

ГИСТОЛОГИЯ ЭМБРИОЛОГИЯ ЦИТОЛОГИЯ

**Под редакцией
профессора Ю.И. Афанасьева,
профессора Н.А. Юриной**

УЧЕБНИК

**6-е издание,
переработанное и дополненное**

Министерство образования и науки РФ

**Рекомендовано ГБОУ ВПО «Первый Московский государственный
медицинский университет имени И.М. Сеченова» в качестве учебника
для студентов учреждений высшего профессионального образования,
обучающихся по специальностям 31.05.01 «Лечебное дело»,
32.05.01 «Медико-профилактическое дело», 31.05.02 «Педиатрия»
по дисциплине «Гистология, эмбриология, цитология»**



**Москва
ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ГРУППА
«ГЭОТАР-Медиа»
2018**

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие научного редактора к шестому изданию	12
Предисловие к пятому изданию	14
Условные сокращения	15
Глава 1. Гистология, цитология и эмбриология. Их содержание, задачи и связь с другими медико-биологическими науками. Значение для медицины.....	17
Контрольные вопросы	19
Глава 2. Методы исследования в гистологии, цитологии и эмбриологии	20
2.1. Методы микроскопирования гистологических препаратов	21
2.2. Методы исследования фиксированных клеток и тканей	26
2.3. Методы исследования живых клеток и тканей	28
2.4. Методы исследования химического состава и метаболизма клеток и тканей	31
2.5. Количественные методы.....	35
2.6. Методы анализа изображения клеточных и тканевых структур.....	35
Контрольные вопросы	36
Глава 3. Краткий очерк развития гистологии, цитологии и эмбриологии	37
3.1. Становление гистологии, цитологии и эмбриологии как наук	37
3.2. Гистология и эмбриология как предмет преподавания. Отечественные гистологические школы второй половины XIX — начала XX в.	41
3.3. Развитие гистологии, цитологии и эмбриологии в России.....	46
Контрольные вопросы	50

ЦИТОЛОГИЯ

Глава 4. Учение о клетке (основы общей цитологии)	51
4.1. Клеточная теория.....	52
4.2. Структурные компоненты клетки	55
4.2.1. Цитоплазма	55
Гиалоплазма	55
4.2.2. Органеллы.....	56
Мембранные органеллы.....	56
Структурно-химическая характеристика мембран клеток	56
Плазматическая мембрана. Барьерно-рецепторная и транспортная системы клетки.....	58
Межклеточные соединения	61

Вакуолярная система	65
Эндоплазматическая сеть.....	65
Комплекс Гольджи	67
Лизосомы.....	70
Пероксисомы.....	72
Митохондрии	73
Немембранные органеллы.....	75
Рибосомы.....	75
Цитоскелет	76
Клеточный центр	79
Реснички и жгутики	81
4.2.3. Включения.....	82
4.2.4. Ядро.....	83
Роль ядерных структур в жизнедеятельности клеток.....	84
Структура и химический состав клеточного ядра.....	84
Хроматин.....	84
Хроматин — хромосомы во время митоза	88
Ядрышко.....	90
Ядерная оболочка.....	91
4.3. Воспроизведение клеток	93
4.3.1. Клеточный цикл и его регуляция	93
Деление клеток: митоз	95
Аномалии клеточного деления.....	98
4.4. Реакция клеток на внешние воздействия.....	100
4.5. Гибель клеток.....	103
Контрольные вопросы	104

ОБЩАЯ ГИСТОЛОГИЯ

Глава 5. Основные понятия общей гистологии	105
5.1. Ткань как система.....	105
5.2. Развитие тканей (эмбриональный гистогенез).....	107
5.3. Классификации тканей	113
5.4. Регенерация тканей	116
Контрольные вопросы	117
Глава 6. Эпителиальные ткани.....	118
6.1. Общая морфологическая характеристика и классификации.....	118
6.1.1. Однослойные эпителии	124
Однорядные эпителии	124
Многорядные эпителии.....	126
6.1.2. Многослойные эпителии	127
6.2. Железистые эпителии	132
Железы	135
Контрольные вопросы	137

Глава 7. Кровь и лимфа. Кроветворение	138
7.1. Понятие о системе крови	138
7.2. Кровь	138
7.2.1. Плазма крови	139
7.2.2. Форменные элементы крови.....	139
Эритроциты.....	139
Лейкоциты.....	147
Гранулоциты (зернистые лейкоциты).....	148
Агранулоциты (незернистые лейкоциты).....	152
Кровяные пластинки	156
Гемограмма. Лейкоцитарная формула	159
Возрастные изменения крови	160
7.3. Лимфа	160
7.4. Кроветворение (гемопоз).....	161
7.4.1. Эмбриональный гемопоз	161
7.4.2. Постэмбриональный гемопоз	164
Эритроцитопоз.....	168
Гранулоцитопоз.....	170
Мегакариоцитопоз. Тромбоцитопоз	175
Моноцитопоз.....	176
Лимфоцитопоз и иммуноцитопоз	176
Регуляция гемопоза.....	177
Контрольные вопросы	179
Глава 8. Соединительные ткани	180
8.1. Собственно соединительная ткань	183
8.1.1. Волокнистые соединительные ткани	183
Рыхлая соединительная ткань.....	183
Клетки	184
Межклеточное вещество.....	195
Плотные соединительные ткани.....	201
8.1.2. Соединительные ткани со специальными свойствами	202
Ретикулярная ткань	202
Жировая ткань.....	203
Слизистая ткань	205
8.2. Скелетные ткани	206
8.2.1. Хрящевые ткани.....	206
Развитие хрящевой ткани (хондрогистогенез).....	206
Гиалиновая хрящевая ткань	209
Эластическая хрящевая ткань	212
Волокнистая хрящевая ткань.....	213
8.2.2. Костные ткани	215
Грубоволокнистая костная ткань.....	216
Пластинчатая костная ткань	216
Развитие костных тканей (остеогистогенез)	217
Гистологическое строение трубчатой кости как органа.....	225

Перестройка кости и факторы, влияющие на ее структуру.....	230
Соединения костей	232
Контрольные вопросы	234
Глава 9. Мышечные ткани.....	235
9.1. Общая морфофункциональная характеристика	235
9.2. Поперечнополосатые мышечные ткани.....	236
9.2.1. Скелетная мышечная ткань.....	236
9.2.2. Скелетная мышца как орган	244
9.2.3. Сердечная мышечная ткань	246
9.3. Гладкие мышечные ткани	250
9.3.1. Мышечная ткань мезенхимного происхождения	250
9.3.2. Мышечная ткань мезенхимного типа в составе органов	254
9.3.3. Мышечная ткань нейрального происхождения	254
9.3.4. Мышечные клетки эпидермального происхождения.....	255
Контрольные вопросы	256
Глава 10. Нервная ткань	257
10.1. Развитие нервной ткани	257
10.2. Нейроны.....	262
Секреторные нейроны	268
10.3. Нейроглия	269
10.3.1. Макроглия	270
10.3.2. Микроглия	273
10.4. Нервные волокна.....	274
10.4.1. Безмиелиновые нервные волокна.....	274
10.4.2. Миелиновые нервные волокна	276
10.4.3. Реакция нейронов и их волокон на травму	278
10.5. Нервные окончания	280
10.5.1. Синапсы.....	280
Межнейрональные синапсы.....	281
10.5.2. Эффекторные нервные окончания	284
10.5.3. Рецепторные нервные окончания	286
10.6. Понятие о рефлексной дуге.....	292
Контрольные вопросы	292

ЧАСТНАЯ ГИСТОЛОГИЯ.

ВВЕДЕНИЕ В ГИСТОЛОГИЮ ОРГАНОВ И СИСТЕМ ЧЕЛОВЕКА

Глава 11. Нервная система.....	293
11.1. Развитие нервной системы	294
11.2. Периферическая нервная система.....	295
11.2.1. Нерв	295

11.2.2. Чувствительные узлы	297
11.3. Центральная нервная система	299
11.3.1. Спинной мозг	299
11.3.2. Головной мозг	304
Ствол мозга	305
Мозжечок	308
Кора большого мозга	314
11.4. Автономная нервная система	322
11.5. Оболочки головного и спинного мозга	327
11.6. Возрастные изменения нервной системы	328
11.7. Кровоснабжение центральной нервной системы	330
Контрольные вопросы	331
Глава 12. Органы чувств	332
12.1. Общая морфофункциональная характеристика и классификация	332
12.2. Орган зрения	333
12.2.1. Развитие глаза	333
12.2.2. Строение глаза	334
Светопреломляющий аппарат глаза	336
Аккомодационный аппарат глаза	340
Рецепторный аппарат глаза	343
Вспомогательный аппарат глаза	352
12.3. Органы обоняния	354
12.4. Орган вкуса	362
12.5. Орган слуха и равновесия	365
12.5.1. Наружное ухо	365
12.5.2. Среднее ухо	366
12.5.3. Внутреннее ухо	367
Улитковый канал	368
Спиральный орган	371
Контрольные вопросы	379
Глава 13. Сердечно-сосудистая система	380
13.1. Кровеносные сосуды	380
13.1.1. Артерии	382
Артерии эластического типа	382
Артерии мышечного типа	384
Артерии мышечно-эластического типа	387
13.1.2. Микроциркуляторное русло	388
Артериолы	389
Капилляры	390
Венулы	395
Артериоловеноулярные анастомозы	396
13.1.3. Вены	398
Вены фиброзного типа	398

