



Тема 23. Пищеварительная система: органы ротовой полости, глотка и пищевод

23.1. Общие сведения

23.1.1. Компоненты пищеварительной системы (рис. 23.1)

Пищеварительная система состоит из пищеварительной трубки и крупных желез (лежащих вне этой трубки).

1. В пищеварительной трубке имеются следующие отделы:

- ротовая полость (1), глотка (2), пищевод (3), желудок (4);
- тонкая кишка, подразделяющаяся на двенадцатиперстную (5), тощую (6) и подвздошную (7);
- толстая кишка, в т. ч. слепая кишка (8) и червеобразный отросток (9), восходящая (10), поперечная (11), нисходящая (12) и сигмовидная (13) ободочная кишка, а также прямая (14) кишка.

2. А к крупным железам пищеварительной системы относятся

- парные слюнные железы — околоушные (15), подчелюстные (16) и подъязычные (17);
- печень (18), которая связана с желчным пузырем (19) и желчевыводящими протоками (20);
- экзокринная часть поджелудочной железы (21).

3. Три отдела пищеварительной системы. Часто пищеварительную систему подразделяют на три отдела:

а) *передний* отдел — ротовая полость, слюнные железы, глотка и пищевод;

б) *средний* отдел — все остальные вышеперечисленные органы (в т. ч. печень и подже-

лудочная железа), кроме каудальной части прямой кишки;

в) *задний* отдел — каудальная часть (анальный отдел) прямой кишки.

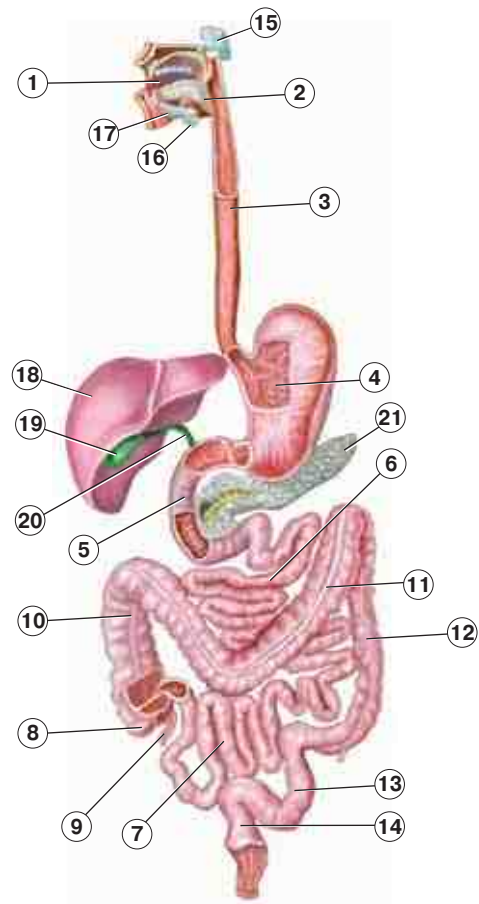


Рис. 23.1. Компоненты пищеварительной системы

23.1.2. Пищеварительная трубка: общий план строения (рис. 23.2)

Почти на любом уровне пищеварительная трубка имеет в своей стенке следующие слои (перечисляемые изнутри кнаружи): слизистую оболочку (I), подслизистую основу (II), мышечную оболочку (III), наружную оболочку (IV) — серозную либо адвентициальную.

(Исключение составляет ротовая полость: здесь под слизистой оболочкой или за подслизистой основой обычно находятся другие структуры.)

I. Слизистая оболочка

а) Поверхность. Слизистая оболочка постоянно увлажнена слизью (с чем и связано ее название). Кроме того, оболочка может образовывать следующие структуры:

А. *складки* — во многих отделах пищеварительной трубки,

Б. *ямки* (1) — в желудке,

В. *крипты* (2), т. е. трубчатые углубления, — в тонкой и толстой кишке;

Г. *ворсинки* (3) — в тонкой кишке.

б) Состав. В слизистой оболочке обычно (хотя не всегда) содержится несколько слоев:

— *эпителий* (4А, 4Б), лежащий на базальной мембране,

— *собственная пластинка* (6) слизистой оболочки

— и *мышечная пластинка* (8) слизистой оболочки.

в) Тип эпителия

1. В переднем отделе пищеварительной трубки (в ротовой полости, глотке, пищеводе) эпителий — *многослойный плоский*, местами (в некоторых участках ротовой полости) *ороговевающий*, но в основном — *неороговевающий* (4А).

2. В среднем отделе трубки (т. е. от желудка и до геморроидального отдела прямой кишки) эпителий является *однослойным цилиндрическим* (4Б).

3. В заднем отделе трубки (в анальной части прямой кишки) эпителий вновь становится *многослойным*: вначале *кубическим*, затем *плоским неороговевающим* и, наконец (в кожной части кишки), *плоским ороговевающим*.

г) Секреторная активность эпителия. Часть клеток в составе эпителия обладает секреторной активностью — экзокринной или эндокринной.

А. *Экзокриноциты* выделяют секрет в просвет пищеварительной трубки; примеры — *слизеобразующие бокаловидные клетки* (5) кишечника, а также все покровные эпителиоциты желудка.

Б. *Эндокриноциты* эпителия выделяют гормональные вещества в кровь.

д) Каемка эпителия. В тонкой кишке большая часть клеток эпителия *ворсинок* и

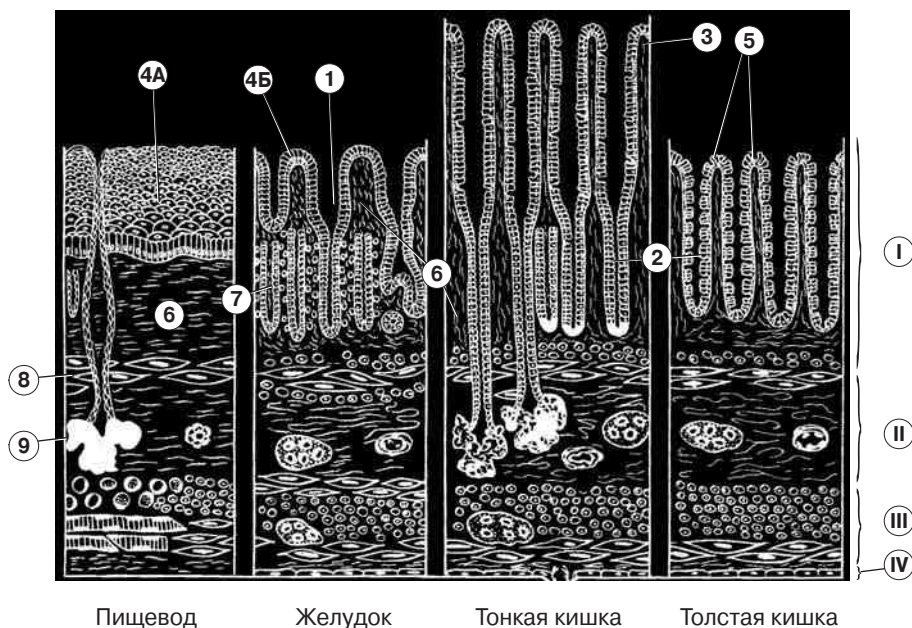


Рис. 23.2. Строение стенки пищеварительной трубки [по Н. А. Юриной]

крипт имеет на апикальной стороне *микроворсинки* — для увеличения поверхности всасывания. На светооптическом уровне микроворсинки воспринимаются как оксифильная каемка (п. 7.3.2.3).

е) Собственная пластинка (б) слизистой оболочки. Основа ее — *рыхлая волокнистая соединительная ткань*. В ней находятся кровеносные и лимфатические сплетения, нервные окончания, местами — скопления лимфоидной ткани (см. тему 21).

В желудке и в некоторых участках пищевода здесь содержатся также простые трубчатые железы (7). В составе этих желез, кроме экзокриноцитов, присутствуют и *эндокриноциты*.

ж) Мышечная пластинка (8) слизистой оболочки состоит из 1–3 слоев *гладких* миоцитов. Однако элементы этой пластинки начинают появляться лишь с верхней трети пищевода. А до того — везде в ротовой полости и в глотке — мышечной пластинки в слизистой оболочке нет.

II. Подслизистая основа

а) Состав ее практически такой же, как у собственной пластинки слизистой оболочки: строма — *рыхлая волокнистая соединительная ткань*, в которой содержатся 1) кровеносные и лимфатические сплетения, 2) нервные элементы, 3) скопления лимфоидной ткани (продолжающиеся сюда из слизистой оболочки).

В глотке, пищеводе и в двенадцатиперстной кишке здесь находятся также *железы* (9).

б) Однако подслизистая основа обычно толще, чем собственная пластинка слизистой оболочки. Поэтому благодаря именно ей слизистая оболочка образует складки и обладает относительной подвижностью при продвижении пищи.

в) В ротовой полости на деснах, в некоторых отделах твердого нёба и на верхней поверхности языка подслизистой основы нет. Здесь слизистая оболочка сращена с подлежащими тканями и неподвижна.

III. Мышечная оболочка

а) Слои. В мышечной оболочке — обычно два слоя мышечных элементов: наружный продольный и внутренний циркулярный.

Подобная ориентация слоев мышечной оболочки сохраняется на всем протяжении ЖКТ. Запомнить же ее нетрудно, если представить т.н. *ленты* толстой кишки. Эти ленты — наружный слой мышечной оболочки, распавшийся на три части. Ленты расположе-

ны продольно; соответственно, и во всех вышележащих отделах ЖКТ — до пищевода и глотки — наружный слой является продольным. Тогда следующий (внутренний) слой — очевидно, циркулярный.

В желудке, в отличие от прочих отделов ЖКТ, изнутри (т.е. со стороны полости) добавляется третий слой — внутренний косой.

б) Тканевой состав. Мышечная оболочка образована следующими видами мышечной ткани:

1) *поперечнополосатой скелетной тканью* — до средней трети пищевода, а также в каудальном отделе прямой кишки,

2) *гладкой мышечной тканью* — в остальных отделах пищеварительной трубки.

В мышечной оболочке содержатся также соединительнотканые прослойки, а в них — межмышечные нервные сплетения (включающие интрамуральные ганглии) и сосуды.

IV. Наружная (адвентициальная) оболочка

Состав и название этой оболочки зависит от местонахождения участка пищеварительной трубки.

а) У глотки, грудного отдела пищевода и конечной части прямой кишки наружная оболочка является *адвентициальной*, т.е. состоит только из соединительной ткани.

б) В остальных участках пищеварительной трубки наружная оболочка называется *серозной*, т.к. представляет собой висцеральный листок брюшины. Здесь соединительнотканная основа (с нервами и сосудами) покрыта снаружи *мезотелием*.

23.1.3. Иннервация пищеварительной трубки (рис. 23.3)

В пищеварительной трубке хорошо развит *интрамуральный нервный аппарат* (пп. 14.1.3.3 и 14.2.2.3).

1. Виды нервных сплетений. В общем случае указанный аппарат содержит три нервных сплетения:

- *подслизистое (I)* — в подслизистой основе;
- *межмышечное (II)* — между двумя слоями мышечной оболочки;
- *подсерозное (III)* или *субадвентициальное* — на границе между мышечной и серозной (адвентициальной) оболочками.

В пищеводе имеется еще *адвентициальное* сплетение.

2. Состав сплетений. Перечисленные сплетения включают следующие компоненты:

- а) чувствительные нервные окончания (свободные и несвободные) — в эпителии, соединительной и мышечной тканях;
- б) нервные узлы с телами нервных клеток всех функциональных типов — чувствительных, ассоциативных и эффекторных, которые входят
 - в метасимпатический (все три вида клеток) и (или)
 - в парасимпатический (эффекторные нейроны) отделы вегетативной нервной системы;
- в) отростки нейронов.

3. Функция. Исходя из информации, приведенной в п. 14.1.3, нетрудно заключить, что в интрамуральных сплетениях передаются (и подчас анализируются) следующие сигналы.

а) Афферентные сигналы от чувствительных окончаний:

- в рамках метасимпатической нервной системы они могут идти в интрамуральные ганглии,
- а по афферентным волокнам симпатических и парасимпатических нервов — в спинной (1) и в головной (2) мозг.

б) Ассоциативные сигналы от одних интрамуральных ганглиев к другим: это опять проявление активности метасимпатической нервной системы.

в) Эфферентные сигналы:

I. по преганглионарным парасимпатическим волокнам — к эффекторным нейронам интрамуральных ганглиев,

II. по постганглионарным парасимпатическим волокнам (которые, видимо, зачастую являются одновременно и метасимпатическими), а также по постганглионарным симпатическим волокнам, идущим из экстраорганных ганглиев (3), — к рабочим структурам — гладким миоцитам и секреторным клеткам.

Таким образом, интрамуральные нервные сплетения — весьма сложный и активно функционирующий аппарат.

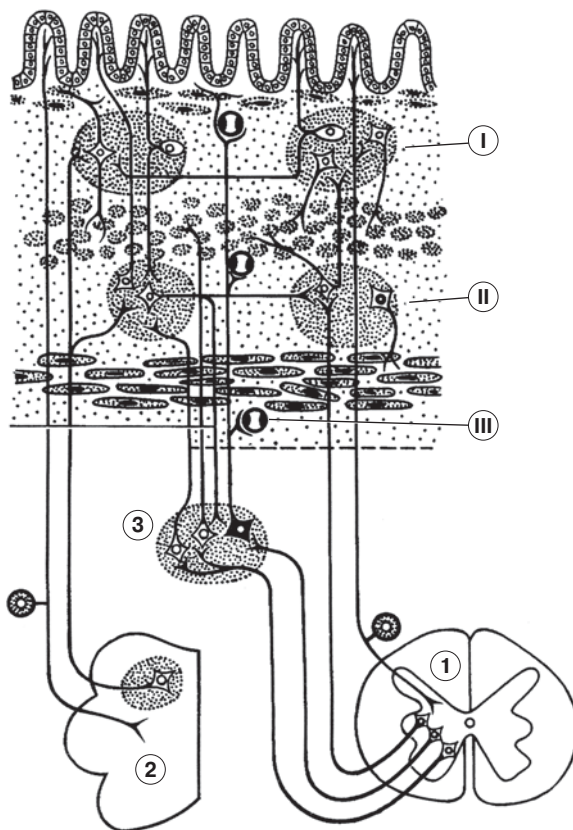


Рис. 23.3. Интрамуральные нервные сплетения пищеварительного тракта. Схема [по Н. А. Юриной]

- в **среднем** отделе трубки — из **энтодермы**,
- в **заднем** отделе — из **эктодермы**.

2. а) Орофарингеальная мембрана (или, на более ранней стадии развития, *прехордальная пластинка*) — это небольшой овальный участок в головной части зародыша, где в процессе гастрюляции не оказывается мезодермы, так что эктодерма и энтодерма вплотную прилегают друг к другу.

б) Позднее данный участок (объединяющий материал экто- и энтодермы) начинает *впячиваться* с формированием первичной ротовой полости, какое-то время *отделяет* эту полость от слепого переднего конца первичной кишки (отсюда и термин — «*орофарингеальная, т.е. ротоглоточная, мембрана*»), но затем *прорывается*.

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

23.1.4. Источники развития

23.1.4.1. Пищеварительная трубка и крупные железы

Согласно рис. 23.4, компоненты стенки пищеварительной трубки имеют следующее происхождение.

1. Эпителий слизистой оболочки

- в **переднем** отделе трубки развивается из смешанного (экто-энтодермального) материала *орофарингеальной мембраны*,

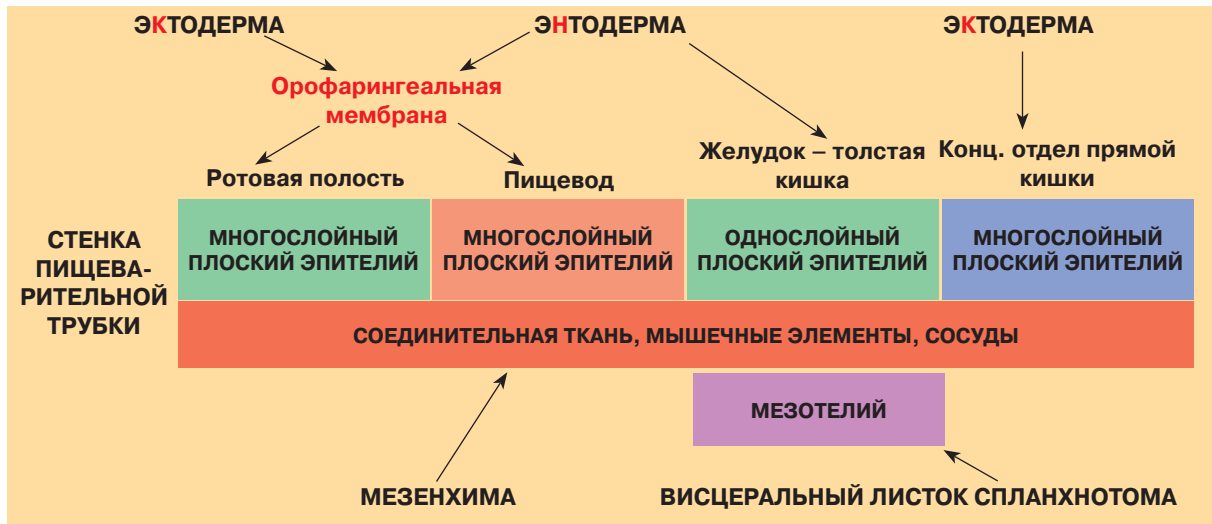


Рис. 23.4. Источники развития пищеварительной трубки

г) В то же время имеются и иные представления:

- о чисто эктодермальной природе эпителия ротовой полости
- и чисто энтодермальном происхождении эпителия пищевода.

3. а) Эпителий серозной оболочки (мезотелий) происходит из висцерального листка спланхнотома.

б) Остальные элементы стенки (кроме нервных сплетений) развиваются из мезенхимы.

4. Железы вне пищеварительной трубки:

- паренхима слюнных желез происходит из эктодермы,
- паренхима печени и поджелудочной железы — из энтодермы,

— а строма тех и других — из мезенхимы.

23.1.4.2. Участие первичной глотки в формировании жаберного аппарата

Развитие в эмбриогенезе ряда систем (в т.ч. пищеварительной) связано с интересным феноменом. В соответствии с положением о том, что «онтогенез повторяет филогенез», на переднем конце зародыша, в области глоточного отдела передней кишки, образуется **жаберный аппарат**.

1. Компоненты аппарата. Этот аппарат включает три типа структур.

а) **Жаберные карманы** — 4 пары выпячиваний боковой стенки глотки.

Таблица 23.1-А. Производные жаберного аппарата

Производные жаберных ДУГ	Производные жаберных КАРМАНОВ	Производные жаберных ЩЕЛЕЙ
Из I-й пары (мандибулярной) — верхняя и нижняя челюсти	Из I-й пары — эпителий среднего уха (барабанной полости и евстахиевой трубы)	Из I-й пары — наружные слуховые проходы
Из II-й пары (гидной) — подъязычная кость	Из II-й пары — эпителий небных миндалин	
Из III-й пары — щитовидный хрящ	Из III–IV-й пар —	II–III–IV-пары — редуцируются
Из вентральных отделов I, II, III-й пар — язык	а) эндокриноциты парашитовидных желез,	
IV–V-я пары — редуцируются	б) атипичные фолликулы щитовидной железы, в) строма тимуса	

б) Жаберные щели — 4 пары впячиваний *кожной эктодермы* по направлению к жаберным карманам (места соприкосновения тех и других называются *жаберными перепонками*; последние у человека не прорываются),

в) Жаберные дуги — 5 пар валикообразных утолщений (вследствие разрастания *мезенхимы*) между жаберными щелями и за последней из них.

2. Производные жаберного аппарата

а) Некоторые из перечисленных структур исчезают впоследствии без следа, другие же служат источником формирования тех или иных *дефинитивных* тканей и органов (см. табл. 23.1-А).

б) Как видно, большая часть материала жаберного аппарата находит себе применение и у тех животных, которым жабры не нужны:

- из *мезенхимы* жаберных дуг образуются несколько костей (обе челюсти и подъязычная), хрящ (щитовидный), скелетные мышцы (языка);

- из эпителия жаберных карманов — *покровные* эпителии среднего уха и миндалин, *стромальный* эпителий тимуса, а также *железистый* эпителий околощитовидных и отчасти щитовидной желез.

После этого общего обзора рассмотрим подробнее все отделы и органы пищеварительной системы.

23.2. Ротовая полость

1. Структуры ротовой полости можно поделить на две группы:

а) одни образуют *стенки* этой полости; сюда относятся *губы, щеки, десны, твердое и мягкое нёбо*, продолжающееся в *язычок*;

б) другие являются специальными *производными*; это *язык, слюнные железы, зубы и нёбные миндалины*.

Напомним: нёбные миндалины уже рассматривались в п. 21.1.2.3.

2. Три типа слизистой оболочки в полости рта

а) Слизистую оболочку тех из названных структур, где она имеется, подразделяют на три типа:

- *выстилающего* типа — на внутренней стороне губ, щек (кроме срединной линии), в дне полости рта, на оральной поверхности мягкого нёба и нижней поверхности языка;

- *жевательного* типа — на деснах и оральной поверхности твердого нёба;

- и *специализированного* типа — на дорсальной (т.е. верхней и боковой) поверхности языка.

б) Принципиальное отличие двух последних типов от первого состоит в том, что в этих участках

- слизистая оболочка покрыта *ороговевающим* (на деснах и твердом нёбе) или частично ороговевающим (на верхней поверхности языка) эпителием,

- и под этой оболочкой *нет* (кроме некоторых отделов твердого нёба) *подслизистой основы*.

в) Кроме того,

- в слизистой оболочке жевательного типа собственная пластинка приближается по структуре к *плотной* неоформленной соединительной ткани,

- а оболочка специализированного типа имеет *сосочки* (на верхней и боковой поверхности языка).

23.2.1. Структуры, образующие стенки ротовой полости

Состав стенок ротовой полости приведен в табл. 23.1. В этой таблице первые три столбца занимают структуры со слизистой оболочкой *выстилающего* типа, а последний столбец — структуры с оболочкой *жевательного* типа.

Таблица 23.1. Слои стенок ротовой полости (изнутри кнаружи)

ГУБЫ	ЩЕКИ	МЯГКОЕ НЁБО И ЯЗЫЧОК	ДЕСНЫ И ТВЕРДОЕ НЁБО
1. Слизистая оболочка (без мышечной пластинки)			
2. Подслизистая основа			2. Подслизистая основа (имеется лишь на ряде участков твердого нёба)
3. Круговая мышца рта 4. Кожа	3. Щечная мышца 4. Жировое тело щеки 5. Кожа	3. Фиброзно-мышечная основа 4. Слизистая оболочка носоглотки	3. Надкостница нижней или верхней челюсти 4. Кость

а) Можно видеть, что состав стенок ротовой полости и в тех, и в других участках отличается от типичного состава стенки пищеварительной трубки (п. 23.1.2). В частности,

- как уже отмечалось, ни в одном отделе ротовой полости в слизистой оболочке нет мышечной пластинки,
- нигде нет и адвентициальной или серозной оболочки.

б) При этом твердые стенки ротовой полости отличаются от «стандарта» сильнее:

- не содержат, за редким исключением, подслизистой основы,
- и их слизистая оболочка прилежит даже не к мышечной стенке, а к надкостнице соответствующей кости.

23.2.1.1. Мягкие стенки полости рта

1. Губы (кожный и красный отделы) (рис. 23.5). В покрове губы различают три отдела: кожный (I) — наружный; промежуточный, или красный (II), и слизистый (III) — внутренний.

а) Кожный отдел имеет обычное строение кожи.

I. Он покрыт *эпидермисом* — многослойным плоским ороговевающим эпителием.

II. Ниже лежит *дерма*, образованная волокнистой соединительной тканью (вначале — рыхлой, а глубже — плотной неоформленной; п. 9.3.1).

III. Дерма вдается в эпидермис высокими сосочками и содержит обычные производные

кожи — *волосные фолликулы*, *сальные и потовые железы*.

б) Промежуточный (красный) отдел.

I. В эпителии роговой слой становится тоньше, но толщина всего эпителия увеличивается в 3–4 раза.

II. Сосочки подлежащей рыхлой соединительной ткани содержат *очень много кровеносных сосудов* и проникают почти до поверхностных слоев эпителия; отсюда — красный цвет данного отдела губы.

III. Волосных фолликулов и потовых желез нет, а сальные железы встречаются лишь в наружной части красного отдела губы.

IV. На внутренней части красного отдела у новорожденных имеются *эпителиальные сосочки* (ворсинки), которые с возрастом сглаживаются.

в) Слизистый отдел губы рассмотрим в следующем пункте — вместе с другими мягкими стенками полости рта.

2. Губы (слизистый отдел), **щеки** (за исключением средней части), **мягкое нёбо и язычок**.

а) Слизистая оболочка.

I. Все перечисленные стенки ротовой полости с внутренней стороны покрыты **многослойным плоским неороговевающим эпителием** (1 на рис. 23.5). Последний по-прежнему отличается большой высотой: на губах и щеках он значительно толще, чем на кожном отделе губ. Отчасти это обусловлено *крупными размерами* эпителиоцитов — особенно *клеток шиповатого слоя*.

Заметим, что в клетках базального слоя эпителия, как и в эпидермисе, содержатся не только базальные кератиноциты, но и, по крайней мере, еще три вида клеток:

- специализированные макрофаги — клетки Лангерганса,
- меланоциты,
- осязательные клетки Меркеля (п. 13.2.2.1).

Более подробно эти клетки будут рассмотрены в теме «Кожа и ее производные» (п. 27.2.2).

II. Под эпителием находится **собственная пластинка слизистой оболочки** (2). Она представлена, как всегда (п. 23.1.2), рыхлой соединительной тканью. При этом собственная пластинка

- опять-таки образует *сосочки*, вдающиеся в эпителий (в губах и щеках — небольшие, в мягком нёбе и язычке — высокие),

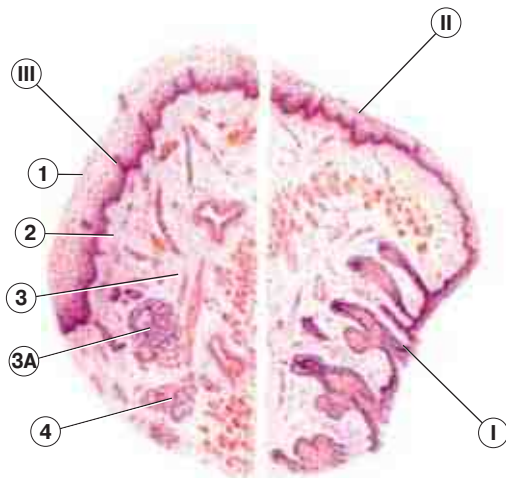


Рис. 23.5. Сагиттальный срез губы ребенка. Окраска гематоксилином и эозином. Рисунок с препарата [по В. Г. Елисееву, Ю. И. Афанасьеву, Е. Ф. Котовскому]

— и обычно богата *эластическими волокнами* (помимо коллагеновых). Причем в мягком нёбе и язычке эластические волокна образуют сильно развитый слой на границе с подслизистой основой.

III. Мышечной пластинки в слизистой оболочке нет. Поэтому нет и четкой границы между собственной пластинкой слизистой оболочки и подслизистой основой.

б) Подслизистая основа (3), как правило, хорошо развита и содержит (в рыхлой соединительной ткани) относительно крупные сосуды, жировые клетки и мелкие *слюнные железы* (3А) — слизисто-белковые или (в мягком нёбе и язычке) чисто слизистые. Их выводные протоки открываются на поверхности слизистой оболочки.

в) Скелетные мышцы. За подслизистой основой находится та или иная скелетная мышца (4) (см. табл. 23.1). В мягком нёбе и язычке мышечные волокна прикреплены к сухожильной пластинке и вместе с ней составляют *фиброзно-мышечную основу*.

Нередко концевые отделы слюнных желез расположены не только в подслизистой основе, но и между пучками мышечных волокон соответствующей мышцы.

3. Средняя зона щеки. а) Это часть щеки шириной около 1 см, идущая по линии смыкания зубов, т.е. от угла рта до ветви нижней челюсти.

Она представляет собой место сращения зачатков щек у эмбриона: у последнего ротовое отверстие вначале очень широкое (до ушных зачатков), а затем уменьшается до привычных размеров.

б) Отсюда — ряд особенностей, присущих средней зоне щек, причем все они подобны свойствам красного отдела губ:

I. в эпителии обнаруживаются признаки ороговения;

II. у грудных детей здесь имеются эпителиальные ворсинки;

III. слюнные железы отсутствуют,

IV. но зато могут встречаться редуцированные слюнные железы.

23.2.1.2. Твердые стенки полости рта

Твердые стенки полости рта — твердое нёбо и десны; их слизистая оболочка относится к жевательному типу. Мы уже знаем главные особенности твердых стенок ротовой полости:

- ороговевающий характер эпителия,
- плотный характер ткани, образующей собственную пластинку,

— полное или частичное отсутствие подслизистой основы и подлежащей мышечной ткани.

Немного конкретизируем эти сведения.

1. Десны: отделы и части

а) Десны — это часть слизистой оболочки ротовой полости, покрывающая альвеолярные отростки челюстей и примыкающая к зубам.

б) У десен различают два отдела:

— *вестибулярный* — обращен к преддверию ротовой полости,

— *оральный* — обращен к самой ротовой полости.

в) Помимо того, десны подразделяют на три части:

I. *прикрепленную часть* — она плотно срастается с подлежащей надкостницей;

II. *небольшую свободную часть* — она свободно прилежит к поверхности зуба и отделена от последней циркулярной щелью — *десневым карманом, или десневой бороздкой*;

III. *межзубные сосочки* — треугольные участки десны в промежутках между соседними зубами.

2. Отмеченные выше особенности гистологической структуры десен и твердого нёба проявляются следующим образом.

а) *Эпителий* на большем протяжении — многослойный плоский *ороговевающий*, т.е., помимо базального и шиповатого слоев, содержит зернистый и узкий роговой слой. В случае десен

— степень ороговения с вестибулярной стороны выше,

— в области же десневого кармана эпителий не ороговевает и срастается с кутикулой зуба (что обозначается как *эпителиальное прикрепление*).

б) Собственная пластинка слизистой оболочки содержит толстые пучки коллагеновых волокон, идущие в различных направлениях и вплетающиеся в надкостницу подлежащей кости. (В отношении десен имеется в виду их прикрепленная часть.)

Это и приближает собственную пластинку по структуре к плотной неоформленной соединительной ткани. При этом она вдаётся в эпителий многочисленными высокими сосочками.

в) *Подслизистая основа в деснах отсутствует*, а в случае *твердого нёба*

— в передней трети представлена тонкими скоплениями *жировой ткани*,

- в задней трети — скоплениями *слизистых желез*,
- а в области шва и перехода в десны, как и в деснах, *отсутствует*.

В итоге слизистая оболочка (или подслизистая основа, если она есть) лежит на *надкостнице* соответствующей кости.

Теперь обратимся к *производным* структурам полости рта — языку, крупным слюнным железам и зубам.

