

**С.Л. КУЗНЕЦОВ
Н.Н. МУШКАМБАРОВ**

**ГИСТОЛОГИЯ,
ЦИТОЛОГИЯ
И ЭМБРИОЛОГИЯ**

КРАТКИЙ КУРС

**МЕДИЦИНСКОЕ
ИНФОРМАЦИОННОЕ
АГЕНТСТВО**

Москва

УДК 611.013+611.018

ББК 28.70

К 89

Авторы:

Кузнецов С.Л., д-р мед. наук, профессор, член-корр. РАМН, зав кафедрой гистологии, цитологии и эмбриологии Первого МГМУ им. И.М. Сеченова;

Мушкамбаров Н.Н., д-р биол. наук, профессор кафедры гистологии, цитологии и эмбриологии Первого МГМУ им. И.М. Сеченова.

Кузнецов С.Л.

К 89 Гистология, цитология и эмбриология: краткий курс / С.Л. Кузнецов, Н.Н. Мушкамбаров. – М.: ООО «Издательство «Медицинское информационное агентство»», 201...

ISBN 978-5-9986-0084-5

Данное пособие представляет собой краткое изложение одноимённого учебника тех же авторов (первое издание которого вышло в 2005 и 2007 годах; второе, исправленное и дополненное, – в 2012 году).

Краткий курс призван не заменить учебник, а облегчить его изучение. В частности, давая общий обзор каждой темы, он поможет студенту войти в изучаемую тему перед её проработкой по учебнику. А при подготовке к зачёту или экзамену позволит быстро вспомнить те узловые моменты, на которые надо обратить первостепенное внимание.

Для студентов всех факультетов медицинских вузов, медицинских и биологических факультетов университетов и слушателей системы послевузовского профессионального медицинского образования.

УДК 611.013+611.018

ББК 28.70

ISBN 978-5-9986-0084-5

© Кузнецов С.Л., Мушкамбаров Н.Н., 201...

© Оформление. ООО «Издательство «Медицинское информационное Агентство»», 201...

ПРЕДИСЛОВИЕ

*Светлой памяти замечательного человека,
профессора Павла Павловича Круглякова
посвящаем*

Настоящее учебное пособие – ещё один элемент того комплекса учебных материалов, который создавался нами на протяжении последних 15 лет. В этот комплекс входят

- компакт-диск **«Руководство-атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии»** вместе с электронными **«Тестами»** (первая версия – в 1999 г., последняя – от 2005 г.),

- **«Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии»** (первое издание – в 2002 г., второе, исправленное и дополненное, – в 2006 и в 2010 гг.),

- учебник **«Гистология, цитология и эмбриология»** (первое издание – в 2005 и 2007 гг., второе, исправленное и дополненное, – в 2012 г.)

- учебное пособие **«Молекулярная биология»** (первое издание – в 2003 г., второе, исправленное, – в 2007 г.).

Теперь, таким образом, мы добавляем в этот комплекс

- краткий курс **«Гистология, цитология и эмбриология»**.

Не вызовет ли появление этого пособия отказ студентов от работы с учебником, где изучаемый материал представлен гораздо шире и полнее?

Мы полагаем, что с хорошим, заинтересованным в приобретении знаний, студентом этого не случится. Он с прежним тщанием и прежней пылкостью будет изучать полную версию курса.

Но настоящее пособие послужит студенту полезным дополнительным инструментом, который поможет легче войти в изучаемую тему.

Не лишним будет пролистать краткий курс и при подготовке к зачёту или экзамену. Это позволит быстро вспомнить наиболее важные узловые моменты. С тем, чтобы потом, ориентируясь на них, с помощью учебника воссоздать вокруг данного «скелета» все необходимые «мягкие ткани» полноценного знания.

Ну а что касается студента слабого и нелюбопытного, то пусть этот краткий курс даст ему последний шанс узнать хотя бы азы гистологии, цитологии и эмбриологии.

Для чёткости и лаконичности пособия основной формой представления информации в нём являются таблицы. В качестве иллюстраций используются наиболее важные снимки и рисунки из вышеуказанных атласа и учебника.

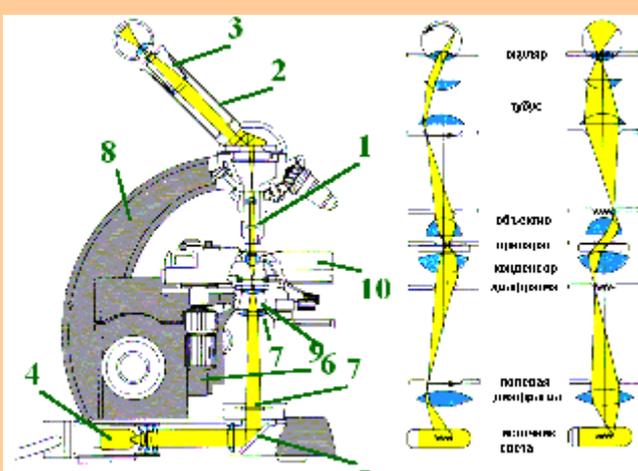
В заключение позволим себе небольшую шутку. К сожалению, мы не можем дать своему труду хорошее название «Наглядная гистология», т.к. оно уже принадлежит популярной книжке авторов нашей же кафедры. Но мы были бы согласны и на то, чтобы предлагаемый здесь краткий курс воспринимался бы читателями как **«Ненаглядная гистология»**. Вкупе, конечно, с учебником.

Авторы, 2012 г.

Раздел I. МИКРОСКОПИЧЕСКАЯ ТЕХНИКА

Тема 1. ТЕХНИКА ГИСТОЛОГИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ

1. Устройство светового микроскопа

Оптическая система	Объектив (5) Система линз на конце тубуса возле объектива	 <p>Рис. 1.1. Световой микроскоп и ход лучей в нём:</p> <p>источник света → зеркало → диафрагма → конденсор → препарат → объектив → тубус → окуляр</p>
	Окуляр (6) Линза на конце тубуса у глаза наблюдателя	
Осветительная система	Источник света (1)	
	Зеркало (2)	
	Диафрагма (3) Система металл. пластинок с отверстием в центре	
	Конденсор (4) Линзы, фокусирующие свет на препарате	
Механическая система	Тубус (7)	
	Штатив (8)	
	Колонка (9)	
	Предметный столик (10)	

2. Этапы приготовления гистологического препарата

а) Приготовление срезов

1. Взятие и фиксация материала	Для предотвращения аутолиза кусочки, вырезанные из органов, погружают в фиксатор (формалин, метанол и др.)
2. Обезвоживание и уплотнение (заливка) материала	Образцы обезвоживают, проводя по батарее растворов этанола с <i>возрастающей</i> концентрацией, а также через смесь этанола с ксилолом и затем - через чистый ксилол. Образцы помещают в смесь ксилола с парафином и в чистый жидкий парафин. При охлаждении он затвердевает.
3. Приготовление срезов	Из парафина вырезают блок с образцом. На микротоме с него срезают слои по 7-10 мкм и крепят к предметным стёклам
4. Окрашивание срезов	Срезы переводят в водную среду (через батарею растворов этанола с <i>убывающей</i> концентрацией), красят и промывают.
5. Заключение срезов в консервирующую среду	Наконец, срезы опять возвращают в гидрофобную среду – с помощью батареи р-ров этанола с <i>возрастающей</i> конц., капают на них консервирующую среду – напр., канадский бальзам -- и накрывают покровными стеклами.

б) В случае приготовления *мазков, отпечатков и тотальных*, или плёночных, препаратов этапы 2 и 3 из перечисленных опускаются.

3. Методы окраски гистологических препаратов

а) Типы красителей

Кислые	Примеры – эозин (розовый), кислый фуксин	Окрашиваемые ими структуры содержат основные группы и называются <i>оксифильными</i> (ацидофильными, или эозинофильными). Пример - многие белки <i>цитоплазмы</i> .
Основные	<i>Гематоксилин</i> (фиолетовый), азур II	Окрашиваемые структуры содержат кислые группы и называются <i>базофильными</i> . Пример – молекулы ДНК в клеточном <i>ядре</i> .
Нейтральные	Обычно это смесь основного и кислого красителей	Некоторые структуры красятся лишь одним из этих двух красителей, а некоторые, называемые <i>нейтрофильными</i> , – сразу обоими красителями.
Индифферентные	Пример – <i>судан III</i>	И эти красители, и окрашиваемые ими вещества являются гидрофобными (липофильными). Так, судан III растворяется в каплях жира и красит их в ярко-оранжевый цвет.

б) Наиболее распространённые способы окраски

1. Окраска гематоксилином и эозином	Ядра клеток – благодаря ДНК, базофильны и красятся в фиолетовый цвет. Цитоплазма чаще всего, благодаря белкам, оксифильна и красится эозином в розовый цвет
2. Окраска железным гематоксилином	Препарат обрабатывают железноаммиачными квасцами и красят гематоксилином. Хорошо выявляются границы клеток, ядра, поперечная исчерченность в поперечнополосатых мышечных тканях.
3. Окраска по методу Романовского	Два красителя – азур II и эозин. Применяется для окраски мазков крови и красного костного мозга.

в) Гистохимические методы исследования

Основаны на специфической реакции между химическим реактивом и определённым компонентом препарата.

Реакция Браше	На РНК
Реакция Фельгена	На ДНК
ШИК-реакция	На полисахариды

Р-ция с толуидиновым синим	На гликозамингиканы
Реакция с суданом III	На нейтральные жиры

4. Электронная микроскопия: ход электронных «лучей»

Источник электронов – *катод*.

Анод – разгоняет электроны и имеет отверстие, через которое они проскакивают.

Далее – *конденсор* (электромагнитная катушка, фокусирующая «лучи» на образце), *объектив* (катушка, принимающая «лучи», которые расходятся от образца) и *окуляр* (катушка, направляющая «лучи» на люминесцентный экран).

Раздел 2. ЦИТОЛОГИЯ

Тема 2. КЛЕТКА И НЕКЛЕТОЧНЫЕ СТРУКТУРЫ. КЛЕТОЧНЫЕ МЕМБРАНЫ

1. Клеточная теория

В основе теории – четыре основных утверждения.

1.	Клетка – это элементарная единица живого. (Органеллы по отдельности такими единицами не являются.)
2.	Все клетки сходны по общему плану строения (плазмолемма, ядро, цитоплазма).
3.	Клетки размножаются только путём деления («каждая клетка – только из клетки»).
4.	У многоклеточных клетки функционируют в тесной связи друг с другом, образуя ткани и органы, составляющие единое целое – организм.

2. Неклеточные компоненты тканей

В состав тканей, кроме *клеток*, могут входить также следующие *неклеточные* структуры (в каждой ткани их набор является строго определённым).

Пост-клеточные структуры	Это происходящие из обычных клеток структуры, которые - окружены плазмолеммой, - но лишены ядра, а часто (хотя не всегда) и многих или всех органелл.	Примеры: - эритроциты, - тромбоциты, - роговые чешуйки (корнеоциты)
Над-клеточные структуры	а) Симпласты – окружённые плазмолеммой многоядерные структуры, образующиеся путём слияния клеток.	Пример: - миосимпласты (в мышечных волокнах скелетных мышц).
	б) Синцитий – совокупность клеток, связанных цитоплазматическими мостиками, которые остаются после делений между дочерними клетками.	Пример – совокупность сперматогенных клеток, развивающихся из одной стволовой клетки.
Меж-клеточное вещество	а) Волокна – коллагеновые, эластические, ретикулярные.	
	б) Основное аморфное вещество – образовано протеогликанами и гликопротеинами.	
	в) Производные (волокон и аморфного вещества) – базальные мембраны, эластические мембраны, костные пластинки.	

3. Форма клеток – весьма разнообразна: шаровидная, овальная, полигональная, отростчатая, звёздчатая и т.д. В отношении клеток *эпителия* используют термины:

- «плоские» клетки – если их высота меньше ширины;
- «кубические» - если высота и ширина почти одинаковы;
- «цилиндрические», или «призматические», – если высота заметно больше ширины.

4. Плазмолемма и другие клеточные мембраны

а) Химические компоненты биомембран

1. Липидный компонент	В основе любой биомембраны – липидный бислой : амфифильные липиды обращены в нём - гидрофобными частями – друг к другу, - а гидрофильными – к водной фазе.
2. Белковый компонент	а) Интегральные белки – насквозь пронизывают липидный бислой. б) Периферические белки – связаны с мембраной со стороны лишь одной из её поверхностей.
3. Углеводный компонент	Углеводные компоненты обычно связаны - с липидами (в составе гликолипидов) - и с белками (в составе гликопротеинов) – в виде олигосахаридных цепей.

б) Компоненты мембран обладают **латеральной подвижностью**: могут перемещаться в плоскости мембраны, оставаясь в пределах своего слоя.

в) Особенности плазмолеммы

Структурные особенности	а) Толщина плазмолеммы (8-11 мкм) обычно больше , чем у других клеточных мембран. б) С наружной стороны плазмолеммы находятся - углеводные компоненты мембранных гликопротеинов, - а также надмембранный слой (3-4 нм) – гликокаликс , содержащий гликопротеины и различные ферменты.
Функции плазмолеммы	а) Опорная функция: - изнутри к плазмолемме крепится цитоскелет, - снаружи плазмолемма взаимодействует с межклеточным веществом, что тоже может фиксировать клетку. б) Рецепторная функция: на внешней поверхности плазмолеммы могут находиться белки-рецепторы к гормонам, медиаторам и прочим сигнальным веществам. в) Взаимодействие с другими клетками – с помощью опять-таки рецепторов, а также адгезивных белков. г) Барьерная функция: за счёт липидного бислоя мембраны непроницаемы для гидрофильных и особенно заряженных соединений. д) Создание трансмембранного потенциала возбудимых клеток.

г) **Трансмембранный потенциал** создаётся с помощью двух транспортных систем - Na^+K^+ -насоса и K^+ -каналов. В процессе возбуждения участвуют и Na^+ -каналы. Так,
- Na^+K^+ -насос откачивает из клетки ионы Na^+ в обмен на ионы K^+ ,
- через K^+ -каналы небольшое количество положительных ионов (K^+) диффундирует из клетки на внешнюю поверхность клетки, что и создаёт трансмембранный потенциал.
- Na^+ -каналы открываются только при возбуждении, и поступление в клетку положительных ионов (Na^+) вызывает **деполяризацию** мембраны.

5. Трансмембранный транспорт

а) Способы *помолекулярного* (поионного) транспорта веществ

В этом случае молекулы (или ионы) вещества проходят через мембрану относительно независимо друг от друга.

Так могут транспортироваться только **низкомолекулярные** вещества.

1. Простая диффузия	Вещества самостоятельно диффундируют через мембрану по градиенту своей концентрации.	Это - <i>небольшие нейтральные</i> молекулы (H_2O , CO_2 , O_2) и - низкомолекулярные <i>гидрофобные</i> органические вещества (мочевина, жирные кислоты).
2. Облегчённая диффузия	Молекулы (ионы) вещества проходят через мембрану тоже по градиенту своей концентрации, но с помощью специального белка – транслоказы .	Примеры транслоказ – ионные каналы: K^+ -каналы, Na^+ -каналы, анионные каналы .
3. Активный транспорт	Частицы вещества (молекулы или ионы) переносятся против градиента своей концентрации с помощью специального насоса и с затратой энергии .	Примеры систем активного транспорта – Na^+ - K^+ -насос, Ca^{2+} -насос, системы реабсорбции веществ (глюкозы и др.) в проксимальных канальцах почек.

б) Способы *мультимолекулярного* транспорта веществ

Здесь за один акт переноса перемещается сразу большое число молекул. Так могут переноситься как низкомолекулярные, так и высокомолекулярные вещества.

1. Эндоцитоз – перемещение веществ в клетку	а) Пиноцитоз – захват и поглощение клеткой <i>растворов</i> веществ (в составе капельки)	Чаще всего эндоцитоз относится к <i>иммунным</i> процессам. При этом поглощаемый субстрат обычно вначале связывается с рецепторами плазмолеммы.
	б) Фагоцитоз – перенос в клетку <i>твёрдых</i> частиц.	
2. Экзоцитоз – перемещение веществ из клетки	а) Секреция – выведение из клетки <i>растворённых</i> веществ. Может происходить путём как экзоцитоза, так и помолекулярного транспорта.	Пример экзоцитоза – секреция медиаторов в синаптическую щель. Пример помолекулярного переноса – секреция H^+ в почках.
	б) Экскреция – выведение из клетки <i>твёрдых</i> частиц.	Пример – удаление из клеток органелл при созревании эритроцитов и сперматозоидов.

6. Межклеточные контакты (соединения)

а) Контакты *простого* типа

1. Простое межклеточное соединение	Плазмолеммы клеток сближены на расстояние 15-20 нм и взаимодействуют адгезивными белками.
2. Интердигитации (пальцевидные соединения)	Помимо предыдущего, плазмолеммы клеток инвагинируют в цитоплазму одной и другой клетки.

б) Контакты *сцепляющего* типа

<p>1. <i>Десмосома</i></p>	<p>Это утолщённая структура вида пуговицы, включающая</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>межклеточную</i> часть, заполненную гликокаликсом и сцепляющими белками - <i>десмоглеинами</i> (поэтому <i>расстояние</i> между контактирующими мембранами <i>больше</i>, чем в простом контакте) - и <i>внутриклеточные</i> подмембранные части (в обеих клетках), представляющие собой дополнительный слой белков <i>десмоплакинов</i> на внутренней поверхности каждой плазмолеммы. <p>От данного слоя в цитоплазму клеток отходят пучки т.н. промежуточных филаментов (элементов цитоскелета), которые в клетках эпителия образованы белком <i>кератином</i>.</p>
<p>2. <i>Адгезивный пояс</i></p>	<p>Этот контакт похож на десмосомный, но, в отличие от него,</p> <ul style="list-style-type: none"> - имеет не округлую форму, а вид ленты, опоясывающей клетку, - в пространстве между клетками – не десмоглеины, а другие сцепляющие белки; - под плазмолеммами – слой не десмоплакинов, а белка <i>винкулина</i>, - а от данного слоя в цитоплазму отходят другие элементы цитоскелета – не промежуточные филаменты (из кератина в эпителиальных клетках), а микрофиламенты из белка <i>актина</i>.

в) Контакт *запирающего* типа

<p><i>Плотное</i> соединение, или <i>запирающая зона</i> (<i>zona occludens</i>)</p>	<p>Здесь плазмолеммы прилегают друг к другу <i>вплотную</i>, сцепляясь с помощью специальных белков.</p> <p>Места такого контакта образуют на контактирующих поверхностях <i>ячеистую сеть</i>.</p> <p>С её помощью достигается надёжное отграничение двух сред, находящихся по разные стороны от клеточного пласта.</p>
--	--

г) Контакты *коммуникационного* типа

<p>1. <i>Нексусы</i> (щелевидные соединения, или <i>gap-junction</i>)</p>	<p>Плазмолеммы клеток сближены на расстояние 2 нм и пронизаны многочисленными полыми трубочками – <i>каналами</i>, которые обеспечивают <i>электрическую и метаболическую связь</i> между цитоплазмой соседних клеток.</p> <p>Трубочки состоят из двух половин – <i>коннексонов</i>. Каждый коннексон пронизывает мембрану лишь одной клетки и в межклеточном пространстве стыкуется с коннексоном другой клетки.</p>
<p>2. <i>Синапсы</i></p>	<p>Синапс обеспечивает передачу сигнала от одной возбудимой клетки в другой и содержит три компонента:</p> <p>а) пресинаптическую мембрану (ПреСМ), б) синаптическую щель (СЩ) и в) постсинаптическую мембрану (ПостСМ).</p> <p>Сигнал передаётся химическим веществом – медиатором, – диффундирующим от ПреСМ к ПостСМ.</p>

7. Структуры клеточной поверхности

<p>1. <i>Микроворсинки</i></p>	<p>Это выпячивания цитоплазмы с цитоскелетом из <i>микрофиламентов</i>. В эпителии кишки служат для увеличения поверхности всасывания. Под микроскопом выглядят как сплошная блестящая <i>каёмка</i>.</p>
<p>2. <i>Реснички</i></p>	<p>Это более крупные выпячивания цитоплазмы в эпителии дых. путей. Цитоскелет – <i>аксонема</i> из <i>микротрубочек</i>, способная к биениям..</p>

Тема 3. ЦИТОПЛАЗМА

1. Состав цитоплазмы

а) Гиалоплазма (цитозоль)	Это внешне <i>бесструктурная</i> гелеобразная или жидкая <i>среда</i> цитоплазмы, в которой находятся включения и органеллы.
б) Включения	Это <i>различные морфологически</i> компоненты цитоплазмы, присутствие которых <i>непостоянно и необязательно</i> и зависит от состояния клетки или организма в целом. Примеры включений: 1) <i>трофические</i> – гранулы гликогена, капли жира, 2) <i>пигментные</i> – глыбки липофусцина (т.н. пигмента старения), 3) <i>транспортные</i> – пиноцитозные и секреторные пузырьки.
в) Органеллы	Это такие морфологически различные структуры, которые <i>обязательно</i> должны присутствовать в клетке. 1) Одни органеллы – <i>общего значения</i> , т.е. присутствуют почти во всех клетках. 2) Другие – <i>специального значения</i> : присутствуют только в клетках определённого типа для выполнения специфических функций. Пример: сократительные органеллы – миофибриллы.

2. Классификация органелл

а) Мембранные органеллы	Двухмембранные органеллы	1. Ядра 2. Митохондрии
	Одномембранные органеллы: формируют вакуолярную систему клетки	1. Эндоплазматическая сеть (ЭПС): - гранулярная (шероховатая) и - гладкая 2. Комплекс (аппарат) Гольджи 3. Эндосомы и лизосомы 4. Пероксисомы
б) Без-мембранные органеллы	Гранулярные органеллы	Рибосомы
	Фибриллярные органеллы	1. <i>Сократительные</i> органеллы – миофибриллы, состоящие из миофиламентов. 2. Элементы <i>цитоскелета</i> : - микрофиламенты (МФ), - промежуточные филаменты, - микротрубочки (МТ)
в) Производные элементов цитоскелета	Производное микрофиламентов	Каркас микроворсинок
	Производные микротрубочек	1. Центриоли, обычно расположенные парой (диплосомой). 2. Веретено деления. 3. Аксонема – каркас ресничек и жгутиков

3. ЭПС (эндоплазматическая сеть) и аппарат Гольджи

а) ЭПС представляет собой совокупность мембранных вакуолей, трубочек и плоских мешков (цистерн), распределённых тем или иным способом в цитоплазме.

б) Гладкая (агранулярная) ЭПС

Общий вид	В гладкой ЭПС - цистерн почти нет, - а с мембранами вакуолей и трубочек никакие видимые структуры не связаны.
Функции	В то же время, в мембраны гладкой ЭПС встроены ферменты <i>гидроксилирования</i> (или <i>микросомального окисления</i>). Они необходимы - <i>при синтезе</i> многих <i>липидов</i> (например, стероидных гормонов) - и для <i>обезвреживания</i> токсических соединений.
Клетки с развитой гладкой ЭПС	Поэтому гладкая ЭПС особенно выражена в клетках - <i>надпочечников</i> и <i>гонад</i> , синтезирующих стероидные гормоны, - и <i>печени</i> – в связи с синтезом холестерина и детоксикационной функцией гепатоцитов.

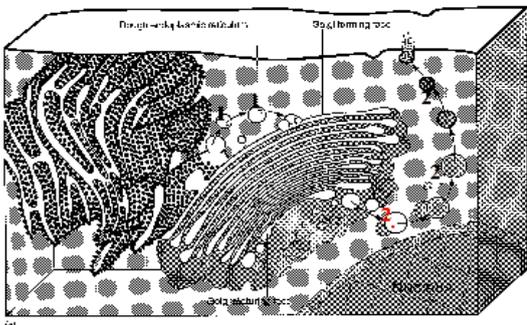
в) Саркоплазматическая сеть – разновидность гладкой ЭПС.

Локализация и функция	В скелетной и в сердечной мышечных тканях гладкая ЭПС обозначается как саркоплазматическая сеть. В ней хорошо развиты цистерны, в которых <i>аккумулируются ионы Ca²⁺</i> (с помощью Ca ²⁺ -насоса).
Роль в сокращении	При возбуждении в цистернах открываются Ca ²⁺ -каналы, и ионы Ca ²⁺ выходят в саркоплазму, стимулируя сокращение миофибрилл.

г) Шероховатая (гранулярная) ЭПС

Природа	С мембранами данной сети со стороны гиалоплазмы связаны многочисленные <i>рибосомы</i> , что придаёт сети шероховатый вид.
Функция: синтез определённых белков	На этих (мембраносвязанных) рибосомах в соответствующих клетках образуются следующие белки: 1) <i>экспортные</i> (выводящиеся из клетки) – белковые гормоны, пищеварительные ферменты, антитела и т.п., 2-4) а также белки и ферменты <i>мембран</i> , <i>лизосом</i> и <i>пероксисом</i> самой клетки.
Стадии, проходящие в ЭПС	Собственно в гранулярной ЭПС происходят следующие стадии синтеза указанных белков: 1) <i>трансляция</i> мРНК на рибосомах, причём, синтезируемые пептидные цепи проникают через мембрану в полость ЭПС; 2) <i>фолдинг</i> (сворачивание) новообразованных белков; 3) начало <i>модификации</i> белков (связывание олигосахаридов и т.п.)

д) **Аппарат Гольджи** (он же комплекс Гольджи, или пластинчатый комплекс) – постоянный партнёр шероховатой ЭПС в образовании всё тех же видов белков: экспортных, мембранных, лизосомных и пероксисомных..

<p>1. Состав</p>	<p>Комплекс Гольджи состоит из диктиосом.</p> <p>Диктиосома (1) – скопление 5-10 плоских мембранных цистерн, лежащих параллельно друг другу.</p> <p>Диктиосомы соединены с шероховатой ЭПС (изображена в левой части рисунка) и друг с другом трубочками и цистернами.</p> <p>Вся совокупность диктиосом и составляет комплекс Гольджи.</p>	 <p>Рис. 3.1. Схема строения комплекса Гольджи (по R V. Kristić)</p>
<p>2. Функции</p>	<p>В комплексе Гольджи происходят процессы, продолжающие те, что начались в шероховатой ЭПС. Здесь</p> <ol style="list-style-type: none"> 1) завершается модификация белков, 2) белки сортируются на экспортные, мембранные, лизосомальные и пероксисомные, 3) при этом белки концентрируются и «упаковываются» в соответствующих структурах – транспортных пузырьках, будущих лизосомах и т.д., 4) затем включаются механизмы транспорта этих структур в соответствующих направлениях. 	

4. Лизосомы

<p>1. Состав и функция</p>	<p>Лизосомы – мембранные пузырьки, содержащие ферменты гидролиза биополимеров – лизосомные гидролазы.</p> <p>Они активны в сильно кислой среде, которая создаётся в лизосомах за счёт деятельности протонных насосов.</p> <p>Таким образом, функция лизосом – внутриклеточное переваривание макромолекул.</p>
<p>2. Типы лизосом</p>	<p>Традиционно различают следующие типы лизосом:</p> <ol style="list-style-type: none"> а) первичные – вновь образованные, с гомогенным содержимым, б) вторичные – включают перевариваемый материал, отчего их содержимое неоднородно, в) телолизосомы (остаточные, или резидуальные, тельца) – содержат непереваренные остатки белков и липидов, которые уплотняются и превращаются в пигмент старения липофусцин.
<p>3. Гидролазные пузырьки и эндосомы</p>	<ol style="list-style-type: none"> а) Теперь первичную лизосому называют просто гидролазным пузырьком. Эти пузырьки, как и мелкие протонные пузырьки, отщепляются от аппарата Гольджи. б) А сливающиеся пиноцитозные пузырьки, диффундирующие навстречу от плазмолеммы, образуют эндосому (первичную лизосому). в) Слияние гидролазных пузырьков с эндосомой даёт позднюю эндо-

	<i>сому</i> , которая при дальнейшем снижении pH превращается в лизосому (по старому – вторичную лизосому).
--	---

5. Peroxisomes

Отличие от лизосом	Пероксисомы, как и лизосомы, – мембранные пузырьки, содержащие большой набор ферментов. Только это ферменты уже не гидролитических, а окислительно-восстановительных реакций.
Ферментный состав	Конкретно, в пероксисомах находятся следующие ферменты: 1) <i>оксидазы</i> аминокислот и ряда других веществ; причём в результате этих реакций образуется <i>пероксид водорода</i> , H_2O_2 – опасный окислитель; 2) ферменты, устраняющие H_2O_2 из среды, – каталаза и пероксидазы
Образование новых пероксисом	- На мембраносвязанных и свободных рибосомах синтезируются ферменты пероксисом; - они проникают внутрь существующих пероксисом, - и от последних <i>отпочковываются</i> новые пероксисомы.

6. Ribosomes

А) Функция	Рибосомы – безмембранные органеллы, которые осуществляют <i>трансляцию мРНК</i> , т.е. включают в строящуюся пептидную цепь аминокислотные остатки в соответствии с последовательностью кодонов мРНК.
б) Две субъединицы	Рибосома состоит <i>из двух субъединиц</i> – большой и малой. Каждая из них представляет собой свёрнутый рибонуклеопротеидный тяж. В неработающем состоянии субъединицы диссоциированы. Они объединяются вместе лишь при наличии мРНК и активированных аминокислот.
в) Полисомы	Как правило, цепь мРНК одновременно транслируют несколько (до 5-6) рибосом, которые ползут друг за другом с определённым интервалом. Такие структуры называются <i>полисомами</i> (или полирибосомами).
г) Два типа рибосом	В клетках животных известны два типа рибосом: - основной тип – <i>цитоплазматические</i> рибосомы и - более мелкие по размеру <i>митохондриальные</i> рибосомы, на которых образуется лишь малая часть белков митохондрий.
д) Свободные и мембраносвязанные рибосомы	А цитоплазматические рибосомы могут функционировать - в гиалоплазме (в <i>свободном</i> , мембранонесвязанном, состоянии) - и на мембранах ЭПС – на стороне, обращённой к гиалоплазме; это т.н. <i>мембраносвязанные</i> рибосомы. Очевидно, термин «мембраносвязанные рибосомы (или, точнее, полисомы)» означает ту же структуру, что и термин «шероховатая ЭПС». Следовательно, на этих рибосомах образуются те четыре группы белков, которые мы упоминали выше: экспортные, мембранные, лизосомальные и пероксисомные.

Остальные белки (т.е. основная масса белков клетки) **образуются свободными рибосомами** (полисомами).

7. Митохондрии

а) Основные функции	<p>Митохондрии – двухмембранные структуры, в которых происходят</p> <ul style="list-style-type: none"> - заключительные стадии окислительного распада питательных веществ, в т.ч. – цикл Кребса и β-окисление жирных кислот, - а также преобразование энергии окислительных реакций в энергию АТФ – т.н. окислительное фосфорилирование.
б) Мембраны	<p>1) Наружная мембрана митохондрий содержит широкие гидрофильные каналы и поэтому проницаема для многих низкомолекулярных веществ.</p> <p>2) Внутренняя мембрана имеет многочисленные впячивания – кristы, – которые значительно увеличивают её площадь. В эту мембрану встроены ферменты т.н. цепи переноса электронов (от окисляемых субстратов на кислород), и с переносом электронов по данной цепи сопряжено образование АТФ.</p>
в) Митохондриальные ДНК и рибосомы	<p>Митохондрии, как полагают, произошли от древних аэробных бактерий, вступивших в симбиоз с эукариотическими клетками.</p> <p>Поэтому в них сохранилась система автономного синтеза белков, сходная с бактериальной:</p> <ol style="list-style-type: none"> 1) собственная ДНК (мтДНК) – кольцевая, от 1 до 50 копий в органелле, включающая 37 генов; 2) собственные рибосомы, меньшие по размеру цитоплазматических. <p>Однако эта система обеспечивает синтез лишь 5% белков митохондрий.</p>

8. Цитоскелет и его производные

а) Микрофиламенты (МФ)

1) Природа	<p>МФ образованы глобулярным белком актином: микрофиламент – двойная спираль (диаметром 5-7 нм), каждая нить которой представляет собой длинную цепочку из шарообразных молекул актина.</p>
2) Основные функции	<p>а) В клетках МФ, ориентируясь, в основном, вдоль их длинной оси, образуют густую сеть. Особенно она выражена на периферии клеток, где препятствует их сильной деформации.</p> <p>б) Изменение длины МФ лежит в основе изменения формы клеток и различных видов клеточного движения.</p>
3) Участие по	<p>МФ образует также цитоскелет микроворсинок – в частности, на апикальной поверхности эпителиальных клеток тонкой кишки. В центре микроворсинки – пучок из 40 МФ, а в основании микро-</p>

всасывании веществ	ворсинки МФ контактируют с молекулами миозина. Скольжение МФ относительно миозина способствует перемещению всасываемых веществ в тело клетки.
--------------------	--

б) Промежуточные филаменты - по диаметру (10 нм) находятся между МФ (5-7 нм) и МТ (24 нм), с чем и связано их название.

Белковая природа данных филаментов зависит от вида ткани. В эпителии это *кератин*.

в) Микротрубочки (МТ)

1) Природа	Стенка МТ образована одним слоем глобулярного белка <i>тубулина</i> . На поперечном срезе – 13 глобул этого белка, образующих почти окружность (на самом деле укладка глобул в стенке – спиралевидная).
2) Изменение длины	Длина МТ (как и МФ) может меняться. Регулятором, видимо, служат специальные стабилизирующие их белки. При этом у МТ различают два конца: - <i>минус-конец</i> , часто закреплённый на одном из сателлитов (каковыми являются особые белковые тельца), - и <i>плюс-конец</i> , с которого и происходит рост (путём самосборки) или укорочение МФ.
3) Функции	1) МТ тоже образуют в клетке густую сеть, поддерживая форму клеток. 2) МТ выполняют и транспортную роль: например, в длинных отростках нервных клеток вдоль МФ, как по рельсам, перемещаются секреторные и иные гранулы.

г) Производные МТ

1) Центриоли	а) Центриоли образованы микротрубочками по формуле $(9 \times 3) + 0$. Это означает, что центриоль содержит 9 периферических триплетов МТ, расположенных по окружности, а в центре МТ нет. б) Центриоли располагаются парой – под прямым углом друг к другу. Такая структура называется <i>диплосомой</i> . в) В свою очередь, вокруг центриоли – т.н. <i>центросфера</i> , содержащая сателлиты, от которых отходят МТ цитоскелета. г) Вместе центриоли и центросфера составляют <i>клеточный центр</i> .
2) Аксонема	а) Аксонема, или осевая нить, является цитоскелетом ресничек и жгутиков. Схема расположения в ней МТ такова: $(9 \times 2) + 2$. Т.е. имеется 9 периферических дуплетов МТ и одна центральная пара. б) Периферические дуплеты связаны друг с другом «ручками» из белка динеина, а с центральной парой – радиальными мостиками. в) При замыкании и размыкании динеиновых мостиков соседние дуплеты скользят относительно друг друга, что приводит к изгибу (биению) аксонемы.

9. Препараты, рекомендуемые к изучению (полное название и описание – в Атласе).



Тема 4. ЯДРО И ДЕЛЕНИЕ КЛЕТКИ

1. Компоненты ядра клетки:

- ядерная оболочка,
- внешне бесструктурный ядерный матрикс,
- наследственный материал, представленный хромосомами и воспринимающийся в интерфазе как хроматин, а в митозе – как кариотип,
- и ядрышки.

2. Оболочка и матрикс

а) Ядерная оболочка

1) Мембраны ядерной оболочки	<p>Ядерная оболочка состоит <i>из двух мембран</i>, разделённых перинуклеарным пространством и образующих полый двухслойный мешок.</p> <p>Наружная мембрана – это компонент цитоплазматической ЭПС, с которым могут быть связаны рибосомы.</p> <p>Внутренняя мембрана связана со структурами самого ядра: а именно – с прилегающей к ней <i>ядерной пластинкой (ламиной)</i>, к которой крепятся концы всех хромосом, причём, в строго определённых местах.</p>
2) Ядерные поры	<p>Ядерная оболочка пронизана большим количеством (порядка 2000-4000) крупных пор.</p> <p>В области краёв поры наружная и внутренняя мембраны сливаются, образуя округлое отверстие диаметром 120 нм.</p> <p>В это отверстие встроен т.н. комплекс поры, в котором имеются каналы уже гораздо меньшего, но всё же значительного, диаметра – 10 нм.</p>
3) Транспорт через поры	<p>а) Через каналы происходит интенсивный транспорт молекул и крупных частиц в обоих направлениях:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>из цитоплазмы в ядро</i> – нуклеотидов, хромосомных и рибосомных белков, регуляторных факторов; - и <i>из ядра в цитоплазму</i> – многочисленных мРНК, тРНК, рибосомных субъединиц. <p>б) Чаще всего используется, видимо, активный транспорт – в случае крупных молекул и частиц. В этом участвуют специальные рецепторные белки и используется энергия АТФ.</p>

б) Ядерный матрикс

Состав	<p>Несмотря на внешнюю бесструктурность, матрикс ядра включает</p> <ul style="list-style-type: none"> - не только жидкую часть – <i>ядерный сок (кариоплазму)</i>, - но и белковый каркас (<i>кариоскелет</i>): <ul style="list-style-type: none"> * упоминавшуюся <i>ядерную пластинку</i> (ламину), через которую концы хромосом крепятся к внутренней ядерной мембране, * а также <i>внутриядерную фибриллярную сеть</i> – для фиксации хромосом и разнообразных белковых комплексов.
--------	---

3. Хромосомы и хроматин

а) ДНК, хроматиды и хромосомы

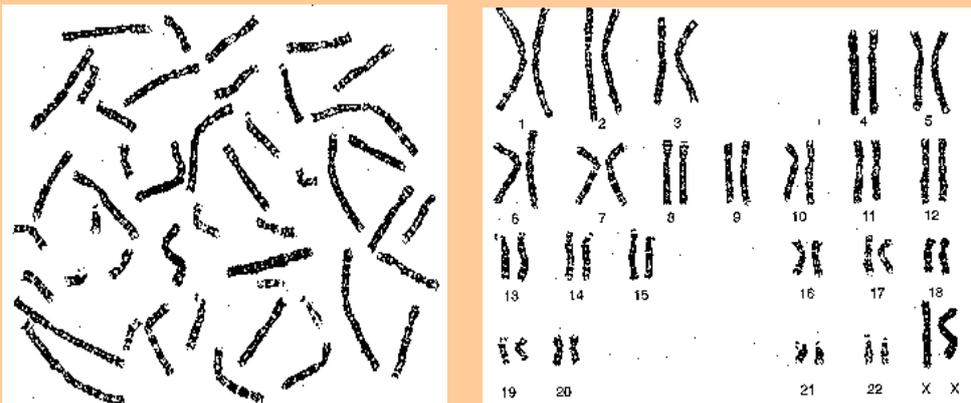
1) ДНК	<p>В ядре любой <i>диплоидной</i> по ДНК клетки человека – 46 молекул ДНК.</p> <p>Средняя длина одной из них – 4 см, общая протяжённость – 185 см.</p>
2) Хроматиды	<p>Каждая молекула ДНК связана с определёнными белками и образует <i>дезоксирибонуклеопротеидный тяж</i> – хроматиду.</p>
3) Хромосомы	<p>а) Большую часть времени существования клетки каждая хроматида представляет собой отдельную хромосому.</p> <p>б) Перед делением клетки</p> <ul style="list-style-type: none"> - происходит удвоение ДНК и, соответственно, хроматид; - число хромосом остаётся прежним, но каждая из них теперь содержит по 2 хроматиды и, соответственно, по 2 мол. ДНК; - всего в ядре клетки оказывается 92 молекулы ДНК.

б) Интерфазные хромосомы и хроматин

1) Интерфазные хромосомы	<p>а) В неделящейся клетке, а также в клетке, которая только готовится к делению, но ещё не делится (в т.ч. на стадии удвоения ДНК), хромосомы</p> <ul style="list-style-type: none"> - не находятся в степени максимальной конденсации - и поэтому при световой микроскопии <i>неразличимы</i>. <p>б) Но при этом они <i>сохраняют свою индивидуальность</i> и определённую упорядоченность расположения: например, крепятся концами к строго определённым участкам внутренней ядерной мембраны.</p> <p>в) Такие хромосомы называются <i>интерфазными</i>.</p>
2) Хроматин	<p>Совокупность интерфазных хромосом обозначается как <i>хроматин</i>.</p> <p>Выделяют два типа хроматина.</p> <p>а) Гетерохроматин – это относительно (хотя и не полностью) конденсированные, а потому функционально <i>неактивные</i>, хромосомы и (или) части хромосом. Под световым микроскопом воспринимаются как <i>тёмные глыбки</i>.</p> <p>б) Эухроматин – это относительно (хотя и не полностью!) <i>деконденсированные</i>, т.е. функционально <i>активные</i>, хромосомы и (или)</p>

	части хромосом. На световом уровне остаются практически неокрашенными.
3) Виды гетерохроматина	<p>В свою очередь, гетерохроматин подразделяют на</p> <p>а) факультативный – способный превращаться в эухроматин;</p> <p>б) и конститутивный – никогда и ни в одной клетке к подобному превращению не способный.</p> <p>Пример конститутивного гетерохроматина – половой хроматин, или тельце Бара, – та из двух X-хромосом у женщин, которая всегда находится в конденсированном состоянии.</p>

в) Мета- и анафазные хромосомы и кариотип

1) Мета- и анафазные хромосомы	<p>Полной конденсации хромосомы достигают лишь в процессе деления – к началу метафазы.</p> <p>При этом они приобретают форму, строго определённую для каждой пары гомологичных хромосом.</p> <p>а) Метафазные хромосомы состоят из двух хроматид, которые начали расходиться, но ещё связаны в центромерной области.</p> <p>б) Анафазные хромосомы – это уже разошедшиеся хроматиды.</p>
2) Кариотип	<p>Совокупность числа, размеров и особенностей строения метафазных (или анафазных) хромосом обозначается как кариотип.</p> <p>Таким образом, отличия от хроматина состоят,</p> <ul style="list-style-type: none"> - во-первых, в том, что последний (хроматин) образован интерфазными хромосомами, а кариотип – мета- или анафазными, - а во-вторых, в том, что в кариотипе хромосомы характеризуются формой и размерами.
3) Иллюстрация	<div style="display: flex; justify-content: space-around;">  </div> <p>Рис. 4.1. Кариотип человека: набор анафазных хромосом</p> <p>Слева: хромосомы расположены произвольно.</p> <p>Справа: хромосомы сгруппированы:</p> <ul style="list-style-type: none"> - в 23 пары гомологичных хромосом (в т.ч. 22 пары аутосом и одну пару половых хромосом – XX или XY), - а все эти пары разбиты на 7 групп.
	<p>Части, выявляющиеся в мета- и анафазных хромосомах:</p> <p>а) центромера (первичная перетяжка), в этой области находится кинетохор – место прикрепления веретена деления;</p>

<p>Отделы хромосом</p>	<p>б) <i>плечи</i> – части хромосомы по сторонам от центромеры; в) <i>теломеры</i> – конечные участки плеч.</p> <p>У некоторых хромосом в одном из плеч имеется и <i>вторичная перетяжка</i>. Это место расположения генов рибосомных РНК.</p>
<p>Морфологические типы хромосом</p>	<p>По положению центромеры хромосомы делят на три вида: а) <i>метацентрические</i> – с равными плечами, б) <i>субметацентрические</i> – с плечами неодинаковой длины, в) <i>acroцентрические</i> – одно плечо практически отсутствует.</p>

4. Белки хромосом

<p>Две группы белков</p>	<p>В структурных преобразованиях хромосом, а также в процессах их функционирования очень важную роль играют белки. Хромосомные белки подразделяют на <i>основные</i> и <i>кислые</i>.</p>
<p>Гистоны</p>	<p>Оснóвные белки представлены гистонами пяти видов. а) Оснóвность им придаёт высокое содержание <i>лизина</i> и <i>аргинина</i>, чьи радикалы имеют положительный заряд. Это позволяет им взаимодействовать с отрицательно заряженными фосфатными группами <i>ДНК</i>. б) Также в гистонах много аминокислот с гидрофобными радикалами. Благодаря этому, гистоны хорошо взаимодействуют и друг с другом. в) Именно гистоны в первую очередь отвечают за структурное состояние хромосом.</p>
<p>Кислые белки</p>	<p>На кислые (негистоновые) белки приходится только 20-40% массы хромосомных белков (остальное – гистоны). Тем не менее, в отличие от гистонов, они чрезвычайно разнообразны. Их функции: - одни кислые белки участвуют в образовании высших уровней укладки хромосом (структурная функция), - другие являются ферментами тех важнейших процессов, в которых участвуют хромосомы, - третьи – регулируют активность ферментов и доступность различных участков <i>ДНК</i></p>

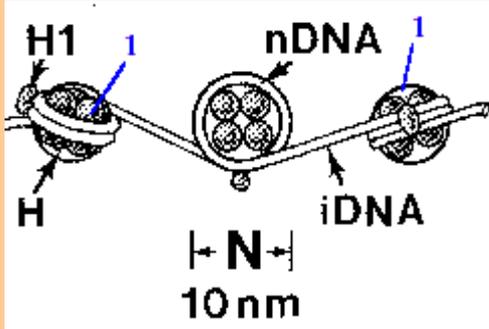
5. Уровни организации хромосом

а) Количество уровней укладки при разных состояниях хромосом

<p>От одного до четырёх</p>	<p>Различают 4 уровня компактизации хромосом. а) <i>Эухроматин</i> обладает только одним, самым низшим уровнем (<i>нуклеосомным</i>), что сохраняет его матричную активность. б) <i>Гетерохроматин</i> имеет уже 3 уровня упаковки (от нуклеосомного до хромомерного), что лишает его активности, но всё ещё не позволяет различить отдельные хромосомы. в) А в <i>метафазных</i> (и <i>анафазных</i>) <i>хромосомах</i> - другой, более компактный, третий уровень организации (хромомерный вместо хромомерного)</p>
-----------------------------	---

	- и, кроме того, добавляется ещё один – четвёртый уровень (хроматидный). Так что, в итоге, длина ДНК (и хромосомы) сокращается в 10.000 раз.		
Краткий перечень	Эухроматин	Гетерохроматин	Метафазные хромосомы
	1. Нуклеосомный уровень	1. Нуклеосомный ур. 2. Нуклеомерный ур. 3. <i>Хромомерный</i> ур.	1. Нуклеосомный ур. 2. Нуклеомерный ур. 3. <i>Хромомерный</i> уровень 4. Хроматидный уровень

б) Характеристика уровней компактизации хромосом

1. Нуклеосомный уровень	<p>На первом уровне компактизации ДНК вместе с белками гистонами образует очень длинную цепь «бусинок» – <i>нуклеосом</i>.</p> <p>а) Основа нуклеосомы – <i>октамер</i> – глобула из 8 молекул гистонов (по 2 молекулы гистонов четырёх видов).</p> <p>б) Вокруг каждой такой глобулы молекула ДНК делает почти 2 оборота.</p>	 <p>Рис. 4.2. Нуклеосомы</p>
	<p>в) В участках между глобулами (эти участки называются <i>линкерными</i> отделами) с ДНК связано ещё по одной молекуле гистона (H1).</p> <p>г) Период такой организации ДНК – примерно 200 нукл. пар ДНК. Сокращение длины хромосомы за счёт этого уровня – в 6,2 раза.</p>	
2. Нуклеомерный уровень	<p>На следующем уровне нуклеосомная нить конденсируется (благодаря взаимодействию друг с другом молекул H1) в более плотную суперспираль – <i>нуклеомерную нить</i>, или <i>хроматиновую фибриллу</i>. Там, где этот уровень имеется, длина хромосомы (или её участка) сокращается ещё в 6-7 раз.</p>	
3-4. Третий и четвёртый уровни	<p>Верхние два уровня компактизации хромосом</p> <ul style="list-style-type: none"> - образуются под влиянием уже не гистонов, а определённых <i>кислых</i> белков, и - используют другой принцип – не спирализацию (или не только спирализацию), а <i>образование петель</i>, или складок. <p>Так, нуклеомерная нить образует множество петель, которые собираются в <i>розетки</i>.</p>	
3. а) <i>Хромомерная нить</i>	<p>В <i>гетерохроматине</i> интерфазных ядер эти розетки – относительно <i>рыхлые</i> и обозначаются как <i>хромомеры</i>. В итоге,</p> <ul style="list-style-type: none"> - хромосома приобретает вид <i>хромомерной</i> цепи, - и на том компактизация хромосом ограничивается. 	
3. б)	<p>В <i>метафазных</i> же и <i>анафазных хромосомах</i> петли розеток и сами</p>	

Хромо-нема	розетки прилегают друг к другу <i>гораздо более тесно</i> . Образуемая при этом нить обозначается как <i>хромонома</i> , или <i>хромосомная фибрилла</i> .
4. Хроматидный уровень	Хромонома спирализуется или тоже складывается в петли. Возможно, группы таких петель образуют <i>сегменты хромосомы</i> , связанные друг с другом короткими линкерными участками. Продукт данного этапа конденсации – <i>хроматида</i> – одна из двух половин метафазной хромосомы.
Изменение размеров	В ходе компактизации, наряду с <i>укорочением</i> хромосомы (всего – в 10.000 раз), происходит её <i>утолщение</i> . Так, толщина нуклеосомной нити – 10 нм, а хроматиды – 700 нм.

6. Ядрышки – последние из перечисленных в начале темы компонентов ядра.

Общая характеристика	1) Ядрышко (нуклеола) – самая плотная структура ядра, обычно имеющая округлую форму. 2) Нередко в ядре – не одно, а несколько ядрышек. 3) При этом ядрышки – не самостоятельные структуры: они являются <i>производными хроматина</i> .
Состав	Всего в ядрышке различают три компонента: 1) <i>ядрышковый организатор</i> – совокупность некоего числа копий генов рибосомальных РНК, 2) <i>фибриллярный компонент</i> – синтезируемые на этих генах пре-рРНК и созревающие из цепи рРНК, 3) а также <i>глобулярный компонент</i> – формирующиеся здесь же субъединицы рибосом.
1) Ядрышковый организатор	<i>а)</i> Гены рибосомальных РНК локализируются в пяти парах хромосом, т.е. в 10 хромосомах (в области их вторичной перетяжки). <i>б)</i> При этом гены трёх видов рРНК (из четырёх) расположены друг за другом («цугом»), образуя т.н. <i>кластер</i> , который считывается при транскрипции как единое целое. <i>в)</i> В каждом ядрышковом организаторе – несколько сотен или даже тысяч копий как этого кластера, так и не входящего в него гена четвёртого вида (5 S-) рРНК. <i>г)</i> Количество ядрышек в ядре зависит от того, во сколько групп объединились 10 ядрышковых организаторов – в одну или несколько.
2-3) Фибриллярный и глобулярный компоненты	<i>а)</i> Превращение пре-рРНК в зрелые рРНК сводится к <i>разрезанию</i> её на отдельные рРНК и к дополнительной модификации последних. <i>б)</i> Зрелые рРНК вовлекаются тут же – в ядрышках – в процесс <i>самосборки</i> субъединиц рибосом, в котором участвует и несколько десятков рибосомных белков, поступающих из цитоплазмы.

7. Функции ядер и внутриядерные процессы

Ядра клеток, в целом, выполняют три основные функции:

Функции ядер	1) обеспечивают использование информации ДНК в самих клетках, 2) сохраняют наследственный материал для его продолжительного функционирования и для передачи его дочерним клеткам, 3) в определённых условиях, напротив, уничтожают свой геном.
1) Использование информации ДНК	В рамках реализации первой функции в ядрах проходят процессы: а) транскрипция определённых участков ДНК (синтез пре-мРНК), б) созревание (процессинг) мРНК, в) синтез и созревание тРНК и рРНК, сборка субъединиц рибосом, г) сложная регуляция активности разных участков ДНК.
2) Сохранение и воспроизведение ДНК	Вторую функцию ядер обеспечивают процессы: а) репарация ДНК (обнаружение дефектов ДНК и их исправление), б) репликация (удвоение) ДНК и других компонентов хромосом, в) конденсация хромосом перед делением.

3) Третья функция ядер реализуется в ходе **апоптоза** – клеточного «самоубийства».

8. Деления клеток

а) **Способность клеток к делениям:** по этому признаку различают 3 группы клеток.

1) Митотические клетки	Жизненный цикл таких клеток сводится - к восстановлению (объёма клеток, содержимого цитоплазмы и пр.) после предыдущего деления - и к подготовке к следующему делению путём митоза.	Примеры: - стволовые клетки эпителиев, - кроветворные клетки ранних стадий созревания.
2) Условно постмитотические клетки	В обычных условиях не делятся, но сохраняют способность к делению , которая реализуется при других условиях.	При регенерации – гепатоциты, фибробласты, миоциты и др.
3) Постмитотические клетки	Это неделящиеся клетки, которые, видимо, окончательно утратили способность к делению . (Хотя в последнее время появляются сенсационные сообщения обратного толка)	Нейроны, кардиомиоциты, миоциты и др.

б) **Митотический цикл:** в нём выделяют 4 периода

1) G ₁ -период – постмитотический , или пресинтетический	Это интервал времени - от образования клетки (путём митоза) - до начала синтеза в ней ДНК (и хромосомных белков).	Происходит восстановление содержания белков цитоплазмы и рост клетки. В ядре – 46 хромосом по 1-й хроматиде в каждой; значит, и 46 молекул ДНК.
---	---	--

О точке рестрикции	<p>Именно в G₁-периоде определяется, войдёт ли клетка в митотический цикл или нет.</p> <p>Однако ближе к концу периода наступает момент (точка рестрикции), после которого выбор уже не происходит:</p> <ul style="list-style-type: none"> - клетка всё равно войдёт в S-период, даже если на неё перестанут действовать митогенные факторы. 	
2) S-период – синтетический	В ядре происходит репликация ДНК и дупликация центриолей.	Количество ДНК постепенно возрастает: - от 46 до 92.
3) G ₂ -период – <i>премитотический</i> , или <i>постсинтетический</i>	В этот период синтезируются вещества, необходимые для митоза: - в т.ч. белок микротрубочек <i>тубулин</i> для формирования веретена деления.	В ядре – 46 хромосомы по 2 хроматиды в каждой; значит, 92 молекулы ДНК.
4) Митоз (М)	Это центральное событие цикла, в ходе которого тетраплоидная по ДНК клетка делится на 2 диплоидные клетки.	
Продолжительность периодов цикла	<p>Примерная продолжительность периодов для быстро делящихся клеток такова: весь цикл – 24 часа, в т.ч</p> <p>G₁-период – 9 ч, S-период – 10 ч, G₂-период – 4,5 ч, М – 0,5 ч.</p>	

в) Фазы митоза и их механизм

1) Профаза	<p>Основные события.</p> <p>а) Конденсация хромосом (формирование четырёх уровней укладки).</p> <p>б) Вследствие этого – <i>исчезновение ядрышек</i> и прекращение синтеза РНК.</p> <p>в) Разрушение ядерной ламины; распад мембран ядра, ЭПС и аппарата Гольджи на мелкие мембранные пузырьки.</p> <p>г) Расхождение центриолей (диплосом) к полюсам клетки и начало формирования веретена деления.</p>	<p>Практически все эти события происходят под влиянием митозстимулирующего фактора (MPF).</p> <p>Он фосфорилирует ряд белков и тем самым сдвигает их активность в соответствующую сторону. Это белки</p> <ul style="list-style-type: none"> - конденсина – комплекса, вызывающего конденсацию хромосом; - ядерной ламины и, видимо, самих мембран; - микротрубочек (тубулин).
------------	--	--

2) Метафаза	<p>а) Хромосомы достигают максимальной конденсации, а также</p> <ul style="list-style-type: none"> - образуют в экваториальной плоскости т.н. метафазную звезду - и почти по всей длине (кроме центромер) разделяются на хроматиды. <p>б) Веретено деления включает микротрубочки (МТ), идущие от каждой из двух диплосом в трёх направлениях:</p> <ul style="list-style-type: none"> - кинетохорные МТ – к кинетохоре одной из хроматид каждой хромосомы, - полярные МТ – к экватору клетки, где контактируют с теми же МТ от противоположного полюса; - астральные – к близлежащим областям плазмолеммы. <p>в) МРФ фосфорилирует и тем самым активирует ещё один белок – анафазу обеспечивающий фактор (АРС – <i>anaphase-promoting complex</i>).</p>	
3) Анафаза	<p>Хромосомы окончательно разделяются на хроматиды, и последние расходятся по разным полюсам клетки. Этому способствуют</p> <ul style="list-style-type: none"> - изменение длины МТ – укорочение кинетохорных и удлинение полярных МТ, - а также белки-транслоказы, перемещающие хроматиды вдоль кинетохорных МТ. 	<p>Разделение хромосом на хроматиды стимулируется указанным фактором (АРС): он ускоряет разрушение белков когезионного комплекса (скреплявшего хроматиды) в особых гранулах цитоплазмы – протеосомах.</p> <p>Кроме того, АРС ускоряет распад МРФ.</p>
4) Телофаза	<p>а) Большинство событий телофазы – это эффекты «отмены» МРФ. Поэтому они, в основном, обратны событиям профазы:</p> <ul style="list-style-type: none"> - из мембранных пузырьков образуются ядерные мембраны двух дочерних ядер, а также мембраны ЭПС и аппарата Гольджи; - хромосомы деконденсируются, и вновь формируются ядрышки. <p>б) Кроме того, происходит цитотомия (цитокинез): актомиозиновое кольцо сжимается между двумя половинами делящейся клетки (образуя перетяжку) и, в конечном счёте, разделяет клетку на две дочерние.</p>	

Раздел 3. ОБЩАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ

Тема 5. ПОЛОВЫЕ КЛЕТКИ, ОПЛОДОТВОРЕНИЕ, ДРОБЛЕНИЕ, БЛАСТУЛА

1. Общие особенности половых клеток

1) Развитие, мейоз	<p><i>а)</i> Предшественники половых клеток обособляются на очень ранних стадиях развития зародыша – причём, необратимо: развитие из них иных клеток уже невозможно.</p> <p><i>б)</i> Кроме того, два последних деления на пути образования зрелых половых клеток представляют собой не митоз, а мейоз – уникальный способ деления, нигде более не встречающийся. В частности, - в ходе мейоза происходит кроссинговер – обмен гомологичных хромосом своими гомологичными участками, - а второе из двух мейотических делений происходит без предшествующего удвоения ДНК.</p>
2) Гаплоидный набор хромосом	<p><i>а)</i> В результате, в половых клетках – не диплоидный, а гаплоидный набор хромосом и ДНК, - т.е. 23 монохроматидных хромосомы (22 аутосомы и 1 половая хромосома), и в них – 23 молекулы ДНК (по одной на хромосому).</p> <p><i>б)</i> При этом сперматозоиды подразделяются на две примерно равные популяции клеток по виду половой хромосомы: у одних – X-, у других – Y-хромосома. В женских половых клетках содержатся только X-хромосомы.</p>
3) Вариабельность генома	<p><i>а)</i> Заметим: гомологичные хромосомы диплоидной клетки обычно различаются по аллелям своих генов. Поэтому в половых клетках, получающих произвольную хромосому каждой из 23 пар хромосом, образуется большое множество комбинаций генетических аллелей.</p> <p><i>б)</i> Эта вариабельность многократно увеличивается, благодаря кроссинговеру в ходе мейоза. В результате, вероятность того, что две случайно взятые половые клетки, образовавшиеся в одном организме, имеют одинаковые геномы, – чрезвычайно низка.</p>
4) Особый дифферон	<p>Всё вышесказанное приводит к заключению, что предшественники половых клеток и сами эти клетки - совершенно особая клеточная линия (дифферон), которая не может быть отнесена ни к одному типу тканей организма.</p>

2. Сперматозоиды: имеют головку и хвост (жгутик). **а) Компоненты головки**

1) Ядро	<p>В ядре – 23 очень плотно упакованных хромосомы. В их составе – основные белки с высоким содержанием Арг и Цис.</p>
2) Акросома	<p>Плоский мембранный пузырёк: прилежит спереди к ядру и содержит ферменты для проникновения сперматозоида через оболочки ооцита.</p>
3) Плазмолемма головки: лабильна и содержит специфические белковые рецепторы.	

б) Хвост (жгутик) сперматозоида

4 отдела	<p>В хвосте различают шейку, промежуточный, основной и концевой отделы.</p>
----------	---

Содержимое	<p>а) Две центриоли (в шейке); образованы микротрубочками (МТ): $9 \times 3 + 0$.</p> <p>б) Аксонема, из МТ: $9 \times 2 + 2$; идёт от одной центриоли вдоль всего хвоста.</p> <p>в) Наружные фибриллы: вокруг аксонемы.</p> <p>г) Митохондрии (в промежуточной части хвоста).</p>
Плазмолемма хвоста: способна к возбуждению (при его биении).	

3. Женские половые клетки

а) Природа клеток

<p>а) Женскими половыми клетками обычно считаются яйцеклетки, имеющие, по определению, гаплоидный набор ДНК.</p> <p>б) Но на самом деле у млекопитающих</p> <ul style="list-style-type: none"> - такие клетки никогда не образуются, - а оплодотворению подвергается ооцит II – клетка, появляющаяся после первого деления мейоза (т.е. при делении ооцита I) и ещё не прошедшая второе деление, а потому содержащая диплоидный набор ДНК. <p>в) Однако этим нередко пренебрегают и всё равно говорят о яйцеклетке – тем более, что состав цитоплазмы от указанного факта не зависит.</p>
--

б) Цитоплазма «яйцеклетки» (ооцита)

Помимо обычных органелл, в цитоплазме зрелого ооцита содержатся следующие специфичные структуры.

1) Желточные мембранные гранулы	<p>а) Обеспечивают развитие зародыша в течение первой недели (до имплантации в стенку матки).</p> <p>б) При этом «яйцеклетки» млекопитающих являются</p> <ul style="list-style-type: none"> - по содержанию желтка – вторично олиголецитальными (второй раз в эволюции – относительно немного желтка), - по распределению желтка в клетке – изолецитальными (желток распределён равномерно).
2) Кортикальные мембранные гранулы	<p>Находятся под плазмолеммой; их содержимое участвует в т.н. кортикальной реакции, которая</p> <ul style="list-style-type: none"> - развивается сразу после оплодотворения ооцита сперматозоидом - и препятствует оплодотворению той же клетки другими сперматозоидами.
3) Мультивезикулярные тельца	<p>Каждое такое тельце – это совокупность мелких пузырьков, заключённых в большой мембранный мешок.</p> <p>Представляют собой производные лизосом; появляются в процессе переваривания ооцитом фагоцитированных частиц.</p>

Важно также, что в цитоплазме ооцита – очень высокое содержание компонентов **белок-синтезирующей системы** – рибосом, мРНК, рРНК, тРНК.

в) Ооцит I, ооцит II и их оболочки

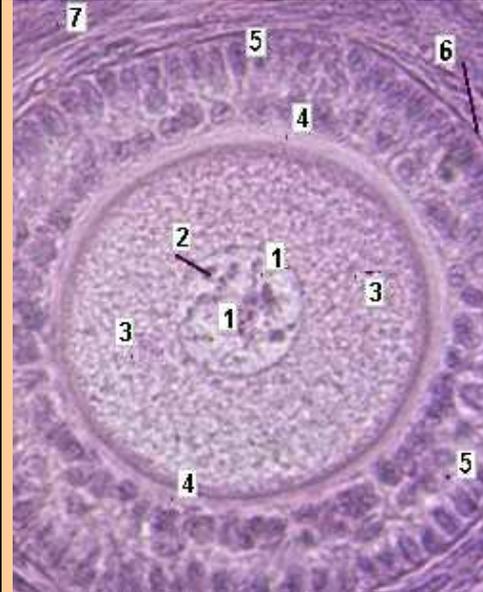
<p>Развитие ооцитов I в яичнике</p>	<p>Ооциты I, т.е. клетки на стадии первого деления мейоза, развиваются в яичниках, где каждая из них заключена в фолликул. В большинстве своём фолликулы находятся в покоем состоянии и называются примордиальными. Вступая в созревание, фолликул растёт и усложняется по структуре, проходя стадии первичного, вторичного и третичного фолликула. Правда, далеко не все фолликулы доходят до последней стадии: с каждой стадией всё большее число фолликулов подвергается атрезии – проще говоря, дегенерации.</p>	
<p>Оболочки ооцита I</p>	<p>1) Итак, в достаточно зрелом (например, в первичном) фолликуле (рис. 5.1) ооцит I – уже крупная клетка: (1) – её ядро, (2) – ядрышко, (3) – цитоплазма с желточными гранулами. 2) Вокруг ооцита I имеются следующие оболочки: а) блестящая (zona pellucida) (4) – бесклеточная, состоящая из гликопротеинов и гликозамингликанов, б) зернистая (5) – из фолликулярных клеток (эпителиальной природы) на базальной мембраной (6) в) и текальная (7) – соединительнотканная.</p>	
<p>Овуляция</p>	<p>а) По мере дальнейшего развития фолликула в нём появляется и увеличивается в размере полость с жидкостью, продуцируемой фолликулярными клетками (численность которых тоже возрастает). б) В третичных фолликулах полость занимает большую часть объёма фолликула. И давление всё накапливающейся жидкости в одном из таких фолликулов вызывает овуляцию: - разрыв стенки фолликула, а также оболочек самого яичника. в) При этом ооцит с оставшимися оболочками, выталкиваясь из яичника, попадает в ампулярный отдел яйцевода.</p>	
<p>а) Во время овуляции ооцит I завершает первое деление мейоза и превращается в тот самый ооцит II, который и участвует в оплодотворении. б) При этом вторая из дочерних клеток – т.н. редукционное тельце – цитоплазмы практически не получает и оплодотворяться не может.</p>		
<p>Оболочки ооцита II</p>	<p>После овуляции вокруг ооцита II остаются: - прежняя блестящая оболочка, - часть фолликулярных клеток (зернистая оболочка) без базальной мембраны (последняя вместе с прочими фолликулярными клетками остаётся в стенке лопнувшего фолликула), - и небольшие обрывки текальной оболочки.</p>	

Рис. 5.1. Фолликул в яичнике

4. Оплодотворение. В этом процессе различают несколько стадий.