Вены мышечного типа.....	399
13.1.4. Органные особенности строения кровеносных сосудов.....	403
13.2. Лимфатические сосуды	404
13.3. Сердце.....	410
13.3.1. Эндокард.....	412
Клапаны	413
13.3.2. Миокард	414
Проводящая система сердца	416
13.3.3. Эпикард и перикард.....	418
Контрольные вопросы	422
Глава 14. Система кроветворения и иммунной защиты.....	423
14.1. Костный мозг.....	424
14.1.1. Красный костный мозг	425
14.1.2. Желтый костный мозг	427
14.2. Тимус	429
14.3. Селезенка	436
14.3.1. Белая пульпа селезенки.....	437
14.3.2. Красная пульпа селезенки	439
14.4. Лимфатические узлы	442
14.4.1. Коровье вещество	445
14.4.2. Паракортикальная зона.....	448
14.4.3. Мозговое вещество.....	448
14.5. Единая иммунная система слизистых оболочек.....	450
14.6. Морфологические основы защитных реакций.....	451
14.6.1. Воспаление и регенерация	451
14.7. Иммунная система и клеточные взаимодействия в иммунных реакциях.....	452
14.7.1. Общая характеристика. Определение понятий.....	452
14.7.2. Характеристика иммунокомпетентных клеток	456
Естественные киллерные клетки	458
Дифференцировка клеток плазматического ряда	460
Макрофаги	463
Участие тучных клеток и эозинофилов в иммунных реакциях.....	466
Механизмы интеграции элементов иммунной системы	466
Контрольные вопросы	470
Глава 15. Эндокринная система	471
15.1. Взаимосвязь нервной и эндокринной систем.....	472
15.2. Центральные органы эндокринной системы	475
15.2.1. Гипоталамус	475
Регуляция гипоталамусом периферических эндокринных желез....	478
15.2.2. Гипофиз.....	479
15.2.3. Эпифиз	486
15.3. Периферические эндокринные железы	489
15.3.1. Щитовидная железа	490

15.3.2. Околощитовидные железы	498
15.3.3. Надпочечники	501
Корковое вещество надпочечников.....	503
Мозговое вещество надпочечников.....	506
15.4. Дисперсная эндокринная система (APUD-серия клеток)	508
Контрольные вопросы	511
Глава 16. Пищеварительная система	512
16.1. Общий план микроскопического строения пищеварительной трубки.....	513
16.2. Передний отдел пищеварительной системы.....	518
16.2.1. Полость рта	518
Губы.....	518
Щеки	520
Десны. Твердое нёбо	521
Мягкое нёбо. Язычок	522
Язык	523
16.2.2. Лимфоэпителиальное глоточное кольцо Пирогова. Миндалины	527
16.2.3. Слюнные железы.....	529
Околоушная железа.....	532
Поднижнечелюстная железа	534
Подъязычная железа	537
16.2.4. Зубы	539
16.2.5. Глотка	551
16.2.6. Пищевод	551
16.3. Средний и задний отделы пищеварительной системы	556
16.3.1. Желудок	557
16.3.2. Тонкая кишка.....	567
Двенадцатиперстная кишка.....	578
16.3.3. Толстая кишка	587
Ободочная кишка.....	587
Червеобразный отросток	590
Прямая кишка	593
16.4. Печень.....	595
16.5. Желчный пузырь.....	606
16.6. Поджелудочная железа	608
16.6.1. Экзокринная часть.....	608
16.6.2. Эндокринная часть	611
Контрольные вопросы	615
Глава 17. Дыхательная система.....	616
17.1. Воздухоносные пути.....	617
17.1.1. Полость носа	619
17.1.2. Гортань.....	621
17.1.3. Трахея.....	623
17.2. Легкие	625

17.2.1. Бронхиальное дерево.....	625
17.2.2. Респираторный отдел.....	629
17.2.3. Плевра.....	636
Контрольные вопросы	636
Глава 18. Кожа и ее производные.....	637
18.1. Кожа.....	637
18.1.1. Эпидермис	639
18.1.2. Собственно кожа, дерма.....	645
18.2. Производные кожи	648
18.2.1. Железы кожи.....	648
18.2.2. Волосы.....	651
18.2.3. Ногти	656
18.2.4. Молочные железы	658
Контрольные вопросы	663
Глава 19. Система органов мочеобразования и мочевыведения	664
19.1. Почки.....	665
19.2. Мочевыводящие пути.....	680
Контрольные вопросы	683
Глава 20. Половая система	684
20.1. Мужская половая система.....	686
20.1.1. Яички	686
Генеративная функция. Сперматогенез.....	691
Эндокринные функции	695
20.1.2. Семявыносящие пути.....	698
20.1.3. Добавочные железы мужской половой системы.....	700
Семенные пузырьки.....	700
Предстательная железа.....	700
Бульбоуретральные железы	705
20.1.4. Половой член	705
Гормональная регуляция деятельности мужской половой системы.....	707
20.2. Женская половая система	707
20.2.1. Яичники	707
Генеративная функция. Овогенез.....	714
Эндокринные функции	718
20.2.2. Другие органы женской половой системы.....	718
Маточные трубы	718
Матка	720
Влагалище	723
20.3.3. Овариально-менструальный цикл	724
20.3.4. Возрастные изменения органов женской половой системы	729
20.3. Наружные половые органы.....	733
Контрольные вопросы	733

ЭМБРИОЛОГИЯ

Глава 21. Основы эмбриологии человека	735
21.1. Прогенез	736
Основные характеристики зрелых половых клеток человека.....	736
Мужские половые клетки.....	736
Женские половые клетки	739
21.2. Эмбриогенез.....	741
Оплодотворение и образование зиготы.....	741
21.2.2. Дробление и образование бластулы	746
21.2.4. Имплантация.....	748
21.3. Гастрюляция и органогенез	749
21.3.1. Дифференцировка эктодермы	754
21.3.2. Дифференцировка энтодермы	756
21.3.3. Дифференцировка мезодермы	757
21.4. Внезародышевые органы	766
21.4.1. Амнион	769
21.4.2. Желточный мешок	770
21.4.3. Аллантоис.....	772
21.4.4. Пупочный канатик.....	772
21.4.5. Хорион	773
21.4.6. Плацента.....	773
21.5. Система мать—плод.....	780
21.6. Критические периоды развития.....	783
Контрольные вопросы	787
Литература	788
Предметный указатель	790

Глава 19

СИСТЕМА ОРГАНОВ МОЧЕОБРАЗОВАНИЯ И МОЧЕВЫВЕДЕНИЯ

К мочевым органам относятся почки, мочеточники, мочевого пузыря и мочеиспускательный канал. Почки являются мочеобразующими органами, а остальные составляют мочевыводящие пути.

Развитие. В эмбриогенезе последовательно закладываются три парных выделительных органа: передняя почка, или предпочка (*pronephros*), первичная почка (*mesonephros*) и постоянная, или окончательная, почка (*metanephros*).

Предпочка образуется из передних 8–10 сегментных ножек (нефротомов) мезодермы. Предпочка состоит из эпителиальных трубочек, один конец которых слепо замкнут и обращен к целому, а другой конец обращен в сторону сомитов, где канальцы, объединяясь, формируют мезонефральный (вольфов) проток. У зародыша человека предпочка не функционирует в качестве мочеобразующего органа и вскоре после закладки подвергается обратному развитию. Однако мезонефральный проток сохраняется и растет в каудальном направлении.

Первичная почка формируется из большого числа сегментных ножек (до 25), расположенных в области туловища зародыша. Сегментные ножки отшнуровываются от сомитов и спланхнотома и превращаются в слепые канальцы первичной почки. Канальцы растут по направлению к мезонефральному протоку и одним концом сливаются с ним. Навстречу к другому концу канальца первичной почки растут сосуды от аорты, которые распадаются на капиллярные клубочки. Каналец своим слепым концом обрастает капиллярный клубочек, образуя капсулу клубочка. Капиллярные клубочки и капсулы вместе формируют почечные тельца. Возникший при развитии предпочки мезонефральный проток открывается в заднюю кишку.

Окончательная почка закладывается у зародыша на 2-м мес, но развитие ее заканчивается лишь после рождения ребенка. Эта почка образуется из двух источников — мезонефрального протока и нефрогенной ткани. Последняя представляет собой не разделенные на сегментные ножки участки мезо-

дермы в каудальной части зародыша. Мезонефральный проток растет по направлению к нефрогенному зачатку, и из него в дальнейшем формируются мочеточник, почечная лоханка с почечными чашками, а от последних — возникают выросты, превращающиеся в собирательные протоки и трубочки. Эти трубочки играют роль индуктора при развитии канальцев в нефрогенном зачатке. Из последнего образуются скопления клеток, которые превращаются в замкнутые пузырьки. Разрастаясь в длину, пузырьки превращаются в слепые почечные канальцы, которые в процессе роста S-образно изгибаются. При взаимодействии стенки канальца, прилежащей к слепому выросту собирательной трубочки, происходит объединение их просветов. Противоположный слепой конец почечного канальца приобретает вид двухслойной чаши, в углубление которой вырастает клубочек артериальных капилляров. Здесь формируется сосудистый клубочек почки, который вместе с капсулой образует почечное тельце.

Образовавшись, окончательная почка начинает быстро расти и с 3-го мес оказывается лежащей выше первичной почки, которая во второй половине беременности атрофируется.

19.1. ПОЧКИ

Почка (*ren*) — парный орган, в котором непрерывно образуется моча. Почки регулируют водно-солевой обмен между кровью и тканями, поддерживают кислотно-основное равновесие в организме, выполняют эндокринные функции.

Строение. Почка располагается в забрюшинном пространстве поясничной области. Снаружи почка покрыта соединительнотканной капсулой и, кроме того, спереди серозной оболочкой. Вещество почки подразделяется на корковое и мозговое. *Корковое вещество* (*cortex renis*) темно-красного цвета, располагается общим слоем под капсулой.

Мозговое вещество (*medulla renis*) более светлой окраски, разделено на 8–12 пирамид. Вершины пирамид, или сосочки, свободно выступают в почечные чашки. В процессе развития почки ее корковое вещество, увеличиваясь в массе, проникает между основаниями пирамид в виде почечных колонок. В свою очередь мозговое вещество тонкими лучами вырастает в корковое, образуя *мозговые лучи*.