23.2.2. Язык

1. Основные компоненты

а) Мышечная основа. Язык — мышечный орган, покрытый на свободных поверхностях слизистой оболочкой. В его основе — *поперечнополосатые скелетные мышцы*, идущие во взаимно перпендикулярных направлениях: продольном, поперечном, вертикальном.

б) Сосочки. На верхней и боковой поверхностях языка слизистая оболочка образует многочисленные выросты — *сосочки*. Их подразделяют на четыре или пять видов: *нитевидные* и близкие к ним по форме *конические*, *грибовидные*, *листовидные* и *желобоватые*, или *окруженные валиком*.

В сосочках (кроме нитевидных) находятся *рецепторы* — вкусовые (п. 17.2.1) и, возможно, тактильные.

в) Слюнные железы. В толще мышц вблизи той или иной поверхности языка располагаются слюнные железы. Они могут быть трех видов: белковые, слизистые, смешанные.

г) Миндалины. В области корня языка под слизистой оболочкой расположена *языч-*

ная миндалина, — скопление лимфоидной ткани, входящее в т. н. кольцо Пирогова (п. 21.3.1.1).

2. Функции языка. Перечисленные компоненты придают языку способность выполнять соответствующие функции: участвовать 1) в механической обработке пищи, 2) в звукопроизношении, 3) в восприятии вкусовых и тактильных раздражений, 4) в слюнообразовании, 5) в иммунной защите от чужеродных антигенов.

3. Сосочки языка. На рис. 23.6, *а–в* показана гистологическая структура сосочков основных четырех типов: нитевидного (1), грибовидного (2), листовидного и желобоватого (окруженного валиком).

а) Можно видеть, что в основе любого сосочка — выросты (сосочки) собственной пластинки слизистой оболочки: один — *первичный* сосочек и 5–20 отходящих от него *вторичных* соединительнотканых сосочков.

б) Сравнительная характеристика сосочков приведена в табл. 23.2.

в) Дополнительные сведения.

1. *Нитевидные и конические сосочки* придают верхней поверхности языка *бархатистый вид*.

А) У многих животных эти сосочки обуславливают шершавость языка. Дело в том, что у них, в отличие от человека, данные сосочки имеют не несколько, а лишь одну вершину, которая переходит в длинный роговой стержень. Это увеличивает роль сосочков в *механической обработке пищи*.

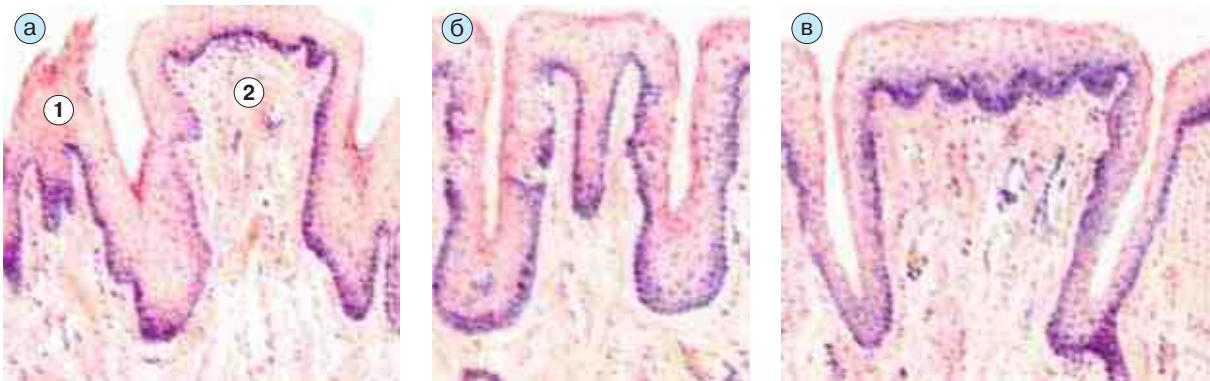


Рис. 23.6. Сосочки языка. Окраска гематоксилином и эозином. Рисунки с препаратов [по В. Г. Елисееву, Ю. И. Афанасьеву, Е. Ф. Котовскому]: а — нитевидный и грибовидный сосочки; б — листовидные сосочки; в — желобоватый сосочек

Таблица 23.2. Сосочки языка

	НИТЕВИДНЫЕ и КОНИЧЕСКИЕ СОСОЧКИ	ГРИБОВИДНЫЕ СОСОЧКИ	ЛИСТОВИДНЫЕ СОСОЧКИ	ЖЕЛОБОВАТЫЕ СОСОЧКИ
ЛОКАЛИЗАЦИЯ	Почти вся верхняя поверхность кончика и тела языка	Верхняя поверхность: кончик и края языка	Боковые поверхности языка: 1 ряд сосочков с каждой стороны	Верхняя поверхность, между телом и корнем языка: 1 ряд сосочков в виде латинской буквы «V»
КОЛИЧЕСТВО	Многочисленные	Несколько десятков	4–8 с каждой стороны	От 6 до 12
ШИРИНА ВЫСОТА	0,3 мм 0,5–1 мм	~ 0,7 мм ~ 1,2 мм	~ 2 мм ~ 3,5 мм	~ 2 мм ~ 1,2 мм
ФОРМА	Коническая, с несколькими заостренными вершинами	Узкое основание и более широкая вершина	Напоминают узкие параллельные складки	Широкая вершина и узкое основание, окруженное желобком
ЭПИТЕЛИЙ	На вершинах сосочков — частично ороговевающий	Многослойный плоский неороговевающий		
ФУНКЦИИ	Способствуют механической обработке пищи	Содержат вкусовые почки (п. 17.2)		

Б) По мнению ряда авторов, данные сосочки выполняют и другую функцию: содержат *тактильные рецепторы*.

В) Если нарушается отторжение ороговевающих слоев эпителия сосочков, на языке появляется *белый налет*.

II. А) Желобоватые сосочки практически не возвышаются над поверхностью языка, так что приведенная в таблице высота отсчитывается от дна желобка, окружающего сосочки.

Б) Вокруг желобка имеется небольшой валик (кольцевое возвышение слизистой оболочки), откуда — второе название: «*сосочки, окруженные валиком*».

В) Вкусовые почки располагаются в эпителии сосочка и валика.

Г) А в желобок открываются протоки слюнных белковых желез, расположенных между мышечными волокнами.

4. Поверхности языка

а) Верхняя поверхность. I. Итак, на верхней поверхности языка слизистая оболочка образует все виды сосочков, кроме листовидных.

В частности, на рис. 23.7 видны нитевидный (1) и грибовидный (2) сосочки языка кошки. Первый из них покрыт многослойным плоским эпителием (3), который на вершине сосочка продолжается *роговым стержнем*.

Под эпителием лежит собственная пластинка (4) слизистой оболочки, образованная рыхлой волокнистой соединительной тканью.

II. Подслизистая основа отсутствует. Поэтому оболочка сращена с мышцами (5) языка и неподвижна относительно них.

б) Нижняя поверхность (рис. 23.8). I. Структура этой поверхности почти такая же, как у

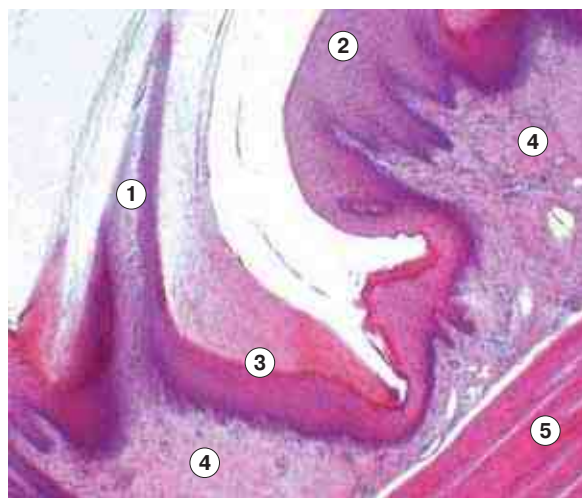


Рис. 23.7. Препарат — кончик языка. Верхняя поверхность. Окраска гематоксилином и эозином

мягких стенок полости рта (губ, щек, мягкого нёба и язычка; п. 23.2.1.1):

- поверхность является *гладкой*, без сосочков;
- эпителий (1) — многослойный плоский *неороговевающий*;
- собственная пластинка (2) слизистой оболочки непосредственно переходит в *подслизистую основу* (3), которую можно идентифицировать по наличию в ней большого количества *крупных сосудов*.

II. Особенность состоит лишь в том, что слюнные железы в подслизистой основе совершенно отсутствуют, а располагаются только в толще мышц (4) языка.

III. Благодаря подслизистой основе слизистая оболочка нижней поверхности языка обладает небольшой подвижностью.

в) Боковая поверхность (рис. 23.9). Здесь находятся *листовидные сосочки* (1), разделенные узкими промежутками (2). В толще многослойно-

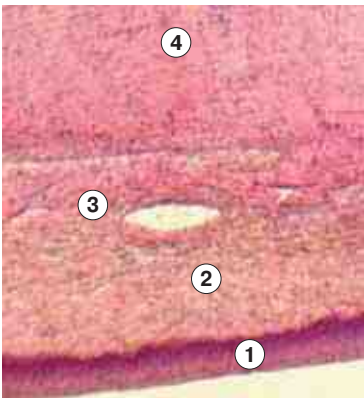


Рис. 23.8. Препарат — кончик языка. Нижняя поверхность. Окраска гематоксилином и эозином

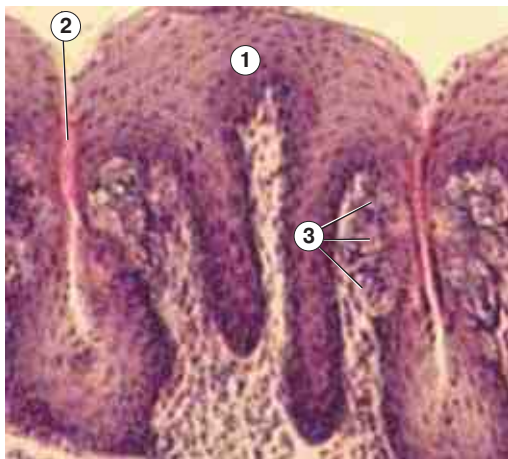


Рис. 23.9. Препарат — язык: листовидные сосочки. Окраска гематоксилином и эозином

го плоского неороговевающего эпителия содержатся многочисленные вкусовые почки (3).

23.2.3. Крупные слюнные железы

23.2.3.1. Общая характеристика

1. Названия и локализация (рис. 23.10). Крупные слюнные железы — это три пары желез: околоушные, подчелюстные и подъязычные.

а) Околоушные железы (1) находятся на наружной поверхности ветви нижней челюсти, состоят из семи долек и своим выводным протоком открываются в преддверии рта, на уровне верхнего 7-го зуба.

б) Подчелюстные (или *поднижнечелюстные*) **железы** (2) лежат в подчелюстной ямке, частично выходя из-под края нижней челюсти, состоят из 10 долек, а их выводной проток открывается на подъязычном мясе.

в) И наконец, подъязычные железы (3) расположены под слизистой оболочкой дна полости рта, разбиваются на 18–20 мелких долек и открываются основными выводными протоками тоже на подъязычном мясе, а малыми протоками — в подъязычной складке.

2. а) Строма. Снаружи железы покрыты плотной соединительнотканной *капсулой*. От нее отходят прослойки, которые разделяют железы на дольки и содержат междольковые протоки и кровеносные сосуды.

б) Структура желез. По морфологической классификации слюнные железы являются *сложными разветвленными*. Это означает (п. 7.4.1.4), что у них разветвлены и выводные протоки (отсюда — определение «сложные»), и концевые отделы (отсюда — термин «разветвленные»).

23.2.3.2. Концевые отделы слюнных желез

1. Виды концевых отделов. Концевые отделы (или *ацинусы*) в рассматриваемых железах по природе своих *экзокриноцитов*, а следовательно, и по характеру секрета подразделяются на три типа.

а) Белковые (серозные) отделы содержат только *сероциты* (белковые клетки), продуцирующие белковый секрет.

б) Слизистые (мукозные) отделы содержат только *мукоциты* (слизистые клетки), вырабатывающие слизистый секрет.

в) А смешанные концевые отделы содержат и сероциты, и мукоциты, отчего производят белково-слизистый секрет.

2. Распределение концевых отделов по железам таково:

а) в околоушных железах (рис. 23.11, а) имеются только серозные концевые отделы;

б) в подчелюстных железах (рис. 23.11, б) — серозные и смешанные отделы;

в) в подъязычных железах (рис. 23.11, в) — все три вида отделов: смешанные, слизистые и серозные, причем преобладают смешанные отделы и в них содержатся (помимо мукоцитов) не сероциты, а клетки с промежуточными свойствами — *серомукоциты*.

3. Характеристика концевых отделов и составляющих их экзокриноцитов

а) Серозные отделы (см. рис. 23.11, а) по своей форме являются *альвеолярными*. У *сероцитов* же —

- небольшие размеры и пирамидная форма,
- цитоплазма отличается сильной базофилией (клетки на препарате — темные);
- ядро — округлое и расположено в центре клетки.

б) Смешанные отделы (см. рис. 23.11, б) представляют собой расширенные *трубочки*.

І. При этом *сероциты* (в подчелюстных железах) или *серомукоциты* (в подъязычных железах) сосредоточены лишь на периферии отдела, где лежат *вторым слоем* снаружи от мукоцитов, образуя т.н. *колпачок*, или *серозное полулуние*. Секрет этих клеток вначале попадает в *межклеточные каналы* и лишь потом — в просвет концевого отдела и во внутридольковые выводные протоки.

ІІ. Преобладают же в таких отделах *мукоциты*. Следующие признаки позволяют легко отличить их от сероцитов:

- более крупные размеры,
- светлая ячеистая цитоплазма,
- уплощенные ядра, расположенные у основания клеток.

в) Слизистые концевые отделы (см. рис. 23.11, в) также рассматриваются как *трубчатые*. Составляющие их мукоциты имеют типичную, только что описанную, морфологию.

4. Миоэпителиальные клетки

а) Во всех видах концевых отделов содержатся, кроме экзокриноцитов, также миоэпителиальные клетки. Их название связано с тем, что они, с одной стороны, имеют *эпителиальное происхождение*, а с другой стороны, обладают *сократительной способностью*.

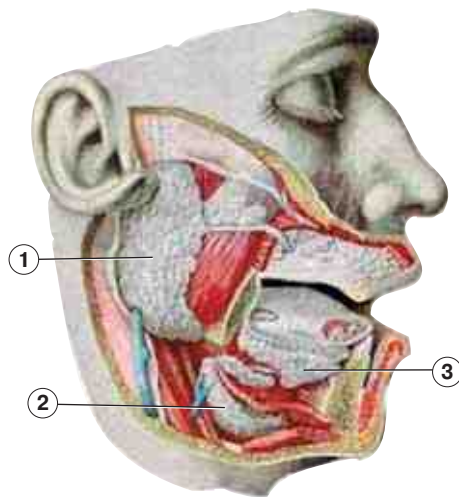


Рис. 23.10. Слюнные железы

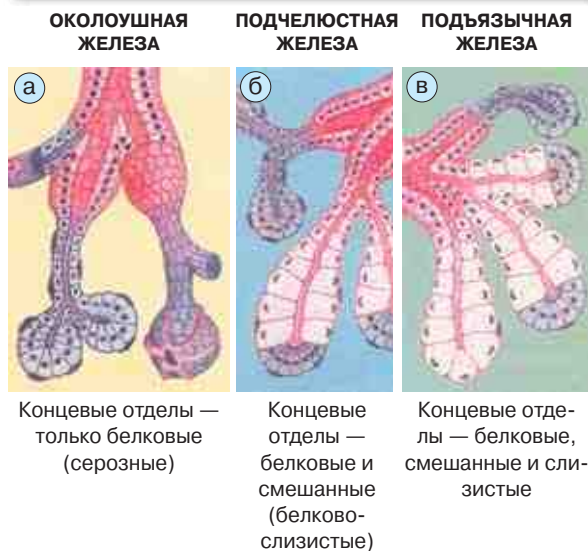


Рис. 23.11. Концевые отделы слюнных желез.

Схема [по В. Г. Елисееву, Ю. И. Афанасьеву, Е. Ф. Котовскому]:

а — околоушная железа; б — подчелюстная железа; в — подъязычная железа

б) Данные клетки располагаются под базальной мембраной (между ней и секреторными клетками). При этом они

- сильно уплощены, имеют звездчатую форму
- и своими отростками охватывают концевой отдел.

в) За счет сократительной активности миоэпителиальные клетки *облегчают выделение секрета* из концевых отделов.

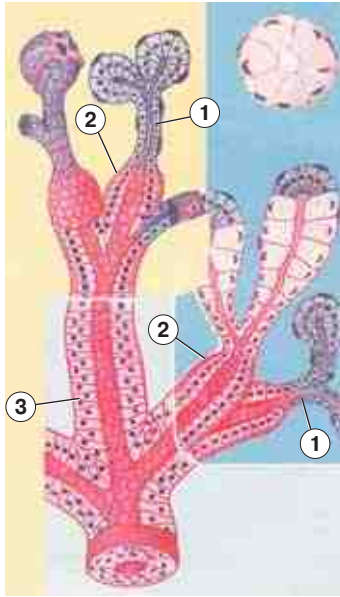


Рис. 23.12. Выводные протоки слюнных желез. Схем а [по В. Г. Елисееву, Ю. И. Афанасьеву, Е. Ф. Котовскому]

23.2.3.3. Выводные протоки слюнных желез (рис. 23.12)

1. Виды протоков

а) Среди выводных протоков различают, *внутридольковые* — вставочные (1) и *исчерченные* (2), *междольковые* (3) и *проток* (или протоки) *железы*.

б) Причем *вставочные протоки* имеются *лишь в случае серозных концевых отделов*, непосредственно от которых они и начинаются. Затем вставочные протоки переходят в *исчерченные*.

в) При образовании же в эмбриогенезе *смешанных* и *слизистых* отделов клетки *вста-*

Таблица 23.3. Крупные слюнные железы

вочных протоков подвергаются *ослизнению*, превращаясь в *мукоциты*. Поэтому в сформированной железе эти отделы продолжают непосредственно в *исчерченные протоки*.

2. Характеристика внутридольковых протоков

а) Вставочные протоки имеют следующие характерные признаки:

І. диаметр их меньше, чем у концевых отделов, просвет — *узкий*;

ІІ. стенка образована одним слоем *кубических эпителиоцитов с базофильной цитоплазмой*;

ІІІ. снаружи от последних могут находиться *миоэпителиальные клетки* (не более чем в один слой).

Таким образом, *миоэпителиоциты* содержатся не только в концевых отделах, но и во *внутридольковых протоках*, где выполняют ту же функцию.

б) Исчерченные протоки:

І. по диаметру они уже больше концевых отделов; просвет — *широкий*;

ІІ. стенка по-прежнему образована одним слоем эпителиоцитов, но эти клетки

— являются *призматическими* (т. е. более высокими),

— имеют *оксифильную* (а не базофильную) цитоплазму

— и обнаруживают в последней (при достаточно высоком увеличении микроскопа) *базальную исчерченность*.

Исчерченность обусловлена митохондриями, расположенными перпендикулярно к базальной мембране между складками плазмолеммы.

	ОКОЛОУШНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ	ПОДЧЕЛЮСТНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ	ПОДЪЯЗЫЧНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ
КОЛИЧЕСТВО ДОЛЕК	7	10	18–20
ТИПЫ КОНЦЕВЫХ ОТДЕЛОВ	Только серозные	а) Серозные б) Смешанные	а) Смешанные (преобладают) б) Слизистые в) Серозные
КЛЕТКИ КОНЦЕВЫХ ОТДЕЛОВ	Сероциты	Сероциты, мукоциты	Мукоциты, мукосероциты
	Миоэпителиальные клетки		
ТИП ЖЕЛЕЗЫ (ПО ФОРМЕ КОНЦЕВЫХ ОТДЕЛОВ)	Альвеолярный	Альвеолярно-трубчатый	
ВНУТРИДОЛЬКОВЫЕ ВЫВОДНЫЕ ПРОТОКИ	Вставочные и исчерченные в равном количестве	Исчерченных протоков больше, чем вставочных	Практически только исчерченные
СЕКРЕТ	Белковый	Белково-слизистый	Слизисто-белковый

III. На внешней поверхности исчерченных протоков также могут находиться миоэпителиальные клетки.

3. Характеристика последующих протоков

После выхода из дольки и по мере приближения к выходному отверстию в полости рта строение выводных протоков закономерно меняется.

а) Изменение типа эпителия. Во-первых, тип эпителия постепенно преобразуется в тот, который характерен для ротовой полости, — т.е. в многослойный плоский. Поэтому

- в междольковых протоках эпителий становится *двухслойным*, а затем *многослойным*;
- в протоке же железы — он является вначале *многослойным кубическим* и, наконец, в устье — *многослойным плоским*.

б) Утолщение стенки. Во-вторых, в стенке протока помимо эпителия появляется соединительнотканый компонент: в междольковых протоках это окружающая рыхлая соединительная ткань междольковой перегородки, а в протоке железы — собственная соединительнотканная оболочка.

23.2.3.4. Основные структурные различия между крупными слюнными железами

В табл. 23.3 суммированы ключевые характеристики крупных слюнных желез.

Как видно, при переходе от околоушных желез к подчелюстным и далее к подъязычным

- в клеточном составе долек уменьшается доля сероцитов и возрастает доля мукоцитов,
- в дольках все реже встречаются вставочные протоки,

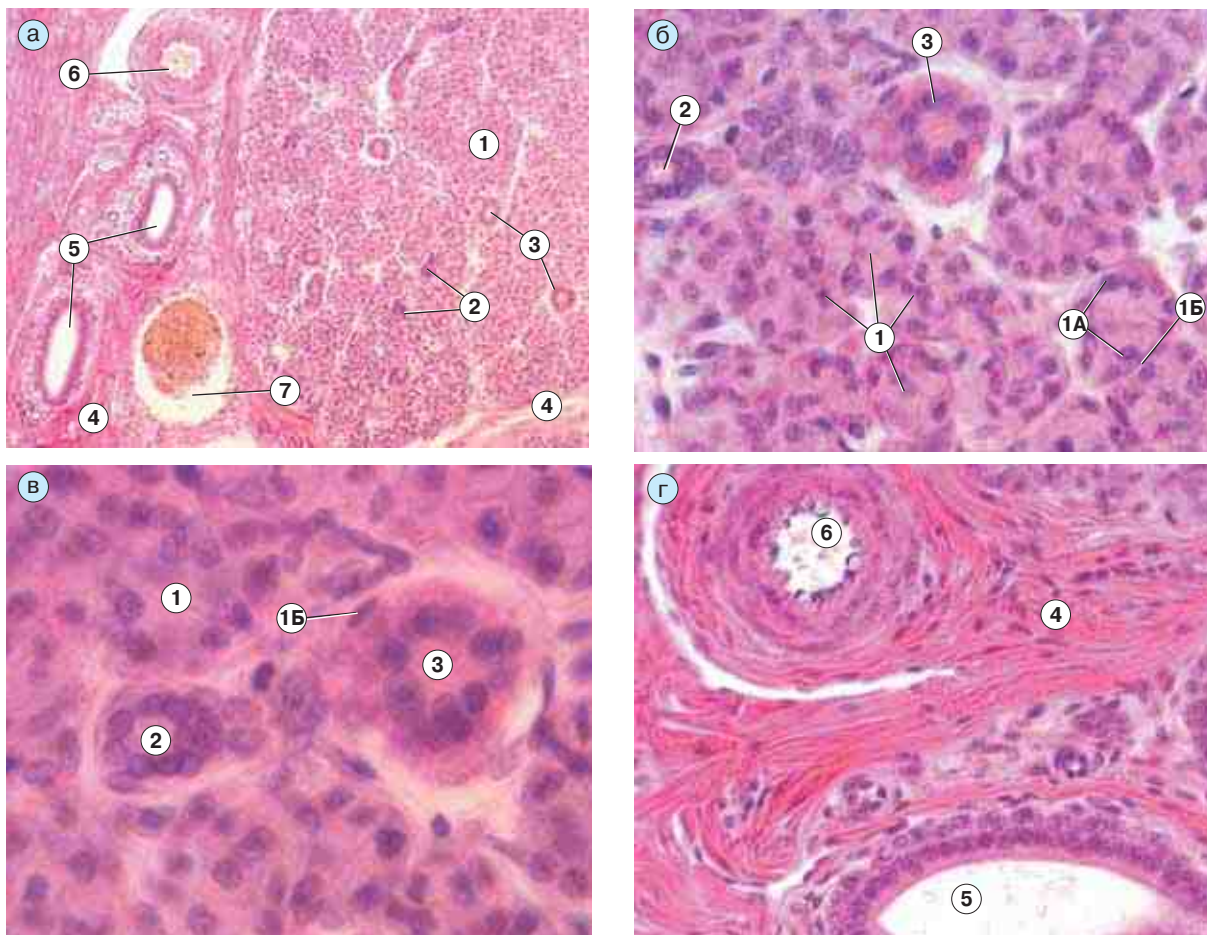


Рис. 23.13. Препарат — околоушная слюнная железа. Окраска гематоксилином и эозином: а — малое увеличение; б — среднее увеличение; в — большое увеличение: часть дольки; г — большое увеличение: междольковая перегородка

— а в секрете увеличивается доля слизистого компонента.

По составу секрета две последние пары желез являются *смешанными*.

23.2.3.5. Препараты слюнных желез

1. Околоушная железа (рис. 23.13, а–г)

а) В соответствии со сказанным ранее, все концевые отделы (1) этой железы — *серозные*: состоят только из *сероцитов* (1А) — клеток с базофильной цитоплазмой и ядрами округлой формы. С наружной стороны к сероцитам местами прилегают *миоэпителиальные клетки* (1Б).

б) Внутридолевые протоки — двух видов: *вставочные* (2) — узкие и темные (т. к. клетки имеют базофильную цитоплазму) и *исчерченные* (3) — относительно широкие и образованные клетками с оксифильной цитоплазмой.

в) В междольковой соединительнотканной перегородке (4) проходят междольковые выводные протоки (5), артерия (6) и вена (7). Эпителий протоков — *двухслойный*.

2. Подчелюстная железа (рис. 23.14, а и б) (см. также п. 7.4.2.4)

а) I. Здесь концевые отделы (1) — двух типов:

- *серозные* (1А), целиком состоящие из сероцитов (не считая миоэпителиоцитов),
- и *смешанные* (1Б), где преобладают *мукоциты*, а сероциты образуют лишь белковые полулуния (не всегда видимые на препарате).

II. Мукоциты легко узнаваемы по светлой ячеистой цитоплазме и ядрам уплощенной формы, смещенным к базальной части клеток.

III. Благодаря примерно равному содержанию сероцитов и мукоцитов, дольки имеют характерную мозаичную структуру, где чередуются темные и светлые участки.

IV. На периферии концевых отделов нередко видны *миоэпителиальные клетки* (3).

б) Из внутридолевых протоков *чаще* встречаются *исчерченные* протоки (2).

3. Подъязычная железа (рис. 23.15, а–в)

а) Дольки этой железы выглядят еще более светлыми, чем в подчелюстной железе.

I. *Серозные* концевые отделы (1) с их базофильными клетками — очень редки.

II. Главным же образом встречаются *смешанные* концевые отделы (2), где небольшие белковые полулуния (2А) образованы *серому-*

коцитами, а основная часть клеток представлена *мукоцитами* (2Б).

III. Имеются также чисто *слизистые* отделы.

Как всегда, на периферии концевых отделов можно видеть *миоэпителиальные* клетки (2В).

б) Среди внутридолевых протоков *вставочных* (3) очень мало, преобладают *исчерченные* протоки (4).

в) В междольковых соединительнотканых перегородках (5) особенностей нет: как обычно, в них проходят междольковые протоки (6) с *двухслойным* эпителием, а также кровеносные сосуды — артерия (7А) и вены (7Б).

23.2.3.6. Секреторная функция и развитие слюнных желез

1. Состав слюны. Итак, разные слюнные железы вырабатывают различный по составу секрет. Объединение секрета всех желез дает слюну с неким усредненным составом.

а) Но этот состав не всегда один и тот же: он зависит от характера принимаемой пищи и ряда других факторов. Так,

— *парасимпатическая* стимуляция слюнных желез ведет к образованию *большого* количества *жидкой* слюны,

— а *симпатическая* стимуляция — к образованию *малого* количества *густой* слюны.

б) За сутки образуется около 1,5 л слюны. В нее входят следующие компоненты.

I. *Вода* — составляет примерно 99 % массы слюны.

II. *Муцин* — основной органический компонент смешанной слюны. Образуется мукоцитами. Является гликопротеином, в котором с полипептидной цепью связаны многочисленные олигосахаридные цепочки.

III. *Ферменты переваривания* углеводов: *амилаза*, расщепляющая крахмал; *мальтаза*, гидролизующая мальтозу; *гиалуронидаза*, действующая на гиалуроновую кислоту.

IV. Биологически активные вещества:

— *лизозим* (образующийся также в нейтрофилах; п. 8.3.2.2) — обладает бактерицидным действием, т. к. разрушает бактериальную стенку;

— целый ряд гормонов и гормоноподобных веществ — *инсулин*, *фактор роста эпителия*, *фактор роста нервов* и др.

Видимо, какие-то из этих веществ попадают в слюну из крови, а не синтезируются в самих слюнных железах.

