

варения, так и в том, что пищеварение представляет собой физиологический процесс, обеспечивающий всасывание. Неудивительно поэтому, что конечные этапы гидролиза пищевых веществ и начальные этапы всасывания образующихся продуктов являются результатом морфологической и функциональной интеграции энзиматических и транспортных структур микроворсинок кишечных клеток.

Естественно, что в одной, даже сравнительно большой главе невозможно было осветить все (во многом дискуссионные) аспекты такой сложной проблемы, как проблема всасывания. Это вызвало необходимость обобщения накопленных за последнее время данных в специальном томе.

Предлагаемая читателю книга — первая попытка в истории нашей науки охарактеризовать современное состояние проблемы всасывания объединенными усилиями многих коллективов. Нельзя не заметить, что различия (подчас значительные) в подходах и интерпретации данных все еще сохраняются, но мы благодарны авторам за то, что они приложили немало усилий к тому, чтобы читатель мог найти возможно более объективное изложение всех существующих в данной области точек зрения.

Физиология всасывания наряду с другими областями биологии в настоящее время быстро прогрессирует. Это связано не только с практическими нуждами медицины, питанием человека и кормлением сельскохозяйственных животных, но и с развитием новой науки о тончайшей структуре и функции мембран — мембранологии.

Одной из основных проблем этой науки является проблема транспорта, и в этой области лежат ее крупнейшие достижения. Неудивительно поэтому, что за последние годы почти все представления о процессах всасывания (т. е. процессах, обеспечивающих поступление веществ из полости желудочно-кишечного тракта во внутреннюю среду организма) получили более глубокое, а иногда и принципиально новое освещение.

Мы надеемся, что выход в свет тома «Физиология всасывания» будет полезным для широкого круга исследователей, интересы которых сосредоточены как в области теоретической и прикладной гастроэнтерологии, так и в области общей физиологии, цитологии и некоторых других.

Глава 1

МОРФОЛОГИЯ ТОНКОЙ КИШКИ

В. П. Кулик, Н. Б. Шалыгина¹

Организм человека и большинства позвоночных животных осуществляет обмен с внешней средой в основном посредством поверхностей кожи, легких и пищеварительного тракта. Последний является каналом, по которому внешняя среда «пропускается» через организм и вступает с ним в тесное и сложное взаимодействие. При этом происходит важнейший процесс — извлечение тех веществ, которые необходимы как для роста и развития индивидуума, так и для возмещения энергетических затрат во все последующие периоды его жизни.

Изъятие питательных веществ из внешней среды и поступление их во внутреннюю среду организма обеспечивается главным образом тонкой кишкой. Последняя обладает различными функциями: секреторной, моторно-эвакуаторной, гидролитической, всасывательной, эндокринной и иммунной. Все они в конечном итоге подчинены единому процессу всасывания питательных веществ, который служит основой жизнеобеспечения индивидуума.

О важности этого процесса свидетельствуют тяжелые, часто смертельные нарушения всех видов обмена организма человека и животных, которые наблюдаются вследствие обширных резекций тонкой кишки, а также при хронических заболеваниях, проходящих с синдромом малабсорбции. В связи с этим особое значение приобрели исследования мембранных систем, в частности эпителия тонкой кишки, а также вопросы микроциркуляции.

Поскольку представление о функциональной анатомии тонкой кишки необходимо для детального понимания процессов всасыва-

¹ Раздел 1.2 написан В. П. Кулик (1.2.4 — совместно с А. Н. Максимковой); 1.3 — Н. Б. Шалыгиной.

тракту. Артерии отходят от аорты, которая в это время еще парная, и в совокупности их называют вентральными сегментарными артериолами. В это время они направляются латерально по дорсальной стенке первичной кишки, а отсюда на периферию к стенке желточного мешка, составляя артериальную часть желточно-брыжеечного круга кровообращения эмбриона. Вены же направляются прямо к венозному синусу, куда и впадают.

