

## Лекция №10

### ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ ТКАНИ

На границе между внутренней и внешней средой находится пограничный эпителий (эпидермис кожи, эпителий и железы слизистых оболочек пищеварительного тракта, дыхательных путей, мочевыделительной и половой систем). Пграничный эпителий образует пласты. В виде пластов организован и эпителий, ограничивающий вторичные полости тела (серозные оболочки: брюшная, плевральная, сердечная сумка). Островки, тяжи, отдельные эпителиальные клетки находятся и во внутренней среде организма (расположенные диффузно эндокринные клетки, клетки желёз внутренней секреции). Эпителии происходят из всех первичных зародышевых листков. Например, многослойные эпителии кожи и роговицы глаза развиваются из эктодермы; однослойные эпителии пищеварительной и дыхательной систем происходят из энтодермы; эпителии мочевыделительной и половой систем — из мезодермы.

#### ОРГАНИЗАЦИЯ ЭПИТЕЛИЕВ

##### Принципы организации:

- пограничное расположение,
- практическое отсутствие межклеточного вещества,
- полярная дифференцировка,
- базальная мембрана,
- отсутствие кровеносных сосудов,
- пространственная геометрия,
- выраженная способность к регенерации пограничных эпителиев.

1. **Пограничное расположение.** Эпителии отделяют организм от внешней среды и от вторичных полостей тела.

2. **Пласт клеток.** Образуя непрерывный слой, эпителий отделяет подлежащие ткани от внешней среды и от вторичных полостей тела. Толщина пластов различна. Например, эпидермис кожи имеет толщину до нескольких десятков микрон, тогда как эпителий на поверхности альвеол лёгкого — около 0,2 мкм.

3. **Незначительные межклеточные пространства.** В эпителии практически нет межклеточного вещества, клетки плотно примыкают одна к другой и связаны при помощи специализированных межклеточных контактов.

4. **Полярная дифференцировка** эпителиальных клеток. **Базальная и апикальная части клетки различаются как структурно, так и функционально.** Этот признак обязателен для однослойных эпителиев пограничного расположения (на границе внешней и внутренней сред, на поверхности серозных оболочек), а также для эпителиальных клеток, находящихся в тесной связи с кровеносными капиллярами (эндокринные железы, печень).

**а. Апикальная часть** содержит микроворсинки, стереоцилии, реснички, секреторный материал и участвует в образовании плотных и промежуточных контактов.

**Микроворсинки** присутствуют в эпителиальных клетках, осуществляющих транспорт из внешней среды (например, всасывание в кишечнике, реабсорбция в канальцах почки). Основная функция микроворсинок — **увеличение площади контакта**. Характерные черты микроворсинок — **наличие систем транспорта** и некоторая их подвижность за счёт актиновых микрофиламентов. **Актиновые микрофиламенты** расположены на расстоянии 10 нм друг от друга и соединены в единую систему (стержень микроворсинки) при помощи актин-связывающих белков фимбрина и фасцина (рис. 1).

## СПЕЦИАЛИЗАЦИИ СВОБОДНОЙ ПОВЕРХНОСТИ КЛЕТКИ.

Они могут приобретать несколько форм:

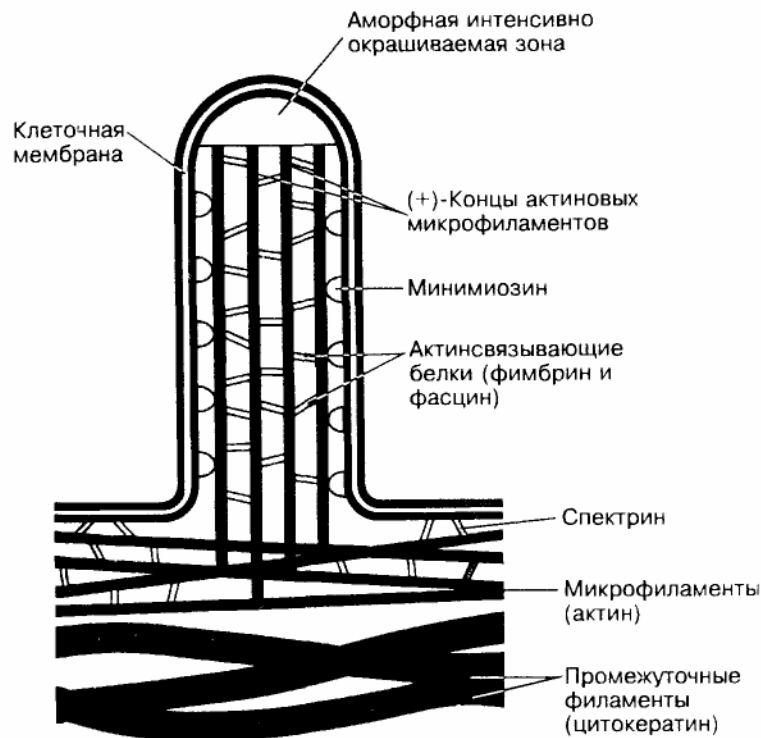
[1] Везикулы. Они могут представлять собой как механизм удаления содержимого цитоплазмы в просвет (экзоцитозные пузырьки), так и процесс пиноцитоза клеткой содержимого из просвета (эндоцитозные пузырьки).