Строму почки составляет рыхлая соединительная (интерстициальная) ткань. Паренхима почки представлена эпителиальными почечными канальцами (*tubuli renales*), которые при участии кровеносных капилляров образуют нефроны (рис. 19.1). В каждой почке их насчитывают около 1 млн.

Нефрон (*nephronum*) — структурная и функциональная единица почки. Длина его канальцев до 50 мм, а всех нефронов — в среднем около 100 км. Нефрон переходит в собирательную трубочку, объединение нескольких собирательных трубочек нефронов дает собирательный проток, который продолжается в сосочковый канал, открывающийся сосочковым отверстием на вершине пирамиды в полость почечной чаши. В состав нефрона входят *кап-*

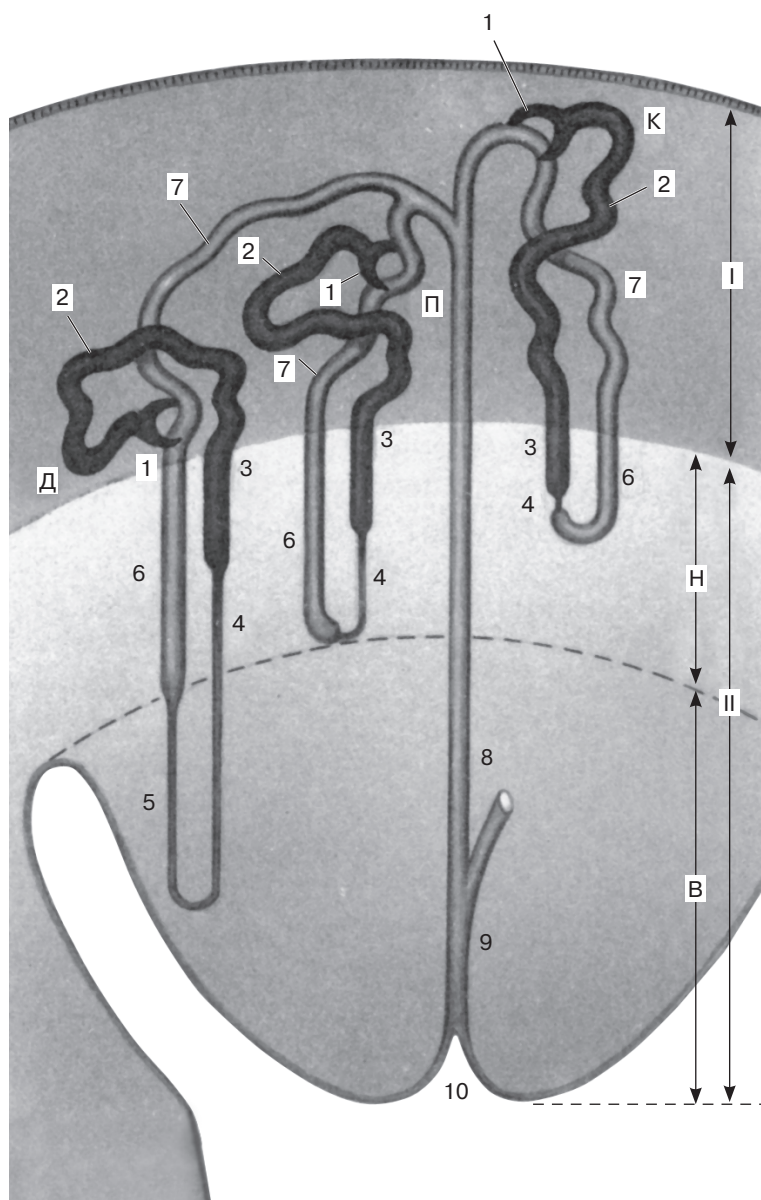


Рис. 19.1. Различные типы нефронов (схема):

I — корковое вещество; II — мозговое вещество; Н — наружная зона; В — внутренняя зона; Д — длинный (юкстамедуллярный) нефрон; П — промежуточный нефрон; К — короткий нефрон. 1 — капсула клубочка; 2 — извитой и проксимальный канальцы; 3 — проксимальный прямой каналец; 4 — нисходящий сегмент тонкого канальца; 5 — восходящий сегмент тонкого канальца; 6 — прямой дистальный каналец; 7 — извитой дистальный каналец; 8 — собирательная трубочка; 9 — сосочковый канал; 10 — полость почечной чашки

сула клубочка (*capsula glomeruli*), проксимальный извитой каналец (*tubulus contortus proximalis*), проксимальный прямой каналец (*tubulus rectus proximalis*), тонкий каналец (*tubulus attenuatus*), в котором различают нисходящий сегмент (*crus descendens*) и восходящий сегмент (*crus ascendens*), дистальный прямой каналец (*tubulus rectus distalis*) и дистальный извитой каналец (*tubulus contortus distalis*). Тонкий каналец и дистальный прямой каналец образуют петлю нефрона (петля Генле). Почечное тельце (*corpusculum renale*) включает сосудистый клубочек (*glomerulus*) и охватывающую его капсулу клубочка. У большинства нефронов петли спускаются на разную глубину в наружную зону мозгового вещества. Это соответственно короткие поверхностные нефроны (15–20 %) и промежуточные нефроны (70 %). Остальные 15 % нефронов располагаются в почке так, что их почечные тельца, извитые проксимальные и дистальные каналцы лежат в корковом веществе на границе с мозговым веществом, тогда как петли глубоко уходят во внутреннюю зону мозгового вещества. Это длинные, или околomозговые (юкстамедуллярные), нефроны (см. рис. 19.1).

Собираемые почечные трубочки, в которые открываются нефроны, начинаются в корковом веществе, где они входят в состав *мозговых лучей*. Собираемые трубочки нефронов переходят в мозговое вещество, объединяются, формируя *собираемый проток*, который у вершины пирамиды вливается в *сосочковый канал*.

Таким образом, корковое и мозговое вещества почек образованы различными отделами трех разновидностей нефронов. Их топография в почках имеет значение для процессов мочеобразования. Корковое вещество составляют почечные тельца, извитые проксимальные и дистальные каналцы всех типов нефронов (рис. 19.2, а). Мозговое вещество состоит из прямых проксимальных и дистальных каналцев, тонких нисходящих и восходящих каналцев (рис. 19.2, б). Их расположение в наружной и внутренней зонах мозгового вещества, а также принадлежность к различным типам нефронов — см. рис. 19.1.

Васкуляризация. Кровь поступает к почкам по почечным артериям, которые, войдя в почки, распадаются на междольевые артерии (*aa. interlobares*), идущие между мозговыми пирамидами. На границе между корковым и мозговым веществом они разветвляются на дуговые артерии (*aa. arcuatae*). От них в корковое вещество отходят междольковые артерии (*aa. interlobulares*). От междольковых артерий в стороны расходятся внутридольковые артерии (*aa. intralobulares*), от которых начинаются приносящие артериолы (*arteriolarum afferentes*). От верхних внутридольковых артерий приносящие артериолы направляются к коротким и промежуточным нефронам, от нижних — к юкстамедуллярным (околomозговым) нефронам. В связи с этим в почках условно различают кортикальное кровообращение и юкстамедуллярное кровообращение (рис. 19.3). В кортикальной системе кровообращения приносящая клубочковая артериола (*arteriola glomerularis afferentes*) распадается на капилляры, образующие сосудистый клубочек (*glomerulus*) почечного тельца нефрона. Капилляры клубочка собираются в выносящую клубочковую артериолу (*arteriola glomerularis efferentes*), которая несколько меньше по диаметру, чем приносящая артериола. В капиллярах клубочков корковых

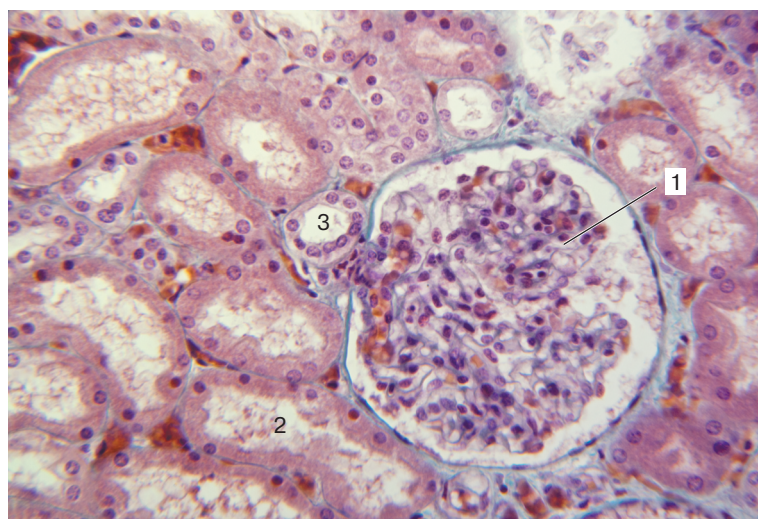
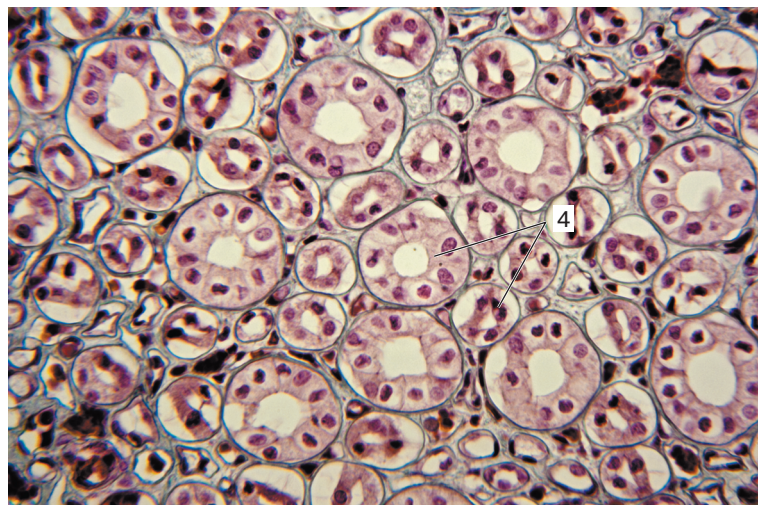
*а**б*

Рис. 19.2. Кортиковое и мозговое вещество почки (микрофотография):

а — корковое вещество; *б* — мозговое вещество. 1 — почечное тельце; 2 — проксимальный каналец нефрона; 3 — дистальный каналец нефрона; 4 — канальцы мозгового вещества

нефронов кровяное давление необычайно высокое — свыше 50 мм рт. ст. Это является важным условием для первой фазы мочеобразования — процесса фильтрации жидкости и веществ из плазмы крови в нефрон.