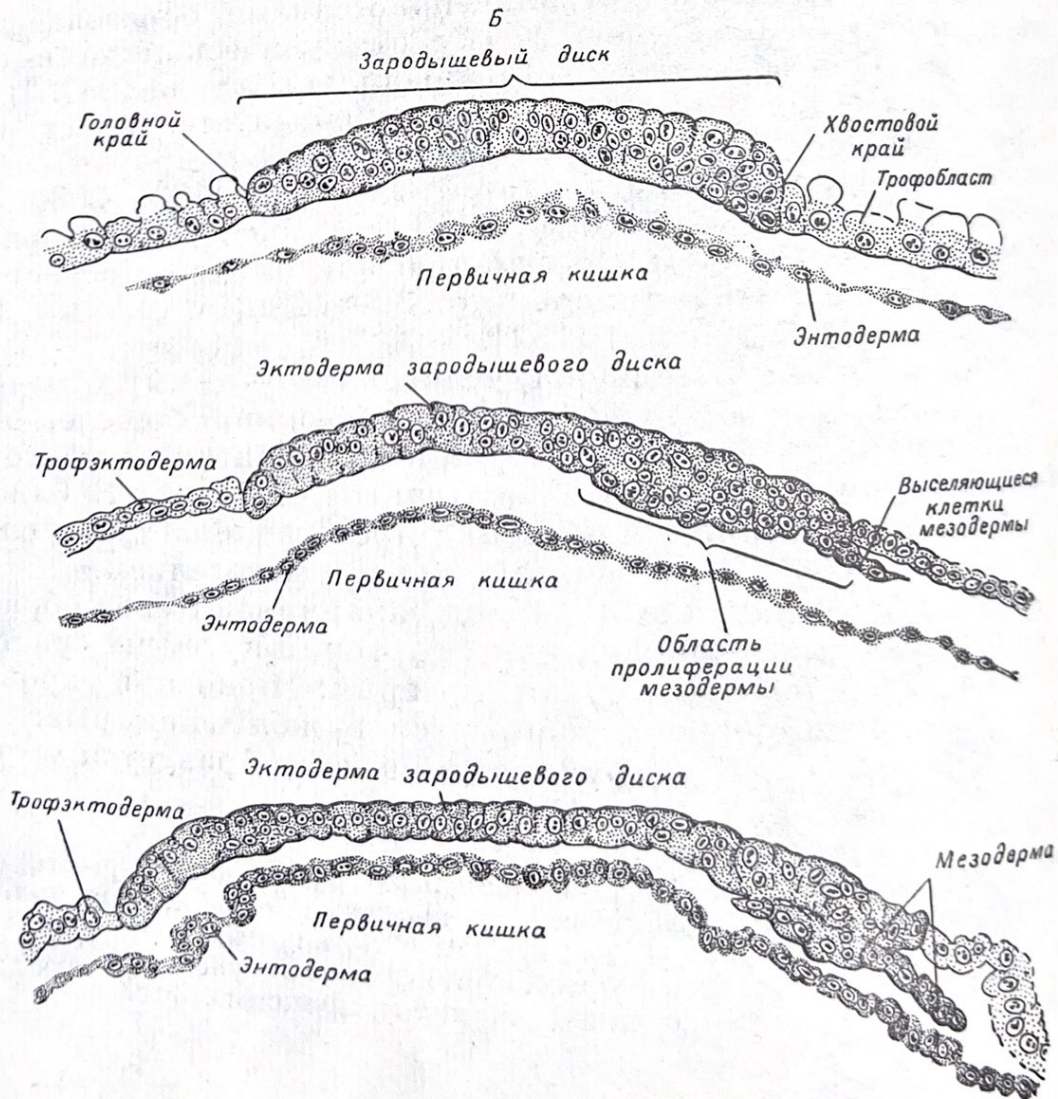
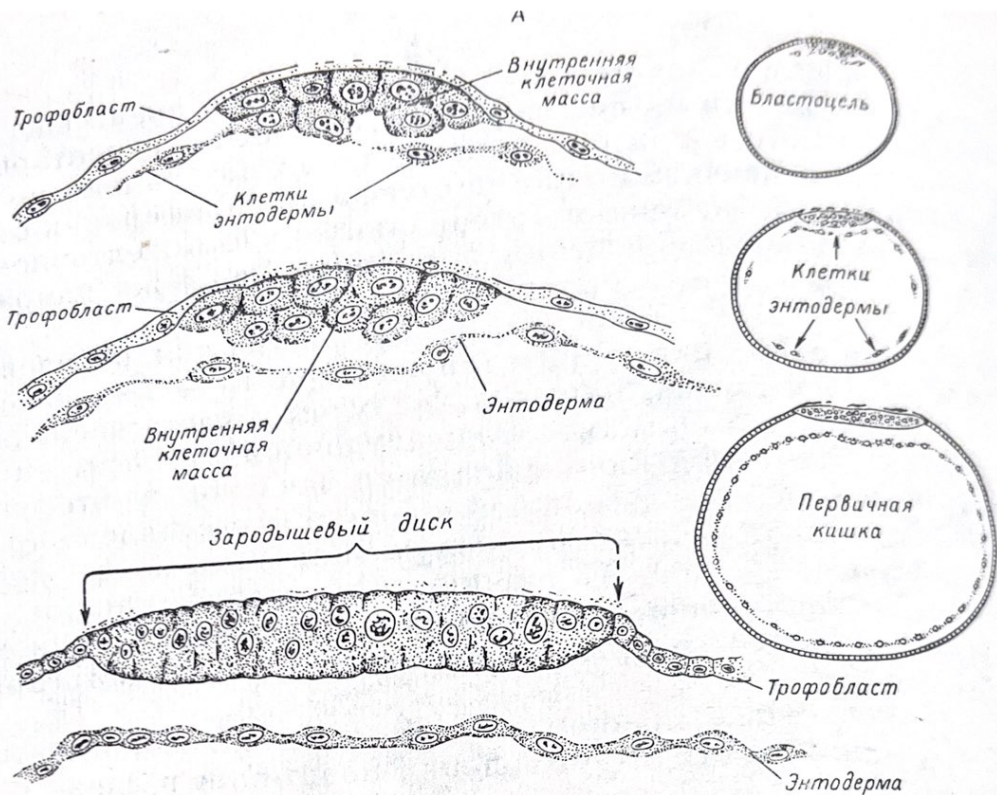
У 4-недельного зародыша (4—5 мм) начинается образование различных органов пищеварительного тракта — из передней кишки образуется глотка, пищевод, желудок и часть двенадцатиперстной кишки с зачатками поджелудочной железы и печени [83, 142].² Средняя кишка является зачатком части двенадцатиперстной, тощей и подвздошной кишок и представлена прямой трубкой, идущей от зачатка поджелудочной железы до желточного стебелька и задней кишки. Из задней кишки формируются слепая кишка, восходящая, поперечная, нисходящая, сигмовидная ободочные кишки и верхняя часть прямой кишки.

Параллельно с замыканием осевой части кишечной энтодермальной трубки происходит утолщение пластинки в связи с усилением митотической активности ее клеток. Так как их распространение по поверхности ограничено стенками образовавшейся трубки, клетки меняют свою форму от кубической до высокопризматической и образуют 2—3 неправильных ряда [83]. В этот момент и позже (до 8—10 недель) здесь образуется пласт. Одни авторы квалифицируют его как синцитий [168], другие говорят о многослойном, или многорядном, эпителии [133, 208, 317], третьи — о ложной многорядности [48, 83, 150]. Пролиферирующие энтодермальные клетки полностью обтурируют просвет проксимального отдела кишки в сроки от 32—34 дней (5.5 мм) [107] до 49—52 дней (20—27 мм) [133].

У 5—6-недельного эмбриона человека (5—8 мм) отмечается начало удлинения кишки. Она заходит в брюшной стебелек в виде U-образной петли, в вершине которой кишка связана с желточным мешком через так называемый желточный стебелек. В 6 недель на всем протяжении кишечная стенка представлена тремя слоями клеток: энтодермальным, мезенхимальным и мезотелием.

Брыжеечные сосуды в этот период заканчивают свое образование: из парных брыжеечно-желточных артерий путем их срастания образуется верхняя брыжеечная артерия. Венозная кровь от кишки и желточного мешка собирается в желточно-брыжеечные вены, которые позже редуцируются, а из них образуется *v. porta*.

² Следует отметить, что в анатомических руководствах часто встречается утверждение о том, что печень и поджелудочная железа являются производными средней кишки [127, 143]. Это, по-видимому, не совсем правильно, так как закладки этих органов появляются уже у 4-недельного эмбриона, т. е. до закрытия средней кишки и проксимальнее ее.



К концу 6-й недели из межсубкардинальных анастомозов появляется нижняя полая вена. К концу 7-й недели заканчивается формирование портальной и кавальной системы.

Именно в это время, с 6—8-й недели (10—25 мм), начинаются развитие и дифференциация различных слоев тонкой кишки: слизистой оболочки с кишечным эпителием и стромой, мышечных слоев и серозной оболочки. Кишка в это время продолжает удлиняться, образуя несколько петель, первая из которых принимает U-образную форму. Из нее в дальнейшем развивается двенадцатиперстная кишка (рис. 1.4.). Желточный мешок редуцируется до размеров сморщенного пузырька, заключенного в брюшном стебельке. Чаще всего он полностью исчезает, но иногда он сохраняется и после рождения; при этом возникают различные варианты «дивертикула Меккеля». Одновременно каудальнее редуцированного желточного мешка появляется расширение кишки, из которого в дальнейшем сформируется слепая кишка, что знаменует собой отделение тонкой кишки от толстой.

