, вырабатывает смешанный белково-слизистый секрет. Снаружи она также покрыта соединительнотканной капсулой, от которой в паренхиму железы отходят трабекулы, подразделяющие её на доли и дольки. Однако в их строении имеются и отличия. Так, в паренхиме подчелюстной слюнной железы, в отличие от подъязычной, белковые ацинусы преобладают над смешанными концевыми отделами (слизистый ацинус + белковое полулуние). Белковые и слизистые ацинусы легко отличить друг от друга. Кроме того, система выводных протоков подчелюстной слюнной железы, в отличие от таковой в подъязычной железе, хорошо выражена и сильно ветвится. У клеток выводных протоков цитоплазма бледная, ядра круглые. Просветы выводных протоков, в отличие от просветов концевых отделов, крупнее и более чётко выражены.

Вставка. Подчелюстная слюнная железа обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Рассмотрите клетки смешанного концевого отдела слюнной железы. Сравните цитоплазму белковых и слизьсекретирующих клеток: у клеток белкового полулуния цитоплазма имеет зернистый вид, в то время как у клеток, секретирующих слизь, она «пенистая».

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

до	ацинус	ИВ	междольковый проток	SA	белковые ацинусы
КВ	кровеносный сосуд	L	просвет	SD	белковое полулуние
СТ	соединительная ткань	до	долька	T	трабекулы
П	просвет	МА	слизистые ацинусы		
ИВ	внутридольковый проток	я	ядро		



ФОТО 1

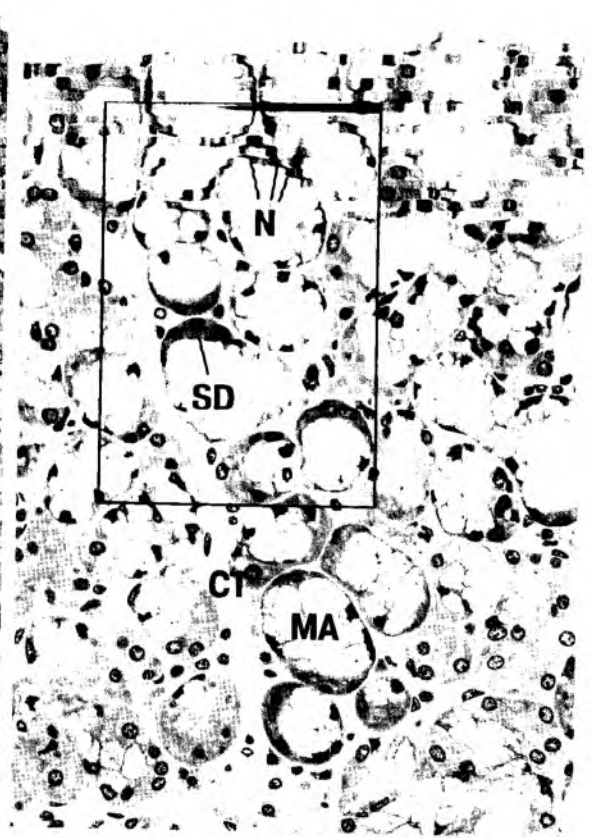


ФОТО 2

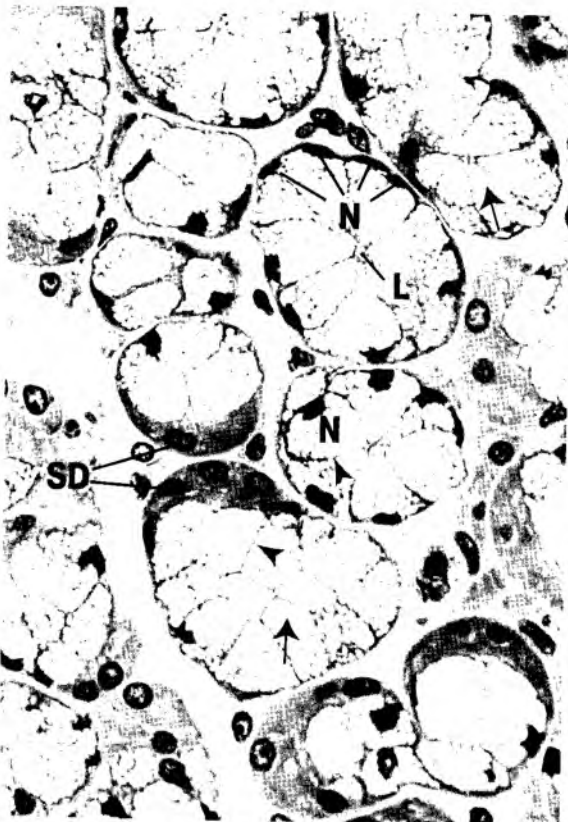


ФОТО 3

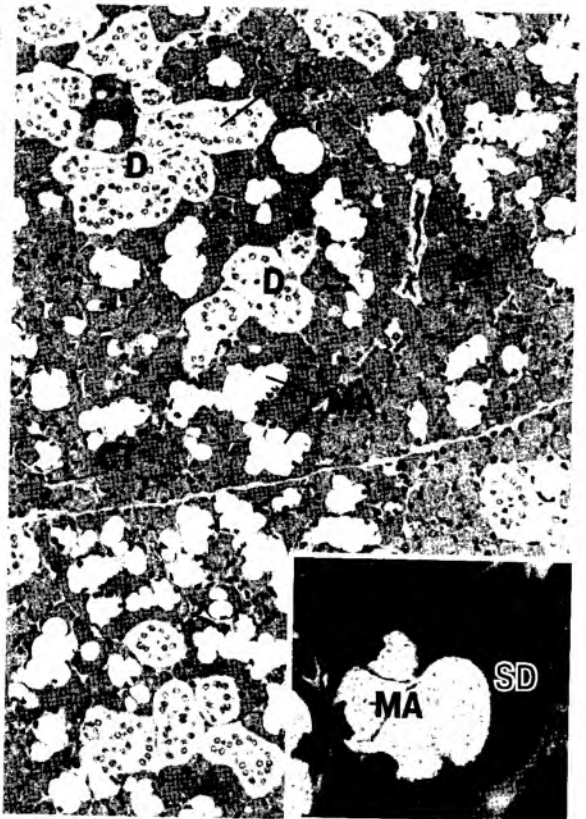


ФОТО 4

ФОТО 1 Поджелудочная железа человека. Заливка в парафин. × 132

В состав поджелудочной железы входят и экзокринные, и эндокринные компоненты. Экзокринная часть составляет основную массу железы и имеет строение сложной альвеолярной железы, продуцирующей белковый секрет. Поджелудочная железа разделена на дольки прослойками соединительной ткани. Экзокринные ацинусы состоят из клеток пирамидной формы с округлыми ядрами. В центре ацинуса расположены центроацинозные клетки, которые являются эпителиальной выстилкой наименьших выводных протоков — вставочных протоков. Эндокринная часть поджелудочной железы представлена обильно васкуляризированными мелкими округлыми скоплениями клеток — островками Лангерганса, расположенными диффузно среди экзокринных ацинусов. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 2.

ФОТО 2 Поджелудочная железа человека. Заливка в парафин. × 270

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 1. Обратите внимание, что соединительнотканые перегородки между долями довольно широкие, в междольковых областях — очень тонкие. Трапециевидная форма (стрелка) клеток белковых ацинусов видна четко. Найдите в центре ацинусов центроацинозные клетки, которые входят в состав самых мелких выводных протоков железы — вставочных протоков.

ФОТО 3 Поджелудочная железа обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Использование в качестве заливочной среды пластмассы позволяет демонстрировать морфологию ацинуса поджелудочной железы. Ацинусы имеют округлую форму, их клетки трапециевидные, с округлыми ядрами, контуры четкие (стрелки). Цитоплазма базальной части клетки (острие стрелки) однородна, в то время как в апикальной части цитоплазмы определяются многочисленные гранулы зимогена. Центроацинозные клетки могут быть распознаны как по местоположению в ацинусе, так и по более бледному ядру и цитоплазме чем у клеток ацинуса.

Вставка. Поджелудочная железа обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Рассмотрите центроацинозную клетку, бледное ядро которой легко отличимо от близлежащих ядер клеток ацинуса.

ФОТО 4 Островки Лангерганса поджелудочной железы обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

Островки Лангерганса (эндокринный участок поджелудочной железы) представляют собой округлые скопления клеток, диффузно расположенные в толще экзокринной части железы. Со всех сторон каждый островок окружён белковыми ацинусами. Островки Лангерганса обильно кровоснабжаются за счёт кровеносных сосудов, расположенных в соединительнотканых элементах экзокринной части поджелудочной железы.

Вставка. Островки Лангерганса поджелудочной железы обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Рассмотрите обильное кровоснабжение островков Лангерганса. В состав островков входят α-, β-, G- и δ-клетки. При использовании обзорных окрасок эти клетки имеют сходную морфологию, их можно отличить друг от друга только при помощи специальных методов окраски. У человека в островках Лангерганса β-клетки самые многочисленные, они расположены, как правило, в центре островка, в то время как α-клетки находятся по его периферии. У обезьяны расположение α- и β-клеток в островках Лангерганса противоположно их расположению у человека.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

Ас	ацинус	СТ	соединительнотканые перегородки	Я	ядро
В	вставочный проток	И	островки Лангерганса	РБС	артериолы
З	гранулы зимогена			Г	гранула зимогена



ФОТО 1

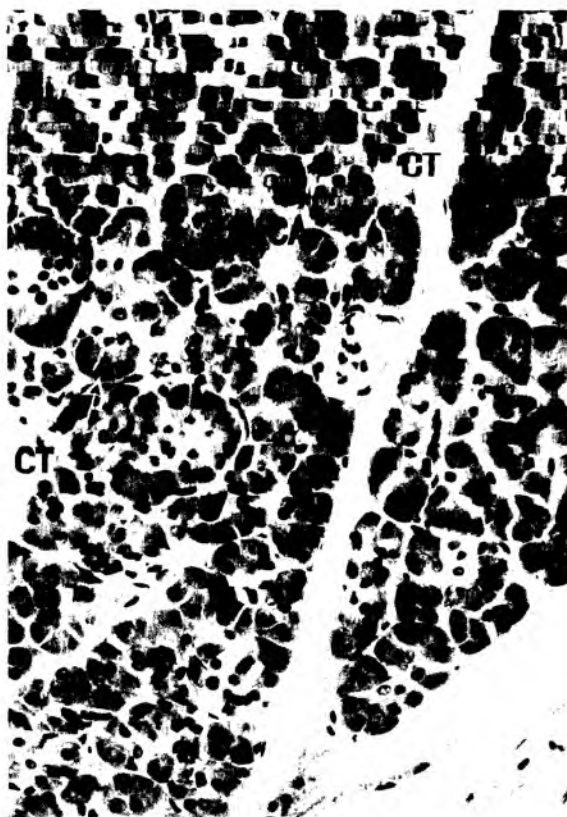


ФОТО 2

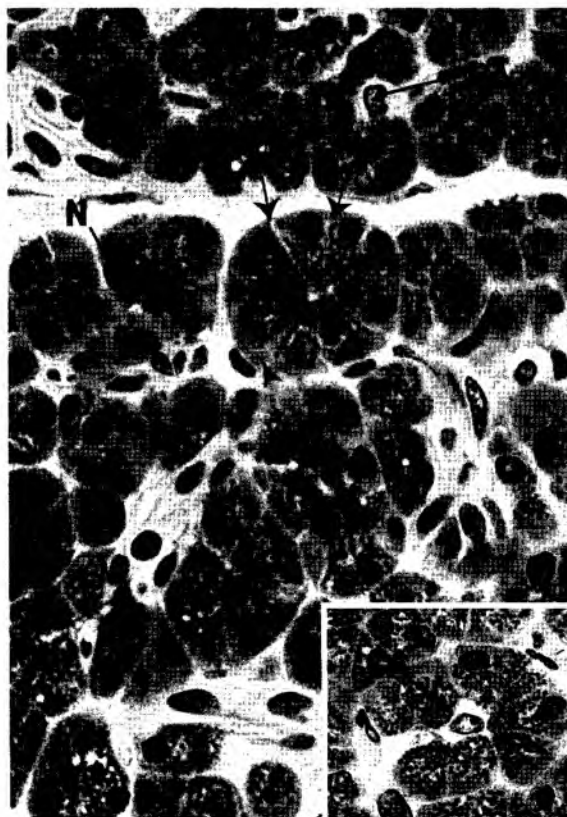


ФОТО 3

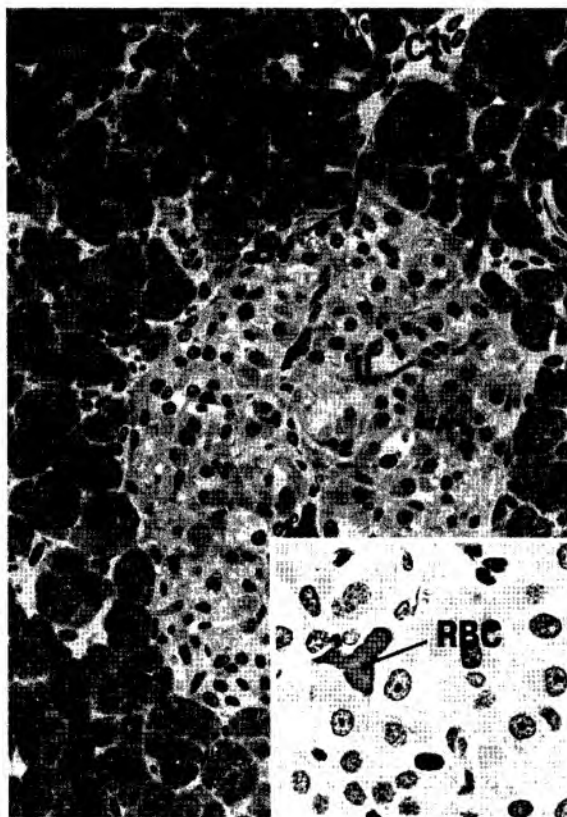


ФОТО 4

ФОТО 1 Печень свиньи. Заливка в парафин. × 14

Снаружи печень окружена соединительнотканной глиссоновой капсулой, от которой в глубину паренхимы печени отходят прослойки соединительной ткани, разделяющие её на более или менее правильные шестиугольные участки — классические дольки. Кровеносные, лимфатические сосуды и желчные протоки проходят в соединительнотканых перегородках печени в направлении вершин классических долек, образуя портальные области. Желчь поступает из долек в междольковые протоки, в то время как кровь движется в противоположном направлении — от портальных областей вглубь долек. В дольках кровь течёт по синусоидным капиллярам в центральную вену, расположенную в центре классической дольки.

ФОТО 3 Печень обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

Центральная вена (конечная ветвь печёночной вены) собирает кровь из синусоидных капилляров печёночной дольки и передаёт её поддольковым (собирательным) венам. Печёночные балки и синусоидные капилляры отходят от центральной вены радиально, как спицы в колесе. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 4.

ФОТО 2 Печень собаки. Заливка в парафин. × 132

В портальных областях печени расположены терминальные ветви печёночной артерии и воротной вены. Обратите внимание, что вена намного крупнее артерии и её стенка по сравнению с просветом очень тонкая. В портальной области также присутствуют желчные протоки и ветви лимфатических сосудов. Желчные протоки могут быть распознаны по эпителиальной выстилке, представленной либо кубическим, либо цилиндрическим эпителием. Обратите внимание, что у собаки, в отличие от свиньи, прослойки соединительной ткани на границах классических печёночных долек не выражены, хотя портальные области окружены соединительной тканью. Печёночные балки и синусоиды отходят от портальных областей.

ФОТО 4 Печень обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 3. Обратите внимание, что просвет центральной вены выстлан эндотелием (однослойным плоским эпителием), который тесно связан с эндотелиальной выстилкой синусоидных капилляров печени, представляющих собой извитые сосудистые каналы, свободно сообщающиеся между собой. Рассмотрите также, что печёночные балки состоят из двух слоёв гепатоцитов, при этом каждая балка граничит с синусоидными капиллярами.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BD	желчный проток	HA	печёночная артерия	PL	балки гепатоцитов
CV	центральная вена	Lo	долька	PV	воротная вена
Ep	эпителий	LP	печёночная балка	S	септа
CS	глиссонова капсула	LV	лимфатический сосуд	Si	синусоидный капилляр
ii	глисты	PA	портальная область		

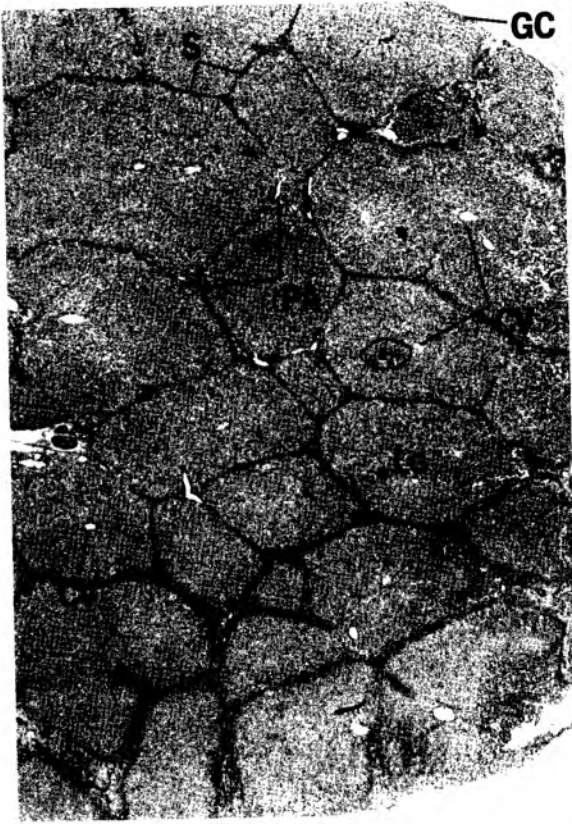


ФОТО 1

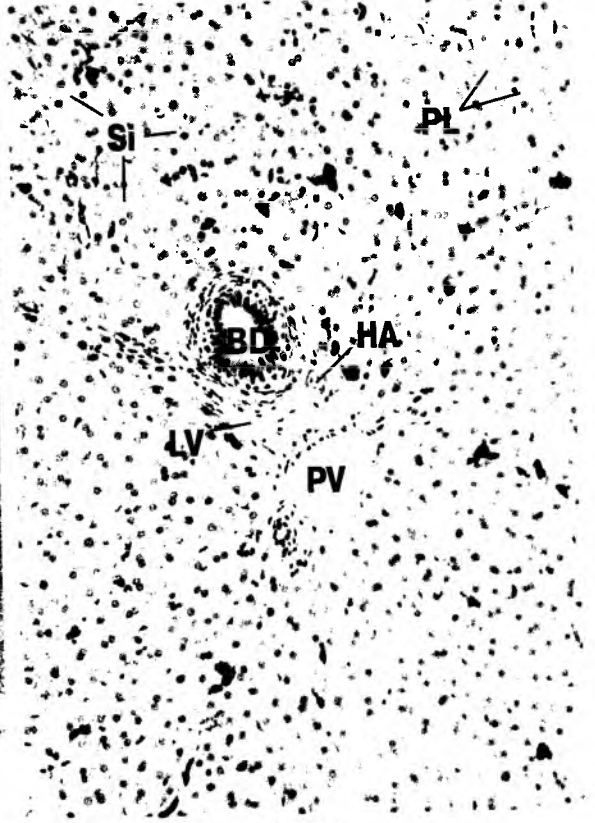


ФОТО 2

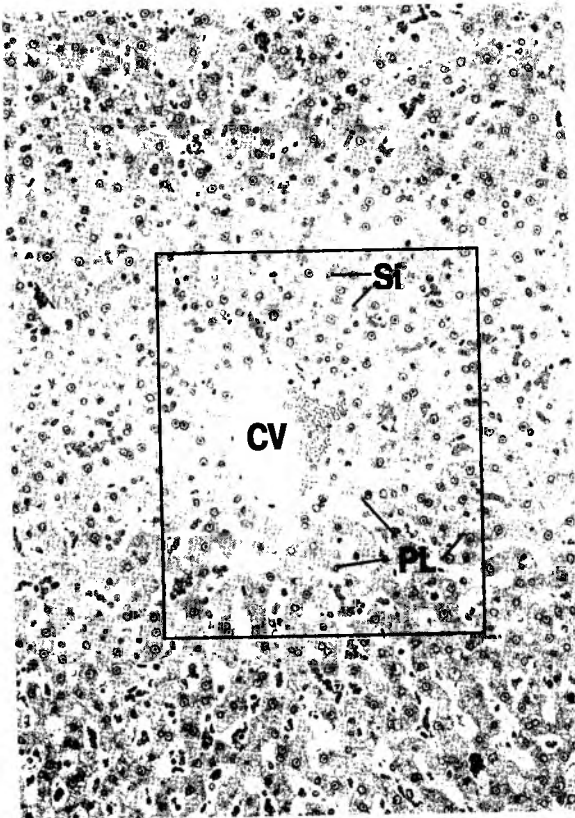


ФОТО 3

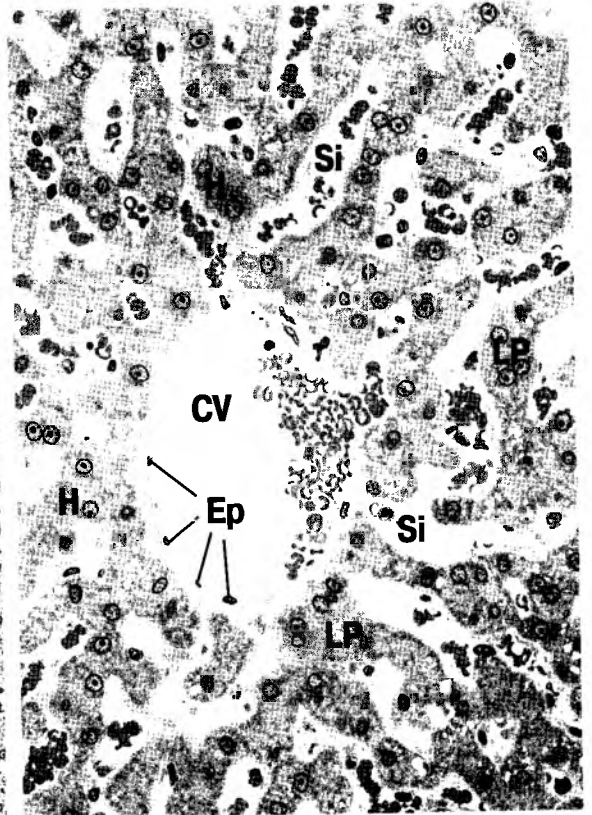


ФОТО 4

ФОТО 1 Печень обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

На этой микрофотографии при большем увеличении представлены печёночные балки. Обратите внимание, что гепатоциты имеют полигональную форму. Каждый гепатоцит имеет одно или два, а в отдельных случаях и три ядра. Балки гепатоцитов окружают синусоидные капилляры, которые выстланы эндотелиоцитами, гепатоциты не имеют прямого контакта с кровью. Пространство между эндотелиальными клетками синусоидов и гепатоцитами (пространство Диссе), видно плохо, так как его размеры находятся на грани разрешающей способности светового микроскопа.

Вставка. Печень человека. Заливка в парафин. × 540

На этой микрофотографии отчётливо видны клеточные мембраны гепатоцитов. Обратите внимание, что между гепатоцитами имеются мелкие межклеточные пространства (стрелки) — желчные каналцы, по которым желчь движется к периферии дольки печени.

ФОТО 3 Опорожнённый желчный пузырь человека. Заливка в парафин. × 132

Жёлчный пузырь — грушевидный полый орган, который накапливает и концентрирует желчь. Хотя гистологическое строение желчного пузыря относительно простое, оно изменяется в зависимости от степени наполнения пузыря желчью. Слизистая оболочка опорожнённого желчного пузыря собрана в многочисленные складки (стрелки), напоминающие железистые структуры. Однако внимательное рассмотрение слизистой оболочки выявляет, что все клетки однослойного призматического эпителия идентичны друг другу. Рыхлая волокнистая соединительная ткань, образующая собственную пластинку слизистой оболочки, располагается под эпителием. Обратите внимание, что мышечная пластинка слизистой оболочки отсутствует. Снаружи соединительная ткань окружена гладкими миоцитами мышечной оболочки. Самой наружной оболочкой желчного пузыря является серозная либо адвентициальная оболочка. Область, сходная области, ограниченной рамкой, представлена на фото 4.

ФОТО 2 Печень. Заливка в парафин. × 540

Макрофаги печени (клетки Купфера) расположены в синусоидных капиллярах печени. Эти клетки крупнее эндотелиальных и могут быть распознаны по содержащемуся в их цитоплазме фагоцитированному материалу. Клетки Купфера могут выявляться путём внутривенного введения в организм животного туши, что демонстрирует данный препарат. Обратите внимание, что некоторые клетки видны как крупные чёрные тени, так как они переполнены фагоцитированными частичками туши (звёздочка), в то время как другие клетки содержат лишь незначительное их количество (остриё стрелки). Обратите внимание также на то, что эндотелиоциты синусоидных капилляров не содержат туши. Это, вероятно, свидетельствует о том, что эндотелиоциты не способны к фагоцитозу.

ФОТО 4 Желчный пузырь человека. Заливка в парафин. × 540

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 3. Обратите внимание, что эпителий состоит из одинаковых высоких призматических клеток, ядра которых расположены базально. Боковые мембраны эпителиальных клеток видны в некоторых участках (стрелки), щётчатая каёмка на апикальной поверхности клеток при окраске препарата гематоксилином и эозином обычно не видна. Обратите внимание также и на то, что базальная мембрана, отделяющая эпителий от подлежащей рыхлой волокнистой соединительной ткани, относительно толстая.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BM	базальная мембрана	КС	клетка Купфера	Si	синусоидный капилляр
CT	соединительная ткань	CP	печёночная балка	SM	гладкая мышца
EP	эпителий	N	ядро		
HC	гепатоцит	EC	эндотелиоцит		

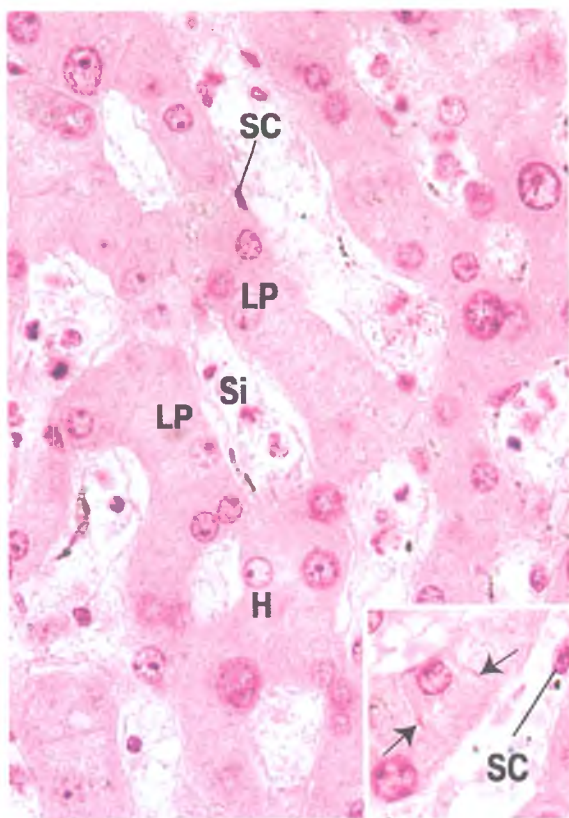


ФОТО 1

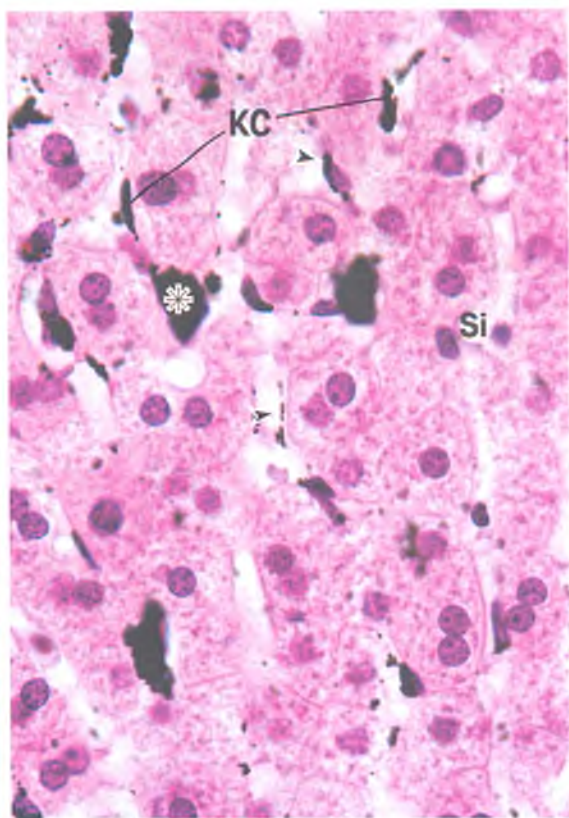


ФОТО 2

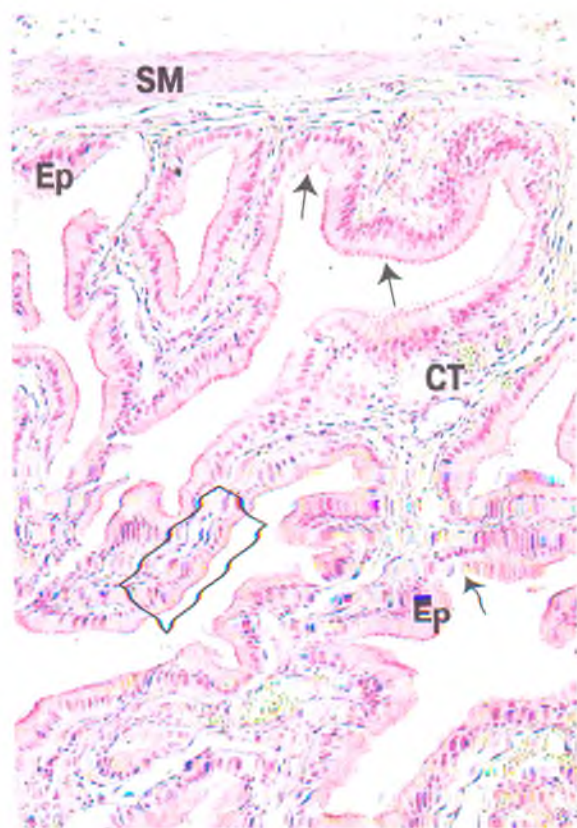


ФОТО 3

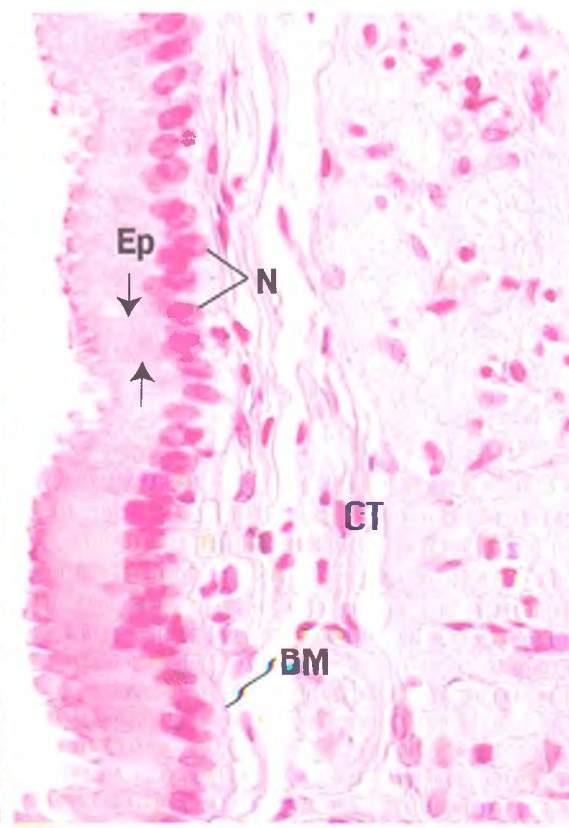


ФОТО 4

ФОТО 1 Подъязычная слюнная железа человека. Электронная микроскопия. × 4 050

Подъязычная слюнная железа человека состоит главным образом из смешанных ацинусов, представляющих собой слизистые ацинусы, на поверхности которых расположены белковые полулуния. Цитоплазма слизистых клеток содержит многочисленные нитевидные тельца и секреторные гранулы, которые

в препарате кажутся оптически пустыми (звёздочки). Белковые клетки отличаются от слизистых клеток более бледной цитоплазмой и наличием в ней электронноплотных секреторных гранул (стрелки). Обратите внимание на миоэпителиальные клетки, которые своими отростками (острие стрелки) окружают ацинус (предоставлено А. Riva).

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

ac	белковые клетки	mye	миоэпителиальные клетки
l	нитевидные тельца	mu	слизистые клетки

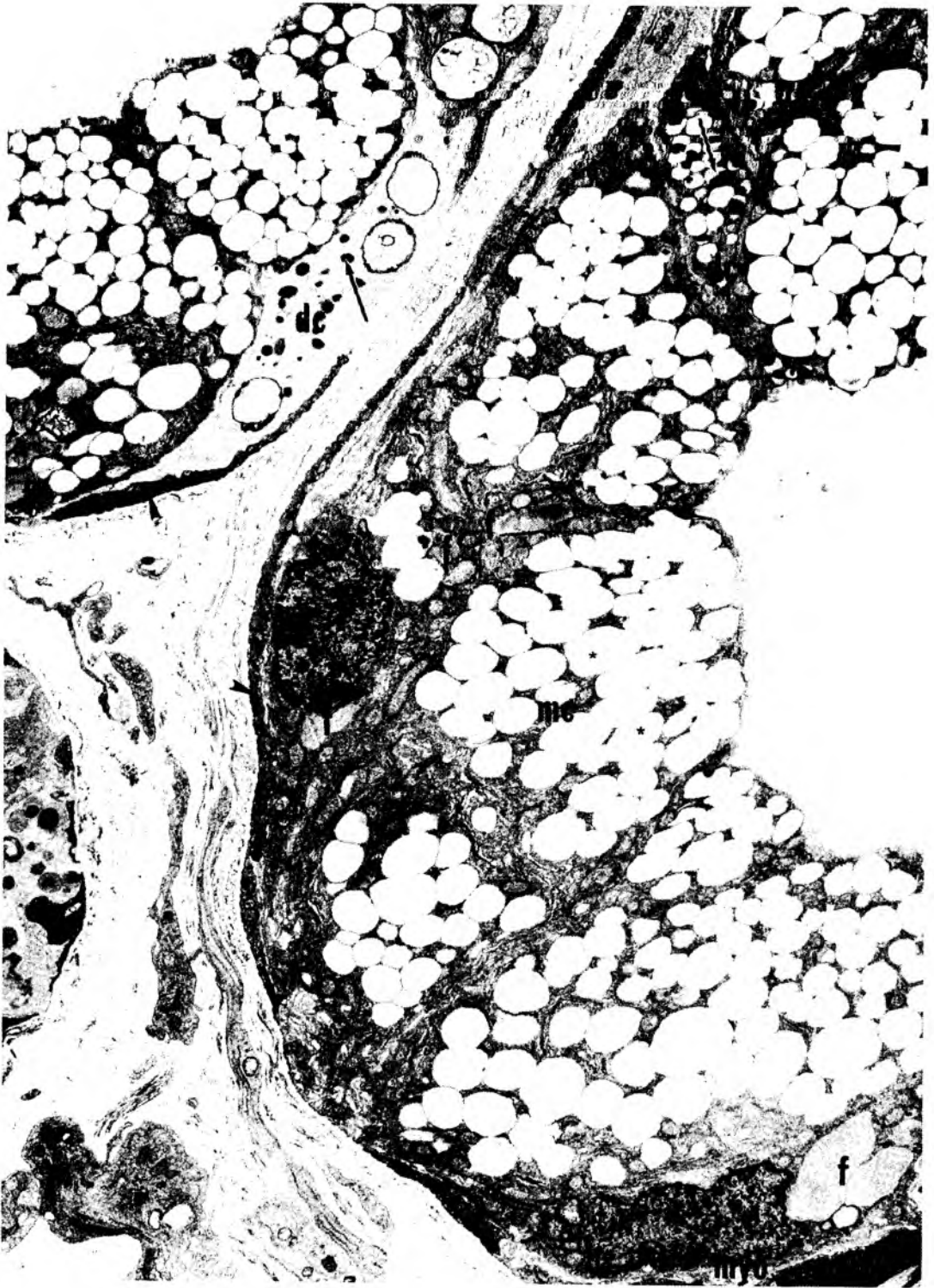


ФОТО 1

ФОТО 1 Печень мыши. Электронная микроскопия. × 11 255

На этой электронограмме представлены две поверхности гепатоцита: одна граничит с синусоидным капилляром, другая представляет собой контакт двух гепатоцитов (стрелки). На поверхности, обращённой к синусоидному капилляру, гепатоцит имеет микроворсинки, которые выходят в пространство Диссе, где видны эндотелиальные клетки перфори-

рованного синусоидного капилляра (остриё стрелки). В зоне контакта двух гепатоцитов определяются желчные каналцы — межклеточные пространства, изолированные плотными контактами. В цитоплазме гепатоцитов содержатся многочисленные органеллы: митохондрии, шероховатая и гладкая ЭПС, аппарат Гольджи, лизосомы и включения в виде зёрен гликогена и липидных капель. В правом углу фотографии видно ядро одного из гепатоцитов.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BC	желчные каналцы (капилляры)	mv	микроворсинки	sD	пространство Диссе
g	зёрна гликогена	N	ядро	Si	синусоидный капилляр
l	липидные капли	OC	плотные соединения		
m	митохондрии	rER	шероховатая ЭПС		
		SC	эндотелиоцит		

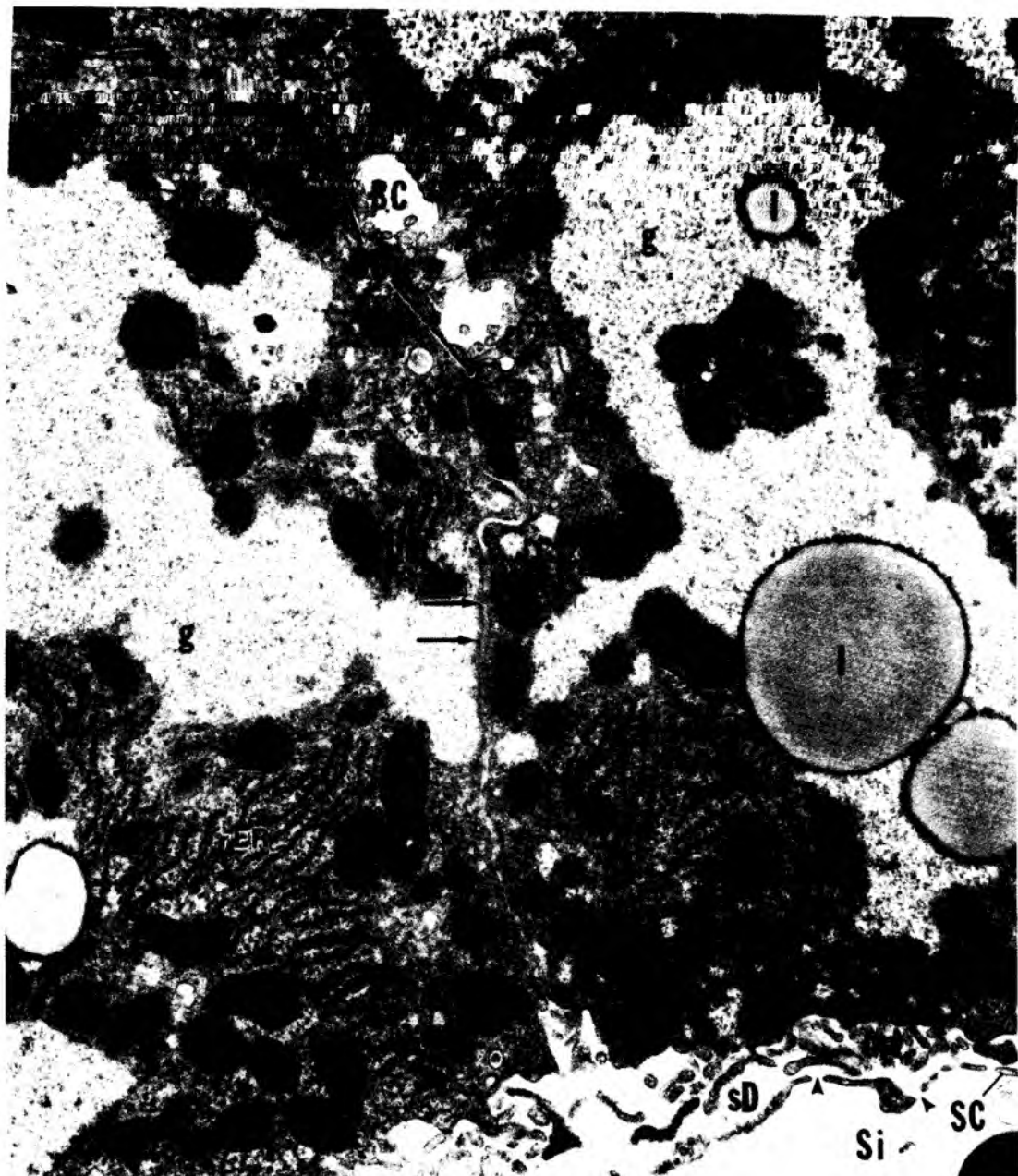


ФОТО 1

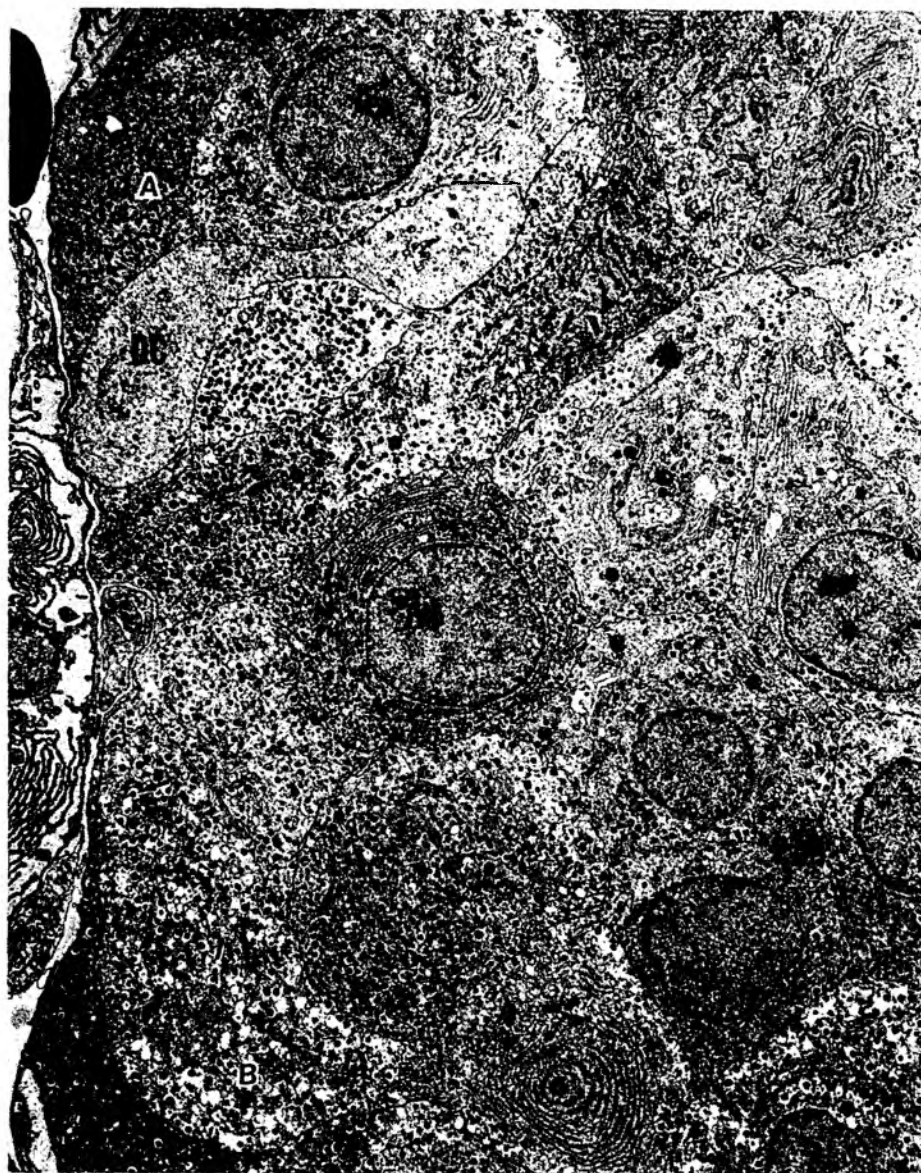


ФОТО 1 Островок Лангерганса поджелудочной железы кролика. Электронная микроскопия. $\times 3\,578$

В состав островков Лангерганса входит четыре типа клеток: α -, β -, δ - и ϵ -клетки. β -клетки — самые многочисленные секреторные клетки островка Лангерганса. Они могут быть распознаны по наличию в их цитоплазме многочисленных секреторных гранул. Центральная часть этих гранул плотная (кристаллоид), окружена светлой зоной (стрелки). α -клетки — вторые по численности секреторные клетки островка Лангер-

ганса. В их цитоплазме также имеются многочисленные секреторные гранулы. Однако выделение в них как в гранулах β -клеток центральной (кристаллоид) и периферической (прозрачной) зон затруднительно. δ -клетки — самые немногочисленные секреторные клетки островка Лангерганса. Их цитоплазма так же, как и цитоплазма других секреторных клеток, имеет секреторные гранулы, при этом их электронная плотность намного меньше, чем у предыдущих двух типов клеток [Sato T., Herman L. *Am J Anat* 161:71–84, 1981].

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

A α -клетки

B β -клетки

DC δ -клетка

Мочевыделительная система

В состав мочевыделительной системы входят почки, мочеточники, мочевого пузыря и мочеиспускательный канал. Мочевыделительная система образует мочу, участвует в регуляции артериального давления, количества жидкости в организме, кислотно-щелочного баланса, а также синтезирует и секретирует некоторые гормоны.

Функциональной единицей почки является нефрон (схема 16-1), который продолжается в собирательную трубочку. При этом нефрон и собирательная трубочка имеют различные источники эмбрионального развития.

ПОЧКА

Почки — парный орган бобовидной формы, имеющий выпуклый и вогнутый края. Вогнутый край называют воротами почки, именно здесь в почку входят артерии и нервы, а выходят мочеточник, вены и лимфатические сосуды. Паренхиму почки подразделяют на корковое и мозговое вещество.

В корковом веществе почки выделяют корковый лабиринт и мозговые лучи. Мозговое вещество состоит из 10–18 почечных пирамид, верхушки которых — сосочки — выступают в полость чашечек. На вершине каждого сосочка имеется решётчатое поле — участок, на котором открываются 15–20 сосочковых протоков (протоки Беллини). Каждая почечная пирамида составляет почечную долю. Мозговое вещество, расположенное между соседними почечными пирамидами, называют почечным столбом (столб Бертена). В кору почек вдаются цилиндрические участки мозгового вещества (мозговые лучи), ограничивающие почечные пирамиды и формирующие ядро почечной доли.

Чтобы понять гистофизиологию почки, следует разобраться в её кровоснабжении. Каждую почку кровоснабжает почечная артерия, являющаяся ветвью брюшной аорты. В воротах почки почечная артерия делится на несколько

ветвей, которые, входя в почку, в свою очередь ветвятся, давая начало междольковым артериям.

В почечных столбах между соседними пирамидами на границе коркового и мозгового вещества междольковые артерии делятся на дуговые артерии, идущие к основанию почечной пирамиды. Мелкие междольковые артерии, являющиеся ветвями дуговых артерий, входят в корковый лабиринт (примерно по центру между соседними мозговыми лучами) и достигают капсулы почки. Междольковые артерии дают ответвления — приносящие артериолы, формирующие капиллярное сплетение — сосудистый клубочек. Капсула Шумлянского–Боумена охватывает сосудистый клубочек.

Капсулу Шумлянского–Боумена и клубочек называют почечным (мальпигиевым) тельцем (схема 16-2). Выносящие артериолы клубочка, проходя в корковом веществе, формируют вокругканальцевую (перитубулярную) капиллярную сеть, в мозговом веществе почек они дают начало прямым артериолам.

Интерстиций коркового лабиринта и капсула дренируются междольковыми венами, большинство из которых впадает в дуговые вены — венозные ветви междольковых вен. Кровь из междольковых вен поступает в почечную, а затем и в нижнюю полую вену.

Нефрон

По месту расположения почечных телец в корковом веществе почки выделяют два типа нефронов: корковые и околомозговые (юкстамедуллярные). Юкстамедуллярные нефроны имеют длинные тонкие сегменты петли Генле, участвующие в создании градиента концентрации солей в мозговом веществе почки, благодаря чему формируется гипертоническая моча.

Нефрон начинается слепо, так называемой капсулой Шумлянского–Боумена. Внутренний висцеральный листок капсулы выстлан отростчатыми клетками — подоцитами. Отростки подоцитов — первичные (цитоподии, цитотрабекулы), но главным образом вторичные,

третичные и их терминальные ветви (педикулы) — охватывают капилляры клубочка. Эти капилляры перфорированы, т.е. в цитоплазме их эндотелиальных клеток имеются крупные (до 60–90 нм) поры, а также содержат фенестры, закрытые диафрагмой.

Между подоцитами и эндотелиальными клетками кровеносного капилляра расположена толстая базальная мембрана. Пространства между соседними педикулами подоцита, так называемые фильтрационные щели, закрыты тонкими щелевыми диафрагмами, которые тянутся от одной педикулы до соседней. В интерстициальном пространстве клубочка расположены внутриклубочковые мезангиальные клетки и синтезированный ими межклеточный матрикс.

Первичная моча, фильтруемая из капилляров клубочка, поступает в боуменово (мочевое) пространство, а затем в извитой проксимальный каналец. Однослойный плоский эпителий париетального листка капсулы Шумлянско-Боумена в области шейки извитого проксимального канальца переходит в однослойный кубический эпителий.

На своей апикальной поверхности клетки проксимального извитого канальца имеют хорошо выраженную щёточную каёмку (микроворсинки). Боковые поверхности цитолеммы этих клеток формируют многочисленные интердигитации с соседними клетками. Цитолемма базальной поверхности клеток проксимального извитого канальца имеет выраженную складчатость (базальный лабиринт). В цитоплазме этих складок содержатся многочисленные митохондрии, за счёт чего в световом микроскопе эти части клеток имеют исчерченный вид (базальную исчерченность).

Прямой участок (прямая часть) проксимального канальца, называемый также толстым нисходящим сегментом петли Генле, имеет сходное строение с извитым участком. При этом щёточная каёмка клеток в дистальном участке прямого канальца, где он переходит в тонкий нисходящий сегмент петли Генле, становится короче.

Тонкий нисходящий сегмент петли Генле околосозговых нефронов тянется до верхушки мозговой пирамиды, где формирует U-образную петлю и в виде тонкого восходящего сегмента петли Генле поднимается в корковое вещество. Тонкий сегмент петли Генле выстлан одним слоем плоских эпителиальных клеток (I–IV типов), структура которых различается в зависимости от степени проницаемости воды, по числу органелл и сложности плотных межклеточных соединений. Эпителиальные клетки I типа определяются только в корковых нефро-

нах, тогда как клетки II–IV типов — в околосозговых нефронах.

Толстый восходящий сегмент петли Генле, называемый дистальным прямым канальцем, выстлан одним слоем кубических клеток, имеющих сходное строение с клетками дистального извитого канальца, которые контактируют с приносящей и выносящей артериолами клубочка и формируют так называемое плотное пятно, представленное тонкими низко призматическими клетками, ядра которых тесно прилегают друг к другу.

Клетки плотного пятна, находясь в тесной связи с измененными гладкомышечными клетками (юкстагломерулярными клетками) приносящей и выносящей артериол клубочка, формируют юкстагломерулярный аппарат. Часто к составу юкстагломерулярного аппарата относят и внеклубочковые юкставаскулярные мезангиальные клетки (клетки Гурмаггита), называемые также кружевными клетками.

Собирательная трубочка

Несколько дистальных извитых канальцев впадают в собирательную трубочку, которая в верхней (корковой) части выстлана однослойным кубическим эпителием, а в нижней (мозговой) части — призматическим эпителием. Мембраны боковых поверхностей эпителиоцитов собирательных трубочек в световом микроскопе видны отчётливо. Проходя из мозговых лучей коры в почечные пирамиды, собирательные трубочки, сливаясь, формируют протоки Беллини, открывающиеся в решётчатом поле сосочка пирамидки почки.

Сформированная почками моча по протокам Беллини выделяется в малую чашечку, из которой она последовательно поступает в большую чашечку, почечную лоханку, а затем в мочеточник. Слизистая оболочка мочевыводящих путей представлена переходным эпителием и собственной пластинкой слизистой оболочки (рыхлой волокнистой соединительной тканью). Под слизистой оболочкой располагаются мышечная оболочка (два циркулярных слоя пучков гладких миоцитов — внутренний продольный и наружный циркулярный) и адвентициальная оболочка (рыхлая волокнистая соединительная ткань).

ВНЕПОЧЕЧНЫЕ МОЧЕВЫВОДЯЩИЕ ПУТИ

В состав внепочечных мочевыводящих путей входят мочеточники, мочевой пузырь и мочеис-

пускательный канал. **Мочеточники** и мочевого пузыря имеют сходное строение, выстланы переходным эпителием. Под эпителием мочеточников расположена собственная пластинка слизистой оболочки, представленная рыхлой волокнистой соединительной тканью. Кнаружи от собственной пластинки расположены подслизистая и мышечная оболочки. В верхней и средней трети мочеточника мышечная оболочка представлена двумя слоями пучков гладкомышечных клеток: **внутренним продольным** и **наружным циркулярным**. В нижней трети мочеточника имеется третий слой гладкомышечных клеток — **наружный продольный**.

Эпителиальная выстилка мочевыводящих путей и мочевого пузыря непроницаема для мочи. Чтобы играть роль барьера, цитолемма клеток поверхностного слоя переходного эпителия более толстая, чем у клеток нижележащих слоёв. Поскольку переходный эпителий мочевого пузыря выстилает поверхность, площадь которой постоянно меняется, апикальная цитолемма клеток поверхностного слоя имеет складки и шестиугольные решётчатые структуры — **бляшки**. Складчатость цитолеммы определяется на границах соседних клеток, тогда как в

центральных плоских областях субцитолеммально располагаются **везикулы**, которые, вероятно, сливаются с цитолеммой по мере наполнения мочевого пузыря.

Соединительная ткань, лежащая под эпителием мочевого пузыря, представляет собой собственную пластинку слизистой оболочки и подслизистую основу, переходящие друг в друга без чёткой границы. Снаружи располагаются три слоя пучков гладких мышц (наружный и внутренний продольные и наружный циркулярный), сильно переплетённых между собой, за счёт чего в некоторых участках мочевого пузыря они различаются с трудом.

Мочеиспускательный канал у мужчин и у женщин отличается не только по функции и длине, но и по строению его эпителиальной выстилки. Собственная пластинка слизистой оболочки мочеиспускательного канала у обоих полов представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью, в которой содержатся слизистые уретральные железы (**Литтре** — у мужчин и **Скана** — у женщин). Секрет **интраэпителиальных** и слизистых уретральных желез смазывает выстилку мочеиспускательного канала, облегчая пассаж мочи.



ФОРМИРОВАНИЕ ПЕРВИЧНОЙ МОЧИ

Почечные артерии являются ветвями аорты, что способствует поступлению в почки до 20% общего объема крови в минуту. Большая часть этой крови поступает в клубочки, где высокое артериальное давление выдавливает около 10% объема её плазмы (125 мл/мин) в боуменово (мочевое) пространство клубочка. Артериальному давлению противостоят коллоидное осмотическое давление крови в капиллярных петлях клубочка и давление первичной мочи, находящейся в боуменовом пространстве.

Фильтрационный барьер почек включает цитоплазму фенестрированного эндотелиоцита, базальную мембрану, общую как для подоцита, так и для эндотелиоцита кровеносного капилляра, щелевые диафрагмы фильтрационных щелей между педикулами подоцитов. Все эти структуры позволяют выходить из крови в боуменово пространство только молекулам воды, ионам и мелким органическим молекулам. Наличие полианионного гепарансульфата в светлой пластинке базальной мембраны клубочка препятствует проникновению через фильтрационный барьер почки крупных и отрицательно заряженных молекул белков. Кроме того, коллаген IV типа тёмной пластинки базальной мембраны действует как молекулярный фильтр и ловушка для белков, чья молекулярная масса превышает 69 000 Да.

Чтобы сохранять эффективность фильтрации, внутриклубочковые мезангиальные клетки фагоцитируют компоненты тёмной пластинки, которая постоянно ресинтезируется и подоцитами, и эндотелиоцитами. Отфильтрованный жидкий компонент плазмы крови, вышедший в боуменово пространство, называют первичной мочой.

ФУНКЦИЯ ПРОКСИМАЛЬНОГО КАНАЛЬЦА

Проксимальный каналец реабсорбирует из первичной мочи до 80% воды, натрия и хлора, а белков, аминокислот и глюкозы — 100%.