Выносящие артериолы, пройдя короткий путь, вновь распадаются на капилляры, оплетающие канальцы нефрона и образующие перитубулярную капиллярную сеть. В этих «вторичных» капиллярах давление крови, наоборот, относительно низкое — около 10–12 мм рт. ст., что способствует второй

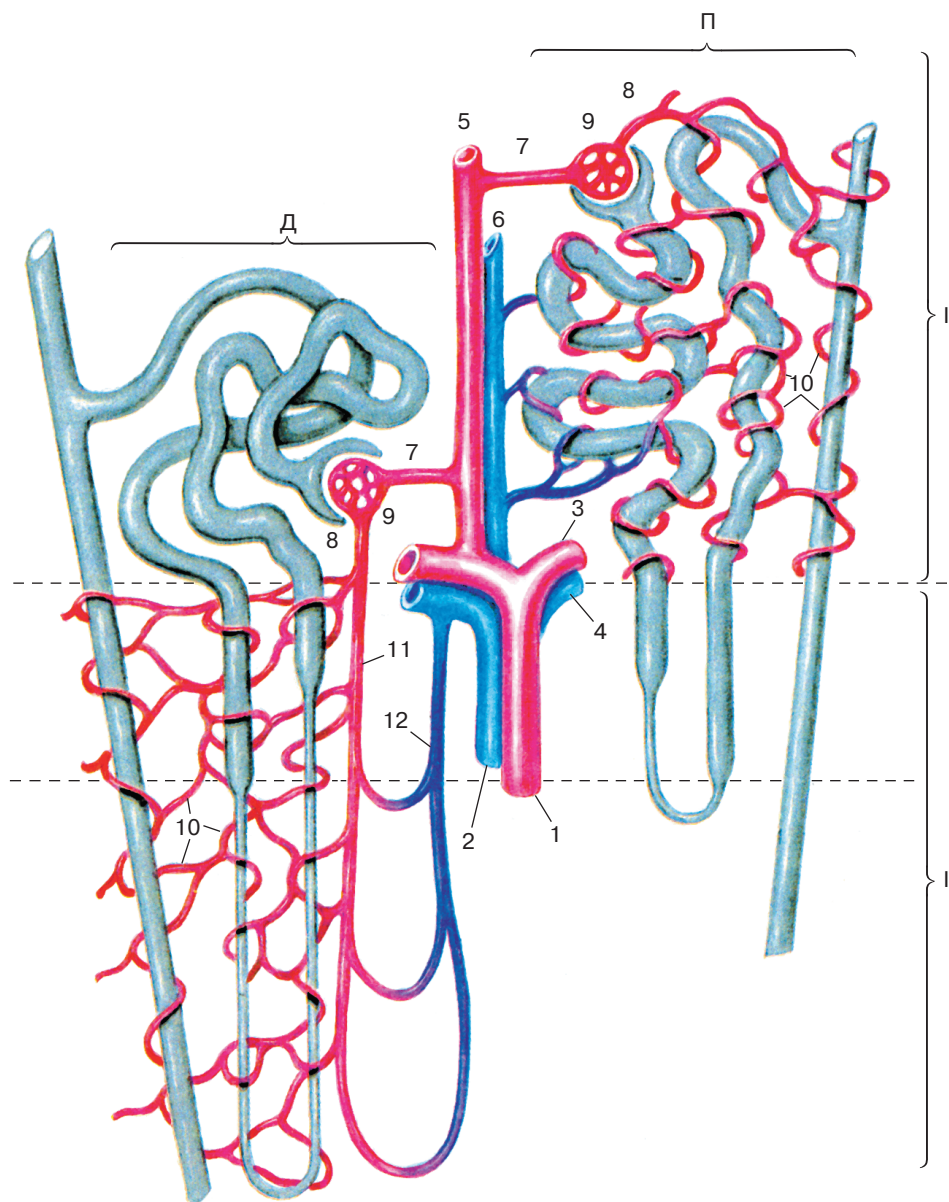


Рис. 19.3. Кровоснабжение нефронов:

I — корковое вещество; II — мозговое вещество; Д — длинный (около мозговой) нефрон; П — промежуточный нефрон. 1, 2 — междольковые артерии и вена; 3, 4 — дуговая артерия и вена; 5, 6 — междольковая артерия и вена; 7 — приносящая клубочковая артериола; 8 — выносящая клубочковая артериола; 9 — клубочковая капиллярная сеть (сосудистый клубочек); 10 — перитубулярная капиллярная сеть; 11 — прямая артериола; 12 — прямая венула

фазе мочеобразования — процессу обратного всасывания части жидкости и веществ из нефрона в кровь.

Из капилляров кровь перитубулярной сети собирается в верхних отделах коркового вещества сначала в звездчатые вены, а затем в междольковые, в средних отделах коркового вещества — прямо в междольковые вены. Последние впадают в дуговые вены, переходящие в междольевые, которые образуют почечные вены, выходящие из ворот почек.

Таким образом, нефроны в связи с особенностями кортикального кровообращения (высокое кровяное давление в капиллярах сосудистых клубочков и наличие перитубулярной сети капилляров с низким давлением крови) активно участвуют в мочеобразовании.

В юкстамедуллярной системе кровообращения приносящие и выносящие артериолы сосудистых клубочков почечных телец околomозговых нефронов примерно одинакового диаметра или диаметр выносящего сосуда больше диаметра приносящего сосуда. По этой причине кровяное давление в капиллярах этих клубочков ниже, чем в капиллярах клубочка корковых нефронов.

Выносящие клубочковые артериолы околomозговых нефронов идут в мозговое вещество, распадаясь на пучки тонкостенных сосудов, несколько более крупных, чем обычные капилляры, — прямые сосуды (*vasa recta*). В мозговом веществе как от выносящих артериол, так и от прямых сосудов отходят ветви для формирования мозговой перитубулярной капиллярной сети (*rete capillare peritubulare medullaris*). Прямые сосуды образуют петли на различных уровнях мозгового вещества, поворачивая обратно. Нисходящие и восходящие части этих петель образуют противоточную систему сосудов, называемую сосудистым пучком (*fasciculus vascularis*). Капилляры мозгового вещества собираются в прямые вены, впадающие в дуговые вены.

Вследствие этих особенностей околomозговые нефроны участвуют в мочеобразовании менее активно. В то же время юкстамедуллярное кровообращение играет роль шунта, т. е. более короткого и легкого пути, по которому проходит часть крови через почки в условиях сильного кровенаполнения, например, при выполнении человеком тяжелой физической работы.

Строение нефрона. Нефрон начинается в почечном тельце (диаметр около 200 мкм), представленном сосудистым клубочком и его капсулой. *Сосудистый клубочек* (*glomerulus*) состоит более чем из 50 кровеносных капилляров. Их эндотелиальные клетки имеют многочисленные *фенестры* диаметром до 0,1 мкм. Эндотелиальные клетки капилляров располагаются на внутренней поверхности *гломерулярной базальной мембраны*. С наружной стороны на ней лежит эпителий внутреннего листка капсулы клубочка (рис. 19.4). Так возникает толстая (300 нм) трехслойная базальная мембрана.

Капсула клубочка (*capsula glomeruli*) по форме напоминает двустенную чашу, образованную внутренним и наружным листками, между которыми находится щелевидная полость — *мочевое пространство* капсулы, переходящее в просвет проксимального канальца нефрона.

Внутренний листок капсулы проникает между капиллярами сосудистого клубочка и охватывает их почти со всех сторон. Он образован крупными

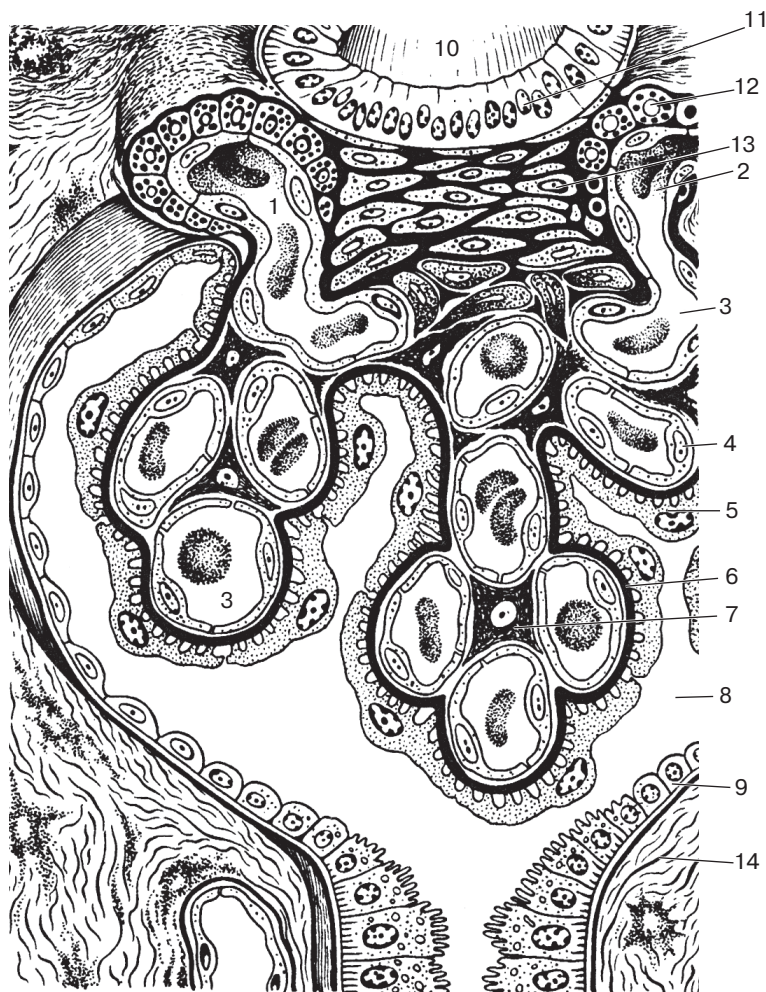


Рис. 19.4. Строение почечного тельца с юктагломерулярным аппаратом (по Е. Ф. Котовскому):