[2] Микроворсинки. Это крошечные пальцеобразные выросты, которые могут иметь разные размеры и быть рассредоточенными вдоль свободной поверхности или, наоборот, быть одинакового размера, параллельными и расположенными очень близко друг к другу. В последнем случае клетки имеют апикальную щеточную каемку. Выстилающие эпителиальные клетки тонкой кишки, толстой кишки и проксимальных извитых почечных канальцев имеют ярко выраженную щеточную каемку, состоящую из микроворсинок, за счет которой увеличивается их площадь поверхности.

[3] Стереореснички, являются грубыми, неподвижными продолжениями микроворсинок по свободной поверхности эпителиальных клеток. Они могут встречаться в протоке придатка яичка и в волосковых сенсорных клетках Кортиева органа внутреннего уха.

[4] Реснички. Это большие, подвижные клеточные выступы длиной 5 - 15 мкм, каждый из которых связан с базальным тельцем (центриолью) в подлежащей поверхностной цитоплазме. На одной клетке может быть несколько сотен ресничек (и, соответственно, такое же количество базальных телец). Благодаря электронному микроскопу было обнаружено, что стержень реснички состоит из микротрубочек. На поперечном срезе реснички, в центре видны две одиночные микротрубочки, называемые центральной парой, или синглетами, и на периферии видно кольцо из 9 пар, называемых дублетами. Это соответствует формуле устройства 9 + 2. Реснички, расположенные рядами, совершают ритмические движения по очереди и проталкивают слой жидкости в направлении к выходу. Реснитчатый эпителий находится в верхних дыхательных путях, в выносящих канальцах яичка и в фаллопиевой трубе. В организме имеются клетки, у которых образуется только по одной ресничке, например, в палочках и колбочках сетчатой оболочки глаза, сперматозоидах, в волосковых сенсорных клетках слухового пятна и трех слуховых гребешков полукружных каналов внутреннего уха.

[5] Апокриновые псевдоподии. Некоторые экзокринные железы секретируют посредством выстилающих клеток, образующих апокриновые псевдоподии, которые затем отслаиваются в виде секреторного продукта определенной железы.



**Рис. 1. Организация микроворсинки в апикальной части каёмчатой клетки.** Около 30 параллельно идущих микрофиламентов образуют стержень микроворсинки. (+)-Концы двух переплетённых нитей F-актина микрофиламентов направлены к вершине микроворсинки. Микрофиламенты *заякорены* цитоплазматическими концами в терминальной сети. Терминальная сеть — густое сплетение молекул спектрина, сшивающих примембранные микрофиламенты. Непосредственно под терминальной сетью расположено сплетение промежуточных филаментов. Микрофиламенты скрепляют актин-связывающие белки фимбрин и фасцин. Микрофиламенты присоединены к внутренней поверхности плазматической мембраны при помощи минимиозина

### б. **Базальная часть содержит различные органеллы.**

- **Митохондрии.** Локализация митохондрий преимущественно в базальной части связана с необходимостью АТФ для встроенных в плазмолемму этой части клетки ионных насосов (*например*,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФаза).
- **Рецепторы гормонов и факторов роста.**

- **Транспортные системы ионов и аминокислот.** Переносчики глюкозы (обеспечивают выход глюкозы из клетки по концентрационному градиенту) отличаются от встроенных в апикальную мембрану.
- **Цитоскелет.** Полярная дифференцировка проявляется в характере распределения белков, связанных с цитоскелетом. Так, в базальной части преобладают анкирин и фодрин, локализующиеся совместно с  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазой.
- **Межклеточные контакты.** Как правило, это полудесмосомы, связывающие клетки эпителия с базальной мембраной.