Реабсорбированные вещества поступают из первичной мочи сначала в цитоплазму клеток проксимального канальца, затем в интерстиций и, в конечном счете, в кровь **вокруг канальцевой**

(перитубулярной) капиллярной сети коркового лабиринта. Натрий поступает из первичной мочи в клетки проксимального канальца, а затем в интерстиций механизмом активного транспорта за счёт **натриевых насосов** цитолеммы, расположенных как на апикальной поверхности, так и в области базального лабиринта клеток проксимального канальца, в то время как хлор и вода перемещаются пассивно. Поскольку соли и вода реабсорбируются в эквивалентных (равномолярных) концентрациях, **осмолярность** первичной мочи в проксимальном канальце **не изменяется** и остается такой же, что и в крови. Белки из первичной мочи реабсорбируются механизмом эндоцитоза. Поглощённые клетками проксимального канальца белки в эндоцитозных пузырьках расщепляются до аминокислот, которые выделяются в интерстиций почек, откуда поступают в сосудистую систему. Проксимальный каналец секретирует в первичную мочу органические кислоты, основания и некоторые другие вещества.

ФУНКЦИИ ТОНКИХ СЕГМЕНТОВ ПЕТЛИ ГЕНЛЕ

Тонкий нисходящий сегмент петли Генле свободно проницаем для воды и солей, вследствие чего в этом участке нефрона происходит выравнивание осмолярности между первичной мочой и тканью интерстиция, окружающей тонкий сегмент петли Генле.

Тонкий восходящий сегмент петли Генле практически непроницаем для воды, но относительно легко проницаем для солей (ионов натрия и хлора). По мере продвижения первичной мочи к корковому веществу почки по восходящей части петли Генле её осмолярность, вначале равная осмолярности интерстиция, понижается.

ФУНКЦИИ ДИСТАЛЬНОГО КАНАЛЬЦА

Дистальный прямой каналец (толстый восходящий сегмент петли Генле) непроницаем для воды, но его клетки имеют хлорные (а возможно и натриевые) насосы, благодаря чему хлор активно закачивается в интерстиций почек. Из

первичной мочи в интерстиций пассивно поступает натрий, при этом вода не может ни выйти, ни войти из первичной мочи, благодаря чему сохраняется электрическая нейтральность. Вследствие этих процессов осмотическое давление первичной мочи снижается. Следовательно, ко времени, когда первичная моча достигает области плотного пятна, она становится гипосмотической.

Клетки дистального извитого капилляра реабсорбируют из первичной мочи ионы натрия, при этом выделяя в неё ионы водорода, калия и аммония. Изменённая таким образом моча поступает в собирательные трубочки.

На цитолемме клеток дистального извитого канальца находятся альдостероновые рецепторы.

ФУНКЦИЯ ЮКСТАГЛОМЕРУЛЯРНОГО АППАРАТА

Считается, что клетки плотного пятна контролируют осмолярность и объём первичной мочи. Если какой-либо из этих показателей повышен, клетки плотного пятна через щелевидные соединения отдают команду юкстагломерулярным клеткам выделять в кровоток хранящийся в них протеолитический фермент ренин. Ренин отщепляет от циркулирующего декапептида (ангиотензиногена) две аминокислоты, превращая его в ангиотензин I, который, в свою очередь, с помощью специального конвертирующего фермента, расположенного на цитолемме эндотелиоцитов капилляров (только в лёгких), превращается в ангиотензин II. Ангиотензин II обладает мощным сосудосуживающим эффектом, а также вызывает выделение корой надпочечника минералокортикоида — альдостерона. Альдостерон, связываясь с рецепторами на клетках дистальных извитых канальцев, побуждает их реабсорбировать из первичной мочи натрий и хлор. Поступление натрия во внеклеточное пространство приводит к задержке там жидкости и, как следствие, к последующему повышению артериального давления.

КОНЦЕНТРАЦИЯ МОЧИ

Нефрон (противоточно-множительная система)

Концентрация мочи происходит только в около мозговых (юкстамедуллярных) нефронах, длинные тонкие сегменты петли Генле которых участвуют в создании градиента осмотической концентрации. Этот градиент постепенно на-

растает с 300 мОсм/л в интерстиции наружных отделов мозгового вещества до 1200 мОсм/л в интерстиции почечного сосочка.

Хлорные насосы клеток толстого восходящего сегмента петли Генле перемещают ионы хлора из первичной мочи в интерстиций, при этом натрий поступает в интерстиций пассивно. Вода не покидает просвета толстого восходящего сегмента, благодаря чему концентрация солей в интерстиции возрастает. По мере продвижения первичной мочи по толстому восходящему сегменту петли Генле в направлении коркового вещества количество хлора в ней уменьшается (поскольку хлор постоянно реабсорбируется из мочи) и всё меньшее его количество транспортируется в интерстиций. Следовательно, ближе к корковому веществу почки концентрация солей в интерстиции становится ниже.

Градиент осмотической концентрации в мозговом веществе почки, в зоне восходящих сегментов петли Генле, возникает не за счёт натрия или хлора, а за счёт мочевины.

Поскольку первичная моча спускается по тонкому нисходящему сегменту петли Генле, она реагирует на возрастающий градиент осмотической концентрации интерстиция. Вода покидает просвет петли Генле и поступает в интерстиций, в то время как соли поступают из интерстиция в просвет петли Генле, за счёт чего объём первичной мочи уменьшается, а концентрация солей в первичной моче возрастает, и моча становится гипертонической.

В тонком восходящем сегменте петли Генле соли покидают первичную мочу, за счёт чего осмолярность первичной мочи понижается, а градиент осмотической концентрации при этом сохраняется.

Собирательная трубочка

Первичная моча, поступающая в собирательную трубочку, гипосмолярна. По мере продвижения мочи по собирательной трубочке вниз она подвергается воздействию возрастающего градиента осмотической концентрации интерстиция почек.

Под воздействием антидиуретического гормона, депонируемого в задней доле гипофиза, клетки собирательных трубочек становятся проницаемыми для воды, выходящей из просвета собирательной трубочки, благодаря чему концентрация мочи возрастает. При отсутствии антидиуретического гормона клетки собирательных трубочек остаются непроницаемыми для воды, и моча остается гипотонической.

Из собирательной трубочки в интерстиций мозгового вещества почки поступает мочевина, за счёт чего интерстиций этой области имеет высокую осмолярность.

Прямые сосуды (противоточно-обменная система)

Прямые сосуды участвуют в сохранении градиента осмотической концентрации в мозговом веществе почки за счёт того, что они легко про-

ницаемы для солей и воды. Кровь, спускаясь по прямым артериям в мозговое вещество, становится гиперосмотической. Затем кровь, поднимаясь в корковое вещество по прямым венам, приобретает обычную осмолярность.

Следует помнить, что объём крови, проходящий по прямым артериям, меньше объёма крови, проходящего по прямым венам, что способствует удалению из интерстиция почек жидкости и солей, поступивших туда из мочевыводящих канальцев.

Клинические аспекты

Тубулярный некроз

Тубулярный некроз может привести к **острой почечной недостаточности**. Клетки почечных трубочек погибают либо под влиянием внешних воздействий (токсичных химических веществ, например ртути или четыреххлористого углерода), либо из-за тяжёлого кардиогенного шока, в результате которого резко уменьшается почечный кровоток. Мертвые клетки слущиваются в просвет трубочек и закупоривают их. Если при этом базальные мембраны остаются неповреждёнными, то деление эпителиальных клеток приводит к восстановлению повреждённой эпителиальной выстилки менее чем за три недели.

Острый гломерулонефрит

Острый гломерулонефрит, как правило, является следствием перенесённой β-стрептококковой инфекции, локализующейся вне почки (например, острый стрептококковый фарингит). В ответ на антигены, поступающие в организм, плазматические клетки секретируют антитела, которые, соединяясь со стрептококковыми антигенами, формируют нерастворимые комплексы «антиген–антитело». Эти комплексы имеют большую молекулярную массу и во время фильтрации крови в клубочке задерживаются его базальной мембраной. Накопление иммунных комплексов между подоцитами и эндотелиоцитами клубочка стимулирует пролиферацию эпителиальных и мезангиальных клеток. Одновременно в клубочке накапливаются лейкоциты, которые переполняют и закупоривают его. Кроме того, вещества, выделяемые лейкоцитами, нарушают герметичность клубочка, вследствие чего он пропускает из крови в первичную мочу не только крупные молекулы белков, но и форменные элементы крови (тромбоциты и даже эритроциты). Обычно после того, как острое воспаление затухает, структура клубочков восстанавливается, и структура почки нормализуется. В случаях обширных повреждений почек их нормальное функционирование полностью не восстанавливается.

Несахарный диабет

Несахарный диабет развивается вследствие повреждения клеток гипоталамуса, продуцирующих антидиуретический гормон. Низкие уровни антидиуретического гормона не позволяют собирательным трубочкам почки концентрировать мочу, в результате формируется большое количество мочи, что приводит к развитию обезвоживания и проявляется **полидипсией** (чрезмерной жаждой).

Камни в почках

Камни в почках обычно формируются при **гиперпаратиреозе**, когда выработка повышенного количества паратгормона приводит к возрастанию активности остеокластов. Резорбция кости так же, как и повышенное всасывание кальция и фосфатов в желудочно-кишечном тракте, приводит к повышению уровня кальция в крови, и, как следствие, концентрация кальция и фосфатов в выделяемой почками моче значительно выше, чем в норме. Повышенное содержание ионов и солей в моче, особенно в щелочных условиях, приводит к выпадению их в осадок и формированию кристаллов в почечных канальцах. Длительное отложение солей на поверхности кристаллов приводит к росту и превращению их в **почечные камни**.

Рак почки

Рак почки — злокачественная, обычно солидная опухоль, тогда как кисты почки обычно доброкачественны. Самый распространенный симптом рака почки — **гематурия** (наличие крови в моче), хотя кровь может выявляться только при микроскопическом исследовании мочи. Как правило, рак почки проявляется болями и лихорадкой, но достаточно часто он выявляется только во время пальпации живота при физикальном обследовании пациента, когда врач обнаруживает уплотнение в области почки. Если рак не метастазировал, то лечением выбора является удаление поражённой почки вместе с региональными лимфатическими узлами. Рак почки метастазирует быстро, как правило, в лёгкие, в этих случаях прогноз заболевания плохой. Экспериментальная терапия рака почки интерлейкином-2 дала многообещающие результаты.

ПОЧКА

Капсула

Капсула почки представлена плотной неоформленной соединительной тканью, в которой располагаются единичные **фибробласты**. В капсуле почки проходят кровеносные сосуды.

Кора

Корковое вещество почки содержит **нефроны** и **собирательные трубочки**, расположенные в **корковых лабиринтах** и **мозговых лучах**. В корковом веществе также имеются кровеносные сосуды и соединительная ткань **интерстиция** почек.

Корковый лабиринт

На гистологическом срезе в **корковом лабиринте** выявляются **почечные тельца**, поперечные срезы **проксимальных** и **дистальных извитых канальцев**, области **плотного пятна дистальных канальцев**. В состав почечного тельца входят **мезангиальные клетки**, **париетальный** (однослойный плоский эпителий) и **висцеральный** (пододциты) **листки капсулы Шумлянского–Боумена**, **клубочек капилляров**, а также **боуменово** (мочевое) **пространство**. В сосудистом полюсе клубочка располагаются **приносящая** и **выносящая артериолы**, по которым кровь поступает в клубочек и оттекает из него. **Боуменово** (мочевое) **пространство** в мочевом полюсе переходит в **проксимальный извитой каналец**, выстланный **оксифильным однослойным кубическим эпителием**, имеющим **щёточную каёмку**. Количество поперечных срезов **дистальных извитых канальцев** значительно меньше, чем **проксимальных извитых канальцев**, которые могут быть распознаны по **выстилающим их бледным кубическим эпителиальным клеткам**. Область **плотного пятна дистального канальца** связана с **юктагломерулярными** (изменёнными **гладкомышечными**) **клетками приносящей**, а иногда и **выносящей артериолы клубочка**.

Мозговые лучи

Мозговые лучи — ткань **мозгового вещества**, проникающая в **кору почки**. В их состав входят **собирательные трубочки**, **прямые части проксимальных канальцев**, **толстые восходящие сегменты петли Генле** и **кровеносные сосуды**.

Мозговое вещество

Мозговое вещество представлено **почечными пирамидами**, ограниченными **кортикальными столбами**. Почечные пирамиды состоят из: 1) **собирательных трубочек**, **однослойный кубический или призматический эпителий** которых имеет **чёткие мембраны боковых поверхностей**; 2) **толстых нисходящих сегментов петли Генле**, клетки которых напоминают **клетки проксимального канальца**; 3) **тонких сегментов петли Генле**, напоминающих **капилляры**; 4) **толстых восходящих сегментов петли Генле**, клетки которых сходны с **клетками дистального канальца**. Также в **мозговом веществе** располагаются **многочисленные кровеносные сосуды**, **прямые сосуды**, **незначительное количество соединительнотканых элементов интерстиция** почек. **Верхушка почечной пирамиды** представляет собой **почечный сосочек**, вдающийся в **малую чашечку**. **Кончик почечного сосочка** представлен **решётчатым полем** — местом, где открываются **большие собирательные трубочки** (протоки **Беллини**), через которые **моча** поступает в **полость малых чашечек**.

Почечная лоханка

Между **большими чашечками** и **мочеточником** расположена **почечная лоханка**. Лоханка выстлана **переходным эпителием**, под которым расположена **подэпителиальная соединительная ткань**, к которой **снаружи** прилежит **мышечная оболочка**, состоящая из **двух слоёв гладкомышечных клеток** (**внутреннего продольного** и **наружного циркулярного**). **Адвентициальная оболочка**, представленная **рыхлой волокнистой соединительной тканью**, окружает **мышечную оболочку**.

ВНЕПОЧЕЧНЫЕ МОЧЕВЫВОДЯЩИЕ ПУТИ

Мочеточник

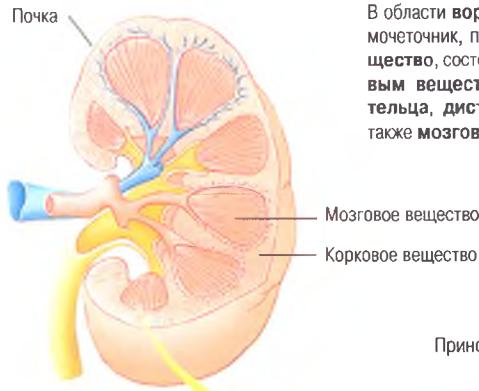
Просвет мочеточника имеет **звёздчатую форму**, выстлан **переходным эпителием**. Под **эпителием** располагается **рыхлая волокнистая соединительная ткань**, которую иногда подразделяют на **собственную пластинку слизистой оболочки** и

подслизистую основу. Мышечная оболочка представлена двумя слоями пучков гладкомышечных клеток (внутренним продольным и наружным циркулярным), а в нижнем участке мочеточника, около мочевого пузыря, появляется третий слой пучков гладкомышечных клеток — продольный. Снаружи мышечная оболочка окружена адвентициальной оболочкой.

Мочевой пузырь

Общая схема строения мочевого пузыря и мочеточника сходна, отличия заключаются в том, что мочевой пузырь значительно более крупный орган, чем мочеточник. Мочевой пузырь не имеет звездообразного просвета, его слизистая оболоч-

ка собрана в складки. Собственная пластинка слизистой оболочки представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью, которая в области треугольника мочевого пузыря вокруг внутреннего отверстия мочеиспускательного канала содержит единичные слизистые железы. Мышечная оболочка представлена тремя слоями пучков гладкомышечных клеток: внутренним продольным, средним циркулярным и наружным продольным. В области шейки мочевого пузыря средний циркулярный слой пучков гладкомышечных клеток формирует **внутренний сфинктер**. Снаружи мочевой пузырь покрыт адвентициальной либо серозной оболочками. Мочеиспускательный канал описан в главах 17 («Женская половая система») и 18 («Мужская половая система»).



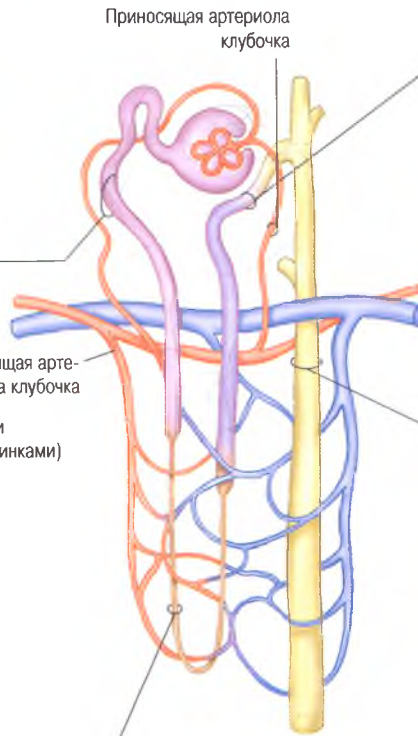
В области **ворот** в почку входят почечная артерия и нервы, а выходят мочеточник, почечная вена и лимфатические сосуды. **Мозговое вещество**, состоящее из 10–18 **почечных пирамид**, окружено **корковым веществом**. В корковом веществе расположены **почечные тельца**, **дистальные и проксимальные извитые каналцы**, а также **мозговые лучи**.



Проксимальный каналец выстлан кубическими клетками. На их апикальной поверхности имеется щётчатая каёмка (что свидетельствует об активном **всасывании и секреции**) – многочисленные длинные микроворсинки. Базальные отделы клеток имеют базальный лабиринт (что свидетельствует об активном **транспорте**) – глубокие инвагинации базальной плазмолеммы, в цитоплазме складок которой содержатся многочисленные митохондрии.



Дистальный каналец выстлан низкими кубическими клетками с единичными короткими микроворсинками.



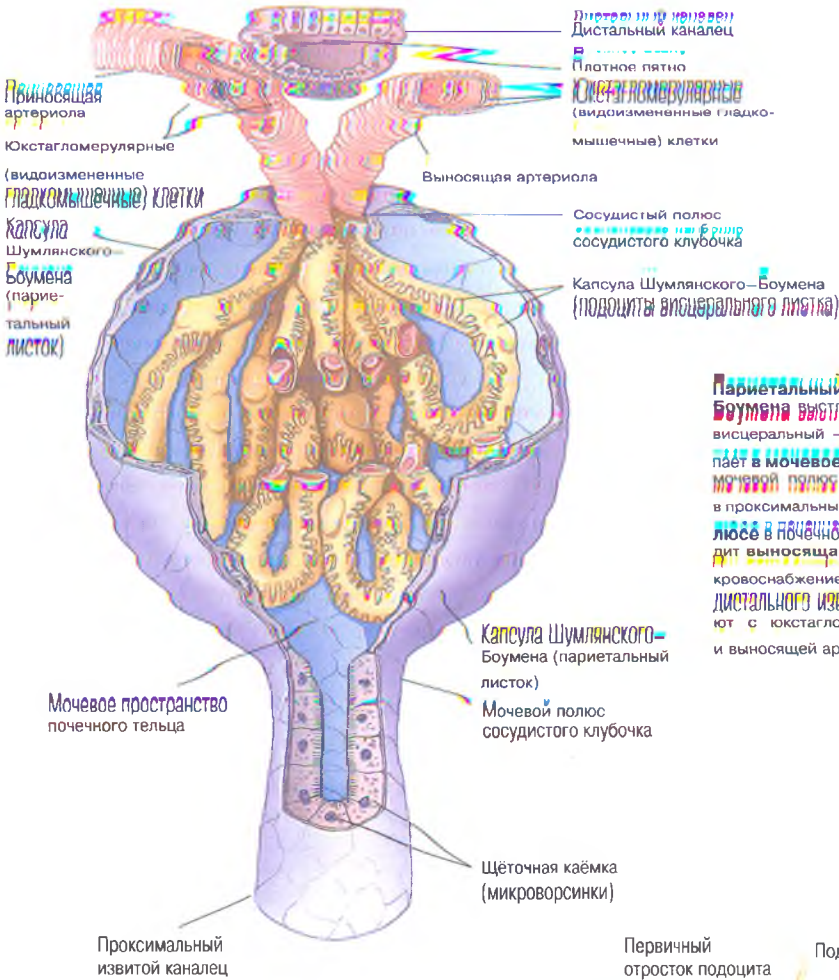
Собирающие трубочки выстланы кубическими и призматическими клетками. Они начинаются в мозговых лучах коркового вещества почки и заканчиваются в **решётчатом поле** сосочков почечных пирамид.



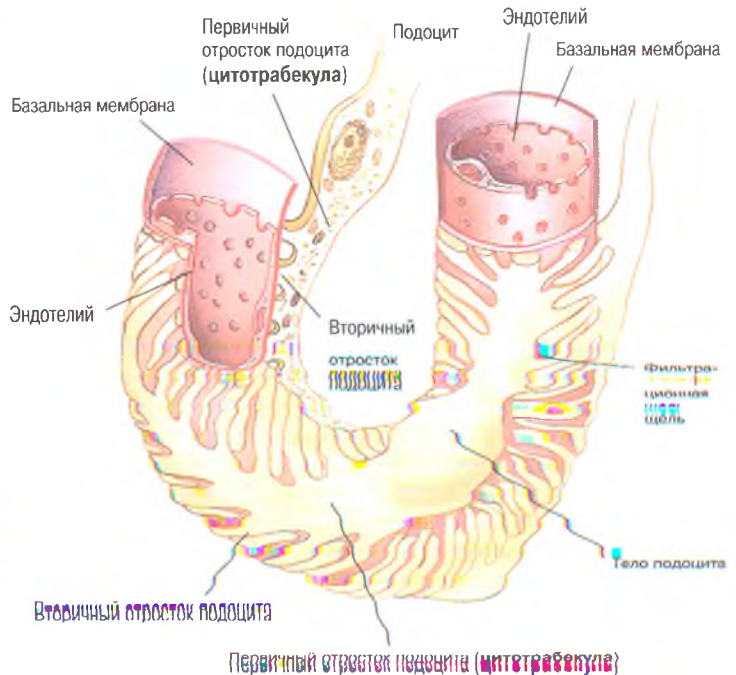
Тонкая часть петли Генле выстлана плоскими клетками. Она длинная – у около мозговых и короткая – у корковых нефронов.



Прямая артерия, ветвь **прямых сосудов**, отходит от **выносящих артериол клубочков** около мозговых нефронов. Прямые артерии, отходящие от **выносящих артериол клубочков корковых нефронов**, формируют **вокругканальцевую (перитубулярную) капиллярную сеть** коркового вещества.



Париетальный листок капсулы Шумлянского—Боумена выстлан однослойным плоским эпителием, висцеральный — подоцитами. Первичная моча поступает в мочевое (боуменово) пространство и через мочевой полюс покидает почечное тельце, поступая в проксимальный извитой каналец. В сосудистом полюсе в почечном тельце входит приносящая, а выходит выносящая артериола клубочка, обеспечивая кровоснабжение клубочка. Клетки плотного пятна дистального извитого канальца тесно взаимодействуют с юкстагломерулярными клетками приносящей и выносящей артериол сосудистого клубочка.



Перфорированные капилляры, формирующие сосудистый клубочек почечного тельца, окружены педиклами, отходящими от первичных отростков подоцитов. Филтрационные щели между смежными педиклами закрыты тонкими диафрагмами, которые вместе с базальной мембраной, общей для эндотелия капилляра и подоцитов, входят в состав филтрационного барьера.

ФОТО 1 Кортикальное и мозговое вещество почки человека. Заливка в парафин. × 14

Для лучшего понимания строения почки на этой микрофотографии при малом увеличении представлены кортикальное вещество и часть мозгового вещества почки. Капсула почки видна как тонкая, светлая полоса в верхней части микрофотографии. Более тёмная область, расположенная под капсулой и занимающая большую часть микрофотографии, — кортикальное вещество, под которым в нижней части фото расположено мозговое вещество почки. Обратите внимание, что продольные лучи мозгового вещества (мозговые лучи) проникают в кортикальное вещество. Ткань между мозговыми лучами называют кортикальным лабиринтом. В нём расположены плотные круглые почечные тельца. Их местоположение в кортикальном веществе свидетельствует не только о времени их закладки в период эмбриогенеза, но и об их функции. Выделяют два типа нефронов: кортикальные (поверхностные и промежуточные) и околомозговые. Мозговой луч и прилегающие к нему с обеих сторон части кортикального лабиринта составляют почечную дольку, её границы определить на гистологическом препарате нельзя (они примерно соответствуют двум вертикальным линиям в левой части микрофотографии). Крупные сосуды, лежащие на границе кортикального и мозгового вещества, являются дуговыми сосудами, тогда как сосуды, расположенные в кортикальном лабиринте, — междольковыми сосудами.

ФОТО 2 Капсула почки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Снаружи почки покрыты капсулой, представленной плотной волокнистой соединительной тканью, содержащей многочисленные коллагеновые волокна и единичные фибробласты. Капсула почки содержит многочисленные кровеносные сосуды, названные капсулярными. Найдите эритроциты в просветах сосудов капсулы. В глубоких отделах капсулы почки располагается обильная сеть капилляров, являющихся ветвями терминальных междольковых артерий, кровь из которых оттекает в звёздчатые вены — ветви междольковых вен. Обратите внимание на поперечные срезы проксимальных извитых канальцев.

ФОТО 3 Кортикальное вещество почки человека. Заливка в парафин. × 132

На этой микрофотографии представлены составные части кортикального лабиринта и участки двух мозговых лучей. Ориентация микропрепарата на этой фотографии перпендикулярна таковой на фото 1. В центре микрофотографии располагается два почечных тельца. За счёт того, что во время изготовления препарата почечные тельца слегка сжались (артефакт), хорошо видно боуменово (мочевое) пространство. Вокруг почечных телец наблюдаются поперечные срезы проксимальных и дистальных извитых канальцев и плотное пятно. Вследствие того, что проксимальный извитой каналец намного длиннее дистального, количество его поперечных срезов, расположенных вокруг почечного тельца, больше числа поперечных срезов дистального извитого канальца (примерно 7 к 1). В мозговых лучах расположены прямая часть проксимального канальца, толстый восходящий сегмент петли Генле и собирательные трубочки.

ФОТО 4 Почка, инъецированная подкрашенным целлоидином. Заливка в парафин. × 132

Этот препарат был изготовлен из почки, в почечную артерию которой был введён цветной целлоидин. Для того чтобы лучше показать кровоснабжение почечного тельца изготавливались толстые срезы. В каждом почечном тельце содержится клубочек капилляров. Кровь поступает в клубочек по приносящей, а оттекает по выносящей артериоле. Обратите внимание, что диаметры приносящей и выносящей артериол клубочка различаются (у приносящей артериолы он больше). В связи с этим давление в капиллярах клубочка выше, за счёт чего и происходит фильтрация крови. Клубочек представляет собой сеть артериальных капилляров. Крупный кровеносный сосуд, проходящий на фотографии снизу вверх, представляет собой междольковую артерию, от которой отходят приносящие артериолы клубочков.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

AA	приносящая артериола	CV	капсулярный сосуд	MR	мозговой луч
AT	толстый восходящий сегмент петли Генле	DT	дистальный извитой каналец	PR	прямая часть
AV	дуговой сосуд	EA	выносящая артериола	PT	проксимальный извитой каналец
BS	боуменово пространство	Fb	фибробласт	RC	почечное тельце
C	кора	G	клубочек	1	поверхностные нефроны
Ca	капсула	IA	междольковая артерия	2	промежуточные нефроны
GL	клубочковый лабиринт	IV	междольковый венозный сосуд	3	околомозговые нефроны
GN	нефронная сеть	M	мозговое вещество		
LI	собирательная трубочка	MD	плотное пятно		



ФОТО 1

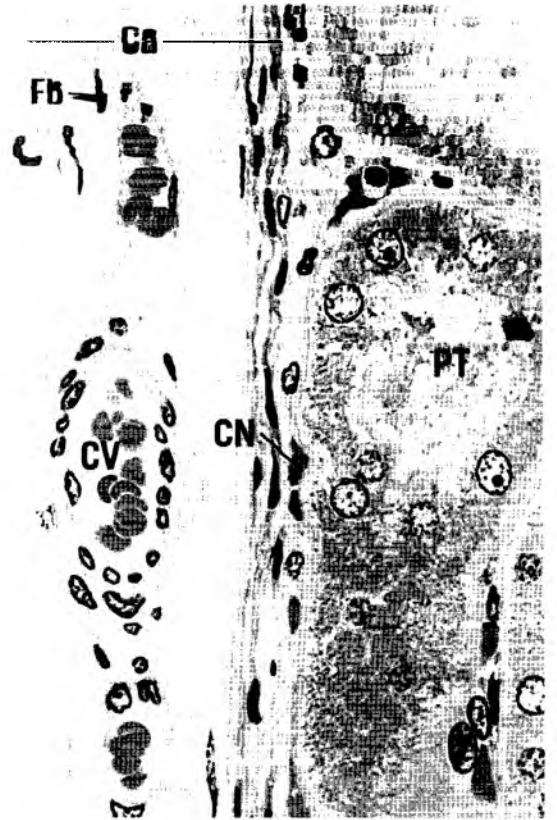


ФОТО 2



ФОТО 3



ФОТО 4

ФОТО 1 Коровый лабиринт почки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

В центре этой микрофотографии расположено почечное тельце. В нём хорошо виден мочевой полюс, от которого отходит проксимальный извитой каналец. В состав почечного тельца входят: 1) капиллярный клубочек; 2) висцеральный листок капсулы Шумлянско-Боумена (подоциты), тесно связанный с клубочком; 3) боуменово (мочевое) пространство, в которое из капилляров фильтруется первичная моча; 4) париетальный листок капсулы Шумлянско-Боумена (однослойный плоский эпителий). В почечном тельце также присутствуют мезангиальные клетки. Большинство поперечно срезанных трубочек, окружающих почечное тельце, представляет собой поперечные срезы тёмноокрашенных проксимальных канальцев, число которых превосходит число поперечных срезов более светлых дистальных канальцев.

ФОТО 3 Коровый лабиринт почки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

На этой микрофотографии четко виден сосудистый полюс почечного тельца. Именно в этой области в почечное тельце входит приносящая, а выходит выносящая артериола клубочка. Рассмотрите эти два сосуда и их капилляры, опирающиеся на мезангиальные клетки. Обратите внимание, что диаметр у приносящей артериолы больше, чем у выносящей. Почечное тельце окружено многочисленными поперечными срезами дистальных и проксимальных канальцев. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 4.

Вставка. Клубочек почки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 720

Сосудистый клубочек почечного тельца представляет собой капилляры, ядра эндотелиоцитов которых выступают в просвет. Эндотелиоциты отделены от подоцитов (клеток капсулы Шумлянско-Боумена) толстой базальной мембраной (стрелки). Мезангиальные клетки, расположенные в клубочке, выполняют как опорную, секреторную, так и фагоцитарную функцию. Отметьте, что на этой микрофотографии различимы главные отростки подоцитов (звёздочки).

ФОТО 2 Коровый лабиринт почки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

Почечное тельце, расположенное в центре фотографии, имеет все компоненты, представленные на фото 1, за исключением того, что на данной фотографии вместо мочевое полюса показан сосудистый полюс — место входа и выхода в клубочек приносящей и выносящей артериол, соответственно. Некоторые гладкомышечные клетки приносящей (иногда и выносящей) артериолы клубочка в своей цитоплазме содержат гранулы ренина. Эти клетки называют юкстагломерулярными, они тесно связаны с плотным пятном дистального канальца. Заметно, что большинство контуров срезанных поперёк канальцев, окружающих почечное тельце, принадлежит проксимальным извитым канальцам, в то время как только 1–2 среза относятся к дистальным канальцам. Обратите внимание на обильное кровоснабжение коркового вещества почки и незначительное количество соединительнотканых клеток (стрелки), окружающих кровеносные сосуды.

ФОТО 4 Юкстагломерулярный аппарат почки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 1 325

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 3. Юкстагломерулярный аппарат состоит из плотного пятна дистального канальца и юкстагломерулярных клеток (изменённых гладкомышечных клеток приносящей артериолы клубочка). Рассмотрите гранулы ренина (острие стрелки) в цитоплазме юкстагломерулярных клеток.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

AA	приносящая артериола	G	клубочек	PL	париетальный листок капсулы Шумлянско-Боумена
BS	боуменово пространство	JS	юкстагломерулярная клетка	PT	проксимальный каналец
BV	кровеносный сосуд	MD	плотное пятно	VP	сосудистый полюс
DT	дистальный каналец	ME	мезангиальная клетка		
EA	выносящая артериола	P	подоцит		
EP	эндотелиоцит				



ФОТО 1

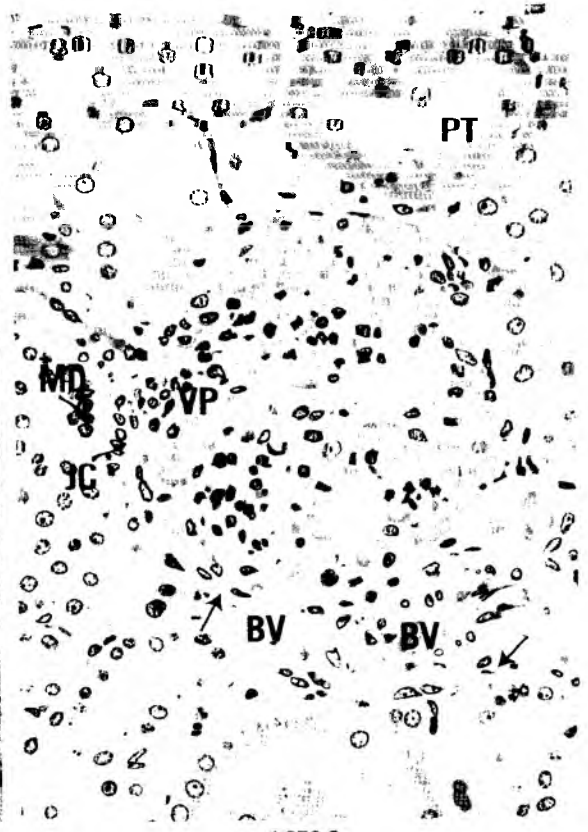


ФОТО 2

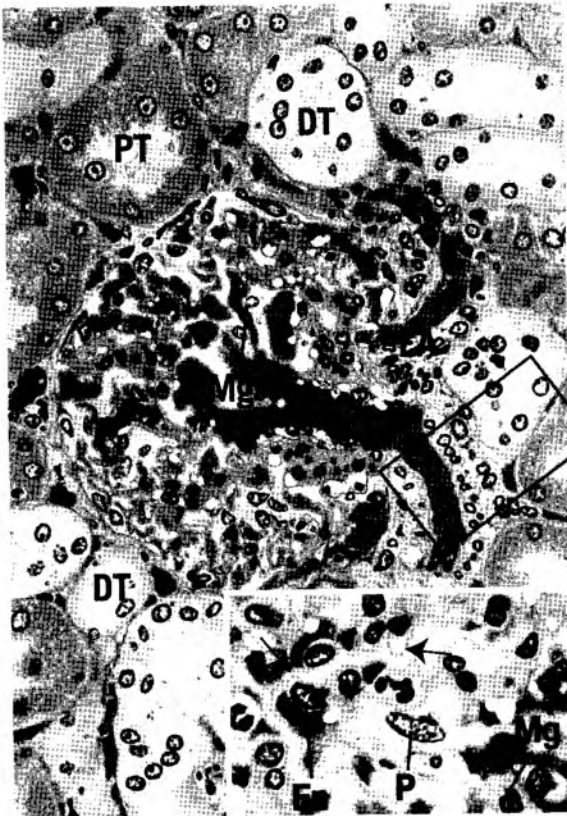


ФОТО 3

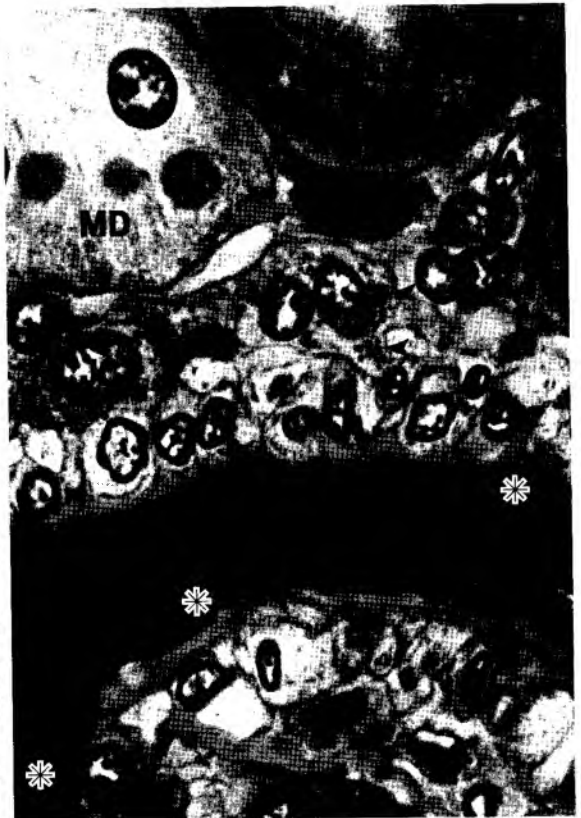


ФОТО 4



ФОТО 1 Сканирующая электронограмма клубочка. Периплазм и выпячивание створчатой мембраны эндотелия. *Reith F.J., Romrell L.J. Histology: A Text and Atlas, 2nd ed. Baltimore: Williams & Wilkins, 1989: 530.*
крупн. х 100, квадрат - 4 мкм, сетка с 0,5 мкм (Vita M.J.)



ФОТО 1 Кортикoвое вещество почки. Почечное тельце мыши. Электронная микроскопия. $\times 3\ 780$

На этой электронограмме представлены компоненты почечного тельца. Базальная мембрана (острие стрелки) отделяет плоские клетки париетального листка капсулы Шумлянского–Боумена от интерстиция почки. Чётко определяются боуменово пространство между листками капсулы Шумлянского–Боумена и подоциты (их цитоподии и педикулы). Мезангиальные клетки расположены в пространстве между петлями капилляров, в которых видны эритроциты и эндотелиоциты. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на вставке.

Вставка. Подоцит и клубочек почки мыши. Электронная микроскопия. $\times 6\ 300$

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 1. Виден участок цитоплазмы подоцита. Найдите ядро, цитотрабекулу и педикулы подоцита. Педикулы прикрепляются к базальной мембране, состоящей из трёх пластинок: наружной светлой, средней тёмной и внутренней светлой. Рассмотрите поры (стрелки) в цитоплазме эндотелия капилляров клубочка. Пространства между педикулами представляют собой фильтрационные щели, являющиеся частью боуменова пространства.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

PL	париетальный листок капсулы Шумлянского–Боумена	G	клубочки	N	ядра подоцитов
RI	интерстиций почки	Pe	педикулы подоцитов	MP	цитотрабекула
BS	боуменово пространство	Mg	мезангиальные клетки	BL	базальная мембрана
P	подоциты	RBC	эритроциты	En	эндотелиальная выстилка
		En	эндотелиоциты	FS	фильтрационные щели

ФОТО 1 ■ Мозговое вещество почки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

На этой микрофотографии демонстрируется взаиморасположение канальцев и кровеносных сосудов в мозговом веществе почки. Самые крупные из срезанных поперёк трубочек представляют собой собирательные трубочки, они выстланы высокими кубическими (низкопризматическими) эпителиоцитами, боковые границы которых видны чётко. Среди других структур мозгового вещества почки видны толстые сегменты и единичные тонкие сегменты петли Генле. Между канальцами почки расположены многочисленные кровеносные сосуды (прямые сосуды): толстостенные нисходящие ветви — прямые артериолы и тонкостенные восходящие ветви — прямые вены. Вокруг кровеносных сосудов расположено незначительное количество соединительной ткани интерстиция, которая представлена главным образом фибробластами, макрофагами и коллагеновыми волокнами (звёздочка).

ФОТО 2 ■ Поперечный срез почечного сосочка человека. Заливка в парафин. × 270

Канальцы почечного сосочка (собирательные трубочки) выстланы кубическими клетками, плазмолеммы боковых поверхностей которых видны чётко. Многочисленные тонкостенные трубочки являются поперечными срезами тонких сегментов петли Генле, прямых артериол и венул, распознаваемых по наличию крови в их просветах. Также можно наблюдать единичные толстые сегменты петли Генле. В интерстиции между различными канальцами почки можно различить соединительнотканые элементы (звёздочка).

ФОТО 3 ■ Поперечный срез почечного сосочка обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

В глубоких отделах мозгового вещества почки собирательные трубочки, сливаясь друг с другом, формируют трубочки все более и более крупного диаметра, наиболее крупные из них представляют собой сосочковые протоки (протоки Беллини). Эти протоки выстланы высокими бледными призматическими клетками, боковые границы которых видны чётко (стрелки). Сосочковые протоки открываются в верхушке почечного сосочка, в области, называемой решётчатым полем. Тонкие сегменты петли Генле видны чётко, в этой области они формируют U-образный изгиб (петлю Генле), который, поднимаясь в мозговое вещество, утолщается и формирует дистальный прямой канал. Обратите внимание, что прямые артериолы и вены вслед за тонкими сегментами петли Генле глубоко проникают в почечный сосочек. В интерстиции среди различных трубочек почки видны соединительнотканые элементы (звёздочки).

ФОТО 4 ■ Продольный срез мозгового вещества почки обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

На этой микрофотографии представлен поперечный срез мозгового вещества почки, сходный с таковым на фото 1. В центре видна собирательная трубочка, выстланная высокими кубическими эпителиальными клетками, боковые плазмолеммы которых видны чётко. По обеим сторонам от собирательной трубочки расположены толстые сегменты петли Генле. Прямые сосуды заполнены кровью, по толщине их стенок можно определить, являются ли эти сосуды артериолами или венами. Также можно распознать тонкий сегмент петли Генле.

■ **ОБОЗНАЧЕНИЯ**

AR	прямые артериолы	TH	толстый сегмент петли Генле	VR	прямые вены
CT	собирательная трубочка	TL	тонкий сегмент петли Генле		
PB	сосочковый проток				

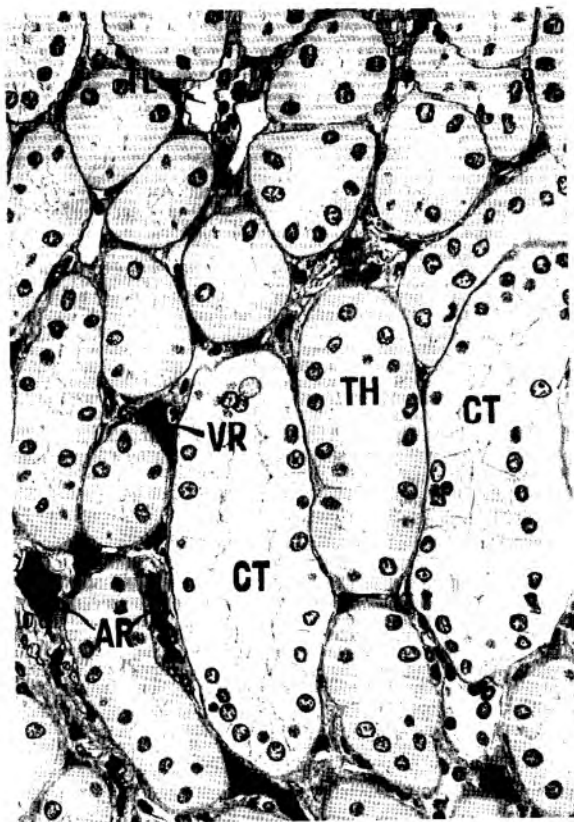


ФОТО 1

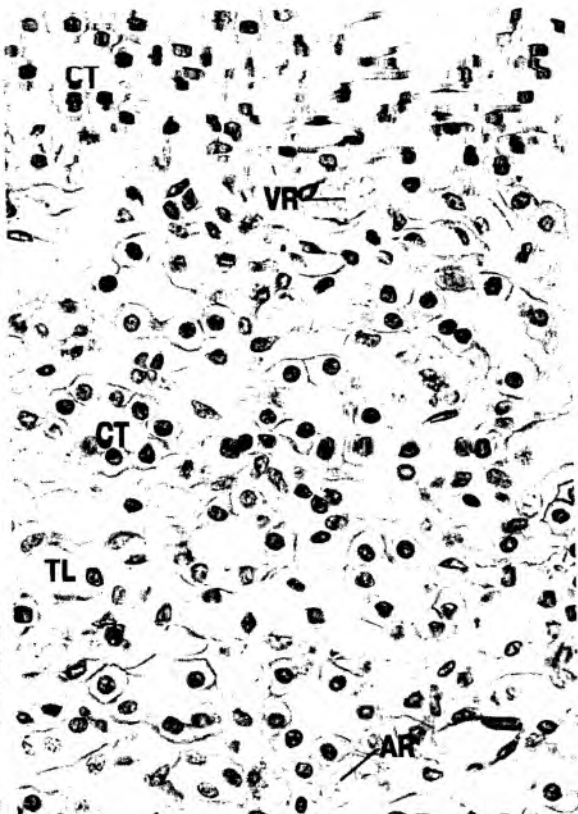


ФОТО 2

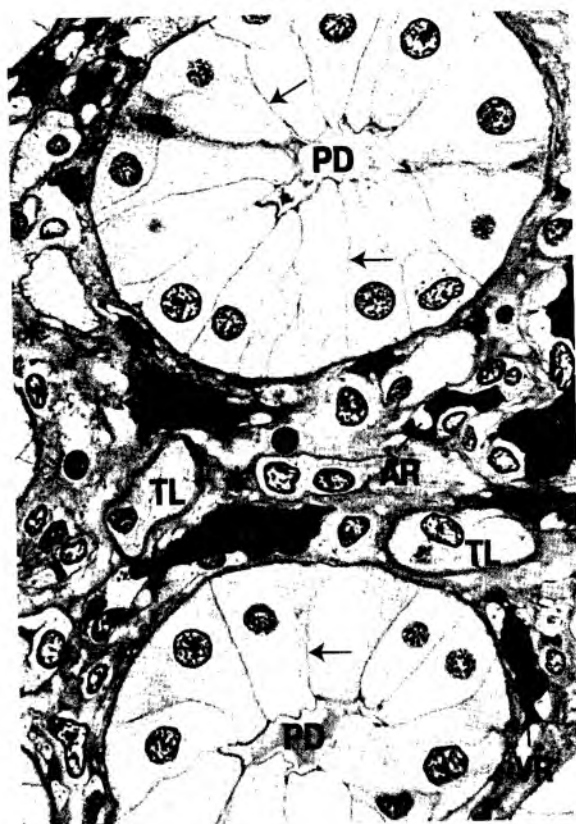


ФОТО 3

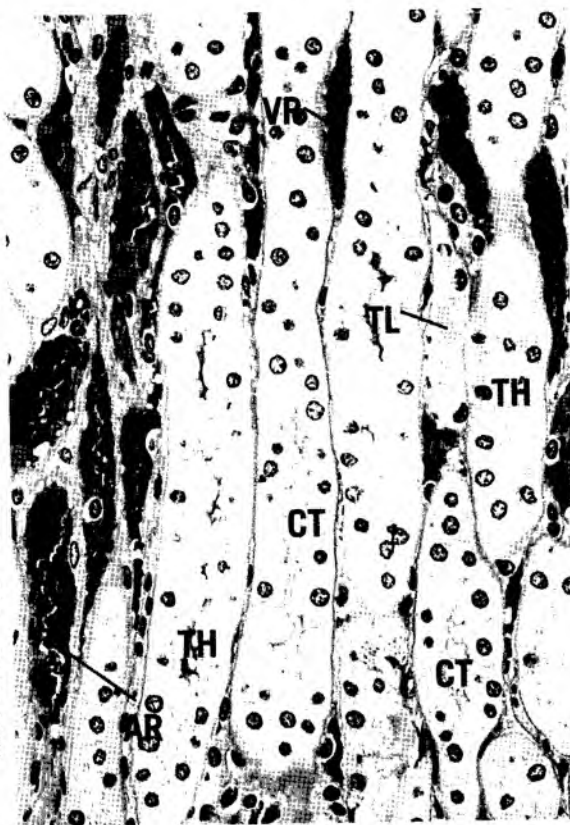


ФОТО 4

ФОТО 1 Поперечный срез мочеточника человека. Парафиновый срез. × 14

На этой микрофотографии при малом увеличении представлено общее строение мочеточника. Хорошо виден его звёздчатый просвет и толстая эпителиальная выстилка. Граница между подэпителиальной соединительной тканью и мышечной оболочкой обозначена стрелками. Снаружи мышечная оболочка окружена адвентициальной оболочкой, в которой расположены нервы, многочисленные кровеносные и лимфатические сосуды. Таким образом, стенка мочеточника состоит из слизистой (эпителий и подлежащая соединительная ткань), мышечной и адвентициальной оболочек.

ФОТО 3 Мочевой пузырь обезьяны. Заливка в пластмассу. × 14

Мочевой пузырь накапливает и хранит мочу до тех пор, пока не будет опорожнён. Поскольку объём пузыря изменяется в зависимости от количества содержащейся в нём мочи, слизистая оболочка мочевого пузыря может иметь либо не иметь складки. Представленный на этой фотографии мочевой пузырь находится в спавшемся состоянии, о чём свидетельствуют многочисленные складки его слизистой оболочки (стрелки) и толстый переходный эпителий, выстилающий мочевой пузырь (в наполненном мочевой пузыре он значительно тоньше). Обратите внимание, что мышечная оболочка состоит из трёх слоёв пучков гладкомышечных клеток: внутреннего и наружного продольных, среднего циркулярного. Снаружи мышечной оболочки, в зависимости от области мочевого пузыря, откуда был взят материал для гистологического исследования, расположена либо адвентициальная оболочка (рыхлая волокнистая соединительная ткань), как представлено на этой фотографии, либо серозная оболочка.

ФОТО 2 Поперечный срез мочеточника обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

Слизистая оболочка мочеточника складчатая, выстлана толстым переходным эпителием, наружный слой которого представлен куполообразными клетками. Базальный слой эпителиальных клеток лежит на базальной мембране (стрелки), которая отделяет его от подлежащей рыхлой волокнистой соединительной ткани. Мышечная оболочка содержит три слоя пучков гладкомышечных клеток: внутренний и наружный продольные, средний циркулярный. Эти три слоя мышц не всегда видны в препарате, поскольку наружный продольный слой располагается только в нижней трети мочеточника вблизи мочевого пузыря. Адвентициальная оболочка представлена волокнистой соединительной тканью, посредством которой мочеточник прикрепляется к окружающим тканям.

ФОТО 4 Мочевой пузырь обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

Изнутри мочевого пузыря выстлан переходным эпителием, наружный слой клеток которого представлен поверхностными куполообразными клетками. Некоторые из них двуядерные. Эпителий отделен от подлежащей рыхлой волокнистой соединительной ткани базальной мембраной (стрелки). Подэпителиальную соединительную ткань часто разделяют на собственную пластинку слизистой оболочки и подслизистую основу. Эта область стенки мочевого пузыря обильно кровоснабжается (многочисленные вены и артериолы). Область эпителия, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на вставке.

Вставка. Переходный эпителий мочевого пузыря обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

На этой вставке при большем увеличении видна область эпителия, ограниченная рамкой на фото 4. На поверхности эпителиального пласта хорошо видны большие куполообразные клетки (стрелка). Такая форма этих клеток характерна для пустого мочевого пузыря. По мере наполнения пузыря поверхностные клетки уплощаются, а сам эпителий становится более тонким: количество слоёв клеток уменьшается с пяти-семи до трёх. Обратите внимание, что некоторые куполообразные клетки двуядерные.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

A	артериола	L	просвет	SCT	подэпителиальная соединительная ткань
Ad	адвентициальная оболочка	LP	собственная пластинка слизистой оболочки	SM	гладкомышечная оболочка
D	куполообразная клетка	MC	средний циркулярный слой мышечной оболочки	Sm	подслизистая основа
E	эпителий	OI	наружный продольный слой мышечной оболочки	TE	переходный эпителий
IL	внутренний продольный или мышечной оболочки			У	вена

Женская половая система

В состав женской половой системы (схема 17-1) входят яичники, половые пути (маточные трубы, матка и влагалище), наружные половые органы и молочные железы, хотя молочные железы не относят к половым органам. Функционирование половой системы у человека находится под сложным контролем взаимодействующих между собой гормональных, нервных и психических факторов.

ЯИЧНИК

Яичник — парный миндалевидный орган, покрытый снаружи толстой соединительнотканной капсулой — белочной оболочкой, которая выстлана однослойным плоским либо кубическим мезотелием, называемым герминативным эпителием. В яичнике выделяют корковое и мозговое вещество.

Корковое вещество яичника находится непосредственно под белочной оболочкой, в нём располагаются многочисленные фолликулы. Каждый фолликул яичника состоит из овоцита, окружённого слоем эпителиальных клеток. Фолликулы под влиянием фолликулостимулирующего гормона гипофиза растут, изменяют свою структуру, окружаются текальной оболочкой и созревают.

Фолликулы яичника

В своём развитии фолликул проходит следующие стадии: примордиальный, первичный, вторичный и, наконец, зрелый фолликул — граафов пузырьёк. В состав примордиального фолликула входит овоцит I порядка, окружённый одним слоем плоских фолликулярных клеток, лежащих на базальной мембране. По мере созревания фолликула плоские фолликулярные клетки становятся кубическими, такой фолликул называют однослойным (униламнарным) первичным фолликулом. При этом вокруг овоцита формируется прозрачная зона.

В результате деления фолликулярных клеток количество их слоёв возрастает. Многослойные (мультиламнарные) первичные фолликулы содержат овоцит I порядка, окружённый прозрачной зоной и несколькими слоями фолликулярных клеток (гранулёза), лежащих на базальной мембране, под которой начинает формироваться тека.

По мере дальнейшего роста фолликула в межклеточных пространствах фолликулярных клеток накапливается фолликулярная жидкость. С этого момента начинается формирование вторичного фолликула. В своём составе он имеет хорошо развитую прозрачную зону, отчётливо различимую базальную мембрану и теку, в которой выделяют внутреннюю и наружную части.

По мере созревания фолликул достигает стадии граафова пузырьёка — крупной структуры, стенки которой представлены фолликулярными клетками, а в центре расположена большая полость, содержащая фолликулярную жидкость. В полость граафова пузырьёка выбухает яйценосный бугорок, в состав которого входят овоцит I порядка, окружающая его прозрачная зона и фолликулярные клетки. Слой гранулёзы отделен от внутренней теки базальной мембраной, при этом наружная тека сливается с окружающей стромой яичника без резких границ. Под воздействием лютеинизирующего гормона граафов пузырьёк разрывается, благодаря чему овоцит и окружающие его фолликулярные клетки выходят из яичника.

Жёлтое тело

После того как овоцит вместе с окружающими его фолликулярными клетками выходит из граафова пузырьёка, последний превращается в геморрагическое тело. В течение нескольких дней оно преобразуется в жёлтое тело — структуру, вырабатывающую прогестерон и эстрогены. После дегенерации жёлтое тело становится фиброзным белым телом.

ПОЛОВЫЕ ПУТИ

Маточная труба

Маточная (фаллопиева) труба представляет собой короткую мышечную трубку между яичником и маткой, состоящую из четырёх областей: воронки (её бахромки — **фимбрии** — располагаются вблизи яичника), ампулы, перешейка и маточного внутреннего участка, пронизывающего стенку матки насквозь. Слизистая оболочка маточной трубы образует продольные складки, при этом в области воронки и ампулы складчатость более выражена, чем в области перешейка и маточного участка.

Матка

Матка — грушевидный мышечный орган, в котором выделяют дно, тело и шейку. Во время беременности в матке располагается и развивается зародыш и впоследствии плод. Стенка матки состоит из трёх оболочек. Внутренняя оболочка представлена губчатой слизистой оболочкой (**эндометрием**), над которой располагается толстый мышечный слой (**миометрий**). Снаружи матка покрыта серозной и/или адвентициальной оболочкой. Эндометрий состоит из эпителия и собственной пластинкой слизистой оболочки. В нём выделяют два слоя: поверхностный (функциональный) и глубокий (базальный). Во время менструального цикла эндометрий подвергается гормонально обусловленным циклическим изменениям, в которых выделяют три фазы.

Фаза отторжения (менструальная фаза)

Во время фазы отторжения функциональный слой эндометрия десквамируется, вследствие чего развивается менструальное кровотечение, при этом базальный слой эндометрия остается более или менее интактным.

Фаза пролиферации

Во время фазы пролиферации поверхность эндометрия реэпителизируется, в нём восстанавливаются строма, железы и кровоснабжение.

Фаза секреции

Фаза секреции наблюдается в течение нескольких дней после овуляции. В этот период железы эндометрия, продолжая расти, становятся извилистыми и в своих просветах накапливают секрет. В строме также происходят изменения: спиральные артерии резко закручиваются, фибробласты стромы в своей цитоплазме накапливают гликоген и липиды.

Влагалище

Влагалище — полый мышечный орган, имеющий форму трубки, приспособленный как для приёма полового члена в процессе полового акта, так и для прохождения плода из матки во время родов. Стенка влагалища состоит из трёх оболочек: наружной — **волокнутой (адвентицией)**, средней — **мышечной** и **внутренней — слизистой**. В состав слизистой оболочки влагалища входят многослойный плоский неороговевающий эпителий и собственная пластинка слизистой оболочки, не содержащая желёз.