У 8-недельного (25 мм) эмбриона появляются выросты, сформированные активно пролиферирующими клетками мезенхимы, выступающие в просвет кишки и покрытые уже четко однослойным кишечным эпителием. Так образуются первичные продольные складки кишки, с появлением которых коррелирует исчезновение многорядности энтодермального покрова и «эпителиальных» пробок. По поводу генеза образования этих складок и впоследствии ворсинок кишки существуют три различные точки зрения. Одни авторы считают их производными мезенхимы [317], другие полагают, что исходным моментом в этом процессе является пролиферация энтодермального эпителия [260], третьи склонны признать сочетание этих двух процессов необходимым условием появления выростов [358].

Энтодермальные клетки, выстилающие кишку 6-недельного эмбриона, еще нельзя назвать кишечным эпителием. В лучшем случае, его можно назвать «эмбриональным кишечным эпителием» [83]. Различные участки кишечной трубки не отличаются еще по характеру своей энтодермальной выстилки, клеточный состав пласта совершенно однороден, еще не намечена дифференцировка различных сортов клеток. Правда, на 6-й неделе в энтодермальных клетках кишки появляются жировые вакуоли, происхождение которых до сих пор неясно. Возможно, они знаменуют собой появление абсорбционной способности кишечного эпителия, который путем пиноцитоза поглощает содержимое желточного

Рис. 1.1. Первые этапы формирования тонкой кишки человека. (По [316], из коллекции эмбрионов Карнеги).

А — формирование первичной кишки из энтодермы: *слева* — внутренняя клеточная масса ($\times 375$), *справа* — общий вид срезов; возраст эмбрионов 7—8 дней; Б — обособление мезодермы ($\times 200$), возраст эмбрионов 9 дней.

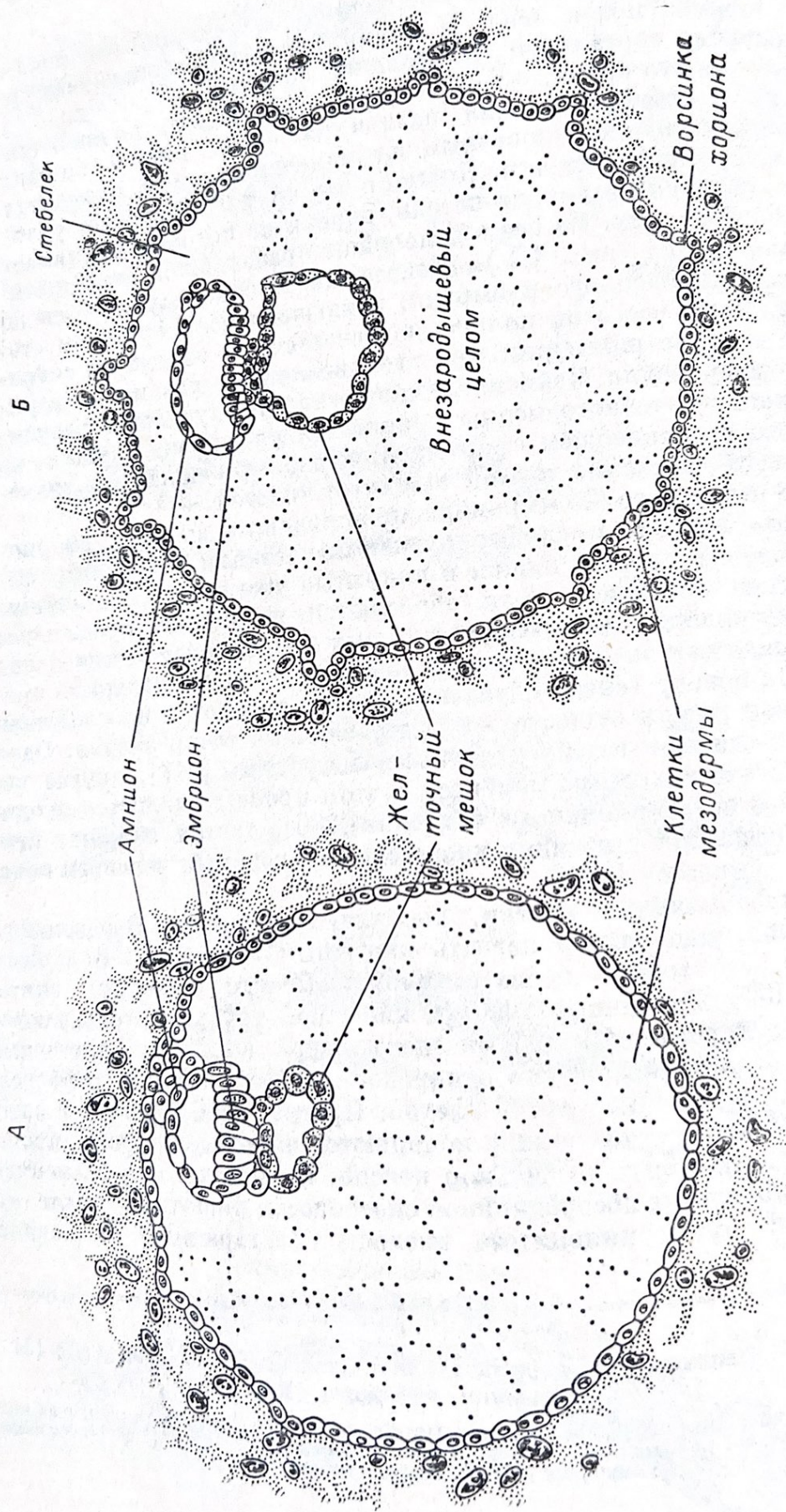


Рис. 1.2. Выстилка первичной кишки слоем мезодермальных клеток. (По [314]).
 Возраст эмбриона: А — 12 дней, Б — 13—14 дней.

мешка. В пользу такой гипотезы говорит появление в клетках эпителия гликогена, а также активности щелочной фосфатазы в слизистой и подслизистой оболочках [133, 149, 160]. Кроме того, на 7-й неделе начинает выявляться активность глюкуронидазы [250], а в конце второго месяца некоторые авторы уже находят меконий в эмбриональной кишке [183].