**5. Базальная мембрана (пластинка)** имеет толщину 20-100 нм, отделяет эпителий от подлежащей соединительной ткани, укрепляет эпителиальный пласт, образуется за счёт эпителия и подлежащей соединительной ткани. Эпителиальные клетки прикреплены к базальной мембране при помощи полудесмосом. **Через базальную мембрану осуществляется питание эпителия.** Содержит коллаген IV типа, ламинин, энтактин и протеогликаны. У эпителиальных клеток печени нет базальной мембраны.

**6. Отсутствие кровеносных сосудов.** Некоторые структуры лишены кровеносных сосудов. Типичные примеры: хрящи, средняя (*tunica media*) и внутренняя (*t. intima*) оболочки кровеносных сосудов, пласты эпителия. **Метаболизм** таких образований (в т.н. их питание) **осуществляется путём диффузии:** в хряще — через кровеносные сосуды надхрящницы, в кровеносных сосудах — со стороны наружной оболочки (г. *adventitia*) и из просвета сосуда.

Питание эпителия, транспорт газов, выведение продуктов метаболизма из эпителия осуществляются путём диффузии веществ **через базальную мембрану** между эпителием и подлежащими кровеносными сосудами.

**7. Пространственная организация.** Эпителиальные клетки организованы в ассоциаты на границе внутренней и внешней среды организма, а также во внутренней среде следующим образом:

- пласт,
- тяж,
- островок,
- фолликул,
- трубочка,
- сеть.

**7.1. Пласт.** Эпителиальные клетки, формирующие пласты, всегда имеют **пограничное положение** (например, эпидермис [часто обозначают как покровный эпителий], эпителии слизистой оболочки кожного и кишечного типа, мезотелии). В силу пограничного положения для клеток однослойного пласта характерна **полярная дифференцировка**, а многослойные пласты имеют значительные отличия морфологии эпителиальных клеток разных слоев. Для пластов эпителия характерна **выраженная способность к регенерации.**

**7.2. Тяж.** По принципу анастомозирующих тяжей из эпителиальных гепатоцитов организована **паренхима печени.**

**7.3. Островок.** Эпителиальные островки всегда погружены во внутреннюю среду организма и, как правило, выполняют эндокринную функцию (например, островки Лангерханса поджелудочной железы). В норме эндокринные клетки островков **не регенерируют.**

**7.4. Фолликул** — имеющие полость островки эпителия. Типичный пример — фолликулы щитовидной железы. Характерна **полярная дифференцировка.**

**7.5. Трубочка.** Микроскопический вариант пласта, свёрнутого в трубочку (например, потовые железы, канальцы нефрона). Выражена **полярная дифференцировка**, способность к регенерации определяется генезом эпителия.

**7.6. Сеть.** В вилочковой железе поддерживающий каркас состоит из отростчатых эпителиальных клеток.

**8. Способность к регенерации** выражена у покровных эпителиев и вытекает из их пограничного расположения. Необходимые условия для регенерации — доказанное или предполагаемое наличие стволовых клеток (эпидермис, эпителии слизистой оболочки трубчатых и полостных органов, мезотелии), возможность репликации ДНК с последующим цитокинезом или без него (например, гепатоциты). У погружённых во внутреннюю среду эпителиальных клеток регенераторные возможности существенно меньше вплоть до полной невозможности регенерации (например, 3-клетки островков поджелудочной железы). Для ряда эпителиев (например, каналцы нефрона) и клеток эпителиального гонима (например, передняя доля гипофиза) способность к регенерации как будто имеется, хотя её механизмы неясны.