а) Сближение и дистантное взаимодействие половых клеток

Способ движения гамет	<p>Сближение происходит в результате встречного движения клеток.</p> <p>1) Ооцит II с оболочками – <i>пассивное</i> перемещение с током жидкости по ампулярному отделу яйцевода по направлению к матке.</p> <p>2) Сперматозоиды:</p> <ul style="list-style-type: none"> - первые часы, во влагалище и матке, тоже перемещаются <i>пассивно</i> – вместе с слизью, под действием мышечных сокращений; - позже, когда произойдет их активация, начинают двигаться самостоятельно (по яйцеводу).
Капацитация	<p>Капацитация – это и есть активация сперматозоидов.</p> <p>а) Она проявляется <i>усилением</i> их <i>метаболизма</i> и <i>подвижности</i>.</p> <p>б) Кроме того, меняется белковый и липидный состав плазмолеммы головок сперматозоидов, что облегчает</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>связывание</i> сперматозоидов с оболочками ооцита - и последующий <i>разрыв</i> этой мембраны.
Таксис	<p>Направление активного движения сперматозоидов в яйцевод задается</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>отрицательным реотаксисом</i> – способностью определять направление тока жидкости и двигаться в противоположную сторону, - а также <i>хемотаксисом</i> – движением в сторону возрастания концентрации <i>гиногамонов</i>, выделяемых ооцитом.

б) Контактное взаимодействие гамет

Связывание	<p>а) Несколько сотен наиболее активных сперматозоидов</p> <ul style="list-style-type: none"> - проникает между клетками зернистой оболочки - и <i>специфически взаимодействуют</i> рецепторами своей головки с рецепторами блестящей оболочки ооцита. <p>б) Биение их хвостов вызывает <i>вращение всего клеточного комплекса</i> с частотой 4 оборота в минуту.</p>
Акрсомная реакция	<p>а) Подобное связывание запускает в сперматозоидах акросомную реакцию: наружу выделяются ферменты акросомы:</p> <p style="text-align: center;"><i>акрозин, гиалуронидаза, коллагеназа, пенетраза</i> и др.</p> <p>б) И с их помощью каждый сперматозоид начинает «бурить» в блестящей оболочке собственный узкий ход.</p>
Прикрепление к плазмолемме	<p>Первый сперматозоид, преодолевший оболочки, прикрепляется к плазмолемме ооцита.</p> <p>Здесь образуется выпячивание – <i>воспринимающий бугорок</i>.</p>

в-I) Проникновение сперматозоида (ядра и центриолей) в ооцит II

<p>а) В ооцит II проникают только <i>ядро</i> и <i>центриоли</i> сперматозоида.</p> <p>б) Плазмолемма же его встраивается в плазмолемму ооцита, что</p> <ul style="list-style-type: none"> - меняет трансмембранный потенциал и - стимулирует высвобождение содержимого кортикальных гранул ооцита.

в-II) Кортикальная реакция включает *изменения блестящей оболочки:*

- а) отделение её от плазмолеммы ооцита т.н. **перивителлярным пространством**,
 б) **потерю** ею **рецепторов** связывания спермиев,
 в) значительное её **уплотнение** (путём образования множества поперечных связей).
 С этого момента блестящая оболочка называется **оболочкой оплодотворения**.

в-III) Завершение мейоза ооцитом

Проникновение в ооцит **центриолей** позволяет ему пройти (одновременно с кортикальной реакцией) второе деление мейоза:

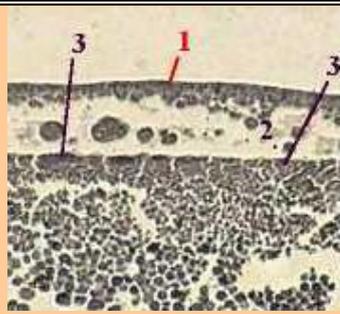
23 дихроматидных хромосомы подразделяются на два набора монохроматидных хромосом:

- один остаётся в зиготе в составе **женского пронуклеуса**,
- второй набор собирается в очередное **редукционное тельце**, которое выталкивается из ооцита куда-нибудь под оболочки.

5. Подготовка зиготы к дроблению

а) Сближение пронуклеусов	Ядро сперматозоида – мужской пронуклеус – набухает до размера женского. Одновременно пронуклеусы сближаются. В сближенном состоянии они образуют т.н. синкарион .
б) Удвоение ДНК и центриолей	В плане подготовки к первому митотическому делению, в каждом пронуклеусе происходит репликация ДНК , а хромосомы становятся двухроматидными. Удваиваются также центриоли, пришедшие со сперматозоидом.
в) Начало первого деления	Далее в пронуклеусах начинается профазы митоза: конденсируются хромосомы, разрушается ядерная оболочка. После этого, на стадии метафазы, хромосомы обоих пронуклеусов объединяются в единую метафазную звезду .

6. Дробление и образование бластулы (у птиц и млекопитающих)

	Птицы	Млекопитающие
«Яйцеклетка»	Резко телолецитальная	Вторично олиго- и изолецитальная
Дробление	Неполное	Полное, неравномерное, асинхронное
	При дроблении вначале образуется комочек клеток – морула . Потом в зародыше появляется полость – он становится бластулой .	
Рис. 5.2. Бластула	 <p>а) ДИСКОБЛАСТУЛА</p>	 <p>б) БЛАСТОЦИСТА</p> <p>Компоненты: трофобласт (стенка), эмбриобласт (крупные клетки), бластоцель (полость)</p>

Тема 6. ГАСТРУЛЯЦИЯ, ОБРАЗОВАНИЕ ОСЕВЫХ ЗАЧАТКОВ ОРГАНОВ И ЗАРОДЫШЕВЫХ ОБОЛОЧЕК

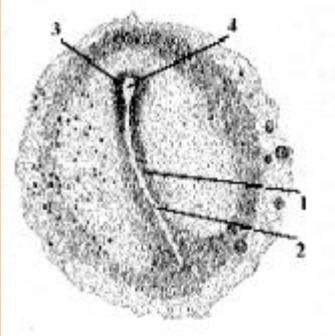
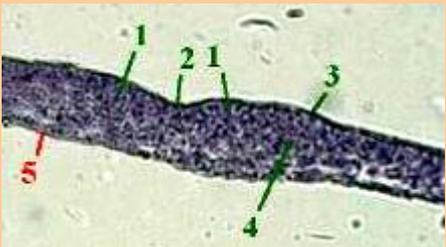
1. Гастрюляция: из бластулы образуется *зародыш с тремя зародышевыми листками* – *эктодермой, мезодермой и энтодермой*.

На следующей стадии эмбриогенеза из них развиваются *осевые зачатки органов*. Одновременно формируются и *внезародышевые органы*, необходимые для развития.

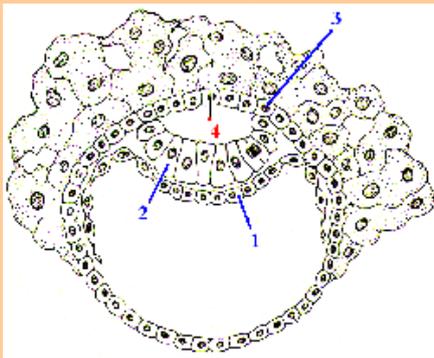
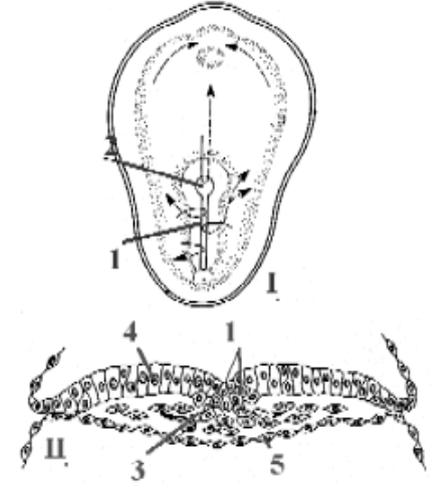
Гастрюляция у птиц и у млекопитающих включает две стадии:

деламинацию и иммиграцию.

а) Гастрюляция у птиц

«Исходник»	У птиц бластула (рис. 5.2,а) – это слой клеток, имеющий дисковидную форму и лежащий на неподделившемся желтке.	
1) Деламинация	Путём неравномерного деления клеток слой расщепляется на два: - на <i>эпибласт</i> – верхний слой крупных цилиндрических клеток, которые-то и дадут начало всем трём зародышевым листкам и части незародышевых листков; - и на <i>гипобласт</i> – нижний слой мелких плоских клеток, в образовании тканей зародыша не участвующий.	
2) Иммиграция: а) образование <i>первичной полоски</i>	<p>На стадии иммиграции клетки зародыша (<i>эпибласта</i>)</p> <ul style="list-style-type: none"> - тоже интенсивно делятся, - но теперь в большинстве своём не остаются на месте, а активно перемещаются. <p>а) Миграция происходит</p> <ul style="list-style-type: none"> - вначале – по верхней поверхности зародышевого щитка от периферии к центру и немного кзади, 	 <p style="text-align: center;">Рис. 6.1. Гастрюляция у птиц. а) Зародышевый щиток, вид сверху</p>
2) Иммиграция: б) образова- ние <i>зародышевых листочков</i>	<p>Первая порция мигрирующих клеток уходит на нижнюю поверхность щитка, отесняет к периферии клетки гипобласта и становится <i>зародышевой энтодермой</i> (5).</p> <p>Вторая порция клеток распределяется в слое между двумя</p>	 <p style="text-align: center;">б) Препарат. Первичная полоска</p>
	поверхностями, формируя <i>мезодерму</i> .(4). Клетки, остающиеся сверху, – это <i>зародышевая эктодерма</i> (3).	

б) Гастрюляция у млекопитающих

<p>«Исходник»</p>	<p>Бластула млекопитающих (си. рис. 5.2,б) – это пузырёк (<i>бластоциста</i>), содержащий</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>трофобласт</i> – стенку из одного слоя мелких клеток, - <i>эмбриобласт</i> – уплощённое скопление крупных клеток у одного из полюсов (изнутри), подобное <i>зародышевому диску</i> птиц, и - <i>бластоцель</i> – заполненную жидкостью полость. 	
<p>1. Деламинация: а) первая и б) вторая</p>	<p>а) Как у птиц, вначале происходит расщепление (деламинация) эмбриобласта на два слоя: <i>эпибласт</i> и <i>гипобласт</i> (1).</p> <p>б) Но, в отличие от птиц, далее совершается ещё одна деламинация: эпибласт делится на</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>амниотическую эктодерму</i> (2) (сверху, под трофобластом (4)) и - <i>зародышевый эпибласт</i> (3) <p>между которыми появляется небольшая полость: - <i>амниотический пузырёк</i> (2А).</p>	 <p>Рис. 6.2. Гастрюляция у млекопитающих а) Деламинация</p>
<p>2. Иммиграция: образование а) <i>первичной полоски</i> и б) <i>зародыше- вых листков</i></p>	<p>Вторая стадия гастрюляции происходит практически так же, как у птиц, но с заменой</p> <ul style="list-style-type: none"> - просто <i>эпибласта</i> у птиц - на <i>зародышевый эпибласт</i> у млекопитающих. <p>а) Т.е. миграция клеток по верхней поверхности зародышевого эпибласта приводит к образованию</p> <ul style="list-style-type: none"> двух <i>первичных</i> возвышений – <i>полоски</i> (1) и <i>бугорка</i> (2) и двух <i>первичных</i> углублений в их центре – <i>бороздки</i> и <i>ямки</i>. 	 <p>б) Иммиграция</p>
	<p>б) А затем миграция части клеток зародышевого эпибласта</p> <ul style="list-style-type: none"> - на нижнюю поверхность – ведёт к образованию <i>зародышевой энтодермы</i> (5) - и между двумя поверхностями – к появлению зародышевой (и внезародышевой) <i>мезодермы</i> (3) - Клетки, оставшиеся сверху, – <i>зародышевая эктодерма</i> (4). 	

2. Образование осевых зачатков органов

а) Производные *эктодермы* (см. рис. 6.3)

- 1) Путём впячивания срединной части эктодермы образуются: а) *нервный желобок* и при его замыкании – *нервная трубка* (2), б) *нервные валики* и из них – *нервные гребни*.
- 2) Оставшаяся часть эктодермы – это *кожная эктодерма* (1).

б) Производные мезодермы

1) **Хорда** (3) – плотный тяж клеток вдоль оси зародыша, как раз и служащий для обозначения этой оси. Далее с обеих сторон от неё всё более латерально появляются:

2) **сомиты** (4) – сегментированные отделы мезодермы (у курицы – 11, у человека – 44 пары), каждый из которых позже подразделяется на три части – *дерматом*, *миотом* и *склеротом*;

3) **нефрогонотомы** (5), или **сегментные ножки** спереди и несегментированный **нефрогенный тяж** в задней половине зародыша –

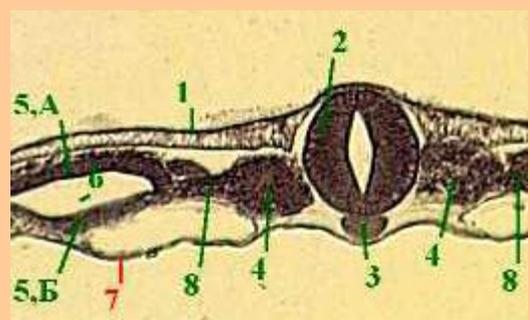


Рис. 6.3. Осевые зачатки Зародыш курицы. Препарат

зачатки мочевой (трёх пар почек и мочевыводящих путей), а также половой систем;

4) **спланхнотомы** (6А–6Б) – полностью несегментированная часть мезодермы, но разделённая по толщине на два листка –

- **париетальный** (6А), прилегающий к эктодерме (1),
- и **висцеральный** (6Б), прилегающий к энтодерме (9),
- с **целомической полостью** (7) между ними –

источники внутренних полостей организма и выстилающего их мезотелия.

5) **Мезенхима** – эмбриональная соединительная ткань. Её клетки выселяются из прежде названных отделов мезодермы и заполняют все пространства между ними. Кроме соединительной ткани, из мезенхимы образуются

- сосуды, кроветворная и гладкомышечная ткани.

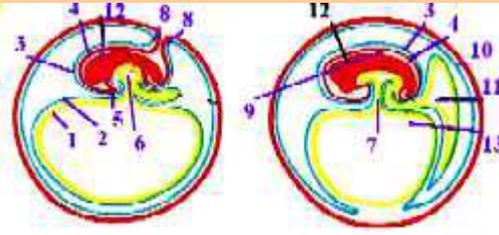
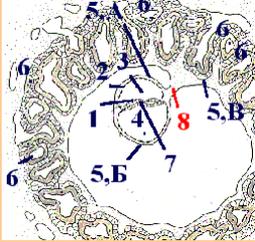
в) **Энтодерма** (9) – вся представляет собой **кишечную энтодерму**, из которой будут происходить эпителий желудка, кишки, печени и поджелудочной железы.

3. Сворачивание зародыша и образование складок

<p>Продольное сворачивание</p>	<p>Вскоре прежде плоский зародыш начинает сворачиваться вдоль продольной оси. Одновременно он немного приподнимается над желтком.</p>	
<p>Туловищные складки</p>	<p>Это приводит к появлению туловищных складок (14), которые - образованы четырьмя листками (эктодермой, париетальной и висцеральной мезодермой, энтодермой) - и являются границей между зародышевой (кнутри от складок) и внезародышевыми частями этих листков.</p>	<p>Рис. 6.4, а-б. Туловищные и амниотические складки Зародыш курицы. Препарат</p>
<p>Амниотические складки</p>	<p>У птиц два из четырёх листков – внезародышевая эктодерма (19) и париетальный листок внезародышевой мезодермы (18) – образуют вверху амниотические складки (20), которые потом сближаются и смыкаются, ограничивая амниотический мешок.</p>	

4. Внезародышевые органы птиц и млекопитающих

Внезародышевые органы необходимы для нормального развития зародыша, но некоторые из них нужны лишь на (или до) определённой стадии этого развития.

Внезародышевые органы <i>Птиц</i>	Внезародышевые органы <i>млекопитающих</i>
	
<p>1. АМНИОН (амниотический мешок): создаёт ту <i>внутреннюю среду</i>, в которой развивается зародыш (эмбрион, плод).</p> <p>Тканевой состав стенки амниона: внезародышевая (амниотическая) эктодерма и внезародышевая мезодерма.</p>	
<p>У птиц амнион (9) образуется в результате смыкания амниотических складок.</p>	<p>У млекопитающих амниотический пузырёк (3) появляется в результате второй деляминации при гастрюляции.</p>
<p>Поэтому у <i>млекопитающих</i>, в отличие от птиц, амниотических складок нет!</p>	
<p>2. ЖЕЛТОЧНЫЙ МЕШОК: в его стенке впервые</p> <p>а) обнаруживаются ППК (первичные половые клетки) и б) начинается кроветворение.</p> <p>в) У птиц, кроме того, он содержит много желтка – источника питания зародыша.</p> <p>Тканевой состав стенки желточного мешка: внезародышевая энтодерма, происходящая из гипобласта, и внезародышевая мезодерма.</p>	
<p>У птиц желточный мешок (13) образуется путём обрастания желтка теми двумя листками, которые только что упоминались.</p>	<p>У млекопитающих желтка в ооците сравнительно мало. Поэтому желточный мешок (4) образуется просто путём отграничения гипобластом (вместе с подрастающей мезенхимой) части пространства внутри трофобласта.</p>
<p>3. СЕРОЗНАЯ ОБОЛОЧКА (10)</p>	<p>3. ХОРИОН (6)</p>
<p>Образуется путём обрастания верхними ветвями амниотических складок внутренней поверхности скорлупы. Выглядит как прозрачная плёнка под скорлупой. Участвует в газообмене.</p>	<p>Образуется из трофобласта (внезародышевой эктодермы): к нему изнутри подрастает внезародышевая мезенхима, а снаружи появляются многочисленные ворсины. Образует ворсинчатую оболочку плода и плодную часть плаценты.</p>
<p>4. АЛЛАНТОИС ((11) на рис. 6.5,а): вырост заднего отдела первичной кишки, врастающий в амниотическую ножку.</p> <p>Возможно, участвует в выделении продуктов обмена, а у млекопитающих это ещё и вектор, вдоль которого растут пупочные сосуды.</p>	

Раздел 4. ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ

Тема 7. ВВЕДЕНИЕ В УЧЕНИЕ О ТКАНЯХ. ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ ТКАНИ

1. Введение в учение о тканях

Общая гистология изучает тканевой уровень строения организма.

1) Группы тканей	<p>Все ткани делят на 4 морфофункциональные группы. Это:</p> <p>а) <i>эпителиальные</i> ткани (покровные и железистые),</p> <p>б) ткани <i>внутренней среды</i> организма (кровь, кроветворные и соединительные, включая хрящевые и костные, ткани),</p> <p>в) <i>мышечные</i> ткани и</p> <p>г) <i>нервная</i> (в единственном числе!) ткань.</p>
2) Компоненты тканей и органов	<p><i>а)</i> В состав ткани могут входить:</p> <ul style="list-style-type: none"> - клетки, - надклеточные структуры (симпласты, синцитии), - постклеточные структуры (эритроциты, тромбоциты, корнеоциты), - межклеточное вещество (волокна, аморфное вещество). <p>В каждой ткани – строго определённый набор перечисленных элементов и их конкретных представителей.</p> <p><i>б)</i> В свою очередь, в каждом органе – определённый набор тканей (или их элементов) разных видов и (или) групп.</p> <p>При этом клетки одного и того же вида ткани в разных органах могут иметь те или иные особенности.</p>
3) Камбий	<p><i>а)</i> Клетки, способные к делению и служащие для обновления ткани, называются <i>камбиальными</i>, или <i>стволовыми</i>.</p> <p><i>б)</i> Виды камбия:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>локализованный</i> камбий – камбиальные клетки расположены в определённом локусе ткани (например, в базальном слое эпителия), - <i>диффузный</i> камбий – камбиальные клетки распределены по всему объёму ткани (например, фибробласты в соединительной ткани), - <i>вынесенный</i> камбий – камбиальные клетки находятся за пределами ткани (например, стволовые клетки хряща находятся в надхрящнице.)
4) Потентность клеток	<p><i>а)</i> <i>Тотипотентные</i> клетки (клетки зародыша до стадии 4-8 бластомеров) – способны давать начало любой клетке организма.</p> <p><i>б)</i> <i>Полипотентные</i> клетки (бластомеры, клетки зародышевых листков, некоторые стволовые клетки) – способны давать начало не всем, но многим видам клеток.</p> <p><i>в)</i> <i>Унипотентные</i> клетки – стволовые клетки, способные развиваться лишь в одном направлении.</p>

5) Дифференцировка	<p><i>а)</i> Постепенное ограничение возможных направлений развития клетки называется коммитированием.</p> <p><i>б)</i> Крайняя степень коммитирования – детерминация: она означает, что у клетки осталось лишь одно направление развития.</p> <p><i>в)</i> Совокупность процессов коммитирования (вплоть до детерминации) и последующего преобразования детерминированной клетки в зрелую (по морфологии и функции) называется дифференцировкой.</p>
6) Дифферон	<p>А совокупность всех клеточных форм (от стволовой клетки до конечной, высокодифференцированной, формы), составляющих определённую линию дифференцировки, называется диффероном.</p>
7) Определение понятия «ткань»	<p>И, наконец, ткань – это возникшая в эволюции частная система организма, которая состоит из одного или нескольких дифферонов клеток и их производных и обладает специфическими функциями благодаря кооперативной деятельности всех её элементов.</p>

2. Общие сведения об эпителиальных тканях

а) Локализация

<p>Эпителиальные ткани, в основном, бывают покровными и железистыми:</p> <ul style="list-style-type: none"> - покрывают внешние поверхности органов и тела, - выстилают изнутри поверхности полостей, сосудов и протоков, - являются основными секреторными клетками большинства экзокринных и эндокринных желёз. <p>Кроме того, эпителиальными являются</p> <ul style="list-style-type: none"> - сенсорные клетки вторично чувствующих органов чувств (вкуса, слуха и обоняния) - и строма тимуса.
--

б) Происхождение эпителиев

Эпителиальные ткани образуются из 5-ти эмбриональных источников, в связи с чем различают 5 типов железистого эпителия.:

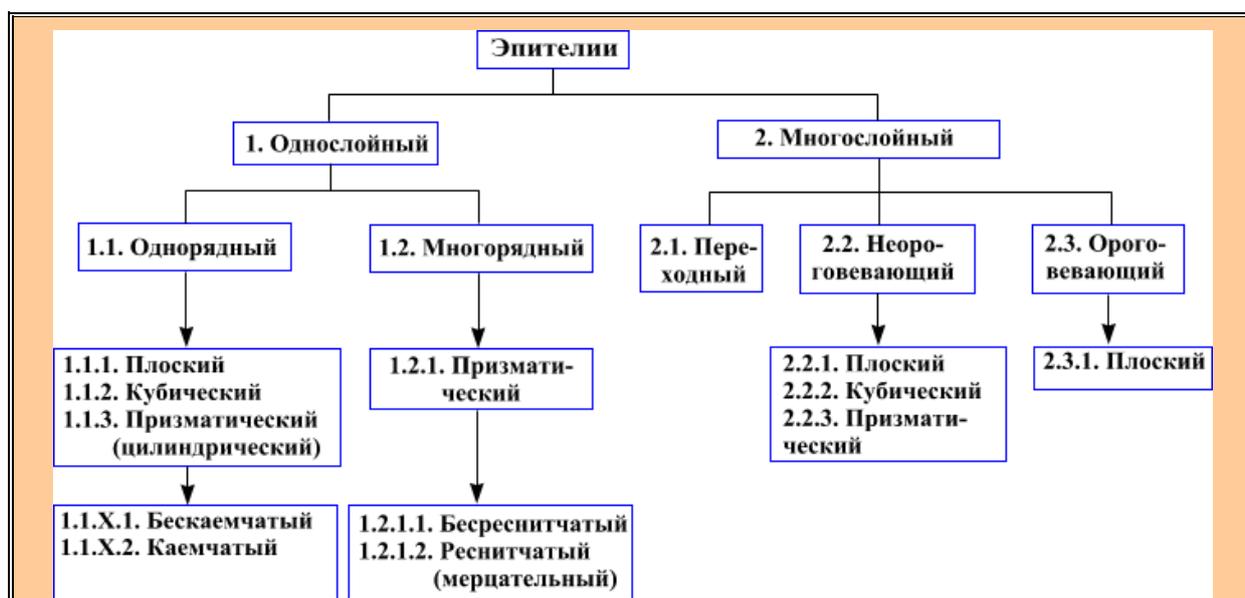
1) эпидермальный	– из кожной эктодермы	– эпителий кожи, производные кожи
2) эпендимоглиальный	– из нервной трубки	– эпителий полостей мозга (эпендима)
3) целонефродермальный	– из мезодермы (без мезенхимы)	– эпителий серозных оболочек и канальцев почек
4) ангиодермальный	– из мезенхимы	– эндотелий сосудов
5) энтеро-дермальный	– из энтодермы	– эпителий желудка, кишки, печени и поджелудочной железы

3. Покровные эпителии

а) Общие признаки

1) Пласт клеток	Между клетками почти нет промежутков
2) Базальная мембрана	От подлежащей ткани эпителий отделён баз. Мембраной
3) Полярность	Базальный и апикальный отделы эпителия различны
4) Отсутствие сосудов	Лишь в одном эпителии есть сосуды – в улитке
5) Кератин	Промежуточные филаменты образованы кератином.
6) Регенерация	У эпителия – высокая способность к регенерации

б) Классификация покровных эпителиев



4. Однослойные покровные эпителии

Определение	Однослойными называются такие эпителии, у которых <i>все клетки контактируют с базальной мембраной.</i>	
Пример Рис. 7.1. Мезотелий брюшины Тотальный препарат. Импрегнация серебром и окраска гематоксилином	<p>Это <i>однослойный плоский</i> эпителий.</p> <p>Но убедиться ни в том, что он однослойный, ни в том, что он – плоский, на данном (тотальном) препарате нельзя.</p> <p>Зато хорошо видны границы (1) клеток: между клетками фактически нет межклеточного вещества.</p>	

<p>Пример Рис. 7.2. Эпителий тонкой кишки Окраска гематоксилином и эозином</p>	<p>Это однослойный цилиндрический (синоним: призматический) каёмчатый эпителий (3). Он покрывает ворсинки (2) тонкой кишки. На апикальной поверхности эпителиоцитов – оксифильная щётчатая каёмка (4), образованная микроворсинками.</p>	
<p>Рис. 7.3. Эпителий трахеи Окраска гематоксилином и эозином</p>	<p>Здесь – многорядный мерцательный эпителий. Все клетки касаются базальной мембраны (однослойность), но т.к. они различны по высоте, то их ядра лежат на разных уровнях (многорядность).</p>	
<p>Видны ядра клеток: базальных (1), переходных (2), мерцательных (3) с ресничками (4), бокаловидных (5).</p>		

5. Многослойные покровные эпителии

<p>Определение</p>	<p>В многослойном эпителии с базальной мембраной связаны клетки только нижнего (базального) слоя.</p>	
<p>Рис. 7.4. Эпителий мочевого пузыря Окраска гематоксилином и эозином</p>	<p>В мочевыводящих путях – переходный эпителий: при растяжении органа уплощается, т.е. переходит от одной формы к другой. У него – 3 слоя: - базальный (1), - промежуточный (2) и - поверхностный (3) из крупных клеток с округлыми ядрами.</p>	
<p>Рис. 7.5. Передний эпителий роговицы Окраска гематоксилином и эозином</p>	<p>Это многослойный плоский неороговевающий эпителий. Он же – в полости рта и в пищеводе. В его составе условно выделяют тоже 3 слоя: - базальный (1), - шиповатый (2), чьи клетки содержат многочисленные «шипики», образующие десмосомы, и - наружный слой плоских клеток.</p>	

<p>Рис. 7.6. Эпителий кожи пальца (эпидермис) Окраска гематоксилином и эозином</p>	<p>Наконец, эпидермис - это многослойный плоский ороговевающий эпителий. В нём различают 5 слоёв: - базальный (1) – вместе с подлежащей базальной мембраной имеет очень извилистый контур из-за впячивания в эпителий многочисленных сосочков соединительной ткани;</p>	
<p>- <i>слой шиповатых клеток</i> (2), - <i>зернистый слой</i> (3) – из уплощённых клеток (с уплощёнными же ядрами), заполненных гранулами т.н. кератогиалина, - <i>блестящий</i> (4) и <i>роговой</i> (5) слои – из безъядерных клеток, где кератин уже не образует гранулы, а занимает весь внутриклеточный объём в виде продольных плотно упакованных пучков.</p> <p>Таким образом, в ходе превращения базальных клеток в роговые чешуйки в них исчезают почти все органеллы и накапливаются промежуточные филаменты из белка кератина. Поэтому все эти клетки имеют общее название – «кератиноциты».</p>		

6. Железистый эпителий а) Самая общая классификация желёз:

- по числу клеток – **одноклеточные** (напр., бокаловидные клетки) и **многоклеточные**;
- по направлению секреции – **эндокринные** (в кровь) и **экзокринные** (во внешнюю среду).

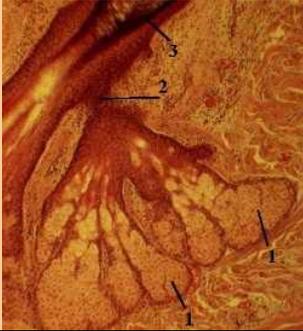
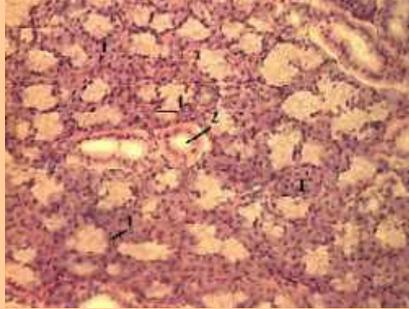
Дальше в этой теме речь будет идти лишь о **многоклеточных экзокринных железах**.

б) Общие сведения об экзокринных железах

<p>Компоненты желёз</p>	<p>1) Концевые отделы – полые мешочки или трубочки, стенка которых состоит из экзокриноцитов, выделяющих в просвет свой секрет. 2) Выводные протоки – идут от концевого отдела к соответствующей полости тела или на его поверхность. Изнутри выстланы покровным эпителием. <u>Замечание:</u> в эндокринных железах нет ни концевых отделов, ни выводных протоков.</p>		
<p>Типы секреции</p>	<p>1) Мерокриновая секреция</p>	<p>Выделение секрета идёт без нарушения целостности экзокриноцитов.</p>	<p>Пример – слюнные железы.</p>
	<p>2) Апокриновая секреция</p>	<p>При выделении секрета происходит частичное разрушение апикальных отделов клеток.</p>	<p>Пример – молочные железы</p>
	<p>3) Голокриновая секреция</p>	<p>Образуя секрет, клетки полностью разрушаются и выделяются вместе с секретом.</p>	<p>Пример – сальные железы</p>
<p>Природа секрета</p>	<p>По природе секрета железы делятся на 1) белковые, 2) слизистые, 3) белково-слизистые и 4) сальные</p>		

Морфологическая классификация желёз	1) По ветвлению выводящих протоков –	а) <i>простые</i> железы, если проток не ветвится б) <i>сложные</i> железы, если протоки ветвятся
	2) По ветвлению концевых отделов –	а) неразветвлённые и б) разветвлённые
	3) По форме концевых отделов –	а) трубчатые и б) альвеолярные

7. Примеры желёз

Рис. 7.7. Желёзы матки Окраска гематоксилином и эозином	Рис. 7.8. Сальные железы. Кожа с волосом Окраска гематоксилином и эозином	Рис. 7.9. Подчелюстная слюнная железа Окраска гематоксилином и эозином
		
Это простые неразветвлённые трубчатые железы	Это простые разветвлённые альвеолярные железы	А это сложные разветвлённые альвеолярно-трубчатые железы

Тема 8. КРОВЬ

1. Ткани внутренней среды организма: общие свойства

Кровь (вместе с кроветворными и соединительными тканями) относится к тканям внутренней среды организма.

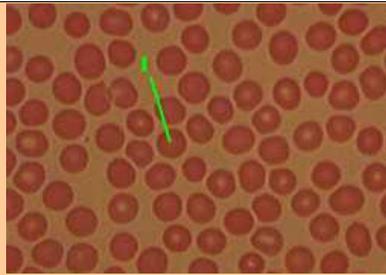
- а) Все эти ткани происходят *из мезенхимы*.
- б) Значительную часть объёма в каждой из них занимает *межклеточное вещество*:
- жидкое (в крови и лимфе),
 - гелеобразное (в собственно соединительных тканях) или
 - твёрдое (в скелетных соединительных тканях).
- в) *Клеточный состав* многих (хотя не всех) этих тканей весьма *разнообразен*.

2. Состав крови (общий объём у взрослого человека – около 5 л)

Основные компоненты	а) Плазма (межклеточное вещество) – 55–60% объёма крови (~ 3 л). б) Форменные элементы – 40–45 % объёма крови.
---------------------	---

Состав плазмы	а) Вода (90 % от массы) б) Белки (6,5–8,5% от массы): альбумины, глобулины, фибриноген в) Липиды – в составе специальных транспортных мицелл г) Многочисленные низкомолекулярные органические соединения д) Различные неорганические ионы
Форменные элементы	а) <i>Эритроциты</i> (красные кровяные тельца) – $5 \cdot 10^{12}$ 1/л б) <i>Лейкоциты</i> (белые кровяные тельца) – $6 \cdot 10^9$ 1/л в) <i>Тромбоциты</i> (кровяные пластинки) – $2,5 \cdot 10^{11}$ 1/л

3. Эритроциты а) Морфология

Зрелые эритроциты	<p><i>а)</i> Эритроциты – постклеточные структуры, лишённые ядер и всех прочих органелл. Время жизни – 120 суток.</p> <p><i>б)</i> По форме 85–90 % эритроцитов – двояковогнутые диски диаметром 7,5 мкм.</p> <p><i>в)</i> На препарате окрашены эозином в розовый цвет, имеют округлую форму и просветление в центре.</p>	 <p>Рис. 8.1. Эритроциты Мазок крови Окраска по Романовскому</p>
Ретикулоциты	<p>Около 1-2% эритроцитов крови составляют их непосредственные предшественники – ретикулоциты.</p> <p>При окраске по Романовскому неотличимы от зрелых эритроцитов. При окраске же мазка крезиловой синькой в ретикулоцитах выявляется зернисто-сетчатая структура – остатки органелл.</p>	
Старые формы	<p>Около 9 % эритроцитов крови приходится на старые формы:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>эхиноциты</i> (эллипсоиды с шипами) – 6%, - <i>сфероциты</i> (сфероиды без шипов) – 1%, - <i>стоматоциты</i> (куполообразного вида) – 2%. 	

б) Важнейшие белки эритроцитов

Белки плазмолеммы	<ol style="list-style-type: none"> 1) <i>Спектрин</i> – образует на внутренней поверхности плазмолеммы сетчатый каркас, придающий мембране эластичность и упругость. 2) <i>Гликофорин</i> – пронизывает всю мембрану и снаружи содержит группы (остатки сиаловой кислоты), придающие эритроциту существенный отрицательный заряд. 3) <i>Анионные каналы</i> – для Cl^-, HCO_3^-, OH^-. 4) Групповые антигены крови, в т.ч. антигены системы АВО.
-------------------	---

<p>Белок цитоплазмы – гемоглобин (Hb)</p>	<p>а) Занимает от четверти до половины объёма эритроцита. б) Молекулы содержат 4 белковые субъединицы; с каждой из них связан <i>гем</i> – вещество полициклической структуры с атомом Fe (II) в центре. в) Транспортирует в крови кислород – от лёгких к тканям. Каждый гем через атом Fe может связать одну молекулу O₂. г) По аминокислотному составу различают несколько видов Hb. В частности, у гемоглобина плода (HbF) сродство к кислороду выше, чем у гемоглобина взрослого человека (HbA).</p>
<p>Карбоангидраза</p>	<p>Тоже находится в цитоплазме эритроцитов. Облегчает перенос CO₂ из тканей в лёгкие. – а) В тканях CO₂ диффундирует из плазмы крови в эритроциты и превращается карбоангидразой в более растворимую форму (HCO₃⁻), которая выходит в плазму и в таком виде транспортируется. б) В лёгких, наоборот, бикарбонат, «заходя» в эритроциты, превращается в CO₂, который диффундирует из эритроцитов и вообще из крови – в выдыхаемый воздух.</p>

4. Лейкоцитарная формула – отражает разнообразие лейкоцитов и относительное содержание каждого их вида от общего количества лейкоцитов..

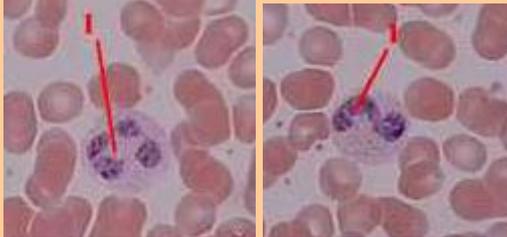
I. ГРАНУЛОЦИТЫ, ИЛИ ЗЕРНИСТЫЕ ЛЕЙКОЦИТЫ			II. АГРАНУЛОЦИТЫ			
Нейтрофильные лейкоциты (нейтрофилы)			Эозинофилы	Базофилы	Моноциты	Лимфоциты
Юные	Палочко-ядерные	Сегментоядерные	Все виды	Все виды	—	Все Виды
0–0,5 %	3–5 %	65–70 %	2–4 %	0,5–1 %	6–8 %	20–30 %

5. Гранулоциты а) Общие свойства

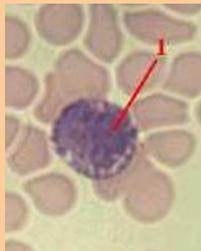
<p>Ядра</p>	<p>а) У зрелых <i>нейтрофилов</i> и <i>эозинофилов</i> ядро – сегментированное: состоит из нескольких сегментов, связанных перемычками. б) Поэтому данные клетки (впрочем, как и <i>базофилы</i>, у которых ядро тоже слегка деформировано) к делению не способны.</p>
<p>Гранулы</p>	<p>Каждый гранулоцит содержит гранулы двух (или даже трёх) типов. а) Неспецифические (или первичные) гранулы – разновидности лизосом, почти одинаковые у всех гранулоцитов. б) Специфические (вторичные) – нейтрофильные, эозинофильные или базофильные – они-то и определяют вид гранулоцита.</p>

б) **Нейтрофилы**: размер – 10–15 мкм

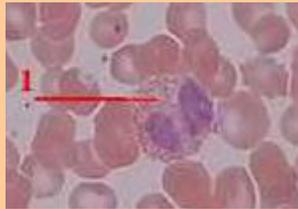
<p>Ядро</p>	<p>1) Зрелая форма – сегментоядерный нейтрофил: ядро – из 3–4-х сегментов. 2) Предшественник – палочкоядерный нейтрофил: ядро – ещё в виде изогнутой палочки.</p>	
-------------	--	--

<p>Виды гранул</p>	<p>Гранулы – в виде мелкой зернистости. Три вида:</p> <ul style="list-style-type: none"> - первичные (азурофильные), 15 %, - вторичные (нейтрофильные), 80%, - третичные, 5%. 	 <p>Рис. 8.2. Нейтрофилы: сегментоядерный (слева) и палочкоядерный (справа) Мазок крови. Окраска по Романовскому</p>
<p>Содержимое гранул</p>	<p>В гранулах содержатся те или иные вещества из следующих групп.</p> <p>1) <i>Антимикробные белки и ферменты:</i></p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>миелопероксидаза</i> – окисляет ионы Cl^- и I^- в молекулы Cl_2 и I_2, которые, в силу высокой окислительной способности, убивают микробы; - <i>лизоцим</i> – разрушает полисахариды бактериальной стенки, - <i>щелочная фосфатаза</i> – расщепляет бактериальную ДНК, - <i>лактоферрин</i> – связывает необходимое для бактерий железо. <p>2) <i>Ферменты, разрушающие межклеточное вещество</i> в повреждённом участке ткани: <i>эластаза, коллагеназа, желатиназа.</i></p>	
<p>Плазмолемма</p>	<p>В плазмолемме – <i>рецепторы</i></p> <ul style="list-style-type: none"> - к некоторым бактериальным поверхностным белкам и гликолипидам, - к олигосахаридам собственных клеток, выходящим на поверхность при повреждении клеток, - к неспецифической области иммуноглобулинов G (IgG). 	
<p>Функция</p>	<p>1) Нейтрофилы мигрируют из крови в очаг повреждения ткани, где</p> <ul style="list-style-type: none"> - могут «дистантно» поражать бактерии – выделяя антимикробные в-ва, - но, главное, фагоцитируют бактерии и «тканевые обломки» – благодаря перечисленным рецепторам. <p>Поэтому нейтрофилы называют <i>микрофагами</i>.</p> <p>2) Часть нейтрофилов может в результате фагоцитоза тоже погибать. Смесь погибших нейтрофилов, убитых бактерий и разрушенных остатков ткани составляет <i>гной</i>.</p>	

в) Базофилы: размер – 9–12 мкм

<p>1. В крови 1 базофил приходится примерно на 100.000 эритроцитов.</p> <p>2. Ядро – слабодольчатое и трудноразличимое за крупными базофильными гранулами, заполняющими почти всю цитоплазму.</p> <p>3. Среди прочих веществ эти гранулы содержат:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>гистамин</i> – медиатор воспаления (расширяет сосуды и повышает их проницаемость); образуется из аминокислоты <i>гистидина</i>; - и <i>гепарин</i> – полисахарид с противосвёртывающей активностью. <p>4) На плазмолемме базофилов – <i>рецепторы к свободным IgE</i>. Если же связывается ещё и антиген, содержимое гранул высвобождается и развивается <i>воспалительная</i> или даже <i>аллергическая</i> реакция.</p>	 <p>Рис. 8.3. Базофил Мазок крови</p>
--	---

г) Эозинофилы: размер – 12–17 мкм

<p>Морфология</p>	<p>1) Ядро состоит из 2-х сегментов. 2) Эозинофильные гранулы содержат: - главный основной белок, обладающий антипаразитарной (антигельминтной и антипротозойной) активностью, - фермент гистаминазу, инактивирующий гистамин.</p>	
<p>Функция</p>	<p>Соответственно, функции эозинофилов таковы: 1) противопаразитарная защита, 2) уравнивание действия базофилов, т.е. противовоспалительное и антиаллергическое действия – за счёт целой серии антигистаминных эффектов: эозинофилы</p> <p>- тормозят освобождение гистамина из базофилов, - а тот гистамин, который уже выделился, адсорбируют на своей поверхности, фагоцитируют и инактивируют в эозинофильных гранулах.</p>	<p>Рис. 8.4. Эозинофил Мазок крови Окраска по Романовскому</p>

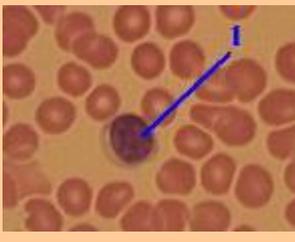
6. Агранулоциты. Моноциты: размер – 18–20 мкм

<p>Морфология</p>	<p>1) По размеру моноциты – самые крупные среди форменных элементов крови. 2) Ядро – тоже крупное, бобовидное (нередко – вообще неправильной формы) и относительно светлое. 3) Цитоплазма – в виде светлого широкого ободка и может содержать несколько гранул.</p>	
<p>Функции моноцитов</p>	<p>Единственная функция моноцитов состоит в том, что в тканях они превращаются в макрофаги. Причём, имеется около десятка разных видов макрофагов: I. типичные макрофаги, II. остеокласты - в костной ткани, и т.д. Все они происходят из моноцитов крови.</p>	<p>Рис. 8.5. Моноциты Мазок крови Окраска по Романовскому</p>
<p>Отличие макрофага от моноцита</p>	<p>В ходе превращения моноцита в макрофаг</p> <ul style="list-style-type: none"> - увеличивается размер клеток, - в клетках накапливаются лизосомы и компоненты белоксинтезирующей системы, - на поверхности появляются новые рецепторные белки.. 	
<p>Функции макрофагов</p>	<p>Макрофаги – активные участники иммунных и воспалительных реакций. При этом среди их функций наиболее важны следующие три.</p> <ol style="list-style-type: none"> 1) Фагоцитоз: происходит примерно так же, как у <i>микрофагов</i> (т.е. с участием рецепторов плазмолеммы и затем – активных окислителей). 2) Представление антигенных детерминант (небольших пептидов из разрушенных белков) Т-лимфоцитам, без чего последние не могут опознать антиген. 3) Секреция многочисленных биологически активных веществ. 	

7. Агранулоциты. Лимфоциты

а) Общая характеристика.

По размеру – малые (6–7 мкм), средние (8–9 мкм) и большие (12–15 мкм) лимфоциты.

<p>Морфология</p>	<p>1) В крови преобладают малые (80-85%) и средние (10%) лимфоциты.</p> <p>2) У этих клеток</p> <ul style="list-style-type: none"> - ядро – округлое, тёмное, - цитоплазма – в виде узкого базофильного (голубого) ободка без гранул. 	
<p>Основные виды лимфоцитов</p>	<p>1) Малые и средние лимфоциты по происхождению и функции делятся на B- (30%) и T- (60-65%)-клетки.</p> <p>2) Большие (гранулированные) лимфоциты – это НК-клетки (5-10%).</p>	<p>Рис. 8.6. Лимфоцит Мазок крови Окраска по Романовскому</p>
<p>Функция</p>	<p>Функция лимфоцитов – специфическое распознавание и уничтожение чужеродных для организма объектов.</p> <p>То и другое достигается в ходе иммунной реакции, которая может быть гуморальной или клеточной.</p>	

б) В-лимфоциты

<p>Особенности</p>	<p>В-лимфоциты</p> <ul style="list-style-type: none"> - образуются в большинстве своём в красном костном мозгу, - несут на поверхности рецепторные иммуноглобулины (BCR – В-клеточные рецепторы), специфичные к тому или иному антигену; - по специфичности этих BCR подразделяются на множество клонов и - являются основными участниками гуморальных иммунных реакций. 	
<p>Суть реакций</p>	<p>Суть этих реакций – в том, что стимулированные антигенами В-лимфоциты превращаются в плазматические клетки, которые продуцируют антитела, связывающие и обезвреживающие данные антигены.</p>	
<p>Механизм гуморальных иммунных реакций</p>	<p>1) Реакции вызываются бактериями и растворёнными макромолекулами. В-клетки тех или иных клонов узнают и связывают их своими BCR. Необходимо, чтобы антиген был узнан и вторым участником – T-хелперами («помощниками») соответствующей специфичности.</p> <p>2,а) Тогда в стимулированных В-клетках лимфоузлов, миндалин и т.п. начинаются сложные процессы – мутагенез генов Ig, отбор и размножение клеток с наилучшими результатами мутагенеза.</p> <p>2,б) После этого</p> <ul style="list-style-type: none"> - одни дочерние клетки сохраняются как В-клетки памяти, - а другие вступают в дифференцировку (в них сильно развиваются шероховатая ЭПС и аппарат Гольджи). <p>3,а) В результате дифференцировки образуются плазматические клетки. Синтезируемые ими антитела – это иммуноглобулины (Ig), близкие по своей специфичности к исходным BCR.</p> <p>3,б) Поэтому они тоже связывают антигены, но уже – в свободной среде.</p>	

в) Т-лимфоциты

Виды	1) Т-лимфоциты образуются <i>в тимусе</i> . 2) Их множество составляют клетки с разной функцией, в т.ч. - <i>Т-киллеры</i> (клетки-«убийцы») – основные участники <i>клеточных иммунных реакций</i> - и <i>Т-хелперы</i> («помощники»), необходимые для протекания большинства как гуморальных, так и клеточных иммунных реакций.
TCR	1) Те и другие несут на поверхности <i>TCR</i> (Т-клеточные рецепторы), более просто устроенные, нежели <i>BCR</i> , но тоже достаточно разнообразные. 2) С их помощью узнаётся не весь антиген (белок), а лишь та или иная <i>антигенная детерминанта</i> (АД) – пептид из 8–11 или 15–20 остатков аминокислот.
Суть клеточных иммунных реакций	1) Клеточную иммунную реакцию вызывают эукариотические клетки, несущие <i>на поверхности чужеродные АД</i> : - собственные клетки организма, пораженные вирусом; - опухолевые клетки; клетки трансплантата. 2) Суть последующей реакции – в том, что активные Т-киллеры (образовавшиеся в результате размножения Т-киллера, стимулированного с помощью <i>Т-хелперов</i> и т.н. <i>АПК</i> – антигенпредставляющих клеток) - своими TCR узнают на поверхности клеток соответствующие АД, - связываются с ними и - разрушают клетки с помощью белка <i>перфорина</i> , который формирует в мембране «жертвы» гидрофильные <i>поры</i> . 3) Последние инициируют одновременно развитие и <i>некроза</i> (за счёт осмотического шока), и <i>апоптоза</i> в атакуемой клетке.

8. Тромбоциты а) Структура

1) Это безъядерные <i>фрагменты цитоплазмы</i> (1), отделившиеся в красном костном мозгу от <i>мегакариоцитов</i> и циркулирующие в крови. 2) Центральная область тромбоцита – <i>грануломер</i> с органеллами и гранулами, содержащими ряд факторов свёртывания крови, серотонин, ионы Ca^{2+} и др. 3) Периферическая область – <i>гиаломер</i> : содержит цитоскелет (микротрубочки, микрофиламенты) и каналцы.	 <p style="text-align: center;">Рис. 8.7. Тромбоциты</p>
--	---

б) Функция

Тромбоциты участвуют <i>в свёртывании крови</i> . С их помощью происходит : 1) <i>образование «белого» тромба</i> – из слипшихся тромбоцитов, 2) <i>сужение сосудов</i> – с помощью содержимого гранул – серотонина и тромбоксанов, 3) <i>ускорение реакций образования «красного» тромба</i> – благодаря связыванию факторов свертывания крови с поверхностью тромбоцитов, 4) <i>уплотнение сгустка крови</i> – за счёт фермента трансглутаминазы (фактор XIII), высвобождающегося из гранул тромбоцитов и образующего в сгустке поперечные связи.

Тема 9. Собственно соединительные ткани. Соединительные ткани со специальными свойствами

1. Компоненты и классификация соединительных тканей

Компоненты соединительных тканей:

а) клетки, б) волокна, в) основное аморфное вещество.

Классификация соединительных тканей исходит

- из природы указанных компонентов

- и из соотношения между ними.

I. Собственно соединительные, или волокнистые соединительные, ткани

а) Рыхлая волокнистая неоформленная соед. ткань	Рыхлая – значит, в межклеточном пространстве <i>аморфное вещество</i> преобладает по занимаемому объёму над волокнами. Поэтому волокна лежат рыхло. Неоформленная – значит, волокна не ориентированы в каком-либо одном направлении.
б) Плотная волокнистая неоформленная соед. ткань	Плотная – основную часть межклеточного пространства занимают <i>волокна</i> (в основном, коллагеновые). Но пучки волокон опять не имеют определённой ориентации. Отсюда – термин « неоформленная ».
в-г) Плотная волокнистая оформленная соед. ткань – <i>коллагенового</i> (в) или <i>эластического</i> (г) типа	1) В обеих тканях преобладают волокна, составляющие мощные пучки (ткани – плотные). Причём, они идут в одном направлении (ткани – оформленные). 2) Ткань коллагенового типа содержит только коллагеновые волокна. В ткани эластического типа – и эластические, и коллагеновые волокна.

II. Соединительные ткани со специальными свойствами

а) Ретикулярная ткань	Состоит из отростчатых <i>ретикулярных клеток</i> и <i>ретикулярных волокон</i> , объединённых в сетевидную структуру.
б-в) Жировые ткани: <i>белая</i> (б) и <i>бурая</i> (в)	Состоят только из жировых клеток (адипоцитов): - в белой ткани в клетках – <i>одна</i> большая капля жира, - в бурой ткани в клетках – <i>много</i> мелких капель жира и много митохондрий (придающих ткани бурую окраску).
г) Слизистая ткань	В межклеточном в-ве – высокое содержание <i>гиалуроновой кислоты</i> , что придаёт ткани гелеобразную консистенцию.

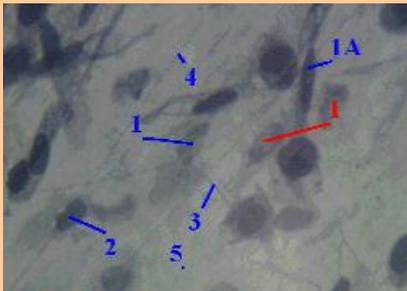
III. Скелетные соединительные ткани

а-в) Хрящевые ткани	а) Волокнистая , б) гиалиновая и в) эластическая хрящ. тк.
г-д) Костные ткани	г) Грубоволокнистая и д) пластинчатая костные ткани
е-ж) Твёрдые ткани зубов	е) Дентин и ж) цемент . (Третья твёрдая ткань зубов – <i>эмаль</i> – имеет эпителиальное происхождение)

2. Рыхлая волокнистая (неоформленная) соед. ткань: состав

В названии данной ткани термин «*неоформленная*» обычно опускают, поскольку рыхлой *оформленной* ткани не бывает

Часто для обозначения ткани используют аббревиатуру **РВСТ**.

<p>Локализация РВСТ</p>	<p>РВСТ 1) во многих органах окружает все сосуды и тем самым образует <i>stromu</i>, или <i>интерстиций</i>, этих органов, 2) кроме того, формирует подэпителиальный (<i>сосочковый</i>) <i>слой кожи</i>.</p>	
<p>Клеточный состав</p>	<p>В РВСТ могут находиться следующие клетки: 1) <i>тканеобразующие</i> – <i>фибробласты</i> (1) и <i>фиброциты</i> (1А); 2) клетки <i>крови</i> и их производные – все виды лейкоцитов, а также - плазматические клетки (<i>плазмоциты</i>), - <i>макрофаги</i> (2) и - тканевые базофилы (они же – <i>тучные</i> клетки, или <i>лаброциты</i>); 3) клетки, <i>окружающие сосуды</i>: - <i>адвентициальные</i> клетки и - <i>перициты</i> (в стенке капилляров и венул); 4) клетки <i>со специальными функциями</i>: - <i>адипоциты</i> (жировые клетки) и - <i>меланоциты</i>, или пигментоциты.</p>	 <p>Рис. 9.1. РВСТ Плёночный препарат Окраска железным Гематоксилином</p>
<p>Межклеточное вещество</p>	<p>В межклеточном веществе преобладает по массе и объёму <i>аморфный компонент</i> (5), а также имеются волокна – <i>коллагеновые</i> (3) и <i>эластические</i> (4).</p>	

3. РВСТ – основные тканеобразующие элементы

а) Клетки

<p>Фибробласты: функция</p>	<p>1) Малоспециализированные фибробласты – интенсивно делятся Зрелые же фибробласты не делятся. 2) Зато зрелые клетки активно продуцируют компоненты межклеточной среды: - белки (коллаген, эластин, фибриллин), формирующие волокна; - протеогликаны и гликопротеины основного аморфного вещества.</p>
<p>Фибробласты: морфология</p>	<p>1) Поэтому - значительная часть хроматина находится в состоянии эухроматина, отчего ядро – светлое; - в цитоплазме же хорошо развита шероховатая ЭПС. 2) По форме фибробласты – веретенообразные клетки с отростками.</p>
<p>Фиброциты</p>	<p>Заканчивая функционирование, фибробласты превращаются в малоактивные и тоже неделящиеся фиброциты: узкие, длинные, с плотным палочковидным ядром.</p>

б) Коллагеновые волокна

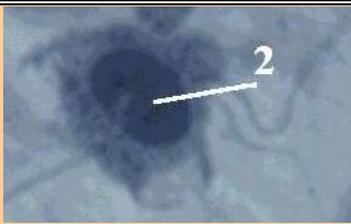
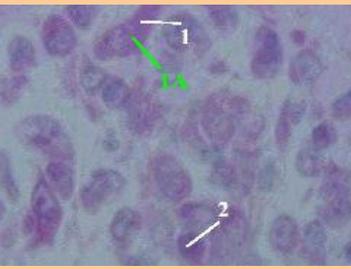
Уровни организации	<p>Эти волокна образованы фибриллярным белком <i>коллагеном</i>.</p> <p>1) Зрелый коллаген называется тропоколлагеном; в его молекуле – три длинные пептидные цепи, закрученные в единую спираль.</p> <p>2–4) Путём самосборки последовательно формируются следующие структуры:</p> <ul style="list-style-type: none"> 2) <i>протофибриллы</i>, 3) <i>фибриллы</i> (обладающие поперечной исчерченностью) и 4) собственно коллагеновые <i>волокна</i> (на их уровне исчерченности уже нет).
Виды коллагена	<p>Аминокислотный состав (а значит, и тип) коллагена зависит от локализации последнего. В частности,</p> <ul style="list-style-type: none"> - коллаген I содержится в РВСТ, - коллаген II типа – в гиалиновой и эластической хрящевых тканях, - коллаген III – в ретикулярных волокнах, - коллаген IV и V – в базальных мембранах.
Проколлаген	<p>1) Коллаген, как экспортный белок, образуется на рибосомах шероховатой ЭПС. Точнее, на рибосомах синтезируется его предшественник – проколлаген.</p> <p>2) Отличие от тропоколлагена состоит в том, что на обоих концах трёхцепочечного стержня имеются дополнительные глобулярные последовательности аминокислот, которые препятствуют внутриклеточной самосборке крупных структур – протофибрилл, фибрилл и волокон.</p>
Созревание коллагена	<p>Созревание проколлагена происходит и в самой клетке, и вне её.</p> <p>1) Внутриклеточные события:</p> <ul style="list-style-type: none"> - окисление (путём т.н. гидроксирования) строго определённых участков молекулы, - объединение трёх цепей в тройную спираль, - присоединение олигосахаридных цепочек. <p>2) Внеклеточное созревание:</p> <ul style="list-style-type: none"> - удаление глобулярных последовательностей, - дополнительное окисление определённых групп, - наконец, объединение молекул в более сложные структуры, где межмолекулярные связи образуются с помощью окисленных прежде групп.

в) Эластические волокна

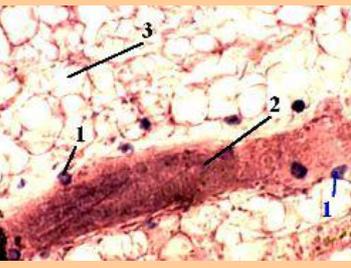
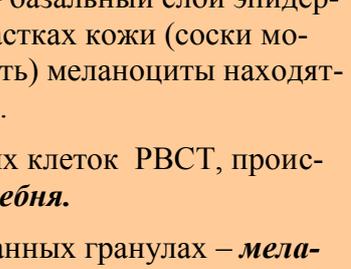
<p>Эластические волокна обычно гораздо тоньше, чем коллагеновые, но сильнее ветвятся. Они состоят из двух белков.</p> <p>1. а) Фибриллярный гликопротеин фибриллин образует каркас волокна. б) А глобулярный белок эластин встраивается внутри этого каркаса. Именно глобулярная форма эластина придаёт волокну эластичность.</p> <p>2. Промежуточные и конечная формы данных волокон имеют такие названия и состав (первой указана массовая доля эластина, второй – доля фибриллина):</p> <p><i>окситалановые</i> (0,100%) → <i>элауниновые</i> (50%,50%) → <i>зрелые эластические</i> (90%,10%)</p>

4. РВСТ – прочие клетки (помимо тканеобразующих)

а) Клетки крови и их производные

<p>Рис. 9.2. Макрофаг в РВСТ Плёночный препарат. Окраска железным гематоксилином</p>	<p>1) Макрофаги образуются в РВСТ из моноцитов. 2) На данном препарате у них – неправильная форма, чёткие границы, плотное ядро.</p>	
<p>Рис. 9.3. Плазмоциты в РВСТ Окраска на РНК – метиловым зелёным и пиронином</p>	<p>1) Плазмоциты образуются из В-лимфоцитов, стимулированных антигеном, и продуцируют антитела. 2) Поэтому у них - много мембраносвязанных рибосом (отсюда – выявление окраской на РНК) и - развит аппарат Гольджи (светлая зона возле ядра – т.н. «дворик»).</p>	
<p>Рис. 9.4. Лаброциты (тучные клетки, тканевые базофилы) в РВСТ Окраска азуром II и эозином</p>	<p>1) Лаброциты по многим аналогичны базофилам крови: в частности, тоже содержат крупные базофильные гранулы с гистамином и гепарином. 2) На поверхности сорбированы IgE. Связывание с ними попавших в организм антигенов вызывает дегрануляцию и развитие <i>воспалительной</i> или <i>аллергической</i> реакции.</p>	

б) Клетки РВСТ со специальными свойствами

<p>Рис. 9.5. Адиipoциты (жировые клетки) в РВСТ Окраска азуром II и эозином</p>	<p>1) В РВСТ адиipoциты, как и лаброциты, обычно лежат возле сосуда – и не поодиночке, а группами. 2) Клетки – такие же, как в белой жировой ткани: весь объём клетки занят большой жировой каплей, которая при приготовлении препарата растворяется. Поэтому видны лишь границы адиipoцитов.</p>	
<p>Меланоциты (пигментоциты) в РВСТ</p>	<p>1) Основная локализация меланоцитов – базальный слой эпидермиса. Но в особо пигментированных участках кожи (соски молочных желёз, мошонка, анальная область) меланоциты находятся и в <i>сосочковом</i> (верхнем) слое дермы. 2) Меланоциты, в отличие от всех прочих клеток РВСТ, происходят не из мезенхимы, а <i>из нервного гребня</i>. 3) Пигмент меланин находится в мембранных гранулах – <i>меланосомах</i>. Видимо, последние могут передаваться другим клеткам.</p>	

5. Плотные волокнистые соединительные ткани

<p>Рис. 9.6. Плотная неоформленная соединительная ткань Кожа Окраска гематоксилином и эозином</p>	<p>1) Данная ткань имеет единственную локализацию – сетчатый слой (2) дермы. 2) Клеток – мало, и состав их однообразен: фибробласты и фиброциты. 3) Преобладают толстые пучки коллагеновых волокон, идущие в разных направлениях.</p>	
<p>Рис. 9.7. Плотная оформленная соединительная ткань коллагенового типа Сухожилие Окраска гематоксилином и эозином</p>	<p>1) Эта ткань – основа капсул, фасций, сухожилий и большинства связок (кроме эластических). 2) Из клеток присутствуют практически лишь фиброциты (в сухожилиях называемые тендиноцитами) (2). 3) Коллагеновые волокна идут параллельно и объединяются в пучки нескольких порядков – от первого до четвертого.</p>	
<p>Рис. 9.8. Плотная оформленная соединительная ткань эластического типа Эластическая связка. Окраска пикрофуксином и гематоксилином</p>	<p>1) При данной окраске эластические волокна приобретают жёлтый цвет. Они лежат параллельно и объединяются в пучки разной толщины. 2) Имеются также коллагеновые волокна, но при данной окраске они не выявляются. 3) Между пучками волокон находятся фиброциты.</p>	

6. Соединительные ткани со специальными свойствами

<p>Ретикулярная ткань</p>	<p>1) Эта ткань формирует строму большинства кроветворных органов – красного костного мозга, лимфоузлов и селезёнки. 2) Составляющие её ретикулярные клетки и ретикулярные волокна образуют непрерывную сетевидную структуру, в ячейках которой и расположены кроветворные клетки. 3) Ретикулярные волокна состоят из коллагена III типа с высоким содержанием серы. Это придаёт им агирофильность и способность к образованию многочисленных связей друг с другом.</p>
<p>Жировые ткани</p>	<p>1) Белая жировая ткань распространена у человека широко. Жир этой ткани, если он мобилизуется, сгорает не здесь, а в других органах (в мышцах, в сердце, в печени и т.д.). 2) Бурая жировая ткань – в основном, лишь у новорождённых – в корнях лёгких, в воротах почек, в области лопаток и т.д. Её клетки сами расщепляют жир (в митохондриях), и это служит для обогрева соответствующих органов.</p>

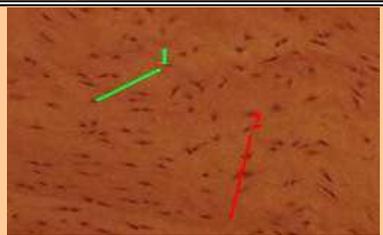
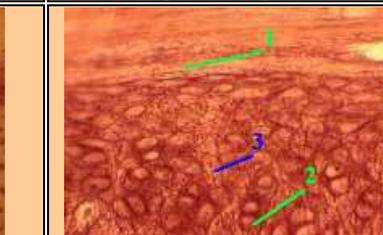
Тема 10. СКЕЛЕТНЫЕ СОЕДИНИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

1. Хрящевые ткани а) Общие сведения

Камбий	Камбий хряща – вынесенного типа : - он представлен хондробластами , находящимися не в самом хряще, а в покрывающей его надхрящнице. У ряда хрящей надхрящницы нет – нет, следовательно, и камбия.
Клетки хряща	Хрящ содержит клетки только одного типа – хондроциты : - молодые (образующиеся из хондробластов и ещё способные к делению) - и зрелые , интенсивно продуцирующие компоненты межклеточной среды
Межклеточная среда	В межклеточной среде присутствуют: - волокнистые элементы , влияющие на прочность и эластичность хряща, - протеогликаны (иногда – в виде агрегатов), которые, будучи гидрофильными, определяют упругость хряща, - минеральные соединения (4-7% массы), придающие хрящу твёрдость .
Сосуды	В хрящах нет сосудов . Поэтому питание ткани осуществляется путём диффузии веществ из сосудов надхрящницы или из синовиальной жидкости (в суставах).
Иммунные свойства	Хрящи при трансплантации практически не вызывают отторжения – - из-за отсутствия сосудов и - из-за плохой проницаемости хряща для высокомолекулярных веществ.

