

Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«Сибирский государственный медицинский университет»
Министерства здравоохранения Российской Федерации

**Л.Р. Мустафина, А.В. Герасимов,
А.В. Потапов, А.В. Солонский,
В.П. Костюченко, Е.Ю. Варакута, С.В. Логвинов**

ЧАСТНЫЙ КУРС ГИСТОЛОГИИ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

В 2-х частях. Часть 1

Под редакцией профессора С.В. Логвинова

Томск
Издательство СибГМУ
2020

УДК 611.018(075.8)
ББК 28.706я73
Ч 254

Авторы:

**Л.Р. Мустафина, А.В. Герасимов, А.В. Потапов, А.В. Солонский,
В.П. Костюченко, Е.Ю. Варакута, С.В. Логвинов**

Частный курс гистологии. В 2-х частях. Часть 1: учебное
Ч 254 пособие / Л.Р. Мустафина [и др.]; под редакцией С.В. Логвинова.
– Томск: Изд-во СибГМУ, 2020. – 220 с.

В предлагаемом учебном пособии, состоящем из двух частей, представлены сведения о строении органов и систем. В каждом из разделов обозначена цель, вопросы для самостоятельной подготовки, представлен информационный блок с описанием микропрепаратов. С целью самоконтроля знаний в конце каждой темы приводятся тестовые задания и ситуационные задачи. Учебное пособие содержит также два приложения – атлас с авторскими микрофотографиями к каждому занятию, а также ответы на тесты и задачи.

Пособие написано в соответствии с Федеральным государственным образовательным стандартом и предназначено для самостоятельных занятий студентов, обучающихся по специальностям: 31.05.01 – Лечебное дело, 31.05.02 – Педиатрия, 31.05.03 – Стоматология.

**УДК 611.018(075.8)
ББК 28.706я73**

Рецензенты:

А.А. Жданкина – д-р мед. наук, профессор кафедры гистологии, эмбриологии и цитологии ФГБОУ ВО СибГМУ Минздрава России.

Р.И. Плешко – д-р мед. наук, профессор кафедры морфологии и общей патологии ФГБОУ ВО СибГМУ Минздрава России.

Утверждено и рекомендовано к печати учебно-методической комиссией Лечебного факультета ФГБОУ ВО СибГМУ Минздрава России (протокол № 96 от 31.08.2018 г.).

© Л.Р. Мустафина, А.В. Герасимов,
А.В. Потапов, А.В. Солонский, В.П. Костюченко,
Е.Ю. Варакута, С.В. Логвинов, 2020
© Издательство СибГМУ, 2020

Тема 1. СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА

ЦЕЛЬ ЗАНЯТИЯ: изучить развитие, строение и функцию органов сердечно-сосудистой системы, классификацию, тканевой состав сосудов и стенки сердца; уметь различать на микропрепаратах структуры органов сердечно-сосудистой системы.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПОДГОТОВКИ

1. Основные этапы развития сердца и кровеносных сосудов.
2. Особенности строения стенки сосуда в зависимости от условий гемодинамики.
3. Классификация и общий план строения кровеносных сосудов.
4. Общие принципы строения стенок кровеносных сосудов и их особенности у артерий и вен.
5. Общие принципы строения и морфологические особенности сосудов микроциркуляторного русла. Артериоло-венулярные анастомозы.
6. Основные морфологические особенности строения кровеносных капилляров.
7. Эндотелий, его роль в поддержании гомеостаза органов сердечно-сосудистой системы.
8. Оболочки сердца: эндокард, эпикард и миокард, их строение и функция.
9. Типы кардиомиоцитов, их морфологические и функциональные особенности. Проводящая система сердца, типы атипичных кардиомиоцитов.
10. Возрастные особенности строения органов сердечно-сосудистой системы. Регенерация тканевых элементов стенки сердца.

ИНФОРМАЦИОННЫЙ БЛОК

Сердечно-сосудистая система является одной из интеграционных систем, которые играют важную роль в поддержании гомеостаза, в ее состав входят сердце, кровеносные и лимфатические сосуды. Она осуществляет транспорт крови и лимфы, обеспечивает кровенаполнение органов, обмен веществ между кровью и тканями, контролирует воспалительные и иммунные реакции и участвует в реализации функций органов иммунной, нерв-

ной и эндокринной систем. Изменение или нарушение структурных элементов разных отделов сердечно-сосудистой системы приводит к различным заболеваниям или является непосредственной причиной их развития. Например, с патологией артериальных сосудов связано развитие таких заболеваний, как атеросклероз и гипертензия. Вышесказанное требует тщательного изучения структуры всех органов сердечно-сосудистой системы для корреляции их морфологических изменений с развитием патологических процессов. Нарушение структуры и функции разных отделов сердечно-сосудистой системы приводит также к существенным изменениям функций органов других систем.

Развитие сердечно-сосудистой системы

Кровеносные сосуды развиваются на 2-3-й неделе развития эмбриона из внезародышевой мезенхимы, расположенной в стенке желточного мешка и хорионе. Сначала обособляются мезенхимные островки, затем клетки, расположенные на их периферии, превращаются в эндотелий первичных кровеносных сосудов, а лежащие centrally – в первичные эритроциты (рис. 1). Обра-

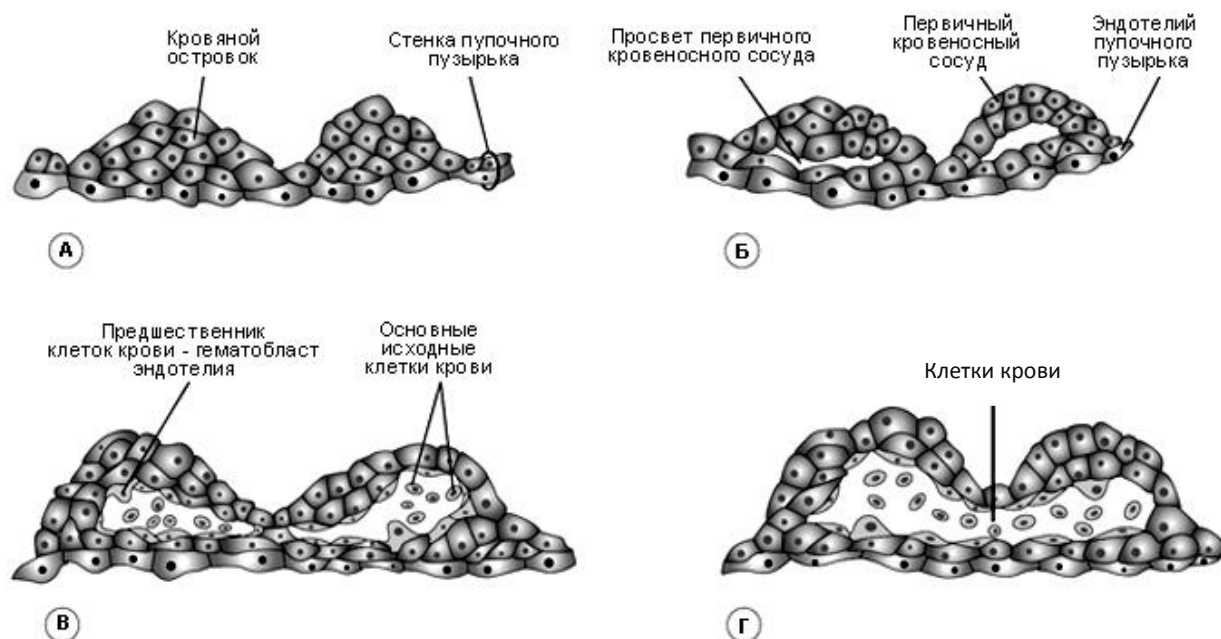


Рис. 1. Схема образования кровяного островка: а – обособление кровяных островков в стенке желточного мешка; б – образование первичного сосуда; в – формирование первичных клеток крови; г – объединение соседних сосудов (по Gartner L.P., Hiatt J.M.)

зовавшиеся кровеносные сосуды выглядят как трубочки и щеле-

видные пространства. Из окружающей мезенхимы развиваются перициты и гладкомышечные клетки. В конце 3-й недели внутриутробного развития из мезенхимы образуются первичные кровеносные сосуды в теле зародыша, сообщающиеся с внезародышевыми. Дальнейшее развитие стенки сосудов зависит от гемодинамических условий (кровяного давления, скорости кровотока и пр.), которые наблюдаются в различных частях тела.

Строение

Сердечно-сосудистая система образована комплексом полых трубок (сосудов), состоящих, за исключением капилляров и ряда вен, из трех оболочек – внутренней, средней и наружной (рис. 2).

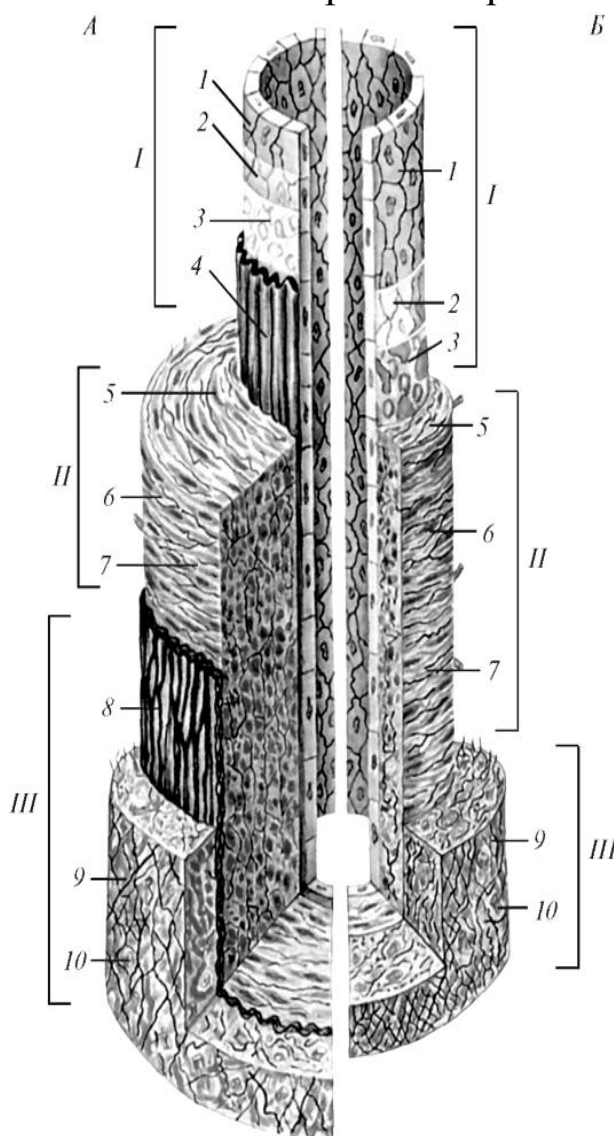
Внутренняя оболочка (*tunica intima* или *interna*) выстлана эндотелием (однослойным плоским эпителием), лежащим на базальной мембране. Подэндотелиальный слой образован рыхлой волокнистой соединительной тканью (место отложения холестерина при атеросклерозе). **Средняя оболочка** (*tunica media*) образована гладкими мио-

Рис. 2. Схема строения стенки артерии (А) и вены (Б) мышечного типа среднего калибра:

I – внутренняя оболочка: 1 – эндотелий; 2 – базальная мембрана; 3 – подэндотелиальный слой; 4 – внутренняя эластическая мембрана;

II – средняя оболочка: 5 – миоциты; 6 – эластические волокна; 7 – коллагеновые волокна;

III – наружная оболочка: 8 – наружная эластическая мембрана; 9 – волокнистая (рыхлая) соединительная ткань; 10 – кровеносные сосуды (по Елисееву В.Г.)



цитами, синтезирующими компоненты межклеточного вещества данной оболочки, единичными фибробластами, эластическими и коллагеновыми волокнами. Гладкие миоциты, длиной от 20 мкм до 1 мм, имеют веретеновидную форму и своими заострёнными концами вклиниваются между соседними клетками, тем самым, образуя мышечные пучки, которые в свою очередь формируют слои гладкой мускулатуры. Они развиваются из мезенхимы кровяных островков и содержат промежуточные филаменты *десмин* и *виментин*. В сосудах новые гладкие миоциты развиваются из перicyтов. В средней оболочке сосудов также хорошо развиты эластические волокна. Они создают каркас, а также играют значительную роль при растяжении или сдавливании и создают условия для непрерывного кровотока. **Наружная оболочка** (*tunica externa* или *adventicia*) образована рыхлой волокнистой соединительной тканью, содержащей кровеносные сосуды, питающие стенку, и нервы. Сосуды делят на артерии, сосуды микроциркуляторного русла и вены, строение которых зависит от условий движения по сосудам крови (гемодинамические условия).

Гемодинамические условия определяются такими факторами, как величина артериального давления, скорость кровотока, вязкость крови, воздействие гравитационного поля Земли, местоположение сосуда в организме. Гемодинамическими условиями вызвано множество морфологических признаков сосудов, таких как:

- 1) толщина стенки сосуда;
- 2) выраженность мышечной оболочки и направления гладких миоцитов в ней;
- 3) соотношение в средней оболочке мышечного и эластического компонентов;
- 4) степень развития внутренней и наружной эластических мембран;
- 5) наличие или отсутствие клапанов;
- 6) взаимосвязь между толщиной стенки сосуда и диаметром его просвета;
- 7) наличие или отсутствие гладких миоцитов во внутренней и наружной оболочках.

Артерии

По артериям насыщенная кислородом кровь течет от сердца к органам. Только в легочной артерии находится венозная кровь. Артерии по особенностям строения делят на три типа: эластического, мышечного и мышечно-эластического (рис. 3).

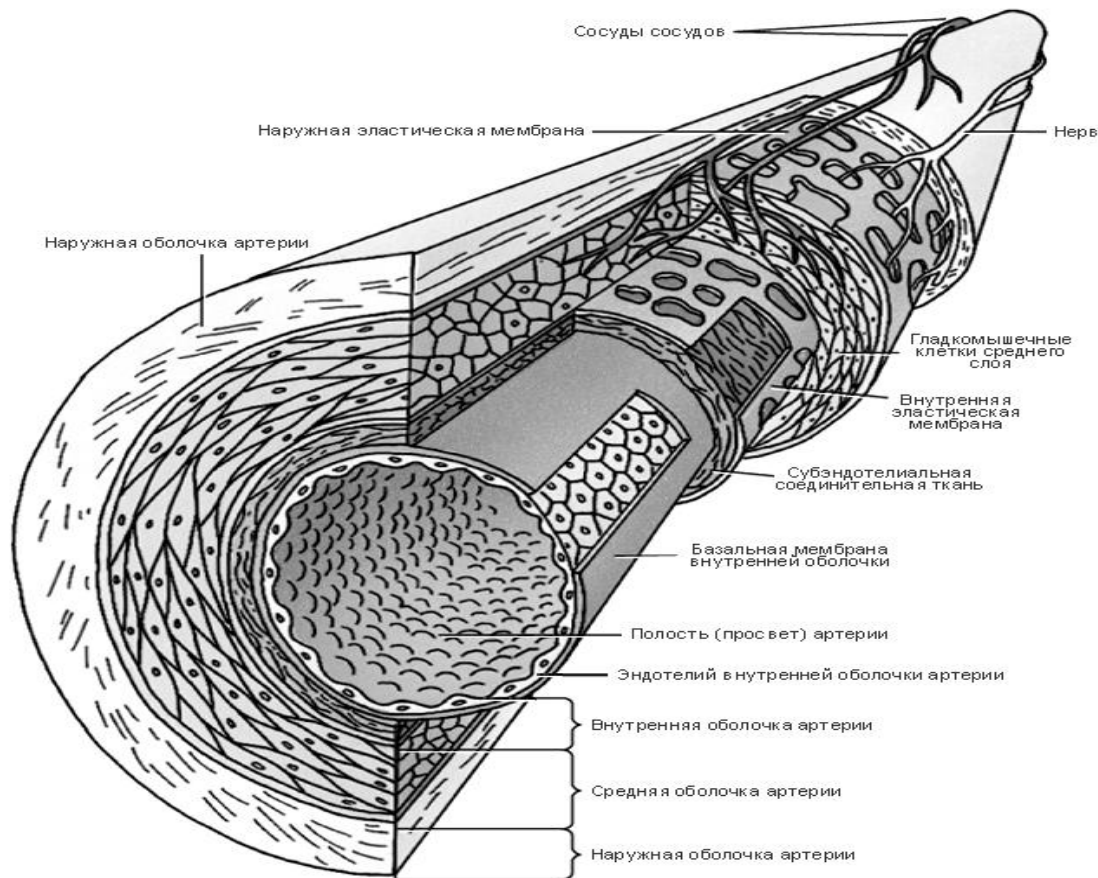
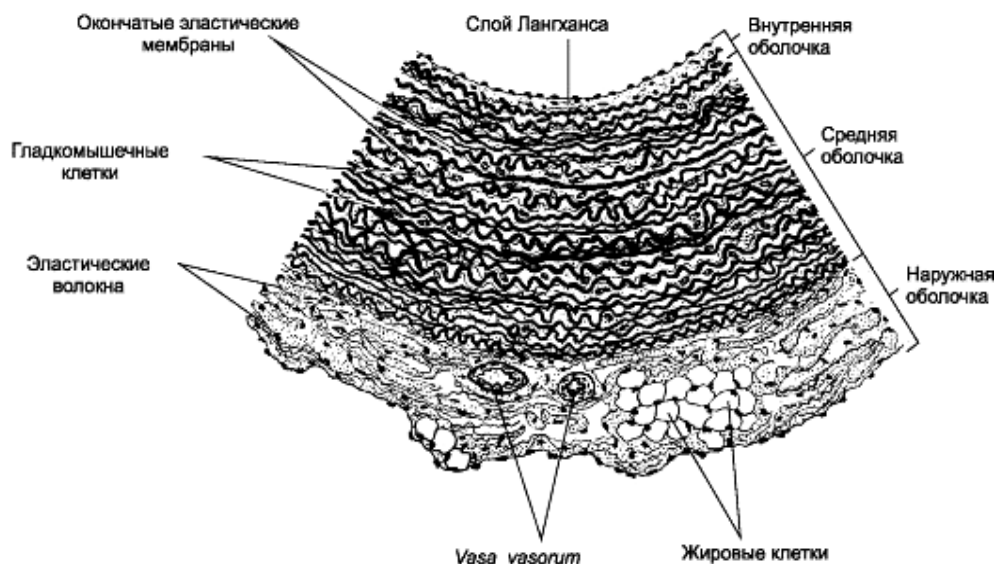


Рис. 3. Строение артерии (по Gartner L.P., Hiatt J.M.)

Артерии эластического типа – крупные сосуды (аорта и легочная артерия), в которых кровь движется с высокой скоростью (0,5-1,3 м/с) и под большим давлением (120-130 мм рт. ст.). Поэтому в средней оболочке они содержат большое количество эластических структур, которые позволяют растягиваться во время систолы и возвращаться в прежнее состояние во время диастолы, благодаря чему кровоток остается непрерывным.

Внутренняя оболочка аорты покрыта крупным (500 мкм в длину и 150 мкм в ширину) полигональным эндотелием, лежащим на базальной мембране, под ней располагается толстый подэндотелиальный слой (рыхлая соединительная ткань) (рис. 4).



*Рис. 4. Строение аорты
(по Бойчук Н.В., Исламову Р.Р., Кузнецову С.Л. и др.)*

С возрастом его толщина увеличивается, в стенке накапливается холестерин, и образуются атеросклеротические бляшки. Подэндотелиальный слой состоит из рыхлой волокнистой соединительной ткани, единичных гладких миоцитов и многочисленных звёздчатых клеток, содержащих в цитоплазме пиноцитозные пузырьки и микрофиламенты. Межклеточное вещество содержит гликозаминогликаны и фосфолипиды. В месте отхождения от сердца внутренняя оболочка аорты образует три полулунных клапана. Внутренняя оболочка питается диффузно за счет протекающей крови.

Средняя оболочка образует основную часть стенки аорты и содержит мощный эластический каркас, образованный 40-70 окончатými эластическими мембранами, имеющими вид цилиндров, вставленных друг в друга. Они связаны между собой и другими оболочками с помощью эластических волокон и образуют единый эластический каркас. Через окна (*фенестры*) мембран осуществляется транспорт веществ, необходимых для питания. Различают три типа эластических мембран: *гомогенные* (преобладает основное вещество), *волокнистые* и *смешанные* (коллагеновые волокна соединяют соседние эластические мембраны). Между мембранами расположены гладкомышечные клетки и отдельные фибробласты.

Наружная оболочка состоит из рыхлой волокнистой соединительной ткани, содержащей толстые эластические волокна,

пучки коллагеновых волокон, идущие продольно или косо, а также нервы и сосуды сосудов.

Артерии мышечно-эластического типа (сонная, подключичная) занимают промежуточное положение, способны как растягиваться и возвращаться в прежнее состояние, так и сокращаться. **Внутренняя оболочка** представлена эндотелиальным и подэндотелиальным слоями. **Средняя оболочка** состоит из равного количества гладкомышечных клеток, расположенных по спирали, и эластических волокон. От подэндотелиального слоя внутренней оболочки она отделена чётко выраженной *внутренней эластической*, а от наружной оболочки – *наружной эластической мембраной*. **В наружной оболочке** различают два слоя: внутренний, содержащий пучки гладких мышечных клеток, и наружный, состоящий из пучков коллагеновых, эластических волокон и соединительнотканых клеток. В этой оболочке находятся сосуды сосудов и нервные волокна.

Артерии мышечного типа – это артерии малого и среднего калибра, лежащие вблизи органов и внутри них. С уменьшением калибра артерий скорость кровотока и давление в них уменьшаются, и возникает необходимость дополнительных усилий по продвижению крови, поэтому в средней оболочке преобладает мышечный компонент. Их диаметр может уменьшаться за счет сокращения и увеличиваться за счет расслабления гладких миоцитов, а толщина стенки существенно превышает диаметр просвета. **Внутренняя оболочка** образована эндотелиальным, подэндотелиальным слоями и внутренней эластической мембраной. Подэндотелиальный слой состоит из тонких продольно направленных эластических, коллагеновых волокон и молодых соединительнотканых клеток. Внутренняя эластическая мембрана в крупных артериях хорошо выражена, а в мелких состоит из одного слоя эластических волокон. **Средняя оболочка** состоит из спирально расположенных гладких миоцитов и эластических волокон, играющих важную роль при растяжении или сдавливании сосуда, способствуя непрерывному кровотоку. В артериях обнаружен коллаген I, II, IV, VI типа. На границе между средней и наружной оболочками располагается наружная эластическая мембрана. **Наружная оболочка** образована наружной эластической мембраной и слоем рыхлой волокнистой неоформленной соединительной ткани. В ней содержатся сосуды сосудов, симпатиче-

ские и парасимпатические нервные сплетения. Эластические волокна сливаются с наружной и внутренней эластическими мембранами, образуя единый каркас, который не дает стенке артерии спадаться, вследствие чего на разрезе просвет ее зияет. Внутренняя оболочка питается диффузно за счет протекающей крови, а в наружной и средней оболочках содержатся сосуды сосудов, которые их питают.

Вены

Строение вен зависит от гемодинамических условий. По ним осуществляются отток крови от органов к сердцу. Кровь, которая течет по венам к сердцу, бедна кислородом. Во многих венах имеются клапаны, которые препятствуют обратному току крови. Низкое давление и медленный кровоток (15-20 мм рт. ст., 10 мм/с) приводят к слабому развитию в их стенке эластических элементов и отсутствию внутренней и наружной эластических мембран. Наличие же мышечных клеток в основном зависит от того, где расположены вены (в верхней или нижней части тела), так как их строение в разных отделах различно. В венах нижних конечностей мышечная ткань развита значительно лучше по сравнению с венами верхних конечностей, головы и шеи.

По степени развития мышечных элементов они делятся на *волокнистые* (безмышечные) и *мышечные*.

Вены безмышечного типа – это вены плаценты, костей, мягкой мозговой оболочки, сетчатки глаза, ногтевого ложа, трабекул селезенки, центральные вены печени. Отсутствие в них мышечной оболочки связано с тем, что кровь в них движется под действием силы тяжести, и ее движение не регулируется мышечными элементами. Стенка вены образована внутренней оболочкой (эндотелий и подэндотелиальный слой) и наружной оболочкой, состоящей из рыхлой волокнистой неоформленной соединительной ткани. Средняя оболочка, так же как и внутренняя и наружная эластические мембраны, отсутствует. Оболочки вены плотно сращены с тканями органов с помощью волокнистой соединительной ткани, поэтому её просветы не спадаются, а отток крови по ним совершается легко.

Вены мышечного типа делятся на вены со *слабым*, *средним* и *сильным* развитием мышечных элементов. Вены со слабым развитием мышечных элементов (диаметром до 1-2 мм) распола-

гаются в верхней части туловища, шеи и лица и сопровождают одноименные артерии. В этих сосудах кровь продвигается под действием силы тяжести, их стенки тоньше соответствующих артерий, содержат меньше мышечных элементов и на препаратах находятся в основном в спавшемся состоянии. Вены имеют слабо выраженный подэндотелиальный слой, в средней оболочке располагаются одиночные гладкие миоциты, а наружная оболочка образована рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью.

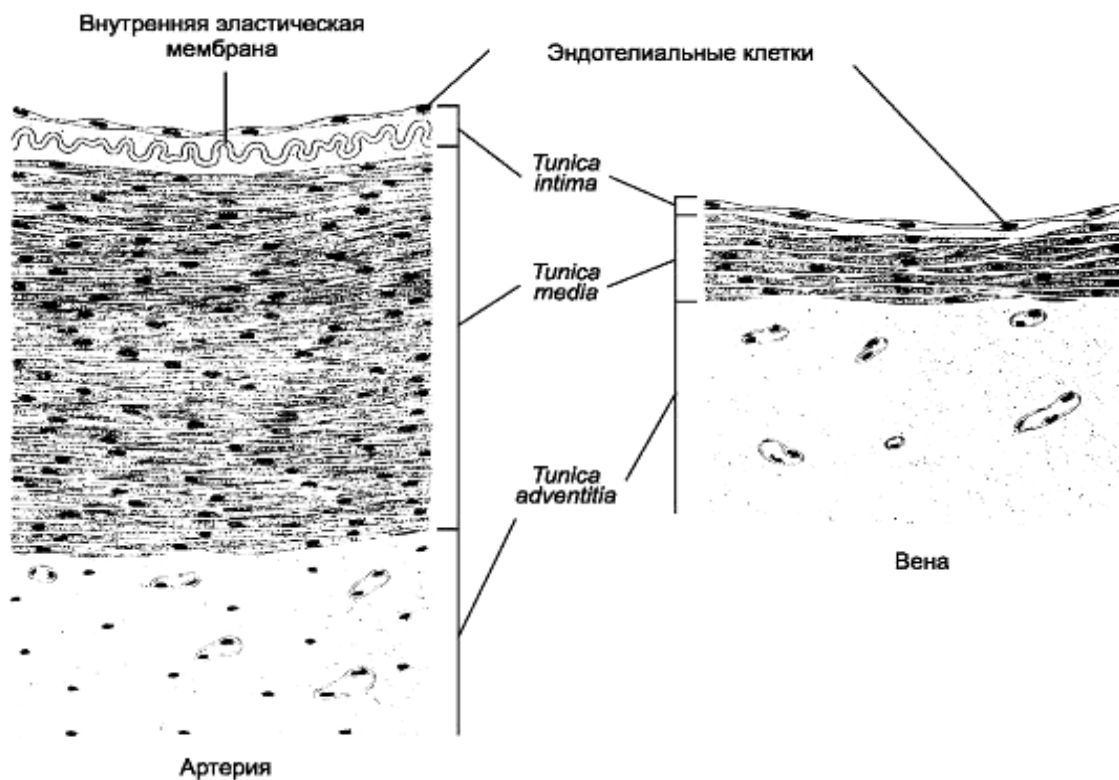
Вены *со средним развитием мышечных элементов* (плечевая вена) во внутренней оболочке содержат короткие эндотелиальные клетки, подэндотелиальный слой, а также формируют дубликатуры с хорошо выраженными эластическими волокнами и продольно расположенными гладкими миоцитами (клапаны). На границе между внутренней и средней оболочками лежит сеть эластических волокон, которые связывают среднюю и наружную оболочки и составляют единый каркас. Средняя оболочка образована спирально лежащими гладкими миоцитами и эластическими волокнами. Наружная оболочка в 2-3 раза толще, чем у артерии, и она состоит из продольно лежащих пучков гладких миоцитов и компонентов рыхлой волокнистой неоформленной соединительной ткани.

Вены *с сильным развитием мышечных элементов* (бедренная вена) имеют хорошо развитые пучки гладких мышечных клеток во всех оболочках. Во внутренней и наружной оболочках миоциты имеют продольное направление, а в средней – циркулярное. К таким венам относятся крупные вены нижней половины туловища и нижних конечностей. Внутренняя оболочка бедренной вены принимает участие в образовании клапанов и образована эндотелием и подэндотелиальным слоем с пучками гладких мышечных клеток. Средняя оболочка содержит пучки гладких мышечных клеток, окруженных коллагеновыми и эластическими волокнами. Наружная оболочка образована рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью, в ней располагаются гладкие миоциты, сосуды сосудов и нервные волокна.

Отличия вен от артерий

1. Стенка вены тоньше, чем одноименной артерии (рис. 5).

2. Эластический каркас в вене менее выражен, эластические мембраны отсутствуют или слабо выражены. Мышечные элементы в венах располагаются пучками, разделенными соединительнотканными прослойками.
3. Вены снабжены клапанами.
4. В венах мышечные элементы в средней оболочке развиты слабее, чем в артериях.
5. В отличие от артерий в стенке вен обычно присутствуют лимфатические капилляры.
6. Самая толстая оболочка в стенке вены – наружная, в стенке артерии – средняя.



*Рис. 5. Строение артерии и вены мышечного типа
(по Бойчук Н.В., Исламову Р.Р., Кузнецову С.Л. и др.)*

Микроциркуляторное русло

В состав микроциркуляторного русла входят артериолы, капилляры, венулы и артериоловенулярные анастомозы, регулирующие кровенаполнение органов, выполняющие транскapиллярный обмен и обеспечивающие дренажно-депонирующую функцию (рис. 6).

Артериолы регулируют приток крови к органам. Их диаметр 50-100 мкм, с одной стороны они связаны с артериями, а с другой переходят в капилляры. Стенка артериолы, так же как и стенка артерий имеет 3 оболочки, которые очень истончены. Внутренняя оболочка образована эндотелием, подэндотелиальным слоем и внутренней эластической мембраной. Базальная мембрана эндотелия и внутренняя эластическая мембрана содержат перфорации, облегчающие контакт эндотелиоцитов с гладкими миоцитами средней оболочки, которые располагаются спиралевидно в 1-2 слоя. Получив информацию от эндотелиоцитов, гладкомышечные клетки регулируют приток крови к органам в ответ на нервные (симпатические и парасимпатические) и эндокринные (адреналин, ангиотензин, гистамин и др.) сигналы. Наружная оболочка образована рыхлой волокнистой соединительной тканью.

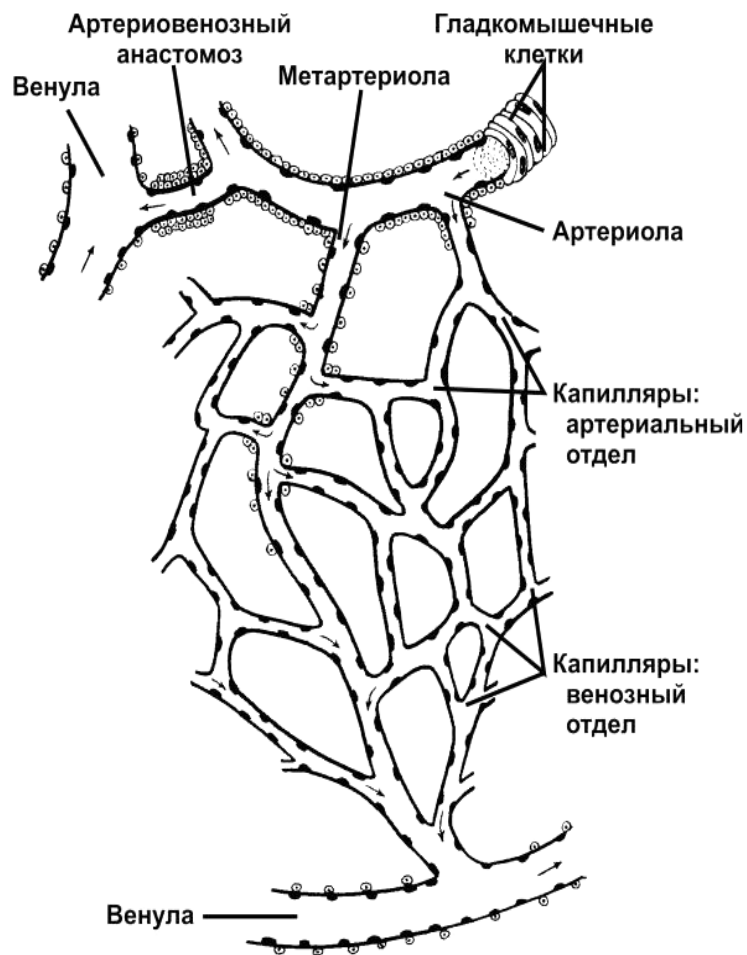


Рис. 6. Микроциркуляторное русло (по Бойчук Н.В., Исламову Р.Р., Кузнецову С.Л. и др.)

В отличие от мелкой артерии в артериоле каждая оболочка представлена моноцеллюлярным слоем (средняя оболочка – одним сплошным слоем гладких миоцитов). **Прекапиллярные артериолы** (диаметром около 15 мкм), отходят от артериол и переходят в гемокапилляры. Их стенка состоит из **эндотелия**, лежащего на базальной мембране, **гладкомышечных клеток**, расположенных поодиночке и на **наружных адвентициальных клеток**.

В месте перехода

в капилляр находится скопление гладких миоцитов, образующих сфинктер. В этой области гладкие миоциты формируют несколько циркулярных слоев.

Капилляры

Капилляры – это кровеносные сосуды, в стенке которых различают три слоя. *Внутренний слой* представлен эндотелием, *средний* – перицитами (**клетки Руже**), заключенными в базальную мембрану, а *наружный слой* состоит из адвентициальных клеток и тонких ретикулярных волокон. Кровеносные капилляры осуществляют обмен между кровью и тканями или кровью и воздухом. Венозная часть капилляров обычно шире артериального в 1,5-2 раза.

Эндотелиальные клетки имеют вытянутую форму и длину от 5 до 175 мкм.

Ядросодержащие части эндотелиоцитов располагаются в шахматном порядке (I тип) или напротив друг друга (II тип). Между собой они соединяются плотными и щелевидными контактами. Клетки лежат на базальной мембране и участвуют в транспорте веществ и метаболитов, поэтому цито-плазма содержит многочисленные пиноцитозные пузырьки. Поверхность клеток, контактирующая с током крови, покрыта слоем гликопротеидов, кроме этого, на поверхности эндотелия находятся микроворсинки, а в венозных отделах капилляров – клапаны. В околоядерной зоне клетки расположены органеллы.

Эндотелиоциты синтезируют и выделяют факторы, активирующие систему свертывания крови (тромбопластин, тромбосан) и антикоагулянты (простациклин). Эндотелий участвует в образовании базальной мембраны, которая имеет вид пористой, полупроницаемой пластины (толщиной 30-35 нм), в состав неё входят коллаген IV и V типов, гликопротеины, фибронектин, ламинин и протеоглики. Базальная мембрана выполняет опорную, разграничительную и барьерную функции.

Между эндотелиальными клетками и перицитами базальная мембрана истончается и прерывается, поэтому в этом месте происходит передача веществ от одной клетки другой. Перициты имеют крупное ядро, богатое гетерохроматином, мало органелл, отростчатую форму и располагаются в расщеплениях базальной мембраны. Перициты взаимодействуют с эндотелиальными клет-

ками через щелевые и адгезионные контакты, а также путём паракринной регуляции. Нарушение взаимодействий между эндотелиальной клеткой и перицитом (например, гибель перицитов) может привести к развитию различных патологических состояний: диабетической ретинопатии, эктопической кальцификации тканей, инсульту, кровоточивости, расширению просвета сосудов, отёкам, опухолевому росту.

Наружный слой капилляров образован веретеновидными адвентициальными клетками и тонкими коллагеновыми волокнами. Адвентициальные клетки являются камбиальными полипотентными предшественниками фибробластов, остеобластов и адипоцитов.

В разных органах количество капилляров неодинаково: так, в 1 мм^3 мышцы человека находится от 1400 до 2000 капилляров, а в коже – 40. В состоянии покоя около 50 % капилляров в тканях не функционируют, а их просвет заполнен плазмой. Давление внутри капилляров 20-30 мм рт.ст., скорость движения крови – 0,5 мм/с.

В стенке кровеносного капилляра лежат три вида клеток, и только эндотелиоциты образуют сплошной слой. Следовательно, проницаемость капилляра зависит только от строения эндотелия и базальной мембраны. Эти два признака лежат в основе классификации капилляров: *соматические* (или обычные), *фенестрированные* (висцеральные) и *перфорированные* (рис. 7).

Соматический тип капилляров имеет непрерывный эндотелиальный слой и базальную мембрану (в сердечной и скелетной мышцах, в легких, ЦНС и других органах).

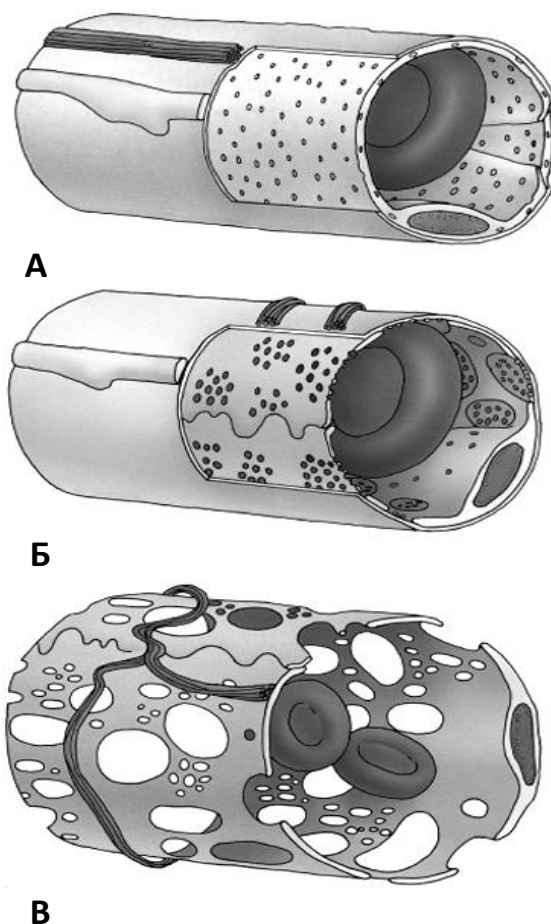


Рис. 7. Типы кровеносных капилляров: А – со сплошной (непрерывной) стенкой, Б – фенестрированный, В – перфорированный (no Gartner L.P., Hiatt J.M.)

Фенестрированные капилляры имеют поры в эндотелиоцитах, но базальная мембрана целостная (в эндокринных органах, в собственной пластинке слизистой оболочки гонкой кишки, в бурой жировой ткани, в почке).

Перфорированные капилляры имеют отверстия в эндотелии и базальной мембране (в органах кроветворения и печени).

Венулы

Венулы выполняют дренажную и депонирующую функции и делятся на *посткапиллярные*, *собирательные* и *мышечные*. В собирательных венулах (30-50 мкм) появляются единичные мышечные клетки. Мышечные венулы (50-100 мкм) содержат в средней оболочке один-два слоя гладких миоцитов.

В составе микроциркуляторного русла существуют также *артериоло-венулярные анастомозы*, или соустья, обеспечивающие прямой (в обход капилляров) переход крови из артериол в венулы. Путь кровотока через анастомозы короче транскapиллярного, поэтому анастомозы называют *шунтами*. Диаметр анастомозов – 30-500 мкм, длина – до 4 мм, скорость кровотока вы-

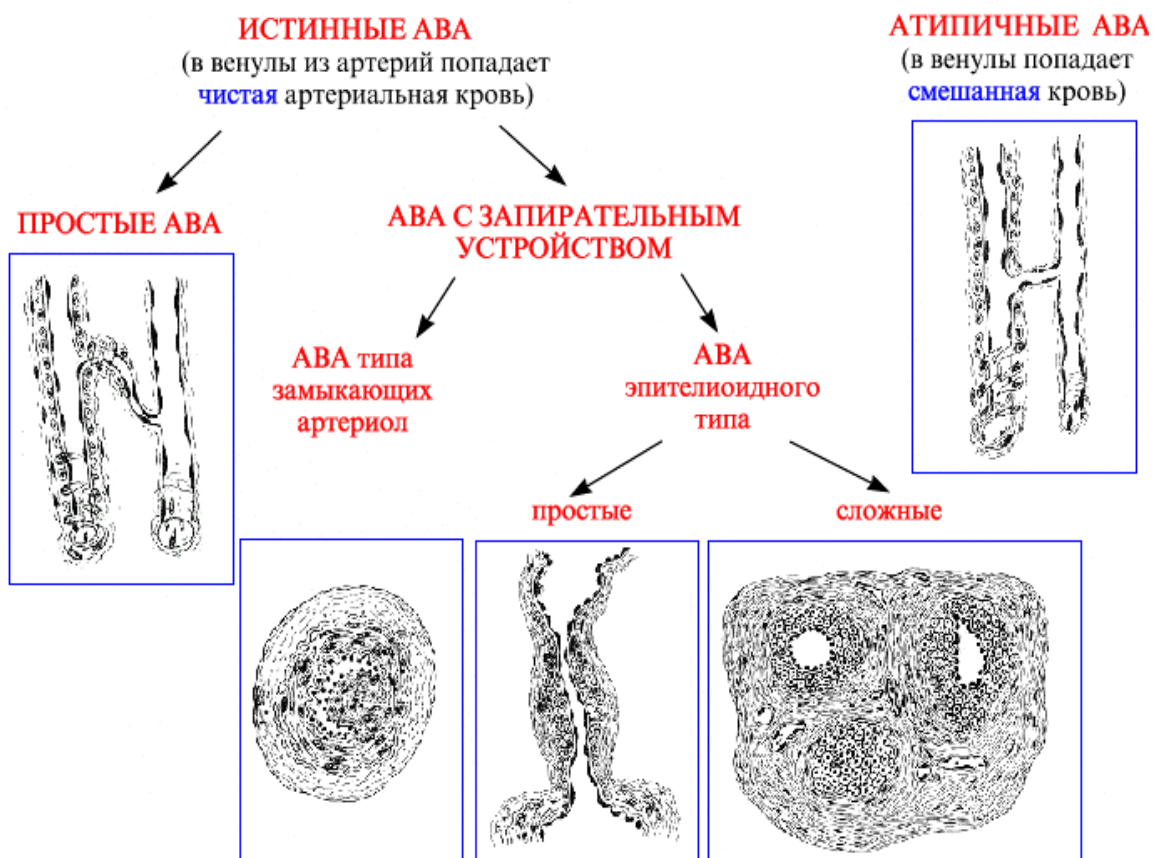


Рис. 8. Виды артериоло-венулярных анастомозов
(по Кузнецову С.Л., Мушкамбарову Н.Н.)

сокая. Различают: 1) *истинные анастомозы* (шунты), по которым сбрасывается чисто артериальная кровь, 2) *атипичные анастомозы* (полушунты) (рис. 8).

Характеристика разных типов артериоло-венулярных анастомозов

- **Простые артериоло-венулярные анастомозы** – артериола непосредственно переходит в венулу, минуя капилляр. Кровоток в таких анастомозах регулируется гладкими миоцитами артериолы.
- **Артериоло-венулярные анастомозы типа замыкающих артериол.** В подэндотелиальном слое артериолы располагаются ва-лики, образованные продольно расположенными *миоцитами*. При их сокращении анастомоз закрывается.
- **Артериоло-венулярные анастомозы эпителиоидного типа (простые).** В средней оболочке анастомоза гладкие мышечные клетки частично заменяются овальными светлыми клетками, похожими на эпителиальные (*эпителиоидные миоциты* или *Е-клетки*).
- **Сложные анастомозы эпителиоидного типа.** Артериола и венула связаны сразу несколькими анастомозами эпителиоидного типа, которые заключены в единую соединительнотканную капсулу.
- **Атипичные артериоло-венулярные анастомозы (полушунты).** Между артериолой и венулой располагается короткий сосуд *капиллярного типа*. Поэтому в венулы попадает смешанная кровь.

Васкуляризация кровеносных сосудов

Крупные и средние кровеносные сосуды имеют собственные сосуды для питания средней и наружной оболочек, а внутренняя оболочка получает питательные вещества из крови, протекающей внутри сосуда. В венах сосуды сосудов снабжают артериальной кровью все три оболочки.

Сердце

Закладка сердца начинается на 3-й неделе внутриутробного развития. Из мезенхимы, лежащей между энтодермой и висцеральным листком спланхнотома (латеральной мезодермы), обо-

соблаются две эндокардиальные трубки, выстланные изнутри эндотелием. В висцеральном листке спланхнотома над трубками образуются утолщения – *миоэпикардиальные пластинки*. По мере смыкания кишечной трубки оба зачатка сближаются и срастаются. Общая закладка сердца выглядит как двуслойная трубка. Внутренняя оболочка сердца (эндокард) развивается из эндокардиальных трубок, а средняя и наружная (миокард и эпикард) из миоэпикардиальных пластинок.

Строение стенки сердца

Сердце имеет три оболочки: эндокард, миокард, эпикард. Строение эндокарда похоже на строение стенки артерии. Он представлен:

- 1) эндотелием – слоем плоских полигональной формы клеток;
- 2) подэндотелиальным слоем – рыхлая соединительная ткань;
- 3) мышечно-эластическим слоем;
- 4) наружным соединительнотканым слоем.

Миокард образован поперечно-полосатой сердечной мышечной тканью. Кардиомиоциты делят на рабочие, проводящие, секреторные. **Рабочие (типичные) кардиомиоциты** при помощи межклеточных контактов – *вставочных дисков* – объединены в так называемые сердечные мышечные волокна (функциональный синцитий).

В состав вставочных дисков входят межклеточные контакты трёх видов:

- *интердигитации* – пальцевидные впячивания клеток друг в друга;
- *десмосомы* – сцепляющие контакты;
- *нексусы* – связывают содержимое клеток гидрофильными каналами.

Кардиомиоциты имеют следующие основные отличия от скелетной мышечной ткани:

- 1) клеточное строение;
- 2) наличие вставочных дисков;
- 3) ядра лежат в центре клеток;
- 4) наличие анастомозов.

Сократительный кардиомиоцит представляет собой вытянутую клетку 50-120 мкм в длину, шириной 15-20 мкм, в центре которой лежит одно ядро. По периферии от него располагаются миофибриллы и митохондрии, а у полюсов сосредоточены

органеллы общего значения. В цитоплазме также имеются включения гликогена, липидов и миоглобина. Саркоплазматическая сеть, охватывающая миофибриллы, представлена расширенными анастомозирующими канальцами. От поверхности плазмолеммы вглубь кардиомиоцита направлены Т-трубочки, находящиеся на уровне Z-линии, контактирующие с мембранами эндоплазматической сети и формирующие *триады* или *диады* (рис. 9). Механизм сокращения в кардиомиоцитах практически не отличается от такового в скелетных мышечных волокнах. Кардиомиоцит снаружи покрыт базальной мембраной.

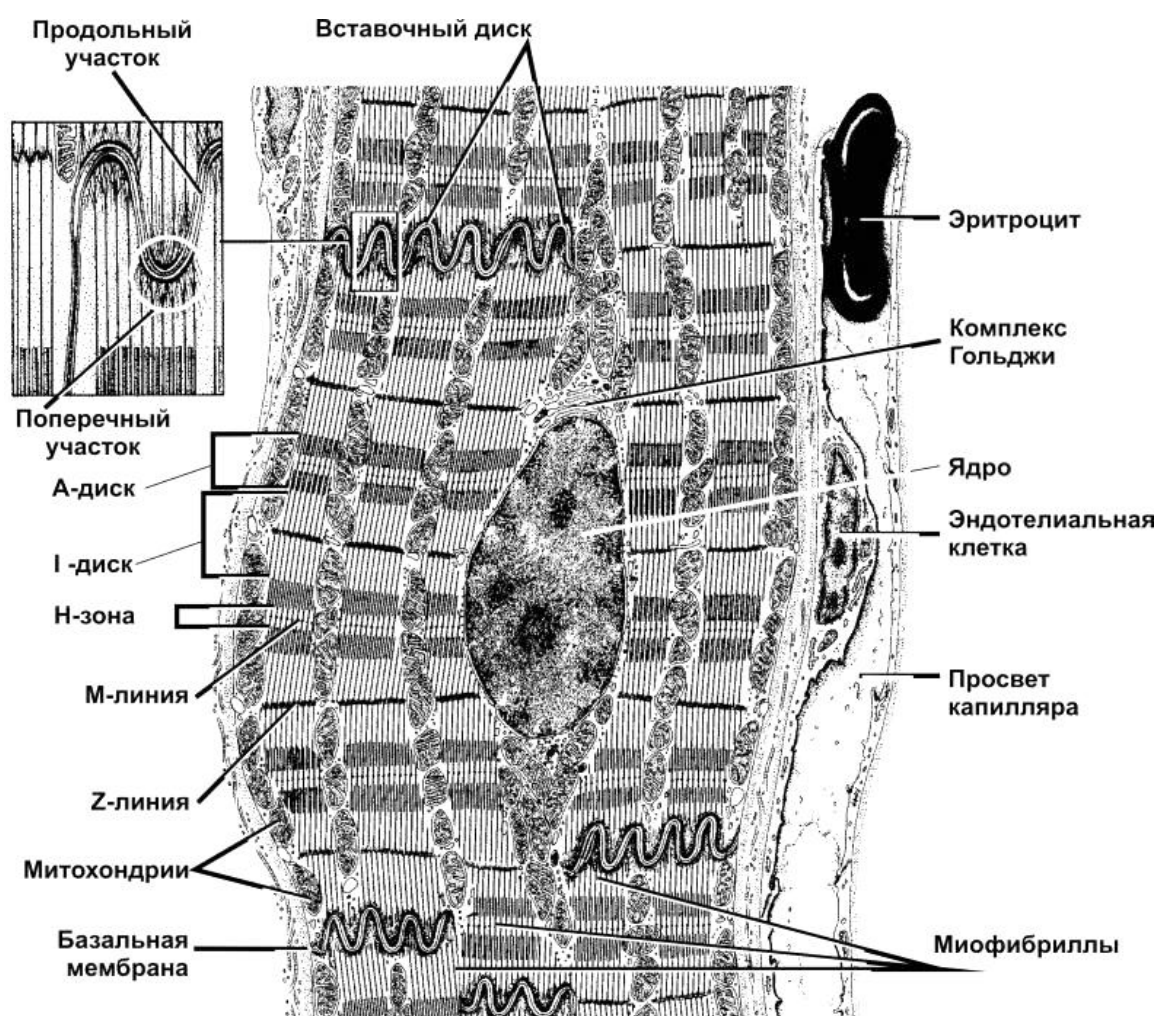


Рис. 9. Рабочий кардиомиоцит
(по Бойчук Н.В., Исламову Р.Р., Кузнецову С.Л. и др.)

Атипичные кардиомиоциты образуют проводящую систему сердца, которая включает в себя синусный (или синусно-

предсердный) узел, расположенный в правом предсердии, от него отходит *пучок Кис-Фляка*, соединяющий синусный узел с предсердно-желудочковым узлом (*узел Ашоффа-Тавары*). От последнего в межжелудочковую перегородку отходит *пучок Гиса*, который делится на две ножки – правую и левую. Этот пучок связывает между собой желудочки. Ветви ножек пучка Гиса представляют собой *волокна Пуркинье*. Клетки водители ритма (*пейсмейкеры*) располагаются в синусном узле и обладают способностью к спонтанной деполяризации плазматической мембраны. Они генерируют импульсы с частотой 60-90 в минуту.

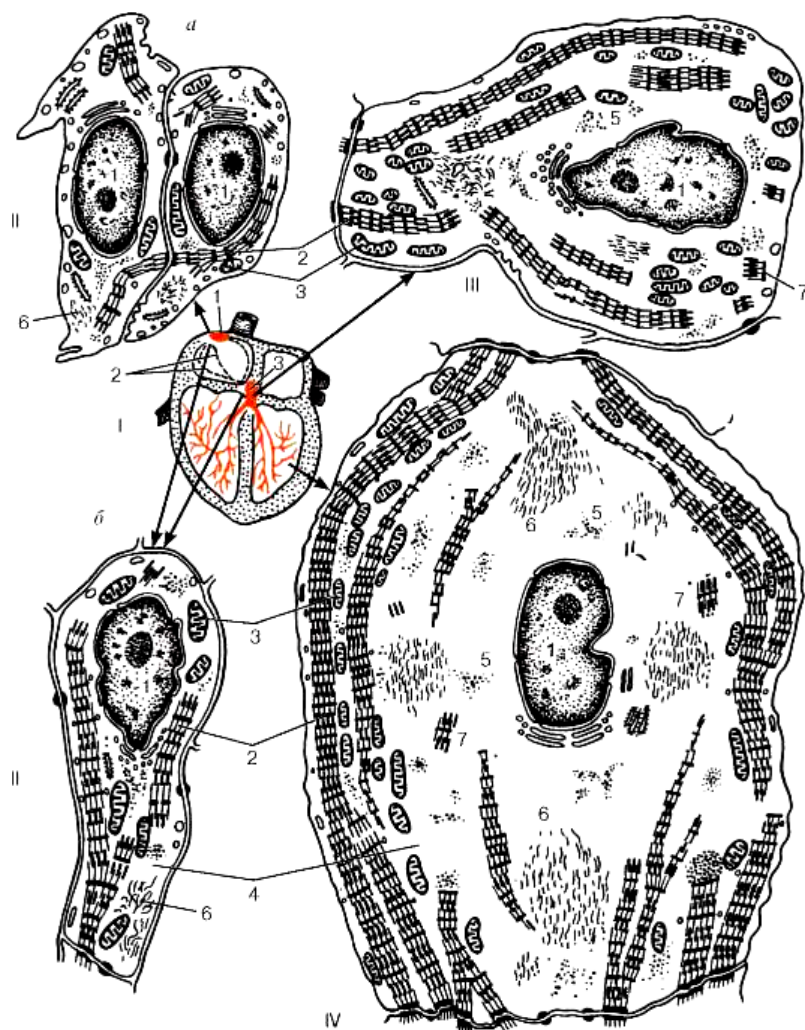


Рис. 10. Кардиомиоциты проводящей системы сердца. I – схема расположения элементов проводящей системы сердца; II – кардиомиоциты синусного и предсердно-желудочкового узлов: а – Р-клетки; б – переходные клетки; III – кардиомиоцит из пучка Гиса; IV – кардиомиоцит из ножек пучка Гиса (волокна Пуркинье): 1 – ядра; 2 – миофибриллы; 3 – митохондрии; 4 – саркоплазма; 5 – глыбки гликогена; 6 – промежуточные филаменты; 7 – миофиламентные комплексы (по Афанасьеву Ю.И.)

При достижении порогового уровня возникает потенциал действия, который распространяется по электрическим синапсам волокон проводящей системы сердца и достигает рабочих кардиомиоцитов.

В синусно-предсердном узле плотность нервных элементов (нейронов и двигательных нервных окончаний) в 5 раз повышена по сравнению с рабочим миокар-

дом. При патологии синусно-предсердного узла его функция переходит к предсердно-желудочковому узлу (частота генерации импульсов – 40-50 в мин). Частота генерации импульсов в кардиомиоцитах пучка Гиса равна 30-40 в мин, а в волокнах Пуркинье – 20-30 в мин.

Атипичные миоциты практически не способны к сокращениям из-за очень низкого содержания в них миофибрилл, митохондрий, Т- и L-систем. Энергию они получают, главным образом, путём анаэробного распада гликогена до лактата. В то же время они имеют повышенную возбудимость, чему способствует низкое содержание ионов K^+ и высокое содержание свободных ионов Ca^{2+} . По выраженности указанных свойств различают три вида атипичных кардиомиоцитов (рис. 10).

1. Р-клетки (пейсмеккерные клетки). Эти клетки преобладают в синусном узле. Они небольших размеров, полигональной формы. Т-системы не имеют совсем, миофибрилл содержат мало.

2. Переходные клетки. Составляют основу предсердно-желудочкового узла. По структуре занимают промежуточное положение между типичными (сократительными) и атипичными кардиомиоцитами (почему и называются переходными). Имеют цилиндрическую форму, содержат короткие Т-трубочки и довольно многочисленные миофибриллы.

3. Клетки пучков Кис-Фляка, Гиса. Эти клетки, образуя пучки, часто располагаются под эндокардом и обычно обозначаются как *волокна* или *клетки Пуркинье*. Их отличительными чертами, по сравнению с сократительными кардиомиоцитами, являются более крупные размеры. Они более светлые (при окраске гематоксилином и эозином) и не имеют поперечной исчерченности, по форме клетки овальные (а не цилиндрические). Немногочисленные миофибриллы ориентированы в различных направлениях. Имеется много гранул гликогена, саркоплазматический ретикулум и Т-трубочки выражены лучше, чем в других атипичных клетках.

Щелевые контакты занимают значительную площадь контактирующих клеток, что обеспечивает высокую скорость проведения импульса.

Секреторные кардиомиоциты и эндокринная функция сердца

В части кардиомиоцитов предсердий (особенно правого) лежат клетки, которые имеют *отростчатую форму*. Они хуже приспособлены к сократительной деятельности: содержат меньше миофибрилл, митохондрий и элементов саркоплазматической сети, а Т-трубочки развиты слабо. У полюсов ядер в них хорошо выражены комплекс Гольджи и секреторные гранулы, которые содержат гормон, регулирующий артериальное давление (*атриопептин*, или *натрийуретический фактор*). Секреция гормона усиливается в ответ на увеличение объёма циркулирующей крови или повышение венозного давления в предсердиях.

Эффекты гормона

1. Увеличивает клубочковую фильтрацию (вазоконстрикция приносящих артериол), снижает реабсорбцию натрия → натрийурез (увеличение экскреции натрия в большом количестве разведённой мочи).
2. Снижает секрецию антидиуретического гормона (вазопрессина) в нейрогипофизе.
3. Угнетает синтез альдостерона клетками клубочковой зоны коры надпочечников.
4. Ингибирует секрецию ренина юкстагломерулярными клетками нефрона.
5. Вызывает вазодилатацию периферических сосудов и сосудов почки.

Эпикард – наружная оболочка сердца, висцеральный листок серозной оболочки. Он представлен мезотелием и соединительнотканным слоем.

Перикард содержит до 50 мл жидкости. Париетальный листок – соединительнотканная мембрана, прикреплённая спереди к грудины, сзади к позвоночнику, снизу к диафрагме. Висцеральный листок – эпикард.

Иннервация миокарда

Работу сердца контролируют сердечные центры продолговатого мозга и моста через парасимпатические и симпатические волокна, влияющие на частоту сокращений (*хронотропное действие*), силу сокращений (*инотропное действие*) и скорость

предсердно-желудочкового проведения (*дромотропное действие*). Терминальные отделы аксонов вблизи кардиомиоцитов имеют варикозные расширения (варикозности), регулярно расположенные по длине аксона на расстоянии 5-15 мкм друг от друга. Вегетативные нейроны не образуют нервно-мышечных синапсов, характерных для скелетной мышцы. Варикозности содержат нейромедиаторы, откуда и происходит их секреция. Расстояние от варикозностей до кардиомиоцитов в среднем составляет около 1 мкм.

Возрастные изменения

После рождения увеличивается толщина всех оболочек артерий и вен. Нарастает толщина подэндотелиального слоя, толщина и количество мышечных клеток, а также коллагеновых и эластических волокон. У новорожденных в артериях (сонная, бедренная) могут отсутствовать эластические мембраны, которые появляются в первые два или последующие годы. Клапаны в венах появляются задолго до рождения (у 3-4-месячных плодов).

В раннем детском возрасте разница между калибром основного ствола сосудов и его ветвей невелика (печень, селезенка, легкие). Диаметр вены сначала равен сопутствующей артерии, затем увеличивается и превышает диаметр артерии. В сердце новорожденных слабо развиты эластические волокна эндокарда, мышечный слой в нем дифференцируется к 5-6 годам.

Миокард развивается медленно (его дефинитивная дифференцировка завершается в период с 2 до 10 лет): нарастает диаметр мышечных волокон, объем ядер, количество соединительной ткани. Вставочные пластинки появляются в эмбриогенезе.

С возрастом происходит уплотнение стенки сосуда за счет разрастания соединительной ткани, утолщение коллагеновых волокон, истончение и расщепление внутренней эластической мембраны, атрофия мышечных клеток средней оболочки, зернистый распад и фрагментация эластических волокон, известковые и липидные отложения во внутренней и средней оболочках, возникновение продольно лежащих пучков гладких миоцитов. Сосуды умеренно спазмируются, после 70 лет их просвет расширяется.

ОПИСАНИЕ МИКРОПРЕПАРАТОВ

1. Тотальный препарат мягкой мозговой оболочки. Окраска гематоксилином и эозином (Приложение 1, рис. 1). На препарате артериола отличается от венулы наличием в средней оболочке одного слоя гладких миоцитов, расположенных циркулярно. В мелких венах и венулах поперечных ядер нет, так как они относятся к сосудам безмышечного типа. Капилляры, так же как и венулы – это сосуды безмышечного типа, но в просвете капилляров можно различить лишь один ряд эритроцитов, тогда как в венулах обнаруживается от 2-х до 6-8 рядов эритроцитов.

Зарисовать на большом увеличении артериолы, венулы и капилляры.

2. Артерия мышечного типа и бедренная вена. Окраска гематоксилином и эозином (Приложение 1, рис. 2-3). На препарате артерии обычно идут рядом с венами и нервами, образуя с ними сосудисто-нервный пучок. Артерия относится к артериям мышечного типа, а её стенка построена из трех оболочек. Её внутренняя эластическая мембрана представляет собой извитую блестящую светлую линию, располагающуюся на границе внутренней и средней оболочек. Подэндотелиальный слой выражен слабо. Ядра эндотелиальных клеток синего цвета выступают в просвет артерии. В средней оболочке видны пучки циркуляторно расположенных гладких мышечных клеток. Тёмно-синие ядра их направлены поперек продольной оси сосуда. В наружной оболочке артерии видна рыхлая волокнистая неоформленная соединительная ткань, имеющая светло-розовый цвет. Между средней и наружной оболочками сосуда находится наружная эластическая мембрана, которая расслоена на отдельные фрагменты. Рядом с артерией лежит вена, её внутренняя оболочка состоит из эндотелия и внутренней эластической мембраны. Средняя оболочка значительно тоньше, чем у сопровождающей артерии. Она состоит из циркулярно расположенных гладкомышечных клеток, между которыми располагаются коллагеновые и эластические волокна. Наружная оболочка вены по толщине превосходит остальные оболочки. Она состоит из соединительной ткани с большим количеством коллагеновых волокон.

Зарисовать на большом увеличении эндотелий, подэндотелиальный слой, внутреннюю и наружную эластические мембраны артерии. В вене зарисовать эндотелий и гладкие миоциты.

3. Артерия эластического типа (аорта). Окраска орсеином (Приложение 1, рис. 4). Во всех оболочках видны эластические элементы красно-коричневого цвета, имеющие характер волнообразных линий. Внутренняя и наружная оболочки аорты содержат тонкие эластические волокна. Средняя оболочка является наиболее развитой, она состоит из многочисленных более толстых, интенсивно окрашенных эластических мембран окончательного типа.

Зарисовать на малом увеличении внутреннюю, среднюю и наружную оболочки. Во внутренней и наружной оболочках зарисовать и обозначить эластические волокна, в средней – окончательные эластические мембраны.

4. Проводящие мышечные волокна Пуркинье. Окраска гематоксилином и эозином (Приложение 1, рис. 5). Эндокард является наиболее тонкой оболочкой сердца, миокард – самая толстая оболочка стенки сердца, представленная исчерченной мышечной тканью, имеющей клеточное строение. Эндотелий выступает в просвет камер сердца, под ним видны прослойки рыхлой соединительной ткани подэндотелиального слоя. Несколько глубже располагается тонкая полоска ярко-розового цвета – мышечно-эластический слой. За ним следует наружный соединительнотканый слой, заполненный скоплениями атипичных кардиомиоцитов, которые имеют овальную форму, светло-розовую цитоплазму и крупные ядра, лежащие чаще эксцентрично. Типичные кардиомиоциты обладают оксифильной цитоплазмой с поперечной исчерченностью, их ядра обычно располагаются в центре клеток. Вокруг кардиомиоцитов видны капилляры.

Зарисовать на малом увеличении эндокард и миокард. На большом увеличении в эндокарде зарисовать эндотелий, подэндотелиальный слой, мышечно-эластический слой, наружный соединительнотканый слой, в котором находятся атипичные миоциты; в миокарде: кардиомициты, капилляры между ними.

5. Миокард. Окраска железным гематоксилином (Приложение 1, рис. 6). Для изучения необходимо выбрать участок препарата, имеющий более светлую серовато-голубую окраску. Типичные кардиомиоциты в продольном разрезе обладают прямоугольной формой, овальные ядра, располагаются в центре клеток. Вставочные диски имеют вид темных полосок, расположенных перпендикулярно длинной оси клеток. Миофибриллы создают попереч-

ную исчерченность в цитоплазме кардиомиоцитов. Между типичными мышечными клетками располагаются светлые прослойки рыхлой волокнистой неоформленной соединительной ткани с кровеносными сосудами.

Зарисовать на большом увеличении типичные кардиомиоциты, их ядра, вставочные диски, миофибриллы, прослойки рыхлой соединительной ткани с кровеносными сосудами.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

1. Назовите источники и этапы развития кровеносных сосудов.
2. Назовите источники и стадии развития сердца.
3. Опишите общий план строения стенки кровеносных сосудов.
4. Назовите классификационные признаки артерий и вен, перечислите их основные типы и приведите примеры.
5. Опишите микроскопическое строение внутренней оболочки стенки кровеносных сосудов.
6. Назовите особенности строения средней оболочки стенки артерий различного типа.
7. Дайте понятие о системе микроциркуляции и назовите ее отделы.
8. Перечислите сосуды микроциркуляторного русла.
9. Опишите гистологическое строение артериол и прекапилляров.
10. Приведите классификации капилляров по строению, по функции и по органной локализации.
11. Опишите особенности строения капилляров различного типа.
12. Опишите строение лимфатических капилляров в сравнении с кровеносными.
13. Приведите классификацию, опишите строение и функциональные особенности артерио-венозных (артериоло-веноулярных) анастомозов.
14. Перечислите оболочки стенки сердца.
15. Опишите строение слоев эндокарда в сопоставлении с оболочками стенки кровеносных сосудов.
16. Назовите типы кардиомиоцитов и опишите их структурные, функциональные и метаболические особенности.

17. Укажите локализацию структур проводящей системы сердца и опишите особенности их клеточного состава.
18. Укажите локализацию и структурные особенности секреторных кардиомиоцитов.
19. Опишите основные возрастные изменения органов сердечно-сосудистой системы.

ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

Выберите один правильный ответ.

1. СТРОЕНИЕ СТЕНКИ КРОВЕНОСНОГО СОСУДА ЗАВИСИТ
 - 1) от направления движения крови
 - 2) от скорости кровотока
 - 3) от обмена веществ
 - 4) от скорости кровотока, давления крови
2. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ВЕН НИЖНЕЙ ПОЛОВИНЫ ТУЛОВИЩА
 - 1) мышечная оболочка слабо развита
 - 2) наличие эластических элементов
 - 3) наличие гладких миоцитов в трех оболочках
 - 4) наличие гладких миоцитов в наружной оболочке
3. НАРУЖНАЯ ОБОЛОЧКА АРТЕРИЙ МЫШЕЧНОГО ТИПА ОБРАЗОВАНА
 - 1) плотной оформленной соединительной тканью
 - 2) рыхлой неоформленной соединительной тканью
 - 3) плотной неоформленной соединительной тканью
 - 4) ретикулярной тканью
4. СОСУД С НАЛИЧИЕМ КЛАПАНОВ – ЭТО
 - 1) артерия мышечного типа
 - 2) капилляр
 - 3) вена
 - 4) атериола
5. ИСТОЧНИКОМ РАЗВИТИЯ МИОКАРДА ЯВЛЯЕТСЯ
 - 1) мезенхима

- 2) миотом
- 3) миоэпикардальные пластинки
- 4) эктодерма

6. МИОКАРД ОБРАЗОВАН

- 1) поперечнополосатой скелетной мышечной тканью
- 2) гладкой мышечной тканью
- 3) миоэпителиальной мышечной тканью
- 4) поперечнополосатой сердечной мышечной тканью

7. ФУНКЦИЯ ТИПИЧНЫХ КАРДИОМИОЦИТОВ

- 1) трофическая
- 2) секреторная
- 3) сократительная
- 4) проводящая

8. СИНУСОИДНЫЕ КАПИЛЛЯРЫ ЛОКАЛИЗУЮТСЯ В

- 1) стенке желудка
- 2) легких
- 3) коже
- 4) селезенке

9. СОСУД, ПОСРЕДСТВОМ КОТОРОГО КРОВЬ ИЗ АРТЕРИАЛЬНОГО РУСЛА ПОПАДАЕТ В ВЕНОЗНОЕ, МИНУЯ КАПИЛЛЯРЫ, НАЗЫВАЕТСЯ

- 1) венула
- 2) синусоидный капилляр
- 3) артериоло-венулярный анастомоз
- 4) чудесная сеть

10. КЛЕТКИ С МНОГОЧИСЛЕННЫМИ МИТОХОНДРИЯМИ, ХОРОШО РАЗВИТЫМИ МИОФИБРИЛЛАМИ, ВСТАВОЧНЫМИ ДИСКАМИ – ЭТО

- 1) атипичные кардиомиоциты
- 2) типичные кардиомиоциты
- 3) секреторные кардиомиоциты

СИТУАЦИОННЫЕ ЗАДАЧИ

Задача № 1. На препарате хорошо видна густая сеть капилляров, расположенных между двумя артериолами.

1. *Дайте название этой структуре.*
2. *В каком органе можно обнаружить эту сеть?*

Задача № 2. Известно, что И.М. Сеченов образно называл артериолы «кранами кровеносной системы организма».

Какие гистологические функциональные особенности артериол явились поводом для такого сравнения?

Задача № 3. При изучении препарата в поле зрения светового микроскопа видны артерия мышечного типа и одноименная вена, окрашенные орсеином.

1. *Какие структурные элементы сосудов будут окрашены этим красителем?*
2. *По каким признакам можно определить артерию?*

Задача № 4. Стенки артерий и вен состоят из трех оболочек. При описании одной из оболочек было указано, что она содержит «сосуды сосудов».

Какая эта оболочка?

Задача № 5. На препарате видны микроскопические сосуды, по которым кровь, минуя капилляры, изливается из артериол в венулы.

Как называются эти сосуды?