На 8—10-й неделе (25—50 мм) появляются инвагинации кишечного эпителия в подлежащую мезенхиму — образуются кишечные крипты (Либеркюна). На 9-й неделе из клеток кишечного эпителия дифференцируются бокаловидные энтероциты, которые видны на боковой поверхности формирующихся первичных ворсинок. Последние сначала появляются в проксимальном отделе кишки, а к 10-й неделе хорошо развиты уже и в дистальном отделе. В эти сроки в кишечнике эмбриона появляется активность таких ферментов, как щелочная фосфатаза и пептидаза, а иногда и α -глюкозидаза [149]. Строма ворсинок представлена фибробластами и овальными клетками типа гистиоцитов, из которых формируется местная сеть кровеносных сосудов [133].

Параллельно с формированием слизистой оболочки в первичной мезенхиме на 8-й неделе появляются гладкие мышечные клетки и мигрирующие нейробласты. Следует заметить, что уже у 7-недельного зародыша висцеральные ветви блуждающего нерва достигают пищевода и желудка, сформирован уже симпатический ствол с узлами и чревое нервное сплетение (рис. 1.5). На 9—10-й неделе развития человека (с 18—19-х суток у кролика) нервные волокна прорастают в стенку кишечника и дифференцируются уже на адренергические и холинергические [157, 158]. В это время развивается и первичная лимфатическая система эмбриона: на 7-й неделе появляется брыжеечный лимфатический мешок, который связан канальцами с забрюшинным лимфатическим мешком. Правда, до сих пор еще неясно, в какой момент образуется интрамуральная лимфатическая система кишечника: параллельно с кровеносной, или только к рождению, или же в первые дни после него [58, 132]. Кроме того, на 8-й неделе в мезенхиме кишки появляются первые макрофаги.

На 10-й неделе кишка, продолжая удлиняться, начинает втягиваться из пупочного стебелька внутрь брюшной полости (рис. 1.4). Это обуславливает изменение ее расположения в сагиттальной плоскости и образование различных поворотов кишки и ее брыжейки. В последующие 2.5 месяца происходит поворот кишки против часовой стрелки и перекрест двух колен первичной кишечной петли таким образом, что передняя часть — будущие двенадцатиперстная, тощая и подвздошная кишки — ложится сзади (дорсальнее), а задняя часть — ободочная кишка — спереди (вентральнее). При этом двенадцатиперстная кишка совершает лишь поворот вправо вокруг вертикальной оси вместе с желудком [332], тогда как тощая и подвздошная кишки производят более сложное спиральное свертывание, что ведет к расположению их под обо-

ния и механизмов их нарушения, в настоящей главе приведены сведения об анатомии и гистологии (включая цитологию) ее с первых этапов развития и до окончательного формирования. Учитывая, что значительная часть функциональных исследований выполняется в эксперименте, представлены некоторые данные о сравнительной анатомии, гистологии и органогенезе тонкой кишки лабораторных животных.

1.1. РАЗВИТИЕ ТОНКОЙ КИШКИ

В кишечнике процесс дифференциации начинается в раннем периоде эмбриогенеза и заканчивается к 6—7 годам постнатального развития. Так, уже к 7—8-му дню существования эмбриона до формирования мезодермы из внутренней клеточной массы бластодермы обособляются клетки, которые переходят в бластоцель и организуются в виде трубки — так называемый архэнтерон, или первичная кишка (рис. 1. 1).

На 9-й день у каудального конца эмбриона, под эктодермой, обособляется зачаток первичной полоски — будущая мезодерма. Она делится на 2 части — внутри- и внезародышевую. Внезародышевая часть мезодермы выстилает амнион и желточный мешок. Внутризародышевая — в ближайшие 2—3 дня образует два слоя. Внутренний слой, подстилая энтодерму и тесно связываясь с ней, формирует спланхноплевру, а наружный слой образует соматоплевру, тесно связанную с эктодермой. Между сомато- и спланхноплевами формируется полость — первичный внутризародышевый целом, прообраз серозных полостей организма.

На 12-й день боковые складки энтодермы делят архэнтерон на 2 части: внутризародышевую — будущий пищеварительный тракт и внезародышевую — желточный мешок (рис. 1.2). Кишечная энтодерма сразу отличается от желточной тем, что ее клетки, сохраняя округлую или овальную форму и средние размеры около 20—25 мкм, остаются разрозненными или соединяются в рыхлую, неправильных очертаний, однослойную пластинку. У птиц цитоплазма этих клеток беднее желточными зернами [83].

На 16-й день (размер эмбриона 1.5 мм) архэнтерон еще не представляет собой закрытой трубки, но он уже двухслоен: состоит из энтодермы и мезодермы (рис. 1.3, А).

