

Глава 7 ХРЯЩ

ГИАЛИНОВЫЙ ХРЯЩ	163	ВОЛОКНИСТЫЙ ХРЯЩ	166
Хрящевой матрикс	164	ОБРАЗОВАНИЕ, РОСТ И РЕГЕНЕРАЦИЯ	
Хондроциты	165	ХРЯЩА	167
Надхрящница	165	КРАТКИЙ ОБЗОР ОСНОВНЫХ ДАННЫХ	169
ЭЛАСТИЧЕСКИЙ ХРЯЩ	165	САМОКОНТРОЛЬ ЗНАНИЙ	169

Хрящ¹ — это особый вид прочной и износостойкой опорной соединительной ткани, характеризующийся **внеклеточным матриксом** с высокой концентрацией ГАГ и протеогликанов, взаимодействующих с коллагеновыми и эластическими волокнами. Структурные особенности матрикса делают хрящ идеальным для выполнения разнообразных механических и защитных функций в составе скелета взрослого человека и в других частях организма (рис. 7.1).

ВКМ хряща имеет твердую консистенцию, которая позволяет ткани выдерживать механические нагрузки без постоянных деформаций. В дыхательных путях, ушах и носу хрящи образуют каркас, поддерживающий более мягкие ткани. Внутри суставов скелета хрящ, благодаря своей выносливости и гладкой, покрытой смазкой поверхности, обеспечивает амортизацию и образует скользящие участки, облегчающие движение костей. Как описано в главе 8, хрящ также направляет развитие и рост длинных костей как до, так и после рождения.

Хрящ состоит из клеток, называемых **хондроцитами** (греч. *chondros* — хрящ + *kytos* — клетка), погруженных в ВКМ, причем, в отличие от собственно соединительной ткани, в нем не содержатся другие типы клеток. Хондроциты синтезируют и поддерживают в функциональном состоянии все компоненты ВКМ. Они располагаются в полостях матрикса, называемых **лакунами**.

Физические свойства хряща зависят от электростатических связей между фибриллами, образованными **коллагеном II типа**, а также **гиалуронананом** и **сульфатированными ГАГ** на плотно упакованных

молекулах **протеогликанов**. Его полужесткую консистенцию объясняют присутствием воды, связанной с отрицательно заряженными цепочками гиалуронана и ГАГ, отходящими от стержневых белков в протеогликанах, которые в свою очередь заключены в плотную сеть из тонких фибрилл, образованных коллагеном II типа. Именно высокое содержание связанной воды позволяет хрящу играть важную функциональную роль амортизатора, обеспечивающего поглощение ударных нагрузок.

Во всех типах хрящей отсутствуют сосуды, поэтому хондроциты получают питательные вещества путем диффузии из капилляров, расположенных в окружающей соединительной ткани (надхрящницы). В некоторых элементах скелета крупные кровеносные сосуды проходят через хрящевую ткань для кровоснабжения других тканей, но хондроциты получают мало питательных веществ из этих сосудов. Как и можно ожидать от клеток бессосудистой ткани, хондроциты обладают низкой метаболической активностью. Хрящи лишены также и нервов.

Надхрящница (рис. 7.2) представляет собой оболочку из плотной соединительной ткани, которая в большинстве мест окружает хрящ, формируя пограничную структуру, связывающую хрящ и ткани, которые он поддерживает. Надхрящница содержит кровеносные сосуды, которые обеспечивают потребности хряща и слабо развитый нейральный компонент. Суставной хрящ, покрывающий концы костей в подвижных соединениях (который дегенерирует и разрушается при артритах), лишен надхрящницы, а его жизнедеятельность поддерживается за счет диффузии кислорода и питательных веществ из синовиальной жидкости.

Как показано на рис. 7.1, три основных типа хряща — гиалиновый хрящ, эластический хрящ и волокнистый (фиброзный) хрящ — отличаются по составу матрикса. Важнейшие особенности этих тканей суммированы в табл. 7.1.

¹ Автор использует этот термин для обозначения как хрящевых тканей, так и хряща как органа, в котором помимо функционально ведущей и преобладающей по объему хрящевой ткани содержатся другие виды тканей. При переводе настоящей главы сохранена оригинальная терминология автора. Между тем в отечественной литературе эти понятия традиционно различаются. — Примеч. ред. перев.

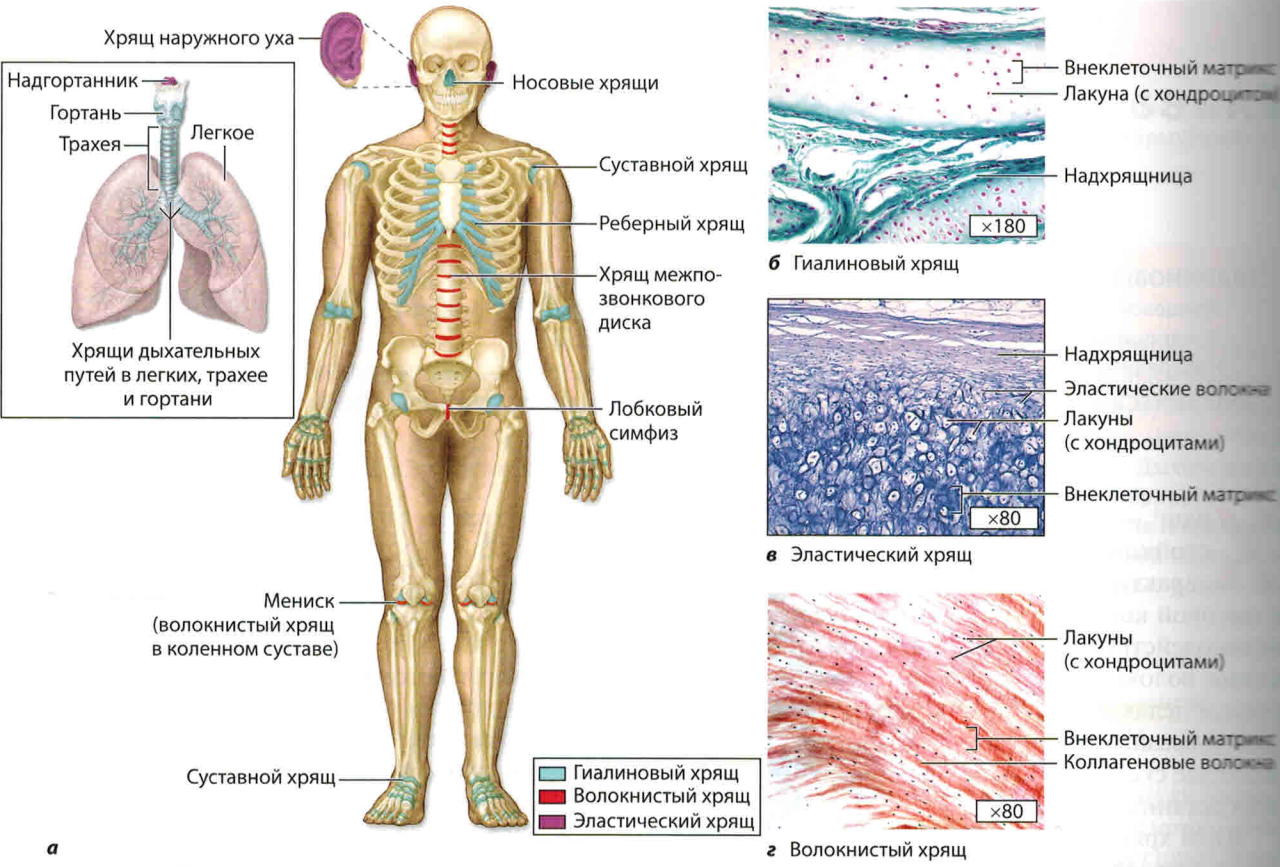


Рис. 7.1. Распределение хряща в организме взрослых

(а) У взрослых существует три типа хрящей, расположенных во многих областях скелета, особенно в суставах и там, где необходима гибкая поддержка, например в ребрах, ушах и носу. Очень значима также поддержка других тканей хрящами по всему дыхательному тракту.

На микрофотографиях представлены основные структурные признаки (б) гиалинового хряща, (в) эластического хряща и (г) волокнистого (фиброзного) хряща. Плотная соединительная ткань надхрящницы показана в гиалиновом и эластическом хрящах

Таблица 7.1. Важнейшие особенности основных типов хряща

Признаки	Гиалиновый хрящ	Эластический хрящ	Волоконный хрящ
Основные особенности внеклеточного матрикса	Однородный, содержит коллаген II типа и агрекан	Коллаген II типа, агрекан и более темные эластические волокна	Коллаген II типа и большие участки плотной соединительной ткани, содержащие коллаген I типа
Основные клетки	Хондроциты, хондробласты	Хондроциты, хондробласты	Хондроциты, фибробласты
Типичное расположение хондроцитов	Изолированные или в составе небольших изогенных групп	Обычно в составе небольших изогенных групп	Изолированные или в составе изогенных групп, расположенных по оси
Наличие надхрящницы	Имеется (за исключением эпифизов и суставного хряща)	Имеется	Отсутствует
Основное расположение или примеры	Многие компоненты верхних дыхательных путей; суставные концы и эпифизарные пластинки длинных костей; скелет плода	Наружное ухо, наружный слуховой проход, слуховая труба; надгортанник и некоторые другие гортанные хрящи	Межпозвоночные диски, лобковый симфиз, мениски и некоторые другие суставы; места прикрепления сухожилий к костям
Важнейшие функции	Образует гладкие, с низким трением поверхности в суставах; обеспечивает структурную поддержку дыхательных путей	Обеспечивает гибкость и поддержку мягких тканей	Обеспечивает амортизацию, прочность на растяжение, устойчивость к разрыву и сжатию

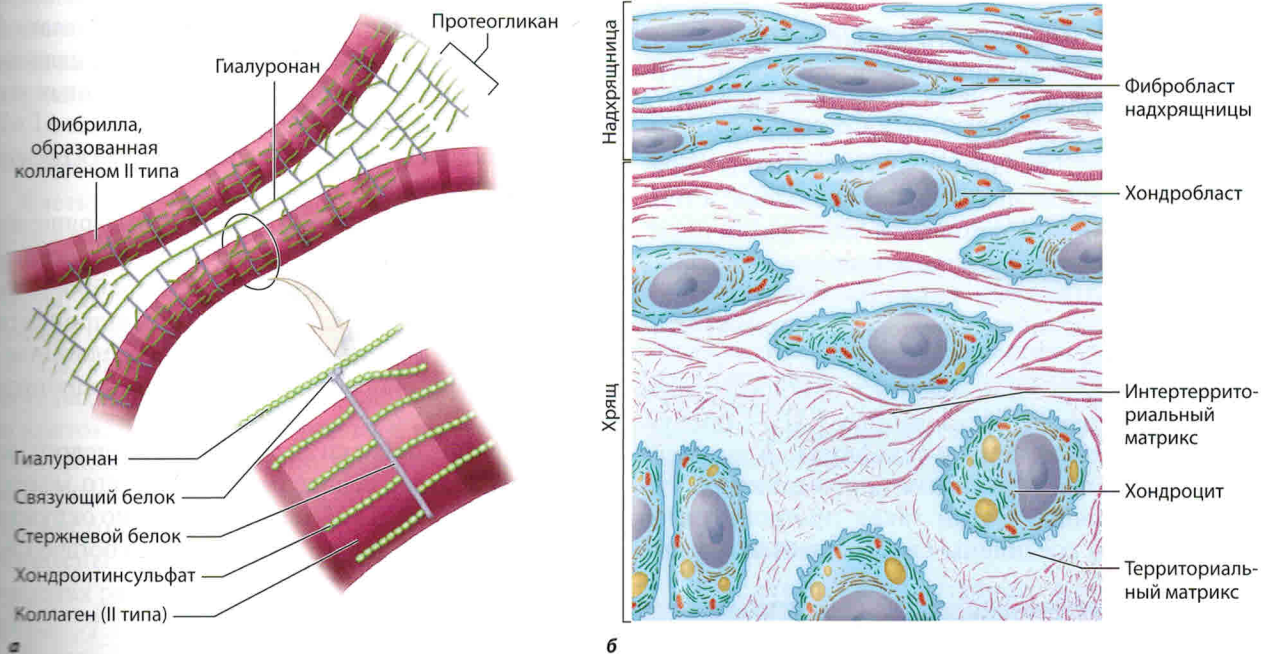


Рис. 7.2. Строение хрящевого матрикса и клеток

(а) Схематическое изображение наиболее распространенных молекул хрящевого матрикса показывает взаимодействие между фибриллами, образованными коллагеном II типа, и протеогликанами, связанными с гиалурананом. Связующие белки нековалентно соединяют стержневой белок протеогликанов с линейными молекулами гиалуранана. Хондроитинсульфатные боковые цепи протеогликана электростатически связываются с коллагеновыми фибриллами, образуя матрикс, содержащий поперечные сшивки. Обведенный овальный участок показан при большем увеличении в нижней части рисунка. Физические характеристики этих компонентов матрикса обуславливают его свойства как высокогидратированного, гибкого материала с большой прочностью.

Примерно 75% влажного веса гиалинового хряща составляет вода.