Задача № 6. В стенке сердца различают несколько оболочек.

Какая из оболочек сердца по гистогенезу и тканевому составу сходна со стенкой сосуда?

Задача № 7. В сосудах и сердце мышечная оболочка имеет клеточное строение.

1. *Каким видом мышечной ткани она представлена?*
2. *Каков источник происхождения?*

Задача № 8. На препарате показан кровеносный сосуд, внутренняя оболочка которого образует клапаны.

1. *Какие сосуды имеют клапаны?*
2. *Какими гистологическими структурами они образованы?*

Задача № 9. На медицинскую экспертизу представлены два препарата исчерченной мышечной ткани. На одном видны симпластические структуры, где по периферии располагаются ядра, на другом – клеточные, ядра располагаются в центре.

Какой из препаратов относится к сердечной мышечной ткани?

Задача № 10. При изучении ультраструктуры кардиомиоцитов обнаружили хорошо развитые миофибриллы с темными и светлыми дисками, многочисленные митохондрии и вставочные диски.

К какому типу кардиомиоцитов относят эти клетки?

Тема 2. ОРГАНЫ КРОВЕТВОРЕНИЯ И ИМУННОЙ ЗАЩИТЫ

ЦЕЛЬ ЗАНЯТИЯ: изучить кроветворную систему, её основные органы – костный мозг, тимус, лимфатические узлы и селезенку, их строение, функции, развитие и возрастные особенности. Отработать основные положения теоретического блока, а также практические навыки идентификации и «чтения» изучаемых структур на гистологических препаратах, таблицах, зарисовывать в альбом и использовать полученные знания при решении ситуационных задач.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПОДГОТОВКИ

1. Классификация и морфофункциональная характеристика органов кроветворения и иммунной защиты.
2. Понятие о центральных и периферических кроветворных органах, их антиген-зависимой дифференцировке.
3. Красный костный мозг: развитие, строение и функции, особенности распределения гемопоэтических клеток.
4. Строение и функции стромы и клеток микроокружения красного костного мозга.
5. Развитие тимуса.
6. Особенности строения и функций коркового и мозгового вещества. Понятие о гематотимусном барьере.
7. Особенности кровоснабжения тимуса, коркового и мозгового вещества.
8. Развитие и строение лимфатических узлов. Распределение лимфоцитов по зонам лимфоузла, функциональное значение зон.
9. Структурные образования в лимфатическом узле для движения лимфы.
10. Развитие и строение селезенки, функциональные и структурные отличия белой и красной пульпы.
11. Особенности кровообращения в селезенке: открытое и закрытое кровообращение, строение и функция сосудов.

ИНФОРМАЦИОННЫЙ БЛОК

Строение кроветворных органов имеет особенности, в них присутствует специализированная ретикулярная соединительная

ткань и развиваются кроветворные клетки, имеются специализированные кровеносные сосуды, *синусоидные капилляры*, или вены.

Выделяют *первичные (центральные)* органы: *костный мозг* и *тимус*, в которых кроветворные клетки образуются впервые и выбрасываются в кровоток. В них лимфоциты проходят *антиген-независимую дифференцировку* (без контакта с антигеном) и заселяют *вторичные (периферические)* органы: *лимфатические узлы* и *селезенку*. В периферических органах лимфоциты образуют определенные зоны, где встречаются с антигенами, под влиянием которых размножаются и дифференцируются.

Костный мозг

Локализуется в губчатой части костей, где формируется миелоидная ткань. Начиная с 5-ой недели эмбриогенеза, костный мозг имеет красный цвет (*красный костный мозг*) за счет образования в нем всех кровяных ростков – эритроидного, гранулоцитарного, мегакариоцитарного, лимфоидного и моноцитарного. Клетки располагаются островками, на периферии активнее происходит размножение молодых клеток первых трех классов гемопоэза, и они располагаются вблизи эндоста, а в центральной зоне находятся созревающие и зрелые клетки (рис. 11).

С возрастом увеличивается количество адипоцитов (жировых клеток) и костный мозг становится *жёлтым костным мозгом*.

Клетки, не относящиеся к кроветворным, составляют **микроокружение** для развивающихся гемопоэтических клеток. Строму костного мозга образует *ретикулярная ткань*, **ретикулярные клетки** специализируются на 3 типа: *с макрофагической функцией*, *барьерные* и *опорные*, выделяющие интерлейкины, поддерживающие размножение клеток первых трех классов гемопоэза.

Остеогенные клетки эндоста стимулируют пролиферацию и дифференцировку стволовых кроветворных клеток, вырабатывая колониестимулирующие факторы (SCF, GM-CSF). **Макрофаги** расположены в эритробластических островках, их длинные отростки проникают через эндотелий в просвет синусоидного капилляра и поглощают трансферрин. Поверхность отростков усеяна дифференцирующимися клетками эритроидного ряда. **Адипо-**

циты накапливаются с возрастом. **Эндотелий** микрососудов выполняет барьерную функцию и выделяет колониестимулирующие факторы (*КОЕ-Ф*), стимулирующие размножение кроветворных клеток, в основном, гранулоцитов.

Кровоснабжение костного мозга происходит из артерий надкостницы и составляет единую систему с костью. Капилляры

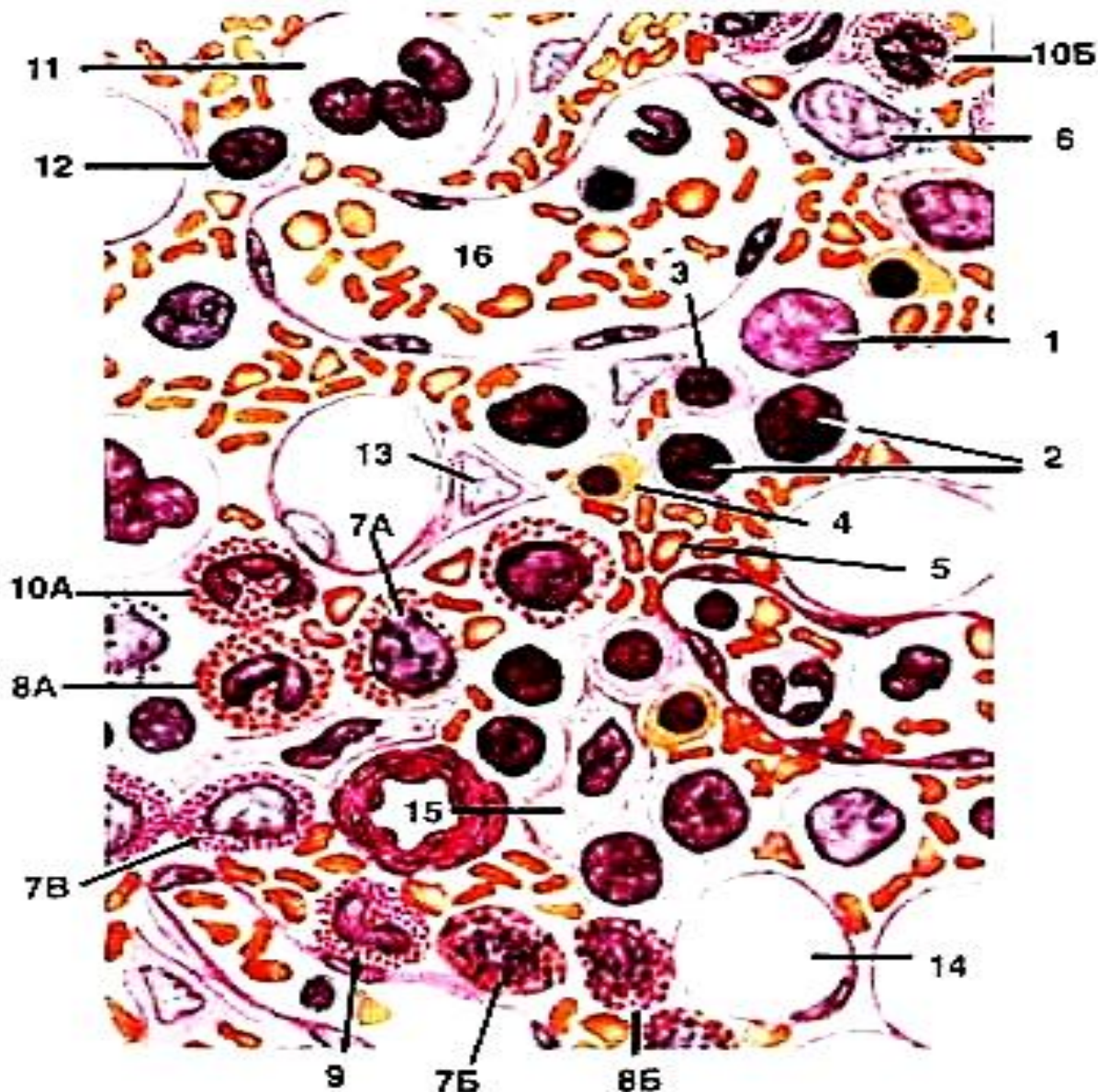


Рис. 11. Срез костного мозга (схема): 1 – эритробласт, 2 – пронормобласты, 3 – базофильный нормобласт, 4 – оксифильный нормобласт, 5 – эритроциты, 6 – промиелоцит, 7А – базофильный миелоцит, 7Б – эозинофильный миелоцит, 7В – нейтрофильный миелоцит, 8А – эозинофильный метамиелоцит, 8Б – базофил, 9 – палочкоядерный нейтрофил, 10А – сегментоядерный нейтрофил, 10Б – эозинофил, 11 – мегакариоцит, 12 – лимфоцит, 13 – ретикулярная клетка, 14 – жировая клетка, 15 – артериола, 16 – синусоидный капилляр (по Афанасьеву Ю.И.)

синусоидного типа с широким просветом и перфорированным эндотелием, окруженные ретикулярными клетками избирательно выпускают из костного мозга в периферический кровоток зрелые клетки (эритроциты, гранулоциты, кровяные пластинки, моноциты и лимфоциты).

Тимус

Развивается из карманов глоточной кишки и относится к бранхиогенной группе желез. Закладки растут из 3-й и 4-й пар жаберных карманов, потом отделяются от них, эпителий разрастается и закладки сливаются, образуя железу. Мезенхима разделяет эпителиальную ткань на доли и неполные дольки, из нее образуется волокнистая соединительная ткань корковых перегородок, сосуды и вырастают нервы.

Клетки-предшественники – *протимоциты* – поступают из костного мозга в плодном периоде, размножаются и заселяют корковое вещество долек, их определяют по наличию рецептора дифференцировки CD₁. Тимоциты (Т-лимфоциты) скапливаются на периферии и образуют корковое вещество, в мозговом веществе их меньше.

Наибольшего объема и функциональной активности железа достигает у детей 7 лет, а после 20 лет начинается инволюция (обратное развитие). Различают инволюцию *возрастную* и *акцидентальную*.

Возрастная инволюция протекает постепенно. Максимального размера тимус достигает к половозрелому возрасту, затем объем долек уменьшается, разрастается соединительная ткань, и появляются адипоциты. В дольках уменьшается число корковых тимоцитов, корковое вещество становится светлым и исчезает граница с мозговым веществом, в котором увеличивается количество и размер телец Гассала.

Акцидентальная инволюция не зависит от возраста и связана со стрессовыми факторами: облучение, голодание, стресс, инфекция, избыток глюкокортикоидных гормонов. Например, у больных находящихся на длительной гормональной терапии кортикостероидами. В этом случае объем долек увеличивается за счет набухания и гипертрофии эпителиальных ретикулярных клеток, количество тимоцитов уменьшается, корковое вещество становится светлым. При этом (если возраст молодой) возрас-

тные изменения в соединительной ткани (разрастание коллагеновых волокон и увеличение количества адипоцитов) отсутствуют.

Строение тимуса. Снаружи железа покрыта капсулой из плотной волокнистой соединительной ткани, тонкие перегородки разделяют железу на доли и неполные дольки. Дольки образованы лимфоидной тканью. В их основе — эпителиоретикулярная ткань, заселенная тимоцитами и макрофагами. В детском возрасте в дольках четко различимы темное *корковое* и светлое *мозговое* вещество (рис. 12).

Тимус **секретирует** ростовые факторы: *тимозин*, *тимулин*, *тимусный гуморальный фактор роста* и *тимопоэтины*, способствующие размножению, дифференцировке протимоцитов и приобретению специфических рецепторов к антигенам (CD₄, CD₈). Дифференцировка тимоцитов происходит без воздействия антигенов (*антигеннезависимая*). При этом путём апоптоза уничтожается до 95 % клеток, имеющих рецепторы к собственным белкам и только 3-5 % зрелых тимоцитов через стенки венул выходят в кровоток и участвуют в иммунных реакциях. Среди эпителиальных клеток стромы различают 6 типов: эпителиоциты I типа образуют субкапсулярную зону, II типа — составляют основу долек и выполняют опорную и барьерную функции, III типа — «клетки-няньки» — обеспечивают дифференцировку тимоцитов, IV типа — опорные клетки мозгового вещества, V типа — клетки эпителиальных мозговых телец, VI типа — барьерные клетки мозгового вещества.

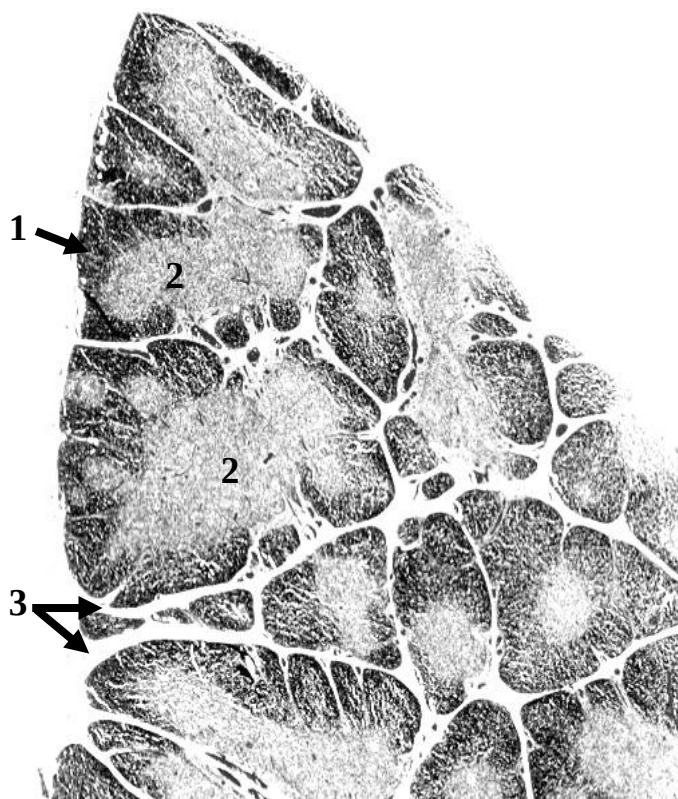


Рис. 12. Тимус: 1 — корковое вещество, 2 — мозговое вещество, 3 — соединительнотканые перегородки (по pinteres.com)

Корковое вещество более темное, в нем содержится больше тимоцитов. В субкапсулярной зоне расположены ретикулярные эпителиоциты I типа и протимоциты. Основу ткани коркового вещества составляют эпителио-ретикулярные клетки II типа – звёздчатой формы клетки с отростками, связанными между собой десмосомами, выполняют опорную функцию. Протимоциты размножаются и дифференцируются в зрелые тимоциты под контролем эпителиальных «клеток-няnek», секретирующих ростовые факторы. Между их отростками располагаются тимоциты на разных стадиях развития, они имеют маркерный рецептор дифференцировки – CD₁. Затем корковые тимоциты поступают в мозговое вещество, где окончательно дифференцируются в зрелые мозговые тимоциты T-CD₄ и T-CD₈. В корковом веществе тимоциты не встречаются с циркулирующими в крови антителами, чему препятствует *гемато-тимусный барьер* между тканью тимуса и капиллярами. Он образован непрерывным эндотелием капилляра, толстой базальной мембраной и специализированными барьерными эпителиальными ретикулярными клетками III типа.

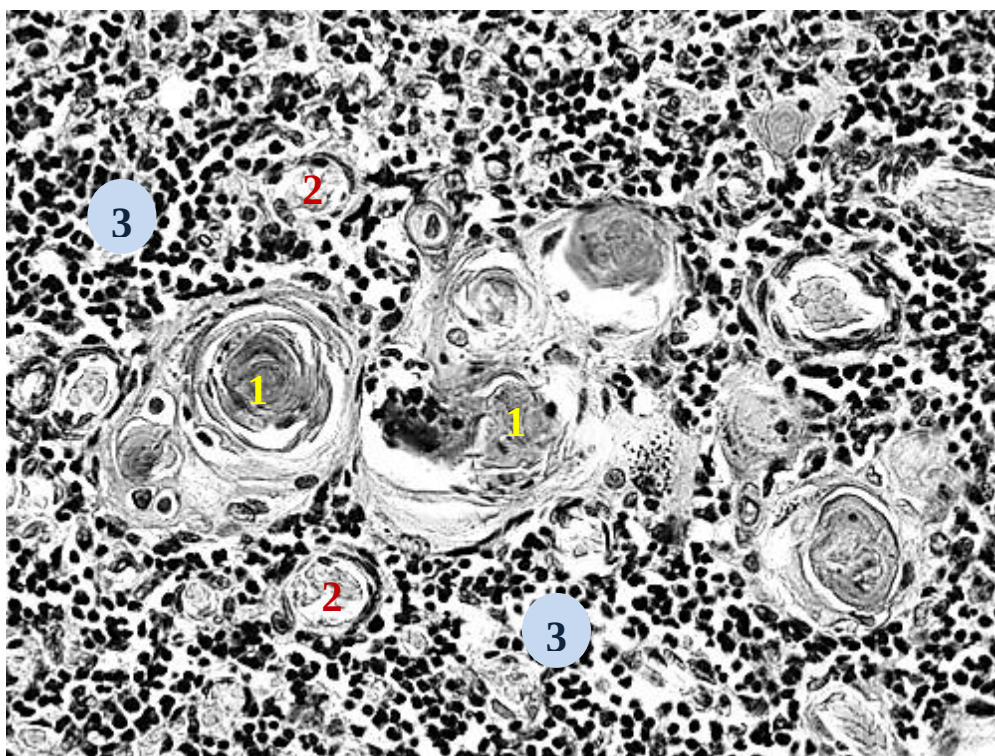


Рис. 13. Мозговое вещество тимуса при акцидентальной инволюции: 1 – слоистые тельца Гассаля, 2 – лимфоциты, 3 – капилляры (no diary.ru)

В перикапиллярном пространстве его целостность контролируют перициты и макрофаги. Основная масса тимоцитов, узнающих аутоантигены (белки собственных тканей), погибает механизмом апоптоза и элиминируется корковыми макрофагами.

Мозговое вещество. Его основу образуют опорные эпителиальные ретикулярные клетки IV типа, и оно светлое, так как тимоцитов мало и они малого диаметра. В центральной зоне мозгового вещества залегают *слоистые эпителиальные тельца Гассáля*, представляющие собой концентрические наслоения дегенеративных эпителиальных ретикулярных клеток V типа, их количество и диаметр увеличиваются с возрастом и при акцидентальной инволюции (рис. 13). Зрелые тимоциты покидают мозговое вещество и выходят в общий кровоток через стенки венул, имеющих особый призматический эндотелий, а также стенки лимфатических сосудов, вокруг которых располагаются макрофаги и ретикулярные эпителиальные клетки VI типа.

Лимфатические узлы

Лимфатические узлы являются вторичным (периферическим) компонентом иммунной системы. В эмбриональном периоде выполняют кроветворную функцию, а в постэмбриональном периоде лимфоузлы заселяются зрелыми лимфоцитами из костного мозга и тимуса. Развиваться начинают с конца 2-го месяца эмбриогенеза. Сначала появляются наиболее крупные лимфоузлы (подмышечные, подчелюстные, шейные, паховые), а затем более мелкие органы. Начиная с 16-ой недели, лимфоциты заселяют сначала центральную часть органа, а затем периферическую. На 5-м месяце образуются мозговое и корковое вещество и появляется зональное распределение Т- и В-лимфоцитов. К концу 5-го месяца орган приобретает дефинитивное строение.

Зрелые лимфатические узлы небольших размеров, мелкие (0,5 см) и более крупные (подмышечные, шейные, паховые, подчелюстные – 1-1,5 см). Форма почковидная, с вогнутой внутренней частью, которая образует «ворота» органа. Лежат по ходу лимфатических сосудов и очищают лимфу. Лимфа движется в одном направлении – попадает по приносящим лимфатическим сосудам в выпуклой части лимфоузла, затем течет по краевому, межузелковому и мозговому синусам внутри лимфатического уз-

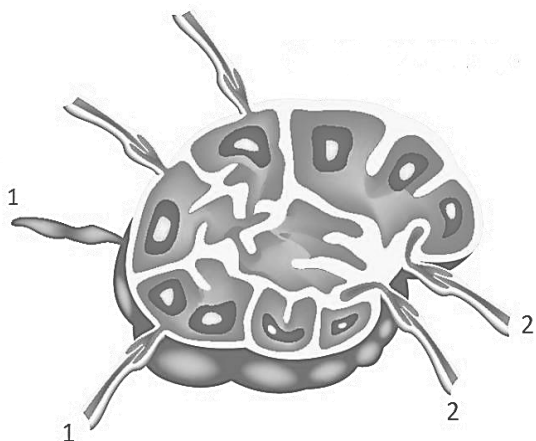


Рис. 14. Схема лимфоузла: 1 – приносящие лимфатические сосуды, 2 – выносящие из ворот лимфу сосуды (по External.Link shutterstok)

ла и вытекает из ворот по выносящему лимфатическому сосуду (рис. 14).

Строение. Узел покрыт соединительнотканной капсулой и вглубь отдает трабекулы, по которым идут сосуды и нервы (рис. 15). Внутри узла трабекулы анастомозируют между собой, их соединительная ткань богата эластическими волокнами, а в области ворот имеются пучки гладких мышечных клеток.

Между трабекулами расположена лимфоидная ткань, строма которой образована ретикулярной тканью и заселена лимфоцитами, макрофагами, плазматическими клетками. Ретикулярные волокна толстые, имеют извитой петлистый ход, выполняют опорную и барьерную функцию. В лимфоузле различают определенные зоны: *кортикальную, паракортикальную и медуллярную*.

В **кортикальной зоне** В-лимфоциты образуют шаровидные скопления – «лимфоидные узелки», в которых при наличии антигенов образуются светлые «реактивные центры» и более темная периферическая «корона». В реактивном центре находятся крупные клетки: лимфобласты, дендритные клетки (антиген-презентирующие) и свободные макрофаги.

Макрофаги и дендритные клетки поглощают антигены из лимфы, адсорбируют антигенные фрагменты (известные как *антигенные детерминанты*, или *эпитопы*) на своих мембранах и стимулируют дифференцировку лимфобластов в активные В-лимфоциты, которые мигрируют в мозговые тяжи. В клеточные мембраны В-лимфоцитов встроены рецепторы – мономерные молекулы IgM (до 150000 молекул). Встреча рецептора с эпитопом запускает несколько циклов клеточной пролиферации лимфоцитов, а затем дедифференцировку их в плазматические клетки. Часть лимфоцитов остается в узелке, образуя корону, это *клетки памяти* (сохраняют информацию об эпитопе, обеспечивая более быстрый иммунный ответ при повторной стимуляции).

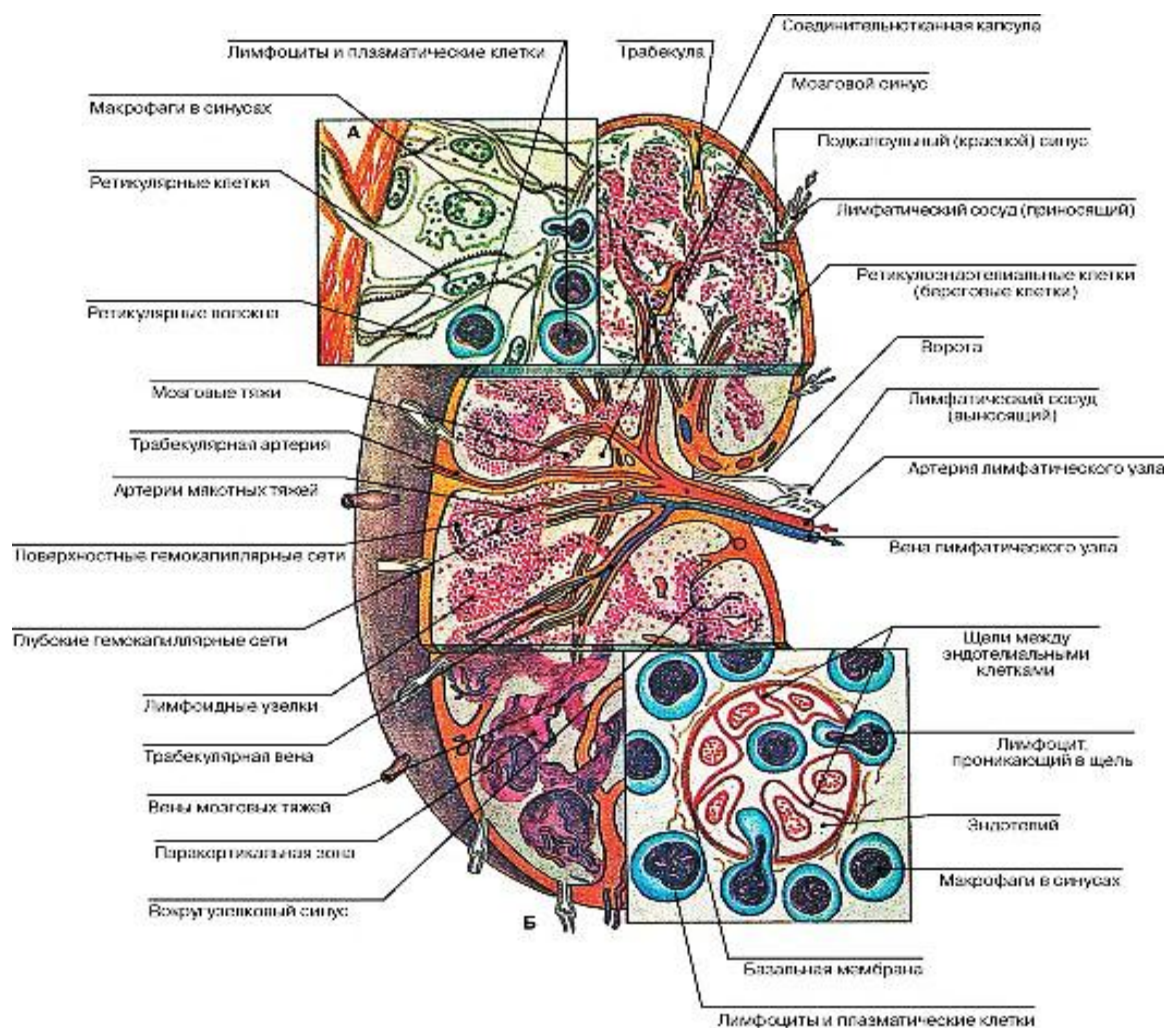


Рис. 15. Схема строения лимфатического узла (по Афанасьеву Ю.И.)

В глубокой части коркового вещества, под лимфоузелками, располагается **паракортикальная зона**. Она образована скоплением Т-лимфоцитов, отделенных от лимфоузелков слоем береговых макрофагов, презентирующих антигены. Под воздействием антигенов Т-лимфоциты делятся и образуют субпопуляции с разной функциональной специализацией: *Т-киллеры* (цитотоксические Т-лимфоциты, CD_8), *Т-хелперы* (CD_4), *Т-супрессоры*, *Т-клетки памяти*.

Мозговая зона образована медуллярными тяжами с активными В-лимфоцитами и плазматическими клетками (рис. 16).

Плазматические клетки продуцируют антитела, которые в цитоплазме определяются как оксифильные белковые включения – *тельца Русселя*. Сами плазматические клетки выходят в лимфатические синусы или их антитела попадают в лимфоток,

обеспечивая гуморальный иммунный ответ. Важное значение имеет кровоснабжение и, так называемая, рециркуляция лимфоцитов, так как все лимфоциты, покидающие лимфоузел через выносящие лимфатические сосуды, попадают в кровоток, из него в ткани, а затем из тканей возвращаются уже в другие лимфатические узлы. Они проходят в мозговое вещество лимфоузла через стенки венул с высоким эндотелием, образованным кубическими клетками. На поверхности таких лимфоцитов присутствует специальный белок, распознающий поверхностные рецепторы эндотелия венул и этот процесс называется «хоминг», благодаря нему обеспечивается иммунный контроль большинства органов.

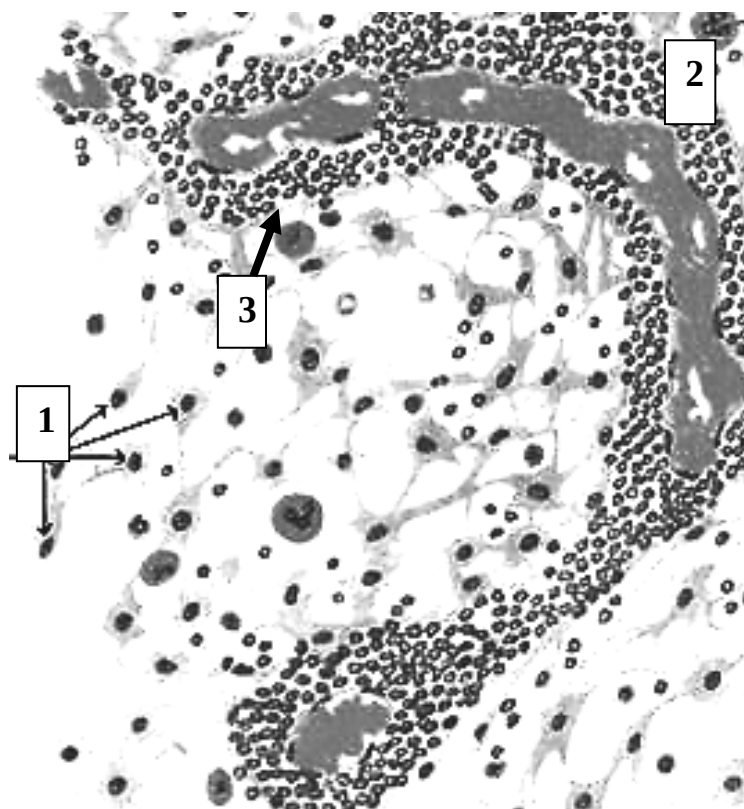


Рис. 16. Мозговое вещество лимфатического узла (схема): 1 – ретикулярные клетки, 2 – лимфоциты в мозговых тяжах, 3 – плазматические клетки (по ppt.onlain.org)

Увеличение регионарных органов лимфоузлов имеет клиническое диагностическое значение (лимфогенная инфекция, лейкоз, воспаление регионарного органа, лимфогрануломатоз, метастазы опухоли). Воспаленные лимфатические узлы увеличиваются в размерах, у многих органов их можно пропальпировать или посмотреть инструментально. Гистологические методы показывают появление в лимфоузелках светлых центров с активным размножением лимфобластов, а также резкое увеличение числа плазматических клеток (норма 1-3 %).

Селезенка

Селезенка вторичный (периферический) компонент иммунной системы. Орган *антигензависимой дифференцировки* и про-

лиферации лимфоцитов. Функции селезенки связаны с кроветворением и очищением крови от бактерий и антигенов, путем выброса в кровь активированных лимфоцитов и антител. В ней вырабатываются гуморальные факторы, повышающие устойчивость организма к инфекциям, такие как *тафтсин* и *спленин* (вещество, сходное по действию с тимопоэтином вилочковой железы). Также, она является основным местом разрушения старых эритроцитов, компоненты которых вновь используются в эритроцитопоэзе, желчеобразовании и синтезе белка.

Развивается, начиная с 5 недели. Имеет вид скопления мезенхимных клеток с кровеносными сосудами в толще дорсальной брыжейки. Из мезенхимы развивается соединительная ткань капсулы и трабекул, специализированная ретикулярная ткань, которая заселяется сначала стволовыми кроветворными клетками и макрофагами. С 3-го по 5-й месяцы начинается миелопоэз и формируется белая пульпа, происходит развитие кровеносных сосудов и формирование систем кровообращения, с 6-го месяца проявляются четкие различия белой и красной пульпы. К моменту рождения миелопоэз прекращается, и селезенка становится лимфоидным органом.

Строение. Орган покрыт фиброзной капсулой, от которой в паренхиму органа, называемую *пульпой*, отходят трабекулы различных размеров (самые толстые в области ворот). В трабекулах проходят кровеносные сосуды, нервы и содержится небольшое количество *гладкомышечных клеток*. Основу пульпы составляет ретикулярная соединительная ткань, по строению различных зон и цвету органа при анатомическом вскрытии, она подразделяется на *красную* и *белую*. Кровеносные сосуды, проходящие по трабекулам, образуют *две системы кровообращения – закрытую и открытую* (рис. 17).

Закрытая система кровообращения начинается с селезеночной артерии, она ветвится на трабекулярные артерии, которые идут в паренхиму, где делятся на пульпарные и центральные артерии белой пульпы. По выходу из белой пульпы, центральная артерия распадается на особые «кисточковые» артериолы, на концах которых имеются циркулярные скопления из ретикулярных клеток «гильзы» и которые затем продолжают в капилляры. Капилляры переходят в широкие синусоиды, также окруженные плотными скоплениями ретикулярных волокон. Базальная

мембрана эндотелия синусоидов прерывиста, просветы между эндотелиальными клетками составляют 2-3 мкм, через них рециркулируют лимфоидные клетки и макрофаги. Из синусоидов кровь направляется в вены красной пульпы, затем в трабекулярные вены и селезеночную вену.

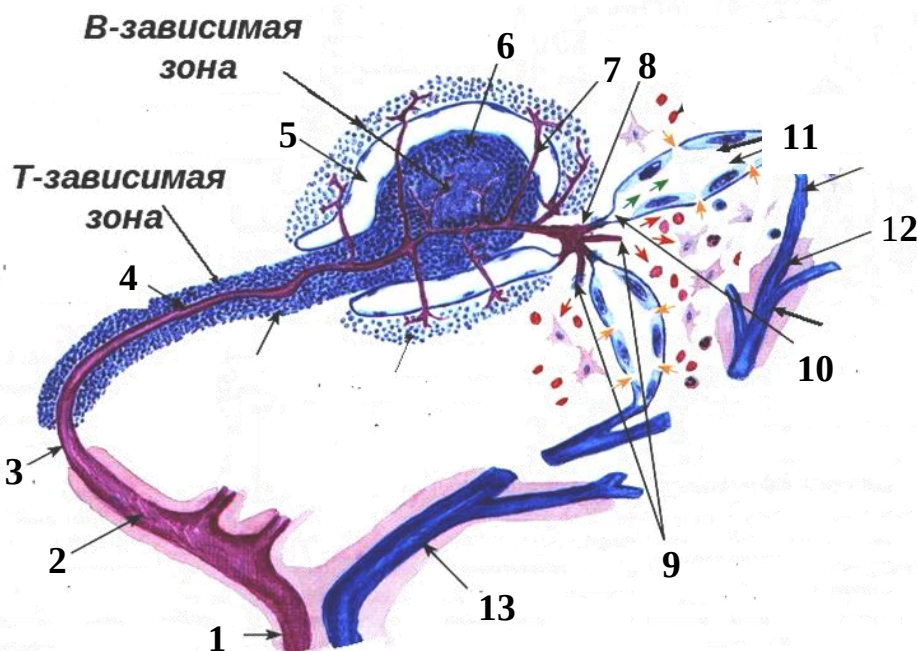


Рис. 17. Схема открытого и закрытого кровообращения в селезенке: 1 – селезеночная артерия, 2 – трабекулярная артерия, 3 – пульпарная артерия, 4 – центральная артерия, 5 – маргинальная зона и синус, 6 – скопления В-лимфоцитов, 7 – кисточковые артериолы, 8 – гильзы, 9 – капилляры открытой системы кровообращения, 10 – капилляры закрытой системы кровообращения, 11 – синусоиды, 12 – трабекулярные вены, 13 – селезеночная вена (по myslide.ru)

Открытая система кровообращения заключается в том, что часть капилляров открывается непосредственно в красную пульпу, не продолжаясь в синусоиды.

Белая пульпа получила свое название потому, что при анатомическом вскрытии селезенки видна как белые пятнышки, она богата лимфоцитами, которые образуют скопления вокруг кровеносных сосудов (рис. 18).

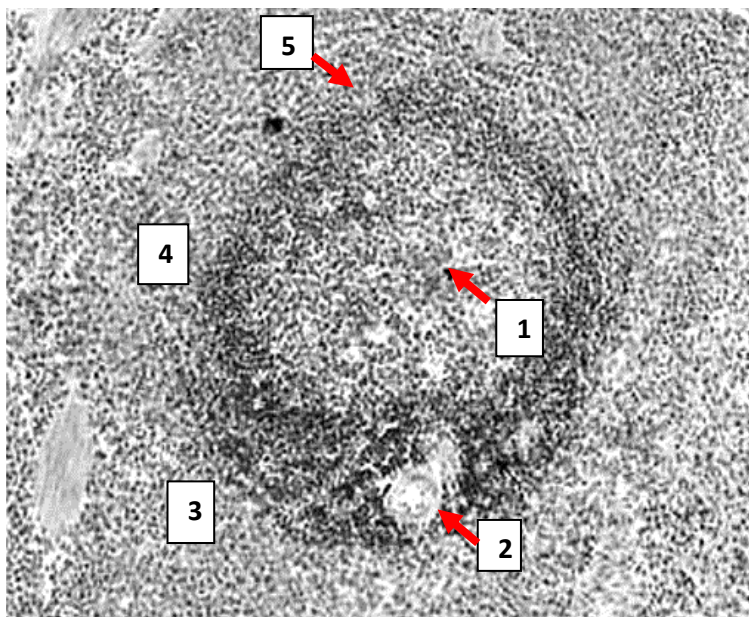


Рис. 18. Белая пульпа селезенки: 1 – центр размножения, 2 – центральная артерия, 3 – периартериальная зона, 4 – мантийная зона, 5 – маргинальная зона (no studtiles.net)

Вокруг пульпарных артерий Т-лимфоциты образуют «периартериальные лимфатические влагаллица», которые объединяются с шаровидными лимфоузелками, образованными В-лимфоцитами, вокруг центральных артерий. Лимфоузелки могут иметь светлые центры – «центры размножения» и окружены маргинальной зоной, содержащей большое ко-

личество антигенов и активных макрофагов. Лимфоциты и макрофаги реагируют на антигены, попадающие в селезенку, развитием иммунных реакций.

Красная пульпа на анатомическом разрезе селезенки имеет вид темно-красной мякоти, состоит из селезеночных тяжей и синусоидов. Тяжи расположены между синусоидами и образованы ретикулярными клетками, их волокнами, а также клетками крови (эритроциты, гранулоциты, тромбоциты, лимфоциты). Макрофаги селезеночных тяжей поглощают и переваривают старые формы тромбоцитов и эритроцитов, при этом гемоглобин распадается: *глобин* идет повторно на синтез белка, *железо гема* транспортируется обратно в костный мозг и используется в эритроцитопоезе, а сам *гем* превращается в билирубин и выделяется гепатоцитами в составе желчи. При удалении селезенки (спленэктомии) в крови увеличивается содержание аномальных эритроцитов и тромбоцитов.

ОПИСАНИЕ МИКРОПРЕПАРАТОВ

1. Срез красного костного мозга. Окраска азуром II и эозином (Приложение 1, рис. 7). При малом увеличении обратить внимание на то, что кроветворные клетки располагаются плотными скоплениями между крупными округлыми светлыми клетками –

липоцитами. При большом увеличении различить бластные клетки, средних размеров 18-20 мкм, с крупным базофильным ядром, светлыми 1-2 ядрышками и слабобазофильной цитоплазмой. Крупные мегакариоциты с бледно-сиреневой цитоплазмой и калачевидным полиплоидным ядром, лежат вблизи синусоидных сосудов. Сами синусы с тонкими стенками, заполнены зрелыми клетками (эритроцитами, лимфоцитами и гранулоцитами).

Зарисовать при большом увеличении фрагмент костного мозга с клетками: бласты, мегакариоцит, адипоцит, ретикулярную клетку, созревающие клетки, синусоидный капилляр.

2. Тимус. Окраска гематоксилином и эозином (Приложение 1, рис. 8). На малом увеличении обратить внимание на его дольчатое строение, в соединительнотканых перегородках кровеносные сосуды. В дольках разная окраска: тёмная – периферического коркового вещества и светлая мозгового, в мозговом веществе рассмотреть оксифильные слоистые структуры – тельца Гассалья, окрашенные эозином, и мелкие кровеносные сосуды. На большом увеличении рассмотреть строение паренхимы, в ретикулярной сетчатой ткани, окрашенной оксифильно, скопления тимоцитов с круглыми базофильными ядрами, больше их в корковом веществе дольки.

Зарисовать при малом увеличении фрагмент дольки железы, при большом увеличении тельце Гассалья в мозговом веществе.

3. Лимфатический узел. Окраска гематоксилином и эозином (Приложение 1, рис. 9). На малом увеличении рассмотреть срез лимфоузла и обратить внимание на бобовидную (почковидную) его форму, снаружи он покрыт соединительнотканной капсулой, от которой вглубь идут тонкие трабекулы с кровеносными сосудами (артерии и вены). Лимфоциты образуют базофильно окрашенные скопления и распределяются по трём зонам. Кортикальная зона самая крайняя, образует корковое вещество и содержит В-лимфоциты в виде округлых скоплений – лимфоузелков со светлыми центрами. Под узелками лежат скопления тимоцитов, размер которых зависит от функционального состояния лимфоузла (стимуляции антигеном). При активной стимуляции эта зона становится широкой и называется – «плато». В центральной, медуллярной зоне, лимфоциты формируют тяжи. Все пространства между лимфоцитами являются синусами, по которым течет лим-

фа и они затянуты сетчатой ретикулярной тканью, окрашенной оксифильно. На большом увеличении можно рассмотреть ретикулярную ткань, она лучше видна в медуллярной зоне между тяжами лимфоцитов. Цитоплазма ретикулярных клеток и тонкая нежная сеточка из волокон оксифильно окрашены. Также при этом увеличении можно различить малые лимфоциты, более крупные лимфобласты и плазматические клетки овальной формы с ядром, расположенным эксцентрично (у края цитоплазмы).

Зарисовать при малом увеличении фрагмент органа с корковым и мозговым веществом.

4. Селезёнка. Окраска гематоксилином и эозином (Приложение 1, рис. 10). На малом увеличении рассмотреть, что ткань органа плотная, снаружи покрыта мезотелием, капсула из волокнистой соединительной ткани, вглубь проходят трабекулы с артериями и венами, содержатся гладкие миоциты. Между трабекулами окраска ткани ярко-красная – красная пульпа, в которой находится белая пульпа – базофильные скопления лимфоидной ткани в виде округлых образований (мантийная зона) со светлыми центрами. Часто по краю скопления лежит небольшого диаметра (в виде розового кольца) центральная артерия. Вокруг артерии, в виде муфты, тоже имеется небольшое скопление лимфоцитов – периартериальная зона. На большом увеличении можно рассмотреть белую пульпу более подробно: в ней различимы 4 зоны: округлое скопление лимфоцитов, лимфобластов и макрофагов со светлым центром (центр размножения), вокруг светлого центра более плотно расположенные малые лимфоциты образуют базофильное кольцо (мантийная зона). Вокруг мантийной зоны, на границе с красной пульпой лежит светлое кольцо из макрофагов, плазматических клеток и лимфоцитов (маргинальная зона) и вокруг центральной артерии в виде муфты – периартериальная зона. Красная пульпа состоит из ретикулярных клеток и волокон, а также масс погибающих эритроцитов. Кроме этого видны срезы тонкостенных венозных синусов с форменными элементами крови (эритроцитами, лимфоцитами, гранулоцитами и макрофагами).

Зарисовать при малом увеличении фрагмент селезенки с красной и белой пульпой, на большом увеличении белую пульпу и обозначить ее зоны.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

1. Чем образован красный костный мозг?
2. Какие клетки кроветворные, а какие образуют микроокружение для них?
3. Как развивается тимус?
4. Общий план строения долики тимуса, особенности строения коркового и мозгового вещества.
5. Каково строение тимуса при возрастной инволюции?
6. Классификация, локализация и функция клеток эпителиальной стромы тимуса.
7. Антигеннезависимая дифференцировка тимоцитов, строение и значение гемато-тимусного барьера.
8. Развитие, строение и функции лимфатических узлов.
9. Структурно-функциональные отличия лимфоцитов коркового и мозгового вещества.
10. Особенности циркуляции лимфы, лимфатические синусы.
11. Развитие и функции селезенки.
12. Зоны белой пульпы селезенки, особенности их клеточного состава и функции.
13. Строение и функции красной пульпы селезенки.
14. Особенности органного кровообращения селезенки, два типа кровообращения.

ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

Выберите один правильный ответ.

1. КРОВЕТВОРНЫМИ КЛЕТКАМИ КОСТНОГО МОЗГА ЯВЛЯЮТСЯ
 - 1) адипоциты
 - 2) макрофаги
 - 3) эритробласты
 - 4) остеогенные
2. СТРУКТУРНОЙ ЕДИНИЦЕЙ ТИМУСА СЧИТАЕТСЯ
 - 1) трабекула
 - 2) капсула
 - 3) тельце Гассалья
 - 4) доля

3. СОЗРЕВАНИЕ ТИМОЦИТОВ ПРОИСХОДИТ В

- 1) корковом веществе
- 2) мозговом веществе
- 3) реактивном центре
- 4) субкапсулярной зоне

4. ОТКРЫТОЕ КРОВООБРАЩЕНИЕ СЕЛЕЗЕНКИ, КОГДА

- 1) кровь из центральной артерии попадает в кисточковые артериолы
- 2) кровь из капилляров попадает в венозные синусы
- 3) капилляры открываются в красную пульпу
- 4) открываются сфинктеры венозных синусов

5. КОРТИКАЛЬНАЯ ЗОНА ЛИМФОУЗЛА ОБРАЗОВАНА

- 1) мозговыми тяжами
- 2) трабекулами
- 3) лимфоузелками с реактивными центрами
- 4) лимфоидными синусами

6. ГЕМАТОТИМУСНЫЙ БАРЬЕР ОБРАЗОВАН

- 1) соматическими капиллярами и эпителиоретикулярными II типа клетками
- 2) макрофагами и эпителиоретикулярными III типа клетками
- 3) клетками-няньками
- 4) главными клетками и базальной мембраной капилляра

7. МОЗГОВОЕ ВЕЩЕСТВО ТИМУСА СОДЕРЖИТ

- 1) костный мозг
- 2) мозговые тяжи
- 3) тельца Гассалья
- 4) жировую ткань

8. ПРИ ВОЗРАСТНОЙ ИНВОЛЮЦИИ В ТИМУСЕ

- 1) темнеет мозговое вещество
- 2) увеличивается число лимфоцитов
- 3) уменьшается число лимфоцитов
- 4) разрастается эпителиальная строма

9. В СЕЛЕЗЕНКЕ РАЗРУШАЮТСЯ

- 1) эритроциты и тромбоциты
- 2) эритроциты и лимфоциты
- 3) макрофаги и тромбоциты
- 4) стоматоциты

10. ТИМУС РАЗВИВАЕТСЯ ИЗ

- 1) бранхий
- 2) ганглиев
- 3) мезенхимы
- 4) нервной трубки

СИТУАЦИОННЫЕ ЗАДАЧИ

Задача № 1. При лейкозе у больного в мазке костного мозга было обнаружено множество крупных, около 20 мкм, базофильно окрашенных клеток с крупными ядрами и светлыми ядрышками.

1. *Сделать заключение о том, какие клетки найдены в мазке.*
2. *К какому классу клеток они принадлежат?*

Задача № 2. При изучении гистологического препарата с лимфоидной тканью, возникла необходимость определения его органной принадлежности к лимфоузлу, селезенке или тимусу.

1. *Сделать заключение о принадлежности ткани.*
2. *По каким признакам можно отнести ткань к лимфоузлу, селезенке или тимусу?*

Задача № 3. При патологоанатомическом изучении препаратов тимуса при лучевой болезни, сложно было отличить корковое вещество дольки от мозгового.

Сделать заключение о характере изменений в тканях тимуса.

Задача № 4. Лаборанту было дано два разных задания: первое – изготовить мазок костного мозга молодого человека для определения наличия нарушений эритроцитопоэза, второе – определить возрастные изменения в органе экспериментального животного. Было изготовлено два препарата костного мозга: срез и мазок.

1. *Сделать заключение о различиях в препаратах.*
2. *Какую информацию можно получить со среза и с мазка?*

Задача № 5. При разрезе селезенки на уроке анатомии, студенты увидели, что ее цвет темно-красный, ткань плотная, но в ткани видны какие-то светло-серые крапинки, не болезнь ли это?

1. *Сделать заключение, о каких крапинках идет речь.*
2. *С чем структурно связан их цвет и цвет селезенки?*

Задача № 6. Ребенок заболел ОРВИ, во время осмотра и пальпации лимфатических узлов, педиатр обнаружила увеличенные шейные лимфоузлы, которые у здорового ребенка не пальпируются.

Сделать заключение о структурно-функциональных изменениях в лимфатических узелках шеи, что привело к их увеличению?

Задача № 7. В мазке крови больного обнаружены миелоциты. *Сделать заключение о состоянии костного мозга и причине данной патологии.*

Задача № 8. После извлечения из организма селезенка уменьшается в размерах.

Сделать заключение об особенностях строения органа.

Задача № 9. После аварии на Чернобыльской АЭС рабочему понадобилась пересадка костного мозга.

1. *Сделать заключение о строении костного мозга.*
2. *Какие клетки требуется пересадить реципиенту и от какого донора?*

Задача № 10. Длительная гормональная терапия кортикостероидами приводит к ослаблению иммунитета.

Сделать заключение о влиянии гормонов коры надпочечников на лимфоидные органы.

Тема 3. ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА

ЦЕЛЬ ЗАНЯТИЯ: ознакомиться с общими принципами организации, особенностями функционирования эндокринной системы, развитием, строением, функцией, возрастными изменениями её компонентов.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПОДГОТОВКИ

1. Общие принципы организации и функционирования эндокринной системы.
2. Центральные регуляторные образования эндокринной системы: развитие, строение, функции, возрастные особенности гипоталамуса, гипофиза, шишковидной железы.
3. Развитие, строение, функции, возрастные особенности щитовидной железы.
4. Развитие, строение, функции, возрастные особенности околощитовидных желёз.
5. Развитие, строение, функции, возрастные особенности надпочечников.
6. Дисперсная эндокринная система.

ИНФОРМАЦИОННЫЙ БЛОК

Эндокринная система – трёхуровневая, осуществляющая гуморальную регуляцию процессов роста, развития, репродукции, обмена веществ, гомеостаза и биоритмов. Гуморальная регуляция обусловлена секрецией во внутреннюю среду организма (кровь, спинномозговую, тканевую жидкости) эндокринными клетками компонентов эндокринной системы биологически активных веществ – *гормонов*, специфически взаимодействующих с белками-рецепторами *клеток-мишеней*, изменяющих их функциональное состояние и в целом зависящих от такого способа регуляции активность «рабочих» органов (рис. 19-21).

«Верховным главнокомандующим» эндокринной системы является гипоталамус, подчиняющий деятельность других центральных регуляторных образований – шишковидной железы и гипофиза, которые, в свою очередь, составляют промежуточное звено, оказывающее непосредственное стимулирующее влияние на периферическое звено (кору надпочечников, щитовидную же-

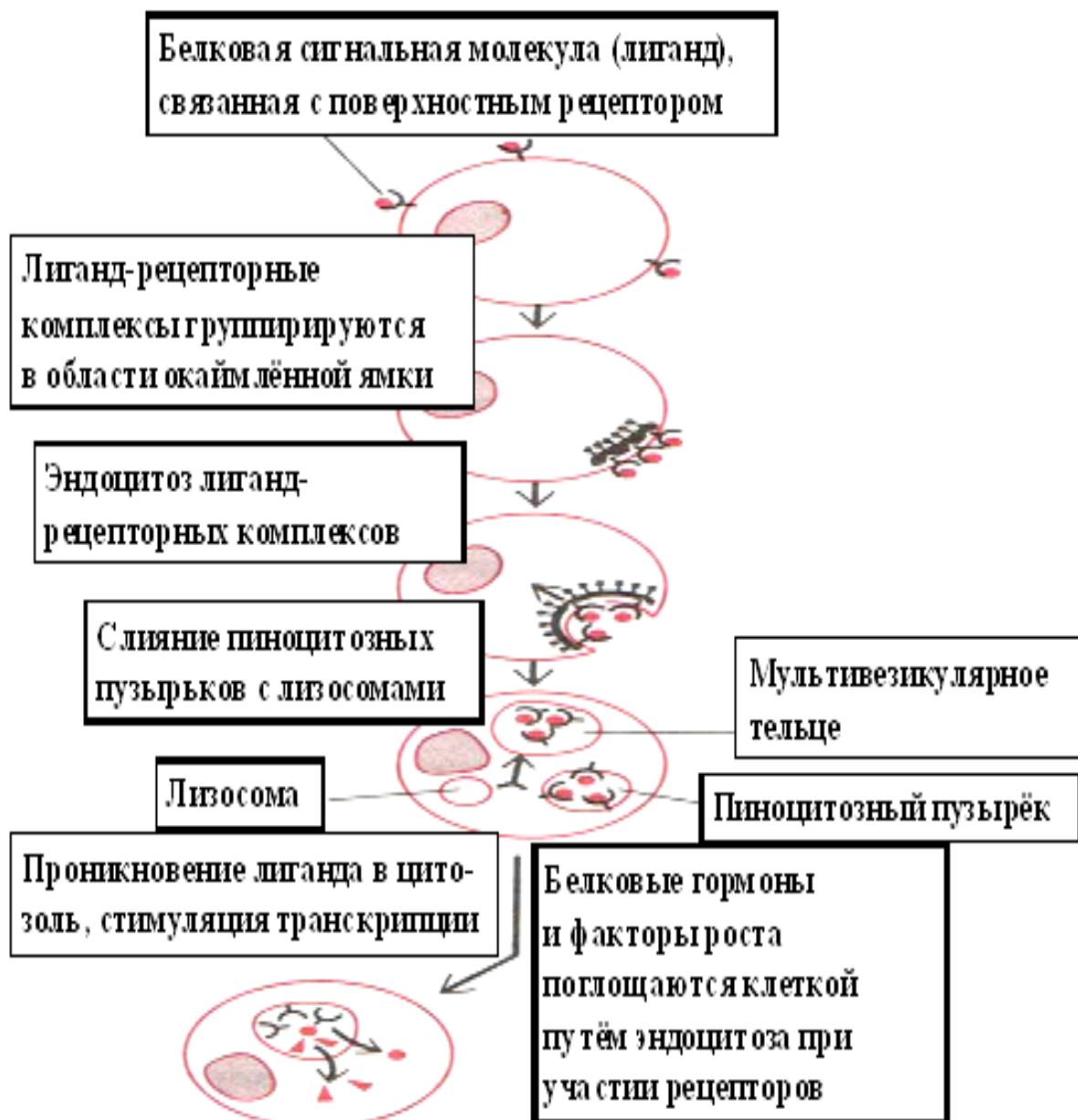


Рис. 19. Эндоцитоз, опосредованный рецепторами, и интернализация лигандов – белковых гормонов и факторов роста (по Албертс Б. и др.)

лезу, клетки дисперсной эндокринной системы, эндокриноциты жёлтого тела, теки фолликулов и фолликулярные эпителиоциты яичников, интерстициальные эндокриноциты яичек).

Активность периферического звена нарастает постепенно, сохраняется длительно и при избытке в крови гормонов, вырабатываемых периферическим звеном, деятельность центрального звена угнетается (отрицательная обратная взаимосвязь).

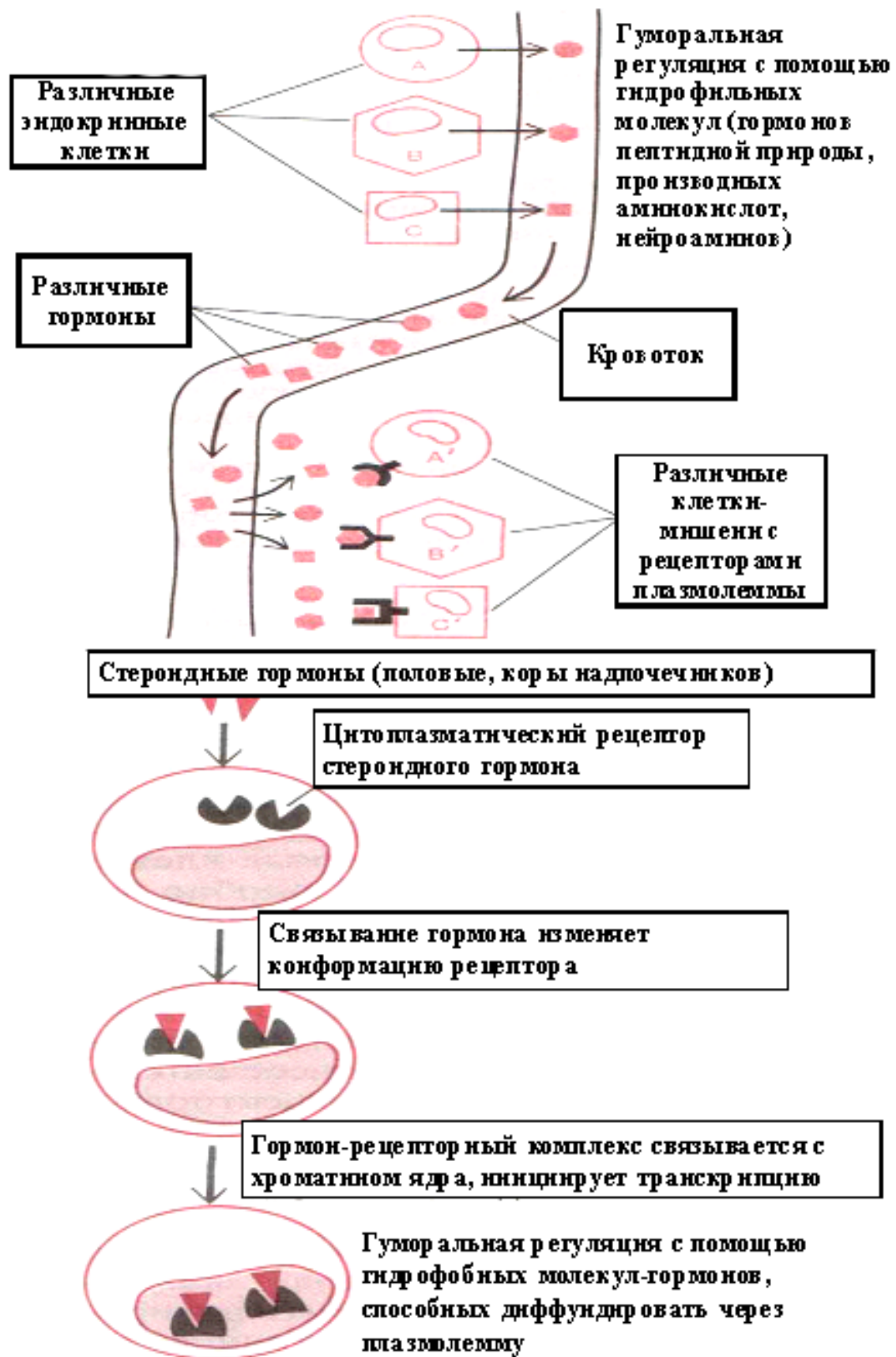


Рис. 20. Различные способы гуморальной регуляции (по Албертс Б. и др.)

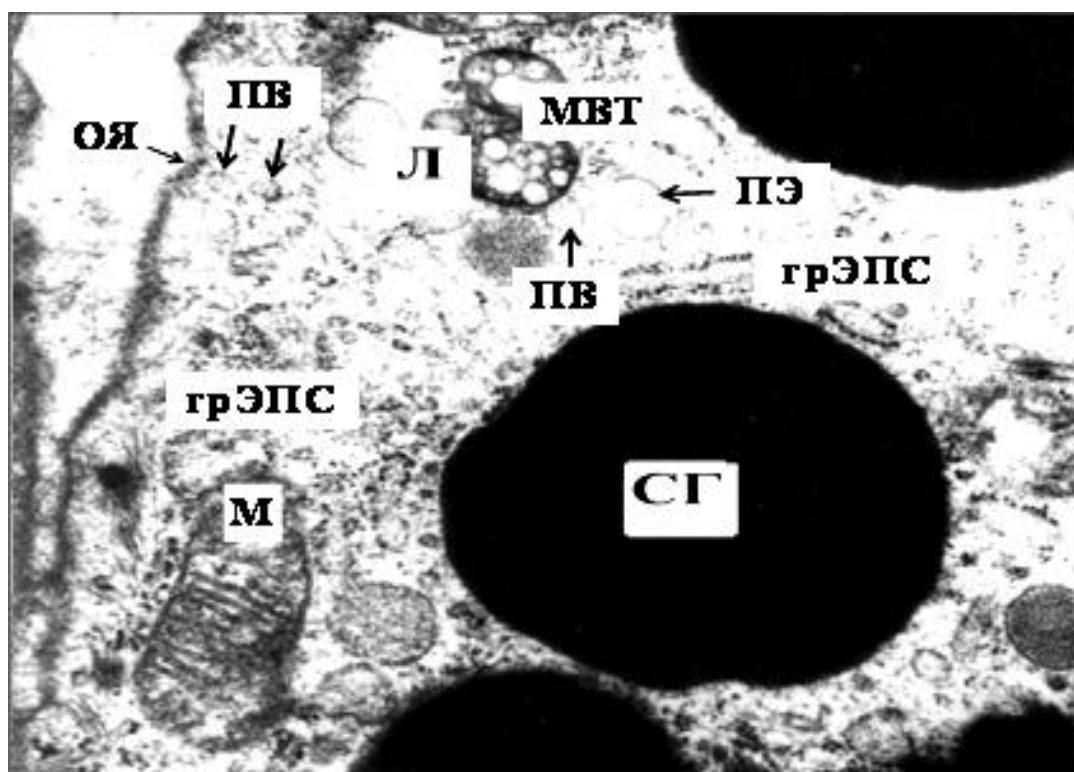


Рис. 21. Эндоцитоз, опосредованный рецепторами, и интернализация лигандов – белковых гормонов и факторов роста. Фрагмент эпителиоцита слюнной железы крысы: ОЯ – окаймлённая ямка, ПВ – пиноцитозные везикулы, ПЭ – первичная эндосома, Л – лизосомы, МВТ – мультивезикулярные тельца, во внутренних везикулах которых лиганды отделяются от рецепторов и транспортируются в цитозоль, М – митохондрия, СГ – секреторная гранула. Электронная микрофотография, ув. $\times 22000$ (препарат Герасимова А.В.)

Гипоталамус

Объединяет 30 пар ядер серого вещества, расположенных в промежуточном мозге по обеим сторонам III желудочка. На 2-ом месяце эмбриогенеза у человека сначала закладываются крупноклеточные ядра – супраоптические и паравентрикулярные, на 3-4 месяце – мелкоклеточные ядра. На 4-5 месяце эмбриогенеза в ядрах начинается процесс дифференцировки секреторных нейронов (гипоталамических нейроэндокринных клеток), вырабатывающих нейросекреторное вещество. Перед рождением мальчиков мускулинизируются мелкоклеточные супрахиазматические ядра. После рождения у них формируется суточный автоматизм ядер. У девочек, кроме того, в пубертатном периоде под влиянием эстрогенов нейроны ядер «настраиваются» на регуляцию овариально-менструального цикла в репродуктивном периоде.

Секреторные нейроны в ядрах располагаются компактно (рис. 22). Они имеют размеры от 10 мкм (мелкие) до 25 мкм (крупные), 2-4 дендрита, ветвящихся в пределах ядер, и аксон, заканчивающийся нейро-сосудистым или межнейрональным синапсом за пределами ядер. Межнейрональных синапсов много на дендритах и телах. Ядра секреторных нейронов крупные, пузырьковидные, с ядрышками и складчатой оболочкой. Нейросекреторное вещество заполняет перикарионы, аксон и нейросекреторные тельца, расположенные по ходу аксона.

Короткие аксоны мелких секреторных нейронов заканчиваются в срединном возвышении, из первичной капиллярной сети которого по воротным венам ножки воронки гормоны оттекают в аденогипофиз и оказывают местное воздействие на его эндокринные клетки (либерины – стимулируют, статины – угнетают).

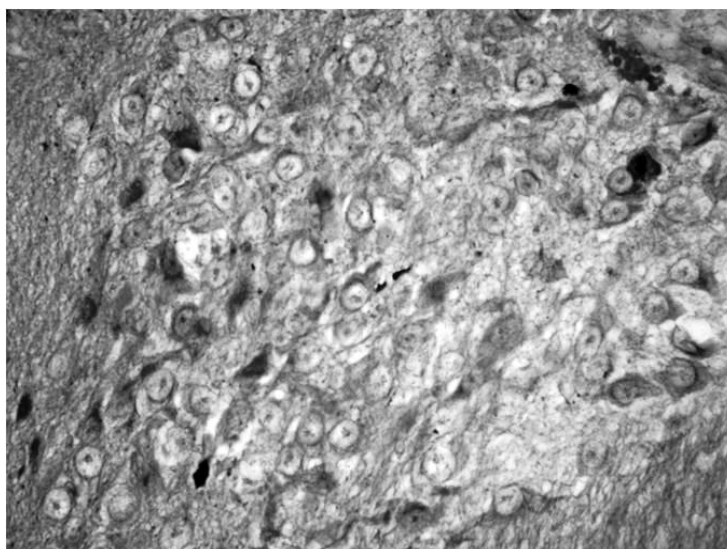


Рис. 22. Нейросекреторное вещество в гипоталамических нейроэндокринных клетках супраоптического ядра крысы. Окраска паральдегид-фуксином по Гомори, ув. $\times 400$ (препарат Герасимова А.В.)

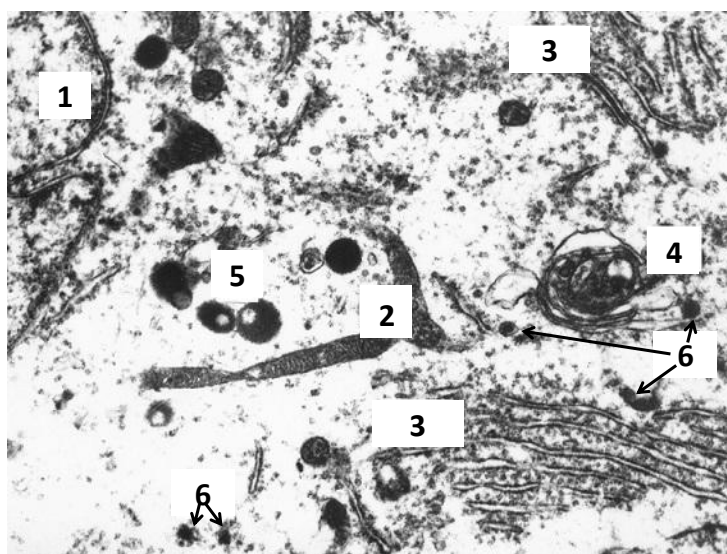


Рис. 23. Секреторный нейрон супраоптического ядра гипоталамуса крысы: 1 – складчатая оболочка ядра, 2 – митохондрии, 3 – гранулярная эндоплазматическая сеть, 4 – комплекс Гольджи, 5 – лизосомы, 6 – секреторные везикулы. Электронная микрофотография, ув. $\times 22000$ (препарат Герасимова А.В.)

Длинные аксоны крупных гипоталамических нейроэндокринных клеток, вырабатывающих антидиуретический гормон *вазопрессин* и стимулирующий родовую деятельность, лактацию гормон *окситоцин*, следуют в заднюю долю гипофиза – нейрогипофиз (центральные безмиелиновые супраоптические и паравентрикулярные волокна гипоталамо-гипофизарного тракта). При стимуляции секреторных нейронов гормоны выделяются в кровь (нейрокринная секреция).

Синтез гормонов осуществляется в цистернах гранулярной эндоплазматической сети (рис. 23). Их комплексы соответствуют глыбкам хроматофильного вещества, которые выявляются в основании дендритов и на периферии перикарионов. В комплексе Гольджи гормоны оформляются в везикулы с электронно-плотной сердцевиной (в крупных – диаметром 160-200 нм, в мелких – 50-130 нм).

В фазу покоя и начала синтеза гормонов перикарионы секреторных нейронов заполняет хроматофильное вещество, предопределяя их тёмную базофильную окраску (клетки типа II). В фазу заполнения перикарионов фуксинофильным нейросекреторным веществом (в клетках типа Ib, депонирующих гормоны), его выведении из перикарионов в аксоны (клетки типа Ib) и в фазу «опустошения» перикарионов (в клетках типа Ia, выделивших гормоны в кровь) секреторные нейроны выглядят светлоокрашенными. Погибающие нейроэндокриноциты со сморщенным ядром и однородно окрашенным в тёмно-лиловый цвет перикарионом, напоминающие язычок пламени, рассматриваются как клетки типа III. При гиперфункции гипоталамуса увеличивается число нейроэндокриноцитов типа Ia, при гипофункции – Ib, при повреждении – типа III.

Гипофиз

У взрослых людей имеет размеры 1×1,5 см, окружён капсулой из плотной соединительной ткани. Большую часть органа (3/4) составляет аденогипофиз, паренхима которого эпителиальная, а строма рыхлая соединительнотканная. Задняя доля, ножка воронки, срединное возвышение образованы нервной тканью. В аденогипофизе выделяют переднюю долю, туберальную и промежуточную части (у кошки промежуточную часть отделяет от передней доли щель).

Развитие гипофиза у человека начинается на 4-5 неделе эмбриогенеза с образования 2-х карманов: на своде ротовой бухты – кармана Ратке и нейрального кармана из вентральной стенки промежуточного мозгового пузыря. Из передней стенки кармана Ратке формируется паренхима передней доли, из задней стенки – промежуточной части, из верхушки – туберальной части, из нейрального кармана – срединное возвышение, ножка воронки и задняя доля.

Эпендимобласты дифференцируются в клетки нейроглии – *нитуциты*, между которыми в задней доле гипофиза вырастают аксоны крупных секреторных нейронов. Соединительнотканная строма, сосуды и капсула имеют мезенхимную природу.

В аденогипофизе кластеры эндокриноцитов объединяются в сеть анастомозирующих тяжей – трабекулы. В их центральной части располагаются *хромофобные* эндокриноциты – мелкие агранулярные, функционально неактивные клетки, способные к делению. На поверхности вблизи синусоидных капилляров с фенестрированным эндотелием располагаются *хромофильные* эндокриноциты с *ацидофильными* секреторными гранулами (*ацидофильные* клетки) и *базофильными* секреторными гранулами (*базофильные гонадотропные* клетки с *макулой* и *тиротропные* клетки без *макулы*) (рис. 24).