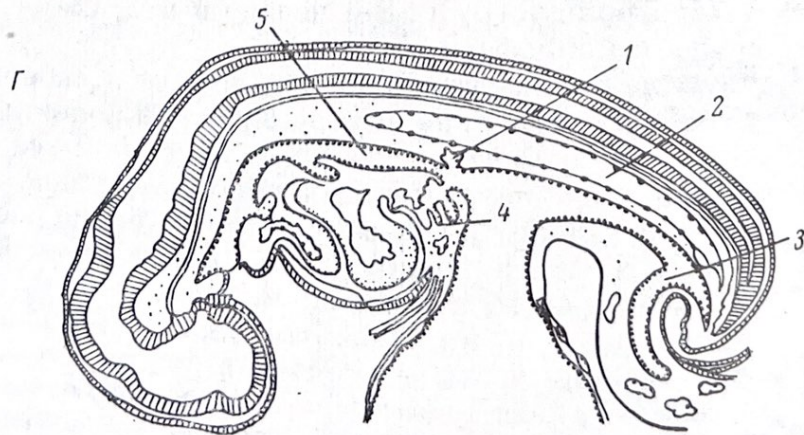
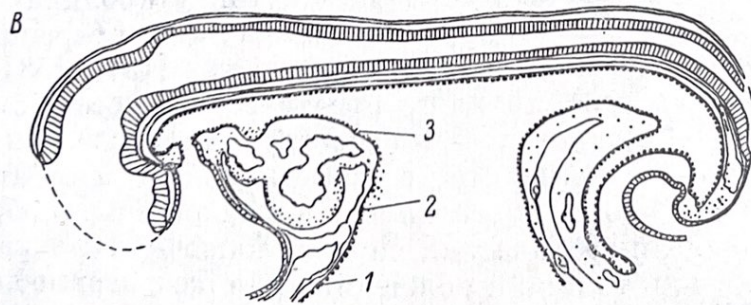
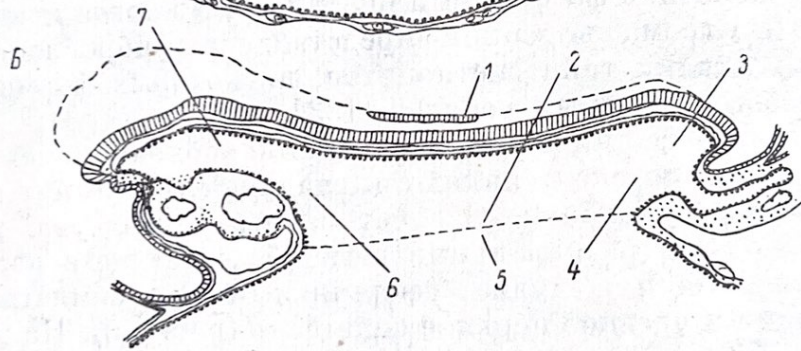
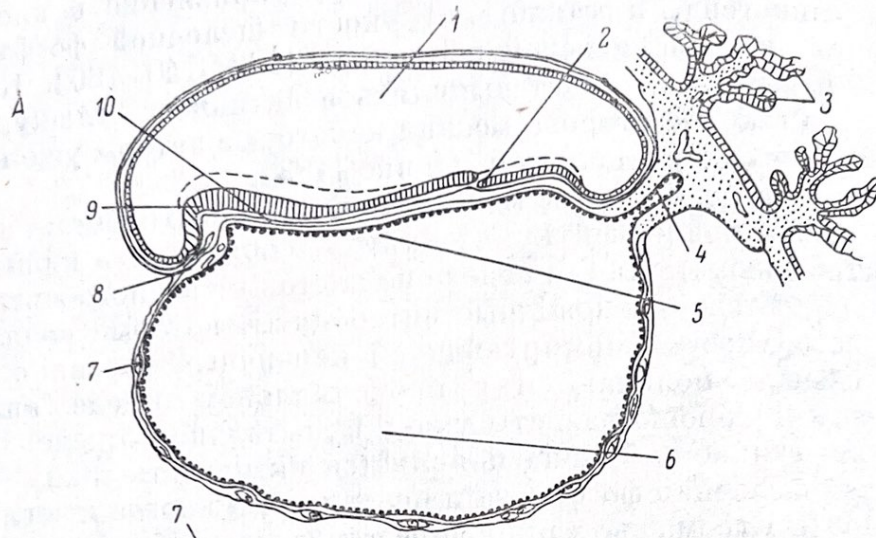
В последующие две недели в связи с быстрым ростом и изгибом эмбриона в передне-заднем направлении, а также с углублением всех ограничивающих его складок и сужением места соединения эмбриона с оболочками образуются три части первичной кишки: головная, или передняя, средняя и задняя, или каудальная кишки в виде трубки: сначала передней, затем задней и позже всего — средней кишки (рис. 1.3, Б—Г). Одновременно с этим формируются артерии и вены, идущие к желточному мешку и кишечному

мешка. В пользу такой гипотезы говорит появление в клетках эпителия гликогена, а также активности щелочной фосфатазы в слизистой и подслизистой оболочках [133, 149, 160]. Кроме того, на 7-й неделе начинает выявляться активность глюкуроноидазы [250], а в конце второго месяца некоторые авторы уже находят меконий в эмбриональной кишке [183].

На 8—10-й неделе (25—50 мм) появляются инвагинации кишечного эпителия в подлежащую мезенхиму — образуются кишечные крипты (Либеркюна). На 9-й неделе из клеток кишечного эпителия дифференцируются бокаловидные энтероциты, которые видны на боковой поверхности формирующихся первичных ворсинок. Последние сначала появляются в проксимальном отделе кишки, а к 10-й неделе хорошо развиты уже и в дистальном отделе. В эти сроки в кишечнике эмбриона появляется активность таких ферментов, как щелочная фосфатаза и пептидаза, а иногда и α -глюкозидаза [149]. Строма ворсинок представлена фибробластами и овальными клетками типа гистиоцитов, из которых формируется местная сеть кровеносных сосудов [133].

Параллельно с формированием слизистой оболочки в первичной мезенхиме на 8-й неделе появляются гладкие мышечные клетки и мигрирующие нейробласты. Следует заметить, что уже у 7-недельного зародыша висцеральные ветви блуждающего нерва достигают пищевода и желудка, сформирован уже симпатический ствол с узлами и чревое нервное сплетение (рис. 1.5). На 9—10-й неделе развития человека (с 18—19-х суток у кролика) нервные волокна прорастают в стенку кишечника и дифференцируются уже на адренергические и холинергические [157, 158]. В это время развивается и первичная лимфатическая система эмбриона: на 7-й неделе появляется брыжеечный лимфатический мешок, который связан канальцами с забрюшинным лимфатическим мешком. Правда, до сих пор еще неясно, в какой момент образуется интрамуральная лимфатическая система кишечника: параллельно с кровеносной, или только к рождению, или же в первые дни после него [58, 132]. Кроме того, на 8-й неделе в мезенхиме кишки появляются первые макрофаги.

На 10-й неделе кишка, продолжая удлиняться, начинает втягиваться из пупочного стебелька внутрь брюшной полости (рис. 1.4). Это обуславливает изменение ее расположения в сагиттальной плоскости и образование различных поворотов кишки и ее брыжейки. В последующие 2.5 месяца происходит поворот кишки против часовой стрелки и перекрест двух колен первичной кишечной петли таким образом, что передняя часть — будущие двенадцатиперстная, тощая и подвздошная кишки — ложится сзади (дорсальнее), а задняя часть — ободочная кишка — спереди (вентральнее). При этом двенадцатиперстная кишка совершает лишь поворот вправо вокруг вертикальной оси вместе с желудком [332], тогда как тощая и подвздошная кишки производят более сложное спиральное свертывание, что ведет к расположению их под обо-



дочной кишкой (рис. 1.6). Таким образом, органогенез тонкой кишки в основном заканчивается к 5—6 месяцам внутриутробной жизни.

В сроки от 11 до 17 недель продолжается клеточная дифференциация эпителия. В 12 недель появляются энтерохромоаффиноциты, в 17 недель энтероциты с ацидофильными гранулами (клетки Панета). В это время происходит постепенное превращение недифференцированного эпителия в абсорбционный: он приобретает цилиндрическую или призматическую форму. В его цитоплазме появляется ряд ферментов: неспецифическая эстераза в 10—12 недель; α -глюкозидаза, липаза, сахараза, изомальтаза, трегалаза, дипептидазы, мальтазы — в 10—14 недель [149, 170, 171, 262, 274, 279]. К 17-й неделе значительно увеличивается активность таких ферментов, как β -глюкуронидаза, щелочная фосфатаза, сахараза, пептидаза [250]. У эмбрионов 12—17 недель обнаруживаются первые признаки гормональной активности кишечника. Так, Поляк и соавт. [321] обнаружили глюкагоноподобную активность (энтероглюкагон) в клетках кишечных крипт (желез Либеркюна) подвздошной и терминальной тощей кишок.