## КЛАССИФИКАЦИЯ ЭПИТЕЛИАЛЬНЫХ ПЛАСТОВ

**Критерии** морфологической классификации.

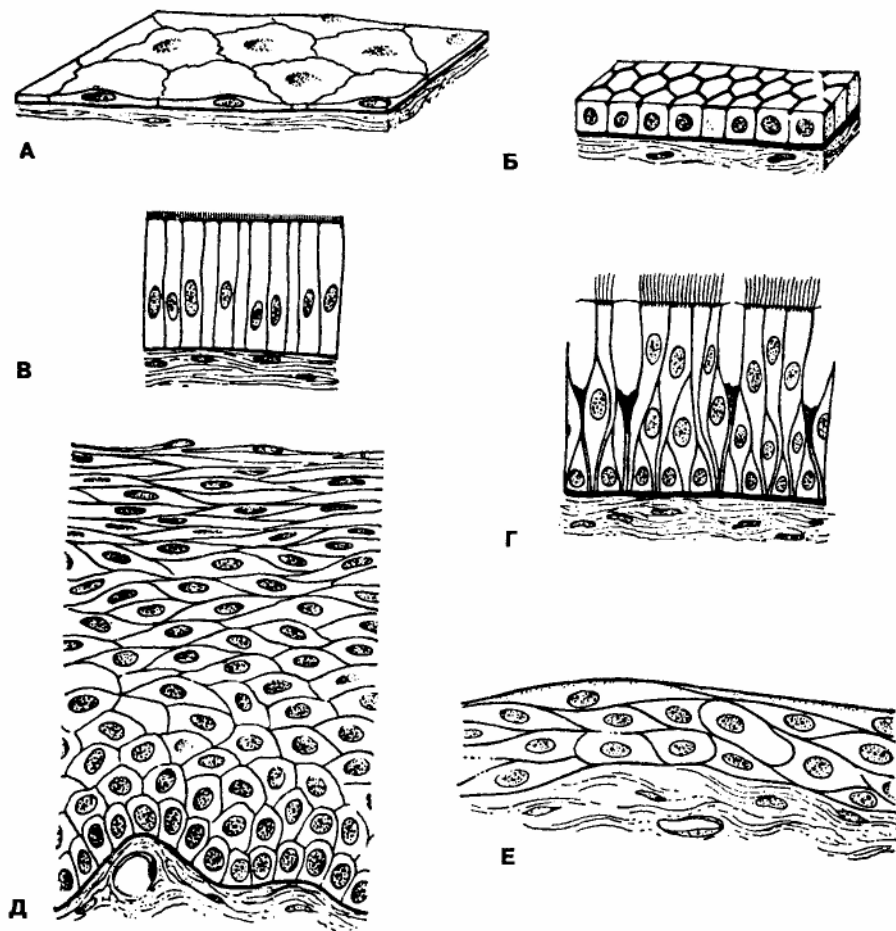
Для эпителиальных пластов принята классификация, учитывающая количество слоев клеток (*одно- и многослойные*), рядность однослойного эпителия (*одно- и многорядные*), форма клеток (для многослойных — поверхностного слоя), характер полярной дифференцировки.

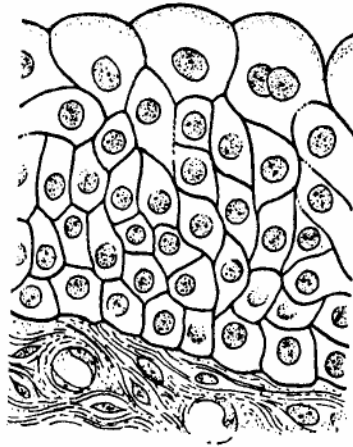
**а. Слоиность.** Контакт всех клеток пласта с базальной мембраной определяет слоистость эпителия. Если все клетки пласта связаны с базальной мембраной, эпителий — **однослойный**. Если это условие не выполняется, эпителий — **многослойный**.

(1) **Эктодермальные** эпителии — **многослойные**. Эта фундаментальная характеристика справедлива и для т.н. придатков кожи.

(2) **Энтодермальные** эпителии, как правило, **однослойные**.

(3) **Мезодермальные** эпителии, как правило, **однослойные**. Типичный пример — каналцы нефрона.





Ж

**Рис. 2. Эпителиальные пласты.** А. Однослойный плоский; Б. Однослойный кубический; В. Однослойный цилиндрический каёмчатый; Г. Однослойный цилиндрический многорядный мерцательный; Д. Многослойный плоский неороговевающий; Е. Многослойный переходный в растянутом состоянии; Ж. Многослойный переходный в обычном состоянии

**б. Рядность** однослойных эпителиев отражает наличие (*многорядный*) или отсутствие (*однорядный*) в составе пласта клеток разной формы (*в т.ч.* разных типов клеток). По сути дела, этот классифицирующий критерий основан на одном из признаков, отличающих разные клетки, — расположение их ядер по отношению к базальной мембране. Типичный пример однослойного многорядного эпителия — слизистая оболочка воздухоносных путей.

#### в. Форма клеток

(1) **Однослойный эпителий.** Учитывают отношение высоты клеток к их толщине. Различают плоский, кубический и цилиндрический пласты эпителия.

(2) **Многослойный эпителий.** Учитывают форму клеток поверхностного слоя.