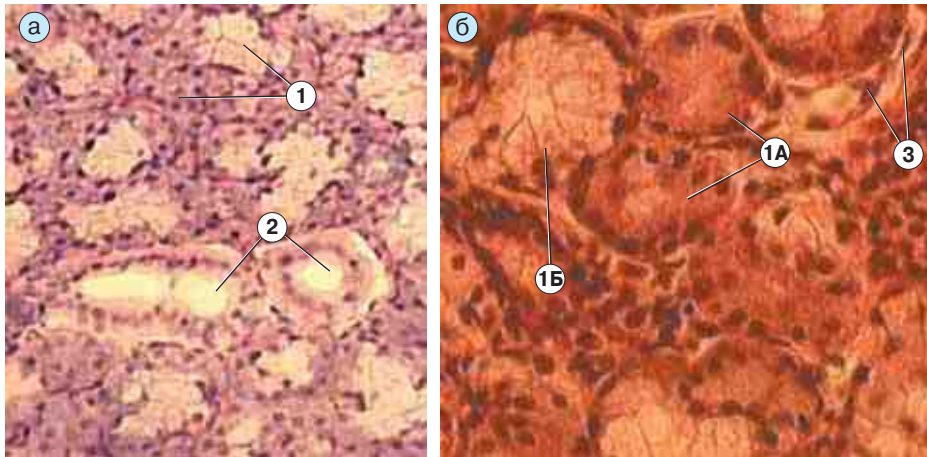


Рис. 23.14. Препарат — подчелюстная слюнная железа. Окраска гематоксилином и эозином: а — малое увеличение; б — большое увеличение

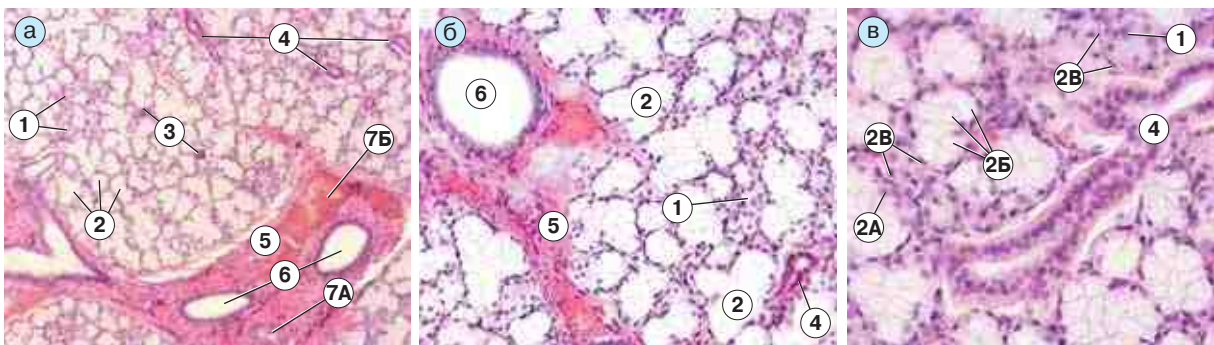


Рис. 23.15. Препарат — подъязычная слюнная железа. Окраска гематоксилином и эозином: а–в — малое, среднее и большое увеличения

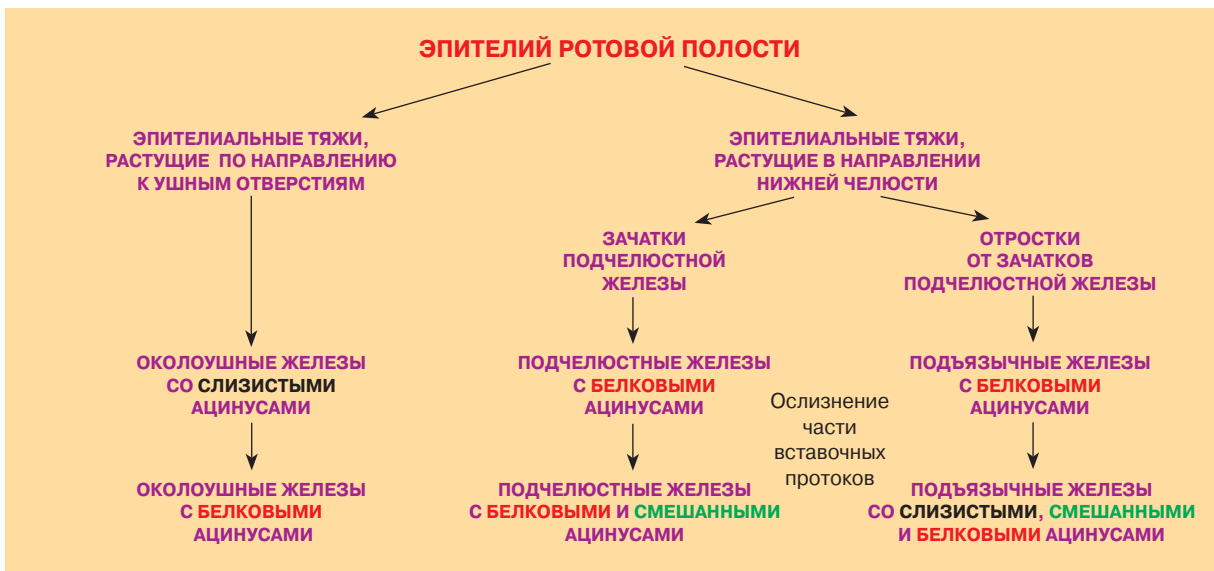


Рис. 23.16. Развитие слюнных желез. Схема

V. *Экскретируемые вещества*: продукты азотистого обмена — мочевая кислота, креатин; неорганические ионы: Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Cl^- , HCO_3^- .

В отношении этой группы веществ совершенно очевидно, что они попадают в слюну из крови — но, надо думать, при активном участии слюнных экзокриноцитов.

2. Развитие слюнных желез. В п. 23.1.3 кратко отмечалось, что слюнные железы развиваются из двух источников: *эктодермы* (концевые отделы и выводные протоки) и *мезенхимы* (капсула, строма и сосуды).

На рис. 23.16 уточняется развитие эпителиальной части желез. Как видно, тип концевых отделов желез меняется по мере их созревания, причем противоположным образом:

- в околоушных железах слизистые отделы заменяются на серозные,
- а в остальных двух парах желез серозные — на смешанные и слизистые отделы.

23.2.4. Зубы

23.2.4.1. Общий план строения и типы зубов

1. Части зуба (рис. 23.17). В каждом зубе различают три части:

- *корень* (1) — один или несколько, — погруженный в альвеоларную ячейку (I) челюсти,
- *шейку* (2) — узкую среднюю часть, охватываемую десной,

— *коронку* (3) — наружную часть, выступающую над десной.

В коронке имеется *полость*, а в каждом из корней — *канал*, сообщающийся с этой полостью. Через канал в зуб проходят нервы и кровеносные сосуды.

2. Типы зубов. По форме коронки зубы делят на четыре типа: I. резцы, II. клыки, III. малые коренные зубы (премоляры), IV. большие коренные зубы (моляры).

При этом у моляров — 2 (на нижней челюсти) или 3 (на верхней челюсти) корня; у остальных зубов — по 1 корню.

3. Генерации зубов. У человека зубы появляются двумя генерациями:

- вначале (в возрасте от 6–8 месяцев до 2 лет) — молочные,
- затем (в возрасте от 6–7 до 18–30 лет) — постоянные.

4. Зубные формулы. Это простые выражения, которые описывают качественный и количественный состав зубов в норме.

Молочные зубы $(2р + 1к + 2м) \times 4 = 20$

Постоянные зубы $(2р + 1к + 2п + 3м) \times 4 = 32$;

Здесь в скобках — состав зубов на одной половине одной из двух челюстей. При этом: р — резцы, к — клыки, п — премоляры, м — моляры.

Как видно, среди молочных зубов, во-первых, нет премоляров и, во-вторых, присутствуют только два моляра (против 3 моляров у взрослого человека).

23.2.4.2. Тканевые компоненты зуба (рис. 23.17)

В зубе имеется мягкое вещество (пульпа) и окружающее его твердое вещество.

а) Пульпа (4) заполняет внутрикоронковую полость и корневые каналы. Она образована рыхлой волокнистой соединительной тканью.

б) В твердом веществе зуба различают три ткани.

I. *Дентин* (5) — образует основную часть стенки корня (1), шейки (2) и коронки (3).

II. *Эмаль* — покрывает дентин в области *коронки*, достигая на верхушке зуба 3–5 мм в толщине. На приведенном снимке эмаль не видна, т. к. из-за сверхвысокого содер-

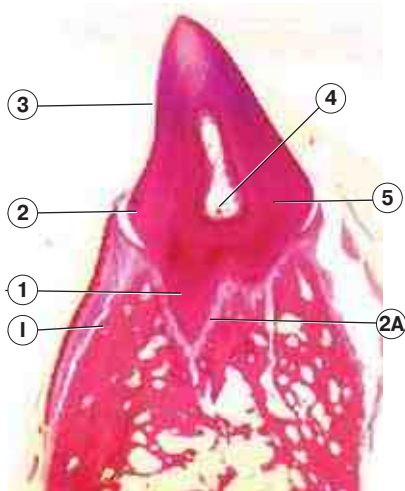


Рис. 23.17. Препарат — декальцинированный одно-коренной зуб в альвеоле челюстной кости. Продольный срез. Окрашка гематоксилином и эозином

жания неорганических соединений кальция она растворяется в кислоте, используемой при декальцинации для приготовления среза зуба.

III. **Цемент** — покрывает дентин в области корня и шейки слоем около 1 мм толщиной.

в) Эмаль, в свою очередь, покрыта очень тонкой **кутикулой**, которая, однако, на жевательной поверхности зуба быстро стирается и сохраняется лишь на боковых поверхностях коронки.

г) А вокруг цемента находится **периодонт**, или **перицемент** (2А), — связка, образованная плотной соединительной тканью, которая уже не входит в состав зуба, но соединяет его с альвеолой челюстной кости (Л).

23.2.4.3. Пульпа (рис. 23.18, а–б)

1. Особенности состава. Как уже отмечалось, основа пульпы (Л) — рыхлая волокнистая соединительная ткань. Но последняя имеет ряд особенностей: содержит большое количество

- **основного аморфного вещества** (что придает ей студенистую консистенцию),
- **сосудов и нервных волокон**, проникающих через отверстие корневого канала,
- а также специфических клеток — **одонтобластов (дентинобластов)** и их предшественников.

2. Слои пульпы. По клеточному составу в пульпе различают три слоя.

а) В **центральной слое** (I) присутствуют обычные клетки соединительной ткани — фибробласты и макрофаги. Здесь же имеются коллагеновые волокна, а также проходят нервы и многочисленные сосуды с окружающими их адвентициальными клетками.

б) В **промежуточном слое** (2) располагаются мелкие клетки — **предшественники одонтобластов**.

в) **Периферический слой** (3) включает несколько рядов **дентинобластов (одонтобластов)**. Это многоотростчатые клетки грушевидной формы.

Самый длинный отросток каждой такой клетки идет от ее тела в глубь дентина (5) — внутри дентинного канальца (5А). С помощью этого отростка происходит **питание дентина** и (отчасти) **эмали**.

При развитии зуба дентинобласты **продуцируют вещества, образующие дентин**. Эту спо-

собность дентинобласты сохраняют и в сформированном зубе.

23.2.4.4. Дентин (см. рис. 23.18, а–б)

На дентин (II, 5) приходится большая часть массы зуба.

1. Состав. Клеток в составе дентина нет. Включает же он основное (неклеточное) вещество и пронизывающие это вещество многочисленные **дентинные канальцы** (5А).

Основное вещество, в свою очередь, содержит следующие компоненты: 72 % его массы приходится на неорганические соединения — $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$, $\text{Mg}_3(\text{PO}_4)_2$, CaF_2 , а остальные 28 % — на органические структуры: коллагеновые волокна и протеогликаны.

2. Структура дентина

а) **Кристаллы.** Большая часть неорганических веществ дентина объединена в **кристаллы** шаровидной (глобулярной) формы.

б) **Интерглобулярные пространства.** Между шаровидными кристаллами находятся участки необызвестленного или мало обызвестленного дентина — **интерглобулярные пространства**. Они заполнены коллагеновыми волокнами и аморфным веществом (гликопротеинами).

Особенно много таких пространств в корне зуба, на границе с цементом, где они имеют вид черных зерен, образуя узкий зернистый **слой Томса**.

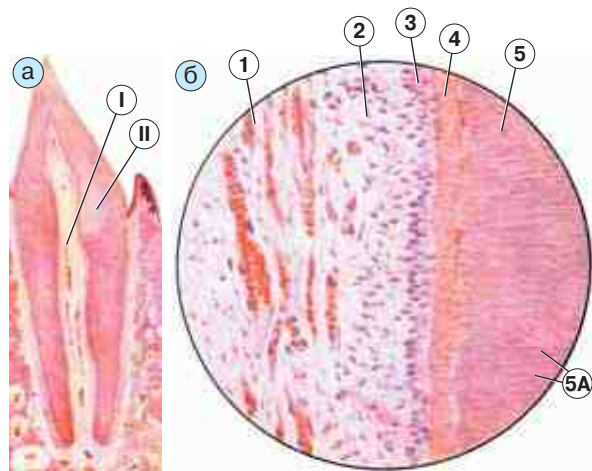


Рис. 23.18. Препарат — декальцинированный однокоренной зуб в костной альвеоле:

а–б — рисунки с препаратов [по В. Г. Елисееву, Ю. И. Афанасьеву, Е. Ф. Котовскому]

в) Коллагеновые волокна в интерглобулярных пространствах.

Прочность дентина отчасти связывают с тем, что коллагеновые волокна имеют в интерглобулярных пространствах две характерные ориентации:

I. во внутреннем (*околопульпарном*) дентине т.н. *волокна Эбнера* идут тангенциально — параллельно поверхности зуба,

II. а в наружном (*плащевом*) дентине (в том числе в слое Томса) т.н. *волокна Корфа* идут *радиально* — перпендикулярно поверхности зуба.

Причем в области соприкосновения плащевого и околопульпарного дентина эти две системы коллагеновых волокон переплетаются.

г) Предентин. Имеется также слой, который вообще остается необызвестленным: это узкая полоска *предентина* (4) на границе с пульпой.

д) Дентинные каналы (5А) идут в радиальном направлении, создавая характерную поперечную исчерченность дентина, и содержат отростки дентинобластов и тканевую жидкость. Эти каналы, как уже было сказано, служат для питания дентина и эмали.

3. Образование дентина в сформированном зубе

а) Регенерация дентина. Благодаря активности дентинобластов пульпы, образование дентина может происходить и у взрослого человека. Особенно оно усиливается при повреждении дентина (например, при кариесе). Образующийся при этом дентин называется *вторичным*.

Однако после удаления пульпы новообразование дентина, естественно, прекращается.

б) Дентикли. Иногда кусочки дентина — т.н. дентикли — обнаруживаются в пульпе зуба. Их источником являются эктопические («неправильно») расположенные дентинобласты.

23.2.4.5. Эмаль (рис. 23.19)

1. Приготовление препарата.

а) Как уже отмечалось, для приготовления среза зуба последний предварительно декальцинируют, и эмаль при этом разрушается.

б) Поэтому, чтобы сохранилась эмаль, препарат готовят путем шлифования зуба (до очень тонкой прозрачной пластинки) на специальном станке. Полученную пластинку —

шлиф — не окрашивают (красители в нее не проникли бы) и в таком виде изучают под микроскопом.

2. Состав и строение эмали

а) Состав. Эмаль (1) — самая твердая часть зуба (да и всего организма). Неорганические компоненты составляют в ней 96–97 % массы. Это кристаллы *гидроксиапатита* ($[\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2]_3 \times \text{Ca}(\text{OH})_2$), на которые приходится 90 % массы эмали, а также соли CaCO_3 и CaF_2 .

Клеток в эмали, как и в дентине, нет.

б) Эмалевые призмы. Кристаллы гидроксиапатита объединяются в т.н. эмалевые призмы, между которыми находится склеивающее вещество.

в) Начальные участки призм перпендикулярны поверхности дентина, от которой они отходят. Но затем призмы идут S-образно, отчего и на шлифе зуба, и на электронной микрофотографии (рис. 23.20) оказываются продольные сечения (1) одних призм и поперечные сечения (2) других.

В целом, те и другие воспринимаются как полосы, идущие в *радиальном* направлении (от поверхности дентина к наружной поверхности эмали), и обозначаются как *линии Шрегера*.

г) Кроме того, в эмали наблюдаются и *тангенциальные* линии (параллельные поверхности коронки) — т.н. *линии Ретциуса*. Видимо, они появляются (подобно годичным кольцам у дерева) из-за неравномерности (даже периодичности) образования эмали в процессе гистогенеза зуба.

3. Граничные поверхности (см. рис. 23.19)

а) На *внутренней* поверхности эмали, т.е. на границе с дентином (2), имеются взаимные *интердигитации*, связывающие эмаль и дентин друг с другом. В частности, утолщенные концы дентинных канальцев (вместе с концами отростков дентинобластов) проникают на некоторую глубину в вещество эмали и обозначаются как *эмалевые веретена*.

б) Что же касается *наружной* поверхности эмали, то, напомним, она покрыта тонкой кутикулой, которая быстро стирается и сохраняется лишь на боковых поверхностях коронки.

4. Регенерация эмали. Образование вещества эмали при развитии зуба осуществляется специальными клетками — *адамантобластами*

(энамелобластами). Но по завершении развития зуба эти клетки погибают, так что в сформированном зубе их нет.

Поэтому (в отличие от дентина) регулярного обновления состава эмали или ее регенерации не происходит. Однако может иметь место обмен теми или иными веществами со слюной, пищей, лечебными и гигиеническими средствами.

23.2.4.6. Цемент и связь зуба с костной альвеолой

Цемент (3 на рис. 23.19), как уже говорилось, покрывает дентин в области корня и шейки зуба.

1. Состав и организация цемента

а) Состав цемента близок к составу кости: 70 % массы приходится на неорганические вещества — $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$, CaCO_3 , а остальные 30 % — на органические компоненты коллагеновых волокон и аморфного вещества.

б) Организация цемента тоже напоминает таковую у грубоволокнистой кости (п. 10.2.2):

I. *основное вещество* пропитано солями кальция;

II. в нем расположены *коллагеновые волокна*, идущие в разных направлениях;

III. кровеносные сосуды *отсутствуют*.

Питание же цемента осуществляется путем диффузии веществ со стороны периодонта.

в) Типы цемента. Различают два типа цемента.

I. Первый тип — *бесклеточный* цемент — не содержит клеток и их отростков, преобладает в верхней части корня.

II. Второй тип — *клеточный* цемент (3 на рис. 23.21):

- содержит клетки — **цементоциты** (3А), имеющие многочисленные отростки;
- находится же в нижней части корня (а в многокоренных зубах — у разветвления корней).

Цементоциты происходят из *цементобластов*, замуровавших себя выделяемыми неорганическими веществами. Таким образом, цемент — единственная из твердых тканей зуба, которая может содержать клетки. При этом цементоциты похожи на костные клетки — остециты (еще одно сходство с грубоволокнистой костной тканью).

в) Замечание. В итоге, по наличию клеточных элементов твердые ткани зуба располагаются в следующий ряд:



Рис. 23.19. Препарат — шлиф однокоренного зуба. Препарат не окрашен (Малое увеличение)

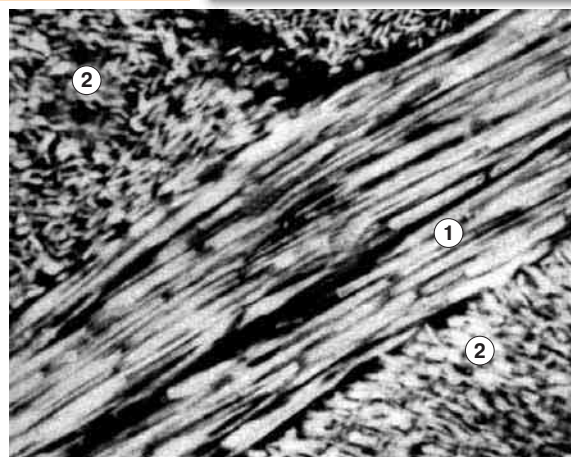


Рис. 23.20. Эмалевые призмы зуба. Электронная микрофотография [по В. Г. Елисееву, Ю. И. Афанасьеву, Е. Ф. Котовскому]

- **цемент** — может содержать клетки (и тела, и отростки),
- **дентин** — содержит только отростки клеток (дентинобластов),
- **эмаль** (не считая области, граничащей с дентином) — не содержит ни клеток, ни хотя бы их отростков.

2. Связь зуба с костной альвеолой и десной. Данная связь осуществляется с помощью периодонта и т. н. эпителиального прикрепления.

а) Периодонт (перицемент), как уже отмечалось, — это связка, расположенная между цементом зуба и костной альвеолой.

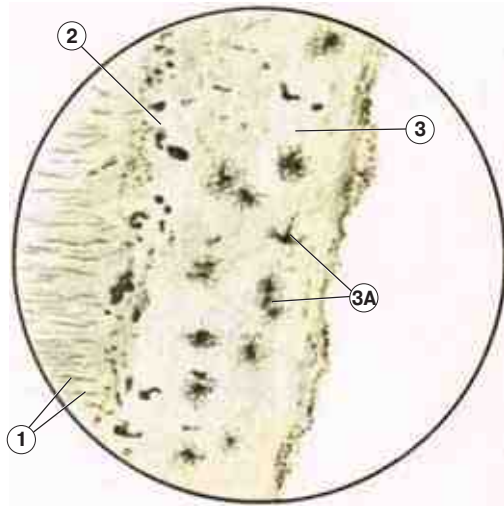


Рис. 23.21. Шлиф однокоренного зуба. Рисунок с препарата [по В. Г. Елисееву, Ю. И. Афанасьеву, Е. Ф. Котовскому]. Большое увеличение: 1 — дентинные каналы; 2 — зернистый слой дентина на границе с цементом

I. Она (как и собственная пластинка прикрепленной части десны; п.21.2.1.2) образована *плотной соединительной тканью*: состоит из толстых пучков коллагеновых волокон, которые в различных участках периодонта идут в разных направлениях. Некоторые из коллагеновых волокон периодонта являются «*транзитными*»: выходят из цемента и, пересекая периодонт, проникают в костное вещество челюсти.

II. В периодонте проходят также сосуды и нервные волокна, причем многие из последних образуют в самом периодонте разнообразные *чувствительные окончания*.

III. Следует добавить, что периодонт выполняет не только скрепляющую, но и *амортизирующую* функцию: сглаживает давление, оказываемое зубом на кость при жевании.

IV. Та часть периодонта, которая окружает шейку зуба, называется *циркулярной зубной связкой*. Здесь особенно много «транзитных» коллагеновых волокон.

б) Об эпителиальном прикреплении уже было сказано выше (в п. 23.2.1.2): оно состоит в том, что в области десневого кармана много-

Таблица 23.4. Ткани зуба: общая характеристика

	ПУЛЬПА	ДЕНТИН	ЭМАЛЬ	ЦЕМЕНТ
КЛЕТКИ	Одонтобласты, их предшественники, фибробласты, макрофаги	Отростки одонтобластов	Клеток нет	В т.н. клеточном цементе (в нижней части корня) — <i>цементоциты</i>
НЕОРГАНИЧЕСКИЕ КОМПОНЕНТЫ МЕЖКЛЕТОЧНОГО ВЕЩЕСТВА	—	72 % всей массы дентина: $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$, $\text{Mg}_3(\text{PO}_4)_2$, CaF_2	96 % всей массы эмали: $[\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2]_3 \times \text{Ca}(\text{OH})_2$, CaCO_3 , CaF_2	70 % всей массы цемента: CaCO_3 , CaF_2
ИХ ОРГАНИЗАЦИЯ	—	Кристаллы глобулярной формы	Эмалевые призмы с S-образным ходом	Определенной организации, видимо, нет
ОРГАНИЧЕСКИЕ КОМПОНЕНТЫ МЕЖКЛЕТОЧНОГО ВЕЩЕСТВА	Коллагеновые волокна и компоненты аморфного вещества: гликопротеины и протеогликаны		Вещества, склеивающие эмалевые призмы	Коллагеновые волокна, гликопротеины, протеогликаны
ДРУГИЕ ХАРАКТЕРНЫЕ СТРУКТУРЫ	Сосуды и нервные волокна	Дентинные каналы с отростками дентинобластов	На боковых поверхностях эмали — тонкая <i>кутикула</i>	Наружной поверхностью цемент контактирует с <i>периодонтом</i>
ПИТАНИЕ	За счет собственных сосудов	Из пульпы через отростки дентинобластов в дентинных каналах		За счет диффузии веществ из периодонта
СПОСОБНОСТЬ К РЕГЕНЕРАЦИИ	Сохраняется и в сформированном зубе		Отсутствует	В области клеточного цемента идет его новообразование

слоистый плоский эпителий десны срастается с кутикулой, сохраняющейся на шейке зуба.

Основные сведения о рассмотренных тканях зуба суммированы в табл. 23.4.

23.2.4.7. Развитие зубов: введение

1. Зуб развивается из двух источников (рис. 23.22):

а) *из эпителия ротовой полости* происходят клетки, формирующие эмаль и ее кутикулу,

б) а *из мезенхимы* — пульпа, дентин и цемент (в случае дентина и бесклеточного цемента имеются в виду клетки, продуцирующие компоненты этих тканей).

2. а) В развитии зуба различают три стадии:

I. *образование зубного зачатка* (у человека — примерно 3-й месяц внутриутробной жизни);

II. *дифференцировку зубного зачатка* (4-й месяц эмбриогенеза);

III. *гистогенез*, т. е. образование тканей зуба (с конца 4-го месяца эмбриогенеза — до прорезывания зуба уже после рождения и некоторое время после прорезывания).

б) В скобках указаны сроки, относящиеся к *молочным* зубам. Для *постоянных* зубов сроки иные.

I. Так, зачатки первых из них появляются в конце 4-го — начале 5-го месяца внутриутробного развития, а последних (третьих моляров, или «зубов мудрости») — только на 4-м году жизни.

III. Прорезывание же и завершение гистогенеза происходит (для разных зубов) в период от 6—8 до 20—25 лет.

23.2.4.8. Ранние стадии развития зубов (рис. 23.23)

1. Образование зубных зачатков

а) Развитие зубов начинается с того, что в передней части ротовой полости эмбриона утолщается *эпителий* — за счет врастания его глубоких слоев в подлежащую мезенхиму. Таким образом, в толще мезенхимы каждой челюсти образуется *зубная пластинка* (I) — эпителиальная пластинка дугообразной формы.

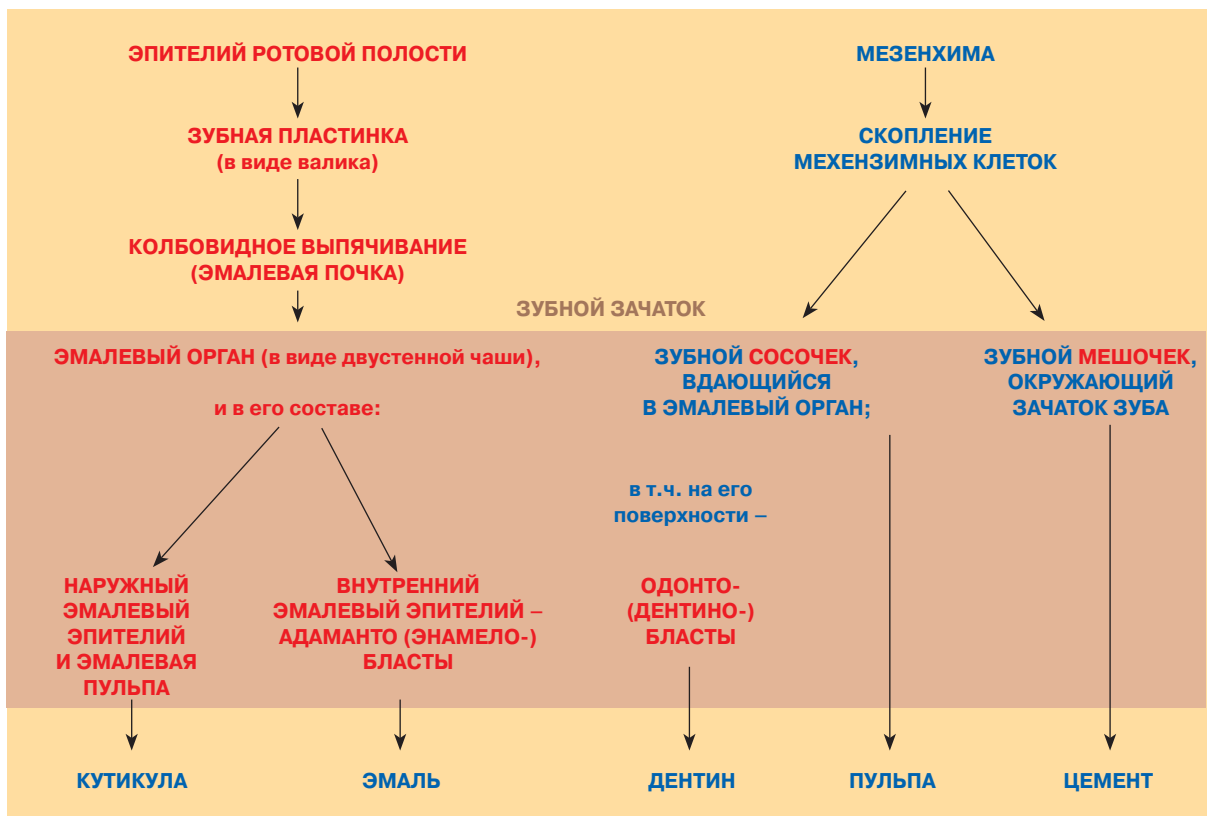


Рис. 23.22. Развитие зуба. Схема

б) Несколько позже у глубокого края каждой пластинки появляется 10 колбовидных выпячиваний эпителиальных клеток — по числу будущих молочных зубов. Это т. н. **эмалевые почки**.

в) В свою очередь, в каждую такую почку врастает подлежащая мезенхима. Это приводит к тому, что эмалевая почка превращается в **эмалевый орган** (3), имеющий вид двустенной чаши, а врастая в него мезенхима образует **зубной сосочек** (7).

г) Мезенхима же, окружающая эмалевый орган, уплотняется и формирует **зубной мешочек** (8).

Эти три компонента: **эмалевый орган**, **зубной сосочек** и **зубной мешочек**, — и составляют **зубной зачаток**.

Зачатки постоянных зубов образуются точно так же, но, как уже было сказано, позже. При этом зачатки постоянных зубов 1–5 (резцов, клыков и премоляров) оказываются рядом с соответствующими (по номеру) зачатками молочных зубов — чуть сзади от них.

д) К концу первой стадии эмалевый орган отделяется от зубной пластинки, оставаясь связанным с ней лишь узким **эпителиальным тяжем** (2).

2. Дифференцировка зубных зачатков. Данный процесс происходит в эмалевом органе и зубном сосочке.

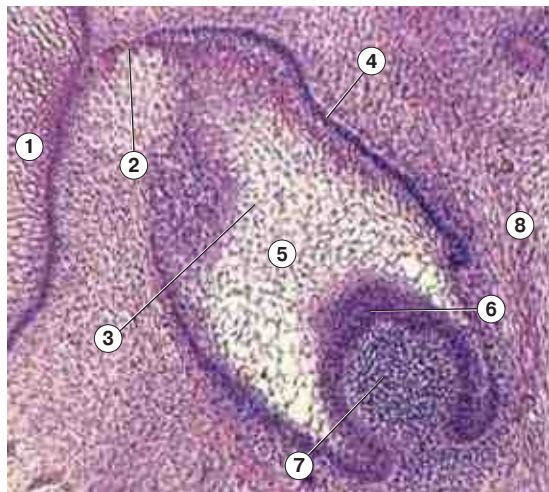


Рис. 23.23. Препарат — развитие зуба: стадии образования и дифференцировки зубного зачатка. Срез челюсти зародыша. Окраска гематоксилином и эозином

а) Эмалевый орган. В результате дифференцировки клеток эмалевый орган подразделяется на три компонента.

I. Внешний слой «чаши» — это **наружный эмалевый эпителий** (4), образованный плоскими клетками.

II. Светлая центральная часть «чаши» обозначается как **пульпа эмалевого органа** (5). Здесь клетки разъединены накапливающейся между ними жидкостью, но сохраняют связь друг с другом с помощью отростков.

III. Наконец, **внутренний эмалевый эпителий** (6) образует дно и внутреннюю стенку «чаши» и состоит из высоких призматических клеток — **предшественников энамелобластов**.

Заметим: пульпа эмалевого органа, как и весь этот орган, имеет эпителиальное происхождение; и ее не следует путать с пульпой сформированного зуба, развивающейся из мезенхимы.

