

**Т. М. СТУДЕНИКИНА, Н. А. ЖАРИКОВА,
В. В. КИТЕЛЬ**

**ОСНОВЫ ГИСТОЛОГИИ,
ЦИТОЛОГИИ, ЭМБРИОЛОГИИ**

Минск БГМУ 2014

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

Т. М. Студеникина, Н. А. Жарикова, В. В. Китель

ОСНОВЫ ГИСТОЛОГИИ, ЦИТОЛОГИИ, ЭМБРИОЛОГИИ

Учебно-методическое пособие



Минск БГМУ 2014

УДК 611-013-018-054.6 (075.8)
ББК 28.706 я73
С88

Рекомендовано Научно-методическим советом университета в качестве
учебно-методического пособия 28.05.2014 г., протокол № 9

Р е ц е н з е н т ы: канд. мед. наук, доц., зав. каф. гистологии, цитологии и эмбриологии Гомельского государственного медицинского университета И. Л. Кравцова; канд. мед. наук, доц. каф. морфологии человека Белорусского государственного медицинского университета Е. И. Большова; ст. преп. каф. белорусского и русского языков Белорусского государственного медицинского университета П. В. Сушкевич

Студеникина, Т. М.

С88 Основы гистологии, цитологии, эмбриологии : учеб.-метод. пособие / Т. М. Студеникина, Н. А. Жарикова, В. В. Китель. – Минск : БГМУ, 2014. – 152 с.

ISBN 978-985-567-079-8.

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

Предназначено для повторения курса или в качестве основы для последующего более углубленного изучения предмета студентам медицинского факультета иностранных учащихся, обучающихся по специальностям «Лечебное дело» и «Стоматология», испытывающим трудности в освоении русского языка.

УДК 611-013-018-054.6 (075.8)
ББК 28.706 я73

ISBN 978-985-567-079-8

© Студеникина Т. М., Жарикова Н. А., Китель В. В., 2014
© УО «Белорусский государственный
медицинский университет», 2014

РАЗДЕЛ 1

ГИСТОЛОГИЯ. ЦИТОЛОГИЯ

Гистология — это наука о строении, развитии и жизнедеятельности тканей животных организмов. Ткани являются составной частью органов и состоят из клеток и неклеточных структур. Поэтому в гистологию входят *цитология* (учение о клетке), *общая гистология* (учение о тканях) и *частная гистология* (учение о микроскопическом строении органов). Гистология включает в себя и раздел о внутриутробном развитии организма — *эмбриологию*.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Главный метод исследования в гистологии — микроскопирование. Основными объектами исследования являются гистологические препараты и их изображения.

Изготовление гистологических препаратов для изучения с помощью светового и электронного микроскопов складывается из следующих этапов:

- 1) взятие кусочка материала и его фиксация (например, в формалине, спирте) для закрепления структур в прижизненном состоянии;
- 2) уплотнение материала путем заливки в парафин, смолы, целлоидин — для придания кусочку однородной плотности;
- 3) изготовление срезов;
- 4) окрашивание срезов для контрастирования различных структур;
- 5) заключение срезов в особые среды для длительного их хранения.

Такие гистологические препараты могут быть использованы для изучения под микроскопом в течение многих лет.

Гистологические красители подразделяют на *кислые* и *основные*. Большая часть препаратов, изучаемых на лабораторных занятиях, окрашена гематоксилином и эозином. **Гематоксилин** — основной (щелочной) краситель синего цвета. Структуры, которые окрашиваются основными красителями, называются *базофильными* (например, ядра клеток, рибосомы). **Эозин** — кислый краситель красного цвета. Структуры, которые окрашиваются кислыми красителями, называются *оксифильными*. Это цитоплазма большей части клеток, коллагеновые волокна, белковые гранулы и другие структуры. Структуры, которые окрашиваются как кислыми, так и основными красителями, являются *нейтрофильными*.

В ряде случаев бывает необходимо прижизненное изучение структур. Тогда пользуются их прижизненной окраской, наблюдают объекты в культуре тканей. Кроме того, в гистологии широко применяются гистохимические, иммунологические методы и ряд других методик.

СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ

Клетка (рис. 1) — это основная структурная, функциональная и генетическая единица в составе всех растительных и животных организмов.

Клетка (схема 1) состоит из **клеточной мембраны** или плазмолеммы (рис. 2), **ядра** и **цитоплазмы**.

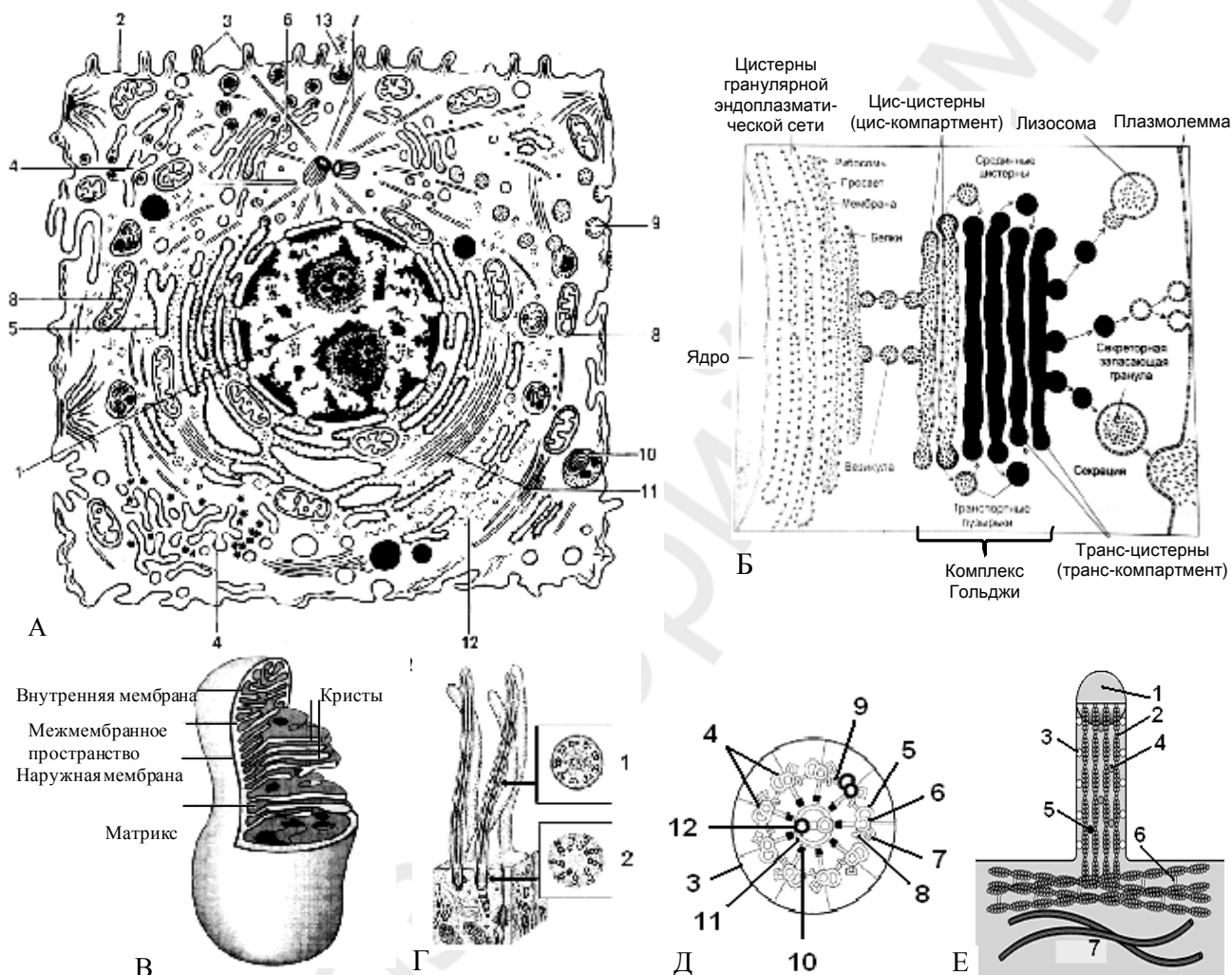


Рис. 1. Строение клетки и ее органелл:

А — строение клетки: 1 — ядро, 2 — плазмолемма, 3 — микроворсинки, 4 — агранулярная эндоплазматическая сеть, 5 — гранулярная эндоплазматическая сеть, 6 — комплекс Гольджи, 7 — центриоль и микротрубочки, 8 — митохондрии, 9 — цитоплазматические пузырьки, 10 — лизосомы, 11 — микрофиламенты, 12 — рибосомы, 13 — экзоцитоз секрета (Ю. И. Афанасьев, Н. А. Юрина, 1999); Б — комплекс Гольджи; В — митохондрия; Г — ресничка (общий вид): 1 — аксонема, 2 — базальное тельце; Д — строение поперечного среза аксонемы: 3 — плазматическая мембрана, 4 — периферические пары микротрубочек, 5 — субфибрилла, 6 — субфибрилла А, 7 — наружная динеиновая ручка, 8 — внутренняя динеиновая ручка, 9 — нексин, 10 — радиальная спица, 11 — центральная капсула, 12 — центральные одиночные микротрубочки; Е — микроворсинка: 1 — электроплотный материал, 2 — актин, 3 — миозин, 4 — виллин, 5 — фимбрин, 6 — фодрин, 7 — промежуточные филаменты (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009)

Клеточная мембрана (плазмолемма) представляет собой *билипидный слой*, в котором находятся *белки* (рис. 2). По локализации белки в плазмолемме бывают:

- *интегральные* — пронизывают весь билипидный слой;
- *полуинтегральные* — не полностью погружены в билипидный слой;
- *примембранные* — располагаются на внутренней или внешней поверхности мембран.

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

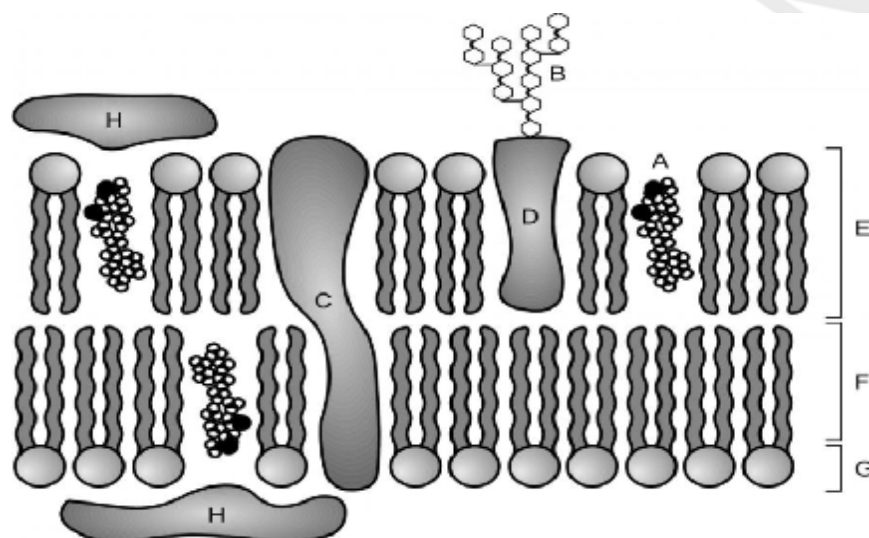


Рис. 2. Компоненты плазмолеммы:

А — холестерин; В — олигосахарид в составе гликопротеина на наружной поверхности; С — интегральный белок; D — полуинтегральный белок; E — молекулы фосфолипидов; F — хвосты жирных кислот в составе фосфолипидов; G — полярные головки фосфолипидов; H — периферический белок (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009)



Схема 1. Строение клетки

В состав **ядра** клетки входят: оболочка ядра или *кариолемма*, *ядрышко*, *хроматин* и *кариоплазма*. Ядро является структурой, которая хранит в хромосомах, воспроизводит

и передает (при делении клетки) генетическую информацию, регулирует обменные, синтетические процессы в клетке.

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

Органеллы (схема 2) бывают *мембранные и немембранные*. К *мембранным органеллам* относятся: митохондрии, эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, лизосомы, пероксисомы. К немембранным органеллам относятся: рибосомы, центриоли, микротрубочки, микрофиламенты, реснички и жгутики.

Митохондрии обеспечивают клетку энергией (рис. 1, В).

Цитоплазматическая сеть бывает гранулярная и агранулярная. **Гранулярная эндоплазматическая сеть** имеет на поверхности мембран рибосомы и участвует в синтезе белков (рис. 1, Б). **Агранулярная эндоплазматическая сеть** не имеет рибосом на мембране, участвует в синтезе липидов и углеводов.

Комплекс Гольджи обеспечивает образование сложных белковых молекул, полисахаридов, гликопротеинов, протеогликанов, секреторных гранул и лизосом (рис. 1, Б).

Лизосомы содержат ферменты, которые переваривают поступающие в клетку частицы (рис. 1, Б).



Схема 2. Классификация органелл

Рибосомы обеспечивают синтез белка. Свободные рибосомы и полисомы (скопления рибосом) синтезируют белки, необходимые самой клетке.

Центриоли участвуют в делении клеток.

Микротрубочки, микрофиламенты образуют цитоскелет клетки. Они входят в состав более сложно организованных органелл — ресничек, жгутиков — и формируют вместе с ними опорно-двигательный аппарат клетки.

Реснички и жгутики являются органеллами специального назначения. *Ресничка* — тонкий вырост на поверхности клетки (рис. 1, Г). Основу реснички образует *аксонема* (рис. 1, Д). Она состоит из комплекса микротрубочек ($9 \times 2 + 2$) и связанных с ними белков. Девять пар микротрубочек расположено по окружности и одна пара в центре. В основании реснички находится базальное тельце, которое является матрицей для образования аксонемы. Реснички способны к быстрым движениям.

Микроворсинки — выросты цитоплазмы в апикальной части клетки. Их основу образуют актиновые микрофиламенты (рис. 1, Е). Микроворсинки увеличивают площадь поверхности клетки, на которой происходит расщепление и всасывание веществ. В эпителии тонкой кишки и почечных канальцев есть несколько тысяч микроворсинок, которые в совокупности образуют щеточную каемку.

Включения — непостоянные компоненты клетки. По функции делятся на *секреторные, экскреторные, трофические и пигментные*. Трофические включения в зависимости от химического состава накапливаемого секрета классифицируют на белковые, углеводные и липидные.

РАЗДЕЛ 2

ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ (УЧЕНИЕ О ТКАНЯХ)

Ткань — совокупность клеток и неклеточных структур. Ткани обычно имеют общее происхождение, строение и функции. К неклеточным структурам относятся межклеточное вещество, симпласт, синцитий.

Морфофункциональная классификация тканей:

1) **эпителиальные ткани** отделяют внутреннюю среду от внешней, а также формируют железы;

2) **соединительные ткани** (кровь, лимфа, волокнистые соединительные ткани, соединительные ткани со специальными свойствами, скелетные соединительные ткани) поддерживают гомеостаз в организме, а также выполняют опорную функцию;

3) **мышечные ткани** обеспечивают процессы движения;

4) **нервная ткань** выполняет функции восприятия раздражимости, проведение нервного импульса.

Все ткани имеют в своем составе клетки. Кроме клеток, в состав некоторых тканей входят *межклеточное вещество* (его компоненты образуются клетками), *постклеточные* (конечный этап дифференцировки клеток — эритроциты, корнеоциты) или *надклеточные структуры* (симпласт, синцитий). Большинство тканей способны к **регенерации** — восстановлению. Регенерация бывает **внутриклеточной**, когда в клетке обновляются некоторые органеллы, и **клеточной**, когда количество клеток восстанавливается за счет митотического деления камбиальных (малодифференцированных) клеток. Если в тканях нет камбиальных клеток или её зрелые клетки не способны к митозу, то эти ткани не способны к регенерации (например, нейроны в нервной ткани или кардиомиоциты в сердечной мышечной ткани).

ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ ТКАНИ

Эпителиальные ткани образуют наружный покров тела, выстилают полости трубчатых органов, а также формируют железы и некоторые органы чувств.

Функции:

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

В зависимости от функций выделяют два типа эпителиальных тканей (схема 3):

1) **покровные эпителии**, которые располагаются на поверхности тела и выстилают полости внутренних органов;

2) **железистые эпителии**, главной функцией которых является выработка секрета. Из клеток железистого эпителия образуются эндокринные и экзокринные железы.

Общая морфофункциональная характеристика эпителиальной ткани:

1. Клетки эпителия (эпителиоциты) образуют **непрерывные (сплошные) клеточные пласты**.

2. Между клетками нет межклеточного вещества, они **тесно связаны** друг с другом с помощью различных типов контактов.

3. Эпителиоциты располагаются на **базальной мембране**.

4. Для эпителиоцитов характерна **полярность**. Клетки имеют **полюса: апикальный** — верхушка клетки и **базальный** — основание клетки. На апикальном полюсе располагаются органеллы специального назначения (реснички, микроворсинки) и секреторные гранулы в экзокриноцитах. Базальный полюс связан с базальной мембраной, в нем располагается ядро, органеллы общего назначения, в эндокриноцитах в этой части клеток лежат секреторные гранулы.

5. Эпителий не содержит кровеносных сосудов. **Питание эпителия диффузное** через базальную мембрану из соединительной ткани.

6. Многие покровные эпителии хорошо **иннервированы**.

7. Большинство эпителиев обладают **высокой способностью к регенерации**.

ПОКРОВНЫЕ ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ ТКАНИ

Морфологическая классификация покровных эпителиев (схема 3). Покровные эпителии делятся на **однослойные** (все клетки лежат на базальной мембране) и **многослойные** (на базальной мембране лежит только один слой клеток, а остальные — друг на друге).

Однослойные эпителии в свою очередь подразделяют на **однорядные** и **многорядные** (рис. 3). В однорядных эпителиях все клетки одинаковой формы, и их ядра располагаются на одном уровне. По форме клеток они делятся на плоские (рис. 3, А) (эпителий брюшины, плевры, сосудов), кубические (рис. 3, Б) (в канальцах почки, выводных протоках желез) и цилиндрические (рис. 3, В) (в желудке, кишечнике).

Однослойный многорядный эпителий (рис. 3, Г) состоит из клеток разной формы и высоты, поэтому их ядра располагаются в несколько рядов. На апикальной поверхности некоторых клеток имеются реснички. Отсюда и его название — многорядный реснитчатый

(мерцательный) эпителий. Однослойный многорядный реснитчатый эпителий выстилает воздухоносные пути — носовую полость, носоглотку, гортань, трахею и бронхи.

Многослойные эпителии подразделяют на ороговевающий (в коже), неороговевающий (в полости рта, пищеводе, роговице) и переходный эпителий (в мочевыводящих путях).

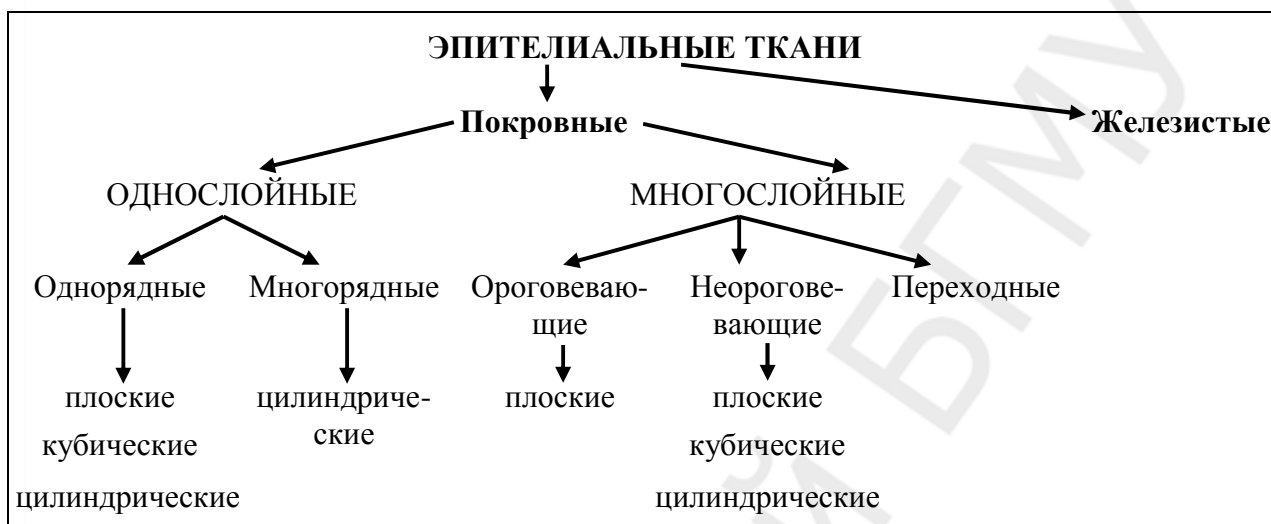


Схема 3. Морфофункциональная классификация эпителиальных тканей

В составе **многослойного плоского ороговевающего эпителия** выделяют 4 слоя или 5 (на ладонях и подошвах). Первый слой — **базальный**, лежит на базальной мембране, образован клетками призматической формы, ядра овальной формы, располагаются перпендикулярно к базальной мембране. Второй слой — **шиповатый**, образован клетками многоугольной формы, ядра округлой формы лежат в центре клетки. Третий слой — **зернистый**, образован клетками уплощенной формы, их ядра овальные, располагаются в центре клетки параллельно базальной мембране, в цитоплазме клеток находятся базофильные гранулы кератогиалина, предшественника рогового вещества. Четвертый слой — **роговой**, образован роговыми чешуйками. Чешуйки — это постклеточные структуры, не содержат ядра и органелл, имеют плоскую многоугольную форму. На ладонях и подошвах между зернистым и роговым слоями находится **блестящий слой**. Он образован плоскими клетками, в которых нет ядра и органелл.

В составе многослойного **плоского неороговевающего эпителия** выделяют три слоя: **базальный, шиповатый, плоских клеток** (рис. 3, Д). Базальный слой лежит на базальной мембране, образован клетками призматической формы. Шиповатый слой образован клетками многоугольной формы, наружный слой — плоскими клетками.

В базальном и шиповатом слоях клеток многослойных эпителиев располагаются камбиальные клетки, за счет которых происходит регенерация эпителиев.

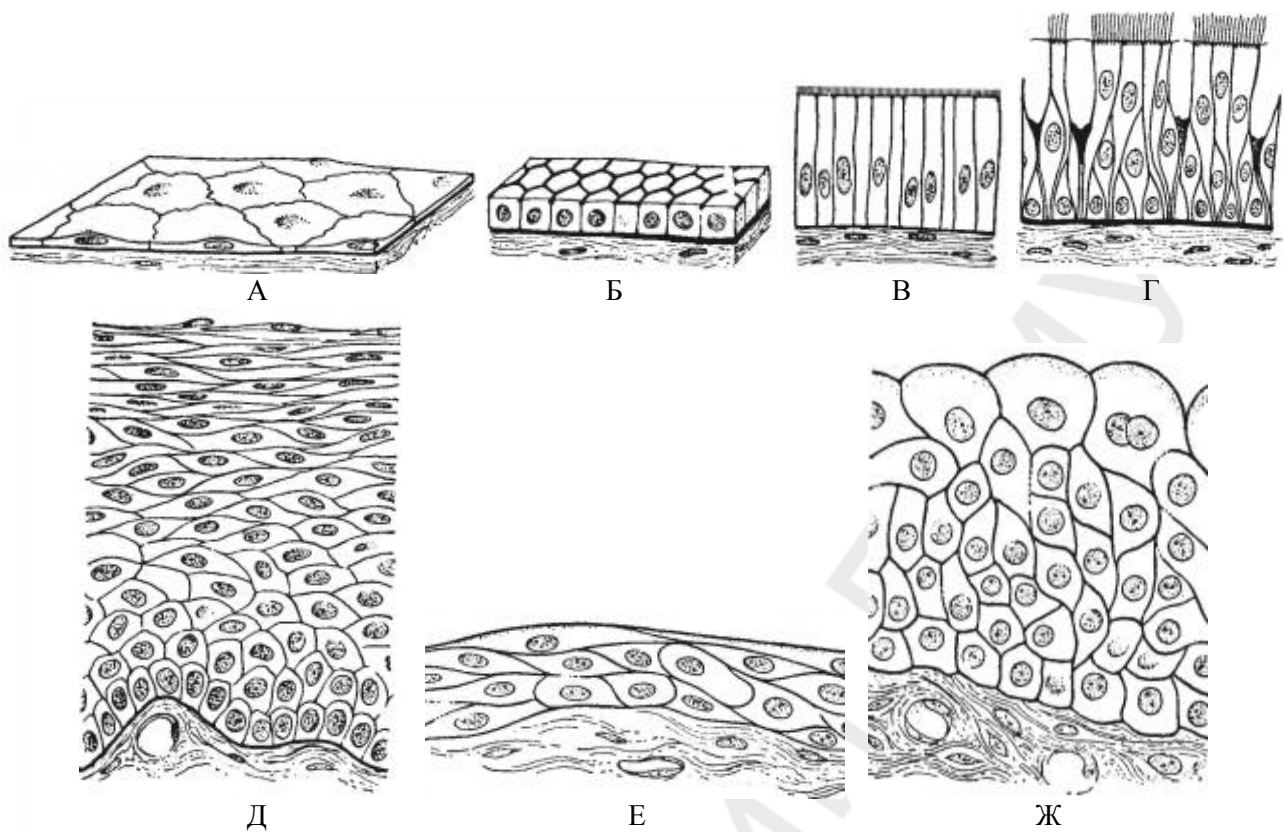


Рис. 3. Виды покровного эпителия (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009):

А — однослойный плоский (мезотелий); Б — однослойный кубический; В — однослойный цилиндрический каёмчатый; Г — однослойный цилиндрический многоярядный мерцательный; Д — многослойный плоский неороговевающий; Е — многослойный переходный в растянутом состоянии; Ж — многослойный переходный в обычном состоянии

В составе **переходного эпителия** также выделяют три слоя: **базальный, промежуточный, поверхностный** (рис. 3, Е, Ж). В базальном слое располагаются мелкие клетки, в промежуточном слое — клетки многоугольной формы. Поверхностный слой образован крупными клетками грушевидной формы. При растяжении стенки органа клетки уплощаются (рис. 3, Е).

ЖЕЛЕЗИСТЫЙ ЭПИТЕЛИЙ

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

Железы делятся на **эндокринные** и **экзокринные**. Эндокринные железы выделяют секреты (гормоны) в кровь или лимфу, а экзокринные железы выделяют секреты (ферменты, пот) на поверхность эпителия. Эндокринные железы состоят только из железистых клеток и сети капилляров. Экзокринные железы имеют концевые (секреторные) отделы и выводные протоки.

Экзокринные железы (схема 4, рис. 4) с неветвящимся выводным протоком называют *простыми* (например, потовые), с ветвящимся выводным протоком — *сложными* (например, большие слюнные железы — околоушные, поднижнечелюстные, подъязычная).

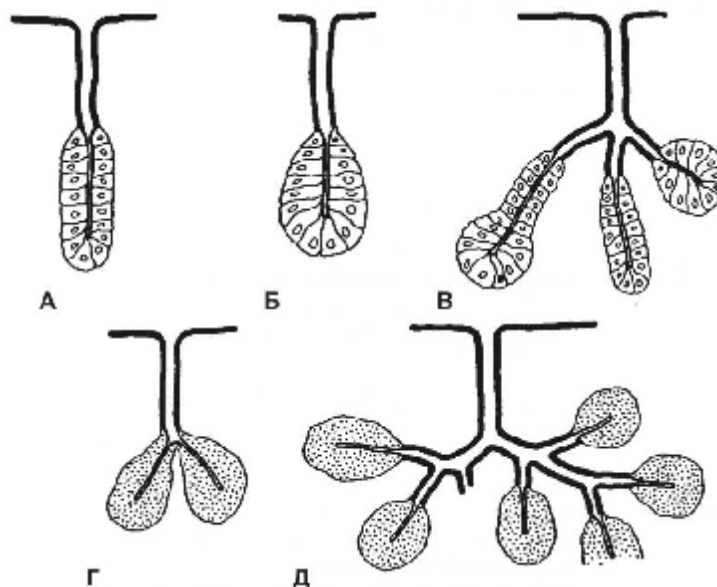


Рис. 4. Классификация экзокринных желез (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009):

А — простая трубчатая неразветвлённая; Б — простая альвеолярная неразветвлённая; В — сложная альвеолярно-трубчатая неразветвлённая; Г — простая альвеолярная разветвлённая; Д — сложная альвеолярная неразветвлённая

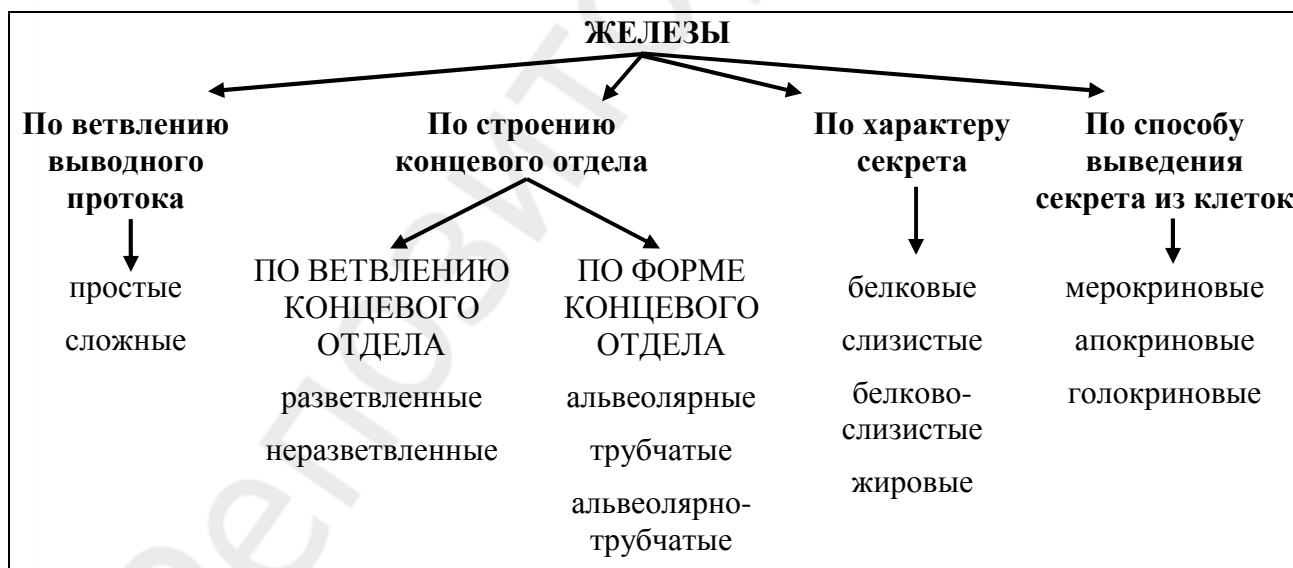


Схема 4. Классификация экзокринных желез

По форме конечного отдела различают:

- *трубчатые*;
- *альвеолярные*;
- *альвеолярно-трубчатые*.

По характеру секрета экзокринные железы делятся:

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

По способу выведения секрета из клеток различают:

- **мерокриновые** железы — их клетки при секреции не разрушаются (например, слюнные железы, печень);
- **апокриновые** железы — их клетки частично разрушаются (например, часть потовых желез, молочная железа);
- **голокриновые** железы — их клетки разрушаются полностью (например, сальные железы).

ТКАНИ ВНУТРЕННЕЙ СРЕДЫ ОРГАНИЗМА

Система тканей внутренней среды организма включает кровь, лимфу и соединительные ткани. У этих тканей есть общие черты: общее происхождение из мезенхимы, большое количество межклеточного вещества, много клеточных типов (рис. 5).

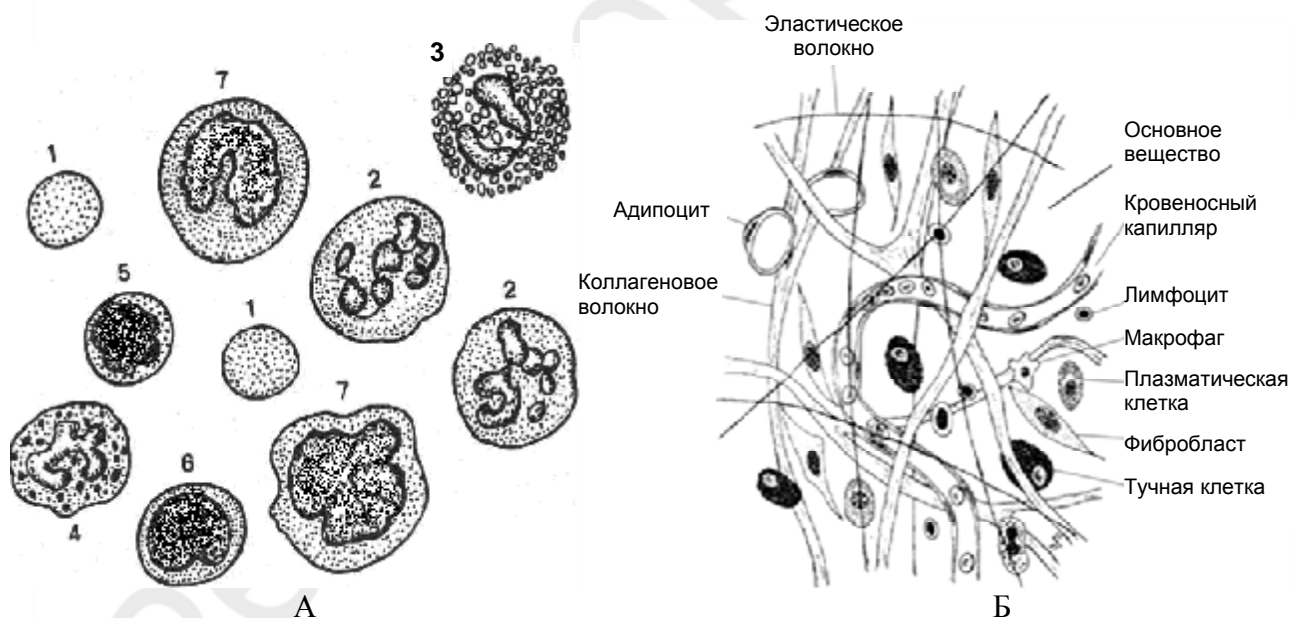


Рис. 5. Ткани внутренней среды:

А — клетки крови: 1 — эритроциты, 2 — сегментоядерный нейтрофильный гранулоцит, 3 — эозинофильный гранулоцит, 4 — базофильный гранулоцит, 5 — малый лимфоцит, 6 — средний лимфоцит, 7 — моноцит; Б — рыхлая волокнистая соединительная ткань. Межклеточное вещество состоит большей частью из основного вещества с хаотично распределёнными волокнами, коллагеновыми и эластическими. Характерно клеточное разнообразие (фиibroбласты, тучные клетки, различные лейкоциты, адипоциты, макрофаги, плазматические клетки) (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009)

КРОВЬ

Кровь — это жидкая ткань, которая вместе с лимфой, тканевой жидкостью и соединительной тканью образует внутреннюю среду организма. Кровь (схема 5) состоит из **плазмы** (55–60 % объёма) и **форменных элементов** (рис. 5) — эритроцитов, лейкоцитов и кровяных пластинок (40–45 %). Отношение объёмов форменных элементов и плазмы крови называется гематокрит. Он составляет в норме у женщин 41 %, у мужчин — 47 %. Кровь выполняет в организме дыхательную, трофическую и выделительную функции, поддерживает постоянство внутренней среды. В теле человека содержится 5–5,5 литров крови.

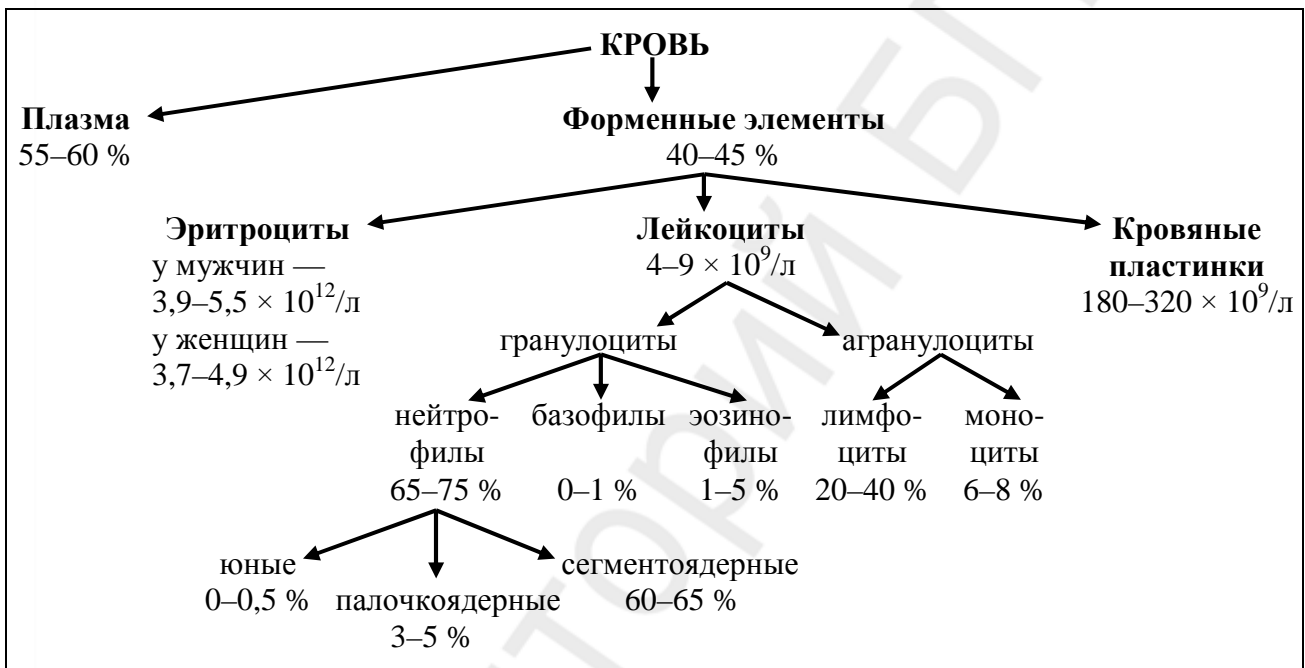


Схема 5. Структурные компоненты крови

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

Форменные элементы крови. Гемограмма. Абсолютное содержание форменных элементов в расчёте на 1 л крови называется **гемограммой**. Среднее число эритроцитов составляет $4,5-5 \times 10^{12}$, лейкоцитов — $3,8-9,0 \times 10^9$, кровяных пластинок — $180-320 \times 10^9$ в 1 литре крови. В гемограмму входят также такие показатели, как гематокрит (0,4–0,45), скорость оседания эритроцитов (СОЭ — 4–12 мм/ч); содержание гемоглобина (120–140 г/л) и некоторые другие параметры.

Эритроциты (красные кровяные клетки). Это безъядерные постклеточные структуры, имеющие чаще всего форму двояковогнутого диска, размеры их в среднем — 7–8 мкм. В цитоплазме эритроцитов содержится гемоглобин, состоящий из белка и железосодержаще-

го вещества — гема. Гем связывает кислород (в лёгких) и переносит в ткани. Эритроциты обеспечивают в организме газообмен, переносят аминокислоты и полипептиды, антитела, токсины, лекарства. Живут эритроциты около 120 дней. В организме мужчин их насчитывается от 3,9 до $5,5 \times 10^{12}$ в 1 литре крови, в организме женщин — от 3,7 до $4,9 \times 10^{12}$ в 1 литре крови. Повышенное содержание эритроцитов в крови называется *эритроцитозом*, пониженное — *эритропенией*.

Лейкоциты (белые кровяные клетки) в отличие от эритроцитов эти клетки имеют ядра. В 1 литре крови их насчитывается от 4 до 9×10^9 . Повышенное содержание в крови лейкоцитов называется *лейкоцитозом*, а пониженное — *лейкопенией*.

Лейкоциты подразделяют на **зернистые** — **гранулоциты**, имеют специфические и неспецифические гранулы в цитоплазме и **незернистые** — **агранулоциты**, имеют только неспецифические гранулы. Гранулоциты по окрашиванию их специфических гранул делят на *базофильные*, *эозинофильные* и *нейтрофильные*. Агранулоциты подразделяют на *моноциты* и *лимфоциты*.

При проведении клинического анализа крови осуществляется подсчёт относительного содержания отдельных видов лейкоцитов. Процентное содержание разных видов лейкоцитов называется **лейкоцитарной формулой**. В норме для лейкоцитарной формулы характерны следующие соотношения клеток: нейтрофилы — 65–75 % (среди них: юные — 0–0,5 %, палочкоядерные (созревающие) — 3–5 %, сегментоядерные (зрелые) — 60–65 %), эозинофилы — 1–5 %, базофилы — 0–1 %, лимфоциты — 20–40 %, моноциты — 6–8 %.

Лейкоциты выполняют в организме защитную функцию. Благодаря веществам, которые находятся в специфических гранулах, *нейтрофилы* способны фагоцитировать и разрушать инородные частицы и некоторые микроорганизмы. *Базофильные гранулоциты* регулируют проницаемость стенок кровеносных сосудов, поддерживают гомеостаз, участвуют в воспалительных и аллергических реакциях. *Эозинофильные гранулоциты* ограничивают аллергические и воспалительные реакции, способны к фагоцитозу, в основном комплексов антиген-антитело, и антигельминтной реакции.

Главной функцией *моноцитов* является фагоцитоз и синтез веществ, которые влияют на функции других лейкоцитов. *Лимфоциты* обеспечивают специфические иммунные реакции: уничтожение чужеродных клеток (Т-лимфоциты) или чужеродных белков (В-лимфоциты). Живут лейкоциты от нескольких суток (гранулоциты) до нескольких лет (Т-лимфоциты).

Кровяные пластинки (тромбоциты) в организме человека представляют собой безъядерные тельца размером 2–4 мкм. Они являются фрагментами цитоплазмы гигантских

клеток красного костного мозга — *мегакариоцитов*. Количество тромбоцитов в крови — от 180 до 320×10^9 в 1 литре. Кровяные пластинки участвуют в свёртывании крови.

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

КРОВЕТВОРЕНИЕ. МИЕЛОПОЭЗ

Процесс образования форменных элементов крови называется **гемопоэзом**. Он включает в себя *миелопоэз* (*эритроцитопоэз* — образование эритроцитов, *гранулоцитопоэз* — образование гранулоцитов, *моноцитопоэз* — образование моноцитов, *тромбоцитопоэз* — образование тромбоцитов) и *лимфоцитопоэз* (образование лимфоцитов). Предшественниками всех форменных элементов крови являются *полипотентные гемопоэтические стволовые клетки*. При делении стволовой клетки образуются *полустволовые клетки*. Они бывают двух видов — предшественница миелопоэза и предшественница лимфопоэза.

В результате дальнейшего деления и развития полустволовой клетки образуются *унипотентные клетки-предшественницы*. Видов унипотентных клеток столько же, сколько видов зрелых клеток.

При *эритроцитопоэзе* образуются *эритробласты*. Их название зависит от степени зрелости и окраски цитоплазмы, которая меняется в связи с накоплением гемоглобина — *базофильные, полихроматофильные* и *оксифильные* эритробласты. После исчезновения в них ядра и остатков органелл они сначала превращаются в *ретикулоциты* (в норме встречаются в крови 1–5 %), а затем в *зрелые эритроциты*.

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

При *тромбоцитопоэзе* из *унипотентных* предшественников через стадии *мегакариобласта* и *промегакариоцита* образуются гигантские многоядерные клетки — *мегакариоциты*. От их цитоплазмы отделяются фрагменты, которые представляют собой *кровяные пластинки*.

При *моноцитопоэзе* (*унипотентная клетка, монобласт, промоноцит, моноцит*) в клетках нарастает число лизосом. Возрастает и их способность к передвижению и фагоцитозу.

Такой длительный путь развития (от стволовой клетки) форменные элементы крови проходят в эмбриональном периоде или при продолжительных заболеваниях. После рожде-

ния человека его кроветворение (регенерация крови) осуществляется укороченным путем за счёт более зрелых предшественников (эритробластов, миелоцитов).

КРОВЕТВОРЕНИЕ. ЛИМФОЦИТОПОЭЗ

Образование лимфоцитов, в отличие от других клеток крови, является более сложным процессом. Начинается он в *первичных органах иммунной системы* (красный костный мозг, тимус) и заканчивается в её *вторичных органах* — селезёнке, лимфатических узлах, миндалинах и т. п.

В *красном костном мозге* образуются *В-лимфоциты* и *предшественники Т-лимфоцитов*. Затем предшественники Т-лимфоцитов мигрируют в тимус, где превращаются в Т-лимфоциты (цитотоксические Т-киллеры, Т-хелперы). Дифференцировка лимфоцитов в тимусе заключается в том, что на их поверхности появляются особые белковые молекулы — *рецепторы*. С их помощью Т-лимфоциты в дальнейшем смогут узнавать чужеродные вещества (антигены).

В-лимфоциты дифференцируются в красном костном мозге. На их поверхности также образуются рецепторы, представленные белками-иммуноглобулинами, которые помогают В-лимфоцитам узнавать чужеродный антиген.

Образование лимфоцитов в красном костном мозге и тимусе не зависит от поступления в организм чужеродных веществ (антигенов) и называется **антигенНЕзависимой дифференцировкой**.

Из красного костного мозга и тимуса В-лимфоциты и Т-лимфоциты поступают в кровь, циркулируют по организму, образуют крупные скопления в селезёнке, лимфатических узлах, миндалинах. Дальнейшая судьба лимфоцитов зависит от того, встретятся они с антигеном или нет. Поэтому этот этап лимфопоэза называется **антигензависимой дифференцировкой**. Цитотоксические Т-киллеры при встрече с антигеном размножаются и уничтожают чужеродные клетки (*клеточный иммунный ответ*). В-лимфоциты при встрече с антигеном размножаются и превращаются в плазматические клетки, которые вырабатывают антитела. Антитела нейтрализуют антиген (*гуморальный иммунный ответ*). В клеточном и гуморальном иммунитете участвуют также макрофаги и Т-хелперы.

СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Соединительные ткани вместе с кровью, лимфой и тканевой жидкостью образуют внутреннюю среду организма. Эти ткани составляют более 50 % массы тела человека. Они участвуют в формировании стромы органов, сопровождают сосуды и нервы, входят в состав кожи, скелета. В зависимости от расположения, соотношения между образующими их струк-

турами соединительные ткани подразделяют на *собственно соединительные* и *скелетные* соединительные ткани (схема 6). В свою очередь собственно соединительные ткани подразделяют на *волокнистые ткани* и *ткани со специальными свойствами* (схема 6). Любая соединительная ткань состоит из клеток и межклеточного вещества (см. рис. 5).

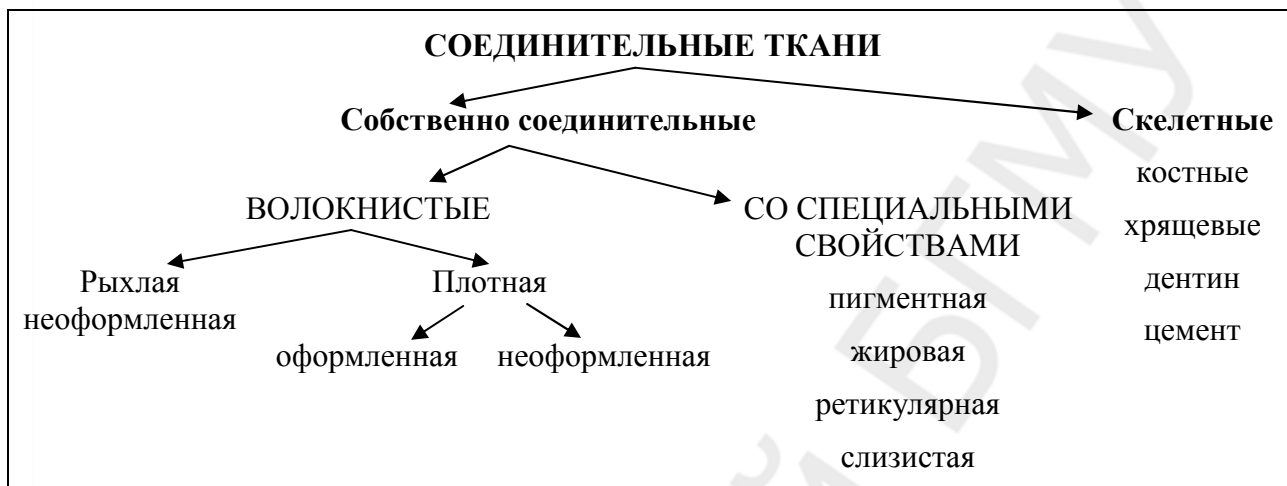


Схема 6. Классификация соединительных тканей

Рыхлая волокнистая неоформленная соединительная ткань содержит много разнообразных клеток (схема 7). Их делят на две группы — клетки, которые развиваются из мезенхимы, и потомки стволовой клетки крови.

К первой группе относят **фибробласты**. Эти клетки синтезируют компоненты межклеточного вещества: белки, из которых образуются волокна, и элементы основного вещества. Ядро фибробластов большое, светлое, их цитоплазма слабобазофильная. В фибробластах хорошо развиты гранулярная эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, митохондрии. Разновидностями фибробластов являются *фиброциты*, *миофибробласты* и *фиброкlastы*. **Фиброциты** поддерживают постоянство ткани.

В соединительных тканях могут быть и другие клетки из этой группы: **адвентициальные, перициты, адипоциты** и др.

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

Макрофаги (потомки моноцитов) имеют более тёмное, чем в фибробластах ядро, в них хорошо развиты лизосомы. Эти клетки выполняют защитную функцию.

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

Плазматические клетки являются потомками В-лимфоцитов и имеют хорошо развитую гранулярную эндоплазматическую сеть, на которой синтезируют антитела, обеспечивающие гуморальные иммунные реакции.