ПЛАЦЕНТА

Во время беременности матка участвует в формировании **плаценты** (обильно васкуляризированной структуры), благодаря которой происходит обмен веществ между кровеносными системами матери и плода (схема 17–2). Следует подчеркнуть, что при этом не происходит смешения крови матери и плода. Плацента формируется как из тканей матери, так и из тканей плодных оболочек.

НАРУЖНЫЕ ПОЛОВЫЕ ОРГАНЫ (ВУЛЬВА)

В состав наружных половых органов женщины (**вульвы**) входят **большие и малые срамные губы**, **клитор** и **железы преддверия (бартолиновы железы)**. Вульва обильно иннервирована и функционирует во время полового возбуждения и полового акта.

МОЛОЧНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Молочная железа

Молочные железы представляют собой изменённые потовые железы. И у мальчиков, и у девочек до начала полового созревания молочные железы не развиты. У женщин в период полового созревания под влиянием гормонов молочные железы активно развиваются. Молочные железы, также как и эндометрий, подвергаются гормонально обусловленным циклическим изменениям, обусловленным менструальным циклом. Сразу же после родов молочные железы вырабатывают молоко для

кормления новорожденного. Молочная железа состоит из множества отдельных сложных желез — долек молочной железы. Молоко, секретируемое каждой долькой молочной железы, выделяется через млечный проток, который открывается на поверхность соска.

Околососковый кружок (ареол соска)

Пигментированную область кожи, окружающую сосок, называют околососковым кружком. В этой области располагаются многочисленные потовые, сальные и ареоларные железы.

РЕГУЛИРОВАНИЕ СОЗРЕВАНИЯ ФОЛЛИКУЛА И ОВУЛЯЦИИ

Гонадотропин-рилизинг факторы, синтезируемые гипоталамусом, активизируют гонадотропоциты аденогипофиза, которые, в свою очередь, вырабатывают и выделяют фолликулостимулирующий гормон (ФСГ) и лютеинизирующий гормон (ЛГ).

ФСГ не только вызывает превращение вторичного фолликула в граафов пузырёк, но и стимулирует секрецию андрогенов клетками внутренней теки. ФСГ также стимулирует формирование ЛГ-рецепторов у клеток гранулёзы, преобразование андрогенов в эстрогены, секрецию ингибина, активина и фолликулостатина, которые механизмом обратной связи участвуют в регулировании выделения ФСГ. Кроме того, достижение порогового уровня концентрации эстрогенов в крови вызывает скачкообразное выделение ЛГ.

Скачок уровня ЛГ в крови вызывает возобновление мейоза I в овоците I порядка, затем инициирует в овоците II порядка мейоз II, потом — овуляцию. ЛГ также стимулирует развитие жёлтого тела из клеток зернистого слоя и внутренней теки.

ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ И ОБРАТНОЕ РАЗВИТИЕ ЖЁЛТОГО ТЕЛА

Жёлтое тело синтезирует прогестерон — гормон, который, ингибируя гонадотропин-рилизинг фактор (ЛГ/ФСГ-РФ), подавляет выделение ЛГ и способствует утолщению эндометрия. Жёлтое тело также секретирует эстрогены (ингибиторы ФСГ) и релаксин, который уменьшает плотность волокнистого хряща лонного сочленения, делая его более податливым.

Если беременность не наступит, жёлтое тело атрофируется, а отсутствие эстрогенов и прогестерона приводит к возобновлению выделения ФСГ и ЛГ в аденогипофизе.

В случае развития беременности симпластотрофобласт формирующейся плаценты выделяет хорионический гонадотропин человека (гормон, который контролирует ауторегуляцию в клетках плаценты во втором триместре беременности), а также секретирует человече-

ский плацентарный лактоген (гормон, способствующий выработке молока), тиреотропин, адренокортикотропный гормон, релаксин и эстрогены.

РЕАКЦИЯ МАТКИ НА ВОЗДЕЙСТВИЕ ГОРМОНОВ

Эндометрий

В эндометрии выделяют два слоя: поверхностный функциональный и базальный, лежащий более глубоко. Каждый из них имеет собственное кровоснабжение. Базальный слой, остающийся относительно интактным во время менструального кровотечения, кровоснабжается за счёт коротких прямых артерий. В нём расположены донные отделы маточных желёз. Функциональный слой кровоснабжается спиралевидными артериями. Он подвергается выраженным гормонально-обусловленным циклическим изменениям.

После фазы отторжения и маточного кровотечения эстрогены стимулируют наступление фазы пролиферации, во время которой происходит утолщение эндометрия, восстановление его соединительной ткани, желёз и кровеносных сосудов (спиралевидных артерий).

Прогестерон способствует развитию фазы секреции, которая характеризуется дальнейшим утолщением эндометрия, нарастанием извитости его желёз, накоплением в их просвете секрета, а также удлинением спиралевидных артерий.

Понижение уровней эстрогенов и прогестерона обуславливает наступление фазы отторжения, которая начинается со стойких периодических спазмов спиралевидных артерий, приводящих к развитию некроза их стенок, нарушению кровоснабжения и некрозу функционального слоя эндометрия. Следует понимать, что базальный слой не затронут этим некрозом, так как он кровоснабжается прямыми артериями. В периоды между спастическими сокращениями спиралевидные артерии разрываются, в результате развивается кровотечение, способствующее отторжению пропитанного кровью некротизированного функционального слоя эндометрия и выделению его из полости мат-

ки, при этом базальный слой остаётся относительно интактным.

Миометрий

Во время беременности толщина миометрия возрастает за счёт гипертрофии и гиперплазии гладкомышечных клеток. И вновь образованные, и гипертрофированные гладкомышечные клетки формируют между собой щелевидные соединения (нексусы), которые в дальнейшем способствуют координации их сокращений. Во время

родов окситоцин и простагландины вызывают ритмические сокращения миометрия, в результате чего плод изгоняется из полости матки.

ГОРМОНАЛЬНЫЕ ВЛИЯНИЯ НА МОЛОЧНУЮ ЖЕЛЕЗУ

Во время беременности развитию секреторных единиц молочной железы способствует взаимодействие прогестерона, эстрогенов, соматомаммотропина и лактогенного гормона — про-

Клинические аспекты

Цитологическое исследование мазков, окрашенных по Папаниколау

Во время рутинного гинекологического обследования берётся цитологический мазок, для того чтобы исследовать слущенные клетки эпителиальной выстилки шейки матки и влагалища. Окраска мазка по Папаниколау позволяет выявлять предраковые и раковые клетки. Цитологическое исследование мазков используется в качестве скринингового обследования женщин для раннего выявления рака шейки матки. Его рекомендуют проводить ежегодно, что обусловлено медленным ростом рака шейки матки. Мазок, окрашенный по Папаниколау, является чрезвычайно рентабельной процедурой, так как позволяет выявлять рак шейки матки на ранних стадиях, что в конечном итоге сохраняет жизнь пациенткам.

Гонорея

Гонорея — инфекционное заболевание, вызываемое грамотрицательным диплококком *Neisseria gonorrhoeae* и передающееся половым путём. В США ежегодно фиксируется свыше миллиона случаев этого заболевания. Гонорея часто осложняется воспалительным заболеванием органов малого таза и острым сальпингитом.

Воспалительное заболевание органов малого таза

В понятие «воспалительное заболевание органов малого таза» включают инфекцию шейки, тела матки, фаллопиевых труб и/или яичника, как правило, являющиеся последовательными этапами восходящей микробной инфекции. Воспалительные заболевания органов малого таза проявляются болезненностью и болями внизу живота, лихорадкой, неприятно пахнущими выделениями из влагалища и эпизодами патологических маточных кровотечений. В тяжёлых случаях боль может быть изнурительной, требующей постельного режима и применения болеутоляющих средств.

Эндометриоз

Эндометриоз — патологический процесс, при котором в миометрии или других органах половой системы и вне её (например, полость брюшины, глаза или головной мозг) возникают очаги эктопического расположения ткани эндометрия. Этиология этого заболевания неизвестна. Одна из гипотез, объясняющих развитие эндометриоза, рассматривает миграцию клеток эндометрия в брюшную полость по маточным трубам во время менструального цикла. В большинстве случаев очаги эндометриоза представляют собой одиночные или небольшие группы мелких кист на висцеральном или париетальном листке брюшины.

Рак эндометрия

Рак эндометрия — злокачественная опухоль эндометрия. Как правило, развивается у женщин после наступления менопаузы. Самым распространённым типом рака эндометрия является аденокарцинома. Основным её симптомом является маточное кровотечение. На ранних стадиях опухолевого процесса шейка матки опухолью не поражается. Позднее, когда опухоль прорастает шейку матки, злокачественные клетки выявляются при цитологическом исследовании мазков из влагалища, окрашенных по Папаниколау.

Болезнь Педжета соска

Болезнь Педжета соска обычно наблюдается у пожилых женщин и связана с протоковым раком молочной железы. Первоначально болезнь проявляется повышенным шелушением кожи соска (экземоподобное поражение) или уплотнением соска, нередко сопровождается наличием жидких выделений из него. Часто в связи с отсутствием других проявлений заболевания пациентки игнорируют наличие этих симптомов и не обращаются за медицинской помощью, что обуславливает выявление рака в запущенной форме. Лечение выбора болезни Педжета соска является мастэктомия с удалением региональных лимфатических узлов.

лактин (секретируется ацидофилами аденогипофиза). Клетки терминальных межальвеолярных протоков, пролиферируя, формируют секреторные концевые отделы (альвеолы) молочной железы.

Альвеолы и терминальные межальвеолярные протоки окружены миоэпителиальными клетками, которые сокращаются под воздействием окситоцина, поступающего из нейрогипофиза в ответ на кормление грудью, и выталкивают молоко из молочной железы — рефлекс молокоотдачи.

МОЛОКО

Молоко — секрет молочной железы, содержащий воду, белки, липиды и углеводы (в основном лактозу). Состав молока, секретируемого в первые несколько дней после родов (молозиво), отличается от состава молока, секретируемого в дальнейшем. Молоко богато витаминами, минеральными веществами, лимфоцитами и иммуноглобулинами (особенно IgA), благодаря чему новорождённый в течение первых месяцев жизни получает антитела.

Краткое изложение гистологической организации

ЯИЧНИК

Корковое вещество

Снаружи **яичник** покрыт видоизменённым мезотелием (однослойным кубическим либо плоским герминативным эпителием). Под ним расположена **белочная оболочка**, представленная плотной неоформленной волокнистой соединительной тканью. Соединительная ткань, лежащая в яичнике глубже, образует **струму яичника** и содержит большее количество клеток. В корковом веществе располагаются **фолликулы**, находящиеся на разных стадиях развития.

Примордиальные фолликулы

В состав примордиального фолликула входит **овоцит I порядка**, окружённый одним слоем уплощенных фолликулярных зернистых клеток.

Первичные фолликулы

Однослойные первичные фолликулы

Однослойные (униламнарные) первичные фолликулы содержат **овоцит I порядка**, окружённый блестящей зоной и одним слоем кубических фолликулярных клеток.

Многослойные первичные фолликулы

В состав многослойных (мультиламнарных) первичных фолликулов входит **овоцит I порядка**, окружённый несколькими слоями фолликулярных клеток. Хорошо видна прозрачная зона и будущая внутренняя тека.

Вторичные фолликулы

Вторичный полостной фолликул отличается от многослойного (мультиламнарного) первичного фолликула большими размерами, хорошо различимой текой (**внутренний и наружный слои**), и, особенно, наличием фолликулярной жидкости в пространствах между фолликулярными клетками. Эти полости, заполненные жидкостью, известны как **тельца Калла–Экснера**.

Граафовы пузырьки

Граафов пузырьк (зрелый фолликул) имеет самые большие размеры из всех фолликулов яичника. В нём отдельные тельца Калла–Экснера слились в одну крупную полость, заполненную фолликулярной жидкостью. Стенку полости граафова пузырька называют **зернистым слоем**, выступающие в полость фолликулярные

клетки, окружающие овоцит, — **яйценосным бугорком**, а фолликулярные клетки, непосредственно окружающие овоцит, называют **лучистым венцом**. Длинные апикальные отростки этих клеток входят в прозрачную зону. **Внутренний и наружный слои теки** хорошо развиты. Внутренняя тека содержит многочисленные клетки и кровеносные капилляры, тогда как наружная тека содержит меньше клеток и больше волокон.

Атрезирующие фолликулы

Атрезирующими называют фолликулы, находящиеся в состоянии дегенерации. На поздних стадиях атрезии они содержат дегенерированный овоцит и фибробласты.

Мозговое вещество

Мозговое вещество яичника представлено рыхлой волокнистой соединительной тканью, содержащей многочисленные эластические волокна. В нём расположено множество кровеносных сосудов, в т.ч. спиральные артерии и извитые вены.

Жёлтое тело

После выталкивания из граафова пузырька овоцита II порядка с окружающими его фолликулярными клетками он заполняется кровью, превращаясь в так называемое **геморрагическое тело**. Клетки зернистого слоя преобразуются в большие **зернистые лютеиновые клетки**. Кроме того, клетки внутренней теки также увеличиваются в размере, становясь **лютеиновыми клетками теки** (тека-лютеоцитами), при этом их размеры меньше, чем у зернистых лютеиновых клеток.

Белое тело

Жёлтое тело, находящееся в процессе инволюции и гиалинизации, представляет собой **белое тело**. Белое тело замещается волокнистой соединительной тканью, в которой среди волокон расположены единичные **фибробласты**. В конечном счете белое тело превращается в соединительнотканый рубец на поверхности яичника.

ПОЛОВЫЕ ПУТИ

Маточная труба

Слизистая оболочка

Слизистая оболочка маточной трубы образует складки в её воронке и ампуле. Они состоят из однослойного призматического эпителия, отграниченного базальной мембраной от рыхлой волокнистой соединительной ткани собственной пластинкой слизистой оболочки. В состав однослойного призматического эпителия входят секреторные и реснитчатые клетки.

Мышечная оболочка

Мышечная оболочка состоит из двух слоёв пучков гладких мышечных клеток: **внутреннего циркулярного** и **наружного продольного**.

Серозная оболочка

Снаружи маточная труба окружена серозной оболочкой.

Матка

Эндометрий

В эндометрии выделяют два слоя: **базальный** и **функциональный**. Эндометрий выстлан однослойным цилиндрическим эпителием. Строение собственной пластинки слизистой оболочки изменяется в различные фазы менструального цикла.

Фаза пролиферации

Железы имеют вид прямых трубочек, в их эпителии видны фигуры митоза. В функциональный слой вырастают спиральные артерии.

Фаза секреции

Железы и спиральные артерии становятся извитыми. В просветах желёз накапливаются секреторируемые продукты. Фибробласты увеличиваются в размерах и накапливают в своей цитоплазме гликоген.

Фаза отторжения (менструальная фаза)

Функциональный слой десквамирован, в собственной пластинке слизистой оболочки имеются многочисленные кровоизлияния.

Миометрий

Миометрий — самая толстая оболочка стенки матки. Он состоит из трёх плохо отграниченных слоёв гладких мышц: **внутреннего продольного**, **среднего циркулярного** и **наружного продольного**. Во время беременности миометрий утолщается как за счёт гипертрофии уже существующих гладкомышечных клеток, так и за счёт формирования новых гладкомышечных клеток.

Серозная оболочка

Большая часть матки покрыта серозной оболочкой, в остальных участках она соединена с прилежащими тканями адвентициальной оболочкой.

Влагалище

Слизистая оболочка

Влагалище выстлано многослойным плоским неороговевающим эпителием. Собственная пластинка слизистой оболочки не имеет желёз, состоит из плотной волокнистой соединительной ткани, содержащей многочисленные эластические волокна. Слизистая оболочка влагалища собрана в поперечные складки и имеет два продольных валика.

Подслизистая основа

Подслизистая основа влагалища представлена плотной волокнистой соединительной тканью, содержащей эластические волокна и многочисленные кровеносные сосуды.

Мышечная оболочка

Мышечная оболочка влагалища состоит из переплетающихся пучков гладкомышечных клеток. Вокруг входа во влагалище, окружая наружное его отверстие, расположен скелетно-мышечный сфинктер.

Адвентициальная оболочка

Снаружи влагалище покрыто адвентициальной оболочкой.

ПЛАЦЕНТА

Базальная отпадающая оболочка эндометрия (Decidua basalis)

Базальная отпадающая оболочка является производной эндометрия. Она характеризуется наличием крупных, содержащих значительное количество гликогена децидуальных клеток. В лабиринтоподобные межворсинчатые пространства плаценты открываются извитые артерии и прямые вены эндометрия.

Хориальная пластинка и ворсинки

Хориальная пластинка — область хориона, в которой формируются ворсинки, идущие в межворсинчатые пространства базальной отпадающей оболочки эндометрия. В основе каждой ворсинки хориона содержится рыхлая волокнистая соединительная ткань, в которой

располагаются гладкомышечные клетки и кровеносные капилляры. Снаружи ворсинка хориона покрыта клетками трофобласта. В первой половине беременности ворсинки хориона покрыты двумя слоями трофобласта: внутренним слоем кубических клеток цитотрофобласта и наружным слоем синцитиотрофобласта. Во второй половине беременности ворсинки хориона покрыты только одним слоем синцитиотрофобласта. При этом в участках прикрепления ворсин хориона к базальной отпадающей оболочке эндометрия сохраняются клетки цитотрофобласта.

МОЛОЧНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Нелактирующая молочная железа

Нелактирующая молочная железа состоит главным образом из плотной неоформленной соединительной ткани, жировой ткани, в виде долек или островков и многочисленных протоков. Часто можно встретить слепые концы протоков, почки альвеол и расположенные вокруг них миоэпителиальные клетки.

Лактирующая молочная железа

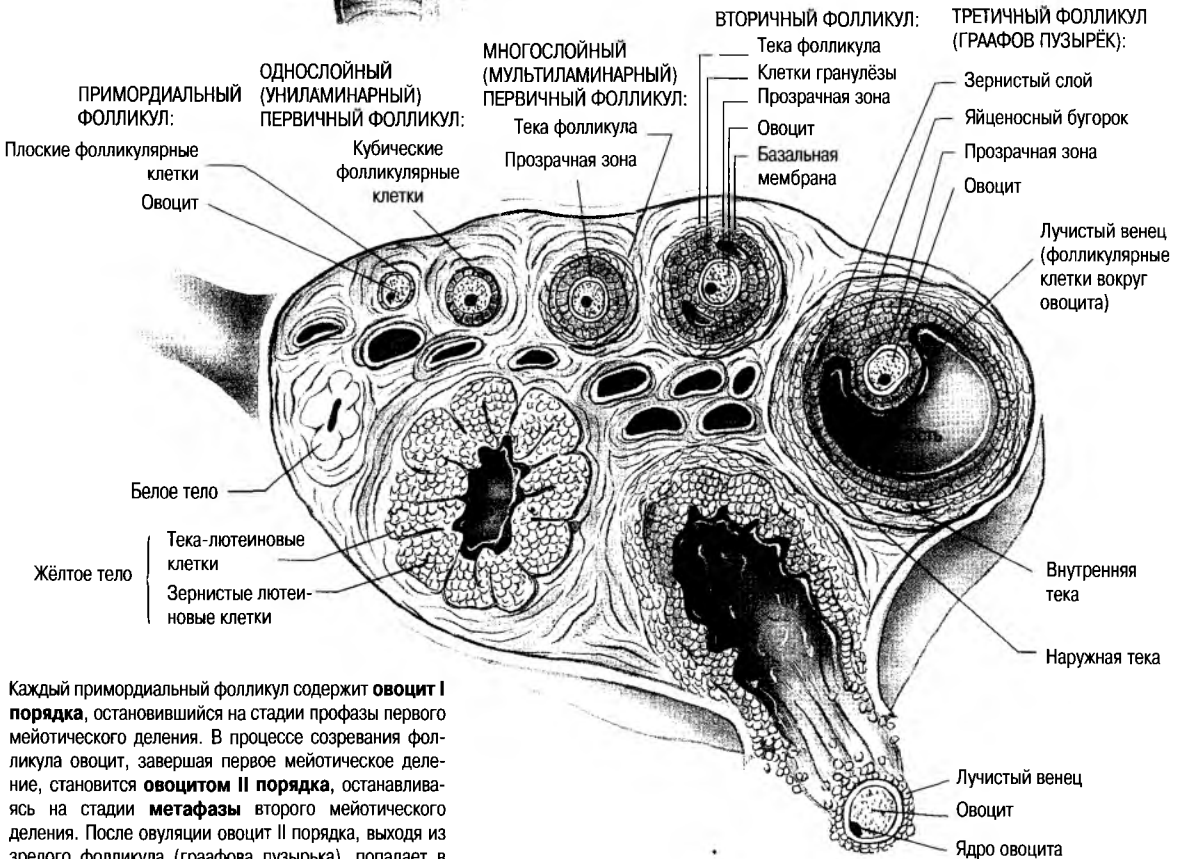
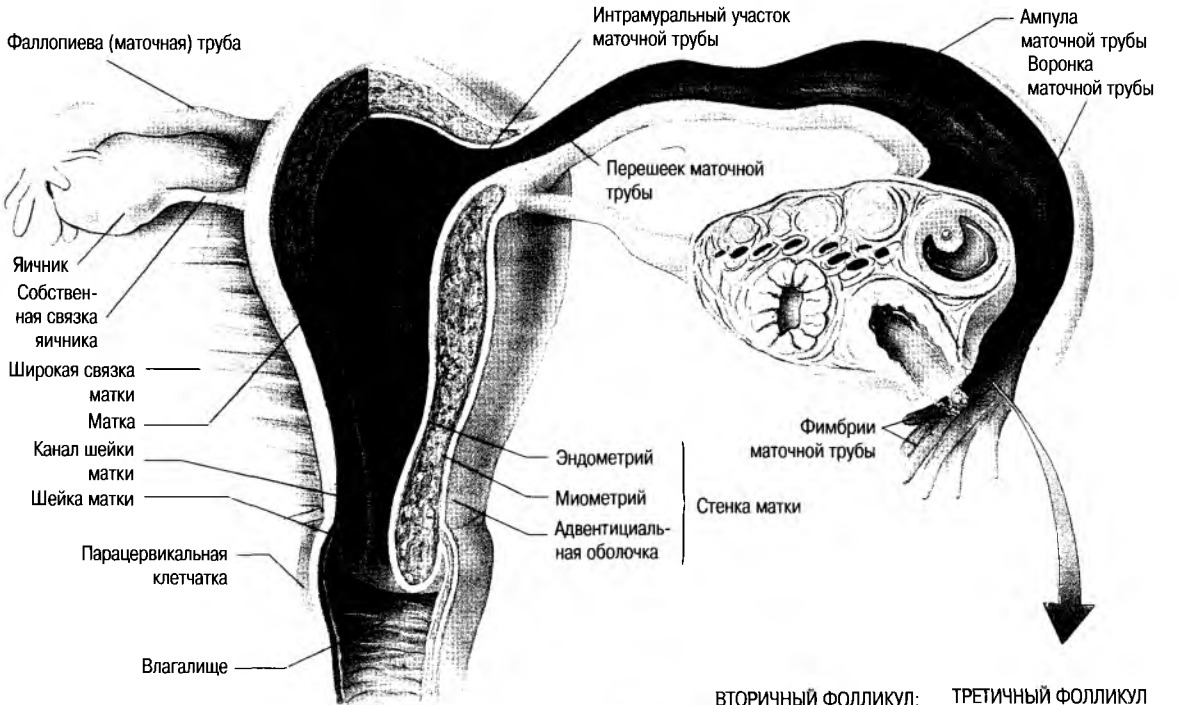
Молочная железа активируется во время беременности и при лактации. Расширенные альве-

олы, окружённые миоэпителиальными клетками, выстланы одним слоем кубических клеток. Альвеолы формируют многочисленные дольки, в которых и между которыми располагаются выводные протоки. В просветах альвеол и протоков содержится жировой секрет.

Околососковый кружок и сосок молочной железы

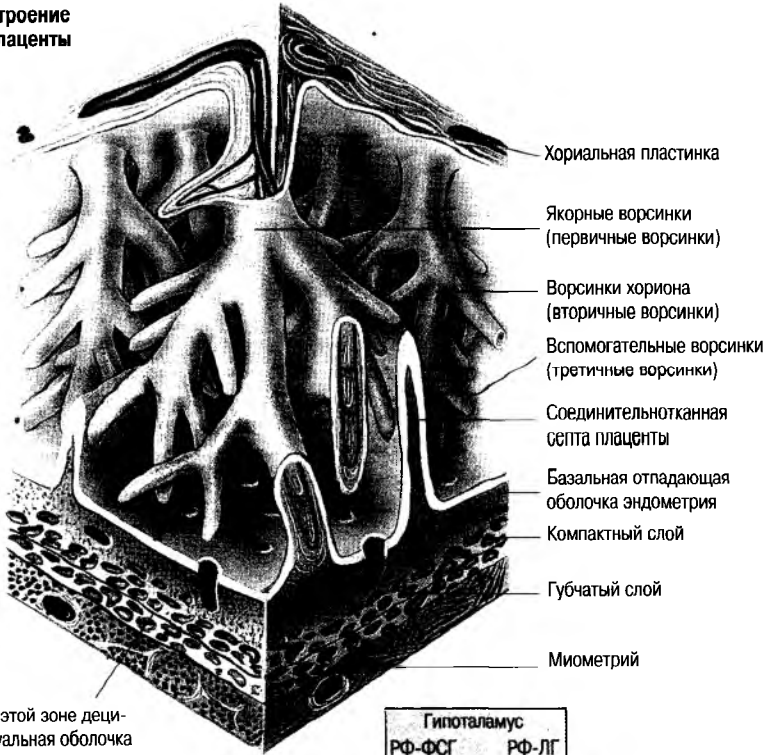
Околососковый кружок (ареол соска) покрыт тонким эпидермисом, в котором содержатся многочисленные пигментные клетки. В дерме околососкового кружка имеются потовые и крупные сальные железы. По периферии соска расположены крупные апокриновые ареолярные железы. Дерма околососкового кружка также содержит многочисленные гладкомышечные клетки.

Сосок молочной железы имеет несколько мельчайших пор, представляющих собой дистальные концы млечных протоков, исходящих из млечных синусов (расширенных резервуаров в основании соска). Эпидермис, покрывающий сосок, тонкий. Дерма соска содержит многочисленные гладкомышечные клетки и нервные окончания (механорецепторы). Хотя кожа соска не имеет волосяных фолликулов и потовых желез, в ней располагается значительное количество сальных желёз.



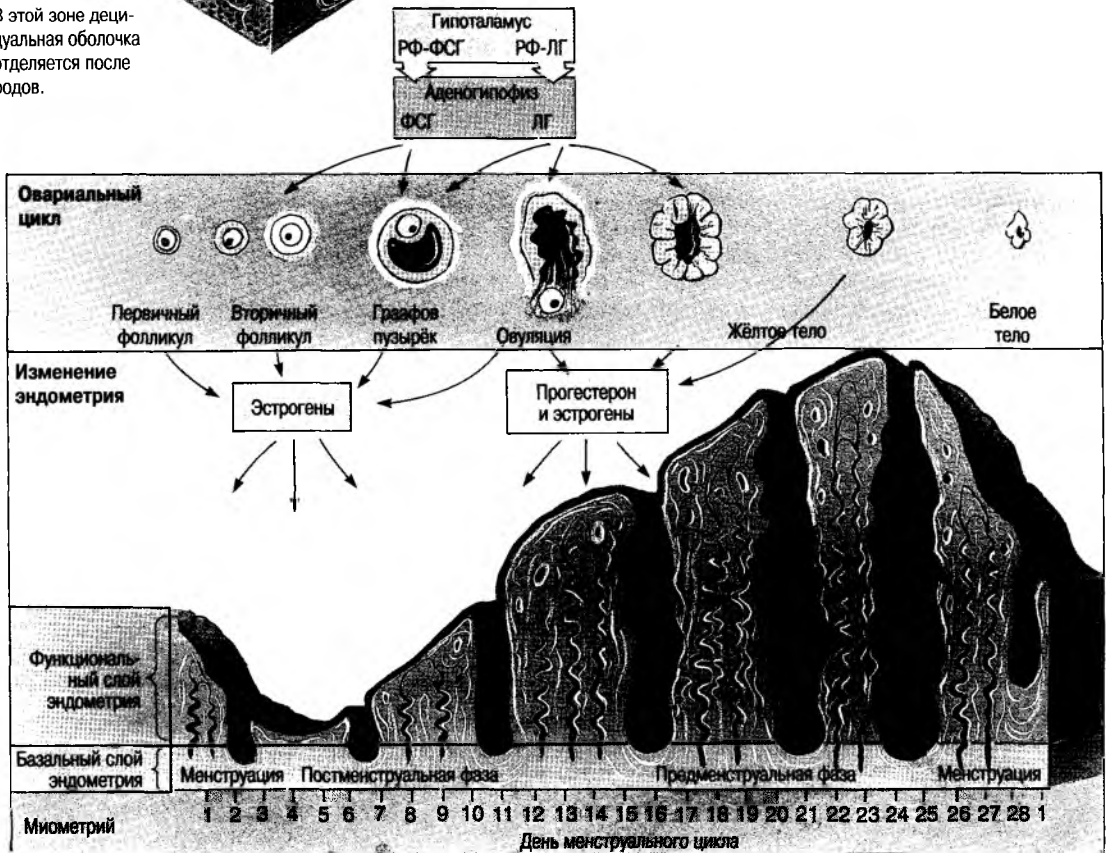
Каждый примордиальный фолликул содержит **овоцит I порядка**, остановившийся на стадии профазы первого мейотического деления. В процессе созревания фолликула овоцит, завершая первое мейотическое деление, становится **овоцитом II порядка**, останавливаясь на стадии **метафазы** второго мейотического деления. После овуляции овоцит II порядка, выходя из зрелого фолликула (граафова пузырька), попадает в маточную трубу. После овуляции граафов пузырёк дифференцируется в **жёлтое тело**, которое дегенерирует и, в конечном счете, превращается в **белое тело**.

Строение плаценты



В этой зоне децидуальная оболочка отделяется после родов.

Плацента человека состоит из **материнской** и **плодной** частей. Плацента устроена таким образом, что кровь матери не смешивается с кровью плода, при этом между ними происходит обмен питательными веществами, газами и продуктами обмена. Материнская часть плаценты представлена **базальной отпадающей оболочкой эндометрия**, тогда как плодная часть плаценты состоит из **хориальной пластинки** и ворсинок хориона. Выделяют следующие типы ворсинок хориона: исходящие из хориальной пластинки и связанные с базальной отпадающей оболочкой эндометрия (**якорные, закрепляющие или первичные ворсинки**); исходящие из хориальной пластинки, но не связанные с базальной отпадающей оболочкой эндометрия (**хориальные или вторичные ворсинки**); ветви вторичных ворсинок (**вспомогательные или третичные ворсинки**).



Влияние гормонов гипоталамуса и аденогипофиза на яичник и эндометрий матки.

ФОТО 1 Яичник обезьяны. Заливка в пластмассу. × 14

В яичнике выделяют мозговое и корковое вещество. В мозговом веществе содержатся крупные кровеносные сосуды, которые кровоснабжают корковое вещество. В корковом веществе яичника находятся многочисленные фолликулы, большинство из которых имеют небольшие размеры (стрелки). Несколько фолликулов достигли стадии граафова пузырька. Снаружи яичник покрыт толстой волокнистой соединительнотканной капсулой — белочной оболочкой и герминативным эпителием. Обратите внимание, что брыжейка яичника является не только опорой, но и источником кровоснабжения мозгового вещества яичника. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 2.

ФОТО 3 Первичные фолликулы яичника обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

Первичные фолликулы отличаются от примордиальных не только размерами, строением, но и количеством фолликулярных клеток. Однослойный (униламинарный) первичный фолликул (вставка × 270) имеет один слой кубических фолликулярных клеток, которые окружают относительно небольшой овоцит I порядка, ядро которого отчётливо видно. Многослойный (мультиламинарный) первичный фолликул содержит овоцит I порядка, который крупнее, чем овоцит примордиального фолликула. Вокруг овоцита I порядка в многослойном (мультиламинарном) первичном фолликуле формируется прозрачная зона и несколько слоёв фолликулярных клеток. Строма вокруг фолликула начинает образовывать теку. Обратите внимание на базальную мембрану, расположенную между фолликулярными клетками и клетками будущей внутренней теки.

ФОТО 2 Яичник обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 1. Герминативный эпителий покрывает соединительнотканную капсулу (белочную оболочку). В этой области коркового вещества яичника расположены многочисленные примордиальные фолликулы. Обратите внимание, что соединительная ткань (строма) яичника содержит множество фибробластов.

Вставка. Корковое вещество яичника обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

В состав примордиального фолликула входят овоцит I порядка, чье ядро и ядрышко (стрелка) отчётливо видны на этой микрофотографии, и один слой плоских фолликулярных клеток, окружающих овоцит. Также видны белочная оболочка и герминативный эпителий.

ФОТО 4 Вторичный фолликул яичника кролика. Заливка в парафин. × 132

Вторичные фолликулы имеют сходное строение с многослойным (мультиламинарным) первичным фолликулом. Основное различие между ними в размерах: вторичные фолликулы крупнее первичных. Кроме того, число слоёв фолликулярных клеток возрастает и, что ещё более важно, в межклеточных пространствах фолликулярных клеток вторичных фолликулов начинает появляться фолликулярная жидкость, которая сливается с образованием нескольких полостей — телец Калла-Экснера. Строма, непосредственно прилегающая к фолликулярным клеткам, формирует внутреннюю и более волокнистую наружную теку.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BM	базальная мембрана	GF	граафов пузырёк	PO	овоцит I порядка
BV	кровеносный сосуд	ME	мозговое вещество	St	строма
Co	корковое вещество	Mo	брыжейка яичника	TA	белочная оболочка
FC	фолликулярная клетка	N	ядро	TE	наружная тека
FF	фолликулярная жидкость	PF	примордиальный фолликул	TI	внутренняя тека
GE	герминативный эпителий			ZP	прозрачная зона

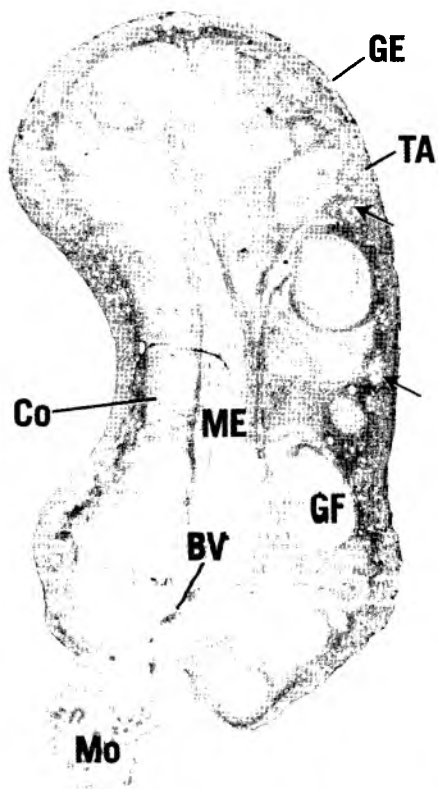


ФОТО 1



ФОТО 2

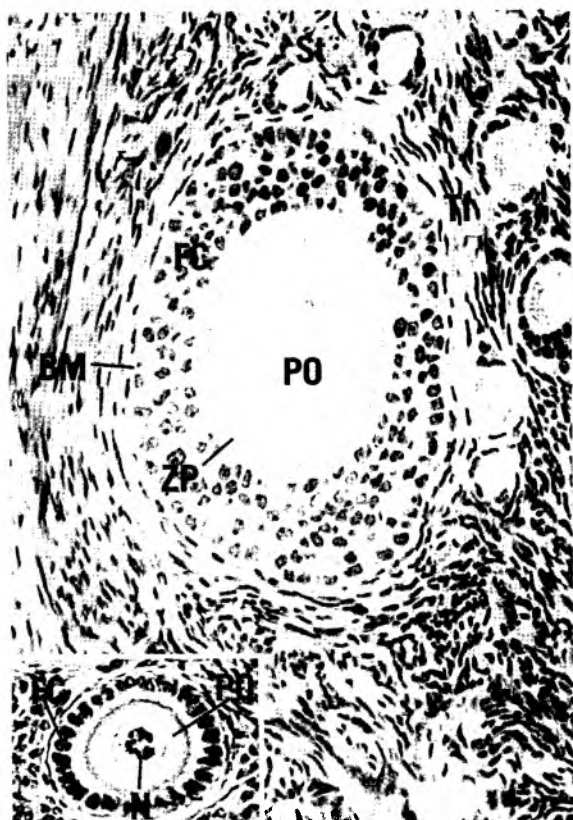


ФОТО 3

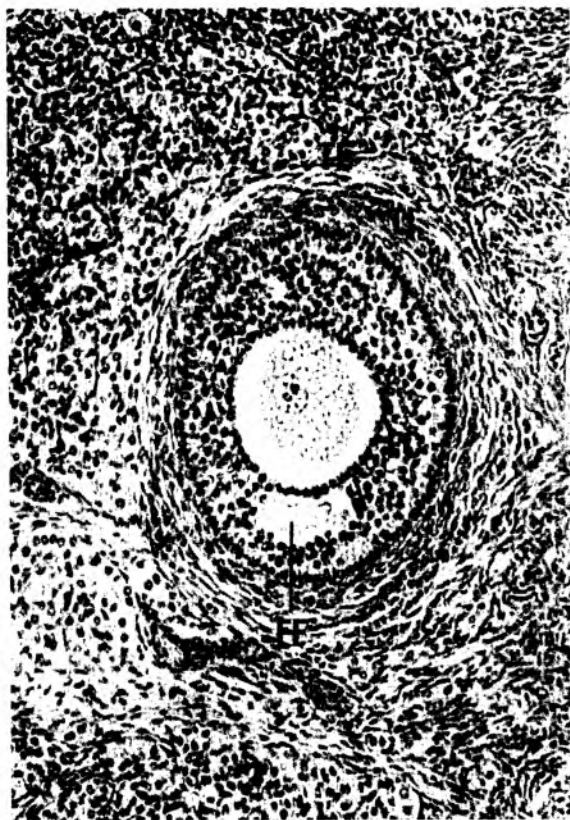


ФОТО 4

ФОТО 1 ■ Граафов пузырьёк. Заливка в парафин. × 132

Граафов пузырьёк является самым зрелым фолликулом яичника, из него в процессе овуляции выходит овоцит II порядка. Фолликулярная жидкость заполняет одну крупную полость, окружённую зернистыми (фолликулярными) клетками, составляющими зернистый слой. Зернистые клетки, окружающие овоцит I порядка, выбухают вместе с ним в полость фолликула в виде яйценосного бугорка. Найдите базальную мембрану, отделяющую зернистые клетки от клеток внутренней теки. Наружная тека незаметно переходит в прилежащую строму. Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 2.

ФОТО 2 · Граафов пузырьёк. Яйценосный бугорок. Заливка в парафин. × 270

На этой микрофотографии при более высоком увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 1. Найдите яйценосный бугорок, содержащий овоцит I порядка, ядро которого едва различимо в этом срезе. Снаружи овоцит окружён прозрачной зоной, в которую проникают отростки (стрелки) фолликулярных клеток. Тонкий слой фолликулярных клеток, расположенных по периферии овоцита I порядка в виде короны, называют лучистым венцом. Рассмотрите базальную мембрану, а также клетки внутренней и наружной теки.

ФОТО 3 Жёлтое тело яичника человека. Заливка в парафин. × 14

Сразу после овуляции строение граафова пузырьёка изменяется, формируется временная структура — геморрагическое тело, которое в дальнейшем превратится в жёлтое тело. Клетки зернистого слоя (зернистые лютеиновые клетки), увеличиваясь в размерах, приобретают пенный вид. Зернистые лютеиновые клетки формируют тяжи, отделённые друг от друга прослойками соединительной ткани, в которых содержатся кровеносные сосуды и клетки внутренней теки (стрелки). Клетки внутренней теки, увеличиваясь в размерах, становятся железистыми (тека-лютеиновыми клетками). Остатки полости граафова пузырьёка заполнены фибрином и белковым экссудатом, который в дальнейшем будет замещаться соединительной тканью. Область, сходная области, ограниченной рамкой, при большем увеличении представлена на фото 4.

ФОТО 4 Жёлтое тело яичника человека. Заливка в парафин. × 132

На этой микрофотографии при более высоком увеличении представлена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 3. Зернистые лютеиновые клетки жёлтого тела отличаются от клеток соединительной ткани более крупными размерами, округлой формой и тем, что в центре их цитоплазмы расположены большие круглые ядра (острие стрелки). В центре микрофотографии определяется соединительнотканная прослойка, содержащая тека-лютеиновые клетки среди многочисленных клеток соединительной ткани и кровеносных сосудов. Область, сходная области, ограниченной рамкой, при большем увеличении представлена на фото 1 иллюстрации 17-3.

■ **ОБОЗНАЧЕНИЯ**

BM	базальная мембрана	FL	фолликулярная жидкость	PO	овоцит I порядка
BV	кровеносный сосуд	GL	зернистая лютеиновая клетка	TE	наружная тека
CO	яйценосный бугорок	MG	зернистый слой	TI	внутренняя тека
CR	лучистый венец	N	ядро	TL	тека-лютеиновая клетка
CT	соединительная ткань			ZP	прозрачная зона

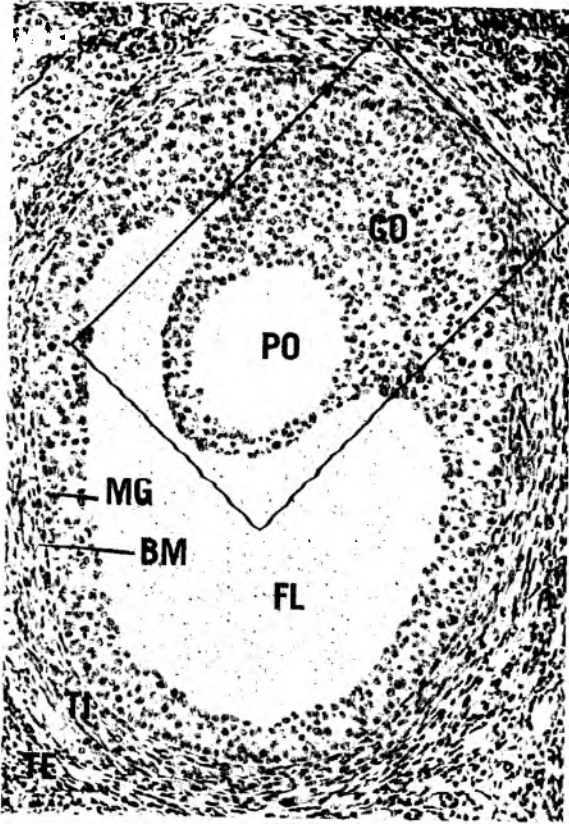


ФОТО 1

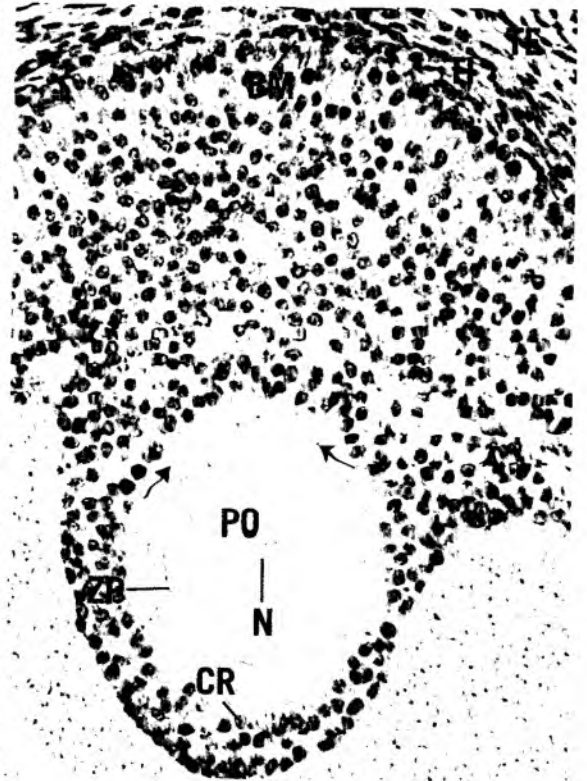


ФОТО 2

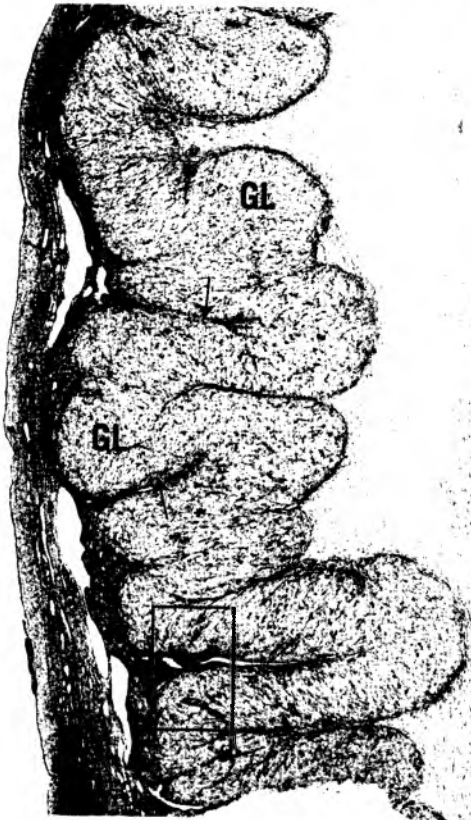


ФОТО 3



ФОТО 4

ФОТО 1 Жёлтое тело яичника человека. Заливка в парафин. × 540

На этой микрофотографии представлена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 4 иллюстрации 17-2. Рассмотрите крупные зернистые лютеиновые клетки, цитоплазма которых за счёт липидных включений, экстрагированных из клетки во время приготовления гистологического препарата, имеет пенистый вид. Ядра этих клеток находятся на большем расстоянии друг от друга, чем ядра более мелких тека-лютеиновых клеток. Обратите внимание на то, что ядра тека-лютеиновых клеток (остриё стрелки) кажутся более темными, чем ядра зернистых лютеиновых клеток. Вытянутые ядра (стрелки) принадлежат клеткам соединительной ткани.

ФОТО 2 Белое тело яичника человека. Заливка в парафин. × 132

Поскольку жёлтое тело подвергается инволютивным изменениям, его клеточные элементы дегенерируют и затем фагоцитируются макрофагами. Вследствие этого жёлтое тело замещается волокнистой соединительной тканью, содержащей незначительное количество клеток, т.е. превращается в белое тело. Обширная сеть кровеносных сосудов жёлтого тела также подвергается обратному развитию, и белое тело кажется бледным по сравнению с относительно тёмноокрашенной прилежащей стромой яичника. Со временем белое тело подвергнется обратному развитию, превращаясь в небольшой рубец на поверхности яичника.

ФОТО 3 Поперечный срез маточной трубы человека. Заливка в парафин. × 14

Маточная (фаллопиева) труба тянется от яичника до полости матки. Маточная труба подвешена на широкой связке, за счёт которой она обильно кровоснабжается. Снаружи она покрыта серозной оболочкой. Толстая мышечная оболочка маточной трубы состоит из двух нечётко различимых слоёв гладких мышц: внутреннего циркулярного и наружного продольного. Слизистая оболочка маточной трубы собрана в продольные складки, которые столь резко выражены в её воронке и ампуле, что их просвет напоминает лабиринт. Область, сходная области, ограниченной рамкой, при большем увеличении представлена на фото 4.

ФОТО 4 Поперечный срез маточной трубы обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 3. На микрофотографии видна вся толщина стенки маточной трубы. Найдите серозную оболочку, содержащую многочисленные кровеносные сосуды, толстую мышечную и слизистую оболочки. Слои мышечной оболочки (наружный продольный и внутренний циркулярный) различимы с трудом. Слизистая оболочка складчатая, выстлана однослойным цилиндрическим эпителием. Рыхлая волокнистая соединительная ткань собственной пластинки слизистой оболочки обильно васкуляризирована (стрелки). Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 1 иллюстрации 17-4.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BL	широкая связка	IC	внутренний циркулярный слой мышечной оболочки	N	ядро
BV	кровеносный сосуд	L	просвет	OL	наружный продольный слой мышечной оболочки
Ep	эпителий	LP	собственная пластинка слизистой оболочки	S	серозная оболочка
FT	волокнистая соединительная ткань	M	мышечная оболочка	St	строма
GL	зернистая лютеиновая клетка	Mu	слизистая оболочка	TL	тека-лютеиновая клетка

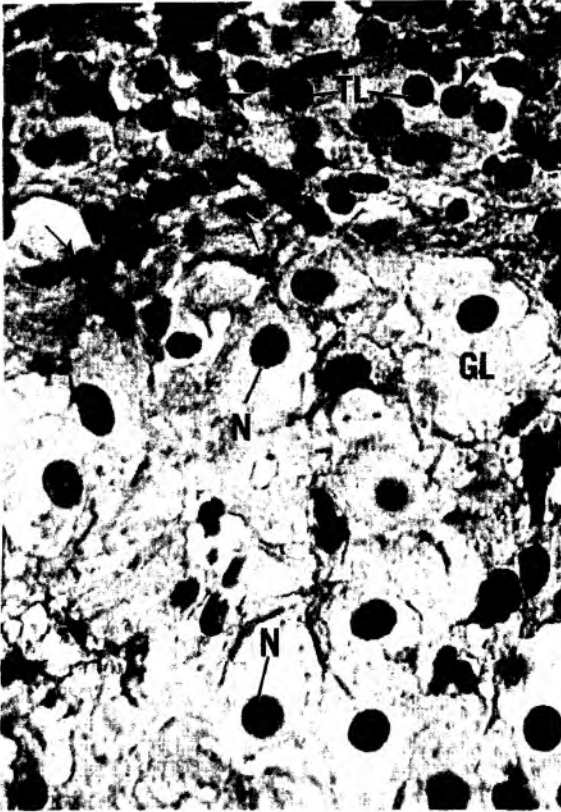


ФОТО 1



ФОТО 2

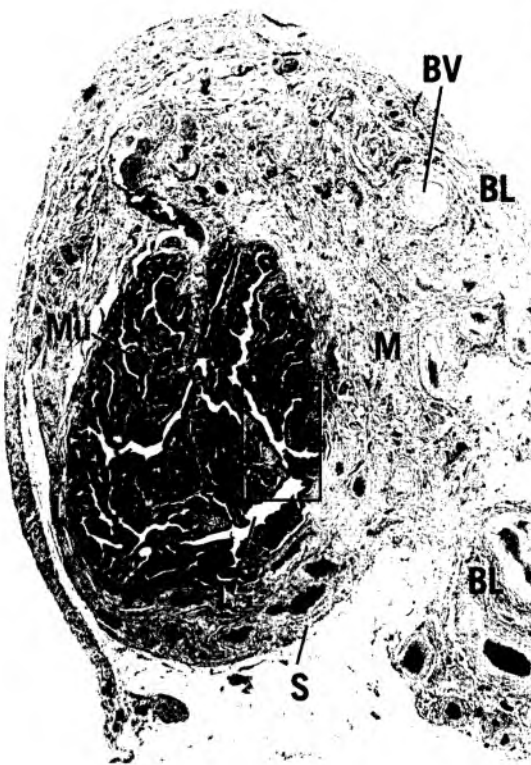


ФОТО 3



ФОТО 4

ФОТО 1 ■ Поперечный срез маточной трубы обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

На этой микрофотографии при более высоком увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 4 иллюстрации 17-3. Найдите внутренний циркулярный слой мышечной оболочки. Собственная пластинка слизистой оболочки в этом участке очень узкая (стрелки), при этом она формирует складки, выстланные однослойным цилиндрическим эпителием. Основа этих складок представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью, содержащей многочисленные клетки и кровеносные сосуды. Лабиринтообразный просвет маточной трубы выстлан однослойным цилиндрическим эпителием. Область, сходная области, ограниченной рамкой, при большем увеличении представлена на фото 2.

ФОТО 2 ■ Поперечный срез маточной трубы обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

На этой микрофотографии при более высоком увеличении представлена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 1. Собственная пластинка слизистой оболочки состоит из обильно васкуляризированной, рыхлой волокнистой соединительной ткани с высоким содержанием клеток. Чётко видна базальная мембрана, разделяющая соединительную ткань и эпителиальную выстилку. Эпителий маточной трубы состоит из двух типов клеток: реснитчатых и секреторных. Реснитчатые клетки более толстые, чем секреторные. На апикальной поверхности они имеют реснички, ритмичные движения которых способствуют продвижению содержимого маточной трубы в просвет матки. Секреторные клетки более тонкие, чем реснитчатые. На их апикальной поверхности, лишённой ресничек, имеется крупное выпячивание цитоплазмы, возвышающееся над реснитчатыми клетками. В этом выпячивании цитоплазмы секреторных клеток (острие стрелки) располагаются секретируемые ими вещества, которыми будут питаться гаметы во время их продвижения по маточной трубе.

ФОТО 3 ■ Эпителий маточной трубы человека. Электронная микроскопия. × 4 553

На этой электронограмме представлен эпителий маточной трубы человека в середине менструально-овариального цикла (14-й день). Можно чётко различить два типа эпителиальных клеток: секреторные и реснитчатые. Секреторные клетки распознаются по хорошо развитому аппарату Гольджи, располо-

женному над ядром в апикальной области клетки. Найдите электронноплотные секреторные гранулы (стрелки) в расширенных апикальных областях секреторных клеток. Обратите внимание также на то, что отдельные реснитчатые клетки в области полюсов ядра имеют значительные скопления гликогена [Verhage H., Bareither M., Jaffe R., Akbar M. *Am J Anat* 156:505-522, 1979].

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BV	кровеносный сосуд	GA	аппарат Гольджи	LP	собственная пластинка слизистой оболочки
BM	базальная мембрана	GI	гликоген	N	ядро
CC	реснитчатая клетка	IC	внутренний циркулярный слой мышечной оболочки	PC	секреторная клетка
CT	соединительная ткань	L	просвет		
EP	эпителий				



ФОТО 1



ФОТО 2

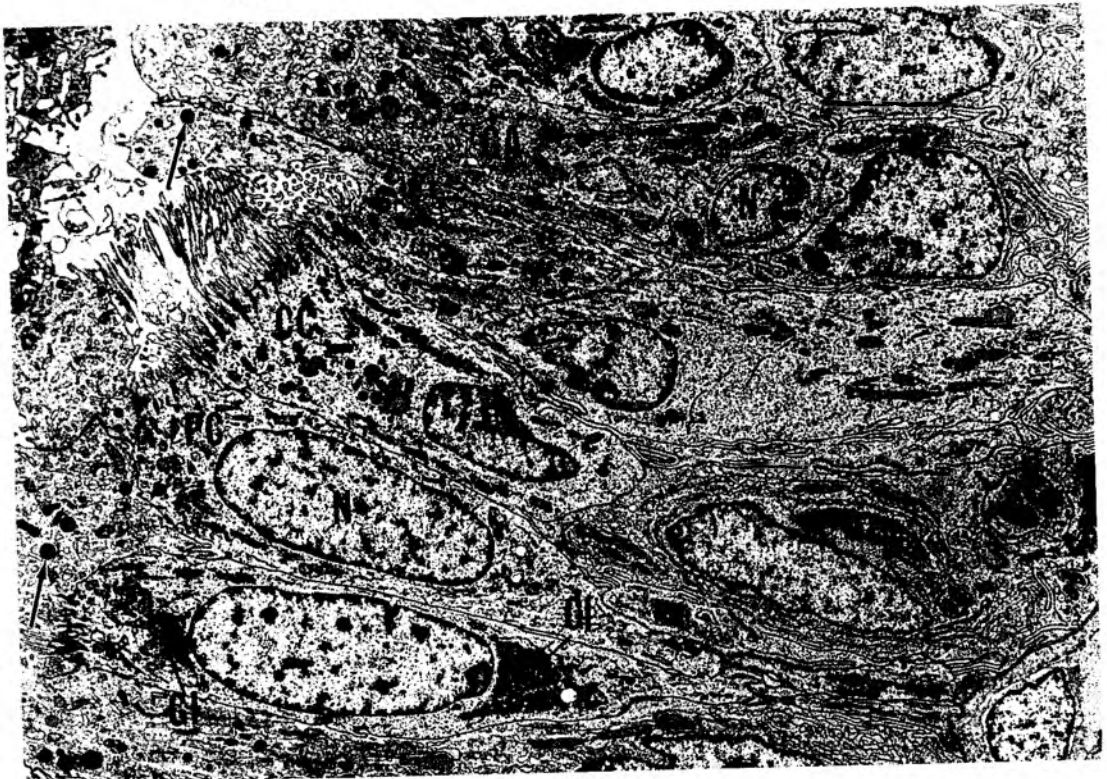


ФОТО 3

ФОТО 1 Матка человека. Фаза пролиферации. Заливка в парафин. × 14

Матка — толстостенный орган, стенка которого состоит из трёх оболочек. Снаружи матка покрыта серозной, а в некоторых участках — адвентициальной оболочкой (на этой микрофотографии она не видна). Средняя оболочка стенки матки (миометрий) представлена толстыми пучками гладких мышц. В миометрии выделяют три слабо различимых слоя: наружный продольный, средний циркулярный и внутренний продольный. Изнутри матка выстлана слизистой оболочкой (эндометрием), который имеет два слоя: базальный и функциональный. Функциональный слой во время менструального цикла, проходя ряд последовательных фаз развития, меняет свою толщину и строение. Обратите внимание, что функциональный слой находится в процессе роста. Формирующиеся железы эндометрия прямые, только в глубоких отделах функционального слоя некоторые из них ветвятся (стрелка). Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 2.