б) Что же касается **зубного сосочка** (7), то в нем

- разрастаются кровеносные сосуды,
- а клетки поверхностного слоя тоже (как предшественники энамелобластов) приобретают призматическую форму. Эти клетки — **предшественники дентинобластов**.

Считают, что дифференцировку данных клеток стимулирует их контакт с базальной мембраной эмалевого органа.

23.2.4.9. Развитие зуба: гистогенез (рис. 23.24, а–б)

На стадии гистогенеза эпителиальный тяж (4), связывавший эмалевый орган (5–7) с многослойным эпителием (1) ротовой полости эмбриона, постепенно редуцируется, теряя связь и с тем, и с другим (т. е. и с эмалевым органом, и с эпителием).

Из компонентов же зубного зачатка развиваются ткани зрелого зуба — **вначале коронки, а позже (в период прорезывания) — корня (или корней)**.

1. Образование дентина и пульпы коронки зуба

а) Дентинобласты (одонтобласты). Прежде всего завершают свое созревание дентинобласты (9) — клетки поверхностного слоя зубного сосочка. В зрелом виде они

- 1) являются высокими и призматическими,
- 2) ориентированы перпендикулярно к поверхности сосочка,

3) на поверхности, обращенной к эмалевому органу, имеют отростки,

4) а в цитоплазме содержат хорошо развитые гранулярную ЭПС и аппарат Гольджи — органеллы синтеза внеклеточных белков.

Соответственно, первой формируемой тканью зуба становится дентин.

б) Образование дентина. Дентин (10) образуется между дентинобластами и внутренним эмалевым эпителием. Последовательность событий является достаточно общей для тканей с высоким содержанием неорганических соединений.

I. Дентинобласты вначале выделяют через свои отростки *органические* компоненты будущего дентина (коллаген I типа, гликопротеины, протеогликаны и пр.), формирующие матрицу дентина — *предентин*.

II. Затем дентинобласты секретируют *минеральные* вещества, меньшая часть которых просто откладывается в матрице по ходу коллагеновых волокон, а большая часть образует *глобулярные кристаллы*.

III. Причем первым формируется плащевой дентин (с радиальными волокнами Корфа, а позже под ним появляется околопульпарный дентин (с тангенциальными волокнами Эбнера).

Поэтому утолщение дентина вначале происходит за счет плащевой его части, а в конце — за счет утолщения околопульпарного дентина.

IV. Вместе с увеличением толщины дентина удлиняются и отростки дентинобластов, так что один отросток каждой клетки оказывается в составе *дентинного канальца* и пронизывает дентин на всю его глубину. В итоге дентин приобретает характерную радиальную исчерченность.

в) Формирование пульпы. I. Под дентинобластами, в глубине зубного сосочка, мезенхимные клетки постепенно превращаются в соединительнотканые клетки пульпы (11) коронки зуба. Фибробласты синтезируют обычные компоненты межклеточного вещества.

II. С этим синтезом связан один из ключевых моментов развития зуба. В определенное время фибробласты начинают с повышенной скоростью продуцировать аморфное вещество пульпы коронки. Поэтому в пульпе возрастает давление, которое стимулирует *прорезывание* зуба.

2. Эмалевый орган: образование кутикулы и эмали

а) Образование кутикулы. По мере развития зуба объем эмалевой пульпы (6) в эмалевом органе становится существенно меньше. Так, на представленных снимках видно, что в верхней части коронки наружный (5) и внутренний (7) эмалевые эпителии практически смыкаются друг с другом.

Постепенно подобный процесс происходит на всей поверхности коронки. В итоге *наружный эмалевый эпителий и эмалевая пульпа*

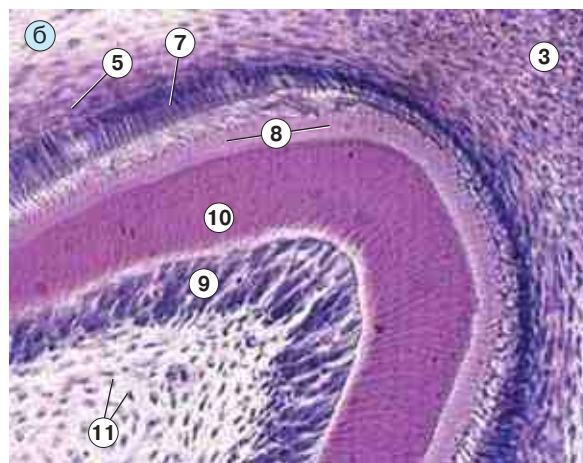
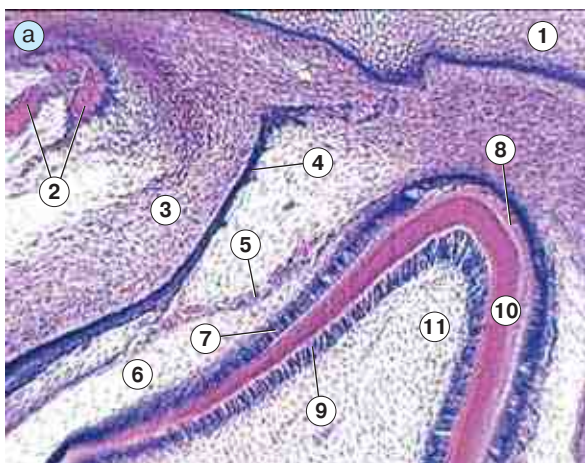


Рис. 23.24. Препарат — развитие зуба: стадия гистогенеза. Срез челюсти зародыша. Окраска гематоксилином и эозином: а — малое увеличение; б — большое увеличение: 2 — костные трабекулы развивающейся челюсти; 3 — мезенхима

превращаются в тонкую кутикулу, покрывающую коронку зуба.

б) Энамелобласты (адамантобласты).

I. Появление дентина под предшественниками энамелобластов стимулирует созревание последних. Действительно, прежде клетки внутреннего эмалевого эпителия (предшественники энамелобластов) были обращены сюда своей базальной стороной и получали отсюда питание. С накоплением же здесь дентина поступление питательных веществ затрудняется.

II. Это и вызывает активизацию пре-энамелобластов.

A) У последних **меняется полярность** — базальной теперь становится та сторона клетки, которая обращена к эмалевой пульпе (б); и именно отсюда начинают поступать питательные вещества.

Б) Соответственно, перемещаются органеллы: ядро — к новой базальной стороне, прочие органеллы — в противоположную сторону. Тем самым завершается созревание клеток.

III. Зрелые энамелобласты (7) похожи на дентинобласты:

1) тоже являются высокими и призматическими,

2) тоже ориентированы перпендикулярно к поверхности зуба;

3) а на их новой апикальной поверхности (обращенной к дентину) тоже формируется пальцеобразный отросток (отросток Томса), через который начинается выделение компонентов эмали.

в) Образование эмали (8) также происходит по общему (для твердых тканей) принципу.

I. Вначале энамелобласты накапливают в своих гранулах и выделяют через отростки наружу компоненты *органической матрицы* эмали (достаточно представительной на этом этапе).

II. Затем происходит быстрая *минерализация* эмали — с формированием эмалевых призм. Высокой скорости минерализации способствуют специальные белки — *амелогенины*, — также секретируемые энамелобластами.

III. В последующем содержание органических веществ в эмали снижается до 3–4 %, а *энамелобласты редуцируются*, так что эмаль оказывается покрыта только кутикулой.

3. Образование корней. Корни образуются, как уже отмечалось, в период прорезывания зуба.

а) Здесь опять определяющую роль играет *эмалевый орган*. В то время как в области коронки этот орган практически редуцируется, нижние края его интенсивно растут в глубь зачатка челюсти — в виде двухслойного эпителиального рукава, или т. н. *влагалища Гертвига*.

б) Мезенхима, оказавшаяся внутри «рукава», дифференцируется в *пульпу корня*, поверхностные клетки которой (*дентинобласты*) формируют *дентин корня*.

в) Образование цемента. Мезенхима же, прилегающая к «рукаву» снаружи, по существу, является несколько удлинившимся *зубным мешочком*. Клетки последнего активируются после появления в зачатке корня первых слоев дентина. Эти клетки

— перемещаются *сквозь эпителиальное влагалище* к дентину,

— дифференцируются в *цементобласты*

— и начинают откладывать *цемент* поверх дентина.

Образование цемента происходит во многом так же, как формирование дентина и эмали. Только, в отличие от дентинобластов, тела которых остаются вне дентина, *цементобласты замуровывают себя* продуктами своей секреции и превращаются в *цементоциты*, лежащие в небольших полостях. В некоторых участках цементоциты погибают, что приводит к появлению *бесклеточного цемента*.

г) Остатки влагалища Гертвига, «разрываемого» при перемещении через него предшественников цементобластов, могут сохраняться возле корня зуба (в периодонте); при этом они обозначаются как *эпителиальные остатки Малассе*.

23.3. Глотка и пищевод

23.3.1. Глотка

Глотка — место пересечения дыхательного и пищеварительного путей, в связи с чем она имеет две особенности.

Во-первых, разные участки глотки покрыты разным эпителием.

Во-вторых, на таком важном «перекрестке» сосредоточена специальная защитная система — *глоточное лимфоидное кольцо* (п. 20.3.1.1).

1. Строение глотки. Глотка подразделяется на три отдела: носовой, ротовой и гортанный.

а) В *носовом* отделе слизистая оболочка покрыта *многорядным мерцательным эпителием*, характерным для дыхательных путей.

б–в) В *ротовом* и *гортанном* отделах и слизистая оболочка, и другие слои стенки имеют строение, типичное для пищеварительной трубки (п. 23.1.2).

I. *Слизистая оболочка* включает *многослойный плоский неороговевающий эпителий* и собственную пластинку, образованную рыхлой волокнистой соединительной тканью.

II. Глубже находится *подслизистая основа*; в ней содержатся концевые отделы *слизистых желез*.

III. *Подслизистая основа* примыкает к *мышечной стенке* глотки. Эта стенка является аналогом мышечной оболочки (существующей в последующих отделах пищеварительной трубки) и состоит из двух слоев поперечнополосатых скелетных мышц.

IV. Наконец, снаружи находится *адвентициальная оболочка*.

2. Глоточное лимфоидное (лимфоэпителиальное) кольцо, или кольцо Пирогова

а) *Состав* этого кольца нам известен по теме 21. Сейчас же отметим, что из шести миндалин три (две нёбные и язычная) расположены

у *входа* в глотку, а другие три (две трубные и глоточная) — в *стенке* самой глотки.

Иногда сюда добавляют также *гортанную миндалину*, расположенную в желудочке гортани.

б) *Строение*. Структура *нёбных миндалин* описывалась в п. 21.3.1.2; строение прочих миндалин во многом аналогично. Это складки слизистой оболочки, в толще которой содержится лимфоидная ткань — в виде фолликулов и парафолликулярных (диффузных) скоплений лимфоцитов. Правда, в трубных миндалинах фолликулов очень мало.

Эпителий, покрывающий складки, — такой же, как в соседних участках слизистой оболочки: например, в трубных миндалинах — многорядный мерцательный, в глоточной миндалине (у взрослых) — многослойный плоский неороговевающий.

Эпителий миндалин обычно инфильтрирован клетками, участвующими в воспалительных и иммунных реакциях, — гранулоцитами, лимфоцитами, макрофагами.

23.3.2. Пищевод

1. Общие сведения. Пищевод (см. рис. 23.1) соединяет гортанную часть глотки с полостью желудка.

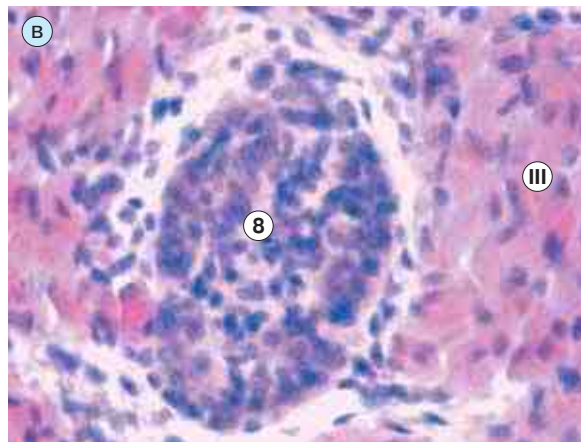
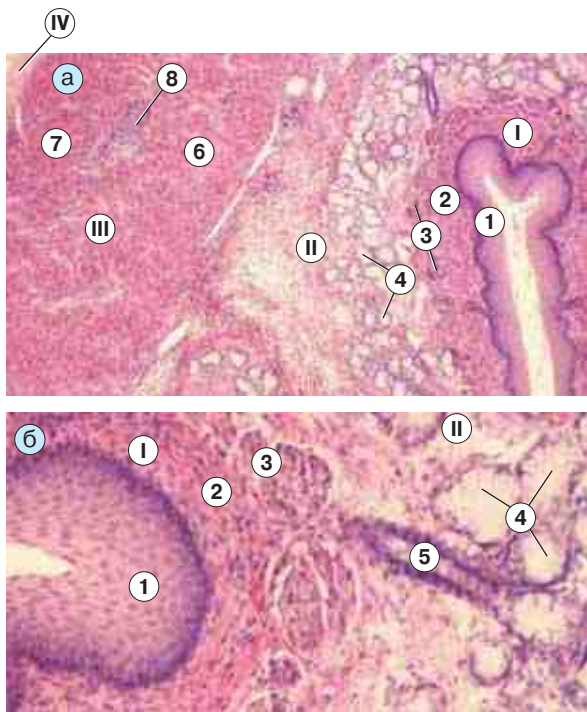


Рис. 23.25. Препарат — пищевод собаки. Поперечный срез верхней трети. Окраска гематоксилином и эозином:

а — малое увеличение; б — большое увеличение: слизистая оболочка и подслизистая основа; в — большое увеличение: мышечная оболочка и интрамуральный ганглий

а) Он имеет *три сужения*: в месте перехода глотки в пищевод, примерно посередине — в месте прилегания к аорте, в месте прохождения через диафрагму.

б) На внутренней поверхности пищевода слизистая оболочка и подслизистая основа образуют 7–10 *продольных складок*. При прохождении пищи соответствующий участок пищевода расширяется и складки распрямляются.

2. Оболочки пищевода (рис. 23.25, а–в)

По существу, именно с пищевода пищеварительная трубка приобретает «классическое» строение: его стенка содержит (изнутри кнаружи)

- слизистую оболочку (I) из трех компонентов (эпителия, собственной и мышечной пластинок),
- подслизистую основу (II),
- двухслойную мышечную оболочку (III) и, наконец,
- адвентициальную оболочку (IV), которая в коротком брюшном отделе заменяется на серозную.

3. Слизистая оболочка

а) *Эпителий* (I) в пищеводе, как на мягких стенках ротовой полости и в глотке, — *многослойный плоский неороговевающий*. В пожи-

лом возрасте он становится частично ороговевающим.

б) *Собственная пластинка* (2) слизистой оболочки, как обычно, образована рыхлой волокнистой соединительной тканью.

В двух отделах пищевода — на уровне перстневидного хряща гортани и у входа в желудок — в собственной пластинке лежат *кардиальные железы пищевода* (на снимках они отсутствуют):

- по морфологии — простые разветвленные трубчатые (подобно кардиальным железам желудка, с чем и связано название обсуждаемых желез),
- по характеру внешнего секрета — белково-слизистые,
- и, кроме того, содержащие эндокринocyты — в т.ч. клетки, вырабатывающие серотонин.

Очень важно, что эти железы нередко становятся местом возникновения той или иной *патологии пищевода* — дивертикула (выпячивания стенки), кисты (замкнутого мешочка с постепенно накапливающейся жидкостью), язвы или опухоли.

в) *Мышечная пластинка* слизистой оболочки:

- в верхней трети пищевода ее представляют *отдельные продольные пучки* гладких миоцитов (3);
- в нижних отделах пищевода пучки сливаются в *единую пластинку*.

4. Подслизистая основа (II) тоже образована рыхлой волокнистой соединительной тканью.

а) *Железы*. Как и в глотке, в подслизистой основе пищевода на всем его протяжении содержатся *многочисленные концевые отделы слизистых желез*. Это т.н. *собственные железы пищевода* (4). По морфологии они являются *сложными разветвленными альвеоларно-трубчатыми*.

Выводные протоки (5) желез проходят через слизистую оболочку и открываются на поверхности эпителия. В итоге выделяемая слизь облегчает прохождение пищевого комка.

б) *Прочие компоненты*. Кроме желез, в подслизистой основе находятся крупные сети кровеносных и лимфатических сосудов, нервные сплетения, лимфоидные образования.

5. Мышечная оболочка (III)

а) *Мышечная ткань*. Тип мышечной ткани в данной оболочке (но не в слизистой!) зависит от уровня пищевода:

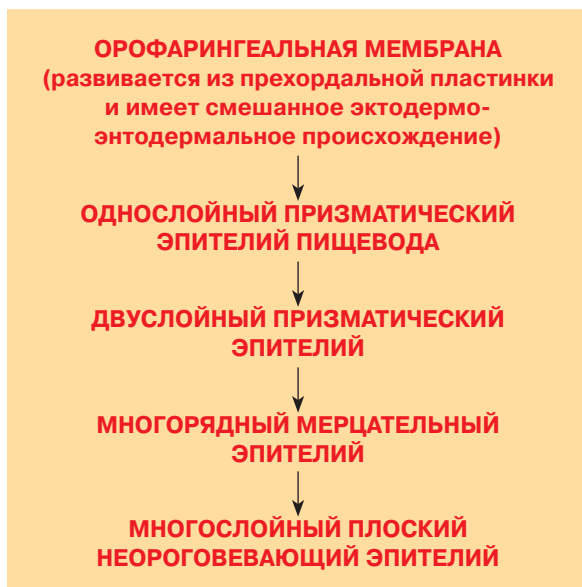


Рис. 23.26. Развитие эпителия пищевода. Схема

- в верхней его трети это поперечнополосатая мышечная ткань;
- в средней трети — и поперечнополосатая, и гладкая мышечные ткани;
- в нижней трети — только гладкая мышечная ткань.

б) Слои. Мышечная оболочка подразделяется на два слоя (п.23.1.2):

- наружный (7) — продольный (у собаки же — циркулярный, см. рис. 23.25, а),
- внутренний (6) — циркулярный (у собаки — продольный).

Циркулярный слой образует два сфинктера — в начале и в конце пищевода.

в) Ганглии. Между слоями мышечной оболочки нередко можно встретить *интрамуральный ганглий* (8) (см. рис. 23.25, в).

6. Адвентициальная (серозная) оболочка. Основа оболочки — рыхлая волокнистая соединительная ткань, содержащая много сосудов и нервов.

В брюшном отделе оболочка покрыта еще мезотелием.

7. Развитие пищевода. Сведения о развитии пищевода приводились в п. 23.1.3. Согласно им, *эпителий* пищевода (как и всего переднего отдела пищеварительной системы) развивается из смешанного (экто-энтодермального) материала орофарингеальной мембраны («наследницы» прехордальной пластинки); остальные слои происходят из окружающей мезенхимы.

Примечательно, что в процессе развития тип эпителия пищевода неоднократно меняется (рис. 23.26).



Тема 24. Пищеварительная система: желудок и тонкая кишка

24.1. Желудок

24.1.1. Общие сведения

1. Функции

а) Переваривание пищи. Желудок — мешкообразное расширение пищеварительной трубки, где происходят *накопление и химическая обработка свежепринятой пищи*.

Указанная обработка осуществляется, во-первых, ферментами слюны (оставшимися в глубине пищевого комка и действующими на углеводы; п. 23.2.3.6), а во-вторых, *желудочным соком*. В этом соке — немного слизи и, что более важно, следующие компоненты:

I. *пепсин* (нескольких видов) — будучи протеазой, гидролизует белки;

II. *соляная кислота* — вызывает денатурацию и набухание белков пищи (подготавливая тем самым их к перевариванию), активизирует предшественник пепсина (пепсиноген) и создает оптимальный pH для действия самого пепсина;

III. *химозин* (у детей) — расщепляет белки молока;

IV. в небольших количествах — некоторые другие ферменты и белки, в т.ч. так называемый *внутренний фактор Касла*, необходимый для всасывания витамина B₁₂.

б) Прочие функции. Кроме переработки пищи (которая здесь, как правило, не заканчивается), желудок выполняет еще ряд функций:

1) *всасывание* некоторых веществ (воды, солей, глюкозы, спирта, определенных лекарственных средств);

2) *выделение* продуктов обмена (мочевины, аммиака) — особенно при нарушении функции почек;

3) *производство гормоноподобных веществ* (которые будут перечислены ниже).

2. Отделы желудка (рис. 24.1). В желудке различают следующие части: *кардиальную часть* (I), прилегающую ко входу в желудок; *дно* (*fundus*), или свод (II); *тело* (III); *пилорическую часть* (IV), которая заканчивается выходом из желудка — привратником (*pyloris*) (IV.A).

3. Рельеф слизистой оболочки желудка сложен из-за наличия образований трех типов — складок, полей и ямок.

а) Складки (1) располагаются главным образом на задней стенке желудка. Причем у внутренней кривизны (2) желудка и в пило-

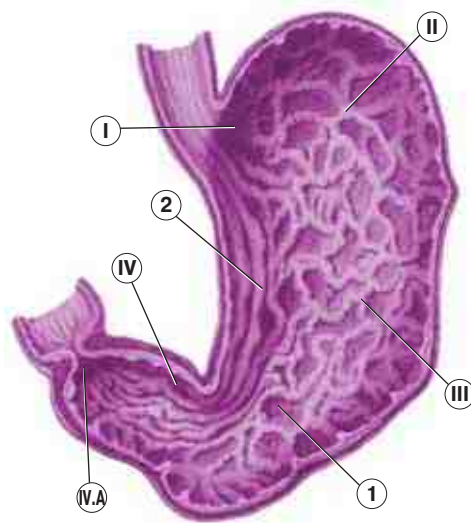


Рис. 24.1. Желудок (на разрезе)

рической части (IV) они имеют преимущественно *продольное* направление, а в остальных местах идут в различных направлениях, образуя крупноячеистую сеть.

б) Поля — это участки диаметром 1–10 мм, на которые разбита вся слизистая оболочка желудка и которые разделены узкими *бороздками*.

Бороздки образованы прослойками соединительной ткани, лежащими в слизистой оболочке между группами желудочных желез. В этих прослойках идут вены, которые также обозначают границы между полями.

в) Наконец, желудочные ямки — это многочисленные маленькие (0,2 мм в диаметре) углубления, имеющиеся в каждом поле.

Их общее количество во всем желудке — около 3 млн. В области дна каждой ямки в нее открывается несколько (до 10) желудочных желез.

24.1.2. Строение стенки желудка: признаки, общие для всех его отделов

Строение стенки желудка соответствует той универсальной схеме, которая была изложена в п. 23.1.2.

I. Слизистая оболочка (рис. 24.2, а и б)

а) На первом из приведенных снимков — складка слизистой оболочки желудка. Поэтому в поле зрения — только эта (слизистая) оболочка. Остальные слои стенки (кроме заходящего в складку участка подслизистой основы) не видны.

б) Средняя толщина слизистой оболочки желудка — 1 мм. Напомним, на ее поверхности находятся многочисленные *желудочные ямки* (1А).

1. Эпителий. Всю эту поверхность, включая ямки, покрывает *однослойный призматический железистый* эпителий (1Б).

а) Определение «*железистый*» означает, что все клетки эпителия — *секреторные* (экзокриноциты): они образуют слизеподобный секрет, покрывающий внутреннюю поверхность желудка. Поэтому их часто называют *поверхностными мукоцитами* (имея в виду, что в железах желудка содержатся и другие мукоциты).

б) У этих клеток *ядро* (4Б) находится в базальной части, *апикальная часть* (4В) содержит гранулы мукоидного (слизеобразного) секрета, а *на апикальной поверхности* имеются короткие микроворсинки и поверх них — гликокаликс и уже выделенная слизь.

2. Собственная пластинка слизистой оболочки (2), как обычно, имеет в своей основе рыхлую волокнистую соединительную ткань.

а) Железы желудка. Но соединительная ткань образует лишь узкие прослойки. А между ними расположены многочисленные железы желудка (2А).

По морфологии это *простые трубчатые* железы.

I. Их *концевой отдел* — более или менее длинная однослойная трубочка, которая может быть (в зависимости от области желудка) как неразветвленной, так и разветвленной.

В составе концевой отдела обычно присутствуют не только экзо-, но и эндокриноциты с той или иной секреторной специфичностью. Подробнее клеточный состав желез будет рассмотрен ниже.

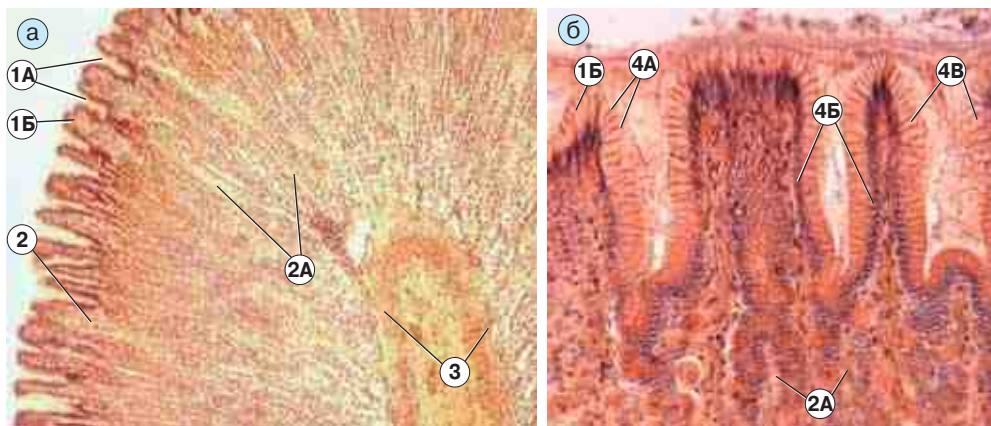


Рис. 24.2. Препарат — дно желудка. Слизистая оболочка. Окраска конго-ролом и гематоксилином: а — малое увеличение; б — большее увеличение: желудочные ямки. 4А — границы между мукоцитами

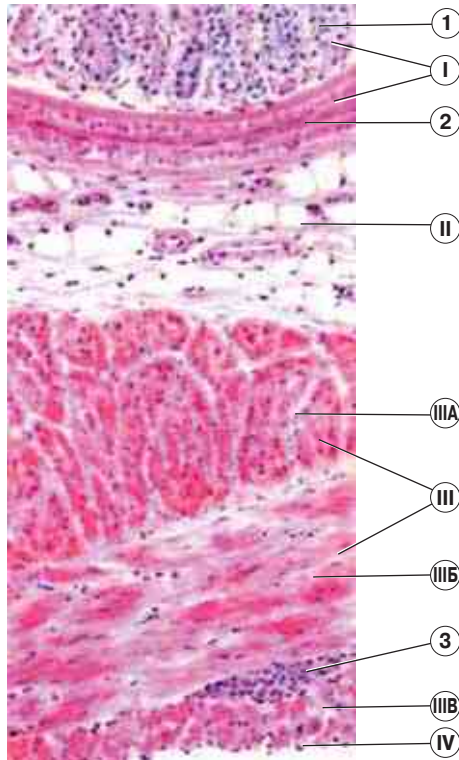


Рис. 24.3. Дно желудка. Оболочки желудка. Окраска гематоксилином и эозином. Рисунок с препарата [по В. Г. Елисееву, Ю. И. Афанасьеву, Е. Ф. Котовскому]

II. *Выводным протоком* считается короткая шейка железы, открывающаяся в дно желудочной ямки. Но и здесь содержатся *мукоциты* (называемые *шейчными*), т. е. секреторная функция присуща и этому условному выводному протоку.

б) Лимфоидная ткань. В собственной пластинке могут находиться также лимфоидные элементы — лимфатические узелки или диффузные инфильтраты.

3. Мышечная пластинка (3) слизистой оболочки включает три слоя гладкомышечной ткани: два циркулярных и между ними — продольный.

Этим желудок отличается от других (в т. ч. соседних) отделов пищеварительной трубки: там в мышечной пластинке — один или два слоя.

II–IV. Остальные оболочки желудка (рис. 24.3). В верхней части указанного изображения — глубокие слои слизистой оболочки (I): собственная пластинка на уровне дна желудоч-

ных желез (I) и трехслойная мышечная пластинка (2).

Ниже видны последующие оболочки стенки желудка. Их структура достаточно типична.

1. Так, подслизистая основа (II) состоит из рыхлой неоформленной соединительной ткани, богатой жировыми клетками. В ней располагаются артериальное, венозное и нервное сплетения, а также лимфатическая сеть.

2. а) Мышечная оболочка (III) образована гладкой мышечной тканью.

б) Ей присуща та же особенность, что и мышечной пластинке слизистой оболочки, — она содержит не два слоя (как прочие участки пищеварительной трубки), а три слоя (п. 23.1.2): внутренний продольный (или косой) (IIIA), средний циркулярный (IIIB), наружный продольный (IIIC).

в) Дополнительным (по сравнению с пищеводом и кишечником) является самый внутренний слой. Можно заметить также, что эти слои продолжают чередование продольных и циркулярных слоев мышечной пластинки слизистой оболочки (хотя и гораздо мощнее их по толщине).

г) Между мышечными слоями расположены элементы нервного сплетения (3) и сеть лимфатических сосудов.

3. Наконец, серозная оболочка (IV) — это висцеральная брюшина, покрытая снаружи мезотелием.

Под серозной оболочкой (на границе с мышечной) находится еще одно нервное сплетение. Всего, таким образом, в стенке желудка — три нервных сплетения.

4. а) Из вышеизложенного ясно, что главные особенности строения стенки желудка связаны с ее *слизистой* оболочкой. На гистологическом уровне — это наличие в последней

- **ямок**, выстланных однослойным призматическим железистым эпителием,
- и глубоких трубчатых желудочных **желез**, открывающихся в ямки.

б) Причем и различия *между областями желудка* также касаются главным образом этих же образований. Так,

- во всех отделах желудка, кроме пилорического, **глубина ямок** составляет примерно 25 % толщины слизистой оболочки,

— в пилорическом же отделе ямки в 2–3 раза глубже.

А особенности **желез** разных отделов желудка рассмотрим более подробно.

24.1.3. Железы желудка

24.1.3.1. Три вида желез

а) Как уже было сказано, все железы желудка являются простыми (что означает неразветвленность выводных протоков) и трубчатыми (по форме концевых отделов).

б) Тем не менее в различных отделах желудка железы имеют неодинаковое строение, в связи с чем различают три их вида: *собственные* (или *фундальные*), *кардиальные* и *пилорические* железы.

в) Сравнительная характеристика этих желез приведена в табл. 24.1.

Как видно, кардиальные и пилорические железы являются разветвленными и преимущественно слизистыми, а фундальные (собственные) железы — неразветвленными и более сложными по клеточному составу.

г) Обратим внимание также на то, что в желудке имеется три вида мукоцитов:

1) *поверхностные* мукоциты — все клетки железистого эпителия желудка;

2) мукоциты концевых отделов желез (в фундальных железах они называются *добавочными клетками*);

3) *шеечные* мукоциты — слизистые клетки выводных протоков.