(б) Схема переходной зоны между надхрящницей и хрящевым матриксом. Фибробластоподобные прогениторные клетки в надхрящнице дают начало более крупным хондробластам, которые делятся и дифференцируются в хондроциты. Эти функционально активные клетки вырабатывают компоненты матрикса и располагаются в лакунах, окруженных матриксом. Внеклеточный матрикс непосредственно вокруг каждой лакуны, называемый **территориальным матриксом**, в основном содержит протеогликан и разреженный коллаген; более удаленный от лакун **межтерриториальный матрикс** богаче коллагеном и обладает менее выраженной базофилией

» Медицинское значение

Многие генетические нарушения у людей или мышей, при которых возникают аномалии хрящей, деформации суставов или укорочение конечностей, обусловлены рецессивными мутациями в генах коллагена II типа, стержневого белка агрекана, переносчика сульфата и других белков, необходимых для нормального функционирования хондроцитов.

» ГИАЛИНОВЫЙ ХРЯЩ

Гиалиновый (греч. *hyalos* — стекло) хрящ, наиболее распространенный из трех типов, в свежем состоянии является однородным и полупрозрачным. У взрослых гиалиновый хрящ располагается на суставных поверхностях подвижных соединений костей, в стенках крупных дыхательных путей (носа, гортани, трахеи, бронхов), на вентральных концах

ребер, где они сочленяются с грудиной, и в эпифизарных пластинках длинных костей, обеспечивающих рост костей в длину (см. рис. 7.1). У зародыша гиалиновый хрящ образует временный скелет, в котором он постепенно замещается костью.

» Медицинское значение

Остеоартрит, хроническое заболевание, которое обычно возникает при старении, включает постепенную потерю или изменение физических свойств гиалинового хряща, который покрывает суставные концы костей. Наиболее часто дегенеративные изменения хряща развиваются в суставах, которые подвергаются воздействию большого веса (коленные, тазобедренные) или постоянно используются (запястья, пальцы). Фрагменты суставного хряща, отделяющиеся в результате его изнашивания, вызывают секрецию ММП и других факторов макрофагами прилежащих тканей, что усугубляет повреждение, вызывает боль и воспаление сустава.

Хрящевой матрикс

Сухой вес гиалинового хряща почти на 40% представлен коллагеном, заключенным в твердый гидратированный гель протеогликанов и структурных гликопротеинов. На обычных гистологических препаратах протеогликаны образуют матрикс, как правило, базофильный, а тонкие коллагеновые фибриллы едва различимы. Большая часть коллагена в гиалиновом хряще относится ко **II типу**, хотя присутствует также небольшое число более редких (минорных) коллагенов.

Агрекан (250 кДа) содержит приблизительно 150 боковых цепей, образованных ГАГ — хондроитинсульфатом и кератансульфатом, и является наиболее распространенным протеогликаном гиалинового хряща. Сотни таких протеогликанов нековалентно соединены связующими белками с

длинными полимерами гиалуронана, как схематически показано на рис. 7.2, а (см. также главу 5). Эти протеогликановые комплексы затем связываются с поверхностью фибрилл, образованных коллагеном II типа (рис. 7.2, а). Вода, связанная с ГАГ в протеогликанах, составляет до 60–80% веса свежего гиалинового хряща.

Еще одним важным компонентом хрящевого матрикса является структурный мультиадгезивный гликопротеин **хондронектин**. Как и фибронектин в других соединительных тканях, хондронектин специфически связывается с ГАГ, коллагеном и интегринами, опосредуя соединение хондроцитов с ВКМ.

Вариации окраски в пределах хрящевого матрикса отражают локальные различия его молекулярного состава. ВКМ, непосредственно окружающий каждый хондроцит, относительно богаче ГАГ,

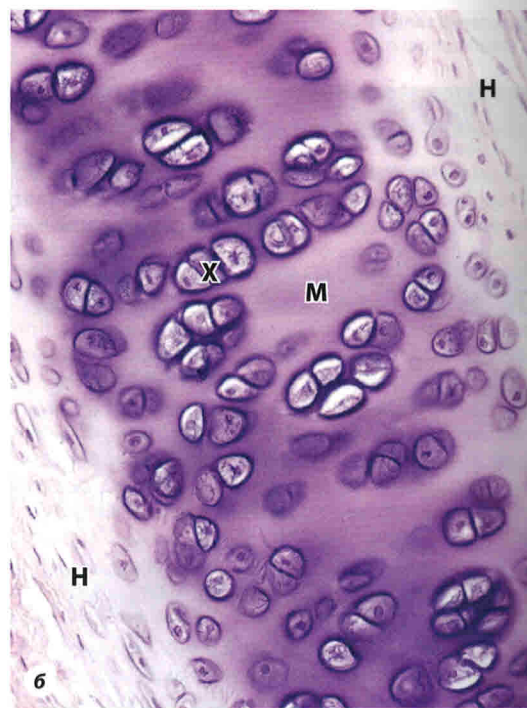
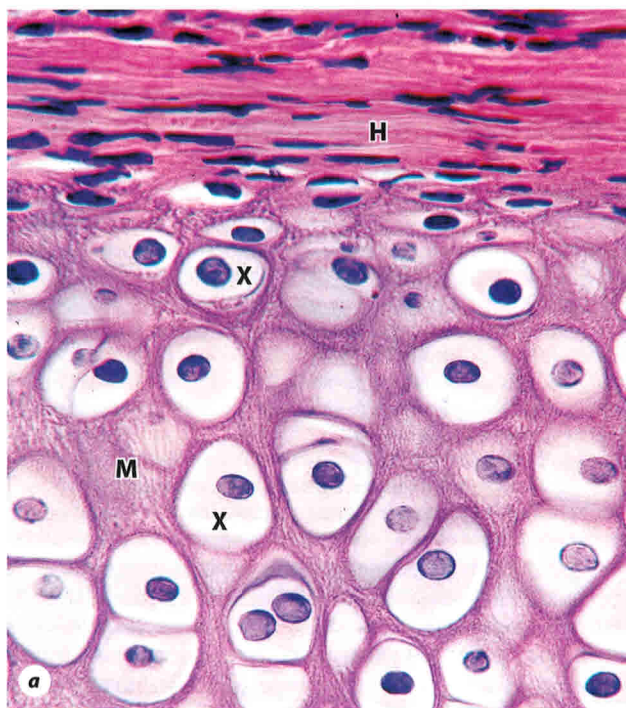


Рис. 7.3. Гиалиновый хрящ

(а) В верхней части фотографии видна надхрящница (Н) — пример плотной соединительной ткани, в основном состоящей из коллагена I типа. Среди фибробластоподобных клеток надхрящницы находятся неразличимые мезенхимные стволовые клетки. Происходит постепенный переход и дифференцировка клеток из надхрящницы в хрящ, в результате удлиненные фибробластоподобные клетки становятся более крупными и округлыми, превращаясь в хондробласты и хондроциты (Х). Они расположены внутри лакун, окруженных матриксом (М), который образован этими клетками (×200; гематоксилин–эозин).

(б) На небольшом участке гиалинового хряща, показанном на микрофотографии, видно, что хрящ с обеих сторон покрыт надхрящницей (Н). Более крупные лакунки содержат изогенные группы хондроцитов (Х), окруженные матриксом (М). Такие группы из двух, четырех или большего числа клеток образуются в результате митотического деления; клетки будут распределяться по отдельным лакунам, когда начнут выделять матрикс. Территориальный матрикс, непосредственно окружающий хондроциты, обладает более выраженной базофилией, чем интертерриториальный матрикс, удаленный от клеток (×160; гематоксилин–эозин)

чем коллагеном, отчего такие участки **территориального матрикса** по окраске отличаются от лежащих между ними областей интертерриториального матрикса (рис. 7.2, б и 7.3).

Хондроциты

Клетки составляют относительно небольшую часть в общей массе гиалинового хряща. На периферии хряща молодые хондроциты, или **хондробласты**, имеют эллиптическую форму, причем их длинная ось располагается параллельно поверхности (см. рис. 7.3). Глубже в хряще они круглые и могут находиться в группах численностью до восьми клеток, которые образуются в результате митотических делений одного хондробласта и называются **изогенными группами (агрегатами)**. По мере того как хондроциты более активно вырабатывают коллагены и другие компоненты ВКМ, клетки в агрегатах раздвигаются и занимают отдельные лакуны.

Клетки хряща и хрящевой матрикс могут слегка сжиматься в процессе стандартной обработки материала при изготовлении гистологических препаратов, что приводит как к искажению формы хондроцитов, так и к их отделению от матрикса. В живой ткани хондроциты целиком заполняют свои лакуны.

Поскольку хрящевой матрикс не содержит сосудов, дыхание хондроцитов осуществляется при низком напряжении кислорода. Клетки гиалинового хряща метаболизируют глюкозу, главным образом путем анаэробного гликолиза. Питательные вещества из крови диффундируют во все хондроциты с поверхности хряща, причем перемещение воды и растворенных веществ в хрящевом матриксе стимулируется прерывистым сжатием и расслаблением ткани при движениях тела. Пределы такой диффузии определяют максимальную толщину гиалинового хряща, который обычно существует в виде небольших тонких пластинок.

Синтез хондроцитами сульфатированных ГАГ и секрецию ими протеогликанов ускоряют многие

гормоны и факторы роста. Основным регулятором роста гиалинового хряща является вырабатываемый в гипофизе белок, называемый гормоном роста или **соматотропином**. Этот гормон действует опосредованно, способствуя выделению печенью в кровь инсулиноподобных факторов роста (ИФР), или соматомединов, которые непосредственно стимулируют клетки гиалинового хряща.

» Медицинское значение

Клетки хряща могут стать источником развития либо доброкачественных опухолей (**хондром**), либо медленно растущих злокачественных опухолей (**хондросарком**), в которых клетки продуцируют нормальные компоненты матрикса. Хондросаркомы редко метастазируют, и обычно их можно удалить хирургическим путем.

Надхрящница

За исключением суставного хряща весь гиалиновый хрящ покрыт слоем плотной соединительной ткани, надхрящницей, который необходим для роста и поддержания жизнедеятельности хряща (см. рис. 7.2, б и 7.3). Наружный слой надхрящницы в основном состоит из волокон, образованных коллагеном I типа, и фибробластов, но внутренний слой, прилегающий к хрящевому матриксу, содержит также мезенхимные стволовые клетки¹, служащие источником новых хондробластов, которые делятся и дифференцируют в хондроциты.

» ЭЛАСТИЧЕСКИЙ ХРЯЩ

Эластический хрящ, по существу, похож на гиалиновый, за исключением того, что он содержит обильную сеть эластических волокон в дополнение к сети фибрилл из коллагена II типа (рис. 7.4 и 7.1, в), которые придают свежему эластическому хрящу желтоватый цвет. При соответствующем окрашивании эластические волокна обычно выглядят как темные пучки, неравномерно распределенные в матриксе.

Более гибкий, чем гиалиновый хрящ, эластический хрящ находится в ушной раковине, стенках наружного слухового прохода, слуховых (евстахиевых) трубах, надгортаннике и верхних дыхательных путях. Эластический хрящ в этих участках содержит надхрящницу, похожую на ту, что имеется в большинстве гиалиновых хрящей. По всему эластическому хрящу его клетки как физиологически, так и структурно напоминают клетки гиалинового хряща.

» Медицинское значение

В отличие от других видов хряща и большинства других тканей, гиалиновый хрящ при старении способен подвергаться частичному **обызвествлению (кальцификации)**, которое может охватывать изолированные участки, особенно в реберном хряще. Кальцификация матрикса гиалинового хряща, сопровождающаяся дегенеративными изменениями хондроцитов, является распространенным явлением в процессе старения. Во многих отношениях она напоминает эндохондральное окостенение, при котором формируется кость.

¹ См. примечание к главе 6 (с. 157).