ФОТО 3 Матка человека. Фаза секреции. Заливка в парафин. × 14

Рассмотрите три слоя миометрия, особенно хорошо виден средний циркулярный слой гладких мышц, из-за обильного кровоснабжения его часто называют сосудистым. Эндометрий содержит многочисленные железы, которые, становясь выражено извитыми, накапливают секрет (трофический материал). Им будет питаться бластоциста до своей имплантации. Область, сходная области, ограниченной рамкой, при большем увеличении представлена на фото 4.

ФОТО 2 Матка человека. Фаза пролиферации. Заливка в парафин. × 132

На этой микрофотографии при более высоком увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 1. Функциональный слой эндометрия выстлан однослойным цилиндрическим эпителием, клетки которого, митотически делясь (стрелки), формируют железы. Строма эндометрия содержит множество клеток, о чём свидетельствуют многочисленные ядра фибробластов в этой области. Обратите внимание на обильное кровоснабжение стромы эндометрия.

ФОТО 4 Матка человека. Ранняя фаза секреции. Заливка в парафин. × 132

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 3. Функциональный слой эндометрия покрыт однослойным цилиндрическим эпителием. Обратите внимание, что железы эндометрия также сформированы однослойным цилиндрическим эпителием. Количество желез в эндометрии больше, чем в фазе пролиферации (сравните с фото 2), при этом они более извитые и широкие, а в просвете содержат незначительное количество секрета (стрелка).

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

B	базальный слой эндометрия	GL	железа	My	миометрий
BV	кровеносный сосуд	IL	внутренний продольный слой мышц	OL	наружный продольный слой мышц
Ep	эндометрий	L	просвет	St	строма
Ep	эпителий	MC	средний циркулярный слой мышц	SV	сосудистый слой
F	функциональный слой эндометрия				

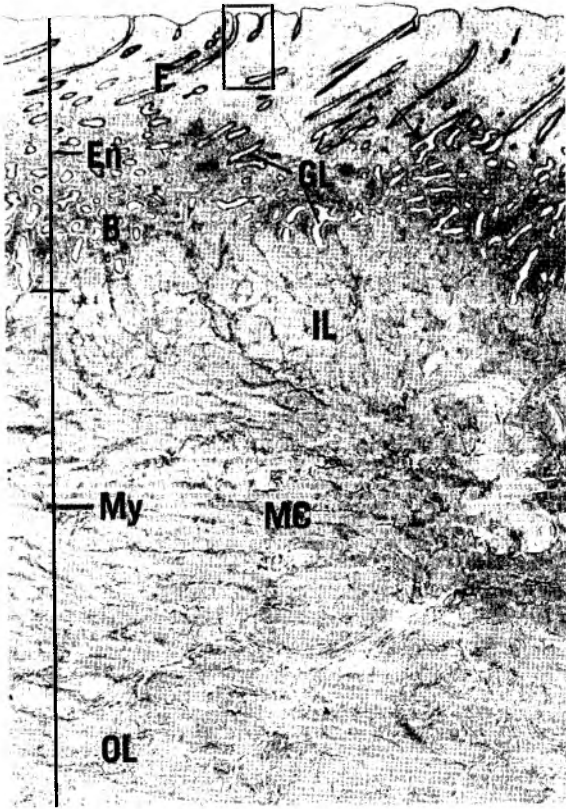


ФОТО 1

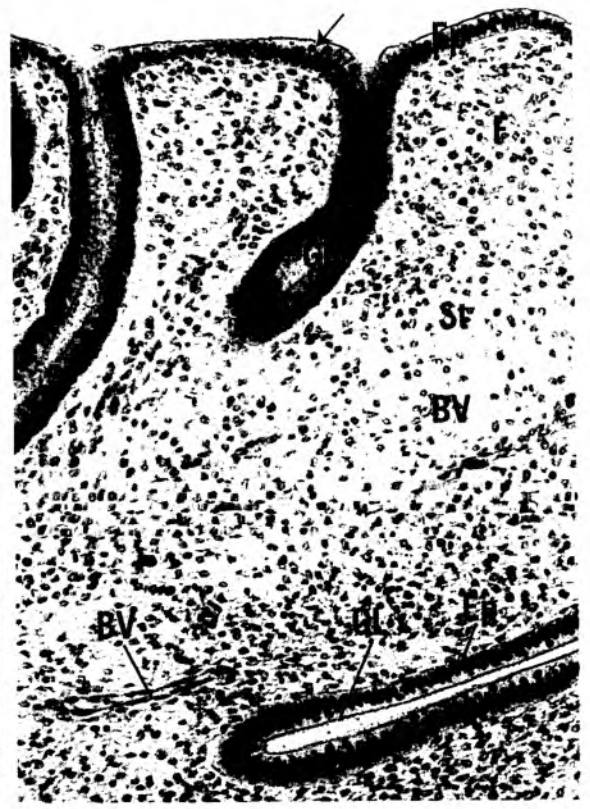


ФОТО 2

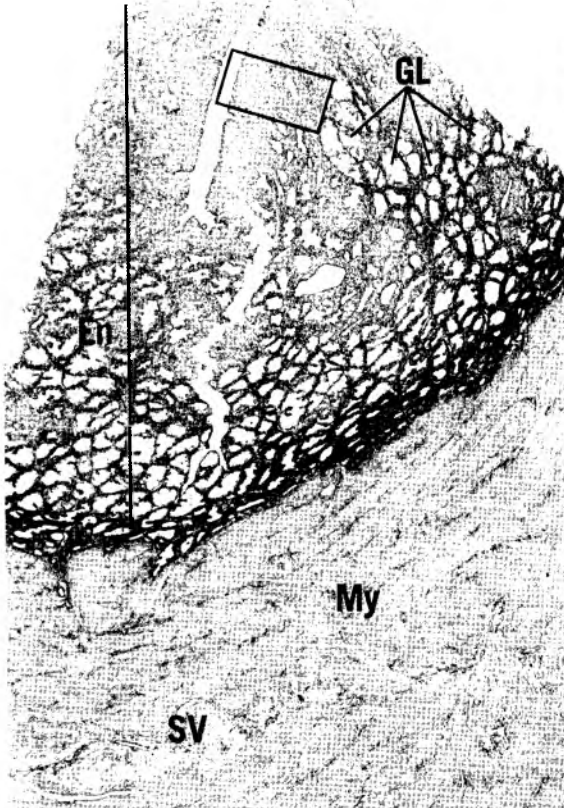


ФОТО 3



ФОТО 4

ФОТО 1 Матка человека. Середина фазы секреции. Заливка в парафин. × 270

В середине фазы секреции железы эндометрия становятся очень извитыми, ход их штопорообразный. Клетки однослойного призматического эпителия желез эндометрия в базальных отделах цитоплазмы накапливают гликоген (стрелка), что обуславливает смещение ядра в центр клетки. Обратите внимание, что строма эндометрия подвергается децидуальной реакции: некоторые клетки соединительной ткани увеличиваются в размерах и в их цитоплазме повышается содержание включений липидов и гликогена. Спиральная артерия, идущая параллельно железе эндометрия, представлена в виде нескольких поперечных срезов.

ФОТО 2 Матка человека. Поздняя фаза секреции. Заливка в парафин. × 132

Во время поздней фазы секреции железы эндометрия имеют характерный пилообразный вид (стрелки). Клетки однослойного призматического эпителия, выстилающие железы, кажутся бледными. Обратите внимание, что гликоген, располагавшийся в базальных отделах цитоплазмы в середине лютеиновой фазы, перемещается в её апикальную часть (острие стрелки). Это придаёт свободной поверхности клеток неровный («рваный») вид. Просветы желез заполнены богатой гликогеном вязкой жидкостью. Строма эндометрия обильно инфильтрирована лейкоцитами.

ФОТО 3 Матка человека. Фаза отторжения. Заливка в парафин. × 132

Фаза отторжения эндометрия характеризуется периодическим спазмом и последующим расслаблением спиральных артерий, в результате развивается ишемия и некроз поверхностного функционального слоя эндометрия. Из-за спастических сокращений и расслаблений спиральных артерий в них возникают резкие перепады артериального давления, что приводит к отделению фрагментов некротизированного функционального слоя эндометрия, которые выделяются из матки во время менструального кровотечения. Строма эндометрия пропитывается кровью, что увеличивает степень ишемии и, в итоге, приводит к отторжению всего функционального слоя. Обратите внимание, что поверхность эндометрия не имеет сплошной эпителиальной выстилки (острие стрелки). Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 4.

ФОТО 4 Матка человека. Фаза отторжения. Заливка в парафин. × 270

На этой микрофотографии при более высоком увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 3. Некоторые железы эндометрия разорваны. На поверхности эндометрия расположен некротизированный фрагмент функционального слоя. Строма эндометрия пропитана лейкоцитами. Обратите внимание, что некоторые клетки стромы эндометрия имеют крупные размеры — свидетельствую децидуальной реакции.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

CC	призматическая эпителиальная клетка	GL	железа	N	ядро
F	функциональный слой эндометрия	HA	спиральная артерия	NF	некротизированный фрагмент эндометрия
		L	просвет	St	строма
		Le	лейкоцит		

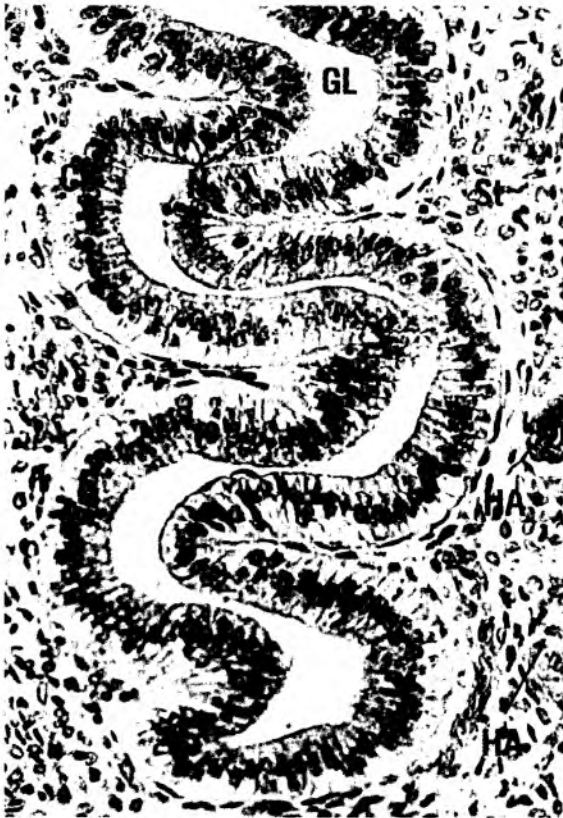


ФОТО 1



ФОТО 2



ФОТО 3



ФОТО 4

ФОТО 1 Плацента человека. Заливка в парафин. × 132

Плацента человека связана с эндометрием матки. В месте прикрепления плаценты к матке располагается базальная отпадающая оболочка эндометрия. В ней определяются обширные скопления крупных круглых либо полигональных децидуальных клеток, цитоплазма которых заполнена липидными включениями и гликогеном. Якорные ворсинки хориона прикреплены к базальной отпадающей оболочке эндометрия. Другие ворсинки, расположенные свободно в межворсинчатом пространстве, свободно ветвятся. Эти самые многочисленные ворсинки плаценты называют терминальными ворсинками (большинство из них срезано поперёк либо косо), в зрелой плаценте их диаметр меньше, чем в незрелой.

Вставка. Плацента человека. Заливка в парафин. × 270

Обратите внимание, что децидуальные клетки имеют либо округлую, либо полигональную форму. Ядра децидуальных клеток, как правило, расположены в центре вакуолизированной цитоплазмы, которая приобретает подобный вид за счёт экскрекции включений гликогена и липидов во время изготовления гистологического препарата.

ФОТО 3 Продольный срез влагалища обезьяны. Заливка в пластмассу. × 14

Влагалище — полый мышечный орган, имеющий форму трубки, полость которого находится в спавшемся состоянии, в связи с чем его стенки обычно соприкасаются друг с другом. В стенке влагалища выделяют четыре оболочки: слизистую, подслизистую основу, мышечную и адвентициальную. Слизистая оболочка представлена эпителием и подлежащей собственной пластинкой слизистой оболочки. Подслизистая основа содержит многочисленные крупные кровеносные сосуды. Мышечная оболочка представлена двумя слоями пучков гладкомышечных клеток: внутренний (более тонкий) циркулярный и наружный (более толстый) продольный. Область, сходная области, ограниченной рамкой, при большом увеличении представлена на фото 4.

ФОТО 2 Терминальные ворсинки зрелой плаценты человека. Заливка в парафин. × 270

Терминальные ворсинки зрелой плаценты окружены межворсинчатым пространством, заполненным в функционирующей плаценте кровью матери. Структуры ворсинки выполняют роль плацентарного (гематохориального) барьера, который в зрелой плаценте, как представлено на этой микрофотографии, значительно истончается. Снаружи терминальные ворсинки покрыты симпластотрофобластом, многочисленные ядра которого часто группируются вместе, формируя почки. Основа ворсинки представлена соединительной тканью, в которой содержатся многочисленные капилляры плода, обычно расположенные поверхностно в областях ворсинки, лишенные ядер симпластотрофобласта (острие стрелки). В центре терминальных ворсинок плаценты расположены крупные кровеносные сосуды, окружённые соединительной тканью (развивающейся из внезародышевой мезенхимы). К концу беременности цитотрофобласт и фагоцитарные клетки Кащенко–Гофбауэра, имеющиеся в незрелой плаценте, исчезают.

ФОТО 4 Продольный срез влагалища человека. Заливка в парафин. × 132

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 3. Цитоплазма большинства клеток многослойного плоского неороговевающего эпителия слизистой оболочки влагалища имеет «пустой» вид, что обусловлено значительным количеством включений липидов и гликогена, которые экстрагируются во время изготовления гистологического препарата. Клетки в более глубоких слоях эпителия содержат меньше количество включений липидов и гликогена, поэтому их цитоплазма окрашена оксифильно. Обратите внимание, что в слизистой оболочке влагалища отсутствуют железы и мышечная пластинка. Собственная пластинка слизистой оболочки обильно васкуляризирована, в ней всегда содержится большое количество лейкоцитов (стрелки).

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

A	адвентициальная оболочка	IC	внутренний циркулярный слой гладких мышц	N	ядро
AV	якорная ворсинка хориона	IS	межворсинчатое пространство	OL	наружный продольный слой гладких мышц
BV	кровеносный сосуд	Le	лейкоцит	SK	симпластические почки
Ca	капилляр	LP	собственная пластинка слизистой оболочки	SM	подслизистая основа
DB	базальная отпадающая оболочка эндометрия	M	мышечная оболочка	ST	симпластотрофобласт
DC	децидуальная клетка	Me	мезодерма	TV	терминальная (конечная) ворсинка
Ep	эпителий	MU	слизистая оболочка	VS	полость влагалища



ФОТО 1

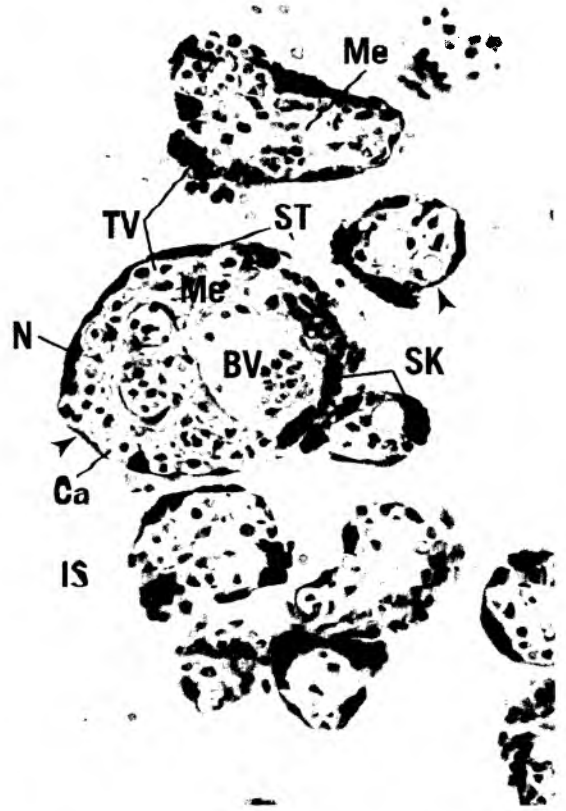


ФОТО 2

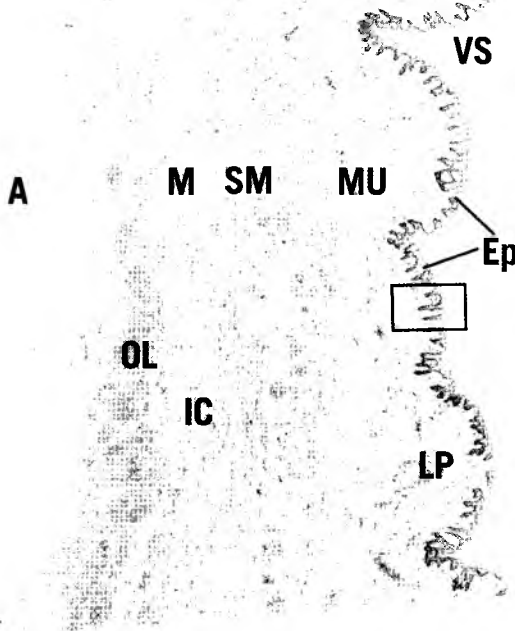


ФОТО 3

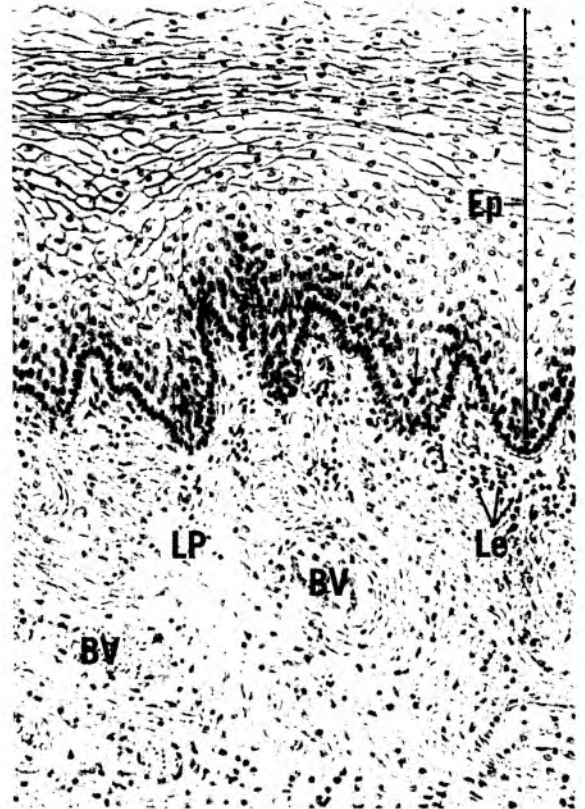


ФОТО 4

ФОТО 1 Нелактирующая молочная железа человека. Заливка в парафин. × 132

Молочная железа представляет собой видоизменённую потовую железу. В стадии покоя (нелактирующая) молочная железа состоит из слепо начинающихся выводных протоков с единичными почками альвеол. Непосредственно вокруг выводных протоков и почек альвеол располагается рыхлая волокнистая соединительная ткань, которая снаружи окружена плотной неоформленной волокнистой соединительной тканью и островками белой жировой ткани. Некоторые авторы полагают, что рыхлая волокнистая соединительная ткань является аналогом сосочкового слоя дермы, а плотная неоформленная волокнистая соединительная ткань — сетчатого слоя дермы. Сравните эту микрофотографию с фото 2.

ФОТО 2 Лактирующая молочная железа человека. Заливка в парафин. × 132

Во время беременности протоки молочной железы и почки альвеол пролиферируют. В результате формируются дольки молочной железы, состоящие из многочисленных альвеол. Междольковая соединительная ткань, редуцируясь, превращается в тонкие пластинки. В других местах плотная неоформленная волокнистая соединительная ткань сохраняется, выполняя роль опоры для паренхимы молочной железы. Обратите внимание, что в непосредственной близости от протоков и долек (стрелки) располагается рыхлая волокнистая соединительная ткань. Сравните эту микрофотографию с фото 1.

ФОТО 3 Лактирующая молочная железа человека. Парафиновый срез. × 132

Паренхима лактирующей молочной железы представлена дольками, состоящими из тесно лежащих альвеол, между которыми лежат тонкие прослойки соединительной ткани. Гистологическое строение лактирующей молочной железы отдалённо напоминает строение щитовидной железы. Отличия между ними заключаются в том, что молочная железа содержит выводные протоки и ветвящиеся альвеолы (стрелки), в то же время в ней отсутствует коллоид, характерный для щитовидной железы.

Вставка. Лактирующая молочная железа человека. Заливка в парафин. × 270

Рассмотрите ветвление альвеол молочной железы (стрелки). В своём просвете они содержат водную эмульсию. Выстилка альвеол представлена однослойным кубическим эпителием. Цитоплазма некоторых эпителиальных клеток кажется вакуолизированной (острие стрелки).

ФОТО 4 Сосок молочной железы человека. Заливка в парафин. × 14

Большой, конический сосок молочной железы покрыт тонким слоем эпидермиса, который представлен многослойным плоским ороговевающим эпителием. Хотя сосок не имеет волос и потовых желёз, он содержит многочисленные сальные железы. В плотной неоформленной соединительной ткани, составляющей сердцевину соска, содержатся многочисленные продольно идущие млечные протоки, которые, пронизывая копчик соска, открываются на его поверхности, за счёт чего молоко выделяется из железы. Снаружи млечные протоки окружены пучками гладкомышечных клеток, их сокращение вызывает развитие эрекции соска, в результате он увеличивается в размере, что способствует кормлению младенца. Область, непосредственно окружающая сосок, называют околососковым кружком.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

Al	альвеолы	dCT	плотная соединительная ткань	L	просвет
Ag	околососковый кружок	Ed	эпидермис	Lo	долька
BA	почки альвеол	Ep	эпителий	SM	гладкомышечная клетка
CT	соединительная ткань			SG	сальная железа
D	проток				

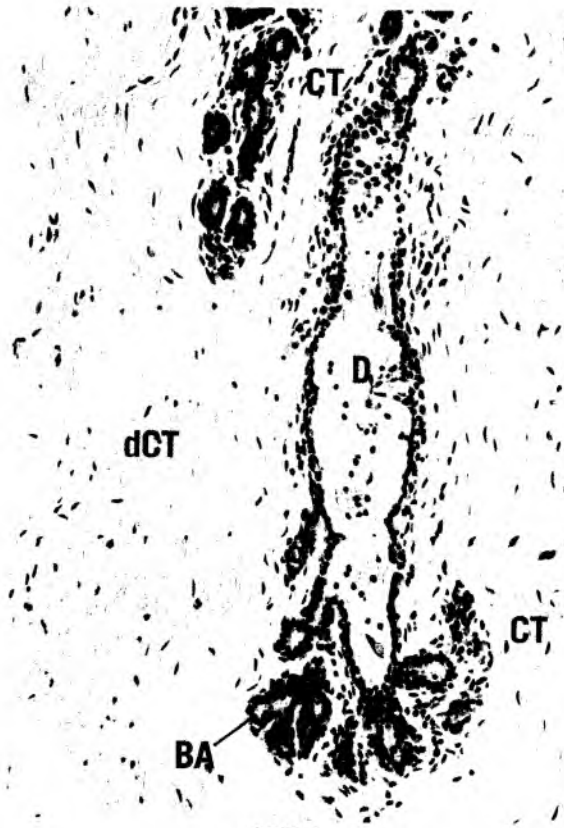


ФОТО 1



ФОТО 2



ФОТО 3



ФОТО 4

Мужская половая система

В состав мужской половой системы (схема 18–1) входят два яичка (мужские гонады), система половых протоков, добавочные железы и половой член. Мужская половая система вырабатывает мужские половые гормоны, формирует спермии и доставляет их в половые пути женщины.

ЯИЧКИ

Яички — парные мужские половые железы, имеющие овальную форму. Они расположены в мошонке, снаружи покрыты толстой волокнистой соединительнотканной капсулой (**белочной оболочкой**), в состав которой входят гладкомышечные клетки. В области **средостения** белочная оболочка утолщена, от неё в глубь яичка отходят перегородки (септы), подразделяющие его примерно на 250 долек. Каждая долька содержит 1–4 **извитых семенных канальца**, в которых осуществляется сперматогенез. Просвет каждого семенного канальца выстлан несколькими слоями клеток **эпителиосперматогенного слоя**. **Базальный слой** этого эпителия представлен **сперматогониями** и **клетками Сертоли**. Сперматогонии делятся митозом, формируют **сперматоциты 1-го порядка** (диплоидные клетки). Сперматоциты 1-го порядка вступают в **первое мейотическое деление**, в результате чего формируются сперматоциты 2-го порядка, которые после **второго мейотического деления** дают начало **сперматидам** (гаплоидным клеткам). В дальнейшем сперматиды теряют большую часть своей цитоплазмы, в них происходит реорганизация органелл — формируются **специальные органеллы**. В результате сперматиды превращаются в спермии — мужские гаметы. Дифференцирующиеся сперматогенные клетки опираются на клетки Сертоли, которые, помимо опорной функции, выполняют для сперматогенного эпителия трофическую роль. Кроме

того, плотные соединения между смежными клетками Сертоли участвуют в формировании **гематотестикулярного барьера**, который изолирует развивающиеся герминативные клетки от иммунной системы организма. Эпителиосперматогенный слой расположен на базальной мембране, которая снаружи окружена собственной оболочкой канальца.

В соединительной ткани, окружающей семенные канальцы, вокруг кровеносных капилляров имеются мелкие скопления **андроген-продуцирующих эндокринных клеток** — **интерстициальных клеток Лейдига**, которые вырабатывают мужской половой гормон **тестостерон**. До начала полового созревания тестостерон не вырабатывается. С началом полового созревания гипофиз выделяет **лютеинизирующий гормон (ЛГ)** и **фолликулостимулирующий гормон (ФСГ)**. ЛГ активизирует синтез интерстициальными клетками Лейдига тестостерона, а ФСГ стимулирует выработку **аденилатциклазы** клетками Сертоли, которая посредством **цАМФ** стимулирует выработку **андроген-связывающего белка (АСБ)**. Тестостерон, соединяясь с АСБ, формирует белковый комплекс, поступающий в просвет семенного канальца, где создаётся высокая концентрация тестостерона, что стимулирует сперматогенез.

ПОЛОВЫЕ ПРОТОКИ

Система **половых протоков** обеспечивает выделение спермиев и жидкого компонента спермы во внешнюю среду. **Извитые семенные канальцы** посредством коротких прямых трубочек (**прямых канальцев яичка**) связаны с **сетью яичка**, которая представляет собой лабиринтообразные пространства (канальцы и камеры) в **средостении яичка**. Из сети яичка спермии поступают в головку придатка яичка. В придатке яичка созревают спермии. Головка придатка состоит из

15–20 выносящих канальцев яичка, которые, сливаясь, формируют **проток придатка яичка** (тело и хвост), продолжающийся в **семявыносящий проток** (схема 18–1) — толстую мышечную структуру, которая в составе семенного канатика проходит через паховый канал в брюшную полость. По достижении предстательной железы в семявыносящий проток впадают **семенные пузырьки**, в результате формируются **семявыбрасывающие протоки**. Последние, проникая через паренхиму **предстательной железы**, открываются в **мочеиспускательный канал**, по которому во внешнюю среду поступает и моча, и **сперма**. В мочеполовом канале, проходящем по всей длине полового члена, выделяют три части: простатическую, перепончатую и губчатую.

ДОБАВОЧНЫЕ ПОЛОВЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

В состав мужской половой системы входят три вида **добавочных желёз**: **предстательная железа**, **парные семенные пузырьки** и **бульбоуретральные железы**. Добавочные железы мужской половой системы секретируют жидкий компонент спермы. Каждый семенной пузырёк представляет собой длинную узкую железу, имеющую форму сильно извитой трубки. Секрет семенных пузырьков, имеющий характерный жёлтый цвет, является питательным субстратом для спермиев.

Предстательная железа окружает мочеиспускательный канал и состоит из многочисленных отдельных **жёлёз**, **выводные протоки которых**, пронизывая стенку уретры, открываются в её просвет. В зависимости от области расположения в предстательной железе, эти железы подразделяют на **слизистые**, **подслизистые** и **наружные простатические**. Секрет предстательной железы — беловатая водянистая жидкость, содержащая протеолитические ферменты и кислую фосфатазу. В просветах предстательных желёз часто находят **конкреции**. Бульбоуретральные железы выделяют свой вязкий секрет в просвет губчатой части мочеиспускательного канала.

ПОЛОВОЙ ЧЛЕН

Половой член (пенис) — мужской копулятивный орган, обычно находящийся в расслабленном состоянии. Во время полового возбуждения эректильные структуры полового члена (два **пещеристых** и одно **губчатое тело**) набухают в результате наполнения кровью. Давление крови в сосудах эректильных структур значительно увеличивает размер полового члена, делая его ригидным, в связи с чем он принимает вертикальное положение. После эякуляции и оргазма либо по окончании полового возбуждения эрекция полового члена прекращается, и он возвращается в состояние покоя.



ФУНКЦИИ КЛЕТОК СЕРТОЛИ

Клетки Сертоли лежат на базальной мембране извитого семенного канальца. Между соседними клетками Сертоли формируются **запирающие зоны**, за счёт чего просвет семенного канальца подразделяется на два отдела (этажа): **наружный базальный** и **внутренний подпросветный**. Благодаря тому, что подпросветный отдел отделён запирающими зонами клеток Сертоли от соединительной ткани, окружающей семенной каналец, развивающиеся в семенном канальце спермии защищены от иммунной системы организма.

Под влиянием **фолликулостимулирующего гормона (ФСГ)**, секретируемого передней долей гипофиза, клетки Сертоли продуцируют **андроген-связывающий белок (АСБ)**, который, связываясь с тестостероном, транспортирует его в просвет семенных канальцев. Благодаря этому в их просвете поддерживается определённый уровень концентрации тестостерона, необходимый для протекания сперматогенеза. Клетки Сертоли также секретируют гормон **ингибин**, который блокирует выделение ФСГ посредством механизма обратной связи.

Клетки Сертоли не только механически, но и метаболически поддерживают клетки эпителиосперматогенного слоя (сперматоциты, сперматиды и спермии). Кроме того, они обладают **фагоцитарной активностью**, поглощая избыточную цитоплазму формирующихся спермиев. Также клетки Сертоли продуцируют богатый фруктозой секрет, который нужен не только для трофики спермиев, но и для обеспечения жидкой средой транспорта спермиев из семенных канальцев в половые протоки.

В период эмбрионального развития клетки Сертоли вырабатывают **антимюллеров фактор**, который, стимулируя регрессию мюллерова протока, способствует развитию зародыша по мужскому, а не по женскому типу.

СПЕРМАТОГЕНЕЗ

Сперматогенез — процесс образования гаплоидных мужских гамет. Он зависит от нескольких гормонов, в том числе **лютеинизирующего** и **фолликулостимулирующего** гормонов аденогипофиза (схема 18–2). ЛГ стимулирует секрецию тестостерона интерстициальными

клетками Лейдига. ФСГ индуцирует продукцию клетками Сертоли андроген-связывающего белка. АСБ поддерживает высокую концентрацию тестостерона в извитом семенном канальце, что необходимо для нормального течения сперматогенеза. Тестостерон посредством механизма **обратной отрицательной связи** снижает выделение аденогипофизом ЛГ, а **ингибин**, продуцируемый клетками Сертоли, угнетает секрецию аденогипофизом ФСГ. Для нормального течения сперматогенеза температура в яичках должна быть несколько ниже нормальной температуры тела (около 35°C).

Сперматогенез протекает циклически, асинхронно и волнообразно вдоль извитого семенного канальца. Эти циклы в **эпителиосперматогенном слое** проявляются чередованием в нём вдоль канальцев клеточных ассоциаций, находящихся на различных стадиях сперматогенеза. Каждая клеточная ассоциация представлена группой клеток, связанных между собой тонкими **цитоплазматическими мостиками**, благодаря чему формируется синцитий, который мигрирует из базальных отделов эпителиосперматогенного слоя к просвету семенного канальца как единое целое. В сперматогенезе выделяют четыре фазы: **размножения, роста, созревания и формирования (спермиогенеза)**.

Во время **фазы размножения** светлые стволовые **сперматогонии типа А**, делясь митозом, формируют диплоидные **сперматогонии типа В**, а также **сперматогонии типа А** (светлые и тёмные). Светлые **сперматогонии типа А** соединены между собой цитоплазматическими мостиками. Тёмные **сперматогонии типа А** являются резервной, медленно обновляющейся популяцией клеток. В случае их митоза формируются светлые **сперматогонии типа А**.

В **фазу роста** **сперматогония типа В**, делясь митозом, формирует диплоидные **сперматоциты 1-го порядка**. Все **сперматогонии** располагаются в **базальном отделе** извитого семенного канальца, тогда как **сперматоциты 1-го порядка** мигрируют в **подпросветный отдел**.

Во время **фазы созревания** **сперматоцит 1-го порядка** вступает в первое (редукционное) мейотическое деление, в результате которого формируются два коротко живущих гаплоидных **сперматоцита 2-го порядка**. Сперматоцит 2-го порядка сразу, без редупликации хромосом, вступает во второе (эквационное) мейотиче-

ское деление, в результате формируются две гаплоидных сперматиды.

Фаза формирования (спермиогенез) (схема 18–2) — процесс дифференцировки сперматид в спермии. Во время спермиогенеза сперматиды не делится, а, теряя большую часть своей цитоплазмы (которая фагоцитируется клетками Сертоли), формирует акросому, жгутик, осевые нити и волокнистое влагалище. Сформированный спермий выходит в просвет извитого семенного канальца, где находится в неподвижном состоянии. Спермии остаются неподвижными, пока не покидают придаток яичка. Они приобретают подвижность в семявыносящих путях и становятся способными к оплодотворению только после реакции капацитации, протекающей в женской половой системе.

ЭРЕКЦИЯ И ЭЯКУЛЯЦИЯ

Во время полового акта половой член доставляет содержащую спермии сперму в половые пути женщины. Половой член также является органом, участвующим в выведении из организма мо-

чи. Снаружи он покрыт кожей и состоит из трёх эректильных тел: двух пещеристых тел и расположенного под ними губчатого тела, в котором проходит мочеиспускательный канал.

Каждое эректильное тело содержит крупные, выстланные эндотелием кавернозные синусы, окружённые толстой белочной оболочкой, состоящей из плотной волокнистой соединительной ткани. Эректильные тела кровоснабжаются спиралевидными артериями, кровь из которых по артерио-венозным шунтам оттекает в венозные сосуды, благодаря чему половой член находится в расслабленном состоянии. Под воздействием парасимпатических импульсов артерио-венозные шунты сужаются, в результате кровь поступает в спиралевидные артерии и в кавернозные синусы. В результате эректильные тела (особенно пещеристые тела), переполняясь кровью, набухают, и половой член, становясь ригидным, принимает вертикальное положение (эрекция).

После эякуляции или при отсутствии дальнейшего возбуждения, парасимпатическая стимуляция артерио-венозных шунтов заканчива-

Клинические аспекты

Крипторхизм

Крипторхизм — порок развития, при котором одно либо оба яичка не опустились в мошонку. В случае, когда в мошонку не опустилось ни одно яичко, у пациента развивается бесплодие, так как нормальная температура тела угнетает сперматогенез. Как правило, это состояние поддаётся хирургической коррекции.

Вазэктомия

Вазэктомия — метод стерилизации мужчины, который осуществляется путём перевязывания либо пересечения семявыносящего протока через маленький разрез в мошонке.

В норме объём эякулята составляет около 3 мл, при этом в 1 мл спермы содержится 60–100 миллионов спермиев. Следует помнить, что приблизительно 20% спермиев в эякуляте патологически изменены, а 25% спермиев эякулята — неподвижны. Мужчин, у которых в 1 мл спермы концентрация спермиев ниже 20 миллионов, считают бесплодными.

Доброкачественная гипертрофия (аденома) предстательной железы

С возрастом предстательная железа подвергается гипертрофии, в результате развивается её доброкачественная гипертрофия — состояние, при котором она может передавливать просвет мочеиспускательного канала, что приводит к затруднению мочеиспускания. В 50-летнем возрасте примерно у 40% мужчин, а в 80-летнем возрасте почти у 95% мужчин имеется это доброкачественное изменение предстательной железы.

Аденокарцинома предстательной железы

Аденокарцинома предстательной железы поражает до 30% мужчин старше 75-летнего возраста. Хотя это карцинома, тем не менее, она растёт медленно, но может метастазировать в кости. Исследование уровня концентрации **простатоспецифического антигена** в крови используется как тест для ранней диагностики рака предстательной железы. Заболевание лечится оперативным путём. В некоторых случаях хирургическое удаление опухоли сочетается с химио- или лучевой терапией. В послеоперационном периоде у больных могут развиваться импотенция и недержание мочи.

Рак яичка

Рак яичка поражает главным образом молодых мужчин (моложе 40 лет). Опухоль выявляется при пальпации как уплотнение в мошонке. Если уплотнение не связано с яичком, то это, как правило, доброкачественный процесс, если же оно связано с яичком, то это, как правило, злокачественный процесс. Поэтому при наличии любого уплотнения, обнаруженного на яичке, вне зависимости от того, болезненное оно или нет, требуется консультация врача. Часто у пациентов с раком яичка имеются высокие уровни в крови альфа-фетопротеина и хорионического гонадотропина. Рак яичка лечится путём хирургического удаления поражённого яичка. Если имеется метастазирование, то помимо хирургического удаления первичной опухоли применяют химио- и лучевую терапии.

ется. В результате ток крови по спиралевидным артериям прекращается, кровь медленно покидает кавернозные синусы, и половой член возвращается в расслабленное состояние.

Эякуляция — извержение спермы под давлением из полового члена. Давление, необходимое для эякуляции, возникает в результате ритмического сокращения гладких мышц стенки **семявыносящего протока** и быстрого ритмичного сокращения **луковично-губчатой мышцы**.

Эякулят представлен **семенной жидкостью**, в которой взвешены спермии. Жидкую часть

спермы формируют добавочные железы мужской половой системы: **предстательная** и **бульбоуретральные железы**, **семенные пузырьки** и даже железы Литтре. Секрет бульбоуретральных желез смазывает мочеиспускательный канал, тогда как секрет предстательной железы нейтрализует кислую среду содержимого семявыносящего протока и женского полового тракта, а также обеспечивает приобретение спермиями подвижности. Секрет семенных пузырьков богат фруктозой, которая используется спермиями в качестве энергетического материала.

Краткое изложение гистологической организации

ЯИЧКИ

Капсула

Яичко снаружи покрыто толстой капсулой — белочной оболочкой, представленной волокнистой соединительной тканью, в которой расположены гладкомышечные клетки. Внутренний слой белочной оболочки содержит многочисленные кровеносные сосуды. В этой связи он часто обозначается как внутренняя сосудистая пластинка белочной оболочки. Некоторые авторы выделяют её как отдельную оболочку яичка — сосудистую оболочку. В области средостения яичка она утолщена, от неё вглубь отходят перегородки (септы), подразделяющие яичко примерно на 250 долек. Каждая долька содержит 1–4 извитых семенных канальца, окружённых соединительнотканной стромой.

Извитые семенные канальцы

Каждый извитой семенной каналец выстлан эпителиосперматогенным слоем, под базальной мембраной которого расположена тонкая собственная оболочка.

Эпителиосперматогенный слой

Эпителиосперматогенный слой состоит из поддерживающих клеток Сертоли и нескольких слоёв развивающихся мужских гамет. Клетки Сертоли формируют пояски замыкания (плотные контакты) друг с другом, благодаря чему просвет извитого семенного канальца подразделяется на подпросветный и базальный отделы. Таким образом, клетки Сертоли участвуют в формировании гематотестикулярного барьера. В базальном отделе извитого семенного канальца расположены оба подтипа сперматогоний — типа А (светлые и тёмные) и В, а также базальные отделы клеток Сертоли. В подпросветном отделе извитого семенного канальца содержатся апикальные отделы клеток Сертоли, сперматоциты 1-го и 2-го порядков, сперматиды и спермии.

Собственная оболочка

Собственная оболочка извитого семенного канальца представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью. В её состав входят фибробластоподобные клетки, миофибробласты (миоидные клетки), коллагеновые и эластические волокна.

Строма

Строма яичка представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью, окружающей извитые семенные канальцы. В ней расположены многочисленные кровеносные сосуды, мелкие скопления крупных, вакуолизированных интерстициальных эндокринных клеток — клеток Лейдига.

ПОЛОВЫЕ ПРОТОКИ

Прямые канальцы

Прямые канальцы представляют собой короткие прямые трубочки, соединяющие извитые семенные канальцы с сетью яичка. В начальной части они выстланы сертолиподобными клетками, а в дистальной — однослойным призматическим эпителием.

Сеть яичка

Сеть яичка представляет собой лабиринтообразные пространства (канальцы и камеры) внутри средостения яичка, выстланные однослойным плоским или кубическим эпителием.

Придаток яичка

Выносящие канальцы

Выносящие канальцы составляют головку придатка яичка. Их просвет выстлан однослойным двурядным призматическим эпителием, в состав которого входят главные (безреснитчатые), реснитчатые и базальные клетки. Под базальной мембраной эпителия расположены рыхлая волокнистая соединительная ткань с многочисленными коллагеновыми и эластическими волокнами (собственная пластинка слизистой оболочки) и несколько слоёв гладкомышечных клеток (мышечная оболочка).

Проток придатка яичка

Проток придатка яичка — резко извитая трубка, образующая тело и хвост придатка яичка. Его просвет выстлан многорядным эпителием, в состав которого входят низкие базальные и высокие главные клетки, имеющие стереоцилии (длинные микроворсинки). Эпителий отделён базальной мембраной от соединитель-

нотканной оболочки, содержащей гладкомышечные клетки.

Семявыносящий проток

Семявыносящий проток — длинное продолжение протока придатка яичка. Представляет собой эпителиально-мышечную трубку с узким просветом. Слизистая оболочка семявыносящего протока выстлана многорядным цилиндрическим эпителием со стереоцилиями и тонкой собственной пластинкой слизистой оболочки, состоящей из рыхлой волокнистой соединительной ткани с многочисленными коллагеновыми и эластическими волокнами. Мышечная оболочка толстая, состоит из трёх слоёв пучков гладких мышц: внутреннего и наружного продольного и среднего циркулярного. Снаружи семявыносящий проток покрыт адвентициальной оболочкой.

ДОБАВОЧНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Семенные пузырьки

Семенные пузырьки представляют собой две сильно извитые трубчатые структуры, которые, соединяясь с семявыносящими протоками, формируют семявыбрасывающие протоки. Слизистая оболочка семенного пузырька образует многочисленные ветвящиеся складки. Она состоит из однослойного многорядного призматического столбчатого эпителия (призматические и базальные клетки), базальной мембраны и собственной пластинки слизистой оболочки (рыхлая волокнистая соединительная ткань со значительным количеством эластических волокон). Мышечная оболочка представлена двумя слоями гладких мышц: внутренним циркулярным и наружным продольным. Снаружи семенные пузырьки окружены адвентициальной оболочкой (рыхлой волокнистой соединительной тканью).

Предстательная железа

Снаружи предстательная железа покрыта капсулой из плотной волокнистой соединительной ткани, содержащей значительное количество эластических волокон и гладкомышечных клеток. От капсулы в глубь паренхимы предстательной железы отходят многочисленные прослойки, формирующие её строму, содержащую гладкомышечные клетки и кровеносные сосу-

ды. Паренхима предстательной железы представлена множественными отдельными простатическими железами, расположенными в три слоя: слизистые, подслизистые и наружные (главные) железы. Эти группы желёз формируют отдельные системы выводных протоков, открывающиеся в полость простатической части мочеиспускательного канала. Эпителий простатических желёз, образующий ветвящиеся складки, представлен однослойным кубическим или однослойным (местами многорядным) призматическим типом. Часто в просветах простатических желёз у пожилых мужчин расположены округлые либо овальные слоистые структуры — простатические конкреции, которые зачастую кальцинируются, т.е. превращаются в камни.

Бульбоуретральные железы

Бульбоуретральные (куперовы) железы — парные мелкие железы. Снаружи они покрыты тонкой соединительнотканной капсулой, от которой в паренхиму железы отходят септы, разделяющие её на дольки. Концевые отделы желёз выстланы кубическими или призматическими эпителиальными клетками слизистого типа, уплощённые гиперхромные ядра которых расположены в базальной части цитоплазмы. Слизистый секрет бульбоуретральных желёз выделяется в просвет губчатой части мочеиспускательного канала по общему выводному протоку, отдельному для каждой железы.

ПОЛОВОЙ ЧЛЕН

Снаружи половой член (пенис) покрыт кожей. В его толще содержатся три эректильных цилиндрических тела, которые окружены толстой коллагеновой капсулой — белочной оболочкой. Расположенные дорсально два цилиндрических пещеристых тела не полностью отделены друг от друга перегородкой из белочной оболочки. Уретральное пещеристое тело (губчатое тело) содержит губчатую часть мочеиспускательного канала. Сосудистые пространства эректильных тел выстланы эндотелием.

МОЧЕИСПУСКАТЕЛЬНЫЙ КАНАЛ

В мочеиспускательном канале мужчины выделяют три части: простатическую, перепончатую и губчатую.

Слизистая оболочка

Представлена эпителием и собственной пластинкой.

Эпителий

Простатическая часть мочеиспускательного канала выстлана **переходным эпителием**, тогда как перепончатая и губчатая части выстланы **многорядным или многослойным призматическим либо многослойным плоским эпителием**. Дистальные отделы губчатой части мочеиспускательного канала выстланы **многослойным плоским эпителием с признаками ороговения**. В эпителии мочеиспускательного канала встречаются **бокаловидные**

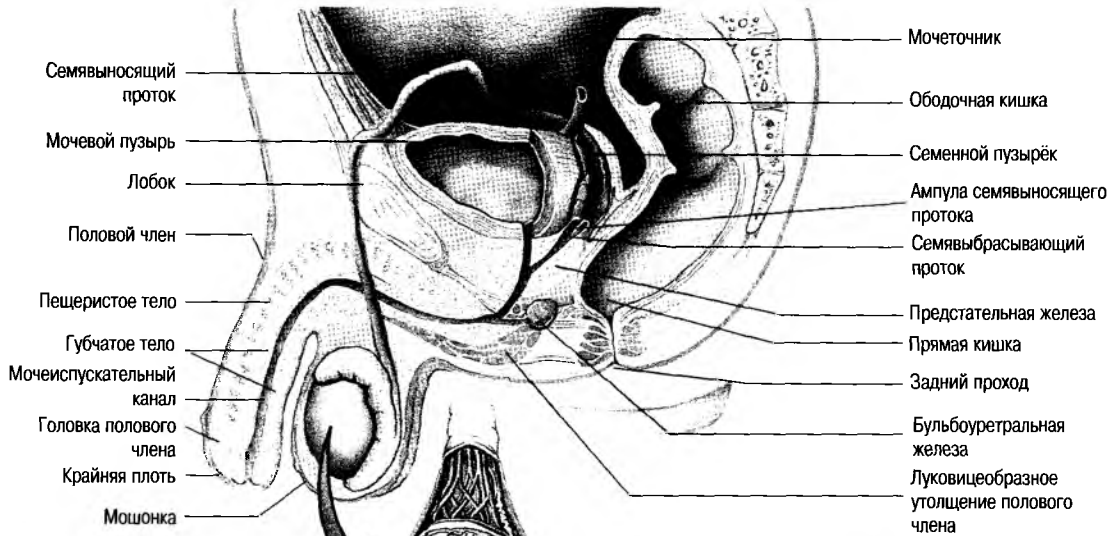
клетки, иногда формирующие **интраэпителиальные железы**.

Собственная пластинка

Представлена **рыхлой волокнистой соединительной тканью** со значительным содержанием **эластических волокон**. В ней расположены **концевые отделы желёз Литтре**.

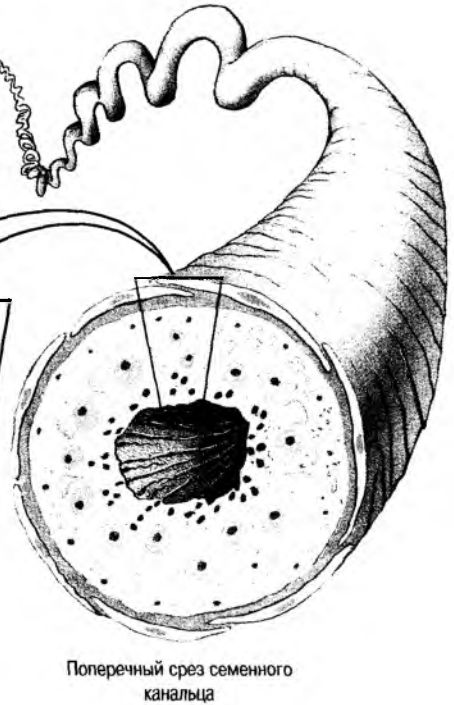
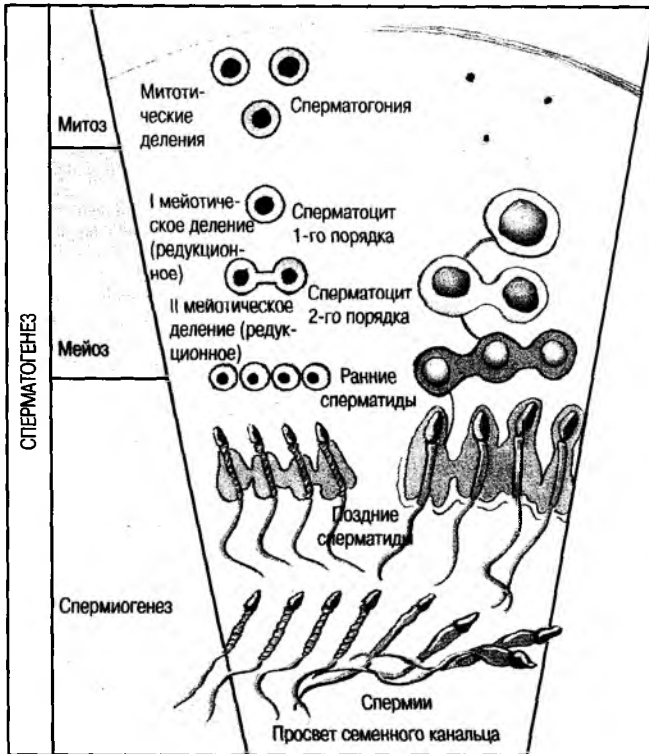
Мышечная оболочка

Мышечная оболочка в различных частях мочеиспускательного канала **развита неравномерно** и представлена **двумя слоями пучков гладких мышц**: **внутренним продольным и наружным циркулярным**.



Яйчко состоит примерно из 250 долек. Каждая долька яйчка содержит от одного до четырёх извитых семявыносящих протоков.

Яйчко
Придаток яйчка



Стенка семенного канальца тонкая, состоит из соединительной ткани, основные клетки которой – фибробласты. В состав эпителиосперматогенного слоя (герминативного эпителия) входят сперматогенные клетки и клетки Сертоли. В процессе сперматогенеза сперматогенные клетки делятся митозом и мейозом. Клетки Сертоли формируют между собой пояски замыкания (плотные контакты), за счёт чего просвет семенного канальца разделён на два отдела: подпросветный и базальный.

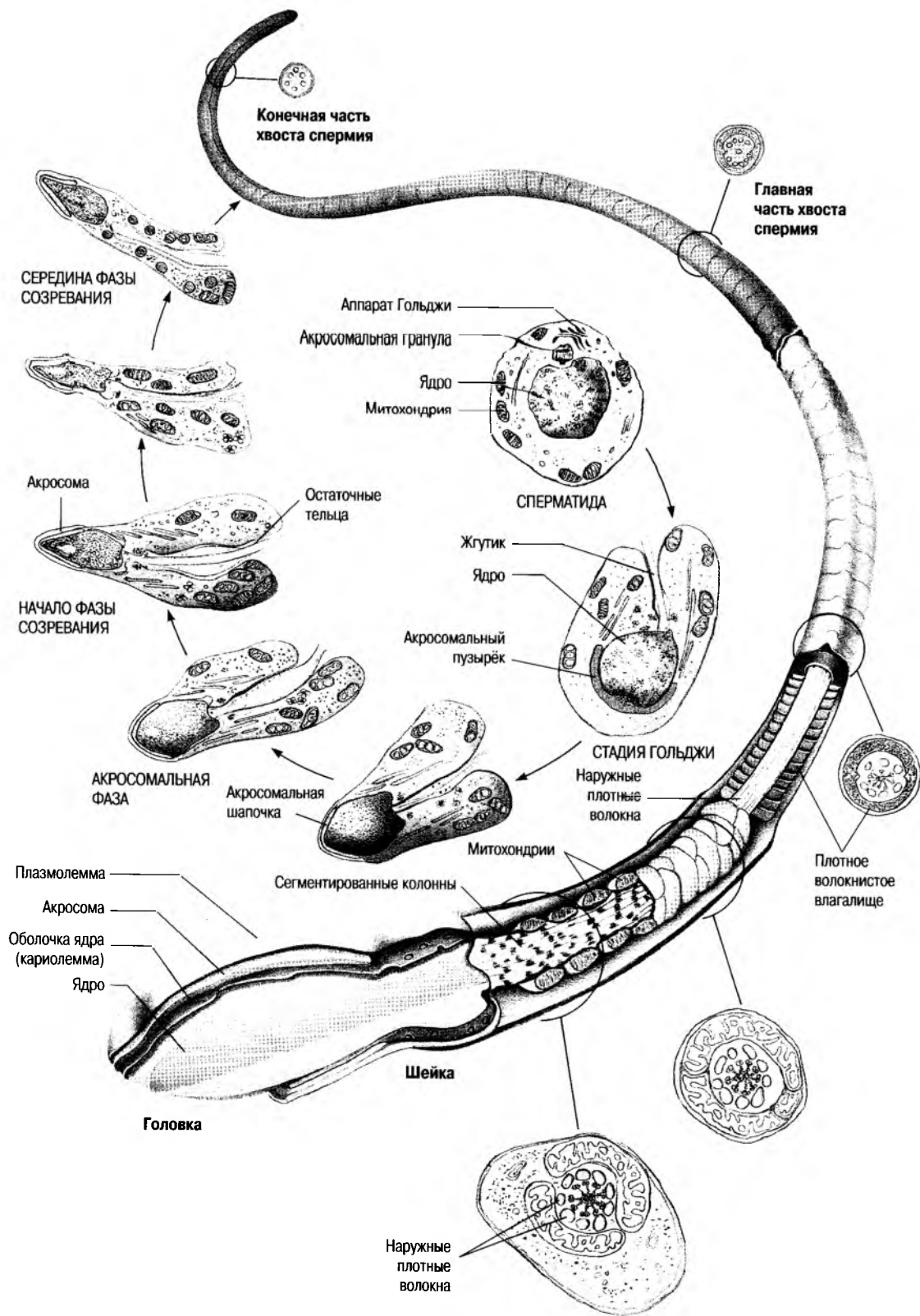


ФОТО 1 Яичко обезьяны. Заливка в пластмассу. × 14

На этой микрофотографии представлено яичко при малом увеличении. Видна толстая белочная оболочка, покрывающая яичко снаружи, и тонкие септы, отходящие от неё. Срезы семенных канальцев различной формы, что свидетельствует об их сильной извитости. Обратите внимание, что каждая долька яичка представлена плотно лежащими семенными канальцами и соединительнотканной стромой (стрелки), заполняющей пространство между ними. Область, сходная области, ограниченной рамкой, при большем увеличении представлена на фото 2.

ФОТО 3 Семенной каналец яичка обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

На снимке представлены два тесно прилежащих друг к другу извитых семенных канальца. Собственная оболочка, образующая стенку канальца, представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью, в которой содержатся миоидные клетки. Эпителиосперматогенный слой, выстилающий извитые семенные канальцы, расположен на базальной мембране (остриё стрелки). Клетки Сертоли и сперматогонии находятся в базальном отделе семенных канальцев. Сперматоциты 1-го и 2-го порядков, сперматиды и спермии находятся в подпросветном отделе семенных канальцев. В просвете семенного канальца расположены спермии, а также клеточный детрит, возникающий в процессе превращения сперматид в спермии. Сравните клетки эпителиосперматогенных слоёв на этом снимке и на фото 4.

ФОТО 2 Семенные канальцы яичка обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 1. Найдите в белочной оболочке обильно васкуляризованную область — сосудистую оболочку (стрелки). Рассмотрите, как кровеносные сосуды из белочной оболочки по соединительнотканному перегородкам проникают в дольки яичка. Извитые семенные канальцы плотно прилежат друг к другу (остриё стрелки), хотя при этом в некоторых местах между ними видны участки стромы. Обратите внимание, что просвет семенных канальцев выстлан эпителиосперматогенным слоем.

ФОТО 4 Семенной каналец яичка обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Рассмотрите собственную оболочку (стрелки) лежащих близко друг к другу двух извитых семенных канальцев. В некоторых участках между канальцами расположены артериолы и вены. В сперматогенном эпителии можно распознать сперматогонии, а также клетки Сертоли по бледным ядрам и тёмным ядрышкам. Типы сперматогоний могут быть распознаны по структуре их ядер: тёмная сперматогония типа А имеет тёмное овальное ядро; светлая сперматогония типа А — бледное овальное ядро; ядро сперматогонии типа В — округлое, его диаметр крупнее, чем у сперматогоний типа А. При сравнении сперматогенного эпителия в правом и левом извитых семенных канальцах, представленных на этой микрофотографии, а также на фото 3, видно различие его клеточного состава — свидетельство цикличности и асинхронности течения сперматогенеза.