24.1.3.2. Собственные железы желудка: экзокриноциты концевых отделов

Преобладающим типом желез являются *собственные* железы желудка — и именно они фигурировали на рис. 24.2, *а* и *б*. А теперь рассмотрим их на рис. 24.4, *а* и *б*. В каждой железе различают — главную часть (*концевой отдел*) — дно (*I*) и тело (*II*),

— а также *выводной проток* — шейку (*III*) и ее устье — перешеек (*IV*).

В табл. 24.1 перечислены клетки этих отделов. Охарактеризуем отдельно каждый вид клеток.

Начнем с *экзокриноцитов концевых отделов*. Согласно табл. 24.1, сюда относятся клетки трех видов: париетальные, главные и добавочные (мукоциты).

1. Париетальные (обкладочные) клетки (*I*)

а) Функция. Данные клетки секретируют (по отдельности) компоненты *соляной кислоты* (ионы H^+ и Cl^-), а также упоминавшийся выше *внутренний фактор Касла* (необходимый для всасывания витамина B_{12}).

б) Морфология (*светооптический уровень*). Париетальные клетки легко различимы на препарате по следующим признакам:

Таблица 24.1. Железы желудка

	СОБСТВЕННЫЕ (ФУНДАЛЬНЫЕ) ЖЕЛЕЗЫ	КАРДИАЛЬНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ	ПИЛОРИЧЕСКИЕ ЖЕЛЕЗЫ
ЛОКАЛИЗАЦИЯ	Дно и тело желудка	Кардиальная часть желудка	Пилорическая часть желудка
КОЛИЧЕСТВО ЖЕЛЕЗ	35 млн	1–2 млн	3,5 млн
КОНЦЕВЫЕ ОТДЕЛЫ: МОРФОЛОГИЯ	Практически неразветвленные	Сильно разветвленные	Разветвленные, расположены реже, имеют широкие просветы
КОНЦЕВЫЕ ОТДЕЛЫ: ЭКЗОКРИНОЦИТЫ	Клетки трех видов: а) париетальные; б) главные; в) добавочные мукоциты	Преобладают слизистые клетки (мукоциты): светлые, с уплощенным ядром в базальной части	
КОНЦЕВЫЕ ОТДЕЛЫ: ЭНДОКРИНОЦИТЫ	а) ЕС-клетки; б) ECL-клетки; в) А-клетки и др.	G-клетки	
		ЕС-клетки	D- и D ₁ -клетки, Р-клетки и др.
ШЕЙКА ЖЕЛЕЗЫ: КЛЕТОЧНЫЙ СОСТАВ	1. Шеечные мукоциты. 2. Недифференцированные эпителиоциты — источник постоянного обновления клеточного состава покровного эпителия и самих желез		

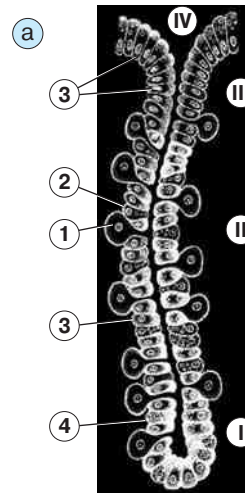
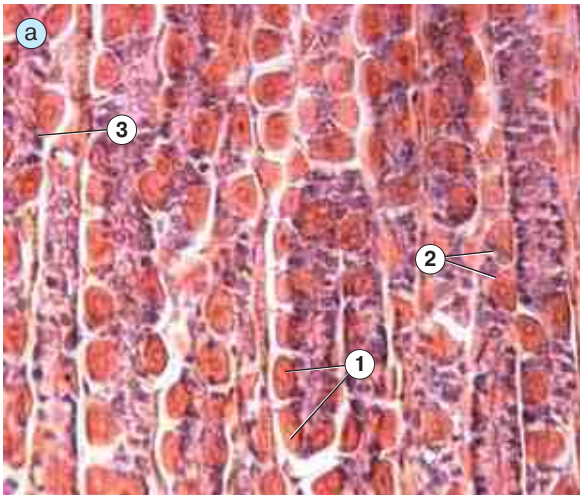


Рис. 24.4. Собственные железы желудка:
а — препарат — дно желудка. Окраска конго-ро-
том и гематоксилином;
б — схема [по В. Г. Ели-
сееву, Ю. И. Афанасьеву,
Е. Ф. Котовскому]

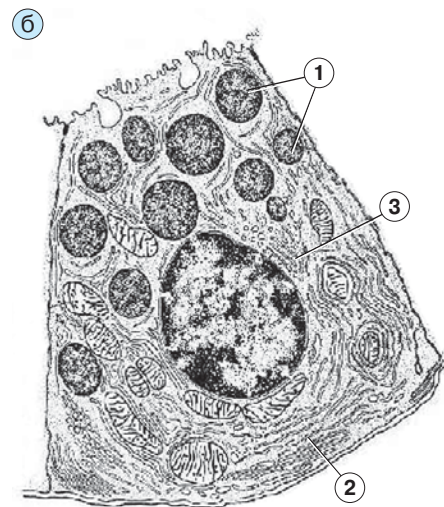
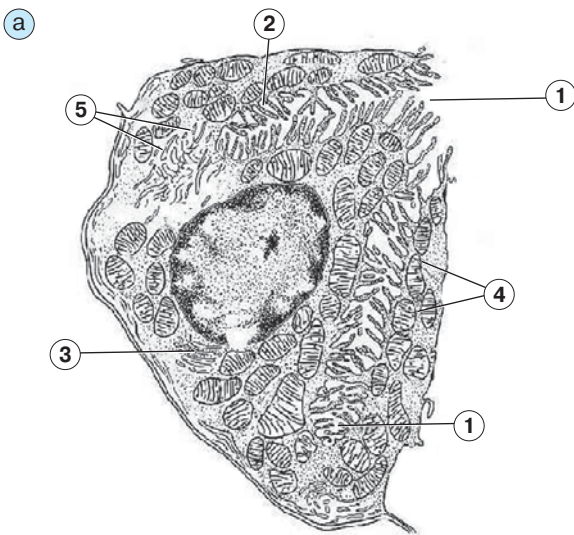


Рис. 24.5. Parietalная (а) и главная (б) клетки собственных желез желудка. Схемы

1–2) по размеру они — **самые крупные**; *расположены* поодиночке и снаружи от других клеток (прилегая к их базальным отделам),

3–4) *цитоплазма* — оксифильная, окрашивается конго-ро-том в **яркий оранжевый цвет**; *ядро* — округлое.

в) I. На ультраструктурном уровне (рис. 24.5, а) наиболее характерным признаком является наличие **внутриклеточных секреторных канальцев** (1), в просвет которых выступают многочисленные микроворсинки (2). Данные каналцы переходят в *межклеточные* каналцы и затем — в просвет железы.

II. В выделении секрета, очевидно, участвует и аппарат Гольджи (3).

III. Гранулярная ЭПС (5) развита слабо.

IV. Зато в клетке очень много митохондрий (4), что свидетельствует о большой потребности в энергии.

г) **Механизм** секреции ионов H^+ и Cl^- таков (рис. 24.5-1).

I. Ионы H^+ образуются в париетальных клетках благодаря активности **карбоангидразы**. Этот фермент катализирует превращение CO_2 (поступающего из крови) в угольную кислоту, которая диссоциирует на ионы HCO_3^- и H^+ .

II. Выделение же из клеток ионов H^+ сопряжено с *антипортом* (поступлением в клетку) ионов K^+ . Этот процесс требует энергии АТФ (поскольку ионы K^+ перемещаются против градиента своей концентрации) и осуществляется специальным мембранным белком — *H^+, K^+ -АТФазой*.

III. Ионы Cl^- проникают из крови в париетальные клетки через *анионные каналы* плазмолеммы, в обмен на выход из клетки ионов HCO_3^- . Выведение же ионов Cl^- из париетальных клеток в просвет секреторных канальцев осуществляется путем *симпорта с ионами K^+* (которые возвращаются по градиенту своей концентрации во внеклеточную среду).

д) Таким образом, ионы K^+ участвуют в выведении из париетальных клеток обоих компонентов HCl . При этом они совершают челночные «рейсы» из внеклеточной среды в клетку и обратно.

е) *Цитоплазма* париетальных клеток, в связи с интенсивным выведением из нее компонентов соляной кислоты (и несмотря на компенсацию этих потерь со стороны крови), оказывается несколько обедненной кислотными соединениями, что и обуславливает ее *ацидофилию* (оксифилию).

2. Главные клетки (см. рис. 24.4, а и б)

а) *Функция*. Главные клетки (2) образуют *пепсиноген* — неактивную форму *пепсина*. Кроме того, ими же вырабатываются *химозин* и некоторые другие ферменты.

б) *Морфология* (светооптический уровень):

1–2) по размеру клетки — небольшие; располагаются *группами*;

3–4) цитоплазма — базофильная (высокое содержание РНК), ядро — округлое.

в) На *ультраструктурном уровне* (рис. 24.5, б) выявляется, что

— в *апикальной* части клеток сосредоточены *секреторные гранулы* (1)

— и в клетках хорошо развиты структуры, связанные с интенсивной продукцией экспортных белков, — *гранулярная ЭПС* (2) и комплекс Гольджи (3).

3. Слизистые клетки (мукоциты), или добавочные клетки (3 на рис. 24.4, а–б)

а) Как следует из названия, данные клетки образуют слизеобразный секрет.

б) По *морфологии* они близки к поверхностным мукоцитам (п. 24.1.2):

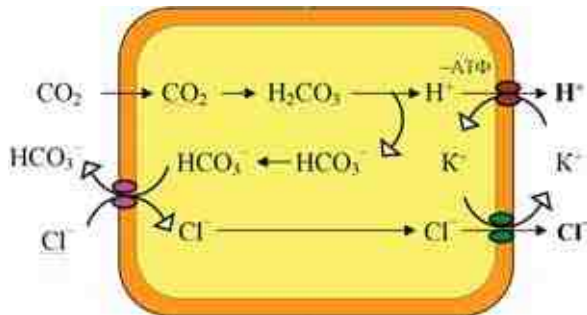


Рис. 24.5-1. Схема секреции париетальными клетками желудка ионов H^+ и Cl^-

- ядра — плотные, оттеснены к базальной части клеток,
- цитоплазма же *апикальной* части — светлая, слабоокрашенная, поскольку заполнена гранулами мукоидного (слизеобразного) секрета.

24.1.3.3. Собственные железы желудка: шеечные клетки и эндокриноциты

1. Шеечные клетки

а) В соответствии с табл. 24.1, шеечные клетки подразделяются на две группы: *шеечные мукоциты* и *малодифференцированные эпителиоциты*.

б) Особенно важна функция второй группы клеток.

I. Часть этих клеток, размножаясь и дифференцируясь в поверхностные мукоциты, перемещается *вверх* — на поверхность слизистой оболочки — и замещает отторгающиеся клетки эпителия.

II. Другие малодифференцированные шеечные клетки гораздо медленнее движутся *вниз* — вглубь желез — и одновременно дифференцируются во все виды экзо- и эндокриноцитов данных желез.

Это обеспечивает постоянное обновление покровного и железистого эпителия. Причем среднее время жизни клеток поверхностного эпителия — 4 суток, а клеток желез — до нескольких месяцев.

2. Эндокриноциты желудка. Общие сведения

а) *Морфология*. Различить эндокриноциты при обычной световой микроскопии не удастся. При использовании же специальных методов исследования выясняется, что

— по форме это уплощенные клетки (4 на рис. 24.4, б),

Таблица 24.2. Эндокриноциты собственных желез желудка

ЭНДОКРИНОЦИТЫ	ГОРМОНЫ	ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ
ЕС-КЛЕТКИ	Серотонин	Стимулирует секреторную и двигательную активность желудка и кишечника
	Мелатонин	Определяет суточную периодичность секреции и моторики ЖКТ
ЕСL-КЛЕТКИ	Гистамин	Особенно выражена стимуляция секреции НСI париетальными клетками (помимо влияния на моторику ЖКТ и состояние сосудов)
А-ПОДОБНЫЕ КЛЕТКИ	Желудочный глюкагон	Подобно глюкагону поджелудочной железы, между приемами пищи стимулирует мобилизацию из депо углеводов и жиров

— а секреторные гранулы содержатся *во всем их объеме* (т.е. не только в апикальной части, как у главных экзокриноцитов).

б) Отношение к просвету железы. По отношению к просвету железы все эндокриноциты делятся на «закрытые» и «открытые»: первые не контактируют с просветом железы, вторые же узкой апикальной частью достигают просвета.

Считают, что «открытые» эндокриноциты воспринимают те или иные раздражения со стороны просвета железы — изменение рН, действие определенных веществ и т.п. И в ответ на эти раздражения они отвечают выделением своих гормонов. Иными словами, согласно данной точке зрения, такие клетки являются *рецепторно-секреторными* и обеспечивают относительно быструю гормональную реакцию на изменение содержимого желудка.

в) Диапазон действия. I. Некоторые гормоны эндокриноцитов желудка действуют по типичному *эндокринному* механизму: попадают в кровь и с нею доставляются к клеткам-мишеням.

II. Другие же гормоны обладают *паракринным* действием: диффундируют в пространстве, окружающем эндокриноцит, и именно здесь находят свои клетки-мишени.

г) Виды эндокриноцитов. Всего в желудке (во всех его железах) выявлено около 10 видов эндокриноцитов. Между железами они распределены неравномерно: одни эндокриноциты преобладают в фундальных, другие — в кардиальных или пилорических железах.

В табл. 24.2 представлены эндокриноциты, наиболее характерные для фундальных (собственных) желез желудка (хотя в этих железах могут встречаться и другие эндокриноциты).

3. Некоторые эндокриноциты фундальных желез

а) ЕС-клетки (содержатся также в кардиальных железах). Они относятся к «от-

крытым» эндокриноцитам *паракринного* действия.

I. Поэтому можно предполагать, что

— выделение ими *серотонина* стимулируется самим фактом поступления пищи в желудок (благодаря контакту ЕС-клеток с просветом железы),

— а серотонин, диффундируя в соседние области стенки желудка, *активирует экзокриноциты и миоциты*, т.е. переваривающую и эвакуаторную деятельность желудка.

II. Что касается *мелатонина*, то, вероятно, его выделение ЕС-клетками регулируется не пищей, а симпатическими нервными волокнами, которые передают этим клеткам такие же сигналы *от зрительных путей*, как и те, что идут в эпифиз (п. 22.2.3).

Это позволяет образующемуся в желудке гормону определять *суточную периодичность* секреции и моторики пищеварительного тракта.

б) ESL-клетки тоже действуют *паракринным* способом, но относятся к эндокриноцитам «закрытого» типа. Следовательно, секреция ими *гистамина* не может инициироваться непосредственно пищей — а только с помощью гуморальных или нервных влияний.

в) Наконец, *А-подобные клетки* (названные так потому, что подобны А-клеткам поджелудочной железы) являются «закрытыми», а их гормон (*глюкагон*) действует истинно *эндокринным* способом, т.е. попадает в кровеносное русло и доносится до клеток-мишеней кровотоком.

4. Дополнительные замечания

а) Химическая природа называвшихся здесь гормонов такова:

— серотонин и мелатонин (т.е. оба гормона ЕС-клеток) — производные аминокислоты триптофана;

— гистамин — производное аминокислоты гистидина;

— глюкагон — полипептид.

б) И обратим внимание на *гистамин*.

I. Мы с ним уже дважды встречались в темах 8 и 9 как с «*медиатором воспаления*», который образуется базофилами крови и лаброцитами (они же — тучные клетки и тканевые базофилы).

II. Но, как видно из табл. 24.2, гистамин вырабатывается также в слизистой оболочке желудка и активно стимулирует секрецию соляной кислоты.

III. На этом его свойстве основан так называемый «*гистаминовый тест*», используемый в клинике при очень низкой кислотности желудочного сока. Если введение гистамина в организм способно повысить кислотность сока, то это говорит в пользу функциональной (а не органической) природы данного состояния. В противном случае приходится думать об атрофии слизистой оболочки желудка.

Вышеизложенное относилось к фундальным (собственным) железам желудка. Остальные два вида желез мы рассмотрим вместе с соответствующими отделами желудка.

24.1.4. Кардиальный и пилорический отделы желудка

24.1.4.1. Кардиальная область желудка

1. Общая характеристика

а) На гистологическом уровне области желудка отличаются друг от друга главным образом по трем признакам: глубине ямок, степени ветвления желез и клеточному составу желез.

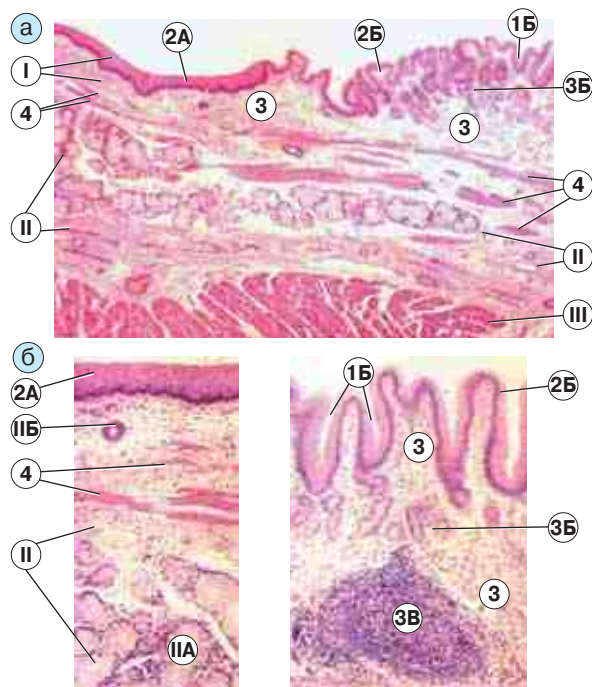


Рис. 24.6. Препарат — переход пищевода (слева) в желудок (справа). Продольный срез. Окраска гематоксилином и эозином: а — малое увеличение; б — среднее увеличение: области пищевода (слева) и желудка (справа) вблизи от места перехода первого во второй

б) Для кардиальной области эти три признака таковы:

— глубина ямок составляет (так же, как в дне и теле желудка) примерно 25 % толщины слизистой оболочки;

Таблица 24.3. Пищевод и кардиальная область желудка: слои стенки

	ПИЩЕВОД	ЖЕЛУДОК (кардиальный отдел)
ВНУТРЕННЯЯ ПОВЕРХНОСТЬ ЭПИТЕЛИЙ	Относительно ровная	Имеются ямки (1Б)
СОБСТВЕННАЯ ПЛАСТИНКА (3) СЛИЗИСТОЙ ОБОЛОЧКИ (I)	Многослойный плоский неороговевающий (2А)	Однослойный цилиндрический железистый (2Б)
	Здесь могут располагаться кардиальные железы пищевода (подобные желудочным), но на снимках их нет	Содержатся кардиальные железы желудка (3Б) — простые, разветвленные, трубчатые, слизистые
	Встречаются лимфатические фолликулы (3В)	
МЫШЕЧНАЯ ПЛАСТИНКА (4) СЛИЗИСТОЙ ОБОЛОЧКИ	Один слой гладких миоцитов	Три слоя гладких миоцитов
ПОДСЛИЗИСТАЯ ОСНОВА (II)	Содержатся собственные железы пищевода (IIА) — сложные, разветвленные, альвеолярно-трубчатые, слизистые	Железы пищевода могут заходить в кардиальную область желудка, но на очень небольшое расстояние
МЫШЕЧНАЯ ОБОЛОЧКА (III)	Два слоя гладкой мышечной ткани	Три слоя гладкой мышечной ткани



Рис. 24.7. Препарат — пилорический отдел желудка. Окраска гематоксилином и эозином: а — малое увеличение; б — среднее увеличение: нижние участки желудочных ямок; в—г — среднее и большое увеличения: концевые отделы пилорических желез; д — среднее увеличение: наружные оболочки желудка

- железы (кардиальные) — сильно *разветвленные*;
- по клеточному составу и характеру секрета эти железы — преимущественно *слизистые*, т. е. *экзокриноциты* представлены, в основном, *мукоцитами*.

- в)** Среди же *эндокриноцитов* в кардиальных железах преобладают, согласно табл. 24.1,
 - уже знакомые нам *ЕС-клетки*, вырабатывающие *серотонин* и *мелатонин*,
 - *G-клетки*, образующие *гастрин* и *энкефалин* (их действие — в табл. 24.4).

2. Переход пищевода в желудок. Вместе с тем кардиальная область желудка очень показательна в отношении того, сколь резко меняется строение пищеварительной трубки при

переходе от пищевода к желудку. В этом убеждают снимки с соответствующего препарата (рис. 24.6, а–б).

В принципе, все основные особенности стенки как пищевода, так и кардиальной части желудка нам уже известны. Для более наглядного их сопоставления они сведены в табл. 24.3.

24.1.4.2. Пилорическая часть желудка

1. Отличительные черты (рис. 24.7, а). Пилорическая часть желудка легко узнаваема по следующим трем признакам.

а) Желудочные ямки (1) — гораздо *глубже*, чем в остальных областях желудка: их глубина составляет 50–70% от толщины слизистой оболочки.

б) Пилорические железы (2), помещающиеся в собственной пластинке слизистой оболочки, являются *разветвленными*. Поэтому они выглядят совсем иначе, чем фундальные железы, — не как длинные трубочки, а как округлые грозди коротких трубочек, разделенные соединительнотканнвыми перегородками (3).

По той же причине и располагаются эти железы *реже*, чем фундальные.

в) Третий признак тоже связан с железами: последние являются *слизистыми*: их концевые отделы (рис. 24.7, в и г) состоят в основном из светлых клеток — *мукоцитов*, что придает светлый вид и самим концевым отделам.

В *мукоцитах* (2А), как обычно, плотное и уплотненное ядро оттеснено в базальную часть клетки.

Можно заметить также, что концевые отделы пилорических желез имеют более широкие просветы, чем в фундальных железах.

2. Прочие свойства. В остальном стенка пилорической части желудка организована практически так же, как в других отделах желудка.

а) Внутренняя поверхность, включая самые глубокие участки ямок (рис. 24.7, б), выстлана *однослойным призматическим железистым эпителием* (1А).

б) В железах, помимо экзокриноцитов, тоже встречаются *эндокриноциты* (имеют темную цитоплазму).

в) В мышечной оболочке (III на рис. 24.7, д) — три слоя гладкой мышечной ткани; причем средний (циркулярный) слой на выходе из желудка образует *пилорический сфинктер*.

г) В стенке имеется несколько нервных сплетений, в т.ч. межмышечное, содержащее

Таблица 24.4. Эндокриноциты пилорических желез

ЭНДОКРИНОЦИТЫ	ГОРМОНЫ	ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ
G-КЛЕТКИ (содержатся также в кардиальных железах)	Гастрин	<i>Стимулирует</i> секреторную (особенно продукцию HCl) и двигательную активность желудка
	Энкефалин	Является одним из эндогенных морфинов (табл. 22.11), т. е. обладает <i>обезболивающим</i> действием
P-КЛЕТКИ	Бомбезин	<i>Стимулирует</i> — секрецию HCl, — секрецию панкреатического сока, — моторику желчного пузыря (табл. 22.12).
D-КЛЕТКИ	Соматостатин	<i>Тормозит</i> эндокринные и через это — экзокринные функции органов ЖКТ (табл. 22.12 и 22.6)
D ₁ -КЛЕТКИ	ВИП (вазоинтестинальный пептид)	1) По влиянию на поджелудочную железу — антагонист соматостатина: <i>стимулирует</i> ее экзокринную и эндокринную активность. 2) Кроме того, расширяя сосуды, снижает давление (табл. 22.12 и 22.6)

интрамуральные нервные узлы (4) и связывающие их волокна.

д) Наружная оболочка (IV) — серозная, т. к. включает мезотелий (IVA).

3. Эндокриноциты пилорических желез. Основные виды этих клеток представлены в табл. 24.4.

В порядке комментария к этой таблице отметим следующее.

а) **G-клетки** относятся к «открытым» эндокриноцитам с *эндокринным* (а не паракринным) механизмом распространения секрета. Это можно трактовать так:

- поступление пищи в пилорический отдел желудка стимулирует при определенных условиях (например, при недостаточной кислотности среды) секрецию *гастрина* G-клетками;
- гастрин же с кровотоком переносится к железам дна и тела желудка, активируя выделение HCl.

б) Видимо, сходным образом функционируют и **P-клетки**, выделяющие *бомбезин*. В то же время спектр действия бомбезина шире: он готовит «почву» и для последующего переваривания пищи в тонкой кишке, стимулируя поступление в нее желчи и поджелудочного сока.

в) **D-клетки** с помощью *соматостатина*, наоборот, подавляют секреторную активность ЖКТ. Вероятно, это имеет место при отсутствии пищи в желудке (и в последующих отделах ЖКТ, где тоже содержатся D-клетки).

24.2. Тонкая кишка

24.2.1. Строение стенки

24.2.1.1. Общие сведения

1. **Отделы тонкой кишки.** Длина тонкой кишки — 6–7 м. На этом протяжении различают три отдела (п. 23.1.1): а) двенадцатиперстную кишку (длина 25–30 см), б) тощую кишку (примерно $\frac{2}{5}$ длины тонкой кишки), в) подвздошную кишку (остальная часть тонкой кишки).

В двенадцатиперстную кишку открываются общим отверстием желчевыводящий проток печени и выводной проток поджелудочной железы.

2. **Функции.** Основные функции тонкой кишки — переваривание пищи и всасывание продуктов переваривания.

а) **Переваривание** осуществляется двумя группами ферментов.

I. Первая группа — ферменты *панкреатического сока* (поступающего из поджелудочной железы); они осуществляют *полостное переваривание* — действуют на субстраты *в просвете* кишки.

II. Вторая группа — ферменты т.н. *кишечного сока*. Они образуются определенными эпителиоцитами самой кишки и чаще всего остаются *на поверхности* этих клеток, где действуют на промежуточные продукты распада компонентов пищи. Это обозначается как *пристеночное пищеварение*.

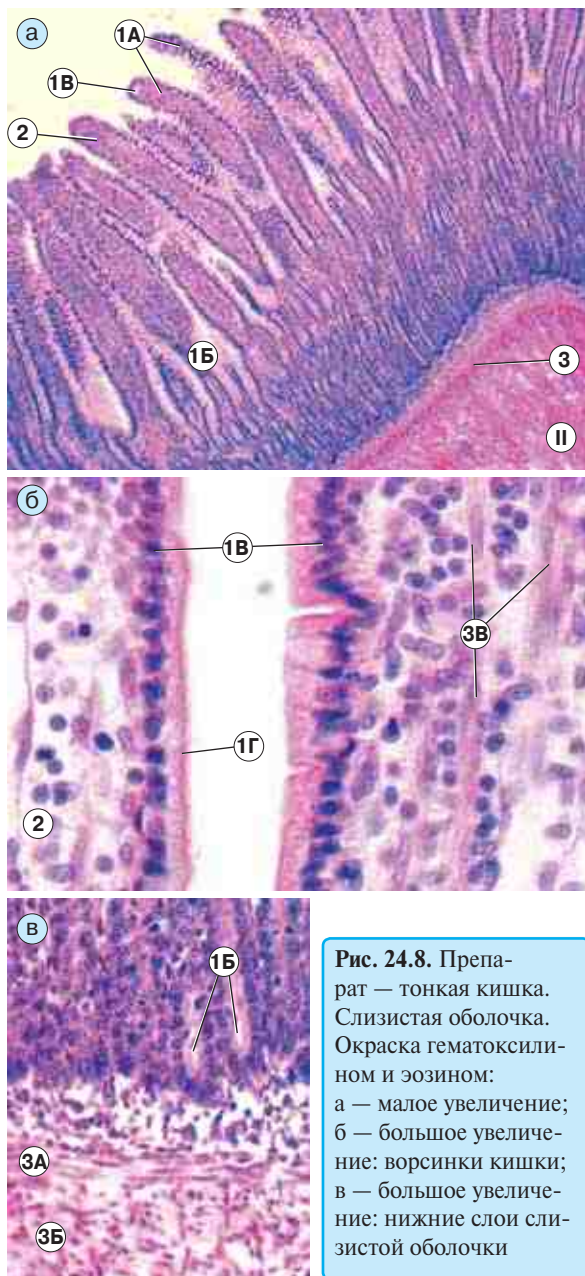


Рис. 24.8. Препарат — тонкая кишка. Слизистая оболочка. Окраска гематоксилином и эозином: а — малое увеличение; б — большое увеличение: ворсинки кишки; в — большое увеличение: нижние слои слизистой оболочки

Причем, в отличие от желудочного сока, общий спектр обеих групп ферментов весьма широк: здесь оказываются ферменты переваривания

- **белков** — трипсин, химотрипсин, энтерокиназа, пептидазы и др.;
- **углеводов** — амилаза, мальтаза, лактаза, сахараза и т. д.;

- **липидов** — липазы, фосфолипазы и пр. (действуют на липиды, эмульгированные желчными кислотами);
- **нуклеиновых кислот** — различные нуклеазы и нуклеотидазы.

Таким образом, расщеплению подвергаются питательные вещества всех классов.

б) Всасывание. Продукты переваривания всасываются. Для увеличения поверхности всасывания

- **слизистая оболочка** тонкой кишки образует **ворсинки** (пальцевидные выпячивания) и **крипты** (трубчатые углубления);
- а **плазмолемма** эпителиоцитов, осуществляющих всасывание, образует **микроворсинки**.

в—д) Другие функции тонкой кишки:

- 1) **механическая** — перемещение неперева-ренных остатков пищи по направлению к толстой кишке;
- 2) **эндокринная** — выработка одиночными энтероцитами эпителия кишки целого ряда гормонов;
- 3) **защитная** — участие в иммунных реакциях на антигены (см. подтему 21.1).

3. Специфические структуры. На внутренней поверхности тонкой кишки почти во всех участках имеется ряд специфических образований.

а—б) Во-первых, это уже упомянутые **ворсинки** и **крипты**. Ворсинки достигают по высоте 0,5–1,0 мм и, располагаясь с высокой плотностью (20–40 на 1 мм²), придают поверхности слизистой оболочки бархатистый вид.

в) Во-вторых, по всей длине кишки слизистая оболочка и подслизистая основа образуют **циркулярные** (поперечные) **складки**.

г) И наконец, часто встречаются небольшие возвышения, обусловленные залеганием в слизистой оболочке **лимфатических фолликулов** — одиночных (**солитарных**) или сгруппированных (в виде т. н. **пейеровых бляшек**).

Причем пейеровы бляшки (общим числом около 20–30) встречаются только в подвздошной кишке. Ворсинки и крипты над бляшками и солитарными фолликулами обычно отсутствуют (п. 21.2.2.1).

24.2.1.2. Слои стенки

I. Слизистая оболочка (рис. 24.8, а–в)

а) Ворсинки (**1А**) покрыты **однослойным цилиндрическим каемчатым эпителием** (**1В**). Такой же эпителий выстилает крипты (**1Б**).