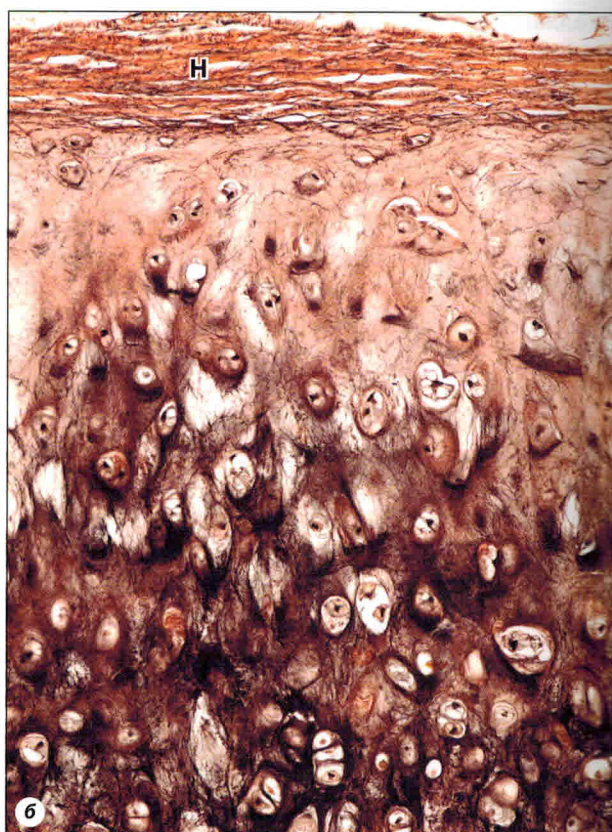
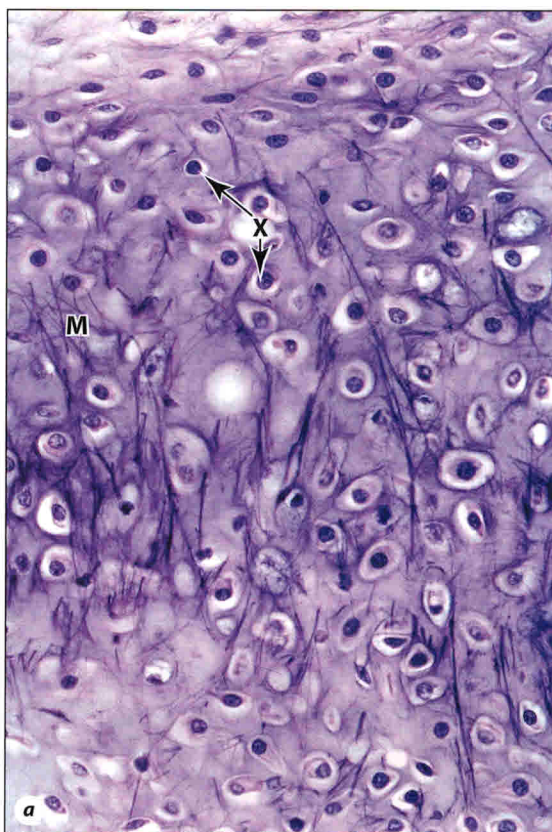


Рис. 7.4. Эластический хрящ

Хондроциты (X) и общая организация эластического хряща аналогичны таковым в гиалиновом хряще, но матрикс (M) содержит также эластические волокна, которые при правильном окрашивании можно увидеть как более темные компоненты. Многочисленные эластические волок-

на обеспечивают этому типу хряща большую гибкость. Надхрящница (H) также сходна с аналогичной структурой гиалинового хряща (б). а — $\times 160$; гематоксилин и орсеин; б — $\times 180$; резорцин по Вейгерту и окраска по Ван-Гизону

▶ ВОЛОКНИСТЫЙ ХРЯЩ

Волокнистый (фиброзный) хрящ принимает разные формы в различных структурах, но по существу представляет собой смесь гиалинового хряща и плотной соединительной ткани (рис. 7.5 и 7.1, з). Он обнаруживается в межпозвонковых дисках, в участках прикрепления некоторых связок, а также в лобковом симфизе — во всех этих местах он служит очень жесткой, но амортизирующей тканью, поддерживающей кость.

Хондроциты волокнистого хряща встречаются поодиночке и часто в составе вытянутых изогнутых групп. Они вырабатывают коллаген II типа и другие компоненты ВКМ, хотя окружающий их хрящевой матрикс, как правило, имеет небольшой объем. Участки с хондроцитами и гиалиновым матриксом разделены другими зонами с фибробластами и

плотными пучками фибрилл, образованных коллагеном I типа, которые придают этой ткани дополнительную прочность (рис. 7.5). Относительный дефицит протеогликанов в целом делает матрикс волокнистых хрящей более ацидофильным, чем в гиалиновом или эластическом хряще. Волокнистый хрящ не окружен отчетливой надхрящницей.

Межпозвонковые диски, входящие в состав позвоночного столба, образованы главным образом волокнистым хрящом и функционируют как скользящие прокладки и амортизаторы, предотвращающие повреждение прилежащих позвонков абразивными воздействиями или ударными толчками. Межпозвонковые диски удерживаются на месте связками. Они рассмотрены при описании суставов в главе 8.

Важные особенности трех основных типов хрящевой ткани обобщены в табл. 7.1.

Глава 11 СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА

СЕРДЦЕ	258	Капиллярные сети	272
ТКАНИ СОСУДИСТОЙ СТЕНКИ	263	Венулы	275
СИСТЕМА КРОВЕНОСНЫХ СОСУДОВ	267	Вены	275
Эластические артерии	268	СИСТЕМА ЛИМФАТИЧЕСКИХ СОСУДОВ	278
Артериальные сенсорные структуры	268	КРАТКИЙ ОБЗОР ОСНОВНЫХ ДАННЫХ	280
Мышечные артерии	269	САМОКОНТРОЛЬ ЗНАНИЙ	281
Артериолы	270		

Сердечно-сосудистая система перекачивает кровь, направляя содержащиеся в ней клетки и вещества во все ткани организма. Она включает системы как кровеносных, так и лимфатических сосудов, причем у взрослого человека общая длина ее сосудов оценивается в пределах от 100 000 до 150 000 км. **Система кровеносных сосудов**, или **сердечно-сосудистая система** (рис. 11.1), содержит следующие структуры.

- **Сердце** прокачивает кровь через систему сосудов.
- **Артерии** — цепь сосудов, несущих кровь от сердца, которые становятся все меньше по мере ветвления и направляются в различные органы, доставляя кровь к тканям.
- **Капилляры** — самые мелкие сосуды, в которых происходит обмен O_2 , CO_2 , питательных веществ и продуктов метаболизма между кровью и тканями. Вместе с мельчайшими артериальными и венозными ветвями, несущими кровь к ним и от них, капилляры почти в каждом органе образуют сложную сеть тонких анастомозирующих трубочек, называемых **микроциркуляторным руслом** или системой микрососудов.
- **Вены** образуются в результате слияния венул в систему более крупных каналов, которые становятся все шире по мере приближения к сердцу, в которое они приносят кровь для второго перекачивания.

Как показано на рис. 11.1, две основные группы артерий, микроциркуляторное русло и вены составляют систему **легочного кровообращения** (малый круг кровообращения), в которой кровь насыщается кислородом, а также **общую систему кровообращения** (большой круг кровообращения, или системный кровоток), в которой кровь приносит

питательные вещества ко всем тканям организма и удаляет из них отходы обмена веществ.

Система лимфатических сосудов, впервые описанная в главе 5 в связи с интерстициальной жидкостью, начинается с **лимфатических капилляров** — тонкостенных замкнутых трубочек, несущих лимфу, которые сливаются между собой, образуя сосуды постоянно увеличивающегося размера. Самые крупные лимфатические сосуды соединяются с системой кровеносных сосудов и изливаются в крупные вены вблизи сердца. Благодаря этому жидкость из тканевых пространств по всему телу возвращается в кровь.

Внутренняя поверхность всех компонентов кровеносной и лимфатической систем выстлана однослойным плоским эпителием, называемым **эндотелием**. В качестве пограничной структуры между кровью и органами эндотелиальные клетки сердечно-сосудистой системы имеют огромное физиологическое и медицинское значение. Эндотелиальные клетки не только поддерживают селективно проницаемый антитромбогенный (препятствующий образованию тромбов) барьер, но и определяют, где и когда белые кровяные клетки перемещаются из кровотока в интерстициальные тканевые пространства; помимо этого, эндотелиальные клетки выделяют различные паракринные факторы, вызывающие расширение и сужение сосудов, а также рост соседних клеток.

► СЕРДЦЕ

Сердечная мышца в четырех камерах стенки **сердца** ритмично сокращается, перекачивая кровь через систему кровообращения (рис. 11.2). Правый и левый **желудочки** направляют кровь в легочный

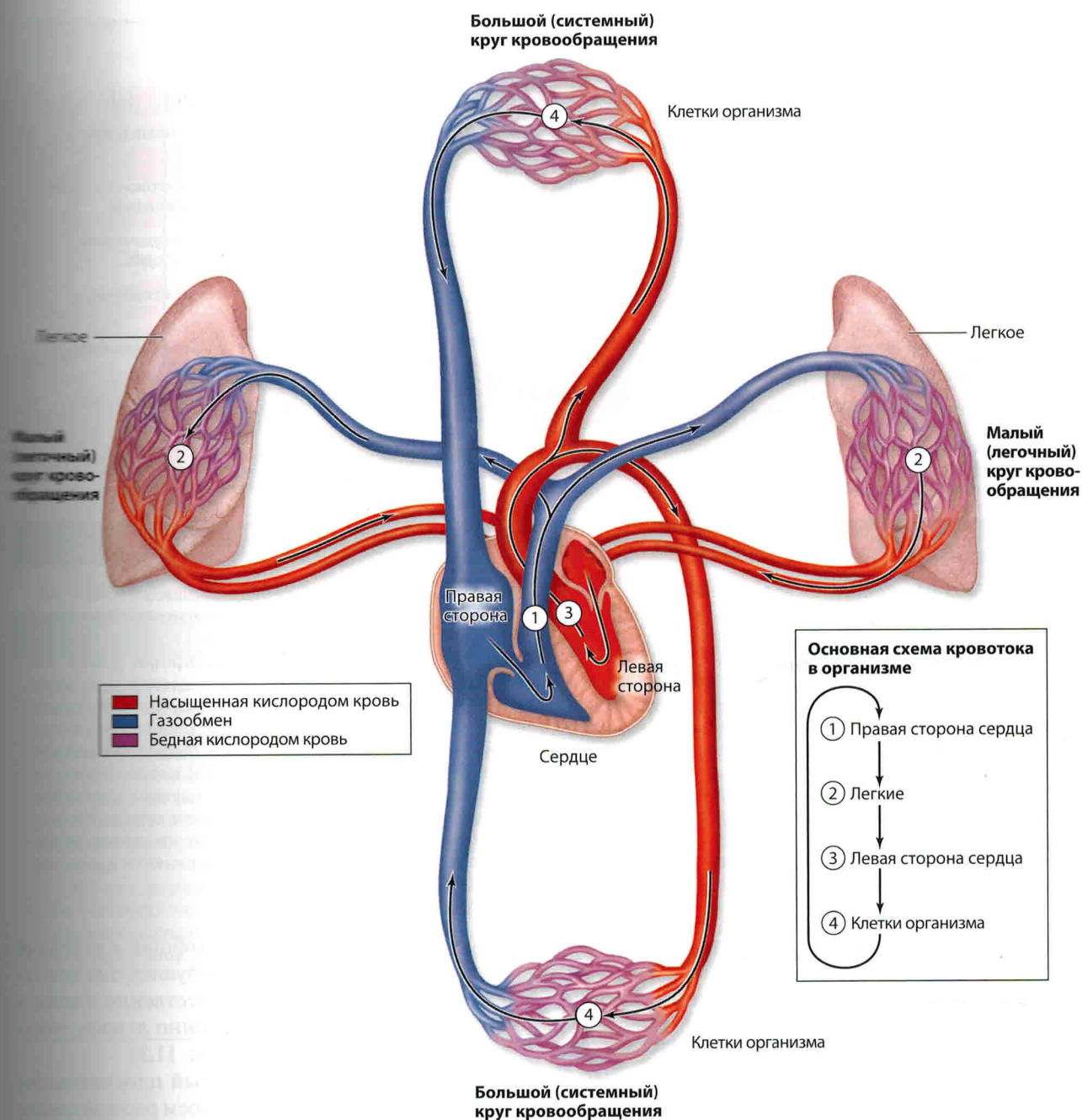


Рис. 11.1. Схема строения сердечно-сосудистой системы

Система, состоящая из **сердца, артерий, вен и микроциркуляторного русла**, благодаря своей организации обеспечивает **легочное кровообращение** (малый круг кровообращения) и **системное кровообращение** (большой круг кровообращения). В системе легочного кровообращения правая половина сердца перекачивает кровь через легочные сосуды, легкие, где она насыщается кислородом, и возвращает обратно в левую

половину сердца. Более крупная система системного кровообращения перекачивает кровь из левой половины сердца через сосуды, питающие либо голову и руки, либо нижнюю часть тела, и приносит ее обратно к правой стороне сердца.

Когда организм находится в состоянии покоя, примерно 70% крови проходят через системный кровоток, около 18% — через легочный кровоток и 12% — через сердце

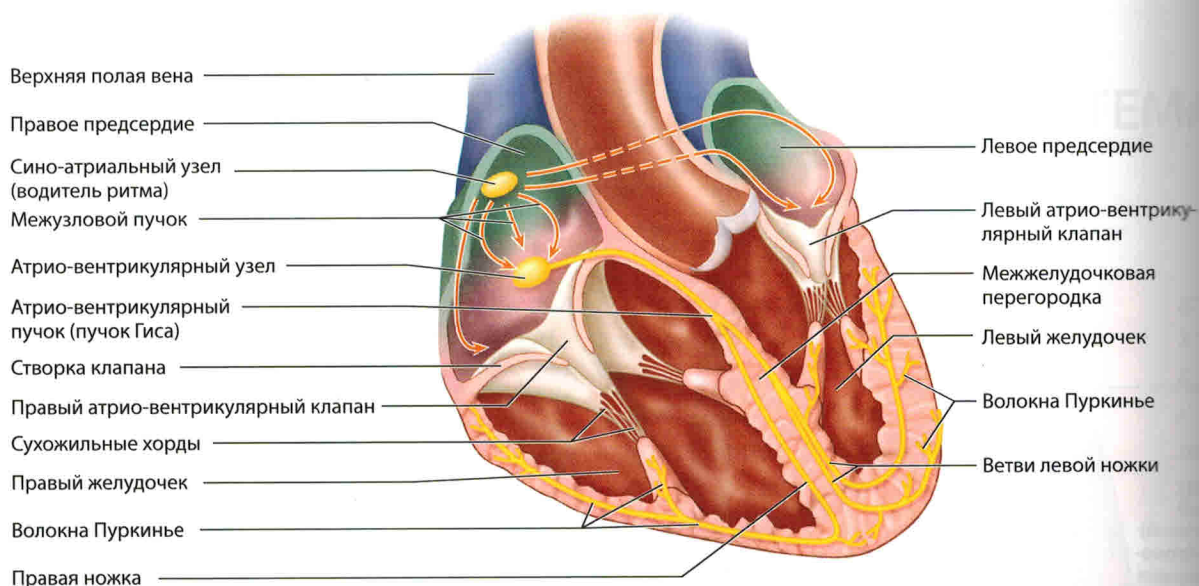


Рис. 11.2. Общие сведения о строении сердца

Как показано на рисунке, в сердце человека есть два **предсердия** и два **желудочка**. В стенках желудочков миокард толще, чем в предсердиях. **Клапаны** — это в основном створки из соединительной ткани, закрепленные в плотной соединительной ткани, или **скелете сердца**, сосредоточенном в областях, показанных белым цветом. Эта волокнистая ткань включает сухожильные хорды — нити, которые отходят от створок обоих атрио-вентрикулярных клапанов и прикрепляются к сосочковым мышцам, предотвращая выворачивание клапанов наружу во время сокращения желудочков. Клапаны и хорды покрыты атромбогенным эндотелием.