■ **ОБОЗНАЧЕНИЯ**

A	артериолы	F	фибробласт	Se	соединительнотканная перегородка
AC	подпросветный отдел	L	просвет	Sg	сперматогония
Ad	тёмная сперматогония типа А	Lo	долька	Sp	сперматида
Ap	светлая сперматогония типа А	MC	миоидная клетка	ST	семенные канальцы
B	сперматогония типа В	n	ядрышки	St	строма
BC	базальный отдел	PS	сперматоцит 1-го порядка	Sz	спермии
BV	кровеносный сосуд	SC	клетка Сертоли	TA	белочная оболочка
CT	соединительная ткань	SE	эпителиосперматогенный слой	TV	сосудистая оболочка
				V	венула

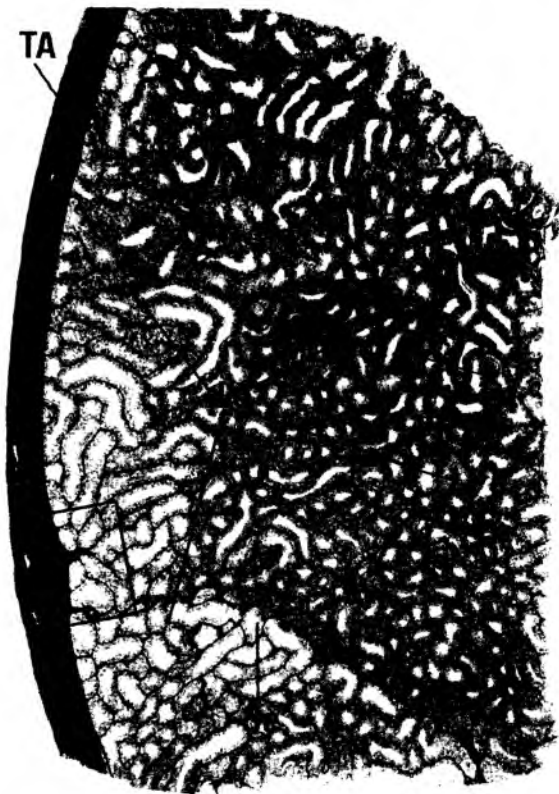


ФОТО 1



ФОТО 2

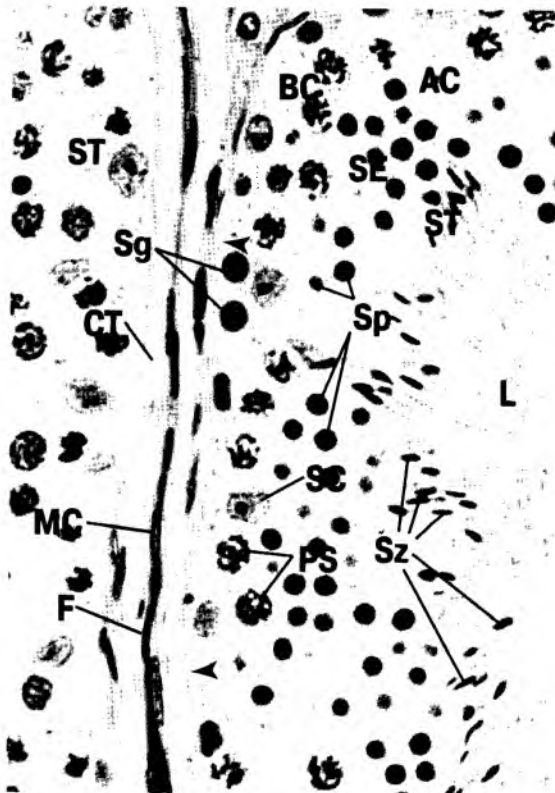


ФОТО 3

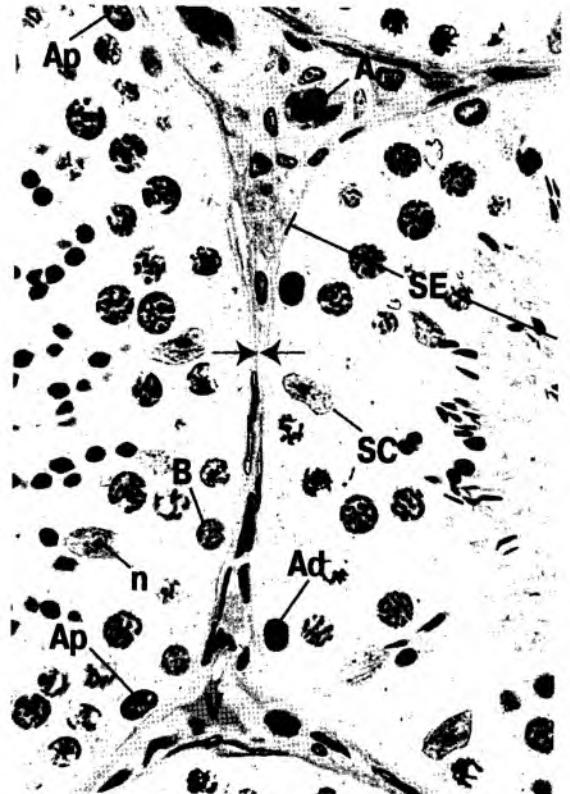


ФОТО 4

ФОТО 1 ■ Интерстициальные клетки яичка обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

В строме семенных канальцев расположены многочисленные кровеносные и лимфатические сосуды. Большинство кровеносных сосудов окружено эндокринными клетками — интерстициальными клетками Лейдига, которые вырабатывают тестостерон.

Вставка. Интерстициальные клетки Лейдига яичка обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Интерстициальные клетки Лейдига располагаются в виде мелких скоплений. Ядра их круглые либо овальные, в цитоплазме содержатся липидные капли (стрелка).

ФОТО 2 ■ Сеть яичка человека. Заливка в парафин. × 132

В средостении яичка расположена сеть яичка, представляющая собой анастомозирующие лабиринтообразные пространства (канальцы и камеры), выстланные однослойным кубическим или плоским эпителием. На этой микрофотографии видны срезы сети яичка, семенных канальцев и окружающая их строма, представленная волокнистой соединительной тканью.

ФОТО 3 ■ Выносящие канальцы придатка яичка человека. Заливка в парафин. × 132

Спермии поступают в выносящие канальцы головки придатка яичка из сети яичка. Просвет выносящих канальцев выстлан однослойным цилиндрическим эпителием, в состав которого входят два типа клеток (высокие и низкие), что придаёт апикальной поверхности эпителия волнистый вид. Под базальной мембраной эпителия расположены рыхлая волокнистая соединительная ткань и несколько слоёв гладкомышечных клеток.

ФОТО 4 ■ Проток придатка яичка обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

Проток придатка яичка легко отличить от выносящих канальцев яичка. Ядра клеток двурядного эпителия протока придатка либо овальные, либо круглые, тогда как у эпителиоцитов выносящих канальцев они круглые. В стенке протока придатка яичка в подэпителиальной соединительной ткани расположены гладкомышечные клетки. В просвете протока придатка содержатся многочисленные спермии.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BV	кровеносный сосуд	IC	интерстициальные клетки Лейдига	SM	гладкая мышца
CT	соединительная ткань	LV	лимфатические сосуды	ST	семенные канальцы
DE	проток придатка яичка	MT	средостение яичка	St	строма
De	выносящие канальцы	N	ядра	Sz	спермии
Ep	эпителий	RT	сеть яичка	TR	прямые канальцы



ФОТО 1

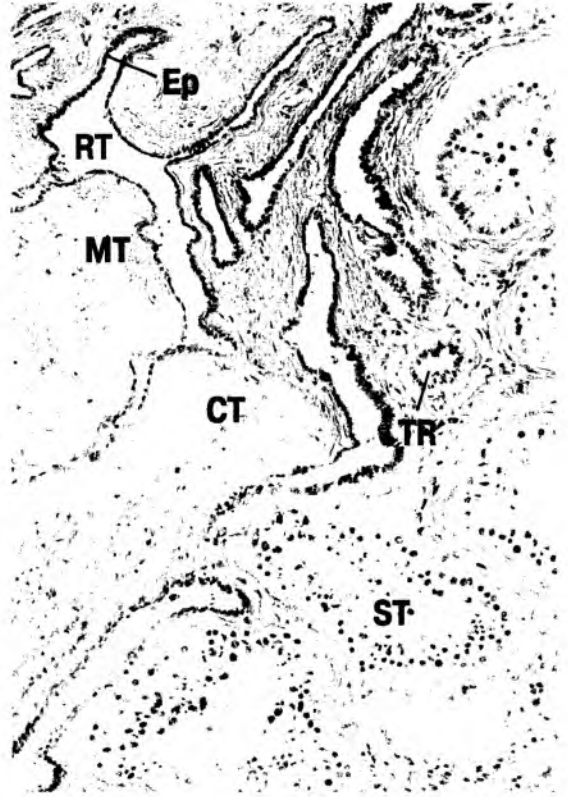


ФОТО 2

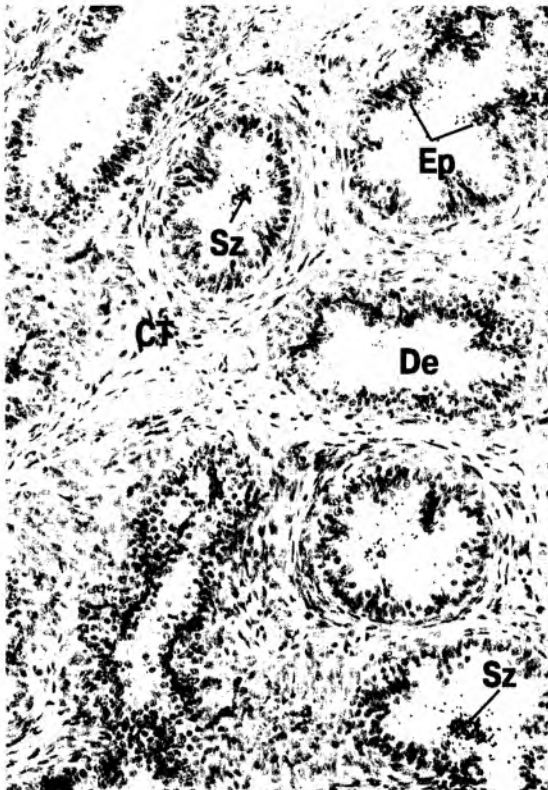


ФОТО 3

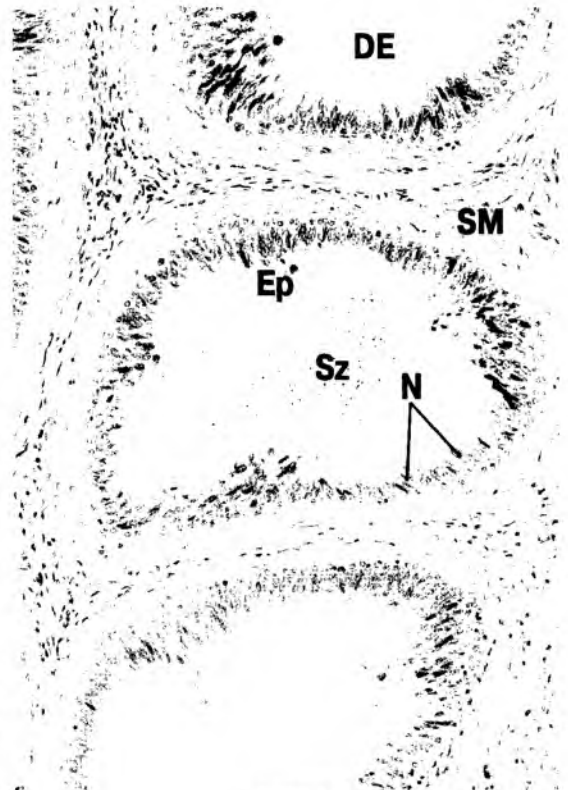


ФОТО 4

ФОТО 1 Проток придатка яичка обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

Просвет протока придатка яичка выстилает однослойный многоядный цилиндрический эпителий. В его состав входят высокопризматические главные (имеющие стереоцилии) и низкие базальные клетки. Они различаются не только по форме и высоте клетки, но и по внешнему виду их ядер. Так, у низких базальных клеток ядра круглые, а у высоких главных клеток — овальные, они содержат одно или несколько ядрышек. Под базальной мембраной эпителия расположены рыхлая волокнистая соединительная ткань и тонкий циркулярный слой гладкомышечных клеток.

Вставка. Проток придатка яичка обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

Рассмотрите круглые ядра базальных клеток и овальные ядра главных клеток однослойного многоядного цилиндрического эпителия протока придатка яичка. В просвет протока, заполненного спермиями, простираются стереоцилии (стрелки) главных клеток.

ФОТО 2 Семявыносящий проток обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

Семявыносящий проток — толстая эпителиально-мышечная трубка с узким просветом, по которой спермии из протока придатка яичка поступают в семявыбрасывающий проток. В просвете семявыносящего протока содержатся спермии. Слизистая оболочка семявыносящего протока представлена многослойным цилиндрическим эпителием, имеющим стереоцилии, и тонкой собственной пластинкой слизистой оболочки (рыхлой волокнистой соединительной тканью), содержащей многочисленные кровеносные сосуды (стрелка). Мышечная оболочка толстая, состоит из трёх слоев пучков гладких мышц: внутреннего и наружного продольного и среднего циркулярного. Снаружи семявыносящий проток покрыт адвентициальной оболочкой.

Вставка. Семявыносящий проток обезьяны. Заливка в пластмассу. × 270

На этой вставке при большем увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 2. Хорошо видно присутствие стереоцилий у многоядного цилиндрического эпителия, выстилающего просвет семявыносящего протока.

ФОТО 3 Семенной пузырьёк человека. Заливка в парафин. × 132

Семенные пузырьёки — парные длинные трубчатые железы. Слизистая оболочка семенного пузырьёка формирует многочисленные ветвящиеся складки, в состав которых входят эпителий и рыхлая волокнистая соединительная ткань. Складки слизистой оболочки, анастомозируя между собой, формируют пространства (апельочки), соединённые с центральным просветом, хотя на поперечном срезе они кажутся изолированными. Область, сходная области, ограниченной рамкой, при большем увеличении представлена на фото 4.

ФОТО 4 Семенной пузырьёк обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 3. В эпителии семенного пузырьёка определяются высокие призматические и низкие вставочные клетки. Обратите внимание, что в цитоплазме высоких призматических клеток содержатся секреторные гранулы (стрелки). Их ядра круглые, располагаются базально. Базальные клетки — единичные, являются камбием для эпителия. Просвет концевых отделов заполнен оксифильным секретом. Под эпителием в соединительной ткани расположены многочисленные кровеносные капилляры. Хотя спермии часто встречаются в просвете семенных пузырьёков, в них они не накапливаются и не хранятся.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BC	базальная клетка	L	просвет	n	ядрышки
BV	кровеносный сосуд	LP	собственная пластинка слизистой оболочки	OL	наружный продольный мышечный слой
C	капилляры	MC	средний циркулярный мышечный слой	PC	главная клетка
CC	призматическая клетка	MM	слизистая оболочка	Sc	стереоцилии
CT	соединительная ткань	N	ядро	SM	гладкая мышца
Ep	эпителий			Sz	спермии
IL	внутренний продольный мышечный слой				

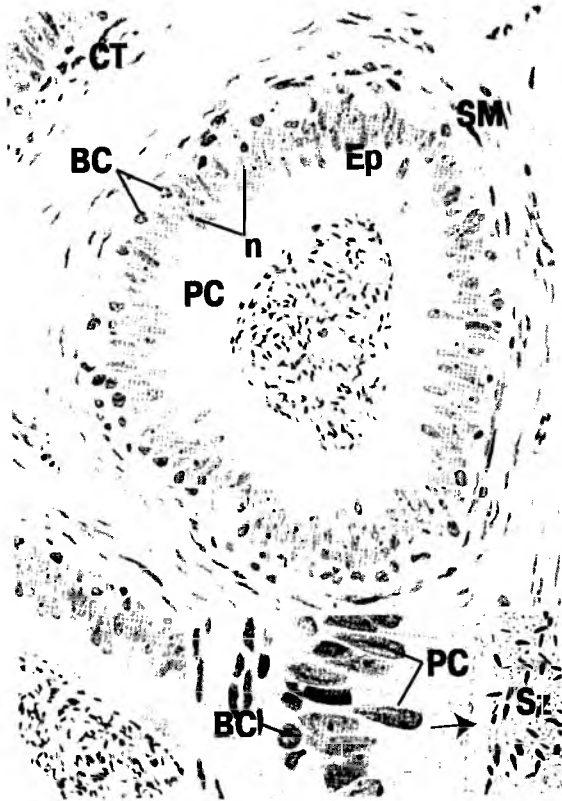


ФОТО 1

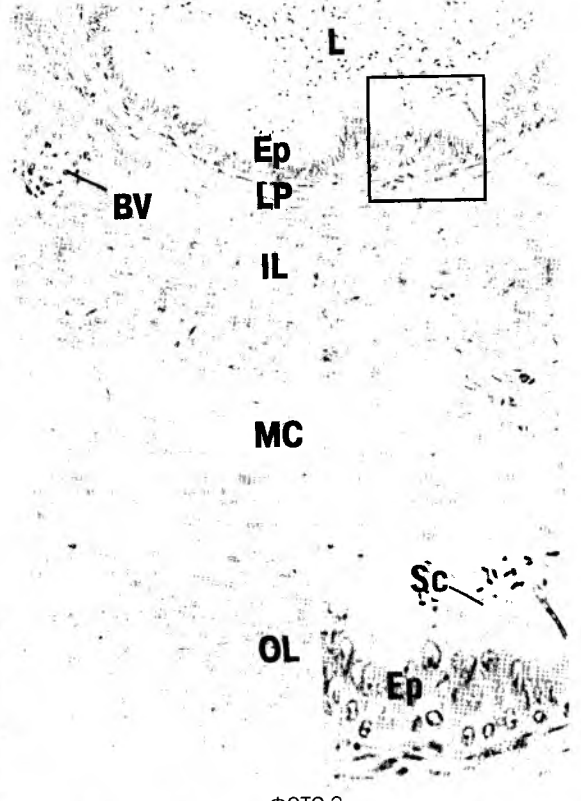


ФОТО 2

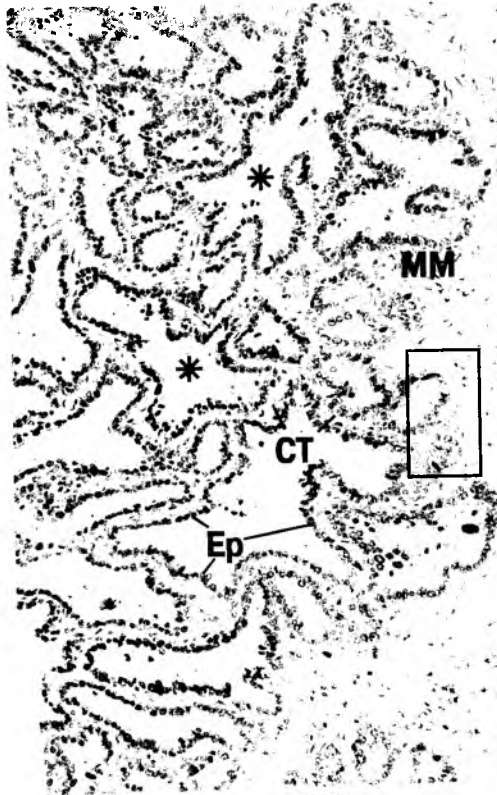


ФОТО 3

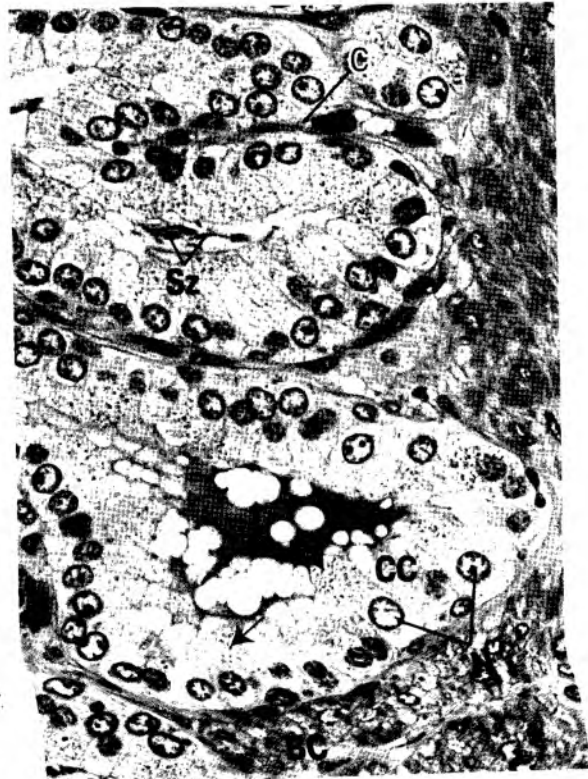


ФОТО 4

ФОТО 1 ■ Предстательная железа обезьяны. Заливка в пластмассу. × 132

Предстательная железа — крупнейшая из добавочных половых желёз мужчины. Снаружи она покрыта капсулой из плотной волокнистой соединительной ткани, содержащей значительное количество эластических волокон и гладкомышечных клеток. От капсулы в глубь паренхимы железы отходят многочисленные прослойки, формирующие её строму, в которой расположены гладкомышечные клетки и кровеносные сосуды. Секреторный отдел предстательной железы состоит из отдельных желёз различной формы. Концевые отделы простатических желёз выстланы однослойным кубическим либо низко призматическим, а в некоторых участках — многорядным цилиндрическим эпителием. Область, сходная области, ограниченной рамкой, при большем увеличении представлена на фото 2.

ФОТО 3 Половой член человека. Поперечный срез. Заливка в парафин. × 14

В состав полового члена входят три эректильных тела: два пещеристых и одно губчатое. На микрофотографии представлен поперечный срез губчатого тела. Найдите мочеиспускательный канал, окружённый губчатым телом, представленным содержащими кровь кавернозными синусами, выстланными эндотелием. Снаружи губчатое тело окружено толстой белочной оболочкой, представленной плотной волокнистой соединительной тканью. Снаружи эректильные тела полового члена окружены соединительнотканной фасцией, к которой прикрепляется кожа (в данном препарате отсутствует). Область, ограниченная рамкой, при большем увеличении представлена на фото 4. Вставка. Половой член человека. Поперечный срез. Заливка в парафин. × 14

На этой микрофотографии представлено пещеристое тело полового члена. Сравните строение губчатого и пещеристого тел (врезка и основная фотография). Обратите внимание, что кавернозные синусы у пещеристого тела крупнее, чем у губчатого. Кроме того, соединительнотканые трабекулы между кавернозными синусами пещеристого тела более тонкие, чем трабекулы губчатого тела. Это позволяет пещеристым телам становиться при эрекции более ригидными, чем губчатому.

ФОТО 2 Предстательная железа обезьяны. Заливка в пластмассу. × 540

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, сходная области, ограниченной рамкой на фото 1. Рассмотрите строму железы, представленную рыхлой волокнистой соединительной тканью, содержащей многочисленные эластические волокна, гладкомышечные клетки и кровеносные сосуды. Эпителий концевого отдела состоит из призматических и коротких базальных клеток. Обратите, что выпуклые верхушки некоторых призматических клеток (стрелки) выступают в просвет железы, в котором расположена конкреция. Количество таких конкреций с возрастом увеличивается, при этом они могут кальцинироваться, превращаясь в камень.

ФОТО 4 Мочеиспускательный канал человека (губчатая часть). Заливка в парафин. × 132

На этой микрофотографии при большем увеличении представлена область, ограниченная рамкой на фото 3. Слизистая оболочка губчатой части мочеиспускательного канала выстлана многорядным цилиндрическим эпителием, под базальной мембраной которого расположена собственная пластинка (рыхлая волокнистая соединительная ткань), имеющая обильное кровоснабжение. В мочеиспускательном канале располагаются слизистые железы Литтре (внутри- и внеэпителиальные), секрет которых защищает эпителиальную выстилку мочеиспускательного канала от действия мочи.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

BC	базальная клетка	Ep	эпителий	SM	гладкая мышца
BV	кровеносный сосуд	ET	эректильное тело	St	строма
CC	призматическая клетка	FT	соединительнотканые трабекулы	TA	белочная оболочка
CS	губчатое тело	GL	железы Литтре	U	мочеиспускательный канал
Cs	кавернозный синус	Pc	простатическая конкреция		
CT	соединительная ткань				

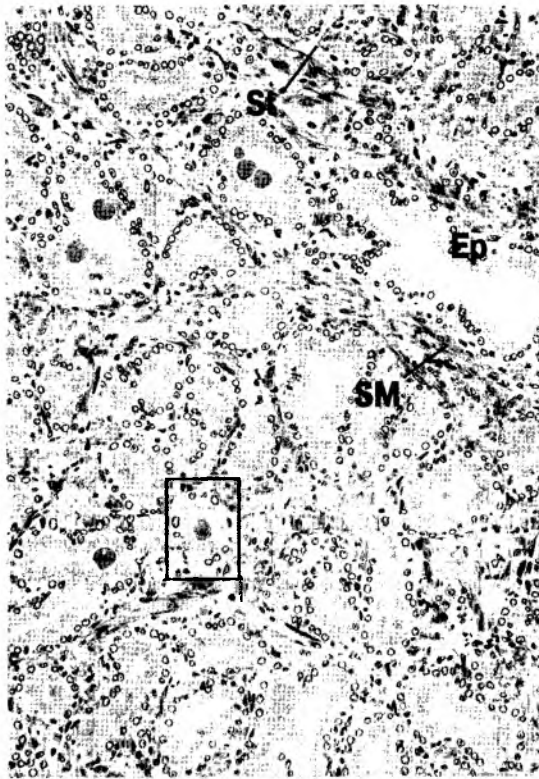


ФОТО 1

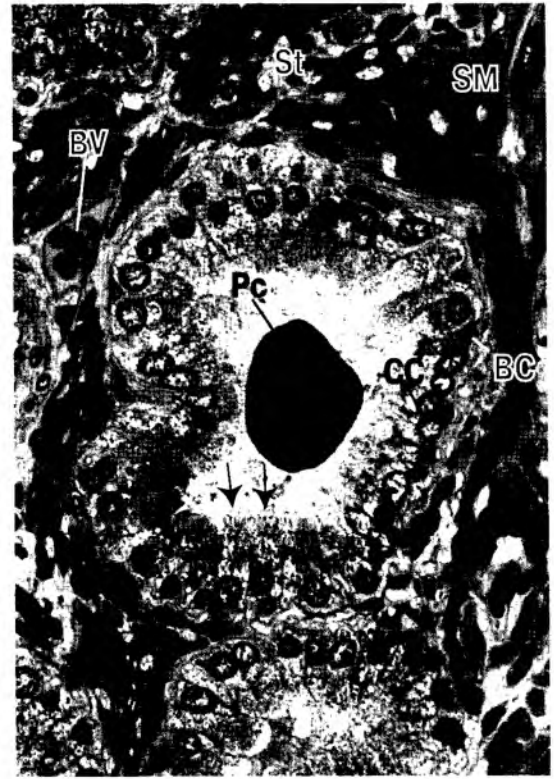


ФОТО 2

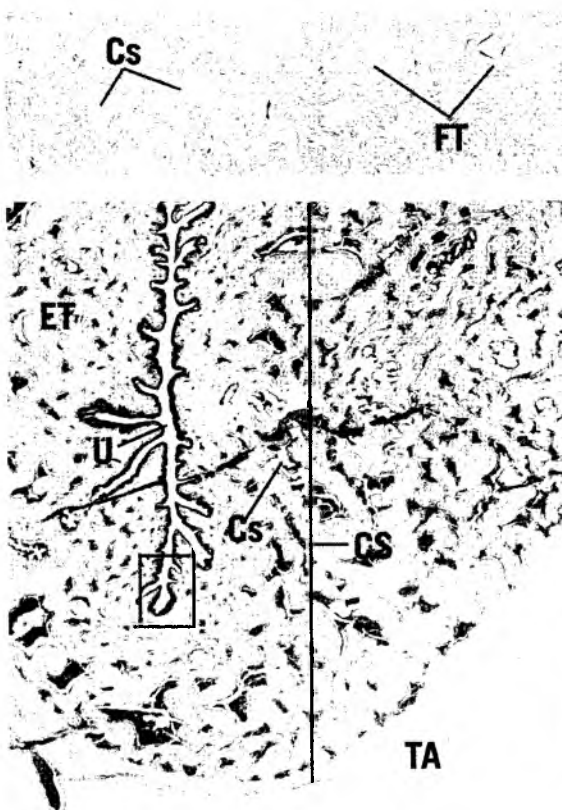


ФОТО 3

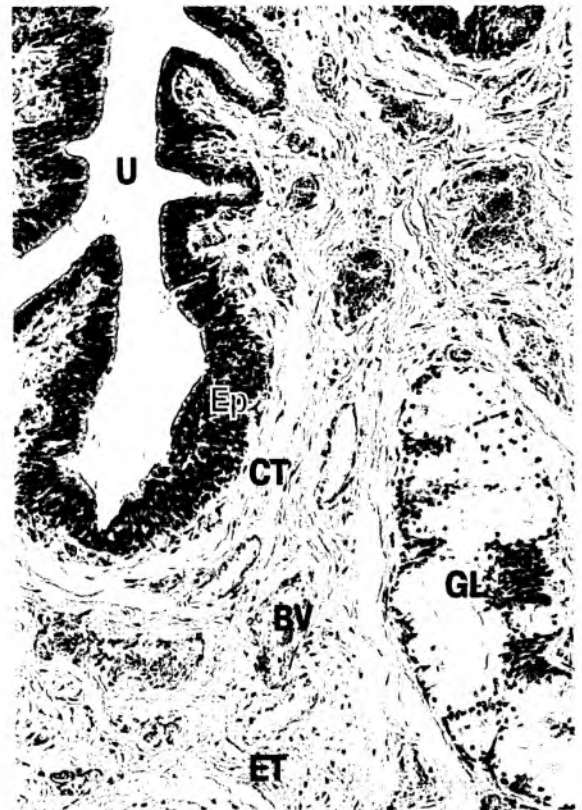


ФОТО 4

ФОТО 1 ■ Придаток яичка кролика. Электронная микроскопия. × 7 200

Эпителиальная выстилка выносящего канальца представлена двумя типами высоких призматических клеток: главными и реснитчатыми. Обратите внимание, что цитоплазма обоих типов клеток име-

ет многочисленные органеллы, например аппарат Гольджи, митохондрии и шероховатую ЭПС (стрелки). В отличие от реснитчатых, в цитоплазме главных клеток находятся плотные тельца, содержащие, вероятно, секреторный материал (предоставлено P. Jones).

■ **ОБОЗНАЧЕНИЯ**

СС	реснитчатая клетка	G	аппарат Гольджи	PC	главная клетка
DB	плотные тельца	m	митохондрия		



ФОТО 1

Органы чувств

К органам чувств относят органы вкуса, обоняния, зрения, слуха и равновесия. Орган вкуса, состоящий из вкусовых почек, был обсуждён в главе 13, а обонятельный эпителий — в главе 12. Данная глава посвящена микроскопическому строению глаза и уха.

ГЛАЗ

Орган зрения — глаз, хрусталик которого фокусирует лучи света, отраженные от внешней среды, на светочувствительных клетках **сетчатки** (схема 19–1). Интенсивность, локализация и длина волны переданного света интерпретируются зрительной зоной коры головного мозга как трёхмерные цветные изображения внешней среды. Каждое глазное яблоко защищено веками. Наружные скелетные мышцы глаза прикрепляются к фиброзной оболочке глазного яблока, фиксируя глаз в глазнице и обеспечивая его подвижность. Передняя поверхность глаза омывается слезной жидкостью, вырабатываемой слезной железой. Стенку глазного яблока образуют оболочки: наружную фиброзную, среднюю сосудистую и внутреннюю — сетчатку.

Фиброзная оболочка (роговиносклеральный слой) глаза состоит из непрозрачной белой **склеры**, которая покрывает заднюю и боковую поверхности глазного яблока, и прозрачной **роговицы**, покрывающей 1/6 передней поверхности глазного яблока. Соединение роговицы и склеры называют лимбом.

Сосудистая оболочка включает несколько областей: спереди — **радужка** и **цилиарное (ресничное) тело**, сзади — **пигментная сосудистая оболочка**, которая обильно васкуляризирована. Внутренние мышцы, расположенные в радужке, регулируют диаметр зрачка, а внутренние мышцы, расположенные в цилиарном теле, выполняют функцию изменения кривизны хрусталика, тем самым участвуя в аккомодации.

Самая внутренняя оболочка (**сетчатка**) состоит из 10 слоёв и обеспечивает восприятие света и генерацию импульса. Фоторецепторы сетчатки делятся на **палочки**, родопсин которых чувствителен к тусклому свету, и **колбочки**, содержащие йодопсин, чувствительный к яркому свету. Аксоны нейронов, расположенных в сетчатке, покидают глаз в составе **зрительного нерва** и образуют синапсы в головном мозге.

Светопреломляющими структурами глаза являются **хрусталик**, **стекловидное тело**, жидкость передней и задней камер глаза — **водянистая влага** глаза.

УХО

Ухо относят к органу слуха (воспринимает звуковые стимулы) и равновесия (определяет ориентацию головы, положение тела в пространстве, реагирует на гравитацию — силу тяжести) (схема 19–2). Различают наружное, среднее и внутреннее ухо.

Наружное ухо включает **ушную раковину**, состоящую из эластического хряща, покрытого кожей, **наружный слуховой проход** с наружной хрящевой и внутренней костной частями, **барабанную перепонку**, которая отделяет среднее ухо от слухового прохода.

Барабанная полость среднего уха содержит три **слуховые косточки**: самая наружная — **молоточек**, средняя — **наковальня** и самая внутренняя — **стремечко**. Эта полость связана с носоглоткой через хрящевую **слуховой проход (евстахиеву трубу)**, который позволяет уравнивать атмосферное давление с обеих сторон барабанной перепонки. Звуковые волны направляются ушной раковинной к барабанной перепонке, колебания которой благодаря мелким косточкам усиливаются и передаются к **овальному окну** улитки внутреннего уха.

Внутреннее ухо состоит из расположенного в каменистой части височной кости костного лабиринта и содержащегося в нём перепончатого лабиринта, в составе которого находятся клетки органа слуха и равновесия. Слуховые рецепторные клетки локализуются в той части лабиринта, который находится ближе всего к среднему уху. В более глубокой части лабиринта содержатся структуры, ответственные за чувство равновесия (вестибулярная функция).

Перепончатый канал, заполненный эндолимфой, проходит в костном канале улитки. Снаружи он окружён перилимфой, которая течёт в вестибулярной лестнице расположенной выше и в расположенной ниже барабанной лестнице. Эти лестницы сообщаются друг с другом через маленькое щелевидное отверстие улитки (геликотрему).

В перепончатом канале улитки находится спиральный (кортиева) орган, его внутренние и наружные волосковые клетки тесно контактируют с текториальной (покровной) мембраной. Колебания перилимфы вызывают колебания базилярной мембраны, что приводит к стимуляции волосковых клеток, от которых возбуждение передаётся дендритам нервных клеток,

расположенным в спиральном ганглии стержня. Аксоны этих клеток формируют слуховой нерв. Вызванные в овальном окне колебания гасятся вторичной барабанной перепонкой, покрывающей круглое окно улитки.

Перепончатый лабиринт, заполненный эндолимфой, также содержит маточку, мешочек и ампулярные гребешки полукружных каналов — структуры, ответственные за равновесие и ориентацию в трёхмерном пространстве.

Основные функциональные компоненты маточки и мешочка известны как пятна. Эти структуры содержат сенсоэпителиальные волосковые клетки, микроворсинки и киноцилии (неподвижные реснички) которых погружены в белковую отолитовую мембрану, содержащую отолиты. Маточка и мешочек воспринимают линейные ускорения.

Сходные скопления волосковых клеток расположены на ампулярных гребешках каждого полукружного канала. Микроворсинки и киноцилии этих сенсоэпителиальных клеток также окружены белковым материалом купола, который не содержит отолиты. Каждый полукружный канал ориентирован перпендикулярно к двум другим.

ГЛАЗ

Глазное яблоко

Глаз, как орган, воспринимающий свет, выполняет функцию органа зрения. Свет поступает в глаз через **роговицу**, проходит через **хрусталик**, в результате чего фокусируется на **сетчатке**. Именно здесь специализированные клетки (**палочки** и **колбочки**) участвуют в фоторецепции и передают полученную информацию через **зрительный нерв** к головному мозгу. **Наружные мышцы** глазного яблока обеспечивают самую выгодную ориентацию зрачка для наилучшего восприятия зрительных раздражений. Поскольку глаза расположены на некотором расстоянии друг от друга, наложение их зрительных полей позволяет получить трёхмерное изображение. **Внутренние мышцы** глаза (**мышцы, суживающие и расширяющие зрачок**) регулируют диаметр отверстия радужки. Ресничные мышцы управляют фокусным расстоянием хрусталика (процессом **аккомодации**) для рассматривания предметов на близком расстоянии.

Меланоциты, расположенные в эпителии и строме радужки, регулируют интенсивность света, проходящего через зрачок и попадающего на сетчатку. Кроме того, цвет глаз связан с количеством этих клеток: большое количество меланоцитов придает глазам тёмный цвет, тогда как небольшое их количество определяет светлый цвет глаз.

Водянистая влага из задней камеры глаза в переднюю попадает через отверстие между хрусталиком и зрачком. Она является фильтратом плазмы крови и вырабатывается клетками, покрывающими цилиарные отростки.

Стенка глазного яблока состоит из трёх оболочек: **фиброзной, сосудистой и сетчатки**. Сетчатка ответственна за **фоторецепцию**. В составе сетчатки выделяют 10 чётко различимых слоёв. Большинство клеток сетчатки являются вставочными нейронами. По зрительному нерву идёт передача информации от сетчатки к головному мозгу. Два самых глубоких слоя сетчатки (пигментный эпителий и слой палочек и колбочек) играют главную роль в восприятии света.

Функциями пигментного эпителия сетчатки являются **этерификация витамина А** и **транспортировка** его к палочкам и колбочкам, **фагоцитоз** отработанных наружных сегментов палочек и колбочек, **синтез меланина**, который

поглощает свет после стимуляции палочек и колбочек.

Палочки — рецепторы сумеречного зрения, наружный сегмент которых представлен многочисленными дисками, содержащими **родопсин**. В состав родопсина входят интегральный мембранный белок **опсин** и **ретиналь-1** (альдегид **витамина А**). При поглощении света ретиналь-1 отщепляется от белка опсина, в результате происходит обесвечивание зрительного пигмента и диффузия Ca^{2+} в наружный сегмент. Избыток Ca^{2+} приводит к гиперполяризации клетки, закрывая Na^+ -каналы, вследствие чего предотвращается поступление Na^+ в клетку. Таким образом возникает электрический потенциал, который по целевидным соединениям (нексусам) передаётся другим палочкам, а затем к зрительному нерву. Диссоциированный ретиналь-1 и опсин повторно собираются, а возвращение Ca^{2+} устанавливает нормальный потенциал покоя.

Колбочки, чувствительные к свету более высокой интенсивности, обеспечивают **высокую остроту зрения**. Эти наиболее многочисленные клетки сетчатки содержат **йодопсин** — фотопигмент, чувствительный к красному, зеленому или синему свету. Механизм преобразования энергии света в электрическую энергию для передачи к головному мозгу через зрительный нерв сходен механизму, происходящему в палочках.

Диск зрительного нерва (слепое пятно) — область сетчатки, в которой отсутствуют палочки и колбочки и выходят аксоны нервных клеток, формирующие зрительный нерв. Нерв при выходе из сетчатки виден как диск. Латеральное слепое пятно располагается **центральная ямка** — углубление сетчатки. Ямка содержит главным образом колбочки. В области ямки некоторые слои сетчатки резко истончаются. Это область сетчатки, где происходит наилучшее восприятие зрительных раздражений, и как следствие, **острота зрения наиболее высока**.

Вспомогательный аппарат глаза

Вспомогательный аппарат глаза включает конъюнктиву, веки и слёзные железы. **Конъюнктивa** — прозрачная слизистая оболочка, которая покрывает веки и переднюю часть глазного яблока. Веки содержат изменённые

сальные железы, мейбомиевы железы, которые, изменяя поверхностное натяжение слёзной жидкости, препятствуют чрезмерному её испарению. Слёзные железы продуцируют слёзную жидкость, которая увлажняет конъюнктиву и роговицу. В состав слёзной жидкости входит антибактериальный фермент — лизоцим.

УХО

В составе уха различают три части: **наружное ухо** (ушная раковина и наружный слуховой проход), которое улавливает звуковые волны; **среднее ухо** (содержит мелкие слуховые косточки), передающее звуковые волны; **внутреннее ухо** (улитка), преобразовывающее звуковые волны в нервные импульсы и обеспечивающее рецепторную функцию органа равновесия.

Барабанная перепонка, расположенная в самой глубокой части наружного слухового прохода, передает звуковые колебания к слуховым косточкам среднего уха. Барабанная полость среднего уха содержит **молоточек**, **наковальню** и **стремечко**. Эти мелкие косточки последовательно связаны друг с другом и расположены между барабанной перепонкой и овальным окном. Они усиливают и преобразовывают колебания барабанной перепонки и передают их через овальное окно в костный лабиринт внутреннего уха.

Костный лабиринт внутреннего уха, подразделенный на полукружные каналы, преддверие и улитку, заполнен перилимфой. **Перепончатый лабиринт**, содержащий эндолимфу, расположен в костном канале. Движение перилимфы в костном лабиринте внутреннего уха воспринимается чувствительными клетками перепончатого лабиринта и преобразовывается в электрические импульсы, поступающие в головной мозг.

Мешочек и **маточка** являются специализированными частями перепончатого лабиринта. Они располагаются в его преддверии и содержат сенсоэпителиальные волосковые клетки I и II типов, у которых имеется множество стереоцилий и единственная киноцилия. Свободные концы стереоцилий и киноцилии погружены в белковую отолитовую мембрану, содержащую отолиты (отоконии). Статическое равновесие и линейное ускорение определяют волосковыми клетками, образующими синапс с нервными клетками вестибулярного ганглия, их аксоны формируют слуховой нерв.

В ампулярных гребешках полукруглых каналов содержатся сенсоэпителиальные волосковые клетки. Свободные концы этих волосковых

клеток погружены в купол из гликопротеинов. Движения эндолимфы и купола преобразуются в рецепторный потенциал волосковыми клетками, которые формируют синапс с нервными клетками вестибулярного ганглия. **Ускорение**

Клинические аспекты

Глаукома

Глаукома — хроническое заболевание, характеризующее повышением внутриглазного давления. Оно развивается в результате нарушения оттока водянистой влаги из камер глаза, которое может быть вызвано многими причинами, в т.ч. и обструкцией. Без лечения глаукома может закончиться слепотой.

Катаракта

Возникает главным образом у пожилых людей. Характеризуется помутнением хрусталика, в результате происходит снижение зрения. При старении под влиянием избытка ультрафиолета в хрусталике накапливаются пигменты и другие вещества. В итоге он становится непрозрачным (помутневшим), что приводит к снижению остроты зрения. Катаракта лечится хирургически путём — заменой мутного хрусталика пластмассовым протезом, так называемым искусственным хрусталиком.

Отслойка сетчатки

Чаще всего отслойка сетчатки происходит в результате травмы, при этом утрачивается связь между нейрональными и пигментными слоями сетчатки. Это состояние может вызывать частичную потерю зрения, что корректируется хирургическим путём.

Кондуктивная тугоухость

Её причинами могут быть инфекционные заболевания среднего уха (например, средний отит), обструкция или остеосклероз среднего уха.

Нейросенсорная тугоухость

Нейросенсорная тугоухость является результатом повреждения кохлеарного участка преддверно-улиткового нерва (VIII черепно-мозгового нерва). Она может быть следствием либо инфекционного заболевания, либо травмы (механической, акустической, вибрационной или баротравмы), в т.ч. длительным внешним воздействием (громкие звуки) и/или обусловлена приёмом некоторых лекарств.

Болезнь Меньера

Болезнь Меньера — заболевание внутреннего уха, характеризующееся следующими симптомами: потерей слуха из-за избыточного накопления жидкости в перепончатом канале улитки, головокружением, шумом в ушах, тошнотой и рвотой. Многие из этих симптомов могут быть нивелированы лекарствами, которые уменьшают головокружение и тошноту. В тяжёлых случаях выполняют вестибулярную нейротомию (рассечение вестибулярного нерва). В более тяжёлых случаях проводят лабиринтэктомию — удаление полукруглых каналов улитки, что является лечением выбора.

вращения вызывает движение эндолимфы в полукружных каналах и стимулирует волосковые клетки.

В просвете эндолимфатического мешка (терминальном конце эндолимфатического протока) содержатся фагоциты. В нём происходит резорбция эндолимфы.

Перепопчатый канал улитки содержит спиральную структуру — кортиева орган, который ограничен вестибулярной и барабанной лестницами (обе лестницы содержат перилимфу и сообщаются через отверстие улитки — геликоотрему). Вестибулярная мембрана, расположенная между вестибулярной лестницей и перепопчатым каналом улитки, сохраняет высокий ионный градиент между перилимфой и эндолимфой.

Спиральный (кортиева) орган лежит на базилярной мембране и содержит поддерживающие клетки, внутренние и наружные сенсорные волосковые клетки, свободные концы которых прикасаются к гелеподобной текториальной (покровной) мембране. Звуковые вол-

ны, передаваемые к овальному окну, приводят в движение перилимфу барабанной лестницы, что, в свою очередь, вызывает перемещение базилярной мембраны, и таким образом смещаются волосковые клетки, а не текториальная мембрана. Отклонение волосковых клеток приводит к тому, что они стимулируют биполярные нейроны спирального ганглия, которые выделяют нейромедиатор, что вызывает генерацию нервного импульса, передаваемого в головной мозг. Хотя базилярная мембрана вибрирует во многих частотах, определенные её участки оптимально вибрируют только в специфических частотах. Например, к низкочастотным звуковым волнам чувствительны волосковые клетки, находящиеся на большем расстоянии от овального окна. Следует отметить, что громкие звуки, которые, например, звучат на рок-концертах, приводят к определённым изменениям органа слуха слушателей. Восстановление нормального функционирования органа слуха, как правило, происходит за два-три дня, в течение которых человек испытывает «шум в ушах и гудение в голове».

Краткое изложение гистологической организации

ГЛАЗ

Фиброзная оболочка

Роговица

В роговице выделяют пять слоёв. Далее они перечислены в направлении снаружи внутрь.

Многослойный плоский неороговевающий эпителий

Боуменова мембрана

Это наружный однородный слой стромы.

Строма

Строма (собственное вещество роговицы) занимает большую часть роговицы. Она прозрачна, состоит из плотной оформленной соединительной ткани (представлена в основном многочисленными **коллагеновыми волокнами** и **фибробластами**), а также небольшого количества лимфоидных клеток.

Десцеметова мембрана

Толстая базальная мембрана.

Эндотелий роговицы

Это не истинный эндотелий, а однослойный эпителий, высота клеток которого изменяется от плоских до кубических.

Склера

Склера (белая оболочка глаза) состоит из трёх слоёв. Наружный — **надсклеральный слой** — содержит кровеносные сосуды. Средний — **строма** — образован плотной оформленной коллагеновой соединительной тканью. Внутренний — **надсосудистая пластинка** — представлен рыхлой волокнистой соединительной тканью, содержащей **фибробласты** и **меланоциты**.

Сосудистая оболочка

Сосудистая оболочка глазного яблока — пигментированная сосудистая пластинка, содержащая гладкие мышцы. Она состоит из собственной сосудистой оболочки глазного яблока, цилиарного (ресничного) тела и радужки.

*Собственно сосудистая оболочка
глазного яблока*

Собственно сосудистая оболочка глазного яблока образована четырьмя слоями. **Надсосудистая пластинка** отделена от склеры и содержит **фибробласты** и **меланоциты**. Сосудистая пластинка и **сосудисто-капиллярный слой** содержат крупные

сосуды и капилляры, соответственно. **Стекловидная мембрана** (оболочка Бруха), расположенная между сосудистой оболочкой и сетчаткой, состоит из базальной мембраны, коллагеновых и эластических волокон.

Цилиарное тело

Цилиарное (ресничное) тело — это область сосудистой оболочки, которая лежит между зубчатым краем и радужкой. Цилиарное тело включает: **цилиарную корону**, от поверхности которой по направлению к хрусталику отходят многочисленные **цилиарные отростки**, к ним прикрепляются волокна ресниччатого пояса (**цинновой связки**); **цилиарные мышцы**, участвующие в аккомодации, образованные тремя слоями гладких миоцитов, ориентированными меридиально, радиально и циркулярно. **Сосудистая пластинка** и **стекловидная мембрана** сосудистой оболочки продолжают в цилиарное тело. Эпителий цилиарного тела на внутренней стороне состоит из непигментных клеток, а на внешней — из пигментированных клеток. Эпителий участвует в образовании водянистой влаги.

Радужка

Радужка присоединена к цилиарному (ресничному) телу по его наружной окружности. Она разделяет **переднюю** и **заднюю** камеры глаза. Центр радужки имеет отверстие, формирующее **зрачок** глаза. Радужка состоит из трёх слоёв: **наружного** (часто неполного), образованного однослойным плоским эпителием, являющимся продолжением эпителия роговицы; **среднего** **волокнистого** слоя, представленного **бессосудистым** наружным пограничным слоем стромы и **сосудистым** общим слоем стромы, которые содержат многочисленные **меланоциты** и **фибробласты**; **заднего** **пигментного** эпителия. **Мышцы**, суживающие или расширяющие зрачок, образованы **миоэпителиальными** клетками, производными пигментного эпителия.

Сетчатка

Сетчатка — самая глубокая из трёх оболочек глаза. Она состоит из **радужковой**, **ресничной** и **зрительной** частей. Последняя из них является единственной областью сетчатки, чувствительной к свету. Она утолщается до **зубчатого края**

(*ora serrata*), где очень тесно контактирует с ресничной частью сетчатки.

Зрительная часть

В зрительной части сетчатки выделяют десять слоёв.

Пигментный эпителий

Он присоединён к собственно сосудистой оболочке глазного яблока (к мембране Бруха).

Слой палочек и колбочек

В нём располагаются **наружные и внутренние сегменты фоторецепторных клеток**, в то время как остальные части этих клеток находятся в нижележащих слоях.

Наружная глиальная пограничная мембрана

Является не истинной мембраной. Это просто специализированная зона синаптических комплексов между фоторецепторными клетками и отростками клеток Мюллера (глиальных поддерживающих клеток).

Наружный ядерный слой

Содержит тела (ядросодержащие части) фоторецепторных клеток. В **центральной ямке** присутствуют только колбочки.

Наружный сетчатый слой

Это область формирования синапсов между аксонами фоторецепторных клеток и отростками биполярных и горизонтальных клеток.

Внутренний ядерный (зернистый) слой

Содержит тела клеток Мюллера, **амакриновых (ассоциативных), биполярных и горизонтальных клеток**.

Внутренний сетчатый слой

Область синапсов между дендритами ганглионарных клеток и аксонами биполярных клеток. Кроме того, в этом слое присутствуют отростки клеток Мюллера и амакриновые клетки.

Ганглионарный слой

Содержит **тела мультиполярных нейронов**, которые являются заключительным звеном в нейронной цепи сетчатки, их аксоны формируют зрительный нерв. В этом слое также расположена **нейроглия**.

Слой нервных волокон

Состоит из **безмиелиновых аксонов ганглионарных клеток**, которые образуют в зрительный нерв.

Внутренняя глиальная пограничная мембрана

Состоит из расширенных терминальных отростков клеток Мюллера.

Ресничная и радужковая части сетчатки

В ресничной и радужковой частях сетчатки толщина последней уменьшается и переходит в тонкий слой пигментного эпителия, выстилаю-

щего цилиарное (ресничное) тело и радужку. Задний пигментный эпителий включает два слоя: цилиндрический и пигментный.

Хрусталик

Хрусталик — двояковыпуклый, гибкий прозрачный диск, который фокусирует беспорядочно падающие на него лучи света на сетчатку. В его составе различают три компонента: эластическую капсулу (базальную мембрану); однослойный кубический эпителий, расположенный на передней поверхности; **волокна хрусталика** (видоизменённые эпителиальные клетки, берущие своё начало в области экватора хрусталика).

Слёзная железа

В верхнебоковой стороне глазницы, кнаружи от глазного яблока, располагается слёзная железа, имеющая сложное **трубчато-альвеолярное строение**. Она вырабатывает богатую лизоцимом белковую жидкость с щелочным рН.

Веко

Внешняя сторона века покрыта тонкой кожей, внутренняя — образована слизистой оболочкой (**конъюнктивой**). Толстая плотная **тарзальная пластинка** состоит из плотной волокнистой соединительной ткани, которая укрывает веко. С тарзальной пластинкой связаны **мейбомиевы железы**, вырабатывающие сальный секрет, который выделяется на край века. В толще века расположены мышцы. Сальные железы связаны с ресницами, в то время как ресничные железы расположены между ресницами.

УХО

Наружное ухо

Ушная раковина

Состоит из пластинки эластического хряща, снаружи покрытого тонкой кожей.

Наружный слуховой проход

Представляет собой хрящевую трубку, поверхность которой выстлана кожей, содержащей **церуминозные железы** и небольшое количество тонких волос. В медиальной части слухового прохода хрящ заменён костью.

Барабанная перепонка

Это тонкая упругая мембрана, разделяющая наружное и среднее ухо. Наружная её поверхность выстлана многослойным плоским ороговевающим эпителием, внутренняя — покрыта одно-

слоистым плоским либо кубическим эпителием. Барабанная перепонка обладает ядром, состоящим из двух слоёв коллагеновых волокон.

Среднее ухо

В состав среднего уха входят барабанная полость, выстланная однослойным кубическим эпителием, и три мелких слуховых кости (молоточек, наковальня и стремечко). Барабанная полость сообщается с носоглоткой через слуховую (евстахиеву) трубу, в которой имеется хрящевая и костная части. На медиальной стенке среднего уха расположены овальное (вестибулярное) и круглое (кохлеарное) окно, отделяющие среднее ухо от внутреннего.

Внутреннее ухо

Улитка

Костный лабиринт содержит заполненный эндолимфой перепончатый канал улитки, который подразделяет заполненную перилимфой улитку на вестибулярную лестницу, расположенную выше, и барабанную лестницу, расположенную ниже.

Перепончатый канал улитки

Содержит спиральный (кортиев) орган, который находится на базилярной мембране. Спиральный орган состоит из клеток Клаудиуса, Беттхера и Гензена, которые наряду с наружными волосковыми и наружными фаланговыми клетками принимают участие в формировании наружного туннеля. Текториальная (покровная) мембрана лежит непосредственно над наружны-

ми волосковыми клетками, тогда как внутренние волосковые клетки участвуют в формировании внутренней спиральной борозды. Между внутренними и наружными волосковыми клетками расположены клетки-столбы, которые формируют внутренний туннель (кортиев туннель). Сосудистая полоска составляет наружную оболочку перепончатого канала улитки. Нервные волокна идут к спиральному ганглию в стержне улитки, содержащему биполярные нейроны.