Ацидофильные клетки округлой формы. Ядро располагается центрально. Умеренно развита гранулярная эндоплазматическая сеть и комплекс Гольджи. Секреторные гранулы электронноплотные диаметром в пролактиновых клетках 400-700 нм, в соматотропных – 300-400 нм. Белковой природы *лактотропный* гор-

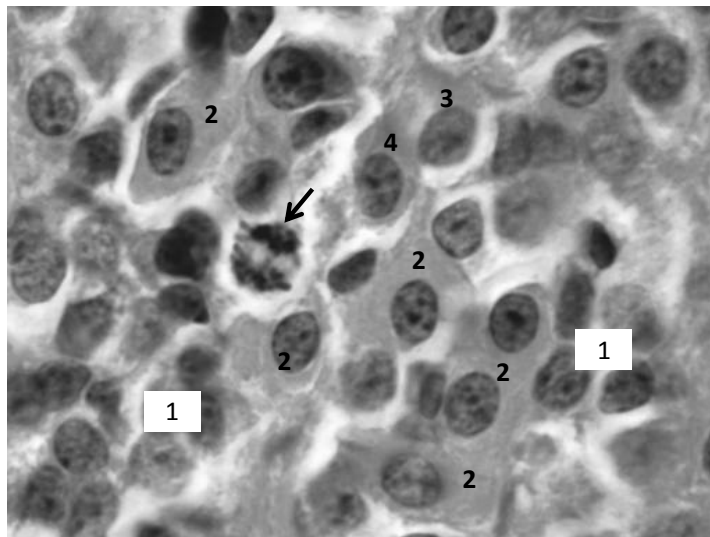


Рис. 24. Гипофиз крысы: 1 - хромофобные эндокриноциты, анафаза митоза в недифференцированной клетке (указан стрелкой), 2 - ацидофильные эндокриноциты, 3 - гонадотропоцит с макулой, 4 – тиротропный эндокриноцит. Окраска гематоксилином и эозином, ув. $\times 1000$ (препарат Герасимова А.В.)

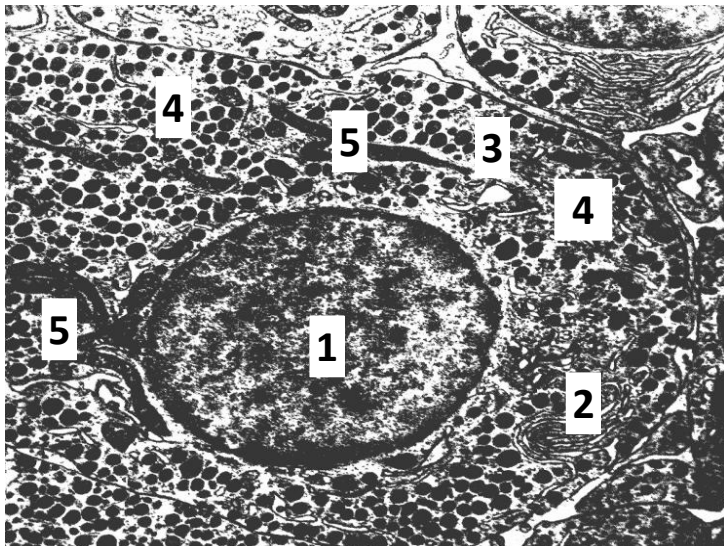


Рис. 25. Соматотропная клетка: 1 – ядро, 2 – гранулярная эндоплазматическая сеть, 3 – комплекс Гольджи, 4 – секреторные гранулы, 5 – митохондрии. Электронная микрофотография, ув. $\times 20000$ (по Стрижкову В.С.)

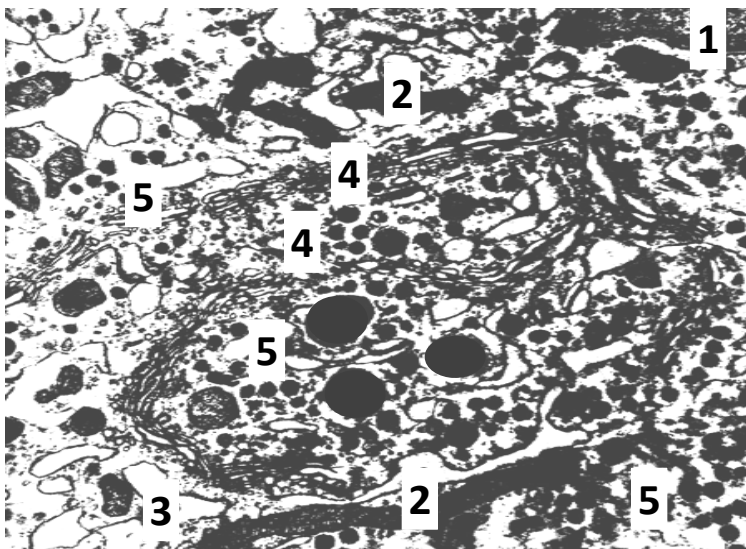


Рис. 26. Фолликулостимулирующая клетка: 1 – ядро, 2 – митохондрии, 3 – гранулярная эндоплазматическая сеть, 4 – комплекс Гольджи, 5 – секреторные гранулы. Электронная микрофотография, ув. $\times 20000$ (по Стрижкову В.С.)

мон (пролактин) стимулирует галакто-циты молочных желёз, соматотропный – гормон роста (рис. 25).

Базофильные гонадотропные клетки имеют овальную форму, округлое эксцентрично расположенное ядро, в центральной части цитоплазмы – комплекс Гольджи, соответствующий макуле, на периферии – гранулярную эндоплазматическую сеть и секреторные гранулы диаметром 200-300 нм, содержащие фолликулостимулирующий и лютеинизирующий гормон (гликопротеиды), оказывающие влияние на половые железы (рис. 26).

Базофильные тиротропные эндокриноциты многогранной формы с овальным эксцентрично расположенным ядром, комплексом Гольджи, менее развитым, чем у гонадотропных клеток, гра-

нулярной эндоплазматической сетью и секреторными гранулами диаметром 80-200 нм, содержащими тиреотропный гормон (гликопротеид, стимулирующий щитовидную железу).

Базофильные кортикотропные клетки веретеновидной формы со складчатой оболочкой ядра и фуксинофильными секреторными гранулами в цитоплазме. Гранулы имеют диаметр 100-200 нм, электронно-плотную сердцевину, светлый ободок. Умеренно развита гранулярная эндоплазматическая сеть и комплекс Гольджи. Клетки вырабатывают белок проопиомеланокортин (ПОМК), выделяют из него фрагмент – *адренокортикотропный гормон*, стимулирующий деятельность кортикостероцитов пучковой и сетчатой зон коры надпочечников.

Клеточная формула передней доли у взрослых людей: хромофобные клетки – 55-60 %, хромофильные – 40-45 %, ацидофильные – 30-35 %, базофильные – 4-10 %. У детей увеличивается число соматотропных и тиротропных эндокриноцитов, при половом созревании – гонадотропных, у беременных и кормящих матерей – пролактиновых.

Промежуточная часть содержит **хромофобные клетки**, формирующие фолликулы, заполненные коллоидом. Фолликулозвёздчатые клетки в гормонопозе участия не принимают. Они оказывают регуляторное воздействие на эндокриноциты и утилизируют погибшие клетки. Базофильные клетки вырабатывают ПОМК и выделяют из него три гормона: адренокортикотропный, меланоцитстимулирующий и липотропный.

Туберальная часть заметного участия в гормонопозе не принимает. Здесь располагаются единичные тиротропные эндокриноциты.

Шишковидная железа

У человека размером около 7 мм, дольчатая, окружена капсулой, вырабатывает широкий спектр гормонов, в том числе *мелатонин* (индоламин), *адреногломерулотропный гормон* (пептид) и *антигонадотропин* (пептид).

Мелатонин выделяется преимущественно ночью и воздействует на клетки-мишени многих органов: угнетает секреторные нейроны гипоталамуса, нормализует работу сердечно-сосудистой системы, сон, оказывает анти-стрессорное, противоопухолевое действие, стимулирует регенерацию и депигментацию.

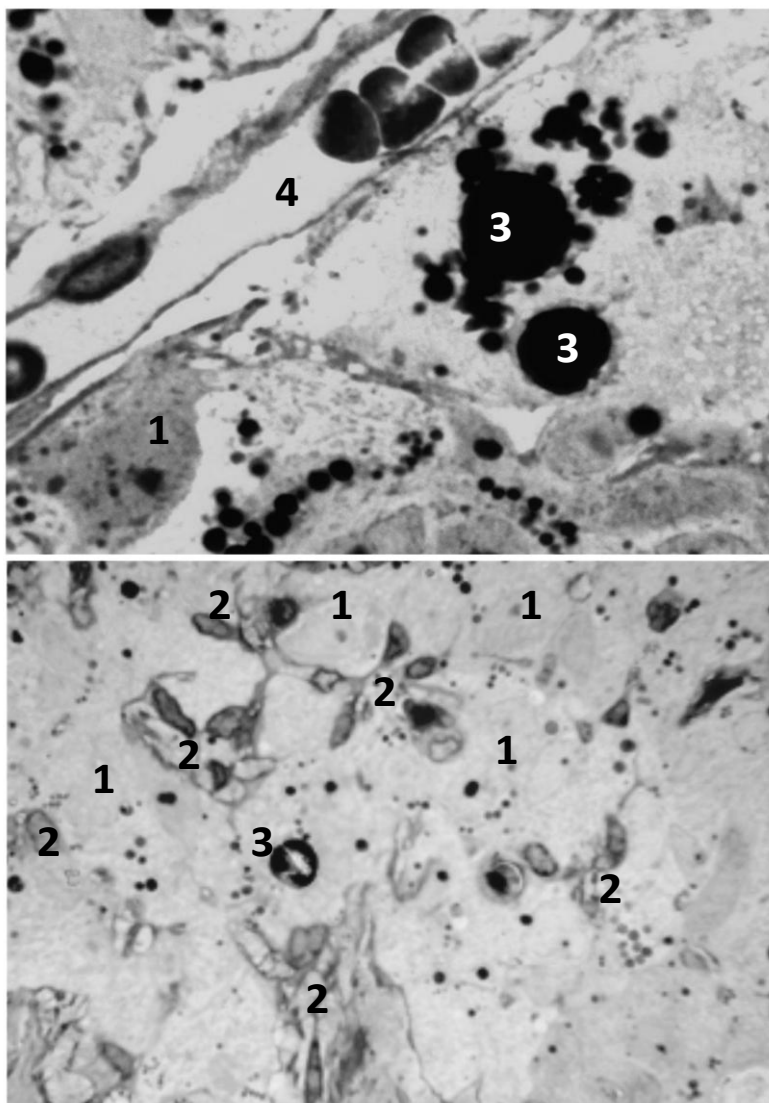


Рис. 27. Шишковидная железа старой крысы: 1 – пинеалоциты, 2 – астроциты, 3 – мозговой песок, 4 – капилляр. Полутонкие осмированные срезы. Окраска азуром II, ув. $\times 1000$ (препараты Герасимова А.В.)

перестройки, завершающиеся к 4-5 годам, когда дифференцированные клетки пинеалоциты, участвующие в гормонопоэзе, утрачивают способность к делению.

В процессе функционирования и гибели пинеалоцитов в железе млекопитающих животных и человека образуется мозговой песок, отдельные частицы которого у пожилых людей могут достигать 2-5 мм. На месте погибших пинеалоцитов разрастается астроглия (рис. 27).

Астроцитов в шишковидной железе на порядок меньше пинеалоцитов. Астроциты имеют небольшое овальное ядро (4×7 мкм) с умеренно конденсированным хроматином и длинные

Антигонадотропин подавляет активность гонадотропных клеток гипофиза, поэтому у детей с опухолями шишковидной железы проявляется преждевременное половое созревание.

Адреногломерулотропный гормон регулирует деятельность кортикостероцитов клубочковой зоны коры надпочечников.

Железа у человека закладывается на 5-6 неделе эмбриогенеза в виде кармана на своде промежуточного мозгового пузыря. В процессе развития зачаток вступает во взаимодействие с мезенхимой и претерпевает три морфологические

отростки, заканчивающиеся «ножками» на периферии долек и под капсулой железы. Пинеалоциты более крупные отростчатые клетки. Их ядра размером 10-12 мкм с ядрышками, единичными мелкими глыбками хроматина и складчатой оболочкой. Цитоплазма функционально активных клеток слабо базофильная («светлые»). Круглосуточно неактивные клетки окрашиваются более интенсивно («тёмные»). В цитоплазме светлых и тёмных пинеалоцитов в виде мелких зёрен выявляются митохондрии. Гранулярная, агранулярная эндоплазматическая сеть и комплекс Гольджи развиты умеренно. Отростки (4-5) короткие, один заканчивается «булавой» в перикапиллярном пространстве.

Гормоны-пептиды и мелатонин, связанный с белком-носителем, синтезированные в гранулярной эндоплазматической сети и оформленные в комплексе

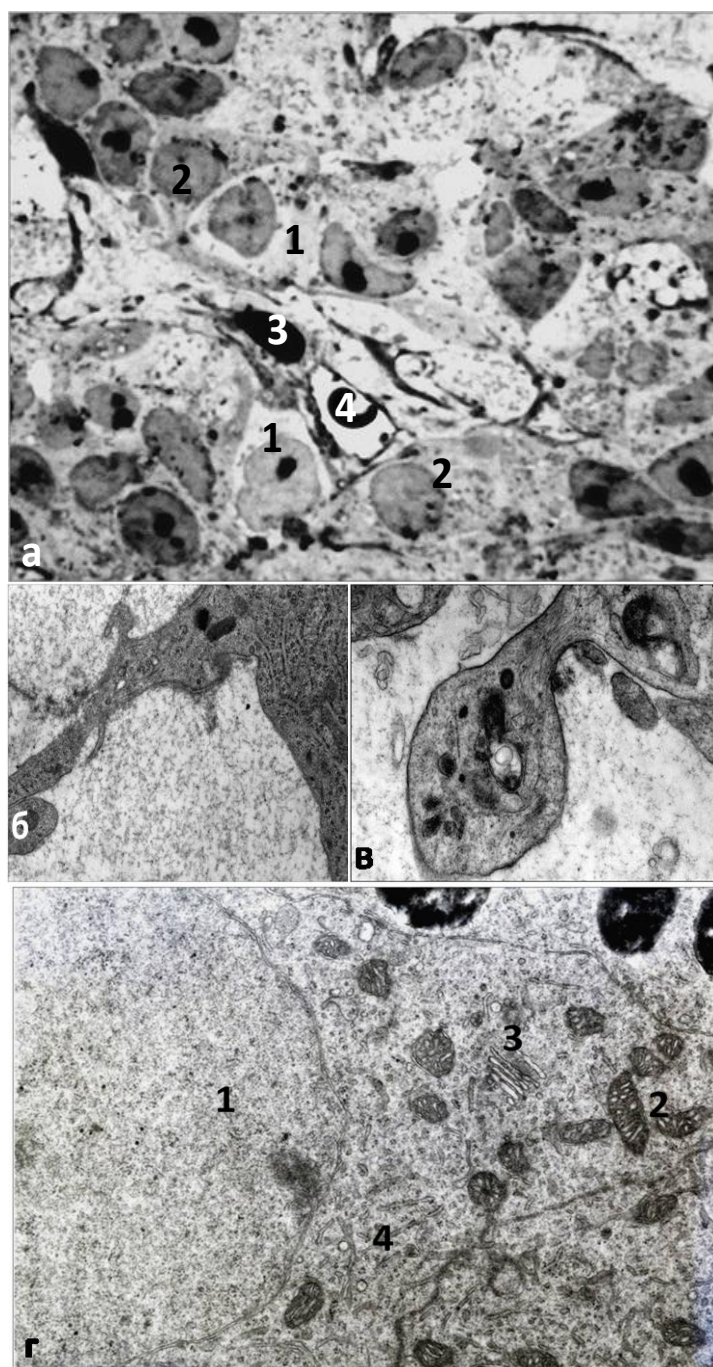


Рис. 28. Шишковидная железа крысы: а) полутонкий срез: 1 – светлые пинеалоциты, 2 – тёмные, 3 – астроцит, 4 – капилляр, окраска азуром II, ув. $\times 1000$; электронограммы: б) астроцит, ув. $\times 20000$; в) отросток пинеалоцита с секреторными везикулами, ув. $\times 25000$; г) светлый пинеалоцит: 1 – ядро, 2 – митохондрии, 3 – комплекс Гольджи, 4 – гранулярная эндоплазматическая сеть, ув. $\times 4500$ (препараты Герасимова А.В.)

Гольджи в секреторные везикулы с плотной сердцевиной, транспортируются в булавовидную терминаль отростка и выделяются в периваскулярное пространство (нейрокринная секреция). Кальцинируемый вне клеток белок-носитель инициирует отложение мозгового песка, гормоны включаются в кровоток (рис. 28).

Для светлых клеток, кроме гранулярных секреторных везикул, характерны синаптические ленты. Число и длина синаптических лент в пинеалоцитах, как и содержание мелатонина в плазме крови, увеличивается при ночной и других формах активизации гормон-продуцирующей деятельности шишковидной железы.

Щитовидная железа

Самая крупная эндокринная железа. Имеет дольчатое фолликулярное строение, фиброзную капсулу из плотной соединительной ткани, эпителиальную паренхиму, развитую сеть кровеносных сосудов.

Зачаток щитовидной железы появляется у человека на 3-4 неделе эмбриогенеза одновременно с зачатками околощитовидных желёз и тимуса, составляющих группу бранхиогенных желёз, производных передней (глоточной) кишки эмбриона: щитовидной железы – непарный зачаток на уровне I-II пар жаберных (глоточных) карманов, околощитовидных – парные из III и IV пар карманов. Щитоязычный проток на дистальном конце формирует две доли щитовидной железы, в которых к концу 12-ой недели дифференцируются фолликулы, заполненные оксифильным ШИК-позитивным коллоидом. Нейробласты, производные нервного гребня, дифференцируются в парафолликулярные клетки. Мезенхима формирует между фолликулами интерстиций, междольковые и междольевые перегородки, фиброзную капсулу, общую с околощитовидными железами. Активность органа проявляется наиболее выражено в детском возрасте.

Фолликулярные клетки (Т-тироциты, «А-клетки»), располагающиеся в стенке фолликулов одним слоем на базальной мембране, составляют 98 % от общего количества клеток паренхимы. Камбий – *интерфолликулярные клетки* (2 %).

В нормальном функциональном состоянии фолликулярные клетки кубические с округлым ядром, ядрышками, умеренно конденсированным хроматином и слабо базофильной цитоплазмой. На апикальной поверхности клеток, обращённой в полость

фолликула, имеются микроворсинки. Умеренно развиты гранулярная эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, лизосомы, митохондрии (рис. 29).

В фазу продукции гормонов клетки синтезируют в гранулярной эндоплазматической сети белок, который в комплексе Гольджи гликозилируется и превращается в тиреоглобулин, транспортируемый в составе секреторных везикул к адлюминальной поверхности, затем выделяется в полость фолликулов (мерокринная секреция), йодируется и подвергается протеолизу с высвобождением йодсодержащих гормонов *трийодтиронина* и *тетрайодтиронина*.

Йод извлекают из крови и переводят в активную форму (фермент тиропероксидаза) фолликулярные клетки, стимулированные тиреотропным гормоном гипофиза. Интрафолликулярный и внутриклеточный протеолиз осуществляется при участии лизосомных ферментов. В фазу выведения гормоны путём пиноцитоза поглощаются, транспортируются к базальной поверхности клеток и выделяются в кровь для регуляции нормального роста, дифференцировки и функционирования головного мозга, поддержания основного обмена, температуры тела. При дефиците йодсодержащих гормонов в детском возрасте развивается кретинизм. У взрослых страдает умственная способность, термогенез. Избыток гормонов приводит к разобщению процессов окисления и фосфорилирования в митохондриях, стимулирует выработку тепла, нарушает работу мышц, вызывает развитие экзофтальма.

Производство гормонов осложняет недостаток йода в пище. По механизму отрицательной обратной связи в гипоталамусе активизируется секреция тиреолиберина, в гипофизе – тиреотроп-

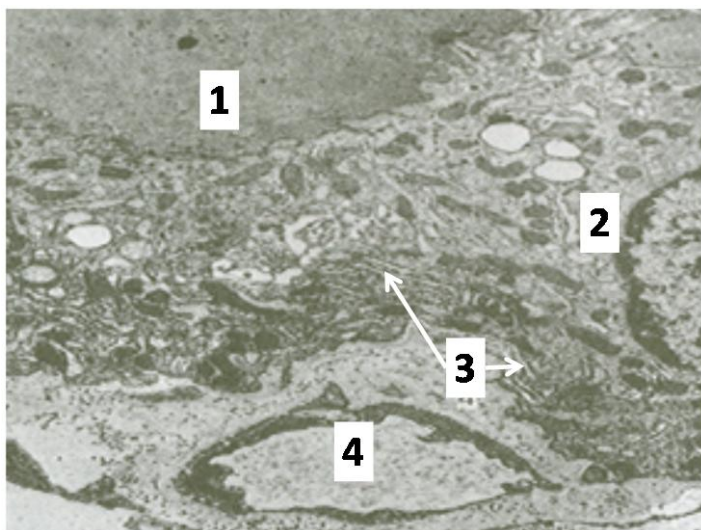


Рис. 29. Нормальное функциональное состояние щитовидной железы: 1 – микроворсинки фолликулярной клетки, обращённые в коллоид, 2 – комплекс Гольджи и секреторные везикулы, 3 – гранулярная эндоплазматическая сеть, 4 – парафолликулярная клетка. Электронная микрофотография, ув. $\times 10000$ (по Федченко Н.П.)

ного гормона, под влияние которого развивается гиперфункция щитовидной железы. Фолликулярные клетки делятся, приобретают столбчатую форму с базальными складками и псевдоподиями на апикальной поверхности.

Ядра становятся овоидными, цитоплазма – апикально зернистой (содержит фагосомы с оксифильным коллоидом). Ко-

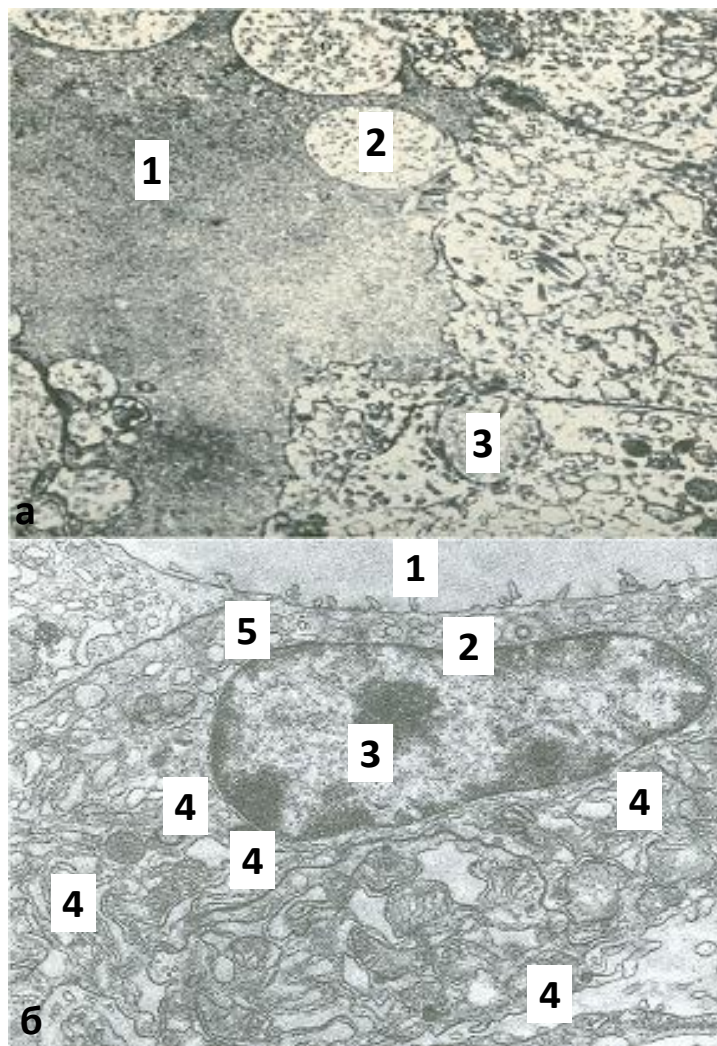


Рис. 30. Сдвиг функционального состояния щитовидной железы: а) гиперфункция: 1 – коллоид в полости фолликула, 2 – псевдоподия, 3 – фагосома с коллоидом, электронограмма, ув. $\times 12000$ (по Джуде М.Б.); б) гипофункция: 1 – единичные микроворсинки, 2 – апикальная поверхность фолликулярной клетки, 3 – овоидное ядро, 4 – гранулярная эндоплазматическая сеть, 5 – секреторные гранулы, электронограмма, ув. $\times 12000$ (по Волковой О.В., Елецкому Ю.К.)

личество и плотность коллоида снижается. Фолликулы становятся складчатыми.

При стрессе в гипоталамусе угнетается продукция тиреолиберина. Активность тиротропocитов гипофиза снижается. В щитовидной железе проявляется гипofункция. Фолликулярные клетки уплощаются, их ядра становятся тёмными, адлюминальная и базальная поверхности гладкими. Угнетается йодирование, расщепление тироглобулина и секреция в кровь гормонов. Коллоид накапливается, фолликулы увеличиваются (рис. 30).

Парафолликулярные клетки (С-тироциты, «кальцитониноциты», С-клетки, апудоциты дисперсной эндокринной системы) составляют 0,1 % от общего количества клеток паренхимы. Они не чувствительны к тиреотроп-

ному гормону гипофиза. Располагаются в фолликулах между фолликулярными клетками. Имеют коническую форму, округлое ядро с ядрышками и слабо оксифильную цитоплазму с мелкими осмиофильными (аргентаффиными) секреторными гранулами. Гранулярная эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, митохондрии развиты умеренно. Секреторные везикулы электронно-плотные, содержат гормон кальцитонин (пептид). На плазмолемме имеются рецепторы, улавливающие возрастание содержания кальция в крови. Клетки-мишени – *остеобласты*, связывающие кальций в костном матриксе. *Остеокласты*, резорбирующие костную ткань, высвобождающие кальций, *энтероциты кишечника*, всасывающие кальций, *эпителиоциты канальцев почек*, осуществляющие экскрецию кальция, – угнетаются (гипокальциемический эффект).

У человека с 14-16 лет (максимально в 50-60 лет) в щитовидной железе выявляются **оксифильные клетки** (Ашкинази-Гюртля, «В-клетки») с зернистой, богатой митохондриями цитоплазмой, вырабатывающие серотонин (онкоциты).

Околощитовидная железа

Самая мелкая, размером 5 мм, парная (по две с каждой стороны). Железистая эпителиальная паренхима разделена на дольки трабекулами из плотной соединительной ткани с однокапельными (белыми) жировыми клетками. Тяжи эндокриноцитов анастомозируют, пронизаны сетью капилляров с фенестрированным эндотелием. Внутريدольковая строма образована рыхлой соединительной тканью. Среди эндокринных клеток преобладают мелкие (7-10 мкм) многогранные главные паратироциты с округлым светлым ядром, ядрышками. Цитоплазма более 80 % клеток после фиксации перфузией окрашиваются слабо базофильно (тёмные), после фиксации погружением у 60-80 % не окрашиваются (светлые), тёмных – 20-40 %. У 5-летних детей появляются единичные (у быка, лошади – более многочисленные) крупные (18-20 мкм) оксифильные паратироциты и переходные между главными и оксифильными эндокринные клетки. С возрастом разрастается соединительнотканная строма, увеличивается количество жировых клеток.

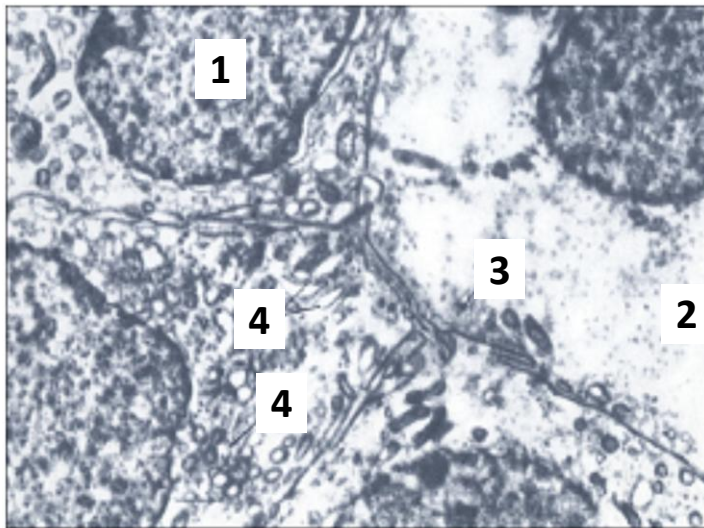


Рис. 31. Околощитовидная железа: 1 – ядра в тёмных клетках, 2 – цитоплазма светлой, 3 – митохондрии в оксифильной, 4 – гранулярная эндоплазматическая сеть. Электронная микрофотография, ув. $\times 8750$ (по Елисееву В.Г.).

Главные светлые клетки – не активны, бедные органеллами, с липидными каплями, гранулами гликогена и единичными секреторными везикулами в цитоплазме.

Главные тёмные клетки – рецепторами на плазмолемме улавливают снижение содержания кальция в крови и выделяют гормон пептидной природы – *паратирин* (антагонист *кальцитонина*), проявляя гиперкаль-

циемический эффект. Паратирин синтезируется в гранулярной эндоплазматической сети, в комплексе Гольджи оформляется в секреторные везикулы диаметром 150-200 нм с плотной сердцевинкой и узким ободком.

Оксифильные паратироциты имеют округлое ядро с конденсированным хроматином, многочисленные митохондрии, единичные цистерны гранулярной эндоплазматической сети, вакуолярный комплекс Гольджи, мелкие электронно-плотные секреторные гранулы, содержащие серотонин, регулируют суточную активность железы (рис. 31).

Надпочечник

Парная железа размером $1 \times 3 \times 5$ см с толстой капсулой из плотной соединительной ткани, под которой располагается корковое вещество, в центре – мозговое вещество. Развитие начинается на 5-й неделе эмбриогенеза человека с закладки первичной и вторичной коры, производных мезодермы.

Первичная кора состоит из крупных оксифильных клеток, вторичная – из мелких базофильных клеток. Мезенхима формирует капсулу и строму. На 6-й неделе из нервного гребня мигрируют симпатогонии, которые к 6-му месяцу проникают через

корковое вещество в центральную область и формируют мозговое вещество.

У новорождённых первичная кора претерпевает инволюцию (в течение 2-х недель – на 50 %). Во вторичной коре, расположенной под капсулой железы, у детей начинает проявляться зональность.

Вторичная кора и мозговое вещество разрастаются, достигая в пубертатном возрасте параметров, характерных для взрослых людей. Кора составляет 70-80 % объёма органа и подразделяется на зоны: *клубочковую, пучковую и сетчатую* (в соотношении 3:15:2). Паренхима состоит из тяжёлых эндокринных клеток кортикостероцитов. В узких прослойках стромы располагаются капилляры с фенестрированным эндотелием, которые на границе с мозговым веществом отдают кровь сосудам синусоидного типа. В клубочковой зоне тяжёлые клетки, подворачиваясь под капсулу, формируют округлые аркады, напоминающие клубочки. В пучковой зоне они следуют радиально. В сетчатой зоне эпителиальные тяжёлые несколько разрыхляются и анастомозируют.

Кортикостероциты **клубочковой зоны**, чувствительные к аденоглюмеротропному гормону шишковидной железы, конической формы высотой до 15 мкм. Ядро округлое с ядрышками, цитоплазма слабо оксифильная, содержит агранулярную эндоплазматическую сеть, митохондрии и жировые включения. Из холестерина, запасаемого в липидных каплях, синтезируются *минералокортикоиды (альдостерон)*. Альдостерон предотвращает в почках потерю натрия.

Кортикостероциты в узкой наружной части **пучковой зоны** недифференцированные, кубической формы (8×10 мкм), ядро округлое, цитоплазма бедна органеллами, без липидных капель («суданофобная прослойка» коры). Клетки, стимулированные аденокортикотропным гормоном гипофиза, делятся и обновляют паренхиму коры.

Кортикостероциты в широкой внутренней части пучковой зоны самые крупные (25 мкм), губчатые (капли, теряя липиды при проводке через спирты, превращаются в «вакуоли», при окраске замороженных срезов суданом III они приобретают оранжевый цвет). Клетки имеют митохондрии с тубулярными кристами и гладкую эндоплазматическую сеть, синтезируют *глюкокортикоиды (кортизон, гидрокортизон, кортикостерон)*, регу-

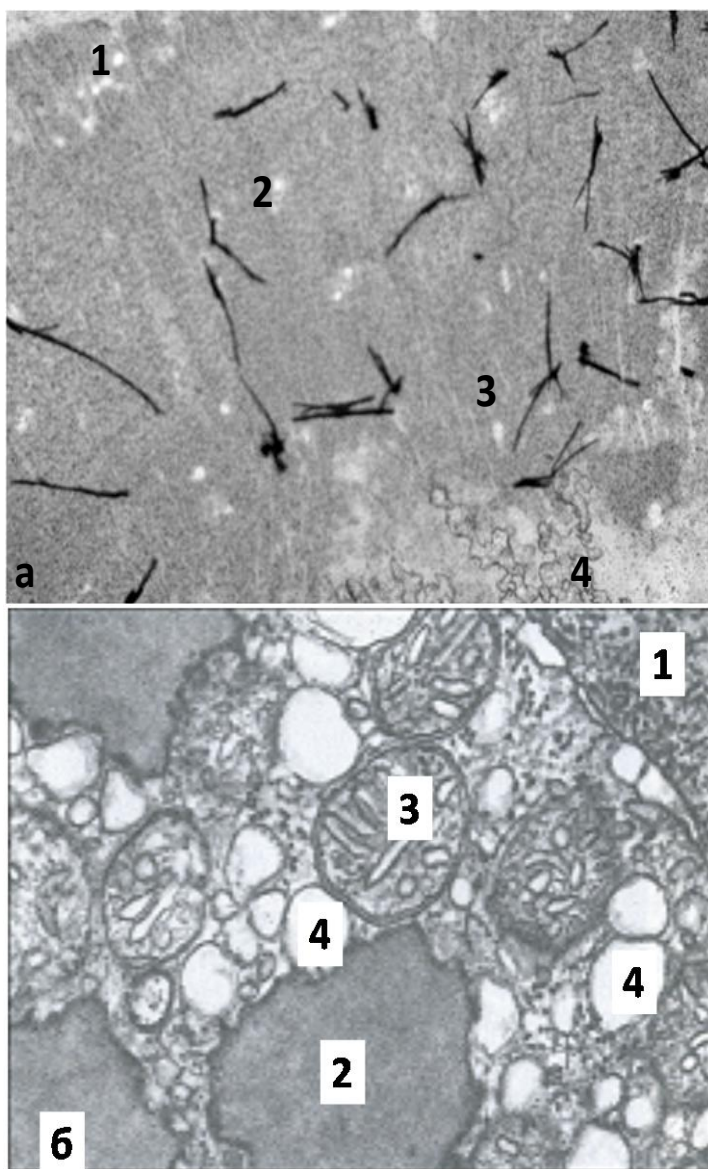


Рис. 32. Надпочечник: а) криосрез, окрашенный суданом III: 1 – клубочковая зона коры, 2 – пучковая, 3 – сетчатая, 4 – мозговое вещество, ув. $\times 100$ (препарат А.В. Герасимова); б) электронная микрофотография: 1 – ядро губчатого кортикостероцита, 2 – липидные капельки, 3 – митохондрия, 4 – гладкая эндоплазматическая сеть (по Волковой О.В., Елецкому Ю.К.)

Хромаффинные клетки вырабатывают *адреналин* и *норадреналин*, *факторы роста*, *гормоны-пептиды*, *стимулирующие гликогенолиз*, *гипергликемию*, *работу сердца*, *эмоциональный всплеск*. Различают *главные светлые адреналоциты* и *тёмные норадреналоциты*. Ядра клеток округлые с ядрышками, мито-

лирующие углеводный, белковый, жировой обмен, угнетающие иммунную систему и развитие воспаления (рис. 32).

Кортикостероциты **сетчатой зоны** кубической формы (15×20 мкм) с округлым ядром и оксифильной цитоплазмой. Содержат митохондрии с тубулярными кристами, гладкую эндоплазматическую сеть, незначительное количество липидных включений, синтезируют *половые гормоны* (основной – *дегидроэпиандростерон*, стимулирующий развитие вторичных половых признаков мужского пола). Сетчатая зона является «кладбищем» коры.

Мозговое вещество содержит гроздевидные кластеры хромаффинных клеток, прослойки соединительной ткани, синусоидные капилляры, вены, автономные нейроны, регулирующие активность хромаффинных клеток.

хондрии мелкие. Развита гранулярная эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи. Секреторные везикулы диаметром 150-500 нм с электронно-плотной сердцевиной и светлым ободком, который в адреналocyтaх узкий, в норадреналocyтaх – широкий (рис. 33).

Дисперсная эндокринная система

Представлена оди-
ночными *гастро-
энтеро-панкреатичес-
кими* (ГЭП) эндокрин-
ными клетками, кото-
рые обозначают буква-
ми латинского алфави-
та. Активность самых
многочисленных энте-
рохромаффинных ЕС-
клеток находится под
контролем шишковид-
ной железы. ГЭП эн-
докринные клетки
имеют рецепторы на
плазмолемме и способ-
ны оценивать состав
пищи, например, наши
«пограничные заставы»
– ЕС-клетки реагируют

на погрешности питания секрецией серотонина, стимулирующего рвоту и диарею (ночью они защищают наш организм, секретируя мелатонин, стимулирующий обновление эпителия).

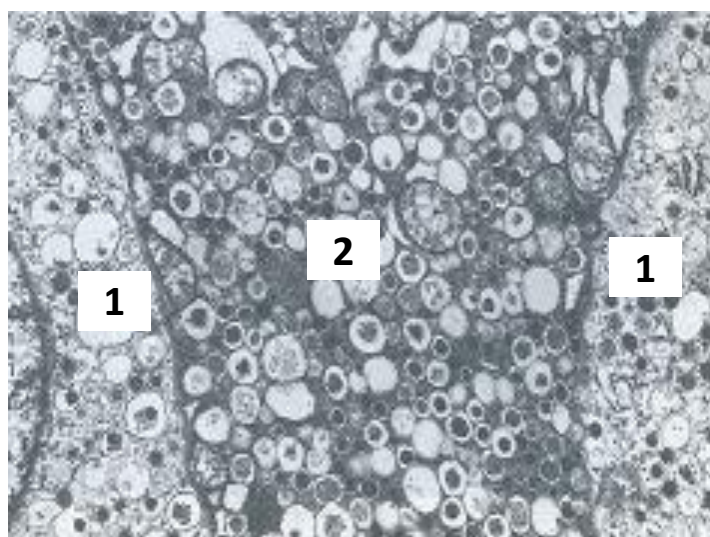


Рис. 33. Мозговое вещество надпочечника: 1 – адреналocyтa, 2 – норадреналocyтa. Электронная микрофотография (по Волковой О.В., Елецкому Ю.К.)

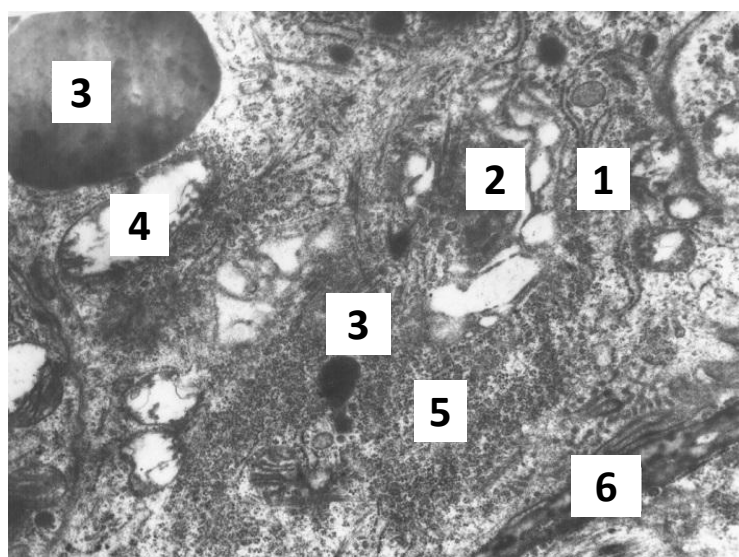


Рис. 34. Базальная часть эпителиоцита протока поднижнечелюстной железы крысы: 1 – гранулярная эндоплазматическая сеть, 2 – комплекс Гольджи, 3 – секреторные гранулы, 4 – митохондрия, 5 – полисомы, 6 – базальная мембрана. Электронограмма, ув. $\times 10000$ (препарат Герасимова А.В.)

Морфологически различают клетки *открытого* и *закрытого* типа (в зависимости от того, достигают ли они поверхности эпителия). Закрытого типа клетки в эмбриогенезе появляются раньше (у человека на 6-й неделе). Все клетки имеют коническую форму, округлое ядро с ядрышком и складчатой оболочкой, гранулярную эндоплазматическую сеть, комплекс Гольджи, митохондрии, электронно-плотные секреторные гранулы в базальной части цитоплазмы, проявляющие сродство к бихромату калия, серебру, содержащие гормоны пептидной природы и флюорогенные биологически активные амины (флюоресценция мелатонина голубого цвета, серотонина – жёлтого). Гранулы, содержащие различные гормоны, отличаются по ультраструктуре (рис. 34).

ОПИСАНИЕ МИКРОПРЕПАРТОВ

1. Гипофиз кошки. Окраска гематоксилином и эозином (Приложение 1, рис. 11). На сагиттальном разрезе органа при малом увеличении микроскопа различима соединительнотканная капсула, тёмно окрашенная массивная передняя доля, узкая промежуточная часть, которую от передней доли отделяет щель, и светлая задняя доля. В передней доле анастомозирующие тяжи эндокринных клеток окружают синусоидные капилляры. Тяжи состоят из хромофобных и хромофильных клеток с округлыми ядрами. При большом увеличении микроскопа в трабекулах аденогипофиза становятся различимыми округлые эндокриноциты с оксифильной цитоплазмой (ацидофильные клетки), базофильные многогранные тиротропные клетки, овоидные с макулой – гонадотропные и многочисленные хромофобные эндокриноциты. В промежуточной части паренхима представлена более плотно расположенными тяжами и фолликулами хромофобных клеток. В задней доле синусоидные капилляры окружают скопления питуицитов с овальными ядрами и оксифильной цитоплазмой, поддерживающие нейросекреторные тельца, которыми заканчиваются нейросекреторные нервные волокна гипоталамо-гипофизарного тракта.

Зарисовать при малом увеличении массивную переднюю долю, узкую промежуточную часть, разделённые щелью, и заднюю долю. Обозначить на рисунке перечисленные структурные компоненты органа.

2. Щитовидная железа. Окраска гематоксилином и эозином (Приложение 1, рис. 12-13). При малом увеличении под фиброзной капсулой, общей для щитовидной и околощитовидных желёз, различимы многочисленные фолликулы, заполненные оксифильным коллоидом, и междольковые перегородки с кровеносными сосудами. При большом увеличении обращает на себя внимание развитая перифолликулярная капиллярная сеть, прозрачные пузырьки коллоида на границе с однослойным кубическим эпителием, единичные крупные парафолликулярные клетки в стенке фолликулов конической формы с округлым ядром, расположенным в широкой базальной части, и слабо оксифильной цитоплазмой. Кубической формы фолликулярные клетки с центрально расположенными ядрами округлой формы имеют слабо базофильную цитоплазму.

Зарисовать при большом увеличении микроскопа участок щитовидной железы в нормальном функциональном состоянии. Обозначить фолликулы, заполненные коллоидом, соединительнотканые перегородки с сосудами, однослойный кубический эпителий в стенке фолликулов.

3. Околощитовидная железа. Окраска гематоксилином и эозином (Приложение 1, рис. 14). При малом увеличении под тонкой соединительнотканной капсулой в железе различимы плотно прилегающие друг к другу анастомозирующие тяжи мелких эндокринных клеток и междольковые перегородки из плотной соединительной ткани с единичными белыми жировыми клетками. При большом увеличении в прослойках рыхлой соединительной ткани между тяжами эндокринных клеток выявляются многочисленные капилляры. В паренхиме численно преобладают мелкие паратироциты с округлым ядром, ядрышками и слабо базофильной цитоплазмой. Обнаруживаются единичные крупные паратироциты с более тёмным ядром и слабо оксифильной цитоплазмой.

Зарисовать при большом увеличении микроскопа участок среза околощитовидной железы. Обозначить капсулу, соединительнотканые трабекулы, паратироциты, капилляры.

4. Надпочечник. Окраска гематоксилином и эозином. Окраска железным гематоксилином (Приложение 1, рис. 15-17). При малом увеличении под толстой капсулой различимы аркады тяжей эндокриноцитов, подворачивающиеся под неё и составляю-

щие клубочковую зону коры, широкая средняя пучковая её зона с радиальным расположением тяжей, внутренняя сетчатая зона коры и мозговое вещество с гроздевидными кластерами эндокриноцитов и венами в прослойках соединительной ткани. При большом увеличении в капсуле различимы наружная фиброзная и внутренняя клеточная пластинки, в клубочковой зоне – кортикостероциты призматической формы с овальными ядрами и слабо оксифильной цитоплазмой, в основании аркад – скопления мелких тёмных клеток, от которых радиально внутрь простираются прилегающие друг к другу тяжи крупных губчатых кортикостероцитов с округлыми ядрами. Сеть тяжей состоит из более мелких кортикостероцитов с округлыми ядрами и оксифильной цитоплазмой. В сетчатой зоне обнаруживаются также отмирающие тёмные клетки со сморщенными ядрами. В мозговом веществе в паренхиме численно преобладают светлые адреналоциты, тёмные норадреналоциты менее многочисленные. В строме, в прослойках рыхлой соединительной ткани и в непосредственном контакте с хромоаффинными клетками располагаются капилляры, венулы и вены.

Зарисовать при малом увеличении капсулу, сегмент среза, включающий корковое и мозговое вещество. Обозначить зоны коры надпочечника, вены в мозговом веществе.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

1. Каковы общие принципы организации и функционирования эндокринной системы, какие центральные регуляторные образования и периферические компоненты составляют эндокринную систему?
2. Каковы особенности развития, строение и функции гипоталамуса? Гипоталамо-гипофизарная система.
3. Какие гистологические, цито-, гистохимические и ультраструктурные критерии оценки функционального состояния гипоталамуса существуют в настоящее время?
4. Каковы особенности развития, строение и функции гипофиза?
5. Характеристика эндокриноцитов аденогипофиза, возрастные сдвиги клеточной формулы передней доли, фолликулозвёздчатые клетки, питуициты.

6. Какие особенности развития и функционирования характерны для шишковидной железы? Её структурная и ультраструктурная организация, возрастные преобразования.
7. Какие железы составляют бранхиогенную группу? Развитие, строение, функции щитовидной железы.
8. Характеристика фаз секреторного цикла фолликулярных клеток, понятие о гипер- и гипофункции щитовидной железы.
9. Функциональная морфология парафолликулярных клеток. Оксифильные клетки Ашкинази-Гюртля.
10. Развитие, строение, функционирование околощитовидных желёз, возрастные особенности, клеточная формула, ультраструктура паратироцитов.
11. Развитие, строение и возрастные особенности надпочечников.
12. Функциональная морфология кортикостероцитов клубочковой зоны коры.
13. Где располагается камбий коры надпочечников? Функциональная морфология кортикостероцитов пучковой зоны коры.
14. Функциональная морфология кортикостероцитов сетчатой зоны коры.
15. Мозговое вещество надпочечников: строение, классификация, ультраструктура, функции, особенности регуляции активности хромаффинных клеток.

ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

Выберите один правильный ответ.

1. БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫМИ ВЕЩЕСТВАМИ, ВЫРАБАТЫВАЕМЫМИ ЭНДОКРИННЫМИ КЛЕТКАМИ, ЯВЛЯЮТСЯ
 - 1) цитокины
 - 2) ростовые факторы
 - 3) гормоны
 - 4) медиаторы
2. ЦЕНТРАЛЬНЫМ РЕГУЛЯТОРНЫМ ОБРАЗОВАНИЕМ ЭНДОКРИННОЙ СИСТЕМЫ ЯВЛЯЕТСЯ
 - 1) шишковидная железа

- 2) щитовидная железа
- 3) околотитовидная железа
- 4) надпочечник

3. ГОРМОНЫ, ВЫРАБАТЫВАЕМЫЕ ГИПОФИЗ-ЗАВИСИМЫМИ КОМПОНЕНТАМИ ПЕРИФЕРИЧЕСКОГО ЗВЕНА ЭНДОКРИННОЙ СИСТЕМЫ, ОКАЗЫВАЮТ НА ГИПОТАЛАМУС

- 1) стимулирующее действие (положительная обратная взаимосвязь)
- 2) угнетающее действие (отрицательная обратная взаимосвязь)
- 3) воздействуют непосредственно на гипофиз
- 4) не проникают через гематоэнцефалический барьер и не оказывают действия на гипоталамус

4. АКСОНЫ КРУПНЫХ СЕКРЕТОРНЫХ НЕЙРОНОВ СУПРАОПТИЧЕСКИХ И ПАРАВЕНТРИКУЛЯРНЫХ ЯДЕР, СОСТАВЛЯЮЩИЕ ГИПОТАЛАМО-ГИПОФИЗАРНЫЙ ТРАКТ, ФОРМИРУЮТ НЕЙРО-СОСУДИСТЫЕ СИНАПСЫ

- 1) в передней доле гипофиза
- 2) в промежуточной части
- 3) в срединном возвышении ножки воронки нейрогипофиза
- 4) в задней доле гипофиза

5. ШИШКОВИДНАЯ ЖЕЛЕЗА СДЕРЖИВАЕТ ПОЛОВОЕ СОЗРЕВАНИЕ, ВЫРАБАТЫВАЯ

- 1) гормон пептидной природы, угнетающий активность гонадотропных клеток в гипофизе
- 2) гормон пептидной природы, угнетающий активность эндокринных клеток в яичках, вырабатывающих мужской половой гормон тестостерон
- 3) гормон пептидной природы, угнетающий активность эндокринных клеток в яичниках, вырабатывающих женские половые гормоны
- 4) гормон пептидной природы, угнетающий активность кортикостероцитов сетчатой зоны коры надпочечников, вырабатывающих половые гормоны

6. В ПУБЕРТАТНОМ ПЕРИОДЕ В ГИПОФИЗЕ ВОЗРАСТАЕТ ЧИСЛО

- 1) пролактиновых клеток
- 2) соматотропных клеток
- 3) тиротропных клеток
- 4) гонадотропных клеток

7. Фолликулярные клетки щитовидной железы, стимулированные при дефиците йода в пище тиротропным гормоном гипофиза, становятся

- 1) кубическими
- 2) плоскими
- 3) призматическими
- 4) на фолликулярные клетки тиротропный гормон не действует, форма изменяется у парафолликулярных клеток

8. Главные паратироциты многогранной формы, с округлым светлым ядром, ядрышками и слабо базофильной цитоплазмой (тёмные), на снижение кальция в крови реагируют

- 1) выделением гормона паратирина из секреторных везикул
- 2) активизацией депонирования кальция в митохондриях
- 3) не реагируют
- 4) уменьшением числа гликогеновых гранул в цитоплазме

9. Губчатые кортикостероциты с тубулярными кристами в митохондриях, синтезирующие кортизол, гидрокортизол, кортикостерон, располагаются

- 1) в клубочковой зоне коры надпочечников
- 2) в узкой наружной части пучковой зоны («суданофобной прослойке») коры надпочечников
- 3) в широкой внутренней части пучковой зоны коры надпочечников
- 4) в сетчатой зоне коры надпочечников

10. СВЕТЛЫЕ ХРОМАФФИННЫЕ КЛЕТКИ С ГРАНУЛЯРНЫМИ СЕКРЕТОРНЫМИ ВЕЗИКУЛАМИ ДИАМЕТРОМ 150-500 НМ, РАСПОЛАГАЮТСЯ

- 1) в щитовидной железе
- 2) в эпителии пищеварительного тракта
- 3) в промежуточной части аденогипофиза
- 4) в мозговом веществе надпочечников

СИТУАЦИОННЫЕ ЗАДАЧИ

Задача № 1. При подсчёте клеточной формулы супраоптических ядер гипоталамуса крысы в эксперименте обнаружился сдвиг в сторону увеличения числа секреторных нейронов с «опустошёнными» перикарионами (тип Ia).

Сделать заключение о сдвиге функциональной активности гипоталамуса.

Задача № 2. При подсчёте клеточной формулы передней доли гипофиза больного, умершего от несовместимой с жизнью травмы головного мозга, обнаружился сдвиг в сторону увеличения числа тиротропных и соматотропных эндокриноцитов.

Сделать заключение о том, индивидууму какой возрастной группы принадлежал исследуемый патологоанатомический материал.

Задача № 3. На вскрытии в шишковидной железе человека выявлен мозговой песок, отдельные частицы которого достигали 2-5 мм.

Сделать заключение о возрастной принадлежности умершего больного.

Задача № 4. При стрессе фолликулярные клетки в щитовидной железе приобретают плоскую форму, их палочковидные ядра становятся тёмными, адлюминальная и базальная поверхности гладкими. Размеры фолликулов увеличиваются.

Сделать заключение о функциональном состоянии щитовидной железы.

Задача № 5. На электронной микрофотографии в щитовидной железе обнаруживаются фолликулярные клетки кубической формы с округлым ядром, ядрышками, умеренно конденсированным хроматином, многочисленными микроворсинками на апикальной поверхности, гранулярной эндоплазматической сетью, комплексом Гольджи, лизосомами, митохондриями, пиносомами и секреторными везикулами в цитоплазме.

Сделать заключение о функциональном состоянии щитовидной железы.

Задача № 6. На электронной микрофотографии в фолликулярной клетке щитовидной железы обнаруживаются псевдоподии и многочисленные фагосомы с коллоидом.

Сделать заключение о функциональном состоянии щитовидной железы.

Задача № 7. В импрегнированном серебром препарате щитовидной железы животного в эксперименте выявились клетки с незначительным содержанием секреторных гранул в базальной части цитоплазмы.

Сделать заключение о содержании кальция в крови, которое стимулировало данный сдвиг.

Задача № 8. В околощитовидной железе не выявляются паратироциты с тёмными ядрами и оксифильной зернистой цитоплазмой.

Определить возраст индивидуума.

Задача № 9. В биопсийном материале надпочечника аркады тяжёлых эндокриноцитов подворачиваются под капсулу.

Сделать заключение о зональной принадлежности материала.

Задача № 10. В надпочечнике выявляются гроздевидные кластеры хромаффинных клеток, прослойки соединительной ткани, синусоидные капилляры, вены.

Сделать заключение о топографии и основной функции светлых хромаффинных клеток.

Тема 4. ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

ЦЕЛЬ ЗАНЯТИЯ: знать развитие, строение и функцию органов дыхательной системы; уметь различать органы дыхательной системы, определять тканевой состав воздухоносных путей и респираторных отделов на микроскопическом уровне.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПОДГОТОВКИ

1. Общий принцип организации дыхательной системы.
2. Функции органов дыхания.
3. Источники и процесс эмбрионального развития органов дыхательной системы.
4. Классификация отделов дыхательной системы, общие закономерности строения стенки воздухоносных путей.
5. Гистологическое строение носовой полости, глотки, гортани, гистофизиология обонятельной области.
6. Строение и функциональное значение гортани, трахеи, бронхов разного калибра.
7. Строение респираторного отдела легких. Понятие об ацинусе.
8. Клеточные элементы альвеол и строение воздушно-кровяного барьера.
9. Особенности кровообращения и иннервации органов дыхания.
10. Строение межальвеолярных перегородок.
11. Особенности строения легких новорождённого и ребенка.
12. Строение ацинуса и азрогематического барьера.
13. Гистофизиология защитных структур дыхательных путей.
14. Особенности кровоснабжения легких. Строение плевры.

ИНФОРМАЦИОННЫЙ БЛОК

Основными функциями органов дыхательной системы являются проведение воздуха и газообмен, кроме этого они участвуют в увлажнении вдыхаемого воздуха, его терморегуляции, депонировании крови, экскреции вредных веществ и рецепции газовых, температурных и механических воздействий. Знание строения и гистофизиологии органов дыхательной системы поможет врачу при выявлении расстройств этих функций и проведении целенаправленной терапии. Изучение клеточных компонентов

органов дыхания поможет установить диагноз заболевания и обеспечит эффективность проводимого лечения.

Органы дыхательной системы делятся на два отдела: *воздухоносный* (носовая полость, гортань, трахея, бронхи различных калибров) и *респираторный* (респираторные бронхиолы, альвеолярные ходы, альвеолярные мешочки и альвеолы). В состав органов дыхания также входят дыхательные мышцы, плевральные полости, эндокринные и иммунокомпетентные клетки, чувствительные и двигательные нервные окончания, образованные отростками нейронов собственного нервного аппарата и нейронов симпатического и парасимпатического отделов. В воздухоносных путях происходит поглощение из вдыхаемого воздуха O_2 и удаление CO_2 . Воздух параллельно согревается, увлажняется и очищается. Функция газообмена осуществляется в респираторных отделах легких. На клеточном уровне в органах дыхания, осуществляется ряд функций, не связанных с газообменом: выделение иммуноглобулинов, поддержание свертываемости крови, участие в водно-солевом и липидном обмене, синтезе, метаболизме и выведении гормонов, депонировании крови и ряде других функций.

Развитие органов дыхательной системы

Эпителиальная часть воздухоносных путей (начиная с гортани) и респираторных отделов лёгких развивается из эпителия глоточного отдела первичной кишки (рис. 35). У 4-недельного заро-

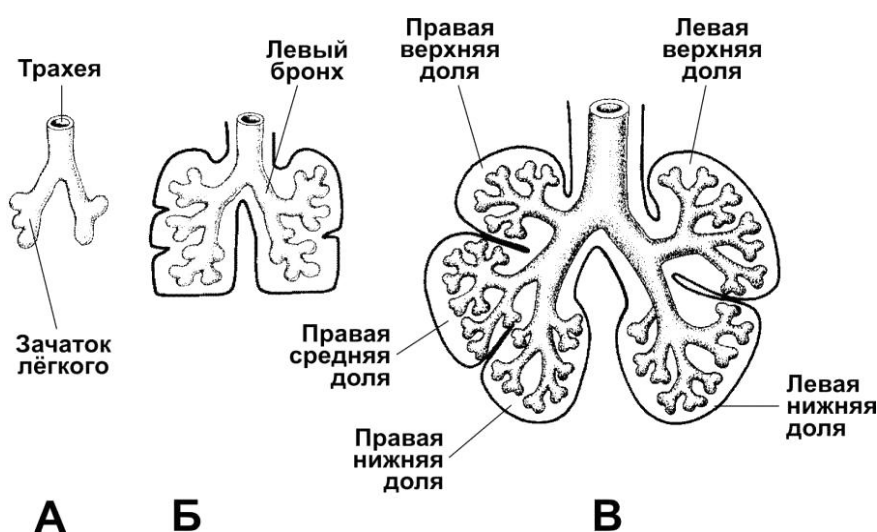


Рис. 35. Развитие бронхов и лёгких: А – 5 недель, Б – 6 недель, В – 8 недель (по Бойчук Н.В., Исламову Р.Р., Кузнецову С.Л. и др.)

дыша появляется непарное выпячивание, растущее в каудально-вентральном направлении (вниз и вперёд), которое формирует вначале гортань и трахею, а затем, дихотомически делясь, бронхиальное дерево, респираторные отделы и альвеолы. Эпителиальная выстилка и слизистые железы развиваются из энтодермы, а хрящевые клетки, фибробласты и гладкие миоциты – из мезенхимы, окружающей переднюю кишку.

Выделяют три стадии дифференцировки лёгких:

- **железистая** (с 4-й недели по 4-й месяц) – формируются система воздухоносных путей и бронхиальное дерево, поэтому зачаток легких напоминает трубчатую железу, т.к. на срезе видны многочисленные сечения крупных бронхов, похожие на выводные протоки экзокринных желёз (рис. 36-А);
- **канальцевая** (с 4-го по 6-й месяц) – завершается формирование бронхиального дерева и образуются респираторные бронхиолы и

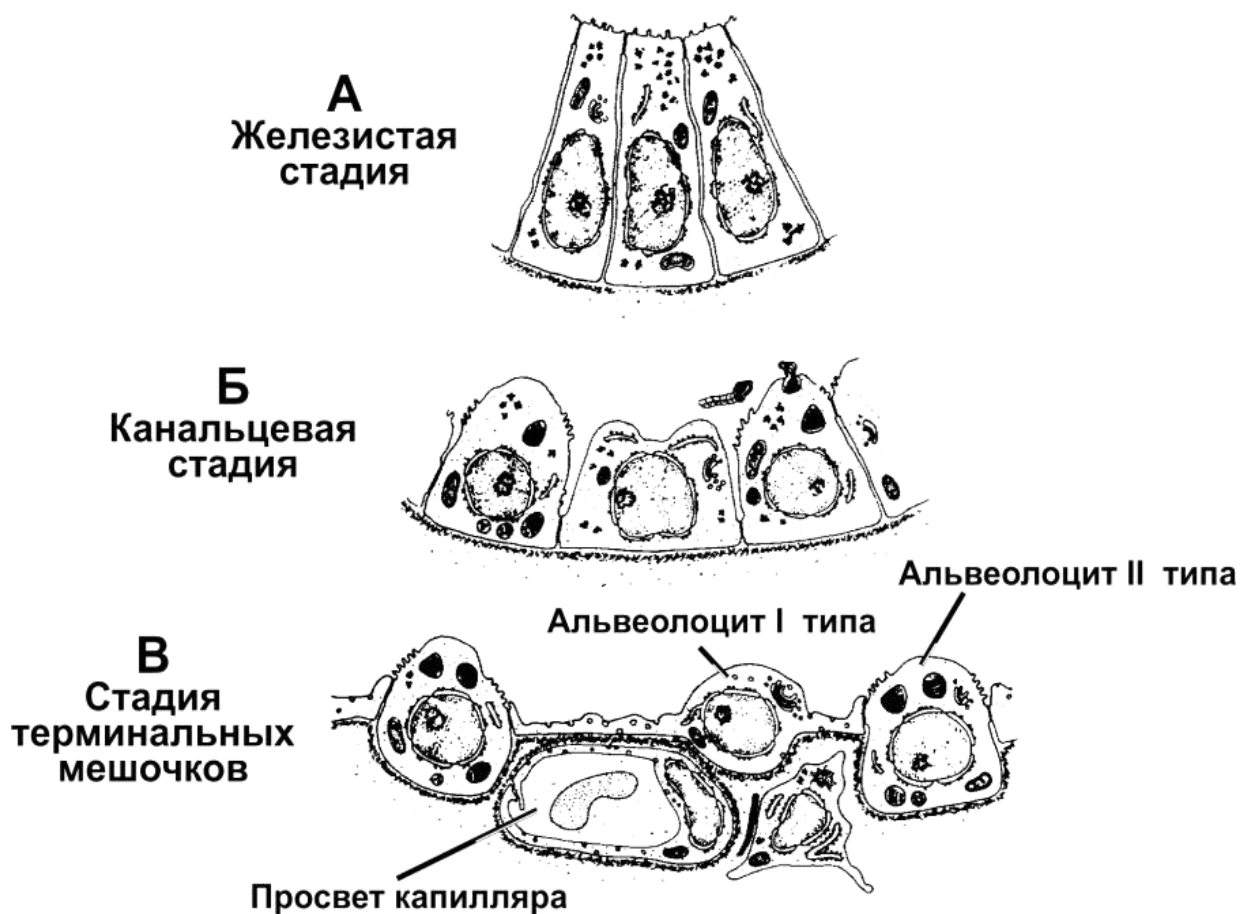


Рис. 36. Развитие лёгких: А – с 4-й недели по 4-й месяц;
Б – с 4-го по 6-й месяц; В – с начала 7-го месяца до рождения
(по Бойчук Н.В., Исламову Р.Р., Кузнецову С.Л. и др.)

капилляры (рис. 36-Б);

- **альвеолярная** (стадия терминальных мешочков) (с 7-го месяца до рождения) – образуются альвеолярные ходы, мешочки и альвеолы, которые до рождения находятся в спавшемся состоянии (рис. 36-В).

Общий план строения

Стенка дефинитивных воздухоносных путей имеет общий план строения и состоит из 4-х оболочек: слизистой, подслизистой, фиброзно-хрящевой и адвентициальной. Слизистая оболочка образована эпителиальной, собственной и мышечной пластинками. Эпителиальная пластинка представлена многорядным мерцательным эпителием (в малых бронхах – двухрядным, или одnorядным) в состав которого входят следующие виды клеток (рис. 37).

1. Реснитчатые (или мерцательные) клетки простираются от базальной мембраны до поверхности эпителия, а их ядра составляют верхний ряд ядер эпителия. На апикальной поверхности лежит до 250 ресничек, которые совершают биения с частотой 10-20 в 1 сек. для перемещения слизистого секрета, который выделяется бокаловидными клетками и железами, с попавшими в него инородными частицами в соответствующем направлении. В случае трахеи и бронхов слизь перемещается к выходу из трахеи, т.е. к глотке. Эти клетки не дают возможности вне-

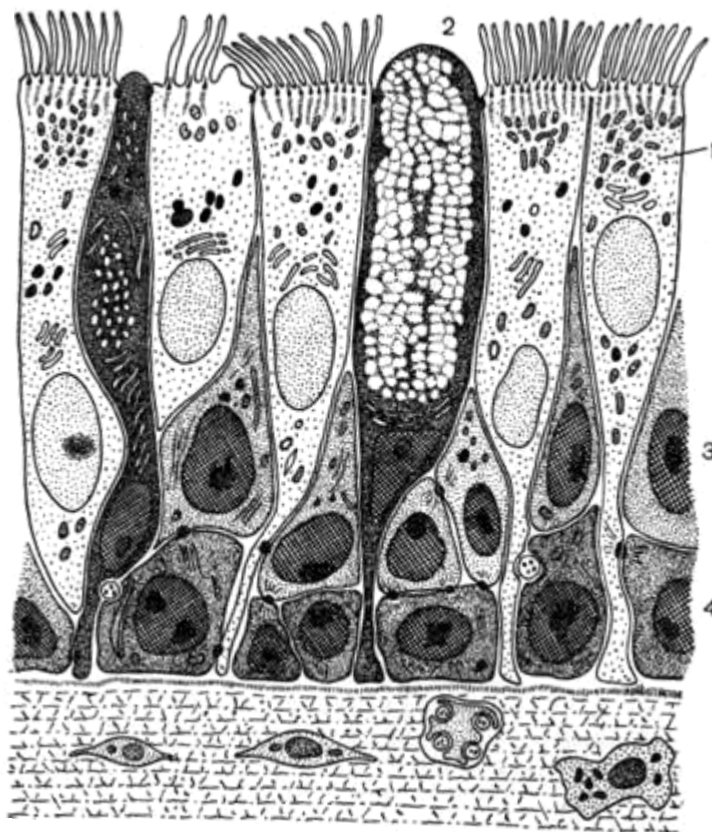


Рис. 37. Схематическое изображение эпителия трахеи человека: 1 – реснитчатые, 2 – бокаловидные, 3 – промежуточные, 4 – базальные (по Rhodin J.G.A.)

дриться микроорганизмам.

2. Бокаловидные экзокриноциты простираются на всю высоту эпителия, их ядра лежат на уровне среднего ряда ядер или чуть выше. Расположены поодиночке, содержат вакуоли со слизистым секретом в расширенной апикальной части. Это светлые, крупные, внешне соответствующие своему названию клетки. Их слизь богата *гликозаминогликанами* (поэтому в клетках хорошо развиты агранулярная ЭПС и аппарат Гольджи), *иммуноглобулинами* (антитела), которые вырабатываются плазмócитами, лежащими в собственной пластинке слизистой оболочки.

3. Вставочные клетки. Выделяют два вида: короткие и длинные вставочные клетки. *Короткие*, или *базальные*, являются стволовыми (камбиальными) клетками составляют 30 % от общей популяции клеток эпителия. Поэтому они часто находятся в состоянии митотического деления. За счёт их активности обновление эпителия бронхов происходит за 50-100 суток. Клетки тесно прилежат к базальной мембране и своей апикальной поверхностью далеки от просвета воздухоносных путей. *Длинные вставочные клетки* являются переходными формами от базальных к реснитчатым или бокаловидным клеткам. Их ядра лежат на среднем уровне.

4. Эндокриноциты секретируют в подлежащую ткань *норадреналин*, *серотонин*, а также *гормоноподобные пептиды* (бомбезин, кальцитонин).

5. Бронхиолярные экзокриноциты (клетки Клара) имеют куполообразную верхушку, без ресничек и микроворсинок. Локализованы между реснитчатыми клетками бронхиол. Образуют дистальные (безреснитчатые) участки эпителия терминальных бронхиол. В базальной части лежат митохондрии и гладкая эндоплазматическая сеть, в апикальной части – электроноплотные гранулы. Они обезвреживают ксенобиотики, образуют липопротеины сурфактанта, стимулируют лейкоциты и могут играть роль стволовых клеток.

6. Каемчатые эпителиоциты на апикальной поверхности имеют микроворсинки с рецепторами. Эти клетки являются *хеморецепторами*.

7. Клетки Лангерганса – это ещё один вид специализированных макрофагов, которые выступают в качестве внутриэпителиальных антиген-презентирующих клеток: переносят антигены через эпителий и передают их другим клеткам иммунной системы. Они диф-

ференцируются из дендритных клеток, образуют хорошо развитую внутриэпителиальную сеть, присутствуют в эпителии бронхов и бронхиол.

В собственной пластинке слизистой оболочки лежат продольно расположенные эластические волокна, тучные клетки, фибробласты, макрофаги, дендритные клетки, Т- и В-лимфоциты, плазматические клетки. Гистамин, выделяемый тучными клетками вызывает бронхоспазм, вазодилатацию, гиперсекрецию слизи из желёз и отёк слизистой оболочки (результат вазодилатации и увеличения проницаемости стенки посткапиллярных венул). Мышечная пластинка представлена пучками косоциркулярно расположенных гладких миоцитов. Максимального развития она достигает в малых бронхах. В подслизистой основе залегают конце-вые отделы серозных желёз. Фиброзно-хрящевая оболочка создает в воздухоносных путях плотный каркас, способствующий прохождению воздуха. Её строение зависит от калибра бронха (незамкнутые гиалиновые кольца в трахее, пластинки в крупных бронхах и хрящевые островки в средних бронхах). В стенках малых бронхов нет хрящей и желёз. Наружная оболочка бронхов (адвентиция) образована рыхлой волокнистой соединительной тканью.