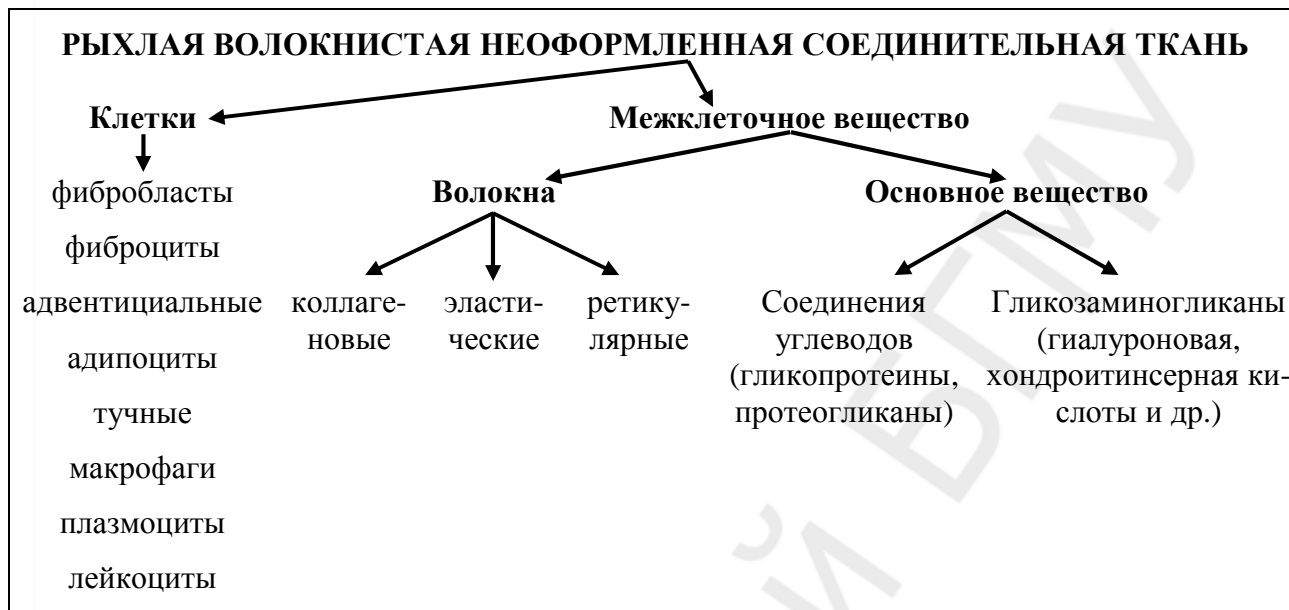


Схема 7. Строение рыхлой волокнистой неоформленной соединительной ткани

Межклеточное вещество включает в себя волокна и основное вещество (схема 7).

Волокна в зависимости от химического состава, структуры и физических свойств подразделяются на *коллагеновые, эластические и ретикулярные* (разновидность коллагеновых).

Основное вещество представляет собой бесструктурную субстанцию, похожую на гель. Оно состоит из *соединений углеводов и белков* (протеогликаны, гликопротеины) и *гликозаминогликанов* (гиалуроновая, хондроитинсерная кислоты и др.). Основное вещество обеспечивает обменные и барьерные свойства соединительной ткани.

Соединительные ткани выполняют важные **функции**: механическую, трофическую, защитную, пластическую, они обеспечивают также тканевой гомеостаз (постоянство внутренней среды).

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

СКЕЛЕТНЫЕ ТКАНИ

К группе скелетных тканей относятся хрящевые и костные ткани, дентин и цемент. Скелетные ткани выполняют в организме опорную и защитную функции, а также участвуют в водно-солевом обмене. Скелетные ткани развиваются из мезенхимы.

ХРЯЩЕВЫЕ ТКАНИ

Хрящевые ткани не имеют кровеносных сосудов, питаются диффузно, за счет надхрящницы (рис. 6).

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

Различают три вида хрящевых тканей:

– **гиалиновую** — встречается в воздухоносных путях, в местах соединения рёбер с грудной, покрывает суставные поверхности; хондроциты образуют многоклеточные изогенные группы, межклеточное вещество состоит из коллагеновых волокон и основного вещества;

– **эластическую** — встречается в ушной раковине, в гортани (рожковидный и клиновидный хрящи), надгортаннике; хондроциты располагаются одиночно или попарно, в межклеточном веществе кроме коллагеновых волокон много эластических;

– **волокнистую** — находится в межпозвоночных дисках, полуподвижных сочленениях, в местах перехода волокнистой ткани (сухожилия, связки) в гиалиновый хрящ; хондроциты располагаются одиночно или образуют небольшие изогенные группы, в межклеточном веществе коллагеновые волокна лежат параллельно направленными пучками.

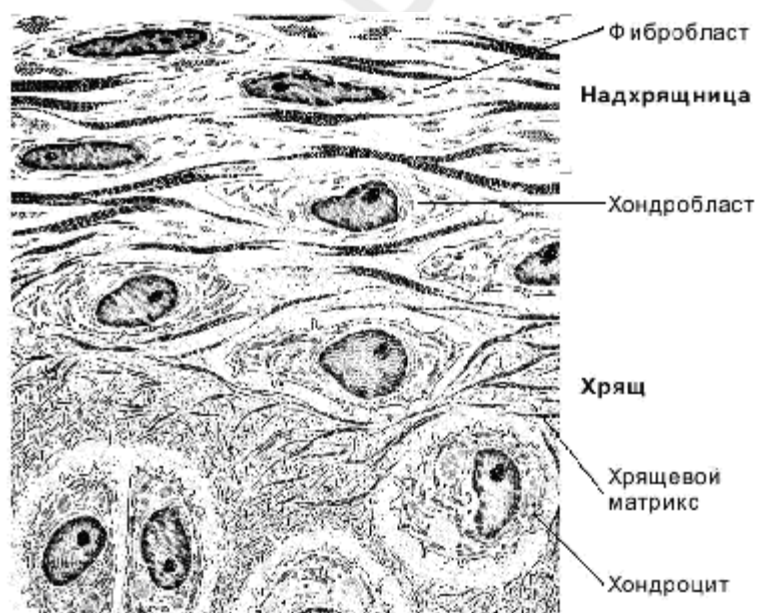


Рис. 6. Основные структуры хряща (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009)

Снаружи хрящ покрыт **надхрящницей**. В надхрящнице выделяют два слоя: наружный состоит из плотной волокнистой соединительной ткани; внутренний — из рыхлой волокнистой, содержит сосуды и малодифференцированные клетки (прехондробласты, хондробласты).

Хондробласты — молодые клетки, веретеновидной формы, имеют хорошо развитые гранулярную и агранулярную эндоплазматическую сети, комплекс Гольджи. Хондробласты начинают синтезировать компоненты межклеточного вещества (фибриллярные белки и элементы основного вещества), постепенно в него погружаются, отодвигаются от надхрящницы и превращаются в хондроциты.

Хондроциты — основной вид клеток хрящевой ткани, разнообразной формы (овальной, округлой). Клетки располагаются в межклеточном веществе в полостях (лакунах) поодиночке или группами. Группа клеток, лежащая в одной полости, называется **изогенной группой**. Она образуется путем деления одной клетки.

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

КОСТНЫЕ ТКАНИ

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

Различают три типа клеток костной ткани: **остеобласты**, **остеоциты**, **остеокласты**. **Остеобласты** — молодые клетки, которые бывают двух видов: **неактивные** (95 %) — содержат слабо развитый синтетический аппарат и **активные** (5 %). Активные остеобласты имеют кубическую или призматическую форму, ядро округлой или овальной формы, с одним или несколькими ядрышками. В их цитоплазме хорошо развита гранулярная эндоплазматическая сеть, митохондрии и комплекс Гольджи. Остеобласты синтезируют межклеточное вещество.

Остеоциты — самая многочисленная группа клеток костной ткани. Они образуются из остеобластов, имеют отростчатую форму, крупное ядро, слабобазофильную цитоплазму, органеллы слабо развиты. Клетки не способны к делению, лежат в полостях (лакунах) поодиночке. Лакуны связаны между собой системой канальцев, в которых располагаются отростки остеоцитов. В лакунах и костных канальцах находится тканевая жидкость, через которую осуществляется обмен веществ между остеоцитами и кровью.

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

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

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

В грубоволокнистой костной ткани коллагеновые волокна и клетки лежат неупорядоченно. Она встречается, главным образом, у зародышей. У взрослого человека грубоволокнистая костная ткань находится в швах черепа, в местах прикрепления сухожилия к костям. В пластинчатой костной ткани волокна лежат упорядоченно. Это основной вид костной ткани во взрослом организме (рис. 7).



Рис. 7. Слой остеонов в диафизе трубчатой кости (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Челышев, 2009)

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

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

Трубчатая кость как орган. Кость как орган образована не только костной тканью, а также хрящевой, плотной и рыхлой соединительными, ретикулярной, жировой тканями.

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

Снаружи диафиз трубчатой кости покрыт надкостницей. В надкостнице различают два слоя: наружный и внутренний. Наружный слой образован плотной волокнистой соединительной тканью, внутренний содержит малодифференцированные клетки и кровеносные сосуды, которые из надкостницы проникают вглубь кости через прободающие (Фолькмановы) каналы. Под надкостницей в **диафизе кости** различают:

1) **наружный слой общих пластинок**;

2) **средний слой** — содержит остеоны и вставочные пластинки (остатки бывших остеонов). Остеоны образованы несколькими костными пластинками, концентрически окружающими кровеносный сосуд (рис. 7). Границей остеонов является спайная линия;

3) **внутренний слой общих пластинок**. Этот слой ограничен от костномозговой полости внутренней надкостницей — эндостом.

ОСТЕОГЕНЕЗ

Различают два способа развития кости: прямой и непрямой остеогенез.

Прямой остеогенез — развитие кости из **мезенхимы** (рис. 8). Таким способом развиваются плоские кости. В этом процессе выделяют несколько этапов:

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

2. **Остеоидная стадия**. Из мезенхимных клеток дифференцируются остеобласты. Они активно синтезируют органическую основу кости (коллаген, фосфопротеины, протеогликаны). Часть остеобластов остаётся в межклеточном веществе, превращаясь в остециты, часть остаётся по периферии островка и продолжает активный синтез. Такая костная ткань (остециты, остеобласты, органическая основа) называется остеоидом.

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

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

Непрямой остеогенез — развитие костной ткани **на месте хряща** (рис. 9). Таким способом развиваются трубчатые кости.

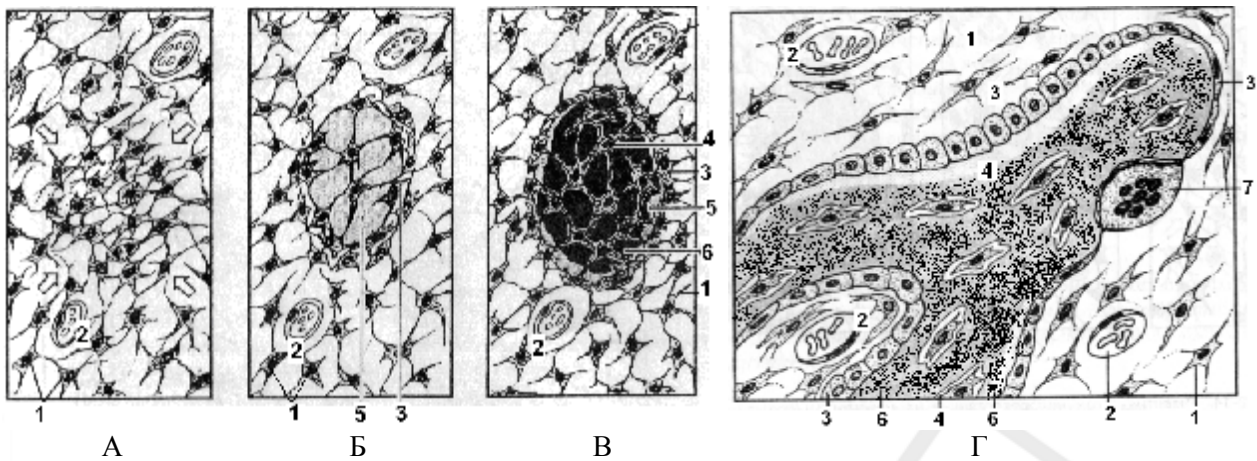


Рис. 8. Развитие кости из мезенхимы (В. Л. Быков, 1998):

А — остеогенный островок; Б — остеоидная стадия; В — минерализация остеоида; Г — замена грубоволокнистой костной ткани на пластинчатую: 1 — клетки мезенхимы, 2 — кровеносные сосуды, 3 — остеобласты, 4 — остеоциты, 5 — органическая основа, 6 — минерализованный матрикс, 7 — остеокласты

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

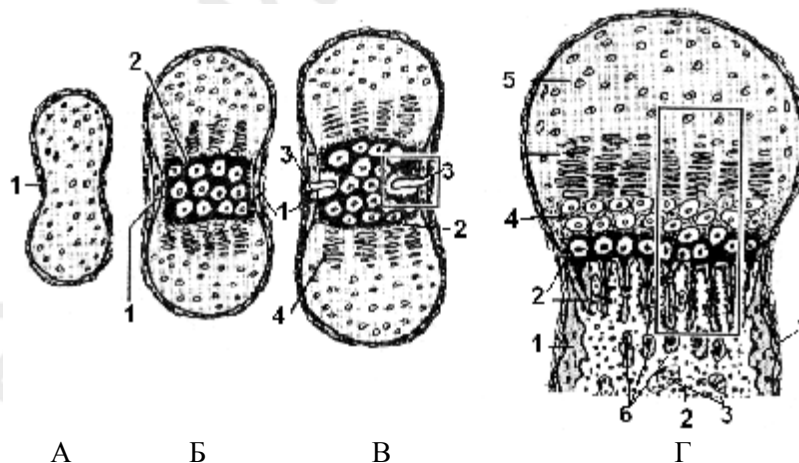


Рис. 9. Развитие кости на месте хряща (В. Л. Быков, 1998):

А — образование хрящевой модели; Б — образование костной манжетки; В — проникновение сосудов; Г — образование эндохондральной костной ткани: 1 — костная манжетка, 2 — дегенерирующий хрящ, 3 — кровеносные сосуды, 4 — клетки хрящевой ткани (зона пузырчатых хрящевых клеток), 5 — неизменный хрящ, 6 — участки эндохондрального окостенения, 7 — зона столбчатого хряща

МЫШЕЧНЫЕ ТКАНИ

Мышечные ткани — группа тканей, которые *способны к сокращению*, что обеспечивает перемещение организма и его частей в пространстве. *Основной признак мышечных тканей* — наличие в их структурах *актиновых и миозиновых миофиламентов*, которые обеспечивают *сокращение*. Если в клетках или волокнах эти миофиламенты находятся постоянно и формируют миофибриллы — органеллы специального назначения, то такая ткань принадлежит к поперечнополосатым (исчерченным) мышечным тканям. Если в клетках не формируются миофибриллы, а часть филаментов (миозиновых) возникают лишь при сокращении, то такая ткань относится к гладким (неисчерченным) мышечным тканям (схема 8).

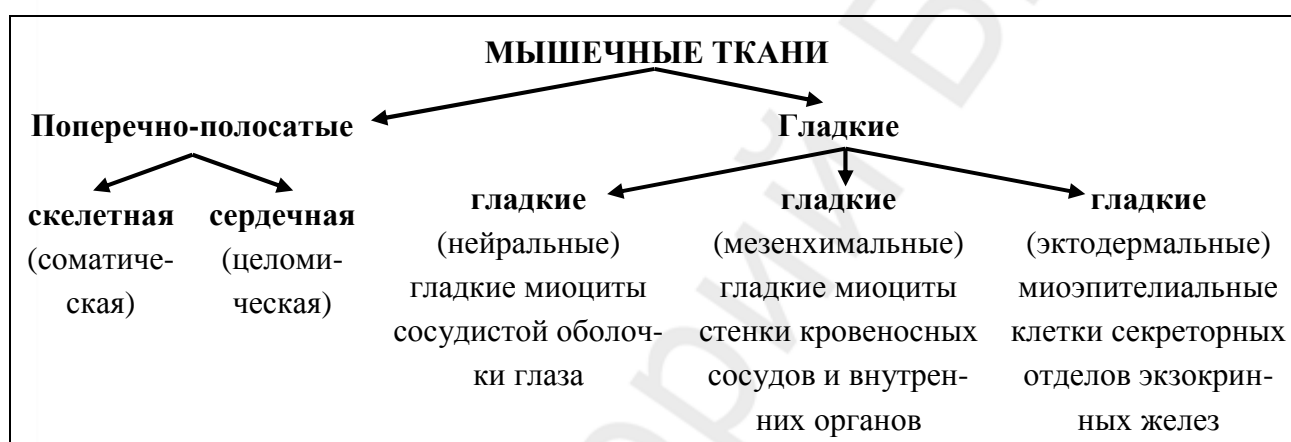


Схема 8. Классификация и источники развития мышечных тканей

Поперечнополосатые мышечные ткани подразделяют на *скелетную* и *сердечную* ткани.

Скелетная мышечная ткань. Структурной и функциональной единицей скелетной мышечной ткани является *мышечное волокно* (рис. 10). Это многоядерное образование цилиндрической формы, которое имеет длину до нескольких сантиметров. Источником развития скелетной мышечной ткани являются клетки миотомов сомитов (миобласты), которые мигрируют в зоны формирования скелетной мускулатуры. Миобласты сливаются и образуют **симпласты**. Симпласт вместе с клетками-сателлитами (камбиальными элементами) входит в состав *мышечного волокна* — структурно-функциональной единицы поперечно-полосатой мышечной ткани.

Мышечные волокна снаружи покрыты оболочкой — *сарколеммой*, состоящей из *цитолеммы* (оболочки симпласта) и *базальной мембраны*, которая окружает симпласт и сателлиты. Цитоплазма симпласта называется *саркоплазмой*.

Узкие поперечные углубления цитолеммы внутрь саркоплазмы называются *T-трубочками*. По периферии симпласта располагаются многочисленные ядра.

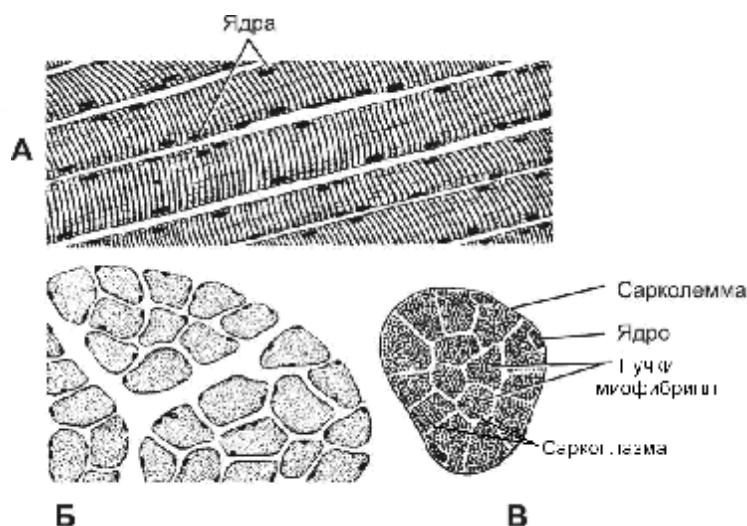


Рис. 10. Скелетные мышечные волокна в продольном и поперечном разрезе (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009):

А — продольный разрез; Б — поперечный разрез; В — поперечный срез отдельного мышечного волокна

Большую часть саркоплазмы занимает сократительный аппарат — *миофибриллы*. **Миофибриллы** — это органеллы специального назначения. Структурной единицей миофибриллы является *саркомер* (см. строение саркомера в практикуме по гистологии). Каждый саркомер состоит из актиновых и миозиновых миофиламентов, по-разному преломляющих свет (тёмные и светлые диски). *Тёмные диски* образованы миозиновыми и актиновыми миофиламентами, *светлые диски* — только актиновыми миофиламентами. При сокращении саркомера актиновые миофиламенты скользят вдоль миозиновых.

Для сокращения саркомера и всего мышечного волокна необходима энергия АТФ и ионы кальция. Ионы кальция находятся в агранулярной эндоплазматической сети. Поэтому из органелл наиболее развиты митохондрии и агранулярная эндоплазматическая сеть (саркоплазматическая сеть, L-трубочки). Митохондрии обеспечивают энергией сокращение. Саркоплазматическая сеть накапливает ионы кальция. При получении сигнала о начале сокращения ионы кальция выходят в саркоплазму и обеспечивают взаимосвязь между актиновыми и миозиновыми миофиламентами.

Скелетная мышечная ткань входит в состав органов — мышц. **Мышцы** состоят из пучков мышечных волокон, объединённых в одно целое соединительной тканью. В ней проходят кровеносные сосуды, нервы, располагаются прослойки жировой ткани. Соединительная ткань между мышечными волокнами называется *эндомизием*, пучки мышечных волокон покрывает *перимизий*, а снаружи мышцу окружает соединительнотканная оболочка — *эпимизий*.

Сердечная мышечная ткань (рис. 11) развивается из миоэпикардиальной пластинки висцерального листка мезодермы и образует среднюю оболочку стенки сердца (миокард).

По своему строению она похожа на скелетную мышечную ткань, но, в отличие от неё, состоит не из волокон, а из клеток — **кардиомиоцитов** (рис. 12). Клетки покрыты сарколеммой (плазмолеммой и базальной мембраной). Одно-два ядра кардиомиоцита располагаются в центре клеток, а миофибриллы — по периферии. В месте контактов клеток образуются **вставочные диски**. В составе вставочного диска есть плотные контакты, которые соединяют кардиомиоциты между собой, а также нексусы — щелевидные контакты, через которые идет обмен ионов Ca^{2+} между клетками.

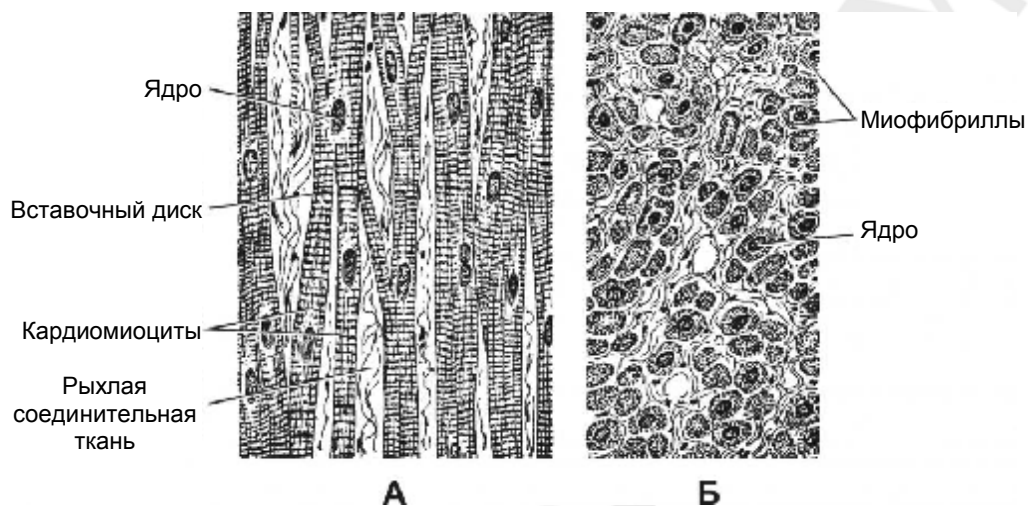


Рис. 11. Сердечная мышца в продольном (А) и поперечном (Б) разрезе (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Челышев, 2009)

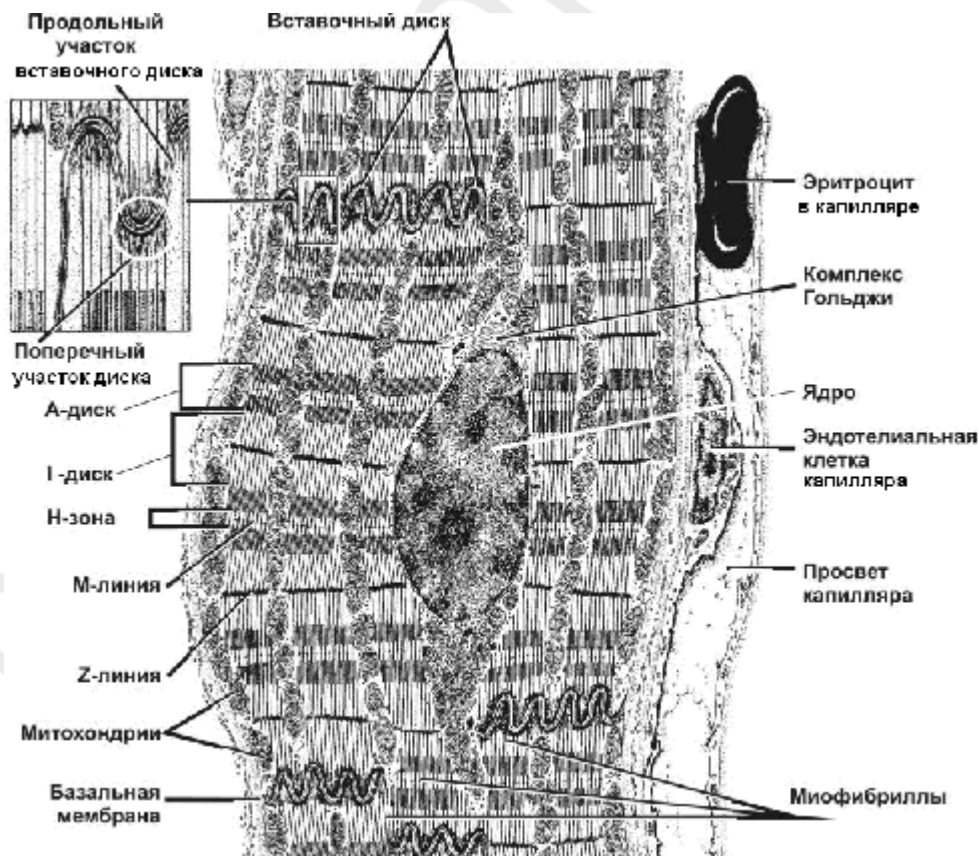


Рис. 12. Рабочий кардиомиоцит (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Челышев, 2009)

Различают 3 вида кардиомиоцитов: сократительные (рабочие), проводящие (образуют проводящую систему сердца) и секреторные (вырабатывают гормон, влияющий на деятельность почек). Главная отличительная особенность проводящих кардиомиоцитов — способность к самопроизвольной деполяризации плазмолеммы. Поэтому проводящие кардиомиоциты определяют ритм сокращений рабочих кардиомиоцитов.

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

Гладкая мышечная ткань (рис. 13) развивается из мезенхимы и входит в состав стенок кровеносных сосудов, внутренних органов. Она состоит из *гладких миоцитов* — вытянутых клеток с палочковидным ядром в центре клетки. Миоцит покрыт плазмолеммой, группа из 10–12 гладких миоцитов покрыта общей базальной мембраной. Плазмолеммы соседних гладких миоцитов связаны между собой нексусами — щелевыми контактами. Эти контакты обеспечивают механическое соединение клеток и обмен Ca^{2+} между клетками при сокращении. Мембрана гладкого миоцита образует множество углублений — кавеол. Кавеолы функционируют как Т-трубочки поперечнополосатой ткани — способствуют проведению внутрь клетки электрического потенциала.

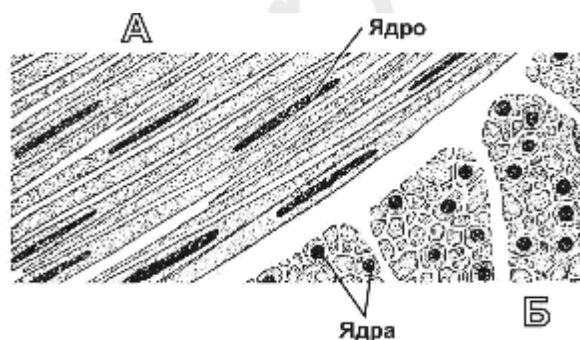


Рис. 13. Гладкие миоциты в продольном (А) и поперечном (Б) разрезе. На поперечном срезе миофиламенты видны как точки в цитоплазме гладкомышечных клеток (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009)

Сократительный аппарат гладкого миоцита представлен актиновыми миофиламентами. Когда сокращения не происходит, миозин находится в деполимеризованном состоянии. Сборка миозиновых миофиламентов происходит при сокращении.

Среди органелл развита агранулярная эндоплазматическая сеть, которая формирует пузырьки, где происходит депонирование Ca^{2+} (как в саркоплазматической сети поперечнополосатых тканей). В гладких миоцитах хорошо развиты митохондрии.

Разные виды мышечной ткани имеют свои функциональные особенности. Скелетная ткань иннервируется соматической нервной системой, сокращается быстро, сильно, но скоро

утомляется. Гладкая мышечная ткань иннервируется вегетативной нервной системой, может длительно сокращаться без признаков утомления.

НЕРВНАЯ ТКАНЬ

Нервная ткань является основой органов нервной системы. Нервная система обеспечивает регуляцию всех жизненных процессов в организме и его связи с внешней средой. Нервная ткань развивается из нервной трубки и нервного гребня (производные эктодермы).

Нервная ткань состоит из нервных клеток — нейронов и нейроглии (схема 9). **Нейроны** воспринимают сигналы из внешней и внутренней среды, преобразуют сигнал в импульс и передают импульс на другие нейроны или на рабочие органы — мышцы или секреторные клетки.

В нейроне различают тело (перикарион) и отростки (схема 10). Выделяют два типа отростков: дендриты и аксон. *Дендриты* (их может быть несколько) — это короткие ветвящиеся отростки, которые воспринимают сигналы, и проводят импульсы *к телу нейрона*. *Аксон* (всегда один) — это длинный, не ветвящийся около перикариона отросток, несущий импульсы *от тела нейрона*. В перикарионе нейрона, как правило, одно ядро, хорошо развита гранулярная эндоплазматическая сеть, где синтезируется большое количество нейромедиаторов, митохондрии и комплекс Гольджи. В них также имеются лизосомы и элементы цитоскелета (нейротубулы и нейрофиламенты).

По количеству отростков (рис. 14) нейроны делят на *униполярные* — одноотростчатые, *биполярные* — двухотростчатые, *мультиполярные* — многоотростчатые и *псевдоуниполярные* (от тела клетки отходит один отросток, который затем делится на два).

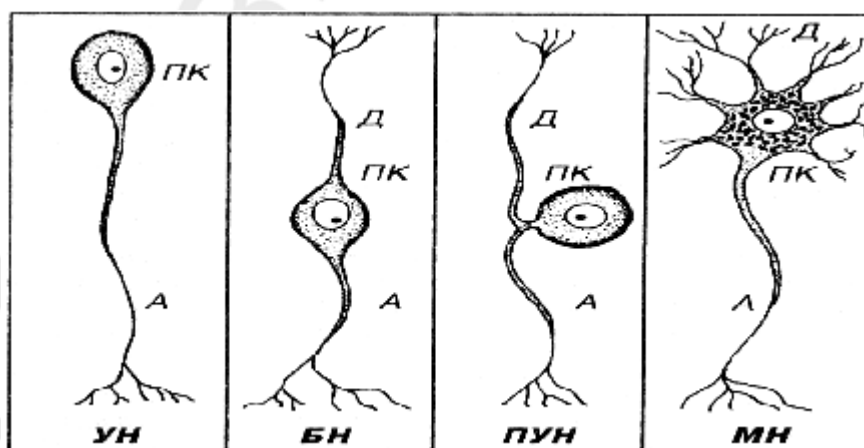


Рис. 14. Морфологическая классификация нейронов (В. Л. Быков, 1998):

УН — униполярный нейрон; БН — биполярный нейрон; ПУН — псевдоуниполярный нейрон; МН — мультиполярный нейрон; ПК — перикарион; А — аксон; Д — дендрит(ы)

По выполняемой функции нейроны делят на *рецепторные* (чувствительные, могут быть псевдоуниполярными или биполярными), *эффекторные* (двигательные, обычно мультиполярные) и *ассоциативные* (схема 9). Ассоциативные (вставочные, мультиполярные) нейроны осуществляют связь между рецепторными и эффекторными нейронами.

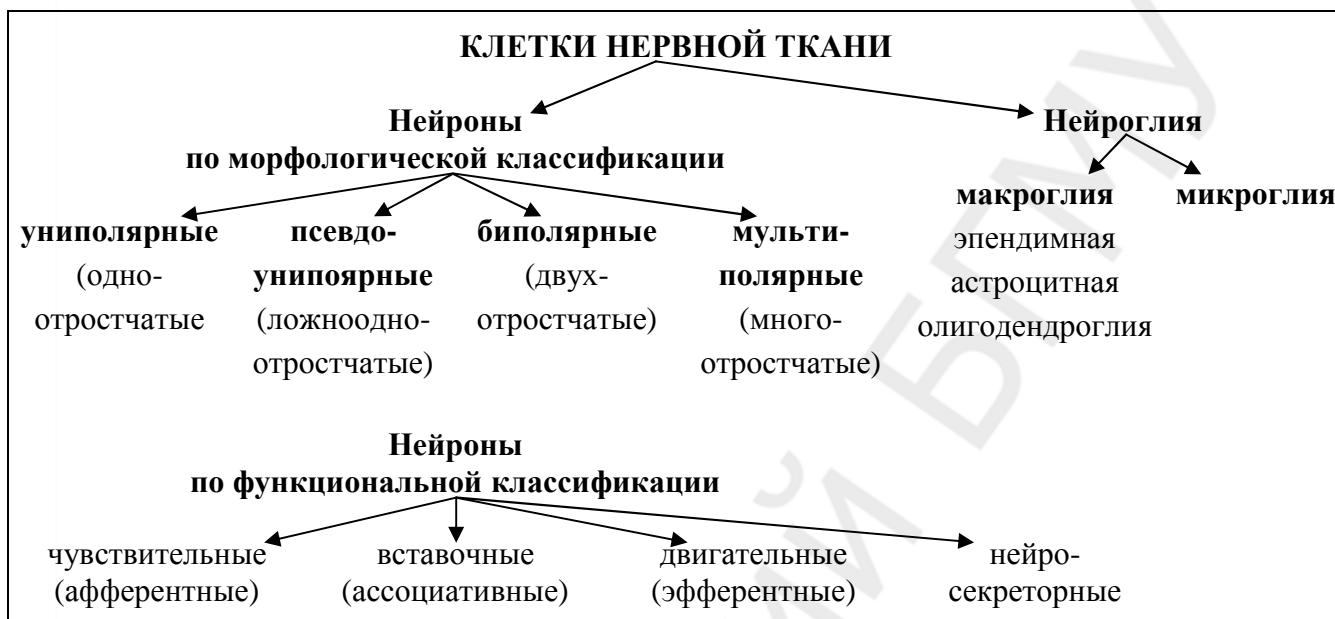


Схема 9. Классификация клеток нервной ткани

Нейроглия (рис. 15) выполняет опорную, разграничительную, трофическую, секреторную и защитную функции. Её делят на макроглию и микроглию. К макроглии относят эпендимную глию, астроцитную глию и олигодендроглию. **Эпендимная глия** выстилает канал спинного мозга и желудочки головного мозга, а также секретирует спинномозговую жидкость. **Астроцитная глия** выполняет опорную и разграничительную функции в органах центральной нервной системы. **Олигодендроглия** окружает нейроны и их отростки в органах центральной и периферической нервной системы. Микроглия выполняет защитную функцию.

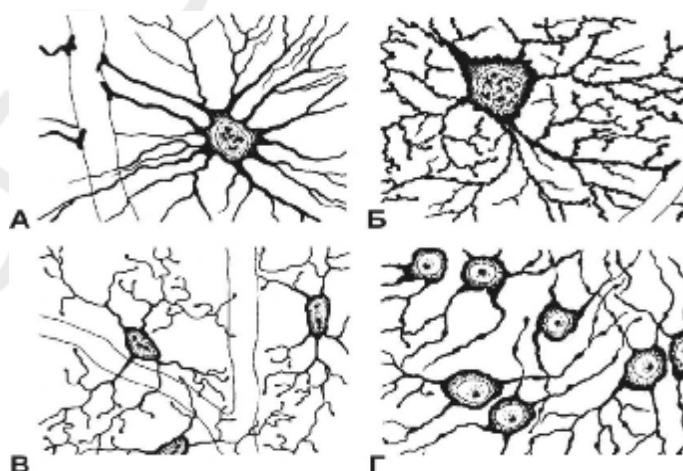


Рис. 15. Глиальные клетки (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009):
 А — волокнистый астроцит; Б — протоплазматический астроцит; В — микроглия; Г — олигодендроглиоциты

Отростки нервных клеток, окружённые оболочками, называются **нервными волокнами** (схема 10). В составе нервных волокон отростки нейронов называют **осевыми цилиндрами**. Оболочки нервных волокон образованы олигодендроглиоидами. Олигодендроциты, которые окружают отросток нейрона, называются **нейролеммоцитами** или шванновскими клетками.

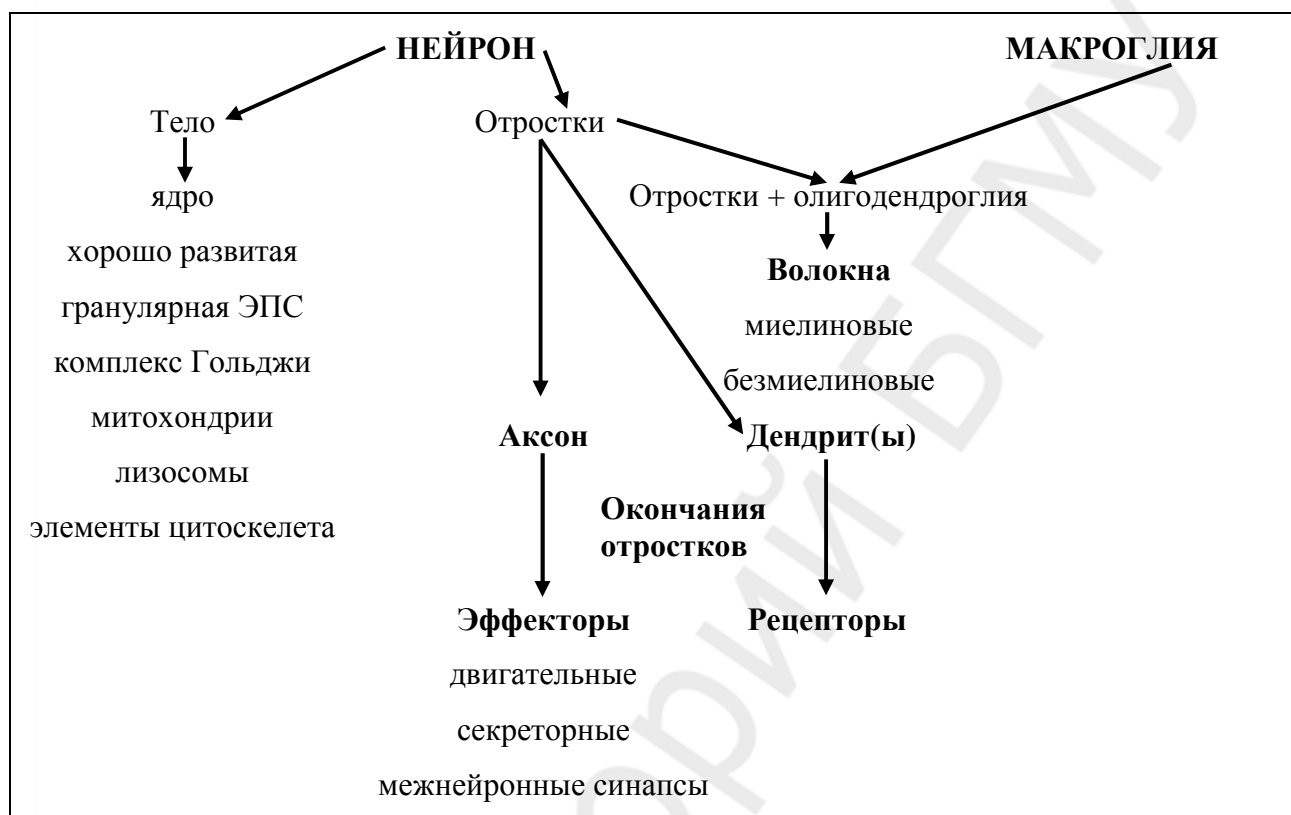


Схема 10. Строение нейрона и нервных волокон

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

При формировании миелиновых волокон (рис. 16) мезаксон (дубликатура плазмолеммы шванновской клетки) закручивается вокруг осевого цилиндра. Эти слои плазмолеммы шванновской клетки образуют миелин. В центре миелинового волокна лежит осевой цилиндр (отросток нейрона), по периферии — миелин, затем — ядро и цитоплазма шванновской клетки (неврилема). Место контакта между двумя шванновскими клетками называется **узловым перехватом** (перехватом Ранвье). В перехвате Ранвье миелиновая обо-

лочка отсутствует. В миелиновом нервном волокне нервный импульс на мембране осевого цилиндра возникает не вдоль всей мембраны, а только в узловых перехватах. Поэтому скорость проведения импульса в миелиновых волокнах большая — 70–120 м/сек.

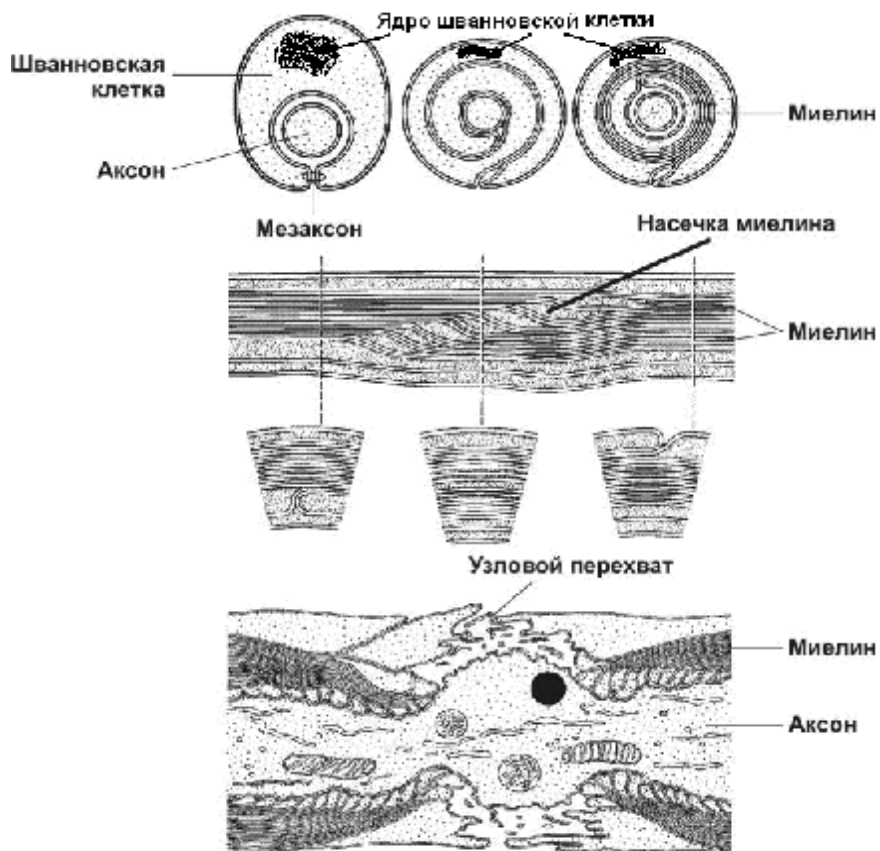


Рис. 16. Образование миелинового волокна (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009)

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

Рецепторные нервные окончания по строению делятся на **свободные** и **несвободные**, а последние — на **неинкапсулированные** и **инкапсулированные**. **Свободное нервное окончание** образовано конечными ветвлениями дендрита чувствительного нейрона (например, в эпидермисе). Если окончание дендрита покрыто олигодендроглиоцитами, то это **несвободное неинкапсулированное** рецепторное окончание (например, в дерме). Когда окончание дендрита с олигодендроглией снаружи покрыто соединительнотканной капсулой, то формируется **несвободное инкапсулированное** рецепторное окончание (например, осязательные тельца, нервно-сухожильное веретено). Любой внешний сигнал (температура, давление, растяжение и пр.) в рецепторе преобразуется в нервный импульс, который поступает по дендриту к телу чувствительного нейрона и далее в центральную нервную систему.

Эффекторные нервные окончания представлены терминальными разветвлениями аксонов двигательных нейронов. Аксоны могут заканчиваться на мышечных элементах (*двигательные окончания*) или на секреторных клетках (*секреторные окончания*). Двигательные окончания в скелетных мышцах называются *нервно-мышечными синапсами* (рис. 17).

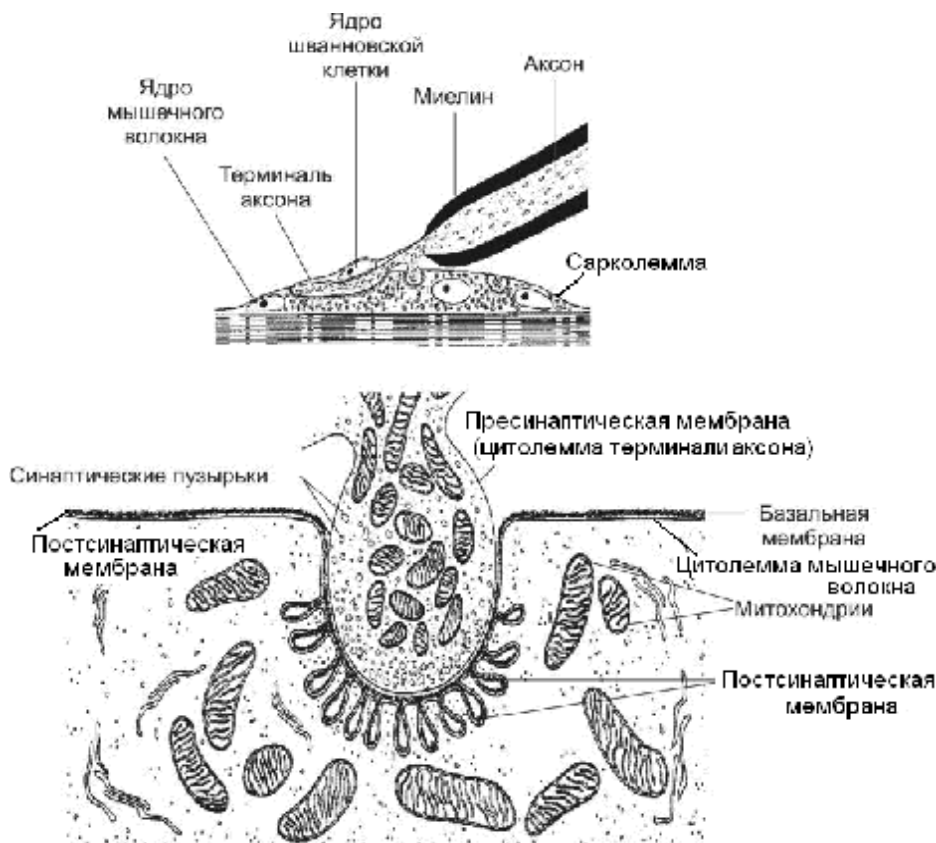


Рис. 17. Нервно-мышечный синапс (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009)

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

Нервный импульс, который идёт по аксону, обеспечивает выделение через пресинаптическую мембрану нейромедиатора. Нейромедиатор поступает через синаптическую щель и связывается с рецепторами на постсинаптической мембране — плазмолемме мышечного волокна. Это приводит к возникновению её деполяризации, выходу кальция из депо в саркоплазму, образованию акто-миозинового комплекса и сокращению волокна.

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

(синапсы между аксоном одного нейрона и дендритом другого); **аксо-аксональные** (синапсы между аксонами разных нейронов); **дендро-дендритные** (синапсы между дендритами разных нейронов).

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

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

РАЗДЕЛ 3

ЧАСТНАЯ ГИСТОЛОГИЯ (УЧЕНИЕ ОБ ОРГАНАХ)

Частная гистология изучает микроскопическое строение органов. **Орган** — анатомически оформленная часть организма, которая выполняет определённые функции и состоит из разных тканей.

По строению различают два основных типа органов: слоистые (или трубчатые) и паренхиматозные. В *слоистых органах* (кишечник, трахея, кровеносные и лимфатические сосуды) разные ткани располагаются слоями. Вместе слои формируют оболочки — основные части стенки трубчатого органа. *Паренхиматозные органы* (головной и спинной мозг, экзо- и эндокринные железы, селезёнка, скелетная мышца и др.) состоят из 2 частей — паренхимы и стромы. *Паренхима* содержит тканевые элементы (чаще всего эпителиальную, нервную, скелетную мышечную ткани), которые выполняют основные функции органа. *Строму* образуют элементы (как правило, рыхлой волокнистой соединительной ткани) необходимые для опоры, защиты и питания.

СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА

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

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

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

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

В стенке артерий выделяют 3 оболочки:

1) *внутреннюю оболочку*, которая состоит из трёх слоев (схема 11):

– *эндотелия* — однослойного однорядного плоского эпителия, лежащего на базальной мембране;

– *субэндотелиального слоя* — тонкой прослойки рыхлой волокнистой неоформленной соединительной ткани;

– *внутренней эластической мембраны*;

2) **среднюю оболочку**, которая образована гладкими миоцитами, эластическими волокнами, небольшим количеством коллагеновых волокон и соединительнотканными клетками. Степень развития мышечной ткани и эластических элементов различна. Это определяет разделение артерий на разные виды;

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

АРТЕРИИ			
	← Эластические	Смешанные	→ Мышечные
Внутренняя оболочка	Эндотелий Базальная мембрана Субэндотелиальный слой — РВНСТ Сеть эластических волокон	Эндотелий Базальная мембрана Субэндотелиальный слой — РВНСТ Внутренняя эластическая мембрана	Эндотелий Базальная мембрана Субэндотелиальный слой — РВНСТ Внутренняя эластическая мембрана
Средняя оболочка	Окончатые эластические мембраны >> ГМК	Эластические мембраны ≈ ГМК	ГМК >> эластические волокна
Наружная оболочка	Сеть эластических волокон, РВНСТ	Наружная эластическая мембрана, РВНСТ	Наружная эластическая мембрана, РВНСТ
Примеры	Аорта	Сонная артерия	Артерии органов

Схема 11. Классификация и общий план строения артерий: РВНСТ — рыхлая волокнистая неоформленная соединительная ткань, ГМК — гладкие мышечные клетки (гладкие миоциты)

Артерии подразделяются: 1) на артерии эластического типа; 2) смешанного типа — мышечно-эластические; 3) мышечного типа (схема 11). **Артерии эластического типа** легко растягиваются при прохождении крови во время систолы сердца и возвращаются в начальное состояние при диастоле. Это возможно потому, что в их стенке хорошо развиты эластические волокна. В стенке **артерий мышечного типа** много гладких миоцитов. Их сокращение регулирует просвет артерий и поступление крови к органам и тканям. **Смешанные артерии** по функциональным особенностям занимают промежуточное положение между сосудами эластического и мышечного типов.

К **сосудам микроциркуляторного русла** относятся артериолы, капилляры, вены. **Артериолы** — мелкие артериальные сосуды, которые участвуют в регуляции артериального давления и перераспределении крови в органах в зависимости от их функциональной нагрузки. В стенках крупных артериол выделяют три оболочки:

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

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

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

Капилляры относятся к сосудам, в которых происходит обмен веществ. Через их тонкую стенку происходит транспорт низкомолекулярных соединений, газообмен, а также в них депонируется кровь. *Стенка гемокпилляра* состоит из *эндотелиоцитов, базальной мембраны, перicyтов* и *адвентициальных клеток* (схема 12).

СТЕНКА КАПИЛЛЯРА			
	Эндотелий	Базальная мембрана	Примеры
I тип	непрерывный	непрерывная	Лёгкие, головной мозг, мышцы
II тип	содержит фенестры	непрерывная	Почки, эндокринные железы
III тип	содержит фенестры и поры	прерывистая	Печень, селезенка, красный костный мозг

Схема 12. Общий план строения капилляров

Различают **три типа гемокпилляров** (рис. 18):

I тип — *соматические* (диаметр 5–7 мкм), в их стенке эндотелий и базальная мембрана непрерывные; располагаются в скелетных мышцах, лёгких;

II тип — *висцеральные или фенестрированные* (диаметр 8–12 мкм) содержатся во многих эндокринных железах, почках. В эндотелии таких капилляров имеются поры, закрытые диафрагмой (фенестры), непрерывная базальная мембрана;

III тип — *синусоидные* (диаметр 15–30 мкм) — присутствуют в органах кроветворения, в печени; в эндотелии таких капилляров есть поры, базальная мембрана прерывистая.

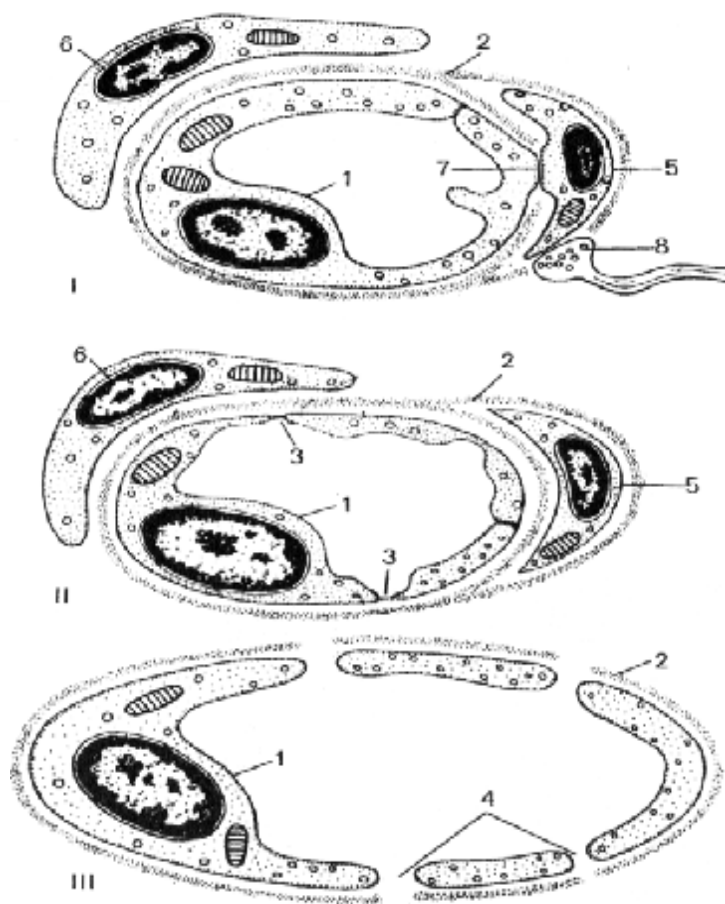


Рис. 18. Типы капилляров (Ю. И. Афанасьев и др., 2006)

I — соматического типа; II — фенестрированного типа; III — синусоидного типа; 1 — эндотелиоцит; 2 — базальная мембрана; 3 — фенестры; 4 — поры; 5 — перипит; 6 — адвентициальная клетка; 7 — контакт эндотелиоцита и перипита; 8 — нервное окончание

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

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

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

Часть крови, циркулирующей в организме, может не проходить через капиллярное русло, а сразу из артерий сбрасываться в вены. Сосуды, соединяющие артерии с венами, называются *артерио-венозными анастомозами*.

Вены транспортируют кровь от органов к сердцу и депонируют кровь.

Строение стенки вены (схема 13):

1. **Внутренняя оболочка** выстлана *эндотелием* (однослойный плоский эпителий), лежащим на базальной мембране. Снаружи лежит *подэндотелиальный слой* — тонкая прослойка рыхлой волокнистой неоформленной соединительной ткани. Внутренняя оболочка многих вен нижней половины туловища и ног образует клапаны, которые препятствуют обратному току крови.

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

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

		Вены			
		Безмышечные	Мышечные		
		развитием мышечных элементов			
		со слабым	со средним	с сильным	
Внутренняя оболочка	Эндотелий	Эндотелий	Эндотелий	Эндотелий	Эндотелий
	Базальная мембрана	Базальная мембрана	Базальная мембрана	Базальная мембрана	Базальная мембрана
	Субэндотелиальный слой — РВНСТ	Субэндотелиальный слой — РВНСТ	Субэндотелиальный слой — РВНСТ, единичные ГМК	Субэндотелиальный слой — РВНСТ, ГМК	Субэндотелиальный слой — РВНСТ, ГМК
Средняя оболочка	РВНСТ	РВНСТ, 2–3 слоя ГМК	РВНСТ, ГМК	РВНСТ, циркулярные пучки ГМК	РВНСТ, продольные пучки ГМК
Наружная оболочка	РВНСТ	РВНСТ	РВНСТ, единичные ГМК	РВНСТ, ГМК	РВНСТ, продольные пучки ГМК
Примеры	Мозговые оболочки, селезенка	Вены головы и шеи	Плечевая вена	Плечевая вена	Нижняя полая вена

Схема 13. Общий план строения вен: РВНСТ — рыхлая волокнистая неоформленная соединительная ткань, ГМК — гладкие мышечные клетки

Строение вен зависит от их расположения относительно сердца (верхняя и нижняя части тела). Классифицируют вены по степени развития в их стенке мышечных элементов. Выделяют вены (схема 13):

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

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

Сердце. Сердце — полый мышечный орган, выполняющий роль насоса для циркуляции крови по сосудистой системе. Стенка сердца состоит из трех оболочек: эндокарда, миокарда и эпикарда (рис. 19).

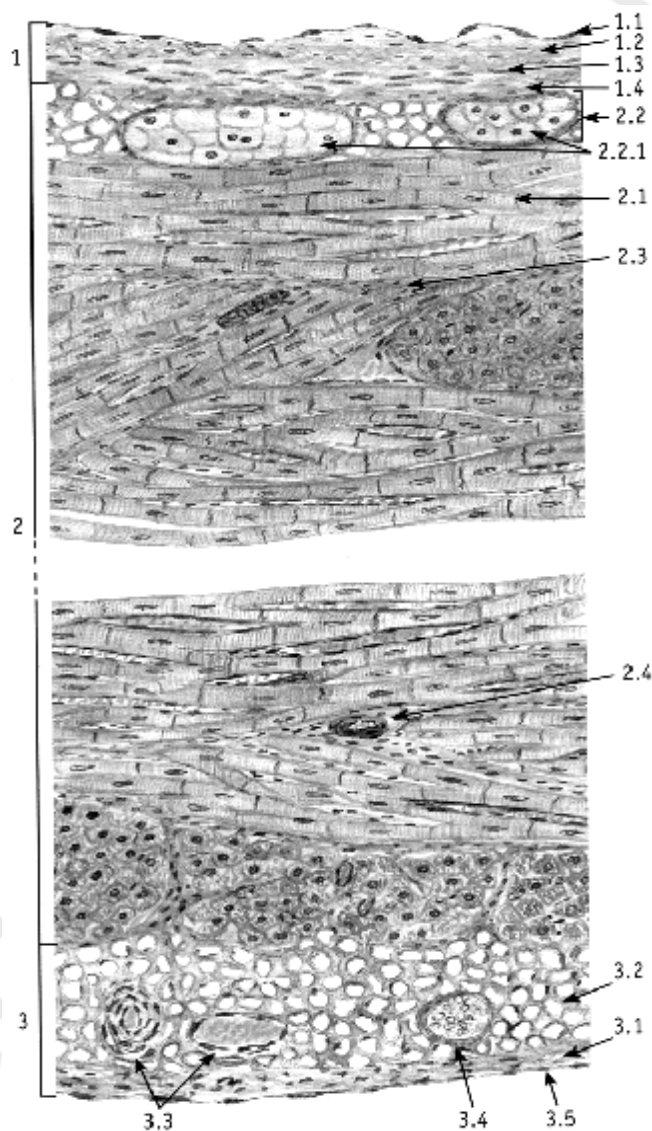


Рис. 19. Схема строения стенки сердца (С. И. Юшканцева, В. Л. Быков, 2006):

1 — эндокард; 1.1 — эндотелий; 1.2 — субэндотелиальный слой; 1.3 — мышечно-эластический слой; 1.4 — наружный соединительнотканый слой; 2 — миокард; 2.1 — рабочие кардиомиоциты в продольном разрезе; 2.2 — волокна Пуркинью; 2.2.1 — клетки Пуркинью; 2.3 — прослойки соединительной ткани; 2.4 — кровеносные сосуды; 3 — эпикард; 3.1 — соединительная ткань; 3.2 — жировая ткань; 3.3 — артерия и вена; 3.4 — нерв; 3.5 — мезотелий

Эндокард по своему строению соответствует стенке кровеносного сосуда: эндотелий, под которым располагается соединительнотканый (субэндотелиальный) слой, затем мышечно-эластический и наружный соединительнотканый слои. Между камерами сердца и у основания крупных сосудов (аорты и легочной артерии) эндокард образует складки — клапаны. *Клапаны* — это пластинки плотной волокнистой соединительной ткани, покрытые эндотелием.

Миокард образован поперечно-полосатой сердечной мышечной тканью и тонкими прослойками рыхлой волокнистой соединительной ткани. В прослойках расположены сосуды, ганглии, нервные окончания.

Основу сердечной мышечной ткани составляют клетки кардиомиоциты (см. тему «Мышечная ткань»). Среди кардиомиоцитов различают три типа клеток:

- 1) *сократительные кардиомиоциты*, которые обеспечивают сокращение камер сердца;
- 2) *проводящие кардиомиоциты*, которые образуют проводящую систему сердца.

На мембране проводящих кардиомиоцитов (клетки-пейсмекеры) самопроизвольно формируется потенциал действия, который передаётся по цепочке проводящих кардиомиоцитов (переходные клетки, волокна Пуркинье) на мембрану сократительных кардиомиоцитов. Проводящие кардиомиоциты содержат мало миофибрилл, поэтому не имеют поперечной исчерченности, но значительно крупнее;

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

Эпикард — внутренний листок перикарда. Эпикард образован рыхлой волокнистой соединительной тканью, покрытой снаружи однослойным плоским эпителием (мезотелием).

ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

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

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

Органы дыхательной системы включают:

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

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

Воздухопроводящие пути являются трубчатыми органами. **Трахея, главные, крупные и средние бронхи** имеют в стенке 4 оболочки: слизистую, подслизистую, фиброзно-хрящевую и адвентициальную (рис. 20, схема 14).

Слизистая оболочка состоит из *однослойного многорядного мерцательного эпителия, собственной пластинки слизистой оболочки и мышечной пластинки*. В эпителии содержатся:

1) реснитчатые (мерцательные) клетки. На их апикальном конце находятся реснички. Движение ресничек перемещает бронхиальный секрет в проксимальном направлении;

2) бокаловидные эпителиоциты продуцируют слизь. К слизи прилипают инородные частицы, микроорганизмы. Поэтому слизисто-ресничный транспорт является механизмом, который очищает поступающий в дыхательные пути воздух;

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

4) малодифференцированные вставочные клетки.

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

Мышечная пластинка слизистой оболочки представлена гладкими миоцитами.

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

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

Адвентициальная (наружная) оболочка представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью.

Мелкие бронхи и конечные бронхиолы содержат в стенке только 2 оболочки: *слизистую* и *адвентициальную* (схема 14). Изменяется состав слизистой оболочки. *Однослойный эпителий* становится *двухрядным*, затем *однорядным цилиндрическим*, потом *кубическим*. В *собственной пластинке* слизистой оболочки по-прежнему много эластических волокон. *Мышечная пластинка* в мелких бронхах имеет наибольшую толщину. Так как фиброзно-хрящевая оболочка здесь отсутствует, то при патологии сокращение мышечной пластинки приводит к закрытию просвета мелких бронхов или бронхиол.

Таким образом, при уменьшении калибра бронхов:

- изменяется тип эпителия от многорядного мерцательного до однорядного;
- увеличивается относительная толщина мышечной пластинки;
- постепенно истончаются и исчезают подслизистая оболочка с железами и фиброзно-хрящевая оболочка (схема 14).

Респираторный отдел лёгкого (рис. 20, схема 14) представлен *ацинусами*. В состав ацинуса входят дыхательные (респираторные) бронхиолы, альвеолярные ходы и альвеолярные мешочки, состоящие из альвеол.

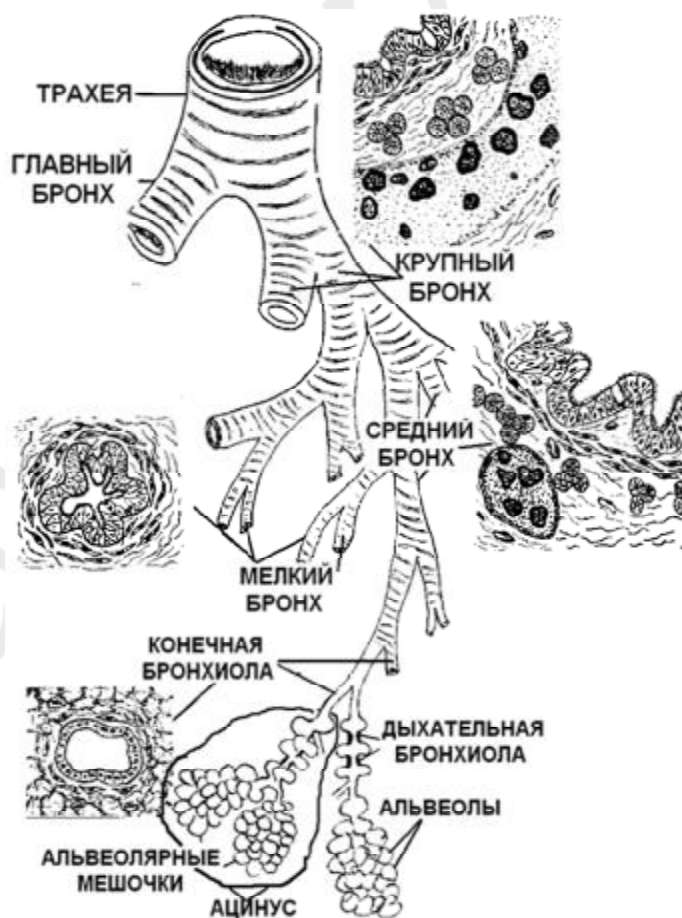


Рис. 20. Схема строения воздухоносных путей и респираторного отдела

Дыхательная бронхиола (схема 14) отличается от конечной тем, что в её стенку открываются альвеолы. Стенка респираторной бронхиолы состоит из слизистой и адвентициальной оболочек. Слизистая оболочка образована однослойным кубическим эпителием, собственной пластинкой слизистой оболочки с хорошо выраженными эластическими волокнами и единичными гладкими миоцитами в мышечной пластинке. Наружная адвентициальная оболочка выражена слабо.

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

ОБОЛОЧКИ	ТРАХЕЯ, ГЛАВНЫЕ БРОНХИ	КРУПНЫЕ БРОНХИ	СРЕДНИЕ БРОНХИ
Слизистая оболочка → эпителий	Однослойный многорядный мерцательный		
→ собственная пластинка	РВСТ, богатая эластическими волокнами, с лимфоидными узелками		
→ мышечная пластинка	–	Несколько слоев ГМК	Слои ГМК занимают $\frac{1}{4}$ – $\frac{1}{6}$ толщины слизистой оболочки
Подслизистая оболочка, железы	++	+++	++
Фиброзно-хрящевая обо- лочка (гиалиновый хрящ)	полукольца, кольца	крупные пластины	мелкие пластины и островки
Адвентициальная оболочка	РВСТ: толщина уменьшается по мере уменьшения калибра бронха		

ОБОЛОЧКИ	МЕЛКИЕ БРОНХИ	КОНЕЧНЫЕ БРОНХИОЛЫ	ДЫХАТЕЛЬНЫЕ БРОНХИОЛЫ	АЛЬВЕОЛЫ
Слизистая оболочка → эпителий	двухрядный мерцательный	однослойный цилиндрический и кубический	однослойный кубический	однослойный плоский
→ собственная пластинка	РВСТ с большим количеством эластических волокон			
→ мышечная пластинка	Слои ГМК за- нимают $\frac{1}{2}$ тол- щины слизистой оболочки	2–3 слоя ГМК	отдельные ГМК	–
Адвентициальная оболочка	РВСТ: толщина уменьшается по мере уменьшения калибра			–

Схема 14. Общий план строения органов дыхательной системы

Стенка альвеолы (схема 14) представлена однослойным эпителием и тонкой прослойкой соединительной ткани, которая может быть общей для нескольких альвеол. Поэтому

ее называют еще межальвеолярной перегородкой. В соединительной ткани располагаются капилляры соматического типа. Базальная мембрана капилляра может близко лежать или сливаться с базальной мембраной эпителиоцитов альвеол. Таким образом, формируется аэро-гематический барьер, через который происходит газообмен между альвеолярным воздухом и кровью.

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

Эпителий альвеол (рис. 21) представлен 2 типами клеток: пневмоцитами 1-го типа (уплощенной формы, дыхательные) и 2-го типа (кубической формы, секреторные).

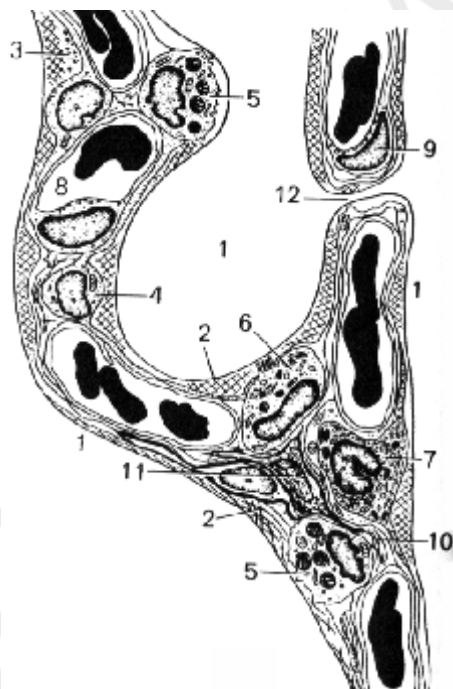


Рис. 21. Строение стенки альвеолы (по Ю. А. Афанасьеву, 2006):

1 — просвет альвеолы; 2 — мембраны сурфактанта; 3 — гидрофобная фаза сурфактанта; 4 — пневмоцит 1-го типа; 5 — пневмоцит 2-го типа; 6 — щётчатый альвеолоцит; 7 — макрофаг; 8 — просвет капилляра; 9 — эндотелиоцит; 10 — эластические волокна; 11 — фибробласт; 12 — пора

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

Пневмоциты 2-го типа секретируют фосфолипиды, формирующие на поверхности альвеол плёнку — сурфактант.

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

КОЖА

Кожа образует общий наружный покров и выполняет ряд функций: защитную, рецепторную, иммунологическую, функцию регуляции водно-солевого обмена, терморегуляции, депонирования крови и др.

Кожа (рис. 22) построена из эпителия (эпидермис), соединительной ткани (дерма) и жировой ткани (гиподерма, подкожная клетчатка).

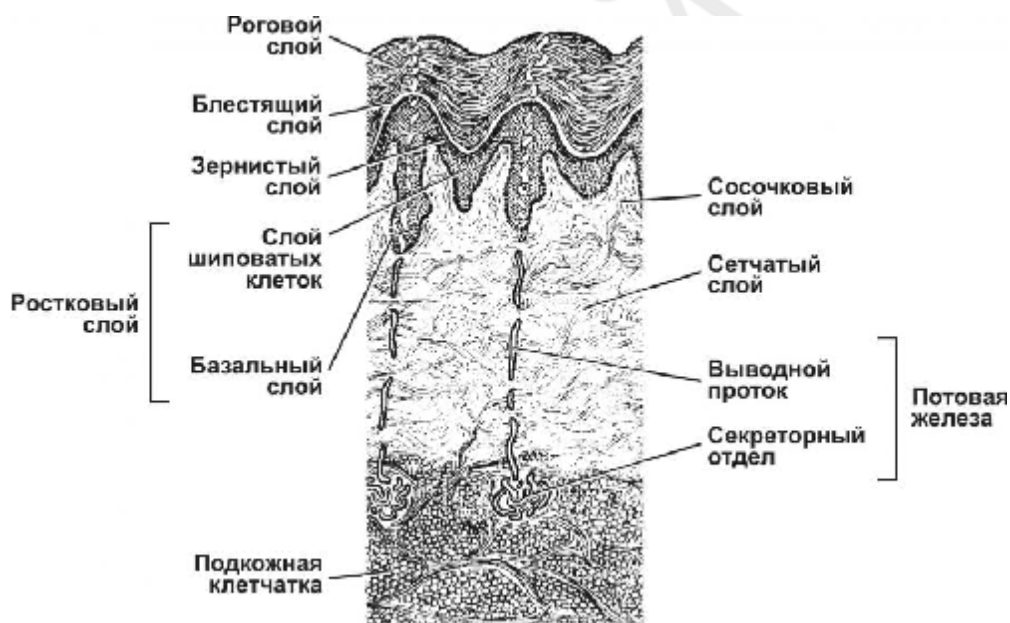


Рис. 22. Строение кожи (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009)

Эпидермис кожи образован многослойным плоским ороговевающим эпителием. В состав эпидермиса входят три клеточных типа: кератиноциты, меланоциты, дендроциты.

Кератиноциты расположены слоями (базальный, шиповатый, зернистый, блестящий, роговой) (рис. 22). При переходе кератиноцитов из нижних слоев в верхние происходит кератинизация — образование мягкого кератина.

Клетки базального слоя имеют цилиндрическую форму, овальное ядро, лежат в один ряд на базальной мембране. Они соединяются между собой с помощью десмосом, а с базальной мембраной — полудесмосомами. Среди базальных кератиноцитов находятся камбиаль-

ные, которые обеспечивают регенерацию. В составе базального слоя расположены также *меланоциты*, *дендроциты* и *клетки Меркеля*.

Шиповатые кератиноциты имеют многоугольную форму, округлые ядра. Клетки соединены десмосомами. Клетки, лежащие у базального слоя, могут делиться, поэтому базальный слой вместе с шиповатым называют ростковым.

В базальный и шиповатый слои из соединительной ткани могут проникать макрофаги и Т-лимфоциты, образующие местную систему иммунитета.

Зернистый слой состоит из 3–4 рядов уплощённых кератиноцитов ромбовидной формы, содержащих в цитоплазме белок *кератогиалин* — промежуточный продукт синтеза кератина.

Блестящий слой расположен над зернистым, имеет вид розовой блестящей полосы, состоит из 3–4 слоёв плоских клеток, в которых ядра и органеллы разрушаются. Этот слой есть только в эпидермисе ладоней и подошв.

Роговой слой — поверхностный; состоит из роговых чешуек, покрытых толстой роговой оболочкой, содержащих «мягкий» кератин и пузырьки воздуха.

Меланоциты — пигментные клетки. Они расположены среди клеток базального слоя. Их функция заключается в защите камбиальных кератиноцитов от внешнего излучения, которое может вызывать их мутации.

Дендроциты — отростчатые клетки, разновидность макрофагов. Участвуют в местных иммунных реакциях, вырабатывают интерферон.

Клетки Меркеля — осязательные клетки.

Дерма кожи содержит два слоя: сосочковый и сетчатый.

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

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

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

Потовые железы — простые неразветвленные трубчатые железы, которые участвуют в процессах терморегуляции и выведения из организма продуктов обмена, солей, тяжёлых металлов, лекарственных веществ. Расположены в глубине сетчатого слоя.

Сальные железы — простые разветвленные альвеолярные железы. Они секретируют смесь липидов, образующих на поверхности кожи гомогенную тонкую плёнку (кожное сало), которая предохраняет кожу от высыхания и намокания, усиливает её барьерные и бактерицидные свойства. Сальные железы связаны с корнями волос.

Волосы (рис. 23) покрывают 95 % кожи и подразделяются на длинные, щетинистые и пушковые. Волосы состоят из корня и стержня, расположенного над поверхностью кожи. Стержень волоса состоит из мозгового, коркового вещества и кутикулы волоса. Корень волоса покрыт двумя эпителиальными влагалищами (наружным и внутренним) и соединительнотканной волосяной сумкой. Заканчивается корень волоса волосяной луковицей, где расположены малодифференцированные клетки, за счёт размножения которых волос растёт.

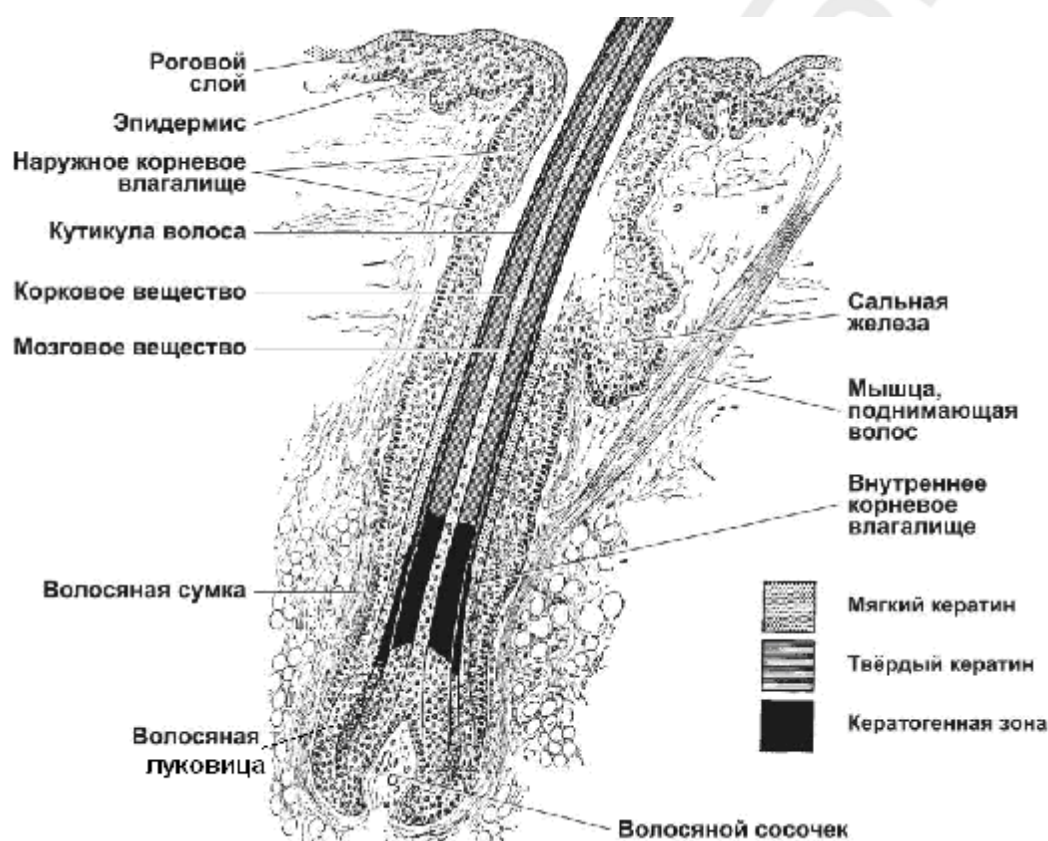


Рис. 23. Корневая часть волоса (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009)

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

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Пищеварение — процесс, обеспечивающий поступление в организм энергии и «строительного» материала. Пищеварение состоит: 1) из механической и химической обработки пищи для **расщепления** её полимеров до мономеров; 2) **всасывания** мономеров. Кроме этого, органы пищеварительной системы выводят продукты метаболизма, синтезируют гормоны, обеспечивают защиту от антигенов.

Пищеварительная система включает пищеварительную трубку и пищеварительные железы (слюнные, печень, поджелудочная железа), лежащие за пределами пищеварительной трубки, но выделяющие свои секреты в её полость (схема 15).

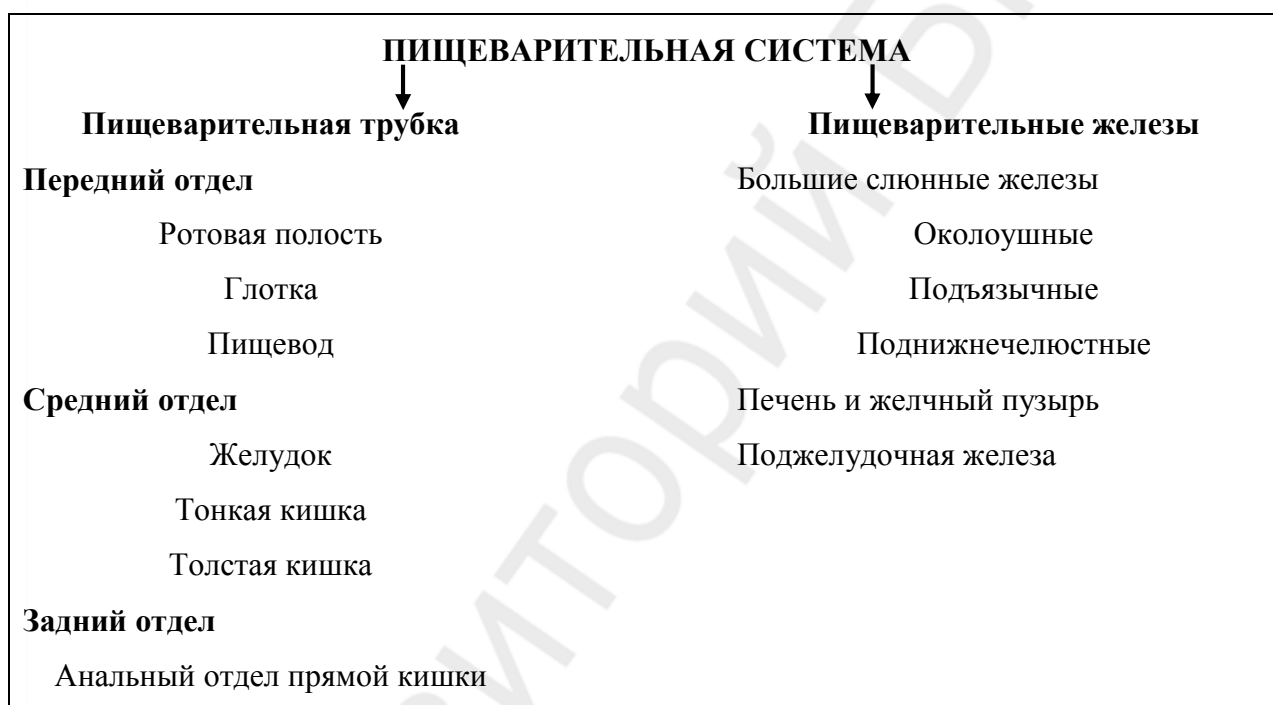


Схема 15. Отделы пищеварительной системы

Пищеварительный тракт начинается **ротовой полостью**. Её образуют следующие структуры: губы, щёки, твёрдое и мягкое нёбо, язык, дёсны, зубы (см. раздел «Органы зубочелюстной системы»).

Зубы. В зубе выделяют три части (рис. 24): *коронку*, *шейку* и один или несколько *корней*. Основу зуба составляет твёрдая обызвествленная ткань — *дентин*. В области коронки он покрыт *эмалью*, в области корня — *цементом*. Полость зуба заполнена *пульпой*.

Эмаль — производное эпителиальной ткани, образована эмалевыми призмами, которые на 95–97 % состоят из неорганических веществ (фосфатов и карбонатов кальция). Эмаль является самой твёрдой тканью в организме. Эмаль не содержит клеток и не способна к регенерации. Необходимые для минерализации вещества получает из слюны.



Рис. 24. Зуб. Сагиттальный разрез (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Челышев, 2009)

Дентин — твёрдая ткань зуба (дентиноидная костная ткань). Он состоит из коллагеновых волокон и на 70–72 % минерализованного основного вещества. Коллаген и другие органические вещества вырабатываются одонтобластами. Их тела лежат на периферии пульпы зуба, а отростки расположены в дентинных канальцах. По канальцам поступают питательные вещества, поэтому регенерация дентина возможна.

Цемент — твёрдая ткань зуба, похожа на грубоволокнистую костную ткань, содержит 50–60 % неорганических и 40–50 % органических веществ. Часть цемента в области верхушки корня содержит клетки (клеточный цемент), другая часть, ближе к коронке зуба, их не имеет (бесклеточный цемент). Цемент не содержит сосудов, питается из дентина или из периодонтальной связки. Цемент способен к регенерации.

Периодонтальная связка, альвеола зуба, десна и цемент образуют поддерживающий аппарат зуба (периодонт), который удерживает зуб в зубной альвеоле.

Пульпа зуба заполняет полость коронки и канал корня зуба. Состоит из рыхлой волокнистой соединительной ткани. Содержит сосуды и нервы; в наружном слое расположены тела одонтобласты (дентинобластов), клеток участвующих в образовании и регенерации дентина. Пульпа обеспечивает трофику и иннервацию зуба.

Язык покрыт слизистой оболочкой, состоящей из многослойного плоского частично ороговевающего эпителия и соединительной ткани. Основу языка составляет поперечно-полосатая скелетная мышечная ткань.

Слизистая оболочка верхней и боковых поверхностей языка образует выпячивания — сосочки разной формы: нитевидные, листовидные (рис. 25), грибовидные и желобоватые. Все сосочки (кроме нитевидных) имеют вкусовые луковицы, которые являются рецепторны-

ми отделами органа вкуса. В слизистой оболочке языка и в толще мышечной ткани находятся мелкие слюнные железы.

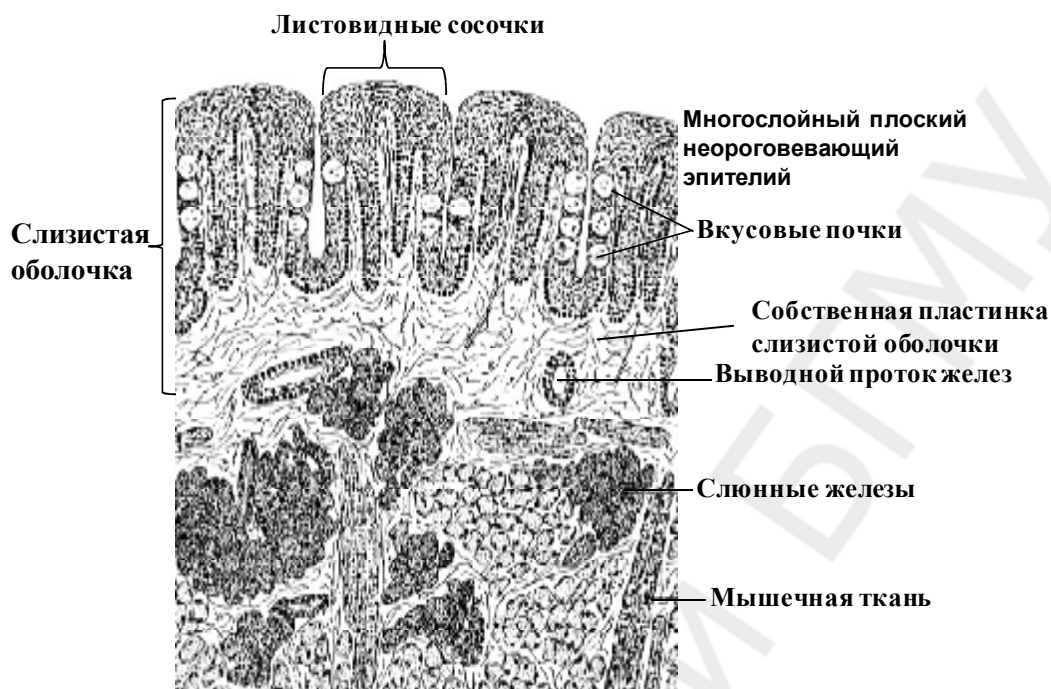


Рис. 25. Строение языка (О. Bucher, 1973)

Общий принцип строения пищеварительной трубки. Стенка пищеварительной трубки состоит из четырёх оболочек (схема 16): слизистой, подслизистой, мышечной и наружной (адвентициальной или серозной).

ОБОЛОЧКИ	ПЕРЕДНИЙ И ЗАДНИЙ ОТДЕЛЫ	СРЕДНИЙ ОТДЕЛ
Слизистая	Эпителий → Многослойный плоский неороговевающий	Однослойный цилиндрический
	Собственная пластинка → РВНСТ	
	Мышечная пластинка → Гладкая мышечная ткань	
Подслизистая	РВНСТ, сосудистое и нервное сплетения	
Мышечная	Скелетная мышечная ткань	Гладкая мышечная ткань
Наружная	Адвентициальная: РВНСТ	Серозная: РВНСТ и мезотелий

Схема 16. Общий план строения органов желудочно-кишечного тракта: РВНСТ — рыхлая волокнистая неоформленная соединительная ткань, ГМК — гладкие мышечные клетки

Слизистая оболочка состоит из эпителия, собственной пластинки и, как правило, мышечной пластинки. В разных отделах пищеварительного тракта эпителий слизистой оболочки различен, что связано с особенностями пищеварения в каждом из отделов (схема 16).

Собственная пластинка слизистой оболочки состоит из рыхлой волокнистой соединительной ткани, *мышечная пластинка* — из гладкой мышечной ткани. В собственной пластинке пищевода и желудка расположены простые железы. Слизистая оболочка обеспечивает расщепление пищи и всасывание мономеров.

Подслизистая оболочка (основа) образована рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью, в которой содержатся сосудистые и нервные сплетения. Подслизистая основа обеспечивает подвижность слизистой оболочки и образование на её поверхности складок. В пищеводе и двенадцатиперстной кишке в этой оболочке расположены сложные железы.

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

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

Пищевод. Пищевод обеспечивает проведение пищевых масс в желудок.

Стенка пищевода (рис. 26) построена по общему плану и содержит все четыре оболочки. Слизистая и подслизистая оболочки образуют продольные складки.

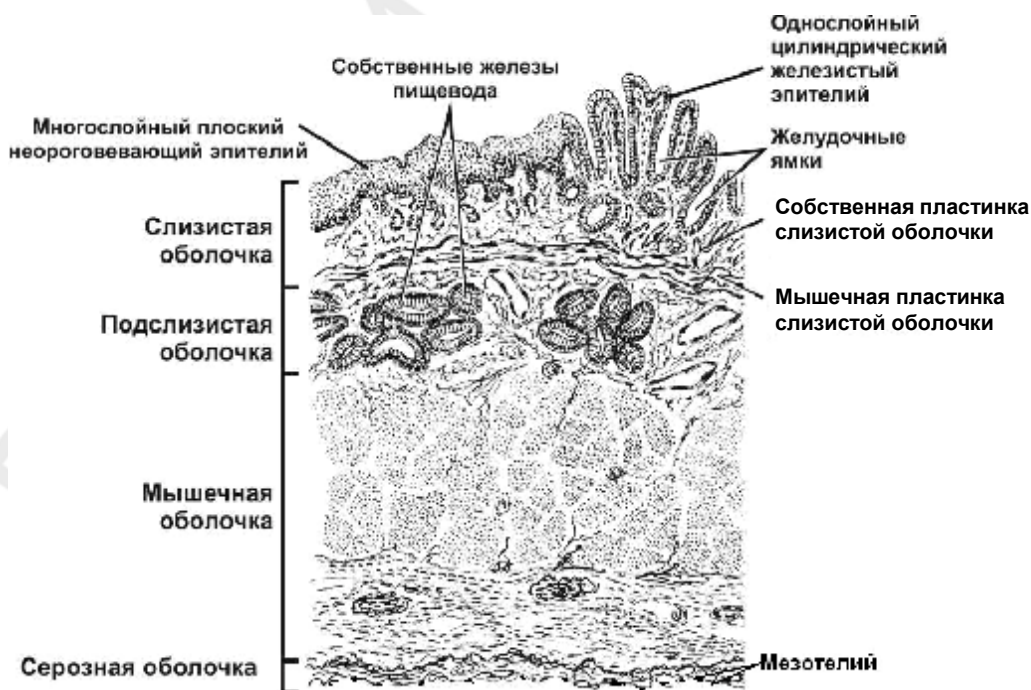


Рис. 26. Переход пищевода в желудок (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009)

Слизистая оболочка выстлана многослойным плоским неороговевающим эпителием. В верхней и нижней трети в собственной пластинке слизистой оболочки содержатся кардиальные железы (простые слизистые железы).

В *подслизистой оболочке* располагаются собственные сложные железы пищевода, слизистый секрет которых способствует продвижению пищевых масс.

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

Наружная оболочка в наддиафрагмальном отделе пищевода представлена адвентицией, в поддиафрагмальном — серозной.

Желудок (рис. 26, 27) осуществляет:

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

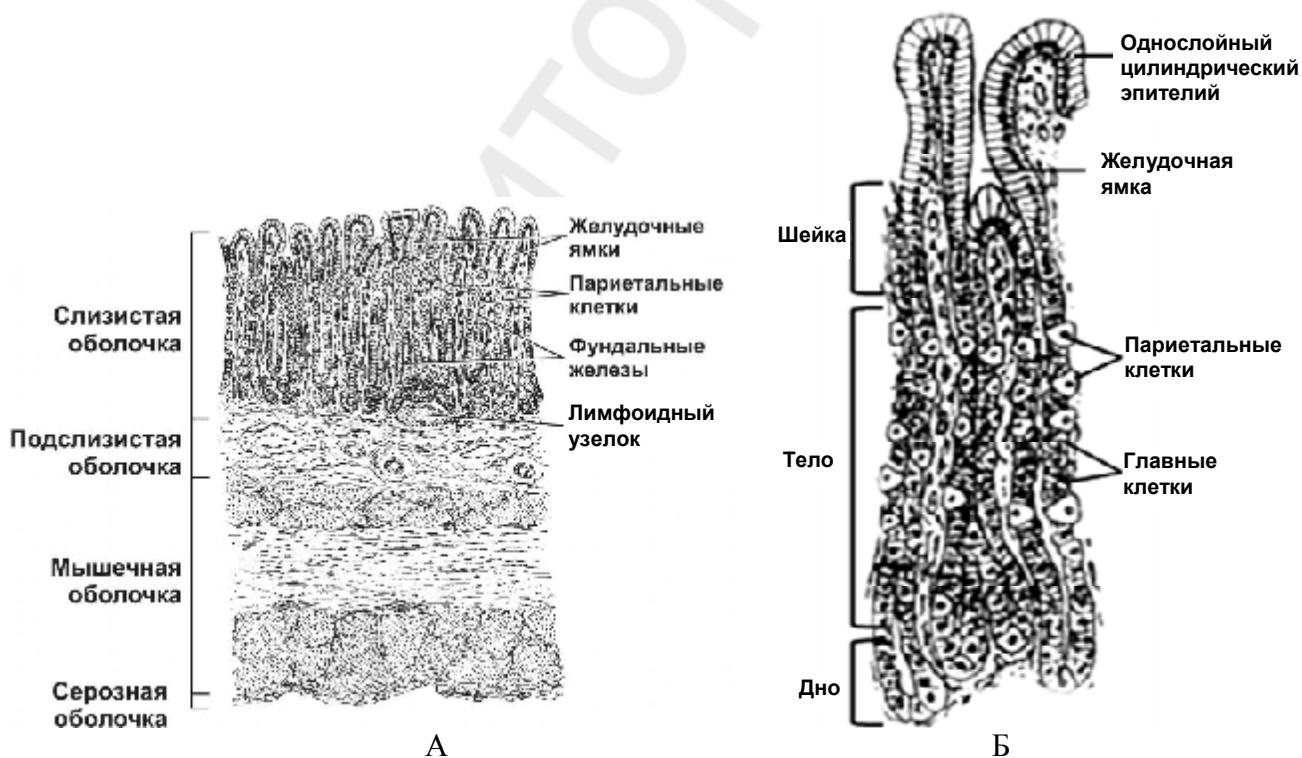


Рис. 27. Дно желудка (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009):

А — общий план строения, Б — схема строения фундальной железы

Слизистая оболочка желудка выстлана однослойным призматическим железистым эпителием, который продуцирует слизистый секрет. Слизь защищает стенку желудка от желудочного сока и от повреждения грубыми частицами пищи. *Собственная пластинка слизистой оболочки* содержит большое количество простых трубчатых желез. *Мышечная пластинка* образована тремя слоями гладкой мышечной ткани.

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

Главные клетки имеют базофильно окрашенную цитоплазму, продуцируют фермент пепсиноген. Активная форма этого фермента — пепсин — обеспечивает расщепление белков.

Париетальные клетки имеют оксифильно окрашенную цитоплазму, продуцируют хлориды, ионы водорода, которые в полости желудка образуют соляную кислоту, необходимую для превращения пепсиногена в активную форму — пепсин. Париетальные клетки, кроме того, продуцируют *антианемический фактор*, способствующий всасыванию в кишечнике витамина В₁₂, необходимого для нормального кроветворения.

Слизистые клетки представлены двумя типами: одни из них продуцируют *слизь*; другие обеспечивают регенерацию эпителия желудка.

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

Подслизистая оболочка построена из рыхлой волокнистой неоформленной соединительной ткани, имеет сосудистое и нервное сплетения; участвует в образовании желудочных складок.

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

Наружная оболочка (серозная) представлена соединительной тканью и мезотелием.

Тонкая кишка обеспечивает:

- 1) окончательное расщепление полимерных питательных веществ до мономеров;
- 2) всасывание мономеров в кровь и лимфу;
- 3) перемещение химуса в каудальном направлении;
- 4) выработку гормонов;
- 5) защиту от антигенов.

Стенка тонкой кишки состоит из 4 оболочек: слизистой, подслизистой, мышечной, серозной (рис. 28). *Слизистая оболочка* состоит из эпителия, собственной и мышечной пластинок. Слизистая оболочка образует многочисленные выпячивания — *ворсинки*. Основу ворсинки составляет соединительная ткань собственной пластинки слизистой оболочки, содержащая лимфатический капилляр и петли гемакапилляров, гладкие миоциты. Снаружи ворсинка покрыта эпителием. За счёт ворсинок значительно увеличивается поверхность для всасывания питательных веществ. От основания ворсинки эпителий впячивается вглубь собственной пластинки, образуя *крипты*.

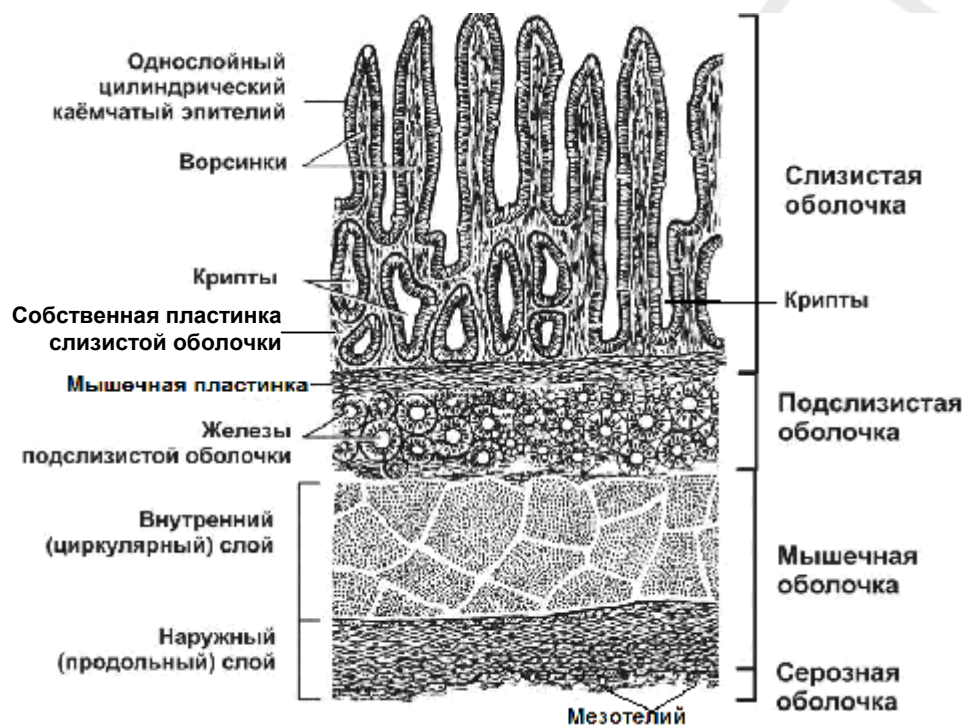


Рис. 28. Двенадцатиперстная кишка (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009)

Эпителий слизистой оболочки — однослойный цилиндрический каёмчатый: на апикальном конце клеток находятся микроворсинки (щёточная каёмка — см. стр. 7), также увеличивающие поверхность всасывания (см. рис. 1, Е). Помимо *каёмчатых клеток* в составе эпителия ворсинок имеются *бокаловидные* (слизистые) и *эндокринные* клетки.