Перепончатый канал органа равновесия

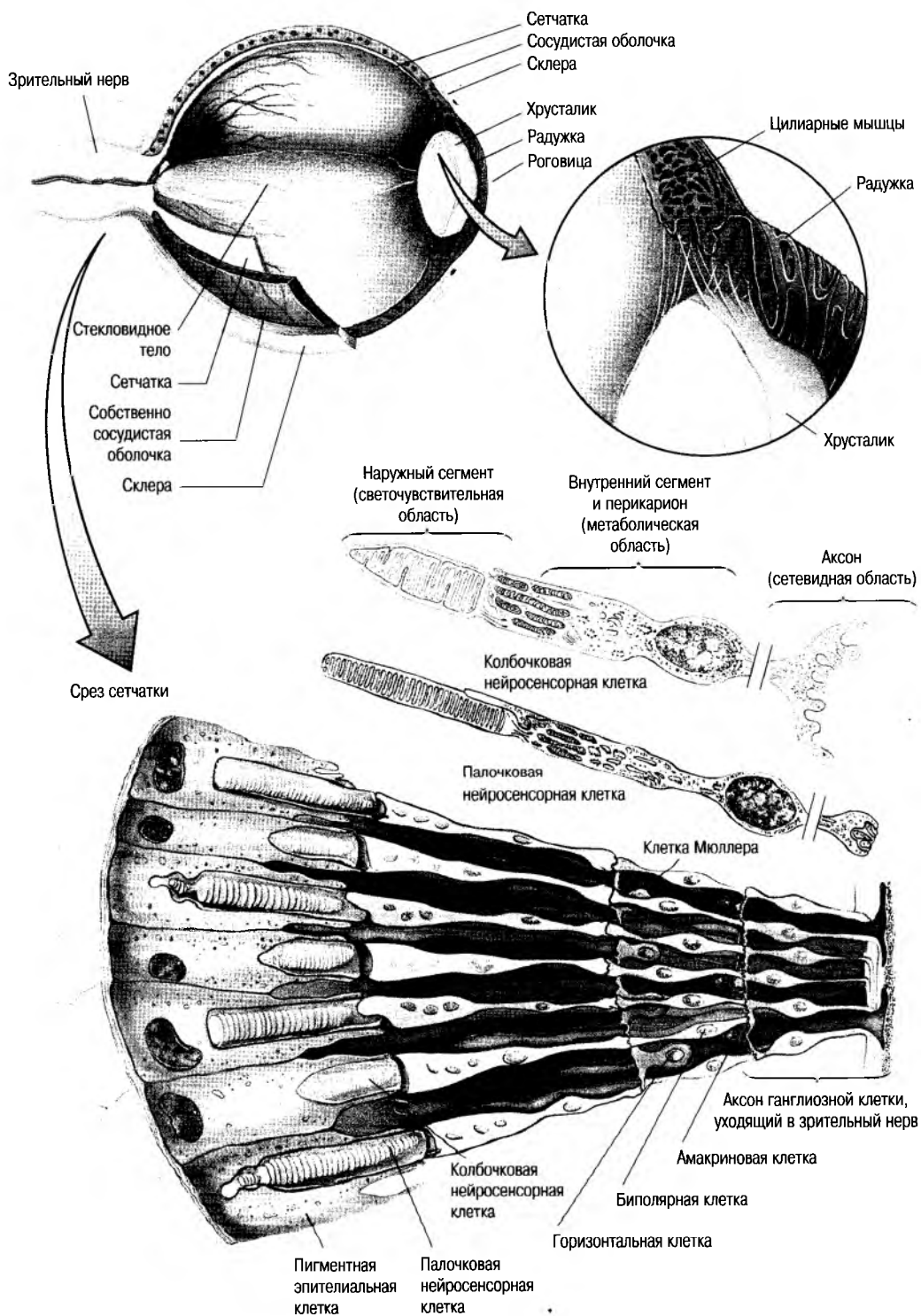
Состоит из маточки, мешочка и ампулярных гребешков трёх полукружных каналов.

Маточка и мешочек

И маточка, и мешочек заполнены эндолимфой и содержат пятна. Каждое пятно состоит из однослойного кубического и цилиндрического эпителия, в которых можно различить два типа клеток: нейроэпителиальные волосковые и поддерживающие. Свободная поверхность пятна покрыта отолитовой мембраной, содержащей мелкие частицы, названные отолитами.

Полукружные каналы

Три полукружных канала ориентированы взаимно перпендикулярно друг по отношению к другу. Ампула каждого полукружного канала содержит гребешок — структуру, сходную пятну, состоящую из сенсорных эпителиальных волосковых и поддерживающих клеток. Желатинозный купол расположен на свободной поверхности гребешка, но не содержит отолиты.



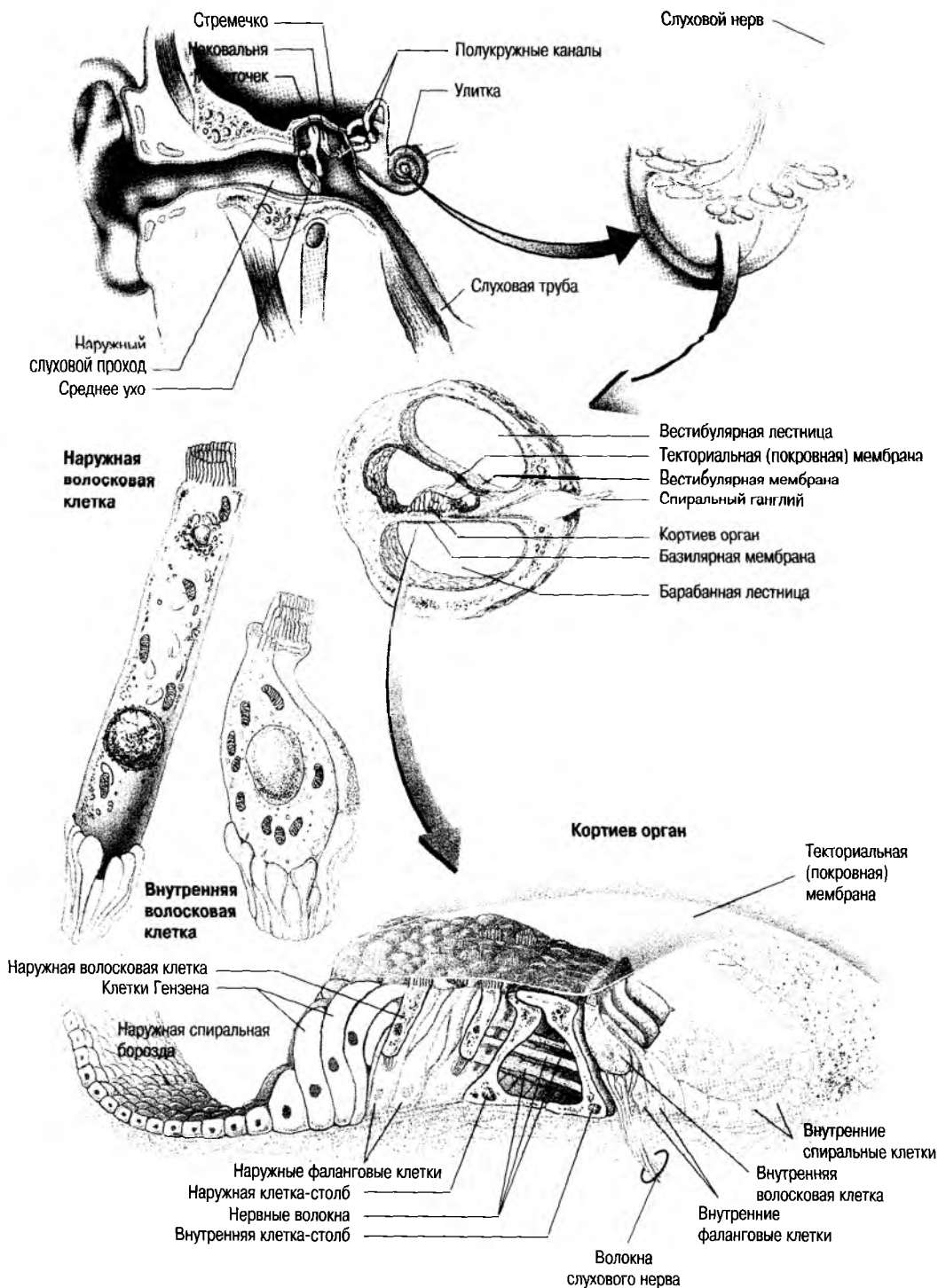


ФОТО 1 Роговица глаза обезьяны. Заливка в парафин. × 132

Роговица — многослойная, прозрачная структура. Её передняя поверхность покрыта многослойным плоским неороговевающим эпителием, под которым определяется тонкий бесклеточный слой — боуменова мембрана. Большая часть роговицы (строма) состоит из упорядоченно расположенных коллагеновых волокон, между ними находятся фибробласты, ядра которых легко увидеть в препарате. Задняя поверхность роговицы покрыта однослойным плоским эпителием, переходящим в кубический. Тонкая бесклеточная десцеметова мембрана находится между однослойным эпителием и стромой роговицы.

Вставка. Роговица глаза обезьяны. Заливка в парафин. × 270

При большем увеличении передней поверхности роговицы виден многослойный плоский эпителий и бесклеточная боуменова мембрана. Отметьте упорядоченное расположение пучков коллагеновых волокон, между которыми лежат фибробласты.

ФОТО 3 Радужка глаза обезьяны. Заливка в парафин. × 132

Радужка разделяет переднюю и заднюю камеры глаза. В центре этой структуры расположен зрачок. Радужка состоит из трех слоёв: наружного прерывистого слоя меланоцитов и фибробластов; среднего волокнистого слоя, который содержит пигментные клетки; заднего слоя, представленного двуслойным пигментным эпителием. Мышцы, суживающие и расширяющие зрачок, образованы гладкими миоцитами. *In vivo* зрачковая область радужки связывается с капсулой хрусталика.

ФОТО 2 Склера глаза обезьяны. Заливка в парафин. × 132

По своему строению склера сходна с роговицей, в которую она переходит. При этом она, в отличие от роговицы, непрозрачна. Отметьте, что эпителий конъюнктивы покрывает переднюю поверхность склеры. Под эпителием находится рыхлая надсклеральная ткань, чьи кровеносные сосуды отчётливо видны. Строма состоит из толстых пучков коллагеновых волокон, содержит многочисленные фибробласты. Самый глубокий слой склеры — надсосудистая пластинка, меланоциты которой содержат пигмент меланин.

ФОТО 4 Цилиарное тело глаза обезьяны. Заливка в парафин. × 132

Цилиарное (ресничное) тело имеет цилиарные отростки, выступающие в заднюю камеру глаза, к ним крепится поддерживающая связка, прикрепляющаяся к хрусталику. При её расслаблении хрусталик становится более выпуклым. Большая часть цилиарного (ресничного) тела состоит из гладких мышц, расположенных в трех направлениях, которые на этой микрофотографии плохо различимы. В этой области присутствуют многочисленные пигментные клетки. Отметьте, что эпителий цилиарного (ресничного) тела состоит из двух слоёв: наружного пигментного и внутреннего непигментного эпителия. Между эпителием и ресничными мышцами видна узкая сосудистая пластинка.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

AC	передняя камера глаза	I	радужка	Pc	пигментные клетки
BM	боуменова мембрана	IN	слой внутреннего непигментного эпителия	PEp	пигментный эпителий
BV	кровеносный сосуд	L	хрусталик	SL	надсосудистая пластинка
Ca	капсула хрусталика	M	меланоциты	SM	гладкая мышца
CF	коллагеновые волокна	N	ядро	SM	мышца, суживающая зрачок
CP	цилиарный отросток	OP	слой наружного пигментного эпителия	St	строма
Ep	эпителий	P	зрачок	VL	сосудистая пластинка
ET	надсклеральная ткань	PC	задняя камера глаза		
F	фибробласты				
FL	волокнистый слой				



ФОТО 1

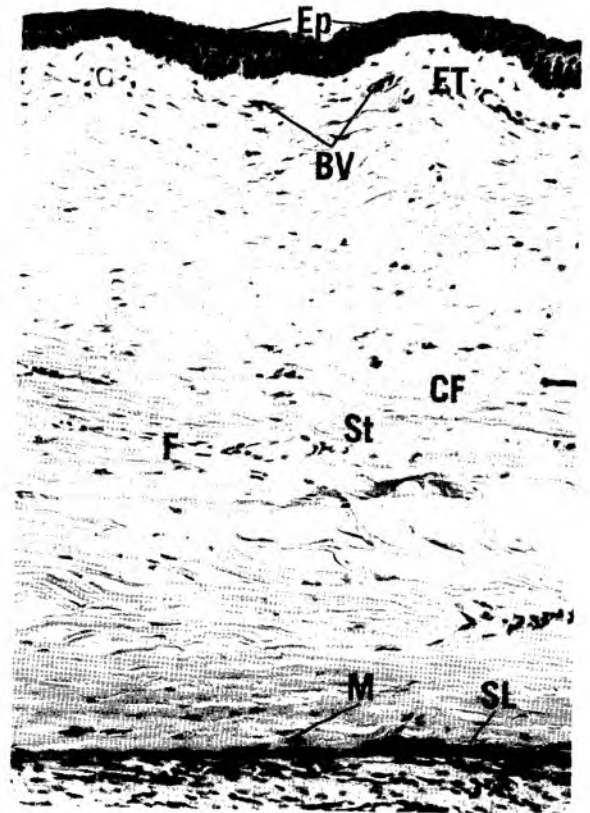


ФОТО 2

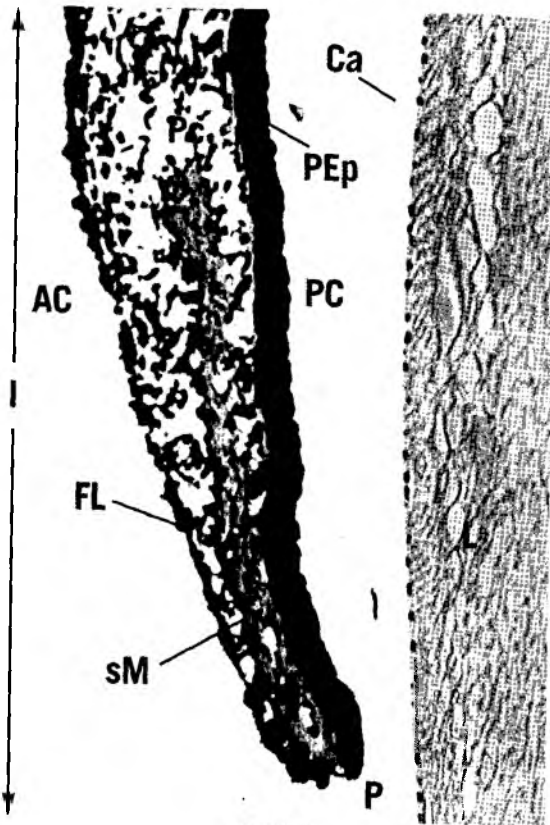


ФОТО 3

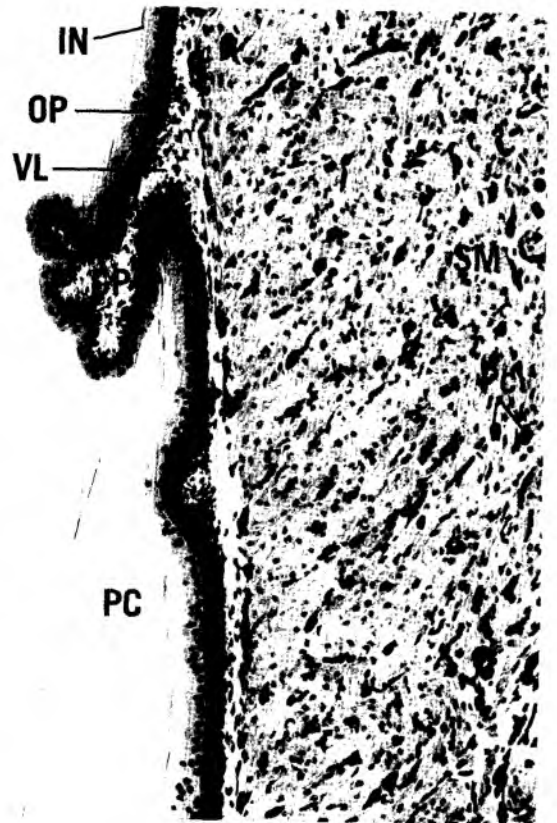


ФОТО 4

ФОТО 1 Оболочки глаза обезьяны. Заливка в парафин. × 14

Эта обзорная микрофотография представляет переднебоковой срез глазного яблока, о чём свидетельствует присутствие слёзной железы. Обратите внимание, что три оболочки глазного яблока относительно его диаметра чрезвычайно тонки. Склера — самый наружный слой. Пигментная сосудистая оболочка и многослойная сетчатка легко различимы даже при столь незначительном увеличении. Заднее пространство глаза содержит стекловидное тело. Область, сходная области, ограниченной рамкой, при большем увеличении представлена на фото 2.

ФОТО 2 Зрительная часть сетчатки глаза обезьяны. Заливка в парафин. × 270

Зрительная часть сетчатки состоит из десяти отчетливо выявляемых слоев. Пигментный эпителий, представляющий собой самый наружный слой, плотно прилежит к пигментной сосудистой оболочке. Различные части палочек и колбочек располагаются в следующих четырех слоях: слое палочек и колбочек, наружной глиальной пограничной мембране, наружном ядерном слое и наружном сетчатом слое. Внутренний ядерный (зернистый) слой содержит тела нейронов и различных ассоциативных глиальных клеток (клеток Мюллера). Во внутреннем сетчатом слое формируются синапсы, в ганглионарном слое содержатся тела мультиполярных нейронов и нейроглия. Аксоны этих ганглионарных клеток формируют слой нервных волокон, в то время как внутренняя глиальная пограничная мембрана состоит из расширенных отростков клеток Мюллера. Область, сходная области, ограниченной рамкой, при сканирующем электронномикроскопическом исследовании представлена на фото 3.

ФОТО 3 Палочки и колбочки сетчатки обезьяны. Сканирующая электронная микроскопия. × 6 300

На этой электронограмме сетчатки обезьяны представлена область расположения колбочек и палочек. Четко различимы внутренние сегменты слоя палочек и колбочек, наружная глиальная пограничная мембрана и наружный ядерный слой. Микро-

ворсинки, расположенные около наружной глиальной пограничной мембраны, принадлежат клеткам Мюллера, которые были удалены во время приготовления препарата. Рассмотрите продольные гребешки (стрелки), идущие по поверхности внутренних сегментов [Borwein B., Borwein D., Medeiros J., McGowan J. *Am J Anat* 159:125–146, 1980].

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

1	пигментный эпителий	7	внутренний сетчатый слой	Mv	микроворсинки
2	слой палочек и колбочек	8	ганглионарный слой	PCo	заднее пространство глаза
3	наружная глиальная пограничная мембрана	9	слой нервных волокон	R	палочки
4	наружный ядерный слой	10	внутренняя глиальная пограничная мембрана	Re	сетчатка
5	наружный сетчатый слой	C	колбочки	S	склера
6	внутренний ядерный (зернистый) слой	Ch	сосудистая оболочка		
		LG	слёзная железа		

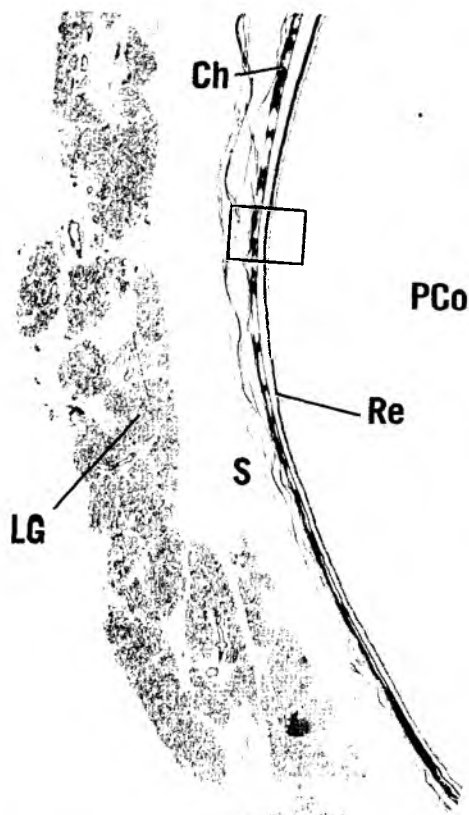


ФОТО 1

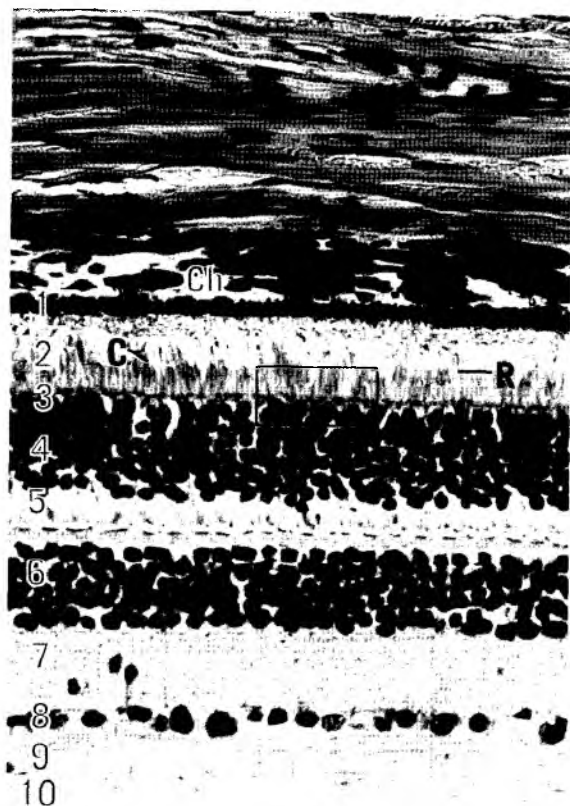


ФОТО 2



ФОТО 3

ФОТО 1 * Центральная ямка сетчатки глаза обезьяны. Заливка в парафин. × 132

В центральной ямке (в области жёлтого пятна) сетчатка резко истончена. Это участок наилучшего зрения (максимальной остроты зрения). Единственными фоторецепторными клетками в этой области являются колбочки. Обратите внимание, что слои сетчатки представлены пигментным эпителием, фотосенсорным слоем, наружной глиальной пограничной мембраной, наружным ядерным, наружным сетчатым, ганглионарным слоями и внутренней глиальной пограничной мембраной. Пигментные клетки придают тёмную окраску сосудистой оболочке, присутствующей в этом препарате.

ФОТО 3 * Веко. Заливка в парафин. × 14

Веко по передней поверхности покрыто тонкой кожей, а изнутри выстлано многослойным цилиндрическим эпителием конъюнктивы. Внутри века располагается толстая соединительнотканная тарзальная пластинка, её мейбомиевы железы отчётливо видны. С верхним веком связаны две скелетных мышцы: циркулярно расположенная круговая мышца глаза и продольно ориентированная мышца, поднимающая верхнее веко. На этой микрофотографии представлен только соединительнотканый апоневроз мышцы, поднимающей верхнее веко (стрелка), а сама мышца не видна. В нижнем кончике века присутствуют ресницы и сальные ресничные железы.

ФОТО 2А Хрусталик глаза обезьяны. Заливка в парафин. × 132

Хрусталик — двояковыпуклый гибкий прозрачный диск, покрытый однородной капсулой, под которой расположен однослойный кубический эпителий хрусталика. Волокна (стрелки) занимают большую часть хрусталика и представляют собой плотно упакованные шестиугольные клетки, продольные оси которых ориентированы параллельно поверхности хрусталика.

Вставка. Хрусталик глаза обезьяны. Заливка в парафин. × 270

Отметьте присутствие однородной капсулы, лежащей над однослойным кубическим эпителием хрусталика.

ФОТО 2Б Хрусталик глаза обезьяны. Заливка в парафин. × 132

В области экватора хрусталика присутствуют более молодые клетки, которые еще не утратили свои ядра. Обратите внимание на поддерживающую связку, капсулу и эпителий хрусталика.

ФОТО 4 Слёзная железа обезьяны. Заливка в парафин. × 132

Слёзные железы — сложные трубчато-альвеолярные железы, разделённые соединительной тканью на доли и дольки. Эти железы вырабатывают богатый лизоцимом водянистый секрет. Они состоят из многочисленных белковых ацинусов, в секреторных клетках которых ядра расположены базально.

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

1	пигментный эпителий	C	колбочки	N	ядро
2	слой палочек и колбочек	Ca	капсула	OO	круговая мышца глаза
3	наружная глиальная пограничная мембрана	Ch	сосудистая оболочка	pC	конъюнктивa век
4	наружный ядерный слой	CG	ресничная железа	SA	белковые ацинусы
5	наружный сетчатый слой	CT	соединительная ткань	Sk	кожа
8	ганглионарный слой	Ep	эпителий	SL	поддерживающая связка
10	внутренняя глиальная пограничная мембрана	FC	центральная ямка	TG	мейбомиева железа
		Lo	долька	TP	тарзальная пластинка

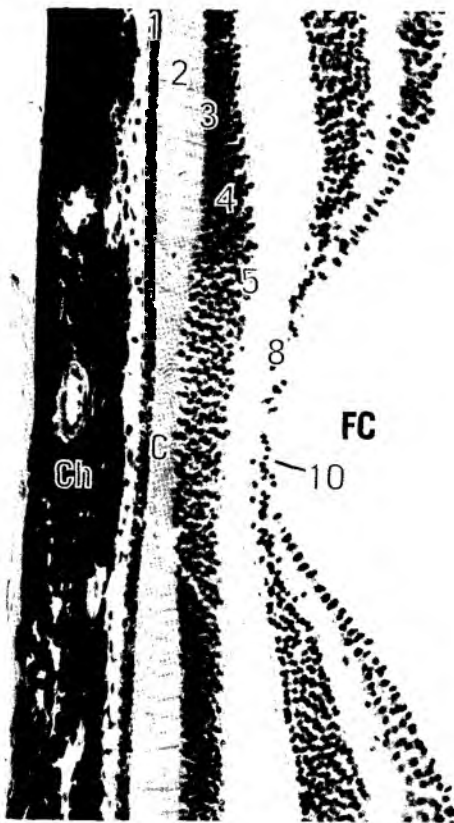
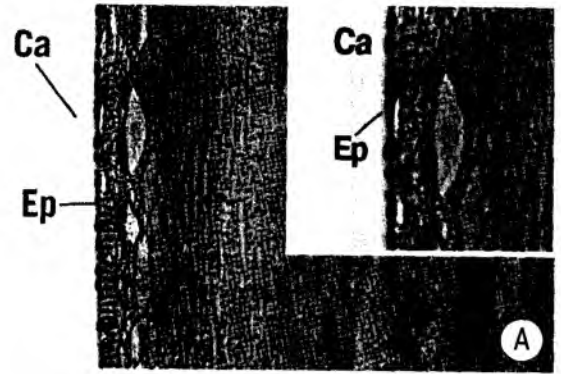
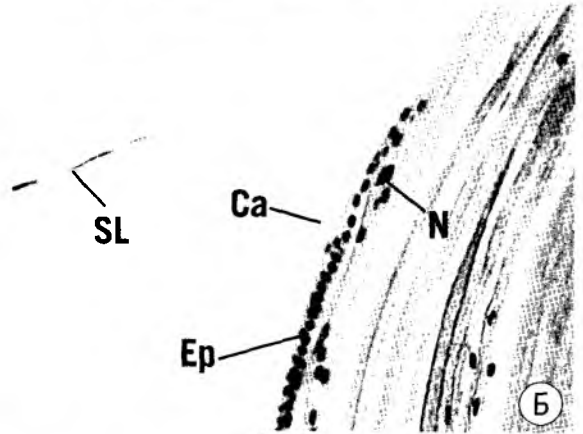


ФОТО 1



А



Б

ФОТО 2

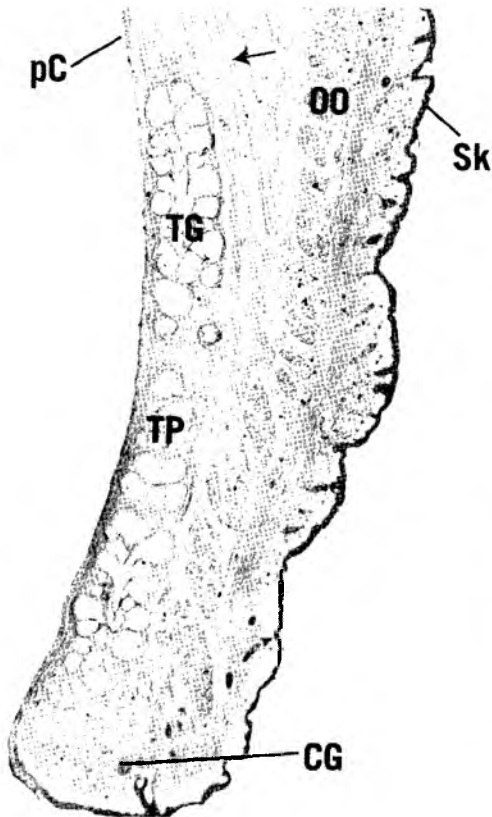


ФОТО 3



ФОТО 4

ФОТО 1 ■ Внутреннее ухо. Заливка в парафин. × 21

На этой обзорной микрофотографии представлен срез каменистой части височной кости, показывающий различные компоненты внутреннего уха. В правой части фото по спирали расположены костная улитка, содержащая заполненный эндолимфой перепончатый канал улитки, и заполненная перилимфой барабанная и вестибулярная лестницы. В верхушке улитки видно отверстие улитки — пространство, через которое возможен обмен перилимфой между барабанной и вестибулярной лестницами. Иннервация спирального (кортиева) органа, расположенного в перепончатом канале улитки, осуществляется нейронами спирального ганглия, размещенного в стержне улитки. Два че-

репно-мозговых нерва (вестибулокохлеарный и лицевой) хорошо видны на этой микрофотографии. Преддверие, как и срезы ампул полукружных каналов, содержащих ампулярные гребешки, четко различимы. Обратите внимание на одну из слуховых косточек среднего уха.

Вставка. Ампулярный гребешок. Заливка в парафин. × 132

Ампулярный гребешок размещен в ампулах — расширенных участках полукружных каналов. Нервные волокна проникают в соединительнотканное ядро гребешка и достигают сенсоэпителиальных волосковых клеток, расположенных среди поддерживающих клеток. Киноцилии и микроворсинки волосковых клеток находятся в студенистом куполе.

■ **ОБОЗНАЧЕНИЯ**

A	ампула	FN	лицевой нерв	SC	поддерживающие клетки
AO	слуховая косточка	H	отверстие улитки	SG	спиральный ганглий
BC	костная улитка	HC	волосковые клетки	ST	барабанная лестница
CA	ампулярный гребешок	M	стержень	SV	вестибулярная лестница
CD	перепончатый канал улитки	NF	нервные волокна	V	преддверие
CU	студенистый купол	OC	спиральный (кортиев) орган	VN	вестибулокохлеарный нерв

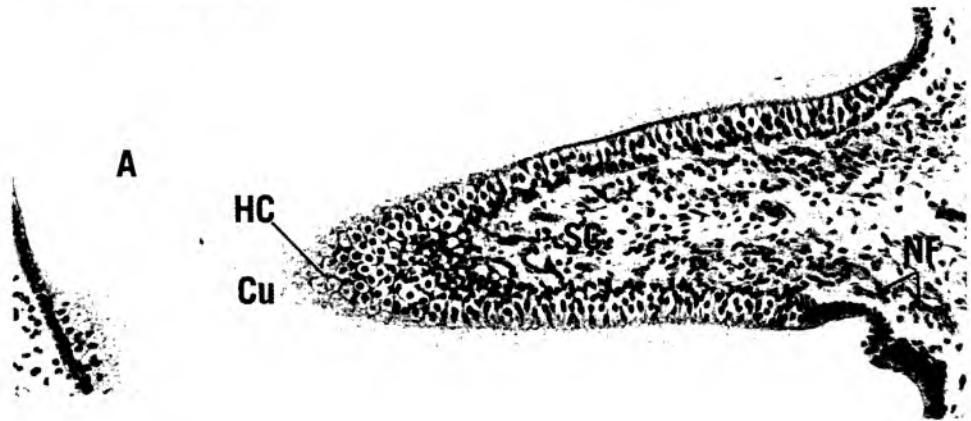
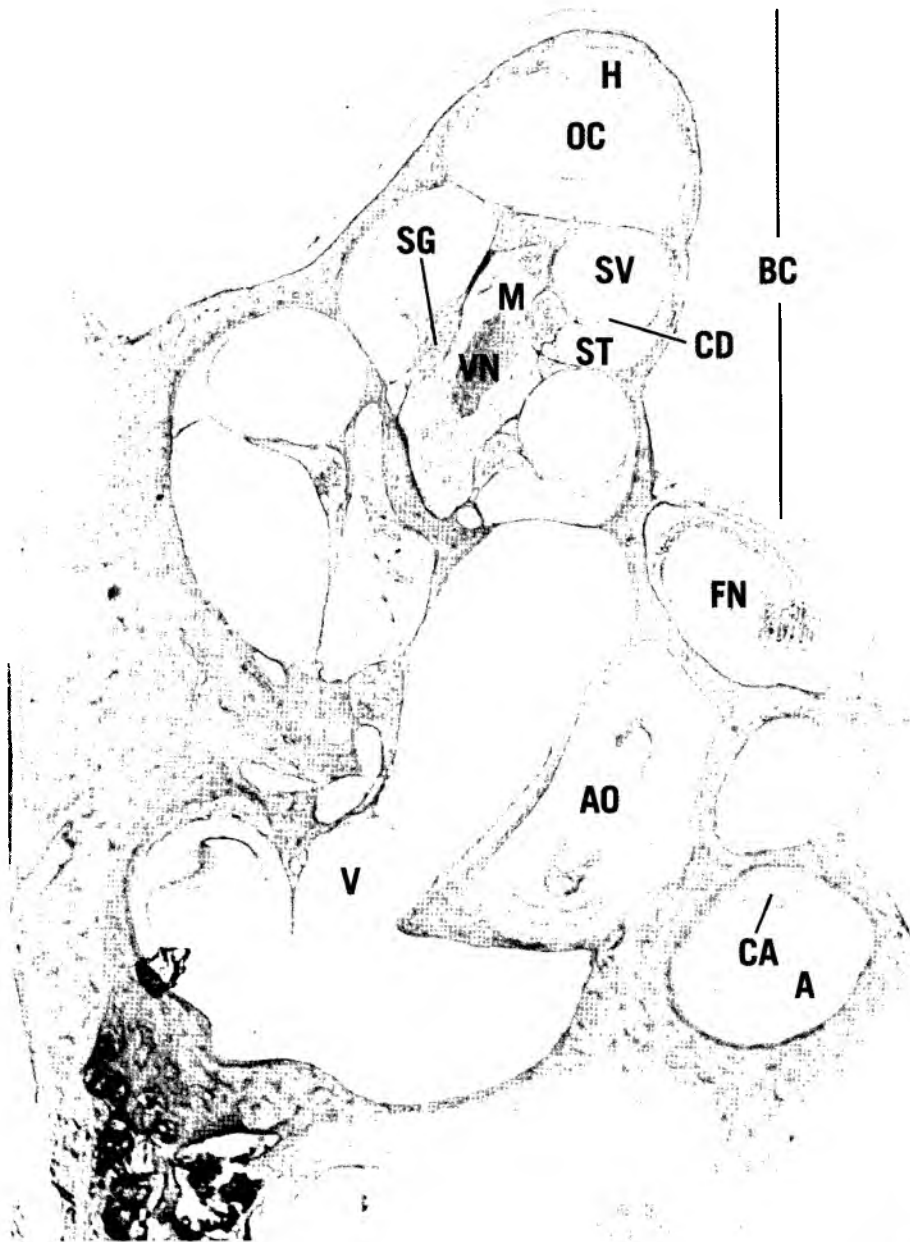


ФОТО 1

ФОТО 1 : Улитка. Заливка в парафин. × 211

На этой микрофотографии при большем увеличении представлен один из витков улитки. Обратите внимание, что вестибулярная и барабанная лестницы являются пространствами костного канала улитки, выстланными эпителием, внутри них течёт перилимфа. Перепончатый канал улитки, заполненный эндолимфой, отделён от вестибулярной лестницы тонкой вестибулярной мембраной, а от барабанной лестницы — базиллярной мембраной. В костном стержне улитки расположен спиральный ганглий, тела клеток которого отчётливо видны (стрелки). Волокна слухового нерва от спирального ганглия, расположенного в основании спиральной костной пластинки, идут к волосковым клеткам спирального (кортиева) органа. Эта сложная единая структура обеспечивает восприятие звуков. Кортиев орган опи-

рается на базиллярную мембрану — тугой коллагеновый пласт, постепенно увеличивающийся от спиральной связки к спиральному лимбу. Прикреплённая к спиральному лимбу текториальная (покровная) мембрана располагается над спиральным (кортиевым) органом (на этой микрофотографии она загнута вверх — артефакт фиксации). В препарате присутствует сосудистая полоска, которая простирается от вестибулярной мембраны до спирального выступа. Сосудистая полоска образована многорядным эпителием, состоящим из базальных светлых и тёмных высоких призматических клеток, тесно связанных с обильной капиллярной сетью. Предположительно, эндолимфа вырабатывается этими клетками или, по крайней мере, некоторыми из них. Морфология спирального (кортиева) органа при большем увеличении представлена на иллюстрации 19–6.

■ **ОБОЗНАЧЕНИЯ**

BC	костная улитка	OC	спиральный (кортиев) орган	ST	барабанная лестница
BM	базиллярная мембрана	OL	спиральная костная пластинка	SV	вестибулярная лестница
CD	перепончатый канал улитки	SG	спиральный ганглий	Sv	сосудистая полоска
CNF	волокна слухового нерва	SL	спиральная связка	TM	текториальная мембрана
Ep	эпителий	SP	спиральный выступ	VM	вестибулярная мембрана
LS	спиральный лимб				

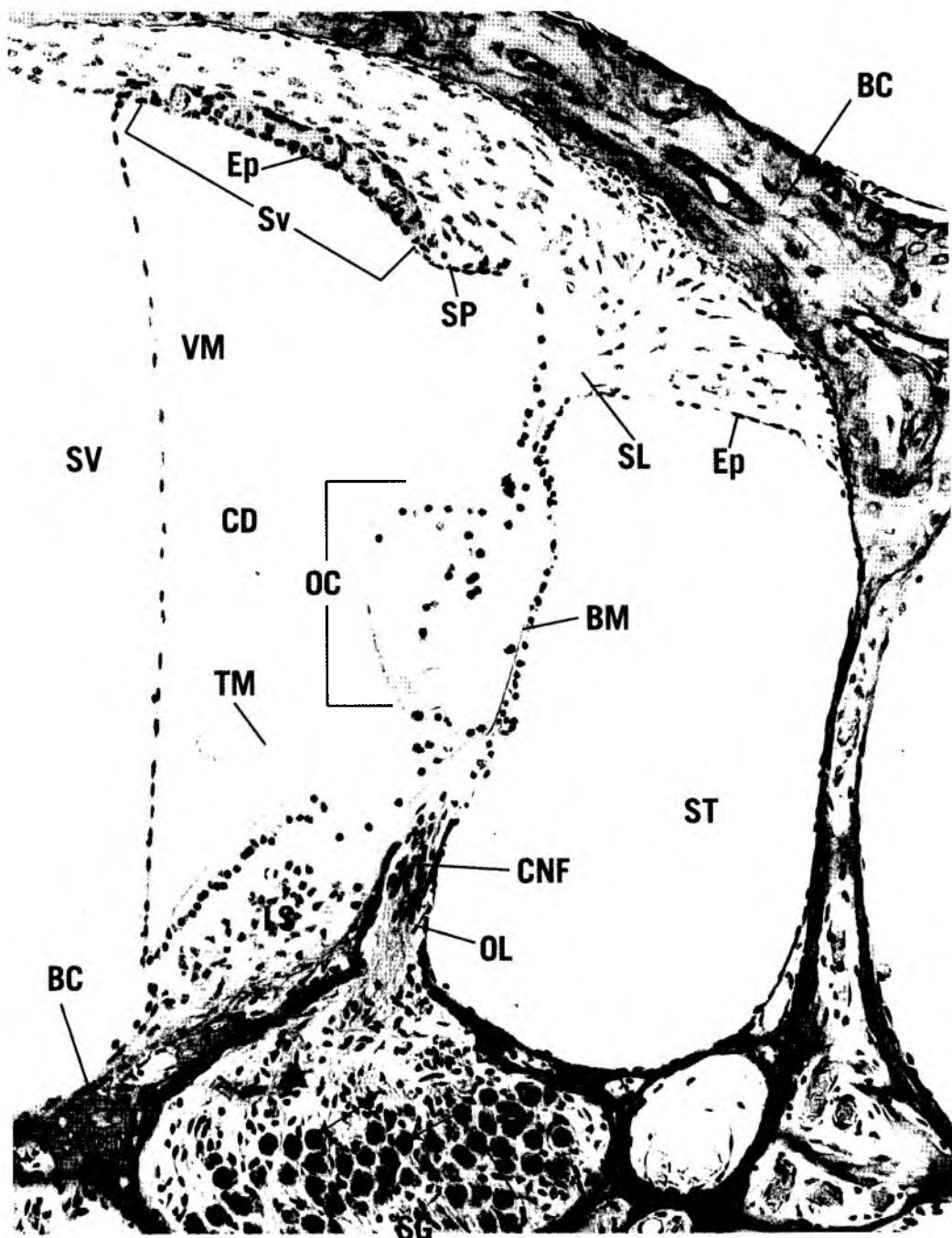


ФОТО 1

ФОТО 1 *Спиральный (кортиева) орган. Монтаж. Заливка в парафин. × 540*

Спиральный (кортиева) орган располагается на базилярной мембране. Две его области (гребешковая и дуговая зоны) разграничены наружными клетками-столбами. Базилярная мембрана простирается от спиральной связки к барабанной губе спирального лимба. К вестибулярной губе лимба прикрепляется текториальная мембрана. Текториальная (покровная) мембрана является «крышей» внутренней спиральной борозды. Рассмотрите волокна слухового нерва, проходящие в спиральной костной пластинке. Боковая стенка внутренней спиральной борозды выстлана одним рядом внутренних волосковых клеток, расположенных между внутренними фаланговыми и пограничными клетками. Дно внутренней спиральной борозды выстлано внутренними поддерживающими эпителиальными клетками. По бокам

внутренний туннель кортиева органа ограничен внутренними и наружными клетками-столбами. Туннель Ньюэля (улитковый проток) отделяет три ряда наружных волосковых клеток друг от друга и от наружных клеток-столбов. Тонкие нервные волокна и отростки фаланговых клеток пересекают эти пространства. Наружные волосковые клетки опираются на наружные фаланговые клетки. Пространство между клетками Гензена и наружными фаланговыми клетками представляет собой наружный туннель кортиева органа. Латеральнее клеток Гензена, между базилярной мембраной и светлыми большими клетками Клаудиуса, расположены тёмноокрашенные клетки Беттхера, которые окружают наружную спиральную борозду. Рассмотрите перепончатый канал улитки (пространство, расположенное выше кортиева органа) и барабанную лестницу (пространство, расположенное ниже базилярной мембраны).

■ ОБОЗНАЧЕНИЯ

Vc	пограничные клетки	IS	внутренняя спиральная борозда	OT	наружный туннель кортиева органа
VM	базилярная мембрана	ITC	внутренний туннель кортиева органа	PP	отростки фаланговых клеток
CV	клетки Беттхера	NF	нервные волокна	SL	спиральная связка
CC	клетки Клаудиуса	OH	наружные волосковые клетки	SN	туннель Ньюэля (улитковый проток)
CD	перепончатый канал улитки	OL	спиральная костная пластинка	TL	барабанная губа
CH	клетка Гензена	OPC	наружные клетки-столбы	TM	текториальная (покровная) мембрана
CNF	волокна слухового нерва	OPh	наружные фаланговые клетки	VL	вестибулярная губа
IC	внутренние поддерживающие клетки	OSS	наружная спиральная борозда	ZA	дуговая зона
IH	внутренние волосковые клетки			ZP	гребешковая зона
IPC	внутренние клетки-столбы				
IPH	внутренние фаланговые клетки				

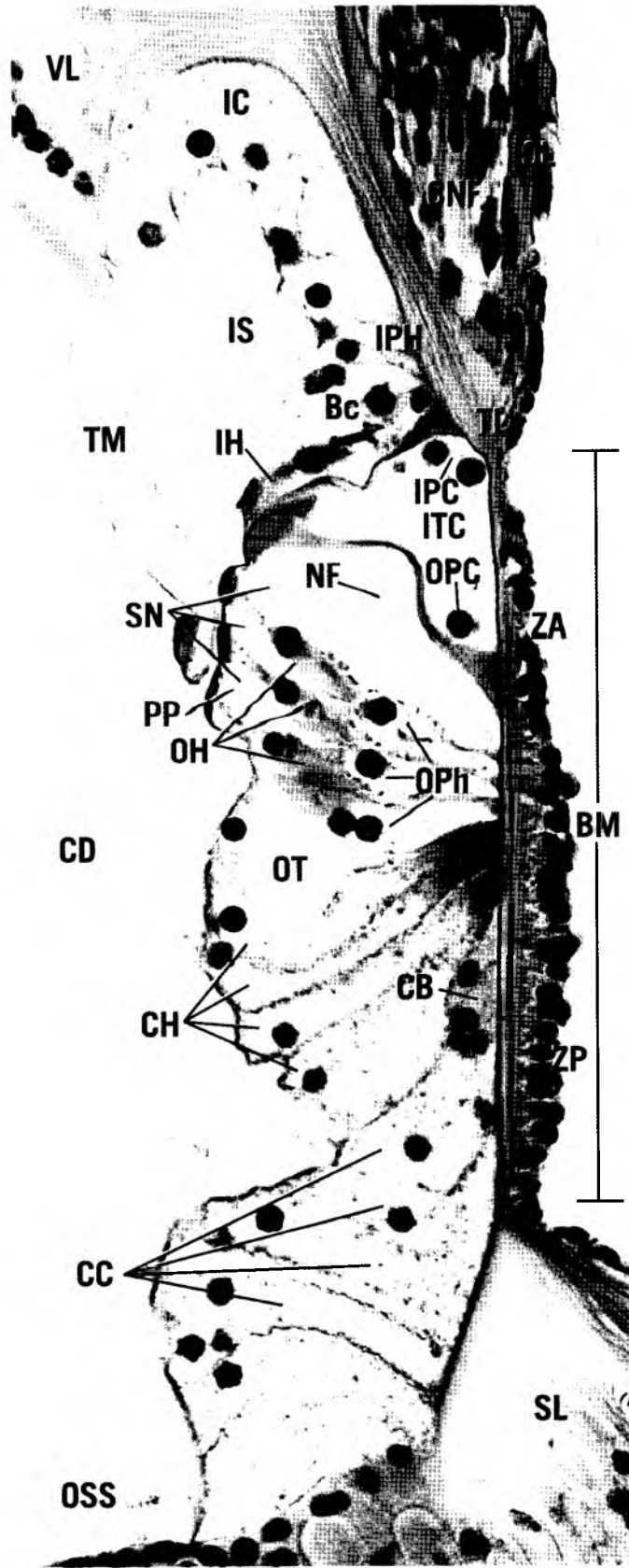


ФОТО 1

- Альдегид витамина А (ретиаль-1), 416
 Альдостерон, 216, 217, 349
 рецепторы, 349
 Амакринные клетки, 420, 422
 Амелобласты, 277, 278, 288
 Амилаза, 302, 325
 Аморфное вещество, 49, 58
 Амбула
 маточной трубы, 368, 374, 376
 полукружного канала, 415, 430
 семьявыносящего протока, 395, 397, 400, 402, 408
 уха, 421, 430
 Ампулярный гребешок, 415, 421, 430
 Анальный (заднепроходный) канал, 304, 305, 318
 Анастомоз артериоловеноулярный, 164, 166, 173
 Анафаза, 16
 Анафилактическая реакция, 49
 Ангиотензин I и II, 349
 Ангиотензин-конвертирующий фермент, 349
 Ангиотензиноген, 349
 Андроген-продуцирующие клетки, 394
 Андроген-связывающий белок, 394, 396
 Андрогены, 214, 217, 370
 Аневризма, 168
 Аноректальное соединение, 318
 Антиген
 простатоспецифический, 397
 тимус-зависимый, 188
 Антигенные детерминанты (эпитопы), 102, 188
 Антиген-опосредованный иммунный ответ, 188
 Антиген-представляющая клетка (АПК), 186, 188–190, 196, 206
 Антидиуретический гормон (АДГ), 213, 349, 350
 Антидромное распространение, 143
 Антимюллеров фактор, 396
 Антитела, 185, 186, 197
 Антитело-обусловленная клеточно-зависимая цитотоксичность (АКЛЦг), 103, 189
 Аорта, эластические мембраны, 62
 Апикальное отверстие верхушки корня зуба, 280
 АПК (антиген-представляющая клетка), 186, 188–190, 196, 206
 Апокриновая потовая железа, 242, 248, 305
 ареолярная, 369
 Апокриновая секреция, 30
 Аппарат
 Гольджи (см. Гольджи аппарат)
 юкстагломерулярный, 346, 349, 358
 Аппендикс (червеобразный отросток), 304, 318
 Аппозиционный рост, 77
 Ареол соска, 369, 375, 392
 Ареолярные апокриновые железы, 369
 Артерии, 163, 164, 166, 169, 174, 176
 Артериоловеноулярные анастомозы, 164, 166, 173
 Артериола (ы), 164, 166, 169, 173, 178
 клубочка почки
 выносящие, 345, 346, 351, 354–356, 358
 принносящие, 345, 346, 351, 354–356, 358
 пульпы селезёнки, 186, 190, 193, 210
 терминальные, 164, 166
 Артерия (и), 164, 172
 гистофизиология, 166
 извитая (спиралевидная), 370, 397
 кисточковая, 210
 лёгкого, 262
 междольковая, 345, 356
 мышечного типа, 163, 164, 166, 169, 172, 176
 печёни, 328, 331, 336
 селезёнки, 196
 спиралевидная (извитая), 370, 397
 спиральная, 373, 374, 388
 центральная, 186, 190, 193, 210
 эластического типа, 163, 164, 166, 169, 170, 172, 174, 176
 АСБ (андроген-связывающий белок), 394, 396
 Астма бронхиальная, 257
 Астроциты, 142, 152, 154
 Атеросклероз, 168
 Атретирующие фолликулы, 373
 АТФ (аденозинтрифосфат), 1, 116, 117
 АТФ-аза, 116
 Аутофаголизосомы, 2
 А-участок рибосомы, 9
 Афферентная терминаль, 152
 Ацетилхолин, 115, 143, 144
 рецепторы, 143
 Ацетилхолинтрансфераза, 143
 Ацетилхолинэстераза, 143
 Ацидофильные клетки, 213, 219, 224, 226, 234
 Ацинус (ы), 12
 белковый, 33, 46, 332, 428
 печёночный, 328
 подъязычной слюнной железы, 46, 323, 327, 332, 340
 Раппапорта, 328
 слизистый, 33, 46, 332
 Аэрогематический барьер, 255, 263, 274
- ## Б
- Базалиома кожи, 239
 Базальная клетка, 34, 44, 248
 нёба, 292
 обонятельной слизистой оболочки, 260, 264
 предстательной железы, 402
 протока придатка яичка, 395, 399, 406, 408
 Базальная мембрана, 10–11, 28, 29, 44, 62, 160, 210, 242
 капилляра, 167
 маточной трубы, 374, 376
 мочеточника, 354
 периферического нерва, 158, 160
 селезёнки, 210
 эпидермиса, 240
 яичника, 373
 Базальная отпадающая оболочка эндометрия, 374, 377, 390
 Базальное тельце, 27
 Базальный слой, 240, 242, 244, 246, 250, 364
 эндометрия, 386
 Базилярная мембрана, 418, 423, 432, 434
 кортиева органа, 418
 кохлеарная, 415
 Базофилы, 57, 98, 104, 219, 224
 гипофиза, 219
 Базофильные метамиелоциты, 109
 Базофильные миелоциты, 109
 Базофильные нормоциты, 100, 105, 109
 Балка печёночная, 336, 338
 Барабанная губа, 434
 Барабанная лестница, 423, 430, 432
 Барабанная перепонка, 417, 420, 421

- Барабанная полость, 414, 417, 421
 Барьер
 аэрогематический, 255, 263, 274
 гематогестикакулярный, 399
 гематотимусный, 187
 гематоэнцефалический, 144
 фильтрационный, 355, 361
 Безмиелиновое нервно-волокно, 149, 152, 162
 Безмиелиновый аксон, 126
 Белая жировая ткань, 52
 Белая пульпа, 186, 193, 196, 210
 Белок (и) (*см. также специфические виды*)
 С, 114
 андроген-связывающий (АСБ), 394, 396
 ионного канала, 4
 клеточный, 1
 мембранный, 5
 мышечный, 115
 нецитозольный, 4
 переваривание и всасывание, 302
 причальный, 1, 5
 связанные с микротрубочками, 3
 связывающие пахучее вещество, 256
 секреторный (J-белок), 300
 синтез, 1, 4, 9
 участвующие в остеогенезе-4, 274
 Белково-слизистые железы, 193, 258, 264, 266
 Белковый ацинус, 33, 327, 428
 Белковые железы вон Эбнера, 279, 290, 292
 Белковые клетки, 33, 340
 Белковые полулуния, 30, 33, 178, 327, 332
 Белое вещество, 141, 145, 146, 150
 головного мозга, 146, 154
 мозжечка, 145,
 спинного мозга, 145, 150
 Белое тело, 373, 376, 377, 382
 Белочная оболочка яичника, 367, 373, 378
 Белые клетки крови (*см. Лейкоциты*)
 Бертена, почечный столб, 345
 Билирубин, 326
 Биполярные нейроны, 256
 Бляшка
 моторная (двигательная концевая пластинка), 126, 149
 Пейера, 195, 200, 299, 302, 304, 316
 Бокаловидные клетки, 12, 14, 29, 34, 38, 42, 82, 178, 254, 255,
 258, 260, 261, 266, 268, 298, 299, 300, 303, 304, 306, 307,
 314, 316
 Болезнь (и)
 Грейвса, 218
 Крона, 302
 Меньера, 417
 накопления, 5
 Паркинсона, 144
 Педжета
 кости, 76
 соска, 371
 передающиеся половым путем, 371
 Рейно, 168
 Тейя-Сакса, 5
 Ходжкина (лимфогранулематоз), 190
 Целлвегера, 5
 Большая субъединица рибосомы, 9
 Бородавки, 239
 Борозда (ы)
 десневая, 286
 спиральная, 434
 Боуменова мембрана, 419, 424
 Боуменово (мочевое) пространство, 348, 351, 355, 356, 358
 Брадикинин, 167
 Бронх, 260, 262
 внелёгочный, 258, 260
 внутрилёгочный, 258, 260, 262, 270
 Бронхоссоциированная лимфоидная ткань (БАЛТ), 195
 Бронхиальная астма, 257
 Бронхиола, 254, 255, 259, 261–263
 Бронхоспазм, 257
 Бруннеровы (дуоденальные) железы, 299, 301, 304, 314
 Брыжейка яичника, 378
 Буллезный пемфигоид, 28
 Бульбоуретральные (куперовы) железы, 395, 398, 400, 402
 Бурая жировая ткань, 53
- ## В
- Вазоактивный интестинальный пептид, 301
 Вазопрессин, 213, 349, 350
 Вазэктомия, 397
 Вакуоли
 липидные, 70
 ободочной кишки, 320
 остеокластов, 96
 секреторные, 22, 23
 Вазуляризация (кровообращение) (*см. Кровеносные
 сосуды*)
 Веки, 416
 Вена, 164, 167, 170
 воротная, 328, 331
 дуговая, 345
 лёгочная, 255, 262
 междольковая, 331
 портальная, 328, 331
 центральная, 331, 336
 Вентральные корешки, 156
 Вентральные рога, 145, 150
 Вены, 163, 164, 170
 пузырные, 360
 яичка, 404
 Верхний продольный слой мышц, 290
 Вестибулокохлеарный нерв, 430
 Вестибулярная губа, 434
 Вестибулярная лестница, 423, 430, 432
 Вестибулярная мембрана, 418, 423, 432
 Вещество
 аморфное, 49, 51, 58, 62, 94
 основное, 49, 54, 58, 77
 нейромедиаторного типа, 4, 142
 Р, 301
 Вилочковая железа, 187, 190, 193, 195, 196, 208
 Виментин, 117, 120
 Висцеральный листок плевры, 256, 262
 Витамин А, 325
 Включения цитоплазматические, 3
 Вкусовые клетки, 281
 Вкусовые почки, 275, 279, 281, 290, 292
 Влагище, 368, 374, 376, 390
 Внеклеточная жидкость, гистофизиология, 48
 Внеклеточный матрикс, 45
 гистофизиология, 51
 Внелёгочные бронхи, 258
 Внешний пирамидный слой, 146, 154

- Внутреннее ухо, 414, 415, 417, 421, 430
 Внутреннее эпителиальное корневое влагалище, 240, 243, 248
 Внутренние глазные мышцы, 414
 Внутренние клетки-столбы, 421
 Внутренние органы, иннервация, 223
 Внутренние фаланговые клетки, 423, 434
 Внутренние эластические мембраны, 62
 Внутренний зернистый слой, 146, 154
 Внутренний продольный слой мышц, 290, 386
 Внутренний туннель кортиевого органа, 421
 Внутренний ядерный слой сетчатки, 420, 426
 Внутренняя глиальная пограничная мембрана, 420, 426, 428
 Внутренняя капсула, 130
 Внутренняя спиральная борозда, 434
 Внутренняя часть оболочки теки, 373, 378
 Внутриглазная жидкость, 414, 416, 417
 Внутрижелезистая щель, 224
 Внутриклеточное переваривание, 2
 Внутриклеточные каналцы, 298, 300
 Внутриклеточные мессенджеры, 4
 Внутриклубочковые мезангиальные клетки, 346, 348
 Внутрилёгочные бронхи, 255, 258, 262, 270
 Водянистая влага, 414, 416, 417
 Возбуждающие синапсы, 142
 Возбуждение, 256
 Вокругканальцевая капиллярная сеть, 348, 354
 Волокна
 безмиелиновые, 149, 152
 внеклеточного матрикса, 51
 из кардиомиоцитов (Пуркинье), 115, 118, 138, 140
 интрафузальные, 130
 коллагеновые, 48, 51, 60, 64, 77, 80, 94, 169, 172, 178, 180, 230, 246, 255, 286
 десны, 286
 кожи, 230, 246
 мышечные, 115
 нервные, 145, 146, 264
 кортиева органа, 415
 кохлеарные, 147
 обонятельные, 256
 улитковые, 417
 Пуркинье, 115, 152, 166, 180
 ретикулярные, 48, 50, 51, 58, 110, 192, 193, 202, 208
 скелетномышечные, 120
 шарпеевы, 80
 эластические, 48, 52, 62, 73, 163
 Волокнистые (фиброзные) астроциты, 142, 154
 Волокнистый слой
 надкостницы, 86
 надхрящницы, 82
 Волокнистый хрящ, 72, 77, 84
 Волосковые клетки
 сенсоэпителиальные, 417
 уха, 415, 418, 421, 430, 434
 Волосы, 237, 238, 240, 242
 Волосная луковица, 240, 246, 248
 Волосные фолликулы, 240, 246, 248, 278, 282
 Воронка маточной трубы, 376
 Воронкообразная ниша, 224
 Воронкообразный стебель, 212, 213, 219, 224
 Ворота почек, 345
 Воротная вена, 331, 336
 Воротная система гипофиза, 212
 Ворсинки
 двенадцатиперстной кишки, 298, 300, 304, 306
 кишечника, 306
 микроскопические, 300
 терминальные, 390
 тонкой кишки, 306, 314, 316
 хориона, 374, 377, 390
 якорные
 плаценты, 390
 хориона, 374, 377, 390
 Воспаление, 52
 Воспалительное заболевание кишечника, 302
 Воспалительное заболевание органов малого таза, 371
 Восприятие света, 414, 416
 Восходящая ободочная кишка, 305, 307, 318
 Всасывание, 27, 302
 воды, 299
 питательных веществ, 27
 Вставочные диски, 115, 118, 138
 Вставочные протоки, 327
 Вторичный иммунный ответ, 189
 Вторичный центр окостенения, 78, 90
 Вулгарная (обыкновенная) пузырчатка, 28
 Выносящие артериолы клубочка, 345, 346, 351, 354–356, 358
 Выносящие каналцы яичка, 399, 400, 402
 Выносящие лимфатические сосуды, 185, 190, 196