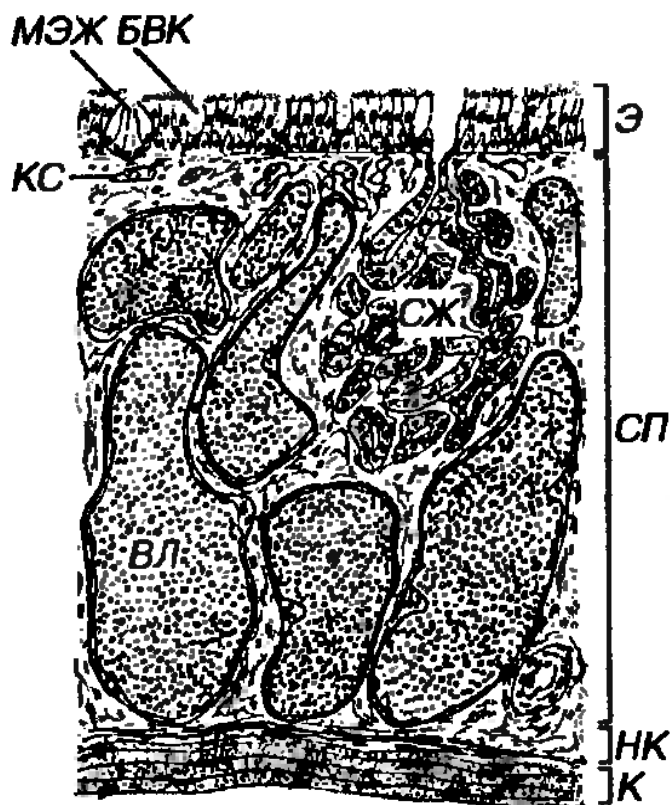


Рис. 38. Дыхательная часть носовой полости: Э – эпителий; БК – бокаловидная клетка; МЭЖ – многоклеточная эндоэпителиальная железа; СП – собственная пластинка; СЖ – смешанная железа; КС – капиллярное сплетение; ВЛ – венозные лакуны; НК – надкостница; К – кость (по Быкову В.Л.)

Носовая полость

Включает в себя преддверие и собственно носовую полость с двумя отделами – дыхательным (нижняя часть полости) и обоня-

тельным (верхняя часть). Дыхательная область (на уровне нижних и средних носовых раковин) выстлана многорядным мерцательным эпителием (реснитчатые, микроворсинчатые, бокаловидные, базальные и клетки Лангерганса) (рис. 38). Собственная пластинка слизистой оболочки образована рыхлой волокнистой соединительной тканью, в которой лежит много эластических волокон, в ней так же содержатся концевые отделы альвеолярно-трубчатых слизистых желёз, лимфатические узелки, свободные и инкапсулированные нервные окончания, многочисленные кровеносные сосуды, в т.ч. тонкостенные вены, при наполнении которых кровью слизистая оболочка набухает.

Функции:

- 1) проведение воздуха;
- 2) первичная обработка воздуха: очищение (благодаря наличию волос и ресничек), нагревание (сосудами) и увлажнение (слизистыми железами);
- 3) восприятие запахов (обоняние).

Гортань

Верхний отдел воздухоносных путей. Основная функция, помимо проведения воздуха – это голосообразование. Отделена от глотки надгортанником, а в нижней части ограничена первым хрящевым полукольцом трахеи. По форме полость гортани похожа на песочные часы, т.к. включает верхний расширенный отдел (преддверие), суженный средний отдел и нижний расширенный отдел (подголосовую полость). В среднем отделе имеются: сверху – пара вестибулярных складок, а снизу – пара голосовых складок, содержащих голосовые мышцы. Нередко вестибулярные складки называют ложными голосовыми связками, а голосовые складки – истинными голосовыми связками.

Гортань образована слизистой, фиброзно-хрящевой и адвентициальной оболочками. Эпителий *слизистой оболочки* (за исключением голосовых связок) – многорядный мерцательный. *Собственная пластинка* передней поверхности гортани содержит смешанные белково-слизистые железы, скопления лимфатических фолликулов. Основу ложных голосовых связок составляет рыхлая соединительная ткань, содержащая белково-слизистые железы. Такие железы имеются также выше и ниже истинных голосовых связок. Истинные голосовые связки содержат пучки

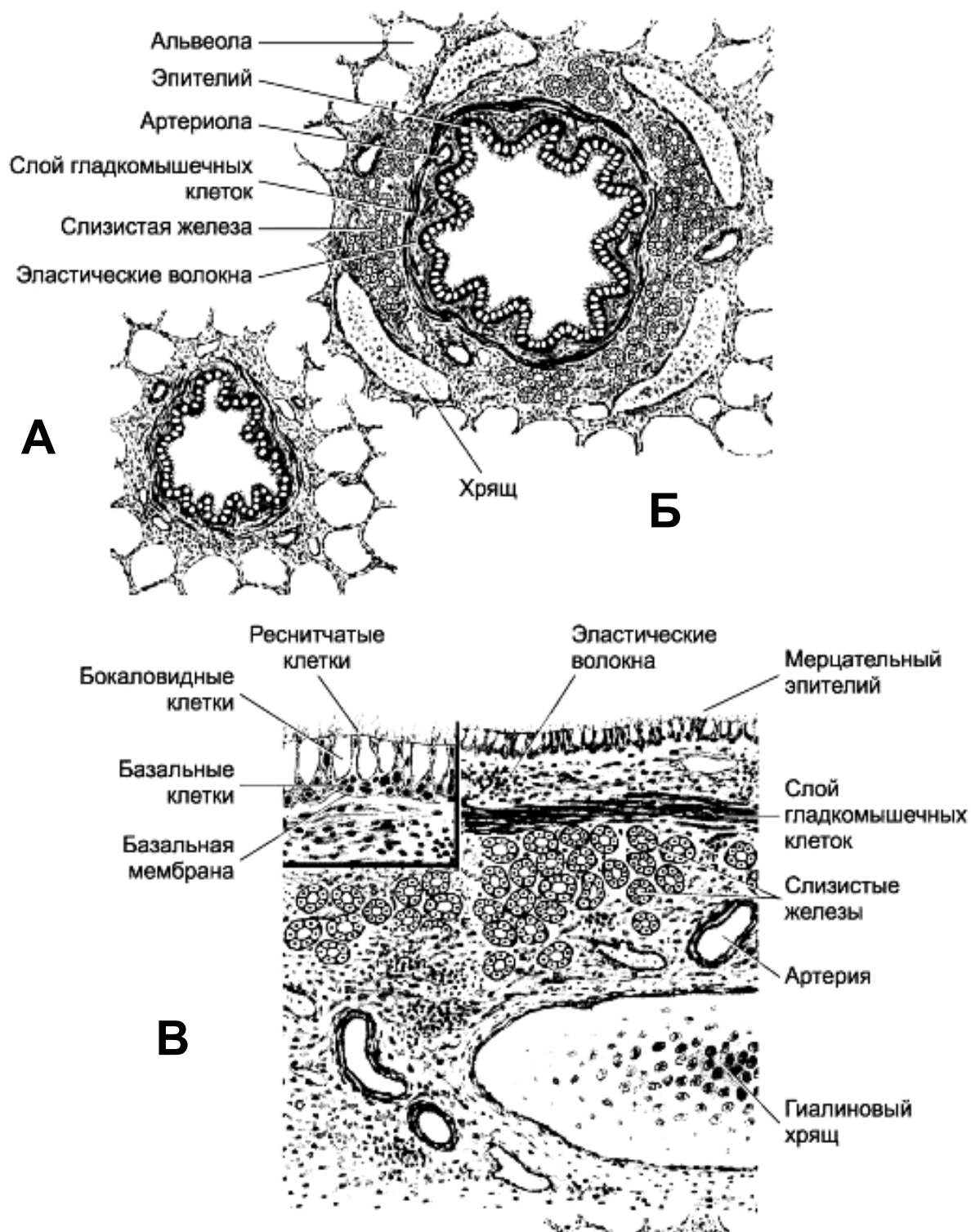


Рис. 39. Строение бронхов различного калибра: А – бронхиола;
 Б – средний бронх; В – крупный бронх
 (по Бойчук Н.В., Исламову Р.Р., Кузнецову С.Л. и др.)

поперечнополосатых мышечных волокон, железы отсутствуют. Оба типа голосовых связок, как и передняя поверхность надгортанника, покрыты многослойным плоским неороговевающим эпителием. Фиброзно-хрящевая оболочка выполняет роль каркаса

гортани, состоит из фиброзной и хрящевой частей. Фиброзная часть – плотная волокнистая соединительная ткань, а хрящевая часть представлена гиалиновым и эластическим хрящами.

Трахея

Слизистая оболочка выстлана многорядным однослойным призматическим реснитчатым эпителием, в состав которого входят реснитчатые, бокаловидные, базальные (камбиальные) и эндокринные клетки. Собственная пластинка слизистой оболочки образована рыхлой соединительной тканью и содержит продольно расположенные эластические волокна. Подслизистая основа содержит белково-слизистые простые разветвленные железы. Фиброзно-хрящевая оболочка состоит из незамкнутых колец гиалинового хряща, которые на дорзальной поверхности фиксируются пучками гладкомышечных клеток. Наружная оболочка образована рыхлой соединительной тканью средостения с большим количеством жировых клеток, кровеносных сосудов и нервов.

Бронхиальное дерево

В слизистой оболочке крупных бронхов появляется мышечная пластинка с циркулярным и продольным расположением гладкомышечных клеток (рис. 39). Фиброзно-хрящевая оболочка образована замкнутыми кольцами гиалинового хряща. В средних бронхах слизистые железы подслизистой оболочки собираются в группы, а гиалиновый хрящ фиброзно-хрящевой оболочки фрагментирован и постепенно заменяется на эластический. Слизистая оболочка мелких бронхов собирается в складки за счёт нарастания толщины мышечного слоя, полностью исчезают пластины гиалинового хряща и слизистые железы. Таким образом, мелкий бронх образован двумя оболочками – слизистой и адвентициальной. Терминальные бронхиолы выстланы кубическим эпителием, в нем появляются секреторные клетки Клара, безресничные клетки и клетки со щёточной каемкой, функция которых – всасывание избытка сурфактанта.

Изменения стенки бронхов по мере уменьшения их калибра:

- снижение высоты и числа рядов эпителия;
- исчезновение бокаловидных клеток в терминальных бронхиолах;

- появление клеток Клара;
- увеличение количества эластических волокон;
- появление гладких миоцитов, более выраженное при уменьшении калибра бронхов;
- уменьшение размера и полное отсутствие хрящевых пластин в бронхах малого калибра и бронхиолах;
- уменьшение количества слизистых желёз, их отсутствие в бронхах малого калибра и бронхиолах.

Респираторный отдел

Респираторные отделы образованы воздухоносными участками, в стенке которых содержатся альвеолы. Структурно функциональной единицей респираторного отдела легких является *ацинус*, в состав которого входит альвеолярные бронхиолы, альвеолярных ходы, альвеолярные мешочки и альвеолы. Дольки лёгкого состоят из 12-18 ацинусов, имеющих форму пирамид с вершиной, в которую заходит кровеносный сосуд и терминальная бронхиола.

Респираторные бронхиолы выстланы однорядным кубическим, частично реснитчатым эпителием (клетки Клара, реснитчатые и щёточные клетки), под ним лежит тонкая пластинка соединительной ткани и отдельные гладкие миоциты. В альвеолярных ходах альвеолы расположены практически вплотную друг к другу, так, что стенка хода выглядит как череда альвеол и коротких утолщений между ними – «пуговок». На вершине «пуговки» лежат несколько эпитеолиоцитов

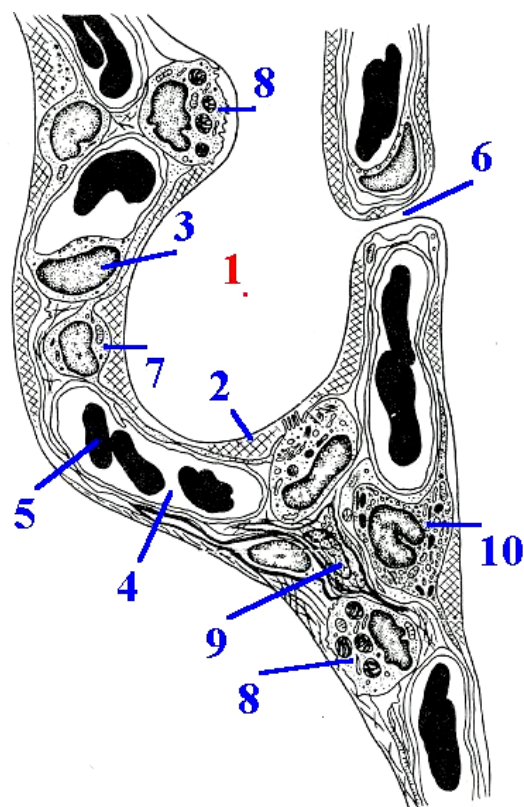


Рис. 40. Стенка альвеолы:

1 – просвет альвеолы; 2 – сурфактант; 3 – эндотелиоцит капилляра; 4 – просвет капилляра; 5 – эритроциты; 6 – межалвеолярная пора; 7 – альвеолоцит I типа; 8 – альвеолоцит II типа; 9 – липофибробласт; 10 – альвеолярный макрофаг (по Афанасьеву Ю.И.)

(в основном, клеток Клара), а под ними гладкие миоциты, создающие характерное утолщение. Альвеолярные мешочки, в соответствии со своим названием, имеют мешотчатую форму и не содержат «пуговок». В промежутках между альвеолами остаются только клетки Клара (рис. 40).

Клеточный состав альвеолы

Альвеолоциты I типа (респираторные клетки), покрывают почти 95 % альвеолярной поверхности. Это плоские клетки с тонкой цитоплазмой, по своему строению сходны с эндотелиальными клетками сосудов, на периферии цитоплазмы имеется много пиноцитозных пузырьков.

Альвеолоциты II типа – клетки кубической или цилиндрической формы, вырабатывают сурфактант, поэтому в цитоплазме содержат пластинчатые тельца из фосфолипидов.

Пылевые клетки – легочные макрофаги. Составляют 10-15 % всех клеток в альвеолярных перегородках. Имеют костномозговое происхождение. Нагруженные фагоцитированным материалом клетки могут мигрировать вверх по отделам ацинуса и в бронхиолы, где они попадают в слизистую плёнку, постоянно смещающуюся по поверхности эпителия по направлению к выходу из воздухоносных путей. Макрофаги также могут перемещаться в межальвеолярные перегородки. Бронхо-альвеолярный лаваж (от англ. *lavage* – смыв) содержит до 90 % макрофагов.

Аэрогематический барьер

- 1) сурфактант;
- 2) истонченная безъядерная часть цитоплазмы альвеолоцита 1-го типа;
- 3) базальная мембрана альвеолоцита 1-го типа;
- 4) базальная мембрана эндотелиоцита гемокапилляра;
- 5) истонченная безъядерная часть цитоплазмы эндотелиоцита гемокапилляра.

Толщина аэрогематического барьера в среднем 0,5 мкм (рис. 41). Сурфактант образован эмульсией из фосфолипидов, белков и углеводов. Сурфактант постоянно обновляется. Секретируют сурфактант альвеолоциты II типа, а разрушают старый сурфактант путем секреции соответствующих ферментов секреторные

клетки Клара бронхов и бронхиол, сами альвеолоциты II типа, а также альвеолярные макрофаги.

Функции сурфактанта:

- 1) снижение силы поверхностного натяжения альвеол;
- 2) обволакивание пылевых частиц;
- 3) активация альвеолярных макрофагов;
- 2) опсонизация бактерий.

Возрастные изменения легких

К рождению лёгкие заполнены амниотической жидкостью, которая после рождения резорбируется. Сурфактант тонкой плёнкой расположен на поверхности альвеолярного эпителия, тем самым снижает силу поверхностного натяжения альвеол и позволяет раскрыться альвеолам при первом вдохе. После рождения продолжается удлинение и разветвление бронхов, образование новых альвеолярных ходов, расширяются альвеолы, увеличивается диаметр бронхов. Увеличивается толщина стенки бронхов, количество эластических волокон, которые недостаточно развиты еще у 5-летнего ребенка (это способствует застою и развитию воспалительных процессов). У 12-летних детей размеры альвеол вдвое больше, чем у новорожденных, а у взрослых они крупнее



Рис. 41. Аэрогематический барьер (по Бойчук Н.В., Исламову Р.Р., Кузнецову С.Л. и др.)

уже в 3 раза. У недышавших новорожденных бронхи находятся в спавшемся состоянии.

ОПИСАНИЕ МИКРОПРЕПАРАТОВ

1. Поперечный срез трахеи. Окраска: гематоксилином и эозином (Приложение 1, рис. 18). На малом увеличении увидеть эпителий слизистой оболочки, который на препарате выглядит как тонкая фиолетовая полоска и, лежащую под ней едва заметную бледно-розовую прослойку рыхлой соединительной ткани собственной пластинки слизистой оболочки. Без резких границ она переходит в более широкий слой подслизистой оболочки такого же цвета. Рассмотреть концевые отделы белково-слизистых желез в подслизистой оболочке, образованные клетками со светлой цитоплазмой и плоскими ядрами. Найти бокаловидные клетки среди эпителия и эластические волокна в собственной пластинке слизистой оболочки в виде блестящих точек.

Зарисовать на малом увеличении слизистую оболочку, подслизистую оболочку, фиброзно-хрящевую оболочку, адвентициальную оболочку. На большом увеличении зарисовать: однослойный многорядный высокий призматический реснитчатый эпителий, бокаловидные клетки, собственную пластинку слизистой оболочки, концевые отделы белково-слизистых желёз, гиалиновый хрящ, эластические волокна.

2. Легкое кошки. Окраска гематоксилином и эозином (Приложение 1, рис. 19-20). Среди легочной ткани найти средний бронх. Убедиться, что слизистая оболочка среднего бронха, как и трахея, покрыта многорядным высоким призматическим эпителием. За ним увидеть тонкую, едва заметную собственную пластинку слизистой оболочки и хорошо развитую мышечную пластинку слизистой оболочки. В подслизистой оболочке найти концевые отделы белково-слизистых желёз. Увидеть в фиброзно-хрящевой оболочке пластины гиалинового хряща в виде фрагментов. Рассмотреть адвентициальную оболочку, переходящую в альвеолярную соединительную ткань легкого. В малом бронхе найти двухрядный эпителий слизистой оболочки, прилежащей к собственной пластинке слизистой оболочки, к которой примыкает пластинка слизистой оболочки ярко-розового цвета. Убедиться, что в малом бронхе сохраняется тонкая адвентициальная оболочка.

Зарисовать на малом увеличении средний бронх, малый бронх, кровеносные сосуды. На большом увеличении в среднем бронхе зарисовать: слизистую оболочку, подслизистую оболочку, фиброзно-хрящевую пластинку, адвентициальную оболочку, концевые отделы белково-слизистых желёз. На большом увеличении в малом бронхе отметить: слизистую оболочку, мышечную пластинку слизистой оболочки, адвентициальную оболочку.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

1. Назовите источники и опишите процесс эмбрионального развития органов дыхания.
2. Назовите отделы дыхательной системы и опишите общие закономерности их строения.
3. Охарактеризуйте особенности строения слизистой оболочки полости носа в различных отделах. Опишите её структуру в обонятельной области.
4. Перечислите оболочки стенки трахеи и охарактеризуйте их тканевой состав.
5. Опишите клеточный состав эпителия воздухоносных путей и функции клеток.
6. Опишите особенности строения крупных внелегочных, крупных внутрилегочных, средних и мелких бронхов, терминальных бронхиол.
7. Назовите структуры легочного ацинуса. Опишите строение респираторных бронхиол.
8. Охарактеризуйте строение стенки альвеол. Приведите классификацию клеток альвеолярного эпителия.
9. Охарактеризуйте структурные и функциональные особенности различных типов пневмоцитов.
10. Назовите структуры аэрогематического барьера, опишите процессы газообмена, выработки и метаболизма сурфактанта.
11. Опишите гистофизиологические особенности защитных структур органов дыхания: мукоцилиарного аппарата, макрофагов, иммунных структур.
12. Опишите особенности кровоснабжения лёгких, взаимосвязи ветвей легочных и бронхиальных артерий.
13. Опишите микроскопическое строение и функции плевры.

ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

Выберите один правильный ответ.

1. ЭПИТЕЛИЙ В ТЕРМИНАЛЬНОЙ БРОНХИОЛЕ

- 1) многорядный призматический мерцательный
- 2) многослойный призматический реснитчатый железистый
- 3) однорядный кубический
- 4) двурядный призматический реснитчатый

2. КЛЕТКИ ЭПИТЕЛИЯ БРОНХОВ, ВЫДЕЛЯЮЩИЕ ФЕРМЕНТЫ, СПОСОБСТВУЮЩИЕ РАЗРУШЕНИЮ СУРФАКТАНТА

- 1) реснитчатые
- 2) базальные
- 3) бокаловидные
- 4) бронхиолярные секреторные экзокриноциты

3. ОСНОВНАЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ СУРФАКТАНТА ЗАКЛЮЧАЕТСЯ В

- 1) повышении поверхностного натяжения в альвеолах
- 2) снижении поверхностного натяжения в альвеолах
- 3) регуляции водного режима поверхности альвеол
- 4) снижении поверхностного натяжения в альвеолах, поддержании нормальной проницаемости аэрогематического барьера и стабилизации альвеолярной поверхности

4. ЛИПОПРОТЕИДНАЯ ФАЗА СУРФАКТАНТА В СУРФАКТАНТНО-АЛЬВЕОЛЯРНОМ КОМПЛЕКСЕ ЛОКАЛИЗУЕТСЯ

- 1) между воздухом и гликокаликсом
- 2) между гипофазой и гликокаликсом
- 3) между воздухом и гипофазой
- 4) между гликопротеидами и базальной мембраной

5. ХРЯЩИ В СТЕНКАХ БРОНХОВ ЗАКАНЧИВАЮТСЯ НА УРОВНЕ

- 1) субсегментарного бронха

- 2) терминальной бронхиолы
- 3) долькового бронха (малого)
- 4) долевого бронха

6. ВОЗДУХОНОСНЫЕ ПУТИ ВЫСТЛАНЫ

- 1) многослойным плоским эпителием
- 2) однослойным многорядным реснитчатым (мерцательным) эпителием
- 3) однослойным призматическим железистым эпителием

7. КАМБИАЛЬНУЮ ФУНКЦИЮ В ЭПИТЕЛИИ СЛИЗИСТОЙ ОБОЛОЧКИ ТРАХЕИ ВЫПОЛНЯЮТ КЛЕТКИ

- 1) бокаловидные
- 2) реснитчатые
- 3) эндокринные
- 4) гладкие миоциты
- 5) базальные

8. МЫШЕЧНАЯ ПЛАСТИНКА СЛИЗИСТОЙ ОБОЛОЧКИ ОТНОСИТЕЛЬНО ЛУЧШЕ РАЗВИТА В БРОНХАХ

- 1) главных
- 2) крупных
- 3) средних
- 4) мелких

9. ЧРЕЗМЕРНОЕ РАСШИРЕНИЕ АЛЬВЕОЛ ПРИ ВДОХЕ ПРЕДУПРЕЖДАЕТСЯ БЛАГОДАРЯ

- 1) однослойному эпителию
- 2) окружающей соединительной ткани
- 3) сурфактанту
- 4) эластическим волокнам

10. СУРФАКТАНТ ОБРАЗУЮТ

- 1) альвеолоциты II типа (секреторные)
- 2) безреснитчатые клетки бронхов
- 3) респираторные альвеолоциты
- 4) альвеолярные макрофаги

СИТУАЦИОННЫЕ ЗАДАЧИ

Задача № 1. В условном эксперименте блокирована двигательная активность реснитчатого эпителия и в полости лёгочных альвеол резко увеличивается количество макрофагов.

Чем объясняется это явление?

Задача № 2. На двух гистологических препаратах даны разные структуры дыхательной системы. На первом препарате – в эпителиальном пласте отсутствуют бокаловидные клетки, слабо развиты железы, хорошо выражена мышечная стенка; на втором – эпителий кубический, лишенный ресничек, местами сменяется дыхательными альвеолоцитами, тонкая пластинка соединительной ткани собственного слоя с единичными клетками гладкой мускулатуры.

Определите, какие структуры представлены на первом и втором препаратах.

Задача № 3. К врачу обратился пациент, проработавший 35 лет музыкантом в духовом оркестре. Врач диагностировал эмфизему лёгких – образование в паренхиме крупных полостей с воздухом, которые не спадаются при выдохе.

Какие структурные компоненты лёгких были изменены?

Задача № 4. На V месяце эмбриогенеза из бронхолёгочных почек развивается бронхиальное дерево плода. В условном эксперименте у зародыша введением цитостатиков блокирована митотическая активность мезенхимных клеток.

- 1. К каким последствиям это приведёт?*
- 2. Какие структуры стенки бронхиол не сформируются?*

Задача № 5. При остром рините нарушена первичная обработка вдыхаемого воздуха.

Функция каких структур респираторной области носовой полости страдает?

Задача № 6. На электронограмме представлены клетки двух видов: клетки 1-го типа покрывают 95 % альвеолярной поверхности, плоские, имеют уплощенные выросты, по

периферии цитоплазмы много пиноцитозных пузырьков; клетки 2-го типа имеют кубическую форму, встроены между клетками 1-го типа, на апикальной поверхности имеют микроворсинки, в цитоплазме пластинчатые тельца.

1. *Определите принадлежность клеток.*
2. *Что за вещество находится в них?*

Задача № 7. В альвеолоцитах II типа нарушен синтез сурфактанта.

К каким последствиям это приведет?

Задача № 8. Приступы удушья при бронхиальной астме связаны с нарушением нормального функционирования (спазм) ряда элементов воздухоносных путей.

Назовите эти элементы.

Задача № 9. Врач скорой помощи, прибывший по вызову к пациенту с бронхиальной астмой, увидел приступ удушья, обусловленный отсутствием доступа воздуха в респираторные отделы лёгких.

1. *Чем объясняется это явление?*
2. *Какие отделы лёгких задействованы?*

Задача № 10. На двух гистологических препаратах даны разные структуры дыхательной системы. Первый: слизистая имеет многорядный мерцательный эпителий, хорошо выражены железы и крупные пластинки гиалинового хряща; второй – эпителий слизистой двурядный мерцательный, желёз нет, хрящевые пластинки отсутствуют.

Определите, какие структуры представлены на первом и втором препаратах.

Тема 5. НЕРВНАЯ СИСТЕМА

ЦЕЛЬ ЗАНЯТИЯ: ознакомиться с общими принципами организации, особенностями функционирования нервной системы, развитием, строением, функцией, возрастными изменениями её компонентов.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПОДГОТОВКИ

1. Общая морфофункциональная характеристика нервной системы. Источники и ход эмбрионального развития.
2. Периферическая нервная система. Чувствительные нервные узлы.
3. Центральная нервная система. Спинной мозг: развитие, строение серого и белого вещества, нейронный состав, типы глиоцитов.
4. Кора полушарий большого мозга. Общая морфофункциональная характеристика. Эмбриональный и постэмбриональный гистогенез. Цитоархитектоника слоёв коры полушарий большого мозга. Миелоархитектоника коры полушарий большого мозга.
5. Представление о модульной организации коры полушарий. Структурные основы хранения информации.
6. Мозжечок. Нейронный состав и глия коры мозжечка; афферентные и эфферентные нервные волокна коры мозжечка.
7. Вегетативная нервная система. Общая морфофункциональная характеристика. Центральный и периферический отделы. Строение интрамурального вегетативного узла.

ИНФОРМАЦИОННЫЙ БЛОК

Нервная система представляет собой комплекс органов, осуществляющих адекватное взаимодействие организма с окружающей действительностью, регулирующих деятельность других систем организма, обеспечивая их интеграцию в единое целое.

Нервная система начинает развиваться из эктодермы на 18-й день с момента оплодотворения. Исходно из дорсальной эктодермы формируется нервная пластинка, затем она приобретает вид желобка, верхние отделы которого утолщаются в нервные валики, затем смыкаются и образуют **нервную трубку**, которая в

свою очередь развивается под стимулирующим влиянием хорды. Часть клеток, расположенных между дорсальной эктодермой и сформировавшейся нервной трубкой, но не вошедших в её состав, образуют **нервный гребень** (ганглиозную пластинку). Нервная трубка даёт начало нейронам и клеткам макроглии центральной нервной системы. Передний отдел нервной трубки формирует головной мозг, задний – спинной мозг. Из нервного гребня развиваются клетки чувствительных и автономных узлов, нейролеммоциты, сателлитарная глия нервных узлов, пигментные клетки кожи, клетки надпочечников (мозговое вещество), некоторые клетки диффузной эндокринной системы. Скопления клеток эктодермы вблизи нервной трубки головного конца эмбриона – **плакоды** дают начало ганглиям черепных нервов (V, VII, IX и X пары). Формирование органов нервной системы происходит неравномерно, гетерохронно. Одним из первых образуется головной мозг, однако даже в нём некоторые структуры формируются в течение разного времени. Так, например, мозжечок окончательно дифференцируется уже после рождения человека.

По **анатомическому** принципу нервную систему подразделяют на **центральную** (ЦНС) и **периферическую** (ПНС). К центральной относят головной и спинной мозг. К периферической – узлы, нервы и нервные окончания. Это деление в значительной мере условно, поскольку мы подразделяем единый нейрон (его тело лежит в ЦНС) с отростками, формирующими нервы (относим к ПНС), к разным отделам нервной системы.

По **физиологическому** принципу нервную систему делят на **соматическую** (анимальную) и **автономную** (вегетативную). Соматическая нервная система обеспечивает в основном регуляцию произвольных движений, тех, которыми человек способен управлять по своей воле. Соматическая нервная система иннервирует «сому», т.е. органы, происходящие из сомитов: кожу, поперечнополосатую скелетную мускулатуру, связки, сухожилия. Автономная система обеспечивает деятельность внутренних органов без участия сознания, автоматически. Она контролирует вегетативные функции организма: тонус сосудов, работу сердца, тонус бронхов, терморегуляцию (в частности, потоотделение), моторику и секрецию органов пищеварения, тонус гладких мышц глаз.

По **функциональному** принципу **автономную** нервную систему подразделяют на **симпатическую** и **парасимпатическую**.

Периферическая нервная система.

Чувствительные узлы

Нервные узлы (или ганглии) – это скопления нервных клеток (точнее, их тел) вне центральной нервной системы. Чувствительные (сенсорные) нервные узлы расположены на задних корешках спинного мозга (спинномозговые, или спинальные, узлы) и по ходу черепных нервов (V, VII, VIII, IX, X) (рис. 42).

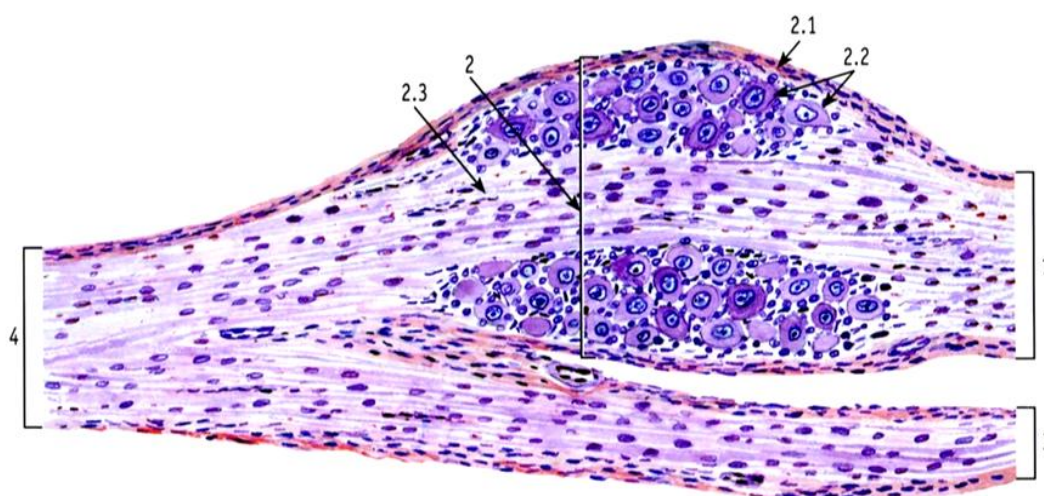


Рис. 42. Спинальный ганглий (спинномозговой узел): 1 – задний корешок, 2 – спинномозговой узел, 2.1 – соединительная капсула, 2.2 – псевдоуниполярные нейроны, 2.3 – нервные волокна, 3 – передний корешок, 4 – спинномозговой смешанный нерв (по Юшканцевой С.И., Быкову В.Л.)

Узел покрыт капсулой из соединительной ткани, её волокна проникают внутрь узла и несут с собой кровеносные сосуды. Узлы содержат преимущественно *псевдоуниполярные* или *биполярные* (в спиральном и вестибулярном ганглиях) *афферентные нейроны*. Расположение тел псевдоуниполярных нейронов в спинальном ганглии характеризуется упорядоченностью – они локализованы по периферии узла, в то время как волокна (отростки этих клеток) занимают центральную часть ганглия. Псевдоуниполярные нейроны имеют овальную форму, размером около 40-100 мкм. Эти нейроны имеют крупное округлое тело и в центре последнего – относительно небольшое ядро с хорошо заметным ядрышком. Цитоплазма нейронов содержит многочисленные

митохондрии, цистерны грЭПС, элементы комплекса Гольджи, лизосомы. От тела клетки отходит одиночный короткий отросток, который тут же делится на аксон и дендрит. Дендриты являются чувствительными отростками, заканчивающимися на периферии рецептором. Воспринимаемое раздражение идёт по дендритам к телу псевдоуниполярного нейрона и далее передаётся по аксону в спинной мозг. В спинальном чувствительном ганглии, таким образом, нет синаптических контактов: нервный импульс от рецептора по дендриту передаётся на аксон в пределах одной и той же клетки, чувствительные ганглии не являются нервными центрами. Тела нейронов имеют оболочку из нейролеммоцитов. Отростки нейронов, как дендриты, так и аксоны, окружены многочисленными мелкими ганглионарными глиоцитами. В составе спинальных ганглиев присутствуют нейроны разных видов – *малые, средние, большие*. Воспринимаемая ими информация также отличается: малые реагируют на боль и изменения температуры, средние – воспринимают тактильные раздражения, большие – отвечают за проприорецепцию.

Центральная нервная система

В центральной нервной системе имеется упорядоченность расположения нервных клеток, которая подразумевает образование **нервных центров** – это совокупность нервных клеток, определённым образом локализованная в нервной системе и участвующая в осуществлении рефлекса, в регуляции той или иной функции организма или одной из сторон этой функции. По характеру морфофункциональной организации различают нервные центры **ядерного типа** – в которых нейроны располагаются без видимой упорядоченности (ядра спинного и головного мозга) и нервные центры **экранного типа** – в которых нейроны, выполняющие однотипные функции, собраны в виде отдельных слоёв, сходных с экранами, на которые проецируются нервные импульсы (кора полушарий большого мозга, кора мозжечка, сетчатка глаза). Внутри слоёв и между ними имеются многочисленные ассоциативные связи.

Спинной мозг

Спинной мозг представляет собой цилиндрический тяж длиной 40-45 см, расположенный в позвоночном канале (рис. 43).

Состоит из двух симметричных половин, разделённых срединной бороздой, спереди – срединной щелью. В структуре спинного мозга выделяют серое и белое вещество, а также центральный канал спинного мозга, выстланный эпен-

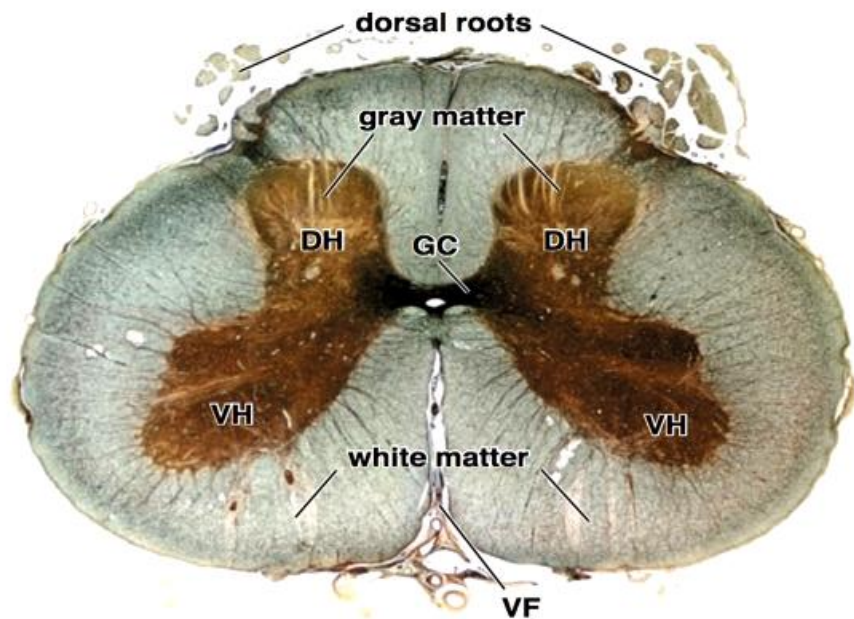


Рис. 43. Поперечный срез спинного мозга на уровне L4-L5: Dorsal roots – задний корешок. Gray matter – серое вещество. DH – задний рог, GC – серая комиссура, VH – передний рог, white matter – белое вещество, VF – передняя щель (по Ross M.H.)

димоцитами. Серое вещество спинного мозга располагается в виде буквы Н в центральной его части. Выделяют передние и задние рога серого вещества спинного мозга, а также боковые рога, имеющиеся не на всём протяжении мозга. Серое вещество состоит в основном из тел нейронов. Белое вещество окружает серое и представлено миелинизированными отростками нейронов, образующими проводящие пути, глиальными клетками и капиллярами. Рогами серого вещества и глиальными перегородками белое вещество разбивается на канатики – задние, боковые и передние.

Задние рога содержат несколько ядер, образованных мультиполярными вставочными нейронами малых и средних размеров, на которых оканчиваются аксоны псевдоуниполярных клеток спинальных ганглиев, несущие разнообразную информацию от рецепторов, а также волокна нисходящих путей из лежащих выше (супраспинальных) центров. Аксоны вставочных нейронов оканчиваются в сером веществе спинного мозга на мотонейронах, лежащих в передних рогах, образуют межсегментарные связи в пределах серого вещества спинного мозга, выходят в белое вещество спинного мозга, где образуют восходящие и нисходя-

щие проводящие пути, часть аксонов при этом переходит на противоположную сторону спинного мозга. В задних рогах выявляются высокие концентрации таких нейромедиаторов, как *серотонин*, *энкефалин*, *вещество Р*.

Боковые рога хорошо выражены на уровне грудных и крестцовых сегментов спинного мозга, содержат ядра, образованные телами вставочных нейронов, которые относятся к симпатическому и парасимпатическому отделам вегетативной нервной системы. На дендритах и телах этих клеток оканчиваются аксоны псевдоуниполярных нейронов, несущих импульсы от рецепторов, расположенных во внутренних органах, нейронов центров регуляции вегетативных функций, тела которых находятся в продолговатом мозге. Аксоны вегетативных нейронов, выходя из спинного мозга в составе передних корешков, образуют преганглионарные волокна, направляющиеся к симпатическим и парасимпатическим узлам. В нейронах боковых рогов основным медиатором является *ацетилхолин*, выявляется также ряд нейропептидов – *энкефалин*, *нейротензин*, *вещество Р*, *соматостатин*.

Передние рога содержат мультиполярные двигательные клетки (мотонейроны) общим числом около 2-3 млн. Мотонейроны объединяются в ядра, каждое из которых обычно тянется на несколько сегментов. Различают *крупные* и *мелкие альфа-мотонейроны* (диаметр тела 35-70 мкм), и рассеянные среди них более мелкие *гамма-мотонейроны* (15-35 мкм).

Большие альфа-мотонейроны воспринимают информацию от нисходящих проводящих путей от коры больших полушарий, а также ассоциативных нейронов простых рефлекторных дуг. Поэтому данные клетки, иннервируя в скелетных мышцах мышечные волокна, участвуют в сознательных и безусловно-рефлекторных движениях. Размер – около 70 мкм.

Малые альфа-мотонейроны находятся под контролем подкорковых ядер головного мозга и, видимо, обеспечивают сложные бессознательные движения (в т.ч. условно рефлекторные), а также влияют на тонус мышц. Размер – около 35 мкм.

Гамма-мотонейроны, в отличие от альфа-мотонейронов, не имеют непосредственной связи с чувствительными нейронами спинальных узлов. Контролируются ретикулярной формацией головного мозга, не имеют связи с чувствительными узлами и

осуществляют эфферентную иннервацию нервно-мышечных веретён. Размер – 15-35 мкм.

Аксоны альфа-мотонейронов отдают коллатерали, оканчивающиеся на телах вставочных клеток Реншоу, и покидают спинной мозг в составе передних корешков, направляясь в смешанных нервах к соматическим мышцам, на которых они заканчиваются нервномышечными синапсами (моторными бляшками). Более тонкие аксоны гамма-мотонейронов имеют такой же ход и образуют окончания на интрафузальных волокнах нервно-мышечных веретён. Нейромедиатором клеток передних рогов является *ацетилхолин*.

На мотонейронах оканчиваются:

- 1) коллатерали аксонов псевдоуниполярных клеток спинальных узлов, образующие с ними двухнейронные (моносинаптические) рефлекторные дуги;
- 2) аксоны вставочных нейронов, тела которых лежат в задних рогах спинного мозга;
- 3) аксоны клеток Реншоу, образующие тормозные аксо-соматические синапсы; тела этих мелких вставочных нейронов располагаются в середине переднего рога и иннервированы коллатералими аксонов мотонейронов;
- 4) волокна нисходящих путей пирамидной и экстрапирамидной систем, несущие импульсы из коры большого мозга и ядер ствола мозга.

Клетки Реншоу – ГАМК-ергические тормозные нейроны, расположенные в середине переднего рога, принимают сигналы от мотонейронов и, по принципу обратной связи, при избыточной величине этих сигналов, осуществляют торможение мотонейронов.

Кроме указанных выше типов нейронов в спинном мозге выделяют три типа нейронов – **корешковые**, отростки которых выходят за пределы спинного мозга и формируют корешки; **внутренние** (интернейроны), формирующие синапсы в сером веществе спинного мозга; **пучковые**, образующие проводящие пути, связывающие спинной мозг с другими отделами нервной системы. В задних рогах спинного мозга выделяют **губчатый слой**, состоящий из мелких нейронов и глиальных клеток, **желатинозное вещество**, содержащее в своём составе глиальные

клетки, **грудное ядро** и **собственное ядро** заднего рога, состоящие из различных нейронов и глиоцитов.

Все нейроны спинного мозга сгруппированы в *ядра* (видны на поперечных сечениях) или *пластины Рекседа* (на сагиттальных сечениях). I-V пластины Рекседа соответствуют задним рогам (нейроны выделяют нейромедиаторы *метэнкефалин*, *нейротензин*, *вещество Р*, участвуют в рецепции боли), VI-VII – промежуточной зоне (тактильная и болевая чувствительность, тормозные клетки Реншоу), VIII-IX – передним рогам (нейроны воспринимают импульсы от чувствительных клеток спинальных ганглиев и передают эту информацию мотонейронам передних рогов, замыкая рефлекторные дуги, ядро Кахаля), X – центральному каналу спинного мозга (интернейроны спинного мозга связывают центральное серое вещество с остальным серым веществом спинного мозга).

Глиальные клеточные элементы спинного мозга представлены популяциями *эпендимоцитов*, *астроцитов*, *олигодендроглиоцитов* и *микроглией*.

Эпендимоциты локализуются в области центрального канала спинного мозга, выстилая его изнутри. Эпендимоциты являются производными эпендимного слоя нервной трубки, обладают способностью секретировать и поглощать ликвор (цереброспинальную жидкость), участвуя в регуляции его объёма и состава. В эпендимном слое присутствуют клетки цилиндрической формы с микроворсинками и небольшим количеством ресничек на апикальной поверхности клеток, обращённой в просвет канала. Эпендимоциты соединены между собой десмосомами, интердигитациями и щелевыми контактами, что способствует формированию плотного слоя клеток, препятствующего выходу ликвора за пределы центрального спинномозгового канала.

Астроциты представлены протоплазматическими и волокнистыми формами, входят в состав глиальных пограничных мембран вокруг кровеносных сосудов, являющихся составной частью *гемато-энцефалического барьера* (ГЭБ).

Олигодендроглиоциты формируют оболочки нервных волокон.

Микроглиоциты являются наиболее мелкими клетками нервной ткани спинного мозга, выполняют защитную функцию, обладая фагоцитарной активностью – это макрофаги мозга. Спо-

собны вырабатывать *протеазы* и *цитокины*. Считается, что часть микроглии происходит от моноцитов крови, другая часть является предшественниками астроцитарной глии.

Спинной мозг является координирующим органом рефлекторной деятельности организма. Основой рефлекторной деятельности служит **рефлекторная дуга** – функциональная единица нервной системы, обеспечивающая ответную реакцию рабочего органа на раздражение рецепторов. Она представляет собой последовательность связанных между собой синапсами нервных клеток, в самом общем случае состоящую из *двух* нейронов – *рецепторного* и *моторного*, в других случаях может включать значительно большее их число за счет вставочных (ассоциативных) нейронов. В рефлекторной дуге нервный импульс от рецептора чувствительного нейрона передаётся к эффекторному окончанию в рабочем органе. Различают рефлекторную дугу *соматического рефлекса* и *вегетативного рефлекса*.

Дуга **соматического рефлекса** (рис. 44) имеет *рецепторное звено*, которое образовано афферентными псевдоуниполярными нейронами, тела которых располагаются в спинальных ганглиях. Их дендриты имеют рецепторы в коже или скелетной мускулатуре, а аксоны идут в задние рога спинного мозга в составе задних корешков, контактируя со вставочными нейронами.

В том случае, если синапсы устанавливаются непосредственно с мотонейронами передних рогов, имеет место образование двухнейронных рефлекторных дуг.

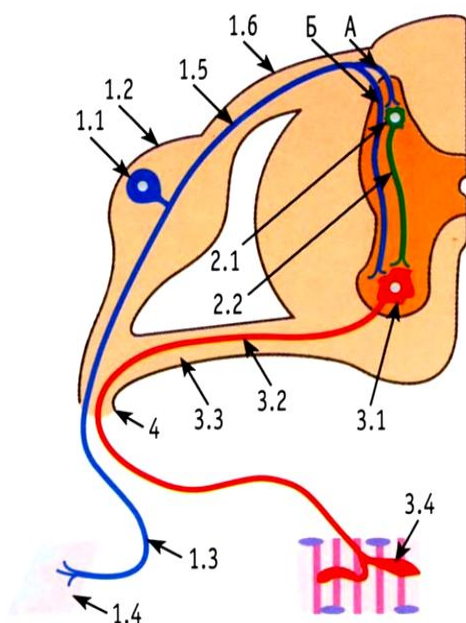


Рис. 44. Соматическая рефлекторная дуга (А – трехнейронная, Б – двухнейронная): 1.1 – псевдоуниполярный нейрон, 1.2 – спинальный ганглий, 1.3 – дендрит, 1.4 – рецептор, 1.5 – аксон, 1.6 – задний корешок, 2.1 – ассоциативный нейрон, 2.2 – его аксон, 3.1 – моторный нейрон, 3.2 – его аксон, 3.3 – передний корешок, 3.4 – эффекторное окончание (моторная бляшка), 4 – смешанный нерв (по Юшканцевой С.И., Быкову В.Л.)

Ассоциативное звено образовано мультиполярными вставочными нейронами задних рогов спинного мозга, которые контактируют с эффекторными (эфферентными, двигательными, моторными) нейронами передних рогов спинного мозга. *Эффекторное звено* образовано мультиполярными мотонейронами, лежащими в передних рогах, а аксоны выходят из спинного мозга в составе передних корешков, затем в составе смешанного нерва достигают скелетной поперечнополосатой мышцы, где формируют нервно-мышечные соединения (двигательные или моторные бляшки).

Рефлекторная дуга **вегетативного рефлекса** (рис. 45). *Рецепторное звено* так же как и в соматической рефлекторной дуге, образовано псевдоуниполярными нейронами, лежащими в спинальных ганглиях, но дендриты этих клеток имеют рецепторы в тканях внутренних органов, сосудах и железах. Аксоны чувствительных нейронов направляются в спинной мозг по задним корешкам, через задние рога к вставочным нейронам боковых рогов, где устанавливают синаптические связи с расположенными здесь вставочными нейронами.

Ассоциативное звено, таким образом, представлено мультиполярными вставочными нейронами боковых рогов спинного мозга. Аксоны вставочных нейронов, преганглиарные волокна, выходят из спинного мозга в передних корешках и следуют в вегетативный ганглий, в котором контактируют с дендритами и телами эффекторных нейронов.

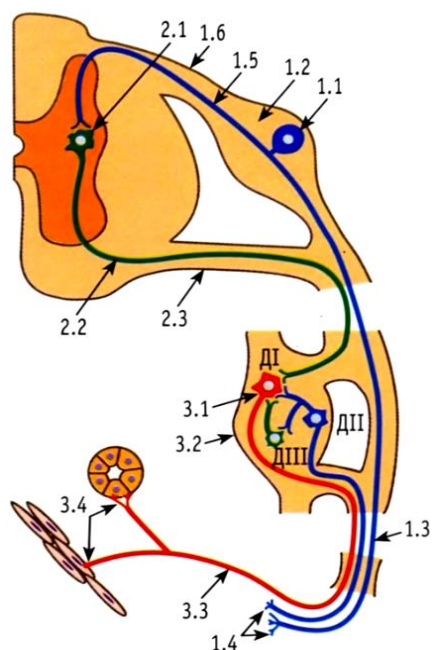


Рис. 45. Вегетативная рефлекторная дуга: 1.1 – псевдоуниполярный нейрон, 1.2 – спинальный ганглий, 1.3 – дендрит, 1.4 – нервные окончания, 1.5 – аксон, 1.6 – задний корешок, 2.1 – вставочный мультиполярный нейрон, 2.2 – его аксон, 2.3 – передний корешок, 3.1 – ДI длинноаксонный нейрон (1 типа по Догелю), 3.2 – вегетативный ганглий, 3.3 – постганглионарное волокно, 3.4 – эффекторные нервные окончания на мышцах или железах, ДII – равноотростчатые нейроны (2 типа по Догелю), ДIII – ассоциативные вставочные нейроны (3 типа по Догелю) (по Юшканцевой С.И., Быкову В.Л.)

Эффлекторное звено представлено мультиполярными нейронами, лежащими в вегетативных ганглиях. Их аксоны, постганглионарные волокна, в виде нервов подходят к клеткам рабочих органов – гладким мышцам, сердцу, железам.

В вегетативных ганглиях (симпатических и парасимпатических) синаптическим медиатором служит *ацетилхолин* – он передаёт возбуждение с преганглионарного волокна на эффлекторный нейрон. В постганглионарных волокнах медиаторами окончаний являются разные вещества: в парасимпатической системе – *ацетилхолин*, в симпатической – *норадреналин*.

Кора полушарий головного мозга

Кора полушарий головного мозга – высший нервный центр экранного типа, обеспечивающий регуляцию разнообразных функций организма и сложные формы поведения. Площадь полушария составляет около 220000 мм², состоящей из 14 млрд. нейронов. Нервные клетки располагаются слоями, числом от 1 до 6, толщиной 1-5 мм, образуя *гомо-* и *гетеротипическую кору*. В коре головного мозга осуществляются анализ и синтез многообразных раздражений, поступающих от органов чувств. Она обладает различными видами кратковременной и долговременной памяти, в ней заложены механизмы формирования и регуляции движений. Кора является важнейшим субстратом психических функций и в первую очередь сознания. В ней расположены специфические механизмы образования условных рефлексов. Кора, как целостный аппарат регуляции функций организма, складывалась на протяжении длительного филогенетического развития из примитивной и простой в сложнейшую. Нейронная конструкция (цитоархитектоника) коры имеет специфические черты; в функциональном аспекте она пластична и гибка, что определяет беспредельные возможности индивидуальной приспособляемости человека на протяжении всей его жизни. Формирование сложной цитоархитектонической системы коры совершается по универсальным законам эволюции. Цитоархитектоника коры основывается на выделении в ней клеточных слоев. В различных областях коры полушарий головного мозга количество клеточных слоев различно и зависит от ее филогенетического происхождения. *Древняя*, или *старая кора* и ее промежуточные формы (обонятельный мозг, прозрачная перегородка) включают меньше

6 слоев, а *новая кора*, которая составляет 95,6 % всей поверхности коры, чаще шестислойная.

Головной мозг развивается из передней части переднего мозгового пузыря и его полостью являются боковые желудочки. Конечный мозг (*telencephalon*) представлен двумя полушариями, в состав каждого из них входят: плащ (*pallium*), базальные ядра (*ganglia basalia*), обонятельный мозг (*rhinencephalon*). В каждом полушарии головного мозга различают верхнелатеральную, медиальную и нижнюю поверхности. Постоянные борозды (латеральная, центральная и теменно-затылочная) разделяют каждое полушарие на доли: лобную, теменную, затылочную и височную. В глубине латеральной борозды находится пятая мозговая доля – островок, хорошо заметная при отсечении височной доли.

Строение коры полушарий головного мозга

Кора головного мозга образует складки и извилины. Толщина коры составляет 2-5 мм. В состав коры входит более 14 млрд. нейронов различной формы. Расположение и строение нейронов коры головного мозга называется *цитоархитектоникой*, а расположение нервных волокон – *миелоархитектоникой*.

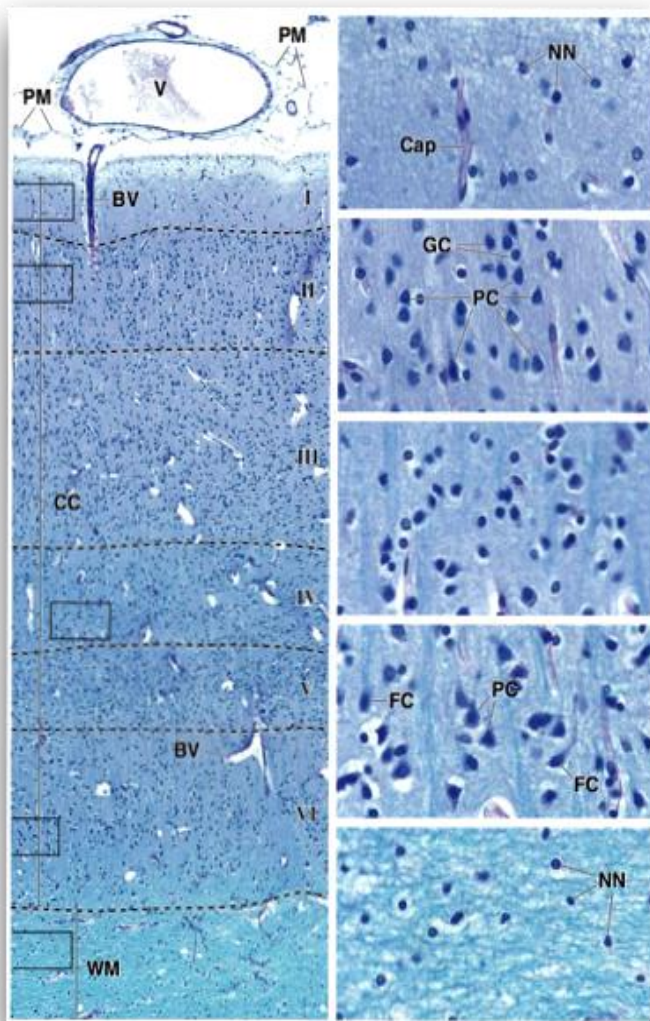
Цитоархитектоника коры головного мозга

В коре головного мозга нейроны образуют 6 нечётко отграниченных друг от друга слоёв (пластинок) (рис. 46):

I. Молекулярный слой (плексиформный слой) в основном состоит из волокон, большинство которых идёт параллельно поверхности, и относительно немногочисленных клеток, главным образом клеток нейроглии и отдельных горизонтальных клеток Кахаля. В этот слой поступают дендриты от всех слоев коры головного мозга.

II. Наружный зернистый слой состоит, главным образом, из маленьких пирамидных клеток и гранулярных клеток (звёздчатых клеток). Аксоны их оканчиваются в III, IV, VI слоях коры, а дендриты поднимаются в молекулярный слой.

III. Наружный пирамидный слой – слой средних пирамидных клеток, резко не отграничен от слоя II. Однако клетки имеют несколько бóльшие размеры при типичной пирамидной форме. Верхушечные дендриты пирамидных клеток направляются в молекулярный слой, боковые – образуют синапсы с соседни-



Слои коры головного мозга

PM - мягкая мозговая оболочка (pia mater)

V - вена

ниже - серое вещество

I - молекулярный слой

BV - кровеносный сосуд

NN - нейроглия

II - наружный зернистый слой

GC - зернистые клетки

PC - пирамидные клетки

III - наружный пирамидный слой

CC - cortex cerebri

IV - внутренний зернистый слой

V - внутренний пирамидный (ганглионарный слой)

VI - слой полиморфных клеток

FC - веретеновидный клетки

WM - белое вещество

Окраска метиленовым синим по Нисслю, ув.х30, 400.

x

Рис. 46. Цитоархитектоника коры головного мозга (по Ross M.H.)

ми нейронами, а аксоны идут в белое вещество, образуя кортико-кортикальные связи. Часть из них образует синаптические контакты на нейронах своего полушария и называются *ассоциативными*, другие проходят через мозолистое тело и называются *комиссуральными*.

IV. Внутренний зернистый слой характеризуется наличием множества мелких гранулярных клеток (звёздчатых клеток). Их дендриты идут в молекулярный слой, аксоны – в белое вещество. Этот слой хорошо развит в *слуховой* и *зрительной* зонах коры.

V. Внутренний пирамидный слой (ганглионарный, слой больших пирамидных клеток) содержит пирамидные клетки, которые в моторной области чрезвычайно большие, и названы *клетками Беца*. Верхушечные дендриты этих клеток направля-

ются в молекулярный слой, боковые – ветвятся здесь же. Аксоны покидают кору и направляются к ядрам стволовой части (кортико-нуклеарный тракт) и спинного мозга (кортикоспинальный тракт). От аксонов пирамид, образующих кортикоспинальные пути, отходят коллатерали, которые возвращаются в кору, идут к красному ядру, хвостатому ядру, оливам и другим структурам экстрапирамидной системы.

VI. Слой полиморфных клеток содержит клетки разнообразной формы, большинство из которых веретеновидные. Дендриты их поднимаются в молекулярный слой, аксоны выходят в белое вещество и принимают участие в образовании кортикоспинальных (пирамидных) путей.

Существует 2 типа коры: *гранулярный* и *агранулярный*. *Гранулярный* тип характеризуется тем, что в нём хорошо развиты зернистые слои (II и IV). Такой тип коры характерен для чувствительных центров (слухового и зрительного). *Агранулярный* тип коры (III, V, VI слои) характеризуется слабым развитием зернистых и сильным развитием пирамидных и полиморфного слоев.

В коре имеются и глиальные элементы. Это – *макроглия* (астроциты и олигодендроглиocyты) и *микроглия*.

Кора большого мозга устроена по *модульному принципу*, как установили Сентаготаи, Экклс и Маунткасл. Модули коры головного мозга представлены вертикальными колонками диаметром около 300 мкм, подразделяющиеся на два микромодуля по 100 мкм.

Модуль – это многократно повторяющаяся структура, выполняющая одни и те же функции. В коре головного мозга человека имеется около 3 млн. модулей.

Модуль формируется вокруг *кортико-кортикального комиссурального или ассоциативного волокна*, также в структуру модуля входят два специфических *таламокортикальных волокна*, оканчивающихся в IV слое коры на шипиковых звёздчатых нейронах и пирамидных нейронах (рис. 47).

Аксоны пирамидных нейронов связаны с тремя модулями своего полушария и двумя модулями противоположного полушария через мозолистое тело. Выделяют два типа возбуждающих шипиковых звёздчатых нейронов: *фокального* типа, связанных с апикальными дендритами пирамидных клеток, и *диффузного* типа, связанные с базальными дендритами пирамидных нейронов.

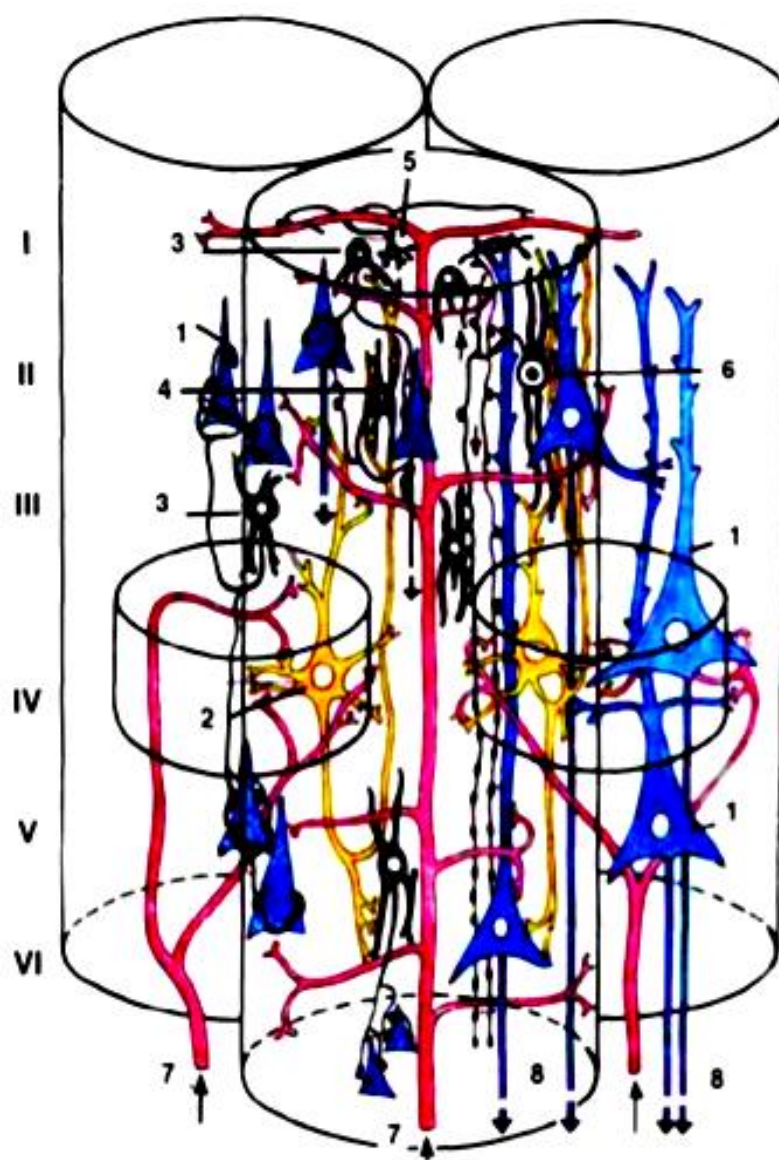


Рис. 47. Модуль коры головного мозга:

1 – пирамидные нейроны, 2 – шипиковые звёздчатые нейроны, 3 – корзинчатые нейроны, 4 – аксо-аксональные нейроны, 5 – нейроны с аксональной кисточкой, 6 – нейроны с двойным букетом дендритов, 7 – афферентные волокна, 8 – эфферентные волокна; синим цветом обозначены пирамидные нейроны, желтым – звёздчатые (возбуждающие), черным – тормозные; афферентные волокна – красным цветом, эфферентные – синим (по Кузнецову С.Л., Мушкамбарову Н.Н.)

Тормозящими нейронами в структуре модуля являются *корзинчатые* нейроны, контактирующие со всеми пирамидными нейронами, *клетки с аксональной кисточкой*, связанные синапсами с кортико-кортикальными волокнами I слоя коры, *аксоаксональные нейроны*, тормозящие пирамидные клетки II и III слоёв, *клетки с двойным букетом дендритов*, тормозящие все тормозные нейроны, высвобождая при этом пирамидные клетки из-под торможения.

Миелоархитектоника коры головного мозга

В коре имеются *ассоциативные* нервные волокна, связывающие отдельные участки одного полушария, *комиссуральные* волокна, связывающие участки разных полушарий, и *проекцион-*

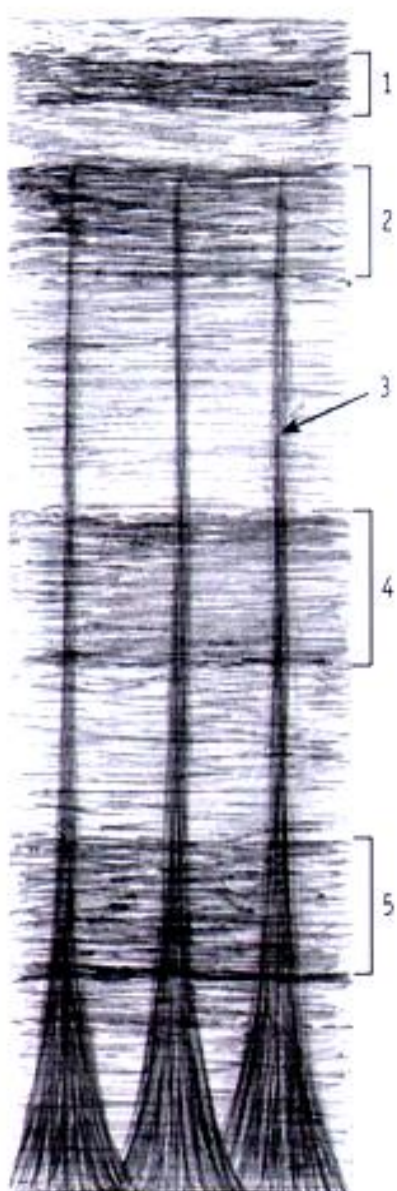


Рис. 48. Миелоархитектоника коры головного мозга:

1 – тангенциальные волокна, 2 – полоска Бехтерева, 3 – радиальные лучи, 4 – наружная полоска Байярже, 5 – внутренняя полоска Байярже (по Юшканцевой С.И., Быкову В.Л.)

ные волокна, идущие от коры к нижележащим центрам нервной системы (рис. 48).

Среди волокон выделяют наиболее поверхностную – *тангенциальную полоску*, лежащую под ней *полоску Бехтерева*, более глубоко расположенную *наружную и внутреннюю полоски Байярже*.

Волокна, идущие горизонтально в коре, создают основу для распространения нервных импульсов по всем слоям коры. Вертикальные полосы белого вещества носят название *радиальных лучей*, обеспечивающих взаимодействие нейронов коры между корковыми пластинками.

Мозжечок

Мозжечок (*cerebellum*), состоит из двух полушарий, червя и трёх пар ножек. Поверхность мозжечка покрыта большим количеством мелких извилин и щелей, ориентированных главным образом горизонтально. Толщина извилин не превышает 1,5-2 мм. В каждом полушарии выделяют верхнюю и нижнюю поверхности. Границей между ними служит горизонтальная щель, идущая от средних ножек мозжечка. Верхняя поверхность мозжечка прикрыта мозжечковым наметом, который отделяет её от затылочных долей большого мозга.

Нейронный состав коры мозжечка изучается уже более 100 лет. Благодаря первым открытиям Е. Purkinje в 1837 году, фундаментальным исследованиям С. Golgi, S. Ramon y Cajal, E. Lugaro,

G.M. Retzius, A. Kolliker et al., в конце XIX века были описаны пять «классических» типов нейронов: *корзинчатые* и *звёздчатые* клетки молекулярного слоя, *грушевидные нейроны* – клетки

Пуркинье, образующие ганглионарный слой, *зернистые нейроны* и, так называемые, *крупные интернейроны* или *клетки Гольджи* зернистого слоя.

Показано, что клетки *Пуркинье* – единственные, чьи аксоны покидают кору мозжечка, остальные нейроны являются её внутренними нейронами – *интернейронами* (по данным S. Ramon y Cajal, 1900).

Кора мозжечка содержит три слоя нервных клеток: молекулярный, ганглиозный и зернистый (рис. 49).

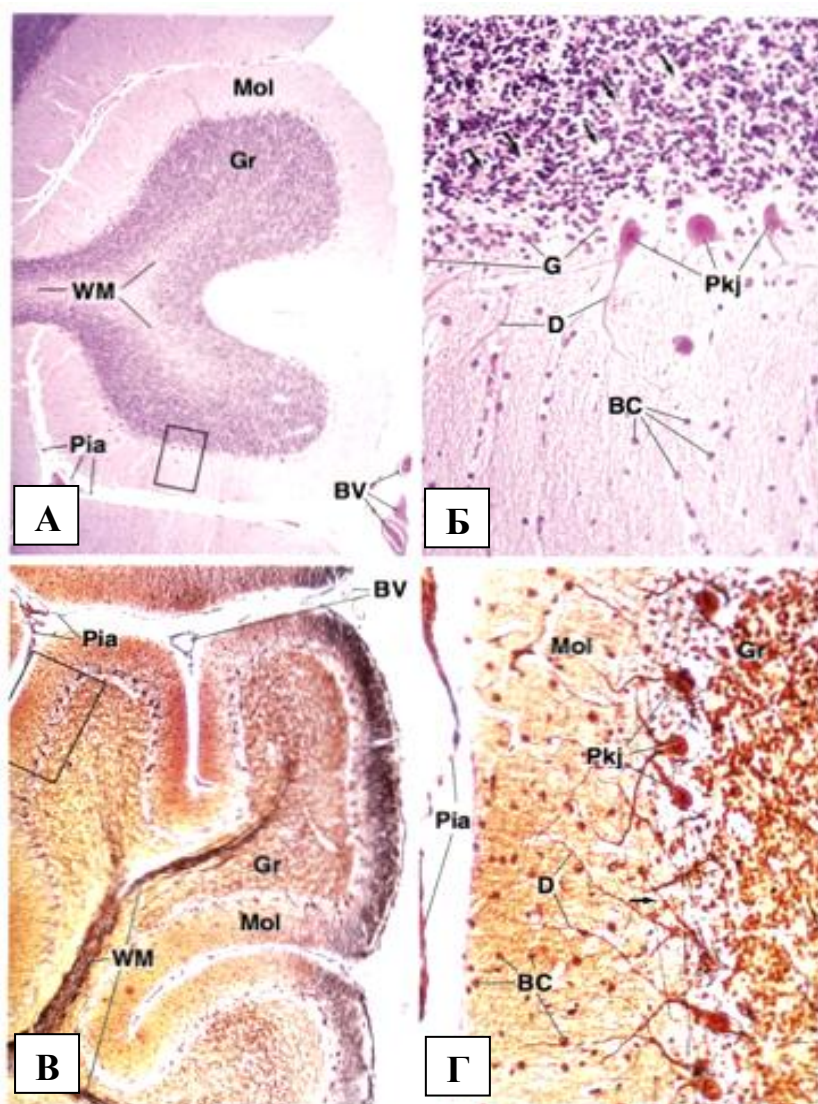


Рис. 49. Строение коры мозжечка: Mol – молекулярный слой, Gr – зернистый слой, WM – белое вещество, Pia – пиа́льная оболочка, BV – сосуды, G – клетки-зёрна, Pkj – клетки *Пуркинье*, D – дендриты, BC – корзинчатые клетки.

Окраска: А, Б – гематоксилин-эозин, В, Г – импрегнация серебром. Ув. ×40; ×400 (по Ross M.H.)

Молекулярный слой коры мозжечка представлен 2 видами нейронов: корзинчатыми и звёздчатыми.