Желтым цветом показаны части **проводящей системы сердца**, которая генерирует электрический импульс,

вызывающий сокращение сердца (сердцебиение), и распространяет его по миокарду желудочков. Как **сино-атриальный узел (водитель ритма)** в стенке правого предсердия, так и **атрио-вентрикулярный узел** в дне правого предсердия состоят из ткани миокарда, которую гистологически трудно отличить от окружающей сердечной мышцы. Атрио-вентрикулярный узел связан со специализированным пучком волокон сердечной мышцы, атрио-вентрикулярным **пучком (Гиса)**, который дает начало правой и левой ножкам пучка, идущим вдоль межжелудочковой перегородки к верхушке сердца. На верхушке ножки пучка подразделяются на **проводящие волокна (Пуркинье)**, которые продолжают в миокард желудочков

и системный круги кровообращения соответственно; правое и левое **предсердия** получают кровь из вен тела и легочных вен соответственно. Стенки всех четырех камер сердца состоят из трех основных оболочек: внутренней — **эндокарда**, средней — **миокарда** и наружной — **эпикарда**.

■ **Эндокард** состоит из выстилающего эндотелия, лежащего под ним опорного слоя волокнисто-эластической соединительной ткани с рассеянными волокнами гладких мышечных клеток и более глубокого слоя соединительной ткани (продолжающегося в миокард и часто называемого **субэндокардиальным слоем**), окружающего переменное количество видоизмененных волокон сердечной мышцы, которые составляют проводящую систему сердца (рис. 11.3).

■ **Миокард** образован в основном типичными сократительными волокнами сердечной мышечной ткани, расположенными спирально вокруг каждой камеры сердца. Поскольку для

перекачивания крови через общий и легочный круги кровообращения требуются значительные усилия, миокард существенно толще в стенках желудочков, особенно левого, чем в стенках предсердий (см. рис. 11.3).

■ **Эпикард** — это однослойный плоский мезотелий, поддерживаемый слоем рыхлой соединительной ткани, содержащей кровеносные сосуды и нервы (рис. 11.4). Эпикард соответствует **висцеральному слою перикарда**, оболочке, окружающей сердце. Там, где крупные сосуды входят и выходят из сердца, эпикард отклоняется назад в качестве **париетального слоя**, выстилающего перикард. При движениях сердца воздействие на подлежащие структуры амортизируется благодаря отложению жировой ткани в эпикарде, а трение внутри перикарда предотвращается за счет смазывающей жидкости, которая вырабатывается обоими слоями серозных мезотелиальных клеток.

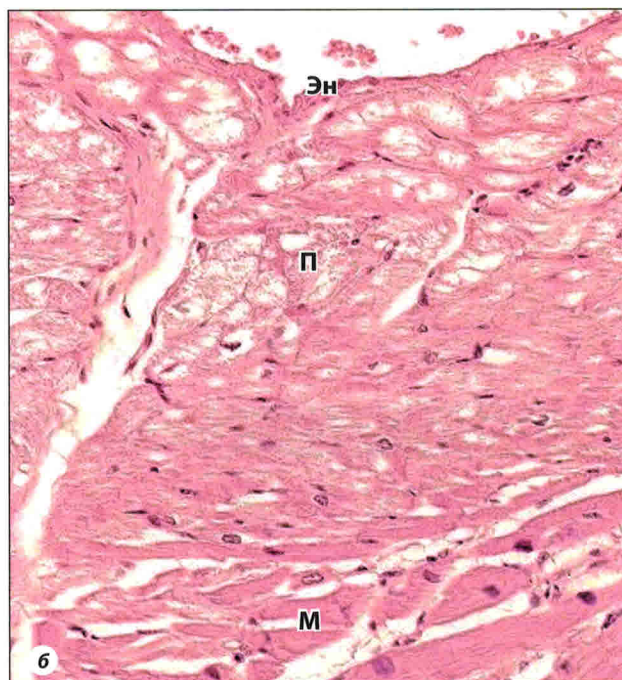
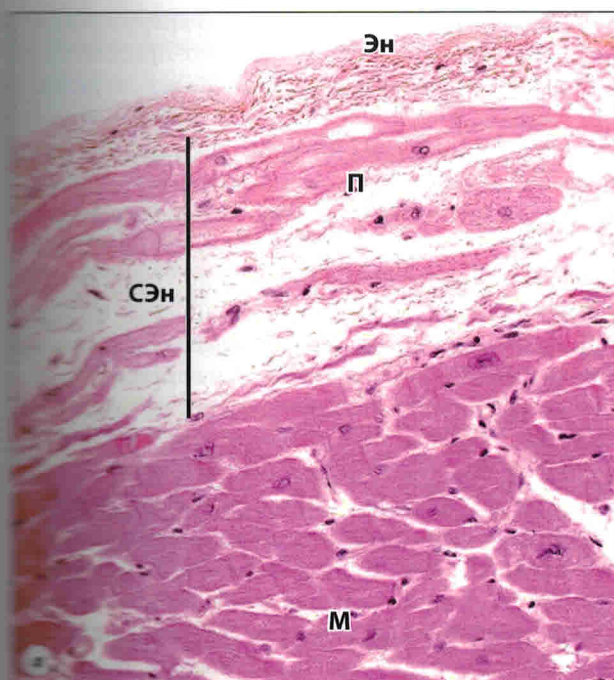


Рис. 11.3. Эндокард, миокард и волокна субэндокардиальной проводящей сети

Оболочка, выстилающая сердце, **эндокард**, включает поверхностный эндотелий (**Эн**), поддерживающий слой волокнисто-эластической соединительной ткани и более глубокий слой соединительной ткани. Последний окружает переменное количество волокон сердечной мышечной ткани, специализированных на проведении импульсов, и часто называется **субэндокардиальным слоем**, продолжаясь в соединительную ткань миокарда.

Субэндокардиальный слой соединительной ткани (**СЭн**) в желудочках окружает волокна Пуркинье (**П**) сети сердца, проводящей импульсы. Это видоизмененные волокна сердечной мышцы, клетки которых соединены

между собой вставочными дисками, но специализированные на проведении импульсов, а не на сокращении. Волокна Пуркинье содержат гликоген, относительно небольшое число органелл, в том числе периферически расположенных миофибрилл, обычно они окрашены более бледно, чем сократительные мышечные волокна (**М**). (6) В стенках предсердий проводящие волокна, сходные с волокнами Пуркинье (**П**), часто занимают большую часть субэндокардиального слоя, прилежащего к эндотелию (**Эн**) и сливающегося с сократительными волокнами миокарда (**М**), который состоит из многочисленных частично разделенных пучков и мышц (обе микрофотографии $\times 200$; гематоксилин-эозин)

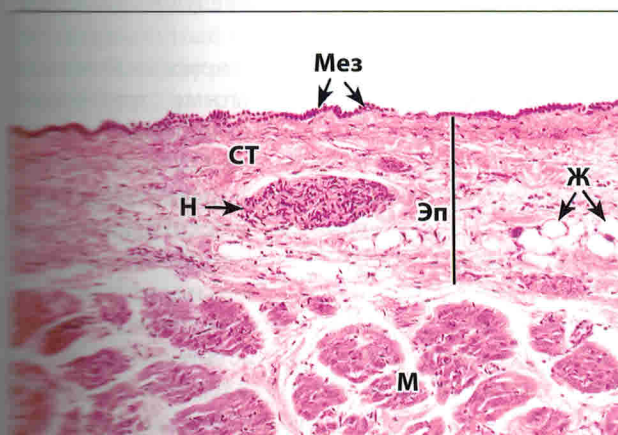


Рис. 11.4. Эпикард, или висцеральный перикард

Наружная оболочка сердца — эпикард, является местом расположения коронарных сосудов и содержит значительное количество жировой ткани. В представленном участке предсердия видна часть миокарда (**М**) и эпикарда (**Эп**). Эпикард состоит из рыхлой соединительной ткани (**СТ**), содержащей автономные нервы (**Н**) и переменное количество жировой ткани (**Ж**). Эпикард является висцеральным слоем перикарда и покрыт однослойным мезотелием (**Мез**), который выстилает также полость перикарда. Мезотелиальные клетки выделяют смазывающую жидкость, которая предотвращает трение, когда бьющееся сердце контактирует с париетальным перикардом на другой стороне полости перикарда ($\times 100$; гематоксилин-эозин)

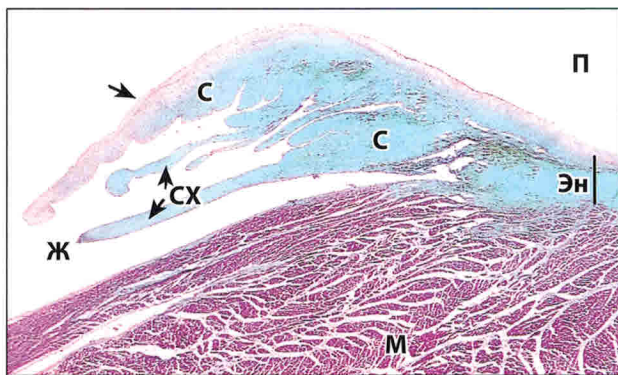


Рис. 11.5. Створка клапана и скелет сердца

Фиброзный **скелет сердца**, состоящий из плотной неоформленной соединительной ткани, главным образом в эндокарде (Эн), служит местом прикрепления клапанов и окружает два атрио-вентрикулярных канала, поддерживая их правильную форму. На микрофотографии показан срез, проходящий через створку **атрио-вентрикулярного клапана** (стрелка), и прикрепленные к ней сухожильные хорды (СХ). Эти структуры в основном представляют собой плотную соединительную ткань (С), покрытую тонким слоем эндотелия. Богатая коллагеном соединительная ткань клапанов окрашена здесь в бледно-голубой цвет и переходит в кольцо из волокнистой соединительной ткани у основания клапанов, которое заполняет эндокард между предсердием (П) и желудочком (Ж). Виден также толстый миокард желудочков (М) (×20; трихромная окраска по Маллори)

Внутри этих основных оболочек в сердце содержатся другие структуры, важные для его общей функции перекачивания крови. Развитая плотная неоформленная соединительная ткань, образующая фиброзный скелет сердца, отделяет мускулатуру предсердий от мускулатуры желудочков, образует часть межжелудочковой и межпредсердной перегородок и простирается в створки клапанов и сухожильные нити (хорды), к которым они прикреплены (см. рис. 11.2 и 11.5). Различные участки скелета сердца выполняют следующие функции:

- окружают, закрепляют и поддерживают все сердечные клапаны;
- обеспечивают прочные точки прикрепления сердечной мышцы в предсердиях и желудочках;
- способствуют координации сердечных сокращений, действуя как электрический изолятор между предсердиями и желудочками.

Как в субэндокардиальном слое, так и в прилегающем миокарде видоизмененные клетки сердечной мышцы образуют **проводящую систему сердца**, специализированную на генерации и проведении волн деполяризации, которые стимулируют ритмические сокращения в прилежащих волокнах миокарда. Эта система (см. рис. 11.2) состоит из

двух узлов специализированной ткани миокарда в правой стенке предсердия: синусно-предсердного, или **сино-атриального (СА)**, узла (**водителя ритма**) и предсердно-желудочкового, или **атрио-вентрикулярного (АВ)**, узла, из которого выходит **АВ-пучок** (пучок Гиса).

Расположенный в правой стенке предсердия вблизи верхней полой вены, СА-узел представляет собой структуру объемом от 6 до 7 мм³, образованную более слабо окрашивающимися мелкими сердечными мышечными клетками со сниженным числом миофибрилл и типичных вставочных дисков по сравнению с таковым в соседних сократительных волокнах. Импульсы, генерируемые этими клетками, распространяются по волокнам миокарда обоих предсердий, стимулируя их сокращение. Когда импульсы достигают немного меньшего по размерам АВ-узла, расположенного в дне правой предсердия рядом с АВ-клапаном и состоящего из клеток, подобных клеткам СА-узла, они вызывают деполяризацию этих миоцитов. Выходя из АВ-узла, миоциты проводящей системы группируются в АВ-пучок, который проходит через отверстие в скелете сердца в межжелудочковую перегородку, где раздваивается на левый и правый пучки (ножки) миоцитов, расположенные внутри миокарда в субэндокардиальном слое.

На верхушке сердца эти ножки подразделяются на субэндокардиальную проводящую сеть волокон сердечной мышцы, обычно называемых **волокнами Пуркинье**. Это бледно окрашенные волокна, более крупные, чем соседние сократительные волокна, с редко расположенными на периферии миофибриллами и большим количеством гликогена (см. рис. 11.3). Волокна Пуркинье смешиваются дистально с сократительными мышечными волокнами каждого желудочка и вызывают волны сокращения, распространяющиеся через оба желудочка одновременно.