◆ Г

- Гаверсовы каналы, 73–75, 77, 78, 80, 86, 88, 110
 Газообмен, 254, 263
 механизм, 256
 Галакторея, 218
 Гамета мужчины, 394, 396, 399
 Гамма-аминомасляная кислота (ГАМК), 144
 Ганглий (и), 146
 дорсальный корешок, 150
 задний корешок, 150, 223
 симпатический, 156
 спиральный, 415, 418, 421, 423, 430
 чувствительный, 141
 Ганглионарный слой, 146, 152, 154, 420
 ретиаль-1-альдегид витамина А, 416
 Гаплоидные сперматиды, 394, 397
 Гастрин, 298, 301, 323
 Гастронома, 305
 Гексозамин, 51
 Гексуриновая кислота, 51
 Геликотрема, 415, 418, 430
 Гем, 256
 Гематопозитическая ткань, 102
 Гематотестиккулярные барьеры, 394
 Гематотимусный барьер, 187
 Гематоэнцефалический барьер, 144
 терапевтический «обман», 144
 Гематурия (кровь в моче), 350
 Гемоглобин, 256
 Гемолитическая желтуха, 326
 Генеральные пластинки, 74, 77, 80
 Гепарансульфат, 51, 348
 Гепатоциты, 323, 325, 328, 331, 336, 338, 342
 Герминативные центры, 236, 367
 Герминативный эпителий, 367, 373, 378, 394, 402
 Герпес, 277
 Герпетический стоматит, 277

- Гиалиновая хрящевая ткань, 72, 73, 77, 82, 94, 250, 258, 260, 270
- Гиалиновый слой Хоупвелла–Смита, 294
- Гиалуроновая кислота, 51, 75
- Гидроксиапатит кальция, 73, 75
- Гидроксизин, 51
- Гидролазы, 2
- Гильзовые артериолы, 186, 193
- Гингивит некротический язвенный, 277
- Гиперпаратиреоз, 218
- Гипертиреоз, 218
- Гипертрофия предстательной железы доброкачественная, 397
- Гиподерма, 236, 242, 246
- Гипонихий, 237, 241, 250
- Гипоталамо-гипофизарный тракт, 213
- Гипоталамус, 213
- Гипотоничность, 349
- Гипофиз
 - задняя доля и воронкообразный стебель, 212, 213, 219
 - клинические аспекты, 218
 - нейральная доля, 212, 213, 219, 221, 224, 226
 - передняя доля, 212, 213, 219
 - промежуточная часть, 212, 213, 219
 - туберальная часть, 212, 219
- Гистамин, 164, 167
- Гистиоциты (макрофаги), 49, 50, 54, 55, 58, 62, 98, 186, 189, 202, 204
 - дуоденальные, 314
 - тимуса, 208
- Гистологическая организация
 - глаза, 419
 - дыхательных путей, 258
 - кожи, 240
 - крововетвления, 104
 - крови, 104
 - кровообращения, 169
 - лимфоидной ткани, 192
 - мочевыделительной системы, 351
 - пищеварительного тракта, 303
 - ротовой области, 278
 - сердца, 170
 - соединительной ткани, 54
 - уха, 420
 - хряща, 77
 - эндокринной системы, 219
 - эпителия, 29
- Гистофизиология
 - внеклеточного матрикса, 51
 - внеклеточной жидкости, 51
 - глаза, 416
 - дыхательной системы, 256
 - женской половой системы, 370
 - крови, 101, 166
 - лимфоидной ткани, 188 (см. также Иммунный ответ)
 - мочевыделительной системы, 348
 - мужской половой системы, 396
 - мышцы, 116
 - нервной ткани, 143
 - общего покрова, 238
 - пищеварительного тракта, 300
 - пищеварительной железы, 325
 - ротовой области, 277
 - соединительной ткани, 51
 - уха, 417
 - хряща, 75
 - эндокринной системы, 216
 - эпителия, 27
- ГКГ (главный комплекс гистосовместимости), 188
- Главные клетки, 14, 214, 219, 228, 298, 399
 - желудка, 298, 300, 303
 - зимогенные, 300, 303, 298
 - эпидидимальные, 412
- Главный комплекс гистосовместимости (ГКГ), 188
- Гладкая мышца, 115, 117, 118, 121, 134, 200, 210
 - артерий, 164, 166, 169, 172
 - bronхов, 270
 - гистофизиология, 115
 - двенадцатиперстной кишки, 304, 314
 - желчного пузыря, 324, 325, 328, 338
 - лёгкого, 270
 - мочеточника, 347, 351, 364
 - пищеварительного тракта, 297
 - предстательной железы, 400
 - протока придатка яичка, 399, 406
 - пузыря, 352, 364
 - селезёнки, 210
 - яичка, 394
- Гладкая эндоплазматическая сеть, 2, 6, 7, 22
 - печень, 324
 - пищеварительный тракт, 297
- Глаз, 414, 416
 - вспомогательный аппарат, 416
 - гистологическая организация, 419
 - гистофизиология, 416
 - клинические аспекты, 417
 - оболочки, 419
- Глазная капсула, 420, 424
- Глаукома, 417
- Глиальная клетка, 142, 145, 150, 154, 215, 220, 222, 232
- Гликоген, 3, 325, 342, 368, 374, 384, 388
 - в сердечной мышце, 138, 140
- Гликозаминогликаны, 49, 51, 72, 73, 75, 82
- Гликозилирование, 9, 47
 - терминальное, 5
- Гликокаликс, 298, 300, 302
- Гликонеогенез, 325
- Гликопротеины, 49, 51, 75
- Глиссонова капсула, 336
- Глицентин, 301
- Глицерин, 302
- Глицин, 47
- Гломерулонефрит острый, 350
- Глотка, 260, 276
- Глоточные миндалины, 192
- Глубокая кора лимфатического узла, 192, 202, 208
- Глюкагон, 301
- Глюкокортикостероиды, 214
- Гнезда клеток, 72, 82
- Головка полового члена, 402
- Головной мозг, 145, 154
- Голосовая мышца, 264
- Голосовые складки, 258, 264
- Гольджи аппарат, 2, 5, 7, 22, 23, 38, 51
 - жировой клетки, 70
 - нейрона, 162
 - остеобласта, 95
 - типичный, 18
 - тучной клетки, 62
 - эпидидимальный, 412

- Гонадотропин-рилизинг фактор, 370
 Гонадотропоцит, 234
 Гонорея, 371
 Гормон (ы), 210, 213
 антидиуретический (АДГ, вазопрессин), 213, 349
 антиюллеров фактор, 396
 вырабатываемые клетками пищеварительного тракта, 301
 гипофиза, 213, 216, 221
 гонадотропин-рилизинг фактор, 370
 клеток ДНЭС, 298
 лютеинизирующий (ЛГ), 213, 394, 396
 механизм действия, 216
 нестероидные, 216
 паракринные, 300
 паратормон (ПТГ), 214, 216, 217
 стероидные, 216
 тиреоидный, 216
 фолликулостимулирующий (ФСГ), 213, 367, 370, 394, 396
 Гортань, 255, 258, 264
 Гофрированная каёмка, 96
 Графов пузырёк, 367, 370, 373, 376–378, 380
 Градиент осмотической концентрации, 349, 350
 Граница, щётчатая каёмка (*см.* Микроворсинки)
 Гранула (ы)
 азурофильные, 101, 104
 акросомальная, 403
 зимогена, 12, 46, 330
 кератогиалина, 236, 238, 244
 нейтрофильного гранулоцита, 98
 проферментные, 325, 330
 секреторные, 3, 6
 секреторные в гипофизе, 234
 специфические, 105, 106
 третичные, 101
 тучной клетки, 66, 68
 Гранулоцит, 98, 99, 104
 Гранулоцитарное кроветворение, 105
 Гранулоцитарно-макрофагальный колониестимулирующий фактор, 102
 Гранулоцитарный колониестимулирующий фактор, 102
 Гребешки
 кожи, 240, 243, 246, 248
 сеть, 282, 292
 эпидермиса, 236, 237, 240, 244
 Гребешковая зона, 434
 Грибовидные сосочки, 279, 281
 Грбоволокнистая костная ткань, 74
 Грыжа пищеводного отверстия диафрагмы, 302
 Губа (ы)
 барабанная, 434
 вестибулярная, 434
 рта, 275, 282
 Губчатая часть мочеиспускательного канала, 400, 401
 Губчатое вещество кости, 73, 78, 80
 Губчатое тело, 395, 402, 410
- ❖ **Д**
- Двенадцатиперстная кишка, 134, 298, 299, 301, 304, 314
 Двигательные (мультиполярные) тела клетки, 145
 Дегенерация хряща, 76
 Дегрануляция, тучная клетка, 68
 Декальцинированное компактное вещество трубчатой кости, 77, 78, 86
 Дендриты, 10, 141, 142, 145, 149, 150, 152
 мозжечка, 145
 Дентин, 278, 280, 284, 286, 288
 Дентинные трубочки, 284
 Дентино-эмалевое соединение, 284
 Деполяризация, 115, 142, 143, 256
 Дерма, 236, 237, 240, 242, 244, 246
 губы, 282
 Дерматансульфат, 49, 51
 Десмин, 117, 120
 Десмосин, 52
 Десмосома, 25, 27, 32
 Десна, 278, 280, 286
 Десневая бороздка, 280, 286
 Десневой край, 286
 Десцеметова мембрана, 419
 Дефицит НАДФ-оксидазы, 102
 Децидуальные клетки, 374, 388, 390
 Диабет сахарный, 326
 Диафиз, 73, 74, 78, 90
 Диафрагма, 256
 Динеин, 3
 Дипептидазы, 300, 302
 Дипептиды, 4, 9
 Дисахаридазы, 302
 Дисахариды, 302
 Диск
 вставочный, 121, 138, 140
 межпозвоночный, 72, 73, 84
 Диссе, пространство, 328, 331, 338, 342
 Дистальная фаланга, 250
 Дистальные извитые каналы, 346, 349, 351, 354–356, 358
 Дистрофия мышечная Дюшенна, 117
 Диффузия
 облегчённая, 4, 144
 простая, 4
 Диффузная лимфоидная ткань, 185, 192
 Диффузный токсический зоб, 218
 ДНК, 1
 Дно
 желудка, 304
 матки, 368
 Добавочные мужские половые железы, 395
 Доброкачественная гипертрофия предстательной железы, 397
 Дольки
 бульбоуретральной железы, 400
 куперовой железы, 400
 молочной железы, 369, 392
 околоушной слюнной железы, 327, 332
 печени, 327, 328, 331, 336
 почки, 345
 слёзной железы, 420, 426, 428
 яичка, 394, 399, 402, 404
 Допамин, 144
 Древоподобное разветвление дендритов, 145
 Дренирующие каналы, 166, 173
 Дуговая зона, 434
 Дуговой сосуд, 356
 Дуговые вены, 345
 Дуоденальные (бруннеровы) железы, 299, 301, 304, 314
 Дым сигарет, 257
 Дыхание, механизм, 256
 Дыхательная система, 254–276
 воздухоносные пути, 254, 259

гистологическая организация, 258
гистофизиология, 256
клинические аспекты, 257
респираторный отдел, 255, 259
сводная таблица, 260

❖ Е

Евстахиева (слуховая) труба, 414, 421
Единица секреторная, 26, 237, 371
Естественные киллерные клетки (ЕК-клетки), 103, 185, 189

❖ Ж

Жевательная слизистая оболочка полости рта, 275
Железа (ы), 25, 26 (см. также Эндокринная система; и отдельные структуры)
апокриновые, 242, 305, 375
белково-слизистые, 193, 258, 264, 278
белковые вон Эбнера, 279, 290, 292
Боумена, 258, 260, 264
бруннеровы, 299, 301, 304, 314
бульбоуретральные, 400, 395, 398, 402
гистологическая организация, 29
добавочные мужские половые, 395
дуоденальные, 299, 301, 304, 314
желудка, 303, 310, 312
интраэпителиальные, 264, 294
кардиальные, 298, 300, 303
куперовы, 395, 398, 400, 402
Литтре, 347, 398, 401, 410
маточные, 370
мейбомиевы, 417, 420, 428
молочные, 375
мужские половые добавочные, 395
надпочечники, 214, 217, 220, 230
околощитовидные, 214, 218
перианальные, 305
печень, 325, 331
пилорические, 300, 303, 312
питуитарная (см. Гипофиз)
пищеварительной системы, 298
пищевода, 303, 308
поджелудочная, 323, 325, 327, 330
подчелюстные слюнные, 275, 323
подъязычные слюнные, 43
потовые, 44, 236, 237, 240–242, 246, 248, 250, 278, 282, 368, 375, 392
экринные, 41
предстательная, 395, 400, 410
разветвлённые альвеолярные голокриновые, 248
ресничные, 420, 428
сальные, 44, 236, 240, 241, 243, 246, 248, 278, 282, 369, 375, 417, 420
слёзная, 420, 426, 428
слизистые нёба, 279
слюнные, 29, 275, 276, 278, 279, 281, 282, 290, 292, 323, 325, 332
трубчато-альвеолярные слизистые, 45, 46
трубчато-альвеолярные сложные
белковые, 45
смешанные, 46
уретральные интраэпителиальные, 347
фундальные, 298, 300, 304, 310, 312
шишковидное тело, 214, 218, 220
щитовидные, 213, 219, 228

экзокринные, 26, 29, 46
эндокринные, 25, 29 (см. также Эндокринная система; и её составные части)
эпифиз, 214, 218, 220
Желобоватые сосочки, 279, 281, 290, 292
Желобок ногтя, 241, 250
Жёлтое тело, 367, 370, 373, 376, 377, 380, 382
обратное развитие, 370
Желтуха, 326
Жёлтый костный мозг, 100
Желудок, 298, 300, 303, 306, 310, 312
гистофизиология, 300
кардиальный отдел (кардия), 303
фундальный отдел, 303
Желудочек гортани, 255, 258, 264
Желудочек третий, 224
Желудочные ямки (фавеолы), 298, 303, 310, 312, 318
Желудочный антианемический фактор, 298
Желудочный внутренний фактор, 300
Желудочный ингибирующий пептид, 298, 301
Желчные камни, 326
Жёлчные каналы, 338, 342 (см. также Микроворсинки)
Жёлчные протоки, 328, 336
Желчный пузырь, 323–325, 328, 338
Жёлчь, 323–325
Женская половая система, 367–393
влагалище, 368
гистологическая организация, 373
гистофизиология, 370
клинические аспекты, 371
матка, 368
молочные железы, 368
наружные половые органы, 368
плацента, 368
половые пути, 368
яичник, 367
Жидкость
семенная, 395
спинномозговая, 141, 146
фолликулярная, 378, 380
Жировая ткань, 48, 50, 52, 55, 60, 196, 202, 221, 242, 290
языка, 290
Жировые клетки (липоциты), 49, 52, 55, 70
трахеи, 266
Жиронакапливающие клетки (клетки Ито), 325, 328, 331

❖ З

Заднее пространство, 426
Заднепроходные (анальные) заслонки, 305
Заднепроходный (анальный) канал, 304, 305, 318
Задние корешки, 150
Задний проход, 402
Задний рог спинного мозга, 15
Задняя камера глаза, 424
Заместительная зубная пластинка, 288
Запирательная зона, 25, 29, 32, 40
Звёздчатые клетки, 145, 146, 152
Звёздчатый ретикулум, 288
Зернистая лютеиновая клетка, 373, 376, 380, 382
Зернистый слой, 145, 152
внутренний, 146
мозжечка, 145, 152
наружный, 146, 154
Зимогенная клетка, 300, 303, 306

Злокачественная меланома, 239

Зона

- богатая клетками из зуба, 284
- Гольджи, 54
- клеточного созревания и гипертрофии, 90
- клеточной пролиферации, 90
- крайняя селезенки, 210
- обызвествлённого хряща, 79, 90
- переходная губ, 278
- эпифизарной пластинки роста, 79
- ярко-красная губ, 278

Зрачок, 416, 419, 424

Зрелая кость, 70

Зрительная аккомодация, 414, 416, 419

Зрительная часть, 419, 420, 426

Зрительный нерв, 416, 420, 422, 426

Зубная пластинка, 280, 288

Зубная почка, 280, 288

Зубные сосочки, 277

Зубы, 275, 278, 294

И

Избирательная проницаемость, 167

Извитые (спиралевидные) артерии, 370, 397

Извитые каналцы, 346, 348

Иммунная система

- клетки, 185, 188
- лимфатические узлы, 185, 189
- селезёнка, 186

Иммунный ответ, 102, 188

гуморально-опосредованный, 188, 189

клеточно-опосредованный, 188 (см. также

Лимфоциты)

Имуноглобулин А (IgA), 300, 325, 372

Инвертированные клетки (клетки Мартиногги), 146, 154

Инволюция тимуса, 194, 208

Ингибин, 370, 396

Иницииаторная тРНК, 4, 9

Инкапсулированная лимфоидная ткань, 192, 195

Инсулин, 323, 326

Интегрины, 32

Интерлейкин-3, 102

Интерлейкин-7, 102

Интерстициальные клетки яичка, 399, 406

Интерстициальный рост, 72, 77

Интерфаза, 3

Интрафузальные волокно, 130

Интраэпителиальные железы, 264, 294, 347, 401

Ионные каналы, 4, 216, 257

Исчерченные протоки, 33, 325

Й

Йодопсин, 414, 416

К

Кавеола, 136, 183

Калиевый канал, 143

Кальмодулин, 116, 117, 216

Кальциевые каналы, 143

рианодиновые рецепторы, 114

Кальциевый насос, 117

Кальцитонин, 76, 214, 217

Камбиальные клетки, 298–301, 303, 304, 307

Камера

глаза, 414, 416, 419, 424

пульпы зуба, 278, 284

Камни

желчные, 326

почки, 350

предстательной железы, 400

Канал (ы)

анальный (заднепроходной), 299, 305, 318

гаверсов, 73, 74, 77, 78, 80, 86

дренирующий, 166, 173

заднепроходный (анальный), 299, 305, 318

кальциевые, 116

полукружные, 415, 417, 421, 423

проточек Геринга, 328

фолькмановские, 73, 74, 78, 80, 86

центральный спинного мозга, 141, 142

шейки матки (цервикальный), 376

Каналец (ы), 68

внутриклеточный, 298, 300

желчный, 331

межклеточный, 40

Капиллярная сеть

вокругканальцевая, 348, 354

почки, 345, 354, 356

Капиллярные петли, 244, 246

Капиллярные русла, 164, 165, 173

Капилляры, 158, 163, 164, 167, 178

влагалища, 390

гладкой мышцы, 132, 136

лёгкого, 262, 259

лимфатические, 165, 167

метаболические функции, 164

надпочечника, 232

непрерывные, 164, 173

окончатые, 164, 167, 173, 183, 212

периферического нерва, 158

перфорированные, 164, 167, 173

семявыносящего протока, 395, 397, 398, 400, 402, 408

синусоидные, 173

скелетной мышцы, 118, 122

терминальные артериальные, 186

фенестрированные, 164, 167, 173, 183, 212

Капли липидные, 342

Капсула

Боумена, 345, 346, 351, 355, 361

внутренняя, 130

глаза, 424, 428

глиссонова, 327, 336

лимфатического узла, 192, 196, 202, 204, 206, 208, 210

миндалины, 192, 204

надпочечника, 214

наружная, 130

околощитовидной железы, 214, 219

поджелудочной железы, 327

почки, 345, 351, 355, 356

предстательной железы, 400, 410

селезёнки, 193

соединительнотканная, 44

спинального ганглия, 146

тельца Фатера–Пачини, 250

тимуса, 193, 196, 202

хрусталика, 420, 242, 428

Щумлянско-Боумена, 345, 346, 351, 355, 358, 361

щитовидной железы, 213, 219, 228

- яичка, 399
- Карбаминогемоглобин, 256
- Кардиальная железа, 298, 300, 303
- Кардиальный отдел, 298, 308
- Кардиомиоциты, 138, 140
- Кардиоэзофагеальное (пищеводно-желудочное)
 - соединение, 302, 318
- Кариолема (оболочка ядра), 6, 7, 16, 18
- Кариоплазма, 6
- Карцинома
 - базалиома, 239
 - плоскоклеточный рак, 239
- Каталаза, 2
- Катаракта, 417
- Катехоламины, 216, 218
- Кератин, 236–238
- Кератиновое формирование, 238
- Кератиновые гранулы, 238
- Кератиноциты, 237–240
- Киназа лёгких цепей миозина, 117
- Кинезин, 3
- Киноцилии, 415, 417
- Кислота
 - гамма-аминомасляная (ГАМК), 144
 - гексуроновая, 51
 - гиалуроновая, 51, 75
- Кисточковые артерии, 210
- Кипка
 - толстая, 299, 301, 304, 307
 - тонкая, 298, 300, 301, 304, 306, 318
- Клапан
 - заднепроходных (анальных) заслонок, 305
 - лимфатического сосуда, 168, 171
 - полулунный, 166
 - порок, 168
 - сердца, 163, 164, 166, 170, 180
- Клапанный стеноз, 168
- Клетки, 1–24
 - 0-лимфоциты, 98, 101–104 (см. также Лимфоциты)
 - G-клетка, 323
 - В-клетки памяти, 189, 197
 - В-лимфоциты, 185, 186 (см. также В-лимфоциты)
 - T-киллерные (цитотоксические), 185
 - T-клетки (см. T-лимфоциты)
 - T-супрессорные, 185, 188
 - T-хелперные, 189
 - адипоциты, 44, 49, 50, 266, 318
 - амакринные, 420, 422
 - андроген-продуцирующие, 394
 - антиген-представляющие (АПК), 186, 188, 190, 206
 - АПУД системы, 298, 300, 303, 306, 307, 314, 325
 - ацидофильные, 213
 - базальные (см. Базальная клетка)
 - белковые, 327, 332
 - Беттхера, 434
 - бокаловидные, 12, 14, 34, 38, 42, 44, 178, 200, 254, 255, 258–260
 - вкусовые, 281
 - внутренние нервные, 426
 - внутриклубочковые мезангиальные, 346, 348
 - волокна 115, 118, 164, 166, 170, 180
 - волокнистого хряща, 72
 - волосковые, 415, 417, 418, 421, 423, 430, 434
 - вставочного протока, 33
 - Гензена, 421, 423, 434
 - гистофизиология, 4
 - главные (см. Главные клетки)
 - гладкомышечные, 117, 118, 132, 136, 164, 169
 - глиальные, 154, 213, 215, 220, 222, 232
 - Гольджи, 152
 - горизонтальные, 145
 - гранулёзы, 367
 - лецидуальные, 374
 - ДНЭС системы, 298, 300, 303, 306, 307, 314, 325
 - естественные киллерные (ЕК-клетки), 103, 185, 189
 - желез желудка, 303
 - жировые, 44, 49, 50, 266, 318
 - жиронакапливающие (Ито), 325, 328, 331
 - зёрна, 154
 - зимогенные, 300, 303
 - иммунной системы, 188 (см. также специфические типы клеток)
 - исчерченного протока, 33
 - Ито (жиронакапливающие), 325, 328, 331
 - камбиальные, 298, 299, 301, 306, 307
 - кардиомиоциты, 115
 - Клара, 255, 259, 261, 270, 272
 - Клаудиуса, 421, 434
 - клинические аспекты, 5
 - корзинчатые, 30, 152
 - кортиева органа, 434
 - крови (см. также специфические типы)
 - в селезенке, 210
 - типы, 99
 - куполообразные, 364
 - Купфера, 62, 323, 325, 328, 331, 338
 - Лангерганса, 237, 240, 242
 - Лейдига, 394, 396, 399, 406
 - лимфоидные, 58, 314, 318
 - лимфоцитарные, 98 (см. также Лимфоциты)
 - липоциты, 52, 53
 - лютеиновые, 373, 376, 380, 382
 - Мартинотти (перевернутые), 146, 154
 - мезангиальные, 346, 348, 358, 361
 - мезенхимные, 49, 54, 57, 58, 74, 78, 288
 - мезотелиальные, 57
 - мембраны и их обмен, 4
 - Меркеля, 237, 240, 242, 244
 - миоидные, 399, 404
 - миосателлиты, 118, 122
 - миоэпителиальные, 30, 33, 237, 241, 243, 248, 327, 340
 - M-клетки (микроскладчатые), 299, 302
 - Мюллера, 420, 422, 426
 - незрелые, 70, 191
 - обкладочные, 300, 303, 310, 312
 - обонятельные, 254
 - органеллы, 10, 11
 - остеогенные, 73–75, 77
 - остеоциты, 73, 75–77
 - палочкоядерные гранулоциты, 104
 - памяти, 185
 - В-лимфоцит, 189, 197
 - T-лимфоцит, 189
 - Панета, 299, 301, 304, 306, 314, 316, 318
 - парафолликулярные, 219, 222, 228
 - паренхимы
 - шишковидного тела, 218, 219, 220
 - щитовидной железы, 213, 214, 228
 - эпифиза, 218, 219, 220
 - пигментные, 419, 420, 422, 424

- пирамидальные, 154
 плазматические, 49, 54, 57, 62, 102, 178, 185, 188, 189,
 192, 204, 264, 316
 плюрипотентные, 49
 поверхностные всасывающие, 301, 302, 304
 поверхностные эпителиальные, 318
 пограничные, 434
 поддерживающие, 258, 260, 264, 281, 418, 421, 430, 434
 предшественники, 101
 призматические, 314, 318, 408, 410
 матки, 374, 388
 псевдоуниполярные нейроны, 146
 Пуркинью, 10, 118, 145, 152
 пылевые, 255, 259, 261, 272
 реснитчатые, 14
 призматические трахеальные, 268
 эпидидимальные, 399, 412
 яйцевода, 374, 384
 ретикулярные, 50, 51, 55, 58, 186, 187, 190, 192, 194, 200
 сальные, 241
 светлые, 241, 243, 244
 секреторные, 14, 374, 384
 Сертоли, 394, 396, 399, 402, 404
 синтез белка и экзоцитоз, 4, 5
 синусоидные выстилающие, 328, 336, 342
 слизистые, 38, 46, 303, 304, 312, 340
 поверхностные, 298, 300, 303, 310, 312
 щечные, 300, 303, 312
 соединительной ткани, 46, 49–50, 54, 114, 122
 стволовые (см. Недифференцированные клетки)
 столбы, 421
 внутренние, 343
 наружные, 343
 тека-лютеиновые, 382
 тёмные, 241, 243, 248, 292
 тестикулярные интерстициальные, 396, 399, 406
 тинчские, 18
 тучные, 12, 13, 49, 52, 54–55, 58, 62, 68, 178
 детрануляция, 62
 унцитотенные, 102
 фаланговые, 421
 внутренние, 423, 434
 наружные, 421, 423, 434
 фибробластные, 49, 50, 51, 54, 55, 58, 60, 64, 142, 156,
 174, 176
 фолликулярно-звёздчатые, 235
 фолликулярные, 214, 217, 219, 222, 228, 367
 хондрогенные, 72
 хромофийные, 214, 218
 хрящевые, 72
 центроакиозные, 325, 330, 334
 цитоплазмы, 1–3, 6, 10, 11, 20–22
 шванновские, 126, 142, 146, 149, 156, 158
 шиповатые, 236
 эндотелиальные, 193, 210
 эндотелиоциты, 164
 энтероэндокринные, 300, 306, 307, 325
 эпидидимальные, 142, 145, 146
 эпителиальные, 12, 13
 эритроциты, 57
 юкстагломерулярные клетки, 346, 348, 351, 355
 ядро, 3, 20–21, 22
 Клеточно-опосредованный иммунный ответ, 185, 188, 189
 Клеточные гнезда, 72, 78
 Клеточный цикл, 1
- Клинические аспекты
 глаз, 417
 дыхательный путь, 257
 женский половой тракт, 371
 кость, 76
 кровотоки, 102
 лимфоидная ткань, 190
 мочевыделительная система, 350
 мышца, 117
 нервная ткань, 144
 общий покров, 239
 пищеварительные железы, 326
 пищеварительный тракт, 302
 ротовая область, 277
 сердце, 168
 соединительная ткань, 52
 сосудистая система, 168
 ухо, 417
 хрящ, 76
 эндокринная система, 218
 эпителий, 28
 Клон, клетка, 188
 Клубочек (и), 145, 152, 345, 346, 348, 351, 354
 мозжечка, 145, 152
 Клубочковая зона, 214, 217, 220, 222, 230
 Кодон стартовый, 4, 9
 КОЕ-лимф, 100, 101
 КОЕ-с, 99, 100–102
 КОЕ-э, 100, 101
 Кожа, 236, 240, 242, 244 (см. также Общий покров)
 веки, 416, 420
 гистологическая организация, 240
 гистофизиология, 238
 дерма, 237, 240
 злокачественные поражения, 239
 клинические аспекты, 239
 толстая, 244
 тонкая, 246
 эпидермис, 236, 240
 Кожное сало, 241, 246, 248
 Колбочки (см. Палочки и колбочки)
 Коллаген, 48–52, 55, 58, 60, 72
 Коллагеновая соединительная ткань, 55, 60
 Коллагеновые волокна, 48, 51, 60, 64, 77, 80, 84, 94, 169, 172,
 178, 180, 230, 246
 десны, 286
 кожи, 230, 246
 Коллоид
 гипофиза, 219
 щитовидной железы, 213, 214
 Коллоидное осмотическое давление, 348
 Колониеобразующая единица лимфоцитов, 100, 101
 Колониеобразующая единица селезёночная, 99, 100–102
 Колонистимулирующие факторы, 102
 Кольцо глоточное лимфоидное, 186, 276
 Комиссура серая, 145, 150
 Компактное вещество трубчатой кости, 73, 74
 Комплекс
 Гольджи (см. Гольджи аппарат)
 синаптический, 27, 32
 ядерной поры, 3
 Конденсирующие вакуоли, 22
 Кондуктивная тугоухость, 417
 Концевые колбы Краузе (луковицы), 240
 Концентрация мочи, 349

- Конъюнктив, 26, 416, 420, 424, 428
 Кора головного мозга, 145
 Корень волоса, 242, 243, 248
 Корешки
 задний, 150
 передний, 150
 Корзинчатые (миоэпителиальные) клетки, 30, 33, 237, 241, 243, 248, 252, 327, 340
 Корковое вещество (кора)
 волоса, 241, 248
 головного мозга, 145
 лимфатического узла, 186, 190, 192, 196, 202
 надпочечника, 217, 220, 230
 почки, 351, 354, 356, 358, 361
 тимуса, 187, 190, 193, 196, 202
 яичника, 367, 373, 378
 Корковый лабиринт, 351, 356, 358
 Корона лимфатическая, 185, 200, 202
 узелка селезенки, 210
 Кортиев орган, 415, 418, 421, 423, 432
 внутренний туннель, 421, 434
 кортиев туннель, 421, 434
 Костная крипта, 280
 Костная манжетка, 74, 78, 81, 90, 92
 Костная пластинка, 294
 спиральная, 434
 Костная улитка, 430, 432
 Костномозговая полость, 73, 78, 80, 81, 92
 Костный лабиринт, 417, 421
 Костный матрикс, 75, 88
 Кость, 73–75
 болезнь Педжета, 76
 гистофизиология, 75
 губчатое вещество, 73, 78, 80
 декальцинированное компактное вещество трубчатой кости, 78, 86
 клетки, 75
 клинические аспекты, 76
 компактное вещество трубчатой кости, 73, 77, 78, 80
 недекальцинированное компактное вещество трубчатой кости, 78, 86, 88
 недекальцинированный матрикс костной ткани, 88
 основное вещество кости, 88
 формирование (см. Остеогенез)
 Край десневой, 286
 Крайняя плоть, 402
 Красная пульпа, 186, 190, 193, 196, 210
 Красные кровяные тельца (см. Эритроциты)
 Красный костный мозг, 77, 86, 90, 99, 110
 Крипторхизм, 397
 Крипты
 костные, 280
 Либеркюна, 298, 299, 301, 304–307, 314, 316, 318, 320, 322
 миндалины, 192, 193, 204
 Криста, 20, 22, 24
 полукружного канала, 415
 Кровеносная система (см. также Кровь)
 лимфа, 163, 168
 Кровеносные сосуды
 вилочковой железы, 208
 влагалища, 390
 гипофиза, 226
 глаза, 419, 424
 головного мозга, 154
 губы, 282
 двенадцатиперстной кишки, 314
 желудка, 303, 312
 кости, 73, 75, 80, 90
 лёгкого, 270
 маточной трубы, 382
 надпочечника, 230
 обонятельной слизистой оболочки, 264
 периферического нерва, 158
 пищевода, 308
 почки, 351, 356
 роговицы, 424
 сердечной мышцы, 138
 слюнной железы, 332
 соединительной ткани, 58
 спинного мозга, 150
 тимуса, 208
 тонкой кишки, 304
 трахеи, 266
 щитовидной железы, 228
 языка, 292
 яичка, 399, 404
 яичника, 380
 Кроветворение, 98, 99
 гистологическая организация, 104
 гранулоцитарное, 99, 100
 клинические аспекты, 102
 лимфоциты, 102
 послеродовое, 102
 эритроцитарное, 99, 100
 Кроветворные факторы роста, 101
 Кровообращение, 163–181
 в сердце, 163–164
 гистологическая организация, 169–171
 гистофизиология, 166
 сердечно-сосудистая система, 163
 Кровоснабжение (васкуляризация) (см. Кровеносные сосуды)
 Кровь, 98
 гематурия, 350
 гистологическая организация, 104
 гистофизиология, 101
 клинические аспекты, 102
 плазма, 98
 форменные элементы, 98, 99
 Круговые мышцы глаза, 428
 Круговые пластинки, 74, 77, 80
 Круговые складки, 300, 316
 Кубический эпителий, 25, 26, 29, 33
 Куперовы (бульбоуретральные) железы, 395, 398, 400, 402
 Купол, 415, 417, 430
 Куполообразные клетки, 364
 Кутикула
 волоса, 240, 241, 248
 ногтя, 241, 243, 250
 эпонихий, 237, 241, 243, 250
- ## ❖ Л
- Лабиринт
 коркового вещества почки, 345, 348, 351, 356, 358
 костный, 415, 417, 421
 перепончатый, 415, 417
 слуховой, 415
 Лактирующая молочная железа, 375, 392

- Лактоферрин, 375
- Лакуны
костные, 73, 75, 77, 78
Хаушипа, 74, 77, 78, 88, 96
хрящевые, 72, 74, 77, 82
- Ламинин, 49
- ЛГ (лютеинизирующий гормон), 213, 394
- Легкие цепи миозина, 116
- Лёгкое, 272, 274
- Лёгочная артерия, 262
- Лёгочная вена, 262
- Лейкотриены, 101
- Лейкоциты, 12, 34, 49, 54, 98, 102 (см. также Лимфоциты)
- Лиганды, 4
- Лизин, 47
- Лизосомальные ферменты, 5
- Лизосомы, 2, 4, 6, 238
- Лизоцим, 299, 301, 316, 417
- Лимб глаза, 414
- Лимфатические капилляры, 165, 167
- Лимфатические сосуды
дыхательных путей, 264
печени, 328
пищевода, 308
яичка, 406
- Лимфатические узелки, 54, 55, 185, 186, 192, 193, 202, 204, 254
бронхов, 254, 270
селезёнки, 190, 210
- Лимфобласты, 195, 200, 202
- Лимфогранулематоз (болезнь Ходжкина), 190
- Лимфоидная инфильтрация, 200
- Лимфоидная ткань кишечной трубки (ЛТКТ), 185, 195
- Лимфоидная ткань, 185
БАЛТ (бронхассоциированная лимфоидная ткань), 195
вилочковая железа, 187, 190, 193, 196, 208
гистологическая организация, 192
гистофизиология, 188 (см. также Иммунный ответ)
диффузная форма, 185
кишечной трубки (ЛТКТ), 195, 301
клинические аспекты, 190
лимфатического узла, 185, 189, 192, 196, 202, 206
миндалины, 186, 192, 204
селезёнки, 186, 190, 193, 196, 210
тимуса, 187, 190, 193, 196, 208
узловая форма, 185
- Лимфоидные клетки, 58, 303, 304
толстой кишки, 304
- Лимфообращение (см. Лимфоидная ткань)
- Лимфоциты, 54, 98, 99, 101–104, 107, 178, 185–191, 193–195, 197, 200, 202, 204
В-лимфоциты, 102, 189, 195, 196
Т-лимфоциты, 102, 188, 195, 197, 198, 210
виды, 99, 101
селезёнки, 190, 193, 210
- Липаза, 298
гормонзависимая, 52
панкреатическая, 302, 325
- Липидные капли, 342, 406
- Липидный синтез, 2
- Липиды
клеточные, 1, 2
переваривание и всасывание, 297, 298
- Липопротеинлипаза, 52
- Липофусцин, 3, 156
- Липоциты (жировые клетки), 49, 52, 55, 70
трахеи, 266
- Листовидные сосочки, 279
- Литре железы, 347, 398, 401, 410
- Лицевой нерв, 430
- Ложе
капилляра, 164
ногтя, 237, 250
- Лоханка (чашечка) почечная, 346, 351
- ЛТКТ (лимфоидная ткань кишечной трубки), 185, 195
- Луковицеобразное утолщение полового члена, 402
- Луковицы (концевые колбы Краузе), 240
- Луночка ногтя, 243
- Лучи почечные мозговые, 345, 351, 354, 356
- Лучистый венец, 376, 380
- Лютеинизирующий гормон (ЛГ), 213, 394
- ## ❖ М
- Мазок
красного костного мозга, 110, 112, 113
крови, 110
окраска по Папаниколу, 371
- Макрофаги (гистиоциты), 49, 50, 54, 55, 58, 62, 98, 186, 189, 202, 204
дуоденальные, 314
тимуса, 208
- Малая субъединица рибосомы, 9
- Малый круг кровообращения, 166
- Маммотропоциты, 234
- Маннит, 144
- Маннозные группы, 9
- Маргинальная зона, 193
- Матка, 368, 374, 376, 386, 388
ответ на действие гормонов, 370
- Маточка, 415, 417, 421
- Маточная труба, 368, 374, 376, 382, 384
- Матрикс (ы)
дентин, 278, 280, 284, 286, 288
кость, 73–75, 77
хрящ, 72, 73, 75, 77
капсульный, 77, 82
межкапсульный, 77, 82
- Матриксное пространство, 1, 7
- Мегакарициты, 98, 110
- Межальвеолярные перегородки, 255, 257, 259, 262, 272
- Межальвеолярные поры (Кона), 255
- Межворсинчатое пространство, 298, 301, 316, 374, 390
- Междольковая артерия, 345, 356
- Междольковые вены, 345
- Междольковые сосуды, 356
- Междольковый проток, 332
- Межклеточные каналы, 248, 330
- Межклеточные мостики, 14
- Межмембранное пространство, 1, 7
- Межмышечное нервное сплетение Ауэрбаха, 303, 304, 314
- Межпозвоночный диск, 72, 73, 84
- Межсосочковый клин, 240, 244, 246
- Мезаксон, внешний периферический нерв, 160
- Мезангиальные клетки, 346, 348, 358, 361
- Мезенхима, 54, 58, 82, 88
- Мезенхимальные клетки, 57, 278
- Мезенхимная соединительная ткань, 48, 54, 58
- Мезотелиальные клетки, 57
- Мезотелий, 25
пищеварительного тракта, 297

- Мейбомиевы железы, 417, 420, 428
- Мейоз, сперма, 402
- Меланин, 237, 416, 424
- Меланома злокачественная, 239
- Меланосомы, 237
- Меланоциты, 237, 238, 240, 242, 244, 248
глаза, 416, 419, 424
- Мелатонин, 215, 218
- Мембрана (ы)
базальная, 28, 29, 36, 38, 42, 44
базиллярная, 418, 423, 432, 434
 кохлеарная (улитковая), 432
барабанная перепонка, 417, 420
белковая, содержащая отоциты, 415, 417
боуменова, 419, 424
вестибулярная, 418, 423, 432
десцеметова, 419, 424
клетки (плазмолемма, цитолемма), 1, 6, 8, 197
ограничивающая
 внутренняя глиальная пограничная, 420, 426, 428
 наружная глиальная пограничная, 420, 426, 428
окончатая, 174
отолиговая, 415, 417, 421
покровная, 421, 423, 432, 434
покровный эпителий, 25, 26
пресинаптическая, 143, 144
слизистая оболочка, 416
собственно сосудистая оболочка глазного яблока, 419, 422
стекловидная, 240, 243, 248, 419
эластическая, 63
- Мембранные иммуноглобулины (с-Ig), 191
- Мембранный потенциал, 143
- Мембранообмен, 4, 6, 7, 8
- Мерокриновый механизм секреции, 29
- Меромиозин
 лёгкий, 117
 тяжёлый, 116
- Метамиелоцит, 100
 базофильный, 109
 нейтрофильный, 106, 109, 113
 эозинофильный, 109, 113
- Метаплазия, 28
- Метафаза, 16
 овоцита, 376
- Механическая желтуха, 326
- Механорецепторы, 237, 250
- Мешки (мешочки)
 альвеолярные, 263, 272
 зубные, 288
 эндолимфатические, 415, 417, 421
- Миелин, 158
- Миелинизация, 149
- Миелиновая оболочка, 142, 146, 148, 149, 158, 160
- Миелиновые аксоны, 149, 156
- Миелиновые нервные волокна, 146
- Миелобласты, 100, 105, 109, 113
- Миелоидные стволовые клетки, 99, 102
- Миелоцит
 базофильный, 109
 нейтрофильный, 105, 109, 113
 эозинофильный, 109, 113
- Микроворсинки, 25, 27, 29, 38, 292, 298, 300, 331, 342 (см. также Щётчатая каёмка)
- сетчатка, 426
- ухо, 415, 430
- Микроглия, 142, 154
- Микроскладчатые клетки (М-клетки), 299, 302
- Микроскопические ворсинки, 300, 304, 306, 314, 316, 318, 331
- Микросомальная смешано-функциональная оксидаза, 325
- Микротрубочки, 3, 20, 21
- Микрофибриллы, 47
- Микрофиламенты, 3
- Миндалины, 186, 192, 193, 204, 275, 281
- Минералокортикоиды, 214
- Миозин, 114, 116, 117, 120, 136
- Миоидные клетки, 399, 404
- Миокард, 163, 164, 170, 180
- Миомезин, 115, 116
- Миометрий матки, 134
- Миометрий, 368, 371, 374, 376, 377, 386
- Миосателлиты, 118, 122
- Миофибриллы, 114, 118, 120–122, 124, 138, 180
- Миофиламенты, 114–117, 120, 122, 124
- Миоэпителиальные (корзинчатые) клетки, 30, 33, 237, 241, 243, 248, 252, 327, 340
- Митоз, 3, 16
- Митохондрия (и), 1, 6, 7, 20–22
 в нервно-мышечном соединении, 126
 в синаптическом окончании, 143
 гиалиновой хрящевой ткани, 94
 гладкомышечной клетки, 136
 нейрона, 160, 162
 периферического нерва, 152
 печени, 342
 типичной клетки, 18
 тучной клетки, 66
 эпидидимальной клетки, 412
- М-клетки (микроскладчатые), 299, 302
- Млечные протоки, 375, 392
- Млечные синусы, 375
- Млечные сосуды, 178, 298, 302, 304, 306, 308, 314, 316
- М-линия, 114, 115, 118, 122
- Многокамерная жировая ткань, 53
- Многорядный эпителий, 25, 26
- Многорядный призматический эпителий, 33
 реснитчатый, 38
- Многослойный эпителий, 25, 26
 кубический, 26, 36
 плоский
 неороговевающий, 25, 26, 29, 34, 36
 ороговевающий, 25, 26, 29, 34, 36
 призматический, 26, 29
- Множественная миелома, 102
- Мозговое вещество, 345, 350, 351, 354, 356, 362
 вилочковой железы, 184, 188, 194, 196, 208
 волоса, 241, 248
 лимфатического узла, 186, 190, 196, 202, 204
 надпочечника, 214, 217, 220, 222, 230
 почки, 345, 351, 354, 356, 362
 тимуса, 184, 188, 194, 196, 208
 яичника, 367, 373, 378
- Мозговой песок (песочное тельце), 215, 220, 232
- Мозговой тяж, 196, 202, 204
- Мозговые лучи, почка, 345, 351, 354, 356
- Мозжечок, 145, 149, 152
- белое вещество, 145
 серое вещество, 145
- Молекулы

- CD (молекулы дифференцировочного антигена), 102, 188
- ГКГ, 188
- сигнальные, 4
- тропоколлаген, 48, 51, 56, 64
- Молекулярный слой, 145, 152, 154
- мозжечка, 145
- Молозиво, 372
- Молоко, 368
- Молоточек, 417, 423
- Молочные железы, 367, 368, 375
- лактлирующие, 375, 392
- Моноглицериды, 300, 302
- Моноциты, 57, 74, 76, 98, 99, 102, 104
- Мостики межклеточные, 14, 240, 396
- Мотилин, 301
- Мотонейроны, 142
- Моторная бляшка, 126, 149
- Моча
- гематурия, 350
- концентрация, 349
- кровь в, 350
- Мочевое (боуеново) пространство, 348, 351, 355, 356, 358
- Мочевой пузырь, 352, 364
- переходный эпителий, 36, 347, 364
- Мочевыводящие каналы, 354
- Мочевыделительная система, 345–366
- гистологическая организация, 351
- гистофизиология, 348
- клинические аспекты, 350
- мочевыводящие пути, 346, 351
- почка, 345, 351, 356
- Мочеиспускательный канал
- женский, 347, 352
- мужской, 347, 395, 397, 398, 400, 401, 410
- губчатая часть, 400, 401
- Мочеточники, 346, 351, 354, 364
- Мошонка, 394, 402
- мРНК, 4–5
- Мужская половая система, 394
- гистологическая организация, 394
- гистофизиология, 396
- добавочные железы, 394, 395, 398, 400
- клинические аспекты, 397
- половой член, 395, 400, 402, 410
- яички, 394, 399
- Мукопериост, 294
- Мультиполярные (двигательные) тела клетки, 145
- Мультиполярные нейроны, 141, 149, 150, 156
- Мультипотентные родоначальные клетки крови, 99, 101
- Муцин, 299, 301, 332
- Муциноген, 299
- Мышечная дистрофия Дюшенна, 117
- Мышечная оболочка
- влагалища, 375, 390
- двенадцатиперстной кишки, 304, 314
- желудка, 304, 310
- жёлчного пузыря, 328
- кишечника, 305, 316
- пищеварительного тракта, 297
- пищевода, 303
- Мышечная пластинка слизистой оболочки
- двенадцатиперстной кишки, 304, 314
- желудка, 304, 310
- кишечника, 305, 318
- пищевода, 303, 308
- тонкой кишки, 304, 314
- Мышечное сокращение, 114–116
- Мышечные веретена, 115, 130
- Мышца (ы) (*см. также Мышечная оболочка; и определённые типы*)
- гистологическая организация, 118
- гистофизиология, 116
- гладкая, 115, 117, 118, 121, 132, 134, 136, 200, 210
- клинические аспекты, 117
- круговая мышца глаза, 428
- пищевода
- внутренний циркулярный слой, 303
- наружный продольный слой, 303
- поднимающая волос, 237, 241, 246, 248, 250
- поперечнополосатая, 114
- призматическая, 410
- продольная, 307, 308, 310, 314, 316, 318, 364, 382, 386, 390, 401, 408, 420
- верхний слой, 290
- нижний слой, 290
- расширитель зрачка, 419
- сердечная, 115, 118, 121, 138, 140, 170
- скелетная, 114, 118, 121, 122, 124
- трахеи, 260
- цилиарная, 419, 422
- циркулярная, 303–305, 308, 310, 314, 316, 318, 346, 364, 374, 382, 384, 386, 390, 400
- Мягкая мозговая оболочка, 141, 145, 150, 152, 154
- Мягкое небо, 275, 292

Н

- Надгортанник, 84, 281
- Надкостница, 73, 75, 77, 78, 80, 86, 88, 90, 92
- Надпочечники
- иннервация, 223
- клинические аспекты, 218
- Надсклеральная (эписклеральная) ткань, 424
- Надсосудистая пластинка, 419, 424
- Надхрящница, 72–75, 77, 78, 81, 82, 84, 266
- Наковальня, 414, 417, 421
- Наружная глиальная пограничная мембрана, 420, 426, 428
- Наружная капсула, 130
- Наружная спиральная борозда, 423, 434
- Наружная тека, 373, 376, 378, 380
- Наружная эластическая мембрана, 169, 172, 174, 176
- Наружное слуховое проход, 414, 417, 420, 423
- Наружное ухо, 414
- Наружные клетки-столбы, 421
- Наружные общие пластинки, 74
- Наружные пластинки, 136
- Наружные фаланговые клетки, 421, 423, 434
- Наружный зернистый слой, 146, 154
- Наружный мезаксон периферического нерва, 160
- Наружный слуховой проход, 414, 417, 420, 423
- Насечка Шмидта–Лантермана, 158
- Натриевые каналы, 143
- Натриевый насос, 348
- Небо
- миндалины, 186, 192, 204, 276
- мягкое, 275, 279, 292
- твёрдое, 275, 279, 292, 294
- Небулины, 115, 116, 120
- Неветвящиеся прямые артерии, 362

Неветвящиеся прямые вены, 362
Недекальцинированный матрикс костной ткани, 78
компактный, 75
Недифференцированные клетки
крови, 185
мультипотентные, 99, 101
плюрипотентные, 99, 101
лимфоидные (КОЕ-лимф), 101
миелоидные, 101
Недостаточность клапана сердца, 168
Незрелые фолликулярно-звездчатые клетки, 235
Нейроглия, 144, 226, 420, 426
Нейрокератин, 142
Нейролема, 142
Нейрон, 141, 142, 166
двигательный, 120, 142
чувствительный, 141
Нейропили, 150
Нейросенсорная тугоухость, 417
Нейротензин, 301
Нейрофиламенты, 160
Нейроэктодерма, 214
Нейтрофилы, 54, 57, 98–102, 104, 105, 107, 108, 110, 156
Нейтрофильный гранулоцит
гранулы, 101
метаиеллоциты, 106, 109, 113
иеллоциты, 105, 109, 113
Некроз маточный, 370, 388
Некротический язвенный гингивит, 277
Некуссы, 25, 27, 32, 76, 115, 140, 349
в миометрии, 371
Непрерывные капилляры, 165
Нервная система, 141
Нервная ткань, 141
вещества нейромедиаторного типа, 144
гематоэнцефалический барьер, 144
гистологическая организация, 145
гистофизиология, 143
клинические аспекты, 144
нейроны и поддерживающие клетки, 141, 142
периферические нервы, 142, 146
Нервное окончание, 126, 130, 149
Нервно-мышечное соединение, 115, 116
Нервные волокна, 145, 146, 260, 264
внутреннего уха, 423
ганглиозные, 146
кортиевого органа, 434
кохлеарные, 430
миелиновые, 126, 146, 148, 149, 152, 156, 158
мякотные, 126, 146, 148, 149, 152, 156, 158
обонятельные, 264
Нерв (ы) (см. также Нервная система; Нервная ткань;
и определённые нервы)
вестибулокохлеарный, 430
зрительный, 416, 420, 422
лицевой, 430
надпочечника, 223
периферический, 146, 158, 160
преддверно-улитковый, 430
слуховой, 415, 417, 423
трахеи, 260
языка, 290
Несахарный диабет, 350
Несегментированный гранулоцит, 100, 105, 106, 109
эозинофильный, 109

Нестероидные гормоны, 216
Нефроны, 345, 346, 349, 354, 356
Нецитозольные белки, 4
Нисходящая ободочная толстая кишка, 299, 304
Нитевидные сосочки, 279, 281, 290
Нитевидные тельца, 340
Ногтевая пластинка, 250
Ногтевое ложе, 250
Ногтевой валик, 250
Ногтевой желобок, 241, 250
Ногти, 236, 237, 242
Норадреналин (норэпинефрин), 214, 218
Нормоциты, 100
Н-полоска, 114, 116, 118, 122, 124
Ньюэль, туннель, 434

О

Обезвреживание, 2, 325
Обкладочные (париетальные) клетки, 298, 300, 303, 310, 312
Область
хряща, 72
электрохимически активная, 51
Облегчённая диффузия, 4
Ободочная кишка, 299, 302, 304, 305, 307, 318, 320, 322, 402
Оболочка
адвентициальная, 164, 169, 170, 172, 174, 176, 178
белочная
женщины, 373, 378
мужчины, 394, 404, 410
внутреннее эпителиальное корневое влагалище, 240, 243
внутренняя, 164, 169, 170, 172, 174, 176, 180
глаза, 419, 426
фиброзная (роговичносклеральный слой), 419
миелиновая, 146, 148, 158, 160
наружное эпителиальное корневое влагалище, 240, 248
обонятельная слизистая, 254, 264
периартериальное лимфатическое влагалище (ПЛВ),
186, 190, 193, 210
сетчатки, 414
собственная, 399
соединительно-тканное влагалище, 240, 248
сосудистая, 419, 422
глазного яблока, 419, 422
средняя, 164, 166, 169, 170, 172, 174, 176, 178
фиброзная, 414, 419
ядра (кариолема), 6, 7, 16, 18
Обоняние, механизм, 256
Обонятельные клетки, 254, 258, 260, 264
Общие пластинки
внутренние, 74, 77, 82, 86
наружные, 74, 77, 80
Общий печёночный проток, 324
Общий покров, 236
гистологическая организация, 240
гистофизиология, 238
клинические аспекты, 239
кожа, 236, 240, 242
производные кожи, 237, 240, 242
Обыкновенная (вульгарная) пузырьчатка, 28
Овальное окно, 417
Овариальный цикл, 377
Овоциты, 367, 373, 376, 378, 380
Овуляция, 368, 370, 377
Однокамерная жировая ткань, 52

Неветвящиеся прямые вены, 362
 Недекальцинированный матрикс костной ткани, 78
 компактный, 75
 Недифференцированные клетки
 крови, 185
 мультипотентные, 99, 101
 плюрипотентные, 99, 101
 лимфоидные (КОЕ-лимф), 101
 миелоидные, 101
 Недостаточность клапана сердца, 168
 Незернистые фолликулярно-звездчатые клетки, 235
 Нейроглия, 144, 226, 420, 426
 Нейрокератин, 142
 Нейролемма, 142
 Нейрон, 141, 142, 166
 двигательный, 120, 142
 чувствительный, 141
 Нейропили, 150
 Нейросенсорная тугоухость, 417
 Нейротензин, 301
 Нейрофиламенты, 160
 Нейроэктодерма, 214
 Нейтрофилы, 54, 57, 98–102, 104, 105, 107, 108, 110, 156
 Нейтрофильный гранулоцит
 гранулы, 101
 метамиелоциты, 106, 109, 113
 миелоциты, 105, 109, 113
 Некроз маточный, 370, 388
 Некротический язвенный гингивит, 277
 Нексусы, 25, 27, 32, 76, 115, 140, 349
 в миометрии, 371
 Непрерывные капилляры, 165
 Нервная система, 141
 Нервная ткань, 141
 вещества нейромедиаторного типа, 144
 гематоэнцефалический барьер, 144
 гистологическая организация, 145
 гистофизиология, 143
 клинические аспекты, 144
 нейроны и поддерживающие клетки, 141, 142
 периферические нервы, 142, 146
 Нервное окончание, 126, 130, 149
 Нервно-мышечное соединение, 115, 116
 Нервные волокна, 145, 146, 260, 264
 внутреннего уха, 423
 ганглиозные, 146
 кортиевого органа, 434
 кохлеарные, 430
 миелиновые, 126, 146, 148, 149, 152, 156, 158
 мякотные, 126, 146, 148, 149, 152, 156, 158
 обонятельные, 264
 Нерв (ы) (см. также Нервная система; Нервная ткань;
 и определённые нервы)
 вестибулокохлеарный, 430
 зрительный, 416, 420, 422
 лицевой, 430
 надпочечника, 223
 периферический, 146, 158, 160
 преддверно-улитковый, 430
 слуховой, 415, 417, 423
 трахеи, 260
 языка, 290
 Несахарный диабет, 350
 Несегментированный гранулоцит, 100, 105, 106, 109
 эозинофильный, 109