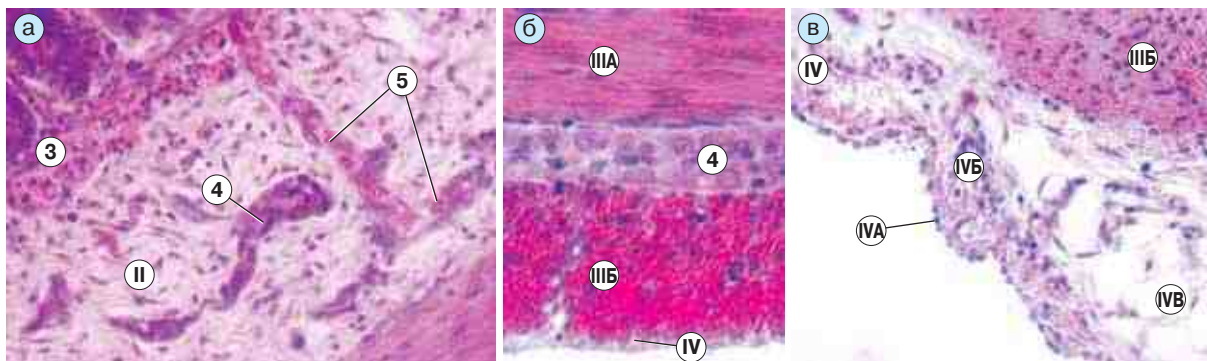


Рис. 24.9. Препарат — тонкая кишка. Другие оболочки. Окраска гематоксилином и эозином: а — подслизистая основа; б — мышечная оболочка; в — серозная оболочка

Его особенность (отраженная в названии) состоит в том, что на поверхности выявляется *оксифильная каемка* (1Г). Последняя создается *микроворсинками*, присутствующими на апикальной поверхности большинства эпителиоцитов.

б) Собственная пластинка (2) слизистой оболочки (представленная, как обычно, рыхлой соединительной тканью),

- во-первых, образует *строму ворсинок*,
- а во-вторых, находится *под ворсинками*, где в ней располагаются крипты.

в) Мышечная пластинка (3) слизистой оболочки тоже имеет двойное представительство.

I. Основная ее часть локализуется *под криптами* (1Б). Здесь мышечная пластинка включает 2 (а не 3, как в желудке) слоя гладкомышечной ткани: внутренний циркулярный (3А) и наружный продольный (3Б).

II. Кроме того, отдельные миоциты (3В) — представители данной пластинки — находятся в ворсинках.

В собственной и мышечной пластинках (а также в подслизистой основе) расположены лимфатические фолликулы — одиночные и сгруппированные.

II. Подслизистая основа (рис. 24.9, а)

а) Подслизистая основа (II) образована рыхлой волокнистой соединительной тканью, в которой содержатся интрамуральные нервные ганглии (4), входящие в подслизистое нервное сплетение, многочисленные сосуды (5) и скопления лимфоидной ткани.

б) В подслизистой основе двенадцатиперстной кишки находятся также *дуоденальные (бруннеровы) железы*: по характеру секрета —

слизистые, по морфологии — сложные разветвленные альвеолярно-трубчатые.

III. Мышечная оболочка (рис. 24.9, б), как и мышечная пластинка слизистой оболочки, включает 2 слоя гладкомышечной ткани (только гораздо более выраженные): внутренний циркулярный (IIIA) (более мощный по толщине) и наружный продольный (IIIB).

Спазмы кишечника вызываются сокращениями циркулярного слоя, а *перистальтические движения* — упорядоченными во времени и в пространстве сокращениями обоих слоев.

Между слоями часто встречаются ганглии (4) межмышечного нервного сплетения.

IV. Серозная оболочка (рис. 24.9, в), как обычно, содержит слой рыхлой волокнистой соединительной ткани (IVБ), покрытый мезотелием (IVА). В данном случае в соединительнотканном слое много адипоцитов (IVВ).

24.2.2. Ворсинки и крипты тонкой кишки

Теперь более подробно остановимся на специфических структурах слизистой оболочки тонкой кишки — ворсинках и криптах.

24.2.2.1. Тканевой и клеточный состав

1. Ворсинки (см. рис. 24.8, а и б)

а) Тканевой состав. I. Из предыдущего следует, что в образовании ворсинок участвуют все слои слизистой оболочки:

- однослойный цилиндрический каемчатый эпителий (1Б);
- рыхлая волокнистая ткань собственной пластинки (2) слизистой оболочки, составляющая *строму* ворсинки;

— и находящиеся в строме отдельные *гладкие миоциты* (3В), «представляющие» мышечную пластинку.

II. Также в строме ворсинки содержится:

- много макрофагов, лимфоцитов и активных плазматических клеток;
- густая сеть кровеносных капилляров *фенестрированного типа*;
- один или несколько широких *лимфатических капилляров*, которые слепо начинаются на верхушке ворсинки и идут вдоль ее оси;
- большое число безмиелиновых нервных волокон и их окончаний.

б) Роль миоцитов. Миоциты, находящиеся в ворсинке, периодически сокращаются — с частотой 4–6 сокращений за минуту. Считают, что это способствует проникновению продуктов переваривания в сосуды ворсинки:

- в *кровеносные* капилляры (в случае аминокислот и моносахаров)
- или в *лимфатические* капилляры (в случае продуктов переваривания липидов).

2. Крипты (см. рис. 24.8, а и в)

а) Крипты (1Б) тонкой кишки во многом похожи на собственные железы желудка (п. 24.1.3):

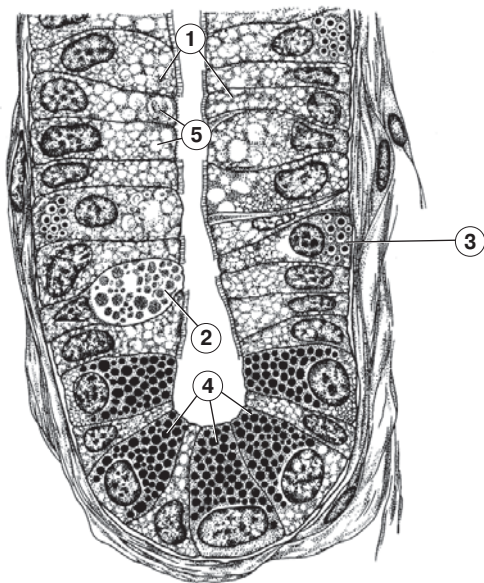


Рис. 24.10. Крипты тонкой кишки.
Схема [по Н. А. Юриной и Л. С. Румянцевой]

I. они тоже представляют собой трубчатые углубления слизистой оболочки,

II. располагаются в собственной пластинке этой оболочки

III. и открываются (группами по 5–10 крипт) в просвет между ворсинками — как желудочные железы открываются в желудочные ямки.

На основании этих совпадений крипты часто называют *кишечными железами*.

б) Однако приведенный термин не совсем точен. Дело в том, что среди эпителиальных клеток крипт в полной мере *секреторными* являются не все (как в желудочных железах), а лишь относительно небольшая часть клеток. Это видно из следующего описания.

3. Клеточный состав эпителия крипт и ворсинок

а) I. В эпителии крипт (рис. 24.10) тонкой кишки встречаются клетки *пяти* типов:

1) столбчатые (каемчатые) эпителиоциты (1), или энтероциты, и их разновидность — М-клетки,

2–3) бокаловидные клетки (2) и энтероциты (3),

4) экзокриноциты с ацидофильными гранулами (клетки Панета) (4),

5) а также недифференцированные эпителиоциты (5).

II. Выраженной секреторной активностью обладают клетки *трех* типов (2–4). Но в численном отношении *преобладают столбчатые клетки*, у которых секреторная активность, хотя и имеется, не является единственной или доминирующей функцией. Поэтому-то крипты не следует полностью отождествлять с железами.

б) Эпителий ворсинок представлен тремя типами клеток — *столбчатыми* (включая М-клетки), *бокаловидными* и *энтероцитами*.

Такое сходство естественно: все дифференцированные клетки эпителия ворсинок и крипт развиваются из одного источника — стволовых клеток (недифференцированных эпителиоцитов), находящихся на *дне крипт*.

24.2.2.2. Столбчатые эпителиоциты и М-клетки (см. рис. 24.10)

1. Столбчатые эпителиоциты (или **энтероциты**) (1), как было сказано выше, составляют основную массу клеток эпителия ворсинок и крипт.

а) Микроворсинки и гликокаликс. I. Именно эти клетки на своей апикальной поверхности имеют *микроворсинки*, образующие *оксифильную (щеточную, или исчерченную) каемку*, что и определяет название всего эпителия.

II. На поверхности микроворсинок находится *гликокаликс* — слой, содержащий липопroteины, гликозамингликаны и некоторые пищеварительные ферменты: *аминопептидазы, фосфатазы, гликозидазы*.

Эти ферменты *синтезируются самими столбчатыми клетками*, так что в определенной степени последние тоже являются *экзокриноцитами*. Отражением данного факта является наличие в клетках (в базальной их части) *гранулярной ЭПС* и комплекса *Гольджи*.

III. В гликокаликсе и на поверхности микроворсинок завершается переваривание веществ (*пристеночное и мембранное пищеварение*). Затем продукты переваривания подвергаются *всасыванию* (оно будет рассмотрено чуть ниже).

б) Межклеточные контакты. Говоря о структуре столбчатых клеток, добавим, что их боковые поверхности образуют многочисленные межклеточные контакты:

I. в апикальной части эпителиального пласта — *плотные соединения* (п. 2.3.2.3) и соединения типа *адгезивного пояса* (п. 2.2.2.2),

II. в средней части пласта — десмосомы и интердигитации.

Все эти контакты, особенно первые, изолируют полость кишки от внутренней среды организма (как это имеет место и в других участках пищеварительной трубки).

2. Участие столбчатых клеток во всасывании веществ

а) I. Водорастворимые компоненты пищи — полисахариды (крахмал), дисахариды (сахароза), белки (миозин, актин и другие белки мышц) — *расщепляются* в полости кишки и затем на поверхности столбчатых клеток до мономеров.

II. Последние *всасываются* внутрь этих клеток:

1) в одних случаях (глюкоза) — путем *облегченной диффузии* (п. 2.2.2.1),

2) в других случаях (аминокислоты) — с помощью *активного транспорта*.

3) Вода и небольшие полярные молекулы (например, этиловый спирт) всасываются путем *простой диффузии*.

III. Из столбчатых клеток эти вещества *поступают в кровеносные капилляры*, лежащие под базальной мембраной эпителия. И далее с током крови они попадают в *портальную систему печени*.

б) Жиры и другие липиды пищи ассимилируются иначе.

I. Во-первых, в полости кишки они вначале подвергаются *эмульгированию* желчными кислотами (поступающими с желчью): крупные жировые капли разбиваются на множество мелких. В таком виде липиды гораздо более доступны для действия липаз.

II. Во-вторых, продукты переваривания липидов проникают в столбчатые эпителиоциты (часто — в комплексе с теми же желчными кислотами) путем *простой диффузии* (к чему неспособно большинство веществ).

III. В-третьих, в столбчатых клетках (видимо, в цистернах *гладкой ЭПС*, расположенной в *апикальной* части клеток) происходит *ресинтез* жиров и липидов из продуктов переваривания. При этом образуются не копии исходных веществ, а соединения, более характерные для человеческого организма.

IV. В-четвертых, продукты ресинтеза «упаковываются» в комплексе Гольджи тех же клеток в специальные транспортные частицы — *хиломикроны*. Внутренняя часть этих частиц занята гидрофобными молекулами жира (составляющими 98 % всей массы хиломикрона). А на поверхности находится тонкий слой специальных белков (2 % массы), которые обращены гидрофобными радикалами к жирам, а гидрофильными — наружу.

V. Наконец, в-пятых, из столбчатых клеток хиломикроны перемещаются не в кровеносные, а в *лимфатические* капилляры. По лимфатической системе хиломикроны попадают в большой круг кровообращения, минуя печень.

3. М-клетки рассматривались в п. 21.2.2 как участники иммунных реакций, проходящих в слизистой оболочке кишки. Напомним:

а) М-клетки находятся в составе эпителия *над лимфатическими фолликулами* (солитарными или объединенными в пейеровы бляшки) и представляют собой разновидность *столбчатых* эпителиоцитов.

б) Их особенность состоит в том, что они имеют

— относительно ровную апикальную поверхность (с редкими микроворсинками),

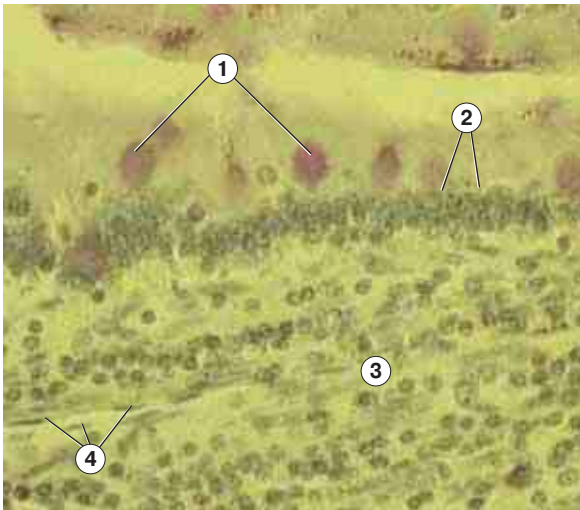


Рис. 24.11. Препарат — тонкая кишка: бокаловидные клетки. Окраска — ШИК-реакция и гематоксилин

— а с базальной стороны — очень глубокие *карманы* (инвагинации), заполненные лимфоцитами и макрофагами.

в) Связав антиген, М-клетки, видимо, *без расщепления* перемещают его в свои карманы, где антиген узнается и поглощается соответствующими В-клетками либо макрофагами.

24.2.2.3. Остальные эпителиоциты ворсинок и крипт

1. Бокаловидные клетки (2 на рис. 24.10)

а) Морфология и функция. Краткая характеристика этих клеток такова (п. 7.4.2.1).

I. В эпителии они располагаются *поодиночке* и хорошо заметны благодаря своей бокаловидной форме и *светлой пузыреобразной цитоплазме*.

II. Вырабатывают *слизистый секрет* полисахаридной природы, который заполняет цитоплазму и придает ей вышеуказанный вид. Выработка секрета происходит в хорошо развитых *агранулярной ЭПС и аппарате Гольджи*.

III. Выделение же секрета из клетки осуществляется, как правило, по *мерокриновому* типу.

IV. Таким образом, это *одиночные экзокриноциты*. Они выбрасывают свой секрет при поступлении пищи в кишку. Благодаря этому на близлежащих столбчатых клетках образуется примембранный слой слизи.

б) Выявление на препарате. Бокаловидные клетки легко выявляются на обычных препаратах. Но существует также специальный метод их обнаружения — **ШИК-реакция** на полисахариды (п. 1.1.4) (рис. 24.11): цитоплазма бокаловидных клеток (1) окрашивается в фиолетовый цвет, а прочие клетки ворсинки — например, столбчатые эпителиоциты (2), клетки

Таблица 24.5. Эндокриноциты тонкой кишки

ЭНДОКРИНОЦИТЫ	ГОРМОНЫ	ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ
ЕС-КЛЕТКИ*	Серотонин	Стимулирует секреторную и двигательную активность желудка и кишечника
S-КЛЕТКИ	Секретин	I. Тормозит выработку гастрина в желудке II. Стимулирует выработку панкреатического сока и желчи
I-КЛЕТКИ	Холецистокинин (панкреозимин)	Стимулирует I. образование панкреатического сока и II. моторику желчных путей
A-ПОДОБНЫЕ КЛЕТКИ*	Энтерогликагон	Подобно глюкагону поджелудочной железы, между приемами пищи стимулирует мобилизацию из депо углеводов и жиров
D-КЛЕТКИ**	Соматостатин	Тормозит эндокринные и через это — экзокринные функции органов ЖКТ
D ₁ -КЛЕТКИ**	ВИП (вазоинтестинальный пептид)	I. По влиянию на поджелудочную железу — антагонист соматостатина: стимулирует ее экзокринную и эндокринную активность. II. Кроме того, расширяя сосуды, снижает давление

* Воспроизведено из табл. 24.2.

** Воспроизведено из табл. 24.4.

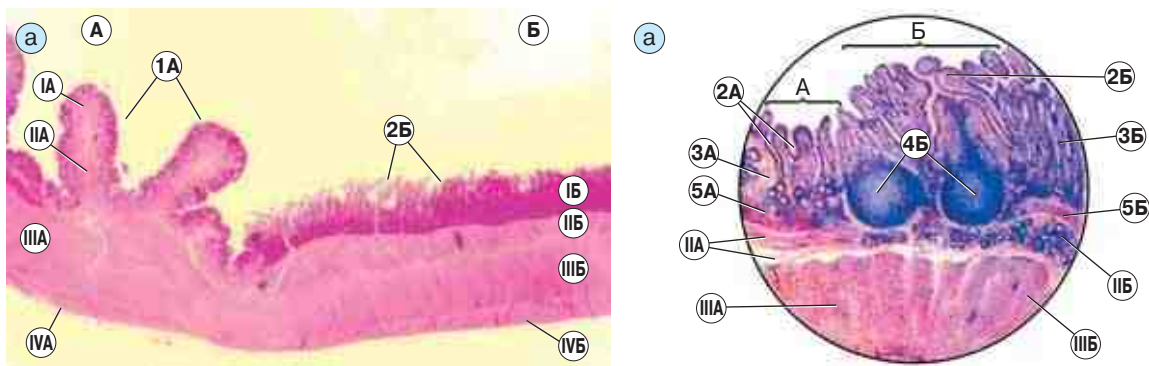


Рис. 24.12. Переход пилорической части желудка (А) в двенадцатиперстную кишку (Б). Окраска гематоксилином и эозином:

а — препарат. Малое увеличение; б — рисунок с препарата. Большое увеличение [по В. Г. Елисееву, Ю. И. Афанасьеву, Е. Ф. Котовскому]

соединительной ткани (3) и гладкие миоциты (4) — остаются неокрашенными.

2. Эндокриноциты (3 на рис. 24.10): они встречаются и в эпителии ворсинок, но в криптах их содержание значительно выше.

Как видно на указанном рисунке, гранулы с гормонами располагаются в *базальной части клеток* (откуда гормоны диффундируют в кровеносные капилляры или к соседним клеткам).

Основные типы эндокриноцитов тонкой кишки приведены в табл. 24.5.

Из шести указанных в таблице эндокриноцитов четыре вида встречаются и в железах желудка — собственных, пилорических или кардиальных.

а) Среди этих эндокриноцитов наиболее многочисленными являются **ЕС-клетки**. Очевидно, их функция — такова же, что и в желудке (п. 24.1.3.3).

I. Контактируя с просветом кишки, ЕС-клетки активируются при поступлении химуса в очередной ее отдел и секретируют серотонин (а также мотилин — гормон пептидной природы).

II. Гормоны, диффундируя в соседние слои кишечной стенки, стимулируют переваривающую и эвакуаторную деятельность данного отдела кишки. В частности, увеличивается образование *кишечного сока*.

б) Вполне понятно значение и тех двух типов клеток, которые не содержатся в желудке.

I. Так, **S-клетки**, видимо, тоже активируются в ответ на поступление химуса в тонкую кишку. После чего с помощью своего гормона (*секретина*) «выключают» секреторную активность желудка (уже ненужную) и «включают» поступление в кишку панкреатического сока и желчи.

II. Исполнение второй части этой программы стимулируется также **I-клетками**, выделяющими *холецистокинин (панкреозимин)*.

3. Экзокриноциты с ацидофильными гранулами (клетки Панета) (4 на рис. 24.10)

а) Напомним, что клетки Панета (как и недифференцированные эпителиоциты) содержатся в эпителии только крипт; в ворсинках же их нет. Говоря более точно, клетки Панета располагаются *на дне* крипт.

б) В апикальной своей части они содержат плотные ацидофильные гранулы. Видимо, эти клетки выделяют в просвет крипты

- *дипептидазы*, расщепляющие дипептиды до аминокислот,
- и *лизоцим*, обладающий антимикробным действием (разрушает клеточную стенку бактерий и простейших).

4. Недифференцированные эпителиоциты (5 на рис. 24.10)

а) Данные клетки тоже находятся в нижней половине крипт.

Как уже говорилось, это **стволовые клетки**, которые служат источником постоянного обновления состава эпителия как крипт, так и ворсинок. Таким образом, в тонкой кишке

Таблица 24.6. Пилорическая часть желудка и двенадцатиперстная кишка: строение стенок

	ПИЛОРИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ ЖЕЛУДКА	ДВЕНАДЦАТИПЕРСТНАЯ КИШКА
СКЛАДКИ СЛИЗИСТОЙ ОБОЛОЧКИ	Продольные, но на выходе из желудка — циркулярные (1А)	В начальной части — продольные (на снимке не видны)
СТРУКТУРЫ НА ПОВЕРХНОСТИ СЛИЗИСТОЙ ОБОЛОЧКИ	Глубокие желудочные ямки (2А)	Кишечные <i>ворсинки</i> (2Б) — широкие и короткие
СТРУКТУРЫ В СОБСТВЕННОЙ ПЛАСТИНКЕ СЛИЗИСТОЙ ОБОЛОЧКИ	Пилорические <i>железы</i> (3А) — разветвленные, слизистые	Кишечные <i>крипты</i> (3Б). Чаше, чем в желудке, встречаются лимфатические <i>фолликулы</i> (4Б)
МЫШЕЧНАЯ ПЛАСТИНКА СЛИЗИСТОЙ ОБОЛОЧКИ	Имеет 3 слоя (5А)	Имеет 2 слоя (5Б)
ПОДСЛИЗИСТАЯ ОСНОВА	В подслизистой основе (IIА) желез нет	В подслизистой основе (IIБ) — <i>дуоденальные (бруннеровы) железы</i>
МЫШЕЧНАЯ ОБОЛОЧКА	Имеет 3 слоя (IIIА)	Имеет 2 слоя (IIIБ)
СЕРОЗНАЯ ОБОЛОЧКА	Отличий нет (IVА, IVБ)	

Таблица 24.7. Отличительные черты отделов тонкой кишки

	ДВЕНАДЦАТИПЕРСТНАЯ КИШКА	ТОШАЯ КИШКА	ПОДВЗДОШНАЯ КИШКА
СКЛАДКИ СЛИЗИСТОЙ ОБОЛОЧКИ	В начальной части — <i>продольные</i> , затем — <i>циркулярные</i>	Циркулярные складки — высокие и частые	Складки становятся все ниже и реже — и в конце исчезают
ВОРСИНКИ	Широкие и короткие	Тонкие и высокие	
БОКАЛОВИДНЫЕ КЛЕТКИ	В данном ряду содержание бокаловидных клеток в эпителии ворсинок и крист <i>возрастает</i>		
ЛИМФОИДНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ	Содержатся только одиночные (солитарные) лимфати- ческие узелки		Кроме одиночных фоллику- лов, есть и пейеровы бляшки
ПОДСЛИЗИСТАЯ ОСНОВА	Содержатся дуоденальные (бруннеровы) железы	Желез нет	

положение стволовых клеток несколько иное, чем в желудке:

- в желудке подобные клетки находятся *почти у поверхности* — в шеечных отделах желез (п. 24.1.3.3),
- а в тонкой кишке — в *нижних отделах крипт*.

б) Отсюда, делясь и дифференцируясь во все виды эпителиоцитов кишки, *большинство клеток* постепенно поднимается *вверх* — до вершины ворсинок, где через некоторое время слущивается.

Меньшая часть дифференцирующихся клеток превращается в клетки Панета, оставаясь внизу крипт.

Среднее время жизни эпителиоцитов тонкой кишки — 5–6 суток.

24.2.3. Отделы тонкой кишки

1. Переход желудка в двенадцатиперстную кишку

В данном случае соответствующие различия демонстрируют рис. 24.12, *а* и *б* и табл. 24.6.

2. Сопоставление отделов тонкой кишки. Подобно тому, как в желудке разные отделы имеют свои особенности, так и в тонкой кишке при переходе от ее начальной части к конечной наблюдаются определенные изменения структуры.

Перечень наиболее важных особенностей отделов тонкой кишки приведен в табл. 24.7.

Обратим внимание на изменение формы ворсинок и увеличение количества бокаловидных клеток.



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

25.1. Толстая кишка

25.1.1. Слепой и ободочные отделы кишки

25.1.1.1. Общие сведения

Длина толстой кишки — 1–1,5 м; ширина колеблется в пределах 4–7 см.

1. Отделы кишки. Толстая кишка включает шесть отделов (рис. 25.1):

I. слепую кишку (8) с червеобразным отростком (9) — короткий участок толстой кишки от ее начала до места впадения тонкой кишки;

II–V. восходящую (10), поперечную (11), нисходящую (12) и сигмовидную (13) ободочную кишку,

VI. а также прямую кишку (14).

Вначале будем иметь в виду *слепой* и все *ободочные* отделы толстой кишки. Червеобразный же отросток и прямую кишку мы рассмотрим отдельно.

2. Функции. К основным функциям толстой кишки относится следующее:

а) интенсивное **всасывание воды** из химуса;

б) **формирование каловых масс** и их продвижение к прямой кишке (и тому, и другому способствует активное слизеобразование: слизь склеивает каловые массы и облегчает их перемещение);

в) **выделение** в просвет кишки из крови ряда веществ (в основном, неорганических — **солей тяжёлых металлов**, ионов Ca^{2+} , Mg^{2+} , фосфатов);

г) за счет постоянной бактериальной флоры — **синтез витаминов К и В₁₂**, а также частичное переваривание клетчатки (целлюлозы).

3. Наружная поверхность. На всем своем протяжении толстая кишка (исключая червеобразный отросток и прямую кишку) имеет с наружной поверхности ряд характерных анатомических структур.

а) Прежде всего, это **три продольных тяжа**, или **ленты** (taeniae): на них распадается наружный слой мышечной оболочки, который, следовательно, не является в данном случае сплошным.

б) Гладкомышечные тяжи несколько короче остальных слоев кишечной стенки. Поэтому эти слои «сборят» — образуют **поперечные вздутия** (haustreae).

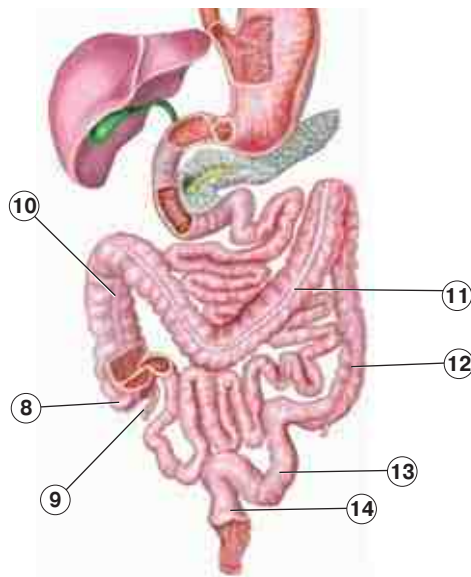


Рис. 25.1. Отделы толстой кишки

в) Третий вид специфических поверхностных структур — **жировые отростки** — выпячивания (до 4–5 см) серозной оболочки, содержащие жировую ткань.

4. Внутренняя поверхность также отличается рядом особенностей.

а) Во-первых, на ней имеются **полулунные циркулярные складки**. Складки образуются по той же причине, что и поперечные вздутия (т. е. из-за недостаточной длины мышечных лент), и располагаются между этими вздутиями. Причем в образовании складок участвуют *все слои стенки* (а не только слизистая оболочка), но в области лент складки отсутствуют; именно поэтому складки не сплошные, а полулунные.

б) Вторая особенность внутренней поверхности — **отсутствие ворсинок**. По этой причине внутренняя поверхность толстой кишки является гладкой (а не бархатистой, как у тонкой кишки).

25.1.1.2. Строение стенок

Стенка толстой кишки соответствует общему плану строения пищеварительной трубки (п. 23.1.2), т. е. включает четыре оболочки, но, подобно прочим отделам трубки, имеет свои особенности.

I. Слизистая оболочка (рис. 25.2, а–в)

1. Крипты

а) Уже было сказано, что ворсинок в толстой кишке нет. Но, как и в тонкой кишке, имеются **крипты** (1А) — трубчатые углубления в слизистой оболочке (1).

б) Причем, по сравнению с тонкой кишкой, здесь крипты — **глубже, шире и многочисленней**.

Поэтому подчас их путают с глубокими ямками пилорической части желудка, либо стенки крипт принимают за ворсинки тонкой кишки.

в) Во избежание подобных ошибок следует учитывать два обстоятельства.

I. Во-первых, в желудке и в *тонкой* кишке сходные структуры — «**двухэтажные**»: в желудке — это сочетание **ямки+железы**, в тонкой кишке — **ворсинки+крипты**. В слизистой же оболочке *толстой* кишки — **только один «этаж»** специфических структур — **крипты**.

II. Во-вторых, в *толстой* кишке эпителий крипт содержит **гораздо больше бокаловидных клеток** (1Б), из-за чего имеет характерный «дырчатый» вид.

2. Эпителий, покрывающий поверхность слизистой оболочки между криптами и выстилающий сами крипты, — **однослойный цилиндрический**.

В нем встречаются те же пять типов эпителиоцитов, что и в тонкой кишке (п. 24.2.2), но в ином соотношении.

а) Преобладают, как уже сказано, слизеобразующие **бокаловидные** клетки (1Б) — светлые и округлые. Поэтому крипты толстой кишки с гораздо большим основанием (чем крипты тонкого кишечника) можно называть **железами**. Во всяком случае, по морфологии крипты подобны простым неразветвленным трубчатым железам.

б) Среди остальных клеток эпителия основную массу составляют **столбчатые клетки** (1В). Они имеют **каемку** (образованную микроворсинками), но более тонкую, чем в тонкой кишке.

В связи с этим, с одной стороны, эпителий можно назвать **условно каемчатым**.

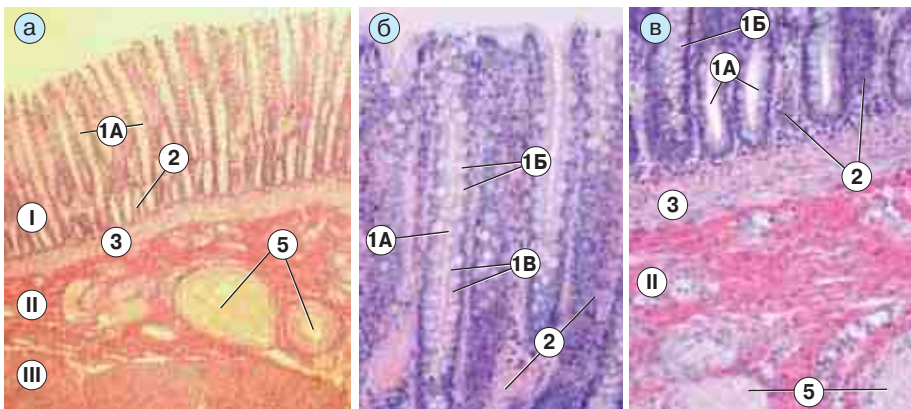


Рис. 25.2. Препарат — толстая кишка. Слизистая оболочка и подслизистая основа. Окраска гематоксилином и эозином:
а — малое увеличение;
б–в — большое увеличение

Вместе с тем *всасывающая способность* толстой кишки, в расчете на единицу площади слизистой оболочки, *существенно меньше*, чем у тонкой кишки:

- из-за отсутствия ворсинок,
- из-за меньшего содержания столбчатых клеток в эпителии
- и из-за меньшей высоты микроворсинок у этих клеток.