Сердце иннервируется как парасимпатическими, так и симпатическими нервными структурами. Ганглиозные нервные клетки и нервные волокна находятся в участках, близких к СА- и АВ-узлам, где они влияют на частоту сердечных сокращений и ритм, например, во время физических упражнений и эмоционального стресса. Стимуляция парасимпатического отдела (блуждающего нерва) замедляет сердцебиение, тогда как стимуляция симпатического нерва ускоряет деятельность водителя ритма. Между волокнами миокарда находятся афферентные свободные нервные окончания, которые воспринимают боль, как, например, при стенокардии, возникающей, когда частично закупоренные коронарные артерии вызывают локальное кислородное голодание.

» Медицинское значение

Аномалии строения сердечных клапанов могут быть вызваны дефектами развития, рубцеванием после некоторых инфекций или сердечно-сосудистыми заболеваниями, такими как артериальная гипертензия. Такие аномальные клапаны могут не закрываться плотно, что приводит к незначительной регургитации и обратному току крови. Это производит ненормальный звук в сердце, называемый **сердечным шумом**. Если существует серьезный дефект клапана, то сердцу приходится работать больше для обеспечения циркуляции нормального количества крови, в конечном счете сердце гипертрофируется, чтобы приспособиться к возросшей нагрузке. Поврежденные сердечные клапаны часто можно восстановить, заменить искусственным клапаном или донорским клапаном от крупного животного. Поскольку в таких заменителях клапанов отсутствует сплошное эндотелиальное покрытие, пациенты должны получать экзогенные антикоагулянты для предотвращения образования тромбов на этих поверхностях.

» ТКАНИ СОСУДИСТОЙ СТЕНКИ

Стенки всех кровеносных сосудов, кроме капилляров, содержат гладкую мышечную и соединительную ткани в дополнение к эндотелиальной выстилке. На количество и расположение этих тканей в сосудах влияют **механические факторы**, прежде всего артериальное давление, а также **метаболические факторы**, отражающие местные потребности тканей.

Эндотелий — это специализированный эпителий, который образует полупроницаемый барьер между двумя основными внутренними средами: кровью и интерстициальной тканевой жидкостью. Эндотелиальные клетки сосудов — плоские, полигональные и удлинённые, причем их длинная ось совпадает с направлением кровотока. Эндотелий лежит на базальной пластинке и обладает высоким уровнем дифференцировки, необходимым, чтобы опосредовать и активно контролировать двусторонний обмен молекул путем простой и активной диффузии, рецепторно-опосредованного эндоцитоза, трансцитоза и других механизмов, которые обсуждались в главе 4.

Помимо участия в обмене метаболитами между кровью и тканями, эндотелиальные клетки выполняют ряд других функций.

- Эндотелий представляет собой **атромбогенную поверхность**, на которой кровь не свертывается, причем он активно секретирует вещества, контролирующие местное тромбообразование (такие как гепарин, тканевой активатор плазминогена и фактор Виллебранда).
- Эндотелиальные клетки регулируют местный **сосудистый тонус** и **кровоток**, секретируя различные факторы, стимулирующие сокращение гладких мышечных клеток (таких как

эндотелин-1 и ангиотензин-превращающий фермент) или их расслабление [включая оксид азота (NO) и простаглицлин].

- Эндотелий участвует в **воспалении** и **местных иммунных реакциях**. В венах эндотелиальные клетки индуцируют остановку определенных лейкоцитов и их трансэндотелиальную миграцию в местах повреждения или инфекции. В этих условиях на поверхности клетки, обращенной в просвет, быстро экспрессируется **P-селектин**, а уникальные удлинённые гранулы, называемые **тельцами Вейбеля–Паладе**, сливаются с клеточной мембраной. Как описано в главе 12, адгезия к селектинам является первым шагом в активации лейкоцитов, которая осуществляется именно там, где они необходимы. Эндотелиальные клетки секретируют также различные факторы, называемые **интерлейкинами**, которые влияют на активность местных лейкоцитов во время воспаления.
- В различных условиях эндотелиальные клетки выделяют разнообразные факторы роста, в том числе белки, способствующие пролиферации специфических линий лейкоцитов и клеток, образующих сосудистую стенку.

» Медицинское значение

Нормальный сосудистый эндотелий характеризуется атромбогенностью, препятствует адгезии клеток крови или тромбоцитов и предотвращает образование тромбов. Когда эндотелиальные клетки микроциркуляторного русла повреждаются при нарушении целостности тканей, обнажается коллаген субэндотелиальных тканей, индуцирующий агрегацию тромбоцитов крови. Эти тромбоциты выделяют факторы, которые запускают каскад реакций, завершающихся образованием фибрина из циркулирующего в плазме фибриногена. Быстро образуется внутрисосудистый сгусток, или **тромб**, обладающий фибриновым каркасом, в результате чего кровопотеря из поврежденных сосудов останавливается.

От крупных тромбов могут отделяться плотные массы, называемые **эмболами**, которые переносятся кровью и закупоривают расположенные на расстоянии сосуды. В обоих случаях кровоток в сосуде может быть заблокирован, создавая ситуацию, потенциально опасную для жизни. Таким образом, целостность эндотелиального слоя, препятствующая контакту тромбоцитов с субэндотелиальной соединительной тканью, является важным антитромбогенным механизмом.

Пациентам на начальных стадиях заболеваний, связанных с тромбообразованием, таких как инфаркт миокарда, инсульт или тромбоэмболия легочной артерии, внутривенно вводят тканевой активатор плазминогена — сериновую протеазу, которая расщепляет фибрин и быстро растворяет сгусток.

Факторы роста, такие как фактор роста эндотелия сосудов (англ. vascular endothelial growth factor — VEGF), стимулируют образование сосудистой

системы из мезенхимы эмбриона (**васкулогенез**), способствуют поддержанию физиологического состояния сосудов у взрослых, формированию капилляров и их отращиванию от мелких сосудов (**ангиогенез**) в ходе нормального роста, восстановления и регенерации тканей, а также в опухолях и при других патологических состояниях. В обоих процессах особые факторы роста, называемые **ангиопоэтинами**, стимулируют привлечение эндотелиальными клетками гладких мышечных клеток и фибробластов для формирования других тканей сосудистой стенки.

Гладкие мышечные клетки встречаются в стенке всех сосудов, которые крупнее капилляров, и располагаются в ней спирально слоями. В артериолах и мелких артериях гладкие мышечные клетки связаны между собой большим количеством щелевых

соединений, что обеспечивает сужение и расширение сосудов и имеет ключевое значение в регуляции общего кровяного давления.

Компоненты **соединительной ткани** присутствуют в сосудистой стенке в различных количествах и соотношениях в зависимости от местных функциональных потребностей. Коллагеновые волокна находятся в субэндотелиальном слое, между слоями гладких мышечных клеток и в наружной оболочке. Эластические волокна обеспечивают упругость, необходимую при расширении сосудистой стенки под давлением. Эластин является главным компонентом в крупных артериях, где он образует параллельные пластинки (мембраны), равномерно распределенные между слоями мышечных клеток. Изменение количества и состава компонентов

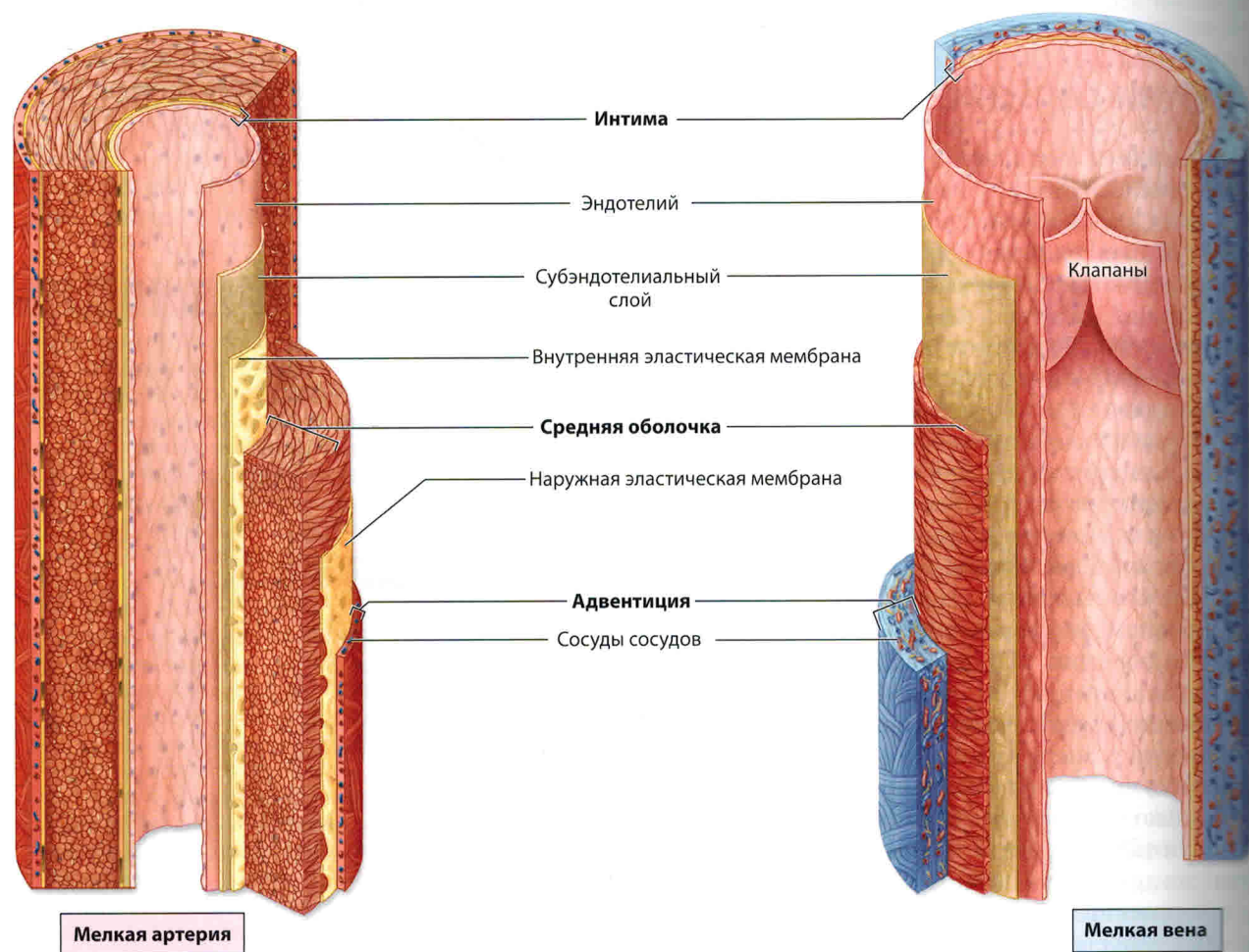


Рис. 11.6. Стенки артерий и вен

Стенки как артерий, так и вен образованы тремя оболочками, называемыми **интимой**, **средней оболочкой** и **адвентицией** (или наружной оболочкой), которые приблизительно соответствуют оболочкам сердца: эндокарду, миокарду и эпикарду. В артерии есть более толстая средняя оболочка

и относительно узкий просвет. В вене просвет более крупный, а самый толстый слой ее стенки — это адвентиция. Интима вен часто образует складки, называемые **клапанами**. Капилляры содержат только эндотелий; в них отсутствуют субэндотелиальный слой и другие оболочки

основного вещества, таких как протеогликаны и хондроитинсульфат, также влияет на физические и метаболические свойства стенки различных сосудов, особенно на их проницаемость.

В состав стенки всех кровеносных сосудов, которые крупнее образующих микроциркуляторное русло, входит много общих компонентов, и она сходно организована. Ветвление сосудов способствует уменьшению их размеров, что сопровождается постепенными изменениями в составе сосудистой стенки. Переходы, подобные переходам от «мелких артерий» к «артериолам», не имеют отчетливых границ. Однако во всех более крупных сосудах стенка содержит три concentрических

оболочки, как показано на схеме (рис. 11.6) и микрофотографиях (рис. 11.7–11.9).