Нестероидные гормоны, 216
 Нефроны, 345, 346, 349, 354, 356
 Нецитозольные белки, 4
 Нисходящая ободочная толстая кишка, 299, 304
 Нитевидные сосочки, 279, 281, 290
 Нитевидные тельца, 340
 Ногтевая пластинка, 250
 Ногтевое ложе, 250
 Ногтевой валик, 250
 Ногтевой желобок, 241, 250
 Ногти, 236, 237, 242
 Норэпинефрин (норэпинефрин), 214, 218
 Нормоциты, 100
 Н-полоска, 114, 116, 118, 122, 124
 Ньюэль, туннель, 434

◆ ○

Обезвреживание, 2, 325
 Обкладочные (паристальные) клетки, 298, 300, 303, 310, 312
 Область
 хряща, 72
 электрохимически активная, 51
 Облегчённая диффузия, 4
 Ободочная кишка, 299, 302, 304, 305, 307, 318, 320, 322, 402
 Оболочка
 адвентициальная, 164, 169, 170, 172, 174, 176, 178
 белочная
 женщины, 373, 378
 мужчины, 394, 404, 410
 внутреннее эпителиальное корневое влагалище, 240, 243
 внутренняя, 164, 169, 170, 172, 174, 176, 180
 глаза, 419, 426
 фиброзная (роговичносклеральный слой), 419
 миелиновая, 146, 148, 158, 160
 наружное эпителиальное корневое влагалище, 240, 248
 обонятельная слизистая, 254, 264
 периартериальное лимфатическое влагалище (ПЛВ),
 186, 190, 193, 210
 сетчатки, 414
 собственная, 399
 соединительнотканное влагалище, 240, 248
 сосудистая, 419, 422
 глазного яблока, 419, 422
 средняя, 164, 166, 169, 170, 172, 174, 176, 178
 фиброзная, 414, 419
 ядра (кариолема), 6, 7, 16, 18
 Обоняние, механизм, 256
 Обонятельные клетки, 254, 258, 260, 264
 Общие пластинки
 внутренние, 74, 77, 82, 86
 наружные, 74, 77, 80
 Общий печёночный проток, 324
 Общий покров, 236
 гистологическая организация, 240
 гистофизиология, 238
 клинические аспекты, 239
 кожа, 236, 240, 242
 производные кожи, 237, 240, 242
 Обыкновенная (вульгарная) пузырьчатка, 28
 Овальное окно, 417
 Овариальный цикл, 377
 Овоциты, 367, 373, 376, 378, 380
 Овуляция, 368, 370, 377
 Однокамерная жировая ткань, 52

Однослойный кубический эпителий, 29, 34
Однослойный плоский эпителий, 29, 34
Однослойный цилиндрический эпителий, 29, 34, 62
Однослойный эпителий, 25, 26, 33
Одонтобласты, 277, 278, 280, 284, 288
Одонтогенез (развитие зуба), 277, 279
Ожирение, 52
Окаймлённые клатрином пузырьки, 2, 4, 8
Окислительные ферменты, 2
Окно
 овальное, 417
 улитки, 415
Околососковый кружок, 369, 375, 392
Околоушные слюнные железы, 275, 323, 325, 327
Околощитовидная железа, 214, 218, 219, 220, 222, 228
 клинические аспекты, 218
Окончания
 нервные, 137
 чувствительные, 141
Окончатые капилляры, 164, 167, 173
Окончатые мембраны, 174
Окостенение
 интрамембранозное, 81
 эндохдральное, 78, 90, 92
Оксид азота, 167
Оксидаза D-аминокислот, 3
Оксидаза, микросомальная смешанная функция, 325
Окситоцин, 213, 221, 371
Оксифилы, 214, 219, 220, 228
Оксифильные нормоциты, 100, 105, 109, 112
Олигодендроглия, 142, 145
Олигомукоидные клетки, 299
Опсин, 416
Орган чувств (см. Ухо; Глаз)
Органеллы, 7
Ортодромное распространение, 143
Осмолярность, 348, 349
Осмотическое давление коллоидного раствора, 349
Основная секреция, 1
Основные клетки (см. Главные клетки)
Остаточные тельца, 2, 4, 8
Остеобласты, 57, 73–76, 78, 79, 81, 86, 88, 90, 92, 95
Остеогенез, 74
Остеогенные клетки, 73, 74, 75, 77
Остеогенный слой надкостницы, 74, 75, 77
Остеогенный слой периоста, 74, 75, 77
Остеоид, 77, 86, 88, 92
Остеокласты, 57, 73, 74, 76, 78, 79, 88, 92, 96
Остеоны, 73, 74, 77, 78, 80, 86, 88, 294
Остеопороз, 76
Остеоциты, 57, 73–76, 78, 86, 88, 92, 110
Острая почечная недостаточность, 350
Островки Лангерганса, 323, 325, 327, 330, 334, 344
Островки мозжечковые, 145, 152
Острота зрения, 416, 417
Острый гломерулонефрит, 350
Отверстие улитки, 415, 418, 430
Отверстие верхушки корня зуба, 280
Ответ по принципу «всё или ничего», 143
Отёк, 52
Отоконии, 415, 417
Отолитовая мембрана, 415, 417, 421
Отолиты, 415, 417
Отросток
 фаланговый, 434

 цилиарный, 424
Отслойка сетчатки, 417
Очаг окостенения
 центр
 вторичный, 74, 78, 81, 90
 первичный, 74, 78
 эпифизарный, 76, 81, 90

П

Палочки и колбочки (фоторецепторы), 414, 416, 420, 426, 428
Палочки, синтезирующие родопсин, 414, 417
Палочкоядерные эозинофилы (эозинофильные палочкоядерные гранулоциты), 109
Палочкоядерный гранулоцит, 100, 105, 106, 109
Панкреатическая липаза, 298, 300, 325
Паравентрикулярные гипоталамические ядра, 213, 221
Паракератоз, 25
Паракринные гормоны, 300
Парасимпатическая нервная система, 141
Паратгормон, 214, 216, 217
Парафолликулярные клетки, 219, 222, 228
Паренхима, 26, 30
 предстательной железы, 400
Париетальные (обкладочные) клетки, 300, 303, 310, 312, 298
Париетальный листок
 плевры, 256
 почки, 351, 355, 358, 361
Пассивный транспорт, 4
Паутинная оболочка, 141, 145, 150
Педикулы, 346, 348, 355, 360, 361
Пейеровы бляшки, 195, 200, 299, 302, 304, 316
Пепсин, 298, 300, 302
Пептид
 вазоактивный интестинальный, 301
 желудочный ингибирующий, 298, 301
Пептидаза проколлагена, 51
Пептидные связи, 4, 9
Первичная кость, 74
Первичный приносящий конец, 160
Переваривание, 297, 300
 внутриклеточное, 2
Перевернутые клетки (клетки Мартинонни), 146, 154
Перегородка (септа)
 межалвеолярная, 255, 256, 259, 262, 272
 печени, 336
 поджелудочной железы соединительнотканная, 326, 327
 селезёнки, 210
 соединительнотканная, 60
 спинального ганглия, 146
 тимуса, 208
 яичка, 394, 399
Передние корешки, 156
Передние рога, 145, 150
Передняя камера глаза, 414, 416, 424
Перепончатый канал улитки, 415, 417, 418, 421, 430, 432, 434
Перепончатый лабиринт, 415
Перехват Ранвье, 142, 146, 148, 149, 158
Переходная зона губ, 278
Переходная зона эпителия, 25, 26, 31, 36
 мочевого пузыря, 347, 364
Перешеек маточной трубы, 376
Периаксиальное пространство, 130
Перианальные железы, 305

- Периартериальное лимфатическое влагалище (ПЛВ), 186, 190, 193, 210
- Перикарион, 141, 145, 149, 150
- Перилимфа, 415, 417, 418, 421, 430
- Перимизий, 114, 121, 122
- Периневрий, 142, 146, 148, 158
периферический нерв, 158
- Перинуклеолярный хроматин (хроматин, связанный с ядрышком), 18
- Периостальная сосудистая почка, 78, 81
- Перитеноний, 60
- Периферическая нервная система, 141
- Периферические нервы, 142, 146, 148, 158, 160
- Перициты, 49, 164, 167, 170
- Перлакан, 49
- Перфорины, 188, 189, 198
- Перфорированные капилляры, 164, 165, 167, 173
- Песочное тельце (мозговой песок), 215, 220, 232
- Пестля (и)
Генле, 345, 346, 348, 349, 351, 354, 356, 362
капилляра (ов), 240, 244, 246
- Печёночная артерия, 331, 336
- Печёночная триада, 328
- Печень, 323, 325, 327, 331, 336, 338, 342
- Пещеристое тело, 400, 402
- Пигментные клетки, 416, 420, 424
- Пигментный эпителий, 416
- Пилорическая железа, 300, 303, 312
- Пилорический отдел желудка, 298, 303
- Пилорический сфинктер, 304
- Пинеалоциты, 215, 218, 220, 222, 232
- Пиноцитоз, 1
- Пирамидальные клетки, 154
- Пирамидный слой, 146
- Пирамиды, 345, 346
почечные, 345, 346, 351
- Питуитарная железа (см. также Гипофиз)
задняя доля и воронкообразный стебель, 212, 213, 219
клинические аспекты, 218
нейральная доля, 213, 219
передняя доля, 212, 213, 219
промежуточная часть, 212, 213, 219
туберальная часть, 212, 219
- Питуициты, 213, 219, 226
- Пищеварительная система (см. также отдельные структуры)
железы, 323, 325, 327, 332 (см. также отдельные железы)
клинические аспекты, 326
пищеварительный тракт, 297–322
ротовая область, 275–295
- Пищеварительный тракт, 297–322 (см. также отдельные структуры)
аппендикс, 304, 318
гистологическая организация, 303
гистофизиология, 300
кишка
толстая, 299, 301, 304, 307
тонкая, 298, 300, 301, 304, 306
клинические аспекты, 302
лимфоидная ткань кишечной трубки (ЛТКТ), 195, 301
области, 298
переваривание и всасывание, 302
слои стенки кишечника, 303
червеобразный отросток, 304, 318
- Пищевод, 298, 303, 308, 310
- Пищеводное отверстие, 302
- Пищеводно-желудочное (кардиоэзофагеальное) соединение, 302
- Пищеводные железы, 298, 303
- Плазматические клетки, 49, 54, 57, 62, 102, 103, 178, 185, 188, 189, 192, 193, 194, 196, 197, 200, 204, 210, 264, 301, 316
- Плазмобласты, 200, 202
- Плазмолемма (мембрана клетки), 1, 6, 197
- Пластинка (мембрана) (см. также определённые типы)
базальная, 28, 29, 49 (см. также Базальная мембрана)
вставочная, 74, 77, 78, 86
гиалиновой хрящевой ткани, 270
зубная, 280, 288
костная, 86
наружная общая, 80
спиральная, 432, 434
эндостальная, 80
надсосудистая, 419, 424
наружная, 136
ногтевая, 237, 241, 250
тарзальная, 420, 428
хориальная, 374, 377
эластическая, 258
внутренняя, 169, 174, 176, 172
наружная, 169, 172, 174, 176
эпифизарная (роста), 76, 79, 81, 90
- Пластинчатые тельца, 263
- Пластины гиалиновой хрящевой ткани, 270
- Плацента, 368, 370, 374, 377, 390
- ПЛВ (периартериальное лимфатическое влагалище), 186, 190, 193, 210
- Плевра
висцеральный листок, 256
- Плексиформный слой сетчатки, 420
- Плоский эпителий, 25, 26, 33
многослойный, 29, 34
неороговевающий, 29, 34
однослойный, 29, 34
ороговевающий, 29, 34
роговицы, 424
- Плоскоклеточный рак кожи, 239
- Плотная неоформленная соединительная ткань, 48, 50, 55, 60
- Плотная оформленная соединительная ткань, 48, 50, 55, 60, 62
- Плотное пятно, 346, 355, 356, 358
- Плотное соединение, 40, 136, 165, 182, 252, 342, 394
- Плотные тельца, 136, 412
- Плюрипотентные стволовые клетки крови, 49, 99, 101
- Пневмоциты I/II типов, 255, 259, 261, 263, 272, 274
- Поверхностные всасывающие клетки, 301, 314
- Пограничная мембрана
внутренняя глиальная, 420, 426, 428
наружная глиальная, 420, 426, 428
- Пограничные клетки, 434
- Подвздошная кишка, 304, 316
- Подглоточная полость, 255, 264
- Поддерживающие клетки, 254, 264, 281, 294, 418, 421
- Поджелудочная железа, 323, 325, 327, 330, 334
экзокринная часть, 325, 327, 334
эндокринная часть (островки Лангерганса), 327, 330, 334
- Подкапсульный синус лимфатического узла, 202, 206
- Подоциты, 345, 346, 348, 350, 355, 358, 360, 361
- Подслизистая основа, 292

- влагища, 374
 двенадцатиперстной кишки, 314
 желудка, 304
 кишки
 толстой, 305
 тонкой, 298, 304
 мочевого пузыря, 352
 пищевода, 298, 303, 308
 трахеи, 258, 266
- Подчелюстные слюнные железы, 29, 46, 327, 332
 Подъязычные слюнные железы, 29, 46, 275, 327, 332, 340
 Поздние эндосомы, 2, 4, 8
 Покоящееся ядро, 16
 Покровная мембрана, 421, 423, 434
 Покровные слизистые клетки, 300, 306, 310, 312
 Покровные эпителии, классификация, 25, 26
 Полидипсия, 326, 350
 Полипептиды, 299
 Полисомы, 4, 9
 Полиурия, 326
 Полифагия, 326
 Полихроматофильные нормоциты, 105, 109, 112
 Половая система
 женская, 367–393 (*см. также отдельные структуры*)
 мужская, 394–413 (*см. также отдельные структуры*)
 Половой член, 395, 397, 398, 400, 402, 410
 головка, 402
 Половые пути
 женщины, 374
 мужчины, 394
 Полость
 грудная, 256
 костномозговая, 73, 74, 80, 86, 90, 92
 млечные синусы, 377
 носа, 254, 258, 260, 264
 подглоточная, 254
 подкапсульные синусы лимфатического узла, 189–183
 Рокитанского–Ашоффа, 328
 рта, 275–295, 288, 292
 среднего уха, 414, 417, 421
 Полудесмосомы, 27, 28, 29, 32
 Полулунные каналы, 417, 421, 423
 Полулунное белковое, 178, 332
 Полулунные клапаны, 166
 Поперечная ободочная кишка, 299, 304
 Поперечнополосатая мышца, 117, 136
 Пора (ы), 9
 комплекс ядерной, 3
 Кона, 255
 межальвеолярные, 255
 Порок сердца, 168
 Портальная область, 328, 336
 Портальная система гипофиза, 203
 Потенциал действия, 143
 Потенциал покоя, 141
 Потовые железы, 236, 237, 240–243, 246, 248, 250, 278, 368, 369, 375
 апокриновые, 242, 248, 305
 экринные, 237, 242, 243, 248
 Потовые протоки, 241, 243
 Почечная недостаточность острая, 350
 Почечное тельце (тельце Мальпиги), 345, 355, 356, 358
 Почечные камни, 350
 Почечные сосочки, 346, 349, 351, 354
 Почка симпластотрофобласта, 390
- Почка, 345, 348–351, 356
 Поясок сцепления, 25, 32
 Преддверие
 внутреннего уха, 417, 430
 гортани, 255, 258, 264
 рта, 275
 Предсердно-желудочковый узел (АВ-узел), 164, 166
 Предстательная железа, 395, 398, 400, 410
 аденокарцинома, 397
 доброкачественная гипертрофия, 397
 Прекапиллярные артериолы, 164, 166, 173
 Прекапиллярные сфинктеры, 164, 173
 Препроколлаген, 51
 Пресинаптическая мембрана, 143
 Придаток яичка, 397, 399, 402, 406, 408, 412
 Призматические клетки, 301, 304, 307, 314, 318, 320, 362
 предстательной железы, 400
 Примордиальные фолликулы, 367, 373, 376, 378
 Приносящая артериола клубочка, 345, 346, 351, 354–356, 358
 Приносящие лимфатические сосуды, 185, 192, 202
 Причальный белок, 1, 5
 Прогестерон, 367, 370, 371, 377
 Продольный слой мышц, 310, 386
 верхний, 290
 нижний, 290
 Прозрачная зона, 367, 373, 376, 378, 380
 Производные кожи, 240
 Проколлаген, 51
 Проксимальные извитые канальцы, 351, 354–356, 358
 Пролактин, 367
 Пролин, 51
 Промежуточное пространство между ЭПС и аппаратом
 Гольджи, 2, 7
 Промежуточные филаменты, 136
 Промиелоциты, 100, 105, 109, 113
 Проницаемость, 167
 Пропептиды (телопептиды), 51
 Просвет, 12
 альвеол молочной железы, 375, 392
 артерии, 169
 бронха, 259, 270
 волосного фолликула, 240, 246, 248
 гортани, 254
 двенадцатиперстной кишки, 302, 314
 желудка, 300, 310
 маточной трубы, 382, 384
 мочевого пузыря, 10
 мочеточника, 351, 364
 пищевода, 297, 303, 308
 семенного канальца, 394
 семенного пузырька, 408
 сосуда, 170, 174, 178
 толстой кишки, 318, 322
 тонкой кишки, 14, 316
 трахеи, 255, 266
 Простагландин E₂, 189
 Простагландины, 371
 Простатические конкреции, 395, 400, 410
 Простатоспецифический антиген, 397
 Простаглицлины, 167
 Простая диффузия, 4
 Пространство •
 аксиальное, 130
 боуменово, 346, 348, 351, 355, 356, 358, 361
 Диссе, 328, 331, 338, 342

- заднее глаза, 426
 матричное, 1, 7
 межворсинчатое, 390
 межмембранное, 1, 7
 мочевоe, 346, 348, 351, 355, 356, 358, 361
 периаксильное, 130
 семенных канальцев, 394, 399, 400
 туннель Ньюэля, 436
 улитковый проток, 436
 эмалевоe, 280
- Протеасомы**, 2
Протеогликианы, 49, 72, 75, 85
Противоточно-множительная система, 349
Противоточно-обменная система, 350
Проток (и) (трубочка)
 альвеолярный ход, 255, 259, 272
 Беллини, 345, 346, 351, 362
 вставочный, 33, 334
 Геринга, 328
 дуоденальный, 301
 желобоватого сосочка, 279, 281, 290, 292
 жёлчный, 326, 328, 330, 331, 336
 исчерченный, 30, 33, 325
 лактирующие, 375, 392
 междольковый, 327, 332
 млечный, 369, 375, 392
 молочной железы, 375
 общие печёночный, 328
 перепончатый канал улитки, 415, 417, 418, 421, 430, 432, 434
 половые мужчины, 394
 полукружный канал, 417, 421
 потовой железы, 44, 237, 241
 придатка яичка, 395, 399, 406, 408
 сальной железы, 241, 243
 секреторный, 44
 семявыносящий, 400, 402
 слюнная трубка, 327
 собирательная, 345, 346
 сосочковый почки, 345
 терминальный межальвеолярный, 372
 эндолимфатический, 418
- Протонные насосы**, 2, 4
Протоплазма, 1, 6
Профаза, 16
Прямая часть, 346, 356
Прямые канальцы, 399, 406
Прямые сосуды, 350, 351, 362
Псевдомногослойные эпителии, 25, 26
Псевдоподии, 217
Псевдоуниполярные нейроны, 149, 156
Псориаз, 239
Пузырь мочевоy (см. Мочевоy пузырь)
Пузырьки
 матриксные, 75
 окаймлённые клатрином, 2, 4, 8
 перенос, 2, 7, 23
 пиноцитозные, 160, 167, 173, 182
 семенные, 395, 398, 400, 408
 сжатие, 22, 23
 синаптические, 143
 содержащие тирозиназу, 238
- Пульпа**
 зуба, 278, 280, 284, 288
 селезёнки, 186, 190, 193, 196, 210
 Пульпарная камера, 284
 Пульпарные тяжи селезёнки, 186
 Пуловина, 58
Пуркинье
 волокна, 115, 118, 138, 140
 клетки, 10, 118, 145, 152
 ядро, 152
Пучки коллагеновых волокон, 50, 54, 55, 60, 64, 77, 278, 279, 292, 294
Пучки, 148
 аксонов, 148
 Гиса, 163, 164, 166
 эмали, 284
Пучковая зона, 214, 220, 222, 230, 232
Пылевые клетки, 255, 259, 272
Пятна мешочков внутреннего уха, 415, 421
Пятно, 416
- Р**
- Равновесие статическое**, 417
Радужка, 414, 419, 420, 422, 424
Разветвление дендритов древовидное, 145
Разветвлённая альвеолярная голокриновая железа, 241, 243
Развитие зуба (одонтогенез), 277, 279
Развитие кости непосредственно из мезенхимы, 78, 88
Развитие опухоли, 28
Рак
 кожи, 239
 почки, 350
 предстательной железы, 397
 шейки матки, 371
 эндометрия, 371
 яичка, 397
Ранние эндосомы, 2, 4
Рапаппорта ацинус печёночный, 328
Расслабление мышцы, 117
Реаранжировка генов, 191
Регулируемая секреция, 1
Резистентность к инсулину, 326
Релаксин, 370
Ренин, 300, 349, 358
Реснитчатые клетки, 14–15
 эпидидимальные, 399, 412
Реснитчатый эпителий, 419
Реснички, 14, 25, 29, 34, 38
 обонятельные, 256, 264
 трахеальные, 259, 260, 268
Ресничная часть, 419, 420
Ресничное (цилиарное) тело, 414, 416, 419, 420, 424
Ресничные железы, 420, 428
Ресничные мышцы, 419
Респираторные бронхиолы, 255, 259, 270
Ретикулофиброзная костная ткань, 74
Ретикулоциты, 100, 105, 109, 112
Ретикулум (сеть)
 звёздчатый, 288
 саркоплазматическая, 114, 115, 117, 120, 124
 эндоплазматическая (см. Шероховатая ЭПС; Гладкая ЭПС)
Ретикулярная пластинка, 27
Ретикулярная соединительная ткань, 50, 55, 58
Ретикулярные волокна, 51, 55, 58, 62, 114, 186, 192, 193, 194
 селезеночные, 210
Ретикулярные клетки, 55, 58, 110, 186, 187
 тимуса, 190, 194, 208

- Ретиналь-1 (альдегид витамина А), 416
 Рефлекс молокоотдачи, 372
 Рефрактерный период, 143
 Рецепторно-опосредованный эндоцитоз, 1, 4, 8
 Рецептор (ы), 4, 8
 альдостерона, 349
 ацетилхолиновый, 143
 гормона, 216
 рианодиновые (кальциевых каналов), 116
 Т-клеточный, 188, 197, 194
 трансферриновый, 144
 чувствительный к дигидропиридину, 116
 Рециркулирующие эндосомы, 2, 8
 Решётчатое поле, 345, 351, 354, 362
 Ррианодиновые рецепторы (кальциевых каналов), 116
 Рибосомы, 1, 3, 6, 20, 22
 Рибофорины, 1, 5
 Рилизинг фактор, производимый эндотелием, 167 (*см. также* Оксид азота)
 Рога
 вентральные (передние), 145, 150
 дорсальные (задние), 145, 150
 Роговица, 416, 417, 419, 422, 424
 Роговичносклеральный слой (фиброзная оболочка глаза), 414, 419
 Роговой слой, 240, 242, 244, 246, 250
 Родопсин, 414, 416
 Рост
 аппозиционный, 77
 интерстициальный, 72, 77
 Ротовая область, 275–295
 гистологическая организация, 278
 гистофизиология, 277
 клинические аспекты, 277
 слюнные железы, небо и миндалины, 275
 Рыхлая волокнистая соединительная ткань, 48, 49, 54, 55, 58, 60, 62
- С**
- Сальные железы, 49, 236, 237, 240–243, 246, 248
 глаза, 417
 Сарколема, 114–116, 118, 120, 122, 126, 136, 138, 143
 Саркомер, 110, 117, 120, 122, 124, 120, 130
 Саркоплазма, 114, 115, 118, 119
 Саркоплазматическая сеть, 114–116
 Саркосомы, 114
 Свертывание, 98, 99
 Светлая пластинка, 24, 182
 Светлые клетки, 241, 292
 потовой железы, 243
 Светлый меромиозин, 116
 Связки
 периодонта, 280, 286, 294
 поддерживающая, 424, 428
 собственная яичника, 376
 спиральная, 432, 434
 широкая, 376, 382
 Секрет сальных желез, 241, 246, 248
 Секретин, 298, 301, 323
 Секреторные гранулы, 3, 6
 Секреторные единицы, 237
 Секреторные клетки, 14, 384
 Секреторные протоки, 44
 Секреция, 44
- основная, 1
 регулируемая, 1
 спонтанная, 1
 Селезёнка, 186, 190, 193, 195, 196, 210
 Селезёночная перегородка, 210
 Селезёночные пульпарные тяжи Бильрота, 193, 210
 Селезёночные синусоиды, 210
 Семенные канальцы, 399, 404, 406
 Семенные пузырьки, 395, 398, 400, 408
 Семявыносящий проток, 395, 397, 400, 402, 408
 Сенсорная рецепция, 27
 Сенсоэпителиальные волосковые клетки, 415, 417, 418, 421, 438
 Септа (перегородка)
 межальвеолярная, 255, 256, 259, 262, 272
 печени, 336
 поджелудочной железы соединительнотканная, 326, 327
 селезёнки, 210
 соединительнотканная, 60
 спинального ганглия, 146
 тимуса, 208
 яичка, 394, 399
 Серая комиссура, 145, 150
 Сердечная мышца, 115, 118, 121, 138, 140, 170
 Сердце, 163, 166, 170, 180
 гистологическая организация, 169
 клинические аспекты, 168
 Серое вещество, 145
 мозжечка, 145, 152
 спинного мозга, 150
 Серозная оболочка
 двенадцатиперстной кишки, 314
 желудка, 304
 жёлчного пузыря, 328
 матки, 374
 пищеварительного тракта, 297
 пищевода, 308
 пузыря, 350
 тонкой кишки, 304
 яичника, 378
 Серомукозные железы, 193, 258, 264, 266
 Серотонин, 164, 167, 301
 Сеть (и)
 альвеолярная капиллярная, 262
 альвеолярная эластичная, 262
 гребешков, 282, 292
 ретикулум звёздчатый, 288
 саркоплазматическая, 114, 115, 117, 120, 124
 эндоплазматическая (*см.* Шероховатая ЭПС; Гладкая ЭПС)
 эластических волокон, 262
 яичка, 399, 406
 Сетчатая зона, 214, 220, 222, 230, 232
 Сетчатка, 414, 416, 417, 419, 420, 422, 426
 Сетчатый слой, 237, 240, 242, 244, 246
 Сигмовидная ободочная кишка, 299, 304
 Сигнальная гипотеза, 4, 5
 Сигнальная пептидаза, 5
 Сигнальные молекулы, 4
 Симпатическая нервная система, 141
 Симпатические ганглии, 156
 Симпластотрофобласт, 374, 390
 Синапсы, 142, 143, 152
 Синаптическая щель, 115

- Синаптические пузырьки, 143, 152
- Синдекан, 277
- Синдром
 Вискотта–Олдрича, 190
 гиалиновых мембран, 257
 Гийена–Барре, 144
 Марфана, 52
- Синтез коллагена, 51
- Синтез РНК, 3
- Синусно-предсердный узел (СА-узел), 163, 170
- Синусоидные капилляры, 165, 167, 213, 173
- Синусоиды, 165
 гипофиза, 213, 224
 лимфатический узел, 190, 192, 202, 204
 печени, 323, 328, 331, 336
 селезеночный, 210
- Системная красная волчанка (СКВ), 52
- Системы мессенджера, 4
 вторичного, 212, 216
- Скелетная мышца, 114, 118, 121, 122, 124
- Скелетномышечные волокна, 120
- Складки
 голосовые, 258, 264
 желудка, 298
 постсинапса, 126, 143
- Склера, 419, 422, 424, 426
- Скольжение филаментов модели мышечного сокращения, 116
- Слезная железа, 420, 426, 428
- Слепая кишка, 304
- Слепое пятно, 416
- Слизистая оболочка
 альвеолярного возвышения, 272, 286
 бронха, 258
 влагалища, 374, 390
 жевательная, 274
 желудка, 298, 300, 303, 306, 310
 нёба, 294
 обонятельная, 254, 264
 пищеварительного тракта, 297
 пищевода, 298, 303, 308
 полости рта, 275
 семенного пузырька, 400, 408
 тонкой кишки, 298, 304
 трахеи, 258
- Слизистая соединительная ткань, 48, 49, 54, 58
- Слизистые клетки, 38, 340
 желудка, 312
 щечные, 298, 300, 303, 312
- Слизистый ацинус, 33, 327
- Слой (и) (*см. также* Пластинка)
 базальный эндометрия, 368, 370, 374, 380
 базальный эпидермиса, 242, 250
 блестящий, 240, 242, 244, 246
 Генле, 243
 гиалиновый Хоупвелла–Смита, 294
 зернистый, 236, 237, 240, 242, 244
 внешний, 152
 внутренний, 146, 152, 154
 клетки Беца, 146
 мальпигиев, 236
 молекулярный, 145, 152, 154, 178
 одонтобластов, 284, 288
 париетальный почечный, 351, 355, 358, 361
 пирамидный, 146, 154
 промежуточный, 288
 роговицы, 419, 424
 сетчатый, 237, 240, 242, 244, 246
 ганглионарный, 420, 426, 428
 пигментный, 420, 424, 426
 ядерный, 420
 сосочковый, 237, 240, 241
 сосудистый миометрия, 386
 фиброзной оболочки, 414, 419
 функциональный маточный, 368, 370, 374, 386, 388
 Хаксли, 240, 243
 шиповатый, 237, 240, 242, 244, 246
- Слуховая (евстахиева) труба, 414, 421
- Слуховой нерв, 415, 417, 423, 432, 434
- Слуховые косточки, 414, 417, 421, 423, 430
- Слюнные железы, 33, 275, 276, 278, 281, 290, 292, 323, 325, 327, 332
- Собирательные трубочки, 349, 351, 354, 356, 362
- Собственная пластинка слизистой оболочки, 264
 бронхиолы, 270, 272
 влагалища, 368, 374, 382, 390
 двенадцатиперстной кишки, 314
 желудка, 303, 310, 312
 желчного пузыря, 324, 328
 кишечника, 304, 305, 314, 316
 маточной трубы, 384
 мочевого пузыря, 347, 352, 364
 мочеиспускательного канала, 399
 нёба, 292
 пищевода, 303, 308
 семенного пузырька, 408
 семявыносящего протока, 395, 397, 400, 402, 408
 трахеи, 266
- Собственная связка яичника, 376
- Соединение
 аноректальное, 318
 дентино-эмалевое, 284, 286
 нервно-мышечное, 115–117, 126, 128
 пищеводно-желудочное, 318
 плотное, 136, 346
 цементно-эмалевое, 284
 щелевидное (нексус), 76, 416
 эпителиальное, 38
- Соединительная ткань, 12, 13, 48
 ареолярная, 48, 50, 54, 58
 вилочковой железы, 187
 внеклеточный матрикс, 48, 51
 гистологическая организация, 54
 собственно соединительная ткань, 51
 гистофизиология, 51
 гладкой мышцы, 134
 губы, 278
 двенадцатиперстной кишки, 297
 дермы, 237
 желудка, 297, 303
 желчного пузыря, 328
 зародыша, 82
 инфильтрированная лимфоцитами, 200
 клетки, 57
 клинические аспекты, 52
 коллагеновая, 55, 60
 маточной трубы, 374
 мезенхимная, 48, 49, 54
 миндалин, 192, 193, 204
 молочной железы, 375, 392

- мочеиспускательного канала, 401
надпочечника, 214
нёба, 279, 292, 294
околощитовидной железы, 219, 228
пищевода, 298
плотная неоформленная, 48, 50, 55
плотная оформленная, 48, 50, 55
 коллагеновая, 55, 60
 эластическая, 55, 62
ретикулярная, 48, 49
рыхлая, 48, 50, 54, 58
семенного пузырька, 408
скелетной мышцы, 118
слёзной железы, 420
слизистая, 48, 49, 54
слюнной железы, 327
сосудистого сплетения, 146, 158
субэндотелиальная, 163
типы, 48
эндоневрия, 146
языка, 279, 290
яичка, 399, 404
яичника, 367, 373
- Соединительноканное влагалище, волосяной фолликул, 240
- Соединительноканальные капсулы, 44, 48, 50
- Соединительноканальные перегородки поджелудочной железы, 334
- Соединительноканальные элементы, 10
- Соединительные комплексы, 27, 30
- Соединительные ножки, 116, 212
- Созревание фолликула, 367
- Сокращение мышцы, 115
- Сома, 12
 ганглиозная, 156
- Соматическая нервная система, 141
- Соматостатин, 298, 301
- Соматотропин, 213
- Соматотропоциты, 234
- Сосок, 369, 375, 392
- Сосочки, 236, 237, 240
 дермы, 236, 237, 240, 242, 244
 почки, 351, 362
 языка
 грибовидные, 279, 281
 желобоватые, 279, 281, 290, 292
 листовидные, 279, 281
 нитевидные, 279, 281, 290
- Сосочковые протоки, 345, 362
- Сосочковый слой, 240–242, 244
- Сосудистая оболочка, 404, 414, 419, 422, 426
 глазного яблока, 419, 422
- Сосудистая полоска, 421, 432
- Сосудистая система (см. также Кровеносные сосуды)
 артерии, 164, 166, 169
 артериолы, 166, 169
 венулы, 170
 вены, 164, 167, 170
 капилляры, 164, 167, 170
 клинические аспекты, 168
 лимфатических сосудов, 168 (см. также Лимфоидная ткань)
- Сосудистое сплетение, 146, 158, 240
 соединительная ткань, 158
 эпителий, 240
- Сосудистый полюс почки, 355, 358
- Сосудорасширяющие вещества, 164
- Сосуды
 дуговые, 345, 356
 междольковые, 345, 356
 сосудов, 164, 166, 169, 172, 174, 176
- Сперма, 395
- Сперматиды, 402
 гаплоидные, 394, 399
- Сперматогенез, 394, 396, 402
- Сперматогония, 394, 396, 402, 404
- Сперматоциты, 394, 396, 399, 402
- Спермии, 394, 396, 397, 399, 402
- Спермиогенез, 396, 397, 402
- Специфические гранулы, 100, 104, 105
- Спинной мозг, 145, 148–150
- Спинномозговая жидкость, 158, 141, 146
- Спиралевидные (извитые) артерии, 370, 397
- Спиральная борозда, 423
- Спиральная пластинка костная, 432
- Спиральная связка, 432
- Спиральные артерии, 373
- Спиральный ганглий, 423, 430, 432
- Спиральный кортнев орган, 418, 421, 423, 432
- Спиральный лимб, 432, 434
- Сплетение
 корня волоса, 242, 243
 межмышечное нервное Ауэрбаха, 303–305, 314
 сосудистое, 146, 158, 240
- Спонгиоциты, 214, 220, 230, 232
- Среднее ухо, 420, 421
- Средостение яичка, 406
- Стадия Гольджи, спермиогенез, 403
- Стартовый кодон, 4, 9
- Статическое равновесие, 414, 417, 421
- Стволовая клетка
 крови, 185
 мультипотентная, 99, 101
 плюрипотентная, 99, 101
 кроветворная, 57
 лимфоидная (КОЕ-лимф), 101
 миелоидная, 101
- Створка клапана, 180
- Стекловидное тело, 414, 422, 426
- Стекловидные мембраны, 243, 248
- Стереоцилии, 14, 25, 27, 29, 400, 408, 417
 семенные пузырьки, 400, 408
- Стержень, 430
 волоса, 242, 243
- Стероидные гормоны, 216
- Столбы
 Бертена, 351
 нейрональные, 142
- Строма
 матки, 388, 386
 предстательной железы, 400
 роговицы, 419
 семенных канальцев, 406
 яичек, 399, 404
 яичника, 378, 382, 373
- Субарахноидальное пространство, 150
- Субъединицы рибосомы, 9
- Субэндотелиальная соединительная ткань, 126
- Супраоптические гипоталамические ядра, 213, 221
- Сухожильный орган Гольджи, 115
- Сфинктер

мочевого пузыря, 352
пидорический, 304
прекапиллярный, 166, 173
суживатель зрачка, 416
Сыворотка, 98
Сывороточный тимусный фактор, 191

❖ Т

Тарзальная пластинка, 420, 428
Твёрдая мозговая оболочка, 141, 150
Твёрдое небо, 292, 294
Тека-лютеиновые клетки, 380, 382
Тело
 стекловидное, 414, 422, 426
 шишковидное, 212, 214, 218, 220, 222, 232
 эректильное, 397, 410
 двигательное, 141
 мультиполярное, 141
 нейронов спинного мозга, 146, 150, 156
 постганглионарное, 214, 218, 223
Телопептиды (пропептиды), 51
Тельце
 базальное, 38
 Гассала, 187, 194, 196, 208
 Калла-Экснера, 373, 378
 Мальпиги (почечное), 345, 355, 356, 358
 Мейсснера, 240, 242, 250
 Ниссля, 12, 145, 149
 нитевидное, 340
 остаточное, 2, 4, 8
 плотное, 136
 реснитчатое (цилиарное), 419, 424
 срединное, 16
 тимическое, 208
 Фатера-Пачини, 240, 242, 250
 Херринга, 213, 219, 226
 цилиарное (реснитчатое), 419, 424
Темная пластинка, 51, 182
Тёмные клетки, 241, 243, 248, 252, 272, 292
Тенасцин, 51
Терминальное гликозилирование, 5
Терминальные артериальные капилляры, 186, 190
Терминальные артериолы, 166
Терминальные бронхиолы, 255, 259
Терминальные межальвеолярные протоки, 372
Терминальные пластинки, 27
Терминальные цистерны, 120
Тест на альфа-фетопротейн, 397
Тестостерон, 394
Тимические тельца, 187, 194, 196, 208
Тимозин, 191
Тимоциты, 194, 192
Тимус, 187, 190, 193, 195, 196, 208
Тимусзависимые антигены, 188
Тиреоглобулин, 213, 217
Тиреоидный гормон, 213, 214, 216, 217
Тиреотропный гормон (ТТГ), 213, 370
Тиреотропциты, 234
Тирозин, 216, 217, 238
Титин, 115
Тканевой тромбопластин, 101
Ткань
 гематопоезическая, 110, 112
 жировая, 48, 52, 53, 55, 60, 202, 221, 230

лимфоидная (см. Лимфоидная ткань)
надсклеральная, 424
нервная, 141, 162
соединительная (см. Соединительная ткань)
Толстая кишка, 299, 302, 304, 305, 307, 318, 320, 322, 402
Тонкая кишка, 298, 300, 301, 304, 306, 318
Тонкие филаменты, 3, 14, 32
Тошная кишка, 304, 316
Трабекулы, 73, 74, 88, 90
 костные, 74, 78, 88, 90, 95
 лимфатического узла, 192, 196, 202, 204
 селезёнки, 210
 шишковидного тела, 232
 щитовидной железы, 228, 232
 эпифиза, 232
Тракт
 гипоталамо-гипофизарный, 213
 нейрональный, 142
Транспорт
 активный, 144
 опосредуемый рецепторами, 144
 пассивный, 4
Транспортные пузырьки, 2, 23
Транс-сеть аппарата Гольджи, 2, 7, 9, 23, 51
Трансферриновые рецепторы, 144
Трахея, 258, 266
Третичные гранулы, 101
Триада скелетного мышечного волокна, 120, 124
Трипсин, 116
тРНК, 3
 инициаторная, 4, 9
Тромбоциты (тромбопластинки), 98, 101, 104, 107, 110
Тропомозин, 116
Тропомодулин, 116
Тропонины, 116
Трофобласты, 370, 374, 390
Трубочки
 дентинные, 284
 извитые каналцы, 350
 дистальный, 346, 348, 351, 354–356, 358
 проксимальный, 346, 348, 351, 354–356, 358
 мочевыводящие каналцы, 354
 семенные каналцы, 399, 404, 406
 собираательные, 349, 351, 354, 356, 362
 Т, 115, 116
Трубчато-альвеолярные железы, 46
Труба евстахиева, 414, 423
ТТГ (тиреотропный гормон), 213, 370
Тубуловезикулярная система, 298
Тубулярный некроз, 350
Тугоухость, 417
Тучные клетки, 12, 49, 54, 55, 58, 62, 66
 дегрануляция, 62
Тяжёлая псевдопаралитическая миастения, 117
Тяжёлая цепь миозина, 116
Тяж (и)
 Бильрота, 186, 193
 мозговой лимфатического узла, 190, 192, 202, 204
 селезёночные пульпарные, 186, 193

❖ У

Углеводы, переваривание и всасывание, 298, 299, 302, 325
Угловая ангиодроза, 256
Узел (ок)

лимфатический, 185, 189, 190, 192, 196, 202, 206
лимфоидный, 58, 279, 304, 305
перехват Ранвье, 142, 146, 148, 149, 158, 163, 170
предсердно-желудочковый (АВ-узел), 163, 166, 170
симпластотрофобластическая почка, 390
синусно-предсердный (СА-узел), 163, 170
эмалевый, 277
Улитка, 414, 415, 417, 418
 костный, лабиринт 421, 430
Униполярные нейроны, 141
Унипотентные клетки, 102
Уратоксидаза, 2
Урогастрон, 299, 301
Ухо
 внутреннее, 414, 415, 417, 421, 430
 гистологическая организация, 420
 гистофизиология, 417
 клинические аспекты, 417
 наружное, 417, 420
 среднее, 414, 417, 421, 423
Ушная раковина, 414, 417, 420

Ф

Фавеолы (желудочные ямки), 298, 303, 310, 312, 318
Фаголизосомы, 2
Фагоцитоз, 1, 98, 99, 185, 202
 клетка Сертоли, 394, 396, 399
Фаза
 отторжения эндометрия, 368, 370, 374, 388
 пролиферации, 368
 секреции эндометрия, 368, 374
Фактор фон Виллебранда, 101
Факторы роста кроветворные, 102
Фаланговые клетки, 421, 423, 434
Фаланговые отростки, 434
Фенестрированные капилляры, 164, 167, 173
Феомеланин, 238
Ферменты
 ангиотензинконвертазы, 349
 гидролазы, 2
 желудка, 298
 лизосомальные, 5
 окислительные, 2
Фибриллы, коллаген, 50
Фибриноген, 98
Фибринолиз, 167
Фибробластный фактор роста, 8
Фибробласты, 49, 50, 51, 54, 55, 57, 58, 60, 64, 142, 174, 176
 глаза, 419, 424
 зуба, 277, 284
 почек, 351
 чувствительного ганглия, 156
 яичка, 402, 404
Фиброзная оболочка глаза (роговичносклеральный слой), 414, 419
Фиброзные (волокнистые) астроциты, 142, 154
Фиброзные трабекулы полового члена, 410
Фибронектин, 49, 51
Филаменты
 актиновые, 3
 мышечные, 114, 115
 промежуточные, 136
 тонкие, 3
Фильтрационные щели, 346, 348

Фильтрационный барьер, 348
Фимбрии, 368
Фолликул
 атрезирующий, 373
 волосистой, 70, 237, 240, 241, 243, 246, 248
 Граафов пузырь, 367, 373, 376–378, 380
 щитовидной железы, 213, 214, 219, 228
 яичника, 367, 373, 376–378
Фолликулоластин, 370
Фолликулостимулирующий гормон (ФСГ), 213, 367, 370, 371, 394, 396
Фолликулярная атрофия, 373
Фолликулярная жидкость, 378, 380
Фолликулярная клетка, 217, 367
 околощитовидной железы, 228
 щитовидной железы, 228
Фолликулярно-звездчатая клетка, 235
Фолькмановский канал, 110
Формирование
 келоида, 52
 кости, 74
 меланина, 238
 ультрафильтра, 348
Фосфорилирование, 9
Фоторецепторы (палочки и колбочки), 414, 420, 428
Фрагменты, 188, 189, 198
Фрагменты S₁/S₂, 116, 117
ФСГ (фолликулостимулирующий гормон), 213, 367, 370, 371, 394, 396
Фундальная железа, 298, 300, 303, 304, 310, 312
Функция нейтрофилов, 101

Х

Хемотаксис, 49
Хемотаксический фактор для эозинофилов, 49
Хиломикрон, 302
Химус, 297, 299, 300, 303
Хлорный насос, 348
Холестерин, 1, 4, 325, 326
Холестистокинин, 301, 323, 325
Хондробласты, 57, 72, 77, 82
Хондрогенные клетки, 72, 77, 78, 81
Хондрогенный слой хряща, 72, 77, 82
Хондроитин-4-сульфат, 49, 72, 75
Хондроитин-6-сульфат, 49, 72, 75
Хондроциты, 57, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 79, 82, 84, 92
Хорея Гентингтона, 144
Хориальная пластинка, 374, 377
Хорионический гонадотропин человека, 370, 397
Хроматин, 23
 перинуклеолярный, 18, 19
Хромаффинные клетки, 214, 218, 220, 232
Хромосомы, 3, 16
Хромофильные клетки, 213, 224
Хромофобы, 213, 219, 224, 226, 234
Хрусталик, 414, 417, 419, 420, 422, 424, 428
Хрящ (хрящевая ткань)
 виды, 72, 73
 волокнистый, 72, 73, 75, 77, 83
 гиалиновый, 72, 73, 75, 77, 81, 82, 94,
 гистологическая организация, 77
 гистофизиология, 75
 гортани, 254, 258, 264
 клинические аспекты, 76

уша, 414, 420
эмбриона, 77
эластический, 72, 73, 75, 77, 83

◆ Ц

цАМФ (циклический аденозинмонофосфат), 53, 216, 256
цГМФ (циклический гуанозинмонофосфат), 216
Цемент, 278, 280, 284, 286, 294
Цементоциты, 278, 286
Цементо-эмалевое соединение, 284
Центр образования микротрубочек, 7
Центр размножения, 185, 192, 193, 196, 199, 200, 202, 204, 210
Центральные артерии лимфатические, 171, 178
Центральная артерия селезеночная, 210
Центральная вена, 331, 336
Центральная нервная система, 141, 142
Центральная ямка, 420, 428
Центральный канал спинного мозга, 150
Центриоли, 6, 7, 16, 27
Центроацинозные клетки, 325, 330, 334
Цепь переноса электронов, 1
Цервикальный канал (шейки матки), 376
Цикл трикарбоновых кислот, 1
Циклины, 3
Циклический аденозинмонофосфат (цАМФ), 53, 216, 256
Циклический гуанозинмонофосфат (цГМФ), 216
Цилиарное (ресничное) тело, 414, 416, 419, 420, 424
Цилиарные отростки, 416, 419
 формирующие водянистую влагу, 419, 424
Цилиндрический эпителий, 34
 многорядный реснитчатый, 38, 42
 псевдомногослойный реснитчатый, 38, 42
Цинга, 52
Циркулярные мышцы, 297, 303–305, 308, 310, 314, 316, 318, 346, 347, 351, 352, 364, 374, 382, 384, 386
Цистерна (ы), 23
 в синаптическом окончании, 152
 терминальная, 115, 120
Цитокины, 185, 187, 197
Цитоплазма, 1–3, 6, 8, 10, 20, 22
 адипоцитов, 60
 жировых клеток, 60
 клеток надпочечника, 220
 мышечной клетки, 117, 138
 шванновской клетки, 160
Цитоплазматические включения, 3
Цитоскелет, 2, 3
Цитотоксические Т-клетки, 185
Цитотрофобласты, 374, 390

◆ Ч

Частица
 распознающая сигнал, 5, 9
 элементарная, 1, 7
Чашечка (лоханка) почечная, 351
Червеобразный отросток (аппендикс), 304, 318
Чешуйки, 236, 238, 240, 244
Чувствительная к гормону липаза, 53
Чувствительные ганглии, 156
Чувствительные к дигидропиридину рецепторы, 116
Чувствительные к напряжению белки, 116
Чувствительные нейроны, 141

Чувство
 линейного ускорения, 415, 417
 ускорения вращения, 418

◆ Ш

Шарпеевы волокна, 80
Шванновские клетки, 126, 142, 146, 148, 149, 156, 158, 160
Шейка матки, 376
Щероховатая эндоплазматическая сеть (ЭПС), 2–9, 18, 20, 22, 38, 64, 70
 адипоцит (жировая клетка), 44, 49, 50
 гиалиновая хрящевая ткань, 94
 остеобласт, 92
 периферический нерв, 158, 160
 печень, 338, 342
Шиповатые клетки, 236
Широкая связка, 376, 382
Шিশковидное тело (эпифиз), 214, 218, 220, 232
Шмидта–Лангермана насечки, 158

◆ Щ

Щелевидные соединения, 25, 27, 32, 76, 115, 140, 349
 в миометрии, 371
Щель
 внутрижелезистая гипофиза, 224
 синаптическая, 115
Щётчатая каёмка, 12, 14, 25, 27, 29, 34, 42 (см. также Микроворсинки)
 двенадцатиперстной кишки, 314
 нефрон, 346
Щитовидная железа, 213, 219, 221, 222, 228
 клинические аспекты, 218

◆ Э

Экзокринные железы, 26, 29 (см. также Железы)
Экзоцитоз, 4
Эккринные потовые железы, 237, 241–243
Экскреция, 27
Эластин, 48, 52
Эластическая хрящевая ткань, 72, 73, 75, 77, 84
Эластические волокна, 48, 50, 52, 58, 62, 64, 72, 73, 84, 163, 164, 166, 169
Эластические мембраны, 62
Элеидин, 240
Электрохимические области, 51
Элементарные частицы, 1, 7
Эмалевое пространство, 286
Эмалевые пучки, 284
Эмалевый узелок, 277
Эмаль зуба, 278, 280, 284, 286
Эмбриональная соединительная ткань, 54, 58, 82, 88
Эмфизема, 257
Эндокард, 163, 164, 170, 180
Эндокринная система, 212–235 (см. также Железы; и отдельные структуры)
 гипофиз, 212, 213, 218, 219, 221, 224, 226
 гистофизиология, 219–221
 гормоны гипофиза, 221
 клинические аспекты, 218
 надпочечники, 214, 217, 218, 220, 222, 223
 околощитовидная железа, 214, 217–219, 222, 228
 шিশковидное тело, 214, 218, 220, 222
 щитовидная железа, 213, 218, 219, 222, 228

- эпифиз, 214, 218, 220, 222
- Эндокринные железы, 26, 30
- Эндолизосомы, 4
- Эндолимфа, 417, 418, 432
- Эндолимфатические протоки, 418
- Эндолимфатический мешок, 418
- Эндометрий, 368, 370, 374, 376, 377, 386
- Эндометриоз, 371
- Эндомиозий, 118, 121, 122
- Эндоневральная соединительная ткань, 160
- Эндоневрий, 142, 146, 148, 158
периферического нерва, 158
- Эндоплазматическая сеть, 1, 2
гладкая, 2, 6, 7, 22, 325
шероховатая, 2–9, 18, 20, 22, 38, 64, 70, 94, 95, 105, 160, 162, 268
- Эндосомы, 2
поздние, 4, 8
ранние, 4
рециркулирующие, 8
- Эндост, 73–75, 77, 80, 110
- Эндотелиальные клетки, 193, 210
селезёнки, 210
сосуда, 165
- Эндотелий, 25, 169, 172
сердца, 163
сосудов, 169, 170
- Эндотелиоциты, 193, 210
селезёнки, 210
сосуда, 165
- Эндоцитоз, 238
опосредуемый рецептором, 1, 4, 8
- Энтактин, 49, 51
- Энтероэндокринные клетки (клетки ДНЭС), 298, 300, 303, 306, 307, 314, 325
- Энхондральное окостенение, 78, 90, 92
- Эозинофилы, 54, 57, 98–100, 102, 104, 105, 107
- Эозинофильные метамиелоциты, 105, 109
- Эозинофильные миелоциты, 105, 109
- Эозинофильные палочкоядерные гранулоциты (палочкоядерные эозинофилы), 109
- Эпидимальная клетка, 145
- Эпидермис, 236, 237, 240, 242, 244, 246
губ, 278, 282
кожи
толстой, 244
тонкой, 246
молочной железы, 375
- Эпикард, 163, 170
- Эпимизий, 114, 121
- Эпиневрй, 148, 158
периферический нерв, 142, 146
- Эпинефрин (адреналин), 214, 218
- Эписклеральная (надсклеральная) ткань, 424
- Эпителиальные клетки, 12, 13
- Эпителий, 25
борозды, 286
бронхиолы, 254, 259
вкусовой почки, 292
влагалища, 368, 374, 390
герминативный, 367, 373, 378, 394, 402
гистологическая организация, 29
гистофизиология, 27, 28
гортани, 258
десневой борозды, 286
дыхательных путей, 254
желудка, 298, 300, 303
жёлчного пузыря, 324, 328
кишечника, 300
клинические аспекты, 28
лимфатический, 200
маточной трубы, 374
миндалины, 192, 193, 204
многорядный (псевдомногослойный) реснитчатый цилиндрический, 36, 37
многорядный призматический, 32, 33
многослойный кубический, 34, 35
многослойный плоский, 298, 303, 305, 308
неороговевающий, 34
ороговевающий, 34
молочной железы, 392
мочевое пузыря, 10
мочеиспускательного канала, 26
надпочечника, 215
нёба, 279, 292
однослойный кубический, 32, 33
однослойный плоский, 32, 33
однослойный цилиндрический, 34, 62, 298, 300, 301, 303–305, 308
переходный, 25, 26, 31, 34, 35
мочевое пузыря, 346, 347, 351, 364
пигментный глаза, 419, 420
пигментный роговицы, 416
пигментный сетчатки, 420, 426
пищевода, 298, 303, 308
плоский, 336, 346, 355
плоский роговицы, 419
поджелудочной железы, 301
полости рта, 275
прикрепления, 278
реснитчатый, 412
роговицы, 419, 424
селезеночный, 210
семенного пузырька, 408, 400
сосудистого сплетения, 158
сосудов, 164
сперматогенный, 394, 396, 399, 402, 404
типы, 29, 31
толстой кишки, 304
трахеи, 258, 266, 268
улитки, 415
хрусталика, 420
цилиндрический, 310, 312, 316
щитовидной железы, 213
эпидимальный, 412
языка, 279, 281
яичка, 399
- Эпитопы (антигенные детерминанты), 102, 188
- Эпифиз (шишковидное тело), 214, 218, 220, 232
- Эпифизарная пластинка, 79, 81
- Эпифизарный центр окостенения, 78, 90
- Эпонихий (кутикула), 237, 241, 243, 250
- Эректильные тела, 397, 400, 410
- Эрекция, 392, 395, 397
- Эритробласты
базофильный, 109, 112
полихроматофильный, 105, 109, 112
- Эритропоэтин, 100, 102
- Эритроцитарное кровотворение, 98
- Эритроциты, 57, 98–100, 107, 108, 180, 232

в лёгком, 272
в поджелудочной железе, 334
Эстроген, 367, 370, 371
Эумеланин, 238
Эякуляция, 397, 398

Ю

Юкстагломерулярные клетки, 346, 351, 355, 358
Юкстагломерулярный аппарат, 346, 349
Юкстамедуллярные нефроны, 445

Я

Ядерная сумка, 130
Ядерная цепочка, 130
Ядерные поры, 3
Ядерные слои сетчатки
 внутренний, 419
 наружный, 420
Ядро (а) клетки, 3, 6, 7, 10, 12, 16, 18, 20, 22
 бокаловидной, 12, 42
 интерфаза, 16
 кардиомиоцита, 138, 140, 180, 182
 лимфоцита, 200

мозжечка, 156
моноцита, 99, 104
мышечной, 121, 126
нейрона, 142, 149
питуицита, 226
Пуркинье, 152
тучной, 66
 эндотелиальной, 122, 123, 178
Ядрышко (и) клеток, 3, 6, 7, 10, 12
ганглия, 154
надпочечника, 230
спинного мозга, 150
 типичной, 18
Язвенный гингивит, 27
Язык, 275, 278, 279, 281, 290
Язычные миндалины, 186, 193, 281
Яичко, 394, 399, 402, 404
 не спустившееся в мошонку (крипторхизм), 397
 сеть, 394, 399
Яичник, 367, 368, 373, 376–378, 380, 382
Яйценосный буторок, 367, 373, 376, 380
Ямки желудочные, 298, 303, 306, 310, 312
Ярко-красная зона, 278

**Лесли П. Гартнер
Джеймс Л. Хайатт**

ЦВЕТНОЙ АТЛАС ГИСТОЛОГИИ

Научное издание

Научный редактор
В.П. Сапрыкин

Перевод с английского
*С.Б. Косаревич, Е.А. Александрова,
И.А. Попова, И.С. Кузнецов*

Издательство «Логосфера»
129085 Москва, ул. Двинцев, 4
тел.: (495) 689-62-64 факс: (495) 689-31-24
e-mail: mail@logobook.ru
www.logobook.ru

Подписано в печать 12.09.2007 г.
Формат 84×108/16. Гарнитура «Minion Cyr Regular».
Печать офсетная. Бумага мелованная.
Усл. печ. л. 50,4. Заказ № С-1323.

Отпечатано в полном соответствии с качеством
предоставленного электронного оригинал-макета
в типографии ОАО ПИК «Идел-Пресс»
420066 Казань, ул. Декабристов, 2