в) В дне крипт находятся *недифференцированные эпителиоциты*, выполняющие функцию стволовых клеток. Благодаря их постоянной пролиферации и дифференцировке клеточный состав эпителия толстой кишки обновляется за 4–6 суток.

г) Остальные два типа клеток — *эндокриноциты* и *клетки Панета* (с ацидофильными гранулами) — тоже присутствуют в эпителии крипт, но в очень небольших количествах. Среди эндокриноцитов встречаются:

- I. ЕС-клетки, продуцирующие серотонин,
- II. D-клетки, вырабатывающие соматостатин,
- III. и D₁-клетки, секретирующие ВИП — вазоинтестинальный полипептид (табл. 24.5).

3. Прочие части слизистой оболочки существенных особенностей не имеют.

а) *Собственная пластинка* (2) слизистой оболочки представлена узкими прослойками рыхлой волокнистой соединительной ткани *между криптами*. Ее состав обычен:

I. разнообразны клетки — фибробласты, макрофаги, плазмоциты и т. д.,

II–III. многочисленные нервные волокна и кровеносные капилляры,

IV. одиночные лимфатические фолликулы (общим числом — более 20 тыс.).

б) *Мышечная пластинка* (3) слизистой оболочки расположена *под криптами* и включает два слоя: внутренний циркулярный и наружный продольный.

II. Другие оболочки толстой кишки (рис. 25.2 и 25.3)

а) *Подслизистая основа* (II). В составляющей ее рыхлой волокнистой соединительной ткани содержатся

I–II. сосуды (5) и нервные сплетения,

III. одиночные лимфоидные узелки, проникающие из слизистой оболочки,

IV. жировые клетки.

б) *Мышечная оболочка* (III) включает два слоя: внутренний циркулярный (IIIА) и *наружный продольный* (IIIБ), разбитый на три ленты.

Между слоями располагаются интрамуральные ганглии (4) межмышечного нервного сплетения.

в) В *серозной оболочке* (IV), как уже отмечалось, имеются жировые отростки — пальцеобразные выпячивания, заполненные жировой тканью.

4. Резюме. Перечислим, в заключение, наиболее значимые, с морфологической точки зрения, *отличия* толстой кишки от тонкой:

- отсутствие ворсинок в слизистой оболочке,
- значительное преобладание бокаловидных клеток в эпителии,
- разделение наружного слоя мышечной оболочки на три ленты,
- наличие вздутий на внешней поверхности и полулунных складок на внутренней,

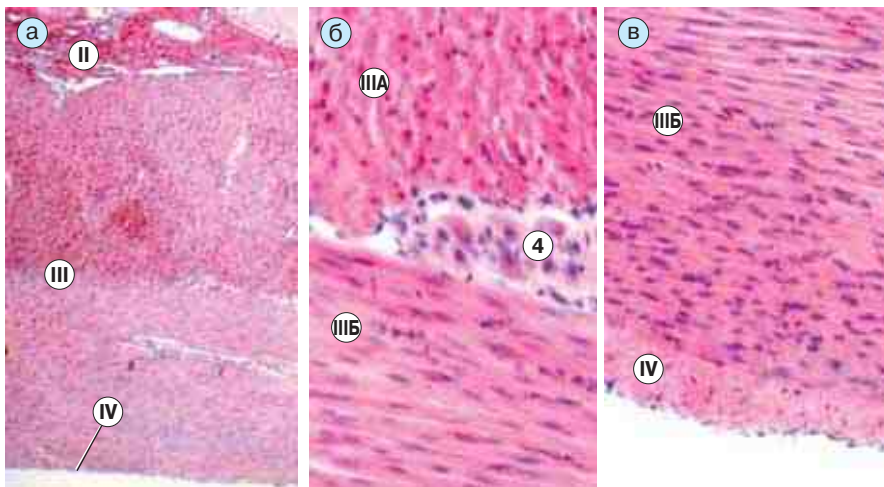


Рис. 25.3. Препарат — толстая кишка. Мышечная и серозная оболочки. Окраска гематоксилином и эозином:
а — малое увеличение;
б–в — большое увеличение

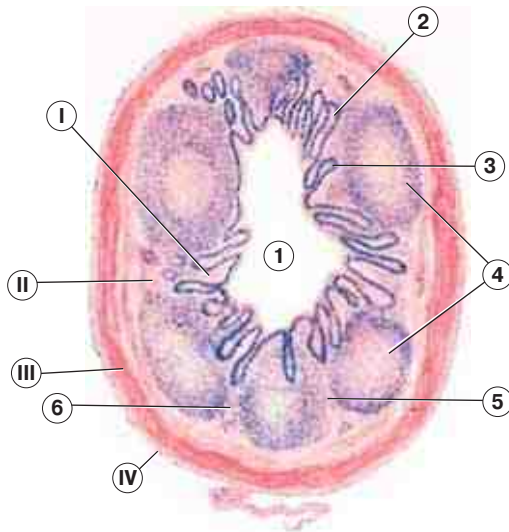


Рис. 25.4. Червеобразный отросток. Окраска гематоксилином и эозином. Рисунок с препарата [по В. Г. Елисееву, Ю. И. Афанасьеву, Е. Ф. Котовскому]

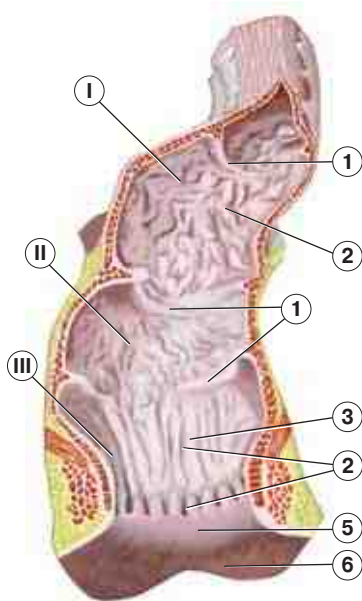


Рис. 25.5. Прямая кишка

— наличие жировых отростков в серозной оболочке.

Из всех этих признаков на гистологическом препарате мы можем видеть обычно лишь первые два.

25.1.2. Прочие отделы толстой кишки

25.1.2.1. Червеобразный отросток (рис. 25.4)

Червеобразный отросток отходит от медиально-задней поверхности слепой кишки, на 2,5–3,5 см ниже впадения тонкой кишки в толстую.

1. Вводные замечания о строении стенки аппендикса

а) Стенка отростка имеет слои, типичные для пищеварительной трубки: слизистую оболочку (I), подслизистую основу (II), мышечную оболочку (III), серозную оболочку (IV).

б) При этом строение стенки отростка

- по некоторым признакам напоминает толстую кишку,
- по другим — тонкую;
- кроме того, имеет признаки, общие для всего кишечника (пример — вышеприведенный перечень оболочек),
- и, наконец, обладает своими, присущими только ему, признаками.

2. Сопоставление с толстой и с тонкой кишкой

а) С **толстой** кишкой аппендикс объединяет лишь отсутствие ворсинок при наличии крипт (2) и то, что **однослойный цилиндрический эпителий** (3) практически лишен оксифильной каемки. Других вышеперечисленных особенностей толстой кишки у него нет.

б) Общее с **тонкой** кишкой как раз и состоит в отсутствии тех самых толстокишечных особенностей:

- в эпителии нет преобладания бокаловидных клеток,
- наружный слой мышечной оболочки не разделен на ленты,
- нет вздутий снаружи и полулунных складок изнутри,
- в серозной оболочке нет жировых отростков.

3. Особенности самого аппендикса

а) Свои же, «индивидуальные», черты аппендикса во многом нам уже знакомы.

I. В собственной пластинке (6) слизистой оболочки (с заходом в подслизистую основу) содержатся многочисленные крупные **лимфатические фолликулы** (4) и **межфолликулярная лимфоидная ткань** (5).

II. **Просвет** (I) отростка с годами может облитерировать — зарастать соединительной тканью.

III. *Мышечная пластинка* в слизистой оболочке практически отсутствует.

б) Лимфоидные структуры аппендикса (см. рис. 21.14, б–в), как и прочие лимфоидные элементы слизистых оболочек, играют защитную роль, участвуя в иммунных реакциях.

в) Вместе с тем в ответ на попадание сюда микроорганизмов может развиваться бурная воспалительная реакция — **аппендицит**, своего рода «кишечная ангина». Однако по сравнению с тонзиллярной ангиной (воспалением небных миндалин) аппендицит опасен возможным *прободением стенки отростка* с последующим развитием перитонита.

25.1.2.2. Прямая кишка

1. **Отделы кишки** (рис. 25.5). В прямой кишке различают три отдела: надампулярный отдел (I), ампулу (II), анальный (заднепроходный) отдел (III).

В свою очередь, анальный отдел подразделяется на три зоны: столбчатую (3–4), промежуточную, или геморроидальную (5), и кожную (6).

2. **Надампулярный отдел и ампула: складки** Здесь имеются складки двух типов.

а) Во-первых, это три (как правило) *постоянные поперечные* складки (1) с винтообразным ходом. В их образовании участвуют слизистая оболочка, подслизистая основа и циркулярный (внутренний) слой мышечной оболочки.

б) Ко второму типу относятся многочисленные *непостоянные* и преимущественно *продольные* складки (2). Они образованы только слизистой оболочкой и легко разглаживаются при растяжении стенок кишки.

3. **Надампулярный отдел и ампула: строение стенки**

а) *Общие черты*. Строение стенки прямой кишки в первых двух отделах — почти такое же, как в предыдущих отделах толстой кишки:

- по-прежнему в слизистой оболочке имеются *крипты*,
- *эпителий* вновь является *однослойным цилиндрическим* с тем же клеточным составом — и так далее.

б) *Особенности*. Но имеются и некоторые особенности.

1. *Подслизистая основа* (причем в анальном отделе тоже),

— во-первых, хорошо развита, из-за чего может происходить *выпадение слизистой оболочки* через задний проход;

— во-вторых, кроме обычных элементов содержит *барорецепторы* — *пластинчатые тельца* (п. 13.2.2.2).

II. В *мышечной оболочке* наружный продольный слой мышечной оболочки не разделен на ленты, а вновь собран в единое целое. Заметим также, что оба слоя еще представлены *гладкой мышечной тканью*.

III. Наконец, *наружная оболочка* лишь в самом начале прямой кишки является серозной (т. е. покрыта мезотелием); затем же она сохраняет только соединительнотканый компонент.

4. **Анальный отдел: внутренняя поверхность** (см. рис. 25.5). Подразделение анального отдела на три зоны производится во многом по виду *внутренней поверхности*.

а) I. *Столбчатую зону* отличают *анальные столбы* (3) — 8–10 постоянных продольных складок. Углубления между столбами обозначаются как *анальные синусы* (4), или анальные крипты.

II. Заметим: в отличие от кишечных крипт — трубочек, расположенных *перпендикулярно* к поверхности слизистой оболочки, — анальные крипты представляют собой *продольные* щели. Так что это совершенно разные образования.

б) В *промежуточной*, или *геморроидальной*, *зоне* (5) слизистая оболочка имеет *гладкую* поверхность. Граница этой зоны со столбчатой четко обозначается в виде зигзагообразной *линии*, которую называют *аноректальной*, *зубчатой* или *гребешковой*.

в) *Кожная зона* (6) покрыта кожей с обычными ее производными.

5. **Анальный отдел: состав стенки**. Этот состав приведен в табл. 25.1. Обращают на себя внимание следующие моменты.

а) *Эпителий*. При переходе от ампулы прямой кишки к кожной зоне анального отдела слизистая оболочка постепенно замещается на кожу. В том числе происходит поочередная смена эпителия:

- в ампуле он еще — *однослойный цилиндрический*,
- а в анальной отделе — уже *многослойный*, постепенно переходящий вначале в *плоский неороговевающий* и затем — в *плоский ороговевающий*.

Таблица 25.1. Строение стенки анального отдела прямой кишки

	СТОЛБЧАТАЯ ЗОНА	ГЕМОРРОИДАЛЬНАЯ ЗОНА	КОЖНАЯ ЗОНА
КИШЕЧНЫЕ КРИПТЫ	Отсутствуют		
ЭПИТЕЛИЙ	Многослойный <i>кубический</i> (в его составе кроме прочих клеток — много ECL-клеток)	Многослойный <i>плоский</i> неороговевающий	Многослойный <i>плоский ороговевающий</i>
СОБСТВЕННАЯ ПЛАСТИНКА СЛИЗИСТОЙ ОБОЛОЧКИ	Содержится сеть тонкостенных кровеносных лакун, из которых кровь оттекает в геморроидальные вены	Много эластических волокон, а из клеток — лимфоцитов и тучных клеток	Собственная пластинка и подслизистая основа переходят в ДЕРМУ, в которой появляются: а) сальные железы, б) волосы в) потовые апокриновые железы
МЫШЕЧНАЯ ПЛАСТИНКА	Узкие продольные пучки миоцитов	Миоцитов нет	
ПОДСЛИЗИСТАЯ ОСНОВА	а) Хорошо выражена б) Содержит барорецепторы — пластинчатые тельца в) Имеется 6–8 слепых эпителиальных трубочек (рудиментарных анальных желез)	в) Вены образуют геморроидальное сплетение	
МЫШЕЧНАЯ ОБОЛОЧКА	Два слоя: а) внутренний циркулярный, который утолщен и образует внутренний <i>гладкомышечный</i> сфинктер; б) продольный (и тоже гладкомышечный) слой		Под кожей — наружный (<i>поперечнополосатый</i>) сфинктер
НАРУЖНАЯ ОБОЛОЧКА	Образована только соединительной тканью		

б) Кроме того, в стенке анального отдела содержатся **специфические структуры**:

I–II. в столбчатой зоне — сеть тонкостенных *кровеносных лакун* и слепые рудименты *анальных желез*,

III. в промежutoчной зоне — *геморроидальное венозное сплетение*.

Длительный застой крови в указанных лакунах и венах может приводить к их резкому расширению и образованию выпячиваний слизистой оболочки — т.н. *геморроидальных узлов*.

25.2. Печень и желчный пузырь

25.2.1. Общие сведения

25.2.1.1. Функции печени

Печень — крупный паренхиматозный орган массой около 1500 г. Она выполняет множество самых разнообразных функций. Все эти функции связаны со сложными биохимическими процессами. Поэтому печень часто называют *биохимической лабораторией организма*.

1. Желчеобразование. Так, в печени образуется желчь. По системе *желчных протоков* она идет в желчный пузырь и во время пищеварения поступает в двенадцатиперстную кишку. Принимая во внимание эту функцию, печень можно рассматривать как *экзокринную железу*.

Желчь включает три основных компонента.

а) Желчные пигменты — билирубин, биливердин. Это продукты распада гема (небелковой части гемоглобина) после потери им железа. Образуются главным образом в *селезенке*; затем поступают в печень, где выделяются в желчь.

б) Желчные кислоты — холевая, дезоксихолевая, таурохолевая (и др.) кислоты. Синтезируются из холестерина в *самых гепатоцитах*. Как отмечалось в п. 24.2.2.2, желчные кислоты необходимы для

- *эмульгирования* гидрофобных веществ (липидов, жирных кислот, жирорастворимых витаминов) в просвете кишечника
- и последующего *всасывания* продуктов переваривания этих веществ.

в) **Холестерин.** Является предшественником не только желчных кислот, но и ряда других стероидных соединений (например, половых гормонов и кортикостероидов). Вероятно, попадание холестерина в желчь — просто побочное явление желчеобразования.

г) Кроме того, в желчи могут содержаться фосфолипиды, белки, минеральные компоненты, продукты детоксикации лекарственных и других веществ.

2. Синтез компонентов плазмы крови. В печени образуются многие вещества, поступающие в кровь, в т. ч.:

а) белки плазмы крови — альбумин, фибриноген, различные глобулины, *кроме гамма-глобулинов* (которые представляют собой антитела, или иммуноглобулины, и продуцируются плазматическими клетками);

б) липиды — холестерин, фосфолипиды, жиры;

в) конечные продукты обмена азотсодержащих соединений — мочевины и мочевая кислота;

г) промежуточные продукты обмена углеводов (глюкоза) и жирных кислот (кетонные тела), которые затем используются как источники энергии другими тканями.

Причем среди перечисленных веществ нет гормонов (соединений с регуляторной функцией). Поэтому печень не относится к *эндокринным железам*.

3. Защитные функции

а) **Обезвреживание веществ.** В печени обезвреживаются многие биологически активные и токсические соединения: 1) аммиак (превращаемый в мочевины путем связывания с CO_2), 2) гормоны, 3) лекарственные препараты, 4) продукты гниения азотсодержащих веществ в кишечнике и т. д.

Обезвреживание осуществляется путем химической модификации, которая обычно достигается с помощью

- *микросомального окисления* вещества (путем гидроксилирования, п. 3.2.3) или
- *конъюгации* (связывания) его с каким-либо другим соединением.

б) **Фагоцитоз и лизис клеток.** I. Печень содержит многочисленные специализированные макрофаги. Это т.н. *звездчатые макрофаги*, или *клетки Купфера*, локализованные в стенке капилляров. Следовательно, печень — компонент единой макрофагальной системы организма.

II. Кроме того, в печени содержатся т.н. *ямочные клетки*, представляющие собой *N-киллеры* и уничтожающие видоизмененные (например, опухолевые) клетки организма.

4. Прочие функции

а) Еще одна функция печени — **депонирование углеводов и жирорастворимых витаминов**. Депонирование (откладывание) углеводов происходит после еды.

I. При этом углеводы накапливаются в *гепатоцитах* в виде гранул гликогена.

II. Что же касается жирорастворимых витаминов (A, D, K, E), то они депонируются в основном т.н. *перисинусоидальными липоцитами*, или *клетками Ито* (о которых будет сказано ниже).

б) Наконец, в эмбриональном периоде печень является и органом **кроветворения** (п. 20.1.1.2).

25.2.1.2. План строения печени

1. Поверхность печени покрыта соединительнотканной капсулой, которая срастается с висцеральной брюшиной.

В печени различают две доли: правую (большую) и левую (меньшую).

В свою очередь, доли включают следующие компоненты:

а) печеночные *дольки* (всего — около 500 тыс.), близкие по форме к шести- или пятигранным призмам размером 1,5–2,0 мм;

б) сложную систему **кровеносных сосудов** — внедольковых и внутридольковых;

в) систему **желчных капилляров и протоков**;

г) прослойки **соединительной ткани** между дольками.

2. Взаимосвязь компонентов, перечисленных под буквами а–в, показана на рис. 25.6. Ключевые моменты таковы.

а) Печень **получает кровь** из двух источников:

I. от аорты через *печеночную артерию* и

II. от вен желудка, кишечника и селезенки через *воротную (портальную) вену*.

б) Кровь проходит через печеночные дольки, собирается в *печеночные вены* и поступает в *нижнюю полую вену*.

в) В печеночных дольках также **образуется желчь**. Как уже было сказано, по системе **желчных протоков** она течет в желчный пузырь и в двенадцатиперстную кишку.

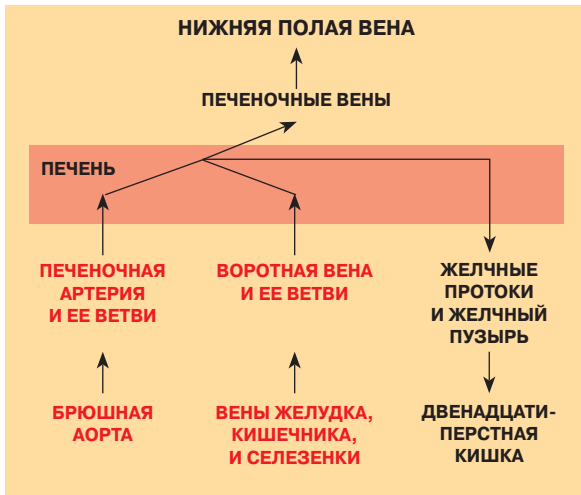


Рис. 25.6. Кровеносные и желчевыводящая системы печени. Схема

г) Итого получается четыре трубчатые системы. Из них ветви трех систем идут вне долек совместно, образуя **триады**. Это 1) ветви печеночной артерии, 2) ветви воротной вены и 3) желчные протоки. Поэтому на рис. 25.6 они показаны вместе.

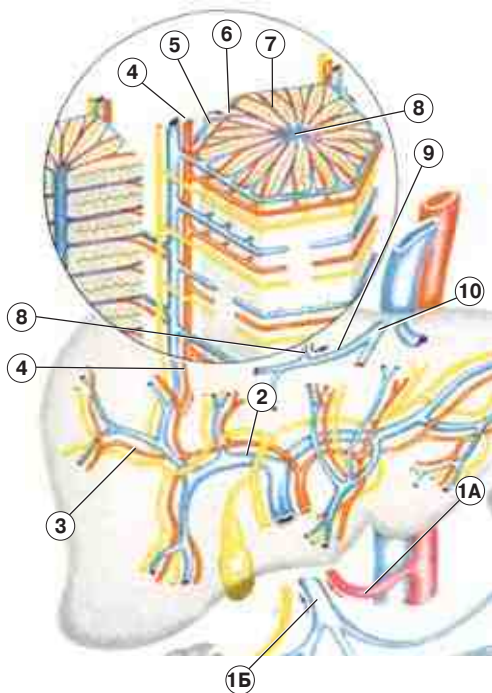


Рис. 25.7. Кровообращение в печени. Схема [по Е. Ф. Котовскому]

Однако из уже сказанного ясно, что кровь в сосудах триады и желчь в протоках текут во взаимно противоположных направлениях:

- кровь в ветвях печеночной артерии и воротной вены — *к долям*,
- а желчь в желчных протоках — *от долек*.

Заметим, что рядом с триадами располагаются и лимфатические сосуды, но их на препаратах обычно не видно.

д) Отдельно же от других сосудов и от желчных протоков идут вены в самих дольках (т.н. центральные вены) и вены, несущие кровь *от долек к печеночным венам*. И это (отсутствие «спутников») является важным отличительным признаком данных вен.

25.2.2. Строение печени

25.2.2.1. Кровоток в печени и структура долек

1. Виды внутрипеченочных кровеносных сосудов (рис. 25.7)

а) **Сосуды, несущие кровь к долям**. Ветви печеночной артерии (1А) и воротной вены (1В), идущие в составе триад, подразделяются (постепенно уменьшаясь в калибре) на *долевые* (2), *сегментарные* (3) и *междольковые* (4) артерии и вены.

От последних ответвляются *вокругдольковые* (5), соответственно, *артериолы* и *венулы*.

б) **Сосуды долек**. От этих артериол и венул, в свою очередь, отходят парами *капилляры* (6), вступающие в дольку. Уже на периферии дольки каждая пара капилляров («артериального» и «венозного») сливается в единый *синусоидный капилляр* (7).

Множество синусоидных капилляров идет от периферии дольки к ее центру, где впадает в уже упоминавшуюся *центральную вену* (8), которая проходит *по оси дольки*.

Таким образом, в синусоидных капиллярах течет смешанная (артериально-венозная) кровь.

в) **Сосуды, несущие кровь от долек**. Непосредственным продолжением центральной вены вне дольки является *поддольковая вена* (9).

Поддольковые вены объединяются в *собираательные вены*, а те (в конечном счете) — в 3–4 *печеночные вены* (10), впадающие в нижнюю полую вену.

2. **Печеночные дольки: форма и границы**. Выше уже отмечалось, и это показано на рис. 25.7, что печеночные дольки (в классическом пред-

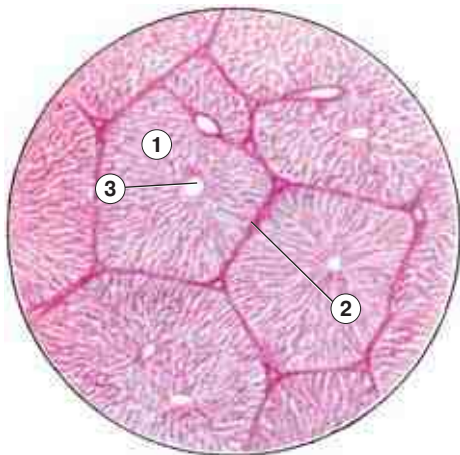


Рис. 25.8. Печень свиньи. Окраска гематоксилином. Рисунок с препарата [по В. Г. Елисееву, Ю. И. Афанасьеву, Е. Ф. Котовскому]

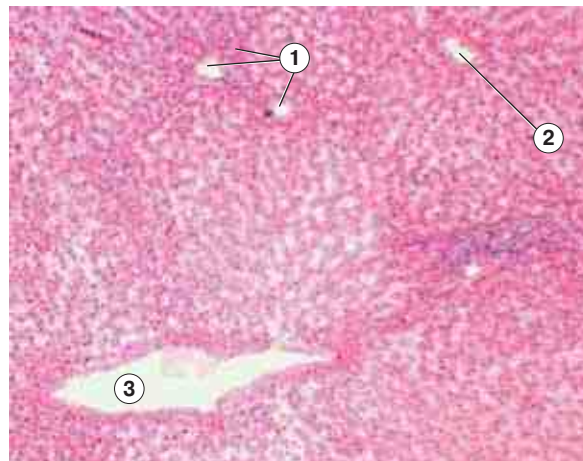


Рис. 25.9. Препарат — печень человека. Окраска гематоксилином и эозином. Малое увеличение: 1 — междольковые триады; вены: 2 — центральная, 3 — поддольковая

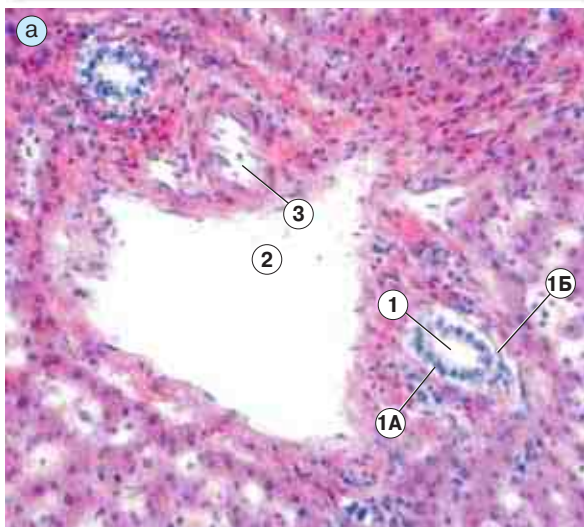


Рис. 25.10. Препарат — печень человека. Триада. Окраска гематоксилином и эозином: а–б — среднее и большое увеличения: 1Б — соединительнотканная оболочка желчного протока

ставлении)¹ близки по форме к призмам — шестигранным или пятигранным.

Особенно хорошо это видно на препаратах печени *свиньи* (рис. 25.8), где дольки (*l*) разделены выраженными соединительнотканскими перегородками, или *септами* (2). На поперечном сечении дольки выглядят как пяти- или шестиугольники с центральной веной (3) посередине.

У человека в норме границы долек столь четко не обозначаются (рис. 25.9), поскольку междольковые *соединительнотканские про- слойки развиты слабо* (они разрастаются, причем весьма неупорядоченно, лишь при циррозе печени).

Тем не менее границы можно примерно определить по положению *междольковых триад*

¹ Существуют и другие представления о том, что понимать под печеночной долькой. В т.н. «физиологической» дольке центром считают триаду. При этом долька имеет форму треугольника, в углах которого расположены центральные вены.

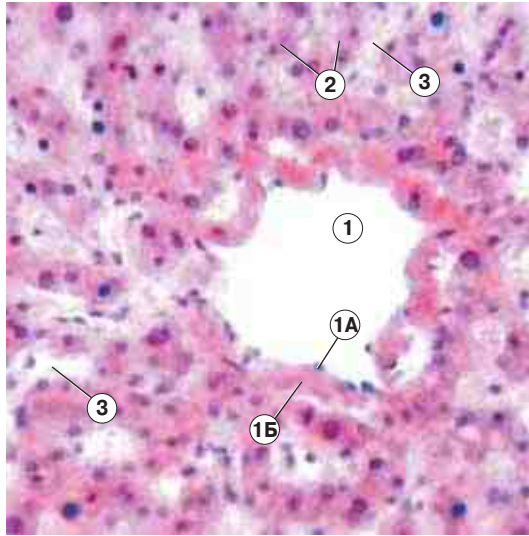


Рис. 25.11. Препарат — печень человека. Центральная вена. Окраска гематоксилином и эозином

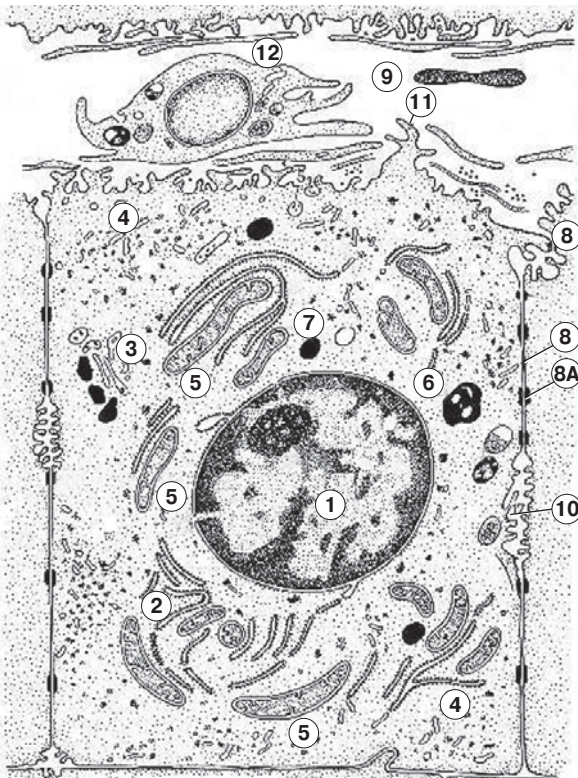


Рис. 25.12. Гепатоцит. Схема строения [по Жезкей]. 12 — звездчатый макрофаг [клетка Купфера]

(1), которые обычно находятся на стыке соседних долек.

3. Характеристика междольковой (рис. 25.10, а–б) (и вокругдольковой) триады такова.

а) Вена (2) обычно имеет самый большой просвет и относится к венам со слабым развитием мышечных элементов.

б) Артерия (3) значительно меньше по диаметру, но часто имеет сравнительно толстую стенку (как на рис. 25.10, б), содержащую гладкие миоциты (артерия мышечного типа).

в) А желчный проток (один или два) (1), хотя и самый узкий, выделяется кубическими эпителиоцитами (1А) своей стенки: их округлые базофильные ядра почти вплотную прилегают друг к другу по всему периметру стенки протока (в отличие от плоских и редко расположенных ядер эндотелия сосудов). Такие небольшие темные протоки, расположенные возле вены, — самый характерный признак триады, поскольку артерия порой располагается, по существу, в стенке вены и не всегда хорошо заметна (как, например, на рис. 25.10, а).