Кроме каёмчатых, бокаловидных, эндокринных клеток в составе эпителия крипт есть еще *клетки Панета* и *камбиальные* (малодифференцированные) *клетки*. Клетки Панета имеют ацидофильную зернистость и образуют секрет, который входит в состав кишечного сока. За счёт малодифференцированных клеток восстанавливается эпителий кишки.

В собственной пластинке слизистой оболочки находятся скопления лимфоидной ткани в виде одиночных или групповых лимфоидных узелков (пейеровы бляшки), где происходит узнавание и уничтожение попадающих с пищей антигенов.

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

Подслизистая оболочка тонкой кишки представлена рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью, содержащей сосудистое и нервное сплетения. В двенадцатиперстной кишке в этой оболочке находятся дуоденальные железы, продуцирующие слизь и ферменты.

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

Снаружи расположена *серозная оболочка*.

Толстая кишка (рис. 29) обеспечивает:

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



Рис. 29. Толстая кишка (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009)

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

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

Мышечная оболочка толстой кишки двухслойна; ее особенностью является то, что наружный продольный слой не сплошной, а представлен тремя лентами, которые короче самой кишки. Поэтому в стенке кишки образуются выпячивания (гаустры). В толще мышечной оболочки находится межмышечное нервное сплетение.

Наружная оболочка в разных отделах толстой кишки представлена либо адвентицией, либо серозной оболочкой.

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

Слюнные железы — околоушные, подъязычные, поднижнечелюстные — являются паренхиматозными органами (рис. 30). **Строма** слюнных желез представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью, образующей капсулу и перегородки, разделяющие железу на дольки. В строме располагаются кровеносные и лимфатические сосуды, нервы. Источник развития стромы — мезенхима. **Паренхима** представлена эпителиальной тканью и образует концевые (секреторные) отделы и выводные протоки. Источник её развития — эктодерма.

Околоушная железа (рис. 31) — сложная, разветвлённая, альвеолярная, выделяющая белковый секрет по мерокриновому типу. Секреторные отделы состоят из сероцитов конической формы с базофильной цитоплазмой и круглым ядром, расположенным почти в центре клетки. Железа вырабатывает ферменты (амилазу), расщепляющие углеводы.

Поднижнечелюстная железа — сложная, разветвлённая, альвеолярно-трубчатая, выделяющая белково-слизистый (смешанный) секрет по мерокриновому типу. Паренхима построена из белковых и смешанных концевых отделов. Белковые отделы построены так же, как и в околоушной железе. В смешанных секреторных отделах внутри располагаются слизистые клетки — *мукоциты*, а снаружи лежат белковые клетки — *сероциты* (рис. 30). Мукоциты — клетки призматической формы со светлой цитоплазмой и плоским ядром, расположенным у базального полюса. Базофильные сероциты окружают светлые мукоциты и на препаратах напоминают темное полулуние (белковое полулуние) (рис. 30, 31).

Подъязычная железа — сложная, разветвлённая, альвеолярно-трубчатая железа, выделяющая слизисто-белковый (смешанный) секрет по мерокриновому типу. В паренхиме присутствуют слизистые и смешанные концевые отделы (рис. 30, 31).

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

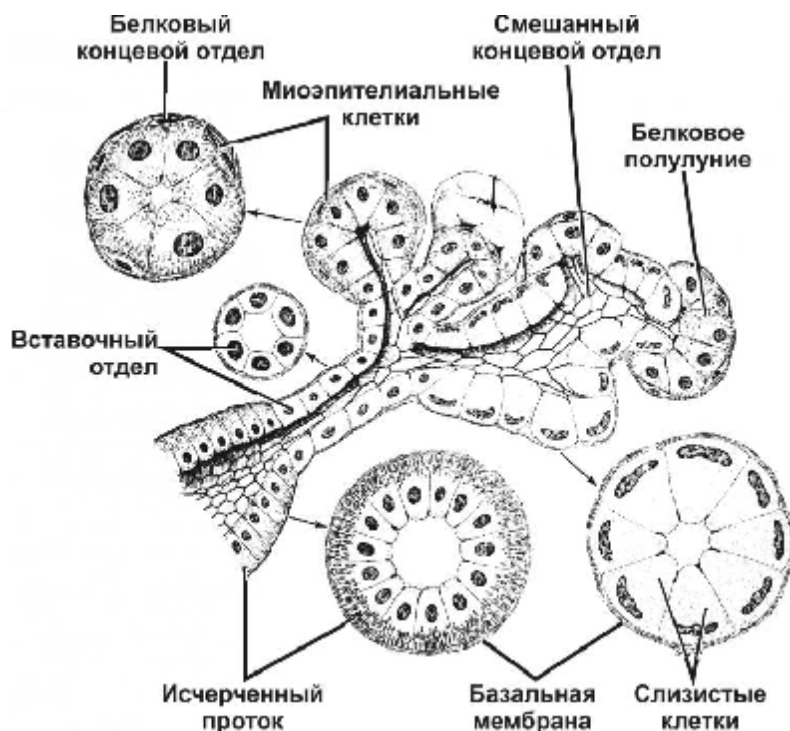


Рис. 30. Общий план строения крупных слюнных желез (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Челышев, 2009)



Рис. 31. Строение околоушной (А) и подъязычной (Б) слюнных желез (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Челышев, 2009)

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

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

Секрет слюнных желез (слюна) участвует:

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

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

Печень — самая крупная пищеварительная железа.

Функции печени:

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

В отличие от других органов, печень кровоснабжается из 2 сосудов (схема 17). В ворота печени входит печеночная артерия, которая несет кровь богатую кислородом и воротная вена, которая собирает кровь от органов брюшной полости (желудок, кишечник, селезенка). Печень — паренхиматозный орган. **Паренхима** представлена эпителиальными клетками — гепатоцитами. Источник развития — энтодерма. **Строма** представлена соединительной тканью (источник развития — мезенхима) и образует капсулу, от которой внутрь отходят прослойки, разделяющие её на доли, сегменты и дольки.

Структурно-функциональной единицей печени является **печеночная долька**. Она имеет форму шестигранной призмы (рис. 32) и состоит из пластинок гепатоцитов (печеночных балок) и кровеносных капилляров между ними. Каждая печеночная балка состоит из двух рядов гепатоцитов, соединённых между собой плотными контактами. По углам печеночных долек в соединительной ткани расположены **печеночные триады**, образованные *междольковыми артериями, венами и желчными протоками*. Из междольковых сосудов кровь поступает в вокругдольковые артериолы и венулы, которые внутри дольки (схема 17), сливаются и образуют синусоидные капилляры. В капиллярах течет смешанная кровь.

В стенке синусоидных капилляров помимо эндотелиоцитов есть макрофаги. Макрофаги фагоцитируют микроорганизмы, повреждённые эритроциты и пр. (рис. 33). Синусоидные капилляры в центре дольки сливаются в центральную вену. От центральной вены начинается отток крови из печени (поддольковые вены, печеночные вены, нижняя полая вена).



Схема 17. Кровоснабжение печени

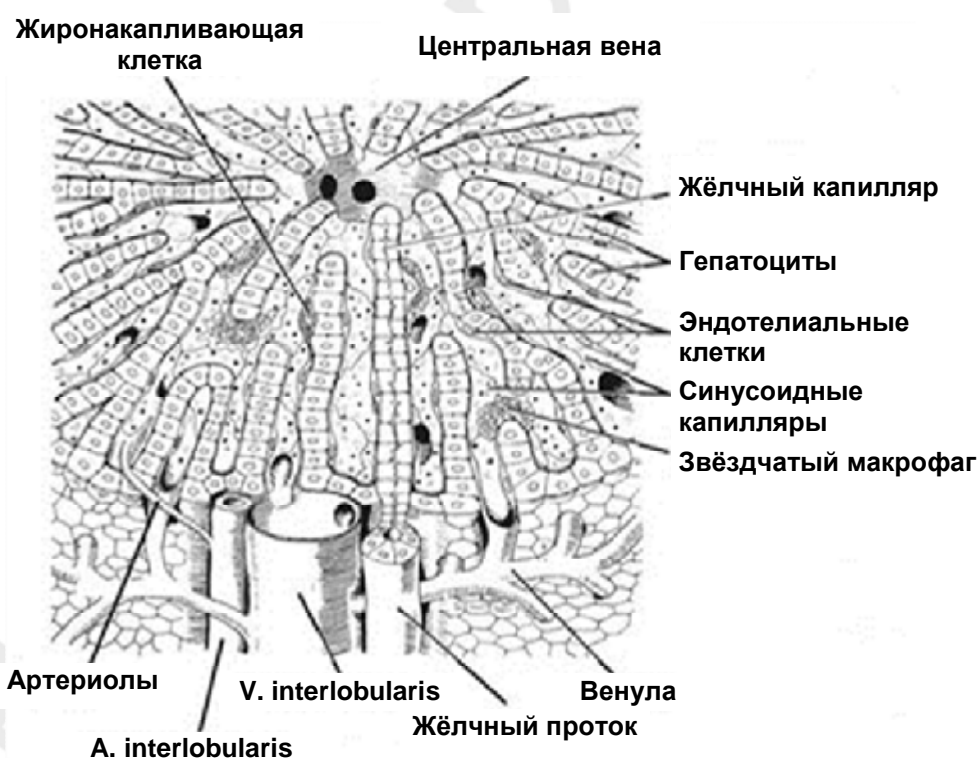


Рис. 32. Печёночная долька (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009)

Гепатоциты секретируют желчь в желчные капилляры (рис. 32, 33). Стенка желчных капилляров образована клеточными мембранами гепатоцитов. В норме желчь не поступает

в кровоток, так как между желчью и кровью существует преграда в виде гепатоцитов, соединенных плотными контактами. При нарушении этих контактов или разрушении гепатоцитов желчь попадает в кровеносное русло.

Желчь по желчным капиллярам течёт к периферии дольки, где капилляры вливаются в желчные протоки: внутридольковые, затем вокругдольковые и междольковые.

Между печеночными балками расположены синусоидные гемокапилляры (рис. 32). Через поры в стенке капилляров свободно проникают высокомолекулярные вещества: из крови в гепатоциты поступают питательные вещества, кислород, токсические продукты, а в кровь выделяются продукты синтеза (например, белки плазмы крови), часть обезвреженных токсинов и инактивированных биологически активных веществ, другие продукты.



Рис. 33. Схема ультраструктурной организации клеток печени (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009)

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

Поджелудочная железа — паренхиматозный орган. **Строма** представлена соединительной тканью и образует капсулу, от которой внутрь отходят тонкие прослойки, разделяющие орган на дольки. В прослойках располагаются кровеносные и лимфатические сосуды, нервы. Источник развития — мезенхима. **Паренхима** представлена эпителиальной тканью, которая формирует эндокринную и экзокринную части поджелудочной железы. Источник развития — энтодерма.

Экзокринная часть (рис. 34) построена по типу сложной, разветвленной, альвеолярной железы, которая вырабатывает ферменты белковой природы по мерокриновому типу. Ферменты участвуют в расщеплении белков, углеводов и жиров в тонкой кишке. Секреторные отделы (ацинусы) образованы клетками — ациноцитами. Базальный полюс ациноцита (гомогенная зона), который содержит много рибосом и других органелл синтеза, окрашивается базофильно. Апикальный полюс ациноцита (зимогенная зона), в котором располагаются гранулы секрета (предшественники ферментов), окрашивается оксифильно.

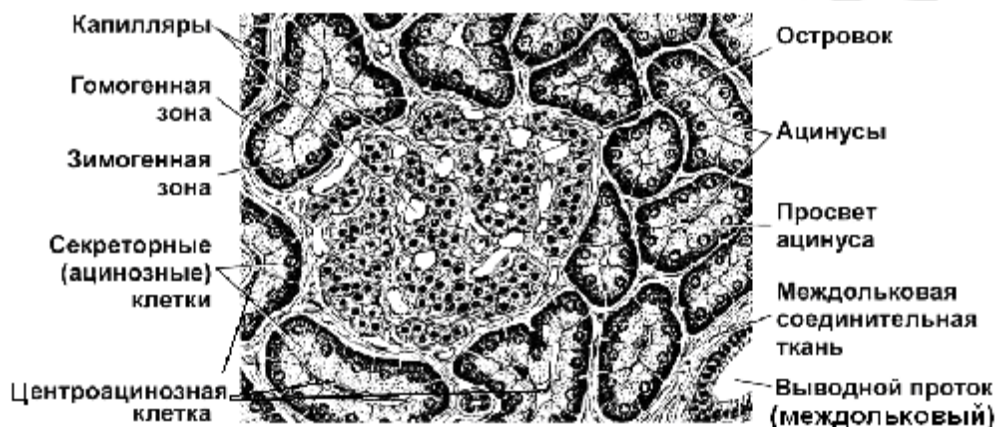


Рис. 34. Поджелудочная железа (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Челышев, 2009)

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

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

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

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

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

D₁-клетки продуцируют вазоактивный интестинальный полипептид (ВИП), снижающий артериальное давление и стимулирующий выделение сока и гормонов поджелудочной железы.

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

ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА

Эндокринная система — это система органов, регулирующих обмен веществ, рост и развитие клеток, тканей и органов при помощи биологически активных веществ (гормонов), которые секретируются во внутреннюю среду организма (схема 18).

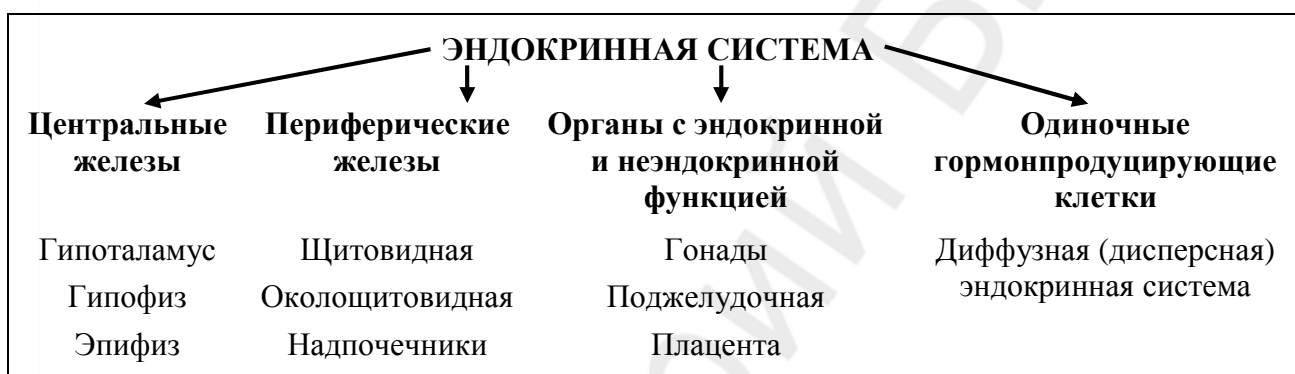


Схема 18. Классификация органов эндокринной системы

Для эндокринных желез характерно:

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

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

ЦЕНТРАЛЬНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Гипоталамус является и центральной эндокринной железой, и центром вегетативной нервной системы, а значит, объединяет эндокринную регуляцию с нервной. Состоит из нейросекреторных клеток (рис. 35), которые формируют ядра серого вещества.

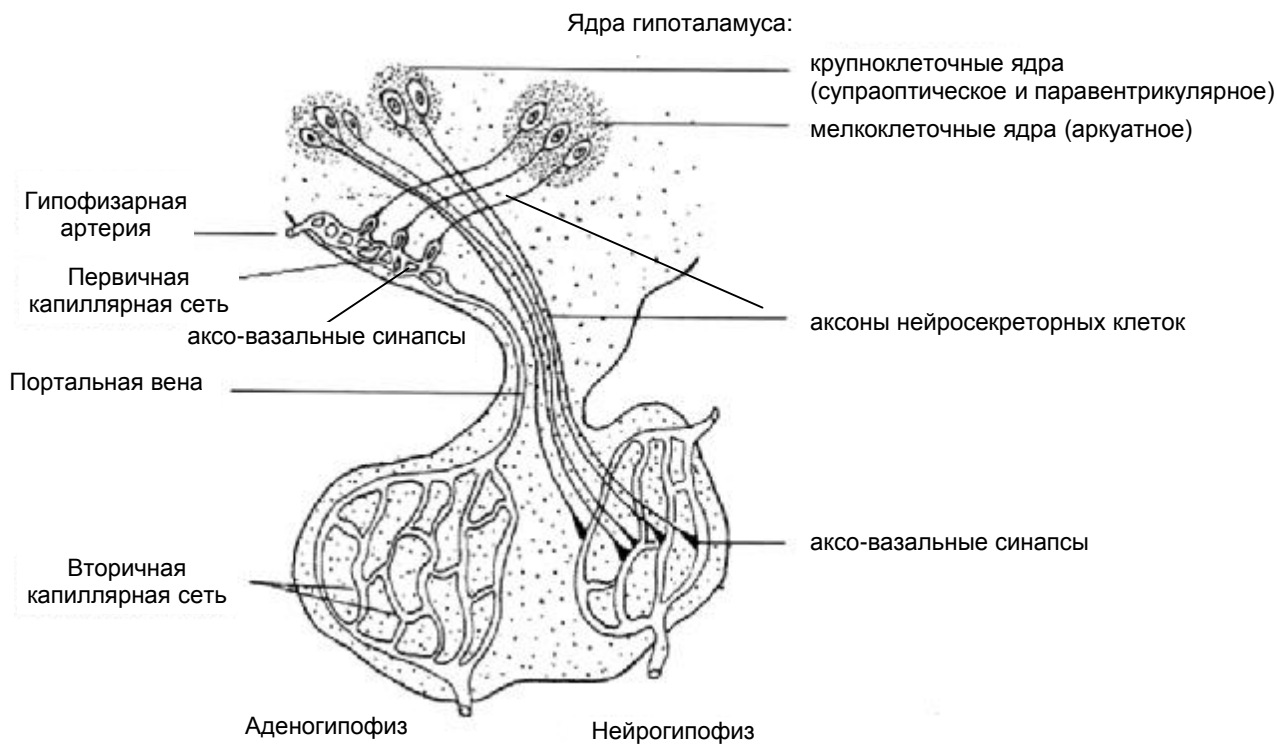


Рис. 35. Гипоталамо-гипофизарные связи (Л. Г. Гарстукова, С. Л. Кузнецов, 2008)

Клетки ядер *переднего гипоталамуса* секретируют гормоны окситоцин и вазопрессин. Эти гормоны по аксонам нейросекреторных клеток перемещаются в заднюю долю гипофиза. Там окончания аксонов образуют синапсы со стенкой капилляра II типа — аксовазальные синапсы. Через эти синапсы гормоны выделяются в кровь. Окситоцин стимулирует сокращение гладких миоцитов органов половой системы, а вазопрессин повышает артериальное давление и снижает диурез.

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

Органы, содержащие аксо-вазальные синапсы (задняя доля гипофиза и срединное возвышение гипоталамуса), называются *нейрогемальными органами*.

Гипофиз является центральной эндокринной железой. Он состоит из эпителиальной (аденогипофиз) и нейральной (нейрогипофиз) частей. Эпителиальная часть образует переднюю и среднюю доли, нейральная — заднюю.

Аденогипофиз. Передняя доля представлена тяжами эпителиальных клеток, между ними расположена соединительная ткань с большим количеством кровеносных капилляров. Среди эндокриноцитов выделяют хромофильные и хромофобные клетки. *Хромофобные аденоциты* (50 %) — это незрелые клетки или хромофильные клетки после выведения секрета.

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

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

Нейрогипофиз. Задняя доля гипофиза образована клетками нейроглии — *питуицитами* — и собственных гормонов не продуцирует. Здесь оканчиваются аксоны нейросекреторных клеток гипоталамуса, из которых в сосуды выделяются окситоцин и вазопрессин (рис. 35).

Эпифиз (шишковидная железа) состоит из тяжей глиальных и эндокринных клеток нейральной природы. Эндокринные клетки называются *пинеалоцитами*. Среди пинеалоцитов различают светлые и тёмные. Эпифиз секретирует более 40 веществ, например, серотонин, мелатонин, антигонадотропин и др. Гормоны эпифиза участвуют в регуляции циклических процессов в организме (овариально-менструальный цикл, суточные ритмы, связанные со сменой дня и ночи), полового созревания, роста, содержания калия в крови.

ПЕРИФЕРИЧЕСКИЕ ЖЕЛЕЗЫ

Щитовидная железа участвует в регуляции основного обмена и поддержания уровня свободного кальция в крови. Это паренхиматозный орган, который состоит из двух долей, связанных перешейком. **Строма** железы (капсула и перегородки) представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью с большим количеством кровеносных сосудов, а **паренхима** — эпителием. Структурно-функциональная единица щитовидной железы — *фолликул* (рис. 36). Фолликул представляет собой пузырь, стенка которого образована эпителиальными клетками тироцитами, а внутри содержится коллоид. Коллоид состоит из белка тиреоглобулина, который секретируется тироцитами. Для синтеза гормонов щитовидной железы (T_3 , T_4) необходим йод, который поступает в фолликул из крови. Присоединение йода

к тиреоглобулину происходит в коллоиде. Йодированный тиреоглобулин попадает внутрь тироцита. В нем от большой молекулы йодированного тиреоглобулина в лизосомах отщепляются участки с тремя или четырьмя атомами йода — это готовые гормоны трийодтиронин (T_3) и тироксин (T_4). Остатки тиреоглобулина снова используются клеткой. Гормоны щитовидной железы регулируют основной обмен, рост органов и развитие нервной системы у детей. В норме тироциты кубической формы. При повышении функции железы тироциты становятся призматическими, при снижении — плоскими. Выделение T_3 и T_4 регулируется тиреотропным гормоном аденогипофиза.

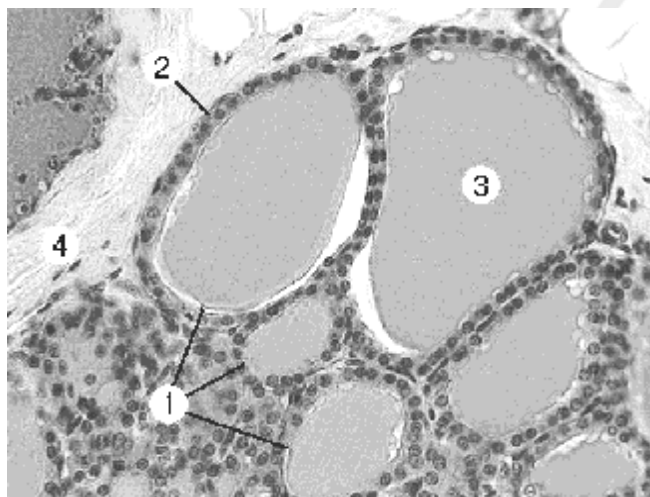


Рис. 36. Щитовидная железа (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009):

1 — фолликулы; 2 — тироциты; 3 — коллоид; 4 — соединительная ткань

Кроме тироцитов в стенке фолликула содержатся парафолликулярные клетки или *кальцитониноциты* (С-клетки). Они секретируют тиреокальцитонин, который снижает уровень кальция в крови. Работа этих клеток не зависит от гормонов гипофиза, а регулируется уровнем кальция в крови.

В соединительной ткани между фолликулами находятся интерфолликулярные островки, содержащие молодые, малодифференцированные тироциты.

Около- или парашитовидные железы расположены под общей капсулой со щитовидной железой. Их **строма** также представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью, а **паренхима** — эпителиальной тканью — эндокринными клетками *паратироцитами*. Паратироциты образуют различной формы тяжи, разделённые прослойками соединительной ткани с большим количеством кровеносных сосудов. Среди паратироцитов различают главные (базофильные: светлые и тёмные) и оксифильные клетки. Тёмные паратироциты продуцирует гормон паратирин, который повышает уровень кальция в крови и является антагонистом тиреокальцитонина щитовидной железы. Работа паратироцитов не зависит

от гормонов гипофиза, а регулируется уровнем кальция в крови. Светлые и оксифильные паратироциты функционально не активны.

Надпочечники — парные паренхиматозные органы, состоящие из коркового и мозгового вещества. **Строма** представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью с большим количеством капилляров. **Паренхима** коркового вещества представлена эпителиальной тканью, а мозгового — нервной (рис. 37).

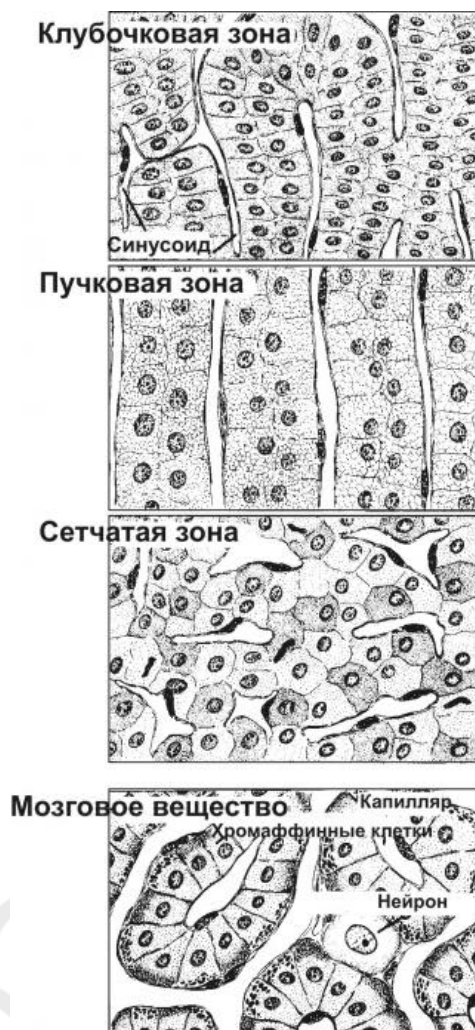


Рис. 37. Надпочечник (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Челышев, 2009)

Эпителиальные клетки *коркового вещества* — кортикостероциты образуют тяжи, которые в его наружном слое свернуты в клубочки (клубочковая зона), глубже — идут вертикально и параллельно друг другу (пучковая зона), а на границе с мозговым веществом образуют сеточку (сетчатая зона). Между эпителиальными тяжами расположена соединительная ткань с большим количеством гемокапилляров II типа.

Кортикостероциты *клубочковой зоны* секретируют минералокортикоиды (альдостерон), которые регулируют водно-солевой обмен. Синтетические процессы в клубочковой зоне не зависят от гормонов гипофиза, а регулируются уровнем натрия в крови и гормонами почки.

Кортикостероциты *пучковой зоны* секретируют глюкокортикоиды (кортизон, кортикостерон), которые регулируют углеводный, белковый и липидный обмен, обладают противовоспалительной и иммунодепрессивной активностью.

Кортикостероциты *сетчатой зоны* секретируют половые гормоны — андрогены и эстрогены. Синтез гормонов пучковой и сетчатой зон регулируется гормоном аденогипофиза — адренокортикотропином.

Мозговое вещество состоит из эндокриноцитов нейтрального происхождения — хромаффиноцитов, между которыми находятся глиальные клетки и широкие синусоидные капилляры. Хромаффиноциты бывают 2 видов: светлые А-клетки выделяют адреналин, а тёмные Н-клетки — норадреналин. Эти вещества влияют на деятельность сердечно-сосудистой и нервной систем. Активность хромаффиноцитов регулируется симпатической нервной системой.

Диффузная (дисперсная) эндокринная система — это одиночные гормонпродуцирующие клетки желудочно-кишечного тракта, дыхательной, мочеполовой, сердечно-сосудистой систем.

Гормоны клеток диффузной эндокринной системы оказывают влияние на функцию рядом расположенных клеток: на активность секреторных клеток, кровотоков, моторику, митотическую активность камбиальных элементов. Кроме того, они участвуют в поддержании общего гомеостаза организма.

ОРГАНЫ КРОВЕТВОРЕНИЯ И ИММУНОПОЭЗА

Органы кроветворения и иммунопоэза выполняют две функции:

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

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

Органы, где происходит образование клеток крови, называют **первичными** (центральными) органами кроветворения и иммунопоэза (схема 19). К ним относят красный костный мозг и тимус. Клетки миелоидного ряда — эритроциты, гранулоциты, моноциты, тромбоциты (см. тему «Кроветворение. Миелопоэз. Лимфоцитопоэз») — начинают и заканчивают своё развитие в красном костном мозге. Клетки лимфоидного ряда (В- и Т-лимфоциты) в первичных органах проходят лишь первый этап дифференцировки. Этот этап — антигенНЕ-зависимая дифференцировка — необходим для формирования клеток, которые «узнают» антиген.

ОРГАНЫ КРОВЕТВОРЕНИЯ И ИММУНОПОЭЗА				
Первичные	Вторичные	Функциональные зоны периферических органов	Локализация Т-зоны	Локализация В-зоны
Красный костный мозг	Лимфатические узлы	Корковое вещество Паракортикальная зона Мозговые тяжи	Паракортикальная зона	Лимфоидные узелки в корковом веществе
Тимус	Селезёнка	Белая пульпа Красная пульпа	Периартериальные зоны	Лимфоидные узелки и селезёночные тяжи
	Миндалины	Лимфоидные узелки Межузелковые зоны Многослойный плоский эпителий	Межузелковые зоны Субкапсулярная зона	Лимфоидные узелки Субэпителиальная зона
	Червеобразный отросток	Лимфоидные узелки Межузелковые зоны Однослойный цилиндрический эпителий	Межузелковые зоны	Лимфоидные узелки

Схема 19. Классификация и строение органов кроветворения и иммунопоэза

Второй этап дифференцировки происходит во **вторичных** (периферических) органах кроветворения и иммунопоэза: селезёнке, лимфатических узлах, миндалинах и других скоплениях лимфоидной ткани. Этот этап дифференцировки — антигензависимая дифференцировка — начинается после встречи лимфоцита с антигеном и необходим для формирования большого количества клеток, которые уничтожают этот антиген.

ПЕРВИЧНЫЕ (ЦЕНТРАЛЬНЫЕ) ЛИМФОИДНЫЕ ОРГАНЫ

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

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

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

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

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

Наряду с полной дифференцировкой клеток миелоидного ряда (эритроцитов, гранулоцитов, моноцитов, тромбоцитов), в красном костном мозге происходит первый этап дифференцировки В-лимфоцитов. Поэтому **красный костный мозг является первичным органом гуморального иммунитета**. Антиген-независимая дифференцировка В-лимфоцитов заключается в появлении на их плазмолемме рецепторов для узнавания чужеродных белков-антигенов. В красном костном мозге образуются и унипотентные клетки-предшественники Т-лимфоцитов, которые мигрируют из него в тимус.

Тимус — первичный орган клеточного иммунитета, где из предшественников Т-лимфоцитов образуются зрелые Т-лимфоциты с рецепторами к чужеродным антигенам.

Тимус — паренхиматозный орган. Его **строма** представлена соединительной тканью, которая образует капсулу органа и перегородки, разделяющие орган на дольки. Внутри дольки **строма** образована *эпителиальными клетками* отростчатой формы (рис. 38). Эпителий стромы развивается из третьей пары жаберных карманов, соединительная ткань с сосудами — из мезенхимы. **Паренхима** тимуса образована тимоцитами — Т-лимфоцитами на разных этапах дифференцировки. Периферическая часть дольки называется корковым веществом, а центральная — мозговым.

В *корковом веществе* тимуса выделяют субкапсулярную (здесь находятся наиболее молодые клетки-предшественники Т-лимфоцитов), наружную и внутреннюю корковые зоны, где происходит дифференцировка тимоцитов (лимфобласты, пролимфоциты, лимфоциты).

Кровь, циркулирующая в капиллярах коркового вещества тимуса, отделена от дифференцирующихся Т-лимфоцитов *гематотимическим барьером*. Этот барьер представлен эндотелием капилляров I типа, его базальной мембраной, периваскулярным пространством с макрофагами, базальной мембраной эпителия и эпителиальными клетками стромы тимуса. Гематотимический барьер препятствует проникновению из крови антигенов к дифференцирующимся Т-лимфоцитам.

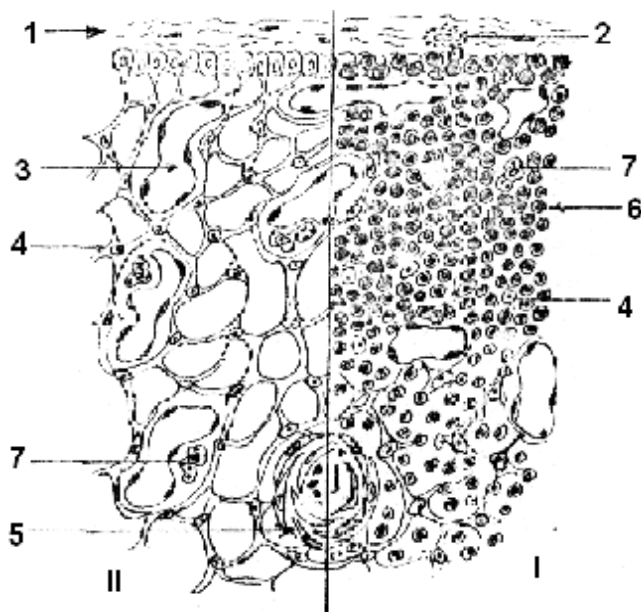


Рис. 38. Схема структурной организации тимуса (по Н. А. Жариковой, 1988):

I — общий вид; II — после удаления лимфоцитов; 1 — капсула; 2 — тучная клетка; 3 — кровеносный капилляр; 4 — эпителиальная клетка; 5 — тимусное тельце; 6 — тимоциты; 7 — макрофаг

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

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

Функции тимуса:

- антигеннезависимая дифференцировка T-лимфоцитов и формирование толерантности к белкам собственного организма;
- образование разных функциональных групп T-лимфоцитов: цитотоксических T-лимфоцитов (киллеров), T-хелперов и пр.;
- выработка стромальными эпителиальными клетками веществ (тимозин, тимопоэтин и др.), под действием которых происходит дифференцировка лимфоцитов.

Структура тимуса может меняться в зависимости от ряда обстоятельств (голодание, болезни, стрессы), при этом погибают лимфоциты, обнажается эпителиальная строма — это *акцидентальная инволюция*. Она обратима, структура органа может восстанавливаться. С возрастом наступает *возрастная инволюция* тимуса (необратимая), когда паренхима его замещается жировой тканью.

ВТОРИЧНЫЕ (ПЕРИФЕРИЧЕСКИЕ) ЛИМФОИДНЫЕ ОРГАНЫ

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

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

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

Лимфатические узлы располагаются по ходу лимфатических сосудов. Приносящие лимфатические сосуды входят в узел с его выпуклой стороны. Из них лимфа попадает в синусы. Синусы — это «продолжение» приносящих лимфатических сосудов. Выделяют краевые, межузелковые и мозговые синусы (рис. 39). Из мозгового синуса лимфа оттекает в выносящий лимфатический сосуд. По лимфе в узел попадают антигены, которые встречаются здесь с лимфоцитами. В просвете синусов преобладают лимфоциты и макрофаги, могут встречаться плазмочиты.

В лимфатических узлах выделяют три функциональные зоны: корковое вещество, паракортикальную область и мозговое вещество (рис. 39).

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

В *паракортикальной области* лимфоциты распределены диффузно. Эта зона относится к Т-зоне (тимусзависимой) лимфоузла, т. к. здесь преобладают Т-лимфоциты, которые под воздействием антигенов размножаются, дифференцируются в эффекторные клетки.

В паракортикальной зоне располагаются особые венулы, через стенку которых В- и Т-лимфоциты могут входить в паренхиму узла и покидать её.

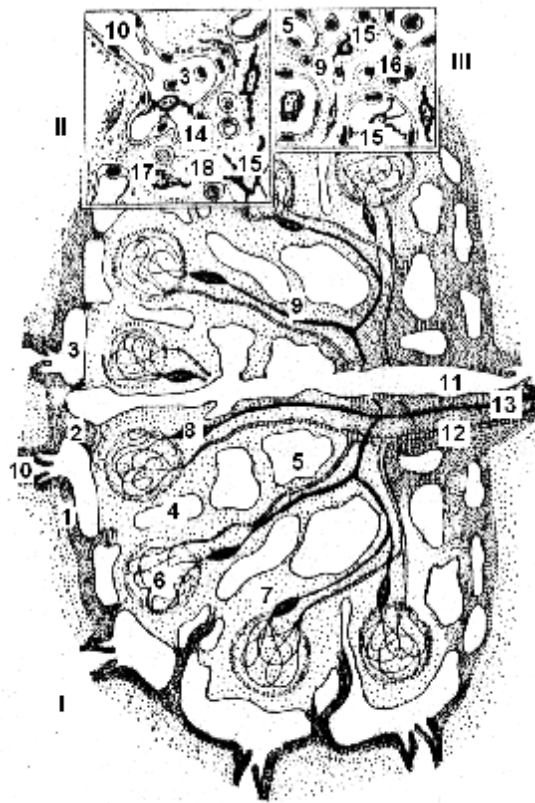


Рис. 39. Схема строения лимфатического узла (по Н. А. Жариковой, 1988):

I — общий вид; II — участок коркового вещества; III — участок мозгового вещества: 1 — капсула; 2 — трабекулы; 3 — краевой синус; 4 — межузелковый синус; 5 — мозговой синус; 6 — лимфоидный узелок (корковое вещество); 7 — паракортикальная зона; 8 — посткапиллярные венулы; 9 — мозговые тяжи; 10 — приносящий лимфососуд; 11 — выносящий лимфососуд; 12 — артерия; 13 — вена; 14 — эндотелий; 15 — макрофаг; 16 — лимфоциты; 17 — фибробласт; 18 — коллагеновые и эластические волокна

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

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

Функции лимфатического узла:

1) антигензависимая пролиферация и дифференцировка лимфоцитов и образование клеток памяти;

- 2) обогащение лимфы антителами и зрелыми лимфоцитами;
- 3) депонирование лимфы и клеток;
- 4) очистка лимфы от антигенов и чужеродных клеток.

Селезёнка — паренхиматозный орган, источником развития которого является мезенхима. **Строма** селезенки представлена соединительной тканью, которая образует капсулу и перегородки (трабекулы). В капсуле и трабекулах есть гладкие миоциты. Строма органа образована ретикулярной соединительной тканью. **Паренхима** селезенки образована лимфоцитами на разных стадиях антигензависимой дифференцировки и макрофагами. В паренхиме выделяют 2 функциональные зоны: белую и красную пульпы (рис. 40).

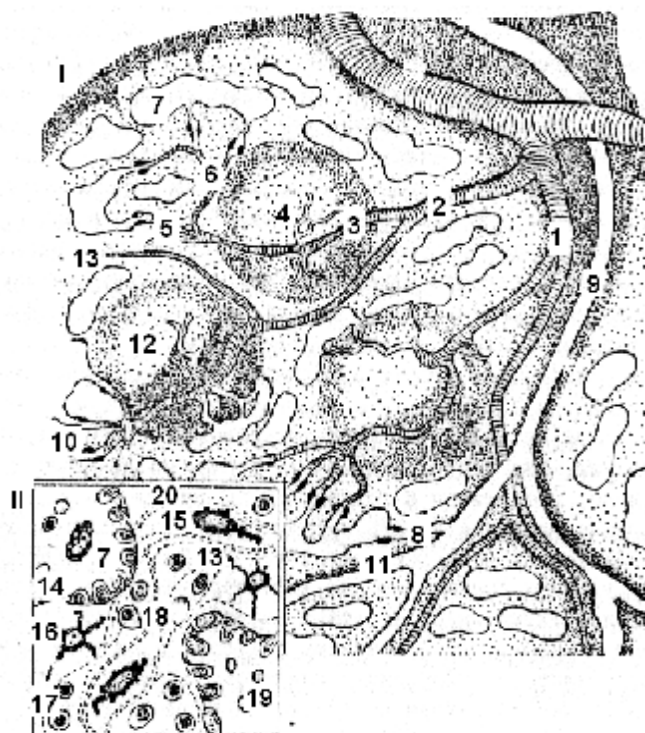


Рис. 40. Схема строения селезенки (по Н. А. Жариковой, 1988):

I — общий вид; II — участок красной пульпы: 1 — трабекулярная артерия; 2 — пульпарная артерия; 3 — центральная артерия; 4 — центр размножения В-зоны; 5 — кисточковые артериолы; 6 — артериолы; 7 — венозные синусоиды; 8 — пульпарные вены; 9 — трабекулярная вена; 10 — муфты; 11 — венозные сфинктеры; 12 — лимфоидный узелок; 13 — селезёночные тяжи; 14 — эндотелий; 15 — фибробласт; 16 — макрофаг; 17 — лимфоцит; 18 — плазматическая клетка; 19 — эритроцит; 20 — коллагеновые и эластические волокна

В *белой пульпе* происходит антигензависимая дифференцировка лимфоцитов. Она образована лимфоидными узелками и периартериальными влагалищами (скопления лимфоцитов по ходу артерий). В элементе белой пульпы объединены В- и Т-зоны. Т-зона занимает небольшой объём вокруг центральных артерий (периартериальное влагалище). К В-зоне

относится лимфоидный узелок с центром размножения и мантийным слоем. В центре размножения происходит пролиферация стимулированных антигенами В-лимфобластов с образованием клеток памяти и предшественников плазматических клеток. Т- и В-зоны окружены общей маргинальной зоной, которая является границей элемента белой пульпы.

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

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

Пульпарные артерии, проходящие через белую пульпу, называются центральными. Выходя из белой пульпы, центральная артерия делится на несколько кисточковых артериол. На их концах находятся входные сфинктеры для капиллярного русла селезёнки. Капилляры селезёнки вначале имеют обычное строение, а затем переходят в венозные синусоиды. В месте перехода синусоидов в пульпарные вены также есть выходные сфинктеры. Пульпарные вены переходят в трабекулярные, а затем — в селезёночную вену. Вены селезёнки безмышечного типа.

Если сфинктеры закрыты с обоих концов, то происходит депонирование крови. Если входной сфинктер открыт, а выходной закрыт, то клетки крови под давлением попадают из синусоидов в селезёночные тяжи. Если входной сфинктер закрыт, а выходной открыт, то клетки крови из селезёночных тяжей переходят в просвет синусоида и уходят в общий кровоток. Проходя в обоих направлениях через стенку синусоида, старые и повреждённые эритроциты и тромбоциты уничтожаются макрофагами.

Функции селезёнки:

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

Миндалины. У человека выделяют парные нёбные и трубные миндалины, непарные язычную и глоточную миндалины. Наиболее крупные из них — нёбные миндалины. Они образованы складками слизистой оболочки полости рта, в собственной пластинке которой на-

ходятся скопления лимфоцитов. Свободная поверхность миндалины покрыта многослойным плоским неороговевающим эпителием (рис. 41). Впячивания эпителия в собственную пластинку называют криптами. С наружной стороны миндалины отделяются от соседних тканей соединительнотканной капсулой.

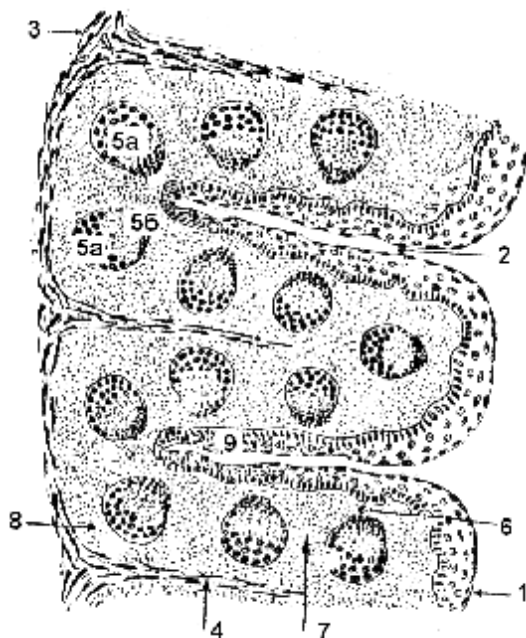


Рис. 41. Схема строения миндалины (по Н. А. Жариковой, 1988):

1 — эпителий; 2 — крипта; 3 — капсула; 4 — трабекула; 5 — лимфоидный узелок: 5а — центр размножения; 5б — мантийный слой; 6 — субэпителиальная зона; 7 — межузелковая зона; 8 — субкапсулярная зона; 9 — эпителий, инфильтрированный лимфоцитами

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

- лимфоидные узелки (фолликулярная зона) являются В-зоной (тимусНЕзависимой) миндалин;
- межузелковые зоны (интерфолликулярные) представляют собой Т-зону (тимусзависимую);
- субэпителиальную (В-зона, тимусНЕзависимая);
- субкапсулярную (Т-зона — тимусзависимая).

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

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Нервная система представлена:

- 1) головным и спинным мозгом — органами центральной нервной системы (ЦНС);
- 2) нервами, нервными узлами — органами периферической нервной системы (ПНС)

(схема 20).



Схема 20. Классификация органов нервной системы

По функциональной классификации выделяют:

- 1) соматическую нервную систему, которая отвечает за сокращение скелетных мышц;
- 2) вегетативную (автономную) нервную систему, которая регулирует деятельность внутренних органов и сосудов.

Функции нервной системы: *регуляция, координация и объединение (интеграция)* функций всех систем организма, а также обеспечение взаимодействия организма с внешней средой (*отражательная функция*).

Функции нервной системы могут быть выполнены благодаря объединению нейронов. Эти объединения называются *нервными центрами*. В нервных центрах происходит передача нервного импульса через синапсы, анализ и синтез поступившей информации и формирование ответной реакции. Бывают нервные центры ядерного (например, ядра промежуточного мозга, вегетативные узлы) и экранного типа (например, кора больших полушарий, кора мозжечка, сетчатка глаза).

ПЕРИФЕРИЧЕСКАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Нервы состоят из пучков миелиновых или безмиелиновых нервных волокон (см. тему «Нервная ткань»), которые разделены соединительной тканью (рис. 42, А). Одиночные волокна окружены тонкой прослойкой рыхлой волокнистой соединительной ткани — *эндоневрием*, пучки волокон окружены более толстой прослойкой — *периневрием*. Наружная оболочка нерва — *эпиневрив* — образован плотной волокнистой соединительной тканью. Соединительная ткань нерва содержит кровеносные сосуды, нервные волокна, жировые клетки.

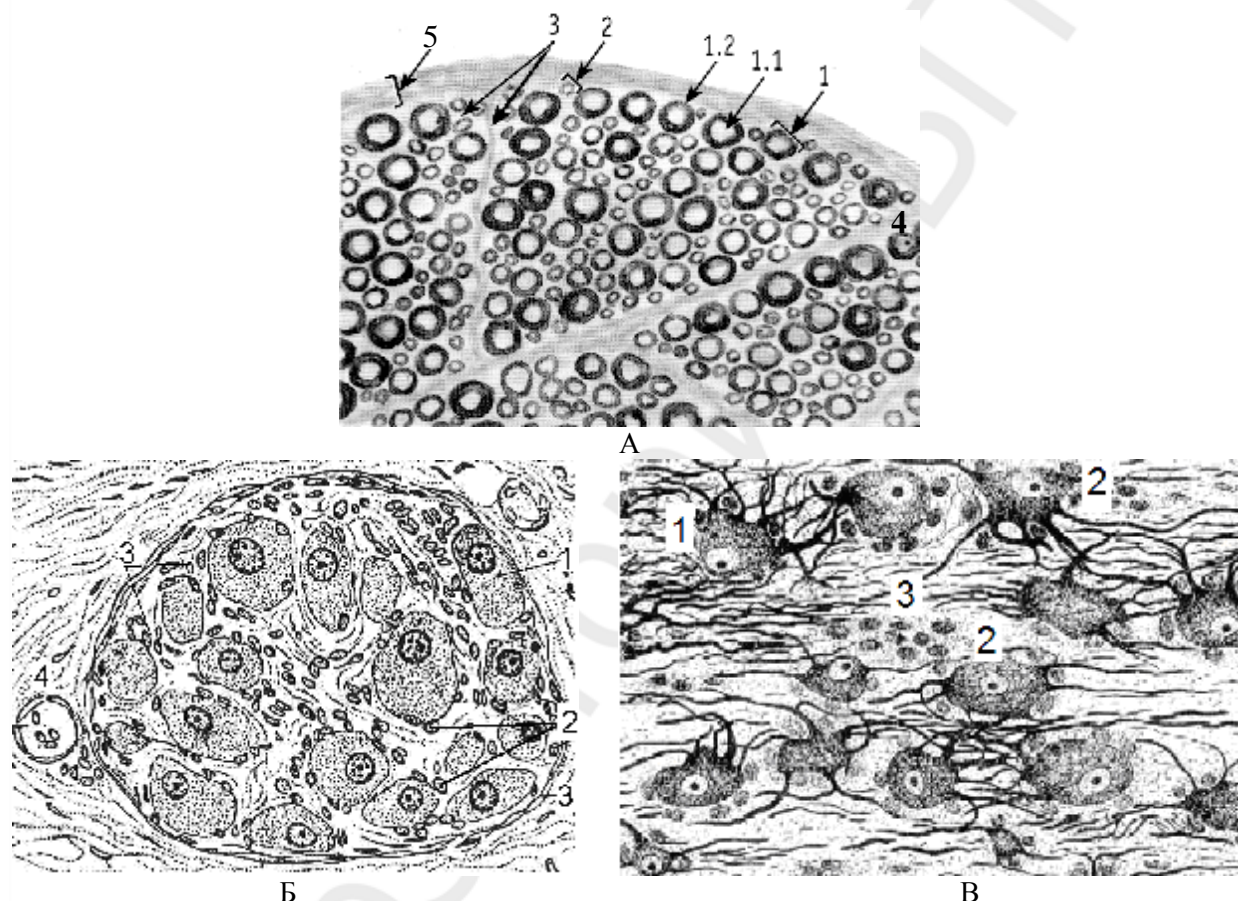


Рис. 42. Схема строения органов периферической нервной системы

А — участок периферического нерва: 1 — миелиновое волокно, 1.1 — отросток нейрона, 1.2 — миелиновая оболочка, 2 — безмиелиновое волокно, 3 — эндоневрий, 4 — периневрий; 5 — эпиневрив;
Б — спинномозговой узел: 1 — псевдоуниполярный чувствительный нейрон, 2 — олигодендроглиоциты, 3 — соединительная ткань, 4 — кровеносный сосуд; В — вегетативный узел: 1 — клетка 1 типа, 2 — клетка 2 типа, 3 — клетки глии

Нервные узлы (ганглии) — это скопления нервных и глиальных клеток, которые окружены соединительнотканной капсулой.