1 — приносящая клубочковая артериола; 2 — выносящая клубочковая артериола; 3 — капилляры сосудистого клубочка; 4 — эндотелиоциты; 5 — подоциты внутреннего листка капсулы клубочка; 6 — базальная мембрана; 7 — мезангиальные клетки; 8 — полость капсулы клубочка; 9 — наружный листок капсулы клубочка; 10 — дистальный каналец нефрона; 11 — плотное пятно; 12 — эндокриноциты (юктагломерулярные миоциты); 13 — юктавазкулярные клетки; 14 — строма почки

(до 30 мкм) неправильной формы эпителиальными клетками — *подоцитами* (*podocyti*). Последние синтезируют компоненты гломерулярной базальной мембраны, образуют вещества, регулирующие кровоток в капиллярах и ингибирующие пролиферацию мезангиоцитов (см. ниже). На поверхности подоцитов есть рецепторы комплемента и антигенов, что свидетельствует об активном участии этих клеток в иммунных и воспалительных реакциях.

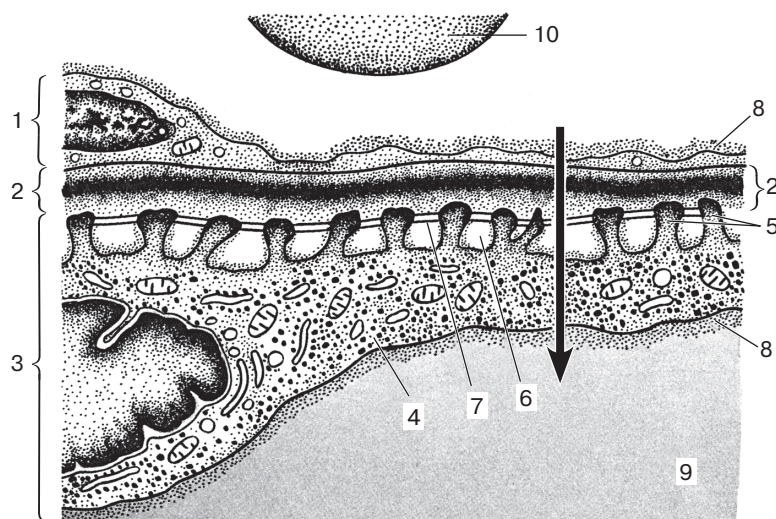


Рис. 19.5. Ультрамикроскопическое строение фильтрационного барьера почек (по Е. Ф. Котовскому):

1 — эндотелиоцит кровеносного капилляра сосудистого клубочка; 2 — гломерулярная базальная мембрана; 3 — подоцит внутреннего листка капсулы клубочка; 4 — цитотрабекула подоцита; 5 — цитоподии подоцита; 6 — фильтрационная щель; 7 — фильтрационная диафрагма; 8 — гликокаликс; 9 — мочевое пространство капсулы; 10 — часть эритроцита в капилляре

От тел подоцитов отходят несколько больших широких отростков — *цитотрабекулы*, от которых в свою очередь начинаются многочисленные мелкие отростки — *цитоподии*, прикрепляющиеся к гломерулярной базальной мембране. Между цитоподиями располагаются узкие фильтрационные щели, сообщающиеся через промежутки между телами подоцитов с полостью капсулы. Фильтрационные щели заканчиваются щелевой пористой диафрагмой. Она представляет собой барьер для альбуминов и других крупномолекулярных веществ. На поверхности подоцитов и их ножек имеется отрицательно заряженный слой гликокаликса.

Гломерулярная базальная мембрана, являющаяся общей для эндотелия кровеносных капилляров и подоцитов внутреннего листка капсулы, включает менее плотные (светлые) наружную и внутреннюю пластинки (*lam. rara ext. et interna*) и более плотную (темную) среднюю пластинку (*lam. densa*). Структурная основа гломерулярной базальной мембраны представлена коллагеном IV типа, формирующим сеть с диаметром ячеек до 7 нм, и белком — ламинином, обеспечивающим адгезию (прикрепление) к мембране ножек подоцитов и эндотелиоцитов капилляров. Кроме того, в мембране содержатся протеогликаны, которые создают отрицательный заряд, нарастающий от эндотелия к подоцитам. Все три названных компонента: эндотелий капилляров клубочка, подоциты внутреннего листка капсулы и общая для них гломерулярная базальная мембрана — составляют фильтра-

ционный барьер, через который из крови в мочеовое пространство капсулы фильтруются составные части плазмы крови, образующие первичную мочу (рис. 19.5). Повышению скорости фильтрации способствует предсердный натрийуретический фактор.

Таким образом, в составе почечных телец находится почечный фильтр. Он участвует в первой фазе мочеобразования — *фильтрации*. Почечный фильтр обладает избирательной проницаемостью, задерживает отрицательно заряженные макромолекулы, а также все то, что больше размеров пор в щелевых диафрагмах и больше ячеек гломерулярной мембраны. В норме через него не проходят форменные элементы крови и некоторые белки плазмы крови — иммунные тела, фибриноген и другие, которые имеют большую молекулярную массу и отрицательный заряд. При повреждениях почечного фильтра, например при нефритах, они могут обнаруживаться в моче больных.

В сосудистых клубочках почечных телец в тех местах, куда между капиллярами не могут проникнуть подоциты внутреннего листка капсулы, находится *мезангий* (см. рис. 19.4). Он состоит из клеток — *мезангиоцитов* и основного вещества — *матрикса*.

Выделяют три популяции мезангиоцитов: гладкомышечный, макрофагический и транзитный (моноциты из кровотока). Мезангиоциты гладкомышечного типа способны синтезировать все компоненты матрикса, а также сокращаться под влиянием ангиотензина, гистамина, вазопрессина и таким образом регулировать клубочковый кровоток. Мезангиоциты макрофагического типа захватывают макромолекулы, проникающие в межклеточное пространство. Мезангиоциты также вырабатывают фактор активации тромбоцитов.

Основными компонентами матрикса являются адгезивный белок ламинин и коллаген, образующий тонкофибрилярную сеть. Вероятно, матрикс участвует в фильтрации веществ из плазмы крови капилляров клубочка. Наружный листок капсулы клубочка представлен одним слоем плоских и кубических эпителиальных клеток, расположенных на базальной мембране. Эпителий наружного листка капсулы переходит в эпителий проксимального отдела нефрона.

Проксимальный отдел имеет вид извитого и короткого прямого канальца диаметром до 60 мкм с узким неправильной формы просветом. Стенка канальца образована однослойным кубическим *микроворсинчатым эпителием*. Он осуществляет реабсорбцию, т. е. обратное всасывание в кровь (в капилляры перитубулярной сети) из первичной мочи ряда содержащихся в ней веществ — белков, глюкозы, электролитов, воды. Механизм этого процесса связан с гистофизиологией эпителиоцитов проксимального отдела. Поверхность этих клеток имеет микроворсинки с высокой активностью щелочной фосфатазы, участвующей в полном обратном всасывании глюкозы. В цитоплазме клеток образуются пиноцитозные пузырьки и находятся лизосомы, богатые протеолитическими ферментами. Путем пиноцитоза клетки поглощают из первичной мочи белки, которые расщепляются в цитоплазме под влиянием лизосомальных ферментов до аминокислот. Последние транспортируются в кровь перитубулярных капилляров. В своей

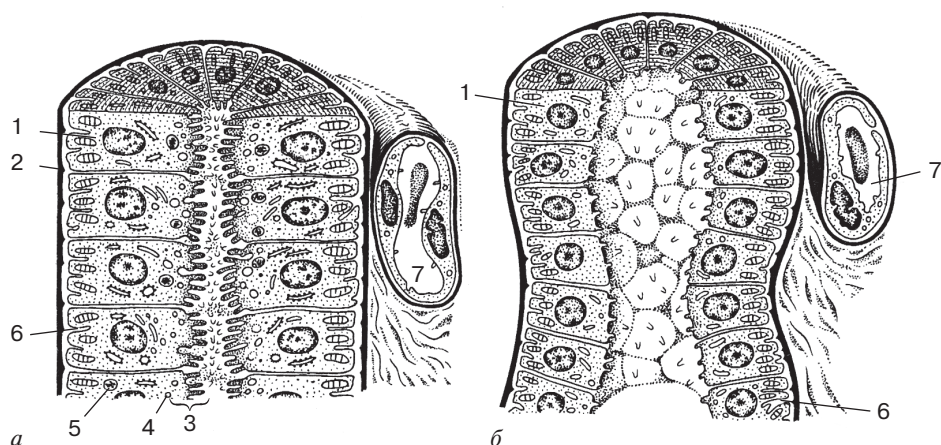


Рис. 19.6. Ультрамикроскопическое строение проксимального (а) и дистального (б) канальцев нефрона (по Е. Ф. Котовскому):

1 — эпителиоциты; 2 — базальная мембрана; 3 — микроворсинчатая каемка; 4 — пиноцитозные пузырьки; 5 — лизосомы; 6 — базальная исчерченность; 7 — кровеносный капилляр

базальной части клетки имеют исчерченность — базальный лабиринт, образованный внутренними складками плазмолеммы и расположенными между ними митохондриями. Складки плазмолеммы, богатые ферментами, Na^+ -, K^+ -АТФ-азами, и митохондрии, содержащие фермент сукцинатдегидрогеназу (СДГ), играют важную роль в обратном активном транспорте электролитов (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} и др.), что в свою очередь имеет большое значение для пассивного обратного всасывания воды (рис. 19.6). В прямой части проксимального канальца, кроме того, в его просвет секретируются некоторые органические продукты — креатинин и др.