4. Печеночные дольки: компоненты и архитектура (рис. 25.11). Переходя от границ долек к их паренхиме, можно заметить, что дольки включают три компонента: печеночные балки (2), синусоидные капилляры (3) и центральную вену (1).

а) Печеночные балки (2) образованы гепатоцитами — печеночными клетками эпителиального происхождения. На поперечном срезе балки выглядят как двойные ряды клеток, разделяющие синусоидные капилляры, а в объемной призматической дольке — как двухслойные стенки.

б) Синусоидные же капилляры (3) имеют вид просветов, расположенных между печеночными балками и часто заполненных эритроцитами.

И капилляры (как уже говорилось), и балки имеют в целом радиальную организацию: сходятся к центральной вене (1).

Вместе с тем балки (стенки) часто анастомозируют (сливаются) друг с другом, смыкаясь над или под синусоидными капиллярами.

в) Центральная вена, в отличие от междольковых и вокругдольковых вен, — вена безмышечного типа. Ее стенку образуют лишь эндотелий (1А) и тонкий слой соединительной ткани (1Б).

25.2.2.2. Печеночные балки: гепатоциты и желчные капилляры

1. Состав печеночных балок. Основным элементом печеночных балок — это, как уже было сказано, гепатоциты, расположенные в два ряда.

Но между клетками соседних рядов имеются *небольшие щелевидные пространства без собственной стенки*. Эти пространства называются *желчными капиллярами*: сюда прежде всего попадает выделяемая гепатоцитами желчь. По существу, данные щели, или капилляры, играют роль *внутридольковых выводных протоков* для желчи.

2. Гепатоциты

а) Гепатоциты составляют примерно 60 % клеток печени. Именно они выполняют большинство функций, перечисленных в п. 25.2.1.1 (кроме кроветворения в эмбриональном периоде, фагоцитоза и ряда других).

б) Морфология (рис. 25.12). I. Гепатоциты — крупные клетки полигональной формы.

II. Многие из них (до 20 %) — *двухядерные*, а многие ядра (до 50 % и более) — *полиплоидные*. Причем, в связи с высокой и крайне разнообразной активностью клеток, в ядрах (I) преобладает *эухроматин*.

III. По той же причине в цитоплазме хорошо развиты многие органеллы:

- шероховатая ЭПС (2) вместе с аппаратом Гольджи (3), участвующие в синтезе «экспортных» белков — например, белков плазмы крови;
- гладкая ЭПС (4), необходимая для синтеза стероидов и других липидов, а также для обезвреживания токсических веществ;
- митохондрии (5) и лизосомы (6).

IV. В цитоплазме имеются также включения: липидные капли (7) и глыбки гликогена (см. рис. 3.1 и 3.2).

3. Поверхность гепатоцита подразделяют на три части (см. рис. 25.12)

а) Контактная часть (составляющая 50 % всей поверхности) прилегает к соседним гепатоцитам, и между клетками образованы плотные (запираательные) контакты (8) и десмосомы.

б) Васкулярная сторона (37 % поверхности) обращена к синусоидному кровеносному капилляру (9). Здесь происходит *двусторонний*

обмен веществами: одни из них поступают из крови в гепатоциты, другие, наоборот, перемещаются из гепатоцитов в кровь.

в) Билиарная часть поверхности (13 %) обращена в те щели между соседними гепатоцитами, где их плазмолеммы несколько расходятся, образуя желчные капилляры (10). На этой части поверхности, видимо, осуществляется только *односторонний* поток веществ — компонентов желчи из гепатоцитов в желчные капилляры.

И на васкулярной, и на билиарной поверхности гепатоциты имеют микроворсинки (11).

4. Желчные капилляры (рис. 25.13)

а) Направление тока желчи. Желчные капилляры (3) начинаются *слепо* в центральной части балки (и дольки в целом). А ток желчи идет по ним *от центра дольки к ее периферии*, т.е. в направлении, противоположном току крови в синусоидных капиллярах (1).

При этом в норме компоненты желчи и крови не перемешиваются, благодаря наличию плотных контактов между гепатоцитами (2) одного ряда (слоя) печеночной балки.

б) Переход в желчные протоки. На периферии дольки желчные капилляры переходят в *вокругдольковые желчные проточки*, или *холангиолы*, или *дуктулы* (4). Последние уже имеют собственную стенку из одного слоя эпители-



Рис. 25.13. Желчные капилляры в печеночной долке. Схема [по Е. Ф. Котовскому]

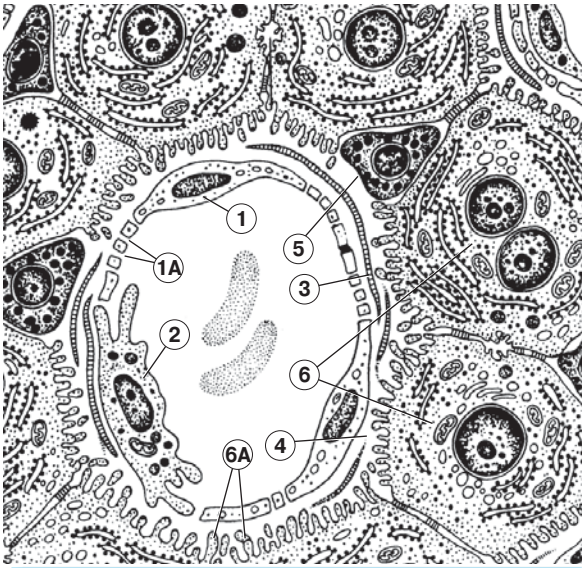


Рис. 25.14. Ультрамикроскопическое строение синусоидного капилляра печени. Схема [по Е. Ф. Котовскому]

альных клеток — *холангиоцитов* — и идут рядом с вокругдольковой артерией (5) и вокругдольковой веной (6).

25.2.2.3. Синусоидные кровеносные капилляры печеночных долек (рис. 25.14)

1. Клетки в составе стенок капилляров. В стенке капилляров содержатся клетки двух видов — эндотелиоциты и звездчатые макрофаги.

а) Эндотелиоциты (1) составляют лишь около 60 % клеток, формирующих стенки капилляров и их внутреннюю поверхность. Они имеют вытянутые ядра, *фенестры* (истончения цитоплазмы) и в удаленных от ядра частях (называемых ситовидными) — мелкие *поры* (1А).

Фенестр и пор у эндотелиоцитов особенно много в промежуточных участках дольки — между периферическим и центральным отделами капилляра.

б) Звездчатые макрофаги, или клетки Купфера (2).

1. Происхождение и локализация: данные клетки происходят из моноцитов, но наряду с эндотелиоцитами входят в состав однослойной стенки синусоидных капилляров: на них приходится примерно 40 % клеток этой стенки.

Причем большей частью клетки Купера сосредоточены, в связи с выполняемой ими защитной функцией, на периферии долек, куда

прежде всего поступает протекающая через дольку кровь.

II. Морфология: ядра тоже вытянутые, но форма клеток — отростчатая.

III. Функции: способны к *фагоцитозу*; при этом отходят от стенки капилляра, превращаясь в свободные макрофаги; кроме того, как и прочие макрофаги, могут *представлять антигены* лимфоцитам.

2. Другие особенности синусоидных капилляров.

а) Базальная мембрана (3). В промежуточных участках дольки (там, где эндотелиоциты приобретают фенестры и поры) капилляры почти лишены базальной мембраны.

б) Пространство Диссе. Вокруг капилляров (между ними и окружающими клетками) имеется узкое *вокругсинусоидное пространство*, или *пространство Диссе* (4). Здесь скапливаются фильтрующиеся из капилляров компоненты и располагается *сеть ретикулярных волокон*, поддерживающих капилляры.

Гепатоциты (6) обращены к пространству Диссе своей *васкулярной* стороной и, как мы уже знаем, имеют здесь микроворсинки (6А).

3. Дополнительные клетки вокруг капилляра

Вокруг синусоидного капилляра, кроме гепатоцитов, встречаются клетки еще двух видов, с похожими названиями — *pit*-клетки и клетки *Ито*.

а) Pit-, или ямочные, клетки — это *большие гранулированные лимфоциты* (на рис. 25.14 не показаны).

1. Происхождение и локализация. Как и предшественники клеток Купфера (моноциты), ямочные клетки образуются не в самой печени, а в красном костном мозгу. И тоже, как клетки Купфера, сосредоточены в основном на периферии долек.

II. Морфология. Название «*гранулированные лимфоциты*» связано с тем, что данные клетки, в отличие от прочих лимфоцитов, постоянно содержат *гранулы* (включающие *перфорин*, *гранзимы*, *серотонин* и другие вещества).

III. Функция — двоякая.

А) С одной стороны, ямочные клетки представляют собой *НК-клетки*, или *естественные киллеры* (п. 8.3.3.1-III), которые уничтожают поврежденные (например, четыреххлористым углеродом) гепатоциты, если повреждения столь сильны, что программа апоптоза сама уже не включается.

Б) С другой стороны, выделяя гормоны местного действия, НК-клетки могут стимулировать пролиферацию сохранившихся гепатоцитов.

б) *Клетки Ито* тоже имеют второе название — *перисинуоидальные липоциты* (5). Данные клетки существенно меньше гепатоцитов (6). Они тоже выполняют две функции.

А) Во-первых, содержат в цитоплазме мелкие (не сливающиеся) капли жира, в которых могут *накапливаться (депонироваться) жирорастворимые витамины* (А, D, Е, К).

Б) Во-вторых, клетки Ито синтезируют коллаген III типа, образующий те самые *ретикулярные волокна*, что поддерживают стенку капилляра.

При различных поражениях печени коллагенсинтезирующая активность данных клеток значительно усиливается, что ведет к *склерозированию* печеночной паренхимы — сужению просвета капилляров и замещению гепатоцитов волокнистыми элементами. Склерозированию способствует и появление больших количеств *фибробластоподобных клеток*.

4. Различие свойств гепатоцитов

а) Вышеизложенная система кровоснабжения печеночных долек ставит гепатоциты в неравные условия: клетки *периферии долек* получают кровь, более оксигенированную и содержащую больше питательных веществ.

Соответственно, у этих клеток лучше развиты органеллы и выше активность различных ферментов. Поэтому выше и способность противостоять действию неблагоприятных факторов.

б) Под влиянием последних *обычно в первую очередь поражаются клетки центральных отделов долек*. Это имеет место, например,

- при застое крови в большом круге кровообращения (в связи с сердечной недостаточностью)
- и даже при попадании из кишечника в систему портальной вены ряда гепатотоксических веществ (хотя вначале эти вещества достигают периферических отделов долек).

в) Однако при пищевых отравлениях и вирусных инфекциях периферические гепатоциты могут принимать на себя первый удар и поражаться сильнее, чем центральные.

25.2.2.4. Внутривенные притоки печеночных вен и желчные протоки

1. Вены, собирающиеся в печеночные вены

а) *Поддольковые вены* (3 на рис. 25.9), как и центральные, относятся к венам *безмышечно-го* типа.

б) В более крупных притоках печеночных вен *гладкие миоциты* уже имеются; причем они расположены *циркулярно* и образуют *сфинктеры*, регулирующие отток крови из печени.

2. **Желчные внутривенные протоки.** Эти протоки идут в составе триад все возрастающего уровня: *вокругдольковых*, *междольковых*, *сегментарных* и *двух долевых*.

Стенка желчных протоков всех этих уровней включает два компонента (см. рис. 25.10, а–б): а) *однослойный эпителий* — *кубический* (в малых протоках) (1А) или *цилиндрический* (в более крупных); б) а также тонкий слой *рыхлой соединительной ткани* (1Б).

25.2.3. Внепеченочные желчные протоки и желчный пузырь

1. Общие сведения (рис. 25.15)

а) Два *долевых* желчных протока (1) объединяются в *общий печеночный проток* (2) (*ductus hepaticus communis*), который и выходит из ворот печени.

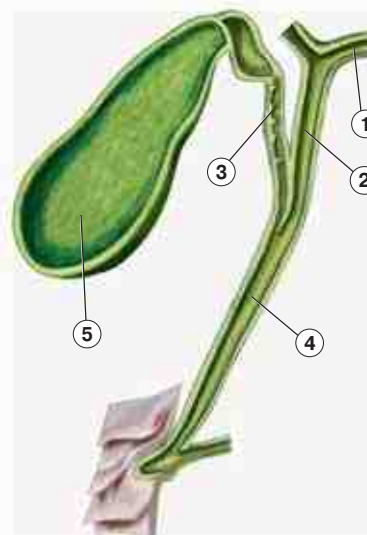


Рис. 25.15. Желчные протоки и желчный пузырь

Потом в него впадает *пузырный проток* (3) (ductus cysticus) — и образуется *общий желчный проток* (4) (ductus choledochus).

Длина последнего — 7 см; он открывается в двенадцатиперстную кишку.

б) При отсутствии пищи в желудке и кишечнике устье общего желчного протока закрыто, и желчь, постоянно поступающая из печени, по пузырному протоку попадает в *желчный пузырь* (5).

в) Объем желчного пузыря — 40–70 мл, толщина стенки — 1,5–2,0 мм.

2. Строение стенок. Стенки желчного пузыря (рис. 25.16) и внепеченочных желчных протоков содержат почти те же оболочки, что и стенка пищеварительной трубки: слизистую, мышечную и наружную. Однако *подслизистой основы нет*.

I. Слизистая оболочка

а) Эта оболочка образует характерные складки: в *пузырном протоке* имеется *спиральная складка*, облегчающая ток желчи; а в *желчном пузыре* складки (1) — очень многочисленные и весьма разнообразные по форме.

б) Состав слизистой оболочки (и в протоках, и в пузыре):

— *однослойный призматический каемчатый эпителий* (2) — такой же, как в тонкой кишке, куда открываются желчевыводящие пути,

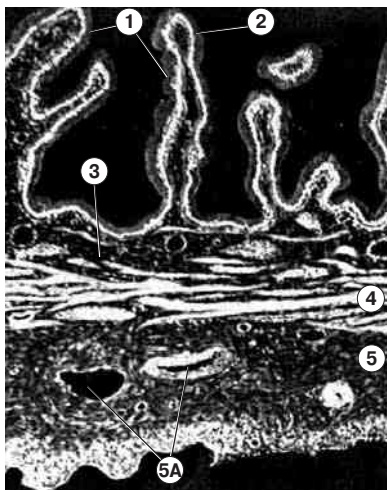


Рис. 25.16. Стенка желчного пузыря. Схема [по Е. Ф. Котовскому]: 5A — сосуды

— и *собственная пластинка* (3) — рыхлая соединительная ткань, богатая эластическими волокнами.

в) Благодаря наличию каемки в эпителиоцитах, при застое желчи в желчевыводящих путях и в пузыре из нее всасывается часть воды. Это приводит к возрастанию концентрации в желчи остающихся компонентов. Вместе с тем будет повышаться и вероятность образования *желчных камней*. Наименьшей растворимостью обладает холестерин; его массовая доля в камнях достигает 80–90 %.

г) Происходит также продукция слизи. В эпителии желчных протоков содержатся слизеобразующие бокаловидные клетки, а в собственной пластинке шейки пузыря находятся *слизистые альвеолярно-трубчатые железы*.

II. а) Мышечная оболочка (4): тонкая, между пучками миоцитов много соединительной ткани; направление мышечных пучков в протоках — *спиральное*, а в пузыре — *циркулярное*.

б) В двух местах находятся *сфинктеры* — утолщения оболочки за счет циркулярно расположенных пучков. Их локализация:

— шейка пузыря и прилегающий к ней участок пузырного протока,
— конец общего желчного протока (в месте впадения в двенадцатиперстную кишку).

Именно второй из этих сфинктеров замыкается при отсутствии пищи в желудке и кишечнике, что направляет желчь в желчный пузырь.

III. Наружная оболочка (5), в основном, является *серозной*.

а) Ее основу составляет волокнистая соединительная ткань: в желчных протоках — *рыхлая*, а в желчном пузыре — *плотная*.

б) На большом протяжении оболочка покрыта *мезотелием*: желчные протоки находятся в складке (дупликатуре) брюшины, желчный же пузырь покрыт брюшиной с нижней поверхности.

25.2.4. Развитие печени и желчного пузыря

О происхождении компонентов печени кратко сообщалось в п. 23.1.4. Более подробно развитие печени представляется следующим.

1. Печень и желчный пузырь развиваются из т. н. **печеночного поля** — определенного участка энтодермы среднего отдела первичной кишки.

Этот участок начинает выпячиваться — образуется **печеночная бухта**, или **печеночный дивертикул**.

2. Затем последний подразделяется на **краниальный** и **каудальный** отделы.

а) Клетки **краниального** отдела образуют два дифферона:

- **гепатобластический**, приводящий к гепатоцитам,
- и **холангиобластический**, ведущий к холангиоцитам — клеткам эпителия желчных протоков.

б) Из **каудального** отдела печеночного дивертикула развивается эпителий общего желчного протока и желчного пузыря.

в) Сосуды и соединительнотканые компоненты печени и желчного пузыря происходят из мезенхимы. Заметим, что система воротной вены развивается из желточной вены.

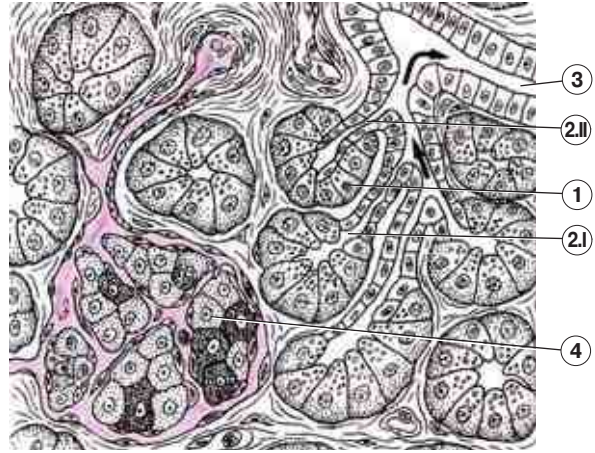


Рис. 25.17. Строение поджелудочной железы. Схема [по Ю. И. Афанасьеву и В. В. Яглову]

25.3. Поджелудочная железа

25.3.1. Общие сведения

1. Компоненты железы

а) Поджелудочная железа имеет массу около 70–80 г. Снаружи она покрыта тонкой соединительнотканной капсулой, а с передней поверхности — еще и висцеральным листком брюшины.

б) Паренхима железы соединительноткаными перегородками подразделяется на **дольки**. Поскольку капсула железы тонкая, дольчатое строение видно невооруженным взглядом.

в) Поджелудочная железа содержит две **части**: экзокринную и эндокринную, причем та и другая представлена в каждой дольке (рис. 25.17).

2. **Экзокринная часть** составляет 97 % массы железы.

а) В нее **входят**, во-первых, панкреатические ацинусы, которые включают не только секреторные отделы (1), но и **вставочные** протоки (2.I–2.II).

Во-вторых, к экзокринной части железы относятся **выводные** протоки — межацинозные, внутридольковые (3), междольковые и общий проток (открывающийся в двенадцатиперстную кишку).

б) **Продукт секреции** экзокринной части — **панкреатический сок**. В последнем содержатся 1) ферменты переваривания **белков** (в неактивной форме) — трипсиноген, химотрипсиноген, прокарбоксипептидазы, 2) фермент переваривания **углеводов** — α -амилаза, 3) ферменты переваривания **липидов** — липазы, фосфолипазы (и некоторые другие), 4) ферменты переваривания нуклеиновых кислот — нуклеазы и нуклеозидазы (п. 24.2.1.1).

3. На **эндокринную часть** приходится всего 3 % массы железы, т. е. ее масса — 2,0–2,5 г.

а) Эта часть представлена **панкреатическими (эндокринными) островками**, или **островками Лангерганса** (4). Размер такого островка — 0,1–0,3 мм; а всего островков в железе около 1–2 млн.

б) В островках, в зависимости от их размера, содержится от одного до четырех-пяти видов клеток со специфической секреторной активностью. Соответственно, все островки в целом образуют до пяти гормонов, главные из которых — **инсулин** и **глюкагон**.

4. Кроме ациноцитов (клеток секреторных отделов ацинусов) и эндокриноцитов, в поджелудочной железе обнаружены (правда, в очень малом количестве) промежуточные — **ацинозно-инсулярные** — секреторные клетки. Они содержат гранулы двух типов: крупные, как в ацинарных клетках, и мелкие, как в эндокринных клетках железы.

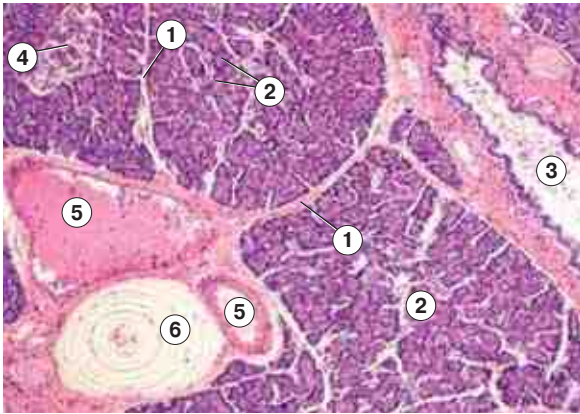


Рис. 25.18. Препарат — поджелудочная железа. Окраска гематоксилином и эозином. Малое увеличение

Считается, что данные клетки выделяют содержимое тех и других гранул в кровь.

5. Иллюстрация. Многие из перечисленных структур можно видеть на снимке с препарата (рис. 25.18): междольковые и внутридольковые соединительнотканые перегородки (1); экзокринные ацинусы (2), междольковый выводной проток (3), эндокринный островок (4), кровеносные сосуды (5).

В поджелудочной железе встречаются также инкапсулированные нервные окончания: *пластинчатые (фатер-начиниевы) тельца* (6). Эти тельца находятся (помимо брыжейки и глубокого слоя дермы) в строме внутренних органов и являются баро- и виброрецепторами — воспринимают давление и вибрацию.

Однако надо иметь в виду, что на препаратах эти тельца обнаруживаются весьма

редко, так что не стоит их считать обязательным атрибутом каждого препарата.

6. Развитие

а) Как и в случае печени, эпителиальные клетки поджелудочной железы происходят из *энтодермы среднего отдела кишечной трубки*.

Но есть и особенность: вначале образуются *два* зачатка (в виде выпячиваний стенки кишки) — дорсальный и вентральный. И лишь потом они объединяются в единое целое.

б) Этот единый зачаток содержит ветвящиеся *эпителиальные трубочки*. В последних же формируются структуры двух типов.

I. На концах трубочек появляются *ацинусы* — ключевые элементы *экзокринной* части железы.

II. А в стенке трубочек образуются эпителиальные утолщения — *почки*, которые затем отшнуровываются от трубочек, превращаясь в *эндокринные островки*.

Теперь более детально рассмотрим обе части поджелудочной железы.

25.3.2. Экзокринная часть

25.3.2.1. Ацинусы

1. Элементы ацинуса (см. рис. 25.17). Итак, ацинус включает секреторный отдел и вставочный проток.

а) **Секреторный отдел** (1) имеет вид мешочка, состоящего из 8–12 крупных *ацинарных клеток* (*ациноцитов*, или экзокринных панкреатоцитов).

Именно эти клетки синтезируют вышеперечисленные компоненты панкреатического сока.



Рис. 25.19. Препарат — поджелудочная железа. Окраска гематоксилином и эозином. Большое увеличение: а — ацинусы; б — выводные протоки; в — эндокринный островок

б) Вставочный проток образован мелкими и плоскими протоковыми клетками. Существует два варианта его положения.

I. В одном случае (2.1) проток является продолжением секреторного отдела и тоже лежит на базальной мембране.

II. В другом случае (2.11) проток как бы внедряется в глубь секреторного отдела, образуя второй (внутренний) слой клеток. В этом случае клетки вставочного протока называются **центрацинозными**. Одну из таких клеток можно видеть на снимке с препарата (рис. 25.19,а); она обозначена цифрой 2.

2. Ацинарные клетки (см. рис. 25.19, а)

а) Форма ациноцитов (3) близка к конической (пирамидной). При этом каждая клетка своей широкой базальной частью (3Б) прилегает к базальной мембране, окружающей ацинус (1), а узкой апикальной частью (3В) обращена к центру ацинуса. Ядра (3А) — крупные, округлые, смещены к основанию клеток.

б) Цитоплазма базальной части ациноцитов (3Б) резко **базофильна** из-за развития здесь **шероховатой ЭПС** (в связи с интенсивным белковым синтезом). Поэтому с базальной стороны ацинусы на препаратах — темные (чему способствует и наличие здесь ядра).

Кроме того, данная часть клеток кажется на светооптическом уровне гомогенной (из-за отсутствия гранул), отчего ее принято называть **гомогенной зоной**.

в) Апикальная часть (3В) ациноцитов, — напротив, оксифильна (ацидофильна), поскольку содержит новосинтезированные белки. Последние сосредоточены в **крупных секреторных гранулах**. Здесь же находится аппарат Гольджи, в котором и формируются эти гранулы.

Поскольку многие ферменты панкреатического сока синтезируются неактивными (в виде т. н. **зимогенов**), то гранулы и вся апикальная зона называются **зимогенными**. На препарате эта зона ацинусов выглядит светлой.

г) Таким образом, ацинусы поджелудочной железы имеют характерный вид: они **темные на периферии и светлые в центре**. Этим они отличаются, например, от серозных концевых отделов околоушной железы (см. рис. 23.13).

д) Контакты. Боковые поверхности ацинарных клеток связаны друг с другом **плотными контактами**, нексусами, инвагинациями и десмосомами.

3. Кровоснабжение и иннервация

а) Капилляры, прилегающие к ацинусам, образованы эндотелиоцитами **фенестрированного типа**.

б) В поджелудочной железе имеются междольковые и околосоудистые нервные сплетения, а в их составе — **интрамуральные ганглии**. Передаваемая по ним, в частности, **парасимпатическая** импульсация стимулирует секреторную активность ациноцитов.

25.3.2.2. Выводные протоки поджелудочной железы

1. Сравнительная характеристика. В ряду выводных протоков поджелудочной железы последовательно меняется строение стенки.

а) Форма эпителиоцитов. Во-первых, эпителий, оставаясь все время однослойным, переходит от **плоского** (вставочные протоки) к **кубическому** (межацинозные и внутридольковые протоки) и далее — к **цилиндрическому** (междольковые и общий протоки).

б) Клеточный состав эпителия. Во-вторых, меняется состав эпителиоцитов: в крупных (междольковых и общем) протоках в эпителии появляются **бокаловидные** клетки и **эндокриноциты** — **I-клетки** (см. табл. 24.5), продуцирующие **панкреозимин (холецистокинин)**. Напомним: последний стимулирует образование панкреатического сока и моторику желчных путей.

в) Соединительнотканый слой. В-третьих, появляется (начиная с внутридольковых протоков) и затем значительно утолщается **слой рыхлой соединительной ткани** вокруг протока.

Наличие очень толстой соединительнотканной оболочки — специфическая особенность внедольковых протоков поджелудочной железы.

В отношении этих протоков можно говорить также о присутствии у них **слизистой оболочки** — состоящей из эпителия и собственной пластинки, которая без резкой границы переходит в **адвентициальную оболочку**.

г) В устье общего протока появляется **мышечная оболочка**, образующая гладкомышечный сфинктер.

2. Иллюстрация. На рис. 25.19, б представлено место впадения внутридолькового протока (4) в междольковый (1). У первого эпителий — кубический, у второго — цилиндрический (2). Кроме того, в стенку междолькового протока входит толстый слой рыхлой соединительной ткани (3).

Таблица 25.2. Инсулярные клетки

КЛЕТКИ	ДОЛЯ, %	ГОРМОН	ДЕЙСТВИЕ ГОРМОНА (из табл. 22.6)
В-КЛЕТКИ	70	Инсулин	Инсулин обеспечивает <i>усвоение тканями</i> питательных веществ после приема пищи. При этом концентрация глюкозы в крови снижается
А-КЛЕТКИ	20	Глюкагон	Глюкагон <i>мобилизует из тканей</i> углеводы и жиры между приемами пищи. Концентрация глюкозы в крови повышается
Д-КЛЕТКИ	5–8	Соматостатин	Соматостатин <i>угнетает</i> выработку ряда гормонов, в т. ч. инсулина, глюкагона и секретина. В итоге — подавление и эндо-, и экзокринной функции поджелудочной железы
D ₁ -КЛЕТКИ	1–2	ВИП (вазоинтестинальный пептид)	1. ВИП — антагонист соматостатина по влиянию на pancreas: <i>стимулирует</i> выделение ею сока и гормонов. 2. Кроме того, расширяя сосуды, снижает артериальное давление
РР-КЛЕТКИ	2–5	Панкреатический полипептид	ПП стимулирует выделение панкреатического и желудочного сока

25.3.3. Эндокринная часть (рис. 25.19, в)

1. Морфология островков. Обратимся к эндокринному (панкреатическому) островку, или островку Лангерганса (1).

а) По форме островки чаще всего — округлые или овальные.

б) Образующие их клетки называются **инсулярными**, или **инсулоцитами** (от лат. *insula* — островок).

в) По сравнению с ацинарными клетками, инсулоциты

- имеют меньшие размеры,
- а окрашены слабее и более равномерно (хотя разные клетки — по-разному).

г) На ультраструктурном уровне выявляется, что в инсулоцитах

I. гранулярная ЭПС развита хуже, чем в ациноцитах,

II. аппарат Гольджи, тем не менее, представлен достаточно хорошо и

III. имеются секреторные (часто — окруженные мембраной) гранулы с тем или иным гормоном.

д) В островке обычно много капилляров *синусоидного* типа. Оттекающая от островков и ацинусов кровь попадает в воротную вену.

2. Типы инсулоцитов и продуцируемые ими гормоны

а) В островках встречаются эндокриноциты пяти (или, по мнению ряда авторов, четырех) видов. Преобладают среди них два вида.

I. **В-клетки (базофильные)** — лежат в основном в центре островка и имеют вытянутую пирамидальную форму. В их гранулах содержится **инсулин**; причем он нередко находится в кристаллоидном состоянии.

II. **А-клетки (ацидофильные)** — сосредоточены на периферии островка и выделяют **глюкагон**.

б) Более полный список инсулярных клеток и образуемых ими гормонов приведен в табл. 25.2. Заметим: D₁-клетки являются тем самым типом клеток, наличие которого в эндокринных островках признается не всеми авторами.

Дополнение

1. Обратим внимание также на то, что препараты поджелудочной железы довольно-таки похожи на препараты других желез — околушной и даже околожитовидной. Более всего их объединяет базофилия секреторных клеток.

2. а) Тем не менее, отличить **околожитовидную** железу очень легко по отсутствию выводных протоков.

б) В случае околушной железы опознавательными признаками являются

- очень характерные внутридольковые протоки (вставочные и исчерченные),
- двухслойный эпителий междольковых протоков.

в) Наконец, отличительные черты **поджелудочной** железы — это

- неоднородная окраска концевых отделов (каждый отдел на периферии — темный, а в центре — светлый),
- очень характерные междольковые протоки — с мощной соединительнотканной оболочкой (но при однослойности эпителия),
- присутствие островков Лангерганса.