Спинномозговые узлы (ганглии) (рис. 42, Б) расположены по ходу задних корешков спинного мозга, покрыты соединительнотканной оболочкой, от которой внутрь отходят

тяжи. В этих тяжах расположены кровеносные сосуды. По периферии узла располагаются афферентные псевдоуниполярные нейроны. Каждый нейрон окружён олигодендроглиоцитами, которые здесь называются клетками-сателлитами (мантийными клетками). В центре узла располагаются отростки чувствительных нейронов, окружённые глией, — нервные волокна.

Вегетативные узлы (ганглии) (рис. 42, В) имеют соединительнотканную капсулу, от которой вглубь узла отходят перегородки с кровеносными сосудами. Вегетативный ганглий содержит мультиполярные нейроны, среди которых различают три типа клеток. Клетки 1-го типа *двигательные* имеют длинный аксон, клетки 2-го типа *чувствительные* — равноотростчатые и клетки 3-го типа *вставочные* нейроны имеют короткие отростки. Каждый нейрон ганглия и его отростки окружены олигодендроглиоцитами. Вегетативные нервные узлы лежат в стенках органов или по ходу нервов.

ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Спинальный мозг (рис. 43) обеспечивает рефлекторную деятельность, а также связывает головной мозг с периферическими рабочими органами. Спинальный мозг состоит из белого и серого вещества.

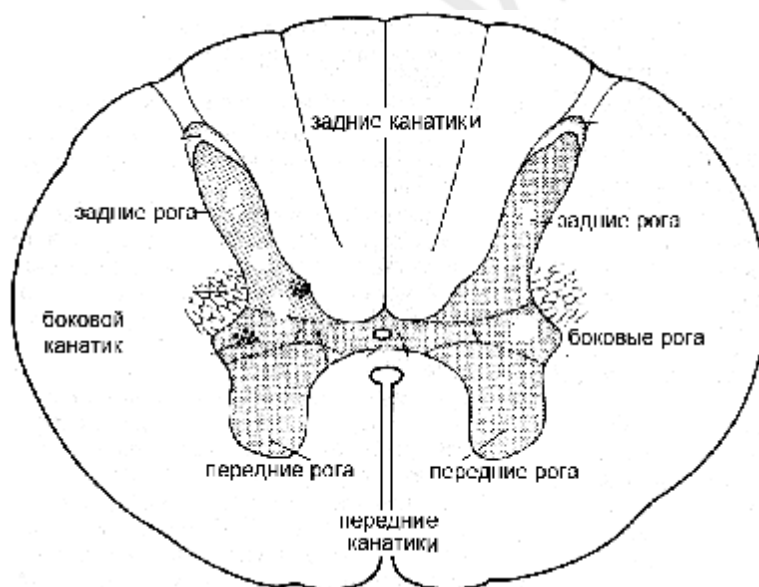


Рис. 43. Схема строения спинного мозга

Белое вещество расположено снаружи и образовано нервными волокнами, которые сгруппированы в передние, боковые и задние канатики. Волокна входят в состав проводящих путей — цепей нейронов, которые передают информацию от рабочего органа к нервным центрам (восходящие пути) или от нервного центра к рабочему органу (нисходящие пути).

Серое вещество расположено в центре спинного мозга, по форме напоминает букву «Н» и содержит скопления нейронов. В сером веществе выделяют передние, боковые и задние рога.

В *передних рогах* расположены двигательные нейроны. К ним приходит информация от чувствительных, вставочных нейронов и нейронов головного мозга, а их аксоны направляются к скелетным мышцам.

Задние рога содержат вставочные нейроны. К ним поступают нервные импульсы от чувствительных нейронов спинномозговых ганглиев и нейронов головного мозга. Их аксоны образуют синапсы на мотонейронах передних рогов или входят в состав восходящих проводящих путей.

В *боковых рогах* локализованы нейроны, которые относятся к вегетативной нервной системе: в грудном и поясничном отделах — симпатические, в крестцовом — парасимпатические. Они получают импульсы от чувствительных нейронов спинномозговых узлов или нейронов головного мозга. Аксоны вегетативных нейронов (преганглионарные волокна) направляются к вегетативным ганглиям, где образуют синапсы на двигательных нейронах.

В спинном мозге располагаются глиальные клетки: *эпендимоциты* (выстилают спинномозговой канал, секретируют спинномозговую жидкость), *астроциты* (обеспечивают трофику, опору, защиту нейронов), *олигодендроциты* (формируют оболочки вокруг отростков нейронов, участвуют в регенерации нервных волокон), микроглия.

В основе деятельности нервной системы лежат *рефлекторные дуги*. **Соматическая рефлекторная дуга** состоит из трёх нейронов — чувствительного, вставочного и двигательного. Чувствительный псевдоуниполярный нейрон расположен в спинномозговом узле. Его дендрит образует рецепторное окончание в коже или внутренних органах, а аксон образует синапс со вставочным нейроном. Вставочный мультиполярный нейрон расположен в задних рогах спинного мозга. Аксоны вставочных нейронов формируют синапсы на двигательных нейронах. Двигательные мультиполярные мотонейроны расположены в передних рогах спинного мозга. Их аксоны подходят к скелетным мышцам и формируют нейромышечный синапс.

Вегетативная рефлекторная дуга также состоит из 3 нейронов. Чувствительный псевдоуниполярный нейрон расположен в спинномозговом узле. Его дендрит образует рецепторное окончание в коже или внутренних органах, а аксон образует синапс со вставочным вегетативным нейроном. Вставочный вегетативный нейрон расположен в боковых рогах спинного мозга или ядрах некоторых черепно-мозговых нервов. Его аксон (преганглионарное волокно) идёт в вегетативный ганглий. Симпатические ганглии расположены обычно в составе симпатического ствола или на небольшом расстоянии от спинного мозга. Они называются пара- или превертебральными экстрамуральными ганглиями. Парасимпатические ганглии расположены в стенке органа (например, кишки, сердца). Такие ганглии называются интрамуральными. Двигательные нейроны вегетативных ганглиев отдают аксоны

(постганглионарные волокна), которые формируют эффекторное окончание на гладком миоците, кардиомиоците или секреторной клетке.

Головной мозг. Все отделы головного мозга состоят из белого и серого вещества, но организованы более сложно, чем в спинном мозге, и имеют особенности строения в различных отделах.

Стволовая часть мозга включает продолговатый мозг, мост, мозжечок, средний и промежуточный мозг. Белое вещество содержит проводящие пути, а серое представлено скоплениями нейронов. Эти скопления называются ядрами. Все ядра ствола головного мозга состоят из мультиполярных нейронов. Большинство ядер являются нервными (ядерными) центрами, обеспечивающими переработку информации и дающие ответ на поступающие импульсы.

Мозжечок обеспечивает регуляцию позы и равновесия, мышечного тонуса и координации движений. Серое вещество мозжечка представлено ядрами нейронов в глубине белого вещества и корой на периферии. В коре мозжечка нейроны расположены слоями.

Кора мозжечка (рис. 44) состоит из трёх слоев нейронов: 1) молекулярного, 2) ганглионарного, 3) зернистого. В молекулярном слое расположены звёздчатые и корзинчатые клетки, в ганглионарном — грушевидные (клетки Пуркинье), в зернистом — клетки-зерна и клетки Гольджи (крупные звёздчатые). Клетки молекулярного и зернистого слоев являются вставочными, получают информацию от чувствительных нейронов по моховидным и лазящим афферентным волокнам и передают импульсы на грушевидные нейроны. Аксоны грушевидных нейронов формируют нисходящие (эфферентные) проводящие пути, несущие тормозные импульсы в ядра мозжечка.

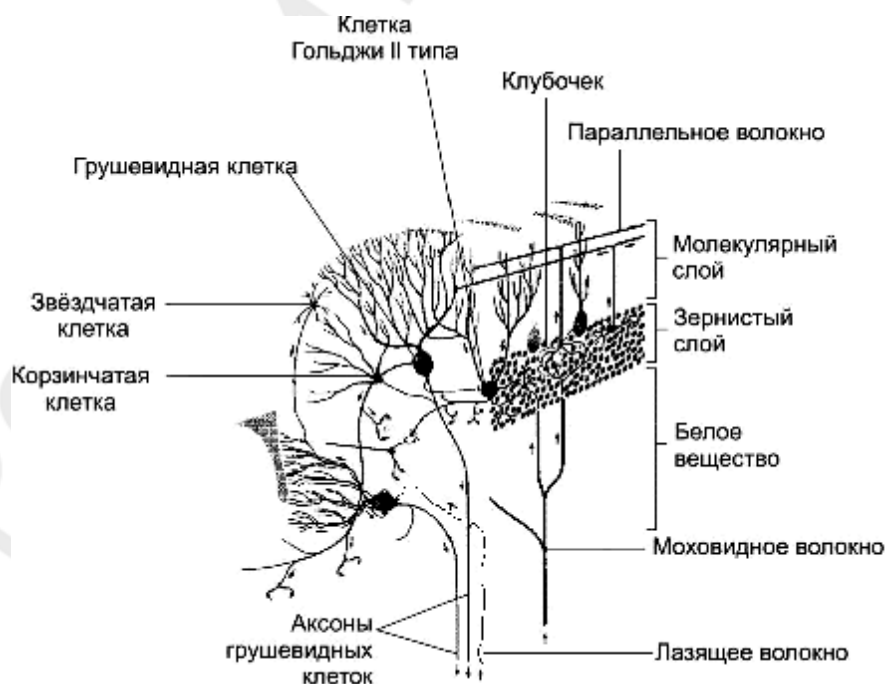


Рис. 44. Организация коры мозжечка (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009)

Конечный мозг. Конечный мозг представлен полушариями головного мозга. Серое вещество конечного мозга состоит из подкорковых ядер и коры. Кора головного мозга осуществляет регуляцию всех функций организма и высших функций ЦНС. Здесь происходит анализ и синтез поступающей информации, на основе которых работает мышление и формируется память.

Кора головного мозга построена по принципу экранного центра (рис. 45) и может иметь от 4 (в двигательной зоне) до 6 (в чувствительной зоне) слоёв нервных клеток (цитоархитектоника коры): 1 — молекулярный, 2 — наружный зернистый, 3 — слой пирамидных нейронов, 4 — внутренний зернистый, 5 — ганглионарный, 6 — слой полиморфных клеток.

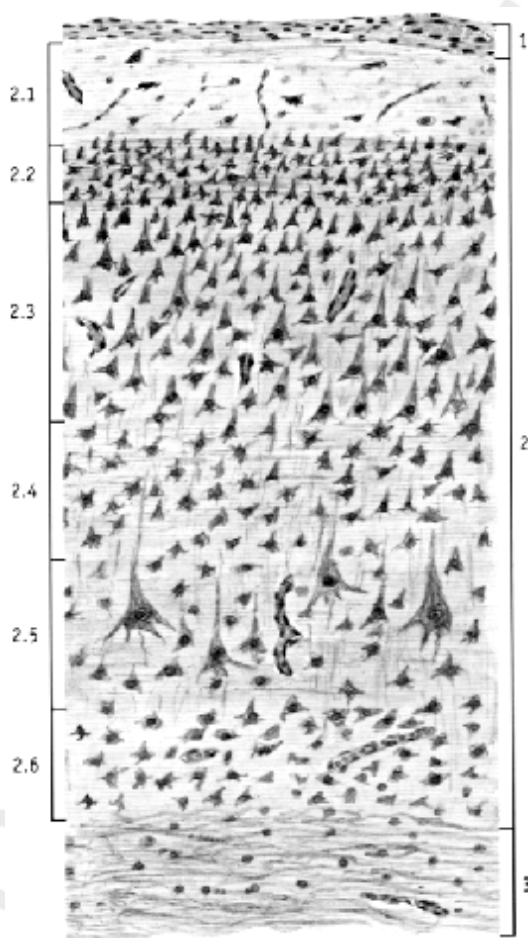


Рис. 45. Участок коры большого мозга (С. И. Юшканцева, В. Л. Быков, 2006):

1 — мягкая мозговая оболочка; 2 — серое вещество; 2.1 — молекулярный слой; 2.2 — наружный зернистый слой; 2.3 — слой пирамидных клеток; 2.4 — внутренний зернистый слой; 2.5 — ганглионарный слой; 2.6 — слой полиморфных клеток; 3 — белое вещество

Большинство нейроцитов коры являются вставочными. Эффекторными клетками образован 5-й слой коры. Эти клетки называются большими пирамидными клетками (клетки Беца). Их дендриты образуют контакты со вставочными нейронами коры, а аксоны формируют нисходящие проводящие пути к двигательным нейронам переднего рога спинного мозга.

В чувствительных зонах коры лучше развиты зернистые слои (гранулярный тип коры), в двигательных — пирамидный слой (агранулярный тип коры).

Белое вещество больших полушарий (миелоархитектоника) содержит пучки нервных волокон, которые связывают или разные участки коры в одном полушарии (ассоциативные волокна), или оба полушария (комиссуральные), или кору с нижележащими отделами ЦНС (проекционные волокна).

Гемато-энцефалический барьер — барьер, который обеспечивает транспорт определённых веществ из крови в нейроны и препятствует проникновению к нервным клеткам многих токсических веществ из крови. Этот барьер образуют: непрерывный эндотелий капилляров, плотная базальная мембрана, глиальная мембрана из пластинчатых отростков астроцитов.

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Органы чувств представляют собой периферические части сложных систем — *анализаторов*. С помощью анализаторов нервная система осуществляет связь с внешней и внутренней средой (схема 21).



Схема 21. Состав анализатора

В основе каждого органа чувств лежат *специальные рецепторные клетки*. Рецепторные белки, расположенные в мембране рецепторной клетки, комплементарно связываются со вкусовыми, пахучими и пр. молекулами. Это приводит к изменению проницаемости ионных каналов мембраны рецепторной клетки и формированию потенциала действия. По цепи нейронов импульс передается в нервные центры коры больших полушарий, где и воспринимается как вкус, запах, звук и т. д.

Существуют органы чувств, где рецепторные клетки имеют нейральное происхождение — *нейросенсорные клетки* (орган зрения и орган обоняния), и органы чувств, в которых рецепторные клетки имеют эпителиальное происхождение — *сенсоэпителиальные клетки* (орган вкуса, слуха и равновесия). Нейросенсорные клетки с помощью своего аксона пере-

дают потенциал действия вставочным нейронам, а сенсорные клетки не имеют аксона, а передают потенциал дендритам чувствительных нейронов.

К отдельной группе относят органы осязания и мышечно-кинетической чувствительности — это инкапсулированные и неинкапсулированные рецепторные окончания.

Орган обоняния занимает обонятельное поле в слизистой оболочке верхней носовой раковины. В состав органа обоняния входят обонятельные нейросенсорные клетки и вспомогательные клетки многоядного мерцательного эпителия (бокаловидные, вставочные).

Белковые молекулы, которые расположены в мембранах ресничек нейросенсорных клеток, взаимодействуют с растворёнными в слизи молекулами пахучих веществ. Это взаимодействие меняет конформацию белковой молекулы, на мембране клетки меняется потенциал и через аксон нейросенсорной клетки передаётся по проводящим путям в обонятельные луковицы мозга.

Орган зрения. Периферическим отделом зрительного анализатора является глаз. В его составе выделяют 3 оболочки: фиброзную, сосудистую и сетчатую. Внутри глаза расположены передняя и задняя камеры глаза, хрусталик и стекловидное тело.

В глазном яблоке различают основные функциональные аппараты:

1) *диоптрический*, или светопреломляющий аппарат (роговица, жидкость передней и задней камер глаза, хрусталик, стекловидное тело) необходим для преломления света;

2) *аккомодационный* аппарат (цилиарное тело, хрусталик) участвует в фокусировке изображения на сетчатке;

3) *рецепторный* аппарат (сетчатка) отвечает за восприятие света и преобразование его в нервный импульс;

4) *вспомогательный* аппарат глаза (веки, слёзные железы, глазодвигательные мышцы).

Фиброзная оболочка образована плотной волокнистой соединительной тканью и состоит из 2 участков: непрозрачной склеры и прозрачной роговицы, расположенной в передней части глаза. Склера выполняет опорную и защитную функции, роговица участвует в преломлении света. В составе роговицы выделяют 5 слоёв:

1) многослойный плоский неороговевающий эпителий;

2) передняя пограничная мембрана;

3) собственное вещество, которое не содержит сосудов;

4) задняя пограничная мембрана;

5) задний однослойный плоский эпителий (эндотелий).

Сосудистая оболочка осуществляет питание сетчатой оболочки. В составе сосудистой оболочки выделяют: в передней части глаза — радужку и цилиарное тело, в задней части — собственно сосудистую оболочку.

Радужка образована пигментной соединительной тканью с большим количеством ГМК нейрального происхождения. Пигментные клетки определяют цвет глаз, а ГМК суживают и расширяют зрачок, а значит, регулируют поток света, который падает на сетчатку.

Основную массу *цилиарного тела* также составляет пигментная соединительная ткань и гладкая мышечная ткань нейрального происхождения — цилиарная мышца. Эта мышца обеспечивает аккомодацию хрусталика. При сокращении цилиарной мышцы выпуклость хрусталика увеличивается, что даёт возможность видеть на близком расстоянии. При расслаблении цилиарной мышцы хрусталик становится более плоским, что позволяет видеть вдаль.

Собственно сосудистая оболочка состоит из рыхлой волокнистой соединительной ткани, содержит большое количество пигментных клеток, артерий, вен и сосудов микроциркуляторного русла и обеспечивает питание сетчатки.

Сетчатая оболочка (сетчатка, рис. 46) — внутренняя оболочка глаза. Состоит из 8 слоёв (снаружи внутрь, на рисунке — сверху вниз):

1) пигментный слой состоит из пигментных клеток, которые защищают фотосенсорный слой от большого количества света;

2) фотосенсорный слой образован дендритами рецепторных клеток. Дендриты по форме похожи на цилиндры или колбы. Поэтому дендриты фоторецепторных клеток называют палочками и колбочками. Мембраны палочек образуют стопки дисков, а мембраны колбочек — стопки полудисков. В мембранах дисков находятся молекулы белка родопсина, а в мембранах полудисков — белка йодопсина. Эти молекулы при взаимодействии с фотонами света расщепляются. При этом происходит гиперполяризация мембраны дендрита. Изменение потенциала передаётся на тело рецепторной клетки, её аксон и далее по цепи нейронов;

3) наружный ядерный слой содержит тела фоторецепторных клеток;

4) в наружном сетчатом слое аксоны фоторецепторных клеток образуют синапсы с дендритами биполярных и горизонтальных клеток;

5) внутренний ядерный слой содержит тела биполярных, амакриновых и горизонтальных нервных клеток;

6) во внутреннем сетчатом слое аксоны биполярных и амакриновых клеток образуют синапсы с дендритами ганглиозных клеток;

7) слой ганглиозных клеток содержит тела этих нервных клеток;

8) слой нервных волокон образован аксонами ганглиозных клеток. Они собираются в области слепого пятна и формируют зрительный нерв.

Кроме нейронов в состав сетчатки входят глиальные клетки, которые выполняют поддерживающую и трофическую функции.

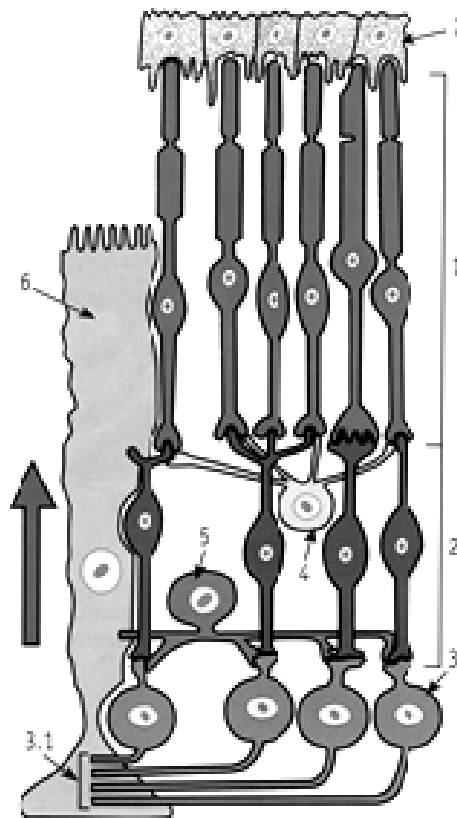


Рис. 46. Схема строения сетчатки (С. И. Юшканцева, В. Л. Быков, 2006). Стрелка указывает направление падающего света на сетчатку: свет проходит через все слои сетчатки, падает на рецепторные клетки, импульс идёт в направлении, обратном падающему свету:
 1 — фоторецепторные клетки; 2 — биполярный нейрон; 3 — ганглионарный нейрон; 3.1 — слой нервных волокон; 4 — горизонтальный нейрон; 5 — амакриновый нейрон; 6 — радиальный глиоцит; 7 — пигментная клетка

Орган слуха (спиральный или кортиев орган) расположен в перепончатом канале улитки височной кости (рис. 47) на базилярной пластинке. Он состоит из двух групп эпителиальных клеток — рецепторных и поддерживающих (опорных). Каждая из этих групп клеток делится на внутренние и наружные. Границей между внутренними и наружными клетками служит туннель (рис. 48).

Наружные рецепторные (волосковые) клетки призматической формы, на апикальной поверхности имеют 100–300 стереоцилий, расположены в 3–4 ряда. Под ними находятся наружные фаланговые поддерживающие клетки.

Внутренние и наружные рецепторные клетки разделены туннелем, который образован поддерживающими внутренними и наружными клетками-столбами. В туннеле расположены дендриты чувствительных нейронов. Сами чувствительные нейроны образуют спиральный ганглий, расположенный в оси улитки (рис. 47).

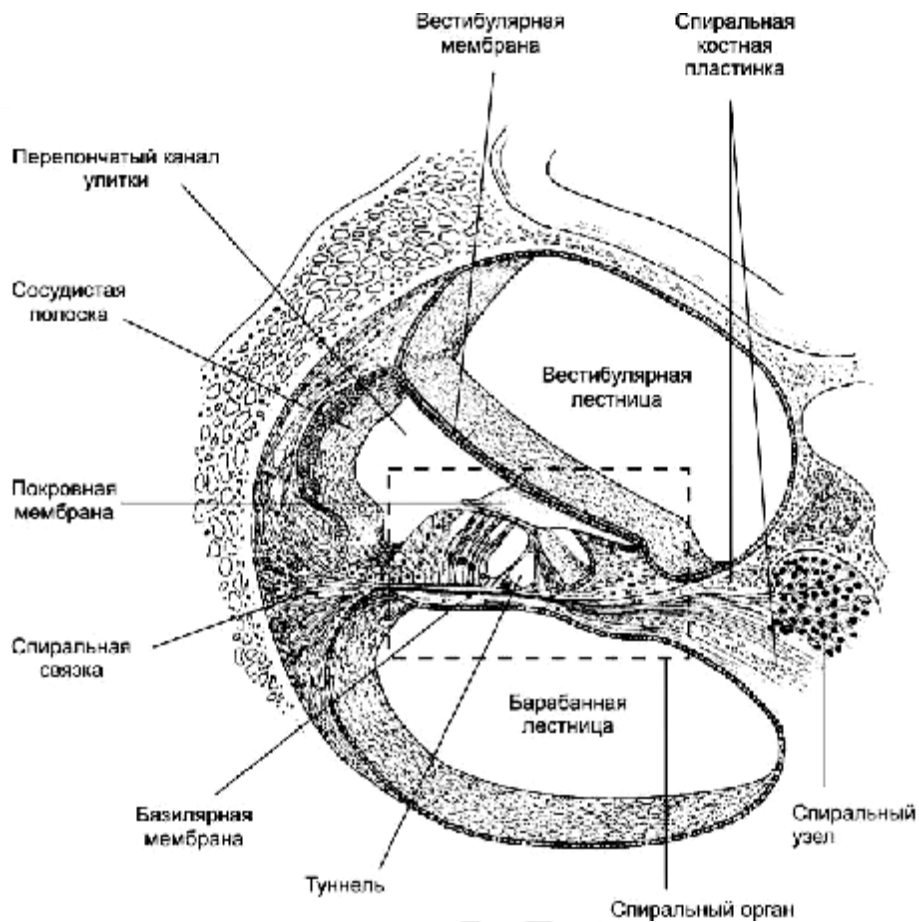


Рис. 47. Костный и перепончатый каналы и спиральный орган (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009)

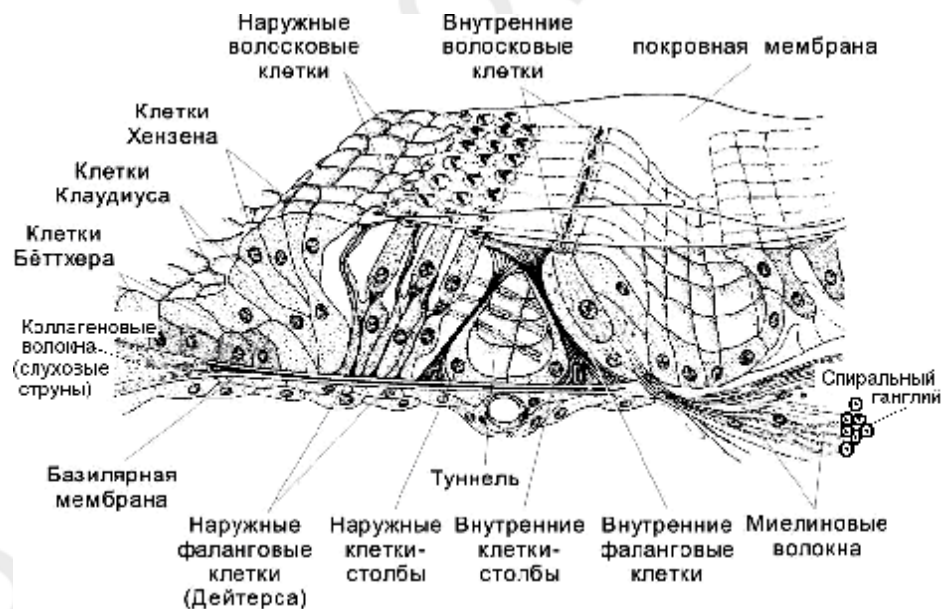


Рис. 48. Спиральный кортиев орган (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009)

Внутренние рецепторные (волосковые) клетки крупные, грушевидной формы, на апикальном полюсе имеют 5–7 стереоцилий (это особые микроворсинки), лежат в один ряд. Под ними находятся внутренние фаланговые поддерживающие клетки.

Звуковая волна через систему слуховых косточек вызывает колебание перилимфы в вестибулярной и барабанной лестницах и эндолимфы в перепончатом лабиринте. Колебание эндолимфы ведет к колебанию покровной мембраны. При колебании покровной мембраны происходит смещение стереоцилий, потому что их верхушки погружены в эту мембрану. При этом изменяется проницаемость ионных каналов в мембране стереоцилии, и на поверхности рецепторных клеток возникает потенциал действия. Он передается на дендриты чувствительных нейронов спирального ганглия. По цепи вставочных нейронов импульс передается в кору больших полушарий.

Орган равновесия. Рецепторы органа равновесия расположены в вестибулярной части перепончатого лабиринта, которая состоит из эллиптического и сферического мешочков, и трёх перепончатых полукружных каналов. Полукружные каналы в месте соединения с эллиптическим мешочком имеют расширения — ампулы.

В мешочках расположены макулы, а в ампулах — гребешки, в состав которых входят эпителиальные рецепторные и поддерживающие клетки. Рецепторные клетки имеют на своей апикальной поверхности стереоцилии и киноцилию (особую ресничку). Стереоцилии и киноцилия погружены в желеобразное вещество. Эта вещество образует мембрану в макулах и купол в гребешках. При поворотах и наклонах головы макулы и купол смещаются. Это приводит к изменению положения стереоцилий и киноцилии. Такое перемещение обеспечивает изменение проницаемости ионных каналов, которые расположены в мембране апикальной поверхности рецепторных клеток. Потенциал действия передается на дендриты чувствительных нейронов вестибулярного ганглия. По цепи вставочных нейронов импульс передаётся в кору больших полушарий.

Рецепторные клетки мешочков реагируют на гравитацию (силу тяжести), линейные ускорения и вибрацию. Рецепторные клетки гребешков воспринимают угловые ускорения (повороты головы и тела).

Орган вкуса образован вкусовыми почками. Вкусовые почки расположены в эпителии боковых поверхностей листовидных, грибовидных и желобоватых сосочков языка.

Вкусовая почка состоит из 3 типов эпителиальных клеток: рецепторных, поддерживающих и базальных (рис. 49). Вершина почки открывается в щель между сосочками отверстием — вкусовой порой. Во вкусовую пору выходят микроворсинки, расположенные на апикальной поверхности рецепторных клеток. Белковые молекулы, расположенные в мембранах микроворсинок, взаимодействуют с растворёнными в слюне вкусовыми молекулами. Это взаимодействие меняет конформацию белковой молекулы, на мембране эпителиальной

рецепторной клетки изменяется потенциал, что передаётся на дендриты чувствительных нейронов, а затем по цепи вставочных нейронов — в кору больших полушарий.

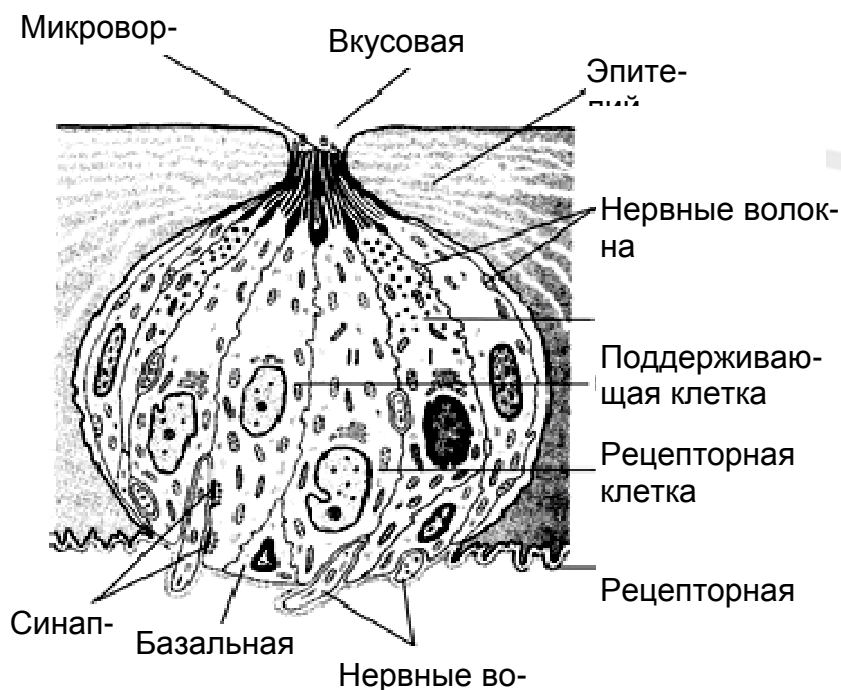


Рис. 49. Вкусовая почка (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009)

Орган осязания представлен различными типами рецепторных нервных окончаний (см. тему «Нервная ткань. Рецепторные нервные окончания»).

ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Выделительная система обеспечивает выведение из организма продуктов обмена, регуляцию водно-солевого обмена и кислотно-щелочного равновесия, артериального давления и эритропоэза.

Выделительная система состоит из органов мочеобразования, к которым относятся почки, и органов мочевыведения — собирательных трубочек, чашечек и лоханок в составе почки, мочеточников, мочевого пузыря и мочеиспускательного канала.

Почка

Почка — парный паренхиматозный орган бобовидной формы. Его **строма** образует капсулу органа и перегородки и представлена соединительной тканью с большим количеством кровеносных сосудов. **Паренхима** представлена эпителиальной тканью, которая формирует структурно-функциональные единицы почки — *нефроны* (рис. 50). В состав нефрона (схема 22) входят почечное тельце и канальцы — проксимальный извитой и прямой, тонкий

каналец, дистальный прямой и извитой. Дистальные каналцы впадают в собирательные трубочки, которые не являются частью нефрона.

Почечное тельце	→	сосудистый клубочек и капсула клубочка
Проксимальный каналец	→	извитой прямой
Тонкая часть петли Генле	→	тонкий каналец
Дистальный каналец	→	прямой извитой

Схема 22. Состав нефрона

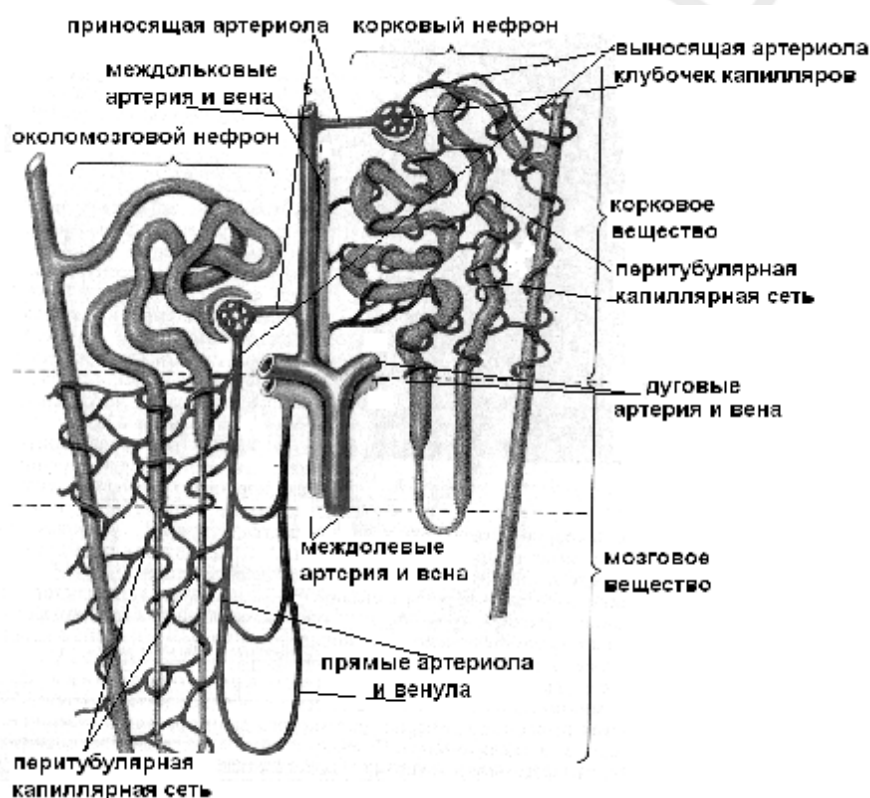


Рис. 50. Нефрон. Строение отделов и связь с кровеносными сосудами (по Ю. И. Афанасьеву, 2006)

В почке выделяют корковое и мозговое вещество. **Корковое вещество** — более тёмное, располагается снаружи. Участки коркового вещества входят в мозговое вещество в виде почечных столбов. Образовано корковое вещество почечными тельцами и извитыми каналцами нефронов.

Мозговое вещество — более светлое, образовано почечными пирамидами. От основания пирамид в корковое вещество идут мозговые лучи. Вершины пирамид обращены в малые чашечки. В мозговом веществе находятся прямые и тонкие каналцы, собирательные трубочки.

Большинство нефронов (корковые, 80 %) расположено в корковом веществе, остальные (около мозговые, 20 %) лежат на границе коркового и мозгового вещества. Почка обильно кровоснабжается (схема 23).

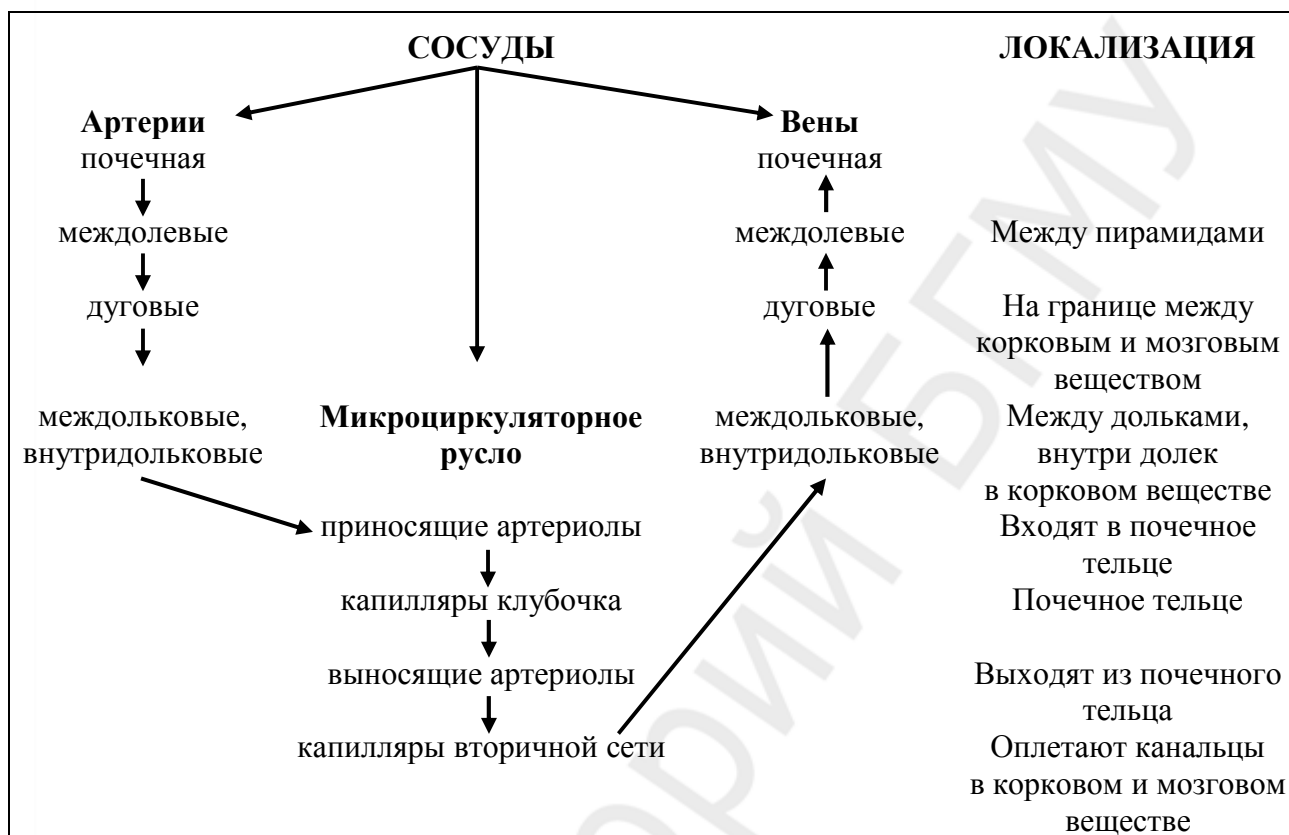


Схема 23. Схема кровоснабжения почки

Почечное тельце представлено клубочком кровеносных капилляров, окружённых эпителиальной капсулой. В почечном тельце происходит *фильтрация* плазмы крови и образование первичной мочи. *Эпителиальная капсула клубочка* состоит из двух листков — наружного и внутреннего. Оба листка образованы однослойным плоским эпителием. Эпителиоциты внутреннего листка капсулы имеют отростки и называются подоцитами. Между наружным и внутренним листками расположена полость капсулы, куда фильтруется первичная моча. *Гемокapилляры клубочка* являются фенестрированными (II типа). Их базальная мембрана сливается с базальной мембраной подоцитов. Кровь, которая протекает по капиллярам, фильтруется через фенестрированный эндотелий, общую базальную мембрану и подоциты. Этот комплекс структур называют гематоренальным (фильтрационным) барьером почки. Фильтрат плазмы — первичная моча — попадает в полость капсулы.

Первичная моча содержит продукты азотистого обмена, которые должны удаляться из организма, а также глюкозу, углеводы, липиды, низкомолекулярные белки, соли и другие вещества, которые не должны выводиться из организма.

В канальцах нефрона происходит *реабсорбция* первичной мочи — обратное всасывание в кровь нужных организму веществ (белков, углеводов, электролитов) и части воды.

Проксимальный каналец нефрона располагается в корковом веществе, имеет узкий просвет. Он образован высокими эпителиоцитами, на апикальной поверхности которых есть микроворсинки (щёточная каёмка), а в базальной части — исчерченность. В этих канальцах происходит облигатная (обязательная) активная (с затратой энергии) реабсорбция воды, электролитов, белков, углеводов.

Тонкий каналец формирует петлю в мозговом веществе и образован плоскими эпителиоцитами со светлой цитоплазмой и хорошо заметными границами. Здесь происходит облигатная пассивная реабсорбция воды.

Дистальный каналец располагается в корковом веществе, имеет широкий просвет, образован клетками со светлой цитоплазмой и хорошо видимыми клеточными границами. В эпителиоцитах имеется базальная исчерченность, а щёточная каёмка отсутствует. Здесь происходит факультативная (необязательная, регулируется гормоном альдостероном) активная реабсорбция электролитов (натрия).

Окончательная моча (1,5 л/сут) попадает в *собирательные трубочки*. Здесь происходит факультативная (регулируется гормоном вазопрессином) пассивная реабсорбция воды и секреция в H^+ и HCO_3^- , что имеет большое значение для регуляции кислотно-щелочного баланса в организме.

ЭНДОКРИННЫЙ АППАРАТ ПОЧКИ

Рениновый (юстагломерулярный — ЮГА) аппарат участвует в регуляции артериального давления. Юстагломерулярный аппарат включает: плотное пятно, юстагломерулярные клетки и юкставаскулярные клетки (схема 24).

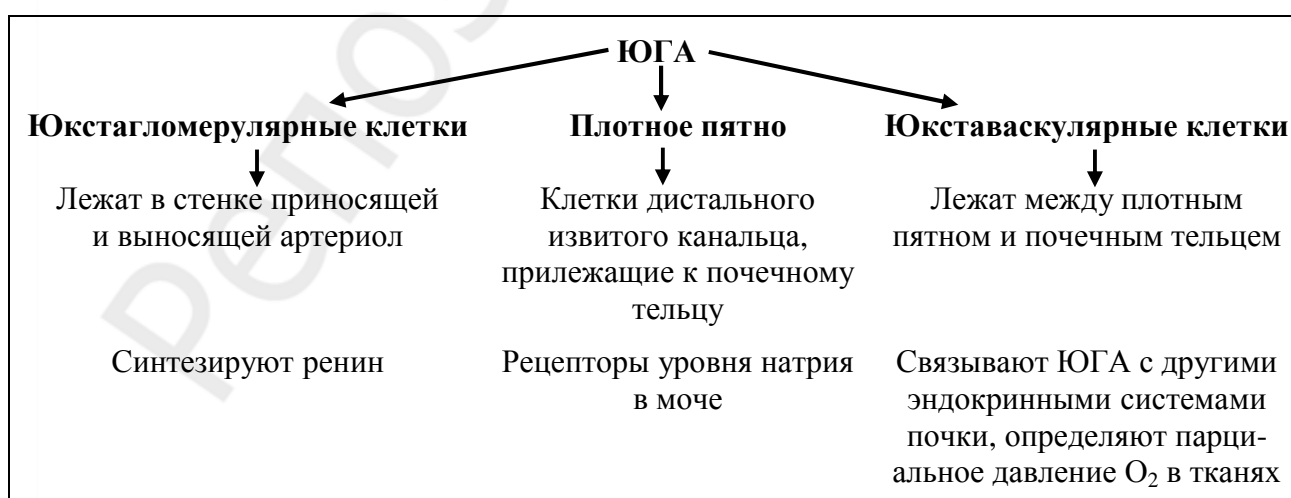


Схема 24. Схема строения юстагломерулярного аппарата

Плотное пятно — участок стенки дистального отдела нефрона, который лежит между приносящей и выносящей артериолами сосудистого клубочка. Клетки плотного пятна определяют и передают на юкстагломерулярные клетки информацию об изменениях содержания Na^+ в дистальном канальце.

Юкстагломерулярные клетки — измененные гладкие миоциты в стенке приносящей артериолы. Имеют овальную или многоугольную форму, секретируют ренин. *Ренин* — фермент, катализирующий образование вещества, которое оказывает сильное сосудосуживающее действие и усиливает секрецию альдостерона надпочечниками.

Юкставазкулярные клетки находятся в треугольном пространстве между приносящей и выносящей артериолами сосудистого клубочка и плотным пятном. Предполагается, что эти клетки продуцируют ренин при истощении юкстагломерулярных клеток.

В соединительной ткани почки содержатся другие *интерстициальные эндокринные клетки*, которые продуцируют натрийуретический фактор, кинины, простагландины, участвующие в регуляции количества воды в тканях, объема циркулирующей крови и артериального давления. В почке продуцируется эритропоэтин, усиливающий процессы эритропоэза в красном костном мозге.

МОЧЕВЫВОДЯЩИЕ ПУТИ

Окончательная моча из собирательных трубочек, чашечек и лоханок почки поступает в мочеточники, мочевой пузырь и мочеиспускательный канал. Эти органы имеют сходное строение — это трубчатые органы, в составе стенки которых выделяют четыре оболочки: слизистую, подслизистую, мышечную и наружную.

Слизистая оболочка выстилается многослойным переходным эпителием, способным к растяжению. Под эпителием расположена собственная пластинка, переходящая в *подслизистую оболочку*, образованную рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью.

Мышечная оболочка представлена гладкой мышечной тканью, особенно сильно развитой в мочевом пузыре.

Наружная оболочка адвентициальная, представлена соединительной тканью, в верхней части мочевого пузыря — серозная, представлена соединительной тканью и мезотелием.

Мужской мочеиспускательный канал имеет три части: простатическую, мембранозную и губчатую. В состав его стенки входят три оболочки: *слизистая*, *подслизистая* и *мышечная*. В простатической части эпителий переходный, в мембранозной — многорядный призматический, в губчатой — многослойный плоский неороговевающий, затем — ороговевающий. *Мышечная оболочка* состоит из внутреннего продольного и наружного

циркулярного слоёв гладкой мышечной ткани. Наружный произвольный сфинктер образован скелетной мышечной тканью.

Женский мочеиспускательный канал короткий и прямой. *Слизистая оболочка* выстлана многослойным эпителием (переходным, затем — плоским неороговевающим), который изменяется в соответствии с половым циклом. В собственной пластинке слизистой оболочки содержатся венозные сосуды кавернозного типа, слизистые уретральные железы. *Мышечная оболочка* состоит из внутреннего продольного и наружного циркулярного слоёв гладкой мышечной ткани. Наружный произвольный сфинктер образован скелетной мышечной тканью. *Наружная оболочка* — адвентициальная.

ПОЛОВАЯ СИСТЕМА

Половая система выполняет две взаимосвязанные функции — репродуктивную или генеративную (образование половых клеток) и эндокринную (синтез половых гормонов).

МУЖСКАЯ ПОЛОВАЯ СИСТЕМА

Состоит из половых желёз (семенники или яички), семявыносящих путей, добавочных половых желёз и полового члена.

Яичко (семенник) снаружи покрыто белочной соединительнотканной оболочкой. От белочной оболочки внутрь отходят перегородки, которые делят орган на дольки. Каждая долька содержит 1–4 извитых семенных канальца (рис. 51). Пространство между извитыми канальцами заполнено рыхлой волокнистой соединительной тканью, содержащей сосуды, нервы и эндокринные клетки Лейдига. Клетки Лейдига секретируют мужские половые гормоны — *андрогены*.

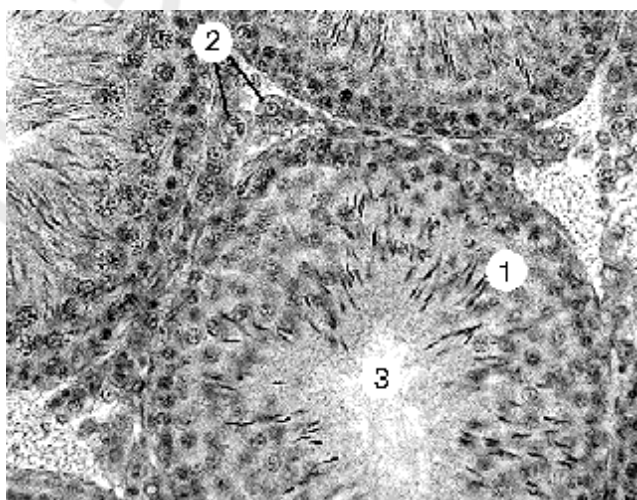


Рис. 51. Извитые семенные канальцы (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Челышев, 2009):

1 — половые клетки; 2 — эндокринные клетки Лейдига; 3 — просвет канальцев

В извитых семенных канальцах происходит образование мужских половых клеток — *сперматозоидов*. Извитой семенной каналец имеет форму трубочки. Его стенка снаружи покрыта соединительнотканной оболочкой. Изнутри стенка семенного канальца выстлана слоем поддерживающих клеток Сертоли, между которыми располагаются половые клетки на разных стадиях сперматогенеза: сперматогонии, первичные и вторичные сперматоциты, сперматиды и зрелые сперматозоиды (рис. 52).