Звёздчатые клетки лежат выше тел корзинчатых клеток, содержат *таурин* (ингибитор). Осуществляют афферентные связи с параллельными волокнами, эфферентные связи – с дендритами

клеток Пуркинье. Выделяют два типа звёздчатых клеток: *большие* (длинноаксонные) и *малые* (короткоаксонные). *Большие звёздчатые клетки* находятся в средней трети молекулярного слоя, их дендриты разветвляются здесь же, а аксон направляется либо к дендритам клеток Пуркинье, либо к их телу, принимая участие в формировании корзинок. *Малые звёздчатые нейроны* располагаются в наружной трети молекулярного слоя, связаны с параллельными волокнами, их аксоны формируют тормозные синапсы на дендритах клеток Пуркинье.

Корзинчатые клетки содержат ГАМК (ингибитор), дендритами (афферентные связи) контактируют с параллельными волокнами молекулярного слоя. Аксонами (эфферентные связи) охватывают тела клеток Пуркинье, формируя вокруг них корзинки и тормозные синапсы. Корзинчатые нейроны располагаются во внутренней трети молекулярного слоя. Их дендриты разветвляются поперечно извилине. Аксоны также направляются поперечно извилине над телами грушевидных нейронов и отдают этим телам ветви, которые оплетают тела грушевидных нейронов, образуя вокруг них корзинки, являющиеся своеобразными синапсами. Все нейроны молекулярного слоя тормозят передачу импульса на грушевидные клетки.

Ганглиозный слой (ганглионарный, слой грушевидных клеток или клеток Пуркинье) – главный слой коры мозжечка. Грушевидные клетки являются ассоциативно-эфферентными, от них начинаются эфферентные пути мозжечка. Нейроны этого слоя имеют грушевидную форму и располагаются в 1 ряд поперечно извилине. Высота тела грушевидного нейрона составляет 60 мкм, от их вершины отходят в вышележащий молекулярный слой 2-3 сильно ветвящихся дендрита. От основания грушевидных клеток отходит аксон, который, проходя по зернистому слою, отдает коллатерали, направленные снова к грушевидным клеткам, объединяя соседствующие клетки своими контактами. Основная веточка аксона, дающая начало нисходящему (эфферентному) пути, направляется к одному из ядер мозжечка и заканчивается синапсом на его нейронах. Среди клеток Пуркинье имеется их разновидность – *клетки Пензы*, которые оказывают регулирующее действие на клетки-зёрна.

Зернистый слой состоит из 3 разновидностей нейронов. Самые многочисленные – *клетки-зёрна*. Это мелкие (диаметром

5-6 мкм) клетки с крупным ядром. От базальной части клеток зёрен отходят 2-3 дендрита, которые разветвляются в виде «птичьей лапки». К дендритам подходят моховидные волокна, идущие от моста или нижних олив, и образуют синапсы. Места контактов моховидных волокон с дендритами клеток зёрен называются *клубочками мозжечка*. Аксон клеток зёрен направляется в молекулярный слой, Т-образно делится и идёт вдоль извилин (параллельные волокна), образуя синапсы с дендритами клеток молекулярного слоя и с грушевидными нейронами. Функция – передача нервного импульса на грушевидные клетки.

Таким образом, из всех вспомогательных нейронов коры мозжечка только клетки-зёрна являются возбуждающими, ассоциативно-афферентными, остальные – тормозными.

Большие звёздчатые клетки (клетки Гольджи) зернистого слоя коры мозжечка делятся на *долгоаксонные* и *короткоаксонные*. Собственно клетки Гольджи имеют тело величиной 10-15 мкм по малому и 18-25 мкм по большому диаметру, форма варьирует от веретеновидной до грушевидной и мультиполярной. Их наибольшая плотность отмечена во флоккуло-нодулярной доле, где на 1 мм³ насчитывается 1000 клеток у кошки и 300 – у человека. В задней доле червя плотность клеток Гольджи выше, чем в передней, а в дольках червя – больше по сравнению с соответствующими дольками полушарий. Неодинаково количество клеток интернейронов зернистого слоя в мозжечке человека и животных.

Дендриты *короткоаксонных больших звёздчатых клеток* направляются в молекулярный слой и образуют синапсы с аксонами клеток зёрен, а короткие аксоны подходят к дендритам клеток зёрен и образуют тормозные синапсы, участвуя в формировании клубочков мозжечка. *Долгоаксонные большие звёздчатые нейроны* располагаются вблизи от грушевидных нейронов. Их дендриты разветвляются здесь же, а аксоны выходят в белое вещество и снова возвращаются в кору мозжечка, образуя ассоциативные связи между её отдельными частями.

Горизонтальные веретеновидные клетки располагаются рядом со слоем грушевидных нейронов. Их дендриты Т-образно делятся и контактируют с множеством нейронов, а аксоны направляются к другим участкам коры мозжечка. Функция этих нейронов – ассоциативная.

Выделяют, кроме того, крупные интернейроны зернистого слоя коры мозжечка. *Клетки Лугаро* лежат горизонтально под ганглионарным слоем, формируют кластеры и чаще встречаются в палеоцеребеллуме. Их дендриты контактируют с коллатеральными аксонов корзинчатых нейронов и клеток Пуркинье; аксоны заканчиваются на телах корзинчатых и звёздчатых нейронов: через торможение тормозных нейронов клетки Лугаро дезингибируют клетки Пуркинье. Возбуждаются *серотонином* и являются главным реципиентом серотонинергических афферентных волокон. В них обнаружена NO-синтетическая активность.

Клетки-канделябры – тормозные ГАМК-ергические интернейроны, располагаются между телами клеток Пуркинье. Их аксон делится в парасагиттальной плоскости молекулярного слоя на горизонтальные ветви, от которых начинаются вертикальные «свечи». Они придают клетке вид канделябра. Влияют на дендриты клеток Пуркинье.

Униполярные кисточковые клетки – возбуждающие интернейроны. Они формируют внутреннюю систему мшистых волокон: единственный дендрит образует многочисленные вторичные ветви-дендриоли, которые напоминают кисточку и заканчиваются в составе одной гломерулы, а коллатерали аксона – в других.

Периваскулярные нейроны регулируют локальный кровоток.

Аксоны *синармотных (synarmotic) нейронов* заканчиваются на нейронах ядер мозжечка или другого листка коры.

Единственными нейронами, аксоны которых покидают кору мозжечка, по классическим представлениям являются клетки Пуркинье. Остальные её нейроны устанавливают связи между собой и с клетками Пуркинье только внутри коры, более того, как правило, в пределах своего листка, то есть являются «внутренними», или интернейронами.

Имеющиеся представления могут быть пересмотрены благодаря открытию еще одного нового типа нейронов. Эти нейроны похожи на клетки Гольджи, располагаются в нижнем отделе зернистого слоя или вдоль его границы с белым веществом. Их отростки покидают кору своего листка и переходят на другой листок коры, устанавливая ассоциативные связи, или направляются к глубоким ядрам мозжечка. Подобные нейроциты идентичны клеткам Ландау (*synarmotic cells*). Предполагают, что они вовле-

чены в какую-то внешнюю, выходящую за пределы коры мозжечка, циркуляцию импульсов.

Глиальные элементы коры мозжечка. *Астроциты* – формируют периваскулярные пограничные мембраны (компоненты ГЭБ), оболочки вокруг клубочков мозжечка. *Клетки (волокна) Бергмана* – их отростки охватывают тело клеток Пуркинье, окружают и поддерживают их дендриты. *Олигодендроглия* выполняет функцию миелинизации волокон. *Микроглия* – фагоцитирующие клетки, относящиеся к системе мононуклеарных макрофагов, выполняют защитную функцию.

Волокна коры мозжечка. Афферентные волокна мозжечка представлены моховидными и лазящими. Моховидные – от нижних олив и моста, лазящие – из спинного мозга и вестибулярных ядер продолговатого мозга.

Моховидные волокна вступают в синаптическую связь с дендритами клеток-зёрен (в клубочках зернистого слоя коры мозжечка) и передают возбуждающий импульс, который по аксонам, идущим в молекулярный слой, передается на дендриты грушевидных клеток. Моховидные (мшистые) волокна идут в составе *tr. olivo-cerebellaris* и *tr. ponto-cerebellaris*, опосредованно (через клетки-зёрна) оказывают на грушевидные клетки возбуждающее действие. Заканчиваются в клубочках зернистого слоя мозжечка, где вступают в контакт с дендритами клеток-зёрен. Каждое волокно даёт ветви ко многим клубочкам мозжечка, и каждый клубочек получает ветви от многих моховидных волокон. Аксоны клеток-зёрен по параллельным волокнам молекулярного слоя передают импульс дендритам грушевидных, корзинчатых, звёздчатых нейронов, больших звёздчатых нейронов зернистого слоя.

Лазящие волокна направляются в молекулярный слой по дендритам грушевидных нейронов и образуют на этих дендритах возбуждающие синапсы. Поступают в кору мозжечка по *tr. spino-cerebellaris* и *vestibulo-cerebellaris* пересекают зернистый слой, прилегают к грушевидным нейронам и стелются по их дендритам, заканчиваясь на их поверхности синапсами. Лазящие волокна передают возбуждение непосредственно грушевидным нейронам.

Волокна, содержащие различные амины. Распределены по слоям мозжечка, образуют варикозности, содержат *серотонин*, *норадреналин*, *дофамин*, *нейропептиды*, поступают в мозжечок

из *nn. rafe* и *n. locus coeruleus* среднего мозга, оказывают модулирующее действие на нейроны мозжечка, участвуют в регуляции чередования циклов сна и бодрствования, эмоциональных реакций.

Имеются также волокна, связывающие мозжечок с гипоталамусом, которые позволяют ему участвовать в регуляции эмоций.

Белое вещество мозжечка состоит из нервных волокон. В толще белого вещества полушарий мозжечка имеются клеточные скопления – *ядра*, их 4 пары. Самое медиальное – ядро шатра, *n. fastigii*, связано с вестибулярным аппаратом, ведает равновесием тела. Латеральнее располагается шаровидное ядро, *n. globosus*, ещё латеральнее – пробковидное ядро, *n. emboliformis*. Два последних ядра осуществляют координацию движений туловища. Наконец, самое латеральное – зубчатое ядро, *n. dentatus*, ответственно за координацию движений конечностей. Оно связано с ядром оливы посредством оливомозжечковых волокон.

В мозжечке различают три пары ножек. *Верхние ножки* содержат проводники, берущие начало от зубчатого ядра и заканчивающиеся в бугорках четверохолмия, красном ядре и зрительном бугре (*tr. cerebellorubralis*, *tr. cerebellothalamicus*). В нисходящем направлении здесь проходит путь Говерса. По медиальному краю верхних ножек мозжечка прикрепляется верхний мозговой парус.

Средние ножки мозжечка наиболее крупные, их основу составляют мостомозжечковые пути.

Нижние ножки соединяют мозжечок с продолговатым мозгом. Они включают в себя оливо-мозжечковый, задний спинно-мозжечковый тракт (Флексига), вестибуломозжечковый (от VIII пары черепно-мозговых нервов к ядрам шатра мозжечка), а также волокна, соединяющие ядра нежного и клиновидного пучков с мозжечком.

Мозжечковые рефлексы осуществляются неосознанно. Тела первых нейронов мозжечковых рефлексов – это псевдоуниполярные клетки спинальных ганглиев, 2-е залегают в собственных ядрах задних или боковых рогов спинного мозга. Аксоны этих нейронов в виде лазающих волокон в составе спинномозжечковых путей направляются к дендритам грушевидных клеток. 3-й нейрон – это грушевидные клетки, от которых начинается нисходящая (эфферентная) часть рефлекторной дуги. 4-й нейрон заложен в

одном из четырех ядер мозжечка, к этому нейрону подходит аксон грушевидной клетки. 5-й нейрон – это клетки красного ядра среднего мозга, их аксоны вступают в контакты с нейронами ретикулярной формации (6-й нейрон). Наконец, аксоны 6-х нейронов направляются в передние рога спинного мозга, где образуют контакты с телами 7-х нейронов. Аксоны 7-х нейронов несут импульс к скелетным мышцам, вызывая напряжение одних и сокращение других.

Когда человек, поскользнувшись, начинает падать, он не успевает подумать, что он поскользнулся, и сообразить, как сохранить равновесие. Это происходит автоматически, рефлексорно, за счет рефлексов мозжечка.

Мозжечок имеет важное функциональное значение. Он относится к центрам экстрапирамидной системы, является высшим центром симпатической нервной системы.

Поражение мозжечка и его связей сопровождается расстройствами походки, невозможностью удержать тело в вертикальном положении при закрытых глазах, нарушением координации движений конечностей. Кроме того, речь таких больных становится скандированной, теряется чувство расстояния между предметами и больным, развивается головокружение и горизонтальный нистагм.

К настоящему времени накоплено значительное количество анатомических, экспериментальных, нейровизуализационных и клинических данных об участии мозжечка в контроле не только движений, но и различных высших психических функций и эмоциональной сферы. Анатомической основой этого влияния являются двусторонние связи мозжечка с полушариями большого мозга и в первую очередь с его ассоциативными зонами, лимбико-ретикулярным комплексом. Строгая топическая организация этих связей лежит в основе того, что когнитивные, психоэмоциональные и поведенческие нарушения могут возникать изолированно от нарушений статики и координации. Патологической основой нарушений служит вторичная дисфункция соответствующих отделов полушарий большого мозга, что подтверждается данными нейровизуализации. При этом непосредственная роль мозжечка, по-видимому, заключается в нарушении его координирующего влияния на согласованную работу нейронов коры большого мозга (аналогично координации движений), участ-

вующих в сложных формах психической деятельности. Это аргументируется обширными связями мозжечка с ассоциативными областями коры большого мозга и лимбико-ретикулярным комплексом, ответственными за слаженную, интегративную работу мозга, формирование эмоциональных реакций и поведения.

При поражении мозжечка были выявлены разнообразные изменения психики у больных с агенезией и наследственными дегенеративными заболеваниями мозжечка. Они описывались как деменция, олигофрения, шизофрения, маниакальная депрессия, психоз. Специальные нейропсихологические исследования у больных с поражениями мозжечка различного генеза выявили когнитивные нарушения – снижение памяти, интеллекта, нарушение вербального и невербального мышления, оптико-пространственного восприятия, а также эмоционально-личностные изменения. Стимуляция коры и червя мозжечка через вживленные электроды с целью коррекции эпилептических припадков или патологически агрессивного поведения сопровождалась значительным изменением психического состояния больных. У них уменьшались депрессия, страх, агрессивность, улучшалось настроение, причем это действие сохранялось несколько дней, а иногда и недель и не зависело от эффективности контроля эпилептических приступов.

Вегетативная нервная система

Как уже указывалось, по физиологическому принципу нервную систему делят на **соматическую** (анимальную) и **автономную** (вегетативную).

Автономная система обеспечивает деятельность внутренних органов без участия сознания, автоматически. Контролирует вегетативные функции организма: тонус сосудов, работу сердца, тонус бронхов, терморегуляцию (в частности, потоотделение), моторику и секрецию органов пищеварения, тонус гладких мышц глаз.

По **функциональному** принципу **автономную** нервную систему подразделяют на **симпатическую** и **парасимпатическую**.

Симпатическая нервная система обеспечивает мобилизацию организма к внешним воздействиям, стрессорным факторам, активация сопровождается интенсивным расходом энергии. Её

центры находятся на уровне спинного мозга (Th₁-L₂), включая симпатический ствол и симпатические ганглии.

Парасимпатическая нервная система способствует восстановлению организма, запасанию энергии, нормализации деятельности органов. Центры парасимпатической системы находятся в головном мозге – ядрах черепных нервов (III, VII, IX и X пары), а также в спинном мозге, в ядрах боковых рогов на уровне sacralных сегментов S₂-S₄ (рис. 50).

Симпатическую и парасимпатическую иннервацию имеют практически все внутренние органы.

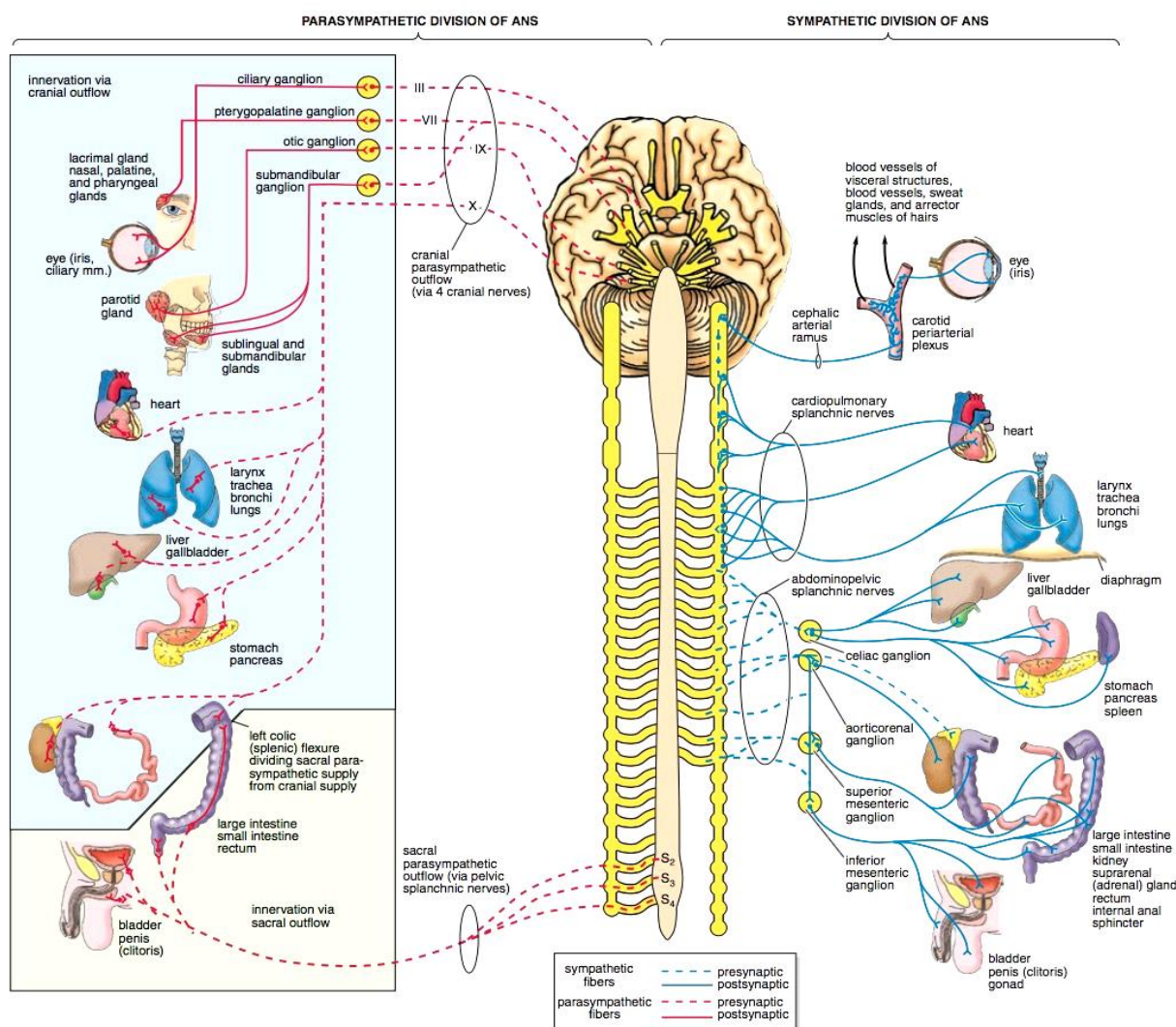


Рис. 50. Схема строения симпатической и парасимпатической нервной системы (по Росс М.Н.)

Автономные (вегетативные) нервные узлы (ганглии) могут располагаться вдоль позвоночника (паравerteбральные ганглии), или впереди него (превертебральные ганглии), а также в стенке

органов – сердца, бронхов, пищеварительного тракта, мочевого пузыря и других (интрамуральные ганглии) или вблизи их поверхности.

К вегетативным узлам подходят *миелиновые преганглионарные волокна*, т.е. отростки клеток из ЦНС, и формируют здесь синаптические контакты с нейронами ганглия. От вегетативных узлов отходят *постганглионарные безмиелиновые волокна*.

По **функциональному признаку** вегетативные нервные узлы подразделяются на *симпатические* и *парасимпатические*.

К *симпатическим* нервным узлам подходят преганглионарные волокна – отростки нервных клеток, лежащих в симпатических центрах на уровне грудных и поясничных сегментов спинного мозга. Нейромедиатором в преганглионарных волокнах является *ацетилхолин*, в постганглионарных – в основном *норадреналин*, но может быть медиатором также *вещество Р*, *энкефалины* и некоторые другие вещества.

К *парасимпатическим* нервным узлам подходят волокна из ЦНС от клеток, лежащих в центрах парасимпатической системы. Медиатором в парасимпатической системе является чаще всего ацетилхолин, а также серотонин и некоторые пептиды.

Как симпатические, так и парасимпатические узлы имеют сходное строение. Снаружи узел покрыт соединительнотканной капсулой. Внутри он содержит мультиполярные неправильной формы нервные клетки, воспринимающие раздражение, пришедшее по преганглионарным нервным волокнам из ЦНС. В узлах нейроны расположены без видимой упорядоченности, в отличие от спинального ганглия. Тела нейронов окружены сателлитарной глией.

Парасимпатические узлы, лежащие непосредственно в стенке органа, называются *интрамуральными*.

В них А.С. Догелем описано три вида нейронов. Первый тип (*клетки Догеля I типа*) – крупные, наиболее часто встречающиеся *длиннотростчатые эффекторные* нейроны, связанные с рабочим органом, на которых формируются двигательные или секреторные нервные окончания. *Клетки Догеля II типа* – *равнотростчатые афферентные* нейроны, которые могут выходить за пределы узла в соседние узлы. Они являются рецепторным звеном в составе рефлекторных дуг, которые могут замыкаться без выхода в ЦНС, местно. *Клетки Догеля III типа* – мелкие много-

численные ассоциативные нейроны, сходные по строению с клетками Догеля II типа, синаптически связанные с нейронами I и II типов. Аксоны нейронов III типа идут в соседние узлы, а дендриты не покидают границы узла (рис. 45; 51).



Рис. 51. Схема взаимодействия нейронов в вегетативном ганглии (по Солонскому А.В.)

ОПИСАНИЕ МИКРОПРЕПАРАТОВ

1. Спинальный ганглий, окраска гематоксилином и эозином (Приложение 1, рис. 21). На препарате при малом увеличении микроскопа видна соединительнотканная капсула, покрывающая узел, и два корешка – задний и передний. По ходу заднего корешка видны скопления крупных клеток – псевдоуниполярных нейронов, окруженные прослойками соединительной ткани и пучками нервных волокон. Передний корешок представлен только нервными волокнами. На большом увеличении хорошо различимы светлые ядра псевдоуниполярных нейронов, содержащие по одному ядрышку, также видны ядра клеток-сателлитов.

Зарисовать скопления псевдоуниполярных нейронов, нервные волокна переднего и заднего корешков спинного мозга, капсулу спинального ганглия.

2. Энтеральное ганглионарное сплетение. Импрегнация азотнокислым серебром (Приложение 1, рис. 22). На препарате при малом увеличении микроскопа можно увидеть скопление мультиполярных нейронов, расположенных близко друг к другу. При

бóльшем увеличении можно визуализировать клетки с множеством коротких дендритов и одним длинным аксоном – это длинноаксонные нейроны, или клетки Догеля I типа; клетки с равными по длине отростками являются равноотростчатými нейронами, или клетками Догеля II типа. На периферии ганглия видны толстые нервные волокна, подходящие к нему.

Зарисовать нервные волокна, равноотростчатые нейроны, длинноаксонные нейроны, соединительнотканную капсулу узла.

3. Кора мозжечка. Импрегнация азотнокислым серебром (Приложение 1, рис. 23). На препарате необходимо найти слои: наружный – молекулярный, средний – слой грушевидных нейронов (клеток Пуркинье), внутренний – зернистый. При большом увеличении рассмотреть грушевидные клетки с перичеселлюлярными аппаратами – «корзинками», оплетающими их тело. В нижней трети молекулярного слоя, у нижних ветвлений дендритов клеток Пуркинье найти мелкие клетки – корзинчатые нейроны, которые имеют относительно длинные ветвящиеся дендриты и длинный нейрит, который идет параллельно поверхности извилины над телами грушевидных клеток. Выше корзинчатых клеток в молекулярном слое найти звёздчатые нейроны. В зернистом слое найти мелкие клетки (клетки-зёрна), поскольку они имеют слабо развитую цитоплазму, на препарате видны только их ядра.

Зарисовать при малом увеличении кору мозжечка: молекулярный, ганглионарный и зернистый слои. Обозначить на рисунке перечисленные структурные компоненты клеток Пуркинье, зернистых клеток, корзинчатых и звёздчатых клеток.

4. Кора большого мозга. Импрегнация азотнокислым серебром (Приложение 1, рис. 24-25). Рассмотреть послойное строение коры. Самый наружный слой коры – молекулярный, наименее насыщен клетками. Следующий слой – наружный зернистый, содержит мелкие нейроны округлой, угловатой или пирамидальной формы размером около 10 мкм, далее самый широкий – наружный пирамидный слой. Ниже располагается внутренний зернистый слой с мелкими клетками звёздчатой формы. Следующий внутренний слой пирамидных нейронов содержит гигантские пирамиды высотой до 120 мкм. Далее располагается слой полиморфных нейронов. Под корой найти белое вещество, которое состоит из миелиновых волокон.

Зарисовать при малом увеличении слои коры, подписав их

наименование. При большом увеличении зарисовать большие пирамидные клетки Беца. Зарисовать и подписать волокна коры большого мозга.

5. Хроматофильное вещество (тигроид) в нервных клетках. Окраска толуидиновым синим по методу Ниссля (Приложение 1, рис. 26). Под малым увеличением рассмотреть структуру поперечного среза спинного мозга, найти серое вещество, состоящее из мультиполярных нейроцитов и элементов нейроглии. Выберите наиболее крупный нейрон, в котором хорошо видны ядро, ядрышко и базофильные глыбки хроматофильного вещества Ниссля. Найдите аксон и дендрит, ориентируясь на особенности распределения хроматофильного вещества. Обратите внимание на ядра глиоцитов, располагающиеся вокруг нейрона.

Зарисовать при малом увеличении спинной мозг с расположенными в сером веществе мультиполярными нейронами, содержащими тигроид.

6. Нейрофибриллы в нервных клетках спинного мозга. Импрегнация азотнокислым серебром по методу Кахаля (Приложение 1, рис. 27). Под малым увеличением обратите внимание на общую структуру поперечного среза спинного мозга, найдите серое вещество, состоящее из мультиполярных нейроцитов и элементов нейроглии. Выберите наиболее крупный нейрон, в котором хорошо видны ядро, ядрышко и нейрофибриллярный аппарат. Обратите внимание на ядра глиоцитов, располагающиеся вокруг нейрона.

Зарисовать срез спинного мозга при малом увеличении, в передних рогах изобразить мультиполярные нейроны. При большом увеличении зарисовать нейрофибриллы в отростках нейронов.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

1. Каким образом и из какого зародышевого листка развивается нервная система?
2. Как классифицируется нервная система?
3. Какие виды нервных клеток вам известны? Каково их строение?
4. Каковы морфофункциональные особенности нейронов и глиоцитов молекулярного слоя коры мозжечка?
5. Каковы морфофункциональные особенности нейронов ганг-

- лионарного слоя коры мозжечка?
6. Каковы морфофункциональные особенности нейронов и глиоцитов зернистого слоя коры мозжечка?
 7. Какие виды волокон описаны в коре мозжечка, в чём состоят особенности их строения и функции?
 8. Опишите топографию и функцию ядер мозжечка.
 9. Куда направляются аксоны ганглионарных нейронов коры мозжечка и какие связи они образуют?
 10. Куда направляются аксоны и дендриты корзинчатых нейронов коры мозжечка?
 11. Как морфологически идентифицировать 2 типа волокон мозжечка?
 12. Какова топография и функция больших пирамидных нейронов коры большого мозга?
 13. Какова роль клеток с двойным букетом дендритов?
 14. Какие виды нейроглии встречаются в мозжечке?
 15. Как устроена вегетативная нервная система?

ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

Выберите один правильный ответ.

1. АКСОН НЕЙРОНА ПУРКИНЬЕ ЗАКАНЧИВАЕТСЯ НА

- 1) звёздчатой клетке
- 2) корзинчатой клетке
- 3) ядрах мозжечка
- 4) ядрах III пары черепных нервов

2. ЭПЕНДИМОЦИТЫ ОБРАЗУЮТ ВЫСТИЛКУ

- 1) кровеносных сосудов
- 2) желудочков сердца
- 3) желудочков головного мозга
- 4) желудка

3. КЛУБОЧКИ МОЗЖЕЧКА КОНТАКТИРУЮТ С

- 1) лазящими волокнами
- 2) моховидными волокнами
- 3) адренергическими волокнами
- 4) волокнами гипоталамуса

4. ЦЕНТРЫ ПАРАСИМПАТИЧЕСКОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ НАХОДЯТСЯ В

- 1) базальных ядрах
- 2) ядрах III, VII, IX, X пар черепных нервов
- 3) ядрах II, V, VIII пар черепных нервов
- 4) спинальных ганглиях

5. ЦЕНТРЫ СИМПАТИЧЕСКОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ НАХОДЯТСЯ В

- 1) среднем мозге
- 2) продолговатом мозге
- 3) промежуточном мозге
- 4) спинном мозге

6. В СПИНАЛЬНОМ ГАНГЛИИ НАХОДЯТСЯ ПРЕИМУЩЕСТВЕННО

- 1) мультиполярные нейроны
- 2) униполярные нейроны
- 3) псевдоуниполярные нейроны
- 4) биполярные нейроны

7. МОДУЛЬ КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА СОДЕРЖИТ КЛЕТКИ

- 1) биполярные
- 2) пирамидные
- 3) нейроглиальные
- 4) псевдоуниполярные

8. КЛЕТКА ПУРКИНЬЕ МОЗЖЕЧКА ЧЕРЕЗ АКСОНАЛЬНОЕ СОЕДИНЕНИЕ ВЫПОЛНЯЕТ ФУНКЦИЮ

- 1) активации
- 2) торможения
- 3) раздражения
- 4) пейсмекерную

9. ФУНКЦИЮ ВЫВОДА ИНФОРМАЦИИ ИЗ КОРЫ МОЗЖЕЧКА ВЫПОЛНЯЮТ НЕЙРОНЫ

- 1) клетки-зёрна
- 2) клетки Гольджи
- 3) клетки Пуркинье
- 4) клетки Лугаро

10. МОЛЕКУЛЯРНЫЙ СЛОЙ КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА СОДЕРЖИТ КЛЕТКИ

- 1) Кахаля
- 2) Догеля I типа
- 3) Догеля II типа
- 4) Догеля III типа

СИТУАЦИОННЫЕ ЗАДАЧИ

Задача № 1. В процессе развития из-за нарушения миграции не сформировался нервный гребень.

Сделать заключение о дефектах развития нервной системы.

Задача № 2. В условном эксперименте были повреждены псевдоуниполярные клетки всех сегментов спинного мозга.

Сделать заключение о нарушениях в рефлекторных дугах соматических и вегетативных рефлексов.

Задача № 3. При образовании коры мозжечка не сформировался слой грушевидных нейронов.

Сделать заключение о характере дефектов в нервной системе.

Задача № 4. В спинном мозге в результате нейродегенеративного заболевания погибли моторные нейроны передних рогов.

Сделать заключение о характере последствий для нервной системы, возникших в результате нейродегенерации.

Задача № 5. В интрамуральном вегетативном ганглии погибли нейроны II типа по Догелю.

Сделать заключение о функционировании интрамурального ганглия.

Задача № 6. В структуре модуля коры головного мозга дегенерировали специфические волокна.

Сделать заключение об изменениях характера взаимоотношений в структуре модуля.

Задача № 7. В результате травмы нарушена структура копчикового отдела спинного мозга.

Сделать заключение о нарушениях в вегетативной нервной системе.

Задача № 8. В условном эксперименте разрушены лиановидные волокна коры мозжечка.

Сделать заключение об изменении активности клеток Пуркинье.

Задача № 9. После операции на спинном мозге возникло повышение давления спинномозговой жидкости.

Сделать заключение об активности эпендимной глии.

Задача № 10. В процессе развития не сформировалась хорда.

Сделать заключение о развитии нервной системы.

Тема. 6. ОРГАНЫ ЧУВСТВ

6.1. ОРГАН ЗРЕНИЯ

ЦЕЛЬ ЗАНЯТИЯ: изучить развитие, строение и функцию органа зрения, классификацию и тканевой состав его оболочек; уметь различать на микропрепаратах структуры органа зрения.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПОДГОТОВКИ

1. Понятие об анализаторах и общая морфофункциональная характеристика органов чувств.
2. Классификация, общий план строения и цитофизиология рецепторных клеток.
3. Общий план строения глаза.
4. Оболочки глазного яблока, их отделы и производные, тканевой состав.
5. Источники и ход эмбрионального развития глаза.
6. Диоптрический и аккомодационный аппараты: строение роговицы, хрусталика, стекловидного тела, радужки, цилиарного тела.
7. Строение склеры и сосудистой оболочки глаза.
8. Сетчатка. Нейронный состав и глиоциты.
9. Гематоретинальный барьер.
10. Строение и цитофизиология палочко- и колбочконесущих нейросенсорных клеток.
11. Циркуляция внутриглазной жидкости, возрастные изменения. Строение века.

ИНФОРМАЦИОННЫЙ БЛОК

Анализаторы – это сложные структурно-функциональные системы, осуществляющие связь ЦНС с внешней и внутренней средой. Они состоят из трёх частей: *периферической*, где происходит восприятие раздражения, *промежуточной* – проводящие пути, и *центральной* – корковые центры, обеспечивающие анализ полученной информации и выработку адекватных ответных реакций.

Органы чувств являются периферическими частями соответствующих анализаторов, обеспечивающими восприятие раз-

дражения из внешней и внутренней среды организма и трансформацию его в нервный импульс. Они образованы *рецепторными* и *опорными* (поддерживающими) клетками. Все рецепторные клетки имеют хорошо развитые органеллы общего назначения и белкового синтеза. На их апикальной части содержатся специализированные структуры: реснички, стереоцилии, киноцилии, микроворсинки, которые содержат фото-, хемо- или механорецепторы, воспринимающие соответствующие раздражения. По особенностям строения, развития и функции органы чувств делятся на три группы (рис. 52).

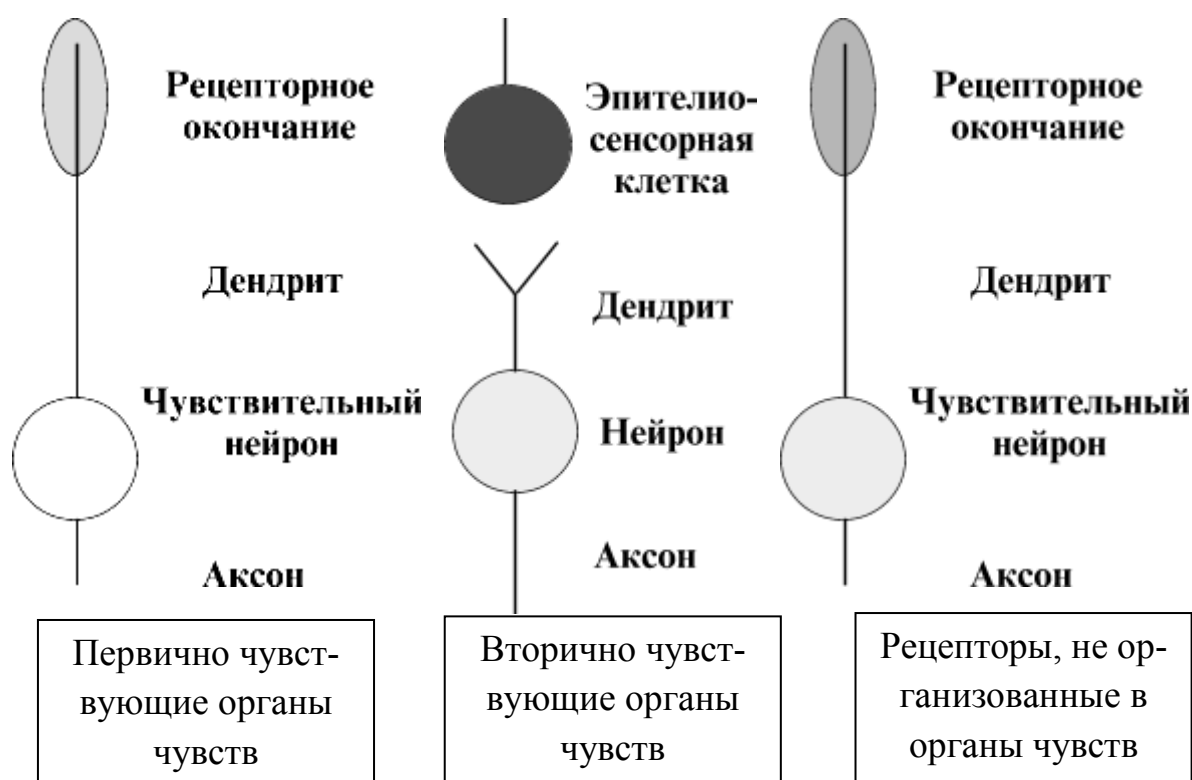


Рис. 52. Виды органов чувств (по Кузнецову С.Л., Мушкамбарову Н.Н.)

I группа развивается из нервной пластинки и образована *первично чувствующими рецепторными клетками*, так как раздражитель оказывает воздействие непосредственно на нейрон, который образует нервный импульс. В состав этой группы входят *орган зрения* и *орган обоняния*.

II группа развивается из эктодермы и образована *сенсоэпителиальными клетками*, отвечающими на воздействие раздражителя переходом в состояние возбуждения, которое улавливается контактирующими с ними дендритами нейроцитов, и они генери-

руют нервный импульс. Эти нейроны являются вторично чувствующими, так как раздражитель действует на них через посредника (сенсоэпителиоцита). К этой группе относятся *орган вкуса, орган слуха и равновесия*.

III группа образована *рецепторными инкапсулированными и неинкапсулированными нервными окончаниями*, не имеющими четко выраженной органной обособленности. Они лежат в составе кожи, мышц, сухожилий, внутренних органов и т.д. Это *органы осязания и мышечно-кинетической чувствительности*.

Строение зрительного анализатора. Орган зрения

Орган зрения является периферической частью зрительного анализатора и развивается из различных эмбриональных зачатков. Сетчатка и зрительный нерв образуются из нервной трубки, путем появления глазных пузырьков, сохраняющих связь с эмбриональным мозгом. Затем передняя часть глазного пузырька вдавливаются вовнутрь, и он приобретает форму двустенного глазного бокала. Эктодерма, лежащая напротив глазного бокала, дает начало зачатку хрусталика (рис. 53).

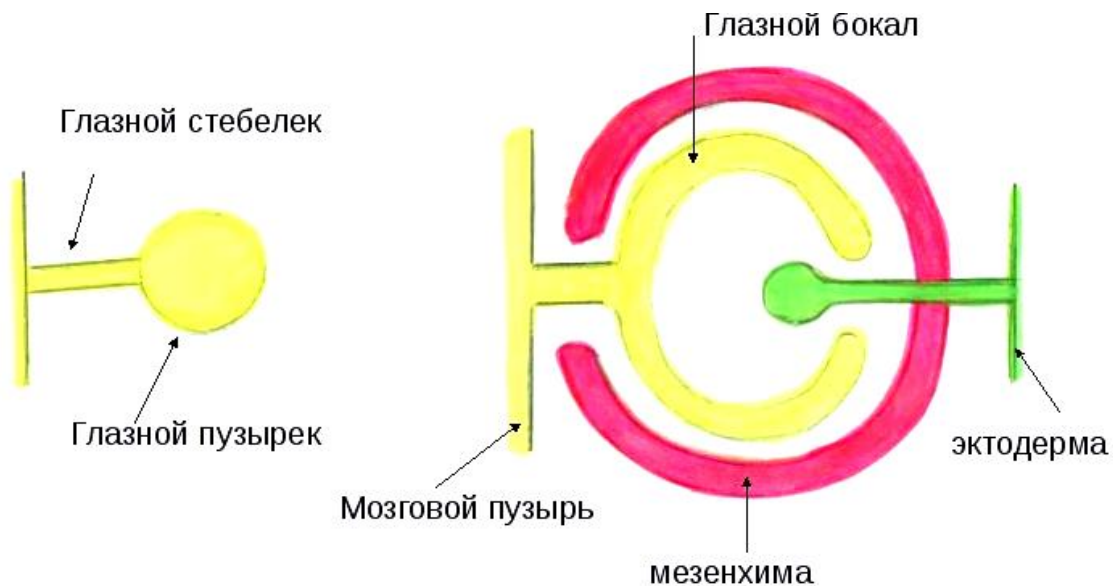


Рис. 53. Развитие глаза (по Levin L.A. et al.)

Из внутренней стенки глазного бокала образуется сетчатка глаза, а из наружной – её пигментный эпителий. Нейроны сетчатки также формируются из внутренней стенки глазного бокала. Зрительный нерв, направляющийся в мозг, образуют аксоны

ганглиозных клеток. Окружающая глазной бокал мезенхима формирует сосудистую оболочку и склеру, переходящую спереди в прозрачную роговицу. Сосуды и мезенхима, лежащая в глазном бокале, образуют стекловидное тело и радужку. Мышцы радужной оболочки (суживающая и расширяющая зрачок) по своему происхождению являются нейральными.

Строение глаза

Стенка глазного яблока состоит из трех оболочек. **Наружная** (фиброзная) оболочка глазного яблока образована двумя отделами: *роговицей* (передняя часть) и *склерой* (задняя часть). **Средняя** (сосудистая) оболочка состоит из трех частей: *радужной*, *цилиарного тела* и *собственно сосудистой оболочки*. **Внутренняя оболочка** – *сетчатка* – сенсорная, рецепторная часть зрительного анализатора (рис. 54).

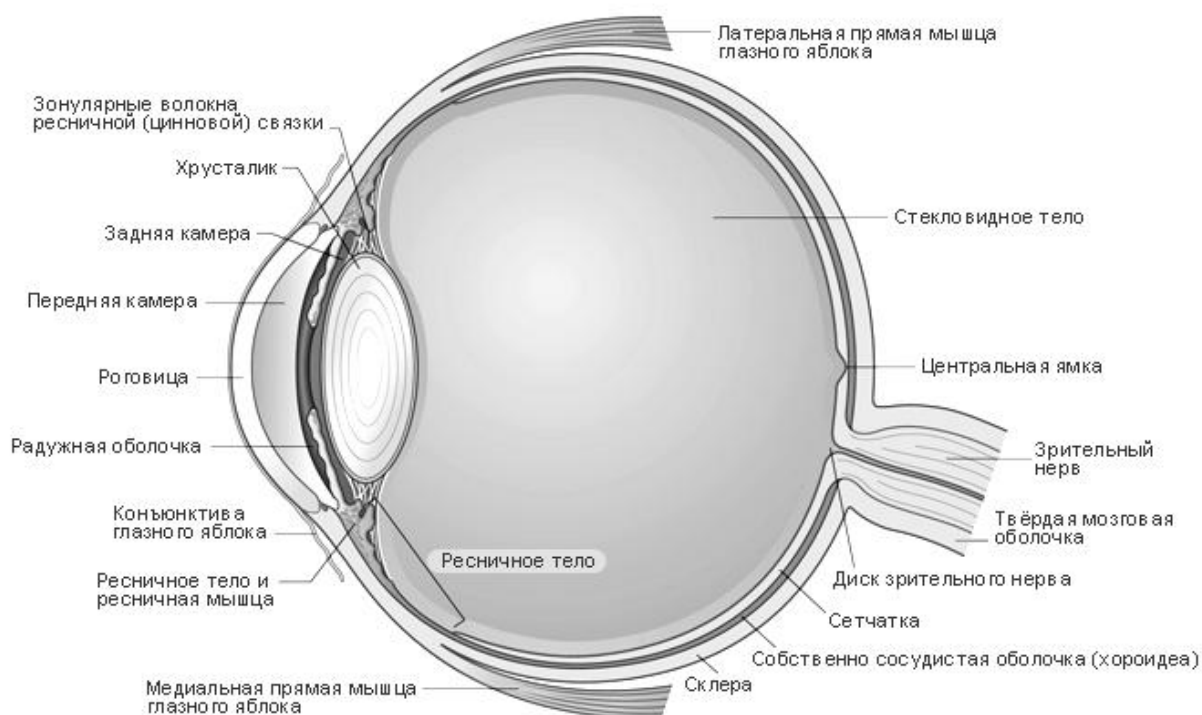


Рис. 54. Схема глаза (по Stein H.A., Stein R.M., Freeman M.I.)

Склера образована плотной оформленной волокнистой соединительной тканью, состоящей из тяжей коллагеновых волокон, между которыми находятся уплощённой формы фибробласты. Место соединения склеры с роговицей называется *лимбом*, внутри расположены небольшие сообщающиеся полости, в сово-

купности образующие *шлеммов канал* (венозная пазуха склеры), обеспечивающий отток жидкости из передней камеры глаза. Самое тонкое место склеры – область решетчатой пластинки (*lamina cribrosa*), через её отверстия проходят пучки волокон зрительного нерва.

Роговица имеет толщину 0,8-1,1 мкм, радиус кривизны 7,8 мкм, пропускает и преломляет световые лучи. В ней выделяют 5 слоев:

- 1) многослойный плоский неороговевающий эпителий (передний эпителий);
- 2) переднюю пограничную мембрану (боуменову);
- 3) собственное вещество роговицы;
- 4) заднюю пограничную мембрану (десцеметову);
- 5) задний эпителий (эндотелий).

Клетки переднего эпителия роговицы лежат в пять слоев, содержат многочисленные свободные нервные окончания, что обуславливает её высокую чувствительность. Поверхность роговицы увлажнена секретом слёзных и конъюнктивальных желёз.

Боуменова оболочка имеет толщину 6-9 мкм и поддерживает форму роговицы. Она образована гомогенным слоем основного вещества и неупорядоченно ориентированными тонкими коллагеновыми и ретикулиновыми волокнами.

Собственное вещество роговицы состоит из параллельно расположенных пучков волокон (коллаген I и V типов), которые погружены в аморфное вещество, богатое гликозаминогликанами. Между волокнами располагаются клетки, являющиеся разновидностями фиб-

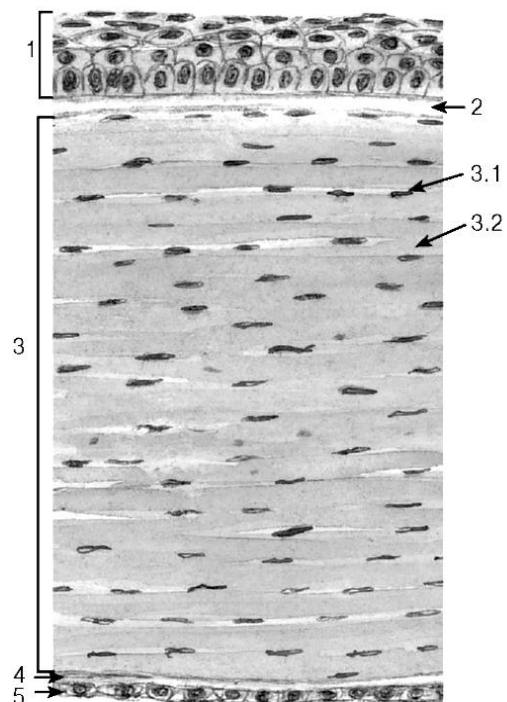


Рис. 55. Роговица: 1 – передний эпителий, 2 – передняя пограничная пластинка (боуменова мембрана), 3 – собственное вещество (строма): 3.1 – кератоциты (фиброциты), 3.2 – пучки (пластинки) коллагеновых волокон, 4 – задняя пограничная пластинка (десцеметова мембрана), 5 – задний эпителий (по Быкову В.Л., Юшканцевой С.И.)

робластов. Собственное вещество роговицы *не имеет* кровеносных сосудов.

Десцеметова оболочка представлена коллагеновыми волокнами диаметром 10 нм, погруженными в аморфное вещество.

Задний эпителий состоит из одного слоя плоских полигональных клеток (рис. 55). Питание роговицы происходит за счёт диффузии веществ из передней камеры глаза и кровеносных сосудов лимба. Если в неё прорастают кровеносные сосуды, то она теряет прозрачность, мутнеет, становится белой (*бельмо*), а эпителий ороговевает.

Факторы прозрачности роговицы:

- 1) ровная поверхность переднего эпителия;
- 2) высокая степень упорядоченности коллагеновых пластинок собственного вещества;
- 3) коэффициент преломления света у кератансульфатов аморфного вещества, совпадающий с таковым у коллагеновых пластинок;
- 4) отсутствие в собственном веществе сосудов.

Роговица хорошо проницаема для многих веществ, что используется для введения через неё (в виде глазных капель) различных лекарственных средств.

Передняя камера глаза находится между роговицей (наружная стенка) и радужной оболочкой (задняя стенка). В углу передней камеры различают радужно-роговичный угол, который граничит с дренажным аппаратом – *шлеммовым каналом*. Трабекулярный аппарат состоит из двух частей: склерокорнеальной и увеальной. Склерокорнеальная часть состоит из сети переплетающихся трабекул. Между ними остаются щелевидные отверстия – фонтановы пространства, которые направлены к стенке шлеммова канала, выстланого эндотелием.

Хрусталик – прозрачное двояковыпуклое тело, форма которого меняется, снаружи покрыт прозрачной капсулой, которая содержит гликопротеины и сеть микрофиламентов, обеспечивающих эластичность (рис. 56).

Капсула хрусталика покрыта толстой базальной мембраной, окружающей хрусталик. Передняя стенка хрусталика состоит из *однослойного плоского эпителия*. По направлению к экватору эпителиоциты способны к митотическому делению и образуют *ростковую зону хрусталика*.

Новые клетки преобразуются в хрусталиковые волокна, каждое из которых представляет собой прозрачную шестиугольную призму, содержащую белки цитоскелета (филензин, α , β , γ -крсталлины) и склеенную с другими межклеточным веществом. Центральнo расположенные волокна теряют свои ядра и образуют *ядро хрусталика*. В хрусталике отсутствуют нервы и кровеносные сосуды, что обеспечивает его прозрачность. Он поддерживается в глазу с помощью *ресничного пояска*, образованного пучками волокон, прикрепленных с одной стороны к цилиарному телу, а с другой – к капсуле хрусталика. У молодых людей хрусталик обладает высокой эластичностью, которая с возрастом снижается. При старении также нарушается прозрачность хрусталика и его капсулы – возникает катаракта.

Стекловидное тело – желеобразное вещество, заполняющее полость между хрусталиком и сетчаткой, содержит 99 % воды, белок *витреин*, *гиалуроновую кислоту* и единичные клетки (фиброциты, макрофаги и лимфоциты). Через стекловидное тело проходит канал – остаток эмбриональной сосудистой системы глаза.

Радужка является производным сосудистой и сетчатой оболочек и представляет собой дисковидное образование с отверстием в центре – *зрачком*. Строма, образованная рыхлой волокнистой соединительной тканью, богатой пигментными клетками, содержит мышцы, суживающие (циркулярные волокна гладких мышечных клеток) и расширяющие (радиальные волокна гладких мышечных клеток) зрачок. В радужке различают 5 слоев (рис. 57):

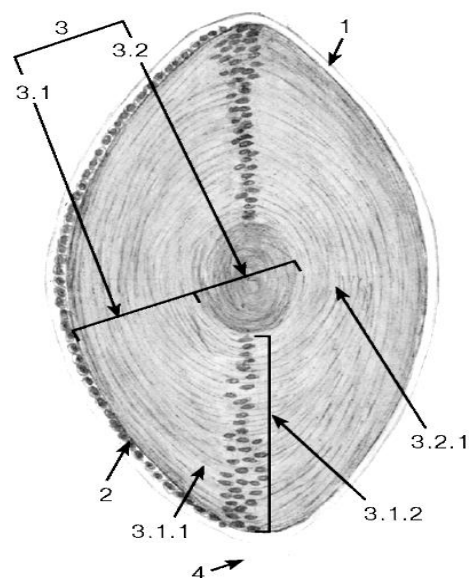


Рис. 56. Хрусталик: 1 – капсула хрусталика (базальная мембрана эпителия), 2 – эпителий хрусталика, 3 – вещество хрусталика: 3.1 – кора хрусталика, 3.1.1 – эпителиальные волокна хрусталика, содержащие ядра, 3.1.2 – ядерная (ростковая) зона коры, 3.2 – ядро хрусталика, 3.2.1 – волокна хрусталика, 4 – волокна ресничного пояска (по Быкову В.Л., Юшканцевой С.И.)

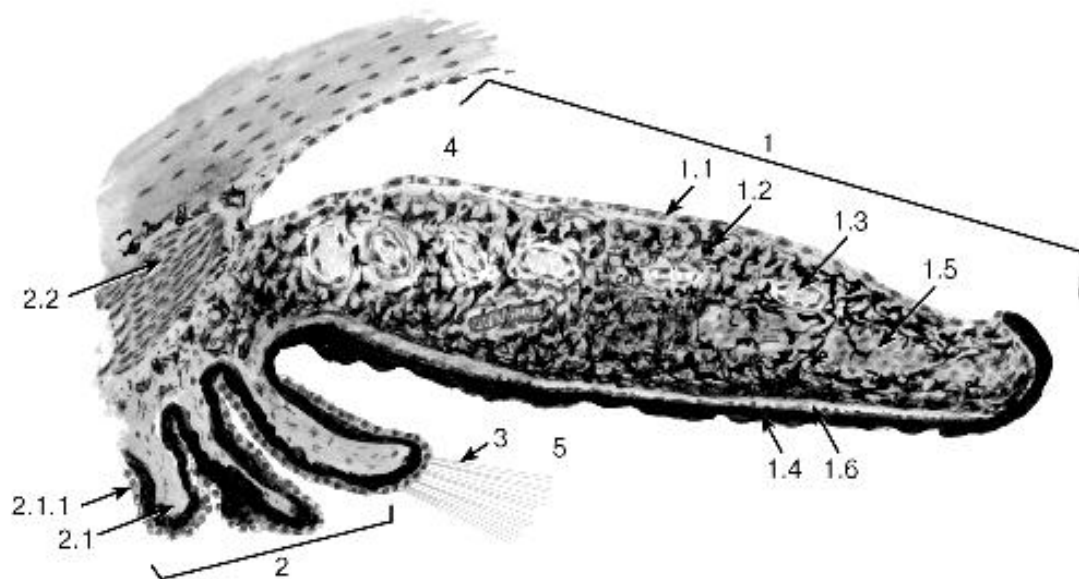


Рис. 57. Радужка, ресничное тело: 1 - радужка: 1.1 - передний пограничный слой, 1.2 - передний бессосудистый слой, 1.3 - задний сосудистый слой, 1.4 - эпителий радужки (пигментный), 1.5 - сфинктер зрачка, 1.6 - дилататор зрачка; 2 - ресничное тело: 2.1 - ресничные отростки, 2.1.1 - ресничный эпителий, 2.2 - ресничная мышца; 3 - ресничный пояс (циннова связка); 4 - передняя камера глаза; 5 - задняя камера глаза (по Быкову В.Л., Юшканцевой С.И.)

- 1) *передний эпителий* – является продолжением заднего эпителия роговицы (однослойный плоский эпителий);
- 2) *наружный пограничный слой* – образован рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью с фибробластами и меланоцитами;
- 3) *сосудистый слой* – образован рыхлой волокнистой неоформленной соединительной тканью, содержит многочисленные сосуды и меланоциты;
- 4) *внутренний пограничный слой* – имеет строение аналогичное наружному пограничному слою;
- 5) *внутренний эпителий* – является продолжением пигментного слоя сетчатки.

Ресничное тело является производным сосудистой и сетчатой оболочек. Выполняет функцию фиксации хрусталика и изменения его кривизны. Цилиарное тело имеет вид треугольника и подразделяется на две части: *внутреннюю* – цилиарную корону и *наружную* – цилиарное кольцо. От цилиарной короны по направлению к хрусталику отходят цилиарные отростки, к которым

прикрепляется *ресничный пояс*. Основная часть цилиарного тела образована ресничной мышцей. Между мышечными пучками расположена соединительная ткань с пигментными клетками.

Сокращение цилиарной мышцы приводит к расслаблению волокон круговой связки, вследствие чего хрусталик становится выпуклым, и его преломляющая сила увеличивается. Покрывающий цилиарные отростки двуслойный кубический эпителий образован внутренним слоем непигментированных и наружным слоем пигментированных клеток. Клетки каждого слоя имеют собственную базальную мембрану. Этот эпителий вырабатывает внутриглазную жидкость и участвует в формировании барьера между нею и кровью.

В месте прикрепления радужки к склере и реснитчатому телу (угол передней камеры глаза) лежат трабекулы (гребенчатая связка) (рис. 58).

Между ними имеются *фонтановы пространства*, через которые осуществляется отток жидкости из передней камеры глаза в шлеммов канал, который в свою очередь сообщается с венозным синусом. Шлеммов канал и венозный синус обеспечивают отток внутриглазной жидкости в венозную систему глаза. Сужение просвета канала ведет к повышению внутриглазного давления, что может вызывать гибель нейронов сетчатки и слепоту.

Сосудистая оболочка обеспечивает питание сетчатой оболочки, регулирует внутриглазное давление, поглощает избыток света, попадающего в глаз. Если сетчатка в результате травмы отслаивается от неё, то питание нарушается и наступает слепота.

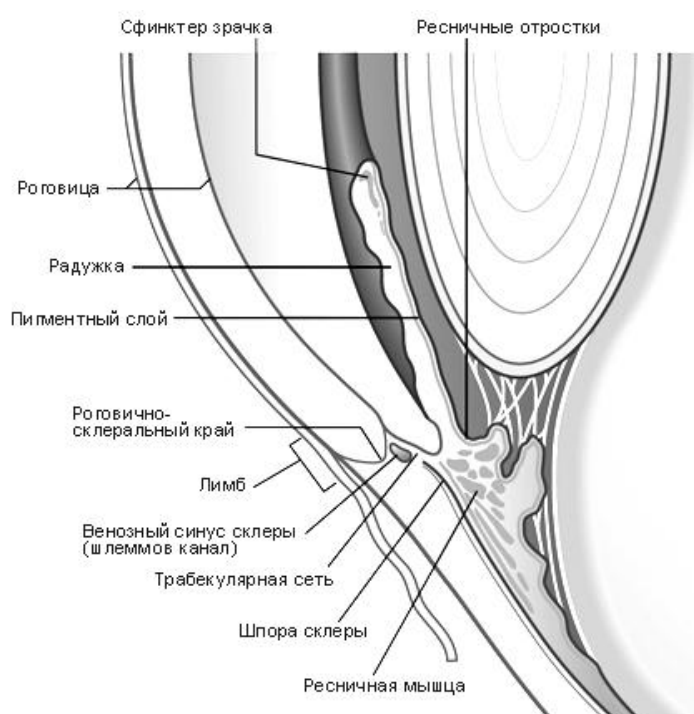


Рис. 58. Схема трабекулярной сети радужно-роговичного сегмента передней камеры глаза (по Levin L.A. et al.)

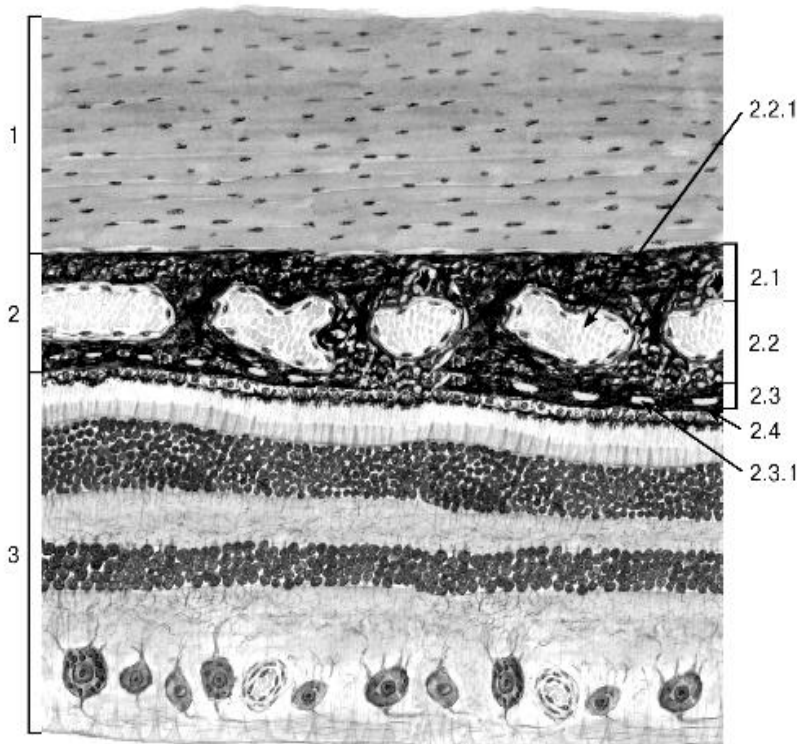


Рис. 59. Задняя стенка глаза: 1 – склера; 2 – сосудистая оболочка: 2.1 – надсосудистая пластинка, 2.2 – сосудистая пластинка, 2.2.1 – кровеносные сосуды, 2.3 – сосудисто-капиллярная пластинка, 2.3.1 – сеть капилляров, 2.4 – базальный комплекс; 3 – сетчатка (по Быкову В.Л., Юшканцевой С.И.)

Сосудистая оболочка богата меланоцитами, в ней различают (рис. 59):

1. *Надсосудистый слой* лежит на границе со склерой, образован рыхлой волокнистой соединительной тканью, богатой пигментными клетками.
2. *Сосудистый слой* состоит из сплетений артерий и вен. В рыхлой соединительной ткани располагаются пигментные клетки и гладкомышечные клетки.
3. *Хориокапиллярный слой* содержит сплетение кровеносных капилляров, идущих от артерий сосудистого слоя.
4. *Базальная пластинка* – через неё питательные вещества и кислород из кровеносных капилляров поступают к сетчатке.

Сетчатка

Это световоспринимающая оболочка глаза, которая прилежит к стекловидному телу. Она состоит из двух частей: *внутренней* – светочувствительной, содержащей нейросенсорные клетки, и *наружной* – пигментного эпителия. Зрительная часть сетчатки (*pars optica*) занимает пространство от *слепого пятна* (*discus nervi optici*) – места выхода зрительного нерва – до *зубчатого края* (*ora serrata*). Зубчатый край – это место перехода задней (зрительной) части сетчатки в ее переднюю (слепую) часть.

Сетчатка представляет собой цепь, состоящую из трех нейронов: наружного – *фоторецепторного*, среднего – *ассоциативного* и внутреннего – *ганглионарного*. В своей совокупности они образуют несколько слоев: слой палочек и колбочек, наружный ядерный слой, наружный сетчатый слой, внутренний ядерный слой, внутренний сетчатый слой, ганглиозный слой и слой нервных волокон (рис. 60).

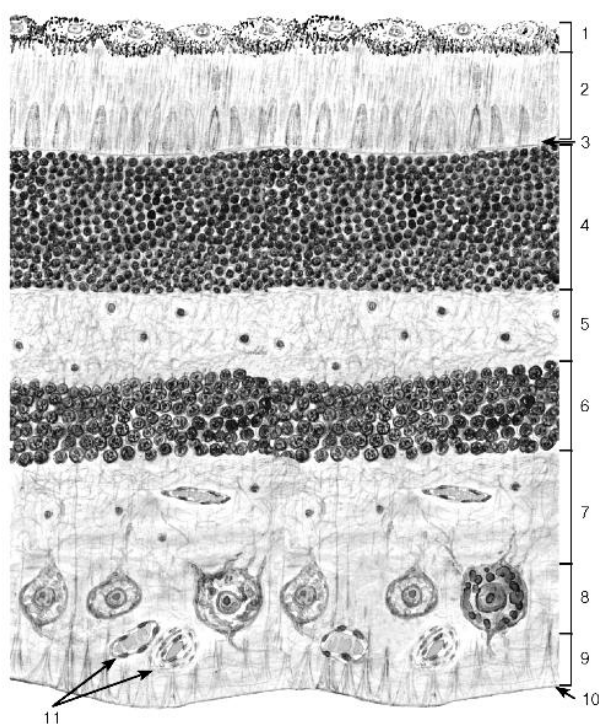


Рис. 60. Сетчатка: 1 – пигментный слой; 2 – слой палочек и колбочек (фотосенсорный); 3 – наружная (глиальная) пограничная мембрана; 4 – наружный ядерный слой; 5 – наружный сетчатый слой; 6 – внутренний ядерный слой; 7 – внутренний сетчатый слой; 8 – ганглиозный слой; 9 – слой нервных волокон; 10 – внутренняя (глиальная) пограничная мембрана; 11 – кровеносные сосуды (по Быкову В.Л., Юшканцевой С.И.)

Тела нейронов в сетчатке образуют три слоя. Синапсы ограничивают два сетчатых (плексиморфных) слоя, а рецепторный слой контактирует с пигментным эпителием (рис. 61).

Лучи света, пройдя сквозь слой ганглиозных клеток и внутренний ядерный слой, достигают нейросенсорных клеток, в которых запускают электрохимические реакции. Их аксоны образуют синапсы в наружном сетчатом слое с дендритами биполярных и горизонтальных нейронов, чьи тела образуют внутренний ядерный слой.

Горизонтальные нейроны располагаются в середине внутреннего ядерного слоя, их отростки взаимодействуют с фоторецепторными клетками.

Биполярные нейроны образуют синапсы с горизонтальными и ганглиозными клетками.

Амакрийные нейроны локализуются также во внутреннем ядерном слое, их отростки взаимодействуют с соседними амак-

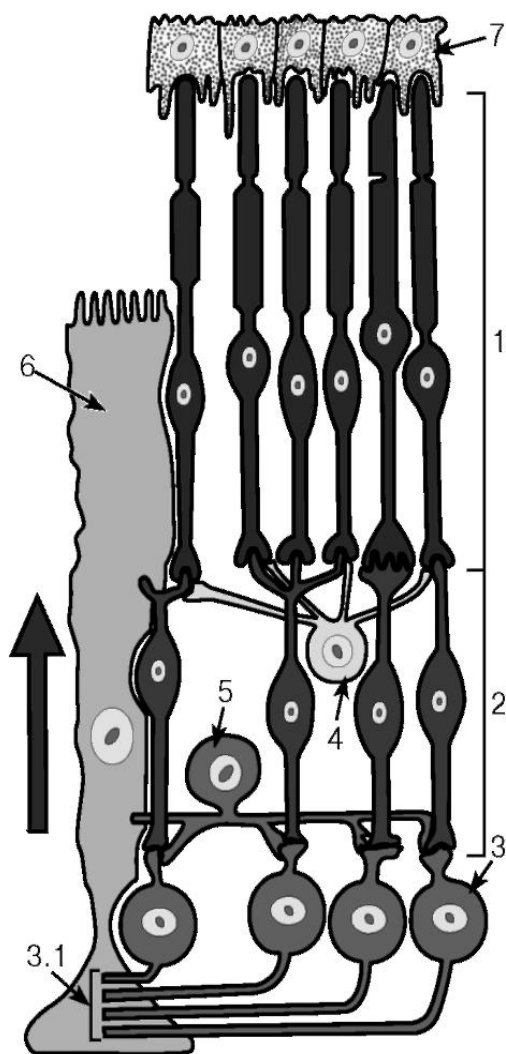


Рис. 61. Трёхнейронная цепь сетчатки: 1 — фоторецепторные клетки (палочковые и колбочковые); 2 — биполярный нейрон; 3 — ганглиозный нейрон; 3.1 — нервные волокна; 4 — горизонтальный нейрон; 5 — амакриновый нейрон; 6 — радиальный глиоцит (мюллерово волокно); 7 — пигментный слой (по Быкову В.Л.)

колбочки дневной. Палочки обеспечивают черно-белое восприятие, а колбочки обеспечивают цветное зрение. У приматов фоторецепторы отличаются как по форме наружных и внутренних сегментов, так и по положению ядра и видов отростков у палочек

ринными и биполярными нейронами, их аксоны также образуют синапсы с ганглиозными клетками. Во внутреннем ядерном слое лежат также перикарионы внутриплексиморфных клеток, направляющие свои отростки в оба сетчатых слоя.

Аксоны ганглионарных нейронов сходятся и формируют зрительный нерв за пределами сетчатки, а в сетчатке — слой нервных волокон.

Отростки радиальных глиоцитов прикрывают нейроны и формируют наружную и внутреннюю пограничные мембраны. *Наружная пограничная мембрана* формируется на стыке между клеточными мембранами, Мюллеровской глии и внутренних сегментов нейросенсорных клеток. *Внутренняя пограничная мембрана* образована мембранами стекловидного тела и гипертрофированными отростками Мюллеровской глии.

Нейросенсорные клетки

Сетчатка приматов является «двойной сетчаткой». Она состоит из *палочковых* (палочки) и *колбочковых* (колбочки) нейросенсорных клеток. Палочки воспринимают сумеречный свет, а

и колбочек. Все нейросенсорные клетки имеют наружные сегменты, содержащие зрительный пигмент.

За 2-3 недели до образования 10 % колбочковых нейросенсорных клеток экспрессируют свои светоспецифичные белки, их раннее созревание вызвано соседними малодифференцированными клетками, специфичными для определённого опсинового фенотипа. Эти «юные» колбочки мигрируют в недифференцируемые районы наружного ретинального пространства через несколько недель после их последнего митотического деления и за месяц до формирования синапсов с биполярными и горизонтальными клетками.

Наружные сегменты нейросенсорных клеток

Это место трансдукции, т.е. место, где происходит преобразование световой энергии в электрический сигнал. Палочки и колбочки состоят из систем мембранных дисков, образующихся во время развития, как серия инвагинаций клеточной плазматической мембраны. У палочек большинство дисков в конечном итоге отделены от наружной мембраны, а остатки колбочковых дисков контактируют с наружной мембраной (рис. 62). Янгом было доказано, что наружные сегменты палочек постоянно обновляются. Его работы показали, что мембранные диски в палочках возле апикальной

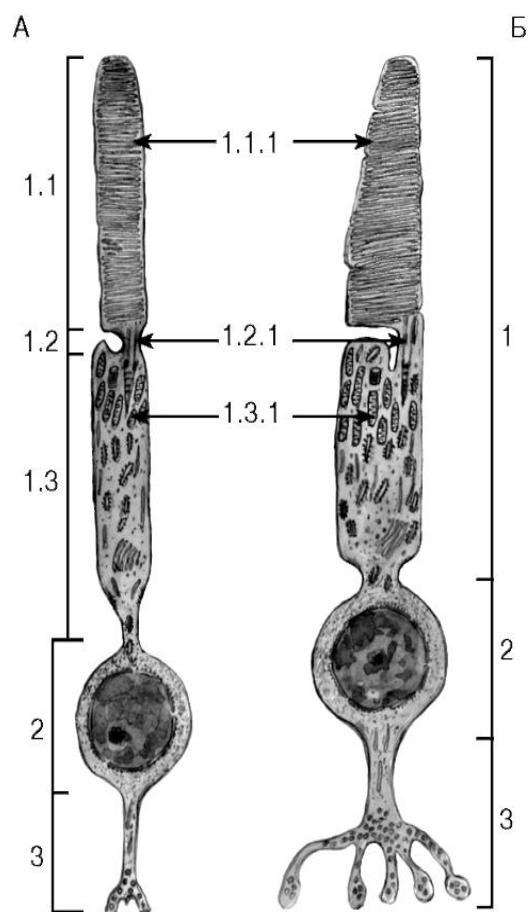


Рис. 62. Ультраструктурная организация фоторецепторных клеток сетчатки: А — палочковая клетка; Б — колбочковая клетка: 1 — периферический отросток: 1.1 — наружный сегмент, 1.1.1 — мембранные диски, 1.2 — соединительный мостик, 1.2.1 — соединительная ресничка, 1.3 — внутренний сегмент: 1.3.1 — митохондрии; 2 — тело нейрона; 3 — аксональный отросток (по Быкову В.Л., Юшканцевой С.И.)