В результате реабсорбции и секреции в проксимальных отделах первичная моча претерпевает значительные качественные изменения: так, из нее полностью исчезают сахар и белок. При заболевании почек эти вещества могут обнаруживаться в окончательной моче больного вследствие поражения клеток проксимальных отделов нефронов.

Петля нефрона состоит из тонкого канальца и прямого дистального канальца. В коротких и промежуточных нефронах тонкий каналец имеет только нисходящий сегмент, а в юкстамедуллярных нефронах и длинный восходящий сегмент, который переходит в прямой (толстый) дистальный каналец. *Тонкий каналец* имеет диаметр около 15 мкм. Стенка его образована плоскими эпителиоцитами (рис. 19.7). В нисходящих тонких канальцах цитоплазма эпителиоцитов светлая, бедная органеллами и ферментами. В этих канальцах происходит пассивная реабсорбция воды на основе разности осмотического давления между мочой в канальцах и тканевой жидкостью интерстициальной ткани, в которой проходят сосуды мозгового вещества. В восходящих тонких канальцах эпителиоциты отличаются высокой активностью ферментов Na^+ -, K^+ -АТФ-азы в плазмолемме и СДГ в

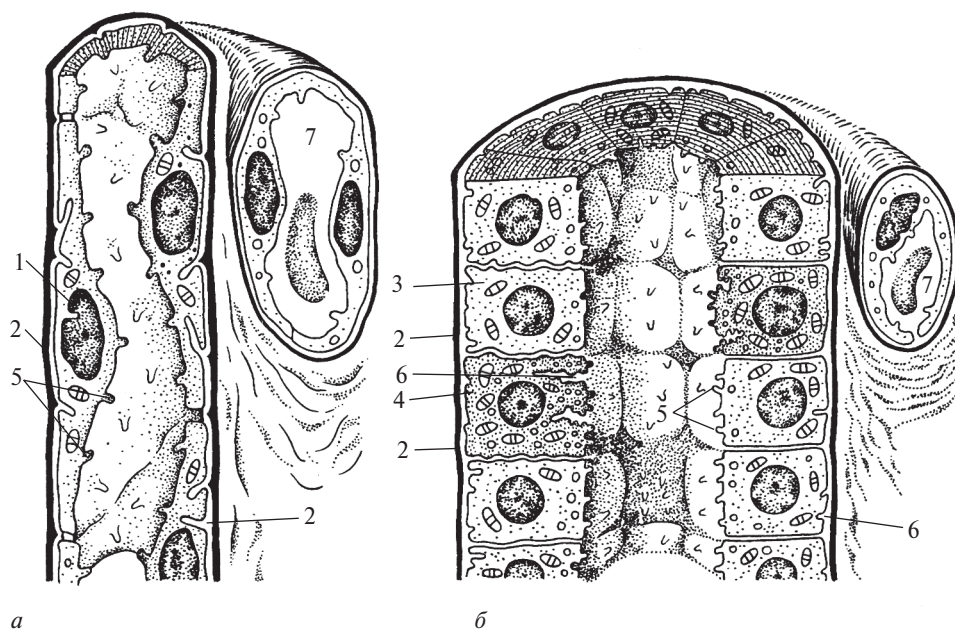


Рис. 19.7. Ультрамикроскопическое строение тонкого канальца петли нефрона (а) и собирательной трубочки (б) почки (по Е. Ф. Котовскому):

1 — эпителиоциты; 2 — базальная мембрана; 3 — светлые эпителиоциты; 4 — темные эпителиоциты; 5 — микроворсинки; 6 — инвагинации плазмолеммы; 7 — кровеносный капилляр

митохондриях. С помощью этих ферментов здесь реабсорбируются электролиты — Na, Cl и др.

Дистальный каналец имеет больший диаметр — в прямой части до 30 мкм, в извитой — от 20 до 50 мкм (см. рис. 19.6). Он выстлан низким цилиндрическим эпителием, клетки которого лишены микроворсинок, но имеют базальный лабиринт с высокой активностью Na^+ -, K^+ -АТФ-азы и СДГ. Прямая часть и прилежащая к ней извитая часть дистального канальца почти непроницаемы для воды, но активно осуществляют реабсорбцию электролитов под влиянием гормона альдостерона надпочечников. В результате реабсорбции из канальцев электролитов и задержки воды в восходящих тонких и прямых дистальных канальцах моча становится гипотонической, т. е. слабо концентрированной, тогда как в интерстициальной ткани повышается осмотическое давление. Это вызывает пассивный транспорт воды из мочи в нисходящих тонких канальцах и главным образом в собирательных трубочках в интерстициальную ткань мозгового вещества почки, а затем в кровь.

Собирательные почечные трубочки в верхней корковой части выстланы однослойным кубическим эпителием, а в нижней мозговой части (в собирательных протоках) — однослойным низким цилиндрическим эпителием. В эпителии различают светлые и темные клетки. Светлые клетки

бедны органеллами, их цитоплазма образует внутренние складки. Темные клетки по своей ультраструктуре напоминают париетальные клетки желез желудка, секретирующие хлористоводородную кислоту (см. рис. 19.7). В собирательных трубках с помощью светлых клеток и их водных каналов завершается обратное всасывание воды из мочи. Кроме того, происходит подкисление мочи, что связано с секреторной деятельностью темных эпителиоцитов, выделяющих в просвет трубочек катионы водорода.

Реабсорбция воды в собирательных трубках зависит от концентрации в крови антидиуретического гормона гипофиза. В его отсутствие стенка собирательных трубочек и конечных частей извитых дистальных канальцев непроницаема для воды, поэтому концентрация мочи не повышается. В присутствии гормона стенки указанных канальцев становятся проницаемыми для воды, которая выходит пассивно путем осмоса в гипертоническую среду интерстициальной ткани мозгового вещества и затем переносится в кровеносные сосуды. В этом процессе важную роль играют прямые сосуды (сосудистые пучки). В результате по мере продвижения по собирательным трубкам моча становится все более концентрированной и из организма выделяется в виде гипертонической жидкости.

Таким образом, расположенные в мозговом веществе канальцы нефронов (тонкие, прямые дистальные) и медуллярные отделы собирательных трубочек, гиперосмолярная интерстициальная ткань мозгового вещества и прямые сосуды и капилляры составляют *противоточно-множительный аппарат* почек (рис. 19.8). Он обеспечивает концентрирование и уменьшение объема выделяемой мочи, что является механизмом для регуляции водно-солевого гомеостаза в организме. Этот аппарат задерживает в организме соли и жидкость посредством их обратного всасывания (реабсорбции).

Итак, мочеобразование — сложный процесс, в котором участвуют сосудистые клубочки, нефроны, собирательные трубочки и интерстициальная ткань с кровеносными капиллярами и прямыми сосудами. В почечных тельцах нефронов происходит первая фаза этого процесса — фильтрация, в результате чего образуется первичная моча (более 100 л в сутки). В канальцах нефронов и в собирательных трубках протекает вторая фаза мочеобразования, т. е. реабсорбция, следствием чего является качественное и количественное изменение мочи. Из нее полностью исчезают сахар и белок, а также вследствие обратного всасывания большей части воды (при участии интерстициальной ткани) снижается количество мочи (до 1,5–2 л в сутки), что приводит к резкому возрастанию в окончательной моче концентрации выделяемых шлаков: креатиновых тел — в 75 раз, аммиака — в 40 раз и т. п. Заключительная (третья) секреторная фаза мочеобразования осуществляется в канальцах нефронов и собирательных трубках, где реакция мочи становится слабокислой (см. рис. 19.8).

Эндокринная система почек. Эта система участвует в регуляции кровообращения и мочеобразования в почках и оказывает влияние на общую гемодинамику и водно-солевой обмен в организме. К ней относятся ренин-ангиотензиновый, простагландиновый и калликреин-кининовый аппараты (системы).