Мы уже знаем, что хрящевые ткани делятся на 3 типа.

б) Характеристика хрящевых тканей

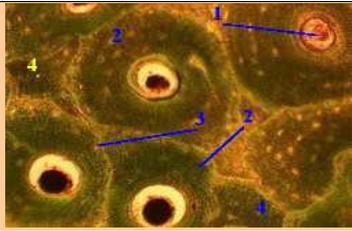
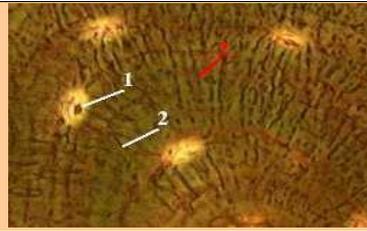
Волокнистая хрящевая ткань	Гиалиновая хрящевая ткань	Эластическая хрящевая ткань
Рис. 10.1. Межпозвоночный диск Окраска гем. и эозином	Рис. 10.2. Трахея Окраска гематоксилином и эозином	Рис. 10.3. Хрящ ушной раковины Окраска орсеином
		
1) Клетки и волокна ориентированы циркулярно . 2) Хондроциты лежат поодиночке . Они имеют вытянутую форму. 3) Большое количество толстых коллагеновых волокон . Но, погруженные в матрикс, они почти неразличимы.	1) Под надхрящницей (2) – молодые хондроциты (3). 2) Глубже – изогенные группы из 2–6 зрелых хондроцитов – потомков одной клетки. 3) В матриксе: - коллагеновые фибриллы и - ПГА (протеогликановые агрегаты), придающие хрящу упругость .	От гиалинового хряща отличается тем, что 1) изогенные группы содержат лишь по 2 клетки , но при этом образуют вертикальные цепочки ; 2) кроме коллагеновых фибрилл – много эластических волокон (окрашены в вишнёвый цвет).

2. Костные ткани а) Общие сведения

Минеральный компонент	1) Содержание минеральных соединений в костях – 60–70% массы. Это в 10 раз, выше, чем в хрящах. Отсюда – высокая прочность костей. 2) Среди данных соединений - примерно половина – гранулы фосфата кальция в аморфном состоянии, - другая половина – кристаллы гидроксиапатита $[\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2]_3 \cdot \text{Ca}(\text{OH})_2$.
Органический компонент	10–20% массы кости – органические компоненты. 1) Из них 95% массы приходится на коллагеновые волокна , на которых откладывается значительная часть минеральных гранул и кристаллов. 2) Остальное – белки и ферменты, способствующие привлечению в кость кальция и его отложению в том или ином виде.
Типы клеток	В костных тканях – 3 типа клеток, среди которых - остеобласты – формируют кость, - остеоциты – клетки сформированной кости, - а остеокласты – разрушают кость.
Природа клеток	1–2) Первые два типа клеток принадлежат к одному дифферону – так что со временем остеобласты превращаются в остеоциты. 3) Остеокласты же образуются из моноцитов (путём их слияния); поэтому представляют собой специализированный (костный) вид макрофага , к тому же симпластной структуры.
Камбий	Хотя остеобласты, видимо, способны к делениям, камбием костной ткани являются остеогенные клетки (преостеобласты) надкостницы . Так что здесь, как и в хрящах, камбий – вынесенного типа .

Мы также уже знаем, что существует всего 2 типа костных тканей.

б) Главное различие двух видов тканей и двух видов костного вещества

Грубоволокнистая костная ткань	Пластинчатая костная ткань	
Рис. 10.4. Окраска гем. и эозином	Рис. 10.5,а-б. Компактное вещество трубчатой кости Окраска по методу Шморля	
		
1) У взрослого эта ткань – в области швов черепа и бугорков костей. В эмбриогенезе через стадию этой ткани проходит любая кость. 2) Клетки – остеоциты. В матриксе – толстые пучки коллагеновых волокон. 3) Сосуды не развиты.	1) В данной ткани – те же компоненты (остеоциты; коллагеновые волокна, неразличимые в матриксе; минеральные соединения), но здесь все они организованы в костные пластинки . 2) Однако имеется два варианта реализации этого. а) В губчатом костном веществе пластинки – почти плоские и объединены в бессосудистые трабекулы . б) В компактном костном веществе пластинки – концентрические – вставленные друг в друга цилиндры.	

3. Пластинчатая ткань а) Распределение двух типов костного вещества

	Компактное вещество	Губчатое вещество
1) Трубчатые кости (кости конечностей)	а) Основная часть диафиза б) Тонкий поверхностный слой эпифизов	а) Внутренний слой диафиза б) Основная часть эпифиза
2) Губчатые кости (рёбра, грудина, позвонки)	Тонкий поверхностный слой кости	Основная часть кости
3) Плоские кости (лопатки, тазовые кости, кости черепа)	Достаточно толстый поверхностный слой кости	Остальная часть кости

б) Компактное вещество: типы костных пластинок. *Остеоны*

Концентрические костные пластинки компактного вещества подразделяются на 4 типа.

1) Наружные генеральные пластинки	Располагаются под надкостницей и окружают всю кость. Там, где компактное вещество представлено только тонким поверхностным слоем, в последнем имеются только эти пластинки.
2) Остеонные пластинки	Лежат вокруг сосудов, образуя <i>остеоны</i> (см. рис.10.5). Итак, остеон включает: а) центральный канал с сосудом (1) и небольшим периваскулярным пространством; б) несколько концентрических <i>остеонных пластинок</i> (2), как бы вставленных друг в друга, в) <i>остеоциты</i> – клетки в небольших полостях – <i>костных лакунах</i> (5), расположенных между пластинками, г) костные <i>каналы</i> (6) с <i>отростками</i> остеоцитов, пронизывающие пластинки в радиальных направлениях. Остеоны отграничены <i>резорбционной</i> (спайной) <i>линией</i> (3).
3) Вставочные пластинки	Между остеонами обычно находятся <i>вставочные</i> пластинки (4) – остатки прежних остеонов.
4) Внутренние генеральные пластинки	Внутренние генеральные пластинки имеются <i>только в диафизах</i> трубчатых костей, где они окружают костномозговую полость, будучи отделёнными от неё эндостом

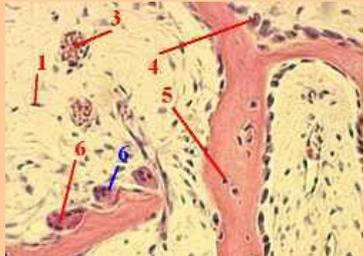
в) Другие клетки (помимо остеоцитов) в покоеющихся костях

Остеобласты и остеокласты	В покоеющихся костях присутствуют и оба вида клеток, причастных к перестройке костей: остеобласты и остеокласты. Несмотря на разницу в происхождении, они везде присутствуют вместе: - в надкостнице, эндосте и - периваскулярном пространстве остеонов.
Клетки костного мозга	В ячейках губчатого вещества содержится <i>красный</i> костный мозг. В костномозговой полости диафизов трубчатых костей – <i>жёлтый</i> костный мозг, т.е. <i>белая</i> жировая ткань.

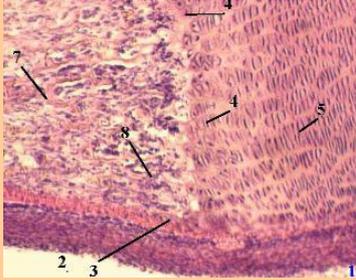
4. Два способа остеогенеза

Все кости развиваются *из мезенхимы*,
 - но в случае *плоских* костей это происходит напрямую (*прямой* остеогенез),
 - а у прочих костей – через промежуточное образование хрящевой модели кости (*непрямой* остеогенез)
 В обоих случаях первоначальная костная ткань является *грубоволокнистой*.

5. Прямой остеогенез: в процессе различают 4 стадии.

1) Образование скелетогенного островка	На месте будущей кости интенсивно размножаются <i>клетки мезенхимы</i> (1) и развиваются <i>сосуды</i> (3).	 <p data-bbox="1043 801 1407 1003">Рис. 10.6. Прямой остеогенез Челюсть зародыша Окраска гематоксилином и эозином</p>
2) Остеоидная стадия	Появляющиеся из мезенхимных клеток <i>остеобласты</i> формируют вокруг себя <i>остеоид</i> – локусы с высокой концентрацией органических компонентов кости.	
3) Минерализация остеоида	Эти компоненты вызывают интенсивный приток сюда ионов Ca^{2+} и его отложение в виде -аморфных солей <i>фосфата кальция</i> - и кристаллов <i>гидроксиапатита</i> . Так появляются минерализованные <i>костные балки</i> , или <i>трабекулы</i> (2), окрашенные на препарате в ярко-розовый цвет.	
Механизмы минерализации	а) Притоку ионов Ca^{2+} способствуют <i>фосфопротеины</i> , связывающие Ca^{2+} фосфатными группами, а его отложению – <i>щелочная фосфатаза</i> (отщепляющая фосфаты кальция от фосфопротеинов) и <i>коллагеновые волокна</i> . б) <i>Гидроксиапатит</i> образуется <i>в матричных пузырьках</i> непосредственно в остеобластах и высвобождается при разрыве этих пузырьков после их выделения из клетки.	
Костные клетки	а) Остеобласты, полностью окружённые минерализованной средой, становятся <i>остеоцитами</i> (5). б) Активные же <i>остеобласты</i> (4) покрывают поверхность балок. Они базофильны в связи с интенсивным белковым синтезом в их цитоплазме, требующим присутствия большого количества рибосом. в) <i>Остеокласты</i> (6) – крупные, многоядерные, с розовой цитоплазмой – тоже лежат на периферии трабекул, но выполняют противоположную функцию: лизируют подлежащий участок кости, образуя в ней углубления, что способствует её перестройке.	
4) Замена грубоволокнистой ткани на пластинчатую	Такая перестройка приводит к образованию <i>костных пластинок</i> : - во внутренней части кости – плоских, образующих <i>трабекулы губчатого вещества</i> , - а в наружной части – цилиндрических (остеонных и наружных генеральных), образующих <i>компактное вещество</i> .	

6. Непрямой остеогенез: так окостеневают *трубчатые* и *губчатые* кости

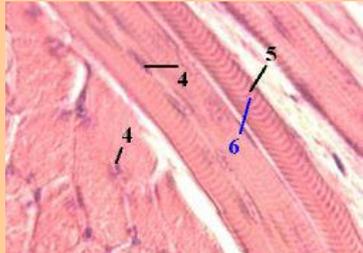
<p>1) Разные состояния частей формирующейся кости</p>	<p>а) Хрящ, образующий первоначальную модель этих костей, является <i>гиалиновым</i>.</p> <p>б) Последующее замещение его грубоволокнистой костной тканью в разных участках кости происходит не одновременно.</p> <p>в) Так, на рис. 10.7 показана та стадия остеогенеза трубчатой кости, когда</p> <ul style="list-style-type: none"> - в эпифизе (1) – ещё неизменённый гиалиновый хрящ, - на периферии диафиза (2) в результате <i>перихондрального окостенения</i> сформировалась <i>костная манжетка</i> (3), - а в глубине диафиза инициируется <i>энхондральное окостенение</i> (7). 	
<p>2) <i>Перихондральное окостенение диафиза</i></p>	<p>а) Процесс начинается с появления в надхрящнице (3) остеобластов, что превращает её в <i>надкостницу</i>.</p> <p>б) Остеобласты, выделяя органические компоненты и матриксные пузырьки, образуют <i>вокруг хрящевой модели диафиза</i>, костную ткань – костную манжетку.</p>	
<p>3) <i>Энхондральное окостенение диафиза</i></p>	<p>Манжетка нарушает питание подлежащего хряща. Это вызывает в нём дегенеративные изменения:</p> <p>а) клетки, набухая, становятся <i>пузырчатыми</i>,</p>	<p>Рис. 10.7. Непрямой остеогенез Фаланга пальца эмбриона Окраска гематоксилином и эозином</p>
	<p>б) сюда от надкостницы прорастают <i>сосуды</i>, а с ними – костные клетки,</p> <p>в) <i>остеобласты</i> способствуют <i>минерализации</i> (омелению) межклеточной среды,</p> <p>г) <i>остеокласты разрушают изменённый хрящ</i>, освобождая место для формирующихся костных трабекул и ячеек между ними, заполняемых гемопоэтическими клетками.</p>	
<p>4) Распространение процесса в область эпифиза</p>	<p>На границе диафиза и эпифиза (т.е. в метафизе) формируются две зоны.</p> <p>а) На самой границе с диафизом – <i>зона пузырьчатого хряща</i> (4). Это место дегенерации эпифизарного хряща.</p> <p>б) Но чуть глубже в эпифизе продолжается интенсивное размножение хрящевых клеток которые выстраиваются в колонки, образуя <i>зону столбчатого хряща</i> (5).</p> <p>Таким образом, одновременно происходит и</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>разрушение</i> хрящевой ткани с заменой её на костную, - и <i>новообразование</i> хрящевой ткани, что приводит к росту кости 	
<p>5) <i>Энхондральное окостенение эпифиза</i></p>	<p>Затем произойдёт и энхондральное окостенение эпифиза. (за исключением суставной поверхности). Механизм – тот же, что в случае диафиза. Но в области метафиза ещё долго сохраняется <i>метаэпифизарная пластинка</i>, обеспечивающая рост кости.</p>	

Мышечные ткани можно разделить на 3 вида:

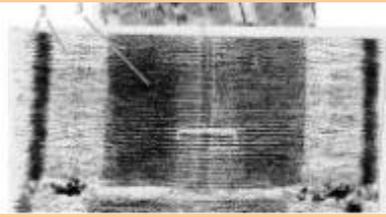
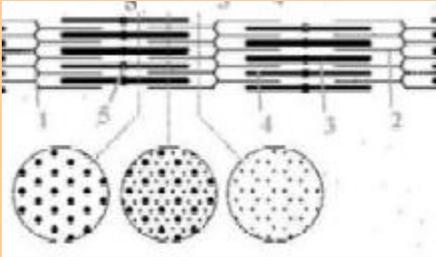
- *поперечнополосатую скелетную* мышечную ткань,
- *поперечнополосатую сердечную* мышечную ткань
- и *гладкую* мышечную ткань (включая сюда мышечную ткань внутренних органов, сосудов и радужки – несмотря на особое, нейральное, происхождение миоцитов радужки).

1. Поперечнополосатая скелетная мышечная ткань

а) Основные структуры

<p>1) Элементы ткани</p>	<p>а) Эта ткань</p> <ul style="list-style-type: none"> - развивается из миотомов, - образует скелетные мышцы и - состоит из мышечных волокон (см. рис.) <p>б) Каждое волокно ($d \approx 60$ мкм) включает:</p> <ul style="list-style-type: none"> - миосимпласт – длинную цилиндрическую структуру со множеством ядер, способную к сокращению, - миосателлиты – мелкие одноядерные клетки в углублениях миосимпласта, играющие роль камбия, - и базальную мембрану, окружающую симпласт вместе с миосателлитами. 	 <p>Рис. 11.1. Язык Окраска гематоксилином и эозином</p>
<p>2) Мио- симпласт: ядра и мио- фибриллы</p>	<p>а) В миосимпласте ядра (4) – узкой, палочковидной формы и расположены на периферии.</p> <p>б) Они оттеснены туда большим количеством сократительных оргanelл – миофибрилл ($d \approx 1,5$ мкм), лежащих вдоль оси миосимпласта.</p> <p>в) Миофибриллы (подобно коллагеновым <i>фибриллам</i>) обладают <i>поперечной исчерченностью</i> с периодом 2,3 мкм (в расслабленном состоянии). Причём,</p> <ul style="list-style-type: none"> - во всех параллельно расположенных миофибриллах положение тёмных (А-) и светлых (I-) дисков строго совпадает, - отчего поперечная исчерченность сохраняется и на уровне волокна (миосимпласта) – в отличие от коллагенового <i>волокна</i>. 	
<p>3) Мио- симпласт: мембранные системы</p>	<p>а) Для передачи возбуждения от плазмолеммы (сарколеммы) к миофибриллам существуют специальные мембранные системы.</p> <p>I. Т-трубочки – глубокие трубчатые впячивания плазмолеммы внутрь миосимпласта.</p> <p>II. Терминальные цистерны и L-каналы – части гладкой ЭПС (саркоплазматического ретикулума). По две цистерны прилегают к каждой Т-трубочке.</p> <p>б) В цистернах в покое аккумулируются ионы Ca^{2+} (с помощью Ca^{2+}-насоса).</p> <p>в) I. При возбуждении плазмолеммы сигнал по Т-трубочкам передаётся на терминальные цистерны.</p> <p>II. В последних открываются Ca^{2+}-каналы, и в саркоплазме резко возрастает концентрация Ca^{2+}, что стимулирует сокращение миофибрилл.</p>	

б) Саркомерная организация миофибрилл

<p>1) Саркомеры: определение</p>	<p>а) В миофибриллах посередине каждого I-диска (светлого) имеется тёмная полоса – Z-линия, или телофрагма.</p> <p>б) Участок миофибриллы между двумя соседними Z-линиями называется <i>саркомером</i>.</p> <p>В) Таким образом,</p>	 <p>Рис. 11.2. Саркомер Электронная микрофотография</p>
<p>I. миофибрилла – это длинная цепочка саркомеров, II. а каждый саркомер включает - диск А и по сторонам от него - два полудиска I (примыкающие к соседним Z-линиям).</p>		
<p>2) Состав саркомера (в целом)</p>	<p>а) Саркомер построен из нескольких тысяч мельчайших сократительных нитей – <i>миофиламентов</i> – - ок. 5600 <i>тонких</i> (<i>актиновых</i>) и - ок. 1400, т.е. вчетверо меньше, <i>толстых</i> (<i>миозиновых</i>).</p> <p>б) Ясно, что по своим размерам миофиламенты на несколько порядков меньше миофибрилл.</p>	 <p>Рис. 11.3. Миофиламенты в саркомере (Схема)</p>
<p>3) Крепление миофиламентов</p>	<p>а) <i>Тонкие миофиламенты</i> идут от обеих телофрагм, ограничивающих саркомер, навстречу друг другу. В покое между их концами остаётся промежуток – <i>Н-зона</i>.</p> <p>б) <i>Толстые миофиламенты</i> крепятся своей срединной частью к <i>мезофрагме</i> – опорной структуре в центре саркомера. Они тоже идут параллельно оси миофибриллы, и именно их множество воспринимается как тёмный диск А, так что <i>ширина А-диска равна длине толстых миофиламентов.</i></p>	
<p>4) Перекрывание миофиламентов</p>	<p>а) В покое толстые миофиламенты не доходят до границ саркомера, но обоими своими концами частично перекрываются с тонкими миофиламентами.</p> <p>б) В месте перекрывания миофиламенты расположены гексагонально: - вокруг каждого толстого миофиламента находятся 6 тонких, - а вокруг каждого тонкого – 3 толстых.</p> <p>в) Таким образом, в области перекрывания миофиламентов тонких нитей вдвое больше, чем толстых. Поскольку же тонкие нити идут к толстым с двух сторон, то и создаётся <i>4-х-кратное превышение</i> численности актиновых. нитей.</p>	
<p>5) Состав разных участков саркомера</p>	<p>Из вышеизложенного следует также состав различных участков саркомера: - в светлых I-полудисках – только неперекрытые части тонких нитей, - в серой Н-зоне А-диска – только неперекрытые части толстых нитей, - на тёмной периферии А-диска – и тонкие, и толстые нити.</p>	

в) Миофиламенты и их участие в сокращении

1) Тонкие миофиламенты	Тонкие миофиламенты содержат три белка: ок. 350 молекул глобулярного белка <i>актина</i> , ок. 50 молекул глобулярного белка <i>тропонина</i> и ок. 50 молекул фибриллярного белка <i>тропомиозина</i> . Два последних белка в покое блокируют активные центры актина.
2) Толстые миофиламенты	а) Толстые миофиламенты состоят из примерно 300 молекул белка лишь одного вида - <i>миозина</i> . б) В молекуле – длинный палочковидный <i>стержень</i> и двойная « <i>головка</i> ». в) Стержни плотно упакованы в толстом миофиламенте, а головки - выступают наружу и - <i>в ходе сокращения</i> образуют временные <i>мостики</i> , связывающие толстые миофиламенты с тонкими.
3) Роль ионов Ca^{2+}	Это происходит, когда при возбуждении в саркоплазме резко возрастает концентрация ионов Ca^{2+} : под их влиянием <i>конформация тропонина и тропомиозина меняется</i> так, что освобождаются активные центры актина – с ними-то и связываются головки миозина.
4) АТФ и встречное движение миофиламентов	а) Процесс идёт с участием АТФ: <i>гидролиз АТФ до АДФ</i> и фосфата сообщает - <i>головкам</i> миозина напряжённую <i>конформацию</i> , - а образовавшимся с их участием <i>мостикам</i> – <i>силу</i> , которая подтягивает толстые и тонкие миофиламенты навстречу друг другу. б) Исчерпав энергию, мостики разрываются, причём с участием новых молекул АТФ. в) Гидролиз АТФ приводит к «подзарядке» головки миозина, а значит, - к образованию очередного мостика и - очередному <i>встречному перемещению миофиламентов</i> .
5) Изменение структуры саркомера при сокращении	а) В ходе одного сокращения каждая головка миозина участвует в замыкании 5-10 мостиков. б) Очевидно, <i>суть сокращения состоит во всё более глубоком вдвигании толстых миофиламентов между тонкими</i> . При этом: - I-полудиски <i>укорачиваются</i> , - А-диски по ширине <i>не меняются</i> , но в них Н-зона суживается из-за всё более глубокого перекрывания тонких и толстых миофиламентов. в) <i>Максимальная степень</i> сокращения достигается тогда, когда концы толстых миофиламентов упираются в телофрагмы, т.е. I-полудиски исчезают. При этом укорочение мышцы составляет примерно 35 % .

г) Мышца как орган, кроме скелетной мышечной ткани, содержит следующее:

- 1) соединительнотканые прослойки разного уровня - эндомизий, перимизий и эпимизий,
- 2) сосуды и нервы.

Мион – мышечное волокно с подходящими к нему сосудами и нервами.

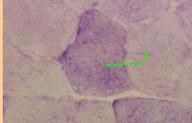
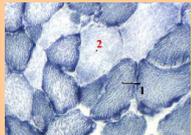
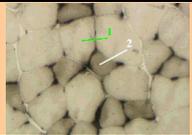
Нервно-мышечная единица – группа мышечных волокон, иннервируемых одним нейроном

д) Образование и регенерация мышечных волокон

<p>1) Промиобласты</p>	<p><i>а) I.</i> В эмбриогенезе скелетная мышечная ткань развивается из <i>миотомов</i>: их клетки превращаются в <i>промиобласты</i>.</p> <p><i>б) I.</i> Большая часть последних сразу дифференцируются в <i>миобласты</i>, которые интенсивно делятся и затем идут на образование <i>миосимпластов</i>.</p> <p><i>II.</i> А остальные промиобласты сохраняются на поверхности формирующихся миосимпластов под названием <i>миосателлитов</i>.</p> <p><i>в) I.</i> Но в случае регенерации миосателлиты тоже превращаются в активно делящиеся миобласты.</p> <p><i>II.</i> И далее оба процесса идут практически по сходному сценарию.</p>	
<p>2) От миобластов – к миосимпластам</p>	<p><i>а)</i> Миобласты выстраиваются в цепочки, а затем в этих цепочках сливаются в <i>мышечные трубочки (миотубулы)</i> (см. рис.11.4). Ядра (1) лежат в центре трубочек.</p> <p><i>б)</i> Но по мере накопления миофибрилл ядра оттесняются к периферии миосимпласта.</p>	
<p>3) Ограниченность регенерации</p>	<p>Однако способности мышечной ткани к регенерации не очень велики. При значительном повреждении дефект мышечной ткани замещается <i>соединительной</i> тканью.</p>	<p>Рис. 11.4. Регенерация скелетной мышечной ткани Препарат. Окраска железным гематоксилином</p>

е) Красные и белые мышечные волокна

По функциональным возможностям мышечные волокна подразделяются на три типа: красные (медленные), промежуточного типа и белые (быстрые)

Волокна	<i>Красные</i>		<i>Белые</i>
1) Выполняемая <i>работа</i>	Не очень интенсивная, но продолжительная		Интенсивная, но кратковременная
2) Способ получения <i>энергии</i>	Аэробный		Анаэробный
3) Содержание <i>миоглобина</i> (создаёт резерв O ₂ в мышцах)	Высокое		Низкое
4) Содержание <i>гликогена</i> Рис.11.5. Мышца ШИК-реакция	Низкое (красные волокна – <i>светлые</i>)		Высокое (белые волокна – <i>тёмные</i>)
5) Активность <i>сукцинатдегидрогеназы (СДГ)</i> Рис.11.6. Мышца Реакция на СДГ	Высокая (красные волокна – <i>тёмные</i>)		Низкая (белые волокна – <i>светлые</i>)
6) <i>АТФазная</i> активность Рис.11.7. Мышца Реакция на АТФазу	Небольшая (красные волокна – <i>светлые</i>)		Высокая (белые волокна – <i>тёмные</i>)

2. Поперечнополосатая *сердечная* мышечная ткань

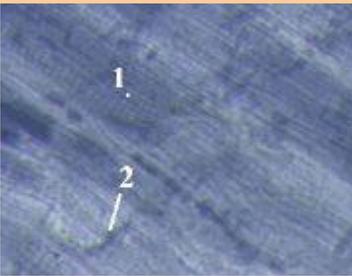
<p>а) Природа ткани</p>	<p>Данная ткань</p> <ul style="list-style-type: none"> - развивается <i>из миоэпикардальной пластинки</i>, - образует миокард и - состоит из кардиомиоцитов, которые объединены в <i>функциональные волокна</i>, окружённые базальной мембраной. 	
<p>б) Вставочные диски</p>	<p>1) Места контактов соседних кардиомиоцитов в таком волокне называются вставочными дисками.</p> <p>2) В каждом диске – межклеточные контакты трёх видов:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>простые</i> контакты вида интердигитаций (пальцевидные впячивания клеток друг в друга), - <i>сцепляющие</i> контакты – десмосомы и - <i>коммуникационные</i> контакты – нексусы (связывают содержимое клеток гидрофильными каналами). <p>3) На препарате они выглядят как <i>поперечные тёмные полоски</i> (2). Две такие соседние полоски ограничивают кардиомиоцит. Между ними – более слабая поперечная исчерченность (1), обусловленная саркомерной природой миофибрилл.</p>	
<p>в) Толщина «волокон» и положение ядер</p>	<p>1) Внутренняя организация кардиомиоцитов, в принципе, такова же, как у миосимпластов скелетной мышечной ткани.</p> <p>2) Отличие состоит лишь в том, что миофибрилл на поперечном сечении кардиомиоцита меньше</p> <ul style="list-style-type: none"> - и в абсолютном исчислении (поэтому «волокон» миокарда тоньше истинных волокон скелетных мышц), - и в отношении к другим органеллам (поэтому ядра клеток остаются в центре). 	

Рис. 11.8.
Миокард
Окраска железным
Гематоксилином

3. Гладкая мышечная ткань

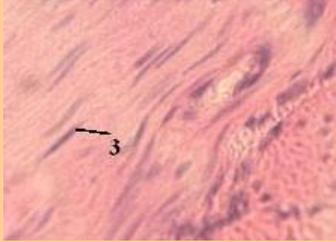
<p>Природа ткани</p>	<p>Эта ткань развивается <i>из мезенхимы</i>, присутствует во многих внутренних органах и состоит <i>из гладких миоцитов</i>. Последние</p> <ul style="list-style-type: none"> - обычно имеют <i>веретеновидную</i> форму, - лишены поперечной <i>исчерченности</i> - содержат в центре <i>палочковидное ядро</i>, - окружены <i>базальной мембраной</i> и - часто объединяются в <i>пучки</i> или <i>пласты</i>. 	
<p>Источник Ca²⁺</p>	<p>1) В клетке нет терминальных цистерн и Т-трубочек. Поэтому нет и запасов ионов Ca²⁺.</p> <p>2) При возбуждении мембраны эти ионы поступают в миоциты <i>из межклеточной среды</i>.</p>	
<p>Временные Структуры</p>	<p>1) А поперечной исчерченности нет оттого, что в покое толстые миофиламенты диссоциированы на фрагменты. Так что нет и миофибрилл.</p> <p>2) Когда же при возбуждении в клетку через Ca²⁺-каналы поступают ионы Ca²⁺, они инициируют самосборку толстых миофиламентов – и миофибрилл.</p>	

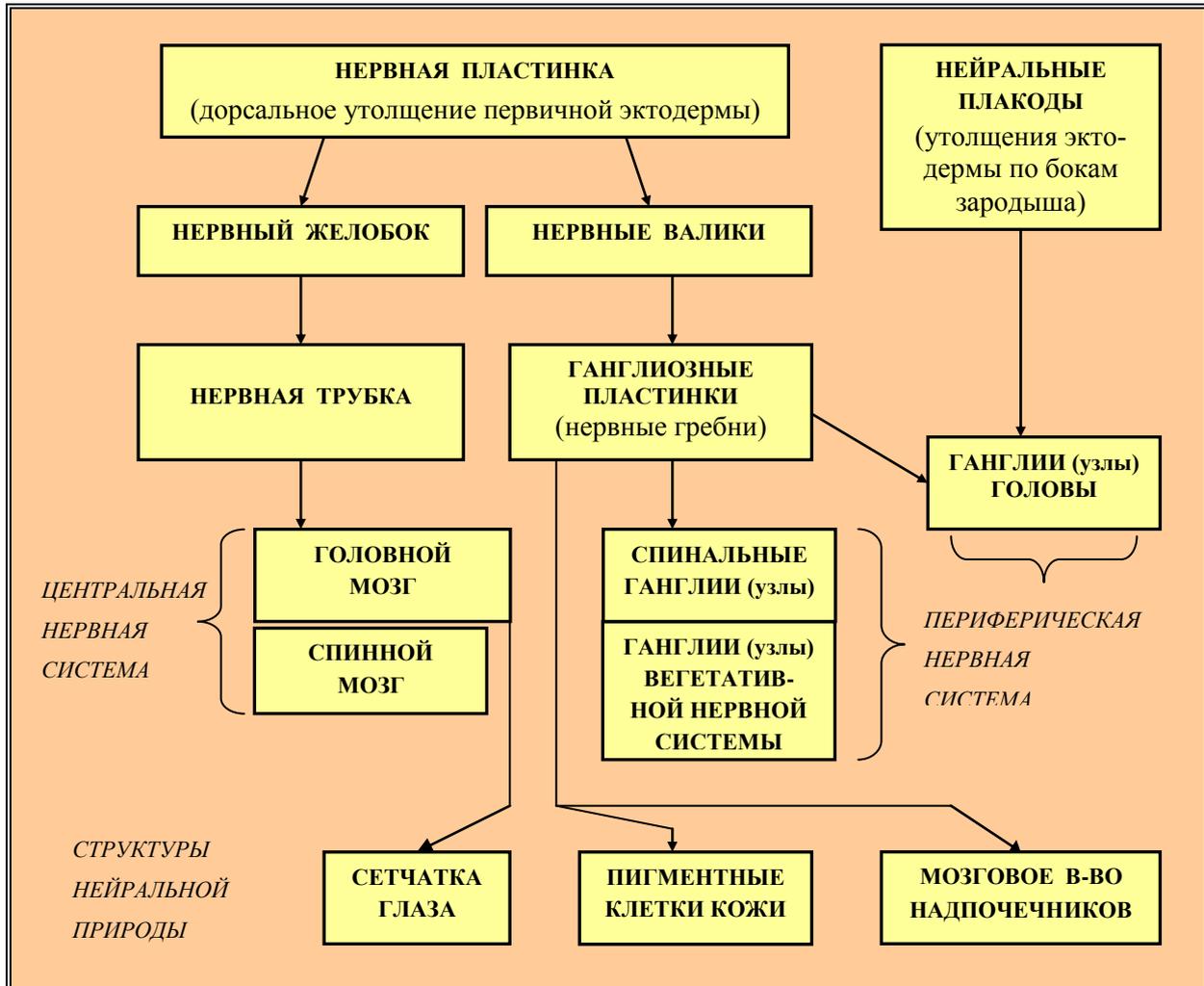
Рис. 11.9.
Тонкая кишка
Окраска гематоксилином
и эозином

Тема 12. НЕРВНАЯ ТКАНЬ: НЕЙРОЦИТЫ, ГЛИОЦИТЫ, НЕРВНЫЕ ВОЛОКНА

- а) Нервную ткань не подразделяют на виды.
 б) Клетки же этой ткани делят на два типа:
возбудимые – нервные клетки, они же нейроны, или *нейроны*, и
невозбудимые – глиальные клетки, они же глиоциты, или *нейроглия*.

1. Развитие нервной ткани

а) Нервная ткань: источники и формируемые ею структуры. Схема



б) Образование нейронов и глии; радиальная глия

1) В процессе развития зачатков нервной системы в них образуются *нейробласты* и *глиобласты*.

2) В формирующемся головном мозгу у этих клеток, как считают, имеется общий источник – *глиальные клетки-предшественники* (ГКП).

Тело каждой ГКП в это время находится в области третьего желудочка, а длинный отросток поднимается к поверхности больших полушарий, составляя вместе с отростками других таких же клеток *радиальную глию*.

3) Деления ГКП *асимметричны*: одна дочерняя клетка подобна исходной (и сохраняет радиальный отросток), а вторая клетка – нейробласт, который по отростку ГКП перемещается в кору и здесь даёт начало нескольким нейронам.

4) К концу развития ГСП превращается в *астроциты*, а радиальная глия *исчезает*.

2. Нейроны а) Цитоплазматические структуры

Клетки как клетки	<p>I. Нейроны имеют тело (<i>перикарион</i>) и то или иное количество <i>отростков</i>.</p> <p>II. Каких-либо необычных или хотя бы специфичных только для нейронов структур (подобно миофибриллам в мышечных тканях) в их цитоплазме, ядре и плазмолемме не обнаружено.</p> <p>III. Тем не менее традиционно обращается внимание на следующие компоненты их цитоплазмы.</p>
а) Базофильное вещество	<p>При окраске по Ниссля в нейронах выявляются глыбки и зёрна т.н. <i>базофильного вещества</i> (иные названия - «<i>тигроид</i>», или <i>субстанция Ниссля</i>).</p> <p>Это скопления <i>гранулярной ЭПС</i>, свидетельствующие об интенсивном белковом синтезе в нейронах.</p>
б) Нейрофибриллы	<p>При импрегнации азотнокислым серебром обнаруживаются т.н. <i>нейрофибриллы</i>. В теле (перикарионе) они образуют плотную сеть, а в отростках идут вдоль их длинной оси.</p> <p>Это обычные <i>микротрубочки и микрофиламенты</i>, выполняющие опорную и транспортную функцию.</p>
в) Секреторные гранулы	<p>В нейронах с нейросекреторной функцией (например, в гипоталамусе) содержатся мембранные гранулы секретируемого вещества.</p>
г) Липофусцин	<p>Наконец, с возрастом в нейронах – как и в кардиомиоцитах – накапливается липофусцин – бурый «<i>пигмент</i>» <i>старения</i>.</p>

Разумеется, присутствуют в нейронах и прочие органеллы, характерные для большинства других клеток.

б) Отростки нейронов: дендриты и аксоны

Главный признак	<p>1) Отростки нейронов подразделяются на два вида – дендриты и аксоны.</p> <p>2) Главный критерий – <i>направление передачи сигнала: по дендритам – к телу нейрона, по аксону – от тела</i>.</p> <p>3) Но сами отростки – и дендриты, и аксоны, – разумеется, идут (растут) от тела нейрона. Так что речь идёт о ходе не отростков, а сигнала по ним.</p>
Ложный признак	<p>В качестве едва ли не первого отличия этих отростков нередко называют их размер: дендрит – короткий, аксон – длинный.</p> <p>Это неверно: <i>у чувствительных нейронов дендрит, как правило, гораздо более длинный</i>, чем аксон.</p>
Другие отличия	<p>Тем не менее, другие отличия всё-таки есть.</p> <p>а) <i>аксон – всегда один</i>, а дендритов может быть несколько;</p> <p>б) дендриты <i>ветвятся</i> (в соответствии с их названием), аксоны могут давать коллатерали лишь в своей конечной части,</p> <p>в) в аксоне нет глыбок базофильного вещества.</p>
Классификация нейронов	<p>По общему количеству отростков нейроны делятся на несколько типов:</p> <p>а) <i>униполярные</i>: на ранней стадии развития у них – лишь 1 отросток (аксон)</p> <p>б) <i>псевдоуниполярные</i>: аксон и дендрит отходят от одного полюса;</p> <p>в) <i>биполярные</i>: аксон и дендрит отходят от разных участков клетки;</p> <p>г) <i>мультиполярные</i>: один аксон и два или больше дендритов.</p>

в) Функции нейронов

Классификация нейронов	Подразделяют нейроны также по функции – на три типа: чувствительные, ассоциативные и эффекторные. Отдельную группу составляют <i>секреторные</i> нейроны.
а) Чувствительные нейроны	1) У чувствительных (или рецепторных) нейронов окончания дендритов либо воспринимают сигналы от периферических рецепторов, либо сами являются рецепторами. 2) Этим нейронам присущи четыре особенности: I. их тела всегда находятся вне ЦНС – в основном, в спинномозговых ганглиях и в ганглиях при черепномозговых нервах, II. по числу отростков они (и только они!) являются псевдоуниполярными , III. только у них дендрит, как правило, более длинный, чем аксон; IV. и только их дендриты входят в состав периферических нервов.
б) Ассоциативные нейроны	1) Это такие нейроны, которые - принимают сигналы (дендритом или непосредственно перикарионом) от одних нейронов - и передают их (по аксону) другим нейронам. 2) Их тела всегда лежат в ЦНС (т.е. в спинном или головном мозгу).
в) Эффекторные нейроны	1) Эти нейроны передают сигналы (по своему аксону) на рабочие структуры : мышечные волокна, гладкие миоциты, миоэпителиальные клетки, секреторные клетки и т.д. 2) Их тела находятся - либо в ЦНС (если рабочим органом являются скелетные мышцы), - либо в вегетативных ганглиях (если объектом воздействия являются сосуды, железы и внутренние органы).
Общие функции всех нейронов	Нетрудно заключить, что каждый из нейронов обладает четырьмя важнейшими свойствами: способностью 1) рецептировать (воспринимать) сигналы – поступающие в определённой форме от определенных объектов (в т.ч. нейронов), 2) переходить в ответ на сигнал в состояние возбуждения или торможения , 3) проводить возбуждение или торможение (например, от окончаний дендрита до окончаний аксона) и 4) передавать сигнал другим объектам – очередному нейрону или эффекторному органу.

г) Три типа проводящих путей. Перечисленные нейроны образуют проводящие пути трёх типов, названия которых не следует путать с названиями типов нейронов.

Афферентные пути	Проводят сигналы от периферии к центру . Их образуют рецепторные и ассоциативные нейроны.
Ассоциативные пути	Связывают между собой участки ЦНС примерно одного уровня . Образованы только ассоциативными нейронами.
Эфферентные пути	Проводят сигналы от центра к периферии . Их составляют ассоциативные и эффекторные нейроны.

3. Нейроглия а) Нейроглия ЦНС

<p>Классификация нейроглии ЦНС</p>	<p>Нейроглию ЦНС делят на</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>микроглию</i>, которая происходит <i>из промоноцитов</i>, - и <i>макроглию</i>, которая образуется <i>из глиобластов</i> и включает три вида глии: астроглию, эпендимную глию и олигодендроглию.
<p>а) Микроглия</p>	<p>1) Микроглиоциты:</p> <ul style="list-style-type: none"> - мелкие клетки с небольшим числом отростков, - встречаются и в сером, и в белом веществе ЦНС, - способны к фагоцитозу и выполняют роль <i>глиальных макрофагов</i>. <p>2) В зависимости от состояния, встречаются 3 вида микроглии:</p> <ul style="list-style-type: none"> - в <i>развивающемся</i> мозгу – <i>амёбoidalная</i> микроглия (способна к перемещению и активно фагоцитирует фрагменты разрушающихся клеток) - в <i>сформированном</i> мозгу – <i>покоящаяся</i> (ветвистая) микроглия, - в <i>травмированном</i> мозгу – <i>реактивная</i> микроглия (вновь – высокая фагоцитарная активность).
<p>б) Астроглия</p>	<p>1) Образуется из радиальной глии. 2) Астроциты:</p> <ul style="list-style-type: none"> - из-за многочисленных отростков имеют звёздчатую форму, - по толщине и длине отростков подразделяются на волокнистые (в белом веществе) и протоплазматические (в сером веществе). <p>3) Функции:</p> <ul style="list-style-type: none"> - окружая своими отростками капилляры, являются важнейшим элементом <i>гематоэнцефалического барьера</i>; кроме того, - формируют поддерживающую сеть (<i>опорная функция</i>), - контролируют <i>транспорт</i> веществ из крови в нейроны и обратно, - <i>секретируют</i> факторы роста нейроцитов (в ходе развития и при регенерации).
<p>в) Эпендимная глия</p>	<p>1) Эпендимоциты образуют эпендиму – ткань, которая</p> <ul style="list-style-type: none"> - выстилает внутренние полости ЦНС и - на большем протяжении похожа на <i>однослойный цилиндрический эпителий</i>, а в определённых местах является <i>многослойной</i>. <p>2) Но, в отличие от типичного покровного эпителия, эпендима <i>не имеет базальной мембраны</i> (исключая некоторые участки) <i>и не содержит кератиновых филаментов</i>.</p> <p>3,а) Эпендима, покрывающая <i>сосудистые сплетения желудочков</i>, участвует в <i>секреции</i> ликвора (цереброспинальной жидкости).</p> <p>б) В остальных местах эпендима, лишённая базальной мембраны и плотных контактов, не препятствует ликвору проникать в подлежащее вещество мозга.</p> <p>4) На апикальной поверхности многих эпендимных клеток имеются <i>реснички</i> и <i>микроворсинки</i>. Первые своими биениями препятствуют застою ликвора, а вторые увеличивают поверхность раздела сред.</p>
<p>г) Олигодендроглия</p>	<p>Представлена небольшими клетками с малым числом отростков.</p> <p>1) Одни – <i>клетки-сателлиты</i> – окружают <i>тела</i> нейронов (вместе с астроглией).</p> <p>2) Другие окружают <i>отростки</i> нейронов, образуя нервные волокна.</p>

б) Нейроглия периферической нервной системы

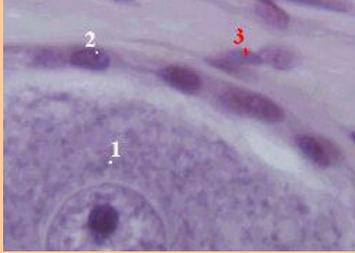
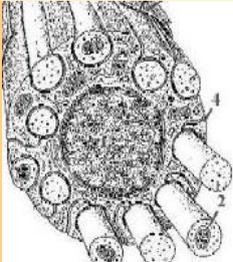
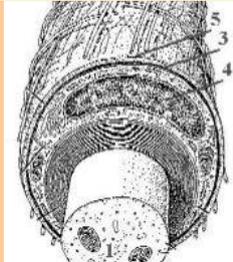
<p>Вся нейроглия периферической нервной системы рассматривается как разновидность олигодендроглии. И так же, как в ЦНС, олигодендроглия делится на два типа.</p>		
<p>а) Глия нервных узлов</p>	<p>1) В нервных узлах (ганглиях) – это клетки-спутники (2), или мантйные глиоциты, или глиоциты ганглиев.</p> <p>2) Они окружают тело (1) каждого нейрона, причём (в отличие от ЦНС) – в «монопольном» порядке, без конкуренции с астроцитами.</p>	
<p>б) Глия нервных волокон</p>	<p>1) В нервных волокнах для глиоцитов используются иные названия – леммоциты, или шванновские клетки.</p> <p>2) С их участием образуются нервные волокна двух типов – безмиелиновые и миелиновые.</p>	

Рис. 12.1. Спинальный ганглий. Окраска гематоксилином и эозином

4. Нервные волокна

<p>а) Нервное волокно – это один несколько отростков нейронов с окружающей оболочкой.</p> <p>б) Отросток нейрона в составе волокна называется осевым цилиндром. В качестве последнего может выступать как аксон, так и дендрит.</p>			
<p>Безмиелиновые нервные волокна</p>		<p>Миелиновые нервные волокна</p>	
<p>В основном, это волокна, содержащие аксоны эффекторных нейронов вегетативной н.с</p>		<p>Все остальные волокна являются миелиновыми.</p>	
	<p>Осевых цилиндров – много (10-20), и они расположены на периферии волокна, будучи погружёнными в плазмолемму леммоцита.</p> <p><i>Ядро</i> последнего – в центре волокна.</p>	<p>Осевой цилиндр – один, он больше по диаметру и расположен в центре волокна.</p> <p><i>Ядро</i> и цитоплазма леммоцита оттеснены к периферии, составляя неврилемму.</p>	
<p>Рис. 12.2</p>		<p>Рис. 12.3</p>	
<p>Плазмолемма леммоцита, смыкаясь над каждым цилиндром, образует дупликацию – короткую «брыжейку» цилиндра, или мезаксон.</p>		<p>Непосредственно вокруг осевого цилиндра – миелиновая оболочка – многократно закрученный мезаксон (следствие вращения леммоцита вокруг погружённого в него цилиндра).</p>	
<p>По длине волокна и того, и другого типа расположено много леммоцитов, соединяющихся друг с другом конец в конец. Каждое волокно покрыто базальной мембраной.</p>			
<p>На всём протяжении безмиел. волокна сигнал передаётся путём открытия-закрытия Na^+-каналов в плазмолемме осевых цилиндров.</p>		<p>В миелиновых же волокнах Na^+-каналы есть только в т.н. перехватах Ранвье – местах стыка соседних леммоцитов. Зато миелиновой оболочки в перехватах нет.</p>	
<p>Между перехватами Ранвье импульс передаётся как изменение электрического поля в изолированном проводнике, что обеспечивает гораздо большую скорость передачи.</p>			

Тема 13. НЕРВНАЯ ТКАНЬ: НЕРВНЫЕ ОКОНЧАНИЯ И СИНАПСЫ

1. Функциональные типы нервных окончаний

Нервные окончания – это окончания нервных волокон, а точнее – отростков нейронов – дендритов и аксонов.

Очевидно, по функциональной роли можно выделить следующие типы окончаний:

- а) **рецепторные** – окончания *дендритов* рецепторных (чувствительных) нейронов,
- б) **межнейронные синапсы** – окончания *аксонов*, передающих сигналы, на окончаниях дендритов, аксонов или непосредственно на телах нейронов, принимающих сигналы;
- в) **эффекторные синапсы** – окончания *аксонов* эффекторных нейронов на мембране клеток (или волокон) рабочего органа;
- г) **аксовазальные синапсы** – окончания *аксонов* нейросекреторных нейронов на кровеносных капиллярах.

2. Рецепторные нервные окончания

а) Структурные виды рецепторных окончаний

По строению различают такие виды рецепторных окончаний:

- I. *свободные* – окончания дендритов полностью лишены оболочки,
- II. *несвободные неинкапсулированные* – вокруг окончаний сохраняются обычные или видоизменённые клетки *глии*,
- III. *несвободные инкапсулированные* – снаружи от глиальной оболочки имеется ещё и соединительнотканная *капсула*.

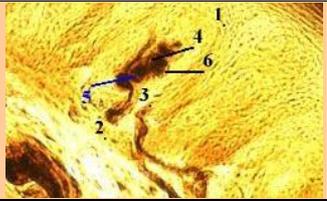
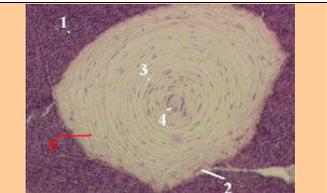
Наиболее велико содержание рецепторных окончаний в коже.

Среди них есть представители всех трёх перечисленных видов рецепторных окончаний.

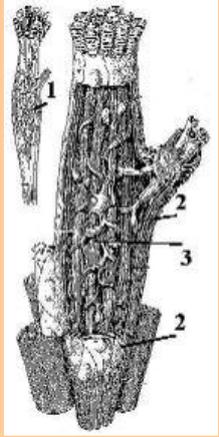
б) Неинкапсулированные (свободные и несвободные) рецепторы в коже

1) Свободные окончания	Окончания дендритов проникают между клетками эпидермиса и воспринимают температуру и боль .
2) Клетки и диски Меркеля	В базальном слое эпидермиса имеются осязательные клетки Меркеля, которые нередко объединяются в диски. К диску подходит дендрит чувствительного нейрона.
3) Несвободные рецепторы	В дерме – много ветвлений дендритов, окружённых леммоцитами и тоже воспринимающих температуру и боль.

в) Инкапсулированные рецепторы в коже и во внутренних органах

1) Осязательные тельца Мейснера Рис. 13.1 Импрегнация Серебром	Эти тельца находятся сразу под эпидермисом, в некоторых сосочках дермы. Леммоциты изменены и не формируют миелиновую оболочку. Капсула – тонкая. Тельца воспринимают слабое давление.	
2) Пластинчатые тельца Фатера-Пачини Рис. 13.2	Главная особенность – в том, что капсула – очень толстая, т.к. состоит из множества слоёв, разделенных жидкостью. Отсюда – высокое восприятие вибрации. Сод. в дерме и во внутренних органах.	

г) Рецепторы в скелетных мышцах и сухожилиях

<p>Т.н. проприоцептивную чувствительность мышц и сухожилий обеспечивают</p> <ul style="list-style-type: none"> - в мышцах – нервно-мышечные веретёна, реагирующие на растяжение мышцы или её части, - в сухожилиях – нервно-сухожильные веретёна, реагирующие на растяжение сухожилия при сокращении мышц. 	
<p>Нервно-мышечное веретено: компоненты</p> <p>Рис. 13.3</p>	<p>Каждое такое веретёно (fusar) расположено в толще скелетных мышц. В его составе – 4 компонента.</p> <ol style="list-style-type: none"> 1) От 1 до 12 интрафузальных мышечных волокна (1) – тонких и коротких. Миофибриллы имеются только в концевых отделах. В центре их нет. 2) Соединительнотканная капсула (2) вокруг веретена. 3) Эфферентные нервные волокна (на схеме не показаны) – идут от гамма-мотонейронов спинного мозга и, вызывая сокращение интрафузальных волокон, приводят к растяжению их центральной части. 4) Афферентные (чувствительные) нервные волокна (3) – оплетают именно центральные части интрафузальных волокон и реагируют на их растяжение. 
<p>Причины раздражения веретена</p>	<p>В итоге, вызвать раздражение веретён (т.е. инициировать поток идущей от него афферентной импульсации) могут два фактора:</p> <ol style="list-style-type: none"> <i>избыточная стимуляция</i> веретён гамма-мотонейронами и <i>избыточное растяжение</i> самих мышц (относительно их среднего состояния).
<p>Результат</p>	<p>Афферентные сигналы о растяжении веретён поступают в спинной мозг и по рефлекторной дуге активируют определённые альфа-мотонейроны. Последние посылают эфферентные сигналы на экстрафузальные (внесумочные, т.е. обычные) мышечные волокна той же мышцы.</p> <p>В итоге, происходит повышение тонуса мышцы либо её сокращение.</p>
<p>Замечание</p>	<p>На самом деле нервно-мышечные веретёна функционируют более тонко: они регистрируют не просто растяжение, а две его разные характеристики: скорость и достигнутую степень.</p>

3. Синапсы

<p>Межнейронные синапсы</p>	<p>Аксодендритические и аксосоматические синапсы могут быть как возбуждающими, так и тормозными, аксоаксональные – лишь тормозными.</p> <p><i>Тормозные медиаторы</i> в ЦНС: ГАМК, дофамин, глицин, норадреналин. <i>Возбуждающие</i> – ацетилхолин, серотонин, Глу (глутаминовая к-та).</p>
------------------------------------	--

Моторные пластинки	<p>Моторные пластинки – это синапсы, образуемые аксонами <i>альфа-мотонейронов</i> на экстрафузальных мышечных волокнах скелетных мышц.</p> <p>Подходя к волокну, аксон теряет миелиновую оболочку. Его <i>терминальные ветви</i> глубоко инвагинируют в волокно. В их цитоплазме – много митохондрий, фермент <i>ацетилхолинсинтетаза</i>, а плазмолемма – <i>пресинаптическая мембрана</i>.</p> <p>Подлежащая сарколемма – <i>постсинаптическая мембрана</i>. В ней содержатся <i>холинорецепторы</i>, катионные каналы и фермент <i>холинэстераза</i>.</p>
---------------------------	---

Раздел 5. ЧАСТНАЯ ГИСТОЛОГИЯ

Тема 14. НЕРВНАЯ СИСТЕМА: НЕРВЫ, НЕРВНЫЕ УЗЛЫ, СПИННОЙ МОЗГ

1. Компоненты нервной системы

а) Основные структуры периферической и центральной н.с.

	ПЕРИФЕРИЧЕСКАЯ Н.С.	ЦНС (спинной и гол. мозг)
Скопление тел нейронов	Нервные <i>ганглии</i> (узлы)	<i>Серое</i> вещество: <i>ядра</i> и (только в головном мозгу) <i>кора</i>
Совокупность нервных волокон	Нервные <i>стволы</i> (нервы): волокна могут быть - и миелиновыми, и безмиелиновыми, - и афферентными, и эфферентными	<i>Белое</i> вещество (проводящие пути): волокна только миелиновые; причём - либо только афферентные, - либо только эфферентные

б) Функциональное подразделение н.с. на соматическую и вегетативную

1) СОМАТИЧЕСКАЯ Н.С.	2) ВЕГЕТАТИВНАЯ Н.С.
Иннервирует органы, происходящие из сомитов: скелетные мышцы, кожу, связки и сухожилия	Иннервирует гладкие миоциты внутренних органов и сосудов, миоэпителиальные клетки желёз. Подразделяется на 3 отдела: симпатический, парасимпатический и метасимпатический

в) Эффекты симпатической и парасимпатической н.с.

	СИМПАТИЧЕСКАЯ Н.С.	ПАРАСИМПАТИЧЕСКАЯ Н.С.
Общий результат	Приспособление организма к ОСТРОМУ СТРЕССУ	ВОССТАНОВЛЕНИЕ организма после стресса
1) Сердечно-сосудистая система	Сосуды суживаются, сердцебиение усиливается – повышается давление крови	Сосуды расширяются, работа сердца уменьшается - давление крови понижается
2) Дыхательная система	Бронхи расширяются – дыхание интенсифицируется	Бронхи суживаются – дыхание ослабевает
3) Энергопродукция	Возрастают энергопродукция, температура тела и тепловыделение (потливость)	Замедляется энергопродукция (на потоотделение влияния не оказывается)

4) Органы пищеварения	Тормозится моторика и секреция органов пищеварения	Стимулируется секреция и моторика органов пищеварения
5) Моче-выделение	Тормозится опорожнение мочевого пузыря	Стимулируется опорожнение мочевого пузыря
6) Гладкие мышцы глаза	Зрачки расширяются	Зрачки суживаются, цилиарная мышца сокращается

г) **МЕТАСИМПАТИЧЕСКАЯ н.с.** координирует деятельность элементов органа (миоцитов, железистых клеток) при наличии и при отсутствии влияний на орган прочих систем.

2. Простые (трёхнейронные) рефлекторные дуги

1) Рефлекторная дуга – это условная цепочка из **чувствительного, ассоциативного** (одного, нескольких или вообще без такового) и **эффекторного** нейронов, через которую осуществляется типичный ответ организма на определённое внешнее или внутреннее раздражение.

2) Ниже показаны простые трёхнейронные дуги соматической и симпатической нервных систем, замыкающиеся **на уровне одного сегмента спинного мозга**.

3) При составлении таких дуг надо указать положение тел всех трёх нейронов, а также ход дендрита и аксона каждого из них.

Впрочем, во всех межнейронных взаимодействиях аксон предыдущего нейрона идёт практически до тела следующего нейрона, т.е. ход аксона полностью предопределён положением тела этого нейрона.

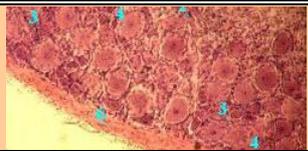
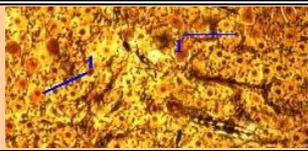
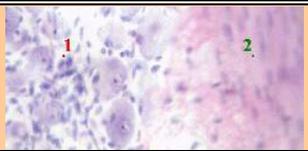
	«СОМАТИЧЕСКАЯ» ДУГА	«СИМПАТИЧЕСКАЯ» ДУГА
Тела чувствительных нейронов		
Дендриты чувствительных нейронов	Дендриты идут к рецепторам «сомы» - кожи, скелетных мышц, сухожилий.	Дендриты проводят сигналы от рецепторов внутренних органов .
Аксоны ...	Аксоны чувствительных нейронов идут к телам ассоциативных (центральных) нейронов.	
Тела ассоциативных нейронов	Короткие дендриты и тела ассоциативных нейронов находятся в задних рогах спинного мозга.	Дендриты и тела ассоциативных нейронов – в боковых рогах спинного мозга, причём лишь в сегментах от T₁ до L_{III} .
Аксоны...	Аксоны ассоциативных нейронов идут к телам эффекторных нейронов, ... оставаясь в пределах спинного мозга	...выходя из спинного мозга через его передние корешки в составе преганглионарных волокон

Тела эффекторных нейронов	Короткие дендриты и тела эффекторных нейронов (мотонейронов) – <i>в передних рогах</i> спинного мозга.	Дендриты и тела эффекторных нейронов – <i>в симпатических ганглиях</i> (в составе симпатических стволов или приорганных сплетений)
Аксоны...	Аксоны эффекторных нейронов идут к рабочим органам:	
	... аксоны выходят из спинного мозга через передние корешки и в составе смешанных нервов достигают <i>скелетных мышц</i> , образуя на них синапсы (моторные бляшки).	... аксоны отходят от ганглия в составе <i>безмиелиновых постганглионарных волокон</i> и идут к внутренним органам или сосудам, заканчиваясь чаще всего на гладких миоцитах.

3. Организация парасимпатической и метасимпатической н.с.

	ПАРАСИМПАТИЧЕСКАЯ Н.С.	МЕТАСИМПАТИЧЕСКАЯ Н.С.
Локализация ассоциативных нейронов	Главные особенности этих систем (впрочем, как и предыдущих) связаны с локализацией их ассоциативных нейронов.	
	У парасимпатической н.с. эти нейроны находятся в двух весьма удалённых друг от друга местах: - <i>в стволе головного мозга</i> (более всего – в ядрах блуждающего нерва, n. vagus, n.X) и - <i>в нижних сегментах</i> (S _{II} –Co _{III}) <i>спинного мозга</i> .	В случае метасимпатической н.с. ассоциативные нейроны вообще находятся вне ЦНС – <i>в интрамуральных</i> (внутриорганных) <i>ганглиях</i> . Там они обозначаются как <i>клетки 3-го типа</i> .
Чувствительные нейроны	Именно к этим участкам ЦНС идут отростки чувствительных нейронов. Очень много таких отростков в составе n. vagus: на них приходится 90% его волокон. Сами чувствительные нейроны – как обычно, <i>псевдоуниполярные</i> ; тела их лежат <i>в узелках по ходу</i> n. vagus и других <i>нервов</i> .	Чувствительные же нейроны метасимпатической н.с. - расположены во всё тех же <i>интрамуральных</i> ганглиях, обозначаемые как <i>клетки 2-го типа</i> , - являются не псевдоуниполярными, а <i>мультиполярными</i> , т.е. имеют несколько дендритов, идущих к рецепторным структурам органа, - и передают сигналы от этих структур на ассоциативные нейроны.
Эффекторные нейроны	<p><i>а)</i> Эффекторные нейроны у пара- и метасимпатических систем, видимо, одни и те же. Это т.н. <i>клетки 1-го типа интрамуральных ганглиев</i>.</p> <p><i>б)</i> На них кончаются, - во-первых, аксоны преганглионарных парасимпатических волокон, – в т.ч. те, что идут, например, от ядер n. vagus в стволе мозга - и, во вторых, аксоны метасимпатических ассоциативных нейронов, тела которых лежат в том же или в соседнем интрамуральном ганглии.</p> <p><i>в)</i> Аксоны эффекторных нейронов иннервируют близлежащие рабочие клетки соответствующего органа,</p> <p><i>г)</i> Причём, благодаря метасимпатической системе, орган не останется без иннервации и при полной блокировке симпатических и парасимпатических воздействий.</p>	

4. Периферическая н.с.: нервные узлы

		
Рис. 14.3 Спинальный ганглий Окраска гем. и эозином	Рис. 14.4 Симпатический ганглий Импрегнация серебром	Рис. 14.5 Интрамуральный ганглий Окраска гем. и эозином
Тела псевдоуниполярных чувств. нейронов. Вокруг тел – клетки-сателлиты, баз. мембрана и капсула.	Тела мультиполярных эффекторных нейронов симпат. н.с. Окружение – такое же. Плюс тормозные МИФ-клетки	В узле – нейроны трёх типов: чувствительные, ассоциативные и эффекторные (пара- и метасимп. н.с.)

5. Спинной мозг а) Общие сведения

<p>Спинной мозг <i>развивается</i> из туловищного отдела нервной трубки.</p> <p>Три слоя стенки этой трубки преобразуются в следующие структуры:</p> <ul style="list-style-type: none"> - внутренний слой (эпендима) → в эпендимную глию (выстилку центрального канала), - средний слой (плащевой) → в серое вещество (скопление тел нейронов), - наружный слой (краевая вуаль) → в белое вещество (миелиновые нервные волокна). 	
Серое вещество	<p>Серое вещество (1) занимает в спинном мозгу внутреннее положение и на поперечном срезе имеет форму бабочки.</p> <p>В нём различают три пары рогов:</p> <p>а) задние (2) – узкие и длинные,</p> <p>б) боковые – небольшие выступы из промежуточной зоны, имеющиеся лишь в сегментах <i>от T_I до L_{III}</i> (где содержится центральный отдел симпатической нервной системы) и</p> <p>в) передние (3) – широкие и короткие.</p>
Белое вещество	<p>Белое вещество (5)</p> <ul style="list-style-type: none"> - расположено снаружи от серого, - разбивается рогами серого в-ва и глиальными перегородками на три пары канатиков – задние (6), боковые (7) и передние (8) - и представляет собой восходящие и нисходящие проводящие пути.
Оболочки мозга	<p>Снаружи белое вещество покрыто тремя мозговыми оболочками:</p> <ul style="list-style-type: none"> - мягкой (из РВСТ) – повторяющей все рельефы поверхности мозга, - паутинной (тоже из РВСТ) – не заходящей в углубления мозга и образующей подпаутинное пространство, - и твёрдой – из плотной волокнистой соединительной ткани.
Ориентация в препарате	<p>Минимум по трём признакам можно отличить на препарате переднюю часть спинного мозга от задней:</p> <ol style="list-style-type: none"> 1) передние рога – шире и короче, чем задние; 2) в передних рогах содержатся самые крупные клетки – мотонейроны, 3) между передними канатиками имеется глубокая срединная вырезка (10), заполненная мягкой мозговой оболочкой (в виде чёрной полоски).