поверхности разрушены, а их клеточные обломки утилизируются пигментным эпителием. Эти «старые» диски постепенно замещаются только что сформированными дисками, мигрирующими из основания наружных сегментов. Позднее было показано, что подобные процессы проходят и в наружных сегментах колбочек. Дегенерация и фагоцитоз поврежденных наружных сегментов соответствуют дневным ритмам.

Мембраны наружных сегментов содержат фотопигмент, содержащийся в дисках и цитоплазме клеток. Зрительный пигмент – это молекулы, лежащие внутри дисковых мембран, на таком расстоянии, что вероятность их взаимодействия с падающим светом максимальна. Около 90 % пигмента находится в дисках, которые накапливаются в наружных участках в большом количестве.

Палочки чувствительны к свету, потому что содержат зрительный пигмент – **родопсин**, который активируется фотонами. Родопсин состоит из одного молекулярного слоя в дисках наружных сегментов и состоит из двух частей. Это светоабсорбирующий хромофор – *альдегид витамина А*, называемый *ретиналом* и белок *опсин*.

Колбочковые опсины относятся к **йодопсину**. Подобно родопсину зрительный пигмент колбочковых клеток состоит из двух частей. У приматов сетчатка содержит три типа колбочковых клеток, что делает возможным восприятие голубого, зелёного и красного цветов. Световосприимчивость молекул связана с определенной длиной волны, которую воспринимает определённый тип белка. Родопсин имеет пик 500 нм, а пигменты колбочек – 450 нм голубой, 530 нм зелёный и 565 нм желтый.

Внутренние сегменты нейросенсорных клеток

Наружные и внутренние сегменты фоторецепторов соединяются друг с другом с помощью очень узких, непрерывных структур – это видоизменённые реснички, которые имеют цилиндрическую форму и состоят из девяти пар филаментов. В отличие от обычных ресничек, они не содержат центральной пары. Окончания филаментов – это видоизменённые центриоли базального тельца, которые локализуются на вершукке внутреннего сегмента.

Различают два морфологических отдела внутри внутреннего сегмента – это *эллипсоид* и *миоид*. Эллипсоидная часть внутрен-

него сегмента нейросенсорной клетки характеризуется высокой плотностью митохондрий, а миоид содержит аппарат Гольджи, производящий везикулярные пузырьки, и большое количество свободных и мембран-связанных рибосом. Ядро расположено в нижней расширенной части наружного сегмента, а аксональные отростки образуют *синапсы* с дендритами *биполярных* и *горизонтальных* клеток.

Огромное значение имеет межклеточный матрикс, окружающий апикальные отростки нейросенсорных клеток, так же называемый межфоторецепторным матриксом. Слой межфоторецепторного матрикса располагается между апикальной частью сетчатки и ретинальным пигментным эпителием, окружает эллипсоидную часть внутреннего сегмента и наружные сегменты. Известно, что матрикс играет главную роль во взаимоотношениях между нейросенсорными клетками и кровеносными сосудами (питание и метаболизм).

Межфоторецепторный *ретинол-связывающий протеин*, является главным компонентом межфоторецепторного матрикса и имеет гликопротеиновую природу. Ретинол осуществляет транспорт ретиналя между ретинальным пигментным эпителием и нейросенсорными клетками. Цитохимические исследования показали, что материал, присутствующий в области межфоторецепторного матрикса, специфично связан с колбочковыми, а не палочковыми клетками.

Интернейроны

Биполярные, горизонтальные и амакринные клетки — это «внутренние» нейроны, образующие внутренний ядерный слой. Тела биполярных нейронов занимают середину и дистальную треть этого слоя и направляют свои отростки в оба синаптических слоя. Горизонтальные клетки образуют один или несколько пластов рядом с наружным сетчатым слоем, в который они посылают свои отростки. Амакринные клетки имеют аналогичную связь с внутренним синаптическим слоем. Ядра Мюллеровской глии так же расположены в этом слое.

Биполярные нейроны

Сетчатка животных содержит два типа биполярных клеток, каждый из которых по-разному реагирует на передачу возбужде-

ния с фоторецепторов. *Деполаризующие центральные биполярные клетки* деполаризуются в ответ на центральное или прямое освещение. Второй тип – *гиперполяризующие центральные биполярные клетки*, гиперполяризуются на центральное освещение и деполаризуются на периферическое освещение.

Морфологически различают три класса биполярных клеток. Первый устанавливает связь с палочками, два других с колбочками. Два колбочкосвязанных типа биполярных клеток различаются по типу синаптической связи с колбочками и направляют свои аксоны в наружный сетчатый слой. Дендриты одного типа колбочкосвязанных биполярных нейронов инвагинируются в синаптические отростки колбочек, а аксоны располагаются во внутренней части внутреннего сетчатого слоя. Другой тип колбочкосвязанных биполярных клеток устанавливает поверхностный контакт вдоль оснований колбочковой терминали и направляет аксон в дистальную или наружную часть внутреннего плексиморфного слоя.

Палочкосвязанные биполярные клетки направляют свои дендриты в выпячивания палочковой терминали. Дендриты палочковых биполярных клеток ветвятся сильнее, чем дендриты колбочковых – это позволяет им контактировать с 45-ю палочковыми отростками. В сетчатке животных также присутствуют и другие типы биполярных клеток, но их число незначительно. Карликовые биполярные клетки контактируют только с одной колбочковой терминалью, располагаются в районе макулы и способствуют остроте зрения.

Горизонтальные клетки

Горизонтальные и амакринные клетки делятся на два типа. Нейроны, обладающие *длинными аксонами*, которые контактируют с ганглиозными клетками и безотросчатые или *короткоотросчатые* клетки, обширно взаимодействующие с соседними клетками (горизонтальными и амакринными). В сетчатке горизонтальные и амакринные клетки модулируют и трансформируют зрительную информацию, передаваемую в мозг.

Дендриты горизонтальных клеток, расположенных в центре сетчатки, образуют синаптические контакты с 6-ю или 12-ю колбочками. Однако на периферии сетчатки располагаются горизонтальные клетки, контактирующие с 50-ю колбочками. В сетчатке

приматов различают два морфологических типа горизонтальных клеток. Первый тип характеризуется толстыми дендритами, которые контактируют только с колбочками и наличием одного длинного аксона, который оканчивается сложным терминальным соединением, контактирующим только с палочками. Второй тип с тонкими дендритами контактирует только с колбочками и имеет короткий аксон.

Амакринные нейроны

Большинство тел амакринных клеток лежит в проксимальной части внутреннего ядерного слоя, направляя свои отростки во внутренний сетчатый слой, где они формируют синаптические контакты с дендритами биполярных, интерплексиморфных и горизонтальных клеток, а так же с другими амакринными нейронами. По современным данным, расположение амакринных клеток также наблюдалось в ганглиозном слое. Амакринные клетки более разнообразны и многочисленны, чем ганглиозные клетки. Рамон-и-Кахал назвал клетки *амакринными*, имея ввиду клетки, которые *не имеют аксона*. Это определение до сих пор подходит для большей части амакринных клеток. Клетки характеризуются многочисленными идентичными отростками, но не имеют ясной полярности. Амакринные нейроны делятся на неглубокие, *бислойные* и *мультислойные*, имеющие многочисленные разветвления главного отростка, распадающиеся на один, два или несколько уровней, и *диффузные*, имеющие много ветвей, разветвлённых вне залегания нейрона.

Имеется также класс амакринных нейронов, относящийся к перемещённым нейронам, так как эти нейроны имеют все морфологические характеристики амакринных нейронов (нет аксонов), но их тела расположены в ганглиозном слое. Эти нейроны представляют 3 % амакринных нейронов в центре и около 80 % на периферии сетчатки человека.

В последнее время было открыто около 30 различных типов амакринных клеток. Большое количество медиаторов присутствуют в амакринных клетках, включая такие как *ацетилхолин*, *гамма-аминомасляная кислота*, *глицин*, *дофамин* и *индоламин*. Перемещённые нейроны иммунореактивны к субстанции Р, вазоактивному интерстициальному пептиду, соматостатину, нейропептиду и гистидин-изолецитин пептиду, который располагается

в амакринных клетках, локализованных во внутренней части внутреннего ядерного слоя и направляющих свои отростки во внутренний сетчатый слой. В сетчатке млекопитающих были обнаружены два типа парахолинергических нейронов. *Первый тип* имеет тела, лежащие в слое ганглиозных нейронов, а отростки, расслаиваются внутри внутреннего сетчатого слоя. *Второй* – имеет тела, лежащие во внутренней части внутреннего ядерного слоя, а отростки размещаются в внутреннем плексиморфном слое.

Межплексиморфные клетки

Тела межплексиморфных клеток локализованы в глубине внутреннего ядерного слоя, а отростки направляются в оба сетчатых слоя. Межплексиморфные клетки хорошо просматриваются с помощью импрегнации по Гольджи в сетчатках кошек. Они образуют и пост- и пресинаптические отделы во внутреннем сетчатом слое. В наружном сетчатом слое они имеют только пресинаптические отделы, взаимодействуя с биполярными и горизонтальными клетками. Различают две разновидности этих клеток. Клетки *позитивные к гамма-аминомасляной кислоте* располагаются в наружном сетчатом слое, а *позитивные к тирозингидроксилазе* – во внутреннем плексиморфном слое.

Ганглиозные клетки

По морфологии дендритного дерева ганглиозные клетки делят на два типа. Первый – это клетки *с диффузным дендритным деревом* на протяжении всего внутреннего сетчатого слоя. Второй – это нейроны *с расслаивающимся дендритным деревом*, располагающимся в одном или нескольких слоях внутреннего сетчатого слоя. Самые ранние, но до сих пор актуальные описания ганглиозных клеток сетчатки человека были сделаны А.С. Догелем в 1891 году. Основываясь на их морфологии, он выделил три типа ганглиозных клеток. Полак, изучая клетки сетчатки шимпанзе, макака резус и человека, используя метод импрегнации по Гольджи, выделил шесть типов ганглиозных клеток.

Синапсы сетчатки

Электронная микроскопия дала возможность изучать синаптические контакты между клетками сетчатки. В сетчатке позво-ночных описано два вида синапсов. Это *ленточные* и *классические* синапсы. Оба вида синапсов содержатся в двух сетчатых слоях и имеют химическую природу.

Ленточные синапсы характеризуются плотным синаптическими лентами, которые окружены ободком синаптических везикул и ориентированы под прямым углом к соседней плазматической мембране. В них всегда присутствуют многочисленные отростки, которые определяют форму синапса и дают чёткое изображение пресинаптических и постсинаптических участков. В ленточных синапсах часто наблюдается увеличение мембранной плотности пресинаптической и постсинаптической части. В наружном сетчатом слое они расположены исключительно на рецепторных терминалях. Во внутреннем сетчатом слое ленточные синапсы расположены на биполярных терминалях.

Классические синапсы в сетчатке похожи на синаптические контакты в других частях нервной системы. Аксонная терминаль наполнена синаптическими везикулами, которые имеют вид плотных гроздей, лежащих в пресинаптической мембране. Соединение пресинаптической и постсинаптической мембран видны, как организованные, электронно-плотные, парамембранозные структуры вдоль цитоплазмы внутри клетки. Хорошо видна синаптическая щель между поверхностями контактирующих клеток. В этом контакте присутствует только один постсинаптический элемент. В наружном сетчатом слое классические синапсы образуются между горизонтальными нейронами и дендритами биполярных клеток. Амакринные клетки образуют классические синапсы во внутреннем плексиморфном слое. Никогда не наблюдались аксоны биполярных клеток в наружном сетчатом слое и аксоны ганглиозных клеток во внутреннем плексиморфном слое.

Другим типом мембранных соединений являются контакты, по своему морфологическому строению напоминающие электрические синапсы в других отделах нервной системы. Их образуют только колбочковые клетки. Мембраны контактирующих клеток подходят очень близко друг к другу. Синаптическая щель имеет диаметр 2-4 нм. Они содержат хорошо просматриваемый электронно-плотный материал на внутренней поверхности мембраны

отростка. В районе контакта отсутствуют везикулы. Латеральные отростки глубоко инвагинированы в фоторецепторные терминалы.

Пигментный эпителий

Образован одним слоем призматических клеток, содержащих в цитоплазме меланосомы с пигментом *меланином*. Клетки лежат на базальной мембране, а апикальные части образуют отростки, окружающие палочки и колбочки нейросенсорных клеток и предохраняющие их от чрезмерного освещения. Они поглощают избыток рассеянного света, тем самым повышая разрешающую способность глаза. Кроме того, они обеспечивают *ретина-лем* нейросенсорные клетки, а также фагоцитируют их стареющие фрагменты.

Геморетинальный барьер

Это барьер между капиллярами сосудистой оболочки и нейросенсорными клетками. В его состав входят эндотелий и базальная мембрана капилляров, соединительная ткань базальной пластинки, базальная мембрана пигментного эпителия и пигментный эпителий. Внутри сетчатки барьер образован эндотелием гемокapилляров, их базальной мембраной и отростками Мюллеровской глии, которые окружают как капилляры, так и тела нейронов сетчатки.

Желтое пятно – это место наилучшего видения, расположено в сетчатке на световой оси глаза, обладает наибольшей концентрацией нейросенсорных клеток.

Центральная ямка – углубление в средней части жёлтого пятна, содержит только колбочки, поэтому место наилучшего восприятия.

Через диск зрительного нерва проходят аксоны ганглиозных клеток, центральная артерия и вена, а нейросенсорные клетки отсутствуют – это **слепое пятно**.

Зрительный анализатор

нейросенсорная клетка → биполярный нейрон сетчатки → ганглионарный нейрон → зрительный нерв → перекресток зрительного тракта → латеральное коленчатое тело → кора затылочной области.

ОПИСАНИЕ МИКРОПРЕПАРАТОВ

1. Роговица глаза. Окраска гематоксилином и эозином (Приложение 1, рис. 28). На малом увеличении на поверхности роговицы найти многослойный плоский неороговевающий эпителий, представленный широкой розово-фиолетовой полосой с 5-6 слоями ядер. Ниже видна боуменова мембрана – гомогенная розовая линия. Под ней лежит собственное вещество роговицы – плотная волокнистая соединительная ткань розового цвета. К ней прилежит задняя пограничная мембрана – широкая бледно-розовая полоса. Задний эпителий – однослойный плоский.

Зарисовать на малом увеличении передний эпителий, переднюю пограничную мембрану, собственное вещество роговицы, заднюю пограничную мембрану, задний эпителий.

2. Задняя стенка глаза. Окраска гематоксилином и эозином (Приложение 1, рис. 29). На выпуклой поверхности среза видна склера – плотная волокнистая соединительная ткань (широкая розовая полоса). К ней примыкает сосудистая оболочка, которая содержит пигментные клетки и сосуды. Внутренняя оболочка (сетчатка) состоит из 10 слоев. Пигментный слой прилежит к сосудистой оболочке и имеет вид коричневой линии. Слой палочек и колбочек – слабо оксифильная широкая полоса с вертикальной исчерченностью. Ниже слоя палочек и колбочек располагается тонкая глиальная мембрана розового цвета. Она ограничивает слой палочек и колбочек от остальных слоев, которые мы видим как чередование синих полос, представленных ядрами нейроцитов; розовые полосы – отростки нейроцитов. Последовательно мы видим: наружный ядерный слой – синие ядра; наружный сетчатый слой – розовый слой; внутренний ядерный слой – синие ядра; внутренний сетчатый слой – розовый слой; ганглионарный слой – тела ганглионарных клеток, 1-2 ряда крупных голубых клеток; слой нервных волокон – отростки ганглионарных клеток (розовая полоса); внутренний пограничный слой – глиальная мембрана по внутреннему краю сетчатки (розовая линия).

Зарисовать на малом увеличении склеру, сосудистую оболочку, зрительную часть сетчатки. В зрительной части сетчатки на большом увеличении зарисовать пигментный слой, слой палочек и колбочек, наружную пограничную мембрану, наружный ядерный слой, наружный сетчатый слой, внутренний ядерный

слой, внутренний сетчатый слой, ганглионарный слой, слой нервных волокон, внутренний пограничный слой.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

1. Назовите классификацию органов чувств и источники их развития.
2. Назовите оболочки глазного яблока.
3. В состав какой оболочки глазного яблока входит роговица?
4. Перечислите слои роговицы и её функции. За счет чего происходит питание роговицы?
5. Сосудистая оболочка, строение, функция.
6. Строение сетчатки, её функция.
7. Нейронный состав сетчатки.
8. Строение, функция и особенности фоторецепторных клеток сетчатки.
9. Строение и функция пигментного слоя сетчатки.
10. Что такое центральная ямка сетчатки?
11. Что такое слепое пятно сетчатки?

ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

Выберите один правильный ответ.

1. СЕТЧАТКА ГЛАЗА ОТНОСИТСЯ К АППАРАТУ

- 1) аккомодационному
- 2) диоптрическому
- 3) рецепторному
- 4) вспомогательному

2. ФУНКЦИЯМИ РОГОВИЦЫ ЯВЛЯЮТСЯ

- 1) защитная, опорная
- 2) трофическая, защитная
- 3) обменная, защитная
- 4) защитная, светопреломляющая

3. В РОГОВИЦЕ ГЛАЗА РАЗЛИЧАЮТ

- 1) четыре слоя
- 2) пять слоев

- 3) шесть слоев
- 4) три слоя

4. ПИТАНИЕ РОГОВИЦЫ ГЛАЗА ПРОИСХОДИТ ЗА СЧЕТ

- 1) сосудов собственного слоя роговицы
- 2) питательных веществ передней камеры глаза и кровеносных сосудов лимба
- 3) кровеносных сосудов передней и задней пограничных мембран роговицы
- 4) переднего эпителия

5. ТЕЛА НЕЙРОСЕНСОРНЫХ КЛЕТОК СЕТЧАТКИ ГЛАЗА РАСПОЛАГАЮТСЯ

- 1) в наружном ядерном слое
- 2) в слое палочек и колбочек
- 3) в наружном сетчатом слое
- 4) в ганглионарном слое

6. ЛОКАЛИЗАЦИЯ ТЕЛА ВТОРОГО НЕЙРОНА СЕТЧАТКИ

- 1) в слое палочек и колбочек
- 2) в наружном ядерном слое
- 3) во внутреннем ядерном слое
- 4) в наружном сетчатом слое

7. КЛЕТКИ, ВХОДЯЩИЕ В СОСТАВ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ ЧАСТИ АНАЛИЗАТОРА ПЕРВИЧНО-ЧУВСТВУЮЩИХ ОРГАНОВ

- 1) нейросенсорные
- 2) сенсоэпителиальные
- 3) униполярные
- 4) псевдоуниполярные

8. КЛЕТКИ, ВХОДЯЩИЕ В СОСТАВ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ ЧАСТИ АНАЛИЗАТОРА ВТОРИЧНО-ЧУВСТВУЮЩИХ ОРГАНОВ

- 1) нейросенсорные
- 2) униполярные
- 3) сенсоэпителиальные
- 4) псевдоуниполярные

9. КОЛИЧЕСТВО СЛОЕВ СЕТЧАТКИ

- 1) 8
- 2) 9
- 3) 10
- 4) 3

10. НЕЙРОГЛИЯ СЕТЧАТКИ ПРЕДСТАВЛЕНА

- 1) астроцитами, олигодендроцитами, эпендимоцитами
- 2) радиальными глиоцитами (мюллеровыми клетками), астроцитами, микроглией
- 3) радиальными глиоцитами, эпендимоцитами
- 4) олигодендроцитами, эпендимоцитами

СИТУАЦИОННЫЕ ЗАДАЧИ

Задача № 1. В студенческом реферате написано, что сенсорно-эпителиальные клетки органа слуха являются первично чувствующими, потому что они развиваются из «слухового пузырька».

Подумайте, правильно ли подобное утверждение?

Задача № 2. Человек не видит в сумерках («куриная слепота»).

Функция каких клеток нарушена и с чем это связано?

Задача № 3. На электронной микрофотографии фрагмента сетчатки представлен нейрон, который имеет два отростка. Его дендрит содержит наружный сегмент с полудисками, а внутренний сегмент содержит липидную каплю, окруженную митохондриями.

1. *Какая это клетка?*
2. *Определите функцию этой клетки.*

Задача № 4. Представлены два гистологических препарата задней стенки глаза. На первом препарате гранулы меланина содержатся в цитоплазме клеток пигментного слоя, на втором – в их отростках.

В каких условиях освещения находились экспериментальные животные в момент выведения их из эксперимента?

Задача № 5. Больной травмировал глаз металлической стружкой при работе на токарном станке. Осмотр глаза показал, что стружка повредила только передний эпителий роговицы.

1. *Возможен ли процесс регенерации?*
2. *Если возможен, какие клетки его обеспечат?*

Задача № 6. В период беременности женщина сильно страдала авитаминозом А. После родов обнаружилось, что ребёнок страдает полной слепотой. Назначение витамина А ребёнку с момента рождения привело к восстановлению зрения.

О чём свидетельствует этот факт?

Задача № 7. При анализе электронной микрофотографии нейросекреторных клеток установлено, что в одной клетке наружный сегмент состоит из полудисков, образованных инвагинацией цитолеммы, а в другой – из замкнутых, не связанных между собой дисков, которые накладываются друг на друга.

Назовите нейросекреторные клетки; какая из двух клеток содержит зрительный пигмент родопсин?

Задача № 8. У больного, страдающего глаукомой, определено повышение внутриглазного давления и увеличение объема водянистой влаги.

Какие структуры глазного яблока отвечают за ее продукцию?

Задача № 9. Для судебно-медицинского исследования приготовлены препараты мозга двух погибших людей. Установлено, что в затылочной доле коры больших полушарий у первого из них хорошо выражены все зернистые слои. У второго зернистые слои выражены слабо, нейронов мало, увеличено содержание глиоцитов.

Кто из них был слепым от рождения?

Задача № 10. У больного развилось помутнение хрусталика, или катаракта.

С нарушением какой структуры хрусталика это связано в первую очередь?

6.2. ОРГАН СЛУХА И РАВНОВЕСИЯ

ЦЕЛЬ ЗАНЯТИЯ: ознакомиться с общими принципами организации, особенностями функционирования органа слуха и равновесия; развитием, строением, функцией её компонентов.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПОДГОТОВКИ

1. Ухо: общий план строения и функции наружного, среднего и внутреннего уха.
2. Улитковый проток, спиральный орган, морфофункциональная характеристика опорных и волосковых клеток, иннервация, теории слуха.
3. Взаимодействие слуховых пузырьков с нервными ганглиями в эмбриогенезе.
4. Вестибулярный лабиринт.
5. Пятно мешочка и маточки.
6. Ампулярный гребешок.
7. Строение, цитофизиология волосковых клеток.

ИНФОРМАЦИОННЫЙ БЛОК

Орган слуха и равновесия (ухо) – разделенный на три камеры сенсорный орган, который функционирует как слуховая система для восприятия звуков и как вестибулярная система для поддержания баланса.

Каждое из трех подразделений – *наружное, среднее и внутреннее ухо* – является важной частью слуховых и вестибулярных систем (рис. 63). Наружное и среднее ухо собирают и проводят звуковую энергию к внутреннему уху, где слуховые сенсорные рецепторы преобразуют эту энергию в электрические импульсы. Сенсорные рецепторы вестибулярной системы реагируют на силу тяжести и движения головы. Они ответственны за чувство равновесия и участвуют в координации движений головы и глаз.

Ухо развивается из плакод, поверхностной эктодермы и компонентов первой и второй жаберных дуг. Эмбриологически орган слуха и равновесия происходит из инвагинаций поверхностной эктодермы, которые появляются на каждой стороне *myelencephalon*. Эти инвагинации формируют ушной пузырёк, являющийся источником развития эпителиев, которые покрывают перепончатый лабиринт внутреннего уха. Энтодермальный

компонент первичного слухового мешочка даёт начало отростку, который, в конечном счете, развивается в слуховую (евстахиеву) трубу, среднее ухо и его эпителиальный покров.

Из эктодермы первой жаберной дуги возникает наружный слуховой проход и его эпителиальный покров. Часть соединительной ткани жаберных дуг даёт начало мелким слуховым косточкам. Молоточек и наковальня развиваются из первой жаберной дуги, стремечко – из второй. Сенсорный эпителий перепончатого лабиринта, который происходит из ушного пузырька, связан с VIII черепным нервом, который является продуктом центральной нервной системы. Хрящевые, костные, и мышечные структуры уха развиваются из мезенхимы, окружающей эти ранние эпителии (рис. 64).

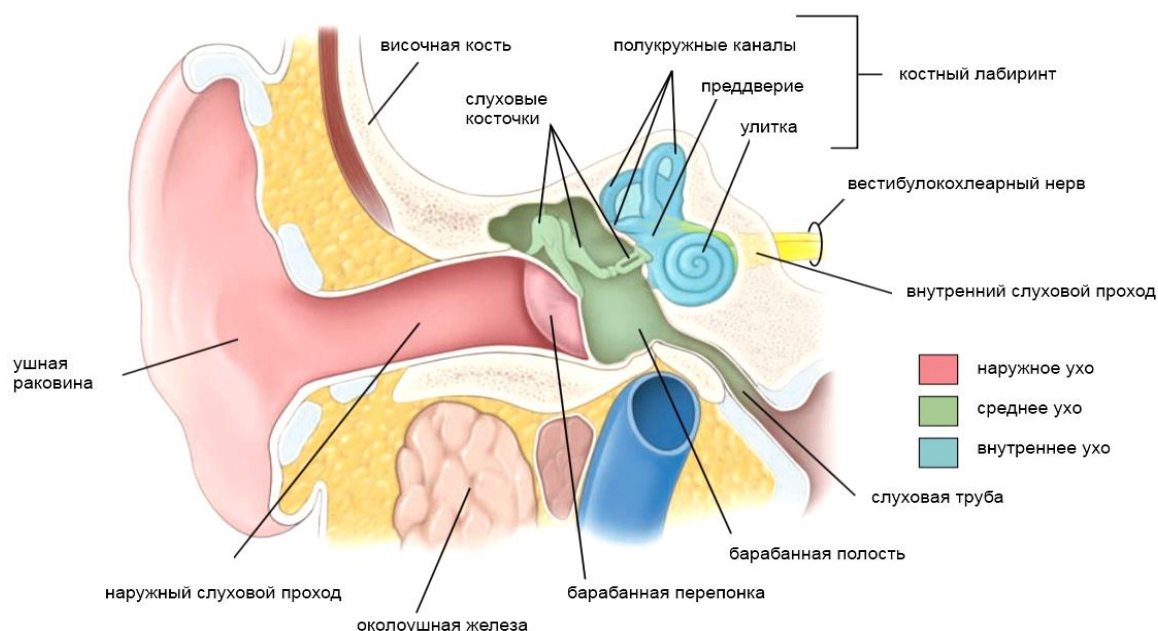


Рис. 63. Структуры наружного, среднего и внутреннего уха
(по Ross M.H.)

Эпителий слухового пузырька после контакта с развивающимся слуховым нервным ганглием дифференцируется на два отдела: узелок преддверия и узелок улитки. Затем каждая из двух частей даёт начало эллиптическому пузырьку (маточка, полукружные каналы с ампулами) и сферическому (улитковый канал и мешочек). В дальнейшем формируется перилимфа и эндолимфа, идёт окостенение улитки.

Наружное ухо

Ушная раковина – внешний компонент уха, которое собирает и усиливает звук. Относящаяся к наружному уху, является овальным придатком, который происходит из боковой поверхности головы. Характерная форма ушной раковины определяется внутренней структурой эластического хряща, покрытого тонкой кожей с волосяными фолликулами, потовыми и сальными железами. Ушную раковину считают практически остаточной структурой у людей по сравнению с её развитием и ролью у животных. Однако это важная составляющая в локализации звука и его усилении.

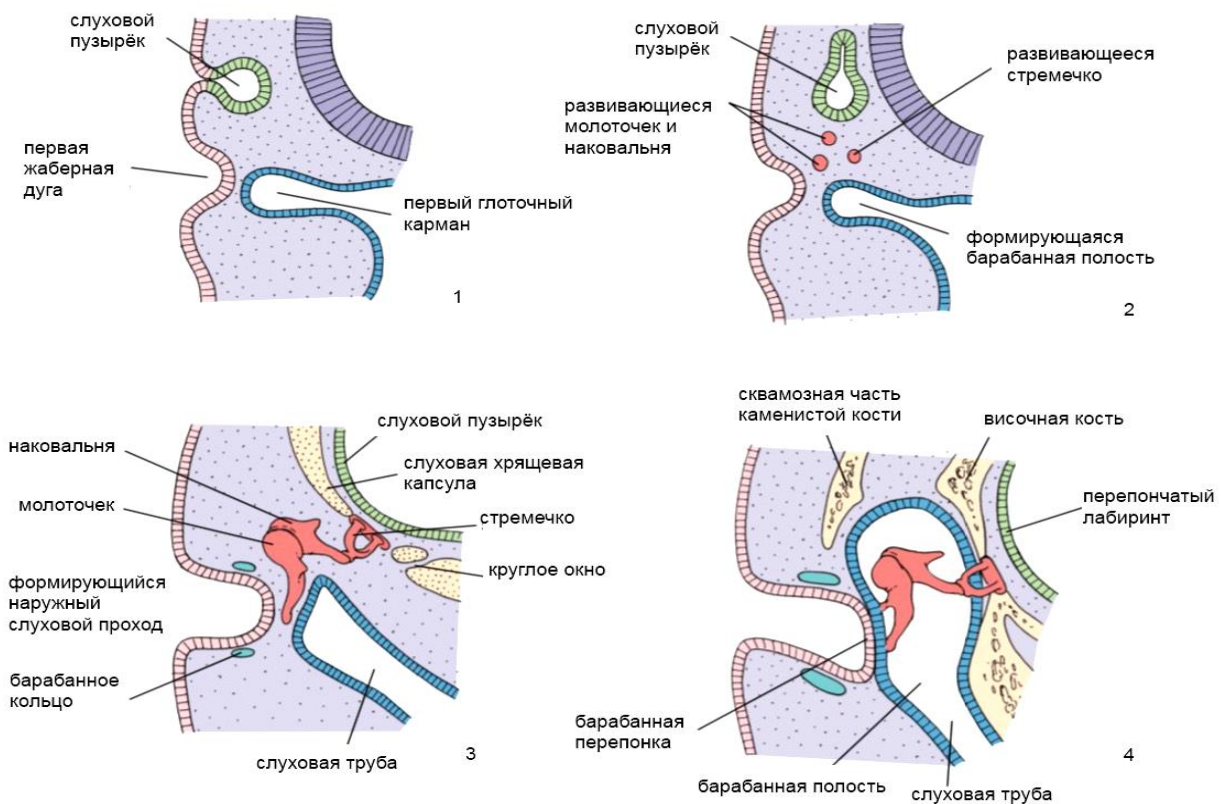


Рис. 64. Развитие органа слуха: 1-4-й этапы (по Росс М.Н.)

Наружный слуховой проход – заполненная воздухом трубка слегка изогнутой формы, длиной приблизительно 25 мм, проводит звуки к барабанной перепонке. Первая треть длины канала хрящевая и непосредственно связана с эластическим хрящом ушной раковины. Остальные две трети канала находятся в пределах височной кости. Боковая часть канала покрыта кожей, которая содержит волосяные фолликулы, сальные железы, и церуминозные железы, но не содержит эккриновых потовых желёз. Трубчатые церуминозные железы сходны с апокринными железами, на-

ходящиеся в подмышечной области. Из смеси секрети сальных желёз и отшелушивающихся клеток формируется ушная сера. Ушная сера смазывает кожу и обладает бактерицидными свойствами. Чрезмерное накопление ушной серы может препятствовать нормальному процессу восприятия звуков. У средней части канала, расположенного в пределах височной кости, кожа более тонкая и содержит меньше волос и желёз.

Барабанная перепонка отделяет наружный слуховой проход от среднего уха. Барабанная перепонка имеет форму конуса, со стороны наружного уха покрыта многослойным плоским эпителием, с внутренней стороны – однослойным плоским. В структуре перепонки имеются два слоя, образованных пучками коллагеновых, эластических волокон и залегающими между ними фибробластами. Волокна наружного слоя имеют радиальное направление, а волокна внутреннего слоя расположены в виде концентрических окружностей. Барабанная перепонка контактирует со слуховой косточкой – молоточком, по которому передаются механические колебания от звуковых волн.

Среднее ухо

Среднее ухо – заполненное воздухом пространство, в котором находятся три мелкие косточки. Это пространство называется *барабанной полостью* и расположено в височной кости. Полость выстлана слизистой оболочкой с однослойным плоским эпителием, который местами становится кубическим. Три маленькие слуховые косточки связаны двумя подвижными суставами. Среднее ухо содержит *слуховую трубу (евстахиева труба)*, а также мышцы, которые управляют слуховыми косточками. С внешней стороны среднее ухо отграничено *барабанной перепонкой*. Изнутри оно отграничено слуховой трубой и губчатой костью сосцевидного отростка. Среднее ухо работает полноценным механическим энергетическим трансформатором. Его первичная функция – преобразовать звуковые волны (воздушные колебания), поступающие от наружного слухового прохода, в механические колебания, которые передаются к внутреннему уху. Два отверстия в средней стенке среднего уха, овальное (вестибулярное) окно и круглое (кохлеарное), важные составляющие в этом процессе.

Барабанная полость – небольшое пространство, заполненное воздухом, выстланное однослойным плоским эпителием, местами переходящим в кубический или цилиндрический. Барабанная полость имеет два отверстия, или окна – *овальное* и *круглое*. Овальное отделяет барабанную полость от вестибулярной лестницы улитки, круглое окно отделяет барабанную полость от барабанной лестницы улитки.

Звуковые волны заставляют барабанную перепонку вибрировать, и эти колебания передаются через цепь *трех слуховых косточек* (*молоточек, наковальня, стремечко*) к внутреннему уху через овальное окно. Две мышцы среднего уха ответственны за защитный рефлекс ослабления. Сокращение мышц делает цепь слуховых косточек более жесткой, уменьшая амплитуду колебаний, передаваемых внутреннему уху. Этот рефлекс защищает внутреннее ухо от вредных воздействий очень громкого звука.

Слуховая труба (евстахиева) соединяет барабанную полость с носоглоткой, выстлана многорядным призматическим реснитчатым эпителием, в котором встречаются бокаловидные железистые клетки. На её поверхность выходят протоки слизистых желёз. Слуховая труба обеспечивает выравнивание давления в барабанной полости с атмосферным давлением, что необходимо для оптимального натяжения барабанной перепонки.

Внутреннее ухо

Внутреннее ухо состоит из *костного* и *перепончатого лабиринтов*, причём второй находится внутри первого. *Костный лабиринт* – сложная система связанных впадин и каналов в каменистой части височной кости. *Перепончатый лабиринт* находится в пределах костного лабиринта и состоит из сложной системы маленьких мешочков и трубочек, которые также формируют непрерывное пространство.

Костный лабиринт состоит из трех связанных между собой структур, расположенных в височной кости: преддверия, полукружных каналов и улитки (рис. 65).

Преддверие – небольшое овальное пространство, расположенное в центре костного лабиринта, которое содержит *маточку* и *мешочек* перепончатого лабиринта. Маточка и мешочек перепончатого лабиринта лежат в эллиптических и сферических пузырьках соответственно. Полукружные каналы простираются от

преддверия сзади, и улитка простирается от преддверия спереди. Овальное окно, в которое входит основание стремечка находится в боковой стене преддверия.

Полукружные каналы. Три полукружных канала, каждый составляющий приблизительно три четверти круга, простираются от стенки преддверия и возвращаются к нему. Полукружные каналы лежат в пределах височной кости под приблизительно прямыми углами друг к другу. Конец каждого полукружного канала, самого близкого к преддверию, расширен, формируя *ампулу* (рис. 65).

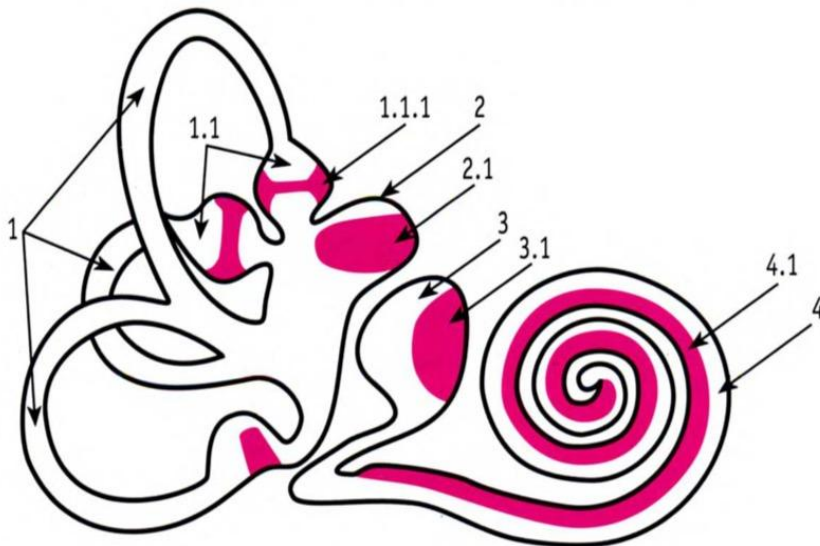


Рис. 65. Внутреннее ухо: 1 – полукружные каналы: 1.1 – ампулы полукружных каналов, 1.1.1 – ампулярные гребешки; 2 – маточка (эллиптический пузырёк): 2.1 – пятно маточки; 3 – мешочек (сферический пузырёк): 3.1 – пятно мешочка; 4 – канал улитки: 4.1 – кортиева орган (по Быкову В.Л., Юшканцевой С.И.)

Улитка – завиток, связанный с преддверием. Её полость является продолжением пространства полукружных каналов и преддверия. Между её основанием и вершиной улитка делает приблизительно 2,5 поворота вокруг *модиолуса* – центрального стержня. Сенсорный ганглий и спиральный ганглий, находится в *модиолусе*.

Улитковый канал. Внутренняя полость костной улитки разделена мембранами на три отдела. Внутренний отдел – *улитковый канал* треугольной формы заполнен *эндолимфой*, а наружные отделы – *барабанная лестница* и *вестибулярная лестница*, заполнены *перилимфой*. Мембрана, отделяющая вестибулярную лестницу от улиткового канала – *вестибулярная (Рейснерова) мембрана*, верхняя стенка улиткового канала. Мембрана между улитковым каналом и барабанной лестницей – *базиллярная мембрана*, нижняя стенка улиткового канала. Рейснерова мембрана со стороны улиткового канала покрыта однослойным плоским

эпителием, со стороны вестибулярной лестницы – мезотелием (рис. 66).



Рис. 66. Клетки, покрывающие Рейсснерову мембрану (по Ross M.H.)

Боковую стенку улиткового канала образует лежащая на спиральной связке *сосудистая полоска*, клетки которой ответственны за производство эндолимфы. Сосудистая полоска содержит сложную капиллярную сеть и три типа клеток. Наружные клетки, прежде всего вовлечены в транспорт K^+ и Na^+ эндолимфы. *Промежуточные*, содержащие пигмент, клетки рассеяны среди капилляров. *Внутренние* клетки отделяют сосудистую полосу от спиральной связки, камбиальные.

Базиллярная мембрана соединяет спиральную связку и костный лимб, образована коллагеновыми волокнами разной длины – на вершине улитки длинными, в основании – короткими. Базиллярная мембрана несёт на себе спиральный орган – *кортиева орган*, и покрыта его базальной мембраной. Со стороны барабанной лестницы она покрыта эндотелием (эпителием мезенхимной природы).

Покровная мембрана связана с эпителием лимба, имеет желеобразную структуру, содержит коллагеновые волокна и гликозаминогликаны. Мембрана нависает над апикальными поверхностями волосковых клеток и касается их при гидравлических колебаниях эндолимфы. Гликопротеиды *отогелин* и *текторин*, уникальные для внутреннего уха, входят в состав коллагена. Эти белки также присутствуют в отолитовых мембранах, лежащих в пятнах маточки и мешочка. Отсутствие указанных белков из-за мутации кодирующих их генов приводит к глухоте.

Спиральный орган образован волосковыми (сенсоэпителиальными), фаланговыми, поддерживающими клетками и клетками – столбами, каждый тип клеток подразделяется на наружные и внутренние (рис. 67).

A detailed histological section of a testis, stained with hematoxylin and eosin (H&E). The image shows various anatomical structures of the testis, including the tunica albuginea, tunica vaginalis, epididymis, and seminiferous tubules. The structures are labeled with numbers 1 through 20, corresponding to the following descriptions:

- 1: Epididymis
- 2: Epididymis
- 3: Epididymis
- 4: Epididymis
- 5: Epididymis
- 6: Epididymis
- 7: Epididymis
- 8: Epididymis
- 9: Epididymis
- 10: Epididymis
- 11: Epididymis
- 12: Epididymis
- 13: Epididymis
- 14: Epididymis
- 15: Epididymis
- 16: Epididymis
- 17: Epididymis
- 18: Epididymis
- 19: Epididymis
- 20: Epididymis

Наружные волосковые клетки цилиндрической формы расположены на наружных фаланговых клетках (рис. 68). Их апикальная поверхность, имеющая на поверхности стереоцилии в виде буквы V, соприкасается при движении эндолимфы с покровной мембраной. Клетки активны, имеют многочисленные митохондрии, ЭПР, актиновые и миозиновые филаменты, позво-

ляющие им совершать колебательные движения. Иннервируются эфферентными волокнами.

При соприкосновении покровной мембраны и стереоцилий волосковых клеток происходит активация клеточных ионных каналов, что приводит к деполяризации плазмолеммы. Выделившийся *глутамат* (возбуждающий нейромедиатор) воздействует на рецепторы нейронов слухового ганглия, и информация направляется по слуховому нерву в высшие отделы слухового анализатора.

Фаланговые клетки лежат непосредственно на базилярной мембране, связаны между собой плотными и щелевыми контактами, на поверхности имеют фаланги – пальцевидные выступы. Фаланговые клетки, связанные с внутренними волосковыми клетками, окружают их полностью, а фаланговые клетки, связанные с наружными волосковыми клетками, окружают только базальную часть волосковой клетки и посылают апикальные отростки к области расположения стереоцилий на волосковых клетках (рис. 68). Фаланговые клетки не принимают участия в воспри-

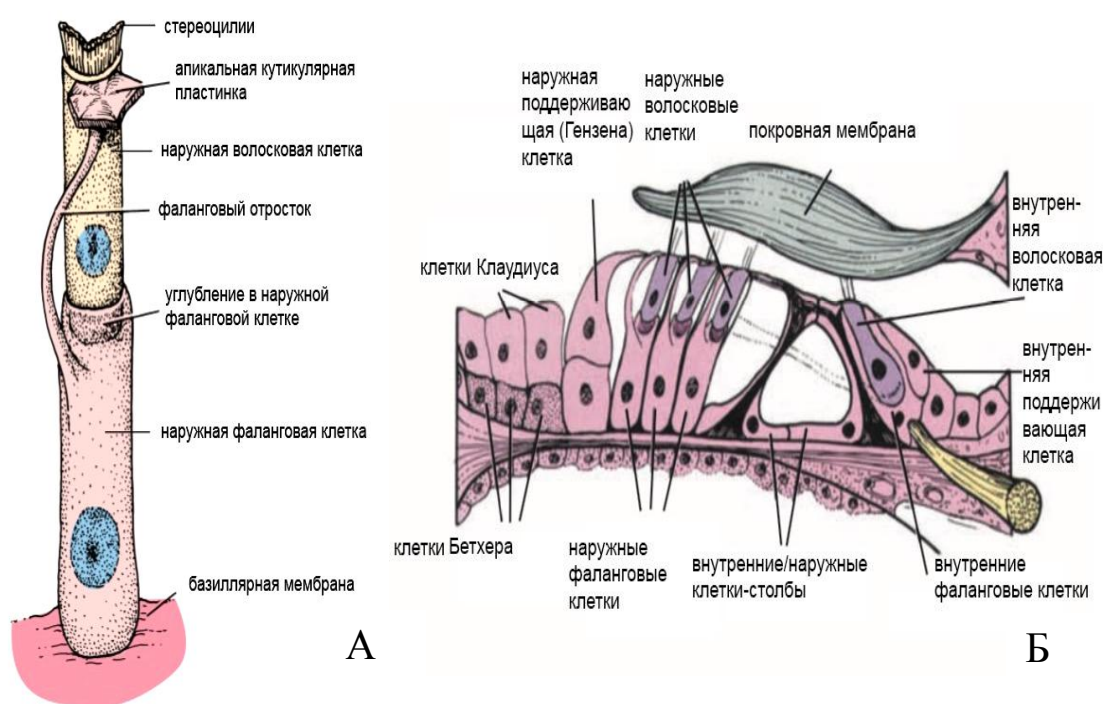


Рис. 68. Волосковая и фаланговая клетки (А), кортиева орган (Б)
(по Росс М.Н.)

ятии звуковых раздражений, их роль окончательно не выяснена.

На базилярной мембране расположены также *клетки-столбы*, ориентированы они наклонно, соприкасаясь апикаль-

ми частям, обрамляют пространство *туннеля*. Через туннель проходят безмиелиновые нервные волокна.

Вестибулярная часть перепончатого лабиринта представляет собой орган равновесия. В рецепции сигналов принимают участие *эллиптический мешочек* (маточка, *utricle*), *сферический мешочек* (круглый, *sacculus*) а также расширенные участки полукружных каналов – *ампулы*. Участки ампул маточки и мешочка, содержащие чувствительные клетки (вестибулоциты), называются *пятнами* или *макулами* – пятно маточки (горизонтальное) и пятно мешочка (вертикальное). Рецепторные участки ампул полукружных каналов носят название *ампулярных гребешков* или *крист*.

Макулы маточки и мешочка состоят их эпителиальных клеток, лежащих на базальной мембране. В составе эпителия имеются чувствительные и опорные клетки. На поверхности эпителиального слоя располагается *отолитовая мембрана*. Её структура включает *отоли- ты* или *статоконы* – кристаллы карбоната кальция (рис. 69). Макула маточки – это рецептор гравитации и линейного ускорения. Макула мешочка, как и маточки, воспринимает гравитацию, а также осуществляет рецепцию вибрации.

Чувствительные клетки макул бывают двух видов: грушевидные (I типа) и столбчатые (II типа). *Грушевидные* вестибулоциты имеют широкое основание, с которым контактирует нервное

окончание в виде чаши. *Столбчатые* вестибулоциты в местах контактов с афферентными и эфферентными нервными волокна-

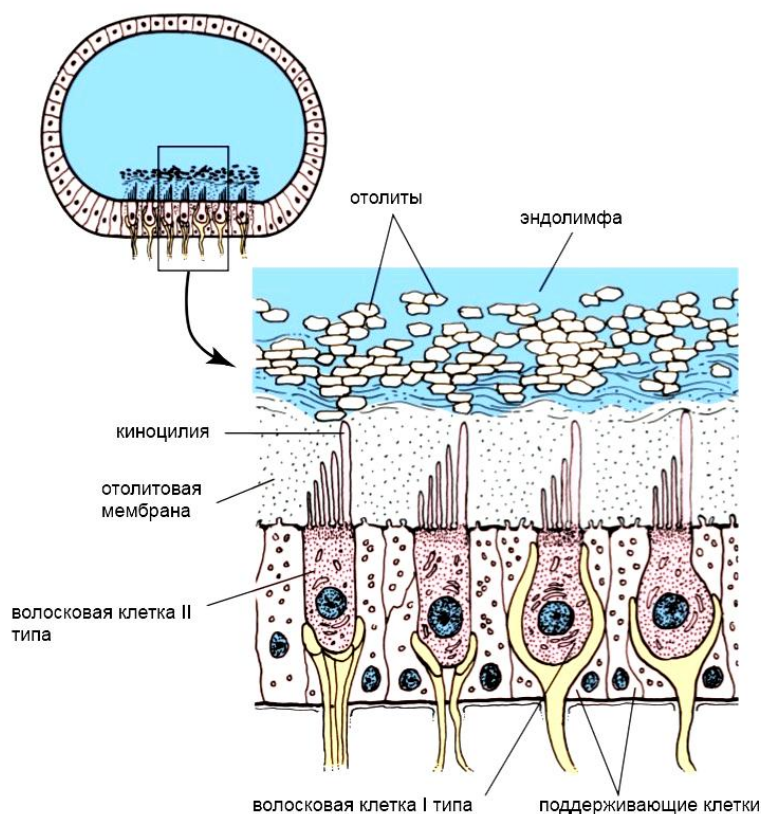


Рис. 69. Макула маточки, волосковые клетки I и II типов (по Ross M.H.)

ми чаши не имеют и образуют локальные контакты. Поверхностная кутикула этих клеток содержит 60-80 неподвижных волосков – *стереоцилий* длиной 40 мкм и одну подвижную ресничку – *киноцилию*, имеющую строение сократительной реснички. В основании реснички находится базальное тельце. Движение киноцилий к стереоцилиям и, наоборот, при колебаниях отолитовой мембраны, приводит к циклам возбуждения и торможения волосковых клеток.

Поддерживающие эпителиоциты находятся вокруг сенсорных, обеспечивают их деятельность, изолируют друг от друга. Апикальные поверхности поддерживающих клеток снабжены микроворсинками.

Ампулярные гребешки (кресты)

располагаются в местах расширений полукружных канальцев. Возвышения примерно 1 мм высоты внешне выглядят похожими на колокол. Эпителиальный слой крест сверху покрыт *желатинозным куполом*, который в отличие от отолитовой мембраны *не имеет статоконий* (рис. 70).

Чувствительные клетки ампулярных гребешков сходны по строению с клетками макул и также представлены клетками I и II типов. Смещение купола под действием движений эндолимфы приводит к раздраже-

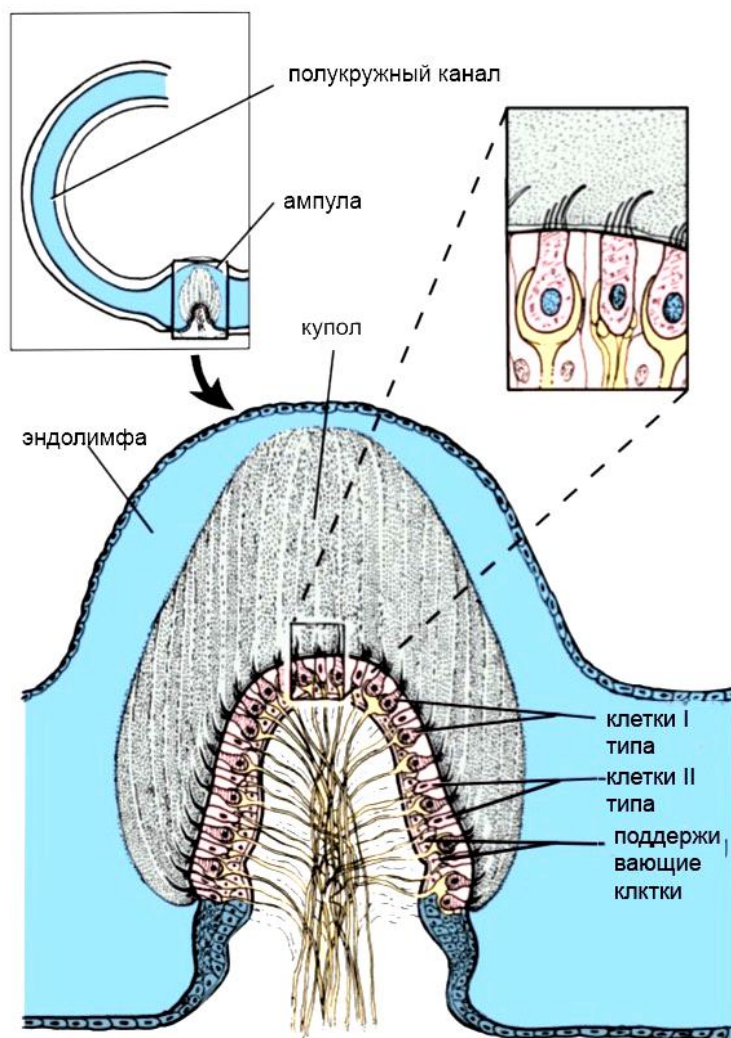


Рис. 70. Ампулярный гребешок (креста) (по Ross M.H.)

нию киноцилий и стереоцилий, что запускает рефлекторный ответ поперечно-полосатых мышц, координирующих положение тела и движения глаз.

Теории слуха

Теория Г. Гельмгольца (резонансная теория слуха) основана на факте различия длины волокон базилярной мембраны кортиева органа. Предполагалось, что волокна различной длины резонируют на разные частоты звуковых волн, передавая эту информацию по слуховому нерву в ЦНС. Однако все волокна базилярной мембраны тесно спаяны и звуки, проходя по мембране в водной среде, сильно затухают, что не объясняет детальную дифференцировку звука органами слуха.

Теория Г. Бекеша (G. Bekesy) (гидростатическая теория слуха), теория бегущей волны) – теория, объясняющая первичный анализ звуков в улитке сдвигом столба перилимфы и эндолимфы, деформацией основной мембраны при колебаниях основания стремечка, распространяющихся по направлению к верхушке улитки в виде бегущей волны.

Теория Г. Флетчера. Согласно этой теории, на звуковые волны отвечают не отдельные струны базилярной мембраны, а перилимфа и эндолимфа улитки. По этой гипотезе резонансные свойства присущи механической системе улитки в целом, а не только волокнам базилярной мембраны. Под действием определенного тона колеблются не только резонирующие на данную частоту волокна, но и вся мембрана, а также та или иная масса жидкости улитки.

Другую группу теорий составляют теории «центрального анализатора», или так называемые *телефонные теории*. Согласно этим теориям, звуковые колебания превращаются улиткой в синхронные волны в нерве и передаются к мозгу, где и происходит их анализ и восприятие высоты тона.

К этой группе теорий принадлежит теория *И. Эвальда*, согласно которой при действии звука в улитке образуются стоячие волны с длиной, определяемой частотой звука. Высота тона определяется восприятием формы узора стоячих волн. Ощущению определенного тона соответствует возбуждение одной части нервных волокон, ощущению другого тона – возбуждение другой

части. Анализ звуков происходит не в улитке, а в центрах головного мозга.

ОПИСАНИЕ МИКРОПРЕПАРАТОВ

1. Улитковый лабиринт. Окраска гематоксилином и эозином (Приложение 1, рис. 30). На препарате улиткового лабиринта мыши при большом увеличении микроскопа виден перепончатый лабиринт и структуры костного лабиринта улитки. Костные структуры улитки: костный канал улитки, центральный стержень (модиолус). Структуры перепончатого лабиринта: вестибулярная мембрана (Рейсснерова), спиральный ганглий, базилярная мембрана, лежащий на ней кортиев орган, спиральная связка, на которой находится сосудистая полоска. Видны пространства, заполненные перилимфой – вестибулярная и барабанная лестницы, и эндолимфой – улитковый канал.

Зарисовать структуры улиткового лабиринта при большом увеличении, обозначить структуры костного и перепончатого лабиринтов: стержень улитки, спиральный ганглий, эндолимфатическое пространство, вестибулярную мембрану, сосудистую полосу, спиральную связку, базилярную мембрану.

2. Спиральный («кортиев») орган. Окраска гематоксилином и эозином (Приложение 1, рис. 31). На препарате спирального органа при большом увеличении микроскопа виден улитковый канал, на базилярной мембране которого находится кортиев орган, вестибулярная и барабанная лестницы, вестибулярная (Рейсснерова) мембрана между вестибулярной лестницей улитки и улитковым каналом и сосудистая полоска, расположенная на спиральной связке. В кортиевом органе видны покровная мембрана, волосковые клетки – внутренние и наружные, опорные клетки-столбы (наружная и внутренняя), фаланговые клетки, на которых расположены волосковые клетки.

Зарисовать в альбоме структуры кортиева органа при большом увеличении, обозначить клетки органа, мембраны (покровную, Рейсснерову и базилярную), полости, содержащие перилимфу (вестибулярная лестница и барабанная лестница) и эндолимфу (улитковый канал), сосудистую полосу.

ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

Выберите один правильный ответ.

1. НАРУЖНАЯ ВОЛОСКОВАЯ КЛЕТКА НАХОДИТСЯ В

- 1) барабанной лестнице
- 2) вестибулярной лестнице
- 3) кортиевом органе
- 4) барабанной полости

2. КОРТИЕВ ОРГАН РАСПОЛОЖЕН НА

- 1) барабанной перепонке
- 2) Рейснеровой мембране
- 3) базилярной мембране
- 4) сосудистой полоске

3. СЛУХОВЫЕ КОСТОЧКИ НАХОДЯТСЯ В

- 1) внутреннем ухе
- 2) среднем ухе
- 3) улитке
- 4) слуховой трубе

4. СЛУХОВЫЕ КОСТОЧКИ РАЗВИВАЮТСЯ ИЗ

- 1) нервной трубки
- 2) первой и второй жаберных дуг
- 3) нервного гребня
- 4) слухового пузырька

5. РЕЙСНЕРОВА МЕМБРАНА ОТДЕЛЯЕТ

- 1) улитковый канал от вестибулярной лестницы
- 2) улитковый канал от барабанной лестницы
- 3) среднее ухо от внутреннего
- 4) наружное ухо от среднего

6. НА БАЗИЛЯРНОЙ МЕМБРАНЕ НАХОДИТСЯ

- 1) спиральный ганглий
- 2) лимб
- 3) сосудистая полоска
- 4) спиральный орган

7. ФОРМА ВНУТРЕННЕЙ ВОЛОСКОВОЙ КЛЕТКИ

- 1) призматическая
- 2) пирамидные
- 3) плоская
- 4) кувшинообразная

8. ФОРМА НАРУЖНОЙ ВОЛОСКОВОЙ КЛЕТКИ

- 1) цилиндрическая
- 2) пирамидная
- 3) овоидная
- 4) грушевидная

9. ОСНОВУ УШНОЙ РАКОВИНЫ ФОРМИРУЕТ

- 1) гиалиновый хрящ
- 2) эластическим хрящ
- 3) волокнистый хрящ
- 4) плотная оформленная соединительная ткань

10. АМПУЛЯРНЫЕ ГРЕБЕШКИ НАХОДЯТСЯ В

- 1) среднем ухе
- 2) расширениях полукружных каналов
- 3) улитке
- 4) кортиевом органе

СИТУАЦИОННЫЕ ЗАДАЧИ

Задача № 1. В процессе развития из-за нарушения миграции не сформировались плакоды.

Сделать заключение о дефектах развития органа слуха и равновесия.

Задача № 2. В эксперименте были повреждены слуховые косточки среднего уха.

Сделать заключение о нарушениях проводимости звуковых волн.

Задача № 3. При лечении антибиотиками у человека пострадали волосковые клетки.

Сделать заключение о характере дефектов в органе слуха.

Задача № 4. В процессе эмбрионального развития не сформировалась улитка.

Сделать заключение о характере последствий для органа слуха и равновесия.

Задача № 5. В спиральном ганглии погибли нейроны.

Сделать заключение о функционировании кортиева органа.

Задача № 6. В результате ударной волны произошёл разрыв барабанной перепонки.

Сделать заключение об изменениях восприятия звука.

Задача № 7. В результате травмы нарушена структура полукружных каналов.

Сделать заключение об ориентации в пространстве.

Задача № 8. В условном эксперименте разрушены эллиптический и сферический пузырьки.

Сделать заключение об изменении рецепции.

Задача № 9. В условном эксперименте разрушена базилярная мембрана.

Сделать заключение о вызванных нарушениях.

Задача № 10. В условном эксперименте повреждена сосудистая полоска улиткового канала.

Сделать заключение о нарушениях в органе слуха или равновесия.

6.3. ОРГАН ОБОНЯНИЯ. ОРГАН ВКУСА. КОЖА

ЦЕЛЬ ЗАНЯТИЯ: ознакомиться с общими принципами организации, развитием, микроскопическим и ультрамикроскопическим строением, функционированием, регенерацией и возрастными особенностями органа обоняния, органа вкуса и кожи.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПОДГОТОВКИ

1. Общие принципы организации, развития и функционирования обонятельного анализатора.
2. Строение, функции, регенерация, возрастные особенности органа обоняния.
3. Обонятельные железы.
4. Вомероназальный орган.
5. Общие принципы организации, развитие, строение, функционирование, регенерация органа вкуса.
6. Кожа: общие принципы организации, эмбриональные источники развития, осязательные рецепторы, строение эпидермиса, дермы, гиподермиса.
7. Потовые и сальные железы.
8. Строение и смена волос.

ИНФОРМАЦИОННЫЙ БЛОК

Обонятельный анализатор представлен двумя системами. *Основная система* состоит из органа обоняния (обонятельной слизистой оболочки), обонятельных луковиц, связанных с обонятельным эпителием обонятельными нервными волокнами и обонятельными трактами с обонятельной областью коры большого мозга – гиппокампом.

Орган обоняния развивается из передней обособившейся части нервной пластинки – *обонятельных плакод*. Утолщения эпителия обонятельных плакод на 4-м месяце эмбрионального развития человека трансформируются в обонятельные ямки – мешки, выстланные обонятельными нейросенсорными, поддерживающими и базальными эпителиоцитами. Обонятельные аксоны нейросенсорных клеток эпителия, сопровождаемые обонятельной глией, прорастают через подлежащую мезенхиму. Достигая обонятельных луковиц, они образуют синапсы с дендритами митральных нейронов. Некоторые участки стенки мешков

превращаются в обонятельные (боуменовы) железы. У взрослых людей обонятельная слизистая оболочка достигает 2 см^2 с каждой стороны, а общее количество обонятельных клеток – 10 млн. Основная обонятельная система воспринимает и оценивает пахучие вещества, растворённые в обонятельной слизи, покрывающей обонятельный эпителий.

Дополнительная обонятельная система – вомероназальная (*vomer* – сошник) состоит из вомероназального (якобсонова) органа, вомероназальных и терминальных нервов, добавочных обонятельных луковиц и обонятельных трактов, проецирующих сенсорную информацию о феромонах в гиппокамп и через гипоталамо-гипофизарную систему – в гонады, регулируя тем самым половой цикл и сексуальное поведение.

Феромоны – это пахучие вещества, вырабатываемые специализированными железами кожи. Закладывается вомероназальный орган на 6-й неделе эмбрионального развития человека в виде парных трубчатых образований, выстланных многорядным эпителием нейроэктодермального происхождения. Обоняние – первое чувство, проявившееся в филогенезе. В онтогенезе хеморецепция обонятельными нейросенсорными клетками якобсонова органа плода женских половых гормонов, попадающих в околоплодные воды, обуславливают впоследствии влечение ребёнка к матери.

Орган обоняния (основной) располагается в верхней и средней раковинах носовой полости каждой стороны, выстлан многорядным столбчатым эпителием толщиной до 100 мкм. Под эпителием в собственной пластинке, образованной рыхлой соединительной тканью, залегают концевые отделы обонятельных желёз, сосуды и обонятельные нервные волокна.

Обонятельные нейросенсорные эпителиоциты занимают срединное положение в клеточном пласте, имеют короткий дендрит и длинный обонятельный аксон. Дендрит заканчивается микроворсинками или обонятельной булавой с ресничками. У человека количество микроворсинчатых клеток соотносится с числом реснитчатых как 1:10. Ядра обонятельных нейросенсорных эпителиоцитов сферические, с низко конденсированным хроматином и хорошо различимым ядрышком.

Вдоль отростков простираются микротрубочки. В основании отростков обнаруживается комплекс Гольджи. Митохондрии

встречаются как в перикарионах, так и в отростках. Луковица дендритов (булава) выступает на 3 мкм над поверхностью эпителия, поэтому количество отрастающих от неё ресничек может достигать 150, но у человека они не содержат динеин, не проявляют подвижность и, как микроворсинки, лишь увеличивают поверхность плазмолеммы с встроенными в неё хеморецепторными белками (до 2,5 тыс. частиц на 1 мм² клеточной мембраны).

Обонятельные клетки обладают множественностью восприятия запахов, и каждый запах вызывает электрический ответ многих нейросенсорных эпителиоцитов. Индивидуальная мозаичность восприятия запахов является их кодом (рис. 71).

Поддерживающие эпителиоциты, производные нейроглии, призматической формы с узкой базальной частью. Их ядра лежат в один ряд над зоной расположения ядер нейросенсорных эпителиоцитов, имеют овоидную форму и более конденсированный хроматин. Над ядром располагается комплекс Гольджи, митохондрии, лизосомы, пигментные гранулы жёлто-коричневого цвета. Цистерны гранулярной эндоплазматической сети равномерно распределены по цитоплазме. В выступающих над поверхностью эпителия вершинах клеток обнаруживаются секреторные везикулы. Выделение компонентов обонятельной слизи осуществляется по

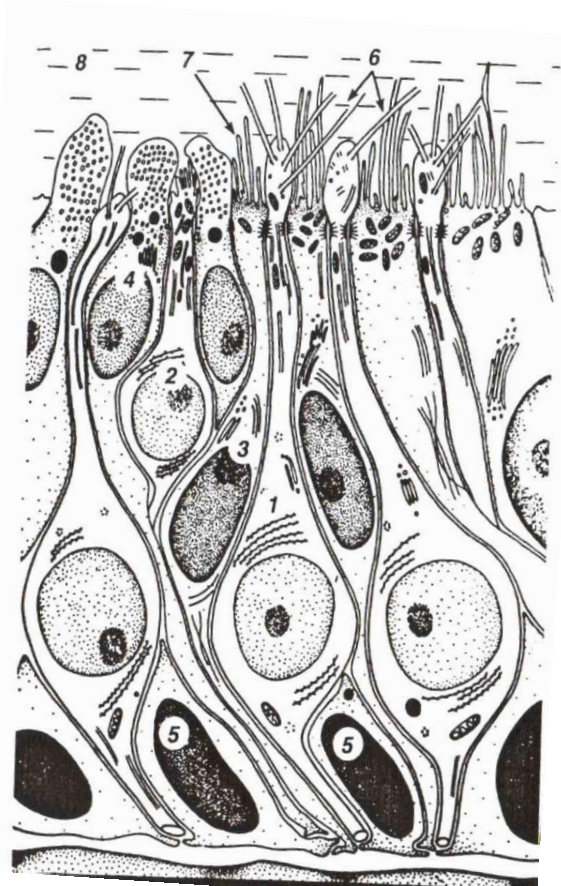


Рис. 71. Ультраструктура обонятельного эпителия: 1 – обонятельный нейросенсорный эпителиоцит с ресничками, 2 – обонятельный нейросенсорный эпителиоцит с микроворсинками, 3 – поддерживающий эпителиоцит с микроворсинками, 4 – поддерживающий эпителиоцит с секреторными гранулами, 5 – базальный эпителиоцит, 6 – реснички, 7 – микроворсинки, 8 – слизь (по Пяткиной Г.А.)

апокринному способу. Часть клеток имеют микроворсинки и проявляют мерокринную секрецию. Кроме того, поддерживающие эпителиоциты способны к фагоцитозу и стимулируют вместе с обонятельной глией рост аксонов нейросенсорных клеток.

Базальные эпителиоциты пирамидальной формы располагаются широким основанием на базальной мембране, верхушкой вклиниваются между телами обонятельных нейросенсорных эпителиоцитов, а цитоплазматическими выростами окружают обонятельные аксоны. Цитоплазма базальных клеток содержит в основном свободные рибосомы. Основная функция клеток – обновление эпителия (у крыс в течение 35 суток, обонятельные аксоны достигают до обонятельных луковиц через 60 суток).

После гриппа, вазомоторного ринита не происходит полного восстановления численности обонятельных нейросенсорных клеток, и с возрастом поражённые участки обонятельного эпителия замещаются дыхательным.

Обонятельные железы – простые трубчато-альвеолярные. Серомукоциты концевых отделов пирамидальной формы с округлыми ядрами, ядрышками, крупными секреторными везику-

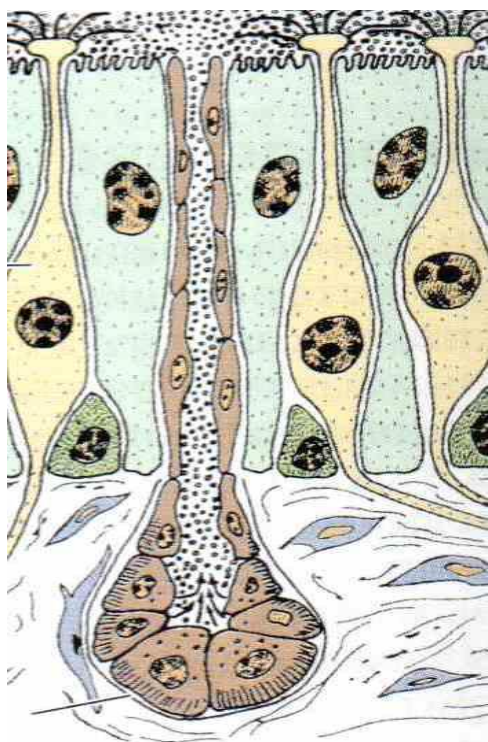


Рис. 72. Обонятельная железа (по Жункейра Л.К., Карнейро Ж.)

лами, гранулярной эндоплазматической сетью и комплексом Гольджи в базофильной цитоплазме вырабатывают жидкий мукоидный секрет, содержащий гликозаминогликаны и одорантсвязывающие белки, транспортирующие растворённые в обонятельной слизи пахучие вещества к клеточной мембране ресничек и микроворсинок обонятельных нейросенсорных эпителиоцитов. Между базальной мембраной и основанием серомукоцитов располагаются миоэпителиоциты. Выводной проток обонятельных желёз выстлан плоскими клетками, открывается на поверхности обонятельного эпителия (рис. 72).

Вомероназальный орган трубчатого строения. Вомерона-

зальные протоки, образованные обонятельной и железистой слизистой оболочкой, располагаются в основании носовой перегородки по обеим сторонам от вомероназального хряща. Обонятельная слизистая оболочка выстлана обонятельным эпителием, состоящим из базальных, поддерживающих и обонятельных нейросенсорных эпителиоцитов, луковицы дендритов которых имеют исключительно микроворсинки. В собственной пластинке железистой слизистой оболочки располагаются простые разветвлённые трубато-альвеолярные слизистые железы.