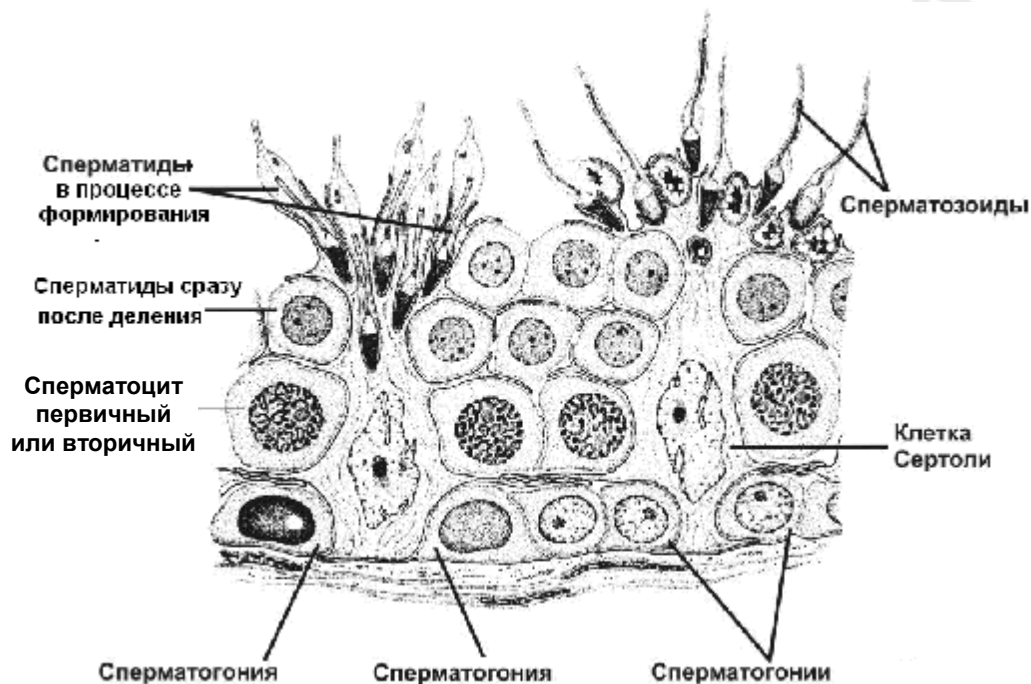


Рис. 52. Схема строения стенки извитого семенного канальца (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009)

Процесс образования сперматозоидов включает 4 стадии: размножение, рост, созревание и формирование. В *стадии размножения* происходит митотическое деление молодых клеток — сперматогоний. В *стадии роста* увеличивается масса цитоплазмы клеток (первичных сперматоцитов), в их ядре происходят сложные преобразования. *Стадия созревания* включает два последовательных деления мейоза. При первом делении образуются вторичные сперматоциты, при втором делении — сперматиды, которые содержат гаплоидный набор хромосом. В *стадии формирования* сперматиды превращаются в сперматозоиды. Длительность сперматогенеза у человека составляет в среднем 75 дней.

Поддерживающие клетки Сертоли (суспендоциты) выполняют трофическую, защитную, фагоцитарную функции, а также секретируют гормоны, которые необходимы для осуществления сперматогенеза. Боковые отростки клеток Сертоли соединяются, образуя часть гематотестикулярного барьера. Кроме боковых отростков суспендоцитов, в состав гематотестикулярного барьера входят: соединительнотканная оболочка извитого семенного канальца и стенка кровеносного капилляра. Барьер защищает сперматогенные клетки

от токсических веществ и собственных лимфоцитов. Так как гаметы в процессе мейоза становятся непохожими (гетерогенными) на другие клетки организма, то лимфоциты воспринимают их как антигены.

Процесс сперматогенеза регулируется фолликулостимулирующим гормоном гипофиза, который активирует клетки Сертоли, а эндокринная функция яичка — лютеинизирующим гормоном гипофиза, который влияет на клетки Лейдига.

Семявыносящие пути. Зрелые сперматозоиды поступают из извитых семенных канальцев в систему семявыносящих путей, часть из которых находится внутри семенника (прямые канальцы, сеть яичка). От сети яичка начинаются выносящие канальцы, лежащие в головке придатка семенника. Эти канальцы выстилаются однослойным двухрядным эпителием. Часть эпителиоцитов выполняет секреторную функцию, другая содержит реснички, которые помогают перемещению сперматозоидов.

Выносящие канальцы переходят в проток придатка, который продолжается в семявыносящий и семявыбрасывающий протоки. Семявыбрасывающий проток открывается в мочеиспускательный канал. Эти протоки выстланы однослойным цилиндрическим эпителием с ресничками, мерцание которых помогает перемещению сперматозоидов.

Семявыносящий проток является самостоятельным органом, поэтому кроме слизистой (эпителия и тонкого слоя соединительной ткани), имеет в своей стенке мышечную и адвентициальную оболочки.

Добавочные железы мужской половой системы включают семенные пузырьки, предстательную железу и бульбо-уретральные железы.

Семенные пузырьки — трубчатые органы. Имеют стенку, состоящую из 3 оболочек: *слизистой, мышечной и адвентициальной*. В их слизистой оболочке содержатся секреторные эпителиоциты. Они вырабатывают слизистый секрет слабощелочной реакции, который делает сперму более жидкой и способствует подвижности сперматозоидов.

Предстательная железа представляет собой паренхиматозный орган. **Строма** образована соединительной тканью с большим количеством гладких миоцитов, которая формирует капсулу и перегородки, делящие орган на дольки. **Паренхима** органа — эпителиальная ткань, которая образует альвеолярно-трубчатые секреторные отделы и выводные протоки. Секреторные отделы образованы высокими слизистыми клетками (главными), между основаниями которых лежат вставочные (камбиальные) и эндокринные клетки. Выводные протоки выстланы многорядным призматическим эпителием и открываются в мочеиспускательный канал. Железа продуцирует секрет, который делает сперму более жидкой и активирует сперматозоиды.

Сперма (семенная жидкость) — вязкая беловатая непрозрачная жидкость со слабощелочной средой, содержит сперматозоиды (50–170 млн/мл), секрет добавочных желез и слизистые эпителиальные клетки семявыносящих путей. Секрет добавочных желез необходим для поддержания жизнедеятельности сперматозоидов, активации их подвижности и защиты в женских половых путях. Объем выделяющейся при эякуляции спермы составляет 2–5 мл.

ЖЕНСКАЯ ПОЛОВАЯ СИСТЕМА

Состоит из половых желёз — яичников, яйцеводов (маточных труб), матки, влагалища, наружных половых органов. С половой системой функционально связаны молочные железы.

Яичник — паренхиматозный орган (рис. 53). **Строма** яичника представлена соединительной тканью, которая формирует снаружи белочную оболочку, а внутри органа продолжается в строму коркового и мозгового вещества. Соединительная ткань мозгового вещества богата кровеносными сосудами, содержит нервные сплетения и эндокринные клетки.

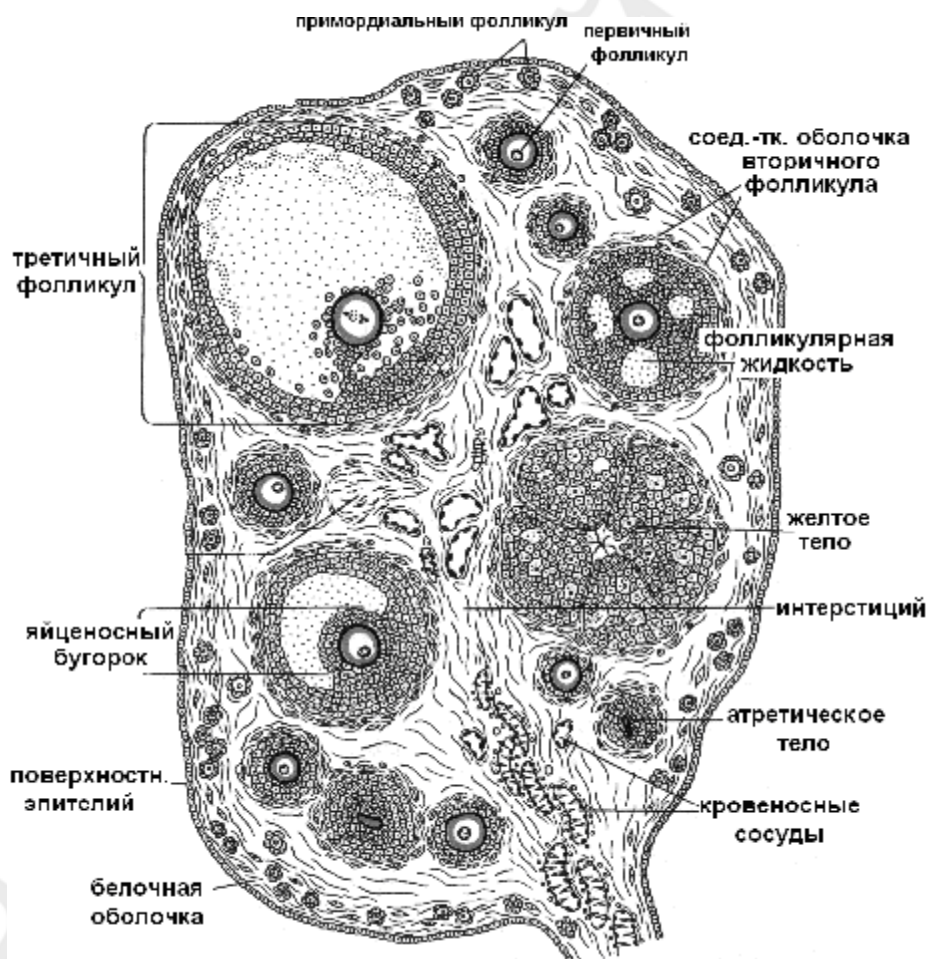


Рис. 53. Яичник (по Ю. И. Афанасьеву, 2006)

Паренхима яичника представлена фолликулами. Стенка фолликула образована фолликулярными эпителиальными клетками, а внутри располагается овоцит. Фолликулы лежат в корковом веществе. Величина и структура фолликула определяется степенью его развития.

В зрелом яичнике различают примордиальные (зачатковые), первичные, вторичные и третичные фолликулы. Рост фолликулов происходит вместе с овогенезом. В овогенезе выделяют 3 стадии: размножения, роста и созревания. *Размножение* овогоний происходит только в эмбриогенезе. Все овогонии делятся митозом и вступают в *стадию роста*. Эта стадия также начинается в эмбриогенезе: первичные овоциты немного увеличиваются в размерах (*стадия малого роста*) и приостанавливают дальнейшее развитие.

Примордиальные фолликулы содержат первичный овоцит, окружённый одним слоем плоских фолликулярных клеток. Эти фолликулы наиболее многочисленны, лежат под белочной оболочкой.

В *первичных фолликулах* первичный овоцит значительно увеличивается в размерах (начинается *стадия большого роста*). Вокруг него появляется блестящая оболочка, фолликулярные клетки становятся выше (кубические или цилиндрические).

Во *вторичных фолликулах* эпителий вокруг первичного овоцита становится многослойным. Между фолликулярными клетками появляются полости, заполненные фолликулярной жидкостью. Вокруг фолликула формируется соединительнотканная оболочка (тека). Клетки её внутреннего слоя (текоциты) и фолликулярные клетки участвуют в секреции половых гормонов — эстрогенов.

Третичные (зрелые) фолликулы имеют большую полость, заполненную фолликулярной жидкостью. Фолликулярные клетки разделяются на 2 группы: одни выстилают стенку фолликула изнутри (зернистый слой), другие образуют наружную оболочку овоцита (лучистый венец).

В зрелых фолликулах первичный овоцит вступает в *стадию созревания*. Стадия созревания включает два деления мейоза. Первое деление мейоза происходит перед овуляцией. Овуляция — разрыв стенки фолликула и выход вторичного овоцита с блестящей и фолликулярной оболочками в брюшную полость и маточную трубу. Второе деление мейоза не завершается, пока не происходит оплодотворение.

Жёлтое тело. На месте лопнувшего фолликула остаётся его оболочка — зернистый слой фолликулярных клеток и текоциты. Из этих клеток образуются лютеиновые клетки, формирующие жёлтое тело. Жёлтое тело секретирует гормон прогестерон. Жёлтое тело функционирует примерно 14 дней и подвергается обратному развитию — превращается в соединительнотканый рубец — белое тело.

Атретические тела. Не все фолликулы в яичнике достигают зрелости и овулируют. Большая часть из них на различных стадиях роста погибает — происходит атрезия фолликулов и образуются атретические тела.

Овариальный цикл (рис. 54). Структура зрелого яичника периодически, примерно один раз в месяц (в среднем 28 дней) изменяется. Совокупность этих изменений называют овариальным циклом. Каждый овариальный цикл состоит из *фолликулярной фазы* (14 дней) и *лютеиновой фазы* (14 дней). В течение каждой фолликулярной фазы происходит рост нескольких первичных фолликулов до вторичных, а затем гибель большинства вторичных фолликулов (атрезия) и созревание одного фолликула. Овуляция зрелого фолликула происходит в середине цикла, примерно на 14-й день. В течение каждой лютеиновой фазы жёлтое тело образуется, созревает, функционирует и проходит стадию обратного развития. Затем снова наступает фолликулярная фаза.

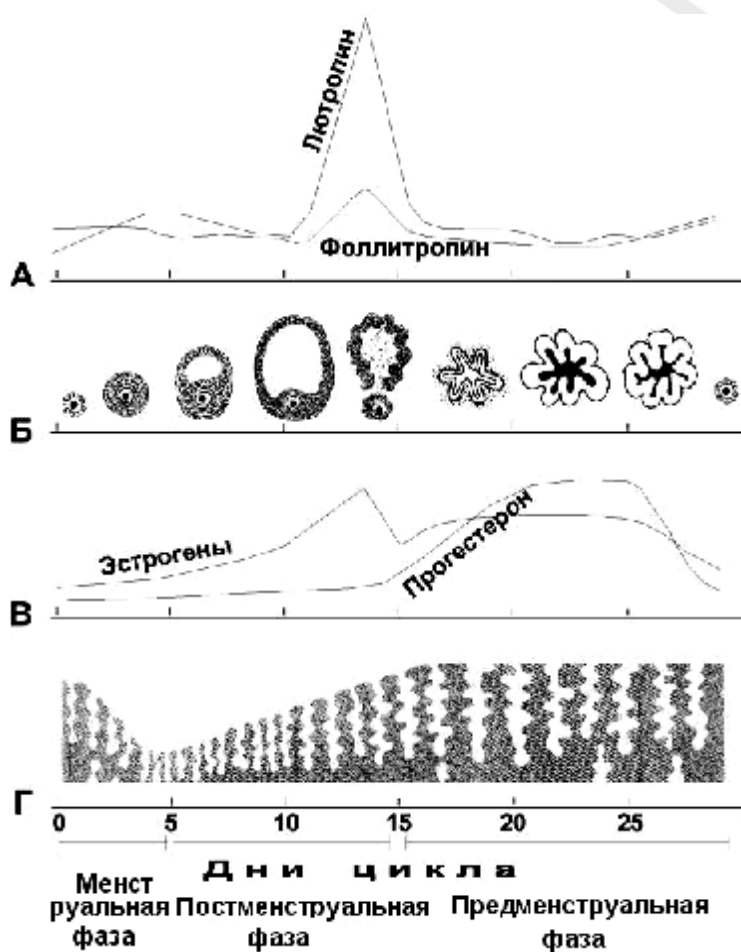


Рис. 54. Овариально-менструальный цикл (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009):

А — уровень гипофизарных гормонов; Б — рост фолликула и образование жёлтого тела в яичнике;
В — уровень гормонов яичника; Г — изменение эндометрия

Овариальный цикл регулируется гормонами передней доли гипофиза. Фолликулостимулирующий гормон влияет на фолликулярные клетки, стимулируя рост фолликула и выработку фолликулом эстрогенов. Лютеинизирующий гормон обеспечивает овуляцию, развитие желтого тела и синтез прогестерона.

Маточные трубы — трубчатые органы, стенка которых состоит из 3 оболочек: слизистой, мышечной и серозной. *Слизистая* оболочка образует складки. Она выстлана однослойным призматическим эпителием, в котором имеются реснитчатые и железистые клетки, секретирующие слизь. Под эпителием располагается собственная пластинка слизистой оболочки, образованная соединительной тканью. *Мышечная* оболочка состоит из двух слоёв гладкой мышечной ткани. Снаружи маточные трубы покрыты *серозной оболочкой*.

Матка — полый мышечный орган, предназначенный для вынашивания плода. Стенка матки (рис. 55) состоит из трёх оболочек — *слизистой* (эндометрий), *мышечной* (миометрий) и *серозной* (периметрий).

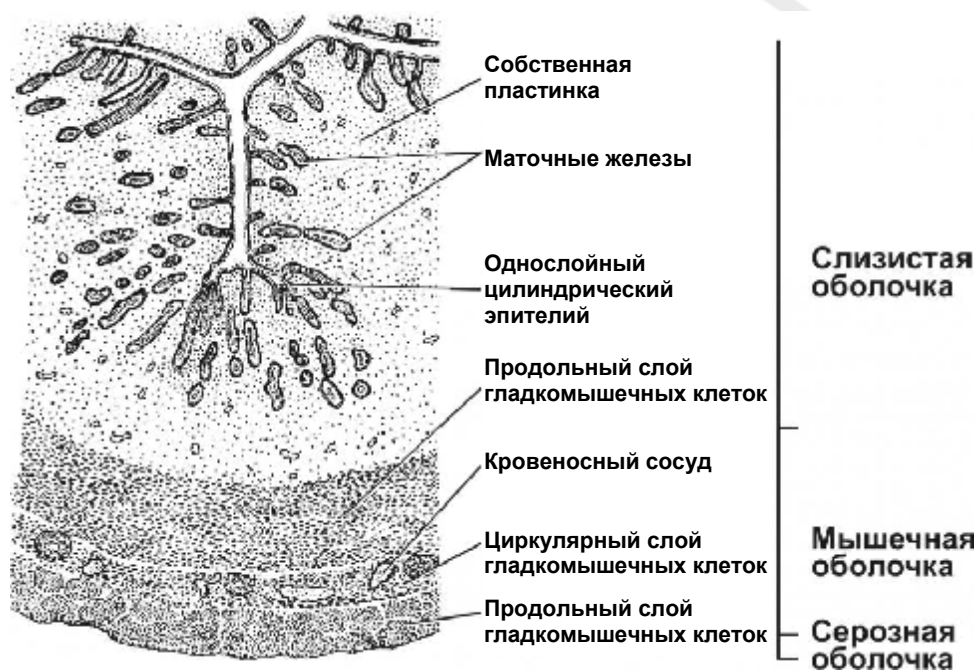


Рис. 55. Матка (Э. Г. Улумбеков, Ю. А. Чельшев, 2009)

Эндометрий выстилается однослойным призматическим эпителием, под которым расположена рыхлая волокнистая соединительная ткань, образующая собственную пластинку слизистой оболочки. В ней лежат простые трубчатые слизистые маточные железы. В эндометрии выделяют *базальный* слой, который прилежит к миометрию и не изменяется в течение цикла, и *функциональный* слой, который прилежит к просвету матки и перестраивается на протяжении овариально-менструального цикла.

Миометрий образован тремя переплетающимися слоями гладкой мышечной ткани с хорошо развитым средним сосудистым слоем. При беременности мышечные клетки миометрия сильно гипертрофируются.

Периметрий представлен, в основном, серозной оболочкой.

Менструальный (овариально-менструальный, половой) цикл зависит от овариального и включает три фазы: менструальную, постменструальную и предменструальную (см. рис. 54).

Менструальная фаза длится 1–4 дня, характеризуется отторжением функционального слоя эндометрия и маточным кровотечением;

Постменструальная фаза (с 5-го до 14-го дня цикла) характеризуется восстановлением функционального слоя эндометрия из базального. В эту фазу растущие фолликулы яичника секретируют эстрогены. Под действием эстрогенов происходит деление эпителиоцитов дна маточных желёз, соединительнотканых клеток стромы, разрастание сосудов собственной пластинки.

В предменструальную фазу (с 14-го по 28-ой день цикла) в функциональном слое эндометрия маточные железы активно секретируют, соединительнотканная строма становится толще, сосуды стромы удлиняются. Эти изменения необходимы для питания бластоцисты в случае имплантации и происходят под действием гормона прогестерона, который в эту фазу секретируется жёлтым телом.

Если имплантация не происходит, жёлтое тело в яичнике подвергается обратному развитию, при этом снижается продукция гормона прогестерона. Так как синтез эстрогенов в яичнике еще не возобновился, то концентрация гормонов яичника низкая. Низкий уровень половых гормонов ведёт к спазму артерий функционального слоя, что нарушает его питание и вызывает некротические изменения в слизистой оболочке — снова начинается *менструальная фаза*.

Если имплантация происходит, то жёлтое тело продолжает функционировать. Цикл прерывается, менструация не наступает.

Влагалище представляет собой трубчатый орган. *Слизистая оболочка* образована многослойным плоским неороговевающим эпителием и соединительной тканью. Состояние эпителия зависит от фазы полового цикла. *Мышечная оболочка* образована циркулярными и продольными пучками гладких мышечных клеток. *Адвентициальная оболочка* состоит из тонкого слоя плотной соединительной ткани.

Молочная железа — сложная разветвленная альвеолярная железа, секретирует белковый секрет по макроапокриновому типу.

У детей молочные железы представлены короткими эпителиальными тяжами, разделёнными соединительной тканью и жировыми клетками. В период полового созревания эпителиальные тяжи растут и ветвятся, происходит разрастание соединительной и жировой тканей. До наступления беременности секреторные отделы слабо развиты, а выводные протоки не имеют просвета.

При беременности под действием гормонов происходит формирование концевых отделов — альвеол, удлинение и ветвление выводных протоков. При лактации альвеолы выстла-

ны однослойным эпителием — лактоцитами, по периферии которых располагаются миоэпителиальные клетки. *Лактоциты* продуцируют секрет и накапливают его в просвете альвеолы. Секрет из альвеол поступает в систему выводных протоков: внутридольковых, междольковых, междолевых, которые переходят в млечные синусы, затем — в млечные протоки, открывающиеся на поверхности соска. Протоки выстланы однослойным эпителием и миоэпителиальными клетками, млечные синусы и протоки — многослойным плоским неороговевающим эпителием.

После прекращения лактации секреторные клетки разрушаются и утилизируются макрофагами. Альвеолы становятся плоскими, а система выводных протоков не изменяется.

Регуляция функции молочной железы. Процесс образования молока контролируется, главным образом, *лактотропным гормоном* гипофиза. Другой гормон — *окситоцин* — контролирует *выделение* секрета, так как вызывает сокращение миоэпителиоцитов.

РАЗДЕЛ 4

ЭМБРИОЛОГИЯ

Эмбриология — наука о развитии организма от момента оплодотворения до формирования организма, способного к самостоятельному существованию.

В течение эмбрионального развития человека выделяют этапы:

- 1) оплодотворение (длится в течение 24 часов);
- 2) дробление (с начала 2-х суток до конца 5-х);
- 3) гастрюляция: ранняя гастрюляция (6–13 сутки); поздняя гастрюляция (14–21 сутки);
- 4) органо- и гистогенез (начало 4 недели – конец 40 недели).

В течение первых 2 недель (герминативный период) развивающийся организм получает название *концептуса*, с начала 3-й до конца 9-й недели (эмбриональный или зародышевый период) — *эмбриона* (зародыша), с начала 10-й до конца 40-й недели или до родов (плодный или фетальный период) — *плода*.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Оплодотворение — это процесс слияния половых клеток, в результате которого образуется зигота (одноклеточный диплоидный организм). В оплодотворении участвуют сперматозоид и овоцит.

Сперматозоид — мужская половая клетка — подвижная клетка, состоящая из головки, шейки и хвоста. В головке находится ядро с гаплоидным набором хромосом и акросома. *Акросома* — органелла, содержащая набор ферментов, которые разрушают оболочки овоцита при оплодотворении. В шейке находятся 2 центриоли. От одной из них начинается жгутик, который формирует хвост. С помощью жгутика спермии перемещаются.

Овоцит — женская половая клетка — неподвижная клетка. Содержит ядро с гаплоидным набором хромосом, органеллы общего назначения, небольшое количество желточных включений. В периферическом слое цитоплазмы находятся *кортикальные гранулы*. Они участвуют в образовании оболочки оплодотворения. Вокруг овоцита имеются две оболочки — *блестящая* и *фолликулярная* (лучистый венец). Они выполняют защитную и трофическую функции.

Оплодотворение проходит в ампулярной части маточной трубы в три этапа: дистантное взаимодействие, контактное взаимодействие и синкарион.

Во время фазы *дистантного взаимодействия* сперматозоид движется навстречу овоциту против тока секрета маточных труб (положительный *реотаксис*). Кроме того, сближение гамет происходит под действием химических веществ (*хемотаксис*).

Во время движения в женском половом тракте происходит активация рецепторов на поверхности мембраны сперматозоида (капацитация). В результате у сперматозоида появляется способность к оплодотворению.

При *контактном взаимодействии* сперматозоиды разрушают оболочки овоцита. После удаления лучистого венца рецепторные молекулы сперматозоида взаимодействуют с белками блестящей оболочки овоцита. При этом из акросомы сперматозоида выделяются ферменты — происходит *акросомальная реакция*. Ферменты акросомы разрушают блестящую оболочку. После удаления обеих оболочек и контакта мембран гамет происходит выход кортикальных гранул из овоцита — *кортикальная реакция*. Из содержимого кортикальных гранул образуется оболочка оплодотворения, которая препятствует проникновению других сперматозоидов.

Стадия *синкариона* начинается с момента проникновения в овоцит головки и шейки сперматозоида. Формируется мужской пронуклеус. К моменту образования мужского пронуклеуса в овоците заканчивается второе деление мейоза и образуется яйцеклетка. Начинается формирование женского пронуклеуса. Два пронуклеуса сближаются и происходит сингамия — смешение материнского и отцовского генетических материалов. Формируется зигота.

ДРОБЛЕНИЕ

Дробление — это многократные митотические деления зиготы, в результате которых организм становится многоклеточным и получает название бластулы. Клетки, формирующиеся при дроблении, называются *бластомерами*. Бластомеры при дроблении не растут. Поэтому бластула сохраняет такие же размеры, как и зигота. Дробление зиготы человека *полное, неравномерное, асинхронное*.

Во время дробления концептус движется по маточной трубе благодаря току секрета, перистальтическому сокращению мышечной оболочки и мерцанию ресничек эпителия. К концу дробления (5–6 сутки) бластула выходит в полость матки.

Бластула человека называется *бластоцистой* (рис. 56). В ней есть два вида бластомеров (поверхностные и внутренние) и полость, заполненная серозной жидкостью. Поверхностные клетки — это *трофобласт*. Внутренние бластомеры — это *эмбриобласт*. Трофобласт обеспечивает питание концептуса, отвечает за имплантацию и участвует в формировании плаценты. Из эмбриобласта образуется тело эмбриона и некоторые внезародышевые органы.

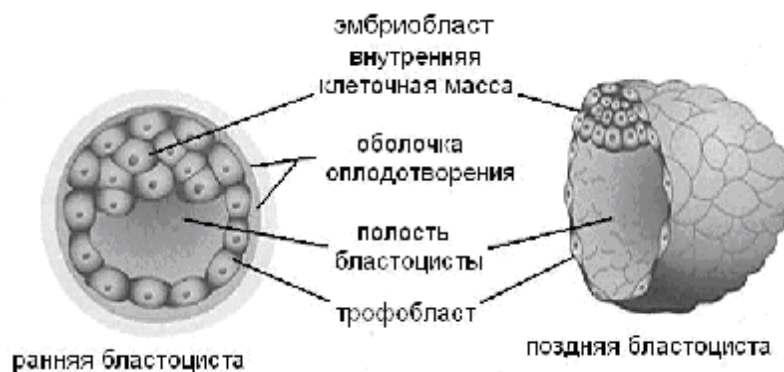


Рис. 56. Дробление и строение бластулы человека (по К. Л. Моор, 1998)

ИМПЛАНТАЦИЯ

Имплантация — внедрение концептуса в слизистую оболочку матки — начинается на 6–7 сутки эмбриогенеза и длится около 40 часов. Процесс имплантации состоит из 3 стадий: *противостояния*, *адгезии* (*прилипания*) и *инвазии* (*внедрения*). Вначале бластоциста в матке находится в свободном состоянии (стадия противостояния, 6-е сутки), потом трофобласт прикрепляется к эпителию матки (стадия адгезии, 6–7 сутки). В это время трофобласт разделяется на два слоя. Внутренний слой называется *цитотрофобласт*, наружный — *симпластотрофобласт* (рис. 57). Симпластотрофобласт выделяет ферменты, которые разрушают эпителий, соединительную ткань, затем и стенку сосудов эндометрия (7-е сутки). Бластоциста погружается в стенку матки.

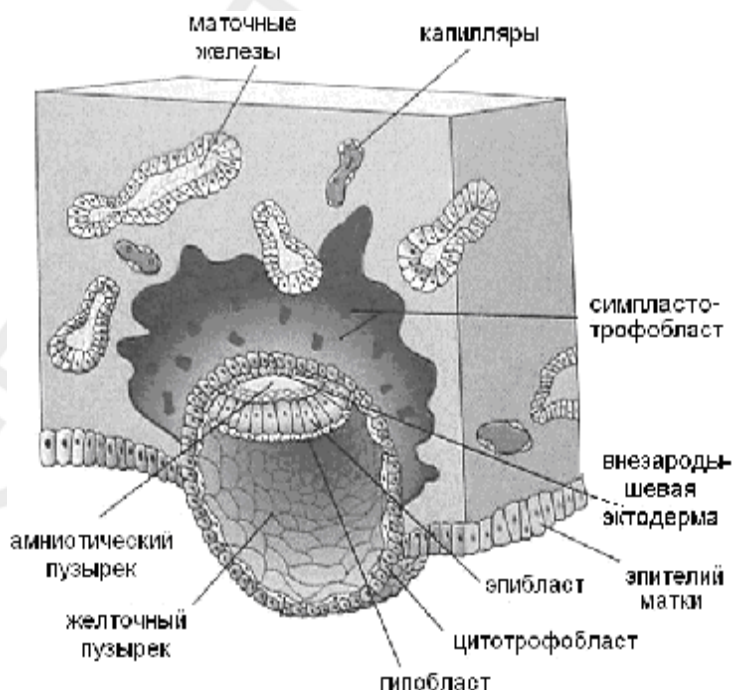


Рис. 57. Схема имплантации и ранней гаструляции. Формирование эпибласта и гипобласта идет путем деламинации (по К. Л. Моор, 1998)

ГАСТРУЛЯЦИЯ

Имплантация совпадает с началом следующего периода эмбриогенеза — гастрულიцией. Гастрულიция — это период эмбрионального развития, во время которого клетки не только делятся, но и растут, а самое главное — перемещаются.

Первая фаза гастрულიции у человека (с 7 до 13 суток эмбриогенеза) происходит способом *деламинации*. При этом эмбриобласт разделяется на 2 листка. Верхний листок называется *эпибластом*, нижний — *гипобластом* (см. рис. 57). В результате ранней гастрულიции у человека образуется двухслойный зародыш (зародышевый диск) и некоторые внезародышевые органы.

Вторая фаза гастрულიции (с 14 по 21 сутки) происходит способом *иммиграции*. Клетки эпибласта продолжают размножаться и мигрируют в определенные участки зародышевого диска (рис. 58). Результатом этой миграции является формирование трёх зародышевых листков: *эктодермы* (наружного зародышевого листка), *энтодермы* (внутреннего зародышевого листка) и *мезодермы* (среднего зародышевого листка). Мезодерма позже дифференцируется на 3 отдела: сомиты мезодермы (в них выделяют дерматом, миотом и склеротом), нефротом и 2 листка спланхнотома (париетальный и висцеральный).

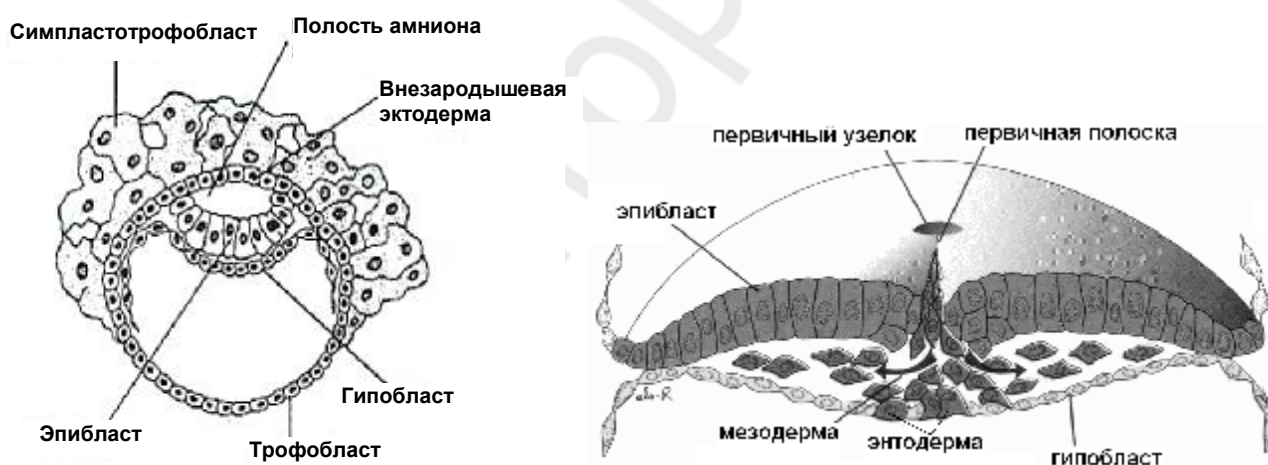


Рис. 58. Ранняя и поздняя гастрულიция. Формирование энтодермы и мезодермы (по К. Л. Моор, 1998)

Кроме того, у зародыша образуются осевые органы. Первой формируется *хорда*, которая определяет центральную ось тела. Клетки эктодермы под влиянием хорды преобразуются в нервную пластинку. Нервная пластинка превращается в желобок, а затем в *нервную трубку*, которая погружается под эктодерму. Боковые края энтодермы соединяются под зародышевым диском, в результате чего образуется *кишечная трубка*.

Таким образом, в конце гастрულიции тело зародыша состоит из **трёх зародышевых листков** (эктодермы, мезодермы и энтодермы) и **трёх осевых органов** (хорды, нервной трубки и кишечной трубки).

ки и кишечной трубки). К этому времени формируются и внезародышевые органы (амнион, хорион, желточный мешок, аллантоис).

ОРГАНО- И ГИСТОГЕНЕЗ

Органогенез — это процесс формирования органов, а **гистогенез** — процесс образования тканей из клеток зародышевых листков и их производных.

Зародышевые листки, которые сформировались при гастрюляции, являются материалом для образования тканей. В начале гистогенеза клетки разных листков детерминируются. *Детерминация* — выбор клеткой пути развития. Детерминация происходит в ядре клетки: в зависимости от поступающих сигналов часть генома активируется (происходит экспрессия) и начинает работу. В зависимости от того, какая часть генома работает, в клетке появляются необходимые органеллы. Клетки становятся разными и выполняют разные функции — происходит дифференцировка. *Дифференцировка* — это изменение клетки от молодой (малодифференцированной) до зрелой (дифференцированной). К концу дифференцировки зрелые клетки отличаются друг от друга строением и функциями. Во многих тканях остается большое количество недифференцированных клеток — это *камбиальные* клетки. После рождения камбиальные клетки по мере необходимости делятся и дифференцируются в зрелые.

В процессе гистогенеза из разных зародышевых листков формируются разные ткани. Из *эктодермы* образуются *нервная* и *эпителиальная ткани* (многослойный эпителий), из энтодермы — эпителиальная ткань (однослойный цилиндрический эпителий). Из *листьков спланхнотома* образуется *однослойный плоский эпителий*, из *нефротома мезодермы* — *однослойный кубический эпителий*. *Сомиты мезодермы* дают начало *соединительной ткани кожи* (дерматом), *скелетной поперечнополосатой мышечной ткани* (миотом) и *скелетной соединительной ткани* (склеротом). Из мезодермы мигрируют клетки, которые заполняют пространства между листками — это мезенхима. *Мезенхима* образует *соединительную* и *гладкую мышечную ткани*.

Участки разных тканей взаимодействуют друг с другом и сливаются.

ВНЕЗАРОДЫШЕВЫЕ ОРГАНЫ

Внезародышевые (временные, провизорные) органы — это органы, которые формируются в период эмбрионального развития вне тела зародыша, но принимают активное участие в процессах его роста и развития и прекращают функционировать при рождении (рис. 59).

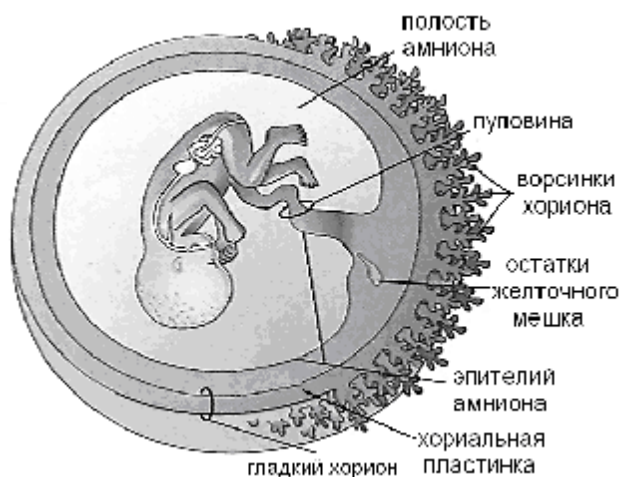


Рис. 59. Внзародышевые органы человека (по К. Л. Моор, 1998)

ЖЕЛТОЧНЫЙ МЕШОК

Стенка этого провизорного органа образована внзародышевой энтодермой (эпителий) и висцеральным листком спланхнотома мезодермы (соединительная ткань). Формируется на 9 сутки, максимального развития достигает на 5 неделе, на 7–8 неделе начинается его обратное развитие. Желточный мешок не содержит желток, а исполняет роль органа, где проходят определённый этап дифференцировки первичные половые и кроветворные клетки. В соединительной ткани стенки желточного мешка образуются кровеносные сосуды, в них формируются клетки крови (кроветворная функция), которые по этим сосудам перемещаются в организм эмбриона. Между эпителиоцитами стенки желточного мешка располагаются первичные половые клетки, которые также по сосудам мигрируют в закладку гонады.

АЛЛАНТОИС

Стенка аллантаиса представлена внзародышевой энтодермой и висцеральным листком спланхнотома внзародышевой мезодермы. Аллантаис начинает формироваться на 14–15 сутки, обратное развитие происходит на 2-м месяце. Его роль у человека — соединить сосуды тела зародыша и хориона.

АМНИОН

Стенка амниона состоит из внзародышевой эктодермы (эпителий) и внзародышевой мезодермы (соединительная ткань). Формируется на 9 сутки и функционирует до конца эмбриогенеза. Амнион образует полость, заполненную жидкостью, в которой растёт зародыш и плод. Амниотическая жидкость служит защитой от механических повреждений, части тела не травмируют друг друга, не высыхают и не срастаются. Водная среда более термостабильная, в ней лучше идут различные обменные процессы, создаётся давление для развития ротовой, носовой полостей, лёгких и др.

ПИТАНИЕ ЗАРОДЫША. ХОРИОН. ПЛАЦЕНТА

На ранних стадиях развития (зигота, морула) питание концептуса **аутоτροφное** — за счёт тех веществ, которые содержат овоцит.

На 5–6 сутки развития разрушается оболочка оплодотворения, бластула с помощью трофобласта имплантируется в стенку матки. Концептус начинает питаться продуктами распада окружающих тканей — **гистiotрофный** тип питания.

Когда синцитиотрофобласт разрушает стенки сосудов матки, зародыш получает питательные вещества прямо из материнской крови — начинается **гематотрофный** тип питания, который сохранится до конца эмбриогенеза.

Трофобласт формирует выросты (ворсины), которые увеличивают площадь поверхности для всасывания веществ из материнской крови. Сначала ворсины состоят только из эпителия трофобласта (*первичные ворсины*). Затем внутрь ворсин, под эпителий врастает соединительная ткань (*вторичные ворсины*). В дальнейшем в соединительной ткани образуются сосуды, которые через аллантаис связываются с сосудами зародыша (*третичные ворсины*). Таким образом, кровь из сосудов ворсин поступает в сосуды зародыша и транспортирует необходимые вещества в обоих направлениях.

С появлением вторичных ворсин трофобласт называют **хорионом**. Хорион является частью плаценты, в состав которой входит ещё и участок эндометрия.

После имплантации в слизистой оболочке матки выделяют 3 участка:

а) часть эндометрия, которая лежит над эмбрионом и обращена в полость матки, по мере роста эмбриона растёт и растягивается, называется *сумчатой* оболочкой (*decidua capsularis*). При росте эмбриона хорион, располагающийся здесь, постепенно растягивается и теряет ворсинки — превращается в *гладкий* хорион (рис. 60);

б) участок эндометрия, который принимает на себя основную нагрузку по питанию эмбриона, называется *основной* оболочкой (*decidua basalis*). Часть хориона, которая получает питание в этом участке, продолжает активно ветвиться и называется *ворсинчатым* хорионом;

в) эндометрий, выстилающий всю остальную полость матки, кроме места прикрепления зародыша, называется *пристеночной* оболочкой (*decidua parietalis*).

Ворсинчатый хорион и базальная децидуальная оболочка образуют **плаценту** (рис. 60). Плацента делится на материнскую и плодную части.

К **плодной части** относятся ворсинки хориона, хориальная пластинка и часть амниона, покрывающая плаценту (рис. 60).

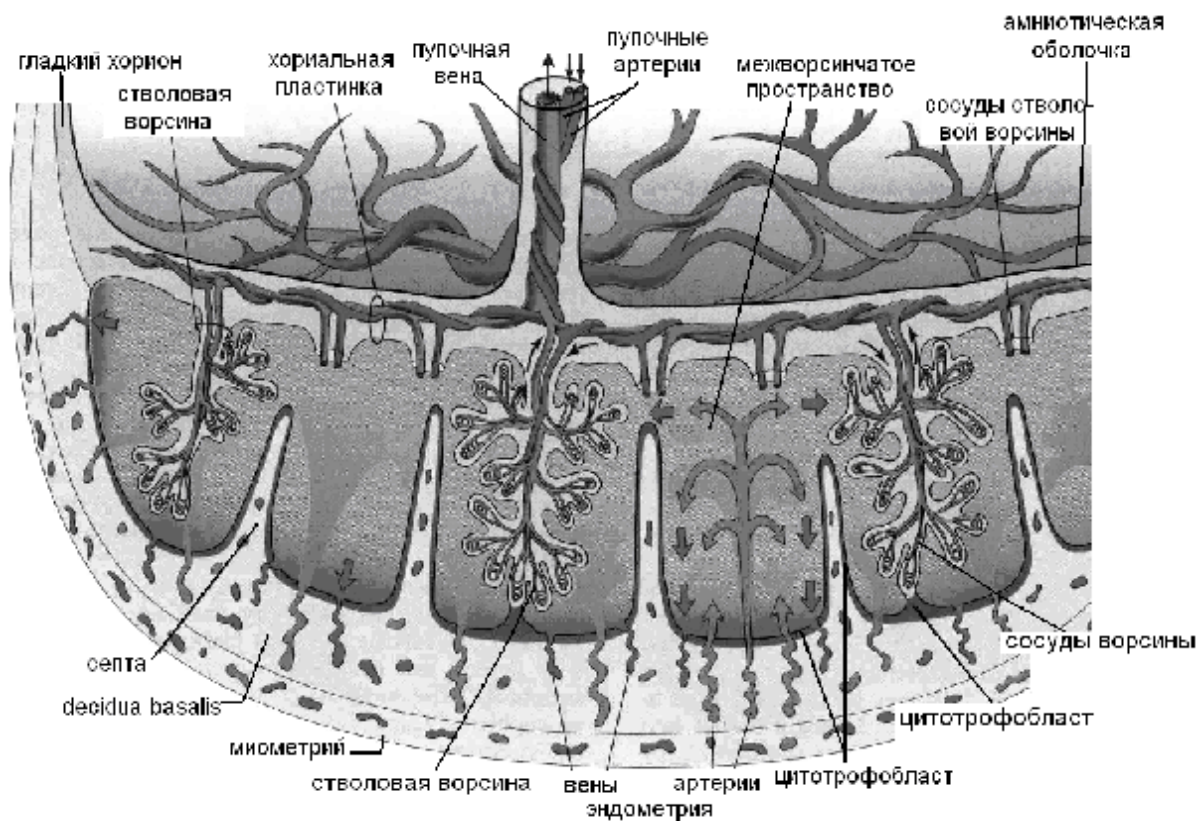


Рис. 60. Схема строения плаценты человека (по К. Л. Моор, 1998)

Материнскую часть образует базальная децидуальная оболочка. Её поверхностные слои, в том числе и кровеносные сосуды, разрушаются ворсинками хориона. На их месте образуются пространства, заполненные материнской кровью. Глубокие слои децидуальной оболочки остаются целыми, образуя базальную пластинку. От базальной пластинки к хориону отходят соединительнотканые перегородки (септы), делящие заполненные кровью пространства на отдельные камеры, содержащие группу ворсин (котиледон). Формирование плаценты начинается с конца 3-й недели эмбриогенеза и заканчивается к концу 12-й недели.

Кровь матери и плода разделяет **плацентарный барьер**. Он состоит из следующих структур (начиная со стороны крови матери): эпителий трофобласта ворсинки, его базальная мембрана, соединительная ткань ворсинки, базальная мембрана стенки капилляра и эндотелий капилляра ворсинки. Через плацентарный барьер транспортируются вещества из материнской крови в кровь плода и обратно.

Плацента выполняет транспортную, защитную и эндокринную функции.

1. **Транспортная** функция включает дыхательную (транспорт газов), питательную (транспорт глюкозы, аминокислот, жирных кислот, воды, электролитов, витаминов), экскреторную функции (транспорт билирубина, мочевины и др. продуктов обмена), транспорт антител и гормонов.

2. **Защитная** функция. Плацентарный барьер препятствует проникновению в кровь плода некоторых микроорганизмов, ядовитых веществ и др. Тем не менее, плацента человека проницаема для большого количества веществ, среди которых лекарственные препараты (антибиотики, гормоны, витамины), токсины, вирусы, бактерии, алкоголь, продукты курения.

3. **Эндокринная** функция. Плацента секретирует хориальный гонадотропин, хориальный соматомаммотропин, прогестерон и эстрогены. Большая часть гормонов синтезируются синцитиотрофобластом.

Репозиторий БГМУ

РАЗДЕЛ 5

ОРГАНЫ ЗУБОЧЕЛЮСТНОЙ СИСТЕМЫ

ОРГАНЫ ПОЛОСТИ РТА

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СЛИЗИСТОЙ ОБОЛОЧКИ

ОРГАНОВ ПОЛОСТИ РТА

Слизистая оболочка полости рта в различных ее отделах отличается по своим структурным и функциональным характеристикам. В связи с этим выделяют два ее типа: жевательный и выстилающий (схема 25, табл. 1).



Схема 25. Локализация жевательного и выстилающего типов слизистой оболочки

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

Для жевательного типа слизистой оболочки характерно:

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

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

Для выстилающего типа слизистой оболочки характерно:

- наличие многослойного плоского неороговевающего эпителия;
- низкая механическая прочность;

- рыхлое прикрепление (есть подслизистая оболочка);
- высокая проницаемость;
- низкие и широкие соединительнотканые сосочки.

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

Таблица 1

Сравнительная характеристика жевательного и выстилающего типов слизистой оболочки

Тип слизистой оболочки	Жевательный	Выстилающий
Эпителий	Многослойный плоский ороговевающий	Многослойный плоский неороговевающий
Механическая прочность	Высокая	Низкая
Прикрепление	Плотное	Рыхлое
Проницаемость	Низкая	Высокая
Соединительнотканые сосочки в собственной пластинке слизистой оболочки	Высокие и узкие	Низкие и широкие

ГУБА

В губе выделяют три части: *кожную, промежуточную, слизистую* (рис. 61, табл. 2). Основу губы составляет поперечнополосатая скелетная мышечная ткань.

Кожная часть губы имеет строение, сходное с кожей. В её составе выделяют *эпидермис* (многослойный плоский ороговевающий эпителий) и *дерму*, образованную рыхлой волокнистой (сосочковый слой) и плотной неоформленной соединительной тканью (сетчатый слой). В дерме располагаются волосяные фолликулы, потовые и сальные железы (рис. 61).

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

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

Слизистая часть губы выстлана многослойным плоским неороговевающим эпителием. Собственная пластинка слизистой оболочки образует невысокие соединительнотканые сосочки. Мышечная пластинка в этой части губы отсутствует, поэтому собственная пластинка

ка слизистой оболочки без четкой границы переходит в подслизистую оболочку. В подслизистой основе располагаются губные слюнные железы (рис. 61). Это сложные альвеолярно-трубчатые железы, которые вырабатывают слизисто-белковый секрет. Выводные протоки желёз выстланы многослойным плоским неороговевающим эпителием и открываются на поверхности слизистой оболочки губы.