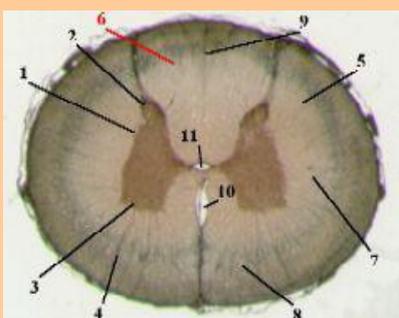


Рис. 14.6. Спинной мозг
Импрегнация азотнокислым
серебром

б) Состав белого и серого вещества

Рога: виды нейронов	Канатики: виды проводящих путей
в задних – <i>ассоциативные</i> ; одни включены в простые рефлекторные дуги <i>соматической</i> н.с.; другие образуют восходящие пути в головной мозг;	в задних – практически только <i>восходящие</i> пути, причём образованные аксонами <i>чувствительных</i> нейронов, поднимающимися до ядер продолговатого мозга;
в боковых – то же, но в рамках <i>симпатической</i> (и в целом вегетативной) н.с.;	в боковых – восходящие и нисходящие пути, сод. аксоны ассоциативных нейронов;
в передних – <i>мотонейроны</i> (иннервируют скелетные мышцы).	в передних – один восходящий и несколько нисходящих путей.

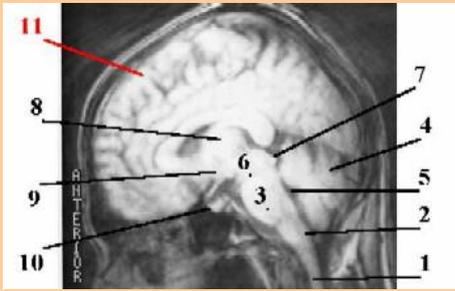
Тема 15. НЕРВНАЯ СИСТЕМА: ГОЛОВНОЙ МОЗГ

1. Развитие и составные части головного мозга

а) Мозговые пузыри

Головной мозг развивается из переднего (краниального) отдела нервной трубки. Вначале этот отдел с помощью перетяжек разделяется на *три пузыря*: передний, средний и задний. Затем появляются изгибы, которые делят передний и задний пузыри на два отдела каждый. Итого образуется *5 пузырей* - по числу будущих отделов мозга.

б) Отделы сформированного мозга

I. Продолговатый мозг (2)	Это непосредственное продолжение спинного мозга (1) в ствол головного мозга.	 <p>Рис. 15.1. Головной мозг человека МРТ</p>
II. Собственно задний мозг	Включает две части: - <i>варолиев мост</i> (3), расположенный вентрально, у основания мозга, и - <i>мозжечок</i> (4), расположенный дорсально.	
Общая полость	Остатком полости заднего мозгового пузыря (из которого произошли отделы I и II) является <i>IV желудочек</i> (5) мозга, находящийся на уровне продолговатого мозга и мозжечка.	
III. Средний мозг	а) Тоже содержит две части: - <i>ножки мозга</i> (6) (не путать с ножками мозжечка!) и - лежащую над ними <i>пластинку четверохолмия</i> (7) б) Остаток полости среднего мозгового пузыря – узкий канал, т.н. <i>сильвиев водопровод</i> .	

<p>IV. Промежуточный мозг</p>	<p>а) Включает - зрительные бугры (8) (лат. в ед. ч. – <i>thalamus</i>) – большие парные скопления серого вещества, в которых происходит переключение почти всех афферентных путей, идущих в высшие отделы мозга, и - высшие центры регуляции эндокринных функций – эпифиз, гипоталамус (9) и гипофиз (10). б) Между зрительными буграми – щелевидный III желудочек мозга.</p>
<p>V. Конечный мозг</p>	<p>а) Представлен большими полушариями (11), в которых выделяют обонятельный мозг (это эволюционно наиболее древняя часть конечного мозга), серое вещество – в виде подкорковых ядер и коры полушарий, и белое вещество – многочисленные проводящие пути. б) Остатками полости переднего мозгового пузыря являются (наряду с III желудочком) два боковых желудочка в глубине полушарий</p>

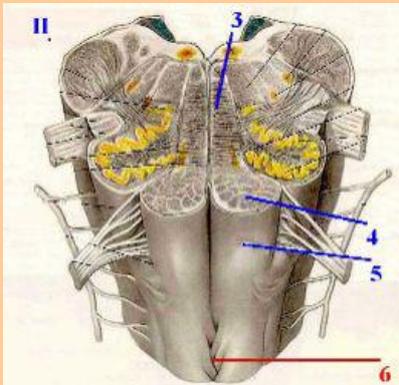
Далее кратко рассматриваются лишь продолговатый мозг, а также кора мозжечка и кора больших полушарий.

2. Продолговатый мозг

Продолговатый мозг очень невелик по объёму.

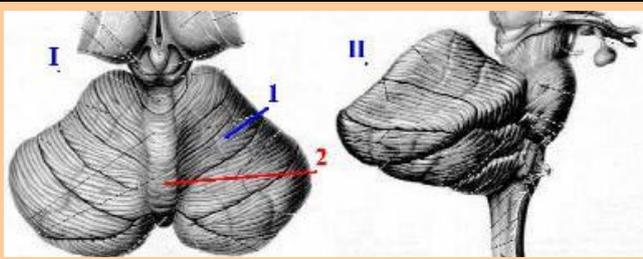
Но в нём сосредоточено множество проводящих путей и важнейших центров.

Поэтому его повреждения крайне опасны для жизни.

<p>Восходящие (афферентные) пути</p>	<p>1) Эти пути несут информацию а) от проприоцептивных рецепторов – к мозжечку и ядрам ствола, б) от болевых, температурных, тактильных и проприоцептивных рецепторов – к большим полушариям. 2,а) Причём, в одном из этих путей первое переключение (с чувствительных нейронов на ассоциативные) происходит лишь на уровне продолговатого мозга – в его нежном и клиновидных ядрах (расположенных под задней поверхностью мозга) 2,б) Волокна, отходящие от этих ядер и продолжающие данный путь, тут же совершают переход на другую сторону, образуя перекрёст – т.н. медиальную петлю (3).</p>	 <p>Рис. 15.2. Продолговатый мозг</p>
--------------------------------------	---	---

<p>Нисходящие (эфферентные) пути</p>	<p>1,а) Главный нисходящий путь – это пирамидный тракт (4), расположенный перед медиальной петлёй и идущий без переключения - от коры передней центральной извилины больших полушарий - к мотонейронам передних рогов спинного мозга.</p> <p>1,б) Спереди этому пути соответствуют выпуклые тяжи – т.н. пирамиды (5). А часть волокон левого и правого трактов тоже переходит на противоположную сторону, образуя перекрёст (6).</p> <p>1,в) По пирамидным путям передаются сигналы к осознанным произвольным движениям.</p> <p>2) Имеются также нисходящие пути от некоторых ядер ствола мозга к мотонейронам спинного мозга, участвующие в сложных рефлекторных двигательных реакциях (например, при нарушении равновесия тела).</p>
<p>Ядра продолговатого мозга</p>	<p>В самом продолговатом мозгу, помимо двух уже упомянутых ядер (нежного и клиновидного), имеются следующие центры.</p> <p>1) Ядра четырёх черепномозговых нервов (IX-XII), в т.ч. блуждающего (п. X), влияющего на работу сердца, тонус сосудов и т.п.</p> <p>2) Часть ядер ретикулярной формации – комплекса из 14 пар ядер, определяющих активность разных отделов ЦНС.</p> <p>3) Дыхательный центр (в составе ретикулярной формации или под её контролем). Обеспечивает регулярное чередование вдоха и выдоха.</p> <p>4) Ядро оливы: имеет вид извилистой подковы. Связано с зубчатым ядром мозжечка и участвует в координации движений.</p>

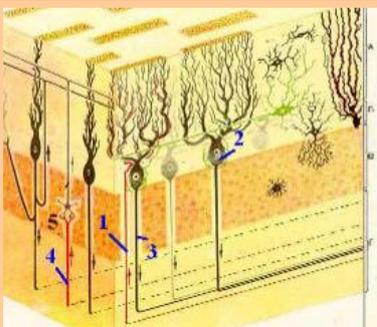
3. Кора мозжечка а) Общие сведения о мозжечке

<p>Составные части</p> <p>Рис. 15.3.</p>	<p>1) В мозжечке различают полушария (1) и находящийся между ними червь (2).</p> <p>2) На поверхности имеются извилины и борозды.</p>	
<p>Серое и белое вещество</p>	<p>1) Серое вещество представлено корой и подкорковыми ядрами.</p> <p>2) Белое вещество продолжается в ножки мозжечка, связывающие его проводящими путями с другими отделами мозга.</p> <p>3,а) На разрезе, из-за «ветвления» прослоек белого вещества и извилистости поверхности, мозжечок имеет вид, обозначаемый как «древо жизни».</p> <p>3,б) На самом же деле повреждения мозжечка не создают прямой опасности для жизни (в отличие от повреждений продолговатого мозга).</p>	

б) Клеточный состав коры

<p>Три слоя коры</p>	<p>В коре мозжечка различают 3 слоя (начиная с поверхностного):</p> <p>а) <i>молекулярный</i> (1), нейроны – корзинчатые и звёздчатые;</p> <p>б) <i>ганглионарный</i> (2), нейроны – грушевидные, или клетки Пуркинье;</p> <p>в) <i>зернистый</i> (3), нейроны – клетки-зёрна, клетки Гольджи и веретеновидные.</p>	 <p>Рис. 15.4. Кора мозжечка Импрегация азотнокислым серебром</p>
<p>Типы клеток</p>	<p>а) Из перечисленных клеток</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>возбуждающими</i> являются только <i>клетки-зёрна</i>; - все остальные клетки – <i>тормозные</i>. <p>б) Однако общее число клеток-зёрен в 150-200 раз больше общего числа прочих клеток.</p>	

в) Прохождение сигнала через кору: простейший путь

<p>1) Клетки Пуркинье (3) – главные клетки коры мозжечка:</p> <ul style="list-style-type: none"> - им передаются все приходящие в кору сигналы, - и <i>только их аксоны выходят из коры мозжечка</i>. <p>2) Тела клеток Пуркинье – крупные, грушевидной формы, в ганглионарном слое лежат в один несплошной ряд.</p> <p>3) Их дендриты (3А) идут в молекулярный слой и принимают сигналы от других отделов мозга через афферентные <i>лазящие волокна</i> (1), подходящие к этому слою.</p> <p>4) Тела клеток Пуркинье <i>преобразуют</i> входной сигнал в выходной ответ, который по аксонам (3Б) передаётся <i>к подкорковым ядрам мозжечка</i> и оказывает на них <i>тормозное воздействие</i>.</p>	 <p>Рис. 15.5. Кора мозжечка Схема строения</p>
--	---

г) Другой путь прохождения сигнала через кору

<p>Моховидные волокна и клубочки</p>	<p>1) К коре мозжечка подходит и второй тип афферентных волокон от других отделов мозга – т.н. <i>моховидные волокна</i> (2 на рис.15.5).</p> <p>2) Они заканчиваются в зернистом слое возбуждающим контактом с короткими дендритами клеток-зёрен (4). Эти контакты из-за своего вида называются <i>клубочками</i>.</p>
<p>Клетки-зёрна</p>	<p>Аксоны клеток-зёрен поднимаются в молекулярный слой коры, где</p> <ul style="list-style-type: none"> - Т-образно ветвятся, - затем идут параллельно поверхности коры и - <i>образуют возбуждающие синапсы с дендритами всех остальных клеток коры</i>, включая клетки Пуркинье.
<p>Смысл усложнения пути</p>	<p>1) Следовательно, сигналы, приходящие по моховидным волокнам, <i>тоже достигают клеток Пуркинье</i> и вызывают их некий ответ.</p> <p>2) Благодаря же введению дополнительного звена в виде клеток-зёрен, появляется возможность «установить» ограничители входного сигнала и выходного ответа.</p>

д) Ограничения входного сигнала и выходного ответа

<p style="text-align: center;">Клетки Гольджи</p>	<p>1) В качестве ограничителей входного сигнала выступают клетки Гольджи. Их</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>тела</i> (5) содержатся в зернистом слое коры мозжечка, - <i>дендриты</i> поднимаются в молекулярный слой, где, наряду с дендритами прочих клеток, возбуждаются аксонами клеток-зёрен, - а <i>аксоны</i>, оставаясь в пределах зернистого слоя, идут к клубочкам и оказывают тормозное влияние на передачу в них сигнала. <p>2) Таким образом, создаётся отрицательная обратная связь, ограничивающая сигналы, поступающие на клетки-зёрна (а затем – и на клетки Пуркинье).</p>
<p style="text-align: center;">Клетки молекулярного слоя</p>	<p>1) А клетки молекулярного слоя – корзинчатые (6) и звёздчатые (7) – являются ограничителями ответа, который вырабатывается кл. Пуркинье и посылаются ими к подкорковым ядрам мозжечка.</p> <p>2) Действительно,</p> <ul style="list-style-type: none"> - дендриты названных клеток возбуждаются всё теми же аксонами клеток-зёрен, - а аксоны образуют тормозные синапсы с телом (корзинчатые клетки) или с аксоном (звёздчатые клетки) клеток Пуркинье.

4. Кора больших полушарий а) Аналогия состава нейронов

	КОРА МОЗЖЕЧКА	КОРА Б. ПОЛУШАРИЙ
ОСНОВНЫЕ клетки (чьи аксоны покидают кору)	Клетки Пуркинье	Пирамидные нейроны
ВОЗБУЖДАЮЩИЕ вспомогательные клетки	Клетки-зёрна	Звёздчатые нейроны зернистых слоёв
ТОРМОЗНЫЕ клетки – ограничители «входа» и «выхода»	а) Клетки Гольджи б) Корзинчатые и звёздчатые клетки	а) Кл. с аксональной кисточкой б) Корзинчатые и аксоаксональные кл.

б) Слои коры больших полушарий и распределение клеток между ними

<p>Кору больших полушарий мозга подразделяют на 6 слоёв. Однако эти слои разграничены отнюдь не так чётко, как в коре мозжечка.</p>		
<p>I – молекулярный слой</p>	<p>Немного мелких тормозных клеток</p>	
<p>II – наружный зернистый слой</p>	<p>а) Мелкие пирамидные кл. б) Звёздчатые клетки в) Торм. кл. разных видов</p>	
<p>III – пирамидный, или слой средних пирамид</p>	<p>В разреженном слое – а) средние пир. клетки и б) немного тормозных кл.</p>	
<p>IV – внутренний зернистый слой</p>	<p>Небольшие звёздчатые клетки</p>	
<p>V – ганглионарный слой</p>	<p>а) Крупные пир. клетки (в пер. центр. извилине – гигантские пир. кл. Беца)</p>	
		<p>Рис. 15.6. Кора больших полушарий Импregnация азотнокислым</p>

VI – слой полиморфных клеток.	а) Мелкие пирамидные кл. б) Торм. кл. разных видов	серебром
-------------------------------	---	----------

в) Пирамидные нейроны

Форма, ориентация, функции	<p>Тело – пирамидной формы, вершина обращена к поверхности коры и от неё в молекулярный слой отходит мощный <i>верхушечный дендрит</i>, контактирующий с афферентными волокнами.</p> <p><i>Аксон</i> (наряду с мелкими дендритами) отходит от основания и</p> <ul style="list-style-type: none"> - в случае <i>гигантских пирамид</i> (клеток Беца) участвует в образовании <i>пирамидных путей</i> к спинному мозгу, - а в случае <i>крупных, средних</i> или <i>мелких</i> пирамид связывает отдельные участки коры – через белое вещество или через молекулярный слой.
Сопоставление с клетками Пуркинье	<p>Т.о., <i>общее</i> с клетками Пуркинье: 1) ход дендрита в молекулярный слой, 2) контакт с афферентными волокнами, 3) выход аксона из коры.</p> <p><i>Отличия</i>: 1) пирамидные нейроны гораздо многообразнее по размерам и локализации в коре, 2) их аксоны могут идти гораздо дальше, и 3) эти аксоны формируют синапсы возбуждающего (а не тормозного) типа.</p>

г) Остальные нейроны

Звёздчатые нейроны	<p>Эти клетки – прямой аналог клеток-зёрен мозжечка: 1) тоже принимают сигналы от части афферентных волокон, приходящих в кору, и 2) в ответ возбуждают прочие клетки коры, в т.ч. те, от которых начинаются эфферентные пути.</p> <p>В коре больших полушарий они образуют два зернистых слоя.</p>
Тормозные нейроны	<p>Тормозные клетки и там, и там тоже аналогичны: ограничивают входные сигналы (т.н. клетки с аксональной кисточкой и кл. Гольджи), и выходные ответы (корзинчатые и др. клетки).</p>

Как видно, *в организации и функции клеток коры больших полушарий и мозжечка – высокое сходство*. Но в коре больших полушарий эти клетки гораздо многочисленней.

Тема 16. ОРГАНЫ ЧУВСТВ: ОРГАНЫ ЗРЕНИЯ И ОБОНЯНИЯ

<i>Первично чувствующие органы чувств</i> : рецепцию осуществляют специализированные <i>нервные</i> клетки	Орган зрения и органы обоняния
<i>Вторично чувствующие органы чувств</i> : раздражение воспринимают специализированные <i>эпителиальные</i> клетки.	Органы вкуса, слуха и равновесия

1. Составные части глазного яблока: три оболочки и внутреннее ядро

<p>1) Фиброзная оболочка (самая наружная):</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>склера</i> (1), или <i>белочная оболочка</i>, – непрозрачная, покрывает почти всё глазное яблоко; - <i>роговица</i> (2) – передний прозрачный (хотя и более толстый) отдел оболочки. <p><i>Лимб</i> (3) – место перехода роговицы в склеру.</p>	
---	--

2) Сосудистая оболочка (средняя):

- **собственно сосудистая оболочка** (*chorioidea*) (4) – под склерой;

- **цилиарное тело** (5) – в области лимба, содержит *цилиарную мышцу*; от тела отходят *цилиарные отростки* (6), а от них – волокна *цинновой связки* (8), вплетающиеся в капсулу хрусталика (7);

- **радужка** (9) – дисковидная структура со **зрачком** (10) в центре и с миоцитами вблизи задней поверхности, меняющими ширину зрачка.

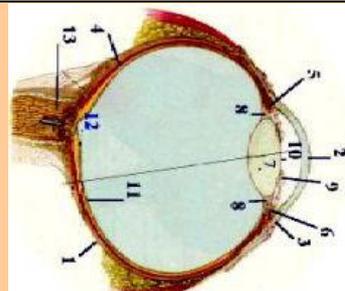


Рис. 16.1
Глазное яблоко

3) **Сетчатая оболочка (сетчатка)** (11) – внутренняя, представляет собой фоторецепторный аппарат.

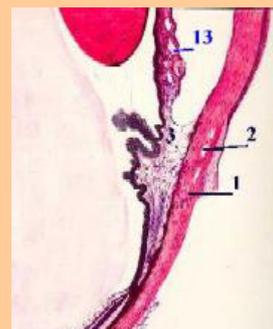


Рис. 16.2. Угол глаза

ВНУТРЕННЕЕ ЯДРО ГЛАЗНОГО ЯБЛОКА

- передняя камера (14) глаза – между роговицей и радужкой,
- задняя камера (15) глаза – между радужкой и хрусталиком с цилиарным телом;
- **хрусталик** (7) – прозрачная выпуклая линза, держащаяся на цинновой связке;
- стекловидное тело (16) – желеобразная масса между хрусталиком и сетчаткой.

2. Функциональные аппараты глазного яблока

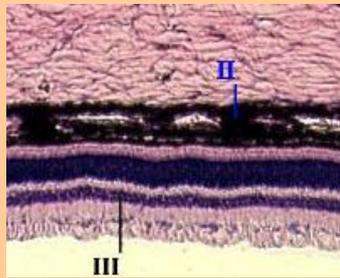
1) Диоптрический (светопреломляющий)	Включает структуры и среды, через которые проходит свет на пути к сетчатке. Это: → роговица → <i>жидкость камер глаза</i> → хрусталик → <i>стекл. тело</i> Наиболее важны (по преломляющей силе) роговица и хрусталик.
2) Фоторецепторный – сетчатка	
3) Аккомодационный	а) Цилиарная мышца – влияя на кривизну хрусталика, помогает сфокусировать изображение на сетчатке. Когда мышца расслаблена, хрусталик уплощён (из-за растяжения цинновой связкой) – и наоборот. б) Радужка – изменяя просвет зрачка, регулирует интенсивность света, падающего на сетчатку.

3. Развитие глаза

Из нервной трубки	1) В головном отделе нервной трубки образуется парный вырост – глазной пузырёк (1). 2) Придя в соприкосновение с эктодермой (5),	<p>Рис.16.3</p>
-------------------	--	-----------------

	он начинает вместе с нею впячиваться передней стенкой внутрь, образуя двухслойный <i>глазной бокал</i> (2). 3) а) Из наружной стенки бокала развиваются пигментный эпителий <i>сетчатки</i> (т.е. её 1-й слой) и миоциты радужки, б) а из внутренней стенки бокала – остальные 9 слоёв <i>сетчатки</i> .
Из кожной эктодермы	Эктодерма, которая впячивалась в полость глазного бокала, формирует <i>хрусталиковый пузырьёк</i> (б) – предшественник хрусталика. Из эктодермы также образуется <i>передний эпителий роговицы</i> .
Из мезенхимы	Мезенхима даёт начало всем прочим структурам глазного яблока. Это - фиброзная оболочка (без переднего эпителия роговицы), - сосудистая оболочка (кроме миоцитов радужки), - стекловидное тело.

4. Фиброзная оболочка

Склера	Склера (I) образована <i>плотной оформленной</i> соединительной тканью. Коллагеновые волокна объединены в многочисленные пластинки, лежащие примерно параллельно поверхности.	 <p>Рис. 16.4. Задняя стенка глаза Окраска гем. и эозином</p>
Лимб (см. рис. 16.2)	1) Угол между склерой и радужкой заполнен сложно переплетающимися трабекулами коллагеново-эластической природы. 2) Промежутки между ними – т.н. <i>фонтановы пространства</i> . 3) Они сообщаются с кольцеобразными полостями в толще лимба – <i>шлеммовым каналом</i> . 4) А он переходит в <i>венозное сплетение склеры</i> . 5) Всё вместе это составляет <i>путь оттока жидкости из камер глаза</i> в венозные сосуды.	
Роговица	1) В области лимба склера переходит в <i>собственное вещество роговицы</i> , тоже образованное плотной оформленной соединительной тканью. а) Спереди оно покрыто <i>многослойным плоским неороговевающим эпителием</i> на толстой базальной мембране – т.н. <i>боуменовой оболочке</i> . б) Сзади находится <i>однослойный плоский эпителий</i> тоже на толстой базальной мембране – т.н. <i>десцеметовой оболочке</i> . 2) Факторы прозрачности роговицы: а) бóльшая упорядоченность коллагеновых пластинок, б) такой же, как у них, коэффициент преломления света у кератансульфатов аморфного вещества, в) отсутствие сосудов.	

5. Сосудистая оболочка

а) Собственно сосудистая оболочка (см. рис. 16.4)

Состав	<p>1) Ткань – рыхлая неоформленная соединительная (РВСТ) с большим количеством кровеносных сосудов и пигментных клеток.</p> <p>2) Последние поглощают избыток света, прошедший через сетчатку, – во избежание его отражения от склеры и повторного падения на сетчатку, что резко снижало бы контрастность изображения.</p>
Слои	<p>В оболочке – 4 слоя:</p> <p>а) надсосудистая пластинка (прилежит к склере),</p> <p>б) сосудистая пластинка (многочисленные артерии и вены),</p> <p>в) сосудисто-капиллярная пластинка (капилляры, связывающие сосуды предыдущего слоя),</p> <p>г) базальный комплекс, или мембрана Бруха. Это тонкая полоска плотной соединительной ткани на границе с сетчаткой.</p>

б) Цилиарное тело (см рис. 16.2)

Цилиарная мышца	<p>1) В основе – та же ткань (РВСТ с пигментами и сосудами), но теперь в ней ещё много пучков гладких миоцитов, образующих цилиарную мышцу.</p> <p>2) При их сокращении (при приближении объекта к глазу)</p> <ul style="list-style-type: none"> - диаметр кольца, каковым является данная мышца, уменьшается, - цинновы связки расслабляются, - хрусталик, в силу своей эластичности, становится более выпуклым, что повышает его оптическую силу.
Эпителий	<p>Свободная поверхность цилиарного тела и его отростков покрыта двухслойным эпителием – продолжением сетчатки:</p> <ul style="list-style-type: none"> - глубокий его слой – пигментный, - поверхностный слой – секреторный, продуцирует жидкость камер глаза.

в) Радужка

Эпителий передний и задний	<p>В радужке (как и в роговице) – 5 слоёв, в т.ч. – два эпителиальных.</p> <p>1) Спереди – однослойный плоский эпителий, переходящий сюда с задней поверхности роговицы.</p> <p>2) Сзади – пигментный эпителий, продолжающийся с цилиарного тела и сетчатки.</p>
Мышцы зрачка	<p>1) Многие клетки пигментного эпителия трансформированы в гладкие миопигментоциты, составляющие две мышцы: одна – расширяет, другая – суживает зрачок.</p> <p>2) При этом сократительные структуры содержатся не в теле такой клетки, а в отростке, отходящем от неё вглубь радужки и расположенном</p> <ul style="list-style-type: none"> - либо перпендикулярно краю зрачка (расширение зрачка). - либо параллельно его краю (сужение зрачка).
Прочие слои	<p>1) Под обоими эпителиями – пограничные слои (передний и задний), где содержатся пигментоциты, определяющие цвет глаз.</p> <p>2) Основной по толщине – срединный сосудистый слой.</p>

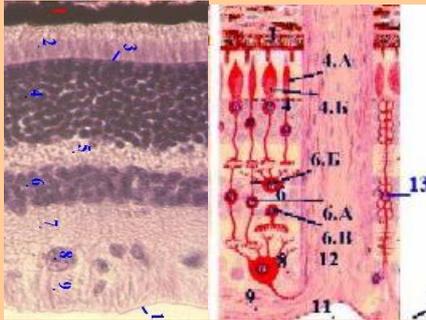
6. Хрусталик

Развитие	<p>1) Хрусталик развивается из эктодермы, к которой подрастает глазной пузырёк и которая затем впячивается в полость глазного бокала, образуя хрусталиковый пузырёк. (см. рис. 16.3). Таким образом, исходная природа хрусталика – однослойный кубический эпителий.</p> <p>2) Затем же эпителиоциты хрусталикового пузырька - значительно удлинялись, теряли ядра и органеллы и - заполнялись вместо них белком кристаллином, что превращало каждую клетку в прозрачную призму – хрусталиковое волокно.</p>
Состав	<p>1) Из таких призм и состоит, в основном, хрусталик. 2) Деления эпителиоцитов в слабой степени могут сохраняться на передней поверхности и по экватору хрусталика. 3) Снаружи хрусталик покрыт прозрачной капсулой, в которую вплетаются волокна цинновой связи.</p>
Возрастное...	<p>С возрастом хрусталик может терять воду и уплотняться. Это снижает его - эластичность, отчего развивается дальнозоркость, - и прозрачность, что обозначается как катаракта.</p>

7. Сетчатка: слои

<p>1) Сетчатка образована нервной тканью. Поэтому в её составе – нейроны и глиоциты. 2) Нейронов – три основных группы, глиоцитов (включая пигментоциты) – две группы. 3. При этом все клетки (в т.ч. их отростки) лежат на строго определённом уровне сетчатки. В результате, образуется 10 чётко отличающихся друг от друга слоёв.</p>

а) Три ядерных слоя сетчатки

Наружный ядерный слой	<p>а) Первая группа нейронов – самая многочисленная. Это светочувствительные клетки – палочковые и колбочковые. б) Их тела образуют наружный ядерный слой (4).</p>	 <p>Рис. 16.5. Сетчатка глаза Препарат и схема</p>
Внутренний ядерный слой	<p>а) Вторая группа нейронов – местно-ассоциативные. Их три подвида; основной из них – биполярные клетки, передающие сигнал от светочувствительных нейронов к нейронам третьей группы. б) Тела этих нейронов образуют внутренний ядерный слой (6).</p>	
Ганглионарный слой	<p>Третья группа – ганглионарные нейроны, и их телам соответствует ганглионарный слой (8).</p>	
<p>ЗАМЕЧАНИЕ. В каждом последующем ядерном слое количество клеток в несколько раз меньше, чем в предыдущем. Т.е. на одну ганглионарную клетку приходят сигналы примерно с десятка биполярных клеток, а на одну биполярную – с десятка палочковых нейронов. Это повышает интенсивность сигнала.</p>		

б) Слои сетчатки, образованные отростками нейронов

У каждой из названных нервных клеток есть отростки – дендрит(ы) и аксон. За счёт этого формируются ещё четыре слоя, чередующиеся с тремя ядерными.	
Слой палочек И колбочек	1) Дендриты палочковых и колбочковых нейронов называются палочками и колбочками. 2) Таково и название слоя: слой палочек и колбочек (2), он находится снаружи от наружного ядерного слоя (4). 3) Именно в мембране палочек и колбочек расположены фоторецепторные белки – родопсин и иодопсин .
Наружный сетчатый слой	1) Наружный сетчатый слой (5) – место контакта аксонов светочувствительных и дендритов биполярных нейронов. 2,а) Здесь же – и оба отростка горизонтальных клеток (второго подвида местноассоциативных нейронов): - дендритами эти клетки принимают сигналы от одних палочковых клеток, - а аксонами образуют тормозные аксоаксональные синапсы с аксонами других палочковых нейронов – относительно удаленных от первых. 2,б) Считается, что это повышает контрастность изображения
Внутренний сетчатый слой	1) Аналогично, внутренний сетчатый слой (7) – это место контакта аксонов биполярных и дендритов ганглионарных нейронов. 2,а) Кроме того, здесь функционируют обоими своими отростками амакриновые нейроны (третий подвида местноассоциативных клеток). Они примерно так же способствуют контрастированию изображения, как и горизонтальные клетки, но делают это на уровне биполярных клеток: - дендритами амакриновые клетки получают сигналы от аксонов одних биполярных клеток, - а аксонами тормозят передачу сигнала по соседним биполярным клеткам.
Слой н. волокон	Наконец, аксоны ганглионарных нейронов образуют слой нервных волокон (9), идущих к слепому пятну и объединяющихся там в зрительный нерв.

Итого, мы уже назвали 7 слоёв сетчатки. Вот ещё три оставшиеся слоя.

в) Слои сетчатки, образованные глиоцитами и пигментоцитами

Пигментный слой	Пигментный эпителий (нервного происхождения) – первый, самый наружный, слой (1) сетчатки. Его функции: - поглощение (вместе с пигментоцитами сосудистого слоя) избытка света, - снабжение рецепторных клеток витамином А (ретинолом), - фагоцитоз отработанных компонентов рецепторных клеток.
Пограничные мембраны	В сетчатке – особый тип глиальных клеток: клетки Мюллера (13 на рис. 16.5). Узкие и длинные, они тянутся через всю толщу сетчатки, а своими поперечными отростками формируют две пограничные мембраны : - наружную (3) – на уровне отхождения дендритов от рецепторных клеток, - и внутреннюю (10) – на внутренней поверхности сетчатки
Теперь нетрудно перечислить все 10 слоёв сетчатки по порядку их расположения: 1 – пигментный эпителий, 2 – слой палочек и колбочек, 3 – наружная погр. мембрана, 4 – наружный ядерный слой, 5 – нар. сетчатый слой, 6 – внутренний ядерный слой, 7 – внутр. сетч. сл., 8 – ганглионарный сл., 9 – слой нервных вол., 10 – вн. погр.мембрана.	

8. Нейросенсорные клетки: структура и распределение по сетчатке

	<p>1. ЧАСТИ НЕЙРОНА. Как палочковый (рис.16.6) , так и колбочковый (16.7) нейрон содержит 3 части: - периферическую (I) – видоизменённый дендрит в виде палочки или колбочки, - ядросодержащую (II) и - периферическую (III) – аксон.</p> <p>2. СЕГМЕНТЫ ДЕНДРИТА а) В свою очередь, дендрит включает 2 сегмента: наружный (1) и внутренний (2), между которыми имеется связующий отдел (3) – ресничка. б) В колбочковой клетке ресничка – очень короткая, а внутренний сегмент пальцевидными отростками охватывает наружный.</p>	
<p>Рис. 16.6 Палочковый нейрон</p>	<p>3. НАРУЖНЫЙ СЕГМЕНТ и рецепция света а) В наружном сегменте находятся</p>	<p>Рис. 16.7 Колбочковый нейрон</p>
<p>- в палочках – около 1000 плоских мембранных дисков (4), содержащих в мембране множество молекул светочувствительного белка родопсина. б) С помощью родопсина палочки обеспечивают чёрно-белое восприятие объектов.</p>	<p>- в колбочках – мембранные полудиски (4), т.е. инвагинации плазмолеммы в цитоплазму сегмента; в их мембране – светочувствительный белок иодопсин. б) По виду иодопсина колбочки делятся на три группы, воспринимающие только синие, только зелёные или только красные волны.</p>	
<p>4. ВНУТРЕННИЙ СЕГМЕНТ и генерация сигнала а) Во внутреннем сегменте – много митохондрий (5), где интенсивно производится АТФ. В колбочке здесь находится также крупная липидная капля (6). б) А в плазмолемме сегмента – активно функционирующий Na⁺,K⁺-насос. Он откачивает из клетки ионы Na⁺, которые непрерывно поступают в неё через постоянно открытые в темноте Na⁺-каналы (расположенные в плазмолемме наружного сегмента). в) Поглощение света рецепторными белками приводит (по довольно сложному механизму) к закрытию Na⁺-каналов, что вызывает гиперполяризацию (а не деполяризацию, как в других возбудимых тканях) мембраны. г) Гиперполяризация распространяется до синапса рецепторной клетки с биполярной и (или) горизонтальной, где инициирует высвобождение медиатора, возбуждающего постсинаптическую мембрану (и клетку в целом).</p>		
<p>5. СЛЕПОЕ ПЯТНО – место сбора на сетчатке аксонов ганглионарных нейронов и объединения их в зрительный нерв.</p>	<p>6. ЖЁЛТОЕ ПЯТНО (центральная ямка) – участок сетчатки, где имеются только колбочковые нейроны.</p>	

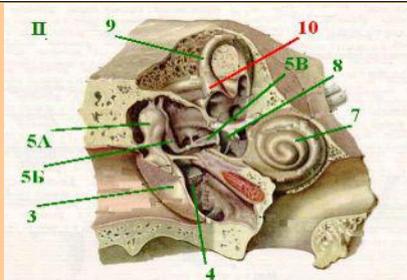
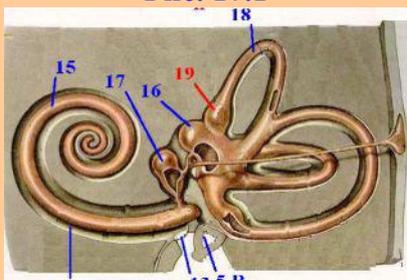
9. Основной орган обоняния

- а) Это **обонятельный эпителий** в верхней части носовой полости.
 б) Он организован подобно **многорядному мерцательному эпителию**.
 в) Но вместо мерцательных клеток присутствуют **нейроны**, у которых
 - ядросодержащие части находятся в средней части эпителия,
 - дендриты идут к поверхности эпителия, приобретая форму **обонятельных булав**, от которых отходят 10-12 ресничек с рецепторными белками;
 - а аксоны направляются через отверстия решётчатой кости к головному мозгу.

Тема 17. ОРГАНЫ ЧУВСТВ: ОРГАНЫ СЛУХА, РАВНОВЕСИЯ И ВКУСА

1. Составные части органа слуха и равновесия

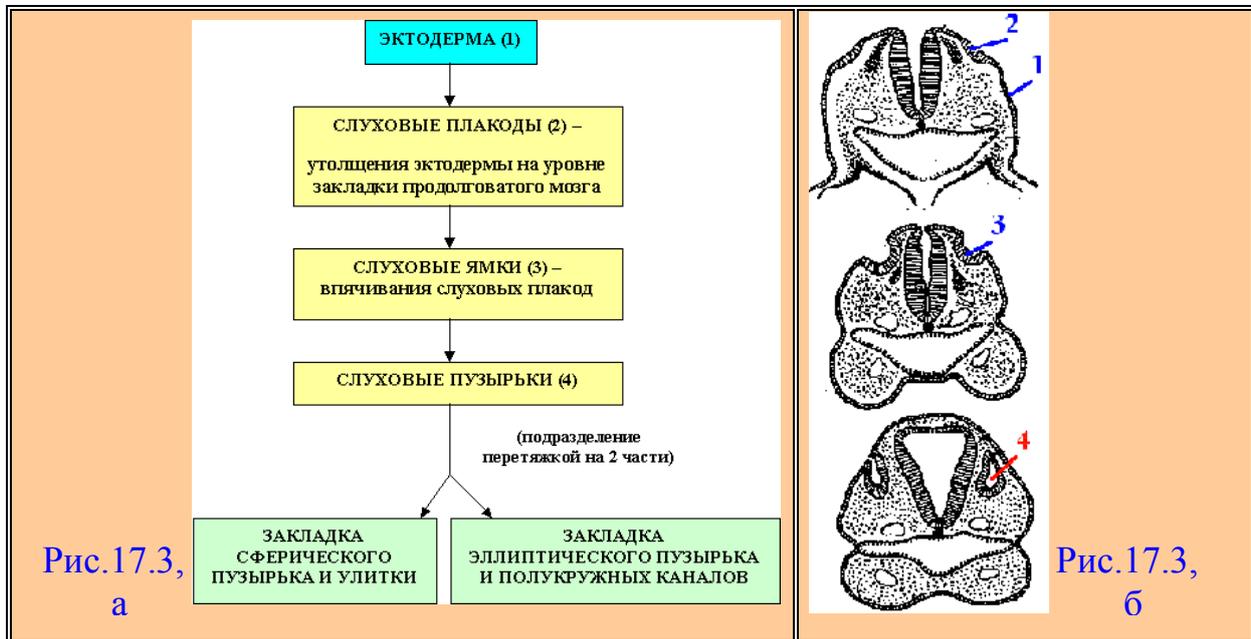
В данном парном органе различают три части – наружное, среднее и внутреннее ухо.

Наружное ухо	<p>Наружное ухо – это</p> <p>а) ушная раковина: в основе – <i>эластический хрящ</i>, покрытый кожей;</p> <p>б) наружный слуховой проход, тоже выстланный тонкой кожей; в последней есть волосы, сальные железы, а также <i>церуминовые железы</i>, выделяющие ушную серу;</p> <p>в) барабанная перепонка:</p> <ul style="list-style-type: none"> - снаружи – эпидермис (<i>многослойный плоский ороговевающий эпителий</i>); - изнутри – слизистая оболочка: <i>однослойный плоский эпителий</i> и тонкий слой РВСТ; - между ними – два слоя плотной оформленной ткани.
Локализация	Начиная со второй трети наружного слухового прохода, все части органа слуха и равновесия лежат внутри височной кости черепа, в т.ч. большей частью – в пирамиде этой кости.
Среднее ухо	<p>Среднее ухо:</p> <p>а) барабанная полость, выстлана слизистой оболочкой (такой же, как на барабанной перепонке изнутри);</p> <p>б) в ней (барабанной полости) – воздушная среда и три слуховые косточки: молоточек (связан с барабанной перепонкой), наковальня и стремечко (основанием вставлено в овальное окно внутреннего уха);</p> <p>в) слуховая (евстахиева) труба:</p> <ul style="list-style-type: none"> - соединяет барабанную перепонку с носоглоткой; - выстлана слизистой оболочкой с эпителием, как в дыхательных путях, – <i>многорядным мерцательным</i>.
Внутреннее ухо	Внутреннее ухо – это лабиринт: <i>костный</i> и повторяющий его ход <i>перепончатый</i> .
<p>Костный лабиринт (рис. 17.1). Здесь тоже – 3 части.</p> <p>I. Передняя часть – улитка (<i>cochlea</i>) (4): спиральный костный канал, делающий 2,5 оборота вокруг костного стержня.</p> <p>II. Средняя часть – преддверие (<i>vestibulum</i>) (5): овальная полость, сообщающаяся с соседними отделами. Оно имеет два окна – <i>овальное</i> и <i>круглое</i>.</p> <p>III. Задняя часть – три полукружных канала (6) в трёх взаимно перпендикулярных плоскостях, открывающиеся в преддверие расширениями – <i>ампулами</i>.</p>	
<p>Перепончатый лабиринт (рис. 17.2).</p> <p>I. Перепончатая улитка (1) занимает треть сечения костного канала улитки.</p> <p>II. Внутри костного преддверия – два перепончатых мешочка – <i>сферический</i> (2) и <i>эллиптический</i> (3).</p> <p>III. Перепончатые полукружные каналы (4) сходны по форме с костными – и тоже заканчиваются ампулами.</p>	
 <p>Рис. 17.1</p>	
 <p>Рис. 17.2</p>	

2. Распределение функций между частями перепончатого лабиринта

Часть лабиринта	Рецепторная структура	ФУНКЦИЯ
УЛИТКА	Спиральный (кортиев) орган	Восприятие звука
СФЕРИЧЕСКИЙ МЕШОЧЕК	Пятно (макула)	Восприятие гравитации и вибрации
ЭЛЛИПТИЧЕСКИЙ МЕШОЧЕК	Пятно (макула)	Восприятие гравитации
АМПУЛЫ ПОЛУКРУЖНЫХ КАНАЛОВ	Ампулярные гребешки	Восприятие угловых ускорений при вращении головы и тела

3. Развитие органа слуха и равновесия



4. Улитка и её рецепторная структура (кортиев орган)

а) Костная улитка: срединные структуры

<p>Спи- ральный ганглий</p>	<p>1) От <i>костного стержня</i> (1) улитки на протяжении всех 2,5 оборотов спирального костного канала в полость этого канала отходит <i>спиральный гребешок</i> (2).</p> <p>2) В толще гребешка – <i>спиральный нервный ганглий</i> (2А), где лежат тела чувствительных нейронов. Их</p> <ul style="list-style-type: none"> - дендриты идут к рецепторным клеткам кортиева органа, - а аксоны в составе п.VIII идут к головному мозгу. 	
<p>Лимб</p>	<p>Сверху надкостница гребешка резко утолщена, образуя <i>лимб</i> (3), имеющий <i>две губы</i> – <i>вестибулярную</i> (4) и, снизу, <i>барабанную</i> (5).</p>	<p>Рис. 17.4. Срез хода костной улитки</p>

б) Три части канала костной улитки (см. рис. 17.4)

<p>Перепо- нчатая улитка: места крепления</p>	<p>Канал перепопчатой улитки (7) имеет на поперечном сечении почти треугольную форму; при этом</p> <ul style="list-style-type: none"> - своей <i>вершиной</i> он прикреплен к лимбу и костному гребешку, - а <i>основанием</i> опирается на латеральную стенку костной улитки, где над костной тканью имеются два слоя: <ol style="list-style-type: none"> 1) спиральная связка – тоже утолщение надкостницы 2) и сосудистая полоска – <i>многорядный эпителий</i>, уникальный тем, что содержит <i>кровеносные сосуды</i>.
<p>Свобод- ные стороны перепоп- чатой улитки</p>	<p>Из двух <i>боковых</i> (и свободных) сторон перепопчатого «треугольника»</p> <ul style="list-style-type: none"> - одна представляет собой вестибулярную мембрану - тонкий слой плотной волокнистой соединительной ткани, покрытый с обеих сторон однослойным плоским эпителием, - а вторая сторона, идущая от костного гребешка к спиральной связке, является базиллярной пластинкой, на которой (со стороны перепопчатого хода) и лежит кортиев орган.
<p>Две лестницы</p>	<p>а) Описанный способ крепления перепопчатой улитки приводит к разделению одного широкого хода костной улитки на три более узких хода:</p> <ul style="list-style-type: none"> - т.н. вестибулярную лестницу (8), - посередине – перепопчатый ход (7) - и барабанную лестницу (9). <p>б) Боковыми сторонами перепопчатая улитка</p> <ul style="list-style-type: none"> - граничит с лестницами (со стороны вестибулярной мембраны – с вестибулярной лестницей, а со стороны базиллярной пластинки – с барабанной) - и надёжно разделяет их друг от друга. <p>в) Все три хода заполнены жидкостью, в лестницах это перилимфа, в перепопчатой улитке – эндолимфа.</p>
<p>Концы лестниц</p>	<p>а) В основании улитки</p> <ul style="list-style-type: none"> - вестибулярная лестница начинается <i>от овального</i> окна преддверия, в которое вставлено основание стремечка, - а барабанная лестница – <i>от круглого</i> окна, закрытого <i>вторичной барабанной перепопкой</i>. <p>б) Сообщаются лестницы только в области верхушки улитки.</p> <p>в) Это позволяет акустической волне через овальное окно войти в вестибулярную лестницу, подняться по ней до верхушки улитки и по барабанной лестнице спуститься к круглому окну.</p>

в) Кортиев орган (лежит на базиллярной пластинке (2))

Рис.17.5

Эпителиоциты кортиева органа делятся на 2 группы.

1) Поддерживающие клетки трёх видов.

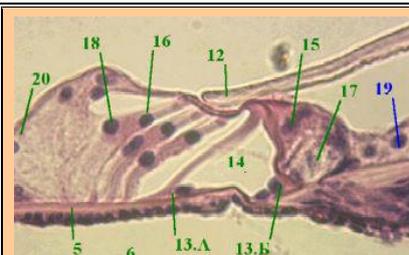
а) **Клетки-столбы** (1А и 1Б): узкие, лежат в два ряда, сходясь под углом и образуя **внутренний туннель** (3). Он делит клетки каждого вида на внутренние и наружные.

б) **Фаланговые клетки**: 1 ряд внутри (4) и 3-5 рядов сна-

ружи (5). Имеют пальцевидный отросток (фалангу), удерживающий сенсорную клетку.

в) **Пограничные клетки** (6 и 7): находятся по сторонам от фаланговых.

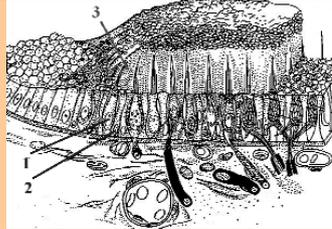
2) **Сенсорные волосковые эпителиоциты** (8 и 9) – лежат на фаланговых клетках.



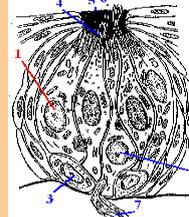
г) Сенсорные клетки кортиева органа

Окружение	а) На каждой фаланговой клетке находится по одной сенсорной клетке. б) А с апикальной поверхностью сенсорных клеток контактирует покровная мембрана (10), отходящая от вестибулярной губы лимба.
Ключевые контакты	а) На этой же (апикальной) поверхности сенсорные клетки имеют - кутикулу (плёнку из гликопротеинов) и - особые микроворсинки – стереоцилии , – они объединяются в пучки, прободают кутикулу и являются той частью клеток, которая непосредственно контактирует с покровной мембраной. б) К базальной части эпителиосенсорных клеток подходят дендриты чувствительных нейронов.
Генерация сигнала	а) Когда акустическая волна проходит по барабанной лестнице, начинает колебаться и базилярная пластинка вместе с кортиевым органом. б) Это вызывает смещение сенсорных клеток относительно покровной мембраны – и отклонение стереоцилий от нейтрального состояния, что меняет состояние Na^+ -каналов плазмолеммы, т.е. приводит к генерации сигнала, передаваемого на указанные дендриты.

5. Рецепторные структуры органа равновесия – макулы и ампуляр. гребешки

Макула (пятно)	а) Строение пятен в обоих мешочках практически одинаково. В эпителии пятна – 3 элемента. I. Волосковые сенсорные клетки (1) (по форме – грушевидные и цилиндрические). На апикальной поверхности – кутикула, 60-80 стереоцилий (особых микроворсинок), а также одна подвижная ресничка – киноцилия . II. Поддерживающие эпителиоциты (2).	 <p>Рис. 17.6</p>
	III. Отолитовая мембрана (3): содержит в студенистом матриксе, для увеличения массы, кристаллы карбоната кальция (отолиты) и почти насквозь пронизывается волосками и ресничками сенсорных клеток. б) Под влиянием гравитационного (а в сферическом мешочке – и вибрационного) воздействия происходит смещение отолитовой мембраны, что опять-таки приводит к отклонению стереоцилий (относительно киноцилии) – и генерации сигнала.	
Ампулярный гребешок	В каждой ампуле есть гребешок (1) – разрастание надкостницы. Покрывающий его эпителий (2) – почти такой же, как в пятнах: I. волосковые сенсорные клетки, II. поддерживающие клетки, а вместо отолитовой мембраны – III. желатинозный купол , который при вращении отклоняется и вызывает отклонение стереоцилий сенсорных клеток.	 <p>Рис. 17.7</p>

6. Орган вкуса

<p>Орган вкуса – совокупность вкусовых почек (Рис.17.8), расположенных в эпителии боковых стенок сосочков языка – листовидных, грибовидных и желобоватых. В почках – 60-80 клеток нескольких видов.</p> <p>I. Рецепторные эпителиоциты (1). На апикальной стороне – микроворсинки (4) с рецепторами, обращённые к устью почки и погружённые в адсорбент (5), в котором концентрируются вкусовые вещества.</p> <p>II.–IV. Поддерживающие (2), базальные (3) и перигеммальные клетки.</p>	
--	---

Тема 18. СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА: АРТЕРИИ, СОСУДЫ МИКРОЦИРКУЛЯТОРНОГО РУСЛА

1. Виды сосудов, план строения и развитие

а) Виды сосудов

Кровеносные сосуды	<p>1) Артерии и артериолы – проводят кровь от сердца.</p> <p>2) Сосуды <i>микроциркуляторного русла</i>.</p> <p style="padding-left: 20px;">а) Кровеносные капилляры – тончайшие сосуды, через стенку которых происходит обмен веществами между кровью и тканями.</p> <p style="padding-left: 20px;">б) Артериоло-венулярные анастомозы (АВА) – короткие и широкие сосуды, через которые кровь попадает из артериальных сосудов в венозные практически без обмена веществами с тканями.</p> <p>3) Венулы и вены – проводят кровь к сердцу.</p>
Лимфатические сосуды	<p>1) Лимфатические капилляры – начинаются слепыми концами (мешками) и выводят из тканей излишки жидкости, инородные частицы, продукты их распада.</p> <p>2) Более крупные лимфатические сосуды проводят лимфу к руслу крупных вен; например, через грудной проток 75 % лимфы попадает в левый венозный угол; остальные 25 % – в правый венозный угол.</p>

б) Стенки сосудов

Кровеносные сосуды	<p>За исключением капилляров и ряда вен, сосуды содержат три оболочки.</p> <p style="padding-left: 20px;">а) Внутренняя оболочка (<i>tunica intima</i>, или <i>interna</i>), включает</p> <ul style="list-style-type: none"> - эндотелий (обычно на базальной мембране) – разновидность однослойного плоского эпителия – и - подэндотелиальный слой из РВСТ (место отложения холестерина при атеросклерозе). <p style="padding-left: 20px;">б) Средняя оболочка (<i>tunica media</i>). Из клеток в её составе присутствуют только гладкие миоциты. Поэтому именно они синтезируют компоненты межклеточного вещества данной оболочки.</p> <p style="padding-left: 20px;">в) Наружная оболочка (<i>tunica externa</i>, или <i>adventicia</i>) – тоже, как и подэндотелиальный слой интимы, образована рыхлой волокнистой соединительной тканью (РВСТ).</p>
Кровеносные капилляры	<p>В случае капилляров говорят не о трёх оболочках, а о трёх слоях. Это:</p> <ul style="list-style-type: none"> - слой эндотелиоцитов на базальной мембране, - слой перицитов – особых клеток соединительнотканного происхождения, лежащих в расщеплениях базальной мембраны, - и слой адвентициальных клеток <p>При этом сплошным является только слой эндотелиоцитов</p>
Лимфат. капилляры	<p>В лимфатических же капиллярах стенка представлена лишь эндотелиоцитами – и то без базальной мембраны.</p>

в) Развитие сосудов

<p>1) Компоненты кровеносной системы развиваются из мезенхимы.</p> <p>2) Первые сосуды формируются из кровеных островков в стенке желточного мешка и в хорионе; затем островки обнаруживаются и в теле зародыша.</p> <p>3) Сосуды сливаются в единую систему и приспособляются к условиям гемодинамики.</p>

2. Артерии

Классификация	<p>а) Классификационный признак: <i>соотношение эластических и мышечных элементов в t. media.</i></p> <p>б) По этому признаку артерии подразделяются на 3 типа:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>эластического</i> типа – аорта и лёгочный ствол, - <i>мышечно-эластического</i> типа – крупные ветви аорты: сонные, подключичные и подвздошные артерии; - <i>мышечного</i> типа – артерии среднего и мелкого калибра.
---------------	--

а) Артерии эластического типа. Аорта

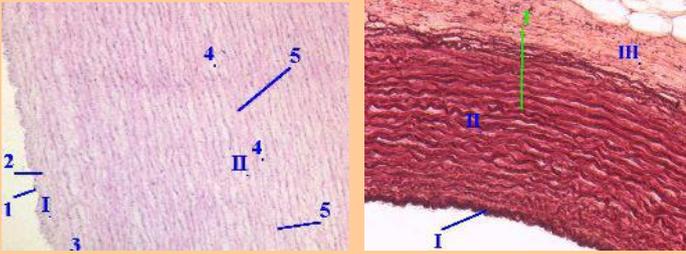
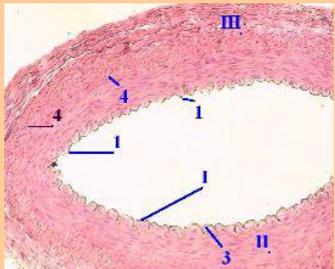
Внутренняя оболочка	<p>а) В аорте в <i>t. intima</i> (I) под эндотелием (1) содержится достаточно выраженный <i>подэндотелиальный слой</i> (2).</p> <p>б) Поэтому холестерин в первую очередь откладывается именно здесь.</p>	
Средняя оболочка	<p>а) А в <i>t. media</i> (II) параллельно поверхности расположено 60-70 <i>окончатых эластических мембран</i>, что выявляется при окраске <i>орсеином</i>.</p> <p>б) Но между мембранами содержится немало <i>гладких миоцитов</i>: при обычной окраске именно они прокрашиваются на препарате (рис. 18.1,а)</p> <p>в) Т.о. термин «артерия эластического типа» означает</p> <ul style="list-style-type: none"> - не отсутствие гладких миоцитов в <i>t. media</i>, - а лишь преобладание над ними эластических элементов по занимаемому объёму. <p>г) Миоциты же здесь выполняют двойную функцию:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>механическую</i> (поддержание тонуса стенки аорты) и - <i>биосинтетическую</i> (продуцируют вещества – эластин, фибриллин, протеогликаны и пр., – входящие в структуры <i>межклеточной</i> среды). 	
Наружная оболочка	<p>В <i>t. externa</i> (III) особенностей нет. Только в РВСТ и внутренней, и наружной оболочек – заметное присутствие эластических волокон.</p>	

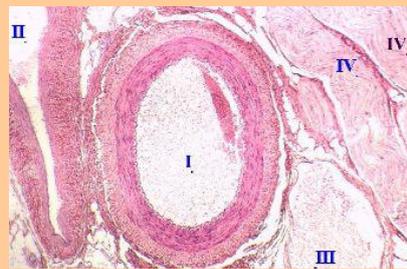
Рис.18.1,а-б. Аорта. Окраска
а) гематоксилином и эозином, б) орсеином

б) Артерии мышечно-эластического типа: здесь в *t. media* миоциты и эластические элементы (волокна и окончатые мембраны) содержатся в примерно равном количестве (по занимаемому ими объёму)

в) Артерии мышечного типа На препаратах у этих артерий – 3 чётких признака.

<p>1) Внутренняя поверхность – в <i>складчатом</i> состоянии. Это появляется только при приготовлении препарата – из-за высокого содержания миоцитов в <i>t. media</i> дегидратация образца сокращает длину <i>t. media</i>, что и даёт складки в <i>t. intima</i>.</p> <p>2) На границе <i>t. intima</i> с <i>t. media</i> – <i>внутренняя эластическая мембрана</i> – в виде блестящей извилистой полоски.</p> <p>3) <i>T. media</i> – самая толстая и почти вся занята циркулярными пучками <i>гладких миоцитов</i>.</p>	
<p>Рис. 18.2</p>	

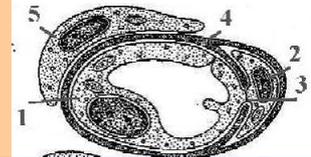
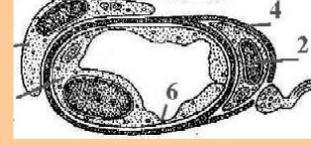
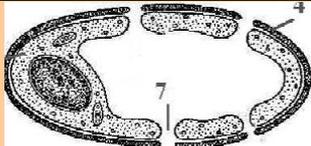
г) Сосудисто-нервный пучок

<p>1) Артерии обычно идут рядом с венами и нервами, образуя вместе с ними сосудисто-нервные пучки.</p> <p>2) В представленном на снимке пучке видны:</p> <ul style="list-style-type: none"> - артерия (I) мышечного типа со всеми тремя характерными признаками (складчатостью, внутренней эластической мембраной, высоким содержанием миоцитов в t. media); - вена (II), где нет ни одного из этих признаков, - лимфатический сосуд (III) и нерв (IV). 	 <p style="text-align: center;">Рис. 18.3</p>
--	--

3. Микроциркуляторное русло а) Артериолы

<p>Состав стенки</p>	<p>Артериолы формально сохраняют три оболочки, хотя последние очень истончены:</p> <ul style="list-style-type: none"> а) t. intima – эндотелий на базальной мембране и внутренняя эластическая мембрана (тонкая и прерывистая); б) t. media – 1–2 слоя миоцитов, расположенных циркулярно; в) t. externa – РВСТ.
<p>Функции миоцитов</p>	<p>Здесь гладкие миоциты нужны уже не для поддержания сосудистого тонуса и кинетической энергии крови, а для влияния на просвет сосуда – в ответ на</p> <ul style="list-style-type: none"> - нервные (симпатические и парасимпатические) и - эндокринные (адреналин, ангиотензин, гистамин и др.) сигналы.

б) Кровеносные капилляры

<p>Классификационные признаки</p>	<p>а) Как уже было сказано, в стенке кровеносного капилляра – три вида клеток, и два из них (перициты и адвентициальные клетки) сплошных слоёв не образуют.</p> <p>б) Поэтому проницаемость капилляра зависит лишь от строения эндотелия и базальной мембраны.</p>	
<p>Типы капилляров</p>	<p>На этих двух признаках основана классификация капилляров: последние делятся на</p> <ul style="list-style-type: none"> - соматические (или обычные), - фенестрированные (или висцеральные) и - перфорированные. <p style="text-align: right;">Рис.18.4,а-в</p>	
<p>а) Соматические капилляры</p>	<p>Эти, наиболее распространённые, капилляры имеют непрерывный эндотелий и непрерывную базальную мембрану (БМ). Их проницаемость зависит от состояния БМ и окружения</p>	
<p>б) Капилляры с фенестрами</p>	<p>Имеют фенестры – локальные истончения эндотелия (облегчающие транспорт в-в) и непрерывную БМ. Содержатся в почках, в ворсинках кишки и в эндокринных органах.</p>	
<p>в) Перфорированные капилляры</p>	<p>И в эндотелии, и в БМ имеются щелевидные поры (облегчающие переход клеток). Часто это синусоидные (широкие) капилляры – в красном костном мозгу, селезёнке, печени.</p>	

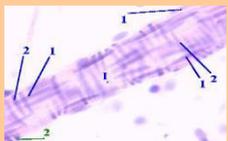
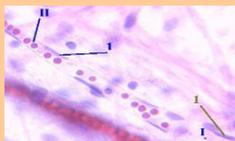
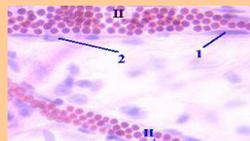
в) Вены Различают три вида венул, последовательно переходящих одни в другие.

ПОСТКАПИЛЛЯРНЫЕ	СОБИРАТЕЛЬНЫЕ	МЫШЕЧНЫЕ
Стенка – как у капилляров, но больше перицитов	Перициты образуют сплошной слой	Вместо перицитов – 1–2 сплошных слоя миоцитов
Диаметр – до 30 мкм	Диаметр – до 50 мкм	Диаметр – до 100 мкм

г) Микрососуды мягкой мозговой оболочки

- 1) В мягкой мозговой оболочке (как и в ряде других органов) **венулы и даже вены совсем не содержат гладких миоцитов.**
- 2) В этом случае очень легко различить все три основных вида микрососудов.
- 3) Это, в частности, видно на тотальном препарате: мягкая мозговая оболочка растянута на стекле и мы наблюдаем её сверху.

Рис. 18.5, а-в. Мягкая мозговая оболочка.
Тотальный препарат. Окраска гематоксилином и эозином

Артериола	Капилляр	Венулы
		
Циркулярно расположенные миоциты создают « поперечную исчерченность » сосуда. Эритроцитов обычно не видно.	Через стенку капилляра видны эритроциты , но, из-за его небольшого диаметра, они идут в 1 ряд . В венуле (I) они уже – в 2 ряда.	В венулах, как уже сказано, нет миоцитов, т.е. нет и поперечной исчерченности. Просвет заполнен эритроцитами.

д) Артериоло-венулярные анастомозы (АВА)

С помощью АВА кровь попадает из артериального русла в венозное, минуя капилляры. Бывают истинные АВА (шунты) и атипичные. (полушунты)

Истинные АВА	а) Имеют широкий просвет (от 30 до 500 мкм). Так что кровь очень быстро проходит через них, не успев изменить состав. б) Во-вторых, у такого АВА более толстая, чем у капилляра, стенка.
Виды истинных АВА	I. Простые АВА : в стенке анастомоза строение артериолы резко сменяется строением венулы. Кровоток через АВА регулируется гладкими миоцитами артериолы. II. АВА с запирающим устройством : здесь в самом АВА содержатся либо миоциты, либо эпителиоидные клетки, регулирующие просвет АВА.
Атипичные АВА	Это сосуд капиллярного типа, но короткий и широкий. Поэтому обмен веществами между сосудами и тканями идёт, однако неполный.

4. Функции эндотелиоцитов (Э.) и перицитов (П.)

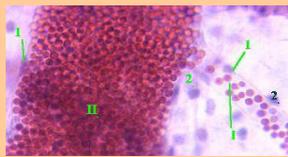
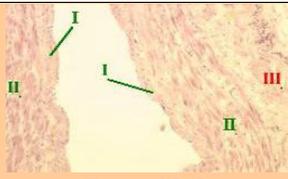
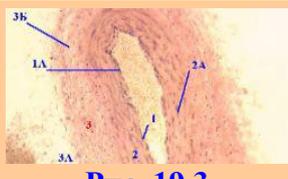
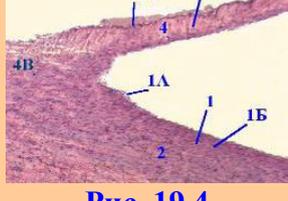
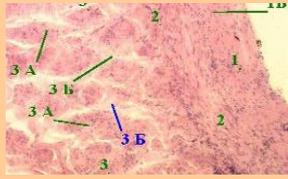
- 1) Участие **в воспалительной реакции** (Э. и П.)
- 2) Участие **в регуляции просвета русла** (Э. и П.)
- 3) Участие **в сосудообразовании** (Э. и П.)
- 4) Барьерная и обменная функции (Э.); опорная функция (П.)
- 5) Участие **в регуляции свёртывания крови** (Э.)