Орган вкуса

Представлен вкусовыми почками (луковицами) – хеморецепторами полости рта (у человека 2000 почек размером 50×80 мкм, половина почек располагается в желобоватых сосочках языка – горькочувствительные рецепторы, чуть меньше – в грибовидных сосочках на кончике языка воспринимают сладкое, по краю языка – кислое и солёное). Эмбриональным источником развития вкусовых почек является *эпителий кожной эктодермы* (у человека в желобоватых сосочках зачатки вкусовых почек появляются на 6-7 неделе эмбриогенеза). Эпителиальные клетки дифференцируются во вкусовые под индуктивным влиянием окончаний нервных волокон язычного, языкоглоточного и блуждающего нервов. В месте вставания вкусовых нервных волокон базальная мембрана эпителия исчезает. Зрелая вкусовая эпителиальная клетка с окончаниями безмиелиновых внутригеммальных афферентных нервных волокон формирует 1-6 синапсов. Тела чувствительных нейронов залегают в ганглиях лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов. Второй нейрон вкусового пути располагается в ядре одиночного пути продолговатого мозга, 3-й – в таламусе, 4-й – в коре большого мозга нижней части постцентральной извилины.

Вкусовые почки состоят из 30-60 клеток, расположенных на базальной мембране. Их подразделяют на четыре типа. Вкусовые эпителиальные *клетки типа I – поддерживающие, секреторные*, составляют 60 % от общего числа клеток. Они имеют веретеновидную форму, более узкие, чем вкусовые чувствительные клетки, более тёмные, с более узким овоидным или палочковидным ядром, более конденсированным хроматином, гранулярной эндо-

плазматической сетью, комплексом Гольджи и секреторными гранулами в надъядерной области цитоплазмы.

Секреторные гранулы диаметром 400-800 нм содержат материал высокой электронной плотности (гликозаминогликаны), который под воздействием вкусовых стимулов выделяется в канал вкусовой поры по мерокринному способу и адсорбирует вкусовые вещества. От апикального полюса клеток во вкусовую пору направляются микроворсинки, собранные в пучки (рис. 73).

Вкусовые чувствительные эпителиальные клетки типа II – светлые, с крупным овоидным ядром, низко конденсированным хроматином и короткими микроворсинками. Они не образуют синапсов с окончаниями вкусовых нервных волокон, количество во вкусовой почке колеблется от 20 до 23 % от общего числа клеток, функция остаётся невыясненной.

Вкусовые чувствительные эпителиальные клетки типа III – светлые, с крупным овоидным ядром, низко конденсированным хроматином и крупным отростком с микроворсинками, проходящими через вкусовую пору. Рецепторы в плазмолемме микроворсинок взаимодействуют с молекулами пищевых веществ. В цитоплазме около ядра обнаруживаются везикулы диаметром 100-200 нм с электронно-плотной сердцевиной, вблизи пресинаптического уплотнения клеточной мембраны – мелкие, диаметром

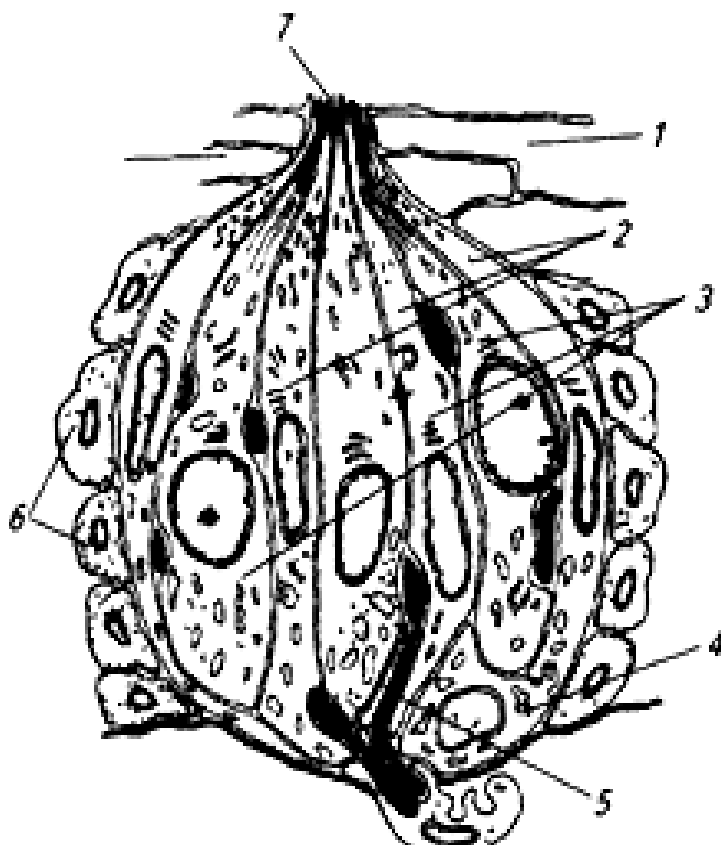


Рис. 73. Вкусовая почка: 1 – микроворсинки во вкусовой поре, 2 – поддерживающие эпителиальные клетки, 3 – вкусовые эпителиальные клетки, 4 – базальная эпителиальная клетка, 5 – вкусовое нервное волокно, 6 – эпителиальные клетки слизистой оболочки языка (по kursak.net)

40-60 нм, гранулярные и светлые синаптические пузырьки. Пузырьки запасают медиатор неизвестной природы. Он воздействует на чувствительные нервные окончания вкусовых нервных волокон. Число вкусовых эпителиальных клеток составляет 5-7 %. Каждая воспринимает несколько видов вкусовых раздражений.

Вкусовые эпителиальные клетки типа IV – базальные, мелкие, пирамидальной формы, широким основанием расположенные на базальной мембране в базолатеральном отделе вкусовой почки в количестве от 2 до 8.

Они не достигают вкусовой поры и не образуют синапсов с нервными окончаниями. Базальные клетки способны делиться и дифференцироваться во вкусовые и поддерживающие, обновляя эпителий вкусовой почки в среднем каждые 10 суток.

Орган осязания

Осязательные рецепторы располагаются во всех слоях кожи – эпидермисе, дерме и гиподермисе. Поскольку площадь поверхности кожи составляет 1,2–2,3 м², масса – 16 % массы тела (включая производные кожи – сальные, потовые железы, волосы, рис. 74), орган осязания – это довольно мощное рецепторное поле.

Эпидермис – многослойный плоский ороговевающий эпителий, производный кожной эктодермы (рис. 75). На ладонях и подошвах, где толщина кожи составляет 400-600 мкм, в эпидермисе различают 6 слоёв (базальный, шиповатый, зернистый, блестящий, роговой, слущивающийся). На других участках тела эпидермис толщиной 75-150 мкм и

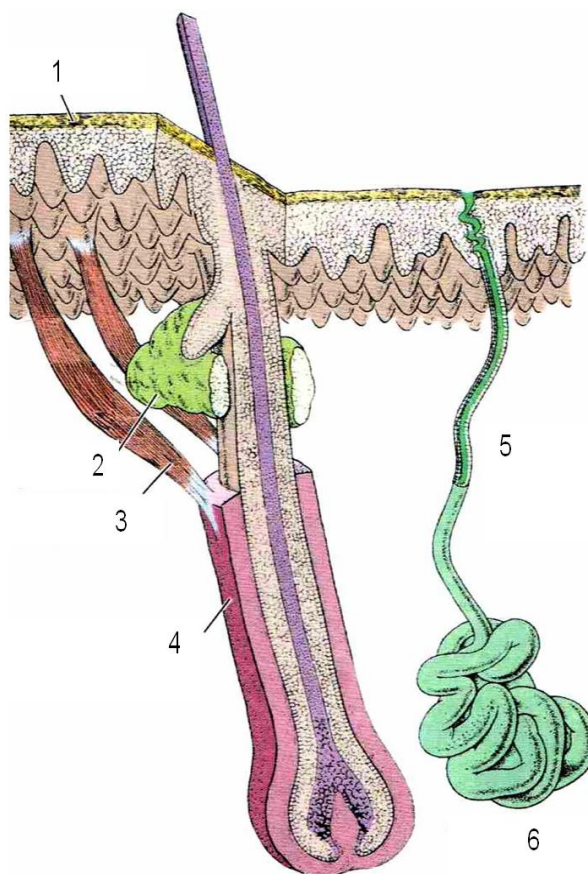


Рис. 74. Производные кожи:

1 – эпидермис, 2 – сальная железа, 3 – мышца, поднимающая волос, 4 – волосяной фолликул, 5 – проток потовой железы, 6 – извитая секреторная трубка (схема по Жункейра Л.К., Карнейро Ж.)

имеет 4 слоя (базальный, шиповатый, зернистый и роговой слой, который значительно тоньше, чем в толстой коже). Свободные чувствительные нервные окончания проникают в эпидермис до зернистого слоя включительно, нередко формируя подобие кустиков. Тактильные диски (диски Меркеля) объединяются с тактильными эпителиоцитами (клетками Меркеля) в эпителиальные тактильные комплексы.

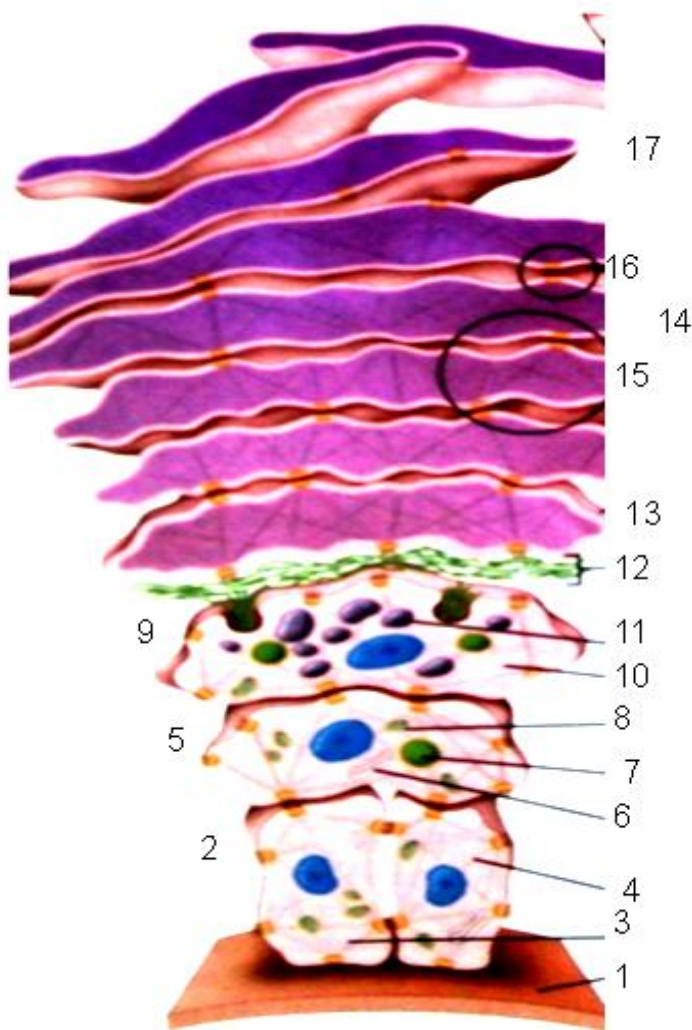


Рис. 75. Эпидермис: 1 – базальная мембрана, 2 – базальный кератиноцит, 3 – свободные рибосомы, 4 – тонофиламенты, 5 – шиповатый кератиноцит, 6 – гранулярная эндоплазматическая сеть, 7 – корнеосома, 8 – митохондрия, 9 – зернистый кератиноцит, 10 – комплекс Гольджи, 11 – кератоглиальные гранулы, 12 – водный барьер, 13 – кератиноцит блестящего слоя, 14 – роговой слой, 15 – чешуйчатый кератиноцит, 16 – десмосома, 17 – слицивающийся слой (по Ross M.H.)

Палисадные структуры свободных нервных окончаний, тактильные эпителиоциты и комплексы обнаруживаются в фолликулах волос, залегающих в дерме. В дерме также располагается нервное сплетение, свободные, неинкапсулированные и инкапсулированные нервные окончания – тактильные тельца (тельца Мейснера), пластинчатые тельца (тельца Фатера-Пачини) и другие инкапсулированные нервные окончания (рис. 76).

Тактильное тельце размером 100×60 мкм располагается в сосочках и состоит из клиновидных шванновских клеток, распо-

ложенных по спирали параллельно поверхности кожи, обвиваемых терминалями чувствительных нервных волокон, которые освобождаются от миелиновой оболочки в основании тельца. Соединительнотканная капсула тельца с помощью коллагеновых волокон прикрепляет его к базальной мембране эпидермиса и опосредует механическое воздействие.

Пластинчатые тельца, размером 1,5-0,5 мм, с фиброзной капсулой, под которой располагается эпителиоидная часть периневрия и наружная колба, состоящая из наружных шванновских клеток. Щелевидное пространство между клетками заполнено жидкостью, опосредующей механическое воздействие на средин-

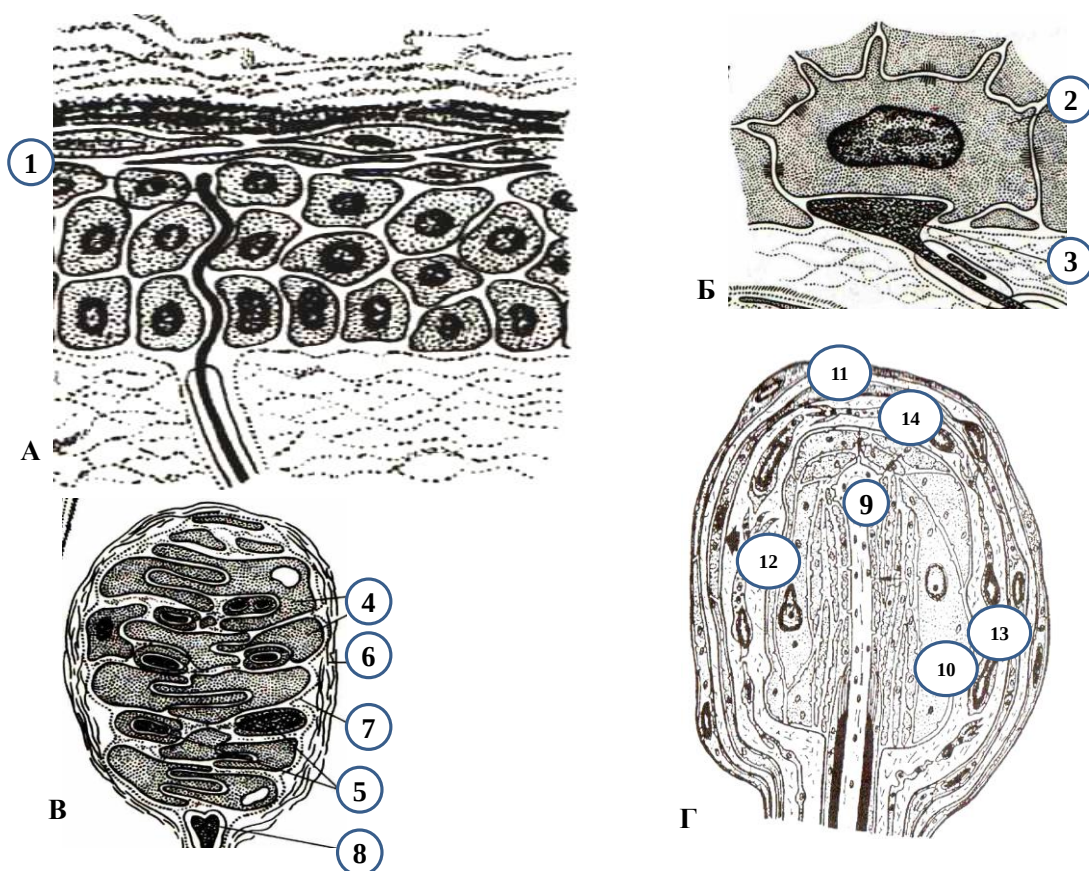


Рис. 76. Рецепторы кожи: 1 – свободное нервное окончание в эпидермисе, 2 – тактильный эпителиоцит, 3 – тактильный диск, 4 – клиновидные шванновские клетки тактильного тельца, 5 – терминали дендрита, 6 – капсула, 7 – базальная мембрана, 8 – осевой цилиндр чувствительного нервного волокна, 9 – срединный радиальный шип пластинчатого тельца, 10 – нейролеммоцит внутренней колбы, 11 – фиброцит эпителиоидной части периневрия, 12 – щелевое промежуточное пространство, 13 – фиброцит фиброзной капсулы, 14 – макрофаг (А-В – по Хэму А., Кормаку Д., Г – по Чельшеву Ю.А.)

ный радиальный шип во внутренней колбе. Срединный радиальный шип – терминаль чувствительного нервного волокна, освобождающегося от миелиновой оболочки в основании пластинчатого тельца. Его окружают шванновские клетки внутренней колбы.

Эмбриональным зачатком тактильных эпителиоцитов и меланоцитов базального слоя эпидермиса, дендритных клеток и лимфоцитов шиповатого слоя не является кожная эктодерма.

Клетки Меркеля и меланоциты – производные нервного гребня, внутриэпидермальные макрофаги, антигенпредставляющие дендритные клетки (клетки Лангерганса) и лимфоциты – костномозгового происхождения. Из эктодермы дифференцируются эпидермальные стволовые клетки и кератиноциты (базальные, шиповатые, зернистые, клетки блестящего слоя, чешуйчатые). Эпидермальные стволовые клетки обеспечивают обновление эпидермиса в течение 20-90 суток. В эпидермисе с низкой скоростью обновления дифферон кератиноцитов объединяется в шестиугольную колонку – *эпидермальную пролиферативную единицу*, клетки которой связаны десмосомами.

Базальные клетки призматические с кератиновыми тонофиламенстами, свободными рибосомами и базофильно окрашенной цитоплазмой, прикрепляются к базальной мембране полудесмосомами. Располагаются в базальном слое.

Шиповатые кератиноциты многогранной формы с пучками тонофиламентов – тонофибриллами, гранулярной эндоплазматической сетью, комплексом Гольджи, митохондриями и корнеосомами в оксифильно окрашенной цитоплазме. Располагаются в шиповатом слое.

Зернистые кератиноциты с базофильными керато-гиалиновыми гранулами, пронизанными тонофибриллами. Они располагаются в зернистом слое,

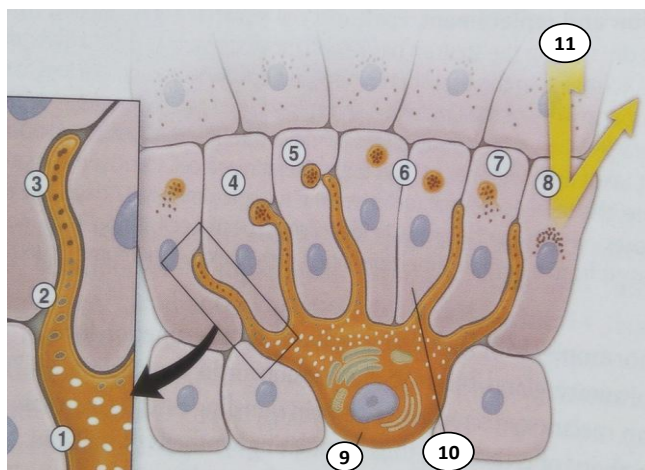


Рис. 77. Защита от ультрафиолетового облучения (УФО): 1-8 – последовательные стадии синтеза, созревания меланина, выделения меланосом, высвобождения меланина, защищающего ядро кератиноцитов, 9 – меланоцит, 10 – кератиноцит, 11 – УФО (по Ross M.H.)

выделяют содержимое корнеосом, формируя водный барьер.

Безъядерные неороговевающие *клетки блестящего слоя* неразличимы в световой микроскоп.

Ороговевшие чешуйчатые кератиноциты рогового слоя связаны посредством десмосом. С разрушенными десмосомами составляют слущивающийся слой (рис. 77).

Дерма, производная дерматомов сомитов, состоит из *сосочкового слоя*, образованного рыхлой соединительной тканью, и *сетчатого слоя*, образованного плотной неоформленной соединительной тканью. Она имеет толщину 0,55 мм и обеспечивает питание эпидермиса. В сосочках, вдающихся в эпидермис, располагаются внутрисосочковые капиллярные петли, связанные с подсосочковой артериальной сетью. В дерме также имеется поверхностное и глубокое подсосочковые венозные сплетения, глубокая лимфокапиллярная сеть кожи.

Гиподермис кроме жировых отложений, представленных дольками белой жировой ткани, состоящей из однокапельных адипоцитов и прослоек рыхлой соединительной ткани, имеет удерживающую его связку, подкожное нервное, венозное и лимфатическое сплетения, лимфокапиллярную сеть.

Потовые железы участвуют в терморегуляции, экскреции, по строению простые трубчатые, подразделяются на апокринные и мерокринные. *Апокринные* располагаются в дерме подмышечных впадин, ареол, промежности, гениталий, на лбу, в веках (ресничные железы), *мерокринные* – в дерме кожи всех участков тела (3-5 млн. желёз, совокупная масса которых сопоставима с массой почки).

Концевой отдел – извитая секреторная трубка *апокринной железы*, диаметром 3-5 мм, с широким просветом состоит из оксифильно окрашенных железистых клеток кубической или призматической формы (в зависимости от фазы секреторного цикла: в фазу накопления секрета верхушка заполняется секреторными гранулами, содержащими вещества белковой природы, в фазу выделения верхушка отделяется, вещества, попадая на поверхность кожи, разлагаются бактериями, придавая секрету резкий запах). Цитоплазма клеток кроме гранулярной эндоплазматической сети и комплекса Гольджи содержит многочисленные митохондрии. Имеются веретеновидные миоэпителиоциты, сокращение которых способствует выделению секрета.

В извитой секреторной трубке *мерокринной железы*, диаметром 0,4 мм, тёмные железистые клетки окрашиваются базофильно. Они призматической формы, с широкой апикальной частью, заполненной электронно-плотными секреторными гранулами, содержащими вещества белковой природы, микроворсинками, узкой базальной частью с митохондриями и цистернами гранулярной эндоплазматической сети, тёмным, центрально расположенным ядром с умеренно конденсированным хроматином и ядрышками, комплексом Гольджи, расположенным над ядром. Светлые клетки пирамидальной формы с крупным светлым ядром, микроворсинками и многочисленными митохондриями в цитоплазме выделяют в межклеточные секреторные каналцы натрий и воду. Веретеновидные миоэпителиоциты располагаются на базальной мембране под светлыми и тёмными клетками (рис. 78).

Выводной проток апокринной потовой железы прямой, открывается над местом впадения протока сальной железы волоса, мерокринных — на поверхности кожи потовой порой, извитой формы и более узкий, чем концевой отдел. В выводном протоке различают кубические светлые поверхностные клетки

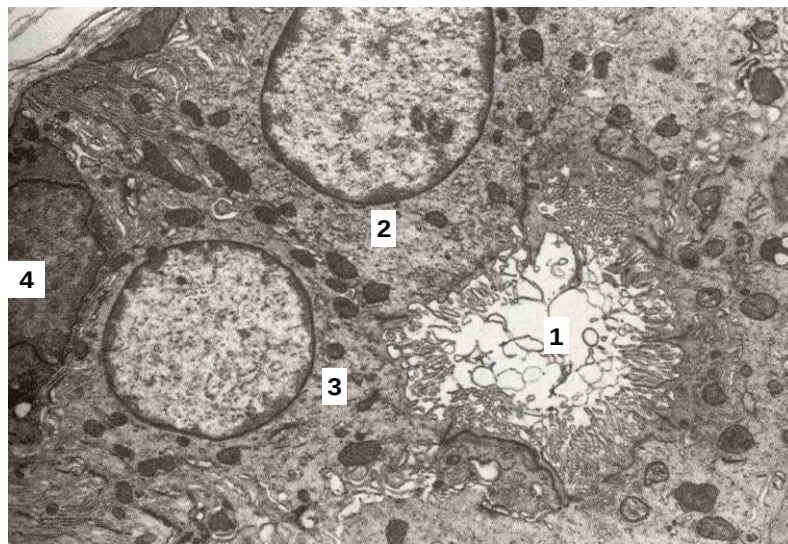


Рис. 78. Ультраструктура извитой секреторной трубки мерокринной потовой железы: 1 — просвет железы, 2 — светлая клетка, 3 — тёмная, 4 — миоэпителиоцит (по Волковой О.В. и др.)

бедные органеллами и периферические богатые митохондриями. Они предотвращают потерю натрия организмом.

Потовые железы окружает плотная сеть капилляров, поэтому жидкость в просвете концевых отделов может рассматриваться как ультрафильтрат плазмы крови. Иннервация мерокринных желёз осуществляется холинергическими нервными волокнами,

апокринных – адренергическими нервными волокнами и половыми гормонами.

Сальные железы – голокринные, по строению – простые разветвлённые альвеолярные. Обычно сальные железы связаны с волосами. На ладонной и подошвенной поверхности отсутствуют. Железистые мешочки – ацинусы состоят из плоских камбиальных периферических базальных клеток, расположенных на базальной мембране, и оттеснённых внутрь ацинусов себоцитов, вырабатывающих *кожное сало*. Вакуолизированные (обезжиренные на гистологических препаратах) и дегенерирующие клетки имеют многогранную форму и крупные размеры. В устье ацинуса они распадаются, детрит богатый липидами – сало оттекает из протока на поверхность волоса и кожи («плавится» при $t = 37^{\circ}\text{C}$), смягчает и защищает их от неблагоприятных воздействий (рис. 79).

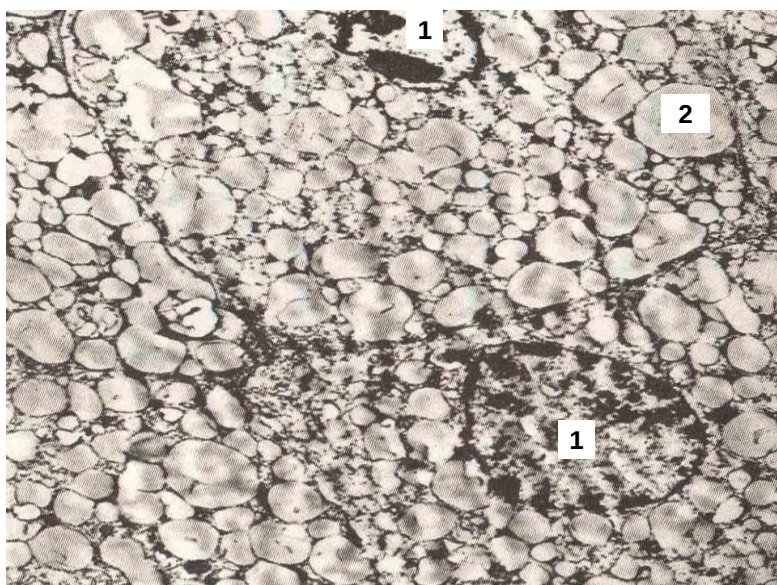


Рис. 79. Ультраструктура ацинуса сальной железы: 1 – ядра вакуолизированного и дегенерирующего себоцитов, 2 – липидная капелька сала (по Волковой О.В. и др.)

Волосы – ороговевшие придатки кожи. Их количество достигает 2 млн., длина 0,2-150 см, толщина 0,005-0,5 мм. Цвет, форма, локализация зависят от возраста, пола, генетических особенностей.

Лануго (первичные волосы, появляющиеся на 3-м месяце эмбриогенеза и выпадающие после рождения ребёнка).

Пушок (обновляемые в течение жизни конечные пушковые волосы) – тонкие, короткие, бесцветные, не имеют мозгового вещества и состоят из коркового вещества и кутикулы. Пушковые волосы могут в период полового созревания превращаться в длинные, которые, как и волосы кожи черепа, состоят из верхушки, стержня, выступающего из воронки канала волоса над поверхностью кожи, и корня, отрастающего от волосяной лукови-

цы, расположенной в дерме на границе с гиподермисом. Корень содержит мозговое вещество, корковое и кутикулу (рис. 80).

Клетки волоса – *трихоциты*. Камбий составляют кератиноциты матрикса, которые располагаются на базальной мембране в луковице волоса, окружая волосяной сосочек с капиллярной сетью. Волосяная луковица обеспечивает рост волоса за счёт деления и дифференцировки кератиноцитов матрикса. Эти стволовые клетки, размножаясь и мигрируя на поверхность, участвуют в восстановлении повреждённого эпидермиса, существенно сокращая его время при ожоге кожи. В волосяной луковице также располагаются меланоциты, вырабатывающие пигмент, который захватывают трихоциты, определяющие цвет волоса (пигмент *эумеланин* – от коричневого до чёрного, *феомеланин* – от жёлтого до рыжего). *Корень волоса* окружает волосяной фолликул с ланцетовидными нервными окончаниями и дермальное корневое влагалище с внутренним циркулярным и наружным продольным слоями плотно прилегающих коллагеновых волокон.

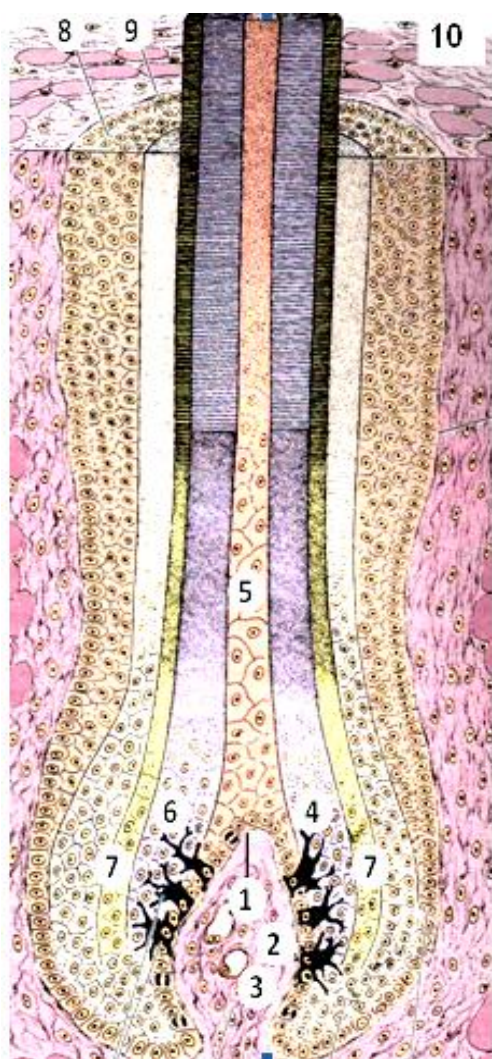


Рис. 80. Волосяной фолликул: 1 – кератиноциты матрикса, образующие мозговое вещество, 2 – образующие корковое вещество, 3 – образующие кутикулы и внутренний, наружный слои внутреннего корневого эпителиального влагалища, 4 – меланоцит, 5 – мозговое вещество, 6 – корковое вещество, 8 – наружное корневое эпителиальное влагалище, 9 – стекловидная базальная мембрана, 10 – дермальное корневое влагалище (схема по Жункейра Л.К., Карнейро Ж.)

В дермальное корневое влагалище вплетается мышца, поднимающая волос, при сокращении гладких миоцитов которой образуется «гусиная кожа». Над мышцей располагается сальная железа волоса. В волосяную луковицу вращает дермальный сосочек волоса с развитой капиллярной сетью, питающей волос.

Фолликул в *стадию анагена* (активного роста) удлиняется. Длительность фазы составляет 2-5 лет. Затем начинают проявляться регрессивные изменения, формируется «колба» волоса, фолликул переходит в *стадию катагена*, продолжительность которой составляет 2-3 недели. Фолликул в *стадии телогена* (100 сут) короткий, с «колбой» волоса внутри. При переходе в фазу анагена «колба» удаляется из канала новым отрастающим волосом. Анаген удлиняют эстрогены, тормозит кортизол, стимулирует тироксин. Андрогены усиливают рост волос на теле, а на голове – угнетают.

Центральная часть волосяной луковицы образует *мозговое вещество*, состоящее из полигональных эпителиоцитов, наслаивающихся наподобие монетных столбиков. Клетки содержат меланин, оксифильные трихогиалиновые гранулы созревающего рогового вещества и вакуоли. На уровне сальных желёз в ороговевших клетках цитоплазма заполняется мягким кератином.

Средняя часть луковицы образует *корковое вещество*, состоящее из веретеновидных, захватывающих меланин и быстро ороговевающих с образованием твёрдого кератина клеток. Корковое вещество придаёт прочность волосу.

Кутикула волоса, кутикула влагалища матрикса, его внутренний и наружный слои образует периферическая часть луковицы. Кутикулярные эпителиоциты не захватывают меланин и ороговевают с образованием твёрдого кератина (кутикула волоса) или мягкого кератина (кутикула влагалища), накладываясь друг на друга, подобно черепице, цепляясь свободным краем, обращённым кверху (кутикула волоса) и книзу (кутикула внутреннего корневого эпителиального влагалища). Внутренний его слой состоит из кубических клеток с оксифильными гранулами трихогиалина, наружный – из светлых кубических клеток, которые ороговевают с образованием мягкого кератина.

Наружное корневое эпителиальное влагалище (сопутствующее) является продолжением базального слоя эпидермиса, расположенного на стекловидной базальной мембране, и шиповатого слоя, который сливается с луковицей волоса.

ОПИСАНИЕ МИКРОПРЕПАРТОВ

1. Листовидные сосочки языка. Окраска гематоксилином и эозином (Приложение 1, рис. 32). При малом увеличении

микроскопа рассмотреть на дорсальной поверхности языка листовидные сосочки и задние вкусовые серозные железы, дренирующие межсосочковую борозду. При большом увеличении микроскопа изучить лист сосочка, высокие вторичные сосочки плотной соединительной ткани, вдающиеся в многослойный плоский неороговевающий эпителий, вкусовые почки в эпителии боковой поверхности, состоящие из базальных, вкусовых и поддерживающих клеток, окружённых перигемальными клетками. Обратить внимание, что мелкие базальные клетки пирамидальной формы с крупным округлым ядром не достигают вкусовой поры, посредством которой вкусовая почка сообщается с межсосочковой бороздой. Вкусовые и поддерживающие клетки пучками микроворсинок достигают вкусовой поры. Вкусовые клетки светлые, высокие призматические, с крупным овальным ядром, низко конденсированным хроматином, пучками микроворсинок на апикальной поверхности. Поддерживающие клетки высокие, веретеновидные, тёмные, с палочковидным ядром, конденсированным хроматином, секреторными гранулами и пучками микроворсинок.

Зарисовать при большом увеличении листовидные сосочки с вкусовыми почками на боковой поверхности. Обозначить на рисунке вкусовые почки.

2. Кожа пальца человека. Окраска гематоксилином и эозином (Приложение 1, рис. 33-35). При малом увеличении рассмотреть эпидермис, тёмно окрашенные эпителиальные гребешки и светло окрашенные соединительнотканые сосочки, формирующие складчатую линию сращения эпидермиса с дермой. В эпидермисе обратить внимание на базальный слой и шиповатый. Они образованы кератиноцитами, содержащими ядро. Зернистый слой состоит из клеток с интенсивно окрашенными базофильными кератогиалиновыми гранулами. Блестящий слой окрашивается оксифильно. Поверхностный роговой состоит из чешуек. Сосочковый слой дермы образован рыхлой соединительной тканью, сетчатый слой – плотной неоформленной, с толстыми, оксифильно окрашенными пучками коллагеновых волокон. На границе дермы и гиподермиса в плотной неоформленной соединительной ткани и между дольками белой жировой ткани обнаруживаются извитые секреторные трубки мерокринных потовых желёз. При большом увеличении микроскопа рассмотреть

слои эпидермиса, капилляры и тактильные тельца в сосочковом слое дермы, пластинчатые тельца и извитые секреторные трубки потовых желёз с тёмными, светлыми железистыми клетками и миоэпителиоцитами.

Зарисовать при малом увеличении микроскопа участок кожи пальца человека. Обозначить эпидермис, сосочковый и сетчатый слой дермы, гиподермис, потовую железу.

3. Кожа с волосом человека. Окраска гематоксилином и эозином (Приложение 1, рис. 36-38). При малом увеличении рассмотреть кожу черепа человека, стержни волос, выступающие над поверхностью кожи, сальные железы волос и потовые, залегающие в дерме, гиподермис. При большом увеличении обратить внимание на отсутствие в эпидермисе оксифильного блестящего слоя и на более тонкий, чем в коже пальца, роговой слой. Рассмотреть в корне волоса кератиноциты матрикса и меланоциты. Они располагаются на базальной мембране, отделяющей соединительнотканый сосочек от волосяной луковицы. Обратить внимание на эпителиоциты мозгового вещества волоса, формирующие подобие монетных столбиков, продольно ориентированные клетки коркового вещества, расположенные под углом клетки кутикулы волоса и влагалища матрикса, клетки наружного слоя с оксифильно окрашенными гранулами трихогиалина, на наружное корневое эпителиальное влагалище и дермальное корневое влагалище, образованное плотной соединительной тканью. В сальной железе волоса рассмотреть вакуолизированные дегенерирующие клетки ацинуса и периферические базальные клетки. В потовой железе – тёмные светлые железистые клетки и миоэпителиоциты.

Зарисовать при малом увеличении микроскопа участок среза кожи с волосом. Обозначить эпидермис, волос, сальную и потовую железы.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

1. Какие системы составляют обонятельный анализатор?
2. Из каких эмбриональных зачатков развиваются орган обоняния и вомероназальный органа? Каковы особенности их развития?
3. Где располагается и чем представлен орган обоняния?

4. Какие особенности строения и функционирования проявляют обонятельные нейросенсорные эпителиоциты у животных и человека?
5. Чем структурно и функционально выделяются поддерживающие эпителиоциты органа обоняния?
6. Каковы особенности базальных эпителиоцитов органа обоняния?
7. Какие особенности строения и функционирования характерны для обонятельных желёз?
8. Каковы морфофункциональные особенности обонятельной слизистой оболочки вомероназальных протоков?
9. Чем представлен орган вкуса и каковы эмбриональные источники его развития?
10. Из каких 4-х типов клеток состоят вкусовые почки, каковы особенности их строения и цитофизиологии?
11. Где располагаются осязательные рецепторы, каковы особенности строения и функционирования свободных нервных окончаний, тактильных комплексов, тактильных и пластинчатых телец?
12. Из какого эмбрионального зачатка развивается эпидермис и каковы особенности его строения в тонкой и толстой коже?
13. Каковы особенности происхождения и строения дермы и гиподермиса?
14. Каковы особенности топографии и гистофизиологии мерокринных и апокринных потовых желёз?
15. Каковы особенности строения и функционирования сальных желёз?
16. Каковы особенности строения первичных, пушковых и длинных волос?
17. Какие трихоциты составляют камбий волоса, где они располагаются, в какие клетки дифференцируются, каковы особенности пигментации и кератинизации производных стволовых клеток матрикса?
18. Каковы особенности строения волосяного фолликула и дермального корневого влагалища?
19. Какие структурные преобразования происходят в стадию анагена, катагена и телогена?

ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

Выберите один правильный ответ.

1. ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА ОБОНЯТЕЛЬНОГО АНАЛИЗАТОРА ПРЕДСТАВЛЕНА

- 1) органом обоняния
- 2) вомероназальным органом
- 3) обонятельными нервными волокнами, заканчивающимися в луковицах
- 4) обонятельным трактом, проецирующим влияние в гиппокамп

2. ОБОНЯТЕЛЬНУЮ БУЛАВУ С РЕСНИЧКАМИ ИМЕЮТ

- 1) нейросенсорные эпителиоциты
- 2) поддерживающие эпителиоциты
- 3) базальные эпителиоциты
- 4) эпителиоциты обонятельных желёз

3. ВКУСОВЫЕ РАЗДРАЖЕНИЯ ВОСПРИНИМАЮТ

- 1) вкусовые эпителиальные клетки типа I
- 2) вкусовые чувствительные эпителиальные клетки типа II
- 3) вкусовые чувствительные эпителиальные клетки типа III
- 4) вкусовые эпителиальные клетки типа IV

4. ОСЯЗАТЕЛЬНЫМИ РЕЦЕПТОРАМИ НЕ ЯВЛЯЮТСЯ

- 1) эпителиальные тактильные комплексы
- 2) пластинчатые тельца
- 3) свободные нервные окончания
- 4) тактильные тельца

5. В ЭПИДЕРМИСЕ ТОНКОЙ КОЖИ ОТСУТСТВУЕТ СЛОЙ

- 1) базальный
- 2) шиповатый
- 3) зернистый
- 4) блестящий
- 5) роговой

6. В ИЗВИТОЙ СЕКРЕТОРНОЙ ТРУБКЕ МЕРОКРИННОЙ ПОТОВОЙ ЖЕЛЕЗЫ ОБНАРУЖИВАЮТСЯ КЛЕТКИ

- 1) поверхностные
- 2) периферические
- 3) базальные
- 4) веретеновидные миоэпителиоциты

7. В АЦИНУСАХ САЛЬНЫХ ЖЕЛЁЗ ОБНАРУЖИВАЮТСЯ КЛЕТКИ

- 1) тёмные
- 2) светлые
- 3) веретеновидные миоэпителиоциты
- 4) вакуолизированные дегенерирующие

8. ВОЛОСЫ, НЕ ИМЕЮЩИЕ МОЗГОВОГО ВЕЩЕСТВА, СОСТОЯЩИЕ ИЗ КОРКОВОГО ВЕЩЕСТВА И КУТИКУЛЫ

- 1) первичные
- 2) пушковые
- 3) длинные кожи черепа

9. НАД МЫШЦЕЙ, ПОДНИМАЮЩЕЙ ВОЛОС, РАСПОЛАГАЕТСЯ

- 1) голокринная сальная железа
- 2) мерокринная потовая железа
- 3) апокринная потовая железа
- 4) пластинчатое тельце

10. ВОЛОСЯНОЙ ФОЛЛИКУЛ РАСТЁТ НА СТАДИИ

- 1) анагена
- 2) катагена
- 3) телогена

СИТУАЦИОННЫЕ ЗАДАЧИ

Задача № 1. При гистологическом исследовании обожжённой обонятельной слизистой оболочки пострадавшего при взрыве ёмкости с горючим веществом обнаружены без значительных повреждений базальные эпителиоциты.

Сделать заключение о возможности восстановления обонятельного эпителия и отдалённых последствиях его повреждения.

Задача № 2. В ходе гистогенеза нарушен процесс образования синапсов обонятельных аксонов с дендритами митральных нейронов.

Сделать заключение о том, на каком уровне нарушится функционирование обонятельного анализатора.

Задача № 3. В ходе эмбриогенеза нарушен процесс вставания вкусовых нервных волокон через базальную мембрану эпителия.

Сделать заключение о том, какие структуры будут отсутствовать в сосочках языка.

Задача № 4. При воздействии вкусовых стимулов не выделяется в канал вкусовой поры гликопротеиды, адсорбирующие вкусовые вещества.

Сделать заключение о типе клеток с функциональными нарушениями.

Задача № 5. На электронной микрофотографии в цитоплазме клетки вкусовой почки около ядра обнаруживаются везикулы диаметром 100–200 нм с электронно-плотной сердцевинкой неизвестной природы.

Сделать заключение о типе клетки.

Задача № 6. Обнаружена гибель клиновидных шванновских клеток в инкапсулированном нервном окончании.

Сделать заключение, нарушение функционирования какого тельца будет иметь место.

Задача № 7. В импрегнированном серебром препарате кожи пальца в инкапсулированном нервном окончании обнаружилось повреждение в виде фрагментации радиального шипа.

Сделать заключение, в каком нервном окончании обнаружались повреждения.

Задача № 8. В коже подмышечной впадины при гистологическом исследовании биопсийного материала обнаружилась извитая секреторная трубка потовой железы с широким просветом, выстланном оксифильно окрашенными железистыми клетками кубической или призматической формы.

Определить тип потовой железы.

Задача № 9. В ацинусе железы кожи человека при гистологическом исследовании обнаружили вакуолизированные дегенерирующие клетки и плоские камбиальные периферические базальные клетки.

Сделать заключение о типе железы.

Задача № 10. При гистологическом исследовании кожи черепа обнаружен короткий фолликул с «колбой» волоса внутри.

Сделать заключение о стадии смены волоса.

ОТВЕТЫ НА ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

№ вопроса	Тема 1	Тема 2	Тема 3	Тема 4	Тема 5	Тема 6		
						6.1	6.2	6.3
1	4	3	3	3	3	3	3	2
2	3	4	1	4	3	4	3	1
3	2	1	2	4	2	2	2	3
4	3	3	4	3	2	2	2	2
5	3	3	1	3	4	1	1	4
6	4	1	4	2	3	3	4	4
7	3	3	3	5	2	1	4	4
8	4	3	1	4	2	3	1	3
9	3	1	3	4	3	3	2	1
10	2	1	4	1	1	2	2	1

ОТВЕТЫ НА СИТУАЦИОННЫЕ ЗАДАЧИ

Тема 1. СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА

Задача № 1. Сеть капилляров между двумя артериолами называется «чудесная сеть». Такая сеть, например, находится в почках.

Задача № 2. Артериолы регулируют приток к органам, благодаря сокращениям спирально направленных гладкомышечных клеток.

Задача № 3. Эластические волокна. По наличию внутренней и наружной эластических мембран.

Задача № 4. Наружная, или адвентициальная

Задача № 5. Артериоло-венулярные анастомозы.

Задача № 6. Эндокард.

Задача № 7. В сосудах – гладкая мышечная ткань, в сердце – поперечно-полосатая сердечная мышечная ткань. В сосудах – мезенхима, в сердце – миоэпикардальная пластинка висцерального листка спланхнотома.

Задача № 8. Вены нижних конечностей. Клапаны образованы внутренней оболочкой вен.

Задача № 9. Второй препарат.

Задача № 10. Типичный кардиомиоцит.

Тема 2. ОРГАНЫ КРОВЕТВОРЕНИЯ И ИММУННОЙ ЗАЩИТЫ

Задача № 1. Данные клетки – малодифференцированные бласты, предшественники созревающих клеток многих поэзов: эритроцитопоэза, гранулоцитопоэза, моноцитопоэза и др. Занимают 4-й класс в схеме кроветворения и в норме не появляются в периферической крови.

Задача № 2. Ткань принадлежит лимфатическому узлу, если скопления лимфоцитов шаровидной формы и имеют светлые центры с лимфобластами и макрофагами (кортикальная зона), либо собраны в тяжи и содержат кроме лимфоцитов плазматические клетки (медуллярная зона). Возможно, это ткань селезёнки, если через скопление лимфоцитов проходит артерия. В ткани тимуса различают темное, базофильно окрашенное корковое вещество, с высоким содержанием малых лимфоцитов и более светлое мозговое вещество с низким содержанием лимфоцитов, также в тимусе есть слоистые тельца Гассалья.

Задача № 3. Граница между темным корковым и более светлым мозговым веществом дольки тимуса при окраске гематоксилином и эозином исчезла, так как вероятно произошла акцидентальная его инволюция, массовый выброс лимфоцитов из коркового вещества делает окраску этой зоны светлой.

Задача № 4. Для изучения нарушений кроветворения подходит изготовление мазка, где можно рассмотреть только клетки различных гемопоэзов и подсчитать миелограмму, потому что изготовление мазка производится путем пунктирования жидкой части костного мозга (кроветворных клеток). Приготовление среза подойдет для изучения возрастных изменений, так как при этом готовится гистологический срез миелоидной ткани и можно изучить ретикулярную строму, островки кроветворных клеток, клетки микроокружения (жировые, макрофаги), кровеносные сосуды и пространственную архитектуру структур.

Задача № 5. В селезенке различают красную и белую пульпу. Красная пульпа – это ткань селезенки, богатая клетками крови, в том числе, эритроцитами. Сероватые округлые крапины в красной пульпе – это не патологические образования, а скопления лимфоцитов вокруг пульпарной артерии – белая пульпа.

Задача № 6. Часто при заболеваниях регионарные лимфатические узлы увеличиваются в размерах, это связано с функцией иммунной защиты. На структурном уровне возможна активная пролиферация В-лимфоцитов кортикальной зоны и появление в лимфоузлах светлых центров, также увеличение паракортикальной зоны за счет пролиферации Т-лимфоцитов и воспалительный отек стромы. У детей шейные лимфоузлы пальпируются при ОРВИ, в отличие от взрослого.

Задача № 7. Миелоциты являются созревающими клетками костного мозга и в норме в периферической крови не появляются. Вероятно, у больного миелобластный лейкоз.

Задача № 8. Одна из функций селезенки – депонирование крови. Кровь накапливается в венозных синусах и при извлечении её из организма кровь вытекает, а также, в капсуле и строме есть гладкие мышечные клетки, которые переходят в сокращенное состояние и селезенка уменьшается в размерах.

Задача № 9. Нужно пересадить миелоидную ткань и полноценно восстановить кроветворение в костном мозге помогут клетки первых трех классов – стволовые, полустволовые поли- и унипотентные предшественницы гемопоэза.

Задача № 10. Кортикостероиды вызывают акцидентальную инволюцию в тимусе, подавляют активность лимфоцитов вторичных лимфоидных органов и развитие иммунных реакций.

Тема 3. ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА

Задача № 1. Гиперфункция (выделение в кровь антидиуретического гормона и окситоцина).

Задача № 2. Детский возраст.

Задача № 3. Пожилой возраст.

Задача № 4. Гипофункция (снижение в крови йодсодержащих гормонов).

Задача № 5. Нормальное функциональное состояние.

Задача № 6. Гиперфункция щитовидной железы.

Задача № 7. Парафолликулярные клетки стимулируют повышение содержания кальция в крови.

Задача № 8. Детский возраст.

Задача № 9. Клубочковая зона.

Задача № 10. Вырабатывают адреналин.

Тема 4. ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Задача № 1. Отсутствие мерцания ресничек против тока воздуха обуславливает проникновение пыли, наличие отмерших клеток эпителиальной выстилки, бактерий. Вызывает активацию макрофагов.

Задача № 2. На первом – малый бронх, на втором – респираторная бронхиола.

Задача № 3. Эластический каркас межалвеолярной перегородки.

Задача № 4. К нарушению развития легкого. Нарушается образование производных мезенхимы (соединительной, хрящевой, гладкой мышечной тканей).

Задача № 5. Нарушены функции реснитчатого эпителия и слизистых желез.

Задача № 6. Альвеолоциты I типа (респираторные), альвеолоциты II типа. В пластинчатых тельцах альвеолоцитов II типа находится сурфактант.

Задача № 7. К спадению альвеол, нарушению процессов газообмена.

Задача № 8. Малый бронх и терминальная бронхиола, содержат хорошо выраженную гладкую мускулатуру, и способны к длительному сокращению под воздействием эндо- и экзогенных факторов.

Задача № 9. Спазмом гладкой мускулатуры внутрилегочных бронхов.

Задача № 10. Крупный бронх и терминальная бронхиола.

Тема 5. НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Задача № 1. Не разовьются нейроны и глия периферической нервной системы.

Задача № 2. Будет нарушено рецепторное звено рефлекторных дуг.

Задача № 3. Значительные двигательные нарушения.

Задача № 4. Двигательные функции будут отсутствовать.

Задача № 5. Нарушится деятельность местных рефлекторных дуг.

Задача № 6. Нарушится система возбуждения в модуле.

Задача № 7. Пострадает парасимпатическая иннервация малого таза и толстого кишечника.

Задача № 8. Клетки Пуркинье перестанут получать возбуждающую информацию.

Задача № 9. В эпендимоцитах нарушены процессы выработки и поглощения ликвора.

Задача № 10. Нервная трубка не сформируется ввиду отсутствия стимулирующего влияния хорды.

Тема 6. ОРГАНЫ ЧУВСТВ

6.1. ОРГАН ЗРЕНИЯ

Задача № 1. Утверждение неправильно, так как сэнсоэпителиальные клетки, которые развиваются из «слухового пузырька» являются вторично чувствующими.

Задача № 2. Нарушена функция палочковых нейросенсорных клеток сетчатки, связанная с недостатком в организме витамина А, который необходим для синтеза родопсина.

Задача № 3. Восприятие цветного изображения.

Задача № 4. В первом случае – в темноте, во втором – при дневном освещении.

Задача № 5. Процесс регенерации возможен, за счет размножения эпителиоцитов базального слоя переднего эрителя роговицы.

Задача № 6. Этот факт свидетельствует об участии витамина А в формировании и функционировании нейросенсорных мембран.

Задача № 7. Первая – колбочковая, а вторая – палочковая нейросенсорная клетка. Родопсин находится во второй клетке.

Задача № 8. Эпителий, покрывающий цилиарное тело и отростки.

Задача № 9. Второй субъект.

Задача № 10. Хрусталиковых волокон.

6.2. ОРГАН СЛУХА И РАВНОВЕСИЯ

Задача № 1. Не разовьются структуры наружного и среднего уха.

Задача № 2. Будет нарушено звено механической передачи звуковых волн.

Задача № 3. Снизится чувствительность к высокочастотному спектру звуковых волн.

Задача № 4. Возникнет отсутствие чувствительности к звукам, глухота.

Задача № 5. Разобьется система передачи раздражения волосковых клеток кортиевого органа, глухота.

Задача № 6. Нарушится система механической передачи колебаний на структуры среднего и внутреннего уха.

Задача № 7. Станет невозможной пространственная ориентация.

Задача № 8. Пострадает восприятие линейных, угловых ускорений и вибрации.

Задача № 9. Нарушится восприятие слуховой информации.

Задача № 10. Прекратится процесс формирования эндолимфы.

6.3. ОРГАН ВКУСА. ОРГАН ОБОНЯНИЯ. КОЖА

Задача № 1. Возможно восстановление, но с возрастом может произойти замещение обонятельного эпителия на дыхательный.

Задача № 2. На уровне промежуточного звена – обонятельных луковиц.

Задача № 3. Вкусовые луковицы.

Задача № 4. Вкусовые эпителиальные клетки типа I – поддерживающие, секреторные.

Задача № 5. Вкусовая чувствительная эпителиальная клетка типа III.

Задача № 6. Тактильного (Мейснера).

Задача № 7. Пластинчатом тельце (Фатера-Пачини).

Задача № 8. Апокринная.

Задача № 9. Сальная.

Задача № 10. Стадия телогена.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Краткий атлас основных микропрепаратов

Тема 1. СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА



Рис. 1. Артериолы, капилляры, венулы: 1 – артериола, 2 – венула, 3 – капилляр. Тотальный препарат мягкой мозговой оболочки кошки. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$

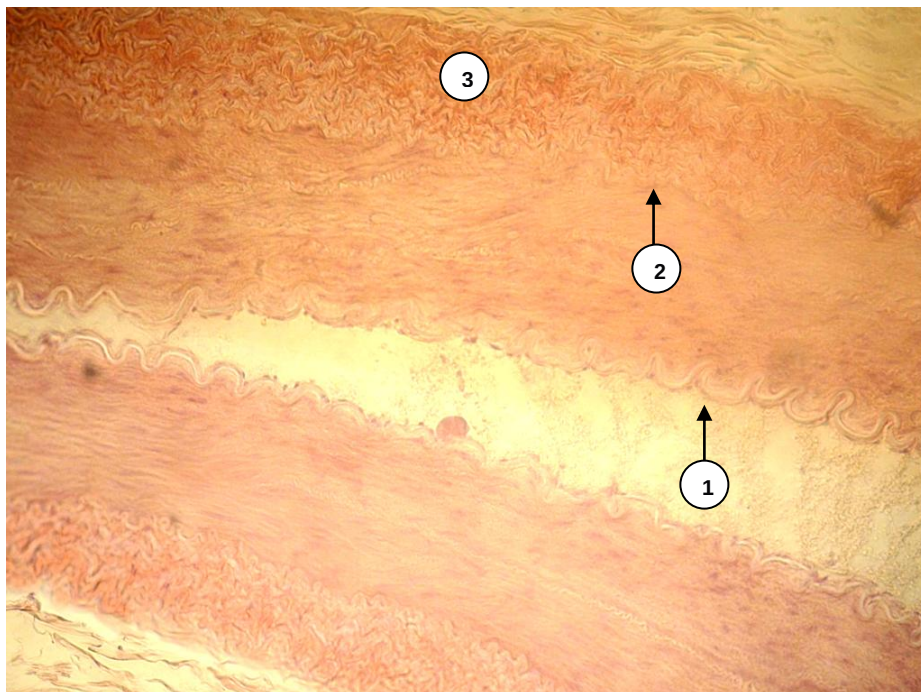


Рис. 2. Артерия мышечного типа: 1 – внутренняя оболочка с внутренней эластической мембраной, 2 – средняя оболочка с наружной эластической мембраной, 3 – наружная оболочка. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$



Рис. 3. Бедренная вена: 1 – внутренняя оболочка, 2 – средняя оболочка, 3 – наружная оболочка. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$

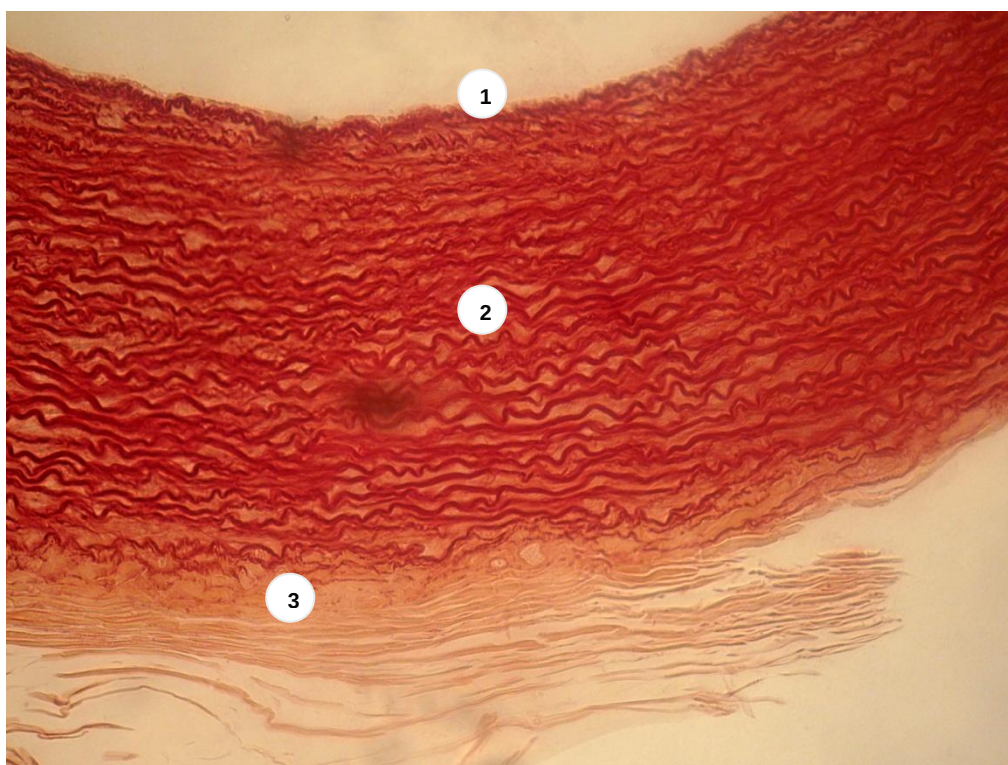


Рис. 4. Аорта (артерия эластического типа): 1 – внутренняя оболочка, 2 – средняя оболочка с фенестрированными эластическими мембранами, 3 – наружная оболочка. Окраска орсеином. Ув. $\times 400$

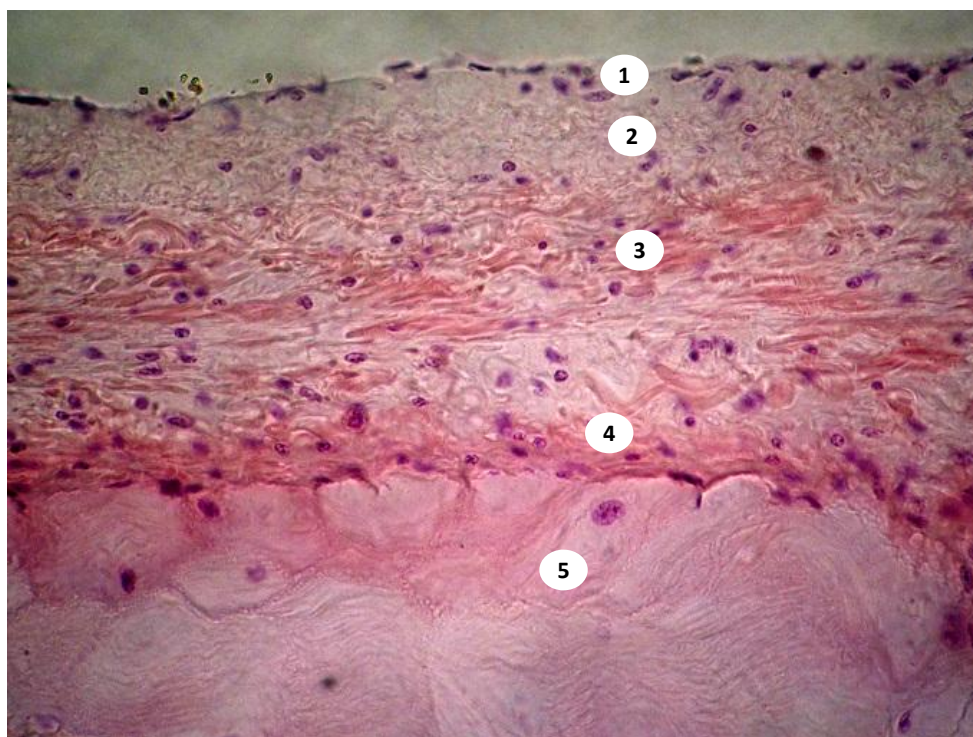


Рис. 5. Проводящие мышечные волокна Пуркинье: 1 – эндотелий эндокарда, 2 – субэндотелиальный слой, 3 – мышечно-эластический слой, 4 – субэндокардиальный слой, 5 – проводящий кардиомиоцит. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$

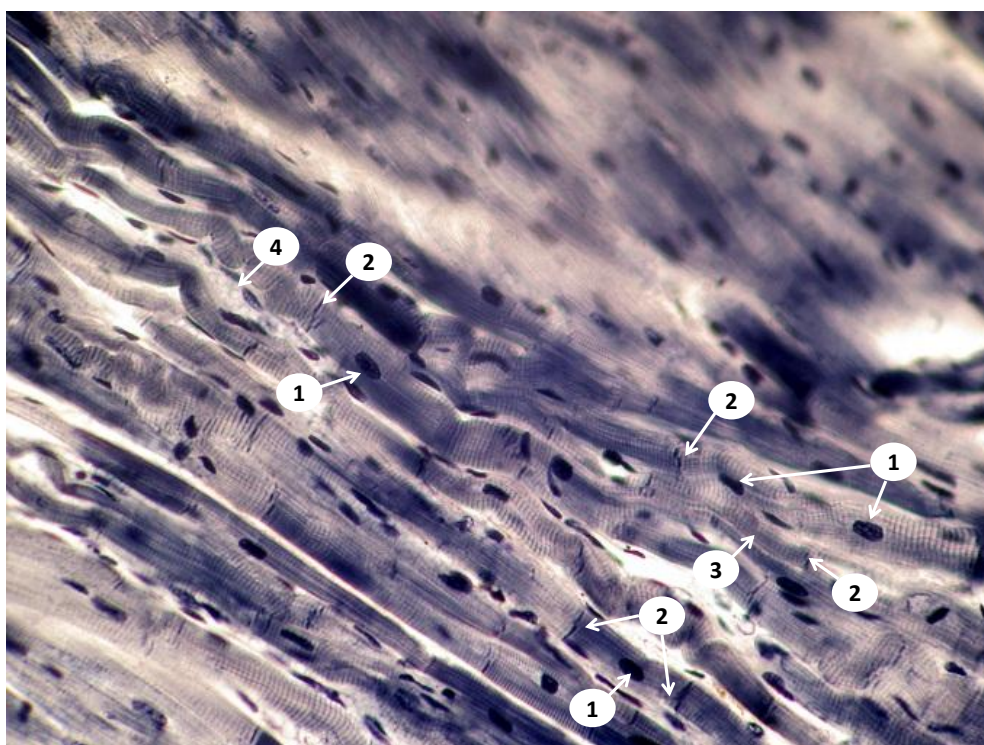


Рис. 6. Миокард: 1 – ядра кардиомиоцитов, 2 – вставочные диски, 3 – анастомоз, 4 – капилляр. Окраска железным гематоксилином. Ув. $\times 100$

Тема 2. ОРГАНЫ КРОВЕТВОРЕНИЯ И ИМУННОЙ ЗАЩИТЫ

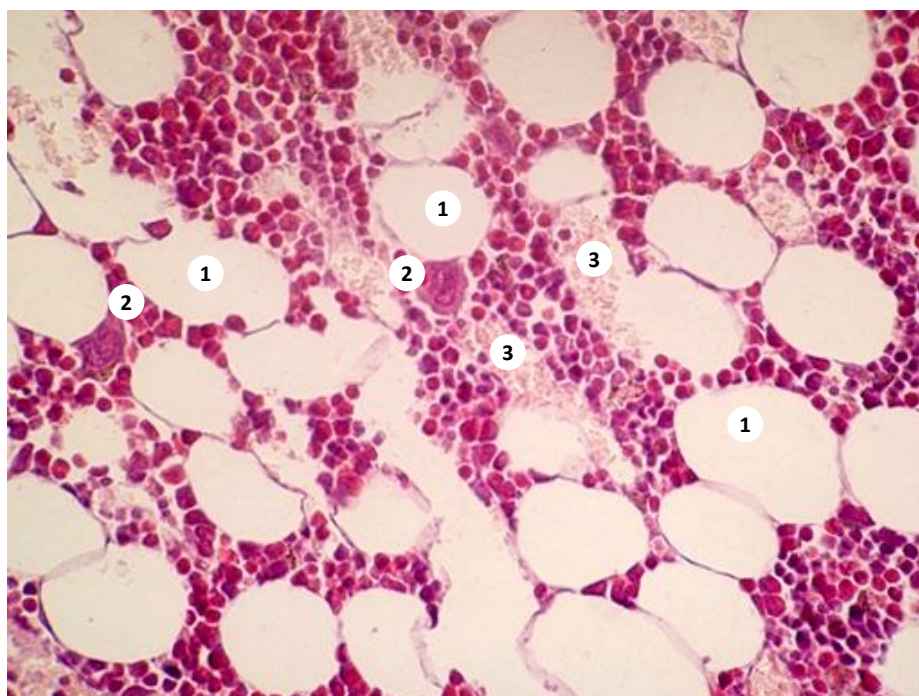


Рис. 7. Срез красного костного мозга: 1 – белые жировые клетки, 2 – мегакариocyты, 3 – синусоидные капилляры. Окраска азуром II и эозином. Ув. $\times 400$

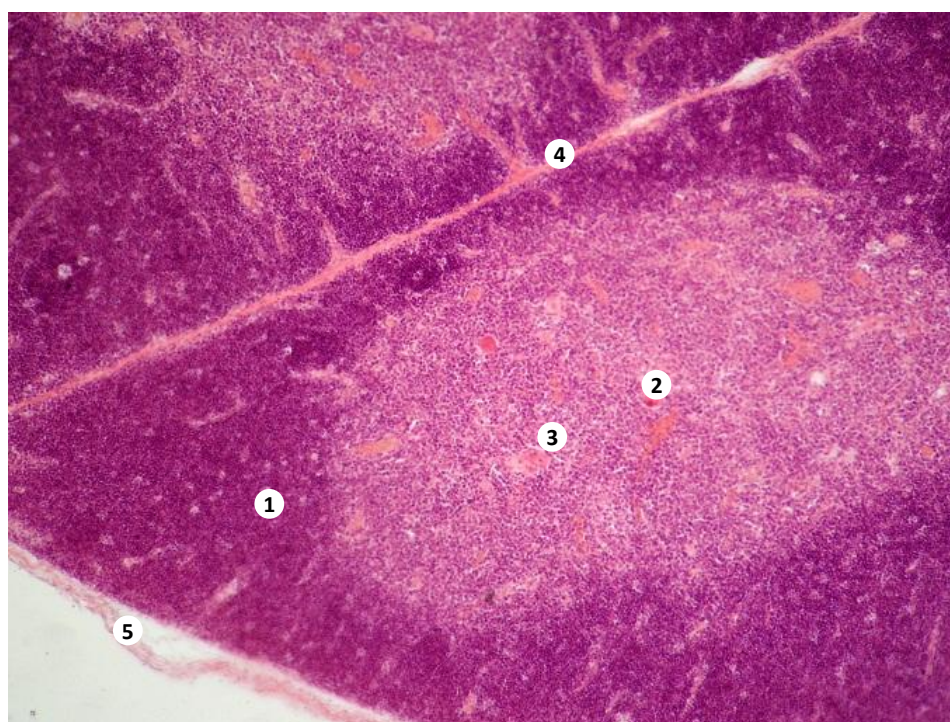


Рис. 8. Тимус: 1 – корковое вещество, 2 – мозговое вещество, 3 – тимусное тельце, 4 – междольковая соединительнотканная перегородка, 5 – капсула. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 100$

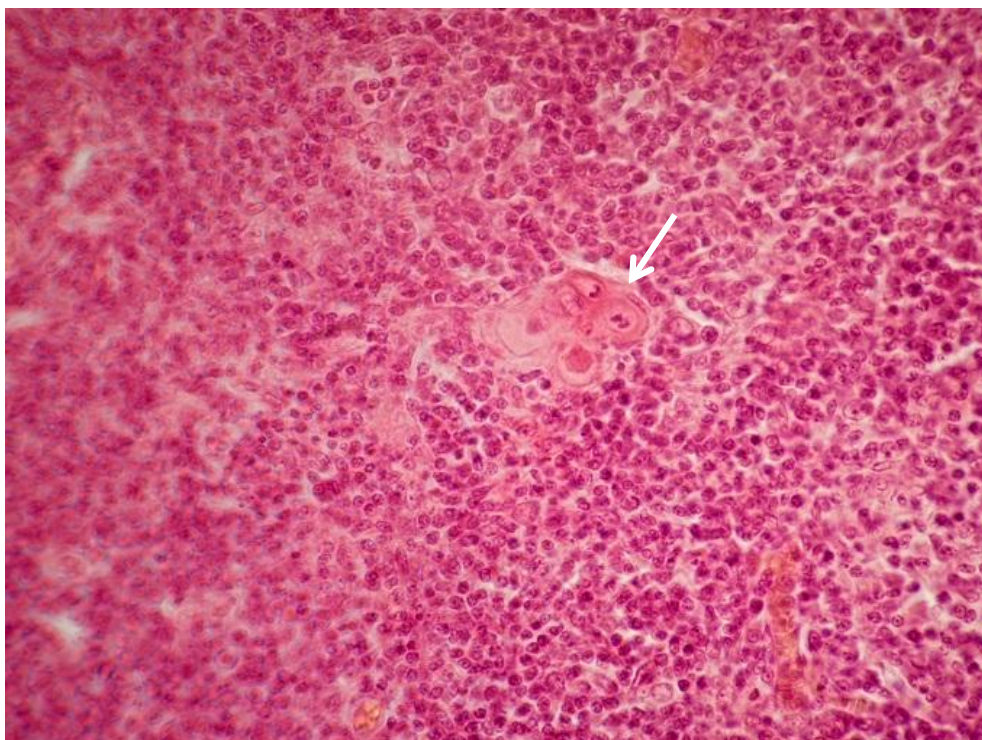


Рис. 9. Тимусное тельце Гассалья (указано стрелкой). Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$