#### г. Полярная дифференцировка.

(1) **Однослойный эпителий.** Учитывают характер полярной дифференцировки преобладающего типа клеток.

(2) **Многослойный эпителий.** Учитывают характер полярной дифференцировки клеток поверхностного слоя.

**2. Однослойные пласты** (плоский, кубический, цилиндрический). Все клетки контактируют с базальной мембраной. **Однорядный** эпителий — ядра клеток расположены в один ряд, т.е. на одинаковом расстоянии от базальной мембраны. Представлен одинаковыми клетками (*например*, однослойный эпителий канальцев почки). **Многорядный** — ядра клеток расположены в несколько рядов, т.е. на различном расстоянии от базальной мембраны. Представлен клетками различной величины и формы. Пример: однослойный многорядный цилиндрический эпителий воздухопроводящих путей.

**3. Многослойные эпителии** подразделяют на многослойный плоский ороговевающий, многослойный плоский неороговевающий и многослойный переходный эпителии. Такие пласты складываются из пролиферативных единиц.

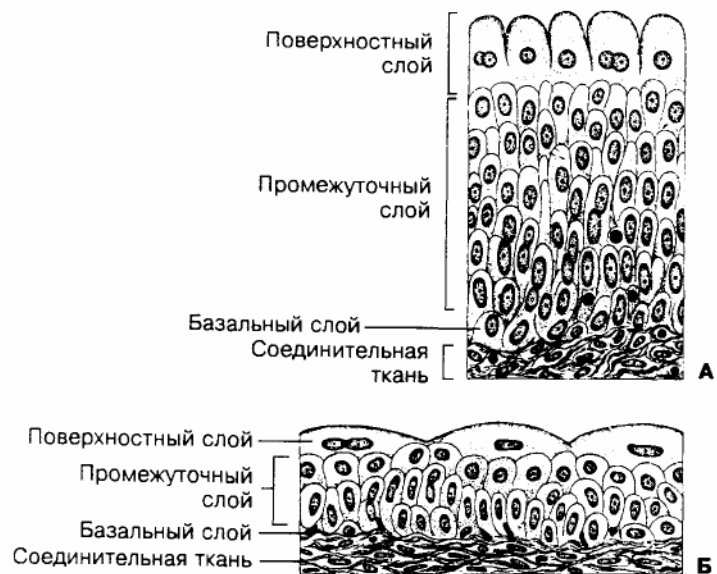
**а. Многослойный плоский ороговевающий** эпителий (эпидермис) присутствует в коже и имеет роговой слой, состоящий из плотно упакованных роговых чешуек (глава 16 Б), содержащих ковалентно связанные с плазмолеммой нерастворимые белки.

**б. Многослойный плоский неороговевающий** эпителий не содержит рогового слоя.

**в. Многослойный переходный** эпителий. Его поверхностные клетки имеют особую организацию. При растяжении стенки органа поверхностные стенки меняют форму таким образом, что целостность эпителиального пласта не нарушается (рис. 3). Их плазматическая мембрана содержит специальные пластинки полигональной формы, придающие поверхности клеток вид *булыжной мостовой* (рис. 4).

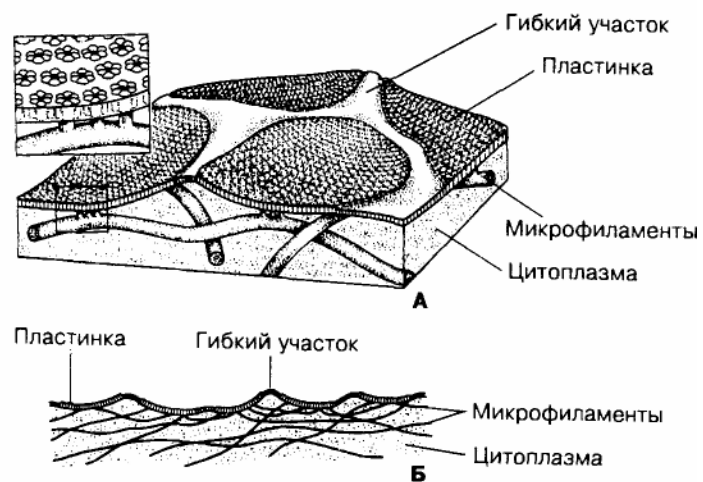
Примеры локализации различных эпителиев приведены в таблице.