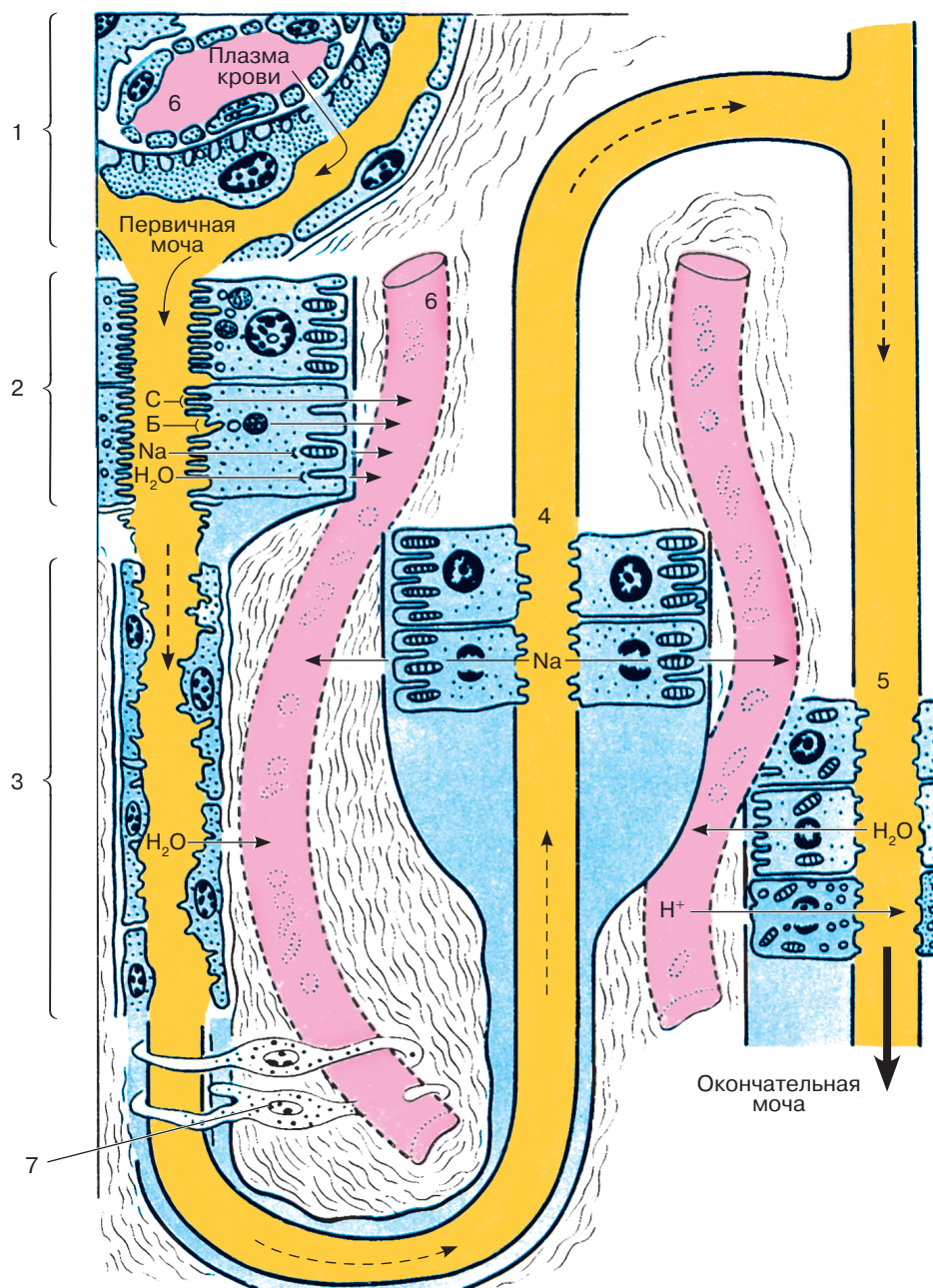


Рис. 19.8. Строение противоточно-множительного аппарата почки:
 1 — почечное тельце; 2 — проксимальный прямой каналец нефрона; 3 — тонкий каналец (нисходящий сегмент петли нефрона); 4 — дистальный прямой каналец нефрона; 5 — собирательная трубочка; 6 — кровеносные капилляры; 7 — интерстициальные клетки; С — сахар; Б — белки

Ренин-ангиотензиновый аппарат, или *юктагломерулярный комплекс* (ЮГК), т. е. около клубочковый, секретирует в кровь активное вещество — *ренин*. Он катализирует образование в организме ангиотензинов, оказывающих сосудосуживающее влияние и вызывающих повышение артериального давления, а также стимулирует продукцию гормона альдостерона в надпочечниках и вазопрессина (антидиуретического) в гипоталамусе.

Альдостерон увеличивает в канальцах нефронов реабсорбцию ионов Na и Cl, что вызывает их задержку в организме. Вазопрессин, или антидиуретический гормон, снижает кровоток в клубочках нефронов и увеличивает реабсорбцию воды в собирательных трубках, задерживая ее таким образом в организме и вызывая снижение количества выделяемой мочи. Сигналом для секреции ренина в кровь является снижение кровяного давления в приносящих артериолах сосудистых клубочков.

Кроме того, возможно, что ЮГК принадлежит важная роль в выработке *эритропоэтинов*. В состав ЮГК входят юктагломерулярные миоциты, эпителиоциты плотного пятна и юктавазкулярные клетки (клетки Гурмагтига) (см. рис. 19.4).

Юктагломерулярные миоциты лежат в стенке приносящих и выносящих артериол под эндотелием. Они имеют овальную или полигональную форму, а в цитоплазме — крупные секреторные (рениновые) гранулы, которые не окрашиваются обычными гистологическими методами, но дают положительную ШИК-реакцию.

Плотное пятно (macula densa) — участок стенки дистального отдела нефрона в том месте, где он проходит рядом с почечным тельцем между приносящей и выносящей артериолами. В плотном пятне эпителиальные клетки более высокие, почти лишены базальной складчатости, а их базальная мембрана чрезвычайно тонкая (по некоторым данным, полностью отсутствует). Плотное пятно представляет собой натриевый рецептор, который улавливает изменения содержания натрия в моче и воздействует на около клубочковые миоциты, секретирующие ренин.

Клетки Гурмагтига лежат в треугольном пространстве между приносящей и выносящей артериолами и плотным пятном (периваскулярный островок мезангия). Клетки имеют овальную или неправильную форму, образуют далеко простирающиеся отростки, контактирующие с юктагломерулярными миоцитами и эпителиоцитами плотного пятна. В их цитоплазме выявляются фибриллярные структуры.

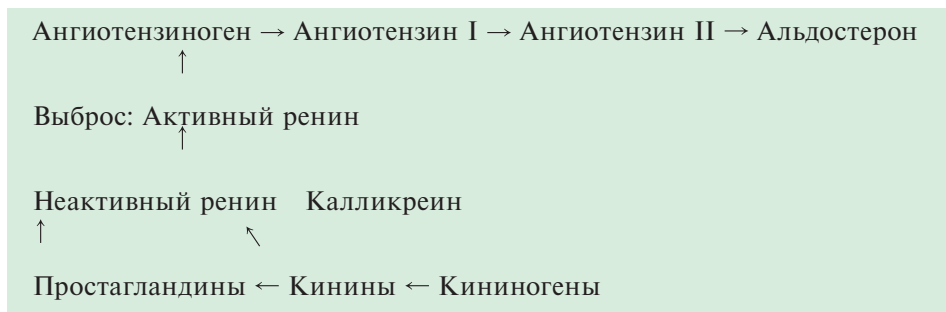
Некоторые авторы причисляют к ЮГК также мезангиальные клетки сосудистых клубочков. Предполагают, что клетки Гурмагтига и мезангия включаются в продукцию ренина при истощении юктагломерулярных миоцитов.

Периполярные эпителиоциты (с хеморецепторными свойствами) — располагаются по периметру основания сосудистого полюса в виде манжетки между клетками наружного и внутреннего листков капсулы сосудистого клубочка. Клетки содержат секреторные гранулы диаметром 100–500 нм, выделяют секрет в полость капсулы. В гранулах определяются иммунореактивный альбумин, иммуноглобулин и др. Предполагается влияние секрета клеток на процессы канальцевой реабсорбции.

Интерстициальные клетки, имеющие мезенхимное происхождение, располагаются в соединительной ткани мозговых пирамид. От их вытянутого или звездчатой формы тела отходят отростки; некоторые из них оплетают каналцы петли нефронов, а другие — кровеносные капилляры. В цитоплазме интерстициальных клеток хорошо развиты органеллы и находятся липидные (осмиофильные) гранулы. Клетки синтезируют простагландины и брадикинин. Простагландиновый аппарат по своему действию на почки является антагонистом ренин-ангиотензинового аппарата. Простагландины оказывают сосудорасширяющее действие, увеличивают клубочковый кровоток, объем выделяемой мочи и экскрецию с ней ионов Na. Стимулами для выделения простагландинов в почках являются ишемия, повышение содержания ангиотензина, вазопрессина, кининов.

Калликреин-кининовый аппарат оказывает сильное сосудорасширяющее действие и повышает натрийурез и диурез путем угнетения реабсорбции ионов Na и воды в каналцах нефронов. Кинины — это небольшие пептиды, которые образуются под влиянием ферментов калликреинов из белков предшественников кининогенов, содержащихся в плазме крови. В почках калликреины выявляются в клетках дистальных каналцев, и на их уровне происходит высвобождение кининов. Вероятно, свое действие кинины оказывают, стимулируя секрецию простагландинов.

Таким образом, в почках существует эндокринный комплекс, участвующий в регуляции общего и почечного кровообращения, а через него оказывающий влияние на мочеобразование. Он функционирует на основе взаимодействий, которые могут быть представлены в виде схемы:



Лимфатическая система почки представлена сетью капилляров, окружающих каналцы коркового вещества и почечные тельца. В сосудистых клубочках лимфатических капилляров нет. Лимфа из коркового вещества оттекает через футлярообразную сеть лимфатических капилляров, окружающих междольковые артерии и вены, в отводящие лимфатические сосуды 1-го порядка, которые в свою очередь окружают дуговые артерии и вены. В эти сплетения лимфатических сосудов впадают лимфатические капилляры мозгового вещества, окружающие прямые артерии и вены. В остальных участках мозгового вещества они отсутствуют.

Лимфатические сосуды 1-го порядка образуют более крупные лимфатические коллекторы 2-го, 3-го и 4-го порядка, которые вливаются в междольковые синусы почки. Из этих сосудов лимфа поступает в регионарные лимфатические узлы.