Относительно точных сроков дифференциации исчерченной (щеточной) каемки у человека нет сведений ранее 20 недель [317], когда последняя уже хорошо сформирована. У мышей начало образования исчерченной (щеточной) каемки в виде неровного слоя коротких микроворсинок отмечается во второй половине беременности и совпадает с появлением щелочной фосфатазы. Видимо, у человека формирование исчерченной (щеточной) каемки начинается значительно раньше — в 10—12 недель, когда появляется щелочная фосфатаза в области апикальной мембраны [133], хотя завершение этого процесса и происходит позднее.

Что касается функциональной способности кишечного эпителиоцита с исчерченной каемкой в указанные сроки его развития, то следует отметить, что возможность транспорта глюкозы против концентрационного градиента была показана у 11-недельного человеческого эмбриона [279]. Имеются и электронномикроскопические доказательства абсорбционной способности кишечного эпителиоцита у 14-недельного эмбриона [183, 186]. В цитоплазме эпителиоцита обнаружены везикулы и вакуоли, а также осмио-

Рис. 1.3. Этапы замыкания первичной кишки, сагиттальные разрезы эмбриона человека. (По [316]).

Возраст эмбриона: А — около 16 дней, Б — около 18 дней, В — около 22 дней, Г — конец 1-го месяца. На А: 1 — полость амниона, 2 — гензенов узелок, 3 — ворсинки хориона, 4 — аллантоис, 5 — первичная кишка, 6 — желточный мешок, 7 — кровяной островок, 8 — закладка сердца, 9 — нервная пластинка, 10 — хорда. На Б: 1 — нервные складки (начинают срастаться), 2 — средняя кишка, 3 — задняя кишка, 4 — задние кишечные ворота, 5 — желточный мешок, 6 — передние кишечные ворота, 7 — передняя кишка. На В: 1 — желточный мешок, 2 — закладка печени, 3 — закладка легкого. На Г: 1 — поджелудочная железа, 2 — дорсальная аорта, 3 — аллантоис, 4 — печень, 5 — желудок.

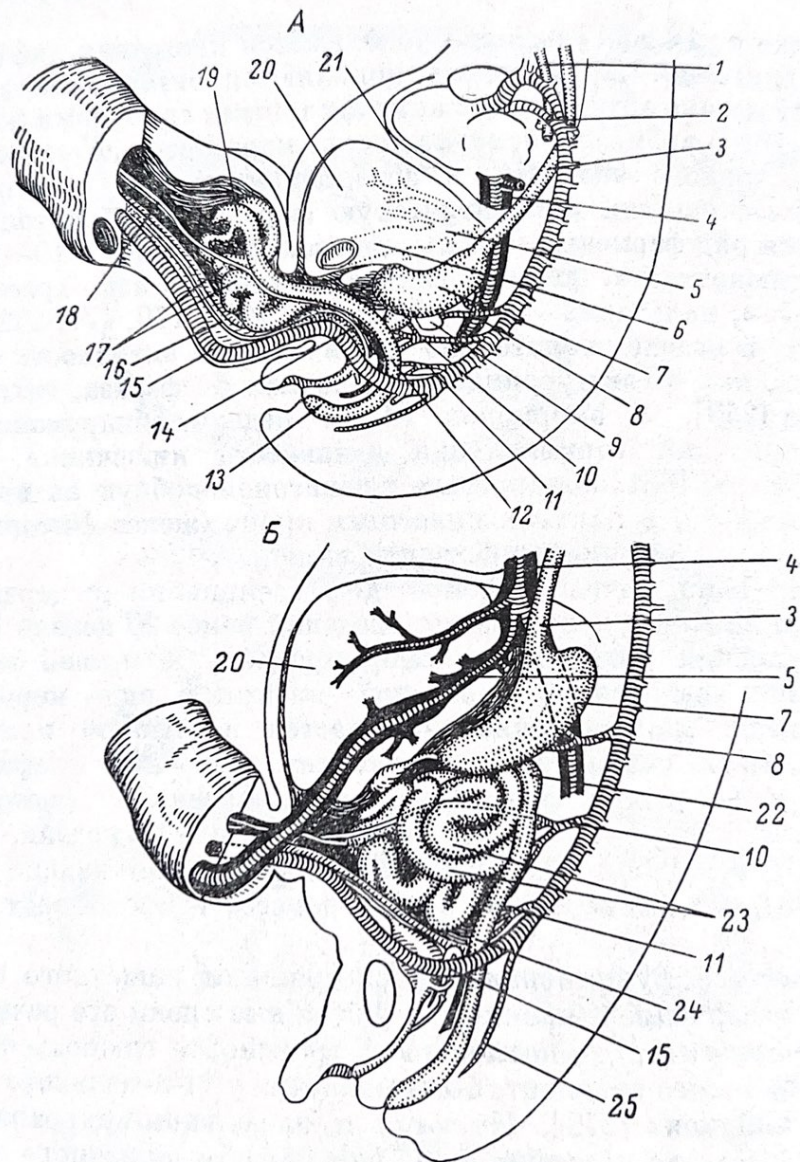


Рис. 1.4. Удлинение кишечной трубки, образование ее передних изгибов, выход в брюшную створку и втягивание кишки из пупочного канатика. (По [316]).

А — перед втягиванием (возраст эмбриона 8 недель, длина 23 мм), Б — после втягивания (возраст эмбриона 10 недель, длина 45 мм). 1 — трахея, 2 — 6-я дуга аорты, 3 — пищевод, 4 — нижняя полая вена, 5 — венозный ствол, 6 — левая пупочная вена, 7 — желудок, 8 — чревная артерия, 9 — поджелудочная железа, 10 — верхняя брыжеечная артерия, 11 — нижняя брыжеечная артерия, 12 — ободочная кишка, 13 — прямая кишка, 14 — мочевой пузырь, 15 — левая пупочная артерия, 16 — створка аллантоиса, 17 — кольца тонкой кишки во внезародышевом целоме пупочного канатика, 18 — желточный створка, 19 — слепая кишка, 20 — печень, 21 — septum transversum, 22 — селезеночный створка, 23 — тонкая кишка, 24 — нисходящая ободочная кишка, 25 — артерия хвоста.