- **Внутренняя оболочка (интима)** состоит из эндотелия и тонкого субэндотелиального слоя, образованного рыхлой соединительной тканью, в котором иногда содержатся гладкие мышечные волокна (см. рис. 11.7). В артериях интима включает тонкий слой — **внутреннюю эластическую мембрану (пластинку)**, состоящую из эластина и имеющую отверстия, позволяющие улучшить диффузию веществ из крови вглубь стенки.
- **Средняя оболочка (медия)** состоит главным образом из concentрических слоев спирально ориентированных гладких мышечных клеток

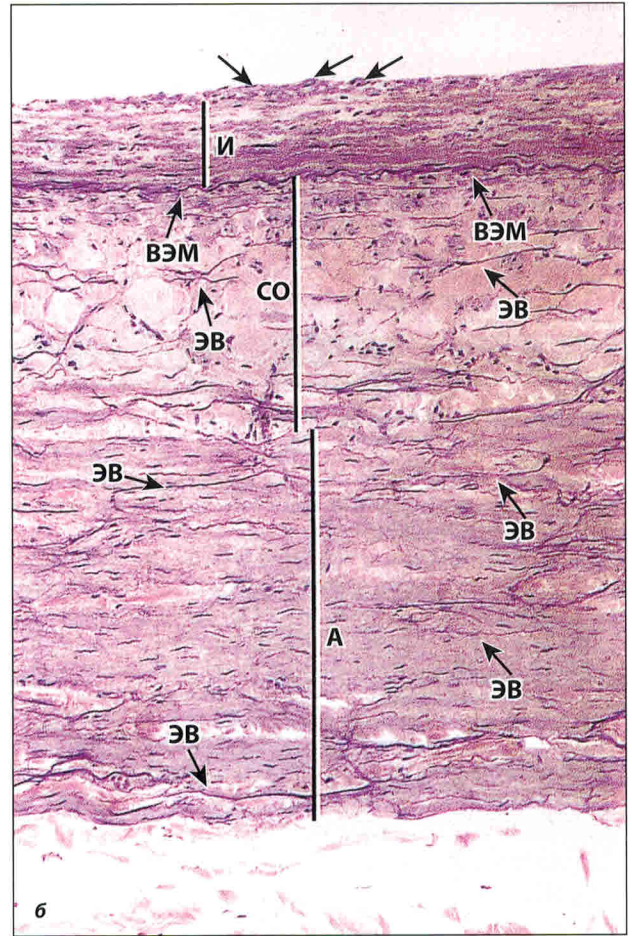
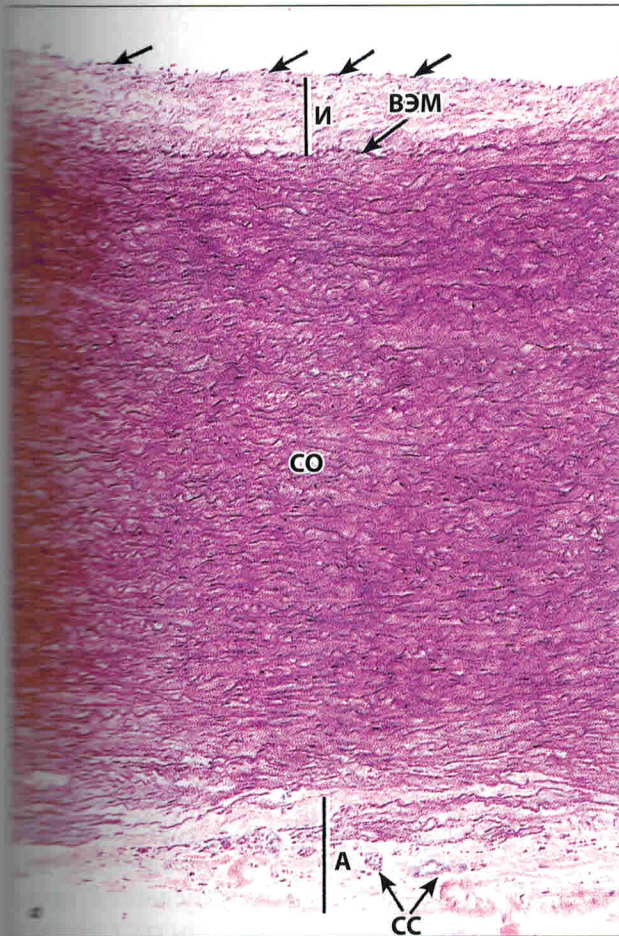


Рис. 11.7. Оболочки сосудистой стенки

Сравнение трех основных слоев, или оболочек, в самых крупных артериях и венах: в аорте (а) и полой вене (б). Интима (И) выстлана одним слоем плоских эндотелиальных клеток (стрелки), под которой расположена субэндотелиальная соединительная ткань. В артериях она отделена от средней оболочки внутренней эластической мембраной (ВЭМ), структурой, отсутствующей во всех венах, кроме самых крупных. Средняя оболочка (СО) содержит многочисленные эластические пластинки (мембраны) и эластические

волокна (ЭВ), чередующиеся со слоями гладких мышечных клеток. Средняя оболочка в крупных артериях гораздо толще, чем в венах, и содержит относительно больше эластина. Эластические волокна присутствуют также в наружной (адвентициальной) оболочке (А), которая относительно толще в крупных венах. Сосуды сосуда (СС) наблюдаются в адвентиции аорты. Соединительная ткань адвентиции всегда сливается с менее плотной соединительной тканью вокруг нее (×122; окраска, выявляющая эластин)

Глава 23 ГЛАЗ И УХО: СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫЕ ОРГАНЫ ЧУВСТВ

ГЛАЗА: ФОТОРЕЦЕПТОРНАЯ СИСТЕМА

Фиброзная оболочка	570
Сосудистая оболочка	573
Хрусталик	576
Стекловидное тело	579
Сетчатка глаза	579
Вспомогательные структуры глаза	588

УШИ: ВЕСТИБУЛЯРНО-СЛУХОВАЯ СИСТЕМА (СИСТЕМА ОРГАНОВ РАВНОВЕСИЯ И СЛУХА)

Наружное ухо	589
Среднее ухо	589
Внутреннее ухо	591
КРАТКИЙ ОБЗОР ОСНОВНЫХ ДАННЫХ	603
САМОКОНТРОЛЬ ЗНАНИЙ	604

Информацию о внешнем мире передают в ЦНС **сенсорные рецепторы**. Хеморецепторные клетки, отвечающие за вкус и обоняние, обсуждались при рассмотрении пищеварительной и дыхательной систем (см. главы 15 и 17 соответ-

ственно), а различные механорецепторы, опосредующие осязание, были представлены в теме, посвященной коже (см. главу 18). В настоящей главе описывается глаз, включая его фоторецепторы и вспомогательные структуры, а также ухо, которое

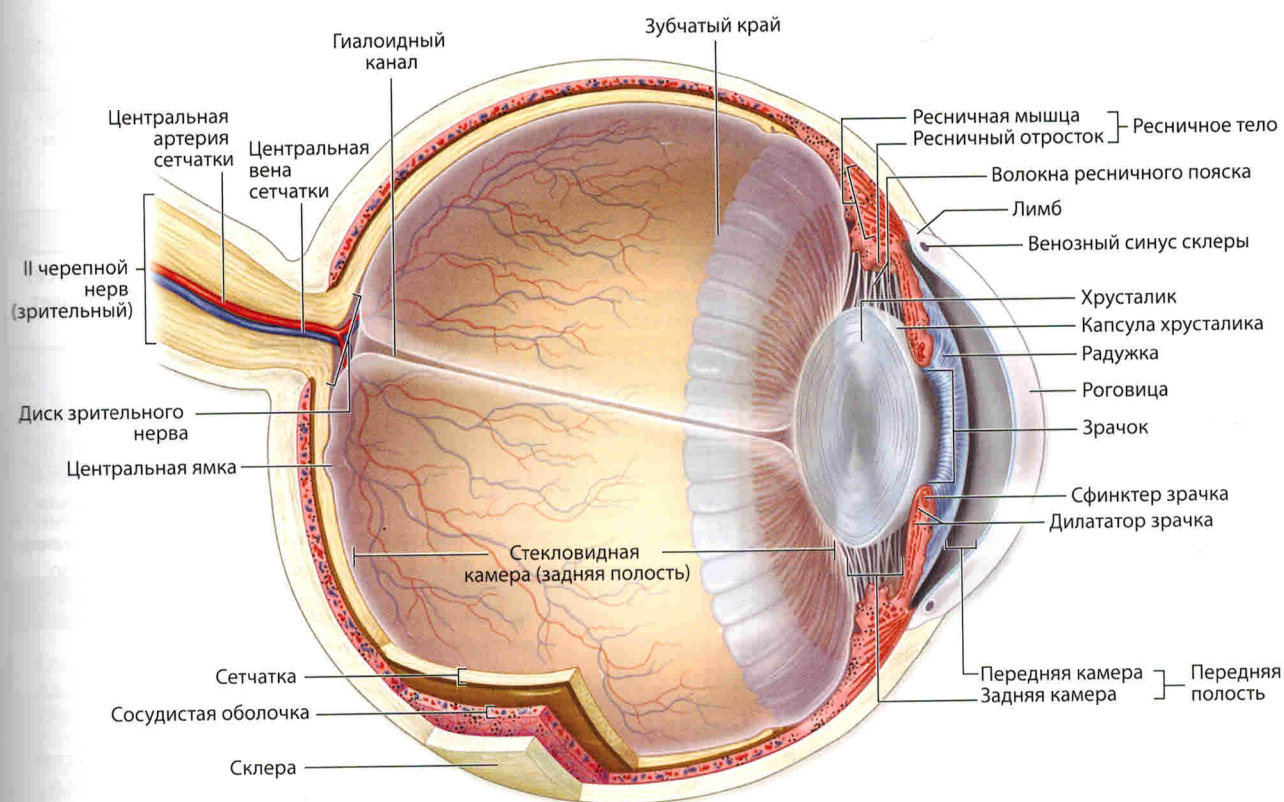


Рис. 23.1. Внутренняя анатомия глаза

Сагитальный разрез глаза, демонстрирующий взаимосвязь между основными компонентами глаза, тремя главными оболочками его стенки, важными участками

ми внутри этих оболочек и преломляющими структурами (роговицей, хрусталиком и стекловидным телом)

с помощью механорецепторов, находящихся в преддверно-улитковом аппарате, опосредует чувства равновесия и слуха.

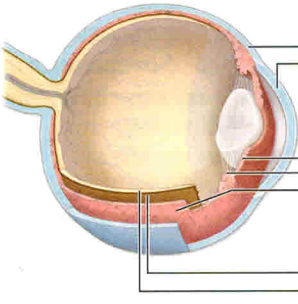
» ГЛАЗА: ФОТОРЕЦЕПТОРНАЯ СИСТЕМА

Глаза (рис. 23.1) являются высокоразвитыми светочувствительными органами, анализирующими форму, интенсивность и цвет света, отраженного от предметов, и обеспечивающими зрение. Каждое глазное яблоко защищено благодаря его расположению внутри глазниц черепа, которые также содержат скопления жировой ткани; снаружи оно образовано жесткой волокнистой шаровидной структурой, которая поддерживает общую форму глаза. Внутри глаза содержатся прозрачные ткани,

которые преломляют свет и фокусируют изображение, слой светочувствительных клеток и система нейронов, которые собирают, обрабатывают и передают визуальную информацию в мозг. В состав каждого глаза входят три оболочки, расположенные концентрически (табл. 23.1):

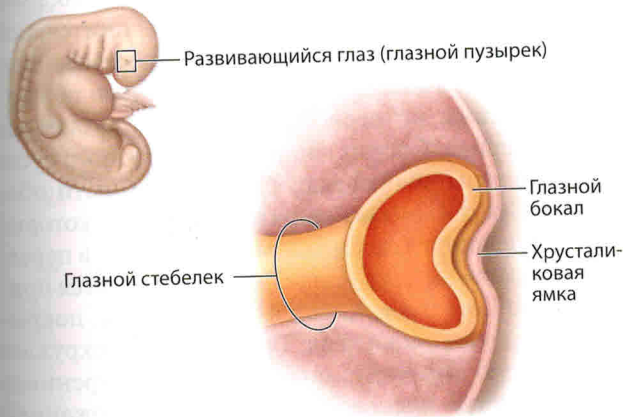
- жесткая наружная **фиброзная оболочка**, состоящая из **склеры** и прозрачной **роговицы**;
 - средняя **сосудистая оболочка**, включающая **собственно сосудистую оболочку (хороид)**, **ресничное тело** и **радужку**;
 - внутренняя сенсорная оболочка, **сетчатка**, которая связана с головным мозгом посредством **зрительного нерва**, отходящего от задней поверхности глазного яблока (см. рис. 23.1).
- Хрусталик** не является частью этих оболочек, он представляет собой идеально прозрачную

Таблица 23.1. Оболочки глаза

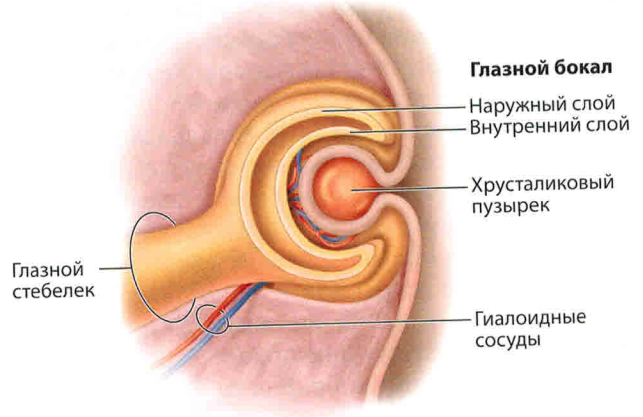
	Структура	Компоненты	Функции
	Фиброзная оболочка (наружная)		
	Склера	Плотная неоформленная соединительная ткань	Поддерживает форму глаза; защищает хрупкие внутренние структуры; место прикрепления внешних глазных мышц
	Роговица	Два слоя эпителия с организованной соединительной тканью между ними	Защищает переднюю поверхность глаза; преломляет входящий свет
	Сосудистая оболочка (средняя)		
	Собственная сосудистая оболочка	Рыхлая соединительная ткань; сильно васкуляризована	Обеспечивает питание сетчатки; пигмент поглощает излишний свет
	Ресничное тело	Ресничная гладкая мышца и ресничные отростки; покрыто секреторным эпителием	Удерживает связи, которые прикрепляются к хрусталику и меняют его форму при дальнем и ближнем зрении; эпителий выделяет водянистую влагу
	Радужка	Два слоя гладкой мышечной ткани (сфинктер и дилататор зрачка) и соединительная ткань, с центрально расположенным зрачком	Регулирует диаметр зрачка и тем самым количество света, поступающего в глаз
	Сетчатка (внутренняя оболочка)		
	Пигментный слой	Пигментные эпителиальные клетки	Поглощает излишний свет; обеспечивает витамин А для фоторецепторных клеток
	Нейральный слой	Фоторецепторы, биполярные нейроны, ганглиозные клетки и поддерживающие клетки Мюллера	Выявляет входящие световые лучи; световые лучи преобразуются в нервные сигналы и передаются в мозг