Тема 19. СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА: ВЕНЫ, ЛИМФАТИЧЕСКИЕ СОСУДЫ, СЕРДЦЕ

1. Вены а) Особенности строения и классификации вен

Особенности строения вен	<p>В связи с иными условиями гемодинамики, в венах</p> <p>а) содержание <i>эластических элементов и миоцитов</i> гораздо меньше, чем в артериях,</p> <p>б) могут содержаться <i>клапаны</i> (и содержатся у 50% вен),</p> <p>в) содержание миоцитов</p> <ul style="list-style-type: none"> - является низким в мелких сосудах любой локализации, а также в прочих сосудах головы и верхней половине тела, - увеличивается с увеличением калибра сосуда в ногах и в нижней половине туловища.
Классификационный признак	<p>Вены классифицируют <i>по распределению гладких миоцитов по трём оболочкам сосуда</i>.</p> <p>По этому признаку вены делятся на 4 типа.</p>

б) Типы вен

ТИП ВЕН	Локализация гл. миоцитов	Локализация вен и примеры	Препараты
1) Безмышечного типа	Миоцитов <i>нет</i> ни в одной из оболочек	Вены костей, селезёнки, сетчатки, плаценты, мозговых оболочек – в т.ч. <i>мягкой мозговой оболочки</i> (на снимке)	 Рис. 19.1
2) Со слабым развитием мышечных элементов	Миоциты - практически <i>лишь в t. media</i> и ориентированы обычно <i>циркулярно</i>	Мелкие вены любой локализации и все вены головы и верхней половины тела – в т.ч. <i>верхняя полая вена</i>	 Рис. 19.2
3) Со средним развитием мышечных элементов	Миоциты – <i>в t. media</i> (циркулярно) <i>и в t. externa</i> (продольно)	У человека - плечевая вена и средние вены нижних конечностей, а у животных – и <i>бедренная вена</i> (на снимке)	 Рис. 19.3
4) С сильным развитием мышечных элементов	Миоциты – <i>во всех трёх</i> оболочках и ориентированы: <i>в t. media</i> – циркулярно, <i>в t. externa и в t. intima</i> – продольно	<p>Крупные вены ног и нижней половины тела, в т.ч.</p> <p>а) <i>бедренная вена</i> (у человека) (на снимке),</p> <p>б) <i>нижняя полая вена</i> (на снимке).</p> <p>В отличие от бедренной, I. нет клапанов, II. <i>t. externa</i> – очень толстая (пучки миоцитов)</p>	 Рис. 19.4
			 Рис. 19.5

в) Клапаны вен (см. рис. 19.4)

Состав клапана	Клапаны – производные <i>t. intima</i> . При этом - в <i>основании</i> створки лежат гладкие миоциты, - <i>толщ</i> у самой створки составляет РВСТ, - а <i>поверхность</i> клапана покрыта эндотелием.
О нижней полой вене	В нижней полой вене отсутствие клапанов, вероятно, компенсируется наличием мощных продольных пучков гладких миоцитов в <i>t. externa</i> . Их сокращения, - во-первых, проталкивают кровь наверх, - а во-вторых, по-видимому, образуют поперечные складки, препятствующие обратному току крови.

2. Лимфатические сосуды

Сравнение с венами	<p>а) Условия гидродинамики в лимфососудах близки к таковым в венах.</p> <p>б) Только тут I. требуется более сильный дренаж тканей, II. и нет подсасывающего действия сердца.</p> <p>в) Первое (эффективный дренаж) обеспечивается чрезвычайной простотой строения стенки лимфокапилляров, в которой есть только эндотелиоциты, и те – без базальной мембраны (БМ). Видимо, по той же причине у более крупных лимфососудов БМ хотя и появляется, но остаётся <i>прерывистой</i>.</p> <p>г) А отсутствие подсасывающего действия сердца ведёт к необходимости наличия клапанов во всех без исключения лимфососудах, начиная с посткапиллярных.</p>
Лимфангион	Участок лимфососуда между двумя соседними клапанами называется лимфангионом . Последний имеет - сужение в области клапана, - расширение (клапанный синус) после клапана и - <i>мышечную манжетку</i> (сосредоточение миоцитов) перед очередным клапаном.
Лимфокапилляры	Эндотелиоциты лимфокапилляров, не имеющие БМ, удерживаются на месте строеными филаментами , которые - одним концом прикрепляются к клеткам, - а другим вплетаются в соседние коллагеновые волокна
Грудной проток	<p>а) Самый крупный лимфососуд – это грудной проток.</p> <p>б) По строению похож на нижнюю полую вену: <i>t. externa</i> - содержит мощные пучки продольно ориентированных миоцитов - и в 3-4 раза толще двух других оболочек, вместе взятых.</p> <p>в) Но, в отличие от этой вены, имеет до 9 клапанов и прерывистую БМ.</p>

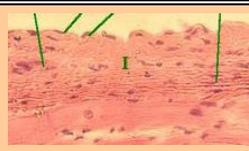
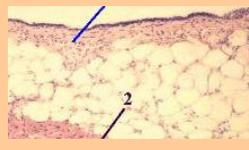
3. Сердце

а) Источники развития оболочек сердца

МЕЗЕНХИМА → 2 эндокардиальные трубки → сближение и слияние в **эндокард**.

ВИСЦЕРАЛЬНЫЙ ЛИСТОК СПЛАНХНОТОМА → 2 миоэпикардиальные пластинки над эндокардиальными трубками → слияние в зачатки **миокарда** и **эпикарда** при слиянии трубок.

б) Эндокард, клапаны и эпикард

<p>Эндокард</p>	<p>Эндокард напоминает по строению стенку артерии. В нём выделяют 4 слоя: а) эндотелий (1) на БМ, б) подэндотелиальный (2), в) мышечно-эластический (3) и г) наружный соединительнотканый (4) слой.</p>	 <p>Рис. 19.6</p>
<p>Клапан предсердно-желудочковый</p>	<p>В основе створки клапана – плотная волокнистая соединительная ткань. Причём, на предсердной стороне в ней преобладают эластические (1), а на желудочковой – коллагеновые (2) волокна. Последние идут от сухожильных нитей сосочковых мышц. С обеих сторон клапан покрыт эндотелием.</p>	 <p>Рис. 19.7. Окраска орсеином</p>
<p>Эпикард</p>	<p>Эпикард – это обычная серозная оболочка, которая включает 2 слоя: - мезотелий (1) – однослойный плоский эпителий - и тонкую соединительнотканную пластинку (2). Под ней может находиться слой жировой ткани (3).</p>	 <p>Рис. 19.8</p>

в) Миокард. Сократительные кардиомиоциты

<p>Ткань</p>	<p>Основная масса миокарда – это поперечнополосатая сердечная мышечная ткань. Она состоит из кардиомиоцитов, которые объединяются в функциональные «волокна».</p>
<p>Вставочные диски</p>	<p>1) В таких «волокнах» границы между соседними клетками выглядят как поперечные чёрточки и называются вставочными дисками. 2) Клетки здесь связаны межклеточными контактами трёх типов: а) простого (интердигитации), б) сцепляющего (десмосомы) и в) коммуникационного (нексусы).</p>
<p>Миофибриллы</p>	<p>Миофибриллы занимают 40 % объёма клетки. а) Это меньше, чем в симпластах скелетных мышц (70%), и поэтому ядра клеток остаются в центре. б) Но миофибриллы и здесь имеют стабильную саркомерную природу, что проявляется поперечной исчерченностью на уровне кардиомиоцитов и функциональных «волокон» (примерно 40 слабых поперечных чёрточек между соседними вставочными дисками).</p>
<p>Энергообеспечение</p>	<p>Ещё 35–38 % объёма клеток приходится на митохондрии. Оптимальные энергетические субстраты для кардиомиоцитов: а) жирные кислоты, б) кетоновые тела, в) лактат, г) глюкоза.</p>
<p>Мембраны</p>	<p>T-трубочки (впячивания плазмолеммы) и L-система (цистерны и каналцы ЭПС) выражены, как в симпластах скелетных мышц.</p>
<p>Клетки предсердий</p>	<p>В предсердиях часть кардиомиоцитов – мышечно-секреторные клетки: синтезируют гормоны – в частности, НУФ (натрийуретический фактор)</p>

в) Атипичные кардиомиоциты проводящей системы сердца

Проводящая система сердца: 2 узла (синусный и атриовентрикулярный) и отходящие от них пучки. Пучок Гиса отходит от второго из них, делится на 2 ножки и продолжается под эндокардом **волокнами Пуркинье** (на снимке). Их образуют атипичные кардиомиоциты – клетки Пуркинье – крупные, светлые (поскольку не содержат миофибрилл и митохондрий). Они проводят в миокарде **возбуждение**.

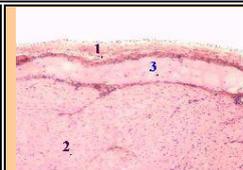


Рис.19.9

Тема 20. КРОВЕТВОРЕНИЕ: ЦЕНТРАЛЬНЫЕ ОРГАНЫ КРОВЕТВОРЕНИЯ И ИММУНОГЕНЕЗА

1. Кроветворение у эмбриона и плода В процессе внутриутробного развития локализация кроветворения последовательно меняется.

Мезобластический этап	<p>а) Как и сосудобразование, кроветворение начинается в стенке желточного мешка с появления кровяных островков:</p> <ul style="list-style-type: none"> - периферия островков превращается в стенку сосудов, - а в центре из стволовых гемопоэтических клеток интраваскулярно формируются первичные эритроциты – мегалоциты – крупные клетки, часто сохраняющие ядра. <p>б) Позже здесь же начинают образовываться нормальные <i>эритроциты</i> и (экстраваскулярно) <i>гранулоциты</i>.</p>
Печёночный этап	<p>а) К 6-й неделе развития гемопоэтические стволовые клетки (ГСК) перемещаются в печень, которая становится центром кроветворения на несколько месяцев.</p> <p>б) Здесь уже образуются все форменные элементы крови, и все – экстраваскулярно (т.е. вне сосудистого русла).</p>
Медуллярный этап	<p>а) Во второй половине внутриутробного развития ГСК заселяют те органы (красный костный мозг, тимус, лимфоузлы и селезёнку), которые сохраняются как органы кроветворения и после рождения.</p> <p>б) Вначале в каждом из этих органов образуется всё (т.е. все форменные элементы), но вскоре устанавливается специализация, присущая этим органам после рождения и во взрослом состоянии.</p>

2. Окончательное распределение функций между органами

а) Центральные органы кроветворения

	ФУНКЦИЯ	ПРЕДСТАВИТЕЛЬСТВО
Красный костный мозг (ККМ)	<p>Образуются:</p> <ol style="list-style-type: none"> 1) все миелоидные элементы крови (к которым относят все форменные элементы, кроме лимфоцитов), 2) большинство В-лимфоцитов (В₂-клетки) и 3) предшественники Т-лимфоцитов. 	<p>а) ККМ расположен в ячейках губчатого вещества костей, а до 12–18 лет жизни – ещё и в полости диафиза трубчатых костей (где он потом замещается на жировую ткань – жёлтый костный мозг)</p> <p>б) Масса у взрослого – до 3 кг.</p>
Тимус	Завершается антигеннезависимое созревание Т-лимфоцитов .	Масса к 14–15 годам – 35–40 г. После 20 лет – снижается.

б) **Периферические органы кроветворения** – это **ПЕРИФЕРИЧЕСКАЯ ЛИМФОИДНАЯ СИСТЕМА**, или **ОРГАНЫ ИММУНОГЕНЕЗА**

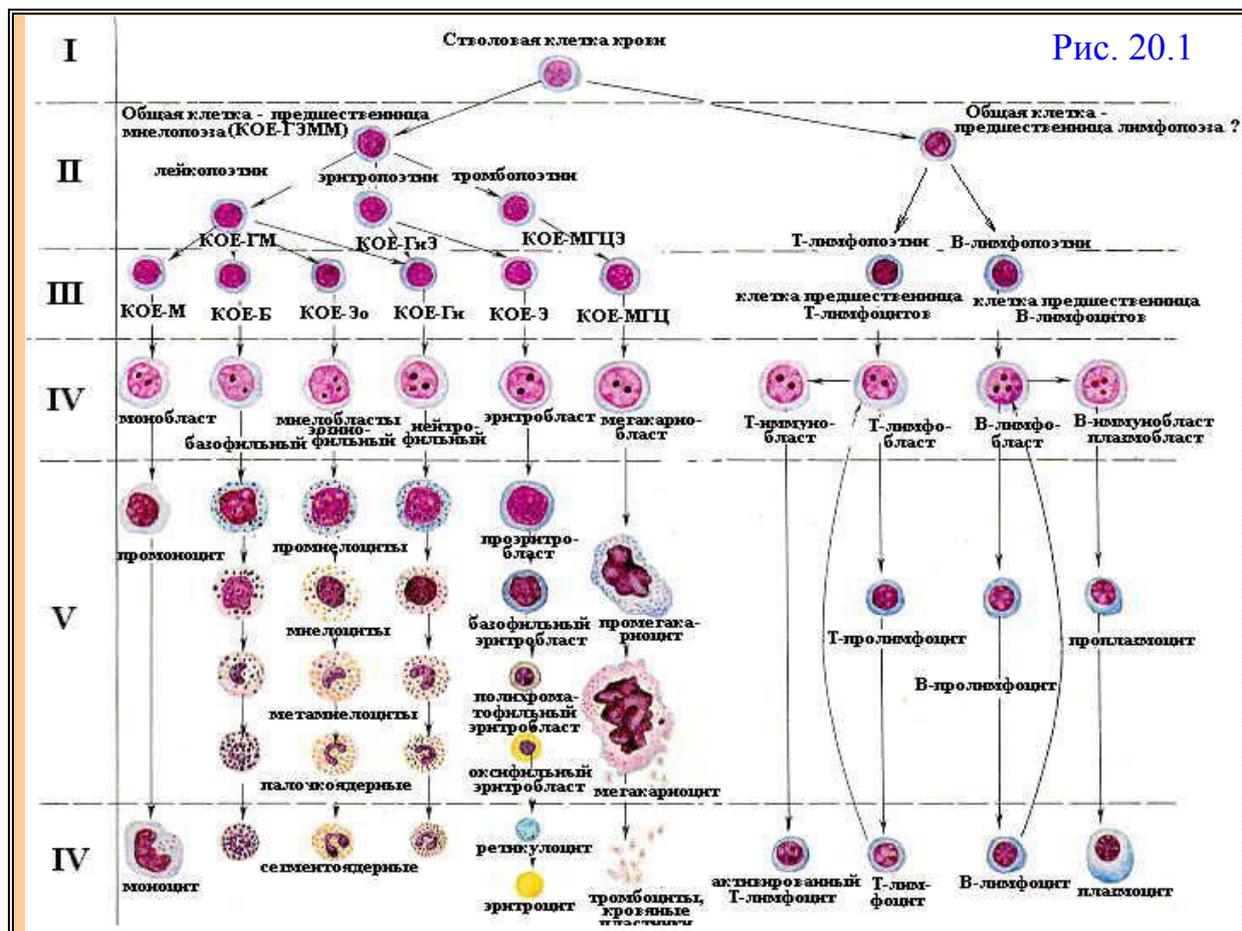
ФУНКЦИЯ	ПРЕДСТАВИТЕЛЬСТВО
---------	-------------------

Антигензависимое созревание В- и Т-лимфоцитов в процессе иммунных реакций

1) Лимфоидная система слизистых оболочек (6 миндалин кольца Пирогова, пейеровы бляшки и одиночные лимфатические узелки в тонкой кишке, аппендикс)
2) Многочисленные лимфоузлы. 3) Селезёнка.
Общая масса лимфоидной ткани – около 1,5 кг.

3. Постэмбриональный гемопоэз

а) Общая схема кроветворения у ребёнка и взрослого выглядит так:



Источник гемопоэза – гемопоэтические клетки класса I

- а) Согласно схеме, **полипотентные гемопоэтические стволовые клетки (ГСК)**
- сохраняются на протяжении всей жизни человека,
 - составляют **I-й класс** гемопоэтических клеток и
 - служат источниками образования всех форменных элементов крови.
- б) Последнее означает, что они дают начало
- и **миелопоэзу** – образованию всех форменных элементов крови (эритроцитов, трёх видов гранулоцитов, моноцитов и тромбоцитов), кроме лимфоцитов,
 - и **лимфопоэзу** – образованию всех видов лимфоцитов.

Привязка схемы к органам	При этом, как уже было сказано, - миелопоэз и <i>антигеннезависимый</i> В-лимфопоэз полностью проходят <i>в красном костном мозгу</i> , - там же начинается <i>антигеннезависимый</i> Т-лимфопоэз, но заканчивается уже <i>в тимусе</i> , - а <i>антигензависимое</i> созревание и В-, и Т-лимфоцитов происходит <i>в периферических лимфоидных органах</i> .
Классы гемопозитических клеток	В каждом направлении гемопоэза различают клетки шести классов: Кроме класса I (ГСК), это II. олигопотентные полустволовые клетки, III. унипотентные клетки; IV. бластные клетки, V. созревающие клетки и VI. зрелые форменные элементы.

б) Характеристика клеток первых четырёх классов

Способность к делению	а) Клетки всех <i>четырёх</i> первых классов <i>способны к делению</i> . б) Эта способность пропадает только у созревающих клеток класса V – и то не сразу.
Пролиферативный потенциал (возможное количество делений)	а) А у клеток первых <i>трёх</i> классов есть ещё одно общее свойство – <i>способность образовывать колонии</i> (т.е. крупные совокупности клеток – потомков одной клетки) – - например, в культуре ткани или - в селезёнке мышей, у которых путём облучения предварительно были уничтожены собственные кроветворные клетки. б) Это свидетельствует о <i>высоком пролиферативном потенциале</i> . в) Данная способность зафиксирована в названии многих клеток классов II и III: « <i>КоЕ</i> » – « <i>колониеобразующая единица</i> ». Но, вообще говоря, этот термин применим к любому виду клеток классов I–III.
Обозначения потенциалов	Буквы, стоящие в обозначениях клеток после аббревиатуры « <i>КоЕ</i> », показывают, в какие форменные элементы крови могут развиваться клетки данного вида. Например, КоЕе-ГМ – в любой из трёх видов гранулоцитов и в моноциты, КоЕ-ГнЭ – в нейтрофильный гранулоцит и в эритроцит, КоЕ-М – только в моноцит.
Коммитирование и детерминация	а) Эти обозначения и схема в целом показывают, что при переходе от I-го класса к последующим происходит <i>коммитирование</i> – сужение потенциалов (направлений возможного развития) клеток. б) Так что, клетки III-го и, как следствие, IV-го класса являются полностью <i>детерминированными</i> : могут развиваться лишь по одному направлению. в) Этот факт определил название III-го класса: « <i>унипотентные клетки</i> ».
Морфология	а) По морфологии все клетки классов I–III <i>похожи на малые лимфоциты</i> и неотличимы друг от друга. Их различают только по поверхностным белкам. б) Клетки класса IV (бласты) имеют уже иной вид: они более крупные, более светлые и содержат в цитоплазме первые продукты специфических синтезов.

Номен- клатура	В случае эритропоэза номенклатура клеток отличается от стандартной: - клетки класса IV называются проэритробластами (а не эритробластами), - термин же «эритробласты» используется для клеток класса V.
-------------------	--

4. Завершение миелопоэза а) Эритропоэз

Класс V	В этом классе – эритробласты трёх сменяющих друг друга видов: - базофильные : в цитоплазме – много рибосом (отсюда – базофилия), - полихроматофильные : синтезируемые белки меняют среду цитоплазмы, - оксифильные : накопившиеся белки делают цитоплазму оксифильной, а ядро начинает уплотняться, отчего клетки теряют способность к делению.
------------	--

(Эритропоэз; окончание)

Класс VI	а) Теряя ядро, оксифильный эритробласт превращается в ретикулоцит , в котором остатки органелл образуют т.н. ретикулярную зернистость , выявляемую при окраске крезиловым синим . б) А после удаления этих остатков ретикулоцит становится эритроцитом.
-------------	---

б) Гранулоцитопоэз

Класс V	Клетки IV-го класса гранулоцитопоэза – т.н. миелобласты . Продолжая делиться, они преобразуются в следующие клетки V-го класса: - промиелоциты – в отличие от миелобластов, содержат неспецифическую (первичную) азурофильную зернистость, одинаковую для всех гранулоцитов; - миелоциты – содержат уже и специфические гранулы, т.е. начинают отличаться друг от друга; - метамиелоциты – начинает меняться структура ядра: оно становится бобовидным , и соответственно, пропадает способность делиться , - палочкоядерные гранулоциты (нейтрофилы и эозинофилы; у базофилов ядро остаётся слабодольчатым).
Класс VI	И, наконец, нейтрофилы и эозинофилы становятся сегментоядерными , что завершает процесс их созревания.

в) Моноцитопоэз

Класс V	В случае моноцитопоэза - клетка класса IV называется монобластом , - а в классе V различают только одну клеточную форму – промоноцит , у которого – округлое большое ядро, а в цитоплазме нет гранул.
Класс VI	Созревая в моноцит , клетка приобретает бобовидность ядра (теряя способность делиться) и небольшую зернистость в цитоплазме.
Превращение в макрофаги	Как известно, на этом дифференцировка моноцитов не заканчивается. В тканях они преобразуются в типичные или специализированные макрофаги . Обычно при этом в цитоплазме значительно увеличивается содержание лизосом .

г) Тромбоцитопоэз

<p>Класс V</p>	<p>а) Клетка класса IV – мегакариобласт. По виду – такой же, как и прочие бластные клетки.</p> <p>б) Зато клетки класса V приобретают резкие морфологические особенности. В этом классе – два вида клеток:</p> <ul style="list-style-type: none"> - промегакариоцит – и клетка в целом, и ядро значительно увеличены; причём, ядро – полиплоидное, и в нём появляются глубокие вырезки; - мегакариоцит (МКЦ) – ядро кажется разбитым на несколько глобул, в цитоплазме появляется демаркационная мембранная система, разделяющая цитоплазму на фрагменты.
<p>Класс VI</p>	<p>Эти фрагменты цитоплазмы, отщеплённые от МКЦ, и есть тромбоциты.</p>

5. Завершение антигеннезависимого лимфопоэза

а) Принципиальная особенность лимфопоэза

<p>Необходимо огромное множество BCR и TCR</p>	<p>а) Завершающие стадии антигеннезависимого лимфопоэза проходят гораздо сложнее, чем завершение любого направления миелопоэза.</p> <p>б) Дело в том, что зрелые лимфоциты обладают иммуноспецифичностью – содержат на поверхности белковые рецепторы (см. тему 8, пункт 7).</p> <ul style="list-style-type: none"> - У В-лимфоцитов это BCR (состоят из двух разных полипептидных цепей), способные узнать тот или иной антиген. - У Т-лимфоцитов – TCR (по одной полипептидной цепи), настроенные на определённую антигенную детерминанту (АД, т.е. пептид из 8–15 аминокислотных остатков) – при условии, что АД связана со специальным белком и выставлена на поверхности клеток.
<p>Но генов на все BCR, TCR не напасёшься</p>	<p>Так вот, сложность обусловлена тем, что в геноме и ГСК (гемопоэтических стволовых клеток), и всех прочих клеток организма, нет и не может быть сразу всего того огромного множества генов, которые кодировали бы</p> <ul style="list-style-type: none"> - BCR ко всем возможным антигенам и - TCR ко всем возможным АД.
<p>И всё-таки они образуются!</p>	<p>а) Тем не менее, при созревании лимфоцитов подобные множества формируются – но только не в одной клетке, а в огромном количестве клеточных клонов, где</p> <ul style="list-style-type: none"> - Т-клетки одного клона содержат ген (гены) только для одного TCR - и В-клетки одного клона – гены только для одного BCR. <p>б) Образование этих клонов и генов для TCR и BCR происходит в ходе т.н. реаранжировки генов и последующей селекции клеток.</p>

б) Реаранжировка генов в лимфопоэзе

Исходный генетический материал	<p>а) В хромосомах ГСК (и любой другой клетки) содержатся</p> <ul style="list-style-type: none"> - не длинные (полные) гены целых цепей BCR и TCR всевозможной иммуноспецифичности, - а относительно короткие гены нескольких полипептидных участков, из которых состоит цепь BCR и цепь TCR, <p>б) Причём, для каждого такого участка имеется до нескольких сотен вариантов (аллелей) его короткого гена, и все они вместе присутствуют в геноме.</p> <p>в) Если <i>условно</i> считать, что</p> <ul style="list-style-type: none"> - для формирования двух полных генов BCR надо четыре коротких, - и у каждого короткого гена имеется по 100 аллелей, <p>то всего в геноме за структуру BCR отвечает менее 500 коротких генов.</p>
Собственно реаранжировка	<p>а) В ходе реаранжировки генов специальные ферменты (рекомбиназы)</p> <ul style="list-style-type: none"> - «выхватывают» из каждого аллельного множества по одному произвольно выбранному короткому гену и - «сшивают» их в определённом порядке в два полных гена BCR. <p>б) Тогда общее число вариантов образующихся затем BCR равно</p> $100 \times 100 \times 100 \times 100 \approx 10^8.$ <p>в) Т.к. в каждой клетке реализуется лишь один вариант, то столько же клонов В-лимфоцитов может появиться в результате реаранжировки генов.</p>

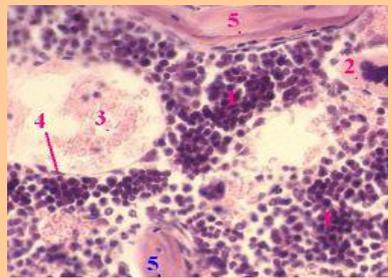
в) Селекция клеток

Уцелевшие клетки необходимо проверить!	<p>а) Конечно, во многих клетках перестройка генома приводит к неисправимым повреждениям хромосом, что инициирует в клетках программу самоуничтожения (апоптоза).</p> <p>б) Сохранившиеся клетки размножаются, образуя клоны с разной иммунной специфичностью.</p> <p>в) Но до выхода клеток в сосудистое русло должна происходить их селекция. Наиболее изучена селекция Т-лимфоцитов в корковом веществе долек тимуса.</p>
Положительная селекция	<p>а) Первый тур – положительная селекция: отбираются клетки, <i>способные взаимодействовать</i> своими рецепторами (TCR) и корецепторами с антигенпредставляющими клетками.</p> <p>б) Клетки, способные к эффективному взаимодействию, <i>сохраняются</i>. В других клетках инициируется апоптоз.</p>
Отрицательная селекция	<p>а) Второй тур – отрицательная селекция: теперь клетки проверяются <i>на способность взаимодействовать с АД собственных белков организма</i>.</p> <p>б) Эти АД им представляют специализированные макрофаги (интердигитирующие и дендритные клетки).</p> <p>в) Теперь апоптоз инициируется в клетках, способных к указанному взаимодействию.</p> <p>г) И сохраняются клетки, дающие отрицательный результат. Им-то и предоставляется возможность выйти в кровеносное русло и стать циркулирующим лимфоцитом.</p>

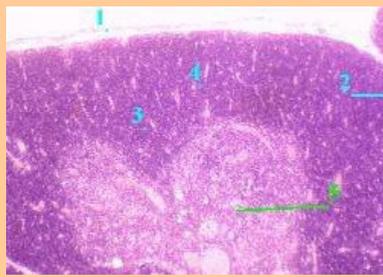
6. Красный костный мозг (ККМ) а) Состав

Компоненты	Кроветворные органы (в т.ч. и ККМ) содержат 4 компонента: 1) стромальный, 2) гемальный (гемопоэтические клетки), 3) клетки макрофагического ряда и 4) специфические сосуды
1) Строма	а) Строма ККМ – <i>ретикулярная ткань</i> , включающая ретикулярные клетки и ретикулярные волокна (из коллагена III типа). В ячейках стромы и лежат кроветворные клетки. б) Кроме того, к стромальному компоненту ККМ относят клетки ещё трёх видов: <i>остеогенные</i> (в составе эндоста), <i>адвентициальные</i> (на поверхности сосудов) и <i>жировые</i> .
2) Гемальный компонент	а) Очевидно, в ККМ находятся почти все те гемопоэтические клетки, которые были показаны на рис. 20.1. б) При этом они расположены <i>островками</i> – эритропоэтическими, гранулоцитопоэтическими и т.д., – в которых преобладают клетки класса V.
3) Макрофаги	В ККМ – три вида макрофагов: <i>типичные</i> , <i>остеокласты</i> (в составе эндоста) и т.н. <i>клетки-кормилки</i> . Последние поглощают железо из крови и передают его эритробластам.
4) Сосуды	а) Сосуды подходят к ККМ из костного вещества. б) Среди капилляров ККМ одни (трофические) остаются узкими. Другие переходят в широкие <i>синусные капилляры</i> – место выхода клеток из ККМ.

б) Препарат

Локализация	а) Препарат, представленный на снимке, приготовлен из эмбриона. б) Поэтому ККМ находится <i>между формирующимися костными балками</i> (5).	 <p>Рис.20.2. Срез красного костного мозга Окраска гематоксилином и эозином</p>
Гемальный компонент	а) ККМ выглядит как скопление множества клеток с тёмно-фиолетовыми ядрами. б) Это в основном <i>гемопоэтические клетки</i> (1) разных стадий развития. в) Различить среди них отдельные виды клеток практически невозможно. г) Исключение составляют <i>мегакариоциты</i> (2) – очень крупные многоядерные клетки с оксифильной (розовой) цитоплазмой.	
Прочие компоненты	а) Видны также синусоидные сосуды (3), выстланные плоскими эндотелиоцитами (4). б) Клетки стромы (главным образом, ретикулярные клетки) имеют неправильную форму, светло-розовую цитоплазму и бледноокрашенное ядро.	

7. Тимус а) Общие сведения

<p>Дольки и их части</p>	<p>а) Тимус покрыт капсулой (1) и отходящими от неё перегородками (2) разбит на <i>дольки</i> (3). б) В каждой дольке различают - на периферии – <i>корковое вещество</i> (4), плотно заселённое лимфоцитами и потому на препарате более тёмное, - и в центре – <i>мозговое вещество</i> (5), более светлое.</p>	
<p>Строма</p>	<p>Одна из особенностей тимуса – в том, что его <i>stroma имеет эпителиальную природу</i>: представлена не ретикулярными клетками и одноимёнными волокнами, а эпителиоретикулярными клетками (без волокон).</p>	<p>Рис. 20.3 Тимус ребёнка Окраска гем. и эозином</p>

б) Характеристика коркового и мозгового вещества

	КОРКОВОЕ ВЕЩЕСТВО	МОЗГОВОЕ В-ВО
<p>Лимфоидные клетки</p>	<p>а) В подкапсулярной области – Т-лимфобласты (клетки класса IV). б) Глубже – созревающие Т-клетки, проходящие <i>реаранжировку генов и два тура селекции</i>.</p>	<p>а) В мозговом веществе – <i>рециркулирующие</i> Т-лимфоциты, попадающие в кровь и обратно через т.н. <i>венулы с высоким эндотелием</i>.</p>
<p>Клетки стромы</p>	<p>Функциональные виды стромы: 1) опорные клетки, в т.ч. те, что отростками формируют <i>гематотимусный барьер</i>, 2) <i>клетки-«няньки»</i>; в их инвагинациях развиваются Т-лимфоциты; 3) секреторные клетки.</p>	<p>б) Клетки стромы могут образовывать <i>слоистые тельца Гассалья</i> – округлые наслоения ороговевающих эпителиоцитов.</p>
<p>Макрофаги</p>	<p>Обычные макрофаги, дендритные и интердигитирующие клетки.</p>	

Тема 21. КРОВЕТВОРЕНИЕ: ПЕРИФЕРИЧЕСКИЕ ОРГАНЫ КРОВЕТВОРЕНИЯ И ИММУНОГЕНЕЗА

Суть и механизм иммунных реакций в кратком виде обсуждались в теме 8 (пункт 7). Здесь мы расширим приведённую там информацию и, главное, «привяжем» происходящие события к конкретным участкам органов иммуногенеза.

1. Общие сведения а) Функция органов иммуногенеза

<p>Тройной барьер</p>	<p>Эти органы образуют систему барьеров для антигенов: а) <i>первый барьер</i> – <i>лимфоидная система слизистых оболочек</i>, б) <i>второй барьер</i> – множество <i>лимфоузлов</i> по ходу лимфатических сосудов: задерживают антигены, проникшие через кожу и слизистые оболочки в лимфу; в) <i>третий барьер</i> – <i>селезёнка</i>: задерживает антигены, оказавшиеся в крови.</p>
------------------------------	--

Результат иммунной реакции	<p>а) Причём, задержание антигена инициирует в органах иммуногенеза иммунную реакцию.</p> <p>б) Результатом её является формирование эффективной системы поиска и уничтожения данного антигена не только в отдельном локусе, но и по всему организму:</p> <ul style="list-style-type: none"> - в случае клеточной иммунной реакции – в виде множества активных Т-киллеров, настроенных на уничтожение вполне определённого «врага», - а в случае гуморальной иммунной реакции – в виде не менее эффективных антител, способных найти и нейтрализовать соответствующий антиген почти в любой точке организма.
-----------------------------------	--

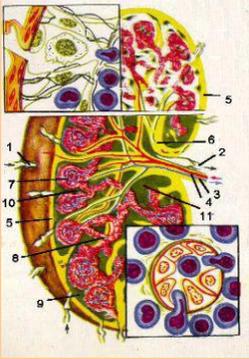
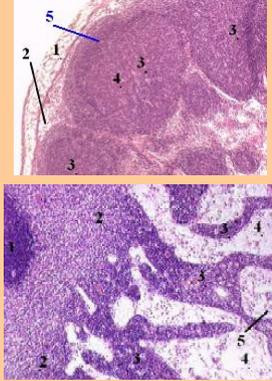
б) Объекты узнавания

Условие реакции на антиген	<p>а) Ключевой принцип иммунных реакций – принцип двойного узнавания: агент может быть признан чужеродным и соответствующим образом атакован, только если какая-либо его антигенная детерминанта (АД) или полный антиген опознаны сразу двумя «свидетелями»: В-клеткой и Т-хелпером либо Т-киллером и Т-хелпером.</p> <p>б) В связи с этим, уточним, какие объекты узнаются этими клетками.</p>	
Что узнают Т-клетки – киллеры и хелперы	<p>а) В-лимфоциты узнают АД в нативных целых макромолекулах – свободных или на поверхности клетки.</p> <p>б) А для Т-лимфоцитов требуется выполнение 3-х условий: АД должна быть 1) выделена из состава белка, 2) связана со специальным белком-демонстратором и 3) выведена на поверхность клетки.</p> <p>в) Но для Т-хелперов и Т-киллеров и здесь есть большие различия.</p>	
Белки-демонстраторы Локализация этих белков Представляемые ими АД	Объекты, узнаваемые Т-киллером Антигены ГКГ (главного комплекса гистосовместимости) I-го класса На поверхности почти всех клеток организма (в т.ч. и АПК) АД эндогенных (синтезированных в данной клетке) белков	Объекты, узнаваемые Т-хелпером Антигены ГКГ II-го класса На поверхности только АПК (антигенпредставляющих клеток) АД внешних антигенов, поглощённых и переработанных

в) Как образуются объекты, узнаваемые Т-клетками

Эндогенная АД – антиген ГКГ-I Многие эндогенные белки распадаются в протеосомах до пептидов по 8–11 остатков аминокислот (АК). Пептиды связываются с белками ГКГ-I и выводятся на поверхность клетки.	Экзогенная АД – антиген ГКГ-II Белки, поглощённые путём фагоцитоза антигенных объектов, распадаются в лизосомах до пептидов по 15–20 остатков АК. Пептиды связываются с белками ГКГ-II и тоже выводятся на поверхность клетки.
---	--

2. Лимфоузел как наиболее демонстративный плацдарм иммунных реакций

<p>Области и компоненты узла</p>	<p>а) Капсула и трабекулы лимфоузла образованы плотной волокнистой соединительной тканью.</p> <p>б) Паренхима же подразделяется на три области: I. корковое вещество, II. паракортикальную зону и III. мозговое вещество.</p> <p>в) В каждой из трёх областей – два компонента: лимфатические синусы и лимфоидная ткань.</p>	
<p>Лимфатические синусы</p>	<p>а) Приносящие лимфатические сосуды впадают в лимфоузел с выпуклой стороны.</p> <p>б) Далее лимфа проходит по лимфатическим синусам узла:</p> <ul style="list-style-type: none"> - краевому (под капсулой), - вокруг узелковым и - мозговым. <p>в) Строма лимфоузла – ретикулярная ткань.</p>	 <p style="text-align: center;">Рис. 21.1</p>  <p style="text-align: center;">Рис. 21.2, а-б</p>
<p>г) Стенки же синусов выстланы разновидностью ретикулярных клеток – ретикулоэндотелиоцитами, или «береговыми» клетками. Также в стенке синусов много оседлых макрофагов. Клетки (ретикулярные, макрофаги, лимфоциты) могут находиться и в просвете синусов.</p> <p>д) В итоге, в синусах происходит очищение лимфы на 95-99 %.</p> <p>е) Мозговые синусы продолжают в выносящие лимфатические сосуды.</p>		
<p>Лимфоидная ткань</p>	<p>а) Лимфоидная ткань, в соответствии с тремя областями узла, содержит</p> <ol style="list-style-type: none"> I. в корковом веществе – лимфатические фолликулы, или узелки, II. в паракортикальной зоне – диффузно расположенные лимфоциты, III. в мозговом веществе – мозговые тяжи, или инуры. <p>б) По типу преобладающих клеток,</p> <ul style="list-style-type: none"> - паракортикальную зону считают T-зоной, - а фолликулы и мозговые тяжи – B-зонами. 	
<p>Локализация реакций</p>	<p>а) Клеточные иммунные реакции практически целиком проходят лишь в паракортикальной (т.е. T-) зоне.</p> <p>б) А гуморальные иммунные реакции начинаются в той же паракортикальной зоне, но затем охватывают обе B-зоны.</p>	

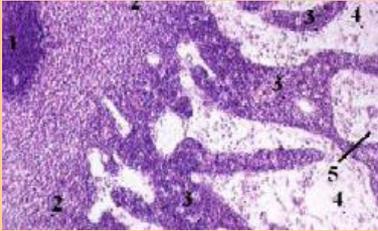
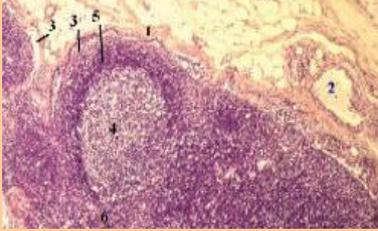
3. Иммунная клеточная реакция с участием лимфоузла

<p>Антигенные объекты</p>	<p>Клеточную иммунную реакцию вызывают изменённые или чужеродные клетки – опухолевые, трансплантированные или инфицированные внутриклеточными паразитами, недоступными для антител.</p>
----------------------------------	--

<p>Неспецифическое начало</p>	<p>а) Однако иммунной реакции практически всегда предшествует неспецифическое воспаление – т.к. появление в организме антигена обычно сопровождается повреждением каких-то тканей.</p> <p>б) Продукты распада способствуют выселению сюда из крови гранулоцитов и моноцитов (превращающихся в макрофаги), которые фагоцитируют обломки клеток.</p> <p>в) Макрофаги перерабатывают эти обломки до АД и выводят последние на свою поверхность в комплексе с белками (антигенами) ГКГ-II.</p>
<p>Вовлечение Т-хелперов</p>	<p>а) Такие макрофаги, приобретя статус АПК, мигрируют (с лимфой или кровью) в лимфоузел – в его паракортикальную зону.</p> <p>в) Здесь АПК попадает под «пристальное внимание» множества Т-хелперов – и рецепторы каких-то из них комплементарны АД на поверхности АПК.</p> <p>г) Такие Т-хелперы частично активируются.</p>
<p>Вовлечение Т-киллеров</p>	<p>До сих пор остаётся неясным, как вовлекаются в процесс Т-киллеры.</p> <p>а) Исходя из принципа двойного узнавания, они должны быть активированы Т-хелпером.</p> <p>Однако возникает вопрос: каким образом полуактивированный Т-хелпер узнаёт, кого именно из Т-киллеров он должен активировать?</p>
<p>Два допущения</p>	<p>Приходится делать два допущения.</p> <p>1) Т-киллер способен узнавать на поверхности АПК комплексы АД не только с белками (антигенами) ГКГ-I, но и с белками (антигенами) ГКГ-II.</p> <p>2) А, узнав, участвует в образовании тройного клеточного комплекса: Т-хелпер – АПК – Т-киллер.</p>
<p>Активация Т-киллеров</p>	<p>а) Тогда Т-хелпер получает полную возможность перенести всё своё «внимание» на этого Т-киллера и надлежащим образом его активировать.</p> <p>б) Активированный Т-киллер интенсивно размножается, при этом</p> <ul style="list-style-type: none"> - некоторое количество дочерних клеток сохраняется в качестве резерва на будущее в виде Т-клеток памяти, - а основная масса образует армию «убийц», ищущих по всему организму клетки, на мембране которых находится единственное, что их «интересует», – та самая чужеродная АД.
<p>Развязка</p>	<p>О механизме цитотоксического действия Т-киллеров уже говорилось в теме 8.</p> <p>Главное оружие – белок перфорин, который, внедряясь в плазмолемму атакуемой клетки, образует гидрофильные каналы.</p> <p>Благодаря каналам, в механизме гибели клетки сочетаются элементы</p> <ul style="list-style-type: none"> - некроза (ввиду развивающегося осмотического шока) и - аптоза (стимулируемого белками-гранзимами, которые поступают в клетку из Т-киллера).

4. Иммунная гуморальная реакция с участием лимфоузла

а) Начальные события

<p>Анти-генные объекты</p>	<p>Гуморальную иммунную реакцию вызывают</p> <ul style="list-style-type: none"> - растворимые антигены и - внеклеточно паразитирующие микроорганизмы – бактерии, грибы и пр. 	
<p>Неспецифическое начало</p>	<p>Процесс также начинается с неспецифического воспаления в месте проникновения антигена.</p> <p>Вновь в этом месте оказываются нейтрофилы, макрофаги и, попозже, лимфоциты.</p>	
<p>Роль В-лимфоцитов</p>	<p>Но в данном случае важную роль начинают играть В-лимфоциты.</p> <p>а) Теперь те из них, которые узнают своими рецепторами (BCR) антиген, поглощают его, перерабатывают в лизосомах и выставляют на своей поверхности.</p> <p>б) Т.е. они, вместе с макрофагами, выступают как АПК, - но, в отличие от макрофагов, антиген представляет не любая В-клетка, а лишь узнавшая его в соответствии со своей иммунокомпетентностью.</p>	
<p>Паракортикальная зона</p>	<p>а) Мигрировав в паракортикальную зону ближайшего лимфоузла, оба вида АПК (и макрофаги, и В-клетки) представляют АД всё тем же многочисленным Т-хелперам, ещё не определившимся в своём будущем.</p> <p>б) Опять некоторое количество Т-хелперов (узнавшие АД) частично активируется.</p>	 <p style="text-align: center;">Рис. 21.2,б</p>
	<p>в) Для окончательной же активации и Т-хелпера, а затем и В-клетки необходима их повторная встреча.</p> <p>Так, если Т-хелпер, уже частично «разбуженный» АПК-макрофагом или АПК-В-клеткой, вновь находит В-клетку с той же АД на поверхности, то процесс чётко сдвигается в сторону гуморальной реакции.</p>	
<p>Граничная область</p>	<p>а) Часть стимулированных В-лимфоцитов, совершив ряд делений, вступает в упрощённый вариант <i>плазмоцитогенеза</i>.</p> <p>б) Это происходит на границе паракортикальной области и фолликулов.</p> <p>в) Здесь появляются <i>маленькие центры</i> – места размножения и дифференцировки В-клеток.</p> <p>г) В результате, достаточно быстро образуются плазмциты, секретирующие иммуноглобулины класса М (IgM) – с умеренной специфичностью и эффективностью взаимодействия с антигеном.</p>	
<p>Фолликулы</p>	<p>а) Позже процесс перемещается в фолликулы лимфоузла.</p> <p>б) В фолликуле различают <i>корону</i> – тёмную, подковообразной формы, и под ней – <i>реактивный центр</i>, включающий 3 зоны: <i>тёмную</i> (в основании узелка), <i>светлую базальную</i> и <i>светлую апикальную</i>.</p>	 <p style="text-align: center;">Рис. 21.2,в</p>

б) Иммунная гуморальная реакция: **события в реактивном центре фолликула**

<p>Тёмная зона: активация новых В-клеток и Т-хелперов</p>	<p>1,а) Процесс, распространяющийся из паракортикальной области, вначале формирует тёмную зону реактивного центра. 1,б) Поэтому данная зона обращена в лимфоузлах к паракортикальной области. 2,а) Здесь, во-первых, продолжается взаимная активация В-клеток и Т-хелперов. 2,б) Этому способствуют дендритные клетки (разновидность макрофагов): на их многочисленных отростках сорбированы иммунные комплексы – IgM (произведённых в маленьких центрах) – с непереработанным антигеном (который может также попадать с током лимфы или крови в лимфоузел). 3,а) Поэтому уже независимо от состояния дел в первичном очаге, новые В-клетки с соответствующей иммуноспецифичностью могут в самом лимфоузле – поглощать этот антиген, перерабатывать и представлять на поверхности для узнавания Т-хелперами – и тем самым пополнять пул активных Т-хелперов и В-клеток.</p>
<p>Тёмная зона: мутагенез центробластов</p>	<p>1,а) Основной же процесс, происходящий в тёмной зоне, – это мутагенез генов иммуноглобулина. 1,б) В-клетки на этой стадии называются центробластами. 2) Видимо, путём временного лишения генов Ig контроля со стороны системы репарации, им предоставляется возможность свободно мутировать под влиянием постоянно действующих мутагенных факторов. 3,а) <i>Подавляющее</i> число мутаций дают негативный результат. 3,б) Но в ряде случаев сродство иммуноглобулинов к антигену в результате мутаций возрастает.</p>
<p>Светлая базальная зона: селекция центроцитов</p>	<p>1) Это выясняется в светлой базальной зоне реактивного центра – в процессе селекции клеток, завершивших мутагенез и называемых теперь центроцитами. 2) Для этого, видимо, вновь используются комплексы антигена с уже образовавшимися IgM, которые сорбированы на поверхности специализированных макрофагов – дендритных и интердигитирующих клеток. 3) В-клетки с неудовлетворительным сродством мутантного поверхностного иммуноглобулина к антигену отбраковываются путём запуска в них апоптоза. 4) Некоторые из сохранившихся клеток, видимо, вновь возвращаются в тёмную зону и повторно вступают в процессы мутагенеза и селекции.</p>
<p>Светлая апикальная зона: деления В-иммунобластов</p>	<p>1) Остальные отобранные клетки перемещаются в светлую апикальную зону реактивного центра и превращаются в В-иммунобласты – интенсивно делящиеся крупные светлые клетки. 2) Видимо, на этой стадии происходит S_H-переключение – замена в гене тяжёлой цепи Ig того участка, которым определяется класс Ig, на один из трёх других вариантов. Так что вместо IgM теперь образуются более специфичные и эффективные Ig класса G, A или E.</p>

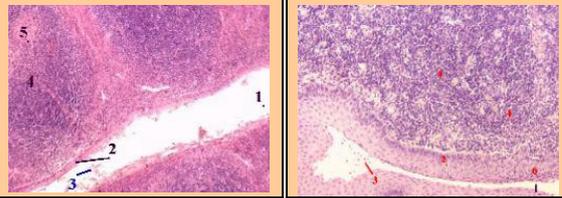
в) Иммунная гуморальная реакция: **заключительные события**

Корона фолликула	1) По окончании делений В-иммунобластов дочерние клетки перемещаются в корону фолликула. 2) При этом часть клеток превращается в В-клетки памяти , а другие дифференцируются в проплазмоциты .
Мозговые тяжи	Окончательное созревание плазматических клеток происходит в мозговых тяжах, куда из короны, минуя паракортикальную зону, «стекают» плазмоциты.
Продукция антител	Зрелые плазмоциты могут оставаться здесь, а могут перемещаться с током крови или лимфы в строму различных органов, – в любом случае активно секретируя иммуноглобулины (антитела) класса IgG, IgE или IgA.

5. Лимфоидная система слизистых оболочек а) Особенности

<p>1) В состав органов этой системы (миндалин и т.д.) входят</p> <ul style="list-style-type: none"> - лимфатические фолликулы (В-зона) и - парафолликулярные скопления лимфоцитов (Т-зона). <p>2) Стромой является не ретикулярная ткань, а РВСТ, образующая собственную пластинку слизистой оболочки.</p> <p>3) Гуморальные иммунные реакции в этой системе приводят к продукции плазматическими иммуноглобулинов класса А, которые выделяются в секреты слизистой оболочки.</p>

б) Нёбные миндалины

Общий план строения	<p>1) Каждая миндалина – несколько складок слизистой оболочки в области зева с углублениями (криптами) между ними.</p> <p>2) В толще слизистой оболочки:</p> <ul style="list-style-type: none"> - многочисленные лимфатические фолликулы (В-зона) и - парафолликулярные участки лимфоидной ткани (Т-зона). 	
	<p>3) Отличительная черта нёбной миндалины – вид эпителия слизистой оболочки: многослойный плоский неороговевающий. В некоторых местах он инфильтрирован лимфоцитами и гранулоцитами.</p>	
Ориентация фолликулов	<p>1) Структура фолликулов сходна с таковой в лимфоузлах: корона и три такие же зоны реактивного центра.</p> <p>2) Только теперь тёмная зона обращена к эпителию и просвету крипты, откуда начинается иммунный процесс. Действительно,</p> <ul style="list-style-type: none"> - антигены поступают из ротовой полости, - АПК (в миндалинах это дендритные клетки и, очевидно, В-лимфоциты) сосредоточены в большом количестве в эпителии и возле него; - с этими АПК постоянно контактируют по несколько сменяющихся лимфоцитов (Т-хелперов), - и, следовательно, именно с этой стороны мигрируют в узелок активированные В-клетки, в которых начинается мутагенез. 	

б) Аппендикс

1,а) В червеобразном отростке слизистая оболочка тоже (как и в нёбных миндалинах) имеет многочисленные углубления – **крипты**.

1,б) Только здесь они являются не щелевидными, а **трубчатыми**.

1,в) Крипты выстланы **однослойным цилиндрическим эпителием**.

2,а) Под криптами по всей окружности и по всей длине отростка находятся многочисленные **лимфатические фолликулы**.

2,б) У них, как обычно, – светлый реактивный центр и на периферии – тёмная корона.

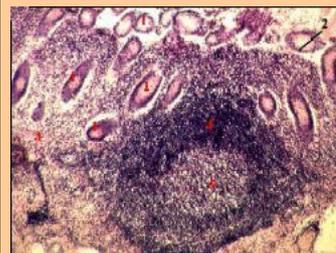


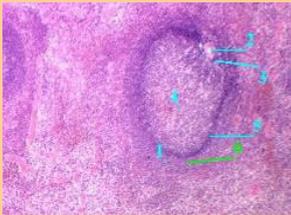
Рис. 21.4.
Аппендикс
Окраска гематоксилином и эозином

6. Селезёнка – 4 основных компонента: 1) капсула и трабекулы, 2) белая пульпа, 3) красная пульпа, 4) специфическая кровеносная система.

а) Трабекулы и белая пульпа

Капсула и трабекулы	<p>а) Селезёнка (рис. 21.5) покрыта - серозной оболочкой, включающей мезотелий и слой РВСТ, - а под ней – капсулой, от которой вглубь отходят трабекулы, образующие друг с другом многочисленные анастомозы.</p> <p>б) Капсула и трабекулы образованы плотной волокнистой соединительной тканью, где, помимо обычных элементов, много гладких миоцитов.</p> <p>в) Последние, как и коллагеновые волокна соединительной ткани, придают капсуле и трабекулам высокую оксифильность (рис.21.6,а).</p> <p>г) С помощью миоцитов при необходимости происходит выброс из селезёнки депонированной в ней крови.</p>	<p>Рис. 21.5. Селезёнка Схема</p>
Строма	<p>а) Всё пространство селезёнки, за вычетом трабекул и внутривакулярных сосудов, заполнено стромой - ретикулярной тканью, образованной одноимёнными клетками и волокнами.</p>	
Белая пульпа	<p>В свою очередь, часть ячеистого пространства «дополнена» лимфоцитами до лимфоидной ткани, которая в селезёнке - обозначается как белая пульпа и</p> <p>- образует два типа структур:</p> <p>периартериальные влаглища – тонкие скопления Т-лимфоцитов вокруг пульпарных артерий, и лимфатические фолликулы, каждый из которых связан с артерией узелка – непосредственным продолжением пульпарной артерии.</p>	<p>Рис.21.6,а Препарат – селезёнка: капсула и трабекулы</p>

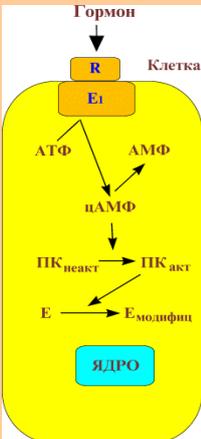
б) Фолликулы селезёнки имеют ряд особенностей.

1) Локализация	В отличие от фолликулов лимфоузла, расположенных лишь в его корковом веществе, в селезёнке фолликулы могут находиться в любом месте – и на периферии, и в центре.	 <p data-bbox="1075 448 1401 555">Рис. 21.6,б Препарат – селезёнка: лимф. фолликул</p>
2) Артерия узелка	Во-вторых, любой фолликул селезёнки, как уже сказано, пронизывается артерией узелка. Часто её называют <i>центральной артерией</i> . Тем не менее, эта артерия всегда находится на периферии узелка .	
3) Т-зона	<p>а) Т-зону в белой пульпе селезёнки составляют</p> <ul style="list-style-type: none"> - уже упомянутые периартериальные влагаллица и - периартериальные зоны – непосредственные продолжения влагаллиц, окружающие уже артерии узелков (продолжения пульпарных артерий) и, следовательно, находящиеся в составе узелка. <p>б) Напомним: в лимфоузлах Т-зона – это паракортикальная область.</p>	
4) Номенклатура	<p>Для обозначения, по существу, тех же самых В-зон фолликула, что и в лимфоузле, в случае селезёнки используют иные термины:</p> <ul style="list-style-type: none"> - «герминативный центр» вместо «реактивного центра», - «мантийная зона» вместо «короны фолликула». 	
5) Дополнительная зона	Наконец, в селезёнке (в её белой пульпе) есть зона, не имеющая аналогов в лимфоузлах: краевая , или маргинальная зона. Это переходная область вокруг узелка, где встречаются и В-, и Т-клетки.	
Резюме	Несмотря на всё это, пока нет оснований полагать, что в селезёнке иммунные реакции идут как-то принципиально иначе, чем в лимфоузлах.	

в) Сосуды и красная пульпа селезёнки

Ток крови через селезёнку (см. рис.21.5)	<p><i>Селезёночная артерия</i> → <i>трабекулярные артерии</i> → <i>пульпарные артерии эллипсоидные</i> ← <i>кисточковые артериолы</i> ← <i>артерии узелков</i> ← ↓</p> <p><i>артериолы</i> → <i>короткие капилляры</i> → <i>венозные синусы</i> → ↓</p> <p><i>селезёночная вена</i> ← <i>трабекулярные вены</i> ← <i>пульпарные вены</i></p>	
Места депонирования крови...	<p>а) В итоге, форменные элементы крови могут депонироваться в селезёнке в двух компартментах:</p> <ul style="list-style-type: none"> - в очень широких венозных синусах – внутри сосудистого русла, - а также в ретикулярной строме (вне сосудистого русла); такие участки стромы называются селезёночными тяжами. <p>б) В этих тяжах сосредотачиваются также макрофаги, захватывающие старые эритроциты, и плазмоциты, образующиеся в гуморальных р-ях.</p>	
...и есть красная пульпа	<p>а) Два данных компартмента составляют красную пульпу – места скопления крови в селезёнке – между трабекулами и белой пульпой.</p> <p>б) Различить под микроскопом эти компартменты нельзя, т.к. стенка венозных синусов очень тонкая.</p>	

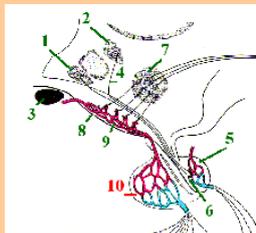
1. Общее представление о гормонах и механизмах их действия

<p>Организация желез</p>	<p>Эндокринные железы</p> <ul style="list-style-type: none"> - выделяют свой секрет непосредственно в кровь или (реже) в лимфу; - поэтому данные железы не имеют ни концевых отделов, ни выводных протоков, - зато в них много капилляров – причём, фенестрированного типа. 	
<p>Гормоны</p>	<p>Вещества, продуцируемые эндокринными структурами, называются гормонами. Гормоны регулируют те или иные физиологические или обменные процессы в организме.</p>	
<p>Две группы гормонов</p>	<p>По физико-химической природе различают</p> <ol style="list-style-type: none"> 1) гидрофильные гормоны: они могут быть белками, пептидами или производными аминокислот – и 2) гидрофобные (липофильные) гормоны – в основном, <i>стероиды</i> (производные холестерина) и <i>простагландины</i> (производные арахидоновой кислоты). 	
<p>Механизм действия гидрофильных гормонов</p>	<ol style="list-style-type: none"> 1) Гидрофильные гормоны не способны диффундировать через мембрану клетки-мишени. Поэтому для них на клетках-мишенях имеются специальные рецепторы. 2) Связывание гормона с рецептором служит сигналом, который запускает цепочку регуляторных реакций, приводящих к изменению активности одного или нескольких белков – конечных объектов регуляции. 	
<p>Пример</p>	<p>Наиболее известен механизм, при котором внешний гормональный сигнал приводит поочерёдно к следующим процессам:</p> <ol style="list-style-type: none"> 1) активации мембранного фермента аденилатциклазы, повышающего концентрацию в клетке циклического АМФ (цАМФ), 2) активации под влиянием цАМФ специфической протеинкиназы (ПК), 3) фосфорилированию протеинкиназой определённого белка Е (конечного объекта регуляции), что вызывает изменение его активности – увеличение или уменьшение. 	 <p>Рис. 22.1</p>
<p>Механизм действия гидрофобных гормонов</p>	<ol style="list-style-type: none"> 1) Гидрофобные гормоны (в частности, стероиды) способны диффундировать через клеточную мембрану. 2) В цитоплазме клетки-мишени гормон связывается со специфическим белковым рецептором и в комплексе с ним проникает в клеточное ядро. 3) Здесь этот комплекс влияет на сродство регуляторных белков к определённым участкам ДНК. 4) В итоге, в клетке меняется скорость синтеза тех или иных белков. 	

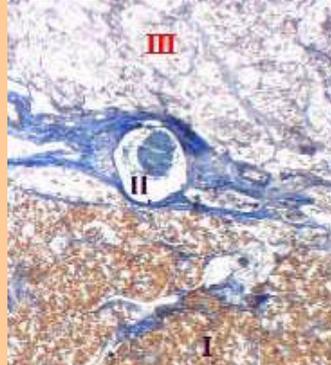
2. Классификация эндокринных структур

I. ЦЕНТРАЛЬНЫЕ ЭНДОКРИННЫЕ ОРГАНЫ	1) Гипоталамус, 2) гипофиз, 3) эпифиз
II. ПЕРИФЕРИЧЕСКИЕ ЭНДОКРИННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ	1) Щитовидная железа; 2) паращитовидные железы; 3) надпочечники
III. Органы, выполняющие эндокринные и неэндокринные функции	1) Гонады (семенники и яичники), 2) поджелудочная железа, 3) плацента, 4) почки, 5) тимус, 6) сердце
IV. Одиночные гормонпродуцирующие клетки (ДЭС – диффузная эндокринная система)	Эндокриноциты в разных отделах нервной, пищеварит. и др. систем

3. Гипоталамус

Место	<p>а) Гипоталамус – часть промежуточного мозга, находящаяся под зрительными буграми и служащая одним из центров эндокринной регуляции.</p> <p>б) Среди его многочисленных ядер лучше всего изучены две группы <i>крупноклеточные</i> и <i>мелкоклеточные</i>.</p>	
Крупноклеточные ядра	<p>а) К первой группе относятся две пары ядер:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>супраоптические</i> (1) – над зрительным перекрестом (3) и - <i>паравентрикулярные</i> (2) – в боковых стенках III-го желудочка. 	
	<p>б) Здесь образуются два сходных по структуре гормона (оба – циклические нонапептиды):</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>окситоцин</i> и - <i>вазопрессин</i> (или <i>АДГ</i>, <i>антидиуретический гормон</i>). 	
Выведение гормонов	<p>Однако в кровь эти гормоны попадают не здесь:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>по аксонам</i> образовавших их нейросекреторных нейронов гормоны спускаются <i>в заднюю долю гипофиза</i> <p>- и только здесь через <i>аксовазальные синапсы</i> поступают в кровь.</p>	
Действие гормонов	<p>а) Окситоцин стимулирует у женщин сокращение матки, а у мужчин – миоцитов семявыносящих путей.</p> <p>б) АДГ усиливает реабсорцию воды в почках и вызывает сужение сосудов.</p>	
Мелкоклеточные ядра	<p>а) Вторая группа нейросекреторных ядер гипоталамуса состоит из мелких нейронов и обозначается как <i>аркуатовентромедиальный комплекс</i> (7).</p> <p>б) Здесь вырабатываются гормоны, влияющие на секрецию гормонов аденогипофиза:</p> <ul style="list-style-type: none"> <i>либерины</i> – стимулирующие секрецию и <i>статины</i> – подавляющие секрецию. 	
Выведение гормонов	<p>а) По аксонам гормоны спускаются в медиальное возвышение (8) на нижней поверхности мозга и через аксовазальные синапсы попадают в <i>первичные капилляры портальной системы</i> (9) гипофиза.</p> <p>б) Затем по самой портальной вене достигают аденогипофиза.</p>	

4. Гипофиз а) Общие сведения

<p>Две части...</p>	<p>а) Гипофиз – небольшое (массой около 0,5 г) округлое образование на нижней поверхности мозга, связанное с мозгом гипофизарной ножкой.</p> <p>б) Он включает</p> <ul style="list-style-type: none"> - аденогипофиз, происходящий из эпителия ротовой ямки эмбриона, и - нейрогипофиз – вырост промежуточного мозга, который-то и является продолжением гипофизарной ножки. 	
<p>... и три доли гипофиза</p>	<p>а) В свою очередь, аденогипофиз – это</p> <ul style="list-style-type: none"> - передняя доля (I) и её небольшое продолжение – туберальная часть), где образуется 6 гормонов, - и средняя доля (II) – очень узкая и производящая 2 гормона. <p>б) Нейрогипофиз – это только одна</p> <ul style="list-style-type: none"> - задняя доля (III), где гормоны не образуются, но где происходит выход в кровь двух гормонов гипоталамуса – окситоцина и АДГ. 	
<p>О препарате гипофиза</p>	<p>а) Препараты гипофиза обычно красят смесью Маллори по Генденгайну (или часто говорят просто: «<i>по Маллори</i>»).</p>	<p>Рис. 22.4,а Гипофиз Окраска по Маллори</p>
	<p>б) При этом методе окраски соединительная ткань (а в её составе – коллагеновые волокна) приобретает синий цвет.</p> <p>в) И именно с поиска обширных прослоек соединительной ткани надо начинать изучение препарата. Такие прослойки, а также фолликулы с разноцветным содержимым, характерны для узкой <i>средней доли</i>.</p> <p>г) Тогда в поле зрения окажутся и обе другие доли:</p> <ul style="list-style-type: none"> - передняя с большим количеством клеток - и задняя, бедная на клетки. 	

б) Гормоны передней доли

Запомнить 6 гормонов передней доли гипофиза удобно по схеме 3 + 2 + 1.

<p>Три гормона...</p>	<p>Три гормона, <i>влияющие на половую систему</i>:</p> <ul style="list-style-type: none"> - ФСГ (фолликулостимулирующий гормон) – влияет на рост фолликулов; - ЛГ (лютеинизирующий гормон) – стимулирует овуляцию и формирование жёлтого тела, - ЛТГ (лактотропный, или лютеотропный гормон; он же <i>пролактин</i>) – стимулирует выработку прогестерона в жёлтом теле яичника и секрецию молочных желёз.
<p>... плюс два гормона</p>	<p>Два гормона, <i>стимулирующие периферические эндокринные железы</i>:</p> <ul style="list-style-type: none"> - ТТГ (тиреотропный гормон) – действует на щитовидную железу и - АКТГ (адренокортикотропный гормон) – на кору надпочечников.
<p>... плюс 1 гормон</p>	<p>Один гормон <i>общего действия</i>:</p> <ul style="list-style-type: none"> - СТГ (соматотропный гормон) – стимулирует рост тела (или его частей).

в) Морфология передней доли

Состав	<p>а) Передняя доля гипофиза содержит (рис. 22.4,б):</p> <ul style="list-style-type: none"> - клетки железистого эпителия (1А), лежащие группами (аденомерами) - соединительнотканную строму (1), - синусоидные капилляры (2) перфорированного типа – вторичную капиллярную сеть портальной системы гипофиза. <p>б) При этом железистые клетки делятся на несколько типов.</p>		
	Рис. 22.4, б-в		
Тип клеток	Описание	Образуемые гормоны	
<p>Ацидофильные (от 30 до 65 % всех клеток)</p>	<p>Цитоплазма – оранжево-красного цвета (как на рис. 22.4,б). Имеются две популяции таких клеток.</p>	<p>а) Соматотропоциты образуют СТГ, б) лактотропоциты - ЛТГ</p>	
<p>Базофильные (15 % всех клеток)</p>	<p>Цитоплазма – фиолетового цвета (рис. 22,4,в). Клетки 1-го типа: ядро – в центре. Клетки 2-го типа; в центре – макула, или пятно (комплекс Гольджи).</p>	<p>Кл. 1-го типа – тиротропоциты: образуют ТТГ, кл. 2-го типа – гонадотропоциты: ФСГ и ЛГ</p>	
<p>С дольчатым ядром (2–5 %)</p>	<p>Не имеют определённых тинкториальных свойств. Постоянна только дольчатая структура ядра.</p>	<p>Кортикотропоциты: образуют АКТГ</p>	
<p>Хромофобные (15 до 60 %)</p>	<p>Почти не окрашены. Это могут быть клетки любого типа, которые</p> <ul style="list-style-type: none"> - ещё не накопили секреторных гранул или - лишились их в ходе интенсивной секреции. 		