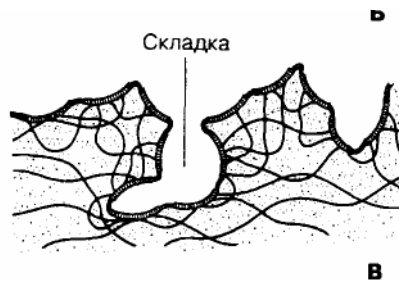
Однослойный плоский (мезотелий)	Плевра, брюшина, сердечная сумка
Однослойный кубический	Яичник, извитые канальцы нефрона
Однослойный цилиндрический	
Железистый	Желудок
Каёмчатый	Кишечник, жёлчный пузырь
Мерцательный	Воздухоносные пути, маточные трубы
Многослойный плоский	
Неороговевающий	Роговица глаза, ротовая полость, пищевод
Ороговевающий	Кожа
Многослойный переходный	Мочевой пузырь, мочеточник



**Рис. 3. Переходный эпителий мочевого пузыря.**

А — при нерастянутой стенке; Б — при растянутой стенке органа





**Рис 4** Пластинчатая структура цитолеммы клеток поверхностного слоя переходного эпителия. **А.** Строение пластинок и их связь с микрофиламентами цитоплазмы. На вставке показана гексагональная организация отдельных частиц, составляющих пластинку; **Б.** При растяжении стенки мочевого пузыря цитолемма имеет сглаженную поверхность; **В.** При расслаблении стенки органа микрофиламенты перераспределяются так, что клеточная мембрана складывается по гибким участкам между пластинками

## ФУНКЦИИ

### 1. **Транспорт**

- газов ( $O_2$  и  $CO_2$ ) через эпителий альвеол лёгких;
- аминокислот и глюкозы при помощи специальных транспортных белков в эпителии кишки;
- IgA и других молекул на поверхность эпителиальных пластов.

2. **Эндоцитоз.** Эпителиальные клетки участвуют в пиноцитозе (эпителий почечных канальцев) и в опосредуемом рецепторами эндоцитозе (например, поглощение холестерина вместе с ЛНП или трансферрина большинством эпителиальных клеток).

3. **Секреция.** Экзоцитоз слизи, белков (в т.ч. гормонов, факторов роста, ферментов). Слизь вырабатывают специальные слизистые клетки эпителия желудка и половых путей, бокаловидные клетки в эпителии кишки, трахеи и бронхов. Гормоны и факторы роста вырабатывают эндокринные клетки.

4. **Барьерная.** Разграничение сред путём образования надёжных барьеров из эпителиальных клеток, связанных плотными контактами (*например*, между эпителиальными клетками слизистой оболочки желудка и кишки).

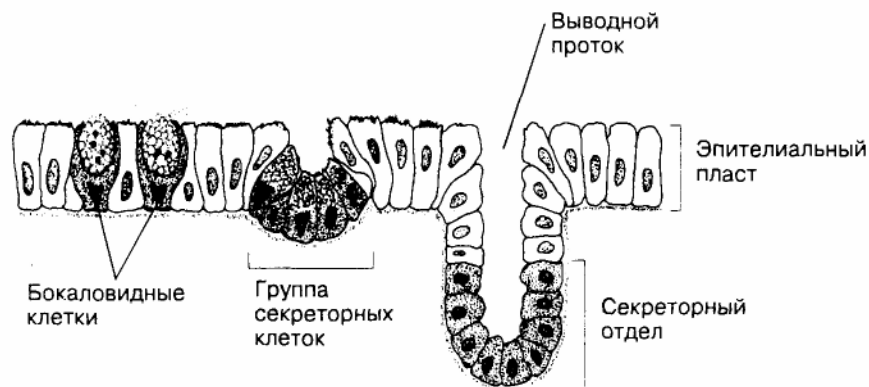
5. **Защита организма** от повреждающего действия физических и химических факторов внешней среды.