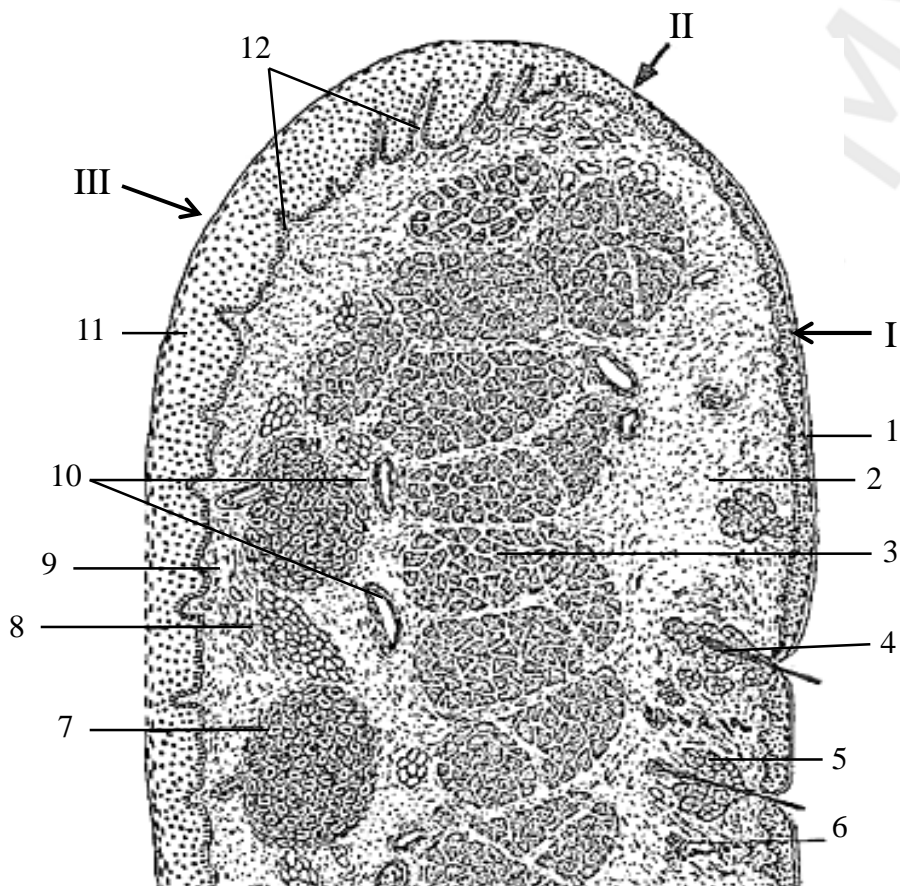


Рис. 61. Схема строения губы (В. Л. Быков, 1999):

I — кожная часть губы; II — промежуточная часть губы; III — слизистая часть губы: 1 — эпидермис; 2 — дерма; 3 — мышечная основа губы; 4 — волос; 5 — сальная железа; 6 — потовая железа; 7 — губная слюнная железа; 8 — подслизистая оболочка; 9 — собственная пластинка слизистой оболочки; 10 — кровеносные сосуды; 11 — многослойный плоский неороговевающий эпителий; 12 — соединительнотканые сосочки

Таблица 2

Особенности строения губы

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

ЩЕКА

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

Кожная часть щеки имеет аналогичное строение с кожной частью губы (см. строение губы). **В слизистой оболочке щеки** выделяют три зоны: *верхнечелюстную* (максиллярную), *нижнечелюстную* (мандибулярную) и *промежуточную* (табл. 3).

В верхнечелюстной и нижнечелюстной зонах щеки слизистая оболочка выстилающего типа. Эпителий в ней многослойный плоский неороговевающий. Собственная пластинка слизистой оболочки, образованная рыхлой волокнистой соединительной тканью, переходит в хорошо выраженную подслизистую оболочку. *В подслизистой оболочке* много сосудов, нервов, адипоцитов. Здесь же располагаются щёчные слюнные железы, секретирующие преимущественно слизистый секрет. *Мышечная оболочка* образована поперечнополосатой скелетной мышечной тканью. Между пучками мышечных волокон располагаются секреторные отделы слизистых и белково-слизистых слюнных желёз.

Промежуточный отдел щеки располагается на уровне смыкания зубов. Его называют также белой линией. Он образуется в период эмбрионального развития при слиянии кожных складок верхнечелюстного и нижнечелюстного отростков.

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

Таблица 3

Сравнительная характеристика зон слизистой оболочки щеки

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

ТВЁРДОЕ И МЯГКОЕ НЁБО

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

Твёрдое нёбо покрыто слизистой оболочкой жевательного типа. В нём выделяют четыре зоны: *краевую, нёбного шва, жировую и железистую* (рис. 62, табл. 4).

Таблица 4

Сравнительная характеристика зон твёрдого неба

Зоны твёрдого неба	Краевая	Нёбного шва	Жировая	Железистая
Эпителий	Многослойный плоский ороговевающий	Многослойный плоский ороговевающий	Многослойный плоский ороговевающий	Многослойный плоский ороговевающий
Подслизистая оболочка	Нет	Нет	Есть, содержит много адипоцитов	Есть, содержит много желёз
Железы	Нет	Нет	Нет	Слюнные, слизистый секрет

Краевая зона находится в месте перехода твёрдого нёба в десну (рис. 62, а).

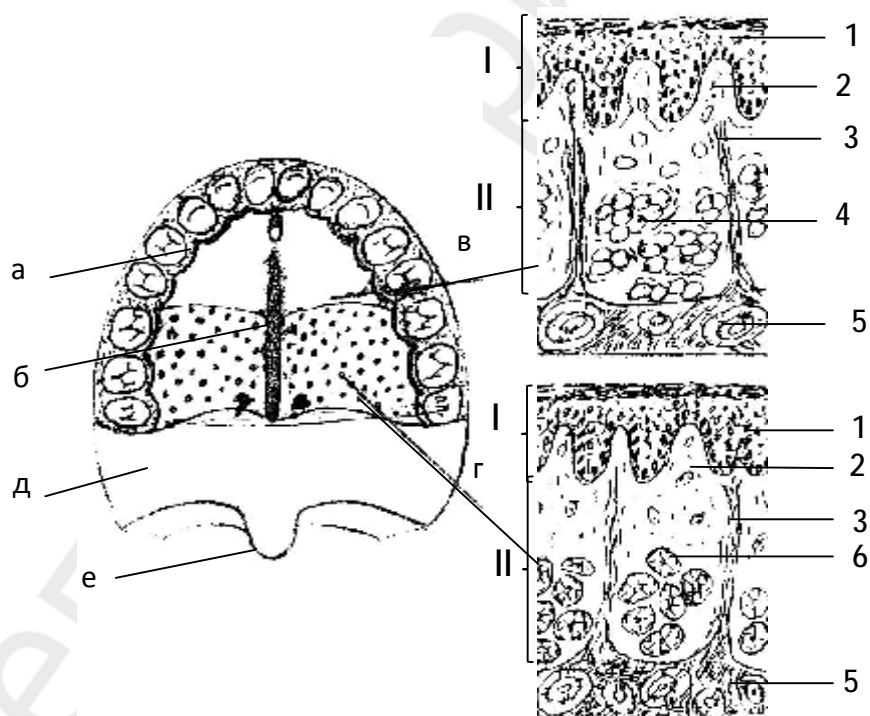


Рис. 62. Строение твёрдого нёба (В. Л. Быков, 1999):

а — краевая зона; б — зона нёбного шва; в — жировая зона; г — железистая зона; д — мягкое нёбо; е — язычок; I — слизистая оболочка: 1 — многослойный плоский ороговевающий эпителий; 2 — собственная пластинка слизистой оболочки; II — подслизистая оболочка: 3 — пучки коллагеновых волокон; 4 — адипоциты; 5 — нёбная кость; 6 — секреторный отдел слюнной железы

Зона **нёбного шва** располагается по средней линии твёрдого нёба (рис. 62, б). Нёбный шов формируется в эмбриогенезе при слиянии латеральных нёбных отростков между собой (см. развитие лица, твёрдого нёба).

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

В жировой и железистой зонах, наоборот, *подслизистая оболочка хорошо выражена* (рис. 62, II).

Жировая зона располагается в передней трети твёрдого нёба. В её подслизистой оболочке много адипоцитов — клеток белой жировой ткани (рис. 62, в).

Железистая зона занимает задние $\frac{2}{3}$ твёрдого нёба. В её подслизистой оболочке много секреторных отделов нёбных слюнных желёз (рис. 62, г).

Мягкое нёбо. В мягком нёбе выделяют две поверхности: *ротоглоточную* и *носоглоточную* (рис. 63, табл. 5).

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

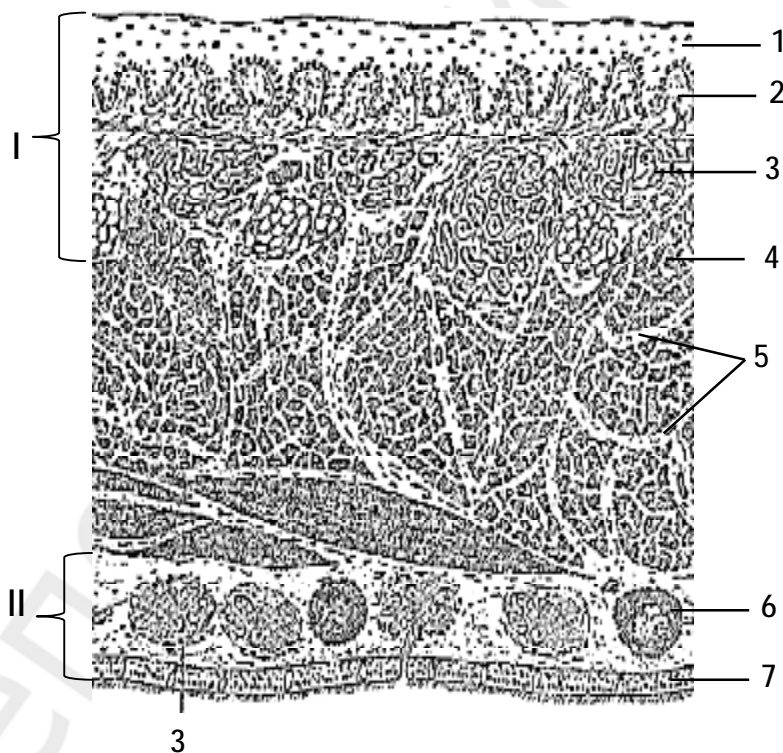


Рис. 63. Строение мягкого нёба (В. Л. Быков, 1999):

I — ротоглоточная поверхность; II — носоглоточная поверхность: 1 — многослойный плоский неороговевающий эпителий; 2 — собственная пластинка слизистой оболочки; 3 — секреторные отделы слюнных желёз в подслизистой оболочке; 4 — поперечнополосатая мышечная ткань; 5 — соединительнотканые прослойки между пучками мышечной ткани; 6 — лимфоидный узелок; 7 — однослойный многорядный мерцательный эпителий

**Сравнительная характеристика ротоглоточной и носоглоточной
поверхностей мягкого нёба**

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

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

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

ДЕСНА

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

В десне выделяют *свободную и прикрепленную части*, а также *десневые межзубные сосочки*.

Границей между свободной и прикрепленной частями десны является *десневой желобок* (рис. 64, 1).

Свободная часть десны прилежит к зубу (рис. 64, I). Между зубом и свободной частью десны есть пространство — *десневая борозда* (рис. 64, 2). В норме глубина десневой борозды до 3 мм.

Десневая борозда заполнена *десневой жидкостью*. В состав десневой жидкости входят вода, электролиты, лейкоциты, микроорганизмы, ферменты, иммуноглобулины, клетки эпителия.

Прикрепленная часть десны плотно сращена с надкостницей альвеолярного отростка верхней челюсти или альвеолярной частью нижней челюсти (рис. 64, II).

Десневые межзубные сосочки — возвышение на свободном крае десны между соседними зубами.

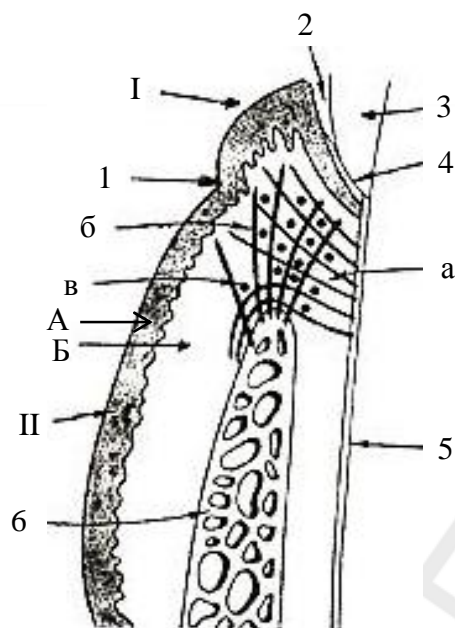


Рис. 64. Строение десны:

I — свободная часть десны; II — прикрепленная часть десны: 1 — десневой желобок; 2 — десневая борозда; 3 — эмаль; 4 — эпителиальное прикрепление; 5 — цемент; 6 — альвеолярная кость; А — эпителий; Б — собственная пластинка слизистой оболочки десны. Волокна десны: а — зубодесневые, б — альвеоларнодесневые, в — циркулярные

Гистологическое строение десны (схема 26). *Слизистая оболочка десны* жевательного типа. В её состав входят *многослойный плоский ороговевающий эпителий* и *собственная пластинка слизистой оболочки* (рис. 64, А, Б).

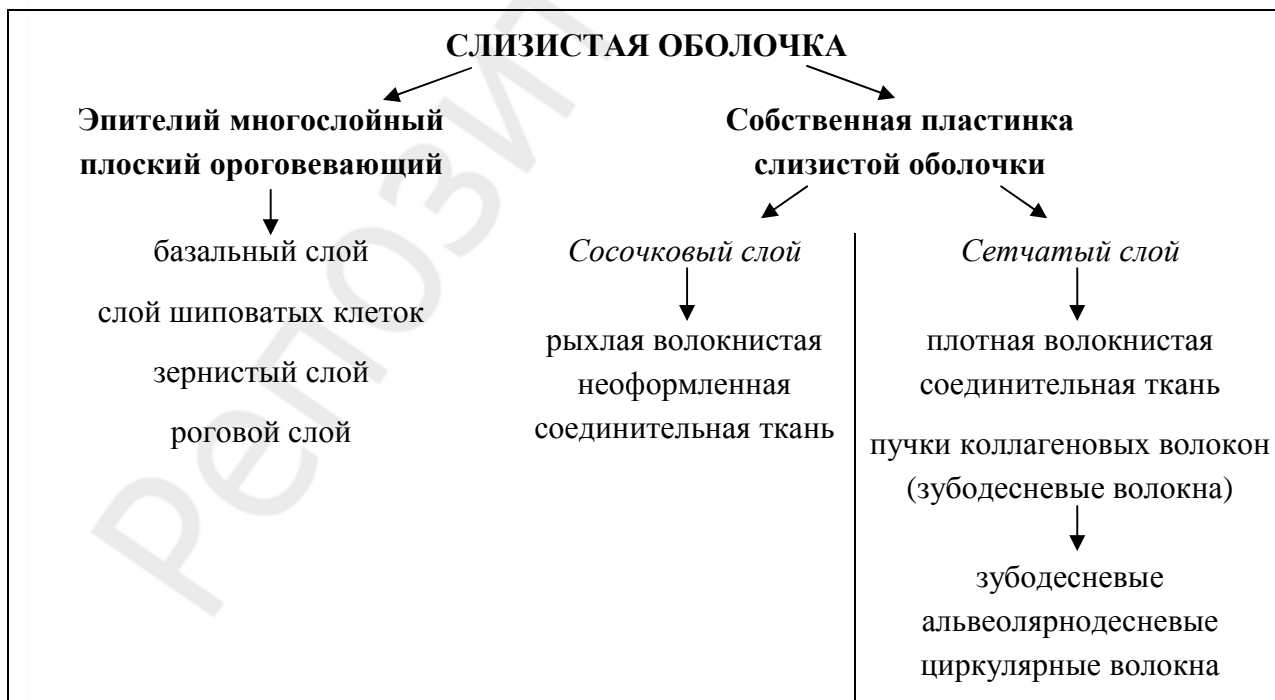


Схема 26. Гистологическое строение десны

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

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

СТРОЕНИЕ ТКАНЕЙ ЗУБА

ЭМАЛЬ

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

Источник развития эмали — эпителий ротовой полости.

Химический состав эмали: **96 % неорганических веществ** (в основном это кристаллы гидроксиапатитов), **1 % органических веществ** (к ним относятся специфические белки эмали — *энамелины* и *амелогенины*), **3 % воды**.

Различают призмную и беспризмную эмаль — начальную и конечную. Начальная беспризмная эмаль образует тонкий слой на границе с дентином. Конечная беспризмная эмаль представлена самыми поверхностными слоями эмали. Основную массу эмали образует призмная эмаль.

Призмная эмаль состоит из призм и межпризменного вещества. **Эмалевые призмы** являются структурно-функциональной единицей эмали (рис. 65). Они имеют S-образную форму, их длина больше, чем толщина эмали. Располагаются призмы пучками, перпендикулярно к поверхности дентина.

Образованы призмы крупными кристаллами десяти ($\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$) и восьмикальциевого фосфата ($\text{Ca}_8 \text{H}_2(\text{PO}_4)_6 \times 5\text{H}_2\text{O}$). Кристаллы в призмах расположены упорядоченно: в центре её они лежат плотно, параллельно друг другу, а на периферии отклоняются под углом в 45° . Наиболее минерализована центральная часть призмы. Слабо минерализована оболочка призм. Средней степенью минерализации обладает межпризменное вещество. Кристаллы здесь проходят перпендикулярно к кристаллам призм. В большей части эмали на поперечных срезах призмы имеют форму «замочной скважины» и состоят из головки и хвоста. В этих участках роль межпризменного вещества выполняют хвосты призм.

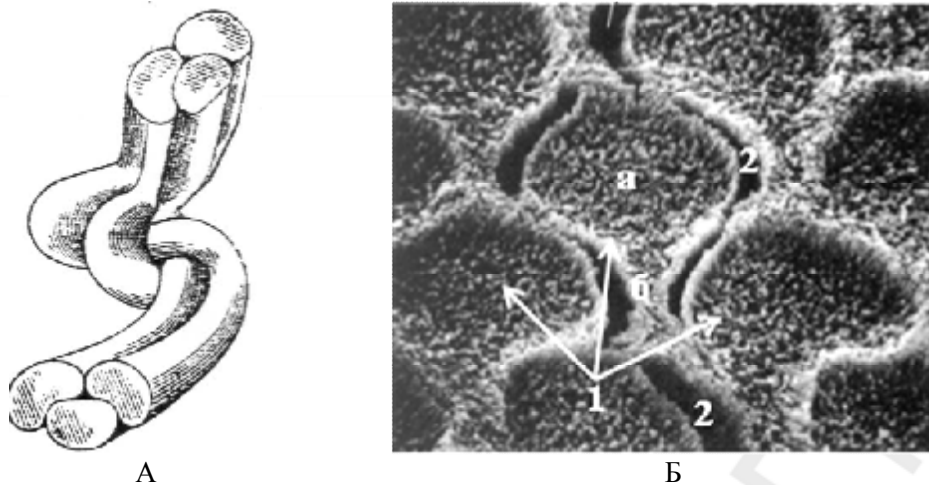


Рис. 65. Ультраструктура эмали:

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

На продольных шлифах зуба часть эмалевых призм рассекается продольно — *светлая полоса*, а часть — поперечно — *тёмная полоса*. Это **полосы Гунтера–Шрегера** — оптический эффект эмали (рис. 66, 2).

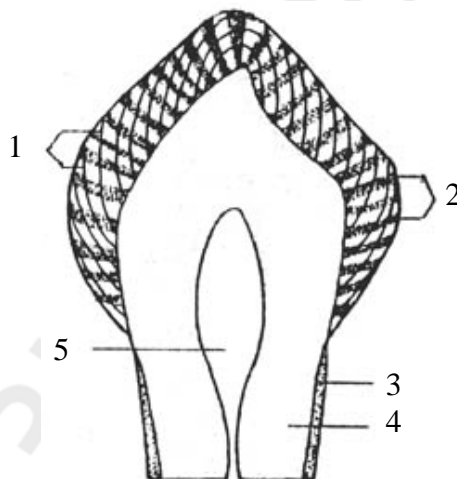


Рис. 66. Полосы Гунтера–Шрегера. Линии Ретциуса (В. Л. Быков, 1999):

1 — линии Ретциуса; 2 — полосы Гунтера–Шрегера; 3 — цемент; 4 — дентин; 5 — пульпа

В эмали на шлифе зуба видны **линии Ретциуса** (рис. 66, 1). Они имеют форму арок на продольном срезе, форму колец на поперечном срезе, формируются в результате периодического образования эмали. Линии Ретциуса сравнивают с годовичными кольцами у дерева.

В эмали есть участки, в которых неорганических веществ меньше 96 % — это **гипоминерализованные участки** эмали. К ним относятся эмалевые пластинки, эмалевые пучки, эмалевые веретёна.

Эмалевые пластинки проходят через всю эмаль. *Эмалевые пучки* располагаются ближе к дентиноэмалевому соединению. Они напоминают пучки сухой травы. *Эмалевые веретёна* располагаются у дентиноэмалевого соединения. Существует две версии происхождения эмалевых веретён: это остатки энамелобластов* или отростки одонтобластов**, которые прошли через дентиноэмалевое соединение.

Поверхностные образования эмали. К ним относятся: кутикула, пелликула, зубной налёт, зубной камень.

Кутикула — покрывает эмаль прорезавшегося зуба. На функционирующих зубах она стирается, её остатки можно обнаружить в области шейки зуба. Выделяют *первичную* и *вторичную кутикулы*. *Первичная кутикула* — последний продукт секреции энамелобластов, она прилежит к эмали. *Вторичная кутикула* — это редуцированный эпителий эмалевого органа, который остаётся после прорезывания зуба на боковых поверхностях коронки.

Пелликула покрывает коронку функционирующего зуба. Она состоит из белков и гликопротеинов слюны. Пелликула стирается при чистке зубов и восстанавливается через два часа.

Зубной налёт формируется на поверхности пелликулы из колоний микроорганизмов, остатков пищи, эпителиальных клеток. Зубной налёт стирается при чистке зубов.

Зубной камень — это минерализованный зубной налёт. Зубной камень можно убрать только в кабинете врача-стоматолога.

Регенерация эмали. У человека эмаль не способна к регенерации, так как нет клеток — энамелобластов, её образующих. Но обновление компонентов эмали происходит постоянно в процессе *демнерализации* и *реминерализации*. Часть кристаллов гидроксиапатитов периодически разрушается (демнерализация), а часть образуется заново (реминерализация). Ионы и молекулы минеральных веществ приносятся эмалевой жидкостью, циркулирующей между кристаллами. Для нормального осуществления этих процессов необходимо рациональное питание с достаточным количеством витаминов и минеральных веществ.

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

* Энамелобласты — клетки, которые синтезируют эмаль.

** Одонтобласты (дентинобласты) — клетки, которые синтезируют дентин.

ДЕНТИН

Дентин образует основу зуба, входит в состав коронки, шейки и корня. Он образован специализированной костной тканью, не имеет кровеносных сосудов. В коронке зуба дентин покрыт эмалью, в корне зуба — цементом.

Источник развития дентина — эктомезенхима зубного сосочка.

Химический состав дентина: **70 % неорганических веществ** (91–92 % кристаллы гидроксиапатита), **20 % органических веществ** (преимущественно коллаген I типа), **10 % воды**.

Дентин состоит из обызвествлённого межклеточного вещества, пронизанного каналами (дентинными трубочками), в которых располагаются отростки клеток дентина — одонтобластов. Тела этих клеток находятся в периферическом слое пульпы зуба (рис. 67, 70).

В дентинных трубочках, кроме *отростков одонтобластов*, присутствует *дентинная жидкость*, *нервные волокна*, *коллагеновые фибриллы*. Содержимое дентинной трубочки от её стенки отделяет пограничная пластинка — *мембрана Неймана*. Стенку дентинной трубочки образует *перитубулярный дентин*. Между дентинными трубочками находится *интертубулярный дентин* (рис. 67).

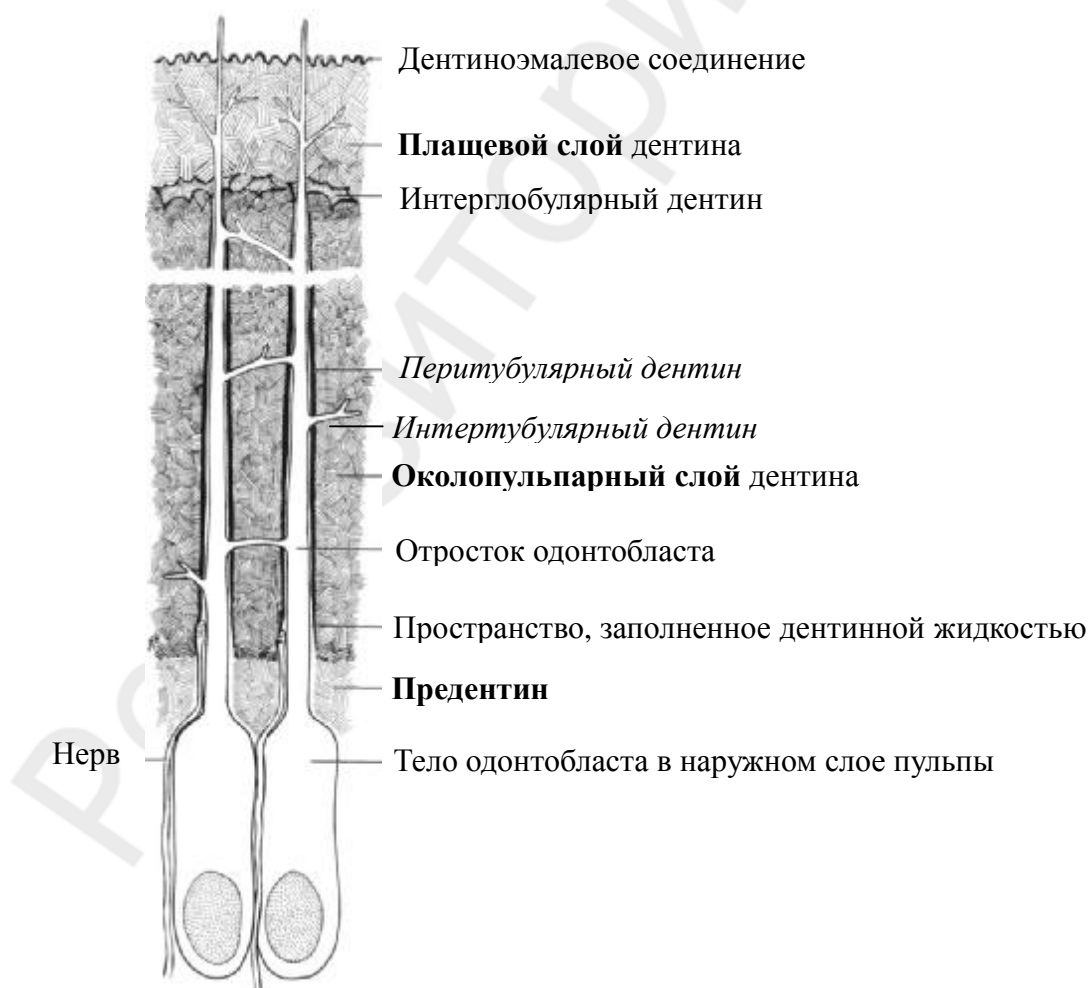


Рис. 67. Строение дентина

В дентине выделяют три слоя: *плащевой* — наружный слой дентина, который прилежит к эмали в коронке зуба или к цементу в корне зуба, *околопульпарный* — находится под плащевым дентином, составляет его основную часть и *предентин* (рис. 67). Предентин граничит с пульпой зуба.

В плащевом дентине располагаются толстые пучки коллагеновых волокон, которые проходят в радиальном направлении, — это *волокна Корфа*. В околопульпарном дентине коллагеновые волокна более тонкие, располагаются в тангенциальном направлении — это *волокна Эбнера*.

Дентин, который образуется до прорезывания зуба, называется *первичным дентином* (рис. 68, 2).

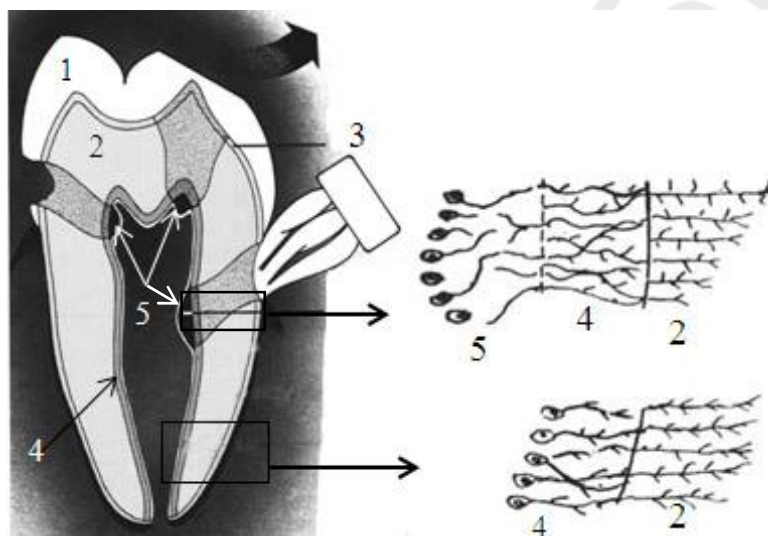


Рис. 68. Первичный и вторичный дентин (по А. R. Ten Cate, 1998):

1 — эмаль; 2 — первичный дентин; 3 — дентиноэмалевое соединение; 4 — вторичный дентин; 5 — третичный дентин

Дентин, который образуется после прорезывания зуба, в ответ на физиологическую стираемость зубов, — это *вторичный дентин*. Его также называют *регулярным, физиологическим дентином* (рис. 68, 4). Вторичный дентин образуется вдоль всей поверхности пульпарной полости, что с возрастом приводит к уменьшению её размеров.

Дентин, который образуется после прорезывания зуба, в ответ на повреждение, например, после манипуляций врача-стоматолога или при кариесе, называется *третичным, или заместительным, дентином* (рис. 68, 5). Третичный дентин образуется в пульпарной полости локально.

В результате отложения перитубулярного дентина закрывается просвет дентинной трубочки минеральными веществами и при этом образуется *склерозированный, или прозрачный, дентин*.

На шлифе зуба в дентине могут встречаться тёмные полосы — это *мёртвые пути*. Они образуются при гибели одонтобластов.

В дентине, так же как и в эмали, есть **гипоминерализованные участки**:

– *предентин*, внутренний слой дентина, который не минерализован или слабо минерализован;

– *интерглобулярный дентин*, который располагается в коронке зуба между плащевым и околопульпарным дентином;

– *зернистый слой Томса*, который располагается в корне зуба.

Дентикли — это округлые или неправильной формы обызвествленные образования в пульпе зуба. Дентикли различают по их локализации и строению (рис. 69).

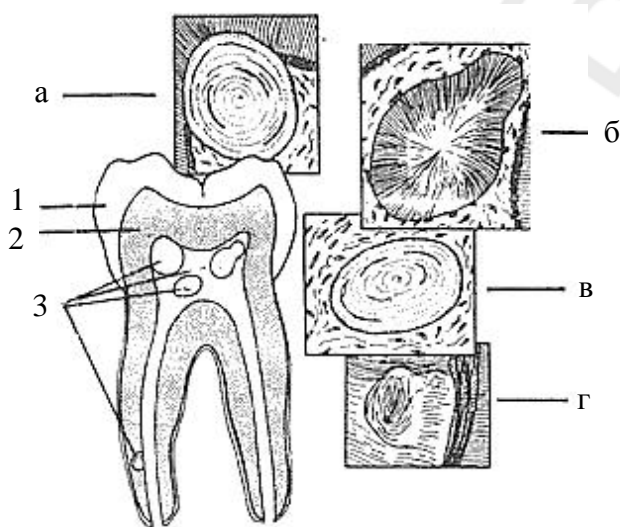


Рис. 69. Дентикли (В. Л. Быков, 1999):

1 — эмаль; 2 — дентин; 3 — дентикли: а — ложный прикрепленный; б — истинный (с канальцами); в — ложный свободный; г — интерстициальный.

По локализации дентикли бывают: **свободные** — свободно лежат в пульпе зуба, **прикреплённые** — прилежат к дентину, **интерстициальные** — находятся в самом дентине.

По строению дентикли бывают: **истинные** — имеют дентинные трубочки и **ложные** — не имеют дентинных трубочек.

ЦЕМЕНТ

Цемент покрывает дентин в области шейки и корня зуба. Цемент образован специализированной костной тканью. В отличие от пластинчатой костной ткани, цемент не имеет кровеносных сосудов, не способен к постоянным перестройкам.

Источник развития цемента — эктомезенхима зубного мешочка.

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

Химический состав цемента: 50–60 % неорганических веществ, 40–50 % органических веществ. Из органических веществ в составе цемента преобладает коллаген.

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

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

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

Цементобласты — клетки с хорошо развитым синтетическим аппаратом. Они синтезируют межклеточное вещество цемента и располагаются на его поверхности. *Цементоциты* — зрелые клетки, располагаются внутри цемента в полостях (лакунах).

Межклеточное вещество цемента состоит из волокон и обызвествлённого основного вещества. *Волокна* в цементе бывают *собственными* и *внешними* (*прободающими*, *шарпеевскими*). Собственные волокна цемента располагаются параллельно поверхности корня зуба, их синтезируют цементобласты. Внешние волокна цемента лежат перпендикулярно поверхности корня зуба. Они заходят в цемент из периодонта и обеспечивают удержание зуба в зубной альвеоле. Внешние волокна синтезируются фибробластами.

В периодонтальном пространстве, а также и в самом цементе, могут находиться *цементикли*. Это сферические образования, по химическому составу похожие на цемент. Цементикли, в зависимости от локализации, бывают: *свободные* — лежат в периодонтальном пространстве, *пристеночные* (париетальные) — прилежат к корню зуба, *интерстициальные* — лежат в самом цементе.

Эмаль, дентин, цемент — это твёрдые ткани зуба.

ПУЛЬПА ЗУБА

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

Источник развития пульпы — эктомезенхима зубного сосочка.

Функции пульпы:

1. Пластическая — образует дентин.
2. Трофическая — питает дентин.
3. Сенсорная — содержит большое количество нервных окончаний.

4. Защитная — участвует в воспалительных и специфических иммунных реакциях.

5. Репаративная — вырабатывает вторичный и третичный дентин.

В составе пульпы выделяют три слоя: *периферический*, *промежуточный* и *центральный* (рис. 70).



Рис. 70. Строение пульпы (В. Л. Быков, 1998)

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

Промежуточный слой пульпы есть только в коронковой части зуба, где в нём выделяют две зоны — наружную и внутреннюю.

В наружной зоне нет клеток, есть только их отростки. Здесь много нервных волокон, которые образуют нервное сплетение (сплетение Рашкова), гемокапилляров, коллагеновых, эластических волокон и основного вещества рыхлой волокнистой соединительной ткани.

Во внутренней зоне промежуточного слоя много клеток: фибробластов, преодонтобластов, лимфоцитов, тучных и малодифференцированных клеток. Малодифференцированные клетки могут дифференцироваться в фибробласты и в преодонтобласты. В этой зоне также располагаются капилляры, миелиновые и безмиелиновые нервные волокна.

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

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

ПОДДЕРЖИВАЮЩИЙ АППАРАТ ЗУБА

В состав поддерживающего аппарата зуба входят: *цемент, периодонтальная связка* (десмодонт), *альвеолярная кость, десна*.

Цемент — см. Строение тканей зуба (см. стр. 125).

Десна — см. Строение органов полости рта (см. стр. 118).

ПЕРИОДОНТАЛЬНАЯ СВЯЗКА

Периодонтальная связка занимает пространство между зубом и стенкой зубной альвеолы. Она образована плотной оформленной и рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканями.

Источник развития периодонта — эктомезенхима зубного мешочка.

Плотная оформленная соединительная ткань образует в периодонтальной связке пучки волокон, в основном коллагеновых.

Пучки волокон в связке ориентированы в разных направлениях, что позволяет перераспределять нагрузку на зуб при жевании. В периодонтальной связке, кроме коллагеновых волокон, встречаются молодые эластические волокна — это окситалановые волокна. Они ориентированы параллельно длинной оси зуба.

Выделяют несколько основных групп волокон периодонта (рис. 71):

- *волокна альвеолярного гребня* — связывают шейку зуба с гребнем альвеолярной кости;
- *горизонтальные волокна* — связывают корень зуба и альвеолярную кость, они идут под прямым углом, располагаются ниже волокон альвеолярного гребня;
- *транссептальные волокна* — связывают соседние зубы, проходят над альвеолярным отростком;
- *косые волокна* — численно преобладают, связывают корень зуба с альвеолярной костью, имеют косое направление;
- *апикальные волокна* — идут от корня зуба к дну зубной альвеолы;
- *межкорневые волокна* — связывают корень зуба в области бифуркации с межкорневой перегородкой.

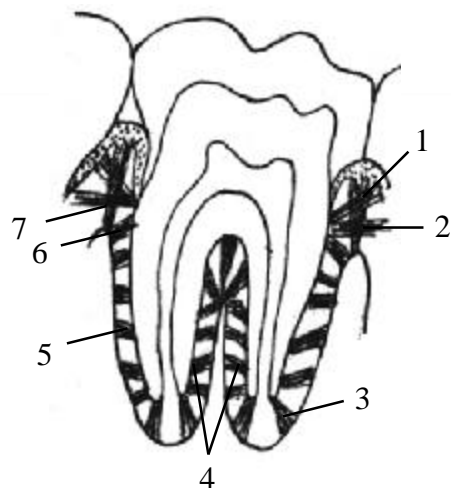


Рис. 71. Группы волокон периодонта (В. Л. Быков, 1999):

1 — зубодесневые; 2 — транссептальные; 3 — апикальные; 4 — межкорневые; 5 — косые; 6 — волокна альвеолярного гребня; 7 — альвеолярнодесневые

Зубодесневые и альвеолярнодесневые волокна являются волокнами десны.

– *зубодесневые* — связывают шейку зуба с десной;

– *альвеолярнодесневые* — идут от альвеолярной кости к десне.

Между пучками волокон периодонтальной связки находится рыхлая волокнистая неоформленная соединительная ткань, сосуды, нервы и эпителиальные островки Малассе. Островки Малассе могут быть источником формирования кист и гранулём в периодонте. Эпителиальные островки Малассе — это остатки гертвиговского корневого влагалища (подробнее см. Развитие зубов.)

АЛЬВЕОЛЯРНАЯ КОСТЬ

Альвеолярная кость или стенка зубной альвеолы образована пластинчатой костной тканью.

В альвеолярной кости выделяют наружную и внутреннюю кортикальные пластинки (рис. 72). *Наружная кортикальная пластинка* сплошная, в её составе есть остеоны. *Внутренняя кортикальная пластинка* не сплошная, в ней есть отверстия (фолькмановские каналы). Через фолькмановские каналы в периодонтальное пространство проходят сосуды и нервы. Между кортикальными пластинками находятся костные трабекулы, образующие губчатое вещество. **Источник развития альвеолярной кости** — мезенхима. Внутренняя кортикальная пластинка развивается из мезенхимы зубного мешочка.

Стенка зубной альвеолы способна к перестройке под воздействием давления и силы тяги (рис. 73). *При возникновении давления* на стенку зубной альвеолы *активируются остеокласты*. Остеокласты разрушают (резорбируют) в зоне давления костную ткань.

При возникновении силы тяги активируются остеобласты. Остеобласты синтезируют в зоне тяги новую костную ткань. Перестройка зубной альвеолы под воздействием силы тяги или давления лежит в основе методов ортодонтического лечения.

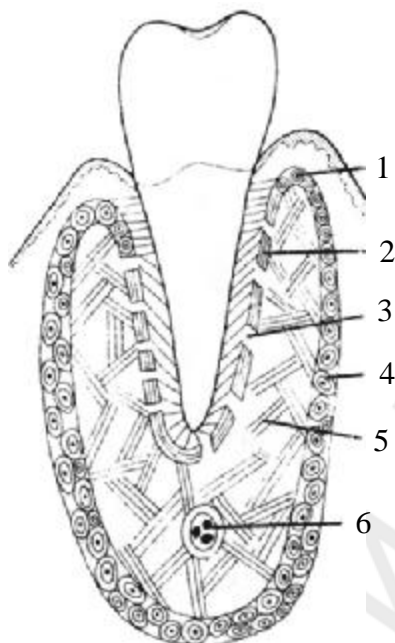


Рис. 72. Строение стенки зубной альвеолы (В. Л. Быков, 1999):

1 — альвеолярный гребешок; 2 — внутренняя кортикальная пластинка; 3 — фолькмановские каналы; 4 — наружная кортикальная пластинка; 5 — костные трабекулы; 6 — сосудисто-нервный пучок

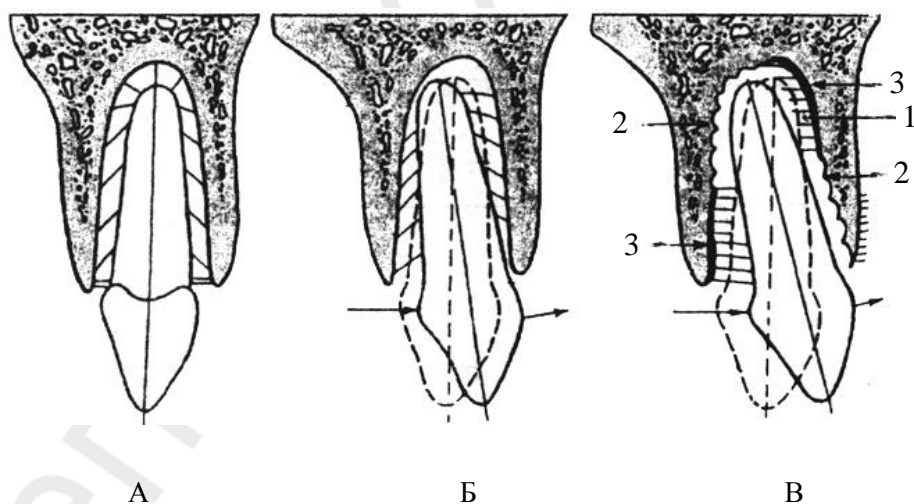


Рис. 73. Перестройка альвеолярного отростка при ортодонтическом горизонтальном перемещении зубов (В. Л. Быков, 1999):

А — нормальное положение зуба в альвеоле; Б — наклонное положение зуба после воздействия силы; В — наклонно-вращательное перемещение зуба: 1 — периодонт; 2 — зоны давления (рассасывание костной стенки альвеолы); 3 — зоны тяги (отложение костной ткани)

РАЗВИТИЕ ЗУБОВ

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

В развитии зубов выделяют три периода:

1. Закладки зубных зачатков.
2. Дифференцировки зубных зачатков.
3. Образования тканей зуба (гистогенез).

ЗАКЛАДКА ЗУБНЫХ ЗАЧАТКОВ

Закладка зубных зачатков начинается на 6-й неделе эмбриогенеза с пролиферации и погружения эпителия слизистой оболочки полости рта в подлежащую мезенхиму. В результате образуется две пластины — *вестибулярная* и *зубная* (рис. 74).

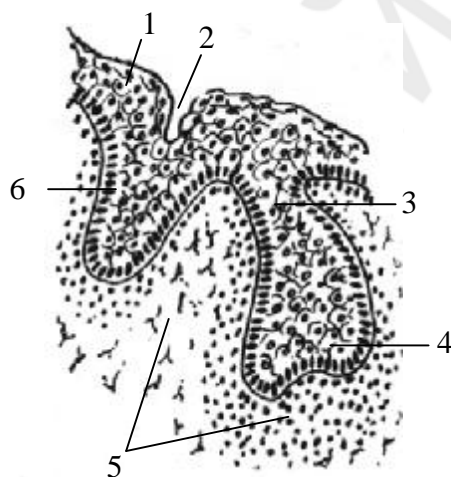


Рис. 74. Развитие зубной и вестибулярной пластин (В. Л. Быков, 1999):

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

В вестибулярной пластине, на 8-й неделе эмбриогенеза, часть клеток погибает, что приводит к появлению *щёчно-губной борозды* (рис. 74, 2). Эта борозда отделяет преддверие полости рта от собственно полости рта.

Из материала зубной пластины образуются зубные почки (рис. 74, 4). Их количество соответствует закладкам будущих зубов. У человека в норме образуется 52 зубные почки (20 молочных зубов и 32 постоянных). Зубная почка представляет собой скопление эпителиальных клеток округлой или овальной формы.

ДИФФЕРЕНЦИРОВКА ЗУБНЫХ ЗАЧАТКОВ

Эпителиальные клетки зубной почки, расположенные по краям, активно делятся и окружают скопление мезенхимных клеток. При этом зубная почка приобретает форму «шапочки» (рис. 75). Эта структура получила название *эмалевый орган*, а скопление мезенхимных клеток под ним — *зубной сосочек*. Мезенхима, которая окружает эмалевый орган и зубной сосочек формирует *зубной мешочек*.

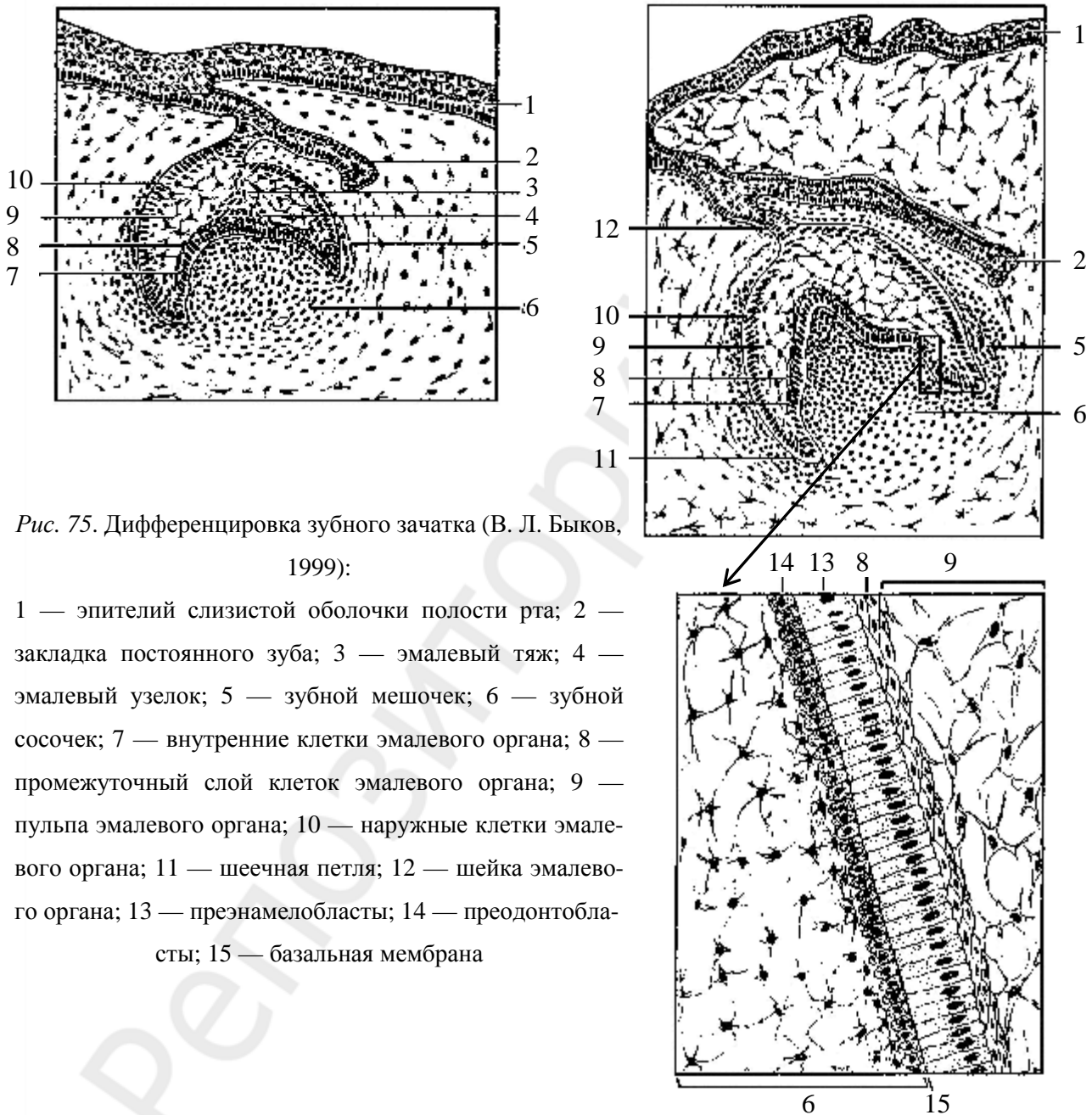


Рис. 75. Дифференцировка зубного зачатка (В. Л. Быков, 1999):

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

Таким образом, на ранних стадиях развития закладка зуба состоит из 3 зачатков — эмалевого органа, зубного сосочка и зубного мешочка. Эмалевый орган образуется из эпителия слизистой оболочки полости рта, а зубной сосочек и зубной мешочек

из *эктомезенхимы*. Клетки *эктомезенхимы* зубного сосочка и зубного мешочка мигрируют из нервного гребня.

Эмалевый орган. В эмалевом органе выделяют четыре типа эпителиальных клеток: наружные клетки, клетки пульпы эмалевого органа, клетки промежуточного слоя, внутренние клетки эмалевого органа (рис. 75).

Наружные клетки эмалевого органа покрывают его выпуклую сторону. Они имеют кубическую форму, органеллы развиты слабо.