г) Гормоны средней доли гипофиза

1. **МСГ** (меланоцитостимулирующий гормон) – стимулирует в пигментных клетках синтез меланина (но не вызывает образования новых меланоцитов).

2. **Липотропин** – стимулирует высвобождение жирных кислот из жировой ткани.

Оба гормона образуются в составе единого белкового предшественника в вышележащих отделах мозга. А в средней доле, вероятно, происходит лишь их созревание.

д) Морфология средней доли

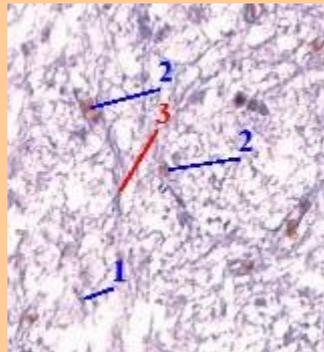
а) В узкой средней доле, как уже отмечалось, – много соединительнотканых прослоек.

б) Кроме того, здесь много фолликулов с синим или ярко-оранжевым содержимым. Их стенка состоит из одного слоя кубических клеток.



Рис. 22.4, г–д

е) Задняя доля гипофиза

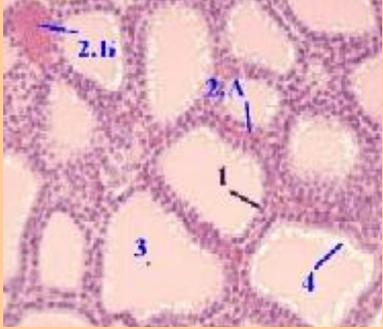
Атрибу- ты нервной ткани	<p>а) Задняя доля, будучи производной нервной ткани, содержит некоторые её атрибуты:</p> <ul style="list-style-type: none"> - аксоны нейросекреторных клеток гипоталамуса (супраоптических и паравентрикулярных), по которым два гормона (АДГ и окситоцин) спускаются к аксовазальным синапсам в задней доле, - и мелкие глиальные клетки – питуициты, разновидность астроглии, – играющие роль стро- мы. 	
Сосуды	<p>а) Кроме того, в задней доле много сосудов. Рис. 22.4,е</p> <p>б) Подходя к капиллярам, аксоны заканчиваются расширениями – накопительными тельцами Херринга.</p>	
Общий вид	<p>Нейронов – ни обычных, ни секреторных – в нейрогипофизе нет. Поэтому задняя доля выглядит бедной в клеточном отношении.</p>	

5. Эпифиз

«Третий глаз»	<p>а) Эпифиз находится в промежуточном мозгу на пластинке четверохолмия (под мозолистым телом).</p> <p>б) Несмотря на столь глубокое расположение, эпифиз реагирует на внешнюю освещённость и подстраивает под неё активность многих функциональных систем, т.е. определяет суточные (циркадные) и прочие ритмы организма.</p>
Путь зрительной информации	<p>Информацию о внешней освещённости эпифиз получает от сетчатки глаз: из таламуса зрительная сигнализация идёт</p> <ul style="list-style-type: none"> - не только в кору больших полушарий, - но и в спинной мозг, к центральному отделу симпатической н.с., а оттуда – через шейные симпатические ганглии – по постганглионарным волокнам, оплетающим сонную артерию и её ветви, подходящие к эпифизу.
Мелатонин и другие	<p>В зависимости от освещённости, эпифиз производит разные гормоны.</p> <p>а) В темноте – это мелатонин (производное аминокислоты триптофана) и антигонадоотропин (пептид): они угнетают выработку всех гормонов, влияющих на половую систему ФСГ, ЛГ и ПТГ.</p> <p>б) В иное время суток эпифиз с помощью ряда факторов стимулирует работу щитовидной железы.</p> <p>в) Кроме того, в эпифизе образуется калитропин, повышающий содержание в крови ионов K^+.</p>
Структура	<ol style="list-style-type: none"> 1) Эпифиз покрыт капсулой, от которой идут соединительнотканые перегородки, разделяющие его на дольки. 2) Нейросекреторные нейроны – пинеалоциты, крупные клетки с пузыреобразным ядром и многочисленными отростками. 3) Имеются также глиальные опорные клетки (астроглия) и капилляры.

6. Щитовидная железа

а) Фолликулы и клетки

Общий вид	Щитовидная железа – самая крупная из эндокринных желёз: масса 20–40 г. Снаружи, как обычно, покрыта капсулой, от которой отходят перегородки. Паренхима представлена, в основном, фолликулами , между которыми имеются тончайшие прослойки соединительной ткани с капиллярами.	
Фолликулы	<p>а) Стенка фолликулов образована одним слоем железистого эпителия.</p> <p>б) Клетки между собой соединены <i>нексусами</i>, <i>десмосомами</i> и плотными контактами.</p> <p>в) Последние нужны для того, чтобы в кровь не попадало (во избежание аутоиммунной реакции) содержимое просвета фолликулов.</p> <p>г) В просвете же находится т.н. коллоид – раствор белка тиреоглобулина.</p>	 <p style="text-align: center;">Рис. 22.5</p>
Тироциты	<p>а) Основная часть клеток в стенках фолликулов – фолликулярные клетки, или тироциты. Обычно это кубические клетки, но при разных состояниях могут становиться и плоскими, и высокими.</p> <p>б) Происходят они <i>из эпителия ротовой полости эмбриона</i>. Место, откуда вниз начинает расти соответствующий эпителиальный тяж, сохраняется как слепая ямка на корне языка.</p> <p>в) Тироциты образуют тиреоидные гормоны: тироксин (тетраиодтиронин, T₄) и трийодтиронин (T₃).</p> <p>г) Тиронин – это продукт конденсации двух остатков аминокислоты тирозина, а гормоны, как видно, – продукты иодирования тиронина.</p>	
Кальцитониноциты	<p>а) В стенках фолликулов имеется ещё один вид эндокринных клеток (примерно 0,1 % всех клеток): парафолликулярные клетки, или кальцитониноциты.</p> <p>б) Они происходят из <i>нейроэктодермы</i> и вырабатывают пептидный гормон кальцитонин.</p>	

б) Действие гормонов щитовидной железы

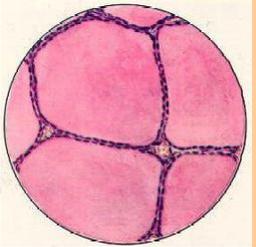
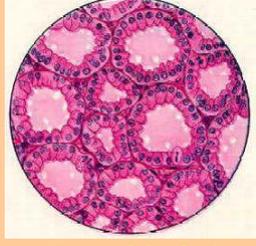
Тиреоидные гормоны	<p>Эти гормоны</p> <p>а) стимулируют синтез определённых белков, участвуют в процессах дифференцировки и роста в ходе эмбриогенеза;</p> <p>б) ускоряют процессы образования энергии в митохондриях и её расходования – вплоть (при высоком содержании гормонов) до разобщения окисления и фосфорилирования (синтеза АТФ).</p>
Кальцитонин	<p>Снижает содержание кальция в крови,</p> <p>а) уменьшая его всасывание в желудочно-кишечном тракте,</p> <p>б) увеличивая поступление в кости и</p> <p>в) стимулируя выведение с мочой.</p>

в) Тиреоглобулин и образование тиреоидных гормонов

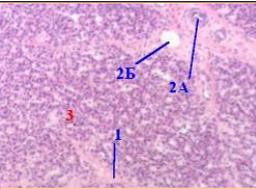
В синтезе этих гормонов различают две фазы: фазу продукции и фазу выведения

Фаза продукции	Фаза выведения
<p>1) В тироцитах на мембраносвязанных рибосомах синтезируется белок тиреоглобулин, имеющий повышенное содержание остатков тирозина.</p> <p>2) После гликозирования в аппарате Гольджи он выделяется на апикальную поверхность тироцита (обращённую к просвету фолликула).</p> <p>3) Здесь фермент тиропероксидаза окисляет ионы иода (поступившие из крови) до атомарного иода, а последний присоединяется (по одному-два атома) к остаткам тирозина в тиреоглобулине.</p> <p>4) Кроме того, образовавшиеся остатки моно- и диодтирозина попарно конденсируются друг с другом.</p> <p>5) Таким образом, в молекуле тироглобулина появляются остатки низкомолекулярных тиреоидных гормонов – тетраиодтиронина (тироксина) и трииодтиронина.</p>	<p>6) Зрелый тиреоглобулин может отесняться новыми порциями белка вглубь просвета и храниться несколько месяцев.</p> <p>7) Под влиянием ТТГ и симпатических сигналов тироциты ресорбируют тиреоглобулин из коллоида путём пиноцитоза. – В коллоиде появляются ресорбционные вакуоли.</p> <p>8) В тироцитах пиноцитозные пузырьки сливаются с лизосомами.</p> <p>9) Тиреоглобулин расщепляется ферментами лизосомы, и среди продуктов гидролиза оказываются свободные тиреоидные гормоны.</p> <p>10) Они диффундируют в кровь.</p>

г) Структура щитовидной железы при гипо- и при гиперфункции

<p>Гипо-функция</p>	<p>1) При гипофункции</p> <p>а) тироциты уменьшаются в объёме и уплощаются,</p> <p>б) при этом их выделительная функция страдает сильнее, чем белокпродуцирующая,</p> <p>в) поэтому объёмы коллоида и фолликула возрастают; коллоид уплотняется, вакуоли в нём исчезают.</p> <p>2) Такое состояние (гипотиреоз) приводит к заболеванию, обозначаемому как микседема.</p>	 <p>Рис. 22.6,а</p>
<p>Гипер-функция</p>	<p>1) При гиперфункции – всё наоборот:</p> <p>а) тироциты – крупные и высокие,</p> <p>б) выведение идёт интенсивно,</p> <p>в) поэтому коллоида мало, в нём – ресорбционные полости; фолликулы – небольшие,</p> <p>г) митотическая активность тироцитов возрастает.</p> <p>2) Гипертиреоз приводит к базедовой болезни.</p>	 <p>Рис. 22.6,б</p>

7. Паращитовидные железы

<p>а) У человека – 4 небольшие (с мелкую горошину) паращитовидные железы на задней поверхности щитовидной железы.</p> <p>б) Основной компонент желёз – небольшие тёмные клетки – паратироциты, расположенные розетками среди стромы и сосудов.</p> <p>в) Продуцируемый ими паратгормон – антагонист кальцитонина: повышает содержание ионов Ca^{2+} в крови, стимулируя их всасывание в ЖКТ, реабсорбцию в почках и выход из костей.</p>	 <p>Рис. 22.7</p>
---	---

8. Надпочечники а) Составные части и особенности коры

Общий вид	<p>а) Надпочечники расположены над верхушками почек в забрюшинной клетчатке. Масса каждого – 4–5 граммов, снаружи покрыты капсулой.</p> <p>б) Каждый надпочечник имеет две части:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>корковое вещество</i> – желтоватого цвета из-за высокого содержания липидов, происходит из целомического эпителия, т.е. из мезодермы, - и <i>мозговое вещество</i> – сосредоточено в середине органа, более тёмное и образуется из нервных гребней, т.е. из нейроэктодермы. 	
Зоны коры	<p>а) В корковом веществе (коре) различают три зоны, без чётких границ продолжающиеся одна в другую:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>клубочковую</i>, - <i>пучковую</i> и - <i>сетчатую</i>. <p>б) С обеих сторон от клубочковой зоны находятся две очень узкие ростковые зоны с камбиальными клетками.</p>	 <p style="text-align: center;">Рис. 22.8. Надпочечник Окраска гематоксилином и эозином</p>
Свойства клеток коры	<p>Гормоны всех трёх зон коры имеют стероидную природу и объединяются термином «<i>кортикостероиды</i>». С этим фактом так или иначе связаны другие общие свойства корковых эндокриноцитов:</p> <ul style="list-style-type: none"> - хорошее развитие <i>гладкой ЭПС</i> (поскольку в её мембраны встроена ферментная система <i>гидроксилирования</i> – особого вида окисления, требующегося для синтеза стероидных гормонов из холестерина); - наличие в клетках липидных включений, - а также необычная форма части митохондрий, содержащих не обычные пластинчатые, а трубчатые кристы. 	

б) Морфологическая и функциональная характеристика разных областей

Область	Морфология	Гормоны
Клубочковая зона	Занимает 15 % объёма коры Является самой поверхностной. Клетки образуют скопления в виде округлых арок – клубочки.	<i>Минералокортикоид: альдостерон</i> – увеличивает реабсорбцию ионов Na^+ в канальцах почек
Пучковая зона	78 % объёма коры. Клетки объединены в длинные пучки, перпендикулярные поверхности коры	<i>Глюкокортикоиды: кортикостерон</i> и др. – обеспечивают приспособление организма к хроническому стрессу
Сетчатая зона	7 % объёма коры. Клетки формируют тяжи, идущие в разных направлениях и составляющие рыхлую сеть	<i>Андрогены: андростендиол</i> и др. – стимулируют синтез белков в мышцах и мобилизацию жира из депо
МОЗГОВОЕ ВЕЩЕСТВО	Как и в сетчатой зоне, клетки образуют неупорядоченные скопления и тяжи. Но - клетки – крупней, темней - и между ними – много синусоидных капилляров.	<i>Катехоламины: адреналин и норадреналин</i> – обеспечивают приспособление организма к острому стрессу

органы ротовой полости, глотка и пищевод

1. Стенка пищеварительной трубки а) «Классический» тип стенки

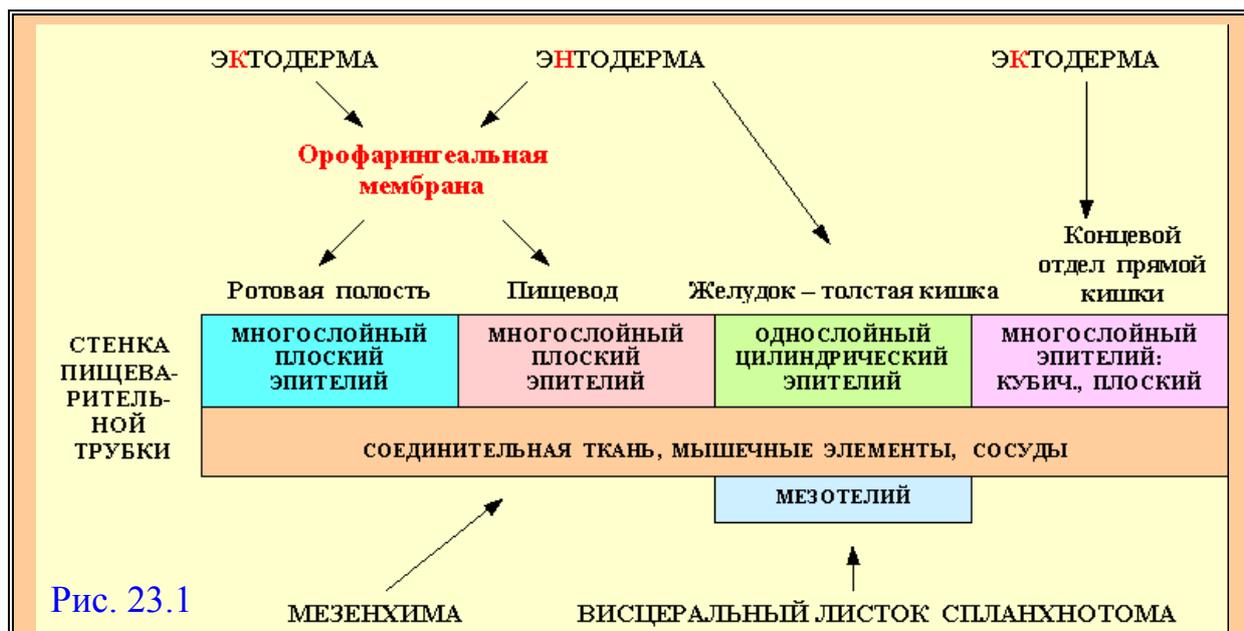
Обо- лочка стенки	<p>Начиная с пищевода и заканчивая средним отделом прямой кишки, стенка пищеварительной трубки имеет четыре оболочки, и некоторые из них ещё подразделяются на слои. Это (изнутри кнаружи):</p> <ol style="list-style-type: none"> 1) слизистая оболочка, включающая <ol style="list-style-type: none"> а) <i>эпителий</i>, б) <i>собственную пластинку</i> слизистой оболочки и в) <i>мышечную пластинку</i> слизистой оболочки; 2) подслизистая основа; 3) мышечная оболочка, включающая везде два слоя - внутренний циркулярный и наружный продольный, а в желудке ещё и самый внутренний – косой; 4) серозная (если орган покрыт брюшиной) или адвентициальная.
Ткани	<p>В состав перечисленных структур входят следующие ткани:</p> <p>эпителий –</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>многослойный плоский неороговевающий</i> (в пищеводе), - <i>однослойный цилиндрический</i> (в слизистой оболочке желудка и кишок), - <i>однослойный плоский</i> (в мезотелии брюшины желудка и кишок), - <i>железистый</i> – в железах, которые находятся в собственной пластинке слизистой оболочки желудка и в подслизистой основе пищевода и двенадцатиперстной кишки; <p>рыхлая волокнистая соединительная ткань (РВСТ) –</p> <ul style="list-style-type: none"> в собственной пластинке слизистой оболочки, в подслизистой основе, а также в адвентициальной оболочке пищевода и в подэпителиальном слое серозной оболочки желудка и кишок; <p>мышечная ткань –</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>гладкая</i> в мышечной пластинке слизистой оболочки всех перечисленных органов, в мышечной оболочке всех тех же органов, кроме начальной трети или половины пищевода; - <i>поперечнополосатая скелетная</i> – в той самой начальной трети или половине пищевода; <p>нервная ткань – в интрамуральном нервном аппарате, т.е. в трёх нервных сплетениях – подслизистом, межмышечном и подсерозном.</p>

б) Особенности начальных отделов пищеварительной трубки

В ротовой полости и отчасти в глотке имеются значительные отличия от вышеприведённого перечня оболочек и их слоёв.

1. **Мышечная пластинка** отсутствует в слизистой оболочке и ротовой полости, и глотки.
2. **Подслизистая основа:** её нет на верхней поверхности языка, на дёснах и большей части твёрдого нёба.
3. О **мышечной оболочке** в полости рта можно говорить только условно, и то – не везде.
4. **Адвентициальной** (либо серозной) **оболочки** в полости рта, естественно, тоже нет.

в) Источники развития пищеварительной трубки



Сделаем пояснения относительно *орофарингеальной мембраны*.

а) На более ранней стадии развития это т.н. *прехордальная пластинка* – небольшой участок в головной части зародыша, где в процессе гастрюляции не оказывается мезодермы, так что эктодерма и энтодерма вплотную прилежат друг к другу.

б) Затем данный участок (объединяющий материал экто- и энтодермы) начинает впячиваться, формируя *первичную ротовую полость*, и какое-то время отделяет эту полость от слепого переднего конца первичной кишки. Отсюда и термин: «орофарингеальная (ротоглоточная) мембрана».

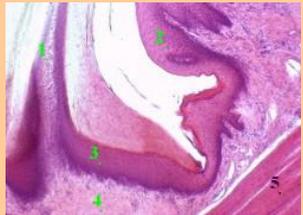
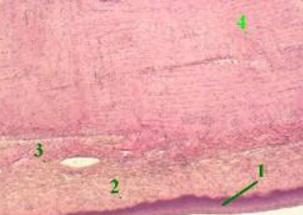
В итоге, эпителий переднего отдела пищеварительной трубки имеет смешанное (экто-энтодермальное) происхождение.

2. Общий обзор ротовой полости

Структуры ротовой полости	Стенки ротовой полости	Производные структуры
	1) Губы и щеки; 2) мягкое нёбо и язычок; 3) дёсна и твёрдое нёбо.	4) язык и нёбные миндалины; 5) слюнные железы, 6) зубы.

Типы слизистой оболочки в полости рта	...жевательного типа	... специализированного типа	... выстилающего типа
	на дёснах и оральной поверхности тв. нёба	на верхней и боковых поверхностях языка	На всех остальных поверхностях
Эпителий	Многослойный плоский <i>ороговевающий</i>	Многослойный плоский, <i>частично ороговевающий</i>	Многослойный плоский <i>неороговевающий</i>
Собственная пластинка	Приближается по структуре к <i>плотной</i> оформл. соед. тк.	Образует первичные (соединительнотканые) сосочки	Обычная РВСТ – рыхлая соед. ткань
Подслизистая основа	Отсутствует, кроме ряда участков тв. нёба	Отсутствует на верхней поверхн. языка	Присутствует

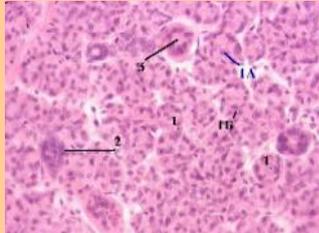
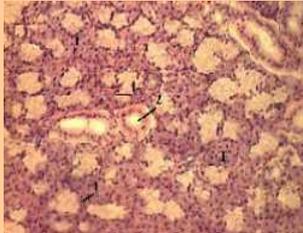
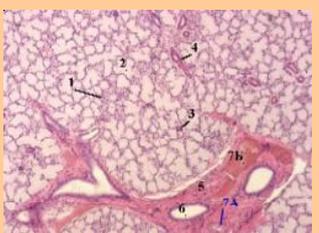
3. Язык

Верхняя поверхность	<p>1) На верхней поверхности языка имеются сосочки:</p> <p>а) <i>нитевидные</i> (1) и <i>конические</i> – они могут заканчиваться роговым стержнем, отчего эпителий верхней поверхности – <i>многослойный плоский, частично ороговевающий</i>; это способствует механической обработке пищи;</p> <p>б) <i>грибовидные</i> (2) и <i>желобоватые</i> – содержат вкусовые почки.</p>	 <p>Рис. 23.2,а. Язык Верхняя поверхность</p>
	<p>2,а) Под эпителием – <i>собственная пластинка</i> слизистой оболочки, которая заходит вглубь сосочков, образуя их основу.</p> <p>б) Снизу пластинка сращена с апоневрозом мышц языка, что делает слизистую оболочку неподвижной относительно этих мышц.</p>	
Мышцы языка	<p>1) Мышцы языка образованы поперечнополосатой скелетной мышечной тканью и идут во всех трёх взаимно перпендикулярных направлениях – продольном, поперечном и вертикальном.</p> <p>2) В толще мышц могут присутствовать мелкие <i>слюнные железы</i>, а также скопления белой <i>жировой ткани</i>.</p>	
Боковые поверхности	<p>На боковых поверхностях языка находятся <i>листовидные сосочки</i> – складки слизистой оболочки, разделённые узкими промежутками.</p> <p>Эпителий – многослойный плоский неороговевающий; в его толще – многочисленные <i>вкусовые почки</i>.</p>	
Нижняя поверхность	<p>1) Нижняя поверхность – гладкая; эпителий (1) вновь – многослойный плоский неороговевающий.</p> <p>2) Собственная пластинка (2) слизистой оболочки непосредственно переходит в подслизистую основу (3).</p> <p>3) Последнюю можно определить по наличию в ней относительно крупных и многочисленных кровеносных сосудов.</p>	 <p>Рис. 23.2,б. Язык Нижняя поверхность</p>
	<p>4) Наличие этой основы придаёт слизистой оболочке небольшую подвижность относительно подлежащих тканей.</p>	

4. Дёсны

<p>1) Дёсны – часть слизистой оболочки ротовой полости, покрывающая альвеолярные отростки челюстей и примыкающая к зубам.</p> <p>2) В свою очередь, дёсны подразделяются на три части:</p> <ul style="list-style-type: none"> - прикреплённую часть – плотно сращена с надкостницей, - небольшую свободную часть – свободно прилежит к поверхности зуба, отделяясь от неё <i>десневым карманом</i> (имеющего вид циркулярной щели), - и межзубные сосочки – треугольные участки десны между соседними зубами. <p>3) Помимо того, у дёсен различают два отдела – вестибулярный и оральный.</p> <p>4) О тканевом составе дёсен было сказано выше.</p>

5. Крупные слюнные железы

Железы	Околоушные	Подчелюстные	Подъязычные
Тип желез	Все эти железы – <i>сложные разветвлённые</i> (т.е. у них ветвятся и выводные протоки, и концевые отделы) По форме концевых отделов –		
	<i>альвеолярные</i>	<i>альвеолярно-трубчатые</i>	
Препарат	 Рис. 23.3	 Рис. 23.4	 Рис. 23.5
Концевые отделы	Только <i>серозные</i> : - секрет – белковый, - форма – альвеолярная, - клетки – <i>сероциты</i> (базофильные из-за наличия гранулярной ЭПС, ядро – круглое).	1) <i>Серозные</i> и 2) <i>смешанные</i> : - форма – трубчатая, - преобладают <i>мукоциты</i> (светлые клетки с уплощённым ядром и слизистым секретом), - но на периферии отделов есть и <i>сероциты</i> .	1) <i>Серозные</i> – очень мало. 2) <i>Смешанные</i> – преобладающий тип отделов: содержат - <i>мукоциты</i> и (вместо сероцитов) - <i>серомукоциты</i> . 3) <i>Слизистые</i> отделы
Общий фон	В итоге, при переходе от околоушной железы к подчелюстной и далее к подъязычной общий фон железы на препарате закономерно меняется:		
	здесь фон – однородно тёмный	здесь – примерно равное содержание тёмных и светлых клеток	а здесь – значительное преобладание светлого фона.
Внутридольковые протоки	1) Вначале – <i>вставочные</i> протоки (узкие, эпителий – однослойный, из тёмных клеток), 2) затем они переходят в <i>исчерченные</i> (просвет – шире, клетки – тоже в 1 слой, но – оксифильные)	Вставочные протоки имеются лишь в случае серозных отделов. А смешанные концевые отделы переходят сразу в исчерченные. Поэтому <i>общее количество вставочных протоков в железе меньше, чем исчерченных</i> .	Поскольку серозных отделов очень мало, то почти не встречаются и вставочные протоки. В основном же, присутствуют только исчерченные внутридольковые протоки.
Междольковые протоки	Во всех железах эпителий междольковых протоков становится <i>двухслойным</i> , а в последующих протоках – многослойным. Тем самым по мере приближения к ротовой полости эпителий преобразуется в тот тип, который характерен для этой полости.		
Во всех видах концевых отделов, а также во внутридольковых протоках имеются <i>миоэпителиальные клетки</i> , способствующие выделению секрета.			

6. Зубы а) Общие сведения

Части, типы и количество зубов	<p>а) Части зуба – <i>коронка</i> (с полостью), <i>шейка</i> и <i>корень</i> (с каналом).</p> <p>б) Типы зубов (по форме коронки): <i>резцы</i> (р), <i>клыки</i> (к), <i>премоляры</i> (п) и <i>моляры</i> (м) (премоляры и моляры также, соответственно, – малые и большие коренные зубы)</p> <p>в) Корни: у верхних моляров – по 3, у нижних моляров – по 2, у всех остальных зубов – по 1.</p>		Рис. 23.6. Шлиф зуба
	<p>г) Зубные формулы: <i>молочные зубы</i> $(2р + 1к + 2м) \times 4 = 20$ <i>постоянные зубы</i> $(2р + 1к + 2п + 3м) \times 4 = 32$</p>		
Ткани зуба	В зубе различают одну мягкую ткань – <i>пульпу</i> и три твёрдые ткани – <i>дентин</i> , <i>эмаль</i> и <i>цемент</i> .		

б) Пульпа зуба

Особый вид РВСТ	<p>а) Пульпа зуба заполняет полость коронки и канал корня и представляет собой особый вид рыхлой соединительной ткани.</p> <p>б) В частности, благодаря высокому содержанию основного аморфного вещества, пульпа имеет <i>студенистую консистенцию</i>.</p>
Слои пульпы	<p>В пульпе различают 3 слоя:</p> <p><i>центральный</i> – здесь, наряду с обычными компонентами РВСТ, проходят нервы и многочисленные сосуды;</p> <p><i>промежуточный</i> – содержатся мелкие клетки – <i>преддентинобласты</i>,</p> <p><i>периферический</i> – несколько рядов <i>дентинобластов (одонтобластов)</i>.</p>
Дентинобласты	<p>Дентинобласты – многоотростчатые клетки грушевидной формы, чей самый длинный отросток</p> <ul style="list-style-type: none"> - идёт в глубь дентина – внутри дентинного канальца – и - способствует питанию дентина и (отчасти) эмали.

в) Дентин – образует основную часть стенки коронки, шейки и корня

Состав	<p>а) Клеток в дентине нет. Таким образом, дентин – это лишь основное вещество, которое по массе на 72 % представлено неорганическими солями – фосфатами кальция и магния, фторидом кальция и др.</p> <p>б) Органические компоненты – коллагеновые волокна и протеогликаны.</p> <p>в) На границе с пульпой имеется преддентин – необызвествлённый дентин.</p>
Структура	<p>а) Большая часть неорганических веществ дентина объединена в <i>кристаллы</i> глобулярной формы.</p> <p>б) Между ними – участки с низким содержанием минералов – <i>интерглобулярные пространства</i>, – заполненные коллагеновыми волокнами.</p> <p>в) Две системы таких волокон идут во взаимно перпендикулярных направлениях и крепко переплетаются в месте встречи.</p> <p>г) Дентинные канальцы с отростками дентинобластов придают дентину поперечную исчерченность.</p>

г) Эмаль – покрывает дентин в области *коронки*. Клеток в ней тоже нет.

Самая, самая...	<p>а) Эмаль – самая твёрдая ткань не только зуба, но, пожалуй, и всего организма. Содержание неорганических соединений в ней – 96-97 % массы.</p> <p>б) И при этом эмаль – одна из самых уязвимых тканей.</p> <p>I. Во-первых, в отличие от дентина, она не восстанавливается при повреждении, т.к. после прорезывания зуба исчезают образовавшие её клетки – адамантобласты, или энамелобласты.</p> <p>II. Во-вторых, если готовить препарат среза зуба – а для этого, как и в случае костей, необходима предварительная декальцинация, – то исчезает, полностью растворяясь при этой процедуре, и сама эмаль.</p> <p>Для её сохранения делают шлиф зуба (см. рис. 23.6).</p>
S-образные призмы	<p>а) Неорганический компонент эмали представлен, в основном, кристаллами гидроксиапатита ($[\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2]_3 \times \text{Ca}(\text{OH})_2$), которые объединяются в т.н. эмалевые призмы.</p> <p>б) Призмы отходят от дентина перпендикулярно его поверхности, и этому соответствуют радиальные линии (полосы) Шрегера в эмали, обнаруживаемые при специальном исследовании.</p> <p>в) Однако наклон растущих призм при образовании эмали периодически менялся, отчего призмы приобрели S-образную форму, - а в эмали появились также тангенциальные (т.е. параллельные поверхности коронки) линии (полосы) Ретциуса, соответствующие периодам эмалеобразования.</p>
Кутикула	<p>Снаружи эмаль покрыта тонкой кутикулой, которая, правда, почти везде, кроме области, близкой к шейке зуба, быстро стирается.</p>

д) Цемент – покрывает тонким слоем (1 мм) дентин в области **корня и шейки**.

Сходство с костями	<p>а) Состав цемента близок к составу костей: - неорганические в-ва (фосфаты и карбонаты кальция) – 70 % массы, - а органические (коллагеновые волокна и аморфное в-во) – 30 %.</p> <p>б) И организация цемента похожа на таковую у грубоволокнистой костной ткани: в минерализованном бессосудистом основном веществе идут в разных направлениях коллагеновые волокна.</p>
Цементоциты	<p>а) Цемент – единственная твёрдая ткань зуба, в которой могут присутствовать клетки. Различают клеточный и бесклеточный цемент.</p> <p>б) Клетки – цементоциты – похожи на остециты и происходят из замуровавших себя цементобластов (подобно тому, как остециты – это замуровавшие себя остеобласты).</p>

е) Крепление зуба в альвеоле

Периодонт	<p>Периодонт – это связка, расположенная между цементом зуба и костной альвеолой, образованная плотной соединительной тканью.</p> <p>Некоторые коллагеновые волокна идут транзитом из цемента через периодонт в стенку костной альвеолы.</p>
Эпителиальное прикрепление	<p>В области десневого кармана многослойный плоский эпителий десны срастается с кутикулой, сохраняющейся возле шейки зуба.</p>

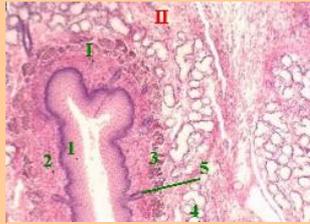
7. Развитие зубов **а) Образование коронки зуба**

<p>Два источника</p>	<p>Зуб развивается из двух источников: а) <i>из эпителия ротовой полости</i> происходят клетки, формирующие эмаль и её кутикулу, б) а <i>из мезенхимы</i> – клетки, образующие пульпу, дентин и цемент.</p>	
<p>Стадия I</p>	<p>ОБРАЗОВАНИЕ ЗУБНЫХ ЗАЧАТКОВ (см. рис. 23.7) 1) Из эпителия ротовой полости (1) в подлежащую мезенхиму врастает зубная пластинка. А от неё вглубь растут тяжи (2), заканчивающиеся расширениями – эмалевыми почками. 2) Затем в основание каждой почки врастает мезенхима. В итоге, - почка становится <i>эмалевым органом</i> (3) – в виде двустенной чаши, - вросшая в неё мезенхима – <i>зубным сосочком</i> (7), - а мезенхима, прилегающая к органу, – <i>зубным мешочком</i> (8). Эти три компонента и составляют зубной зачаток.</p>	
<p>Стадия II</p>	<p>ДИФФЕРЕНЦИРОВКА ЗУБНЫХ ЗАЧАТКОВ 1) Эмалевый орган подразделяется на - <i>наружный эмалевый эпителий</i> (4), образующий внешнюю стенку «чаши», - <i>внутренний эмалевый эпителий</i> (6), лежащий на зубном сосочке, и - <i>пульпу эмалевого органа</i> (5), заключённую между двумя эпителиями (не путать с пульпой зуба!).</p>	 <p>Рис. 23.7. Эмалевый орган</p>
<p>Стадия III,а</p>	<p>ГИСТОГЕНЕЗ. а) Дентин и пульпа (рис. 23.8) 1) <i>Дентинобласты (одонтобласты)</i> (9) завершают созревание: они - становятся высокими, призматическими, - ориентированы перпендикулярно поверхности сосочка, - на апикальной поверхности имеют отростки и - выделяют через них вещества, формирующие <i>дентин</i> (10).</p>	 <p>Рис. 23.8. Стадия гистогенеза</p>
<p>Стадия III,б</p>	<p>ГИСТОГЕНЕЗ. б) Эмаль и кутикула 1) Клетки внутреннего эмалевого эпителия дифференцируются в <i>адамантобласты (энамелобласты)</i> (7): - они <i>меняют свою полярность</i> – сторона, обращенная к дентину, из базальной становится апикальной; - здесь появляется отросток (отросток Томса), через который начинают выделяться вещества, формирующие <i>эмаль</i> (8). 2) <i>Эмалевая пульпа</i> (6) уменьшается в объёме и в итоге, вместе с <i>наружным эмалевым эпителием</i> (5), превращается в тонкую <i>кутикулу</i>, покрывающую коронку зуба.</p>	

б) Прорезывание зуба и формирование корней

Прорезывание	<p>а) В определённое время фибробласты пульпы зуба резко увеличивают скорость продукции компонентов аморфного вещества.</p> <p>б) Поэтому в пульпе возрастает давление, под действием которого коронка начинает прорезываться сквозь десну.</p>
Образование корней а)	<p>Только во время прорезывания происходит образование корней.</p> <p>а) Пульпа и дентин корня</p> <p>1) В этот период нижние края эмалевого органа интенсивно растут вглубь зачатка челюсти – в виде двухслойного эпителиального рукава, или <i>влагалища Гертвига</i>.</p> <p>2) Мезенхима, оказавшаяся внутри рукава, дифференцируется в <i>пульпу корня</i>, а поверхностные клетки этой пульпы становятся <i>дентинобластами</i>, формирующими <i>дентин корня</i>.</p>
Образование корней б)	<p>б) Цемент</p> <p>Мезенхима же, прилегающая к рукаву снаружи, – это продолжение <i>зубного мешочка</i>. Клетки мешочка активируются, после чего</p> <ul style="list-style-type: none"> - перемещаются сквозь влагалище к дентину корня, - дифференцируются в <i>цементобласты</i> и - начинают откладывать <i>цемент</i> поверх эмали.

8. Пищевод

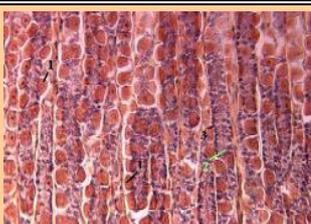
Переход к «классике»	<p>Как уже отмечалось, начиная с пищевода, стенка пищеварительной трубки приобретает «классическое» строение:</p> <ul style="list-style-type: none"> - содержит все четыре «положенные» оболочки, - причём, в слизистой оболочке имеются все три «положенных» слоя. 	
Слизистая оболочка	<p>а) Эпителий (1), как и в предыдущих отделах пищеварительной трубки, – многослойный плоский неороговевающий.</p> <p>б) Собственная пластинка (2), как обычно, образована РВСТ. В местах сужений пищевода в этой пластинке могут находиться кардиальные железы пищевода, подобные одноимённым железам желудка.</p> <p>в) Мышечная пластинка слизистой оболочки</p> <ul style="list-style-type: none"> - в верхней части пищевода представлена <i>отдельными</i> продольными пучками гладких миоцитов (3), - а ниже – является уже <i>непрерывной</i> пластинкой. 	 <p>Рис. 23.9. Пищевод</p>
Подслизистая основа	<p>В подслизистой основе пищевода на всём его протяжении имеются многочисленные собственные железы пищевода – слизистые, сложные разветвлённые альвеолярно-трубчатые.</p>	
Мышечная оболочка	<p>Мышечная оболочка содержит два слоя – наружный продольный и внутренний циркулярный, которые образованы в верхней части пищевода скелетной мыш. тканью, а в нижней – гладкой.</p>	
<p>Адвентициальная оболочка, как обычно, имеет в своей основе РВСТ.</p>		

Тема 24. Пищеварительная система: желудок и тонкая кишка

1. Желудок: дно и тело а) Части желудка

Перечень частей	<p>В желудке различают 4 части:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>кардиальную</i> (примыкающую ко входу в желудок), - <i>дно</i> (fundus), или свод, - <i>тело</i> (составляющее основную часть желудка) и - <i>пилорическую</i> часть.
Различие вкладов в секрецию	<p>а) Несмотря на общий план строения всех частей, кардиальная и пилорическая части имеют более упрощённые (по сравнению с дном и телом) состав и структуру слизистой оболочки.</p> <p>б) Функция же выработки желудочного сока ложится, в основном, на дно и тело желудка, с чем связаны их морфологические особенности.</p>

б) Дно и тело желудка: эпителий и железы

Ямки	<p>а) Слизистая оболочка всех частей желудка имеет многочисленные ямки (1А).</p> <p>б) В области дна каждой ямки в неё (в ямку) открывается несколько желудочных желез (2А).</p>	 <p style="text-align: center;">Рис. 24.1,а. Дно желудка Окраска конго-ролом и гематоксилином</p>
Эпителий	<p>а) Эпителий, выстилающий внутреннюю поверхность желудка (в т.ч. и ямок), – однослойный призматический железистый.</p> <p>б) Однако термин «железистый» никак не связан с подлежащими железами. Он означает, что клетки самого эпителия – секреторные (экзокриноциты).</p>	
Фундальные железы: локализация	<p>а) Железы дна и тела желудка называются фундальными, или собственными. Они (так же, как железы других частей желудка) находятся в собственной пластинке слизистой оболочки.</p> <p>б) Таким образом, в данном случае эта пластинка представлена лишь узкими прослойками РВСТ между железами.</p>	
Тип и отделы желёз	<p>По морфологии это простые неразветвлённые трубчатые железы. В каждой железе с известной долей условности различают</p> <ul style="list-style-type: none"> - главную часть (концевой отдел) – опять-таки дно и тело, а также - выводной проток – шейку и её устье – перешеек. 	
Клеточный состав желёз	<p>1) Клетки концевых отделов:</p> <p>а) экзокриноциты</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>париетальные</i> (обкладочные) клетки, обр. HCl, - <i>главные</i> клетки, обр. пепсиноген и химозин, - <i>добавочные</i> клетки – мукоциты; <p>б) <i>эндокриноциты</i>.</p> <p>2) Клетки выводных протоков (шеечные клетки):</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>малодифференцированные</i> (камбиальные) кл. - и <i>шеечные</i> мукоциты. 	 <p style="text-align: center;">Рис.24.1,б. Дно желудка</p>

в) Характеристика клеток фундальных желёз (см. рис. 24.1,б)

<p>Парие- тальные клетки: морфо- логия</p>	<p>Парietальные (обкладочные) клетки (1): а) по размеру – самые крупные среди клеток данных желёз, б) лежат поодиночке и слегка выбухают из концевых отделов кнаружи; в) цитоплазма – оксифильная, окрашивается конго-ролом в яркий оранжевый цвет; г) секрет выделяется вначале во внутриклеточные секреторные каналы, которые переходят в межклеточные каналы и лишь затем – в просвет железы.</p>
<p>Парие- тальные клетки: выведение НСI</p>	<p>а) Основная функция – продукция соляной кислоты. б) При этом выведение ионов H^+, и ионов Cl^- во внутриклеточные секреторные каналы происходит с участием ионов K^+: - выведение H^+ – путём антипорта с K^+ (который перемещается в цитозоль против градиента своей концентрации), с помощью транспортного белка H^+,K^+-АТФазы и за счёт энергии АТФ; - выведение Cl^- – путём симпорта с K^+ (для чего энергии уже не требуется, т.к. K^+ теперь движется по градиенту концентрации).</p>
<p>Главные клетки</p>	<p>а) Главные клетки (2) – небольшие, располагаются группами. б) В связи со своей функцией (продукцией экспортных белков – пепсиногена и химозина), имеют развитые гранулярную ЭПС и комплекс Гольджи. в) Высокое содержание гранулярной ЭПС (мембраносвязанных рибосом) обуславливает базофилию цитоплазмы: клетки на препарате – тёмные.</p>
<p>Эндокри- ноциты</p>	<p>а) Всего в желудке – около 10 видов эндокриноцитов. б) Из них в фундальных железах, помимо прочих, содержатся: ЕСL-клетки – продуценты гистамина, и ЕС-клетки – продуценты серотонина и мелатонина. в) Серотонин и гистамин при попадании пищи в желудок стимулируют его секреторную и моторную активность. г) А мелатонин (как и такой же гормон эпифиза), вероятно, определяет суточную периодичность работы желудочно-кишечного тракта.</p>
<p>Шеечные клетки</p>	<p>Особенно важны малодифференцированные шеечные клетки. Они обеспечивают регулярное обновление - и поверхностных мукоцитов (т.е. клеток поверхностного эпителия), живущих, в среднем, всего около 4-х суток, - и клеток желёз, существующих по несколько месяцев.</p>

г) Дно и тело желудка: остальные компоненты стенки

<p>I. Итак, в желудке железы лежат в собственной пластинке слизистой оболочки. Под ними – мышечная пластинка слизистой оболочки, состоящая из трёх слоёв гладких миоцитов. II-IV. Следующие оболочки: подслизистая основа (II), мышечная оболочка, тоже включающая три гладкомышечных слоя: наружный продольный, средний циркулярный и внутренний кривой (III), – и серозная оболочка (IV).</p>
--

2. Прочие части желудка а) Кардиальная часть

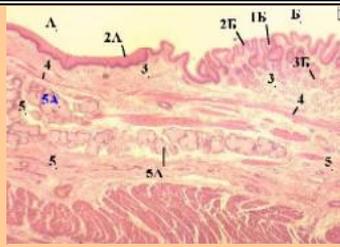
Особенности кардиальной части	Кардиальная часть желудка видна на препарате «Переход пищевода в желудок» (рис. 24.2). а) Особенности этой части касаются лишь желёз: в <i>кардиальных железах</i> (ЗБ) - концевые отделы <i>ветвятся</i> , - а секрет является <i>слизистым</i> . б) Таким образом, среди <i>экзокриноцитов</i> здесь нет ни париетальных, ни главных клеток. в) Несколько отличается и представительство <i>эндокриноцитов</i> : так, - кроме <i>клеток ЕС</i> (серотонин и мелатонин), - имеются <i>клетки G – продуценты гастрина</i> .	
	Последний входит в группу гормонов, стимулирующих секрецию и моторику желудка.	

Рис.24.2. Переход пищевода в желудок
Окраска гематоксилином и эозином

Приведённый рисунок позволяет сформулировать и

РАЗЛИЧИЯ В СТРОЕНИИ СТЕНОК ПИЩЕВОДА И ЖЕЛУДКА.

	ПИЩЕВОД	ЖЕЛУДОК (кард. часть)
Внутр. поверхность	Относительно ровная	Ямки
Эпителий	Многосл. плоский неорогов.	Односл. цилиндр. железистый
Собств. пластинка	Обычно на препарате желёз нет	Кардиальные железы
Мышечная пластин.	Один слой гладких миоцитов	Три слоя гладких миоцитов
Подслизистая осн.	Собств. железы пищевода	Ничего примечательного
Мышечная обол.	Два гладкомышечных слоя	Три гладкомышечных слоя

б) Пилорическая часть

Основные особенности	а) У пилорической части желудка – 3 особенности: - здесь <i>очень глубокие ямки</i> – до 50–70% толщины слизистой оболочки, - железы тоже (как в кардиальной части желудка), во-первых, <i>слизистые</i> (светлые), во-вторых, <i>разветвлённые</i> . б) При этом концевые отделы <i>пилорических желёз</i> выглядят как округлые светлые грозди коротких трубочек.	
Эндокриноциты	Немного иной (по сравнению с фундальными железами) и спектр эндокриноцитов: например, есть, - как и в кардиальных железах, <i>клетки G</i> (<i>гастрин</i>), а кроме того, - ещё ряд клеток, вырабатывающих стимуляторы [<i>P-клетки</i> (<i>бомбезин</i>)] и ингибиторы [<i>D-клетки</i> (<i>соматостатин</i>)] тех или иных функций пищеварительного тракта.	

Рис. 24.3. Пилорическая часть желудка

3. Тонкая кишка а) Общие сведения

Отделы кишки	Длина тонкой кишки – 6–7 м. Её отделы: <ul style="list-style-type: none"> - двенадцатиперстная кишка (35–30 см), - тощая кишка (примерно $\frac{2}{5}$ длины тонкой кишки) и - подвздошная кишка.
Функции	Функции тонкой кишки: <ul style="list-style-type: none"> а) переваривание пищи ферментами (полостное и пристеночное) и всасывание продуктов переваривания, б) эндокринная – выработка одиночными эндокриноцитами ряда гормонов, влияющих на переваривание; в) механическая – перемещение непереваренных остатков пищи по направлению к толстой кишке, г) защитная – участие в иммунных реакциях благодаря наличию в слизистой оболочке одиночных (солитарных) и сгруппированных (в т.н. <i>пейеровы бляшки</i>) лимфатических фолликулов.

б) Ворсинки и крипты

Самое главное	1) Слизистая оболочка тонкой кишки образует <ul style="list-style-type: none"> - ворсинки (пальцевидные выпячивания) (1А) - и крипты (трубчатые углубления) (1Б). 2,а) Эпителий , покрывающий ворсинки и выстилающий крипты, – однослойный цилиндрический каёмчатый (1В). 2,б) Название связано с тем, что на поверхности эпителия выявляется оксифильная каёмка , образованная микроворсинками соответств. клеток.	 <p style="text-align: center;">Рис. 24.4. Тонкая кишка Окраска гем. и эозином</p>
Состав ворсинок	а) Под эпителием ворсинки содержится строма (РВСТ) – часть собственной пластинки слизистой оболочки, а в ней: <ul style="list-style-type: none"> - макрофаги, лимфоциты и плазмоциты, - густая сеть кровеносных капилляров фенестрированного типа, - один или несколько лимфатических капилляров, которые начинаются слепо на верхушке ворсинки и идут вдоль её оси, - большое число безмиелиновых нервных волокон и их окончаний, а также отдельные гладкие миоциты – представляющие, но не исчерпывающие, мышечную пластинку слизистой оболочки. б) Своими периодическими (4-6 $\frac{1}{\text{мин}}$) сокращениями миоциты способствуют проникновению продуктов переваривания в капилляры ворсинки.	
О криптах	а) Крипты кишки похожи на железы желудка – и локализацией (в собственной пластинке слизистой оболочки), и трубчатой формой. Б) Но поскольку среди эпителиоцитов крипт в полной мере секреторными являются далеко не все клетки, то правильной всё-таки их называть не железами, а криптами.	
Состав эпителия	1) В составе эпителия ворсинок – три вида клеток: <ul style="list-style-type: none"> а) <i>столбчатые</i>, или каёмчатые, или энтероциты, б) <i>бокаловидные</i> и в) <i>эндокриноциты</i>. 2) В эпителии крипт, помимо этих трёх, – ещё <i>стволовые</i> кл. и кл. <i>Панета</i> .	

в) Столбчатые эпителиоциты ворсинок и крипт

Микро- ворсинки	<p>а) Столбчатые (каёмчатые) клетки – основной вид клеток этого эпителия.</p> <p>б) Именно на их апикальной поверхности имеются микроворсинки, сливающиеся в оксифильную каёмку.</p> <p>в) На поверхность микроворсинок клетки выделяют ферменты пристеночного и мембранного пищеварения: аминопептидазы, фосфатазы и др.</p> <p>г) Однако, несмотря на такую секреторную активность, главной функцией столбчатых клеток является всасывание продуктов пищеварения через мембрану тех же самых микроворсинок.</p>
Всасыва- ние водо- раство- римых в-в	<p>1) Водорастворимые компоненты пищи – полисахариды, белки и пр. – завершают на поверхности микроворсинок свой распад до мономеров - и проникают через плазмолемму (всасываются) путём</p> <p>а) простой диффузии (вода, этиловый спирт),</p> <p>б) облегчённой диффузии (глюкоза) или</p> <p>в) активного транспорта (аминокислоты).</p> <p>2) Пройдя через апикальную и базальную мембраны столбчатых клеток, они попадают в кровеносные капилляры и прежде всего поступают в печень.</p>
Всасыва- ние ли- пидов	<p>Всасывание же жиров и липидов идёт принципиально иначе:</p> <p>а) необходимо предварительное эмульгирование желчными кислотами,</p> <p>б) после действия на липиды липаз (фосфолипаз) образовавшиеся продукты проникают в столбчатые клетки путём простой диффузии,</p> <p>в) в столбчатых же клетках происходит ресинтез жиров и упаковка их в специальные транспортные формы – хиломикроны;</p> <p>г) последние поступают в лимфатические капилляры ворсинок и попадают затем в большой круг кровообращения, минуя печень.</p>

г) Другие эпителиоциты ворсинок и крипт

Бокало- видные к.	Бокаловидные клетки – очередная разновидность слизеобразующих клеток. Лежат поодиночке и имеют светлую пузыреобразную цитоплазму.
Эндо- крино- циты	Эндокриноциты тонкой кишки: кроме уже встречавшихся ЕС- и D-клеток, назовём S-клетки (секретин) и I-клетки (холецистокинин , или панкреозимин) – стимулируют секрецию pancreas и моторику желчных путей.
Клетки Панета	Лежат только в эпителии крипт. Иное название – «экзокриноциты с ацидофильными гранулами». Видимо, в этих гранулах – дипептидазы и лизоцим (антимикробный агент), которые выделяются в просвет крипт.
Стволо- вые кл.	Как и клетки Панета, находятся только в нижней половине крипт. Обеспечивают постоянное обновление (за 6 суток) эпителия и крипт, и ворсинок.

д) Другие компоненты стенки тонкой кишки

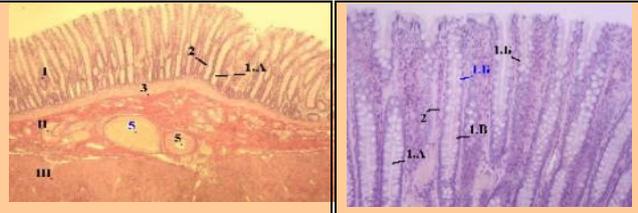
Пластин- ки слизи- стой об.	<p>а) И так, в тонкой кишке собственная пластинка слизистой оболочки и образует строму ворсинок, и находится под ворсинками между криптами.</p> <p>б) Под криптами – мышечная пластинка слизистой оболочки из 2-х слоёв.</p>
Прочие оболочки	<p>II. Подслизистая основа; в duodenum сод. бруннеровы железы (слизистые)</p> <p>III. Мышечная оболочка: 2 слоя (наружный продольный и внутренний циркулярный). IV. Серозная оболочка.</p>

Тема 25. Пищеварительная система: толстая кишка, печень и поджелудочная железа

1. Толстая кишка а) Общие сведения

Отделы кишки	Длина толстой кишки – 1–1,5 м, ширина – 4–7 см. Её отделы: I. слепая кишка с червеобразным отростком, II–V. восходящая, поперечная, нисходящая и сигмовидная ободочная кишка, а также VI. прямая кишка.
Функции	Функции толстой кишки: а) интенсивное всасывание воды из химуса, б) формирование каловых масс и их продвижение к прямой кишке, для чего большое значение имеет активное слизиобразование ; в) выделение в просвет кишки из крови ряда веществ (солей тяжёлых металлов, ионов Ca^{2+} и пр.), г) поддержание постоянной бактериальной флоры, которая синтезирует витамины К и В ₁₂ и частично переваривает клетчатку.

б) Отличия толстой кишки от тонкой

1) Отсут- ствие ворсинок	1,а) В толстой кишке, в отличие от тонкой, нет ворсинок. б) Крипты же есть, причём, они глубже, шире и многочисленней, чем в тонкой кишке.	
	в) В целом, слизистая оболочка формирует - в желудке и тонкой кишке – два «этажа» специфических структур (соответственно, ямки+железы и ворсинки+крипты); - а в толстой кишке – только один (крипты) .	Рис. 25.1,а-б. Толстая кишка
2) Состав эпителия	а) Эпителий толстой кишки – однослойный цилиндрический, условно каёмчатый. б) Условность связана с тем, что здесь столбчатые (каёмчатые) клетки – уже не самые многочисленные. Поэтому каёмка – прерывистая и тонкая. в) Значительно же преобладают в эпителии бокаловидные клетки (в связи с функцией активного слизиобразования). Это придаёт эпителию характерный «дырчатый» вид (см. рис. 25.1,б). г) Но на качественном уровне клеточный состав в толстой кишке – такой же, как в криптах тонкой: те же 5 видов эпителиоцитов. Кроме - бокаловидных клеток и столбчатых, это ещё - недифференцированные (стволовые) клетки, обновляющие состав эпителия за 4–6 суток, - клетки Панета (с ацидофильными гранулами) и эндокриноциты .	
3) Ленты	Третья особенность – в том, что наружный продольный слой мышечной оболочки разделён на три ленты . А т.к. они чуть короче прочих слоёв стенки, эти слои образуют вздутия (haustreae).	
4)	Наконец, в серозной оболочке много жировых отростков .	

в) Червеобразный отросток (аппендикс)

<p>а) Стенка аппендикса имеет обычный состав:</p> <ul style="list-style-type: none"> - слизистую оболочку, подслизистую основу, - мышечную и серозную оболочки. <p>б) Но, в силу промежуточного положения в кишечнике и в связи с выполняемой функцией, отдельные черты строения аппендикса напоминают тонкую кишку, другие – толстую, а третьи присущи только ему самому.</p>		
<p>Признаки <i>тонкой</i> кишки в строении аппендикса</p>	<p>Признаки <i>толстой</i> кишки в аппендиксе</p>	<p>«Индивидуальные» особенности аппендикса</p>
<p>1) В эпителии нет преобладания бокаловидных клеток</p> <p>2) Наружный слой мышечной оболочки не разделён на ленты. Поэтому нет и вздутий.</p> <p>3) В серозной оболочке нет жировых отростков.</p>	<p>1) Отсутствие ворсинок</p> <p>2) Эпителий (однослойный цилиндрический) почти лишён каёмки.</p>	<p>Наличие в собственной пластинке слизистой оболочки с заходом в подслизистую основу многочисленных лимфатических фолликулов и межфолликулярной лимфоидной ткани.</p>

г) Прямая кишка

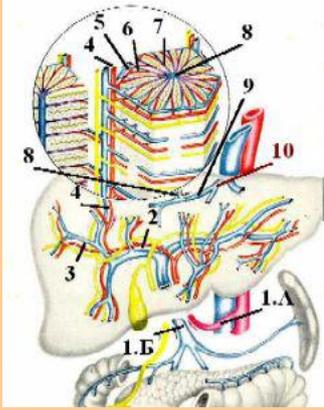
<p>Отделы прямой кишки</p>	<p>а) В прямой кишке – 3 отдела: надампулярный, ампула и анальный отдел, а в последнем – 3 зоны: столбчатая, промежуточная (геморроидальная) и кожная.</p> <p>б) Строение первых двух отделов подобно таковому в предыдущих отделах толстой кишки, но с некоторыми коррективами.</p> <p>в) В строении зон анальной части – более существенные особенности.</p>
----------------------------	--

<p>Надампулярный отдел и ампула</p>	<p>Признаки, общие для всей толстой кишки</p>	<p>Отличия от строения предыдущих отделов толстой кишки</p>
	<p>1) Крипты в слизистой оболочке.</p> <p>2) Эпителий – однослойный цилиндрический с тем же клеточным составом.</p>	<p>1) Подслизистая основа: - хорошо развита, что провоцирует выпадение слизистой оболочки через анус, - содержит барорецепторы (тельца Фатера-Пачини).</p> <p>2) Наружный слой мыш. оболочки – опять непрерывен (нет лент).</p> <p>3) Вместо серозной – адвентиц. оболочка</p>

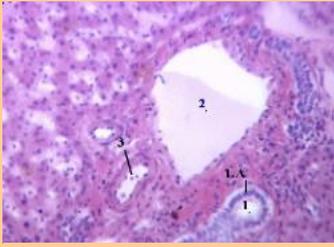
Анальный отдел – крипт уже нет.

	<p>Столбчатая зона</p>	<p>Геморроидальная зона</p>	<p>Кожная зона</p>
<p>Поверхность</p>	<p><i>Анальные столбы</i> (продольные складки) и между ними – <i>анальные синусы</i> (щели)</p>	<p>Граница со столбчатой зоной – гребешковая линия. Поверхность гладкая</p>	<p>Покрыта кожей с её обычными производными</p>
<p>Эпителий</p>	<p>Многослойный кубический</p>	<p>Многослойный плоский неороговевающий</p>	<p>Эпидермис</p>
<p>Спец. Структуры</p>	<p>В собств. пластинке слиз. об. – <i>лакуны</i>, из которых кровь течёт в геморроидальные вены</p>	<p>В подслизистой основе вены образуют геморроидальное сплетение.</p>	<p>Под кожей – поперечнопол. сфинктер</p>

2. Печень ($m \approx 1,5 \text{ кг}$) а) Печёночные дольки и маршрут тока крови и желчи

<p>Дольки</p>	<p>Основной элемент печени – печёночные дольки. Они имеют вид пяти- или шестигранных призм, состоящих из гепатоцитов, специфических сосудов и ряда дополнительных клеток.</p>	 <p>Рис. 25.2. Ток крови и желчи в печени</p>
<p>Ток крови от ворот печени к долькам</p>	<p>а) К долькам притекает кровь из двух сосудов, впадающих в ворота печени, – печёночной артерии и воротной вены. б) Всё уменьшающиеся по калибру ветви этих сосудов (<i>долевые, сегментарные, междольковые, вокругдольковые</i>) всегда идут вместе. в) От вокругдольковых артериол и венул внутрь долек отходят капилляры.</p>	
<p>Ток крови от периферии дольки к её центру</p>	<p>а) Почти сразу каждая пара капилляров («артериального» и «венозного») сливается в единый синусоидный капилляр, идущий к центру дольки. б) Таким образом, в дольках от границ к центру идут синусоидные капилляры, которые впадают в центральную вену, расположенную по оси дольки. в) Капилляры разделены печёночными балками; на поперечном сечении они выглядят как двойные ряды гепатоцитов.</p>	
<p>Появление желчи</p>	<p>Здесь начинается противоток двух жидких сред – крови и желчи. Желчь образуется гепатоцитами и включает</p> <ul style="list-style-type: none"> - желчные кислоты (эмульгаторы жиров и липидов), - желчные пигменты (билирубин, биливердин – продукты распада протопорфирина, т.е. гема без железа), а также - соли и холестерин. 	
<p>Ток желчи к периферии дольки</p>	<p>а) Вначале желчь поступает в щели между соседними гепатоцитами. Эти щели рассматриваются как желчные капилляры, начинаются в центральной области дольки и распространяются до её (дольки) периферии. б) Таким образом, желчь течёт в долке от центра к периферии, а кровь – напротив, от периферии – к центру.</p>	
<p>Ток желчи от долек к воротам печени</p>	<p>а) На выходе из дольки желчь попадает уже в настоящий желчный проточек – вокругдольковую холангиолу, стенка которой образована одним слоем кубических эпителиоцитов. Причём, она идёт параллельно артериоле и венуле, образуя с ними триаду. б) И этот совместный ход желчевыводящих протоков с парой артерия-вена будет продолжаться вплоть до ворот печени – на междольковом уровне, сегментарном и долевым. Соответственно, и триады будут всех этих уровней. в) Только в сосудах триады ток – от ворот к долькам, а в желчных протоках – от долек к воротам печени.</p>	
<p>Отток крови от долек печени</p>	<p>а) Вернёмся к току крови. По синусоидным капиллярам смешанная кровь мимо печёночных балок (активно обмениваясь с гепатоцитами различными веществами) стекает в центральную вену дольки. б) Центральные вены продолжают в поддольковые, те – в собираательные, далее – в печёночные, которые впадают в нижнюю полую вену.</p>	

б) Границы между печёночными дольками

<p>Определение границ</p>	<p>а) В печени человека границы между дольками не обозначены выраженными соединительнотканными перегородками (как, например, имеет место у свиньи).</p> <p>б) Поэтому границы определяют по положению междольковых триад.</p> <p>в) Как следует из предыдущего, любая триада содержит</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>вену</i> – ветвь <i>воротной</i> вены, - <i>артерию</i> – ветвь <i>печёночной</i> артерии - и желчный проток того же уровня. 	 <p>Рис. 25.3. Междольковая триада печени Окраска гематоксилином и эозином</p>
<p>Характеристика компонентов триад</p>	<p>а) Причём, вена (2) обычно имеет самый большой просвет и относится к венам <i>со слабым развитием мышечных элементов</i> (миоциты – только в t. media, ориентированы циркулярно).</p> <p>б) Артерия (3) значительно меньше по размеру и часто находится прямо в стенке вены. Если это ещё не вокругдольковая артериола, то как у артерии мышечного типа у неё нередко – относительно толстая стенка (из-за миоцитов) и складчатая внутренняя поверхность.</p> <p>в) Но самым надёжным признаком триады является желчный проток (один или несколько) (1). Благодаря резко базофильным и близко расположенным округлым ядрам эпителиоцитов, протоки имеют характерный тёмный цвет и легко узнаваемы – даже при своих небольших размерах.</p>	

в) Синусоидные капилляры

<p>Общий вид</p>	<p>Синусоидные капилляры выглядят как просветы между печёночными балками, причём те и другие в целом сходятся к центру дольки.</p>
<p>Эндотелиоциты</p>	<p>а) Эндотелиоциты занимают лишь 60% внутренней поверхности синусоидных капилляров.</p> <p>б) В промежуточных участках дольки в эндотелиоцитах особенно много фенестр и мелких пор, а базальная мембрана под ними почти отсутствует.</p>
<p>Клетки Купфера</p>	<p>а) Остальные 40 % площади внутренней поверхности капилляров приходится на клетки Купфера, или звёздчатые макрофаги.</p> <p>б) Это ещё одна разновидность специализированных макрофагов, происходящих из моноцитов. Клетки Купфера</p> <ul style="list-style-type: none"> - имеют отростчатую форму, - сосредоточены, главным образом, <i>на периферии дольки</i>, куда в первую очередь поступает притекающая кровь, - и способны к фагоцитозу (после чего превращаются в свободные макрофаги, отходят от стенки капилляра и выполняют функции АПК – антигенпредставляющих клеток).
<p>Пространство Диссе</p>	<p>а) Вокруг синусоидных капилляров (между ними и гепатоцитами) находится узкое перисинусоидальное пространство Диссе. Здесь находятся:</p> <ul style="list-style-type: none"> - pit-, или ямочные, клетки – НК-клетки, или естественные киллеры, - и клетки Ито, перисинусоидальные липоциты, депонирующие жирорастворимые витамины (А, Е, К, Д).