## ЖЕЛЕЗЫ

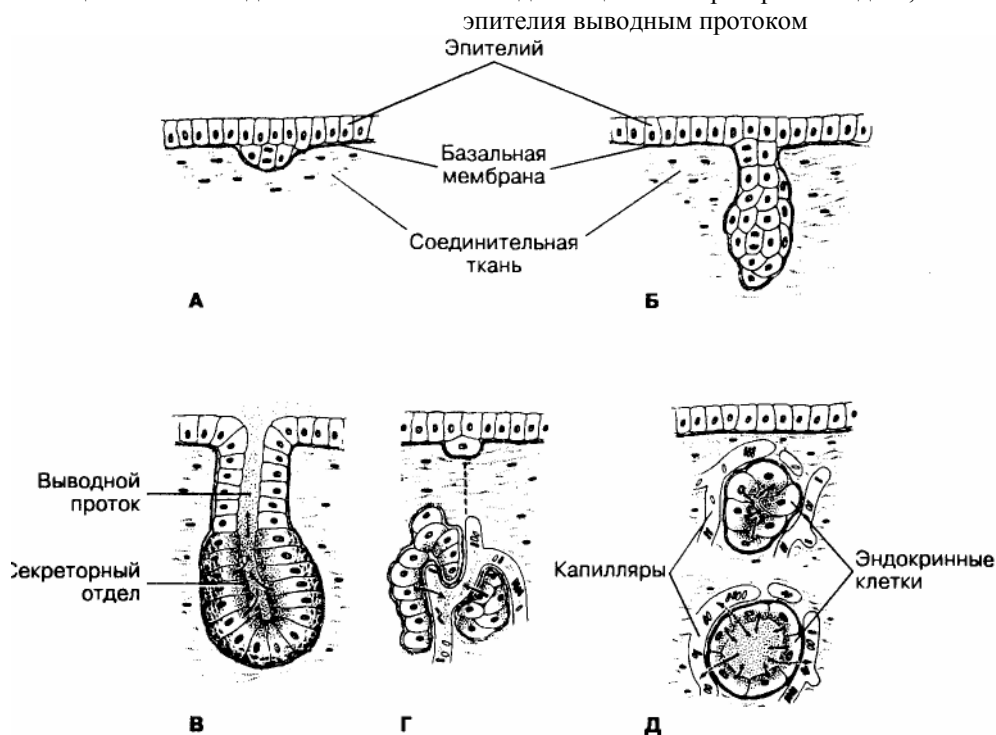
Железы выполняют секреторную функцию. Экзокринные железы вырабатывают продукт (секрет), предназначенный для выделения на поверхность кожи и слизистых оболочек. Эндокринные железы синтезируют гормоны, поступающие во внутреннюю среду организма. Как эндокринные, так и экзокринные железы могут быть одноклеточными или многоклеточными (рис. 5).

**А. Эндокринные железы** (рис. 6) не имеют выводных протоков и вырабатывают гормоны, поступающие во внутреннюю среду.

**Б. Экзокринные железы** (рис. 6) выделяют секреты во внешнюю среду. Экзокринные железы могут быть окружены соединительнотканной капсулой или содержать соединительнотканые перегородки — септы, разделяющие железу на доли и более мелкие дольки.



**Рис. 5. Экзокринные железы внутри- и внеэпителиальные.** Бокаловидная клетка — одноклеточная внутриэпителиальная экзокринная железа. В эпителиальном пласте могут находиться и отдельные эндокринные клетки. Эпителиальный пласт может содержать группы экзокринных секреторных клеток. Чаще всего они отделяются от пласта в виде концевой секреторной части, связанной с поверхностью



**Рис. 6. Развитие и строение экзокринных и эндокринных желёз.** В результате индукционных взаимодействий между клетками эпителия и происходящей из мезенхимы подлежащей соединительной тканью (А) эпителиальные клетки усиленно размножаются и образуют вырост, постепенно углубляющийся в соединительную ткань (Б). Клетки в области верхушки выроста дифференцируются в секреторные, а остальные формируют выводной проток железы (В). Если клетки секреторного отдела утрачивают связь с



эпителиальным пластом, формируется эндокринная железа (Г). Она состоит из скоплений эндокринных клеток, окружённых соединительной тканью с многочисленными кровеносными капиллярами. Два варианта организации эндокринной железы (Д), сверху — островок, внизу — фолликул. В последнем случае гормоны из эндокринных клеток поступают в просвет фолликула, где они хранятся и откуда транспортируются в кровь

Эпителиальные клетки секреторных отделов и выводных протоков — **паренхима железы**. Окружающие и поддерживающие их соединительнотканые элементы — **строма железы**.  
**Классификация** экзокринных желёз. Критерии: форма и ветвление секреторного отдела, ветвление выводного протока, тип секрета