двойковыпуклую структуру, которая удерживается благодаря системе циркулярных **волокон ресничного пояска**, прикрепляющих его к **ресничному телу**, и тесному прилеганию к расположен-

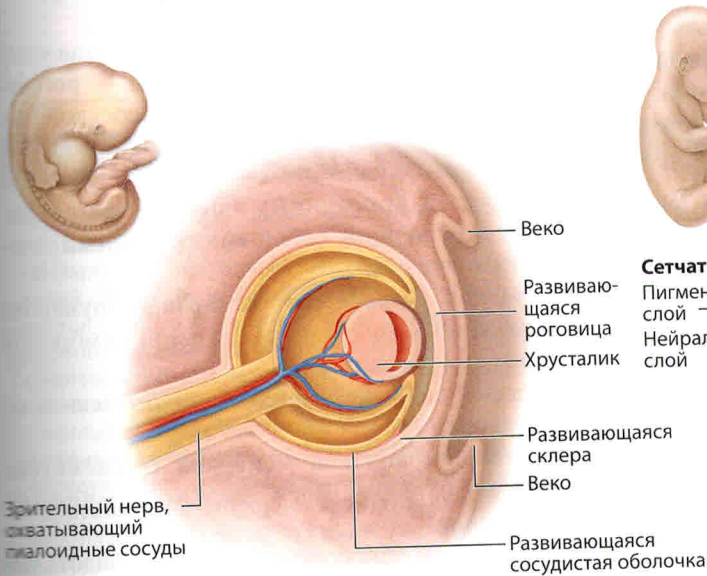
ному сзади стекловидному телу (см. рис. 23.1). Передняя поверхность хрусталика частично прикрыта непрозрачным пигментированным продолжением средней оболочки — **радужкой**,



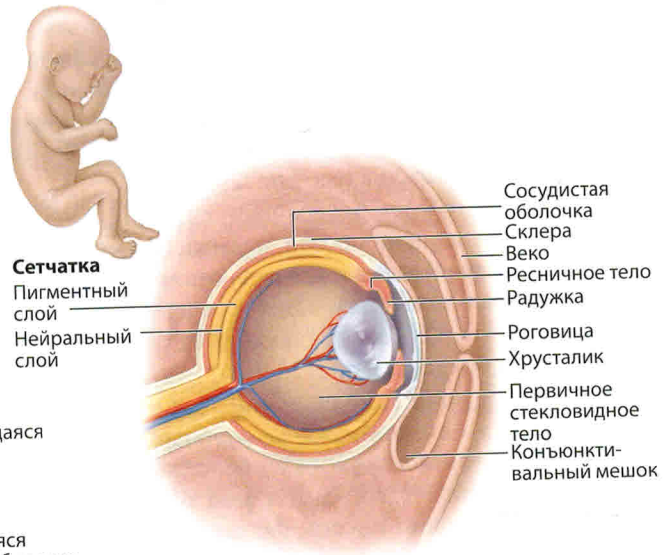
а Начало четвертой недели: глазной пузырек формирует двухслойный глазной бокал; покрывающая его эктодерма образует хрусталиковую ямку



б Конец четвертой недели: глазной бокал углубляется и образует внутренний и наружный слои; хрусталиковая ямка формирует хрусталиковый пузырек



в Шестая неделя: хрусталик становится внутренней структурой; начинают формироваться роговица, склера и сосудистая оболочка



г Двадцатая неделя: сформировались три оболочки глаза

Рис. 23.2. Развитие глаза

Глаза начинают формироваться на ранней стадии, когда из переднего мозга в обе стороны выпячиваются два **глазных пузырька**. Они растут, оставаясь связанными с развивающимся мозгом **глазными стебельками**, и приближаются к поверхностной эктодерме. В этот момент в каждом из пузырьков происходит инвагинация стенки с образованием внутреннего и наружного слоев **глазного бокала** и индукцией поверхностной эктодермы, вдающейся в бокал в виде **хрусталикового пузырька**, который вскоре отделяется от поверхности и лежит в полости глазного бокала. Кровеносные сосуды, называемые **гиалоидными сосудами**, растут вдоль глазного стебелька, проникают в

зрительный бокал и подрастают к развивающемуся хрусталику. Головная мезенхима взаимодействует с развивающимся глазным бокалом по мере того, как он образует два основных слоя сетчатки. Мезенхимные клетки дифференцируются вокруг пигментного слоя развивающейся сетчатки, образуя радужную оболочку, ресничное тело и собственно сосудистую оболочку, а также более наружный фиброзный слой. Гиалоидные сосуды регрессируют, оставляя в стекловидном теле пространство, называемое **гиалоидным каналом**. Складки кожи образуют веки и конъюнктиву, причем последняя развивается, продолжаясь в наружный эпителий роговицы и склеры

в которой есть центральное отверстие — **зрачок** (см. рис. 23.1).

Радужка и хрусталик, расположенные в передней части глаза, омываются прозрачной **водянистой влагой** — жидкостью, заполняющей как **переднюю камеру глаза** между роговицей и радужкой, так и **заднюю камеру глаза** между радужкой и хрусталиком (см. рис. 23.1). Водянистая влага течет через зрачок, который соединяет эти две камеры.

Расположенная сзади **стекловидная камера**, окруженная сетчаткой, находится за хрусталиком и волокнами его ресничного пояса и содержит большую студенистую массу прозрачной соединительной ткани, называемой **стекловидным телом**.

Важнейшие особенности формирования глаза в эмбриональном развитии показаны на рис. 23.2. Они включают следующие процессы.

- У 4-недельного эмбриона из переднего мозга с двух сторон выпячиваются эпителиальные **глазные пузырьки**, которые затем удлинняются, приобретая вид глазных стебельков, несущих **глазные бокалы** (см. рис. 23.2, а).
- Индуктивные взаимодействия между глазными бокалами и вышележащей поверхностной эктодермой приводят к тому, что последняя инвагинирует в бокал и в конечном счете отделяется в виде первоначально полых **хрусталиковых пузырьков** (см. рис. 23.2, б).
- Глазной стебелек превращается в зрительный нерв, а в нижней борозде, называемой **сосудистой (глазной) щелью**, закладываются **сосуды стекловидного тела** (гиалоидные сосуды), которые снабжают кровью развивающийся хрусталик и глазной бокал (см. рис. 23.2, в).
- В последующие недели дифференцируется мезенхима головы, образуя большую часть тканей в двух наружных оболочках глаза и стекловидное тело. Эктодерма глазного бокала, дифференцируясь, формирует сетчатку, а поверхностная эктодерма образует эпителий роговицы (см. рис. 23.2, г). Когда хрусталик полностью сформирован, дистальные артерия и вена стекловидного тела исчезают, при этом остаются только сосуды, обеспечивающие кровоснабжение сетчатки.

Фиброзная оболочка

Фиброзная оболочка включает две основные части — расположенную сзади склеру и лежащую спереди роговицу, которые соединяются между собой в области лимба роговицы (роговично-склерального соединения).

Склера

Фиброзная наружная оболочка глазного яблока защищает более хрупкие внутренние структуры и

служит местом прикрепления мышц (см. табл. 23.1). Задние пять шестых этой оболочки, имеющие белый цвет, составляют **склеру** (см. рис. 23.1), которая занимает часть глазного яблока диаметром около 22 мм у взрослых. Толщина склеры равна в среднем 0,5 мм; она состоит в основном из плотной соединительной ткани с плоскими пучками волокон, образованных коллагеном I типа, лежащими параллельно поверхности органа, но пересекающимися в различных направлениях. Сосуды микроциркуляторного русла расположены вблизи наружной поверхности оболочки. Сухожилия **глазодвигательных мышц**, которые осуществляют движения глаза, внедряются в переднюю область склеры. Кзади склера утолщается примерно до 1 мм и соединяется с эпиневрием, покрывающим зрительный нерв. Там, где склера окружает сосудистую оболочку, она включает внутреннюю **надсосудистую пластинку** с меньшим содержанием коллагеновых волокон, большим количеством фибробластов, эластических волокон и меланоцитов.

Роговица

В отличие от склеры передняя одна шестая часть фиброзной наружной оболочки глаза — **роговица** — прозрачна и полностью лишена сосудов (см. рис. 23.1). На срезе роговицы видны пять отчетливо разграниченных слоев:

- наружный (передний) **эпителий роговицы**, представляющий собой многослойный плоский эпителий;
- **передняя пограничная мембрана (боуменова мембрана)**, являющаяся базальной мембраной эпителия роговицы¹;
- толстый слой **стромы (собственного вещества) роговицы**;
- **задняя пограничная мембрана (десцеметова мембрана)**, являющаяся базальной мембраной эндотелия;
- внутренний однослойный плоский **эндотелий (задний эпителий) роговицы**.

Передний эпителий роговицы — неороговевающий, толщиной пять-шесть клеточных слоев, составляет около 10% толщины роговицы (рис. 23.3). Базальные клетки обладают высокой способностью к пролиферации, важной для обновления и восстановления поверхности роговицы; они происходят из стволовых клеток, расположенных в **роговично-склеральном лимбе**, окружающем роговицу. Уплотненные поверхностные клетки покрыты микроворсинками, выступающими в защитную слезную

¹ В большинстве современных источников боуменова мембрана рассматривается как лежащая кзади от базальной мембраны переднего эпителия конденсированная бесклеточная передняя часть стромы роговицы. — *Примеч. ред. перев.*

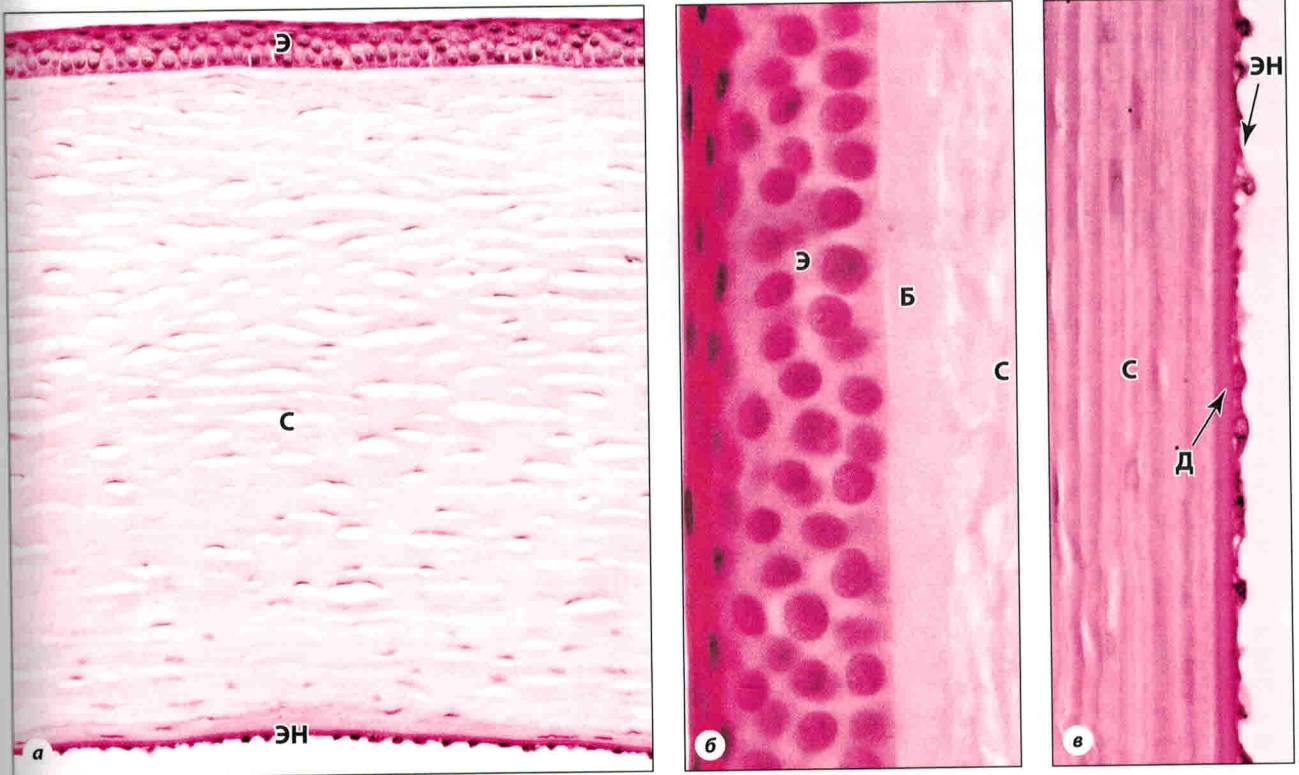


Рис. 23.3. Роговица

Передняя структура глаза — роговица — образована пятью слоями.

(а) Наружный (передний) многослойный плоский эпителий (Э) — неороговевающий, толщиной пять-шесть клеток, содержит плотную сеть свободных сенсорных нервных окончаний, которые опосредуют мигательный рефлекс. Строма (С) составляет приблизительно 90% толщины роговицы, она образована примерно 60 слоями длинных волокон, состоящих из коллагена I типа, расположенных в виде правильной ортогональной системы и чередующихся с уплощенными клетками, называемыми **кератоцитами**. С внутренней стороны к строме прилежит эндотелий роговицы (ЭН) (×100; гематоксилин-эозин).