г) Гепатоциты

<p>Морфология</p>	<p>а) Гепатоциты составляют примерно 60% всех клеток печени. б) Морфология: гепатоциты - по форме – крупные, полигональные; - многие клетки (до 20%) – двухядерные, а многие ядра (до 50 %) – полиплоидные; - причём, в связи с высокой функциональной активностью, 1) в ядрах преобладает эухроматин, 2) хорошо развиты шероховатая ЭПС и аппарат Гольджи (синтез экспортных белков), 3) хорошо развита также гладкая ЭПС (с которой связана система гидроксилирования, используемая в синтезе стероидов и других липидов, а также для обезвреживания токсических веществ), 4) в цитоплазме часто содержатся глыбки гликогена и липидные капли.</p>
<p>Функции. 1. Синтез веществ, идущих на экспорт</p>	<p>В соответствии со своей структурой, гепатоциты синтезируют много веществ, поступающих в желчь и в кровь. а) В случае желчи это холестерин и образуемые из него желчные кислоты. Вместе с желчными пигментами они выделяются в желчные капилляры. б) Кровь же гепатоциты обогащают незаменимыми компонентами её плазмы: 1) белками, среди которых – альбумины, фибриноген, различные глобулины (кроме гамма-глобулинов – антител), 2) липидами – тем же холестерином, фосфолипидами, жирами, 3) энергетическими метаболитами – глюкозой (образуемой из гликогена, белков и т.д.) и кетоновыми телами (из жирных кислот), – для питания мозга и сердца.</p>
<p>2. Прочие функции гепатоцитов</p>	<p>а) В гепатоцитах также происходит обезвреживание веществ – - аммиака (который переводится в состав мочевины), - гормонов, лекарственных препаратов, - продуктов гниения азотсодержащих веществ в кишечнике (и т.д.). б) Очень известная функция гепатоцитов – депонирование углеводов в виде гранул гликогена.</p>
<p>Поверхность клетки</p>	<p>Выделению тех или иных компонентов из печени в желчь или кровь способствует тот факт, что поверхность гепатоцита подразделяется на 3 части: а) контактную (с соседними гепатоцитами) – 50% поверхности, б) васкулярную – обращённую к синусоидным капиллярам, 37 %, в) билиарную – обращённую в щели желчных капилляров, 13 %.</p>
<p>Функции других клеток печени</p>	<p>Напомним функции других клеток печени (о которых уже было сказано). а) Так, у клеток Купфера это фагоцитоз и представление антигенных детерминант Т-лимфоцитам. б) У НК-киллеров – уничтожение, в первую очередь, опухолевых клеток. в) У липофибробластов – депонирование жирорастворимых витаминов.</p>

д) Вены оттока крови от долек

- а) Центральные и поддольковые вены – безмышечного типа.
 б) Собираательные и печёночные вены: миоциты регулируют отток крови из печени.

3. Поджелудочная железа а) Две части железы

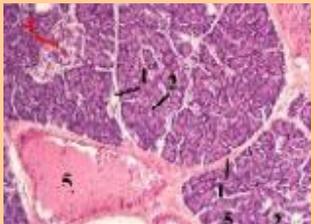
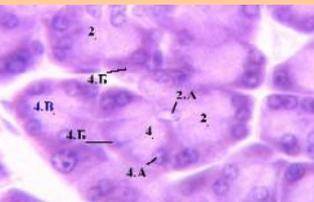
<p>а) Масса железы – 70–80 г. б) В железе – две части:</p>		 
<p>Экзокринная часть (97 % всей массы)</p>	<p>Эндокринная часть (3 % всей массы)</p>	
<p>1) Представлена ацинусами (2) и выводными протоками (3) 2) Образует панкреатический сок, содержащий проферменты переваривания - белков (трипсиноген, химотрипсиноген и др.), - углеводов (амилаза), - липидов (липазы), - нуклеиновых кислот.</p>	<p>1) Представлена островками Лангерганса (4). 2) Образует 5 гормонов: - инсулин (В-клетки), - глюкагон (А-клетки), - соматостатин (D-клетки), - ВИП (вазоинтестинальный пептид) (D₁-клетки), - ПП (панкреатический полипептид) (PP-клетки)</p>	

Рис 25.4, а-б
Поджелудочная железа

б) Экзокринная часть

<p>Ацинус и его секреторный отдел</p>	<p>Ацинус включает секреторный отдел и вставочный проток. а) Секреторный отдел – мешочек из 8-12 крупных ацинарных клеток (см. рис. 25.4, б). б) Каждая ацинарная клетка близка по форме к пирамидной: - её широкая <i>базальная часть</i> прилежит к базальной мембране, окружающей ацинус, и сильно базофильна из-за развития здесь шероховатой ЭПС; - а узкая <i>апикальная верхушка</i> обращена к центру ацинуса и оксифильна из-за того, что здесь скапливаются белковые продукты синтеза. в) Таким образом, секреторные отделы ацинусов и ацинусы в целом имеют в поджелудочной железе очень характерный вид: они тёмные с периферии и светлые в центре.</p>
<p>Вставочный проток</p>	<p>а) Вставочный проток в данной железе (в отличие от слюнных) принято включать в состав ацинуса. б) В одних случаях он является продолжением секреторного отдела, в других случаях он как бы внедрён в глубь секреторного отдела, образуя второй (внутренний) слой клеток.</p>
<p>Выводные протоки</p>	<p>а) Эпителий выводных протоков на всём протяжении (до впадения в двенадцатиперстную кишку) остаётся однослойным. Но из плоского он становится цилиндрическим. б) У внедольковых протоков очень развит окружающий их слой РВСТ.</p>

в) Эндокринная часть

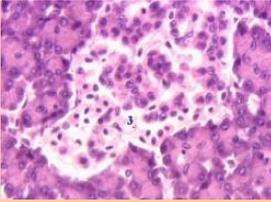
<p>а) Островки Лангерганса – округлой или овальной формы и более бледные, чем окружающие их ацинусы. б) Составляющие их клетки меньше ацинарных (по размеру), называются инсулоцитами и подразделяются на 5 типов (см. выше). в) Капилляры и в островках, и возле ацинусов – фенестрированного типа.</p>	
--	---

Рис. 25.4, в

Тема 26. Дыхательная система

1. Компоненты и развитие системы

Внелёгочные воздухоносные пути		I. носовая полость, II. глотка, III. гортань, IV. трахея, V. главные бронхи, VI. долевые и зональные бронхи;	
ЛЁГ-КИЕ	Внутрилёгочные воздухоносные пути	VII. зональные (крупные) и сегментарные (средние) бронхи (d = 2÷5 мм), VIII. мелкие бронхи (d = 1÷2 мм), IX. терминальные бронхиолы (d = 0,5 мм),	
	Респира-торные отделы (ацинусы)	X. респирационные бронхиолы (1-го, 2-го, 3-го порядков), XI. альвеолярные ходы, XII. альвеолярные мешочки, XIII. альвеолы	
			Рис. 26.1

Развитие	<p>а) Эпителиальная часть воздухоносных путей (начиная с гортани) и респирационных отделов лёгких развивается <i>из эпителия глоточного отдела</i> первичной кишки.</p> <p>б) Здесь появляется непарное выпячивание, которое начинает постепенно расти в каудально-вентральном направлении (т.е. вниз и вперёд) и формирует (вместе с подрастающей мезенхимой) –</p> <ul style="list-style-type: none"> - вначале гортань и трахею, - затем, дихотомически делясь, – главные бронхи и так далее – все веточки бронхиального дерева, респирационные отделы и сами альвеолы включительно.
----------	---

2. Воздухоносные пути: сравнительная характеристика

<p>а) В организации стенки воздухоносных путей (так же, как и стенки пищеварительной трубки) есть черты, общие для всех или для большей части отделов этих трактов.</p> <p>б) И в то же время имеются те или иные особенности, обусловленные положением и функцией разных отделов.</p>
--

а) Общие черты

<ol style="list-style-type: none"> 1) На всём своём протяжении воздухоносные пути выстланы слизистой оболочкой. 2) На значительном протяжении этих путей в слизистой оболочке эпителий – многоядный мерцательный (вплоть до <i>средних</i> бронхов), и, кроме собственной, имеется мышечная пластинка (от трахеи до конца путей), 3) Глубже обычно располагаются подслизистая основа (от трахеи до <i>средних</i> бронхов) и элементы скелета – костного или хрящевого (от носовой полости до <i>средних</i> бронхов).
--

б) Клеточный состав эпителия воздухоносных путей

На большем протяжении этих путей сходным является и клеточный состав эпителия. В нём присутствуют следующие клетки.

<p>1) Реснитчатые клетки</p>	<p>а) Реснитчатые (или мерцательные) клетки простираются от базальной мембраны до поверхности эпителия; их ядра составляют верхний ряд ядер эпителия; на апикальной поверхности – до 250 <i>ресничек</i></p> <p>б) В основе ресничек – <i>аксонема</i>, состоящая из дуплетов микротрубочек по схеме $9 \times 2 + 2$.</p> <p>в) Реснички совершают <i>биения</i> с частотой $10-20 \frac{1}{с}$ для перемещения слизистого секрета (выделяемого 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.</p>
<p>2) Бокаловидные клетки</p>	<p>а) Бокаловидные клетки тоже простираются на всю высоту эпителия; ядра же их лежат на уровне среднего ряда ядер или чуть выше.</p> <p>б) По виду – светлые, крупные, соответствующей названию формы.</p> <p>в) Их <i>слизь</i> богата гликозамингликанами (для производства которых в клетках хорошо развиты агранулярная ЭПС и аппарат Гольджи). Также в секрете содержатся <i>иммуноглобулины</i> (антитела), вырабатываемые плазмочитами в собственной пластинке слизистой оболочки.</p>
<p>3-4) Вставочные клетки</p>	<p>а) <i>Короткие вставочные</i>, или базальные, клетки – это стволовые (камбиальные) клетки. Поэтому их часто можно встретить в состоянии митотического деления. За счёт их активности обновление эпителия бронхов происходит за 50–100 суток. Тесно прилежат к базальной мембране и своей апикальной поверхностью далеки от просвета воздухоносного пути.</p> <p>б) <i>Длинные вставочные клетки</i> – это переходные формы от базальных к реснитчатым или бокаловидным клеткам. Ядра – на среднем уровне.</p>
<p>5–6) Минорные клетки</p>	<p>А эти два типа клеток встречаются в эпителии редко, но, тем не менее, они важны.</p> <p>а) <i>Эндокриноциты</i>. Секретируют в подлежащую ткань норадреналин, серотонин, а также гормоноподобные пептиды (бомбеин, кальцитонин) В частности, норадреналин вызывает расширение бронхов.</p> <p>б) <i>Клетки Лангерганса</i>. Это ещё один вид специализированных макрофагов. Выступают в качестве внутриэпителиальных АПК: переносят антигены через эпителий и передают их другим клеткам иммунной системы.</p>
<p>7-8) Клетки нижних дыхательных путей</p>	<p>Начиная с мелких бронхов или с терминальных бронхиол, в эпителии появляются ещё два типа клеток. И очень быстро из разряда минорных клеток переходят в группу основных эпителиоцитов (взамен предыдущих).</p> <p>а) <i>Клетки Клара</i> – крупные клетки с куполообразной верхушкой, без ресничек и микроворсинок. Считают, что они I. обезвреживают ксенобиотики, II. выделяют вещества, препятствующие слипанию стенок бронхиол, III. стимулируют лейкоциты, IV. могут играть роль стволовых клеток.</p> <p>б) <i>Щёточные</i> (каёмчатые) <i>клетки</i>. Имеют микроворсинки с рецепторами.</p>

в) Особенности строения стенки разных отделов воздухоносных путей

Из описания общих черт строения стенок воздухоносных путей уже следовало, что имеются и **различия**. Перечислим их на участке от гортани до терминальных бронхиол.

	Гортань	Трахея и внелёгочные бронхи	Внутрилёгочные бронхи
Мерцательный эпителий	Многорядный		В мелких бронхах – двухрядный , в терминальных бронхиолах – однорядный
Состав эпителия	Реснитчатые, бокаловидные, вставочные, эндокринные клетки и клетки Лангерганса		В конце путей появляются клетки Клара и щёточные кл.
Пластинки слизистой оболочки	Собственная пластинка есть везде: образована РВСТ, богатой эластическими волокнами, которые идут вдоль оси трахеи и бронхов, обеспечивая их растяжимость.		
	Мышечной пластинки нет	Увеличение выраженности мыш. пластинки – от отдельных пучков миоцитов до мощного сплошного слоя.	
Подслизистая основа	Подслизистой основы нет	Начиная с трахеи и кончая средними внутрилёгочными бронхами, имеется подслизистая основа, где содержатся слизисто-белковые (но в целом базофильные) железы .	
Оболочка, содержащая элементы скелета	Фиброзно-мышечно-хрящевая оболочка (основа – хрящи гортани)	Фиброзно-хрящевая оболочка Элементы скелета в трахее – незамкнутые хрящевые кольца, в главных бронхах – замкнутые	Формально фиброзно-хрящевая оболочка сохраняется вплоть до средних бронхов (в стенке которых имеются лишь мелкие островки хряща). У мелких бронхов её уже нет.
Адвентициальная оболочка есть везде, образована РВСТ, но в конечных отделах воздухоносных путей выражена не очень сильно.			

3. Воздухоносные пути: конкретная структура а) Гортань

а) Полость гортани похожа на песочные часы. В ней – 3 отдела:

- I. расширенное *преддверие*, сообщающееся с глоткой,
- II. суженный *средний отдел* и
- III. и расширенная *подголосовая полость*, переходящая в трахею.

б) В среднем отделе – две пары складок:

- *вестибулярные складки*, или *ложные голосовые связки*,
- и *голосовые складки*, или *истинные голосовые связки*.

Главное отличие – в том, что в толще истинных складок имеются голосовые мышцы из *поперечнополосатой* скелетной мыш.ткани.

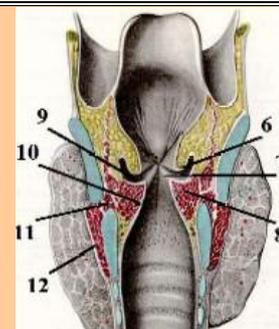


Рис. 26.2. Гортань

в) Другая важная деталь: тогда как почти везде в гортани эпителий – **многорядный мерцательный**, в двух областях гортани он – **многослойный плоский неороговевающий**.

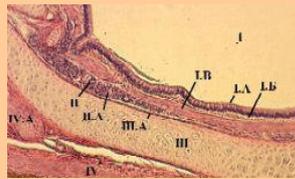
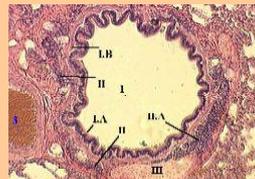
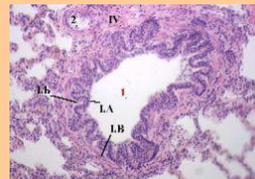
Таков он на истинных голосовых связках и на обеих поверхностях надгортанника.

г) Всего гортань имеет 3 оболочки: I. слизистую (с указанным эпителием и собственной пластинкой, но без мыш. пластинки), II. фиброзно-мышечно-хрящевую (хрящи и скелетные мышцы гортани) и III. адвентициальную.

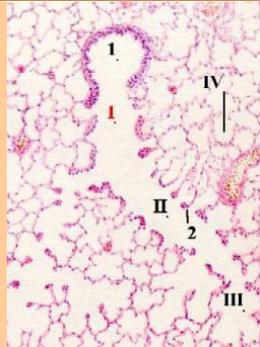
б) Трахея

<p>Перечень оболочек</p>	<p>а) В трахее, в отличие от гортани, уже 4 оболочки – за счёт присоединения подслизистой основы.</p> <p>б) Кроме того, из-за отсутствия в стенке трахеи скелетных мышц, имеется просто фиброзно-хрящевая (а не фиброзно-мышечно-хрящевая) оболочка.</p> <p>в) Итого, перечень таков: - слизистая оболочка (I), подслизистая основа (II), - фиброзно-хрящевая (III) и адвентициальная (IV) оболочки.</p>	 <p>Рис. 26.3. Трахея Окраска гематоксином и эозином</p>
<p>Две внутренние оболочки</p>	<p>а) Слизистая оболочка содержит многорядный мерцательный эпителий, собственную пластинку и отдельные пучки гладких миоцитов.</p> <p>б) В подслизистой основе – концевые отделы слизисто-белковых желёз. Их выводные протоки пронизывают слизистую оболочку.</p>	
<p>Фиброзно-хрящевая оболочка</p>	<p>а) Хрящи трахеи покрыты надхрящницей (III.A).</p> <p>б) Под ней – гиалиновый хрящ; - в его поверхностных слоях – молодые хондроциты, располагающиеся поодиночке; - глубже – изогенные группы зрелых хондроцитов по 2–6 клеток.</p> <p>в) Между клетками – межклеточное вещество, богатое протеогликановыми агрегатами (ПГА) и коллагеновыми фибриллами.</p>	
<p>В адвентициальной оболочке в РВСТ можно видеть сосуды и жировые клетки.</p>		

в) Внутрилёгочные бронхи

Рис. 26.4, а-в. Лёгкое. Окраска гематоксилином и эозином		
Крупный бронх	Средний бронх	Мелкий бронх
		
<p>Условные критерии определения калибра бронха: 1) хрящевые пластинки ...</p>		
<p>в крупных бронхах – крупные,</p>	<p>в средних бронхах – мелкие,</p>	<p>в мелких бронхах – отсутствуют;</p>
<p>2) подслизистая основа ...</p>		
<p>в крупных и средних бронхах присутствует и определяется по наличию желёз фиолетового цвета,</p>		<p>в мелких бронхах – отсутствует.</p>
<p>В итоге, крупные и средние бронхи формально содержат те же 4 оболочки, что и трахея;</p>		<p>а в мелких бронхах – лишь 2 оболочки: слизистая и адвентициальная.</p>
<p>Напомним, что в этих бронхах эпителий – многорядный,</p>		<p>а в мелких – двухрядный</p>

4. Респираторные отделы лёгких а) Ацинусы: воздухоносные участки

<p>Состав ацинусов</p>	<p>1) Респираторные отделы, или ацинусы, включают</p> <p>а) такие воздухоносные участки, в стенке которых содержатся альвеолы:</p> <ul style="list-style-type: none"> - респираторные бронхиолы (I), - альвеолярные ходы (II), - альвеолярные мешочки (III), <p>б) а также сами альвеолы (IV).</p> <p>2) Всего в обоих лёгких – около 150 тыс. ацинусов, а в них – 250–350 млн альвеол, т.е. примерно по 2 тыс. альвеол в каждом ацинусе.</p>	 <p>Рис. 26.4, г.</p>
<p>Респираторные бронхиолы</p>	<p>а) В респираторных бронхиолах между соседними альвеолами ещё остаются достаточно протяженные участки стенки.</p> <p>б) Состав стенки (примерно такой же – у терминальной бронхиолы):</p> <ul style="list-style-type: none"> - однорядный кубический, отчасти реснитчатый, эпителий (в его составе – клетки Клара, реснитчатые и щёточные клетки), - тонкая пластинка соединительной ткани, - отдельные гладкие миоциты. 	
<p>Альвеолярные ходы</p>	<p>а) В альвеолярных ходах альвеолы расположены практически вплотную друг к другу – так, что стенка хода выглядит как череда альвеол и коротких утолщений между ними – «пуговок» (2).</p> <p>б) На вершине «пуговки» - несколько эпителиоцитов (в основном, клеток Клара). Под ними – гладкие миоциты, создающие характерное утолщение.</p>	
<p>Альвеолярные мешочки</p>	<p>а) Мешочки, в соответствии со своим названием, имеют уже не трубчатую, а мешотчатую форму.</p> <p>б) И в них нет «пуговок». В очень узких стенках (промежутках между альвеолами) остаются только клетки Клара.</p>	

б) Альвеолы

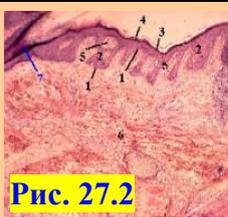
<p>Поверхность</p>	<p>Альвеолы выстланы однослойным плоским эпителием, который</p> <ul style="list-style-type: none"> - на 95 % представлен альвеолоцитами 1-го типа - и покрыт сурфактантом (или сурфактантно-альвеолярным комплексом).
<p>Сурфактант</p>	<p>а) Назначение сурфактанта – 1) снизить работу, производимую при увеличении поверхности альвеол при вдохе, и 2) препятствовать слипанию стенок альвеол при выдохе.</p> <p>б) Сурфактант включает две части, состоящие из липидов и белков:</p> <ul style="list-style-type: none"> - жидкую, или гипофазу, прилегающую непосредственно к эпителию, - и мембранную фазу – несколько слоёв мембраноподобных структур. <p>в) Причём, переход молекул из одной фазы в другую, видимо, облегчён. При вдохе происходит переход веществ из гипофазы в мембранную фазу (для увеличения её поверхности), а при выдохе – обратный переход.</p>
<p>Другие клетки стенки альвеолы:</p> <ul style="list-style-type: none"> а) альвеолоциты 2-го типа (выделяют в гипофазу компоненты сурфактанта); б) липофибробласты (поставляют альвеолоцитам-2 липиды для синтеза сурфактанта), в) альвеолярные макрофаги, плазмоциты, тучные клетки. 	
<p>Аэрогематический барьер: между просветом альвеолы и просветом капилляра (в толще межальвеолярной перегородки) находятся: I. сурфактант, II. альвеолоцит-1, базальная мембрана эпителия (III) и эндотелия (IV), V. эндотелиоцит (тонкий слой цитоплазмы).</p>	

Тема 27. Кожа и её производные

1. Общие сведения а) Компоненты, источники, функции

Параметры	<i>Площадь</i> кожи – 1,5–2,5 м ² , <i>толщина</i> – в среднем, 2 мм (от 0,5 до 5 мм), <i>масса</i> – 5–6 % от массы тела.
Компоненты	а) Основные компоненты кожи: I. <i>эпидермис</i> – многослойный плоский ороговевающий эпителий, II. <i>дерма</i> – соединительнотканная основа. б) Под дермой располагается подкожная жировая клетчатка – <i>гиподерма</i> . в) Кроме того, имеются III. <i>железы</i> кожи – потовые и сальные IV. <i>производные</i> кожи – ногти и волосы.
Происхождение	а) Большая часть перечисленных структур развивается из <i>кожной эктодермы</i> : это эпидермис, железы, волосы. б) Источник дермы – часть сомитов, обозначаемая как <i>дерматом</i> .
Функции	Функции кожи: а) барьерно-защитная, т.е. <i>отграничение от внешней среды</i> , I. и прежде всего – <i>от гидрофильных объектов</i> этой среды (благодаря гидрофобности рогового слоя и секрета сальных желёз), а также II. <i>от физических факторов</i> – лучевых (например, УФ-излучение поглощается меланином), механических; III. <i>от микроорганизмов</i> ; б) участие в <i>терморегуляции</i> организма (с помощью потовых и сальных желёз, терморцепторов, густой сети кровеносных сосудов), в) <i>рецепция</i> других раздражений, г) <i>выделительная</i> функция, д) <i>депонирование</i> крови (до 1 л), е) участие в метаболизме (синтезе или разрушении) <i>витамина Д</i> , ряда гормонов и пр.

б) Типы кожи

	«Толстая» кожа (на ладонях и подошвах)	«Тонкая» кожа (в остальных местах)
Эпидермис	 <p>5 слоёв: - базальный (1), - шиповатый (2), - зернистый (3), - блестящий (4), - роговой (5)</p>	 <p>4 слоя: - базальный (1), - шиповатый (2), - зернистый (3), - роговой (4)</p>
	Роговой слой – очень толстый (15–20 слоёв роговых чешуек).	Здесь нет блестящего слоя. И роговой слой – очень тонкий
Дерма	В обоих типах кожи в дерме – 2 слоя: - <i>сосочковый</i> (обращён к эпидермису) – образован РВСТ; - <i>сетчатый</i> – образован <i>плотной неоформленной</i> соед. тканью.	
Волосы	Волос в «толстой» коже нет	Обязательно есть волосы.
Железы	Только потовые мерокриновые железы	Потовые железы 2-х типов и сальные

2. Эпидермис а) Клеточный состав

<p>Основной тип клеток эпидермиса – кератиноциты. Но, кроме них, в базальном слое эпидермиса встречается и ряд других клеток.</p>	
<p>Кератиноциты</p>	<p>а) Именно кератиноциты образуют каждый слой эпидермиса, плотно скрепляясь друг с другом</p> <ul style="list-style-type: none"> - десмосомами (в трёх нижних слоях) - или липидами (в остальных слоях). <p>б) В каждом слое они имеют соответствующее название: 1) базальные, 2) шиповатые, 3) зернистые кератиноциты, 4) кератиноциты блестящего слоя, 5) роговые чешуйки – корнеоциты.</p> <p>в) Общее название «кератиноциты» связано с тем, что основное событие дифференцировки данных клеток – это накопление в клетке кератиновых тонофиламентов (тонофибрилл) с вытеснением почти всего остального. Что и придаёт зрелой роговой чешуйке гидрофобность.</p> <p>г) Напомним: кератиновые тонофиламенты – это промежуточные филаменты, т. е. элементы цитоскелета, промежуточные по диаметру между микрофиламентами (5 нм) и микротрубочками (25 нм).</p>
<p>Меланоциты</p>	<p>а) Меланоциты имеют невральное происхождение. Видимо, с этим связано их многоотростчатость.</p> <p>б) Они составляют 10–25 % клеток базального слоя эпидермиса, но контактов с соседними клетками не образуют.</p> <p>в) Главная их особенность – наличие в теле и в отростках специфических мембранных органелл – меланосом, содержащих пигмент меланин.</p> <p>г) У темнокожих людей при том же числе меланосом каждая из них, как правило, крупнее и содержит больше меланина, чем у светлокожих.</p> <p>д) Функция меланина – защита подлежащих тканей от УФ-лучей.</p>
<p>Клетки Меркеля</p>	<p>а) Осязательные клетки (иногда объединяющиеся в диски) Меркеля – одни из тех рецепторных структур, которые отвечают за тактильную чувствительность.</p> <p>б) Как и меланоциты, сосредоточены лишь в базальном слое эпидермиса и тоже, видимо, имеют невральное происхождение.</p> <p>в) Но, в отличие от меланоцитов, образуют десмосомные контакты с соседними кератиноцитами.</p>
<p>Клетки Лангерганса</p>	<p>а) Клетки Лангерганса – это внутриэпителиальные макрофаги, которые встречаются также в эпителии воздухоносных путей (см. Тему 26).</p> <p>б) Они происходят из моноцитов, имеют многолопастное ядро и отростки, доходящие до зернистого слоя эпидермиса.</p> <p>в) В связи с этим, им приписывают две функции:</p> <ul style="list-style-type: none"> I. участие в иммунных реакциях в качестве АПК, II. а также формообразование – в том смысле, что своими вертикально ориентированными отростками они способствуют правильной по-слойной организации кератиноцитов.

б) Процесс кератинизации

Определение	Кератинизация – это процесс <i>терминальной дифференцировки кератиноцитов</i> , т.е. превращения базальных кератиноцитов в роговые чешуйки (корнеоциты). Его средняя продолжительность – 40 суток .
Основные события	<p>Происходящие при этом события отражают следующие 5 пунктов.</p> <ol style="list-style-type: none"> 1) Накопление в клетке <i>кератиновых тонофиламентов</i> – так, что в конечном счёте они занимают весь её объём. 2) Постепенное <i>исчезновение</i> всех <i>органелл</i>, включая ядро. 3) Временное появление специфических органелл – <i>кератиносом</i>, в которых синтезируются <i>липиды</i>, скрепляющие клетки верхних слоёв. 4) Синтез и накопление под плазмолеммой белка <i>кератолинина</i>, образующего толстую оболочку роговых чешуек. 5) Изменение формы клетки – округлые клетки превращаются в плоские <i>чешуйки вида 14-гранных призм</i>.

в) Изменение морфологии клеток при кератинизации

Базальные кератиноциты	<ol style="list-style-type: none"> а) Клетки овальной формы с округлым ядром. б) Редкие пучки кератиновых тонофибрилл (КТ) вплетаются в десмосомы и полудесмосомы.
Шиповатые кератиноциты	<ol style="list-style-type: none"> а) Видимо, бóльшая часть шиповатых клеток уже не делится. б) У клеток имеются многочисленные короткие отростки («<i>шипики</i>»), между которыми образуются десмосомы. в) КТ ориентируются вокруг ядра. г) <i>Кератиносомы</i> начинают синтез межклеточных липидов.
Зернистые кератиноциты	<ol style="list-style-type: none"> а) Клетки и ядра – уплощены, начинается распад органелл. б) Видимо, для того, чтобы облегчить удаление всего лишнего, синтезируется белок <i>филагрин</i>. Он образует центры (ядра), на поверхности которых временно агрегируют КТ. – Это даёт т.н. <i>кератогиалиновые гранулы</i>, определяющие зернистость цитоплазмы. Тем самым бóльшая часть клеточного пространства освобождается от КТ для осуществления процессов лизиса и элиминации. в) Вместе с тем синтезируются белок <i>кератолинин</i> и (в кератиносмах) межклеточные <i>липиды</i>.
Кератиноциты блестящего слоя	<ol style="list-style-type: none"> а) В этих клетках уже <i>нет ядра</i> и почти всех органелл. б) Под плазмолеммой – <i>оболочка</i> из белка кератолинина. в) Филагрин теряет свои агрегирующие свойства, и КТ занимают весь объём клетки. г) Клетки скреплены <i>церамидами</i> и <i>холестеринсульфатом</i>.
Роговые чешуйки (корнеоциты)	<ol style="list-style-type: none"> а) В кератолиnine и в КТ образуются поперечные связи, что ведёт к их <i>уплотнению</i>, а вместе с ними – и самих клеток. б) Под плазмолеммой – только плотная оболочка и кератин.

3. Дерма Дополним уже известные нам сведения о двух слоях дермы следующей информацией.

а) Сосочковый слой

<p>Меланоциты</p>	<p>1) В области анального отверстия и в околососковых кружках в дерме (точнее, в её сосочковом слое) тоже (как и в эпидермисе) присутствуют меланоциты. 2) Но эти клетки сами меланин не синтезируют, а получают его в составе меланосом от меланоцитов эпидермиса.</p>
<p>Гладкие миоциты</p>	<p>1) В дерме есть и пучки гладких миоцитов. а) Одни из них – мышцы, поднимающие волос. б) Другие пучки миоцитов не связаны с волосами. 2) Сокращение тех и других на холоду приводит - к появлению «гусиной кожи» и - сжатию близлежащих мельчайших сосудов, что уменьшает теплопотери.</p>
<p>Рисунок кожи</p>	<p>1) Сосочкам верхнего слоя дермы соответствуют на поверхности <i>гребешки эпидермиса</i>, образующие сложный индивидуальный узор. 2) Особенно выражен этот узор в «толстой» коже. На этом феномене основана <i>дактилоскопия</i>.</p>
<p>Рецепторные структуры</p>	<p>1) В сосочковом слое имеются <i>осязательные тельца Мейснера</i> – инкапсулированные нервные окончания. Они так же, как и клетки Меркеля в базальном слое эпидермиса, отвечают за <i>тактильную</i> чувствительность. 2) Кроме того, в этом же слое дермы имеются неинкапсулированные нервные окончания, воспринимающие <i>температуру и боль</i>. Эти окончания не являются свободными, т.к. сопровождаются леммоцитами.</p>

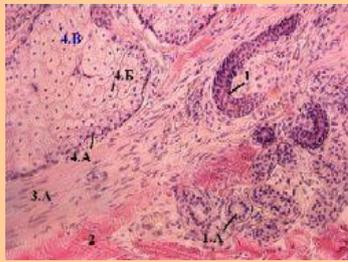
б) Сетчатый слой дермы и крупный рисунок кожи

<p>1) Структура сетчатого слоя зависит от функциональной нагрузки на данный участок кожи и поэтому в разных местах различна. 2) Выделяют три основных типа этой структуры, и с данными типами связан относительно крупный рисунок кожи – в том числе морщины, линии на ладонях и т.д.</p>
<p>I. Пластообразный тип. а) В этом случае волокна расположены - пластинами параллельно друг другу и поверхности кожи, - причём, в таком направлении, в котором они подвергаются минимальному растяжению при сокращении и расслаблении мышц, т.е. <i>перпендикулярно оси сокращения мышцы</i>. б) Эти направления (минимального растяжения волокон) на разных участках кожи обозначаются как <i>линии Лангера</i>. Данные линии - могут проявляться морщинами, постоянными линиями, - а могут (при высокой эластичности кожи) до какого-то времени не проявляться.</p>
<p>II. Ромбовидный и III. сложнопетлистый типы. а) Здесь пучки волокон образуют ромбы, треугольники, квадраты (II) или замкнутые петли, обращённые к поверхности кожи (III). б) Это придаёт коже способность к растяжению в разных направлениях и проявляется на коже рисунком, сходным с рисунком самих волокон, - напр., ромбами и т.п.</p>

в) Механорецепторы в сетчатом слое дермы

Тельца Фатера-Пачини	Тельца Руффини	Колбы Краузе
Наиболее распространены.	Преобладают в коже подошвы.	Содержатся в коже наружных половых органов.
Содержат очень толстую капсулу из фиброзных пластинок, разделённых тонкими слоями жидкости.	В этих тельцах окончания дендритов связаны с коллагеновыми волокнами.	Окончания дендритов очень сильно ветвятся, отчего окружающая их капсула имеет вид колбы.
Воспринимают не только статическое давление, но и его быстрое изменение – вибрацию .	Тельца реагируют на растяжение этих волокон (при растяжении кожи).	Воспринимается не столько растяжение кожи, как не очень быстрое его изменение.

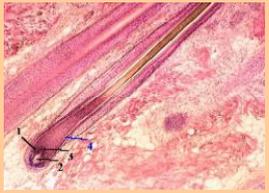
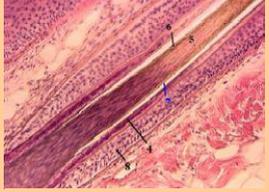
4. Железы кожи а) Потовые железы

Общие свойства потовых желёз	<p>1) Всего в коже – 3–4 млн потовых желёз. За сутки они образуют 600–700 мл пота.</p> <p>2) По морфологии все потовые железы – простые неразветвлённые трубчатые.</p> <p>3,а) Концевой отдел (1) – длинная трубочка, - образованная светлыми клетками, - свёрнутая в клубочек и - расположенная в нижних слоях дермы.</p>		 <p>Рис. 27.3. Железы кожи</p>
	<p>3,б) На секреторных клетках находятся миоэпителиальные клетки звёздчатой формы, которые своими отростками охватывают концевой отдел. Их сокращения способствуют выделению секрета.</p> <p>4,а) Выводной проток (2) – более узкое продолжение той же трубочки (концевого отдела), и клетки здесь уже темней предыдущих.</p> <p>4,б) Из-за извилистого хода протоков в срез обычно попадают лишь их отдельные фрагменты, которые напоминают изогнутых червячков.</p>		
Два типа потовых желёз	Мерокриновые железы	Апокриновые железы	
	Находятся в большей части кожи (кроме участков, указанных для апокриновых желёз).	Содержатся в коже лба, подмышечных впадин и аногенитальной области.	
	Концевые отделы – небольшие (30–35 мкм), а выводные протоки открываются на поверхности кожи потовыми порами .	Концевые отделы – крупные (150–200 мкм); выводные же протоки открываются в волосяные воронки вместе с сальными железами.	
	При выделении секрета клетки сохраняют свою целостность.	При выделении секрета разрушаются апикальные отделы клеток.	
	Поэтому содержание органических веществ в поте низкое (около 2%).	«Органики» в поте – до 5 %, и её разложение даёт резкий запах.	

б) Сальные железы (см. рис. 7.8 и 27.3)

Простые разветвлённые альвеолярные железы. Секреция – **голокридная**: кожное сало (20 г в сутки) – это смесь разрушенных себоцитов. Выделяется в волосяную воронку.

5. Волосы

<p>Виды волос</p>	<p>Различают 3 вида волос:</p> <p>I. <i>длинные</i> (волосы волосистой части головы, бороды, усов, подмышечных впадин и лобка),</p> <p>II. <i>щетиновые</i> (волосы бровей и ресниц),</p> <p>III. <i>пушковые</i> (остальные волосы).</p>	
<p>Волосяной комплекс</p>	<p>Волос любого типа образует комплекс с рядом структур дермы. Сюда относятся:</p> <p>I. собственно <i>волос</i>,</p> <p>II. <i>волосяной фолликул</i> (два эпителиальных влагалища вокруг внутрикожной части волоса),</p> <p>III. <i>дермальное</i> (соединительнотканное) <i>влагалище</i>;</p> <p>IV. дополнительные структуры –</p> <p>- <i>сальные железы</i> (по 1–3 железы на волос) и</p> <p>- <i>мышца</i>, поднимающая волос.</p>	 <p>Рис. 27.4,а-б. Волос</p>
<p>Части волоса</p>	<p>а) По длине в волосе различают 3 части: луковицу, корень и (вне кожи) стержень.</p> <p>б) А по толщине на уровне корня и стержня выделяют</p> <ul style="list-style-type: none"> - мозговое вещество (в пушковых волосах его нет), - корковое вещество и кутикулу. 	
<p>Волосяная луковица</p>	<p>Волосяная луковица (1)</p> <ul style="list-style-type: none"> - получает питание от вдающегося в неё соединительнотканного сосочка (4), - а по клеточному составу идентична базальному и шиповатому слоям эпидермиса, т.е. является матрицей (2) волоса, которая даёт начало также и внутреннему эпителиальному влагалищу. 	
<p>Ороговение мозгового слоя</p>	<p>а) Клетки матрицы вначале размножаются, а затем вступают в процесс ороговения.</p> <p>б) В мозговом слое волоса ороговение происходит так же, как в эпидермисе, и полностью заканчивается к переходу корня в стержень.</p> <p>в) Роговые чешуйки лежат друг на друге в виде монетного столбика.</p>	
<p>Ороговение коркового слоя и кутикулы</p>	<p>а) В корковом веществе и в кутикуле ороговение происходит</p> <ul style="list-style-type: none"> - по укороченной схеме – без образования кератогиалиновых гранул - и гораздо быстрей: заканчивается на уровне нижней трети корня. <p>б) Чешуйки в корковом веществе – вытянутые и лежат, веером расходясь от мозгового вещества. В чешуйках и коркового, и мозгового в-ва содержатся гранулы меланина (попавшие из меланоцитов) и пузырьки воздуха.</p> <p>в) Чешуйки кутикулы гораздо короче и расположены черепицеобразно (под углом к оси волоса). Это способствует удержанию волоса во внутреннем эпителиальном влагалище (4 на рис. 27.4,б)</p>	
<p>Наружное эпит. влагалище</p>	<p>а) В то время, как внутреннее эпит. влагалище – производное матрицы волоса, наружное – производное эпидермиса.</p> <p>б) В составе наружного влагалища содержатся полипотентные стволовые клетки, способные превращаться в клетки всех эпителиальных структур волосяного комплекса.</p>	
<p>Жизненный цикл волоса</p>	<p>В жизненном цикле волоса различают 3 фазы:</p> <p>I. роста (анагена) – до 2–6 лет; II. инволюции сосочка и луковицы (катагена) – 2–4 недели; III. покоя (телогена) – 2–4 месяца (до выпадения).</p>	

Тема 28. Мочевая система

Компоненты мочевой системы:

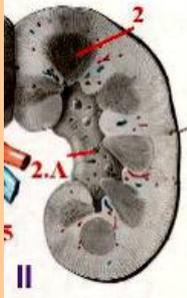
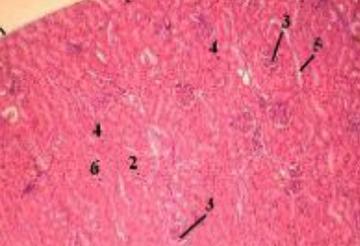
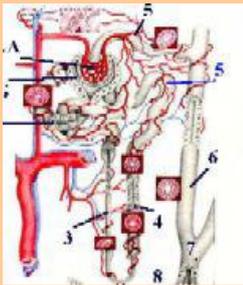
I. **мочеобразующие** структуры –

- содержимое коркового и мозгового вещества почек;

II. **мочевыводящие** структуры и органы:

- внутрипочечные – чашечки (малые и большие) и верхние части лоханок;
- внепочечные – нижние части лоханок, мочеточники, мочевой пузырь, уретра.

1. Мочеобразующие структуры: основные понятия

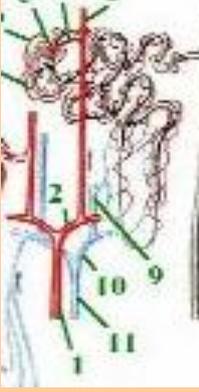
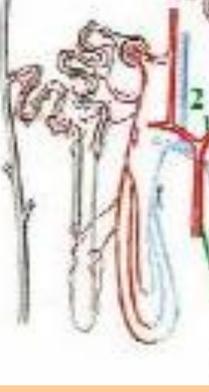
<p style="text-align: center;">Макро- структуры</p>	<p>Корковое и мозговое вещество почки местами взаимно проникают друг в друга:</p> <ul style="list-style-type: none"> - корковое вещество – почечными колонками между пирамидами мозгового вещества; - мозговое вещество – мозговыми лучами, пронизывающими кору почек. 	 <p style="text-align: center;">Рис. 28.1. Почка на разрезе</p>
<p style="text-align: center;">Две системы</p>	<p>а) Это обусловлено тем, что и там, и там находятся компоненты двух тесно взаимодействующих систем, которые невозможно разделить. Это</p> <ul style="list-style-type: none"> - специфическая сосудистая система и - специфическая система эпителиальных канальцев. <p>б) Взаимодействие систем происходит на уровне двух капиллярных сетей, которые последовательно образуются сосудистой системой почки (т.е. в почках – ещё один вариант «чудесных сетей»).</p>	
<p style="text-align: center;">Первая капиллярная сеть и почечные тельца</p>	<p>а) Первой капиллярной сетью являются многочисленные клубочки, содержащие по 25–50 капилляров.</p> <p>б) Каждый клубочек окружён эпителиальной капсулой Шумлянско-Боумена, имеющей вид двустенной чаши.</p> <p>в) Такие структуры называются почечными тельцами (3 на рис. 28.2).</p> <p>г) Они содержатся только в корковом веществе и выглядят тёмными шариками.</p> <p>д) Таким образом, наличие этих телец – 100%-ый критерий того, что перед нами – корковое вещество.</p>	 <p style="text-align: center;">Рис. 28.2 Почка Препарат. Окраска гематоксилином и эозином</p>
<p style="text-align: center;">Фильтрация</p>	<p>а) В почечных тельцах происходит фильтрация плазмы крови: примерно 10% её (по объёму) успевает перейти из просвета капилляров в полость капсулы (щель между двумя листками).</p> <p>б) Образовавшаяся первичная моча</p> <ul style="list-style-type: none"> - очень велика по объёму и - содержит много полезных веществ, не подлежащих удалению из организма. <p>в) Поэтому нужны ещё и другие компоненты сосудистой и эпителиальной систем – для приведения мочи к приемлемому составу.</p>	 <p style="text-align: center;">Рис. 28.3. Корковый нефрон почки</p>

Основные понятия (продолжение)

Нефрон	<p>а) В эпителиальной системе такими компонентами почечные канальцы.</p> <p>б) Так, от каждой капсулы Шумлянско-Боумена отходит длинный неразветвлённый каналец, который на своём протяжении подразделяется на 5 отделов.</p> <p>в) Капсула и весь этот каналец (из 5-ти отделов) – до места его впадения в собирательную трубочку – называется <i>нефроном</i>.</p> <p>г) Заметим: капиллярный клубочек и собирательные трубочки в понятие нефрона не включены.</p>	
Отделы канальца нефрона	I. <i>Проксимальный извитой</i> каналец	– делает несколько петель возле своего почечного тельца, оставаясь всё время в корковом веществе.
	II. <i>Проксимальный прямой</i> каналец	– очень короткий, и его обычно в рассмотрение не берут.
	III. <i>Тонкий каналец</i>	– спускается вниз (к мозговому веществу или даже заходя в него), образуя нисходящую ветвь т.н. <i>петли Генле</i> , а затем – и начало восходящей ветви.
	IV. <i>Дистальный прямой</i> каналец	– представляет оставшуюся часть восходящей ветви петли Генле и тем самым поднимается к корковому веществу.
	V. <i>Дистальный извитой</i> каналец	– подобно проксимальному извитому канальцу, образует в коре несколько петель. Причём, одной петлёй он касается почечного тельца, принимая участие в образовании ЮГА – <i>юктагломерулярного аппарата</i> .
<i>Вторая</i> капиллярная сеть, канальцы нефронов и реабсорбция	<p>1,а) Итак, первичная моча из полости капсулы Шумлянско-Боумена попадает в просвет проксимального извитого канальца и далее движется по направлению к собирательной трубочке.</p> <p>2) Для приведения состава мочи к необходимому виду, кровеносная система распадается на <i>вторую капиллярную сеть, оплетающую канальцы</i> нефронов.</p> <p>б) Здесь происходит <i>реабсорбция</i> большей части воды и других веществ, т.е. перемещение их из просвета канальцев обратно в кровеносное русло.</p>	
Собирательные трубочки	<p>1) Из последних отделов нефронов – дистальных извитых канальцев – оставшаяся моча попадает в собирательные трубочки, где <i>завершается реабсорбция воды</i> и моча приводится к окончательному составу.</p> <p>2) Трубочки ориентированы почти перпендикулярно поверхности почки и у вершин пирамид впадают в <i>сосочковые каналы</i>, которые далее открываются в <i>почечные чашечки</i>.</p>	
Секреция	Наконец, в канальцах нефронов происходит ещё один процесс – секреция некоторых веществ (ионов, аммиака) из крови в мочу.	

Итак, все основные понятия, касающиеся структуры и функции почек, введены. Теперь следует рассмотреть их более конкретно.

2. Три типа нефронов и две системы кровотока через почки

<p>Количественные Характеристики</p>	<p>1. Примерная длина: проксимальный извитой каналец – 2 см; весь каналец нефрона – 5–5,5 см, собирательная трубочка – 4,5 см.</p> <p>2. Общее количество нефронов (в обеих почках) – около 2 млн.</p> <p>3. Длина канальцев всех нефронов (как следует из предыдущего) – 100 км. Такова общая протяжённость системы, в которой происходит реабсорбция в почках.</p>	
<p>Принцип Классификации</p>	<p>а) Нефроны несколько отличаются друг от друга <i>по положению их почечных телец и петли Генле в слоях почечной паренхимы</i>.</p> <p>б) По этому признаку выделяют три типа нефронов.</p>	
<p>Короткие корковые</p>	<p>~ 1 % от всех</p>	<p>Петля Генле – очень короткая и (вместе с тельцем) вся лежит в корковом веществе.</p>
<p>Промежуточные корковые</p>	<p>~ 80 %</p>	<p>Петля Генле – среднего размера и примерно на треть или наполовину погружена в мозговое в-во.</p>
<p>Юкстамедуллярные (около мозговые)</p>	<p>~ 20 %</p>	<p>Почечные тельца лежат в коре на границе с мозговым веществом; петля Генле – длинная и почти целиком находится в мозговом веществе.</p>
<p>От трёх типов – к двум системам</p>	<p>а) От типа нефрона зависит организация кровеносных сосудов, оплетающих его части, а вместе с этим – и сама функциональная роль нефрона.</p> <p>б) В итоге, различают две системы кровотока в почках: - <i>кортикальную</i> (которая относится к обоим типам корковых нефронов) - и <i>юкстамедуллярную</i>.</p>	
<p>Кортикальная система кровотока в почках (рис. 28.4)</p>		<p>Юкстамедуллярная система кровотока (рис. 28.5)</p>
	<p>Первые этапы кровотока совпадают: почечная артерия → междольковые а. (1) (перпендикулярно к поверхности) → дуговые а. (2) (между корой и мозговым в-вом) → междольковые а. (3) (опять – к поверхности) → приносящая артериола (vas afferens) (4) → капиллярный клубочек (5) → выносящая артериола (vas efferens) (6)</p>	
<p>Но в кортикальной системе vas eff. заметно уже,</p>		<p>А в юкстамедуллярной системе диаметры v. aff.</p>
<p>чем vas aff. Поэтому давление в капиллярах клубочка – высокое и фильтрация – эффективная.</p>		<p>и vas eff. одинаковы. Поэтому фильтрация не очень эффективна. Считают, что эти нефроны – шунты для сброса крови.</p>

Дальнейший ход кровотока: *vas eff.* → капилляры канальцев (7) → звёздчатые венулы (8) → междольковые вены (9) → дуговые в. (10) → междольковые в. (11) → почечная вена.

В данной системе *vas eff.* продолжается в прямую артериолу, идущую за петлёй Г. в мозг. в-во. От неё-то и отходят капилляры канальцев. Они собираются в прямую венулу, кот. впадает сразу в дуговую вену.

3. Функционирование почек а) Почечное тельце и фильтрация

Итак, первый из основных внутрпочечных процессов – фильтрация – происходит в почечных тельцах. Уточним состав этих телец.

Стенка тельца и его полюса

а) Стенкой почечного тельца является **наружный листок** (10) капсулы Шумлянского-Боумена (Ш.-Б.), образованный однослойным плоским эпителием на базальной мембране.

б) Стенки нет в области т.н. **сосудистого полюса**. Это место, где
- к тельцу прилегает одна из петель (13) дистального извитого канальца,
- а по сторонам от петли расположены устье *vas aff.* (1) и начало *vas eff.* (6).

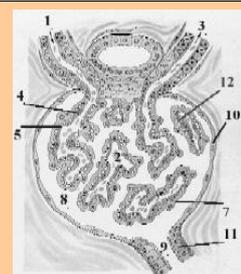


Рис. 28.6. Почечное тельце

в) На противоположном полюсе тельца от капсулы отходит проксимальный извитой каналец (9).

Эндотелиоциты и подоциты

а) Внутри тельца находятся кровеносные капилляры (2), чья стенка образована лишь эндотелиоцитами (3), которые
- имеют фенестры и **поры** (4)
- и расположены на базальной мембране (БМ) (5).

б) Каждый капилляр почти со всех сторон окружён **внутренним листком** (7) капсулы Ш.-Б.

в) Этот листок состоит из одного слоя крупных отростчатых эпителиальных клеток – **подоцитов**, причём,
- от их длинных отростков (*цитотрабекул*) отходят короткие отростки (ножки) – *цитоподии*,
- и именно этими ножками подоциты прилегают к общей БМ, отделяющей их от эндотелиоцитов.

Фильтрационный барьер

а) Таким образом, ни эндотелиоциты с их порами, ни подоциты (между ножками которых - множество промежутков) не образуют непрерывного барьера.

б) Следовательно, основной компонент фильтрационного барьера – это **трёхслойная БМ**, общая (как уже сказано) для эндотелия и внутреннего листка капсулы.

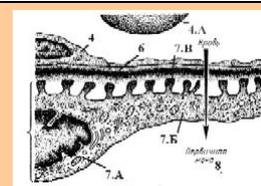


Рис. 28.7. Фильтрационный барьер

в) Правда, пропускная способность БМ, видимо, связана с наличием в ней каналов (отверстий) диаметром в несколько нанометров.

Результат филт- рации	<p>а) За сутки через почки проходит, в среднем, 1800 л крови.</p> <p>б) Профильтровывается 10%, т.е. примерный объём фильтрата (первичной мочи) – 180 л.</p> <p>в) Помимо воды, в него попадают:</p> <ul style="list-style-type: none"> - неорганические ионы (Na^+, K^+, Cl^- и т.д.), - низкомолекулярные органические компоненты плазмы – глюкоза (180 г в сутки), аминокислоты, продукты метаболизма (мочевина и пр.), - не очень крупные белки плазмы.
-----------------------------	---

б) Почечные каналцы: реабсорбция и секреция

<p>Поскольку объём первичной мочи – около 1,5 л, то в каналцах почек должна происходить реабсорбция (обратное перемещение из просвета каналцев в кровеносное русло)</p> <ul style="list-style-type: none"> - более 99% профильтрованной воды, а также - всей глюкозы, всех белков, подавляющей части солей и т.д. – <p style="text-align: center;">* за исключением конечных метаболитов и чужеродных веществ (например, лекарственных средств).</p>			
Канальцы	Происходящие процессы	Механизм	Регуляция
Прокси- мальные извитые	<p>I. Активная (т.е. за счёт специально расходуемой энергии) <i>реабсорбция</i> большей части вышеперечисленного, а именно:</p> <ul style="list-style-type: none"> - практически всей глюкозы, всех белков и аминокислот, - значительной части ионов (85% ионов Na^+). <p>II. Пассивная реабсорбция тоже порядка 85% воды.</p>	<p>а) Активный транспорт низкомолекулярных веществ – за счёт симпорта с ионами Na^+.</p> <p>б) А сами эти ионы откачиваются из клеток в кровь спец. насосами.</p> <p>в) Белки – путём пиноцитоза.</p>	<p>Реабсорбция – облигатная, т.е. гормонами не регулируемая</p>
Тонкие	<p>Пассивная реабсорбция воды – через водные каналы, образованные (как и в проксимальных каналцах) белком аквапорином 1. Движущая сила – осмотический эффект.</p>		<p>Гормонами прямо не регулируется.</p>
Дисталь- ные (прямые и извитые)	<p>Активная (с затратой АТФ) реабсорбция оставшихся электролитов – ионов Na^+, Cl^- и др.</p> <p>В отношении первых из них имеет место сочетание</p> <ul style="list-style-type: none"> - реабсорбции из мочи 3-х ионов Na^+ и - секреции в мочу 2-х ионов K^+ и 1-го иона H^+ 		<p>Реабсорбция Na^+ и Cl^- стимулируется альдостероном.</p>
Собира- тельные трубочки	<p>а) Пассивная реабсорбция воды – через водные каналы, образованные белками аквапоринами 2 и 3.</p> <p>б) Секреция аммиака.</p>	<p>АДГ (антидиуретический гормон) стимулирует работу аквапорина 2 и тем самым – реабсорбцию воды.</p>	

4. Морфология коркового и мозгового вещества а) Корковое вещество

Из предыдущего следует, что в корковом в-ве почек содержатся: I. почечные тельца, II. проксимальные и III. дистальные извитые канальцы.

I. В **тельцах** можно разглядеть наружный листок и щелеобразную полость капсулы Шумлянско-Боумена.

Внутри же находится конгломерат из 3-х видов клеток – *эндотелиоцитов* капилляров, *подоцитов* внутреннего листка капсулы, а также впервые упоминаемых **мезангиальных клеток**.

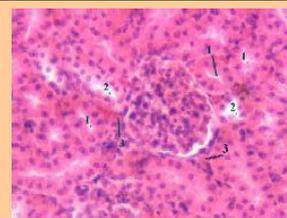


Рис. 28.8.
Корковое в-во почки

Последние содержатся между капиллярами (там, где они не покрыты внутренним листком капсулы). Им приписывают сократительную, биосинтетическую и макрофагическую ф-и.

II. Стенка **проксимальных канальцев** – **однослойный кубический каёмчатый эпителий** (клетки высокие, просвет – узкий и неровный).

III. В **дист.** кан. – **однослойный низкий призматический эпителий**; просвет – широкий.

б) Канальцы мозгового вещества

Содержимое мозгового вещества почек:

I. тонкие канальцы, II. дистальные прямые канальцы и III. собирательные трубочки.

I. Стенка **тонких канальцев** (1) образована **однослойным плоским эпителием**, т.е. очень тонкая. И этим, и диаметром данные канальцы напоминают кровеносные капилляры.

II. **Дистальные прямые канальцы** – такие же по морфологии, как дистальные извитые (см. выше).

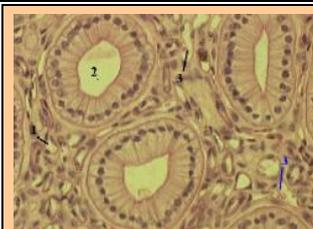


Рис. 28.9.
Мозговое в-во почки

III. **Собирательные трубочки** (3) – самые крупные среди канальцев почки. Их стенка в толще мозгового вещества образована **однослойным цилиндрическим эпителием**.

5. Участие почек в эндокринной регуляции

а) Перечень гормональных влияний

Гормональные влияния на почки		Гормональные влияния почек	
Альдостерон (кора надпочечников)	Усиливает реабсорбцию Na^+ и Cl^- в обмен на секрецию K^+ и H^+	Ренин (юкстагломерулярный аппарат)	Запускает в крови активацию ангиотензиногена
АДГ (гипоталамус)	Усиливает реабсорбцию воды в собирательных трубочках	Брадикинин (клетки дистальных канальцев)	Антагонист ангиотензина II: расширяет сосуды и снижает продукцию альдостерона
НУФ (натрийуретический фактор) (предсердия)	Уменьшает реабсорбцию Na^+ и воды (при высоком давлении и большом объёме крови)	Простагландины E_2 (интерстициальные клетки)	Расширяют сосуды и снижают давление
Паратгормон (паращитовидные железы)	Усиливает реабсорбцию ионов Ca^{2+} в почках	Эритропоэтин (интерстициальные клетки)	Стимулирует эритропоэз в красном костном мозгу

7. Мочеточники и мочевой пузырь

Все мочевыводящие пути, кроме уретры, построены по единому плану, как это видно, в частности, на препаратах мочеточника и мочевого пузыря.

В стенке – четыре оболочки.

I. **Слизистая** оболочка.

а) Эпителий - **переходный**, разновидность многослойного. Поверхностные клетки имеют куполообразную форму и **округлые ядра**.

б) Собственная пластинка слизистой оболочки, как обычно, образована РВСТ. в) Мышечной пластинки нет.

II. **Подслизистая** основа не имеет чёткой границы со слизистой оболочкой. III. В **мышечной** оболочке мочеточников сверху – два слоя, снизу и в мочевом пузыре – три слоя. IV. Наружная оболочка – **адвентициальная**.

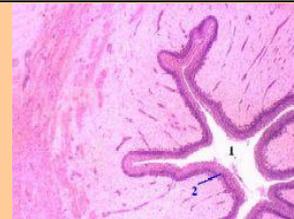


Рис.28.12. Мочеточник

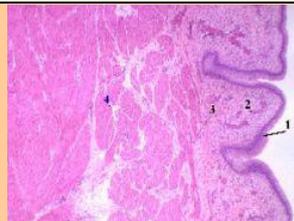


Рис.28.13. Мочевой пузырь

Тема 29. Мужская половая система

Мужскую половую систему образуют следующие органы:

- яички, придатки яичек и семявыносящие протоки;
- добавочные железы – семенные пузырьки, простата и куперовы железы;
- мужской половой член.

1. Яички

а) Дольки яичка

Подразделение на дольки

- Яичко окружено большим числом оболочек.
- Самая внутренняя из них – **белочная** (1) – толстая оболочка из плотной волокнистой соединительной ткани.
- От неё в ткань яичка отходит **средостение** (2), а от последнего – лучеобразные перегородки (3), делящие яичко на **дольки**.
- Всего в одном яичке – примерно 250 долек.

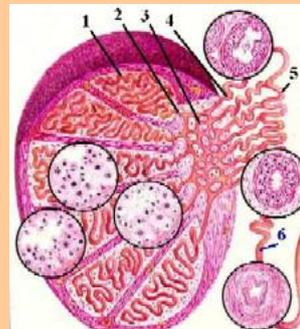


Рис. 29.1. Яичко и его придаток

Состав дольки

- В каждой дольке содержится по 1–4 **сперматогенных**, или **извитых семенных**, **канальца** (4), в стенке которых из стволовых клеток образуются **сперматозоиды**.
- Всего, следовательно, в яичке – 300–450 извитых семенных канальцев.
- Каждый такой каналец представляет собой многократно сложенную петлю длиной 30-70 см.
- Отсюда общая протяжённость всех сперматогенных канальцев в обоих яичках **400–500 м**.
- Возле средостения концы каждой петли сливаются друг с другом и с концами соседних петель, после чего продолжают в канальцы следующего вида.

б) Семявыносящие пути

Я и ч к о			Придаток яичка		Семенной канатик
Сперматогенные каналы (4)	→ Прямые каналы яичка (5) →	Канальцы сети яичка (6) →	Выносящие каналы яичка (7) →	Проток придатка яичка (8) →	Семявыносящий проток (9)
50 см	Короткие			3–4 м	40–50 см

в) Сперматогенные каналы

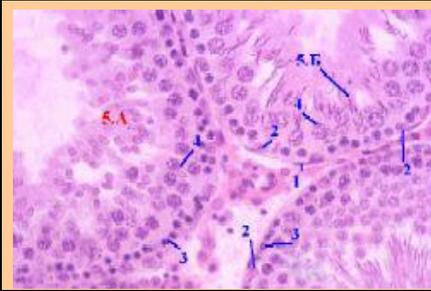
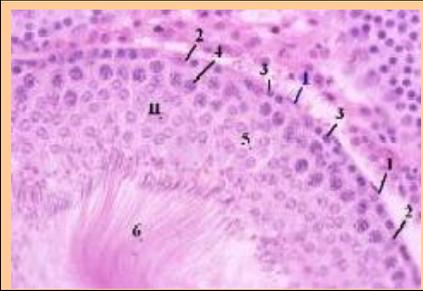
В стенке канала – два элемента

Собственная оболочка	а) Находится снаружи и является тонкой. б) Содержит 2 клеточных слоя – в т.ч. слой <i>миоидных клеток</i> – барьер для лимфоцитов.	
Сперматогенный «эпителий»	Лежит на базальной мембране. Содержит I. эпителиальные <i>клетки Сертоли</i> и II. <i>сперматогенные клетки</i> разных стадий развития	

Рис.29.2. Яичко

2. Сперматогенные клетки и сперматогенез

а) Общая характеристика сперматогенных клеток

Типы клеток	<p>а) Развитие сперматогенных клеток называется <i>сперматогенезом</i>.</p> <p>б) Разным этапам последнего соответствуют специальные названия клеток: I. <i>сперматогонии</i> (Сг) – митотически делящиеся клетки, II. <i>сперматоциты</i> (Сц) – клетки, проходящие мейоз, III. <i>сперматиды</i> (Ст) – неделящиеся клетки в состоянии морфологической перестройки, IV. <i>сперматозоиды</i> (Сз) – мужские половые клетки, утратившие связь со стенкой канала.</p>	
	<p>Рис. 29.3, а-б. Яичко. Стенка извитых семенных канальцев Окраска гематоксилином и эозином</p>	
Положение и вид клеток	<p>а) По мере созревания клеток они постепенно перемещаются от базальной мембраны канала к его просвету.</p> <p>б) В соответствии с этим, на снимках видны:</p> <ul style="list-style-type: none"> - вблизи базальной мембраны – Сг (3) – клетки средних размеров с темными ядрами, - во втором или (и) в третьем слое клеток – Сц (4) – крупные клетки с выраженным рисунком хроматина в ядрах, - в среднем слое – <i>ранние Ст</i> (5А) – небольшие, округлые, со светлым ядром; - в слоях, близких к просвету, – <i>средние Ст</i> – овальной формы, с более темным ядром, и <i>поздние Ст</i> (5Б) – мелкие, с плотным ядром и жгутиком; - наконец, в просвете канальцев – Сз (6), близкие по морфологии к поздним Ст. 	

б) Три стадии сперматогенеза

<p>а) Сперматогенез у половозрелого человека – это продолжение более общего процесса, который начинается ещё на самых ранних стадиях эмбриогенеза.</p> <p>б) В этом общем процессе можно выделить три стадии.</p>	
<p>1. Стадия гоноцитов</p>	<p>а) Клетка-предшественница половых клеток, видимо, появляется на одной из первых стадий дробления зиготы. Её потомки</p> <ul style="list-style-type: none"> - на стадии гастрюляции из эпибласта временно перемещаются в гипобласт и вместе с ним оказываются в стенке желточного мешка, - а через некоторое время по появившимся кровеносным сосудам возвращаются в тело эмбриона. <p>б) Здесь гоноциты (или первичные половые клетки, ППК) внедряются в эпителиальные половые валики на поверхности первичных почек и вместе с их клетками вырастают в ткань этих почек.</p> <p>в) Под влиянием окружающих эпителиальных клеток определяется направление развития ППК – в сторону мужских половых клеток.</p>

Стадии сперматогенеза (продолжение)

<p>2. Пре-сперматогенез</p>	<p>а) После этого клетки, называемые теперь пресперматогониями, вступают в длительный период покоя.</p> <p>б) В возрасте 7–8 лет пресперматогонии начинают интенсивно делиться, что приводит к образованию большого количества изолированных сперматогоний (и-Сг).</p> <p>в) Название отражает тот факт, что, в отличие от последующих сперматогенных клеток, и-Сг не связаны друг с другом цитоплазматическими мостиками.</p> <p>г) И-Сг вновь вступают на несколько лет в период покоя – до достижения половозрелости.</p>
<p>3. Собственно сперматогенез</p>	<p>С наступлением же репродуктивного возраста и-Сг начинают вступать в митотические деления двух типов.</p> <p>а) Одни ведут к появлению таких же и-Сг (не связанных мостиками) – для пополнения их численности.</p> <p>б) А после других делений между дочерними клетками остаются цитоплазматические мостики, что означает начало собственно сперматогенеза – необратимого процесса, ведущего к образованию сперматозоидов.</p>

3. Собственно сперматогенез

Мы уже знаем, что в собственно сперматогенезе – 4 этапа, на которых клетки называются, соответственно, сперматогониями (Сг), сперматоцитами (Сц), сперматидами (Ст) и сперматозоидами (Сз).