фильные тельца. Везикулы формируются из инвагинаций поверхности клетки и конденсируются в крупные вакуоли. Таким образом, процесс этот представляет собой типичный пиноцитоз. Материал, абсорбируемый этим путем, гидролизуется и переваривается внутри осмиофильных телец, которые, видимо, соответствуют лизосомам. Действительно, гистохимический анализ этих телец показал наличие в них активности кислой фосфатазы, не-

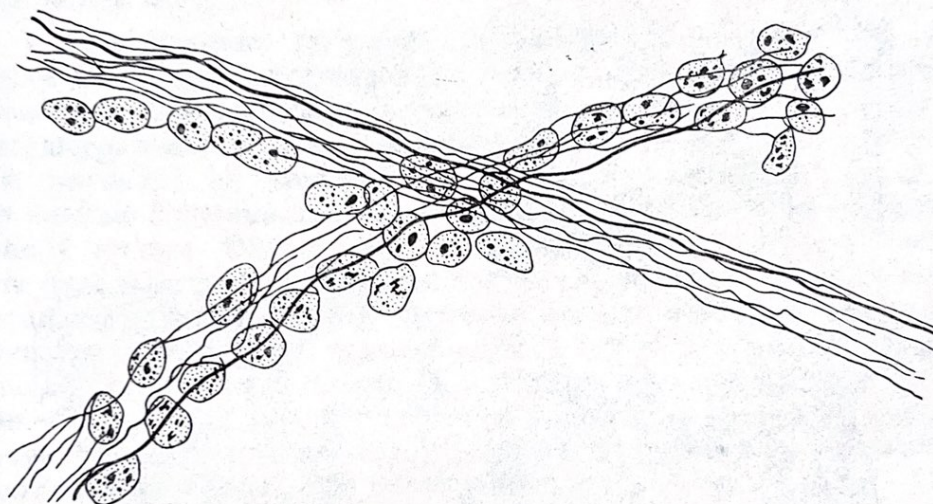


Рис. 1.5. Миграция нервных элементов по нервным волокнам в стенке тонкой кишки зародыша человека (возраст 8 недель, длина 23 мм). Окраска по Бильшовскому—Грос, $\times 900$. (По [111]).

специфической эстеразы и аминопептидазы [164]. У этих же клеток обнаружены короткие, толстые микроворсинки с многочисленными инвагинациями в цитоплазму.

В то же время продолжается дифференциация других элементов кишечной стенки. У 12-недельного эмбриона человека (75—80 мм) появляются первые круговые складки слизистой оболочки. К концу 12-й недели [252, 316], а по данным Ломакиной [101] и Масевичюса [110] несколько позднее — в 13—19 недель, т. е. когда размеры эмбриона составляют 89—175 мм, в двенадцатиперстной кишке из эпителия кишечных крипт формируются железы двенадцатиперстной кишки (железы Бруннера). Тогда же, в 12 недель, в строме слизистой оболочки появляются первые лимфоциты. Миграция лимфоидных элементов через эпителий в просвет кишки и червеобразного отростка начинается в этот же срок [3]. Фолликулы же закладываются позже, в возрасте 16—20 недель, сначала в подвздошной кишке и червеобразном отростке. Значительно позднее (24 недели) появляются групповые лимфатические фолликулы (бляшки Пейера). Им предшествует появление многочисленных отдельных скоплений лимфоцитов.

фильные тельца. Везикулы формируются из инвагинаций поверхности клетки и конденсируются в крупные вакуоли. Таким образом, процесс этот представляет собой типичный пиноцитоз. Материал, абсорбируемый этим путем, гидролизуется и переваривается внутри осмиофильных телец, которые, видимо, соответствуют лизосомам. Действительно, гистохимический анализ этих телец показал наличие в них активности кислой фосфатазы, не-

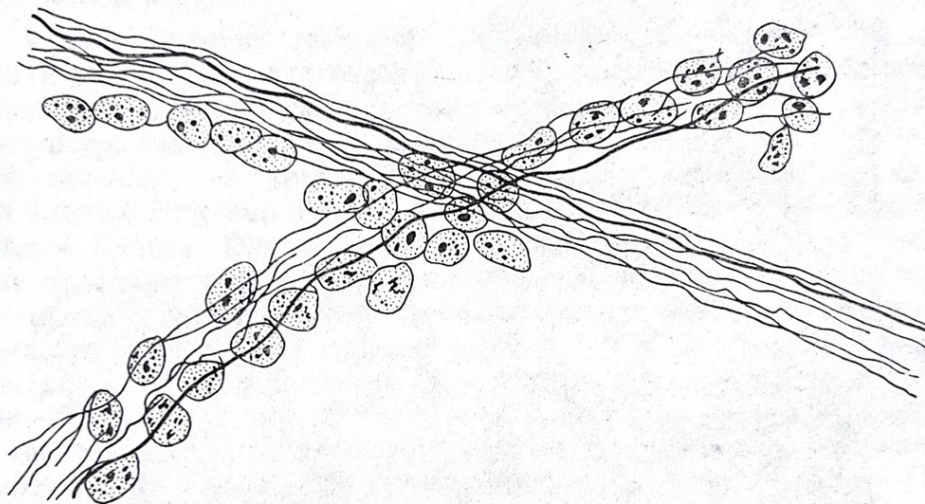


Рис. 1.5. Миграция нервных элементов по нервным волокнам в стенке тонкой кишки зародыша человека (возраст 8 недель, длина 23 мм). Окраска по Бильшовскому—Грос, $\times 900$. (По [111]).

специфической эстеразы и аминокептидазы [164]. У этих же клеток обнаружены короткие, толстые микроворсинки с многочисленными инвагинациями в цитоплазму.

В то же время продолжается дифференциация других элементов кишечной стенки. У 12-недельного эмбриона человека (75—80 мм) появляются первые круговые складки слизистой оболочки. К концу 12-й недели [252, 316], а по данным Ломакиной [101] и Масевичуса [110] несколько позднее — в 13—19 недель, т. е. когда размеры эмбриона составляют 89—175 мм, в двенадцатиперстной кишке из эпителия кишечных крипт формируются железы двенадцатиперстной кишки (железы Бруннера). Тогда же, в 12 недель, в строме слизистой оболочки появляются первые лимфоциты. Миграция лимфоидных элементов через эпителий в просвет кишки и червеобразного отростка начинается в этот же срок [3]. Фолликулы же закладываются позже, в возрасте 16—20 недель, сначала в подвздошной кишке и червеобразном отростке. Значительно позднее (24 недели) появляются групповые лимфатические фолликулы (бляшки Пейера). Им предшествует появление многочисленных отдельных скоплений лимфоцитов.