**а. Форма секреторного отдела** — альвеолярная, трубчатая и смешанная (альвеолярно-трубчатая).

**б. Ветвления секреторного отдела** — разветвлённая и неразветвлённая.

**в. Ветвления выводного протока** — простые (проток не ветвится) и сложные (проток ветвится).

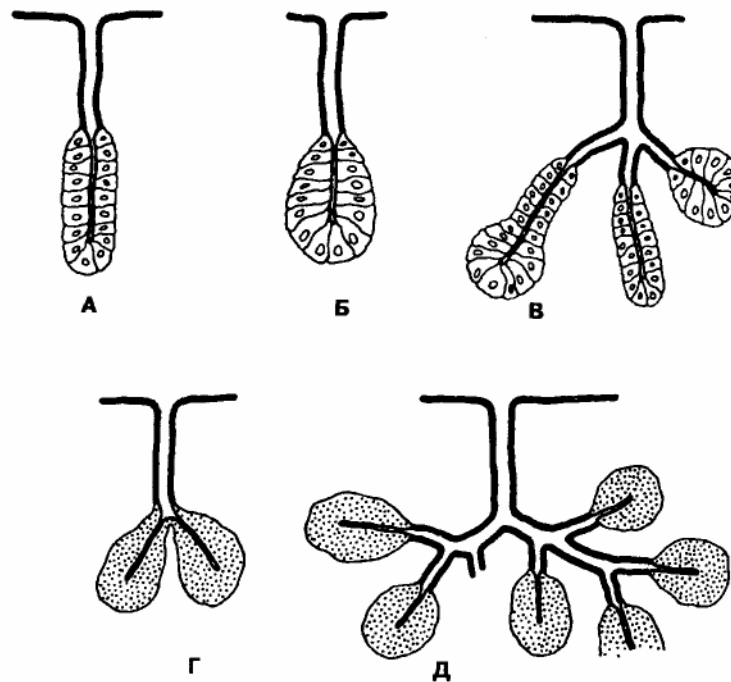
**г. Тип секрета** — серозные (белковые), слизистые и белково-слизистые железы.

**Способ секреции.** Различают несколько вариантов отделения секрета (рис. 5-9).

**а. Эккриновый** (мерокриновый) — выделение секрета путём экзоцитоза (слюнные железы).

**б. Апокриновый** — отделение секрета вместе с фрагментом апикальной части секреторной клетки (молочная железа).

**в. Голокриновый** — полное разрушение секреторной клетки (сальная железа).



**Рис. 8. Классификация экзокринных желёз.** А. Простая трубчатая неразветвлённая; Б. Простая альвеолярная неразветвлённая; В. Простая альвеолярно-трубчатая неразветвлённая; Г. Простая альвеолярная разветвлённая; Д. Сложная альвеолярная

---

## ЭКЗОКРИННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ.

Экзокринные железы бывают одноклеточными, как например бокаловидные клетки эпителиальной выстилки дыхательных путей и пищеварительного тракта, или многоклеточными. Многоклеточные экзокринные железы могут полностью состоять из секреторных или железистых клеток, как например маточные железы, или же могут иметь глуболежащие секреторные отделы и более поверхностно расположенные выводные протоки. Если многоклеточные экзокринные железы имеют разветвленную систему протоков, то они называются сложными. Если же железы имеют только один неразветвленный поток, то они называются простыми. Секреторные единицы сложных экзокринных желез могут быть ацинозными, если высота выстилающих эпителиальных клеток больше, чем поперечный диаметр просвета, например, слюнные железы, поджелудочная железа. Или же они могут быть альвеолярными, если поперечный диаметр просвета превышает высоту выстилающих клеток, например, лактирующая молочная железа, предстательная железа.

По типу секреции различают три вида экзокринных желез. Наиболее часто встречаются мерокриновые железы, у которых высвобождение секрета происходит посредством экзоцитоза. Некоторые экзокринные железы секретируют путем высвобождения части апикальной цитоплазмы в просвет железы, так называемый апокриновый метод. Примеры его можно найти в апокриновых железах кожи, церуминозных железах наружного слухового прохода, лактирующей молочной железе, потовых железах Молля, расположенных на краях век. И, наконец, некоторые железы секретируют голокриновым способом, когда в процессе секреции происходит отторжение всей клетки в состав секрета железы, например в сальных железах кожи, в яичнике и яичке.

## ЭНДОКРИННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ.

Подобно экзокринным, эндокринные железы могут быть одноклеточными или многоклеточными. К одноклеточным эндокринным железам относятся, например, аргентафинные клетки пищеварительного тракта. Истинные эндокринные железы (щитовидная железа, паращитовидная железа, надпочечники и гипофиз) являются многоклеточными, ровно как и эндокринный компонент смешанных эндокринно-экзокринных желез (яичник, яичко, печень, поджелудочная железа).