(б) Передний эпителий роговицы (Э) прочно покоится на толстой однородной боуеновой мембране (Б). Строма роговицы (С) не содержит сосудов, и питательные вещества достигают кератоцитов и эпителиальных клеток путем диффузии из окружающего лимба и водянистой влаги, находящейся за роговицей (×400; гематоксилин-эозин).

(в) Задняя поверхность роговицы покрыта однослойным плоским эпителием — эндотелием роговицы (ЭН), который покоится на другом толстом прочном слое, называемом десцеметовой мембраной (Д), прилежащей к строме роговицы (С) (×400; гематоксилин-эозин).

пленку, состоящую из липидов, гликопротеинов и воды. Еще одним защитным механизмом эпителия роговицы является богатейшая в сравнении с другими тканями сеть сенсорных нервных окончаний.

Базальная мембрана этого эпителия, часто называемая **боуеновой мембраной**, — очень толстая (8–10 мкм), способствует стабильности и прочности роговицы, помогая защитить от инфекции подлежащую строму.

Строма, или собственное вещество роговицы, составляющая 90% ее толщины, образована примерно 60 слоями параллельных пучков коллагеновых фибрилл, ориентированных приблизительно под прямым углом друг к другу и простирающихся

почти на весь диаметр роговицы¹. Расположение коллагеновых фибрилл в виде однородной прямоугольной системы обеспечивает прозрачность этой бессосудистой ткани. Между коллагеновыми пластинками залегают цитоплазматические отростки и тела уплощенных фибробластоподобных клеток,

¹ В большинстве современных источников, описывающих строение стромы роговицы, указано, что ее матрикс представлен тонкими коллагеновыми фибриллами, погруженными в содержащее протеогликаны основное вещество. Они организованы в виде 60–250 пластинок толщиной 0,2–2,5 мкм (в зависимости от участка расположения), в каждой из которых фибриллы ориентированы параллельно друг другу с регулярными узкими интервалами (под прямым углом в соседних пластинках). Степень организации пластинок выше в задних 2/3 роговицы и ее центре. — *Примеч. ред. перев.*

называемых **кератоцитами** (см. рис. 23.3). Основное вещество вокруг этих клеток содержит протеогликаны, такие как люмикан, кератансульфат и хондроитинсульфат, которые способствуют поддержанию точной организации и расстояния между коллагеновыми фибриллами.

» Медицинское значение

Форма или кривизна роговицы могут быть изменены хирургическим путем с целью коррекции некоторых нарушений зрения, связанных со способностью глаза к фокусировке. При распространенной офтальмологической операции, лазерной хирургии кератомилеза *in situ* (англ. laser-assisted *in situ* keratomileusis — LASIK), эпителий роговицы смещают в виде лоскута, а строму изменяют с помощью эксимерного лазера, который испаряет коллаген и кератоциты строго контролируемым образом без повреждения соседних клеток или ВКМ. После изменения формы стромы эпителиальный лоскут перемещается на прежнее место, причем нормальная физиология роговицы восстанавливается благодаря относительно быстрой реакции регенерации. Операцию LASIK используют для коррекции миопии (близорукости), гиперметропии (дальнозоркости) или астигматизма (неправильной кривизны роговицы). Успешные результаты получены при трансплантации роговицы от неродственных индивидуумов, которая обычно не вызывает иммунного отторжения. Это отчасти связано с отсутствием в роговице как кровоснабжения, так и лимфатического дренажа, а также с местной иммунной толерантностью, обусловленной АПК глаза и иммуномодулирующими факторами в водянистой влаге.

Задняя поверхность стромы ограничена другой толстой базальной мембраной, называемой **десцеметовой мембраной**, которая поддерживает внутренний однослойный плоский эндотелий (задний эпителий) роговицы (см. рис. 23.3).

Этот эндотелий регулирует деятельность десцеметовой мембраны и содержит метаболически наиболее активные клетки роговицы. В базолатеральных мембранах этих клеток находятся Na^+/K^+ -АТФазные насосы, которые в значительной степени отвечают за регуляцию надлежащего состояния гидратации стромы роговицы, что важно для обеспечения ее максимальной прозрачности и оптимального преломления света.

Лимб роговицы

Лимб, окружающий роговицу, представляет собой переходную область, где прозрачная роговица сливается с непрозрачной склерой (см. рис. 23.1 и 23.4). Здесь заканчивается боуменова мембрана, а поверхностный эпителий становится более многослойным, входя в состав **конъюнктивы**, которая покрывает переднюю часть склеры (и выстилает веки). Как упоминалось выше, эпителиальные стволовые клетки, расположенные на поверхности лимба, дают

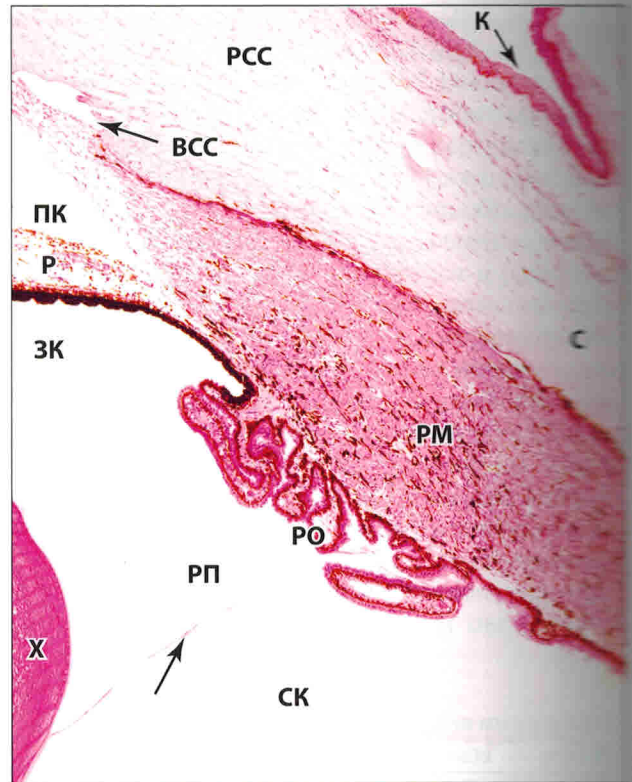


Рис. 23.4. Роговично-склеральное соединение (лимб) и ресничное тело

По окружности роговицы находится лимб, или роговично-склеральное соединение (**ПСС**), где прозрачная строма роговицы соединяется с непрозрачной, пронизанной сосудами склерой (**С**). Эпителий лимба немного толще эпителия роговицы, содержит стволовые клетки и переходит в эпителий конъюнктивы (**К**), покрывающей переднюю поверхность склеры и выстилающей веки. Строма лимба включает венозный синус склеры (**ВСС**), или шлеммов канал, который собирает водянистую влагу из прилежащей трабекулярной сети, расположенной на поверхности передней камеры (**ПК**).

Лежащая кнутри от лимба средняя оболочка глаза состоит из ресничного тела и продолжающейся кпереди радужки (**Р**). Ресничное тело, имеющее вид толстого кольца, включает рыхлую соединительную ткань, содержащую меланоциты, гладкую ресничную мышцу (**РМ**), многочисленные выросты, покрытые эпителием, называемые ресничными отростками (**РО**), и ресничный пояс (**РП**), систему богатых фибриллинном волоконцев, которые прикрепляются к капсуле хрусталика (**Х**) и к центру ресничного тела. Видны фрагменты одного волокна ресничного пояса (стрелка). Ресничные отростки выступают в заднюю камеру (**ЗК**) и вырабатывают водянистую влагу, которая затем оттекает в переднюю камеру через зрачок. Позади ресничного пояса и хрусталика располагается тонкая прозрачная мембрана (не показана), окружающая стекловидное тело и отделяющая заднюю камеру от стекловидной камеры (**СК**) (×12,5; гематоксилин-эозин).

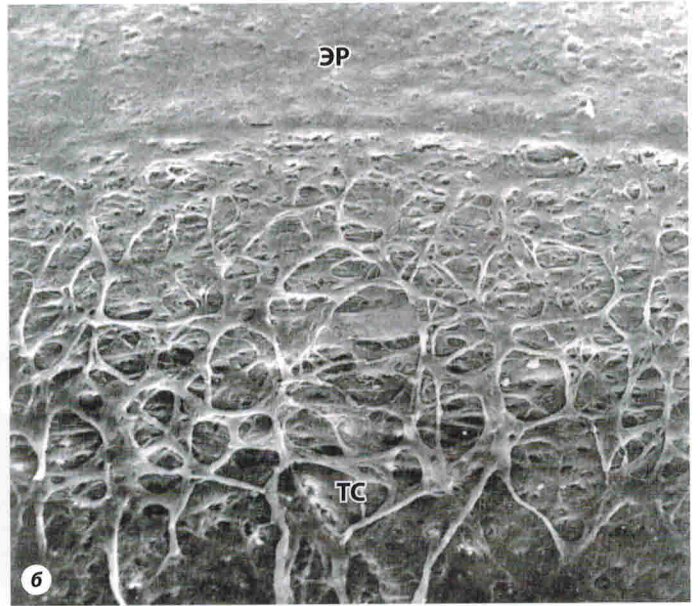
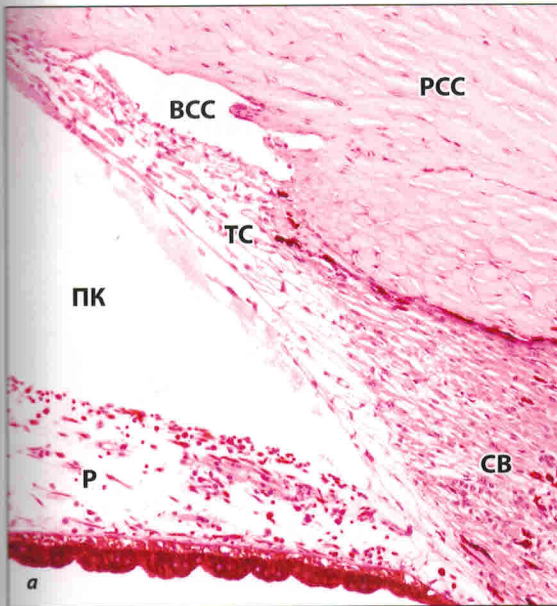


Рис. 23.5. Трабекулярная сеть и венозный синус склеры

(а) В роговично-склеральном соединении (ПСС), или лимбе, окружающем роговицу, задний эпителий (эндотелий) роговицы и лежащая под ним десцеметова мембрана замещаются сетью каналов неправильной формы, выстланных эндотелием, которые поддерживаются трабекулами соединительной ткани. В радужно-роговичном углу между лимбом и радужкой (Р) водянистая влага

перемещается из передней камеры (ПК) в каналы этой трабекулярной сети (ТС) и перекачивается эндотелиальными клетками в прилежащий венозный синус склеры (БСС) (×50; гематоксилин–эозин).

(б) Сканирующая электронная микрофотография показывает переход от поверхности эндотелия роговицы (ЭР) к каналам трабекулярной сети (ТС) (×300)

начало быстро делящимся прогениторным клеткам, которые затем центробежно смещаются в эпителий роговицы. В лимбе строма становится сосудистой и менее хорошо организованной, так как пучки коллагеновых фибрилл сливаются с пучками волокон склеры. Кроме того, в лимбе десцеметова мембрана и ее однослойный эндотелий замещаются системой неправильной формы эндотелиальных каналов, называемых **трабекулярной сетью** (рис. 23.5). Они проникают в строму роговично-склерального соединения и обеспечивают медленный непрерывный отток водянистой влаги из передней камеры. Эта жидкость движется из указанных каналов в расположенное рядом крупное пространство **венозного синуса склеры**, или **шлеммового канала** (см. рис. 23.1, 23.4, 23.5), который окружает глаз. Из этого синуса водянистая влага оттекает в мелкие кровеносные сосуды (вены) склеры.

Сосудистая оболочка

Средняя оболочка глаза, содержащая большее количество сосудов и известная как **сосудистая оболочка**, состоит из трех частей, сзади кпереди: **собственно сосудистой оболочки (хориоиды)**, **ресничного тела** и **радужки** (см. табл. 23.1).

Собственно сосудистая оболочка

Собственно сосудистая оболочка (хориоид) располагается в задних двух третях глаза и состоит из рыхлой, хорошо васкуляризованной соединительной ткани, содержащей многочисленные меланоциты (рис. 23.6). Они образуют характерный слой черного цвета в собственно сосудистой оболочке и препятствуют попаданию света в глаз помимо того, который проходит через зрачок. В состав собственно сосудистой оболочки входят два слоя (см. рис. 23.6)¹:

- расположенная внутри **хориокапиллярная пластинка** с богатым микроциркуляторным руслом, имеющим большое значение для питания наружных слоев сетчатки;
- **мембрана Бруха** — тонкий бесклеточный слой, состоящий из коллагеновых и эластических волокон, окружающих прилежащую сеть микрососудов и базальную пластинку пигментного слоя сетчатки.

¹ В собственно сосудистой оболочке Международная гистологическая терминология выделяет четыре пластинки (слоя): надсосудистую, сосудистую, хориокапиллярную и основную (базальный комплекс, или мембрану Бруха). Три из них (кроме самой толстой сосудистой пластинки) упомянуты в подписи к рис. 23.6. — *Примеч. ред. перев.*