Иннервация. Иннервацию почки осуществляют эфферентные симпатические и парасимпатические нервы и афферентные заднекорешковые нерв-

ные волокна. Распределение нервов в почке различное. Одни из них имеют отношение к сосудам почки, другие — к почечным канальцам. Почечные канальцы снабжаются нервами симпатической и парасимпатической систем. Их окончания локализуются под базальной мембраной эпителия. Однако, по некоторым данным, нервы могут проходить через базальную мембрану и оканчиваться на эпителиальных клетках почечных канальцев. Описаны также поливалентные окончания, когда одна веточка нерва заканчивается на почечном канальце, а другая — на капилляре.

Возрастные изменения. Выделительная система человека в постнатальном периоде продолжает развиваться в течение длительного срока. Так, по толщине корковый слой у новорожденного составляет всего $1/4$ – $1/5$, а у взрослого — $1/2$ – $1/3$ толщины мозгового вещества. Однако при этом увеличение массы почечной ткани связано не с образованием новых, а с ростом и дифференцировкой уже существующих нефронов, которые в детском возрасте развиты не полностью. В почке ребенка обнаруживается большое число нефронов с мелкими нефункционирующими и слабодифференцированными клубочками. Диаметр извитых канальцев нефронов у детей в среднем 18–36 мкм, тогда как у взрослого диаметр равен 40–60 мкм. Особенно резким изменениям с возрастом подвергается длина нефронов. Их рост продолжается вплоть до половой зрелости. Поэтому с возрастом, по мере увеличения массы канальцев, количество клубочков на единицу площади сечения почки уменьшается.

Подсчитано, что на один и тот же объем почечной ткани у новорожденных приходится до 50 клубочков, у 8–10-месячных детей — 18–20, а у взрослых — 4–6 клубочков.

19.2. МОЧЕВЫВОДЯЩИЕ ПУТИ

К мочевыводящим путям относятся *почечные чашки* и *лоханки*, *мочеточники*, *мочевой пузырь* и *мочеиспускательный канал*, который у мужчин одновременно выполняет функцию выведения из организма семенной жидкости и поэтому описан в главе «Половая система».

Строение стенок почечных чашек и лоханок, мочеточников и мочевого пузыря в общих чертах сходно. В них различают слизистую оболочку, состоящую из переходного эпителия и собственной пластинки, подслизистую основу (отсутствует в чашках и лоханке), мышечную и наружную оболочки.

В стенке почечных чашек и почечных лоханок вслед за переходным эпителием располагается собственная пластинка слизистой оболочки. Мышечная оболочка состоит из тонких слоев спирально расположенных гладких миоцитов. Однако вокруг сосочков почечных пирамид миоциты принимают циркулярное расположение. Наружная адвентициальная оболочка без резких границ переходит в соединительную ткань, окружающую крупные почечные сосуды. В стенке почечных чашек находятся *гладкие мио-*

циты (нейсмереры), ритмичное сокращение которых определяет поступление мочи порциями из сосочковых каналов в просвет чашки.

Мочеточники обладают способностью к растяжению благодаря наличию глубоких продольных складок слизистой оболочки. В подслизистой основе нижней части мочеточников располагаются мелкие альвеолярно-трубчатые железы, по строению сходные с предстательной железой. Мышечная оболочка, образующая в верхней части мочеточников два, а в нижней части три слоя, состоит из гладкомышечных пучков, охватывающих мочеточник в виде спиралей, идущих сверху вниз. Они являются продолжением мышечной оболочки почечных лоханок и внизу переходят в мышечную оболочку мочевого пузыря, имеющую также спиралевидное строение. Лишь в той части, где мочеточник проходит через стенку мочевого пузыря, пучки гладких мышечных клеток идут только в продольном направлении. Сокращаясь, они раскрывают отверстие мочеточника независимо от состояния гладких мышц мочевого пузыря.

Спиральная ориентация гладких миоцитов в мышечной оболочке соответствует представлению о порционном характере транспорта мочи из почечной лоханки и по мочеточнику. Согласно этому представлению, мочеточник состоит из трех, реже из двух или четырех секций — цистоидов, между которыми находятся сфинктеры. Роль сфинктеров играют расположенные в подслизистой основе и в мышечной оболочке кавернозноподобные образования из широких извивающихся сосудов. В зависимости от наполнения их кровью сфинктеры оказываются закрытыми или открытыми. Происходит это последовательно рефлекторным путем по мере наполнения секции мочой и повышения давления на рецепторы, заложенные в стенке мочеточника. Благодаря этому моча поступает порциями из почечной лоханки в вышележащие, а из нее в нижележащие секции мочеточника, а затем в мочевой пузырь.

Снаружи мочеточники покрыты соединительнотканной адвентициальной оболочкой.

Слизистая оболочка мочевого пузыря состоит из переходного эпителия и собственной пластинки. В ней мелкие кровеносные сосуды особенно близко подходят к эпителию. В спавшемся или умеренно растянутом состоянии слизистая оболочка мочевого пузыря имеет множество складок (рис. 19.9). Они отсутствуют в переднем отделе дна пузыря, где в него впадают мочеточники и выходит мочеиспускательный канал. Этот участок стенки мочевого пузыря, имеющий форму треугольника, лишен подслизистой основы, и его слизистая оболочка плотно сращена с мышечной оболочкой. Здесь в собственной пластинке слизистой оболочки заложены железы, подобные железам нижней части мочеточников.

Мышечная оболочка мочевого пузыря построена из трех нерезко отграниченных слоев, которые представляют собой систему спирально ориентированных и пересекающихся пучков гладкомышечных клеток. Гладкие мышечные клетки часто напоминают по форме расщепленные на концах веретена. Прослойки соединительной ткани разделяют мышечную ткань в этой оболочке на отдельные крупные пучки. В шейке мочевого пузыря

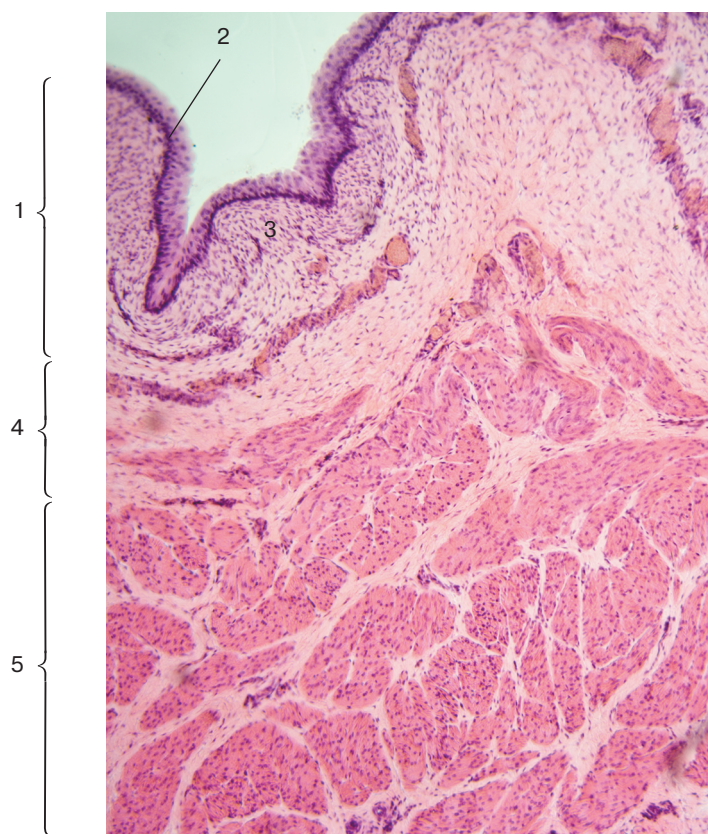


Рис. 19.9. Строение мочевого пузыря:

1 — слизистая оболочка; 2 — переходный эпителий; 3 — собственная пластинка слизистой оболочки; 4 — подслизистая основа; 5 — мышечная оболочка

циркулярный слой образует мышечный сфинктер. Наружная оболочка на верхнезадней и частично на боковых поверхностях мочевого пузыря представлена листком брюшины (серозная оболочка), в остальной его части она является адвентициальной.

Стенка мочевого пузыря богата снабжена кровеносными и лимфатическими сосудами.

Иннервация. Мочевой пузырь иннервируется как симпатическими и парасимпатическими, так и спинномозговыми (чувствительными) нервами. Кроме того, в мочевом пузыре обнаружено значительное число нервных ганглиев и рассеянных нейронов автономной нервной системы. Особенно много нейронов у места впадения в мочевой пузырь мочеточников. В серозной, мышечной и слизистой оболочках мочевого пузыря имеется также большое число рецепторных нервных окончаний.

Реактивность и регенерация. Реактивные изменения почек при действии экстремальных факторов (переохлаждение организма, отравление ядовитыми веществами, действие проникающей радиации, ожоги, травмы и др.)

весьма разнообразны с преимущественным поражением сосудистых клубочков или эпителия различных отделов нефрона вплоть до гибели нефронов. Регенерация нефрона происходит более полно при внутриканальцевой гибели эпителия. Наблюдаются клеточная и внутриклеточная формы регенерации. Эпителий мочевыводящих путей обладает хорошей восстановительной способностью.

Аномалии мочевыделительной системы, органогенез которой достаточно сложен, являются одним из наиболее частых пороков развития. Причинами их образования могут быть как наследственные факторы, так и действие различных повреждающих факторов — ионизирующего излучения, алкоголизма и наркомании родителей и др. Вследствие того, что нефроны и собирательные трубочки имеют разные источники развития, нарушение объединения их просветов или отсутствие такого объединения приводит к патологии развития почек (поликистоз, гидронефроз, агенезия почек и др.).

Контрольные вопросы

1. Последовательность развития мочевыделительной системы в онтогенезе у человека.
2. Понятие о структурно-функциональной единице почки. Строение и функциональное значение разных типов нефронов.
3. Эндокринная система почки: источники развития, дифференный состав, роль в физиологии мочеобразования и регуляции общих функций организма.