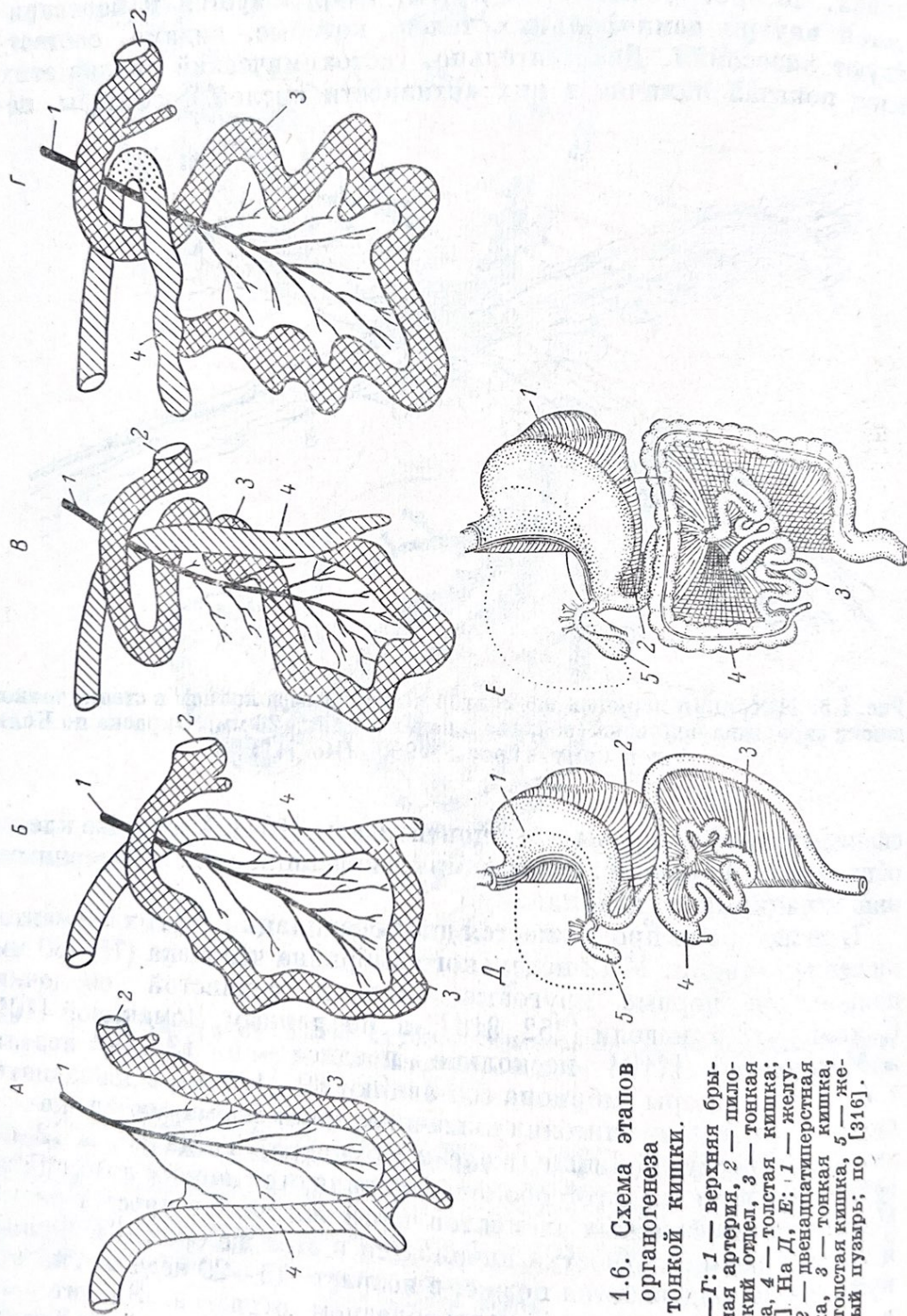


Рис. 1.6. Схема этапов органогенеза тонкой кишки.

На А—Г: 1 — верхняя брыжечная артерия, 2 — пилорический отдел, 3 — тонкая кишка, 4 — толстая кишка; по [2]. На Д, Е: 1 — желчный док, 2 — двенадцатиперстная кишка, 3 — тонкая кишка, 4 — толстая кишка, 5 — желчный пузырь; по [316].

В те же 12—16 недель внутриутробной жизни обнаруживаются первые аргирофильные волокна в подслизистой основе (оболочке), формируются слои мышц, усиливается дифференциация нервных элементов: появляются транзиторные и концевые синаптические окончания, миелинизация волокон, сильно развиваются чувствительные окончания и увеличивается количество медиаторов в нервных клетках и волокнах [89, 111, 145, 157]. Это совпадает с появлением перистальтики кишечника и первых глотательных движений плода [31].

У 19-недельного эмбриона собственный слой слизистой оболочки полностью сформирован, так же как оба слоя мышечной оболочки. Сформирована и подслизистая основа (оболочка), и интрамуральная нервная система кишки. Появились коллагеновые волокна, но аргирофильные еще преобладают над ними. По мнению большинства авторов, к 6 месяцам закончен гистогенез тонкой кишки. Однако функционально тонкая кишка проходит еще довольно долгий путь не только пренатального, но и постнатального развития. Это касается прежде всего ферментных и транспортных систем всасывающей клетки. Например, энтерокиназа появляется лишь на 30-й неделе внутриутробного развития, а мальтаза 3 — только после рождения; другие ферменты, такие как α - и β -галактозидаза, лактаза и целлобиаза, мальтаза 2, достигают максимального уровня лишь к концу беременности [170, 206, 238, 256]. Это связано также с некоторыми изменениями количественного характера как в отношении субклеточных структур (исчезновение вакуоль, осмиофильных телец, гликогена), так и в отношении длины и количества ворсинок, крипт, интенсивности митотической активности эпителия, созревания соединительной ткани и т. д.

В табл. 1.1 представлены сведения об эмбриогенезе кишки у человека, в табл. 1.2 — у лабораторных животных.

Как видно из таблиц, гистогенез тонкой кишки высших позвоночных сходен, и его варианты от одного вида к другому касаются лишь абсолютных сроков и второстепенных признаков, связанных с особенностями жизни и питания животного. Так, например, энтероциты с ацидофильными гранулами (клетки Панета) не встречаются ни у одного плотоядного животного. У птиц и кроликов существует специальный лимфоидный орган, связанный с подвздошной кишкой (соответственно *bursa Fabricius* и *diverticulum lymphaticum ilei seu saccus rotundus*), наличие которого имеет отношение к защите организма от микробной флоры кишечника этих животных. У кур и зайцев к моменту рождения практически полностью сформированы все ферментные системы тонкой кишки, в отличие от человека, кролика, крысы и свиньи, у которых дифференциация всех структур и функций заканчивается лишь к моменту перехода на дефинитивное питание, т. е. к 3 годам для ребенка, к 21 дню для крысят и т. д.