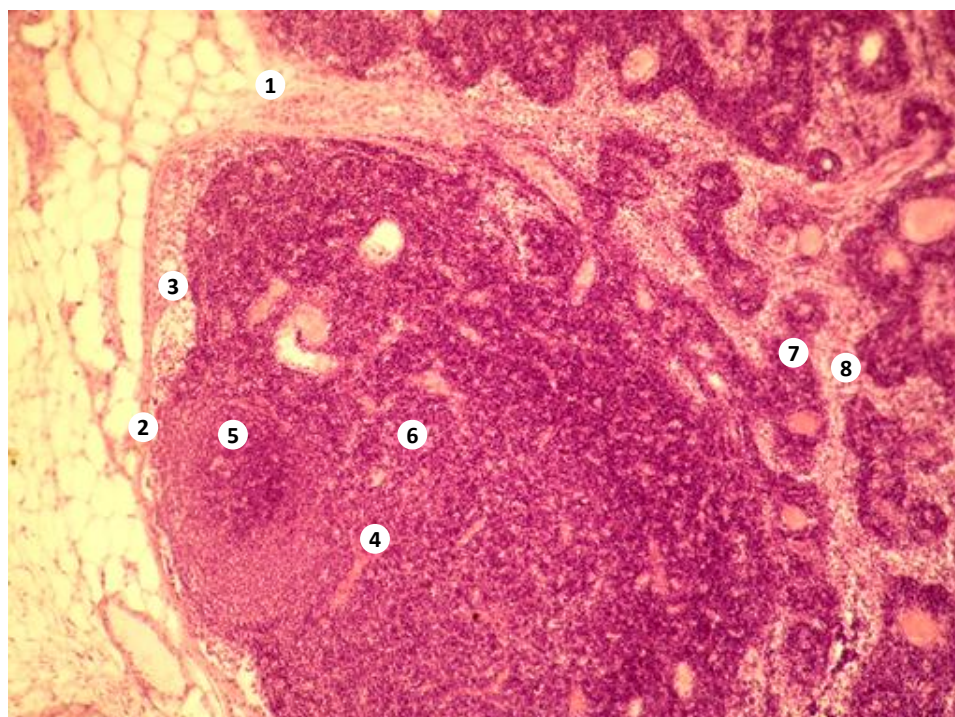


Рис. 10. Лимфатический узел: 1 – ворота, 2 – капсула, 3 – краевой синус, 4 – корковая трабекула, 5 – узелковая часть коры, 6 – паракортикальная область, 7 – мозговой тяж, 8 – мозговой лимфатический синус. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 100$

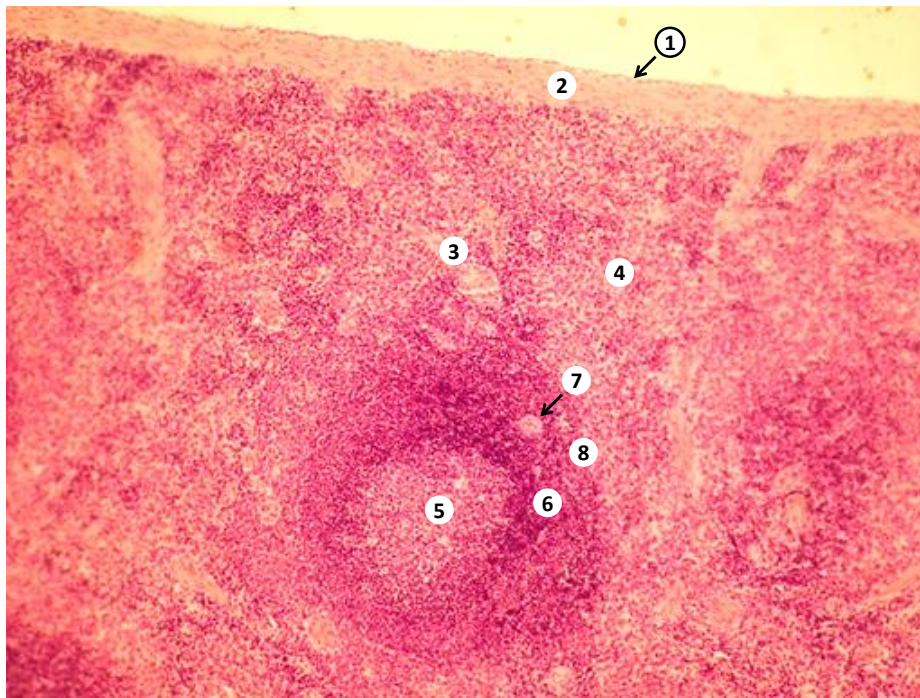


Рис. 10. Селезёнка: 1 – серозная оболочка, 2 – фиброзная оболочка (капсула), 3 – трабекула селезёнки, 4 – красная пульпа, 5 – белая пульпа (лимфоидный узелок), 6 – маргинальная зона белой пульпы, 7 – узелковая (центральная) артериола, 8 – периартериолярная лимфоидная ткань. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 100$

Тема 3. ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА

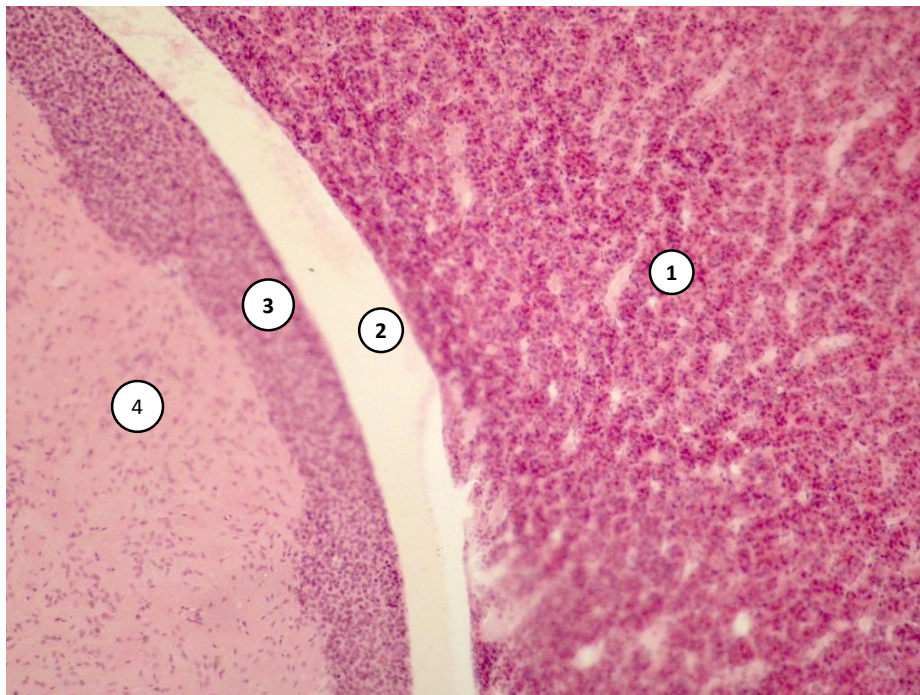


Рис. 11. Гипофиз кошки: 1 – передняя доля, 2 – щель, 3 – промежуточная часть, 4 – задняя доля. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 100$



Рис. 12. Щитовидная железа: 1 – фолликулы щитовидной железы, 2 – фиброзная капсула, 3 – околощитовидная железа. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 100$



Рис. 13. Щитовидная железа: 1 – коллоид, 2 – фолликулярные клетки, 3 – парафолликулярная клетка, 4 – интерфолликулярные тироциты, 5 – кровеносные сосуды. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$

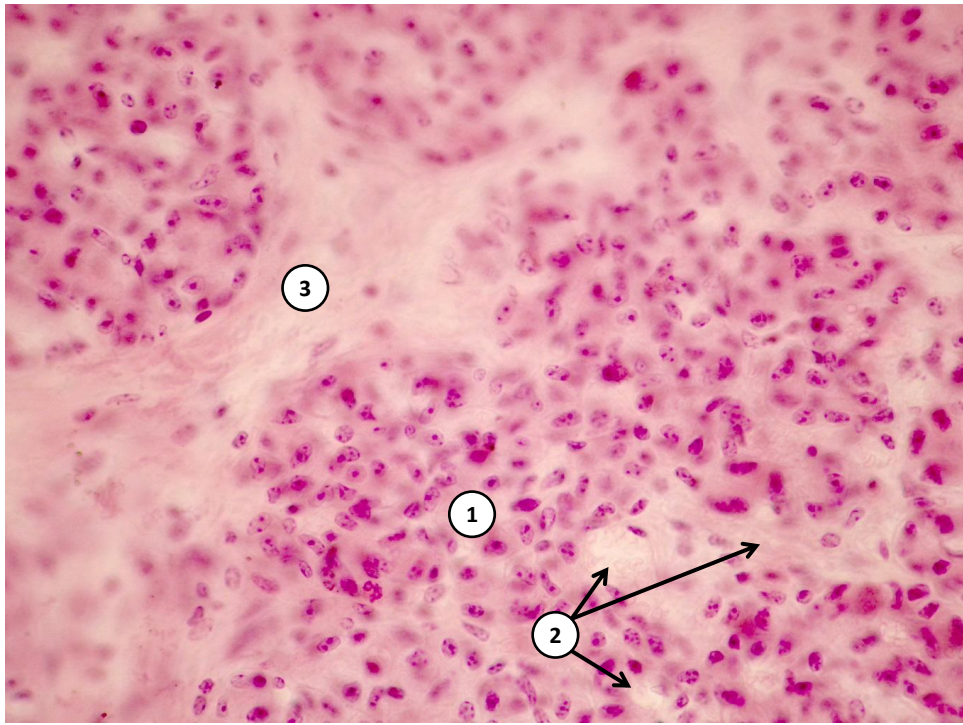


Рис. 14. Околощитовидная железа: 1 – паратироциты, 2 – капилляры, 3 – соединительнотканная перегородка. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$

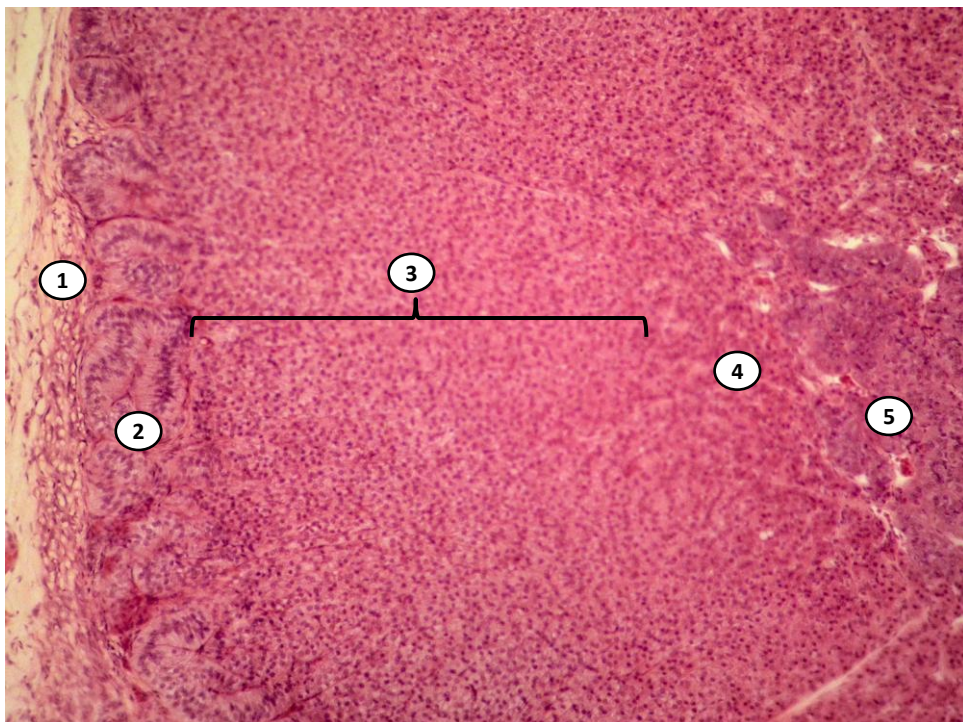


Рис. 15. Надпочечник: 1 – капсула, 2 – клубочковая зона, 3 – пучковая зона, 4 – сетчатая зона, 5 – мозговое. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 100$

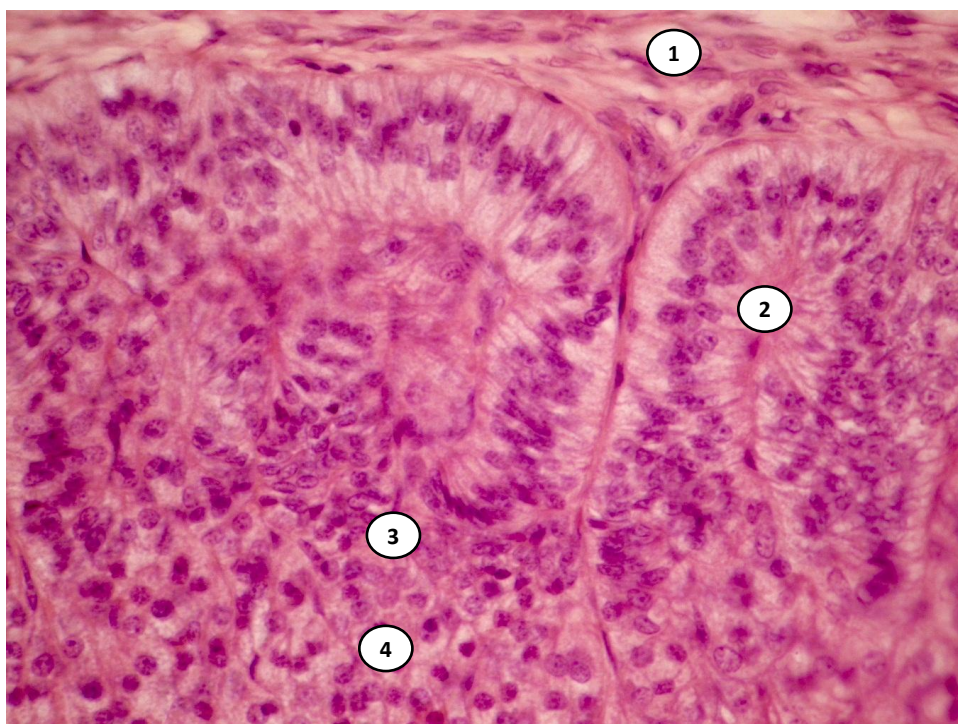


Рис. 16. Надпочечник собаки: 1 – капсула, 2 – клубочковая зона, 3 – наружная часть пучковой зоны, 4 – внутренняя часть пучковой зоны с губчатыми кортикостероцитами. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$

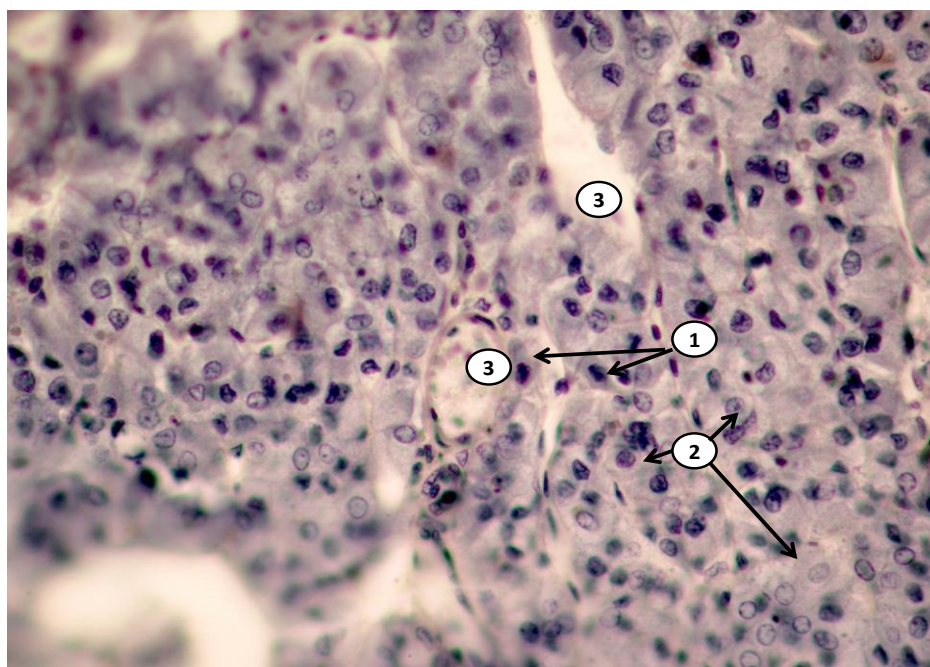


Рис. 17. Надпочечник: 1 – тёмные хромаффинные клетки (норадреналоциты), 2 – светлые хромаффинные клетки (адреналоциты), 3 – венулы. Окраска железным гематоксилином. Ув. $\times 400$

Тема 4. ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

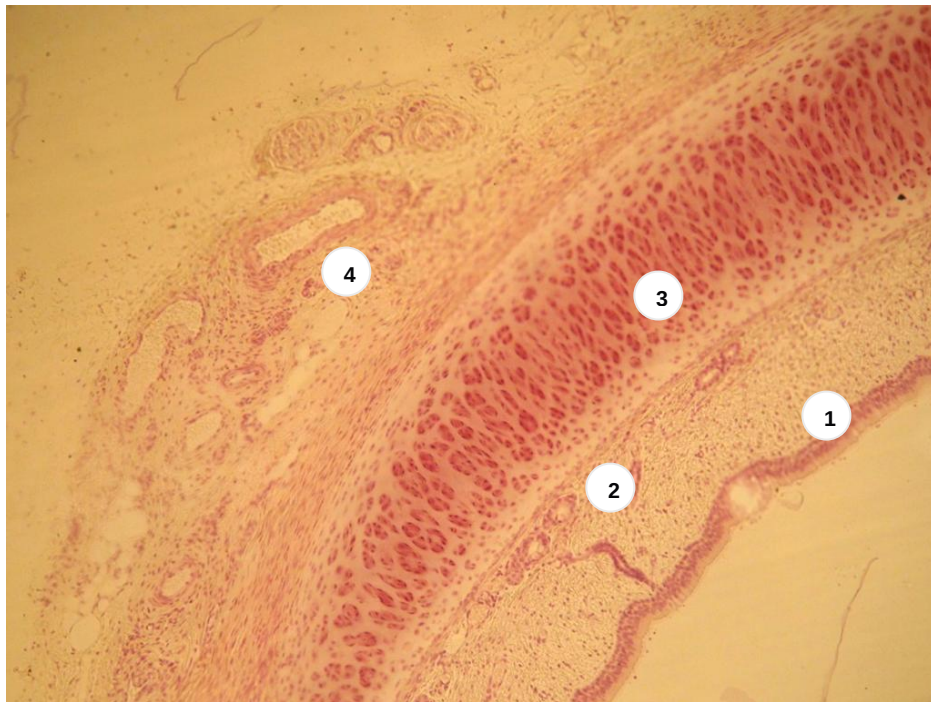


Рис. 18. Поперечный срез трахеи: 1 – респираторная слизистая оболочка, 2 – железы трахеи, 3 – волокнисто-мышечно-хрящевая оболочка, 4 – адвентициальная оболочка. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 100$

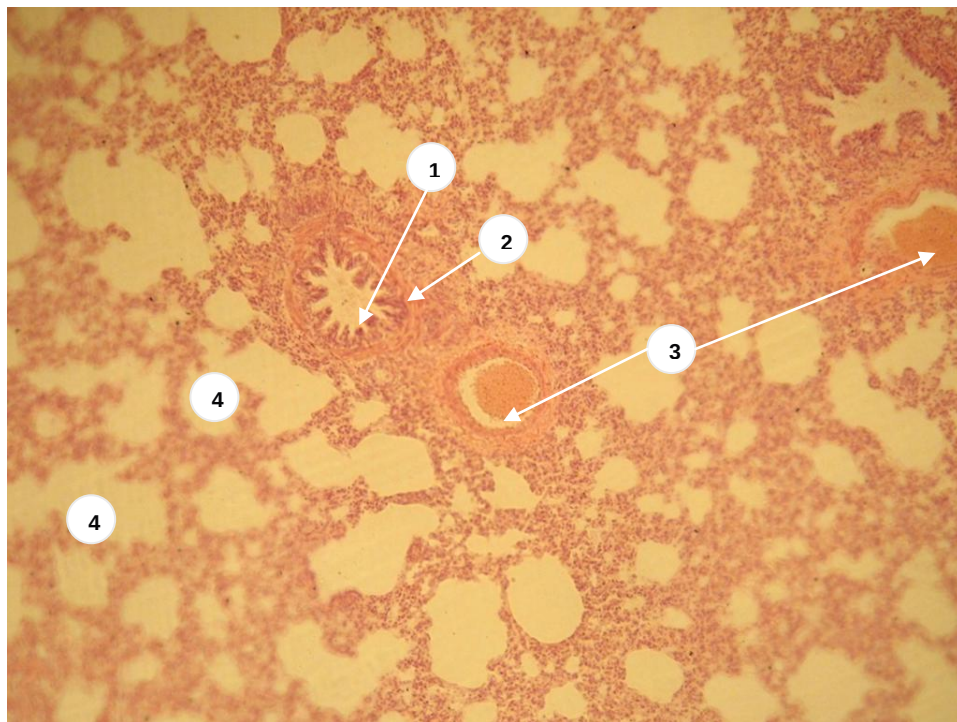


Рис. 19. Лёгкое: 1 – бронхиола, 2 – мышечная оболочка, 3 – артерия и вена, 4 – лёгочные ацинусы. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 100$

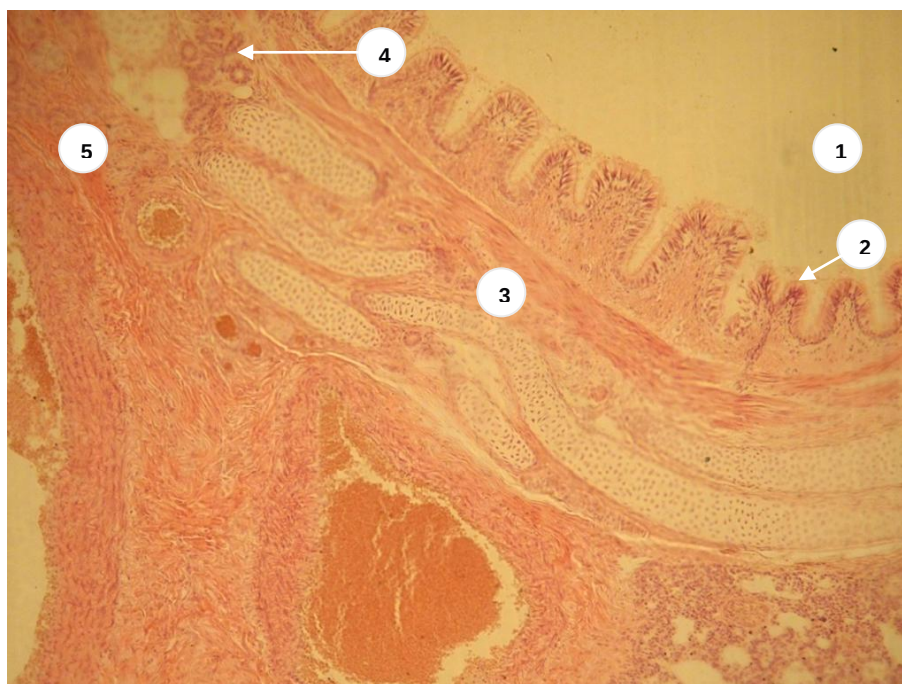


Рис. 20. Лёгкое: 1 – просвет бронха, 2 – многорядный столбчатый реснитчатый эпителий дыхательной слизистой оболочки, 3 – волокнисто-мышечно-хрящевая оболочка, 4 – бронхиальная железа, 5 – адвентиция. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 200$

Тема 5. НЕРВНАЯ СИСТЕМА

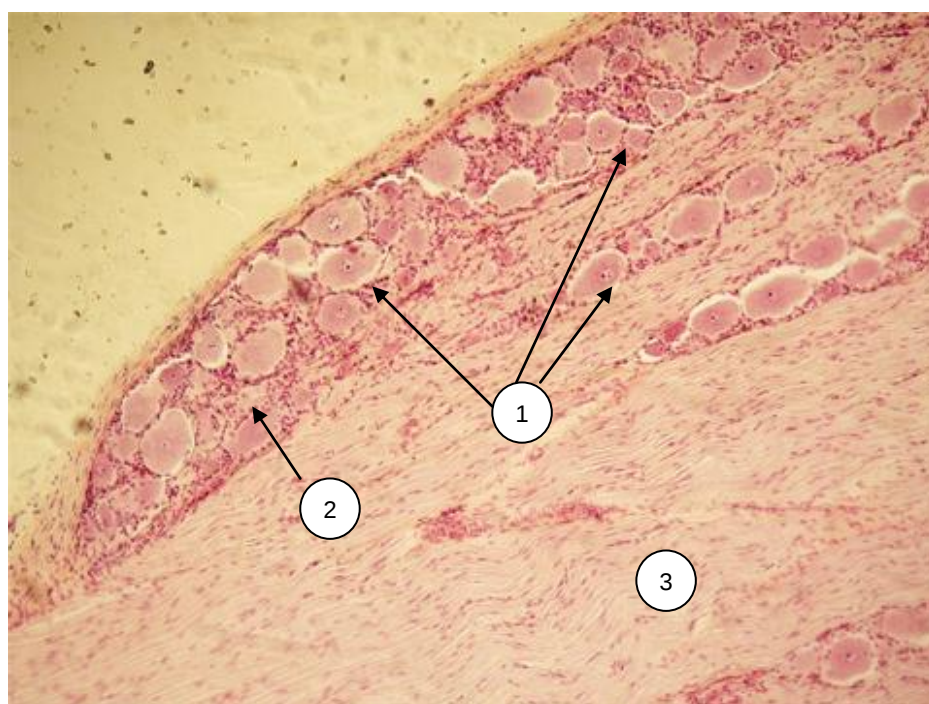


Рис. 21. Чувствительный узел собак: 1 – большой и малый псевдоуниполярные нейроны, 2 – сателлитные глиальные клетки, 3 – нервные волокна. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 100$

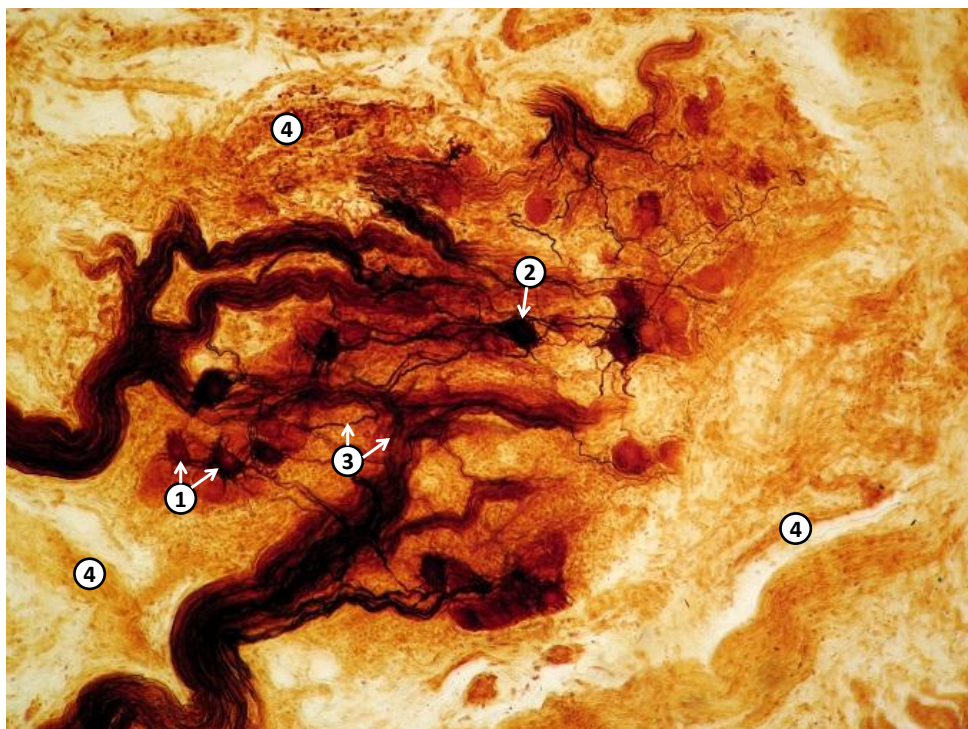


Рис. 22. Энтеральное ганглионарное сплетение: 1 – энтеральные нейроны межмышечного нервного сплетения 1 типа («долгоаксонные эфферентные»), 2 – энтеральный нейрон 2 типа («равноотростчатый чувствительный»), 3 – нервные волокна, 4 – соединительнотканная капсула. Импрегнация нитратом серебра. Ув. $\times 100$

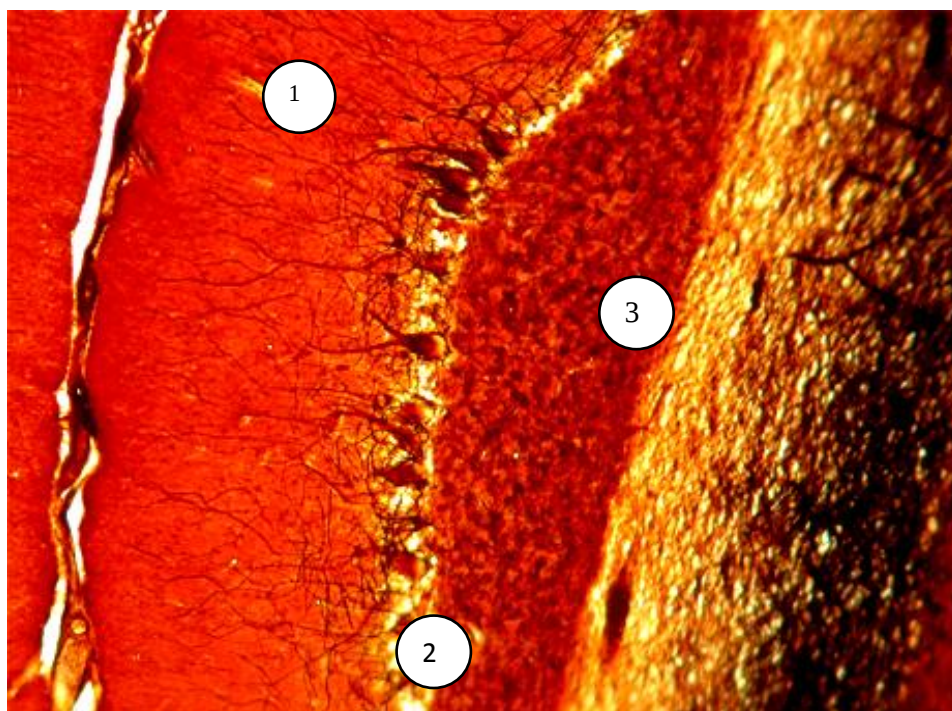


Рис. 23. Мозжечок собаки: 1 – молекулярный слой, 2 – слой клеток Пуркинье, 3 – зернистый слой. Импрегнация нитратом серебра. Ув. $\times 200$

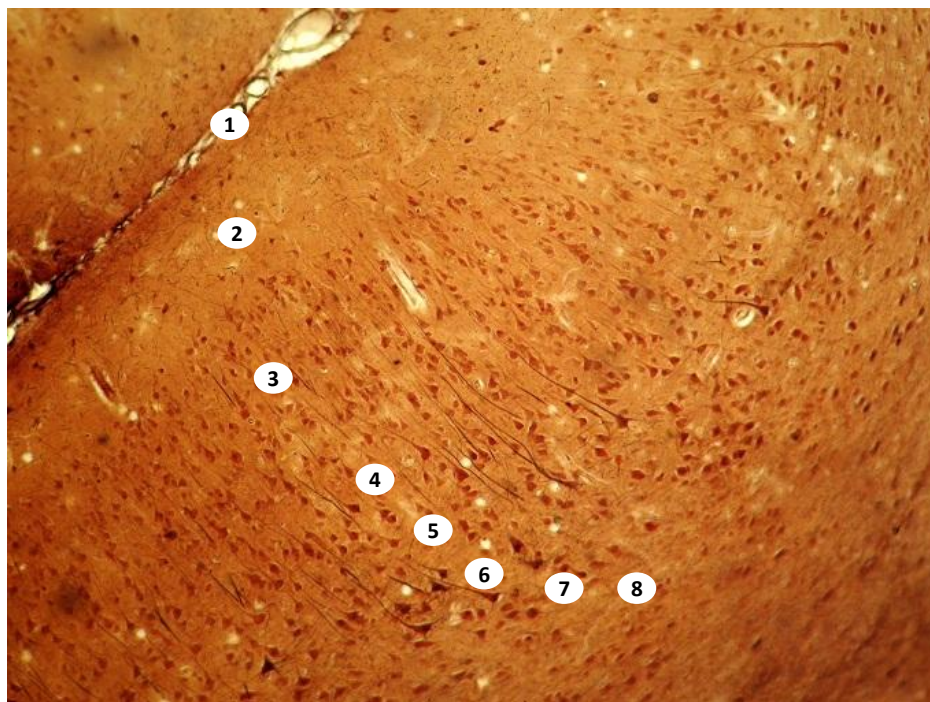


Рис. 24. Кора большого мозга: 1 – борозда с мозговыми оболочками, 2 – молекулярная пластинка (I), 3 – наружная зернистая пластинка (II), 4 – наружная пирамидная пластинка (III), 5 – внутренняя зернистая пластинка (IV), 6 – внутренняя пирамидная пластинка (V), 7 – мультиформная пластинка (VI), 8 – белое вещество. Импрегнация нитратом серебра. Ув. $\times 100$

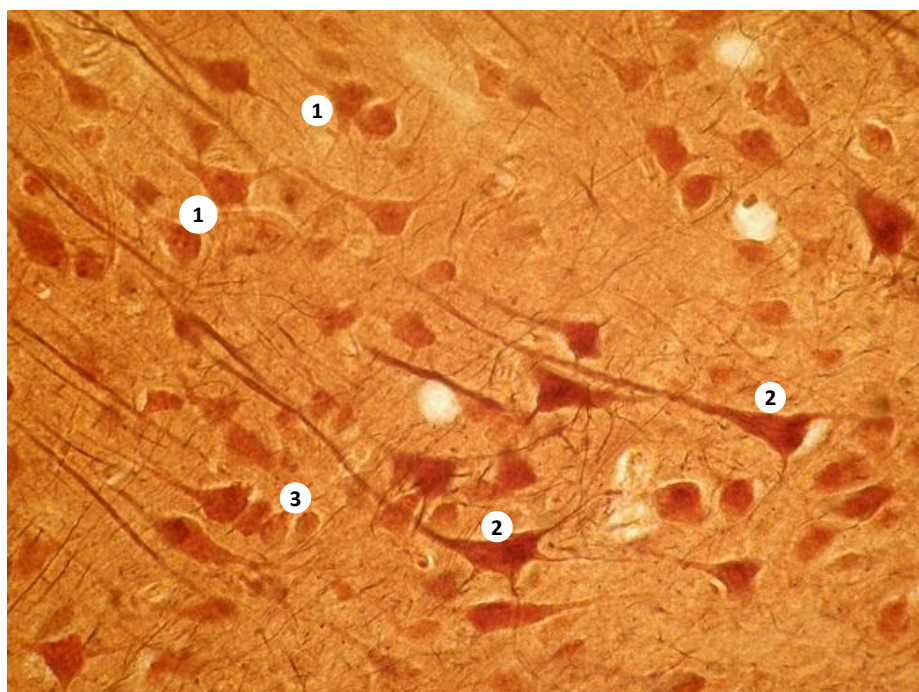


Рис. 25. Кора большого мозга («агранулярный» тип): 1 – промежуточные пирамидные нейроны пластинки III, 2 – большие пирамидные нейроны пластинки V, 3 – непиримидные нейроны пластинки IV. Импрегнация нитратом серебра. Ув. $\times 200$

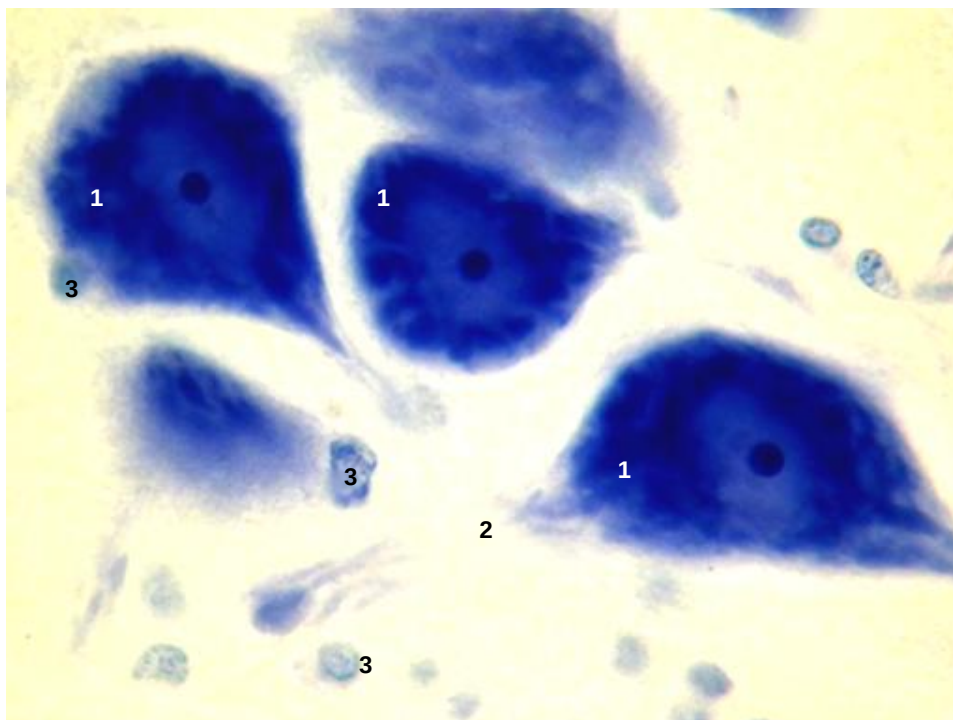


Рис. 26. Хроматофильное вещество («тигроид») в нервных клетках спинного мозга: 1 – перикарионы нейронов, 2 – аксон, 3 – глиоциты. Окраска толуидиновым синим по методу Ниссля. Ув. $\times 1000$

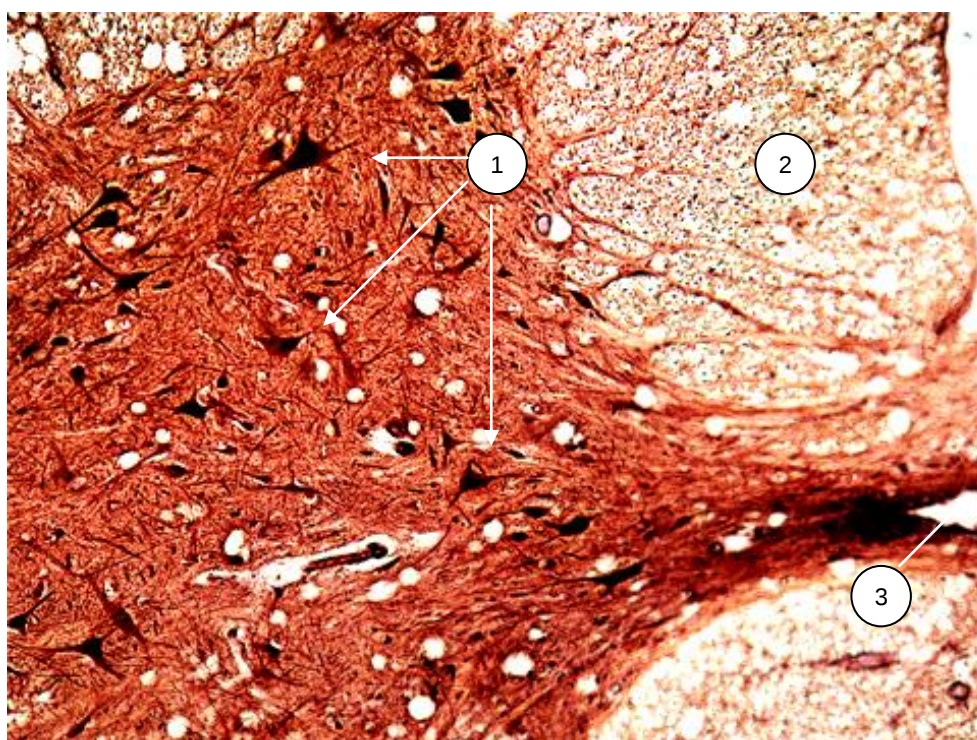


Рис. 27. Спинной мозг собаки: 1 – нейроны переднего рога (мотонейроны), 2 – белое вещество, 3 – центральный канал спинного мозга. Импрегнация нитратом серебра. Ув. $\times 100$

Тема 6. ОРГАНЫ ЧУВСТВ

6.1. ОРГАН ЗРЕНИЯ

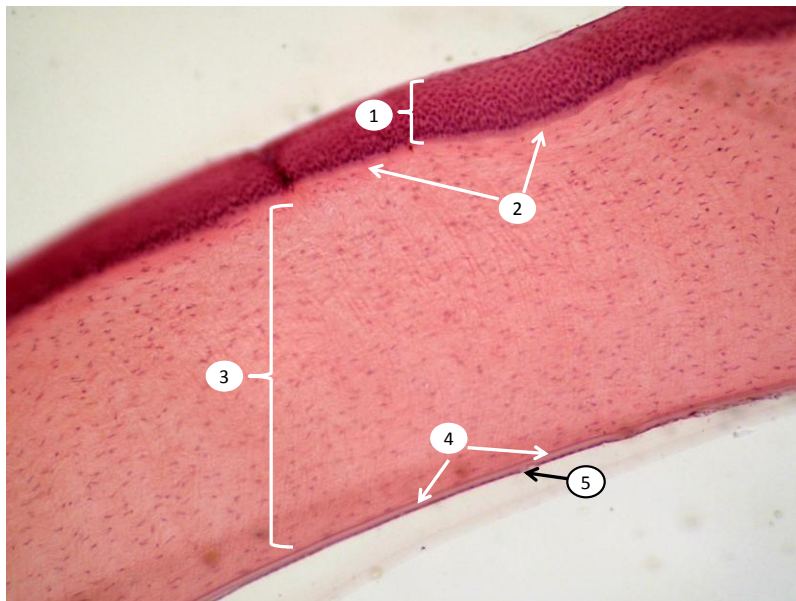


Рис. 28. Роговица: 1 – передний эпителий, 2 – передняя пограничная пластинка, 3 – собственное вещество, 4 – задняя пограничная пластинка, 5 – задний эпителий. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 100$

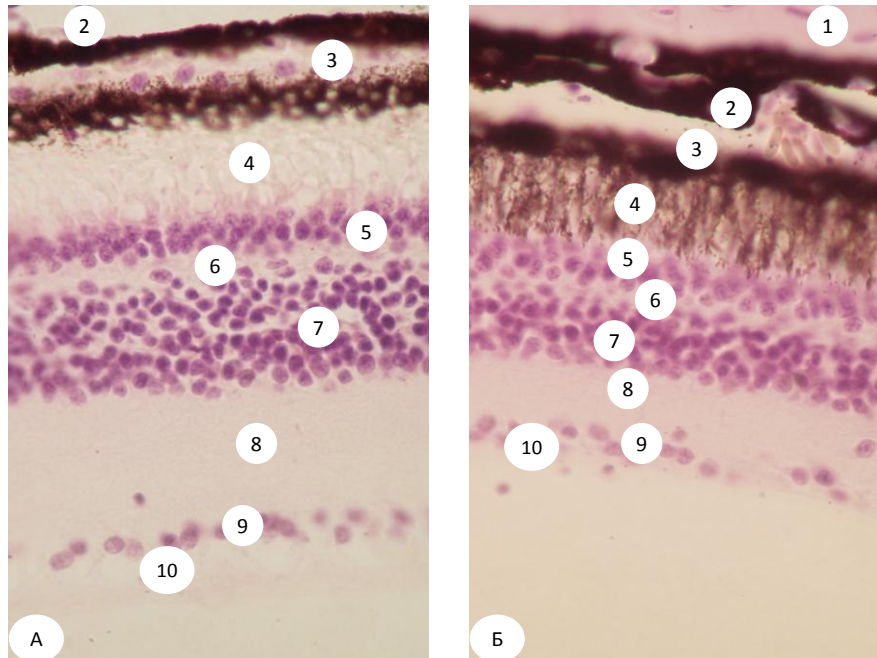


Рис. 29. Задняя стенка глаза. Сетчатка в темноте (А) и на свету (Б): 1 – склера, 2 – хороида, 3 – пигментный слой, 4 – слой палочек и колбочек, 5 – наружный ядерный слой, 6 – наружный сетчатый слой, 7 – внутренний ядерный слой, 8 – внутренний сетчатый слой, 9 – ганглиозный слой, 10 – слой нервных волокон. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$

6.2. ОРГАН СЛУХА И РАВНОВЕСИЯ

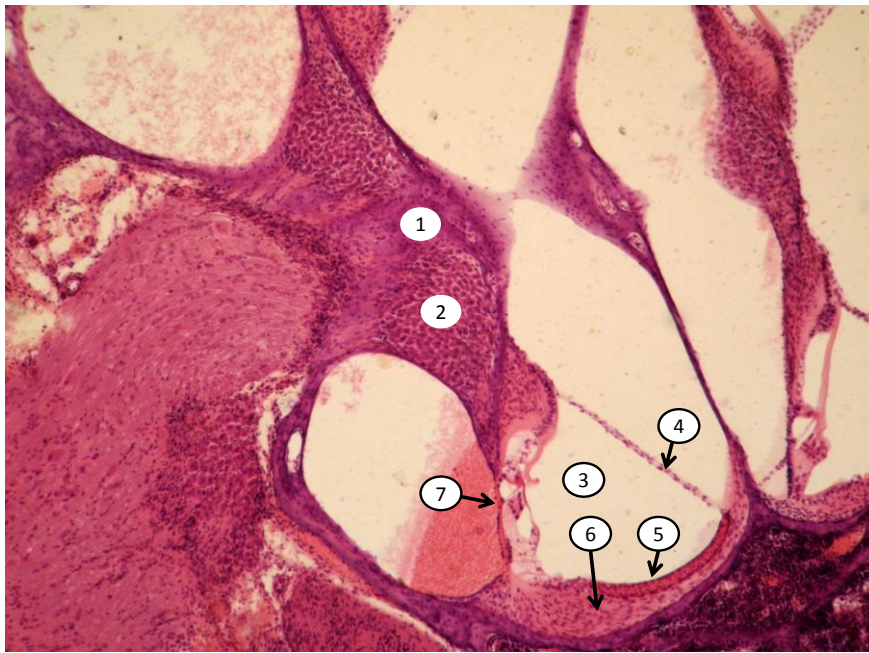


Рис. 30. Улитковый лабиринт: 1 – стержень улитки, 2 – спиральный ганглий, 3 – эндолимфатическое пространство, 4 – вестибулярная мембрана, 5 – сосудистая полоска, 6 – спиральная связка, 7 – спиральная мембрана. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 100$

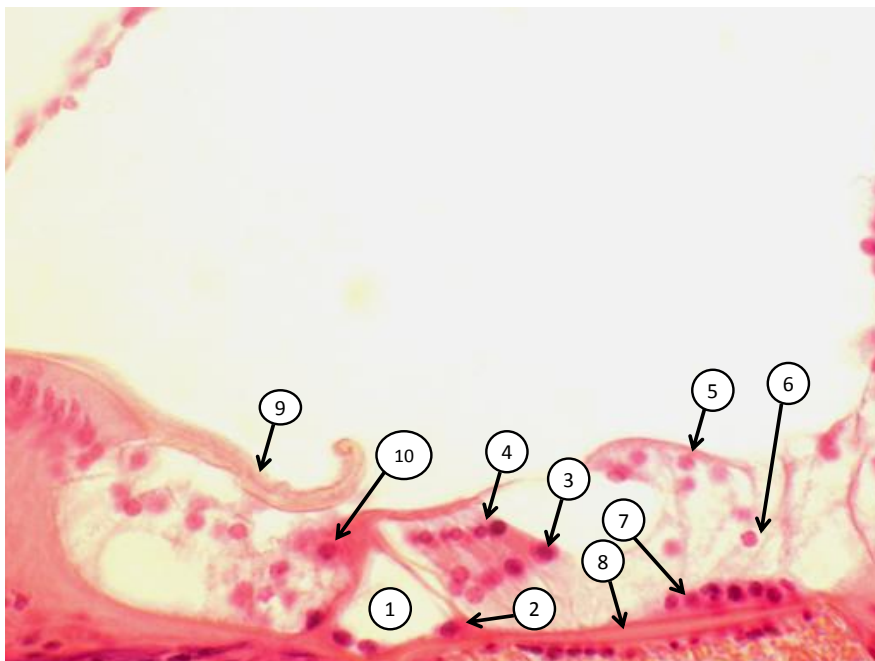


Рис. 31. Спиральный («кортиев») орган: 1 – туннель, 2 – наружные клетки-столбы, 3 – фаланговая, 4 – волосковая, 5 – пограничная столбчатая, 6 – поддерживающая кубическая, 7 – базальная железистая клетка, 8 – базиллярная мембрана, 9 – покровная, 10 – внутренняя волосковая клетка (кохлеоцит). Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$

6.3 ОРГАН ОБОНЯНИЯ. ОРГАН ОСЯЗАНИЯ. КОЖА

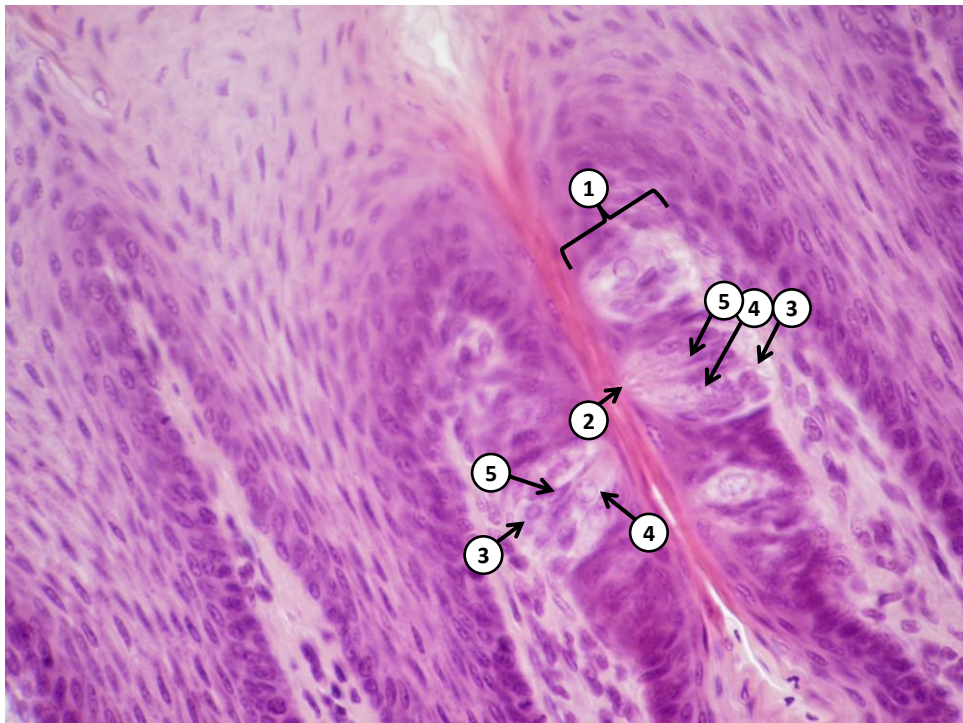


Рис. 32. Листовидные сосочки языка: 1 – вкусовая почка, 2 – вкусовая пора, 3 – базальная эпителиальная клетка, 4 – вкусовая 5 – поддерживающая. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$

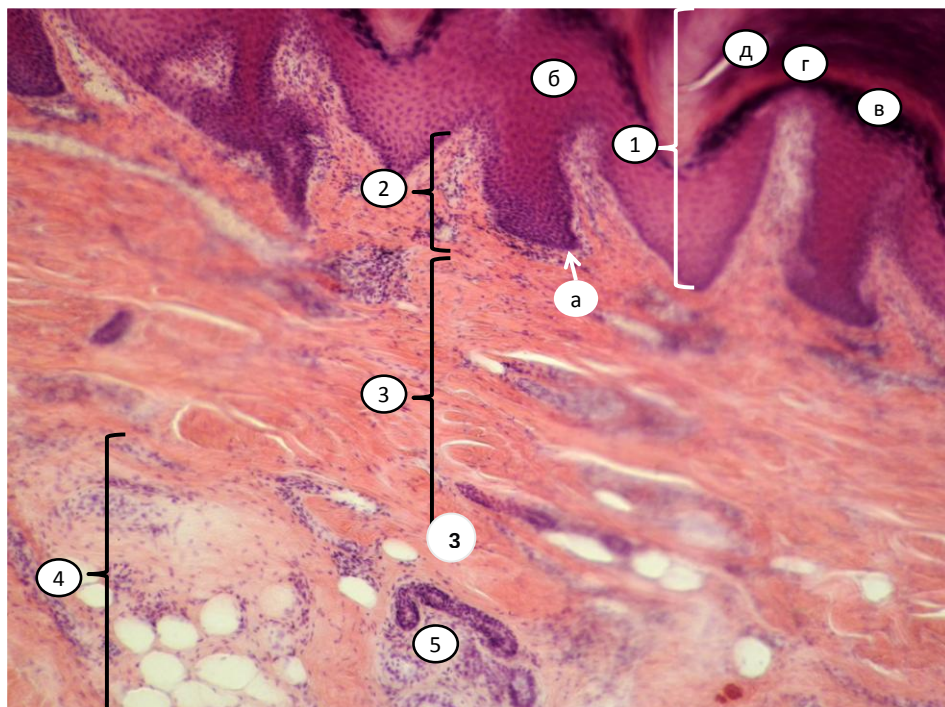


Рис. 33. Кожа пальца человека: 1 – эпидермис (а – базальный слой, б – шиповатый, в – зернистый, г – блестящий, д – роговой), 2 – сосочковый слой дермы, 3 – сетчатый слой дермы, 4 – гиподермис, 5 – потовая. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 100$

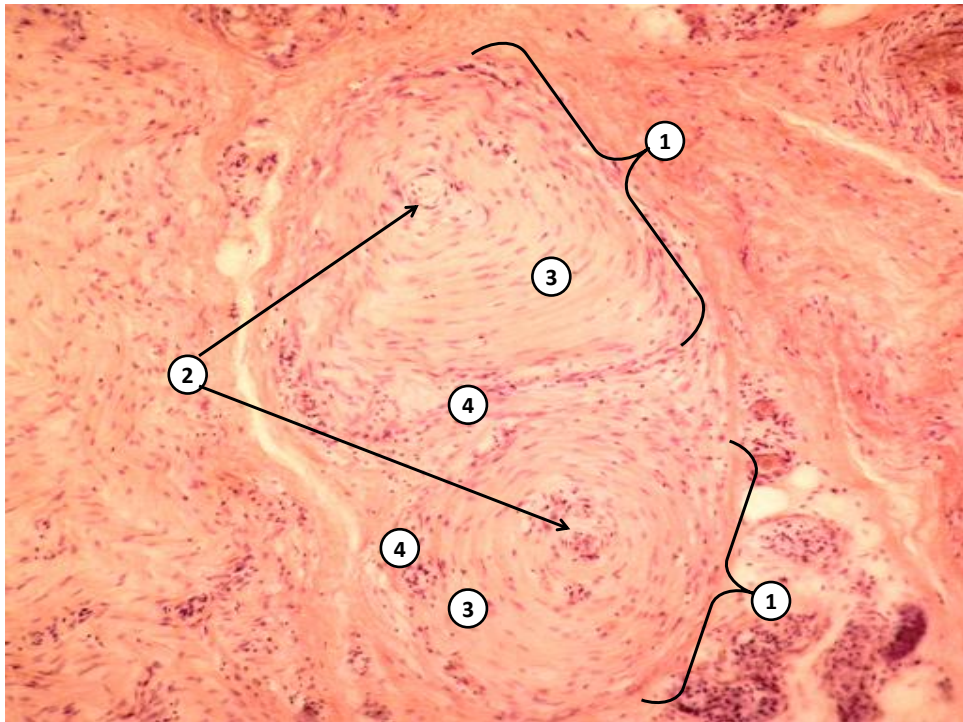


Рис. 34. Кожа пальца человека: 1 – пластинчатые тельца, 2 – срединный радиальный шип и нейролеммоциты внутренней колбы, 3 – нейролеммоциты наружной колбы, 4 – фиброзная капсула. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$

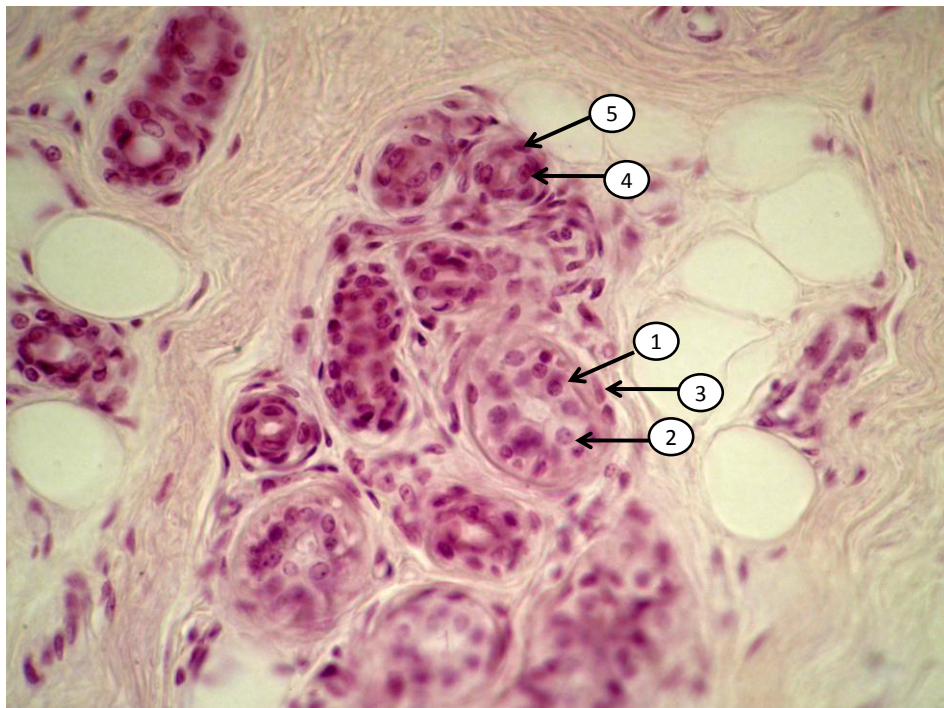


Рис. 35. Кожа пальца человека: 1 – тёмная железистая клетка извитой секреторной трубки, 2 – светлая, 3 – веретеновидный миоэпителиоцит, 4 – поверхностная клетка выводного протока, 5 – периферическая клетка. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$

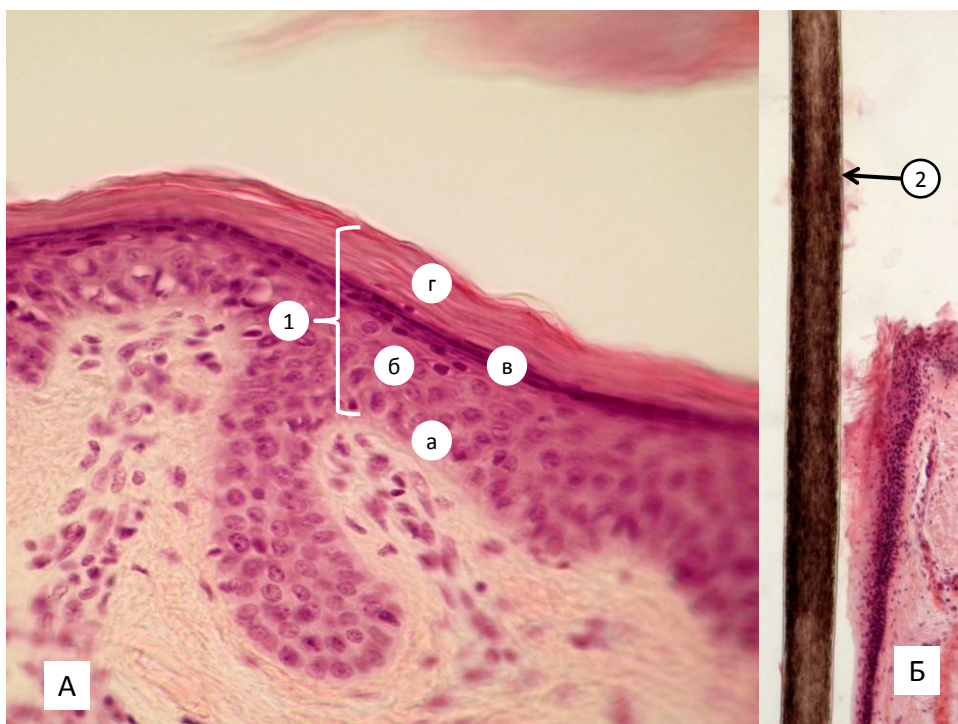


Рис. 36. Кожа с волосом: 1 – эпидермис (а – базальный слой, б – шиповатый, в – зернистый, г – роговой), 2 – стержень волоса кожи черепа. Окраска гематоксилином и эозином. Ув.: А – $\times 400$, Б – $\times 100$

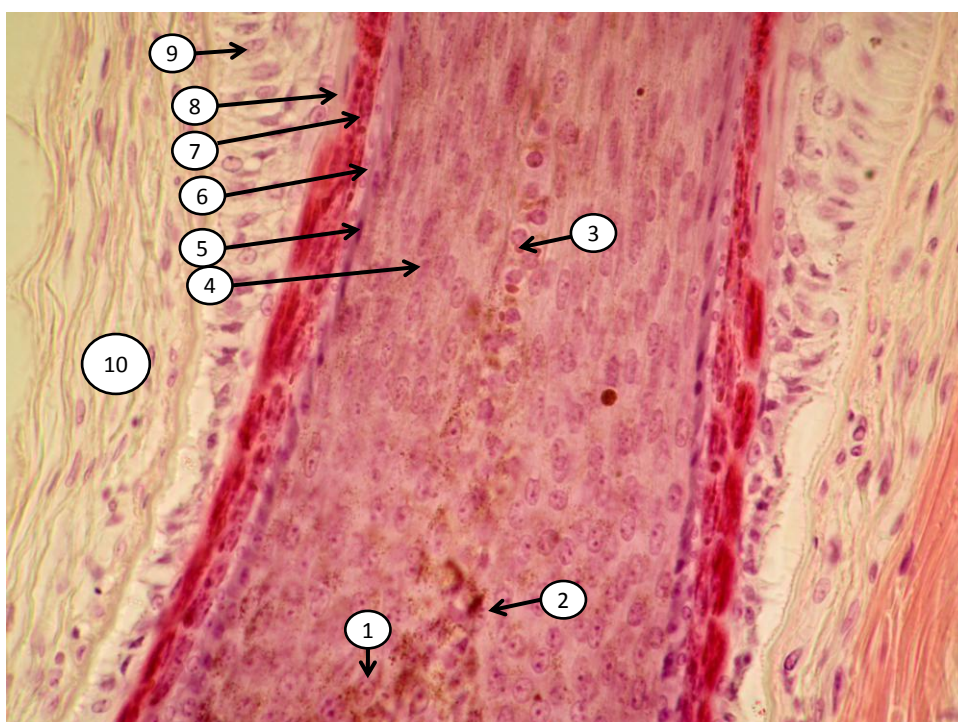


Рис. 37. Кожа с волосом: 1 – матрикс, 2 – меланоцит, 3 – мозговое вещество, 4 – корковое вещество, 5 – кутикулярный эпителиоцит, 6 – кутикула влагалища матрикса, 7 – внутренний слой влагалища матрикса, 8 – наружный, 9 – наружное корневое эпителиальное влагалище, 10 – дермальное корневое влагалище. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$

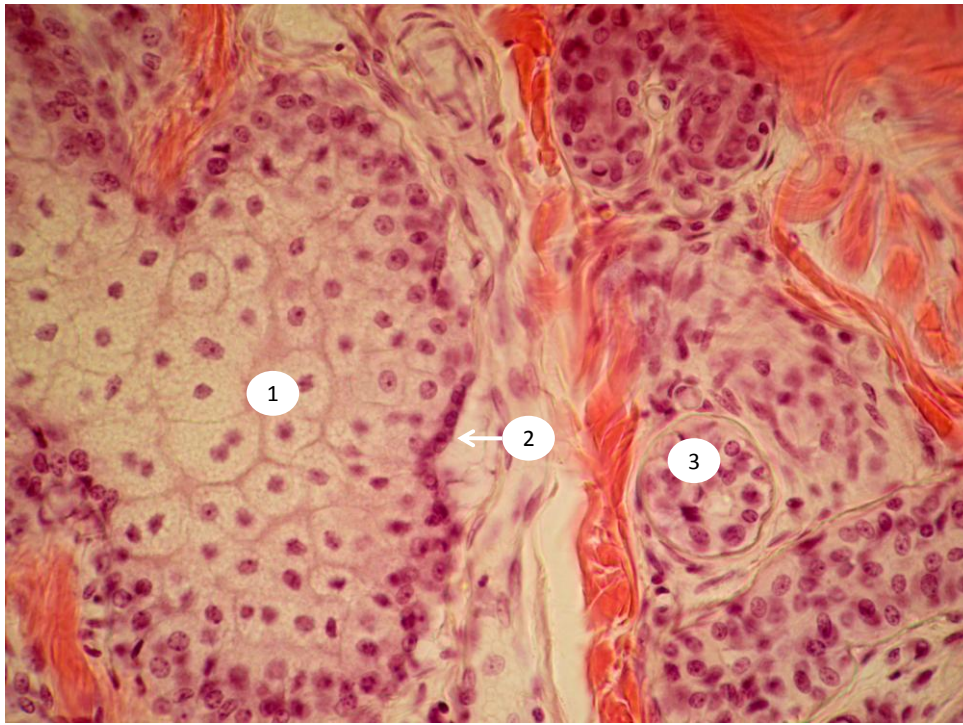


Рис. 38. Кожа человека с волосом: 1 – вакуолизированные дегенерирующие клетки ацинуса голокринной сальной железы, 2 – периферические базальные клетки, 3 – мерокринная потовая железа. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Основная

1. Гистология [Текст]: учебник / Ю.И. Афанасьев [и др.]; ред.: Ю.И. Афанасьев, Н.А. Юрина. – 5-е изд., перераб. и доп. – М.: Медицина, 2001. – 744 с.
2. Кузнецов, С.Л. Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии [Текст]: учебное пособие для студентов медицинских вузов / С.Л. Кузнецов, Н.Н. Мушкамбаров, В.Л. Горячкина. – 2-е изд., перераб. и доп. – М.: МИА, 2006. – 376 с.

Дополнительная

1. Атлас микроскопического и ультрамикроскопического строения клеток, тканей и органов [Текст]: учебное пособие для студентов медицинских вузов / В.Г. Елисеев [и др.]. – 5-е изд., перераб. и доп. – М.: Медицина, 2004. – 448 с.
2. Гистология, цитология и эмбриология [Текст]: учебник / Ю.И. Афанасьев [и др.]; ред.: Ю.И. Афанасьев, С.Л. Кузнецов, Н.А. Юрина. – 6-е изд. Перераб. и доп. – М.: Медицина, 2006. – 768 с.
3. Улумбеков, Э.Г. Гистология, эмбриология, цитология [Текст]: учебник для медицинских вузов / ред. Э.Г. Улумбеков, Ю.А. Челышев. – 3-е изд., перераб. и доп. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2007. – 408 с.
4. Гистология. Атлас для практических занятий [Текст]: учебное пособие для студентов медицинских вузов / Н.В. Бойчук, Р.Р. Исламов, С.Л. Кузнецов, Ю.А. Челышев. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2008. – 160 с.
5. Гистология. Комплексные тесты: ответы и пояснения [Текст]: учебное пособие для студентов медицинских вузов / ред.: С.Л. Кузнецов [и др.]. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2007. – 288 с.
6. Кузнецов, С.Л. Лекции по гистологии, цитологии и эмбриологии [Текст]: учебное пособие для студентов медицинских вузов / С.Л. Кузнецов, М.К. Пугачёв. – М.: Медицинское информационное агентство, 2004. – 432 с.
7. Тестовые задания по гистологии, цитологии и эмбриологии [Текст]: учебное пособие / Сибирский медицинский университет (Томск); сост. С.В. Логвинов, А.В. Герасимов. – Томск: Изд-во СибГМУ, 2000. – 141 с.

СОДЕРЖАНИЕ

Тема 1. СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА (А.В. Потапов)	3
Тема 2. ОРГАНЫ КРОВЕТВОРЕНИЯ И ИММУННОЙ ЗАЩИТЫ (В.П. Костюченко)	31
Тема 3. ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА (А.В. Герасимов)	50
Тема 4. ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА (А.В. Потапов)	77
Тема 5. НЕРВНАЯ СИСТЕМА (А.В. Солонский)	95
Тема 6. ОРГАНЫ ЧУВСТВ	128
6.1. Орган зрения (А.В. Потапов)	128
6.2. Орган слуха и равновесия (А.В. Солонский)	153
6.3. Орган обоняния. Орган вкуса. Кожа. (А.В. Герасимов)	169
Ответы на тестовые задания	191
Ответы на ситуационные задачи	191
Приложение. Краткий атлас основных микропрепаратов	197
Рекомендуемая литература	218

Учебное издание

Лилия Рамильевна Мустафина,
Александр Владимирович Герасимов,
Алексей Валерьевич Потапов,
Анатолий Владимирович Солонский,
Витта Петровна Костюченко,
Елена Юрьевна Варакута,
Сергей Валентинович Логвинов

ЧАСТНЫЙ КУРС ГИСТОЛОГИИ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

В 2-х частях. Часть 1

Под редакцией профессора С.В. Логвинова

Редактор А.Ю. Коломийцев
Технический редактор О.В. Коломийцева
Обложка Л.Р. Мустафина

Издательство СибГМУ
634050, г. Томск, пр. Ленина, 107
Тел. 8(382-2) 51-41-53
E-mail: otd.redaktor@ssmu.ru

Подписано в печать 10.10.2020 г.
Формат 60x84 ¹/₁₆. Бумага офсетная.
Печать цифровая. Гарнитура «Times». Печ. лист 13,8. Авт. лист. 7,8.
Тираж 150 экз. Заказ № 30

Отпечатано в Издательстве СибГМУ
634050, Томск, ул. Московский тракт, 2
E-mail: lab.poligrafii@ssmu.ru