I. Митотическое размножение сперматогоний (у человека – 2 недели)

Синцитий	<p>а) После образования первых спаренных Сг происходит ещё 8–9 митотических циклов, так что из одной и-Сг образуется до 500–1000 дочерних клеток.</p> <p>б) При каждом делении между дочерними клетками остаются цитоплазматические мостики, то есть всё это множество клеток представляет собой синцитий.</p> <p>в) Синцитиальная природа сперматогенных клеток сохраняется и при последующих мейотических делениях. Мостики исчезают только при высвобождении сперматозоидов в просвет канальцев.</p>
Цикл	<p>а) Таким образом, за 2 недели происходит примерно 9 делений.</p> <p>б) Следовательно, на 1 митотический цикл приходится 1,5 суток. Сам же митоз занимает около часа. Остальное время – интерфаза.</p>
Дифференцировка	<p>а) В ходе каждого митотического цикла получают клетки, несколько отличающиеся от предыдущих. В связи с этим для всех Сг имеются специальные обозначения.</p> <p>б) При делении Сг последнего типа (типа В) образуются первичные сперматоциты (Сц I) – клетки, вступающие в мейоз.</p>
Гибель клеток	<p>В то же время значительная часть клеток по тем или иным причинам погибает. Так что истинное число образующихся клеток ниже расчётного.</p>

II. Мейотическое деление сперматоцитов (у человека – 1 месяц)

Уникальность мейоза	<p>а) Мейоз – это уникальный процесс, завершающийся двумя необычными делениями, и его уникальность обусловлена не столько этими делениями, сколько предшествующими им событиями.</p> <p>б) Его особое положение в онтогенезе подчёркивается и тем, что - он совершается только при созревании половых клеток, - а в процессе этого созревания – лишь один раз (после всех митотических делений).</p>
Формальная схема	<p>Формально мейоз включает два следующих друг за другом деления; из них второе не предваряется удвоением ДНК (и хромосом в целом), так что после него образуются четыре клетки с гаплоидным набором ДНК и хромосом.</p>
Соотношение времён	<p>а) Однако из общей продолжительности мейоза в сперматогенезе (у человека – 1 месяц) на эти два деления приходятся лишь последние сутки, а всё остальное время занято профазой 1-го деления.</p> <p>б) В эту профазу и происходят уникальные, нигде больше не встречающиеся, процессы.</p>

<p>Уникальные события профазы мейоза</p>	<p>А именно, после репликации (удвоения) хромосом, с ними в течение месяца, т.е. весьма продолжительно, совершается следующее.</p> <p>1) Конъюгация: гомологичные хромосомы плотно (так, что образуется скрепляющая их структура – синаптонемальный комплекс, СК) прилегают друг другу – причём, строго гомологичными участками.</p> <p>2) Кроссинговер: конъюгированные хромосомы обмениваются гомологичными участками.</p> <p>3) А также, возможно, происходит радикальное исправление накопившихся повреждений ДНК и хромосом в целом – для того, чтобы передать потомству интактный геном и тем самым воспрепятствовать вырождению вида.</p>
<p>В профазе мейоза различают 6 стадий.</p>	
<p>Прелептотена</p>	<p>Репликация ДНК и хромосом в целом.</p>
<p>Лептотена</p>	<p>Хромосомы несколько конденсируются – до состояния тонких нитей.</p>
<p>Зиготена</p>	<p>Гомологичные хромосомы конъюгируют друг с другом.</p>
<p>Пахитена</p>	<p>Между хромосомами выявляются СК (синаптонемальные комплексы). После этого, хромосомы, видимо, частично деконденсируются. И в таком состоянии они,</p> <ul style="list-style-type: none"> - обмениваются гомологичными участками (кроссинговер), - возможно, подвергаются суперрепарации, - восстанавливают активный синтез РНК, что ведёт к значительному увеличению объёма ядра и клетки.
<p>Диплотена</p>	<p>Хромосомы начинают расходиться, и между ними выявляются хиазмы – перекрёсты в местах происшедшего кроссинговера.</p>
<p>Диакинез</p>	<p>Расхождение хромосом завершается – хиазмы исчезают.</p>

Мейотическое деление сперматоцитов (продолжение)

<p>Завершение первого деления</p>	<p>а) Особенность первого деления мейоза – в том, что в анафазе по полюсам расходятся</p> <ul style="list-style-type: none"> - не идентичные хроматиды каждой хромосомы, - а гомологичные двуххроматидные хромосомы. <p>б) Поэтому каждый сперматоцит II (так называются клетки, образовавшиеся после первого деления мейоза) получает</p> <ul style="list-style-type: none"> - не по 46 однохроматидных хромосом, - а по 23 двуххроматидные хромосомы.
<p>Второе деление мейоза</p>	<p>а) Второе деление начинается почти сразу после окончания первого.</p> <p>б) Поэтому на препаратах сперматоциты II почти не встречаются: время их жизни очень мало.</p> <p>в) В анафазе хромосомы разделяются на хроматиды, и дочерние клетки получают по 23 монохроматидных хромосомы, т.е. оказываются гаплоидными и по ДНК, и по хромосомам.</p> <p>г) Эти клетки – ранние сперматиды.</p>

III. Созревание сперматид (спермиогенез) (у человека – 1 месяц)

В течение последующего месяца происходят сильнейшие морфологические изменения.

1) Изменения в ядре	В сперматидях гаплоидное ядро а) вначале ещё <i>функционирует</i> (в нём происходит синтез РНК), б) затем, сменив гистоны на ещё более основные белки, очень сильно <i>уплотняется</i> в) и <i>смещается</i> к полюсу клетки, выдаваясь из него в качестве основы будущей головки Сз.
2) Образования структур Сз	Одновременно формируются структуры сперматозоида; в частности, - <i>акросома</i> – из аппарата Гольджи; она превращается в уплощённый пузырьёк и в виде двойной шапочки наползает спереди на ядро; - <i>аксонема</i> и прочие компоненты <i>жгутика</i> (и т.д.)
3) Удаление цитоплазмы	а) Объём цитоплазмы резко уменьшается. б) С её окончательной потерей клетки утрачивают связь - и друг с другом (исчезают мостики между ними), - и со стенкой канальца. в) Последнее – высвобождение Сз в просвет канальца – называется <i>спермиацией</i> .

Продолжительность сперматогенеза

Суммируем продолжительность трёх рассмотренных этапов собственно сперматогенеза – от его начала до спермиации:

- митотические деления сперматогоний – 2 недели,
- мейотические деления сперматоцитов – 1 месяц,
- созревание сперматид – 1 месяц. **ИТОГО: 75 суток**

IV. Дозревание сперматозоидов

Происходит в течение 1-3 недель в придатке семенника.

4. Клетки Сертоли (они же – *фолликулярные клетки*, или sustentocytes)

- а) Как уже говорилось, кроме сперматогенных клеток (которые не относятся ни к какому типу тканей), в состав сперматогенного «эпителия» семенных извитых канальцев входят по-настоящему *эпителиальные* клетки – *клетки Сертоли (КС)*.
- б) Они играют важнейшую роль в обеспечении сперматогенеза.

Морфология	а) Базальной частью КС (2 на рис. 29.3, а-б) лежат <i>на базальной мембране</i> канальца между сперматогониями. В этой части находится их ядро – с изрезанными контурами, – а также многие органеллы. б) Апикальная же часть КС представлена многочисленными отростками, идущими <i>до просвета канальца</i> .
Участие в развитии сперматогенных клеток	1, а) Все развивающиеся сперматогенные клетки лежат в бухтообразных углублениях на боковых поверхностях КС и связаны с ними специализированными контактами. б) В процессе созревания клетки вместе со своими «ложками» перемещаются вдоль поверхности КС по направлению к просвету канальца. 2) Отсюда следуют такие функции КС, как I. опорная, II. трофическая и III. координирующая.

<p>Барьерная функция КС</p>	<p>Очень важна также IV. барьерная функция КС.</p> <p>1,а) Между боковыми отростками соседних КС имеются плотные контакты (помимо десмосом и нексусов).</p> <p>б) Благодаря этому, образуются <i>два</i> не сообщающихся между собой отсека (<i>компартамента</i>):</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>базальный</i> (в котором находятся Сг и ранние Сц I) и - <i>адлюминальный</i>, или околополостной (с остальными клетками). <p>2) Перемещение созревающих Сц I из отсека в отсек осуществляется <i>по принципу шлюза</i>: снизу под Сц контакты замыкаются, и лишь после этого размыкаются контакты сверху.</p>
<p>О барьере</p>	<p>1) Барьер, разделяющий компартменты, – важнейшая часть <i>гематотестикулярного барьера</i>. Последний необходим потому, что</p> <ul style="list-style-type: none"> - Сц и Ст появляются в организме уже после формирования иммунной системы - и поэтому должны восприниматься ею как чужеродные объекты. <p>2) Поэтому очень важно то, что</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>слой миоидных клеток</i> (1 на рис. 29.3, а-б) в собственной оболочке канальцев <i>не пропускает лимфоциты и макрофаги</i>, - а контакты между КС не пропускают <i>иммуноглобулины</i>.
<p>Другие функции КС</p>	<p>КС выполняют и ещё целый ряд функций:</p> <p>V. фагоцитарную – КС поглощают и переваривают погибшие клетки и пр.,</p> <p>VI. секреторную – выделяют</p> <ul style="list-style-type: none"> - в просвет канальцев жидкость, в которую попадают Сз, - транспортные белки – например, <i>АСБ</i> (андрогенсвязывающий белок) – необходим для проникновения тестостерона в Ст, - гормоноподобные вещества – напр., <i>ингибин</i>, угнетающий продукцию ФСГ гипофизом.

5. Клетки Лейдига (они же – *интерстициальные клетки*, или гландулоциты)

<p>Как известно, яички сочетают функцию производства сперматозоидов с эндокринной функцией – образованием мужского полового гормона <i>тестостерона</i>. Это происходит в <i>клетках Лейдига</i> (КЛ).</p>	
<p>Локализация и морфология</p>	<p>а) КЛ находятся в интерстиции яичек, т.е. в соединительной ткани между семенными канальцами.</p> <p>б) Они имеют округлую форму и оксифильную цитоплазму.</p> <p>в) В последней, как у всех клеток, синтезирующих стероиды, хорошо развита <i>агранулярная</i> (гладкая) <i>ЭПС</i>, где расположена система микросомального окисления (<i>гидроксилирования</i>).</p>

Тестостерон	<p>а) Синтез тестостерона в КЛ стимулируется <i>лютеинизирующим гормоном (ЛГ)</i> гипофиза. «Мужское» название этого гормона – <i>интерстициальные клетки стимулирующий гормон, ИКСГ</i>. Но оно не всегда используется.</p> <p>б) Тестостерон вызывает развитие вторичных мужских половых признаков, а также интенсифицирует синтез белка в мышцах и мобилизацию жира.</p> <p>в) Также, по принципу обратной связи, он <i>тормозит продукцию ЛГ (ИКСГ)</i> в гипофизе.</p> <p>г) Небольшое количество тестостерона попадает <i>в КС</i> (клетки Сертоли) и преобразуется в них в женский половой гормон – <i>эстрадиол</i>.</p>
--------------------	--

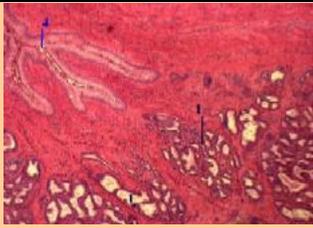
6. Придаток яичка

Рис. 29.4

<p>1) В придатке яичка содержатся <i>выносящие каналцы яичка</i> (1) и <i>проток придатка</i> (2).</p> <p>2) Стенку тех и других образуют:</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>двухрядный</i> реснитчатый эпителий (слизистая оболочка), - циркулярный слой гладких миоцитов (мышечная оболочка) - и тонкий слой РВСТ (адвентициальная оболочка). 	
<p>3,а) Но в выносящих протоках контур просвета – <i>неровный</i>, т.е. высокие и низкие клетки эпителия расположены группами.</p> <p>Б) А в протоке придатка клетки расположены равномерно – и контур <i>ровный</i>.</p>	

7. Предстательная железа (простата)

Рис. 29.5

<p>1) Простата содержит:</p> <ul style="list-style-type: none"> - 30–50 <i>желез</i> (1), чьи протоки открываются в уретру (3), - и мышечно-эластическую <i>строму</i> (пучки гладких миоцитов в РВСТ с большим содержанием эластических волокон). <p>2) Железы простаты:</p> <ul style="list-style-type: none"> - по морфологии – сложные разветвлённые альвеолярно-трубчатые; - по направлению секреции – экзокринные, но с наличием и эндокриноцитов, - по характеру экзокринного секрета – слизистые. 			
<p>Экзокринные продукты простаты:</p> <p>И. разжижающие сперму протеолитические ферменты; II. простасомы, защищающие Сз от иммунной атаки, и др.</p>		<p>Эндокринные продукты:</p> <p>И. аналог ФСГ, II. ряд известных гормонов (серотонин, кальцитонин, соматостатин и пр.) с паракринным распространением.</p>	

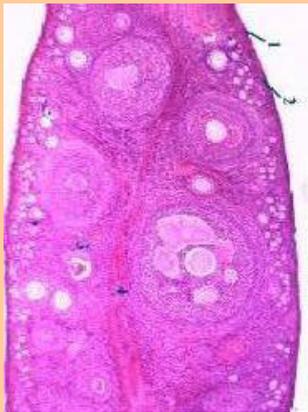
Тема 30. Женская половая система

1. Аналогия между органами женской и мужской половых систем

	Органы женской половой системы	Органы-аналоги в мужской половой системе
а) Гонады: место образования половых клеток и половых гормонов	Яичники	Яички
б) Органы проведения гамет и (только у женщин) вынашивания плода	I. Яйцеводы II. Матка III. Влагалище	Придатки яичек ————— Семявыносящие протоки

в) Наружные половые органы	I. Луковицы преддверия II. Клитор III. Большие и малые срамные губы	I. Губчатое тело пениса II. Кавернозные тела пениса _____
г) Добавочные железы	I. Бартолиниевы железы _____ _____	I. Куперовы железы II. Семенные пузырьки III. Простата

2. Яичники

Компоненты яичника	<p>а) Яичник покрыт только мезотелием (I) и белочной оболочкой (II), что облегчает выход из него созревшей половой клетки (ооцита II)</p> <p>б) В самом яичнике различают</p> <ul style="list-style-type: none"> - корковое (III) - и мозговое (IV) вещество. <p>в) Мозговое вещество – это лишь узкая полоса соединительной ткани в глубине органа, где</p> <ul style="list-style-type: none"> - проходят сосуды и нервы, - а также встречаются остатки канальцев первичной почки. <p>г) Основные же компоненты яичника – в его корковом веществе. Это</p>	
	<ul style="list-style-type: none"> - <i>фолликулы</i>, подразделяющиеся на 3 группы, и - <i>жёлтое тело</i>, существующее лишь в предменструальный период цикла, а в случае беременности, – в течение её первой половины. 	
1) Покоящиеся фолликулы	Это т.н. <i>примордиальные</i> фолликулы	Очень мелкие. Сосредоточены в подкапсулярной зоне. В каждой фолликуле – - 1 покоящаяся половая клетка (ооцит I, диплотена) - и вокруг – слой плоских фолликулярных клеток.
2) Развивающиеся фолликулы	<i>Первичные, вторичные</i> и <i>третичные</i> фолликулы	В «проснувшемся» и вступившем в созревание фолликуле возрастает <i>объём</i> ооцита и самого фолликула, а также появляются - дополнительные <i>оболочки</i> (блестящая и текальная), - клетки, продуцирующие гормоны (<i>эстрогены</i>), и - заполненные жидкостью <i>полости</i> , которые в третичных фолликулах занимают большую часть объёма.

Компоненты яичника (продолжение)

3) Погибающие и погибшие фолликулы	<i>Атрезирующие фолликулы</i> <i>Атретические тела</i> Скопления интерстициальных клеток.	<p>а) В яичнике одновременно вступают в созревание несколько десятков примордиальных фолликулов.</p> <p>б) Но на разных стадиях <i>все</i> они, <i>кроме одного</i>, останавливаются в развитии и подвергаются <i>атрезии</i> (инволюции).</p>
------------------------------------	---	--

4) Жёлтое и белое тела	<p>а) Один же из третичных фолликулов завершает своё созревание овуляцией: сильно набухнув, он просто лопается, разрывая и оболочку яичника.</p> <p>б) Половая клетка (ооцит II) со своими оболочками попадает в яйцевод, а остаток лопнувшего фолликула превращается в жёлтое тело – временную эндокринную железу, вырабатывающую гормон прогестерон.</p> <p>в) После инволюции жёлтого тела остаётся рубец – белое тело.</p>
------------------------	---

3. Оогенез (овогенез). Начало а) Временные особенности оогенеза

Развитие фолликулов, равно как и последующие метаморфозы покинувшего яичник ооцита, – это только часть прямо-таки эпического процесса – оогенеза.	
В чём-то проще...	С одной стороны, оогенез может показаться проще сперматогенеза, т.к. не содержит этапа, аналогичного морфологической перестройке сперматид.
Раннее начало	Но зато этапы – аналоги первых двух этапов собственно сперматогенеза, – - митотическое размножение оогоний (ср. с термином «сперматогонии») и - мейоз ооцитов (ср. с термином «сперматоциты»), начинаются ещё во внутриутробном периоде.
Без стволовых клеток	Причём, первый этап так там и заканчивается. Это значит, что в течение последующей жизни у женщины стволовые клетки данной специфичности отсутствуют .
Сон во время мейоза	<p>а) А мейоз демонстрирует ещё более неожиданную картину: - начавшись в эмбриогенезе, - он в профазе первого деления останавливается на продолжительное время (в течение которого ооцит находится в примордиальном фолликуле).</p> <p>б) И это время может тянуться от года до 40-50 лет, т.е. до момента, когда данный фолликул «проснётся» и продолжит мейоз и сопутствующие процессы.</p>

б) Эмбриональные этапы оогенеза

Стадия гоноцитов	<p>а) Стадия гоноцитов в женском зародыше и эмбрионе проходит так же, как в мужском, и заканчивается тем, что гоноциты - внедряются в составе половых шнуров в первичные почки, - и здесь под влиянием эпителиального окружения определяется направление их дальнейшего развития: в данном случае – в сторону женских ПК</p> <p>б) С этого момента половые клетки называются прооогониями.</p>
------------------	---

Эмбриональный оогенез (продолжение)

Митотические деления оогоний	<p>а) Данный этап происходит на 3-4-м месяце внутриутробной жизни.</p> <p>б) Делящиеся клетки называются уже оогониями.</p> <p>в) Между дочерними клетками остаются цитоплазматические мостики.</p> <p>г) К концу этапа образуется 5–6 млн оогоний, и до 95% из них погибают.</p>
------------------------------	--

<p>Начало профазы мейоза</p> <p>(период малого роста)</p>	<p>а) Оставшиеся клетки в то же время вступают в профазу мейоза, или в период малого роста. С этого момента они называются уже ооцитами I.</p> <p>б) Малый рост не зависит от гормонов гипофиза.</p> <p>в) В этот период клетка успевает пройти значительную часть профазы мейоза: <i>прелептотену, лептотену, зиготену, пахитену и неполную диплотену</i>.</p> <p>г) Существо событий в ядре клеток при этом – то же, что в сперматогенезе: репликация хромосом, их попарная конъюгация, кроссинговер.</p> <p>д) И вот на стадии диплотены, когда хромосомы уже начинают расходиться и между ними выявляются хиазмы, всё вдруг останавливается и на неопределённый срок замирает.</p> <p>е) Часто данный вариант диплотены в женском гаметогенезе называют диктиотеной.</p>
<p>Образование фолликулов</p>	<p>а) Примерно в это же время каждый ооцит I окружается одним слоем плоских эпителиоцитов половых шнуров. При этом:</p> <ul style="list-style-type: none"> - разрываются цитоплазматические мостики между клетками, - эпителиоциты дифференцируются в фолликулярные клетки, - в итоге, образуются примордиальные фолликулы. <p>б) К моменту рождения девочки в корковом веществе её яичников (по разным оценкам) – от 400 тыс. до 2 млн таких фолликулов.</p>

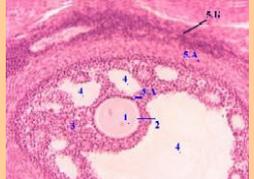
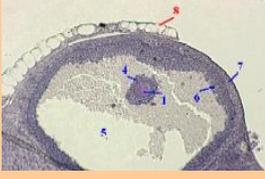
4. Постэмбриональные этапы оогенеза: периоды покоя и роста

<p>Большой период покоя</p>	<p>а) Как мы говорили, длительность периода покоя может быть очень разной.</p> <p>б) Но покой, видимо, не является абсолютным. – Даже в таком состоянии немалая часть фолликулов подвергается атрезии и погибает.</p>
<p>Выход из покоя</p>	<p>По современным представлениям, в половозрелом периоде вступление очередной порции примордиальных фолликулов в т.н. период большого роста происходит спорадически и независимо от гормональных влияний.</p>
<p>Первичные фолликулы</p>	<p>б) При этом вначале образуются первичные фолликулы (5); у них</p> <ul style="list-style-type: none"> - размеры ооцита и фолликула становятся больше, - вокруг ооцита появляется блестящая оболочка, - фолликулярные клетки приобретают кубическую форму и лежат в 1-2 слоя; - несколько позже вокруг этих клеток появляется ещё одна оболочка – текальная (или просто тека) из концентрически ориентированной соединительной ткани.



Рис. 30.2

Постэмбриональные этапы оогенеза (продолжение)

<p>Ранние вторичные фолликулы</p>	<p>а) Через некоторое время - фолликулярный эпителий (3) становится многослойным, - а в его толще появляются мелкие полости (4), заполненные жидкостью. Это главная внешняя отличительная черта вторичных фолликулов, отчего их называют ещё антральными (или полостными).</p> <p>б) Размеры ооцита (1) и фолликула становятся ещё больше.</p> <p>в) Текальная оболочка (5) подразделяется на два слоя: - внутреннюю теку, образованную текальными клетками с округлыми ядрами, и - наружную теку из соединительной ткани с большим количеством миофибробластов.</p>	 <p>Рис. 30.3</p>
<p>Малый период покоя</p>	<p>а) На этой стадии, видимо, наступает ещё один период покоя, который продолжается предположительно несколько (2–5) менструальных циклов. Т.е. образуется пул покоящихся вторичных фолликулов.</p> <p>б) Активация и дальнейшее развитие некоторых из них инициируется фолликулостимулирующим гормоном (ФСГ) гипофиза в первые дни после начала менструации.</p>	
<p>Поздние вторичные фолликулы</p>	<p>а) Главное на этом этапе состоит в том, что под влиянием того же ФСГ текальные (5А) и фолликулярные (3) клетки в кооперации друг с другом начинают участвовать в продукции эстрогенов. Т.е. с этой стадии развивающиеся фолликулы яичника становятся источником одной из двух групп женских половых гормонов.</p> <p>б) Полости в фолликуле увеличиваются, и вскоре они уже подразделяют фолликулярный эпителий на две части: - зернистую оболочку (3А) вокруг ооцита (1) и - пристеночные клетки (3Б).</p>	 <p>Рис. 30.4</p>
<p>Третичные фолликулы (граафовы пузырьки) и первое деление мейоза</p>	<p>а) Несколько фолликулов, ещё не подвергшихся атрезии, превращаются в третичные.</p> <p>б) Такие фолликулы резко раздуты огромной полостью с жидкостью и находятся у поверхности яичника, сильно её выпячивая.</p> <p>в) К этому времени в цитоплазме ооцита накапливаются специфические структуры (желточные, кортикальные гранулы и пр.)</p> <p>г) И, наконец, незадолго перед овуляцией завершаются - последние стадии профазы мейоза (диплотена и диакинез) - и само первое деление мейоза.</p> <p>д) Это даёт две клетки с наборами из 23 двухроматидных хромосом: - ооцит II, получающий почти всю цитоплазму ооцита I и, как и тот, окружённый блестящей и зернистой оболочками, - и маленькое редукционное тельце, остающееся под этими оболочками.</p>	 <p>Рис. 30.5</p>

Постэмбриональные этапы оогенеза (окончание)

Овуляция	<p>а) Овуляция одного из третичных фолликулов происходит примерно через 2 недели после окончания последнего периода покоя, т.е. через 2 недели после того, как некоторое количество покоившихся вторичных фолликулов было инициировано к развитию действием ФСГ.</p> <p>б) Самой же овуляции способствует другой гормон гипофиза – ЛГ (лютеинизирующий) – стимулирует</p> <ul style="list-style-type: none"> - накопление жидкости в фолликуле, - истончение оболочек фолликула и яичника и т.д.
Второе деление мейоза	<p>а) Ооцит II, вместе со своими оболочками оказывающийся после овуляции в маточной трубе (яйцеводе), совершает второе деление мейоза только после оплодотворения, т.е. после проникновения в него ядра и центриолей сперматозоида.</p> <p>б) Лишь тогда ядро ооцита II делится на 2 ядра, содержащих по 23 однохроматидных хромосомы.</p> <p>в) Из этих ядер</p> <ul style="list-style-type: none"> - одно удаляется из клетки в составе очередного редукционного тельца, - а второе играет роль женского пронуклеуса, сближающегося с мужским.

5. Атрезия фолликулов

Изменения компонентов	<p>При атрезии фолликулов их компоненты подвергаются следующему:</p> <ul style="list-style-type: none"> - ооцит – <i>погибает</i>, а его фрагменты поглощаются макрофагами; - фолликулярные клетки <i>погибают</i> тоже, хотя и несколько позже, - блестящая оболочка (если она есть) <i>сморщивается</i>, гиалинизируется и остаётся в центре; - текальные клетки (если они есть) размножаются, по-прежнему продуцируют андрогены, которые фолликулярными клетками (если они есть и активны) преобразуются в эстрогены.
Поэтому вид продуктов атрезии зависит от типа атрезировавшего фолликула.	
Фолликул	Ход атрезии и её продукты
Примордиальный	Следов не остаётся; всё замещается соединительной тканью.
Первичный	Атретическое тело: сморщенная блестящая оболочка в небольшой полости.
Вторичный или третичный	<p>I. В атрезирующих фолликулах, несмотря на гибель ооцита, на начальных стадиях атрезии фолликулярные клетки ещё сохранены и способны преобразовывать андрогены в эстрадиол. Поэтому атрезирующие фолликулы – важный продуцент эстрогенов.</p> <p>II. Позже – атретическое тело: фолликулярных клеток уже нет. А есть сморщенная блестящая оболочка с окружающими её текальными (интерстициальными) клетками, производящими андрогены.</p> <p>III. Потом блестящая оболочка рассасывается: остаётся скопление интерстициальных клеток.</p> <p>IV. В конечном счёте, рассасывается и оно.</p>

6. Жёлтое тело

<p>Два гормона – ради одного</p>	<p>а) Мы уже знаем, что овулировавший фолликул превращается в жёлтое тело (1), продуцирующее гормон прогестерон.</p> <p>б) Это превращение инициируется тем же гормоном (ЛГ), который стимулирует овуляцию.</p> <p>в) А другой гормон гипофиза – ЛТГ (лютеотропный, или лактотропный) – поддерживает секрецию прогестерона в жёлтом теле.</p>	 <p>Рис. 30.6</p>
	<p>г) Таким образом, два гипофизарных гормона контролируют образование одного полового гормона.</p>	

Жизненный цикл жёлтого тела включает четыре стадии.

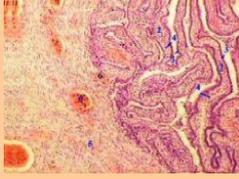
<p>I. Проплиферация и васкуляризация</p>	<p>Полость лопнувшего при овуляции фолликула</p> <ul style="list-style-type: none"> - заполняется кровью, прорастает соединительной тканью и - заселяется размножающимися фолликулярными (а также, возможно, и текальными) клетками.
<p>II. Железистый метаморфоз</p>	<p>Указанные клетки превращаются в лютеиновые, которые</p> <ul style="list-style-type: none"> - лежат почти сплошной массой, - на вид – крупные, округлые, с ячеистой цитоплазмой (что характерно для стероидогенеза), содержащей жёлтый пигмент, - и способны к выработке прогестерона.
<p>III. Расцвет</p>	<p>Лютеиновые клетки активно функционируют</p> <ul style="list-style-type: none"> - 7-10 дней, если не наступает беременность, - и несколько месяцев в случае беременности (тогда жёлтое тело ещё более увеличивается в размере).
<p>IV. Обратное Развитие</p>	<p>В обоих случаях через строго определённое время</p> <ul style="list-style-type: none"> - лютеиновые клетки атрофируются и погибают, - и на месте жёлтого тела образуется соединительнотканый рубец – белое тело. Но со временем рассасывается и оно.

7. Эндокринная функция яичников

Образование эстрогенов	Образование прогестерона
<p>Происходит по схеме: холестерин → прогестерон → тестостерон → эстрогены</p>	<p>Происходит по схеме: холестерин → прогестерон</p>
<p>Первые две стадии этой цепочки осуществляются в текальных клетках третичных и поздних вторичных фолликулов. Затем тестостерон диффундирует через базальную мембрану в фолликулярные клетки, где превращается в эстрадиол (один из эстрогенов).</p>	<p>Такая реакция протекает в лютеиновых клетках жёлтого тела (что совсем не совпадает со спектром активности фолликулярных клеток – предшественников лютеиновых клеток).</p>
<p>Эстрогены стимулируют</p> <ul style="list-style-type: none"> I. развитие вторичных женских половых признаков, II. регенерацию эндометрия; III. рост протоков молочных желёз. <p>Ингибируют секрецию ФСГ в гипофизе.</p>	<p>Прогестерон подготавливает органы женщины к беременности – в т.ч. вызывает набухание эндометрия, секрецию его желёз и тормозит сокращения миометрия.</p>

8. Другие внутренние органы женской половой системы

а) Яйцеводы, или маточные (фаллопиевы) трубы

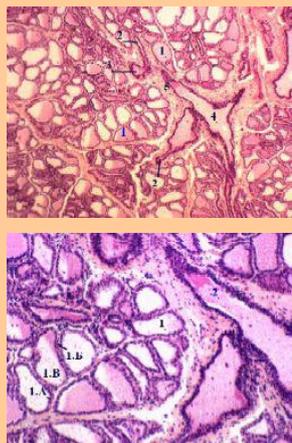
Отделы и оболочки	а) В яйцеводе – 4 отдела : I. воронка, II. ампулярная часть, III. перешеек, IV. маточная часть. б) В стенке яйцевода – 3 оболочки : слизистая, мышечная и серозная.	
Слизистая оболочка	а) Слизистая оболочка образует крупные разветвлённые продольные складки (1), которые закрывают большую часть просвета трубы. б) Эпителий (2А) – однослойный призматический реснитчатый . Содержит клетки 2-х видов: - реснитчатые (на апикальной поверхности – реснички) - и железистые – секретируют слизь. в) Под эпителием – собственная пластинка (2Б) слизистой оболочки. г) Мышечной пластинки нет.	 <p style="text-align: center;">Рис. 30.7</p>
Прочие оболочки	а) Мышечная оболочка (3): 2 слоя гладких миоцитов: - внутренний – циркулярно-спиральный, - наружный – продольный. б) Серозная оболочка (4) – это брюшина, которая не только покрывает трубу, но и образует её брыжейку.	

б) Матка

Рис. 30.8,а-б

Оболочки	Матка имеет такие же 3 оболочки, что и яйцеводы, но со специальными названиями: - слизистую, или эндометрий (2), - мышечную, или миометрий (4А–4В), - серозную, или периметрий (5).		
Эндометрий	а) Эпителий (2А) – однослойный призматический ; вновь – 2 вида клеток: железистые (слизеобразующие) и реснитчатые, но у последних реснички малы и непостоянны. б) В собственной пластинке (2Б) слиз. оболочки – маточные железы : - простые, трубчатые, практически неразветвлённые, - ориентированы почти перпендикулярно поверхности эндометрия, - своими доньшками нередко заходят в миометрий, - в предменструальный период цикла секретируют слизь. в) Кроме того, эндометрий подразделяется на два слоя.		
<p style="text-align: center;">Функциональный слой</p> Поверхностный и больший по толщине. Питается спиралевидными артериями (идущими из миометрия). При менструации – спазм этих сосудов – и отторжение слоя.		<p style="text-align: center;">Базальный слой</p> Узкий, прилежит к миометрию. Питается прямыми артериями (тоже идущими из миометрия). При менструации сохраняется и обеспечивает впоследствии регенерацию эндометрия.	
Миометрий	Содержит 3 гладкомышечных слоя (изнутри кнаружи): <i>подслизистый</i> (4А), <i>сосудистый</i> (4Б) и <i>надсосудистый</i> (4В). Ориентация пучков миоцитов – косопродольная и перекрёстная.		

9. Молочные железы

В каждой молочной железе – 15–20 желёзок, или долей. В доле – несколько долек, а в тех – группа концевых отделов.		
Концевые отделы	<p>а) В лактующей молочной железе концевой отдел содержит 2 компонента: - несколько альвеол (1) – полых мешочков, заполненных секретом (1В), - и млечный альвеолярный ход (2), в который открываются альвеолы.</p> <p>б) Стенка и альвеол, и хода образована одним слоем железистых клеток – лактоцитов, но в ходах лактоциты меньше по размеру, отчего - их ядра расположены ближе друг к другу и - стенка выглядит более тёмной, чем у альвеолы.</p> <p>в) В нелактующей железе альвеол нет.</p>	
Секреция молока	<p>а) Жиры секретируются лактоцитами по апокриновому типу: проходя через плазмолемму, окружаются ею со всех сторон (нарушая тем самым её целостность) и лишь в таком виде отрываются от клетки.</p> <p>б) Белки, напротив, выделяясь путём экзоцитоза в специальные внутриклеточные секреторные каналцы лактоцита (по которым далее достигают просвета альвеолы), передают мембрану своего транспортного пузырька плазмолемме. Это разновидность мерокринового типа секреции.</p> <p>в) Секреция прочих веществ (лактозы, солей) – тоже мерокриновая.</p>	<p>Рис. 30.9,а-б. Лактирующая молочная железа</p>
Выведение молока	<p>а) Выведение молока из альвеолярных ходов происходит по системе млечных выводных протоков – внутридольковых (3), междольковых (4) и долевых.</p> <p>б) Последние возле соска значительно расширяются, образуя млечные синусы, а затем открываются на соске млечными отверстиями.</p>	

10. Овариально-менструальный цикл

Менструальный период (1-4 сутки)	<p>I. Спад половых гормонов в крови вызывает спазм спиралевидных артерий в матке и десквамацию функционального слоя эндометрия.</p> <p>II. В гипофизе – активная продукция ФСГ (до того угнетаемая эстрогенами).</p> <p>III. В яичниках ФСГ стимулирует развитие нескольких дремлющих вторичных фолликулов и образование ими эстрогенов.</p>
Постменструальный период (5-14 сутки)	<p>I. Эстрогены стимулируют пролиферацию эпителия в матке. Это останавливает кровотечение, а затем приводит к регенерации функционального слоя эндометрия, в т.ч. и желёз.</p> <p>II. В яичниках – развитие и атрезия фолликулов, образующих эстрогены.</p> <p>III. Поэтому продукция ФСГ в гипофизе падает, но растёт выделение ЛГ.</p> <p>IV. Под его влиянием в одном из яичников происходит овуляция.</p>
Предменструальный период (15-28 сут)	<p>I. Под действием ЛГ и ЛТГ овулировавший фолликул превращается в жёлтое тело, продуцирующее прогестерон.</p> <p>II. Под влиянием прогестерона в эндометрии наступает стадия секреции: железы секретируют, заполняя свой просвет слизью: эндометрий набухает.</p> <p>III. Если не наступает беременность, в конце периода функция жёлтого тела прекращается. Спад гормонов вновь вызывает менструацию.</p>

Раздел 6. ЭМБРИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА

Тема 31. Ранние стадии внутриутробного развития человека

Эту тему мы будем рассматривать в тесной связи с темами 5 и 6, где изложено многое из того, что необходимо вспомнить и сейчас – когда мы хотим представить начальные стадии развития человеческого организма.

Чтобы не повторять сказанное там, мы будем отсылать читателя к соответствующим фрагментам тех тем и дополнять их информацией, которую желательно привести именно здесь.

1. Периодика внутриутробного развития человека

Рис. 31.1

Временная шкала				
0	Оплодотворение		ЗАРОДЫШЕВЫЙ ПЕРИОД	
с 1 по 4 день	Дробление			
с 4 по 7 день	Стадия бластоцисты			
7-й день	Первая фаза гаструляции	Имплантация	ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ПЕРИОД	
				Первичное образование внезародышевых органов
с 14 по 17 день	Вторая фаза гаструляции			Образование амниотического пузыря и плаценты
с 18 по 28 день	Формирование комплекса осевых зачатков			
с конца 3-й недели по 8-ю неделю	Первичное формирование тканей, органов и систем			
с 9-й по 40-ю неделю	Дальнейшее развитие тканей, органов и систем	Функционирование плаценты и оболочек плода	ПЛОДНЫЙ ПЕРИОД	

Как видно из схемы, в эмбриогенезе человека – 3 периода (правый столбец схемы):

I. зародышевый	– первая неделя развития, до имплантации зародыша в стенку матки.
II. эмбриональный	– со 2-й по 8-ю неделю; к концу периода завершается первичное формирование всех систем организма.
III. плодный	– с 9-той недели до конца внутриутробного развития.

Кроме того, на схеме указаны основные события (этапы), происходящие в течение первых двух периодов, и время их осуществления. Именно об этих этапах и будет идти речь.

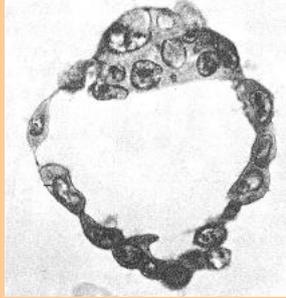
2. Оплодотворение

<p>Половые Клетки</p>	<p>а) О клеточных участниках данного процесса – сперматозоидах и т.н. «яйцеклетках», – а конкретно, об их природе, строении и составе – см. пункты 5.1–5.3.</p> <p>б) Добавим только, что эякулят мужчины объёмом 2–3 мл содержит 200–350 млн сперматозоидов, из которых только одному (не миллиону, а одному сперматозоиду!), может быть, будет дана возможность оплодотворить женскую половую клетку.</p> <p>в) И напомним, что последняя – это не мифическая «яйцеклетка» (каковая в женском гаметогенезе вовсе не образуется), а ооцит II, остановившийся на втором мейотическом делении.</p>											
<p>Время и сроки</p>	<p>а) При этом в женских половых путях сперматозоиды сохраняют оплодотворяющую способность в течение 1–2 суток.</p> <p>б) А ооцит II готов к оплодотворению лишь 24 часа после овуляции.</p> <p>в) Таким образом, оплодотворение может произойти только в том случае, если половой акт совершается в интервал времени (момент овуляции – 2 суток, момент овуляции + 1 сутки), где левая граница обусловлена сохранением сперматозоидов в женских половых путях, а правая – сохранением ооцита II.</p>											
<p>Продолжительность стадий</p>	<p>а) Далее. В пункте 5.4 приведено описание стадий (или фаз) оплодотворения. Здесь мы укажем их продолжительность для человека.</p>	<table border="1"> <tr> <td data-bbox="1134 1043 1129 1137"> <p>I. <i>Сближение и дистантное взаимодействие гамет (включая реакцию капацитации сперматозоидов)</i></p> </td> <td data-bbox="1134 1043 1410 1137"> <p>7 часов</p> </td> </tr> <tr> <td data-bbox="1134 1144 1129 1238"> <p>II. <i>Контактное взаимодействие гамет (включая акросомную реакцию сперматозоидов)</i></p> </td> <td data-bbox="1134 1144 1410 1238"> <p>12 часов</p> </td> </tr> <tr> <td data-bbox="1134 1245 1129 1339"> <p>III. <i>Проникновение сперматозоида в ооцит и ответная кортикальная реакция ооцита II</i></p> </td> <td data-bbox="1134 1245 1410 1339"> <p>Минуты</p> </td> </tr> <tr> <td data-bbox="1134 1346 1129 1391"> <p>IV. <i>Подготовка зиготы к дроблению</i></p> </td> <td data-bbox="1134 1346 1410 1391"> <p>12 часов</p> </td> </tr> <tr> <td colspan="2" data-bbox="1134 1397 1410 1440"> <p>ИТОГО – около 30 часов</p> </td> </tr> </table>	<p>I. <i>Сближение и дистантное взаимодействие гамет (включая реакцию капацитации сперматозоидов)</i></p>	<p>7 часов</p>	<p>II. <i>Контактное взаимодействие гамет (включая акросомную реакцию сперматозоидов)</i></p>	<p>12 часов</p>	<p>III. <i>Проникновение сперматозоида в ооцит и ответная кортикальная реакция ооцита II</i></p>	<p>Минуты</p>	<p>IV. <i>Подготовка зиготы к дроблению</i></p>	<p>12 часов</p>	<p>ИТОГО – около 30 часов</p>	
<p>I. <i>Сближение и дистантное взаимодействие гамет (включая реакцию капацитации сперматозоидов)</i></p>	<p>7 часов</p>											
<p>II. <i>Контактное взаимодействие гамет (включая акросомную реакцию сперматозоидов)</i></p>	<p>12 часов</p>											
<p>III. <i>Проникновение сперматозоида в ооцит и ответная кортикальная реакция ооцита II</i></p>	<p>Минуты</p>											
<p>IV. <i>Подготовка зиготы к дроблению</i></p>	<p>12 часов</p>											
<p>ИТОГО – около 30 часов</p>												

3. Дробление и образование бластулы

<p>Рост числа клеток при дроблении</p>	<p>а) В пункте 5.6 сказано, что дробление у человека – полное неравномерное асинхронное.</p> <p>б) Проиллюстрируем динамику роста числа клеток при дроблении:</p> <table border="1"> <tr> <td>30-32 часа</td> <td>40 часов</td> <td>72 часа</td> <td>4 суток</td> <td>4,5 суток</td> <td>5,5 суток</td> </tr> <tr> <td>2 кл.</td> <td>4 кл.</td> <td>14 кл.</td> <td>32 кл.</td> <td>58 кл.</td> <td>107 кл.</td> </tr> </table>		30-32 часа	40 часов	72 часа	4 суток	4,5 суток	5,5 суток	2 кл.	4 кл.	14 кл.	32 кл.	58 кл.	107 кл.
30-32 часа	40 часов	72 часа	4 суток	4,5 суток	5,5 суток									
2 кл.	4 кл.	14 кл.	32 кл.	58 кл.	107 кл.									
<p>Всем клеткам – полный набор ДНК!</p>	<p>Всё это время зародыш покрыт плотной оболочкой оплодотворения (образовавшейся из блестящей оболочки ооцита). Поэтому объём зародыша – постоянен, и образующиеся клетки становятся всё более мелкими. Но содержание ДНК и хромосомных белков в зародыше, очевидно, растёт.</p>													
<p>Бластоциста в матке</p>	<p>На 5-е сутки в зародыше появляется полость – он становится бластоцистой. В это же время он, наконец, попадает из яйцевода в матку и ещё около 2-х дней остаётся в относительно свободном состоянии.</p>													

Образование бластулы (продолжение)

<p>Бластоциста</p>	<p>а) Также в пункте 5.6. было приведено изображение бластоцисты, которое мы воспроизводим и здесь.</p> <p>б) Напомним, в бластоцисте – 3 компонента:</p> <ul style="list-style-type: none"> - трофобласт (1) – тонкая однослойная стенка из мелких светлых клеток; - эмбриобласт (2) – скопление крупных тёмных клеток под одним из полюсов, - бластоциста (3) – полость, заполненная жидкостью. 	 <p style="text-align: center;">Рис. 31.2</p>
---------------------------	---	---

4. Трофобласт и связанные с ним события

<p>Роль на первых неделях развития</p>	<p>В дальнейших событиях важная роль принадлежит трофобласту. Благодаря его активности, зародыш</p> <ol style="list-style-type: none"> I. вначале освобождается от оболочки оплодотворения, отчего он получает возможность увеличиваться в размерах; II. чуть позже – постепенно имплантируется в толщу эндометрия, III. и ещё несколько дней питается продуктами распада эндометрия.
<p>Преобразования трофобласта</p>	<p>Активация трофобласта сопровождается его выраженными морфологическими изменениями.</p> <ol style="list-style-type: none"> а) Он становится двуслойным, делясь на <ul style="list-style-type: none"> - цитотрофобласт (нижний слой, сохраняющий клеточное строение) - и симпластотрофобласт (наружный слой, где клетки сливаются в единую многоядерную массу). б) Кроме того, он образует выросты, которые позже приобретают вид ветвящихся ворсин и (вместе с подрастающей мезенхимой) к рубежу 2-й и 3-й недель развития превращают трофобласт в хорион.
<p>Экзо- и эндокринная Активность</p>	<p>Симпластотрофобласт активно продуцирует ферменты, которые разрушают окружающие ткани, а цитотрофобласт начинает вырабатывать гормоны – в частности, хориальный гонадотропин (ХГТ).</p>
<p>Имплантация</p>	<ol style="list-style-type: none"> а) Упомянутая имплантация зародыша в эндометрий начинается на 7-е сутки и продолжается 40 часов. В это время в эндометрии проходит фаза секреции, обеспечивающая наилучшие условия для имплантации. б) В этом процессе различают: <ol style="list-style-type: none"> I. стадию адгезии – прикрепление зародыша к эндометрию (обычно это происходит в верхней части матки на передней или задней стенке) и II. стадию инвазии – погружение зародыша в эндометрий (которое и занимает основную часть времени). в) После полного его погружения дефект в эндометрии заполняется свернувшейся кровью, затем зарастает соединительной тканью и через несколько дней покрывается эпителием.
<p>О хорионе</p>	<p>Трофобласт – наиболее активный участник этих событий, – как уже сказано, через несколько дней превратится в ворсинчатую оболочку – хорион. А тот к концу 3-го месяца одной своей частью образует плодную часть плаценты, а оставшейся – вторую (среднюю) оболочку плода.</p>

5. Преобразования эмбриобласта а) Гастрюляция

<p>В то же самое время (<i>на 7-е – 8-е сутки</i>), когда трофобласт многочисленными своими выростами выделяет ферменты, помогающие зародышу погрузиться в набухшую ткань эндометрия, в эмбриобласте происходят ещё более важные процессы – и, прежде всего, первая фаза гастрюляции.</p>	
<p>Первая фаза гастрюляции</p>	<p>В пункте 6.1,а-б уже были изложены события гастрюляции. Первая фаза состоит в <i>двукратной деламинации</i>, в результате чего эмбриобласт расщепляется на три листка (см. рис. 6.2,а):</p> <ul style="list-style-type: none"> - <i>амниотическую эктодерму</i> – эпителий стенки будущего амниона, - <i>зародышевый эпибласт</i> - и <i>гипобласт</i> – эпителий стенки будущего желточного мешка.
<p>Вторая фаза гастрюляции</p>	<p>а) Вторая же фаза гастрюляции начинается у человеческого эмбриона лишь через неделю после первой (проходя <i>с 14-х по 17-е сутки</i>).</p> <p>б) Она осуществляется (см. рис. 6.2,б) путём <i>иммиграции</i> новообразующихся клеток <i>зародышевого эпибласта</i>, которые перемещаются по его верхней поверхности – к срединной оси, а отсюда –</p> <ul style="list-style-type: none"> - на нижнюю поверхность (образуя <i>зародышевую энтодерму</i>) и - между поверхностями (<i>зародышевая и внезародышевая мезодерма</i>), так что клетки, оставшиеся на верхней поверхности, представляют теперь <i>зародышевую эктодерму</i>.

б) Осевые зачатки органов и их производные

<p>1) Сразу по окончании гастрюляции начинается следующий этап (см. рис. 31.1) – <i>формирование комплекса осевых зачатков</i>.</p> <p>2) Компоненты данного комплекса и их происхождение указаны в пункте 6.2.</p> <p>3) Здесь мы составим список производных (тканей или органов), образующихся впоследствии из осевых зачатков.</p>			
Производные мезодермы		Производные эктодермы (5-7) и энтодермы (7-8)	
Осевой зачаток	Его производное	Осевой зачаток	Его производное
1) Хорда	Пульпозные ядра межпозвонковых дисков	5,а) Нервная трубка	Спинальной и головной мозг
2) 44 сомита:		5,б) Ганглиозные пластинки	Нервные ганглии
а) миотомы	а) Скелетные мышцы	6) Кожная эктодерма	Эпидермис, железы кожи, эпителий влагалища
б) <i>дерматомы</i>	б-г) Ткани внутренней среды организма:	7) Прехордальная пластинка	Эпителий пищевода, органов дыхания, тимуса, щитовидной жел.
в) <i>склеротомы</i>	соединительные (в т.ч. хрящевые и костные),	8) Кишечная энтодерма	Эпителий желудка и кишки, печени и pancreas
и (образуемая из них)	гладкие миоциты, кровь		
г) <i>мезенхима</i>			
3) Нефрогонотомы, нефрогенный тяж	Эпителий почек, мочевыводящих путей и гонад		
4) Спланхнотомы:			
а) <i>висцер.</i> листок	а) Миокард, эпикард		
б) <i>париет.</i> листок	б) Мезотелий		

в) Обособление тела зародыша

Одновременно с формированием комплекса осевых зачатков

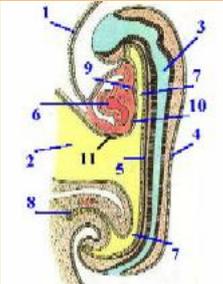
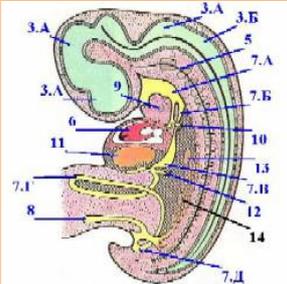
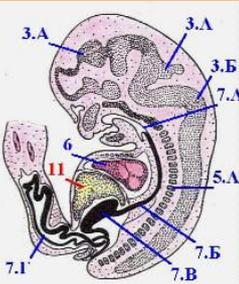
- продолжается **образование внезародышевых органов** – амниона, желточного мешка, хориона и аллантаиса (что описано в пункте 6.4),

- и происходит **сгибание** (сворачивание) **зародыша** в двух направлениях.

<p>Латеральное сгибание</p>	<p>а) Сворачиваясь вокруг своей продольной осевой линии (латеральное сгибание), зародыш приобретает почти цилиндрическую форму.</p> <p>б) При этом его дорсальная сторона обращена в амниотическую полость (всё глубже в неё погружаясь).</p> <p>в) А на вентральной стороне сближаются т.н. туловищные складки, отделяющие зародышевые ткани от внезародышевых.</p> <p>г) Напомним, что амниотических складок у человека, в отличие от птиц, нет.</p>
<p>Продольное сгибание</p>	<p>Второе сгибание – это сгибание самой продольной оси тела зародыша: она (ось) принимает вид буквы С.</p> <p>При этом краниальный (в большей степени) и каудальные концы зародыша сгибаются по направлению к висцеральной поверхности тела.</p>

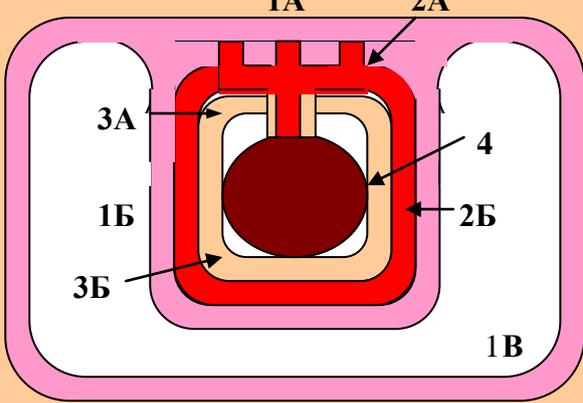
6. Первичное формирование органов и систем

Наконец, проследим за первичным формированием органов и систем, которое начинается ещё во время образования комплекса осевых зачатков.

Рис. 31.3. 4-я неделя	Рис. 31.4. 5-я неделя	Рис. 31.5. 7–8-я неделя
		
<p>Уже произошли оба вида сгибания. Обозначились зачатки конечностей и жаберных дуг.</p>	<p>Сильно увеличивается объём головы (развитие мозга). Верхние конечности – лопатообразные.</p>	<p>Прорисовываются черты лица: глаза, уши. Имеются все отделы конечностей. Хвост редуцируется</p>
<p>Эмбрион уже полностью – в полости амниона (1). Желточный мешок пока соединён широким проходом (2) с кишкой (7Б). Завершается замыкание нервной трубки (6) Начинает биться двухкамерное сердце (5). В кишке – 3 отдела. Из заднего растёт аллантаис.</p>	<p>Спереди нервная трубка образует 5 мозговых пузырей. Формируются глаза. Сердце – уже трёхкамерное. В передней кишке – глотка (4А), пищевод (4Б) и желудок (4В). Сформирована трахея и главные бронхи. На первичных почках – половые валики.</p>	<p>Продолжают расти и развиваться внутренние органы: головной (1) и спинной (2) мозг, сердце (3), пока ещё трёхкамерное, отделы ЖКТ, печень и пр. В итоге, к концу 8-й недели зародыш приобретает явные человеческие черты.</p>

Тема 32. Оболочки плода и плацента

1. Отделы эндометрия, хориона и амниона а) Эндометрий

<p>Децидуализация</p>	<p>а) Уже в начальные недели беременности эндометрий подвергается т.н. децидуализации: подэпителиальная часть функционального слоя подразделяется на два слоя:</p> <ul style="list-style-type: none"> - поверхностный компактный – здесь крупными скоплениями сосредотачиваются децидуальные клетки, происходящие, видимо, из местных фибробластов и из костномозговых моноцитов, - и глубокий зубчатый, в котором содержатся остатки маточных желёз (в виде полостей) и многочисленные сосуды. <p>б) Известно, что в конце беременности децидуальные клетки готовят ткани матери к родам; функция же их в предыдущие сроки беременности не ясна.</p>	
<p>Новое старое название</p>	<p>Как бы то ни было, функциональный слой эндометрия (во всех его отделах!) называют теперь (т.е. после указанных изменений) децидуальной (отпадающей) оболочкой, или просто decidua.</p> <p>Термин вряд ли удачен: функциональный слой и до того был отпадающим.</p>	
<p>Отделы эндометрия</p>	<p>После полного погружения зародыша в эндометрий последний разделяется на 3 отдела.</p> <p>А. Decidua basalis (1А) – та часть расслоенной плодом (4) и его оболочками decidua, которая обращена к миометрию. Она формирует материнскую часть плаценты.</p> <p>Б. Decidua capsularis (1Б) – та часть расслоенного плодом эндометрия, которая отделяется плодом от d. basalis.</p> <p>Она образует наружную оболочку плода.</p> <p>В. Decidua perietalis (1В) – выстилает полость матки вне плаценты.</p>	 <p>Рис. 32.1. Отделы эндометрия, хориона и амниона Схема</p>

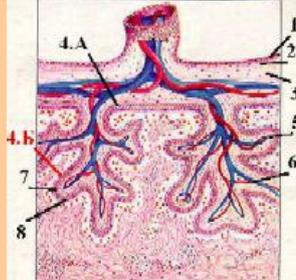
б) Хорион и амнион

<p>Отделы хориона</p>	<p>Хорион, как мы знаем, развивается из трофобласта, у которого появляются многочисленные выросты, превращающиеся в ворсины.</p> <p>А. В той части хориона, которая обращена к decidua basalis, ворсинки сильно разрастаются, ветвятся и глубоко проникают в ткань эндометрия. Это – ветвистый хорион (2А), образующий плодную часть плаценты.</p> <p>Б. В остальной части хориона ворсины исчезают : это – гладкий хорион (2Б), который становится средней оболочкой плода.</p>	
<p>Отделы амниона</p>	<p>И, наконец, амнион тоже подразделяется на 2 отдела:</p> <ul style="list-style-type: none"> - плацентарный отдел (3А) покрывает ветвистый хорион - а остальной отдел образует внутреннюю оболочку плода (3Б). 	

2. Оболочки плода

Перечень оболочек	Итак, плод имеет три оболочки (изнутри кнаружи): амниотическую (3Б), хориальную (2Б) и капсулярную(1Б), где первые две представляют собой внезародышевые ткани плода, а третья образована тканью матери.
Тканевой состав	Каждая оболочка имеет эпителиальный и соединительнотканый компоненты. Последние расположены в следующем порядке. 1,а) Эпителий амниона – однослойный призматический. б) Собственная пластинка амниона – плотная волокнистая соединительная ткань. Рыхлая («слизистая») соединительная ткань – между амнионом и хорионом. 2,а) Собственная пластинка хориона – плотная волокнистая соединительная ткань. б) Эпителий хориона – многослойный цитотрофобласт (симпластотрофобласт здесь редуцируется). 3,а) Поверхностный слой соединительной ткани эндометрия с компактными скоплениями децидуальных клеток. б) Эпителий эндометрия – однослойный призматический.

3. Строение плаценты

Составные части	а) Из таких же источников, как оболочки, формируется и плацента: - материнская часть – из decidua basalis (1А), - плодная часть – из ветвистого хориона (2А) с приросшим к нему плацентарным амнионом (3А). б) При этом в плаценте нет нервов и лимфатических сосудов.	
Типы плацент	а) В плаценте происходит непрямой контакт крови матери и плода для обмена различными веществами. б) По тому, с какими структурными элементами матери контактируют ворсины хориона, различают 4 типа плацент: - эпителиохориальные – с эпителием желёз матки, в отверстия которых врастают ворсины; - синдесмохориальные – с соединительной тканью, лежащей под разрушенными ворсинами эпителием желёз; - эндотелиохориальные – с эндотелием кровеносных сосудов матки, до которых добираются ворсины, разрушив и эпителий, и соединительную ткань; - гемохориальные – непосредственно с кровью матери, если ворсины хориона разрушают и стенки близлежащих сосудов. в) У млекопитающих встречаются все эти типы плацент, но у любого вида животных – только один тип. г) У людей (а также грызунов, зайцев и обезьян) – последний, гемохориальный , тип плаценты.	
Характеристика плодной части	а) Амниотическая оболочка : однослойный плоский эпителий (1) и собственная пластинка (2). б) Под ней – «слизистая» соединительная ткань. в) Ветвистый хорион: состоит из хориальной пластинки (4А) и ворсин (4Б) . И то, и другое состоит из РВСТ и покрыто двухслойным эпителием: нижний слой – цитотрофобласт (7) , верхний – симпластотрофобласт (8) .	 <p>Рис. 32.2</p>

Строение плаценты (продолжение)

Материнская часть	Decidua basalis, представляющая материнскую часть плаценты, будучи пронизана ворсинами хориона, содержит <ul style="list-style-type: none"> - <i>лакуны</i> (9) – пространства, заполненные материнской кровью (10), в которых находятся ворсины хориона; - <i>септы</i> (11) – соединительнотканые перегородки между лакунами с сосудами (12), в эти лакуны и открывающиеся; - <i>базальную пластинку</i> (13), от которой отходят септы и в которой находятся компактные скопления децидуальных клеток.
Дольки плаценты	а) По отношению к хориальной пластинке различают <ul style="list-style-type: none"> - <i>стволовые ворсины</i>, отходящие от самой этой пластинки, - и ветви стволых ворсин 2-го и 3-го порядков. б) Некоторые ворсины (как стволые, так и их ветви) являются якорными: доходят до базальной пластинки и фиксируются в ней. в) Стволовая ворсина вместе со всеми её ветвями, а также скреплённый с ней участок материнской части, – <i>котиледон</i> , или <i>долька</i> плаценты. г) Всего в плаценте – 10-20 больших долек (котиледонов) и до 200 мелких и рудиментарных долек.
Дифференциация сторон	При микроскопии препаратов плаценты ориентирами <ul style="list-style-type: none"> - <i>плодной</i> стороны плаценты являются наличие двух эпителиев: амниотического и хориального (на хориальной пластинке и отходящих ворсинах), - а <i>материнской</i> стороны – наличие децидуальных клеток (в базальной пластинке) и септ, не покрытых эпителием.

4. Функции плаценты

Барьерная функция	а) Итак, в состав <i>гематоплацентарного барьера</i> (т.е. барьера между кровью плода и кровью матери) входят лишь ткани плода: <ul style="list-style-type: none"> - эндотелий сосудов плода в ворсинках хориона, - соединительная ткань сосудов и стромы ворсин, - двуслойный эпителий ворсин (цито- и симпластотрофобласт), местами покрытый т.н. фибриноидом Лангханса (продуктом распада эпителия и свёртывания плазмы материнской крови). б) Барьер обеспечивает избирательность транспорта многих веществ, но тем не менее через него от матери к плоду могут проходить повреждающие агенты: <ul style="list-style-type: none"> - иммуноглобулины матери при резус-несовместимости, - вирусы (краснухи, кори, оспы, гепатита), - медикаменты и токсические вещества – алкоголь, никотин, наркотические средства.
Обменная функция	а) В то же время от матери к плоду проникают вещества, необходимые для жизнедеятельности плода: <ul style="list-style-type: none"> питательные вещества (аминокислоты, глюкоза, липиды и т.д.), кислород и некоторые гормоны. б) Обрато перемещаются продукты жизнедеятельности и гормоны плода.
Эндокринная функция	Клетки <i>цитотрофобласта</i> образуют аналоги гормонов гипофиза : <i>хориальный гонадотропин</i> (ХГТ), способствующий развитию гонад у плода, <i>плацентарный лактоген</i> и др. Симпластотрофобласт образует <i>эстрогены</i> и <i>прогестины</i> . Децидуальные клетки выделяют <i>релаксин</i> , подготавливающий к родам.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ.....	3	<i>Тема 15.</i> Нервная система: головной мозг.....	70
Раздел 1. Микроскопическая техника		<i>Тема 16.</i> Органы чувств: органы зрения и обоняния.....	75
<i>Тема 1.</i> Техника гистологического исследования	4	<i>Тема 17.</i> Органы чувств: органы слуха, равновесия и вкуса..	81
Раздел 2. Цитология		<i>Тема 18.</i> Сердечно-сосудистая система: артерии, сосуды микроциркуляторного русла....	85
<i>Тема 2.</i> Клетка и неклеточные структуры. Клеточные мембраны.	6	<i>Тема 19.</i> Сердечно-сосудистая система: вены, лимфатические сосуды, сердце.....	89
<i>Тема 3.</i> Цитоплазма	10	<i>Тема 20.</i> Кроветворение: центральные органы кроветворения и иммуногенеза	92
<i>Тема 4.</i> Ядро клетки. Деление клетки.....	16	<i>Тема 21.</i> Кроветворение: периферические органы кроветворения и иммуногенеза.....	99
Раздел 3. Общая эмбриология		<i>Тема 22.</i> Эндокринная система..	107
<i>Тема 5.</i> Половые клетки, оплодотворение, дробление, бластула .	24	<i>Тема 23.</i> Пищеварительная система: органы ротовой полости, глотка и пищевод.....	115
<i>Тема 6.</i> Гастрюляция, образование осевых зачатков органов и зародышевых оболочек.....	29	<i>Тема 24.</i> Пищеварительная система: желудок и тонкая кишка....	123
Раздел 4. Общая гистология		<i>Тема 25.</i> Пищеварительная система: толстая кишка, печень и поджелудочная железа	134
<i>Тема 7.</i> Введение в учение о тканях. Эпителиальные ткани...	33	<i>Тема 26.</i> Органы дыхания	139
<i>Тема 8.</i> Кровь	38	<i>Тема 27.</i> Кожа и её производные.....	145
<i>Тема 9.</i> Собственно соединительные ткани. Соединительные ткани со специальными свойствами.....	44	<i>Тема 28.</i> Мочевая система	152
<i>Тема 10.</i> Скелетные соединительные ткани	49	<i>Тема 29.</i> Мужская половая система.....	159
<i>Тема 11.</i> Мышечные ткани.....	54	<i>Тема 30.</i> Женская половая система	167
<i>Тема 12.</i> Нервная ткань: и нейроны, глиоциты, нервные волокна	59	Раздел 6. Эмбриология человека	
<i>Тема 13.</i> Нервные окончания и синапсы.....	64	<i>Тема 31.</i> Ранние стадии внутриутробного развития человека	172
Раздел 5. Частная гистология		<i>Тема 32.</i> Оболочки плода и плацента	
<i>Тема 14.</i> Нервная система: нервы, нервные узлы, спинной мозг..	66		