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

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

Внутренние клетки эмалевого органа выстилают его вогнутую поверхность, прилежат к клеткам зубного сосочка, имеют сначала кубическую, затем призматическую форму.

Производные эмалевого органа. Из внутренних клеток эмалевого органа дифференцируются преэнамелобласты, затем энамелобласты — клетки, которые синтезируют *эмаль* и *первичную кутикулу*.

Внутренние и наружные клетки эмалевого органа, соединяясь между собой, образуют *шеечную петлю*. Они формируют *эпителиальное корневое (гертвиговское) влагалище*. Клетки эпителиального корневого влагалища участвуют в образовании корня зуба. Остатки эпителиальных клеток корневого влагалища встречаются в периодонтальном пространстве — это *островки Малассе*.

Клетки промежуточного слоя содержат малодифференцированные клетки, а также участвуют в минерализации эмали.

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

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

Производные зубного сосочка — дентин и пульпа зуба.

Наружные клетки зубного сосочка под воздействием внутренних клеток эмалевого органа дифференцируются в *преодонтобласты*, затем в *одонтобласты*.

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

Производные зубного мешочка — это *цемент*, *периодонт* и *внутренняя кортикальная пластинка альвеолярной кости*. Из мезенхимных клеток зубного мешочка дифференцируются *цементобласты*, *фибробласты*, *остеобласты*.

Цементобласты синтезируют цемент, сначала бесклеточный, а затем клеточный.

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

Остеобласты синтезируют межклеточное вещество внутренней кортикальной пластинки альвеолярной кости.

ОБРАЗОВАНИЕ ТКАНЕЙ ЗУБА

Образование тканей зуба начинается на вершшке зубного сосочка с секреции одонтобластами дентина (рис. 76). Появление первых слоев дентина стимулирует дифференцировку внутренних клеток эмалевого органа в активные энамелобласты, синтезирующие эмаль. Процесс образования дентина называется *дентиногенез*, эмали — *энамелогенез*, цемента — *цементогенез*.

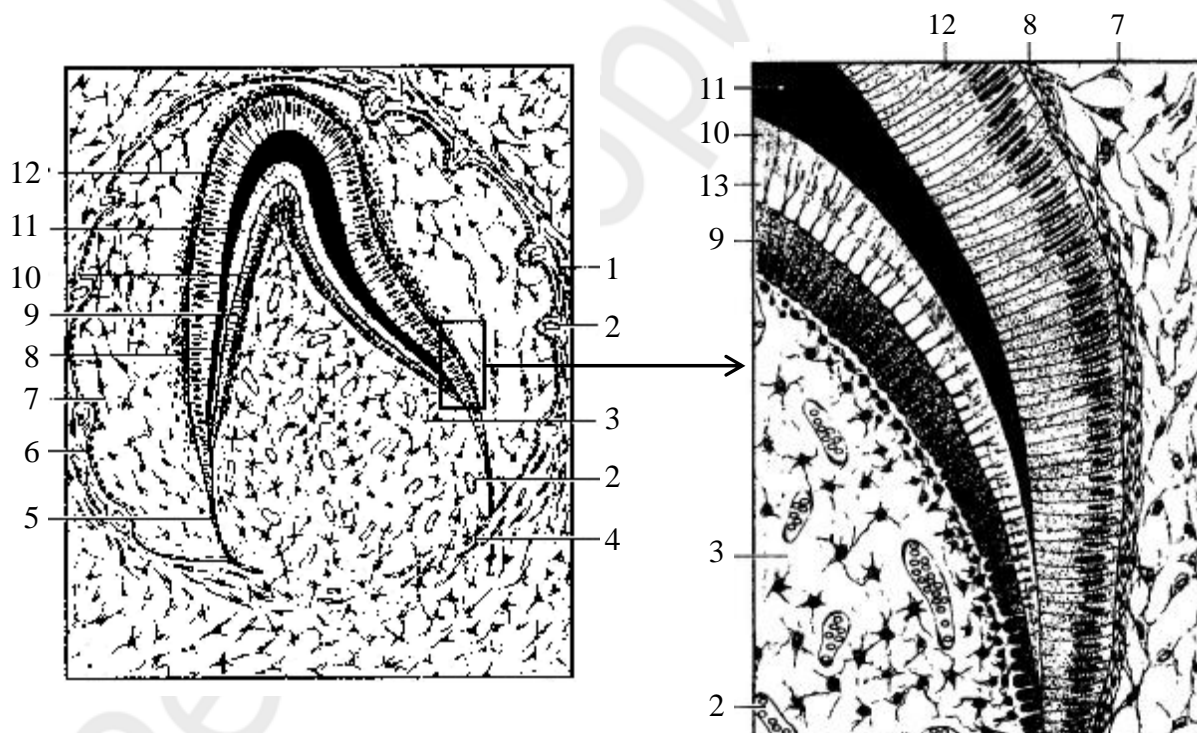


Рис. 76. Образование твердых тканей зуба (В. Л. Быков, 1999):

1 — зубной мешочек; 2 — кровеносные сосуды; 3 — зубной сосочек; 4 — эпителиальная диафрагма; 5 — эпителиальное корневое влагалище; 6 — наружные клетки эмалевого органа; 7 — пульпа эмалевого органа; 8 — промежуточный слой клеток эмалевого органа; 9 — одонтобласты; 10 — дентин; 11 — эмаль; 12 — энамелобласты; 13 — предентин

Дентиногенез

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

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

Первым образуется **плащевой слой дентина** (см. строение дентина). Одонтобласты синтезируют толстые коллагеновые фибриллы — радиальные волокна Корфа и компоненты основного вещества (рис. 77). Кроме одонтобластов, основное вещество в плащевом дентине образуют и другие клетки зубного сосочка. *Волокна Корфа и основное вещество составляют органический матрикс плащевого дентина.*

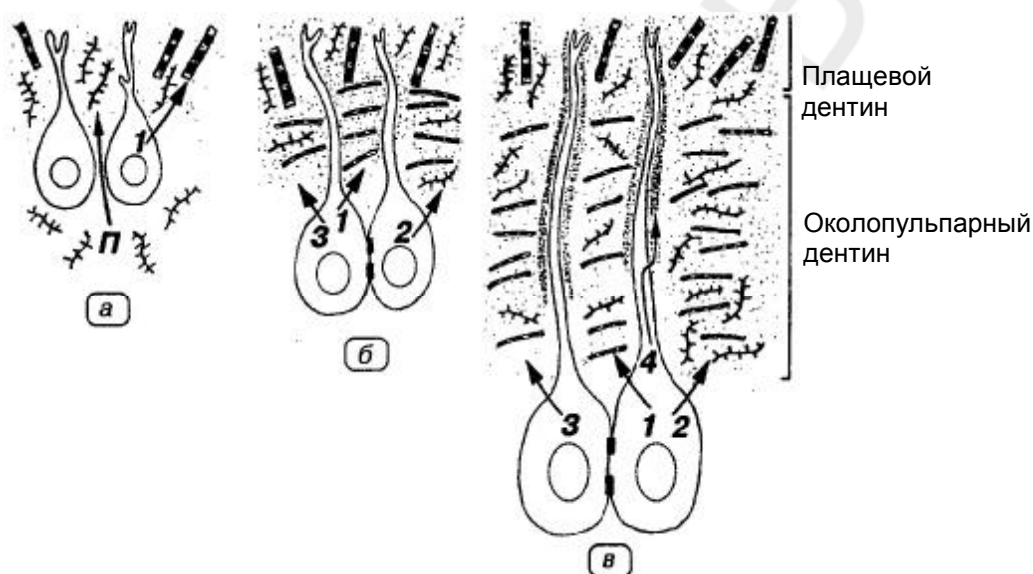


Рис. 77. Дентиногенез (по А. R. Ten Cate, 1994):

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

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

Околопульпарный слой дентина образуется после завершения формирования плащевого дентина. Одонтобласты уже синтезируют тонкие коллагеновые фибриллы, которые располагаются перпендикулярно ходу дентинных трубочек — это тангенциальные волокна Эбнера. Основное вещество околопульпарного дентина вырабатывают только одонтобласты.

Минерализация околопульпарного дентина происходит без участия матричных пузырьков. Кристаллы гидроксиапатита образуются в виде глобул на поверхности, внутри и между коллагеновыми волокнами. Глобулы увеличиваются в размерах, сливаются между собой и формируют однородную обызвествлённую ткань. На границе с плащевым дентином глобулы могут сливаться не полностью, образуя интерглобулярный дентин — гипоминерализованный участок дентина.

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

Нарушение дентиногенеза

Нарушения дентиногенеза происходят при образовании органического матрикса и его минерализации.

Несовершенный дентиногенез — наследственное заболевание, при котором нарушается синтез органического матрикса дентина. Структура эмали при этом заболевании не изменена. Однако контакт эмали с таким дентином непрочный, что приводит к её откалыванию.

При нарушениях минерализации в дентине выявляются большие участки интерглобулярного дентина.

Энамелогенез

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

Энамелогенез проходит в три стадии:

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

Секреция и первичная минерализация. Внутренние клетки эмалевого органа под воздействием наружных клеток зубного сосочка дифференцируются в преэнамелобласты, затем в энамелобласты.

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

На стадии секреции энамелобласты синтезируют органическую основу эмали, которая очень быстро, в течение нескольких минут, подвергается первичной минерализации. образо-

вавшаяся эмаль содержит около 70 % неорганических веществ (в зрелой эмали их 96 %) и около 30 % органических веществ (в зрелой эмали их 1 %).

После образования первых слоёв эмали (начальная эмаль) у энамелобластов появляется отросток — *отросток Томса* (рис. 78). С появлением отростка Томса клетки образуют призмную эмаль. Наружные слои эмали (конечная эмаль) не содержат призм, так как отростки Томса у энамелобластов редуцируются.

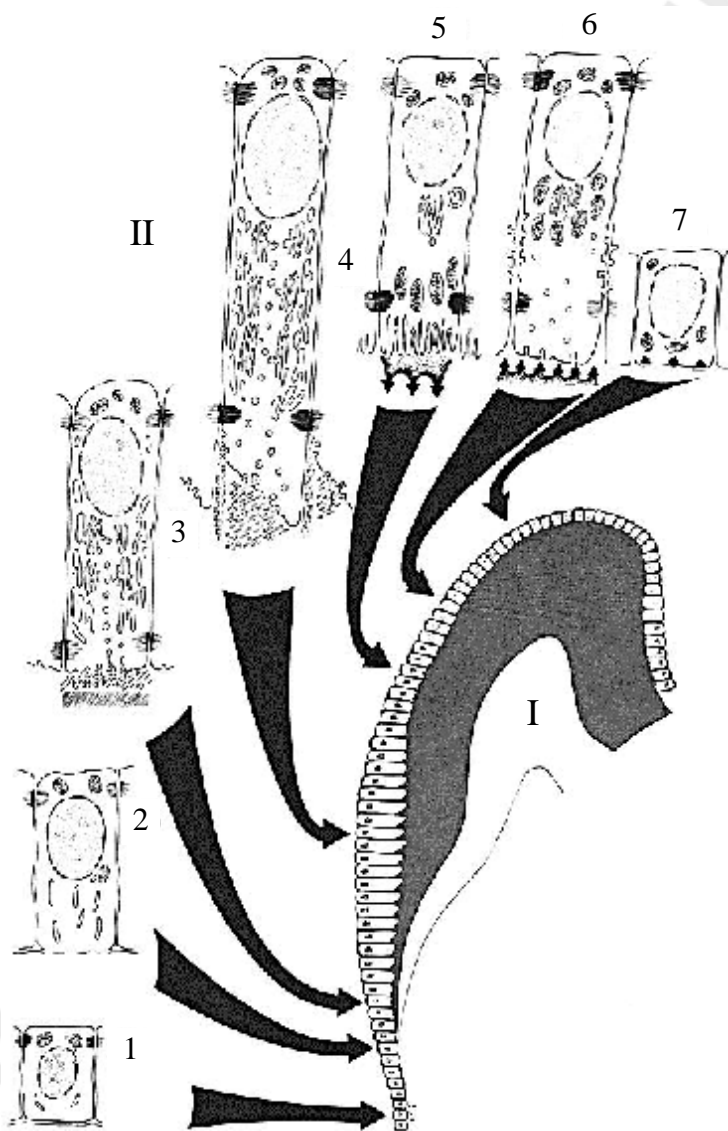


Рис. 78. Энамелогенез (по А. R. Ten Cate, 1998):

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

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

Созревание (вторичная минерализация). На стадии созревания в эмали увеличивается количество неорганических веществ и уменьшается количество органических веществ. Энамелобласты, после утраты отростков Томса, преобразуются в клетки двух типов. Эти клетки активно участвуют в созревании эмали.

Энамелобласты I типа имеют на апикальной поверхности исчерченный край. Они участвуют в активном транспорте неорганических веществ, содержат большое количество кальций-связывающего белка (рис. 78, 5).

Энамелобласты II типа не имеют исчерченности на апикальной поверхности. Эти клетки удаляют из эмали органические вещества (рис. 78, 6).

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

Нарушения энамелогенеза

Нарушения энамелогенеза связаны с неблагоприятными воздействиями в период дифференцировки энамелобластов, секреции и минерализации ими эмали.

Гипоплазия эмали — недоразвитие эмали, которое формируется при воздействии повреждающего фактора в период секреции эмали.

Несовершенный энамелогенез — врожденная гипоплазия эмали, которая затрагивает все зубы. В таких зубах эмаль очень тонкая или отсутствует в некоторых участках. При несовершенном энамелогенезе коронки зубов имеют жёлто-коричневый цвет.

Гипокальцификация эмали формируется при воздействии повреждающего фактора в период минерализации эмали. Эмаль со сниженным содержанием минеральных веществ легко подвергается деминерализации и кариесу. Гипокальцификация эмали может быть *системной* (охватывает все зубы) или *локальной* (поражаются один или несколько зубов).

Зубной флюороз формируется при избыточном количестве фтора в питьевой воде. При флюорозе образуется эмаль с множеством гипоминерализованных участков, её еще называют «изъеденной молью» эмалью.

ФОРМИРОВАНИЕ КОРНЯ ЗУБА

Формирование корня зуба стимулирует *эпителиальное корневое (гертвиговское) влагалище* (см. производные эмалевого органа) (рис. 79). Корневое влагалище ограничивает мезенхимные клетки зубного сосочка от мезенхимных клеток зубного мешочка.

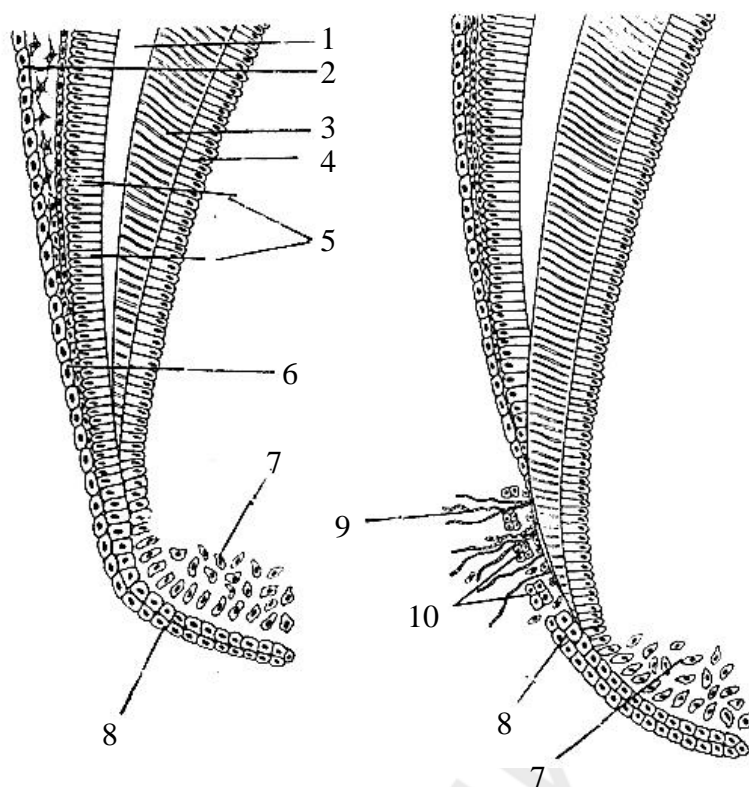


Рис. 79. Формирование корня зуба:

1 — эмаль; 2 — наружные клетки эмалевого органа; 3 — дентин; 4 — одонтобласты; 5 — энамелобласты; 6 — эпителиальное корневое влагалище; 7 — пролиферативная зона пульпы; 8 — эпителиальная диафрагма; 9 — волокна периодонтальной связки; 10 — эпителиальные остатки (островки Малассе)

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

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

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

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

ВРОЖДЁННЫЕ АНОМАЛИИ РАЗВИТИЯ ЗУБОВ

К врождённым аномалиям приводят различные нарушения на ранних стадиях развития зубов. Дефекты формируются во всех или отдельных зубах.

Адентия — отсутствие зубов. Она может быть *полной* (полное отсутствие зубов) или *частичной* (отсутствует один или несколько зубов). Адентия формируется при нарушении закладок эмалевых органов.

Добавочные (сверхкомплектные) зубы образуются при повышенной активности зубной пластинки, которая формирует добавочные эмалевые органы.

Макродентия — образование больших зубов.

Микродентия — образование маленьких зубов.

Изменения формы зубов, количества корней, сросшиеся зубы также относятся к врождённым аномалиям развития.

Макро- и микродентия, изменение формы зубов и количества корней формируются при нарушении образования и дифференцировки зубных зачатков.

ПРОРЕЗЫВАНИЕ ЗУБОВ

Прорезывание зубов — это процесс вертикального перемещения зуба от места закладки и развития в челюсти до появления коронки в полости рта (рис. 80).

Прорезыванию зубов способствует:

- развитие корня зуба;
- развитие периодонта;
- перестройка альвеолярной кости;
- изменение тканей, покрывающих прорезавшийся зуб.

Теории прорезывания зубов:

1. *Теория роста корня зуба* — основана на том, что увеличивающийся корень зуба упирается в дно альвеолы, при этом возникает сила, которая выталкивает зуб на поверхность.

2. *Теория гидростатического давления* — прорезывание зуба происходит вследствие повышения давления тканевой жидкости в периапикальной зоне его корня.

3. *Теория перестройки костной ткани* — прорезывание зуба обусловлено избирательным образованием и резорбцией костной ткани в стенке зубной альвеолы.

4. *Теория тяги периодонта* — формирование периодонта является основным механизмом, обеспечивающим прорезывание зуба. Повреждение периодонта останавливает прорезывание зуба.

Каждая из перечисленных теорий не является единственной, они дополняют друг друга. Следовательно, прорезывание зубов — это мультифакторный процесс, который сочетает действие нескольких механизмов.

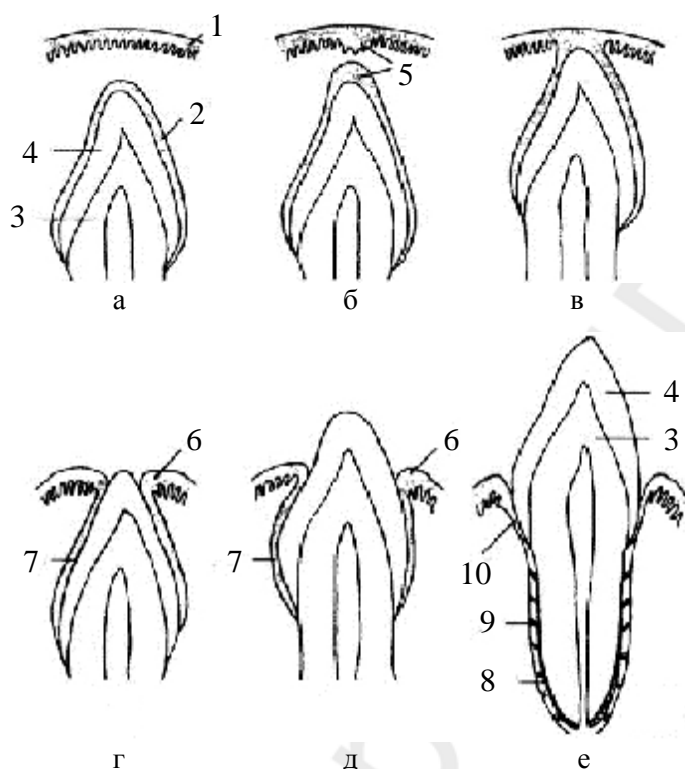


Рис. 80. Изменения тканей при прорезывании зуба (В. Л. Быков, 1999):

а — приближение коронки зуба, покрытой редуцированным эпителием эмалевого органа, к эпителию слизистой оболочки полости рта; пролиферация (б) и слияние (в) лежащих друг против друга участков эпителия слизистой оболочки полости рта и редуцированного эпителия эмалевого органа; г — дегенеративные изменения в центральной части слившегося эпителия и начало прорезывания коронки в полость рта; д — формирование эпителия десны и эпителия прикрепления; е — полное прорезывание зуба: 1 — эпителий слизистой оболочки полости рта; 2 — редуцированный эмалевый орган; 3 — дентин; 4 — эмаль; 5 — участки пролиферации эпителиев; 6 — эпителий десны; 7 — первичный эпителий прикрепления; 8 — цемент; 9 — периодонт; 10 — вторичный эпителий прикрепления

Средние сроки прорезывания временных и постоянных зубов представлены в табл. 6, 7.

Таблица 6

Средние сроки прорезывания и выпадения временных зубов (В. Л. Быков, 1999)

Наименование зуба	Сроки прорезывания, мес.	Сроки выпадения, годы
Центральные резцы	6–8	6–7
Боковые резцы	8–12	7–8
Клыки	14–20	10–12
Первые моляры	12–16	9–11
Вторые моляры	20–30	10–12

**Средние сроки прорезывания и выпадения постоянных зубов
(В. Л. Быков, 1999)**

Наименование зуба	Сроки прорезывания, годы
Центральные резцы	7–8
Боковые резцы	8–9
Клыки	12–13
Первые премоляры	9–11
Вторые премоляры	11–12
Первые моляры	6–7
Вторые моляры	12–13
Третьи моляры	18–30

Временные зубы прорезываются и выпадают асинхронно, поэтому с 7 до 11 лет у ребёнка смешанный набор зубов.

АНОМАЛИИ ПРОРЕЗЫВАНИЯ ЗУБОВ

Ретенция — задержка прорезывания. Может распространяться на все зубы или отдельные их группы.

Раннее прорезывание зубов встречается при гипергонадизме или гипертиреозе.

Неонатальные зубы — новорожденные рождаются с прорезавшимися нижними резцами или они прорезываются вскоре после рождения. Такие зубы сразу удаляют, так как они мешают грудному вскармливанию.

ПРОРЕЗЫВАНИЕ ПОСТОЯННЫХ ЗУБОВ

В ходе прорезывания постоянных зубов происходит разрушение и выпадение временных зубов.

Постоянный зуб при вертикальном перемещении оказывает давление на альвеолярную кость временного зуба (рис. 81). Вследствие этого давления в соединительной ткани активируются остеокласты (см. Перестройка альвеолярного отростка, рис. 73). Остеокласты разрушают сначала стенку зубной альвеолы временного зуба, а затем и его корень. Разрушать корень помогают и клетки пульпы временного зуба. В ней дифференцируются одонтокласты. Резорбция корня временного зуба приводит к утрате связи зуба со стенкой зубной альвеолы и выталкиванию коронки в полость рта. Удаление ее происходит под действием жевательной нагрузки.

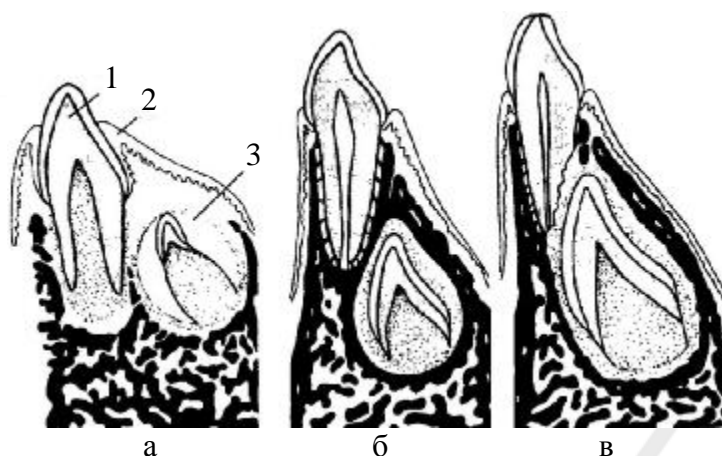


Рис. 81. Развитие и прорезывание временного и постоянного зубов, формирование их альвеол (В. Л. Быков, 1998). Область нижнего резца ребенка в возрасте 7 месяцев (а), 2,5 лет (б), 7 лет (в): а — формирование корня временного зуба и его альвеолы; б — завершение формирования корня временного зуба и его альвеолы; в — прорезывание постоянного зуба, разрушение костной перегородки между альвеолами и начало резорбции корня временного зуба; 1 — временный зуб; 2 — десна; 3 — зачаток постоянного зуба

РАЗЛИЧИЯ В СТРОЕНИИ ВРЕМЕННЫХ И ПОСТОЯННЫХ ЗУБОВ

Несмотря на сходство в развитии, временные и постоянные зубы имеют различия в своем макро- и микроскопическом строении (табл. 8, 9).

Таблица 8

Сравнительная характеристика макроскопического строения временных и постоянных зубов

Зубы	Временные зубы	Постоянные зубы
Количество	20	32
Размеры	Мелкие, примерно в 2 раза меньше постоянных	Крупные
Коронка	Выпуклая, белее, иногда с голубоватым оттенком	Темнее, с желтоватым оттенком
Корни	Длинные, тонкие, у моляров широко расходятся	Короткие, массивные

Таблица 9

Сравнительная характеристика микроскопического строения временных и постоянных зубов

Компоненты зуба	Временные зубы	Постоянные зубы
Эмаль	В два раза тоньше, чем в постоянных зубах. Слабо минерализована, содержит много эмалевых пластинок, пучков	В два раза толще, чем во временных зубах. Более минерализована, содержит меньше эмалевых пластинок, пучков

Компоненты зуба	Временные зубы	Постоянные зубы
Дентин	В два раза тоньше, чем в постоянных зубах. Слабо минерализован. Легко препарируется. Скорость образования вторичного и третичного дентина выше	В два раза толще, чем во временных зубах. Более минерализован. Трудно препарируется. Скорость образования вторичного и третичного дентина ниже
Пульпа	Располагается ближе к поверхности. Занимает больший объём в зубе. Выросты коронковой пульпы длиннее. Много клеток, мало волокон. Шире корневые каналы и апикальное отверстие корня	Располагается дальше от поверхности. Занимает меньший объём в зубе. Выросты коронковой пульпы меньше. Мало клеток, больше волокон. Уже корневые каналы и апикальное отверстие корня
Цемент	Преобладает бесклеточный цемент	Преобладает клеточный цемент
Периодонт	Периодонтальное пространство широкое. Много сосудов. Много рыхлой волокнистой неоформленной соединительной ткани	Периодонтальное пространство уже. Сосудов меньше. Больше плотной волокнистой соединительной ткани

ЭМБРИОГЕНЕЗ ЧЕЛЮСТНО-ЛИЦЕВОЙ ОБЛАСТИ

Развитие челюстно-лицевой области активно проходит с 4-й по 10-ю недели эмбриогенеза. Сначала формируется ротовая ямка (стомадеум) в результате впячивания эктодермы по направлению к первичной кишке. Эктодерма вместе со стенкой первичной кишки образуют ротоглоточную мембрану. После разрыва мембраны, на 26–27-е сутки развития, образуется первичная полость рта. Далее формируется жаберный аппарат.

ЖАБЕРНЫЙ АППАРАТ И ЕГО ПРОИЗВОДНЫЕ

Жаберный аппарат формируется в начальном отделе первичной кишки по латеральной поверхности головы и шеи зародыша. В его состав входят: жаберные щели, жаберные карманы, жаберные дуги (рис. 82, табл. 10).

Жаберные щели — впячивания эктодермы в области шеи.

Жаберные карманы — выпячивания энтодермы переднего отдела первичной кишки.

Жаберные дуги — утолщения мезенхимы между соседними карманами и щелями. I, II, III дуги принимают активное участие в формировании лица, полости рта, языка.

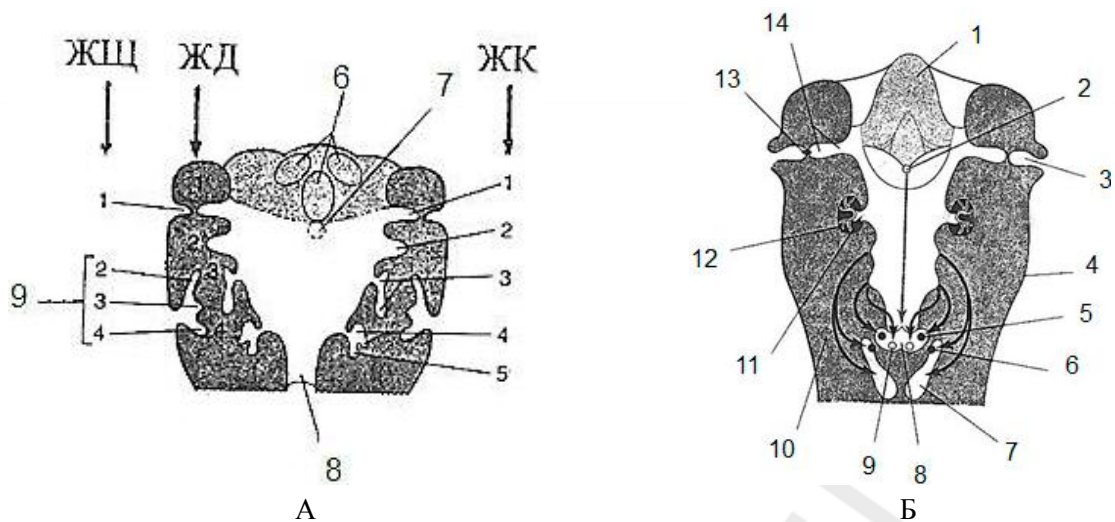


Рис. 82. Жаберный аппарат и его производные (по К. Л. Моор, 1998):

А — зародыш, 5 недель: 1–5 — жаберные карманы (ЖК); 1–4 — жаберные дуги (ЖД); 1–4 — жаберные щели (ЖЩ); 6 — язычные почки; 7 — дивертикул щитовидной железы; 8 — пищевод; 9 — шеечный синус; Б — зародыш, 7 недель: 1 — язык; 2 — слепое отверстие; 3 — наружный слуховой проход; 4 — кожа щеки; 5 — нижняя паращитовидная железа; 6 — верхняя паращитовидная железа; 7 — тимус; 8 — щитовидная железа; 9 — ультимобранхиальное тело; 10 — бывшее местонахождение шеечного синуса; 11 — тонзиллярный синус; 12 — нёбные миндалины; 13 — барабанная перепонка; 14 — барабанная полость и евстахиева труба

Таблица 10

Производные жаберного аппарата

Жаберный аппарат	Жаберные щели	Жаберные карманы	Жаберные дуги
I пара	Наружный слуховой проход; барабанная перепонка	Барабанная полость; евстахиева труба	Нижнечелюстные отростки; молоточек; наковальня; жевательные мышцы
II пара	Редуцируется	Тонзиллярный синус; небные миндалины	Стремя; шиловидный отросток; верхняя часть тела и малые рога подъязычной кости; мимические мышцы
III пара	Редуцируется	Тимус; нижние паращитовидные железы	Нижняя часть тела и большие рога подъязычной кости
IV пара	Редуцируется	Верхние паращитовидные железы	Хрящи гортани
V пара	Редуцируется	С-клетки щитовидной железы (ультимобранхиальные тельца)	Редуцируется

РАЗВИТИЕ ЛИЦА. ФОРМИРОВАНИЕ НЁБА И ПЕРЕГОРОДКИ НОСА

Лицо, ротовая и носовая полости формируются в результате роста и слияния ряда отростков.

Первая жаберная дуга формирует два *нижнечелюстных отростка*, которые ограничивают вход в ротовую ямку снизу. Сверху ротовая ямка ограничена тремя отростками — *двумя верхнечелюстными и непарным лобным отростком* (рис. 83).

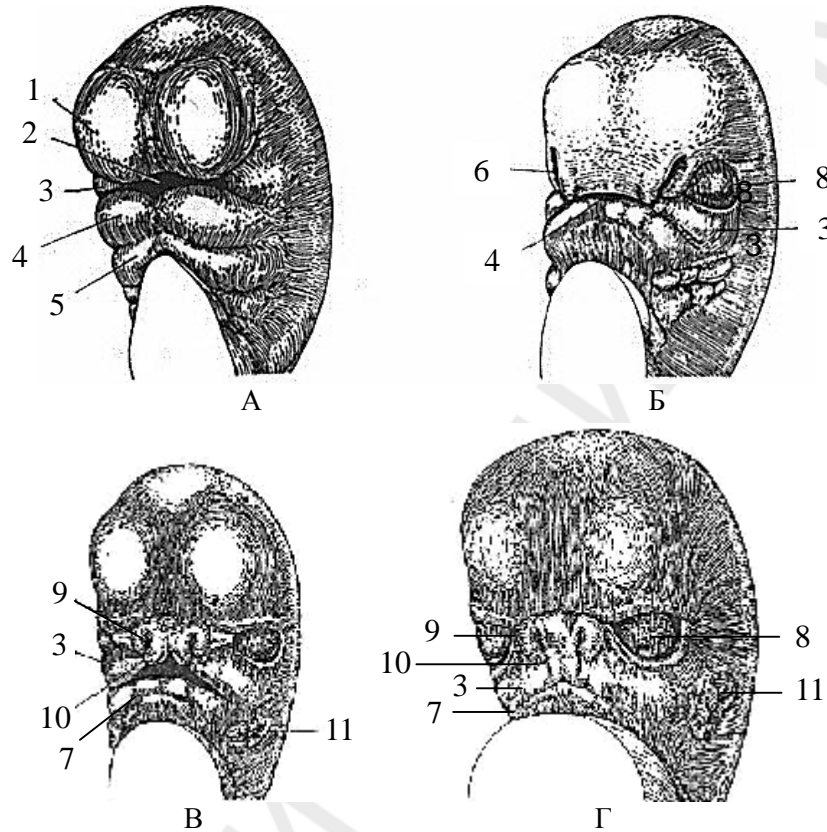


Рис. 83. Развитие лица (Б. М. Пэттен, 1959):

А — 4-я неделя эмбриогенеза; Б — 5-я неделя эмбриогенеза; В — 6-я неделя эмбриогенеза; Г — 7-я неделя эмбриогенеза: 1 — лобный отросток; 2 — ротовая щель; 3 — верхнечелюстной отросток; 4 — нижнечелюстная дуга; 5 — гиоидная дуга; 6 — носовая щель; 7 — нижнечелюстной отросток; 8 — глаз; 9 — латеральный носовой отросток; 10 — медиальный носовой отросток; 11 — бугорки ушной раковины

По латеральной поверхности лобного отростка образуются обонятельные ямки. Обонятельные ямки разделяют лобный отросток на *медиальные* и *латеральные носовые отростки* и *собственно лобный отросток*. С этого момента вход в ротовую ямку сверху ограничивают 7 отростков: 2 верхнечелюстных, 2 медиальных носовых, 2 латеральных носовых и собственно лобный отросток (рис. 83).

Верхнюю губу и верхнюю челюсть формируют верхнечелюстные отростки, которые растут в медиальном направлении, где соединяются с латеральными и медиальными носовыми отростками. Средняя часть верхней губы и верхней челюсти, несущей резцы, образуется из материала медиальных носовых отростков. Медиальные носовые отростки образуют ещё носовую перегородку и первичное нёбо.

Нижняя губа и нижняя челюсть формируются из материала нижнечелюстных отростков.

Щека формируется при срастании между собой кожных складок, образующихся от верхнечелюстных и нижнечелюстных отростков.

Твёрдое небо формируется из материала медиальных носовых отростков (первичное нёбо) и латеральных нёбных отростков (вторичное нёбо) (рис. 84). Первичное нёбо — это участок твёрдого нёба, расположенный за резцами.

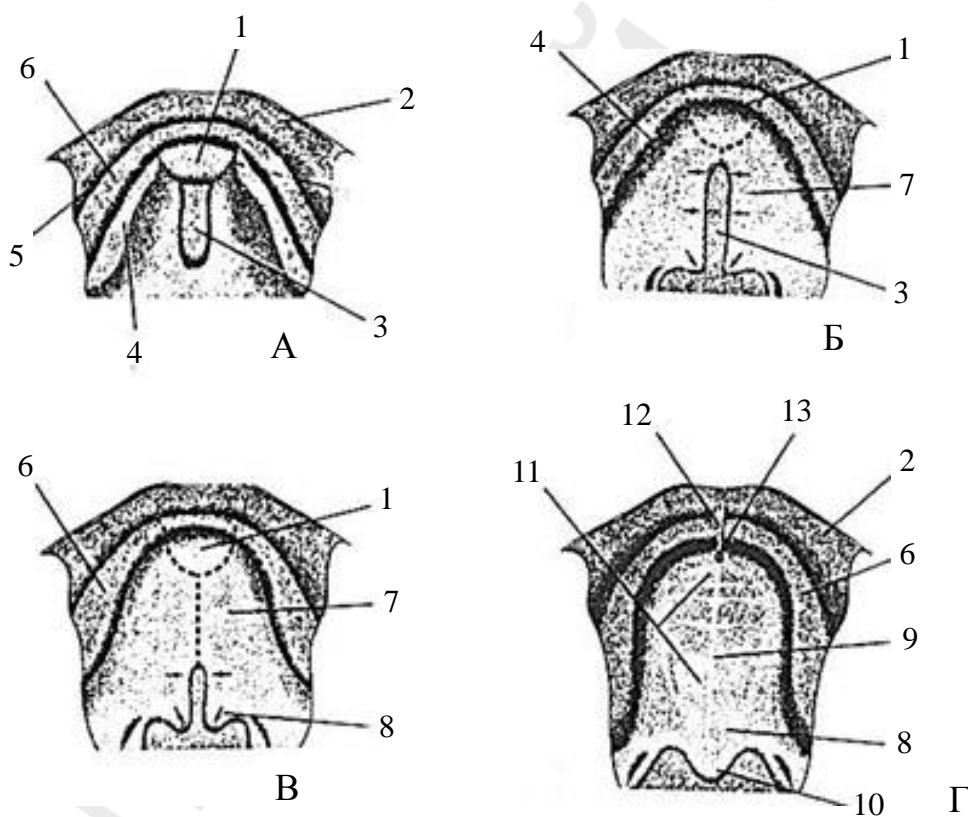


Рис. 84. Развитие нёба (по К. Л. Моог, 1998):

А — 6-я неделя эмбриогенеза; Б — 8-я неделя эмбриогенеза; В — 9-я неделя эмбриогенеза; Г — 10-я неделя эмбриогенеза: 1 — первичное нёбо (медиальные носовые отростки); 2 — губа; 3 — носовая перегородка; 4 — латеральный нёбный отросток; 5 — губодесневая пластинка; 6 — десна; 7 — вторичное нёбо; 8 — мягкое нёбо; 9 — нёбный шов; 10 — язычок; 11 — твёрдое нёбо; 12 — уздечка губы; 13 — резцовый сосочек

Мягкое нёбо формируется из материала латеральных нёбных отростков.

Латеральные нёбные отростки образуются из верхнечелюстных отростков. Нёбные отростки, срастаясь между собой, разделяют первичную полость рта на окончательную полость рта и полость носа (рис. 85).

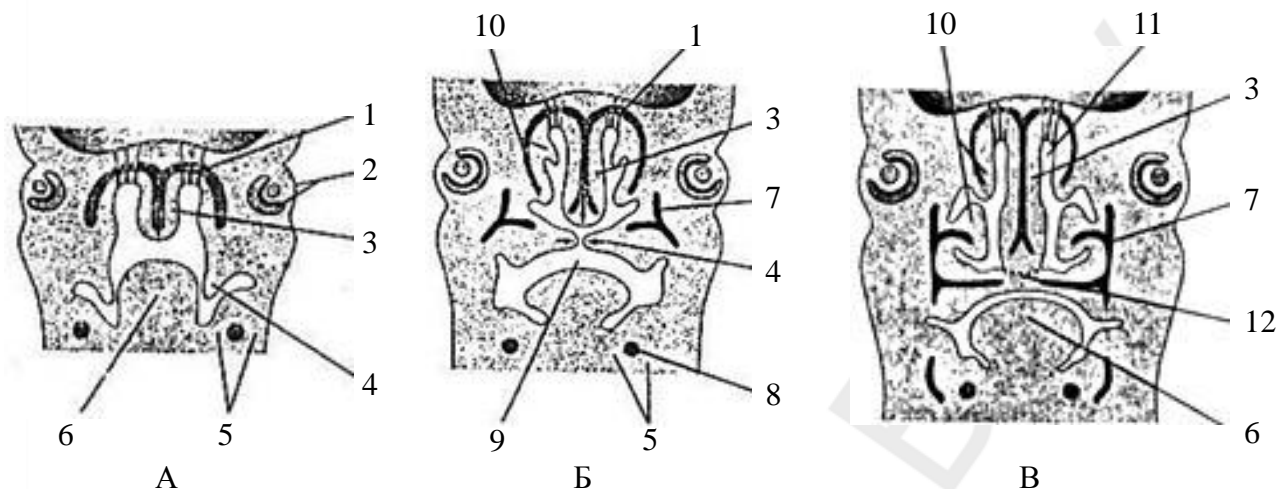


Рис. 85. Образование носовой и окончательной полости рта (по К. Л. Моор, 1998):

А — 6-я неделя эмбриогенеза; Б — 8-я неделя эмбриогенеза; В — 9-я неделя эмбриогенеза: 1 — обонятельные нервы; 2 — глаз; 3 — носовая перегородка; 4 — латеральные нёбные отростки; 5 — нижняя челюсть; 6 — язык; 7 — развивающаяся кость верхней челюсти; 8 — меккелев хрящ; 9 — полость рта; 10 — носовые раковины; 11 — носовая полость; 12 — шов латеральных небных отростков

АНОМАЛИИ РАЗВИТИЯ ЛИЦА, ТВЁРДОГО НЁБА

Аномалии развития лица, твёрдого нёба формируются при нарушении слияния отростков. Развитие аномалий зависит от времени и продолжительности действия повреждающего фактора. Наиболее опасным является период с 4-й недели по 8-ю неделю эмбриогенеза.

Латеральная (боковая) расщелина верхней губы формируется при нарушении слияния верхнечелюстного отростка с медиальным носовым отростком. Расщелины могут быть *односторонними* или *двусторонними*, а также *полными* или *частичными*.

Медиальная (срединная) расщелина верхней губы формируется при нарушении слияния медиальных носовых отростков.

Косая расщелина лица формируется при нарушении слияния верхнечелюстного отростка с латеральным носовым отростком. Расщелины могут быть *односторонними* или *двусторонними*, а также *полными* или *частичными*.

Макростомия (от греч. makros — маленький, stoma — рот) — увеличение размеров ротового отверстия или поперечная расщелина лица. Макростомия формируется при нарушении слияния верхнечелюстного и нижнечелюстного отростков.

Микростомия (от греч. mikros — большой, stoma — рот) — уменьшение размеров ротового отверстия. Микростомия формируется при чрезмерном слиянии верхнечелюстного и нижнечелюстного отростков.

Расщелина твёрдого нёба формируется при недоразвитии латеральных нёбных отростков и нарушении их слияния. Расщелины могут быть *односторонними* или *двусторонними*, а также *полными* или *частичными*.

ВРОЖДЁННЫЕ КИСТЫ ШЕИ

Латеральные кисты шеи формируются по ее латеральной поверхности в местах, где сохранились остатки жаберных щелей (см. Жаберный аппарат).

Медиальные кисты шеи формируются по средней линии шеи, в местах, где сохранились остатки щитовидного протока.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Гистология* : учеб. для мед. вузов / под ред. Ю. И. Афанасьева, Н. А. Юриной. 5-е изд., перераб. и доп. М. : Медицина, 1999. 744 с.
2. *Быков, В. Л.* Цитология и общая гистология : функциональная морфология клеток и тканей человека / В. Л. Быков. СПб. : Сотис, 1999. 520 с.
3. *Быков, В. Л.* Частная гистология человека (краткий обзор. курс) / В. Л. Быков. 2-е изд., перераб. и доп. СПб. : Сотис, 1999. 300 с.
4. *Быков, Л. В.* Гистология и эмбриология органов полости рта человека : учеб. / В. Л. Быков. СПб., 1999.
5. *Гистология, цитология и эмбриология* : учеб. пособие / под ред. Т. М. Студеникиной. Минск : Новое знание, М. : ИНФРА-М, 2013. 574 с.
6. *Гистология* : учеб. / под ред. Э. Г. Улумбекова, Ю. А. Чельшева. М. : Гэотар-мед, 2001. 960 с.
7. *Кабак, С. Л.* Морфология человека: учеб. / С. Л. Кабак, А. А. Артишевский. Минск : Выш. шк., 2009. 670с.
8. *Кузнецов, С. Л.* Гистология, цитология и эмбриология : учеб. для мед. вузов / С. Л. Кузнецов, Н. Н. Мушкамбаров. М. : Медицинское информационное агентство, 2005. 600 с.
9. *Леонтюк, А. С.* Основы возрастной гистологии : учеб. пособие / А. С. Леонтюк, Б. А. Слука. Минск : Выш. шк., 2000. 416 с.
10. *Мяделец, О. Д.* Основы цитологии, эмбриологии и общей гистологии / О. Д. Мяделец. М. : Мед. книга, Н. Новгород : изд-во НГМА, 2002. 367 с.
11. *Мяделец, О. Д.* Основы частной гистологии / О. Д. Мяделец. М. : Мед. книга, Н. Новгород : изд-во НГМА, 2002. 374 с.
12. *Руководство по гистологии.* В 2 т. Общая гистология (учение о ткани) / под ред. Р. К. Данилова, В. Л. Быкова. СПб. : СпецЛит, 2001. Т. 1. 495 с.
13. *Хэм, А.* Гистология / А Хэм, Д. Кормак. М. : Мир, 1983. Т. 1–5.

ОГЛАВЛЕНИЕ

РАЗДЕЛ 1. ГИСТОЛОГИЯ. ЦИТОЛОГИЯ	3
Методы исследования	3
Строение клетки	4
РАЗДЕЛ 2. ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ (УЧЕНИЕ О ТКАНЯХ)	8
Эпителиальные ткани	8
Покровные эпителиальные ткани	9
Железистый эпителий	11
Ткани внутренней среды организма	13
Кровь	14
Кроветворение. Миелопоэз	16
Кроветворение. Лимфопоэз	17
Соединительные ткани	17
Скелетные ткани	19
Мышечные ткани	25
Нервная ткань	29
РАЗДЕЛ 3. ЧАСТНАЯ ГИСТОЛОГИЯ (УЧЕНИЕ ОБ ОРГАНАХ)	35
Сердечно-сосудистая система	35
Дыхательная система	41
Кожа	46
Пищеварительная система	49
Эндокринная система	63
Центральные железы	63
Периферические железы	65
Органы кроветворения и иммунопоэза	68
Первичные (центральные) лимфоидные органы	69
Вторичные (периферические) лимфоидные органы	72
Нервная система	77
Периферическая нервная система	78
Центральная нервная система	79
Органы чувств	83
Выделительная система	89
Почка	89
Эндокринный аппарат почки	92
Мочевыводящие пути	93
Половая система	94
Мужская половая система	94
Женская половая система	97
РАЗДЕЛ 4. ЭМБРИОЛОГИЯ	103
Оплодотворение	103
Дробление	104

Имплантация	105
Гастрюляция.....	106
Органо- и гистогенез	107
Внезародышевые органы	107
Желточный мешок	108
Аллантоис	108
Амнион.....	108
Питание зародыша. Хорион. Плацента.....	109
РАЗДЕЛ 5. ОРГАНЫ ЗУБОЧЕЛЮСТНОЙ СИСТЕМЫ	112
Органы полости рта.....	112
Морфофункциональные особенности слизистой оболочки органов полости рта	112
Губа.....	113
Щека	115
Твёрдое и мягкое нёбо	116
Десна.....	118
Строение тканей зуба	120
Эмаль	120
Дентин	123
Цемент.....	125
Пульпа зуба.....	126
Поддерживающий аппарат зуба.....	128
Периодонтальная связка.....	128
Альвеолярная кость.....	129
Развитие зубов	131
Закладка зубных зачатков	131
Дифференцировка зубных зачатков.....	132
Образование тканей зуба.....	134
Формирование корня зуба.....	138
Врождённые аномалии развития зубов.....	140
Прорезывание зубов	140
Аномалии прорезывания зубов.....	142
Прорезывание постоянных зубов	142
Различия в строении временных и постоянных зубов	143
Эмбриогенез челюстно-лицевой области.....	144
Жаберный аппарат и его производные	144
Развитие лица. Формирование нёба и перегородки носа.....	146
Аномалии развития лица, твёрдого нёба	148
Врожденные кисты шеи	149
Литература	149

Учебное издание

Студеникина Татьяна Михайловна
Жарикова Нина Александровна
Китель Валентина Владимировна

ОСНОВЫ ГИСТОЛОГИИ, ЦИТОЛОГИИ, ЭМБРИОЛОГИИ

Учебно-методическое пособие

Ответственная за выпуск Т. М. Студеникина
Компьютерная верстка Н. М. Федорцовой

Подписано в печать 28.05.14. Формат 60×84/8. Бумага писчая «Снегурочка».
Ризография. Гарнитура «Times».

Усл. печ. л. 17,67. Уч.-изд. л. 10,14. Тираж 250 экз. Заказ 576.

Издатель и полиграфическое исполнение: учреждение образования
«Белорусский государственный медицинский университет».
Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя,
распространителя печатных изданий № 1/187 от 18.02.2014.
Ул. Ленинградская, 6, 220006, Минск.